Historisches Wörterbuch der Biologie – Digitale Version

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

Inhaltsverzeichnis (mit anklickbaren Verknüpfungen)

Band 1

Einleitung xiii
Artikelverzeichnis il
Wortverzeichnis l
Abbildungsverzeichnis lxxv
Tabellenverzeichnis xciii

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

Band 2

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

Band 3

Parasitismus 1
Pflanze 11
Phylogenese 34
Physiologie 88
Pilz 106
Polymorphismus 111
Population 114
Räuber 136
Regeneration 142
Regulation 148
Rekombination 200
Rolle, ökologische 203
Schlaf 211
Schutz 221
Selbstbewegung 231
Selbstdarstellung 246
Selbsterhaltung 254
Selbstorganisation 271
Selektion 305
Sozialverhalten 378
Spiel 402
Stoffwechsel 410
Symbiose 426
Systematik 443
Taxonomie 469
Tier 494
Tod 510
Typus 537
Umwelt 566
Urzeugung 608
Vererbung 620
Verhalten 653
Virus 688
Vitalismus 692
Wachstum 711
Wahrnehmung 717
Wechselseitigkeit 738
Zelle 764
Zweckmäßigkeit 786

Georg Toepfer

Historisches Wörterbuch der Biologie

Geschichte und Theorie der biologischen Grundbegriffe

Band 1

Analogie – Ganzheit

für Anne, Clara und Jakob

Kein Wort steht still.
Johann Wolfgang von Goethe, Maximen und Reflexionen, HA XII, 509

For every symbol is a living thing, in a very strict sense that is no mere figure of speech. The body of the symbol changes slowly, but its meaning inevitably grows, incorporates new elements and throws off old ones.
Charles Saunders Peirce, CP 2.222

Bios
Se transformer et transformer pour conserver
Paul Valéry, Cahiers XVI, 432

Was hat sich denn wirklich geändert –
wann, wo, wie und warum?
Reinhart Koselleck, Begriffsgeschichten, 538

Vorwort

Wörterbücher werden geschrieben, um Orientierung zu geben. Sie sollen ein Feld enzyklopädisch erschließen, das als unübersichtlich empfunden wird. Neben dieser subjektiven Seite der Motivation eines solchen Unterfangens stehen aber gerade Wörterbücher in einem Ruf der Allgemeinverbindlichkeit. Sie gelten als Agenten des *common sense*: Sie sollen das zum Ausdruck bringen, was in einer Disziplin als gesichert gilt, dazu vielleicht Forschungsfragen aufwerfen oder diskutieren, keinesfalls aber einseitige Entscheidungen und schiefe Darstellungen enthalten.

Für das vorliegende Wörterbuch trifft die Spannung zwischen subjektiver Motivation und allgemeingültigem Anspruch in besonderer Weise zu: Sein Entstehen ist motiviert durch die als komplex wahrgenommene Geschichte und häufig als unklar angesehene theoretische Bedeutung der grundlegenden Begriffe einer wichtigen Naturwissenschaft. Das Wörterbuch sollte daher dem Verfasser und nun hoffentlich auch dem Leser eine Übersicht über dieses Feld liefern. Gleichzeitig ist es aber von nur einem Autor verfasst, so dass die Begrenztheit der Perspektive und die Einseitigkeit der Stellungnahme in historischen oder systematischen Fragen an mancher Stelle beklagt werden könnte. Noch im Fluss befindliche Antworten auf kontrovers diskutierte Probleme sind in einigen Punkten vielleicht zu dezidiert gegeben worden. Ein dem Projekt gegenüber insgesamt zum Glück wohlwollender Gutachter hat deshalb vorgeschlagen, das Produkt ›Historisch-Kritisches Wörterbuch der Biologie‹ zu nennen. So weit ist es glücklicherweise nicht gekommen, und der Verfasser hat stattdessen seine »kritische« Haltung in einigen Punkten noch einmal überdacht.

Sachlich wäre das »Historisch-Kritische« (im Sinne Pierre Bayles) für den Titel durchaus angemessen, denn das Darstellungsverfahren des Wörterbuchs besteht in einer Verbindung von historischer und systematischer Perspektive; Genese- und Geltungsfragen werden im Zusammenhang behandelt. Aufgrund dieser Verbindung folgt die Darstellung in gewisser Weise der Wissenschaftsentwicklung selbst, in der ein sukzessiver (z.T. auch revisionistischer) Aufbau von langfristig wirksamen Konzepten erfolgt. Mit diesem Verfahren soll nicht bestritten werden, dass eine Trennung der beiden Aspekte von Genese und Geltung möglich und sinnvoll ist. Gezeigt werden soll aber, dass für die Konstitution naturwissenschaftlicher (und philosophischer) Grundbegriffe eine Entwicklung der sachlichen Bestimmungsmomente aus ihrer Geschichte aufschlussreich sein kann. Eine der bemerkenswertesten Erfahrungen beim Verfassen des Wörterbuchs war die Unmöglichkeit einer Trennung von historischen und systematischen Fragen in Bezug auf Grundbegriffe, die dem rasanten Fortschritt der naturwissenschaftlichen Forschung in gewisser Weise enthoben sind. Überspitzt gesagt steht den Naturwissenschaften noch eine Erfahrung bevor, die die Geisteswissenschaften und selbst die Philosophie längst gemacht haben: dass nicht wenige grundlegende Fragen – z.B. ›Was ist ein Organismus?‹ – am aufschlussreichsten in historischer Orientierung, d.h. ausgehend von klassischen philosophischen oder einzelwissenschaftlichen Positionen, beantwortet werden können. Auch die systematische Dimension der Naturwissenschaften droht also durch Geschichtsvergessenheit vereinfacht oder einseitig zu werden. Mein Versuch, aus den historischen Entwicklungen eine systematische Lehre zu ziehen, findet sich in konzentrierter Form in den zu Beginn jedes Eintrags gegebenen Begriffsdefinitionen.

Im Hinblick auf den Ursprung der Wörter könnte das Wörterbuch für den mit der Materie vertrauten Leser einige Überraschungen im Detail bereithalten (z.B. ›Biogeographie‹ nicht von Ratzel, ›Cytoplasma‹ schon vor Kölliker, ›Ökosystem‹ nicht von Tansley). Diese Überraschungen sind zum großen Teil eine Folge der in den letzten Jahren entstandenen digitalen Verfügbarkeit der wissenschaftlichen Literatur. Diese neue Methode der Erschließung von einem inzwischen signifikanten Anteil der wissenschaftlichen Literatur hat eine Transparenz in die Geschichte der Wörter gebracht, die noch vor wenigen Jahren undenkbar war. So lassen sich inzwischen für praktisch jedes Wort der Wissenschaftssprachen selbst die zuverlässigsten Wörterbücher, an denen Generationen von Wortkundlern gearbeitet haben, wie das ›Oxford English Dictionary‹, im Hinblick auf die Erstverwendung von Wörtern in ein paar Sekunden widerlegen. Dass das so ist, ist eine Freude und Lust für jeden, der selbst Wortgeschichtsforschung betreibt. Die rasant fortschreitende Digitalisierung der Weltliteratur ist aber auch eine Bedrohung für jeden, der ein Historisches Wörterbuch schreiben will. Denn er wird in wohl nicht wenigen Fällen ebenso schnell von zukünftigen Wortforschern eines Besseren belehrt werden können. Gefährliche Zeiten also, ein Historisches Wörterbuch in den Druck zu geben. Weil aber inzwischen ein so gewichtiger Anteil der wissenschaftlichen Literatur digital verfügbar vorliegt,

kann ein Wörterbuch, das auf diese Quellen systematisch zugreift, als ein Desiderat gelten. So sollte dieses Wörterbuch auch verstanden werden: als ein Anfang zur systematischen Auswertung dieser neuen Form der Erschließung der alten Quellen.

Danken möchte ich allen, die mich bei der Arbeit an diesem Wörterbuch in den letzten zehn Jahren unterstützt haben. Das Ganze begann mit einer Idee am 26. März 2001 auf dem Fahrrad in Hoffeld vor der Abzweigung nach Langwedel. Manches Mal habe ich es bereut, dem Rat von Lothar Schäfer nicht gefolgt zu sein, der mich vor einem solchen Projekt gewarnt hat. Dass mir dann der Atem bis zum Ende nicht ausgegangen ist, habe ich vor allem Hartmut Böhme zu verdanken. Ihm gilt mein tiefer Dank für die von Anfang an umfassende Unterstützung, Begleitung des Projekts und freundschaftliche Verbundenheit. Ihm ist eine Atmosphäre der akademischen Freiheit und intellektuellen Reichhaltigkeit zu verdanken, in der das Arbeiten eine Freude ist. Sein Vertrauen und der von ihm bereit gestellte institutionelle Rahmen schufen den Schutzraum, der für das Verfassen dieses Werks notwendig war. Außerdem danke ich allen Mitgliedern des Berliner Sonderforschungsbereichs ›Transformationen der Antike‹ für die vielen Anregungen, die dazu geführt haben, dass in dem Wörterbuch mehr und mehr Hinweise auf die Antike als dem Ort der ersten Alphabetisierung biologischen Wissens aufgenommen wurden. Weil ich mit allen Feinheiten der alten Sprachen nicht immer so vertraut war, danke ich besonders Lutz Bergemann für seine Hilfe bei schwierigen Übersetzungen. Daneben gilt mein Dank den vielen für mich namenlosen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der in der Einleitung genannten öffentlichen Bibliotheken. Jana Wittenzellner danke ich vor allem für das fleißige Heranschaffen von Literatur in den Jahren 2005-2008. Moritz Jacobi hat mich seit 2009 bei der Korrekturarbeit und der zwar schwierigen, aber sehr ergiebigen Suche nach alten Verwendungen biologischer Wörter über die Google-Buchsuche unterstützt; dafür sei ihm sehr gedankt. Ulrich Hentschke danke ich für wertvolle Hinweise und Kommentare sowie anregende Diskussionen über die Definitionen der Grundbegriffe, die sich am Beginn jedes Eintrags befinden. Für eine Einführung in das Layoutprogramm und Hilfe beim Umschiffen der vielen Klippen in der Textgestaltung sowie das Erstellen der grafischen Modelle der grundlegenden Konzepte der Biologie in Abbildung 4 danke ich Borislava Totzauer. Ute Seiderer danke ich für ihre sorgfältige Arbeit des Korrekturlesens. Mit Oliver Schütze hatte ich einen Kontakt zum Verlag J.B. Metzler, wie ich ihn mir freundlicher und angenehmer nicht wünschen könnte. Melanie Frasch vom Verlag danke ich für einige nützliche Hinweise für den Umgang mit dem Layoutprogramm. Versüßt wurde mir der Abschluss der Arbeit durch den Naschgarten in Garz; André Schmitz und Tim Fantur danke ich für die herzliche Aufnahme in den Garzer Kreis. Meinen Eltern danke ich dafür, dass sie mir die Zuversicht gegeben haben, die es ermöglichte, auch einmal einen langen Weg zu gehen. Begleitet und getragen wurde das tägliche Schreiben in den letzten Jahren von meiner kleinen Familie. Anne danke ich dafür, dass ich trotz all der leidenschaftlichen Arbeit das Berliner (und Garzer) Leben mit der Familie immer wieder als Idyll erlebt habe. Nur dadurch konnte ich den ganzen Wahnwitz dieses Projekts überhaupt durchstehen.

Zum Gebrauch: Das Wörterbuch kann sowohl als wissenschaftshistorisches Handbuch als auch als begriffsgeschichtliches Nachschlagewerk verwendet werden. Im Sinne eines Handbuchs geben die 112 Artikel des Wörterbuchs einen Überblick über die historische Entwicklung und die aktuellen Diskussionen zu den jeweiligen Begriffen. Den 112 Grundbegriffen, die die Haupteinträge des Wörterbuchs darstellen, sind 1760 Nebeneinträge zugeordnet. Diese Nebeneinträge sind zu Beginn jedes Haupteintrags in einem Kasten zusammengefasst, wobei jeweils der Autor und das Jahr der Begriffsprägung angegeben sind. Die Liste der Nebeneinträge ist chronologisch geordnet und enthält einen Verweis auf die Seite des Wörterbuchs, auf der die Diskussion des Begriffs beginnt. Im Text sind die Nebeneinträge durch Kursiv- und Fettdruck hervorgehoben, bei längeren Abschnitten als Zwischenüberschriften. Um die Funktion des Wörterbuchs als Nachschlagewerk zu erleichtern, sind die Nebeneinträge in einem separaten Verzeichnis nach der Einleitung nochmals zusammengefasst (dem Wortverzeichnis auf den Seiten l-lxxiv).

Die Originalausgabe des Werkes bietet die Möglichkeit, digitale Versionen des Wortverzeichnisses sowie des Abbildungs- und des Tabellenverzeichnisses von der Homepage des Metzler-Verlags downzuloaden. Dort steht außerdem eine umfangreiche Bibliografie zur Geschichte und Theorie der Biologie zum Download bereit. Die Zugangsmöglichkeit dazu ist auf der ersten Seite dieses Bandes beschrieben. Die Nachweise zur Wortgeschichte in diesem Wörterbuch werden über eine Datenbank auf einer eigenen Website aktualisiert (www.biological-concepts.com).

Garz im Temnitztal, 30. Juli 2011

Inhaltsverzeichnis

Band 1

Einleitung xiii
Artikelverzeichnis il
Wortverzeichnis l
Abbildungsverzeichnis lxxv
Tabellenverzeichnis xciii

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

Band 2

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

Band 3

Parasitismus 1
Pflanze 11
Phylogenese 34
Physiologie 88
Pilz 106
Polymorphismus 111
Population 114
Räuber 136
Regeneration 142
Regulation 148
Rekombination 200
Rolle, ökologische 203
Schlaf 211
Schutz 221
Selbstbewegung 231
Selbstdarstellung 246
Selbsterhaltung 254
Selbstorganisation 271
Selektion 305
Sozialverhalten 378
Spiel 402
Stoffwechsel 410
Symbiose 426
Systematik 443
Taxonomie 469
Tier 494
Tod 510
Typus 537
Umwelt 566
Urzeugung 608
Vererbung 620
Verhalten 653
Virus 688
Vitalismus 692
Wachstum 711
Wahrnehmung 717
Wechselseitigkeit 738
Zelle 764
Zweckmäßigkeit 786

Einleitung

In den Naturwissenschaften, besonders der Biologie, scheint alles im Fluss zu sein. Mit dem rasanten Fortschritt des Wissens – wenn es einen Fortschritt gibt, dann offenbar hier – geht eine Flut von neuen Begriffen einher. Die im Forschungsprozess entdeckten und entstehenden neuen Objekte und Prozesse, Konstellationen und Dependenzen verlangen nach immer neuen Bezeichnungen und Erklärungen. Ein Ziel des vorliegenden ›Historischen Wörterbuchs der Biologie‹ ist es, die Geschichte der zentralen Beschreibungs- und Erklärungsbegriffe der Biologie genau zu dokumentieren und in ihrer theoretischen Rolle zu diskutieren. Weil in der allgemeinen Dynamik des Fortschritts die strukturierenden Begriffe, die es auch in der Biologie gibt und auf die sie als Wissenschaft angewiesen ist, unkenntlich zu werden drohen, besteht ein zweites Anliegen darin, die Grundbegriffe zu identifizieren und deutlich zu machen, inwiefern die Biologie als systematische Wissenschaft von der Thematisierung der Geschichte ihrer Begriffe profitieren kann: Gerade eine hochdynamische Wissenschaft kann sich mit Blick auf die Vergangenheit ihrer zeit- und theorieübergreifenden ordnenden Grundkonzepte vergewissern. Vor dem Hintergrund der Dynamik der Forschung zeigt sich dabei für die Biologie ein überraschend konstantes und altes Grundgerüst von Konzepten, das den begrifflichen und theoretischen Kern der Biologie ausmacht. Darüber hinaus können durch begriffsgeschichtliche Analysen Grundstrukturen der Dynamik einer Naturwissenschaft untersucht werden. So bedingt die umfassende Fortschrittsorientierung offenbar, dass die biologischen Wörter verheißungsvoll sind, solange sie jung sind – im 20. Jahrhundert z.B. die Ausdrücke ›Gen‹, ›Ökosystem‹, ›Information‹ oder ›Selbstorganisation‹. Dies sind wissenschaftliche Projekt- und Pluswörter, die über ihre unmittelbare Bedeutung hinaus ein vielversprechendes Forschungsprogramm enthalten, das zumindest einige Jahrzehnte trägt – um sich am Ende aber nicht selten in zentralen Aspekten als einseitig oder unscharf zu erweisen. Die Unschärfe der genauen Bedeutung ist dabei allerdings vielfach kein Hindernis, sondern manchmal gerade ein Vorteil für die schnelle Verbreitung der Wörter. Derartige Strukturen der langfristigen Dynamik einer Wissenschaft auf begrifflicher Ebene näher zu untersuchen, bildet ein weiteres Anliegen des Wörterbuchs.

Das Wörterbuch enthält also eine Wort- und Begriffsgeschichte der Biologie: Die Geschichte der biologischen Ideen, Konzepte und Theorien wird ausgehend von der Geschichte der Wörter dargestellt. Dadurch enthält das Wörterbuch zunächst eine philologische Perspektive auf die Biologie. Das Ergebnis ist neben einem Nachschlagewerk zur Wissenschaftsgeschichte und -theorie der Biologie damit auch ein Beitrag zur Entwicklung einer Philologie der Naturwissenschaften – einer angesichts der öffentlichen Bedeutung der Naturwissenschaften zunehmend wichtigen, aber noch kaum existenten Disziplin.

Historische Wörterbücher

Wenngleich die Philologie der Naturwissenschaften noch weitgehend Neuland ist, so haben Historische Wörterbücher doch – besonders im deutschen Sprachraum – Konjunktur. Neben den beiden in den frühen 1970er Jahren begonnenen und bereits kurz nach ihrem Abschluss klassischen begriffsgeschichtlichen Handbüchern, dem ›Historischen Wörterbuch der Philosophie‹ (1971-2007) und den ›Geschichtlichen Grundbegriffen. Historisches Lexikon zur politisch-sozialen Sprache in Deutschland‹ (1972-1992), entstanden in den letzten Jahren in verschiedenen Wissensfeldern weitere Werke dieser Art, wie etwa das ›Historische Wörterbuch der Rhetorik‹ (1992-2009), das Handbuch ›Ästhetische Grundbegriffe. Historisches Wörterbuch in sieben Bänden‹ (2000-2005) oder das ›Historische Wörterbuch der Pädagogik‹ (2004). Bei diesen Publikationen handelt es sich, im Gegensatz zum vorliegenden Wörterbuch, um umfangreiche Werke, die in Zusammenarbeit vieler Fachgelehrter erstellt wurden (eine Ausnahme in dieser Hinsicht bildet das 2007 erschienene ›Historische Wörterbuch der Elektrotechnik, Informationstechnik und Elektrophysik‹ von Alfred Warner).

Das Erscheinen Historischer Wörterbücher in verschiedenen Wissensfeldern macht den Bedarf nach einer solchen Darstellungsform deutlich. Ein Historisches Wörterbuch verfolgt drei wesentliche Ziele[1]: Es dient erstens der Information und als Auskunftsmittel für einen knappen Überblick über Herkunft und Entwicklung grundlegender Begriffe einer Disziplin. Es übersteigt zweitens eine bloße Auflistung der Wortnachweise, indem die Darstellung sich von dem jeweiligen Kontext der Wortverwendung löst und auf diese Weise langfristige Veränderungen nicht nur in den Wortbedeutungen, sondern auch in den Begriffskonstellationen und Theoriestrukturen aufdeckt. Es kann schließlich der semantischen Kontrolle des gegenwärtigen Sprachgebrauchs dienen, insofern es an die früheren Bedeutungen eines Wortes erinnert und

das durch die Wortverwendungsgeschichte erzeugte Assoziationsfeld ausleuchtet.

Wenn auch Historische Wörterbücher mit dem Ende der voluminösen Projekte im ersten Jahrzehnt des 21. Jahrhunderts auf eine große Vergangenheit zurückblicken können, so fällt die Prognose einer noch größeren Zukunft dieser Buchgattung doch nicht schwer. Denn erst mit dem Ende dieses Jahrzehnts ist eine so große Anzahl von Texten digital verfügbar, dass zuverlässige Aussagen über die Wortverwendungen und Bedeutungsverschiebungen möglich sind. Die enorm verbesserten Recherchemöglichkeiten gestatten es auch überhaupt erst einem einzelnen, sich an das Projekt eines Historischen Wörterbuchs einer ganzen Disziplin heranzuwagen. Mit der unermesslichen Datenmenge der seit kurzem digital verfügbaren Werke kann jeder Interessierte mit wenigen Mausklicks differenziertere Aussagen über den Gebrauch und das Fehlen von einzelnen Wörtern bei einem Autor oder in einem Zeitraum machen, als dies einer ganzen Expertengemeinde bis vor kurzem möglich war (und das gilt nicht nur für das Deutsche, sondern auch für das Englische, also die über das ›Oxford English Dictionary‹ wortgeschichtlich am besten dokumentierte Weltsprache: Sehr viele Einträge des vorliegenden Wörterbuchs enthalten ältere Nachweise aus dem Englischen als die bis jetzt im ›OED‹ erfassten).

Begriffsgeschichte als Methode

Dargestellt sind in Historischen Wörterbüchern der Ursprung und die Geschichte wissenschaftlicher Begriffe. Als Historiografie wissenschaftlicher Begriffe bildet die Begriffsgeschichte einen Teil der Wissenschaftsgeschichte. Sie betreibt die Wissenschaftsgeschichte unter einem bestimmten methodischen Vorzeichen und bewirkt damit, wie jedes methodisch geleitete Vorgehen, eine Verkürzung des Tatsächlichen. Sie stellt eine historische Entwicklung aus der Perspektive des Auftretens und Verschwindens, der Konstanz und Varianz von Wörtern und Begriffen dar. Über die Fixierung auf die Wörter wird die Komplexität der Entwicklung, ihres Verlaufs und ihrer Gründe, vereinfacht präsentiert. Eine erste Vereinfachung besteht in der Konzentration auf Texte, eine zweite in dem Dekomponieren dieser Texte auf der Grundlage des Exponierens einzelner ihrer Bestandteile, der Wörter, denen als »Grundbegriffe« oder »Schlüsselwörter« eine besondere Bedeutung zugeschrieben wird.

Die Begriffsgeschichte verfolgt also einen atomisierenden Ansatz, indem sie von Begriffen als isolierten Theorieelementen ausgeht und indem die Momente der Begriffsprägung sowie dem nach Möglichkeit zu datierenden einschneidenden Bedeutungswandel besonders hervorgehoben werden. Darin liegt eine Abstraktion und Verkürzung des Wissenschaftsprozesses. Für ein vollständiges Bild der Wissenschaftsentwicklung muss die Perspektive der Begriffsgeschichte durch andere Ansätze ergänzt werden, etwa durch eine Geschichte der Institutionen, Praxen der Forschung, Experimentaltechniken, und die Einbettung all dieser innerwissenschaftlichen Faktoren in eine weitere ökonomische und soziale Geschichte der Wissenschaften. Eine solche Kontextualisierung der Begriffsgeschichte kann in einem Wörterbuch aufgrund von dessen Fixierung auf die Wörter nur ansatzweise erfolgen. Darüber wird eine solche integrierte Sicht in einem begriffsgeschichtlichen Wörterbuch nicht hinauskommen, weil die verschiedenen anderen Dimensionen einer Wissenschaft jeweils eine andere Systematik notwendig machen. Die Begriffsgeschichte verläuft nicht immer parallel zur Dynamik der sozialen oder materiellen Seite der Forschung, etwa zur Dynamik wissenschaftlicher Institutionen oder Experimentalsysteme. Allenfalls in Grundzügen können die Forschungskontexte beschrieben werden, die die Bildung und Verwendung von Begriffen begleiten und begründen. So befriedigend die begriffsgeschichtliche Fokussierung und Komplexitätsreduktion auf der einen Seite also auch sein mag, weil mit der Verwendung und Nichtverwendung von Wörtern klare historische Strukturen und Zäsuren markiert werden können, so wissenschaftshistorisch fragwürdig ist sie doch zugleich, weil die Komplexität des Wissenschaftsprozesses lediglich auf eine Dimension, die Wörter und Begriffe, abgebildet wird. Begriffe als solche sind aber, wie Nicolai Hartmann 1949 feststellt, »überhaupt keine selbständigen Gebilde. Sie stehen nicht wie Kunstwerke auf eigenen Füßen. Sie wurzeln stets in einem weit größeren Anschauungszusammenhang, sind aber ihrerseits außerstande, diesen als ganzen zu vermitteln. Deswegen sind sie, wo sie herausgebrochen dastehen, entwurzelt und jeder Willkür des lebenden Geistes schrankenlos ausgesetzt […]. Der Begriff eben hat seine Bestimmtheit außer sich«.[2]

Eine Begriffsgeschichte hat also immer auch mit dem Problem der *methodischen Dekontextualisierung* zu tun. Ein Problem ist dies, weil Begriffe ihren Sinn ebenso allein durch den Kontext erhalten wie Organismen ihre Lebendigkeit allein durch die Einbettung in eine Umwelt bewahren können. Oder, um die Analogie anders zu formulieren: Begriffe können nicht nur als Lebewesen gesehen werden, wie Peirce von Symbolen meint (s.o.), sondern sie sind selbst

Teile, quasi Organe eines Organismus (oder eines Ökosystems), insofern sie Elemente eines Textes (und eines Handlungskontextes) bilden, in dem ihnen erst eine Bedeutung und eine Funktion zukommt. Diese Einbettung auf verschiedenen Ebenen erfordert die Gleichzeitigkeit von methodisch unterschiedlichen Ansätzen: Die begriffsgeschichtliche *Phylogenese der Wörter*, der es um die Deszendenz und Variation von sprachlichen Einheiten mit bestimmten (morphologischen und semantischen) Merkmalen geht, ist stets um eine *Ökologie der Wörter* zu ergänzen, in der die jeweilige bedeutungsgenerierende Einbettung in einen Kontext zum Gegenstand wird.

Eine zweite Problematik der Begriffshistoriografie liegt darin, dass Begriffsgeschichten nicht zuletzt auch *Geschichten* sind. Das Erzählen dieser Geschichten hat den Erfordernissen der Gattung und damit einer gewissen Dramaturgie zu folgen. Diese kann sich etwa in sukzessiven Phasen der Begriffsentwicklung – in dem Schema von Ursprung, Frühphase, Höhepunkt, Verfall und Nachleben – entfalten. Erwartet wird zumindest, dass es sich bei diesen Erzählungen um erklärungsdichte Geschichten handelt, die die Begriffskontinuitäten und -brüche nicht nur dokumentieren, sondern auch erklären: die Hintergründe der Wortwahl, die Motive und Zwecke in der Einführung neuer Wörter, die Gründe ihrer Konjunktur und ihrer Ablösung durch andere Wörter.

Solche Begriffsgeschichten tendieren zur *Idealisierung*. Sie schildern nicht die Abbrüche und Umwege, sondern verlaufen in Form von Abkürzungen und Glättungen und zielen auf die Darstellung von geordneten Diskursen, die so aber nicht stattgefunden haben. Das Hin und Her der Theorieentwürfe und Begriffskonstellationen wird auf diese Weise mehr oder weniger systematisch ausgeblendet. Weil diese aber Realität der wissenschaftlichen Praxis sind, enthält jede Begriffsgeschichte zumindest eine Reduktion der Komplexität, wenn nicht eine Verfälschung der Entwicklung.

Die Gefahr einer auf Wörter fixierten Geschichtsschreibung besteht weiterhin darin, Anachronismen aufzusitzen: Wörter können sowohl zu früh als auch zu spät im Forschungsprozess erscheinen. Den punktuellen Ereignissen der Wortprägungen gehen längere Phasen des praktischen und theoretischen Umgehens mit Gegenständen voraus, die noch nicht klar benannt sind. Nicht nur durch Wörter, sondern auch vor der Fixierung in Wörtern erfolgt in den meisten Fällen ein Erschließen von Phänomenbereichen durch praktisches und theoretisches Umgehen mit den Dingen und Wörtern. Diese vorterminologische Konzeptualisierung gehört nicht nur zu einer Sachgeschichte, sondern im weiteren Sinne auch zur Begriffsgeschichte, weil eine Begriffsgeschichte nur im Kontext einer Geschichte der Sachen sinnvoll ist. In gewisser Weise zu früh kommen z.B. solche Wörter, die ein Forschungsfeld aufmachen, es benennen, ohne aber eine Antwort auf Fragen zu geben oder ihr den Weg zu weisen. Heuristisch wertvoll können sie insofern sein, als sie im Sinne explorativer Begriffe einen Prozess initiieren, der sich selbst erst ein Gegenstandsfeld erschließt (z.B. das Wort ›Lebenskraft‹ (↑Vitalismus) oder der entwicklungsbiologische Ausdruck des morphogenetischen ↑Feldes). Umgekehrt können Wörter auch zu spät kommen, indem sie eine eigentlich schon erschlossene Sache erst im Nachhinein terminologisch fixieren (z.B. ↑›Entwicklungsbiologie‹; ↑›Ökosystem‹; ›Hypobiose‹, ↑Schlaf). Die Wortbildung ist also nicht notwendig immer auf der Höhe der Forschung. Es ist vielmehr sogar ein verbreitetes wissenschaftshistorisches Phänomen, dass die umfangreichen Wandlungsprozesse und Durchbrüche auf begrifflicher Ebene nicht am Anfang, sondern am Ende der Umstrukturierung eines differenzierten Wissenssystems erfolgen.[3] So gewinnt der Ausdruck, mit dem der größte Wandel des Wissenssystems der Biologie überhaupt verbunden ist, das Wort *Evolution* erst im Nachhinein seine für die Biologie zentrale Stellung – bei Charles Darwin, dem Initiator dieser größten biologischen »Revolution«, erscheint es in der ersten Auflage seines Hauptwerks noch überhaupt nicht.

Mit dem Hang zur idealisierenden Narration ist schließlich das Problem verbunden, dass in begriffsgeschichtlichen Darstellungen nicht selten eine Privilegierung bestimmter Autoren, bestimmter Literatur und bestimmter Literaturgattungen vorliegt. Das Ergebnis stellt dann eine »ideengeschichtliche Gipfelwanderung«[4] mit einer Aneinanderreihung von »Höhenkammzitaten«[5] dar, also der wörtlichen Wiedergabe bekannter Autoren einer Disziplin oder eines Wissensfeldes. Der Grund für diese Privilegierung liegt in den meisten Fällen sicher in der größeren Bekanntheit geistesgeschichtlicher Größen – darüberhinaus in jüngster Zeit aber auch darin, dass die Texte dieser Autoren am besten in digitalen Datenbanken erschlossen sind. Eine begriffsgeschichtliche Darstellung sieht sich so dem Vorwurf ausgesetzt, dass nicht die wissenschaftliche Alltagssprache, sondern nur punktuelle sprachliche Ereignisse erschlossen werden. Andererseits könnte argumentiert werden, dass sich an den Texten der großen Theoretiker die Übergänge und Wandlungsprozesse am eindrucksvollsten präsentieren lassen. Die fortschreitende digitale Erschließung der Fachliteratur wird hier bald sicher

einiges korrigieren und noch manche Überraschung bereithalten. Die vielen unbekannten Wortschöpfer und Wortwandler können also damit rechnen, dass die Digitalisierung großer Textkorpora sie in Zukunft in ihr Recht setzen wird. Dies könnte schon bald der Fall sein, denn ›Google Books‹ plant bis zum Ende des zweiten Jahrzehnts des 21. Jahrhundert alle geschätzten 130 Millionen verschiedenen Bücher der Menschheit eingescannt zu haben (im Juni 2010 waren es nach Angaben von ›Google Books‹ bereits 12 Millionen Titel, also knapp 10%).

Begriffsgeschichte in den Naturwissenschaften

Eine Begriffsgeschichte ist in der Regel ein interdisziplinäres Unterfangen, weil die Begriffe einer Wissenschaft in verschiedenen Kontexten auch außerhalb dieser Wissenschaft verwendet werden – wenn es nicht gerade fachwissenschaftliche Termini sind, was für Grundbegriffe aber ausgeschlossen ist. Begriffsgeschichte ist also von Terminologiegeschichte zu unterscheiden. Es lässt sich daher allgemein von der »interdisziplinären Konfiguration der Gegenstände der Begriffsgeschichte«[6] sprechen. Besonders im Verhältnis zwischen den Natur- und Geisteswissenschaften vermag die Begriffsgeschichte, als eine Vermittlerin zu wirken. Sie macht darauf aufmerksam, dass die Sprache ein konstitutives Medium auch der Naturwissenschaften ist. Die Sprache steht dabei neben anderen Aspekten der Wissenschaft, etwa den institutionellen Formen und sozialen Organisationen, den Praktiken und Techniken. Auch in diesen sind konstitutionelle Momente enthalten, die nicht immer versprachlicht vorliegen müssen, v.a. dann nicht, wenn sie in komplexen Folgen von Handgriffen bestehen, die einfacher nachgeahmt als beschrieben werden.

Die Begriffsgeschichte legt aber die Betonung darauf, dass Sprache nicht ein bloßes »Epiphänomen« der Wissenschaft bildet – als welches sie in den Darstellungen der Naturwissenschaftler manchmal erscheint: als ein Mittel, das der Erkenntnis mehr im Wege steht als sie zu befördern –, sondern als eine Instanz, die Wissenschaft erst ermöglicht, ohne die also »keine Erfahrung und keine Wissenschaft von der Welt« (Koselleck) zu haben ist.[7] In der Begriffsgeschichte erscheint die Sprache also nicht als eine bloße »Dienstleistung« für eine sprachexterne »Sache«. Die Betonung liegt vielmehr darauf, dass die Sachen, von denen die Wissenschaften handeln, also die Sachverhalte und Phänomene, erst durch die Sprache das werden, was sie sind; die Sprache bringt eben die Sachen allererst zum sprechen.[8] Wie in der Sprachphilosophie im Allgemeinen und der Wissenschaftsgeschichte im Besonderen vielfach betont, liegt keine einfache Abbildungsrelation zwischen gegebener Sache und nachfolgendem Begriff und Wort vor, vielmehr kann von der diskursiven Erzeugung der Sache durch den Begriff gesprochen werden. Die Wörter sind also weit mehr als Bezeichnungen oder Namen für eine Sache, die auch unabhängig von ihnen besteht. Die Sachen werden auch in den Naturwissenschaften zu großen Teilen nicht nur »entdeckt«, sondern auch »erfunden«.

Einen Bestandteil der Begriffsgeschichte bildet traditionell – und dies gilt gerade auch für das vorliegende Wörterbuch – die Suche nach den »Ursprüngen«, den ersten Verwendungen der untersuchten Formulierungen. Diese Suche kann als eine altmodische Fixierung auf die Ereignisse der Wortprägung und der frühen Verwendung der Wörter als problematisch empfunden werden, insofern der Ursprung eines Ausdrucks mit dem »Wesen« eines Begriffs in Zusammenhang gebracht wird. So wenig es dieses eine Wesen aber gibt, so wenig hat das Ereignis der Wortprägung eine hervorgehobene Stellung innerhalb der Geschichte eines Begriffs. Wissenschaftshistoriker stehen den Ereignissen der Begriffsprägung als Zäsuren daher eher skeptisch gegenüber, wie Ohad Parnes bemerkt: »an die Stelle kurzer und dramatischer Entdeckungsnarrative sind komplexe und vielschichtige Geschichten getreten, die überzeugender erscheinen«[9] (radikal formuliert David Hull 2010: »No one it seems ever was the first to discover anything«[10]). Sowohl hinsichtlich der Theorien als auch der Wörter und Begriffe lassen sich die Verhältnisse nicht in eine lineare Ordnung bringen; es gibt vielmehr nicht wenige Überschneidungen, Überlagerungen, Brüche und Wiederaufnahmen – oder in einem Bild gesprochen: Die Ideengeschichte folgt nicht dem Muster eines sich entfaltenden Baumes mit klaren Deszendenzlinien von Begriffen, sondern eher eines Flickenteppichs (Zunino 2004: »new ideas are not always shared by monophyletic groups of thinkers. Phylogeny of thought can be analyzed in terms of autapomorphies, as well as synapomorphies, convergences, and parallelisms«[11]).

Die Situation in der Begriffsgeschichte einer Naturwissenschaft unterscheidet sich in diesem Punkt aber vielleicht doch von der in den Geistes- und Sozialwissenschaften: In den Naturwissenschaften könnte die Exponierung des Ereignisses einer Wortprägung damit gerechtfertigt werden, dass ihre Begriffsbildung eher einem linear-fortschreitenden, akkumulativen oder falsifizierenden Modell folgt als in den Geistes- und Sozialwissenschaften, in denen die Begriffs- und Theoriebildung vielfach einer kreisen-

den Bewegung entspricht, insofern oft und gern auf die alten und ganz alten Theorien zurückgekommen wird. Aufgrund ihrer Einbettung in eine in stärkerem Maße linear verlaufende Theorieentwicklung stellt für viele naturwissenschaftliche Begriffe der Zeitpunkt ihrer Prägung ein signifikantes, wissenschaftsgeschichtlich relevantes Ereignis dar.

Die zunächst erstaunliche Tatsache, dass die Begriffsgeschichte bisher fast ausschließlich in Bezug auf geistes- und sozialwissenschaftliche Begriffe betrieben wird, hängt vermutlich mit dem geringen Interesse der Naturwissenschaften an ihrer eigenen Geschichte zusammen. Die Beschäftigung mit der Geschichte ihrer Wissenschaft gehört nach dem Selbstverständnis der meisten Naturwissenschaftler nicht zu den Erfolgsbedingungen ihres Handelns. Es gehört sogar im Gegenteil zu diesem Selbstverständnis, dass die Beschäftigung mit der Geschichte auf Abwege führt und von dem eigentlichen Gegenstand, der doch »die Natur« ist, wegführt. Es stellt sich daher die Frage nach dem Wert einer Begriffsgeschichte für die Naturwissenschaft selbst. Als Teil der Wissenschaft spielt in der Regel allein die jüngste Vergangenheit von begrifflichen Entwicklungen eine Rolle; lediglich der Bericht über den aktuellen Forschungsstand ist damit Teil der Naturwissenschaft im Forschungsprozess: »Wissenschaftsgeschichte verkümmert bei den Naturwissenschaftlern zur Gegenwartsgeschichte oder Zeitgeschichte«, wie es Dietrich von Engelhardt 1979 formuliert[12]. Die langfristigen Kontinuitäten und Verschiebungen gehören zum allgemeinen kulturellen Hintergrund der Naturwissenschaften – werden in diesen selbst aber in der Regel nicht thematisiert. Diese Tendenz ist gerade bei den experimentell ausgerichteten Zweigen sehr ausgeprägt (in der Biologie z.B. in der ↑Molekularbiologie und ↑Genetik). Der Verweis auf die Vergangenheit und Tradition gilt hier allgemein als ein schlechtes Argument und bestenfalls als überflüssig. In den stärker theoretisch orientierten Feldern spielen dagegen – ähnlich wie in den Geisteswissenschaften – über Jahrzehnte bestehende Traditionslinien und die damit einhergehende Pflege des historischen Erbes eine größere Rolle (z.B. in der Theorie der ↑Systematik oder der Theoretischen ↑Morphologie).

Der Zustand des weitgehend interesselosen Nebeneinanderbestehens von Naturwissenschaften und Wissenschaftsgeschichte ist das Ergebnis der wissenschaftlichen Entwicklung selbst und war nicht zu allen Zeiten selbstverständlich. Gerade in den Anfängen der Naturwissenschaften in der Frühen Neuzeit ging die Beschäftigung mit historischen Positionen – vor allem aus der Antike – Hand in Hand mit dem Interesse an der systematischen Entfaltung und Begründung des Wissens. Diese enge Verbindung von vergangenheitsinteressierter Wissenschaftsgeschichte und fortschrittsorientierter Naturwissenschaft gehört der Vergangenheit an. Ein Historisches Wörterbuch einer Naturwissenschaft bildet also ein Werk genau über denjenigen Aspekt einer Naturwissenschaft, der einen praktizierenden Naturwissenschaftler im Normalfall gerade nicht interessiert (oder allenfalls in fortgeschrittenem Lebensalter).

Geschichte und Theorie

Weiterhin aktuell und nicht abschließend geklärt ist die Verbindung von Wissenschaftsgeschichte und Wissenschaftstheorie, sei es im Allgemeinen im Hinblick auf den Wert des einen für das andere oder im Besonderen in Bezug auf eine bestimmte Wissenschaft.[13] Es könnte gerade eine Stärke der Begriffsgeschichte sein, diese Verbindung zu festigen. Denn über die Begriffsgeschichte kann Transparenz in den Aufbau und die Begründungsformen einer Wissenschaft zu einem bestimmten Zeitpunkt gebracht werden. Das für eine Wissenschaft zu einem Zeitpunkt spezifische Inventar an Konzepten und Argumentationsstrukturen kann mittels begriffsgeschichtlicher Untersuchungen geklärt und in seiner historischen Tiefenstruktur analysiert werden.

Als fruchtbar kann sich der begriffsgeschichtliche Ansatz dabei gerade deshalb erweisen, weil er mit der Untersuchung der Geschichte von Begriffen eine Verbindung von Heterogenem leistet: die Analyse der historischen Dimension solcher Entitäten, deren Bestimmtheit nach dem Selbstverständnis derjenigen, die sie verwenden (die Naturwissenschaftler), nicht in ihrer Geschichte, sondern ihrem synchronen Bezug zu anderen Elementen einer Theorie liegt. Auch wenn es schon in dem Wort begründet liegt, muss doch deutlich gemacht werden, dass Begriffsgeschichte die Geschichte von Begriffen ist, also von theoretischen Entitäten. Die Begriffsgeschichte weist auf die »zeitliche Binnenstruktur« (Koselleck) auch der Einheiten einer Theorie hin: Diese sind nicht nur in ihrer abstrakten Relation zu anderen theoretischen Einheiten zu verstehen, sondern enthalten auch eine Sammlung vorausliegender Erfahrungen und in die Zukunft gerichteter Erwartungshaltungen.[14] Ebenso wie jede Theorie aus vorhergehenden Theorien entstanden ist (Grmek 1970: »Omnis theoria a theoria«[15]), hat auch jeder Begriff seine Vorläufer (Eliasberg 1923: »omnis conceptus e conceptu«[16]). Für eine Theoriegeschichte entsteht daraus das Problem, dass die Begriffe nicht nur im Rahmen *einer* Theorie rekonstruiert werden können, sondern immer auch

eine historische Tiefe und eine Relation zu historischen Vorläufer- und Nachfolgetheorien aufweisen; für eine Begriffsgeschichte resultiert daraus umgekehrt die Schwierigkeit, dass die Veränderung eines Begriffs nicht isoliert von der Veränderung anderer Begriffe analysiert werden kann. Begriffstransformation erfolgt also stets im Kollektiv, im Rahmen der Transformation von Theorien. Jede Veränderung eines Begriffs führt aufgrund des netzartigen Zusammenhangs der Begriffe in Theorien zu begrifflichen Verschiebungen an anderen Punkten.

Die enge Verbindung von Geschichte und Theorie in Begriffen macht es also notwendig, dass begriffsgeschichtliche Darstellungen nicht nur wissenschaftshistorisch, sondern auch wissenschaftstheoretisch sein sollten. In dem vorliegenden Wörterbuch wird dieser Forderung insofern Rechnung getragen, als neben der Darstellung der Geschichte der Begriffe in vielen Fällen auch die gegenwärtige wissenschaftstheoretische Diskussion um die Konzepte vorgestellt wird. Unter dem Eintrag ›Selektion‹ findet sich z.B. nicht nur ein historischer Abriss der Begriffsgeschichte, sondern auch eine Zusammenfassung der aktuellen wissenschaftstheoretischen Auffassungen, die sich um eine Klärung des Konzepts entweder im Rahmen einer Theorie von Kräften oder ausgehend von einer statistischen Deutung der Selektionstheorie bemühen. Das Wörterbuch ist daher nicht nur als ein historisches, sondern auch als ein wissenschaftstheoretisches Nachschlagewerk zu verwenden. Die beiden Ziele stehen dabei in einer gewissen Spannung zueinander: Die pluralistische Darstellung der verschiedenen, einem historischen Wandel unterliegenden Bedeutungen der Wörter relativiert den Versuch eines systematischen Ansatzes. Es ist die Spannung zwischen einer Wissenschaftsgeschichte, die dynamische Prozesse analysiert, und einer Wissenschaftstheorie, die das Verhältnis der Begriffe und Theorien zu einem Zeitpunkt untersucht. Beide hängen aber, wie gesagt, zusammen: Jede systematische Ordnung bildet in historischer Perspektive eine Zwischenstation auf dem Weg von einer früheren hin zu einer späteren Ordnung; und umgekehrt lässt sich die historische Entwicklung nur auf einer zumindest implizit vorhandenen systematischen Grundlage darstellen. Es lässt sich also weder eine begriffliche Systematik ohne geschichtliche Perspektive, noch eine Begriffsgeschichte ohne systematische Bezüge schreiben (und in nicht wenigen Fällen hängen beide unmittelbar zusammen, weil die ältesten begrifflichen Differenzierungen auch die grundlegenden sind).

In diesem Wörterbuch liegt also eine Verschränkung von Fragen der Systematik und Geschichte der Biologie vor. Gerade für die Biologie scheint das Verfahren dieser Verschränkung nicht unangemessen zu sein: Weil der biologische Fortschritt sich vielfach kumulativ vollzieht, umfassende Revisionen also nicht in dem Maße wie in der Physik vorherrschen, liegen viele grundlegende Einsichten, die bis heute Bestand haben, in der fernen Vergangenheit der Biologiegeschichte (sie betreffen z.B. Fragen wie ›Was ist ein Organismus?‹, ›Welches sind die grundlegenden Mechanismen, mit denen sich ein lebendes System selbst erhält?‹, ›Wie entstand die Diversität der Formen?‹). Eine systematische Darstellung der Prinzipien der Biologie schließt also berechtigterweise historische Exkurse ein. Und umgekehrt könnte eine historische Darstellung im Stil eines Lehrbuchs geschrieben werden: Die grundlegenden Theoriestücke werden an derjenigen historischen Stelle diskutiert, an der sie in die Biologie eingeführt wurden (für ein Beispiel einer solchen historisch-systematischen Darstellung eines Begriffs ↑Organismus: Tab. 219).

Trotz dieser stets vorhandenen Verschränkungen von Geschichte und Theorie widerspricht ein Historisches Wörterbuch in gewisser Weise dem Geist der Naturwissenschaften. Denn diese bestehen ihrem Selbstverständnis nach in dem Unternehmen, ein Wissen hervorzubringen, das eine unabhängig von seinem Entstehungs- und Entwicklungszusammenhang bestehende *Geltung* aufweist. Traditionell verwurzelt ist in den Naturwissenschaften daher eine gewisse Verachtung für die »bloßen Wörter« und für eine auf Tradition statt auf experimentelle Erfahrung gestützte Begründung von Theorien (»nullius in verba« lautete, in Abwandlung eines Horaz-Zitats, das Motto der 1660 gegründeten ›Royal Society of London for the Improvement of Natural Knowledge‹ – vielfach wird es allerdings falsch übersetzt im Sinne von »there is nothing in words. It is facts we seek«[17]). Dieser Geist ist Teil der Erfolgsbedingungen der Naturwissenschaften; die Absicht des vorliegenden Wörterbuchs ist daher alles andere, als über eine Analyse der soziologischen oder historisch-zeitbedingten Hintergründe der biologischen Begriffsbildungen diese in ihrer Geltung zu relativieren. Die Intention geht vielmehr von der Überzeugung aus, dass eine Untersuchung der diachronen Tiefenstruktur der Begriffe, d.h. des langfristigen Bedeutungswandels, einen Beitrag zum Verständnis ihrer synchronen Relation zu anderen Begriffen und ihrer Einbettung in Theorien leisten kann. Methodisch hat dieser Ansatz zur Folge, dass er auf keinem einheitlichen Fundament steht, sondern sowohl linguistische wie historische und wissenschaftstheoretische Dimensionen in sich vereint.

Fortschrittsorientierte Geschichtsschreibung

Der Anspruch der systematischen Grundlage bedingt es, dass das Wörterbuch eine rückblickende Geschichte der Biologie ausgehend von der heutigen Gestalt dieser Wissenschaft liefert. Es werden Ursprünge und Entwicklungen allein solcher Theorien und Begriffe dargestellt, die sich bis in die Gegenwart als wissenschaftlich tragfähig und fruchtbar erwiesen haben und damit für das heutige wissenschaftliche Bild von den Lebewesen weiterhin Gültigkeit beanspruchen können. Vernachlässigt sind damit die aus heutiger Sicht häufig kuriosen und bizarren Hypothesen und Theorien über die grundlegenden Prozesse in den Lebewesen, an denen die Geschichte der Biologie so reich ist. Diese sind im Wörterbuch nur insoweit dargestellt, als sie zur Klärung der erfolgreichen und fruchtbaren Theorien beigetragen haben. Selbst solche Konzepte, die in der Vergangenheit für ein Verständnis der Lebensprozesse zentral waren, aber diese Stellung im Laufe der Zeit verloren haben, werden in diesem Wörterbuch nicht ausführlich behandelt. Dies gilt z.B. für die Begriffe ›Seele‹ und ›Pneuma‹ oder auch davon abgeleitete Konzepte wie das der Pflanzenseele. Und dies gilt auch für die gesamte aktuelle Debatte um den Kreationismus, die naturwissenschaftlich gesehen eine Totgeburt ist. Das Wörterbuch liefert also eine rückblickende Geschichtsschreibung vom Standpunkt des nachträglichen Betrachters aus (oder andersherum formuliert: eine fortschrittsorientierte »Whig interpretation of history«, wie Herbert Butterfield dies 1931 genannt hat[18]): Die Standpunkte und Theorien werden im Wesentlichen im Hinblick auf ihren Beitrag zum heutigen Verständnis der Sache beurteilt. Dieses Verfahren der Geschichtsschreibung aus der Perspektive der nach gegenwärtiger Auffassung überlegenen Theorie (also gleichsam aus der Gewinnerperspektive) dient dabei allein als Kriterium der Auswahl und Ordnung der Fülle des Materials; es soll nicht eine teleologische Geschichtsdeutung implizieren. Aber natürlich stellt bereits jede durch die spätere Begriffsbildung geleitete Auswahl ein nicht primär an der Rekonstruktion der historischen Positionen (und Kontexte) interessiertes Verfahren dar, sondern enthält eine Zielprojektion auf das Material. Diese Zielprojektion ist mit dem Verfahren der Begriffsgeschichte als solchem verbunden und lässt sich daher in ihrem Rahmen nicht umgehen. Begriffsgeschichte ist die Rekonstruktion von langfristigen Begriffstraditionen und Begriffstransformationen. Sie enthält in der Regel Erfolgsgeschichten. Sie geht von einem Begriff aus und untersucht dessen Konstanz und Variation über lange Zeiträume. Referenz- und Fluchtpunkt der Analysen bleibt aber der jeweils exponierte Begriff. Insofern die historischen Längsschnitte in der Begriffsgeschichte im Mittelpunkt der Darstellung stehen, wird die Einbettung der Begriffe in ihren jeweiligen historischen Kontext eher unterbelichtet.

Die Retrospektive, die den Gegenstand der Begriffsgeschichte – die einheitliche Erzählung von der Entwicklung einer Begriffsverwendung – erst erzeugt, liefert ein Wissen zweiter Ordnung, das von dem wissenschaftlichen Wissen der jeweils aktuellen Begrifflichkeit einer Wissenschaft unterschieden ist. Als dieses retrospektive Wissen in historischer Dimension ist die Begriffsgeschichte immer *Gedächtnisgeschichte*. Sie untersucht nicht allein, wie eine Begriffsverwendung in der Vergangenheit war, sondern auch, wie sie erinnert wird und gewirkt hat. In gedächtnisgeschichtlicher Perspektive ist also zu unterscheiden zwischen dem, wie ein Begriff oder eine Theorie gemeint war (der Autor-Intention) und dem, wie sie gewirkt haben (dem Sinn der Wörter in der Rezeption). Ein gutes Beispiel für die Notwendigkeit dieser Unterscheidung ist die Rezeption von Gregor Mendels so genannter Theorie der ↑Vererbung. Genauere Analysen zeigen, dass Mendels Untersuchungen tiefer in seiner Zeit verankert waren als traditionell dargestellt. Die Untersuchungen waren intendiert im Anschluss an Theorien der Hybridisierung von Pflanzen und insbesondere Linnés Variationsexperimente – 40 Jahre später werden sie aber als revolutionäre »Vererbungstheorie« rezipiert. Die mnemohistorische Rekonstruktion enthält hier also eine auf die spätere Entwicklung gerichtete Umdeutung der ursprünglichen Absichten.

In der historischen Entwicklung hat die Aufnahme des anvisierten Begriffs immer zwei Seiten: die Tradition und die neue Theorie. Die Begriffsgeschichte beschreibt damit nicht nur einseitige Prozesse der *Rezeption*, sondern auch der *Konstruktion* der Vergangenheit. Denn mit dem Anschluss an bestehende Begriffe zeigt sich ein gewisses Interesse an der Tradition, das diese im Hinblick auf die neue Theorie ausrichtet. Das Verfahren der Zielprojektion in die Wörter vergangener Theorien liegt also bereits in der wissenschaftlichen Verwendung von Begriffen selbst. Die Wissenschaftsgeschichte kann diese Zielprojektion als die zwei Seiten einer Transformation im Sinne eines Rezeptionsangebots und eines Rezeptionsbedürfnisses rekonstruieren. Nicht immer liegt aber eine enge Entsprechung zwischen diesen zwei Seiten vor; die Wissenschaftsgeschichte kennt viele Beispiele des »Erfindens von Traditionen« (Hobsbawm 1983).[19] Dies betrifft auch die Übernahme von Wörtern aus renommierten älteren Kontexten und ihre Verwendung in neuer Bedeutung.

Als ein Beispiel dafür kann der für die frühe Biologie bis zum 18. Jahrhundert grundlegende Ausdruck *organischer Körper* im Verhältnis zum Gebrauch bei Aristoteles gelten. Die Formulierung wird zwar vereinzelt bereits von Aristoteles verwendet, und diese Verwendung wird bereits in der Antike verstanden als »Körper, der mit Organen ausgestattet ist«. Mit Abraham Bos kann aber dafür argumentiert werden, dass »instrumenteller Körper« die bessere Übersetzung für den Ausdruck bei Aristoteles ist, weil ›organisch‹ in allen anderen Kontexten, in denen Aristoteles das Wort verwendet, in diesem Sinn erscheint.[20] Bezweifelt werden kann im Anschluss daran insgesamt, ob Aristoteles über einen Organismusbegriff im eigentlichen Sinne verfügt, also über das Konzept von einem Lebewesen als einem System, dessen komplexe Leistungen sich aus dem wechselseitigen kausalen Bezug seiner Teile ergeben. Naheliegender ist es, Aristoteles so zu interpretieren, dass er sich den Körper eines Lebewesens nicht als *organisiertes System*, sondern als *Instrument* der Seele vorstellt. In der seit der Spätantike und bis in die Gegenwart üblichen Übersetzung dieses für die Biologie grundlegenden Begriffs kann also eine *Rückprojektion* der späteren Theorie auf die aristotelische Auffassung gesehen werden, oder anders gesagt, der Bezug zu Aristoteles konstruiert für diesen Fall eine Tradition, die nicht besteht (↑Organismus).

Die interessegeleitete Konstruktion der Vergangenheit als Vorgeschichte des jeweils eigenen Verständnisses findet aber andererseits in vielen Fällen gerade in dem Gedächtnis der Begriffe ihre Grenze. Begriffe weisen eine historische Trägheit und einen semantischen Eigensinn auf, aufgrund derer sie sich gegen eine vollständige Integration in spätere Theorien sperren und die alten theoretischen Konstellationen lebendig halten – oder, wie es Ian Hacking formuliert: »Begriffe haben Erinnerungen an Ereignisse, die wir vergessen haben«[21]. Begriffe sind also auch gerade deshalb für die Wissenschaftsgeschichte von Interesse, weil sich in ihnen die Komplexität einer historischen Entwicklung in höchster Weise komprimiert findet. Wegen ihrer langen historischen Kontinuität liegt in ihnen das Potenzial, als ein Fenster in die entfernte Vergangenheit von Problemen und deren Verständnis zu fungieren.

Wie jede Geschichte wissenschaftlicher Begriffe arbeiten auch die hier vorliegenden Begriffsgeschichten vielfach mit dem Verfahren der Projektion von Zielen und der Fiktion einer Linearität der Entwicklung (oder sogar eines Determinismus), das von der politisch-kulturellen Geschichtsschreibung zu Recht seit langem überwunden ist. Dass dieses Verfahren dagegen in der Wissenschaftsgeschichtsschreibung noch sinnvoll sein kann, liegt an der ausgeprägten Fortschrittsorientierung des Gegenstandes dieser Geschichtsschreibung, der Wissenschaft im Allgemeinen und der Naturwissenschaft im Besonderen. Diese Orientierung hat zweifellos ihre Berechtigung: Unser Verständnis der Lebensphänomene ist im Laufe der Zeit in der Tat immer besser und präziser, detaillierter und systematischer geworden. Neben der zunehmenden technischen Beherrschung des Materials manifestiert sich dieser Fortschritt am eindrucksvollsten in der Entwicklung einer differenzierten Terminologie.

Besonderheiten biologischer Begriffe

Begriffe sind in der Biologie das Medium und die Ebene der Abstraktion, auf der die empirisch gehaltvollen allgemeinen Aussagen formuliert werden. Als allgemein und gesetzesartig anerkannte Sachverhalte werden weniger durch quantitative Gesetze als dadurch, dass sie auf einen Begriff gebracht werden, in die Wissenschaft integriert. Darin unterscheidet sich die Biologie in gewisser Weise von der Physik, da es in der Physik meist quantitativ formulierte Gesetze sind, über die die zentralen empirischen Aussagen formuliert werden. Auch in der Biologie existieren einige (wenn auch wenige) quantitative Gesetze, die von manchen Autoren als biologische Grundgesetze verstanden werden (z.B. das Hardy-Weinberg-Gesetz, ↑›Population‹, oder das Prinzip der Natürlichen ↑Selektion in Form der Price-Gleichung). Diese Gesetze repräsentieren aber nicht die eigentlich empirisch gehaltvollen Aussagen der Biologie, sondern können vielmehr als *a priori* gültige mathematische Wahrheiten verstanden werden.[22] Dies steht im Gegensatz zur Physik, deren grundlegenden Gesetze (z.B. das Gravitationsgesetz) durchaus empirischen Gehalt haben. Ein Grund für diese Eigenart der biologischen Gesetze könnte darin liegen, dass es in der Biologie stärker als in der Physik auf die Einzelfälle ankommt und das Generelle als Apriorität konstruiert wird. Dies heißt aber natürlich nicht, dass nicht auch in der Biologie viele Gesetze mit empirischem Gehalt formuliert werden; diese empirischen Gesetze bewegen sich nur nicht auf der höchsten theoretischen Ebene wie die Prinzipien der Populationsgenetik und Evolution. Die Tatsache der Formulierung der obersten Prinzipien auf einer quantitativen Ebene als mathematische Aprioritäten deutet darauf hin, dass sie eher einen die Forschung organisierenden Charakter haben, als dass in ihnen empirische Hypothesen enthalten wären. Statt der quantitativen Gesetze wie in der Physik sind es also in der Biologie vielmehr die *Be-*

griffe, die im Zentrum der Theorien stehen und den empirischen Gehalt ausmachen. Weil in der Biologie theoretische Innovationen und Konsolidierungen in ausgeprägter Weise durch Begriffsbildungen geleitet werden, besteht auch der Beitrag einflussreicher Wissenschaftler für den Fortschritt der Biologie in einem wesentlichen Maß in der Einführung neuer Konzepte (und, fast ebenso wichtig, der Eliminierung bestehender).[23] Im Unterschied zur Physik könnte die Biologie also als eine *begriffszentrierte Naturwissenschaft* bezeichnet werden.

Eine zweite Besonderheit biologischer Begriffe besteht darin, dass es in der Geschichte von weiten Bereichen der Biologie *keine Revolutionen* gibt[24], zumindest nicht in dem Sinne, in dem sie in der Physikgeschichte vorliegen: als theoretische Neuansätze mit einem Inventar an neuen Konzepten, das in einem unvermittelten, inkommensurablen Verhältnis zu den alten Ansätzen steht. In der Biologie gab es keine Revision des Konzepts des Individuums oder des Organismus, die auch nur annähernd vergleichbar wäre mit der Veränderung des Massebegriffs in der Physik. Die gesamte Dynamik der Biologiegeschichte – eine in den letzten 200 Jahren zweifellos rasante Dynamik, die vielfach begriffliche und theoretische Innovationen einschließt – bewegt sich in einem definierten Rahmen von nur wenig variierten Grundkonzepten. Diese Grundkonzepte weisen eine langfristige, in nicht wenigen Fällen bis in die Antike zurückreichende Kontinuität auf (vgl. Tab. 1; Abb. 1). Die grundlegenden Bestimmungen der elementaren Lebensfunktionen wie ›Ernährung‹, ›Wachstum‹, ›Fortpflanzung‹, ›Wahrnehmung‹ und ›Denken‹ beruhen ebenso auf antiken Begriffen und Denkmodellen wie die Grundbegriffe zur Definition des Gegenstandsfeldes ›Leben‹ und ›organischer Körper‹ oder die Grundkategorien der Systematik ›Art‹ und ›Gattung‹. Die langfristige Kontinuität dieser Begriffe erwächst zu großen Teilen daraus, dass sie an konkrete, weitgehend konstant identifizierte Phänomene gebunden sind: Das, was ›Ernährung‹ oder ›Fortpflanzung‹ genannt wird, steht weitgehend vor jeder biologischen Theorie und bildet doch eine leitende Kategorie für diese Theorien. Die Beschreibung der Phänomene geht also als Voraussetzung in die erklärenden Theorien ein, wird aber selbst durch die sich wandelnden Theorien nur wenig verändert. Die Phänomene sind somit im Vorgriff auf die Klärung ihrer kausalen »Mechanismen« schon konstant beschrieben; sie bilden sogar den übergeordneten »Zweck« oder die »Funktion« für alle noch nicht bekannten Prozesse. Daraus folgt, dass gewisse begriffliche Grundlagen der Biologie unangetastet von jeder Entwicklung der Biologie fortbestehen: Kein Fortschritt der empirischen Biologie wird fortschaffen können, dass die Phänomene der Ernährung, des Wachstums, der Wahrnehmung und der Fortpflanzung das definieren, was ein Lebewesen ist.

Als ein Grund für die begrifflichen Kontinuitäten kann damit auch der für die Biologie methodisch zentrale teleologische oder *funktionalistische Ansatz* angesehen werden. Nach diesem werden in einem ersten Schritt die typischen organischen Vermögen als konstante Phänomene identifiziert, welche durch ihre Ausrichtung auf ein bestimmtes Ziel definiert sind – wie Ernährung oder Fortpflanzung –; erst anschließend, in einem zweiten Schritt, in dem eigentlich die empirische Forschung besteht, werden die kausalen Vorgänge (die »Mechanismen«) ermittelt, die diese Funktionen realisieren. Es ist kennzeichnend für die Begriffsbildung der Biologie, dass die Teile und Teilprozesse von Organismen vielfach nicht durch intrinsische Eigenschaften, sondern unter Bezug auf ihre Wirkung auf andere Teile oder das Ganze des organischen Systems bestimmt und benannt werden. Teleologische Elemente sind damit bereits in der Beschreibungssprache, in der Organismen biologisch in ihre Komponenten zerlegt werden, verankert. Am auffälligsten ist diese Art der Identifikation von Komponenten eines Systems über ihre Wirkung in der Konzipierung des Verhaltens von Organismen. Funktionale Begriffe liefern die basale Klassifikation von Verhaltensweisen: Was ein Fluchtverhalten ist oder was ein Nahrungsaufnahmeverhalten, wird allein aufgrund von funktionalen Bezügen als eine einheitliche Klasse bestimmt. Ähnlich sieht es bei morphologisch-physiologischen Begriffen aus. Auch diese sind häufig ausgehend von funktionalen Bezügen definiert, d.h. durch ihre Leistung, nicht durch ihre strukturellen Eigenheiten oder die Art ihrer Entstehung. Dies gilt z.B. für Organe wie Mund, Magen, Herz oder Auge. Diese Organe können sehr unterschiedlich geformt sein und in unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen auftreten; als Organe eines bestimmten Typs sind sie durch ihre Funktion, d.h. durch ihre Wirkung auf andere Organe und ihre Rolle in der Arbeitsweise des Gesamtsystems bestimmt.

Eine vierte Besonderheit biologischer Konzeptualisierungen ist schließlich die – für eine Naturwissenschaft bemerkenswert – stets vorhandene *historische Dimension*: Jede Struktur und jeder Prozess wird als Ergebnis eines vergangenen Evolutions- und Selektionsvorgangs zu deuten versucht. Allein aus dieser Perspektive ergeben die Dinge – nach dem bekannten Diktum Theodosius Dobzhanskys – in der Biologie einen »Sinn«.[25] Viele Grundbegriffe der Biologie ent-

Analogie (gr.)
Anatomie (gr.)
Art (gr.)
Bedürfnis (gr.)
Befruchtung (gr.)
Brutpflege (gr.)
Entwicklung (gr.)
Ernährung (gr.)
Form (gr.)
Fortpflanzung (gr.)
Funktion (gr.)
Ganzheit (gr.)
Gefühl (gr.)
Geschlecht (gr.)
Instinkt (gr.)
Intelligenz (gr.)
Konkurrenz (gr.)
Krankheit (gr.)
Leben (gr.)
Lernen (gr.)
Mensch (gr.)
Organ (gr.)
Pflanze (gr.)
Pilz (gr.)
Räuber (gr.)
Schlaf (gr.)
Schutz (gr.)
Selbstbewegung (gr.)
Selbsterhaltung (gr.)
Spiel (gr.)
Tier (gr.)
Tod (gr.)
Verhalten (gr.)
Wachstum (gr.)
Wahrnehmung (gr.)
Zweckmäßigkeit (gr.)
Arterhaltung (la. vor 500)
Diversität (la. vor 500)
Gleichgewicht (la. vor 500)
Individuum (la. vor 500)
Vererbung (la. vor 500)
Organisation (la. 1254-56)
Urzeugung (la. 1264)
Regeneration (la. ca. 1267)
Empfindung (la. um 1310)
Balz (dt. 1340)
Gewebe (la. 1537)
Physiologie (la. 1542)
Kreislauf (la. 1571)
Kommunikation (fr. 1580)
Metamorphose (la. 1590)
Fossil (la. 17. Jh.)
Künstliches Leben (en. 1613)
Bewusstsein (la. 1641)
Regulation (en. 1665)
Wechselseitigkeit (la. 1680)
Organismus (la. 1684)
Fortschritt (en. 1747)
Lebensgeschichte (dt. 1750)
Systematik (la. 1751)
ökologische Rolle (fr. 1765)
Biologie (la. 1766)
Typus (fr. 1765)
Vitalismus (fr. 1780)
Anpassung (dt. 1781)
Morphologie (dt. ca. 1796)
Umwelt (fr. 1800)
Population (en. 1801)
Stoffwechsel (dt. 1802)
Selbstorganisation (dt. 1804)
Kultur der Tiere (dt. 1806)
Taxonomie (fr. 1813)
Evolution (fr. 1816)
Parasitismus (dt. 1818)
Zelle (fr. 1827)
Bakterium (dt. 1829)
Selektion (en. 1831)
Homologie (en. 1836)
Hierarchie (fr. 1838)
Kulturwissenschaft (dt. 1838)
Polymorphismus (fr. 1841)
Generationswechsel (dt. 1842)
Ethologie (fr. 1854)
Einzeller (dt. 1858)
Mimikry (en. 1862)
Ökologie (dt. 1866)
Phylogenese (dt. 1866)
Mutation (dt. 1869)
Evolutionsbiologie (en. 1874)
Biosphäre (dt. 1875)
Biozönose (dt. 1877)
Symbiose (dt. 1878)
Lamarckismus (en. 1884)
Modifikation (dt. 1884)
Entwicklungsbiologie (en. 1890)
Biogeografie (dt. 1883)
Lebensform (dän. 1895)
Selbstdarstellung (dt. 1896)
Sozialverhalten (en. 1900)
Virus (en. 1900)
Rekombination (en. 1903)
Genetik (en. 1906)
Biotop (dt. 1908)
Gen (dt. 1909)
Genotyp/Phänotyp (dt. 1909)
Nische (en. 1910)
Feld (dt. 1912)
Bioethik (dt. 1927)
Ökosystem (en. 1935)
Molekularbiologie (en. 1938)
Information (en. 1953)
Koexistenz (en. 1953)

Tab. 1. Übersicht über die 112 Grundbegriffe, die die Haupteinträge des Wörterbuchs bilden, chronologisch geordnet nach dem Zeitpunkt ihrer Prägung in biologischer Bedeutung und der Sprache, in der diese erfolgte. In dieser Übersicht wird auch für diejenigen Begriffe, die vor dem 19. Jahrhundert erscheinen, als Ursprung der Prägung derjenige Zeitpunkt angegeben, zu dem sie erstmals im Rahmen einer biologischen Vorstellung formuliert sind (z.B. ›Art‹, ›Fortpflanzung‹ und ›Wahrnehmung‹ bereits im Griechischen). Im Unterschied zu den Listen am Anfang jedes Eintrags im Wörterbuch wird hier also auch für die älteren Begriffe der Ursprung nicht allein in der deutschen Sprache verfolgt. Einige der Angaben sind als bloße Richtwerte zu verstehen, weil die betreffenden Wörter zuerst außerhalb biologischen Denkens geprägt wurden und danach allmählich in die Biologie eingewandert sind (z.B. ›Population‹, ›Typus‹) oder auch innerhalb der Biologie einen erheblichen Bedeutungswandel erfahren haben (z.B. ›Mutation‹, ›Organismus‹).

halten folglich in einem erheblichen Maß Konnotationen, die auf einen historisch-evolutionstheoretischen Kontext verweisen. Dies gilt z.B. für ↑›Anpassung‹, ↑›Funktion‹ oder ↑›Homologie‹.

Die Etablierung der grundlegend neuen Sicht, die sich mit der Formulierung der Evolutionstheorie seit Mitte des 19. Jahrhunderts entwickelt, ist immer wieder als »Revolution« in der Biologiegeschichte verstanden worden. Ungeachtet ihrer unbestreitbar zentralen Rolle für die Biologie ist sie dies tatsächlich aber nur in einem begrenzten Sinn und stört damit nicht das Bild einer langfristigen begrifflichen und theoretischen Kontinuität in der Biologiegeschichte. Denn viele biologische Grundbegriffe behalten über die so genannte theoretische »Revolution« hinweg weitgehend ihre Bedeutung. Viele Physiologen des

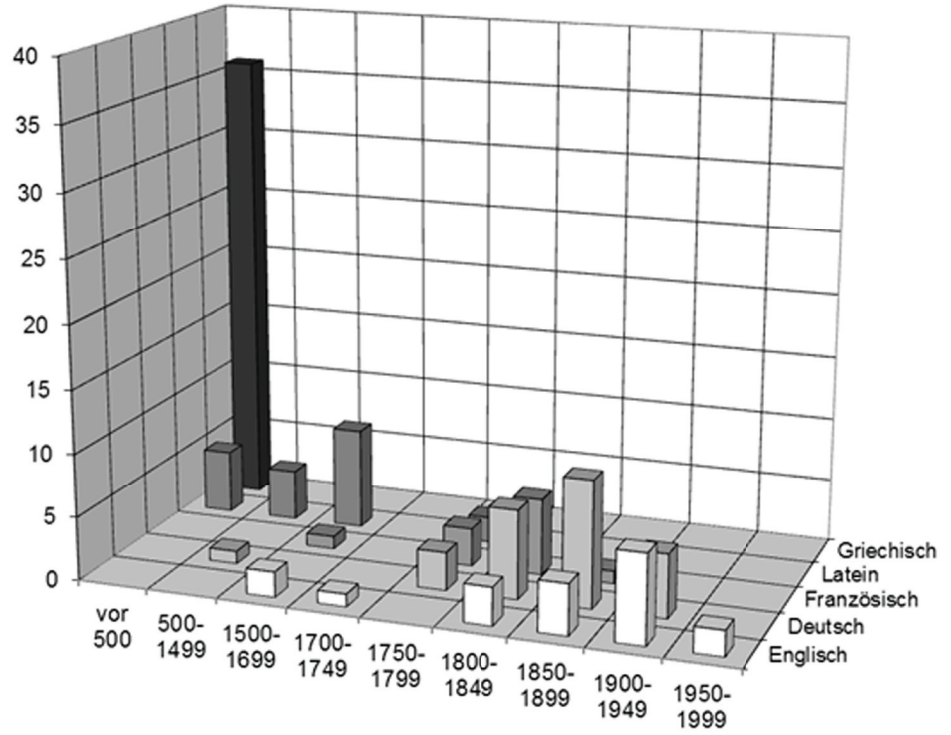


Abb. 1. Grafische Darstellung der Häufigkeitsverteilung der Grundbegriffe des Wörterbuchs über die Sprache, in der sie geprägt wurden, und den Zeitraum ihrer Prägung (Daten aus Tab. 1).

19. und 20. Jahrhunderts konnten der Evolutionstheorie fast gleichgültig gegenüber stehen: Sie hat an dem begrifflichen Inventar und den grundlegenden Theorien ihres Ansatzes kaum etwas geändert. Was mit der Theorie gelungen ist, ist die Integration des morphologischen, physiologischen, taxonomischen und biogeografischen Wissens in eine durchgehend naturalistische Theorie – das ist für die Biologiegeschichte, die so reich an immateriellen, metaphysischen Prinzipien ist, nicht wenig, andererseits für eine Naturwissenschaft aber auch methodisch geboten und damit selbstverständlich. Man könnte also sagen, dass die Biologie mit der Evolutionstheorie endgültig eine Naturwissenschaft geworden ist, ihr traditioneller theoretischer Rahmen – und auch ihr funktionalistischer Ansatz – aber nicht verändert wurde, sondern im Gegenteil eine Bestätigung und Begründung erfahren hat. Auf begrifflicher Ebene findet diese Begründung ihren Ausdruck in zahlreichen Innovationen, d.h. der Einführung neuer Begriffe, die seit 150 Jahren zum zentralen Bestand biologischer Theorien gehören, wie z.B. ›Anpassung‹, ›Selektion‹ oder ›Population‹ (vgl. Abb. 2).

Die über viele Jahrhunderte vorliegende Kontinuität in der Bedeutung nicht weniger biologischer Begriffe bedingt es auch, dass ältere und sogar antike Autoren in der Biologie präsenter als in der Physik geblieben sind. Wenn in diesem Wörterbuch vielfach ein weiter Bogen gespannt wird, der in der Antike beginnt und in der Gegenwart endet, dann dokumentiert auch dies die ausgeprägte Kontinuität der Konzeptualisierungen über allen Theoriewandel hinweg. Das Ganze mag dann den Anschein einer *biologia perennis* (Steiner 1936)[26] erwecken, in der die gleich bleibenden Begriffe und Vorstellungen betont und die Brüche verdeckt werden.

Sprachlich findet sich eine Reverenz gegenüber der Antike in den vielen, auch spät geprägten Wörtern mit lateinischer oder griechischer Wurzel (vgl. z.B. ›Gen‹, ›Geno-‹ und ›Phänotyp‹, ›Ökosystem‹, ›Onto-‹ und ›Phylogenese‹). Die im 20. Jahrhundert für die Biologie geprägten Wörter entstammen daneben oft der englischen Umgangssprache (z.B. ›Drift‹, ›Nische‹, ›Diversität‹). Diese Tatsache dokumentiert die Dominanz des Englischen in der Biologie des 20. Jahrhunderts. Es gibt außerhalb des englisch-

sprachigen Raums keine Forscher vom Rang eines Thomas Hunt Morgan, Ronald A. Fisher, Theodosius Dobzhansky, Robert H. MacArthur, William D. Hamilton, David M. Raup oder Lewis Wolpert, die jeweils ganze Forschungsprogramme begründeten und damit die internationale Forschung über Jahrzehnte prägten. Aus dem deutschsprachigen Raum war wohl nur einem Biologen eine wirklich durchschlagende und anhaltende internationale Wirkung im 20. Jahrhundert möglich – den aber außerhalb der Biologie niemand kennt –: Willi Hennig. Es ist bezeichnend, dass seine Forschungen die Systematik betrafen und damit – ebenso wie die des in der weiteren Öffentlichkeit international wohl einzig bekannten deutschsprachigen Biologen des 20. Jahrhunderts: Konrad Lorenz – einem eher qualitativen und deskriptiven Ansatz galten, nicht aber in ein experimentelles Forschungsprogramm oder ein mathematisch fundiertes Theoriegebäude eingebettet waren.

Begriffsgeschichte der Biologie

Trotz der herausragenden Bedeutung von Begriffen gerade in der Biologie ist die Ausgangslage für das Verfassen eines begriffsgeschichtlichen Handbuchs denkbar schlecht: Der z.T. gute Bearbeitungsstand der Wortgeschichte von Begriffen geisteswissenschaftlicher Disziplinen hat keine Entsprechung im Bereich der Naturwissenschaften. Für keine Naturwissenschaft liegt eine zusammenfassende Darstellung der historischen Entwicklung ihrer Grundbegriffe vor. Und selbst Einzelstudien über zentrale Konzepte – für die Biologie etwa über den Begriff des Organismus – gibt es kaum. Eine Vergewisserung über diese Begriffe aus historischer und systematischer Perspektive erscheint aber geboten – besonders in einer Situation, in der die naturwissenschaftlichen Begriffe zunehmend in andere Felder Eingang finden, z.B. in den Diskurs um das menschliche Selbstverständnis.

Aber nicht nur die Debatten um das wissenschaftliche Bild des Menschen verlangen eine historisch orientierte Aufklärung der Begriffe. Auch innerwissenschaftliche Gründe sprechen für die Notwendigkeit einer historischen und systematischen Reflexion über die grundlegenden Konzepte. Dies gilt wiederum gerade für die Biologie, weil das Wissen in dieser Wissenschaft einen Umfang und eine Differenzierung erreicht hat, die die Grundbegriffe in der terminologischen Flut zu ertränken drohen. Es besteht die Gefahr, dass die basalen Konzepte nicht mehr als ordnende, die Strukturierung, Organisation und Abgrenzung des Wissens garantierende Instrumente wahrgenommen werden. Zum Beispiel wird der methodisch fundamentale Unterschied der Biologie zur Physik mit dem Fortschritt der Molekularbiologie immer weniger klar wahrgenommen, auch wenn dieser Fortschritt gerade als Stabilisierung des methodischen Unterschieds interpretiert werden kann (↑Biologie).

Das Problem der Unkenntlichkeit der grundlegenden Begriffe ist kein neues Phänomen. Es ist auch dadurch bedingt, dass verschiedene theoretische Ansätze der Biologie andere Begriffe als grundlegend ansehen. So könnten von darwinistischer Seite die Konzepte ›Evolution‹, ›Konkurrenz‹ oder ›Anpassung‹ und von morphologisch-physiologischer Seite das Konzept der ›Hierarchie‹ als Grundbegriff der Biologie erscheinen. Der theoretische Ansatz, der in diesem Wörterbuch an einigen Stellen zum Vorschein kommt, der aber an anderer Stelle genauer begründet wird[27], geht von dem Begriff des ›Organismus‹ als dem für die Biologie basalen Konzept aus. Bei aller Berechtigung von Konkurrenztheorien und Hierarchiedenken in der Biologie, ist es doch die *Wechselseitigkeit* der Prozesse in einem organisierten System, die gegenseitige kausale und ontologische Abhängigkeit sowie die relationale Bestimmtheit der einzelnen Glieder, die einen Gegenstand zu einem biologischen macht.

In der Auswahl der Haupteinträge kommt dieser theoretische Hintergrund durch die Behandlung einer Reihe von Begriffen zum Ausdruck, die eher wissenschaftstheoretischer oder naturphilosophischer als biologischer Natur sind (›Ganzheit‹, ›Kreislauf‹, ›Wechselseitigkeit‹, ›Zweckmäßigkeit‹). In ihrem vorterminologischen, aber grundlegenden Charakter könnten diese Ausdrücke auch so verstanden werden, dass sie die metaphorologisch basale Ebene biologischer Begriffsbildung markieren. In der *Geordneten Übersicht über die Haupteinträge* (vgl. Tab. 3) sind diese Begriffe in der ersten Gruppe unter dem Oberbegriff ›Organismus‹ zusammengefasst; sie markieren insgesamt die Grenze der Biologie »nach unten« gegenüber der Physik. Auf der anderen Seite werden in der letzten Gruppe der »Geordneten Übersicht« unter dem Oberbegriff ›Kultur‹ einige Begriffe behandelt, die eine Abgrenzung der Biologie »nach oben« gegenüber der Kulturwissenschaft betreffen (z.B. ›Gefühl‹, ›Intelligenz‹, ›Bewusstsein‹; für ›Sprache‹ vgl. ›Kommunikation‹).

Besonders in den Artikeln über die allgemeinen biologischen Begriffe, wie ›Organismus‹, ›Leben‹ oder ›Zweckmäßigkeit‹ werden häufig Philosophen, und weniger Biologen zitiert. Biologen, die ein ›Historisches Wörterbuch der Biologie‹ zur Hand nehmen, könnten daran Anstoß nehmen – herrscht doch

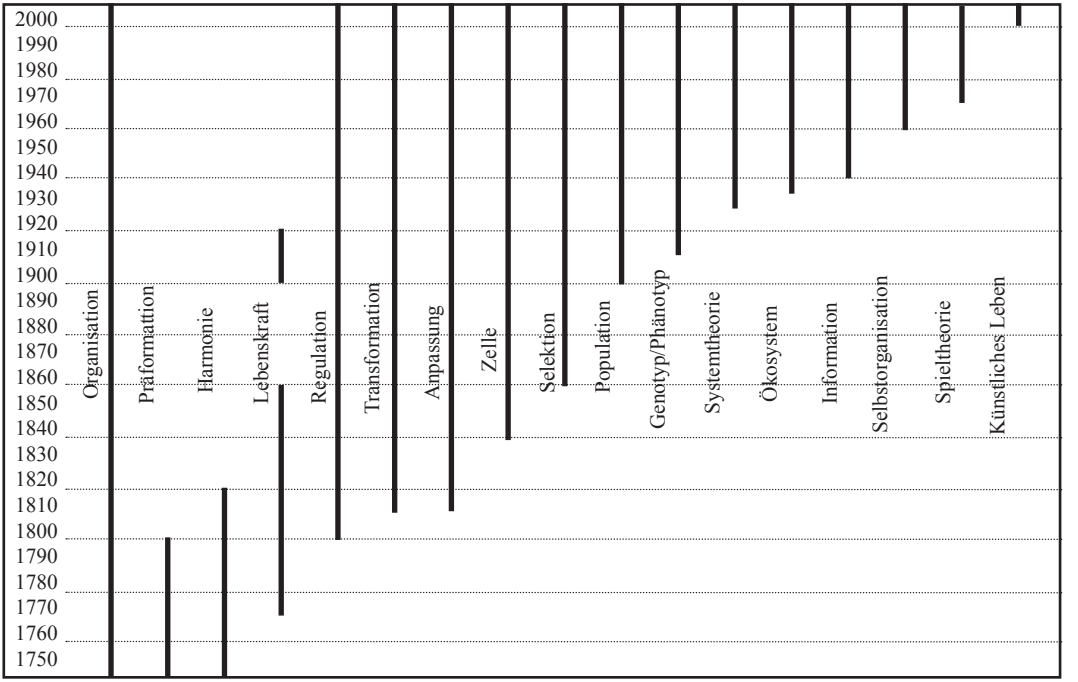


Abb. 2. Einige leitende Begriffe der Biologie zwischen 1750 und 2000.

immer noch eine nicht überwundene Skepsis vieler Biologen gegenüber einem nicht empirisch, sondern theoretisch und begrifflich orientierten Zugang zu ihrer Wissenschaft. Zweifellos sind es aber gerade in der Frühphase der Begriffsbildung philosophische und theoretische Erwägungen, die zur Einführung eines Begriffs führten. So wird kein Biologe bestreiten können, dass Aristoteles und Kant entscheidende Beiträge zur Bestimmung des Konzepts ›Organismus‹ geleistet haben.

Neben der Flut der neuen Begriffe besteht ein weiteres begriffliches Problem der Biologie in der überraschenden Unsicherheit in Bezug auf grundlegende Konzepte. Bis in die heutige Biologie ist es unklar, welches die Grundbegriffe dieser Wissenschaft sind und was unter diesen genau verstanden werden soll. Sind z.B. ›Empfindung‹ oder ›Wahrnehmung‹ genuin biologische Begriffe? Sollen wir nur den Tieren, oder auch den Pflanzen Wahrnehmungen und Empfindungen zuschreiben? Worin unterscheidet sich aber genau die Biologie eines Tieres von der einer Pflanze, dass das eine über eine Wahrnehmung oder Empfindung verfügt, die andere aber nicht? Offenbar ist es die Nähe der biologischen Begriffe zu den Konzepten der Wissenschaften vom Menschen, die bisher hier eine nachhaltige Klärung verhindert hat. Weil diese Begriffe darüber hinaus nicht mehr an der Forschungsfront stehen, liegt ein nur geringes Interesse vor, sie zu profilieren und zu schärfen. Schließlich gibt es auch einen allgemeinen Zusammenhang zwischen der Verbreitung und der Vagheit eines Begriffs: Die Allgemeinheit der Grundbegriffe bedingt also auch ihre semantische Offenheit (s.u.).

Wenn auch die Untersuchung der Geschichte der grundlegenden biologischen Begriffe noch in ihren Anfängen steckt, so sind doch andere Richtungen der metawissenschaftlichen Beschäftigung mit der »Jahrhundertwissenschaft« Biologie voll entwickelt. Einführungen und Überblicke liegen sowohl für die allgemeine Geschichte der Biologie vor (vgl. z.B. die dritte Auflage der ›Geschichte der Biologie‹, Jena 1998) als auch zu den Biografien bedeutender Biologen (vgl. z.B. ›Darwin & Co.‹, München 2001). Die unüberschaubare Vielfalt biologischer Begriffe ist über kurze Definitionen in Sachlexika erschlossen (vgl. z.B. das neu bearbeitete fünfzehnbändige ›Lexikon der Biologie‹, Heidelberg 1999-2004). Schließlich erlebte auch die wissenschaftstheoretische Analyse biologischer Theorien und Konzepte in den letzten Jahrzehnten einen beeindruckenden Aufschwung, der sich in den letzten Jahren u.a. in dem Erscheinen gleich mehrerer Handbücher und Enzyklopädien unter dem Titel ›Phi-

losophie der Biologie‹ manifestiert (vgl. die Literaturliste am Ende dieser Einleitung).

Angesichts dieses guten Bearbeitungsstandes der verschiedenen Dimensionen der Biologie kann die systematisch-historische Aufarbeitung der Grundbegriffe dieser Wissenschaft als ein Desiderat bezeichnet werden. Dies belegt auch der Aufruf zur Mitarbeit an einem geplanten vierbändigen ›Reallexikon zur Geschichte der Biologie‹ (RLGB), den Armin Geus 1994 verfasste[28], der aber ohne folgenreiche Resonanz blieb, die Planung für eine von Manfred Laubichler u.a. herausgegebene groß angelegte digitale ›Encyclopedia of the History of Biology‹[29] und schließlich die im Umkreis des Berliner ›Zentrums für Literatur- und Kulturforschung‹ (ZfL; Leitung Sigrid Weigel) geplante Edition eines ›Historischen Wörterbuchs interdisziplinärer Begriffe‹, in dem auch viele biologische Grundbegriffe eine zentrale Rolle spielen[30]. Getragen sind diese Unternehmungen nicht nur von dem eifrigen Bemühen, die Entwicklung der Begriffe dokumentieren zu wollen, sondern auch von dem Bewusstsein, dass terminologische Probleme »gelegentlich den Gegenstandsbezug krisenhaft irritieren und deformieren können«, wie Hans Blumenberg einmal schrieb.[31]

Wortgeschichte

Ein zentraler Fokus des Wörterbuchs liegt auf der *Wortgeschichte*. Versucht wurde, die erste Verwendung für jeden der im Register genannten etwa 1600 biologischen Ausdrücke nachzuweisen. Die Feststellung des Zeitpunktes einer Wortprägung ist ein weitgehend objektiver Aspekt der Wissenschaftsgeschichtsschreibung. Ausgehend von einer bestimmten Quellenlage ist es eine eindeutig entscheidbare Frage, ob ein Wort – d.h. ein sinnlich wahrnehmbares sprachliches Zeichen von einer bestimmten visuellen oder akustischen Gestalt – von einem Menschen in einem Jahr zum ersten Mal benutzt wurde oder nicht. Die Begriffsgeschichte ist demgegenüber eine sehr viel subjektivere Angelegenheit. So ist es eine Frage der Interpretation und der Aspektierung, ob es gerechtfertigt ist, den Begriff der ›Selektion‹ schon auf die antiken Vorstellungen zum Überleben des Nützlichen von Empedokles oder Lukrez zu beziehen. Sicher ist dagegen, dass diese Autoren in diesem Zusammenhang nicht das *Wort* ›Selektion‹ oder eines seiner etymologischen Vorläufer verwendeten. Aus der relativen Objektivität der Wortgeschichte gegenüber der Begriffsgeschichte folgt aber noch nichts für ihre Relevanz. So kann es völlig unerheblich sein, dass eine Person ein Wort zu einem Zeitpunkt verwendet – wissenschaftlich maßgeblich, traditionsbildend und als einschlägige Referenz dienend muss diese Wortprägung auch dann nicht sein, wenn das Wort später allgemein mit dem Begriff verknüpft wird. Es ist z.B. mehr als fraglich, ob Schellings richtungsweisende Wortverwendung ›Evolution‹ im Jahr 1799 für das später darunter Verstandene von den Vertretern dieses Ansatzes rezipiert wurde und damit wissenschaftlich Bedeutung erlangte. Also ist die Feststellung von Prioritäten in Bezug auf die Verwendung von Wörtern der Wissenschaften, die im Verlauf der Wissenschaftsgeschichte Einfluss erlangt haben, ein Spiel für sich. Dieses Spiel wird nicht in allen Fällen für die Wissenschaftsgeschichte von Bedeutung sein. Aber es ist zumindest ein objektives Spiel, dessen Ergebnis nicht nur gut oder schlecht wie die Darstellung einer Begriffsgeschichte sein kann, sondern wahr oder falsch.

Die Ereignisse der Prägung von Begriffen durch die Einführungen von Wörtern können als Halte- und Ruhepunkte der fließenden und vieldimensionalen Transformationsgeschichte der Begriffe und Theorien gelten. Man kommt daher gerne auf sie zurück. Die Recherchen zu diesen Haltepunkten für das vorliegende Wörterbuch werden sicher unvollkommen sein und Fehler aufweisen, vermutlich viele Fehler. Die Wahrscheinlichkeit solcher Lücken und Fehler kann Ansporn für jeden Leser sein, den Autor zu widerlegen und zu einer verbesserten Neuauflage beizutragen.

Entschuldigt werden kann die Lückenhaftigkeit des Unternehmens allein mit dem Pioniercharakter des Werkes. Die Geschichte wissenschaftlicher Wörter ist, wie gesagt, noch nirgends gut dokumentiert. Erklärt werden kann dies wiederum damit, dass es für die Wissenschaft als systematisches Gebäude weitgehend unerheblich ist, wann und in welchem Zusammenhang ihre Wörter, und seien es auch die grundlegenden, geprägt worden sind. Für einen Wissenschaftshistoriker führt dieses Selbstverständnis des empirischen Wissenschaftlers dazu, dass die Suche nach den Ursprüngen der Wörter und Begriffe nicht immer einfach ist. Die weitere Forschung wird daher noch viele Überraschungen bereithalten. Eine dieser Überraschungen ist in den letzten Jahren dem Wort ›Biologie‹ selbst widerfahren. Weitere Überraschungen werden sicher folgen.

Neben dem Nachweis der ersten Verwendung gibt das Wörterbuch Einblicke in die Geschichte eines Wortes und führt meist verschiedene Vorschläge der Definition an. Um ein präzises und authentisches Bild von dem Wortverständnis zu geben, werden die Begriffsbestimmungen meist in Form eines Zitats wiedergegeben.

Der zeitliche Rahmen dieser Ideen- und Begriffsgeschichte der Biologie ist sehr weit gesteckt. Er umfasst den Zeitraum der Altsteinzeit (↑Mensch: Abb. 282; Tier: Abb. 521) bis zur Gegenwart (↑Phylogenese: Abb. 406). Mit diesem weiten Rahmen soll natürlich nicht behauptet werden, dass schon in der Altsteinzeit von einer Biologie die Rede sein kann. Viele Konzeptualisierungen, die vor der eigentlichen Institutionalisierung der Biologie als Wissenschaft vorhanden sind, betreffen aber biologische Gegenstände und gehören damit zwar nicht zu einer älteren Biologie, aber doch in die Ideengeschichte der Biologie.

Definition und Offenheit der Begriffe

Der historische Charakter des Wörterbuchs bedingt es, dass eine einmal gefundene griffige Definition für einen Begriff nicht selten durch eine ebenso griffige andere Bestimmung relativiert wird. Das Wörterbuch wird damit manchmal mehr zur begrifflichen Verunsicherung als zur scharfen Konturierung der Begriffe beitragen. Die Arbeit war jedoch von der Hoffnung getragen, gerade aus dieser Verunsicherung Kapital schlagen zu können. Denn es stellt doch schon eine bemerkenswerte Tatsache für sich dar, dass zentrale biologische Begriffe wie ›Organismus‹, ›Empfindung‹, ›Gen‹, ›Art‹ oder ›Evolution‹ keine klare, allgemein anerkannte Bedeutung haben. Dies beruht z.T. natürlich auf der historischen Genese der Begriffe: Auch in ihrem gegenwärtigen Gebrauch ist ihre komplexe Geschichte immer präsent und kann in verschiedener Hinsicht aktualisiert werden. Die Mehrdeutigkeit kann geradezu zum Charakteristikum jedes echten Begriffs erklärt werden. In den Worten Reinhart Kosellecks: »Ein Begriff […] muß vieldeutig bleiben, um Begriff sein zu können. […] Wortbedeutungen können durch Definitionen exakt bestimmt werden, Begriffe können nur interpretiert werden.«[32] Offensichtlich beziehen die Begriffe auch einen Teil ihres heuristischen Werts aus dem Nicht-Festgelegtsein auf eine enge, scharf umrissene Bedeutung. Wissenschaftshistorisch lässt sich eine »Fruchtbarkeit von unscharfen Objekten und mit ihnen verbundenen Begriffen« konstatieren.[33] Nicht nur aus der begrifflichen Eindeutigkeit, sondern auch aus der schillernden Mehrdeutigkeit ihrer Begriffe vermag eine Wissenschaft offenbar Nutzen zu ziehen. Die Unschärfe legt Assoziationen in viele Richtungen nahe und regt damit die Bildung von Hypothesen an. Das begrifflich Unscharfe ist manchmal das Fruchtbare, oder, wie es Gaston Bachelard formuliert: »le plus vague est le plus puissant«[34]. Eine genaue Definition wird dagegen nicht selten als Hemmung für die Forschung angesehen; denn erst die Unschärfe der Begriffe ermöglicht ihre Verwendung in einem dynamischen Prozess, dessen Richtung ungewiss ist: Begriffe müssen sich, um als Instrumente der Forschung funktionieren zu können, »in den Bereich dessen zu erstrecken vermögen, was wir gerade noch nicht wissen«, wie es H.-J. Rheinberger 1999 formuliert. Dies gilt gerade für experimentelle Wissenschaften, die in ihren Theorien nicht abgeschlossen sind. Denn in diesen ist es häufig nicht das »Erklärungspotential«, sondern das »Forschungspotential«, das die Fruchtbarkeit und Bedeutung eines Begriffs bestimmt.[35] Begriffe einer experimentellen Wissenschaft fungieren primär als Instrumente der Forschung und nehmen damit pragmatische Funktionen wahr. Und weil die Forschung an mehreren Fronten gleichzeitig voranschreitet, werden theoretisch wichtige, grundlegende Begriffe nicht selten durch unterschiedliche Kontexte mit Gehalt gefüllt, so dass eine eindeutige Definition nicht gegeben werden kann. An manchen Begriffen der Biologie ließe sich dies detailliert nachweisen, z.B. am Begriff des ↑Gens, der eine zentrale Rolle sowohl in der Genetik als auch der Entwicklungsbiologie spielt und je nach Kontext eine zwar einerseits spezifische, aber andererseits mit dem anderen Bereich überlappende Definition erfährt. Aus der Geschichte der Begriffe lässt sich daher der Schluss ziehen, dass eindeutige Definitionen den Fortschritt des Wissens manchmal mehr hemmen als fördern können.[36] Es kann somit auch nicht die Aufgabe eines Wörterbuchs sein, den Begriffen eine schärfere Definition als die in den Wissenschaften (implizit) verwendete zu geben.

Kennzeichnend ist es gerade für die Grundbegriffe, dass sie sich einer eindeutigen Festlegung entziehen. Sie markieren also eher Problemfelder, offene Fragen, als klare Antworten. Sie verfügen damit, wie man mit Friedrich Waismann sagen kann, über eine *Porosität* oder eine *offene Textur* (was etwas anderes ist, oder zumindest sein soll, als eine Vagheit).[37] Poröse Begriffe stellen nicht geschlossene, sondern *offene Konzepte* dar, d.h. sie umfassen aufgrund ihrer breiten theoretischen Verwendung und ihrer komplexen Geschichte einen weiten Bereich und können einem sich ändernden Kontext flexibel angepasst werden (Elkana 1970: »concepts in flux«[38]). Besonders plastisch lässt sich dies an den alten Streitfragen zur Abgrenzung von Mensch und Tier illustrieren: Kommen den Tieren Gefühle, Sprache, Intelligenz, Bewusstsein oder Kultur zu? Seit der Antike wird dies kontrovers diskutiert, und diese Diskussionen haben ihre Spuren in den Begriffen hinterlassen. Mal wird der Begriff in der einen Weise scharf zu machen

versucht, dann wird er wieder von der anderen Seite aufgeweicht. Die Begriffe sind also nicht nur Mittel, sondern selbst das Feld der Auseinandersetzung, sie bilden nicht selten die Kampfzonen, in denen der Wettstreit der Theorien stattfindet. Die Debatten verlaufen komplex und verschlungen, sie sind auch von der Lust an der Wortverdrehung und dem Spiel mit Paradoxien getrieben. Als einheitliche Bewegung lässt sich allein feststellen, dass die Verteidiger einer spezifisch menschlichen Sphäre die großen Begriffe sukzessive aufgeben mussten – in den letzten Jahren sogar die Begriffe der Kultur und des Geistes. So sind alle großen Begriffe, die einst zur Definition des Humanums dienten, inzwischen nicht mehr einfach zu verstehen, sondern zu aspektieren: In gewisser Hinsicht charakterisieren sie den Menschen exklusiv, in anderer Hinsicht aber auch nicht. ›Sprache‹, ›Bewusstsein‹ und ›Kultur‹ sind aufgrund der langen Debatten, die in ihnen aufbewahrt sind, zu komplexe Konzepte geworden, als dass mit ihnen scharfe Grenzen gezogen werden könnten. Es vollzieht sich an ihnen ein dialektisches Spiel, das in den letzten 2500 Jahren an kein Ende gekommen ist und vielleicht nie kommen wird. Man kann diesen Mangel an Definiertheit der Begriffe beklagen, aber man kann ihn auch als eine fruchtbare und der Sache angemessene Dynamik begrüßen.

Sicher ist aber, dass diese Konzepte, sofern mit ihnen noch ein wissenschaftlicher Anspruch verbunden wird, auf Definitionen – wenn nicht für alle Kontexte die gleiche, dann viele kontextabhängige, und wenn nicht genaue, dann ungefähre – angewiesen sind. Es bildet ja nicht nur die Offenheit der Debatten, sondern auch die Tendenz zu ihrer Schließung ein wesentliches Moment jeder Wissenschaft. Die differenzierende und integrierende Funktion der Begriffe spielt dabei eine wesentliche Rolle. Genauer gesagt werden die Problemlagen erst zu Begriffen, sofern die in ihnen aufbewahrte Dynamik zumindest zum Teil stillgestellt wird: Ein Begriff markiert einen relativen Stillstand im Wechselspiel von Rede und Gegenrede, von abstrakt usueller Bedeutung und konkret okkasionellem Sinn. Mit dem Gebrauch von Begriffen manifestiert sich also das Streben einer Wissenschaft nach Terminologisierung, d.h. nach definitorischer Abschließung der Begriffe und damit der Debatten. Diese Abschließung erfolgt nach innen in Bezug auf die Beendigung der Debatten mittels Typisierung der Begriffe und nach außen gegenüber anderen Wissenschaften; sie beinhaltet eine Finalisierung und eine Autonomisierung. In den Naturwissenschaften gelingt diese Abschließung häufig besser als in den Humanwissenschaften. Dies hängt natürlich mit ihrem Gegenstand zusammen: Die notwendige Referenz zur Dynamik der humanen Sphäre – d.h. zu »außerfachlichen, nicht theoriegebundenen Parametern«, die in den Humanwissenschaften z.T. selbst den Gegenstand liefern – ist in ihnen weniger ausgeprägt. Für die Biologie gilt dies in den Bereichen nicht, in denen ihre Begriffe aus den Wissenschaften vom Menschen entlehnt oder weiterhin auf diese bezogen sind. Hier leben die konnotativen und evaluativen Elemente der Wortbedeutungen weiter und verursachen ein Hintergrundrauschen, das jeden Abschluss der Debatten verhindert.[39]

Gerade für diejenigen Grundbegriffe der Biologie, die den zentralen Begriff des Organismus aufschließen und in unterschiedliche funktionale Aspekte gliedern, sind langfristig stabile Definitionen offenbar möglich. Die in den Naturwissenschaften ungewöhnliche, in der Biologie aber verbreitete funktionalistische Grundlage der Begriffsbildung bildet den Hintergrund dieser relativen Stabilität mancher Grundbegriffe (s.o.). Diese Stabilität steht in starkem Kontrast zur Kurzlebigkeit von Begriffsdefinitionen in den anderen Naturwissenschaften. Besonders bei Begriffen, die auf einer ausgeprägt strukturalistischen Grundlage stehen (aber nicht nur bei ihnen), kann das Bemühen um Definition wissenschaftshistorisch zu früh erfolgen und die Entwicklung der Wissenschaft mehr hemmen als fördern. So erscheint jeder Versuch der chemischen Definition von ›Gold‹ vor der Entwicklung einer quantitativen Atomtheorie Mitte des 19. Jahrhunderts als verfrüht. Daraus aber zu schließen, dass die empirische Forschung in der Biologie in der Gegenwart noch nicht ausreicht, um solche Begriffe wie ›Spiel‹ oder ›Bewusstsein‹ in der Biologie zu definieren, wie dies die Kognitiven Ethologen Colin Allen und Marc Bekoff 1997 tun[40], ist doch ungerechtfertigt. Denn ›Spiel‹ und ›Bewusstsein‹ (ebenso wie ›Kultur‹ und ›Mensch‹) können auf funktionaler Grundlage präzise definiert werden (und die Definitionen dieser Konzepte, die die genannten Autoren selbst geben, hängen auch kaum vom Forschungsstand am Ende des 20. Jahrhunderts ab). Es ist also möglich, dass der empirische Fortschritt in der Aufdeckung der Strukturen und Mechanismen, die im Spiel und Bewusstsein beteiligt sind, die Definition dieser Konzepte nicht verbessert. In einer empirischen Wissenschaft ist nicht nur die Definition der Begriffe eine Frage des empirischen Fortschritts, sondern es ist auch eine Frage der Empirie, ob der Wissensfortschritt eine Verbesserung für die Definition der Dachbegriffe bringt. Für jedes tragfähige wissenschaftliche Konzept wird es einen Punkt in seiner Geschichte geben, an dem der weitere

empirische Fortschritt eine Vertiefung seiner theoretischen Einbindung und eine Spezifizierung seiner Anwendung, nicht aber eine Revision seiner Grundbedeutung bringt. Für manche strukturellen Konzepte der Chemie und Physik (z.B. ›Gold‹) und für viele funktionale Konzepte der Biologie (z.B. ›Spiel‹ und ›Bewusstsein‹) liegt dieser Punkt eher in der Vergangenheit als in der Zukunft.

Die in diesem Wörterbuch gegebenen Definitionen und Stellungnahmen zu den Begriffen verdeutlichen also sowohl die Dynamik als auch die wiederholten Versuche zur Herstellung einer Statik. Die zitierten Begriffsbestimmungen liegen zeitlich z.T. sehr weit auseinander und führen in verschiedene theoretische Kontexte, in denen die Wörter stehen. Diese theoretische Einbettung der Wörter führt aus einer rein wortgeschichtlichen Betrachtung heraus hin zu einer Argumentations- oder Ideengeschichte, die in kurzen Abrissen dargestellt wird. Notwendig wird die Loslösung von einem »Fetischismus der Wörter«[41] und die Betrachtung ihrer Einbettung in einen Argumentationszusammenhang schon deswegen, weil das gleiche Wort nicht selten verschiedene Bedeutungen aufweist (*Homonymie*; vgl. z.B. ›Evolution‹) und umgekehrt verschiedene Wörter das Gleiche bezeichnen können (*Synonymie*; z.B. viele Übersetzungen, wie etwa ›generatio spontanea‹ und ›Urzeugung‹). Eine wissenschaftshistorisch sinnvolle Geschichte der Begriffe kann daher nicht geschrieben werden ohne eine Geschichte ihrer Verwendung in Argumenten und Theorien.

Konstitutive Unschärfe biologischer Gegenstände

Offene, unscharfe Begriffe sind in der Biologie nicht nur deshalb verbreitet, weil sie ebenso wie andere Disziplinen eine dynamische Wissenschaft ist, die ständig mit neuen, begrifflich noch nicht gefassten Dingen und Sachverhalten konfrontiert ist. Für die Biologie ist darüberhinaus kennzeichnend, dass sie es mit einem dynamischen und vielgestaltigen Gegenstand zu tun hat. Nicht scharfe Grenzen, Homogenität und Prototypen, sondern Übergänge, Heterogenität und Variationen kennzeichnen biologische Einheiten. Um den vielfach unscharfen biologischen Gegenständen gerecht zu werden, weist auch die biologische Sprache häufig einen Stil auf, der nicht von scharfen Begriffen beherrscht ist, sondern für den vielmehr Abwandlungen und Modifikationen typisch sind. In der Geschichte der Biologie ist diese dem Gegenstand gemäße Unschärfe der Begriffe immer wieder betont worden. So heißt es etwa bei Kurt Goldstein 1934: »Unsicherheit am Inhalt des Begriffes ist wahrscheinlich eine Notwendigkeit aller Biologie«.[42]

U. Pörksen spricht in Bezug auf Goethes Morphologie von einem *Variationsstil*, in dem für eine ähnliche Erscheinung verschiedene Wörter verwendet werden.[43] Die Wörter umkreisen die eine Sache und werfen aus unterschiedlicher Seite einen Blick auf sie, ein Verfahren der »Synonymenvariation« und der »Vermeidung des prägnanten Wortes«.[44] Der die Sache offen haltende Sprachgebrauch dient Goethe auch dazu, den Namen und Begriff nicht mit der Sache selbst zu verwechseln, gemäß seiner Einsicht: »wie schwer ist es, das Zeichen nicht an die Stelle der Sache zu setzen, das Wesen immer lebendig vor sich zu haben und es nicht durch das Wort zu töten«[45].

Der Verhaltensbiologe Bernard Hassenstein hat 1951 für Begriffe einer beschreibenden Naturwissenschaft, die sich auf nicht scharf umrissene Gegenstände beziehen und daher auch keine eindeutige Definition aufweisen, den Ausdruck *Injunktion* geprägt[46] – eine allerdings nicht sehr glückliche Wortwahl, weil der Ausdruck v.a. mit der Bedeutung »Aufforderung, Befehl« bekannt ist und in der Logik für die Negatkonjunktion, also den Junktor ›weder-noch‹ etabliert ist. Hassenstein wählt diesen Ausdruck, um die enge Verbindung eines Namens mit den durch ihn bezeichneten Tatsachen in einer rein deskriptiven, theoriefernen, »hypothesenfreien Begriffsbildung« auf den Begriff zu bringen. Injunktionen sind nach Hassenstein die angemessenen Begriffe für Gegenstände, die kontinuierlich variieren, die fließende Übergänge zu andersartigen Gegenständen zeigen. Der Begriff hat daher einen Bedeutungsschwerpunkt und unscharfe Ränder. Er soll mit seinem Gegenstand fest verbunden bleiben und seine Präzision beruht auf seiner festen Bindung an die unmittelbare Anschauung. Hassenstein spricht deshalb auch von *abbildenden Begriffen*.[47] Typische Injunktionen sind nach Hassenstein die Begriffe ›Individuum‹, ›Pflanze‹, ›Tier‹, ›Spielverhalten‹ sowie die Kontinua ›gesund-krank‹ und ›angeboren-erlernt‹.

Geschichte von Begriffen?

Erst die Einbettung der Begriffe in eine Theoriendynamik kann die Rede von einer Begriffsgeschichte überhaupt plausibel erscheinen lassen. Denn verstanden als abstrakte im Rahmen von Theorien bestimmte Gegenstände, die allein in einem nicht zeitlich bestimmten, also in gewisser Weise statischen Netz von anderen Begriffen zu verorten sind, haben Begriffe sicher keine Geschichte.[48] So gesehen, beschreiben sie allein zeitlose, abstrakte Relationen. (Umgekehrt lässt sich mit Friedrich Nietzsche sagen: Das, was eine Geschichte hat, hat keine Definition und ist damit in dieser Hinsicht kein Begriff: »alle Begriffe, in

denen sich ein ganzer Prozess semiotisch zusammenfasst, entziehen sich der Definition; definirbar ist nur Das, was keine Geschichte hat«[49].) Nur insofern die Begriffe Element einer Theorie sind, die einer Transformation unterliegt, ist die Rede von einer Begriffsgeschichte überhaupt gerechtfertigt.

Im Rahmen einer Theoriendynamik spielen Begriffe eine wichtige Rolle, weil mit ihnen nicht nur Beschreibungen von anerkannten Sachverhalten, sondern auch Markierungen von Problemlagen geliefert werden. Dies gilt in besonderer Weise, wenn Begriffe im Vorgriff auf eine noch zu leistende empirische Einbindung formuliert werden, wenn die mit ihnen verbundenen Begründungsleistungen noch nicht gesichert sind, wenn sie also einen spekulativen Überschuss enthalten. In der Biologiegeschichte weisen die meisten der theoretisch zentralen Begriffe anfangs einen derartigen Überschuss auf, darunter auch so vordergründig unverdächtige wie der des ›Gens‹. Eingeführt durch den dänischen Botaniker Wilhelm Johannsen im Jahr 1909, wird er anfangs primär im Sinne einer Rechnungseinheit verwendet, die in populationsgenetischen Untersuchungen zugrunde gelegt wird, um Muster der Vererbung zu erklären. Die Frage nach der materiellen Natur der »Gene« spielte bei der Einführung des Begriffs ausdrücklich keine zentrale Rolle – diese Frage wird aber zu dem zentralen Problem der molekularen Genetik des 20. Jahrhunderts. In der klassischen »mendelschen« Genetik ist es ausreichend, Gene funktionalistisch zu verstehen, als etwas, das die Unterschiede zwischen Individuen hervorbringt. Die molekulare Genetik übernimmt zwar den Begriff des Gens, macht es aber zu ihrem zentralen Projekt, mittels des Genbegriffs zu erklären, auf welcher stofflichen Grundlage und durch welche Mechanismen die Unterschiede zwischen Individuen zustande kommen. Trotz der Kontinuität des Begriffs (oder besser: des bloßen Wortes oder *terms*) wird mit ihm in beiden Kontexten ein unterschiedliches Problem und eine unterschiedliche Begründungsaufgabe markiert (prägnant zeigt sich dies am Wandel der Definition des Begriffs; ↑Gen: Tab. 104). Diese verdeckten Brüche erschweren es zwar, einfache Relationen (und »Reduktionen«) zwischen den Theorien herzustellen, sie ermöglichen andererseits aber die Kontinuität der Forschungsprogramme (und führen außerdem zur beständigen Bedeutungsanreicherung und damit Komplexitätssteigerung der Begriffe). Die »Begriffsgeschichte«, d.h. die Verschiebung der Bedeutung von Begriffen im Laufe der Zeit, ergibt sich also direkt aus der Transformation eines langfristig angelegten Forschungsprogramms. Die Stabilität von Begriffen erklärt sich aber nicht nur aus dieser diachronen Perspektive, einen gleichfalls großen Beitrag zur Stabilisierung liefert das Streben nach der Anschlussfähigkeit eines Begriffs – insbesondere eines »Grundbegriffs« – an verschiedene Kontexte von synchron nebeneinander bestehenden Theorien, für den Genbegriff z.B. seine parallele Anwendung in der Genetik und Entwicklungsbiologie.[50]

Wenn hier von Begriffsgeschichte die Rede ist, dann also in diesem Sinne von Begriffen als Elementen einer Theoriegeschichte. Die Begriffe werden so verstanden als Verdichtungen von Problemlagen, die einem historischen Wandel unterliegen; sie bilden »Denkmäler von Problemen«.[51] Diese Verdichtungsleistung beinhaltet Brückenbildungen, über die Begriffe Kontinuitäten in sich langsam wandelnden Theorien schaffen und auf diese Weise zu deren Akzeptanz beitragen. Die Funktion der Brückenbildung zwischen Theorien ließe sich im Detail an vielen biologischen Begriffen aufzeigen. Um nur noch ein Beispiel aus der Theoretischen Biologie zu nennen: Das Konzept der ›Regulation‹ kann als ein Vermittlungsbegriff verstanden werden, der einerseits im Kontext der Begründung einer »Autonomie« der Biologie als Wissenschaft steht (besonders prägnant im Vitalismus von Hans Driesch) und der andererseits gerade die Anbindung der Biologie an die Technik und Physik leistet (in der Kybernetik von Norbert Wiener). Drieschs Theorie gewinnt hier ebenso dadurch an Plausibilität, dass sie sich des ursprünglich aus der Technik stammenden Begriffs der Regulation bedient, wie Wieners Ansatz dadurch an Schärfe gewinnt, dass er den seit Beginn des Jahrhunderts naturphilosophisch aufgeladenen Begriff der Regulation ins Zentrum seiner Reduktionismen rückt. Begriffe sind also auch in der Biologie alles andere als neutrale Bedeutungsträger; vielmehr legitimieren, inszenieren und dramatisieren sie die Diskurse.

Die Theorie der Begriffsgeschichte der Sozialwissenschaften hat an vielen Beispielen zeigen können, inwiefern mit einer Begriffsverwendung häufig nicht nur eine sachliche, sondern auch eine strategische Absicht verbunden ist. Insofern sich diese Absicht in die Begriffe einschreibt, ist in ihnen selbst ein »programmatischer Überschuss« enthalten.[52] Je nach verfolgter Absicht lassen sich verschiedene Typen solcher Begriffe benennen: z.B. *Integrationsbegriffe*, die eine Theorie oder ein Forschungsfeld zusammenhalten (für die Biologie z.B. ›Leben‹), *Perspektivbegriffe*, die eine Theorie in Aussicht stellen, ohne sie selbst schon liefern zu können (›Selbstorganisation‹), *Kompensationsbegriffe*, die eine theoretische Lücke benennen, ohne sie füllen zu können (›Le-

benskraft‹), *Kampfbegriffe*, die in Stellung gebracht werden, um eine gewagte These zu stützen (›Kultur der Tiere‹), oder *Plusbegriffe*, die eine positive Wertung einschließen (›Biodiversität‹). Für die Biologie ist insgesamt kennzeichnend, dass nicht wenige ihrer Grundbegriffe über das Wissensfeld der Biologie hinausreichen und eine weite, häufig positiv besetzte Bedeutung haben. Zu diesen Begriffen zählen z.B. ›Leben‹, ›Bewusstsein‹, ›Empfindung‹ oder ›Altruismus‹. Der metaphorische Bezug zur alltagssprachlichen Bedeutung dieser Wörter kann zwar einerseits beim Verständnis biologischer Beschreibungen und Erklärungen helfen, steht aber andererseits einer terminologischen Verwendung und klaren Bedeutung im Weg.

Wörter, Begriffe, Sachen

Die Darstellung der Geschichte ist hier zwar an den Theorien der Biologie und insofern an den Begriffen orientiert, es handelt sich aber doch um ein *Wörterbuch*, d.h. den jeweiligen Ansatzpunkt für die Analyse bilden die Wörter, nicht die Begriffe. Ein Wort kann interpretiert werden nicht allein als ein konkretes individuelles Etwas, sondern ebenso wie ein Begriff als eine Klasse von Gegenständen. In vereinfachender Weise kann ein Wort bestimmt werden als eine physische Gestalt (Ausdrucksgestalt), d.h. als eine Klasse von einander ähnlichen, über physikalische Merkmale bestimmte Gegenstände. Es wird z.B. das Wort ›Organismus‹ über sein (visuelles oder taktiles) Schriftbild oder seinen (akustischen) Klangcharakter identifiziert.

Wörter und Begriffe stimmen also darin überein, Ähnlichkeitsklassen von Gegenständen zu bezeichnen. Sie sind aber in der Art der Bestimmung des Gegenstandes unterschieden. Wiederum vereinfacht gesprochen sind Begriffe abstrakte, gedanklich bestimmte Gegenstände; Wörter dagegen konkrete, sinnlich wahrnehmbare Gegenstände. Oder anders gesagt: Ein Begriff individuiert einen Gegenstand als abstraktes Element einer Theorie; ein Wort individuiert einen Gegenstand dagegen über seine immanenten, morphologischen Eigenschaften, z.B. seinen Schrift- oder Lautcharakter; Begriffe bilden also primär Einheiten der »Inhaltsseite«, Wörter dagegen der »Ausdrucksseite der Sprache«[53]. Allerdings ist nicht jede morphologische Gestalt schon ein Wort; zu einem Wort (Zeichen) wird sie erst durch ihre semiotische Beziehung auf etwas anderes, d.h. durch ihre Relation zu einer Sache (bedeuteter Gegenstand) und einem Begriff (Sinn) (die morphologische Gestalt der Rippen im Sand des Meeresstrandes bildet z.B. höchstens metaphorisch ein Wort der Natur). Ein Wort ist

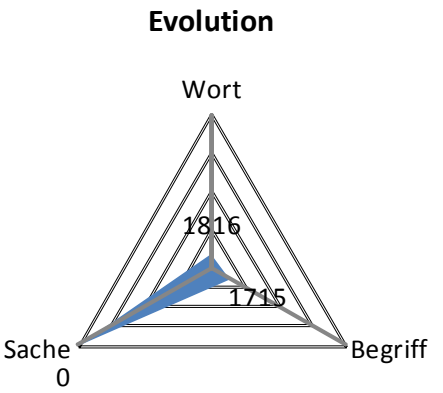


Abb. 3. Der zeitliche Aspekt in den drei Dimensionen von Sache, Begriff und Wort für den biologischen Grundbegriff ›Evolution‹. Charakteristischerweise besteht die »Sache«, die von den biologischen Grundbegriffen bezeichnet wird, seit mehreren Milliarden Jahren (im Verhältnis zur Kulturgeschichte also zum Zeitpunkt Null). Ein »Begriff« dieser Sache, d.h. eine semantisch bestimmte Einheit, z.B. eine systematische Repräsentation der Sache im Rahmen einer Theorie, bildet sich vielfach vor der Etablierung einer festen Terminologie – im Falle von ›Evolution‹ werden zu Beginn des 18. Jahrhunderts regelmäßig Ausdrücke wie ›Transformation‹ zur Bezeichnung der Sache verwendet (1715 von B. de Maillet). Das »Wort« ›Evolution‹, d.h. die physische, bedeutungstragende Gestalteinheit des Ausdrucks (Morphem), die mit dem Begriff in fester Weise verbunden ist, erscheint in dieser Bedeutung dagegen erst zu Beginn des 19. Jahrhunderts (1816 bei J.-J. Virey). In der Grafik bilden die äußeren Enden jeder Achse den zeitlich frühesten Punkt, der Schnittpunkt der drei Achsen die Gegenwart.

also ein bedeutungstragendes sprachliches Element mit einer bestimmten physischen Struktur, das über diese physische Gestalt – und nicht wie der Begriff über seinen Bedeutungsaspekt – identifiziert wird. Ein Wort hat seine Identitätsbedingungen in intrinsischen Merkmalen, ein Begriff in seinem Kontext.

Weil Begriffe und Wörter (oder Begriffsnamen) zwei verschiedene Dinge meinen, sind auch Begriffsgeschichte und Wortgeschichte (oder Begriffsnamensgeschichte) zwei unterschiedliche Prozesse. Diese müssen nicht parallel verlaufen. Es kann Begriffsverschiebungen ohne Wortveränderungen geben, und umgekehrt. Insgesamt lassen sich hier vier verschiedene Kombinationen unterscheiden[54]: Begriffsänderung bei gleich bleibenden Begriffsbenennungen (»Begriffsgeschichtliche Begriffsnamenskonstanz«; z.B. ›Evolution‹ vom 18. zum 19. Jahrhundert), Begriffsnamenswechsel bei gleich bleibendem Begriff (»Begriffsinvarianter Begriffsnamenswechsel«; z.B. ›Transformation‹ bei Lamarck zu ›Evolution‹ bei

Virey im frühen 19. Jahrhundert); paralleler Begriffs- und Begriffsnamenswechsel (»Begriffswandlungskomplementärer Begriffsnamenswechsel«; z.B. der Wechsel von ›Naturgeschichte‹ zu ›Biologie‹ an der Wende zum 19. Jahrhundert) und schließlich die parallele Entwicklung von Begriff und Begriffsname (»Begriffs- und Begriffsnamenskonstanz«; z.B. die relative Stabilität des für die Biologie basalen Konzepts ›Organismus‹ vom späten 18. Jahrhundert bis in die Gegenwart).

Die Begriffsgeschichte zeigt, dass der Zeitpunkt der Prägung eines später einschlägig gewordenen Wortes häufig Zufall ist. Eine einheitliche Begriffsgeschichte kann über verschiedene Wörter hinweg verlaufen. Die wissenschaftliche Fixierung eines Konzepts erfolgt also häufig sehr viel früher als die Verwendung eines einheitlichen Wortes für dieses Konzept. Die Begriffe sind damit nicht selten sehr viel älter als die Wörter zur Bezeichnung eines Phänomens (die Brutpflege ist z.B. seit langem als ein einheitliches Phänomen bekannt, ein wissenschaftlicher Terminus hat sich jedoch erst spät gebildet). Damit das Wörterbuch nicht nur ein trockenes Nachschlagewerk für mehr oder weniger zufällig geprägte Wörter wird, war also eine Loslösung von der reinen Wortgeschichte notwendig.

Begriffe und Begriffsnamen (oder Sinn und Zeichen) sind allerdings nur zwei Elemente des dreigliedrigen semiotischen Beziehungsgefüges, der »triadischen Zeichenrelation« (vgl. Abb. 3). Das dritte Element sind die *Sachverhalte* (*Objekte*, wie Peirce sie nennt, oder *Bedeutungen*, wie sie bei Frege heißen). Auch diese unterliegen einer Dynamik. Und auch diese Dynamik muss nicht kongruent mit der Dynamik der Gegenstände auf den anderen Ebenen verlaufen (so dass sich kombinatorisch acht verschiedene Möglichkeiten von Konstanz und Wandel ergeben). Die Diskussionen um die Theorie der Begriffsgeschichte in den Geschichtswissenschaften haben auf die unabhängig voneinander verlaufende Dynamik von Begriffen und Sachverhalten hingewiesen[55], z.B. ist das innerhalb des marxistischen Theoriegebäudes einheitliche und auch mit einem konstanten Namen belegte Konzept ›Kapitalismus‹ in der Geschichte des Marxismus auf sehr unterschiedliche Sachverhalte bezogen worden. Genau genommen handelt es sich dabei allerdings nicht um einen Wandel der Sachverhalte an sich (denn diese gibt es nicht), sondern der grundlegenden Theorien zu diesen Sachverhalten. Die Verschiedenartigkeit dessen, was der Marxismus ›Kapitalismus‹ nennt, wird allein in der Beschreibung durch eine andere Theorie identifizierbar.

Beispiele für die Inkongruenz von (grundlegenden Theorien zu) Sachverhalten und Begriffen aus dem Bereich der Biologie sind ›Individuum‹, ›Art‹ oder ›Stammbaum‹. Trotz ihres grundlegenden Charakters für die klassische Biologie der hoch differenzierten Lebewesen lassen sich diese Begriffe nicht auf alle Organismen anwenden: Was ist etwa das Individuum in einem zellulären Schleimpilz, der sich durch Aggregation von Amöben entwickelt? Wie sollen Arten bei den sich asexuell vermehrenden Prokaryoten abgegrenzt werden? Und wie soll ein Stammbaum von einer Gruppe erstellt werden, bei der der Austausch von genetischem Material zwischen den Stammlinien (»lateraler Gentransfer«) ein häufiges Ereignis ist? Das, was ›Individuum‹, ›Art‹ oder ›Stammbaum‹ genannt werden kann und genannt wurde, hat sich im Laufe der Geschichte des Lebens verändert.

Selbstverständlich lässt sich jeder Wandel nur vor dem Hintergrund einer Konstanz identifizieren. In dem semiotischen Gefüge von Sachverhalt, Begriff und Wort kann die Veränderung des einen Elements in Bezug auf die Konstanz eines anderen Elements dargestellt werden: die Wortkonstanz z.B. vor dem Hintergrund eines Begriffswandels (z.B. ›Evolution‹), oder die Begriffskonstanz vor dem Hintergrund eines Objektwandels (z.B. ›Art‹). In diesem Wörterbuch wird nicht einheitlich eine semiotische Ebene als die konstante genommen: mal wird die Wortkonstanz vor dem Hintergrund eines Begriffswandels dargestellt, mal wird umgekehrt die Begriffskonstanz gegenüber einem Wortwandel erläutert; und mal wird die sachliche Ebene in den Vordergrund gestellt und Begriffe und Namen treten demgegenüber zurück. Dieser letzte Ansatz führt zu einem Projekt, das seit langem unter dem Titel der Problem- oder Ideengeschichte bekannt ist. Dieses Nebeneinander von Begriffsnamensgeschichte, Begriffsgeschichte und Begriffsbestimmungen macht das Wörterbuch in gewisser Weise zu einem Zwitter (oder genauer zu einem Drilling). Es bewegt sich zwischen dem wortwissenschaftlichen Ansatz der Philologie, dem begriffswissenschaftlichen Ansatz der Wissenschaftstheorie und Wissenschaftsgeschichte sowie dem sachwissenschaftlichen Ansatz der Biologie. Mit der Konzeption des Wörterbuchs soll nicht bezweifelt werden, dass eine Arbeitsteilung dieser Disziplinen ihr gutes Recht hat und sinnvoll ist; es soll nur gezeigt werden, dass es aufschlussreich sein kann, die Ansätze miteinander zu verbinden.

Da dieses Wörterbuch nicht nur eine Wort- und Begriffsgeschichte, sondern auch eine *Ideengeschichte* versucht, ist es mit den bekannten Problemen eines solchen Unterfangens konfrontiert. Eines

dieser Probleme besteht darin, dass Ideen nicht als isolierte atomistische Einheiten (*Ideeneinheiten* oder *unit-ideas* wie Arthur Lovejoy sie nannte[56]) erscheinen, sondern in ein sich wandelndes Netz von anderen Ideen eingebettet sind. Der jeweilige gedankliche Hintergrund einer Idee darf also nicht aus den Augen verloren werden, weil er die Idee nicht nur einrahmt, sondern selbst verändert. Auf der anderen Seite kann die Behandlung von Ideen als relativ selbständige Einheiten, die über die Einbettung in verschiedene gedankliche Gebäude hinweg einen verwandten Sinn behalten, als ein wertvolles analytisches Werkzeug zur Erschließung der Wissenschaftsgeschichte gesehen werden.

Systematische Ausblendungen

In seiner *Konzentration auf die Wörter, Begriffe und Sachen* werden in dem Wörterbuch andere Aspekte der wissenschaftlichen Forschung weitgehend außer Acht gelassen. So ist es nicht Ziel dieses Buches, eine Geschichte der Methoden oder der vielen technischen Begriffe, die die Biologie hervorgebracht hat, zu schreiben. Auch auf die Angabe biografischer Daten (und Anekdoten) ist vollständig verzichtet worden. Diese sind in anderen Nachschlagewerken in der Regel leicht zugänglich. Die Entstehung und Entwicklung der Begriffe wird hier primär in ihrem sachlichen Verhältnis zu anderen Begriffen dargestellt. Zweifellos spielen auch Aspekte der persönlichen Lebensgeschichte und des sozialen und ökonomischen Kontextes eine Rolle in der biologischen Begriffsbildung. Eine Berücksichtigung des zeitgeschichtlichen Hintergrundes würde aber den Rahmen dieses Wörterbuchs sprengen und die Gewichte verschieben. Dargestellt ist hier nicht eine an Biografien oder sozialen Prozessen orientierte Geschichte der Biologie, sondern eine wissenschaftsinterne Geschichte der Ideen, in der die Konzepte in ihren historischen Konfigurationen und Transformationen dargestellt werden. Mit den Worten Reinhart Koselleks geht es um langfristig wirksame *Strukturen* der Wissenschaft, nicht um *Ereignisse*.[57]

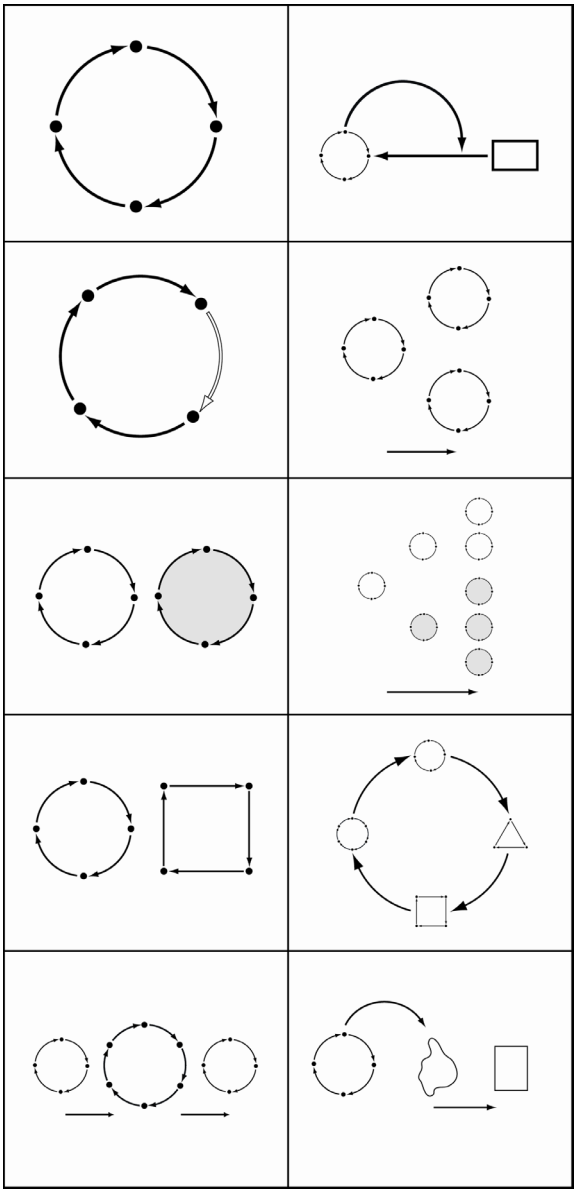
Im Anschluss an die Vorstellungen Georges Canguilhems besteht der Plan in einer von der Geschichte der Biologen unabhängigen Geschichte der Biologie. Eine solche Geschichte kann »keine Sammlung von Biographien mehr sein, auch kein Tableau von Doktrinen in der Art einer Naturgeschichte. Sie muß eine Genealogie der Begriffe rekonstruieren«.[58] Die Darstellung von Begriffsgenealogien bildet für Canguilhem eine der Hauptaufgaben der Wissenschaftsgeschichte: Im Zentrum steht bei ihr die Geschichte der Formung (»formation«), Verformung (»déformation«) und Richtigstellung (»rectification«) von wissenschaftlichen Begriffen.[59] In seiner Begriffszentrierung betrachtet dieser Ansatz Begriffe als die »kleinste Einheit der epistemischen Integration, d.h. der Abgrenzung, Interpretation und Verallgemeinerung von Erfahrung«.[60] Die Begriffe werden damit selbst zu wissenschaftlichen Akteuren, die neben den drei anderen großen Typen wissenschaftlicher Agenten stehen: den Personen, Institutionen und Theorien.

1.	Zelle	1079	16.	Gen	160
2.	Muskel	396	17.	Virus	151
3.	Membran	394	18.	Enzym	145
4.	Protein	327	19.	Organismus	138
5.	Pflanzen	285	20.	Pilz	110
6.	Blut	279	21.	Funktion	106
7.	Bakterien	245	22.	Population	82
8.	Form	244	23.	Organ	79
9.	Nerv/Neuron	221	24.	Individuum	68
10.	Gewebe	220	25.	Evolution	66
11.	DNA	203	26.	(Blut-)Gefäß	66
12.	Art	193	27.	Information	66
13.	Wachstum	191	28.	Entwicklung	64
14.	Krankheit	181	29.	Umwelt	60
15.	Tiere	170	30.	Leben	56

Tab. 2. Häufigkeiten von biologischen Ausdrücken in englischsprachigen Lehrbüchern der Allgemeinen Biologie (»General Biology«). Die Datenbasis besteht aus Stichproben aus aktuellen Lehrbüchern mit einem Umfang von zusammen knapp 150.000 Wörtern. Angegeben ist die absolute Häufigkeit der Wörter in diesem Korpus (Singular- und Pluralformen jeweils addiert). Alle nicht aufgeführten Hauptstichwörter dieses Wörterbuchs kommen in dem Korpus seltener als die Wörter dieser Liste vor (Daten zusammengestellt aus James, G., Ho Wing-lok, P. & Chu Chi-Yuen, A. (1997). English in Biology, Biochemistry and Chemistry. A Corpus-Based Lexical Analysis).

Neben dem biografischen und sozialen Kontext findet auch die experimentell-technische Seite der Forschung nur wenig Berücksichtigung. Zwar liegt ein neuer Schwerpunkt der Wissenschaftsgeschichte gerade auf diesen Themen: der apparativen und experimentellen Seite des Forschungsprozesses, und es wird das Ziel verfolgt, eine Wissenschaftsgeschichte ausgehend von der materiellen Seite der Forschung zu schreiben, wie es heißt.[61] Die vorliegende Darstellung ist jedoch nicht an der Dynamik von *Experimentalsystemen* orientiert, sondern allein an der begrifflichen Seite der Wissenschaft und ist insofern in klassischer Weise theoriezentriert.

Selbstverständlich ist der Begriffsapparat der Biologie als Ergebnis empirischer Arbeit entstanden und steht damit nicht unabhängig von praktischen Me-



Organismus
Wechselseitige Bedingung von Teilen in einem Ganzen. Jeder Teil hängt in seiner Wirkung von den anderen Teilen ab.

Verhalten
Regulation des Umwelteinflusses. Die Wirkung der Umwelt hängt von der Aktivität des Organismus ab.

Funktion
Element in einem System von interdependenten Prozessen

Fortpflanzung
Vermehrung des Organismus

Form
Innere und äußere Struktur von Organismen

Evolution
Differenzielle Reproduktion von Formen. Das Auftreten einer neuen Form (Mutation) und deren relative Ausbreitung (Selektion)

Typus
Grundlegend verschiedene Baupläne von Organismen

Ökosystem
Wechselseitige Bedingung von Organismen verschiedener Typen. Jeder Organismus nimmt eine spezielle funktionelle Rolle im System ein.

Entwicklung
Zyklische und gesetzmäßige Abfolge von differenzierten Erwachsenen- und weniger differenzierten Jugendformen

Kultur
Ideenorientierte Gestaltung der Welt. Organismische Aktivitäten, die nicht notwendigerweise auf Selbsterhaltung oder Fortpflanzung ausgerichtet sind

Abb. 4. Ein Vorschlag zur grafischen Visualisierung der grundlegenden Konzepte der Biologie. Ein Pfeil, der zwei Elemente verbindet, bezeichnet eine Wirkung und eine Abhängigkeit: das Element, auf das der Pfeil zeigt, ist in seiner weiteren Wirkung von dem Element abhängig, von dem der Pfeil ausgeht. Ein Pfeil, der unterhalb von zwei Figuren verläuft, stellt eine zeitliche Veränderung dar. Die Konzepte in der linken Spalte betreffen die Verhältnisse innerhalb eines Organismus, die in der rechten Spalte sein Verhältnis zur Umwelt.

thoden, Techniken und Apparaten. Die Begriffe und Begriffsverschiebungen gehen aus der wissenschaftlichen Praxis hervor: Begriffe werden in bestimmten Forschungskontexten und vor dem Hintergrund neuer Erfahrungen eingeführt und etablieren sich in diesen Kontexten. Der spezifische Erfahrungskontext und die experimentelle Arbeit hat sich also den Begriffen und Gegenständen eingeschrieben: Die Begriffe stehen genauso wenig unabhängig von den empirischen Verfahren des Umgangs mit den Dingen

Organismus
Biologie
Leben
Organisation
Selbstorganisation
Urzeugung
Molekularbiologie
Individuum
Kreislauf
Zweckmäßigkeit
Wechselseitigkeit
Ganzheit
Vitalismus
Umwelt
Krankheit

Funktion
Physiologie
Organ
Analogie
Selbstbewegung
Stoffwechsel
Hierarchie
Regulation
Regeneration
Selbsterhaltung
Selbstdarstellung

Form
Morphologie
Anatomie
Modifikation
Zelle
Gewebe
Information

Typus
Taxonomie
Systematik
Lebensform
Art
Virus
Bakterium
Einzeller
Pflanze
Pilz
Tier

Entwicklung
Entwicklungsbiologie
Wachstum
Feld
Metamorphose
Generationswechsel
Lebensgeschichte
Tod

Verhalten
Ethologie
Instinkt
Lernen
Bedürfnis
Wahrnehmung
Empfindung
Ernährung
Räuber
Parasitismus
Schutz
Mimikry
Sozialverhalten
Kommunikation
Spiel
Schlaf

Fortpflanzung
Genetik
Vererbung
Gen
Population
Arterhaltung
Genotyp/Phänotyp
Geschlecht
Balz
Befruchtung
Brutpflege

Evolution
Evolutionsbiologie
Phylogenese
Homologie
Anpassung
Mutation
Rekombination
Polymorphismus
Selektion
Lamarckismus
Fortschritt
Fossil

Ökosystem
Ökologie
Biotop
Biozönose
Nische
(ökologische) Rolle
Symbiose
Konkurrenz
Koexistenz
Diversität
Gleichgewicht
Biogeografie
Biosphäre

Kultur
Kulturwissenschaft
Mensch
Gefühl
Intelligenz
Bewusstsein
Bioethik
Künstliches Leben

Tab. 3. Geordnete Übersicht über die 112 Haupteinträge dieses Wörterbuchs.

wie die Dinge als bloße Objekte der Natur, die es nur zu erkennen gilt, zu verstehen sind. Beides, Empirisches und Epistemisches, die Dinge und die Diskurse, sind miteinander verschränkt. Die Dinge werden also erst durch den besonderen Kontext ihrer Erfahrung und Darstellung zu den Dingen, die sie sind, sie sind »epistemische Dinge«[62]; und genauso werden die Begriffe erst durch ihren empirischen Bezug zu definierten Konzepten der Biologie. Insofern der hier verfolgte begriffs- und theoriezentrierte Ansatz von diesen komplexen Verhältnissen nicht selten absieht, enthält er eine verkürzende Perspektive auf den Wissenschaftsprozess. Er impliziert Hervorhebungen und Vernachlässigungen (wie jede methodisch geleitete Perspektive).

Auch die epistemischen Prozesse, die an der Bildung neuer Begriffe beteiligt sind, werden hier nicht dargestellt. Bei aller Dynamik, die sich bereits aus der Vielzahl der Zitate von zeitlich weit auseinander liegenden Autoren ergibt, ist es doch eine jeweilige Statik, die mit einem Begriff markiert wird. Zum Teil beruht dies darauf, dass es die für die Biologie grundlegenden Begriffe sind, die hier behandelt werden. Denn Stabilität ist gerade für die Grundbegriffe, die nicht an der Forschungsfront stehen, kennzeichnend. Grundbegriffe können gerade über das Merkmal der synchronen und diachronen Stabilität definiert werden: Es sind Begriffe mit einem weiten Gegenstands- und Anwendungsbereich und einer langen Problemgeschichte.[63] Die relative Stabilität und Erhabenheit gegenüber den Fortschritten der Biologie kann bei einigen Begriffen so weit reichen, dass sie nicht (mehr) als biologische Begriffe gelten können, sondern auch von anderen Disziplinen, etwa der Philosophie, reklamiert werden. Sie können von der Philosophie reklamiert werden, insofern diese als Wissenschaftstheorie auf die Besonderheit und Voraussetzungen der einzelnen Wissenschaften reflektiert. Denn das Charakteristische der Grundbegriffe ist gerade, dass sie zwar unersetzlich für die meisten Theorien sind – sie weisen die Theorien als Beitrag zu einer besonderen Disziplin (oder umfassenderen Theorie) aus;

Leben		
Organisation	**Regulation**	**Evolution**
Organismus	**Homöostase**	**Fortpflanzung**
Form	Stoffwechsel	Vererbung
Funktion	Regeneration	Gen
Organ		Population
Zelle	**Verhalten**	Areal
Individuum	Instinkt	Rekombination
Art	Lernen	Brutpflege
Lebensform	Information	
Analogie	Wahrnehmung	**Entwicklung**
Umwelt	Gefühl	Geburt
Krankheit	Intelligenz	Wachstum
	Bewusstsein	Tod
Ökosystem	Ernährung	
Biotop	Parasitismus	**Phylogenese**
Biozönose	Räuber	Monophylum
Nische	Schutz	Homologie
Symbiose	Kommunikation	Anpassung
Konkurrenz	Sozialverhalten	Mutation
Diversität	Spiel	Modifikation
Biosphäre	Schlaf	Selektion

Tab. 4. Vorschlag für 60 Grundbegriffe der Biologie und ihre Ordnung. Die Verkürzung gegenüber der Übersicht in Tab. 3 erklärt sich aus dem Verzicht auf (1) rein klassifikatorische Kategorien (wie ›Tier‹, ›Pflanze‹ und ›Einzeller‹), (2) die Titel der Teildisziplinen (wie ›Morphologie‹, ›Physiologie‹ und ›Ethologie‹) bzw. deren Ersatz durch oberste theoretische Begriffe (›Areal‹ statt ›Biogeografie‹), (3) Begriffe, die primär für die Geschichte der Biologie von Bedeutung sind (wie ›Urzeugung‹, ›Vitalismus‹ und auch ›Genotyp/Phänotyp‹), sowie (4) in erster Linie für die theoretische Biologie wichtige Konzepte (wie ›Ganzheit‹, ›Wechselseitigkeit‹ und ›Kreislauf‹).

sie sind die Begriffe, die für eine Disziplin »unersetzbar« und »unaustauschbar« (Koselleck) geworden sind[64] –, dass sie aber in diesen Theorien nicht definiert, sondern vorausgesetzt werden. Dies gilt in besonderem Maße für die beiden Begriffe, die den Gegenstand der Biologie definieren: ↑›Leben‹ und ↑›Organismus‹. Diese beiden Begriffe werden zwar auch von der Biologie mit (wechselndem) Gehalt gefüllt, in den meisten biologischen Theorien werden sie aber vorausgesetzt, und zwar als unersetzlich vorausgesetzt, um diese Theorien als biologische Theorien zu qualifizieren.

Besonders deutlich wird die definitionsfreie Voraussetzung der Grundbegriffe in den Versuchen der axiomatischen Rekonstruktion biologischer Theorien. In dem ersten Versuch dieser Art, der Rekonstruktion biologischer Abstammungs- und Verwandtschaftsverhältnisse durch Joseph H. Woodger (1937), bilden zehn »Zeichen« die Grundbegriffe (später »primitive Begriffe« genannt), die in das System der Axiome eingehen, dort aber nicht definiert werden. Zu diesen Begriffen zählen sowohl allgemein naturwissenschaftliche (z.B. »Teil von«; »zeitlich früher«) als auch speziell biologische (z.B. »organisierte Einheiten«, »genealogisches Verhältnis der Verschmelzung oder Teilung«; »Klassen von ganzen Organismen«; »Klassen von Zellen«).[65]

Die meisten der hier behandelten Begriffe erfüllen im Hinblick auf viele biologische Theorien die syntaktische Bedingung für Grundbegriffe: Sie werden nicht erst durch diese Theorien eingeführt, sondern von ihnen vorausgesetzt. Weil eine vollständige und einheitliche Axiomatisierung der Biologie aber nicht vorliegt, gibt es kein einfaches rein formales Kriterium für biologische Grundbegriffe. Fraglich ist aber auch, ob dieser Weg überhaupt geeignet ist, Grundbegriffe zu identifizieren; denn der Ansatz der axiomatischen Rekonstruktion von Theorien in einem logischen Kalkül weist viele Schwächen auf. So ist er ungeeignet zur Darstellung von in sich widersprüchlichen und fragmentarischen Theorien, die trotz ihrer Defizite in logischer Hinsicht für die progressiven Elemente vieler Theorien, d.h. für die Wissenschaft als dynamisches System, kennzeichnend sind.[66]

Auswahl der Begriffe

Ziel dieses Wörterbuchs war es nicht, die erste Verwendung und Geschichte möglichst vieler Begriffe zu klären, sondern die theoretisch wichtigsten Begriffe zu beleuchten. Diese Begriffe, die »Grundbegriffe« können, wie gesagt, *syntaktisch* verstanden werden als primitive Terme, die Teile der Postulate von axiomatischen Rekonstruktionen sind und über die abgeleitete Begriffe definiert werden. Sie lassen sich *semantisch* als diejenigen allgemeinen Begriffe charakterisieren, die am Ende von spezifischen Erklärungen stehen und einen Wert in der Ordnung und Generierung von Forschungsfragen haben; in dieser Hinsicht bilden sie Dach- oder Integrationskonzepte, die ein Forschungsfeld nach innen zusammenhalten und nach außen abgrenzen. In *historischer* Perspektive handelt es sich bei den Grundbegriffen um alte, bewährte und stabile Konzepte zur Organisation des Wissens, die über lange Zeiträume einen weitgehend konstanten Anwendungsbereich aufweisen. Und schließlich lassen sich Grundbegriffe *quantitativ* darüber bestimmen, dass sie vielfach zu den häufigsten spezifischen Begriffen einer Wissenschaft zählen. Allerdings sind nicht alle häufig erscheinenden Ausdrücke bereits Grundbegriffe, und umgekehrt gehören manche theoretisch zentralen Begriffe offenbar nicht zu den häufigsten (wie z.B. ›Organisation‹,

Art (Species)	100	Kommunikation (Communication)	22	Analogie (Analogy)	5
Form (Form)	85	Spiel (Play)	22	Nische (Niche)	5
Entwicklung (Development)	74	Tod (Death)	21	Rekombination (Recombination)	5
Information (Information)	70	Konkurrenz (Competition)	19	Parasitismus (Parasitism)	4
Wachstum (Growth)	65	Stoffwechsel (Metabolism)	19	Wahrnehmung (Perception)	4
Individuum (Individual)	63	Modifikation (Modification)	18	Intelligenz (Intelligence)	3
Leben (Life)	58	Schutz (Protection)	18	Sozialverhalten (Social Behavio(u)r)	3
Funktion (Function)	57	Anpassung (Adaptation)	13	Biosphäre (Biosphere)	2
Zelle (Cell)	54	Organismus (Organism)	13	Homöostase (Homeostasis)	2
Verhalten (Behavio(u)r)	51	Organ (Organ)	12	Monophylum (monophyletic)	2
Population (Population)	49	Ernährung (Nutrition)	10	Schlaf (Sleep)	2
Evolution (Evolution)	40	Mutation (Mutation)	10	Symbiose (Symbiosis)	2
Umwelt (Environment)	39	Ökosystem (Ecosystem)	10	Bewusstsein (Consciousness)	1
Selektion (Selection)	32	Phylogenese (phylogenetic)	10	Brutpflege (Parental Care)	1
Organisation (Organiz(s)ation)	28	Vererbung (Inheritance & Heredity)	10	Gefühl (Emotion)	1
Biotop (Biotope & Habitat)	27	Geburt (Birth)	8	Instinkt (Instinct)	1
Gen (Gene)	27	Lernen (Learning)	8	Lebensform (Life(-)form)	1
Biozönose (Community)	24	Homologie (Homology)	7	Areal (Distribution Area)	0
Krankheit (Disease & Illness)	24	Räuber (Predator)	7		
Regulation (Regulation)	24	Regeneration (Regeneration)	7		
Diversität (Diversity)	22				
Fortpflanzung (Reproduction)	22				

Tab. 5. Häufigkeit der 60 Grundbegriffe aus Tab. 4, ermittelt aus dem Datensatz der Datenbank JSTOR, der Zeitschriftenaufsätze der biologischen Wissenschaften (»Biological Sciences«) umfasst (zusammen 223 Zeitschriftentitel, die meisten davon aus dem 20. Jahrhundert). Angegeben ist die relative Häufigkeit jedes Ausdrucks im Verhältnis zur Häufigkeit des häufigsten Ausdrucks (in Prozent). Der häufigste Ausdruck ›Species‹ hat in dem Datensatz eine absolute Häufigkeit von 564.770 Vorkommen. Ordnung der Begriffe nach der Häufigkeit. Gesucht wurde nach den englischen Ausdrücken (jeweils in Klammern), wobei die Häufigkeiten alternativer Schreibweisen (z.B. ›Organization‹ und ›Organisation‹) addiert wurden (Datenerhebung im Januar 2010).

›Regulation‹, ›Stoffwechsel‹ oder ›Vererbung‹; vgl. Tab. 2; Tab. 5).

Nicht zuletzt in der Auswahl der behandelten Begriffe enthält dieses Wörterbuch also eine systematische Perspektive. Die Systematik der Begriffsauswahl zielt auf einen Überblick über die theoretischen Grundbegriffe der Biologie und enthält gleichzeitig einen Vorschlag für eine systematische Ordnung. In dieser Ordnung soll das begriffliche Grundgerüst, die »logische Geografie« (G. Ryle) der Wissenschaft der Biologie deutlich werden (vgl. Tab. 3). Es geht um eine Grundlage, die mit einem Ausdruck von Max Verworn in der Einleitung zu der von ihm seit 1902 herausgegebenen ›Zeitschrift für allgemeine Physiologie‹ »universal-biologisch« genannt werden kann.[67] Quantitativ liegt dieser Ordnung der Begriffe das Prinzip ›zehn hoch drei‹ zugrunde: Den zehn Ordnungsbegriffen der Übersicht (Organismus, Typus, Form, Funktion, Entwicklung, Verhalten, Fortpflanzung, Evolution, Ökosystem und Kultur) werden jeweils etwa zehn untergeordnete Begriffe zugewiesen, die in alphabetischer Reihenfolge die Ordnung der 112 Einträge in diesem Wörterbuch begründen und denen wiederum jeweils etwa zehn bis zwanzig Begriffe zugeordnet werden, die in einem Kasten bei den entsprechenden Einträgen zusammengestellt sind und die insgesamt in alphabetischer Reihenfolge im Wortverzeichnis aufgeführt sind (zusammen 1.872 Einträge).

Die Struktur, die die alphabetische Ordnung dieses Buches liefert, liegt also auf einer mittleren Ebene. In systematischer Hinsicht wünschenswert wäre eine Darstellung der Begriffe ausgehend von den Konzepten auf höchster systematischer Ebene (Tab. 4). Die alphabetische Ordnung bringt aber den Vorteil einer offenen Form mit sich. Bei aller systematischen Geschlossenheit ist die Biologie natürlich keineswegs eine abgeschlossene Wissenschaft. Sie entwickelt neue Konzepte, die sich meistens auf unterer systematischer Ebene bewegen (auf der Ebene der 10^3 Wörter des Registers oder auf noch tieferen Ebenen), manchmal aber auch auf der mittleren Ebene der 10^2 Wörter, die die alphabetische Ordnung dieses Wörterbuchs bilden. Indem diese mittlere Ebene das Grundgerüst des Buches bildet, können die Begriffe der unteren Ebene im systematischen Zusammenhang dargestellt werden, jeweils im Kontext des Begriffs der übergeordneten Ebene.

Selbstverständlich wird eine einfache lineare Ordnung dieser Art der Komplexität und Vieldimensiona-

lität des biologischen Begriffsgefüges nicht gerecht. Das System der linearen Anordnung und eindimensionalen Gruppierung hat allein den Vorteil der Einfachheit und leichten Darstellbarkeit. Es verdeckt aber andere Beziehungen und strukturelle Parallelen, die zwischen den Begriffen bestehen. Hier nur ein Beispiel für eine solche (im Weiteren vernachlässigte) begriffliche Struktur: Eine viele biologische Begriffskonstellationen durchziehende Parallele bezieht sich auf die Polarität einer *partikularisierenden* und einer *integrierenden* Perspektive. Zu verschiedenen grundlegenden Themen der Biologie existieren Konzepte, die auf diesen beiden einander entgegengesetzten Perspektiven beruhen: einem analytisch-atomisierenden Ansatz auf der einen Seite und einem synthetisch-holistischen Ansatz auf der anderen Seite. In Bezug auf die Form von Organismen erscheint diese Polarität in der Morphologie in den Begriffen von *Merkmal* und *Gestalt*; in der Entwicklungsbiologie lautet das entsprechende Begriffspaar *Gen* und *Entwicklungssystem*; in der Physiologie kann einander gegenübergestellt werden: eine isolierte *Funktion* und der *Organismus* als integriertes System; in der Ökologie gilt Analoges für die Konzepte *Nische* und *Ökosystem*; und schließlich ließen sich in der Phylogenese in ähnlicher Weise die Begriffe der *Stammlinie* (oder des *Stammbaums*) und die Vorstellung des *Fortschritts* (im Sinne einer *Höherentwicklung* durch Differenzierung und Symbiose) polarisieren. Diese und andere Strukturen der biologischen Begrifflichkeit sind jedoch noch zu wenig explizit gemacht, als dass mit ihrer Hilfe eine wirklich systematische Entfaltung des Inventars grundlegender Begriffe der Biologie erfolgen könnte.

In diesem Wörterbuch sind nur allgemeine biologische Begriffe berücksichtigt. Diese sollten aber – angefangen von den Grundbegriffen ›Leben‹ und ›Organismus‹ – möglichst vollständig erfasst werden. Abgesehen von wenigen Stichworten sind alle aufgeführten Begriffe für alle Organismen von Bedeutung. Ausgenommen sind hiervon lediglich die Einträge zu den großen taxonomischen Gruppen (Virus, Bakterium, Einzeller, Pflanze, Pilz, Tier) und einige nicht bei allen Organismen auftretende, aber doch für die Mehrzahl (oder zumindest viele) der uns bekannten Lebewesen fundamentale organische Phänomene (Balz, Befruchtung, Brutpflege, Generationswechsel, Geschlecht, Gewebe, Metamorphose, Mimikry, Parasitismus, Räuber, Sozialverhalten, Spielen, Symbiose). Die Haupteinträge richten sich nach den Prozessen, und nicht nach den sie ausführenden physischen Körperteilen (wichtige Körperteile sind den entsprechenden Prozessen als Nebeneinträge untergeordnet, z.B. der Eintrag ›Muskel‹ dem Haupteintrag ›Selbstbewegung‹ und der Eintrag ›Nerv‹ dem Haupteintrag ›Empfindung‹). Vereinzelt werden neue Bezeichnungen für Phänomene vorgeschlagen, die bisher nicht oder nur unzureichend auf den Begriff gebracht worden sind, die vielleicht sogar so etwas wie lexikalische Lücken der heutigen Biologie bilden (z.B. ›Allelologie‹ ↑Physiologie; ›Poikilomorphose‹ ↑Metamorphose; ›Metadem‹ ↑Population).

So wie auf spezielle Begriffe, die nur für einzelne Organismentypen anwendbar sind, weitgehend verzichtet wurde, ist andererseits für die allgemeinbiologischen Begriffe Vollständigkeit angestrebt worden. Es sollten also alle grundlegenden biologischen Begriffe Berücksichtigung finden. Umgekehrt heißt das, dass Begriffe, die hier nicht auftauchen, m.E. nicht als allgemeine biologische Begriffe gelten können. Dies betrifft z.B. die Begriffe ›Handlung‹, ›Seele‹, ›Geist‹, ›Erkenntnis‹, ›Moral‹ und ›Schönheit‹. Kurze Einblicke in die Versuche, die verschiedenen Kulturbereiche des Menschen auf biologischer Grundlage zu behandeln, werden in den Einträgen ›Kultur‹ und ›Kulturwissenschaft‹ gegeben. In letzterem findet sich eine knappe Geschichte der Konzepte einer ›Evolutionären Erkenntnistheorie‹, ›Evolutionären Ethik‹ und ›Evolutionären Ästhetik‹. Eine Darstellung der historischen Entwicklung der biologischen Theorien über den Menschen ist im Eintrag ›Mensch‹ enthalten. Und auch die zwischen Biologie und Psychologie angesiedelten Grenzbegriffe ›Bewusstsein‹, ›Intelligenz‹ und ›Gefühl‹ haben jeweils eigene Artikel erhalten. Hier steht nicht allein im Vordergrund, zu zeigen, was die Biologie ihrem Wesen nach ist, sondern – vielleicht noch wichtiger – was sie nicht ist und nicht zu leisten vermag.

In der Darstellung der Konzepte wird in erster Linie die funktionale Einordnung der Prozesse diskutiert, weniger die Erforschung der biologischen Mechanismen, die diese ausführen. An keiner Stelle werden Fortschritte über die Kenntnis physiologischer Details behandelt. Hinter diesem Vorgehen steht die Überzeugung, dass die meisten biologischen Grundbegriffe funktional bestimmte Begriffe sind: eine biologische Funktion kann über sehr unterschiedliche Mechanismen bewirkt werden und sie bleibt doch die gleiche Funktion. Es kann z.B. vielfältige Wege geben, auf denen ein Herz den Kreislauf in einem Organismus antreibt, als Herz ist es aber durch seinen Effekt bestimmt, nicht durch die besondere Art des Mechanismus; ebenso kann es viele physiologische Wege geben, auf denen sich die Metamorphose eines Organismus vollzieht, als Metamorphose ist sie aber wieder unabhängig von diesen Mechanismen be-

stimmt. Die Schwerpunktsetzung auf den funktionalen Aspekten erfolgt also, weil eine funktionalistische Methodik die biologische Begriffsbildung prägt.

Weil primär die allgemeinen Begriffe der Biologie behandelt werden, liegt das Hauptgewicht des Wörterbuchs auf den Subdisziplinen der Biologie, die es mit dem ganzen Organismus zu tun haben, also z.B. der Morphologie, Ethologie, Ökologie und Evolutionsbiologie. Die besonders rasante sachliche und terminologische Entwicklung in den modernen biologischen Subdisziplinen, der Molekularbiologie, Genetik und Neurobiologie, wird damit so gut wie überhaupt nicht dargestellt. Erklärt werden kann dies damit, dass es um die Geschichte der allgemeinen Konzepte gehen soll, diese Subdisziplinen in der Regel aber über speziellere Begriffe als die »organismischen« Fächer verfügen. Außerdem gehen die molekularbiologischen Begriffe häufig von chemischen oder mikroskopisch sichtbaren *Strukturen* oder spezifischen Mechanismen aus, und sind damit nicht primär an den *Funktionen* oder basalen organischen Prozessen orientiert, die aber dem Aufbau des Wörterbuchs zugrunde liegen. Viele der molekularbiologischen Ausdrücke sind überdies mit einer klaren terminologischer Absicht eingeführt worden; die Darstellung ihrer Geschichte würde daher eher in eine Terminologie- als eine Begriffsgeschichte fallen. Unter den Haupteinträgen ›Zelle‹, ›Gen‹ und ›Molekularbiologie‹ findet sich daher lediglich eine kurze Darstellung der Entwicklung der Techniken und ein Hinweis auf die erste Verwendung der Ausdrücke für die grundlegenden mikroskopisch sichtbaren Strukturen und molekularen Prozesse in einer Zelle, also z.B. ›Membran‹, ›Zellkern‹, ›Chromosomen‹, ›DNA‹, ›Mitochondrien‹, ›Ribosomen‹, ›Mitose‹, ›Meiose‹, ›Replikation‹, ›Transkription‹ und ›Translation‹.

Die in diesem Wörterbuch behandelten Begriffe enthalten die Mehrzahl der 68 »speziellen Grundbegriffe der Biologie«, wie sie durch die *Wittenberger Initiative* der bildungspolitischen Kommission der ›Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte‹ unter Leitung von Gerhard Schaefer erarbeitet und im Jahr 2000 publiziert wurden.[68] Lediglich allgemeine Begriffe dieser Liste – nämlich ›Abgrenzung‹, ›Bewertung‹, ›Energie‹, ›Komplexität‹, ›Natur‹, ›Ordnung‹, ›Periodik‹, ›Polarität‹, ›Variabilität‹, ›Verwandlung‹ und ›Zeichen‹ – sind in diesem Wörterbuch nicht behandelt. Einige Begriffe der Liste der ›Wittenberger Initiative‹ werden hier allerdings nicht als Haupteinträge, sondern lediglich als Nebeneinträge geführt. Dies sind die Begriffe ›Assimilation/Dissimilation‹ (↑Stoffwechsel), ›Autonomie‹ (↑Regulation), ›Produzent/Konsument/Destruent‹ (↑ökologische Rolle), ›Enzym‹ (↑Molekularbiologie), ›Generation‹ (↑Fortpflanzung), ›Hormon‹ (↑Regulation), ›Immunsystem‹ (↑Schutz), ›Isolation‹ (↑Evolution), ›Nahrungskette/-netz‹ (↑Ernährung), ›Organsysteme‹ (↑Funktion), ›Photosynthese‹ (↑Ernährung), ›Reaktionsnorm‹ (↑Nische), ›Reiz‹ (↑Wahrnehmung), ›Rückkopplung‹ (↑Regulation) und ›Steuerung‹ (↑Regulation).

Zu jedem der Haupteinträge ist eine Übersicht über die ihm zugeordneten Nebeneinträge gegeben. Die Personennamen und Jahreszahlen in diesen Listen dienen nur der ersten Orientierung darüber, wer den Begriff in einer historisch einflussreichen Bedeutung geprägt hat. Viele Begriffe haben danach eine Umprägung und semantische Transformation erfahren, die von der ersten Bedeutung fortführte und über die die Nennung eines Namens und einer Jahreszahl natürlich keinen Aufschluss gibt. Für die Bestimmung der Jahreszahl für die erste Verwendung eines Ausdrucks sind in der Regel allein gedruckte Quellen berücksichtigt worden – nicht nur weil diese besser erschlossen sind, sondern auch, weil sie die verbreitete und in Ausbreitung begriffene Sprache besser dokumentieren als Labortagebücher, Briefe und andere nicht gedruckte Quellen.

Für jeden Haupteintrag sind daneben Grafiken aus der Geschichte der Biologie ausgewählt, die von besonderem theoretischem Interesse für den betreffenden Begriff sind. Auch die Grafiken sollen die ersten (oder zumindest frühe) Repräsentationen des betreffenden Sachverhalts darstellen (z.B. die erste Abbildung eines Menschen, eines Nahrungsnetzes, eines physiologischen Regelkreises oder eines biogeochemischen Stoffkreislaufs). Für die zehn grundlegenden Begriffe, nach denen in der *Geordneten Übersicht über die Haupteinträge* (Tab. 3) die Stichwörter geordnet sind, wurden eigene Grafiken entwickelt. Neben Text und Grafiken enthält dieses Wörterbuch Tafeln und Tabellen. Zu den Tafeln zählen Listen von prägnanten Definitionen komplexer Begriffe (↑Anpassung, Art, Evolution, Funktion, Gen, Kultur, Leben, Mensch, Organismus, Ökosystem etc.). Andere Tafeln geben einen Überblick über die Bedeutungsdimensionen komplexer Begriffe, indem sie Aspekte eines Begriffs auflisten (↑Fortpflanzung, Gen, Intelligenz, Kultur etc.). Einige der Tabellen sind Gliederungstabellen, so die Tabellen, die Einteilungen der biologischen Subdisziplinen anbieten (↑Physiologie, Ethologie, Population, Ökologie). Andere Tabellen sind Kreuztabellen, bei denen ein begriffliches Feld nach zwei Dimensionen mit jeweils zwei alternativen Merkmalen gegliedert wird. Für einige Begriffe

mögen diese Tabellen mehr eine Spielerei als eine gut begründete Einteilung darstellen. Man kann sich z.B. darüber streiten, ob es sinnvoll ist, vier Kulturbereiche zu unterscheiden und die Einteilung in einer Kreuztabelle zu begründen, d.h. sie nach zwei Dimensionen mit jeweils zwei Merkmalen zu gliedern (↑Kulturwissenschaft). Diese Tabellen können aber zumindest zur Reflexion über die Ordnung der Begriffe anregen.

Quellen

Abschließend ein Blick auf die regelmäßig zu Rate gezogenen Quellen (eine umfangreiche Bibliografie zur Philosophie und Geschichte der Biologie findet sich auch auf meiner Homepage: www.georg-toepfer.de):

Als Hauptwerke zur Geschichte der Biologie, von denen viele immer wieder als Hilfe bei der Erstellung dieses Wörterbuchs gedient haben, können folgende Arbeiten gelten:

Rádl, E. (1905/13-09). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.

Nordenskiöld, E.N. (1921-24). Biologiens Historia, dt.: Die Geschichte der Biologie (Jena 1926).

Locy, W.A. (1925). The Story of Biology.

Singer, C. (1931/59). A History of Biology.

Schmucker, T. (1936). Geschichte der Biologie.

Guyénot, E. (1941). Les sciences de la vie au XVII^{e} et XVIII^{e} siècle.

Nowikoff, M. (1949). Grundzüge der Geschichte der biologischen Theorien. Werdegang der abendländischen Lebensbegriffe.

Dawes, B. (1952). A Hundred Years of Biology.

Rothschuh, K.E. (1953). Geschichte der Physiologie.

Ballauff, T. (1954). Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie, Bd. I. Vom Altertum bis zur Romantik.

Bodenheimer, F.S. (1958). The History of Biology. An Introduction.

Gardner, E.J. (1960/72). History of Biology.

Taylor, G.R. (1963). The Science of Life, dt.: Das Wissen vom Leben. Eine Bildgeschichte der Biologie (München 1963).

Sirks, M.J. & Zirkle, C. (1964). The Evolution of Biology.

Rook, A. (ed.) (1964). The Origins and Growth of Biology.

Asimov, I. (1964). A Short History of Biology, dt.: Geschichte der Biologie (Frankfurt/M. 1968).

Rostand, J. (1964). Esquisse d'une histoire de la biologie.

Delaunay, A. (1965). Histoire de la biologie.

Théodoridès, J. (1965). Histoire de la biologie.

Ungerer, E. (1966). Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie, Bd. III. Der Wandel der Problemlage der Biologie in den letzten Jahrzehnten.

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

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

Roger, J. (^{2}1971). Les sciences de la vie dans la pensée francaise du XVIIIe siècle.

Buffaloe, N.D. & Throneberry, J.B. (1973). Concepts of Biology. A Cultural Perspective.

Smith, C.U.M. (1976). The Problem of Life. An Essay in the Origins of Biological Thought.

Baumel, H. (1978). Biology. Its Historical Development.

Magner, L.N. (1979). A History of the Life Sciences.

Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance.

Jahn, I. (Hg.) (1982/98). Geschichte der Biologie.

Giordan, A. (1989). Histoire de la biologie.

Lexikon der Biologie, Bd. 10 (1992). Meilensteine der Biologiegeschichte.

Moore, J.A. (1993). Science as a Way of Knowing. The Foundations of Modern Biology.

Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie.

Serarfini, A. (1993). The Epic History of Biology.

Bäumer, Ä. (1991-96). Geschichte der Biologie, 3 Bde.

Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele. Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart.

Vignais, P. (2001). La biologie des origines à nos jours. Une histoire des idées et des hommes.

Sapp, J. (2003). Genesis. The Evolution of Biology.

Höxtermann, E. & Hilger, H.H. (Hg.) (2007). Lebenswissen. Eine Einführung in die Geschichte der Biologie.

Agutter, P.S. & Wheatley D.N. (2008). Thinking About Life. The History and Philosophy of Biology and Other Sciences.

Einen präzisen Überblick über die Zoologie der Antike gibt folgende Arbeit:

Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik.

Als die wichtigsten Werke der theoretischen Biologie seit Beginn des 20. Jahrhunderts, die v.a. für den wissenschaftstheoretischen Hintergrund von Bedeutung sind, können gelten:

Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie.

Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen.

Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie.

Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973).

Woodger, J.H. (1929). Biological Principles. A Critical Study (London 1967).

Bertalanffy, L. von (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.

Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte.
Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie.
Meyer, A. (1934). Ideen und Ideale der biologischen Erkenntnis.
Bauer, E. (1935). Teoretičeskaja Biologija.
Ballauff, T. (1949). Das Problem des Lebendigen. Eine Übersicht über den Stand der Forschung.
Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur.
Mainx, F. (1955). Foundations of Biology.
Callot, E. (1956). Philosophie biologique.
Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968).
Rothschuh, K. (1959). Theorie des Organismus. Bios. Psyche. Pathos.
Rensch, B. (1968). Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage.
Jacob, F. (1970). La logique du vivant (dt. Frankfurt/M. 1972).
Sershantow, W.F. (1972). Wwedenije w metodologii sowremennoi biologii (dt. Einführung in die Methodologie der modernen Biologie, Jena 1978).
Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology.
Hull, D. (1974). Philosophy of Biological Science.
Oeser, E. (1974). System, Klassifikation, Evolution. Historische Analyse und Rekonstruktion der wissenschaftstheoretischen Grundlagen der Biologie.
Elsasser, W.M. (1975). The Chief Abstractions of Biology.
Wuketits, F.M. (1978). Wissenschaftstheoretische Probleme der modernen Biologie.
Mercer, E.H. (1981). The Foundation of Biological Theory.
Mohr, H. (1981). Biologische Erkenntnis. Ihre Entstehung und Bedeutung.
Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science.
Sattler, R. (1986). Biophilosophy. Analytic and Holistic Perspectives.
Thompson, P. (1989). The Structure of Biological Theories.
Rosen, R. (1991). Life Itself. A Comprehensive Inquiry Into the Nature, Origin, and Fabrication of Life.
Sober, E. (1993). Philosophy of Biology.
Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy.
Duchesneau, F. (1997). Philosophie de la biologie.
Janich, P. & Weingarten, M. (1999). Wissenschaftstheorie der Biologie.
Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death. An Introduction to Philosophy of Biology.
Köchy, K. (2003). Perspektiven des Organischen. Biophilosophie zwischen Natur- und Wissenschaftsphilosophie.
Grene, M. & Depew, D. (2004). The Philosophy of Biology. An Episodic History.
Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien.
Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.) (2005). Philosophie der Biologie. Eine Einführung.
Garvey, B. (2007). Philosophy of Biology.
Hull, D.L. & Ruse, M. (eds.) (2007). The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology.
Matthen, M. & Stephens, C. (eds.) (2007). Philosophy of Biology (Handbook of the Philosophy of Science).
Rosenberg, A. & McShea, D.W. (2008). Philosophy of Biology. A Contemporary Introduction.
Ruse, M. (ed.) (2008). The Oxford Handbook of Philosophy of Biology.
Sarkar, S. & Plutynksi, A. (eds.) (2008). A Companion to the Philosophy of Biology (Blackwell Companions to Philosophy).
Boniolo, G. & Giaimo, S. (Hg.) (2008). Filosofia e scienze della vita. Un'analisi dei fondamenti della biologia e della biomedicina.
Ayala, F. & Arp, R. (eds.) (2009). Contemporary Debates in Philosophy of Biology.
Rosenberg, A. & Arp, R. (eds.) (2009). Philosophy of Biology. An Anthology.
Jahn, I. & Wessel, A. (Hg.) (2010). Für eine Philosophie der Biologie.

Wichtige Wörterbücher sowie Handbücher und Lexika zur allgemeinen Wissenschaftsgeschichte und -theorie, die konsultiert wurden, sind:

Grimm, J. & Grimm, W. (1854-1960). Deutsches Wörterbuch, 16 Bde., Neubearb. 1965- (DWB)
Rey, A. (ed.) (1986). Le Grand Robert de la Langue Française, 9 Bde.
Simpson, J.A. & Weiner, E.S.C. (eds.) (1989). The Oxford English Dictionary, 20 Bde.; auch als Online-Ausgabe: www.oed.com (OED)
Skinner, H.A. (1949/61). The Origin of Medical Terms.
Carpenter, J.R. (1956). An Ecological Glossary.
Mayerhöfer, J. (Hg.) (1959-70). Lexikon der Geschichte der Naturwissenschaften. (Lex. Gesch. Naturwiss.)
Ritter, J., Gründer, K. & Gabriel, G. (Hg.) (1971-2005). Historisches Wörterbuch der Philosophie, 12 Bde. (Hist. Wb. Philos.)
Daget, P. & Godron, M. (1974/79). Vocabulaire d'écologie.
Hörz, H. et al. (Hg.) (1978/91). Philosophie und Naturwissenschaften. Wörterbuch zu den philosophischen Fragen der Naturwissenschaften, 2 Bde.
Mittelstraß, J. (Hg.) (1980-1996). Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, 4 Bde.
Bynum, W.F., Browne, E.J. & Porter, R. (eds.) (1981). Dictionary of the History of Science. (Dict. Hist. Sci.)
Medawar, P. & Medawar, J. (1983). Aristotle to Zoos.
Sandkühler, H.J. (Hg.) (1990). Europäische Enzyklopädie zu Philosophie und Wissenschaften, 4 Bde.
Tort, P. (ed.) (1996). Dictionnaire de Darwinisme et de l'évolution, 3 Bde.
Lecourt, D. (ed.) (1999). Dictionnaire d'histoire et philosophie des sciences.
Sebastian, A. (2001). A Dictionary of the History of Science.
Pagel, M. (ed.) (2002). Encyclopedia of Evolution, 2 Bde.
Heilbron, J.L. (ed.) (2003). The Oxford Companion to the History of Modern Science.
Sarkar, S. & Pfeifer, J. (eds.) (2006). The Philosophy of Science. An Encyclopedia, 2 vols.

Von den Handbüchern und Lexika zur empirischen Biologie seien folgende genannt:

Cuvier, G. (Hg.) (1804-30). Dictionnaire des sciences naturelles, 60 Bde.
Dictionnaire des sciences médicales (1812-22), 60 Bde.
Dictionnaire classique d'histoire naturelle (1822-31), 17 Bde.
Wörterbuch der Naturgeschichte (1831-39), 13 Bde.
Jourdan, A.J.L. (1834/37). Dictionnaire raisonné, étymologique, synonymique et polyglotte, des termes usités dans les sciences naturelles.
Todd, R.B. (ed.) (1836-52). The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, 4 vols.
Wagner, R. (Hg.) (1842-53). Handwörterbuch der Physiologie mit Rücksicht auf physiologische Pathologie, 4 Bde.
Dictionnaire classique des sciences naturelles (1853), 10 Bde.
Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales (1865-89), 100 Bde.
Jäger, G. (Hg.) (1880-1900). Handwörterbuch der Zoologie, Anthropologie und Ethnologie, 8 Bde.
Richet, C. (Hg.) (1895-1928). Dictionnaire de physiologie, 10 Bde.
Baldwin, J.M. (ed.) (1905). Dictionary of Philosophy and Psychology Including many of the Principal Conceptions of Ethics, Logics, Aesthetics, Philosophy of Religion, Mental Pathology, Anthropology, Biology, Neurology, Physiology, Economics, Political and Social Philosophy, Philology, Physical Science, and Education, and Giving a Terminology in English, French, German and Italian, 3 vols.
Schmidt, H. (1912). Wörterbuch der Biologie.
Gessner, F. (Hg.) (1942-77). Handbuch der Biologie, 10 Bde.
Kosmos-Lexikon der Naturwissenschaften, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie (1953-55), 2 Bde.
Gray, P. (1961/70). The Encyclopedia of the Biological Sciences.
Stöcker, F.W. (1965/86). Fachlexikon ABC Biologie (begr. v. G. Dietrich).
Manuila, A., Manuila, L., Nicole, M. & Lambert, H. (eds.) (1970-75). Dictionnaire Française de médecine et de biologie, 4 Bde.
Becker, U. (1972/94). Herder-Lexikon der Biologie, 9 Bde.
Lapedes, D:N. (1976). McGraw-Hill Dictionary of the Life Sciences.
Bogenrieder, A. (Hg.) (1983-87). Lexikon der Biologie, 8 Bde.
Ahlheim, K.-H. (1983). Meyers Taschenlexikon Biologie, 3 Bde.
Magill's Survey of Science. Life Science Series (1991), 6 vols.
Scherf, G. (1997). Wörterbuch Biologie.
Sauermost, R. (Hg.) (1999-2004). Lexikon der Biologie, 15 Bde.
Encyclopedia of Life Sciences (2002-07), 26 vols.

Kurze Darstellungen zur Geschichte und Theorie einiger biologischer Grundbegriffe beinhalten unten stehende Handbücher. Barrows Handbuch enthält informative Zusammenstellungen von Begriffsdefinitionen aus verschiedenen (meist modernen) Quellen – speziell für die Ethologie, aber auch für andere Felder der Biologie. Das Wörterbuch von Wagenitz stellt den ersten Versuch dar, den Ursprung botanischer Termini präzise anzugeben. Die so genannten Quellenbücher (»sourcebooks«) biologischer Termini, z.B. das von A.L. Melander (1937) oder das von E.C. Jaeger (1944/78) sind für genaue begriffsgeschichtliche Untersuchungen unergiebig, weil sie allein die lateinisch-griechischen Wortelemente in den biologischen Fachausdrücken identifizieren, ohne genaue Quellenangaben zu machen.

Rieger, R., Michaelis, A. & Green, M.M. (1954/91). Glossary of Genetics, Classical and Molecular.
Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.) (1992). Keywords in Evolutionary Biology.
Barrows, E.M. (1994/2001). Animal Behavior Desk Reference.
Wagenitz, G. (1996/2003). Wörterbuch der Botanik. Die Termini in ihrem historischen Zusammenhang.
Hall, B.K. & Olson, W.M. (eds.) (2003). Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology.

Bedeutende wissenschaftshistorische Zeitschriften, die häufig zitiert werden, sind folgende:

Isis (Chicago, Ill.) 1.1913/14-
Journal of the History of Ideas (Baltimore, Md.) 1.1940- (J. Hist. Ideas)
Gesnerus (Zürich) 1.1943- (Gesnerus)
Revue d'Histoire des Sciences (Paris) 1.1947- (Rev. Hist. Sci.)
Archives Internationales d'Histoire des Sciences (Paris) 1.1947/48- (Arch. Int. Hist. Sci.)
Centaurus (Kopenhagen) 1.1950- (Centaurus)
History of Science (Cambridge) 1.1962- (Hist. Sci.)
British Journal for the History of Science (Cambridge) 1.1962/63- (Br. J. Hist. Sci.)
Sudhoffs Archiv. Zeitschrift für Wissenschaftsgeschichte (Stuttgart) 50.1966- (Sudhoffs Arch.)
Journal of the History of Biology (Dordrecht) 1.1968- (J. Hist. Biol.)
Studies in History and Philosophy of Science (Kidlington) 1.1970/71- (Stud. Hist. Philos. Sci.)
Studies in History of Biology (Baltimore, Md.) 1.1977-7.1984 (Stud. Hist. Biol.)
History and Philosophy of the Life Sciences (Neapel) 1.1979- (Hist. Philos. Life Sci.)
Archiv der Geschichte der Naturwissenschaften (Wien) 1.1980-25.1990 (Arch. Gesch. Naturwiss.)
Documents pour l'Histoire du Vocabulaire Scientifique (Paris) 1.1980- (Doc. Hist. Vocab. Sci.)

Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie (Berlin) 1.1994- (Jahrb. Gesch. Theor. Biol.)
Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie (Berlin) 1.1998- (Verh. Gesch. Theor. Biol.)
Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences (Oxford) 29.1998- (Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.)

Die einflussreichsten Zeitschriften zur Wissenschaftstheorie und Philosophie der Biologie sind:

Philosophy of Science (Chicago, IL) 1.1934- (Phil. Sci.)
Acta Biotheoretica (Leiden) 1.1935- (Acta Biotheor.)
Philosophia Naturalis (Frankfurt/M.) 1.1950/52- (Philos. Nat.)
British Journal for the Philosophy of Science (Oxford) 1.1950/51- (Br. J. Philos. Sci.)
Journal of Theoretical Biology (London) 1.1961- (J. theor. Biol.)
Biology and Philosophy (Dordrecht) 1.1986- (Biol. Philos.)
Biological Theory (Cambridge, Mass.) 1.2006- (Biol. Theor.)

Die biologisch-naturwissenschaftlichen Zeitschriften, die am häufigsten zitiert werden, sind:

Proceedings of the American Philosophical Society (Philadelphia, PA) 1.1838/40- (Proc. Amer. Philos. Soc.)
Botanische Zeitung (Leipzig) 1.1843-68.1910 (Bot. Zeitung)
Archiv für mikroskopische Anatomie (Bonn) 1.1865-97.1923 (Arch. mikrosk. Anat.)
American Naturalist (Chicago, Ill.) 1.1867/68- (Amer. Nat.)
Nature (London) 1.1869/70-
Zoologischer Anzeiger (Jena) 1.1878- (Zool. Anz.)
Biologisches Centralblatt (Jena) 1.1881/82-115.1996 (Biol. Centralbl.)
Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (Leipzig) 1.1891- (Verh. Deutsch. Zool. Ges.)
Science (Washington, D.C.) N.S. 1.1895-
Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen (Berlin) 1.1895-52.1923 (Arch. Entw.mech. Org.)
Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre (Berlin) 1.1909- (Z. indukt. Abstammungs- Vererbungsl.)
Die Naturwissenschaften (Berlin) 1.1913- (Naturwiss.)
Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (Washington, D.C.) N.S. 1.1915- (Proc. Nat. Acad. Sci.)
Genetics (Bethesda, Md.) 1.1916-
Ecology (Washington, D.C.) 1.1920-
Quarterly Review of Biology (Chicago, Ill.) 1.1926- (Quart. Rev. Biol.)
Journal of Animal Ecology (Oxford) 1.1932- (J. Anim. Ecol.)
Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology (Cold Spring Harbor, N.Y.) 1.1933- (Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.)
Zeitschrift für Tierpsychologie (Berlin) 1.1937-70.1985 (Z. Tierpsych.)
Evolution (Los Angeles, Calif.) 1.1947-
Oikos (Kopenhagen) 1.1949-
Animal Behaviour (London) 1.1958- (Anim. Behav.)
Developmental Biology (Orlando, Fla.) 1.1959- (Develop. Biol.)
Oecologia (Berlin) 1.1968-
Annual Review of Ecology and Systematics (Palo Alto, Calif.) 1.1970- (Ann. Rev. Ecol. Syst.)
Trends in Ecology and Evolution (Amsterdam) 1.1986- (Trends Ecol. Evol.)
Theory in Biosciences (Jena) 116.1997- (Theor. Biosci.)

Für die Recherchen zur Verbreitung und Verwendung der Wörter in antiken Texten erwiesen sich die klassischen Nachschlagewerke als nützlich, insbesondere die folgenden:

Rost, V.C.R. & Palm, F. (1841-57). Handwörterbuch der griechischen Sprache begründet von Franz Passow, 2 Bde.
Pape, W. (1871). Griechisch-Deutsches Handwörterbuch, 2 Bde.
Liddell, H.G. & Scott, R. (eds.) (1843/1989). A Greek-English Lexicon.
Thesaurus Linguae Latinae (Leipzig 1900ff.)
Georges, K.E. (1913-19). Ausführliches Lateinisch-Deutsches Handwörterbuch (Hannover 1959).
Oxford Latin Dictionary (Oxford 1968-76).
Du Cange, C. du Fresne (1678/1883-87). Glossarium mediae et infimae Latinitatis.
Niermeyer, J.F. et al. (1976/2002). Mediae Latinitatis Lexicon Minus.
Latham, R.E. & Howlett, D.R. (eds.) (1975-). Dictionary of Medieval Latin from British Sources.
Prinz, O. et al. (1976-). Mittellateinisches Wörterbuch bis zum ausgehenden 13. Jahrhundert.
Horn, C. & Rapp, C. (Hg.) (2002). Wörterbuch der antiken Philosophie.
Bonitz, H. (1870). Index Aristotelicus.
Radice, R. (Hg.) (2005). Lexicon Aristoteles, 2 Bde.
Höffe, O. (Hg.) (2005). Aristoteles-Lexikon.

Die Informationen zur Etymologie deutscher Wörter stammen aus Kluges Etymologischem Wörterbuch (Berlin 1999) und aus dem Duden Bd. 8 zur Etymologie (Mannheim 1989). Die Angaben zur deutschen Wortgeschichte sind, soweit es sich um Fremdwörter handelt, dem ›Deutschen Fremdwörterbuch‹ (DF) entnommen (1. Auflage 1913-1983; 2. Auflage ab 1995). Für Recherchen zur Verwendung einzelner Wörter im philosophischen Sprachgebrauch war die CD-Rom ›Philosophie von Platon bis Nietzsche‹ der Digitalen Bibliothek (Berlin 1998) von Nutzen. Auch

die CD-Rom ›Darwin‹ (San Francisco 1997) erwies sich als nützlich, ebenso die Internetadresse ›Complete Work of Charles Darwin Online‹ (University of Cambridge 2002-06).

Am Ende seien einige hilfreiche Bibliografien zur Geschichte und den theoretischen Grundbegriffen der Biologie genannt:

Smit, P. (1974). History of the Life Sciences. An Annotated Bibliography.
Académie des Sciences de l'Institut de France (ed.) (1974-75). Introduction bibliographique à l'histoire de la biologie. Histoire et Nature 5-6.
Bretschneider, J. (1980). Weltanschaulich-philosophische Probleme der Biologie. Auswahlbibliographie.
Roe, K.R. & Frederick, R.G. (1981). Dictionary of Theoretical Concepts in Biology.
Gascoigne, R.M. (1987). A Chronology of the History of Science, 1450-1900.
Overmier, J.A. (1989). The History of Biology. A Selected, Annotated Bibliography.
Bäumer, Ä. (1997). Bibliography of the History of Biology.
Hessenbruch, A. (ed.) (2000). Reader's Guide to the History of Science.

Zur Recherche von Aufsätzen (v.a. aus dem 19. Jahrhundert) wurde vielfach auf folgende Zeitschriftenaufsatzdatenbanken zurückgegriffen:

Royal Society of London (ed.) (1867-1925). Catalogue of Scientific Papers.
Scheele, M. & Natalis, G. (Hg.) (1981-82). Biologie Dokumentation. Bibliographie der deutschen biologischen Zeitschriftenliteratur 1796-1965.
Periodical Contents Index (PCI) 1770-1990.
Online Contents (OLC, Zeitschriften-Datenbank des GBV)

Die Bibliotheken, deren Dienste regelmäßig in Anspruch genommen wurden, sind u.a. die Staatsbibliothek Hamburg, die Bibliothek des ärztlichen Vereins in Hamburg, die Teilbibliotheken der Wissenschaftsgeschichte, Zoologie, Botanik, Medizin und Philosophie der Universität Hamburg (bis 2003) sowie die Staatsbibliothek Berlin und die Zentral- und Teilbibliotheken der Humboldt-Universität zu Berlin, der Freien Universität Berlin und der Technischen Universität Berlin (seit 2003). Darüber hinaus wurde das Archiv des Deutschen Wörterbuchs (DWB Arch.) an der Berlin-Brandenburgischen Akademie der Wissenschaften genutzt.

Einen ersten Hinweis auf den Ursprung älterer Wörter ist über die Titel von Monografien zu erhalten, die über digitale Bibliothekskataloge schnell zugänglich sind. Häufig zugegriffen wurde für die Recherchen auf den ›Gemeinsamen Verbundkatalog‹ *(GVK)* deutscher Universitätsbibliotheken (www.gbv.de) und auf den ›Karlsruher Virtuellen Katalog‹ *(KVK)*, der die digitalen Kataloge vieler Bibliotheken weltweit zusammenführt (www.ubka.uni-karlsruhe.de/kvk).

Verschiedene digitale Ressourcen, die den Volltext biologischer Schriften enthalten, befinden sich im Aufbau. Verwendet wurden insbesondere folgende:

Google Book Search: http://books.google.com/ (über deutschen und amerikanischen Server mittels guardster.com)
Gallica: http://gallica.bnf.fr/
Internetarchive: http://www.archive.org/
Hathi Trust: http://www.hathitrust.org/
Europeana: http://europeana.eu/portal/
OAIster: http://www.oclc.org/oaister/
Göttinger Digitalisierungszentrum GDZ): http://www.gdz-cms.de/
Münchner Digitalisierungszentrum (MDZ): http://www.digitale-sammlungen.de/
DigiZeitschriften. Das deutsche digitale Zeitschriftenarchiv: http://www.digizeitschriften.de/
JSTOR: http://www.jstor.org/
Nature: http://www.nature.com/
Springer: http://www.springerlink.de/
Zoological Record Archive (über http://www.nationallizenzen.de/)
Biological Abstracts Archive (über http://www.nationallizenzen.de/)
Biodiversity Heritage Library: http://www.biodiversitylibrary.org/
European Cultural Heritage Online (ECHO): Virtual Laboratory: http://echo.mpiwg-berlin.mpg.de/content/lifesciences
Foundations of Classical Genetics: http://www.esp.org/foundations/genetics/classical/
Stuebers Online Library: http://www.biolib.de/
Virtuelle Fachbibliothek Biologie: http://www.vifabio.de/
Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt am Main: Sammlung Biologie: http://edocs.ub.uni-frankfurt.de/
The Complete Works of Charles Darwin: http://darwin-online.org.uk/
Œuvres et rayonnement de Jean-Baptiste Lamarck: http://www.lamarck.cnrs.fr/
Buffon et l'histoire naturelle: l'édition en ligne: http://www.buffon.cnrs.fr/
Eighteenth Century Collections Online (ECCO): http://www.gale.com/EighteenthCentury/
Early English Books Online (EEBO): http://eebo.chadwyck.com/home
Early Zoological Literature Online (EZooLo): http://www.animalbase.de/
SICD Universities of Strasbourg – Digital old books: http://num-scd-ulp.u-strasbg.fr:8080/
Bibliography of Neo-Latin Texts on the Web: http://www.philological.bham.ac.uk/

Thomas von Aquins Werke: http://www.corpus-thomisticum.org/
Patrologia græca-latina (über DFG-Nationallizenzen)
Library of Latin Texts: http://clt.brepolis.net/
Thesaurus Linguae Graecae: http://www.tlg.uci.edu/

Für die Nachweise im Text sind nur digitale Quellen benutzt worden, in denen der Text vollständig vorlag, also nicht solche, die nur in Fragmenten zugänglich waren. Aus urheberrechtlichen Gründen sind v.a. über die Google-Buchsuche viele Texte nur in Fragmenten verfügbar (insbesondere bei Verwendung eines deutschen Servers). Diese digital zugänglichen Fragmente wurden aber vielfach verwendet, um die gedruckte Version der entsprechenden Texte zu ermitteln und aus dieser zu zitieren.

Die in Zukunft sicher wichtigste Quelle für die Recherche von Wörtern der Biologie sei am Ende genannt: Die digitalen Archive wissenschaftlicher Zeitschriften, die eine Volltextrecherche ermöglichen. Für die Recherchen zu diesem Wörterbuch wurde vielfach die Datenbanken JSTOR (The Scholarly Journal Archive) und SpringerLink benutzt. Mit diesen Archiven besteht die Möglichkeit, die wichtigsten biologischen Zeitschriften in allen Bänden seit ihrem Erscheinen digital sehr schnell zu durchsuchen. Zum Zeitpunkt eines Schwerpunkts der Recherchen, im Februar/März 2006, enthielt JSTOR 61 Zeitschriften aus dem Bereich der »biologischen Wissenschaften«, darunter die wichtigsten (z.B. ›Philosophical Transactions of the Royal Society of London‹ (1776-1990), ›Science‹ (1880-2000), ›PNAS‹ (1915-2003), ›Quarterly Review of Biology‹ (1926-2001), ›American Naturalist‹ (1867-2000), ›Ecology‹ (1920-2001), ›Evolution‹ (1947-2002), ›Systematic Zoology‹ (1952-1991) – aber leider nicht ›Nature‹, ›Animal Behaviour‹ und das ›Journal of Animal Ecology‹). Weil die amerikanischen Zeitschriften zurzeit am besten digital erfasst sind, ergibt sich eine Verzerrung in der Dokumentation. Zukünftige Arbeit wird hier manches korrigieren.

Zitierweise

Soweit nicht anders angegeben, wird nach der Originalausgabe zitiert. Die Zitation folgt dem Autopsieprinzip: Die Zitate sind also aus den jeweils zitierten Werken abgeschrieben (in den wenigen Fällen, in denen dies nicht der Fall ist, ist es gekennzeichnet). Die originale Orthografie bleibt in den Zitaten bestehen. Beim Zitat nur eines Worts oder einer kurzen Formel wurde der Kasus eines Substantivs mitunter stillschweigend verändert.

Die Literaturnachweise bestehen in der Regel in der Angabe des Nachnamens und der Anfangsbuchstaben der Vornamen des Autors, der Jahreszahl des Erscheinens der Quelle, deren Titel und einer Seitenangabe. Bei zwei durch einen Schrägstrich getrennten Jahreszahlen hinter dem Verfassernamen bezieht sich die erste Zahl auf das Jahr der ersten Auflage des betreffenden Werkes, die zweite auf das Jahr derjenigen zu Lebzeiten des Autors erschienenen Auflage, die vom Autor noch überarbeitet wurde und nach der zitiert wird (›Kant (1790/93)‹ bezeichnet z.B. die zweite Auflage der ›Kritik der Urteilskraft‹, die die letzte von Kant überarbeitete Fassung darstellt und die dem Text in der Akademieausgabe zugrundeliegt). Bei klassischen Texten, die in verschiedenen Ausgaben erschienen sind, wird hinter der Seitenangabe in Klammern gelegentlich das Buch und Kapitel der zitierten Passage angegeben (meist in römischen Ziffern). Um die einzelnen Einträge als selbständige Texte handhabbar zu machen, werden für jeden Eintrag alle Nachweise unmittelbar anschließend an den Text gegeben und die Titel der zitierten Werke beim ersten Bezug für jeden Eintrag jeweils vollständig angeführt. Bei nachfolgenden Bezügen auf die gleiche Quelle erscheint diese in abgekürzter Weise unter Angabe von Verfassernachnamen und Jahreszahl. Folgt der Bezug auf eine Quelle aber in größerem Abstand als zehn Fußnoten zum vorhergehenden Verweis auf die gleiche Quelle, dann wird sie nochmals vollständig genannt. Monografien werden ohne Angabe des Verlags und des Erscheinungsortes zitiert, weil diese Angaben für eine Recherche der zitierten Werke überflüssig sind und den bibliografischen Apparat unnötig verlängert hätten. Allein zur genauen Identifizierung späterer Auflagen eines Werkes wird Erscheinungsort und -jahr angegeben. Zeitschriftentitel werden auf die übliche Weise abgekürzt (für Beispiele vgl. die obigen Listen der am häufigsten zitierten Zeitschriften).

Die klassischen Texte der Philosophiegeschichte werden nach den geläufigen Gesamtausgaben der Werke der betreffenden Autoren zitiert (die Werke von Biologen erscheinen – mit sehr wenigen Ausnahmen – nicht in Gesamtausgaben). Für die am häufigsten zitierten Autoren sind dies folgende Ausgaben: Die Vorsokratiker: ›Die Fragmente der Vorsokratiker‹ (3 Bde., hg. v. H. Diels & W. Kranz, Berlin 1903/51-52 [Diels/Kranz]); Platon: ›Sämtliche Werke‹ (6 Bde., hg. v. E. Grassi, Hamburg 1957-59); Aristoteles: ›Werke in deutscher Übersetzung‹ (Berlin 1959ff.) und ›Philosophische Schriften‹ (Hamburg 1995); die biologischen Schriften nach den Ausgaben in der ›Loeb Classical Library‹ (Cambridge, Mass., übers.

v. A.L. Peck): ›Historia animalium‹ (Hist. anim.; 2 Bde., 1965-70; Bd. 3. übers. v. D.M. Balme, 1991), ›De partibus animalium‹ (De part. anim., 1937), ›De generatione animalium‹ (De gen. anim., 1942); die deutschen Übersetzungen z.T. nach: ›Die Lehrschriften‹ (hg. u. übers. v. P. Gohlke, Paderborn 1949-59); Descartes: ›Œuvres de Descartes‹ (11 Bde., hg. v. C. Adam & P. Tannery, Paris 1974-86); Leibniz: ›Philosophische Schriften‹ (4 Bde., Frankfurt/M. 1996) und ›Sämtliche Schriften und Briefe‹ (hg. v. der Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Darmstadt, Leipzig und Berlin 1923ff.); Kant: ›Kant's gesammelte Schriften‹ (hg. v. der (Königlich Preußischen) Akademie der Wissenschaften, Berlin 1902ff.[AA]); Fichte: ›Gesamtausgabe der Bayerischen Akademie der Wissenschaften‹ (Stuttgart-Bad Cannstatt 1964ff. [AA]); Schelling: ›Historisch-Kritische Ausgabe‹ (Stuttgart 1976ff. [AA]); Hegel: ›Werke‹ (20 Bde., hg. v. E. Moldenhauer & K.M. Michel, Frankfurt/M. 1970-71); Herder: Sämtliche Werke (23 Bde., hg. v. B. Suphan, Berlin 1877-1913 [SW]); Goethe: ›Die Schriften zur Naturwissenschaft‹ (hg. v. der Deutschen Akademie der Naturforscher Leopoldina, Weimar 1954ff. [LA]); Schiller: ›Nationalausgabe‹ (Weimar 1943ff. [NA]); Marx und Engels: Karl Marx, Friedrich Engels, ›Werke‹ (Berlin 1966ff. [MEW]); Nietzsche: ›Kritische Studienausgabe‹ (15 Bde., hg. v. G. Colli & M. Montinari, München 1988 [KSA]).

Am Ende noch ein Wort zur Verwendung von Kursivierungen und Anführungszeichen. *Kursivschrift* wird ausschließlich für Hervorhebungen und für fremdsprachliche Ausdrücke verwendet, so für die wissenschaftlichen Gattungs- und Artnamen von Organismen (z.B. *Homo sapiens*) und feststehende Formeln (z.B. *terminus technicus*). In spitze Anführungszeichen (»…«) sind Zitate im Text sowie die knapp wiedergegebenen Bedeutungen von Wörtern (u.a. in Übersetzungen) gesetzt (z.B. abgeleitet von lat. ›homo‹ »Mensch, Mann«). In halben spitzen Anführungszeichen (›…‹) erscheinen Zitate innerhalb von Zitaten und metasprachliche Referenzen, d.h. Wörter oder Begriffe, über die etwas ausgesagt wird (z.B. das Wort ›Mensch‹ ist alt; die Markierung erfolgt nur, wenn das betreffende Wort nicht durch Kursivierung hervorgehoben wird), außerdem die Angabe von Buchtiteln im Text (z.B. ›Systema naturae‹) und die Namen von Institutionen (z.B. ›Deutsche Zoologische Gesellschaft‹).

Die Nachweise zur Wortgeschichte in diesem Wörterbuch werden in einer über das Internet zugänglichen Datenbank aktualisiert: BioConcepts. The Origin and Definition of Biological Concepts (www.biological-concepts.com).

Nachweise

1 Vgl. Koselleck, R. (1972). Einleitung. In: Brunner, O., Conze, W. & Koselleck, R. (Hg.). Geschichtliche Grundbegriffe. Historisches Lexikon zur politisch-sozialen Sprache in Deutschland, Bd. 1, XIII-XXVII: XIX.
2 Hartmann, N. (1933/49). Das Problem des geistigen Seins: 502f.
3 Vgl. Renn, J. (2009). Galileis Revolution und die Transformation des Wissens. Sterne und Weltraum-Dossier 1/2009, 12-21: 21.
4 Reichardt, R. (1985). Einleitung. In: Reichardt, R. & Schmitt, E. (Hg.). Handbuch politisch-sozialer Grundbegriffe in Frankreich 1680-1820, Bd. 1, 39-148: 63.
5 a.a.O.: 64.
6 Müller, E. (2004). Bemerkungen zu einer Begriffsgeschichte aus kulturwissenschaftlicher Perspektive. In: ders. (Hg.). Begriffsgeschichte im Umbruch?, 9-20: 10.
7 Koselleck, R. (2002). Stichwort: Begriffsgeschichte. In: ders., Begriffsgeschichten (Frankfurt/M. 2006), 99-102: 99.
8 Koselleck, R. [2006]. [Typoskript]. In: Dutt, C. (2006). Nachwort zu: Koselleck, R. (2006). Begriffsgeschichten, 529-540: 532.
9 Parnes, O. (2008). Vom Prinzip zum Begriff: Theodor Schwann und die Entdeckung der Zelle (1835-1838). In: Müller, E. & Schmieder, F. (Hg.). Begriffsgeschichte der Naturwissenschaften. Zur historischen und kulturellen Dimension naturwissenschaftlicher Konzepte, 27-51: 29.
10 Hull, D. (2010). Science and language. In: Jahn, I. & Wessel, A. (Hg.). Für eine Philosophie der Biologe, 35-36: 35.
11 Zunino, M. (2004). Rosa's "Hologenesis" revisited. Cladistics 20, 212-214: 213.
12 Engelhardt, D. von (1979). Historisches Bewußtsein in der Naturwissenschaft: 212.
13 Vgl. Böhme, G. (1979). Kann es theoretische Wissenschaftsgeschichte geben? In: Burrichter, C. (Hg.). Grundlegung der historischen Wissenschaftsforschung, 107-121.
14 Koselleck (2002): 100.
15 Grmek, M.D. (1970). La notion de fibre vivante chez les médecins de l'école iatrophysique. Clio Medica 5, 297-318: 297; vgl. ders. (1990). La première révolution biologique. Réflexions sur la physiologie: 160.
16 Eliasberg, W. (1923). Arbeit und Psychologie. Archiv für Sozialwissenschaft und Sozialpolitik 50, 87-126: 92.
17 Popper, K.R. & Wächtershäuser, G. (1990). Progenote or protogenote? Science 250, 1070; vgl. Horaz, Epistula 1, Vers 14; Gould, S.J. (1991). Royal shorthand. Science 251, 142; Sutton, C. (1994). 'Nullius in verba' and 'nihil in verbis': public understanding of the role of language in science. Br. J. Hist. Sci. 27, 55-64.
18 Butterfield, H. (1931). The Whig Interpretation of History; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 11; Kragh, H. (1987). An Introduction to the Historiography of Science: 93.
19 Hobsbawm, E. (1984). Inventing traditions (dt. Das Erfinden von Traditionen. In: Conrad, C. & Wenzel, U.J. (Hg.). Kultur & Geschichte. Neue Einblicke in eine alte

Beziehung, Stuttgart 1998, 97-118); vgl. ders. (1983). Introduction: inventing traditions. In: ders. & Ranger, T. (eds.) The Invention of Tradition, 1-14.

20 Bos, A.P. (2003). The Soul and its Instrumental Body. A Reinterpretation of Aristotle's Philosophy of Living Nature: 92; 102.

21 Hacking, I. (2001). Vom Gedächtnis der Begriffe. In: Schulte, J. & Wenzel, U.J. (Hg). Was ist ein philosophisches Problem?, 72-86: 84.

22 Vgl. Sober, E. (1999). Physicalism from a probabilistic point of view. Philos. Stud. 95, 135-174: 157f.

23 Vgl. Mayr (1982): 43.

24 Vgl. Seeck, G.A. (1975). Einleitung: Aristoteles zwischen Naturphilosophie und Naturwissenschaft. In: ders. (Hg.). Die Naturphilosophie des Aristoteles, ix-xxiii: xviii.

25 Dobzhansky, T. (1964). Biology, molecular and organismic. Amer. Zool. 4, 443-452: 449; vgl. ders. (1973). Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. Amer. Biol. Teach. 35, 125-129.

26 Steiner, B. (1936). Stilgesetzliche Morphologie. Zur Logik der organischen Form: 11; vgl. Weber, H. (1939). Zur Fassung und Gliederung eines allgemeinen biologischen Umweltbegriffes. Naturwiss. 27, 633-644: 634; ders. (1941). Zum gegenwärtigen Stand der Allgemeinen Ökologie. Naturwiss. 29, 756-763: 759.

27 Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme.

28 Geus, A. (1994). Vorbereitung und Konzeption eines Reallexikons zur Geschichte der Biologie (RLGB). Jahrb. Gesch. Theor. Biol. 1, 85-91.

29 Browne, J., Burian, R.M., Laubichler, M., Löwy, I., Rheinberger, H.-J., Schmidgen, H. (2003). Digital history of biology: The virtual lab and the Encylopedia of the history of biology. International Society for the History, Philosophy & Social Studies of Biology, 2003 Meeting, Full Program: 79.

30 Vgl. die Homepage des ZfL: http://www.zfl.gwz-berlin.de.

31 Blumenberg, H. (1965). Nachbemerkung zum Bericht über das Archiv für Begriffsgeschichte. Jahrb. Akad. Wiss. Lit. Mainz 1967, 79-80: 80.

32 Koselleck (1972): XXIIf.

33 Rheinberger, H.-J. (1999). Die Evolution des Genbegriffs: Fragmente aus der Perspektive der Molekularbiologie. In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950, 323-341: 325.

34 Bachelard, G. (1938/47). La formation de l'esprit scientifique: 184; vgl. Moles, A.A. (1995). Les sciences de l'imprécis.

35 Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme: 135.

36 Vgl. auch Hodges, K.E. (2008). Defining the problem: terminology and progress in ecology. Front.Ecol. Environ. 6, 35-42.

37 Waismann, F. (1945). Verifiability. In: Analysis and Metaphysics. Aristot. Soc. Suppl. 19, 119-150: 121ff.; vgl. Goehrt, L. (1991). Concepts, open. In: Burkhardt, H. & Smith, B. (eds.). Handbook of Metaphysics and Ontology, 2 vols.: I, 166-167.

38 Elkana, Y. (1970). Helmholtz' Kraft: A case study of ›concepts in flux‹. Historical Studies in the Physical Sciences 2, 263-298.

39 Vgl. Knobloch, C. (1992). Überlegungen zur Theorie der Begriffsgeschichte aus sprach- und kommunikationswissenschaftlicher Sicht. Arch. Begriffsgesch. 35, 7-24: 8f.

40 Allen, C. & Bekoff, M. (1997). Species of Mind. The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology: 91; 145.

41 Skinner, Q. (1969). Meaning and understanding in the history of ideas. Hist. Theor. 8, 3-53: 39.

42 Goldstein, K. (1934). Der Aufbau des Organismus: 246f.

43 Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 82.

44 Pörksen, U. (1988). „Alles ist Blatt". Über Reichweite und Grenzen der naturwissenschaftlichen Sprache und Darstellungsmodelle Goethes. In: ders. (1994). Wissenschaftssprache und Sprachkritik, 108-130: 119.

45 Goethe, J.W. von (1810). Zur Farbenlehre. Didaktischer Teil (LA, Bd. I, 4): 222 (Nr. 754).

46 Hassenstein, B. (1951). Belastete Begriffe. Deutsche Universitäts-Zeitung 6/11 (8. Juni 1951), 14-15: 15; ders. (1968). Erklären und Verstehen in den Naturwissenschaften. Freiburger Dies Universitatis 14, 100-123; ders. (1976). Injunktion. Hist. Wb. Philos. 4, 367-368.

47 Hassenstein, B. (1954). Abbildende Begriffe. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 197-202; vgl. http://bernhard-hassenstein.de/literatur_online/Abbildende-Begriffe.

48 Rothacker, E. (1955). Geleitwort. Arch. Begriffsgesch. 1, 5-9: 9.

49 Nietzsche, F. (1887). Zur Genealogie der Moral (KSA, Bd. 5, 245-412): 317 (II, 13).

50 Vgl. Brigandt, I. (2010). The epistemic goal of a concept: accounting for the rationality of semantic change and variation. Synthese 177, 19-40.

51 Adorno, T.W. (1972). Philosophische Terminologie, Bd. 2: 13; vgl. Barck, K., Fontius, M. & Thierse., W. (1990). Historisches Wörterbuch ästhetischer Grundbegriffe. Weimarer Beiträge 36 (2), 181-202: 192.

52 Vgl. Bödeker, H.E. (2002). Reflexionen über Begriffsgeschichte als Methode. In: ders. (Hg.). Begriffsgeschichte, Diskursgeschichte, Metapherngeschichte, 73-121: 92f.

53 Polenz, P. von (1973). Rezension »Geschichtliche Grundbegriffe«. Z. German. Ling. 1, 227-241: 237; vgl. auch Busse, D. (2005). Architekturen des Wissens – zum Verhältnis von Semantik und Epistemologie. In: Müller, E. (Hg.). Begriffsgeschichte im Umbruch, 43-57: 44.

54 Vgl. Lübbe, H. (2003). Wortgebrauchspolitik. Zur Pragmatik der Wahl von Begriffsnamen. In: Dutt, C. (Hg.). Herausforderungen der Begriffsgeschichte, 65-80: 69.

55 Vgl. Schultz, H. (1978). Begriffsgeschichte und Argumentationsgeschichte. In: Koselleck, R. (Hg.). Historische Semantik und Begriffsgeschichte, 43-74: 65-67; Koselleck, R. (2003). Die Geschichte der Begriffe und Begriffe der Geschichte. In: Dutt, C. (Hg.). Herausforderungen der Begriffsgeschichte, 3-16: 6.

56 Lovejoy, A.O. (1924). On the discrimination of ro-

manticism. Publ. Modern Lang. Assoc. Amer. 39, 229-253: 236.

57 Vgl. Koselleck, R. (1973). Ereignis und Struktur. In: ders. & Stempel, W.D. (Hg.). Geschichte – Ereignis und Erzählung, 560-570.

58 Canguilhem, G. (1963). L'histoire des sciences dans l'oeuvre de Gaston Bachelard (dt. in Wissenschaftsgeschichte und Epistemologie, Frankfurt/M. 1979, 7-21): 17.

59 Canguilhem, G. (1963). La constitution de la physiologie comme science (in: Études d'histoire de philosophie des sciences, Paris 1968, 226-273): 235.

60 Schmidgen, H. (2008). Fehlformen des Wissens. In: ders. (Hg.). Georges Canguilhem, Die Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert, vii-lviii: xvii.

61 Vgl. Rheinberger, H.-J. & Hagner, M. (1993). Experimentalsysteme. In: dies. (Hg.). Die Experimentalisierung des Lebens, 7-27.

62 Vgl. Rheinberger, H.-J. (1997). Toward a History of Epistemic Things. Synthesizing Proteins in the Test Tube.

63 Zum Problem der Grundbegriffe einer Wissenschaft vgl. Horstmann, R.P. (1978). Kriterien für Grundbegriffe. Anmerkungen zu einer Diskussion. In: Koselleck, R. (Hg.). Historische Semantik und Begriffsgeschichte, 37-42.

64 Koselleck, R. (2002). Stichwort: Begriffsgeschichte. In: ders., Begriffsgeschichten (Frankfurt/M. 2006), 99-102: 99.

65 Woodger, J.H. (1937). The Axiomatic Method in Biology: 53.

66 Vgl. Thompson, P. (1989). The Structure of Biological Theories: 14; Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 16f.

67 Verworn, M. (1902). Einleitung. Zeitschrift für allgemeine Physiologie 1, 1-18: 6.

68 Schaefer, G. (Hg.) (2000). Wittenberger Initiative der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte e.V. Vorschläge zur Allgemeinbildung durch Naturwissenschaften.

Artikelverzeichnis

Das Artikelverzeichnis enthält die 112 Haupteinträge des Wörterbuchs. Die 1760 Nebeneinträge, die jeweils einem Haupteintrag zugeordnet sind, können über das im Anschluss folgende Wortverzeichnis nachgeschlagen werden.

Band 1

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

Band 2

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

Band 3

Parasitismus	1
Pflanze	11
Phylogenese	34
Physiologie	88
Pilz	106
Polymorphismus	111
Population	114
Räuber	136
Regeneration	142
Regulation	148
Rekombination	200
Rolle, ökologische	203
Schlaf	211
Schutz	221
Selbstbewegung	231
Selbstdarstellung	246
Selbsterhaltung	254
Selbstorganisation	271
Selektion	305
Sozialverhalten	378
Spiel	402
Stoffwechsel	410
Symbiose	426
Systematik	443
Taxonomie	469
Tier	494
Tod	510
Typus	537
Umwelt	566
Urzeugung	608
Vererbung	620
Verhalten	653
Virus	688
Vitalismus	692
Wachstum	711
Wahrnehmung	717
Wechselseitigkeit	738
Zelle	764
Zweckmäßigkeit	786

Wortverzeichnis

Der Name und die Jahreszahl hinter jedem Eintrag geben an, wer das Wort oder den längeren Ausdruck in welchem Jahr in einem der heutigen biologischen Bedeutung ähnlichen Sinn zuerst verwendet hat – nach meiner Kenntnis. Die Angaben sind dabei sprachübergreifend, d.h. allein an der etymologischen Wurzel orientiert und nicht an eine bestimmte Sprache gebunden. Als erster Nachweis des Wortes ›Anatomie‹ gilt z.B. das griechische ›ἀνατομή‹ und als erste Verwendung von ›Organismus‹ das lateinische ›organismus‹. Bei eindeutig in terminologischer Absicht übersetzten Wörtern wird die erste Verwendung in der Originalsprache als erster Nachweis angeführt, auch wenn dieses Wort nicht auf die gleiche sprachliche Wurzel zurückführt wie das deutsche Wort (z.B. gilt als erster Nachweis für ›Arbeitsteilung‹ das französische ›division du travail‹). Für Wörter, die zunächst in einer außerbiologischen oder allgemeinen Bedeutung auftauchen und die vor dem 19. Jahrhundert geprägt wurden, wird dagegen allein der Ursprung in der deutschen Sprache verfolgt, sofern dieser nicht eine lateinische oder griechische Wurzel hat (z.B. ›Anpassung‹, ›Art‹, ›Leben‹, ›Stammbaum‹, ›Zweckmäßigkeit‹). Als Quellen werden in der Regel allein publizierte Texte berücksichtigt, nicht dagegen Manuskripte, Briefe, Labortagebücher und Ähnliches.

Wörter, die mit verschiedenen Bedeutungen in der Biologie verbreitet sind oder waren, (z.B. ›Reproduktion‹ und ›Evolution‹) werden für jede Bedeutung gesondert aufgeführt. Auch für Wörter, die zunächst in einer außerbiologischen Bedeutung geprägt wurden, (z.B. ›Biologie‹, ›Kultur‹) bezieht sich der Nachweis erst auf seine erste biologische Verwendung.

Für alle Hinweise zu Fehlern und früheren Nachweisen bin ich dankbar (www.georg-toepfer.de; hwb@toepfer-online.de). In einer über das Internet zugänglichen interaktiven Datenbank besteht die Möglichkeit, Hinweise und Ergänzungen direkt zu einzelnen Begriffen einzugeben (www.biological-concepts.com).

Abiogenese (Huxley 1870) ↑*Urzeugung* III, 609
Abiosis (von Grassi 1832) ↑*Schlaf* III, 213
abiotische Faktoren (Schaxel 1922) ↑*Biologie* I, 268
Abstammung mit Veränderung (Darwin 1859) ↑*Evolution* I, 481
Abstammungsgemeinschaft, geschlossene (Möhn 1961) ↑*Phylogenese* III, 71
Abstammungslehre (Haeckel 1866) ↑*Evolutionsbiologie* I, 540
Abwärtsklassifikation (Twining 1876) ↑*Taxonomie* III, 473
Abwärtsverursachung (Campbell 1974) ↑*Ganzheit* I, 707
Adaptabilität (Colburn 1820) ↑*Anpassung* I, 42
Adaptation (Pseudo-Galenus ca. 1225) ↑*Anpassung* I, 22
Adaptationismus (Gould 1980) ↑*Anpassung* I, 37
Adaptive Landschaft (Simpson 1944) ↑*Evolution* I, 523
adaptive Radiation (Osborn 1902) ↑*Anpassung* I, 31
Adelphotaxon (Ax 1984) ↑*Systematik* III, 458
Agamogenesis (Huxley 1857; Newman 1857) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Agamogonie (Hartmann 1903) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Agamospezies (Turesson 1929) ↑*Art* I, 82
Aggregationsverband (von Denffer 1957) ↑*Sozialverhalten* III, 380
Aha-Erlebnis (Bühler 1908) ↑*Intelligenz* II, 222
Aitiomorphose (Pfeffer 1904) ↑*Entwicklung* I, 394
Aktionspotenzial (Boruttau 1906) ↑*Empfindung* I, 383
Aktionsraum (Anonymus 1937-39) ↑*Biogeografie* I, 234
Algologie (Mertens 1803; Anonymus 1803) ↑*Pflanze* III, 25
Allel (Johannsen 1926) ↑*Gen* II, 37
Allelomorph (Bateson 1902) ↑*Gen* II, 37
Allelopathie (Molisch 1937) ↑*Konkurrenz* II, 286
Alloiohormon (Bethe 1932) ↑*Regulation* III, 179
Allolimie (Haskell 1949) ↑*Symbiose* III, 435
Allometrie (Huxley & Tessier 1937) ↑*Wachstum* III, 714
allopatrisch (Mayr 1942) ↑*Art* I, 100
Allosomen (Montgomery 1906) ↑*Zelle* III, 776
Allotrophie (Haskell 1949) ↑*Symbiose* III, 435
Allotyp (Muttkowski 1910) ↑*Typus* III, 548
alpha-Diversität (Whittaker 1960) ↑*Diversität* I, 358
Altern (Meier 1755) ↑*Tod* III, 522
Altern von Stammesreihen (Rensch 1954) ↑*Tod* III, 526
Alterstod (Campe 1807) ↑*Tod* III, 517

Altruismus (Comte 1851) ↑*Sozialverhalten* III, 381
Altruismus, reziproker (Trivers 1971) ↑*Sozialverhalten* III, 387
Amensalismus (Haskell 1949) ↑*Symbiose* III, 431
Amphigonie (Haeckel 1866) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Amphimixis (Weismann 1891) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Anabiose (Preyer 1873) ↑*Schlaf* III, 212
Anabolie (Sewertzoff 1927) ↑*Phylogenese* III, 61
Anabolismus (Gaskell 1886) ↑*Stoffwechsel* III, 412
Anachorese (Edmunds 1974) ↑*Schutz* III, 225
Anagenese (Rensch 1947) ↑*Fortschritt* I, 623
Analogie (Aristoteles 4. Jh. v. Chr.) I, 1
Analogienbiologie (Koepcke 1952) ↑*Analogie* I, 6
Analogienlehre (Böker 1937) ↑*Analogie* I, 6
Anamorphose (Woltereck 1940) ↑*Entwicklung* I, 394
Anaphase (Strasburger 1884) ↑*Zelle* III, 778
Anatomie (Aristoteles 4. Jh. v. Chr.) I, 13
Anatomie, deskriptive (Anonymus 1798) ↑*Morphologie* II, 635
Anatomie, genetische (Böker 1937) ↑*Homologie* II, 150
Anatomie, vergleichende (Willis 1664) ↑*Anatomie* I, 17
anatropistisch (Massart 1902) ↑*Selbstbewegung* III, 240
angeboren/erlernt (Seneca 1. Jh.) ↑*Lernen* II, 513
Angeborener Auslösemechanismus (AAM) (Tinbergen 1951) ↑*Wahrnehmung* III, 729
Angepasstheit (Anonymus 1845) ↑*Anpassung* I, 41
Anhydrobiose (Giard 1894) ↑*Schlaf* III, 216
animal rationabile (Chalcidius 4. Jh.) ↑*Mensch* II, 529
animal rationale (Seneca 64-65) ↑*Mensch* II, 523
animal symbolicum (Cassirer 1944) ↑*Mensch* II, 541
Animalcules (More 1518) ↑*Einzeller* I, 366
animale Humanität (Chambers 1846) ↑*Tier* III, 505
Animalität (Avicenna 11. Jh.) ↑*Tier* III, 504
Anisogamie (Hartog 1891) ↑*Befruchtung* I, 169
Annidation (Ludwig 1948) ↑*Evolution* I, 499
Anoxybiose (Keilin 1959) ↑*Schlaf* III, 216
Anpassung (Gleichen-Russwurm 1781) I, 22
Anpassung, endogene (Waddington 1957) ↑*Anpassung* I, 28
Anpassung, funktionelle (Gaskell 1833) ↑*Anpassung* I, 32
Anpassungsauslese (Bölsche 1903) ↑*Selektion* III, 313
Anpassungsmerkmale (Blyth 1838) ↑*Analogie* I, 5
Anpassungswert (Romanes 1895) ↑*Selektion* III, 323
Anspruchsnische (Leibold 1995) ↑*Nische* II, 675
Anthropologie (Hundt 1501) ↑*Mensch* II, 551
anthropomorph (griech.) ↑*Mensch* II, 557
Anthropomorpha (Ray 1693) ↑*Mensch* II, 557
Anthropomorphismus (Lewes 1858) ↑*Mensch* II, 557
anthropothym (Lorenz 1990) ↑*Mensch* II, 558
Antibiose (Vuillemin 1889) ↑*Symbiose* III, 431
Antigen (Pirquet & Schick 1905) ↑*Schutz* III, 227
Antikörper (Ehrlich 1897) ↑*Schutz* III, 226
Antimer (Haeckel 1866) ↑*Morphologie* II, 646
Aphanisie (Sewertzoff 1931) ↑*Funktion* I, 683
Apogamie (de Bary 1878) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Apomixis (Winkler 1906) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Apomorphie (Hennig 1949) ↑*Systematik* III, 457
Apoptosis (Kerr, Wyllie & Currie 1972) ↑*Tod* III, 523
Aposematismus (Poulton 1890) ↑*Schutz* III, 225
Appetenzverhalten (Craig 1918) ↑*Bedürfnis* I, 162
Aptation (Gould & Vrba 1982) ↑*Anpassung* I, 40
Aptonuon (Brosius & Gould 1992) ↑*Gen* II, 35
Aquarium (Gosse 1853) ↑*Ökosystem* II, 740
Äquifinalität (Driesch 1908) ↑*Regulation* III, 180
Äquipotenzialität (Driesch 1899) ↑*Regulation* III, 181
Arbeitsteilung (Milne Edwards 1827) ↑*Organisation* II, 770
Archaea (Woese et al. 1990) ↑*Taxonomie* III, 485
Archaebakterien (Woese & Fox 1977) ↑*Bakterium* I, 144
Archaeopterix (von Meyer 1862) ↑*Fossil* I, 638
Archallaxis (Sewertzoff 1927) ↑*Phylogenese* III, 61
Archetypus (Maclise 1846) ↑*Typus* III, 543
Archeus (Paracelsus 1527) ↑*Vitalismus* III, 693
Archigonie (Haeckel 1866) ↑*Urzeugung* III, 608
Areal (Schouw 1822) ↑*Biogeografie* I, 232
Arealsystem (Müller 1976) ↑*Biogeografie* I, 233
Aristogenese (Osborn 1934) ↑*Fortschritt* I, 622
Arrenotokie (Leuckart 1857) ↑*Fortpflanzung* I, 596
Art (mhd. 12. Jh.) I, 61
Art, biologische (Huxley 1876) ↑*Art* I, 75
Art, evolutionäre (Noetling 1900) ↑*Art* I, 83
Art, morphologische (Huxley 1856) ↑*Art* I, 75
Art, phylogenetische (MacAlister 1892) ↑*Art* I, 84
Art, physiologische (Gore 1838) ↑*Art* I, 75
Artbildung (Buffon 1753) ↑*Art* I, 99
Artendiversität (Anonymus 1672) ↑*Diversität* I, 358
Artenreichtum (Nees von Esenbeck, Hornschuch & Sturm 1823) ↑*Diversität* I, 351
Artenschutz (Anonymus 1896) ↑*Bioethik* I, 222
Artenselektion (de Vries 1905) ↑*Selektion* III, 347
Artensterben (Kuehn 1933) ↑*Tod* III, 528
Artentod (Lyell 1833) ↑*Tod* III, 526
Artenumwandlung (Mousson 1849) ↑*Art* I, 101

Artenvielfalt (Caspers 1948) ↑*Diversität* I, 351
Arterhaltung (Hübener 1834) I, 132
Artindividualität (Steenstrup 1842) ↑*Art* I, 92
Artmerkmal (Morison 1669) ↑*Form* I, 567
Assimilation (Gilbertus Anglicus vor 1250) ↑*Stoffwechsel* III, 411
Assimilation, genetische (Waddington 1953) ↑*Modifikation* II, 608
Associes (Clements 1916) ↑*Biozönose* I, 322
Assoziation (Amoreux 1785) ↑*Biozönose* I, 321
Atavismus (Sageret 1825) ↑*Vererbung* III, 624
atelische Bildung (Handlirsch 1915) ↑*Selbstdarstellung* III, 252
Atmung (Pfitzer 1691) ↑*Ernährung* I, 447
ATP (Stephenson 1939) ↑*Molekularbiologie* II, 615
Aufwärtsklassifikation (Mayr 1974) ↑*Taxonomie* III, 473
Ausbeutungskonkurrenz (Park 1954) ↑*Konkurrenz* II, 284
Ausbreitung (Reimarus 1773) ↑*Biogeografie* I, 234
Auslöser, sozialer (Lorenz 1935) ↑*Balz* I, 153
Auslösung (Lotze 1842) ↑*Wahrnehmung* III, 730
Außenwelt (Platner 1776) ↑*Umwelt* III, 582
Aussterben (Müldener 1729) ↑*Tod* III, 524
Australopithecus (Dart 1925) ↑*Mensch* II, 555
Autapomorphie (Hennig 1953) ↑*Systematik* III, 458
Autoergasie (Roux 1907) ↑*Selbstorganisation* III, 275
Autogenese (Csányi & Kampis 1984) ↑*Selbstorganisation* III, 289
autogenetisch (Hennig 1950) ↑*Entwicklung* I, 415
Autogonie (Haeckel 1866) ↑*Urzeugung* III, 608
Autohylie (Woltereck 1932) ↑*Selbstorganisation* III, 275
autokatalytische Substanz (Hagedoorn 1911) ↑*Gen* II, 26
autökologisch (Schröter 1902) ↑*Ökologie* II, 705
Automorphose (von Hanstein 1882) ↑*Entwicklung* I, 394
Autonomie (Virchow 1856) ↑*Regulation* III, 186
Autonomie, natürliche (Walter 1999) ↑*Regulation* III, 188
Auto-Organisation (Borginon 1882) ↑*Selbstorganisation* III, 272
Autoplastik (Liebmann 1899) ↑*Selbstorganisation* III, 275
Autopoiese (Maturana, Varela & Uribe 1974) ↑*Selbstorganisation* III, 288
Autopsie (Saucet, Lanne & Lanne 1573) ↑*Anatomie* I, 16
Autoselektion (Goldscheid 1911) ↑*Selektion* III, 361
Autosomen (Montgomery 1906) ↑*Zelle* III, 776
Autosustentation (Roux 1914) ↑*Selbsterhaltung* III, 266
Autotomie (Frédérique 1883) ↑*Regeneration* III, 145
autotroph (Frank 1892) ↑*Ernährung* I, 445
Avatar (Damuth 1985) ↑*Population* III, 130
Axon (Kölliker 1896) ↑*Empfindung* I, 384
azön (Tischler 1947) ↑*Biotop* I, 310

Bacteria (Woese et al. 1990) ↑*Taxonomie* III, 485
Bahnung (Exner 1882) ↑*Lernen* II, 510
Bakterienkolonie (Schwarz 1870) ↑*Bakterium* I, 142
Bakteriologie (Anonymus 1884) ↑*Bakterium* I, 141
Bakteriophagen (d'Herelle 1917) ↑*Virus* III, 689
Bakterium (Ehrenberg 1829) I, 141
Baldwin-Effekt (Simpson 1953) ↑*Lamarckismus* II, 417
Balz (mhd. 14. Jh.) I, 152
Balzmerkmale (Richards 1927) ↑*Balz* I, 153
Baum des Lebens (Leuckart 1819) ↑*Phylogenese* III, 66
Bauplan (von Ringseis 1841) ↑*Typus* III, 551
Baustoffwechsel (Pfeffer 1895) ↑*Stoffwechsel* III, 417
Bedingungsgefüge (Hoffmann 1933) ↑*Kreislauf* II, 312
Bedingungskreislauf (Koschorke 1990) ↑*Kreislauf* II, 312
Bedürfnis (15. Jh.) I, 156
Befruchtung (Pfitzer 1691) I, 167
Begattung (Horst 1592) ↑*Geschlecht* II, 73
Behaviorismus (Watson 1913) ↑*Ethologie* I, 467
Benthos (Haeckel 1890) ↑*Biotop* I, 314
Bereitschaftspotenzial (Kornhuber & Deecke 1965) ↑*Bewusstsein* I, 186
Bestimmungsschlüssel (von Sonklar 1880) ↑*Systematik* III, 460
beta-Diversität (Whittaker 1960) ↑*Diversität* I, 358
Betriebsstoffwechsel (Pfeffer 1878) ↑*Stoffwechsel* III, 417
Bevölkerungswissenschaft (Casper 1835) ↑*Population* III, 128
Bewusstsein (Wolff 1719) I, 172
bilaterale Symmetrie (Schlegel 1827) ↑*Morphologie* II, 643
Bilateria (Haeckel 1874) ↑*Morphologie* II, 643
Bildungstrieb (Blumenbach 1781) ↑*Vitalismus* III, 701
Binnenselektion (Wenzel 1982) ↑*Selektion* III, 360
Binom (Camp 1951) ↑*Art* I, 83
Bioblast (Altmann 1890) ↑*Gen* II, 20
Biochemie (Lenhossék 1824) ↑*Molekularbiologie* II, 615
Biochore (Pallmann 1948) ↑*Ökosystem* II, 720

Biodiversität (Rosen 1986) ↑*Diversität* I, 360
Biodynamik (Kraus 1820) ↑*Physiologie* III, 94
Bioethik (Jahr 1927) I, 205
Biogen (Verworn 1895) ↑*Gen* II, 20
Biogenese (Haughton 1860) ↑*Urzeugung* III, 609
biogenetisches Grundgesetz (Haeckel 1872) ↑*Entwicklung* I, 399
biogeochemisch (Vernardsij 1923) ↑*Kreislauf* II, 323
Biogeografie (Jordan 1883) I, 231
Biogeozönose (Sukačev 1944) ↑*Ökosystem* II, 740
Bioid (Kronthal 1902) ↑*Individuum* II, 177
Biokommunikation (Tembrock 1970) ↑*Kommunikation* II, 245
Biologie (Hanov 1766) I, 254
Biologie, allgemeine (Bartels 1808) ↑*Biologie* I, 273
Biologie, analytische (Anonymus 1835) ↑*Biologie* I, 274
Biologie, kritische (Driesch 1911) ↑*Biologie* I, 273
Biologie, rationale (Oelze & Schmith 1937) ↑*Biologie* I, 273
Biologie, spezielle (Carus 1811) ↑*Biologie* I, 273
Biologie, synthetische (Doherty 1864) ↑*Biologie* I, 274
Biologie, theoretische (Anonymus 1882) ↑*Biologie* I, 272
Biologie, universale (Anonymus 1873) ↑*Biologie* I, 274
biologische Philosophie (Lamarck 1815) ↑*Biologie* I, 275
Biologismus (Perty 1861) ↑*Biologie* I, 267
Biom (Clements 1916) ↑*Biosphäre* I, 299
Biomasse (Demoll 1927) ↑*Rolle, ökologische* III, 206
Biomechanik (Delage 1895) ↑*Kulturwissenschaft* II, 391
Biometrie (Whewell 1831) ↑*Population* III, 119
Biomorphose (Bürger 1956) ↑*Tod* III, 523
Bion (Haeckel 1866) ↑*Individuum* II, 165
Bionik (Steele 1958) ↑*Kulturwissenschaft* II, 392
Bionomie (Hanov 1766) ↑*Biologie* I, 268
Bionomik (Lankester 1889) ↑*Biologie* I, 270
Bioökosystem (Antia et al. 1963) ↑*Ökosystem* II, 739
Biophilosophie (Driesch 1910) ↑*Biologie* I, 276
Biophysik (Henschel 1828) ↑*Molekularbiologie* II, 619
Biopoese (Pirie 1953) ↑*Urzeugung* III, 609
Biopolitik (Harris 1912) ↑*Bioethik* I, 223
Biopopulation (Anonymus 1940) ↑*Population* III, 125
Biosemiotik (Rothschild 1961) ↑*Kommunikation* II, 267
Biosozialverhalten (Tembrock 1982) ↑*Sozialverhalten* III, 378
Biospezies (Cain 1953) ↑*Art* I, 76
Biosphäre (Sueß 1875) I, 296
Biostatik (Walser 1850) ↑*Morphologie* II, 628
Biostop (Schellhorn 1969) ↑*Biotop* I, 308
Biostroma (Lawrenko 1964) ↑*Biosphäre* I, 296
Biosynözie (Enderlein 1908) ↑*Biozönose* I, 336
Biosystem (Heidenhain 1907) ↑*Ganzheit* I, 719
Biosystem (Thienemann 1939) ↑*Ökosystem* II, 722
Biosystematik (Camp & Gilly 1941) ↑*Systematik* III, 453
Biota (Stejneger 1901) ↑*Biosphäre* I, 296
Biotaxonomie (Corti 1925) ↑*Taxonomie* III, 469
Biotechnik (Booth & Morfit 1852) ↑*Kulturwissenschaft* II, 392
Biotechnologie (Anonymus 1900) ↑*Kulturwissenschaft* II, 392
biotisch (Stejneger 1901) ↑*Biologie* I, 268
biotische Faktoren (Whitford 1901) ↑*Biologie* I, 268
Biotop (Dahl 1908) I, 305
Biotoptypen (Palmgren 1930) ↑*Biotop* I, 312
Biotypus (Johannsen 1909) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 60
Biowert (Bunge 1979) ↑*Selektion* III, 323
Biowissenschaften (Anonymus 1951) ↑*Biologie* I, 268
biozentrisch (Meldola 1899) ↑*Bioethik* I, 207
Biozönologie (Gams 1918) ↑*Biozönose* I, 320
Biozönose (Möbius 1877) I, 320
Biozönotik (Thienemann 1918) ↑*Biozönose* I, 320
biozönotischer Konnex (Friederichs 1930) ↑*Ernährung* I, 452
Blastula (Haeckel 1872) ↑*Entwicklung* I, 400
Blutkreislauf (Cesalpino 1571) ↑*Kreislauf* II, 322
Bohnenkorbgenetik (Mayr 1959) ↑*Gen* II, 24
Botanik (Dorsten 1540) ↑*Pflanze* III, 24
Brutfürsorge (Staby 1894) ↑*Brutpflege* I, 348
Brutparasitismus (Schmarda 1866) ↑*Parasitismus* III, 4
Brutpflege (Pösel 1784) I, 344
Brutrevier (Altum 1857) ↑*Sozialverhalten* III, 391

Centriole (Boveri 1895) ↑*Zelle* III, 778
Centromer (Darlington 1936) ↑*Zelle* III, 776
Centrosoma (Boveri 1888) ↑*Zelle* III, 778
Chamaephyten (Raunkiær 1905) ↑*Lebensform* II, 489
Charakterarten (Schinz 1847) ↑*Biozönose* I, 335
Charakterpflanzen (Grisebach 1838) ↑*Biozönose* I, 335
Chemosynthese (Pfeffer 1897) ↑*Ernährung* I, 446
Chiasma (Janssens 1909) ↑*Zelle* III, 776
Chimäre (Winkler (1908) ↑*Phylogenese* III, 75

Chlorophyll (Pelletier & Caventou 1817) ↑*Ernährung* I, 446
Chloroplasten (Strasburger 1884) ↑*Zelle* III, 773
Chorologie (Haeckel 1866) ↑*Biogeografie* I, 231
Chromatid (McClung 1900) ↑*Zelle* III, 776
Chromatin (Flemming 1880) ↑*Zelle* III, 775
Chromosomen (Waldeyer 1888) ↑*Zelle* III, 775
Chronospezies (Thomas 1956; George 1956) ↑*Art* I, 85
Cistron (Benzer 1957) ↑*Gen* II, 27
Code (der Nomenklatur) (Douvillé 1881) ↑*Taxonomie* III, 486
Code, genetischer (Schrödinger 1944) ↑*Information* II, 190
Code-Dualität (Hoffmeyer 1987) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 68
Codon (Crick 1963) ↑*Information* II, 190
Coelom (Haeckel 1872) ↑*Entwicklung* I, 398
Coenobium (Braun 1855) ↑*Sozialverhalten* III, 380
constraints (Weiss 1967) ↑*Typus* III, 554
Corpus organicum (Chalcidius 4. Jh.) ↑*Organismus* II, 783
Creode (Waddington 1957) ↑*Regulation* III, 181
Crossing-over (Morgan & Cattell 1912) ↑*Zelle* III, 776
Cytochrom (Keilin 1925) ↑*Ernährung* I, 448

Darwinismus (Huxley 1860) ↑*Evolutionsbiologie* I, 544
Dauerfähigkeit (von Pannewitz 1841) ↑*Selbsterhaltung* III, 266
Dauermodifikation (Jollos 1913) ↑*Modifikation* II, 607
Degeneration (Augustinus 4. Jh.) ↑*Krankheit* II, 296
deimatisches Verhalten (Maldonado 1970) ↑*Schutz* III, 223
Delophanie (Armstrong 1949) ↑*Selbstdarstellung* III, 246
Dem (Gilmour & Gregor 1939) ↑*Population* III, 126
Demografie (Guillard 1855) ↑*Population* III, 128
Demökologie (Schwerdtfeger 1963) ↑*Ökologie* II, 705
Demologie (Rümelin 1863) ↑*Population* III, 128
Demotop (Schellhorn 1969) ↑*Biotop* I, 308
Dendrit (His 1889) ↑*Empfindung* I, 384
Dendrogramm (Mayr, Linsley & Usinger 1953) ↑*Systematik* III, 453
Denitrifikation (Gayon & Dupetit 1882) ↑*Kreislauf* II, 330
Denken, nichtbegriffliches (Müller-Freienfels 1920) ↑*Intelligenz* II, 225
Denken, unbenanntes (Koehler 1952) ↑*Intelligenz* II, 225
Denkhilfe (Funke 1927) ↑*Kommunikation* II, 258
Destruenten (Thienemann 1954) ↑*Rolle, ökologische* III, 208
Destruktoren (Alsterberg 1924) ↑*Rolle, ökologische* III, 208
Deszendenzlehre (Haeckel 1866) ↑*Evolutionsbiologie* I, 540
Deszendenztheorie (Bronn 1860) ↑*Evolutionsbiologie* I, 540
Deviation (Sewertzoff 1931) ↑*Phylogenese* III, 61
Diakinese (Häcker 1897) ↑*Zelle* III, 778
Diapause (Wheeler 1893) ↑*Schlaf* III, 215
dichteabhängige Faktoren (Smith 1935) ↑*Gleichgewicht* II, 101
Dicotyledoneae (Ray 1703) ↑*Taxonomie* III, 473
differenzielle Reproduktion (Lerner & Dempster 1948) ↑*Selektion* III, 321
Differenzierung (Görres 1805) ↑*Entwicklung* I, 393
Digestion (Quintilian 1. Jh.) ↑*Stoffwechsel* III, 411
Dinophanie (Armstrong 1949) ↑*Selbstdarstellung* III, 246
Dinosaurier (Owen 1841) ↑*Fossil* I, 638
Dioecia (Linné 1735) ↑*Geschlecht* II, 84
diplobiontisch (Svedelius 1915) ↑*Metamorphose* II, 584
diploid (Strasburger 1905) ↑*Befruchtung* I, 169
Diplont (Hartmann 1918) ↑*Lebensgeschichte* II, 499
Diplophase (Vuillemin 1907) ↑*Lebensgeschichte* II, 500
Diplotän (Winiwarter 1900) ↑*Zelle* III, 778
disjunkte Arten (de Candolle 1855) ↑*Biogeografie* I, 242
Disparität (Runnegar 1987) ↑*Diversität* I, 356
Dissimilation (Bichat 1800) ↑*Stoffwechsel* III, 412
dissipative Strukturen (Prigogine & Nicolis 1967) ↑*Selbstorganisation* III, 283
Divergenz (Darwin 1859) ↑*Phylogenese* III, 52
Diversität (Hieronymus um 380) I, 351
Diversität, funktionale (Franklin 1988) ↑*Diversität* I, 360
Diversität, genetische (Bateson 1911) ↑*Diversität* I, 358
Diversität, morphologische (Lewes 1860) ↑*Diversität* I, 359
Diversität, ökologische (Anonymus 1898) ↑*Diversität* I, 358
Diversitätsindex (Fisher, Corbet & Williams 1943) ↑*Diversität* I, 357
Dividuum (Braun 1853) ↑*Individuum* II, 175
DNA (Levene & Bass 1931) ↑*Gen* II, 40
Domäne (Woese & Fox 1977) ↑*Taxonomie* III, 485
dominant (Allen 1870) ↑*Biozönose* I, 336
dominant (Gallesio 1816) ↑*Gen* II, 38

Dominanz (Maslow 1935) ↑*Sozialverhalten* III, 390
Dormanz (Carlisle 1804) ↑*Schlaf* III, 215
Drift (Wright 1929) ↑*Evolution* I, 519
Drift, phylogenetische (Stanley 1979) ↑*Evolution* I, 515
Dysteleologie (Haeckel 1866) ↑*Zweckmäßigkeit* III, 823

Eco-Evo-Devo (Hall 2001) ↑*Entwicklung* I, 421
Edaphon (Francé 1913) ↑*Biotop* I, 314
Egoismus (Kant 1798) ↑*Sozialverhalten* III, 381
Eigengesetzlichkeit (Richter 1845) ↑*Regulation* III, 187
Eigenschaftsaggregat (Schaxel 1922) ↑*Form* I, 569
Eigenwelt (Kastner 1849) ↑*Umwelt* III, 572
Eigenwert (Simmel 1902) ↑*Bioethik* I, 214
Einflussnische (Leibold 1995) ↑*Nische* II, 675
Ein-Gen-ein-Enzym-Konzept (Beadle 1945) ↑*Gen* II, 26
Einheit, physiologische (Spencer 1864) ↑*Gen* II, 18
Einheitsmembran (Robertson 1959) ↑*Zelle* III, 771
Einsicht (Lamprecht 1740) ↑*Intelligenz* II, 221
Einzeller (Dippel 1858) I, 366
Eiweiß (Krünitz 1773) ↑*Molekularbiologie* II, 618
Ektoderm (Allman 1853) ↑*Entwicklung* I, 398
Ektohormon (Bethe 1932) ↑*Regulation* III, 178
Ektoparasiten (Leuckart 1827) ↑*Parasitismus* III, 3
Ektosymbiose (Weber 1933) ↑*Symbiose* III, 436
Elementarorganismus (von Brücke 1862) ↑*Organismus* II, 823
elterliche Investition (Trivers 1972) ↑*Brutpflege* I, 346
Embryo (griech.) ↑*Entwicklung* I, 413
Embryobionta (Cronquist, Takhtajan & Zimmerman 1966) ↑*Taxonomie* III, 478
Embryologie (Schurig 1731) ↑*Entwicklungsbiologie* I, 438
Embryophyta (Engler 1887) ↑*Taxonomie* III, 478
emergent (Lewes 1875) ↑*Ganzheit* I, 710
Empathie (Titchener 1909) ↑*Bewusstsein* I, 189
Empfindung (spätmhd.) I, 373
Ende des Lebens auf der Erde (Neumayr 1886) ↑*Tod* III, 528
endemisch (De Candolle 1820) ↑*Biogeografie* I, 241
Endoadaptation (Darlington 1940) ↑*Anpassung* I, 28
Endogamie (McLennan 1865) ↑*Fortpflanzung* I, 595
Endohormon (Walz 1921) ↑*Regulation* III, 178
Endokrinologie (Lévi & Rotschild 1911) ↑*Regulation* III, 178
endolithisch (Bachmann 1904) ↑*Biotop* I, 313
Endoplasmisches Retikulum (Meglitsch 1947) ↑*Zelle* III, 774
Endosemiotik (Sebeok 1972) ↑*Kommunikation* II, 267
Endosymbiose (Czapek 1917) ↑*Symbiose* III, 436
Endozytose (de Duve 1963) ↑*Ernährung* I, 444
Engramm (Semon 1904) ↑*Lernen* II, 508
Enharmonie (Francé 1907) ↑*Anpassung* I, 28
Enkapsis (Heidenhain 1907) ↑*Hierarchie* II, 125
enkaptisches System [Taxonomie] (Hennig 1949) ↑*Hierarchie* II, 125
Entoderm (Allman 1853) ↑*Entwicklung* I, 398
Entöken (Doflein 1914) ↑*Symbiose* III, 434
Entökie (Abel 1928) ↑*Symbiose* III, 434
Entoparasiten (Leuckart 1827) ↑*Parasitismus* III, 3
Entophyten (Link 1816) ↑*Symbiose* III, 435
Entozoon (Rudolphi 1808) ↑*Parasitismus* III, 2
Entwicklung (Dodart 1701) I, 391
Entwicklungsbiologie (Ward 1890) I, 438
Entwicklungsgenetik (Anonymus 1934) ↑*Genetik* II, 56
Entwicklungskreis (Nees von Esenbeck 1817) ↑*Kreislauf* II, 315
Entwicklungslehre (Haeckel 1868) ↑*Evolutionsbiologie* I, 540
Entwicklungsmechanik (Zacharias 1882) ↑*Entwicklungsbiologie* I, 438
Entwicklungsperiode (Gmelin 1787) ↑*Entwicklung* I, 393
Entwicklungsphysiologie (Pilcher 1841) ↑*Entwicklungsbiologie* I, 438
Entwicklungsprogramm (van Cleave 1932) ↑*Information* II, 189
Entwicklungsstufe (Schelling 1799) ↑*Typus* III, 558
Entwicklungssystem (Maupertuis 1745) ↑*Entwicklung* I, 422
Entwicklungstheorie (Haeckel 1863) ↑*Evolutionsbiologie* I, 540
Entwicklungszwang (Rensch 1947) ↑*Typus* III, 554
Environ (Patten 1975) ↑*Umwelt* III, 578
Enzym (Kühne 1877) ↑*Molekularbiologie* II, 618
Epharmonie (Vesque 1882) ↑*Anpassung* I, 28
epigam (Poulton 1890) ↑*Balz* I, 153
Epigenesis (Harvey 1651) ↑*Entwicklung* I, 407
Epigenetik (Waddington 1942) ↑*Entwicklung* I, 419
epigenetische Landschaft (Waddington 1940) ↑*Feld* I, 555
epimeletisch (Scott 1945) ↑*Brutpflege* I, 345
Epimer (Haeckel 1866) ↑*Morphologie* II, 646
Epimorphose (Morgan 1901) ↑*Regeneration* III, 144
Epinastie (Radlkofer 1859) ↑*Selbstbewegung* III, 241
epinastisch (Schimper 1854) ↑*Selbstbewegung* III, 241
epinukleisch (Lederberg 1958) ↑*Vererbung* III, 637
Epiphyten (Link 1809) ↑*Symbiose* III, 435

Episit (Lotka 1925) ↑*Räuber* III, 136
Episitismus (Friederichs 1930) ↑*Räuber* III, 136
Epistasis (Baur 1911; Shull 1911) ↑*Gen* II, 38
epistatisch (Bateson 1907) ↑*Gen* II, 38
Epizoen (Oken 1818) ↑*Symbiose* III, 435
Epöken (Kraepelin 1905) ↑*Symbiose* III, 434
Epökie (Kraepelin 1905) ↑*Symbiose* III, 434
Erbhomologien (Wickler 1967) ↑*Homologie* II, 144
Erbkoordination (Lorenz 1937) ↑*Verhalten* III, 659
Erblichkeit (Anonymus 1772) ↑*Vererbung* III, 641
Erblichkeitslehre (Anonymus 1817) ↑*Genetik* II, 54
Erhaltungsmäßigkeit (Möbius 1878) ↑*Selbsterhaltung* III, 265
Erleben (13. Jh.) ↑*Leben* II, 469
Ernährung (15. Jh.) I, 442
Erregbarkeit (Ploucquet 1782) ↑*Wahrnehmung* III, 725
et-epimeletisch (Scott 1945) ↑*Brutpflege* I, 345
Ethik, ökologische (Glikson 1955) ↑*Bioethik* I, 219
Ethnobiologie (Castetter 1935) ↑*Taxonomie* III, 488
Ethogramm (Makkink 1936) ↑*Verhalten* III, 670
Ethologie (Geoffroy Saint Hilaire 1854) I, 461
Ethologie, kognitive (Griffin 1976) ↑*Ethologie* I, 475
Ethophysiologie (Segaar 1961) ↑*Ethologie* I, 474
Ethospezies (Emerson 1956) ↑*Art* I, 83
Eubakterien (Woese & Fox 1977) ↑*Bakterium* I, 144
Eucaria (Woese et al. 1990) ↑*Taxonomie* III, 485
Eugenik (Galton 1883) ↑*Vererbung* III, 633
Eukaryon (Dougherty 1957) ↑*Zelle* III, 773
Eukaryoten (Chatton 1925) ↑*Taxonomie* III, 482
euryhalin (Möbius 1873) ↑*Nische* II, 677
Eurymerie (Hennig 1949) ↑*Diversität* I, 356
Eurymorphie (Hennig 1949) ↑*Diversität* I, 356
euryök (Hesse 1924) ↑*Nische* II, 677
eurytherm (Möbius 1873) ↑*Nische* II, 677
eurytop (Dahl 1903) ↑*Nische* II, 677
eusozial (Batra 1966) ↑*Sozialverhalten* III, 392
eutraphent (Weber 1907) ↑*Nische* II, 677
eutroph (Weber 1907) ↑*Biotop* I, 312
euzön (Hesse 1924) ↑*Biotop* I, 310
Evo-Devo (Pennisi & Roush 1997) ↑*Entwicklung* I, 421
Evolution (Anonymus 1670) ↑*Entwicklung* I, 409
Evolution (Virey 1816) I, 481
Evolution, chemische (Stuart-Glennie 1873) ↑*Evolution* I, 514
Evolution, nicht-darwinsche (King & Jukes 1969) ↑*Evolution* I, 526
evolutionär stabile Strategie (Maynard Smith & Price 1973) ↑*Sozialverhalten* III, 396
Evolutionäre Ästhetik (McIlraith 1896) ↑*Kulturwissenschaft* II, 385
Evolutionäre Erkenntnistheorie (Boodin 1910) ↑*Kulturwissenschaft* II, 377
Evolutionäre Ethik (Coupland 1884) ↑*Kulturwissenschaft* II, 381
Evolutionäre Psychologie (Physicus 1874) ↑*Kulturwissenschaft* II, 380
Evolutionäre Technologie (Haddon 1907) ↑*Kulturwissenschaft* II, 390
Evolutionäre Verantwortung (Frankel 1970) ↑*Bioethik* I, 222
Evolutionistische Ästhetik (Nordau 1885) ↑*Kulturwissenschaft* II, 385
Evolutionsbiologie (Mivart 1874) I, 540
Evolutionsfähigkeit (Vesque 1891) ↑*Mutation* II, 665
Evolutionsfaktoren (Doherty 1864; Spencer 1864) ↑*Evolution* I, 499
Evolutionslehre (Carus 1872) ↑*Evolutionsbiologie* I, 540
Evolutionsmechanismus (Allen 1885) ↑*Evolution* I, 498
Evolutionstheorie (Spencer 1852) ↑*Evolutionsbiologie* I, 540
Evolutionstheorie, kritische (Gutmann & Bonik 1981) ↑*Evolution* I, 510
Evolver (Williams 1989) ↑*Evolution* I, 501
Evolvon (Edström 1968) ↑*Evolution* I, 501
Exadaptation (Griffiths 1992) ↑*Anpassung* I, 41
Exaptation (Gould & Vrba 1982) ↑*Anpassung* I, 41
Existenzbedingungen (Cuvier 1800) ↑*Umwelt* III, 586
Exkrement (Plinius um 79) ↑*Stoffwechsel* III, 412
Exkretion (Hermolaus Barbarus 1481) ↑*Stoffwechsel* III, 412
Exoadaptation (Darlington 1940) ↑*Anpassung* I, 28
Exobiologie (Lederberg 1960) ↑*Biologie* I, 271
Exogamie (McLennan 1865) ↑*Fortpflanzung* I, 595
Exon (Gilbert 1978) ↑*Gen* II, 28
Expression (Schultz 1930) ↑*Gen* II, 27
Expressivität (Vogt 1926) ↑*Gen* II, 27
Exzentrizität (Plessner 1928) ↑*Mensch* II, 532
Exzitation (15. Jh.) ↑*Wahrnehmung* III, 731

Familie (Magnol 1689) ↑*Taxonomie* III, 474
Faser (Woyt 1709) ↑*Gewebe* II, 94
Fauna (Linné 1746) ↑*Biogeografie* I, 237
Faunistik (Küster 1852) ↑*Biogeografie* I, 239
Feed-back (Rosenblueth, Wiener & Bigelow 1943) ↑*Regulation* III, 173
Fekundität (Duncan 1866) ↑*Fortpflanzung* I, 596
Feld (Gurwitsch 1912) I, 553
Ferment (lat.) ↑*Molekularbiologie* II, 618
Fertilität (Duncan 1866) ↑*Fortpflanzung* I, 596

Fertilitätsselektion (Dahlberg 1947) ↑*Selektion* III, 323
Fette (14. Jh.) ↑*Molekularbiologie* II, 617
Fetus (lat.) ↑*Entwicklung* I, 413
Fitness (Locke 1689) ↑*Anpassung* I, 43
Fitness, direkte/indirekte (Brown 1979) ↑*Anpassung* I, 45
Flechten (Wirsung 1588) ↑*Pilz* III, 108
Fließgleichgewicht (Lund 1928) ↑*Gleichgewicht* II, 106
Flora (Boym 1656) ↑*Biogeografie* I, 237
Floristik (Beilschmied 1837) ↑*Biogeografie* I, 239
Form (lat.) I, 558
Formation (Grisebach 1838) ↑*Biozönose* I, 321
Formationstyp (Tansley 1939) ↑*Biozönose* I, 335
Formbildung (Herz 1782) ↑*Morphologie* II, 638
Formenkette (Sarasin & Sarasin 1899) ↑*Art* I, 79
Formenkreis (Nees von Esenbeck 1820) ↑*Art* I, 115
Formenreihe (Nees von Esenbeck 1820) ↑*Art* I, 86
Formwechsel (Wilbrand 1810) ↑*Metamorphose* II, 573
Fortpflanzung (16. Jh.) I, 577
Fortpflanzung, geschlechtliche (Schultz 1823) ↑*Fortpflanzung* I, 593
Fortpflanzung, sexuelle (Darwin 1794) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Fortpflanzung, ungeschlechtliche (Thomson 1839) ↑*Fortpflanzung* I, 593
Fortpflanzung, vegetative (Coleridge 1848) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Fortpflanzungsauslese (Schallmayer 1907) ↑*Selektion* III, 322
Fortpflanzungsbiologie (Nüßlin 1897) ↑*Genetik* II, 56
Fortpflanzungsgemeinschaft (Naef 1919) ↑*Art* I, 78
Fortpflanzungszellen (Nägeli 1842) ↑*Befruchtung* I, 169
Fortschritt (18. Jh.) I, 606
Fossil (17. Jh.) I, 627
Fossil, lebendes (Darwin 1859) ↑*Fossil* I, 638
fossile Bindeglieder (Diefenbach 1844) ↑*Fossil* I, 638
Fruchtbarkeitsauslese (Schallmayer 1909) ↑*Selektion* III, 323
Fulguration (Lorenz 1973) ↑*Ganzheit* I, 714
Fundamentalfitness (Cooper 1984) ↑*Anpassung* I, 48
Fundamentalnische (Hutchinson 1958) ↑*Nische* II, 673
Fundort (Mohr 1803) ↑*Biotop* I, 308
Funktion (Linacre 1517) I, 644
Funktionalanalyse (Doherty 1864) ↑*Zweckmäßigkeit* III, 814
Funktionsanatomie (Anonymus 1836) ↑*Morphologie* II, 635
Funktionskreis (Carus 1872) ↑*Verhalten* III, 665
Funktionslust (Döring 1890) ↑*Spiel* III, 403
Funktionsmorphologie (Anonymus 1899) ↑*Morphologie* II, 634
Funktionsplan (von Uexküll 1908) ↑*Typus* III, 555
Funktionsübertragung (Geoffroy Saint Hilaire 1828) ↑*Funktion* I, 681
Funktionswechsel (Hyrtl 1855) ↑*Funktion* I, 679

Gaia (Lovelock 1972) ↑*Biosphäre* I, 300
Gamet (Strasburger 1877) ↑*Befruchtung* I, 169
Gametangiogamie (Kniep 1928) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Gametogamie (Kniep 1928) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Gametophyt (Vines 1888) ↑*Generationswechsel* II, 50
gamma-Diversität (Whittaker 1960) ↑*Diversität* I, 358
Gamodem (Gilmour & Gregor 1939) ↑*Population* III, 127
Gamogenesis (Huxley 1858) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Gamogonie (Hartmann 1903) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Gamophase (Winkler 1920) ↑*Befruchtung* I, 169
Ganzeigenschaften (Wertheimer 1922) ↑*Ganzheit* I, 712
Ganzheit (mhd.) I, 693
Ganzheitsdetermination (Zimmermann 1927) ↑*Ganzheit* I, 707
Ganzheitskausalität (Driesch 1919) ↑*Ganzheit* I, 706
Gastraea (Haeckel 1872) ↑*Entwicklung* I, 398
Gastrula (Haeckel 1872) ↑*Entwicklung* I, 400
Geburt (8. Jh.) ↑*Individuum* II, 162
Gedankensprache (Gottsched 1749) ↑*Kommunikation* II, 248
Gedrängekonkurrenz (Nicholson 1954) ↑*Konkurrenz* II, 284
Gefühl (17. Jh.) II, 1
Gefühlssprache (Anonymus 1781) ↑*Kommunikation* II, 248
Geist der Tiere (Batsch 1801) ↑*Bewusstsein* I, 193
Gemeinschaft (Möbius 1877) ↑*Biozönose* I, 323
Gemeinschaftsökologie (Blake 1926) ↑*Biozönose* I, 323
Gemmule (Darwin 1868) ↑*Gen* II, 18
Gen (Johannsen 1909) II, 15
Genaktivität, differenzielle (Huskins 1947) ↑*Entwicklung* I, 404
Generaltod (Whytt 1751) ↑*Tod* III, 516
Generatio aequivoca (Thomas von Aquin 1259-64) ↑*Urzeugung* III, 608
Generatio spontanea (Thomas von Aquin ca. 1269) ↑*Urzeugung* III, 608

Generation (lat.) ↑*Fortpflanzung* I, 597
Generationswechsel (Steenstrup 1842) II, 49
Genet (Sarukhán & Harper 1973) ↑*Individuum* II, 166
Genetik (Bateson 1906) II, 54
genetische Relativitätstheorie (Mayr 1955) ↑*Gen* II, 24
Genetisches Engineering (Timoféeff-Ressovsky 1934) ↑*Künstliches Leben* II, 406
Genfrequenz (Fisher 1929) ↑*Evolution* I, 497
Genidentität (Lewin 1922) ↑*Individuum* II, 174
Genkarten (Cleland 1931) ↑*Gen* II, 20
Genom (Winkler 1920) ↑*Gen* II, 39
Genomik (Roderick 1987) ↑*Gen* II, 39
Genomorph (Hoffmeyer & Emmeche 1991) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 68
Genotyp, erweiterter (Maturana 1980) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 67
Genotypus (Johannsen 1909) II, 59
Genpool (Pearl 1941) ↑*Gen* II, 40
Genselektion (Wright 1937) ↑*Selektion* III, 349
Gentechnologie (Davis 1970) ↑*Künstliches Leben* II, 405
Gentransfer, horizontaler (Broda 1975) ↑*Rekombination* III, 201
Geobotanik (Grisebach 1866) ↑*Biogeografie* I, 231
Geoökosystem (Leser 1984) ↑*Ökosystem* II, 739
Geotropismus (Frank 1868; Sachs 1868) ↑*Selbstbewegung* III, 239
geräteherstellendes Tier (Boswell 1785) ↑*Mensch* II, 538
Gerontologie (Metchnikoff 1903) ↑*Tod* III, 522
Gesamtfitness (Hamilton 1964) ↑*Selektion* III, 348
Gesamttod (Langendorff 1887) ↑*Tod* III, 516
Geschichtlichkeit (Schaxel 1922) ↑*Evolution* I, 502
Geschlecht (15. Jh.) II, 72
Geschlechtsbestimmung (Reil & Autenrieth 1815) ↑*Geschlecht* II, 84
Geschlechtschromosomen (Wilson 1906) ↑*Zelle* III, 776
Geschlechtsmerkmale, sekundäre (Bennett 1836; Yarrell 1836) ↑*Geschlecht* II, 75
Geschlechtsverhältnis (Memminger 1824) ↑*Geschlecht* II, 84
Geschlechtszellen (Valentin 1842) ↑*Befruchtung* I, 169
Gestaltqualität (von Ehrenfels 1890) ↑*Ganzheit* I, 697
Gesundheit (mhd.) ↑*Krankheit* II, 290
Gewebe (Wolff 1725) II, 91
Gilde (Tansley 1920) ↑*Biozönose* I, 336
Gleichgewicht (Wiener 1730) II, 98
Gleichgewicht, durchbrochenes (Eldredge & Gould 1972) ↑*Phylogenese* III, 60
Gleichgewicht, dynamisches (Schelling 1798) ↑*Gleichgewicht* II, 106
Glykolyse (Lépine & Barral 1891) ↑*Molekularbiologie* II, 615
Golgi-Apparat (Ramón y Cajal 1914) ↑*Zelle* III, 775
Gonologie (Haeckel 1876) ↑*Genetik* II, 56
Gradualismus (Huxley 1957) ↑*Phylogenese* III, 59
Gründerprinzip (Mayr 1942) ↑*Evolution* I, 518
Grundform (Grohmann 1793) ↑*Typus* III, 551
Grundmuster (von Schrank 1824) ↑*Typus* III, 556
Grundplan (Brandenburg 1749) ↑*Typus* III, 556
Gruppenauslese (Münsterberg 1900) ↑*Selektion* III, 339
Gruppenselektion (Pearson 1894) ↑*Selektion* III, 339
Gynandromorphismus (Wesmael 1836) ↑*Geschlecht* II, 84

Habitat (Linné 1753) ↑*Biotop* I, 306
Habitatdiversität (Lindsay 1868) ↑*Diversität* I, 358
Habituation (mlat.) ↑*Lernen* II, 512
Habitus (Linné 1745) ↑*Systematik* III, 447
Hackordnung (Schjelderup-Ebbe 1922) ↑*Sozialverhalten* III, 391
Handeln (ahd.) ↑*Verhalten* III, 676
Handikapselektion (Zahavi 1975) ↑*Selektion* III, 356
Handlungsmuster, fixes (Thorpe 1951) ↑*Verhalten* III, 659
haplobiontisch (Svedelius 1915) ↑*Metamorphose* II, 584
haploid (Strasburger 1905) ↑*Befruchtung* I, 169
Haplont (Hartmann 1918) ↑*Lebensgeschichte* II, 500
Haplophase (Vuillemin 1907) ↑*Lebensgeschichte* II, 500
Hardy-Weinberg-Gesetz (Stern 1943) ↑*Population* III, 120
Harmonie, poststabilisierte (Riedl 1975) ↑*Anpassung* I, 26
Hassen (15. Jh.) ↑*Schutz* III, 224
Heimatgebiet (Thompson Seton 1909) ↑*Biogeografie* I, 235
Hekistotherme (de Candolle 1874) ↑*Biotop* I, 313
Heliotropismus (de Candolle 1832) ↑*Selbstbewegung* III, 239
Helotismus (Warming 1895) ↑*Symbiose* III, 435
Hemikryptophyten (Raunkiær 1905) ↑*Lebensform* II, 489
Hemmung (Sečenov 1863) ↑*Regulation* III, 160
herbivor (Lovell 1661) ↑*Ernährung* I, 446
Heritabilität (W.D.B. 1853) ↑*Vererbung* III, 642
Hermaphrodit (Plinius um 79) ↑*Geschlecht* II, 83
Heterochronie (Haeckel 1874) ↑*Entwicklung* I, 416
heterocön (Enderlein 1908) ↑*Nische* II, 677

heterogametisch (Wilson 1910) ↑*Zelle* III, 776
Heterogenesis (Spencer 1864) ↑*Generationswechsel* II, 52
Heterogenie (Pouchet 1859) ↑*Urzeugung* III, 608
Heterogonie (Leuckart 1853) ↑*Generationswechsel* II, 51
Heterologie (Virchow 1858) ↑*Entwicklung* I, 417
Heterometrie (Virchow 1858) ↑*Entwicklung* I, 417
Heteromorphose [abhängige Differenzierung] (Pfeffer 1897) ↑*Entwicklung* I, 394
Heteromorphose [ortsuntypische Bildung] (Loeb 1891-92) ↑*Entwicklung* I, 394
Heteropsie (Alverdes 1927) ↑*Schutz* III, 222
Heterosis (Shull 1914) ↑*Vererbung* III, 634
heterotop (Dahl 1908) ↑*Nische* II, 677
Heterotopie (Haeckel 1874) ↑*Entwicklung* I, 417
heterotroph (Frank 1892) ↑*Ernährung* I, 445
heterozygot (Bateson 1902) ↑*Gen* II, 38
Heterozygotenvorteil (Dickerson 1949) ↑*Vererbung* III, 634
Hexikologie (Mivart 1880) ↑*Ethologie* I, 462
Hibernation (Duncan 1790) ↑*Schlaf* III, 214
Hierarchie (Comte 1838) II, 117
Hintergrundaussterben (Raup 1978) ↑*Tod* III, 528
Histologie (Meyer 1819) ↑*Gewebe* II, 95
Historizität (von Bertalanffy 1932) ↑*Evolution* I, 502
Holismus (Smuts 1926) ↑*Ganzheit* I, 716
Hologamie (Dangeard 1900) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Hologenese (Rosa 1909) ↑*Entwicklung* I, 415
Holökologie (Schwerdtfeger 1963) ↑*Ökologie* II, 701
Holomorphe (Hennig 1950) ↑*Form* I, 569
Holon (Koestler 1969) ↑*Ganzheit* I, 705
Holophylie (Ashlock 1971) ↑*Phylogenese* III, 70
Holotyp (Schuchert 1897) ↑*Typus* III, 548
Holozön (Friederichs 1927) ↑*Ökosystem* II, 720
Homo duplex (Corpus Hermeticum 3. Jh.) ↑*Mensch* II, 524
Homo erectus (Cope 1895) ↑*Mensch* II, 554
Homo habilis (Leakey, Tobias & Napier 1964) ↑*Mensch* II, 554
Homo loquens (Augustinus 4.-5. Jh.) ↑*Mensch* II, 552
Homo neanderthalensis (King 1863) ↑*Mensch* II, 554
Homo sapiens (Linné 1758) ↑*Mensch* II, 552
Homo sapiens sapiens (Lyon 1936) ↑*Mensch* II, 552
Homobium (Frank 1877) ↑*Symbiose* III, 426
homocön (Enderlein 1908) ↑*Nische* II, 677
Homodynamie (Haeckel 1866) ↑*Homologie* II, 138
Homœosis (Bateson 1894) ↑*Entwicklung* I, 404
homogametisch (Wilson 1910) ↑*Zelle* III, 776
Homogenesis (Spencer 1864) ↑*Generationswechsel* II, 52
Homogenie (Lankaster 1870) ↑*Homologie* II, 138
Homoiohormon (Bethe 1932) ↑*Regulation* III, 179
homoiohydre (Walter 1931) ↑*Regulation* III, 157
Homoiologie (Plate 1902) ↑*Homologie* II, 150
homoiosmotisch (Höber 1902) ↑*Regulation* III, 157
Homologie (Owen 1836) II, 131
Homologie serielle (Owen 1846) ↑*Homologie* II, 135
Homologie, funktionale (Giard 1874) ↑*Homologie* II, 147
Homologienbiologie (Koepcke 1956) ↑*Homologie* II, 150
Homologienlehre (Naef 1913) ↑*Homologie* II, 150
Homologienwissenschaft (Geoffroy Saint Hilaire 1824) ↑*Homologie* II, 150
homomorph (Burnett 1835) ↑*Homologie* II, 147
Homomorphie (Fée 1843) ↑*Homologie* II, 146
Homomorphismus (Burnett 1835) ↑*Homologie* II, 147
homonom (Burmeister 1835) ↑*Homologie* II, 137
homonym (Bronn 1858) ↑*Homologie* II, 137
Homöomorphie (Buckman 1901) ↑*Homologie* II, 150
Homöorhese (Waddington 1957) ↑*Regulation* III, 181
Homöose (Bateson 1894) ↑*Gen* II, 24
Homöostase (Cannon 1926) ↑*Regulation* III, 179
homöostatisches Eigenschaftscluster (Boyd 1988) ↑*Art* I, 89
homöotherm (Bergmann 1847) ↑*Regulation* III, 157
homöotische Gene (Villee 1942) ↑*Gen* II, 24
Homophylie (Haeckel 1872) ↑*Homologie* II, 146
Homoplasie (Lankester 1870) ↑*Homologie* II, 138
Homotelie (Spitzer 1933) ↑*Homologie* II, 147
homotop (Haeckel 1868) ↑*Homologie* II, 147
Homotypie (Raspail 1843) ↑*Homologie* II, 135
homozygot (Bateson 1902) ↑*Gen* II, 37
Hormon (Starling 1905) ↑*Regulation* III, 178
Humanethologie (Wheeler 1926) ↑*Kultur* II, 362
Humanökologie (Hayes 1908) ↑*Ökologie* II, 700
Hybride (Plinius um 79) ↑*Phylogenese* III, 74
Hybridstärke (East & Hayes 1912) ↑*Vererbung* III, 634
hygrophil (Thurmann 1849) ↑*Biotop* I, 313
Hyperkrankheit (MacPhee & Marx 1997) ↑*Krankheit* II, 296
Hypermorphose (de Beer 1930) ↑*Entwicklung* I, 419
hyperparasitisch (Haliday 1833) ↑*Parasitismus* III, 8
Hyperparasitismus (Newman 1878) ↑*Parasitismus* III, 7
Hypertelie (Brunner von Wattenwyl 1873) ↑*Selbst-*

darstellung III, 252
Hyperzyklus (Eigen 1971) ↑*Selbstorganisation* III, 284
Hypnose (Harless 1824) ↑*Schlaf* III, 216
Hypobiose (Monterosso 1934) ↑*Schlaf* III, 216
Hyponastie (Radlkofer 1859) ↑*Selbstbewegung* III, 241
hyponastisch (Schimper 1854) ↑*Selbstbewegung* III, 241

Ichsprache (Jacoby 1961) ↑*Kommunikation* II, 260
Idiobiologie (Gams 1918) ↑*Biologie* I, 286
Idioblast (O. Hertwig 1897) ↑*Gen* II, 20
Idiogenese (Barth 1908) ↑*Entwicklung* I, 416
Idioplasma (von Nägeli 1879) ↑*Gen* II, 18
Idiotypus (Siemens 1917) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 64
Imaginalscheiben (Weismann 1864) ↑*Metamorphose* II, 582
Imago (Linné 1767) ↑*Metamorphose* II, 575
Immunkörper (Ehrlich & Morgenroth 1899) ↑*Schutz* III, 226
Immunologie (Rosenow 1906) ↑*Schutz* III, 227
Immunsystem (Meyer & Emmerich 1909) ↑*Schutz* III, 227
Imperativ, biologischer (Vogel 1986) ↑*Fortpflanzung* I, 587
Individualfitness (Gordon & Gordon 1939) ↑*Anpassung* I, 45
Individualität, genealogische (Haeckel 1866) ↑*Individuum* II, 163
Individualselektion (Anonymus 1861) ↑*Selektion* III, 339
Individuoid (van Valen 1978) ↑*Individuum* II, 176
Individuum (lat.) II, 159
Individuum, anthropologisches (Kühnemann 1899) ↑*Individuum* II, 175
Information (Ephrussi et al. 1953) II, 181
Infusoria (Wrisberg 1765) ↑*Einzeller* I, 369
Inhibition, allosterische (Monod & Jacob 1961) ↑*Regulation* III, 160
Innenwelt (Krug 1795) ↑*Umwelt* III, 582
Innerlichkeit (von Berger 1821) ↑*Bedürfnis* I, 163
Instinkt (Avicenna 10.-11. Jh.) II, 195
Instinktbewegung (Smellie 1790) ↑*Verhalten* III, 657
Instinkthandlung (Balguy 1729) ↑*Verhalten* III, 676
Instinktreduktion (Gehlen 1950) ↑*Mensch* II, 537
Instinktverhalten (Lloyd Morgan 1896) ↑*Verhalten* III, 657
Instinktverschränkung (Alverdes 1925) ↑*Balz* I, 153
Integron (Jacob 1970) ↑*Gen* II, 28
Intelligenz (lat.) II, 215
Intelligenzquotient (Stern 1912) ↑*Intelligenz* II, 221
Intentionalität zweiter Ordnung (Seyfarth 1984) ↑*Intelligenz* II, 224
Intentionsbewegung (Lorenz 1931) ↑*Kommunikation* II, 269
Interaktor (Hull 1980) ↑*Selektion* III, 336
Interdependenz (Burnett 1830) ↑*Wechselseitigkeit* III, 752
Interdetermination (Davidson 1867) ↑*Wechselseitigkeit* III, 754
Interferenzkonkurrenz (Park 1954) ↑*Konkurrenz* II, 284
intermediärer Stoffwechsel (Lehmann 1852) ↑*Stoffwechsel* III, 411
Internselektion (White 1960) ↑*Selektion* III, 360
Interphase (Lundegårdh 1912) ↑*Zelle* III, 778
Intertaxa (Wagner 1983) ↑*Phylogenese* III, 76
Intraselektion (Weismann 1894) ↑*Selektion* III, 360
Introgression (Anderson & Hubricht 1938) ↑*Rekombination* III, 201
Intron (Gilbert 1978) ↑*Gen* II, 28
Intussumption (Arriaga 1632) ↑*Wachstum* III, 712
Invasion (Darwin 1839) ↑*Biogeografie* I, 246
Inzuchtdepression (Kappert 1931; Valle 1931) ↑*Vererbung* III, 634
Irritabilität (Glisson 1654) ↑*Wahrnehmung* III, 724
Isogamie (de Bary 1881) ↑*Befruchtung* I, 169
Isolation (Blyth 1835) ↑*Evolution* I, 516
Isolationsmechanismen (Dobzhansky 1935) ↑*Evolution* I, 517
Isomorphismus (Parker & Jones 1860) ↑*Homologie* II, 147
Isophylie (Poll 1920) ↑*Homologie* II, 146
Isoreagent (Raunkiær 1918) ↑*Taxonomie* III, 488
Isozönose (Gams 1918) ↑*Biozönose* I, 335
Iteroparie (Cole 1954) ↑*Lebensgeschichte* II, 501

Jordanon (Lotsy 1916) ↑*Art* I, 74
Juxtaposition (Arriaga 1632) ↑*Wachstum* III, 712

Kampf der Teile (Roux 1881) ↑*Konkurrenz* II, 282
Kampf ums Dasein (Malthus 1798) ↑*Konkurrenz* II, 279
känozoisch (Phillips 1841) ↑*Fossil* I, 637
karnivor (Plinius um 79) ↑*Räuber* III, 136
Karpose (Hesse 1943) ↑*Symbiose* III, 434
Karyokinese (Schleicher 1878) ↑*Zelle* III, 777
Karyoplasma (Flemming 1882) ↑*Zelle* III, 771
Karyotyp (Delaunay 1923) ↑*Zelle* III, 776
Katabolismus (Gaskell 1886) ↑*Stoffwechsel* III, 412
katatropistisch (Massart 1902) ↑*Selbstbewegung* III, 240
Kategorie, systematische (Nägeli 1865) ↑*Taxonomie* III, 473

Keim (ahd.) ↑*Entwicklung* I, 413
Keimbahn (de Vries 1889) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 62
Keimblätter (von Baer 1828) ↑*Entwicklung* I, 397
Keimplasma (Weismann 1883) ↑*Gen* II, 19
Keimzelle (Vogt 1842) ↑*Entwicklung* I, 413
Kettenreflex (Loeb 1899) ↑*Verhalten* III, 674
Kinesis (Rothert 1901) ↑*Selbstbewegung* III, 241
Klade (Huxley 1955) ↑*Systematik* III, 455
Kladistik (Camin & Sokal 1965) ↑*Systematik* III, 454
Kladogenese (Rensch 1947) ↑*Systematik* III, 454
Kladogramm (Mayr 1965) ↑*Systematik* III, 453
Kladospezies (Ackery & Vane-Wright 1984) ↑*Art* I, 87
Klasse (Tournefort 1700) ↑*Taxonomie* III, 475
Klimax (Cowles 1899) ↑*Entwicklung* I, 426
Klinokinesis (Gunn, Kennedy & Pielou 1937) ↑*Selbstbewegung* III, 241
Koadaptation (Darwin 1859) ↑*Anpassung* I, 39
Koaptation (Stahl 1707) ↑*Anpassung* I, 28
Koevolution (Reinheimer 1920) ↑*Evolution* I, 515
Koexistenz (Cain 1953) II, 231
Kohärenzmorphologie (Richter 2007) ↑*Morphologie* II, 637
Kohlenhydrate (Meinecke 1817) ↑*Molekularbiologie* II, 618
Kollektiveigenschaft (Broad 1933) ↑*Ganzheit* I, 712
Kolloid (Graham 1860) ↑*Molekularbiologie* II, 617
Kolonie (Varro 37 v. Chr.) ↑*Sozialverhalten* III, 380
Kommensalismus (van Beneden 1869) ↑*Symbiose* III, 435
Kommenthandlung (Lorenz 1932) ↑*Kommunikation* II, 269
Kommunikation (Montaigne 1580) II, 244
Konditionierung (Watson 1916) ↑*Lernen* II, 509
Konjugation (Treviranus 1804) ↑*Geschlecht* II, 82
Konkurrenz (Borkhausen 1800) II, 277
Konkurrenz, apparente (Holt 1977) ↑*Konkurrenz* II, 283
Konkurrenzausschlussprinzip (Hardin 1960) ↑*Koexistenz* II, 238
Konstellationskausalität (Driesch 1904) ↑*Ganzheit* I, 706
Konstruktionsmorphologie (Weber 1954) ↑*Morphologie* II, 636
Konsument (Anonymus 1798) ↑*Rolle, ökologische* III, 207
Konsumptionsrate (Spencer 1867) ↑*Ernährung* I, 454
Kontinuität des Keimprotoplasmas (Jaeger 1876) ↑*Vererbung* III, 632
kontrapunktische Beziehung (von Uexküll 1940) ↑*Anpassung* I, 31
Konvergenz (Watson 1860) ↑*Analogie* I, 8
Kopplung (Morgan & Lynch 1912) ↑*Gen* II, 20
Kopulation (Augustinus 418) ↑*Geschlecht* II, 73
Kormophyten (Endlicher 1836) ↑*Taxonomie* III, 478
Kormus (Willdenow 1802) ↑*Morphologie* II, 647
Körperausschaltung (Alsberg 1922) ↑*Mensch* II, 543
Körpergrundgestalt (Seidel 1936) ↑*Typus* III, 557
Korrelation (La Mettrie 1751) ↑*Morphologie* II, 639
Krankheit (mhd.) II, 290
Krankheitserreger (Steinheim 1832) ↑*Krankheit* II, 293
Kreiskausalität (Hughes 1925) ↑*Kreislauf* II, 306
Kreislauf (Cesalpino 1571) II, 302
Kryobiose (Keilin 1959) ↑*Schlaf* III, 216
Krypsis (Kettlewell 1956) ↑*Schutz* III, 222
Kryptobiose (Keilin 1959) ↑*Schlaf* III, 213
Kryptogamen (Linné 1735) ↑*Taxonomie* III, 478
Kryptophyten (Raunkiær 1905) ↑*Lebensform* II, 489
Kultur der Tiere (Letromi 1806) ↑*Kultur* II, 361
kulturelle Evolution (Brinton 1893) ↑*Kultur* II, 352
Kulturethologie (Koenig 1970) ↑*Kultur* II, 362
Kulturwissenschaft (Lavergne-Peguilhen 1838) II, 374
Künstliches Leben (Beaumont 1613) II, 399
Kunsttriebe (Reimarus 1760) ↑*Kulturwissenschaft* II, 385
Kybernetik (Wiener 1948) ↑*Regulation* III, 181

Lamarckismus (Lankester 1884) II, 409
Landschaft (9. Jh.) ↑*Biotop* I, 314
Landschaftsästhetik (Reagles 1857) ↑*Biotop* I, 316
Landschaftsökologie (Troll 1939) ↑*Biotop* I, 315
Larve (Linné 1748) ↑*Metamorphose* II, 575
latentes Leben (Hufeland 1790) ↑*Schlaf* III, 213
Leben (ahd. 8. Jh.) II, 420
lebende Substanz (Augustinus um 400) ↑*Organismus* II, 812
Lebensauslese (Schallmayer 1907) ↑*Selektion* III, 322
Lebensbedingungen (Burnet 1737) ↑*Umwelt* III, 586
Lebensform (Warming 1895) II, 484
Lebensgeist (Wilhelm von Saint-Thierry um 1138) ↑*Vitalismus* III, 692
Lebensgemeinschaft (Junge 1885) ↑*Biozönose* I, 324
Lebensgeschichte (Sulzer 1750) II, 497
Lebensgeschichtsstrategie (Gadgil 1969) ↑*Lebensgeschichte* II, 499
Lebenskraft (gr. 4. Jh. v. Chr.) ↑*Vitalismus* III, 699
Lebenskunde (Busch 1806) ↑*Biologie* I, 268
Lebensraum (Ratzel 1897) ↑*Biotop* I, 305
Lebensspur (Baker 1978) ↑*Biogeografie* I, 235

Lebenswellen (Četverikov 1905) ↑*Population* III, 123
Lebenswissenschaft (Pierer 1816) ↑*Biologie* I, 267
Lebenszonen (Merriam 1890) ↑*Biogeografie* I, 246
Lebenszyklus (John 1810) ↑*Kreislauf* II, 314
Lebewesen (16. Jh.) ↑*Organismus* II, 810
Leerlaufreaktion (Lorenz 1935) ↑*Bedürfnis* I, 162
Leistungsplan (von Uexküll 1912) ↑*Typus* III, 555
Leitfossil (Ewald & Beyrich 1839) ↑*Fossil* I, 638
Leitwissenschaft (Goldscheid 1915) ↑*Biologie* I, 265
Leptotän (Winiwarter 1900) ↑*Zelle* III, 778
Lernen (ahd. 9. Jh.) II, 507
Lernen, negatives (Bindra 1973) ↑*Lernen* II, 512
limbisches System (MacLean 1952) ↑*Gefühl* II, 10
Linneon (Lotsy 1916) ↑*Art* I, 74
Liposomen (Albrecht 1903) ↑*Zelle* III, 774
Lokus (Genort) (Bridges 1913) ↑*Gen* II, 38
Lotka-Volterra-Gleichungen (Whittaker 1941) ↑*Population* III, 124
LUCA (Forterre 1997) ↑*Phylogenese* III, 77
Luxusbildung (Schultz-Schultzenstein 1852) ↑*Selbstdarstellung* III, 249
Lysosomen (de Duve 1953) ↑*Ernährung* I, 444

Makroevolution (Philiptschenko 1927) ↑*Evolution* I, 514
Makromolekül (Staudinger 1924) ↑*Molekularbiologie* II, 617
Makromutation (Goldschmidt 1940) ↑*Mutation* II, 662
Makrotaxonomie (Goldschmidt 1940) ↑*Taxonomie* III, 469
Mängelwesen (Gehlen 1940) ↑*Mensch* II, 536
Massenaussterben (von Bubnoff 1914) ↑*Tod* III, 527
Mechanismus (Stillingfleet 1662) ↑*Organismus* II, 813
mechanistisch (von Walther 1807) ↑*Organismus* II, 813
Medizin (Cicero um 80 v. Chr.) ↑*Krankheit* II, 297
Megatherme (de Candolle 1874) ↑*Biotop* I, 313
Mehrebenenselektion (Darlington 1972) ↑*Selektion* III, 337
Meiose (Farmer & Moore 1905) ↑*Zelle* III, 778
Mem (Dawkins 1976) ↑*Fortpflanzung* I, 593
Membran (Pringsheim 1854) ↑*Zelle* III, 771
Mensch (ahd. 8. Jh.) II, 520
Menschenaffen (Cuhn 1790) ↑*Mensch* II, 558
mentale Repräsentation (d'Olivet 1721) ↑*Bewusstsein* I, 182
Merkmal (17. Jh.) ↑*Form* I, 565
Merkmalsdiversität (Wernham 1912) ↑*Diversität* I, 359
Merkmalseinheit (Bateson 1902) ↑*Form* I, 568
Merkmalsfitness (Sober 1981) ↑*Anpassung* I, 45
Merkmalsgruppe (Wilson 1975) ↑*Selektion* III, 343
Merkmalsselektion (Naroll & Divale 1976) ↑*Selektion* III, 329
Merkmalsverschiebung (Brown & Wilson 1956) ↑*Koexistenz* II, 238
Merkmalszustand (Michener & Sokal 1957) ↑*Form* I, 570
Merkwelt (von Uexküll 1912) ↑*Umwelt* III, 570
Merogamie (Dangeard 1900) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Mesoderm (Ecker 1864) ↑*Entwicklung* I, 398
Mesologie (Bertillon 1860) ↑*Ökologie* II, 706
Mesotherme (de Candolle 1874) ↑*Biotop* I, 313
mesotraphent (Weber 1907) ↑*Nische* II, 677
mesotroph (Weber 1907) ↑*Biotop* I, 312
mesozoisch (Phillips 1840) ↑*Fossil* I, 637
messenger RNA (Brenner, Jacob & Meselson 1961) ↑*Gen* II, 28
Metabiologie (F.G. 1884) ↑*Biologie* I, 266
Metabiose (Hueppe 1896) ↑*Symbiose* III, 430
metabiotisch (Garré 1887) ↑*Symbiose* III, 430
metabolisch (Schwann 1839) ↑*Stoffwechsel* III, 412
Metabolismus (Reich 1844) ↑*Stoffwechsel* III, 412
Metagenese (Owen 1851) ↑*Generationswechsel* II, 50
Metakognition (Krapiec 1960) ↑*Bewusstsein* I, 197
Metakommunikation (Ruesch & Bateson 1951) ↑*Kommunikation* II, 261
Metamer (Haeckel 1866) ↑*Morphologie* II, 646
Metamorphologie (Haeckel 1866) ↑*Entwicklungsbiologie* I, 438
Metamorphose (Moufet 1590) II, 573
Metaorganismus (Eisler 1949) ↑*Organismus* II, 827
Metaphase (Strasburger 1884) ↑*Zelle* III, 778
Metaphyta (Weismann 1882) ↑*Taxonomie* III, 481
Metaplasie (Virchow 1864-65) ↑*Regeneration* III, 145
Metapopulation (Levins 1970) ↑*Population* III, 129
Metazoen (Haeckel 1872) ↑*Taxonomie* III, 481
Metökie (Wasmann 1896) ↑*Symbiose* III, 434
Micell (Nägeli 1877) ↑*Molekularbiologie* II, 612
Migration (Godwin ca. 1633) ↑*Evolution* I, 518
Mikroben (Sédillot 1878) ↑*Bakterium* I, 141
Mikrobiologie (Pasteur 1888) ↑*Bakterium* I, 141
Mikrobiom (Lederberg 2001) ↑*Symbiose* III, 432
Mikrobozönosen (Sukačev 1961) ↑*Biozönose* I, 334
Mikroevolution (Gates 1911) ↑*Evolution* I, 514
Mikromutation (Goldschmidt 1940) ↑*Mutation* II, 662
Mikroorganismen (Dietz 1865) ↑*Einzeller* I, 366
Mikroskop (Faber 1625) ↑*Bakterium* I, 147
Mikrotaxonomie (Goldschmidt 1940) ↑*Taxonomie*

III, 469
Mikrotherme (de Candolle 1874) ↑*Biotop* I, 313
Milieu (Lamarck 1800) ↑*Umwelt* III, 583
Milieu, genotypisches (Četverikov 1926) ↑*Umwelt* III, 585
Milieu, inneres (Bernard 1857) ↑*Regulation* III, 175
Mimese (Puschnig 1917) ↑*Mimikry* II, 601
Mimikry (Bates 1862) II, 592
Mimismus (Socin 1887) ↑*Schutz* III, 222
minimales Leben (Hollier 1708) ↑*Schlaf* III, 214
Minimalgenom (Itaya 1994) ↑*Organismus* II, 824
Minimalnische (Hurlbert 1981) ↑*Nische* II, 673
Minimalorganismus (Schulz 1949-50) ↑*Organismus* II, 823
Minimalumwelt (Weber 1939) ↑*Umwelt* III, 574
Minimalzelle (Gaffron 1957) ↑*Organismus* II, 823
Mischvererbung (Galton 1887) ↑*Vererbung* III, 631
missing link (Chambers 1844) ↑*Phylogenese* III, 63
Mitochondrien (Benda 1898) ↑*Zelle* III, 773
Mitose (Flemming 1882) ↑*Zelle* III, 777
Mitwelt (Breithaupt 1771) ↑*Umwelt* III, 573
Mneme (Semon 1904) ↑*Lernen* II, 508
Mobbing (Knapp 1829) ↑*Schutz* III, 224
Modifikation (Nägeli 1884) II, 606
Modul (Harper & White 1974) ↑*Morphologie* II, 647
Molekularbiologie (Weaver 1938) II, 611
Moneren (Haeckel 1866) ↑*Bakterium* I, 146
Monocotyledoneae (Ray 1703) ↑*Taxonomie* III, 473
Monoecia (Linné 1735) ↑*Geschlecht* II, 84
Monogamie (Tertullian um 200) ↑*Geschlecht* II, 75
Monogonie (Haeckel 1866) ↑*Fortpflanzung* I, 594
Monomorphismus (Breyer 1862) ↑*Metamorphose* II, 584
monophyletisch (Haeckel 1866) ↑*Phylogenese* III, 69
monophyletisch [Kladistik] (Hennig 1950) ↑*Phylogenese* III, 69
Monophylum (Hennig 1953) ↑*Phylogenese* III, 70
monotypisch [Evolution] (Gulick 1888) ↑*Evolution* I, 517
monotypisch [Taxon] (Mirbel 1815) ↑*Art* I, 80
Monster, hoffnungsvolle (Goldschmidt 1933) ↑*Mutation* II, 663
Morphallaxis (Morgan 1901) ↑*Regeneration* III, 144
Morphogenese (Lotze 1842) ↑*Morphologie* II, 638
morphogenetisches Feld (Driesch 1929) ↑*Feld* I, 553
Morphografie (Burdach 1810) ↑*Morphologie* II, 631
Morphokline (Maslin 1952) ↑*Form* I, 565
Morphologie (Goethe ca. 1796) II, 624
Morphologie, dynamische (Naef 1913) ↑*Morphologie* II, 636
Morphologie, evolutionäre (Anonymus 1900) ↑*Morphologie* II, 638
Morphologie, idealistische (Goebel 1893) ↑*Morphologie* II, 632
Morphologie, physiologische (Purkinje 1833) ↑*Morphologie* II, 636
Morphologie, rationale (Webster & Goodwin 1982) ↑*Morphologie* II, 634
Morphologie, theoretische (Hooker 1849) ↑*Morphologie* II, 638
Morphometrik (Stower, Davies & Jones 1960) ↑*Morphologie* II, 639
Morphon (Haeckel 1878) ↑*Individuum* II, 165
Morphoraum (McGhee 1980) ↑*Morphologie* II, 639
Morphospezies (Cain 1953) ↑*Art* I, 82
Morphotyp (Brues 1910) ↑*Typus* III, 548
Morula (Haeckel 1872) ↑*Entwicklung* I, 400
Mosaikarbeit (Roux 1888) ↑*Entwicklung* I, 400
Mosaikevolution (de Beer 1954) ↑*Evolution* I, 516
Muskel (lat.) ↑*Selbstbewegung* III, 238
Musterkladistik (Beatty 1982) ↑*Systematik* III, 458
Mutagen (Auerbach 1946) ↑*Mutation* II, 663
Mutation (Waagen 1869) II, 655
Mutationsdruck (Wright 1929) ↑*Mutation* II, 662
Mutationsrate (Muller & Altenburg 1919) ↑*Mutation* II, 662
Muton (Benzer 1957) ↑*Gen* II, 27
Mutualismus (van Beneden 1873) ↑*Symbiose* III, 432
Mykobiont (Scott 1957) ↑*Pilz* III, 109
Mykologie (Persoon 1794) ↑*Pilz* III, 106
Mykorrhiza (Frank 1885) ↑*Pilz* III, 108
Mykosemiotik (Sebeok 1990) ↑*Kommunikation* II, 267

Nachhaltigkeit (Frank 1789) ↑*Bioethik* I, 221
Nahrungskette (Kerr 1915) ↑*Ernährung* I, 449
Nahrungskreislauf (Aveling 1881) ↑*Ernährung* I, 452
Nahrungsnetz (Allee 1932) ↑*Ernährung* I, 452
Nanobakterien (Anderson 1984) ↑*Bakterium* I, 146
Nanoben (Uwins, Webb & Taylor 1998) ↑*Bakterium* I, 146
Naptonuon (Brosius & Gould 1992) ↑*Gen* II, 35
Nastie (Pfeffer 1904) ↑*Selbstbewegung* III, 241
Naturbefreiung (Alsberg 1922) ↑*Mensch* II, 543
Natürliche Selektion (Darwin 1841) ↑*Selektion* III, 310
natürliches System (Linné 1735) ↑*Systematik* III, 446
Naturschutz (Rudorff 1888) ↑*Bioethik* I, 219
Nekrobiosis (Schultz 1844) ↑*Tod* III, 523
nekrophag (Nieremberg 1635) ↑*Ernährung* I, 446

Nekrosis (Aretaios um 100) ↑*Tod* III, 523
Nekton (Haeckel 1890) ↑*Biotop* I, 314
Neodarwinismus (Butler 1880) ↑*Evolutionsbiologie* I, 546
Neoepigenese (Roux 1905) ↑*Entwicklung* I, 412
Neoevolution (Roux 1905) ↑*Entwicklung* I, 412
Neolamarckismus (Conn 1887) ↑*Lamarckismus* II, 415
Neomelie (Carus 1853) ↑*Brutpflege* I, 345
Neotenie (Kollmann 1884) ↑*Entwicklung* I, 418
Neovitalismus (Rindfleisch 1888) ↑*Vitalismus* III, 705
neozoisch (Forbes 1854) ↑*Fossil* I, 637
Nerv (griech.) ↑*Empfindung* I, 381
Nervenphysiologie (von Humboldt 1797) ↑*Empfindung* I, 385
Nervensystem (Willis 1664) ↑*Empfindung* I, 385
Nervensystem, autonomes (Langley 1898-99) ↑*Empfindung* I, 385
Nervensystem, vegetatives (Röschlaub 1806; Wolf 1806) ↑*Empfindung* I, 385
Nervenzelle (Schwann 1839) ↑*Empfindung* I, 383
Nestflüchter (Oken 1837) ↑*Brutpflege* I, 345
Nesthocker (Oken 1816) ↑*Brutpflege* I, 345
Netz des Lebens (Bruckner 1768) ↑*Ökologie* II, 688
netzartige Verwandtschaft (Lederer 1860) ↑*Phylogenese* III, 74
Netzwerk, genealogisches (O. Hertwig 1916) ↑*Phylogenese* III, 74
Neue Systematik (Huxley 1940) ↑*Systematik* III, 452
Neuroethologie (Brown & Hunsperger 1963) ↑*Ethologie* I, 474
Neurologie (Riolan 1618) ↑*Empfindung* I, 385
Neuron (Waldeyer 1891) ↑*Empfindung* I, 383
Neurophysiologie (Moos 1841) ↑*Empfindung* I, 385
Neuston (Naumann 1917) ↑*Biotop* I, 314
Neutrale Theorie der Evolution (Matsuda 1976) ↑*Evolution* I, 524
Neutralismus (Odum 1971) ↑*Symbiose* III, 431
Nische (Johnson 1910) II, 669
Nischenkonstruktion (Odling-Smee 1988) ↑*Nische* II, 677
Nitrifikation (Anonymus 1766) ↑*Kreislauf* II, 330
Nomenklatur, binäre (Duchesne 1796) ↑*Art* I, 97
Nomenklatur, binominale (Bonaparte 1838) ↑*Art* I, 97
Nomenklatur, trinomiale (Strickland 1845) ↑*Art* I, 98
Nomenklatur, uninonomiale (Nelson & Macbride 1913) ↑*Art* I, 99
Nomogenese (Berg 1922) ↑*Fortschritt* I, 622
Nonaptation (Brosius & Gould 1992) ↑*Anpassung* I, 41
Norm (lat.) ↑*Gleichgewicht* II, 111
Nuklein (Miescher 1871) ↑*Gen* II, 40
Nukleinsäuren (Altmann 1889) ↑*Gen* II, 40
nukleisch (Lederberg 1958) ↑*Vererbung* III, 637
Nukleoid (Piekarski 1937) ↑*Zelle* III, 773
Nukleolus (Valentin 1839) ↑*Zelle* III, 773
Nukleoplasma (Strasburger 1882) ↑*Zelle* III, 771
Nukleus (Brown 1833) ↑*Zelle* III, 772
Nuon (Brosius & Gould 1992) ↑*Gen* II, 35
nyktinastisch (Pfeffer 1904) ↑*Schlaf* III, 211

offene Form (Driesch 1909) ↑*Pflanze* III, 20
Ökodem (Gilmour & Gregor 1939) ↑*Population* III, 127
Ökogenese (Davitasvilli 1978) ↑*Entwicklung* I, 426
Ökokline (Clements 1934) ↑*Biozönose* I, 335
Ökologie (Haeckel 1866) II, 681
Ökologie, evolutionäre (Allee et al. 1949) ↑*Ökologie* II, 698
Ökologie, funktionale (Allee et al. 1949) ↑*Ökologie* II, 698
ökologische Entwicklung (Taylor 1920) ↑*Entwicklung* I, 423
ökologisches System (Forbes 1908) ↑*Ökosystem* II, 718
Ökomerie (Koepcke 1973) ↑*Metamorphose* II, 585
Ökomorphologie (Homès et al. 1951) ↑*Ökologie* II, 707
Ökonomie der Natur (Digby 1658) ↑*Ökologie* II, 687
Ökonomie, tierische (Duret 1588) ↑*Physiologie* III, 89
Ökophän (Turesson 1922) ↑*Modifikation* II, 607
Ökophysiologie (Chauvin 1949) ↑*Ökologie* II, 707
Ökosemiotik (Nöth 1996) ↑*Kommunikation* II, 267
Ökospezies (Turesson 1922) ↑*Art* I, 85
Ökosphäre (Strughold 1953) ↑*Biosphäre* I, 296
Ökosystem (Clapham ca. 1930) II, 715
Ökosystemingenieure (Jones, Lawton & Shachak 1994) ↑*Symbiose* III, 430
Ökosystemtyp (Brian 1952) ↑*Ökosystem* II, 724
Ökotop (Tansley 1939) ↑*Biotop* I, 308
Ökotyp (Turesson 1922) ↑*Modifikation* II, 607
oligotraphent (Weber 1907) ↑*Nische* II, 677
oligotroph (Weber 1907) ↑*Biotop* I, 312
Ontogenese (Haeckel 1866) ↑*Entwicklung* I, 415
Ontogenetik (Zimmermann 1931) ↑*Entwicklungsbiologie* I, 439
ontogenetische Periode (Nägeli 1884) ↑*Entwicklung* I, 415
operantes Verhalten (Skinner 1937) ↑*Lernen* II, 509
operationale taxonomische Einheit (OTU) (Sokal &

Rohlf 1962) ↑*Systematik* III, 454
Operator (Jacob & Monod 1959) ↑*Regulation* III, 160
Operon (Jacob et al. 1960) ↑*Regulation* III, 160
optimale Nahrungssuche (Orians & Horn 1969) ↑*Anpassung* I, 51
Optimierungsmodell (Rapport 1971) ↑*Anpassung* I, 51
Ordnung (Linné 1735) ↑*Taxonomie* III, 475
Organ (Hippokrates ca. 397 v. Chr.) II, 746
Organ, ektosomatisches (Sewertzoff 1914) ↑*Organ* II, 751
Organ, endosomatisches (Sewertzoff 1914) ↑*Organ* II, 751
Organanlage (Neumann 1835; Röper 1835) ↑*Entwicklung* I, 400
Organellen (Haeckel 1894) ↑*Zelle* III, 772
Organisation (Thomas von Aquin 1254-56) II, 754
Organisationsgrad (Robinet 1761) ↑*Organisation* II, 769
Organisationshomologie (Müller 2003) ↑*Homologie* II, 145
Organisationsmerkmale (Malte-Brun 1822) ↑*Homologie* II, 138
Organisationsstufe (Wagner 1803) ↑*Typus* III, 558
Organisationstyp (Marivetz & Goussier 1783) ↑*Typus* III, 557
Organisator (Spemann 1921) ↑*Entwicklung* I, 404
organischer Körper (Aristoteles 4. Jh. v. Chr.) ↑*Organismus* II, 783
organisierter Körper (Thomas v. Aquin 1259-64) ↑*Organismus* II, 783
Organismenhaftigkeit (Reinhardt 1921) ↑*Organismus* II, 822
Organismik (Lewin 1922) ↑*Biologie* I, 271
organismisch (H.M.G. 1859) ↑*Organismus* II, 821
Organismizismus (Bartley 1941) ↑*Organismus* II, 822
Organismizität (Blanshard 1939) ↑*Organismus* II, 822
Organismus (Stahl 1684) II, 777
Organizismus (Caffin 1822) ↑*Organismus* II, 822
Organogenese (Geoffroy Saint Hilaire 1823) ↑*Entwicklung* I, 400
Organografie (Goldbeck 1806) ↑*Biologie* I, 271
Organoid (Anonymus 1857) ↑*Organ* II, 751
Organologie (Feuereisen 1780) ↑*Biologie* I, 270
Organom (Rheinberger 2002) ↑*Molekularbiologie* II, 614
Organonomie (Schmid 1798) ↑*Biologie* I, 271
Organsystem (Bonnet 1762) ↑*Funktion* I, 679
Orientation (Tourtual 1827) ↑*Wahrnehmung* III, 732
Orobiom (Walter 1976) ↑*Biosphäre* I, 300
Orthogenese (Haacke 1893) ↑*Fortschritt* I, 621
Orthoselektion (Plate 1903) ↑*Fortschritt* I, 623
Osmobiose (Keilin 1959) ↑*Schlaf* III, 216

Pachytän (Winiwarter 1900) ↑*Zelle* III, 778
Pädogenesis (von Baer 1865) ↑*Entwicklung* I, 419
Pädomorphismus (Allen 1891) ↑*Entwicklung* I, 419
Pädomorphose (Garstang 1922) ↑*Entwicklung* I, 419
Paläobiologie (Buckman 1893) ↑*Fossil* I, 627
Paläontologie (Tissier 1823) ↑*Fossil* I, 627
Paläoökologie (MacMillan 1898) ↑*Fossil* I, 627
paläozoisch (Sedgwick 1838) ↑*Fossil* I, 636
Pangen (de Vries 1899) ↑*Gen* II, 20
Pangenesis (Darwin 1868) ↑*Vererbung* III, 629
Parabiologie (Prübusch 1929) ↑*Biologie* I, 266
Parabiose (Forel 1898) ↑*Symbiose* III, 434
Parallelismus (Cope 1887) ↑*Analogie* I, 9
Paralogie (Hunter 1964) ↑*Homologie* II, 150
Paramer (Haeckel 1866) ↑*Morphologie* II, 646
parapatrisch (de Laubenfels 1953) ↑*Art* I, 100
paraphyletisch (Hennig 1962) ↑*Phylogenese* III, 71
Parasexualität (Pontecorvo 1954) ↑*Geschlecht* II, 82
parasitisch (Zaluziansky à Zaluzian 1592) ↑*Parasitismus* III, 1
Parasitismus (Nitzsch 1818) III, 1
Parasitoid (Reuter 1913) ↑*Parasitismus* III, 8
Paraspezies (Moore & Sylvester-Bradley 1956) ↑*Art* I, 76
Parastasis (Schaffner 1993) ↑*Funktion* I, 653
paratopische Aktivität (Armstrong 1949) ↑*Funktion* I, 681
Paratrepsis (Armstrong 1949) ↑*Brutpflege* I, 345
Paratypus (Siemens 1917) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 65
Paröken (Kraepelin 1905) ↑*Symbiose* III, 434
Parökie (H.S. 1905) ↑*Symbiose* III, 434
Parthenogenese (Owen 1849) ↑*Fortpflanzung* I, 595
Partialhomologie (Owen 1871) ↑*Homologie* II, 143
Partialtod (Gale 1677) ↑*Tod* III, 516
Pathologie (Galen 2. Jh.) ↑*Krankheit* II, 297
pathozentrisch (Teutsch 1985) ↑*Bioethik* I, 207
Pedobiom (Walter 1976) ↑*Biosphäre* I, 300
Penetranz (Vogt 1926) ↑*Gen* II, 27
Peramorphose (Alberch et al. 1979) ↑*Entwicklung* I, 419
Perilogie (Haeckel 1879) ↑*Ethologie* I, 472
peripatrisch (Mayr 1982) ↑*Art* I, 100
Peristase (Fischer 1919) ↑*Umwelt* III, 579
Pflanze (ahd. 10. Jh.) III, 11
Pflanzenchemie (Fourcroy 1782) ↑*Molekularbiologie* II, 616
Pflanzengeografie (Giraud-Soulavie 1780) ↑*Biogeografie* I, 231

Pflanzengesellschaft (A.J. 1786) ↑*Biozönose* I, 322
Pflanzenpathologie (Plenck 1794) ↑*Krankheit* II, 298
Pflanzenphysiologie (Jampert 1755) ↑*Physiologie* III, 89
Pflanzenpsychologie (von Reider 1831) ↑*Ethologie* I, 470
Pflanzentrieb (von Berger 1821) ↑*Instinkt* II, 198
Pflanzenverein (Warming 1896) ↑*Biozönose* I, 322
Phagozyten (Metschnikoff 1883) ↑*Schutz* III, 226
Phanerogamen (Saint-Amans 1791) ↑*Taxonomie* III, 478
Phanerophyten (Raunkiær 1905) ↑*Lebensform* II, 489
Phänetik (Sokal & Sneath 1963; Ehrlich & Holm 1963) ↑*Systematik* III, 453
phänetisch (Cain & Harrison 1960) ↑*Systematik* III, 453
Phänogenetik (Haecker 1918) ↑*Entwicklungsbiologie* I, 439
Phänogramm (Mayr 1965) ↑*Systematik* III, 453
Phänokopie (Goldschmidt 1935) ↑*Modifikation* II, 607
Phänologie (Morren 1853) ↑*Lebensgeschichte* II, 500
Phänom (Meyer-Abich 1934) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 65
Phänon (Camp & Gilly 1943) ↑*Form* I, 572
Phänotyp, erweiterter (Dawkins 1978) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 66
phänotypische Akkommodation (Stanier, Doudoroff & Adelberg 1957) ↑*Modifikation* II, 608
phänotypische Flexibilität (Thoday 1953) ↑*Modifikation* II, 609
phänotypische Plastizität (Brierley 1921) ↑*Modifikation* II, 608
Phänotypus (Johannsen 1909) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 59
Pheromon (Karlson & Lüscher 1959) ↑*Regulation* III, 179
Philosophie der Biologie (Whewell 1840) ↑*Biologie* I, 274
Phobese (Alverdes 1927) ↑*Schutz* III, 223
phobische Reaktion (Lidforss 1905) ↑*Selbstbewegung* III, 242
Phobismus (Massart 1902) ↑*Schutz* III, 222
Phobotaxis (Pfeffer 1904) ↑*Selbstbewegung* III, 240
Phoresie (Lesne 1896) ↑*Symbiose* III, 434
Photobiont (Ahmadjian 1982) ↑*Pilz* III, 109
Photosynthese (Barnes 1893) ↑*Ernährung* I, 446
Phototaxis (Strasburger 1878) ↑*Selbstbewegung* III, 240
Phototropie (Jaeger 1874) ↑*Selbstbewegung* III, 239
Phototropismus (Luciani 1893) ↑*Selbstbewegung* III, 239
Phycobiont (Scott 1957) ↑*Pilz* III, 109
Phycologie (Kützing 1843) ↑*Pflanze* III, 25
Phylocode (Eriksson & Alverson 1999) ↑*Taxonomie* III, 487
Phylogenese (Haeckel 1866) III, 34
Phylogenetik (Schmitz 1878) ↑*Phylogenese* III, 34
phylogenetisches Netz (Grant 1953) ↑*Phylogenese* III, 74
Phylogramm (Sokal et al. 1965) ↑*Systematik* III, 453
Phylon (Haeckel 1866) ↑*Taxonomie* III, 475
phylotypisches Stadium (Sander 1983) ↑*Typus* III, 557
Physiologie (Fernel 1542) III, 88
Physiologie, allgemeine (Gilchrist 1744) ↑*Physiologie* III, 89
Physiologie, vergleichende (le Cat 1749) ↑*Physiologie* III, 89
physiologische Chemie (Weigel 1777) ↑*Molekularbiologie* II, 616
Physiologische Genetik (Bentley 1909) ↑*Genetik* II, 56
physiozentrisch (Meyer-Abich 1982) ↑*Bioethik* I, 207
Phytochemie (Naumburg 1799) ↑*Molekularbiologie* II, 616
Phytografie (Hernández 1649) ↑*Biologie* I, 271
Phytologie (Tidicaeus 1582) ↑*Pflanze* III, 25
Phyton (Gaudichaud 1841) ↑*Morphologie* II, 646
Phytosemiotik (Krampen 1981) ↑*Kommunikation* II, 267
Phytotomie (Hernández 1649) ↑*Anatomie* I, 19
Phytotop (Haase 1967) ↑*Biotop* I, 305
Phytozönose (Gams 1918) ↑*Biozönose* I, 334
Phytozoon (al-Fārābī 10. Jh.) ↑*Pflanze* III, 26
Pilz (ahd. 10. Jh.) III, 106
Pinozytose (Gabritschewsky 1894) ↑*Ernährung* I, 444
Plan, einziger (Geoffroy Saint Hilaire 1796) ↑*Typus* III, 542
Plankton (Hensen 1887) ↑*Biotop* I, 314
Planmäßigkeit (Anonymus 1824) ↑*Zweckmäßigkeit* III, 822
Plasmagen (Darlington 1939) ↑*Gen* II, 21
Plasmid (Lederberg 1952) ↑*Vererbung* III, 636
Plasmodium (Cienkowski 1863) ↑*Sozialverhalten* III, 380
Plasmogonie (Haeckel 1866) ↑*Urzeugung* III, 608
Plasmon (von Wettstein 1926) ↑*Vererbung* III, 636
Plastiden (Schimper 1882) ↑*Zelle* III, 774
Plastidule (Elsberg 1872) ↑*Gen* II, 18
Plastizität (Switzer 1727) ↑*Modifikation* II, 607

Plastizität des Nervensystems (Beale 1870) ↑*Lernen* II, 513
Pleiotropie (Plate 1910) ↑*Gen* II, 38
Pleomorphie (de Bary 1864) ↑*Metamorphose* II, 583
Plesiomorphie (Hennig 1949) ↑*Systematik* III, 457
Pleuston (Schröter 1896) ↑*Biotop* I, 314
Plurifaktion (Gould & Vrba 1982) ↑*Selektion* III, 322
Pluriformismus (Koepcke 1973) ↑*Metamorphose* II, 584
pluripotent (Weigert 1904) ↑*Entwicklung* I, 402
poikilohydre (Walter 1931) ↑*Regulation* III, 157
poikilosmotisch (Höber 1902) ↑*Regulation* III, 157
poikilotherm (Bergmann 1847) ↑*Regulation* III, 157
Poikilotopie (Koepcke 1956) ↑*Metamorphose* II, 585
Polyandrie (Arnobius 4. Jh.) ↑*Geschlecht* II, 75
Polyethismus (Chance 1956) ↑*Polymorphismus* III, 112
Polygamie (Sigebert von Gembloux 11. Jh.) ↑*Geschlecht* II, 75
Polygenie (Plate 1913) ↑*Gen* II, 38
Polygynie (LaMettrie 1748) ↑*Geschlecht* II, 75
polymorph (Moffett um 1589) ↑*Polymorphismus* III, 111
Polymorphismus (Morren 1841) III, 111
Polymorphismus, balancierter (Ford 1940) ↑*Polymorphismus* III, 112
Polymorphose (Haeckel 1872) ↑*Polymorphismus* III, 111
Polyözie (Koepcke 1956) ↑*Metamorphose* II, 585
polyphyletisch (Haeckel 1868) ↑*Phylogenese* III, 71
polyphyletisch [Kladistik] (Hennig 1965) ↑*Phylogenese* III, 71
Polyploidie (Strasburger 1910) ↑*Zelle* III, 776
Polysomen (Warner, Rich & Hall 1962) ↑*Zelle* III, 774
polythetisch (Sneath 1962) ↑*Art* I, 80
polytypisch [Evolution] (Gulick 1888) ↑*Evolution* I, 517
polytypisch [Taxon] (Mirbel 1815) ↑*Art* I, 79
Population (Barrow 1801) III, 114
Populationsbiologie (Anonymus 1935) ↑*Population* III, 129
Populationsdenken (Mayr 1958) ↑*Population* III, 118
Populationsgenetik (Sinnott & Dunn 1939) ↑*Population* III, 129
Populationsmutualismus (Wilson 1980) ↑*Symbiose* III, 433
Populationsökologie (Johnson 1941) ↑*Population* III, 129
Populationszyklus (Commons, McCracken & Zeuch 1922) ↑*Kreislauf* II, 320
Positionalität (Plessner 1928) ↑*Selbstorganisation* III, 293
Positionseffekt (Surtevant 1925) ↑*Gen* II, 23
Positionsfeld (Plessner 1928) ↑*Umwelt* III, 571
Positionsinformation (Wolpert 1969) ↑*Feld* I, 555
Postgenomik (Gershon 1997) ↑*Gen* II, 25
Potaptation (Brosius & Gould 1992) ↑*Anpassung* I, 41
Potonuon (Brosius & Gould 1992) ↑*Gen* II, 35
Präadaptation (Henderson 1872) ↑*Anpassung* I, 40
Präaptation (Gould & Vrba 1982) ↑*Anpassung* I, 41
Prädation (Farre 1840) ↑*Räuber* III, 136
Präformation (Leibniz 1705) ↑*Entwicklung* I, 407
Prägung (Lorenz 1935) ↑*Lernen* II, 516
Prähension (Whitehead 1926) ↑*Empfindung* I, 380
Primärproduktion (Allen 1922) ↑*Rolle, ökologische* III, 207
Probehandeln (Freud 1911) ↑*Bewusstsein* I, 182
Probiose (Giglio-Tos 1910) ↑*Symbiose* III, 434
Produktion (Voigt 1823) ↑*Rolle, ökologische* III, 205
Produktionsbiologie (Anonymus 1914) ↑*Rolle, ökologische* III, 206
Produzent (Dumas 1841) ↑*Rolle, ökologische* III, 208
Progenot (Woese & Fox 1977) ↑*Bakterium* I, 145
Programm, genetisches (Upton 1960) ↑*Information* II, 189
Prokaryon (Dougherty 1957) ↑*Zelle* III, 773
Prokaryoten (Chatton 1925) ↑*Taxonomie* III, 482
Promoter (Jacob, Ullman & Monod 1964) ↑*Regulation* III, 160
Prophase (Strasburger 1884) ↑*Zelle* III, 778
Propriozeption (Sherrington 1906) ↑*Regulation* III, 155
Protein (Mulder 1838) ↑*Molekularbiologie* II, 617
Proteom (Wilkins 1995) ↑*Molekularbiologie* II, 614
Proteomik (James 1997) ↑*Molekularbiologie* II, 614
Protisten (Haeckel 1866) ↑*Einzeller* I, 370
Protistenkunde (Haeckel 1866) ↑*Einzeller* I, 370
Protistologie (Haeckel 1866) ↑*Einzeller* I, 370
Protobiologie (McEwen 1886) ↑*Biologie* I, 266
Protoctista (Hogg 1861) ↑*Einzeller* I, 370
Protogenot (Benner & Ellington 1990) ↑*Bakterium* I, 145
Protophyta (Fries 1821) ↑*Einzeller* I, 370
Protoplasma (Purkinje 1840) ↑*Zelle* III, 770
Protoplast (Hanstein 1880) ↑*Zelle* III, 770
Prototyp (Buffon 1753) ↑*Typus* III, 539
Protozelle (Gros 1851) ↑*Organismus* II, 823
Protozoen (Goldfuß 1817) ↑*Einzeller* I, 369
Protozoologie (Priestley 1904) ↑*Einzeller* I, 370

proximat/ultimat (Baker 1938) ↑*Funktion* I, 677
Prozessgefüge (Hartmann 1942) ↑*Ganzheit* I, 699
Prozessschutz (Sturm 1993) ↑*Bioethik* I, 222
Pseudoaltruismus (Pianka 1974) ↑*Sozialverhalten* III, 390
Pseudoextinktion (Webb 1969) ↑*Tod* III, 527
Pseudogamie (de Necker 1775) ↑*Fortpflanzung* I, 595
Pseudomimikry (Higgins 1882) ↑*Mimikry* II, 601
Pseudomixis (Winkler 1908) ↑*Fortpflanzung* I, 595
Pseudoorganismus (von Schubert 1830) ↑*Organismus* II, 825
Pseudoparasit (von Martius 1835; van Mons 1835) ↑*Parasitismus* III, 3
Pseudospezies (von Uechtritz 1821) ↑*Art* I, 76
Psychologie, vergleichende (Klügel 1782) ↑*Ethologie* I, 469
Psychosomatik (Heinroth 1818) ↑*Krankheit* II, 293
Psychozoa (Huyley 1955) ↑*Mensch* II, 535
Puppe (Linné 1748) ↑*Metamorphose* II, 575

Quantenevolution (Simpson 1944) ↑*Phylogenese* III, 59
Quasiorganismus (Blackman & Tansley 1905) ↑*Organismus* II, 826

r-/K-Strategie (MacArthur & Wilson 1967) ↑*Lebensgeschichte* II, 502
Radfahrer-Reaktion (Grzimek 1949) ↑*Sozialverhalten* III, 391
Ramet (Stout 1929) ↑*Individuum* II, 166
Rasse (15. Jh.) ↑*Art* I, 104
Rasse, geografische (Bonaparte 1850) ↑*Art* I, 106
Rasse, ökologische (C.D.H. 1909) ↑*Art* I, 107
Rassenkreis (Rensch 1929) ↑*Art* I, 115
Ratiozentrik (Grünewald 1988) ↑*Bioethik* I, 207
Ratscheneffekt (Tomasello 1994) ↑*Kultur* II, 365
Ratschenmechanismus (Muller 1964) ↑*Geschlecht* II, 78
Räuber (ahd.) III, 136
räubervermittelte Koexistenz (Caswell 1978) ↑*Räuber* III, 139
Raumparasitismus (Klebs 1881) ↑*Parasitismus* III, 4
Reafferenzprinzip (von Holst & Mittelstaedt 1950) ↑*Verhalten* III, 675
Reaktionsnorm (Woltereck 1909) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 64
Realnische (Hutchinson 1958) ↑*Nische* II, 673
Realumwelt (Weber 1939) ↑*Umwelt* III, 574
Recon (Benzer 1957) ↑*Gen* II, 27
reduktiver Pentosephosphatzyklus (Racker 1957) ↑*Molekularbiologie* II, 615
Redundanz, ökologische (DeAngelis et al. 1989) ↑*Rolle, ökologische* III, 205
Reduzenten (Thienemann 1925) ↑*Rolle, ökologische* III, 208
reflektierende Selbstbewertung (Frankfurt 1971) ↑*Bewusstsein* I, 185
Reflex (Hall 1833) ↑*Verhalten* III, 671
Reflex, bedingter (Pawlow 1903) ↑*Verhalten* III, 675
Reflexbogen (Hall 1833) ↑*Verhalten* III, 673
Regelkreis (Schmidt 1941) ↑*Regulation* III, 173
Regelung (Schmidt 1941) ↑*Regulation* III, 169
Regeneration (ca. 1267) III, 142
Regeneration, physiologische (Lotze 1846) ↑*Regeneration* III, 144
Regeneration, reparative (Anonymus 1893) ↑*Regeneration* III, 144
Regulation (Hooke 1665) III, 148
Regulator (Wilson 1780) ↑*Regulation* III, 149
Regulatorgen (Jacob & Monod 1959) ↑*Gen* II, 28
regulatorische Entwicklung (Roux 1893) ↑*Entwicklung* I, 401
Regulatororgan (Cuvier 1805) ↑*Regulation* III, 155
Reich (Ripley 15. Jh.) ↑*Taxonomie* III, 475
Reiz (Anonymus 1752) ↑*Wahrnehmung* III, 723
Reizbarkeit (Anonymus 1753) ↑*Wahrnehmung* III, 725
Rekombination (Bateson 1903) III, 200
Replikation (Mather 1948) ↑*Fortpflanzung* I, 592
Replikator (Dawkins 1976) ↑*Selektion* III, 336
Replikator, erweiterter (Sterelny, Smith & Dickison 1996) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 68
Replikon (Jacob & Brenner 1963) ↑*Fortpflanzung* I, 592
Repressor (Vogel 1957) ↑*Regulation* III, 160
Reproduktion (Buffon 1749) ↑*Fortpflanzung* I, 590
Reproduktion (Réaumur 1712) ↑*Regeneration* III, 142
Reproduktionsbiologie (Anonymus 1890) ↑*Genetik* II, 56
Reproduktionskosten (Williams 1966) ↑*Lebensgeschichte* II, 499
Reproduktionsorgane (de Pauw 1768) ↑*Pflanze* III, 23
Reproduktionsselektion (Pearson 1895) ↑*Selektion* III, 322
reproduktiver Wert (Fisher 1930) ↑*Selektion* III, 323
Reproduktor (Griesemer 2000) ↑*Fortpflanzung* I, 592
Resilienz (Holling 1973) ↑*Gleichgewicht* II, 111
Resistenz (Patten 1975) ↑*Gleichgewicht* II, 111
Ressource (16. Jh.) ↑*Umwelt* III, 587
Ressourcenaufteilung (Schoener 1968) ↑*Koexistenz* II, 238
retikulate Evolution (Huxley 1936) ↑*Phylogenese*

III, 75
Retrovirus (Baltimore 1976) ↑*Virus* III, 690
Reversion (Blackadder 1834) ↑*Vererbung* III, 624
Revierverhalten (Anonymus 1944) ↑*Sozialverhalten* III, 391
rezessiv (Mendel 1866) ↑*Gen* II, 38
Reziprozität (Wedel 1680) ↑*Wechselseitigkeit* III, 738
Ribosomen (Anonymus 1958) ↑*Zelle* III, 774
Ritual (Huxley 1914) ↑*Kommunikation* II, 269
Rolle [ökologische] (Bonnet 1765) III, 203
Rückkopplung (Wagner 1925) ↑*Regulation* III, 171
Rückwirkung (Tetens 1777) ↑*Regulation* III, 153
Rudiment (Darwin 1838) ↑*Funktion* I, 682
runaway-Prozess (Fisher 1930) ↑*Selektion* III, 356

Sachsprache (Jacoby 1961) ↑*Kommunikation* II, 260
Saison-Dimorphismus (Weismann 1875) ↑*Metamorphose* II, 587
Saltation (Huxley 1864) ↑*Mutation* II, 659
Saltationismus (Mayr 1960) ↑*Phylogenese* III, 60
Samenanlage (Hedwig 1783) ↑*Taxonomie* III, 478
saprophag (Macleay 1819) ↑*Ernährung* I, 446
Sarkode (Dujardin 1835) ↑*Zelle* III, 770
Schadonologie (Haeckel 1866) ↑*Entwicklungsbiologie* I, 438
Schlaf (ahd.) III, 211
Schlüsselarten (Paine 1969) ↑*Biozönose* I, 336
Schlüsselinnovation (Miller 1949) ↑*Fortschritt* I, 620
Schlüsselmutualisten (Gilbert 1980) ↑*Biozönose* I, 336
Schlüsselreiz (Lorenz 1935) ↑*Wahrnehmung* III, 731
Schönheitstrieb (Anonymus 1793) ↑*Kulturwissenschaft* II, 386
Schreckbewegung (Falck 1870) ↑*Schutz* III, 222
Schutz (mhd.) III, 221
Schutzähnlichkeit (Wallace 1867) ↑*Schutz* III, 222
Schutzfärbung (Wallace 1867) ↑*Schutz* III, 222
Schwesterarten (Trattinnick 1819) ↑*Art* I, 76
Schwestergruppe (Hennig 1950) ↑*Systematik* III, 458
Segregationsverzerrung (Sandler, Hiraizumi & Sandler 1959) ↑*Zelle* III, 778
Sekretion (Laurentius Laurentianus 1494) ↑*Stoffwechsel* III, 412
Sekretion, innere (Makittrick 1772) ↑*Regulation* III, 178
Selbst (18. Jh.) ↑*Selbstorganisation* III, 291
Selbstabbau (Rommel & Fehrmann 1915) ↑*Selbstorganisation* III, 275
Selbstanpassung (Andrews 1808) ↑*Anpassung* I, 28
Selbstaufbau (Coleridge 1817) ↑*Selbstorganisation* III, 275
Selbstbegrenzung (Windischmann 1805) ↑*Ganzheit* I, 714
Selbstbewegung (Syrianus 5. Jh.) III, 231
Selbstbildung (von Jakob 1795) ↑*Selbstorganisation* III, 274
Selbstdarstellung (Groos 1896) III, 246
Selbstdifferenzierung (von Hanstein 1882) ↑*Selbstorganisation* III, 274
Selbstentwicklung (Widmann 1816) ↑*Entwicklung* I, 414
Selbsterhaltung (Halle 1757) III, 254
Selbstgefühl (Basedow 1764) ↑*Gefühl* II, 10
Selbstgesetzlichkeit (Bayrhoffer 1838) ↑*Regulation* III, 187
Selbstgestaltung (Kastner 1821) ↑*Selbstorganisation* III, 273
Selbstherstellung (Zeller 1838) ↑*Selbstorganisation* III, 274
Selbstkonzept (Baldwin 1892) ↑*Bewusstsein* I, 187
Selbstorganisation (Buhle 1804) III, 271
Selbstproduktion (Jackson 1783) ↑*Selbstorganisation* III, 274
Selbstregulation (Gore 1827) ↑*Regulation* III, 183
Selbstregulierung (Löwenstein 1831) ↑*Regulation* III, 183
Selbstreproduktion (Schelling 1799) ↑*Stoffwechsel* III, 419
Selbstselektion (Kirk 1867) ↑*Selektion* III, 361
Selbstveränderung (Tiedemann 1791) ↑*Selbstorganisation* III, 275
Selbstwahrnehmung (Cudworth 1678) ↑*Bewusstsein* I, 175
Selbstzweck (Schmid 1799) ↑*Zweckmäßigkeit* III, 821
Selektion (Matthew 1831) III, 305
Selektion, apostatische (Clarke 1962) ↑*Selektion* III, 358
Selektion, darwinsche (Anonymus 1870) ↑*Selektion* III, 322
Selektion, disruptive (Mather 1953) ↑*Selektion* III, 358
Selektion, epigamische (Huxley 1938) ↑*Selektion* III, 357
Selektion, frequenzabhängige (Lewontin & White 1960) ↑*Selektion* III, 358
Selektion, gerichtete (Mather 1953) ↑*Selektion* III, 358
Selektion, intersexuelle (Howard 1974) ↑*Selektion* III, 357
Selektion, intrasexuelle (Huxley 1938) ↑*Selektion* III, 357
Selektion, nicht-darwinsche (Simpson 1953) ↑*Selek-*

tion III, 359
Selektion, reflexive (Gulick 1888) ↑*Selektion* III, 359
Selektion, stabilisierende (Fisher 1930) ↑*Selektion* III, 358
Selektionsdruck (Wright 1929) ↑*Mutation* II, 662
Selektionsebenen (Collias 1944) ↑*Selektion* III, 333
Selektionseinheit (Baldwin 1902) ↑*Selektion* III, 333
Selektionstheorie (Darwin 1842) ↑*Selektion* III, 332
Selektionswert (Romanes 1892) ↑*Selektion* III, 323
Selekton (Mayr ca. 1982) ↑*Gen* II, 28
Semaphoront (Hennig 1950) ↑*Form* I, 569
Semelparie (Cole 1954) ↑*Lebensgeschichte* II, 501
Seneszenz (Seneca 1. Jh.) ↑*Tod* III, 522
Sensibilität (Ambrosiaster 4. Jh.) ↑*Empfindung* I, 373
sessil (Anonymus 1797) ↑*Selbstbewegung* III, 238
Seston (Kolkwitz 1912) ↑*Biotop* I, 314
Sexualität (Krøyer (1761) ↑*Geschlecht* II, 80
Sexualorgane (Anonymus 1758) ↑*Pflanze* III, 23
Sexualsystem (Linné 1735) ↑*Systematik* III, 446
sexuelle Selektion (Darwin 1859) ↑*Selektion* III, 355
sich selbst organisierendes Wesen (Kant 1790) ↑*Selbstorganisation* III, 277
Sicherhaltung (Hafner 1996) ↑*Selbsterhaltung* III, 266
Signal (13. Jh.) II, 252
Signalfälschung (Wickler 1964) ↑*Mimikry* II, 598
Signalreiz (Wundt 1880) ↑*Wahrnehmung* III, 732
Sinnesorgan (Bonaventura 1253-57; Thomas von Aquin 1254-56) ↑*Wahrnehmung* III, 723
Sippe (Nägeli 1884) ↑*Taxonomie* III, 488
Somalyse (von Lucanus 1902) ↑*Schutz* III, 222
Somation (Plate 1904) ↑*Modifikation* II, 606
Somatogamie (Renner 1916) ↑*Fortpflanzung* I, 595
Sonderstellung (Rokitansky 1858) ↑*Mensch* II, 533
Sortierung (Vrba & Gould 1986) ↑*Selektion* III, 327
Sozialbiologie (Kettell 1859) ↑*Sozialverhalten* III, 394
Sozialverhalten (Lloyd Morgan 1900) III, 378
Soziobiologie (Scott 1946) ↑*Sozialverhalten* III, 393
Specimen (Klein 1747) ↑*Typus* III, 548
Spermatophyta (Goebel 1882) ↑*Taxonomie* III, 478
Speziation (Cook 1906) ↑*Art* I, 99
Spiel (ahd. 9. Jh.) III, 402
Spieltheorie (von Neumann & Morgenstern 1944) ↑*Sozialverhalten* III, 395
Splicing (Kabat 1972) ↑*Gen* II, 28
Sporohyt (de Bary 1884) ↑*Generationswechsel* II, 49
Stamm (Haeckel 1866) ↑*Taxonomie* III, 475
Stammart (von Münchhausen 1767) ↑*Phylogenese* III, 71
Stammbaum (Miracelius 1639) ↑*Phylogenese* III, 64
Stammbusch (Hagen 1900) ↑*Phylogenese* III, 69
Stammlinie (Anonymus 1654) ↑*Phylogenese* III, 72
Stammnetz (Ekman 1930) ↑*Phylogenese* III, 73
Stammstrauch (Fleischmann 1926) ↑*Phylogenese* III, 69
Stammzelle, embryonale (Türk 1904) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 63
Stammzellen (Goette 1882) ↑*Genotyp/Phänotyp* II, 62
Standort (Georgi 1765) ↑*Biotop* I, 307
Stasigenese (Huxley 1957) ↑*Fortschritt* I, 623
stenohalin (Möbius 1873) ↑*Nische* II, 677
stenök (Hesse 1924) ↑*Nische* II, 677
Stenomerie (Hennig 1949) ↑*Diversität* I, 356
Stenomorphie (Hennig 1949) ↑*Diversität* I, 356
stenotherm (Möbius 1873) ↑*Nische* II, 677
stenotop (Dahl 1903) ↑*Nische* II, 677
Steuerung (Schmidt 1941) ↑*Regulation* III, 167
Stimmung (Lorenz 1931) ↑*Gefühl* II, 9
Stimmungsübertragung (Lorenz 1935) ↑*Gefühl* II, 10
Stimulation (Ranchin 1624) ↑*Wahrnehmung* III, 724
Stimulus (lat.) ↑*Wahrnehmung* III, 723
Stoffkreislauf (Whitlock 1654) ↑*Kreislauf* II, 323
Stoffwechsel (Autenrieth 1802) III, 410
Strukturgen (Jacob & Monod 1959) ↑*Gen* II, 28
Subjekt (Schelling 1799) ↑*Selbstorganisation* III, 295
Subspezies (Erhart 1780) ↑*Art* I, 114
Suchbild (von Uexküll 1933) ↑*Wahrnehmung* III, 729
Sukzession (Dureau de la Malle 1825) ↑*Entwicklung* I, 424
Superorganismus (Wheeler 1922) ↑*Organismus* II, 826
superparasitisch (Woodward 1877) ↑*Parasitismus* III, 8
Superparasitismus (Fiske 1910) ↑*Parasitismus* III, 7
Superspezies (Watson 1859) ↑*Art* I, 115
Supraorganismik (Löther 1972) ↑*Ökologie* II, 685
Symbiogenese (Wheeler 1901) ↑*Symbiose* III, 429
Symbiologie (Stöhr 1897) ↑*Biologie* I, 286
Symbiom (Lederberg 2000) ↑*Symbiose* III, 432
Symbiose (de Bary 1878) III, 426
Symbolbewegung (Lorenz 1941) ↑*Kommunikation* II, 269
Symmetrie (Pascal ca. 1662) ↑*Morphologie* II, 642
Sympathese (Alverdes 1927) ↑*Schutz* III, 222
Sympathie (Hippokrates um 400 v. Chr.) ↑*Wechselseitigkeit* III, 738
sympatrisch (Poulton 1903) ↑*Art* I, 100
Symphilie (Wasmann 1896) ↑*Symbiose* III, 435

Symphorismus (Deegener 1918) ↑*Symbiose* III, 434
Symplesiomorphie (Hennig 1953) ↑*Systematik* III, 458
Synapomorphie (Hennig 1953) ↑*Systematik* III, 458
Synapse (Sherrington 1897) ↑*Empfindung* I, 384
Synbiologie (Schwenke 1953) ↑*Biologie* I, 286
Syncytium (Haeckel 1870) ↑*Sozialverhalten* III, 380
Synechtrie (Wasmann 1896) ↑*Symbiose* III, 435
Synerg (Bock & von Wahlert 1965) ↑*Umwelt* III, 591
Synergetik (Haken & Graham 1971) ↑*Selbstorganisation* III, 290
Syngameon (Lotsy 1925) ↑*Art* I, 88
Syngamie (Poulton 1903) ↑*Art* I, 77
Synökie (Wasmann 1896) ↑*Symbiose* III, 434
Synökologie (Schröter 1902) ↑*Ökologie* II, 705
Synthese, evolutionäre (Huxley 1943) ↑*Evolutionsbiologie* I, 547
Synthetische Theorie der Evolution (Bateson 1913) ↑*Evolutionsbiologie* I, 547
synthetischer Darwinismus (Szyfman 1982) ↑*Evolutionsbiologie* I, 548
Synusie (Gams 1918) ↑*Biozönose* I, 335
System, biologisches (Treviranus 1802) ↑*Ganzheit* I, 717
System, harmonisch-äquipotenzielles (Driesch 1899) ↑*Vitalismus* III, 696
System, lebendes (Anonymus 1774) ↑*Organismus* II, 812
System, offenes (Lotze 1856) ↑*Bedürfnis* I, 161
Systematik (Linné 1751) III, 443
Systematik, evolutionäre (Bloch 1955) ↑*Systematik* III, 460
Systematik, phänetische (Bovee 1970) ↑*Systematik* III, 453
Systematik, phylogenetische (Haacke 1887) ↑*Systematik* III, 454
Systembiologie (Bonner 1960) ↑*Ganzheit* I, 721
Systemeigenschaft (Schwertschlager 1910) ↑*Ganzheit* I, 712
Systemgesetzlichkeit (Weiss 1925) ↑*Ganzheit* I, 720
Systemökologie (Odum 1964) ↑*Ökologie* II, 696
Systemtheorie (von Bertalanffy 1929) ↑*Ganzheit* I, 720
Systemtheorie der Evolution (Kilian 1971) ↑*Evolution* I, 526

Täuschung (Weismann 1913) ↑*Kommunikation* II, 267
Taxis (Czapek 1896) ↑*Selbstbewegung* III, 240
Taxon (Meyer 1926) ↑*Taxonomie* III, 487
Taxonomie (de Candolle 1813) III, 469
Taxonomie, numerische (Sneath & Sokal 1962) ↑*Systematik* III, 454
Taxozön (Chodorowski 1959) ↑*Biozönose* I, 335
Teilchenvererbung (Galton 1885) ↑*Vererbung* III, 631
Teleologie (Wolff 1728) ↑*Zweckmäßigkeit* III, 786
teleomatisch (Mayr 1974) ↑*Zweckmäßigkeit* III, 824
Teleomechanismus (Lenoir 1981) ↑*Zweckmäßigkeit* III, 804
Teleonomie (Pittendrigh 1958) ↑*Zweckmäßigkeit* III, 823
Telophase (Heidenhain 1894) ↑*Zelle* III, 778
Territorialverhalten (Erickson 1931) ↑*Sozialverhalten* III, 391
Thallophyten (Endlicher 1836) ↑*Taxonomie* III, 478
Thanatologie (Mencel 1632) ↑*Tod* III, 510
Thanatose (Mangold 1920) ↑*Schutz* III, 224
Thelytokie (Siebold 1871) ↑*Fortpflanzung* I, 596
Therophyten (Raunkiær 1905) ↑*Lebensform* II, 489
Tiefenhomologie (Tabin et al. 1996) ↑*Homologie* II, 148
Tiefenökologie (Naess 1973) ↑*Bioethik* I, 216
Tier (ahd. 8. Jh.) III, 494
Tierchemie (Fourcroy 1782) ↑*Molekularbiologie* II, 616
Tierethik (Harbaugh 1854) ↑*Bioethik* I, 218
Tiergeografie (Giraud-Soulavie 1780) ↑*Biogeografie* I, 232
Tierheilkunde (Ludwig 1786) ↑*Krankheit* II, 298
Tierheit (Gasser 1686) ↑*Tier* III, 504
Tiermedizin (Colin 1592) ↑*Krankheit* II, 298
Tier-Mensch-Übergangsfeld (Heberer 1958) ↑*Mensch* II, 555
Tierökologie (Jordan & Kellogg 1900) ↑*Biozönose* I, 334
Tierphysiologie (Anonymus 1751) ↑*Physiologie* III, 89
Tierpsychologie (Anonymus 1798) ↑*Ethologie* I, 470
Tod (ahd. 8. Jh.) III, 510
Tod, akzidenteller (Le Blond 1544) ↑*Tod* III, 517
Tod, gewaltsamer (Lukian ca. 165) ↑*Tod* III, 517
Tod, natürlicher (Ambrosius Theodosius Macrobius um 400) ↑*Tod* III, 517
Tod, nützlicher (Allee et al. 1949) ↑*Tod* III, 522
Tokogonie (Haeckel 1866) ↑*Entwicklung* I, 415
Tokotrophie (Harms 1914) ↑*Brutpflege* I, 348
Topodem (Gilmour & Gregor 1939) ↑*Population* III, 127
Topotaxis (Pfeffer 1904) ↑*Selbstbewegung* III, 240
Topotropismus (Pfeffer 1904) ↑*Selbstbewegung* III, 240
totipotent (Roux 1893) ↑*Entwicklung* I, 402
Totstellreflex (Löhner 1914) ↑*Schutz* III, 224

Trade-off (Rapport 1971) ↑*Lebensgeschichte* II, 500
Tradition (lat.) ↑*Lernen* II, 515
Traditionshomologien (Wickler 1965) ↑*Homologie* II, 144
Tragling (Hassenstein 1970) ↑*Brutpflege* I, 346
Transduktion (Lederberg 1952) ↑*Vererbung* III, 636
transfer RNA (Yarmolinsky & De La Haba 1959) ↑*Gen* II, 29
Transformation (Bacon 1627) ↑*Phylogenese* III, 36
Transformation (Griffiths 1928) ↑*Vererbung* III, 636
transgen (Gordon & Ruddle 1981) ↑*Rekombination* III, 201
Transhumanismus (Huxley 1957) ↑*Mensch* II, 561
Transitionen, große (Olson 1965) ↑*Fortschritt* I, 620
Transkription (Jacob & Monod 1961) ↑*Molekularbiologie* II, 613
Translation (Ames & Hartman 1963) ↑*Molekularbiologie* II, 613
Transmutation (Scaliger 1557) ↑*Mutation* II, 655
Transpiration (16. Jh.) ↑*Stoffwechsel* III, 413
Trieb (16. Jh.) ↑*Instinkt* II, 199
Trieb-Dressurverschränkung (Lorenz 1932) ↑*Lernen* II, 514
Triebhandlung (Langer 1842) ↑*Verhalten* III, 677
Triplettcode (Brenner 1957) ↑*Information* II, 190
trophische Ebenen (Lindeman 1942) ↑*Ernährung* I, 450
Trophobiose (Wasmann 1902) ↑*Symbiose* III, 435
Trophodiversität (Yodzis 1993) ↑*Diversität* I, 360
Tropismus (Lukjanow 1891) ↑*Selbstbewegung* III, 239
tychozön (Hesse 1924) ↑*Biotop* I, 310
Typogenese (Woltereck 1932) ↑*Phylogenese* III, 59
Typolyse (Schindewolf 1950) ↑*Phylogenese* III, 59
Typostase (Schindewolf 1950) ↑*Phylogenese* III, 59
Typus (Buffon 1765) III, 537
Typus, diagrammatischer (Remane 1948) ↑*Typus* III, 546
Typus, dynamischer (Meyer-Abich 1963) ↑*Typus* III, 541
Typus, generalisierter (Remane 1948) ↑*Typus* III, 546
Typus, systematischer (Remane 1948) ↑*Typus* III, 546

Überleben (Steinhöwel 1473) ↑*Leben* II, 468
Überleben des Angepasstesten (Spencer 1864) ↑*Anpassung* I, 43
Überlebensselektion (Lankester 1892) ↑*Selektion* III, 322
Überlebenswert (Osborn 1895) ↑*Selektion* III, 323
Übersprungbewegung (Kortlandt 1938) ↑*Funktion* I, 681
Umgebung (Novalis 1802) ↑*Umwelt* III, 581
Umwelt (Troxler 1829) III, 566
Umwelt der evolutionären Angepasstheit (Bowlby 1969) ↑*Kulturwissenschaft* II, 391
Umweltdeterminismus (Lloyd Morgan 1892) ↑*Umwelt* III, 594
Umweltethik (Tysen 1969) ↑*Bioethik* I, 219
Umweltschutz (Anonymus 1945) ↑*Bioethik* I, 222
Umweltwissenschaft (Robin 1849) ↑*Ökologie* II, 706
Uniformismus (Koepcke 1973) ↑*Metamorphose* II, 584
Unverfügbarkeit (Eibach 1980) ↑*Bioethik* I, 217
Urbild (Martini 1772) ↑*Typus* III, 540
Urdarm (von Vierordt 1871) ↑*Entwicklung* I, 400
Urmund (Haeckel 1872) ↑*Entwicklung* I, 400
Urorganismus (Oken 1810) ↑*Einzeller* I, 367
Urpflanze (Herder 1776) ↑*Typus* III, 540
Ursuppe (Haas 1959) ↑*Urzeugung* III, 615
Urteile, vorbegriffliche (Romanes 1888) ↑*Kommunikation* II, 249
Urtier (Buhle 1804) ↑*Typus* III, 540
Urtier (Oken 1805) ↑*Einzeller* I, 369
Urzeugung (von Heusinger 1823) III, 608

vagil (Haeckel 1890) ↑*Selbstbewegung* III, 238
Vakuole (Dujardin 1835) ↑*Zelle* III, 772
Valenz, ökologische (Hesse 1924) ↑*Nische* II, 677
Variabilität (Poiret 1687) ↑*Mutation* II, 657
Variation (Bauhin & Cherler posthum 1651) ↑*Mutation* II, 656
Variation, diskontinuierliche (Bateson 1891) ↑*Mutation* II, 659
Varietät (Bauhin 1596) ↑*Art* I, 112
Vegetation (Thomson 1727) ↑*Pflanze* III, 23
Vegetationsorgane (Martin 1735) ↑*Pflanze* III, 23
Vehikel (Dawkins 1976) ↑*Selektion* III, 336
Verallgemeinerungseinheit (Remane 1952) ↑*Art* I, 82
Verbreitung (Zimmermann 1778) ↑*Biogeografie* I, 234
Verbreitungsgebiet (Anonymus 1823) ↑*Biogeografie* I, 234
Verdauung (15. Jh.) ↑*Stoffwechsel* III, 412
Vererbung (Kant 1793) III, 620
Vererbung erworbener Charaktere (Haeckel 1866) ↑*Lamarckismus* II, 412
Vererbung erworbener Eigenschaften (Rolle 1863) ↑*Lamarckismus* II, 412
Vererbung, epigenetische (Cahn & Cahn 1966) ↑*Vererbung* III, 637
Vererbung, extranukleäre (Demerec 1948) ↑*Vererbung* III, 635

Vererbung, kulturelle (Schallmayer 1910) ↑*Vererbung* III, 640
Vererbung, lamarcksche (Lloyd Morgan & Baldwin 1901) ↑*Vererbung* III, 637
Vererbung, ökologische (Odling-Smee 1988) ↑*Vererbung* III, 638
Vererbung, soziale (Lordat 1841) ↑*Vererbung* III, 638
Vererbung, zytoplasmische (Bartlett 1915) ↑*Vererbung* III, 635
Vererbungsgesetze (Richard 1832) ↑*Vererbung* III, 625
Vererbungslehre (Steinheim 1846) ↑*Genetik* II, 54
Vererbungsmodell, duales (Boyd & Richerson 1976) ↑*Vererbung* III, 641
Vererbungssymbiose (Lederberg 1952) ↑*Symbiose* III, 438
Vererbungssystem des Verhaltens (Jablonka, Lamb & Avital 1998) ↑*Vererbung* III, 641
Vererbungssystem, epigenetisches (Maynard Smith 1990) ↑*Vererbung* III, 637
Vererbungssystem, genetisches (Rindos 1985) ↑*Vererbung* III, 637
Vererbungssystem, kulturelles (McBride 1971) ↑*Vererbung* III, 637
Vererbungssystem, symbolisches (Jablonka 2001) ↑*Vererbung* III, 641
Vererbungswissenschaft (Schallmayer 1905) ↑*Genetik* II, 54
Verhalten (17. Jh.) III, 653
Verhaltensbiologie (Zippelius & Goethe 1947) ↑*Ethologie* I, 473
Verhaltensforschung, vergleichende (Fischel 1935) ↑*Ethologie* I, 471
Verhaltensökologie (Stone 1943) ↑*Ethologie* I, 474
Verhaltensphysiologie (Brock 1934) ↑*Ethologie* I, 474
Verhaltensplastizität (Lloyd Morgan 1898) ↑*Lernen* II, 513
Verhaltensweisen (Schaxel 1919) ↑*Verhalten* III, 653
Verleiten (Bergman 1946) ↑*Brutpflege* I, 345
Versteinerung (Palissy 1580) ↑*Fossil* I, 627
Versuch und Irrtum (Lloyd Morgan 1894) ↑*Lernen* II, 511
Vervollkommnungsprinzip (Nägeli 1865) ↑*Fortschritt* I, 622
Verwandtenselektion (Maynard Smith 1964) ↑*Selektion* III, 348
Verwandtschaft (16. Jh.) ↑*Phylogenese* III, 62
Veterinärmedizin (Columella 1. Jh.) ↑*Krankheit* II, 297
Viabilitätsselektion (Thompson & Winder 1947) ↑*Selektion* III, 323
vikarierend (Unger 1836) ↑*Biogeografie* I, 242
Viroid (Diener 1971) ↑*Virus* III, 690
Virologie (Adlershoff 1931) ↑*Virus* III, 690
Virus (M'Fadyean 1900) III, 688
Vitalismus (Thouvenel 1780) III, 692
Vitamin (Funk 1912) ↑*Ernährung* I, 444

Wachstum (mhd.) III, 711
Wahrnehmung (16. Jh.) III, 717
Wechselabhängigkeit (Fechner 1851) ↑*Wechselseitigkeit* III, 752
Wechselbedingtheit (Fechner 1848) ↑*Wechselseitigkeit* III, 751
Wechselbedingung (Fichte 1801-02) ↑*Wechselseitigkeit* III, 750
Wechselbestimmung (Schelling 1799) ↑*Wechselseitigkeit* III, 754
Wechselbildung (Burdach 1806) ↑*Wechselseitigkeit* III, 753
Wechselerhaltung (Natorp 1902) ↑*Wechselseitigkeit* III, 754
Wechselseitigkeit (Schütz 1770) III, 738
Wechselwirkung (Snell 1792) ↑*Wechselseitigkeit* III, 746
Weibchenwahl (Goldsmith 1774) ↑*Balz* I, 152
Weltoffenheit (Scheler 1928) ↑*Mensch* II, 532
weltschaffend (Rothacker 1934) ↑*Kommunikation* II, 258
Wettbewerbskonkurrenz (Nicholson 1954) ↑*Konkurrenz* II, 284
Wildtyp (Cook 1901) ↑*Gen* II, 38
Winterschlaf (Rollenhagen 1605) ↑*Schlaf* III, 214
Wirkungseinheit (Driesch 1925) ↑*Ganzheit* I, 699
Wirkungsgefüge (Süffert 1922) ↑*Regulation* III, 165
Wirkungskreislauf (Boas 1937) ↑*Kreislauf* II, 311
Wirkwelt (von Uexküll 1913) ↑*Umwelt* III, 570
Wohnort (Hortensius 1758) ↑*Biotop* I, 307
Wohnwelt (Woltereck 1932) ↑*Umwelt* III, 572
Würde der Tiere (Smith 1789) ↑*Bioethik* I, 214

Xaptonuon (Brosius & Gould 1992) ↑*Gen* II, 35
xenozön (Hesse 1924) ↑*Biotop* I, 310
Xeromorphie (Reinke 1898) ↑*Biotop* I, 313
xerophil (Thurmann 1849) ↑*Biotop* I, 313

Zeitgestalt (von Uexküll 1922) ↑*Form* I, 572
Zeitsignatur (Dacqué 1924) ↑*Fossil* I, 639
Zelle (Raspail 1827) III, 764
Zellen-Stammbaum (Haeckel 1876) ↑*Entwicklung* I, 403
Zellen-Teilung (Grisebach 1839; Schleiden 1839) ↑*Zelle* III, 776

Zellkern (Schleiden 1837) ↑*Zelle* III, 772
Zelllinie (Bard 1886) ↑*Entwicklung* I, 402
Zellteilung (Braun 1847) ↑*Zelle* III, 776
Zellzyklus (Conklin 1901) ↑*Kreislauf* II, 320
zentrales Dogma (Crick 1958) ↑*Molekularbiologie* II, 613
Zentralform (Reynolds 1761) ↑*Typus* III, 547
Zentralorgan (Müller 1798) ↑*Hierarchie* II, 122
Zentraltypus (Cassel 1810) ↑*Typus* III, 546
Zeugungskreis (Albers 1843) ↑*Kreislauf* II, 315
zielgerichtetes Verhalten (Katz 1929) ↑*Zweckmäßigkeit* III, 812
Zitronensäurezyklus (Dixon 1939) ↑*Molekularbiologie* II, 615
Zönobiologie (Gams 1918) ↑*Biologie* I, 286
Zonobiom (Walter 1976) ↑*Biosphäre* I, 300
Zönobionten (Tischler 1947) ↑*Biotop* I, 310
Zönogenese (Leppik 1974) ↑*Entwicklung* I, 426
Zönokline (Whittaker 1960) ↑*Biozönose* I, 335
Zönophile (Tischler 1947) ↑*Biotop* I, 310
Zoochemie (Juch 1800) ↑*Molekularbiologie* II, 616
Zoografie (Freig 1579) ↑*Biologie* I, 271
Zooid (Huxley 1851) ↑*Individuum* II, 176
Zoologie (Timpler 1610) ↑*Tier* III, 505
Zoon (Spencer 1864) ↑*Individuum* II, 177
Zoonomie (E. Darwin 1794) ↑*Biologie* I, 271
zoophag (Riccioli 1655) ↑*Räuber* III, 136
Zoophagie (Morosini 1625) ↑*Räuber* III, 136
Zoophysik (Anonymus 1801) ↑*Molekularbiologie* II, 619
Zoophyt (Sextus Empiricus um 200) ↑*Pflanze* III, 25
Zoosemiotik (Sebeok 1963) ↑*Kommunikation* II, 267
Zootomie (Severino 1644) ↑*Anatomie* I, 19
Zootop (Dahl 1903) ↑*Biotop* I, 305
Zootyp (Slack, Holland & Graham 1993) ↑*Tier* III, 501
Zoozönose (Gams 1918) ↑*Biozönose* I, 334
Züchtung (Anonymus 1807) ↑*Künstliches Leben* II, 405
Zuchtwert (Schreiber 1823) ↑*Vererbung* III, 642
Zufall, konservierter (zur Strassen 1915) ↑*Fortschritt* I, 618
Zufallsauslese (Hilty 1896) ↑*Selektion* III, 313
Zurückschlagen (Prizelius 1777) ↑*Vererbung* III, 624
Zweckmäßigkeit (Kant 1784) III, 786
Zwischenarten (Buffon 1753) ↑*Phylogenese* III, 63
Zwischenformen (Arnaud & Suard 1764) ↑*Phylogenese* III, 62
Zwischenglieder (Bonnet 1764) ↑*Phylogenese* III, 63
Zwitter (Anonymus 13. Jh.) ↑*Geschlecht* II, 83
Zyanobiont (Dick & Steward 1980) ↑*Pilz* III, 109
Zygophase (Winkler 1920) ↑*Befruchtung* I, 169
Zygotän (Grégoire 1907) ↑*Zelle* III, 778
Zygote (Strasburger 1877) ↑*Befruchtung* I, 169
Zyklomorphose (Woltereck 1909) ↑*Metamorphose* II, 585
Zyklose (Schultz 1828) ↑*Kreislauf* II, 323
Zytologie (Peaslee 1857) ↑*Zelle* III, 778
Zytoplasma (Braun 1855) ↑*Zelle* III, 771
Zytotaxis (Roux 1896) ↑*Selbstbewegung* III, 240
Zytotropismus (Roux 1894) ↑*Selbstbewegung* III, 240

Abbildungsverzeichnis

1. Einleitung 1: Grafische Darstellung der Häufigkeitsverteilung der Grundbegriffe des Wörterbuchs über die Sprache, in der sie geprägt wurden, und den Zeitraum ihrer Prägung
2. Einleitung 2: Einige leitende Begriffe der Biologie zwischen 1750 und 2000
3. Einleitung 3: Der zeitliche Aspekt in den drei Dimensionen von Sache, Begriff und Wort für den biologischen Grundbegriff ›Evolution‹
4. Einleitung 4: Ein Vorschlag zur grafischen Visualisierung der grundlegenden Konzepte der Biologie
5. Analogie 1: Divergenz und Konvergenz innerhalb der Gruppe der Wirbeltiere (aus Koepcke 1971-74)
6. Analogie 2: Augentypen bei Tieren, angeordnet in parallel verlaufenden Reihen zunehmender Komplexität (aus Nowikoff 1930)
7. Anatomie 1: Rekonstruktion einer Skizze zur Lage von Harnblase, Harnleiter, Hoden und Samenleiter nach Aristoteles (aus Peck 1965)
8. Anatomie 2: Das Skelett eines Menschen (aus Vesal 1543)
9. Anatomie 3: Frontispiz des Werks ›Corporis humani disquisitio anatomica‹ (1651) des englischen Arztes N. Highmore
10. Anatomie 4: Vergleich des Skeletts eines Vogels und des Menschen (aus Belon 1555)
11. Anatomie 5: Anatomie einer Eintagsfliege (aus Swammerdam 1675)
12. Anpassung 1: Birkenspanner in seiner typischen Form und in seiner melanistischen Form auf einem verrußten Eichenstamm (aus Kettlewell 1973)
13. Anpassung 2: »Koaptationen« von Körperteilen (aus Cuénot 1925)
14. Anpassung 3: Die Verteilung von Merkmalen und Fitnesswerten in einer Population sowie deren Veränderung, die zeigt, dass trotz der Variation der Fitness der Individuen keine Selektion und Evolution erfolgt, wenn keine Variation der Merkmalsfitness vorliegt (aus Walsh, Lewens & Ariew 2002)
15. Anpassung 4: Die Fitness als der ultimate Zweck, auf den alle biologischen Funktionen ausgerichtet sind (aus Bischof 1985/91)
16. Art 1: Anwendung des Biospezieskonzepts auf Stammlinien mit asexueller (uniparentaler) Fortpflanzung (aus Willmann 1985)
17. Art 2: Schematische Darstellung von Arten mit unterschiedlichem Grad der Sexualität zwischen den Individuen (aus Brothers 1985)
18. Art 3: Stammlinien von asexuell sich fortpflanzenden Organismen (aus de Queiroz 1999)
19. Art 4: Übersicht über aktuelle Artkonzepte (aus Mayden 1997)
20. Art 5: Schema der Artbildung durch geografische Separation und Isolation von Populationen (aus Mayr 1942)
21. Art 6: Schema der Artbildung bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen (aus Eldredge und Cracraft 1980)
22. Art 7: Typen unterhalb der Ebene der Art (aus Turesson 1922)
23. Art 8: »Verbreitungsgebiet des Rassenkreises *Parus major* (etwas schematisiert)« (aus Rensch 1933).
24. Art 9: Verbreitungskarte der Unterarten des Formenkreises der Silbermöwe (aus Stresemann & Timoféeff-Ressovsky 1947)
25. Art 10: Innerartliche Variation der Färbung bei dem Marienkäfer *Harmonia axyridis* (aus Ayala & Kiger 1980)
26. Art 11: Grafisches Modell einer Clusteranalyse einer Population von Individuen, die sich in zweidimensionaler Perspektive eindeutig in zwei Typen gliedern, obwohl die Variation aus der Perspektive der isoliert betrachteten Merkmale zwischen den Gruppen kleiner ist als innerhalb jeder Gruppe (aus Sesardic 2010)
27. Art 12: Ein Kladogramm geografischer Populationen des Menschen (aus Cavalli-Sforza, Menozzi & Piazza 1994)
28. Arterhaltung 1: Schematische Darstellung der Lebensfunktionen einer Faltenwespe in ihrer Umwelt (aus Legewie 1931)
29. Arterhaltung 2: Einteilung der biologischen Grundfunktionen ausgehend von der Unterscheidung von Selbstbehauptung und Arterhaltung (aus Koepcke 1971-74)
30. Bakterium 1: Zeichnungen von Bakterien aus dem Mund (aus van Leeuwenhoek 1683)

31. Bakterium 2: Veranschaulichung der Größe von Bakterien (aus van Leeuwenhoek 1680)
32. Bakterium 3: Frühe Fotografie von Bakterien (aus Koch 1877)
33. Bakterium 4: Gestalten von Bakterien (aus Urania Pflanzenreich 1991)
34. Bakterium 5: Die erste Darstellung eines Mikroskops (aus Hooke 1665)
35. Balz: Phase aus der Balz der Haubentaucher (aus Huxley 1914)
36. Bedürfnis: Schema der primären Bedürfnisse (aus Murray 1938)
37. Befruchtung: Schematische Darstellung der Ereignisse bei der Befruchtung von Wirbeltieren (aus Boveri 1902)
38. Bewusstsein 1: Darstellung verschiedener mentaler Bereiche aus dem frühen 17. Jahrhundert (aus Fludd 1619)
39. Bewusstsein 2: Selbst-Wahrnehmung bei Tieren (aus Povinelli 2000)
40. Bewusstsein 3: Versuchsaufbau zum Nachweise einer »Theorie des Geistes« bei Schimpansen (aus Hare, Call & Tomasello 2001)
41. Bewusstsein 4: ›The Animal Mind‹ von 1908 und ›Der Geist der Tiere‹ von 2005 (aus Washburn 1908 und Perler & Wild 2005)
42. Bioethik 1: Der sich erweiternde Kreis der ethischen Verantwortung
43. Bioethik 2: Das Spektrum ethischer Positionen zwischen Anthropozentrik und Physiozentrik und von der Antike bis in die Gegenwart (aus von der Pfordten 1996)
44. Bioethik 3: Naturschutz und Umweltschutz (Zeichnungen von Helgard Uhrmeister; aus Falter 2006)
45. Biogeografie 1: Verbreitungskarte vierfüßiger Wirbeltiere in Nordeuropa. Ausschnitt aus einer »zoologischen Weltkarte« (aus Zimmermann 1778-83)
46. Biogeografie 2: Höhenprofil des Chimborazo (nach von Humboldt & Bonpland 1814-34; aus Taylor 1963)
47. Biogeografie 3: Die Diversität und relative Häufigkeit von Pflanzenfamilien in Ländern verschiedener Klimazonen (aus von Humboldt 1815)
48. Biogeografie 4: Latitudinaler Diversitätsgradient (aus Lacordaire 1838)
49. Biogeografie 5: Übersicht über die wichtigsten Lebensstätten der Erde mit besonders unterschiedlichen Lebensgemeinschaften (»Bioregionen«) (aus Tischler 1955)
50. Biogeografie 6: Verteilung der Bioregionen auf der Erde (aus Tischler 1955)
51. Biogeografie 7: Abhängigkeit der wichtigsten Vegetationstypen (»Formationstypen«) von den Klimafaktoren Temperatur und Niederschlag (aus Whittaker 1970)
52. Biogeografie 8: Florenreiche und Tierregionen der Erde (aus Walter & Breckle 1983/91)
53. Biogeografie 9: Gleichgewichtsmodell der Inselbiogeografie (aus MacArthur & Wilson 1963)
54. Biologie 1: Historische Entwicklung biologischer Forschungsrichtungen und der Zeitpunkt ihrer universitären Institutionalisierung (aus Jahn 1982/98)
55. Biologie 2: Eine frühe Einteilung der Biologie in Subdisziplinen (aus Berthold 1829)
56. Biologie 3: Gliederung der Zoologie in Subdisziplinen (aus Bronn 1850)
57. Biologie 4: Gliederung der Biologie in Subdisziplinen (aus Haeckel 1866)
58. Biologie 5: Gliederung der Biologie in Subdisziplinen (aus Gams 1918)
59. Biologie 6: Gliederung der Biologie in Subdisziplinen (aus Du Rietz 1921)
60. Biologie 7: Gliederung der Biologie in Subdisziplinen (aus Friederichs 1937)
61. Biologie 8: Gliederung der Biologie als theoretischer Wissenschaft nach ihren Grundfragen (aus Ungerer 1942)
62. Biologie 9: Gliederung der Biologie in Subdisziplinen (aus Löther 1972)
63. Biologie 10: Gliederung der Biologie nach Integrationsebenen und taxonomischen Gruppen (aus Odum 1953)
64. Biologie 11: Gliederung der Biologie in Subdisziplinen nach vier Dimensionen (aus Campbell & Reece 1987/2002)
65. Biologie 12: Veränderungen des Fächerspektrums der Zoologie in den letzten 50 Jahren, gemessen über den Anteil der Professuren einer Fachrichtung an westdeutschen Universitäten (aus Wägele & Bode 2007)
66. Biosphäre: Gliederung der Biosphäre in bioti-

sche und abiotische Komponenten (nach Obrhel & Obrhelova 1981; aus Stugren 1972/86)

67. Biotop 1: Die Bereiche des Hydrositons, d.h. des Lebensraums im und am Wasser, der den Lebewesen ihre Ernährung ermöglicht (aus Corti 1949)
68. Biotop 2: Einteilung der Biotope nach dem Aggregatzustand ihrer Medien (aus Koepcke 1971-74)
69. Biotop 3: Gliederung terrestrischer Zönotope und Zönosen (aus Schwerdtfeger 1975)
70. Biotop 4: Die prägende Kraft des Biotops auf die Gestalt von Organismen: Pflanzen des Nordseeplanktons mit Schwebefortsätzen und anderen Einrichtungen zur Verbesserung des Auftriebs (aus Gessner 1940)
71. Biozönose 1: Tier-Zönose im Limfjord (aus Petersen 1918)
72. Biozönose 2: Drei Ansätze zur Analyse von Pflanzengemeinschaften (aus Allen & Hoekstra 1992)
73. Biozönose 3: Biozönosen als Intersektionssysteme: Verteilung der Häufigkeit von verschiedenen Pflanzenarten über einen Gradienten der Feuchtigkeit (aus Whittaker 1967)
74. Biozönose 4: »Biozönotischer Konnex« in der eurasiatischen Tundra (aus Tischler 1951)
75. Brutpflege 1: Eine Gazelle, die ihr Junges säugt – ein beliebtes Motiv der altägyptischen Kunst (aus Smith, (1946/49)
76. Brutpflege 2: Katzenfamilie (Ägyptische Bronzeplastik um 600 v. Chr.)
77. Brutpflege 3: Das »Nest« des Heiligen Pillendrehers (aus Fabre 1879/1939)
78. Brutpflege 4: Das Verleiten eines Goldregenpfeifers (aus Portmann 1948)
79. Brutpflege 5: Grafisches Modell zur Darstellung des Reproduktiven Erfolgs und der Elterlichen Investition als Funktion der Anzahl der Nachkommen, die von zwei Individuen unterschiedlichen Geschlechts erzeugt werden (aus Trivers 1972)
80. Diversität 1: Anzahl der beschriebenen Arten von rezenten Organismen, eingeteilt nach den großen Gruppen (aus Wilson 1988)
81. Diversität 2: Verlauf der Anzahl beschriebener Arten von 1750 bis 1980 bei drei verschiedenen Tiergruppen (aus Siewing 1985)
82. Diversität 3: Verlauf der biologischen Diversität in der Erdgeschichte, gemessen anhand der Anzahl der Familien marin lebender Tiere (aus Raup & Sepkoski 1982)
83. Diversität 4: Eine grobe Schätzung der Verteilung der Artenanzahl von auf dem Land lebenden Tieren über ihre Körperlänge (aus May 1986)
84. Diversität 5: Korrelation der Artendiversität von Vögeln und der Diversität der Belaubungshöhe der Vegetation in Nordamerika und Australien (aus Recher 1969)
85. Diversität 6: In einer Darstellung mit halblogarithmischem Maßstab ergibt die Verteilung der Häufigkeit von Arten in einer Gemeinschaft annähernd eine Normalverteilung (aus Preston 1948)
86. Diversität 7: Globale Verteilung der Biodiversität auf der Ebene von taxonomischen Familien (aus Gaston, Williams, Eggleton & Humphries 1995)
87. Diversität 8: Negative Korrelation zwischen der Anzahl der Arten (Diversität) und der Anzahl der festen ökologischen Interaktionen zwischen den Individuen verschiedener Arten (»Konnektanz«) (aus McNaughton 1978)
88. Einzeller 1: Drei Bewegungsstadien einer Amöbe (aus Rösel von Rosenhof 1775)
89. Einzeller 2: Bewegungsstudien von Pantoffeltierchen (aus Müller 1786)
90. Einzeller 3: Skelett einer einzelligen Radiolarie (aus Haeckel 1862)
91. Einzeller 4: Vier »Organisationsformen« der Einzeller (aus Hausmann 1985)
92. Empfindung 1: Reizleitung von einem peripheren Organ zum Gehirn bei der Empfindung von Hitze (aus Descartes [1632])
93. Empfindung 2: Das frei präparierte Nervensystem einer Honigbiene (aus Swammerdam [1679])
94. Empfindung 3: Eine isolierte Nervenzelle aus der grauen Substanz des Rückenmarks (aus Deiters 1865)
95. Empfindung 4: Typische Zellen der Hirnrinde eines Säugetiers (aus Ramón y Cajal 1894)
96. Empfindung 5: Die erste Darstellung eines neuronalen Netzes (aus Exner 1894)
97. Empfindung 6: Die erste Darstellung des Aktionspotenzials einer Nervenzelle (aus Hodgkin

& Huxley 1939)

98. Entwicklung 1: Schematisches Diagramm zur symbolischen Darstellung der organischen Entwicklung
99. Entwicklung 2: Frühe Stadien in der Entwicklung eines Hühnerembryos in einem bebrüteten Ei (nach Fabricius 1621; aus Herrlinger 1972)
100. Entwicklung 3: Entwicklungsstadien der Bohne (aus Malpighi 1679)
101. Entwicklung 4: Darstellung der Entwicklung eines Hühnerembryos in Form einer Bildserie (aus Pander 1817)
102. Entwicklung 5: Frühe Entwicklungsstadien der Metazoen (aus Haeckel 1877)
103. Entwicklung 6: Die ontogenetische Trajektorie eines Individuums im Alters-Größen-Form-Raum (aus Alberch et al. 1979)
104. Entwicklung 7: Entwicklungslinien von phänotypischen Merkmalen und ihrer Varianten in einem grafischen Modell der Entwicklung (aus Haecker 1918)
105. Entwicklung 8: Evolution von Entwicklungswegen bei Seeigeln (Echinoidea) (nach Wray; aus Raff 1996)
106. Entwicklung 9: Übersicht über die Terminologie für Prozesse der Heterochronie (aus McNamara 1986)
107. Entwicklung 10: Typen der Veränderung im Verlauf der individuellen Lebensgeschichte (Ontogenese: vertikale Achse) in der Phylogenese (aus de Beer 1940/58)
108. Entwicklung 11: Ontogenetische Trajektorien von jeweils zwei Individuen in einem Alters-Form-Raum zur Darstellung von Pädomorphose (Neotenie und Progenesis) und Peramorphose (Beschleunigung und Hypermorphose) (aus Alberch et al. 1979)
109. Entwicklung 12: Faktoren der Entwicklung von Organismen nach dem Modell der Theorie der Entwicklungssysteme (aus Griffiths & Gray 1994)
110. Entwicklung 13: Verlauf von Produktivität, vorhandener Biomasse und Artendiversität während der ökologischen Entwicklung eines Waldökosystems (aus Whittaker 1970)
111. Entwicklung 14: Trends in der Entwicklung von Ökosystemen: Veränderungen ihrer Eigenschaften vom Anfang zum Ende einer ökologischen Sukzession (aus Odum 1969)
112. Ernährung 1: Nahrungsaufnahme einer Amöbe (aus Jennings 1906)
113. Ernährung 2: Fixieren und Schnappen einer Fliege durch eine Kröte (aus Schneider 1954)
114. Ernährung 3: Beute in der Nähe des Zenits wird von einem Wasserfrosch im Sprung mit der Zunge erfasst (aus Schneider 1954)
115. Ernährung 4: Größenstufen von Organismen im Meer (aus Lohmann 1908)
116. Ernährung 5: Vergleich der Verteilung von Produktivität, Biomasse und Individuenanzahl über die trophischen Ebenen eines künstlichen Teichökosystems (aus Whittaker 1970)
117. Ernährung 6: Eine der ersten Darstellungen eines Nahrungsnetzes: das Nahrungsnetz der Tiere, die mit der Baumwollpflanze verbunden sind (aus Pierce, Cushman & Hood 1912)
118. Ernährung 7: Nahrungskreislauf in einem See (aus Thienemann 1926)
119. Ernährung 8: Nahrungskreislauf (»food-cycle«) mit trophischen Ebenen in einem Gewässer (aus Lindeman 1942)
120. Ethologie 1: Körperhaltung während des Scheinputzens bei Enten verschiedener Arten (aus Lorenz 1941)
121. Ethologie 2: Vergleich der Begrüßungszeremonien bei verschiedenen Möwenarten (aus Tinbergen 1959)
122. Ethologie 3: Stammbaum von Enten und Gänsen, erstellt auf der Grundlage von Verhaltenseinheiten der Balz, die als Homologien gedeutet werden (aus Lorenz 1941)
123. Evolution 1: Schematisches Diagramm zur Darstellung der Evolution
124. Evolution 2: Etappen in der Evolution des Pferdes in den letzten 50 Millionen Jahren (aus Marsh 1879)
125. Evolution 3: Hierarchie von Formen und Komponenten der Migration auf den Ebenen von Individuen und Gruppen (aus Baker 1978)
126. Evolution 4: Die logische Unabhängigkeit von Evolution, Natürlicher Selektion und Genetischer Drift (aus Endler 1986)
127. Evolution 5: Frühe Darstellung einer adaptiven Landschaft (aus Janet 1896)
128. Evolution 6: Dreidimensionale Landschaft zur Veranschaulichung quantitativer Gleichgewichtsmodelle der Evolution (aus Lotka 1925)

129. Evolution 7: Fitnessverlauf für die Häufigkeiten von Genen in Populationen (aus Wright 1931)

130. Evolution 8: Adaptive Landschaft zur Darstellung der Fitness von zwei zytologischen Typen in unterschiedlicher Häufigkeit in einer Population von Heuschrecken (aus Lewontin & White 1960)

131. Feld: Eine »epigenetische Landschaft« (aus Waddington 1957)

132. Form 1: Transformation des Umrisses eines typischen Papageienfisches in den Umriss einer verwandten Form (aus D'Arcy Thompson 1917/42)

133. Form 2: Symmetrieformen bei Tieren, die als Anpassung an ihre Lebensform in jeweils verschiedenen taxonomischen Gruppen entstanden sind (zusammengestellt aus Koepcke 1971-74)

134. Form 3: Organismen verschiedener Formtypen, die einer einheitlichen Funktion dienen: dem Schweben im Wasser (zusammengestellt aus Koepcke 1971-74)

135. Form 4: Typen von Herzen bei wirbellosen Tieren (aus Richter 1973)

136. Form 5: Die multiple Realisierbarkeit von Formen durch Entwicklungswege und von Funktionen durch Formen

137. Form 6: Schematische Darstellung der Entwicklung von Strukturen (aus Maslin 1952)

138. Form 7: Arten von taxonomischen Merkmalen (aus Mayr, Linsley & Usinger 1953)

139. Fortpflanzung 1: Kopulation beim Schaf in einer altägyptischen Darstellung aus dem Jahreszeitenrelief der »Weltenkammer« im Sonnenheiligtum des Königs Niuserre (aus Edel 1963)

140. Fortpflanzung 2: Geburt eines Kalbes in einer Darstellung auf einem altägyptischen Relief (aus Smith 1946/49)

141. Fortpflanzung 3: Schematisches Diagramm zur Darstellung der Fortpflanzung

142. Fortpflanzung 4: Einteilung von Typen der substanziellen Zeugung nach Thomas von Aquin (aus Mitterer 1947)

143. Fortpflanzung 5: Die Zellteilung der Alge Synedra zum Zweck ihrer Fortpflanzung (aus Trembley 1766)

144. Fortpflanzung 6: Fortpflanzung als ultimater Zweck aller biologischer Funktionen

145. Fortpflanzung 7: Eine Einteilung der Fortpflanzungsweisen aus der Mitte des 19. Jahrhunderts (aus Spencer 1864/98)

146. Fortpflanzung 8: Die Wahrscheinlichkeit für das Sterben eines Genets bei einem asexuell sich vermehrenden Organismus im Laufe seines Lebens (aus Cook 1979)

147. Fortpflanzung 9: Stammbaum eines Weidenbastards (aus Nägeli 1866)

148. Fortschritt 1: »Hologeniespirale« (aus Zimmermann 1953)

149. Fortschritt 2: Zusammenhang zwischen der Anzahl der Zelltypen bei Organismen verschiedener Tiergruppen und dem phylogenetischen Alter dieser Gruppen (aus Valentine, Collins & Meyer 1994)

150. Fortschritt 3: Zunahme der »Zerebralisation« in der Evolution des Lebens (aus Leakey & Lewin 1995)

151. Fortschritt 4: Größe des Genoms bei verschiedenen taxonomischen Gruppen von Organismen (aus Lewin 1988)

152. Fortschritt 5: Häufigkeitsverteilung des Komplexitätsgrades von Lebewesen in einer frühen und späten Phase der Evolution des Lebens auf der Erde (aus Gould 1996)

153. Fossil 1: Darstellung einer Szene aus dem Jura im »älteren Dorset« (nach de la Beche 1830; aus Rudwick 1992)

154. Fossil 2: Rekonstruktion des Skeletts eines ausgestorbenen Riesenfaultiers (*Megatherium*) aus Argentinien (Kopie von Cuvier nach dem Originaldruck von Brú; aus Rudwick 1992)

155. Fossil 3: Ein *Plesiosaurus* erbeutet einen fliegenden *Pterodactylus* (nach de la Beche 1832; aus Rudwick 1992)

156. Fossil 4: Frühe Darstellung der Abfolge von Lebensformen und Lebensgemeinschaften in der Erdgeschichte (gestochen von Emslie, publiziert 1849 von Reynolds; aus Rudwick 1992)

157. Fossil 5: Ausschnitt aus einer Darstellung von fossilen Formen von Landpflanzen, Wirbeltieren und Wassertieren und der entsprechenden Erdschichten, in denen diese gefunden wurden (aus Buckland 1836)

158. Fossil 6: Terminologie zur Einteilung der Erdgeschichte sowie Zeitpunkt der Benennung und Namen der Personen, auf die die Benennung zurückgeht (aus Palmer 2005)

159. Fossil 7: Absolute Datierung der erdgeschichtlichen Perioden auf der Basis des Anteils von Helium und Blei in Gesteinen verschiedener Schichten (aus Holmes 1913/37)

160. Fossil 8: Der Verlauf der Diversität von Fossilien in der Erdgeschichte auf der Datengrundlage von Fossilfunden in Großbritannien bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts (aus Phillips 1860)

161. Fossil 9: Entwicklung der Diversität in den großen Gruppen von im Meer lebenden vielzelligen Tieren im Verlauf der Erdgeschichte (aus Sepkoski 1981)

162. Fossil 10: Wichtige Tiergruppen als Leitfossilien (aus Kuhn-Schnyde1953)

163. Fossil 11: Typische »lebende Fossilien« unter den wirbellosen Tieren und ihre fossilen Verwandten (aus Thenius 1963)

164. Funktion 1: Schematisches Diagramm zur Darstellung einer Funktion

165. Funktion 2: Parastasis: Ein Ereignis *A* hat eine Wirkung *B*, die über vier verschiedene Wege E_1, ... E_4 erreicht werden kann (aus Murphy 1976)

166. Funktion 3: Illustration von vier einflussreichen Explikationen des biologischen Funktionsbegriffs

167. Funktion 4: Die Hierarchie organischer Funktionen auf den obersten drei Ebenen

168. Funktion 5: Die Fitness als Resultante aus einer Hierarchie organischer Funktionen (aus Bischof 1985/91)

169. Funktion 6: Gerichtetheit der Lebenserscheinungen der Tiere auf die »Organisationsziele des Lebendigen« (aus Rothschuh 1959/63)

170. Funktion 7: Typische Übersprungbewegungen bei einigen Vogelarten (aus Tinbergen 1942)

171. Ganzheit 1: Die Abgrenzung von Ganzheiten als relativ isolierte Einheiten der Interaktion (aus McShea & Venit 2001)

172. Ganzheit 2: Das Prinzip des »holocönen Faktors« (aus Friedrichs 1927)

173. Ganzheit 3: Interaktionskarte der Gesamtheit der Hefe-Proteine und Interaktionen der gleichen Proteine, zusammengefasst in funktionale Gruppen (aus Uetz, P. & Grigoriev 2005)

174. Gefühl 1: Stimmungsausdruck eines Schimpansen (aus Kohts 1935)

175. Gefühl 2: Gesichtsausdruck eines jungen Schimpansen in verschiedenen Gefühlszuständen (aus Kohts 1935)

176. Gefühl 3: Sechs »Grundemotionen« des Menschen, die einem bestimmten Gesichtsausdruck entsprechen (nach Ekman; aus Grammer 1993/95)

177. Gefühl 4: Demutshaltung eines Hundes (aus Darwin 1872)

178. Gefühl 5: Ausdrucksformen des Hundegesichts im Konflikt zwischen Angriff und Flucht (aus Lorenz 1952)

179. Gefühl 6: Schematische Darstellung der Überlagerung von Angriffs- und Abwehrstimmung in der Mimik einer Katze (aus Leyhausen 1956)

180. Gefühl 7: Funktionales Modell zur Erklärung von Verhalten als Ergebnis der Interaktion von drei Subsystemen (aus Tolman 1952)

181. Gefühl 8: Einfaches Modell für die komplexe, probabilistische Sequenz von Ereignissen, die von einem externen Stimulus über die Ausbildung eines Gefühls bis zu dessen Verhaltenskonsequenzen führt (aus Plutchik 1980)

182. Gefühl 9: Gestik und Mimik eines Schimpansen, der sich freut (aus Kohts 1935)

183. Gen 1: Schematisches Modell der »Doppelhelix« der DNA (aus Watson & Crick 1953)

184. Gen 2: Die erste Genkarte, ermittelt durch Crossing-Over bei Drosophila (aus Sturtevant 1913)

185. Gen 3: Der Weg von den Genen im Zellkern über das Zytoplasma zu den phänotypischen Merkmalen (aus Darlington & Mather 1949)

186. Generationswechsel 1: Generationswechsel der Reblaus (aus Weismann 1902/13)

187. Generationswechsel 2: Schema des Generationswechsels der Moose (aus Harder 1931)

188. Genotyp/Phänotyp 1: Die Kontinuität der Keimzellen des Genotyps und die Vergänglichkeit der somatischen Zellen des Phänotyps in der Konzeption A. Weismanns (aus Wilson 1896/1900)

189. Genotyp/Phänotyp 2: Schematische Darstellung der »Keimbahn« eines Spulwurms (*Ascaris*) (aus Weismann 1892)

190. Genotyp/Phänotyp 3: Einteilung der Entwicklung eines Organismus in vier Phasen, die sich in unterschiedlichen abstrakten Räumen befinden: dem Genotypenraum, epigenetischen Raum, Phänotypenraum und Tauglichkeitsraum (aus Waddington 1969)

191. Genotyp/Phänotyp 4: Trennung der genotypischen von der phänotypischen Beschreibungsebene zur Erklärung phänotypischer Veränderungen über Generationen hinweg (aus Lewontin 1974)

192. Geschlecht 1: Geschlechtlichkeit bei Pflanzen (aus Linné 1746)

193. Geschlecht 2: Verhinderung der Selbstbefruchtung bei Pflanzen mit lang- und kurzgestielten Griffeln und Staubblättern (aus Darwin 1877)

194. Geschlecht 3: Der evolutionäre Vorteil der Sexualität, dargestellt durch einen Vergleich der Evolution in Populationen von asexuell und sexuell sich fortpflanzenden Individuen (aus Crow & Kimura 1965)

195. Geschlecht 4: Geschlechtsdimorphismus bei der Spinne *Nephila nigra* (aus Doflein 1914)

196. Geschlecht 5: Eine etwa 14.000 Jahre alte Darstellung des Sexualaktes beim Menschen in der Höhle La Marche in Westfrankreich (aus van Vilsteren 2003-04)

197. Geschlecht 6: Einführung der Symbole für männliche und weibliche Pflanzen durch Linné (aus Linné 1751; 1753)

198. Geschlecht 7: Symbolisierung von weiblichen und männlichen Individuen durch Kreis und Quadrat (aus Röse 1853)

199. Gewebe 1: Gewebe aus übereinander gelagerten Fasern in der Venenwandung (aus Vesal 1543)

200. Gewebe 2: Kombinierter Längs- und Querschnitt durch den Ast eines Baums (aus Grew 1682)

201. Gleichgewicht 1: Grafische Darstellung des mathematischen Modells für zyklische Schwankungen der Populationsgrößen von zwei interagierenden Arten, einem Wirt und einem Parasiten, im Phasenraum der Populationsgrößen der beiden Arten (aus Lotka 1925)

202. Gleichgewicht 2: Alternative grafische Repräsentation des Modells für periodische Populationsschwankungen von zwei interagierenden Arten, dargestellt als Verlauf über die Zeit (aus Volterra 1928)

203. Gleichgewicht 3: Populationszyklen von Schneeschuhhasen und Luchsen im Norden Kanadas (aus Hewitt 1921)

204. Hierarchie 1: Stufenleiter der natürlichen Wesen (aus Bonnet 1745)

205. Hierarchie 2: Ebenen der Organisation biologischer Einheiten (aus Odum 1959)

206. Hierarchie 3: Hierarchie von Ebenen der Organisation und damit korrespondierende Wissenschaften (aus Rowe 1961)

207. Hierarchie 4: Modell der Hierarchie von Zentren in der Organisation instinktiven Verhaltens (aus Tinbergen 1950)

208. Hierarchie 5 Die hierarchisch-enkaptische Ordnung systematischer Taxa als Ergebnis der dichotomen Aufspaltung von Stammeslinien in der Phylogenese (aus Hennig 1950)

209. Hierarchie 6: Hierarchieebenen der Organisation von Lebewesen und ihre Interaktion miteinander (aus Weiss 1973)

210. Homologie 1: Ähnlichkeit im Aufbau der Knochen der hinteren Extremitäten von Pferd und Mensch (nach Leonardo da Vinci [ca. 1506-07])

211. Homologie 2: Vergleich der Muskeln und Knochen der Vorderextremität bei Affe, Katze, Bär, Seehund und Delphin (aus Cuvier 1805)

212. Homologie 3: Knochen des Kopfes eines Vogels, eines Säugetiers und des Menschen (aus Carus 1828)

213. Homologie 4: Klassifikation von Formen der Ähnlichkeit nach vier Kriterien (aus Stone & Hall 2006)

214. Individuum 1: Ein Organismus zwischen Individuum und Kolonie: eine Staatsqualle (aus Vogt 1851)

215. Individuum 2: Stadien in der Entwicklung eines Baums und fünf Begriffe eines Individuums mit unterschiedlichem Umfang

216. Individuum 3: Zwei Ebenen der Individualität bei zellulären Schleimpilzen (aus Kühn 1943)

217. Information 1: Drei Wege der biologischen »Informationsgewinnung« für einen Organismus: Vererbung, Tradition und direkte Erfahrung (aus Wickler 1965)

218. Information 2: Schlüssel des genetischen Codes (aus Khorana et al. 1966)

219. Information 3: Codesonne als Darstellung des genetischen Codes (aus Bresch & Hausmann 1964/70)

220. Instinkt 1: Die instinktgeleitete Herstellung eines Trichters aus einem Birkenblatt durch den Schwarzen Birkenblattroller (aus Wasmann 1884)

221. Instinkt 2: Das »psychohydraulische Modell« der Verhaltensauslösung (aus Lorenz 1978)

222. Instinkt 3: Hierarchie und Gerichtetheit des Verhaltens beim Fortpflanzungsverhalten des Stichlings (aus Tinbergen 1942)

223. Instinkt 4: Schema zur »Hierarchie der Stimmungen« im Brutpflegeverhalten der Grabwespe (aus Baerends 1941)

224. Instinkt 5: Das »Wirkungsgefüge« von Verhaltensweisen, die beim Brüten der Silbermöwe beteiligt sind (aus Baerends 1972)

225. Intelligenz 1: Ein Schimpanse in Gefangenschaft, der ohne vorherige Dressur und Übung mehrere Kisten über einander stapelt, um an eine Banane zu gelangen (aus Köhler 1917)

226. Intelligenz 2: Die Differenz in der mentalen Repräsentation einer Kommunikationssituation bei Schimpansen und Menschen (aus Tomasello 1999)

227. Intelligenz 3: Korrelation der Gruppengröße, in denen Primaten zusammenleben, mit der relativen Größe des Neocortex ihres Gehirns (aus Dunbar 2001)

228. Koexistenz 1: Die Koexistenz von zwei Populationen von Individuen verschiedener Arten, dargestellt im Phasenraum der Größen der beiden Populationen (aus Gause & Witt 1935)

229. Koexistenz 2: Koexistenz von drei Arten, dargestellt über das Spektrum ihrer Ausnützung einer Ressource (aus MacArthur & Levins 1967)

230. Koexistenz 3: Vier Fälle der Konkurrenz von zwei Arten um zwei Ressourcentypen (aus Tilman 1982)

231. Koexistenz 4: Merkmalsverschiebung bei Darwinfinken auf Inseln des Galapagosarchipels (aus Lack 1947)

232. Kommunikation 1: Arterkennungsmerkmale von Regenpfeifern (aus Wallace 1889)

233. Kommunikation 2: Ein Baum zur Klassifizierung von Arten der Zeichenverwendung (aus Romanes 1888)

234. Kommunikation 3: Das »Hinterkopfzudrehen« des Spießentenerpels bei der Balz vor dem Weibchen (nach Lorenz 1941; aus Tinbergen 1948)

235. Kommunikation 4: Silhouetten von Attrappen, mit denen Lorenz und Tinbergen das Vorhandensein von »angeborenen Schemata« zur Auslösung einer Fluchtreaktion bei Vögeln untersuchten (aus Tinbergen 1948)

236. Kommunikation 5: Die Kommunikation der Honigbiene über Futterplätze (aus von Frisch 1948)

237. Kommunikation 7: Von der »Sprache« der Bienen zur Sprache der Tiere: ein Weg der Sprache von der der uneigentlichen zur eigentlichen Redeweise zwischen 1923 und 1938 (aus von Frisch 1923 und Huxley 1938)

238. Kommunikation 7: Vergleich einiger Kommunikationsformen von Tieren mit der Sprache des Menschen anhand mehrerer Merkmale (aus Nöth 1985/2000)

239. Kommunikation 8: Metakommunikation bei Hunden (aus Maier 1998)

240. Kommunikation 9: Drei Haupttypen der kommunikativen Interaktion zwischen einem Erwachsenen und einem Säugling bzw. Kleinkind (aus Tomasello 1999)

241. Konkurrenz: Zeitlicher Verlauf der Populationsgröße von miteinander konkurrierenden Pantoffeltierchen verschiedener Arten (aus Gause 1934)

242. Krankheit: Drei Aspekte von Krankheit (aus Rothschuh 1965)

243. Kreislauf 1: Das Symbol einer sich in den Schwanz beißenden Schlange (Ouroboros) (aus einer Handschrift des 10. oder 11. Jahrhunderts)

244. Kreislauf 2: Ein einfacher organischer Bedingungskreislauf

245. Kreislauf 3: »Der Kreisprozeß des Lebens« (aus Pikler 1926)

246. Kreislauf 4: Darstellung der menschlichen Lebensphasen in Form eines Kreises aus dem frühen 12. Jahrhundert (Tractatus de quaternario; aus Sears 1986)

247. Kreislauf 5: Entwicklungskreislauf: Lebenszyklus von *Trichosphaerium* (aus Schaudinn 1899)

248. Kreislauf 6: Der Lebenszyklus des Frosches (aus Conklin 1919)

249. Kreislauf 7: Schema des großen Blutkreislaufs nach C. Bartholinus (1676) (aus Jahn 1982/98)

250. Kreislauf 8: Glasgefäße und Lebewesen zur Untersuchung des Gaswechsels von Pflanzen und Tieren (aus Priestley 1775)

251. Kreislauf 9: Der Phosphatkreislauf auf der Erde (aus Lotka 1925)
252. Kreislauf 10: Der Kohlenstoff- und Sauerstoffkreislauf auf der Erde (aus Kostitzin 1935)
253. Kreislauf 11: Der Stickstoffkreislauf (aus Odum 1959)
254. Kultur 1: Schematisches Diagramm zur Darstellung kulturellen Handelns
255. Kultur 2: Fortschritt im Bereich des Anorganischen, Organischen und Superorganischen (aus Kroeber 1917)
256. Kultur 3: Kulturelle Evolution im Modus der »Opposition« von genetischer und kultureller Evolution (aus Durham 1982)
257. Kultur 4: Die Kultur der Tiere – seit einigen Jahren auch auf dem deutschen Buchmarkt angekommen (aus de Waal 2001)
258. Kultur 5: Herstellung von Artefakten durch Tiere (aus von Frisch 1973 und Bonner 1980)
259. Kultur 6: Ein Makake wäscht eine Kartoffel (nach Itani, Kawamura & Kawai; aus Czihak, Langer & Ziegler 1976/81)
260. Kultur 7: Blaumeisen beim Aufpicken einer Milchflasche (aus Bonner 1980)
261. Kulturwissenschaft 1: Symbolische Darstellung von vier gängigen Begriffen der Kultur (aus Gerndt 2000)
262. Kulturwissenschaft 2: Ausschnitte von drei sekundären Flügelfedern eines Argusfasans (aus Darwin 1871/79)
263. Künstliches Leben 1: Automat einer Ente (aus Anonymus 1899)
264. Künstliches Leben 2: »Künstliches Leben« eines zellulären Automaten (aus Gardner 1970)
265. Lamarckismus 1: Die Veränderung der Morphologie aufgrund der Bedürfnisse (nach einer Karikatur von Caran d'Ache; aus Sirks & Zirkle 1964)
266. Lamarckismus 2: Rekonstruktion von Lamarcks Modell der Entwicklung des Lebens auf der Erde als parallele Höherentwicklung von Organismen in unabhängig voneinander entstandenen Entwicklungslinien (aus Lefèvre 1984)
267. Lamarckismus 3: Zwei Modelle der Vererbung: Vererbung erworbener Eigenschaften und Vererbung des Erbes (aus Conklin 1919)
268. Lamarckismus 4: Vergleich von zwei Modellen der Vererbung (aus Simpson, Pittendrigh & Tiffany 1957)
269. Leben 1: Die Lebensschleife (Henkelkreuz oder Anchzeichen), das altägyptische Symbol des Lebens (aus Lurker 1989)
270. Leben 2: Schema Goethes zur Darstellung der Bezüge des Lebensbegriffs (aus Goethe 1820)
271. Lebensform 1: Die Lebensformen von Pflanzen (aus Raunkiær 1907)
272. Lebensform 2: Schlüssel zur Klassifikation der Tiere nach ihrer Fortbewegungsweise (aus Kühnelt 1953)
273. Lebensform 3: Lebensformen bei Tieren in konvergenter Entwicklung auf verschiedenen Kontinenten (aus Remmert 1978)
274. Lebensgeschichte 1: Die typisierte Lebensgeschichte eines Menschen (aus Jörg Breu d.J. 1540)
275. Lebensgeschichte 2: Diplontischer und haplontischer Lebenszyklus (aus Hartmann 1918)
276. Lebensgeschichte 3: Verschiedene Typen der Lebensgeschichte von Organismen (aus Bonner 1961)
277. Lebensgeschichte 4: Korrelationen der *r*- und *K*-Selektion mit Parametern der Umwelt, der Populationsstruktur und der Lebensgeschichte von Organismen (aus Pianka 1970)
278. Lebensgeschichte 5: Spektrum von altrizialer bis präkozialer Lebensgeschichte und damit verbundener Eigenschaften der Organismen, entwickelt ausgehend von Vergleichen bei Fischen (aus Bruton 1989)
279. Lernen 1: Die Bewegungsbahn eines trainierten Krebses in einem Käfig (aus Yerkes & Huggin 1903)
280. Lernen 2: Eine Experimentierbox (»Skinnerbox«) zur Untersuchung des Lernverhaltens bei Ratten (aus Skinner 1938)
281. Lernen 3: Vier Flugbahnen einer Grabwespe beim Anflug ihres Neststandortes, nachdem das Nest anfangs durch einen Kreis von Tannenzapfen markiert war und dieser in verschiedener Weise verändert wurde (aus Tinbergen 1938)
282. Mensch 1: Die Venus von Hohle Fels – die älteste bekannte figürliche Darstellung des Menschen (aus Conard 2009)
283. Mensch 2: Der Mensch als eine in sich zentrierte, harmonische Gestalt (Leonardo da Vinci um 1490)

284. Mensch 3: Typen von menschenähnlichen Wesen (Anthropomorpha) (aus Linné 1760)

285. Mensch 4: Darstellung der Verwandtschaft des Menschen mit den Menschenaffen in Form eines Stammbaums (nach Darwin [1868]; aus Gruber 1974)

286. Mensch 5: Das Skelett des Menschen am Ende einer Reihe von Affenskeletten (aus Huxley 1863)

287. Mensch 6: Das biologische Bild des Menschen als Glied einer Kette von in der Evolution aufeinanderfolgenden Arten (aus Schwidetzky 1959/71)

288. Mensch 7: Schlüsselinnovationen in der Evolution des Menschen (aus Leakey 1994)

289. Mensch 8: Ein Bündel charakteristischer Merkmale des Menschen und deren Abhängigkeitsbeziehungen untereinander, die eine gegenseitige Stabilisierung der Merkmale bedingen

290. Mensch 9: Stammbaum der Primaten (aus Keith 1915)

291. Mensch 10: Stammbaum des Menschen (aus Leakey 1934)

292. Mensch 11: Stammbaum des Menschen (aus Johanson 1981)

293. Mensch 12: Moderner Stammbaum des Menschen (aus Wrangham 2001)

294. Mensch 13: Zeitliche und räumliche Einordnung der Fossilfunde des Menschen (aus Bräuer 2007)

295. Mensch 14: Eine der ersten Abbildungen eines Menschenaffen (»Orang-Outang« oder »Homo Sylvestris«), wahrscheinlich eines Schimpansen aus der Mitte des 17. Jahrhunderts (aus Tulp 1641)

296. Metamorphose 1: Frösche an einem Teich, in dem Kaulquappen schwimmen (aus Rondelet 1555)

297. Metamorphose 2: Zeichnung Goethes aus der Mitte der 1790er Jahre zum Typus einer höheren Pflanze (aus Kuhn 1977)

298. Metamorphose 3: Spätere Entwicklungsstadien einer Kröte (aus Claus, Grobben & Kühn 1880/1932)

299. Metamorphose 4: Die Laubblätter der Kohl-Gänsedistel – ein Beispiel einer Blattmetamorphose (aus Bockemühl 1964)

300. Metamorphose 5: Beispiele für Metamorphosen bei Pflanzen und Tieren (aus Koepcke 1971-74)

301. Metamorphose 6: Gestaltwandel im Lebenszyklus von Tieren (aus Füller 1995)

302. Metamorphose 7: Grundschemata zur Verteilung von zwei Lebensformen über die Individuen einer Art (aus Koepcke 1971-74)

303. Metamorphose 8: Vier Aktivitätstypen eines Kormorans, die verschiedenen Lebensformen (und verschiedenen Lebensräumen) zugeordnet werden können: Fliegen, Sitzen, Schwimmen, Tauchen – ein Beispiel für Polyözie (aus Koepcke 1971-74)

304. Metamorphose 9: Vorderende der Larve einer Kriebelmücke (*Simulia sericea*) mit den Imaginalscheiben, aus denen während der Metamorphose die Gliedmaßen des Thorax der ausgewachsenen Mücke gebildet werden (aus Weismann 1863)

305. Metamorphose 10: Poly- und Monotopie bei Wirbeltieren (aus Koepcke 1971-74)

306. Metamorphose 11: Körpergestalt eines Hais (Carcharhinidae) als Beispiel für Uniformismus (aus Fiedler 1991)

307. Metamorphose 12: Zyklomorphose bei Wasserflöhen (nach Wesenberg-Lund; aus Woltereck 1909).

308. Metamorphose 13: Alterspolyethismus (Metaethose) der Honigbiene (aus Lindauer 1961)

309. Metamorphose 14: Zyklischer Gestaltwechsel eines Baums im Laufe seines Lebens (aus Morel 1985)

310. Metamorphose 15: Periodischer Form- und Verhaltenswechsel (Zykloethose) beim Fuchs (aus Tembrock 1983)

311. Mimikry 1: Mimikry bei zwei Schmetterlingsarten (aus Bates 1862)

312. Mimikry 2: Klassifikation der Funktion von Farben in der organischen Natur (aus Poulton 1890)

313. Mimikry 3: Schema der Interaktion von Organismen bei der Mimikry (aus Vane Wright 1976)

314. Mimikry 4: Klassifikation von acht Typen der Mimikry (aus Vane Wright 1976)

315. Mimikry 5: Aggressive Mimikry bei den Wundernasenblümchen (aus Stümpke 1961)

316. Mimikry 6: Blattmimese des indischen Schmet-

terlings *Kallima inachis* (aus Wallace 1867)

317. Modifikation: Modifikation der Pigmentierung bei einer Schlupfwespenart (aus Schlottke 1926)
318. Molekularbiologie 1: Schema des zentralen Netzes von chemischen Reaktionen im Stoffwechsel eukaryoter aerober Zellen (aus Alberts et al. 1983)
319. Molekularbiologie 2: Frühe Darstellung des funktionalen Verhältnisses von DNA, RNA und Protein, d.h. des »Zentralen Dogmas der Molekularbiologie« (Skizze J. Watsons aus den frühen 1950er Jahren; aus Watson 1968)
320. Molekularbiologie 3: Zitratzyklus (aus Krebs 1946)
321. Molekularbiologie 4: Lineare Verknüpfung von Aminosäuren zu einer Kette in Proteinen (aus Hofmeister 1902)
322. Morphologie 1: Randzeichnung Goethes in seinem Manuskript ›Zu den Gesetzen der Pflanzenbildung‹ (1788) (aus Kuhn 1964)
323. Morphologie 2: Morphologie der Biene, die erste Darstellung eines Tieres, die mit dem Mikroskop gewonnenes Wissen abbildet (aus Stelluti 1625)
324. Morphologie 3: Der begriffliche Rahmen der Konstruktionsmorphologie (aus Seilacher 1991)
325. Morphologie 4: Konstruktionsmorphologisches Modell der Wirbeltier-Entstehung (aus Gutmann 1969)
326. Morphologie 5: Formen und Symmetrien von Organismen (nach verschiedenen Autoren)
327. Mutation: Normalform und Mutation einer Erdbeerart (aus de Vries 1901-03)
328. Nische 1: Die Einflussnische der Stieleiche in der osteuropäischen Waldsteppe (aus Stugren 1972/86)
329. Nische 2: Anspruchsnische: Ökologische Nische von Heuschrecken einer Art, dargestellt als Populationsdichte entlang eines Umweltparameters (Temperatur) (aus Gause 1932)
330. Nische 3: Die fundamentale Nische von zwei Arten, definiert über zwei Umweltgrößen in einem zweidimensionalen Nischenraum (aus Hutchinson 1958)
331. Nische 4: Veranschaulichung der »Annidation« (Einnischung) gegenüber der »Substitution« anhand eines idealisierten Stammbaums (aus Ludwig 1948)
332. Ökologie 1: Der Gegenstand der Ökologie: Das Wirkungsgefüge von sich wechselseitig beeinflussenden Organismen, dargestellt anhand der Nahrungsbeziehungen eines arktischen Ökosystems (aus Summerhayes & Elton 1923)
333. Ökologie 2: »Die drei Stufen der Ökologie« (aus Thienemann 1941)
334. Ökologie 3: Ökologische Grundbegriffe (aus Schwerdtfeger 1963)
335. Ökosystem 1: Schematisches Diagramm zur Darstellung eines Ökosystems als Kreislauf von sich wechselseitig bedingenden Organismen, die verschiedenen Typen angehören
336. Ökosystem 2: Energiefluss in einem aquatischen Ökosystem (aus Odum 1957)
337. Ökosystem 3: Zunahme der Verwendung des Terminus ›Ökosystem‹ in der biologischen Literatur zwischen 1950 und 1990 (aus Golley 1993)
338. Ökosystem 4: Nahrungsnetz von aquatischen Organismen (aus Shelford 1913)
339. Ökosystem 5: Modell des Ökosystems eines Getreidesaatfeldes auf Lehmboden in Nordwestdeutschland zur Winterzeit (nach Heydemann, aus Tischler 1955)
340. Ökosystem 6: Die enge Verknüpfung von abiotischen und biotischen Prozessen in einem Ökosystem (aus Allen & Hoekstra 1992)
341. Ökosystem 7: Stoffflüsse in einem Waldökosystem (aus Ovington 1962)
342. Ökosystem 8: Modell eines vollständigen Ökosystems (aus Ellenberg 1973)
343. Ökosystem 9: Schema eines Ökosystems auf der Grundlage des Flusses der Stoffe und Energie (aus Macfadyen 1948)
344. Ökosystem 10: Kreislauf in der Umwandlung organischer Materie in einem Ökosystem (»Konvertentenspirale«) (aus Schwerdtfeger 1975)
345. Ökosystem 11: Kreislauf der Beziehungen zwischen Organismen verschiedener funktionaler Gruppen in einem Ökosystem (aus Berrie 1976)
346. Ökosystem 12: Ein Meerwasseraquarium mit Pflanzen, Krebsen, Seesternen und Fischen und einer zentralen Fontäne zur Belüftung des Wassers (nach P.H. Gosse; aus Woodward 1856)

347. Organ 1: Die inneren Organe des Menschen in ihrer morphologischen Verbindung untereinander (nach Leonardo da Vinci 1495-1505)

348. Organ 2: Exkretionsorgane des Seidenspinners (aus Malpighi 1669)

349. Organisation 1: Dichotome Einteilung der Bereiche der Welt (aus Haworth 1823)

350. Organisation 2: Das Chemoton als Modell für eine lebende Organisation (nach Gánti; aus Maynard Smith & Szathmáry 1995)

351. Organismus 1: Ein einfaches grafisches Modell für einen Organismus

352. Organismus 2: Zwei unterschiedliche Konzipierungen des menschlichen Körpers: eine Kinderzeichnung aus dem 20. Jahrhundert und eine Darstellung aus der geometrischen Periode der griechischen Kunst (aus Snell 1946/55)

353. Organismus 3: Der Organismus als abgegrenztes, geschlossenes Kausalsystem (aus Rothschuh 1959/63)

354. Organismus 4: Grafisches Modell eines Organismus als Metabolismus-Reparatur (M, R)-System (aus Rosen 1991)

355. Organismus 5: Häufigkeit von Monografien, die zwischen 1798 und 2005 erschienen sind und im Titel die Wörter ›Organismus‹ oder ›Organismen‹ bzw. ›Lebewesen‹ enthalten

356. Organismus 6: Der »Mechanismus« des chemiosmotischen Systems der Phosphorylierung dargestellt in einem schematischen Diagramm (aus Mitchell 1961)

357. Organismus 7: Verteilung verschiedener Arten von Organismen und organismenähnlicher Zellgruppen über die beiden quantifizierten Größen des Konflikts und der Kooperation (aus Queller & Strassmann 2009)

358. Parasitismus 1: Misteln, die an einem Apfelbaum parasitieren (aus Malpighi 1679)

359. Parasitismus 2: Hundebandwurm (aus van Beneden 1875)

360. Parasitismus 3: Stadien aus dem Lebenszyklus eines Leberegels (aus Huxley 1912)

361. Parasitismus 4: Entwicklungszyklus des Kleinen Leberegels (aus Piekarski 1962/73)

362. Parasitismus 5: Vier Modelle parasitischer Lebenszyklen (aus Combes 1995)

363. Parasitismus 6: Ernährungstypen britischer Insekten (aus Price 1977)

364. Pflanze 1: *Rosa centifolia* aus dem Wiener Dioskurides von 512 (aus Stückelberger 1994)

365. Pflanze 2: Gelber Hahnenfuß (aus Bock 1539/77)

366. Pflanze 3: Doldenblütler in einer Darstellung aus dem 17. Jahrhundert (aus Morison 1672)

367. Pflanze 4: Blüten von Pflanzen und ihre Teile (aus Linné 1751)

368. Pflanze 5: Schematische Darstellung einer Pflanze (aus Turpin 1837)

369. Pflanze 6: Die »Urpflanze« in der Darstellung Schleidens (aus Schleiden 1848)

370. Pflanze 7: »Schema einer dicotylen Pflanze« (aus Sachs 1882)

371. Pflanze 8: Schema einer Blütenpflanze (aus Firbas 1939)

372. Pflanze 9: »Bauplan der Samenpflanzen« als Schema für das »Urbild der Samenpflanzen« (aus Troll 1954)

373. Pflanze 10: »Organisationstypus« einer angiospermen Pflanze (aus Froebe & Claßen-Bockhoff 1994)

374. Pflanze 11: »Homolog- und Analogmodell einer Angiospermpflanze« (aus Ritterbusch 1977)

375. Pflanze 12: »Die Gestalt der höheren Blütenpflanze« (aus Harlan 2002)

376. Pflanze 13: Ein Bündel charakteristischer Merkmale von Pflanzen und deren Abhängigkeitsbeziehungen, die eine gegenseitige Stabilisierung der Merkmale bedingen

377. Pflanze 14: Ein Süßwasserpolyp (aus Trembley 1744)

378. Pflanze 15: Sponginskelett eines Schwammes (aus von Lendenfeld 1889)

379. Phylogenese 1: Stammbaum der Erdbeeren (aus Duchesne 1766)

380. Phylogenese 2: Schema zur Darstellung des Ursprungs der großen taxonomischen Gruppen der Tiere (aus Lamarck 1809)

381. Phylogenese 3: Ein im Wasser stehender Stammbaum der Tiere (aus Eichwald 1829)

382. Phylogenese 4: Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse von Fischgruppen in Form eines Spindeldiagramms (aus Agassiz 1833)

383. Phylogenese 5: Unterscheidung von vier Perioden in der Abfolge fossiler Pflanzen (aus Brongniart 1828)

384. Phylogenese 6: Stammbaum der Pflanzen und Tiere (»Paleontological Chart«) (aus Hitchcock 1840/44)

385. Phylogenese 7: Verwandtschaftsverhältnisse der Wirbeltiere, dargestellt mittels ineinander geschachtelter Kreise (»Venn-Diagramm«) (aus Milne-Edwards 1844)

386. Phylogenese 8: Hypothetischer Stammbaum der Organismen (aus Bronn 1858)

387. Phylogenese 9: Die beiden ersten Zeichnungen eines Stammbaums in den Notizbüchern Darwins aus dem Jahr 1837 (aus Darwin 1837)

388. Phylogenese 10: Frühe Skizze eines Modells für einen Stammbaum der Lebewesen (aus Darwin 1837)

389. Phylogenese 11: Darwins Modell eines Stammbaums aus dem ›Origin of Species‹ (aus Darwin 1859)

390. Phylogenese 12: Der Übergang von einer netzförmigen Darstellung der Verwandtschaft zu einer Stammbaumdarstellung in zwei aufeinander folgenden Auflagen desselben Werks (aus Gegenbaur 1858; 1870)

391. Phylogenese 13: Polyphyletischer Ursprung der Pflanzen und Tiere und der »Stämme« der Protisten (aus Haeckel 1868)

392. Phylogenese 14: »Monophyletischer Stammbaum der Organismen« (aus Haeckel 1866)

393. Phylogenese 15: »Stammbaum des Menschen« (aus Haeckel 1874)

394. Phylogenese 16: Phylogenetischer Stammbaum konstruiert auf Grundlage der Sequenz von Aminosäuren des Cytrochrom C-Moleküls (aus Fitch & Margoliash 1967)

395. Phylogenese 17: Stammbaum mit progressiver und regressiver Disparität (aus Gould 1989)

396. Phylogenese 18: Phylogenetischer Baum nach einem gradualistischen Modell der Evolution und nach dem Modell des durchbrochenen Gleichgewichts (aus Raup & Stanley 1971/78)

397. Phylogenese 19: Der universale phylogenetische Stammbaum der Organismen (aus Woese 1987)

398. Phylogenese 20: Aktueller Stammbaum zur Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse der großen Gruppen von Organismen (aus Baldauf et al. 2004)

399. Phylogenese 21: Typen der Verwandtschaft

400. Phylogenese 22: Schema eines Stammbaums mit der vertikalen Achse der Zeit und der horizontalen Achse der organischen Differenzierung (aus Lam 1936)

401. Phylogenese 23: Kladogramm der Wirbeltiere (aus Hennig 1950)

402. Phylogenese 24: Zwei Typen eines Kladogramms, »symmetrisches Kladogramm« und »hennigscher Kamm« (aus Panchen 1991)

403. Phylogenese 25: Phylogenetische Beziehungen zwischen den Taxa vielzelliger Organismen (aus Carroll 2001)

404. Phylogenese 26: »Der Stammbusch des Tierreiches« (aus Heintz 1939)

405. Phylogenese 27: »Stammbaum des Pflanzenreichs« (aus Zimmermann 1953)

406. Phylogenese 28: Kalibrierter Stammbaum von Tieren (aus Benton & Donoghue 2007)

407. Phylogenese 29: Die Unterscheidung von drei Typen systematischer Gruppen: mono-, poly- und paraphyletische (aus Hennig [1960])

408. Phylogenese 30: Stammbaum und Stammnetz (aus Ekman 1930)

409. Phylogenese 31: Kombination aus Stammnetz und Stammbaum als Modell für die Evolution des Lebens (aus Doolittle 1999)

410. Phylogenese 32: Hypothetischer Stammbaum der großen taxonomischen Gruppen von Organismen mit Elementen des Stammnetzes (aus Campbell 1987/96)

411. Physiologie 1: Schema der Physiologie L. Fernels (1542) (aus Rothschuh 1966)

412. Physiologie 2: Schematische Übersicht über den Wandel der Interpretationstendenzen, der dominierenden Ideen und methodischen Schwerpunkte der Physiologie (aus Rothschuh 1968)

413. Physiologie 3: Apparatur zur elektrophysiologischen Messung am lebenden Frosch (aus DuBois-Reymond 1848)

414. Pilz 1 Baum- und Bodenpilze (aus Bock 1539/77)

415. Pilz 2: Frühe Darstellung eines Pilzes als Krankheitserreger bei Pflanzen (aus Schönlein 1839)

416. Pilz 3: Schimmelpilz, bestehend aus einem verzweigten Mycelgeflecht (aus Sachs 1882)

417. Polymorphismus: Starke Unähnlichkeit von

ausgewachsenen Ameisen, die zueinander im Geschwisterverhältnis stehen, als ein Beispiel für (nach Sharp; aus Godlewski 1915)

418. Population 1: Verteilung von Merkmalen bei Organismen einer Population (aus Wallace 1889)
419. Population 2: Formulierung des Hardy-Weinberg-Gesetzes durch Hardy (aus Hardy 1908)
420. Population 3: Logistische Wachstumskurve einer Population von Hefe (aus Pearl 1927)
421. Population 4: Die Lotka-Volterra-Gleichungen in der Darstellung Gauses (aus Gause 1934)
422. Population 5: Geografische Verbreitung der Zauneidechse (aus Ayala & Kiger 1980)
423. Räuber 1: Reiher mit Beute (nach Manuel Philes; aus Raalte 1993)
424. Räuber 2: Die Nahrungsaufnahme eines Chamäleons durch das Jagen einer Fliege (aus Koepcke 1971-74)
425. Räuber 3: Populationszyklen von Räuber und Beute in einem Laborsystem (aus Huffaker 1958)
426. Räuber 4: Drei Typen der *funktionalen Antwort* eines Räubers auf seine Beute (aus Holling 1959)
427. Räuber 5: Typen von Räubern in Abhängigkeit vom Größenverhältnis zwischen Räuber- und Beuteorganismen und der Effekt dieses Verhältnisses auf die Reduktion der Beutepopulation durch die Räuber (aus Remmert 1978/84)
428. Regeneration 1: Regeneration der Beine eines Krebses, nachdem diese an einer bestimmten Stelle abgebrochen sind (aus Réaumur 1712)
429. Regeneration 2: Regeneration der Zehen am Fuß eines Salamanders (aus Réaumur 1777)
430. Regeneration 3: Regeneration einer Planarie (*Planaria spec.*) (aus Morgan 1900)
431. Regulation 1: Blockschaltbild der Regulation der Populationsdichte durch intraspezifische Konkurrenz und andere dichteabhängige Faktoren (aus Wilbert 1962)
432. Regulation 2: Einfache Blockschaltbilder der Steuerung und Regelung (aus Bischof 1995/98)
433. Regulation 3: Schema der Verknüpfung von Größen nach dem Modell der Steuerung (»zönetische Korrelation«) (aus Sommerhoff 1950)
434. Regulation 4: Schema der Regulation der Ausschüttung von Geschlechtshormonen als eine frühe Darstellung eines physiologischen Regelkreises (aus Albright et al 1941)
435. Regulation 5: Blockschaltbild eines Regelkreises (aus Wiener 1948)
436. Regulation 6: Schema des Wirkungskreislaufs eines Regelkreises (aus Hassenstein 1960)
437. Regulation 7: Blockschaltbild eines Regelkreises (aus Faber 1984)
438. Rekombination: Das Crossing-over der Chromosomen als ein Mechanismus der Rekombination (aus Morgan 1915)
439. Rolle, ökologische 1: Das Mühlrad des Lebens (aus Lotka 1925)
440. Rolle, ökologische 2: Der Energiefluss durch ein mitteleuropäisches Buchenwaldökosystem (aus Ellenberg 1986)
441. Schlaf 1: Schlafstellungen bei Säugetieren (aus Haßenberg 1965)
442. Schlaf 1: Bärtierchen in Trockenstarre (aus Baumann 1922)
443. Schlaf 3: Schreckstarre (Thanatose) eines Huhns (aus Kircher 1671)
444. Schutz 1: Indisches Panzernashorn mit Schutzpanzerung (nach Dürer ca. 1515; aus Eisler 1991)
445. Schutz 2: Beispiele für acht verbreitete Schutzstrategien (zusammengestellt aus Koepcke 1971)
446. Schutz 3: Kombinierte Tarn- und Warnfärbung des Braunen Bären (aus Roesel von Rosenhof 1746)
447. Schutz 4: Ein Opossum in der Todstellhaltung (aus Maier 1998)
448. Schutz 5: Die Immunreaktion nach P. Ehrlichs »Seitenkettentheorie« (aus Ehrlich 1900)
449. Selbstbewegung 1: Vogel in zwei Momenten seiner Flugbewegung (aus Leonardo da Vinci 1505-06)
450. Selbstbewegung 2: Eine Analyse der Bewegung des Vogelflugs (aus Borelli 1680-81)
451. Selbstbewegung 3: Phasen im Bewegungsablauf des Menschen beim Gehen (aus Weber & Weber 1836)
452. Selbstbewegung 4: Klassifikation von Fortbewegungsarten bei Säugetieren (nach T. Britt Griswold; aus Handley 1989)

453. Selbstdarstellung 1: Gattungen von Paradiesvögeln aus Neuguinea und benachbarten Inseln mit ausgeprägten Schmuckfedern (aus Rensch 1954)

454. Selbstdarstellung 2: Der ausgestorbene Riesenhirsch, der vor 400.000 bis vor etwa 10.000 Jahren in weiten Teilen Europas lebte (aus Lardner 1856)

455. Selbstdarstellung 3: Eine Buckelzirpe mit den für die Familie. typischen Auswüchsen des Halsschilds (aus Weber 1930)

456. Selbsterhaltung: Die zentrale Stellung der Selbsterhaltung im Zyklus der organischen Funktionen

457. Selbstorganisation 1: Liesgangs »A-Linien« als Ergebnis einer mit der Ausbreitung einer chemischen Lösung periodisch erfolgenden Ausfällung einer Substanz (nach Liesegang 1896; aus Kuhnert & Niedersen 1987)

458. Selbstorganisation 2: Reaktionsgleichung und zyklischer Reaktionsverlauf der Belousov-Zhabotinsky-Reaktion (aus Zhabotinskii 1964)

459. Selbstorganisation 3: Ausbreitung von Konzentrationswellen in einem oszillierenden chemischen Reaktionssystem (aus Zaikin & Zhabotinsky 1970)

460. Selbstorganisation 4: Modell eines sich selbst organisierenden katalytischen »Hyperzyklus« (aus Eigen 1971)

461. Selbstorganisation 5: Modell eines Netzwerks katalytischer Reaktionen (aus Kauffman 1995)

462. Selbstorganisation 6: Selbstorganisation durch Ausbildung stabiler Verbindungen zwischen Systemkomponenten (aus Salthe 1993)

463. Selbstorganisation 7: Modell eines minimalen autopoietischen Systems (aus Luisi 2003)

464. Selektion 1: Nortons Tafel zur Quantifizierung der Geschwindigkeit der Selektion eines mendelschen Merkmals in einer Population von sich zufällig miteinander paarenden Individuen (aus Punnett 1915)

465. Selektion 2: Selektion als Änderung von Genfrequenzen in einer Population (aus Wright 1932)

466. Selektion 3: Komponenten der Selektion (aus Schallmayer 1910)

467. Selektion 4: Der Selektionsprozess als Regelkreis dargestellt (aus Bajema 1971)

468. Selektion 5: Ein Spielzeug zur Illustration der Unterscheidung von *Selektion von* und *Selektion für* (aus Sober 1984)

469. Selektion 6: Vererbung und Selektion in einem hypothetischen Stammbaum (aus Sober 1995)

470. Selektion 7: Die Price-Gleichung zur allgemeinen mathematischen Beschreibung von Selektionsprozessen (aus Price 1970)

471. Selektion 8: Beispiel der Selektion zur Erläuterung der Größen in der Price-Gleichung (aus Price ca. 1971)

472. Selektion 9: Ein grafisches Modell zur Darstellung von Ebenen der Selektion (aus Okasha 2006)

473. Selektion 10: Grafische Darstellung eines Modells zur Gruppenselektion, ausgehend von Merkmalsgruppen (»trait-groups«) (aus Wilson 1975)

474. Selektion 11: Visuelles Modell der Gruppenselektion (aus Sober & Wilson 1998)

475. Selektion 12: Frequenzabhängiger Fitnessverlauf für einen verhaltensbiologischen Altruisten und Egoisten (aus Sober 1984)

476. Selektion 13: Drei Formen der Selektion: stabilisierende, gerichtete und disruptive Selektion (aus Mather 1953)

477. Sozialverhalten 1: Formen der Gruppenbildung bei Tieren (aus Brown 1975).

478. Sozialverhalten 2: Schema der Entwicklungswege der Mehrzelligkeit aus einzelligen Formen innerhalb einer Gruppe von Grünalgen (Volvocinae) (aus Pickett-Heaps 1975)

479. Sozialverhalten 3: Erwachsene Moschusochsen bilden einen Abwehrring gegen ein angreifendes Wolfsrudel (aus Edmunds 1974)

480. Sozialverhalten 4: Sozialverhalten von Hyänen bei der Jagd und von Zebras bei der Verteidigung (nach einer Vorlage von Kruuk; aus Edmunds 1974)

481. Sozialverhalten 5: Kosten und Nutzen des Lebens in sozialen Verbänden (aus Barash 1977/82)

482. Sozialverhalten 6: Fünf Mechanismen für die Evolution von Kooperation (aus Nowak 2006)

483. Sozialverhalten 7: Zwei Delphine stützen einen verletzten Artgenossen (aus Siebenaler & Caldwell 1956)

484. Sozialverhalten 8: Zwei über Revierangelegen-

heiten streitende Amselmännchen (aus Forsteneichner 1865)

485. Sozialverhalten 9: Stufen der sozialen Arbeitsteilung mit der Eusozialität der staatenbildenden Insekten an der Spitze (aus Wilson 1971)

486. Sozialverhalten 10: Spieltheoretische Pay-off-Matrix für ein Spiel mit zwei Spielern und jeweils zwei Strategien (aus von Neumann & Morgenstern1944)

487. Sozialverhalten 11: Kreuzklassifikation der individuellen Strategien in einer sozialen Gruppe (aus Pianka 1974)

488. Spiel: Zwei spielende Polarfüchse (aus Tembrock 1960)

489. Stoffwechsel 1: »Stoffwechselwaage« (nach Santorio 1626; aus Taylor 1963)

490. Stoffwechsel 2: Schematische Darstellung des Stoffwechsels am Beispiel des osmotischen Ionen- und Wasserhaushalts eines Süßwasserfisches (aus Prosser 1973)

491. Stoffwechsel 3: Einfaches Schema des Stoffwechsels eines Organismus (aus Oparin 1960)

492. Stoffwechsel 4: Einfaches Schema des Stoffwechsels eines Organismus unter Einbeziehung der genetischen Ebene (aus Kaplan 1965)

493. Symbiose 1: Symbiose zwischen Einsiedlerkrebs und Seeanemonen (aus Marshall 1888)

494. Symbiose 2: Symbiose zwischen Pflanze und Tier. Querschnitt durch die Körperwand des grünen Süßwasserpolypen (aus Hamann 1882)

495. Symbiose 3: Symbiose zwischen Pflanze und Pilz: Vertikalschnitt durch den Thallus einer Flechte (aus Rosendahl 1907)

496. Symbiose 4: Formen der Interaktion von Organismen in einem Bisystem (aus Schubert 1993)

497. Symbiose 5: Typologie von Beziehungsformen zwischen Organismen verschiedener Arten einer Biozönose (aus Dahl 1910)

498. Symbiose 6: Formen der Beziehung zwischen Organismen und ihr Verhältnis zueinander (aus Abel 1928)

499. Symbiose 7: Mutualismus zwischen Pflanze und Tier: Bestäubung einer Blüte durch eine Biene (aus Sprengel 1793)

500. Symbiose 8: Hypothetischer Stammbaum der Organismen, ausgehend von zwei anfangs unabhängig voneinander verlaufenden »Stämmen«, die durch sekundäre Verschmelzung sich teilweise vereinigt haben (aus Mereschkowsky 1910)

501. Symbiose 9: Evolution der eukaryotischen Zelle durch »serielle Symbiose« (aus Margulis 1970)

502. Systematik 1: Tafel der netzförmigen Affinitäten von Pflanzenfamilien als Grundlage für eine Systematik des Pflanzenreichs (aus Batsch 1802)

503. Systematik 2: Das hierarchisch-enkaptische System der Verwandtschaft als Ergebnis der Phylogenese (aus Zimmermann 1931)

504. Systematik 3: Die drei Schulen der Systematik, erläutert an einem Stammbaumschema

505. Systematik 4: Drei Formen des Stammbaums: Phänogramm, Kladogramm und Phylogramm (aus Mayr 1965)

506. Systematik 5: Phänogramm zur Darstellung der relativen Ähnlichkeit von taxonomischen Gruppen (aus Sneath & Sokal 1962)

507. Systematik 6: Konstruktion evolutionärer Bäume nach drei verschiedenen Methoden ausgehend von einem hypothetischen Datensatz (aus Felsenstein 1980)

508. Systematik 7: Die genealogische Verwandtschaft als methodische Basis der Systematik (aus Hennig [1960])

509. Systematik 8: Stammbaum mit einem monophyletischen Taxon, das Teil einer paraphyletischen Klade ist (aus Reif 2005)

510. Systematik 9: Der Zusammenhang von phylogenetischen Bäumen und Kladogrammen nach der Position der transformierten Kladistik (aus Platnick 1979)

511. Systematik 10: Das Verhältnis von Phylogrammen zu Kladogrammen (aus Platnick 1977)

512. Systematik 11: Ein Bestimmungsschlüssel von Arten der Gattung *Pinpinella* (aus Morison 1672)

513. Systematik 12: C. von Linnés Bestimmungsschlüssel für Pflanzen (aus Linné 1735/48)

514. Systematik 13: Der Anfang von Lamarcks Bestimmungsschlüssel für die Blütenpflanzen Frankreichs – des ersten strikt dichotom aufgebauten Schlüssels (aus Lamarck 1778)

515. Taxonomie 1: Eine kladistische Analyse der von Aristoteles unterschiedenen Tiergruppen (aus Fürst von Lieven & Humar 2008)

516. Taxonomie 2: Ein »idealer Stammbaum« mit den Kategorien der Taxonomie (aus Naef 1919)

517. Taxonomie 3: Linnés Übersicht über das Tierreich aus der ersten Auflage seiner ›Systema naturae‹ (aus Linné 1735)

518. Taxonomie 4: Linnés Sexualsystem zur Klassifikation von Pflanzen anhand ihrer Blüten (nach Ehret 1736; aus Linné 1736/54)

519. Taxonomie 5: Erste Gegenüberstellung von Prokaryoten und Eukaryoten in einer Übersicht über die Protisten (Einzeller) aus dem Jahr 1925 (aus Chatton 1925)

520. Taxonomie 6: Einteilungsschema der Organismen in die großen taxonomischen Gruppen, denen jeweils eine Ernährungsweise zugeordnet wird (aus Whittaker 1959)

521. Tier 1: Zwei Tierskulpturen aus der altsteinzeitlichen Kunst (aus Conard & Bolus 2003 bzw. Bednarik 1994)

522. Tier 2: Tableau mit 24 Vögeln verschiedener Arten aus dem Wiener Dioskurides von 512 (aus Stückelberger 1994)

523. Tier 3: Ein Bündel charakteristischer Merkmale von Tieren und deren Abhängigkeitsbeziehungen untereinander, die eine gegenseitige Stabilisierung der Merkmale bedingen

524. Tier 4: Hirschkäfer (nach Dürer ca. 1505)

525. Tier 5: Sprache, Geist, Kultur –drei Buchcover aus den Jahren 1923, 1930 und 1980

526. Tod 1: Tote Blauracke (nach Dürer ca. 1512; aus Koreny 1985)

527. Tod 2: Vier Typen des Aussterbens einer Art (aus Delord 2007)

528. Tod 3: Der Dodo, ein flugunfähiger Vogel von der Insel Mauritius, der am Ende des 17. Jahrhunderts ausgerottet wurde (aus Strickland & Melville 1848)

529. Typus 1: Typisierende Beschreibung der Pflanzengattung der Rosen (*Rosa*) in Bezug auf sechs standardisiert unterschiedene Pflanzenteile (aus Linné 1737/54)

530. Typus 2: Bauplan des Knochengerüsts eines Wirbeltiers (aus Carus 1828)

531. Typus 3: Der »Archetypus« des Wirbeltierskeletts (aus Owen 1848)

532. Typus 4: »Urtypische Gesamterscheinung eines höheren Säugetieres« (aus Naef 1931)

533. Typus 5: »Der Typus inmitten seines ›Formenkreises‹« und die »gerichtete Entfaltung des Typus (aus Troll 1928)

534. Typus 6: Drei »Baupläne« von taxonomischen Gruppen (»Klassen«) der Metazoen (aus Remane, Storch & Welsch 1972/81)

535. Umwelt 1: Ihre Umwelt ist den Organismen eingeschrieben. Altägyptische Plastik eines Nilpferds, auf dessen Hautoberfläche Sumpfpflanzen und ein Vogel aus der Umwelt des Nilpferds abgebildet sind (aus National Geographic Society 1978/89)

536. Umwelt 2: Diagramm zur Darstellung des Organismus in seiner Beziehung zur Umwelt (aus Woltereck 1932/40)

537. Umwelt 3: Die »Zeitgestalt« eines Organismus in seinem »Umwelttunnel« (aus von Uexküll 1922)

538. Umwelt 4: »Wohnweltskizze« zur Lage typischer Horststandorte von deutschen Greifvögeln (aus Brüll 1937)

539. Umwelt 5: ›Umwelt‹ als »Schichtenbegriff« (aus Mühlmann 1952)

540. Umwelt 6: Hierarchische Gliederung von Typen der Umwelt

541. Umwelt 7: Die wirksame Umwelt als eine Teilmenge der gesamten Umwelt (Umgebung) eines Organismus (aus Schuber 1984)

542. Umwelt 8: Das Wachstum einer Population, dargestellt in Abhängigkeit von zwei Ressourcentypen (aus Tilman 1982)

543. Umwelt 9: Physiologisch wichtige Reaktionen innerhalb und außerhalb der Zelle einer kalkbildenden Koralle (aus Turner 2000)

544. Umwelt 10: Schema zur Illustration der Beziehung von Organismus und Umwelt im Hinblick auf das Konzept der Anpassung (aus Bock & Wahlert 1965)

545. Urzeugung 1: Der Schwanenhalskolben – ein Versuchsgefäß zur Widerlegung von Theorien der Urzeugung (aus Pasteur 1861)

546. Urzeugung 2: Apparatur zur Simulation der Bedingungen für die Entstehung des Lebens auf der jungen Erde (aus Miller 1953)

547. Vererbung 1: Ein genealogischer Stammbaum in der Notation, die sich seit Mitte des 19. Jahrhunderts etabliert (aus Carr-Saunders 1913)

548. Vererbung 2: Mendels Modell für die Häufig-

keitsverteilung von Individuen bei der Kreuzung von Hybriden über mehrere Generationen hinweg (aus Mendel 1866)

549. Vererbung 3: Vererbung von Sameneigenschaften bei Erbsen nach den mendelschen Gesetzen (aus Bateson 1909)

550. Vererbung 4: Kreuzung zweier Rassen der Taufliege nach den mendelschen Gesetzen (nach Morgan; aus Claus, Grobben & Kühn 1880/1932)

551. Vererbung 5: Ein genealogischer Stammbaum in der Notation, die sich seit Mitte des 19. Jahrhunderts etabliert (aus Carr-Saunders et al. 1913)

552. Vererbung 6: Kreuztabellen zur Bestimmung der Heritabilität eines Merkmals in einem einfachen hypothetischen Beispiel (aus Sober 1993)

553. Verhalten 1: Schematische Darstellung der Grundstruktur des Verhaltens eines Organismus als Regulation seiner Relation zur Umwelt

554. Verhalten 2: Die Dohle ›Tschock‹ in den Tagebüchern von K. Lorenz (nach Lorenz [1926-27]; aus Festetics 1983)

555. Verhalten 3: Die »Eirollbewegung« der Graugans (aus Lorenz & Tinbergen 1938)

556. Verhalten 4: Verhaltensweisen der Silbermöwe (aus Tinbergen 1953)

557. Verhalten 5: Verhaltensweisen von Pferden (aus Haßenberg 1971)

558. Verhalten 6: Drei Versionen des »Funktionskreises« (aus von Uexküll 1919, 1920 und 1921)

559. Verhalten 7: »Schichtenaufbau des Handelns« (aus Remane 1981)

560. Virus 1: Tabakmosaikvirus (aus Kausche, Pfannkuch & Ruska 1939)

561. Virus 2: Strukturmodell des Tabakmosaikvirus (aus Klug & Caspar 1960)

562. Virus 3: Gestalten von Viren, links Pflanzenviren, rechts Tierviren (aus Urania Pflanzenreich 1991)

563. Vitalismus: Zwei Entwicklungsstadien eines Seeigels in der normalen Entwicklung sowie der erwarteten und tatsächlichen Entwicklung aus einer isolierten Blastomere (aus Driesch 1909)

564. Wachstum: Drei Stadien in der Entwicklung eines menschlichen Embryos bzw. Säuglings (aus Murchison 1933)

565. Wahrnehmung 1: optische und olfaktorische Wahrnehmung des Menschen (aus Descartes 1632)

566. Wahrnehmung 2: Umgebung und Umwelt eines Seeigels (aus von Uexküll & Kriszat 1934)

567. Wahrnehmung 3: Wirksamkeit von spezifischen Auslösern bei Stichlingen (aus Tinbergen 1942)

568. Wahrnehmung 4: Kette von Verhaltensweisen eines Männchens und Weibchens des Stichlings während des Prozesses der Begattung (aus Tinbergen 1942)

569. Wahrnehmung 5: Ergebnisse der Pickreaktion von Küken der Silbermöwe auf zwei Typen künstlicher Schnäbel (aus Tinbergen & Perdeck 1950)

570. Wechselseitigkeit: Grafisches Modell für die wechselseitige Abhängigkeit biologischer Prozesse am Beispiel der Ernährung eines Einzellers (aus Rashevsky 1954)

571. Zelle 1: Zellulärer Aufbau von Pflanzen und Tieren (aus Schwann 1839)

572. Zelle 2: Schema einer Tierzelle nach den Ergebnissen elektronenmikroskopischer Untersuchungen (aus Hollande 1966)

573. Zelle 3: Doppelschichtmodell der Membran einer Zelle (aus Danielli & Davson 1935)

574. Zelle 4: Die historisch erste Abbildung der Chromosomen (aus Nägeli 1842)

575. Zelle 5: Frühe detaillierte Darstellung der Chromosomen und ihrer Anordnung bei der Zellteilung (aus Schneider 1873)

576. Zweckmäßigkeit 1: Zielgerichtetes Verhalten von Ratten in dem Versuch, an Futter zu gelangen (aus Dembo 1930)

577. Zweckmäßigkeit 2: Funktionalanalyse: Die Zuordnung von Bewegungseinheiten zu zunehmend integrativen Funktionseinheiten (aus Timberlake & Silva 1995)

578. Zweckmäßigkeit 3: Zweckmäßigkeit nach dem Modell der Zielsetzung (aus N. Hartmann 1950)

579. Zweckmäßigkeit 4: Zweckmäßigkeit als Relation der kausalen Wechselseitigkeit von Zuständen eines organisierten Systems (aus Schlosser 1998)

Tabellenverzeichnis

1. Einleitung 1: Übersicht über die 112 Grundbegriffe, die die Haupteinträge des Wörterbuchs bilden, chronologisch geordnet nach dem Zeitpunkt ihrer Prägung in biologischer Bedeutung
2. Einleitung 2: Häufigkeiten von biologischen Ausdrücken in englischsprachigen Lehrbüchern der Allgemeinen Biologie
3. Einleitung 3: Geordnete Übersicht über die 112 Haupteinträge des Wörterbuchs
4. Einleitung 4: Vorschlag für 60 Grundbegriffe der Biologie und ihre Ordnung
5. Einleitung 5: Häufigkeit der 60 Grundbegriffe in englischsprachigen Fachzeitschriften
6. Analogie: Kreuzklassifikation von Typen organischer Ähnlichkeit
7. Anatomie: Übersicht über 91 morphologische und anatomische Begriffe als Übersetzung von Ausdrücken, die in Texten Homers vorkommen (nach Albaracín Teulón 1970)
8. Anpassung 1: Definitionen des Anpassungsbegriffs
9. Anpassung 2: Acht Bedeutungen von ›Anpassung‹ (nach Mahner & Bunge 1997)
10. Anpassung 3: Evidenzen für Anpassungen (nach West-Eberhard 1992)
11. Anpassung 4: Drei Arten des Adaptationismus (nach Godfrey Smith 2001)
12. Anpassung 5: Kreuzklassifikation von Typen der Anpassung
13. Anpassung 6: Fünf Formen der Fitness (nach R. Dawkins)
14. Art 1: Definitionen des biologischen Artbegriffs
15. Art 2: Kreuzklassifikation von Standpunkten zur Realität von Arten und höheren Taxa in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts
16. Art 3: Wandlungen der Definition des biologischen Artbegriffs bei Ernst Mayr
17. Art 4: Vier elementare Artbegriffe: Syngamospezies, Kladospezies, Morphospezies und Ökospezies
18. Art 5: Vier Kriterien, die dafür sprechen, biologische Arten ontologisch als Individuen und nicht als Klassen anzusehen (nach Mishler & Brandon 1987)
19. Art 6. Die ersten vier Punkte des ›Statement by Experts on Race‹ der UNESCO von 1950 (aus UNESCO 1953/58)
20. Bedürfnis: Liste von physiologischen und psychischen Bedürfnissen (nach Murray 1938)
21. Bewusstsein 1: Kreuzklassifikation von vier Typen des Bewusstseins
22. Bewusstsein 2: Die subjektive Gewissheit des Bewusstseins (nach C. Wolff 1720)
23. Bewusstsein 3: Definitionen und Erläuterungen des Bewusstseinsbegriffs
24. Bewusstsein 4: Die Vielfalt von Bewusstseinszuständen (nach Roth 2001)
25. Bewusstsein 5: Sieben Merkmale des Bewusstseins (nach Van Gulick 2004)
26. Bioethik 1: Zehn Gründe und psychologische Aspekte der menschlichen Wertschätzung der organischen Natur
27. Bioethik 2: Eine Begegnung zwischen Mensch und Menschenaffe (nach Rollin 1983)
28. Bioethik 3: Typen von Begründungen für den Naturschutz
29. Biogeografie 1: Grundbegriffe der Biogeografie (aus Wallaschek 2009)
30. Biogeografie 2: Drei Gliederungen der Erde in biogeografische Einheiten
31. Biogeografie 3: Die wichtigsten »Formationstypen« der Erde (nach Schimper 1898)
32. Biogeografie 4: Einteilung der terrestrischen Ökoregionen der Erde in 14 Biome (nach Olson et al. 2001)
33. Biologie 1: Kennzeichen der wissenschaftlichen Tierkunde des Aristoteles
34. Biologie 2: Paradigmen und Hauptwerke in der Entwicklung der neuzeitlichen Biologie.
35. Biologie 3: Frühe Verwendungen und Bestimmungen des Ausdrucks ›Biologie‹
36. Biologie 4: Zentrale Konzepte der Biologie, die ihrer Abgrenzung von der Physik zugrunde liegen
37. Biologie 5: Die Biologie als »Leitwissenschaft«: Begriffe, Methoden und Forschungspraktiken mit großer Strahlkraft in andere Disziplinen und die große soziale Relevanz biologischer Forschung

38. Biologie 6: Kreuzklassifikation von vier Disziplinen, die allgemeine oder philosophische Fragen der Biologie zum Gegenstand haben
39. Biologie 7: Übersicht über verschiedene Dimensionen der Gliederung der Biologie in Subdisziplinen
40. Biologie 8: Spektrum der Themen der Biologie und seine Veränderung im Spiegel führender Lehrbücher seit Mitte des 20. Jahrhunderts
41. Biologie 9: Kreuzklassifikation zur Gliederung der Biologie nach systemtheoretischen Kriterien
42. Biosphäre: Terminologie für rein biotische Systeme, ihr abiotisches Komplement und biotisch-abiotische Systeme auf verschiedenen Ebenen
43. Biotop 1: Gliederung der Habitate oder »Geburtsorte« von Pflanzen (nach Linné 1751)
44. Biotop 2: Einteilung terrestrischer Habitate (nach Heydemann 1980)
45. Biotop 3: Lebensraumtypen in Europa (aus EU-Richtlinie 92/43/EWG 2004)
46. Biotop 4: Kreuztabelle von ästhetischen Qualitäten in der Erfahrung von Landschaft, entwickelt auf der Grundlage der evolutionären Psychologie (in Anlehnung an Kaplan 1992)
47. Biozönose 1: Definitionen des Begriffs der Biozönose oder der ökologischen Gemeinschaft
48. Biozönose 2: Kreuzklassifikation von vier Formen der Einheitsbildung bei ökologischen Gemeinschaften, bestehend aus Populationen verschiedener Arten.
49. Brutpflege: Kreuzklassifikation von Typen der Brutpflege
50. Diversität 1: Anzahl der beschriebenen Arten lebender Organismen in Deutschland und der Welt sowie eine Schätzung der auf der Welt insgesamt vorhandenen Arten (nach Nowak 1982; Völkl & Blick 2004; Bundesamt für Naturschutz 2008; Chapman 2006/09)
51. Diversität 2: Dimensionen der Diversität
52. Entwicklung 1: Terminologie für organische Entwicklungsprozesse (in Anlehnung an Griesemer 2004)
53. Entwicklung 2: Sechs Stadien der Entwicklung von vielzelligen Organismen (nach Waddington 1957)
54. Entwicklung 3: Terminologie für die Typen des morphologischen Wandels in der organischen Natur
55. Entwicklung 4: Themen und Thesen der Theorie der Entwicklungssysteme (nach Oyama, Griffiths & Gray 2001)
56. Entwicklung 5: Positionen und Paradigmen der evolutionären Entwicklungsbiologie und der Theorie der Entwicklungssysteme (in Anlehnung an Roberts, Hall & Olson 2001)
57. Entwicklungsbiologie: »Die zeitlosen Fragestellungen der Entwicklungsbiologie« (nach Olsson & Hoßfeld 2007)
58. Ernährung 1: Kreuzklassifikation von vier Typen der Ernährung
59. Ernährung 2: Regelmäßig auftretende Eigenschaften von Nahrungsnetzen (nach Pimm, Lawton & Cohen 1991)
60. Ethologie: Kennzeichen des Ansatzes der kognitiven Ethologie (nach Allen & Bekoff 1997)
61. Evolution 1: Die erste Formulierung des Selektionsprinzips durch Darwin und drei Prinzipien der Evolution nach Darwin im Herbst 1838
62. Evolution 2: Rekonstruktion von Darwins zentralem Argument, das das Prinzip der Natürlichen Selektion begründet
63. Evolution 3: Darwins fünf Theorien der Evolution (nach Mayr 1985)
64. Evolution 4: Kreuzklassifikation zur typisierenden Unterscheidung der wichtigsten Theorien der Evolution
65. Evolution 5: Unterscheidung verschiedener Komponenten von Evolutionstheorien und ihre Verteilung über verschiedene Positionen und Versionen dieser Theorien im 19. und beginnenden 20. Jahrhundert
66. Evolution 6: Gefüge der Faktoren der Evolution
67. Evolution 7: Definitionen und Erläuterungen des Evolutionsbegriffs
68. Evolution 8: Zehn »Gesetze« der Evolution, von denen einige allein Tendenzen oder empirische Verallgemeinerungen mit zahlreichen Ausnahmen darstellen
69. Evolution 9: Stimmen gegen das Verständnis der Evolutionstheorie als der fundierenden Theorie der Biologie
70. Evolution 10: Ausschnitt aus der Axiomatisierung der Evolutionstheorie durch Williams (1970)
71. Evolution 11 Formen der genetischen Drift

72. Evolutionsbiologie 1: Alternative Evolutionstheorien (in Anlehnung an Levit, Meister & Hoßfeld 2005)
73. Evolutionsbiologie 2: Elf Phasen in der Entwicklung der Evolutionstheorie in den letzten 200 Jahren
74. Form 1: Definitionen des biologischen Formbegriffs
75. Form 2: Merkmale von Formen in der Biologie
76. Form 3: Kreuzklassifikation von vier biologischen Subdisziplinen, in denen Merkmale über einen Prozess als Einheiten bestimmt werden
77. Fortpflanzung 1: Kreuzklassifikation von Typen der Fortpflanzung
78. Fortpflanzung 2: Die Fortpflanzungsfähigkeit als zentrales Merkmal von Lebewesen
79. Fortpflanzung 3: Die Möglichkeit von Leben ohne Fortpflanzung
80. Fortpflanzung 4: Zwölf Paradoxa der Biologie, die mit dem Vermögen der Fortpflanzung zusammenhängen
81. Fortpflanzung 5: Die Bedeutung der Fortpflanzung für drei zentrale Aspekte organisierter Systeme
82. Fortpflanzung 6: Aspekte der Fortpflanzung von Organismen
83. Fortschritt 1: Kriterien des Fortschritts (zusammengestellt nach Rosslenbroich 2006)
84. Fortschritt 2: Sieben Arten des Fortschritts (nach Dawkins 1992)
85. Fortschritt 3: Komponenten der biologischen Autonomie von Individuen als Maß des evolutionären Fortschritts (nach Rosslenbroich 2006)
86. Fortschritt 4: Acht große Transitionen im Laufe der Evolution des Lebens auf der Erde (nach Maynard Smith & Szathmáry 1995)
87. Funktion 1: Vorschläge zur Gliederung der organischen Funktionen im späten 18. und frühen 19. Jahrhundert
88. Funktion 2: Überblick über die verschiedenen Ansätze zur Explikation des biologischen Funktions- oder Zweckbegriffs
89. Funktion 3: Definitionen oder Erläuterungen der Begriffe der biologischen Funktion oder Zielgerichtetheit
90. Funktion 4: Der Zusammenhang von Funktionsbegriff und Evolutionstheorie
91. Funktion 5: Selbsterhaltung und Fortpflanzung als die beiden Grundfunktionen der Lebewesen
92. Funktion 6: Kreuzklassifikation der »vier Fragen der Biologie« (in Anlehnung an Tinbergen 1963)
93. Funktion 7: Kreuzklassifikation von vier Erklärungstypen der Biologie und ihre Zuordnung zu vier Teildisziplinen
94. Funktion 8: Gliederung der Funktionen eines Organismus in 20 Subsysteme (nach Miller 1978/95)
95. Ganzheit 1: Kreuzklassifikation von Faktoren, die der Bildung einer Ganzheit zugrunde liegen können
96. Ganzheit 2: Begriffe zur Bestimmung der Einheit einer organischen Ganzheit
97. Ganzheit 3: Vier Typen von Emergenztheorien (nach Stephan 2005)
98. Ganzheit 4: Acht Bedeutungen des Ausdrucks ›Ganzheit‹ (aus Nagel 1952)
99. Ganzheit 5: Anfang der Bestimmung des Begriffs eines Systems durch F. Lambert (1787)
100. Gefühl 1: Kreuzklassifikation der obersten Gattungen von Emotionen nach ihrem evaluativen und temporalen Aspekt
101. Gefühl 2: Vier Aufzählungen von Emotionen bei Aristoteles
102. Gefühl 3: Klassifikationen von Gefühlen
103. Gen 1: Sechs Aspekte des populationsgenetischen Genbegriffs (nach Gilbert 2000)
104. Gen 2: Definitionen des Genbegriffs
105. Gen 3: Anforderungen und Dimensionen eines vererbungs- und evolutionstheoretisch eingebundenen Genbegriffs
106. Gen 4: Gen-P und Gen-D: der funktionale und der strukturelle Genbegriff (aus Moss 2001)
107. Gen 5: Molekularbiologische Mechanismen und Eigenschaften des genetischen Materials, die im Sinne einer Auflösung des klassischen Genbegriffs wirksam sind
108. Gen 6: Die Größe des Genoms von Organismen verschiedener Arten (nach Zimmer 2007)
109. Genetik: Sechs Prinzipien der klassischen Theorie der Vererbung (»Vererbungsgesetze«) (nach Morgan 1919)
110. Genotyp/Phänotyp: Kreuzklassifikation von Phänotypen (nach Lenartowicz 1975)
111. Gewebe: Die 21 von X. Bichat ohne Zuhilfe-

nahme des Mikroskops unterschiedenen Gewebetypen des Menschen (aus Bichat 1801)

112. Hierarchie: Typen von Hierarchien
113. Homologie 1: Definitionen des Homologiebegriffs
114. Homologie 2: Homologiekriterien (aus Remane 1952)
115. Homologie 3: Übersicht über Formen der Homologie (nach Panchen 1992)
116. Homologie 4: Fünf Typen von Homologiebegriffen (nach Meyer 1926 und Starck 1950)
117. Homologie 5: Dreidimensionale Kreuzklassifikation von Ähnlichkeiten zur Unterscheidung von Homologie und Analogie
118. Individuum 1: Beschreibung einer Seeblase (aus Vogt 1852)
119. Individuum 2: Typen von Individuen, die auf unterschiedlichen Persistenz- und Identitätsbedingungen beruhen
120. Individuum 3: Definitionen des Individuumbegriffs
121. Individuum 4: Organisationsebenen biologischer Individualität
122. Individuum 5: Kreuzklassifikation von Typen von Individuen in drei Dimensionen
123. Individuum 6: Drei Punkte zur Charakterisierung des Begriffs des Individuums als ontologischer Kategorie (nach Meixner 2004)
124. Individuum 7: Zehn Merkmale biologischer Individuen
125. Information 1: Kreuztabelle zur Unterscheidung von vier Formen der Information in der Biologie
126. Information 2: Sieben Unterschiede zwischen genetischer und sprachlicher Informationsverarbeitung (nach Raible 1993)
127. Instinkt 1: Definitionen des Instinktbegriffs
128. Instinkt 2: Einteilung der Instinkte im Sinne von Verhaltensdispositionen nach funktionalen Gesichtspunkten (nach McDougall 1932)
129. Instinkt 3: Einteilungen der Instinkte in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts
130. Intelligenz 1: Aspekte des Intelligenzbegriffs
131. Intelligenz 2: Fünf Stufen des Denkens (erweitert auf der Grundlage von Proust 2003)
132. Intelligenz 3: Vier zentrale Merkmale des propositionalen Denkens (nach Bermúdez 2003).
133. Koexistenz: Kreuzklassifikation der Faktoren und Mechanismen, die eine Koexistenz von Organismen verschiedener Arten mit ähnlichen Umweltansprüchen erleichtern
134. Kommunikation 1: Stufen der Zeichenverwendung von der indikativen Kommunikation der Tiere zur prädikativen, propositionalen Sprache des Menschen (nach Romanes 1888)
135. Kommunikation 2: Definitionen des Kommunikationsbegriffs
136. Kommunikation 3: Definitionen des Signalbegriffs
137. Kommunikation 4: Zwei unabhängig voneinander stehende Klassifikationen von Signalen (nach Maynard Smith & Harper 1995)
138. Kommunikation 5: Kreuzklassifikation von Nachrichtentypen in der Interaktion zwischen Organismen, ausgehend von Prozessen der Anpassung an die Übermittlung einer Nachricht (in Anlehnung an Diggle et al. 2007)
139. Kommunikation 6: Kreuzklassifikation von vier Typen von Sprachfunktionen (in Anlehnung an Kainz 1941)
140. Kommunikation 7: Farben der Tiere und ihre Zuordnung zu funktionalen Bezügen (aus Jaeger 1877)
141. Kommunikation 8: Kategorien taktischer Täuschung bei Affen (nach Byrne & Whiten 1990)
142. Krankheit: Definitionen des Krankheitsbegriffs
143. Kreislauf 1: Typen von Kreisläufen
144. Kreislauf 2: Eine Kreuzklassifikation von vier Typen kausaler Kreisläufe
145. Kreislauf 3: Eine andere Kreuzklassifikation von vier Typen kausaler Kreisläufe
146. Kreislauf 4: Autopoiesezyklus und Allopoiesezyklus, die beiden biologisch fundamentalen Kreisläufe
147. Kreislauf 5: Typen kausaler Kreislaufsysteme mit Funktionen unterschiedlicher Komplexität
148. Kreislauf 6: Rhythmische Prozesse (Entwicklungskreisläufe) im Leben eines Wirbeltiers (am Beispiel des Menschen)
149. Kreislauf 7: Beschreibung des ökologischen und des entwicklungsbiologischen Kreislaufs durch die Lauteren Brüder im 10. Jahrhundert (aus Diwald 1975)
150. Kreislauf 8: Beschreibung eines ökologischen

Kreislaufs durch Lavoisier um 1789 (aus Boulaine 1985)

151. Kultur 1: Definitionen des Kulturbegriffs
152. Kultur 2: Aspekte des Kulturbegriffs
153. Kultur 3: Vier Phasen in der Anwendung der Selektionstheorie zur Erklärung der Kultur des Menschen
154. Kultur 4: Wesentliche Elemente der »Kultur« der Tiere und der Kultur des Menschen im Vergleich
155. Kulturwissenschaft 1: Kreuzklassifikation von kulturellen Werten
156. Kulturwissenschaft 2: Thesen und Argumente der Evolutionären Erkenntnistheorie (EE) nach G. Vollmer (1975)
157. Künstliches Leben: Typen künstlicher Lebewesen
158. Leben 1: Syntaktische und semantische Dimensionen des Lebensbegriffs
159. Leben 2: Dimensionen des allgemeinen Lebensbegriffs ausgehend von einer kultur- und religionsgeschichtlichen Perspektive (in Anlehnung an Sundermeier 1990)
160. Leben 3: 80 Definitionen oder Erläuterungen des Lebensbegriffs
161. Leben 4: »Was war also das Leben?« (aus Mann 1924)
162. Leben 5: Zehn Merkmale von Lebewesen nach Lamarck (1820)
163. Leben 6: Vorschlag zur Definition des biologischen Lebensbegriffs
164. Leben 7: Eigenschaftslisten zur Bestimmung des Lebensbegriffs
165. Leben 8: Eine enthusiastische Ankündigung der Lebensphilosophie durch M. Scheler (1913)
166. Leben 9: Erkenntnisskepsis gegenüber dem Lebenden
167. Lebensform 1: Einteilung der Pflanzen nach ihrer Physiognomie in 16 »Pflanzenformen« (nach von Humboldt 1807)
168. Lebensform 2: Klassifikationen von Pflanzen auf physiognomischer Grundlage in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts
169. Lebensform 3: Lebensformen von Pflanzen nach ökologischen Kriterien (nach Warming 1884)
170. Lebensform 4: Typologie der Lebensformen (nach Koepcke 1971-74)
171. Lernen 1: Formen des Lernens (nach Wasmann 1899)
172. Lernen 2: Kreuzklassifikation von Typen des Lernens
173. Lernen 3: Verschiedene Bedeutungen von ›angeboren‹
174. Mensch 1: Der Mensch als Teil der Natur in genealogischer Perspektive (nach Buffon 1753 und Haeckel 1863)
175. Mensch 2: Die Freiheit als Wesensbestimmung des Menschen
176. Mensch 3: Einige zentrale Aspekte des Menschen aus der Anthropologie des 20. Jahrhunderts
177. Mensch 4: Einschneidende Ereignisse und Innovationen in der Evolution und Kulturgeschichte des Menschen
178. Mensch 5: Alleinstellungsmerkmale des Menschen
179. Mensch 6: Der Mensch in Zahlen
180. Mensch 7: Menschliche Universalien, d.h. kulturübergreifend vorkommende Eigenschaften, Vermögen und Einstellungen
181. Mensch 8: Offene Liste von 73 Universalien menschlicher Kulturen (nach Murdock 1945)
182. Mensch 9: Charakteristika des Menschen (nach Antweiler 2007/09)
183. Mensch 10: Kreuzklassifikation von vier Grenzbereichen des Menschen
184. Metamorphose 1: Definitionen des Metamorphosebegriffs (aus Bishop et al. 2006)
185. Metamorphose 2: Kreuzklassifikation von Typen der Variation von Lebensformen innerhalb eines Organismus und innerhalb der Individuen einer Art
186. Metamorphose 3: Kreuzklassifikation von Typen des Lebensformwechsels eines Organismus
187. Mimikry 1: Definitionen des Mimikrybegriffs
188. Mimikry 1: Kreuzklassifikation von Ähnlichkeitstypen von Organismen, die sich am Referenzobjekt der Ähnlichkeit orientiert
189. Mimikry 3: Kreuzklassifikation von Ähnlichkeitstypen von Organismen in drei Dimensionen
190. Modifikation: Kreuzklassifikation von Typen

der phänotypischen Plastizität

191. Molekularbiologie 1: Charakteristika der Molekularbiologie, die diese als einen grundsätzlich neuen Ansatz der Biologie ausweisen (nach Kay 1993)
192. Molekularbiologie 2: Die Einheitlichkeit der Lebewesen in biochemischer Hinsicht (in Anlehnung an Höxtermann 1994)
193. Morphologie 1: Kreuzklassifikation von vier Aspekten der Morphologie (in Anlehnung an Seilacher 1970; 1991)
194. Morphologie 2: Formen der Symmetrie von Organismen (nach Haeckel 1866)
195. Morphologie 3: Korrelation der Haupttypen der Symmetrieformen von Organismen mit deren Lebensweise
196. Mutation: Gliederung der Typen von Variation von Organismen in einer Population (nach Mayr 1969)
197. Nische: Definitionen und Erläuterungen des Nischenbegriffs
198. Ökologie 1: Definitionen der Ökologie durch Haeckel
199. Ökologie 2: Definitionen der Ökologie
200. Ökologie 3: Die ökologische Beziehung zwischen Pflanzen und Erde im Rahmen von Linnés »Ökonomie der Natur«
201. Ökologie 4: Zehn »Regeln« und »Gesetze« der Ökologie
202. Ökologie 5: Methodische Besonderheiten der Ökologie
203. Ökologie 6: Ökologie in Zahlen
204. Ökologie 7: Unterschiede der funktionellen und biozönotischen Ordnung der lebenden Natur
205. Ökosystem 1 Der Begriff des Ökosystems in der Darstellung A.G. Tansleys (1935)
206. Ökosystem 2: Eigenschaften von Ökosystemen im Vergleich zu Organismen
207. Ökosystem 3: Äquivalente des Ökosystembegriffs
208. Ökosystem 4: Definitionen des Ökosystembegriffs
209. Ökosystem 5: Drei Kriterien zur Abgrenzung von Ökosystemen
210. Ökosystem 6: Kreuzklassifikation von sechs Typen von Systemen in der Biologie.
211. Ökosystem 7: Klassifikation der Elemente ökologischer Beziehungskreisläufe
212. Organisation 1: Definitionen des Organisationsbegriffs
213. Organisation 2: Die Identifikation der Lebendigkeit eines Körpers mit seiner Organisiertheit seit Mitte des 18. Jahrhunderts
214. Organisation 3: Erläuterung grundlegender biologischer Begriffe über das Konzept der Organisation
215. Organismus 1: Kreuzklassifikation von Standpunkten zur ontologischen und methodologischen Eigenständigkeit von Lebewesen
216. Organismus 2: Definitionen und Umschreibungen des Organismusbegriffs und verwandter Begriffe
217. Organismus 3: Zentrale Formulierungen I. Kants zur Bestimmung von Organismen als »Dinge als Naturzwecke« und »organisirte Wesen der Natur« (aus Kant 1790/93)
218. Organismus 4: Wichtige Stationen in der Genese des Organismuskonzepts von Hippokrates bis Kant
219. Organismus 5: Komplexe historische Definition des Organismusbegriffs auf der Grundlage der acht theoretischen Stationen von Hippokrates bis Kant
220. Organismus 6: Aspekte und Dimensionen des Organismusbegriffs
221. Organismus 7: Begriffe zur Differenzierung zwischen den verschiedenen Aspekten des Organismusbegriffs
222. Organismus 8: Wichtige Eigenschaftstypen von Lebewesen
223. Organismus 9: Organismen in Zahlen
224. Organismus 10: Drei Definitionen des Mechanismusbegriffs im Rahmen der »Neuen mechanistischen Philosophie«
225. Organismus 11: Merkmale von Superorganismen (nach Moritz & Southwick 1992)
226. Parasitismus: Definitionen des Parasitenbegriffs
227. Phylogenese 1: Andeutungen zur Phylogenese der Organismen bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts
228. Phylogenese 2: Biogeografische und paläontologische Argumente Darwins für die Deszendenztheorie im Gegensatz zur Schöpfungstheorie
229. Physiologie 1: Zwei- oder Dreiteilungen der

Physiologie von der Antike bis in die Neuzeit

230. Physiologie 2: Einteilungen der Anatomie und Physiologie bei Galen (2. Jh.), Vesal (1543), Bergmann und Leuckart (1852) sowie Penzlin (1970/2005)
231. Physiologie 3: Vorschlag zur systematischen Ordnung der physiologischen Teilsysteme
232. Population 1: Definitionen des Populationsbegriffs
233. Population 2: Drei Arten von Populationen (nach Gilmour & Gregor 1939)
234. Population 3: Kreuzklassifikation von vier Typen von Kontinuanten, die über die Zeit persistieren
235. Population 4: Vorschlag zur systematischen Ordnung der Prozesse der Populationsbiologie
236. Regulation 1: Definitionen des Regulationsbegriffs
237. Regulation 2: Definitionen regelungstechnischer Begriffe durch das Deutsche Institut für Normung
238. Regulation 3: Definitionen der Kybernetik
239. Schutz 1: Kreuzklassifikation von Typen von Schutzstrategien
240. Schutz 2: Kreuzklassifikation von Typen von Schutzstrategien in drei Dimensionen
241. Schutz 3: Typen visueller Schutzanpassungen (in Anlehnung an verschiedene Autoren)
242. Selbstbewegung 1: Die Verbindung von Selbstbewegung und Lebendigkeit
243. Selbstbewegung 2: Kreuzklassifikation einfacher Bewegungsweisen
244. Selbstdarstellung 1: Terminologie zur Beschreibung der nicht-intentionalen Selbstdarstellung von Organismen (in Anlehnung an Armstrong 1949)
245. Selbstdarstellung 2: Kreuzklassifikation zur Unterscheidung von vier Typen der Erklärung von Phänomenen der Selbstdarstellung
246. Selbsterhaltung 1: Die Selbsterhaltung als ein zentrales Prinzip zur Beschreibung und Erklärung von Lebewesen
247. Selbsterhaltung 2: Zwei Formen der organischen Selbsterhaltung
248. Selbstorganisation 1: Termini zur Bezeichnung von Prozessen der Selbstorganisation
249. Selbstorganisation 2: Epistemische Kennzeichen des Paradigmas der Selbstorganisation (nach Krohn, Küppers & Paslack 1987)
250. Selbstorganisation 3: Definitionen und Erläuterungen des Selbstorganisationsbegriffs
251. Selbstorganisation 4: Formen des Selbstbezugs von Systemen
252. Selbstorganisation 5: Einteilung von Formen und Stufen des Selbst in Prozessen der Selbstorganisation
253. Selbstorganisation 6: Gemeinsamkeiten und Unterschiede im biologischen und philosophischen Konzept der Subjektivität (z.T. in Anlehnung an List 2001)
254. Selektion 1: Formulierungen des Grundgedankens des Selektionsprinzips vor Darwin und Wallace
255. Selektion 2: Definitionen und Erläuterungen des Selektionsbegriffs
256. Selektion 3: Komponenten der Natürlichen Selektion
257. Selektion 4: Charakterisierungen des Selektionsprinzips als empirisch leer oder tautologisch
258. Selektion 5: Ebenen der Selektion
259. Selektion 6: Kreuzklassifikation von vier Typen der Selektion und ihre Nebenwirkungen im Falle einer Mehrebenenselektion
260. Sozialverhalten 1: Einteilung der Gesellschaftsformen bei Tieren (nach Deegener 1918)
261. Sozialverhalten 2: Formen der Verbindung einzelliger Organismen
262. Sozialverhalten 3: Definitionen des Altruismusbegriffs
263. Sozialverhalten 4: Mechanismen, die eine Selektion für Altruismus auf Individualebene ermöglichen
264. Spiel 1: Definitionen des Spielbegriffs
265. Spiel 2: Merkmale des Spielverhaltens (nach Burghardt 1984)
266. Stoffwechsel 1: Der Stoffwechsel als zentrales Merkmal von Lebewesen
267. Stoffwechsel 2: Drei Konzepte des Stoffwechsels (in Anlehnung an Boden 1999)
268. Symbiose 1: Terminologie für Nutzen- und Schadensbeziehungen zwischen Organismen verschiedener Arten
269. Symbiose 2: Formen des Zusammenlebens von Organismen verschiedener Arten

270. Systematik 1: Die Unterscheidung von Klassifikation und Systematik
271. Systematik 2: Vier Methoden der Klassifikation
272. Systematik 3: Kreuzklassifikation der vier Methoden der Klassifikation
273. Taxonomie 1: Rekonstruktion des hierarchischen Systems der Tiere nach Aristoteles
274. Taxonomie 2: Versuch der Bestimmung von systematischen Kategorien über das absolute Alter der gemeinsamen Vorfahren (in Anlehnung an Hennig [1960])
275. Taxonomie 3: Obere Einteilungen des Pflanzenreichs
276. Taxonomie 4: Obere Einteilungen des Tierreichs
277. Taxonomie 5: Oberste Einteilung des Systems der Organismen im 20. Jahrhundert
278. Tod 1: Drei grundsätzliche Theorien des Todes in der Antike
279. Tod 2: Kreuzklassifikation von vier Arten des Todes
280. Typus 1: Typen biologischer Typen
281. Typus 2: Terminologischer Vorschlag zur Abgrenzung von Typen zur Bezeichnung von Individuen in der Taxonomie (nach Banks & Caudell 1912)
282. Umwelt 1: Die Welt und Umwelt eines Organismus als Resultante seiner jeweiligen Konstitution und Perspektive
283. Umwelt 2: Definitionen und Erläuterungen des Umweltbegriffs
284. Umwelt 3: Fünf Typen von Umwelt (nach Schwerdtfeger 1963)
285. Umwelt 4: Drei Typen von Umwelt (nach Brandon 1990)
286. Umwelt 5: Vorschlag zur Unterscheidung von fünf Typen der Umwelt eines Organismus
287. Umwelt 6: Die Verschränkung von Organismus und Umwelt
288. Umwelt 7: Kreuztabelle von vier Hinsichten, nach denen ein Organismus zusammen mit seiner Umwelt eine Einheit der Wechselwirkung oder ein organisiertes System höherer Ordnung bildet
289. Urzeugung: Die genetische Autonomie von Lebewesen und ihren Bestandteilen
290. Vererbung 1: Drei Gesetze der Vererbung nach Mendel (1865)
291. Vererbung 2: Drei Gesetze der Vererbung nach de Vries (1900) und Correns (1900)
292. Vererbung 3: Konzeptionelle Schlüsseltransitionen der »Mendelschen Revolution« (nach Bowler 2005)
293. Vererbung 4: Vier Typen der Vererbung (in Anlehnung an Jablonka & Lamb 2005)
294. Vererbung 5: Typen der Variation von Individuen und die damit zusammenhängenden Begriffe der Heritabilität
295. Verhalten 1: Definitionen des Verhaltensbegriffs
296. Verhalten 2: Merkmale der Erbkoordination (Instinktbewegung) (nach Lorenz 1932 und Scheidt 1974)
297. Verhalten 3: Einteilung der Verhaltensweisen (»Kunsttriebe«) der Tiere (aus Reimarus 1760/62)
298. Verhalten 4: Kreuzklassifikation zur Gliederung der Verhaltensweisen nach ihren Wirkungen der Selbsterhaltung und Arterhaltung sowie ihren Ursachen (nach Schneider 1880)
299. Verhalten 5: Gliederung der Lebensfunktionen in »Funktionskreise« (nach Meyer-Abich 1934)
300. Verhalten 6: Klassifikationen von Verhaltenstypen
301. Verhalten 7: Vorschlag zur Klassifikationen von Verhaltenstypen
302. Verhalten 8: Vierteilungen als oberste Gliederung von Verhaltenstypen
303. Wahrnehmung: Phasen in der Entwicklung der Begriffe ›Reiz‹ und ›Reizbarkeit‹ (Einteilung in Anlehnung an Möller 1975)
304. Wechselseitigkeit 1: Wechselseitigkeit als basales Prinzip zur Bestimmung der Einheit von Organismen
305. Wechselseitigkeit 2: Grade der wechselseitigen Bezogenheit von Teilen in einem System
306. Zweckmäßigkeit 1: Vier Formen der Teleologie
307. Zweckmäßigkeit 2: Merkmale und »Regeln« »zielgerichteten Verhaltens« (aus Russell 1945)
308. Zweckmäßigkeit 3: Die Unverzichtbarkeit der Teleologie für die Bestimmung des Organismusbegriffs und damit für die Biologie

Analogie

Der Ausdruck geht über das lateinische ›analogia‹ auf das griechische Wort ›ἀναλογία‹ »Verhältnis, Ähnlichkeit« zurück.

Älterer, nicht-terminologischer Gebrauch

Das Wort findet sich schon bei antiken Autoren in einer besonderen biologischen Bedeutung. So verwendet Aristoteles den Ausdruck für funktionale Ähnlichkeiten bei Organismen, also Ähnlichkeiten im Gebrauch von Organen: »Mit analog [ἀνάλογον] meine ich, daß die einen eine Lunge haben, die anderen stattdessen etwas anderes, bzw. daß die einen Blut, die anderen das dem Blut Analoge haben, was dieselbe Funktion wie das Blut bei den Bluttieren hat«.[1] Für analog (»ἀνάλογον«) hält Aristoteles auch die Wurzel der Pflanzen und den Mund der Tiere, denn beide nehmen die Nahrung auf.[2] Die Ähnlichkeit, die Aristoteles als ›analog‹ bezeichnet, grenzt er klar von einer Ähnlichkeit der Form ab und bestimmt sie auch als unabhängig davon: Analoge Körperteile müssen sich also morphologisch nicht ähneln. Nicht immer ist es aber die Funktionsähnlichkeit, in der nach dem Wortgebrauch von Aristoteles eine Analogie von Teilen besteht. Auch das Verhältnis von funktional verschiedenen Teilen wie das der Schuppen der Fische zu den Federn der Vögel bezeichnet Aristoteles als ›Analogie‹ (»ἀναλογία«).[3] Als eine eigene Kategorie des Vergleichs ist die Ähnlichkeit »der Analogie nach« (»κατ' ἀναλογίαν«) bei Aristoteles allein insofern bestimmt, als sie nicht eine Identität (d.h. strukturelle Ähnlichkeit) von Teilen darstellt und nicht auf der quantitativen Zu- oder Abnahme eines Merkmals beruht, sondern das Verhältnis von Teilen gleicher Lage bezeichnet, wie z.B. Knochen und Gräten, Fingernägel und Hufe oder Hände und Klauen.[4]

Die Einteilung von Lebewesen nach Analogien in ihrem Bau ist insgesamt sehr alt. Sie findet sich der Sache nach in allen antiken Texten (und auch der Bibel), die die Tiere in Land-, Wasser- und Lufttiere klassifizieren (↑Lebensform). Detailliertere Einteilungen auf dieser Basis werden seit dem 18. Jahrhundert entwickelt, so nimmt H.S. Reimarus eine Klassifikation der Tiere nach ihren Weisen der Fortbewegung vor.[5] Auch die Einteilung der Vegetation durch A. von Humboldt am Ende des Jahrhunderts enthält eine Klassifizierung der Vegetation nicht nach der Ähnlichkeit der Pflanze im anatomischen Feinbau ihrer Organe, sondern nach ihrer Gestalt und ↑Lebensform.[6]

Eine Analogie ist eine Ähnlichkeit der Funktion von Teilen oder Prozessen von Organismen verschiedener Arten.

Analogie (Aristoteles 4. Jh. v. Chr.) *1*
Anpassungsmerkmale (Blyth 1838) *5*
Konvergenz (Watson 1860) *8*
Parallelismus (Cope 1887) *9*
Analogienlehre (Böker 1937) *6*
Analogienbiologie (Koepcke 1952) *6*

Verwendungen im 18. und frühen 19. Jh.

Trotz des richtungsweisenden Wortgebrauchs bei Aristoteles wird das Wort ›Analogie‹ bis zum Anfang des 19. Jahrhunderts innerhalb der Biologie in nichtterminologischer Weise im Sinne von »Ähnlichkeit, Entsprechung« verwendet. Einige vereinzelte Nachweise:

P.L.M. Maupertuis ist 1751 der Auffassung, die Ähnlichkeit (»analogie«) unter den Organismen erstrecke sich von den Tieren über die Zoophyten bis zu den Pflanzen, ja selbst bis zu den Mineralien und Metallen.[7]

An exponierter Stelle, nämlich im Titel eines Vortrags, den er vor der Malerakademie in Amsterdam hält, verwendet P. Camper im Jahr 1778 den Ausdruck.[8] Camper stellt darin die Entsprechung in den Elementen des Skeletts verschiedener Wirbeltiere dar und macht die Ähnlichkeit der morphologischen Struktur zum Kriterium für das Vorliegen von Analogien.

J.F. Blumenbach bringt die Klassifikation nach Analogien mit einer systematischen Einteilung von Organismen nicht nach einzelnen Merkmalen, sondern nach dem gesamten äußeren *Habitus* in Verbindung und unterscheidet sie von einer Klassifikation nach den Verhältnissen der genealogischen Verwandtschaft.[9]

Deutlich herausgearbeitet wird diese Unterscheidung aber nur von I. Kant und C. Girtanner (↑Art). 1796 differenziert Girtanner im Anschluss an Kant und mit Blick auf eine Klassifikation der Organismen zwischen »Naturgeschichte« und »Naturbeschreibung«: Die Naturgeschichte lehre, »wie das Urbild einer jeden Stammgattung von Thieren und Pflanzen ursprünglich beschaffen gewesen sei, und wie die Gattungen von ihrer Stammgattung allmählig abgeartet seien«.[10] Girtanner schlägt vor, auch die biologische Taxonomie auf der naturgeschichtlich-genealogischen Verwandtschaft zu begründen (↑Systematik). Die Naturbeschreibung sei dagegen allein an der Ähnlichkeit der Organismen orientiert und

vollziehe eine Einteilung der »organisirten Körper, nach dem Linneischen Systeme, in Klassen, Ordnungen, Geschechter und Arten. Diese Eintheilung der Schule, welche bloß für das Gedächtnis ist, bringt die organischen Geschöpfe unter Titel, nach ihrer *Ähnlichkeit*, oder nach der Analogie«.[11] Die Analogie ist damit also bestimmt – wie in der späteren Bedeutung – als eine Ähnlichkeit, die nicht auf genealogischer Verwandtschaft beruht.

Die vergleichenden Anatomen des frühen 19. Jahrhunderts beziehen das Wort aber auch noch auf diejenigen morphologischen Ähnlichkeiten, die später als ›Homologien‹ bezeichnet werden. Dies gilt etwa für É. Geoffroy Saint-Hilaire, der eine *Theorie der Analogien* (»théorie des analogues«) für die Methode des Vergleichs von Bauplänen formuliert.[12] Im Verhältnis zu ↑›Homologie‹ stellt das Konzept der Analogie für Geoffroy die übergeordnete Kategorie dar: Zwei Organe, die allein in ihrer topografischen Lage im Körper einander ähneln, sind analog; wenn sich die Ähnlichkeit aber auch auf die Entwicklung bezieht, liegt eine besondere Form der Analogie vor, die Geoffroy ›Homologie‹ nennt.[13]

Auch schon G. Cuvier ist die Unterscheidung von zwei Formen der Ähnlichkeit von Organismen, einer strukturell und einer funktional bedingten, offenbar bewusst, denn er kann in der Auseinandersetzung mit Geoffroy über die Einheit des ↑Typus aller Lebewesen ins Feld führen, dass die Ähnlichkeit z.B. der Organe der Fische mit denen anderer Klassen allein auf den Ähnlichkeiten der Funktion, nicht aber auf den für ihn entscheidenden Ähnlichkeiten der Struktur beruht (»s'il y a des ressemblances entre les organes des poissons et ceux des autres classes, ce n'est qu'autant qu'il y en a entre leurs fonctions«).[14]

Analogie und Affinität

Eine Differenzierung zwischen verschiedenen Formen der Ähnlichkeit unter Organismen wird zu Beginn des 19. Jahrhunderts von taxonomisch orientierten Biologen durchgeführt. Sie findet sich bereits bei Lamarck, der als Gründe für den Bau einzelner Organe einerseits die Lebensweise der Tiere, andererseits ihre innere Organisation angibt.[15] Terminologisch wird diese Unterscheidung durch die Worte *Analogie* und *Affinität* markiert. Vor dem 19. Jahrhundert werden die beiden Ausdrücke meist unspezifisch und äquivalent zur Bezeichnung von Ähnlichkeiten verwendet (für ›Affinität‹ vgl. z.B. Bauhin 1623[16] und Linné 1751[17]). Seit den späten 1810er Jahren wird als ›Affinität‹ (engl. »affinity«) die Ähnlichkeit von Organismen eines gemeinsamen Typus verstanden. Die über Affinität verbundenen Organismen bilden (nicht notwendigerweise zeitlich verstandene) »Serien« oder »Kreise«. Die Analogien stellen dagegen die Ähnlichkeiten später Formen einer Serie dar, die sich einander annähern. Analogien und Affinitäten werden innerhalb verschiedener Organismengruppen aufgestellt: W.S. MacLeay beschreibt sie zunächst für Insekten[18]; 1823 definiert er eine Analogie allgemein als eine Korrespondenz von Teilen verschiedener Organismen, die sich in ihrer generellen Struktur unterscheiden (»correspondence between certain parts of the organization of two animals which differ in their general structure«[19]). Während die Affinitäten auf inneren Ursachen beruhen sollen, seien die Analogien Ausdruck äußerer Ursachen. Bereits in dieser Unterscheidung liegt eine Andeutung der späteren Differenzierung zwischen strukturellen und funktionellen Ähnlichkeiten, insofern die inneren Ursachen den inneren anatomischen Bauplan betreffen, die äußeren Ursachen aber auf die Anpassungen an eine jeweilige Umwelt bezogen werden können.[20]

Später wird die Unterscheidung von Analogien und Affinitäten auf Pilze[21] und Vögel[22] angewandt. Analogien werden dabei meist zwischen äußeren Teilen der Organismen aufgestellt (»exterior forms«[23] oder »external characters«[24]) und auf weniger wichtige (»less essential«[25]) Merkmale bezogen. Der genaue Grund der Unterscheidung bleibt aber strittig. J.O. Westwood hält die Gegenüberstellung für allein relativ in Bezug auf ein Vergleichsobjekt: Verglichen mit Pflanzen sei die Ähnlichkeit zwischen Fledermäusen und Libellen (in Bezug auf das Fliegen) eine Affinität; verglichen mit Vögeln (also anderen Wirbeltieren, d.h. eines Taxons, zu dem die Fledermäuse selbst zählen), sei die Ähnlichkeit zwischen Fledermäusen und Libellen aber nur eine Analogie.[26]

Eine für alles Spätere richtungsweisende Analyse liefert H.E. Strickland 1840, indem er die Analogien eindeutig als Ähnlichkeiten, die auf Anpassungen beruhen, beschreibt (»adaptation of organic beings to their destined conditions of existence«).[27] Eine Analogie ist danach eine Ähnlichkeit von Strukturen, die der Erfüllung einer ähnlichen Funktion dienen (»destined to perform a similar function«).[28] Analog zueinander sind nach Strickland z.B. die bootsähnlichen Formen der im Wasser lebenden Organismen aus den unterschiedlichsten Affinitätskreisen, z.B. Fische, Wale, Tintenfische, Schwimmkäfer, Wasserwanzen und auch die Boote des Menschen.

Analogie versus Homologie

Terminologische Eindeutigkeit erlangt der Begriff der Analogie mit R. Owens Gegenüberstellung von Analogie und ↑Homologie in den frühen 1840er Jah-

ren. Owen definiert eine Analogie als eine funktionale Entsprechung von Teilen verschiedener Organismen (»analogue«: »a part or organ in one animal which has the same function as another part or organ in a different animal«[29]). In der Theorie Owens kann jeder Teil eines Organismus unter den zwei Aspekten der Funktion und der Form betrachtet werden: Der funktionelle Aspekt klärt die Frage der Anpassung eines Teils; der Formaspekt gibt Aufschluss darüber, was ein Teil seinem Wesen nach ist. Trotz seiner klaren Definition verwendet Owen den Begriff der Analogie nicht immer in seiner terminologischen Bedeutung, sondern macht daneben auch einen nicht-technischen Gebrauch von ihm.

		Ursache der Ähnlichkeit	
		Entwicklung	Anpassung
Abhängigkeit der Ähnlichkeit von der Relation zu anderen Organismen	nein	*Entwicklungszwang* (ontogenetische »constraints«)	*Analogie* (Anpassung an anorganische Umweltfaktoren)
	ja	*Homologie* (genealogische Verwandtschaft)	*Koadaptation* (Anpassung an andere Organismen, z.B. Mimikry)

Tab. 6. Kreuzklassifikation von Typen organischer Ähnlichkeit.

Eine Abwertung erfahren die analogen Ähnlichkeiten im Zuge der Privilegierung der Homologien durch die Evolutionstheorie. Denn die Feststellung von Analogien ermöglicht keine Rekonstruktion phylogenetischer Verwandtschaften – Analogien können die tatsächliche Verwandtschaft sogar im Gegenteil verdecken. In diesem Sinne betont C. Darwin, dass die eigentlichen und wesentlichen Übereinstimmungen zwischen Organismen auf gemeinsamer Abstammung beruhen, also Homologien darstellen: Die gemeinsame Abstammung (»community of descent«) liefere einen tieferen Grund für die Klassifikation als die bloße Ähnlichkeit (»some deeper bond is included in our classifications than mere resemblance«).[30] Analogien können für Darwin dagegen im Hinblick auf natürliche Klassifikationen täuschende Ähnlichkeiten sein (»analogy may be a deceitful guide«[31]). Dass es neben der gemeinsamen Abstammung aber auch noch eine andere Grundlage für organische Ähnlichkeit gibt, sieht auch Darwin. Er erklärt diese Ähnlichkeit als Ergebnis einer Selektion (Konvergenz, s.u.): »the acquirement through natural selection of parts or organs, strikingly like each other, independently of their direct inheritance from a common progenitor«.[32]

Darwin erkennt klar, dass Homologie und Analogie zwei alternative Erklärungen für die Ähnlichkeit von Organismen sind. Beide sind mit zwei unterschiedlichen, ja diesbezüglich entgegengesetzten Aspekten seiner Theorie verbunden: die Homologie mit der Deszendenztheorie, die Analogie mit der Selektionstheorie. Die Abwertung der Analogie als eine unzureichende Erklärung der »wirklichen Ähnlichkeiten« enthält damit gleichzeitig das Eingeständnis der eingeschränkten Erklärungskraft der Selektionstheorie: »The real affinities of all organic beings, in contradistinction to their adaptive resemblances, are due to inheritance or community of descent. The Natural System is a genealogical arrangement«.[33] Wäre Selektion der entscheidende Mechanismus zur Erklärung der organischen Ähnlichkeiten, dann würde nicht die gemeinsame Abstammung, sondern die gleichgerichtete Anpassung die Ähnlichkeiten erklären und die Grundlage des »Natürlichen Systems« sein. Faktisch ist aber die Deszendenz zur Erklärung von organischen Ähnlichkeiten das stärkere Prinzip, weil Analogien zwar einige, aber nicht die meisten Ähnlichkeiten erklären.

Owen versteht die Begriffe der Homologie und Analogie noch so, dass sie sich nicht gegenseitig ausschließen (»homologous parts may be, and often are, also analogous parts in a fuller sense, viz., as performing the same function«[34]). Diese Auffassung findet sich später auch bei Gegenbaur und Haeckel.[35] Die Kiemen der Fische und Amphibien sind danach beispielsweise gleichzeitig einander homologe und analoge Körperteile.

Heute werden dagegen im Allgemeinen nur solche Merkmale als ›analog‹ bezeichnet, die nicht homolog zueinander sind.[36] E. Jacobshagen definiert 1925: »Organe übereinstimmenden oder ähnlichen Baues, die nicht denselben Bestandteil des Bauplanes verkörpern und somit, trotz ihrer Ähnlichkeit, einen ganz verschiedenen morphologischen Wert besitzen, nennt man analog. Oder kürzer […]: Organe übereinstimmenden oder ähnlichen Baues, welche nicht homolog sind, nennt man analog«.[37] Analog sind also z.B. die Kiemen der Fische und Muscheln, nicht aber die Kiemen der Fische und Amphibien. Die Konzepte der Homologie und Analogie gelten als die Grundlage alternativer Erklärungen für die Ähnlichkeit von Strukturen oder Funktionen (↑Homologie).[38]

Außerdem werden heute meist nur solche Merkmale als ›analog‹ bezeichnet, die nicht nur die gleiche Funktion ausüben, sondern auch noch einander strukturell ähnlich sind – ebenfalls entgegen der

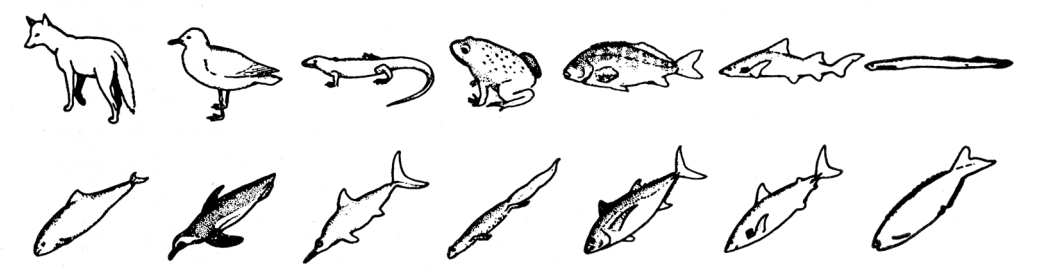


Abb. 5. Divergenz und Konvergenz innerhalb der Gruppe der Wirbeltiere. In der oberen Reihe sind typische Vertreter aus sieben »Klassen« der Wirbeltiere dargestellt, in der unteren Reihe befinden sich Vertreter mit fischartiger Körpergestalt aus der jeweils gleichen taxonomischen Gruppe. Es handelt sich der Reihe nach um folgende systematische Taxa: Säugetiere, Vögel, Reptilien, Amphibien, Knochenfische, Knorpelfische und Kieferlose (die Vertreter der fischartigen Reptilien und Kieferlosen in der unteren Reihe sind nur fossil bekannt) (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 148; vgl. ders. (1952). Formas de vida y comunidad vital en la naturaleza. Mar del Sur (Lima) 24, 39-66: 48).

ursprünglichen owenschen Definition und der verbreiteten Auffassung im 19. Jahrhundert, z.B. der von E.R. Lankester aus dem Jahr 1870: »Any two organs having the same function are analogous, whether closely resembling each other in their structure and relation to other parts or not«.[39] Meist wird der Analogiebegriff aber enger gefasst, so dass allein in ihrer Struktur sich ähnelnde Merkmale als ›analog‹ bezeichnet werden. Einige der Autoren, die den Analogiebegriff auf bloße Funktionsähnlichkeit beschränken, nennen solche Merkmale, die sich darüber hinaus in ihrer Form ähneln, *konvergent* (s.u.).

Schließlich lassen einige Autoren den Aspekt der Funktionsgleichheit in der Bestimmung des Analogiebegriffs ganz fallen und bestimmen Analogien allein durch die Formähnlichkeit (wie dies bereits in der obigen Definition von Jacobshagen der Fall ist). So deutet der Botaniker W. Troll Ähnlichkeiten im Bau von Blüten 1928 nicht als Ausdruck von Anpassungsähnlichkeiten, sondern als »Gestalttypen« (↑Typus).[40] Und der vergleichende Morphologe M. Nowikoff sieht 1930 in einer Analogie »nicht bloß eine zufällige Konvergenz zweier Organe, die in gleiche Verhältnisse gelangt sind«, sondern hält sie für einen »Ausdruck allgemeiner, in der lebenden Natur liegender Gesetze der Formbildung«.[41] Ob sich solche biologischen Gesetze aber wirklich formulieren lassen, ist bis in die Gegenwart umstritten. Unabhängig davon hält aber auch M. Ghiselin 1997 daran fest, Analogien als Formähnlichkeiten zu verstehen, die keine gemeinsamen Funktionen haben müssen, sondern allein dadurch spezifiziert sind, dass sie keine ↑Homologien sind: »although common function is one cause of the similarity between the wholes, it is not a defining property of the relation of analogy. It is neither a necessary nor a sufficient condition for two parts to be analogous«.[42] Für Ghiselin sind Analogien also primär Strukturähnlichkeiten; die Bindung an die Funktionsgleichheit hält er für nicht sinnvoll, weil es höchst unterschiedlich geformte Merkmale geben kann, die die gleiche Funktion wahrnehmen (z.B. das Gift eines Pilzes und die Schale einer Muschel als Schutz vor dem Gefressenwerden).

Das seit der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts dominante Verständnis des Begriffs bestimmt Analogien als Funktionsähnlichkeiten von ähnlich gebauten Organen, die nicht homolog zueinander sind.[43] Unter Beschränkung auf die beiden Dimensionen der Funktionsgleichheit und der Abstammungsidentität lässt sich das Verhältnis von Analogie- und Homologiebegriff in einer einfachen Kreuztabelle wiedergeben (Tab. 6).[44] Der Verweis auf Analogie und Homologie enthält also zwei unterschiedliche Formen der Erklärung der Ähnlichkeit von Organismen und ihren Teilen. Zwei weitere, davon unabhängige Erklärungen werden durch *Entwicklungszwänge* und *Koadaptationen* gegeben: Ein Entwicklungszwang ergibt sich aus dem inneren Bau eines Organismus; eine Koadaptation als eine Anpassung an andere Organismen. Ähnlichkeit aufgrund des Prozesses der Koadaptation ist allerdings ein nicht sehr häufiges Phänomen, ein bekanntes Beispiel sind die Ähnlichkeiten zwischen dem Bau von Blüten und den Mundwerkzeugen von Insekten, die als gegenseitige Anpassungen an die Blütenbestäubung bzw. Ernährung von Nektar entstanden sind. Eine besondere Form der Ähnlichkeit als Ergebnis der Anpassung an andere Organismen ist die ↑Mimikry. Sie ist vermittelt über einen dritten Organismus, der die Ähnlichkeit verursacht, z.B. einen Räuber, der zwischen dem »Modell« und dem »Imitator« des Mimikrysystems nicht zu diskriminieren vermag. Die Koadaptation besteht hier entweder

in einer beidseitig durch Selektion stabilisierten und verstärkten Ähnlichkeit an den jeweils anderen Organismus (wenn die Ähnlichkeit für beide Partner von Vorteil ist wie bei der Müllerschen Mimikry) oder in einer nur einseitig durch Selektion verstärkten Ähnlichkeit, der von der anderen Seite durch Betonung der Unterschiede entgegengewirkt wird (wie bei der Batesschen Mimikry).

Verwandt mit der Unterscheidung von Analogie und Homologie ist die Gegenüberstellung von ***Anpassungsmerkmalen*** und *Organisationsmerkmalen* durch C. von Nägeli (1884). Anpassungsmerkmale sind nach Nägeli »durch die äusseren Reizeinflüsse hervorgerufen« und weisen eine »geringere Permanenz« auf als die Organisationsmerkmale, die durch eine »selbständige Umbildung des Idioplasmas bedingt« seien und sich »den äusseren Verhältnissen gegenüber gleichgültig verhalten«. Nägeli bezeichnet die Organisationsmerkmale daher auch als »rein morphologisch«, die Anpassungsmerkmale dagegen als »nützlich« (↑Homologie).[45] Bereits vor der einflussreichen terminologischen Unterscheidung durch Nägeli ist der Begriff ›Anpassungsmerkmale‹ in ähnlicher Bedeutung und Abgrenzung in Gebrauch (Dub 1870: »Der grosse Unterschied im Werthe zwischen wahren Verwandtschafts- und analogen oder Anpassungsmerkmalen«[46]; Seidlitz 1876: »[Bei den Schwämmen wurden] viele individuelle Anpassungsmerkmale zur Aufstellung von Gattungen benutzt […], indem man sie irrthümlich für Ausrüstungsmerkmale gehalten hatte«[47]).

Im Englischen erscheint ein sprachliches Äquivalent zu ›Anpassungsmerkmale‹ bereits gut zwanzig Jahre vor Darwins Veröffentlichung seiner Evolutionstheorie. E. Blyth verwendet es in verschiedenen Publikationen aus den 1830er Jahren. Er grenzt das Konzept dabei bereits von »intrinsischen« (physiologischen) Merkmalen ab und bezieht es auf solche, in einer Verwandtschaftsgruppe variablen[48] Eigenschaften, die sich aus der besonderen Lebensweise eines Organismus oder seiner Anpassung an besondere Bedingungen des Lebensraums ergeben (1838: »It was the especial province of the zoologist to distinguish, in every instance, the intrinsical from the simply adaptive characters of animals; to disentangle and discriminate affinity from analogy«[49]; »in adaptive characters, rather than intrinsical physiological agreement«[50]; »the secondary or adaptive characters (which have reference to habit)«[51]; 1839: »adaptive characters which have reference to a special mode of life«[52]).

Bauplan und Funktionsplan

Die in den Analogien identifizierten Funktionsgleichheiten von Körperteilen können in einem eigenen System der organischen Leistungen beschrieben werden. Dieser Ansatz stellt neben den morphologisch-genealogisch begründeten *Bauplan* von Organismen einen »Funktionsplan«[53] (von Uexküll 1928) oder »Leistungsplan«[54] (Ungerer 1942) (↑Typus). Der *Funktionsplan* betrifft nicht die relative Lage der Körperteile zueinander, sondern die als Anpassungen an die jeweiligen Leistungen entstandenen Merkmale und Merkmalssyndrome. Weil der Funktionsplan vielfach die Relation des Organismus zu seiner Umwelt betrifft, sind es vor allem die äußeren Körperteile und die Gestalt des Organismus, die von einer Änderung des Funktionsplans betroffen sind. Delphine und Fische weisen z.B. einen grundlegend anderen Bauplan auf, sie verfügen aber über einen in vielem ähnlichen Funktionsplan (aufgrund gleichgerichteter Anpassungen an das Schwimmen im Wasser); Delphine und Fledermäuse haben dagegen einen grundlegend verschiedenen Funktionsplan, ihr Bauplan ist aber sehr ähnlich (aufgrund der gemeinsamen Zugehörigkeit zu der Verwandtschaftsgruppe der Säugetiere).

Analogie und Taxonomie

Nicht in allen Kontexten ist die Privilegierung der Klassifikation aufgrund der Homologien (Bauplan) gegenüber den Analogien (Funktionsplan) gerechtfertigt (»Wird der Wal als Fisch bezeichnet, so ist das in anatomischer, nicht aber in morphologischer Hinsicht zu beanstanden. Ob wir ein Objekt nach der Form oder dem Inhalt benennen, bleibt eine Frage der Vereinbarung«[55]). Der wesentliche Vorzug der Klassifikation aufgrund der Homologien liegt in seiner Eindeutigkeit: Unter Voraussetzung eines Stammbaums der Organismen führt eine Taxonomie auf der Grundlage der Verwandtschaft zu einem im Prinzip eindeutigen (wenn auch nicht immer leicht zu ermittelnden) Ergebnis; bei den Klassifikationen nach Analogien im Sinne von Funktionsähnlichkeiten können dagegen viele nebeneinander bestehen.

Eine Typologie nach Lebensweisen und Funktionsplan liefert zwar oft eher als eine Verwandtschaftstypologie eine Klassifikation der Lebewesen nach ihren (äußeren) Ähnlichkeiten; dennoch müssen Übereinstimmungen in der Lebensweise nicht immer zu Ähnlichkeiten zwischen Organismen führen. Es können die Anforderungen eines Lebensraumes im Gegenteil zu sehr unterschiedlichen Lösungen seitens des Organismus führen, d.h. zu Merkmalen, die als verschiedene Anpassungen an den Lebensraum

zu deuten sind. Beispielsweise kann die einheitliche Lebensweise von Organismen, die im Wasser schweben (also von Plankton), zu sehr unterschiedlichen Formen von Schwebe-Anpassungen führen, die nicht in ihrer Gestalt, sondern allein in ihrem Effekt übereinstimmen, ein Herabsinken zu vermindern – so etwa die Ausbildung von Schwebefortsätzen, die Einlagerung von leichten Stoffen (Schwimmblase) oder die Bildung einer Körpergestalt in Blasen-, Scheiben- oder Stabform[56].

Bauplan und Evolution

Die Möglichkeit der Unterscheidung von Analogie und Homologie erfährt im Rahmen der Annahme einer Phylogenese eine einleuchtende Interpretation. Darüber hinaus ist die Verschiedenheit des inneren Bauplans von Organismen, die sehr ähnliche Lebensweisen haben, aber nicht näher miteinander verwandt sind, vielfach als ein Beleg für die Evolutionstheorie interpretiert worden.[57] Angesprochen sind damit die »Dysteleologien«, also Eigenheiten eines Organismus, die offenbar für seine Lebensweise nicht zweckmäßig sind, die aus der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Organismus heraus aber verständlich werden. Wären die Organismen für ihre spezielle Lebensweise entworfen, dann würden viele ihrer merkwürdigen Parallelen zu anderen Organismen keine Erklärung finden können: »Nur aus der Sinnlosigkeit der Vogelmaskerade des Pinguins, aus der Zwecklosigkeit dieser Übereinstimmung mit fliegenden Tieren wird auf seine Abstammung von Organismen geschlossen, bei denen diese Eigenschaften zweckmäßig waren«.[58] Nur seine Vergangenheit als fliegender Vogel erkläre viele der für seinen hauptsächlichen Aufenthalt unter Wasser unzweckmäßigen Eigenarten, wie die Notwendigkeit, an der Luft zu atmen oder seine Eier auf dem Trockenen abzulegen.

»Analogienbiologie«

Paradigmatisch können alle biologischen Disziplinen, die nicht phylogenetisch orientiert sind, sondern funktionale Analogien untersuchen, zu einer ***Analogienbiologie*** zusammengefasst werden. H. Böker stellt 1937 ausgehend von seinen Untersuchungen zu einer vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere eine *Homologienlehre* als »genetische Anatomie« einer ***Analogienlehre*** als »funktioneller Anatomie« gegenüber.[59] Während Böker zu der Homologienlehre die Typologie (Taxonomie), Genetik und Deszendenzlehre rechnet, besteht die Analogienlehre bei ihm aus den Disziplinen Physiologie, Ethologie und Ökologie. Darauf aufbauend führt Koepcke 1952 die Bezeichnung *Analogienbiologie* ein.[60] Er hebt sie von der an der Evolution orientierten dominanten Strömung in der Biologie, der *Homologienbiologie* (↑Homologie), ab. Später entwirft Koepcke eine solche Richtung als eine »Disziplin der Biologie [...] in der das Prinzip der Analogie eine ähnliche zentral beherrschende Initialstellung einnimmt, oder doch ihrem Wesen nach einnehmen sollte, wie das Prinzip der Homologie in den mehr historisch orientierten Teilgebieten der Biologie«.[61] Mit einer Analogienbiologie ist der Anspruch verbunden, nicht allein einen empirischen Nachvollzug der phylogenetisch gewordenen Organismenformen zu leisten, sondern eine von der Phylogenese unabhängige Systematik der ↑Lebensformen und der Physiologie zu entwickeln. Auch entwicklungsbiologische Bemühungen zur Aufstellung allgemeiner »Gesetze der Form«, die unabhängig von kontingenten phylogenetischen Verläufen gültig sind, können dem Paradigma der Analogienbiologie untergeordnet werden, einem Credo B. Goodwins folgend: »evolutionary trees […] are largely irrelevant to an understanding of organisms as transformational structures. […] Historical reconstruction cannot solve any problems about the nature of the entities with which biology is faced and the organisational principles which are embodied in organisms«.[62]

Analogien als Evolutionstrends

Als Teil einer Analogienbiologie lassen sich einige allgemeine Trends im Zusammenhang von Funktionsplan und Morphologie formulieren, die analoge Organe in phylogenetisch weit voneinander entfernten Organismen identifizieren. Der auffälligste Zusammenhang besteht hinsichtlich der verschiedenen Arten der Fortbewegung der Lebewesen. Sich auf der Grenzfläche von Land und Luft bewegende Organismen verfügen in der Regel über Beine; in der Luft fliegende Organismen haben dagegen vielfach Flügel. Eine oft bis ins Detail übereinstimmende Körperform kennzeichnet solche Organismen, die sich unter Wasser durch einen pendelartig bewegten Körperteil (Flossen) am hinteren Körperende fortbewegen (»Wrickschwimmer«[63]). Die typische Spindelform dieser Organismen ist mehrfach und unabhängig voneinander in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen, v.a. bei den Wirbeltieren (hier bei den Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren), ausgebildet worden (vgl. Abb. 5).

Neben diesen allgemein bekannten und damit fast selbstverständlichen Parallelen von Morphologie und Lebensform lassen sich auch andere, überraschendere und z.T. spekulative Zusammenhänge herstellen.

Dies gilt z.B. für die Verbreitung von bunten Farben bei Tieren und Pflanzen. Farben können als auffällige Signale zur innerartlichen ↑Kommunikation verwendet werden. Auffällige Signale haben aber den Nachteil, dass sie nicht nur den Adressaten der Signale, sondern auch Feinde auf einen Organismus aufmerksam machen. Als Evolutionstrend ist daher zu erwarten, dass solche Organismen am auffälligsten gefärbt sind, bei denen aufgrund ihrer Lebensweise die Farben am wenigsten von Feinden wahrgenommen werden können. Weil Farben vor allem vor einem hellen und strahlenden Hintergrund wenig in Erscheinung treten, sind sie bei solchen Lebewesen am unscheinbarsten, die aus der Perspektive des Räubers sich häufig vor dem Hintergrund des Himmels bewegen, die sich also bevorzugt im dreidimensionalen Raum des Wassers oder des Geästes eines Baumes aufhalten. In der Tat sind Organismen mit einer solchen Lebensweise (z.B. viele Fische, Vögel und Insekten) oft dadurch gekennzeichnet, dass sie bunt und auffällig gefärbt sind. Im Gegensatz dazu sind Organismen, die sich auf der Erdoberfläche bewegen, aus Schutz vor Fressfeinden meist nicht auffällig bunt gefärbt, sondern durch Tarnfarben ihrer Umgebung angepasst (z.B. die meisten nicht fliegenden Gliedertiere, Amphibien, Reptilien und Säugetiere). In den extremen Fällen von Organismen, bei denen sich fast das gesamte Leben in der Luft abspielt, z.B. bei den Seglern, sind bunte Farben dagegen wieder selten, weil in diesen Fällen auch für die Artgenossen eine Wahrnehmung von Farben vor dem hellen Hintergrund des Himmels kaum möglich ist. In der Folge der als Kommunikationsform wichtigen bunten Farben einiger Organismen können auch andere Organismen farbige Strukturen ausbilden, wenn sie mit ersteren in ökologischen Beziehungen stehen. So kann die Farbigkeit der Blüten vieler Pflanzen letztlich daraus erklärt werden, dass sie funktional auf Organismen bezogen sind, die sich fliegend fortbewegen (die Insekten und Vögel als Bestäuber).

Analogien und Gesetze der Biologie

Analogien sind allgemeine Charakteristika von Lebewesen, die als Anpassungen an bestimmte Funktionen entstanden und definitionsgemäß nicht an einzelne taxonomische Gruppen gebunden sind. Feststellungen von formähnlichen Analogien können damit als die aufschlussreichsten Verallgemeinerungen der Biologie gelten. Einige Autoren, wie M.T. Ghiselin argumentieren sogar, dass über Analogien die einzigen Gesetze der Biologie formuliert werden können, weil die anderen biologischen Verallgemeinerungseinheiten, die ↑Homologien, sich definitionsgemäß auf monophyletische Gruppen beziehen, die seiner Auffassung nach Individuen sind (↑Art), für die keine Verallgemeinerungen im Sinne von Gesetzen formulierbar sind. Analogien hält Ghiselin dagegen für Klassen von Gegenständen, die durch

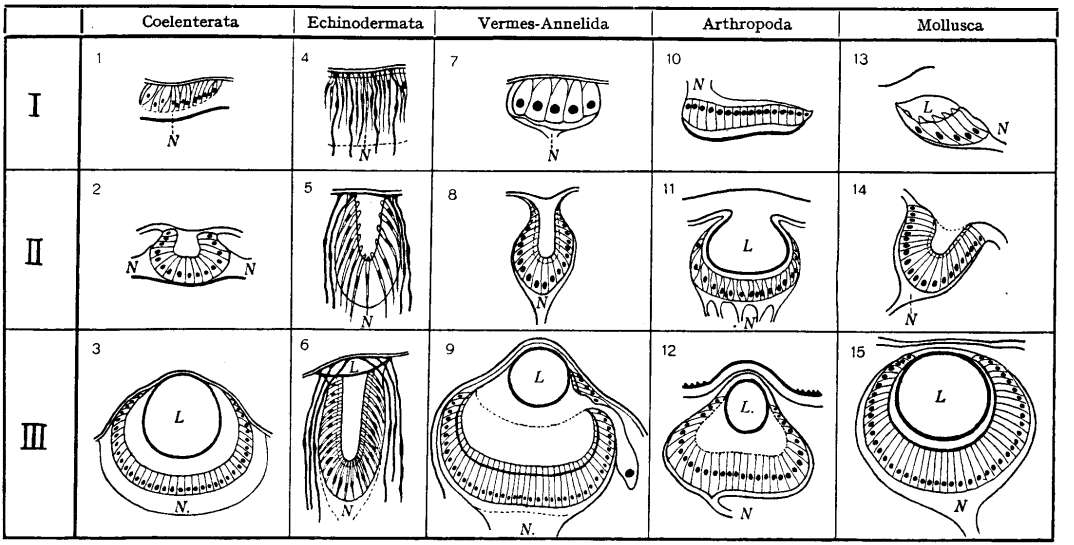


Abb. 6. Augentypen bei Tieren, angeordnet in parallel verlaufenden Reihen zunehmender Komplexität in verschiedenen Stämmen wirbelloser Tiere, ausgehend von Gruppen lichtempfindlicher Zellen (I), über Becheraugen (II) zu Linsenaugen (III) (aus Nowikoff, M. (1930). Das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie: 103).

allgemeine Naturgesetze bestimmt sind. So gebe es z.B. allgemeine Gesetze der Aerodynamik, die bestimmen, welche Formen dafür geeignet sind, als ein Flügel zu fungieren.[64] Allerdings wird gegen diese Sicht eingewendet, dass Analogien häufig strukturell sehr divers sind, weil ein Funktionsproblem auf sehr verschiedenen strukturellen Wegen gelöst werden kann. Die unterschiedlichen von der Evolution hervorgebrachten Flügel haben daher trotz ihrer funktionalen Einheitlichkeit strukturell doch nur wenig miteinander gemeinsam.[65]

Dass Analogien ein so verbreitetes biologisches Phänomen sind und der Begriff damit so grundlegend ist, kann auch aus Sicht des Selektionsprozesses gedeutet werden: In der Selektion sind es die Effekte, die für den Erfolg einer Struktur ausschlaggebend sind. Die Selektion ist damit in gewisser Weise »blind« für Strukturen, wie A. Rosenberg es formuliert: In der Selektion wird nicht unterschieden zwischen verschiedenen Strukturen mit gleichen Effekten.[66] Es sind die Effekte einer Struktur, auf die es für den Organismus und seinen Erfolg ankommt; daher können sehr unterschiedliche Strukturen für den gleichen Effekt selektiert werden und sind dann als Analogien anzusehen. Die Blindheit der Selektion für Strukturen kann damit als ein Grund für die Vielfalt der Formen in der Biologie – bei einem doch begrenzten Inventar an Funktionen – verstanden werden (↑Diversität).

Konvergenz

Ein älterer Begriff der Konvergenz entwickelt sich in der Biologie vereinzelt im Zusammenhang mit frühen Stammbaumdarstellungen. So spricht L. Agassiz 1833 von einer »Konvergenz« der Abstammungslinien bei Fischen (»la convergeance de toutes ces lignes verticales indique l'affinité des familles avec la souche principale de chaque ordre«).[67] Dieses Konzept der Konvergenz nimmt eine in die Vergangenheit orientierte Perspektive ein, insofern es auf den gemeinsamen Ursprung von taxonomischen Gruppen zielt. Das seit Darwin verbreitete Konvergenzkonzept geht dagegen von einer zukunftsbezogenen Perspektive aus, indem es auf die – als gleichgerichtete Anpassungen interpretierte – Annäherung von Organismen verschiedener Gruppen im Hinblick auf ihre Formen zielt.

Der Botaniker H.C. Watson kritisiert in einem Brief an C. Darwin vom Januar 1860, dass dieser in seinem ›Origin of Species‹ allein von der *Divergenz* (↑Phylogenese), nicht aber der *Konvergenz* von Merkmalen spricht. Watson versteht den Begriff phylogenetisch zunächst in einer rückwärtsgerichteten Sicht (also im Sinne von Agassiz) als Rückführung von verschiedenen Arten auf einen gemeinsamen Vorgänger (»convergence ancestrally backwards«); daneben verwendet er den Ausdruck aber auch für eine vorwärtsgerichtete parallele Bildung ähnlicher Strukturen (»convergence onwards from that prototype«).[68] Darwin geht nach dieser Kritik in späteren Auflagen (ab 1861) auch auf eine mögliche Konvergenz ein.[69] Er versteht den Begriff als Übereinstimmung zwischen ursprünglich genetisch getrennten Organismen in inneren Organisationsmerkmalen, die er für kaum möglich hält: »It is incredible that the descendants of two organisms, which had originally differed in a marked manner, should ever afterwards converge so closely as to lead to a near approach to identity throughout their whole organisation«.[70]

Das später als ›Konvergenz‹ bezeichnete Phänomen, die Übereinstimmung von Organismen gleicher Lebensformen in ihren äußeren Formen, beschreibt Darwin allerdings auch schon in der ersten Auflage seines Hauptwerks: »animals, belonging to two most distinct lines of descent, may readily become adapted to similar conditions, and thus assume a close external resemblance«.[71] ›Konvergent‹ können im Anschluss daran organische Strukturen genannt werden, die zwar nicht auf die Struktur eines gemeinsamen Vorfahren zurückgehen, jedoch einander ähnlich sind und als Reaktion auf ähnliche Umweltbedingungen entstanden sind.

Darwin verweist in seiner späteren Verwendung des Begriffs auch auf C. Vogt, der in seiner Beschreibung des Stammbaums der Primaten neben dem anfänglichen Auseinanderstreben der Äste eine spätere Wiederannäherung beschreibt (»die Vervollkommnung biegt die Zweige mit ihren Spitzen wieder gegeneinander«).[72] Der Ausdruck wird am Ende des Jahrhunderts vornehmlich von deutschsprachigen Biologen verwendet (»the ›convergenz‹ of German writers«).[73]

Konvergenz und Analogie

Die Begriffe ›Analogie‹ und ›Konvergenz‹ werden heute nicht selten synonym verwendet.[74] Wenn sie unterschieden werden, dann meist danach, ob eine Formähnlichkeit zwischen den miteinander verglichenen Einrichtungen vorliegt oder nicht. Eine Konvergenz wird dann verstanden als eine Analogie von Organen, die einander in ihrem Bau ähneln. In diesem Sinne bestimmt H. Wurmbach 1957 die Konvergenz als die »Erscheinung, daß unabhängig voneinander in der Stammesgeschichte ähnliche Formen entstehen«.[75] Bei einer Analogie muss eine morphologi-

sche Ähnlichkeit dagegen nicht vorliegen. Analog im Hinblick auf die Funktion der Lokomotion sind z.B. die Flügel der Insekten und die Beine der Säugetiere. Konvergent sind dagegen die Insektenflügel und Vogelflügel, weil sie sich nicht nur in ihrer Funktion, sondern auch äußerlich in ihrem Bau ähneln, ohne aber auf eine Bildung eines gemeinsamen Vorfahren zurückzugehen. Ein anderes Kriterium der Unterscheidung geht davon aus, dass in der Konvergenz »Ähnlichkeiten von ganz verschiedenen Grundorganen aus aufeinander zustrebend erreicht« werden[76]; bei der Analogie – und v.a. bei dem Parallelismus (s.u.) – aber ähnliche Vorläuferstrukturen vorgelegen haben. Eine andere, eigenwillige Grundlage der Unterscheidung gibt J.-W. Wägele 2001. Danach ist eine Konvergenz eine »nicht homologe Ähnlichkeit, die durch Anpassung an dieselben Umweltbedingungen evolviert ist«, eine Analogie dagegen eine »nicht homologe Ähnlichkeit, die durch Zufall evolviert ist«.[77]

In den letzten Jahren wird deutlich, dass viele als konvergent angesehene Erscheinungen auf genetischer Ebene auf konservierten gemeinsamen genetischen Grundlagen beruhen (z.B. beim Auge in verschiedenen Tierstämmen).[78] Einige Konvergenzen haben also zumindest eine Komponente, die auf einer Homologie im Sinne gemeinsamer Abstammung beruht.

Parallelismus

Der Ausdruck ›Parallelismus‹ wird im evolutionsbiologischen Zusammenhang bereits von Darwin verwendet. Er bezeichnet damit die Ähnlichkeit von Formen in geografisch weit auseinander liegenden Regionen (»parallelism in the forms of life«).[79] Später im 19. Jahrhundert erscheint das Wort in verschiedenen Kontexten. Bei dem Evolutionsbiologen E.D. Cope bezieht sich die vorherrschende Bedeutung auf die Theorie der Rekapitulation der Phylogenie in der Ontogenie (»the parallelism between taxonomy, ontogeny, and phylogeny«[80]); nur vereinzelt steht der Ausdruck bei Cope für das später damit Bezeichnete, nämlich die Ausbildung von ähnlichen Strukturen in verschiedenen Verwandtschaftslinien.[81] Allerdings beschreibt Cope dieses Phänomen durchaus in einigen Passagen: »identical modifications of structure, constituting evolution of types, have supervened on distinct lines of descent«[82] – er verwendet nur den späteren Ausdruck dafür nicht.

Die später verbreitete Bedeutung wird 1891 von W.B. Scott in den Vordergrund gestellt. Scott versteht unter ›Parallelismus‹ das Phänomen, dass verschiedene Arten einer Gattung unabhängig voneinander ein Merkmal ausbilden (»the various species of the ancestral genus may acquire the new character independently of each other (parallelism)«). Er grenzt dies von der *Konvergenz* (s.o.) ab, bei der das ähnliche Merkmal von den Mitgliedern nur wenig miteinander verwandter Arten ausgebildet wird (»the species of widely different genera may gradually assume a common likeness (convergence)«).[83]

Diese Gegenüberstellung von Konvergenz und Parallelismus wird 1905 von H.F. Osborn weiter präzisiert: Er unterscheidet zwischen *Parallelismus* als Ergebnis *analoger Adaptationen* (»analogous adaptations«), d.h. ähnlichen Merkmalen, die unabhängig voneinander in ähnlichen oder verwandten Organismen erscheinen (»similar characters arising independently in similar or related animals or organs, causing a similar evolution, and resulting in parallelisms«) und *Konvergenz* als Ergebnis von ähnlichen Anpassungen unähnlicher oder nicht miteinander verwandter Organismen (»similar adaptations arising independently in dissimlar or unrelated animals or organs, causing a secondary similarity or approximation of type, resulting in convergence«).[84]

Die Begriffe werden in der Folgezeit allerdings nicht immer in diesem Sinne verwendet: So kann für O. Abel ein Parallelismus auch zwischen »verschiedenen, nicht näher verwandten Arten« vorliegen[85]; und nach E. Dacqué kann umgekehrt eine Konvergenz auch bei nahe verwandten Arten vorkommen[86]. Die ältere Differenzierung bleibt aber doch immer noch präsent und wird auf verschiedene Weise zum Ausdruck gebracht. So bestimmt O. Schindewolf 1940 Konvergenzen als »Formähnlichkeiten [...], die auf verschiedener Organisationsgrundlage erwachsen«[87] oder genauer als »gestaltliche Annäherungen zwischen den Angehörigen verschiedener Stämme«[88]. ›Konvergenz‹ ist für Schindewolf ein wesentlich phylogenetischer Begriff, der sich nicht allein auf äußere Ähnlichkeit, sondern auf eine bestimmte Form der Geschichte bezieht: »›gegeneinander geneigte‹ Entwicklungsrichtungen aus verschiedenen Tier- und Pflanzenstämmen«.[89] Parallelismus wird demgegenüber bestimmt als Ähnlichkeit, die zwischen genetisch enger verwandten Organismen besteht. Sie ähnelt also stärker der Homologie (im Sinne der Homogenie); unterschieden wird sie von dieser, insofern der »morphologische Ausdruck« der Ähnlichkeit erst nach der Trennung der Stammeslinien erscheint: »parallelism would be similarity in structure due to common genetic basis (and so far resembling homology) but not reaching morphological expression until after the separation of the two or

more lines involved (and in this differing from homology)« (Haas & Simpson 1946).[90] In einer anderen Formulierung besteht der Unterschied zwischen Parallelismus und Konvergenz darin, dass bei ersterer die Ähnlichkeit der Merkmale durch die gemeinsame Abstammung verursacht und »kanalisiert« ist: »the development of similar characters separately in two or more lineages of common ancestry and on the basis of, or channelled by, characteristics of that ancestry« (Simpson 1961).[91]

Nachweise

1 Aristoteles, De part. anim. 645b6-10 (Übers. W. Kullmann); vgl. 644a16ff; 647a30f.
2 Aristoteles, De an. 412b; vgl. Hesse, M.B. (1966). Aristotle's logic on analogy. In: dies., Models and Analogies in Science, 130-156; Boyden, A. (1943). Homology and analogy: A century after the definition of 'homologue' and 'analogue' of Richard Owen. Quart. Rev. Biol. 18, 228-241.
3 Aristoteles, De part. anim. 644a22; ders. Hist. anim. 486b19.
4 Aristoteles, Hist. anim. 486b14ff.; 491a15ff.
5 Reimarus, H.S. (1773). Angefangene Betrachtungen über die besonderen Arten der thierischen Kunsttriebe: 86-90.
6 Humboldt, A. von (1806). Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse; ders. (1807). Ideen zu einer Geographie der Pflanzen (Leipzig 1960, 21-50): 45-47.
7 Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 174.
8 Camper, P. (1778). Deux discours sur les analogies qu'il y a entre la structure du corps humain et celles des quadrupeds, des oiseaux et des poisons (Œuvres de Pierre Camper, Bd. 3, Paris 1803); vgl. Friedrich, H. (1932). Kritische Studien zur Geschichte und zum Wesen des Begriffes der Homologie. Ergebn. Anat. 29, 25-86: 30f.
9 Blumenbach, J.F. (1775/95). De generis humani varietate nativa: 70.
10 Girtanner, C. (1796). Ueber das kantische Prinzip für die Naturgeschichte: 2.
11 a.a.O.: 3.
12 Geoffroy St.-Hilaire, É. (1818-22). Philosophie anatomique, 2 Bde.: I, XXXII.
13 Vgl. Friedrich (1932): 35.
14 Cuvier, G. & Valenciennes, A. (1828). Histoire naturelle des poissons, Bd. 1: 406; vgl. Coleman, W. (1964). Georges Cuvier, Zoologist: 156.
15 Lamarck, J.B. de (1815-22), Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 7 Bde.: I, 287; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 32f.
16 Bauhin, C. (1623). Pinax theatri botanici; nach Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 197.
17 Linné, C. (1751). Philosophia botanica: §77.
18 MacLeay, W.S. (1819-21). Horae entomologicae: 362f.
19 MacLeay, W.S. (1823). Remarks on the identity of certain general laws which have been lately observed to regulate the natural distribution of insects and fungi. Trans. Linn. Soc. Lond. 14, 46-68: 51.
20 Vgl. Friedrich (1932): 35f.
21 Agardh, M. (1819). Aphorismi botanici; Fries, M. (1821). Systema mycologicum.
22 Vigors, N.A. (1823). Observations on the natural affinities that connect the orders and families of birds. Trans. Linn. Soc. Lond. 14, 395-517.
23 MacLeay (1823): 63.
24 Kirby, W. (1823). A description of some insects which appear to exemplify Mr. William S. MacLeay's doctrine of affinity and analogy. Trans. Linn. Soc. Lond. 14, 93-110: 94; Vigors (1823): 512.
25 Kirby (1823): 94.
26 Westwood, J.O. (1840). Observations upon the relationship existing amongst natural objects, resulting from more or less perfect resemblance, usually termed affinity and analogy. Mag. Nat. Hist. 4, 141-144: 144.
27 Strickland, H.E. (1840). Observations upon the affinities and analogies of organized beings. Mag. Nat. Hist. 4, 219-226: 222; vgl. Di Gregorio, M.A. (1987). Hugh Edwin Strickland (1811-53) on affinities and analogies: or, the case of the missing key. Ideas and Production 7, 35-50.
28 Strickland (1840): 222f.
29 Owen, R. (1843). Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals: 374; vgl. ders. (1848). On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton: 7.
30 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 365.
31 a.a.O.: 424.
32 a.a.O.: 375.
33 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 479.
34 Owen (1848): 7.
35 Vgl. Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I: 88; Bäumer, Ä. (1989). Die Entstehung des modernen biologischen Analogiebegriffes im 19. Jahrhundert. Sudhoffs Archiv 73, 156-175: 174.
36 Ghiselin, M. (1976). The nomenclature of correspondence: A new look at 'homology' and 'anlogy'. In: Masterton, R.B., Hodos, W. & Jerison, H. (eds.). Evolution, Brain, and Behavior: Persistent Problems, 129-142: 138.
37 Jacobshagen, E. (1925). Allgemeine und vergleichende Formenlehre der Tiere: 198.

38 Vgl. Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347: 323.

39 Lankester, E.R. (1870). On the use of the term "homology" in modern zoology, and the distinction between "homogenetic" and "homoplastic" agreements. Ann. Mag. Nat. Hist. 6, 34-43: 41.

40 Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte: 92.

41 Nowikoff, M. (1930). Das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie: 11.

42 Ghiselin, M.T. (1997). Metaphysics and the Origin of Species: 209.

43 Remane (1952): 92.

44 Vgl. Preyer, W. (1883). Elemente der allgemeinen Physiologie: 196.

45 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 327.

46 Dub, J. (1870). Kurze Darstellung der Lehre Darwin's über die Entstehung der Arten der Organismen: 247.

47 Seidlitz, G. (1876). Beiträge zur Descendenz-Theorie: 131; vgl. 75; 83.

48 Blyth, E. (1838). Outlines of a new arrangement of insessorial birds. Magazine of Natural History 2, 256-268: 260.

49 [Blyth, E.] (1838). On the geographical distribution of birds. The Naturalist 3, 169-174: 171.

50 Blyth, E. (1838). Analytic descriptions of the groups of birds in the order *Insessores Heterogenes*. Magazine of Natural History 2, 351-361: 358.

51 Blyth, E. (1838). Analytic descriptions of the groups of birds composing the order *Strepitores*. Magazine of Natural History 2, 589-601: 599.

52 Blyth, E. (1839). A natural history of the cuckoo. The Analyst 9, 50-68: 53.

53 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 157.

54 Ungerer, E. (1942). Die Erkenntnisgrundlagen der Biologie. Ihre Geschichte und ihr gegenwärtiger Stand. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie, Bd. I, 1, 1-94: 67; Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 118.

55 Jünger, E. (1965). Grenzgänge (Sämtliche Werke, Bd. 13, Essays VII. Fassungen II, Stuttgart 1981, 175-192): 182.

56 Vgl. Remane (1952; 2. Aufl. 1956): 242.

57 Vgl. Boveri, T. (1906). Die Organismen als historische Wesen: 7; Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen: 166.

58 Wolff (1933): 166.

59 Böker, H. (1937). Form und Funktion im Lichte der vergleichenden biologischen Anatomie. Folia Biotheor. 1, Ser. B, 27-41: 28.

60 Koepcke, H.-W. (1952). Formas de vida y comunidad vital en la naturaleza. Mar del Sur (Lima) 24, 39-66: 60; vgl. auch die deutsche Urfassung des Textes im Zoologischen Institut der Universität Hamburg und ders. (1971-74): I, VI.

61 Koepcke, H.-W. (1956). Zur Analyse der Lebensformen. Bonner Zool. Beitr. 7, 151-185: 152.

62 Goodwin, B.C. (1982). Genetic epistemology and constructionist biology. Rev. Int. Philos. 36, 527-548: 538f.

63 Koepcke (1971-74): I, 1ff.; 468ff.

64 Ghiselin, M.T. (1997). Metaphysics and the Origin of Species: 208ff.; ders. (2002). An autobiographical anatomy. Hist. Philos. Life Sci. 24, 285-291: 288.

65 Brigandt, I. (2009). Natural kinds in evolution and systematics: metaphysical and epistemological considerations. Acta Biotheor. 57, 77-97: 90f.

66 Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 27.

67 Agassiz, J.-L. R. (1833-43). Recherches sur les poissons fossiles, 5 Bde.: I, 170.

68 Watson, H.C. (1860). [Brief an C.R. Darwin vom 3.? Jan. 1860]. (Correspondence of Charles Darwin, vol. 8, Cambridge 1993, 10-13): 10f.

69 Darwin, C. (1859/61). On the Origin of Species: 141.

70 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 101.

71 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 427.

72 Vogt, C. (1863). Vorlesungen über den Menschen: 285; vgl. Darwin, C. (1871). The Descent of Man, 2 vols.: I, 221f.

73 Osborn, H.F. (1902). Homoplasy as a law of latent or potential homology. Amer. Nat. 36, 259-271: 260.

74 Siewing, R. (1980). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1: 839; Denffer, D. von (1983). Morphologie. In: Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik, 7-214: 7.

75 Wurmbach, H. (1957). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1: 150.

76 Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1971/85). Kurzes Lehrbuch der Zoologie: 310.

77 Wägele, J.-W. (2000/01). Grundlagen der phylogenetischen Systematik: 126.

78 Quiring, R. et al. (1994). Homology of the *Eyeless* gene of *Drosophila* to the *Small Eye* gene in mice and *Aniridia* in humans. Science 265, 785-789; vgl. Gould, S.J. (1994). Common pathways of illumination. Nat. Hist. 103(12), 10-20.

79 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 323.

80 Cope, E.D. (1896). The Primary Factors of Organic Evolution: 176; vgl. ders. (1868). On the origin of genera. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 20, 242-300: 295.

81 Cope, E.D. (1887). Origin of the Fittest: 98; 102.

82 Cope, E.D. (1877). Report on the extinct Vertebrata obtained in New Mexico by parties of the expedition of 1874. Rep. U.S. Geogr. Surv. west of the 100th meridian 4-Paleontology, Pt. II: 343; vgl. Haas, O. & Simpson, G.G. (1946).

Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347: 326.

83 Scott, W.B. (1891). On the osteology of Mesohippus and Leptomeryx, with observations on the modes and factors of evolution in the Mammalia. J. Morphol. 5, 301-402: 362.

84 Osborn, H.F. (1905). The ideas and terms of modern philosophical anatomy. Science 21, 959-961: 960.

85 Abel, O. (1909). Konvergenz und Deszendenz. Verh. k.k. zool.-bot. Ges. Wien (221)-(223).

86 Dacqué, E. (1921). Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere: 251.

87 Schindewolf, O.H. (1940.1). „Konvergenzen“ bei Korallen und Ammoneen. Palaeontol. Zentralbl. 15, 228-231: 228; vgl. ders. (1940.2). „Konvergenzen“ bei Korallen und Ammoneen. Fortschr. Geol. Palaeont. 12, 389-492: 389.

88 Schindewolf (1940.1): 230.

89 Schindewolf (1940.2): 455.

90 Haas & Simpson (1946): 336.

91 Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy: 78; vgl. Blackwelder, R.E. (1967). Taxonomy: 139.

Literatur

Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms, with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-349.

Boyden, A. (1947). Homology and analogy. A critical review of the meanings and implications of these concepts in biology. Amer. Midl. Nat. 37, 648-669.

Bäumer, Ä. (1989). Die Entstehung des modernen biologischen Analogiebegriffes im 19. Jahrhundert. Sudhoffs Archiv 73, 156-175.

Anatomie

Das spätlat. Wort ›anatomia‹ ist eine Ableitung aus griech. ›ἀνατομή‹ »das Aufschneiden, Zergliedern«; schon Aristoteles[1] und Theophrast[2] verwenden es im biologischen Kontext. Es wird Ende des 15. Jahrhunderts in die deutsche Sprache aufgenommen. In der Neuzeit wird die Anatomie zunächst allein auf das Sezieren von Menschen und Tieren bezogen. Im Gegensatz zu der umfassenderen Morphologie bezeichnet die Anatomie die Lehre der inneren Organe der Organismen, wie sie sich nach dem Aufschneiden des Körpers darbieten. Ebenfalls im Gegensatz zur Morphologie steht es, dass die Anatomie meist als rein deskriptive Disziplin gilt, der Morphologie als »kausaler Morphologie« aber der Status einer Erklärungswissenschaft zugeschrieben wird.[3]

Antike: systematische Sektionen in Griechenland

Menschen- und Tiersektionen zu wissenschaftlichen Zwecken werden seit der Antike durchgeführt (vgl. Abb. 7). Die älteste anatomische Abhandlung enthält ein ägyptischer Papyrus von ca. 1600 v.Chr.[4] Systematische Sektionen zu medizinischen Zwecken führen aber offenbar zuerst die Griechen durch.

Als geistesgeschichtliche Voraussetzung für dieses Vorgehen wird die Seelenlehre der griechischen Philosophie angesehen, nach der die uralte Vorstellung einer Lebendigkeit des Leichnams abgelehnt und eine scharfe Trennung von Körper und Seele propagiert wird (↑Leben): Erst die Annahme, dass die Seele und damit das Lebensprinzip den Körper nach dem Tod des Lebewesens verlässt, ermöglicht den furchtlosen und nüchternen Umgang mit Leichen und damit auch das unbekümmerte Manipulieren und Studieren.[5] Diese Einstellung setzt sich in der frühen griechischen Kultur allmählich durch, nachdem die Trennung von Körper und Seele nach dem Tod des Lebewesens bereits bei Homer beschrieben wird.[6] Allerdings bleiben Restbestände der alten Ehrfurcht vor Leichen bis in die klassische Zeit bestehen, wie sich besonders an Grabbeigaben (u.a. Speisen) zeigen lässt.[7] Auch das Gebot, Leichen möglichst schnell zu bestatten, weist in diese Richtung. Dieses Gebot wird später zu einem Gesetz geformt[8], es wird anfangs aber noch nicht mit hygienischen Gründen gerechtfertigt, sondern damit, der Seele ein Herumirren zu ersparen und den direkten Weg in den Hades zu ermöglichen[9]. Aus der Unklarheit über den Zeitpunkt der Trennung von Körper und Seele entspringen also Vorbehalte und Hemmungen gegenüber Leichen, die den Weg zu einer unbefangenen Untersuchung verhindern.

Die Anatomie ist die Lehre der Strukturen von Organismen, insbesondere ihrer inneren Organe.

Anatomie (Aristoteles 4. Jh. v. Chr.) *13*
Autopsie (Saucet, Lanne & Lanne 1573) *16*
Zootomie (Severino 1644) *19*
Phytotomie (Hernández 1649) *19*
vergleichende Anatomie (Willis 1664) *17*

So gibt es für den gesamten Zeitraum der ionisch-hippokratischen Medizin im 5. und 4. Jahrhundert keine Belege für die Praxis der Sektion menschlicher Leichen. Die anatomischen Kenntnisse dieser Zeit stammen vielmehr aus Beobachtungen an Lebenden, Zufallsbeobachtungen an Verletzten und Schlussfolgerungen aus der Tieranatomie.[10] Eine erste Schrift zur Anatomie (abgesehen von der verlorenen anatomischen Schrift von Hippokrates, die Galen rekonstruiert), die auf der Sektion von Tieren beruht, verfasst Diokles von Karystos um 360 v. Chr. Die Anatomie bildete in dieser Zeit einen Teil der medizinischen Ausbildung.

Die systematische Anatomie von menschlichen Leichen setzt aber erst um 300 v. Chr. mit der Gründung der alexandrinischen Schule der Medizin durch Herophilos ein. Der empiristische, auf die genaue Kenntnis der Phänomene gerichtete Geist der Zeit und die besondere Lage Alexandrias als Grenzstadt, in der die griechischen Werte und Traditionen nicht in gleicher Weise präsent waren wie im Kernbereich der griechischen Kultur, gelten als maßgebliche Gründe für diese Entwicklung (»Perhaps only in a skinless city [i.e. a city without a boundary, open to all] could Herophilus have cut so deeply beyond the human skin, living and dead«[11]). Herophilos und später Erasistratos untersuchen und beschreiben die verschiedenen Teile des menschlichen Körpers (u.a. das Gehirn, die Nerven, den Klappenapparat des Herzens, die Venen und Arterien und die Darmabschnitte). Offenbar nehmen sie nicht nur an Leichen, sondern auch an Lebenden (z.B. Kriegsgefangenen, zum Tode Verurteilten und Kranken) Sektionen vor. Die Schriften der beiden wichtigsten Anatomen der Antike sind verloren. Es lässt sich aber aus Fragmenten und Sekundärquellen rekonstruieren, dass Herophilos weitgehend der hippokratischen Säftelehre verpflichtet bleibt, Erasistratos dagegen den festen Bestandteilen des Körpers eine weitreichende Bedeutung für die Physiologie und Pathologie einräumt[12].

Es ist wahrscheinlich, dass zu Beginn des 3. Jahrhunderts in Alexandria die Sektion von menschlichen Leichen nicht verboten ist.[13] Die Erlaubnis und auch die Praxis besteht aber wahrscheinlich nur wenige Jahrzehnte (und nur in Alexandria), denn es finden

Arm	Gehirn	Knochenmark	Rücken
Augapfel	Gelenk	Kopf	Schädel
Auge	Gesäßbacke	Kopfhaut	Schädeldecke
Augenbrauen	Gesicht	Körperhöhle	Schambereich
Augenlid	Gliedmaßen	Leber	Schläfe
Bauch	Hals	Leistengegend	Schlüsselbein
Bauchfell	Hand	Lippen	Schlund
Bauchhöhle	Handballen	Luftröhre	Schulterbereich
Bein	Handwurzel	Lunge	Sehne
Blutgefäß	Harnblase	Mund	Stirn
Brustkorb	Haut	Mundhöhle	Stirnfalten
Brustbein	Herz	Muskel	Taille
Brustwarzen	Herzbeutel	Nabel	Unterleib
Eingeweide	Hüfte	Nabelbereich	Wade
Eingeweide im Unterleib	Hüftgelenkpfanne	Nacken	Wangen
Ellbogen	Jugulum	Nase	Wirbel
Faser	Kehle	Nerv	Wirbelsäule
Fell	Kinn	Nierengegend	Zähne
Ferse	Kinnbacken	Oberschenkel	Zunge
Fett	Knie	Ohrmuschel	Zwerchfell
Fleisch	Kniekehle	Ohrläppchen	Zwischenbrustbereich
Fuß	Knöchel	Pupille	Zwischenschulterbereich
Fußwurzel	Knochen	Rippen	

Tab. 7. Übersicht über 91 morphologische und anatomische Begriffe als Übersetzung von Ausdrücken, die in Texten Homers vorkommen. Insgesamt sind in den homerischen Texten 125 morphologisch-anatomische Ausdrücke identifiziert worden, von denen 34 aber weitgehend synonym zu einigen der hier aufgeführten sind (nach Albaracín Teulón, A. (1970). Homero y la medicina: 81-86).

sich keine eindeutigen späteren Belege. Schon Cicero spricht von der Sektion menschlicher Leichen allein in Verbformen der Vergangenheit[14]; und selbst unter Ärzten wird die Sektion von menschlichen Leichen in der Antike nicht selten scharf abgelehnt[15]. So ist diese dann auch während der gesamten römischen Antike rechtlich verboten. Als Ersatz für Menschen waren dagegen Affen und Schweine beliebte Studienobjekte. Auf die Ähnlichkeit im Aufbau der Körper vertrauend, überträgt Galen seine Beobachtungen aus der Tiersektion auf die Verhältnisse des Menschen[16]; ergänzend betreibt er Untersuchungen an menschlichen Skeletten, ohne diese aber selbst freizupräparieren[17].

Die Einteilung des Körpers der Wirbeltiere durch die frühen Anatomen orientiert sich teils an rein strukturell definierten Teilen, teils an ihren Funktionen. So behandelt Galen in einer seiner Hauptschriften ›De usu partium corporis humani‹ der Reihe nach: Extremitäten, Ernährungsorgane, Atmungsorgane, Hals, Kopf, Gehirn, Sinne, Augen, Gesicht, Rückgrat, Reproduktionsorgane, Nerven, Arterien und Venen. Vor allem durch seine genauen Beschreibungen von Knorpel, Bändern und Gelenken sowie des Muskelapparates und Gefäß- und Nervensystems erweitert Galen die antiken anatomischen Kenntnisse erheblich. Galen versucht in seiner Lehre die hippokratische Säftelehre mit der besonders von der Philosophie entwickelten Elemententheorie in Einklang zu bringen. Eine bemerkenswerte Konstanz weist die Benennung der Einheiten auf, die im Rahmen der antiken Anatomie einen Namen finden (vgl. Tab. 7).[18]

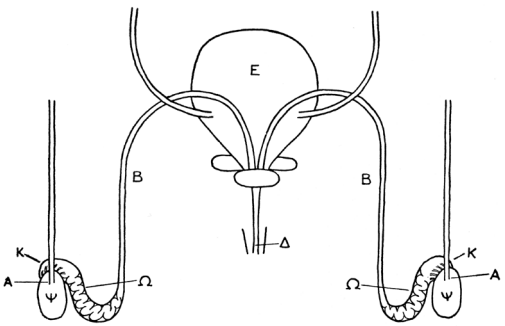


Abb. 7. Rekonstruktion einer Skizze zur Lage von Harnblase, Harnleiter, Hoden und Samenleiter nach Aristoteles. Aristoteles verweist in ›Historia animalium‹ 510a12ff. auf eine solche Skizze, die aber nicht erhalten ist. Die Darstellung bildete eine der wenigen anatomischen Abbildungen in den aristotelischen Schriften (Rekonstruktion aus Peck, A.L. (1965). Aristotle. History of Animals, Book I-III: 236).

Mittelalter: weitgehendes Sektionsverbot

Nach Galen und seinen unmittelbaren Nachfolgern wird das systematische anatomische Studium für lange Zeit überhaupt nicht mehr betrieben. Für die arabischen Gelehrten des Mittelalters ist das eigene Studium der Anatomie aus religiösen Gründen weitgehend unmöglich, so dass sie sich an den antiken Autoren orientieren. Als einziger arabischer Mediziner, der Skelette untersucht, gilt al-Latif aus dem frühen 13. Jahrhundert.

Die ersten systematischen Sektionen nach der Antike werden in Klöstern an Tieren durchgeführt. Besonders einflussreich ist seit Ende des 11. Jahrhunderts die medizinische Schule von Salerno. Anfang des 12. Jahrhunderts erscheint hier eine »Anatomie des Schweins«[19]. Auch das Sezieren von menschlichen Leichen wird im 13. Jahrhundert vereinzelt wieder aufgenommen; es dient aber bis ins 16. Jahrhundert vornehmlich der Illustration und Demonstration überkommener Meinungen, und nicht der Beantwortung eigenständiger empirischer Fragen.[20] Eine päpstliche Verfügung aus dem Jahr 1299 (›De testande feritatis‹) reglementiert die Sektionen insofern, als das Zerstückeln und Abkochen der Leichen verboten wird.[21] Ein generelles Verbot des Sezierens folgte daraus aber nicht. So konnte sich Mondino de' Liuzzi im frühen 14. Jahrhundert in Bologna auch an die (öffentliche) Sektion menschlicher (Frauen-)Leichen machen.[22]

Frühe Neuzeit: Neue Erkenntnisse

Über die Antike hinausgehende systematische Erkenntnisse werden erst im 16. Jahrhundert gewonnen. Die inneren Organe des Menschen werden von Leonardo da Vinci präzise nach der Natur gezeichnet. Einen Meilenstein der Anatomie setzt Andreas Vesal mit seinem Hauptwerk ›De humani corporis fabrica‹ (1543). Aufbauend auf Erkenntnissen aus eigenen Leichensektionen gelingt Vesal der Nachweis Hunderter von Fehlern der antiken anatomischen Lehren nach Galen. Bedeutsam ist das Wirken Vesals auch durch die Einführung zahlreicher neuer Bezeichnungen für anatomische Strukturen. Sein Hauptwerk gliedert er in sieben Kapitel mit folgenden Überschriften: I Knochen, II Ligamente und Muskeln, III Venen und Arterien, IV Nerven, V Ernährungsorgane und Genitalien, VI Herz und Lunge und VII Gehirn und Sinnesorgane. Hier liegt schon eine Einteilung vor, die sich weitgehend an biologischen Grundfunktionen orientiert. Die Anatomie Vesals ist im Wesentlichen deskriptiv orientiert. Die Physiologie integrierende Ansätze, die das Ineinander von Form und Funktion untersuchen, entstehen erst später. Bei

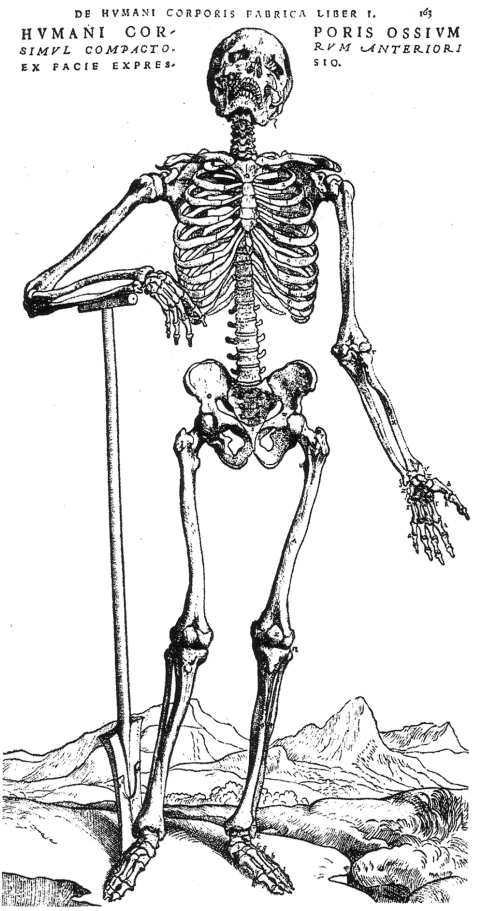


Abb. 8. Das Skelett eines Menschen aus dem Werk zur Anatomie des Menschen von Andreas Vesal. Selbst die toten Körper werden von Vesal in lebendigen Haltungen dargestellt, sichtbar werden auf diese Weise die funktionale Anordnung und Wirkungsweise der Teile. Die Darstellung ist also fast schon die einer physiologischen Anatomie (aus Vesal, A. (1543). De humani corporis fabrica: 163).

Vesal findet sich der physiologische Aspekt allerdings vielfach in der Präsentation der toten Körper in dynamischen Stellungen (vgl. Abb. 8).

Umfangreiche Werke zur Anatomie verschiedener Tiere, z.T. in vergleichender Perspektive (s.u.), entstehen seit Ende des 16. Jahrhunderts, u.a. von U. Aldrovandi, V. Coiter, J. Casserius und M.A. Severinus. C. Ruini verfasst 1598 mit seiner ›Anatomie des Pferdes‹ die erste umfangreiche Darstellung der Anatomie eines Tieres.[23] Die Tieranatomie löst sich damit von der Anatomie des Menschen und entwickelt sich zu einem eigenen Forschungsgebiet. Häufig werden in den anatomischen Abhandlungen

Abb. 9. Frontispiz des Werks ›Corporis humani disquisitio anatomica‹ (1651) des englischen Arztes N. Highmore. Im Zentrum des Bildes steht die geöffnete Leiche eines Mannes in Rückenansicht, deren Hände von den Begründern der empirischen Medizin in der Antike, Hippokrates und Galen, gehalten werden. Darüber thront die Göttin Anatomia, die sich von dem kontemplierenden Philosophen zu ihrer Linken im »contemplationem museum« abgewandt hat und sich stattdessen der Sektion im »Theatrum Autopsiae« zu ihrer Rechten zuwendet. Der Anatom hat das Herz der Leiche herauspräpariert und präsentiert es der Göttin Anatomia. Unter der Leiche im Zentrum befindet sich ein Berg mit einem Bewässerungssystem, das von einer mechanischen Pumpe angetrieben wird, die aber ihrerseits von einer aus einer Wolke auftauchenden Hand bedient wird. Hervorgehoben werden in der Darstellung also die empirische Grundlage der Anatomie und die mechanischen Aspekte des zentralen physiologischen Prozesses des Blutkreislaufs, der aber doch einer Lenkung durch höhere, metaphysische Prinzipien bedarf.

bis zur Mitte des 17. Jahrhunderts antike und mittelalterliche Vorstellungen ausgiebig dargestellt und diskutiert. Insbesondere die antiken physiologischen Ansichten von Aristoteles und Galen bilden die theoretische Grundlage der meisten Untersuchungen.[24] Allein Severinus, der sich klar für eine vergleichende Anatomie ausspricht, nimmt einen explizit anti-aristotelischen Standpunkt ein und will in seinen Untersuchungen den atomistischen Vorgaben Demokrits folgen: Ziel der Anatomie sei die Zerlegung des Körpers in kleinste, unteilbare Teile. Dementsprechend leitet Severinus auch den Ausdruck ›Anatomie‹ (fälschlich) von ›atoma‹ für »unteilbare Teile« ab.[25]

Mit der Einführung des *Mikroskops* in den ersten Jahrzehnten des 17. Jahrhunderts wird der Anatomie eine ganz neue Welt eröffnet (↑Bakterium/Mikroskop). Frühe Ergebnisse mikroskopischer Arbeit betreffen z.B. die detaillierte Beschreibung der Morphologie der Biene durch F. Stelluti 1625[26] (↑Morphologie: Abb. 323) und die Entdeckung der roten Blutkörperchen und Kapillargefäße durch M. Malpighi 1661[27]. Als großer Meister in der Untersuchung der Anatomie wirbelloser Tiere gilt in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts J. Swammerdam (vgl. Abb. 11).

Erst seit der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts ist auch in der Botanik von ›Anatomie‹ die Rede, und zwar v.a. unter dem Einfluss der Werke von M. Malpighi[28] und N. Grew[29]. Die Anatomie wird hier in einem weiteren Sinne verstanden und betrifft auch die Strukturen, die ohne ein Sezieren der Pflanze sichtbar sind.

Ein besonderer Terminus für den Prozess der Untersuchung von Leichen mit eigenen Augen wird seit Ende des 16. Jahrhunderts verwendet: ***Autopsie***. Der Ausdruck erscheint 1573 in einer anatomischen Abhandlung auf Französisch.[30] Der anfängliche Gebrauch des Wortes kann als Euphemismus gewertet werden, um den bis in die Neuzeit ethisch umstrittenen Prozess des Öffnens und Untersuchens von Leichen zu bezeichnen; denn er ersetzt die ältere direkte Rede vom »Aufschneiden« (franz. »dissection cadavérique«).[31] Im Englischen wird der Ausdruck im Rahmen der Anatomie für den Vorgang der Obduktion seit Mitte des 17. Jahrhunderts verwendet (Cole 1676: »autopsy might be consulted; and therefore I set upon the experiment, which I first made in a portion in the upper intestines of an Ox«[32]; Cudworth 1678: »the Cartesian Attempts to salve [i.e. solve] the Motion of the Heart Mechanically, seem to be abundantly confuted, by Autopsy and Experiment«).[33] Die biolo-

gisch-medizinische Bedeutung des Worts setzt sich jedoch erst in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts durch. Davor erscheint der Ausdruck in einem allgemeinen Sinn einer »Prüfung durch Augenschein«. Noch 1826 wird nicht die Öffnung einer Leiche, sondern die direkte Untersuchung eines Kranken durch einen Arzt als ›Autopsie‹ bezeichnet.[34] Wenig später erscheint der Ausdruck im Deutschen für den Vorgang der Leichenöffnung zur Feststellung der Todesursache.[35]

19. Jh.: Anatomie als Hilfswissenschaft

Mit dem Aufstieg der Physiologie im 19. Jahrhundert zur dominanten biologischen Teildisziplin wird der Anatomie zunehmend die Rolle einer bloßen Hilfswissenschaft zugewiesen. Besonders deutlich formuliert dies C. Bernard, wenn er die Anatomie als eine gegenüber der Physiologie einfachere Wissenschaft (»une science plus simple«) beschreibt, die der Physiologie untergeordnet werden müsse.[36] Sie ist in seinen Augen – wie auch die ↑Morphologie nach den Bestimmungen Goethes – eine bloße Hilfswissenschaft der Physiologie (»une science auxiliaire de la physiologie«).[37] Eine Hilfswissenschaft ist die Anatomie bei Bernard insbesondere deshalb, weil sie ohne die Physiologie keine Erklärungen geben und keine Aussagen über die Lebensprozesse machen könne (»l'anatomie ne sait rien interpréter par l'anatomie seule. […] L'anatomie ne donne que des caractères pour reconnaître les tissus, mais elle n'apprend rien par elle-même sur leurs propriétés vitales«).[38]

Seit dem Versuch, die Morphologie als eigenständige organische Gefüge- und Gestaltlehre zu begründen, steht die Anatomie theoretisch weitgehend isoliert. Es ist auch heute noch von der »tiefen Kluft zwischen Morphologie und Anatomie« die Rede, die durch keine »übergreifende Theorie« überbrückt werde.[39]

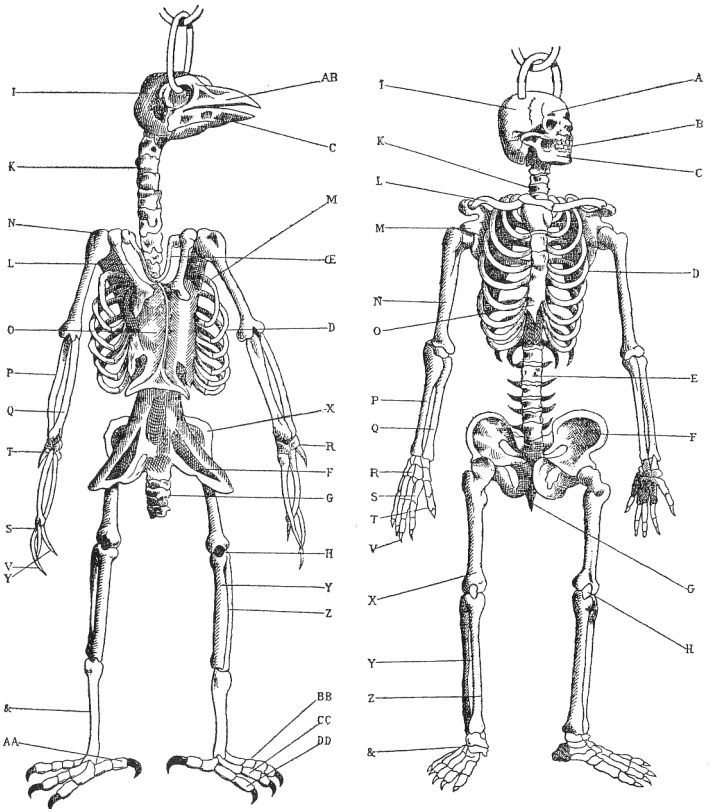


Abb. 10. Vergleich des Skeletts eines Vogels und eines Menschen. Die einzelnen Knochen sind mit Buchstaben beschriftet und erschließen damit die anatomischen Verhältnisse gemäß einer lexikalischen Ordnung (nach Belon, P. (1555). L'histoire de la nature des oiseaux; aus Nissen, C. (1978). Die zoologische Buchillustration, Bd. 2: 116).

Vergleichende Anatomie

Die Bezeichnung ›vergleichende Anatomie‹ (»anatomia comparata«; »comparative anatomy«) erscheint vereinzelt bereits in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts; sie wird aber anfangs allein für den Vergleich von menschlichen Individuen, also den innerartlichen Vergleich verwendet (so 1623 von F. Bacon[40]). In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts wird sie auf den zwischenartlichen Vergleich von Tieren bezogen, zuerst für einzelne Organsysteme, so 1664 von T. Willis auf den Vergleich der Gehirne von Fischen, Vögeln und Vierfüßern (»Anatomia comparata«)[41]. In einem allgemeinen Sinn in Bezug auf den Vergleich der Anatomie von Tieren verwendet W. Charleton 1668 den Ausdruck (»anatomia comparativa«)[42]; einige Jahre später folgt ihm N. Grew in der Anwendung der Formulierung für den Vergleich von Pflanzen[43].[44] 1680 unterscheidet Charleton drei Arten der verglei-

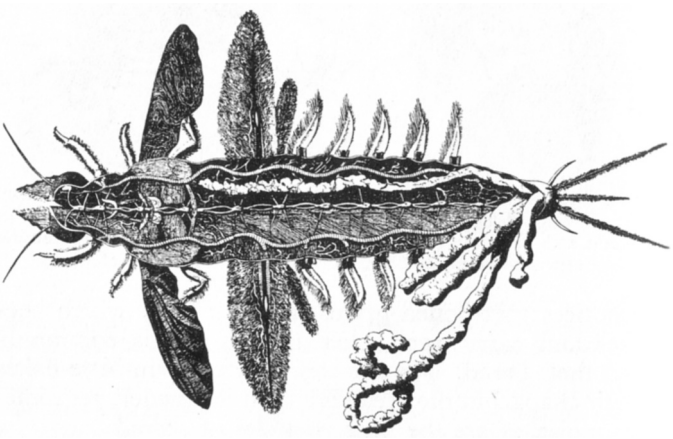


Abb. 11. Anatomie einer Eintagsfliege. Sektionen von Wirbeltieren werden seit der Antike vorgenommen; die systematiche Sektion kleinerer Tiere unternimmt als einer der ersten J. Swammerdam im 17. Jahrhundert (nach Swammerdam, J. (1675). Ephemerae vita: Tab. III, fig. 1; aus Taylor, G.R. (1963). The Science of Life (dt. Das Wissen vom Leben. Eine Bildgeschichte der Biologie, München 1963): 59).

chenden Anatomie: erstens den Vergleich des ganzen Körpers eines Lebewesens mit seinen Teilen, zweitens den Vergleich der gleichen Teile des menschlichen Körpers bei Individuen verschiedenen Alters, Geschlechts und Herkunftslandes (also Bacons Sinn) und drittens den Vergleich von Teilen in Vierfüßern, Vögeln, Fischen, Insekten und Würmern mit den gleichen Teilen beim Menschen.[45] In diesem letzteren Sinn des zwischenartlichen Vergleichs verbreitet sich der Ausdruck im 18. Jahrhundert allgemein und wird u.a. von Leibniz[46], Herder[47] und 1795 in einer Monografie von Goethe[48] aufgenommen. Goethe stellt dort einleitend sehr allgemein fest: »Naturgeschichte beruht überhaupt auf Vergleichung«[49].

Vergleichende Betrachtungen über den Aufbau der Organismen werden seit der Antike angestellt. In weiten Teilen vergleichend sind z.B. die zoologischen Schriften von Aristoteles.[50] Aristoteles unternimmt auch bereits den Versuch, aus den Ergebnissen seiner Vergleiche allgemeine Regeln über die Ähnlichkeit zwischen den Organismen abzuleiten. Diese Regeln entsprechen den später so genannten »Kompensationsgesetzen« der vergleichenden Anatomie (↑Morphologie/Korrelation). Einige Beispiele dafür bei Aristoteles lauten: »Überall nämlich gibt sie [die Natur] an einen anderen Teil weiter, was sie dem einen genommen hat. Bei den Lebewesen […], deren Körper sie allzu dicht behaart geschaffen hat, besteht im Bereich des Schwanzes ein Mangel, wie es zum Beispiel auf die Bären zutrifft«[51]. Oder in dem Vergleich von Krebsen, bei denen in der Gruppe der Garnelen eine Vermehrung der Füße durch den Abbau der Scheren ausgeglichen wird: Aristoteles argumentiert, die Garnelen hätten deshalb keine Scheren, »weil sie mehrere Beine haben; denn das zum Wachsen der Scheren bestimmte Material ist hierfür verwendet«.[52] Auch eine funktionale Kompensation kennt Aristoteles. Er bemerkt bei den Tieren, »daß die einen eine Lunge haben, die anderen stattdessen etwas anderes, bzw. daß die einen Blut, die anderen das dem Blut Analoge haben, was dieselbe Funktion wie das Blut bei den Bluttieren hat«[53] Die Kompensationen stehen bei Aristoteles im Kontext eines allgemeinen Harmoniegesetzes, dem zufolge ein Gleichgewicht in den Dingen angestrebt wird: »immer nämlich ersinnt die Natur für das Übermaß einer Sache als Hilfe das Hinzutreten des Gegenteils, damit das eine das Übermaß des anderen ausgleiche«.[54]

Während bei Aristoteles – und im Anschluss an ihn, aber doch weniger ausdrücklich in der Scholastik[55] – der Vergleich der äußeren Erscheinungen der Organismen im Vordergrund steht, entwickelt sich in der Renaissance eine vergleichende Anatomie, die sich im Wesentlichen auf den Vergleich von Skeletten bezieht. Diese Vergleiche bleiben in ihren Anfängen, etwa bei Leonardo, ohne eine allgemeine Theorie zu einem gemeinsamen Organisationsplan der Lebewesen und stellen insofern ein bloß aphoristisches »Stückwerk« (Rádl) dar.[56] Der systematisch fortgeschrittenste Ansatz stammt von P. Belon, der es 1555 unternimmt, das gesamte Skelett eines Vogels mit dem eines Menschen zu vergleichen (vgl. Abb. 10).[57] Die umfangreiche Enzyklopädie der Tiere, die U. Aldrovandi zu Beginn des 17. Jahrhunderts herausgibt und von der zu seinen Lebzeiten drei Bände zu den Vögeln (1599-1603) und je einer zu den Insekten (1602) und den anderen blutlosen Tieren (1606) erschienen, enthält in vielen Randbemerkungen vergleichende Beschreibungen. Ziel Aldrovandis ist aber insgesamt eher eine Restauration des antiken Wissens auf empirischer Basis, d.h. eine von den oberen Gattungen ausgehende detaillierte Beschreibung; der Vergleich der Tiere untereinander steht noch nicht im Zentrum seines methodischen Ansatzes.[58] Aldrovandis Schüler, V. Coiter, verfolgt die Methode des Vergleichens dagegen konsequent und

legt sie seinem Werk zur Anatomie der Wirbeltiere von 1575 zu Grunde.[59] Im 17. Jahrhundert wird diese Arbeit u.a. von J. Casserius, M.A. Severinus, T. Willis und H. Fabricius fortgesetzt.

Der französische Arzt Vicq d'Azyr vergleicht in seinen anatomischen Studien am Ende des 18. Jahrhunderts nicht allein die Organe verschiedener Tiere miteinander, sondern bezieht auch die analog gebauten Organe desselben Organismus in seine vergleichende Anatomie mit ein. Die Gliederung der anatomischen Einheiten erfolgt bei Vicq d'Azyr nach physiologischen Kriterien; der Bau der Organe ist für ihn nur insofern von Bedeutung als er ein Verständnis ihrer Funktion ermöglicht.[60]

Einen Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht die vergleichende Anatomie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts mit den Arbeiten Cuviers und Geoffroys.[61] In vergleichender Perspektive werden umfassende Überblicke über das Tierreich erarbeitet. Methodisch zeigt die vergleichende Anatomie jedoch wenig Fortschritte; sie beruht im 19. Jahrhundert noch immer auf dem schlichten Vergleichen von Formen und dem Versuch, allgemeine Regeln der Korrelation von Teilen aufzustellen. Sofern diese Verfahren überhaupt eine Methode genannt werden können – Lubosch spricht 1931 kritisch von der »fehlenden Methode der vergleichenden Anatomie«[62] – sind sie zumindest keine neue Methode, denn schon Aristoteles verfährt nach ihr. Die entscheidende Grundlage der vergleichenden Anatomie ist, ebenso wie die der allgemeinen Anatomie, der Grundsatz, die Formen unabhängig von ihren Funktionen zu betrachten. Besonders konsequent verfolgt Geoffroy St. Hilaire diesen Grundsatz und gelangt damit schließlich zu einer Auffassung von ↑Organen als primär anatomischen und nicht funktionalen Einheiten (↑Analogie; Homologie).[63]

Trotz dieser antifunktionalistischen Grundlage gliedern sich die vergleichend-anatomischen Studien meist doch nach den Organsystemen. Seit dem zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts erscheinen vergleichende Studien zu verschiedenen Organsystemen, v.a. der Wirbeltiere, so z.B. des Darmsystems[64], des Urogenitalsystems[65], des Nervensystems[66], der Sinnesorgane[67] und der Haut[68]. Mit dem Beginn genauer embryologischer Studien in den 1830er Jahren etabliert sich auch die Disziplin der vergleichenden Embryologie, die auf vergleichender Grundlage z.B. das später so genannte *biogenetische Grundgesetz* erarbeitet (↑Entwicklung).

Zootomie und ***Phytotomie***

Neben dem Ausdruck ›Anatomie‹ findet sich seit Mitte des 17. Jahrhunderts die Bezeichnung ***Zootomie*** (Severinus 1644: »Zootomia«)[69] und wenig später das parallel dazu gebildete ***Phytotomie*** (Hernández 1649: »Phytotomia«[70]; Dufieu 1766: »Phytotomie«[71]) als die Lehren von den inneren Strukturen der Tiere bzw. Pflanzen.

In einer gegen die Auffassungen Aristoteles' gerichteten Schrift ›Zootomia Democritea‹ (1645) will der italienische Arzt M.A. Severinus letzte unteilbare Organe in den Körpern der Tiere nachweisen. Severinus grenzt die Zootomie bereits auf die Lehre von den Tiersektionen ein und setzt sie von der »Andranatome«[72] (Menschenanatomie) und »Dendrotome«[73] (Pflanzenanatomie) ab. Severino streicht insbesondere den Nutzen der Tieranatomie für eine Heilkunde des Menschen heraus.

Goethe meint zur Morphologie als organischer Formenlehre, sie baue auf der Zootomie auf.[74] Um die Wende des 18. zum 19. Jahrhunderts ist die Einteilung der Anatomie in Zootomie und Phytotomie geläufig.[75] Während C.G. Carus ein ›Lehrbuch der Zootomie‹ (1818) verfasst, schreibt D.G. Kieser ein Werk über die ›Elemente der Phytotomie‹ (1815) und F.J.F. Meyen eine ›Phytotomie‹ (1830).

Nachweise

1 Aristoteles, Hist. anim. 509b.
2 Theophrast, Historia plantarum I, 1, 4.
3 Richter, S. (2007). Aufgaben einer Evolutionären Morphologie im 21. Jahrhundert. In: Wägele, J.W. (Hg.). Höhepunkte der zoologischen Forschung im deutschen Sprachraum, 49-57: 50.
4 Skinner, H.A. (1949/61). The Origin of Medical Terms: 27.
5 Vgl. Kudlien, F. (1969). Antike Anatomie und menschlicher Leichnam. Hermes 97, 78-94: 82.
6 Homer, Odyssee: XI, 221f.
7 Vgl. Dodds, E.R. (1964). The Greeks and the Irrational: 137; 158; Kudlien (1969): 82f.
8 Demosthenes, Orationes 43, 62; Platon, Leges 959a.
9 Homer, Ilias XXIII, 71.
10 Kudlien (1969): 85.
11 Staden, H. von (1992). The discovery of the body: human dissection and its cultural context in ancient Greece. Yale J. Biol. Med. 65, 223-241: 237.
12 Garofalo, I. (1988). Erasistrati fragmenta.
13 Vgl. Edelstein, L. (1932). Die Geschichte der Sektion in der Antike. Quell. Stud. Gesch. Naturwiss. Med. 3, 50-106; ders. (1935). The development of Greek anatomy. Bull. Hist. Med. 3, 235-248; Staden, H. von (1989). Herophilus; ders. (1992).

14 Cicero, Academica 2, 122.
15 Vgl. Celsus, De medicina: Prooem.; Kudlien (1969): 92f.
16 Galen, Opera omnia (ed. K.G. Kühn, Leipzig 1821-33): II, 384; XIII, 608.
17 Galen, Opera omnia (ed. K.G. Kühn, Leipzig 1821-33): II, 220.
18 Albaracín Teulón, A. (1970). Homero y la Medicina; vgl. Fuente Freyre, J.A. de la (2002). La biología en la antigüedad y la edad media.
19 Anatomia porci; vgl. O'Neill, Y.V. (1970). Another look at the "Anatomia porci". Viator 1, 115-124.
20 Vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 151.
21 Vgl. Jacquart, D. (1996). Die scholastische Medizin. In: Grmek, M.D. (Hg.). Die Geschichte des medizinischen Denkens. Antike und Mittelalter, 216-259: 242ff.
22 Mondino de' Liuzzi (1316). Anatomia mundini (1361).
23 Ruini, C. (1598). Anatomia dell cavallo; vgl. Bäumer, Ä. (1991). Geschichte der Biologie, Bd. 2: 211ff.
24 Vgl. Bäumer-Schleinkofer, Ä. (1998). Die Begründung der Vergleichenden Anatomie um 1600 durch Rückbesinnung auf antike Theorien. Antike Naturwissenschaft und ihre Rezeption 8, 119-139.
25 Severinus, M.A. (1645). Zootomia Democritea: 38f.; vgl. Bäumer (1991): 257ff.
26 Stelluti, F. (1625). Apiarium [Einblattdruck].
27 Malpighi, M. (1661). De pulmonibus. Epistula I et II.
28 Malpighi, M. (1675). Anatome plantarum.
29 Grew, N. (1682). The Anatomy of Plants, with an Idea of Philosophical History of Plants.
30 Saucet, J., Lanne, B. & Lanne, J. (1573); in: Desmaze, C. (1867). Curiosités des anciennes justices: 128.
31 Dictionnaire historique de la langue française, Bd. 1 (1992): 147.
32 Cole, W. (1676). A discourse concerning the spiral, instead of the supposed annular, structure of the fibres of the intestins. Philosophical Trans. Roy. Soc. Lond. 11, 603-609: 606.
33 Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe: 161.
34 Puchelt, F.A.B. (1826). Das System der Medicin, Bd. 1: 97.
35 Heyse, J.C.A. (1838). Allgemeines verdeutschendes und erklärendes Fremdwörterbuch, Bd. 1.
36 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 185.
37 a.a.O.: 186.
38 a.a.O.: 188f.
39 Hagemann, W. (1982). Vergleichende Morphologie und Anatomie – Organismus und Zelle, ist eine Synthese möglich? Ber. Dtsch. Bot. Ges. 95, 45-56: 47.
40 Bacon, F. (1623). De dignitate et augmentis scientiarum (Works, vol. 7, London 1819): 220 (IV, 2); Bulwer, J. (1649). Pathomyotomia, or a Dissection of the Significative Muscles of the Affections of the Minde; vgl. Cole, F.J. (1944). A History of Comparative Anatomy. From Aristotle to the Eighteenth Century: 10f.
41 Willis, T. (1664). Cerebri anatome: 4.
42 Charleton, W. (1668). Onomasticon zoicon […] Cui accedunt mantissa anatomica: 197; vgl. Cole (1944): 13.
43 Grew, N. (1675). Comparative Anatomy of Trunks; ders. (1681). Comparative Anatomy of the Stomach and Guts.
44 Vgl. Cole, F.J. (1913). The early days of comparative anatomy. Trans. Liverpool Biol. Soc. 27, 143-176.
45 Charleton, W. (1680). Enquiries into Human Nature; vgl. Cole (1944): 15.
46 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain, 2 Bde. (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): II, 534.
47 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 69.
48 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151).
49 a.a.O.: 119.
50 Vgl. z.B. Aristoteles, Hist. anim. 499b ff.
51 Aristoteles, De part. anim. 658a35-b2.
52 a.a.O.: 684a17f.; vgl. auch 663a33f.
53 Aristoteles, De part. anim. 645b6-10; vgl. 644a16ff; 647a30f.
54 a.a.O.: 652a32f.
55 Vgl. Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: Lib. II; III; vgl. Hoßfeld, P. (1983). Albertus Magnus als Naturphilosoph und Naturwissenschaftler: 95.
56 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 110.
57 Belon, P. (1555). L'histoire de la nature des oiseaux.
58 Vgl. Bäumer-Schleinkofer, Ä. (1998). Die Begründung der Vergleichenden Anatomie um 1600 durch Rückbesinnung auf antike Theorien. Antike Naturwissenschaft und ihre Rezeption 8, 119-139: 121.
59 Coiter, V. (1575). Diversorum animalium sceletorum explicationes.
60 Vicq d'Azyr, F. (1786). Discours sur l'anatomie (Œuvre, Bd. 4, Paris 1805): 21.
61 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles de quadrupèdes, 4 Bde.; ders. (1817/36). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.; Geoffroy St. Hilaire, É. (1818-22). Philosophie anatomique, 2 Bde.
62 Lubosch, W. (1931). Geschichte der vergleichenden Anatomie. In: Bolk, L. Göppert, E., Kallius, E. & Lubosch, W. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. 1, 3-76: 18.
63 Geoffroy St.-Hilaire, É. (1818). Philosophie anatomique, Bd. 1; vgl. Rádl (1905-09/13): I, 330; 339; Lubosch (1931): 23; Asma, T.S. (1996). Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science: 25.
64 Tiedemann, F. (1818). Anatomie der Speicheldrüsen und des Pankreas; Meckel, J.F. (1821-31). System der vergleichenden Anatomie, 6 Bde.
65 Rathke, H. (1826). Bemerkungen ueber den innern Bau der Pricke oder des *Petromyzon fluviatilis* des Linneus.
66 Tiedemann, F. (1816). Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Fötus des Menschen nebst einer

vergleichenden Darstellung des Hirnbaues in den Thieren.
67 Treviranus, G.R. (1828). Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Sinneswerkzeuge des Menschen und der Thiere.
68 Heusinger, C.F. (1822). System der Histologie, Bd. 1.
69 Severinus, M.A. (Hg.) (1644). Colmenero de Ledesma, A., Chocolata inda: [Dedicatio]; ders. (1645). Zootomia Democritea.
70 Hernández, F. (1649). Rerum medicarum Novæ Hispaniæ thesaurus seu Plantarum animalium mineralium Mexicanorium historia: 906; Welsch, G.H. (1675). Hecatosteae II observationum physico-medicarum: 65; Pasch, G. (1700). De novis inventis, quorum accuratiori cultui facem praetulit antiquitas: 502.
71 Dufieu, J.F. (1766). Dictionnaire raisonné d'anatomie et de physiologie, Bd. 2: 272; Schwan, C.F. (1784). Nouveau dictionnaire de la langue allemande et françoise, Bd. 2: 545; Ludwig, C.F. (1794). Vorrede. In: Humboldt, A. von, Aphorismen aus der chemischen Physiologie der Pflanzen: XIII; Carus, C.G. (1811). Specimen biologiae generalis: 17.
72 Severinus (1645): 70; 89.
73 a.a.O.: 59.
74 Goethe, J.W. von (ca. 1796). Betrachtung über Morphologie (LA, Bd. I, 10, 137-144): 140.
75 Vgl. z.B. Burdach, C.F. (1800). Propädeutik zum Studium der gesammten Heilkunst: 54f. (§167; 169).

Literatur

Lundegårdh, H. (1922). Übersicht über die Geschichte der Pflanzenanatomie und der Zellenlehre. In: Linsbauer, K. (Hg.). Handbuch der Pflanzenanatomie, I. Abt., 1. Teil, I, 3-62.
Chaine, J. (1922-25). Histoire de l'anatomie comparative, 2 Bde.
Singer, C. (1925/57). A Short History of Anatomy from the Greeks to Harvey.
Lubosch, W. (1931). Geschichte der vergleichenden Anatomie. In: Bolk, L. Göppert, E., Kallius, E. & Lubosch, W. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. 1, 3-76.
Cole, F.J. (1944). A History of Comparative Anatomy. From Aristotle to the Eighteenth Century.
Faller, A. (1948). Die Entwicklung der makroskopisch-anatomischen Präparierkunst von Galen bis zur Neuzeit.
Schmitt, W. (1951). Wesen und Bedeutung der Anatomie nach der Auffassung des 18. und 19. Jahrhunderts.
Kevorkian, J. (1960). The Story of Dissection.
Park, K. (2006). Secrets of Women. Gender, Generation, and the Origins of Human Dissection.
Cunningham, A. (2010). The Anatomist Anatomis'd. An Experimental Discipline in Enlightenment Europe.

Anpassung

Das Substantiv ›Anpassung‹ geht auf das Verb ›passen‹ zurück, das auf einer Entlehnung aus dem franz. ›passer‹ »gehen, vorübergehen« beruht und sich über niederländische Vermittlung entwickelt zu ›(ge)passen‹ im Sinne von »zum Ziel kommen, erreichen« und schließlich die neuhochdeutsche Bedeutung »gut sitzen, angemessen sein« erhält. Das Verb ›anpassen‹ erscheint ebenso wie das Substantiv ›Anpassung‹ im 18. Jahrhundert.

Im Englischen taucht ***Adaptation*** im frühen 17. Jahrhundert auf[1]; es geht zurück auf lat. ›adaptere‹ »anpassen«[2]. Im Latein des Mittelalters wird zum Verb das Substantiv ›adaptatio‹ geformt, das zunächst in der Bedeutung »Anwendung«, aber auch als »Übereinstimmung«[3] und auch bereits im Sinne von »Anpassung«[4] verwendet wird. Der Ausdruck wird schon früh zur Bezeichnung sowohl eines Prozesses als auch des Ergebnisses eines Prozesses im Sinne eines Zustandes verwendet.

Im biologischen Kontext erscheint das englische Wort ›adaptation‹ seit der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts: M. Hale gebraucht es 1677, um die Entsprechung und das Zusammenspiel der Teile im menschlichen Körper zu beschreiben (»such an exact adaptation of every thing one to another, as to serve the whole«).[5] Der französische Ausdruck ›aptitude‹ wird im biologischen Kotext spätestens in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts gebraucht, z.B. 1769 von C. de Bonnet (»La Structure & le nombre des Membres, leur aptitude à se prêter aux impressions variées des Sens«[6]; dt. Übers.: »die Anpassung ihrer [der Gliedmaßen] Spielung zu diesen verschiednen Eindrücken«[7]). Auf das Verhältnis der Entsprechung eines Organismus zu seiner Umwelt, das in einem generationenübergreifenden Prozess entstanden ist, also die heute dominante Bedeutung, wird der Ausdruck erst seit den 1780er Jahren bezogen (von Gleichen-Russwurm 1781: »die Anpassung des Menschen an ein neues Klima ist eine langsame, eine hundertjährige Veränderung«[8]).

Neben ›Adaptation‹ ist auch der Ausdruck ›Adaption‹ verbreitet. Im Englischen erscheint er seit Beginn des 18. Jahrhunderts.[9] Er wird allerdings weniger in evolutionstheoretischen Kontexten als vielmehr im Sinne einer individuellen Anpassung eines Organismus an situative Bedingungen verwendet, z.B. für die Akkomodation der Augen an die lokalen Lichtverhältnisse. Das Wort findet sich seit dem 19. Jahrhundert aber auch im evolutionstheoretischen Kontext im Sinne von »Anpassung« (A.H. Thompson 1877: »a most peculiar feature in these animals is their adaption to an almost complete arboreal life«[10]).

Eine Anpassung ist ein Teil oder Prozess innerhalb eines Organismus (z.B. ein Organ, ein physiologischer Prozess oder ein Verhalten), der durch Selektion in der Vergangenheit für eine bestimmte Funktion geformt wurde; auch der Vorgang der Formung eines solchen Teils oder Prozesses durch Selektion wird als ›Anpassung‹ bezeichnet.

Adaptation (Pseudo-Galenus ca. 1225) *22*
Fitness (Locke 1689) *43*
Koaptation (Stahl 1707) *28*
Anpassung (Gleichen-Russwurm 1781) *22*
Selbstanpassung (Andrews 1808) *28*
Adaptabilität (Colburn 1820) *42*
funktionelle Anpassung (Gaskell 1833) *32*
Angepasstheit (Anonymus 1845) *41*
Koadaptation (Darwin 1859) *39*
Überleben des Angepasstesten (Spencer 1864) *43*
Präadaptation (Henderson 1872) *40*
Epharmonie (Vesque 1882) *28*
adaptive Radiation (Osborn 1902) *31*
Enharmonie (Francé 1907) *28*
Individualfitness (Gordon & Gordon 1939) *45*
Endoadaptation (Darlington 1940) *28*
Exoadaptation (Darlington 1940) *28*
kontrapunktische Beziehung (von Uexküll 1940) *31*
endogene Anpassung (Waddington 1957) *28*
optimale Nahrungssuche (Orians & Horn 1969) *51*
Optimierungsmodell (Rapport 1971) *51*
poststabilisierte Harmonie (Riedl 1975) *26*
direkte/indirekte Fitness (Brown 1979) *45*
Adaptationismus (Gould 1980) *37*
Merkmalsfitness (Sober 1981) *45*
Aptation (Gould & Vrba 1982) *40*
Exaptation (Gould & Vrba 1982) *41*
Präaptation (Gould & Vrba 1982) *41*
Fundamentalfitness (Cooper 1984) *48*
Exadaptation (Griffiths 1992) *41*
Nonaptation (Brosius & Gould 1992) *41*
Potaptation (Brosius & Gould 1992) *41*

Antike

Der Gedanke der Anpassung der Organismen an die Eigenschaften ihrer Umwelt findet sich bereits bei Platon. Im ›Protagoras‹ berichtet er, die Tiere seien ausgestattet »durch Bekleidung mit dichten Haaren und starken Fellen, hinreichend, um die Kälte, aber auch vermögend, die Hitze abzuhalten«.[11]

Auch bei Aristoteles finden sich Argumentationsketten, in denen die morphologischen Eigenarten eines Organismus als Ausdruck ihrer jeweiligen besonderen Funktionen interpretiert werden und die Funktionen wiederum unter Hinweis auf die spezielle Lebensweise eines Organismus in einer besonderen Umwelt gedeutet werden. Allgemein stellt Aris-

toteles fest: »[D]ie Natur schafft die Organe für die Funktion, aber nicht die Funktion für die Organe«.[12] So heißt es in Bezug auf die Ruderfüße der Wasservögel, sie hätten »zu ihrem Vorteil solche Füße um ihrer Lebensform willen, damit sie im Wasser leben können, und damit sie, wenn die Flügel unnütz sind, Füße haben, die zum Schwimmen brauchbar sind«.[13] Die Argumentation nimmt also ihren Ausgang von der Umwelt des Organismus (↑Umwelt/Umweltdeterminismus): Diese verlangt eine besondere Funktion (Verrichtung, »πρᾶξις« bei Aristoteles), die wiederum bei dem Organismus eine besondere strukturelle Einrichtung notwendig macht. Die funktionale Deutung der organischen Funktionen erfolgt bei Aristoteles über den Verweis auf eine Zweckursache (↑Zweckmäßigkeit), und diese enthält ein gewisses ätiologisches Moment: Die Funktionszuschreibung gibt nicht nur an, wozu ein Merkmal dient, sondern impliziert gleichzeitig die These, dass diese Funktion Teil der Ursachen für das Vorhandensein des Merkmals ist.[14] Bei Aristoteles kann damit bereits die charakteristische doppelte Struktur des Anpassungskonzepts identifiziert werden: Es umfasst sowohl eine zeitlich vorwärtsorientierte, funktionale Komponente (im Sinne der zukünftigen Nützlichkeit oder Zweckmäßigkeit eines Merkmals) als auch einen rückwärtsgewandten, kausalen Teil (im Sinne der Ursache oder des Entstehungsgrundes des Merkmals).

Das Verhältnis der Passung von Organismus und Umwelt wird in der Antike stärker als heute als eine symmetrische Beziehung gesehen: Die Organismen sind an ihre Umwelt angepasst, so wie die Umwelt an sie angepasst ist. Viele Verhältnisse der anorganischen Natur bieten den Bedürfnissen der Organismen entgegenkommende Bedingungen, so z.B. der Wechsel von Tag und Nacht, der die Abwechslung von Phasen der Aktivität und Ruhe ermöglicht. Cicero und andere Autoren führen diese wechselseitige Anpassung auf eine göttliche Intelligenz (»consilium divinum«) zurück.[15]

17. und 18. Jh.

In der Neuzeit steht die Vorstellung von der Anpassung der Organismen an ihre Umwelt anfangs im Zusammenhang mit dem Bild eines harmonisch eingerichteten Gesamthaushalts der Natur. Bis zum Ende des 17. Jahrhunderts gilt dabei die Natur insgesamt, und nicht allein die organische Sphäre, als bestimmt durch die universale Relation der Anpassung. Erst Newtons Erklärung der harmonischen Bewegung der Himmelskörper durch die einfachen Gesetze der Gravitation schließt den anorganischen Bereich weitgehend aus der Anpassungsbetrachtung aus. Denn wenn einfache deterministische Gesetze die Bewegungen erklären können, wird die Annahme einer Anpassung im Sinne einer natürlichen Teleologie überflüssig.[16] Seit Ende des 17. Jahrhunderts ist das Problem der Anpassung damit zu einer spezifisch biologischen Fragestellung geworden. Sie wird bis zum Anfang des 19. Jahrhunderts meist unter Verweis auf die intentionale, göttliche Einrichtung der Natur beantwortet. In den Entwürfen der Physikotheologie – oder, unter Berücksichtigung der spezifisch biologischen Ausrichtung der Frage: der »Physiotheologie«[17] – werden die organischen Anpassungserscheinungen als entscheidende Grundlage für den Beweis der Existenz Gottes verwendet. Zwei der Hauptvertreter dieser Richtung, J. Ray am Ende des 17. Jahrhunderts[18] und W. Paley zu Beginn des 19. Jahrhunderts[19] kommen darin überein, die enge Entsprechung der Eigenschaften der Organismen mit denen ihrer Umwelt als Beleg für ein göttliches Design zu werten.

Aber auch außerhalb des engeren Kontextes der physikotheologischen Autoren sind Argumentationen, die die Vorstellung einer Anpassung der Organismen enthalten, weit verbreitet. Bei C. von Linné heißt es Mitte des 18. Jahrhunderts (in einer zeitgenössischen Übersetzung), der Schöpfer habe »jedem Gewächs eine solche Natur gegeben, die sich zu dem Clima und Boden schickt. Einige können daher die strengste Kälte, andere die Hitze vertragen«.[20] Verbreitet ist in dieser Zeit die Vorstellung eines Gleichgewichts oder einer harmonischen Entsprechung der Organismen mit ihrer Umwelt (C. de Bonnet 1764: »Le corps animal n'est en rapport qu'avec notre Terre«[21]).

Die Vorläufer einer Selektionstheorie, die seit der Mitte des 18. Jahrhunderts formuliert werden, betonen (im Anschluss an Lukrez; ↑Evolution; Selektion) besonders die Bedeutung der inneren Stimmigkeit der Teile zueinander als eine Voraussetzung für das Überleben eines Organismus. So argumentiert Maupertuis, dass durch zufällige Veränderung der Eltern eine Vielzahl von verschiedenen Organismen gebildet worden sein könnte, von denen einige wohl organisiert gewesen seien, so dass sie ihre Bedürfnisse erfüllen könnten; anderen fehlte dagegen diese Anpassung (»convenance«) und sie seien untergegangen.[22]

1788 beschreibt I. Kant das Verhältnis der verschiedenen Menschenrassen zu ihrer jeweiligen Heimat als eine »Anpassung« und verfügt damit ebenfalls bereits über einen biologischen Anpassungsbegriff, der das Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt betrifft.[23] Kant versteht die Anpassung primär

als einen Zustand, ein statisches Verhältnis. Außerdem bezeichnet das Konzept der Anpassung bei Kant nicht die Beziehung eines Individuums, sondern das einer Art zur Umwelt: Im Sinne der klassischen Physikotheologie geht Kant von einer artspezifischen Einrichtung der Lebewesen mit Merkmalen aus, die den Eigenschaften der Umwelt entsprechen und damit eine Befriedigung ihrer Bedürfnisse ermöglichen.

Evolutionsmechanismen und Anpassung

Durch Lamarck wird die Vorstellung der Anpassung in eine Theorie der Transformation der Arten integriert und damit zu einem Konzept entwickelt, das sich auf einen Prozess bezieht (↑Lamarckismus; Phylogenese). Die Anpassung wird nach der Theorie Lamarcks über die Bedürfnisse und das Verhalten vermittelt: Verstärkter Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe führt zu einer Änderung des Baus der Organismen.[24] Auch in dieser Theorie ist die Anpassung v.a. ein Resultat der (über die Bedürfnisse vermittelten) Einflüsse der Umwelt. Ausgehend von der Vielfalt der Umweltbedingungen dient das Anpassungskonzept zur Erklärung der Vielfalt der organischen Formen. Die Anpassung steht damit weitgehend unabhängig von der Tendenz der Organismen zur Höherentwicklung. Anders als später bei Darwin resultiert die Anpassung bei Lamarck also nicht unmittelbar aus dem Mechanismus des evolutionären Formenwandels (↑Evolution). Weil Anpassungen an die Umwelt in der Theorie Lamarcks sehr schnell erfolgen können, bilden sie eher ein physiologisches als ein evolutionäres oder ökologisches Problem, wie später für Darwin.[25]

In der Theorie Lamarcks wird die Umwelt so vorgestellt, dass sie eine im Laufe des Lebens der Organismen aktive Gestaltungsrolle übernimmt. Außerdem werden nach Lamarck bekanntlich die in direkter Wechselwirkung mit der Umwelt individuell erworbenen Veränderungen auch an die folgenden Generationen weitergegeben (»Vererbung erworbener Eigenschaften«, »Lamarckismus«). Diese Theorie ist damit unterschieden von anderen Ansätzen, in denen der Umwelt allein eine passive Rolle zuerkannt wird, in der Weise, dass eine Anpassung allein über die unterschiedliche Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit für die Organismen in einer Umwelt wirksam wird; nach diesen Ansätzen erfolgt eine Anpassung also erst in einem generationenübergreifenden Prozess (Selektionstheorie, Darwinismus).

Neben diesen einseitig deterministischen Auffassungen stehen solche Lehren, nach denen die Veränderungen der Organismen aufgrund des wechselseitigen Verhältnisses des Organismus zu seiner Umwelt entspringen. Mit der Wechselwirkung von »Gestalt« und »Lebensweise« formuliert bereits Goethe diesen Zusammenhang in einem Gedicht: »Also bestimmt die Gestalt die Lebensweise des Tieres,/ Und die Weise, zu leben, sie wirkt auf alle Gestalten/ Mächtig zurück«.[26] Auch andere Sätze Goethes können in diesem Sinne interpretiert werden: »das Tier wird durch Umstände zu Umständen gebildet; daher seine innere Vollkommenheit und seine Zweckmäßigkeit nach außen«[27]. Die äußeren Umstände bilden das Tier so, dass seine Gestalt für sich selbst zum Umstand wird und seine weitere Entwicklung mit beeinflusst. In moderner Terminologie ausgedrückt, stellt die Gestalt eine Einschränkung (»constraint«) für das Entwicklungspotenzial eines Organismus dar (↑Typus).

Cuvier vs. Geoffroy: »Teleologie« vs. »Homologie«

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird der Begriff der Anpassung häufig gerade innerhalb solcher Positionen ins Spiel gebracht, die eine Veränderung und Evolution der Arten ablehnen.[28] Die Anpassung der Organismen an ihre Umwelt gilt als Beleg für die Einrichtung der Welt durch einen Schöpfergott oder einfach als Ausdruck einer harmonisch geordneten Welt (denn auch im frühen 19. Jahrhundert nehmen nicht alle Naturforscher, die den Anpassungsbegriff verwenden, einen planenden Gott an[29]). Besonders einflussreich wird die Position G. Cuviers, der von einer jeweiligen funktionalen Gestaltung jeder Art entsprechend der ihr eigenen Organisation und ihrer Umwelt ausgeht. Die Arten und höheren taxonomischen Einheiten sind nach Cuvier streng getrennt und jeweils optimal an ihre Umwelt angepasst. Die organischen Ähnlichkeiten erklären sich damit funktional als Anpassungen an ähnliche Existenzbedingungen (»conditions d'existence«; ↑Umwelt). Ausdrücklich formuliert Cuvier in einem Brief aus dem Jahr 1791, die Organisation eines Tieres stehe in Harmonie zu ihrer Lebensweise (»Toute l'organisation d'un animal est en harmonie nécessaire avec sa manière de vivre«).[30]

É. Geoffroy St. Hilaire hält dieser Auffassung die Erfahrung der vergleichenden Anatomie entgegen, nach der es Übereinstimmungen im Bauplan gibt (»unité de plan«), die einen Zusammenhang verschiedener Arten nahe legen, auch wenn einander entsprechende Strukturen verschiedene Funktionen wahrnehmen.

Paradigmatisch stehen sich die Interpretationen der organischen Formen als funktionale Anpassungen (Cuvier) und als Ausdruck eines gemeinsamen

Bauplans (Geoffroy) im so genannten *Akademiestreit* gegenüber.[31] R. Owen kontrastiert beide Standpunkte in der Alternative von *Teleologie* versus *Homologie*.[32] Die von den ↑Homologien ausgehende strukturalistische Position Geoffroys weist in diesem Streit eine größere Nähe zu den später sich etablierenden Vorstellungen von einer Transformation der Arten auf. Beide Seiten haben ihre Fürsprecher: In England argumentiert C. Bell für Cuvier, wenn er als einzige Erklärung der Organisation der Lebewesen das »Prinzip der Adaptation« akzeptiert[33]; auf der anderen Seite wird die Teleologie (eines planenden Schöpfergottes) zunehmend als problematisch zur Erklärung der Anpassung empfunden. Von einem reinen Designstandpunkt aus gesehen erscheint es unerklärlich, warum für gänzlich unterschiedliche Funktionen ähnliche Strukturen verwendet werden sollten, wie dies aber die vergleichende Anatomie belegt. Owen kontrastiert die strukturelle Vielfalt in den Fortbewegungsmitteln des Menschen (in Form von Schiffen, Eisenbahnen oder Luftballons) mit der strukturellen Ähnlichkeit in den Gliedmaßen der Wirbeltiere, auch wenn diese ganz unterschiedliche Funktionen haben.[34] Die Ähnlichkeit ist für Owen Ausdruck eines gemeinsamen strukturellen Bauplans, des Archetyps der Wirbeltiere (↑Typus). W. Carpenter geht soweit, als Alternativerklärung für die Anpassung eine einfache Theorie der ↑Selektion zu erwägen.[35]

Comte und Spencer: Leben als Anpassung

Bei den Vertretern der komparativen Anatomie in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts steht meist die Relation der Teile eines Körpers zueinander im Vordergrund des Interesses; der Bezug der Organismen zu ihrer Umwelt steht dagegen im Hintergrund. (Dies gilt allerdings nicht für den externalistischen Standpunkt Lamarcks, in dem der Umwelt eine wichtige Rolle zugeschrieben wird.) Im zweiten Drittel des 19. Jahrhunderts gewinnt dagegen die Relation des Organismus zu seiner Umwelt zunehmend an Aufmerksamkeit. Diese Entwicklung geht so weit, dass der Begriff des Lebens über den Prozess der Anpassung des Organismus an die Umwelt definiert wird. ›Leben‹ wird nicht mehr über die Korrelation der Teile eines Organismus bestimmt (wie bei Cuvier), sondern über die Korrelation des Organismus mit seiner Umwelt (»corrélation générale«).[36] A. Comte formuliert dies 1838 in klarer Weise mit der These, dass die Idee des Lebens nicht nur einen Organismus voraussetzt, sondern auch ein Gefüge von Umwelteinflüssen, die dessen Existenz ermöglichen: »[L]'idée générale de vie […] suppose, en effet, non-seulement celle d' un être organisé de manière à comporter l'état vital, mais aussi celle, non moins indispensable d'un certain ensemble d'influences extérieures propres à son accomplissement. Une telle harmonie entre l'être vivant et le *milieu* correspondant caractérise évidemment la condition fondamentale de la vie«.[37]

Im Englischen wird für diese Harmonie zwischen Organismus und Umwelt der Terminus ›Adaptation‹ verwendet (Strickland 1840: »adaptation of organic beings to their destined conditions of existence«[38]). H. Spencer stellt die Anpassung ins Zentrum seiner Bestimmungen des Lebensbegriffs: »[T]he changes or processes displayed by a living body are specially related to the changes or processes in its environment. And here we have the needful supplement to our conception of Life. Adding this all-important characteristic, our conception of Life becomes – The definite combination of heterogenous changes, both simultaneous and successive, *in correspondence with external co-existences and sequences*«.[39] Und später: »[O]ur conception of Life under its most abstract aspect will be – The continuous adjustment of internal relations to external relations«.[40]

C. Darwin: Anpassung durch Evolution

In der Entwicklung des Anpassungsbegriffs bei Darwin lässt sich seine allmähliche Lösung von einer naturtheologischen Weltsicht nachzeichnen.[41] In seinem nicht veröffentlichten ›Sketch‹ von 1842 und dem ›Essay‹ von 1844 spricht er häufig davon, die Organismen seien *perfekt* an ihre Umwelt angepasst (»perfectly adapted to conditions«[42]). Er verwendet hier einen absoluten Maßstab der Anpassung. Ohne Umweltänderung gebe es auch keine Veränderung der Organismen (↑Umwelt/Umweltdetermination). Erst später löst er sich von diesen Restbeständen einer naturtheologisch-harmonischen Naturdeutung und kann dann im ›Origin‹ von 1859 betonen, es komme allein auf den *relativen* Vorteil eines Typs gegenüber seinen Konkurrenten an, der ihm zu seiner Ausbreitung verhelfe. Was als Anpassung zu werten ist, hängt damit nicht mehr primär von der Relation des Organismus zu seiner anorganischen Umwelt ab, sondern von seiner Relation zu anderen Organismen.[43]

Die Anpassung ist damit zu einem Konzept geworden, das einen auf beiden Seiten dynamischen Prozess beschreibt, so dass auf ihrer Grundlage eine grenzenlose Dynamik der Veränderung entworfen werden kann. Eine so verstandene Anpassung hat nichts mehr mit einer Determination der Organismen durch die Umwelt zu tun. Darwin hat sich damit von seiner anfänglichen Vorstellung, es gebe für alle Arten definierte »Plätze« in der Ökonomie der Natur,

gelöst (↑Nische). Stattdessen eröffnet ihm sein Anpassungsbegriff die Möglichkeit, die Evolution als einen (nach dem Prinzip der Divergenz) auf Vermehrung und Spezialisierung der Arten gerichteten Prozess zu konzipieren (↑Phylogenese). Anders als seine Vorgänger in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts geht Darwin mit diesem Ansatz auch nicht mehr davon aus, das Prinzip, das für eine »perfekte« Anpassung sorge, liege in dem Prozess der Reproduktion selbst. Er postuliert hierfür vielmehr die Natürliche ↑Selektion als eine Anpassungen bewirkende, aber erst nach der Reproduktion und Variation wirksame Instanz. Er steht damit auch Gedanken einer »Höherentwicklung« des Lebens nicht grundsätzlich ablehnend gegenüber; er erkennt nur die Schwierigkeit, einen objektiven Maßstab für »höhere« und »niedere« Organisation zu bestimmen (↑Fortschritt). Mit Darwins Anpassungsbegriff, der sich von der Vorstellung einer einfachen Umweltdetermination löst, kann der organische Entwicklungsprozess damit insgesamt als eine offene Dynamik der »Selbstbeziehung der Biosphäre«[44] beschrieben werden.

Insgesamt entwickelt sich das Konzept der Anpassung in Darwins Denken von der (naturtheologischen) Vorstellung eines *Zustandes* hin zu der Idee eines *Prozesses*. Als Ergebnis eines Selektionsprozesses interpretiert, können Erscheinungen der Anpassung in der Konzipierung durch Darwin treffend als ***poststabilisierte Harmonien*** beschrieben werden, wie dies R. Riedl 1975 vorschlägt (im Unterschied zu der von Leibniz postulierten »prästabilierten Harmonie«).[45]

Ausgehend von der älteren Debatte um den Anpassungsbegriff findet sich in Darwins Theorie der Anpassung eine Synthese der beiden Pole der Opposition des strukturalistischen Ansatzes der Morphologie (für den in der älteren Diskussion Geoffroy St. Hilaire und sein Konzept der ›Einheit des Plans‹: »l'unité de composition«[46] steht) mit dem funktionalistischen Ansatz der Anpassungslehre (im Stile Cuviers).[47] Für Darwin sind Anpassungen sowohl Merkmale auf einer struktuell einheitlichen Grundlage, die durch gemeinsame Abstammung bedingt ist, als auch Phänomene, die durch eine bestimmte Funktion gekennzeichnet werden können – und die gerade aufgrund dieser Funktion vorhanden sind. A. Gray beschreibt die darwinsche Synthese 1874 als eine »Verheiratung« von Morphologie und Teleologie (»Morphology wedded to Teleology«[48]) – eine Darstellung, die Darwin zustimmend zur Kenntnis nimmt (↑Zweckmäßigkeit). Darwin bringt die Polarität von Morphologie und Teleologie (im Sinne der Anpassungslehre) als ein Nebeneinander von zwei »Gesetzen« zum Ausdruck: das von der Einheit des Typus (»unity of type«) und das von den Umweltbedingungen (»conditions of existence«).[49] Die Einheit des Typus manifestiert sich nach Darwin in der Vererbung, welche bewirkt, dass viele Organismen über Strukturen verfügen, die in keiner Beziehung zu ihrer Lebensweise stehen. Das Gesetz von den Umweltbedingungen sieht Darwin als das »höhere Gesetz« an, weil in ihm das andere Gesetz durch die Anpassungen der Vorfahren an die Umwelt enthalten sei: Vergangene Anpassungen werden Teil der Morphologie und des Typus. Die funktionale Betrachtung hat insofern bei Darwin eine Priorität gegenüber der strukturalistischen.

Darwin liefert mit der Selektionstheorie nicht nur eine Rechtfertigung für den Gebrauch des Anpassungsbegriffs in der Biologie, er schränkt dessen Reichweite auf der anderen Seite auch ein. Denn im Rahmen seiner Theorie kann nicht jede Form der organischen Anpassung erklärt werden; allein solche Merkmale können als Anpassungen im Sinne selektierter Effekte eines Merkmals gedeutet werden, die dem Träger dieses Merkmals oder seiner Gruppe zugute kommen. Ausgeschlossen sind damit einseitige nützliche Wirkungen, die von einem Organismus ausgehen, aber allein anderen zugute kommen (ohne Rückwirkung).[50] Besonders betroffen ist von diesem Ausschluss die alte Argumentation, nach der die anderen Organismen und Arten derart beschaffen sind, dass sie dem Menschen dienen. Eine solche Argumentation kann mit Darwins Theorie nicht gerechtfertigt werden.

Es ist gesagt worden, dass Darwins Theorie der Natürlichen Selektion nicht nur die erste, sondern auch die einzig mögliche natürliche Erklärung der organischen Anpassungsphänomene liefert (Pinker & Bloom 1992: »natural selection is the only scientific explanation of adaptive complexity«[51]; Amundson 1996: »the first and only fully naturalistic explanation of biological adaptation«[52]; Brandon 2008: »the first, and only, causal-mechanistic account of the existence of adaptations in nature«[53]). Als Begründung für diese These bemerken Pinker und Bloom, dass allein die Selektionstheorie eine sukzessive Komplexitätssteigerung beschreiben kann, weil nur in ihrem konzeptionellen Rahmen der verstärkende und rückkoppelnde Effekt des funktionalen Beitrags eines Teils in einem Ganzen Berücksichtigung findet: »Natural selection […] is the only physical process capable of creating a functioning eye, because it is the only physical process in which the criterion of being good at seeing can play a causal role«.[54] Selbst lamarckistische Erklärungen der Evolution müssen

für die Deutung der Anpassungen auf die Selektionstheorie zurückgreifen. Denn der bloße Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften liefert noch keine Erklärung dafür, warum ausschließlich oder zumindest bevorzugt funktionale, d.h. für Überleben und Fortpflanzung zuträgliche Merkmale vererbt werden (Dawkins 1983: »Lamarckian mechanisms cannot be fundamentally responsible for adaptive evolution. Even if acquired characters are inherited on some planet, evolution there will still rely on a Darwinian guide for its adaptive direction«[55]). Die darwinsche Selektionstheorie scheint somit in Bezug auf die natürliche Erklärung von Anpassungen die universal gültige Theorie zu sein (Rosenberg & McShea 2008: »the only game in town«: »not just the best explanation of adaptation but the only physically possible purely causal explanation, the only one consistent with what we already know about the physical laws […] that govern the universe«[56]).

Anpassung an Existenzbedingungen?

Wenn Darwin die Entität, an die sich die Organismen anpassen, näher bestimmt, verwendet er meist den Ausdruck *Lebensbedingungen* (»conditions of life«)[57], vereinzelt auch *externe* (»external«[58]) oder *physische Bedingungen* (»physical conditions«[59]), *Existenzbedingungen* (»conditions of existence«[60]), *Standort* (»place in the economy of nature«[61]; »as each [animal] exists by a struggle for life, it is clear that each must be well adapted to its place in nature«[62]) oder schließlich *Heimat* (»home«)[63] der Organismen. Den erst später etablierten Begriff der ↑*Umwelt* (»environment«) verwendet Darwin nicht. Nach Darwin sind Organismen, die auf dem Land, im Wasser oder in der Luft leben, durch besondere, für diese Lebensweise typische Anpassungen gekennzeichnet, wie z.B. durch die besondere Körperform und die flossenartigen Gliedmaßen bei den Tieren, die im Wasser leben. Ausdrücklich behauptet Darwin, die Organismen seien an ihre Existenzbedingungen angepasst (1856-58: »adapted to its conditions of existence«[64]; 1859/72: »adapted to its conditions of life«[65]).

Die Rede von der Anpassung der Lebewesen an ihre Existenzbedingungen ist schon vor dem Erscheinen von Darwins Hauptwerk verbreitet (Strickland 1840: »adaptation of organic beings to their destined conditions of existence«)[66] und bildet auch später eine beliebte Formel[67]. Der Sachverhalt, der damit bezeichnet wird, wird durch die gegebenen Beispiele zwar weitgehend klar, rein sprachlich stellt die Formulierung allerdings eine Kuriosität dar: An seine Lebensbedingungen ist der Organismus natürlich immer schon angepasst, eben weil sie die *Bedingungen*, im Sinne von Voraussetzungen, seines Lebens sind. Ein Gegenstand bedarf keiner Anpassung an das, was seine Existenz allererst ermöglicht; bzw. der Anpassungsbegriff verliert seinen Gehalt, wenn er die

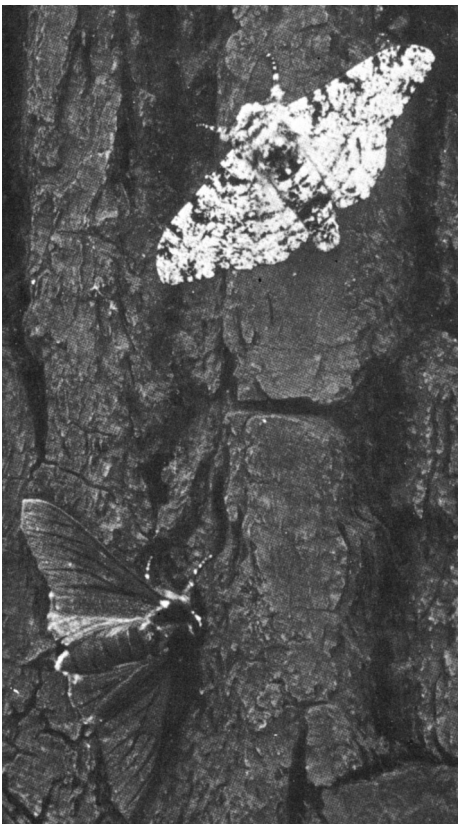


Abb. 12. Birkenspanner (Biston betularia) *in seiner typischen Form (f. typica; oben) und in seiner melanistischen Form (f. carbonaria) auf einem verrußten Eichenstamm. Die Ausbreitung der melanistischen Form in den von der Industrialisierung stark betroffenen Regionen Englands gilt als ein klassisches Beispiel der Anpassung. Weil in den Untersuchungen im 20. Jahrhundert ökologische Faktoren wie der tatsächliche Aufenhaltsort der Falter in der Natur nicht berücksichtigt wurde – auch die obige Abbildung entstand unter artifiziellen Bedingungen – bildet der Fall des Industriemelanismus des Birkenspanners ein bis in die Gegenwart umstrittenes Beispiel für Selektion in der Natur. Die Debatten spielen sich allerdings eher in populären Medien ab, weniger in wissenschaftlichen Kreisen (aus Kettlewell, B. (1973). The Evolution of Melanism: pl. 8.2).*

(logische) Relation des Organismus zu seinen (äußeren) Existenzvoraussetzungen bezeichnen soll. In der Formulierung ›Anpassung an die Existenzbedingungen‹ findet sich offenbar eine Verbindung des alten Anpassungsbegriffs im Sinne eines Zustandes und des neuen (evolutionstheoretischen), der einen Prozess bezeichnet: Nach der ersten Vorstellung ist eine Anpassung eine Bedingungsrelation (ein logisches Verhältnis): Gewisse Aspekte der Außenwelt ermöglichen die Existenz des Organismus. Im dynamischen Verständnis ist eine Anpassungsrelation dagegen ein Prozess: Der Organismus wird in einer Entwicklung gebildet und modifiziert, und bei dieser Modifikation beeinflussen Aspekte der Außenwelt die Ausbildung seiner Merkmale.

Innere Anpassungen

Der Anpassungsbegriff wird nicht nur auf das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt, sondern auch auf das Verhältnis seiner Teile zueinander bezogen. Neben den Anpassungen an die äußere Umwelt stehen also die *inneren Anpassungen*. Seit der Antike werden diese gegenseitigen Anpassungen der Teile in einer wechselnden Terminologie beschrieben (↑Ganzheit; Wechselseitigkeit). 1779 entwirft Hume das Verhältnis der Teile eines Tieres (und auch einer Pflanze) als eine wechselseitige Anpassung (»curious adjustment to each other«[68]). In der vergleichenden Anatomie der ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts wird für diese Verhältnisse meist der Ausdruck *Korrelation* verwendet (↑Morphologie/Korrelation).[69]

Auch Darwin verwendet den Begriff der Anpassung für das Verhältnis der Teile in einem Organismus (»adaptations of one part of the organisation to another part«[70]). Andere Evolutionstheoretiker folgen ihm in dieser Auffassung. Weismann erläutert: »Alle Teile des Organismus sind aufeinander abgestimmt, d.h. einander angepaßt, und ebenso ist das Ganze des Organismus seinen Lebensbedingungen angepaßt«.[71] Meist wird der Begriff der Anpassung aber auf das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt bezogen. Bei G.G. Simpson heißt es Mitte des 20. Jahrhunderts: »What makes a characteristic advantegeous, hence adaptive, is a relationship between the organism and [...] its environment«.[72]

Die Unterscheidung der wechselseitigen inneren Anpassung der Teile aneinander von der Anpassung des Organismus an äußere Umweltfaktoren ist auf verschiedene Begriffe gebracht worden. J. Vesque führt 1882 den Terminus ***Epharmonie*** ein, um allein die Anpassung von Pflanzen an die äußeren Faktoren auszudrücken[73]; später ist parallel dazu von der *Entharmonie*, d.h. der wechselseitigen Anpassung der Teile aneinander die Rede (Hesse 1927)[74] – R.H. Francé bedient sich seit 1907 des Wortes ***Enharmonie*** als der »inneren, einheitlichen Leitung der Erhaltungsprozesse«[75] oder der »inneren Harmonie des lebendigen Organismus«[76]. Koepcke erläutert die Unterscheidung mit den Begriffen des (morphologischen) *Bauplans* und des (ökologischen) *Leistungsplans*.[77] C.D. Darlington bringt 1940 die gleiche Unterscheidung durch die Begriffe ***Endoadaptationen*** (»endo-adaptations«) und ***Exoadaptationen*** (»exo-adaptations«) zum Ausdruck[78] (vgl. Emerson 1942: »Adaptation may be demonstrated both within an organismic system (endoadaptation) or between the organism and its environment (exoadaptation)«[79]).

Innere Anpassungen sind vorher auch als ***Koaptationen*** (franz. »coaptations«) bezeichnet worden (vgl. Abb. 13). L. Cuénot, der diesen Ausdruck 1921 verwendet, versteht darunter die wechselseitige Anpassung von zwei unabhängigen Körperteilen, die durch ihr Zusammenwirken eine funktionale Einheit bilden (»ajustement réciproque de deux parties indépendantes d'un organisme animal, qui réalisent par leur union un appareil à fonction définie«).[80] Vergleichbar seien die Koaptationen mit der wechselseitigen Passung von Knopf und Knopfloch oder Violine und Bogen. – Verwendung findet der Ausdruck ›Koaptation‹ bereits im frühen 18. Jahrhundert, um das Verhältnis der wechselseitigen Anpassung der Organe in einem Organismus zu bezeichnen. In diesem Sinne gebraucht G.E. Stahl die Formulierung bereits 1707 (»de laxiore atque crassiore solidorum corporum inter se coaptatione in usu esse soleat«[81]; 1708: »coaptatio organorum«[82]). Im Verlauf des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck auch in die Chirurgie übernommen; er bezeichnet dort das Zusammenfügen der Enden eines gebrochenen Knochens (engl. »coaptation«).[83]

P.B. Medawar unterscheidet 1951 zwischen *endosomatischen Anpassungen* (»endosomatic adaptations«), d.h. Anpassungen innerer Organe, und *exosomatischen Anpassungen* (»exosomatic adaptations«), d.h. Anpassungen durch den Einsatz körperfremder Werkzeuge, z.B. kleinen Stöcken durch die Galapagosfinken. Während die endosomatischen Anpassungen nach Medawar durch Vererbung weitergegeben werden, seien die exosomatischen Anpassungen in der Regel aufgrund von Tradition entstanden und hätten sich durch Kommunikation ausgebreitet.[84] C.H. Waddington spricht im Anschluss an Medawar 1957 von ***endogenen Anpassungen***.[85]

In der soziologischen Theorie ist für die Anpassung eines Systems an seine eigene Komplexität der Terminus ***Selbstanpassung***[86] und korrespondierend dazu der *Selektion der Selektion* bzw. der *Selbstse-*

lektion[87] in Gebrauch. ›Selbstanpassung‹ ist aber seit Anfang des 19. Jahrhunderts auch ein gelegentlich im physiologischen und ökologischen Kontext verwendeter Ausdruck. Meist steht das Wort unabhängig von selektionstheoretischen Überlegungen oder wird diesen sogar entgegengesetzt (Andrews 1808: »the membrane [of the urethra] has the power of self adaptation in a very extraordinary manner to the emission of urine and of semen, that in the one operation it is enlarged, in the other straitened«[88]; Anonymus 1834: »[God] gives even to the plants and trees of the earth the power of self-adaptation to a change of soil or climate«[89]; Blyth 1837: »System der Selbstanpassung [zur geografischen Verteilung von Individuen einer Art]«[90]; Carpenter 1839: »[man's] power of self adaptation«[91]; Kennedy 1851: »universal self-adaptation [of man as an »inhabitant of all climates«]«[92]; Walker 1855: »the Lamarkean hypothesis of the self-adaptation of organic forms to conditions of inorganic nature«[93]; Murphy 1869: »I believe that natural selection will account for much which self-adaptation will not account for«[94]; Harrison 1876: »The various organs have a power of self-adaptation«[95]; Sully 1877: »the self-adaptation of the nervous organism«[96]; Litten 1890: »Tendenz des Herzens zur Selbstanpassung«[97]; Gaupp 1897: Spencer schildere »die bisherige Entwicklung der Menschheit als einen allmählichen Prozess der Selbstanpassung an ihre Lebensbedingungen«[98]).

Unter ›Anpassung‹ werden dabei also durchaus nicht immer evolutionäre Prozesse oder deren Ergebnis, sondern auch individuelle Verhaltensänderungen verstanden. Im evolutionären Kontext verwendet L. Plate 1903 den Ausdruck ›Selbstanpassung‹, und zwar im Sinne von »directer Anpassung«, die nicht über Konkurrenz vermittelt ist und die als Alternative zu der darwinschen Selektion vorgestellt wird.[99] F. Wuketits charakterisiert allgemein die Position des Lamarckismus 1978 mit diesem Wort: »Aktive Selbstanpassung der Organismen durch ihren eigenen Willen (Lamarckismus)«.[100]

Haeckel: Anpassung und Vererbung

E. Haeckel fasst die Anpassung 1866 als »äussere Gestaltungskraft oder äusseren Bildungstrieb« und versteht sie allgemein als das Verhältnis eines Körpers (auch eines anorganischen) zu seiner Umgebung.[101] Haeckel stellt sich die Anpassung als ein Prinzip vor, das antagonistisch zu einer »inneren Gestaltungskraft« steht und das er als »Erblichkeit« bezeichnet. Während die Anpassung das dynamische Prinzip ist, das eine Veränderung der Organismen gemäß ihrer Umwelt oder gemäß innerer Prozesse

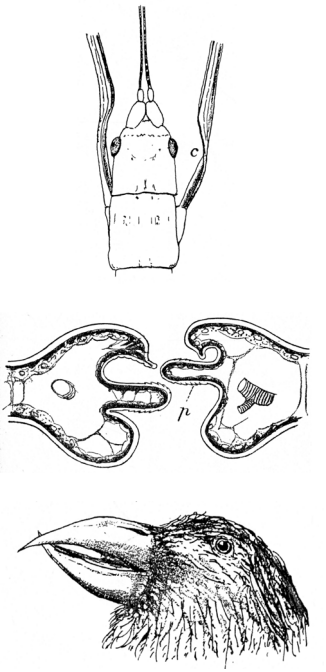


Abb. 13. »Koaptationen« von Körperteilen. Oben: Koaptation von Kopf und Vorderbein einer Stabheuschrecke (Carausius morosus): Die Krümmung (c) im Femur des Vorderbeis ermöglicht das Anlegen des gestreckten Beins in der Körperachse, so dass eine Tarnung als Zweig möglich wird. Mitte: Koaptation der Deckflügel eines Grünen Schildkäfers (Cassica viridis) mittels des Prinzips von Nut und Feder (p). Unten: Koaptation von Ober- und Unterschnabel eines Fichtenkreuzschnabels (Loxia curvirostra) (aus Cuénot, L. (1925). L'adaptation: 267; 281; 320).

bewirkt – Haeckel unterscheidet neben den äußeren »innere Anpassungen« als Folge der »beständigen inneren Veränderungen«[102] –, ist die Erblichkeit oder ↑Vererbung das konservierende Prinzip, über das die Erzeugung der ähnlichen Nachkommen erklärt wird.

Haeckel verfügt damit noch nicht über einen evolutionstheoretisch fundierten Anpassungsbegriff. Anpassungen sind für Haeckel im Wesentlichen Modifikationen eines individuellen Organismus, die dieser im Laufe seines Lebens erfährt und die Haeckel in besonderer Verbindung zu seiner Ernährung sieht, denn er ist der Auffassung, »dass alle Anpassungs-Erscheinungen in letzter Instanz auf Ernährungs-Vorgängen beruhen«.[103] Die Ernährung ist für Haeckel in diesem Zusammenhang von besonderer Bedeutung, weil sie der Herstellung einer »materiellen Wechselwirkung zwischen Theilen des Organismus und der ihn umgebenden Aussenwelt« zugrundeliegen.[104] Anpassungen beruhen für Haeckel daher wesentlich

auf den »Gesetzen der Ernährung des Organismus« und er formuliert als Parallele, »dass die materiellen, physikalisch-chemischen Processe der Ernährung ebenso die mechanischen Causae efficientes der Anpassung und der Abänderung sind, wie die materiellen physiologischen Processe der Fortpflanzung die bewirkenden Ursachen der Vererbung sind«.[105]

Im Anschluss an Haeckel schreibt K. Gössler 1964 der Dualität der Prinzipien von Vererbung und Anpassung den Status eines »grundlegenden Widerspruchs im biologischen Geschehen« zu.[106] Das Zusammenbestehen der beiden Prinzipien sei für die Erkenntnis der Lebewesen spezifisch und bestimme alle Lebenserscheinungen.

Anpassung und Teleologie

Die Anpassungslehre der Darwinisten wird seit Ende des 19. Jahrhunderts von einigen Biologen (besonders in Deutschland) als eine zu weit gehende Teleologisierung der Natur verstanden. Die wahre und exakte Naturforschung dürfe Merkmale von Organismen nicht als nützliche Anpassungen deuten und sich in diesem Sinne nicht auf eine organische Zweckmäßigkeit berufen, sondern müsse überall nur nach wirkenden Ursachen erklären, argumentiert etwa A. Kölliker 1864.[107] Noch bis in die 1920er Jahre sind einige theoretische Biologen der Auffassung, »daß der Glaube an zweckmäßige Anpassung an vorhandene Verhältnisse in nicht unbedeutendem Grade an der Verzögerung der Ausbildung der Biologie zu einer exakten Wissenschaft die Schuld trug«.[108]

Gegen eine als einseitig empfundene Interpretation von organischen Merkmalen als angepasst und nützlich wird auf den »Gestaltcharakter« der Lebewesen verwiesen: In Bezug auf die Morphologie von Pflanzen konstatiert der Botaniker W. Troll, einige Erscheinungen wiesen »unverkennbare Züge nicht adaptiver Natur« auf; sie seien daher nicht im Rahmen eines Selektionsmodells als nützliche Anpassungen zu verstehen, sondern allein im Rahmen einer morphologischen Betrachtung als Konsequenzen eines bestimmten Bauplans.[109] Jede Anpassungserklärung wird aus dieser Sicht als ein zu überwindender teleologischer Ansatz wahrgenommen. Die exakte Wissenschaft habe allein nach den Ursachen, nicht aber den (funktionalen) Konsequenzen einer Struktur zu fragen.

In der heutigen Biologie bestehen die beiden Perspektiven als zwei Erklärungsansätze der Biologie nebeneinander (↑Funktion; proximate/ultimate Ursachen). Der Vorwurf der unwissenschaftlichen Leere der Anpassungs-Erklärungen taucht erneut in dem Zusammenhang der Diskussionen um den Adaptationismus auf (s.u.).

Leben als Anpassung oder grenzenlose Dynamik?

Gegen die Etablierung der Anpassung als einem fundamentalen Prinzip der Biologie richten sich auch solche Ansätze, die die Lebensphänomene in erster Linie als eine vielfältige und offene Dynamik verstehen, für die es keine einfachen Erklärungsgrundsätze geben könne.

Paradigmatisch für diese Haltung ist Nietzsches Auffassung: »das Leben ist nicht Anpassung innerer Bedingungen an äußere, sondern Wille zur Macht, der von innen her immer mehr ›Äußeres‹ sich unterwirft und einverleibt«[110] oder: »der Einfluß der ›äußeren Umstände‹ ist bei D[arwin] ins Unsinnige überschätzt; das Wesentliche am Lebensprozeß ist gerade die ungeheure gestaltende, von Innen her formschaffende Gewalt, welche die ›äußeren Umstände‹ ausnützt, ausbeutet«[111]. Der Begriff der Anpassung taugt für Nietzsche allein zur Fixierung des Problems der Korrespondenz von Organismus und Umwelt, er kann die Verhältnisse beschreiben, aber nicht erklären.

Ähnlich sieht es H. Bergson, für den die Lebewesen selbst es sind, die ihre Formen schaffen. Sie seien nicht abhängig von einer äußeren Umwelt, deren Bedingungen sie sich anzupassen hätten, sondern sie selbst seien es, die die Bedingungen ihrer Existenz erst erzeugen: »Les conditions ne sont pas un moule où la vie s'insérera et dont elle recevra sa forme [...] Il n'y a pas encore de forme, et c'est à la vie qu'il appartiendra de se créer à elle-même une forme appropriée aux conditions qui lui sont faites«.[112]

Eine existenzialistische Note bekommt dieser Gedanke in den Ausführungen J. Monods mit der Feststellung, die Struktur eines Lebewesens verdanke »fast nichts der Einwirkung äußerer Kräfte, aber alles – von der allgemeinen Gestalt bis in die kleinste Einzelheit – seinen inneren, ›morphogenetischen‹ Wechselwirkungen. Seine Struktur beweist eine klare und uneingeschränkte Selbstbestimmung, die eine quasi totale ›Freiheit‹ gegenüber äußeren Kräften und Bedingungen einschließt«.[113] P. Sloterdijk variiert diese Einschätzung mit seiner These, »daß Leben von Grund auf Überreaktion ist, eine Expedition ins Unverhältnismäßige, eine Orgie an Eigensinn«.[114]

Anpassung und organische Mannigfaltigkeit

Mit der allgemein niedrigen Wertschätzung der Evolutionstheorie an der Wende des 19. zum 20. Jahrhundert erreicht die Kritik am Konzept der Anpassung einen Höhepunkt. Zahlreiche Einwände werden gegen die Anpassungslehre vorgebracht.

Die Beobachtung, dass eine Vielzahl von Lebewesen unter annähernd identischen Umweltbedin-

gungen leben, sich aber doch erheblich in ihrer Form voneinander unterscheiden, veranlasst K. Goebel zu einer Kritik des der Evolutionstheorie zugeschriebenen Formdeterminismus durch die Umwelt, die sich in dem bekannten Satz äußert: »die Mannigfaltigkeit der Organbildung ist [...] größer als die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen«.[115] Goebel schließt damit an eine ältere Kritik durch von Baer an, der für Meeresfische beobachtet, dass ihre Formenmannigfaltigkeit die Vielfalt ihres Lebensraumes weit übersteigt.[116] Mitte des 20. Jahrhunderts wird diese Beobachtung im Rahmen ökologischer Theorien der ↑Koexistenz von Konkurrenten als das *Paradox des Planktons* (G.E. Hutchinson) formuliert.[117] Es wird argumentiert, dass vielen morphologischen Merkmalen offensichtlich kein Anpassungswert im Sinne einer Umweltanpassung zugeschrieben werden kann, weil sie in keiner Beziehung zur Umwelt stehen. Bereits Darwin stellt fest, dass es Variationen von Organismen auch dort gibt, wo die Umweltbedingungen konstant sind. Er schließt daraus, dass die »Natur des Organismus« die wichtigste Ursache zur Erklärung der Änderungen von Organismen seien.[118] Eine einseitige deterministische Vorstellung der Anpassung des Organismus an seine Umwelt vertritt also auch Darwin nicht (↑Umwelt/Umweltdeterminismus).

In Ergänzung zum Prinzip der Anpassung an die Umwelt sind verschiedene organismuszentrierte Formbildungsprinzipien vorgeschlagen worden. R. Woltereck spricht von den »inneren Entfaltungsgesetzen«, die die Formen des Organismus bestimmen.[119] Daran anschließend argumentiert er, nicht alle Organformen könnten auf ihre Zweckmäßigkeit oder Nützlichkeit bezogen werden, weil sie nicht in Korrespondenz mit der Umwelt stünden.

Ausgebaut wird dieser Gedanke v.a. von A. Portmann seit Ende der 1940er Jahre unter dem Schlagwort der ↑*Selbstdarstellung* des Lebendigen. Gegen die Erklärung aller Formen als Zweckmäßigkeit im Sinne der Erhaltungsdienlichkeit oder als Anpassung behauptet Portmann: »Alle Gestalten des Lebens sind in ihrer Erscheinung stets viel mehr als sich durch die elementare Notwendigkeit, durch die vom Leben geforderte Zweckmäßigkeit erklären läßt. Die Gestalten übersteigen an Reichtum der Erscheinung die bloße Notdurft der Erhaltung«.[120]

Aber auch ohne auf zweifelhafte Prinzipien wie das der Selbstdarstellung zurückzugreifen, kann im Rahmen der vergleichenden Morphologie auf viele Erscheinungen verwiesen werden, die gegen eine einfache Determination der organischen Formen durch die Umwelt sprechen. Es können die Anforderungen eines Lebensraumes im Gegenteil zu sehr unterschiedlichen »Lösungen« seitens des Organismus führen, d.h. zu Merkmalen, die als Anpassungen an den Lebensraum zu deuten sind. Beispielsweise kann die einheitliche Lebensweise von Organismen, die im Wasser schweben, – also dem Plankton – zu sehr unterschiedlichen Formen von Schwebe-Anpassungen führen, die nicht in ihrer Gestalt, sondern allein in ihrem Effekt übereinstimmen, ein Herabsinken zu vermindern – so etwa die Ausbildung von Schwebefortsätzen, die Einlagerung von leichten Stoffen (Schwimmblase) oder die Bildung einer Körpergestalt in Blasen-, Scheiben- oder Stabform.[121]

In der gleichen Umwelt können also sehr unterschiedliche Strukturen als Anpassungen entwickelt werden. Den entgegengesetzten Fall der Entwicklung von sehr unterschiedlichen Anpassungen ausgehend von einem Typus bezeichnet H.F. Osborn 1902 als ***adaptive Radiation***. Benannt ist damit der evolutive Prozess der Anpassung von verwandten Organismen an unterschiedliche Umweltbedingungen (»differentiation of habit in several directions from a primitive type«[122]).

J. von Uexküll: »kontrapunktische Beziehung«

Trotz dieser Kritik bildet der Anpassungsbegriff in zahlreichen biologischen Theorien des 20. Jahrhunderts ein zentrales Konzept. Dies gilt z.B. für die »Bedeutungslehre« J. von Uexkülls. Von Uexküll fasst das Verhältnis von Organismus und Umwelt als eine ***kontrapunktische Beziehung***.[123] Es lassen sich nach von Uexküll aus den Eigenschaften der Umwelt Rückschlüsse auf die Eigenschaften des Organismus treffen und umgekehrt: Die Eigenschaften des Wassers spiegeln sich z.B. in den Eigenschaften der in ihm lebenden Organismen. Auch zwischen den Merkmalen verschiedener Organismen, die zueinander in einer Beziehung stehen, besteht nach von Uexküll dieses »harmonische Bedeutungsverhältnis«, so dass man z.B. »das Spinnennetz als getreues Abbild der Fliege bezeichnen kann«.[124] Die »Kompositionslehre der Natur« vermag es, hier eine Vielzahl von »Bedeutungsregeln« zu identifizieren, etwa diese: »Wär' nicht die Blume bienenhaft/ Und wäre nicht die Biene blumenhaft,/ Der Einklang könnte nicht gelingen«.[125] Weil die Korrespondenz von Organismus und Umwelt nach von Uexküll immer vollkommen ist und keine Abstufung nach Graden vorliegt, zieht er die Bezeichnung *Einpassung* dem darwinistisch gedeuteten Wort *Anpassung* vor.[126]

Im Anschluss an von Uexküll und unter häufigem Bezug auf Goethe (»goetheanistische Naturwissenschaft«) werden korrelative Beziehungen zwischen Organismen und ihrer jeweiligen Umwelt bis heute

Anpassung als Verhältnis zur Umwelt
»What makes a characteristic advantageous, hence adaptive, is a relationship between the organism and [...] its environment« (Simpson 1953, 160).

Anpassung als Organisation
»[T]o say that living things are organized is to say they are adapted« (Pittendrigh 1958, 394).

Anpassung als Ergebnis der Selektion
»Adaptive means simply: being the result of natural selection« (Mayr 1974, 107).

»*A* is an adaptation for task *T* in population *P* if and only if *A* became prevalent in *P* because there was selection for *A*, where the selective advantage of *A* was due to the fact that *A* helped perform task *T*« (Sober 1984, 208).

Anpassung als Nützlichkeit (Propensität)
»An adaptive trait is a structural or functional characteristic, or more generally, an aspect of the developmental pattern of the organism, which enables or enhances the probability of this organism surviving and reproducing« (Dobzhansky 1968, 7).

»An adaptation is a phenotypic variant that results in the highest fitness among a specified set of variants in a given environment« (Reeve & Sherman 1993, 9).

Tab. 8. Definitionen des Anpassungsbegriffs.

untersucht. So werden z.B. Korrespondenzen zwischen dem Strukturreichtum von Vogelgesängen und dem Lebensraum der Vögel gesehen: Innerhalb der Gruppe der Rohrsänger in Mitteleuropa zeigen die Vögel der Arten, die bevorzugt in monotonen Habitaten leben, auch den eintönigsten Gesang.[127] Und Vögel, die in der Nähe von Gewässern leben (z.B. Bachstelzen und Regenpfeifer) führen häufig eine knicksende, wellenartige Bewegung des Körpers aus, die der Bewegung des Wassers korrespondiert.[128]

Anpassung anorganischer Körper?
Ob es sinnvoll ist, von Anpassungen auch im Bereich anorganischer Körper zu sprechen, ist umstritten. Einerseits erscheint es auf den ersten Blick nicht abwegig, von einem Kieselstein zu sagen, er habe sich durch seine gerundete Form dem fließenden Wasser in einem Bach angepasst. Gegen diese Verwendung des Anpassungsbegriffs wird aber eingewandt, dass der Begriff eine Entgegensetzung von System und Umwelt voraussetzt, die wegen der fehlenden funktionalen Geschlossenheit anorganischer Körper auf diese nicht anwendbar sei.[129] Das Konzept stellt nach dieser Argumentation also einen spezifisch biologischen Begriff dar: die Beziehung eines Systems zu seiner Umwelt, von der es konzeptionell unterschieden ist, auf die es für seine Existenz aber doch angewiesen und daher durch sie geformt ist.

Die Anpassung lässt sich in dieser Weise als die spezifische Form der Selbsterhaltung organisierter Systeme deuten, die von der Einstellung eines Gleichgewichts bei anorganischen Körpern unterschieden ist, nach P. Valéry: »Nicht-organisierte Körper sind von der Umwelt nicht isoliert – und kommen mit ihr ins Gleichgewicht, wogegen organisierte Körper mit Anpassungen darauf reagieren. Und sobald die letzteren aufhören, sich anzupassen (das heißt aber: sie selbst und isoliert zu bleiben und die Umweltveränderungen auf ihre jeweils eigene Weise auszugleichen), hören sie auch auf, sich zu erhalten, und bringen mit ihrem Tod sich in Einklang mit ihrer Umwelt. Gleichgewicht steht Anpassung gegenüber«.[130]

Für Organismen gibt Underwood 1954 eine Darstellung der möglichen »Kategorien« von Anpassungen, die jeweils für ein Evolutionsszenario formuliert sind. Danach kann eine Anpassung im Rahmen von vier Prozessen entstehen: durch die Erzeugung eines neuen Merkmals, durch die Abwandlung eines bestehenden Merkmals, durch die Veränderung der Funktion eines bestehenden Merkmals oder durch die Vereinfachung eines Merkmals.[131]

Anpassung und Anpassungsfähigkeit
Der ursprüngliche Begriff der Anpassung in der Biologie bezieht sich nicht auf evolutionäre Veränderungen, sondern auf individuelle Reaktionen eines Organismus auf Umweltereignisse. Eine klare begriffliche Unterscheidung dieser zwei Fälle bildet sich jedoch bis in die Gegenwart nicht heraus. G. Jaeger unterscheidet 1878 eine »direkte (ontogenetische)« von einer »indirekten (phylogenetischen)« Anpassung[132] – sowohl Prozesse, die im Laufe des Lebens eines Individuums stattfinden, als auch solche im Rahmen der Evolution sind damit als ›Anpassungen‹ bestimmt. In ähnlicher Absicht unterscheidet J. Huxley 1912 zwischen *Anpassung* (»adaptation«) und *Anpassungsfähigkeit* oder *Adaptabilität* (»adaptability«; s.u.): Während erstere im Wesentlichen morphologische und andere im Laufe des individuellen Lebens kaum zu verändernde Merkmale betrifft, ist letztere auf die Verhaltensplastizität bezogen. Zwischen beiden Formen besteht nach Huxley ein umgekehrt proportionales Verhältnis: Hohe Anpassung sei häufig mit geringer Anpassungsfähigkeit verbunden: »The very success of the adaptation decreases the creature's adaptability«.[133]

Eine Mittelstellung zwischen beiden Formen nimmt die von W. Roux so genannte ***funktionelle Anpassung*** ein.[134] Roux versteht darunter 1881 »die

1. Universale Anpassung
Relation eines Gegenstandes (ob lebendig oder nicht) zu bestimmten Gegenständen in seiner Umwelt, die seine Existenz ermöglichen (z.B. Ermöglichung der Existenz des Menschen durch Umweltfaktoren auf der Erde)

2. Akkomodation
Änderung der Sensitivität eines Sinnesorgans in Abhängigkeit von der Intensität eines Reizes (z.B. Akkomodation der Lichtempfindlichkeit des Auges an die Helligkeit)

3. Anpassungsfähigkeit (Adaptivität)
Physiologische und ontogenetische Variabilität in Abhängigkeit von einer jeweiligen oder sich ändernden Umwelt (z.B. Akklimatisierung, Modifikation, phänotypische Plastizität)

4. biologische Nützlichkeit eines Teils (Aptation)
Vorhandensein eines morphologischen, physiologischen oder ethologischen Elements in einem Organismus, das eine positive Rolle für die Erfüllung einer biologischen Funktion spielt, das also für Selbsterhaltung und Fortpflanzung des Organismus von Bedeutung ist (z.B. Flossen als eine Anpassung für das Leben im Wasser)

5. Angepasstheit
Relativer und quantifizierbarer Zustand der Passung eines Organismus zu den Elementen seiner Umwelt, d.h. Vorhandensein einer Relation zwischen Organismus und Umwelt, die unterschiedliche Überlebenswahrscheinlichkeit und differenzielle Reproduktion von Organismen bedingt (z.B. relative Anpassung eines Säugetiers ans Leben im Wasser)

6. selektionsbedingte Angepasstheit
Relativer und quantifizierbarer Zustand der Passung eines Organismus zu den Elementen seiner Umwelt, der das Ergebnis eines Selektionsprozesses seiner Merkmale für ihre jeweiligen Funktionen in der Vergangenheit ist (z.B. Flossen der Wale als in der Vergangenheit selektierte Merkmale)

7. Selektion
Prozess der Formung von Merkmalen durch den generationenübergreifenden Prozess der Selektion, d.h. langfristige Herausbildung von Merkmalen, die ein verbessertes Überleben und eine verbesserte Fortpflanzung in einer Umwelt ermöglichen (z.B. Selektion der Flossen bei im Wasser lebenden Säugetieren)

8. Fitness
Voraussichtlicher reproduktiver Erfolg eines Organismus in einer bestimmten Umwelt (z.B. Fortpflanzungswahrscheinlichkeit eines Wals)

Tab. 9. Acht Bedeutungen von ›Anpassung‹ in der Biologie (nach Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 160-162).

Anpassung [eines Organs] an die Function durch Ausübung derselben«.[135] Allgemein versteht Roux unter der »›Anpassung‹ von Lebewesen an irgendwelche Umstände eine Veränderung der Lebewesen, welche die Dauerfähigkeit der betreffenden Lebewesen grösser macht, als sie unter denselben Umständen ohne diese Aenderung sein würde«[136] (↑Selbsterhaltung). Gemäß seiner Lehre vom »Kampf der Theile im Organismus« stellt sich Roux die funktionelle Anpassung als das Ergebnis einer Konkurrenz der Zellen und Organe vor. Intensiver oder fehlender Gebrauch eines Organs führt nach Roux zu einem weiteren Ausbau bzw. einem Abbau des betreffenden Organs. Über lamarckistische Mechanismen könnte diese individuelle Änderung an die Nachkommen weitergegeben werden. In einem nicht-terminologischen Sinne wird der Ausdruck ›funktionelle Anpassung‹ bereits vor Roux gebraucht (Gaskell 1833: »the usual functional adaptation of […] parts [in the human body]«[137]; Spencer 1864: »functional adaptation to conditions«[138]; Lockwood 1874: »See that bird with bill curving upward. What a beautiful functional adaptation it is«).[139]

Ein unabhängig von der Evolutionstheorie stehender Anpassungsbegriff im Sinne der Anpassungsfähigkeit wird Mitte des 20. Jahrhunderts im Rahmen kybernetischer Modellierungen organischer Steuerungsprozesse entwickelt. G. Sommerhoff versteht 1950 unter einer Anpassung ein bestimmtes Muster der Abhängigkeit von Größen in einem System, dass dem Modell einer Steuerung entspricht – Sommerhoff nennt es *steuernde Korrelation* (»directive correlation«; ↑Regulation/Steuerung).[140]

Bock und von Wahlert unterscheiden 1965 zwischen einer *allgemeinen biologischen Anpassung* und einer *evolutionären Anpassung*. Erstere betrifft allein das nützliche Verhältnis eines Teils eines Organismus zu seiner Umwelt; die Evolutionstheorie liefert nach den Autoren eine Erklärung für dieses lange vor der Formulierung der Evolutionstheorie erkannte Phänomen.[141]

Ähnlich wie J. Huxley 1912 schlägt M. Ruse 1971 die sinnvolle terminologische Trennung zwischen *Anpassungsfähigkeit* (»adaptability«) und *Angepasstheit* (»adaptedness«) vor, die sich aber nicht allgemein durchsetzt.[142] Anpassungsfähig sind danach allein Verhaltensweisen (Prozesse), angepasst können dagegen auch Strukturen (morphologische Merkmale) sein, und zwar aufgrund ihrer Formung in einem vergangenen Selektionsprozess. Beide Be-

stimmungen sind voneinander unabhängig: Ein Verhalten, das eine Plastizität und Persistenz aufweist (↑Regulation), repräsentiert für Ruse ein *anpassungsfähiges* Verhalten – aber es muss damit noch nicht *angepasst*, und das heißt *funktional* sein. Umgekehrt kann ein angepasstes Verhalten starr ablaufen (und eine Anpassung in einer Struktur bestehen), d.h. keine Plastizität oder Persistenz aufweisen – aber trotz dieser fehlenden Anpassungsfähigkeit ist es nicht weniger angepasst und in diesem Sinne funktional. (Ruse: »it is often the case that an organism or group which is found to be particularly well adapted to a certain environment is not particularly adaptable, and vice versa«.[143])

Anpassungen und Funktionen

Im Rahmen der evolutionstheoretischen Erläuterung des biologisch fundamentalen Begriffs der ↑Funktion entwickeln sich Definitionen, die die Konzepte ›Anpassung‹ und ›Funktion‹ in sehr enge Verbindung bringen (vgl. Tab. 8).[144] Ruse geht den direkten Weg der Identifizierung einer Funktion mit einer Anpassung: Er übersetzt die Aussage »The function of *x* in *z* is to do *y*« in folgende Teilaussagen: »(i) *z* does *y* by using *x*« und »(ii) *y* is an adaptation«.[145] Viele Biologen und Biophilosophen favorisieren heute eine enge Bindung des Funktionsbegriffs an den Anpassungsbegriff (s.u.).[146]

R. Munson schlägt 1971 eine Differenzierung zwischen Funktionen und Anpassungen vor, nach der letztere sich im Gegensatz zu ersteren immer auf eine Umwelt beziehen (»Adaptation is relative to an environment in a way that function is not, and because of this, it is possible for a trait to have a function and yet not be adaptive«[147]). Aber auch diese Differenzierung konnte sich nicht allgemein durchsetzen.

Lewontin: Ko-Determination statt Anpassung

Entgegen der vielfach vorgenommenen Bindung des Anpassungsbegriffs an das Vorliegen eines Selektionsprozesses wird von anderer Seite darauf hingewiesen, dass eine Theorie der Selektion sehr wohl ohne den Begriff der Anpassung formuliert werden könne. R. Lewontin erläutert das Konzept der ↑Evolution im Sinne differenzieller Reproduktion als Konsequenz aus drei Annahmen: der Variation von Merkmalen zwischen Organismen, der Erblichkeit dieser Variation und der differenziellen Reproduktion der Organismen aufgrund ihrer Variation.[148] Lewontin wendet sich dagegen, dem Anpassungskonzept eine fundamentale Rolle in der Biologie zuzuerkennen, weil die Organismen damit als passive Produkte und nicht als die eigentlichen Akteure der Evolution erscheinen würden: »[T]he very use of the notion of adaptation inevitably carries over into modern biology the theological view of a preformed physical world to which organisms were fitted«.[149] Organismen seien nicht als die nachgeordneten Lösungen zu Problemen, die von der Umwelt gestellt werden, zu verstehen; vielmehr ergebe sich das Problem der Anpassung erst ausgehend von einem Organismus. Problematisch ist für Lewontin die Vorstellung einer einseitigen Anpassung der Organismen an ihre Umwelt – er illustriert dieses Verständnis mit einem Schlüssel-Schloss-Vergleich: Ein Organismus löst die von seiner Umwelt gestellten Probleme so, wie ein Schlüssel ein gegebenes Schloss zu öffnen vermag. Lewontin stellt dagegen das Bild eines wechselseitigen Verhältnisses von Organismus und Umwelt, das als eine *Interpenetration* und *Ko-Determination* beschrieben werden kann.[150] In der von Lewontin angestrebten »dialektischen Biologie« bleibt für das Anpassungskonzept insgesamt wenig Raum; an seine Stelle setzt er eine wechselseitige Bestimmung von Organismus und Umwelt: »[I]n place of the metaphor of adaptation of organisms to a pre-existing environmental ›niche‹, dialectical biology emphasizes the way in which organisms define and alter their environment in the process of their life activities. Organism and environment are both in a constant state of becoming, mutually determining each other«.[151]

W.F. Gutmann: Evolution ohne Anpassung

In eine ähnliche Richtung weist die grundlegende Kritik W.F. Gutmanns an dem Anpassungsbegriff. Nach Gutmann gibt es keine Anpassungen, denn nicht die Umwelt wird für die determinierende Größe in der Evolution angesehen, sondern die Konstruktion des Organismus. ›Anpassung‹ ist daher ein Begriff, der in der Theorie überhaupt keinen Ort mehr findet: »Mit der Vorstellung der Anpassung an die Umwelt ist jedes sinnvolle Organismus-Verständnis zerstört«.[152] Nicht nur die Erzeugung neuer vorteilhafter Konstruktionen, auch die Zerstörung nicht lebensfähiger Konstruktionen erfolgt für Gutmann ausgehend von einem Organismus. Nicht die Umwelt, sondern die Organismen selbst sind es nach dieser Theorie, die über ihr Überleben entscheiden, weil ihre Konstruktion interne Zwänge für jede mögliche Veränderung festlegt; Gutmann spricht daher von »internen Selektionsmechanismen«.[153] Zwar gesteht auch Gutmann der Umwelt eine Bedeutung für die Organismen zu, insofern er sie als offene Systeme beschreibt, die der Materie- und Energieversorgung bedürfen; die Umwelt kann nach Gutmann darüber hinaus einschränkende Bedingungen für die Ent-

wicklung der Organismen festlegen. Es liege aber keine determinierende Beziehung von der Umwelt zum Organismus vor; verschiedene Konstruktionen können in der gleichen Umwelt bestehen; die Bedeutung der Umwelt für die Entwicklung wird also durch den Organismus festgelegt, er ist nicht durch seine Umwelt bedingt. In die Richtung von Gutmann weisen bereits solche Konzipierungen des Anpassungsbegriffs, in denen die Relation des Organismus zu seiner Umwelt keine Rolle spielt.

In den heute geläufigen Definitionen von ›Anpassung‹ spielt die Relation zur Umwelt kaum eine Rolle: Die weitere Verwendung des Anpassungsbegriffs auch im evolutionstheoretischen Rahmen wird also wesentlich durch seine Redefinition sichergestellt. Als Anpassungen werden die (morphologischen oder ethologischen) Merkmale von Organismen bestimmt, die einen positiven Beitrag zu seiner Fitness leisten oder geleistet haben.

Anpassung als Ergebnis vergangener Selektion

Der heute geläufigste Anpassungsbegriff bindet die Zuschreibung einer Anpassung an das Vorliegen einer vergangenen Selektion von einem Merkmal für eine Funktion. Deutlich wird dieser Begriff von Anpassung bereits bei G.C. Williams in seiner Diskussion solcher Merkmale, die von Biologen nicht als ›Anpassung‹ beschrieben werden. Die Körpermasse von fliegenden Fischen ist nach Williams ein solches Merkmal. Das Gewicht eines fliegenden Fisches trägt zwar zu seiner Rückkehr ins Wasser und damit zu seinem Überleben bei; trotzdem wird es nicht als Anpassung gedeutet. Anpassungen liegen nach Williams nur in Bezug auf Merkmale vor, die eine Selektion gegenüber Alternativen hinter sich haben. Weil es gewichtslose Fische aber nicht geben kann, stelle das Gewicht auch keine Anpassung dar.[154]

Eine Anpassung als ein Merkmal zu definieren, das das Ergebnis eines vergangenen Selektionsprozesses ist, bildet heute einen verbreiteten Ansatz.[155] E. Sober stellt deutlich heraus, dass ›Anpassung‹ nach seiner Auffassung ein »historisches Konzept« ist, das nichts über die gegenwärtige Nützlichkeit eines Merkmals aussagt: »Adaptation is a historical concept. To call a characteristic an adaptation is to say something about its origin«[156]; »an adaptation can lack current utility«[157].

Als Definition für ›Anpassung« schlägt Sober 1984 folgende Formulierung vor: »*A* is an adaptation for task *T* in population *P* if and only if *A* became prevalent in *P* because there was selection for *A*, where the selective advantage of *A* was due to the fact that *A* helped perform task *T*«.[158] Betont ist mit dieser Definition die logische Unabhängigkeit der Konzepte der Fitness (bei Sober gleichbedeutend mit Angepasstheit; »adaptedness«) und Anpassung (»adaptation«). Während die Fitness ein zukunftsbezogenes Konzept ist, das die Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit eines Organismus bezeichnet, ist die Anpassung nach Sober ein retrospektives Konzept, das sich auf vergangene Selektion bezieht.[159] Ein Merkmal, das eine Anpassung ist, muss daher nicht zur Erhöhung der Fitness eines Organismus beitragen und umgekehrt. Die helle Färbung eines Birkenspanners beispielsweise, der in einer Population lebt, deren Mitglieder über Jahrhunderte auf hellen Baumrinden lebten, stellt eine Anpassung dar, auch wenn sie in einer Umwelt, die überwiegend dunkle Baumrinden aufweist, einen selektiven Nachteil und damit einen Fitnessnachteil bedeutet (vgl. Abb. 12; ↑Selektion).

Anpassung als Fitness

Mit einem auf diese Weise vergangenheitsorientierten Anpassungsbegriff ist die methodische Schwierigkeit verbunden, Anpassungen nur selten begründet zuschreiben zu können, weil die evolutionäre Geschichte eines Merkmals selten genau bekannt ist.[160] Außerdem enthält diese Definition das Problem, auch solche Eigenschaften als Anpassungen zu werten, die zwar in der Vergangenheit selektiert wurden, aber in der Gegenwart keinen Fitnessbeitrag mehr leisten oder sogar schädlich für den Organismus sind. Unter anderem diese Schwierigkeiten bilden den Grund dafür, dass von einigen Autoren nicht die *vergangene* Selektion, sondern die gegenwärtige Nützlichkeit, also die *zukünftige* positive Selektion eines Merkmals als Kriterium für dessen Anpassungscharakter genommen wird. Damit liegt ein nicht-historischer Ansatz (»nonhistorical account«) zur Bestimmung des Anpassungsbegriffs vor.[161]

Im 20. Jahrhundert ist der Begriff der Anpassung vielfach in dieser Weise verstanden worden: als Ausdruck des Beitrags eines Merkmals zur (gegenwärtigen und zukünftigen) Selbsterhaltung und Fortpflanzung eines Organismus. R.S. Lillie schreibt in diesem Sinne bereits 1915: »all adaptive features or devices have one property in common – namely, that of furthering the continued existence of the species. An adaptation is a species-conserving characteristic«.[162]

Eine ähnliche Definition gibt auch der Evolutionsbiologe T. Dobzhansky: »An adaptive trait is a structural or functional characteristic, or more generally, an aspect of the developmental pattern of the organism, which enables or enhances the probability of this organism surviving and reproducing«.[163]

B. Horan unterscheidet 1989 ausdrücklich zwischen Merkmalen, die in der Gegenwart einen Beitrag zur Fitness des Organismus, dem sie angehören, leisten, (Funktionen) und solchen, bei denen dies in der Vergangenheit der Fall ist, die also eine Selektionsgeschichte hinter sich haben. Anpassungen sind nach dem Verständnis von Horan Funktionen, d.h. gegenwärtig fitnessbefördernde Merkmale.[164]

Aufgrund der Probleme des vergangenheitsorientierten Anpassungsbegriffs schlagen H.K. Reeve und P.W. Sherman 1993 eine prospektive Definition der Anpassung vor: »An adaptation is a phenotypic variant that results in the highest fitness among a specified set of variants in a given environment«.[165] Methodische Vorteile bietet eine solche Definition der Anpassung, insofern mit ihr keine historischen Studien notwendig werden, die schwierig sind, weil die evolutionäre Vergangenheit eines Merkmals meist nicht hinreichend detailliert bekannt ist, um die Ursachen seiner Verbreitung rekonstruieren zu können.

Darüberhinaus bietet die Definition der Anpassung über die gegenwärtige Nützlichkeit und nicht über die Selektionsvergangenheit eines Merkmals einen theoretischen Vorteil: Die Ebene der Beschreibung des zu erklärenden Phänomens und dessen Erklärung bleiben getrennt; es wird keine analytische (definitorische) Verbundenheit von Anpassung und Selektion in der Vergangenheit vorgenommen. Der Nachweis der Selektion in der Vergangenheit kann dann als eine *Erklärung* von Anpassung verwendet werden, die Selektionstheorie damit insgesamt als eine erklärende Theorie gegenüber den deskriptiv ermittelten Phänomenen der Anpassung fungieren.[166] Wird dagegen jede ›Anpassung‹ immer schon als Selektionsprodukt definiert, dann geht diese Trennung zwischen der Ebene der Phänomene und der Erklärungen verloren.

Fitness ohne Anpassung?

Umstritten ist es aber auch, jedes Merkmal, das zur Steigerung der Fitness eines Organismus beiträgt, als eine Anpassung zu werten. Bis in die Gegenwart wird der Begriff der Anpassung nicht selten allein auf solche Merkmale bezogen, die für einen Organismus hinsichtlich seines Überlebens nützlich sind; Merkmale dagegen, die allein der Reproduktion dienen, gelten nicht unbedingt als Anpassung. Insbesondere extreme Bildungen, die das Ergebnis sexueller Selektion sind (↑Selektion), die also insofern auch durch Selektion entstanden sind, aber die Überlebenswahrscheinlichkeit mindern, gelten vielfach als unangepasst (»maladaptive«).[167] K. Lorenz schreibt 1963: »Die rein intra-spezifische Zuchtwahl kann zur Ausbildung von Formen und Verhaltensweisen führen, die nicht nur bar jedes Anpassungswertes sind, sondern die Arterhaltung direkt schädigen können«.[168] Ausgehend von der obigen Definition von Anpassungen als Produkte eines Selektionsprozesses sind aber natürlich auch solche Merkmale, die zwar die individuelle Überlebenswahrscheinlichkeit mindern, aber die Reproduktionswahrscheinlichkeit überproportional stärken, als Anpassungen anzusehen.[169]

Anpassung, Organisation, Kompartimentierung

Die Verbindung der Konzepte ›Anpassung‹ und ›Evolution‹ scheint heute unzerbrechlich zu sein; die Beschreibung eines Merkmals als Anpassung verweist auf einen evolutionären Kontext. In verschiedenen Ansätzen wird aber auch versucht, den Begriff der Anpassung ausgehend von dem Begriff der Organisation zu verstehen. Mehr am Rande bemerkt C.S. Pittendrigh 1958 diese Verbindung: »to say that living things are organized is to say they are adapted«.[170] Im Rahmen einer Organisation beurteilt, kann in erster Linie das wechselseitige Verhältnis der Teile eines Organismus zueinander als Anpassung beschrieben werden. Diese Anpassungen stehen zueinander in einem Verhältnis der korrelativen Einheit. Der Anpassungsbegriff muss also nicht notwendig eine atomisierende Sicht auf den Organismus enthalten, die mehrere Merkmale als unverbunden nebeneinander gestellt betrachtet – etwa im Sinne eines »Aggregats gehäufter Anpassungen« oder »Eigenschaftsaggregats«, wie es J. Schaxel 1922 formuliert[171] (↑Form) –, sondern der Begriff eröffnet auch die Möglichkeit, den Organismus als eine ganzheitliche Einheit zu beschreiben.

Allerdings wird in neueren Ansätzen zur Erklärung der oft erstaunlichen Anpassungen von Organismen die Bedeutung der Kompartimentierung und modularen Organisation von Lebewesen (↑Morphologie) für ihre Anpassungen betont: Die Unterteilung des Organismus in selbständige Untereinheiten ermöglicht die Veränderung einer Einheit weitgehend ohne Beeinträchtigung der anderen Einheiten.[172]

Ausgehend von den Theorien zur Selbstorganisation erscheinen die Phänomene der Anpassung manchmal als abgeleitet. S. Kauffman erwägt es allgemein, die Fähigkeit zur Anpassung als Konsequenz der fundamentaleren Leistung der Selbstorganisation zu sehen.[173] Die als Anpassung erscheinende Relation eines selbstorganisierenden Systems zu seiner Umwelt stellt dann lediglich einen Aspekt der lokalen Stabilität des Systems auf seiner Trajektorie durch den Phasenraum dar.

Adaptationismus

Im Kontext von Debatten um die Soziobiologie führt S.J. Gould 1980 den Terminus ›Adaptationismus‹ (engl. »adaptationism«) ein; er bezeichnet damit einen evolutionstheoretischen Ansatz, der alle Merkmale von Organismen als Anpassungen beurteilt.[174] Die Wortbildung hängt mit dem Ausdruck ›adaptationistisches Programm‹ zusammen, mit dem R. Lewontin eine besonders in der Soziobiologie verbreitete Einstellung benennt, nach der alle Merkmale ohne Überprüfung als adaptiv optimale Lösungen angesehen werden (1979: »Sociobiology as an adaptationist program«: »that approach to evolutionary studies which assumes without further proof that all aspects of the morphology, physiology and behavior of organisms are adaptive optimal solutions to problems«[175]).

In einem nicht-terminologischen Sinn hat das Wort eine Vorgeschichte, die bis zum Ende des 19. Jahrhunderts zurückreicht: Im religionswissenschaftlichen Zusammenhang gebraucht es O. Gruppe 1887 (»Der reine Adaptationismus«[176]); er versteht darunter eine Deutung von religiösen Erscheinungen, die diese als »Anpassungen an die veränderten Existenzbedingungen« erklärt[177]. Im Gegensatz zum »Evolutionismus« erkläre der Adaptationismus eine Erscheinung also nicht aus ihrer immanenten Entwicklung, sondern aus ihrer Relation zur Umwelt, zu den »äusseren Verhältnissen«, wie es bei Gruppe heißt.[178] Seit den 1930er Jahren erscheint das Wort auch in biologischen Diskussionen (Anonymus ca. 1932[179]; McLean & Ivimey-Cook 1956: »teleological adaptationism«[180]; Monod 1970: »Darwin himself did not reject Lamarckian adaptationism«[181]).

Im Anschluss an die Verwendung bei Gould verbreitet sich das Wort in den 1980er Jahren schnell.[182] Die Kritik am Adaptationismus ist anfangs mit dem Bezug zu einem einflussreichen Aufsatz von Gould und Lewontin verbunden, in dem vom »adaptationistischen Programm« der Soziobiologie die Rede ist.[183] Nach der Figur des ›Dr. Pangloss‹ aus Voltaires ›Candide‹ (1759) – einer Parodie des Philosophen Leibniz und seiner Haltung, dass wir in der besten aller möglichen Welten leben, – bezeichnen Gould und Lewontin den Adaptationismus auch als *Panglossianismus*.

Als geistige Väter des Adaptationismus gelten A.R. Wallace und A. Weismann, nicht aber C. Darwin. Denn Darwin lässt neben der Selektion durchaus andere Faktoren zur Erklärung der Veränderung von Organismen zu. So heißt es schon in der ersten Auflage des ›Origin‹ am Ende der Einleitung: »I am convinced that Natural Selection has been the main [1869: »most important«] but not exclusive means of modification«.[184] Nach Weismanns monistischer Auffassung, die im Gegensatz zu Darwins liberaleren Vorstellungen steht und die als *Panadaptationismus* bezeichnet wurde, gilt dagegen: »alles an den Lebewesen beruht auf Anpassung«.[185] Später verteidigt G.J. Romanes in einem bekannten Aufsatz den Pluralismus Darwins gegen den Panselektionismus von Wallace und Weismann.[186] In der gegenüber dem Darwinismus skeptischen Zeit unmittelbar nach der Jahrhundertwende spielt die Doktrin des Adaptationismus keine prägende Rolle. Nur vereinzelt wird daher auch darauf hingewiesen, dass es methodisch schwierig sein kann, die Hypothese der Anpassung zu widerlegen[187], oder dass sie nicht direkt aus der Beobachtung, sondern aus dem Glauben an die Universalität des Selektionsprinzips stammt[188]. Erst in der zweiten Jahrhunderthälfte wird der Adaptationismus zu einer dominanten Interpretationsgrundlage vieler biologischer Erklärungen. Besonders deutlich fordert A.J. Cain 1951 in Auseinandersetzung mit Zufallsfaktoren in der Evolution, dass jedes Merkmal entweder als ›Anpassung‹ oder als ›unerforscht‹ bezeichnet werden sollte, weil noch jedes angeblich nicht angepasste Merkmal bei näherer Untersuchung als Anpassung erkannt wurde.[189] Später bedient sich die in den 70er Jahren aufblühende Soziobiologie vielfach adaptationistischer Argumentationen: Viele Merkmale von Organismen werden ungeprüft als Anpassungen ausgegeben.

Die Kritik am Adaptationismus seit den 1970er Jahren richtet sich v.a. gegen die angeblich fehlende Testbarkeit der Position, weil die Behauptung einer Anpassung nicht widerlegt werden könne. So wird argumentiert, dass bei der Widerlegung der Behauptung, ein Merkmal stelle im Hinblick auf eine Funktion eine Anpassung dar, sofort eine Hypothese der Anpassung im Hinblick auf eine andere Funktion aufgestellt werden könne.[190] Lewontin meint daher, im Adaptationismus liege ein nicht gerechtfertigtes metaphysisches Postulat (»the adaptationist program makes of adaptation a metaphysical postulate, not only incapable of refutation but necessarily confirmed by every observation«[191]).

Wird unter ›Anpassung‹ strikt ein historisches Konzept verstanden, das sich auf einen vergangenen Selektionsprozess bezieht, dann ist selbst der Nachweis der gegenwärtigen Funktionalität eines Merkmals im Sinne seines positiven Beitrags für die Fitness eines Organismus noch kein hinreichender Grund, das Merkmal als eine Anpassung anzusehen. Denn es besteht auch bei einem funktionalen Merkmal immer die Möglichkeit, dass es nicht aufgrund

1 Korrelation zwischen Merkmal und Umwelt
1.1 Konvergenz
Das betreffende Merkmal erscheint bei einer Reihe von Organismen verschiedener (nur entfernt miteinander verwandter) Arten, die in einer ähnlichen Umwelt leben.

1.2 Divergenz
Das Merkmal erscheint in verschiedenen Varianten bei Organismen verwandter Arten, die in verschiedenen Umwelten leben.

1.3 Variation in der Ontogenese
Das Merkmal erscheint in verschiedenen Varianten im Laufe der Lebensgeschichte eines Organismus und die Veränderungen korrelieren mit unterschiedlichen Umweltbedingungen oder Verhaltensweisen des Organismus.

1.4 Komplexität
Das Merkmal ist komplex und kann in Komponenten zerlegt werden, deren Funktionalität nachweisbar ist.

2 Vergleich individueller Differenzen
Individuen mit dem Merkmal haben einen größeren Überlebens- oder Fortpflanzungserfolg als solche Artangehörige, denen das Merkmal fehlt.

3 Experimentelle Veränderung
Individuen mit dem Merkmal haben einen größeren Überlebens- und Fortpflanzungserfolg als solche, bei denen das Merkmal experimentell verändert oder entfernt wurde.

Tab. 10. Evidenzen für Anpassungen (in Anlehnung an West-Eberhard, M.J. (1992). Adaptation: current usages. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 13-18: 14).

dieser Funktion in der Vergangenheit selektiert wurde, sondern aufgrund seiner Kopplung mit anderen Merkmalen. Als Anpassung für eine Funktion ist ein Merkmal also erst dann bestimmt, wenn der evolutionäre Weg seiner Entstehung und Ausbreitung aufgedeckt ist und dabei gezeigt wird, dass es für diese Funktion in der Vergangenheit selektiert wurde. Bei einem funktional komplexen Merkmal, das in vielen Kontexten von Bedeutung ist, bilden also allein diejenigen Funktionen seine Anpassung, für die es selektiert wurde.[192] Die in der Praxis der Biologie vielfach verwendeten Evidenzen für Anpassungen (vgl. Tab. 10) bilden also noch lange keinen Beweis.

Testprogramme für den Adaptationismus
Zur Verteidigung des Adaptationismus sind verschiedene Vorschläge für genaue Testprogramme gemacht worden. S.H. Orzack und E. Sober schlagen vor, den realen Verlauf eines Evolutionsprozesses durch verschiedene miteinander konkurrierende Modelle zu erklären: Ein umfassendes Modell enthält alle bekannten Faktoren der Evolution, also neben Selektion zumindest noch Drift; ein adaptationistisches Modell enthält dagegen allein die Annahme, es liege ein Selektionsprozess vor. Wenn das adaptationistische Modell die Daten ebenso zu erklären vermag wie das umfassende Modell, ist nach Orzack und Sober die adaptationistische Annahme für diesen Fall begründet.[193] Angemessener ist es allerdings, das adaptationistische Modell nicht gegen das umfassende Modell, das alle Faktoren berücksichtigt, zu testen, sondern gegen ein anderes spezifisches Modell, weil es auch gleich gute spezifische Modelle geben kann.[194] In jedem Fall ist für den Test einer adaptationistischen Hypothese eine umfangreiche Datengrundlage notwendig; sie kann nicht aus einfachen Beobachtungen begründet werden.[195]

Mit der Kritik am Adaptationismus wird mitunter auch der Anpassungsbegriff selbst als problematisch aufgefasst. Verteidigt werden kann die Legitimität dieses Begriffs aber mit dem Hinweis, dass in adaptationistischen Hypothesen nie der Anpassungsbegriff als Ganzer zur Überprüfung vorliegt, sondern immer nur im Hinblick auf konkrete Bezüge.[196] Der Begriff der Anpassung gilt insgesamt als mit dem des Organismus eng verknüpft, er wird daher in konkreten biologischen Untersuchungen vorausgesetzt und kann nicht durch sie aufgehoben werden. A. Rosenberg argumentiert außerdem, dass es in der Natur der Theorie der Selektion liege, die in ihrem Rahmen betrachteten Gegenstände im Hinblick auf die Maximierung einer Eigenschaft, nämlich ihrer Fitness, zu thematisieren. Die Selektionstheorie stelle insofern eine Extremaltheorie dar, in deren Wesen es liege, den von ihr exponierten Faktor als universal wirksam anzunehmen.[197]

Die Kritik des Adaptationismus kann sich also weniger gegen die Selektionstheorie richten als vielmehr dagegen, sie als die einzig relevante Theorie zur Erklärung der Struktur und Veränderung von Organismen heranzuziehen. Neben der Selektion spielen in dem Prozess der Organisation und Modifikation auch noch andere Faktoren eine Rolle, z.B. die Drift, Genkopplungen, allometrische Wachstumsmuster oder die jeweils vorliegenden Baupläne in ihrem Veränderungspotenzial und ihren Einschränkungen (»constraints«; ↑Typus). Dass diese verschiedenen Faktoren an der Ausbildung von Merkmalen eines Organismus beteiligt sind, wird heute allgemein anerkannt.[198] In der Evolution werden daher nicht alle Merkmale ausschließlich durch Selektion geformt; die organischen Merkmale stellen vielmehr *integ-*

rierte Pakete (»integrated packages«) dar, an denen die verschiedenen Faktoren gleichzeitig angreifen.[199] Wiederholt ist auch darauf hingewiesen worden, dass der Adaptationismus nicht als Theorie im traditionellen Sinn zu verstehen sei. Er stelle vielmehr eine heuristisch fruchtbare Einstellung dar, die empirische Daten organisiert und Fragen generiert.[200]

Typen des Adaptationismus

Der Begriff des Adaptationismus kann in verschiedener Weise verstanden werden; P. Godfrey-Smith unterscheidet 2001 drei Arten: den empirischen, explanatorischen und methodologischen Adaptationismus (vgl. Tab. 11).[201] Die drei Arten des Adaptationismus stehen zwar in inhaltlicher Verbindung miteinander, sind aber logisch voneinander unabhängig: So kann man der Auffassung sein, dass die meisten Eigenschaften von Lebewesen keine Anpassungen sind, sondern z.B. durch morphologische Gesetze der Gestaltbildung oder durch Drift zu erklären sind (Ablehnung des empirischen Adaptationismus), aber die Erklärung von Anpassung trotzdem den Kern eines evolutionstheoretischen Ansatzes darstellt (Annahme des explanatorischen Adaptationismus) oder versucht werden sollte, Merkmale als Ergebnis von Anpassungsprozessen zu erklären (Annahme des methodologischen Adaptationismus). Daher ist die neutrale Theorie der Evolution (↑Evolution) allein ein Problem für den empirischen Adaptationismus; mit dem explanatorischen und methodologischen ist sie durchaus vereinbar.

Zentrales Forschungsprogramm der Biologie

Die Verbreitung von Anpassungserscheinungen in der organischen Natur und damit die Dominanz der Selektion in der Formung von Merkmalen von Organismen ist bis heute umstritten. Auf der einen Seite wird die Selektion in der Nachfolge von Gould und Lewontin als ein Faktor unter vielen anderen verstanden, auf der anderen Seite gilt sie als das zentrale Element zum Verständnis von Organismen. So beschreibt schon Pittendrigh 1958 das Studium der Anpassungen als *den Kern der Biologie* (»the core of biological study«).[202] Rosenberg versteht die Selektion im Gegensatz zu den anderen Faktoren als die einzige allgemeine biologische Kraft und ist daher der Auffassung, der Adaptationismus müsse als ein zentrales Forschungsprogramm der Biologie verstanden werden (»the only viable research program in biology«[203]). Auch D. Dennett streicht emphatisch die zentrale Rolle des Adaptationismus für die Biologie heraus und setzt das Verlassen dieses Forschungsprogramms mit dem Zusammenbruch des Ansatzes der Biologie ineins: »Adaptationist reasoning is not optional; it is the heart and soul of evolutionary biology. Although it may be supplemented, and its flaws repaired, to think of *displacing* it from central position in biology is to imagine not just the downfall of Darwinism but the collapse of modern biochemistry and all the life sciences and medicine«.[204]

Empirischer Adaptationismus Anpassungsprozesse sind in der Natur häufig, weil die meisten Merkmale von Organismen durch die natürliche Selektion geformt wurden (deskriptive These).
Explanatorischer Adaptationismus Das Problem der Anpassung stellt die zentrale Fragestellung der Evolutionstheorie dar und bildet daher ihren theoretischen Kern (theoriesystematischer Ansatz).
Methodologischer Adaptationismus Das Konzept der Anpassung liefert den besten Ansatz zur Erklärung biologischer Systeme und sollte insofern als organisierendes Konzept für die Forschung verwendet werden (normative Position).

Tab. 11. Drei Arten des Adaptationismus (nach Godfrey-Smith, P. (2001). Three kinds of adaptationism. In: Orzack, H.G. & Sober, E. (eds.). Adaptationism and Optimality, 335-357).

Koadaptation

Eine Koadaptation ist eine wechselseitige Anpassung von zwei Gegenständen aneinander. Sie kann zwischen den Teilen eines Organismus oder zwischen solchen verschiedener Organismen vorliegen. In dieser doppelten Möglichkeit verwendet bereits Darwin den Begriff: »adaptations of one part of the organisation to another part, and to the conditions of life, and of one distinct organic being to another being«.[205]

Die ältere Theoriegeschichte des Konzepts der Koadaptation hängt mit den Begriffen ›Korrelation‹ (↑Morphologie) und ↑Ganzheit zusammen. Bereits in der Antike wird mit der wechselseitigen Anpassung der Organe eines Körpers für die größere Stabilität solcher Körper gegenüber anderen argumentiert: Nach Empedokles sind z.B. Rinder mit dem Vorderleib eines Menschen keine harmonisch und stabil geformten Lebewesen.[206] Zu Beginn des 19. Jahrhunderts bildet für Cuvier die Koadaptation der Teile eines Organismus ein Argument gegen die Transformation und ↑Evolution der Lebewesen.

Auch nach der Formulierung von Darwins Theorie wird die Koadaptation der Teile immer wieder als ein Argument gegen die Evolution angeführt und als Beleg eines (göttlichen) Designs in der Natur.[207] We-

		Selektion (für die betreffende Funktion) in der Vergangenheit		
		ja	nein	
Selektion in der Zukunft (Fitnessvorteil)	ja	*Adaptation*	*Exaptation*	*Adaptivität*
	nein	*Rudiment*	*Nonadaptation*	*Nonadaptivität*
		Angepasstheit (»adaptedness«)	*Nichtangepasstheit* (»nonadaptedness«)	

Tab. 12. Kreuzklassifikation von Typen der Anpassung.

gen der komplexen Natur von Koadaptationen und ihrer unwahrscheinlichen spontanen Entstehung sind sie lange Zeit als Nachweis für eine Vererbung erworbener Eigenschaften angesehen worden. In dieser Richtung argumentieren z.B. die führenden frühen Darwinisten H. Spencer[208] und G.J. Romanes[209]. Weil die vielen physiologischen Veränderungen, die einer Koadaptation zugrunde liegen, nicht gleichzeitig auftreten könnten, müsse die Veränderung eines Teils an die anderen Teile weitergeleitet werden, so dass eine koordinierte Umgestaltung möglich werde. Spencer stellt sich diese Vermittlung durch »physiologische Einheiten« vor, die von den erworbenen Eigenschaften eines Individuums verändert werden und an seine Keimzellen weitergegeben werden.

A.R. Wallace, der eine Vererbung erworbener Eigenschaften allgemein ablehnt, argumentiert gegen die Behauptung, dass das Vorhandensein von Koadaptationen die Annahme eines solchen Lamarckismus notwendig mache. Die Koadaptationen – z.B. solche, die der Entstehung von komplexen Strukturen wie Augen zugrunde liegen – sind nach Wallace und nach der bis heute gültigen Lehre nach dem gleichen Modell zu erklären wie die Adaptationen, nämlich durch eine schrittweise Veränderung der Teile.[210]

Präadaptation

Der Ausdruck ›Präadaptation‹ erscheint in einem evolutionstheoretischen Sinn im Englischen seit den 1870er Jahren (Henderson 1872: »pre-adaptation to domestication [of the buffalo]«[211]). Außerbiologisch taucht die Formulierung bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts auf[212], aber auch innerhalb der Biologie wird sie außerhalb des evolutionären Kontextes bereits vorher verwendet, besonders in Bezug auf Fähigkeiten des planenden Denkens (Bachelor 1831: »pre-adaptation of the infant to the state of things into which it enters at birth«[213]; Watson 1846: »intelligent pre-adaptation of the body to circumstances foreseen and anticipated before they occur«[214]).

Zu weiterer Verbreitung kommt der Ausdruck aber erst am Ende des 19. Jahrhunderts. H. Spencer verwendet ihn in den späteren Auflagen seiner ›Principles of Biology‹ (1898: »pre-adaptation«: »an adaptation made in advance of the time at which it could have arisen in course of phylogenetic history«).[215] Vielfach gilt aber fälschlicherweise der französische Biologe L. Cuénot als der Urheber des biologischen Begriffs, der ihn seit 1911 gebraucht (franz. »préadaptation«).[216] Cuénot führt den Begriff im Kontext einer Diskussion des Übergangs von Tieren des Salzwassers ins Süßwasser ein: Damit dieser Habitatwechsel möglich ist, müssten die Tiere bestimmte Eigenschaften aufweisen, die eben als Präadaptationen zu werten seien. Zu diesen Eigenschaften zählen nach Cuénot die Fähigkeit, in Wasser verschiedenen Salzgehalts überleben zu können, (»Euryhalinität«) und die Resistenz gegenüber ausgeprägten saisonalen Schwankungen der Umweltbedingungen. Das biologische Phänomen wird auch schon vor der Begriffsprägung durch Cuénot diskutiert.[217]

Allgemein definiert werden kann eine Präadaptation als ein Merkmal eines Organismus, das eine Disposition für eine Funktion (in einer anderen Umwelt) hat, die es gegenwärtig nicht ausübt. L. von Bertalanffy definiert Präadaptationen 1929 im Anschluss an E. Rignano als Phänomene, »welche im voraus den Organismus vorbereiten, daß er zukünftigen Umweltbedingungen angepasst ist«.[218] Bei einem Wechsel der Umwelt oder bei anderen Veränderungen, die eine Übernahme der neuen Funktion ermöglichen, verändert sich das Merkmal im Sinne einer verbesserten Ausübung der neuen Funktion. Viele komplexe Merkmale werden als Ergebnis eines solchen Funktionswechsels erklärt, z.B. die Federn der Vögel als ursprüngliche Mittel der Wärmeisolation, die aber gleichzeitig eine Präadaptation für die Funktion des Fliegens darstellten.

Exaptation

Zur terminologischen Unterscheidung zwischen dem reinen Zustand der biologischen Nützlichkeit eines Merkmals vom Prozess der Formung eines Merkmals durch Selektion führen S.J. Gould und E.S. Vrba 1982 den Begriff ›Aptation‹ ein: Eine ***Aptation*** (»Passung«; vgl. Tab. 12) ist nach Gould und Vrba der Zustand der Zuträglichkeit eines Merkmals für

eine besondere biologische Funktion, dieser Zustand muss aber nicht – wie bei der Adaptation – durch Selektion für diese Funktion in der Vergangenheit bedingt sein.[219] Ein durch Mutation entstandenes Merkmal, das keine Selektionsvergangenheit hat, aber in der Zukunft positiv selektiert wird, stellt also eine Aptation, aber keine Adaptation dar. (Der Begriff der Aptation entspricht weitgehend den Ausdrücken ›Angepasstheit‹ oder ›Adaptivität‹; s.u.). Aufbauend auf diesem Begriff der Aptation schlagen Gould und Vrba den Begriff der *Exaptation* für Merkmale vor, die eine andere Funktion übernehmen als die, in deren Zusammenhang sie in der Vergangenheit entstanden oder positiv selektiert worden sind (»characters evolved for other usages (or for no function at all), and later ›coopted‹ for their current role«[220]). So stellen die Federn der Vögel nach einer verbreiteten Theorie in Bezug auf die Funktion des Fliegens eine Exaptation dar, weil sie ursprünglich im funktionalen Kontext der Wärmeisolation gebildet wurden (s.o.). Mit dieser Unterscheidung von Aptation und Adaptation macht der Ausdruck ›Präadaptation‹ wenig Sinn. Vrba und Gould schlagen daher vor, ihn durch ***Präaptation*** (»preaptation«) zu ersetzen.[221]

Weil nach der Evolutionstheorie in der Fassung von Darwin jedes Merkmal ursprünglich zufällig entsteht, also die Entstehung eines Merkmals in keiner Beziehung zum Nutzen für den Organismus steht, ist letztlich jede Adaptation aus einer Exaptation entstanden.[222] Zumindest gilt dies in Bezug auf die erste Entstehung eines Merkmals. Für die weitere Entwicklung eines adaptiven Merkmals macht es Sinn, es insofern von einem exaptiven Merkmal zu unterscheiden, als die betrachtete Funktion ätiologisch von Bedeutung war, also in seiner Selektionsgeschichte eine Rolle spielte.[223]

Insgesamt bezieht sich die Unterscheidung von Adaptation und Exaptation auf das Verhältnis eines Merkmals zu einer bestimmten Funktion und beurteilt dieses Verhältnis in seiner zeitlichen Entwicklung. Ist die Funktion des Merkmals vor und nach einem bestimmten Zeitpunkt die gleiche, dann handelt es sich um eine Adaptation; liegt aber ein Funktionswechsel vor, dann ist das Merkmal eine Exaptation (im Bereich der Artefakte sind diese Funktionswechsel alltäglich[224], z.B. stellt die erhöhte Sitzfläche eines Stuhls in ihrer Verwendung als Trittfläche eine Exaptation für diese Funktion dar). Zu einem späteren Zeitpunkt des Evolutionsprozesses beurteilt, kann eine Exaptation selbst wieder einer Selektion für die neue Funktion unterlegen sein (so z.B. die Federn für ihre neue Funktion des Fliegens). Die gleiche Struktur kann aufgrund verschiedener Funktionen Gegenstand der Selektion sein. Die Selektion für eine Funktion kann also wechseln, auch wenn die Struktur die gleiche bleibt.

Bevor ein Merkmal zu einer Adaptation (oder einer Exaptation) wird, bildet es eine potenzielle Adaptation oder eine ***Potaptation***, wie J. Brosius und S.J. Gould es 1992 nennen; ist ein Merkmal erwiesenermaßen nicht durch Selektion geformt worden, stellt es also keine Anpassung dar, sprechen die Autoren von einer ***Nonaptation***.[225] P. Griffiths schlägt 1992 vor, für die Exaptationen, die eine jüngere Selektionsgeschichte für ihre neue Funktion haben, den Ausdruck ***Exadaptationen*** zu verwenden.[226]

Angepasstheit

Der Begriff der Angepasstheit erscheint im Englischen bereits im 17. Jahrhundert (Fergusson 1698: »adaptedness«[227]); eine konstante Verwendung in der Biologie entsteht erst Mitte des 19. Jahrhunderts. Bis in die 1830er Jahre wird mit dem Ausdruck vielfach die Eignung einer geografischen Region für die Bedürfnisse von Pflanzen und Tieren (und deren Nutzung durch den Menschen) bezeichnet (1833: »No country can exceed this in its adaptedness for rearing the finest fruits«[228]; Hitchcock 1835: »this adaptedness of soils for so great a variety of plants«[229]). Erst danach wird der Begriff eher auf das umgekehrte Verhältnis bezogen, mit der anorganischen Umwelt als der Konstante und den Organismen als der variablen und dynamischen Seite der Relation; auffallend häufig wird der Begriff dabei im Zusammenhang mit gezüchteten Haustieren verwendet (Anonymus 1845: »an adaptedness to the climate [of sheep]«[230]; Allen 1847: »adaptedness to the soil, climate, and wants of the farmer [of cattle]«[231]; Howard 1854: »the adaptedness of animals to particular localities«[232]; Warden 1860: »the size of an animal is not the test of its adaptedness to the zone in which we may discover it«[233]; Sandeman 1896: »adaptedness of organisms«[234]). In der Biologie wird der Ausdruck auf Merkmale angewandt, die einem Organismus eine erhöhte Fitness gegenüber Organismen mit Alternativmerkmalen verleihen. Er wird meist so definiert, dass er unabhängig von einer Selektionsvergangenheit auf Merkmale bezogen werden kann.

H. Driesch unterscheidet bereits 1919 ausdrücklich zwischen Anpassung und Angepasstheit. Eine Anpassung ist für Driesch ein *Vorgang*, der zu den Regulationserscheinungen zu rechnen ist; eine Angepasstheit ist demgegenüber ein *Zustand*, genauer »ein Zustand, rein als Zustand betrachtet, das heißt so, daß nach seiner Herkunft nicht gefragt wird«.[235]

Während die Begriffe bei Driesch noch nicht im evolutionstheoretischen Zusammenhang stehen, wird dies später die vorherrschende Grundlage für ihr Verständnis. Anpassung und Angepasstheit werden meist als Vorgang und Zustand unterschieden. In einer Terminologie, die sich nicht durchgesetzt hat, drückt C. Detto den Unterschied aus: Die Entstehung einer Anpassung bezeichnet er als *Ökogenese*, den Zustand der Anpassung als *Ökologismus*.[236] G.G. Simpson unterscheidet 1953 zwischen *einer* Anpassung als individuellem Merkmal eines Organismus (oder einer Gruppe) und Anpassung als Prozess: »*an* adaptation is a characteristic of an organism advantageous to it or to the conspecific group in which it lives, while adaptation or the process of adaptation is the acquisition within a population of such individual adaptation«.[237] In der überlieferten Terminologie formuliert T. Dobzhansky 1968 knapp: »Adaptedness is a state of being adapted: adaptation refers to the process of becoming adapted; adaptability means that the organism or population concerned can remain or can become physiologically or genetically adapted in a certain range of environments«.[238]

Auch ein zufällig entstandenes Merkmal kann nach diesem Verständnis eine Angepasstheit sein, wenn es die Fitness des Organismus (d.h. seine Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit) erhöht. R. Brandon sieht die Angepasstheit als Ursache der Selektion auf der Ebene des Individuums, die Anpassung dagegen als ihre Wirkung.[239] Er identifiziert, ebenso wie E. Sober, die Angepasstheit mit der Fitness.[240] Anpassung und Angepasstheit sind also logisch voneinander unabhängig: Eine Anpassung, im Sinne eines Merkmals, das vergangener Selektion unterlag, muss keine Angepasstheit sein, weil sie die Fitness nicht steigert (z.B. weil sich die Umwelt geändert hat); und umgekehrt muss eine Angepasstheit keiner Selektion in der Vergangenheit unterlegen gewesen, also keine Anpassung sein (z.B. weil das Merkmal eine gerade entstandene Mutation ist). Angepasstheit und Anpassung sind zueinander komplementäre Konzepte: Das eine bezieht sich auf die vergangene Selektionsgeschichte eines Merkmals, das andere auf die zu erwartende zukünftige Selektion.

Entgegen der etablierten Terminologie, wie sie etwa von Dobzhansky, Brandon und Sober verwendet wird[241], erscheint es aber sinnvoll, Merkmale, für die es eine Selektion für die betreffende Funktion in der Vergangenheit gab, also Adaptationen und Rudimente unter dem Titel der *Angepasstheit* (engl. »adaptedness«) zusammenzufassen und entsprechend Merkmale, in der diese Selektion nicht vorlag, also Exaptationen und Nonadaptationen als *Nichtangepasstheiten* (»nonadaptedness«) zu bezeichnen (vgl. Tab. 12).[242] Eine Erklärung der differenziellen Reproduktion von Organismen (d.h. ihrer Fitness) liefert nach dieser Terminologie weniger die Angepasstheit von Merkmalen (wie dies Brandon nach seiner Terminologie vertritt[243]), sondern ihre *Adaptivität*.

Adaptivität

Der Begriff der Adaptivität wird seit den 1870er Jahren als biologischer Begriff verwendet. Er wird anfangs auf die funktionale Modifikation des Verhaltens eines Organismus im Hinblick auf äußere Umstände bezogen (Carpenter 1879: »adaptiveness of the movement«).[244] Gleichzeitig wird der Ausdruck – im Englischen besonders in der Form ›adaptivity‹ – aber auch auf die generationenübergreifende Veränderung eines Organismus im Sinne einer evolutionären Anpassung bezogen (Allman 1874: »the capacity of having […] characters more or less modified in the offspring by external agencies, or it may be by spontaneous tendency to variation«).[245]

Im 20. Jahrhundert wird die Adaptivität schärfer von der Anpassungsfähigkeit oder ***Adaptabilität*** (»adaptability«) abgegrenzt (s.o.). Letztere wird meist auf die Plastizität eines individuellen Verhaltens bezogen – so schon im 19. Jahrhundert: Colburn 1820: »the greater developement of his nervous system, the more extensive adaptability of his articulations, the more various mobility of his muscles [of man compared to animals]«[246]; Todd & Bowman 1845: »One of the most wonderful circumstances in the construction of the hand, is its adaptability to an infinite number of offices«[247]. ›Adaptivität‹ hat dagegen meist eine evolutionstheoretische Konnotation.

Nach heutigem biologischen Sprachgebrauch wird der Begriff der Adaptivität (»adaptiveness«) so verwendet, dass er auf Merkmale bezogen wird, die einem Organismus einen Fitnessvorteil (in der Gegenwart und Zukunft) gegenüber Organismen mit anderen Merkmalen verleihen.[248] Der Ausdruck ist also weitgehend äquivalent mit ›Aptation‹, und ist damit der Überbegriff für Adaptationen und Exaptationen (vgl. Tab. 12).

Nicht immer wird allerdings zwischen einem adaptierten und einem adaptiven Merkmal unterschieden. Nach der Begriffsverwendung mancher Autoren können auch adaptive Merkmale dadurch definiert sein, dass sie in der Vergangenheit durch Selektion geformt wurden; so heißt es 1974 bei E. Mayr: »Adaptive means simply: being the result of natural selection«.[249]

Fitness

Das Wort ›Fitness‹, dessen ursprüngliche Herkunft ungeklärt ist, findet sich seit dem Ende des 16. Jahrhunderts mit der Bedeutung »Passung; Fähigkeit« in der englischen Sprache (abgeleitet von dem Verb ›to fit‹ »passen«). Auf biologische Gegenstände überträgt spätestens J. Locke Ende des 17. Jahrhunderts das Wort, indem er die Fitness eines Organismus (»fitness of the organization«) mit der Angepasstheit eines Artefakts (einer Uhr) an äußere Zwecke vergleicht.[250] Auf das Verhältnis der Teile eines Organismus zueinander und zur Lebensweise des Organismus bezieht auch J. Ray den Ausdruck (»I shall note the exact Fitness of the Parts of the Bodies of Animals to every ones Nature and manner of living«[251]; »the fitness of all the parts and members of Animals to their respective uses«[252]). N. Grew beschreibt wenig später einige Organe als angepasst (»fitted«) an ihre Aktivität und den Aufenthaltsort des Lebewesens (»Not only the Fins of Fishes, but their Swim-Bladder, are very diversly fitted to the Variety of their Motions, and Stations in the Water«[253]).

›Fitness‹ vor Darwin

Der spätere biologische Gebrauch des Wortes bezieht es in erster Linie auf das Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt. Der Ausdruck findet sich, v.a. in der Verbform, bereits bei den britischen Vorläufern Darwins, die in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts Ansätze einer Selektionstheorie formulieren (↑Selektion: Tab. 254). So erscheint er z.B. 1813 in einem später bekannt gewordenen Essay von W.C. Wells über die »Rassen« des Menschen, in dem er darstellt, dass sich in jeder Region diejenige »Rasse« durchsetzt, die am besten an diese Umwelt angepasst ist (»the formation of varieties of man, fitted for the country which they inhabit«).[254] Auch ein anderer Vorläufer Darwins, der Botaniker T.P. Matthew, verwendet das Wort ›Fitness‹, um den komparativen (reproduktiven) Vorteil eines Typs von Organismen gegenüber anderen zu benennen (»those only come forward to maturity from the strict ordeal by which Nature tests their adaptation to her standard of perfection and fitness to continue their kind by reproduction«).[255]

Der für Darwin und Wallace einflussreiche Geologe C. Lyell geht von einer einseitigen Abhängigkeit der Eigenschaften der Organismen von ihrer Umwelt aus (↑Umwelt) und erklärt die »Fitness« der Lebewesen für ihre Umwelt als Ergebnis einer göttlichen Einrichtung.[256] Allerdings ist er auch der Ansicht, dass die Umweltbedingungen auf der Erde von Gott als zuträglich für die Organismen geschaffen worden seien; es liege also das vor, was später als *Fitness der Umwelt* bezeichnet wird[257] (s.u.). Insgesamt besteht damit nach Lyell eine symmetrische und wechselseitige Anpassung von Organismen und Umweltverhältnissen.

Spencer: »Survival of the Fittest«

Zu einer weiten Verbreitung gelangt das Konzept der Fitness in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts unter dem Einfluss von H. Spencers berühmter, 1864 geprägter Formel vom ***Überleben des Angepasstesten*** (»survival of the fittest«).[258] (Der dahinter stehende Grundgedanke, nicht aber, wie vielfach behauptet, die Formulierung selbst, erscheint, auf die sozialen Verhältnisse des Menschen bezogen, bei Spencer bereits 1851 in seinem Werk ›Social Statics‹.) Spencer wählt den Ausdruck zur Bezeichnung des Mechanismus der Selektion, um die auf Intentionalität verweisende Metapher der Selektion zu vermeiden. Durch seine Formel kann nach der Überzeugung Spencers dem Missverständnis entgegengetreten werden, die Selektion sei nicht ein naturimmanenter Prozess, sondern bedürfte eines äußeren Designers. Spencer deutet die Fitness als eine Übereinstimmung des Organismus mit seiner Umwelt (»The continuous adjustment of internal relations to external relations«[259]).

In seiner Einführung dieser Formulierung geht Spencer einerseits auch von miteinander konkurrierenden Individuen aus und zeigt Ansätze eines Denkens in Populationen, wie es später bei Darwin dominant wird, andererseits ist das Konzept bei Spencer noch stark von traditionellen Vorstellungen einer Harmonie und Stabilität der Natur geprägt. So spricht er davon, der Prozess des Überlebens des Passendsten resultiere in der Bewahrung der Harmonie einer Art mit ihrer Umwelt (»result in the maintenance of a constitution in harmony with surrounding circumstances«) und halte die durchschnittliche Fitness der Individuen hoch (»keeps up the average fitness to the conditions of life«).[260] Spencer kann das ›Überleben des Passendsten‹ daher insgesamt als ein Prinzip verstehen, das der »Selbstreinigung einer Art« (»self-acting purification of a species«) dient.[261] Bei sich wandelnden Umweltbedingungen kann diese Selbstreinigung nach Spencer aber auch zur Transformation von Arten und der Entstehung neuer Typen führen (»an altered type completely in equilibrium with the altered conditions«).[262] Spencers Ausdruck stammt insgesamt also aus einem Denken in Kategorien der *Oeconomie naturae*, für die die Stabilität der Arten eine zentrale Rolle spielt.[263]

C. Darwin verwendet das Wort ›Fitness‹ bereits in der ersten Auflage des ›Origin‹ von 1859 an einer

Stelle.[264] Von der Formulierung Spencers erfährt Darwin 1866 und übernimmt sie in einer Schrift aus dem Jahr 1868 und in der fünften Auflage des ›Origin‹ von 1869, nachdem insbesondere Wallace ihm die Formulierung nahe gelegt hat.[265] Darwin gibt zu, dass der Ausdruck Spencers oft angemessener (»more appropriate«) sei. Die anfänglich geringe Akzeptanz seiner Theorie ist für Darwin Anlass, an der Angemessenheit seiner zentralen Begriffe immer wieder zu zweifeln (↑Selektion). Er fühlt sich von vielen Zeitgenossen missverstanden und sucht daher nach alternativen Formulierungsmöglichkeiten, die eine weniger bewusste und intentionale Bedeutung nahe legen als sein Terminus der Selektion. Allerdings hat Darwin aus grammatischen Gründen Bedenken gegen Spencers Formulierung: Er kritisiert diese, weil sie kein Substantiv bilde, das ein Verb regieren könne (»it cannot be used as a substantive governing a verb«).[266]

Aus heutiger Perspektive erscheint außerdem der Superlativ irreführend: Besser wäre der Komparativ ›Überleben des Angepassteren‹ (»survival of the fitter«).[267] Darwin verwendet in den späteren Auflagen des ›Origin‹ ›survival of the fittest‹ und ›natural selection‹ weitgehend synonym: »[The] preservation of favourable individual differences and variations, and the destruction of those which are injurious, I have called Natural Selection, or the Survival of the Fittest«.[268]

Kritisiert wird die Formel vom ›Überleben des Fittesten‹ auch vor dem Hintergrund, dass sie nicht adäquat das Prinzip der Selektion zum Ausdruck bringen kann, weil es viele Fälle der Selektion gibt, in denen nicht die Individuen mit der höchsten Fitness an Häufigkeit zunehmen (Michod 1999).[269] In manchen Fällen nimmt auch die durchschnittliche Fitness der Individuen in einer Population insgesamt ab (z.B. in der Selektion von verhaltensbiologischen »Egoisten«; ↑Selektion: Abb. 475).

Fisher: Populationsgenetische Interpretation

Eine Veränderung erfährt der Fitnessbegriff im Rahmen der populationsgenetischen Interpretation der Evolutionstheorie seit den 1920er Jahren. R.A. Fisher verwendet den Begriff auf der einen Seite weiterhin im klassischen darwinistischen Sinn, indem er ihn auf das einzelne Individuum bezieht und davon spricht, jedes Individuum habe eine qualitativ verschiedene Fitness.[270] Daneben führt Fisher den Fitnessbegriff aber auch als ein statistisches Konzept ein: Es stellt ein Maß dar für die genetische Repräsentation eines Organismus in zukünftigen Generationen (»representation in future generations«).[271] J.B.S. Haldane nennt diese Fitness wenig später *darwinsche Fitness* (»Darwinian fitness«).[272] Irreführend ist diese Bezeichnung allerdings insofern, als für Darwins Verständnis der Selektion gerade Überleben und Tod von Individuen entscheidend sind. G.G. Simpson stellt 1953 daher der *darwinschen Selektion* aufgrund differenzieller Mortalität die *nicht-darwinsche Selektion* aufgrund differenzieller Reproduktion gegenüber (↑Selektion).[273] Die darwinsche Fitness Haldanes bezieht sich also auf die nicht-darwinsche Selektion Simpsons. In dem einen Fall ist die Fitness verbunden mit einem Vorteil eines einzelnen Organismus (»Darwinian selection for now«), in dem anderen Fall mit der Maximierung seiner Reproduktion (»genetical selection for later«).[274] Beide Aspekte sind in dem einen Terminus der Fitness vereint – sie müssen aber doch nicht immer zusammen verwirklicht sein (weil die Reproduktion der körperlichen Integrität eines Organismus schaden kann). Erst in den letzten Jahren werden die beiden Aspekte über die Konzepte der Individual- versus Merkmalsfitness präzise voneinander getrennt (s.u.).

In den theoretischen Überlegungen Fishers spielt der Fitnessbegriff zwar eine wichtige Rolle – die Begründer der Synthetischen Theorie der Evolution (↑Evolutionsbiologie), T. Dobzhansky, J.S. Huxley, E. Mayr und G.G. Simpson verwenden den Ausdruck in den 1930er und 40er Jahren aber nur sehr vereinzelt.[275] Er erscheint außerdem meist bezogen auf die individuelle Konstitution eines Organismus, nicht als populationsgenetische Größe (vgl. z.B. Huxley 1941: »a high level of inherent physical fitness, endurance and general intelligence«[276]; ders. 1942: »immediate individual fitness«[277]; Simpson 1949: »better fitness for the way of life«[278]). Erst seit den 1950er Jahren wird der Begriff zu einem zentralen Terminus der Evolutionstheorie.[279]

Quantifizierung der Fitness

Die Quantifizierung der Fitness bezieht sich fast immer auf die Anzahl der Nachkommen von Organismen verschiedener Typen; sie erfolgt also über die Reproduktion. Probleme bereitet ein solcher Ansatz bei Organismen, die sich auf verschiedene Weise fortpflanzen, z.B. neben der geschlechtlichen auch auf ungeschlechtliche Weise. Denn in diesem Fall ist nicht klar, was als Nachkomme zu zählen ist: nur die geschlechtlich oder auch die ungeschlechtlich erzeugten Individuen? Um dieser Schwierigkeit aus dem Weg zu gehen, schlägt L. van Valen 1976 vor, als Grundlage zur Messung der Fitness nicht die Anzahl der Nachkommen, sondern die Menge der Energie- und Masseanlagerung (der Biomasse) zugrunde zu legen.[280]

Durch seine populationsgenetische Interpretation ist der Fitnessbegriff zu einem zunehmend theoretischen Begriff geworden, der nicht der Beschreibung der faktischen Anpassung eines einzelnen Individuums (an seine Umwelt) dient, sondern vielmehr theoretisch eingebunden ist in eine Erklärung für die Verbreitung des genetischen Typus, zu dem ein Individuum gerechnet wird. Der Fitnessbegriff setzt in seiner modernen Interpretation also eine Population von Individuen voraus.

Eine wichtige und viel rezipierte Unterscheidung innerhalb des Fitnessbegriffs führen J.L. und E.R. Brown 1979 ein, und zwar ausgehend von ihren Untersuchungen des komplexen Sozialverhaltens von Vögeln, die ihren Verwandten bei der Jungenaufzucht am Nest helfen. Sie differenzieren zwischen der ***direkten Fitness***, die auf der Grundlage der eigenen Nachkommen gemessen wird, und der ***indirekten Fitness***, die sich auf die Nachkommen der Verwandten bezieht, die durch das Verhalten eines Organismus zusätzlich hervorgebracht werden (»inclusive fitness minus direct or individual fitness«).[281]

Selektion kann zur Fitnessreduktion führen

Genaue theoretische Analysen des Selektionsmechanismus ergeben, dass die Selektion nicht immer in Richtung einer Zunahme der durchschnittlichen Fitness der Individuen einer Population wirksam ist. In Fällen frequenzabhängiger Selektion kann es vielmehr zu einer Verminderung der durchschnittlichen Fitness in einer Population kommen. Die Selektion wirkt also nicht notwendig in Richtung der Verbesserung des durchschnittlichen Reproduktionserfolgs von Individuen in einer Population (↑Selektion: Abb. 475).[282]

Vielfalt der Fitnessbegriffe

In verschiedenen Modellen der Selektionstheorie und ihren Anwendungen kann der Fitnessbegriff sehr unterschiedliche Bedeutung haben; die Fitnesswerte gelten also immer nur im Rahmen eines Modells. Damit liegt eine »Pluralität operationaler Definitionen des Fitnessbegriffs« vor.[283] Grundsätzlich unterscheidet R. Dawkins 1982 fünf verschiedene Fitnessbegriffe, die von der unspezifischen Bedeutung bei Spencer und Darwin, über den populationsgenetischen Begriff und die klassische Individualfitness bis zur Hamiltonschen Gesamtfitness reichen[284] (vgl. Tab. 13).

Die wesentlichen Komponenten der Fitness, die in den meisten Modellen Berücksichtigung finden, sind die Überlebenswahrscheinlichkeit (»viability«) und der Fortpflanzungserfolg (»fertility«); als ein Faktor des letzteren kann bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen zusätzlich der Paarungserfolg (»mating success«) bestimmt werden.[285] Verbreitet ist aber v.a. der Dualismus von Überleben und Fortpflanzung (Dobzhansky 1968: »Adaptedness to Survive and to Reproduce«[286]; ↑Funktion; Selektion). Die Fitness wird meist einem Individuum (eines Typs), nicht einer Gruppe von Individuen zugeschrieben. Außerdem gilt die Fitness als eine Größe, die den ganzen Lebenszyklus eines Organismus und nicht nur einzelne seiner Stadien charakterisiert. Schließlich wird die Fitness meist relativ zu einer Umwelt bestimmt, und gilt nicht absolut für ein Individuum.

1. Überlebens- und Fortpflanzungserfolg
Nicht quantifiziertes Maß für die Fähigkeit eines Individuums zum Überleben und zur Fortpflanzung

2. Selektionskoeffizient
Relativer Reproduktionserfolg eines Typus in einfachen Modellen der Populationsgenetik (Modelle mit wenigen Genloki)

3. Individualfitness (Klassische Fitness)
Reproduktiver Erfolg eines Individuums; seine Repräsentation in der nächsten Generation, gemessen als Anzahl der Nachkommen, die das Erwachsenenstadium erreichen

4. Gesamtfitness
Relativer reproduktiver Erfolg eines Typus unter Berücksichtigung der indirekten Fitness durch die Erhöhung des reproduktiven Erfolgs von Verwandten

5. Personale Fitness
Individualfitness einschließlich der zusätzlichen eigenen Nachkommen, die durch die Unterstützung anderer (meist naher Verwandter; z.B. Bruthelfer bei Vögeln) aufgezogen werden

Tab. 13. Fünf Formen der Fitness (nach Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 179ff.).

Individual- und Merkmalsfitness

Eine wichtige Unterscheidung, die erst in den letzten Jahren scharf herausgearbeitet wird, ist die zwischen auf der einen Seite ***Individualfitness*** (Gordon & Gordon 1939: »individual fitness [of *Drosophila* flies]«[287]) und auf der anderen Seite *Typenfitness* (Mills & Beatty 1979: »fitness of types«[288]) oder ***Merkmalsfitness*** (Sober 1981: »trait fitness«[289]; 1980: »fitness of a trait«[290]; vgl. auch Crow & Kimura 1956: »character fitness«[291]) (↑Selektion/Gruppenselektion).[292] Der Ausdruck ›Individualfitness‹ erscheint bereits Ende des 19. Jahrhunderts, allerdings meist in soziologischen und statistischen Untersuchungen (Romanes 1892: »Success in the civil war, where each is figh-

Model 1: Variation in individual fitness/no variation in trait fitnesses

A. Individual Genotype Fitnesses and Frequencies

Individual Genotype	Individual Fitness	Freq. F_0	Freq. F_1
1	1.6	10	16
2	0.4	10	4
3	1.2	10	12
4	0.8	10	8
5	0.8	10	8
6	1.2	10	12
7	0.4	10	4
8	1.6	10	16
	Total	80	80

B: Trait Frequencies

	Traits					
	Big	Little	△	□		
Trait Fitness	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
Freq. F_0	40	40	40	40	40	40
Freq. F_1	40	40	40	40	40	40

Abb. 14. Die Verteilung von Merkmalen und Fitnesswerten in einer Population sowie deren Veränderung, die zeigt, dass trotz der Variation der Fitness der Individuen keine Selektion und Evolution erfolgt (im Sinne einer Veränderung der Häufigkeit von Merkmalen in der Population vom Zeitpunkt t_0 zum Zeitpunkt t_1), wenn keine Variation der Merkmalsfitness (»Trait Fitness«) vorliegt. Die Merkmalsfitness ist hier als Mittelwert der Individualfitness errechnet (aus Walsh, D.M., Lewens, T. & Ariew, A. (2002). The trials of life: natural selection and random drift. Philos. Sci. 69, 452-473: 461; vgl. auch Walsh, D.M. (2004). Bookkeeping or metaphysics? The units of selection debate. Synthese 138, 337-361: 348).

ting against all, is determined by individual fitness and self-reliance. But success in the foreign war is determined by what may be termed tribal fitness and mutual dependence«[293]; Cummings 1900: »individual fitness to survive«).[294] Einen Platz in der biologischen Literatur hat er erst seit den 1930er Jahren.[295]

Von ›Merkmalsfitness‹ spricht zuerst E. Sober 1981. Er versteht sie als eine Metaeigenschaft, also die Eigenschaft einer Eigenschaft, weil die Fitness selbst eine Eigenschaft ist. Sober wendet sich entschieden gegen die Reduktion der Merkmalsfitness auf die Individualfitness und lehnt Definitionen ab, die die Merkmalsfitness einfach als die durchschnittliche Fitness von Organismen mit einem bestimmten Merkmal bestimmen.[296] Denn ein Merkmal mit einem hohen Fitnessvorteil könnte sich in Organismen befinden, die eine relativ geringe Fitness aufweisen. In jedem Selektionsprozess lässt sich mit Sober die *Selektion für* eine Eigenschaft (ein Merkmal) und die S*elektion von* Objekten (physischen Körpern, z.B. Individuen) unterscheiden (↑Selektion).[297] Theoretisch bedeutsam ist der Begriff der Merkmalsfitness, weil er deutlich macht, dass die Evolutionstheorie allgemeine Aussagen über Eigenschaften, und nicht allein über einzelne Gegenstände macht (↑Evolution).

In einfachen Modellen lässt sich zeigen, dass nicht Variation in der Individualfitness, sondern in der Merkmalsfitness eine notwendige und hinreichende Bedingung für das Vorliegen von Evolution durch Selektion ist (Walsh 2004: »Heritable variation in *trait* fitness – the statistical property of trait *types* – is both necessary and sufficient for change in the structure of a population due to selection«[298]; vgl. Abb. 14). Selbst wenn angenommen wird, dass sich die Merkmalsfitness rechnerisch direkt aus der Individualfitness ergibt und auch kausal nur durch diese determiniert wird, können die Veränderungen in der Population trotzdem nicht direkt aus der Variation in der Individualfitness erklärt werden. Der Grund hierfür lieg darin, dass die Merkmalsfitness nicht die Individualfitness determiniert (sondern nur umgekehrt), die Variation in der Merkmalsfitness aber der entscheidende Grund für das Vorliegen von Selektion ist.

Eine besondere Schwierigkeit ist mit dem Begriff der Individualfitness verbunden, weil die Fitness eines Individuums nicht allein von seinen intrinsischen Eigenschaften abhängt, sondern immer auch vom Kontext und der Merkmalsverteilung in der Population, von dem es ein Teil ist.[299] Dies ergibt sich einerseits daraus, dass die Reproduktion eines Individuums in den meisten Fällen eine sexuelle Paarung voraussetzt und die Fitness damit auch vom Paarungspartner abhängt, andererseits ist in Fällen der frequenzabhängigen Selektion der selektive Wert einer Eigenschaft von der Werteverteilung in der Population abhängig. Die Selektion ist insofern eine Kraft, die innerhalb von Populationen, nicht aber auf einen isolierten Organismus wirkt.

Vorwurf der Tautologie der Selektionstheorie

Am Begriff der Fitness wird seit langem einer der Hauptvorwürfe gegen die Selektionstheorie festgemacht: ihre vermeintliche *Tautologie*. Mit dem Tautologievorwurf sieht sich die Evolutionstheorie früh konfrontiert (↑Selektion: Tab. 257). F.M. Müller bezeichnet schon 1887 den Slogan ›Survival of the

Fittest‹ als eine reine Tautologie (»sheer tautology«: »We ask, Who is fit to survive? and we are answered, He who is very fit or the fittest«).[300] T. Eimer polemisiert 1897 gegen die »Cirkelschlüsse« der Selektionslehre nach A. Weismann, indem er sie auf folgende Form bringt: »weil alles nützlich ist, ist alles durch Selektion entstanden, und weil alles durch Selektion entsteht, ist alles nützlich«[301]. Der Vorwurf wird angeblich auch bereits von dem Genetiker T.H. Morgan 1914 vorgebracht.[302] L. von Bertalanffy formuliert es 1949 als einen möglichen »Haupteinwand gegen die Selektionstheorie, dass sie nicht widerlegt werden kann«.[303] H.G. Cannon argumentiert 1958, nach Darwins Theorie seien es die Individuen mit der höchsten Fitness, die überleben, die Fitness wiederum würde aber über das tatsächliche Überleben definiert. Das Selektionsprinzip bestehe daher in einer selbstbezüglichen Wahrheit (»a complete truism – a self-evident truth«; »Nature selects for survival those that survive!«).[304] C.H. Waddington bezeichnet die Evolutionstheorie 1960 ausdrücklich als Tautologie, er hält diese Charakterisierung jedoch für nicht problematisch (»Natural selection […] turns out on closer inspection to be a tautology, a statement of an inevitable although previously unrecognized relation«).[305] Für den Wissenschaftstheoretiker J.J.C. Smart steht die Tautologie der Evolutionstheorie dagegen im Zusammenhang damit, dass die Biologie über keine eigenen Gesetze verfüge, sondern allein in der Anwendung physikalischer und chemischer Gesetze auf die Lebewesen bestehe (»If we try to produce laws in the strict sense which describe evolutionary processes anywhere and anywhen it would seem that we can do so only by turning our propositions into mere tautologies. We can say that even in the great nebula in Andromeda the ›fittest‹ will survive, but this is to say nothing, for ›fittest‹ has to be defined in terms of ›survival‹«).[306]

Noch bis in die 70er Jahre wird die Fitness nicht selten als tatsächliches Überleben bzw. als die Anzahl der Nachkommen eines Organismus definiert.[307] Wenn der Begriff der Fitness umgekehrt gerade zur Erklärung dieser Phänomene herangezogen wird, ergibt sich die Tautologie unmittelbar. Die Fitness erklärt das, was mit ihr vorausgesetzt ist: die differenzielle Reproduktion von Organismen. Der Tautologievorwurf besteht also in der Behauptung, die Evolutionstheorie liefere keine substanzielle Erklärung ihres Gegenstandes, sondern allein eine Rekapitulation des Explanandums: Das von der Theorie angeblich erklärte Überleben (oder die Vermehrung) bestimmter Organismen werde damit erklärt, sie seien eben die Überlebenden (oder sich Vermehrenden).

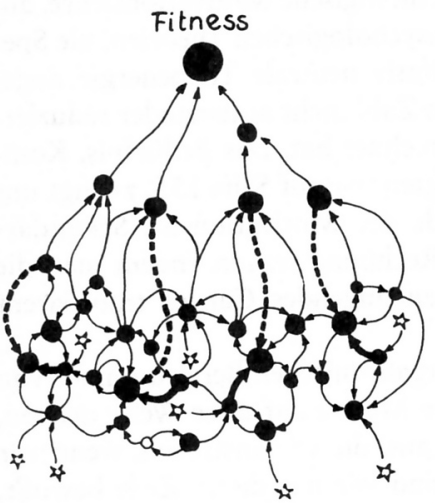


Abb. 15. Die Fitness als die ultimate Wirkung oder der Zweck, auf den alle biologischen Funktionen ausgerichtet sind. Die schwarzen Punkte stehen für Zustände oder Effekte innerhalb eines Organismus; die Pfeile für ihre kausale Beeinflussung untereinander; die Sterne symbolisieren Störereignisse, die durch die organischen Regelkreise kompensiert werden. Nach diesem Bild wird die Fitness von Organismen also durch Zustände und Effekte innerhalb eines Organismus verursacht. Sie ist damit kein eigenständiger kausaler Faktor, sondern lediglich der zusammenfassende Ausdruck der Eigenschaften einer Selektionseinheit (z.B. eines Organismus), die für dessen Reproduktion relevant sind (↑Selektion) (aus Bischof, N. (1985/91). Das Rätsel Ödipus: 328).

Der Vorwurf der Tautologie wird besonders in den 70er Jahren aufgegriffen und zugespitzt, so von K.R. Popper, der von dem »fast tautologischen« Charakter der Evolutionstheorie spricht und den Darwinismus nicht für eine testbare wissenschaftliche Theorie, sondern ein metaphysisches Forschungsprogramm hält (»Darwinism is not a testable scientific theory, but a metaphysical research programme – a possible framework for testable scientific theories«[308]; vgl. auch Peters 1976: »evolution is the survival of the survivors«[309]). Poppers These löst eine intensiv geführte Debatte aus[310], die bis in die Gegenwart anhält. Dabei werden verschiedene Vorschläge gemacht, wie dem Tautologieproblem zu begegnen ist.

Fitness als statistisches Maß oder Disposition

Gegen die Definition der Fitness als Überleben oder als Anzahl der Nachkommen eines Organismus wird seit den 1950er Jahren eingewendet, dass die Fitness als eine Eigenschaft eines Organismus anzusehen ist, die nicht von zufälligen Umweltbedingungen abhän-

gen soll: Zwei eineiige Zwillinge mit gleichem Phänotyp sollen also über die gleiche Fitness verfügen, auch wenn der eine zufällig von einem Blitz getroffen wird, während der andere überlebt.[311] Im Anschluss daran ist vorgeschlagen worden, die Fitness als die mittlere Anzahl der Nachkommen von Organismen des gleichen *Typs* (z.B. Genotyps) zu definieren.[312] Einer der wesentlichen Gründe für die Verwirrungen um den Fitnessbegriff wird darin gesehen, dass er häufig statt auf Typen auf Individuen angewendet wird.[313]

Verwandt mit diesem Vorschlag ist die verbreitete Sicht, die Fitness als eine Propensität oder Disposition zu verstehen: Die Fitness soll nicht die tatsächliche Anzahl der Nachkommen bezeichnen, sondern den *Erwartungswert* (»expected value«) der Nachkommenanzahl.[314] Bestimmt werden kann der Erwartungswert auf der Grundlage der Eigenschaften eines Organismus im Vergleich zu anderen Organismen. Die Unterscheidung zwischen realisierter Fitness (»realized fitness«) und erwarteter Fitness (»expected fitness«) gilt vielen als der Schlüssel zur Lösung des Tautologievorwurfs (z.B. Burian 1983).[315] Die Interpretation der Fitness als Propensität von Individuen eines Typs hat daher inzwischen viele Anhänger.[316] Bereits von Darwin wird diese Interpretation nahe gelegt, insofern er von den selektiv bevorzugten Individuen schreibt, sie hätten die größte Wahrscheinlichkeit des Überlebens und Fortpflanzens (»the best chance of surviving and of procreating their kind«[317]). S.K. Mills und J.H. Beatty definieren die Fitness, genauer die *Individualfitness* (s.o.), als die erwartete Anzahl von Nachkommen eines Organismus in einer bestimmten Umwelt.[318] Die Fitness wird damit zu einer probabilistischen Größe. Auch Popper schließt sich dieser Lösung an, insofern er die Anzahl der Nachkommen und das tatsächliche Überleben eines Organismus nicht zur Definition der Fitness heranzieht, sondern die Fitness vielmehr als Disposition für eine bestimmte Nachkommenzahl und Lebenslänge wertet.[319]

Zu spezifizieren bleibt dabei allerdings noch, ob nur der Erwartungswert der Anzahl unmittelbarer Nachkommen berücksichtigt werden soll, oder auch die Anzahl von deren Nachkommen, also die Repräsentation in späteren Generationen. Für die Beziehung der Fitness auf die langfristige genetische Repräsentation eines Organismus in späteren Generationen spricht, dass damit der eigentliche evolutionäre Effekt bestimmt wird. J.M. Thoday definiert 1953 die Fitness dementsprechend als die Wahrscheinlichkeit für einen Organismus, dass nach einer bestimmten langen Zeitspanne – er spricht von 10^8 Jahren – noch Nachfahren von ihm am Leben sind.[320] W.S. Cooper nennt diesen langfristigen Beitrag eines Organismus 1984 seine ***Fundamentalfitness***.[321] Er schlägt vor, die Fitness als *Erwartungswert der Zeit bis zum Aussterben* (»expected time to extinction«; ETE) zu messen. Weil in sehr langen Zeiträumen ganze Verwandtschaftsgruppen aussterben, kann eine Bestimmung der Fitness auf diese Weise allerdings zu Schwierigkeiten führen. Sinnvoll ist es daher, den Begriff der Fitness als ein Sammelkonzept zu verstehen, das sowohl für kurze Zeiträume (z.B. zwei Generationen) als auch für langfristige Entwicklungen (geologische Zeitspannen) definiert werden kann.[322]

Selbst von Anhängern der Dispositionsinterpretation der Fitness wird eingeräumt, dass mit dem Verständnis der Fitness als Erwartungswert für die Anzahl der Nachkommen oder die Dauer des Überlebens der Nachkommen die Tautologie der Theorie nicht ausgeräumt ist, weil auch diese statistischen Größen keinen empirischen Gehalt in die Definition der Fitness einführen.[323] Außerdem spricht es gegen die Propensitätsinterpretation, dass Fitness keine intrinsische Eigenschaft eines Organismus (oder eines Organismustyps) ist: Bei frequenzabhängiger Selektion z.B. hängt der Fortpflanzungserfolg der Organismen eines Typs vom Kontext ab, in dem sich dieser befindet; die Fitness kann also nicht als intrinsische Disposition eines Organismus interpretiert werden, sondern dient in komplexerer Weise zur Analyse eines Selektionsprozesses mit zwei Variablen: den Eigenschaften des Organismus und seiner Umwelt.[324] Eine korrekte Definition der Fitness hat diese also nicht als intrinsische Eigenschaft eines Organismus oder eines Typs von Organismen, sondern als Relation eines Typs im Verhältnis zu anderen zu bestimmen.[325] Schließlich ist das Verständnis des Fitnesskonzepts im Sinne einer Disposition oder Propensität auch insofern irreführend, als Dispositionen und Propensitäten als eine Form von (probabilistischen) Ursachen gelten können. Fitness ist aber keine Ursache, sondern eine Wirkung der Interaktion einer Selektionseinheit (z.B. eines Individuums) mit seiner Umwelt; Fitness sollte daher auch nicht verstanden werden als *Ursache* zur Erklärung der Wachstumsrate einer Selektionseinheit, sondern als diese Wachstumsrate selbst.[326]

Fitness und Designkriterien

S.J. Gould sieht den Tautologievorwurf 1976 dadurch widerlegt, dass die Fitness nicht über das tatsächliche Überleben, sondern durch unabhängige Designkriterien bestimmt wird: »traits confer fitness by an engineer's criterion of good design, not the empirical fact of their survival and spread«.[327] In ähnli-

cher Weise sind W. Bock und G. von Wahlert 1965 der Meinung, das Maß der Anpassung (genauer: der »evolutionären Anpassung«) könne über den Energieaufwand ermittelt werden. Gute Anpassungen führten zu geringerem Energieverbrauch bei gleicher Leistung: »Evolutionary adaptation, the process, is defined as any evolutionary change which reduces the amount of energy required to maintain successfully a synerg [an organism-environment-complex]«.[328]

Die Energieeffizienz erweist sich allerdings nicht immer als zuverlässiger Indikator der Fitness, denn es können auch Organismen mit einer ineffizienten Energieausbeute selektiv gefördert werden (z.B. durch sexuelle Selektion nach dem Handicap-Prinzip, ↑Selektion, oder weil die Effizienzsteigerung in einem Bereich sich nicht immer reproduktiv auszahlt[329]).

Das nichtempirische Prinzip der Selektion

Eine andere Erwiderung auf den Tautologievorwurf besteht darin, die Tautologie als harmlos anzusehen, weil mit ihr nicht eine empirische Hypothese formuliert, sondern allein ein konzeptioneller Rahmen festgelegt wird, in dem Daten geordnet werden können. A.R. Manser nennt das Verfahren der zirkulären Definition von zentralen Begriffen (»circular definition of key terms«) in diesem Sinne 1965 ein *konzeptionelles Schema* (»a conceptual scheme«) und nicht eine testbare Hypothese.[330] Die Tautologie des begrifflichen Rahmens wird also zugestanden und nicht als Schaden der Theorie angesehen.

In diesem Sinne argumentiert auch M. Ruse, dass die Theorie allein einen allgemeinen Rahmen liefere, innerhalb dessen konkrete Hypothesen formuliert werden können, die sehr wohl testbar seien.[331] Auch R. Brandon ist der Auffassung, das Prinzip der natürlichen Selektion habe selbst keinen empirischen Gehalt, da es nur die Anwendung der Wahrscheinlichkeitstheorie auf ein biologisches Problem sei (»simply an application of probability theory to a biological problem«).[332] Empirischer Gehalt komme allein durch die Untersuchung der kausalen Basis der Anpassung in besonderen Fällen in die Evolutionstheorie.

Die zentrale Stellung des Fitnessbegriffs in der Theorie und zugleich dessen inhaltliche Leere zeigt sich in der Axiomatisierung der Evolutionstheorie durch M. Williams: Der Fitnessbegriff erscheint hier als ein »primitiver Term«, d.h. er wird im Rahmen dieser Axiomatik nicht definiert, sondern vorausgesetzt.[333] A. Rosenberg argumentiert darüber hinaus, dass ›Fitness‹ ein Begriff sei, der in der Evolutionstheorie gar nicht definiert werden könne.[334] Diese fehlende Definition sei gerade die Stärke des Begriffs, weil er dadurch in verschiedenen Kontexten mit unterschiedlichem Gehalt gefüllt werden könne. Nicht im Rahmen der allgemeinen Evolutionstheorie, sondern in seiner jeweiligen Anwendung auf konkrete Fälle erfährt der Begriff der Fitness also seine Definition. Er kann damit als ein *Stellvertreter* (»placeholder«) für konkrete Bestimmungen angesehen werden, auch wenn er selbst im Rahmen einer Tautologie eingeführt wird (Sober 1993).[335] Zu beachten ist damit auch, dass Fitness als bloßer Platzhalter einer Erklärung selbst noch keine Erklärung liefert. Sie stellt, in den Worten R.E. Michods (1999), ein bloßes »Konstrukt« dar, das es im Rahmen einer für einen Kontext gültigen kausalen Erklärung jeweils in konkrete Eigenschaften der Selektionseinheiten zu dekonstruieren gelte.[336]

Immer wieder wird daher im Laufe der Debatte der sehr allgemeine (»metaphysische«) Rahmen herausgestellt, der mit der Evolutionstheorie gegeben ist und der nur ein Schema für Argumentationen im Einzelfall bereitstellt. So nennt Schaffner die Evolutionstheorie eine Rahmentheorie mit fast metaphysischem Charakter (»a background naturalistic framework theory at a nearly metaphysical level of generality and testability«[337]) und E. Sober spricht von der mathematischen Wahrheit (»(nonempirical) mathematical truth«[338]) der selektionstheoretischen Modelle.

Dem Grundsatz nach bringt bereits N. Hartmann diese Einschätzung zum Ausdruck, wenn er 1950 schreibt, das Selektionsprinzip sei »kein bloßer Erfahrungssatz, sondern eine echt apriorische Einsicht«.[339] Für Hartmann bildet das Selektionsprinzip keine erstaunliche und bestreitbare theoretische Annahme, sondern vielmehr eine »Selbstverständlichkeit«: Wenn verschiedene Körper in einem Prozess verändert werden, dann weisen einige davon Eigenschaften in ihrer inneren Struktur oder ihrem Verhältnis zur Umwelt auf, die sie für einen Fortbestand besser disponieren als andere. Das Prinzip der Natürlichen Selektion enthält also zumindest apriorische Elemente.[340] Es wird damit weniger als falsifizierbare Hypothese, sondern vielmehr als organisierendes Prinzip der biologischen Forschung oder Paradigma im Sinne Kuhns beschrieben.[341]

Fitness als superveniente Eigenschaft

Eine andere Antwort auf den Tautologievorwurf gibt Rosenberg: Er schließt aus der Leere des Konzepts der Fitness im Rahmen der Evolutionstheorie, dass es sich bei der Fitness um eine *superveniente* Eigenschaft handle, d.h. sie komme einem Organismus aufgrund besonderer morphologischer, physiologi-

scher und ethologischer Eigenheiten zu und werde durch diese determiniert, aber umgekehrt könne aus der Fitness nicht auf die besonderen Eigenschaften eines Organismus geschlossen werden, weil gleiche Fitness verschieden bedingt sein könne. Verschiedene morphologische, physiologische oder ethologische Merkmale können in unterschiedlicher Zusammensetzung zu gleichen Fitnesswerten beitragen (»multiple Realisierbarkeit«). Die Fitness ist damit als eine »disjunktive Eigenschaft«[342] bestimmt: Sie kann im Rahmen von Erklärungen eine Rolle spielen, ist aber selbst keine Ursache (Sober 1984: »Fitness is Causally Inert«[343]), weil sie einen Komplex von möglichen Ursachen bezeichnet, ohne eine einzelne daraus zu identifizieren. Die Fitness stellt damit nichts als den Komplex von Merkmalen eines Organismus in einer Umwelt dar (»nothing more than having a certain combination of anatomical, physiological properties in a certain environment«[344]). Als ursächlich für die Ausbreitung eines Organismustyps wird die konkrete physiologisch-ethologische Eigenschaft angesehen. Die Fitness wird dagegen als ein Begriff verstanden, der sich auf der Ebene des allgemeinen Rahmens der Evolutionstheorie bewegt. Im Grunde liegt diese Interpretation des Fitnessbegriffs bereits R.A. Fishers Analysen zugrunde, der 1930 feststellt, das Maß der Fitness habe für jedes Individuum eine (kausal) unterschiedliche Grundlage, selbst wenn es quantitativ den gleichen Wert aufweise; die Fitness unterscheide sich damit von statistischen Größen der Thermodynamik, wie z.B. der Entropie. Der gleiche Fitnesswert kann also auf sehr unterschiedliche Weisen instanziiert vorliegen: »Fitness, although measured by a uniform method, is qualitatively different for every different organism, whereas entropy, like temperature, is taken to have the same meaning for all physical systems«.[345]

Der Vorteil dieser Interpretation der Fitness liegt darin, dass die Fitness damit zwar als Ergebnis der physischen Konstitution eines Organismus bestimmt ist, nicht aber auf ein einzelnes Merkmal dieser Konstitution reduziert werden kann. Problematisch am Verständnis der Fitness als superveniente Eigenschaft ist allerdings, dass sie im Grunde kein emergentes Phänomen darstellt (für das der Begriff der Supervenienz ursprünglich geprägt wurde). Die Fitness ist allein ein Zahlenwert, der auf verschiedene Weise bestimmt werden kann und sich als Summe aus den Beiträgen der verschiedenen Eigenschaften eines Organismus ergibt. Besser als eine superveniente Eigenschaft ist sie daher einfach als ein aggregierender Parameter zu bestimmen. In den Worten von C.B. Krimbas: »fitness is a useful device but devoid of any general physical counterpart, exactly as the concept of adaptation: it is only a descriptive tool for the study of natural selection«.[346]

Nach der Diagnose Sobers rührt das Tautologieproblem letztlich daher, dass die Kräfte der Selektion ausgehend von ihren Effekten beschrieben werden.[347] Es ist also die teleologische Sprache der Biologie, d.h. die Konzipierung von Prozessen ausgehend von ihrem Effekt (↑Funktion; Zweckmäßigkeit), die in ihrer Anwendung auf die mechanistischen Verhältnisse der Evolution zu begrifflichen Problemen führt. Ein funktional von der Wirkung her bestimmter Fitnessbegriff macht biologisch jedoch durchaus Sinn: Eine Aussage über die Fitness eines Organismus wäre damit aber immer erst aus einer rückblickenden Perspektive möglich.[348]

Noch einen Schritt weiter als Sober gehen M. Matthen und A. Ariew 2002, indem sie bestreiten, die ↑Selektion sei insgesamt angemessen als eine Kraft zu verstehen. Sie identifizieren die Selektion stattdessen einfach mit dem Effekt des differenziellen Wachstums von Entitäten in einer Population (und nicht mit den Faktoren, die dieses verursachen): »selection is not a cause of growth (or of the change in population characteristics) […]; it is the mathematical aggregate of growth taking place at different rates«.[349] Für den Begriff der Fitness, verstanden als *Ursache* für evolutionäre Veränderungen (»vernacular fitness«), sehen die Autoren dementsprechend auch keine theoretische Rechtfertigung.[350] Zu rechtfertigen sei allein ein Begriff der Fitness, der nicht als Ursache, sondern als *Effekt* von differenziellem Wachstum verstanden oder sogar mit diesem Wachstum identifiziert wird (»predictive fitness«). Schätzungen von Fitnesswerten können daher auch allein über Messungen von Veränderungen in Populationen erfolgen.[351]

Fitness der Umwelt

Das Konzept ›Fitness der Umwelt‹ (»fitness of the environment«) führt L.J. Henderson 1913 ein.[352] Er vertritt damit die These, die Umwelt sei ebenso an das Leben angepasst, wie das Leben an die Umwelt. Henderson behauptet, die Beziehung des Organismus zu seiner Umwelt beruhe auf einem »vollkommen gegenseitigen Verhältnis«: Auf der Erde »bewohnt ein angepasster Organismus eine geeignete Umwelt«.[353] Er ist der Auffassung, »dass die Eigenschaften der Umwelt, vom biologischen Standpunkt aus betrachtet, dieselben Tauglichkeiten aufweisen, wie die Eigenschaften des Lebens«.[354] Henderson belegt dies anhand einer Fülle von physikalisch-chemischen

Details, wie z.B. den Eigenschaften des Wassers oder der Kohlensäure, die in Lösung als Puffer wirken kann. Die Umwelt weist also der Entwicklung des Lebens entgegenkommende Bedingungen auf. Diese Bedingungen sollen es erlauben, ein symmetrisches Verhältnis zu formulieren: So wie Darwin einen Mechanismus der Anpassung der Organismen an die Umwelt angeben konnte, müsse auch von einer Eignung der Umwelt für die Organismen gesprochen werden.

Besonders im Rahmen von theologisch gestützten Argumentationen ist es verbreitet, von einem symmetrischen Verhältnis der Anpassung von Organismen und Umwelt auszugehen: Die weise Vorsehung des Schöpfergottes hat demzufolge nicht nur die Organismen an die Umwelt angepasst, sondern auch die Umwelt an die Organismen. Solche Ansichten finden sich besonders in den naturtheologischen Entwürfen des 18. und frühen 19. Jahrhunderts, z.B. auch noch bei W. Whewell, auf den Henderson verweist.[355] Probleme für diese Interpretation bilden allerdings die Härten der Natur, die regelmäßig durch das Klima oder unregelmäßig durch Katastrophen bedingt sind. Schon Aristoteles weist darauf hin, dass sich die Klimaabläufe ohne Rücksicht auf die Bedürfnisse der Lebewesen vollziehen.[356]

Auch wenn also eine Berechtigung in der Rede von der »Fitness der Umwelt« liegt, wenn die Fitness als Anpassung im Sinne eines Zustandes verstanden wird, so ist sie doch problematisch, sie als Ausdruck eines Prozesses zu verstehen. Denn für die Veränderung der Umwelt kann kein zur Selektion der Organismen analoger Mechanismus angegeben werden. Die Symmetrie zwischen Organismus und Umwelt ist dort gebrochen, wo es um die Frage der Dependenz geht: Die Umwelt stellt für einen Organismus die Voraussetzung seiner Existenz dar, und der Organismus ist in der Weise reguliert, dass er bestrebt ist, diese Voraussetzung zu bewahren – die (abiotischen) Gegenstände der Umwelt hängen aber andererseits nicht von den Organismen ab (abgesehen von symbiotischen oder ökologischen Systemen) und sind (meist) auch nicht im Sinne ihrer Erhaltung stabilisiert. ›Anpassung‹ und ›Fitness‹ sind daher Begriffe, die – sofern sie überhaupt auf das Verhältnis von Organismus und Umwelt bezogen werden – ein asymmetrisches Verhältnis als Ergebnis der Veränderung der Organismen (im Rahmen von Selektionsprozessen), und nicht der Umwelt, beschreiben.[357]

»Gaia« und »anthropisches Prinzip«

Die Vorstellung einer Anpassung der Umwelt an die Organismen findet eine Renaissance im Rahmen von Theorien, die eine Evolution auf globaler Ebene formulieren. Nach diesen Theorien haben sich die Organismen in der langen Erdgeschichte nicht nur ihrer Umwelt angepasst, sondern sie haben diese auch maßgeblich verändert und auf diese Weise ihre eigenen Lebensbedingungen geschaffen. Der russische »Biogeochemiker« W.I. Wernadskij formuliert Theorien dieser Art seit den 1920er Jahren und betrachtet die Biosphäre insgesamt als selbstregulierendes System in einem dynamischen Gleichgewicht, in dem alle Elemente aneinander angepasst sind. Verwandte Ansätze laufen heute v.a. unter dem Titel *Gaia* (↑Biosphäre).

Konzeptionell verwandt mit dem Ansatz Hendersons ist auch das so genannte »anthropische Prinzip«: Die Gesetze und universalen Konstanten der Natur sind nach diesem Prinzip nicht nur für die Entstehung des Lebens förderlich, sie haben auch die Existenz des Menschen möglich gemacht. In dieser *schwachen Version* wird das Prinzip allgemein anerkannt: Als Wesen, die in dieser Welt existieren, können Menschen konstatieren, dass die Welt so geartet ist, dass sie ihre Existenz möglich macht. Daneben werden umstrittene *starke Versionen* des Prinzips vertreten, nach der das Universum so sein *muss*, dass das Erscheinen des Menschen damit möglich, wirklich oder sogar notwendig wurde.[358]

Optimierungsmodell

Ausgehend von Modellierungen im Bereich der Wirtschaftswissenschaften werden seit den 1960er Jahren auch in der Biologie Verhaltensweisen als Ergebnis eines Optimierungsprozesses beschrieben. Nahrungssuche, Partnerwahl und andere biologische Vorgänge erscheinen in dieser Beschreibung als individuelle Strategien, die durch die Selektion in der Vergangenheit im Hinblick auf die effiziente Erreichung des Ziels optimiert wurden.[359] Das Verhalten wird also im Rahmen eines *Optimierungsmodells* (»optimization model«[360]) oder *Optimalitätsmodells* (»optimality model«) beschrieben.[361] (Der erste Ausdruck ist dabei dem zweiten vorzuziehen, weil nicht jeder Prozess der Optimierung zum Ergebnis der Optimalität führt.) Eine besonders fruchtbare Anwendung finden Optimalitätsmodelle in der Analyse des Verhaltens von Organismen bei der Nahrungsaufnahme mittels der Theorie der ***optimalen Nahrungssuche*** (»optimal foraging«).[362] Verbreitet sind dabei Ansätze, die von E.L. Charnovs *Grenzwert-Theorem* ausgehen: Ein Organismus sollte diesem Theorem zufolge so lange an einem Nahrungsflecken (»patch«) bleiben, bis die Rate des Energiegewinns an diesem Flecken unter

den Erwartungswert der Rate an allen anderen Flecken fällt.[363] Über das Grenzwert-Theorem werden sehr spezifische quantitative Vorhersagen gemacht, die einer empirischen Prüfung zugänglich sind.

Es besteht zwar häufig eine Verbindung von Optimierungsansätzen und dem Verfolgen eines adaptationistischen Programms für die Erklärung von Verhaltensweisen[364] – die Verwendung von Optimierungsmodellen kann aber andererseits als eine Grundlage zur Untersuchung von Prozessen der Selektion dienen, ohne gleich einem adaptationistischen Programm zu folgen.

Um Missverständnisse zu vermeiden, stellt es bereits einen Fortschritt dar, statt von *Optimierung* allein von *Meliorisierung* von Merkmalen zu sprechen.[365] Denn maßgeblich für die Selektion ist allein der komparative Vorteil eines Merkmals gegenüber seinen Alternativmerkmalen – über die Optimalität des Merkmals ist damit noch nichts ausgesagt.

Nachweise

1 Vgl. Healey, J. (Übs.) (1610). Augustinus, City of God: 743; Browne, T. (1646). Pseudodoxia epidemica: 130 (nach OED 1989).
2 Vgl. Sueton, Claudius: 33, 2; ders., Otho 12, 1.
3 Alfanus (ca. 1015/20-1085). Premnon physicon liber (Leipzig 1917): 2, 105; Albertus Magnus (ca. 1270-1280). De mysterio missae (Opera Omnia 38, 1899, 1-165): 1, 2, 2 (S. 16).
4 Pseudo-Galenus (ca. 1225). Anatomia vivorum (Opera Galeni, VIII, Basileae 1902): 165B.
5 Hale, M. (1677). The Primitive Origination Of Mankind: 328.
6 Bonnet, C. (1769). La palingénésie philosophique (2 Bde., Genf 1770): I, 181.
7 Bonnet, C. de (1770). Philosophische Palingenesie (Übers. J.C. Lavater, 2 Bde.): I, 208.
8 Gleichen-Russwurm, A. von (1781). Die Welt der Gotik: 77.
9 Swift, J. (1704). A Tale of a Tub (2nd ed.): 160.
10 Thompson, A.H. (1877). The influence of food-selection upon the evolution of animal life. Trans. Kansas Acad. Sci. 5, 65-70: 67.
11 Platon, Protagoras 321a.
12 Aristoteles, De part. anim. 694 b14f.
13 a.a.O.: 694b7-9; vgl. 646 b.
14 Vgl. Gotthelf, A. (1976/88). Aristotle's conception of final causality. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 204-242: 237f.; 241; Amundson, R. (1996). Historical development of the concept of adaptation. In: Rose, M.R. & Lauder, G.V. (eds.). Adaptation, 11-53: 14f.
15 Cicero, De natura deorum 132 (II, liii); vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 252.
16 Vgl. Amundson (1996): 18; 49.
17 a.a.O.: 18.
18 Ray, J. (1691). The Wisdom of God as Manifested in the Works of the Creation.
19 Paley, W. (1802). Natural Theology.
20 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt. Die Oeconomie der Natur. In: Hoepfner, E.J.T. (Hg.) (1777). Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, Leipzig, 1-56): 20f.
21 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature. (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bde. 7-9. Neuchâtel, 1781): I, 212.
22 Maupertuis, P.L.M. de (1750). Essai de cosmologie (Œuvres, Bd. 1, Lyon 1768, 1-78): 11.
23 Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 173.
24 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 233f.
25 Vgl. Egerton, F.N. (1968). Studies of animal populations from Lamarck to Darwin. J. Hist. Biol. 1, 225-259: 229; Limoges, C. (1970). La sélection naturelle: 40.
26 Goethe, J.W. von (ca. 1799). Metamorphose der Tiere (Hamburger Ausgabe, Bd. 1, 201-203): 202.
27 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 126.
28 Vgl. Ospovat, D. (1978). Perfect adaptation and teleological explanation: approaches to the problem of the history of life in the mid-nineteenth century. Stud. Hist. Biol. 2, 33-56.
29 Vgl. Amundson, R. (1996). Historical development of the concept of adaptation. In: Rose, M.R. & Lauder, G.V. (eds.). Adaptation, 11-53: 22f.
30 Cuvier, G. [1791]. [Brief an Hartmann vom 18. Mai 1791]. In: Duvernoy, G.L. (1833). Notice historique sur les ouvrages et la vie de M. le B.^{on} Cuvier: 125.
31 Vgl. Appel, T. (1987). The Geoffroy-Cuvier Debate. French Biology in the Decades before Darwin.
32 Owen, R. (1866-68). On the Anatomy of Vertebrates, 3 Bde.; vgl. Asma, T.S. (1996). Following Form and Function: 105.
33 Bell, C. (1834). The Hand: 42; 153-161; 280; vgl. Ospovat (1978): 37.
34 Owen, R. (1849). On the Nature of Limbs.
35 Carpenter, W.B. (1839/41). Principles of General and Comparative Physiology: 192; vgl. Ospovat (1978): 47.
36 Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3: 228.
37 a.a.O.: 225.
38 Strickland, H.E. (1840). Observations upon the affinities and analogies of organized beings. Mag. Nat. Hist. 4, 219-226: 222.
39 Spencer, H. (1864-67/98-99). The Principles of Biology, 2 vols.: I, 93.
40 a.a.O.: 99.
41 Vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory, 1839-59: 73ff.
42 Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: The Founda-

tions of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844 (Works, vol. 10, London 1986): 21.
43 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 253.
44 a.a.O.: 260.
45 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen: 298; Wuketits, F.M. (1980). Kausalitätsbegriff und Evolutionstheorie: 116.
46 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1820). Mémoires sur l'organisation des insectes. Premier mémoire sur un squelette chez les insectes, dont toutes les pièces identiques entre elles dans les divers ordres du système entomologique, correspondent à chacun des os du squelette dans les classes supérieures. Journal complémentaire du dictionaire des sciences médicales 5, 340-351: 341.
47 Vgl. Amundson, R. (1996). Historical development of the concept of adaptation. In: Rose, M.R. & Lauder, G.V. (eds.). Adaptation, 11-53: 28.
48 Gray, A. (1874). Charles Robert Darwin. Nature 10, 79-81: 81.
49 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 206.
50 Amundson (1996): 49.
51 Pinker, S. & Bloom, P. (1992). Natural language and natural selection. In: Barkow, J.H., Cosmides, L. und Tooby, J. (eds.). The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture, 451-493: 454.
52 Amundson (1996): 28.
53 Brandon, R. (2008). Natural Selection. The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Fall 2010 Edition). http://plato.stanford.edu/archives/fall2010/entries/natural-selection.
54 Pinker & Bloom (1992): 455.
55 Dawkins, R. (1983). Universal Darwinism. In: Bendall, D.S. (ed.). Evolution from Molecules to Man, 403-425: 409.
56 Rosenberg, A. & McShea, D.W. (2008). Philosophy of Biology. A Contemporary Introduction: 25.
57 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 3; 5; 6; 22 und passim.
58 a.a.O.: 2; 22; 69; 107; 126; passim.
59 a.a.O.: 33; 42; passim.
60 a.a.O.: 133; 164; passim.
61 a.a.O.: 59; 80; 98; passim.
62 a.a.O.: 138.
63 a.a.O.: 61; 89; 102; 112; 180.
64 Darwin, C. [1856-58]. Natural Selection (Charles Darwin's Natural Selection, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975): 219.
65 Darwin (1859/72): 186.
66 Strickland, H.E. (1840). Observations upon the affinities and analogies of organized beings. Mag. Nat. Hist. 4, 219-226: 222; vgl. Bronn, G.H. (1858). Untersuchungen über die Entwickelungs-Gesetze der organischen Welt während der Bildungs-Zeit unserer Erd-Oberfläche: 489.
67 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 152; II, 286; Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 2, 275-330: 320.
68 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion (Oxford 1993): 87.
69 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles de quadrupèdes. 4 Bde.: I, 58; vgl. ders. (1800). Leçons d'anatomie comparée: 47; auch: Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 126.
70 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 60.
71 Weismann, A. (1909). Die Selektionstheorie: 66.
72 Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution: 160.
73 Vesque, J. (1882). L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. Ann. Sci. Nat. (Bot.) 13, 5-46: 9f.; vgl. Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. 1896): 3.
74 Hesse, R. (1927). Die Ökologie der Tiere, ihre Wege und Ziele. Naturwiss. 15, 942-946: 943; ders. (1943). Das Tier als Glied des Naturganzen (Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 2, 2. Aufl.): 7; Rensch, B. (1968). Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage: 53.
75 Francé, R.H. (1907). Das Leben der Pflanze, I. Abt. Das Pflanzenleben Deutschlands und seiner Nachbarländer, Bd. 2: 102.
76 Francé, R.H. (1926). Harmonie in der Natur: 58.
77 Koepcke, H.-W. (1956). Zur Analyse der Lebensformen. Bonner Zool. Beitr. 7, 151-185: 152.
78 Darlington, C.D. (1940). Taxonomic species and genetic systems. In: Huxley, J. (ed.). The New Systematics, 137-160: 152; Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 631; vgl. Sinnott, E.W. (1946). Substance or system: the riddle of morphogenesis. Amer. Nat. 80, 497-505; Emerson, A.E. (1954). Dynamic homeostasis: a unifying principle in organic, social, and ethical evolution. Sci. Monthly 78, 67-85: 81.
79 Emerson, A.E. (1942). Ecology and evolution. Chronica Botanica 7, 151-152: 152.
80 Cuénot, L. (1911/21). La génèse des espèces animals: 39 (noch nicht in der 1. Aufl. 1911); ders. (1925). L'adaptation: 265; ders. (1926). Les coaptations. La science moderne 3, 39-48; Corset, J. (1931). Les coaptations chez les insects (= Bull. Biol. France Belgique, Suppl. 13).
81 Stahl, G.E. (1707). De mixti et vivi corporis vera diversitate (in: Theoria medica vera, Halle 1737, 65-132): 76.
82 Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera: 529 (Halle 1737: 399) (Physiologia, Sect. V De sensu, §10), vgl. Cheung, T. (2008). Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 157.
83 Pott, P. (1783). The Chirurgical Works, vol. I: 377 (nach OED).
84 Medawar, P.B. (1951). Problems of adaptation. New Biology 11, 10-26: 22.
85 Waddington, C.H. (1957). The Strategy of the Genes: 152.
86 Luhmann, N. (1984). Soziale Systeme: 56.
87 Luhmann (1984): 589; Lipp, W. (1987). Autopoiesis biologisch, Autopoiesis soziologisch. Wohin führt Luhmanns Paradigmawechsel? Kölner Z. Soziol. Sozialpsychol. 39, 452-470: 463.
88 [Andrews, M.W.] (1808). Observations on the Application of Lunar Caustic to Stricture in the Urethra and Œsophagus. London Medical Review 1, 77-89: 78.
89 Anonymus (1834). The Heart Delineated in its State by

Nature and as Renewed by Grace: 282.
90 Blyth, E. (1837). Ueber die psychologischen Unterschiede zwischen dem Menschen und allen übrigen Geschöpfen, und die sich darauf gründende Verschiedenheit des Einflusses, den der Mensch auf die niedrigern Thiere ausübt, so wie von demjenigen, den Letztere auf einander ausüben (Fortsetzung). Neue Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 2, 193-201: 200.
91 Carpenter, W.B. (1839). Principles of General and Comparative Physiology: 423.
92 Kennedy, J. (1851). The Natural History of Man; or, Popular Chapters on Ethnography, vol. 1: 12.
93 Walker, J.B. (1855). God Revealed in the Process of Creation and by the Manifestation of Jesus Christ: 77.
94 Murphy, J.J. (1869). Habit and Intelligence, 2 vols.: I, 313.
95 Harrison, F. (1876). Humanity: a dialogue. Contemporary Review 27, 862-885: 878.
96 Sully, J. (1877). [Rez. Allen's *Physiological Æsthetics*]. Mind 2, 387-392: 390.
97 Litten, M. (1890). Krankheiten des Circulationsapparates. Jahresbericht über die Leistungen und Fortschritte in der gesammten Medicin 24(2), 151-235: 179.
98 Gaupp, O. (1897). Herbert Spencer: 122; vgl. auch Düsing, C. (1884). Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 17, 593-940: 683; Hanspaul, F. (1899). Die Seelentheorie und die Gesetze des natürlichen Egoismus und der Anpassung: 284; Wundt, W. (1908). Logik: 643.
99 Plate, L. (1903). Über die Bedeutung des Darwin'schen Selectionsprincips und Probleme der Artbildung: 212.
100 Wuketits, F.M. (1978). Wissenschaftstheoretische Probleme der modernen Biologie: 142.
101 Haeckel (1866): I, 154; II, 224.
102 a.a.O.: I, 156.
103 a.a.O.: II, 192.
104 ebd.
105 ebd.
106 Gössler, K. (1964). Vom Wesen des Lebens: 104.
107 Kölliker, A. (1864). Ueber die Darwin'sche Schöpfungstheorie. Z. wiss. Zool. 14, 174-186: 178; vgl. auch Hertwig, O. (1916). Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie.
108 Nordenskiöld, E.N. (1921-24). Biologiens Historia (dt. Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 478.
109 Troll, W. (1937). Aufgaben und Wege der morphologischen Forschung in der Botanik. In: ders. (1941). Gestalt und Urbild, 91-147: 112.
110 Nietzsche, F. (1885-87). Nachgelassene Fragmente (KSA, Bd. 12): 295.
111 a.a.O.: 304.
112 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 58.
113 Monod, J. (1970). Le hasard et la nécessité (dt. Zufall und Notwendigkeit, München 1975): 28.
114 Sloterdijk, P. (2001). Für eine Philosophie der Überreaktion. In: ders. & Heinrichs, H.J., Die Sonne und der Tod. Dialogische Untersuchungen, 7-45: 32.
115 Goebel, K. (1898/1928). Organographie der Pflanzen 1. Teil. Allgemeine Organographie: 43.
116 Baer, K.E. von (1876). Ueber Darwins Lehre (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, 235-480): 435.
117 Hutchinson, G.E. (1961). The paradox of the plancton. Amer. Nat. 95, 137-145.
118 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 6; 106.
119 Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie: 154.
120 Portmann, A. (1956). Biologie und Geist (Freiburg 1963): 140.
121 Vgl. Remane, A. (1952/56). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 242.
122 Osborn, H.F. (1902). The law of adaptive radiation. Amer. Nat. 36, 353-363: 353; vgl. ders. (1902). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 16: 92.
123 Uexküll, J. von (1940). Bedeutungslehre. In: Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Bedeutungslehre (Hamburg 1956), 103-161: 132; vgl. ders. (1937). Die neue Umweltlehre. Ein Bindeglied zwischen Natur- und Kulturwissenschaften. Die Erziehung 13(5), 185-199: 198.
124 von Uexküll (1940): 120.
125 a.a.O.: 145.
126 Uexküll, J. von (1920). Theoretische Biologie: 226f.; ders. (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 318f.
127 Streffer, W. (2003). Magie der Vogelstimmen: 165.
128 Kipp, F.A. (1941). Über die Pfahlstellung der Rohrdommeln und verwandte Erscheinungen (in: Schad, W. (Hg.) (1983). Goetheanistische Naturwissenschaft, Bd. 3. Zoologie, 126-130): 129.
129 Vgl. Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 685.
130 Valéry, P. (1900-45). Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992, 231-293): 233f.
131 Underwood, G. (1954). Categories of adaptation. Evolution 8, 365-377.
132 Jaeger, G. (1878). Lehrbuch der allgemeinen Zoologie, II. Abth. Physiologie: 221.
133 Huxley, J. (1912). The Individual in the Animal Kingdom: 132.
134 Roux, W. (1880). Ueber die Leistungsfähigkeit der Principien der Descendenzlehre zur Erklärung der Zweckmässigkeiten des thierischen Organismus (Gesammelte Abhandlungen zur Entwickelungsmechanik der Organismen, 2 Bde., I, 102-134): 114f.
135 Roux, W. (1881). Der züchtende Kampf der Theile oder die „Theilauslese" im Organismus (Gesammelte Abhandlungen zur Entwickelungsmechanik der Organismen, 2 Bde., I, 135-422): 157.
136 ebd.
137 Gaskell, P. (1833). The Manufacturing Population of England, its Moral, social, and Physical Conditions, and the Changes which have Arisen from the Use of the Steam Machinery: 165.
138 Spencer, H. (1864). The Principles of Biology, vol.

1: 409.

139 Lockwood, S. (1874). About crabs. Popular Science Monthly 1874 (June), 191-198: 191.

140 Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology.

141 Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269-299: 283.

142 Ruse, M. (1971). Functional statements in biology. Philos. Sci. 38, 87-95: 94f.; ders. (1973). The Philosophy of Biology: 192.

143 Ruse (1971): 93.

144 Nachweise für Tab. 8: Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution: 160; Pittendrigh, C.S. (1958). Adaptation, natural selection, and behavior. In: Roe, A. & Simpson, G.G. (eds.). Behavior and Evolution, 390-416: 394; Mayr, E. (1974). Teleologic and teleonomic: a new analysis. Boston Studies in the Philosophy of Science 14, 91-117: 107; Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 208; Dobzhansky, T. (1968). On some fundamental concepts of Darwinian biology. In: Dobzhansky, T., Hecht, M.K. & Steere, W.C. (eds.). Evolutionary Biology, vol. 2, 1-34: 7; Reeve, H.K. & Sherman, P.W. (1993). Adaptation and the goals of evolutionary research. Quart. Rev. Biol. 68, 1-32: 9.

145 Ruse (1971): 91.

146 Vgl. z.B. Baublys, K. K. (1975). Comments on some recent analyses of function statements in biology. Philos. Sci. 42, 469-486: 483f.

147 Munson, R. (1972). Biological adaptation: a reply. Philos. Sci. 39, 529-532: 530; vgl. ders. (1971). Biological adaptation. Philos. Sci. 38, 200-215: 205f.

148 Lewontin, R. (1980). Adaptation. In: Sober, E. (ed.) (1984). Conceptual Issues in Evolutionary Biology, 235-251: 244f.

149 a.a.O.: 237.

150 Lewontin, R.C. (1982). Organism and environment. In: Plotkin, H.C. (ed.). Learning, Development, Culture, 151-170: 160; 169.

151 Lewontin, R.C. (1983). The corpse in the elevator. New York Rev. Books 29 (Jan. 20), 34-37: 37.

152 Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung: 15.

153 a.a.O.: 47.

154 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 11f.

155 Brandon, R. (1978). Adaptation and evolutionary theory. Stud. Hist. Philos. Sci. 9, 181-206: 200; vgl. ders. (1990). Adaptation and Environment: 11ff.; Burian, R.M. (1983). Adaptation. In: Grene, M. (ed.). Dimensions of Darwinism, 287-314; Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 196f.

156 Sober (1984): 199.

157 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 84.

158 Sober (1984): 208.

159 a.a.O.: 210.

160 Vgl. Leroi, A.M., Rose, M.R. & Lauder, G.V. (1994). What does the comparative method reveal about adaptation? Amer. Nat. 143, 381-402: 383.

161 Vgl. Amundson, R. (1996). Historical development of the concept of adaptation. In: Rose, M.R. & Lauder, G.V. (eds.). Adaptation, 11-53: 13.

162 Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? J. Philos. Psychol. Sci. Meth. 12, 589-610: 590f.; vgl. ders. (1920). The place of life in nature. J. Philos. Psychol. Sci. Meth. 17, 477-493: 484.

163 Dobzhansky, T. (1968). On some fundamental concepts of Darwinian biology. In: Dobzhansky, T., Hecht, M.K. & Steere, W.C. (eds.). Evolutionary Biology, vol. 2, 1-34: 7; vgl. ders. (1956). What is an adaptive trait? Amer. Nat. 90, 337-347: 347; vgl. auch Lewontin, R. (1978). Adaptation. Sci. Amer. 239, 157-169: 166.

164 Horan, B.L. (1989). Functional explanations in sociobiology. Biol. Philos. 4, 131-158: 135.

165 Reeve, H.K. & Sherman, P.W. (1993). Adaptation and the goals of evolutionary research. Quart. Rev. Biol. 68, 1-32: 9; vgl. auch Leigh Jr., E.G. (2001). Adaptation, adaptationism, and optimality. In: Orzack, H.G. & Sober, E. (eds.). Adaptationism and Optimality, 358-387: 366.

166 Vgl. Fisher, D.C. (1985). Evolutionary morphology: beyond the analogous, the anecdotal, and the ad hoc. Paleobiol. 11, 120-138: 120; 123; Amundson (1996): 44.

167 Kirkpatrick, M. (1987). Sexual selection by female choice in polygynous animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 187, 43-70: 45; vgl. Andersson, M.B. & Bradbury, J.W. (1987). Introduction. In: dies. (eds.). Sexual Selection, 1-8: 2-4.

168 Lorenz, K. (1963). Das sogenannte Böse (Stuttgart 1974): 46.

169 Cronin, H. (1992). Sexual selection: historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 286-293: 292.

170 Pittendrigh, C.S. (1958). Adaptation, natural selection, and behavior. In: Roe, A. & Simpson, G.G. (eds.). Behavior and Evolution, 390-416: 394.

171 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 12ff.

172 Vgl. Wagner, G.P. & Altenberg, L. (1996). Complex adaptations and the evolution of evolvability. Evolution 50, 967-976.

173 Kauffman, S. (1991). Antichaos and adaptation. Sci. Amer. 1991 (Aug.), 78-84: 78.

174 Gould, S.J. (1980). Is a new and general theory of evolution emerging? Paleobiology 6, 119-130: 125; Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype. The Gene as the Unit of Selection: 30.

175 Lewontin, R. (1979). Sociobiology as an adaptationist program. Behav. Sci. 24, 5-14: 6.

176 Gruppe, O. (1887). Die griechischen Culte und Mythen in ihren Beziehungen zu den orientalischen Religionen, Bd. 1: xiii:; vgl. 267: »Adaptionismus«; vgl. 702.

177 a.a.O.: 215.

178 ebd.

179 Anonymus (ca. 1932). [Rez. Marloth, R. (1932). The Flora of South Africa, vol. 3, sect. I-II]. Journal of the Botanical Society of South Africa ca. vol. 18 (1932) [Book Reviews].

180 McLean, R.C. & Ivimey-Cook, W.R. (1956). Textbook of Theoretical Botany, vol. 2: 1252.

181 Monod, J. (1970). On values in the age of science. In: Tiselius, A. Nilsson, S. (eds.). The Place of Value in a World

of Facts, 19-27: 23.
182 Steen, W.J. van der (1983). Methodological problems in evolutionary biology II. Appraisal of arguments against adaptationism. Acta Biotheor. 32, 217-222; Sober, E. (1987). What is adaptationism? In: Dupré, J. (ed.). The Latest and the Best. Essays on Evolution and Optimality, 105-118.
183 Vgl. Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. Lond. B 205, 581-598: 584f.; vgl. Lewontin, R. (1978). Adaptation. Sci. Amer. 239, 157-169: 160.
184 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 6; 5. Aufl. 1869: 6.
185 Weismann, A. (1902/04). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, v.
186 Romanes, G.J. (1895). The Darwinism of Darwin and of the Post-Darwinian schools. Monist 6, 1-27.
187 Kellogg, V. (1908). Darwinism To-Day: 381; vgl. Amundson, R. (1996). Historical development of the concept of adaptation. In: Rose, M.R. & Lauder, G.V. (eds.). Adaptation, 11-53: 34.
188 Conn, H.W. (1906). The Method of Evolution: 81f.
189 Cain, A.J. (1951). So-called non-adaptive or neutral characters in evolution. Nature 168, 424.
190 Vgl. Gould & Lewontin (1979): 586.
191 Lewontin, R. (1980). Adaptation. In: Sober, E. (ed.) (1984). Conceptual Issues in Evolutionary Biology, 235-251: 244.
192 Vgl. Curio, E. (1973). Towards a methodology of teleonomy. Experientia 29, 1045-1058.
193 Orzack, S.H. & Sober, E. (1994). Optimality models and the test of adaptationism. Amer. Nat. 143, 361-380.
194 Vgl. Brandon, R.N. & Rausher, M.D. (1996). Testing adaptationism: a comment on Orzack and Sober. Amer. Nat. 148, 189-201; Godfrey-Smith, P. (2001). Three kinds of adaptationism. In: Orzack, H.G. & Sober, E. (eds.). Adaptationism and Optimality, 335-357: 344f.
195 Lang, C., Sober, E. & Strier, K. (2002). Are human beings part of the rest of nature? Biol. Philos. 17, 661-671.
196 Vgl. Maynard Smith, J. (1978). Optimization theory in evolution. Annu. Rev. Ecol. Syst. 9, 31-56; Horan (1989).
197 Vgl. Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 238f.
198 Vgl. Resnik, D.B. (1989). Sociobiology and panglossianism. Biol. Philos. 4, 182-185: 185.
199 Gould & Lewontin (1979): 594.
200 Vgl. Dennett, D.C. (1987). The Intentional Stance: 265.
201 Godfrey Smith (2001).
202 Pittendrigh, C.S. (1958). Adaptation, natural selection, and behavior. In: Roe, A. & Simpson, G.G. (eds.). Behavior and Evolution, 390-416: 395.
203 Rosenberg (1985): 242.
204 Dennett, D.C. (1995). Darwin's Dangerous Idea. Evolution and the Meanings of Life: 238; vgl. Ahouse, J.C. (1998). The tragedy of a priori selectionism: Dennett and Gould on adaptationism. Biol. Philos. 13, 359-391.
205 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 60.
206 Aristoteles, Physica 198b.
207 Carpenter, W.B. (1884). The argument from design in the organic world. Mod. Rev. 5: 681.
208 Spencer, H. (1886). Factors of organic evolutioin. Nineteenth century 19, 570-589; 749-770.
209 Romanes, G.J. (1887). The factors of organic evolution. Nature 36, 401-407.
210 Wallace, A.R: (1889). Darwinism: 127; ders. (1869). The origin of species controversy. Nature 1, 105-107; 132-133; vgl. Ridley, M. (1982). Coadaptation and the inadequacy of natural selection. Br. J. Hist. Sci. 15, 45-68.
211 Henderson, J.G. (1872). The former range of the buffalo. Amer. Nat. 6, 79-98: 79.
212 Henry, C.S. (1834). Moral requisites for the knowledge of divine things. Literary and Theological Review 1, 456-476: 469.
213 Bacheler, O. (1831). [Brief vom 19. März 1831 an R.D. Owen]. In: Bacheler, O. & Owen, R.D. (1833). Discussion on the Existence of God, and the Authenticity of the Bible, vol. 1 (2nd ed.), 71-89: 75
214 Watson, H.C. (1846). [Rez. Chambers, R. (1845). Explanations: A Sequel to Vestiges of the Natural History of Creation]. The Phrenological Journal and Magazine of Moral Science 19, 159-175: 170; vgl. auch DePeyster, F. (1869). Address on the Culture Demanded by Age: 17; Gardiner, H.N. (1906). Review: Binet, A. (1905). L'Ame et le corps. Amer. J. Psychol. 17, 422-423: 422.
215 Spencer, H. (1864/98). Principles of Biology, vol. 1: 460 (§130c).
216 Cuénot, L. (1911). La genèse des espèces animales: 306.
217 Davenport, C.B. (1903). The animal ecology of the Cold Spring Sand Spit, with remarks on the theory of adaptation. Univ. Chicago Publ. 10, 1-22.
218 Bertalanffy, L. von (1929). Die Teleologie des Lebens. Biol. gen. 5, 379-394: 390.
219 Gould, S.J. & Vrba, E.S. (1982). Exaptation – a missing term in the science of form. Paleobiol. 8, 4-15: 5.
220 a.a.O.: 6.
221 a.a.O.: 11.
222 Vgl. Griffiths, P. (1992). Adaptive explanation and the concept of a vestige. In: Griffiths, P. (ed.). Trees of Life, 111-131: 117; Dennett, D.C. (1995). Darwin's Dangerous Idea: 281; ders. (1998). Preston on exaptation: herons, apples, and eggs. J. Philos. 95, 576-580: 576.
223 Vgl. Pranger, R. (1990). Towards a pluralistic concept of function. Function statements in biology. Acta Biotheor. 38, 63-71: 68f.
224 Preston, B. (1998). Why is a wing like a spoon? A pluralist theory of function. J. Philos. 95, 215-254: 241.
225 Brosius, J. & Gould, S.J. (1992). On "genomenclature": a comprehensive (and respectful) taxonomy for pseudogenes and other "junk DNA". Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 89, 10706-10710.
226 Griffiths (1992): 118.
227 [Fergusson, R.] (1698) View of Eccles: 18 (nach OED).
228 Atkinson's Casket 8 (1833): 179.
229 Hitchcock, E. (1835). The connection between geology and natural religion. The Biblical Repository and Observer 5, 113-138: 122.
230 Anonymus (1845). Farming in Vermont. The Cultiva-

tor 1, 219-221: 220.
231 Allen, R.L. (1847). Domestic Animals: 28.
232 Howard, S. (1854). Remarks on varieties of the domestic ox. Trans. Wisconsin State Agric. Soc. 3, 295-316: 299.
233 Warden, R.B. (1860). A Familiar Forensic View of Man and Law: 31.
234 Sandeman, G. (1896). Problems of Biology: 19.
235 Driesch, H. (1919). Studien über Anpassung und Rhythmus. Biol. Zentralbl. 39, 433-462: 434.
236 Detto, C. (1904). Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem: 30f.
237 Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution: 160.
238 Dobzhansky, T. (1968). On some fundamental concepts of Darwinian biology. In: Dobzhansky, T., Hecht, M.K. & Steere, W.C. (eds.). Evolutionary Biology, vol. 2, 1-34: 7.
239 Brandon, R. (1978). Adaptation and evolutionary theory. Stud. Hist. Philos. Sci. 9, 181-206: 182; vgl. ders. (1990). Adaptation and Environment: 11ff.
240 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 174; 196.
241 Dobzhansky (1968): 111; Brandon (1978): 200; ders. (1990): 18; Sober (1984): 196.
242 Vgl. auch Walsh, D.M. & Ariew, A. (1996). A taxonomy of functions. Canad. J. Philos. 26, 493-514: 511.
243 Brandon, R. (1981). A structural description of evolutionary theory. In: Asquith, P.D. & Giere, R.N. (eds.). PSA 1980, vol. 2, 427-439: 429.
244 Carpenter, W.B. (1879). Principles of Mental Physiology: §70; 74 (nach OED); vgl. Lindsay, W.L. (1879). Mind in the Lower Animals in Health and Disease: 357; Burdon-Sanderson, J. (1881). On the discoveries of the past half-century relating to animal motion (concluded). Science 2, 510-512: 512.
245 Allman (1874). The present aspects of biology and the method of biological study. Amer. Nat. 8, 34-43: 39.
246 C. [Colburn, H.] (1820). Comparative psychology. The New Monthly Magazine 14, 296-304: 301.
247 Todd, R.B. & Bowman, W. (1845). The Physiological Anatomy and Physiology of Man, vol. 2: 149 (nach OED).
248 Sober (1984): 211; Bechtel, W. (1986). Teleological functional analysis and the hierarchical organization of nature. In: Rescher, N. (ed.). Current Issues in Teleology, 26-48: 30; Resnik (1989): 185; Melander, P. (1997). Analyzing Functions: 82f.
249 Mayr, E. (1974). Teleologic and teleonomic: a new analysis. Boston Studies in the Philosophy of Science 14, 91-117: 107.
250 Locke, J. (1689). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 331 (II, 27, § 5).
251 Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 102.
252 a.a.O.: 110.
253 Grew, N. (1701). Cosmologia sacra: 24.
254 Wells, W.C. (1813). An account of a female of the white race of mankind, part of whose skin resembles that of a negro. In: ders. (1818). Two Essays: One on Dew and the Other on Single Vision With Two Eyes, 425-439: 435; vgl. Wells, K.D. (1973). William Charles Wells and the races of man. Isis 64, 215-225: 216.
255 Matthew, T.P. (1831). Naval Timber and Arboriculture: 385 (Appendix); vgl. Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859), 155-159: 157.
256 Vgl. Wilson, L.G. (ed.) (1970). Sir Charles Lyell's Scientific Journals of the Species Question: 6.
257 Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment; vgl. auch Cicero, De natura deorum 131f.
258 Spencer, H. (1864). The Principles of Biology, vol. 1: 444; ders. (1864/98). The Principles of Biology, vol. 1: 530; 610.
259 Spencer (1864/98): 99.
260 Spencer (1864): 445 (§165).
261 a.a.O.: 445.
262 a.a.O.: 444.
263 Vgl. Schmieder, F. (2010). Vom Survival of the fittest zur Idee der nachhaltigen Entwicklung. In: D'Aprile, I.M. & Mak, R, (Hg.). Aufklärung – Evolution – Globalgeschichte, 155-171; ders. (2009). Überleben und Nachhaltigkeit. Ein problem- und begriffsgeschichtlicher Aufriss. In: Trajekte 9 (Nr. 18), 4-11.
264 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 471.
265 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: I, 6; ders. (1859/69). On the Origin of Species: 72; vgl. Paul, D.B. (1988). The selection of the "survival of the fittest". J. Hist. Biol. 21, 411-424.
266 Darwin, C. (1860). [Brief an A.R. Wallace vom 5. Juli 1866] (Correspondence of Charles Darwin, vol. 14, Cambridge 2004): 235f.
267 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 176.
268 Darwin (1859/72): 63.
269 Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality: 172.
270 Fisher, R.A. (1930/58). The Genetical Theory of Natural Selection: 39; vgl. Grene, M. (1961). Statistics and selection. Br. J. Philos. Sci. 12, 25-42: 34.
271 Fisher (1930/58): 37.
272 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 131.
273 Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution: 138.
274 Grene (1961): 35.
275 Dobzhansky, T. (1937/41). Genetics and the origin of species: 196; 199; 210.
276 Huxley, J.S. (1941). Man Stands Alone: 68.
277 Huxley, J.S. (1942/43). Evolution. The Modern Synthesis: 67; vgl. 123; 534.
278 Simpson, G.G. (1949). The Meaning of Evolution: 144.
279 Vgl. Lennox, J.G. (2008). Darwinism and neo-darwinism. In: Sarkar, S. & Plutynski, A. (eds.). A Companion to the Philosophy of Biology, 77-98: 88.
280 Van Valen, L. (1976). Energy and evolution. Evol. Theor. 1, 179-229.
281 Brown, J.L. (1979). Another interpretation of communal breeding in green woodhoopoes. Nature 280, 174; vgl. ders. (1980). Fitness in complex avian social systems.

In: Markl, H. (ed.). Evolution of Social Behaviour. Hypotheses and Empirical Tests, 115-128: 119f.; Brown, J.L. & Brown, E.R. (1981). Kin selection and individual selection in babblers. In: Alexander, R.D. & Tinkle, D. (eds.). Natural Selection and Social Behavior: Recent Results and New Theory, 244-256.

282 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 186; ders. (1993). Philosophy of Biology: 97f.

283 Weber, M. (1998). Die Architektur der Synthese. Entstehung und Philosophie der modernen Evolutionstheorie: 186; vgl. XII.

284 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 179ff.

285 Vgl. z.B. Ayala, F.J. (1970). Teleological explanations in evolutionary biology. Philos. Sci. 37, 1-15: 4.

286 Dobzhansky, T. (1968). On some fundamental concepts of Darwinian biology. In: Dobzhansky, T., Hecht, M.K. & Steere, W.C. (eds.). Evolutionary Biology, vol. 2, 1-34: 7.

287 Gordon, C. & Gordon, F. (1939). The genetical analysis of a sex-linked character in *Drosophila melanogaster* and its bearing on the evolution of secondary sexual characteristics. Proc. Roy. Soc. London Ser. B 127, 487-510: 488; Mills, S.K. & Beatty, J.H. (1979). The propensity interpretation of fitness. Philos. Sci. 46, 263-286: 275.

288 Mills & Beatty (1979): 276.

289 Sober, E. (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties. Philos. Stud. 40, 147-176: 162; vgl. Tomlinson, I.P.M. (1988). Major-gene models of sexual selection under cyclical natural selection. Evolution 42, 814-816: 814; vgl. auch schon Schlesinger, K. & Groves, P.M. (1976). Psychology. A Dynamic Science: 434; Hartl, D.L. (1980). Principles of Population Genetics: 269.

290 Sober, E. (1980). Holism, individualism, and the units of selection. Proc. Philos. Sci. Assoc. 198, vol. 2, 93-121: 103.

291 Crow, J. & Kimura, M. (1956). Some genetic problems in natural populations. Proceedings of the Third Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, vol. IV: Biology and Problems of Health, 1-22: 4.

292 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 81; ders. (2001). The two faces of fitness. In: Singh, R., Paul, D., Crimbas, C. & Beatty, J. (eds.). Thinking about Evolution, 309-321: 310; Walsh, D.M., Lewens, T. & Ariew, A. (2002). The trials of life: natural selection and random drift. Philos. Sci. 69, 452-473: 460; Ariew, A. (2003). Ernst Mayr's 'ultimate/proximate' distinction reconsidered and reconstructed. Biol. Philos. 18, 553-565: 562.

293 Romanes, G.J. (1892). Darwin and After Darwin, vol. 1. An Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of Post-Darwinian Questions: 267.

294 Cummings, J. (1900). Ethnic factors and the movement of population. Quart. J. Econom. 14, 171-211: 175; 195.

295 Gordon & Gordon (1939): 488.

296 Sober (1981): 162.

297 a.a.O.: 166.

298 Walsh, D.M. (2004). Bookkeeping or metaphysics? The units of selection debate. Synthese 138, 337-361: 347f.; vgl. auch Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality: 176.

299 Christiansen, F.B. (1983). The definition and measurement of fitness. In: Shorrocks, B. (ed.). Evolutionary Ecology, 65-79: 75; Christiansen, F.B. & Feldman, M. (1986). Population Genetics: 123.

300 Müller, F.M. (1887). The Science of Thought: 100.

301 Eimer, G.T.H. (1897). Die Entwicklung der Arten, Bd. 2. Orthogenesis der Schmetterlinge: 87.

302 Vgl. Weinstein, A. (1980). Morgan and the theory of natural selection. In: Mayr, E. & Provine, W.B. (eds.). The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology, 432-445: 437.

303 Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild, Bd. 1. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 90.

304 Cannon, H.G. (1958). The Evolution of Living Things: 82; vgl. Scriven, M. (1959). Explanation and prediction in evolutionary theory. Science 130, 477-482.

305 Waddington, C.H. (1960). Evolutionary adaptation. In: Tax, S. (ed.). The Evolution of Life, 381-402: 385; vgl. ders. (1957). The Strategy of the Genes: 64f.

306 Smart, J.J.C. (1963). Philosophy and Scientific Realism: 59.

307 Vgl. z.B. Simpson, G.G. (1949). The Meaning of Evolution (London 1950): 221; Crow, J. & Kimura, M. (1970). An Introduction to Population Genetic Theory: 5; Dobzhansky, T. (1970). Genetics of the Evolutionary Process: 101f.

308 Popper, K.R. (1974). Darwinism as a metaphysical research programme. In: Schilpp, P.A. (ed.). The Philosophy of Karl Popper, vol. 1, 133-143: 134.

309 Peters, R.H. (1976). Tautology in evolution and ecology. Amer. Nat. 110, 1-12: 2.

310 Stebbins, G.L. (1977). In defense of evolution: tautology or theory? Amer. Nat. 111, 386-390; Caplan, A.L. (1977). Tautology, circularity and biological theory. Amer. Nat. 111, 390-393; Castrodeza, C. (1977). Tautologies, beliefs, and empirical knowledge in biology. Amer. Nat. 111, 393-394.

311 Scriven (1959): 478; Mills, S.K. & Beatty, J.H. (1979). The propensity interpretation of fitness. Philos. Sci. 46, 263-286: 271f.

312 Emmel, T. (1973). An Introduction to Ecology and Population Biology: 5.

313 Ettinger, L., Jablonka, E. & McLaughlin, P. (1990). On the adaptations of organisms and the fitness of types. Philos. Sci. 57, 499-513.

314 Vgl. Brandon, R. (1978). Adaptation and evolutionary theory. Stud. Hist. Philos. Sci. 9, 181-206: 193; Mills & Beatty (1979): 274; Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 43.

315 Burian, R.M. (1983). Adaptation. In: Grene, M. (ed.). Dimensions of Darwinism, 287-314: 302; Sober (1984): 74.

316 Mills & Beatty (1979); Brandon, R. & Beatty, J. (1984). The propensity interpretation of 'fitness' – no interpretation is no substitute. Philos. Sci. 51, 342-347; Sober (1984): 43; Beatty, J. & Finsen, S. (1989). Rethinking the propensity interpretation: a peek inside pandora's box. In: Ruse, M. (ed.). What the Philosophy of Biology Is, 17-30; Richardson, R.C. & Burian, R.M. (1992). A defense of propensity interpretations of fitness. PSA 1992, vol. 1, 349-

362.
317 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 81.
318 Mills & Beatty (1979): 275.
319 Popper, K.R. (1974). Darwinism as a metaphysical research programme. In: Schilpp, P.A. (ed.). The Philosophy of Karl Popper, vol. 1, 133-143: 143; vgl. Krohs, U. (2006). The changeful fate of a groundbreaking insight: the Darwinian fitness principle caught in different webs of belief. Jahrbuch für Europäische Wissenschaftskultur 2, 107-124: 119.
320 Thoday, J.M. (1953). Components of fitness. Symp. Soc. Exper. Biol. 7, 96-113: 98.
321 Cooper, W.S. (1984). Expected time to extinction and the concept of fundamental fitness. J. theor. Biol. 107, 603-629.
322 Beatty, J. (1992). Fitness: theoretical contexts. In: Fox Keller, E. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 115-119: 119.
323 a.a.O.: 117f.
324 Krimbas, C.B. (2004). On fitness. Biol. Philos. 19, 185-203: 198f.
325 Byerly, H.C. & Michod, R.E. (1991) Fitness and evolutionary explanation. Biol. Philos. 6, 1-22: 11; Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality: 184f.
326 Michod (1999): 191f.
327 Gould, S.J. (1976). Darwin's untimely burial (Philosophy of Biology, ed. M. Ruse, New York 1989, 93-98): 95; vgl. Lewontin, R. (1980). Adaptation. In: Sober, E. (ed.) (1984). Conceptual Issues in Evolutionary Biology, 235-251: 246.
328 Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269-299: 287.
329 Vgl. Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. In: Cohen, R. & Wartofsky, M. (eds.). Methodology, Metaphysics and the History of Science, 43-135: 93f.
330 Manser, A.R. (1965). The concept of evolution. Philosophy 40, 18-34: 34; vgl. Barker, A.D. (1969). An approach to the theory of natural selection. Philosophy 44, 271-290.
331 Ruse, M. (1977). Karl Popper's philosophy of biology. Philos. Sci. 44, 638-661; ders. (1982). Darwinism defended.
332 Brandon, R. (1981). A structural description of evolutionary theory. In: Asquith, P.D. & Giere, R.N. (eds.). PSA 1980, vol. 2, 427-439: 432.
333 Williams, M.B. (1970). Deducing the consequences of evolution: a mathematical model. J. theor. Biol. 29, 343-385; vgl. Rosenberg, A. & Williams, M.B. (1986). Fitness as primitive and propensity. Philos. Sci. 53, 412-418.
334 Rosenberg, A. (1982). On the propensity definition of fitness. Philos. Sci. 49, 268-273: 272; ders. (1983). Fitness. J. Philos. 80, 457-473: 463f.
335 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 74.
336 Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality: 186.
337 Schaffner, K.F. (1993). Discovery and Explanation in Biology and Medicine: 359.
338 Sober (1993): 71; kritisch dazu: Rosenberg, A. (1996). Sober's *Philosophy of Biology* and his philosophy of biology. Philos. Sci. 63, 452-464.
339 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 646.
340 Illies, C. (2005). Darwin's a priori insight. The structure and status of the principle of natural selection. In: Hösle, V. & Illies, C. (eds.). Darwinism & Philosophy, 58-82.
341 Spaemann, R. & Löw, R. (1981). Die Frage Wozu?: 241; Stegmüller, W. (1969/83). Teleologie, Funktionalanalyse und Selbstregulation. In: ders. Probleme und Resultate der Wissenschaftstheorie und Analytischen Philosophie, Bd. 1, 639-773: 761.
342 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 140.
343 a.a.O.: 88.
344 Rosenberg (1985): 166.
345 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection (Variorum ed., Oxford 1999): 37.
346 Krimbas, C.B. (2004). On fitness. Biol. Philos. 19, 185-203: 185f.
347 Sober (1984): 71.
348 a.a.O.: 80.
349 Matthen, M. & Ariew, A. (2002). Two ways of thinking about fitness and natural selection. J. Philos. 99, 55-83: 74.
350 a.a.O.: 56.
351 a.a.O.: 68.
352 Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment (dt. Die Umwelt des Lebens, Wiesbaden 1914); vgl. auch Cicero, De natura deorum 131f.
353 Henderson (1913): 68.
354 a.a.O.: 150.
355 Whewell, W. (1833/34). Astronomy and General Physics Considered with Reference to Natural Theology: 141ff.
356 Aristoteles, Phys. 198b17-33.
357 Vgl. Pittendrigh, C.S. (1958). Adaptation, natural selection, and behavior. In: Roe, A. & Simpson, G.G. (eds.). Behavior and Evolution, 390-416: 394: 391.
358 Vgl. Barrow, J.D. & Tipler, F.J. (1986). The Anthropic Cosmological Principle.
359 MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment. Amer. Nat. 100, 603-609; vgl. Pyke, G.H., Pullian, H.R. & Charnov, E.L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. Quart. Rev. Biol. 52, 137-154; Beatty, J. (1980). Optimal design models and the strategy of model building in evolutionary biology. Philos. Sci. 47, 532-561; Zoglauer, T. (1991). Optimalität der Natur? Philos. Nat. 28, 193-215.
360 Rapport, D.J. (1971). An optimization model of food selection. Amer. Nat. 105, 575-587.
361 Solbrig, O.T. (1976). On the relative advantages of cross- and self-fertilization. Ann. Missouri Bot. Garden 63, 262-276: 262.
362 Orians, G.H. & Horn, H.S. (1969). Overlap in foods and foraging of four species of blackbirds in the potholes of central Washington. Ecology 50, 930-938: 935; Schoener, T.W. (1971). Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2, 369-404: 369.
363 Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging: the marginal value theorem. Theor. Pop. Biol. 9, 129-136.
364 Orzack, S.H. & Sober, E. (1994). Optimality models and the test of adaptationism. Amer. Nat. 143, 361-380;

Leigh Jr., E.G. (2001). Adaptation, adaptationism, and optimality. In: Orzack, H.G. & Sober, E. (eds.). Adaptationism and Optimality, 358-387.
365 Krohs, U. (2003). Eine Theorie biologischer Theorien (Manuskript der Habilitationsschrift, Universität Hamburg): 111.

Literatur

Cuénot, L. (1925). L'adaptation.
Dobzhansky, T. (1968). Adaptedness and fitness. In: Lewontin, R.C. (ed.). Population Biology and Evolution: 109-121.
Stern, J.T. Jr. (1970). The meaning of "adaptation" and its relation to the phenomenon of natural selection. Evol. Biol. 4, 39-66.
Munson, R. (1971). Biological adaptation. Philos. Sci. 38, 200-215.
Brandon, R. (1990). Adaptation and Environment.
Burian, R.M. (1992). Adaptation: historical perspectives. In: Fox Keller, E. & Lloyd, E. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 7-12.
Amundson, R. (1996). Historical development of the concept of adaptation. In: Rose, M.R. & Lauder, G.V. (eds.). Adaptation, 11-53.

Art

Der biologische Begriff der Art (mhd. ›art‹ »angeborene Eigentümlichkeit, Wesen, Natur, Herkunft«) wird für eine Menge von Organismen verwendet, deren Abgrenzung von anderen solcher Mengen nach verschiedenen Kriterien erfolgen kann.

Ursprung der klassischen Termini

Die Zuordnung eines Lebewesens zu einer Art (griech. εἶδος; lat. species) und einer Gattung (griech. γένος; lat. genus) erfolgt schon in der Antike. Die ursprüngliche Bedeutung der griechischen und lateinischen Ausdrücke leitet sich von der äußeren Gestalt oder der Form eines Gegenstandes ab: Das griechische ›εἶδος‹ stellt eine Ableitung aus der indogermanischen Wurzel ›vid‹ »sehen« dar und bezieht sich in der griechischen Umgangssprache auf das, was von einem Gegenstand äußerlich sichtbar ist, seinen Umriss oder seine Form.[1] Dieser Formaspekt eines Gegenstandes ist nach klassischer griechischer Auffassung dasjenige, was ihn zu dem macht, der er ist, was also der Definition des Gegenstandes zugrunde liegt. Die Identifizierung über die Form bezieht sich dabei auf etwas Allgemeines, insofern das *eidos* nicht das Individuelle eines Gegenstandes, sondern das mehreren Gegenstände Gemeinsame, ihre Gestalt nach einem Muster bezeichnet.[2] Eine semantisch verwandte Herkunft hat das lateinische ›species‹, das sich in den späteren romanischen Sprachen und im Englischen wieder findet: Seine Wurzel liegt in dem Verb ›specere‹ »sehen« (das in klassischer Zeit allerdings nicht als Simplex, sondern nur in zusammengesetzten Formen wie ›aspicere‹, ›inspicere‹ oder ›perspicere‹ bezeugt ist). Das dazugehörige Substantiv ›species‹ hat die Grundbedeutung »Ansicht, Erscheinung«. Bereits im Lateinischen wird das Substantiv in erweiterter Bedeutung im Sinne von »gleiche Gestalt, Ähnlichkeit« zum Vergleich verschiedener Gegenstände verwendet. Der Begriff der biologischen Spezies, wie er in den aristotelischen Schriften zur Zoologie erscheint, wird im klassischen Latein als Lehnübersetzung terminologisch verwendet (Cicero: »genus autem id est, quod sui similis communione quadam, species autem differentis, duas aut pluris complectitur partis«[3]).

Sowohl der griechische als auch der lateinische Ausdruck beziehen sich also ursprünglich auf die

Eine Art ist eine Menge von Organismen, die sich in einer oder mehreren Hinsichten ähneln oder die eine kohäsive Einheit bilden. Die Zusammenfassung kann darauf beruhen, dass die Organismen sich in ihrer Gestalt und ihrem Verhalten ähneln (»Morphospezies«), dass sie bei sexueller Fortpflanzung und im ausgewachsenen, gesunden Zustand und bei unterschiedlichem Geschlecht paarweise miteinander fruchtbare Nachkommen zeugen können (»Syngamospezies«), dass sie aufgrund ihres Ursprungs in einem nur ihnen gemeinsamen Vorfahrenorganismus einen (minimalen) Ausschnitt des Stammbaums der Organismen bilden (»Kladospezies«) oder dass sie sich in ihren ökologischen Ansprüchen und Rollen ähneln (»Ökospezies«).

Art (mhd. 12. Jh.) *61*
Rasse (15. Jh.) *104*
Varietät (Bauhin 1596) *112*
Artbildung (Buffon 1753) *99*
Subspezies (Erhart 1780) *114*
binäre Nomenklatur (Duchesne 1796) *97*
monotypisch [Taxon] (Mirbel 1815) *80*
polytypisch [Taxon] (Mirbel 1815) *79*
Schwesterarten (Trattinnick 1819) *76*
Formenkreis (Nees von Esenbeck 1820) *115*
Formenreihe (Nees von Esenbeck 1820) *86*
Pseudospezies (von Uechtritz 1821) *76*
binominale Nomenklatur (Bonaparte 1838) *97*
physiologische Art (Gore 1838) *75*
Artindividualität (Steenstrup 1842) *92*
trinomiale Nomenklatur (Strickland 1845) *98*
Artenumwandlung (Mousson 1849) *101*
geografische Rasse (Bonaparte 1850) *106*
morphologische Art (Huxley 1856) *75*
Superspezies (Watson 1859) *115*
biologische Art (Huxley 1876) *75*
phylogenetische Art (MacAlister 1892) *84*
Formenkette (Sarasin & Sarasin 1899) *79*
evolutionäre Art (Noetling 1900) *83*
sympatrisch (Poulton 1903) *100*
Syngamie (Poulton 1903) *77*
Speziation (Cook 1906) *99*
ökologische Rasse (C.D.H. 1909) *107*
uninonomiale Nomenklatur
(Nelson & Macbride 1913) *99*
Jordanon (Lotsy 1916) *74*
Linneon (Lotsy 1916) *74*
Fortpflanzungsgemeinschaft (Naef 1919) *78*
Ökospezies (Turesson 1922) *85*
Syngameon (Lotsy 1925) *88*
Agamospezies (Turesson 1929) *82*
Rassenkreis (Rensch 1929) *115*
allopatrisch (Mayr 1942) *100*
Binom (Camp 1951) *83*
Verallgemeinerungseinheit (Remane 1952) *82*
Biospezies (Cain 1953) *76*
Morphospezies (Cain 1953) *82*
parapatrisch (de Laubenfels 1953) *100*
Chronospezies (Thomas 1956; George 1956) *85*
Ethospezies (Emerson 1956) *83*
Paraspezies (Moore & Sylvester-Bradley 1956) *76*
polythetisch (Sneath 1962) *80*
peripatrisch (Mayr 1982) *100*
Kladospezies (Ackery & Vane-Wright 1984) *87*
homöostatisches Eigenschaftscluster (Boyd 1988) *89*

äußere Erscheinung einer Sache, nicht auf ihr inneres Wesen. Das Wort ›species‹ kann im Lateinischen sogar die Konnotation von »Täuschung« oder »gefährlicher Illusion« tragen.[4] Im christlichen Kontext kann die *species* einer Sache die bloß akzidentielle Erscheinungsform bezeichnen: In der Eucharistie bleibt die *species* von Brot und Wein zwar unverändert, ihre Essenz verändert sich aber doch zu Fleisch und Blut.

Antike: Art als Klassifikationseinheit

Die auf Platon und Aristoteles zurückgehende Definitionenlehre klassifiziert einen Gegenstand in übergeordnete Gattungen und besondere Arten. Der ↑Mensch wird z.B. in die Gattung »Lebewesen« gestellt, zu der als Artbestimmung die *differentia specifica* des »Vernünftigen« hinzutritt, die ihn gegenüber den anderen Lebewesen auszeichnet: Der Mensch ist also als das vernünftige Lebewesen, *animal rationale*, bestimmt. Die Artbestimmung wird dabei nicht nur als eine klassenlogische Einteilung verstanden, sondern häufig auch als eine Wesensbestimmung des so bezeichneten Gegenstandes. Über sie wird ein essenzielles Merkmal identifiziert, das alle Vertreter einer Art zu einer einheitlichen Gruppe zusammenbindet (vgl. aber die Einschränkung weiter unten).

Von Aristoteles wird die Unterscheidung von ›γένος‹ und ›εἶδος‹ zwar viel verwendet, in seinen zoologischen Schriften gebraucht er diese Differenzierung aber nicht konsequent; so bezeichnet er als ›γένος‹ häufig das, was später ›Art‹ genannt wird und auch Gruppierungseinheiten unterhalb der Ebene der Art werden von Aristoteles ›Gattung‹ genannt (s.u.: ›Varietät‹).[5] In strenger terminologischer Bedeutung erscheint die griechische Bezeichnung für ›Art‹ erst nach der Zeitenwende (bei Dioskurides).[6] Für Aristoteles bildet eine Art in logischer Hinsicht eine spezifische Differenz innerhalb einer Gattung.[7] Auf eine Art wird sprachlich mittels Singularausdrücken referiert (z.B. ›der Strauß‹ oder ›der Kranich‹); Arten haben damit grammatisch den Status von Individuen. Diese Individuen bezeichnet Aristoteles ausdrücklich als Wesenheiten oder Substanzen. Über den Begriff der Art ist das Gemeinsame von verschiedenen einzelnen Dingen bestimmt; so unterscheiden sich verschiedene Menschen (z.B. Sokrates und Koriskos) der Art nach nicht, wie Aristoteles sagt. Für wissenschaftliche Erklärungen bildet das Konzept der Art bei Aristoteles den geeigneten Ausgangspunkt, denn wissenschaftlicher Gegenstand kann nach seiner Überzeugung nur das sein, was ein Moment der Regelmäßigkeit und Allgemeinheit aufweist. Weil verschiedene Arten häufig wiederum viele Gemeinsamkeiten haben und Aristoteles sich aus didaktischen Gründen nicht immer wiederholen will, legt er seinen zoologischen Schriften nicht eine Beschreibung der Arten, sondern meist übergeordneter Kategorien (z.B. ›vierfüßige Tiere‹, ›Vögel‹, ›Schaltiere‹) zugrunde.[8]

Zwar ordnet Aristoteles viele Tiere Arten zu und diskutiert auch die dabei bestehenden Probleme[9]; er liefert aber keine Begründung für die Kriterien seiner Klassifikation.[10] Grundlage seiner Einteilung sind morphologische Merkmale; Aristoteles' Begriff der Art ist daher semantisch eng verwandt mit dem Ausdruck für ›Gestalt‹ (»μορφή«). Der Bezug zu Reproduktionsbarrieren spielt für Aristoteles' Artbegriff dagegen kaum eine Rolle. Nur ausnahmsweise führt er die Fähigkeit zur gemeinsamen Fortpflanzung als Kriterium der Artzugehörigkeit an, z.B. in Bezug auf den syrischen Maulesel.[11] Die gemeinsame Fortpflanzungsfähigkeit bildet für Aristoteles aber nicht das zentrale und durchgängige Kriterium der Zugehörigkeit von zwei Individuen zu einer Art.[12] Die Männchen und Weibchen der vierfüßigen Tiere, die einander ähnlich sind und die Nachkommen miteinander zeugen können, rechnet Aristoteles zwar ausdrücklich zur gleichen Art.[13] Bei vielen anderen Tieren (z.B. Fischen und Schaltieren) nimmt er aber auch dann eine Einteilung in Arten vor, wenn er nicht der Meinung ist, dass bei ihnen verschiedene Geschlechter oder eine sexuelle Fortpflanzung vorkommen.[14] Die ähnliche Gestalt, und nicht die gemeinsame Fortpflanzungsfähigkeit bildet also das durchgehende Kriterium der Artzugehörigkeit. Ausdrücklich stellt Aristoteles sogar fest, dass die Paarung zwar naturgemäß (»κατὰ φύσιν«) zwischen Tieren der gleichen Art (»ὁμογενέσιν«) stattfindet, es aber auch zu Paarungen von Tieren verschiedener Arten (»εἴδει«) geben könne, wenn diese der Größe nach gleich seien und eine gleiche Trächtigkeitsdauer hätten.[15]

Durch die Paarung von Organismen verschiedener Arten können nach Aristoteles ausnahmsweise auch Lebewesen entstehen, die zu neuen Arten gehören (↑Phylogenese). Er stellt insbesondere das Sprichwort »Libyen bringt immer etwas Neues hervor« in diesen Zusammenhang. Die Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung ist nach Aristoteles besonders in den trockenen Gebieten Afrikas möglich, weil hier ein Zusammentreffen verschiedenartiger Tiere an den Wasserstellen erfolgt.[16] Von einigen Tieren sagt Aristoteles ausdrücklich, sie seien aus der Vermischung von Tieren verschiedener Abstammung entstanden (»γίγεται δὲ καὶ ἄλλα ἐκ μίξεως μὴ ὁμοφύλων«).[17] Die Konstanz der Arten stellt für Aristoteles aber den Normalfall dar und ist auch von großer theoretischer

Bedeutung, weil die Lebewesen durch die Reproduktion des immer Gleichen eine ewige Bewegung vollführen würden, die der zyklischen Bewegung der Gestirne entspreche. Aus dieser theoretischen Verankerung des Artbegriffs bei Aristoteles ergibt sich also eine Ablehnung von generationenübergreifenden Transformations- und Deszendenztheorien (↑Phylogenese).[18]

Umstritten ist, ob *eidos* bei Aristoteles ein nur relativer Begriff ist, der in Verbindung mit dem Gattungsbegriff auf verschiedenen Ebenen der Klassifikation seine Anwendung findet[19], oder ob er biologische Arten in einem absoluten Sinn bezeichnet, wie dies für die späteren biologischen Taxonomien kennzeichnend ist[20]. Nach P. Pellegrin, der in den 1980er Jahren für die erste Option argumentiert, zielt Aristoteles überhaupt nicht auf eine spezifisch biologische Klassifikation; seine Klassifikation der Tiere stelle lediglich einen Anwendungsfall eines von ihm entwickelten allgemeinen Klassifikationsverfahrens dar. Im Ergebnis sei die aristotelische Tierkunde daher eigentlich eine »Zoologie ohne Arten«.[21]

Den Begriff der Gattung definiert Aristoteles in seiner ›Topik‹ auf folgende Weise: »Gattung ist was von mehreren und der Art nach verschiedenen Dingen bei der Angabe ihres Was oder Wesens prädiziert wird«[22]. Auch die Zuordnung zu einer Gattung enthält also bereits eine Bestimmung des Wesens eines Gegenstandes. Die von Aristoteles ›Gattung‹ genannte Klassifikationseinheit bezieht sich nicht in allen Fällen auf eine Ebene oberhalb der Art; in einigen Passagen bezeichnet er auch Varietäten innerhalb einer Art als ›Gattung‹ (s.u.: ›Varietät‹). Als ›Gattung‹ kann bei Aristoteles insgesamt jede Klassifikationseinheit genannt werden, insbesondere eine auf Verwandtschaft beruhende; von der ›Art‹ ist sie unterschieden, weil sie nicht notwendig eine Form- oder Wesensbestimmung einschließt.[23]

Trotz dieser Verbindung des Art- und Gattungsbegriffs zu einer Wesensbestimmung geht Aristoteles aber an keiner Stelle von einer Unveränderlichkeit und Konstanz der Lebewesen in der Generationenfolge aus. Wie die Vorstellung von der Kreuzbarkeit von Individuen verschiedener Arten, der Entstehung neuer Arten (in Afrika) und der Vererbung erworbener Eigenschaften[24] zeigt, wird der Möglichkeit einer Veränderung von Arten vielmehr Raum gegeben. Der Aristoteles-Schüler Theophrast widmet sogar fast ein ganzes Buch seiner Pflanzengeschichte der Frage nach den Wegen der Veränderung der Arten bei Pflanzen.[25] Bis ins Mittelalter gelten die Arten im Anschluss daran vielfach nicht als ewige, fixe, klar umrissene Einheiten, sondern vielmehr als ephemere und variable Gebilde.[26] Es können viele Beispiele für dieses Verständnis von Arten gegeben werden. So behauptet Thomas von Aquin, es würden neue Arten (»novae species«) durch Fäulnisprozesse entstehen[27]; Petrus de Crescentius verfasst 1305 ein Werk, in dem er die Artveränderung bei Kulturpflanzen ausführlich darstellt[28]; eine ähnliche Abhandlung schreibt Levinus Lemnius 1559 unter der Kapitelüberschrift ›Herbas mutationibus‹[29]; ihm folgen im 16. Jahrhundert weitere Werke dieser Art[30]. Erst im 18. Jahrhundert etabliert sich die scharfe Gegenüberstellung von Arten als konstanten Typen und Varietäten als vorübergehenden, variablen Einheiten. Paradoxerweise bildet dieses Bild der Arten als stabilen, unveränderlichen Einheiten den Hintergrund für die Formulierung der Evolutionstheorie: »The earlier belief that species were ephemeral and mutable did not promote a belief in evolution. A scientific theory of evolution became possible only after the stability of species had been established« (Zirkle 1959).[31]

In der Zeit nach Aristoteles, so bereits bei seinem Schüler Theophrast, werden vermehrt nicht nur morphologische Merkmale, sondern zunehmend auch andere (extrinsische und relationale) Merkmale herangezogen, um Arten zu bestimmen. Verbreitung gewinnt v.a. eine Einteilung, die sich an Aspekten der Nützlichkeit orientiert.[32]

Die Unterscheidung von Art und Gattung in logischer Hinsicht erläutert später der Neuplatoniker Porphyrios näher: Während die Gattung das bezeichne, »was mehreres, der Art nach Verschiedenes nach seiner Wesenheit bezeichnet«, gelte für die Arten, dass sie »zwar vieles bezeichnen, aber nur solches, was sich nicht der Art, sondern nur der Zahl nach unterscheidet«[33]. Die Art ist damit das, »was der Gattung untergeordnet ist« und das, »was mehreres, der Zahl nach Verschiedenes nach seiner Wesenheit bezeichnet«[34]. In diesem Sinne als Zusammenfassung von einander gleichen Individuen (oder besser: nicht voneinander unterschiedenen Exemplaren) wird das Konzept der Art auch in der Neuzeit verwendet (C. Wolff 1728: »Quae similes sunt ad eandem classem referimus, quam *Speciei* nomine insignimus. Est itaque *Species* similitudo individuorum«[35]).

Im Anschluss an das Verfahren der Artzuordnung als Wesensbestimmung bleibt für den biologischen Artbegriff lange Zeit die Vorstellung bestimmend, dass es in der Natur eine begrenzte und bestimmte Anzahl von Arten gebe, denen ein unwandelbarer Wesenskern zukomme. Als Konzept, das eine dynamische Einheit bezeichnet, wird der Artbegriff erst seit Ende des 17. Jahrhunderts interpretiert.

Ähnlichkeit und Abstammung

Ansätze für die Bestimmung des biologischen Artbegriffs über das doppelte Kriterium der Ähnlichkeit und gemeinsamen Abstammung finden sich seit dem Epikureanismus im vierten vorchristlichen Jahrhundert. Diese Ansätze können als Vorläufer des späteren Biospeziesbegriffs gelten (Wilkins 2009: »something resembling the biospecies concept existed by the fourth century BCE«[36]). Eine Formulierung im epikureischen Sinne gibt Lukrez im ersten nachchristlichen Jahrhundert (vgl. Tab. 14). Auch bei Aristoteles zeigt sich dieses Verständnis; es manifestiert sich bereits sprachlich in der fortpflanzungsbiologischen und klassifikationslogischen Doppelbedeutung des Terminus ›γένος‹ (Geschlecht/Gattung). Der Zusammenhang der beiden Bedeutungen kann als Ausdruck einer kausalen und rechtfertigenden Beziehung verstanden werden, insofern die gemeinsame Abstammung über Ereignisse der Zeugung als Ursache und Grund für die klassifikatorische Zusammenfassung von Individuen zu einer Gruppe angesehen wird (Nash 1978: »*gonos* ergo *genos*«).[37]

Später heißt es bei Augustinus in seinem Kommentar zur biblischen Genesis: Diejenigen Lebewesen werden zu einer Art gerechnet, die sich ähnlich sind und aus einem gemeinsamen Ursprung stammen (»ut inter se similia atque ad unam originem seminis pertinentia distinguerentur a caeteris«[38]; vgl. Tab. 14). Dieser für das Mittelalter einflussreiche Artbegriff baut auf dem biblischen Schöpfungsbericht auf, indem er die Konstanz der Arten (seit ihrer Schöpfung) betont – er ist damit eindeutig gegen Berichte von Artumwandlungen gerichtet, wie sie sich vielfach in den Tiergeschichten von Plinius und Aelian finden.[39]

Zwei Artbegriffe sind damit unterschieden: ein fortpflanzungsbiologischer, der die gemeinsame Abstammung und Kreuzbarkeit von Organismen zum Maßstab ihrer Artzugehörigkeit erklärt, und ein morphologischer, der nach Ähnlichkeit klassifiziert.

Frühe fortpflanzungsbiologische Artbegriffe

Ende des 16. Jahrhunderts erscheint der fortpflanzungsbiologische Artbegriff in Ansätzen bei A. Cesalpino, insofern er die Propagation durch Samen bei Pflanzen als Grundlage der Artzugehörigkeit betrachtet (»similie ubique simile gignet, secundum naturam, & eiusdem speciei«[40]). Auch J. Locke diskutiert ihn einhundert Jahre später in seinem Hauptwerk von 1689 (»the power of propagation in animals by the mixture of Male and Female, and in Plants by Seeds, keeps the supposed real Species distinct and entire«).[41] Gegenüber der traditionellen Sicht, die von »wesentlichen Merkmalen« für die Unterscheidung von Arten ausgeht (vertreten von den »Aristotelikern« der Systematik, zu denen auch Cesalpino zu rechnen ist; ↑Systematik), hat der auf Fortpflanzung beruhende Artbegriff den Vorteil, auf einem objektiven Mechanismus zu beruhen. Den essenzialistischen Artbegriff lehnt Locke daher auch als methodisch problematisch ab (»these Boundaries of Species, are as Men, and not as Nature makes them«).[42]

Als der eigentliche Begründer des fortpflanzungsbiologischen Artbegriffs gilt aber J. Ray (Wilkins 2009: »Ray is responsible for formulating the first explicitly entirely *biological* notion of species«[43]). Er ist 1686 der Auffassung, das sicherste Kriterium zur Bestimmung von Arten ergebe sich aus den vermittls der Vermehrung aus Samen weitergegebenen Unterschieden. Variationen der Individuen, die aus den Samen einer Pflanze hervorgegangen sind, seien keine Artunterschiede (»Nobis autem diu multumque indagantibus nulla certior occurit quàm distincta propagatio ex semine. Quaecumque ergo Differentiae ex ejusdem seu in individuo, seu specie plantae semine oriuntur, accidentales sunt, non specificae«[44]; vgl. Tab. 14). Organismen, die von dem Samen der gleichen Pflanze stammen, aber Varietäten sind (»varietas«), gehören nach Ray also zur gleichen Art. Aus den Samen einer Pflanze entstehen nach Ray damit stets nur neue Pflanzen derselben Art (»Atquae ex eodem specie semine nunquam proveniunt eæ demum specificae censendæ sunt: aut si ex alterutrius semine non proveniunt, nec unquam semine fatæ transmutantur in se invicem, eæ demum specie destinctæ sunt«).[45] Oder, anders gesagt: Die Arten unterscheidenden Merkmale der Pflanzen haben ihren Ursprung nicht in Umweltbedingungen, sondern allein im Samen der Mutterpflanze (»ex eodem semine proveniat præcedens«).[46] Die Artunterschiede sind nach Ray stabil, insofern sie nicht durch Kultivierung oder Umwelteinflüsse verändert werden können. Das Kriterium der fortpflanzungsbiologischen Einheit stellt Ray also über das der morphologischen Ähnlichkeit. Es ist damit für Ray offenbar nicht nur ein Zeichen, sondern tatsächlich das wesentliche Kriterium der Artzugehörigkeit. Auch für Tiere gilt nach Ray, dass die Organismen einer Art nie aus dem Samen von Organismen einer anderen Art entspringen.

Wenig später diskutiert G.W. Leibniz in seinen naturphilosophischen Dialogen den fortpflanzungsbiologischen Artbegriff und erwägt, Arten durch die Fortpflanzung, d.h. die Abstammung der Individuen zu definieren (vgl. 14).

Realität von Arten?

Neben diesen frühen Versuchen einer Definition

stehen seit der Scholastik immer auch solche Positionen, die eine Realität von Arten grundsätzlich bezweifeln und nur den Individuen realen Status zugestehen. Nach diesen Positionen bilden die Arten nur Namen, die eine zu einem bestimmten Zweck eingeführte Ordnung ermöglichen. Eine derartige nominalistische Position nimmt Ende des 17. Jahrhunderts J. Locke ein. Er diskutiert die Möglichkeit, organischen ebenso wie anorganischen Arten (also Typen von Organismen ebenso wie z.B. Typen von Metallen) keine »reale Essenz« zuzuschreiben, sondern sie für »komplexe Ideen« zu halten: »our distinct Species, are nothing but distinct complex Ideas, with distinct Names annexed to them«[47]. Diese Auffassung ist allerdings nicht vorherrschend. Die meisten Autoren des 17. und 18. Jahrhunderts halten Arten für reale und für ontologisch grundlegende Typen, die von Gott geschaffen wurden. Deutlich ist diese Sicht bei Linné.

Linnés Artbegriff

Der Artbegriff C. von Linnés hat im Laufe seines Lebens eine Wandlung durchgemacht. Seine frühen Darstellungen sind getragen von der traditionellen religiösen Überzeugung eines einmaligen Aktes der göttlichen Schöpfung unveränderlicher Arten, so dass er von einer Konstanz der Arten ausgeht. Bereits in der ersten Auflage der ›Systema naturae‹ (1735) hält Linné fest, dass alle Lebewesen aus Eiern hervorgegangen seien (»viventia singula ex ovo propagari«[48]), dass heute keine neuen Arten gebildet würden (»nullæ species novæ hodienum producuntur«[49]) und dass auf diese Weise eine Serie (»series«) entstehe, die rückwärts gerechnet für jede Art in einem einzigen Vorfahrenpaar ende. Wenig später formuliert Linné dann, dass es so viele Arten gebe, wie zu Beginn der Welt geschaffen worden seien (»Species tot sunt, quot diversas formas ab initio produxit Infinitum Ens«) und dass diese den verschiedenen Formen und Bauweisen der Pflanzen heute entsprächen (»Species tot sunt, quot diversæ formæ seu structuræ Plantarum«), wobei diejenigen abzuziehen seien, die durch die Umstände des Standortes entstanden seien (»Varietates«).[50] In einem Essay aus dem Jahr 1743 nimmt Linné an, dass Gott von jeder Art ein Paar von Organismen geschaffen habe, von der dann alle späteren Organismen abstammen würden.[51]

Eine Wende in Linnés Artkonzept wird durch die Kenntnis von einer Blütenpflanze der Gattung *Peloria* eingeleitet, die in ihren vegetativen Teilen so sehr den Vertretern einer anderen Gattung gleicht, dass Linné annimmt, sie sei durch Hybridisierung entstanden.[52] In einem Brief an A. von Haller berichtet Linné von dieser Pflanze und beschreibt sie als eine »neue Art«, die nicht seit Beginn der Welt vorhanden gewesen sei; es liege eine »Transmutation« von einer Pflanze in eine andere vor.[53] Später weitet Linné seine Auffassung in Bezug auf die Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung aus und ist in der Ansicht, die vielen verschiedenen Arten einer Gattung würden von einer ursprünglichen Art abstammen. Die Entstehung der Arten stellt er sich jetzt in zwei Stufen vor: In einem ersten Schritt habe Gott alle Ordnungen und Gattungen erzeugt; in einem zweiten seien dann durch natürliche Kreuzung neue Arten entstanden.[54] In späten Schriften nimmt Linné darüber hinaus auch eine Kreuzung von Prototypen an, aus denen die »natürlichen Ordnungen« hervorgegangen seien.[55] Die Vorstellung einer regelmäßigen Artbildung durch Hybridisierung kann sich Mitte des 18. Jahrhunderts allerdings nicht durchsetzen, v.a. unter dem Einfluss der Experimente von J.G. Koelreuter, die die Sterilität und damit langfristige Instabilität der Hybriden nachweisen.[56]

Arten sind für Linné Fortpflanzungsreihen von Organismen, die sich in bestimmten als wesentlich erachteten Merkmalen gleichen.[57] Die von ihm systematisch identifizierten Klassen von Organismen repräsentieren also keine logischen Gattungsbegriffe, sondern sind als »essenzialistische« Einheiten oder Individuen anzusehen[58], die von Gott in ihrer spezifischen Eigenart geschaffen sind. Die Arten sind für ihn keine Kollektivgebilde, sondern selbst reale Einheiten der Natur. Der christlichen Lehre entsprechend, nimmt Linné daher in seinen frühen Schriften eine Konstanz der Arten an. Jede Art repräsentiere eine mögliche »Form« der Natur. Im Laufe der Generationen könne es aufgrund von Umwelteinflüssen zwar zu Veränderungen der Organismen kommen; diese seien aber durch Veränderung der Lebensbedingungen reversibel, z.B. durch das Umpflanzen einer Pflanze – das Sammeln und Kultivieren von Pflanzen in botanischen Gärten stellt damit eine für Linnés Artbegriff wichtige operationale Basis dar.[59] Als »Formen« der Natur versteht er seine Einteilung der Organismen in Arten (und höhere Taxa) vor einem theologischen Hintergrund als *natürlich*, insofern sie das Ergebnis eines göttlichen Schöpfungsplans darstellten (»natürliches System«; ↑Systematik). In operationaler Hinsicht unterscheidet sich das von Linné angestrebte (aber selbst nicht erreichte) natürliche System von einem künstlichen durch die Berücksichtigung nicht nur eines Merkmals (z.B. die Anzahl der Staub- oder Blütenblätter), sondern vieler oder aller Merkmale.

Weil er von ihrer Realität überzeugt ist, hält Linné es für gerechtfertigt, Abbildungen von Arten zu ge-

ben (die für ihn einen ähnlichen Status haben wie die gesammelten Pflanzen in einem Herbar). Abbildungen von taxonomischen Einheiten höherer Ordnung lehnt er dagegen ab (↑Typus). Im Gegensatz zu den Kategorien der Art und Gattung erscheinen Linné die von ihm etablierten höheren Kategorien (die Ordnungen und Klassen; ↑Taxonomie) von geringerer Natürlichkeit: Arten und Gattungen seien das Werk der Natur; Klassen und Ordnungen dagegen das Werk von Natur und Kunst[60]. Linné selbst erwähnt in erster Linie pragmatische Gründe der Übersichtlichkeit, die ihn zur Bildung der höheren Kategorien veranlasst haben.[61]

Als Grund für die Gliederung der Pflanzen und Tiere in Arten gibt Linné an, dass diese aus Eiern gebildet würden (»generari ex ovo«[62]); für die Steine, die in Linnés System das dritte Naturreich bilden, würde dies dagegen nicht gelten: Sie entstünden durch Aneinanderfügung der Teile, nicht aber aus »Eiern«. Dies sei auch der Grund dafür, dass die Steine keine Gliederung in Arten aufweisen, sondern allein Varietäten bilden würden (»omnes lapides varietates«[63]). Die Strukturierung der Welt der Lebewesen in Arten ist für Linné also die Folge des Vorliegens von gegeneinander isolierten Abstammungslinien.

Buffon: Art als Sukzession von Individuen

Gegen den realistischen Artbegriff Linnés wendet sich G. Buffon, indem er nur das zeitliche Nacheinander der sich fortpflanzenden Individuen als Grundlage der Einheit von Arten akzeptiert, die Zusammenfassung von gleichzeitig nebeneinander im Raum lebenden Individuen aber als Fiktion abtut. Reale Einheit der Natur sei letztlich nur das Individuum und seine Ahnen- und Nachkommenreihe (»ce n'est ni le nombre ni la collection des individus semblables qui fait l'espèce, c'est la succession constante & le renouvellement non interrompu de ces individus qui la constituent; […] l'espèce est donc un mot abstrait & général, dont la chose n'existe qu'en considérant la Nature dans la succession des temps«[64]) (vgl. auch Tab. 14). Eine Art bestimmt Buffon knapp als konstante Sukzession von sich fortpflanzenden, einander ähnlichen Individuen (»une succession constante d'individus semblables & qui se reproduisent«[65]). Stärker als vor ihm Ray, dessen Artbegriff dem Buffons ähnelt, betont Buffon die Ähnlichkeit der Organismen einer Art und ihre Fähigkeit, miteinander Nachkommen zu zeugen. In Buffons Artbegriff liegt also eine stärkere Verbindung des fortpflanzungsbiologischen und des morphologischen Kriteriums der Bestimmung von Arten vor. Über Ray hinaus geht Buffon auch insofern, als er die Fähigkeit zur gemeinsamen Fortpflanzung als Kriterium der gemeinsamen Artzugehörigkeit betrachtet: Individuen, die nicht miteinander Nachkommen zeugen können (»ne peuvent rien produire ensemble«), stellt Buffon ausdrücklich in verschiedene Arten (vgl. Tab. 14); die reproduktive Isolation ist für Buffon also der entscheidende Test der Artzugehörigkeit.[66] Trotz seiner nominalistischen Position hinsichtlich der Realität von Arten ist Buffon aber weit davon entfernt, einen populationstheoretischen Artbegriff zu entwickeln; Arten sind für ihn *Typen*, wie er an anderer Stelle ausdrücklich betont; jedes Individuum ist in Buffons Anschauung nach dem Modell des Arttypus gebildet (↑Typus).

Hinsichtlich der Frage der Realität von Arten und Gattungen wandelt sich auch Buffons Auffassung im Laufe seiner wissenschaftlichen Karriere: Zumindest aus pragmatischen Gründen akzeptiert und verwendet er später die Gruppierung von Organismen in Arten und Gattungen.[67]

Andere Naturforscher der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts schließen sich der Auffassung Buffons an. So erklärt C. de Bonnet die menschlichen Einteilungen der Natur zu bloßen Namen und meint, sie stimmten nicht mit den wirklichen Einteilungen überein, weil innerhalb zweier vom Menschen unterschiedener Arten noch weitere Arten liegen könnten, die die »Stufenleiter« zwischen den Wesen noch enger machen würden.[68]

Es gibt in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts allerdings auch Widerstand gegen Buffons Verständnis von Arten ausgehend von Reproduktionsverhältnissen. Der Botaniker A.-L. de Jussieu definiert den Artbegriff 1789 allein aufgrund der Ähnlichkeit von Organismen.[69]

»Nominalgattung« und »Realgattung«: Ähnlichkeit und Abstammung

Eine klare Differenzierung zwischen Arten und Gattungen findet sich bei Buffon nicht. In seinen Schriften ist es nicht eindeutig, ob die Kategorie der Art oder die der Gattung die übergeordnete ist.[70] Eine präzise Differenzierung etabliert sich erst zu Beginn des 19. Jahrhunderts. Im letzten Viertel des 18. Jahrhunderts ist es dagegen vielfach der Ausdruck ›Gattung‹, der gerade zur Erläuterung des Artbegriffs im Sinne Buffons herangezogen wird. Diese Entwicklung nimmt ihren Ausgang von I. Kants Unterscheidung zwischen »Naturgattungen« und »Schulgattungen«, die er in einer kleinen Abhandlung über die »Racen« des Menschen von 1775 trifft.[71] »Naturgattungen« bezeichnen nach Kant Arten im Sinne Buffons, d.h. Mengen von Organismen auf der Grundlage einer

»Natureinteilung nach Stämmen, welche die Thiere nach Verwandtschaften in Ansehung der Erzeugung eintheilt«; »Schulgattungen« nehmen dagegen allein die »Ähnlichkeit« der Organismen zum Maßstab.[72] Aufgrund dieser Unterscheidung, die Kant sehr viel schärfer als Buffon herausarbeitet, hält er die Arten und Gattungen für natürliche Einheiten, die aufgrund einer »physischen Absonderung« entstanden sind; die höheren taxonomischen Einheiten wie Ordnungen und Klassen drücken nach Kant dagegen bloß eine »logische Absonderung« aus, die um der bloßen Vergleichung willen vollzogen werde.[73]

Neben Kant nehmen auch empirisch orientierte Naturforscher die Fähigkeit zur gemeinsamen Zeugung von fruchtbaren Nachkommen als Kriterium der Zugehörigkeit von zwei Individuen verschiedenen Geschlechts zur gleichen Art auf. So ist S.P. Pallas 1780 der Auffassung, zwei verschiedengeschlechtliche Individuen gehörten solange nicht zu einer Art, wie sie keine fruchtbaren Nachkommen miteinander zeugen können und durch konstante Merkmale voneinander unterschieden seien (»lorsque ces deux espéces propagent bien distinctement dans l'état sauvage par des individus des deux sexes, & lorsque ces deux sexes réunis different essentiellement par quelques caractéres constants du type des espéces voisines«).[74]

Im Gegensatz zu Buffon, Kant und Pallas halten aber andere Naturforscher in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts an einem auf Ähnlichkeit beruhenden Artbegriff fest. Zu diesen gehört J.F. Blumenbach. Er beschreibt die »natürliche Methode« 1779 als eine Klassifikation, die sich »nicht auf einzelne abstrahirte, sondern auf alle äußere Merkmale zugleich, auf den ganzen Habitus der Thiere« gründet.[75] Über das Kriterium der genealogischen Verwandtschaft, also gemeinsamen Abstammung schreibt Blumenbach nichts. Auch die explizite Bestimmung des Artbegriffs, die Blumenbach gibt, beruht allein auf dem Kriterium der Ähnlichkeit: »Thiere werden zu einer und derselben Spezies (Gattung) gehörig genannt, in wiefern sie an Gestalt und Verhaltungsweise so zusammenpassen, daß ihre Verschiedenheit von einander bloß durch Abartung hat entstehen können«.[76] In Bezug auf Artbegriffe, die auf der gemeinsamen Fortpflanzungsfähigkeit oder Abstammung beruhen, weist er auf die praktische Schwierigkeit in der Anwendung des Kriteriums der gemeinsamen Paarung hin: »wie fast ganz nichtig ist die Hoffnung, so viel wilde Thiere, besonders sich selbst überlassen, […] jemals zu dieser Vereinigung zu bringen?«.[77]

Kant wiederholt daher 1785 seinen Vorschlag zur Unterscheidung von Klassifikationen aufgrund von Ähnlichkeit und von Abstammung: Lebewesen, die aus unabhängigen »Erschaffungen« hervorgegangen sind, können nach Kant in eine *Nominalgattung* gestellt werden, »um sie nach gewissen Ähnlichkeiten zu klassificiren« – sie würden aber niemals eine *Realgattung* bilden, »zu welcher durchaus wenigstens die Möglichkeit der Abstammung von einem einzigen Paar erfordert wird«.[78] Mit dieser Unterscheidung differenziert Kant zwischen dem »Geschäft der Naturgeschichte« und dem der »Naturbeschreiber«[79]: Den Ausdruck ›Naturgeschichte‹ nimmt er also insofern ernst, als die Bestimmung von Realgattungen auf dem historischen Kriterium der gemeinsamen Abstammung beruht. Die Unterscheidung von ›Art‹ und ›Gattung‹ ist für Kant allein in der nach Ähnlichkeit klassifizierenden Naturbeschreibung möglich, nicht aber in der Naturgeschichte, in der innerhalb eines Verwandtschaftskreises ein genealogisches Kontinuum besteht: »Art und Gattung sind in der Naturgeschichte (in der es nur um die Erzeugung und den Abstamm zu thun ist) an sich nicht unterschieden. In der Naturbeschreibung, da es bloß auf Vergleichung der Merkmale ankommt, findet dieser Unterschied allein statt«[80].

Kritisiert wird diese Unterscheidung im folgenden Jahr von G. Forster. Forster hält es insbesondere für menschenunmöglich, eine Abgrenzung von taxonomischen Einheiten nach dem Kriterium der gemeinsamen Abstammung zu geben: »in diesem Sinne dürfte die Naturgeschichte wohl nur eine Wissenschaft für Götter und nicht für Menschen seyn. Wer ist Vermögend den Stammbaum auch nur einer einzigen Varietät bis zu ihrer Gattung hinauf darzulegen, wenn sie nicht etwa erst unter unsern Augen aus einer andern entstand?«.[81]

Auch auf diese Kritik reagiert Kant mit einer Präzisierung seiner Vorstellungen: Er vollzieht eine Zuordnung der Gegenüberstellung von *Naturbeschreibung* (»Physiographie«) und *Naturgeschichte* (»Physiogonie«[82]) zu der epistemischen Unterscheidung von *theoretischem Wissen*, das auf Vermögen des *Verstandes* beruht, und den *Ideen der Vernunft*, die auf das Ganze der Erfahrung gehen, aber bloß regulative Urteile hervorbringen.[83] Eine Evolution der Lebewesen von »Wasserthieren« über »Sumpfthiere« zu »Landthieren« hält Kant daher auch für möglich, wenngleich er diese Vorstellung auch ein »gewagtes Abenteuer der Vernunft« nennt[84] (↑Evolution; Phylogenese).

Eine genaue Erläuterung erfährt der Standpunkt Kants in einer Schrift C. Girtanners aus dem Jahr 1796. Wie Kant unterscheidet auch Girtanner zwischen »Naturgeschichte« und »Naturbeschreibung«:

»Geschlecht gebraucht man einmal, wenn eine zusammenhängende Erzeugung deren, welche dieselbe Form haben, statt findet; so sagt man z.B.: so lange das Geschlecht der Menschen ist, d.h. solange ihre Erzeugung ununterbrochen besteht. Ferner gebraucht man Geschlecht von dem, von welchem als dem ersten Bewegenden ausgehend das andere zum Sein gelangt; so nennt man die einen Hellenen von Geschlecht, die anderen Ioner, weil die einen vom Hellen, die andern von Ion als erstem Erzeuger abstammen« (Aristoteles, Metaphysik 1024a).

»Weil […] alles jetzt von bestimmten Samen erzeugt wird, springt es dorten hervor und steigt in den Räumen des Lichtes, wo der Stoff eines jeden wohnt und Körper des Ursprung; und darum vermag nicht alles aus allem zu werden, weil in bestimmten Dingen zuhaus ist geschiednes Vermögen« (Lukrez, De rerum natura I, 169-174).

»Nicht viele Arten von Menschen sind entstanden wie von Pflanzen, Gehölzen, Fischen, Vögeln, Schlangen, Haustieren und wilden Tieren, so daß wir auf solche Weise das ›nach Art‹ auffassen müßten, oder wenn es geheißen hätte: stammweise, damit unter sich Ähnliche und zu einem Samenursprung Gehörige von anderen unterschieden werden sollten« (Augustinus, De genesis III, 12, 20).

»Nach langen und gründlichen Untersuchungen erscheint uns kein anderes Kriterium zur Bestimmung von Arten sicherer als die über die Vermehrung mittels Samen weitergegebenen Unterschiede. Alle Variationen der Individuen, die aus den Samen einer Pflanze hervorgehen, sind bloße akzidentelle Variationen und keine Unterschiede, die eine artliche Differenzierung begründen würden« (Ray 1686, I, 40).

»[N]ous definissons l'espece par la generation, de sorte que ce semblable, qui vient ou pourrait estre venu d'une même origine ou semence, seroit d'une même espece« (Leibniz 1704, III, 6, §14).

»Species tot sunt, quot diversas formas ab initio produxit Infinitum Ens« (Linné 1737, §5).

»[O]n doit regarder comme la même espèce celle qui, au moyen de la copulation, se perpétue & conserve la similitude de cette espèce, & comme des espèces différentes celles qui, par les mêmes moyens, ne peuvent rien produire ensemble« (Buffon 1749, 10f.).

»Organisirte Körper, welche zu Einer und derselben Naturgattung (species naturalis) gehören, stehen, durch ihr Zeugungs-Vermögen, unter einander in Verbindung, und sind von Einem Stamme entsprossen« (Girtanner 1796, 4).

»La collection de tous les corps organisés nés les uns des autres, ou de parens communs, et de tous ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux, est appelée une espèce« (Cuvier 1798, 11).

»[I]l est utile de donner le nom d'espèce à toute collection d'individus semblables, que la génération perpétue dans le même état, tant que les circonstances de leur situation ne changent pas assez pour faire varier leurs habitudes, leur caractère et leur forme« (Lamarck 1809, I, 75).

»L'espèce est une collection ou une suite d'individus caractérisés par un ensemble de traits distinctifs dont la transmission est naturelle, régulière et indéfinie dans l'ordre actuel des choses« (Geoffroy Saint Hilaire 1859, II, 437).

»[S]pecies are only strongly marked and permanent varieties, and [...] each species first existed as a variety« (Darwin 1859, 469).

»When we call a group of animals, or of plants, a species, we may imply thereby either, that all these animals and plants have some common peculiarity of form and structure [morphological species]; or, we may mean that they possess some common functional character [physiological species]« (Huxley 1860, 543).

»[D]ie schärfste Bestimmung des Artbegriffes [...], nach welcher zu einer Art nur jene Individuen gehören, die unter völlig gleichen Verhältnissen auch völlig gleiche Merkmale zeigen« (Mendel 1866, 6).

»[D]ie Art [...] erscheint in dem grossen Entwicklungsgesetz als ein vorübergehender auf kürzere oder längere Zeitperioden beschränkter und veränderlicher Formenkreis, als der Inbegriff der Zeugungskreise, welche bestimmten Existenzbedingungen entsprechen und unter diesen eine gewisse Constanz der wesentlichen Merkmale bewahren« (Claus 1876, 77).

»Ce mot désigne un groupe d'individus dont les descendants se reproduisent; mais des animaux classés comme d'espèces différentes peuvent se reproduire, et d'autres, compris dans la même, en ont perdu la faculté« (Flaubert 1881, 101).

»Es sind eben Arten nur Gruppen von dergestalt abgeänderten Einzelthieren, dass eine geschlechtliche Mischung zwischen ihnen und anderen Gruppen nicht mehr geschieht oder mit Erfolg unbegrenzt nicht mehr möglich ist« (Eimer 1889, 16).

»[We] look upon a species [...] as an assemblage of individuals which have become somewhat modified in structure, form, and constitution so as to adapt them to slightly different conditions of life; which reproduce their like, and which usually breed together [...;] crossed with their near allies [they] do always produce offspring which are more or less sterile *inter se*« (Wallace 1889, 167).

»A group of individuals which, while fully fertile inter se, are sterile with all other individuals – or, at any rate, do not generate fully fertile hybrids« (Romanes 1895, II, 229).

»A group of individuals which, however many characters they share with other individuals, agree in presenting one or more characters of a peculiar kind, with some certain degree of distinctness« (Romanes 1895, II, 230).

»Zu einer Art gehören sämmtliche Exemplare, welche der in der Diagnose festgestellten Form entsprechen, ferner sämmtliche davon abweichenden Exemplare, die damit durch Zwischenformen so innig verbunden sind, dass sie sich ohne Willkür nicht scharf davon trennen lassen, end-

lich auch alle Formen, die mit den vorgenannten nachweislich in genetischem Zusammenhang stehen« (Döderlein 1902, 411).

»Zu einer Art gehören sämtliche Exemplare, welche der in der Diagnose festgestellten Form entsprechen, ferner sämtliche davon abweichende Exemplare, die mit jenen durch häufig auftretende Zwischenformen innig verbunden sind, ferner alle, die mit den Vorgenannten nachweislich in genetischem Zusammenhange stehen oder sich fruchtbar mit ihnen paaren« (Plate 1907, 589).

»Das Kriterium des Begriffs Species (= Art) ist […] ein dreifaches, und jeder einzelne Punkt ist der Prüfung zugänglich: Eine Art hat gewisse Körpermerkmale, erzeugt keine den Individuen andrer Arten gleiche Nachkommen und verschmilzt nicht mit andern Arten« (Jordan 1905, 159).

»[E]ine systematische Kategorie, in welcher man diejenigen organischen Individuen zusammenfaßt, die in bestimmten, relativ konstanten Eigenschaften untereinander übereinstimmen« (Schmidt 1912, 32).

»A species consists of the total of individuals of identical constitution unable to form more than one kind of gametes« (Lotsy 1916, 23).

»[L]a specie […] viene ad essere costituita da tutto l'internodio che sta fra due successivi sdoppiamenti o, ad ogni modo, da tutto il tratto rettilineo d'evoluzione che s'è prodotto dopo l'ultimo sdoppiamento. Possiamo chiamare ›specie filetica‹ o ›filomero‹ (segmento di phylum) la specie intesa in questo modo« (Rosa 1918, 216).

»Formen, die sich unter natürlichen Bedingungen durch Generationen erfolgreich mit einander paaren, bilden zusammen eine Art, wobei es geichgültig ist, wie groß ihre gegenseitige Ähnlichkeit ist« (Stresemann 1920, 151f.).

»Art ist eine natürliche kontinuierliche Fortpflanzungsgemeinschaft« (Remane 1927, 7).

»The smallest natural populations permanently separated from each other by a distinct discontinuity in the series of biotypes, are called species« (du Rietz 1930, 357).

»A species is a group of similar individuals differing from other groups in a number of more or less true-breeding characters, greater than those which often occur within the limits of a family, and not the direct result of environmental or other nurtural influences. The members of a species are fertile with one another, but not readily with other species« (Thompson 1934, II, 1334).

»Considered dynamically, the species represents that stage of evolutionary divergence, at which the once actually or potentially interbreeding array of forms becomes segregated into two or more separate arrays which are physiologically incapable of interbreeding« (Dobzhansky 1935, 354).

»[T]here is no single criterion of species. Morphological difference; failure to interbreed; infertility of offspring; ecological, geographical, or genetical distinctness – all of those must be taken into account, but none of them singly is decisive. Failure to interbreed or to produce fertile offspring is the nearest approach to a positive criterion« (Huxley 1940, 11).

»Species are groups of actually or potentially interbreeding populations, which are reproductively isolated from other such groups« (Mayr 1942, 120).

»Als A. wird die Gesamtheit aller Einzellebewesen (Individuen) gleicher stammesgeschichtlicher Herkunft (Abstammungsgemeinschaft) innerhalb eines den Lebensansprüchen u. historischen Gegebenheiten entsprechenden Verbreitungsgebietes (Areal) bezeichnet, bei der zumindest räumlich benachbarte Individuen eine Fortpflanzungsgemeinschaft bilden, d.h. miteinander unbeschränkt fruchtbar sind« (Kosmos-Lexikon der Naturwissenschaften 1953, 129).

»Die Grenzen der Art im Zeitlängsschnitt wären [...] durch zwei Artspaltungsprozesse bestimmt: denjenigen, durch den sie als selbständige Fortpflanzungsgemeinschaft geschaffen wurde, und denjenigen, mit dem die leiblichen Nachkommen dieser Ausgangspopulation aufhörten, eine einheitliche Fortpflanzungsgemeinschaft zu sein« (Hennig [1960], 65).

»An evolutionary species is a lineage (an ancestor-descendant sequence of populations) evolving separately from others and with its own unitary evolutionry role and tendencies« (Simpson 1961, 153).

»Die Art ist eine Serie von Individuen, die in der Gesamtheit ihrer typischen Eigenschaften übereinstimmen und in ihren räumlich oder zeitlich aneinander anschließenden Populationen eine meist nur geringfügige fließende Variabilität zeigen« (Schindewolf 1962, 67).

»L'espèce est un ensemble d'êtres vivants qui descendent les uns des autres, dont les genotypes sont très voisins (d'où leur similitude morphologique, physiologique et éthologique) et qui, dans des conditions naturelles, ne s'hybrident pas, pour des causes géniques, anatomiques, éthologiques, spatiales, ou écologiques, avec des êtres vivants de tout autre groupe« (Grassé 1966, 881).

»Art, Spezies, die wichtigste taxonome Einheit (Kategorie) des Systems der Pflanzen und Tiere. Als natürliche Grundeinheit umfaßt die A. die Gesamtheit aller Individuen oder Populationen, die einer potentiellen Fortpflanzungsgemeinschaft angehören, d.h. die A. ist auf Grund stammesgeschichtlicher Herkunft (Abstammungsgemeinschaft) durch mehrere konstante Vererbungsmechanismen morphologisch, physiologisch, embryologisch, verhaltensmäßig u.a. deutlich von allen anderen Abstammungsgemeinschaften geschieden« (ABC Biologie 1967, 49).

»Species [...] are the most extensive units in the natural economy such that reproductive competition occurs among their parts« (Ghiselin 1974, 538).

»A species is a lineage (or a closely related set of lineages) which occupies an adaptive zone minimally different from that of any other lineage in its range and which evolves seperately from all lineages outside its range« (Van Valen 1976, 233).

»A species is a single lineage of ancestral descendant populations of organisms which maintains its identity from other such lineages and which has its own evolutionary tendencies and historical fate« (Wiley 1978, 18).

»Species are the smallest groups that are consistently and persistently distinct, and distinguishable by ordinary means« (Cronquist 1978, 15).

»A ›species‹ is merely a population or group of populations defined by one or more apomorphous features; it is also the smallest natural aggregation of individuals with a specifiable geographic integrity that cannot be defined by any set of analytic techniques« (Rosen 1979, 227).

»Eine Art umfaßt alle zwischen der Aufspaltung der Stammart und der eigenen Aufspaltung in erneut reproduktiv isolierte Tochterarten in Populationen sich realisierende Individuen, die zumindest potentiell miteinander fertile Nachkommen erzeugen können« (Klausnitzer & Richter 1979, 237).

»[A] species is a diagnosable cluster of individuals within which there is a parental pattern of ancestry and descent, beyond which there is not, and which exhibits a pattern of phylogenetic ancestry and descent among units of like kind« (Eldredge & Cracraft 1980, 92).

»[S]pecies are simply the smallest detected samples of self-perpetuating organisms that have unique sets of characters« (Nelson & Platnick 1981, 12).

»We can [...] regard as a species that most inclusive population of individual biparental organisms which share a common fertilization system« (Paterson 1985, 25).

»Eine Art ist […] der evolutionäre Abschnitt zwischen zwei Speziationen oder aber zwischen einer Speziation und dem Zeitpunkt ihres nachkommenlosen Aussterbens« (Willmann 1985, 133).

»The cohesion species concept is the most inclusive population of individuals having the potential for phenotypic cohesion through intrinsic cohesion mechanisms« (Templeton 1989, 12).

»[E]very modern species definition in a diverse sample either explicitly or implicitly equates species with segments of population lineages. […] Not just any lineage segment qualifies as a species, however. Instead, a species corresponds with a lineage segment bounded by certain critical events. Authors disagree, however, about which events are critical« (de Queiroz 1999, 50; 53).

»[W]ichtigste Verallgemeinerungseinheit der Biologie und damit grundlegender Begriff der Systematik, Klassifikation und Taxonomie. – Als Arten bezeichnet man Gruppen von Individuen, die durch Abstammungsbande zwischen Elter(n) und Nachkommen […] gekennzeichnet sind […] und in Gestalt, Physiologie und Verhalten soweit übereinstimmen, daß sie sich von anderen Individuengruppen abgrenzen lassen. Bei Organismen mit zweigeschlechtlicher Fortpflanzung kommt als entscheidendes Kriterium die Fähigkeit hinzu, gemeinsam fertile Nachkommen […] zu erzeugen« (Rehfeld 1999, 9).

»Species are reproductively isolated natural populations or groups of natural populations. They originate via the dissolution of the stem species in a speciation event and cease to exist either through extinction or speciation« (Meier & Willmann 2000, 31).

»A species is the least inclusive taxon recognized in a formal phylogenetic classification. As with all hierarchical levels of taxa in such a classification, organisms are grouped into species because of evidence of monophyly. Taxa are ranked as species rather than at some higher level because they are the smallest monophyletic groups deemed worthy of formal recognition, because of the amount of support for their monophyly and/or because of their importance in biological processes operating on the lineage in question« (Mishler & Theriot 2000, 46f.).

»*A species is a lineage separated from other lineages by causal differences in synapomorphies*. The sense in which lineages are separated will vary according to the organisms. In sexual organisms, it will involve the variety of prezygotic and postzygotic isolating mechanisms. In ecospecies it will involve the occupancy of an ecological role in vicariant ecosystems (i.e., in similar roles in each system, interchangeable with each local instance). In agamospecies it will involve approaching the mean ›wild-type‹ genotype through selection against intermediates. In phylospecies, it will mean remaining diagnosably distinct (although I have added the requirement that diagnosis be founded on actual causal mechanisms in the ultimate case). The point here is that there is a pattern of distinctness, on which we can refine our diagnoses to uncover the processes that cause them« (Wilkins 2003, 635).

»[S]pecies are best understood as open or closed, causally integrated processual systems that also instantiate an historically conditioned homeostatic property cluster natural kind« (Rieppel 2009, 33).

Tab. 14. Definitionen des biologischen Artbegriffs.

Die Naturgeschichte lehre, »wie das Urbild einer jeden Stammgattung von Thieren und Pflanzen ursprünglich beschaffen gewesen sei, und wie die Gattungen von ihrer Stammgattung allmählig abgeartet seien«.[85] Die Naturbeschreibung vollziehe dagegen eine Einteilung der »organisirten Körper, nach dem Linneischen Systeme, in Klassen, Ordnungen, Geschlechter und Arten. Diese Eintheilung der Schule, welche bloß für das Gedächtnis ist, bringt die organischen Geschöpfe unter Titel, nach ihrer *Ähnlich-*

keit, oder nach der Analogie«.[86] Weiter formuliert er: »Die Naturgeschichte, im philosophischen Sinne, theilt die organisirten Körper in Stämme, nach ihren Verwandschaften in Ansehung der Erzeugung. Sie gründet sich auf das gemeinschaftliche Gesetz der Fortpflanzung. Einheit der Gattung ist bei ihr Einheit der zeugenden Kraft. Auf diese Weise entsteht ein Natur-System für den Verstand, eine Eintheilung der organisirten Körper unter Gesetze«.[87] Ausdrücklich definiert Girtanner natürliche Gattungen und Arten auf dieser fortpflanzungsbiologischen Grundlage: »Alle Thiere, oder Pflanzen, die mit einander fruchtbare Junge zeugen, gehören zu Einer physischen Gattung«[88] (vgl. Tab. 14). Girtanner identifiziert die Ausdrücke ›Gattung‹ und ›species‹ miteinander – naheliegend ist dies, weil auf diese Weise die Fortpflanzung (Begattung) als Grundlage der Einteilung betont wird. Über die Abgrenzung von Arten hinaus schlägt Girtanner vor, auch die gesamte Systematik der Lebewesen auf eine genealogische Grundlage zu stellen. Er fordert, es müsse »eine neue Eintheilung des Thierreiches in Klassen, Ordnungen, Gattungen, Rassen, Spielarten und Varietäten, nach der Verwandschaft der Zeugung vorgenommen werden. Wahrscheinlich vergehen noch Jahrhunderte ehe dieß geschehn kann!«[89] Mit dieser Forderung könnte Girtanner als der Gründungsvater der kladistischen Systematik angesehen werden (↑Systematik). Und bemerkenswerterweise nimmt in der von Girtanner aufgelisteten Reihe von taxonomischen Einheiten der Terminus ›Gattung‹ die Stellung ein, die bei Linné die Art (*species*) innehat.

Eine kodifizierte Form, die für die spätere Rezeption von großer Bedeutung ist, gibt J.K.W. Illiger dem Artbegriff Kants und Girtanners. Er definiert im Jahr 1800 in ihrem Sinne (und häufig mit genau Girtanners Formulierungen, aber ohne ihn zu zitieren[90]): »Art, *Species*, […] ist der Inbegriff aller Individuen, welche fruchtbare Junge miteinander zeugen. Diese Bestimmung der Art scheint die Natur selbst zu diktiren. Wir können die Art nur aus Erfahrungen über die Erzeugung bestimmen, und es ist falsch, wenn man, wie gewöhnlich zu geschehn pflegte, annimmt, daß die Art aus der Abziehung allgemeiner mehrern Individuen gemeinschaftlicher Merkmale entstehe«.[91]

Konstanz und Transformation von Arten

Bei den Biologen, die zu Beginn des 19. Jahrhunderts eine Transformation der Arten im Laufe der Erdgeschichte für möglich erachten und Theorien für den Mechanismus dieses Prozesses vorschlagen, ist ein fortpflanzungsbiologischer Artbegriff verbreitet. Dies gilt insbesondere für J.B. de Lamarck. Er definiert eine Art als eine Menge von ähnlichen Individuen, die durch andere ähnliche Individuen erzeugt wurden (»collection d'individus semblables qui furent produits par d'autres individus pareils à eux«[92]). Lamarck weist aber auch darauf hin, dass es für ihn streng genommen nur Individuen in der Natur gebe; konstante Arten (»espèces constantes«) gebe es dagegen nicht.[93] Die Arten gelten ihm vielmehr als veränderlich (↑Phylogenese).

Die Frage der Konstanz oder Transformation von Arten wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts kontrovers diskutiert. Auf der einen Seite geht G. Cuvier weiterhin von einer göttlichen Schöpfung der Arten und ihrer harmonischen ↑Anpassung an die jeweilige Umwelt aus[94] und definiert eine Art ähnlich wie Linné vor ihm über die Verschränkung der beiden Kriterien der gemeinsamen Abstammung und der Ähnlichkeit: »La collection de tous les corps organisés nés les uns des autres, ou de parens communs, et de tous ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux, est appelée une espèce«[95]. Auf der anderen Seite betont Lamarck die Veränderlichkeit der Individuen in einer Abstammungsreihe und schließt daraus, es gebe keine konstanten Arten in der Natur: »ces individus, qui appartenoient originairement à une espèce, se trouvent à la fin transformés en une espèce nouvelle, distincte de l'autre«[96] (Lamarck spricht hier von einer Transformation der Individuen, nicht der Arten; problematisch ist es allerdings, wenn er hier nahe legt, dieselben Individuen würden erst zu einer und dann zu einer anderen Art gehören; vgl. die Diskussion unten zu *Artumwandlung*). Bei Lamarck zeigt sich damit ebenso wie später bei Darwin die Einschätzung der Art als eine historische Einheit: Jede Art hat ihre Geschichte. Er definiert sie als eine Gruppe von sich fortpflanzenden Organismen, die solange gleich bleiben, bis Umweltänderungen Änderungen der organischen Formen nach sich ziehen (»il est utile de donner le nom d'espèce à toute collection d'individus semblables, que la génération perpétue dans le même état, tant que les circonstances de leur situation ne changent pas assez pour faire varier leurs habitudes, leur caractère et leur forme«[97]).

Praxis der Artbestimmung

Die verschiedene Einschätzung des Artbegriffs spiegelt sich auch in der höchst unterschiedlichen Praxis der Abgrenzung von Arten. Ein Extrem bildet der Pionier der Ornithologie, der thüringische Pfarrer C.L. Brehm, der viele verschiedene Arten innerhalb der von Linné abgegrenzten Spezies unterscheidet, z.B. allein 14 Arten von Haussperlingen für seine thüringische Heimatstadt.[98] Brehm charakterisiert die Ar-

ten als Variationen »ein und derselben Grundgestalt«, also auf morphologischer Grundlage. Schon in der zeitgenössischen Kritik wird bemerkt, dass manche der von Brehm identifizierten Arten keine »ächten« Arten seien, sondern vielmehr »climatische oder locale Abänderungen«.[99] Die fehlende Einheitlichkeit in der Abgrenzung und Benennung von Arten führt in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts zu heftigen Auseinandersetzungen, die seit den 1840er Jahren in die Entwicklung von Regelwerken zur Nomenklatur münden (↑Taxonomie).

Durch die Evolutionstheorie beeinflusste Autoren sind in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts häufig dazu geneigt, innerhalb der allgemein anerkannten Arten viele neue Arten zu unterscheiden (»splitters«); ihnen stehen solche Systematiker gegenüber, die die bestehenden umfassenden Arten verteidigen (»lumpers«) und die der Auffassung sind, eine mögliche Transformation der Arten dürfe die Taxonomie nicht beeinflussen, weil Arten solche Einheiten bezeichnen sollten, die sich nicht verändern.[100]

Darwin: Skepsis gegenüber dem Begriff

Die skeptische Sicht auf einen typologisch oder essenzialistisch bestimmten Artbegriff, wie sie sich prägnant bei Buffon findet, verstärkt sich unter dem Einfluss der Evolutionstheorie immer weiter. Der essenzialistische Typusbegriff gerät dabei zunehmend unter einen pauschalen Metaphysikverdacht und wird allenfalls als pragmatisches Instrument zur Ordnung der Mannigfaltigkeit akzeptiert.

Eine Schlüsselrolle in dieser Entwicklung nimmt C. Darwin ein. Auch wenn Darwin den Begriff der Art im Titel seines Hauptwerkes führt, hält er ihn doch nicht für scharf bestimmbar (»It all comes, I believe, from trying to define the undefinable«[101]). Der wesentliche Grund hierfür ist seine Lösung vom typologischen, oder besser »fixistischen« Artkonzept, die ihm anfangs wie ein Verbrechen erscheint (»species are not (it is like confessing a murder) immutable«[102]). In seinem Hauptwerk erläutert Darwin seinen Artbegriff durch die Bestimmung von Arten als Gruppen von Individuen, die einander stark ähneln (»a set of individuals closely resembling each other«[103]); eine genaue Abhebung der Arten von Varietäten sei nicht möglich; die Abgrenzung von Arten beruhe vielmehr auf Konvention (»arbitrarily given«) und erfolge allein aus praktischen Gründen (»for the sake of convenience«)[104]. Zu beziehen ist diese Einschätzung v.a. auf die Unterscheidung von Arten und Varietäten: Zwischen diesen ist für Darwin eine Grenze nicht scharf zu ziehen.[105] Darwins Einstellung zum Artbegriff ist also wesentlich pragmatischer Natur. Abzulehnen ist nach Darwin allein eine essenzialistische Artdefinition, die jeder Art ein Wesensmerkmal zuschreibt, weil die generationenübergreifende Veränderung der Organismen eine solche Definition verbiete.

Als Erwiderung auf Darwins Zurückhaltung in der Bestimmung des Artbegriffs ist ihm vorgehalten worden, dass es ohne einen solchen Begriff keine Evolution geben könne. So urteilt L. Agassiz: »If species do not exist at all, as the supporters of the transmutation theory maintain, how can they vary? And if individuals alone may exist, how can the differences which may be observed between them prove the variability of species?«.[106] Agassiz sieht die Arten ebenso als »ideale Entitäten« an wie die anderen Taxa der Klassifikation (Gattungen, Familien etc.).[107] Darwin reagiert auf die Kritik von Agassiz mit Unverständnis und räumt den Arten eine *Existenz in der Zeit* oder eine *zeitweilige Existenz* (»temporary existence«) ein.[108] Diese Beschereibung findet sich auch bereits 1856 bei dem französischen Ornithologen C. Bonaparte (»existence temporaire«) zu (↑Phylogenese).[109]

Aus den Aufzeichnungen in seinen älteren Notizbüchern wird deutlich, dass Darwin Arten zumindest in einigen Zusammenhängen als reproduktiv isolierte Einheiten ansieht. Darwin erwägt zwei Kriterien zur Bestimmung von Arten, die beide auf einem kausalen Mechanismus und nicht auf bloßer Klassifikation aufgrund von äußerer Ähnlichkeit beruhen: Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren und Fähigkeit zur Erzeugung gemeinsamer Nachkommen (Kreuzbarkeit): »There is only two ways of proving [that two animals belong to the same species:] one when they can proved descendant […], or when placed together they will breed«.[110] Als eine »reale Sache« erscheinen Arten Darwin v.a. ausgehend vom Kriterium der Kreuzbarkeit: »As species is [certain] real thing with regard to contemporaries – fertility must settle it«.[111] Darwin diskutiert insbesondere ethologische Isolationsmechanismen und stellt fest, dass gute Arten morphologisch nicht stark differenziert sein müssen (»species may be good ones & differ scarcely in any external character«; z.B. die Laubsängerarten *Phylloscopus collybita* und *sibiliatrix*).[112] Auch in späteren Werken gibt Darwin nicht die Ähnlichkeit der Individuen, sondern ihre Kreuzbarkeit als den besten Test der Artzugehörigkeit aus (»the absence of fusion affords the usual and best test of specific distinctness«[113]). Die reproduktive Isolation ist für Darwin aber andererseits kein universales Kriterium zur Abgrenzung von Arten: »First crosses between forms, sufficiently distinct to be ranked as

species, and their hybrids, are very generally, but not universally, sterile«.[114] Trotz seiner vorsichtigen Einstellung gegenüber einer allgemeinen Definition des Artbegriffs lehnt Darwin das Konzept also nicht ab. Seine Bemerkungen sind vor dem Hintergrund zu verstehen, dass er primär nicht an den wohl definierten Arten und der Konstanz der Arten, sondern im Sinne seiner Theorie der Phylogenese an den Grenzfällen und Übergängen interessiert ist.[115] Von einem allgemeinen populationstheoretischen Artbegriff kann bei Darwin dennoch nicht die Rede sein.[116]

Von seinen Zeitgenossen wird die These der ↑Phylogenese der Organismen, also des genealogischen Zusammenhangs von Organismen verschiedener Arten, relativ schnell akzeptiert. Auf allgemeine Ablehnung, selbst unter seinen Anhängern, stößt dagegen der von Darwin vorgeschlagene Mechanismus der ↑Selektion. Verbunden mit dieser Ablehnung ist auch die Ablehnung eines kontinuierlichen Übergangs von einer Art in eine andere. Am Ende des 19. Jahrhunderts gelten Arten zwar als Stadien eines Evolutionsprozesses, also nicht mehr als unveränderlich und ewig, sie werden aber doch weiterhin als *diskret* angesehen.[117] Der Übergang zwischen Arten wird allgemein als ein Sprung, nicht als ein Fließen verstanden (↑Mutation).

Darwins Einbettung des Artbegriffs in die Theorie der Evolution hat natürlich Konsequenzen für die Definition des Begriffs. Im Anschluss an Darwins Theorie werden am Ende des 19. Jahrhunderts unter Arten historisch entstandene Entitäten verstanden. C. Claus bestimmt eine Art im Sinne Darwins als einen »veränderlichen Formenkreis«, der über gewisse Zeitperioden Bestand hat. Über das Kriterium der Paarung von Organismen verbunden, sei eine Art »der Inbegriff der Zeugungskreise«.[118] Die meisten Artdefinitionen dieser Zeit beruhen auf einer Verbindung morphologischer und genealogischer Kriterien, so auch die im frühen 20. Jahrhundert viel zitierte Definition von L. Döderlein, die später durch L. Plate modifiziert wird (vgl. Tab. 14).[119]

Realität vs. Abstraktheit von Arten

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ist das ganze Spektrum der Meinungen zum ontologischen Status (›Realität‹ vs. ›Abstraktheit‹) von Arten und höheren Taxa vertreten (vgl. Tab. 15).[120] Einen extremen Standpunkt nehmen C. von Nägeli und F. Heincke ein, indem sie für die Realität aller taxonomischer Kategorien plädieren, weil sie alle »natürliche Einheiten« seien[121], d.h. »in der Natur bestehen«[122].

E. Haeckel sieht dagegen allein die höchsten systematischen Kategorien, d.h. die Stämme als real an. In ihnen seien die Individuen »durch das materielle Band der Blutsverwandtschaft« miteinander verbunden, weil sie von einer »einzigen gemeinsamen Urform« abstammten und auf diese Weise »kontinuierlich zusammenhängende Glieder« einer Einheit bildeten.[123] Den Stamm oder das Phylon hält Haeckel daher »für die einzige reale und für die einzige genau durch ihren Inhalt und Umfang zu definirende Kategorie des Systems«.[124] Alle anderen Kategorien des Systems einschließlich der Spezies bezeichnet er als »willkührliche und subjective Abstractionen«.[125] Die fehlende Realität der Arten ist aber für Haeckel kein großes Problem. Denn die Tatsache, dass Individuen allein nach bestimmten begrifflichen Kriterien zu Arten zusammengefasst werden könnten, ändere nichts an dem Wert einer solchen Zusammenfassung.

Bis ins 20. Jahrhundert ist die Meinung dominierend, dass allein Arten den ontologischen Status der Realität haben, alle anderen Taxa aber abstrakte Einheiten seien. Paradigmatisch formuliert A. Schopenhauer diese Auffassung 1844: »[Es] sind die species das Werk der Natur, die genera das Werk des Menschen: sie sind nämlich bloße Begriffe. Es gibt species naturales, aber genera logica allein«.[126] Von biologischer Seite neigen zu dieser Auffassung die Botaniker F. Delpino und A. Kerner von Marilaun und die Zoologen H. Burmeister, J.D. Dana und F. Brauer.[127] Als Grund für die Realität der Arten wird das »gemeinsame Band« zwischen den Individuen einer Art gesehen, das (bei sexuell sich vermehrenden Organismen) durch die gemeinsame Fortpflanzung gegeben sei.[128]

Ein vierter Standpunkt besteht schließlich in der These, dass allein die Individuen real, alle systematischen Kategorien einschließlich der Art dagegen Abstraktionen seien. Diese Meinung vertreten (ebenso wie anfangs Buffon und Lamarck) u.a. L. Agassiz, C. Claus und M. Möbius.[129] E. Bessey hält die Arten zu Beginn des 20. Jahrhunderts allein für geistige Konzepte (»mental concepts«) ohne tatsächliche Existenz (»no actual existence«) in der Natur: »They are conceived in order to save ourselves the labor of thinking in terms of individuals, and they must be so framed that they do save us labor«[130].

Sofern überhaupt noch eine Debatte über die »Realität« höherer taxonomischer Kategorien seit Mitte des 20. Jahrhunderts geführt wird, ist diese meist durch eine liberale Haltung gekennzeichnet, nach der durchaus nicht nur Arten als reale Einheiten angesehen werden. Nach einer Umfrage unter 48 namhaften Taxonomen im Jahr 1940 ist die große Mehrheit von ihnen der Auffassung, die *Gattung* sei im Vergleich zur Art die »natürlichere Einheit«, und sie entstehe außerdem auf gleiche Weise wie Arten.[131]

		Ontologischer Status von Arten	
		real	konstruiert
Ontologischer Status höherer Taxa	real	*Nägeli 1865*	*Haeckel 1866*
	konstruiert	*Burmeister 1856*	*Claus 1880*

Tab. 15. Kreuzklassifikation von Standpunkten zur Realität von Arten und höheren Taxa in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts.

Differenzierung des Artbegriffs

Seit Ende des 19. Jahrhunderts werden verschiedene terminologische Vorschläge gemacht, die umfassende und die enge Bedeutung des Artbegriffs voneinander zu trennen. H. de Vries spricht von *Großarten* und *elementaren Arten*, ohne diese aber genauer zu definieren.[132] Gemäß seiner Mutationstheorie ist er lediglich der Ansicht, neue elementare Arten »entstehen plötzlich, ohne Uebergänge«[133] und »sind meist völlig constant, vom ersten Augenblicke ihrer Entstehung an«[134]. J.P. Lotsy begründet 1916 die Unterscheidung zwischen ***Linneon*** als Bezeichnung für die klassischen Arten im umfassenden rein morphologischen Sinn (»the total of individuals which resemble one another more than they do any other individuals«[135]) und ***Jordanon*** für den engeren reproduktionsbiologischen Artbegriff (»a group of externally alike individuals which all propagate their kind faithfully, under conditions excluding contamination by crossing with individuals belonging to other groups, as far as these external characters are concerned, with the only exception of noninheritable modifications of these characters«[136]). Der letztere Terminus nimmt Bezug auf den französischen Botaniker A. Jordan (1814-1897), der für Pflanzenarten viele kleine Varietäten beschreibt, die sich nur geringfügig unterscheiden, deren Merkmale aber über Generationen konstant bleiben und die damit eine morphologisch und genetisch einheitliche Gruppe von Individuen bilden. Den Hintergrund von Jordans Praxis der Arteinteilung bilden nicht evolutionäre Überlegungen, sondern der Glaube an die Vielfalt der Schöpfungen Gottes. Lotsy identifiziert die traditionelle Kategorie der Art nicht mit einem seiner beiden neuen Konzepte, sondern führt diese als eine dritte Kategorie ein: Arten (»species«) werden von Lotsy durch die Homogenität der Gameten von Individuen abgegrenzt und können damit nicht aufgrund morphologischer Vergleiche oder Paarungsbeobachtungen bestimmt werden, sondern setzen Kreuzungsversuche mit Hybriden voraus (vgl. Tab. 14).[137]

Arten als »Wirkungseinheiten«?

Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts ist es die herrschende Ansicht, dass der taxonomischen Ebene der Art eine grundsätzlich andere Bedeutung zukomme als den höheren Kategorien. J. Huxley argumentiert, aufbauend auf der Vorstellung der ↑Arterhaltung, dass Arten – im Vergleich zu höheren Taxa – als Einheiten der Natur mit einer größeren Realität und Objektivität anzusehen seien (»species have a greater reality in nature, […] a greater degree of objectivity, than higher taxonomic categories«). Arten können nach Huxley im Gegensatz zu den höheren Kategorien als abgegrenzte sich selbst erhaltende Einheiten der Natur bestimmt werden (»distinct self-perpetuating units with an objective existence in nature«).[138]

Die angeblich größere »Realität« und »Objektivität« der Kategorie der Art wird also daran festgemacht, dass die Zusammenfassung von Arten auf der Grundlage von beobachtbaren sexuellen Fortpflanzungsereignissen beruht. Die Definition baut damit nicht auf der willkürlichen Entscheidung auf, dass nach dieser oder jener genealogischen Entfernung von einer ›Gattung‹, ›Familie‹, ›Ordnung‹ oder ›Klasse‹ zu reden ist, sondern auf einer tatsächlichen kausalen Interaktion von Organismen. Arten bilden in diesem Sinne »Wirkungseinheiten«, wie sie L. von Bertalanffy 1932 nennt.[139]

Kritisch wird allerdings später darauf hingewiesen, dass meist nicht alle Mitglieder einer Art eine reale Interaktionsgemeinschaft bilden. Organismen und Nachkommenreihen von Organismen können geografisch und zeitlich isoliert voneinander vorkommen, so dass Interaktionen, und damit auch die gemeinsame Fortpflanzung, ausgeschlossen sind. Und auch bei Organismen einer Art, die im gleichen Raum und zur gleichen Zeit vorkommen, kann es ökologische, ethologische oder physiologische Mechanismen der Isolation geben (Rassen, Ökotypen, u.a.), die eine Kreuzung unter natürlichen Bedingungen ausschließen.[140] Eine reale Interaktionsgemeinschaft bilden allein die Mitglieder einer ↑Population, nicht aber einer Art.

Um den Status der realen Interaktionsgemeinschaft zu retten, wird häufig vorgeschlagen, Arten als Menge von Organismen zu definieren, die miteinander Nachkommen zeugen *können*, auch wenn sie dies tatsächlich nicht tun. Diese potenzielle sexuelle Interaktion als Grundlage des Artbegriffs erlaubt zwei Interpretationen: Sie kann so verstanden werden, dass allein die Organismen zu einer Art zusammengefasst

werden, die unter natürlichen Bedingungen miteinander Nachkommen zeugen, wenn die räumlichen und zeitlichen Hindernisse entfernt werden (unter Beibehaltung der ethologischen und ökologischen Barrieren). Oder sie kann rein physiologisch so verstanden werden, dass alle die Organismen eine Art bilden, die sich unter irgendwelchen natürlichen oder künstlichen Bedingungen (z.B. künstlicher Befruchtung) miteinander paaren und fertile Nachkommen zeugen können. Weil es sich in beiden Fällen bei den Interaktionen aber immer um mögliche und nicht tatsächliche handelt, können sie nicht dazu dienen, Arten als reale Interaktionsgemeinschaften zu bestimmen. Es besteht damit eine grundsätzliche Schwierigkeit in der Abgrenzung von natürlichen biologischen Arten aufgrund potenzieller Interaktionen. Der Hauptvertreter des »biologischen Artbegriffs«, E. Mayr, rückt daher seit den 1960er Jahren in seinen Definitionen einer Art von der Einschränkung einer bloß potenziellen Interaktion ab (vgl. Tab. 16).

Morphologische, physiologische, biologische Arten

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird zunehmend klar, dass sich nicht alle Arten morphologisch deutlich unterscheiden müssen. Es werden daher verschiedene Relativierungen des Artbegriffs vorgenommen. Darwin nennt in seinem Hauptwerk eine Gruppe von Organismen, die untereinander homogen, aber gegen andere Mitglieder der gleichen Art morphologisch abgegrenzt sind (»a well-marked variety«) *beginnende Arten* (»incipient species«).[141] G.H.T. Eimer spricht 1888 von einer »werdenden Art«.[142]

In terminologischer Hinsicht werden verschiedene Versuche unternommen, innerhalb des Artbegriffs Differenzierungen einzuführen und Typen von Arten zu unterscheiden. So differenziert T.H. Huxley 1860 zwischen ***morphologischen Arten*** und ***physiologischen Arten*** (»physiological species«) und definiert letztere durch die gemeinsame Fortpflanzungsfähigkeit ihrer Mitglieder (»groups of individuals, which breed freely together, tending to reproduce their like«).[143] In ähnlicher Weise unterscheidet Haeckel 1866 zwischen einem *morphologischen*, *physiologischen* und *genealogischen* Begriff der Spezies.[144] Die Bezeichnungen für diese Kategorien erscheinen z.T. bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts: C.G.F. Gore unterscheidet 1838 bei Rosen drei physiologische Arten (»physiological species«[145]), wobei sie dabei zugrundelegt, dass Individuen zu einer Art zusammengefasst werden, wenn sie voneinander abstammen und in invariablen Merkmalen einander ähneln (»A species ought to be composed of individuals produced from each other by successive generations, and resembling each other in one or more invariable specific characters«[146]). Den Ausdruck ›morphologische Art‹ führt Huxley 1856 ein; er bestimmt sie als die kleinste Gruppe von Individuen, die über ein nur diesen gemeinsames Merkmal definiert ist (»the smallest group of individuals which can be defined by a common character, and absolutely separated from all other groups by that character, and this might be termed a *morphological species*«).[147] Gruppen, die in der Praxis aufgestellt werden, aber kein absolutes Abgrenzungskriterium in diesem Sinne aufweisen, nennt Huxley 1856 *konventionelle Arten* (»conventional species«).[148]

Huxley verwendet 1876 auch wohl als erster die Formulierung ***biologische Arten*** (»biological species«). Biologische Aren sind für Huxley dadurch ausgezeichnet, dass sie über ihre Reproduktion eine natürliche Einheit bilden (»ideas derived from the study of the phenomena of generation enter in various ways into the conception of biological species«).[149] Zu einer terminologischen Bezeichnung in Abgren-

»A species consists of a group of populations which replace each other geographically or ecologically and of which the neighboring ones intergrade or hybridize wherever they are in contact or which are potentially capable of doing so (with one or more of the populations) in those cases where contact is prevented by geographical or ecological barriers« (1940, 256).
»Species are groups of actually or potentially interbreeding populations, which are reproductively isolated from other such groups« (1942, 120).
»Species are groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups« (1969.1, 26; 1969.2, 314).
»A species is a protected gene pool. It is a Mendelian population that has its own devices (called isolating mechanisms) to protect it from harmful gene flow from other gene pools« (1970, 13).
»A species is a reproductive community of populations (reproductively isolated from others) that occupies a specific niche in nature« (1982, 273).
»A species is an interbreeding community of populations that is reproductively isolted from other such communites« (1992, 222).
»A reproductively isolated aggregate of populations which can interbreed with one another because they share the same isolating mechanisms« (1997, 311).

Tab. 16. Wandlung der Definitionen des »biologischen Artbegriffs« bei Ernst Mayr.

zung von anderen Formen von Arten in der Biologie entwickelt sich der Ausdruck in den 1880er Jahren, und zwar vor dem Hintergrund eines Verständnisses von ›biologisch‹ im Sinne von »ökologisch« (↑Biologie): C.B. Klunzinger führt diese Kategorie 1885 in der Abgrenzung von Forellenarten ein und definiert »biologische Arten« dadurch, dass ihre Mitglieder »sich nur durch den Aufenthaltsort sicher unterscheiden, in der Form aber allerlei Übergänge zu einander zeigen«.[150] Im Anschluss an Klunzinger verwendet auch Eimer die Bezeichnung ›biologische Arten‹ 1888 und versteht sie als »Oertlichkeitsformen«, bei denen die Organismen durch den Einfluss des Aufenthaltsorts verschieden geworden sind.[151] H. Klebahn spricht 1892 in Bezug auf Getreiderostpilze von »mehr biologischen als morphologischen Species«.[152] J. Eriksson identifiziert 1894 bei der gleichen Pilzgruppe verschiedene Typen von physiologischer Reaktion bei Pilzen, die sich in anatomischer Hinsicht gleichen. Auch er erwägt es, diese Formen *biologische Arten* zu nennen und sie von den traditionellen *morphologischen Spezies* abzugrenzen.[153] Bei anderen Organismen wird zwischen Arten differenziert, die sich allein in ihrer Lebensweise unterscheiden.[154]

Arten, deren Mitglieder reproduktiv gegeneinander isoliert sind, die sich aber morphologisch nicht oder kaum unterscheiden, werden ***Schwesterarten*** (»species sorores«[155]) oder später *Geschwisterarten* (»sibling species«[156]) genannt. Von ›Schwesterarten‹ ist bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Rede (Trattinnick 1819: »Schwesterarten [von Pflanzen], die sich einander wie Zwillinge gleichen«[157]). Von *species sorores* spricht 1893 J. Schroeter in Bezug auf Rostpilze verschiedener Arten, die »nur deshalb als verschiedene Species angesehen werden, weil einzelne Stadien derselben verschiedene Wirte haben müssen«; sie zeigen aber »keine sicheren morphologischen Unterschiede«.[158] Mayr bezieht den Terminus ›Geschwisterarten‹ zunächst allein auf Organismen verschiedener Arten, die in der gleichen geografischen Region vorkommen; später erweitert er die Definition auch auf allopatrisch lebende Organismen verschiedener Arten.[159] Auch von *Ökospezies* (s.u.) oder *ökologischen Rassen* ist in diesem Zusammenhang die Rede, und ihre Bedeutung für Prozesse der Artbildung wird diskutiert.

Pseudospezies und Paraspezies

Vermeintliche Arten, die von älteren Autoren aufgestellt wurden, die aber tatsächlich Organismen verschiedener Arten umfassen, werden seit den 1820er Jahren ***Pseudospezies*** genannt (von Uechtritz 1821: »Pseudospecies«[160]; Agassiz 1834: »pseudo-species« bei Lachsarten[161]; vgl. auch R.L. 1817: »Pseudo-Art«[162]; Bg 1823: »die Artenzahl [… wird] durch die richtige Vereinigung mancher Pseudoarten […] vermindert«[163]; Griesselich 1830: »Pseudo-Arten« in der Pflanzengattung *Adonis*[164]). T. Dobzhansky bezeichnet daneben 1972 allgemein alle artähnlichen Taxa, die für asexuell sich fortpflanzende Organismen formuliert werden, als ›Pseudospezies‹ (»›Species‹ in asexual or parthenogenetic forms are really pseudospecies, biological phenomena unlike species in sexual outbreeders«).[165] Schließlich sind auch die kulturell bedingten Einheiten des Menschen, die eine weitgehende reproduktive Isolation bedingen, (z.B. Stämme, Nationen, Rassen) mit dem Ausdruck ›Pseudospezies‹ belegt worden (s.u.: Rasse).

Als Ordnungskategorie für Organismen, die fossil nur fragmentarisch überliefert sind, ist der Terminus ***Paraspezies*** und allgemein *Parataxa* vorgeschlagen worden.[166] Mayr wendet diesen Ausdruck auf solche Taxa an, die – v.a. in ökologischer Hinsicht – Arten ähneln, aber aus asexuell sich vermehrenden Organismen bestehen – also auf die Einheiten, die von anderen Autoren ›Pseudospezies‹ genannt werden.[167]

Artbegriffe im 20. Jh.

Im 20. Jahrhundert bestehen verschiedene Artdefinitionen nebeneinander. Sie finden in unterschiedlichen Kontexten den Schwerpunkt ihrer Anwendung.[168] Zu unterscheiden sind v.a. ein fortpflanzungsbiologischer, morphologischer, evolutionstheoretischer und ökologischer Artbegriff (vgl. Tab. 17).

»Biologischer Artbegriff«

Die größte Verbreitung hat im 20. Jahrhundert der *fortpflanzungsbiologische* (kurz »biologische«) Artbegriff oder noch kürzer: der Begriff der ***Biospezies*** (engl. »biospecies«)[169]. Kritisiert werden kann diese Bezeichnung vor dem Hintergrund, dass nicht allein die sexuelle Fortpflanzung eine *biologische* Basis für die Abgrenzung von Arten bildet; auch andere Artbegriffe können also biologische Artbegriffe sein.[170] Mayr rechtfertigt die Bezeichnung damit, dass die Fortpflanzung ein eminent biologischer Prozess sei, der nicht-biologischen Körpern gerade fehle.[171] Abgegrenzt wäre dieser Artbegriff damit von solchen Artbegriffen, die unterschiedslos auf universalen Eigenschaften lebender oder lebloser Gegenstände beruhen, z.B. der morphologischen Ähnlichkeit.

Die Fortpflanzung ist jedoch nicht der einzige Prozess, der Organismen von leblosen Gegenständen unterscheidet – auch die gemeinsame Abstammung oder die Besetzung gleicher ökologischer Nischen

zählen dazu. Um das Spezifische des Artbegriffs, der auf paarweiser Fortpflanzungsfähigkeit aufbaut, zu bezeichnen, ist es daher treffender, mit P.A. Meglitsch (1954) von einem *genetischen Artbegriff* zu sprechen (»genetic species concept«[172]; dieser Ausdruck wird allerdings zuvor auf einen Artbegriff bezogen, der durch Homogenität auf genetischer Ebene bestimmt ist[173]). Van Valen verwendet 1976 den Ausdruck *reproduktiver Artbegriff* (»reproductive species concept«[174]). Genauer ist aber wohl die Bezeichnung *reproduktionsbiologischer Artbegriff* (bei Arten mit sexueller Fortpflanzung) oder *rekombinationsbiologischer* Artbegriff (für Arten, bei denen die Rekombination von der Reproduktion getrennt ist) oder einfach kurz *Gamospezies* oder noch besser ***Syngamospezies***, weil die Fähigkeit zur gemeinsamen Fortpflanzung, die Syngamie, das Kriterium der Zugehörigkeit zu einer Art bildet. Den Ausdruck ***Syngamie*** führt E.B. Poulton 1903 für das Verhältnis der Kreuzung von Organismen unter natürlichen Bedingungen ein: »Forms which freely inter-breed together […] may be conveniently called *Syngamic*. […] Free inter-breeding under natural conditions may be termed *Syngamy*«.[175] Genaugenommen stellt die Syngamie aber nur einen Sonderfall des Mechanismus dar, der die Kohäsion von Arten nach dem biologischen Artbegriff begründet: Zusammengehalten wird eine Art durch den Genfluss zwischen Individuen: Horizontal manifestiert sich dieser durch Rekombination; vertikal durch Reproduktion. Nur bei sexuell sich fortpflanzenden Arten fallen diese beiden Wege zusammen.

Gelegentliche Verwendung findet auch der Ausdruck *Genospezies*. Er wird von C. Raunkiaer bereits 1915 eingeführt (»Geno-Spezies«), allerdings in einem besonderen terminologischen Sinn, nämlich in der Bedeutung von W. Johannsens »reinen Linien« für eine durch Inzucht oder Selbstbefruchtung erzeugte genetisch homogene Gruppe von Individuen oder noch spezieller für einen »homozygotischen Biotyp«.[176] (Sachlich verwandt ist dieser Artbegriff mit dem von A. Meyer 1926 eingeführten Begriff des *Isogenon* für eine Gruppe von Organismen mit gleicher genetischer Zusammensetzung.[177]) G. Turesson verwendet die Bezeichnung ›Genospezies‹ 1922 in einem weiteren Sinn, indem er diese als eine genetisch bestimmte Art allgemein von der Ökospezies als ökologisch bestimmter Art abgrenzt.[178] A.W. Ravin wendet den Begriff der Genospezies (»genospecies«) 1963 auf Bakterien an und versteht darunter – im Gegensatz zu einer *Taxospezies* (»taxospecies«) – eine Gruppe solcher Bakterien, bei denen ein genetischer Transfer stattfindet (»When their respective genotypes permit inter-bacterial genetic transfer and recombination, we may say that they belong to the same genospecies«).[179]

Morphospezies (Morphotyp)
Eine Morphospezies ist eine Menge von Organismen, die einen ähnlichen Bau aufweisen sowie ähnliches Verhalten zeigen und darin von anderen Organismen unterschieden sind.

Syngamospezies (Syngamotyp)
Eine Syngamospezies ist eine Menge von Organismen, die nach (paarweiser) sexueller Verbindung miteinander fruchtbare Nachkommen zeugen können.

Kladospezies (Kladotyp)
Eine Kladospezies ist eine Menge von Organismen, die eine Abstammungsgemeinschaft bilden, insofern sie über Fortpflanzungsereignisse miteinander verbunden und reproduktiv gegen andere Organismen isoliert sind, also die Menge von Organismen, die zwischen zwei Ereignissen der nachhaltigen reproduktiven Isolation von Populationen stehen.

Ökospezies (Ökotyp)
Eine Ökospezies ist eine Menge von Organismen, die in ökologischer Hinsicht äquivalent sind, insofern sie gleiche Ressourcen nutzen und in gleicher Weise von anderen Organismen als Ressourcen genutzt werden, die also insgesamt die gleiche ökologische Nische besetzen.

Tab. 17. Vier elementare Artbegriffe. Weil die Abgrenzung von Arten auf dieser Grundlage nach sehr unterschiedlichen Kriterien erfolgt, kann es zu widersprüchlichen Klassifikationen kommen, und es ist fraglich, ob es eine verschiedene Beschreibungs- und Erklärungskontexte übergreifende einheitliche Kategorie der Art überhaupt gibt.

Der fortpflanzungsbiologische Artbegriff baut auf den älteren Bestimmungen seit der Antike (u.a. durch Lukrez; vgl. Tab. 14) sowie insbesondere von Ray und Buffon auf, betont aber noch stärker die reproduktive Isolation als Grundlage für die Zusammenfassung von Organismen zu einer Einheit. Die Schranke der gemeinsamen Fortpflanzungsfähigkeit gilt als natürliches Kriterium der Einheitsbildung, weil mit ihr Organismen zu Gruppen zusammengefasst werden, die auch dann biologisch getrennte Einheiten bleiben, wenn sie räumlich zusammen vorkommen. Die natürliche Aufrechterhaltung der Unterschiedenheit von anderen Arten bildet also die entscheidende Grundlage für die Abgrenzung von Arten, so wie es W. Herbert bereits 1841 herausstreicht: »The true meaning of species [...] appears to be the subdivision of the genera or kinds into branches, which naturally maintain themselves distinct even when approximated«[180].

Als eine von insgesamt fünf Varianten zur Definition des biologischen Artbegriffs diskutiert G. Romanes 1895 auch eine fortpflanzungsbiologische Bestimmung (vgl. Tab. 14).[181] Er hält diese allerdings unter den zeitgenössischen Biologen für nicht sehr weit verbreitet. Die Definition, der nach Romanes fast alle seine Kollegen folgen, hat dagegen einen rein morphologischen Ausgangspunkt (vgl. Tab. 14). Zu dieser morphologischen Definition fügt Romanes noch zwei Ergänzungen hinzu, die einerseits auf die Erblichkeit der Merkmale und andererseits auf deren Charakter als Anpassungen abheben.

Eine Art nach dem Biospezieskonzept bildet daher eine ***Fortpflanzungsgemeinschaft***. Diese heute in der Biologie geläufige Bezeichnung erscheint seit Ende des 19. Jahrhunderts, und zwar zuerst im sozialwissenschaftlichen Kontext: A. Schäffle stellt 1881 die »Fortpflanzungsgemeinschaft«[182] bei Tieren im Gegensatz zu einer »Völkerschafts- oder Stammes-Gemeinschaft«[183] und versteht sie als »halb psychisch, halb physisch vermittelte Gemeinschaft der Fortpflanzung als ›Ehe‹ und ›Familie‹«[184]. Der Ausdruck wird hier also im engeren Sinne für das Zusammenleben von Individuen verschiedenen Geschlechts in der Zeit der Aufzucht der Nachkommen verwendet (Schäffle 1900: »eine den Wechsel der Fortpflanzungsgemeinschaft überdauernde Lebensgemeinschaft«).[185] Als populationsbiologisches Konzept im Sinne einer Population von Individuen, die miteinander Nachkommen zeugen (können), gebraucht A. Naef die Bezeichnung 1919.[186] Darüber hinaus hat der Ausdruck viele ähnlich lautende Vorläufer: Leibniz verwendet die Formulierung »tribu de generation«, um den natürlichen Artbegriff zu charakterisieren.[187] E.B. Poulton bezeichnet eine Art 1903 als eine *Kreuzungsgemeinschaft* (»inter-breeding community«).[188] Und Plate nennt eine Art 1914 eine *Paarungsgemeinschaft*.[189] Bei E. Wasmann heißt es 1906, die »systematische Art« sei nicht nur eine »morphologische Einheit«, sondern auch eine »biologische Einheit«, weil sie als »Individuengruppe zugleich ein genetisches Ganzes bildet, indem sie durch erfahrungsgemäße kontinuierliche Generationsreihen regelmäßig denselben Formenzyklus in den Erscheinungen der Keimesentwicklung, der Metamorphose und des Generationswechsels wiederholt«.[190]

Unterschieden ist dieser Artbegriff, der über die gemeinsame Fortpflanzungsfähigkeit von Organismen eingeführt wird, von einem Artbegriff, der Arten als Ausschnitte aus dem phylogenetischen Stammbaum interpretiert (»Kladospezies«; s.u.). Denn das Kriterium der gemeinsamen Fortpflanzungsfähigkeit enthält kein genetisches oder genealogisches Moment. Der biologisch nur selten realisierte Fall, dass zwei Organismen, die nur sehr entfernt über Artaufspaltungen in der Vergangenheit miteinander (genealogisch) verwandt sind, aber sich miteinander paaren können (↑Phylogenese/retikulate Evolution), würde ihre Zugehörigkeit zu einer gemeinsamen fortpflanzungsbiologisch bestimmten Art begründen.[191]

Als Besonderheiten des biologischen Artbegriffs streicht Mayr heraus, dass Arten danach erstens als Populationen und nicht als Typen verstanden werden, dass sie zweitens nicht durch den kontinuierlich variierenden Grad der morphologischen Unterschiedenheit, sondern durch die distinkte Grenze der Reproduktionsbarriere getrennt sind, und dass sie drittens nicht durch intrinsische Merkmale, sondern durch ihre Relation zu anderen Arten bestimmt sind.[192] Vielfach angewandt und definiert wird der biologische Artbegriff bereits in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts (und vereinzelt bereits im 19. Jahrhundert; vgl. Eimers Definition von 1889 in Tab. 14). Als einer der ersten formuliert ihn in präziser Form E. Stresemann, Mayrs akademischer Lehrer in Berlin. Bereits 1919 wendet sich Stresemann gegen die Bestimmung durch morphologische Kriterien, weil die den Artbildungsprozessen zugrundeliegende »physiologische Divergenz« unabhängig von »morphologischer Divergenz« sei.[193] Den »Prüfstein der Verwandtschaft zweier Formen« sieht Stresemann 1920 im »Bestehen von sexueller Affinität bezw. sexueller Aversion unter natürlichen Bedingungen«.[194] Im Anschluss daran macht Stresemann die über Generationen erfolgreiche Paarung zum Kriterium des Vorliegens einer Art (vgl. Tab. 14).[195] Prägnant ist auch die Bestimmung, die A. Remane 1927 gibt: »Art ist eine natürliche kontinuierliche Fortpflanzungsgemeinschaft«[196].

Zu seiner wirklichen Etablierung gelangt der Begriff der »biologischen Art« aber erst in den 1940er bis 50er Jahren.[197] Mayr definiert ihn seit 1940 in gewissen Variationen, wobei er anfangs allein die Möglichkeit der Kreuzung von Individuen als Kriterium betont, später aber die Unterscheidung von tatsächlicher und potenzieller Kreuzung fallen lässt (vgl. Tab. 16).[198] In seiner anfänglichen Definition von 1940 ist noch nicht das Kriterium der reproduktiven Isolation enthalten, das später zentral wird. Mayr wendet sich sogar anfangs ausdrücklich gegen dieses Kriterium, weil dadurch auch rein räumlich voneinander isolierte Populationen zu verschiedenen Arten gerechnet werden könnten.[199] Um die Möglichkeit allopatrisch existierender Populationen einer Art zuzulassen, schließt Mayr in seiner Definition von 1942 »potenziell« sich miteinander kreuzende Individuen

zu einer Art zusammen – eine Art kann damit also auch aus räumlich isolierten Populationen bestehen, die sich nur aufgrund der räumlichen Distanz nicht vermischen. Mit seiner zunehmenden Übernahme populationsgenetischer Anschauungen lässt Mayr die Betonung des Potenziellen der Paarung zwischen Individuen aber fallen und geht in seinen Definitionen des Artbegriffs allein von der tatsächlich bestehenden Isolation aus.[200]

Der entscheidende Aspekt dieser Definitionen liegt in der Bestimmung des reproduktiven Zusammenhalts nach innen und der reproduktiven Isolation nach außen. Für diese Isolation werden besondere Mechanismen verantwortlich gemacht, die Dobzhansky 1937 *Isolationsmechanismen* nennt (↑Evolution). Weil Mayr darunter nur *biologische* Faktoren fasst (z.B. morphologische oder ethologische), müssen Organismen, die sich an geografisch weit entfernten Orten befinden, nicht reproduktiv voneinander isoliert sein und können somit zur gleichen Art gehören. Die biologische *Isolation* kann von der geografischen *Separation* unterschieden werden (↑Evolution), so dass aus der Separation noch keine Isolation folgt.[201] Verbesserungsfähig ist der fortpflanzungsbiologische Artbegriff in Mayrs Formulierung, insofern er kein Kriterium für den Anfang und das Ende einer Art gibt. Die Definition der beiden zeitlichen Einschnitte über Speziationsereignisse kann diesen Mangel beheben (s.u.).

Eine Variante des fortpflanzungsbiologischen Artbegriffs stammt von M. Ghiselin. In ihm wird die reproduktive Konkurrenz als Kriterium der Artzugehörigkeit verwendet: »Species [...] are the most extensive units in the natural economy such that reproductive competition occurs among their parts«[202].

Kennzeichnend für den fortpflanzungsbiologischen Artbegriff ist die Möglichkeit, Organismen zu Arten zusammenzufassen, die nicht ein durchgehendes morphologisches Merkmal gemeinsam haben. Die Ähnlichkeit zwischen den Organismen entspricht also der Form, die L. Wittgenstein *Familienähnlichkeit* nennt und die er mit dem Bild eines gesponnenen Fadens erläutert: »es läuft ein Etwas durch den ganzen Faden, – nämlich das lückenlose Übergehen dieser Fasern«.[203] Gattungen oder Arten, deren Mitglieder in einem Verhältnis der bloß paarweisen Ähnlichkeit stehen, ohne dass ein allen gemeinsames Merkmal angegeben werden kann, werden in der Biologie seit langem beschrieben. A.J.G.C. Batsch bemerkt 1786 zu den ihm bekannten Bandwürmern: »Es ist noch für die Zeit nicht wohl möglich, einen unterscheidenden und allgemeinen Karakter der ganzen Bandwurmgattung zu finden, welche genau auf alle unter diesem Namen zu begreifenden Arten paßt. Sie scheinen in einer Kette aufeinander zu folgen, wo immer ein Glied dem nächsten immer mehr ähnelt; aber das letzte von dem ersteren ganz verschieden ist«.[204] Ein anderes Beispiel ist mit der Gruppe der Heringe gegeben, die F. Heincke 1898 nach der *Methode der kombinierten Merkmale* beschreibt: Auch für diese Gruppe gibt es nicht ein Merkmal, das allen Mitgliedern einer Art gemeinsam ist und das somit als Kriterium der Artzugehörigkeit dienen könnte, so dass jede Art durch eine Kombination mehrerer Merkmale charakterisiert werden muss.[205] F. und P. Sarasin nennen ein verwandtes Ähnlichkeitsverhältnis bei Rassen von Schnecken 1899 ***Formenkette*** (nicht ›Rassenkette‹, wie manchmal behauptet): »Wir sehen in diesen Ketten eine Art zu einer anderen werden, ein Stück Stammesgeschichte vor unseren Augen sich abspielen«.[206]

Weil solche Arten mehrere morphologische Typen umfassen, spricht Mayr 1942 von ***polytypischen*** *Arten* (»polytypic species«) und identifiziert diese mit den *Rassenkreisen* älterer Autoren (s.u.: Superspezies).[207] Das Wort ›polytypisch‹ (franz. »polytypique«; engl. »polytypic«) wird bereits im 19. Jahrhundert im biologischen Zusammenhang verwendet. Der Botaniker C.-F. B. Mirbel unterscheidet 1815 zwischen drei Sorten von Gattungen: *systematischen Gattungen* (»genres systématiques«), die Arten von Individuen umfassen, die sich in nur einem Merkmal von anderen Gattungen unterscheiden, *Gattungen der Verkettung oder polytypische Gattungen* (»genres par enchaînement ou polytypes«), die sich aus Arten zusammensetzen, deren Mitglieder durch paarweise Ähnlichkeiten miteinander verbunden sind (zwischen denen also eine Familienähnlichkeit im Sinne Wittgensteins besteht), und schließlich *Gattungen von Gruppen oder monotypische Gattungen*, die Mirbel als die systematisch zufriedenstellendste Gruppe ansieht, weil bei ihnen eine Übereinstimmung in vielen Merkmalen zwischen den Mitgliedern der verschiedenen Arten besteht (»une réunion d'êtres étroitement liés par une multitude de rapports«).[208] Erst am Ende des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck ins Englische übernommen und auf Gattungen und höhere taxonomische Einheiten bezogen (Weed 1894: »polytypic«).[209] Ende des 19. Jahrhunderts bezeichnet der Ausdruck über seine taxonomische Bedeutung hinaus eine besondere Form der Evolution, nämlich eine divergierende Evolution (Gulick 1888: »divergent evolution«), die zu Artaufspaltungen führt (im Gegensatz zur Transformation einer Art ohne Artaufspaltung, der *monotypischen* Evolution; ↑Evolution/Isolation).[210] Wegen der Uneindeutigkeit

des Wortes schlägt P.H.A. Sneath 1962 in Bezug auf Arten die Bezeichnung ***polythetisch*** (»polythetic«) vor, die von vielen übernommen wird.[211]

Der Ausdruck ***monotypisch*** wird ebenfalls 1815 von Mirbel eingeführt (s.o.) und verbreitet sich seit Mitte des 19. Jahrhunderts. Neben der Bedeutung in Mirbels Sinn wird er auch gebraucht, um Gattungen oder höherstufige taxonomische Einheiten zu bezeichnen, die nur eine Art enthalten (Beinling 1858: »Von den 5 Gattungen [von Koniferen], denen die 7 Arten angehören, sind 4 monotypisch«[212]). Ein *monotypisches Taxon* ist also eine systematische Gruppe, die nur *ein* Taxon eines niederen taxonomischen Rangs enthält (z.B. enthält die Ordnung der Röhrenzähner, *Tubulidentata*, nur eine Familie mit nur einer rezenten Gattung mit nur einer Art, dem Erdferkel, *Orycteropus afer*).[213]

In mengentheoretischer Hinsicht ist diese Konzipierung von Taxa insofern problematisch, als sie dem Axiom der Extensionalität widerspricht, dem zufolge Mengen, die die gleichen Elemente enthalten, die gleichen Mengen sind (»Greggs Paradox«): Mengentheoretisch ist die Ordnung der Röhrenzähner also identisch mit der Art des Erdferkels.[214] Umgangen werden kann dieses Paradoxon u.a. durch intensionale, nicht extensionale Definitionen von Taxa: Ein Taxon wird danach nicht durch Aufzählung seiner Mitglieder, sondern durch einen Katalog von Merkmalen charakterisiert (die Mitglieder der Ordnung *Tubulidentata* werden also z.B. durch andere Merkmale charakterisiert als die Mitglieder der Art *Orycteropus afer*).[215]

Strittig ist, ob der Artbegriff, der auf der Kreuzbarkeit von Individuen beruht, als *relational* beschrieben werden sollte. Er ist sicher insofern relational, als Relationen (der Paarung) zwischen den Individuen ausschlaggebend für die Artdefinition sind. Mayr ist darüber hinaus der Auffassung, dass eine durch Kreuzbarkeit der Individuen definierte Art auch nur relativ zu einer anderen Art bestimmt werden kann: »A population is a species only with respect to other populations«.[216] Ebenso wie ›Bruder‹ bezeichnet ›Art‹ für Mayr eine Relation, die nicht durch inhärente Eigenschaften, sondern durch eine Beziehung zu anderen Gegenständen bestimmt ist. Auf der anderen Seite kann gerade die Kreuzbarkeit als ein nicht extern relationales Kriterium der Artzugehörigkeit verstanden werden, weil die Frage der Kreuzung zwischen Organismen nicht den Vergleich mit einer Außengruppe voraussetzt. Um diesen wesentlich intrinsischen Charakter der Artabgrenzung nach dem reproduktionsbiologischen Artbegriff besser auf den Begriff zu bringen, wird vorgeschlagen, das Konzept nicht ausgehend von der *Isolation* von Arten, also der *Wirkung* der Artbildung, sondern ausgehend von der *Erkennung* (»recognition«) von Artgenossen als Paarungspartner, also der *Ursache* der Kohärenz einer Population, zu benennen. Statt von einem *Isolationskonzept* (»isolation concept of species«) zu sprechen, wird daher die Bezeichnung *Erkennungskonzept* (»recognition concept of species«) vorgeschlagen: Jeder Art liege auf Seiten der Individuen ein *spezifisches Partnererkennungssystem* (Paterson 1978: »specific mate recognition system«, »SMRS«) zugrunde.[217] Im Gegensatz zur Artabgrenzung aufgrund von Kriterien der Ähnlichkeit oder gemeinsamen Abstammung ist demnach die Definition von Arten aufgrund des Kriteriums der Kreuzbarkeit gerade nicht als eine relationale Bestimmung zu verstehen. Arten sind auf dieser Grundlage natürliche Einheiten, die als *selbstdefinierend* (»self-defining«) anzusehen sind.[218]

Probleme des Biospezies-Konzepts

Eine prinzipielle Herausforderung stellen für die fortpflanzungsbiologische Artdefinition solche Organismen dar, die sich nicht (nie) sexuell fortpflanzen. Von solchen Organismen ist gesagt worden, auf sie sei der Artbegriff nicht anwendbar – Hennig ist der Auffassung, bei solchen Organismentypen fehle eine »artliche Gliederung«[219], und andere prominente Autoren wie T. Dobzhansky, M. Ghiselin, L. Van Valen und D. Hull äußern sich ähnlich[220]. Weil das Vorhandensein oder Fehlen der sexuellen Fortpflanzung ein ganz unterschiedliches Verhältnis zwischen Individuen begründet, erscheint es unangemessen, zur Beschreibung dieses Verhältnisses in beiden Fällen den gleichen Begriff zu verwenden.[221] Vorgeschlagen wird aber auch, für die sich allein asexuell fortpflanzenden Organismen entweder zu einem morphologischen Artbegriff zurückzukehren oder die nebeneinander laufenden Abstammungslinien als Arten aufzufassen[222] oder schließlich andere Kriterien der Abgrenzung vorzunehmen (z.B. das Vorhandensein gleicher Selektionsdrücke oder das Vorliegen gleicher Entwicklungszwänge)[223].

Das Fehlen der sexuellen Fortpflanzung bei einigen oder sogar vielen Organismen sollte allerdings nicht als Argument gegen die Bildung eines fortpflanzungsbiologischen Artbegriffs verstanden werden: Die sexuelle Fortpflanzung stellt eine Kohäsion unter den Mitgliedern nicht nur einer, sondern auch verschiedener Populationen her, die bei der asexuellen Fortpflanzung nicht gegeben ist. Diese Form der Bindung zu einem natürlichen System wird durch das Biospezieskonzept auf den Begriff gebracht. Die An-

wendung des Biospezieskonzepts auf asexuell sich fortpflanzende Organismen ist darüber hinaus nicht prinzipiell ausgeschlossen: Asexuelle Organismen stammen in der Regel von sexuell sich fortpflanzenden (»biparentalen«) Organismen ab. Nach dem Kriterium des Biospezieskonzepts sind die asexuellen Organismen daher so lange zu der sexuell sich vermehrenden Mutterart zu stellen, wie keine reproduktive Isolation auftritt. Erst mit der Rückkehr zur sexuellen Fortpflanzung und dem Ausbleiben einer Vermischung mit den Nachkommen aus der ursprünglichen Mutterpopulation, also dem Auftreten einer reproduktiven Isolation, ist eine neue Biospezies entstanden (vgl. Abb. 16).[224]

Ein weiteres Problem des fortpflanzungsbiologischen Artbegriffs ergibt sich aus dem häufig graduellen Charakter der Artbildung: In einer Transformationsreihe von Organismen einer Art zu einer anderen kann es intermediäre Formen geben, die sowohl mit den Organismen der ursprünglichen Art als auch mit denen der abgeleiteten Art Nachkommen zeugen können, ohne dass die extremen Formen untereinander dazu in der Lage sind. Die intermediären Formen könnten hier also zu zwei Arten gerechnet werden (Problem des »Rassenkreises« oder der »Ringarten«; s.u.: Superspezies). Konsequent ist es hier allerdings, alle Populationen, die in einem Rassenkreis verbunden sind, zur gleichen Art zu rechnen, auch wenn zwischen einzelnen von ihnen reproduktive Isolation besteht. Denn vermittelt über die intermediären Populationen besteht eben doch ein Genfluss.[225]

Aus einer kladistischen Perspektive wird an dem reproduktionsbiologischen Artbegriff kritisiert, dass auf seiner Grundlage auch nicht-monophyletische Gruppen zu einer Art zusammengefasst werden können, nämlich Gruppen von Organismen, bei denen die Kreuzbarkeit nicht auf der gemeinsamen Abstammung beruht, sondern sekundär entstanden ist. Das Kriterium des reproduktionsbiologischen Artbegriffs, die Paarungsfähigkeit, ist also kein zwingender Grund für den monophyletischen Charakter einer Gruppe.[226]

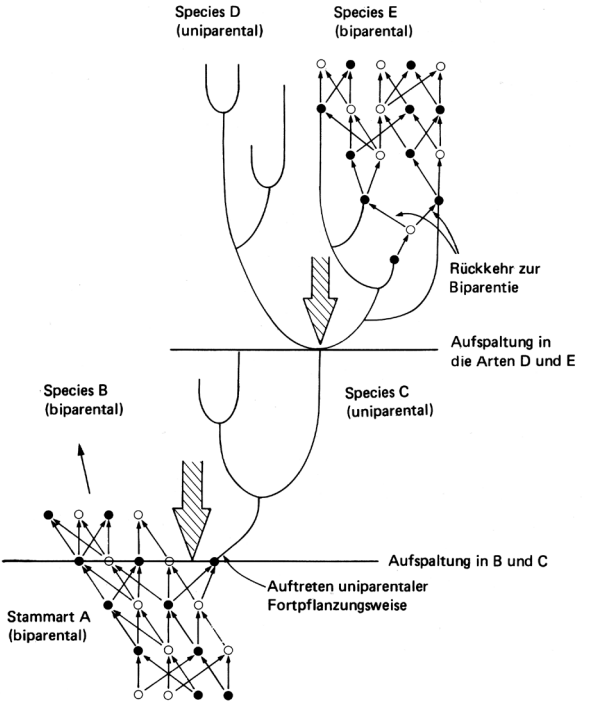


Abb. 16. Anwendung des Biospezies- (besser: des Syngamospezies-) Konzepts auf Stammlinien mit asexueller (uniparentaler) Fortpflanzung. Innerhalb einer Population der Stammart A von Organismen, die sich sexuell (biparental) fortpflanzen, entstehen Organismen, die sich asexuell (uniparental) fortpflanzen. Weil sie reproduktiv von der Stammpopulation isoliert sind, bildet das Auftreten dieser Organismen ein Speziationsereignis, das aus der Stammart A die beiden Tochterarten B (biparentale Fortpflanzung) und C (uniparentale Fortpflanzung) entstehen lässt. Die Rückkehr von einigen Individuen der Art C zu der biparentalen Fortpflanzung entspricht einem zweiten Speziationsereignis, bei dem aus einer Population der Art C Individuen der beiden Tochterarten D (uniparental) und E (biparental) hervorgehen. Die genaue Artgrenze zwischen den Arten D und E verläuft zunächst innerhalb einer Gruppe von ausschließlich uniparental sich fortpflanzenden Organismen. Uniparentale Organismen mit gemeinsamen Vorfahren gehören also so lange zur gleichen Art, bis biparentale Organismen auftreten, die reproduktiv von den uniparentalen Organismen isoliert sind. Symbole: ausgefüllte Kreise: Weibchen, offene Kreise: Männchen, Pfeile: Fortpflanzungsereignis (aus Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 72).

Weitere Probleme des fortpflanzungsbiologischen Artbegriffs betreffen Schwierigkeiten der Anwendung in der Praxis (in der Kreuzungsversuche oft nur mit großem Aufwand durchzuführen sind)[227] sowie die fehlende zeitliche Dimensionierung, die eine Anwendung auf fossile Organismen erschwert[228] und ihn damit für paläontologische Fragestellungen wenig geeignet erscheinen lässt[229] (vgl. aber unten: Chronospezies).

Artgliederung als Selektionsprodukt

Die sexuelle Fortpflanzung von Organismen eröffnet nicht nur die Möglichkeit der Definition eines Artbegriffs, sie kann darüber hinaus auch eine Erklärung für das Vorhandensein von Fortpflanzungsbarrieren

und damit für die Gliederung der organischen Welt in diskontinuierliche Ähnlichkeitsgruppen, eben die Arten, liefern. Nur dort, wo Rekombinationen von genetischem Material möglich sind, ist die Notwendigkeit der Abgrenzung von Organismen fremder Typen gegeben. Denn mit der Möglichkeit von Rekombinationen zwischen Individuen in der Sexualität geht die Gefahr der Zerstörung eines harmonischen Genoms einher, so dass ein Vorteil für die Ausbildung von Kreuzungsbarrieren besteht. Die Gliederung der genetischen Variation in Arten kann damit als eine Folge der Selektion in Richtung der Stabilisierung eines integrierten Genoms gedeutet werden. Besonders Mayr weist darauf immer wieder hin: »The division of the total genetic variability of nature into discrete packages, the so called species, which are separated from each other by reproductive barriers, prevents the production of too great a number of disharmonious incompatible gene combinations. This is the basic biological meaning of species«.[230]

Morphologischer Artbegriff

Ein *morphologischer* Artbegriff, also der Begriff *morphologischer Arten* (»morphological species«[231]), kurz der Begriff der ***Morphospezies***[232], der die Organismen nach ihrer Ähnlichkeit einteilt, wird v.a. für solche Gruppen empfohlen, die sich nicht sexuell fortpflanzen, die so genannten ***Agamospezies***[233].[234] Nach dem morphologischen Artbegriff ist das Kriterium der Artzugehörigkeit die morphologische Ähnlichkeit zwischen Organismen: Arten sind dann Mengen von Organismen, die einander ähneln und von anderen Lebewesen unterschieden sind. Wegen der diskontinuierlichen Variation vieler Merkmale ist eine Arteinteilung allein aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit oft gut möglich. Ursprünglich bildet die morphologisch-typologische Definition der Art den grundlegenden Ansatz; bis in die 1930er Jahre ist sie fast ebenso verbreitet wie die fortpflanzungsbiologische. Eine starke morphologische Komponente hat z.B. die Artdefinition von G.E. du Rietz aus dem Jahr 1930 (vgl. Tab. 14).

In den meisten praktischen Kontexten erfolgt die Klassifikation auch heute noch ausgehend von einem morphologischen Artbegriff. Vor allem in der Botanik wird dieser Artbegriff bis in die Gegenwart als das basale Konzept verstanden. So enthalten zahlreiche Vorschläge zur Begriffsbestimmung eine starke morphologische Komponente (vgl. z.B. Grassé 1966: Tab. 14). A. Cronquist definiert Arten 1978 allgemein als die kleinsten (taxonomischen) Gruppen, die konsistent und persistent verschieden sind und durch übliche Methoden unterschieden werden können (vgl. Tab. 14).[235] Ebenso wie Grassé vereint auch F. Ehrendorfer in seiner Definition von 1984 morphologische und reproduktionsbiologische Aspekte: »Die taxonomische Kategorie der Species sollte auf solche kleinste Sippeneinheiten bezogen werden, welche sich von allen anderen Sippeneinheiten in ausreichendem Maß durch exo- bzw. endogene Isolation abheben und durch erbliche, konstante und praktikable Merkmale trennen lassen«.[236] Und K.C. Nixon und Q.D. Wheeler schlagen in ihrer Definition von 1990 das Vorliegen einer einmaligen Merkmalskombination als Bestimmungsgrund vor: »the smallest aggregation of populations (sexual) or lineages (asexual) diagnosable by a unique combination of character states in comparable individuals (semaphoronts)«.[237] Ein streng morphologisch bestimmter Artbegriff ist schließlich mit dem Ansatz der taxonomischen Schule der *Phänetik* verbunden (↑Systematik): Danach entscheiden allein die Formmerkmale darüber, zu welcher Art ein Organismus gerechnet wird.

In ontologischer Hinsicht halten M. Mahner und M. Bunge einen über die Merkmale von Organismen eingeführten Artbegriff für grundlegender als einen rein reproduktionsbiologischen. Sie werten die sexuelle Reproduktion als eine sowohl in logischer als auch in historischer Hinsicht abgeleitete Eigenschaft.[238] Auf grundlegender Ebene sei eine biologische Art als eine *natürliche Art* (»natural kind«) zu interpretieren, die über eine Menge gesetzmäßiger Eigenschaften zu definieren sei.[239] In der Argumentation der Autoren ist ein Organismus nicht Vertreter einer bestimmten Art, weil er sich nicht mit einem Organismus dieser Art paaren kann, sondern er kann sich mit diesen Organismen nicht paaren, weil er in einer anderen Art ist.[240] Mahner und Bunge warnen vor der Verwechslung von Definition und Kriterium (oder Indikator oder Symptom) der Artzugehörigkeit.[241] Die Möglichkeit der Paarung sei immer nur ein (operationales) Kriterium der Artzugehörigkeit, nie aber Grund der Artdefinition. Sachlich schließen Mahner und Bunge an ältere Auffassungen an, nach der Arten als ***Verallgemeinerungseinheiten*** verstanden werden, d.h. als Mengen von Gegenständen, die aufgrund ihrer Gemeinsamkeiten zusammengefasst werden. A. Remane verwendet diesen Ausdruck seit 1934 (»[Es] ist der Artbegriff die wichtigste Verallgemeinerungseinheit in der Biologie, ebenso wichtig wie der Begriff des Elementes und der reinen Verbindung in der Chemie«[242]); 1952 bezeichnet er die Art als »Verallgemeinerungseinheit ersten Ranges«, denn »man betrachtet alle Individuen der Art als ›isoreagent‹«.[243]

Gegen diese Meinung kann aber zumindest darauf verwiesen werden, dass für die Erhaltung (wenn auch

nicht für die Entstehung) des Neuen die (relationale) Eigenschaft von Organismen entscheidend ist, mit einigen anderen Organismen Nachkommen zeugen zu können und mit anderen nicht. Bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen ist es in erster Linie die reproduktive Isolation einer Gruppe von Organismen von einer anderen, die die Konstanz der neuen Merkmale, über die die Art definiert werden kann, über Generationen hinweg ermöglicht. So unverzichtbar also der (nicht-relationale) ontologische Artbegriff für die Bestimmung der Entstehung des Neuen sein mag, so wichtig sind biologische Arten (bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen) für die Konstanz und Stabilisierung des neu Entstandenen.

Das grundlegende Problem aller nicht-relationalen merkmalsbezogenen Artbegriffe bleibt die Willkür in der Festlegung der Merkmale, die die Arten definieren. Weil die Merkmale nicht selten kontinuierlich variieren und weil verschiedene Merkmale zu sehr unterschiedlichen Einteilungen führen können, ist eine objektive Klassifikation selten möglich. Es lässt sich auf dieser Grundlage also kein allgemeiner theoretischer Rahmen für die Festlegung von Artgrenzen geben, so dass die Grenzziehung stets eine subjektive Entscheidung darstellt.[244]

In forschungspraktischer Hinsicht ist es aber immer noch üblich, Arten ausgehend von Museumsmaterial, d.h. allein auf morphologischer Grundlage, zu bestimmen. In Abgrenzung von den eigentlich realen und objektiv in der Natur vorliegenden Arten als reproduktiv isolierte Populationen schlägt W.H. Camp 1951 vor, diese pragmatisch, ohne experimentelle Grundlage definierten Arten ***Binome*** zu nennen: »The binom […] is a tentatively defined taxon consisting of one or more specimens in a museum collection to which a binomial has been attached, but about which biogenetic patterns we have no experimental information«[245].

Ethospezies

Allein in der Zoologie ist es verbreitet, Organismen aufgrund ihres Verhaltens, das für die Aufrechterhaltung der genetischen Isolation verantwortlich ist, in Arten zu gliedern. Das entsprechende Konzept dazu ist der Terminus der ***Ethospezies*** (engl. »Ethospecies«[246]). Schon Darwin diskutiert die Abgrenzung von Arten allein aufgrund der Verschiedenheit des Verhaltens der Organismen (s.o.).

Evolutionstheoretischer Artbegriff

Einen *evolutionstheoretischen* Artbegriff vertritt im 19. Jahrhundert schon C. Claus (s.o.); später folgt ihm darin T. Dobzhansky, indem er eine Art als das Stadium eines Evolutionsprozesses ansieht (vgl. Tab. 14).[247] Der Ausdruck ***evolutionäre Art*** (engl. »evolutionary species«) wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts vereinzelt verwendet[248] (bisher wenig verbreitet ist die Kurzform *Evospezies*, die J.S. Wilkins 2006 einführt[249]). In einer speziellen paläontologischen Bedeutung gebraucht F. Noetling im Jahr 1900 den Ausdruck ›evolutionäre Art‹, nämlich für die besondere Kategorie von Arten, die sich im fossilen Befund schnell wandeln; diese befinden sich nach Noetling in einem bestimmten evolutionären Stadium, einem »permanenten Jugendstadium« (»permanent juvenile stages of recent species«[250]). Der Ausdruck wird zu Anfang des Jahrhunderts manchmal auch einfach synonym zu ›biologischer Art‹ verwendet, so z.B. von O.F. Cook (1904: »The evolutionary species is not a complex of characters or a mere aggregation of similar plants or animals; it is a protoplasmic network held together by the interbreeding of the component individuals«[251]; 1906: »A species, that is, a normal, natural, evolutionary species, is a large, coherent group of freely interbreeding organisms«[252]). B.L. Clark bezeichnet mit diesem Wort 1945 eine Reihe direkt voneinander abstammender Unterarten (»An evolutionary species may be defined as a series of successive species or subspecies each one having been derived from one preceding it and ancestral to the following one«[253]). Deutlich formuliert G.G. Simpson diesen Gedanken 1951 und definiert: »[An evolutionary species is] a phyletic lineage (ancestral-descendent sequence of interbreeding populations) evolving independently of others, with its own separate and unitary evolutionary role and tendencies«[254] (vgl. Tab. 14). Auf Schwierigkeiten stößt hier jedoch die genaue Bestimmung dessen, was mit einer »einmaligen evolutionären Rolle« gemeint ist. Nicht deutlich klarer ist die Formulierung von P.A. Meglitsch, bei dem es 1954 heißt, eine Art sei eine Population, die als Einheit evolviere: »The species, in case of uniparental and biparental organisms, may be visualized as a natural population, evolving as a unit in actuality, or retaining the capacity to evolve as a unit if artificial barriers are removed«.[255] Eine andere Variante dieser Definition gibt E.O. Wiley 1978, indem er eine Art als eine Abstammungslinie mit eigenem historischen Schicksal und evolutionären Tendenzen bestimmt (vgl. Tab. 14).[256] Wileys Definition hat gegenüber Simpsons den Vorteil, nicht einen Wandel der Arten vorauszusetzen.

Weil ein Artbegriff dieses Typs auf der Phylogenese von Organismen beruht, kann er auch *phylogenetischer Artbegriff* (Meglitsch 1954: »phylogenetic species concept«[257]) genannt werden. Von

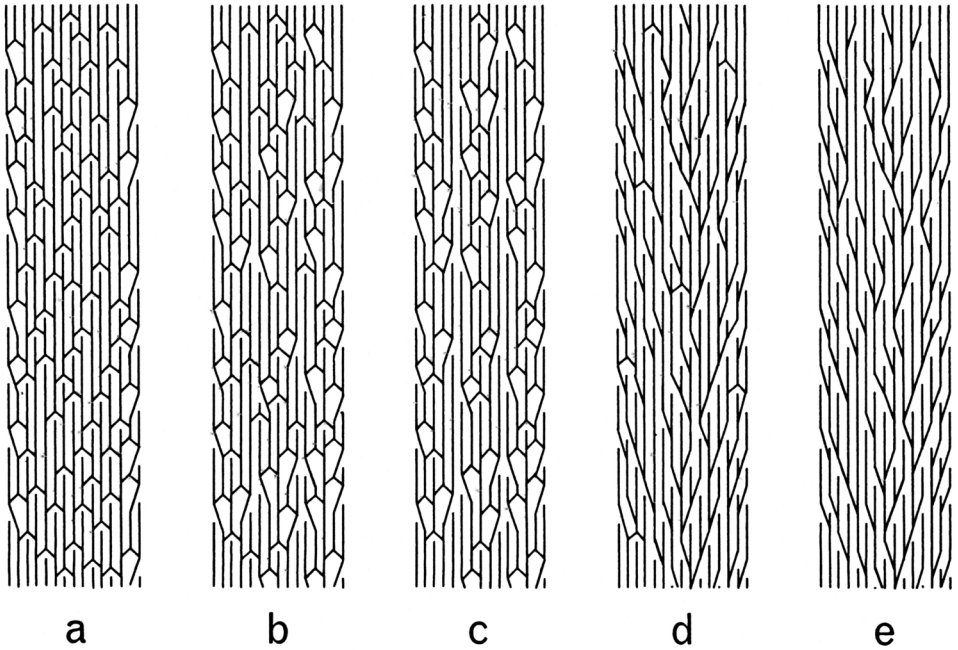


Abb. 17. Schematische Darstellung von Arten mit unterschiedlichem Grad der Sexualität zwischen den Individuen: a: rein sexuelle Fortpflanzung; e: rein asexuelle Fortpflanzung; dazwischen Mischformen. Senkrecht verlaufende Striche stehen für Individuen; seitliche Verbindungen zwischen ihnen für sexuelle Vereinigungen. Die vertikale Achse der Diagramme repräsentiert den zeitlichen Verlauf (Späteres oben); die horizontale Achse die morphologische Differenzierung (aus Brothers, D.J. (1985). Species concepts, speciation, and higher taxa. In: Vrba, E.S. (ed.). Species and Speciation, 35-42: 37).

phylogenetischen Arten (»phylogenetic species«) ist bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts die Rede. A. Weismann spricht 1886 von »phylogenetischen Arten-Reihen«.[258] A. MacAlister gebraucht die Formulierung ›phylogenetische Art‹ 1892 als Kategorie zur Bezeichnung einer Gruppe von Menschen (der Kelten), die im Gegensatz zu anderen Kategorien, nämlich ethnisch oder sprachwissenschaftlich definierten Arten steht.[259] O.F. Cook versteht unter einer phylogenetischen Art 1899 einen Abschnitt einer Abstammungslinie (»phylogenetic species«: »a division or section of a line of biological succession«).[260] M.J. Donoghue, der diese Bezeichnung 1985 aufgreift, unterscheidet für Definitionen von Arten zwischen dem Aspekt der *Gruppierung* von Organismen (»grouping«) und dem Aspekt der *hierarchischen Einordnung* (»ranking«) der so gebildeten Gruppe[261] (vgl. die Definition in Tab. 14 von Mishler und Theriot[262]). Dieser Unterscheidung liegt die Differenzierung von Arten als Taxa und als Kategorien zugrunde (s.u.). Auf phylogenetischer Grundlage geben B.D. Mishler und R.N. Brandon eine Artdefinition, die diese beiden Aspekte unterscheidet: Das Kriterium der Gruppierung besteht danach in der *Monophylie*, d.h. in der Abstammung von einem nur den zu der Art zusammengefassten Organismen gemeinsamen Vorfahren (↑Phylogenese), das Kriterium des Ranking wird dagegen pragmatisch gewählt und unterscheidet sich für verschiedene Gruppen (für viele, aber nicht für alle Gruppen ist es die reproduktive Isolation). Die Definition lautet: »A species is the least inclusive taxon recognized in a classification, into which organisms are grouped because of evidence of monophyly […], that is ranked as a species because it is the smallest ›important‹ lineage deemed worthy of formal recognition, where ›important‹ refers to the action of those processes that are dominant in producing and maintaining lineages in a particular case«[263].

Für den reproduktionsbiologischen Artbegriff fallen die beiden Aspekte der Gruppierung und der hierarchischen Einordnung zusammen: Die Fähigkeit zur gemeinsamen Erzeugung von Nachkommen gilt sowohl als Kriterium der Gruppierung als auch der Einordnung.[264] Weil eine Paarungsfähigkeit von Individuen prinzipiell aber auch bei Organismen vorliegen kann, die nicht Mitglied einer monophyletischen Gruppe sind (s.o.), muss der reproduktionsbiologische Artbegriff zumindest eingeschränkt

werden – wenn an der Monophylie als Gruppierungskriterium festgehalten werden soll.

Weil Arten im Rahmen phylogenetischer Bestimmungen als Segmente des Stammbaums (oder des Stammnetzes; ↑Phylogenese) aller Lebewesen bestimmt sind, ist auch von dem Konzept der *Art als Stammlinie* (»general lineage concept of species«) gesprochen worden (vgl. Tab. 14).[265] Nicht spezifiziert ist in diesem Konzept allerdings, auf welcher kausalen Grundlage die Stammlinien gegeneinander abgegrenzt sind. Nicht allein die monophyletische Einheit einer Stammlinie kann einen Grund ihrer Abgrenzung bilden. Daneben ist auch die reproduktive Trennung aufgrund biologischer Isolationsmechanismen (die von der Monophylie unabhängig sein kann) oder die ökologische Differenzierung der Organismen ein möglicher Grund. Nicht nur monophyletische, sondern auch poly- oder paraphyletischen Taxa können also Stammlinien bilden (vgl. Abb. 18).

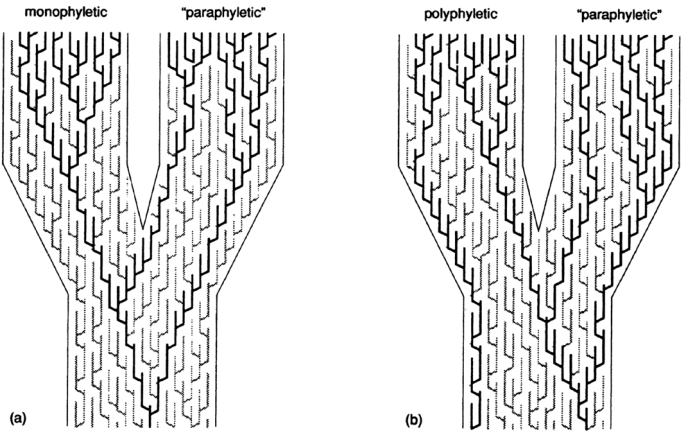


Abb. 18. Stammlinien von asexuell sich fortpflanzenden Organismen. Die vertikale Richtung repräsentiert die Zeit; Individuen sind als vertikale Striche dargestellt; Reproduktionsereignisse durch kurze schräge Verbindungen zwischen den vertikalen Strichen; Stammlinien, die bis zum jüngsten Zeitpunkt (oben) fortbestehen, sind fett hervorgehoben. In der linken Grafik ist die Art auf der rechten Seite der Spaltung paraphyletisch, weil eine ihrer Komponenten einen gemeinsamen Vorfahren mit einer anderen Stammlinie teilt (der der linken monophyletischen Art), der später lebt als der gemeinsame Vorfahre mit der anderen Komponente der rechten paraphyletischen Art. In der rechten Grafik ist die Art auf der linken Seite der Spaltung polyphyletisch, weil die Stammlinien, aus denen sie sich zusammensetzt, nur entfernt miteinander verbunden sind (aus Queiroz, K. de (1999). The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. In: Wilson, R. (ed.). Species. New Interdisciplinary Essays, 49-89: 58).

Der zeitlich nicht-dimensionierte reproduktionsbiologisch definierte Artbegriff (Mayr 1949: »non-dimensional species«[266]) kann in das Konzept von der Art als Stammlinie integriert werden, insofern er auf Einheiten bezogen wird, die zeitliche Querschnitte von Arten im Sinne von Stammlinien bilden. Eine besondere Affinität hat das Verständnis von Arten als Stammlinien zur Auffassung von Arten als Individuen (s.u.): Eine Art als Stammlinie bildet ebenso wie ein Organismus als Individuum ein Segment in der Kette von Transformationsformen organisierter biologischer Systeme. Der Wechsel der Gestalt von Organismen, die genealogisch miteinander verbunden sind (»Anagenese«; ↑Fortschritt), ist daher ebenso wenig ein notwendiges Kriterium der Abgrenzung von Arten, wie die Metamorphose im Leben eines Organismus ein Kriterium für die Abgrenzung von Individuen, d.h. für die Teilung des Lebens eines metamorphisierenden Individuums in mehrere Individuen, ist.[267] In Stammlinien können also morphologische Veränderungen von Organismen vorliegen, ohne dass es zu einer Abgrenzung von Arten kommen muss. Problematisch ist an dem Verständnis von Arten als Stammlinien aber, dass in der Regel nicht nur für *Linien* der Abstammung, sondern auch für *Bäume* oder *Netze* der Verwandtschaft (bei sexueller Reproduktion) die Abgrenzung von Arten vorgenommen wird (so auch in Abb. 18).

Ökologischer Artbegriff

Ein *ökologischer* Artbegriff schließlich versammelt Organismen zu einer Art, die eine ähnliche ökologische ↑Rolle (Nische) in einem Ökosystem wahrnehmen. Bereits Ende des 19. Jahrhunderts ist von einer *ökologischen Spezies*[268] oder auch *biologischen Art* in diesem Sinne (im Gegensatz zu einer »naturhistorischen Art«)[269] (s.o.) die Rede. Auch der Ausdruck *Umweltart* (»environmental species«) wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts gelegentlich verwendet.[270] 1922 prägt Turesson für Gruppen von Organismen, die in ökologischer Hinsicht zusammengefasst werden können, – »the Linnean species from an ecological point of view«, wie er sagt[271] – den Ausdruck ***Ökospezies*** (»ecospecies«). L. Van Valen vertritt einen solchen Begriff, indem er Arten als Stammlinien bestimmt, die eine spezielle adaptive Zone besetzen und daher eine von allen anderen Linien unterschiedene Evolutionsgeschichte aufweisen (vgl. Tab.

14).[272] Auch Mayr integriert diesen Aspekt von Arten in seine späteren Definitionen des Artbegriffs (s.o.).

Die Bedeutung des ökologischen Artbegriffs wird v.a. von Zoologen betont. Die Besetzung einer einheitlichen ökologischen Nische wird für die morphologische Gleichartigkeit von Organismen verantwortlich gemacht, die sich nicht sexuell fortpflanzen oder die über ein weites Areal verstreut und isoliert vorkommen.[273] Für solche Organismen kann trotz erstaunlich geringen genetischen Austauschs eine anhaltende Ähnlichkeit vorliegen.[274] Der Vorzug des ökologischen Artbegriffs liegt damit in seiner Anwendbarkeit auf Organismen, die sich nicht sexuell fortpflanzen, auf die der biologische Artbegriff also nicht (oder nur eingeschränkt) anwendbar ist.[275] Außerdem wird sein Vorteil darin gesehen, dass er wegen seiner ökologischen Grundlage die treibenden Kräfte der Artbildung benennt.[276]

Ein Problem dieses Artbegriffs betrifft allerdings die sich aus ihm ergebende Schwierigkeit in der Darstellung vieler ökologischer Modelle, die auf der Koexistenz von Konkurrenten verschiedener Arten beruhen.[277] Wenn Arten über ihre Nische bestimmt werden, muss die Konkurrenz von Organismen, für die keine Nischendifferenz festgestellt wird, immer als innerartliche Konkurrenz beschrieben werden. Es erscheint daher sinnvoller, das ökologische Artkonzept nicht als eine Alternative, sondern als eine Komponente eines umfassenden biologischen Artbegriffs zu verstehen.[278]

»Chronospezies«

Ein besonderes Problem stellt die Anwendung des Artbegriffs auf Organismen verschiedener Generationen dar, auf Organismen also, die in vielen Fällen nicht zeitgleich existieren. Problematisch ist diese Anwendung für den (fortpflanzungs-)biologischen Artbegriff, weil dieser nur für synchron existierende Organismen definiert ist. In besonderer Zuspitzung erscheint das Problem in der Paläontologie mit dem Zugang zu einer Serie von Formen, die allein in diachroner zeitlicher Erstreckung vorliegen und die W. Waagen 1869 – unter Verwendung eines in unspezifischer Bedeutung verbreiteten älteren Ausdrucks (Nees von Esenbeck 1820)[279] – ***Formenreihe*** nennt[280] (später auch *Formenkette* genannt[281]). Verbreitet ist die Auffassung, dass auf eine solche Reihe der biologische Artbegriff nicht anwendbar ist, weil in dem zeitlichen Kontinuum von Formen nur künstlich scharfe Grenzen gezogen werden können.[282] Die Biospezies gilt allgemein als in der Zeit nicht dimensioniert, weil die Kriterien der Fortpflanzungsgemeinschaft und Fortpflanzungsisolation nur im Zeitquerschnitt definiert seien.[283] Diese fehlende zeitliche Dimensionierung wird insgesamt immer wieder als eine Schwäche des Biospezieskonzepts angesehen, weil ohne zeitliche Dimension bestimmte Begriffe für eine Wissenschaft mit einer stark historischen Komponente wie die Evolutionsbiologie offensichtlich unangemessen sind.[284] Eine – in den Augen von vielen die einzig tragfähige – objektive zeitliche Dimensionierung des Artkonzepts kann über Speziationsereignisse erfolgen.

Wird für eine Abgrenzung von Arten bei zeitlich aufeinanderfolgenden Organismen plädiert, dann werden solche Arten häufig als ***Chronospezies*** bezeichnet. Dieses Wort erscheint zuerst in den 1950er Jahren[285]; Vorläufer sind die Konzepte der »chronologischen Subspezies« von Huxley 1938[286], der »Chronokline« von Simpson 1943[287] und der »chronologischen Superspezies« von P. Sylvester-Bradley 1954[288]. Zur Abgrenzung der Chronospezies, d.h. als Kriterium der Artzugehörigkeit, wird häufig entweder die morphologische Distanz zwischen den Formen verwendet[289] oder die hypothetische Frage zur Grundlage vorgeschlagen, ob reproduktive Isolation bestanden hätte, wenn die Organismen gleichzeitig existiert hätten[290].

Kritisiert werden diese beiden Kriterien aber, weil sie ein Moment der Willkür enthalten: ersteres, weil die morphologische Differenz nicht immer einen guten Indikator für reproduktive Isolation darstellt; letzteres, weil es hypothetischen Charakter hat. Eine objektive Abgrenzung ist, zumindest für die Anhänger des Konzepts der ›Kladospezies‹, durch die Aufspaltung von Arten in reproduktiv gegeneinander isolierte Tochterarten gegeben.

Kladospezies: »Hennigscher Artbegriff«

In den merkmalsbezogenen Ansätzen zur Bestimmung von Arten (als Chronospezies) finden sich Restbestände eines typologischen Artbegriffs.[291] Die strenge Anwendung des Kriteriums der reproduktiven Isolation verlangt es, eine Art an ihrem zeitlichen Anfang und Ende über Ereignisse der Aufspaltung (Speziation) zu definieren. Eine Bestimmung des Artbegriffs auf dieser Grundlage geben im 20. Jahrhundert einige Autoren (z.B. Rosa 1918; Hennig 1960 und Klausnitzer & Richter 1979; vgl. Tab. 14). Dieser Artbegriff entspricht dem fortpflanzungsbiologischen Artbegriff mit der Erweiterung um das Kriterium der Speziation zur Bestimmung der zeitlichen Grenze einer Art. Die wesentliche Übereinstimmung beider Artbegriffe liegt in dem Verzicht auf einen Bezug zu intrinsischen (morphologischen, physiologischen oder ethologischen) Merkmalen der Individuen; beide Definitio-

nen sind strikt relational, d.h. an der (reproduktiven) Relation eines Individuums zu anderen Individuen orientiert. Weil sie auf Vorarbeiten von Hennig aufbauen, sind die zuletzt gegebenen Definitionen *Hennigscher Artbegriff* (Davis 1995: »Hennigian species concept«) genannt worden.[292] Für diesen Artbegriff ist die Aufspaltung von Populationen in reproduktiv isolierte Teile (Kladogenese) zentral. Eine auf diese Weise bestimmte Art kann deshalb auch *internodale Art* (Kornet 1993: »internodal species concept«[293]), ***Kladospezies*** (Ackery & Vane-Wright 1984: »cladospecies«[294]) oder *Phylospezies* (Rosa 1918: »specie filetica«[295]; Ereshefsky 1992: »phylospecies«[296]) genannt werden. Methodisch ermittelt werden können Kladospezies durch das Vorhandensein von Autapomorphien (bei monotypischen Arten) oder Synapomorphien (bei polytypischen Arten).

Dem hennigschen Artbegriff folgend, ist R. Willmann 1985 der Auffassung, dass allein die tatsächliche reproduktive Trennung von Populationen als Endpunkt einer Art in der diachronen Entwicklung dienen kann: »Speziationsereignisse bilden im Zeitablauf die objektiven Artgrenzen. [...] Eine Art hört also in jenem Augenblick auf zu existieren, in dem Nachkommen einer Fortpflanzungsgemeinschaft zwei Gruppen von Populationen bilden, die reproduktiv voneinander isoliert sind«[297]. Ohne Speziation, d.h. ohne Auftreten von reproduktiven Barrieren endet also keine Art (es sei denn, sie stirbt aus) – auch dann nicht, wenn sich die Individuen zu einem späteren Zeitpunkt erheblich von den Individuen der gleichen Abstammungsgemeinschaft zu einem früheren Zeitpunkt unterscheiden. Der Artbegriff kann nach Willmann damit auf folgende Weise definiert werden: »Eine Art ist […] der evolutionäre Abschnitt zwischen zwei Speziationen oder aber zwischen einer Speziation und dem Zeitpunkt ihres nachkommenlosen Aussterbens«[298].

Strittig ist an der Definition der Kladospezies die so genannte Frage nach dem »Fortleben der Stammart« nach einem Speziationsereignis. Auf der einen Seite wird dafür argumentiert, dass eine Art sich in Bezug auf die genetische und morphologische Konstitution ihrer Organismen bei der Abspaltung und reproduktiven Isolation einer Population nicht oder nur minimal ändern kann, so dass die Rede von einem Fortleben der Stammart nach der Abspaltung einer Tochterart Sinn macht[299]; auf der anderen Seite wird aber schon lange dafür plädiert, Arten zeitlich durch reproduktive Aufspaltungsereignisse zu begrenzen[300], und es wird betont, dass es aus logischen Gründen unabdingbar ist, die Stammart mit ihrer Aufspaltung in zwei reproduktiv getrennte Populationen aufzulösen[301].

Abzulehnen ist auf der Grundlage des Kladospezieskonzepts auch die häufig vertretene Vorstellung[302], es könne aufeinander folgende Arten geben, ohne dass es zu Abspaltungen von Arten komme (»phyletische Speziation« im Gegensatz zur »kladogenetischen Speziation« durch Aufspaltung einer Art[303]). Ausgeschlossen ist dies, wenn Arten allein durch reproduktive Isolation von gleichzeitig bestehenden Populationen begrenzt werden.

Auf der Grundlage des Begriffs der Kladospezies sind solche Gruppen von untereinander kreuzbaren Organismen, die in der Vergangenheit ausgestorben sind oder noch lebende Vertreter in der Gegenwart haben, als *unvollständige Arten* (»incomplete species«) zu betrachten[304]; zu vollständigen Spezies werden sie erst durch ihr Ende in einem Speziationsereignis. Alle lebenden Organismen gehören danach also definitionsgemäß zu unvollständigen Arten.

Kritisiert wird an dem Kladospezieskonzept u.a. die Forderung nach absoluter reproduktiver Isolierung von Arten. E.O. Wiley und R.L. Mayden weisen darauf hin, dass nach diesem Kriterium sehr viel weniger Arten als gewöhnlich angenommen existieren. Unter den traditionell als Arten abgegrenzten Gruppen von nordamerikanischen Süßwasserfischen seien viele von ihren evolutionär nahe verwandten Nachbargruppen nicht durch biologische Mechanismen, sondern allein durch geografische Barrieren isoliert.[305] Trotz gelegentlichen Genflusses zwischen diesen Schwesterarten könnten sie aber als weitgehend getrennte »tokogenetische Systeme« beschrieben werden (»two evolutionary species may have members that occasionally hybridize and […] may exchange genes through backcrossing. Such hybridization events constitute tokogenetic events between two tokogenetic systems«[306]). In die gleiche Richtung weisend, bemerken B.D. Mishler und E.C. Theriot, dass eine absolute genetische Isolation zwischen taxonomischen Gruppen bei Pflanzen erst auf der Ebene von Familien und noch nicht auf der Artebene bestehen.[307] Betont wird außerdem, dass Artbildungsprozesse kontinuierlich verlaufen und vielfach keine diskreten Grenzen vorliegen, wie dies von manchen Vertretern der kladistischen Systematik behauptet wird (Maclaurin & Sterelny 2008: »speciation is a matter of degree«[308]).

Syngameon: Hybridisierende »Spezies«

Eine Konsequenz des fortpflanzungsbiologischen Artbegriffs ist es, dass die Rede von einer »Hybridisierung von Spezies« keinen Sinn macht: Wenn es zu Hybriden zwischen Organismen kommt, dann sind diese definitionsgemäß zur gleichen Art zu rech-

nen. Getrennte Arten liegen erst dann vor, wenn die reproduktiven Isolationsmechanismen voll wirksam sind.[309] Insbesondere in der Botanik hat dies zur Folge, dass ganze Untergattungen (z.B. der Weiden, Birken oder Eichen) als eine Biospezies zu werten sind.[310] Es wird vorgeschlagen, die Fortpflanzungsgemeinschaft, die zwischen morphologisch etablierten »Arten« besteht, als ***Syngameon*** zu bezeichnen. Diesen Ausdruck führt Lotsy 1925 ein und bezieht ihn auf die Artengruppe der Birken (»we have in *Betula* one very large pairing-community, one syngameon«).[311] V. Grant bestimmt ein Syngameon 1957 als die umfassendste Paarungsgemeinschaft, zu der ein Organismus gehört (»a hybridising group of species; the most inclusive interbreeding population«[312]). Die innerhalb eines Syngameons unterscheidbaren morphologischen Typen können mit Lotsy *Linneon* (s.o.) genannt werden (»groups of individuals which have a strong resemblance with one another«). Mit diesem begrifflichen Vorschlag sind die beiden Kriterien, die seit langem im Artbegriff zusammenlaufen, die Paarungsfähigkeit und die Ähnlichkeit, terminologisch getrennt.

In eine ähnliche Richtung zielend, schlägt T.M. Sonneborn 1957 den Ausdruck *Syngen* vor.[313] Er versteht darunter den »gemeinsamen Genpool« von Organismen. Im Gegensatz zu Arten müssen sich zwei Organismen verschiedener Syngene nicht durch einfache Merkmale unterscheiden. Das Syngen bildet nach Sonneborn eine Einheit der Evolution, die Art dagegen eine Einheit der taxonomischen Identifikation.

Pluralistische Artdefinitionen

Die verschiedenen Anwendungskontexte des Artbegriffs legen jeweils unterschiedliche Anforderungen und Kriterien zur Abgrenzung von Arten zugrunde. So wird von Arten als Einheiten der Evolution erwartet, dass sie als kohäsive, raum-zeitliche kontinuierliche Gegenstände vorliegen (so dass hier eine Affinität zur Vorstellung von Arten als Individuen vorliegt), Arten als Einheiten der Klassifikation sollen dagegen in erster Linie in einem hierarchischen System systematisierbare Gegenstände (im Sinne von Gegenstandsklassen) sein. Weil die verschiedenen Artbegriffe in unterschiedliche Beschreibungs- und Erklärungskontexte eingebettet sind, ist es fraglich, ob es die einheitliche Kategorie der Art über verschiedene Kontexte hinweg überhaupt gibt. Und selbst innerhalb eines Bereichs, z.B. der Evolutionstheorie oder Taxonomie, kann der Artbegriff für verschiedene Typen von Organismen variieren. Daher geben sich viele Biologen mit einer pragmatischen Artdefinition zufrieden, die je nach Kontext variieren kann.[314] Als ein wesentliches Ziel der Unterscheidung von Arten erscheint manchem die »optimale Organisation der taxonomischen Information«; Arten sollen also als »Einheiten der Klassifikation« in einem »Referenzsystem für die Katalogisierung der biologischen Diversität« dienen – auch wenn sich für ihre Abgrenzung kein einheitlicher biologischer Mechanismus angeben lasse.[315]

In einem pluralistischen Ansatz kann eine Art verstanden werden als eine Gruppe von Organismen, die sich in Bezug zu einem bestimmten Prozess als eine Ganzheit verhält.[316] Die Organismen einer solchen Gruppe ähneln einander (»phenotypic cohesion«), weil innerhalb der Gruppe verschiedene interne Mechanismen des Zusammenhalts, der *Kohäsion* (»intrinsic cohesion mechanisms«) bestehen können (vgl. Templetons Definition des Kohäsionskonzept von Arten in Tab. 14).[317] Die kohäsiven Kräfte bedingen es, dass die Organismen einer Art sich als *Einheit* in Bezug auf die (evolutionären) Gesetze hinter diesen Kräften verhalten (»act as units with respect to the laws of evolution«[318]). Ein für die Kohäsion besonders relevanter Prozess ist der der sexuellen Reproduktion – aber er ist nicht der einzige biologische Prozess, der den Zusammenhalt von Organismen in einer Gruppe bedingen und einen einheitlichen Namen rechtfertigen kann. Die wichtigsten anderen Prozesse sind die gemeinsame Abstammung und die gleichgerichtete ökologische Anpassung aufgrund ähnlicher Selektionsdrücke. Weil hier verschiedene Mechanismen des Zusammenhalts bestehen können, stellen die biologischen Arten in den Augen mancher Autoren keine *natürlichen Arten* (»natural kinds«) dar, wie dies z.B. für die chemischen Elemente gilt, die über ein einziges essenzielles Merkmal (ihre Ordnungszahl) definiert sind.[319]

Wie J. Huxley 1940 festhält, gibt es also nicht ein einziges Artkriterium (vgl. Tab. 14). In verschiedenen Kontexten werden morphologische, ethologische oder ökologische Unterschiede zwischen Individuen der Artbestimmung zugrunde gelegt; das Kriterium, das eine objektive Abgrenzung rechtfertigt, ist der Austausch von genetischem Material über sexuelle Fortpflanzung. Huxley schränkt allerdings auch dieses Kriterium ein, als er bei Pflanzen sehr verschiedene Formen auch dann als Arten ansehen möchte, wenn sie sich miteinander kreuzen (»To deny many of these forms specific rank just because they can interbreed is to force nature into a human definition, instead of adjusting your definition to the facts of nature «[320]). Als Konsequenz aus den verschiedenen Kriterien, über die eine Art bestimmt werden kann,

können bereichsspezifische Artbegriffe identifiziert werden: In der Taxonomie wird ein anderer Artbegriff zugrunde gelegt als in der Biodiversitätsforschung oder der Evolutionstheorie.

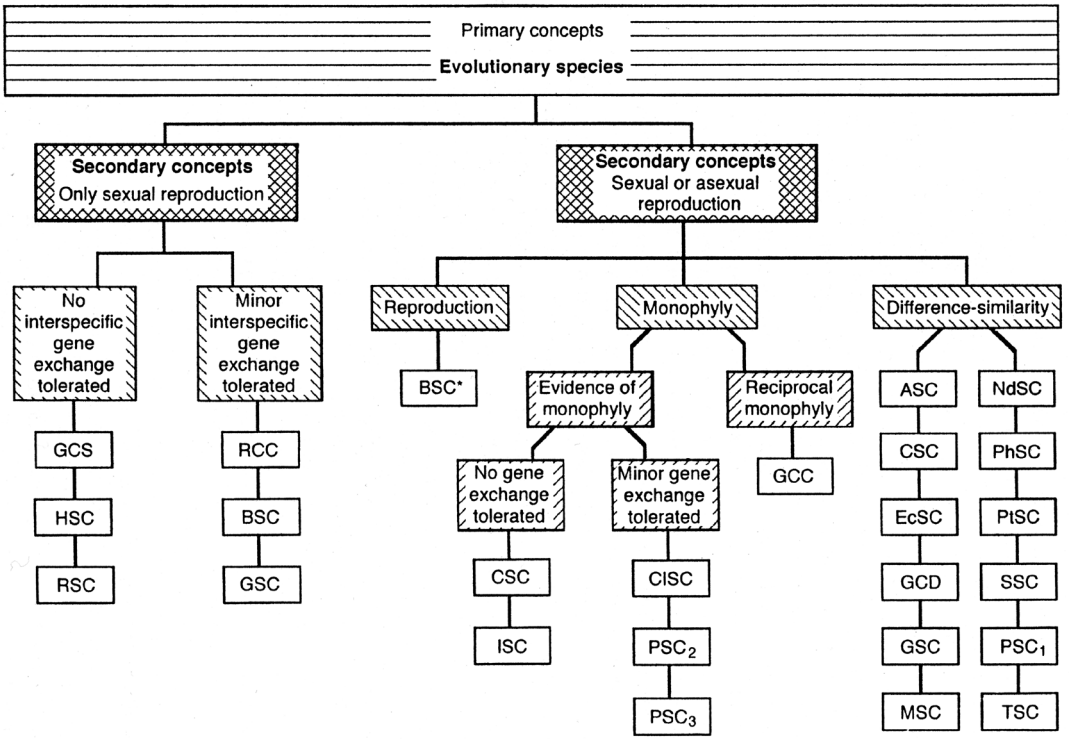
In historischer Perspektive könnte der Artbegriff damit insgesamt als ein Restbestand einer älteren platonischen Tradition interpretiert werden, die nicht die konkret gegebenen individuellen Organismen, sondern die reifizierten Formen oder Substanzen der Arten als die letzten Wesenheiten ansieht: Werden Arten als derartige natürliche Wesen verstanden – wie es sich in dem Streben nach einer einheitlichen Definition des Begriffs ausdrückt –, dann enthält die Logik des Konzepts offensichtlich Elemente eines *top down*-Ansatzes, der das Besondere ausgehend von dem Allgemeinen zu bestimmen versucht. Für die moderne Taxonomie ist demgegenüber ein *bottom up*-Ansatz kennzeichnend, der von den Organismen als der unmittelbar gegebenen Realität ausgeht und von diesen zu abgeleiteten taxonomischen Gruppen fortschreitet.[321] Oder, anders gesagt, ›Art‹ ist nach moderner Auffassung ebenso wie die höheren taxonomischen Kategorien ein Klassifikationsbegriff und kein essenzialistischer Begriff zur Bestimmung des Wesens eines Gegenstandes.

Trotz der Schwierigkeiten einer einheitlichen Definition gilt die Art weiterhin als ein zentrales Konzept der Biologie, das in den Augen vieler Biologen Allgemeinaussagen mit gesetzesartigem Charakter ermöglicht (s.u.).[322] In den Worten Mayrs bilden die Arten die »realen Einheiten der Evolution«; jede Art sei ein »biologisches Experiment«.[323] In pluralistischen Ansätzen ist der Anspruch, diese realen Einheiten in einem einheitlichen theoretischen Rahmen zu verstehen, aufgegeben worden. Aber bei weitem nicht alle Biologen und Biophilosophen sind zu diesem Schritt bereit. Sie beschreiben die pluralistische Interpretation des Artbegriffs stattdessen als die Nullhypothese, die es zu widerlegen gelte.[324]

Arten als homöostatische Eigenschaftscluster?

Ein Versuch, die unterschiedlichen Ansätze zur Abgrenzung von Arten in einem einheitlichen Konzept zum Ausdruck zu bringen, erfolgt mittels des Begriffs ***homöostatisches Eigenschaftscluster*** (»homeostatic property cluster«). Der Ausdruck wird 1988 von R.N. Boyd zunächst im moralphilosophischen Zusammenhang eingeführt[325]; 1991 aber auf eine allgemeinere Grundlage gestellt[326]. Für Boyd besteht über dieses Konzept die Möglichkeit, natürliche Arten (»natural kinds«) zu definieren, ohne auf einen Essenzialismus zurückzugreifen: Im Gegensatz zu traditionellen natürlichen Arten werden homöostatische Eigenschaftscluster nicht durch wesentliche Merkmale zusammengehalten, die ausnahmslos allen Mitgliedern des Clusters zukommen, sondern lediglich durch mehrere miteinander korrelierte Merkmale, von denen jedes Mitglied des Clusters mindestens eines aufweist. Bedingt wird die Bildung eines solchen Clusters, d.h. das gehäufte gemeinsame Vorkommen der Merkmale, durch einen einheitlichen Prozess. Das Cluster wird daher auch nicht extensional, über die Menge der Merkmale von Gegenständen, sondern durch den Prozess individuiert, der das gemeinsame Vorkommen der Merkmale bedingt hat. Aufgrund dieses Verfahrens der Clusterbestimmung kann es extensional unscharfe Grenzen haben, insofern bei einigen Gegenständen unklar ist, ob sie zu dem Cluster zu rechnen sind oder nicht. Wegen dieser prozessorientierten, nicht extensionalen Bestimmung der Grenzen sind homöostatische Eigenschaftscluster besonders geeignet, um auf in der Zeit veränderliche Einheiten bezogen zu werden: »The homeostatic property cluster which serves to define *t* is not individuated extensionally. Instead, property clusters are individuated like (type or token) historical objects or processes: certain changes over time (or in space) in the property cluster or in the underlying homeostatic mechanism preserve the identity of the defining cluster«.[327] Die Eigenschaften, die das Cluster definieren, können sich damit auch über die Zeit verändern. Diese Distanz zu essenzialistischen Vorstellungen und Offenheit für Variabilität macht das Konzept des homöostatischen Eigenschaftsclusters attraktiv für einen Bezug auf Arten.[328] Es findet daher in den letzten Jahren viele Anhänger, z.B. O. Rieppel und seiner Vorstellung von Arten als *kausal integrierten Prozesssystemen* (2009: »causally integrated processual systems«).[329]

Kritisch wird gegen die Anwendung des Konzepts des homöostatischen Eigenschaftsclusters auf Arten aber eingewendet, dass es durch seine Fixierung auf Eigenschaften ungeeignet sei, den phylogenetischen Charakter von Arten darzustellen.[330] Kritisiert wird dabei besonders, dass die Anhänger der Vorstellung von Arten als homöostatischen Eigenschaftsclustern ausdrücklich auch para- und polyphyletische Taxa als homöostatische Eigenschaftscluster akzeptieren, wenn diese durch einen homöostatischen Mechanismus zusammengehalten werden (Boyd 1999: »there is no particular reason to believe that […] homeostatic property cluster definitions will honor strict monophyly«[331]). Diese Toleranz sei aber unvereinbar mit einer strikt kladistischen Systematik. Die Kritiker der Anwendung des Konzepts des homöostatischen Eigenschaftsclusters auf Arten wollen daran festhalten,



1. Agamospecies (ASC)
2. Biological (BSC)
3. Cohesion (CSC)
4. Cladistic (ClSC)
5. Composite (CpSC)
6. Ecological (EcSC)
7. Evolutionary Significant Unit (ESU)
8. Evolutionary (ESC)
9. Genealogical Concordance (GCC)
10. Genetic (GSC)
11. Genotypic Cluster Definition (GCD)
12. Hennigian (HSC)
13. Internodal (ISC)
14. Morphological (MSC)
15. Non-dimensional (NDSC)
16. Phenetic (PhSC)
17. Phylogenetic (PSC)
    1. Diagnosable Version (PSC_1)
    2. Monophyly Version (PSC_2)
    3. Diagnosable and Monophyly Version (PSC_3)
18. Polythetic (PtSC)
19. Recognition (RSC)
20. Reproductive Competition (RCC)
21. Successional (SSC)
22. Taxonomic (TSC)

Abb. 19. Übersicht über aktuelle Artkonzepte. Den Ausgangspunkt der Gliederung bildet das Evolutionäre Artkonzept (oben), die weitere Differenzierung folgt nach den Kriterien der Forderung oder Toleranz eines Artkonzepts im Hinblick auf (1) bestimmte Reproduktionstypen (z.B. Anwendbarkeit nur auf sexuell sich reproduzierende Organismen), (2) den Genfluss zwischen Organismen, (3) der Monophylie und (4) der diagnostischen Ähnlichkeit von Organismen. Einige Artkonzepte erscheinen mehrfach in der Übersicht, weil sie Mischformen darstellen. BSC bezieht sich auf das »Biologische Spezieskonzept« modifiziert für asexuell sich fortpflanzende Organismen; für die weiteren Abkürzungen siehe die Tabelle unten (aus Mayden, R.L. (1997). A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge, M.F., Dawah, H.A. & Wilson, M.R. (eds.). Species. The Units of Biodiversity, 381-423: 420).*

Arten primär als historische Entitäten zu verstehen, die durch eine gemeinsame Abstammungsgeschichte, nicht durch gemeinsame Eigenschaften der Mitglieder eines Taxons zusammengehalten werden. Sie lehnen damit zwar einen *Eigenschaftsessenzialismus* (»qualitative essentialism«) ab, wollen aber an einem *Ursprungsessenzialismus* (Rieppel 2006: »origin essentialism«[332]) festhalten.[333]

Einen prinzipiell ähnlichen Ansatz verfolgt 1999 P. Griffiths, indem er biologische Arten als *natürliche Arten mit historischen Essenzen* (»natural kinds with historical essences«) bestimmt.[334] Natürliche Arten sind die biologischen Arten (und höherrangigen Taxa) für Griffiths, weil sie Mengen von einheitlichen Gegenständen sind, für die sich jeweils Gesetze formulieren lassen; für das Taxon der Vögel beispielsweise

das Gesetz, dass Vögel ihre Beute visuell orten. Diesem Gesetz liege ein kausaler homöostatischer Mechanismus zugrunde, der historische Gründe hat, sich aber im Laufe der Zeit auch ändern kann. Arten (und höhere Taxa) sind also Klassen von Organismen, die aufgrund des gemeinsamen Erbes von bestimmten Entwicklungsressourcen einander ähnlich sind; es sind aber keine strukturellen und unabänderlichen Faktoren, also strukturelle Essenzen, sondern kontingente, in der langen gemeinsamen Vergangenheit liegende Ursachen, d.h. historische Essenzen, die die Ähnlichkeit bedingen.

Arten als Individuen oder Klassen

Eine intensiv geführte wissenschaftstheoretische Debatte kreist seit Mitte der 1960er Jahre um die Frage, ob biologische Arten in ontologischer Hinsicht als Individuen oder Klassen zu betrachten sind. Die klassische ältere Position sieht den Artbegriff als Klassifikationsmittel zur systematischen Gruppierung von Organismen; Arten sind danach im logischen Sinne Klassen oder Mengen von Entitäten. Aber schon Buffons Bestimmung von Arten als genealogische Einheiten, die über Eltern-Nachkommen-Relationen zusammengehalten werden (s.o.), weist in eine andere Richtung: dem Verständnis von Arten als Individuen.[335] Die ontologische Einschätzung von Arten als Individuen im Sinne von strukturierten Ganzheiten oder als logische Klassen im Sinne von kohäsiven Mengen hängt eng mit dem zugrunde gelegten Artbegriff zusammen. Die Komplexität des Artbegriffs mit seinen unterschiedlichen Aspekten hat eine endgültige Klärung der Frage bisher verhindert.[336]

19. Jh.: »Leben« der Arten

Von einer »Geschichte der Arten« spricht G.L.L. Buffon programmatisch 1749 im ersten Band seiner ›Histoire naturelle‹ (»l'histoire d'un animal doit être non pas l'histoire de l'individu, mais celle de l'espèce entière de ces animaux«).[337]. Zu dieser Geschichte zählen u.a. der für die Individuen einer Art typische Zeitpunkt der Empfängnisfähigkeit, die Geburten, Anzahl der Jungen, Brutpflege etc., insgesamt also diejenigen Eigenschaften, die später zur ↑Lebensgeschichte einer Art gerechnet werden. In ähnlicher Bedeutung spricht der Philosoph C.G. Bardili 1795 von einem »Leben der Gattung« und rechnet dazu die Triebe der Fortpflanzung und Jungenfürsorge.[338] Auch hier ist das Leben der Gattung also noch ausgehend von Vermögen der Individuen entwickelt.

Anders dagegen bei C.F. Kielmeyer, der 1793 das »Leben der Gattung« als eine über den Individuen stehende Form des Lebens ansieht, ein »größeres System«, das »in größeren Zeitperioden in einer Entwicklungsbahn fortschreitet«.[339] Zu Beginn des 19. Jahrhunderts etabliert sich die Konzipierung von Arten als Individuen ausgehend von der Parallele von Individuum und Art, die in den romantischen Entwürfen einer Mikrokosmos-Makrokosmos-Analogie gezogen wird. In diesem Sinne behauptet G.R. Treviranus 1805, »daß jede Art, wie jedes Individuum, gewisse Perioden des Wachsthums, der Blüthe und des Absterbens hat, daß aber ihr Absterben nicht Auflösung, wie bey dem Individuum, sondern Degeneration ist«[340]. In der gleichen Absicht der Parallelisierung von Arten mit Individuen stellt G. Brocchi 1814 die These auf, dass es ein Altern der Arten gebe und sie allmählich aufgrund physiologischer Schwäche zugrunde gingen.[341] A.F. Spring formuliert dies 1838 so: »wie die Individuen, so haben auch die Arten einen Lebensverlauf, einen Anfang und ein (scheinbares) Ende«.[342] Er ist daher auch der Auffassung, »daß viele Arten schon ausgestorben [sind], andere noch kommen möchten«.[343] Und allgemein hält er fest: »Die Arten *sind* nicht, sondern sie *werden*. Sie leben und ringen, wie die Individuen, einer auf ihrer Stufe erreichbaren Vervollkommnung entgegen«.[344]

Mitte des 19. Jahrhunderts wird aber auch Widerspruch gegen diese Analogisierung von Arten und Individuen eingelegt. E. Forbes argumentiert 1852, die Analogie sei insofern nicht haltbar, als Arten ohne Wandel ihrer Umweltbedingungen unendlich bestehen könnten (»unlike the individual, it [the species] is continued indefinitely so long as conditions [are] favourable to its diffusion and prosperity«).[345] Im Anschluss daran argumentiert V. Carus 1854, »dass, wenn man die Art, diese ›relative Realität‹ [Forbes] als ein lebendes Wesen ansieht, aus dem Functionskreise des Lebens nur die Function der Selbsterhaltung übrig bleibt, indem die Fortpflanzung der Individuen keine Fortpflanzung oder Vermehrung der Art, sondern nur einen Wechsel der materiellen Träger derselben, den Stoffwechsel der Species bildet«.[346]

Auch C. Darwin steht der Auffassung, Arten würden wie Individuen einen Lebenszyklus aufweisen, anfangs nahe; in seinem Hauptwerk lehnt er diese Auffassung jedoch ab. Den Charakter von Individuen haben die Arten nach Darwin allein insofern, als sie nach seiner Auffassung eine über Abstammungsverhältnisse zwischen Individuen verbundene genealogische Einheit bilden: Wenn die unabhängig erfolgende Entstehung von Organismen der gleichen Art an zwei verschiedenen Orten der Erde nachgewiesen würde, wäre seine ganze Theorie widerlegt, so Dar-

Räumliche Grenzen
Die Mitglieder einer Art besiedeln ein konkretes Areal mit einer definierten äußeren Grenze.

Zeitliche Grenzen
Arten haben einen definierten zeitlichen Beginn in einem Speziationsereignis, durch das ihre Mitglieder von den Mitgliedern anderer Arten reproduktiv isoliert werden, und ein definiertes zeitliches Ende durch ihr Aussterben oder durch ein weiteres Speziationsereignis.

Integration
Zwischen den Mitgliedern einer Art (aber nicht allen!) bestehen Interaktionen, d.h. relevante wechselseitige Wirkungen (z.B. in Form von gemeinsamer Fortpflanzung bei sexuellen Organismen).

Kohäsion
Die Mitglieder einer Art haben einen Zusammenhalt, insofern sie sich in einigen Prozessen als eine Einheit verhalten, auch wenn diese nicht in einem wechselseitigen Einfluss, sondern einer gemeinsamen Reaktion auf eine äußere Kraft, z.B. eine Umweltänderung besteht.

Tab. 18. Vier Kriterien, die dafür sprechen, biologische Arten ontologisch als Individuen, und nicht als Klassen anzusehen (nach Mishler, B.D. & Brandon, R.N. (1987). Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. Biol. Philos. 2, 397-414: 399f.).

win am Ende seines von ihm nicht veröffentlichten »Big Book«.[347]

Individualität durch gemeinsame Abstammung
Die Interpretation von Arten als Individuen verbreitet sich nach der Etablierung der Evolutionstheorie im 19. Jahrhundert. Einerseits kann unter Voraussetzung der Evolutionstheorie die gemeinsame Abstammung aller Organismen einer Art oder Unterart als ein Kriterium der Individualität verwendet werden, wie dies R. Virchow nahe legt, wenn er feststellt: »So stammen, wie man weiß, fast sämmtliche Trauerweiden Europa's von einem Baume, der im vorigen Jahrhundert aus Asien nach England kam. Sie alle sind zusammengehörige Theile. Bilden sie ein Individuum?«[348]. Andererseits kann das Entstehen und Vergehen von Arten im Laufe der Erdgeschichte mit dem Leben eines individuellen Organismus parallelisiert werden. Analog zum Leben eines Organismus kann dann von der Geburt und dem Tod einer Art gesprochen werden (↑Tod/Artensterben). In diesem Sinne urteilt Nägeli 1865, eine Art »stirbt also in der That aus wie ein Individuum; die neue Art entwickelt sich, ebenfalls wie ein Individuum, aus einem kleinen Keime, den man ihr Verbreitungscentrum nennt«[349]. Nägeli hält es daher für gerechtfertigt, vom »Aussterben« und »Tod einer Art« zu sprechen.[350]

Schon bald nachdem Darwin mit der Selektionstheorie einen plausiblen Weg angeben konnte, wie Organismen verschiedener Arten entstanden sind, wird ausgehend von der damit erfolgten historischen Sicht auf die Arten diesen der Status von Individuen zugeschrieben. Bereits Haeckel entwickelt einen »Begriff der Species als einer genealogischen Individualität«[351]. Trotzdem spricht er den Arten keine Realität zu (s.o.). Allein die größeren Einheiten des phylogenetischen Systems, die Stämme oder Phyla, stellt Haeckel sich als reale genealogische Individuen vor, die durch »das materielle Band der Blutsverwandtschaft«[352] verbunden sind.

Diese Einschätzung von Arten und höheren systematischen Kategorien als Individuen wird von vielen Autoren nach Haeckel geteilt. Bereits seit den 1840er Jahren bringen einige Autoren die Individualität von Arten mit dem Wort ***Artindividualität*** zum Ausdruck. J. Steenstrup erwägt diese Bezeichnung 1842 im Rahmen seiner Beschreibungen des ↑Generationswechsels, weil bei diesem Phänomen das Charakteristische der Art nicht durch eine Erwachsenenform eines Organismus allein deutlich wird. Es besteht nach Steenstrup beim Generationswechsel »von Seiten der Individuen ein Mangel an vollständiger Individualität als Artrepräsentanten, an Artindividualität«.[353] Auch bei anderen Autoren in der Jahrhundertmitte erscheint der Ausdruck. Im Sinne eines feststehenden Terminus benutzt ihn K.B. Reichert in einer Abhandlung aus dem Jahr 1852. Er erläutert den Begriff als »die ganze Entwickelungsreihe von Zuständen« und »Lebensgeschichte« der Individuen einer Art[354]; häufig erscheint bei Reichert auch die Formulierung »die Lebensgeschichte der Art-Individualität«[355] (vgl. auch Leuckart 1851 unter Verweis auf Steenstrup[356]).

Programmatisch verwendet 1912 J. Huxley diese Formulierung (»species-individuality«): Arten sind für Huxley wegen des zeitlichen Nacheinanders der Teile eine Individualität in der Zeit (»individuality in time«) und stehen damit im Gegensatz zur räumlichen Individualität (»spatial individuality«) eines Organismus, bei der alle Teile des Ganzen synchron koexistieren.[357] O. Hertwig spricht 1917 vom »Lebensprozeß der Art«.[358]

Auch von philosophischer Seite wird dieser Gedanke aufgegriffen. N. Hartmann sieht 1950 in jeder Art etwas »Einmaliges« im Realzusammenhang der Welt. Er führt aus: »Das Stammesleben einer Art spielt sich in der Zeit ab, hat in ihr seine Dauer, seinen Anfang und sein Ende (Artentstehung und Artentod); es hat auch seine Lebensgeschichte, hat seine Schicksale und Wandlungen, seine Gefahren

und seinen Kampf um die Existenz, sein Aufblühen und Niedergehen«[359]. Er hält es daher für berechtigt, von einem »Leben der Arten« zu sprechen[360] (↑Arterhaltung). Für Hartmann verfügt eine Art sogar in höherem Maße über eine Individualität als ein einzelner Organismus. Denn der Organismus bleibe immer ein Exemplar unter vielen, er teile mit seinen Artgenossen das stereotyp ablaufende Muster seiner Entwicklung und seines Lebensschicksals. »Das Gesamtleben der Art dagegen ist in seiner Ganzheit wirklich nur eines. Es hat genau die Einzigkeit und unwiederholbare Einmaligkeit, die das in ihm auftretende Individuum nicht hat und als bloßes Exemplar auch nicht haben kann. Erst das Leben der Art ist ein wirklich individuelles«[361]. Für Hartmann spielen die einzelnen Organismen im »Leben der Art« eine ähnliche Rolle wie der wechselnde Stoff im Stoffwechsel des Organismus. Es besteht für ihn eine Stufenordnung, in der die Verhältnisse der niederen Stufe des Organismus sich in der höheren Stufe der Art wiederholen. Zwar stellt sich Hartmann dagegen, die Art selbst als »Organismus höherer Ordnung« anzusehen[362]; eine Analogie besteht aber doch insofern, als er streng parallelisiert: Das Individuum erhalte sich durch das Gleichgewicht von Assimilation und Dissimilation, und die Art erhalte sich durch das Gleichgewicht von Fortpflanzung und Tod[363]. So wie die Labilität der Stoffe im Organismus, d.h. der Stoffwechsel, den Organismus möglich mache, so treibe die Art einen Stoffwechsel großen Stils aufgrund der Labilität der Organismen, und auch die Arten seien selbst wieder nicht konstant, sondern wechselten im Laufe der Phylogenese einander ab.[364]

Aufgegriffen werden diese eher philosophischen Analysen 1950 durch W. Hennig in seiner grundlegenden Monografie zur phylogenetischen Systematik. Dort argumentiert er, Arten (und auch die höheren taxonomischen Gruppen) würden ebenso wie Organismen aus der Teilung von Einheiten hervorgehen und seien daher ebenso wie Organismen als Individuen anzusehen. Explizit formuliert Hennig 1950 die Auffassung, »daß auch die Gruppenkategorien höherer Ordnung ›Individuen‹ in ontologischem Sinne sind, und somit auch reales Sein, reale Existenz besitzen«.[365] Ähnliche Auffassungen finden sich seit 1972 bei R. Löther (2004: »Die Arten sind ihrem Wesen nach keine logischen Klassen von Individuen […], sondern objektiv-reale, materielle Systeme und im Sinne der Logik Individuen«).[366]

Ghiselin und Hull: Arten als »Abstammungslinien«

Die Ausführungen der deutschsprachigen Autoren finden international wenig Beachtung. Zu einer intensiv geführten Debatte entwickelt sich die Frage nach dem ontologischen Status von Arten erst seit Mitte der 1960er Jahre. Den Ausgangspunkt bildet die These M. Ghiselins aus dem Jahr 1966, der zufolge biologische Arten logisch gesehen Individuen seien (»Biological species are, in the logical sense, individuals«[367]). Ghiselin versteht die Organismen als Teile der Arten als Ganzheiten, nicht als Elemente einer Klasse.[368]

Neben Ghiselin ist D. Hull einer der Hauptvertreter der These von Arten als Individuen. Er bestimmt Arten als *Abstammungslinien* (»lineages«; ↑Phylogenese: »Species as the result of selection are necessary lineages, not sets of similar organisms«[369]). Für die Interpretation der Arten als Individuen spricht nach Hull der historische Charakter von Arten: Sie bilden raumzeitliche Konkreta mit einer internen Kohärenz, einem definierten Beginn und einem definierten Ende ihrer Existenz.[370] Und wie Individuen können sie sich auch aufspalten (fortpflanzen) und ihnen ähnliche neue Arten bilden. Es lassen sich also verschiedene Kriterien formulieren, nach denen biologische Arten ontologisch den Status von Individuen haben (vgl. Tab. 18). In der Evolutionsbiologie werden Arten in der Auffassung Hulls schon immer als Individuen behandelt. Hull fasst es außerdem als Beleg für den ontologischen Status von Arten als Individuen auf, dass keine raumzeitlich unbeschränkten Gesetze über biologische Arten formuliert werden können (s.u.).[371] Es gebe keine essenziellen Eigenschaften, die eine Art definieren und die in einem Holotyp festgelegt werden könnten (↑Typus).

Neben der Art wird nicht selten allgemein allen monophyletischen Gruppen der Status von Individuen zugeschrieben. So meint P. Ax 1984, als geschlossene Abstammungsgemeinschaft seien die Art und andere monophyletische Gruppen »keine Klassen und damit keine Kunstprodukte menschlicher Imagination, sondern reale, individuenähnliche Einheiten der Natur mit einer historischen Kontinuität«.[372] Aufgrund seines individualistischen Verständnisses von Arten geht Ax nicht nur von einem Leben von Individuen, sondern auch von Arten aus und kann unbekümmert von der »Lebensspanne von Arten« sprechen.[373]

Arten als Klassen

Der Ansicht, Arten seien Individuen, stehen die Vertreter eines klassenlogischen Standpunktes gegenüber. Sie argumentieren, dass es in logischer Hinsicht Schwierigkeiten bereite, Arten als Individuen oder Ganzheiten aufzufassen. J.R. Gregg ist bereits 1950 der Auffassung, Arten seien nicht Individuen, son-

dern Klassen, weil das Verhältnis von Organismen zu ihrer Art nicht das eines Teils zu einem Ganzen, sondern das eines Elements zu einer Menge sei.[374] J.H. Woodger unterscheidet daraufhin einen Artbegriff nach Linné und einen nach Darwin: Für Linné seien die Arten abstrakte und zeitlose Einheiten der Klassifikation, für Darwin dagegen konkrete Gegenstände mit einem Anfang in der Zeit.[375]

Eine der Schwierigkeiten der Teil-Ganzes-Relation (im Gegensatz zur Element-Menge-Relation) in Bezug auf Arten besteht in dem Charakter der Transitivität dieser Relation: Wenn ein Organismus als ein Teil des Ganzen einer Art angesehen wird, dann müssten auch die Teile des Organismus, also z.B. seine Organe, Teile der Art sein – dies widerspricht aber der geläufigen biologischen Sicht.[376] Es besteht also eine ontologische Differenz im Verhältnis von Organismen zu ihren Organen im Vergleich zu Arten zu ihren Individuen: Organe stehen in einer ›Teil-von‹-Relation zu einem Organismus, Individuen aber in einer ›sind-ein‹-Relation zu einer Art.[377] Auch die vermeintlich größere Nähe des nominalistischen Verständnisses von Arten und höheren Taxa als Individuen zur Evolutionstheorie erweist sich bei näherem Hinsehen als trügerisch: Die Konzipierung eines Taxons (z.B. der Art *Homo sapiens*) als *Teil* eines umfassenderen Taxons (z.B. der Säugetiere) vermag die Relation der Abstammung der Art aus ihren Vorläuferarten nicht besser darzustellen als die Konzipierung von Arten und höheren Taxa als Klassen. Denn eine Ganzheit geht ihren Teilen ebenso wenig in zeitlicher Hinsicht voraus wie eine Klasse ihren Elementen.[378]

Ein verbreitetes Argument für die Individualität von Arten lautet, dass nur Individuen, nicht aber Klassen eine Transformation erfahren können und damit möglicher Gegenstand der Evolution seien.[379] Es spricht allerdings nichts dagegen, eine Evolution auch vor dem Hintergrund von Arten als Klassen zu verstehen: Evolution kann beschrieben werden als die Änderung der Verteilung von Individuen über Arten (als Klassen); die Zuordnung eines Organismus zu einer anderen Art als dessen Eltern bedeutet dann einen (transspezifischen) Evolutionsschritt.[380]

Gegen die Interpretation von Arten als Individuen spricht außerdem die Tatsache, dass Arten keine durch kausale Relationen zusammengehaltenen Systeme darstellen. Es wird daher argumentiert, dass nicht Arten, sondern Populationen Systeme aus kausal interagierenden Komponenten bilden; Populationen stellen danach also die eigentlich kohäsiven Gruppen dar.[381] Allerdings ist für eine ↑Population gerade kennzeichnend, dass sie ein räumliches Aggregat von Individuen bildet, aus dem beständig Individuen verschwinden und andere hinzutreten. Außerdem hat die Population als Individuum keine scharf definierten Grenzen. Wenn Populationen also als Individuen verstanden werden sollen, dann bilden sie zumindest sehr besondere Individuen.

Der Individuencharakter von Arten erstreckt sich auch nur auf einige Aspekte des Begriff des ↑Individuums: Ihre raum-zeitliche Konkretheit haben Arten zwar mit konventionellen Individuen gemeinsam; In-dividuen im Wortsinne sind Arten aber nicht, weil ihre Teile räumlich voneinander entfernt werden können und sie trotzdem ihre Identität als Art behalten können – im Gegensatz zu organismischen Individuen, die ihren Charakter des ↑Organismus durch die Trennung der Teile verlieren.

Schließlich bereitet das Verständnis von Arten als Individuen im Rahmen einer Evolutionstheorie insofern Schwierigkeiten, als damit die Arten als in der Zeit sich entfaltende, diachrone Entitäten konzipiert sind, die in diesem Verständnis nicht mehr als die Bezugspunkte für die Feststellung einer Veränderung im Laufe der Evolution dienen können.[382] Werden Arten als Individuen im Sinne von Abstammungslinien verstanden, dann stellen sie in ontologischer Hinsicht keine Kontinuanten dar, die zu einem Zeitpunkt ihrer Existenz ganz da sind, sondern sie haben eine raumzeitliche, vierdimensionale Entfaltung (»Perdurantismus«). In dieser Bestimmung können die Arten gerade nicht, wie Hull argumentiert (»Species lineages […] are the things which evolve«[383]), die Einheiten der Evolution sein, weil es wenig Sinn macht, von einem bereits über seine zeitliche Erstreckung bestimmten Gegenstand zu sagen, er unterliege wiederum einer zeitlichen Veränderung. Um von einer Veränderung sprechen zu können, muss es vielmehr etwas – einen Kontinuanten – geben, der in der Zeit persistiert (↑Phylogenese/Stammlinie). Es ist möglich, eine Art als diesen Kontinuanten aufzufassen, damit wäre sie allerdings nicht als eine vier-, sondern eine dreidimensionale Entität bestimmt, die zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz ganz da wäre.

Essenzialismus des Artbegriffs

Von Seiten derjenigen, die Arten als Individuen auffassen, wird der Konzeption von Arten als Klassen ein fehlgeleiteter »Essenzialismus« vorgeworfen: Als historische Entitäten würden Arten nicht über wesentliche Eigenschaften verfügen, sondern in ihnen seien Individuen allein über ihre genealogischen Beziehungen zu einer Einheit zusammengebunden. D. Hull argumentiert in diesem Sinne 1978, es könne überhaupt keine intrinsische Wesensbestimmung

von Arten gegeben werden, so dass es beispielsweise auch auch kein Wesen des ↑Menschen gebe: »If species are interpreted as historical entities, then particular organisms belong in a particular species because they are part of that genealogical nexus, not because they possess any essential traits. No species has an essence in this sense. Hence there is no such thing as human nature«.[384]

Die genaue Bedeutung von »Essenzialismus« in diesem Vorwurf ist jedoch nicht klar. In gewisser Weise ist auch die Definition einer Art über das Kriterium der Zugehörigkeit der Individuen zu einem »genealogischen Netzwerk« essenzialistisch, weil auch dieses Kriterium eine eindeutige Zuordnung eines Individuums zu einer Art ermöglicht. Dieses essenzialistische Kriterium beruht nur nicht auf intrinsischen, sondern auf relationalen Eigenschaften. Darüber hinaus weist der genealogische Artbegriff auch bereits insofern essenzialistisch-typologische Elemente auf, als er auf ein Kriterium für das Vorliegen eines Fortpflanzungsaktes angewiesen ist. Rein kausal lässt sich dieses nicht finden, weil von einem Organismus viele Ketten von Wirkungen ausgehen und viele Dinge produziert werden. Zur Bestimmung der Hervorbringung eines Produkts durch einen Organismus als einen Akt der Fortpflanzung (über den dann genealogische Beziehungen begründet werden können) bedarf es also einer typologisch-essenzialistischen Bestimmung der Ähnlichkeit zwischen dem Organismus und seinem Produkt (als Nachkommen).

Einer seit den 1950er Jahren verbreiteten Auffassung zufolge war das in der Zeit vor Darwin vorherrschende Verständnis von Arten »essenzialistisch«, insofern es von festen Typen für jede Art ausging (Amundson 2005: »essentialism story«[385]). Es sind bekannte Biologen und Biophilosophen, die diese historische Interpretation vertreten: A.J. Cain zieht 1958 eine lange historische Linie von Aristoteles zu Linné, indem er das aristotelische Verfahren der Definition mittels Angabe eines *genus proximum* und einer *differentia specifica* als Grundlage der Artbestimmung bei Linné ansieht[386]; E. Mayr stellt 1959 der vordarwinschen essenzialistischen Taxonomie die spätere, am »Populationsdenken« orientierte gegenüber (↑Population)[387]; und D. Hull sieht 1965 auf den bei Aristoteles begründeten Essenzialismus eine Phase des zweitausendjährigen Stillstands folgen (»The effect of essentialism on taxonomy – two thousand years of stasis«).[388]

Tatsächlich sind in der Biologie aber bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts polytypische Anschauungen von Arten verbreitet, u.a. bei J.B. de Lamarck, A.-L. de Jussieu und C.-F. B. Mirbel, die Arten nicht als morphologisch klar definierte Cluster, sondern eher als kontinuierliche Serien sehen (s.o.).[389] Außerdem ist es auch nicht richtig, dass alle Artbegriffe vor Darwin morphologisch-typologisch begründet waren. Bereits seit der Antike (vgl. Tab. 14) spielt vielmehr das Moment der genealogischen Verbundenheit der Individuen einer Art eine immer wiederkehrende Rolle (Wilkins 2009: »generative conception of species«[390]). Und schließlich muss mit einem essenzialistisch-typologischen Denken nicht unbedingt ein »Fixismus« im Sinne der Behauptung der Unveränderlichkeit von Arten verbunden sein. »Essenzialistisch« kann die Bestimmung einer Art durch die Angabe von wesentlichen Eigenschaften ihrer Individuen auch dann sein, wenn von einer Evolution des Lebens mit der Entstehung neuer Arten ausgegangen wird (↑Typus).[391]

Mahner & Bunge: Biologische als natürliche Arten

Besonders nachdrücklich wird in den letzten Jahren von Mahner und Bunge dafür plädiert, Arten nicht als Individuen, sondern als Klassen von Gegenständen zu deuten.[392] Biologische Arten verstehen die Autoren als die abstrakten Gegenstände, die es überhaupt erst erlauben, von der Evolution der Organismen zu reden, weil sie die klassifizierenden Ordnungseinheiten abgeben, relativ zu denen eine Veränderung von Organismen festgestellt werden kann. Evolution könne es nur geben, wie Mahner es formuliert, wenn Arten nicht evolvieren, weil Arten als Klassen verstanden werden müssen, um Veränderungen feststellen zu können, und Klassen nicht evolvieren können, weil sie keine materiellen Gegenstände sind.[393]

In Anlehnung an das Konzept natürlicher Arten (»natural kinds«) wird eine biologische Art als »eine Klasse gesetzmäßig äquivalenter Gegenstände«[394] aufgefasst. Mahner und Bunge sprechen in diesem Zusammenhang vom *ontologischen Artbegriff*.[395] Die Feststellung der gesetzmäßigen Äquivalenz wird durch die Lokalisation der Organismen in einem »gesetzmäßigen Zustandsraum« ermöglicht, dessen Achsen Eigenschaften der Organismen repräsentieren. Die Bestimmung einer Art besteht in der Angabe des Wertebereichs auf diesen Achsen: Für die Art ›Stubenfliege‹ kann etwa eine Achse als Größendimension definiert sein und als zulässige Werte der Bereich von 6 bis 9 mm angegeben werden. Bringt eine Stubenfliege nun einen Organismus hervor, dessen Größe außerhalb dieses Bereichs liegt, dann ist nach dieser Definition ein Organismus einer neuen Art gebildet worden.

Weil dieses Kriterium nicht spezifiziert ist, können nach dieser Definition auch die höheren taxonomi-

schen Einheiten (z.B. die Klasse der Säugetiere) als Art verstanden werden. Auch für diese Gruppen lassen sich Gesetze formulieren, die die Mitglieder zu einer einheitlichen Gruppe zusammenfassen. Es gibt in dem ontologischen Artbegriff also keine Auszeichnung der taxonomischen Einheit der Art vor anderen taxonomischen Einheiten.[396]

Das Kriterium der gesetzmäßigen Äquivalenz enthält für diesen Artbegriff die Möglichkeit, auch Organismen, die in verschiedenen genealogischen Verwandtschaftskreisen entstanden sind, zur gleichen (logischen) Art zu rechnen. Der Artbegriff nähert sich auf diese Weise wieder dem morphologischen Typusbegriff an. Zur gleichen Art in dieser Hinsicht können dann z.B. Fische und Wale gezählt werden, weil sie eine Äquivalenz in ihrer äußeren, an das Leben unter Wasser angepassten Form aufweisen: »Es kann Organismen geben, die zur selben Art im logischen Sinne gehören und trotzdem verschiedenen genealogischen Ursprung haben«, wie A. Stöhr bereits 1909 bemerkt.[397]

Gegen einen rein morphologisch bestimmten Artbegriff spricht allerdings, dass morphologische Einheitlichkeit häufig nicht einmal im Leben eines Organismus vorliegt und außerdem umgekehrt morphologisch sehr ähnliche Organismen nicht unbedingt zu einer Art zusammengefasst werden sollten: So durchlaufen einige Organismen in ihrem Leben Phasen von vollkommen unterschiedlichem Aussehen (Metamorphose), während andere Organismen, die sich morphologisch nicht unterscheiden, zu verschiedenen biologischen Arten gezählt werden können, weil sie keine Nachkommen miteinander zeugen können (Zwillingsarten).[398]

Neben morphologischen oder anderen intrinsischen Merkmalen von Organismen können aber auch relationale Merkmale als Kriterien der Zugehörigkeit zu einer Art im Sinne einer Klasse herangezogen werden. So kann die Fähigkeit zur gemeinsamen Fortpflanzung, d.h. die Fähigkeit eines Organismus, mit anderen (gegengeschlechtlichen) Organismen Nachkommen zeugen zu können, als das Kriterium der nomologischen Äquivalenz verstanden werden, das biologische Arten auszeichnet.[399] Nach Mahner und Bunge ist die Fähigkeit zur Paarung mit anderen Organismen allerdings eine Eigenschaft, die sowohl logisch als auch zeitlich der Zugehörigkeit zu einer (über nicht-relationale Kriterien definierten) natürlichen Klasse nachfolgt (s.o.).

Gesetze über Arten

Viele Vertreter der Auffassung von Arten als Individuen werten es als ein Argument für ihre Konzeption, dass über Individuen einer Art keine Gesetze formuliert werden können.[400] Dies wird jedoch von anderer Seite bezweifelt[401]: Allgemein kann eine Artbeschreibung verstanden werden als eine Menge von Aussagen über das Gemeinsame von verschiedenen Naturkörpern (den Organismen einer Art). Diese Aussagen können durchaus den Status bereichsspezifischer Gesetze haben (ebenso wie die meisten Gesetze der Physik). Ein solches regionales Naturgesetz bezeichnet z.B. die Weise, wie sich die Organismen einer Schmetterlingsart entwickeln, wie der Blutkreislauf eines Säugetiers arbeitet oder wie eine Ameise sich mit ihren Artgenossen verständigt. Innerhalb einer Art verlaufen diese Prozesse an den einzelnen Organismen normalerweise gleich, es sei denn, der einzelne Organismus »schlägt aus der Art«. Mit der Entstehung einer neuen Art ist daher auch die Revision dieser artspezifischen Gesetze verbunden: »Alle Artbildung ist zugleich Gesetzesbildung«, wie es 1950 bei N. Hartmann heißt.[402] Vor allem solche Eigenschaften von Organismen können Elemente von Gesetzesaussagen sein, die eng mit ihrer Konstitution verbunden sind, deren Änderung also entweder zur Lebensunfähigkeit der Organismen oder zum Entstehen eines Organismus einer anderen Art führt.[403]

Die Konzeption der Phylogenese als eines einmaligen, nicht in Gesetzen, sondern allein in individualisierenden Begriffen zu beschreibenden Prozesses steht im Hintergrund des individualistischen Standpunktes in der Auseinandersetzung um den ontologischen Status von Arten. Wegen dieser individualisierenden Begriffsbildung zieht H. Rickert zu Beginn des 20. Jahrhunderts die radikale Konsequenz, das Studium des Werdegangs der Organismen auf der Erde aus der eigentlichen Biologie, die als Naturwissenschaft auf eine generalisierende Begriffsbildung angewiesen sei, auszuschließen und es in die Nähe der Geschichtswissenschaften zu rücken[404] (das Verhältnis von Phylogenese und Biologie wäre analog zu dem von Kosmogenese und Physik). Insofern die biologischen Arten und auch höheren Taxa also als Individuen betrachtet werden, wären sie in dieser Sichtweise kein biologischer Gegenstand im engeren Sinne mehr. Weil Arten aber nicht nur einmalige Produkte der Evolution sind, sondern darüber hinaus viele Individuen umfassen, ist es andererseits gerade möglich, auf der Grundlage des Konzepts der Art lokal gültige Gesetze zu formulieren.

Arten als beides: Individuen und Klassen

Es erscheint daher konsequent, wenn manche Autoren in den letzten Jahren die beiden Perspektiven auf

Arten – ihr Verständnis als Individuen und als Klassen – nicht für einander wechselseitig ausschließend, sondern miteinander kompatibel halten. Je nach Kontext der Fragestellung sei die eine oder andere Perspektive angemessen (Rieppel 2007: »species are not either individuals, or natural kinds. Instead, species are complex wholes (particulars, individuals) that instantiate a specific natural kind«).[405]

Binäre Nomenklatur

Die Bezeichnung ›binäre Nomenklatur‹ für die Kennzeichnung einer biologischen Art durch einen Gattungs- und einen Artnamen kommt zu Beginn des 19. Jahrhunderts auf. Sie wird seit Ende des 18. Jahrhunderts verwendet (Duchesne 1796: »nomenclature binaire«[406]; Cuvier 1807: »nomenclature binaire«: »désignent chaque espèce sous des noms générique et spécifique«[407]). Seit den 1830er Jahren erscheint sie im Englischen (Lee 1833: »binary nomenclature«[408]) und spätestens seit den 1860er Jahren im Deutschen (Haeckel 1866: »binäre Nomenclatur«[409]).

Als äquivalent mit dieser Bezeichnung erscheint seit den 1830er Jahren der Terminus ***binominale Nomenklatur*** (engl. Bonaparte 1838: »binominal nomenclature«[410]). Auch im Code des Internationalen Geologischen Kongresses im Jahr 1881 wird diese Formulierung verwendet (»nomenclature binominale«).[411] Daneben ist später auch von der *binomialen Nomenklatur* die Rede. Dieser Ausdruck wird bereits im britischen Code von H.E. Strickland aus dem Jahr 1842 und später in dem Code der Nomenklatur der ›American Association for the Advancement of Science‹ von 1877 und der ›American Ornithological Union‹ von 1886 verwendet (↑Taxonomie/Code).[412]

Eine im Jahr 1881 berufene Kommission der Zoologischen Gesellschaft von Frankreich unterscheidet dann zwischen der binären und binominalen Nomenklatur und stellt im ersten Artikel der von ihr erarbeiteten Regeln fest: »La nomenclature adoptée pour les êtres organisés est binaire et binominale«[413]. Hintergrund dieser Unterscheidung ist die Tatsache, dass bei Linné und einigen seiner Vorläufer zwar ein klares Bewusstsein von der Zweiteilung der Kategorien in der Benennung der Arten vorhanden ist, insofern sie zwischen der Gattungs- und der Artebene im Artnamen unterscheiden (Binarität); diese kategoriale Zweiteilung findet aber nicht immer ihren Ausdruck in der Verwendung von nur zwei Wörtern in der Artbezeichnung, nämlich jeweils einem Wort für den Gattungs- und den Artnamen (Binominalität). Linnés Artbezeichnungen sind vielmehr häufig zwar binär, aber poly- oder besser gesagt plurinominal, weil der Artname aus vielen Wörtern besteht.[414] Die Unterscheidung spiegelt die Zweiheit der Kategorien in der Benennung von natürlichen Personen in westlichen Gesellschaften (die Unterscheidung von Vor- und Nachnamen), die nicht notwendig eine Zweiheit von Wörtern beinhaltet (weil eine Person mehrere bzw. aus mehreren Wörtern zusammengesetzte Vor- und Nachnamen haben kann).

Die Differenzierung zwischen binärer und binominaler Nomenklatur findet Eingang in die ersten Regelwerke der Nomenklatur, die auf den internationalen zoologischen Kongressen in Paris 1889 und in Moskau 1892 angenommen werden.[415] Die ›Deutsche Zoologische Gesellschaft‹, die auf ihrer 3. Jahrestagung 1893 einen eigenen Code der Nomenklatur verabschiedet, verwendet in diesem Code allein den Ausdruck »binäre Nomenclatur« und hebt damit die Differenzierung auf.[416] In den späteren mehrsprachigen Internationalen Codes der zoologischen Nomenklatur werden beide Bezeichnungen nebeneinander verwendet. Auf dem Internationalen Zoologischen Kongress in Paris 1948 wird schließlich die Äquivalenz der Ausdrücke ›binäre Nomenklatur‹ und ›binomiale Nomenklatur‹ festgelegt.[417]

Die klassische Unterscheidung von Art und Gattung spiegelt sich in der bis heute üblichen taxonomischen Einordnung der Organismen mittels der binären Nomenklatur. Eine hierarchische Ordnung der Pflanzen in Gattungen und Arten wird seit der Antike (z.B. von Theophrast) vollzogen. Klar ausgesprochen findet sich der Unterschied zwischen den Kategorien der Gattung und Art Mitte des 16. Jahrhunderts in den botanischen Schriften C. Gessners.[418] Eine sich verfestigende Methode der Benennung von Organismen entwickelt sich daraus seit dem 17. Jahrhundert. Vereinzelt angewandt wird die binäre (und binominale) Nomenklatur bereits von dem Schweizer Botaniker C. Bauhin[419]; sie findet sich auch in den meisten Namen, die J. Jungius den von ihm unterschiedenen Pflanzen gibt[420]. Regelmäßig angewandt wird sie aber erst seit dem ausgehenden 17. Jahrhundert von P. Magnol[421] und J.P. de Tournefort[422]. Linné ist sich in seiner Klassifikation der Organismen von Anfang an der Unterscheidung zwischen der Ebene der Gattung und der Art bewusst[423] – mit der alten Differenzierung kann man also sagen, dass seine Nomenklatur seit 1735 binär ist; allerdings gebraucht er für die Artnamen anfangs vielfach mehrere Namen. Die binominale Nomenklatur verwendet Linné in weiten Teilen ab der 6. Auflage der ›Systema naturae‹ von 1748, wirklich konsequent aber erst 1753 für das ganze Pflanzenreich und für alle Organismen in der 10. Auflage der ›Systema naturae‹ von 1758[424].[425]

Mit der allgemeinen Etablierung der binären Nomenklatur in der Mitte des 18. Jahrhunderts beginnt die einheitliche Benennung aller beschriebenen Arten durch verschiedene Autoren; abgelöst wird damit die bis dahin übliche Praxis der Verwendung unterschiedlicher und sehr langer Artnamen durch verschiedene Autoren.

In der konsequenten Verwendung der binären Nomenklatur durch Linné manifestiert sich auch ein neues Verständnis von den Namen taxonomischer Einheiten. Die Namen werden nicht mehr als Mittel zur Bezeichnung des »Wesens« dieser Einheiten (z.B. der Arten) gedeutet, sondern als arbiträre Zeichen, die lediglich der Benennung dienen, aber keine essenzialistischen Bezüge aufweisen. In Linnés Praxis der Benennung von Arten zeigt sich dieses Verständnis allerdings nur teilweise, weil er vielfach deskriptive Ausdrücke für die Artnamen verwendet (nicht zuletzt aus mnemotechnischen Gründen).[426] Zu einer expliziten Kontroverse in dieser Frage kommt es in den 1830er Jahren, ausgehend von der Feststellung H. Stricklands, die Artnamen seien als Eigennamen anzusehen und stellten insofern arbiträre Zeichen dar (»the object of the specific name is precisely the same as that of all names whatever; which have been defined to be, ›arbitrary signs adopted to represent real things or conceptions‹. Hence, the use of names is, in fact, nothing more than a kind of memoria technica (artificial memory)«).[427] Es ist nach Strickland daher nicht notwendig, dass die Artnamen irgendeine wörtliche Bedeutung hätten (»it is not […] essential that the meaning of the name should precisely designate the species; or, indeed, that it should have any meaning at all«).[428] Diese Befreiung der Artnamen von essenzialistischen Bezügen ermöglicht eine konsequente Anwendung des *Prioritätsprinzips* in der Benennung von Arten und anderen Taxa: Gültig ist nicht derjenge Name, der das Taxon am besten beschreibt oder sein Wesen benennt, sondern derjenige, der zuerst für diese Gruppe vorgeschlagen wurde. Die Weichen sind damit auch gestellt für eine rein auf Konvention beruhende Abgrenzung von Arten, einem Verfahren das später als der *zynische Artbegriff* bezeichnet wird: Eine Art ist dasjenige was kompetente Naturforscher dazu erklären (Kitcher 1984: »The most accurate definition of ›species‹ is the cynic's. Species are those groups of organisms which are recognized as species by competent taxonomists. Competent taxonomists, of course, are those who can recognize the true specie«[429]; Darwin 1859: »[Phillips, the palaeontologist, said:] At last I have found out the only true definition, – ›any form which has ever had a specific name!‹«[430]). Nicht falsch ist daran, dass Arten primär als Knoten im Kommunikationsnetzwerk von Biologen fungieren und in diesem Netzwerk definiert werden.[431]

In nuce enthält die binäre Nomenklatur das Prinzip der *enkaptischen Klassifikation* (↑Hierarchie), insofern eine Art in nur eine Gattung gestellt wird, jede Gattung wiederum nur einer Familie zugewiesen wird usw. (allerdings werden innerhalb verschiedener Gattungen häufig die gleichen Bezeichnungen zur Differenzierung der Arten verwendet, vgl. z.B. *Dendrocopos major* und *Parus major*).

Trinomiale Nomenklatur

Besonders für Vögel etabliert sich bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine dreigliedrige Namensgebung zur Klassifikation. C.F. Bruch erwägt es 1828, für Vögel eine »dreyfache Nomenclatur einzuführen«, um damit Unterarten zu benennen und der Flut neuer Artnamen Einhalt zu gebieten.[432] Der erste Ornithologe, der eine trinominale Nomenklatur regelmäßig verwendet, ist 1844 H. Schlegel.[433] Auch Darwin favorisiert sie in einem Brief an J.D. Hooker aus dem Jahr 1865 (»I have sometimes [...] speculated on what nomenclature would come to, and concluded that it would be trinomial«[434]). In dem Code der Nomenklatur der Amerikanischen Ornithologischen Union aus dem Jahr 1886 (↑Taxonomie/Code) wird dieser Gepflogenheit Rechnung getragen und die trinominale Nomenklatur offiziell akzeptiert.[435] Die Formulierung ***trinomiale Nomenklatur*** erscheint seit den 1840er Jahren (Strickland 1845: »trinomial nomenclature«: »so as always to indicate every species by its generic and subgeneric as well as by its specific name«[436]; 1881 auch »trinomal name«[437]).

Je nachdem, ob die Unterarten als Kategorie eigenen Rangs betrachtet werden oder nicht, ist die trinomiale Nomenklatur ›binär‹ oder ›ternär‹ zu nennen. Den Ausdruck *ternäre Nomenklatur* verwendet A.G. Nathorst 1886, und zwar äquivalent zu ›trinomiale Nomenklatur‹.[438]

Uninomiale Nomenklatur

In die Kritik geraten ist die binomiale Nomenklatur in den letzten Jahren seitens der streng phylogenetisch ausgerichteten Systematik. Anstelle des Internationalen Codes der Nomenklatur wird von dieser Seite ein eigenes Regelwerk vorgestellt, der *PhyloCode*.[439] Der PhyloCode verzichtet auf die Einführung von standardisierten systematischen Rangstufen (Gattung, Familie, Ordnung, Klasse etc.) – weil diesen jegliche ontologische und objektive Grundlage fehle – und fasst stattdessen jede monophyletische Gruppe zu einem Taxon zusammen, ohne diesem aber

zwangsläufig einen Namen zu geben. Arten werden nach dem PhyloCode ebenso wie die anderen Rangstufen mit nur einem Namen belegt (***uninominale Nomenklatur***; engl. »uninomial nomenclature«[440]). Vorgeschlagen wird u.a. auf den Gattungsnamen in der Artbezeichnung zu verzichten: Aus *Homo sapiens* würde so z.B. die Art *Sapiens*. Allein zur Angabe der genealogischen Verhältnisse könnten polynomiale Ausdrücke vergeben werden, z.B. *Sapiens Homo* oder *Sapiens Homo Homidae Primates Mammalia Vertebrata Metazoa Eucaroyta*.[441] Auf diese Weise wird auch dafür argumentiert, der Kategorie der Spezies keine besondere Stellung in der taxonomischen Hierarchie zuzuschreiben: »Species are not special«[442]. Sie würden auf gleiche Weise wie andere Taxa identifiziert und sollten daher auch in gleicher Weise mit einem uninomialen Wort benannt werden. Weil diese umfassende Revision aber zumindest eine phasenweise Instabilität in der Benennung von Arten hätte, hat der Ansatz viele Kritiker.[443]

Artbildung

Das deutsche Wort ›Artbildung‹ findet sich vereinzelt seit dem zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts. Bis in die 1860er Jahre ist die Bedeutung des Ausdrucks aber noch nicht auf den biologischen Prozess der Entstehung von Arten festgelegt. Das Wort erscheint anfangs entweder in nicht ganz klarer Bedeutung (Nitzsch 1818: »dass bei parasitischen Insektengattungen eine freiere Artbildung herrsche oder angenommen werden müsse«[444]), noch nicht im engeren biologischen Zusammenhang (Weinholtz 1843[445]; Steinhart 1852: »Artbildung oder […] Schöpfung des Einzelnen nach Gattungen und Arten [bei dem spätantiken Philosophen Proklos]«[446]) oder im biologischen Kontext einfach noch nicht im Sinne des Prozesses der Entstehung neuer Arten (Nees von Esenbeck 1833[447]; Müller 1853[448]; Meyer1855[449]). In der später dominanten Bedeutung zur Bezeichnung der phylogenetischen Entstehung neuer Arten ausgehend von bestehenden erscheint das Wort seit den 1860er Jahren (R. Wagner 1862: »physiologische Artbildung«[450]; Meyer 1866: »ob diese Variabilität, angewandt auf die Artbildung, eine feste Begrenzung findet«[451]). Zu einem einschlägigen Terminus wird der Ausdruck aber erst mit den Arbeiten A. Weismanns seit Ende der 1860er Jahre (1868: »Ueber den Einfluss der Wanderung und räumlichen Isolirung auf die Artbildung«[452]) und später bei M. Wagner (1875: »Der Naturprocess der Artbildung«) und L. Plate (1900)[453].

Der äquivalente Fachterminus ***Speziation*** findet seit Beginn des 20. Jahrhunderts Verwendung und wird als Entstehung von Arten durch Teilung definiert (Cook 1906: »the origination or multiplication of species by subdivision«[454]; vgl. auch Hallier 1865 »Darwin's Lehre und die Specification«[455]). Im Deutschen ist im 20. Jahrhundert neben den Ausdrücken ›Artbildung‹ und ›Speziation‹ auch der Begriff ›Artentstehung‹ verbreitet.[456] Im Allgemeinen wird unter einer Artbildung der Prozess verstanden, in dem eine neue biologische Art entsteht, d.h. in dem Organismen gebildet werden, die zu einer anderen Art gehören als ihre Vorfahren.

Der Doktrin der Konstanz der Arten entsprechend, wird eine Artbildung in der Natur bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts meist abgelehnt. Trotzdem finden sich in diese Richtung gehende Überlegungen schon vorher (↑Phylogenese). So erwägt Maupertuis 1751 die Entstehung einer neuen Art (»nouvelle espece«) durch die zufällige Variation bestehender Arten (↑Selektion).[457] Und Buffon entwickelt wenig später ein ähnliches dynamisches Verständnis der organischen Natur, wenn er von den »Bewegungen« oder dem »Marsch der Natur« (»la marche de la Nature«) spricht[458] und meint, *neue Arten* (»espèces nouvelles«[459]) oder neue Familien könnten im Laufe der Zeit gebildet worden sein (»produites par le temps«[460]), insbesondere – und das bringt die Begrenztheit seiner Evolutionstheorie zum Ausdruck – durch Degenerationen bestehender Familien. Buffon verwendet hier auch bereits den späteren Terminus ›Artbildung‹ (»production d'une espèce«[461]; bei Geoffroy Saint-Hilaire 1822 »génération des espèces«[462]).

Eine qualitative Beschreibung, wie sich die Bildung von Arten in der Natur vollziehen kann, gibt L. von Buch 1825: »Die Individuen der Gattungen auf Continenten breiten sich aus, entfernen sich weit, bilden durch Verschiedenheit der Standörter, Nahrung und Boden Varietäten, welche, in ihrer Entfernung nie von andern Varietäten gekreuzt und dadurch zum Haupttypus zurückgebracht, endlich constant und zur eigenen Art werden«[463].

Mit Darwin hat sich unter Biologen die Formulierung fester etabliert, biologische Arten seien nicht unveränderlich, sie würden vielmehr im Laufe ihrer Geschichte Modifikationen unterliegen und eine Transformation durchmachen und stünden daher in einem Verhältnis der Deszendenz zueinander.[464] Darwin spricht zwar von einer Produktion neuer Arten (»production of new species through natural selection«[465]), die kurze Formel ›Artbildung‹ (»speciation«) verwendet er dagegen noch nicht.

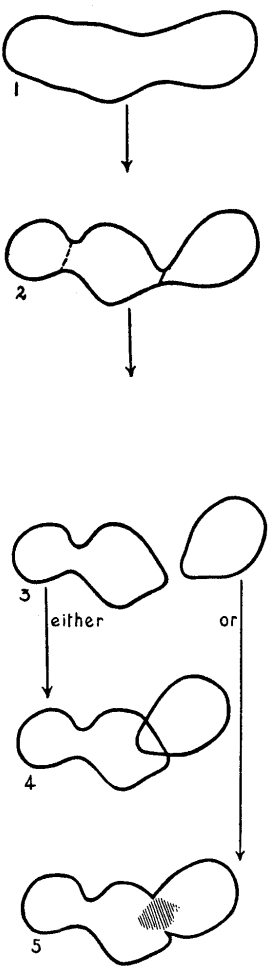


Abb. 20. Schema der Artbildung durch geografische Separation und Isolation von Populationen. Stufe 1: Das von den Organismen einer Art besiedelte zusammenhänge geografische Areal. 2: Durch Differenzierung in Unterarten hat sich das Areal in Regionen geteilt, zwischen denen ein nur geringer genetischer Austausch erfolgt. 3: Die Individuen verschiedener Regionen sind genetisch vollständig gegeneinander isoliert (z.B. aufgrund geographischer Barrieren). 4: Nach Expansion des von den Individuen verschiedener Regionen besiedelten Bereichs kommt es trotz geographischer Überlappung der Regionen zu keiner Kreuzung der Individuen: Durch biologische Kreuzungsbarrieren sind zwei biologisch getrennte Arten entstanden. 5: Die Unvollständigkeit der biologischen Barrieren führt zur Ausbildung einer Hybridzone im Überlappungsbereich der beiden Unterarten (aus Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species: 160).

Formen der Artbildung

Nach geografischen Kriterien werden seit Mayr (1942) zwei Formen der Artbildung voneinander unterschieden, die sympatrische und die allopatrische Artbildung. Die Gegenüberstellung beruht auf der Frage, ob die Populationen der beiden Arten ein gemeinsames Areal besiedeln oder nicht (vgl. Abb. 20): »Two forms or species are sympatric, if they occur together, that is if their areas of distribution overlap or coincide. Two forms (or species) are allopatric, if they do not occur together, that is if they exclude each other geographically«[466]. Der Ausdruck ***sympatrisch*** (»sympatric«) und das dazugehörige Substantiv *Sympatrie* (»sympatry«) werden von Poulton 1903 geprägt.[467] Mayr bildet parallel dazu die Form ***allopatrisch*** (Poulton wählt als Gegenbegriff den Ausdruck *Asympatrie*, der sich aber nicht durchsetzt). Als eine dritte Form des Musters des geografischen Vorkommens von Arten wird später die Kategorie der ***parapatrischen*** (»parapatric«[468]) Artbildung oder *Parapatrie* (»parapatry«) eingeführt. Für E. Mayr sind solche sehr ähnlichen Arten parapatrisch, zwischen denen zwar Isolationsmechanismen vorliegen, die sich also nicht kreuzen, deren Verbreitungsgebiet sich aber dennoch nicht überlappt. Die parapatrischen Arten schließen vielmehr in ihrer Verbreitung unmittelbar aneinander an und werden als Ergebnis der sekundären Ausbreitung von ursprünglich isolierten Arten interpretiert.[469] Eine vierte Form der Artbildung folgt dem von Mayr beschriebenen Muster des Gründerprinzips: Wenige Individuen an der Peripherie des Verbreitungsgebiets der Art begründen eine neue Art. Mayr nennt diese Form der Artbildung 1982 ***peripatrische*** *Speziation*.[470] Daneben können noch andere Formen der Artbildung unterschieden werden: M.J.D. White spricht 1968 von der *stasipatrischen* Artbildung, wenn sich ein zytogenetischer Isolationsmechanismus (z.B. eine Chromosomenumbildung) über eine bestehende Population ausbreitet.[471] Im Gegensatz zur allopatrischen Artbildung erfolgt hier keine räumliche Trennung der entstehenden Arten, sondern eine innere Differenzierung einer bestehenden Art.

Über die Bedeutung der allopatrischen Artbildung für die Evolution besteht wenig Zweifel; in welchem Ausmaß aber daneben auch sympatrische Artbildungen erfolgen (z.B. durch disruptive Selektion oder aufgrund genetischer Barrieren wie Polyploidie), ist bis in die Gegenwart umstritten.[472] Darwin hält die sympatrische Artbildung für einen verbreiteten Mechanismus (»I do not doubt that over the world far more species have been produced in continuous than in isolated areas«[473]) und gerät darüber in eine Auseinandersetzung mit M. Wagner, in der Darwin aber nicht auf empirische Belege verweisen kann[474] (↑Evolution/Isolation). Im 20. Jahrhundert wird die

Rolle der sympatrischen Speziation besonders unter dem Einfluss der Arbeiten von Mayr meist als gering eingeschätzt.[475] Dass sympatrische Artbildung überhaupt vorkommt, kann anhand der Evolution von Fischen in mittelamerikanischen Seen zumindest sehr wahrscheinlich gemacht werden.[476]

Ontologie der Artbildung

Vielfach ungeklärt bleibt, an welcher Entität sich eigentlich der Prozess der Artbildung vollzieht. Viele Autoren meinen, dies seien die Populationen oder Abstammungslinien. Denn die Bildung von Arten bewege sich in zeitlichen Dimensionen, die über das Leben eines einzelnen Organismus hinausgehen. Andererseits wird aber dafür argumentiert, dass es die Organismen sind, an denen sich eine Artbildung vollzieht, weil es Eigenschaften der Organismen sind, über die die Arten definiert sind.[477] Im Zuge der Bildung von Arten muss sich aber kein einzelner Organismus wandeln, weil sich die Entstehung einer neuen Art gerade an der Grenze der Generationen vollzieht (s.u.). Unter Voraussetzung des Verständnisses von Arten als Klassen kann die Rede von der Entstehung einer Art übersetzt werden in die Aussage, eine Menge enthalte Elemente, die vorher keine hatte. Die Art als biologischer Klassenbegriff ist dabei vom Begriff des Stammes klar abgegrenzt, wie schon R. Kroner 1913 bemerkt: »Die Klasse [...] hat zeitlose systematische Geltung, sie bleibt dieselbe, ob viel, ob wenig Exemplare unter ihren Begriff fallen, oder ob der Stamm gänzlich ausstirbt; ihre Begriffsmerkmale sind konstant, sie können nicht geändert werden, ohne daß der Begriff seine Geltung verliert«.[478]

Artumwandlung

Der Ausdruck ›Artumwandlung‹ erscheint zuerst in der Form ›Artenumwandlung‹ Mitte des 19. Jahrhunderts (Mousson 1849: »die geologisch so wichtige Frage der Artenumwandlung«[479]; Anonymus 1850: »Artumwandlung«[480]). Er verbreitet sich erst in den 1920er Jahren und wird bis in die Gegenwart verwendet.[481]

Der alte Ausdruck, mit dem eine Umwandlung der Arten auf den Begriff gebracht wird, lautet *Transmutation* (»transmutatio«; ↑Mutation). Er wird u.a. 1557 von J.C. Scaliger (↑Phylogenese) und 1627 von F. Bacon in Bezug auf Lebewesen verwendet.[482] Lamarck gebraucht den Ausdruck ›Transformation‹ und bezieht diesen (zumindest an exponierter Stelle) auf die Individuen, nicht die Arten: »ces individus, qui appartenoient originairement à une espèce, se trouvent à la fin transformés en une espèce nouvelle, distincte de l'autre«[483]. Nach dieser Passage bei Lamarck *entstehen* also neue Arten, ohne dass diese sich selbst verändern; der Wandel betrifft allein die Organismen. An anderer Stelle lehnt Lamarck die Vorstellung von *konstanten Arten* (»espèces constantes«[484]) in der Natur aber ausdrücklich ab.

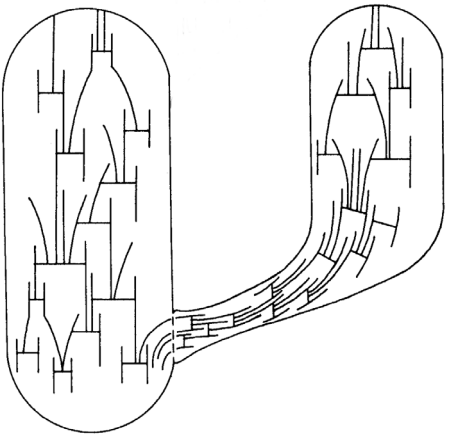


Abb. 21. Schema der Artbildung bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen: Die vertikalen Linien repräsentieren einzelne Individuen, die horizontalen Linien ihre sexuelle Verbindung, aus der neue Individuen hervorgehen. Im Bereich der Artaufspaltung sind die vertikalen Linien zu horizontalen gebogen, um die ausgeprägte morphologische Transformation zum Ausdruck zu bringen (Ausschnitt aus Eldredge, N. & Cracraft, J. (1980). Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Proces: 91).

Nach einer bis in die Gegenwart vielfach vertretenen wissenschaftshistorischen These wird eine Artumwandlung bis zur Entwicklung der phylogenetischen Theorien im 19. Jahrhundert ausdrücklich abgelehnt. Tatsächlich äußern sich die meisten älteren Autoren dazu aber nicht explizit. Viele ältere Theorien erscheinen zumindest vereinbar mit der Annahme der Entstehung neuer Arten in der Evolution (↑Phylogenese). Der Ursprung der Vorstellung von Arten als ewige und unveränderliche Einheiten (»Fixismus«) liegt nach der Auffassung der meisten jüngeren Wissenschaftshistoriker im präformistischen Denken des späten 17. Jahrhunderts, u.a. bei J. Ray.[485] Doktrinäre Gestalt gewinnt der Fixismus aber erst als Reaktion auf den Darwinismus im späten 19. Jahrhundert und nicht schon in den Theorien, die Darwin vorausgehen.[486]

Im Anschluss an Lamarck und diverse Vorläufer im 18. Jahrhundert (↑Phylogenese) setzt sich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Überzeugung von einer langen Geschichte der Erde durch. Eine

Reihe von Biologen (darunter viele Botaniker) sind der Auffassung, es komme im Verlaufe dieser Geschichte auch zur Umwandlung von Arten.[487] Der Ausdruck hat viele ähnlichlautende Vorläufer und Varianten, z.B. *Umwandlung der Arten* (Anonymus 1843; Schaaffhausen 1853)[488], *Artveränderlichkeit* (von Nägeli 1865)[489], *Artumbildung* (Seidlitz 1878-79)[490] und *Artwandlung* (Przibram 1910)[491]. Deutlich heißt es auch bei F. Unger 1852, »eine Pflanzenart muß aus der andern hervorgehen«.[492] Unger definiert eine Art als »Inbegriff sämmtlicher durch Zeugung unter einander verbundener Individuen« und meint, eine Art habe »einen Anfangspunct, ein Acme und ein Ende«.[493] H. Schaaffhausen weist 1853 darauf hin, dass Artumwandlungen in der Natur häufig sein können, auch wenn wir sie nicht beobachten: »Man darf die Umwandlung von Arten nicht deshalb leugnen, weil uns recht auffallende Beispiele derselben fehlen«, denn es lasse sich nur wenig schließen aus »der kurzen Zeit unserer Beobachtungen«[494].

C. Darwin beginnt sein erstes Notizbuch über die Artumwandlung im Juli 1837 und spricht dort gelegentlich von ›Transmutation‹ (»transmutation«).[495] Auch in seinem Hauptwerk verwendet Darwin, wenn auch selten und erst ab der vierten Auflage von 1866, die Formulierung *Transformation der Arten* (»transformation of species«[496]; in den Notizbüchern und seit 1859 auch »transmutation of species«[497]). H. Spencer bezeichnet die Annahme eines Artenwandels (»transmutation of species«) 1852 als die Theorie der Evolution (»Theory of Evolution«).[498] Im 20. Jahrhundert entwickelt sich diese Auffassung des Wandels von Arten als dem Kerngedanken der Evolutionstheorie zu einer festen Formel. Bei J.S. Huxley heißt es 1912: »If Evolution has taken place, then species are no more constant or permanent than individuals«[499]. In der Evolution werden die Arten nach Huxley instabil (»the species becomes unstable«) und neue Arten entstehen.

Allein vor dem Hintergrund des Artbegriffs in seiner Verwendung im Kontext der Systematik werden Zweifel an dieser Rede geäußert. O. Hertwig fragt 1916: »Wie würde sich überhaupt eine Systembildung durchführen lassen, wenn die Repräsentanten einer Art nicht unter einen einheitlichen Begriff, aus dem sich die systematische Artkonstanz ergibt, gebracht werden können?«[500] Arten, wie sie in der Systematik beschrieben werden, sind danach also als konstant anzusehen – ohne dass damit die langfristige Veränderung von Organismen im Laufe der Evolution bestritten wird (s.u.).

N. Hartmann formuliert 1950 etwas paradox: »Die Artumbildung ist der Modus der Lebenserhaltung im Leben der Arten«.[501] Das »Leben« erhält sich also über den Artenwandel hinweg, und die Artumwandlung wird als zweckmäßiges Mittel für die Erhaltung des Lebens gedeutet: Die Labilität der Arten ermöglicht eine flexible Anpassung der Organismen an eine sich verändernde Umwelt.[502]

Heute bezeichnet der Prozess der Artumwandlung vor allem die Veränderung von Organismen in zeitlich aufeinander folgenden Populationen, die zu verschiedenen Arten gezählt werden, ohne dass die Organismen der getrennten Arten gleichzeitig nebeneinander bestehen (Transformation ohne Diversifikation).[503] In diesem Sinne entspricht der Begriff dem Ausdruck *Artabwandlung*, den R. Kaufmann 1933 einführt (Artumwandlung ohne Aufspaltung) und von der umfassenderen *Artumbildung* abgrenzt.[504] Es kann allerdings mit guten Gründen bestritten werden (s.o.), dass morphologisch verschiedene Organismen, die Teil einer Abstammungslinie sind und zu verschiedenen Zeiten leben, die aber nicht durch Speziationsereignisse im Sinne der Bildung von Reproduktionsbarrieren getrennt sind, zu verschiedenen Arten gerechnet werden sollten. Denn durch rein morphologisch-physiologische Umwandlung ohne Reproduktionsbarrieren entstehen keine neuen Biospezies.[505] Eine Artumwandlung schließt demzufolge keine Artentstehung ein; dies ist nur bei der Artaufspaltung (Speziation) der Fall: »Es entsteht also niemals eine Art für sich allein, sondern stets ein Artenpaar« (Willmann 1985)[506].

Semantische Schwierigkeiten

Semantisch interessant ist das Wort ›Artumwandlung‹, weil die langfristige Veränderung des Lebens auf der Erde gerade ohne eine Artumwandlung, ja selbst ohne eine Wandlung von Organismen stattgefunden haben kann. Die Arten wandeln sich streng genommen nicht, ja die Konstanz der Arten ist die Voraussetzung dafür, dass überhaupt von einer Evolution gesprochen werden kann, weil die Arten die Referenzpunkte für die Feststellung einer Veränderung bilden. In den letzten Jahren weisen M. Mahner und M. Bunge auf diesen Punkt hin: »the very concept of evolution presupposes the concept of species as (natural or, at least, biological) kinds […] and such kinds are constructs, hence neither mutable nor immutable«.[507] Mahner begründet 1998 in einem Aufsatz die These, dass »es Evolution nur dann gibt, wenn Arten nicht evolvieren« damit, dass Arten seiner Meinung nach als Klassen von Gegenständen zu verstehen seien und dass »nur materielle Gegenstände evolvieren können, aber nicht Klassen, die ja abstrakte Objekte sind«.[508] M. Weingarten äußert sich

bereits 1993 ähnlich: »Arten, die über die *Gleichheit oder Identität von Merkmalen* definiert werden, können aus logischen Gründen nicht als veränderlich verstanden werden: würde Veränderlichkeit der artkonstituierenden Merkmale zugelassen, dann hätte man es nicht mehr mit diskreten Einheiten zu tun, sondern mit einem Kontinuum einzelner jeweils leicht verschiedener Individuen«.[509]

Was ist die Einheit der Evolution?

Zu der Frage, welche Entität es ist, die sich im Laufe der Evolution verändert, gibt es verschiedene Auffassungen. Verbreitet ist es, den *Organismus* als die Einheit der Evolution anzusehen. Gegen diese Auffassung kann aber darauf verwiesen werden, dass sich nach der Selektionstheorie in einem Evolutionsprozess kein einziger einzelner Organismus verändern muss. Der Transformationsschritt, der einen Organismus zu einem neuartigen Organismus macht, fällt nicht in die Lebensspanne eines einzelnen Organismus, sondern steht am Anfang des Lebens eines Organismus und liegt damit genau zwischen den Generationen. Die Evolution besteht also nicht in der Veränderung einzelner Organismen, sondern in der Entstehung von Organismen, die in eine andere Klasse fallen als ihre Vorfahren. Daraus könnte geschlossen werden, dass es offenbar kennzeichnend für die Transformationen in der Evolution ist, dass sie nicht in Änderungen einzelner Entitäten, sondern in der Entstehung von neuen Entitäten bestehen, die zu anderen Arten als ihre Vorfahren gehören.

Andere Autoren, wie M. Bunge, sind der Meinung, die *Population*, sei die Einheit der Evolution.[510] Aber zumindest für den Prozess der transspezifischen Evolution gilt dies sicher nicht. Denn in einem Evolutionsschritt, der eine Artbildung einschließt, entsteht definitionsgemäß eine neue Population aufgrund der auftretenden Kreuzungsbarriere.

Um Prozesse der Artbildung zu beschreiben, kann entweder eine vierdimensionale Entität als ›Stammbaum‹ oder ›genealogisches Netzwerk‹ bestimmt werden (↑Phylogenese) – dann aber sind der Stammbaum und das Netzwerk nicht selbst wieder die Entitäten, die einem zeitlichen Wandel unterliegen (weil sie bereits zeitlich dimensioniert sind) – oder es wird ein neuer Terminus für den Kontinuanten eingeführt, der sich über einen Prozess der Artbildung hinweg als derselbe erhält – analog zu einem Organismus, der sich über seine Formveränderungen (in einer Metamorphose) hinweg als derselbe erhält. Ein solcher Terminus könnte *Metadem* sein (↑Individuum). Ein Metadem wäre dann zu bestimmen als eine Gruppe von genealogisch miteinander verbundenen Organismen, die sich im Laufe der Evolution in ihrer Zusammensetzung verändert, insofern sie aufgrund von Prozessen der Artbildung sukzessive Organismen verschiedener Arten umfasst, die aber trotz dieser Änderungen die gleiche bleibt, d.h. als ein bestimmter individueller Kontinuant bestehen bleibt. Nicht die Arten und nicht die Populationen und auch nicht die Organismen, sondern die Metademe sind danach also die Entitäten, die sich im Laufe der Evolution verändern und die in diesem Sinne die Einheiten der Evolution bilden. Jede monophyletische Gruppe (Monophylon) ist somit, als Individuum verstanden, ein Metadem. Und nicht »Artumwandlung«, sondern *Metademwandel* ist der Prozess, der die Evolution charakterisiert.

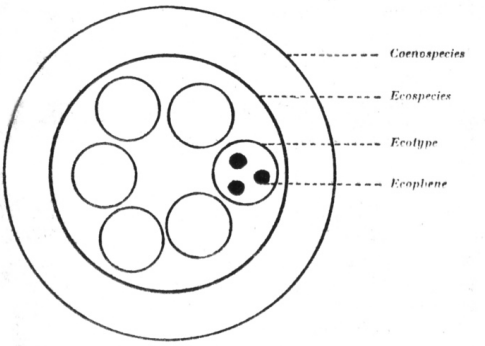


Abb. 22. Typen unterhalb der Ebene der Art. Die Erscheinungsform eines einzelnen Organismus in einer bestimmten Umwelt ist sein »Ökophän« (»Ecophene«: symbolisiert als schwarzer Punkt). Mehrere Ökophäne können zu einem habitattypischen »Ökotyp« (»Ecotype«) zusammengefasst werden. Alle Ökotypen aus den verschiedenen Biotopen, wie sie in der Natur vorkommen, bilden zusammen die »Ökospezies« (»Ecospecies«). Das gesamte Potenzial eines Genotyps einschließlich seiner nicht in der Natur vorkommenden Formen kann schließlich »Zönospezies« (»Coenospecies«) genannt werden (aus Turesson, G. (1922). The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas 3, 211-350: 344).

Aufgrund der genealogischen Verbundenheit aller Lebewesen bilden diese zusammen ein Metadem. Die Summe aller Lebewesen auf der Erde (»das Leben«; ↑Leben) kann damit auch als die Einheit der Evolution angesehen werden: Evolution besteht darin, dass sich das Leben auf der Erde im Laufe seiner Geschichte in der Weise verändert, dass Formen des Lebens entstehen, die in getrennte Arten geordnet werden können – dabei müssen sich aber weder die einzelnen Organismen noch die Populationen oder Arten ändern.

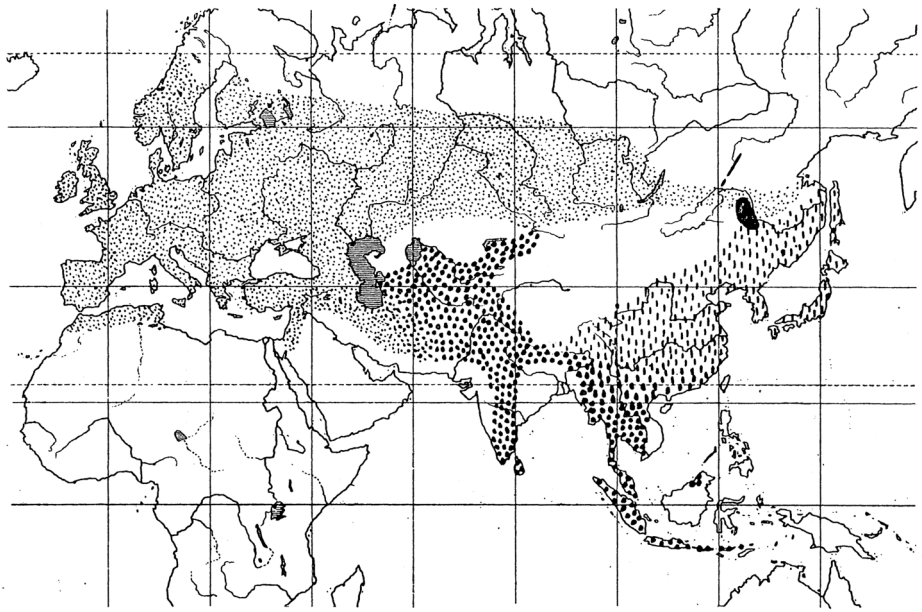


Abb. 23. »Verbreitungsgebiet des Rassenkreises Parus major *(etwas schematisiert)«. Die verschiedenen Punktierungen stehen für das Verbreitungsgebiet der unterschiedlichen Unterarten der Kohlmeise. Unterschieden werden drei »Rassengruppen«: die europäische, grünrückige* major-*Gruppe (fein punktiert), die die südostasiatische, graue* bokharensis-*Gruppe (grob punktiert) sowie die chinesische und japanische, gelbnackige* minor-*Gruppe (gestrichelt). In den Übergangsgebieten in Iran, dem nördlichen Hinterindien und Südchina bestehen die Rassen ohne Kreuzungen nebeneinander (aus Rensch, B. (1933). Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Zool. Anz. (Suppl.) 6, 19-83: 32).*

Rasse

Das Wort ›Rasse‹ hat eine ungeklärte Etymologie. Es geht wahrscheinlich auf das altitalienische (ursprünglich maskuline) ›l'arraz‹ »Rasse« zurück, das wiederum von dem französischen ›haraz‹ (›haras‹) mit der Bedeutung »Gruppe von Hengsten und Stuten, die zur Zucht gehalten werden« abstammt.[511] Auch eine Ableitung von dem lateinischen ›ratio‹[512] oder aus dem Arabischen (arab. ›ras‹ »Kopf, Stück«) wird vorgeschlagen. Das Wort ist seit dem 14. Jahrhundert im Spanischen und Italienischen (»razza«) und seit dem frühen 16. Jahrhundert im Französischen (»race«) mit der Bedeutung »Geschlecht, Abstammung« verbreitet. Seit dem späten 18. Jahrhundert bildet es eine Kategorie zur taxonomischen Klassifikation von Organismen unterhalb der Ebene der Art – mit politisch fatalen Konsequenzen in der Anwendung auf den Menschen.[513]

Zentral für den Rassebegriff – insbesondere in seinem späteren Bezug auf den Menschen – ist der Ansatz der »Rückführung von kulturellen Eigenschaften auf die Natur« (Nirenberg 2003)[514], d.h. der »Biologisierung von sozialen Distinktionen« (Becker 2005)[515]. Die Unterschiede in den äußeren Eigenschaften und Verhaltensgewohnheiten von Individuen einer Art werden aus einer genealogisch-reproduktionsbiologischen Perspektive gedeutet und erklärt.

Die Etablierung von ›Rasse‹ als dominante Kategorie zur Klassifikation von Menschen nach der Hautfarbe – d.h. nach einem erblichen, rein körperlichen Merkmal, das einer individuellen Entscheidung und Verfügung entzogen ist – vollzieht sich erst in der Neuzeit; vorher sind es zahlreiche andere Merkmale, die in der Beschreibung von Menschen im Vordergrund stehen, z.B. seine Glaubenszugehörigkeit oder seine soziale Stellung.[516] Auch ›Rasse‹ ist im Spanien des 14. und 15. Jahrhunderts in erster Linie eine Kategorie zur Unterscheidung von Menschen unterschiedlicher Religionszugehörigkeit und steht im Kontext der kulturellen Ausgrenzung von Muslimen und Juden.[517] Der Ausdruck wird dabei bereits zu Beginn des 15. Jahrhunderts verwendet, um aus der Abstammung begründete Mängel zu bezeichnen; er weist also früh eine abwertende Konnotation auf.[518] Neben dieser abwertenden Bedeutung wird er aber auch neutral verwendet und mit einem in die eine oder andere Richtung weisenden wertenden

Adjektiv versehen (Martínez de Toledo 1438: »buena rraça« und »vil rraça«[519]).

Spätestens seit den 1430er Jahren wird das Wort auf die Abstammungslinien von gezüchteten Haustieren, anfangs v.a. von Pferden, bezogen (bei Manuel Dies: »bona raça o casta de cavalls«[520]). Auffallend ist, dass bereits im Spanien des 15. Jahrhunderts der Ausdruck ›Rasse‹ in Bezug auf Tiere als Qualitätsmerkmal verwendet wird (vgl. ›bona raça‹, ›reinrassig‹); in Bezug auf den Menschen aber als Abwertung erscheint: So heißt es in einem spanischen Wörterbuch aus dem Jahr 1611 ausdrücklich, dass ›Rasse‹ bei menschlicher Abstammung negativ gemeint sei, z.B. bei den Rassen der Mauren oder Juden (»Raza en los linages se toma en mala parte, como tener aguna raza de moro o judío[521]).

Ende des 17. Jahrhunderts etabliert sich die heutige Bedeutung »Unterabteilung einer Art«, besonders des Menschen.[522] In einer wissenschaftlichen Abhandlung zur Typisierung des Menschen verwendet zuerst F. Bernier 1684 den Ausdruck und verbindet ihn mit geografischen Verbreitungsschwerpunkten der unterschiedenen Typen.[523] Im 18. Jahrhundert ist dies die herrschende Bedeutung.[524] Für die Einteilung des Menschen in Rassen wird die Gliederung C. von Linnés grundlegend; Linné spricht in diesem Zusammenhang allerdings nicht von ›Rassen‹, sondern von ›Varietäten‹ (s.u.). Bereits in der ersten Auflage seines ›Systema naturae‹ (1735) nimmt Linné eine Vierteilung der menschlichen Art vor, in der zehnten Auflage dieses Werks von 1758 stellt Linné neben den *Homo sapiens* eine andere Menschenart, den *Homo troglodytes* (*H. nocturnus*), einen behaarten Menschen ferner Länder, den Linné nach vagen Reisebeschreibungen konstruiert (↑Mensch). Die Vierteilung der menschlichen Art in eine europäische, amerikanische, asiatische und afrikanische Varietät folgt bei Linné klar geografischen Kriterien.[525] Diese Klassifikation wird von Linné korreliert mit der Hautfarbe, Charaktertypen und dem Körperbau.[526] Dass dabei die Hautfarbe eine so prominente Rolle spielt, ist im Rahmen der Naturgeschichte des 18. Jahrhunderts verwunderlich, denn die Farbe gilt allgemein als ein für Klassifikati-

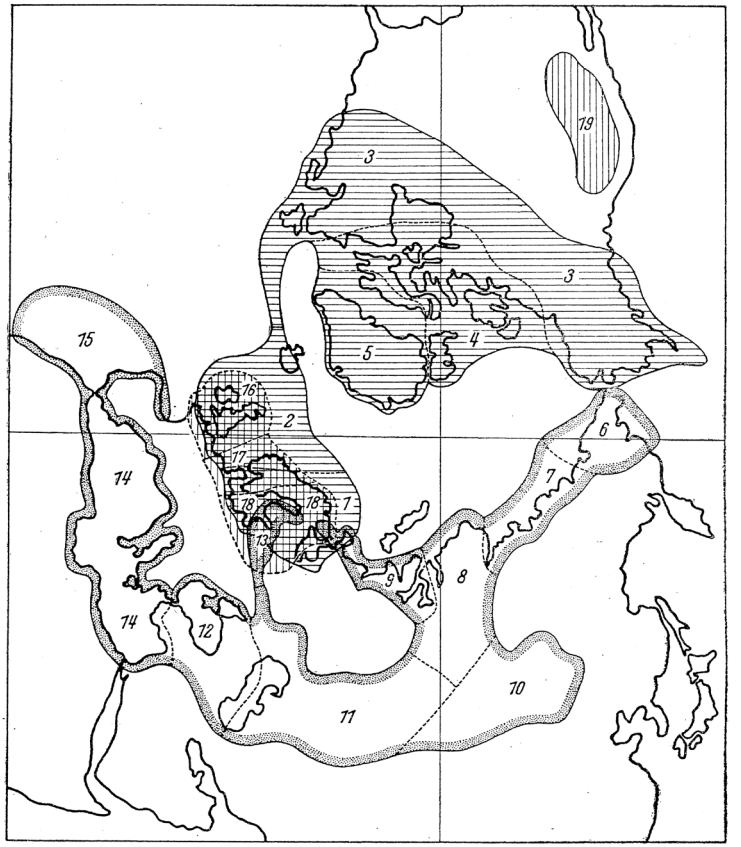


Abb. 24. »Schematische Verbreitungskarte der Unterarten des Formenkreises Larus argentatus-cachinnans-fuscus*«. Der Kartenausschnitt zeigt die zirkumpolare Region um den Nordpol; jede Zahl steht für eine Möwenunterart. Die 19 unterschiedenen Unterarten werden drei Arten zugeordnet, der Silbermöwe (*Larus argentatus *Pontopp.: Nr. 1-5), der Steppenmöwe* (Larus cachinnans *Pall.: Nr. 6-15) und der Heringsmöwe* (Larus fuscus *L.: Nr. 16-19). Die Unterarten dieser Arten sind durch Überschneidungen im Verbreitungsgebiet und Bastardbildungen miteinander verbunden. Die beiden im baltischen Raum nebeneinander bestehenden Formen, die Silbermöwe* (Larus argentatus) *und Heringsmöwe* (Larus fuscus) *kreuzten sich bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts nicht miteinander. Seitdem bildeten sich jedoch Bastardpopulationen zwischen den ökologisch einander nahestehenden* L. argentatus *und* L. cachinnans*, nicht aber zwischen* L. argentatus *und* L. fuscus*. Durch den Genfluss, der über die anderen Unterarten vermittelt ist, sind aber auch sie keine genetisch getrennten Populationen und müssen zu derselben Art gerechnet werden (aus Stresemann, E. & Timoféeff-Ressovsky, N.V. (1947). Artentstehung in geographischen Formenkreisen, I. Der Formenkreis Larus argentatus-cachinnans-fuscus. Biol. Zentralbl. 66, 57-76: 59).*

onszwecke unzuverlässiges, weil variables und nicht leicht zu objektivierendes Merkmal.[527]

Buffon definiert eine Rasse 1778 als eine »konstante Varietät«, d.h. eine Variation, die vererbt wird: »Les races dans chaque espèce d'animal ne sont que des variétés constantes qui se perpétuent par la génération«.[528] In dieser Bedeutung wird das Wort in der zweiten Jahrhunderthälfte auch ins Deutsche übernommen – und zwar als einem der ersten 1775 von I. Kant.[529]

Kant definiert eine Rasse als Gruppe von Organismen eines »gemeinschaftlichen Stammes«, die über »erbliche Charaktere« einander ähneln und von anderen Organismen des gleichen Stammes unterschieden sind: »Der Begriff einer Race ist also: der Klassenunterschied der Thiere eines und desselben Stammes, so fern er unausbleiblich erblich ist«[530]. Später bestimmt Kant eine Rasse als eine »Abartung« und grenzt sie ab von der »Ausartung« (Degeneration).[531] Er stellt hier auch die Rasse der *Varietät* (s.u.) gegenüber: Während eine Eigenschaft einer Rasse vererbt wird, eine »unausbleibliche erbliche Eigenthümlichkeit« ist, wie Kant sagt, ist eine Varietät nicht immer erblich, für sie gilt, dass sie »sich nicht unausbleiblich fortpflanzt« und daher auch für klassifikatorische Zwecke ungeeignet ist[532].

Die Unterscheidung von Rasse und Varietät wird später von J.F. Blumenbach übernommen. Er definiert sie zusammenfassend wie folgt: »Rassen und Spielarten (varietates) sind diejenigen Abweichungen der ursprünglichen specifiken Gestaltung der einzelnen Gattungen organisirter Körper, so diese durch die allmähliche Ausartung Degeneration erlitten haben«[533]. Neben diesen Bestimmungen besteht im 18. Jahrhundert eine Vielzahl anderer Definitionen für das Konzept einer Rasse.[534] In der Unterscheidung von vier Rassen des Menschen folgt Blumenbach 1775 Linné; später propagiert er dagegen eine Fünfteilung (↑Mensch). Ausgeprägter als Linné verbindet Blumenbach mit der Einteilung eine klare Wertung und Hierarchie mit der europäischen Rasse an der Spitze.[535]

Im 19. Jahrhundert wird von verschiedener Seite eingeräumt, dass eine eindeutige Definition des Rassenbegriffs nicht gegeben werden kann. E. Haeckel unterscheidet nach dem »Grade der Constanz der wesentlichen Differentialcharaktere« zwischen Varietät, Rasse und Subspezies und meint, die Varietät habe »den höchsten, die Rasse den mittleren, die Subspecies den niedersten Grad der Veränderlichkeit«.[536]

Besonders im allgemeinen Sprachgebrauch werden auch höhere taxonomische Kategorien, besonders Arten, als ›Rassen‹ bezeichnet. So wird im Englischen bereits seit Ende des 16. Jahrhunderts die Formulierung ›die menschliche Rasse‹ (»the human race«) (im Singular) verwendet[537]; im Deutschen erscheint diese Formel erst seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts häufiger (Bastian 1860: »die menschliche Race«)[538].

Geografische, biologische und ökologische Rassen

Verbreitung innerhalb der Biologie findet seit Mitte des 19. Jahrhunderts die Vorstellung von ***geografischen Rassen***. In Versuchen, v.a. an Pflanzen, wird festgestellt, dass die lokalen Unterschiede zwischen Pflanzen verschiedener Standorte zumindest teilweise unabhängig von Klima und Boden sind und vererbt werden.[539] Der Sache nach handeln bereits Linné, Buffon, Blumenbach, Pallas, von Buch und Gloger davon.[540] Der Ausdruck erscheint aber erst in den 1850er Jahren, zuerst im Französischen, weitgehend in der Bedeutung von »Art« (Bonaparte 1850: »Le genre *Pica* dans son acception la plus restreinte contient encore une dizaine d'espèces ou races géographiques et constantes«[541]; Blasius 1857: »ein nicht scharf zu trennendes Schema einer örtlichen oder geographischen Rasse [von Nagetieren]«[542]; Darwin 1859: »many of those birds and insects in North America and Europe, which differ very slightly from each other, have been ranked by one eminent naturalist as undoubted species, and by another as varieties, or, as they are often called, as geographical races«[543]).

B. Rensch definiert 1929: »Eine geographische Rasse ist ein Komplex von untereinander unbegrenzt fruchtbaren und morphologisch gleichen oder nur im Rahmen der individuellen, ökologischen und jahreszeitlichen Variabilität verschiedenen Individuen, deren charakteristische Merkmale erblich sind und in deren Verbreitungsgebiet keine andere geographische Rasse des gleichen Rassenkreises lebt. Eine geographische Rasse geht gleitend in die Nachbarrassen über oder sie ist von denselben durch so geringe morphologische Differenzen getrennt, daß eine unmittelbare stammesgeschichtliche Entstehung der Rassen auseinander angenommen werden kann«.[544]

Wie in diesem Zitat deutlich wird, spielt der Rassebegriff im 20. Jahrhundert eine wichtige Rolle in Diskussionen um die Entstehung von Arten. Es wird festgestellt, dass die Organismen verschiedener Rassen sich nicht notwendig morphologisch unterscheiden müssen, sondern allein verschiedene Umweltansprüche oder Verhalten haben können. Vielfach wird in diesem Zusammenhang von *physiologischen Rassen* (»physiological races«[545]) oder *biologischen Rassen* gesprochen[546].

Parallel dazu etabliert sich seit Ende des ersten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts der Ausdruck ***ökologische Rassen***[547] (engl. »ecological races«: »there may be physiological or ecological races within a species, and such races would respond differently to their environment«[548]; Plate 1914: »physiologische und ökologische Rassen«[549]). D. Geyer benutzt ›ökologische Rasse‹ 1923 im Sinne von »Spielart«, »Varietät« oder »Standortsform«, deren Angehörige aufgrund ihrer »ökologischen Bedingtheit« von den typischen Vertretern der Art abweichen.[550] A. Remane stellt 1926 der »ökologischen Rasse« oder dem »Ökotypus« die »geographische Rasse« oder den »Geotypus« gegenüber; beide bilden in der Einteilung Remanes zwei Formen von *heterotopen Varietäten*, die er von den nicht räumlich getrennt vorkommenden *homotopen Varietäten* (Aberrationen und individuellen Varianten) abgrenzt.[551] Ebenso wie Remane unterscheidet auch Rensch 1929 zwischen geografischen und ökologischen Rassen: Ökologische Rassen liegen z.B. bei Schnecken vor, wenn diese in stark besonnten Gebieten stärkere Schalen aufweisen als an schattigen Orten. Auch die ökologischen Rassen haben nach Rensch eine genetische Grundlage, denn sie beruhen auf erblichen Anpassungen an die jeweiligen Umweltbedingungen. Rensch geht bis zur Mitte der 1930er Jahre sogar noch von einem lamarckistischen Mechanismus für die Entstehung von Rassen aus: Zur Erklärung der genauen Entsprechung von »Rassenareal« und »klimatischem Areal« reichten die Mechanismen der Mutation und Selektion nicht aus, und es sei die »Annahme einer direkten klimatischen Bewirkung« begründet.[552] Die direkte Wirkung der Umwelt stellt sich Rensch so vor, »daß die erblichen geographischen Rassen ursprünglich als Phaenovarietäten entstanden, welche durch die auf eine große Zahl von Generationen stets gleichsinnig wirkenden klimatischen Faktoren allmählich erbfest wurden«.[553]

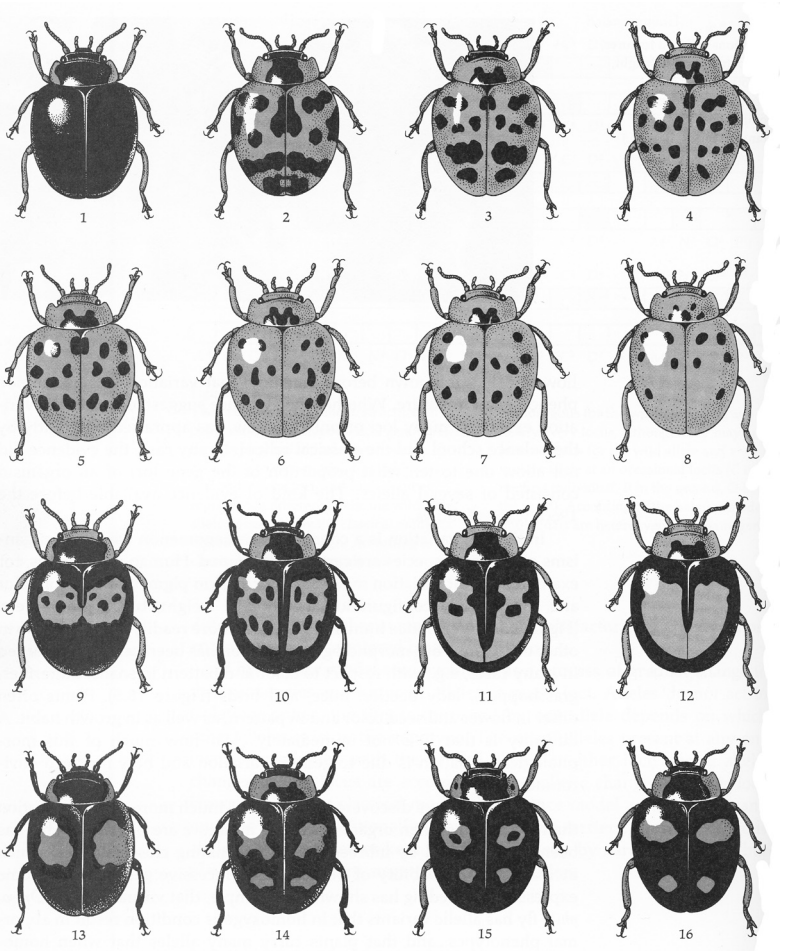


Abb. 25. Innerartliche Variation der Färbung bei dem Marienkäfer Harmonia axyridis. *Käfer dieser Art kommen in Sibirien, China, Korea und Japan vor. Im Westen des Verbreitungsgebiets dominiert die vollständig schwarze Form (1), weiter im Osten erscheint ein Phänotyp mit schwarzen Punkten auf gelbem Hintergrund (2-8), ganz im Osten herrschen dunkle Formen mit roten Punkten vor (13-16) (aus Ayala, F.J. & Kiger, J.A. (1980). Modern Genetics: 608; die Art wird seit den 1920er Jahren von T. Dobzhansky untersucht; vgl. Dobzhansky, T. (1924). Die geographische und individuelle Variabilität von Harmonia axyridis Pall. in ihren Wechselbeziehungen. Biol. Zentralbl. 44, 401-421: 405).*

Auf genetischer Grundlage definiert T. Dobzhansky Rassen 1937 als Populationen einer Art mit unterschiedlichem Genbestand (»Genetic Conception of a Race«: »a group of individuals which inhabits

a certain territory and which is genetically different from other geographically limited groups«[554]; 1944: »Races are defined as populations differing in the incidence of certain genes, but actually exchanging or potentially able to exchange genes across whatever boundaries separate them«[555]). Dobzhansky betont dabei, dass Rassen weniger über das Vorkommen oder Fehlen bestimmter Gene abgegrenzt werden können als vielmehr über die *Häufigkeit* von Genen. Weil diese Häufigkeit aber in ständiger Veränderung begriffen sei, seien die Grenzen von Rassen im beständigen Fluss: »what is essential about races is not their state of being, but that of becoming«.[556] Die Abgrenzung von Rassen auf genetischer Ebene muss nach Dobzhansky keinen Audruck auf der Ebene phänotypischer Merkmalskomplexe finden: »The fundamental units of racial variability are populations and genes, not the complexes of characters which connote in the popular mind a racial distinction«.[557]

Mit dem Begriff der ökologischen Rasse ist die Differenzierung von ökologischen Typen innerhalb einer Art bestimmt, die zu einer Spaltung dieser Art, d.h. zu einer Artbildung führen kann. Die in ökologischer Hinsicht differenzierten Gruppen von Individuen werden auch als *Ökoisolate* mit verschiedenen *Ökogenotypen* bezeichnet und als Anfangsstadien von Isolationsprozessen gedeutet.[558] Mayr geht davon aus, dass jede geografische Variation Ausdruck einer ökologischen Differenzierung ist und behauptet 1947, jede Rasse sei zugleich eine geografische und eine ökologische Rasse und entspreche dem, was in der Botanik *Ökotyp* genannt werde (↑Modifikation).[559]

Von einigen Autoren der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird der Rassebegriff in erster Linie für geografisch definierte taxonomische Gruppen verwendet; abgelehnt wird dagegen eine Bestimmung von Rassen in evolutionstheoretischer Hinsicht als »unfertige Arten«. Zu diesen Autoren zählt der Ornithologe O. Kleinschmidt, der eine Rasse als eine »geographische Verschiedenheit« definiert und sie damit abgrenzt von der »Spielart (Varietät)« als »zufälliger Verschiedenheit« und der Art (oder des »Formenkreises«; s.u.) als »Wesensverschiedenheit«.[560]

Rassen des Menschen im 20. Jh.

Bis ins 20. Jahrhundert hält sich eine typologische Vorstellung von Rassen als ursprünglich reinen Typen, die im Laufe ihrer Entwicklung eine Vermischung erfahren haben. Im 19. Jahrhundert – so 1859 bei L. Agassiz[561] – ist diese typologische Vorstellung mit der Annahme von geografisch getrennten Schöpfungsakten verbunden. Im 20. Jahrhundert werden rein morphologische Charakterisierungen von Rassen als getrennte Einheiten versucht (z.B. 1926 von E.A. Hooton[562]). Konstruiert wird auf diese Weise das Bild einer Rasse als einer diskreten und in sich homogenen Einheit. Nach der Entdeckung der Blutgruppen werden auch diese zur Abgrenzung von Rassen herangezogen. Auf der Grundlage »biochemischer Rassenindizes« werden Systeme von drei (Hirschfeld & Hirschfeld 1919[563]), sechs (Ottenberg 1925[564]) oder sieben Rassen (Snyder 1926[565]) vorgeschlagen.

Gegen diese typologischen Klassifikationsversuche richtet sich aber auch früh Kritik (u.a. 1865 von T.H. Huxley, 1900 von J. Deniker und 1936 von J.S. Huxley und A.C. Haddon).[566] M.F. Ashley Montagu schlägt 1942 vor, den Ausdruck ›Rasse‹ ganz aufzugeben und stattdessen von *ethnischen Gruppen* (»ethnic groups«) zu sprechen. Gegen die Verwendung von ›Rasse‹ spricht nach Montagu, dass der Ausdruck zu viele nichtbiologische Konnotationen aufgenommen hat.[567]

Trotz dieser Kritik ist die Ordnung der menschlichen Variation in Rassen aber bis in die 1960er Jahre unter Anthropologen weit verbreitet. Grundlage für die Einteilung bilden entweder morphologische Merkmale (1950 bei Coon, Garn und Birdsell mit der Unterscheidung von 30 Rassen[568]) oder genetische Eigenschaften (in dem System von W.C. Boyd von 1950/58 mit der Abgrenzung von 6 bzw. 13 Rassen[569]).

Kritik an der Anwendung des Rassebegriffs auf die Variation menschlicher Populationen kommt besonders von sozialwissenschaftlicher Seite. Die UNESCO organisiert 1949 eine interdisziplinäre Konferenz zum Rassebegriff, die zu einer im folgenden Jahr veröffentlichten Erklärung führt (vgl. Tab. 19). In dieser Erklärung, für die Ashley Montagu als Berichterstatter fungiert, wird empfohlen, auf den Rassebegriff wegen der Gefahr seiner Missverständlichkeit zu verzichten und ihn durch den Ausdruck ›ethnische Gruppe‹ zu ersetzen.[570] Weil bekannte Evolutionsbiologen und Genetiker Kritik an dieser Erklärung üben, veranstaltet die UNESCO eine zweite Konferenz, erneut unter der Leitung von Ashley Montagu, die 1951 zur Veröffentlichung eines zweiten ›Statement on Race‹ der UNESCO führt (›Statement on the Nature of Race and Race Differences‹). Diese zweite Erklärung unterscheidet sich allerdings nur in wenigen Punkten grundlegend von der ersten.[571] Gemeinsam ist beiden Erklärungen eine evolutionstheoretische Sicht auf Rassen als partiell isolierte Populationen, die über die Häufigkeit von Genen charakterisiert werden können, und die Ablehnung der Gleichsetzung von Rassen mit Kulturen.

Die zweite Erklärung enthält allerdings keine Empfehlung zum Verzicht auf den Rassebegriff, und in ihr ist auch nicht mehr die Passage der ersten Erklärung enthalten, die den Begriff als einen ›sozialen Mythos‹ bezeichnet (1950: »For all practical social purposes ›race‹ is not so much a biological phenomenon as a social myth«[572]).

Gegen die Aufgabe des Rassebegriffs von biologischer Seite und für die Beibehaltung auch in Bezug auf den Menschen sprechen sich seit den 1940er Jahren besonders L.C. Dunn und T. Dobzhansky aus, die beide später auch an der zweiten UNESCO-Deklaration beteiligt sind.[573] Sie argumentieren, der Rassebegriff habe in der Biologie eine klare evolutionstheoretische Bedeutung und dem Begriffsmissbrauch sei besser durch Aufklärung über seine theoretische Verankerung als durch Verzicht auf das Wort zu begegnen. Dobzhansky wendet sich dabei 1962 besonders gegen die bloße Wortpolitik der Ersetzung von ›Rasse‹ durch ›ethnische Gruppe‹ und argumentiert, nicht in der Anerkennung von Rassen, sondern im Schluss vom Vorhandensein von Rassen auf die Rechtfertigung von Rassendiskriminierung liege der eigentliche Rassismus: »Ethnic groups are biologically the same phenomenon as races, subspecies, and breeds. To imply that if man had races, then race prejudice would be justified is to justify race prejudice«.[574]

Zu einer nachhaltigen Erschütterung des Rassebegriffs kommt es erst seit den frühen 1960er Jahren. F. Livingstone argumentiert 1962, das Konzept zeichne ein unangemessen statisches Bild der natürlichen Variation des Menschen. Das typologische Konzept der Rasse sei nicht kompatibel mit der eine Dynamik beschreibenden Evolutionstheorie.[575] Nicht die künstlich geschaffenen Einheiten der Rassen, sondern allein die Verteilung und Dynamik individueller Merkmale sei geeignet, die Selektionskräfte in menschlichen Populationen zu untersuchen.[576] Livingstone spricht in diesem Zusammenhang von Merkmals-*Klinen*, die an die Stelle des Rassenbegriffs treten sollten.[577]

Aufgrund seiner starken politischen Instrumentalisierung in der NS-Zeit ist das Wort ›Rasse‹ in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts aus dem öffentlichen Sprachgebrauch in Deutschland (im Gegensatz zu den USA) weitgehend verschwunden (wenn auch nicht die soziale Konsequenz seiner Verwendung). In nur noch wenigen Biologie-Lehrbüchern wird der Ausdruck auch in Bezug auf den Menschen noch verwendet. Der Anthropologe R. Knußmann verteidigt 1996 die weitere Verwendung des Rassebegriffs, denn es gibt seiner Meinung nach unbestreitbar »eine phylogenetisch bedingte geographische Differenzierung, in der sich verschiedene – wenn auch durch

1. Scientists have reached general agreement in recognizing that mankind is one: that all men belong to the same species, *Homo sapiens*. It is further generally agreed among scientists that all men are probably derived from the same common stock; and that such differences as exist between different groups of mankind are due to the operation of evolutionary factors of differentiation such as isolation, the drift and random fixation of the material particles which control heredity (the genes), changes in the structure of these particles, hybridization, and natural selection. In these ways groups have arisen of varying stability and degree of differentiation which have been classified in different ways for different purposes.

2. From the biological standpoint, the species *Homo sapiens* is made up of a number of populations, each one of which differs from the others in the frequency of one or more genes. Such genes, responsible for the hereditary differences between men, are always few when compared to the whole genetic constitution of man and to the vast number of genes common to all human beings regardless of the population to which they belong. This means that the likenesses among men are far greater than their differences.

3. A race, from the biological standpoint, may therefore be defined as one of the group of populations constituting the species *Homo sapiens*. These populations are capable of inter-breeding with one another but, by virtue of the isolating barriers which in the past kept them more or less separated, exhibit certain physical differences as a result of their somewhat different biological histories. These represent variations, as it were, on a common theme.

4. In short, the term ›race‹ designates a group or population characterized by some concentrations, relative as to frequency and distribution, of hereditary particles (genes) or physical characters, which appear, fluctuate, and often disappear in the course of time by reason of geographic and/or cultural isolation. The varying manifestations of these traits in different populations are perceived in different ways by each group. What is perceived is largely preconceived, so that each group arbitrarily tends to misinterpret the variability which occurs as a fundamental difference which separates that group from all others.

Tab. 19. Die ersten vier Punkte des ›Statement by Experts on Race‹ der UNESCO von 1950. Die Erklärung geht auf ein Treffen von Wissenschaftlern verschiedener Disziplinen und Herkunftsländer im Unesco-Haus in Paris im Dezember 1949 zurück. An dem Treffen nahmen teil: E. Beaglehole, J. Comas, L.A. Costa Pinto, E.F. Frazier, M. Ginsberg, H. Kabir, C. Levi-Strauss und M.F. Ashley-Montagu (»Rapporteur«). Nach Kritik durch bekannte Genetiker und Evolutionsbiologen überarbeitet Ashley-Montagu die Erklärung in die 1950 veröffentlichte obenstehende Form (aus UNESCO (ed.) (1953/58). The Race Concept. Results of an Enquiry: 89f.).

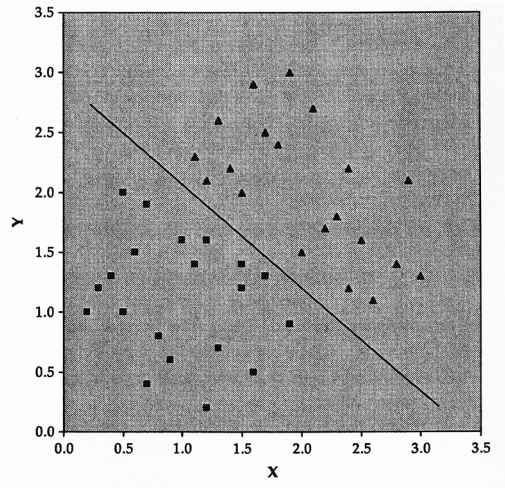


Abb. 26. Grafisches Modell einer Clusteranalyse einer Population von Individuen, die sich in zweidimensionaler Perspektive eindeutig in zwei Typen gliedern, obwohl die Variation aus der Perspektive der isoliert betrachteten Merkmale zwischen den Gruppen kleiner ist als innerhalb jeder Gruppe. Vereinfacht gesagt ist in diesem Beispiel die Variation innerhalb einer Gruppe relativ groß, weil die Variationsbreite groß ist (mit Werten zwischen 0 und 2.0 bzw. 1.0 und 3.0 für die beiden Größen X und Y); zwischen den Gruppen ist die Variation dagegen relativ klein, weil die Werte der beiden Größen für viele Individuen in den Überlappungsbereich beider Gruppen fallen (mit Werten von X und Y zwischen 1.0 und 2.0), relativ wenige dagegen in einen Bereich, in den die Individuen der anderen Gruppe nicht fallen (mit Werten von X und Y kleiner als 1.0 bzw. größer als 3.0). Illustriert wird damit Lewontins Fehlschluss, der von der relativ kleinen Variation zwischen ethnischen Gruppen auf das Nichtvorhandensein dieser Gruppen schließt (aus Sesardic, N. (2010). Race: a social destruction of a biological concept. Biol. Philos. 25, 143-162: 149).

Übergänge miteinander verbundene – genetisch determinierte Schwerpunkte erkennen lassen«.[578] Diese Schwerpunkte will Knußmann als »Rassen« bezeichnen. Gegenüber einer »typologischen« Definition, die von Merkmalsverteilungen ausgeht, bevorzugt Knußmann eine »populationsgenetische« Definition. Danach ist eine Rasse »eine Population (Fortpflanzungsgemeinschaft), die sich von anderen Populationen derselben Subspecies im Genpool wesentlich unterscheidet«.[579] Rassen sind nach Knußmann also auf genetisch-erbbiologischer Grundlage zu definieren: Als »Erbgemeinschaft« stehe eine »Rasse« im Gegensatz zu einem »Volk« als »Traditionsgemeinschaft«.[580]

In Anlehnung an eine UNESCO-Deklaration veröffentlicht der ›Verband Deutscher Biologen‹ (VDBiol) 1996 eine Stellungnahme in der es heißt: »›Rassen‹ sind nicht als solche existent, sie werden durch die angewandte Sichtweise konstituiert. […] Die Einteilung und Benennung von Unterarten und Rassen täuscht eine Exaktheit vor, die der tatsächlich gegebenen genetischen Vielfalt nicht entspricht. […] Das zähe Festhalten vieler Menschen (darunter auch Biologen) an Rassekonzepten ist nicht wissenschaftlich, sondern sozialpsychologisch begründet«.[581] Auch amerikanische Institutionen, so die ›American Association of Physical Anthropology‹, verabschieden Mitte der 1990er Jahre den biologischen Rassebegriff in Bezug auf den Menschen (»Pure races, in the sense of genetically homogenous populations, do not exist in the human species today, nor is there any evidence that they have ever existed in the past«).[582]

Vorgehalten wird dem Rassebegriff einerseits seine angeblich »essenzialistische« Grundlage, nach der es wesentliche Merkmale seien, die die Angehörigen einer Rasse auszeichneten, und andererseits die Annahme von scharfen Grenzen zwischen den Rassen.[583] Ein derart (miss)verstandener Rassebegriff entspricht jedoch nicht dem seit dem 18. Jahrhundert verbreiteten wissenschaftlichen Gebrauch.[584] Bereits J.F. Blumenbach bemerkt 1775, die Varietäten (d.h. die Rassen) des Menschen würden so ineinander übergehen, dass keine scharfen Grenzen zwischen ihnen gezogen werden könnten (»omnes inter se confluere quasi et sensim unam in alteram transire hominum varietatem videbis ut vix ac ne vix quidem limites inter eas constituere poteris«).[585] Die eingestandene Unschärfe der Grenzen hat Blumenbach und seine Nachfolger aber nicht davon abgehalten, Varietäten oder Rassen gegeneinander abzugrenzen.

Statistisch rekonstruierbar ist der Rassebegriff allerdings nicht durch die Fixierung auf wenige Merkmale, die als das »Wesen« eines Typs ausgezeichnet werden, sondern durch die Einbeziehung vieler Merkmale, z.B. mittels statistischer Verfahren der Clusteranalyse. Solche Untersuchungen können eine Musterbildung offenbaren, die durch die Analyse eines einzigen Merkmals nicht sichtbar werden (vgl. Abb. 26). Über diese statistischen Verfahren definierte Rassen haben auch nur vor einem statistischen Hintergrund Realität: Für ein einzelnes Individuum kann es uneindeutig sein, welcher Population es zuzurechnen ist.

Einige Autoren verteidigen den Rassebegriff daher in den letzten Jahren als ein solides wissenschaftliches Konzept. R.O. Andreasen schlägt dabei 1998 vor, Rassen im Rahmen eines kladistischen Ansatzes (↑Systematik) als Gruppen von Individuen, die durch genealogische Verbindungen zusammengehalten werden, zu verstehen (»Races are monophyletic

groups; they are ancestor-descendant sequences of breeding populations, or groups of such sequences, that share a common origin«).[586] Die Grenzen zwischen den Gruppen sind dabei zwar nicht so scharf wie im Falle der Abgrenzung von Arten, weil zwischen Individuen verschiedener Rassen einer Art definitionsgemäß Kreuzungen stattfinden können, trotzdem kann es zur Bildung von realen (genealogisch, genetisch oder morphologisch definierten) Gruppen kommen, wenn auch mit unscharfen Rändern (»geographical subspecies might be real, even if the boundaries between them are vague«[587]).

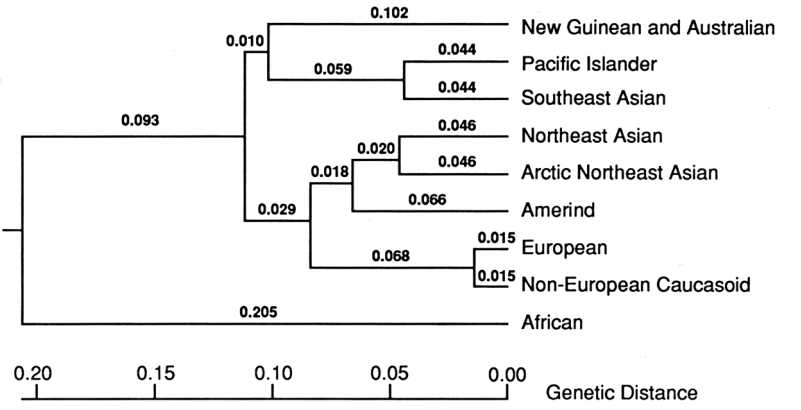


Abb. 27. Ein Kladogramm geografischer Populationen des Menschen, ermittelt aus der genetischen Distanz von 120 verschiedenen Genen in 42 lokalen Populationen. Die auf dieser Datengrundlage ermittelten Gruppen (»Varietäten« oder »Rassen«) entsprechen nicht genau den traditionellen »Rassen«; v.a. die asiatischen Populationen gliedern sich in verschiedene Untergruppen. R.O. Andreasen interpretiert diese Gruppen als genealogische Einheiten, die geografisch weitgehend gegeneinander isolierten Populationen entsprechen und die die verschiedenen Auswanderungswellen der frühen Menschen aus Afrika reflektieren (aus Cavalli-Sforza, L.L., Menozzi, P. & Piazza, A. (1994). The History and Geography of Human Genes: 80).

M. Pigliucci und J. Kaplan verteidigen 2003 ebenfalls die Anwendung des Rassebegriffs auf den Menschen; sie schlagen jedoch vor, Rassen nicht als genealogische (kladistische) Einheiten zu verstehen, sondern als *Ökotypen* (»ecotypes«; ↑Modifikation), die als Anpassungen an bestimmte Umweltverhältnisse entstanden sind. Ein einheitlicher Ökotyp, z.B. die Gruppe der Menschen dunkler Hautfarbe, kann nach Auffassung der Autoren unabhängig voneinander zu verschiedenen Zeiten entstanden sein; eine so verstandene »Rasse« kann also polyphyletischen Ursprungs sein (im Sinne einer ↑Analogie).[588]

Rasse und Kultur

Die Vorstellung einer linearen Abhängigkeit zwischen Rassen als biologischen Determinationsfaktoren und Kulturen als ihren sozialen Resultanten weicht in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts einem komplexen Bild der Interdependenz zwischen biologischen und kulturellen Faktoren. Selbst wenn ein kausaler Zusammenhang von Rasse und Kultur hergestellt wird – wie dies etwa C. Lévi-Strauss noch 1972 vornimmt –, so ist dieser alles andere als einfach: Statt von einer Determination der Kultur durch die »Rasse« wird von einer Wechselwirkung von organischer und kultureller Evolution ausgegangen (↑Kultur/Kulturelle Evolution). Weil die Grenzen einer Kultur durch diese selbst festgelegt werden, ist die »Rasse« dabei eher eine Funktion der Kultur als umgekehrt – und zwar nicht nur in semantischer, sondern auch in genetischer Hinsicht, denn es gilt, wie es Lévi-Strauss 1972 formuliert, »daß jede Kultur genetische Anlagen selektiert, die auf dem Wege der Rückwirkung Einfluß auf die Kultur ausüben, die anfangs zu ihrer Verstärkung beigetragen hatte«.[589]

Genetische Typen beim Menschen

Die empirische Frage, ob sich beim Menschen mehr oder weniger diskrete genetische Typen unterscheiden lassen können, wird bis in die Gegenwart kontrovers diskutiert. Eine häufig gegen die Abgrenzbarkeit solcher genetischer Typen (»Rassen«) beim Menschen ins Feld geführte Tatsache besteht darin, dass etwa 85% der gesamten genetischen Variation des Menschen auf individuellen Unterschieden innerhalb einer Population oder ethnischen Gruppe beruht und nur etwa 15% auf Unterschieden zwischen verschiedenen Gruppen.[590] Der Schluss von diesen Daten auf die Unmöglichkeit der Abgrenzung von genetischen Typen ist jedoch ein Fehlschluss (»Lewontin's fallacy«).[591] Zu berücksichtigen ist nämlich, dass viele der Variationen miteinander korreliert sind, die Variationen der verschiedenen Loki, auf deren Auswertung die statistischen Aussagen beruhen, also nicht unabhängig voneinander sind.[592] Die Variationsanalyse ist also nur mit Vorsicht für eine Klassifikation verwendbar. Aufschlussreicher als die Frage nach dem Anteil der Variation auf Gruppen- oder Individuenebene

ist die Frage nach der Wahrscheinlichkeit nach der genetischen Ähnlichkeit zwischen zwei Individuen. Diese ist bei Individuen aus einer ethnischen Gruppe sehr viel höher als bei Individuen verschiedener Gruppen.[593]

Umfangreiche Untersuchungen der genetischen Vielfalt des Menschen haben in den letzten Jahren gezeigt, dass die genetische Variation tatsächlich geografisch strukturiert ist, so dass die genetische Einordnung von Individuen mit ihrer geografischen Herkunft korreliert.[594] Im Vergleich zu anderen Arten bilden die Menschen jedoch eine genetisch sehr homogene Gruppe: Der durchschnittliche Anteil von unterschiedlichen Nukleotiden bei zwei zufällig ausgewählten Menschen liegt bei 1-1,5‰, und damit deutlich unter den Werten anderer Arten.[595] Der Grund hierfür ist offenbar der Ursprung aller Menschen in einer relativ kleinen Population, die in nicht sehr ferner Vergangenheit existiert hat.[596] Den größten Engpass in der Populationsgröße erfährt der Mensch offenbar vor etwa 75.000 Jahren nach der Explosion des Mount Toba auf Sumatra, der größten Vulkanexplosion der letzten 400 Millionen Jahre, die einen Temperaturabfall um bis zu 20 Grad Celsius zur Folge hatte und eine sechsjährige Winterzeit über weite Regionen der Erde auslöste. Dieser Vulkanausbruch führte nach genetischen Daten zu einer Reduktion der Populationsgröße des Menschen von über 100.000 Individuen auf vielleicht nur 2.000.[597] Auch vor diesem Flaschenhals in der Populationsgröße gab es offenbar Engpässe: Neuere genetische Untersuchungen legen nahe, dass die Weltpopulation des *Homo erectus* vor 1,2 Millionen Jahren trotz seiner weiten Verbreitung von Afrika bis Ostasien um die 18.500 (und nicht mehr als 26.000) fortpflanzungsfähige Individuen umfasste.[598] Über sehr lange Zeiträume seiner Geschichte war der Mensch also eine vom Aussterben bedrohte Art. Der letzte Flaschenhals vor rund 75.000 Jahren kann auch zur Erklärung der oberflächlich bestehenden Diversität der menschlichen Populationen bei nur geringer genetischer Variation dienen: Die extremen Umweltbedingungen nach dem Vulkanausbruch führten zu einer weitgehenden Isolation bestehender Population und damit einem großen Einfluss genetischer Drift (↑Evolution).

Trotz der relativ großen genetischen Einheitlichkeit führen auch kulturelle Differenzierungen zu einer phasenweise weitgehenden reproduktiven Isolation von sozialen Gruppen beim Menschen, sei es zwischen Stämmen, Nationen, Religionsgemeinschaften oder sozialen Kasten. Es wird daher von kulturell bedingten *Pseudospezies* (zu diesem Begriff s.o.) innerhalb der Spezies des Menschen gesprochen: »sociogenetic evolution has split mankind into pseudo-species, into tribes, nations and religions, castes and classes which bind their members into a pattern of individual and collective identity, but alas, reinforce that pattern by a mortal fear of and a murderous hatred for other pseudo-species« (Erikson 1965)[599].

Varietät

Das mittellateinische Wort ›varietas‹ taucht im Mittelalter in verschiedenen Bedeutungen auf, z.B. im Sinne von »Krankheit« oder »Streit«.[600] Seit Mitte des 16. Jahrhundert wird es in Pflanzenbeschreibungen im noch nicht terminologischen Sinne für die Veränderung einzelner Teile einer Pflanze gebraucht (Paglia 1546: »florum varietate«[601]; »Fatemur enim ipium esse cyperi speciem: sed à varietate formæ radicum ipsorum, alterum rotundum, alterum verò cyperum longum appellamus«[602]). Besonders auf standortbedingte Veränderungen wird der Ausdruck bezogen (Fuchs 1546: »Chameleon [d.i. der Straußaflor, *Carthamus corymbosus* L.] verò dictus est à varietate foliorum, quæ pro terræ & locorum differentia, aut admodum viridia, aut subalba, aut cœrulea, aut rubra inveniuntur«[603]). Wohl erst in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts werden nicht nur Teile von Pflanzen, sondern auch ganze Pflanzen als ›Varietäten‹ bezeichnet, allerdings zunächst im Sinne von ›Art‹ (Clemens I. 1569: »arborum varietate«[604]; Vermigli 1576: »terra ornata omni genere & varietate plantarum, animantium, herbarum, florum«[605]). In den Pflanzenbüchern des 16. Jahrhunderts wird der Ausdruck ›varietas‹ aber nicht nur auf Pflanzen, sondern auch auf die Orte und Bedingungen ihres Vorkommens angewandt (Mattioli 1562: »id evenire existimamus, climatum, & regionum varietate, vel etiam quòd maritimæ plura sint genera«[606]; »id locorum regionúmque varietate evenire posse«[607]). Am Ende des 16. Jahrhundert ist es C. Bauhin, der den Ausdruck in der später dominanten Bedeutung für taxonomische Gruppen von Pflanzen auf oder unterhalb der Ebene der Art gebraucht (1596: »Tuliparum varietates«[608]; »Verùm tantus est naturæ lusus in Graminibus, ut præter varietates à priscis & neotericis propositas, plures adhuc dentur species«[609]).

Zu einem festen biologischen Terminus wird das Wort in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts; seit dieser Zeit erscheint es v.a. in der Beschreibung von Pflanzen (Parkinson 1629: »Many more sorts of varieties of these kindes [of Wolfsbanes, *Aconitum*] there are, but these onely […] are noursed up in Florists Gardens for pleasure«).[610] Es bezeichnet hier gering-

fügige Abweichungen der Gestalt eines Organismus von dem Arttypischen, die dauerhaft oder sogar erblich sind.

Bereits Aristoteles erkennt die Möglichkeit der Klassifikation von Organismen unterhalb der Ebene der Art. So gibt er Unterteilungen innerhalb einer Art u.a. für Ziegen[611], Rinder[612], Hirsche[613], Löwen[614], Schafe[615] und Schweine[616] an.[617] Er verwendet für die subspezifischen taxonomischen Einheiten meist den Ausdruck ›Gattung‹ (»γένος«).[618] Der Ausdruck verweist auf die Annahme einer genealogischen Verbundenheit der damit zusammengefassten Organismen.

Ausgehend von Untersuchungen an Fossilien entwickelt R. Hooke in den 1660er Jahren Vorstellungen über die Abwandlung von Arten im Laufe der Erdgeschichte. Er hält sowohl das Aussterben von Arten als auch die Entstehung von Modifikationen innerhalb einer Art für möglich; letztere bezeichnet er als ›Varietäten‹ (»there may have been divers new varieties generated of the same Species«[619]). Die Varietäten entstehen nach Hooke als Reaktion auf Umweltänderungen (des Klimas und der Ernährung).

J. Ray verwendet den Ausdruck ›Varietät‹ (»varietas«) seit den 1670er Jahren zur Bezeichnung einer Pflanze (oder einer Gruppe von Pflanzen), die über Eigenschaften verfügt, die vom Arttypischen abweichen und die nicht an ihre Nachkommen weitergegeben werden. Im Gegensatz zu den Arteigenschaften sieht er die besonderen Eigenschaften der Varietäten als »accidentell« an und führt sie auf Klima, Ernährung oder Lebensweise zurück.[620]

Für Linné sind Varietäten (»Varietates«) solche Pflanzen, deren Verschiedenheit von dem Arttypischen durch den Wuchsort oder die Umstände (»locus vel casus«) bedingt sind.[621] 1751 versteht Linné unter Varietäten verschieden gestaltete Pflanzen, die zur gleichen Art gehören und aus dem gleichen Samen stammen, und deren Verschiedenheit nicht durch innere Eigenschaften, sondern durch äußere Einflüsse der Umwelt bedingt ist, z.B. durch Klima, Boden, Hitze oder Wind; die Veränderungen der Varietäten sind für Linné durch eine Veränderung des Standortes wieder rückgängig zu machen (»varietates tot sund, quot differentes plantae ex ejusdem speciei […] semine sunt productae. […] Varietates est planta mutata a caussa accidentali: Climate, Solo, Calore, Ventis, &c. reducitur itaque in solo mutato«[622]). Linnés Varietäten entsprechen also den heute so genannten ↑Modifikationen. Manchen seiner früheren Varietäten gibt Linné allerdings später den Status von Arten. Als eine der Hauptaufgaben eines Botanikers sieht Linné die »Rückführung« der Varietäten auf Arten, d.h. die Zuordnung einer Varietät zu einer Art.[623] Als Methode der Identifizierung von Varietäten empfiehlt Linné das Verfahren, das auch viele Varietäten hervorgebracht hat: den Anbau (»Cultura«) der Pflanzen.[624] – Im Gegensatz zu seiner Darstellung bei Pflanzen bestimmt Linné in seiner Diskussion von Varianten bei Tieren auch erbliche Typen unter dem Begriff der Varietät (z.B. Rassen von Rindern und Hunden).[625]

Im Anschluss an Linné gibt C.L. Willdenow Ende des 18. Jahrhunderts als operationales Kriterium der Bestimmung einer Form als Varietät an, dass sie in den meisten Fällen leicht »aus dem Samen in die eigentliche Art, von der sie abstammt, wieder übergeht«.[626] Die eine Varietät kennzeichnenden Eigenschaften werden also als nicht erblich angesehen.

G. Cuvier bestimmt die Varietäten (»variétés«) 1798 als Organismen einer Art, die sich durch akzidentelle Ursachen (»causes accidentelles«) voneinander unterscheiden. Im Gegensatz zu Organismen verschiedener Arten könnten die Varietäten einer Art miteinander fruchtbare Nachkommen zeugen.[627]

Eine einflussreiche Einteilung der Varietäten nimmt A.-P. de Candolle im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts vor. Er unterscheidet bei Pflanzen drei verschiedene Typen: *lokale Varietäten* (»variétés locales«), deren abweichende Wuchsform er auf den lokalen Standort, v.a. die besonderen Bodenverhältnisse zurückführt, *permanente Varietäten* (»variétés permanentes par extension«), die zwar für ein einzelnes Individuum und dessen vegetative Ableger typisch sind, sich aber nicht auf die Samen vererben (»ne se conservent point par les graines«), und schließlich die *Rassen* oder *im Samen permanenten Varietäten* (»variétés permanentes par les graines«), die sich vererben (»variétés héréditaires«).[628] Mit dieser Einteilung wird die alte Gegenüberstellung von Varietäten und Rassen also aufgehoben; als Varietäten können sowohl durch Umwelteinflüsse bedingte als auch erbliche Veränderungen eines Organismus (oder dieser Organismus selbst) gegenüber einem Referenzorganismus (z.B. einem für die Art typischen) bezeichnet werden. Der Ornithologe C.L. Gloger spricht im ersten Sinne 1827 von »climatischen oder durch andere Einflüsse entstandenen Varietäten«.[629] Bis zur Mitte des Jahrhunderts verwischt sich aber (besonders im Hinblick auf Pflanzen) die Unterscheidung zwischen Arten und Varietäten immer mehr.

Darwin bezweifelt – v.a. unter dem Einfluss von botanischen Arbeiten, die bestreiten, dass es eine natürliche Grenze zwischen Arten und Varietäten gebe[630] – die klare Bestimmbarkeit des Begriffs einer Varietät. Nach dem Eindruck E. Mayrs macht Darwin in seinem Hauptwerk einen sehr ambivalenten

Gebrauch von dem Wort, indem er es genauso oft auf individuelle Variationen wie auf Subspezies oder andere geografisch definierte Untereinheiten einer Art beziehe[631]; andererseits bezeichnet Darwin das Material, an dem die Selektion angreift, doch immer als ›Variation‹ und die sich bildenden Arten als ›Varietäten‹[632]. Insgesamt kann in dem Ansatz Darwins eine »Aufwertung des Begriffs ›Varietät‹«[633] gesehen werden, weil er entschieden davon abrückt, Arten als die einzig realen und konstanten Ähnlichkeitseinheiten zu verstehen: Im Rahmen seiner Transformationstheorie sind gerade die Variationen als die Abweichungen vom Arttypischen von Bedeutung, insofern sie die Ansatzpunkte des langfristigen Wandels der Arten bilden.

Ähnlich wie Darwin bezweifelt auch A.R. Wallace eine klare Unterscheidbarkeit von Arten und Varietäten. Für Wallace, der seinen Lebensunterhalt vom Sammeln und Verkauf exotischer Tiere bestreitet, ist die korrekte Bestimmung eines Tiers von großer Bedeutung; daher sucht er in dieser Frage den Rat anderer Naturforscher, u.a. den von Darwin. Nachdem auch Darwin ihm keine definitive Antwort geben kann, veröffentlicht Wallace seine Ansichten über »permanente und geografische Varietäten« und vertritt darin die Meinung, es gebe keine prinzipielle Differenz zwischen Arten und Varietäten.[634] Den Prozess der Evolution stellt sich Wallace als eine allmähliche Ersetzung von bestehenden Arten durch konkurrenzüberlegene Varietäten vor – und wird damit neben Darwin zum Mitbegründer der Selektionstheorie (↑Selektion). Anders als Darwin, der die Selektion vor allem auf der Ebene der Individuen ansiedelt, ist für Wallace die Ebene der Varietäten die eigentlich entscheidende für den Evolutionsprozess.

Der nicht allein umweltbedingte, sondern erbliche Charakter von Varietäten, wie er sich in Kultivierungsversuchen von Pflanzen gezeigt hat, wird Ende des 19. Jahrhunderts mit dem Ausdruck *physiologische Varietät* bestimmt. A. Cieslar integriert diesen Begriff in ein Evolutionsmodell und meint, dass die erblichen Eigenschaften der physiologischen Varietäten »im Laufe unendlich langer Zeiträume unter dem Einflusse specifischer Standortfactoren« entstanden seien.[635]

C. von Nägeli identifiziert 1865 ausdrücklich eine Varietät mit einer Rasse; die Unterschiede zwischen »constanten Varietäten« sind nach Nägeli durch »innere Ursachen bedingt«, und damit »nicht die Folge und der Ausdruck der äussern Agentien«.[636] Eine bis in die Gegenwart wirksame Unterscheidung von Varietäten und Modifikationen führt Nägeli 1884 ein. Die Varietät bezieht sich danach – entgegen dem alten Wortverständnis, wie es sich z.B. bei Linné zeigt – auf alle erblichen Eigenschaften eines Organismus, die von den typischen Arteigenschaften abweichen. Allein die ↑Modifikationen sind nach Nägelis Definition durch äußere Einflüsse bedingt.[637].

Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts bildet die Einheit der Varietät die wichtigste systematische Kategorie unterhalb der Ebene der Art. Sie wird erst allmählich durch den Begriff der Subspezies (s.u.) ersetzt. Sofern beide Begriffe nebeneinander bestehen, bezieht sich eine Varietät meist auf geringere Abweichungen vom Typischen als eine Subspezies. In den USA wird der Begriff der Varietät weiterhin viel verwendet und ähnelt in seiner Bedeutung dem in Europa häufiger verwendeten Ausdruck ›Subspezies‹.[638]

Subspezies

Den Terminus ›Subspezies‹ führen F. Erhart 1780[639] und wohl unabhängig davon E.J.C. Esper 1781[640] ein. Esper identifiziert die Subspezies mit den Rassen (»Subspezies (Untergattungen, Raçes)«) und stellt sie den Variationen (»variationes (Abarten)«) und den Varietäten (»Varietates (Abänderungen, Varietäten)«) gegenüber. J.J. Römer versteht unter einer »Subspecies« 1816 eine »Abart«; für diese sei charakteristisch, dass sich »die einmal veränderte Form bey der Fortpflanzung erhält, die Abweichung also erblich ist«.[641] Unterschieden wird eine Subspezies von einer Varietät (s.o.). Die eine Subspezies kennzeichnenden Merkmale gelten im Gegensatz zu denen einer Varietät als erblich. Für Darwin stellen die Subspezies ebenso wie geografische Rassen lokale Formen dar, die räumlich isoliert auftreten und konstante, aber nicht wesentlich voneinander abweichende Merkmale aufweisen. Die Angabe eines klaren Kriteriums der Unterscheidung von Spezies, Subspezies und Varietäten ist nach Darwin nicht möglich.[642] Haeckel differenziert 1866 zwischen »Unterarten (Subspecies)« und »Spielarten (Varietates)«, räumt aber ebenfalls gleichzeitig ein, dass eine scharfe Abgrenzung kaum möglich ist. Die Varietät will er durch weniger »wesentliche« Merkmale charakterisieren, d.h. solche, die weniger konstant auftreten und häufigeren Abwandlungen unterliegen.[643] Daneben sind seit dem 19. Jahrhundert verschiedene andere Versuche der Abgrenzung der Kategorien unterhalb der Ebene der Art unternommen worden.[644]

Mit dem Einsetzen theoretischer und empirischer Studien zur Populationsgenetik zu Beginn des 20. Jahrhunderts erlangt der Begriff der Subspezies eine wichtige theoretische Stellung: Von verschiedenen

Autoren wird die Subspezies als die für Evolutionsprozesse wesentliche taxonomische Ebene angesehen.[645] Dokumentiert wird die Variation der Formen innerhalb einer Art durch die Anlage umfangreicher Sammlungen.

Heute werden v.a. durch geografische Barrieren getrennte Populationen von morphologisch, ethologisch oder zytologisch unterschiedenen Organismen, die zur gleichen Art gehören, als ›Subspezies‹ bezeichnet (vgl. auch Abb. 23 und 24).[646] Mayr definiert eine Subspezies 1969 als geografisch zusammenhängendes Aggregat von Populationen einander ähnlicher Organismen (»an aggregate of phenotypically similar populations of a species, inhabiting a geographic subdivision of the range of a species, and differing taxonomically from other populations of the species«[647]). Die Abgrenzung von Subspezies hat nach Mayr allein einen Wert für die Taxonomie, nicht aber für evolutionäre Studien.[648] Botaniker und amerikanische Taxonomen verwenden statt des in Europa verbreiteten Ausdrucks ›Subspezies‹ häufig die Bezeichnung ›Varietät‹ (s.o.).[649] Seit dem 19. Jahrhundert ist es auch verbreitet, den Ausdruck ›Varietät‹ für individuelle Variationen innerhalb einer Population und ›Subspezies‹ für geografische Rassen zu verwenden.[650]

Superspezies

Der Botaniker H.C. Watson führt den Ausdruck ›Superspezies 1859 ein (»The term super-species may […] suffice for the moment in contrast against that of sub-species«); er identifiziert als Superart die Brombeere (R. fruticosus, – a super-species, or aggregate«).[651] J.T. Boswell Syme gebraucht den Ausdruck 1863 für eine Art, die aus mehreren Unterarten (»subspecies«) besteht (Einteilung der europäischen Gladiolen in »three species, two of which are superspecies«).[652] Der Terminus wird damit hier also nicht eindeutig für eine taxonomische Einheit oberhalb der Ebene der Art verwendet. Auch im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts, in dem der Ausdruck wiederholt gebraucht wird, wird ihm keine klare Definition gegeben (»superspecies«: »a group of forms ambiguous in rank, between a variety and a species«[653]).

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird der Terminus vielfach auf einen Aufsatz von E. Mayr aus dem Jahr 1931[654] und eine unabhängig davon stehende Verwendung bei F.A. Schilder von 1952[655] zurückgeführt. Sie ersetzen mit ihren Beiträgen die älteren Begriffe ›Formenkreis‹ und ›Rassenkreis‹. ***Formenkreis*** ist ein Ausdruck, der seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts (v.a. in Bezug auf Pflanzen) verwendet wird (Nees von Esenbeck 1820: »Formenkreis des Pilzreichs«[656]) und in einem terminologischen Sinn 1866 bei E. Haeckel[657] und 1900 Bei O. Kleinschmidt[658] erscheint. Aufgrund seiner Ablehnung der Evolutionstheorie versteht Kleinschmidt Rassenkreise ausschließlich als geografische Einheiten, nicht als Resultante oder Stadium von Evolutionsprozessen.[659]

Im Gegensatz dazu steht der Terminus ***Rassenkreis*** von Anfang an in einem evolutionsbiologischen Kontext. Er wird 1926 von B. Rensch für eine »aus vielen früheren Arten hervorgegangene Großart« eingeführt, und er beschreibt Rassenkreise als die »zoogeographischen Grundeinheiten«.[660] 1929 definiert Rensch: »Ein Rassenkreis ist ein Komplex geographischer Rassen, die sich unmittelbar auseinander entwickelt haben, geographisch einander vertreten und von denen jeweils die benachbarten miteinander unbegrenzt fruchtbar sind«.[661] Als Beispiele von Rassenkreisen diskutiert Rensch Arten von Mollusken und Vögeln, die über ein großes Areal verbreitet sind, wie etwa die Kohlmeise (vgl. Abb. 23). Rassenkreise in diesem Sinne werden mindestens seit dem späten 18. Jahrhundert beschrieben. Strittig ist, ob die Populationen eines Rassenkreises als unabhängige Arten zu werten sind, weil zwischen einigen Populationen kein Genfluss besteht (»Ringarten«). Weil die Populationen aber voneinander nicht vollständig reproduktiv isoliert sind, wird meist dafür plädiert, sie als *eine* Art zu betrachten (s.o.).

Mayr definiert eine Superspezies 1963 als monophyletische Gruppe von allopatrischen Arten, die zu verschieden sind, um sie als eine einzige Art anzusehen (»monophyletic group of entirely or essentially allopatric species that are too distinct to be included in a single species«)[662]. Die Verschiedenheit sollte sich, dem Biospezies-Konzept folgend, in erster Linie auf die reproduktive Isolation der Arten beziehen. Um den gemeinsamen historischen Ursprung von Arten, die zu einer Superspezies gerechnet werden, besser herauszustellen, definiert D. Amadon eine Superspezies 1966 als Gruppe von allopatrischen Arten, die ehemals Rassen waren (»Superspecies – A group of entirely or essentially allopatric taxa that were once races of a single species but which now have achieved species status«).[663]

Nachweise

1 Vgl. Bordt, M. (2002). eidos. In: Horn, C. & Rapp, C. (Hg.). Wörterbuch der antiken Philosophie, 119-122: 119f.
2 a.a.O.: 120.
3 Cicero, De oratore I, 189; vgl. Varro, De re rustica 3, 3, 3; vgl. Kullmann, W. (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 27.
4 Zirkle, C. (1959). Species before Darwin. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 636-644: 638f.
5 Vgl. Balme, D.M. (1962). Genos and eidos in Aristotle's biology (dt. in: Seeck, G.A. (Hg.) (1975). Die Naturphilosophie des Aristoteles, 139-171); Granger, H. (1980). Aristotle and the genus-species relation. South. J. Philos. 18, 37-50.
6 Krafft, F. (1974). Gattung. Hist. Wb. Philos. 3, 25-27: 26.
7 Aristoteles, Topik 143b.
8 Aristoteles, De part. anim. 644a34; vgl. Rapp, C. & Wagner, T. (2005). eidos. In: Höffe, O. (Hg.). Aristoteles-Lexikon, 147-158: 156.
9 Aristoteles, De part. anim. 642b5-644b20.
10 Vgl. Lewes, G.H. (1864). Aristotle: 293f.; Lones, T.E. (1912). Aristotle's Researches in Natural Science: Kap. 15; Egerton, F.N. (1968). Ancient sources for animal demography. Isis 59, 175-189: 184.
11 Aristoteles, Hist. anim. 491a2ff.; vgl. Cho, D.-H. (2010). Beständigkeit und Veränderlichkeit der Spezies in der Biologie des Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 299-313: 301.
12 Vgl. Krafft, F. (1971). Art. Hist. Wb. Philos. 1, 526-527: 527.
13 Aristoteles, De gen. anim. 730b 33ff.; Metaphysica 1058a29ff.
14 Aristoteles, Hist. anim. 537b22ff.; 539a27ff.
15 Aristoteles, De gen. anim. 746a29-31.
16 Aristoteles, Hist. anim. 606b20; De gen. anim. 746b7; vgl. Plinius, Naturalis historia viii, 17, 42; Feinberg, H.M. & Solodow, J.B. (2002). Out of Africa. J. African Hist. 43, 255-261.
17 Aristoteles, Hist. anim. 607a1-2; vgl. De gen. anim. 746b10.
18 Vgl. Falcon, A. (2005). Aristotle and the Science of Nature. Unity without Uniformity: 9; Depew, D.J. (2008). Consequence etiology and biological teleology in Aristotle and Darwin. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 39, 379-390: 389.
19 Nobis, H.M. (1974). Gattung. Hist. Wb. Philos. 3, 27-30: 27; Pellegrin, P. (1982). La classification des animaux chez Aristote. Statut de la biologie et unite de l'aristotélisme, 73-137.
20 Krafft, F. (1974). Gattung. Hist. Wb. Philos. 3, 25-27: 26; Cho, D.-H. (2003). Ousio und Eidos in der Metaphysik und Biologie des Aristoteles.
21 Pellegrin, P. (1985). Zoology without species. In: Gotthelf, A. (ed.). Aristotle on Nature and Living Things: Philosophical and Historical Studies Presented to David M. Balme on his Seventieth Birthday, 95-115; vgl. ders. (1982).
22 Aristoteles, Topik 102a31ff.
23 Vgl. Balme, D. (1991). Introduction. In: Aristotle, History of Animals, Book VII-X, 1-50: 16; Cho, D.-H. (2010). Beständigkeit und Veränderlichkeit der Spezies in der Biologie des Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 299-313: 301.
24 Aristoteles, De gen. anim. 721b.
25 Theophrast, Historia plantarum, 2. Buch.
26 Vgl. Zirkle, C. (1959). Species before Darwin. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 636-644: 639-641.
27 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, q. 73, art. 1, ad. 3.
28 Petrus de Crescentius (1305). Opus ruralium commodorum.
29 Levinus Lemnius (1559). Occulta naturae miracula.
30 Heresbach, K. (1570). Rei rusticae libri quatuor; Scaliger, J.C. (1584). Aristotelis liber qui X. historiarum (animalium) inscribitur, latine et commentariis; Martin del Rio (1599). Disquisitionum magicarum libri sex; vgl. Zirkle (1959): 641.
31 Zirkle (1959): 643.
32 Theophrast, Historia plantarum VI, 6, 2; vgl. Krafft (1971): 527.
33 Porphyrios, Eisagoge (dt. in: Rolfes, E. (Übers.). Aristoteles, Kategorien, Lehre vom Satz (Organon I/II), Porphyrius, Einleitung in die Kategorien, Hamburg 1925/74): 12f.
34 a.a.O.: 14.
35 Wolff, C. (1728). Philosophia rationalis, sive logica: 132 (§44).
36 Wilkins, J.S. (2009). Species. A History of the Idea: 24f.; vgl. 227.
37 Nash, L.L. (1978). Concepts of existence. Greek origins of generational thought. Daedalus 107 (4), 1-21: 1; vgl. Parnes, O., Vedder, U. & Willer, S. (2008). Das Konzept der Generation. Eine Wissenschafts- und Kulturgeschichte: 32.
38 Augustinus, De genesi ad litteram (Patrologia Latina 34, 245-486): 288 (III, 12, Nr. 20).
39 Vgl. Nobis, H.M. (1971). Art. Hist. Wb. Philos. 1, 527-531: 528.
40 Cesalpino, A. (1583). De planti libri XVI: I, 26; vgl. Sloan, P.R. (1972). John Locke, John Ray, and the problem of the natural system. J. Hist. Biol. 5, 1-53: 25.
41 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 451 (III, 6, 23); vgl. Cain, A.J. (1997). John Locke on species. Archives of Natural History 24, 337-360.
42 Locke (1689/1700): 457 (III, 6, 30).
43 Wilkins (2009): 67; vgl. Cain, A.J. (1999). John Ray on the species. Archives of Natural History 26, 223-238: 223.
44 Ray, J. (1686). Historia plantarum, 3 Bde.: I, 40 (I, xx).
45 ebd.; vgl. Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 139; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 256f.
46 Ray, J. (1670). Catalogus plantarum angliae: 11; vgl. ders. (1674). A discourse on the specific differences in plants (in: Gunther, R.W.T. (ed.). Further Correspondence of John Ray, London 1928, 77-83).
47 Locke (1689/1700): 448 (III, 6, 13).

48 Linné, C. von (1735). Systema naturae: [1] (§1).
49 ebd.
50 Linné, C. von (1737). Genera plantarum: [2] (§5).
51 Linné, C. von (1743). Oratio de telluris habitabilis incremento (Amoenitates academicae, Bd. II, 430-472): 437f.; vgl. Larson, J.L. (1968). The species concept of Linnaeus. Isis 59, 291-299: 292.
52 Linné, C. von (1744). Dissertatio botanica de Peloria (Amoenitates academicae, Bd. I, 55-73): 55f.; vgl. Larson (1968): 293f.; ders. (1971). Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl Linnaeus: 90-103.
53 Smith, J.E. (ed.) (1821). A Selection of the Correspondence of Linnaeus and Other Naturalists form the Original Manuscripts, vol. II: 375f.; vgl. Larson (1968): 294.
54 Linné, C. von (1756). Disquisitio de sexu plantarum; ders. (1735/88). Systema naturae: viiif.
55 Linné, C. von (1762). Fundamentum fructificationis; ders. (1737/64). Genera plantarum; vgl. Zimmermann (1953): 201ff.; Jahn, I. (1998). Biologische Fragestellungen in der Epoche der Aufklärung (18. Jh.). In: dies. (Hg.). Geschichte der Biologie, 231-273: 238f.
56 Koelreuter, J.G. (1761-66). Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen.
57 Linné, C. von (1737). Genera plantarum: Ratio operis §5.
58 Vgl. Cain, A.J. (1956-57). Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. Proc. Linn. Soc. London 169, 144-163.
59 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 285; vgl. Müller-Wille, S. (2001). Gardens of paradise. Endeavour 25, 49-54.
60 Linné, C. von (1736). Fundamenta botanica: 19 (§162).
61 Linné (1751): §161.
62 Linné, C. von (1749/87). Oeconomia naturae (in: Ammoenitates academicae, Bd. 2, 3. Aufl., 2-58): 9f.; nach Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 130.
63 Linné, C. von (1735/48). Systema naturae: 219 (§2); vgl. Müller-Wille (1999): 117.
64 Buffon G.L.L. (1753). L'âne. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques de Buffon, Paris 1954, 353-358): 355f.; vgl. ders. (1749). Histoire naturelle, générale et particulière, Bd. 2, 10f.
65 Buffon (1753): 356; vgl. Lovejoy, A.O. (1911). Buffon and the problem of species. Pop. Sci. Monthly 79, 464-473; 554-567; Farber, P.L. (1972). Buffon and the concept of species. J. Hist. Biol. 5, 259-284; Sloan, P.R. (1976). The Buffon-Linnaeus controversy. Isis 67, 356-375.
66 Vgl. Wilkins, J.S. (2009). Species. A History of the Idea: 77f.
67 Vgl. Roger, J. (1963). Les sciences de la vie dans la pensée Francaise du XVIIe et XVIIIe siècle: 566.
68 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 53.
69 Jussieu, A.-L. de (1789). Genera plantarum: 340; 356f.; vgl. Wilkins (2009): 81f.
70 Vgl. Sloan, P.R. (1979). Buffon, German biology, and the historical interpretation of biological species. Br. J. Hist. Sci. 12, 109-153: 119.
71 Vgl. Sloan (1979); Larson, J.L. (1996). Interpreting Nature. The Science of Living Form from Linnaeus to Kant: 86ff.
72 Kant, I. (1775). Von den verschiedenen Racen der Menschen (AA, Bd. II, 427-443): 429.
73 Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 163.
74 Pallas, S.P. (1780). Mémoire sur la variation des animaux. Acta Acad. Sci. Petrop. 2, 69-102: 101; vgl. ders. (1766). Elenchus zoophytorum.
75 Blumenbach, J.F. (1779). Handbuch der Naturgeschichte: 57 (§54).
76 Blumenbach, J.F. (1775/95). De generis humani varietate nativa (dt. Über die natürlichen Verschiedenheiten im Menschengeschlechte, übers. v. J.G. Gruber, Leipzig 1798): 59 (§23).
77 a.a.O.: 60 (§23)
78 Kant, I. (1785). Bestimmung des Begriffs einer Menschenrace (AA, Bd. VIII, 89-106): 102.
79 ebd.
80 a.a.O.: 100.
81 Forster, G. (1786). Noch etwas über die Menschenraßen. Teutscher Merkur 1786 (4. Quart.), 57-86: 80.
82 Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 163.
83 Vgl. Sloan, P.R. (1979). Buffon, German biology, and the historical interpretation of biological species. Br. J. Hist. Sci. 12, 109-153: 133f.
84 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 419.
85 Girtanner, C. (1796). Ueber das kantische Prinzip für die Naturgeschichte: 2.
86 a.a.O.: 3.
87 ebd.
88 a.a.O.: 4.
89 a.a.O.: 54.
90 Vgl. Sloan (1979): 153.
91 Illiger, J.K.W. (1800). Versuch einer systematischen vollständigen Terminologie für das Thierreich und Pflanzenreich: xxvi; vgl. Mayr, E. (1968). Illiger and the biological species concept. J. Hist. Biol. 1, 163-178; ähnlich lautend: Plate, L. (1914). Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. In: Hertwig, R. & Wettstein, R. von (Hg.). Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie (=Kultur der Gegenwart, Bd. 3, 4, 4), 92-164: 116.
92 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 54.
93 Lamarck, J.B. de (1802). Recherches sur l'organisation des corps vivans: 141.
94 Vgl. Coleman, W. (1962). Georges Cuvier, biological variation and the fixity of species. Arch. Int. Hist. Sci. 15, 315-331.
95 Cuvier, G. (1798). Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux: 11.

96 Lamarck (1809): I, 63.
97 a.a.O.: I, 75.
98 Brehm, C.L. (1826). Etwas über Brehms neue Vögelarten. Isis 18, 190-203; vgl. Stresemann, E. (1951). Die Entwicklung der Ornithologie. Von Aristoteles bis zur Gegenwart: 313f.; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 263.
99 Faber (1826). Einige Bemerkungen über Hn. Brehms neue Arten der hochnordischen Schwimmvögel. Isis 18, 317-326: 319f.
100 Hooker, J.D. (1853). Flora Novae-Zelandicae, Part I: Flowering Plants; Candolle, A.L. de (1855). Géographie raisonnée, Bd. 2; ders. (1862). Étude sur l'espèce à l'occasion d'une revision de la famille des Cupulifères. Bibliot. Univ. Arch. Sci. Phys. Nat. 15, 211-237; vgl. Stevens, P.F. (1992). Species: historical perspectives. In: In: Fox Keller, E. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 302-311: 308.
101 Darwin, C. [1856]. [Brief an J.D. Hooker vom 24. Dez. 1856] (The Life and Letters of Charles Darwin, 3 vols., ed. F. Darwin, London 1887): II, 88.
102 Darwin, C. [1844]. [Brief an J.D. Hooker vom 11. Jan. 1844] (More Letters of Charles Darwin, vol. 1, London 1903, 39-41): 41.
103 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 52.
104 ebd.
105 Wilkins, J.S. (2009). Species. A History of the Idea: 144.
106 Agassiz, L. (1860). Contributions to the Natural History of the United States of America, vol. 3: 89f.; vgl. ders. (1860). On the origin of species. Amer. J. Sci. 30, 142-154: 143; Beatty, J. (1982). What's in a word? Coming to terms in the Darwinian revolution. J. Hist. Biol. 15, 215-239.
107 Agassiz, L. (1859). Essay on Classification.
108 Darwin, C. (1860). [Brief an Asa Gray vom 11. Aug. 1860] (The Life and Letters of Charles Darwin, 3 vols. ed. F. Darwin, London 1887): II, 124.
109 Bonaparte, C. (1856). Considérations sur l'espèce. Revue et magasin de zoologie pure et appliquée 2. sér. 8, 292-295: 293.
110 Darwin, C. (1836-44). Notebooks. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844: 200 (B 122).
111 a.a.O.: 285 (C 152).
112 Darwin (1836-44): 224 (B 213); vgl. Kottler, M.J. (1978). Charles Darwin's biological species concept and theory of geographic speciation: the transmutation notebooks. Ann. Sci. 35, 275-297: 279; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 266.
113 Darwin, C. (1871/74). The Descent of Man: 174.
114 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 276; vgl. Wilkins (2009): 151f.
115 Vgl. Kottler (1978): 297.
116 Vgl. Ghiselin, M.T. (1969). The Triumph of the Darwinian Method: 101; Beatty, J. (1982). What's in a word? Coming to terms in the Darwinian revolution. J. Hist. Biol. 15, 215-239.
117 Hull, D. (1974). Philosophy of Biological Science: 52.
118 Claus, C. (1876). Grundzüge der Zoologie, 3. Aufl.: 77.
119 Nachweise für Tab. 14: Aristoteles, Metaphysik (übers. v. H. Bonitz, Berlin 1890): 1024a; Lukrez, De rerum natura (dt. Welt aus Atomen, übers. v. K. Büchner(1973), Stuttgart 1994): 19 (I, 169-174); Augustinus, De genesi ad litteram (dt. Über den Wortlaut der Genesis, übers. v. C.J. Perl, Paderborn 1961, Bd. 1): 92 (III, 12, 20); Ray, J. (1686). Historia plantarum, 3 Bde.: I, 40 (I, xx); Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): II, 94 (III, 6, §14); Linné, C. von (1737). Genera plantarum: [2] (§5); Buffon, G.L.L. (1749). Histoire naturelle, générale et particulière, Bd. 2: 10f.; Girtanner, C. (1796). Ueber das kantische Prinzip für die Naturgeschichte: 4; Cuvier, G. (1798). Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux: 11; Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 75; Geoffroy Saint Hilaire, I. (1859). Histoire naturelle générale des règnes organiques: II, 437; Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 469; Huxley, T.H. (1860). Darwin on the origin of species. Westminster Review N.S. 17, 541-570: 543; Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden (Braunschweig 1970): 6; Claus, C. (1876). Grundzüge der Zoologie, 3. Aufl.: 77; Flaubert, G. (1881). Bouvard et Pécuchet. Œuvre posthume: 101; Eimer, G.H.T. (1889). Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen: 16; Wallace, A.R. (1889). Darwinism: 167; Romanes, G. (1895). Darwin and After Darwin. An Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of the Post-Darwinian Questions, vol. 2. Post-Darwinian Questions. Heredity and Utility: 229; 230; Döderlein, L. (1902). Über die Beziehungen nahe verwandter „Thierformen" zu einander. Z. Morph. Anthrop. 4, 394-442: 411; Plate, L. (1907). Die Variabilität und die Artbildung nach dem Princip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln. Arch. Rassen- Gesellschaftsbiol. 4, 433-470; 581-614: 589; Jordan, K. (1905). Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation. Z. wiss. Zool. 83, 151-210: 19; Schmidt, H. (1912). Wörterbuch der Biologie: 32; Lotsy, J.P. (1916). Evolution by Means of Hybridization: 23; Rosa, D. (1918). Ologenesi (ed A. La Vergata, Florenz 2001): 216; Stresemann, E. (1920). Die taxonomische Bedeutung qualitativer Merkmale. Der ornithologische Beobachter 17 (10), 149-152: 151f.; Remane, A. (1927). Art und Rasse. Verhandl. Ges. Phys. Anthropol. 1927, 2-33: 7; du Rietz, G.E. (1930). The fundamental units of biological taxonomy. Svensk. Botan. Tidskr. 24, 333-428: 357; Thompson, J.A. (1934). Biology for Everyman, 2 vols.: II, 1334; Dobzhansky, T. (1935). A critique of the species concept in biology. Philos. Sci. 2, 344-355: 354; Huxley, J.S. (1940). Introductory: Towards the new systematics. In: ders. (ed.) The New Systematics (Oxford 1952), 1-46: 11; Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species: 120; Anonymus (1953). Art. Kosmos-Lexikon der Naturwissenschaften, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie, Bd. 1, 129-130: 129; Hennig, W. [1960]. Phylogenetische Systematik (Berlin 1982): 65; Simpson, G.G. (1961). The Principles of Animal Taxonomy: 153; Schindewolf, O.H. (1962). „Neue Systematik". Palaeontol. Z. 36,

59-78: 67; Grassé, P.-P. (1966). L'évolution. In: ders. et al. (ed.). Biologie générale, 754-963: 881; Anonymus (1967). Art In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.). Brockhaus ABC Biologie: 49-50: 49; Ghiselin, M. (1974). A radical solution to the species problem. Syst. Zool. 23, 536-544: 538; Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies, and oakes. Taxon 25, 233-239: 233; Wiley, E.O. (1978). The evolutionary species concept reconsidered. Syst. Zool. 27, 17-26: 18; Cronquist, A. (1978). Once again, what is a species? In: Knutson, L. (ed.). Biosystematics in Agriculture, 3-20: 15; Rosen, D.E. (1979). Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative biogeography. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 162, 267-376: 277; Klausnitzer, B. & Richter, K. (1979). Bemerkungen zum Artkonzept und zur Phylogenie der Arten. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 17, 236-241: 237; Eldredge, N. & Cracraft, J. (1980). Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process: 92; Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981). Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance: 12; Paterson, H.E.H. (1985). The recognition concept of species. In: Vrba, E.S. (ed.). Species and Speciation, 21-29: 25; Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 133; Templeton, A.R. (1989). The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: Otte, D. & Endler, J.A. (eds.). Speciation and its Consequences, 3-27: 12; de Queiroz, K. (1999). The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. In: Wilson, R. (ed.). Species, 49-89: 50; 53; Rehfeld, K. (1999). Art. Lexikon der Biologie, Bd. 2, 9-11: 9; Meier, R. & Willmann, R. (2000). The Hennigian species concept. In: Wheeler, Q. & Meier, R. (eds.). Species Concepts and Phylogenetic Theory. A Debate, 30-43: 31; Mishler, B.D. & Theriot, E.C. (2000). The phylogenetic species concept (sensu Mishler and Theriot): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. In: Wheeler, Q. & Meier, R. (eds.). Species Concepts and Phylogenetic Theory. A Debate, 44-54: 46f.; Wilkins, J.S. (2003). How to be a chaste species pluralist-realist: the origins of species modes and the synapomorphic species concept. Biol. Philos. 18, 621-638: 635; Rieppel, O. (2009). Species as a process. Acta Biotheor. 57, 33-49: 33.

120 Vgl. Plate, L. (1914). Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. In: Hertwig, R. & Wettstein, R. von (Hg.). Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie (=Kultur der Gegenwart, Bd. 3, 4, 4), 92-164: 115f.

121 Nägeli, C. von (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 33

122 Heincke, F. (1898). Naturgeschichte des Herings I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Herings in den europäischen Meeren: XC.

123 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 393.

124 a.a.O.: 394.

125 ebd.

126 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, hg. v. W. von Löhneysen, Bd. I & II, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 471 (III, Kap. 29).

127 Delpino, F. (1867). Pensieri sulla biologia; Kerner von Marilaun, A. (1898). Pflanzenleben, Bd. 2; Burmeister, H. (1856). Zoonomische Briefe, Bd. I: 8; Dana, J.D. (1857). Thoughts on species. Amer. J. Sci. Arts (2) 24: 315; Brauer, F. (1885). Systematisch-zoologische Studien I. System und Stammbaum. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien (Math.-Naturw. Cl.) 91, I, 237-272: 242.

128 Plate (1914): 117.

129 Agassiz, L. (1857). Essay on Classification; Claus, C. (1880). Kleines Lehrbuch der Zoologie: 114; Möbius, M. (1890). Bildung und Bedeutung der Gruppenbegriffe unserer Tierstämme. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1890, 845-851.

130 Bessey, E. (1908). Taxonomic aspect of the species question. Amer. Nat. 42, 218-224: 218.

131 Anderson, E. (1940). The concept of the genus, II. A survey of modern opinion. Bull. Torrey Bot. Club 67, 363-369: 366.

132 de Vries, H. (1901-03). Die Mutationstheorie, 2 Bde.: I, 121; vgl. Spillman, W.J. (1908). An interpretation of elementary species. Science 27, 896-898.

133 de Vries (1901-03): I, 174.

134 a.a.O.: I, 175.

135 Lotsy, J.P. (1916). Evolution by Means of Hybridization: 22.

136 a.a.O.: 27.

137 a.a.O.: 23.

138 Huxley, J.S. (1940). Introductory: Towards the new systematics. In: ders. (ed.) The New Systematics (Oxford 1952), 1-46: 3f.

139 Bertalanffy, L. von (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 272; vgl. Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 117.

140 Vgl. Thorpe, W.H. (1940). Ecology and the future of systematics. In: Huxley, J.S. (ed.) The New Systematics (Oxford 1952), 341-364.

141 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 52.

142 Eimer, G.H.T. (1888). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens: 119.

143 Huxley, T.H. (1860). Darwin on the origin of species. Westminster Review N.S. 17, 541-570: 555 (Collected Essays, vol. 2, London 1893, 22-79: 50).

144 Haeckel (1866): II, 332ff.

145 Gore, C.G.F. (1838). The Rose-Fancier's Manual: 67.

146 a.a.O.: 64.

147 Huxley, T.H. (1856). Lectures on general natural history, lecture II. Medical Times and Gazette 12, 481-484: 483.

148 ebd.

149 Huxley, T.H. (1876). Species. The American Cyclopaedia, vol. 15, 233-236: 234; ders. (1876). What are species? Popular Science Monthly 1876 (Aug.) 409-415: 411.

150 Klunzinger, C.B. (1885). Über Bach- und Seeforellen. Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg 41, 266-288: 283.

151 Eimer (1888): 113f.

152 Klebahn, H. (1892). Kulturversuche mit heteröcischen Uredineen. Z. Pflanzenkrankh. 2, 258-275; 332-343: 274;

vgl. ders. (1898). Ueber den gegenwärtigen Stand der Biologie der Rostpilze. Botan. Zeitung 56, 145-158: 147.

153 Eriksson, J. (1894). Ueber die Specialisirung des Parasitismus bei den Getreiderostpilzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 12, 292-331: 329f.

154 Cholodkovsky, N. (1900). Über den Lebenszyklus der Chermes-Arten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen. Biolog. Zentralbl. 20, 265-283.

155 Schroeter, J. (1893). Zur Entwickelungsgeschichte der Uredineen. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur. 71 (II. b: botan. Sect.), 31-32: 31.

156 Mayr, E. (1940). Speciation phenomena in birds. Amer. Nat. 74, 249-278: 258; vgl. ders. (1942). Systematics and the Origin of Species: 116; 151.

157 Trattinnick, L. (1819). Die Dattelpalme, eine Bewohnerin des österreichischen Kaiserthumes. In: Sartori, F. (Hg.). Österreichs Tibur, oder Natur- und Kunstgemählde aus dem österreichischen Kaiserthume, 129-142: 139.

158 Schroeter (1893): 31.

159 Mayr, E. (1948). The bearing of the new systematics on genetical problems: the nature of species. Adv. Genet. 2, 205-237: 226.

160 Uechtritz, M. von (1821). Pflanzenvarietäten, beobachtet auf einer im Sommer 1819 unternommenen Reise. Flora, oder Allgemeine Botanische Zeitung 4, 573-588: 576.

161 [Agassiz, J.-L. R.] (1834). [Observations upon the different species of the genus Salmo which frequent the various rivers and lakes of Europe]. Edinburgh New Philos. J. 17, 380-385: 384; [ders.] (1835). Remarks on the different species of the genus Salmo which frequent various rivers and lakes in Europe. Report of the Meeting of the British Association for the Advancement of Science 4, 617-623: 622; Anonymus (1872). Ornithological Blunders. Amer. Nat. 6, 303; Howe, E.C. (1881). *Carex sulivantii*, Boot., A hybrid. Bot. Gaz. 6, 169-170: 169; Berry, E.W. (1929). [Rez. Weigelt, J. (1928). Die Pflanzenreste des mitteldeutschen Kupferschiefers und ihre Einschaltung ins Sediment]. Science 69, 602-603: 603.

162 R.L. (1817). [Rez. Ochsenheimer, F. (1807-). Die Schmetterlinge von Europa]. Jenaische Allgemeine Literatur-Zeitung 1817 (1), 289-295: 289.

163 Bg. (1823). [Rez. Sebastiani, A. & Mauri, E. (1818). Florae Romanae prodromus; u.a.]. Göttingische Gelehrte Anzeigen 1823 (1), 673-678: 678.

164 Griesselich (1830). Pflanzengenera und Species, deren Recht als solche unbegründet ist. Magazin für Pharmacie 31, 195-218: 211.

165 Dobzhansky, T. (1972). Species of *Drosophila*. Science 177, 664-669: 664.

166 Moore, R.C. & Sylvester-Bradley, P.C. (1956). Problem of scientific nomenclature applicable to fragmentary fossils. J. Paleontol. 30, 999.

167 Mayr, E. (1987). The ontological status of species: scientific progress and philosophical terminology. Biol. Philos. 2, 145-166: 166.

168 Vgl. Kitcher, P. (1984). Species. Philos. Sci. 51, 308-333; Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 180ff.

169 Cain, A.J. (1953). Geography, ecology and coexistence in relation to the biological definition of species. Evolution 7, 76-83: 82; ders. (1954). Animal Species and their Evolution (dt. 1959): 60; 166.

170 Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies, and oakes. Taxon 25, 233-239: 233; Sucker, U. (1978). Philosophische Probleme der Arttheorie: 2.

171 Mayr, E. (1969.1). Principles of Systematic Zoology: 26.

172 Meglitsch, P.A. (1954). On the nature of the species. Syst. Zool. 3, 49-65: 54.

173 Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species: 118.

174 Van Valen (1976): 233.

175 Poulton, E.B. (1903). What is a species? Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond., lxxvii-cxvi: xc.

176 Raunkiaer, C. (1915). Art (Zoologe og Botanik). In: Salmonsens Konversationslexikon (Kopenhagen), Bd. 2, 156-157: 157; vgl. ders. (1918). Über den Begriff der Elementarart im Lichte der modernen Erblichkeitsforschung. Z. indukt. Abstamm. Vererbungsl. 19, 225-240: 231.

177 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 146.

178 Turesson, G. (1922). The species and the variety as ecological units. Hereditas 3, 100-113: 101f.

179 Ravin, A.W. (1963). Experimental approaches to the study of bacterial phylogeny. Amer. Nat. 97, 307-318: 308.

180 Herbert, W. (1837). Amaryllidaceae: 341.

181 Romanes, G. (1895). Darwin and After Darwin. An Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of the Post-Darwinian Questions, vol. 2. Post-Darwinian Questions: Heredity and Utility: 229ff.; vgl. Wilkins, J.S. (2009). Species. A History of the Idea: 167.

182 Schäffle, A. (1881). Bau und Leben des socialen Körpers, Bd. 1, 2. Aufl.: xi; 214 (noch nicht in der 1. Aufl. 1875).

183 a.a.O.: 214.

184 a.a.O.: 25.

185 Schäffle, A. (1900). Zur sozialwissenschaftlichen Theorie des Krieges, erster Artikel. Auseinandersetzung mit den Abrüstungsfreunden. Zeitschrift für die gesamte Staatswissenschaft 56, 218-278: 273.

186 Naef, A. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik: 44.

187 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): II, 50 (III, 3, § 14).

188 Poulton, E.B. (1903). What is a species? Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond., lxxvii-cxvi: xciv.

189 Plate (1914): 128.

190 Wasmann, E. (1904/06). Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie: 315f.

191 Vgl. Meyer (1926): 136.

192 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 272.

193 Stresemann, E. (1919). Über die europäischen Baumläufer. Verh. Orn. Ges. Bayern 14, 39-74: 66; vgl. ders. (1919). Zur Frage der Entstehung neuer Arten durch Kreuzung. Cl. Nederl. Vogelk. Jaarber. 9, 24-32; Haffer, J.,

Rutschke, E. & Wunderlich, K. (2000/04). Erwin Stresemann: 173f.

194 Stresemann, E. (1920). Die taxonomische Bedeutung qualitativer Merkmale. Der ornithologische Beobachter 17 (10), 149-152: 151; ebenso in ders. (1921). Die Spechte der Insel Sumatra. Archiv für Naturgeschichte 87 (7), Abt. A, 64-120: 65.

195 Stresemann (1920): 151f.; ders. (1921): 65.

196 Remane, A. (1927). Art und Rasse. Verhandl. Ges. Phys. Anthropol. 1927, 2-33: 7; vgl. auch Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 312.

197 Mayr (1982): 272.

198 Nachweise für Tab. 16: Mayr, E. (1940). Speciation phenomena in birds. Amer. Nat. 74, 249-278: 256; ders. (1942). Systematics and the Origin of Species: 120; ders. (1969.1). Principles of Systematic Zoology: 26; ders. (1969.2). The biological meaning of species. Biol. J. Linn. Soc. 1, 311-320: 314; ders. (1970). Populations, Species, and Evolution: 13; ders. (1982): 273; ders. (1992). A local flora and the biological species concept. Amer. J. Bot. 79, 222-238: 222; ders. (1997). This is Biology: 311.

199 Vgl. Beurton, P. (2002). Ernst Mayr through time on the biological species concept – a conceptual analysis. Theor. Biosci. 121, 81-98: 83.

200 a.a.O.: 86.

201 Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 17.

202 Ghiselin, M. (1974). A radical solution to the species problem. Syst. Zool. 23, 536-544: 538.

203 Wittgenstein, L. (ca. 1945). Philosophische Untersuchungen (Frankfurt/M. 1984): 277ff. (§66ff.); vgl. Musil, R. (ca. 1942). Der Mann ohne Eigenschaften (Reinbek 1981): 1173; 1224.

204 Batsch, A.J.G.C. (1786). Naturgeschichte der Bandwurmgattung überhaupt und ihrer Arten insbesondere, nach den neuern Beobachtungen in einem systematischen Auszuge verfaßt: 61.

205 Heincke, F. (1898). Naturgeschichte des Herings I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Herings in den europäischen Meeren: XXVIII.

206 Sarasin, F. & Sarasin, P. (1899). Die Landmollusken von Celebes: 229.

207 Mayr (1942): 111; ders. (1955). Karl Jordan's contributions to current concepts in systematics and evolution (In: ders., Evolution and the Diversity of Life, Cambridge, Mass. 1997, 485-492): 487; Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968): 22.

208 Mirbel C.-F.B. (1815). Éléments de physiologie végétal, 2 Bde.: I, 482; vgl. ders. (1810). Considérations sur la manière d'étudier l'histoire naturelle des végétaux, servant d'introduction à une travail anatomique, physique et botanique sur la famille des Labiées. Ann. Mus. Hist. Nat. 15, 110-141: 128f.; vgl. Stevens P.F. (1994). The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System: 78.

209 Weed, C.M. (ed.) (1894). Entomology. Amer. Nat. 28, 1050-1062: 1052.

210 Gulick, T. (1888). Divergent evolution through cumulative segregation. J. Linn. Soc. Zool. 20, 189-274: 201.

211 Sneath, P.H.A. (1962). The construction of taxonomic groups. In: Microbial Classification, 12. Symposium, Society of General Microbiology, 289-332: 291; vgl. Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy: 15; Mayr, E. (1969.1). Principles of Systematic Zoology: 83.

212 Beinling, T.R.B. (1858). Ueber die geographische Verbreitung der Coniferen: 7; vgl. auch Gray, A. (1860). Remarks on the botany of Japan, in its relations to that of North America. Edinb. New Philos. J. 11, 159-163: 162; ders. (1871). In: F.J.B. (1871). Herbarium suggestions. Bull. Torrey Bot. Club 2, 9; Gill, T.N. (1878). Note on the Ceratiidae. Proc. U.S. Natl. Mus. 1(33), 227-231: 231.

213 Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology: 153.

214 Gregg, J.R. (1954). The Language of Taxonomy: 64ff.

215 Ruse (1973): 153.

216 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 19.

217 Paterson, H.E.H. (1978). More evidence against speciation by reinforcement. South Afr. J. Sci. 74, 369-371: 369; ders. (1985). The recognition concept of species. In: Vrba, E.S. (ed.). Species and Speciation, 21-29: 24.

218 Lambert, D.M., Michaux, B. & White, C.S. (1987). Are species self-defining? Syst. Zool. 36, 195-205.

219 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 282.

220 Dobzhansky, T. (1935). A critique of the species concept in biology. Philos. Sci. 2, 344-355: 355; Ghiselin, M. (1974). A radical solution to the species problem. Syst. Zool. 23, 536-544: 539; Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies, and oakes. Taxon 25, 233-239; Hull, D. (1980). Individuality and selection (in: ders., The Metaphysics of Evolution, Albany 1989, 89-109): 107.

221 Meier, R. & Willmann, R. (2000). The Hennigian species concept. In: Wheeler, Q. & Meier, R. (eds.). Species Concepts and Phylogenetic Theory. A Debate, 30-43: 32.

222 Hull (1980): 107.

223 Mishler, B.D. & Brandon, R.N. (1987). Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. Biol. Philos. 2, 397-414: 406; Ereshefsky, M. (1998). Species pluralism and anti-realism. Philos. Sci. 65, 103-120.

224 Vgl. Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 70f.

225 Remane (1927): 4f.; Klausnitzer, B. & Richter, K. (1979). Bemerkungen zum Artkonzept und zur Phylogenie der Arten. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 17, 236-241; Willmann (1985): 48.

226 Vgl. Rosen, D.E. (1978). Vicariant patterns and historical explanations in biogeography. Syst. Zool. 27, 159-188; Donoghue, M.J. (1985). A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. Bryologist 88, 172-181: 177.

227 Sokal, R.R. & Crovello, T.J. (1970). The biological species concept: a critical evaluation. Amer. Nat. 104, 127-153.

228 Simpson, G.G. (1951). The species concept. Evolution 5, 285-298.

229 Vgl. Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 196.

230 Mayr, E. (1969.2). The biological meaning of spe-

cies. Biol. J. Linn. Soc. 1, 311-320: 316; vgl. ders. (1948). The bearing of the new systematics on genetical problems: the nature of species. Adv. Genet. 2, 205-237: 223f.; ders. (1996). What is a species, and what is not? Philos. Sci. 63, 262-277: 264; Regelmann, J.-P. (1982). Historische und funktionelle Biologie: Die Unzulänglichkeit einer Systemtheorie der Evolution. Acta Biotheor. 31, 205-235: 211.

231 Huxley (1860): 50.

232 Cain (1953): 82; ders. (1954; dt. 1959): 60; 164; vgl. Thomas, G. (1956). The species conflict – abstractions and their applicability. In: Sylvester-Bradley, P.C. (ed.). The Species Concept in Paleontology, 17-31: 23; George, T.N. (1956). Biospecies, chronospecies and morphospecies. In: Sylvester-Bradley, P.C. (ed.). The Species Concept in Paleontology, 123-137: 134.

233 Turesson, G. (1929). Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten. Hereditas 12, 323-334: 330; Cain (1953): 82; ders. (1954; dt. 1959): 128; 167.

234 Vgl. z.B. Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 28.

235 Cronquist, A. (1978). Once again, what is a species? In: Knutson, L. (ed.). Biosystematics in Agriculture, 3-20: 15.

236 Ehrendorfer, F. (1984). Artbegriff und Artbildung in botanischer Sicht. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 22, 234-263: 259.

237 Nixon, K.C. & Wheeler, Q.D. (1990). An amplification of the phylogenetic species concept. Cladistics 6, 211-223: 218.

238 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 255; 315.

239 a.a.O.: 154; 220.

240 a.a.O.: 255; 314.

241 a.a.O.: 315; vgl. Mahner, M. (1993). What is a species? A contribution to the never ending species debate in biology. J. Gen. Philos. Sci. 24, 103-126: 115.

242 Remane, A. (1934). [Rez. Rensch, B. (1934). Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien]. Der Biologe 3, 326; ders. (1941). Die Abstammungslehre im gegenwärtigen Meinungskampf. Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie 35, 89-122: 97.

243 Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 3; vgl. Scheel, M. (1961). Die Anwendung moderner Lochkartenverfahren für den Aufbau von Pflanzen-Bestimmungsschlüsseln. Acta Biotheor. 14, 61-98: 63.

244 Herre, W. (1974). Gedanken über die Beziehungen zwischen Morphologie, Genetik und Evolution. Zool. Jahrb. Anat. 22, 197-219: 199; 204; Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 75.

245 Camp, W.H. (1951). Biosystematy. Brittonia 7, 113-127: 120.

246 Emerson, A.E. (1956). Ethospecies, ethotypes, taxonomy, and evolution of Apicotermes and Allognathotermes (Isoptera, Termitidae). American Museum Novitates No. 1771; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 279.

247 Dobzhansky (1935): 354; vgl. ders. (1937): 312.

248 Harper, R.A. (1923). The species concept from the point of view of a morphologist. Amer. J. Bot. 10, 229-233: 231.

249 Wilkins, J.S. (2006). The concept and causes of microbial species. Stud. Hist. Philos. Life Sci. 28, 389-408: 392; ders. (2009). Species. A History of the Idea: 203.

250 Noetling, F. (1900). The Miocene of Burma: 75; vgl. ders. (1900). [Memoir on the tertiary fauna of India]. General Report on the Work Carried on by the Geological Survey of India for the Period from 1899 to 1900, 16-20: 18.

251 Cook, O.F. (1904). Evolution not the origin of species. Popular Science Monthly 1904 (März), 445-456: 456.

252 Cook, O.F. (1906). Aspects of kinetic evolution. Proceedings of the Washington Academy of Sciences 8, 197-404: 357.

253 Clark, B.L. (1945). Problems of speciation and correlation as applied to mollusks of the marine Cenozoic. J. Paleontol. 19, 158-172: 165.

254 Simpson (1951): 289; vgl. ders. (1961). The Principles of Animal Taxonomy: 153.

255 Meglitsch, P.A. (1954). On the nature of the species. Syst. Zool. 3, 49-65: 64.

256 Wiley, E.O. (1978). The evolutionary species concept reconsidered. Syst. Zool. 27, 17-26: 18.

257 Meglitsch (1954): 50; Donoghue (1985): 177.

258 Weismann, A. (1886). Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selections-Theorie: 86.

259 MacAlister, A. (1892). [Opening address]. Nature 46, 378-382: 379; ders. (1893). The study of man. Popular Science Monthly 1893 (Jan.), 303-318: 307.

260 Cook, O.F. (1899). Four categories of species. Amer. Nat. 33, 287-297: 293; vgl. auch Brown, A.E. (1906). Ontogenetic species and convergent genera. Science 23, 146-147: 146.

261 Donoghue (1985): 175f.; Mishler & Brandon (1987).

262 Mishler, B.D. & Theriot, E.C. (2000). The phylogenetic species concept (sensu Mishler and Theriot): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. In: Wheeler, Q. & Meier, R. (eds.). Species Concepts and Phylogenetic Theory. A Debate, 44-54: 46f.

263 Mishler & Brandon (1987): 406.

264 Donoghue (1985): 175.

265 de Queiroz, K. (1998). The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. In: Howard, D.J. & Berlocher, S.H. (eds.). Endless Forms: Species and Speciation, 57-75; ders. (1999). The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. In: Wilson, R. (ed.). Species, 49-89.

266 Mayr, E. (1949). The species concept: semantics versus semantics. Evolution 3, 371-372: 371.

267 de Queiroz (1999): 69.

268 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: II, 239.

269 Migula, W. (1897). System der Bakterien, Bd. 1: 224.

270 Brown, A.E. (1906). Ontogenetic species and convergent genera. Science 23, 146-147: 146.

271 Turesson, G. (1922). The species and the variety as ecological units. Hereditas 3, 100-113: 102; vgl. ders. (1922). The genotypical response of the plant species to the

habitat. Hereditas 3, 211-350: 344.

272 Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies, and oakes. Taxon 25, 233-239: 233.

273 Sudhaus, W. (1984). Artbegriff und Artbildung in zoologischer Sicht. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 22, 183-211: 186.

274 Vgl. Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. (1969). Differentiation of populations. Science 165, 1228-1232.

275 Mayr, E. (1969). Principles of Systematic Zoology: 31; ders. (1982). The Growth of Biological Thought: 283.

276 Andersson, L. (1990). The driving force: species concepts and ecology. Taxon 39, 375-382.

277 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 200.

278 Grant, V. (1992). Comments on the ecological species concept. Taxon 41, 310-312.

279 Nees von Esenbeck, C.G. (1820). Handbuch der Botanik, Bd. 1: 153; Nees von Esenbeck, C.G., Hornschuch, C.F. & Sturm, J. (1827). Bryologia Germanica, Teil 2, 1: 24.

280 Waagen, W. (1869). Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. Versuch einer paläontologischen Monographie. In: Benecke, E.W. (Hg.). Geognostisch-Paläontologische Beiträge, Bd. 2, 179-256; auch: Neumayr, M. & Paul, C.M. (1875). Die Congerien- und Paludinenschichten Slavoniens und deren Faunen. Abh. k.k. geolog. Reichsanst. Wien 7, 3.

281 Sarasin, F. & Sarasin, P. (1899). Die Landmollusken von Celebes: 229.

282 Neumayr (1880): 208f.; Naef (1919): 45; Simpson, G.G. (1943). Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleozoology. Ann. New York Acad. Sci. 44, 145-178: 171f.; ders. (1961): 150; Senglaub, K. (1969). [Über den Artbegriff]. Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss. A Geol. Paläontol. 14, 353-354: 354.

283 Bock, W.J. (1979). The synthetic explanation of macroevolutionary change. A reductionistic approach. Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 13, 20-69: 28f.

284 Meier, R. & Willmann, R. (2000). The Hennigian species concept. In: Wheeler, Q. & Meier, R. (eds.). Species Concepts and Phylogenetic Theory. A Debate, 30-43: 37.

285 Thomas, G. (1956). The species conflict – abstractions and their applicability. In: Sylvester-Bradley, P.C. (ed.). The Species Concept in Paleontology, 17-31: 23; George, T.N. (1956). Biospecies, chronospecies and morphospecies. In: Sylvester-Bradley, P.C. (ed.). The Species Concept in Paleontology, 123-137; Nitecki, M.H. (1957). What is a paleontological species? Evolution 11, 378-380: 380.

286 Huxley, J.S. (1938). Species formation and geographic isolation. Proc. Linn. Soc. London 150, 253-265: 255; Sylvester-Bradley, P. (1951). The subspecies in paleontology. Geol. Mag. 88, 88-102: 91.

287 Simpson (1943): 174.

288 Sylvester-Bradley, P. (1954). The superspecies. Syst. Zool. 3, 145-146.

289 Hull, D. (1965). The effect of essentialism on taxonomy. Two thousand years of stasis (II). Brit. J. Philos. Sci. 16, 1-18: 9f.

290 Plate (1914): 130.

291 Willmann (1985): 122f.

292 Davis, J.I. (1995). Species concepts and phylogenetic analysis. Syst. Bot. 20, 555-559: 556; Meier & Willmann (2000).

293 Kornet, D. (1993). Permanent splits as speciation events: a formal reconstruction of the internodal species concept. J. theor. Biol. 164, 407-435.

294 Ackery, P.R. & Vane-Wright, R.I. (1984). Milkweed Butterflies, Their Cladistics and Biology. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Publ. No. 893: 21; Donoghue (1985): 178f.

295 Rosa, D. (1918). Ologenesi (ed A. La Vergata, Florenz 2001): 216.

296 Ereshefsky, M. (1992). Eliminative pluralism. Philos. Sci. 59, 671-690: 680; ders. (1999). Species and the Linnian hierarchy. In: Wilson, R. (ed.). Species, 285-305: 295.

297 Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 118f.

298 a.a.O.: 133.

299 Simpson, G.G. (1951). The species concept. Evolution 5, 285-298: 293; Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 94-128: 110; ders. (1982). The Growth of Biological Thought: 229.

300 Remane (1927): 32; Hennig (1950): 102.

301 Bonde, N. (1977). Cladistic classification as applied to vertebrates. In: Hecht, M., Goody, P. & Hecht, B. (eds.). Major Patterns in Vertebrate Evolution, 741-804: 754; Willmann (1985): 118ff.

302 Z.B. Simpson (1961), Mayr (1974): 109.

303 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 320.

304 Griffiths, G.C.D. (1974). On the foundations of biological systematics. Acta Biotheor. 23, 85-131: 116.

305 Wiley, E.O. & Mayden, R.L. (2000). A critique of the evolutionary species concept perspective. In: Wheeler, Q. & Meier, R. (eds.). Species Concepts and Phylogenetic Theory. A Debate, 146-158: 157.

306 Wiley, E.O. & Mayden, R.L. (2000). A defense of the evolutionary species concept. In: Wheeler, Q. & Meier, R. (eds.). Species Concepts and Phylogenetic Theory. A Debate, 198-208: 205.

307 Mishler, B.D. & Theriot, E.C. (2000). A defense of the phylogenetic species concept (*sensu* Mishler and Theriot): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. In: Wheeler, Q. & Meier, R. (eds.). Species Concepts and Phylogenetic Theory. A Debate, 179-184: 179.

308 Maclaurin, J. & Sterelny, K. (2008). What is Biodiversity?: 38; ähnlichlautend Reif, W.-E. (2004). Problematic issues of cladistics: 2. The Hennigian species concept. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 231, 37-65.

309 Mayr, E. (1957). Die denkmöglichen Formen der Artenstehung. Rev. Suisse Zool. 64, 219-235: 223; Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 46; 121.

310 Ehrendorfer, F. (1984). Artbegriff und Artbildung in botanischer Sicht. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 22, 234-263.

311 Lotsy, J.P. (1925). Species or Linneon? Genetica 7, 487-506: 496.

312 Grant, V. (1957). The plant species in theory and practice. In: Mayr, E. (ed.). The Species Problem. Amer.

Assoc. Adv. Sci. Publ. 50, 39-80: 67.

313 Sonneborn, T.M. (1957). Breeding systems, reproductive methods, and species problems in Protozoa. In: Mayr, E. (ed.). The Species Problem, 155-324: 201; 295.

314 Kitcher, P. (1984). Species. Philos. Sci. 51, 308-333: 320ff.; Mishler, B.D. & Donoghue, M.J. (1982). Species concepts: a case for pluralism. Syst. Zool. 31, 491-503; Mishler & Brandon (1987).

315 Dupré, J. (1999). On the impossibility of a monistic account of species. In: Wilson, R.A. (ed.). Species, 3-22: 9; 18.

316 Holsinger, K.E. (1984). The nature of biological species. Philos. Sci. 51, 293-307: 295.

317 Templeton, A.R. (1989). The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: Otte, D. & Endler, J.A. (eds.). Speciation and its Consequences, 3-27: 12.

318 Williams, M.B. (1992). Species: current usages. In: Fox Keller, E. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 318-323: 322.

319 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 201f.

320 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 162.

321 Vgl. Wilkins, J.S. (2009). Species. A History of the Idea: 233.

322 Vgl. Sucker, U. (1978). Philosophische Probleme der Arttheorie.

323 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 620f.

324 Sober, E. (1984). Sets, species, and evolution: comments on Philip Kitcher's "Species". Philos. Sci. 51, 334-341: 341.

325 Boyd, R.N. (1988). How to be a moral realist. In: Sayre-McCord, G. (ed.). Essays on Moral Realism, 181-228: 181; 196ff.

326 Boyd, R. (1991). Realism, anti-foundationalism, and the enthusiasm for natural kinds. Philos. Stud. 61, 127-148.

327 Boyd (1988): 217f; vgl. ders. (1999). Homeostasis, species, and higher taxa. In: Wilson, R.A. (ed.). Species. New Interdisciplinary Essays, 141-185: 144.

328 Boyd (1999); Brigandt, I. (2009). Natural kinds in evolution and systematics: metaphysical and epistemological considerations. Acta Biotheor. 57, 77-97: 79f.

329 Rieppel, O. (2009). Species as a process. Acta Biotheor. 57, 33-49: 33; vgl. ders. (2007). Species: kinds of individuals or individuals of a kind. Cladistics 23, 373-384; Keller, R., Boyd, R. & Wheeler, Q. (2003). The illogical basis of phylogenetic nomenclature. Bot. Rev. 69, 93-110.

330 Ereshefsky, M. (2007). Foundational issues concerning taxa and taxon names. Syst. Biol. 56, 295-301: 296.

331 Boyd (1999): 182.

332 Rieppel, O. (2006) The PhyloCode: a critical discussion of its theoretical foundation. Cladistics 22, 186-197: 191.

333 Ereshefsky (2007): 297.

334 Griffiths, P.E. (1999). Squaring the circle: natural kinds with historical essences. In: Wilson, R. (ed.). Species. New Interdisciplinary Essays, 209-228.

335 Vgl. Gayon, J. (1996). The individuality of the species. A Darwinian theory? From Buffon to Ghiselin and back to Darwin. Biol. Philos. 11, 215-244.

336 Vgl. Crane, J.K. (2004). On the metaphysics of species. Philos. Sci. 71, 156-173.

337 Buffon, G.L.L. (1749). Premier discours. La manière d'étudier & de traiter l'Histoire Naturelle. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 1, 1-62: 30.

338 Bardili, C.G. (1795). Allgemeine praktische Philosophie: 34.

339 Kielmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse: 5.

340 Treviranus, G.R. (1805). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte, Bd. 3: 225f.

341 Brocchi, G. (1814). Conchiologia fossile subapennina con osservazioni geologiche; vgl. Egerton, F.N. (1971). The concept of competition in nature before Darwin. Actes XIIe Congr. Int. Hist. Sci. Paris 1968, Bd. VII, 41-46: 45.

342 Spring, A.F. (1838). Ueber die naturhistorischen Begriffe von Gattung, Art und Abart und über die Ursachen der Abartungen in den organischen Reichen: 46.

343 ebd.

344 a.a.O.: 49.

345 Forbes, E. (1852). On the supposed analogy between the life of an Individual and the duration of a species. Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology 10 (2nd Ser.), 59-62: 61.

346 Carus, V. (1854). System der thierischen Morphologie: 279.

347 Darwin, C. [1856-58]. Natural Selection (Charles Darwin's Natural Selection, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975): 566.

348 Virchow, R. (1859). Atome und Individuen (Vier Reden über Leben und Kranksein, Berlin 1862, 35-76): 63.

349 Nägeli (1865): 37.

350 ebd.

351 Haeckel (1866): II, 353.

352 a.a.O.: 393.

353 Steenstrup, J. (1842). Ueber den Generationswechsel: 118.

354 Reichert, K.B. (1852). Die monogene Fortpflanzung: 8.

355 a.a.O.: 14; 18; 35 etc.

356 Leuckart, R. (1851). Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung der Arbeitstheilung in der Natur: 37; vgl. 33; ders. (1865). Zur Entwickelungsgeschichte der *Ascaris nigrovenosa*. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1865, 641-658: 658.

357 Huxley, J. (1912). The Individual in the Animal Kingdom: 25.

358 Hertwig, O. (1917). Das genealogische Netzwerk und seine Bedeutung für die Frage der monophyletischen oder der polyphyletischen Abstammungshypothese. Arch. mikroskop. Anat. 89, 227-242: 239; vgl. auch Meyer (1926): 132.

359 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 566.

360 a.a.O.: 616.
361 a.a.O.: 566.
362 a.a.O.: 565.
363 a.a.O.: 668.
364 a.a.O.: 573; 651.
365 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 115.
366 Löther, R. (2004). Zeit und Evolution der Lebewesen. Sitzungsberichte der Leibniz-Sozietät 68, 67-78: 70; vgl. ders. (1990). Species and monophyletic taxa as individual substantial systems. In: Baas, P., Kalkman, K. & Geesink, R. (eds.). The Plant Diversity of Malesia, 371-378; ders. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie.
367 Ghiselin, M. (1966). On psychologism in the logic of taxonomic controversies. Syst. Zool. 15, 207-215: 208.
368 Ghiselin (1974).
369 Hull, D. (1978). A matter of individuality. Philos. Sci. 45, 335-360: 343.
370 Hull, D. (1976). Are species really individuals? Syst. Zool. 25, 174-191; ders. (1978); ders. (1987). Genealogical actors in ecological roles. Biol. Philos. 2, 168-184.
371 Hull (1978): 353f.
372 Ax, P. (1984). Das phylogenetische System: 34.
373 Ax, P. (1988). Systematik in der Biologie: 27.
374 Gregg, J.R. (1950). Taxonomy, language and reality. Amer. Nat. 84, 419-435.
375 Woodger, J.H. (1952). From biology to mathematics. Brit. J. Philos. Sci. 3, 1-21: 19.
376 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 264.
377 Vgl. Smith, B. & Klagges, B.R.E. (2005). Philosophie und biomedizinische Forschung. Allg. Z. Philos. 30, 5-26.
378 Mahner & Bunge (1997): 265.
379 Hull (1976); ders. (1978); ders. (1981). Kitts and Kitts and Caplan on species. Philos. Sci. 48, 141-152: 146.
380 Kitcher, P. (1984). Species. Philos. Sci. 51, 308-333: 311; vgl. ders. (1987). Ghostly whispers: Mayr, Ghiselin, and the "philosophers" on the ontological status of species. Biol. Philos. 2, 184-192.
381 Bunge, M. (1981). Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve. Behav. Brain Sci. 4, 284-285.
382 Mahner, M. (1998). Warum es Evolution nur dann gibt, wenn Arten nicht evolvieren. Theor. Biosci. 117, 173-199; ders. (2005). Biologische Klassifikation und Artbegriff. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 228-244: 236.
383 Hull (1978): 347.
384 Hull, D. (1978). A matter of individuality. Philos. Sci. 45, 335-360: 358.
385 Amundson, R. (2005). The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: 24.
386 Cain, A.J. (1958). Logic and memory in Linnaeus' system of taxonomy. Proc. Linn. Soc. Lond. 169, 144-163; vgl. Winsor, M.P. (2001). Cain on Linnaeus: the scientist-historian as unanalysed entity. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 32, 239-254.
387 Mayr, E. (1959). Darwin and the evolutionary theory in biology. In: Evolution and Anthropology. A Centennial Appraisal, 1-10.
388 Hull, D. (1964-66). The effect of essentialism on taxonomy – two thousand years of stasis. Brit. J. Philos. Sci. 15, 314-326 & 16, 1-18.
389 Vgl. Winsor, M.P. (2003). Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy. Biol. Philos. 18, 387-400: 391f.
390 Wilkins, J.S. (2009). Species. A History of the Idea: x; ders. (2010). What is a species? Essences and generation. Theor. Biosci. 129, 141-148: 144.
391 Vgl. Amundson (2005): 209; Wilkins (2009): 5.
392 Mahner, M. (1993). What is a species? A contribution to the never ending species debate in biology. J. Gen. Philos. Sci. 24, 103-126; Mahner (1998); Mahner & Bunge (1997).
393 Mahner (1998): 173.
394 a.a.O.: 179.
395 Mahner & Bunge (1997): 222.
396 a.a.O.: 222; 239.
397 Stöhr, A. (1909). Der Begriff des Lebens: 281.
398 Wolters, G. (1996). Spezies. In: Mittelstraß, J. (Hg.). Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Bd. 4, 26-30: 28.
399 Mahner & Bunge (1997): 232.
400 Vgl. z.B. Hull (1978): 353f.
401 Vgl. auch Kitcher, P. (1984). Species. Philos. Sci. 51, 308-333: 312f.; Dupré, J. (1992). Species: theoretical contexts. In: Fox Keller, E. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 312-317: 313.
402 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 709.
403 Vgl. Heuer, P. (2008). Art, Gattung, System. Eine logisch-systematische Analyse biologischer Grundbegriffe: 178f.
404 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung: 252; 462f
405 Rieppel, O. (2007). Species: kinds of individuals or individuals of a kind. Cladistics 23, 373-384: 373; vgl. ders. (2009). Species as a process. Acta Biotheor. 57, 33-49: 45; Brigandt, I. (2009). Natural kinds in evolution and systematics: metaphysical and epistemological considerations. Acta Biotheor. 57, 77-97: 86.
406 Duchesne, A.-N. (1796). Sur l'etablissment d'une nomenclature européenne d'histoire naturelle. Magasin encyclopédique: ou Journal des sciences, des lettres et des arts 1, 147-160: 148; 149; ders. (1801). Mémoires des sociétés savantes et littéraires de la république française 2, 81-90: 87.
407 Cuvier, G. (1807). Mémoire sur les ossemens d'oiseaux qui se trouvent dans les carrières de pierres à plâtre des environs de Paris. Annales du Muséum d'histoire naturelle 1807, 336-395: 374; ders. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, Bd. 1: xvii; Pujoulx, J.B. (1813). Minéralogie à l'usage des gens du monde: 7.
408 Lee, R. (1833). Memoirs of Baron Cuvier: 30; Mill, J.S. (1846). A System of Logic, Ratiocinative and Inductive: 442.
409 Haeckel (1866): II, 323; Rádl, E. (1905-09). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 140.
410 Bonaparte, C.L.J.L. (1838). A geographical and comparative list of the birds of Europe and North America: vi; Gray, G.R. (1842). Appendix to A List of the Genera of

Birds: iv.

411 Douvillé, H. (1881). Règles proposées par le comité de la nomenclature paléontologique. Compt. Rend. Congr. Géol. Internat. 2. Sess., 594-595: Art. 1.

412 Strickland, H.E. et al. (1842). Report of a Committee Appointed to Consider of the Rules by which the Nomenclature of Zoology may be Established on a Uniform and Permanent Basis; Dall, W.H. (1877). Nomenclature in zoology and botany. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci. 7-56; American Ornithologists' Union (1886). The Code of Nomenclature and Check-List of North American Birds; vgl. Stejneger, L. (1926). A chapter in the history of zoological nomenclature. Smithsonian Misc. Coll. 77, 1-21: 7.

413 Chaper, M. (1881). Règles applicables à la nomenclature des êtres organisés proposés par la Société Zoologique de France: Art. 1.

414 Vgl. Stejneger (1926).

415 Blanchard, R. (1890). Règles de la nomenclature des êtres organisés, adoptées par le Congrès International de Zoologie. Compt. Rend. Congr. Int. Zool., 419-424; Règles de la nomenclature des êtres organisés, adoptées par les Congrès Internationaux de Zoologie (Paris 1889; Moscow 1892). Congr. Int. Zool. (1892) 2. Teil, Suppl. 72-83.

416 Bütschli, O. et al. (1894). Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Thiere. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 3, 89-98.

417 Vgl. Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1959). Linnaeus and the development of the International Code of Zoological Nomenclature. Syst. Zool. 8, 39-47: 43.

418 Vgl. Arber, A. (1912/38). Herbals. Their Origin and Evolution. A Chapter in the History of Botany 1470-1670: 168.

419 Bauhin, C. (1623). Pinax theatri bontanici.

420 Jung, J. (1662). De plantis doxoscopiae.

421 Magnol, P. (1676). Botanicum Monspeliense.

422 Tournefort, J.P. de (1694). Élémens de botanique ou méthode pour connaître les plantes, 9 Bde.

423 Vgl. Bremekamp, C.E.B. (1953). Linné's views on the hierarchy of the taxonomic groups. Acta Bot. Neer. 2, 242-253.

424 Linné, C. von (1753). Species plantarum, 2 Bde.; ders. (1735/58). Systema naturae.

425 Vgl. Heller, J.I. (1964). The early history of binomial nomenclature. Huntia 1, 33-70; Guédès, M. (1978). La genèse de la systématique binaire. Hist. Nat. 12-13, 97-110.

426 Vgl. McOuat, G. (1996). Species, rules and meaning: the politics of language and the ends of definitions in 19th century natural history. Stud. Hist. Philos. Sci. 27, 473-519: 479f.

427 Strickland, H. (1835). On the arbitrary alteration of established terms in natural history. Mag. Nat. Hist. 8, 36-40: 37.

428 a.a.O.: 38.

429 Kitcher, P. (1984). Species. Philos. Sci. 51, 308-333: 308; vgl. auch schon Regan, C.T. (1926). Organic evolution. Report of the British Association for the Advancement of Science 93 (1925), 75-86: 75.

430 Darwin, C. [Brief an Asa Gray vom 29. Nov. 1859].] (More Letters of Charles Darwin, 2 vols., London 1903, vol. I, 126-127): 127; vgl. Wilkins, J.S. (2009). Species. A History of the Idea: 135; 169; 222f.

431 McOuat (1996): 511.

432 Bruch, C.F. (1828). Ornithologische Beyträge. Isis 21, 718-734: 725.

433 Schlegel, H. (1844). Kritische Übersicht der europäischen Vögel.

434 Darwin, C. (1865). [Brief an J.D. Hooker vom 17. April 1865] (More Letters of Charles Darwin, 2 vols., London 1903, I, 474f.): 474.

435 American Ornithologists' Union (1886).

436 Strickland, H.E. (1845). Report on the progress and present state of ornithology. Report of the British Association of the Advancement of Science 14, 170-221: 219; vgl. auch Anonymus (1881). The British Museum catalogue of birds. Nature 24, 239-241: 240.

437 Seebohm, H. (1881). Catalogue of the Passeriformes, or Perching Birds in the Collection of the British Museum, Cichlomorphæ, Part II: x.

438 Nathorst, A.G. (1886). Ueber die Benennung fossiler Dikotylenblätter. Botan. Centralbl. 25, 21-25; 52-55; 89-91: 54.

439 www.ohiou.edu/phylocode; vgl. Pennisi, E. (2001). Linnaeus's last stand? Science 291, 2304-2307.

440 Nelson, A. & Macbride, J.F. (1913). Western plant studies II. Bot. Gaz. 56, 469-479: 471.

441 Mishler, B. (1999). Getting rid of species? In: Wilson, R. (ed.). Species, 307-315: 312.

442 a.a.O.: 309.

443 Cain, A. (1959). Taxonomic concepts. Ibis 101, 302-318; Griffiths, G. (1976). The future of Linnaean nomenclature. Syst. Zool. 25, 168-173: 272.

444 Nitsch, C.L. Die Familiest und Gattungen der Thierinsekten (insecta epizoica) als Prodromus einer Naturgeschichte derselben. Magazin der Entomologie 3, 261-316: 273.

445 Weinholtz, K. (1843). Die speculative Methode und die natürliche Entwicklungsweise: 112.

446 Steinhart, C. (1852). Proclus. Real Encyclopädie der classischen Alterthumswissenschaft, Bd. 6, 62-76: 71.

447 Nees von Esenbeck, C.G. (1833). Naturgeschichte der europäischen Lebermoose, Bd. 1: 344.

448 Müller, K. (1853). Deutschlands Moose: 61.

449 Meyer, J.B. (1855).Aristoteles Thierkunde: 343.

450 Wagner, R. (1863). Bericht über die Arbeiten in der allgemeinen Zoologie im Jahre 1862. Archiv für Naturgeschichte 29 (II), 1-32: 16.

451 Meyer, J.B. (1866). Der Darwinismus. Preussische Jahrbücher 17, 272-302: 283.

452 Weismann, A. (1868). Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie: 32; vgl. ders. (1872). Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung.

453 Wagner, M. (1875). Der Naturprocess der Artbildung. Das Ausland 1875, 425-428; Plate, L. (1900/03). Über die Bedeutung des Darwin'schen Selectionsprincips und Probleme der Artbildung.

454 Cook, O.F. (1906). Factors of species-formation. Science 23, 506-507: 506.

455 Hallier, E. (1865). Darwin's Lehre und die Specification.
456 Eickstedt, E. von (1934). Rassenkunde und Rassengeschichte: 88; Conrard-Martius, H. (1938). Ursprung und Aufbau des lebend. Kosmos: 155; 243; 286: »Artentstehung auf dem Wege der Mutation« (nach DWB Arch.).
457 Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-168): 164 (§ XLV).
458 Buffon (1753): 355.
459 a.a.O.: 355; vgl. 353.
460 a.a.O.: 354.
461 a.a.O.: 357.
462 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1822). Philosophie anatomique, Bd. 2. Des monstruosités humaines: 121.
463 Buch, L. von (1825). Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln: 132f.
464 Vgl. Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 6.
465 a.a.O.: 105.
466 Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species: 148f.
467 Poulton, E.B. (1903). What is a species? Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond., lxxvii-cxvi: xc.
468 Laubenfels, M.W. de (1953). Trivial names. Syst. Zool. 2, 42-45: 45.
469 Mayr, E. (1969.3). Bird speciation in the tropics (In: ders., Evolution and the Diversity of Life, Cambridge, Mass. 1997, 176-187): 176; 183; ders. (1969.1). Principles of Systematic Zoology: 53.
470 Mayr, E. (1982.2). Speciation and macroevolution. Evolution 36, 1119-1132: 1122.
471 White, M.J.D. (1968). Models of speciation. Science 159, 1065-1070: 1068.
472 Vgl. White, M.J.D. (1978). Modes of Speciation; Futuyma, D.J. & Mayer, G.C. (1980). Non-allopatric speciation in animals. Syst. Zool. 29, 254-271; Coyne, J. & Orr, H.A. (2004). Speciation.
473 Darwin, C. [1856-58]. Natural Selection (Charles Darwin's Natural Selection, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975): 254; vgl. ders. (1859/72): 81.
474 Vgl. Mayr, E. (1992). Darwin's principle of divergence. J. Hist. Biol. 25, 343-359: 354.
475 Mayr, E. (1959). Isolation as an evolutionary factor. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 221-230; ders. (1963): 449f.
476 Barluenga, M. et al. (2006). Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. Nature 439, 719-723.
477 Cracraft, J. (1989). Species as entities of biological theory. In: Ruse, M. (ed.). What the Philosophy of Biology Is, 31-52: 47; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 317.
478 Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 105.
479 Mousson, A. (1849). Die Land und Süsswasser-Mollusken von Java‡ Nach den Sendungen des Herrn Seminardirektors Zollinger zusammengestellt und beschrieben: ii; Fraas, C. (1852). Geschichte der Landwirthschaft: 548; Peschel, O. (1874). Völkerkunde: 17.
480 Anonymus (1850). [Rez. Mousson, A. (1849). Die Land- und Wusswasser-Mollusken von Java]. Gelehrte Anzeigen (Königlich-bayerische Akademie der Wissenschaften) 30 (Nr. 113), 905-907: 905.
481 Seligmann, E. (1926). Artumwandlung in der Enteritisgruppe. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenk. Infektionskr. Hygiene. 1. Abt. Med.-hygien. Bakteriol. Virusf. Parasitol. 99, 263-266; Boeker, H. (1935). Artumwandlung durch Umkonstruktion, Umkonstruktion durch aktives Reagieren der Organismen; Kühn, A. (1935). Physiologie der Vererbung und Artumwandlung. Naturwiss. 23, 1-10; Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution (dt. Artbegriff und Evolution, Hamburg 1967): 341; 453.
482 Scaliger, J.C. (1557). Exotericarum exercitationum liber xv: fol. 386r; Bacon, F. (1627). Sylva sylvarum or Natural History (Works, vol. II, London 1859, 325-680): 507 (§ 525); zu Scaliger vgl. Blank, A. (2010). Biomedical Ontology and the Metaphysics of Composite Substances 1540-1670: 61ff.
483 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 63.
484 Lamarck, J.B. de (1802). Recherches sur l'organisation des corps vivans: 141.
485 Vgl. Amundson, R. (2005). The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: §2.2; Wilkins, J.S. (2009). Species. A History of the Idea: 95.
486 Wilkins (2009): 102.
487 Link, H.F. (1821-22). Die Urwelt und das Alterthum erläutert durch Naturkunde, 2 Bde.; Voigt, S.F. (1823). System der Natur und ihrer Geschichte.
488 Anonymus (1843). [Rez. Agassiz, L., Bericht über die fossilen Fische des Old Red Sandstone]. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde 1843, 750-751: 750; Schaaffhausen, H. (1853). Ueber Beständigkeit und Umwandlung der Arten. Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westphal. 10, 420-451; Seidlitz, G. (1871). Die Darwin'sche Theorie: 26.
489 Nägeli, C. von (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 32.
490 Seidlitz, G. (1878-79). Die „naturwissenschaftlichen Streitfragen" Moritz Wagner's. Kosmos 4, 324-329: 325; Kaufmann, R. (1933). Variationsstatistische Untersuchungen über die „Artabwandlung" und „Artumbildung" an der oberkambrischen Trilobitengattung *Olenus* Dalm. Abh. Geol. Paläont. Inst. Univ. Greifswald.
491 Przibram, H. (1910). Phylogenese. Eine Zusammenfassung der durch Versuche ermittelten Gesetzmäßigkeiten tierischer Art-Bildung (Arteigenheit, Artübertragung, Artwandlung).
492 Unger, F. (1852). Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt: 344.
493 a.a.O.: 345.
494 Schaaffhausen (1853): 433.
495 Darwin, C. (1836-44). Notebooks (Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, eds. Barrett, P.H. et al., Cambridge 1987): B227; vgl. Darwin, F. (ed.) (1887). The Life and Letters of Charles Darwin 3 Bde.: I, 276.
496 Darwin, C. (1859/66). On the Origin of Species: xiii.
497 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 302.
498 Spencer, H. (1852). The development hypothesis (Essays, vol. 1, New York 1901, 1-7): 1.
499 Huxley, J. (1912). The Individual in the Animal King-

dom: 27.
500 Hertwig, O. (1916). Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwin's Zufallstheorie: 275.
501 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 616.
502 Vgl. a.a.O.: 605, 616, 669.
503 Lexikon der Biologie, Bd. 2 (Heidelberg 1999): 11 (Artbildung).
504 Kaufmann, R. (1933). Variationsstatistische Untersuchungen über die „Artabwandlung" und „Artumbildung" an der oberkambrischen Trilobitengattung *Olenus* Dalm. Abh. Geol. Paläont. Inst. Univ. Greifswald.
505 Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 129.
506 a.a.O.: 67.
507 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 320.
508 Mahner, M. (1998). Warum es Evolution nur dann gibt, wenn Arten nicht evolvieren. Theor. Biosci. 117, 173-199: 179.
509 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution?: 98.
510 Bunge (1981).
511 Gómez de Silva, G. (1985). Elsevier's Concise Spanish Etymological Dictionary: 449.
512 Spitzer, L. (1941). *Ratio* > race. Amer. J. Philol. 62, 129-143.
513 Vgl. Marks, J. (1995). Human Biodiversity. Genes, Race, and History; Augstein, H.F. (ed.) (1996). Race. The Origins of an Idea, 1760-1850; Gates, N.E. (1997). The Concept of 'Race' in Natural and Social Science; Cartmill, M. (1998). The status of the race concept in physical anthropology. Amer. Anthropol. 100, 651-660; Smedley, A. (1999). Race in North America. Origin and Evolution of a Worldview; Sarich, V. & Miele, F. (2003). Race. The Reality of Human Differences; Caspari, R. (2003). From types to populations: a century of race, physical anthropology, and the American Anthropological Association. Amer. Anthropol. 105, 65-76; Lieberman, L., Kirk, R.C. & Littlefield, A. (2003). Perishing paradigm: Race 1931-99. Amer Anthropol. 105, 110-113; Mielke, J.H., Konigsberg, L.W. & Relethford, J.H. (2006). Human Biological Variation.
514 Nirenberg, D. (2003). Das Konzept von Rasse in der Forschung über mittelalterlichen iberischen Antijudaismus. In: Cluse, C., Haverkamp, A. & Yuval, I.J. (Hg.). Jüdische Gemeinden und ihr christlicher Kontext in kulturräumlich vergleichender Betrachtung von der Spätantike bis zum 18. Jahrhundert, 49-74: 61.
515 Becker, T. (2005). Mann und Weib – schwarz und weiß. Die wissenschaftliche Konstruktion von Geschlecht und Rasse 1600-1950: 31.
516 Vgl. Groebner, V. (2007). Mit dem Feind schlafen. Nachdenken über Hautfarbe, Sex und ›Rasse‹ im spätmittelalterlichen Europa. Histor. Anthropol. 15, 327-338.
517 Vgl. Nirenberg (2003).
518 Imperial, Francisco (1407). [Gedicht an den König]; vgl. Nirenberg (2003): 61.
519 Martínez de Toledo, A. [1438]. Corbacho, o reprobacíon del amor mundano (Barcelona 1971): 59f. (Kap. 18); vgl. Hering Torres, M.S. (2006). Rassismus in der Vormoderne. Die „Reinheit des Blutes" im Spanien der Frühen Neuzeit: 219.
520 Dies, Manuel (1424-36). Libre de la menescalia. Hs. València, Biblioteca General i Històrica de la Universitat, ms. 631, lib. 1, cap. 1; vgl. Nirenberg (2003): 63.
521 Covarrubias, Sebastian de (1611). Tesoro de la lengua castellana o Española: Stichwort ›raza‹.
522 Anonymus (1684). Les différentes espèces ou races d'homme. J. des Savans 1684, 135-140; vgl. Oberhummer, E. (1928-29). Herkunft und Bedeutung des Wortes Rasse. Anz. Akad. Wiss. Wien Phil.-Hist. Kl. 65, 205-215: 208.
523 Bernier, F. (1684). Nouvelle division de la terre par les différentes éspèces ou races d'homme qui l'habitent.
524 Maupertuis, P.L.M. (1745). Vénus physique (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 1-133): 97.
525 Vgl. Gould, S.J. (1996). The Mismeasure of Man.
526 Vgl. Marks, J. (1995). Human Biodiversity. Genes, Race, and History: 50.
527 Vgl. Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 143.
528 Buffon, G.L.L. de (1778). Époques de la nature (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 117-229): 195.
529 Kant, I. (1775). Von den verschiedenen Racen der Menschen (AA, Bd. II, 427-443).
530 Kant, I. (1785). Bestimmung des Begriffs einer Menschenrace (AA, Bd. VIII, 89-106): 100; vgl. Barkhaus, A. (1994). Kants Konstruktion des Begriffs der Rasse und seine Hierarchisierung der Rassen. Biol. Zentralbl. 113, 197-203; Shell, S.M. (2006). Kant's concept of a human race. In: Eigen, S. & Larrimore, M.J. (eds.). The German Invention of Race, 55-72; Zammito, J. (2006). Policing polygeneticism in Germany, 1775 (Kames,) Kant, and Blumenbach. In: Eigen, S. & Larrimore, M.J. (eds.). The German Invention of Race, 35-54.
531 Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 163.
532 Kant (1788): 165.
533 Blumenbach, J.F. (1779/1807). Handbuch der Naturgeschichte: 25 (§15); vgl. auch Eigen, S. (2005). Self, race, and species: J. F. Blumenbach's atlas experiment. German Quarterly 78, 277-298.
534 Vgl. Bernasconi, R. (ed.) (2001). Concepts of Race in the Eighteenth Century, 8 vols.
535 Vgl. Gould (1996); Mielke, J.H., Konigsberg, L.W. & Relethford, J.H. (2006). Human Biological Variation: 7f.
536 Haeckel (1866): II, 339.
537 Sidney, P. (c. 1580). The Psalmes of David (Übers.): XXI, x (nach OED).
538 Bastian, A. (1860). Der Mensch in der Geschichte, Bd. 3: 183: »der menschlichen Raçe«; Braun, J. (1864). Naturgeschichte der Sage, Bd. 1: 401: »menschliche Race«.
539 Kienitz, H. (1879). Botanische Untersuchungen, Bd. 2.1. Vergleichende Keimversuche mit Waldbaum-Samen aus klimatisch verschieden gelegenen Orten Mitteleuropa's: 3f.; Vgl. Langlet, O. (1971). Two hundred years of genecology. Taxon 20, 653-722: 672ff.
540 Vgl. z.B. Linné, C. von (1739). Röm om Wäxters Plantering, Grundat Na Naturen. Svensk. Wetensk. Acad.

Handl. 1; Pallas (1780); ders. (1811-35). Zoographia Rosso-Asiatica, 3 Bde.; Buch (1825); Gloger, C.L. (1833). Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 560.

541 Bonaparte, C.L. (1850). Revue critique de l'ornithologie européene: 43.

542 Blasius, J.H. (1857). Naturgeschichte der Säugethiere Deutschlands und der Angrenzenden Länder von Mitteleuropa: 355.

543 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 48.

544 Rensch, B. (1929). Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung: 11.

545 Transeau, E.N. (1909). The relation of the climatic factors to vegetation. Amer. Nat. 43, 487-493: 492.

546 Thorpe, W.H. (1928). Biological races in *Hyponomeuta padella*. J. Linn. Soc. Zool. 36, 621-634; ders. (1930). Biological races in insects and allied groups. Biol. Rev. 5, 177-212.

547 Plate, L. (1914). Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere: 159; Rensch (1929): 65; Stresemann, E. (1944). Ökologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln. J. Ornithol. 91, 305-324: 309.

548 C.D.H. (1909). Present problems in plant ecology [Review]. Forestry Quarterly 7, 445-447: 447; vgl. auch Ortmann, A.E. (1918). The Nayades (freshwater mussels) of the upper Tennessee drainage. Proc. Amer. Philos. Soc. 57, 521-626: 534; 547; Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species: 193.

549 Plate, L. (1914). Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. In: Hertwig, R. & Wettstein, R. von (Hg.). Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie (=Kultur der Gegenwart Bd. 3, 4, 4), 92-164: 159.

550 Geyer, D. (1923). Die Quartärmollusken und die Klimafrage. Paläontologische Z. 5, 72-94: 88.

551 Remane, A. (1926). Art und Rasse. Verhandlungen der Gesellschaft für physische Anthropologie 2, 2-33: 19.

552 Rensch (1929): 160.

553 a.a.O.: 167; vgl. Potthast, T. (2003). „Rassenkreise" und die Bedeutung des „Lebensraums". Zur Tier-Rassenforschung in der Evolutionsbiologie. In: Schmuhl, H.-W. (Hg.). Rassenforschung an Kaiser-Wilhelm-Instituten vor und nach 1933, 275-308: 288ff.

554 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 61.

555 Dobzhansky, T. (1944). On species and races of living and fossil man. Amer. J. Phys. Anthropol. 2, 251-265: 265.

556 Dobzhansky (1937): 63.

557 a.a.O.: 62.

558 Promptov, A.N. (1934). Über ökologische Faktoren der Isolation bei Vögeln [russ.]. Zool. J. (Moskau) 13, 616-628.

559 Mayr, E. (1947). Ecological factors in speciation. Evolution 1, 263-288; ders. (1963). Animal Species and Evolution: 455; vgl. Thorpe, W.H. (1945). The evolutionary significance of habitat selection. J. Anim. Ecol. 14, 67-70.

560 Kleinschmidt, O. (1933). Kurzgefaßte deutsche Rassenkunde: 8.

561 Agassiz, L. (1859). An Essay on Classification.

562 Hooton, E.A. (1926). Methods of racial analysis. Science 63, 75-81; ders. (1936). Plain statements about race. Science 83, 511-513.

563 Hirschfeld, L. & Hirschfeld, H. (1919). Serological differences between the blood of different races: the result of researches on the Macedonian front. Lancet 197, 675-679.

564 Ottenberg, R. (1925). A classification of human races based on geographic distribution of the blood groups. J. Amer. Med. Assoc. 84, 1393-1395.

565 Snyder, L.H. (1926). Human blood groups: their inheritance and racial significance. Amer. J. Physic. Anthropol. 9, 233-263.

566 Vgl. Huxley, T.H. (1865). On the methods and results of ethnology. In: Man's Place in Nature and Other Anthropological Essays; Deniker, J. (1900). The Races of Man; Huxley, J.S. & Haddon, A.C. (1936). We Europeans.

567 Ashley Montagu, M.F. (1942). The genetical theory of race, and anthropological method. Amer. Anthropol. 44, 369-375; ders. (1942). Man's Most Dangerous Myth. The Fallacy of Race: 74; ders. (1945). On the phrase "ethnic group" in anthropology. Psychiatry 8, 27-33; ders. (1962). The concept of race. Amer. Anthropol. 64, 919-928.

568 Coon, C.S., Garn, S.M. & Birdsell, J.B. (1950). Races. A Study of the Problem of Race Formation in Man.

569 Boyd, W.C. (1950/58). Genetics and the Races of Man.

570 Ashley Montagu, M.F. et al. (1950). Statement on race. In: UNESCO (ed.) (1953/58). The Race Concept. Results of an Enquiry, 89-94: 90 (Art. 6).

571 Vgl. Gayon, J. (2003). Do biologists need the expression 'human races'? UNESCO 1950-51. In: Rozenberg, J.J. (ed.). Nuremberg Revisited. Bioethical and Ethical Issues Surrounding the Trials and Code of Nuremberg, 23-48.

572 Ashley Montagu et al. (1950): 92 (Art. 14).

573 Dunn, L.C. & Dobzhansky, T. (1946). Heredity, Race and Society.

574 Dobzhansky, T. (1962). Mankind Evolving – The Evolution of the Human Species (New Haven 1975): 269.

575 Livingstone, F.B. (1962). On the non-existence of human races. Current Anthropol. 3, 279-281.

576 Brace, C.L. (1964). On the race concept. Current Anthropol. 5, 313-320.

577 Livingstone (1962): 279.

578 Knußmann, R. (1980/96). Vergleichende Biologie des Menschen. Lehrbuch der Anthropologie und Humangenetik: 406; vgl. Palm, K. (2010). Der ›Rasse‹begriff in der Biologie nach 1945. In: Nduka-Agwu, A. & Hornscheidt, A.L. (Hg.). Rassismus auf gut Deutsch. Ein kritisches Nachschlagewerk zu rassistischen Sprachhandlungen, 351-357: 355.

579 Knußmann (1996): 406.

580 a.a.O.: 407.

581 Unesco-Workshop (1996). Stellungnahme zur Rassenfrage. Vielfalt der Menschen – aber keine Rassen. Biologen in unserer Zeit 5, 71-72: 71; vgl. Palm (2010): 356.

582 Hagen, E. (1996). Biological aspects of race. Amer. J. Physical Anthropol. 101, 569-570: 569; vgl. Palm (2010):

356; Gayon, J. (2003). Do biologists need the expression 'human races'? UNESCO 1950-51. In: Rozenberg, J.J. (ed.). Nuremberg Revisited. Bioethical and Ethical Issues Surrounding the Trials and Code of Nuremberg, 23-48.

583 Vgl. Zack, N. (2002). Philosophy of Science and Race: 63.

584 Vgl. Sesardic, N. (2010). Race: a social destruction of a biological concept. Biol. Philos. 25, 143-162: 145.

585 Blumenbach, J.F. (1775/95). De generis humani varietate: 41.

586 Andreasen, R.O. (1998). A new perspective on the race debate. Brit. J. Philos. Sci. 49, 199-225: 214; vgl. ders. (2000). Race: biological reality or social contract? Philos. Sci. 67, S653-S666; ders. (2004). The cladistic race concept: a defense. Biol. Philos. 19, 425-442.

587 Andreasen (1998): 204.

588 Pigliucci, M. & Kaplan, J. (2003). On the concept of biological race and its applicability to humans. Philos. Sci. 70, 1161-1172.

589 Lévi-Strauss, C. (1972). Race et culture (dt. Rasse und Kultur, in: ders. (1985). Der Blick aus der Ferne, 21-52): 45; vgl. 38.

590 Lewontin, R.C. (1972). The apportionment of human diversity. In: Dobzhansky, T., Hecht, M.K. & Steere, W.C. (eds.). Evolutionary Biology, vol. 6, 381-398.

591 Edwards, A.W.F. (2003). Human genetic diversity: Lewontin's fallacy. BioEssays 25, 798-801.

592 Vgl. Mitton, J.B. (1977). Genetic differentiation of races of man as judged by single-locus and multilocus analyses. Amer. Nat. 111, 203-212; ders. (1978). Measurement of differentiation: reply to Lewontin, Powell, and Taylor. Amer. Nat. 112, 1142-1144.

593 Witherspoon, D.J. et al. (2007). Genetic similarities within and between human populations. Genetics 176, 351-359: 357; Sesardic (2010): 154.

594 Rosenberg, N.A. et al. (2002). Genetic structure of human populations. Science 298, 2381-2385; Jorde, L.B. & Wooding, S.P. (2004). Genetic variation, classification and 'race'. Nature Genetics Suppl. 36, S28-S33; Serre, D. & Pääbo, S. (2004). Evidence for gradients of human genetic diversity within and among continents. Genome Res. 14, 1679-1685.

595 Li, W.H. & Sadler, L.A. (1991). Low nucleotide diversity in man. Genetics 129, 513-523; Schindanandam, R. et al. (2001). A map of human genome sequence variation containing 1.42 million single nucleotide polymorphisms. Nature 409, 928-933.

596 Harpending, H.C. et al. (1998). Genetic traces of ancient demography. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 95, 1961-1967.

597 Vgl. Gibbons, A. (1993). Pleistocene population explosions. Science 262, 27-28: 27; Rampino, M.R. & Self, S. (1993). Bottleneck in the human evolution and the Toba eruption. Science 262, 1955; Ambrose, S.H. (1998). Late pleistocene human population bottlenecks, volcanic winter, and differentiation of modern humans. J. Hum. Evol. 34, 623-651.

598 Huff, C. et al. (2010). Mobile elements reveal small population size in the ancient ancestors of *Homo sapiens*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 107(5), 1-6.

599 Erikson, E.H. (1965). Psychoanalysis and ongoing history: Problems of identity, hatred and nonviolence. Amer. J. Psychiatry 122, 241-250: 246.

600 Vgl. Mediae Latinitatis Lexicon Minus (1976/2002), 2 Bde.: II, 1383f.

601 Paglia, A. (1546). In Antidotarium Joannis filii Mesuae censura: 448.

602 a.a.O.: 450.

603 Fuchs, L. (1546). De historia stirpium commentarii insignes: 299; ebenso in der Auflage von 1549: 837; aber nicht in der 1. Auflage von 1542.

604 Clemens I. (1569). Opera […] omnia: 301; vgl. 316.

605 Vermigli, P.M. (1576). Loci communes: 622.

606 Mattioli, P.A. (1562).Commentarii in P. Dioscoridis libros de materia medica: 92.

607 a.a.O.: 376.

608 Bauhin, C. (1596). Phytopinax seu Enumeratio plantarum ab herbarijs nostro seculo: 91.

609 a.a.O.: 2.

610 Parkinson, J. (1629). Paradisi in sole paradisus terrestris, or A Garden of all Sorts of Pleasant Flowers: 215; vgl. ders. (1640). Theatrum botanicum: 63 u. passim; Browne, T. (1657). Nature's Cabinet Unlock'd: 120.

611 Aristoteles, Hist. anim. 606a13ff.; 612a3ff.

612 a.a.O.: 506a9f.; 606a15f.

613 a.a.O.: 506a23f.; 578b26ff.

614 a.a.O.: 629b33ff.

615 a.a.O.: 522b23ff.; 606a13f.

616 a.a.O.: 499b12ff.

617 Vgl. Cho, D.-H. (2010). Beständigkeit und Veränderlichkeit der Spezies in der Biologie des Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 299-313: 304.

618 Vgl. Louis, P. (1964). Aristote, Histoire des animaux, Bd. 1: 169; Balme, D. (1991). Introduction. In: Aristotle, History of Animals, Book VII-X, 1-50: 16.

619 Hooke, R. (1668). A Discourse of Earthquakes (The Posthumous Work, London 1705, 279-450): 327.

620 Ray (1674): 80; ders. (1686). Historia generalis plantarum, Bd. 1; vgl. Zimmermann (1953): 140.

621 Linné, C. von (1737). Genera plantarum: [2] (§5).

622 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 100 (§158).

623 Linné (1735): [1] (§11).

624 Linné (1751): 247 (§316); vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 284ff.

625 a.a.O.: 204 (§259).

626 Willdenow, C.L. (1792/1821). Grundriss der Kräuterkunde: 288 (§191).

627 Cuvier (1798): 11f.

628 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 202-205 (§166-168); vgl. ders. (1832). Physiologie végétale, 3 Bde.: II, 689ff.

629 Gloger, C.L. (1827). Etwas über die Aufstellung neuer Vogelarten durch Hn. Brehm zum Grunde liegende Ansicht

überhaupt. Isis 20, 688.
630 Herbert, W. (1837). Amaryllidaceae: 341.
631 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 415.
632 Stamos, D.N. (2003). The Species Problem. Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology: 225.
633 Pulte, H. (2001). Variation. Hist. Wb. Philos. 11, 548-554: 549.
634 Wallace, A.R. (1858). Note on the theory of permanent and geographical varieties. The Zoologist 16, 5887-5888.
635 Cieslar, A. (1899). Neues aus dem Gebiet der forstlichen Zuchtwahl. Centralbl. ges. Forstwiss. 21: 115; vgl. Langlet (1971): 677.
636 Nägeli, C. von (1865). Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 2, 228-284: 231.
637 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 263.
638 Vgl. Hamilton, C.W. & Reichard, S.H. (1992). Current practice in the use of subspecies, variety, and forma in the classification of wild plants. Taxon 41, 485-498.
639 Erhart, F. (1780). Versuch eines Verzeichnisses der um Hannover wildwachsenden Pflanzen. Hannov. Mag. 18, 209-239: 213; vgl. ders. (1784). Botanische Bemerkungen. Hannov. Mag. 22, 113-128; 129-144; 161-176: 169; vgl. auch Fuchs, H.P. (1958). Historische Bemerkungen zum Begriff der Subspezies. Taxon 7, 44-52.
640 Esper, E.J.C. (1781). De varietatibus specierum in naturae productis. Sectio I.: 19 (§XIV).
641 Römer, J.J. (1816). Versuch eines möglichst vollständigen Wörterbuchs der botanischen Terminologie: 575.
642 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 41f.
643 Haeckel (1866): II, 338.
644 Vgl. Semenov-Tian-Shansky, A. (1910). Die taxonomischen Grenzen der Art und ihrer Unterabteilungen. Versuche einer genauen Definition der unteren systematischen Kategorien.
645 Clausen, J. (1922). Studies on the collective species *Viola tricolor* L. II. Bot. Tidsschr. 37, 363-416; Turesson, G. (1922). The species and the variety as ecological units. Hereditas 3, 100-113.
646 Meikle, R.D. (1957). "What is the subspecies?" Taxon 6, 102-105.
647 Mayr, E. (1969.1). Principles of Systematic Zoology: 41.
648 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 289.
649 Vgl. Hamilton, C.W. & Reichard, S.H. (1992). Current practice in the use of subspecies, variety, and forma in the classification of wild plants. Taxon 41, 485-498.
650 Vgl. Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species: 108ff.; ders. (1982): 289.
651 Watson, H.C. (1859). Cybele Britannica, or, British Plants and their Geographical Relations, vol 4: 48.
652 Boswell Syme, J.T. (1863). Remarks on *Gladiolus illyricus*, Koch, and its allies. J. Bot. British Foreign 1, 130-134: 133.
653 Jackson, B.D. (1905). A Glossary of Botanic Terms: 259; Burgess, E.S. (1906). Species and Variations of Biotin Asters (=Memoirs of the Torrey Botanical Club, vol. 13): 8; Trelease, W. (1910). Species in agave. Proc. Amer. Philos. Soc. 49, 232-237: 235.
654 Mayr, E. (1931). Notes on Halcyon chloris and some of its subspecies. Amer. Mus. Novit. 1931, no. 469, 1-10: 2.
655 Schilder, F.A. (1952). Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre). Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung: 2.
656 Nees von Esenbeck, C.G. (1820). Handbuch der Botanik: 209; ders. (1825). Anmerkung. In: ders. (Hg.). Robert Brown's Vermischte Botanische Schriften, Bd. 1: 20ff.
657 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 338.
658 Kleinschmidt, O. (1900). Arten oder Formenkreise? J. Ornith. 48, 134-139; ders. (1926). Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens.
659 Vgl. Potthast, T. (2003). „Rassenkreise" und die Bedeutung des „Lebensraums". Zur Tier-Rassenforschung in der Evolutionsbiologie. In: Schmuhl, H.-W. (Hg.). Rassenforschung an Kaiser-Wilhelm-Instituten vor und nach 1933, 275-308: 280f.
660 Rensch, B. (1926). Rassenkreisstudien bei Mollusken. Der Rassenkreis der Felsenschnecke *Campylaea zonata* Studer. Zool. Anz. 67, 253-263: 254.
661 Rensch, B. (1929). Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung: 13.
662 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 672.
663 Amadon, D. (1966). The superspecies concept. Syst. Zool. 15, 245-249: 245.

Literatur

Sloan, P.R. (1970). The History of the Concept of the Biological Species in the Seventeenth and Eighteenth Centuries, and the Origin of the Species Problem. Phil. Diss. Univ. of California, San Diego.
Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie.
Atran, S. et al. (1987). Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie.
Grant, V. (1994). Evolution of the species concept. Biol. Zentralbl. 113, 401-415.
Wilson, R.A. (ed.) (1999). Species.
Wheeler, Q. & Meier, R. (eds.) (2000). Species Concepts and Phylogenetic Theory. A Debate.
Lherminer, P. & Solignac, M. (2000) L'espèce: definitions d'auteurs. Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris/Sciences de la vie 323, 153-165.
Stamos, D.N. (2003). The Species Problem. Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology.
Heuer, P. (2008). Art, Gattung, System. Eine logisch-systematische Analyse biologischer Grundbegriffe.
Wilkins, J.S. (2009). Species. A History of the Idea.
Wilkins, J.S. (2009). Defining Species. A Sourcebook from Antiquity to Today.

Arterhaltung

Der Ausdruck ›Arterhaltung‹ erscheint in der deutschsprachigen Biologie seit den 1830er Jahren (Hübener 1834: »Bei allen übrigen Gattungen der Lebermoose waltet zur Arterhaltung die weibliche Sphäre vor«[1]; Schilling 1840: »[es] enthält die Blüthe die zur Fortpflanzung (Arterhaltung) bestimmten Organe«[2]; Schödler 1846: »Ein wahres Eierlegen […], dem die Function der Arterhaltung obliegt«[3]; Kner 1849: »Selbst- und Arterhaltung durch Ernährung, Wachsthum und Fortpflanzung«[4]).

Antike Ursprünge

Das Prinzip der Arterhaltung ist anlog zu dem der ↑Selbsterhaltung gebildet und geht in dieser strengen Parallelstellung auf die Philosophie der Stoa zurück. Bereits bei den älteren griechischen Philosophen kündigt sich die Parallelisierung an (↑Funktion). Xenophon nimmt eine Einteilung der Triebe vor, indem er neben der »Begierde nach Leben« (Selbsterhaltung) den »Trieb nach Nachkommenschaft« und den »Trieb zur Aufzucht der Jungen« (Arterhaltung) stellt.[5] Nach Platon sind den Tieren Fähigkeiten und Leistungen verliehen, »dem Geschlecht zur Erhaltung« (»σωτηρίαν τῷ γένει«).[6] Der begehrende Teil der Seele (»ἐπιθυμητικόν«), der in der Seelenlehre Platons als dritter und unterster Teil neben dem überlegenden und »muthaften« Seelenteil steht, betrifft die Ernährung (»τροφή«) und Erzeugung (»γέννησις«).[7] Der grundlegende Charakter dieser beiden Funktionen wird auch von Aristoteles hervorgehoben. In seiner Tierkunde merkt Aristoteles an: »Den einen Teil also ihres [d.i. der Tiere] Lebensinhaltes bilden die Mühen um ihre Nachkommenschaft, einen weiteren die um ihre Ernährung. Um diese beiden Angeln dreht sich ja nun einmal aller Eifer und Leben«.[8] Ähnlich heißt es in ›De anima‹, Zeugung und Nahrungsverwertung seien die natürlichsten Leistungen für alles Lebende.[9] Sie werden von Aristoteles als Ausdruck eines einheitlichen Seelenvermögens gesehen, der Nährseele (»θρεπτική ψυχή«).

Die Arterhaltung ist der Effekt derjenigen Aktivitäten eines Organismus, die eine Sicherung des Bestands seiner Art nach sich ziehen, insbesondere solcher Aktivitäten, die nicht seiner eigenen Erhaltung, sondern der Erhaltung oder Erzeugung seiner Artgenossen dienen (z.B. Fortpflanzung, Brutpflege und Sozialverhalten). Es handelt sich in der Regel um ein allein deskriptiv angemessenes Konzept, dem kein spezifischer biologischer Mechanismus zugrundeliegt – außer in solchen (umstrittenen) Fällen, in denen Arten als Ebene der Selektion fungieren.

Arterhaltung (Hübener 1834) *132*

Hinsichtlich der Frage nach dem Verhältnis der beiden Grundprinzipien bzw. den obersten Naturzwecken der Selbsterhaltung und Fortpflanzung besteht die antike Antwort in der Regel darin, die Selbsterhaltung als Mittel zum Zweck der Art- bzw. Gattungserhaltung zu verstehen. In ›De anima‹ stellt Aristoteles heraus, dass der lebende und in seiner Konzeption damit auch beseelte Körper nicht kontinuierlich am »Ewigen und Göttlichen« teilzunehmen vermag, sondern nur insofern er ein ihm Gleichartiges herstellt, sich also fortpflanzt und damit sein *eidos* erhält: »Es [das Beseelte, d.h. das Lebende] erhält (bewahrt) sein Wesen (Substanz) und besteht solange, als es sich nährt, und bewirkt die Erzeugung nicht des Ernährten, sondern eines von der Art des Ernährten; denn dessen Wesen besteht schon, und kein Wesen erzeugt sich selbst, sondern erhält sich ‹in ihm›«.[10]

Cicero unterscheidet das Bestreben, sich selbst zu erhalten (»conservandi sui«), das sich in der Aufnahme von Nahrung und der Abwehr von Gefahren zeige, vom Bestreben der Erhaltung der Gattung (»conservatio […] generis«), das sich in Fortpflanzung und Brutpflege manifestiere.[11] In einem Kommentar des Neuplatonikers Porphyrios erklärt David im 6. nachchristlichen Jahrhundert die Fähigkeit zur Erhaltung der Art (»σώζειν τὸ οἰκεῖον εἶδος«[12]) zu dem zentralen Merkmal eines ↑Individuums: Weil die Teile eines Organismus (z.B. die organischen Teile von Sokrates) diese Fähigkeit nicht besitzen, weil sie nach ihrer Trennung von den anderen Teilen zu Gegenständen anderer Art werden, gelten sie nicht als Individuen.

Beeinflusst durch die stoische Philosophie der ↑Selbsterhaltung, ordnet Galen die Erhaltung der Gattung neben die Erhaltung des (individuellen) Lebens und sieht diese beiden zusammen mit dem guten Leben, das er mit den Sinnesvermögen in Verbindung bringt, als die drei höchsten Nützlichkeiten, im Hinblick auf die jedem Teil des Körpers der Tiere und Menschen eine Funktion zugeschrieben werden kann.[13]

In der Scholastik werden die Termini Selbsterhaltung (»conservatio sui« oder »conservatio individui«) und Arterhaltung (»conservatio speciei«) zu einem viel verwendeten Begriffspaar (↑Funktion/Dualismus der ultimaten Funktionen). So wie die Ernährung als Ausdruck der Selbsterhaltung gilt, wird die Fortpflanzung (»generatio«) auf die Arterhaltung bezogen. Eine explizite Gegenüberstellung findet sich bei

Thomas von Aquin[14] und bei Albertus Magnus. Letzterer ordnet die Arterhaltung noch über die Selbsterhaltung und erklärt mit dieser höchsten Stellung auch das große Lustgefühl, das mit der Fortpflanzung verbunden ist: (»natura ordinavit nutrimentum propter salvationem individui et opus venereum [coitus sive generatio] propter salvationem speciei. Et ideo istis operationibus natura adiuncit maximas delectationes, et quanto magis intendit salvationem speciei quam individui, tanto maiorem delectationem ordinavit in opere venereo quam in opera nutritivae«).[15]

Dualismus von Selbst- und Arterhaltung

Ohne zu einer endgültigen terminologischen Fixierung zu gelangen, wird der Dualismus in den beiden höchsten Zwecken zur Beurteilung und Erklärung der organischen Prozesse auch in der Neuzeit vielfach auf den Begriff gebracht. Er findet sich zu Beginn des 18. Jahrhunderts u.a. bei B. Mandeville und G.W. Leibniz (↑Funktion: Tab. 91). Die Rede von der ›Erhaltung der Art‹ beginnt sich Mitte des 18. Jahrhunderts zu einer feststehenden Formel zu entwickeln. Sie findet sich zu dieser Zeit u.a. bei Maupertuis im Kontext der Diskussion von Vererbungsphänomenen (»la conservation des especes, & la ressemblance aux parens«).[16] Wenig später stellt H.S. Reimarus in seiner Einteilung der Verhaltensweisen der Tiere, der »Kunsttriebe« wie er sagt, folgende Gliederung an den Anfang: »Alle Kunsttriebe aller Thiere zielen 1) entweder auf das Wohl und die Erhaltung eines jeden Thieres nach seiner Lebensart; oder 2) auf die Wohlfahrt und Erhaltung des Geschlechtes oder der Nachkommen«.[17] Als ein spezifisch biologisches Prinzip erscheint die Arterhaltung, insofern D. Hume 1779 feststellt, dass der Mensch durchaus Handlungen vollführt, die jenseits der Arterhaltung stehen: »Our sense for music, harmony, and indeed beauty of all kinds, gives satisfaction, without being absolutely necessary to the preservation and propagation of the species«.[18]

I. Kant unterscheidet in seinen anthropologischen Schriften aus den 1790er Jahren eine dreifache »Anlage für die Thierheit im Menschen«: Selbsterhaltung, Fortpflanzung der Art und den Trieb zur Gemeinschaft. Die »Fortpflanzung seiner Art« erfolgt nach Kant »durch den Trieb zum Geschlecht, und zur Erhaltung dessen, was durch Vermischung mit demselben erzeugt wird«.[19] Später spricht Kant auch einfach von der »Erhaltung der Art«[20] als einem Antrieb der Natur im Menschen: »So wie die Liebe zum Leben von der Natur zur Erhaltung der Person, so ist die Liebe zum Geschlecht von ihr zur Erhaltung der Art bestimmt; d.i. eine jede von beiden ist Naturzweck«[21]. Diese beiden obersten Naturzwecke schreibt Kant nicht nur dem Menschen, sondern auch den anderen Lebewesen zu. So formuliert er bereits 1786: »Nächst dem Instinct zur Nahrung, durch welchen die Natur jedes Individuum erhält, ist der Instinct zum Geschlecht, wodurch sie für die Erhaltung jeder Art sorgt, der vorzüglichste«.[22]

Im Anschluss an Kant verbreitet sich die Formel von der »Erhaltung der Art« und erscheint in vielen Varianten. Bei C.C.E. Schmid heißt es 1799: »wie das Individuum sich erhält: so auch die Gattung«[23]; und weiter: »Der Zweck des Organismus ist gedoppelt. Die organischen Verrichtungen werden sonach weiter abgetheilt in individuelle, d.i. solche, welche auf die Erhaltung des organischen Individuums abzwecken, und generische (functiones sexus), welche sich auf die Erhaltung der Gattung, als ihren Zweck, beziehen«[24] (↑Funktion).

Der Dualismus von Selbsterhaltung und Erhaltung der Art wird später allerdings dadurch aufgehoben, dass die Erhaltung der Art nicht selten als eine Form der Selbsterhaltung interpretiert wird. So versteht G.W.F. Hegel die Reproduktion als eine Weise der Selbsterhaltung des Organismus. Sie sei »Selbsterhaltung überhaupt«, weil in ihr nicht nur einzelne Teile des Organismus erhalten werden, sondern der Organismus als Ganzes sich neu hervorbringt: Die Reproduktion ist nach Hegel »die Aktion dieses *ganzen* in sich reflektierten Organismus«.[25] Ähnlich heißt es bei Burdach 1837: »Bei der Zeugung wirkt […] das Einzelne für das Ganze, das Individuum für die Gattung, damit, wenn es selbst untergegangen ist, diese fortbestehe. Das Zeugen ist also eine Selbsterhaltung im Sinne der Universalität, ein Heraustreten des Lebens über die Schranken der Individualität«.[26]

Trotz dieser terminologischen Schwierigkeiten bleibt es aber die geläufige Einstellung von Philosophen und Biologen, von zwei höchsten Zwecken im Bereich des Organischen auszugehen. So stellt A. Schopenhauer als die beiden stärksten Antriebe für das Verhalten der Lebewesen den »Hunger« und den »Begattungstrieb« nebeneinander.[27] Er erläutert an anderer Stelle: »Als die entschiedene, stärkste Bejahung des Lebens bestätigt sich der Geschlechtstrieb auch dadurch, daß er dem natürlichen Menschen, wie dem Tier der letzte Zweck, das höchste Ziel seines Lebens ist. Selbsterhaltung ist sein erstes Streben, und sobald er für diese gesorgt hat, strebt er nur nach Fortpflanzung des Geschlechts: mehr kann er als bloß natürliches Wesen nicht anstreben«.[28] Beide Grundtriebe sind in der Metaphysik Schopenhauers Ausdruck eines allgemeinen »Willens zum Leben«. Die beiden Prinzipien sind bei Schopenhauer aller-

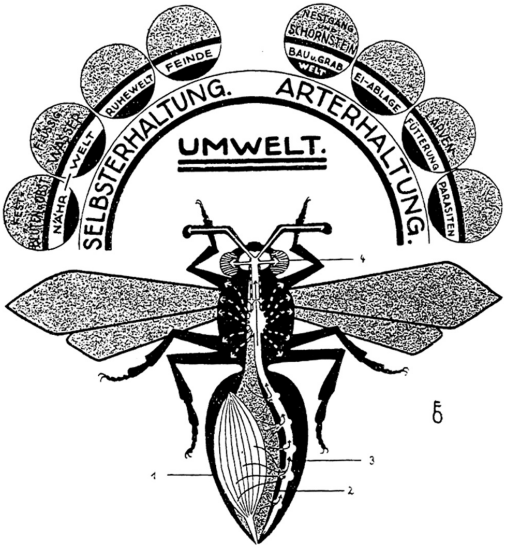


Abb. 28. Schematische Darstellung der Lebensfunktionen einer Faltenwespe in ihrer Umwelt. Den Funktionen der »Selbsterhaltung« (Nahrungs- und Flüssigkeitsaufnahme, Ruhe, Feindabwehr) sind die Funktionen der »Arterhaltung« (Nestbau, Eiablage, Larvenfütterung, Parasitenabwehr) gegenübergestellt. Beschriftung: 1. Geschlechtsorgan, 2. Darmtrakt, 3. Zentralnervensystem des Körpers, 4. Zentralnervensystem des Kopfes mit Sinnesorganen (aus Legewie, H. (1931). Organismus und Umwelt. In: Thurnwald, R. (Hg.). Forschungen zur Völkerpsychologie und Soziologie, Bd. X, 1. Arbeiten zur biologischen Grundlegung der Soziologie, 1-282: 79).

dings nicht einfach nebeneinandergeordnet, sondern die Arterhaltung ist in gewisser Weise das mächtigere Prinzip der Erklärung. Denn Schopenhauer ist der Auffassung, dass das »metaphysische Substrat des Lebens« der Tiere sich unmittelbar erst in der Gattung offenbare, und dem Individuum daher nur ein »sekundäres Dasein« zukomme.[29] Für das Tier gelte, »daß sein wahres Wesen unmittelbarer in der Gattung als im Individuo liegt, daher es nötigenfalls sein Leben opfert, damit in den Jungen die Gattung erhalten werde«.[30] Weil die Instinkte der Tiere oftmals gegen die Belange der Selbsterhaltung des Individuums wirksam sind, nennt Schopenhauer sie einen »Wahn«, »vermöge dessen ihm als ein Gut für sich selbst erscheint, was in Wahrheit bloß eines für die Gattung ist«[31]; das Individuum wird »der Betrogene der Gattung«[32].

Antagonismus von Selbst- und Arterhaltung

H. Spencer stellt in seinen ›Principles of Biology‹ (1864-67) die beiden organischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung und der Fortpflanzung als einen strengen Antagonismus dar. Es ist für ihn ein Prinzip a priori, dass diese beiden Funktionen – er fasst sie zusammen als die beiden Wege der Erhaltung der Art – in einem inversen Verhältnis zueinander stehen, die Zunahme des einen gehe stets auf Kosten des anderen: »power to maintain individual life and power to multiply [...] cannot do other than vary inversely: one must decrease as the other increases«.[33] Empirische Beispiele sollen dieses »Gesetz« belegen: Bei Mäusen liege eine hohe Vermehrungsfähigkeit in Verbindung mit einer geringen Kraft des einzelnen Organismus zur Selbsterhaltung vor; beim Menschen sei es umgekehrt. Höherentwicklung zu komplexen Organismen, bestehend aus vielen differenzierten Organen, ist für Spencer nur durch das Überwiegen der Selbsterhaltungskräfte gegenüber denen der Reproduktion möglich. Denn die Perfektionierung der Arbeitsteilung der Teile in einem Organismus hänge davon ab, dass diese Teile in einer Einheit verbunden bleiben; Trennung der Teile eines Organismus durch schnelle Vermehrung stehe dem aber entgegen (»progress towards mutual dependence of parts is prevented by the parts becoming independent«[34]). Der allgemeine Fortschritt der Evolution hängt für Spencer daher an einem Zurückdrängen der Reproduktionsfähigkeit: »other things being equal, advancing evolution must be accompanied by declining fertility«[35] – eine Gedanke, der in vielen weiteren Varianten von Spencer formuliert wird.

Heute wird der Gedanke, dass Selbsterhaltung und Reproduktion als die zwei wesentlichen Komponenten der Fitness eines Organismus nicht gleichzeitig maximiert werden können als »trade-off« im Rahmen der Analyse von Lebensgeschichtsstrategien diskutiert (↑Lebensgeschichte).

›Arterhaltung‹ als Terminus

Im Deutschen etabliert sich ›Arterhaltung‹ als prägnanter Terminus nach den vereinzelten frühen Verwendungen seit den 1830er Jahren (s.o.) in der Mitte des Jahrhunderts. Er erlangt dabei eine exponierte theoretische Stellung und wird neben die ↑Selbsterhaltung als der zweite grundlegende Funktionsbezug biologischer Phänomene gestellt. G.H. Schneider gebraucht den Ausdruck 1880 in einem systematischen Überblick über die Instinkte der Tiere gleich zu Beginn seiner Abhandlung: »Alle instinctiven Triebe und zweckbewußten Willensäußerungen dienen entweder der Erhaltung des eigenen Lebens oder der Erzeugung und Pflege der Nachkommenschaft. Die individuelle Erhaltung wird durch den Nahrungserwerb und durch die Schutzbewegungen, die

Arterhaltung dagegen durch die Liebeswerbung und die Brutpflege ermöglicht; und auf diese vier Grundprinzipien lassen sich alle die mannigfachen Aeußerungen des thierischen und menschlichen Willens zurückführen«[36] (↑Verhalten). Die Arterhaltung ist für Schneider der ultimate funktionale Gesichtspunkt, von dem aus alle Verhaltensweisen zu deuten sind. So formuliert er bereits 1879: »Die Erhaltung der Art erweist sich als der Endzweck aller thierischer Bewegungen«.[37]

Nach der Verwendung bei Schneider verbreitet sich das Wort und wird u.a. von Nietzsche gebraucht.[38] In biologischen Schriften wird, der philosophischen Tradition folgend, die Arterhaltung meist der Selbsterhaltung gegenübergestellt. E. Haeckel unterscheidet z.B. ebenso wie Schneider »die Triebe der Selbsterhaltung (Schutz und Ernährung) und der Arterhaltung (Fortpflanzung und Brutpflege)«[39].

Selbst- und Arterhaltung bei Freud

Die Gegenüberstellung von Selbsterhaltung und Arterhaltung – von Hunger und von Liebe (Schiller) – gewinnt bei S. Freud zentralen Status für seine Theorie psychischer Dynamik. Freud spricht von der Dualität von »Ich- oder Selbsterhaltungstrieben« und »Sexualtrieben«.[40] Die Entstehung von Neurosen führt Freud auf diesen Konflikt zurück. Beide Triebe kommen für Freud darin überein, dass es sich um konservierende Triebe handelt, die im Sinne der Erhaltung eines Zustandes wirken: Die Ichtriebe sorgen für die Erhaltung der Integrität des Individuums, während die Sexualtriebe »das Leben selbst für längere Zeiten erhalten«[41] bzw. für die »Erhaltung der Art«[42] sorgen. Obwohl seine Theorie psychischer Vorgänge auf der Dualität dieser beiden (biologischen) Triebe aufbaut und insofern auf sie angewiesen ist, ist sich Freud darüber im Klaren, dass es sich bei der Zweiheit von Selbsterhaltung und Arterhaltung um eine nur vorübergehende Gegenüberstellung handeln könne, die lediglich dem Stand der theoretischen Biologie seiner Zeit geschuldet ist. Er schreibt von ihnen zurückhaltend, dass sie »unabhängig voneinander scheinen, unseres Wissens noch keine gemeinsame Ableitung erfahren haben«[43]; und weiter: »Zukünftiger Wissenschaft bleibt es vorbehalten, die jetzt noch isolierten Daten zu einer neuen Einsicht zusammenzusetzen. Es ist nicht die Psychologie, sondern die Biologie, die hier [im »biologischen Gegensatz zwischen Selbsterhaltung und Arterhaltung«] eine Lücke zeigt«[44]. In anderen Entwürfen von Freuds Triebtheorie wird die fundamentale biologische Dualität von einer anderen Gegenüberstellung abgelöst, nämlich der von »Libido« und »Aggression« bzw. von »Eros« und »Thanatos« (»Destruktionstrieb«). Aus der (biologischen) Dualität von Hunger und Liebe[45] wird – in Anlehnung an Empedokles – Liebe und Hass. Selbsterhaltungs- und Arterhaltungstrieb bilden jetzt eine Differenzierung innerhalb des Eros.[46] Als Zwischenstufe dieser Transformation der Grundtriebe in Freuds Theorie kann gelten: »die Scheidung zwischen Ichtrieben = Todestrieben und Sexualtrieben = Lebenstrieben«.[47] Die Unterscheidung von Lebenstrieb und Todestrieb entwirft Freud ausgehend von der Organisation des Organismus: So wie der Lebenstrieb auf die Bildung immer größerer Einheiten ausgerichtet sei, bestehe der Todestrieb in der Tendenz der Auflösung dieser Zusammenhänge und damit der Regression des Organischen zum Anorganischen. Das Leben besteht für Freud in einem »Mit- und Gegeneinanderwirken der beiden Grundtriebe«[48]; es sei daher nur zu verstehen als ein Kampf und Kompromiss zwischen den beiden Grundtendenzen.

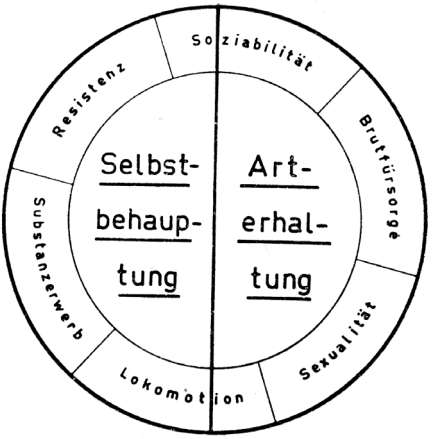


Abb. 29. Einteilung der biologischen Grundfunktionen ausgehend von der Unterscheidung von Selbstbehauptung und Arterhaltung: Ernährung (»Substanzerwerb«) und Schutz (»Resistenz«) sind die beiden allein der Selbstbehauptung zugeordneten Funktionen; »Sexualität« und »Brutfürsorge« bilden die wesentlichen Funktionen der Arterhaltung; »Soziabilität« und »Lokomotion« spielen dagegen in beiden Kontexten eine Rolle (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 154; eine spanische Version dieser Grafik in: Koepcke, H.-W. (1957). Discusión sobre la forma de representar el nexo biocenótico. Scientia (Lima) 4 (3), 8-15: 10).

Unterordnung der Art- unter die Selbsterhaltung

Einen Vorschlag zu der von Freud geforderten Vereinheitlichung der beiden Prinzipien der Art- und Selbsterhaltung macht W. Ostwald bereits 1902: Es

erscheint ihm »methodisch zweckmässiger auch die Fortpflanzung als einen Theil der Selbsterhaltung aufzufassen«[49] als sie gleichberechtigt neben die Selbsterhaltung zu stellen. Er begründet dies mit der grundsätzlichen Schwierigkeit, das Individuum von der Gemeinschaft zu trennen. Das für das Organische überhaupt kennzeichnende Merkmal, die Selbsterhaltung, gehe in der Fortpflanzung vom Individuum auf die Familie, den Stamm und schließlich das gesamte Reich der Lebewesen über.

Provokant fragt auch R. Ehrenberg 1923: »Sollte im Ernst ein Begriff – die Art – über das Seiende – die Individuen – dominieren können?«.[50]

Nicht unüblich ist es bis in die 1970er Jahre außerdem, den Ausdruck ›Arterhaltung‹ einfach im Sinne einer verkürzten Redeweise zur Bezeichnung der Erhaltung von Individuen einer Art zu verwenden. Die Formulierungen ›zum Wohl der Art‹ erscheinen auch bei C. Darwin als eine Kurzformel mit der Bedeutung »zum Wohle der Individuen einer Art, die durch ein bestimmtes Merkmal gekennzeichnet sind« (»accumulated by natural selection for the benefit of the species«[51]; »natural selection making an occasional habit permanent, if of advantage to the species«[52]).

N. Hartmann: Artumbildung als Lebenserhaltung

In der Naturphilosophie N. Hartmanns ist das Prinzip der Arterhaltung in eine umfassende Theorie zur Erhaltung und Transformation des Lebens integriert. »Arterhaltung« bewegt sich dabei allein auf einer bestimmten Ebene der Analyse; auf einer höheren Ebene ist nach Hartmann aber nicht die Erhaltung, sondern gerade der Wandel der Arten ein biologisch grundlegendes Prinzip: »Die Artumbildung ist der Modus der Lebenserhaltung im Leben der Arten«[53]. Im Hinblick auf den Fortbestand des Lebens sei gerade die Labilität der Organismen und der Arten als zweckmäßig anzusehen, denn sie ermögliche eine flexible Anpassung der Organismen an eine sich verändernde Umwelt.[54] Hartmann erkennt in dieser Umwandlung der labilen Formen auf einer niederen Ebene zwecks der Erhaltung des Lebens auf einer höheren Ebene ein »Gesetz des organischen Gleichgewichts«[55]. Für dieses Gesetz findet Hartmann auf drei verschiedenen Ebenen der Organisation eine Bestätigung: Die organischen Stoffe wechseln zur Erhaltung des Organismus; die Organismen wechseln zur Erhaltung der Art; und die Arten wechseln zur Erhaltung des Lebens.[56] Das Leben selbst erhält sich so nicht in einer konstanten Form, sondern im Wandel der Formen. Alle Erhaltung der Formen münde schließlich in einen Wandel der Formen: »Die Stufenfolge der Gleichgewichte läuft nach oben zu in ein nicht mehr reparables Ungleichgewicht aus«.[57]

Diese 1950 formulierten Vorstellungen finden sich bereits in Hartmanns früher Schrift zur Philosophie der Biologie von 1912 angedeutet. Dort formuliert er ein »Reproduktionsgesetz« als ein »Grundgesetz des Lebens«: »jede Art der Selbstwiederbildung bedeutet Selbsterhaltung des Lebens, aber nicht derselben, sondern der nächsthöheren Stufe«. In der Fortpflanzung gelte: »Das Individuum wird zum Mittel, zum vorübergehend funktionierenden Organ. Das Leben der Gattung ordnet sich ihm über. Es weist ihm seine Teilfunktion innerhalb der höheren Systemeinheit an. Das Individuum verschwindet in der Gattung: diese bleibt stabil in der Labilität des Individualgleichgewichts. Sie treibt mit dem Individuum gleichsam einen Stoffwechsel«.[58]

Hinsichtlich der Unterordnung der Erhaltung des Individuums unter die der Art spricht Hartmann 1951 davon, im »Geschlechtsinstinkt« werde das Individuum »überlistet von der Zwecktätigkeit des Artlebens«, indem es gegenüber der Art den »Dienst der Fortpflanzung« leiste.[59]

Kritik am Konzept der Arterhaltung

Zu einer umfassenden Kritik am Konzept der Arterhaltung kommt es seit Mitte der 1960er Jahre. Die Kritik richtet sich dabei vor allem gegen zwei Punkte: Hinterfragt wird einerseits die Bedeutung von ›Erhaltung‹ angesichts eines (abstrakten) Gegenstandes wie einer Art, und andererseits wird betont, dass die entscheidende Ebene, auf der Selektionsprozesse wirksam sind, nicht die Art, sondern Organisationsebenen unterhalb des Organismus, in erster Linie das Gen, seien. Kybernetik und Selektionstheorie bilden also den jeweiligen Hintergrund der Kritik.

Im Rahmen einer von kybernetischen Modellen der Selbstregulation ausgehenden Kritik wird herausgestellt, dass eine Art nicht wie ein Individuum ein konkretes kausales System ist, von dem es Sinn macht zu sagen, in ihm liegen Mechanismen der Erhaltung vor, die analog zu den kybernetischen Selbstregulationsprozessen eines Organismus zu beschreiben sind. Bereits vor der evolutionstheoretischen Delegitimierung des Konzepts bringt W.E. Agar diese Kritik auf den Punkt, indem er 1938 feststellt, für die Arterhaltung lasse sich im Gegensatz zur Selbsterhaltung und Fortpflanzung des Organismus kein »Agent« angeben.[60]

Während die Erhaltung des Organismus als ein Regulationsvorgang modelliert werden kann, könnte die Erhaltung der Art als ein Epiphänomen beschrieben werden. Die Selbsterhaltung des Organismus

besteht in dem Beitrag eines Prozesses zur Aufrechterhaltung eines komplexen Prozessgefüges, von dem dieser selbst ein Teil ist – der Prozess ist dabei so real und konkret wie das Prozessgefüge. In der Relation des Organismus zu der Art, die er in seiner Fortpflanzung erhält, werden dagegen zwei sehr heterogene Glieder aufeinander bezogen: der Organismus als konkrete Einheit und die Art – wenn Arten als Klassen aufgefasst werden (↑Art) – als abstrakte Zusammenfassung von Organismen oder – wenn Arten als Individuen gesehen werden – als räumlich und zeitlich weit zerstreutes Individuum, das keinen physisch kohärenten Körper bildet.

Die zweite Kritik entfaltet sich im Zuge der Etablierung der Soziobiologie (↑Sozialverhalten) und der Betonung der genetischen Ebene als Erklärungsgrundlage für individuell schädliches Verhalten (↑Selektion/Genselektion). Dass jede selektionstheoretische Erklärung nicht mit einem »Wohl der Art« argumentieren kann, streicht R.A. Fisher, einer der geistigen Väter der genzentrierten Sicht der Evolution, in aller Deutlichkeit heraus: »Natural Selection can only explain these instincts [the instincts of reproduction] in so far as they are individually beneficial, and leaves entirely open the question as to whether in the aggregate they are beneficial or to an injury of the species«.[61] Es führt danach also grundsätzlich in die Irre, die Reproduktion als einen Prozess der Erhaltung zu deuten. Denn Evolution wird ebensowenig wie die Erhaltung einer Art – aber im Gegensatz zur Selbsterhaltung von Organismen – als kybernetisch regulierter Prozess verstanden. Als das, worauf der Evolutionsprozess gerichtet ist, gilt allein die Verbreitung bestimmter Merkmale in einer Population. Für die Verbreitung von Merkmalen ist sowohl das individuelle Überleben eines Organismus als auch seine Reproduktion ausschlaggebend. Diese beiden Größen werden von Fisher daher miteinander kombiniert und aus ihnen der *reproduktive Wert* (»reproductive value«[62]; ↑Selektion) gebildet. Die Maximierung dieser Größe, und nicht die Erhaltung einer umfassenden Entität (die wie ›Art‹ auch noch als abstrakter Gegenstand, als Klasse von Objekten zu deuten ist), bildet im Rahmen der Selektionstheorie die Erklärungsgrundlage für biologische Prozesse und insbesondere individuelles Verhalten von Organismen. Aufgrund dieser Entwicklung lässt sich sagen, dass das Konzept der *Fitness* (↑Anpassung) an die Stelle des Prinzips der Arterhaltung getreten ist. W. Wickler und U. Seibt formulieren es so, dass die Arterhaltung »nur eine Folgeerscheinung« sei: »die Erhaltung und Fortpflanzung des eigenen Erbgutes hat Priorität vor der Erhaltung der Artgenossen ganz allgemein«.[63]

Auch von ganz anderer Seite wird das Konzept der Arterhaltung kritisiert: Ausgehend von dem Reichtum der Formen und der Schönheit der Organismen argumentieren einige Biologen und nicht wenige Schriftsteller, in der Fixierung auf die Arterhaltung als Erklärungsprinzip liege eine funktionalistische Verkürzung der Betrachtung des Organischen. Selbst K. Lorenz hält es 1943 für möglich, bei Tieren eine »Schönheit«, die »um ihrer selbst willen da ist« und insofern einen »Selbstzweck« darstellt, anzunehmen.[64] Er meint, es sei ein »Vorurteil«, dass »schlechterdings jede Einzelheit durch die Forderungen arterhaltender Zweckmäßigkeit erklärbar sein müsse« und räumt die Möglichkeit von Merkmalen ein, die »für die Arterhaltung der betreffenden Wesen sicher gleichgültig, vielleicht sogar abträglich sind«. Wie beim Menschen sieht Lorenz die Schönheit der Lebewesen dann am ausgeprägtesten verwirklicht, wenn sie anscheinend nicht auf einen biologischen Zweck ausgerichtet ist, z.B. bei einem Vogel, der sein Lied singt, ohne ein Revier verteidigen zu müssen, d.h. wenn er »vom Ernst des Lebens gleichsam abgerückt« ist.[65] A. Portmann schließt sich dieser Auffassung an und will der Selbst- und Arterhaltung ein analoges Prinzip der ↑Selbstdarstellung an die Seite stellen: »Selbstdarstellung muß als eine der Selbsterhaltung und der Arterhaltung gleichzusetzende Grundtatsache des Lebendigen aufgefaßt werden«.[66] Mancher naturverbundene Schriftsteller macht sich eine solche Sicht zu eigen, etwa H. Hiltbrunner 1943: »Noch allzu sehr ist unser Bild von der Natur durch die berühmte Zweckmäßigkeit geknechtet. Auch im Weltbild des Spechtes gibt es noch anderes als nur Fraß und Arterhaltung, des bin ich gewiß«.[67]

Arterhaltung als Erklärungsprinzip in der Ethologie

Unmittelbar motiviert ist die evolutionstheoretisch fundierte Kritik am Konzept der Arterhaltung durch Ansätze zu einer Theorie der Gruppenselektion (↑Selektion) in den frühen 1960er Jahren (v.a. einer umfangreichen Arbeit von V.C. Wynne-Edwards).[68] Im deutschen Sprachraum sind es die Gründerväter der Vergleichenden Verhaltensforschung, die ausgiebig vom Konzept der Arterhaltung Gebrauch machen. K. Lorenz verwendet den Ausdruck seit seinen frühen Untersuchungen über das Sozialverhalten der Rabenvögel in den 1930er Jahren (»Die […] Rücksichtnahme auf alle Mitglieder der Schar [von Dohlen] ist dadurch arterhaltend, daß sie verhindert, daß die Schar geteilt wird«[69]; »Reflex im Sinne der Arterhaltung«[70]). Besonders auch im Zusammenhang der Er-

klärung von innerartlichem Kampfverhalten wendet Lorenz den Begriff an: Die Etablierung von Kommentkämpfen und »Tötungshemmungen« (z.B. beim Wolf) erfolge »im Sinne der Arterhaltung« und sei Ausdruck einer biologisch fundamentalen »arterhaltenden Zweckmäßigkeit«.[71] Lorenz' bekannte Monografie von 1963 ›Das sogenannte Böse‹ ist in weiten Teilen dem Projekt gewidmet, »die arterhaltende Leistung der Aggression« nachzuweisen.[72] Nach der durchschlagenden Kritik an dem Konzept hat sich Lorenz in späteren Schriften dieses Ausdrucks weitgehend enthalten[73] – ohne jedoch den Begriff explizit zu diskutieren.

Lorenz' Schüler I. Eibl-Eibesfeldt bemerkt 1980, dass der Begriff der Arterhaltung »nicht ganz präzise« sei, weil es nur auf kurze Sicht so aussehe, als ob sich die Arten erhielten; langfristig erhalte sich aber nicht die Art, sondern der »Lebensstrom«.[74] Nach der Konstituierung des soziobiologischen Paradigmas Mitte der 60er Jahre[75] taucht der Ausdruck ›Arterhaltung‹ nur noch sehr vereinzelt in biologischen und biophilosophischen Schriften auf[76].

Mehrdeutigkeit von ›Arterhaltung‹

Viele der Auseinandersetzungen um dieses Konzept beruhen darauf, dass ›Arterhaltung‹ selbst kein eindeutiger und klarer Begriff ist. Er muss nicht, wie viele Kritiker unterstellen, in gleicher Weise wie die Selbsterhaltung eines einzelnen Organismus verstanden werden. Viele Autoren, die sich des Ausdrucks bedienen, meinen mit ihm nicht, dass die Organismen die Art, der sie angehören, ebenso kybernetisch geregelt in ihrem Bestand stabilisieren wie dies von den Organen eines Organismus gilt. Meist ist die Bezeichnung doch nur Ausdruck der Verlegenheit, solche Phänomene des Organischen auf einen Begriff bringen zu wollen, die offensichtlich nicht funktional auf die Selbsterhaltung des Organismus hingeordnet werden können. Dies gilt insbesondere für die mit der Fortpflanzung in Verbindung stehenden Strukturen und Prozesse (Sexualität, Brutpflege etc.). Derart als rein deskriptives Konzept verstanden, ist gegen den Begriff wenig einzuwenden. Im Rahmen einer Selektionstheorie kann der Begriff den Umstand bezeichnen, dass in vielen Fällen nicht der einzelne Organismus die Einheit ist, für deren Erhalt die Selektion wirkt, sondern sein Typus (oder eben seine Art; ↑Selektion/Artenselektion), dessen (selektierte) Eigenschaften in ihm und in seinen Nachkommen (z.B. in Form von Genen) verkörpert sind. Eine genzentrierte Sicht der Selektion ist also mit dem Konzept der Arterhaltung nicht grundsächlich unvereinbar.

Unterordnung der Selbst- unter die Arterhaltung

In diesem Sinne kann die Arterhaltung tatsächlich als höchster funktionaler Gesichtspunkt zur Deutung organischer Phänomene, als die letzte Integrationsstufe aller Funktionsbezüge dienen. Dieser ist funktional auch die Selbsterhaltung (im Sinne der Erhaltung eines individuellen Organismus) unterzuordnen. Denn die Selbsterhaltung eines Organismus kann als ein Mittel für die (genselektierte) Erhaltung und Ausbreitung von Eigenschaften und damit von Typen von Organismen verstanden werden. Sie bildet aber nur ein Mittel neben der Fortpflanzung, denn maximiert wird in der Evolution die relative (d.h. mit den Konkurrenten zu vergleichende) Fortpflanzungsrate, nicht die (relative) Lebensdauer eines Organismus. Das individuelle Leben ist in dieser evolutionstheoretischen Sicht nichts als ein Mittel, das bezogen ist auf den Zweck der Arterhaltung, im Sinne der Reproduktion von Eigenschaften der Organismen. Fraglich ist allerdings, ob es sinnvoll ist, diesen höchsten organischen Zweck auch heute noch ›Arterhaltung‹ zu nennen, auch wenn in der Tradition dieser Ausdruck nicht selten so verstanden wurde.

Nachweise

1 Hübener, J.W.P. (1834). Hepaticologia Germanica: oder, Beschreibung der deutschen Lebermoose: 35.
2 Schilling, S. (1840). Gemeinnütziges Handbuch der Botanik oder Gewächskunde: 12.
3 Schödler, J.E. (1846). Ueber *Acanthocercus rigidus*, ein bisher noch ungekanntes Entomostracon aus der Familie der Cladoceren. Arch. Naturgesch. 12 (1), 301-374: 371.
4 Kner, R. (1849). Lehrbuch der Zoologie zum Gebrauche für höhere Lehranstalten: 55; vgl. auch Günther, A.F. (1848). Lehrbuch der allgemeinen Physiologie des Menschen, Bd. 2: 1119; Carus, J.V. (1853). System der thierischen Morphologie: 295.
5 Xenophon, Memorabilia 1, 4, 7; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 58.
6 Platon, Protagoras 321b.
7 Platon, Politeia 436a.
8 Aristoteles, Hist. anim. 589a.
9 Aristoteles, De anima 415a.
10 a.a.O.: 416b.
11 Cicero, De natura deorum 122-130 (II, xlvii-lii); vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 250ff.
12 David, In Porphyrii Isagogen: 98, 3ff.
13 Galen, De usu partium corporis humani (engl.: Tallamdge May, M. (ed.), 2 vols, Ithaca, N.Y. 1968): I, 292 (VI, 7); vgl. II, 620 (XIV, 1).
14 Thomas von Aquin (1254-56). In IV. sententiarum 26, 1, 2, ag 3; 36, 1, 2, co 5; ders. (1259-64). Summa contra gentiles III, 122; ders. (1266-73). Summa theologiae I, 18, 3 ad 3; II, 94, 2 co.
15 Albertus Magnus, Quaestiones de animalibus (Opera omnia, Bd. 12, Aschendorff 1955): 155 (5. Buch, 3. Frage).
16 Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 159.
17 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 102.
18 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion (Oxford 1993): 100f. (Part X).
19 Kant, I. (1793/94). Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft (AA, Bd. VI, 1-202): 26.
20 Kant, I. (1797/98). Metaphysik der Sitten (AA, Bd. VI, 203-493): 420.
21 a.a.O.: 424.
22 Kant, I. (1786). Muthmaßlicher Anfang der Menschengeschichte (AA, Bd. VIII, 107-123): 112.
23 Schmid, C.C.E. (1798-1801). Physiologie philosophisch bearbeitet, 3 Bde.: II, 271.
24 a.a.O.: 481.
25 Hegel, G.W.F. (1807/31). Phänomenologie des Geistes (Werke, Bd. 3, Frankfurt/M. 1986): 204.
26 Burdach, K.F. (1837). Der Mensch nach den verschiedenen Seiten seiner Natur: 467.
27 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-I, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 457.
28 a.a.O.: I, 451.
29 a.a.O.: II, 653.
30 a.a.O.: II, 658.
31 a.a.O.: II, 688.
32 a.a.O.: II, 691.
33 Spencer, H. (1864-67/98-99). The Principles of Biology, 2 vols: II, 421.
34 a.a.O.: 427.
35 a.a.O.: 431.
36 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 1.
37 Schneider, G.H. (1879). Zur Entwickelung der Willensäußerungen im Thierreich. Vierteljahrsschrift für wissenschaftliche Philosophie 3, 176-205; 294-307: 178.
38 Nietzsche, F. (1882). Die fröhliche Wissenschaft (KSA, Bd. 3, 343-651): 369.
39 Haeckel, E. (1899/1903). Die Welträthsel: 53.
40 Freud, S. (1915). Triebe und Triebschicksale (Gesammelte Werke, Bd. X, Frankfurt/M. 1999, 209-232): 216f.
41 Freud, S. (1920). Jenseits des Lustprinzips (Gesammelte Werke, Bd. XIII, Frankfurt/M. 1999, 1-69): 43.
42 Freud (1915): 218.
43 Freud, S. (1933). Neue Folge der Vorlesungen zur Einführung in die Psychoanalyse (Gesammelte Werke, Bd. XV, Frankfurt/M. 1999): 102.
44 Freud, S. (1938). Abriss der Psychoanalyse (Gesammelte Werke, Bd. XVII, Frankfurt/M. 1999, 63-138): 113.
45 Freud (1920): 55.
46 Freud (1938): 71.
47 Freud (1920): 57.
48 Freud (1938): 71.
49 Ostwald, W. (1902). Vorlesungen über Naturphilosophie: 316.
50 Ehrenberg, R. (1923). Theoretische Biologie vom Standpunkt der Irreversibilität des elementaren Lebensvorganges: 19.
51 Darwin, C: (1859). On the Origin of Species: 153.
52 a.a.O.: 219; vgl. Wilkins, J. (2009). Species. A History of the Idea: 149.
53 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 616.
54 a.a.O.: 605; 616; 669.
55 a.a.O.: 673.
56 a.a.O.: 651.
57 a.a.O.: 674.
58 Hartmann, N. (1912). Philosophische Grundfragen der Biologie (Kleinere Schriften, Bd. 3, Berlin 1958, 78-185): 114.
59 Hartmann, N. (1951). Teleologisches Denken: 87.
60 Agar, W.E. (1938). The concept of purpose in biology. Quart. Rev. Biol. 13, 255-273: 260.
61 Fisher, R.A. (1930/58). The Genetical Theory of Natural Selection: 50.
62 a.a.O.: 27.
63 Wickler, W. & Seibt, U. (1977). Das Prinzip Eigennutz (München 1981): 94.
64 Lorenz, K. (1943). Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. 5, 235-409: 393.
65 Lorenz (1943): 394.
66 Portmann, A. (1957). Die Erscheinung der lebendigen Gestalten im Lichtfelde. In: Ziegler, K. (Hg.). Wesen und Wirklichkeit des Menschen, 29-41: 40.
67 Hiltbrunner, H. (1943). Frühlingsvögel. In: ders., Trost der Natur, 159-168: 162f.

68 Wynne-Edwards, V.C. (1962). Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour.
69 Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, 13-69): 17.
70 Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlung der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, 70-114): 112.
71 Lorenz, K. (1957). Über das Töten von Artgenossen. In: Dennert, W. (Hg.). Die Natur – das Wunder Gottes, 262-281: 262.
72 Lorenz, K. (1963). Das sogenannte Böse (München 1974): 8.
73 Vgl. z.B. Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung.
74 Eibl-Eibesfeld, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Ethologie: 417.
75 Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I, II. J. theor. Biol. 7, 1-52; Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought.
76 Vgl. z.B. Monod, J. (1970). Le hasard et la nécessité (dt. Zufall und Notwendigkeit, München 1975): 31; Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: II, 844; Lorenz (1978): 25; Wuketits, F.M. (1982). Das Phänomen der Zweckmäßigkeit im Bereich lebender Systeme. Biologie in unserer Zeit 139-144: 143; Penzlin, H. (1987). Das Teleologie-Problem in der Biologie. Biol. Rundschau 25, 7-26: 13.

Bakterium

Den Ausdruck ›Bakterium‹ zur Bezeichnung stäbchenförmiger kleiner Organismen (zu lat. ›bacterium‹ und griech. ›βακτήριον‹ »Stöckchen, Stäbchen«) prägt C.G. Ehrenberg 1828. Ehrenberg führt den Ausdruck ›Bacterium‹ als Bezeichnung für eine Gattung (mit den beiden Arten *Bacterium simplex* und *Bacterium triloculare*) ein, die er neben die bestehenden von z.B. *Bacillaria*, *Monas* und *Vibrio* stellt und in die Familie der *Vibrioniorum* ordnet. Die Gattung charakterisiert Ehrenberg wie folgt: »Corpus polygastricum? anenterum? nudum, oblongum, fusiforme aut filiforme, rectum, monomorphum (contractione nunquam dilatatum), parum flexile (nec aperte undatum), transverse in multas partes sponte dividuum«.[1] In seinem späteren Werk auf Deutsch beschreibt Ehrenberg die Bakterien als »Gliederstäbchen«, innerhalb der Familie der »Zitterthierchen«.[2] Von den anderen Vertretern dieser Familie unterscheidet Ehrenberg die Bakterien durch ihre »unbiegsame Form« und die »queere Selbsttheilung«.

Von den Spaltpilzen zu den Bakterien

Die Bezeichnung bezieht sich also zunächst allein auf eine Gattung von kleinen, über ihr besonderes Aussehen bestimmten Mikroorganismen. Zusammenfassend läuft die Gruppe, die heute ›Bakterien‹ genannt wird, anfangs unter anderen Bezeichnungen. C. von Nägeli führt für sie 1857 den Titel *Schizomycetes* (Spaltpilze) ein.[3] Er zählt sie später neben den Schimmelpilzen und den Sprosspilzen als dritte Gruppe zu den *Niederen Pilzen*.[4] Auch wenn es manchmal »zweifelhafte Gebilde« gibt, sieht Nägeli die Spaltpilze wegen ihrer Art des Wachstums und der Fortpflanzung als Pflanzen an.[5]

Im Anschluss an H. Hoffmann, der 1869 die Pilze und Hefen von den niederen Mikroorganismen abgrenzt und allein für letztere den Ausdruck ›Bacterien‹ reserviert[6], setzt es sich in den 1870er Jahren durch, die Bezeichnung ›Bakterien‹ auf alle Organismen, die von ihrer Größe und ihrem Auftreten der einen Gattung von Bakterien gleichen, auszuweiten.[7] F. Cohn klassifiziert die Bakterien genau wie die anderen Organismen nach Gattungen und Arten und weist die hohe Hitzeresistenz ihrer Sporen nach.[8] Seine Einteilung der Bakterien nach ihrer äußeren Form in Kugel-, Stäbchen-, Faden- und Schraubenbakterien bleibt bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts grundlegend. Die Abweichung von der Bezeichnung ›Spaltpilze‹ seit den 1880er Jahren wird damit begründet, dass die Bakterien auch Organismen umfassen, die nicht zu den Pilzen zu rechnen sind, weil sie über Chlorophyll verfügen.[9] Als Bezeichnung für ein hochrangiges Taxon konkurriert der Name ›Bakterien‹ mit dem von Haeckel geprägten Ausdruck ›Moneren‹ (s.u.).

Ein Bakterium ist ein kleiner, relativ einfach gebauter Organismus, der durch besondere zytologische Merkmale gekennzeichnet ist (v.a. das Fehlen eines echten Zellkerns und der Plastiden).

Mikroskop (Faber 1625) *147*
Bakterium (Ehrenberg 1829) *141*
Moneren (Haeckel 1866) *146*
Bakterienkolonie (Schwarz 1870) *142*
Mikroben (Sédillot 1878) *141*
Bakteriologie (Anonymus 1884) *141*
Mikrobiologie (Pasteur 1888) *141*
Archaebakterien (Woese & Fox 1977) *144*
Eubakterien (Woese & Fox 1977) *144*
Progenot (Woese & Fox 1977) *145*
Nanobakterien (Anderson 1984) *146*
Protogenot (Benner & Ellington 1990) *145*
Nanoben (Uwins, Webb & Taylor 1998) *146*

Seit den 1880er Jahren wird das Studium der Bakterien unter dem Namen ***Bakteriologie*** (engl. »bacteriology«) zusammengefasst.[10] Vor allem von medizinischer Seite werden die Bakterien seit der Wortprägung durch L. Sédillot im Jahr 1878 auch ***Mikroben*** genannt.[11] Als Ableitungen davon sind die Termini *Mikroorganismus*[12] (↑Einzeller) und ***Mikrobiologie*** (engl. 1880: »micro-biology«[13]; 1888: »microbiology«[14]) eingeführt worden. Die Mikrobiologie umfasst zunächst das Studium aller nur mikroskopisch sichtbaren Organismen, also die Einzeller, Bakterien und Viren; später wird der Ausdruck v.a. für die Biologie der Bakterien und Viren verwendet.

Frühe Beobachtungen und Klassifikationen

Wer der erste Mensch ist, der Bakterien durch ein Mikroskop direkt beobachtet hat, ist umstritten. Vielleicht ist es A. Kircher, der seit den 1650er Jahren mit Mikroskopen vielfältige Untersuchungen durchführt.[15] Bekannter geworden sind aber die Bakterienstudien A. van Leeuwenhoeks wenige Jahre später. Die erste Beobachtung der Bakterien gibt Leeuwenhoek für den 24. April 1676 an – ein Datum, das damit einigen als »Geburtstag der Bakteriologie« gilt.[16] Die von Leeuwenhoek durch die von ihm selbst geschliffenen Linsen beobachteten Bakterien sind noch viel kleiner als die von ihm beschriebenen Einzeller. Aus seinen Maßangaben lässt sich schließen, dass sie eine Länge von 2-3 µm haben. Seine Beschreibungen dieser Organismen und spätere Zeichnungen von 1683 (vgl. Abb. 30)[17] lassen keinen Zweifel daran, dass es sich dabei um Bakterien handelt. Van Leeu-

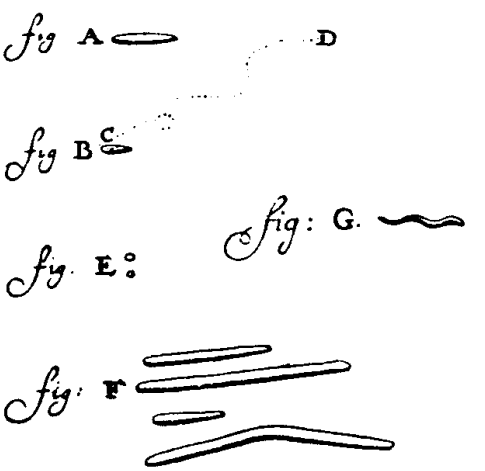


Abb. 30. Zeichnungen von Bakterien aus dem Mund (aus Leeuwenhoek, A. van (1683). [Brief Nr. 76 vom 17. Sept. 1683]. Collected Letters, vol. 4 (1952): Fig. XIIIb).

wenhoek nennt die von ihm beobachteten Lebewesen *Animalcules* (»kleine Tierchen«), *Beesjes* (»Biester«) oder *cleijne Schepsels* (»kleine Kreaturen«).

Die taxonomische Einordnung der Bakterien erfolgt zunächst zusammen mit den Einzellern und anderen Mikroorganismen in einer Gruppierung. C. von Linné ordnet sie 1758 in das von ihm ›Chaos‹ genannte Taxon ein.[18] Verschiedene Typen von Bakterien beschreibt der dänische Mikrobiologe O.F. Müller in seinen Büchern von 1773 und 1783. In seinen Zeichnungen unterscheiden sich eindeutig die drei Grundformen von Kugel, Stäbchen und Schraube. Auch terminologisch differenziert Müller die Bakterien und führt verschiedene bis in die Gegenwart erhaltene Gattungsbezeichnungen ein, z.B. *Monas*, *Vibrio*, *Bacillus* und *Spirillum*.[19] Die bis heute zur Klassifizierung der Bakterien wichtige *Gramfärbung* wird 1884 von dem dänischen Bakteriologen H.C.J. Gram eingeführt.[20]

Bakterien als Krankheitserreger

Die Beteiligung der Bakterien an der Auslösung von Krankheiten wird seit Mitte des 19. Jahrhunderts untersucht. Stäbchenförmige Körper (»Bazillen«) im Blut von an Milzbrand erkrankten Tieren weisen A. Pollender 1849 und einige Jahre später F. Brauell nach.[21] C.J. Davaine gelingt 1863 im Tierversuch die Übertragung der Erreger des Milzbrands, die er ›Bakterien‹ (»bactéries«) nennt.[22] Bei Davaine ist allerdings nicht immer klar, ob er die Krankheitserreger als lebende Organismen oder als bloße Fermente versteht. Den vollständigen Lebenszyklus des Milzbranderregers klärt R. Koch 1876 auf.[23] Die Fotografie der Bakterien (vgl. Abb. 32[24]) und verbesserte Nährmedien, Färbe- und Konservierungsmethoden[25] ermöglichen Koch wenig später die Aufklärung der Ätiologie anderer bakterieller Krankheiten, z.B. 1882 der Tuberkulose[26] und 1884 der Cholera[27]. Es gelingt Koch, die spezifische pathologische Wirkung einer jeden Bakterienart durch die Beobachtung nachzuweisen, dass die in den befallenen Organismen lebenden Bakterien zur gleichen Form gehören wie diejenigen in der Infektionsflüssigkeit, und dass auch während der Übertragung von einem Organismus auf einen anderen die Bakterien sich nicht verändern. Als Ergebnis seiner Versuche stellt Koch das Prinzip der Spezifität der Krankheitserreger auf: »es entsprach also in jeder Beziehung einer bestimmten Krankheit auch eine bestimmte Form von Bakterien«[28].

Koch setzt als Nährmedium ursprünglich Gelatine ein; sein Mitarbeiter W. Hesse und dessen Frau schlagen 1882 vor, das aus Algen gewonnene »Agar-Agar« als Medium einzusetzen.[29] Die in den Nährmedien erscheinenden, makroskopisch sichtbaren Gruppen von Bakterien werden seit den 1870er Jahren als ***Bakterienkolonien*** bezeichnet (Schwarz 1870: »Bakterien-Kolonie«[30]; Klebs 1873: »Bacterien-Colonien«[31]).

Von den Bakterien als den einfachsten bekannten Lebewesen wird bis zum Ende des 19. Jahrhunderts häufig angenommen, dass sie durch ↑*Urzeugung* entstehen. Eine Vermehrung durch Teilung wird aber auch bereits von Ehrenberg beobachtet und als »Quertheilung« 1852 durch M. Perty beschrieben[32]. Zunehmend fraglich wird die Urzeugung der Bakterien, nachdem seit Mitte der 1870er Jahre Techniken der Isolation und Züchtung von Bakterien auf festen Nährmedien etabliert werden. Deutlich wird dabei, dass eine Kolonie sich nicht spontan bildet, sondern als Klon von mindestens einem Ursprungsorganismus entsteht.

Wegen der großen Variation der Bakterien wird den äußeren Lebensbedingungen Ende des 19. Jahrhunderts eine wichtige Rolle in der Ausbildung der Formen von Bakterien zugeschrieben. Es wird vermutet, dass es nur wenige Arten von Bakterien gibt, die sich je nach Umweltbedingungen verändern können[33] (»Pleomorphismus«; ↑Metamorphose).

Symbiontische und ökologische Rolle

Nicht nur als Krankheitserreger, sondern auch als Partner in einer Symbiose mit anderen Organismen spielen Bakterien eine wichtige Rolle. Das im Darm des Menschen lebende und für die Verdauung

wichtige *Kolibakterium*, das später *Escherichia coli* genannt wird, beschreibt T. Escherich 1887 (»Bacterium coli commune«).[34] Den Nachweis der Unentbehrlichkeit von Darmbakterien für Wirbeltiere führt M. Schottelius 1899 durch die sterile Aufzucht von Hühnchen, die nur dann überlebten, als ihrem Futter Darmbakterien anderer Hühner zugefügt wurden.[35]

Die vielfältigen Stoffwechselwege der Bakterien zur Energiegewinnung werden seit der zweiten Hälfte der 1880er Jahre genauer untersucht. S.N. Vinogradskij zeigt, dass einige Bakterien über die Oxidation von Schwefel Energie gewinnen können (*Schwefelbakterien*)[36], andere dagegen die Oxidation von Ammonium zu Nitrit (*Nitritbakterien*) oder von Nitrit zu Nitrat (*Nitratbakterien*) bewerkstelligen[37]. Auch die Fähigkeit der Bakterien der Gattung *Clostridium*, den Stickstoff aus der Luft zu fixieren, wird von Vinogradskij erkannt.[38] Für die Gattung *Azotobacter* weist M. W. Beijerinck die gleiche Fähigkeit nach und zeigt außerdem, dass einige stickstofffixierende Bakterien in den Wurzeln von Pflanzen als Symbionten leben[39].

Auch die entscheidende Rolle der Bakterien für die Zersetzung der organischen Substanz von Pflanzen und Tieren nach deren Tod und die Rückführung ihrer Bausteine in den biogeochemischen ↑Kreislauf wird teilweise bereits im 19. Jahrhundert aufgeklärt.[40] Einen ersten Schritt in dieser Richtung vollziehen F.T. Kützing und wenig später T. Schwann in den 1830er Jahren, indem sie die Beteiligung von Mikroorganismen an der Verwesung und Fäulnis nachweisen.[41] Unter dem Einfluss von J. Liebig, der die Zersetzung für einen rein chemischen Prozess der Oxidation hält, wird die Rolle der Mikroorganismen aber nur langsam aufgeklärt.[42] Endgültig widerlegt wird die Auffassung Liebigs erst durch die Arbeiten L. Pasteurs zum Stoffwechsel von Hefen und anderen Mikroorganismen[43]; 1864 beschreibt er die von Klützing entdeckten Essigsäurebakterien.

Die wichtige Bedeutung der Bakterien bei der Zersetzung organischen Materials kann dazu führen, dass die Bezeichnung ›Bakterien‹ allgemein für die ökologische Rolle der Zersetzung in Ökosystemen verwendet wird: Dies gilt z.B. für die frühe Darstellung des ökologischen Nahrungskreislaufs im Ökosystem eines Sees durch A. Thienemann (↑Ernährung: Abb. 118), die durch R. Lindeman in Abwandlung übernommen wird (vgl. Abb. 119).

In ihrem ganzen Ausmaß wird die entscheidende Rolle der Bakterien für die Ökosysteme der Erde erst in den letzten Jahren deutlich. Schätzungen gehen davon aus, dass sich die Anzahl der Prokaryoten auf der Erde in der Größenordnung von 4-6x10^{30} bewegen: Sie bilden damit »the unseen majority«[44] (und

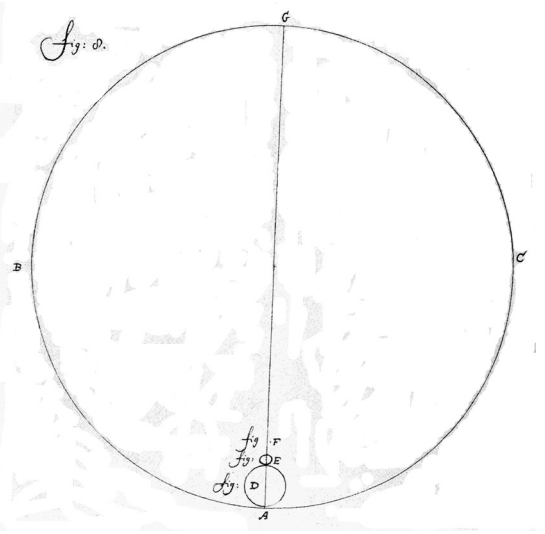


Abb. 31. Zeichnung zur Veranschaulichung der Größe von Bakterien. Der große Kreis gibt die Größe eines Sandkorns an (Durchmesser 400 µm); der kleinste Kreis diejenige eines Bakteriums (Durchmesser 1 µm) (aus Leeuwenhoek, A. van (1680). Brief vom 12. Nov. 1680 (Collected Lettters Bd. 3 (1948): Tab. XLI, Fig. XXXVI).

übersteigen in ihrer Anzahl die geschätzte Anzahl der Sterne im Universum (10^{24}) und der Sandkörner an irdischen Stränden (10^{20}) um mehrere Größenordnungen). Eine kleine Handvoll Waldboden (100g) enthält so viele Prokaryoten, wie es Menschen auf der Erde gibt.[45] Die Prokaroyten machen auch einen großen Teil der organisch gebundenen Biomasse aus (nämlich etwa 3,5-5,5x10^{17}g Kohlenstoff, d.h. geschätzte 60-100% des durch Pflanzen gebundenen Kohlenstoffs auf der Erde). Auch für den Stoffwechsel und selbst die Genregulation mehrzelliger Organismen sind Bakterien als Endosymbionten von entscheidender Bedeutung (↑Symbiose). So befinden sich in und auf einem einzelnen Menschen mehr Bakterien als der Körper eigene Zellen hat (in der Größenordnung von 10^{14} Bakterien aus 4-500 Arten im Vergleich zu 10^{13} Körperzellen).

Aufgrund ihrer reinen Menge und Masse, aber auch wegen der Vielfalt der biochemischen Wege, die in ihnen ablaufen, bilden die Bakterien ein entscheidendes Element in den ökologischen Kreisläufen der Erde. Es wird sogar argumentiert, dass sie sowohl notwendig als auch hinreichend für das Funktionieren der biogeochemischen Zyklen der Biosphäre sind. Man kann sie daher als die einzige ökologisch autarke Gruppe von Organismen betrachten; ihr Bestehen kann ohne die Existenz der Eukaryoten auskommen.[46]

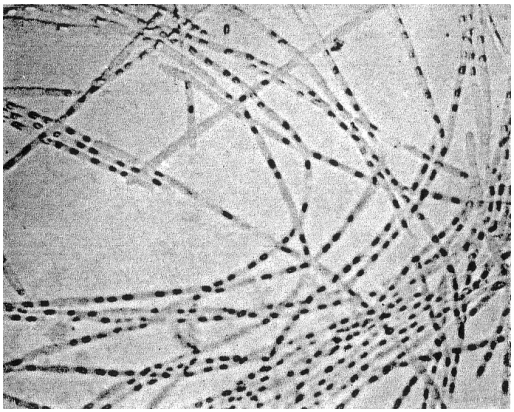


Abb. 32. Frühe Fotografie von Bakterien: »Milzbrandbacillen«, die in einer Mischung von Milzsubstanz und Blutserum zu langen Fäden ausgewachsen sind und Sporen gebildet haben (aus Koch, R. (1877). Untersuchungen über Bacterien, VI. Verfahren zur Untersuchung, zum Conserviren und Photographieren der Bacterien. In: Cohn, F. (Hg.). Beiträge zur Biologie der Pflanzen 2, 399-434: Taf. XVI, 3).

Diversität und Phylogenese

Auch die Diversität der Bakterien ist von ungeahntem Ausmaß. Schätzungen der Anzahl von Bakterienarten bewegen sich in der Größenordnung von 10^5 bis 10^7 [47] (oder sogar bis 10^8 [48] oder, nach jüngsten Schätzungen aufgrund mariner Untersuchungen, 10^9 [49]). Allerdings ist der für vielzellige Organismen entwickelte Artbegriff kaum auf Bakterien anwendbar, weil sie keine Sexualität im eigentlichen Sinne aufweisen. C.B. van Niel hält 1955 die Anwendung der taxonomischen Kategorien von Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen auf Bakterien für eine bloße Fassade, und er plädiert daher dafür, Bakterien überhaupt nicht in Arten (»species«) zu klassifizieren, sondern stattdessen von *Biotypen* (»biotypes«) zu sprechen.[50] Dieser Vorschlag setzt sich allerdings nicht durch. Die geläufige Definition einer Bakterienart bezieht sich auf die Hybridisierung von DNA-Strängen zweier Bakterienstämme, die bis zu einer Temperaturerhöhung um 5°C stabil bleibt.[51] Würde auf gleicher Grundlage jedoch auch die Taxonomie der Wirbeltiere betrieben, dann müssten zahlreiche wohlunterschiedene Arten zu einer Art zusammengefasst werden.[52] Die Diversität der Bakterien lässt sich also eher auf genetischer Ebene als auf der Basis von »Arten« angeben.[53] Wegen der Häufigkeit des »lateralen« oder »horizontalen« Gentransfers zwischen Bakterien der gleichen Generation ist vorgeschlagen worden, alle Bakterien nicht als getrennte Arten, sondern als einen großen »Superorganismus« anzusehen (↑Organismus).[54] Die bakterielle Welt erscheint insgesamt als eine Einheit, die als Ganze evolviert ist und in der die Abgrenzung von Arten kaum möglich ist.[55] Jedenfalls lässt der regelmäßige Austausch von Genen zwischen Bakterien die Aussicht auf die Möglichkeit, einen »Stammbaum« der Bakterien zu erstellen, sehr fraglich erscheinen.[56]

Einflussreiche Bakteriologen aus der Mitte des 20. Jahrhunderts sind der Auffassung, dass die Bakterien insgesamt eine monophyletische Gruppe bilden.[57] Neben der Annahme einer phylogenetischen Ursprünglichkeit wird seit den 1970er Jahren auch die Möglichkeit diskutiert, dass die Bakterienals Reduktionsformen der Eukaryoten entstanden sind.[58] Der Bakteriologe K.A. Bisset vertritt diese Auffassung 1973 ausdrücklich (»bacteria […] are almost certainly derived from other, more primitive, flagellate protista«).[59] Bisset verbindet diese These mit einer Kritik an der Charakterisierung der Bakterien allein über negative Merkmale (Fehlen des Zellkerns, der Mitose und echter Sexualität). Klassifikationen aufgrund des Fehlens von Merkmalen hätten in der Biologie keinen Bestand (»Positive groupings, based on negative criteria, are seldom durable in biology«).[60] Andere Biologen, unter ihnen 1998 E. Mayr, verteidigen dagegen die Prokaryoten-Eukaryoten-Zweiteilung und halten Klassifikationen aufgrund des Fehlens von Merkmalen generell für zulässig (»The nonpossession of a character is as positive a character in any traditional classification as is its possession (except in cases when the loss of a character can be determined with certainty)«).[61]

Klassifikation in der 2. Hälfte des 20. Jh.

Die Einheitlichkeit der Gruppe der Bakterien gilt bis in die 1970er Jahre als gesichert. Vor allem das Fehlen eines echten Zellkerns begründet ihre Unterschiedenheit von allen anderen Organismen: »The distinctive property of bacteria and blue-green algae ist the procaryotic nature of their cells. It is on this basis that they can be clearly segregated from all other protists (namely, other algae protozoa and fungi), which have eucaryotic cells«[62]. Wegen ihrer Form als »zelluläre Entititäten« werden die Bakterien von den zitierten Autoren zu den Protisten gerechnet; meist werden sie jedoch von diesen unterschieden. Erst in den 70er Jahren wird deutlich, dass es innerhalb der Bakterien eine Gruppe gibt, die ***Archaebakterien*** (»archaebacteria«), die in gewissen Merkmalen den Eukaryoten stärker ähneln als den anderen Bakterien, die diesen als ***Eubakterien*** (»eubacteria«) gegenübergestellt werden.[63] Viele Archaebakterien sind durch die Fähigkeit ausgezeichnet, in extremen Umweltbedingungen (Hitze, hohe Salzkonzentration) überleben

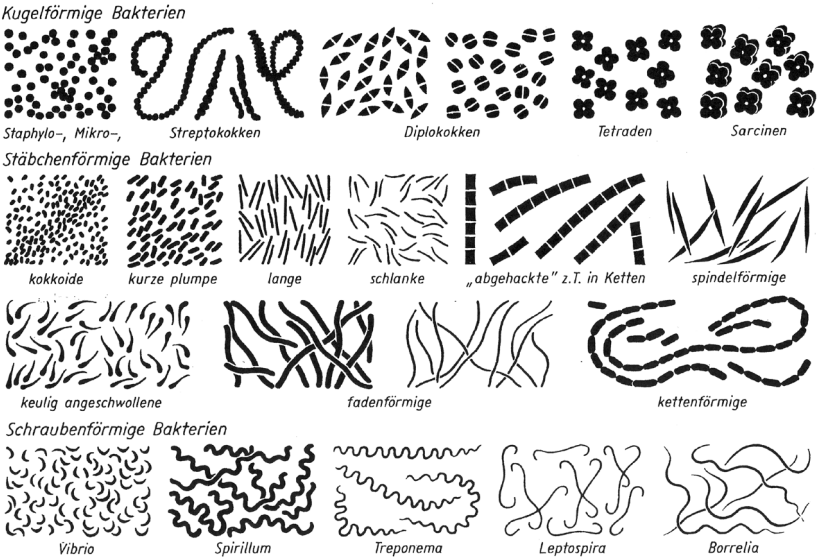


Abb. 33. Gestalten von Bakterien (aus Urania Pflanzenreich. Viren, Bakterien, Algen, Pilze, 1991: 107).

zu können; andere weisen eine einmalige Stoffwechselphysiologie auf, insofern sie ihre Energie aus der Umsetzung von Wasserstoff und Kohlendioxid in Methan gewinnen.[64] Ihre isolierte phylogenetische Stellung wird mit Stammbäumen begründet, die auf der Ähnlichkeit der ribosomalen RNA beruhen. C.R. Woese et al. schlagen 1990 aufgrund ihrer RNA-Analysen vor, die Bakterien, Moneren bzw. Prokaryoten als einheitliche Gruppe aufzulösen und alle Organismen in die drei »Domänen« *Bacteria*, *Archaea* und *Eucarya* zu gliedern (↑Taxonomie).[65] Diese Einteilung ist jedoch umstritten, weil es auf struktureller Ebene viele Ähnlichkeiten zwischen Eubakterien und Archaebakterien gibt. Außerdem existiert innerhalb der Archaebakterien offenbar eine Gruppe, deren Vertreter den Eukaryoten ähnlicher sind als den anderen Archaebakterien.[66]

Genot, Progenot, Protogenot

Aufgrund von Unterschieden im Mechanismus der Translation unterscheidet C.R. Woese zwei Typen von Organismen, die er ***Progenot*** (»progenote«[67]) und *Genot* (»genote«[68]) nennt. Der Progenot bildet nach Woese ein theoretisches Konstrukt eines Organismus, der noch über keine scharfe Trennung von Genotyp und Phänotyp verfügt. Weil die Organismen dieses Typs nur einen rudimentären Translationsmechanismus haben, können sie ihre Proteine nicht genau reproduzieren und bleiben damit weit unter der Komplexität der heutigen Prokaryoten. Der *universelle Vorfahre* (»universal ancestor«[69]) aller heutigen Pro- und Eukaryoten (zusammen: den »Genoten«) entsprach nach Woese dem Typ des Progenots. Nicht die Prokaryoten, sondern die Progenoten bildeten also die Vorfahren der Eukaryoten.

Um den Progenot als Organisationstyp von der (natürlich paraphyletischen) taxonomischen Gruppe der Vorfahren abzugrenzen, ist für diese Gruppe der Vorfahren aller rezenten Lebewesen der Begriff ***Protogenot*** (»protogenote«) geprägt worden[70] – eine Benennung, die umstritten ist, weil sie verwirrende Ähnlichkeit mit dem zytologisch definierten Ausdruck ›Progenot‹ aufweise[71].

Extreme Lebensformen

In Bezug auf Größe und Lebensbedingungen befinden sich unter den Bakterien die außergewöhnlichsten Lebensformen, die bekannt sind. Die kleinsten selbständig vermehrungsfähigen Organismen sind Bakterien der Mycoplasma-Gruppe. Sie sind kleiner als 1 µm und leben als Schmarotzer auf anderen Organismen, z.B. auf den Häuten der Atemwege und des Genitalsystems von Säugetieren und Vögeln. Unter den Bakterien aus der Mycoplasma-Gruppe befindet sich auch der Organismus, der über das kleinste bisher gefundene Genom verfügt: Das vollständig sequenzierte Genom von *Mycoplasma genitalium* umfasst 580.000 Basenpaare, die sich auf 517 Gene verteilen, von denen wiederum 480 für ein Protein kodieren (von rund 100 dieser Proteine ist allerdings

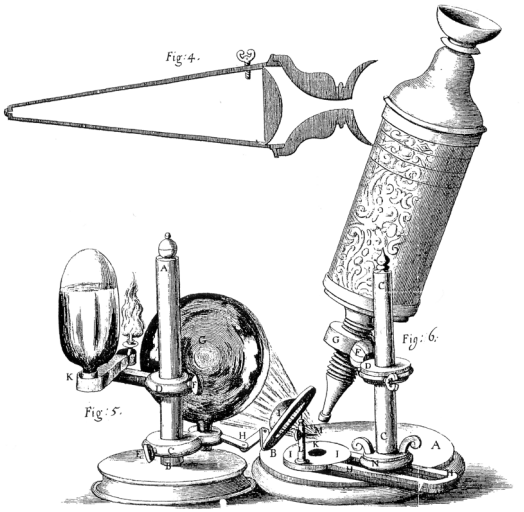


Abb. 34. Die erste Darstellung eines Mikroskops. Rechts (Fig. 6) das Mikroskop, links (Fig. 5) die Beleuchtungseinrichtung, oben (Fig. 4) Querschnitt durch das Mikroskop (aus Hooke, R. (1665). Micrographia (New York 1961): Schem. I).

nicht bekannt, welche Funktion sie haben). Mutationsversuche, die nachweisen sollten, welche Gene für das Bakterium unter Laborbedingungen lebensnotwendig sind, zeigen, dass zwischen 265 und 350 Genen das minimale Genom für *Mycoplasma genitalium* ausmachen.[72] Zum Vergleich: Das Genom der Taufliege *Drosophila melanogaster* umfasst etwa 10^8 Basenpaare und 13.600 Gene; das Genom eines Menschen weist drei Milliarden Basenpaare und ca. 30-40.000 (proteincodierende) Gene auf; und einfache Viren, die aber meist nicht als selbständige Lebewesen zählen, weil sie für ihre Reproduktion auf andere Organismen angewiesen sind, haben ein Genom von nur einigen Tausend Basenpaaren.

Die Existenz selbständiger Lebewesen, die kleiner als 0,2 µm sind, der sogenannten ***Nanobakterien*** oder *Nannobakterien*, ist umstritten.[73] Sie sollen bis zu 20 nm klein sein können und damit etwa die Größe eines Ribosomen der Eukaryonten erreichen (zum Vergleich: die DNA-Doppelhelix hat einen Durchmesser von 2 nm, 100 Basenpaare entsprechen etwa einer Länge von 30 nm). Bakterienartige Abdrücke von dieser Größe sind in Gesteinen festgestellt worden (u.a. auch vom Mars[74]). Auf der Erde werden Nanobakterien als Minaturformen von Bakterien unter extremen ökologischen Bedingungen beschrieben.[75] Außerdem soll ähnlichen Organismen, die im Blut nachweisbar sind, eine Rolle bei der Pathogenese von Nierensteinen und anderen Krankheiten zukommen.[76] Untersuchungen an Laborganismen von Sandsteinen aus Australien legen das Vorhandensein von DNA nahe.[77] Weil die systematische Stellung dieser vermuteten Organismen noch nicht geklärt ist, ihre Verwandtschaft zu den Bakterien also noch unsicher ist, werden sie auch als ***Nanoben*** bezeichnet.[78] Der bisher rein morphologisch vorliegende Befund der Nanoorganismen, d.h. der noch nicht nachgewiesene Stoffwechsel, und die extreme Kleinheit – Organismen, die kleiner als 0,1 µm sind, gelten aus theoretischen Gründen als unmöglich – machen ihre Existenz hoch umstritten.[79] Neuere Untersuchungen legen aber nahe, dass es sich bei ihnen nicht um Lebewesen handelt, sondern um kleine Kalkstücke, die von Proteinen und anderen organischen Molekülen umhüllt sind.[80]

Moneren

O.F. Müller bezeichnet 1773 das »kleinste und einfachste Tierchen«, das ihm das einfache Mikroskop zeigt, als *Monas* (»Animalculum omnium, quæ microscopium simplex offert, minimum, simplicissimum«).[81] C.G. Ehrenberg gebraucht diesen Ausdruck 1838 für die erste Gattung der Familie der Monadinen (»Monadina«). Eine »Monade« (lat. »monas«) charakterisiert Ehrenberg durch ihren kugeligen bis länglichen Körper, der bei der Fortbewegung keine Verformung zeigt und außerdem nicht über Füße, Haare oder einen Schwanz verfügt und sich nicht zu einem Verband aus mehreren Individuen »in Form einer Beere« zusammenlagert (wie viele andere »Infusionsthierchen«).[82]

E. Haeckel rechnet 1866 die ihm bekannten Organismen von der Größe der Bakterien, aber auch einige größere, die er als ›Amoeben‹ bezeichnet, zur Gruppe der *Moneren* (von griech. ›μονήρης‹ »einfach«).[83] Er versteht darunter, »vollkommen homogene Organismen«[84], die keine Organe haben, die also eigentlich nichts anderes seien als »in sich ganz gleichartige Eiweissklumpen«[85]. Taxonomisch stellt er sie in das neben Pflanzen und Tieren stehende dritte Reich der Protisten (↑Einzeller). In Haeckels Stammbaum der Organismen nehmen die Moneren den basalen Bereich des Stamms ein; zu ihnen zählen also auch die allen Organismen gemeinsamen Vorfahren. Nachdem F. Cohn 1875 die große Ähnlichkeit zwischen Bakterien und Blaualgen erkennt, und beide in der Gruppe der *Schizophyta* zusammenfasst, ordnet Haeckel auch die Blaualgen in die Gruppe der Moneren (so in seinen ›Lebenswundern‹ von 1904[86]).

Von allen anderen Organismen sind die Moneren durch das Fehlen eines echten Zellkerns unterschieden. H.F. Copeland gliedert sie deshalb aus den Protisten aus und stellt sie als vierte Gruppe neben diese und die Pflanzen sowie die Tiere (↑Taxonomie).[87] Auch in späteren Klassifikationen, so bei Whittaker[88], Margulis[89] und Leedale[90] behalten sie diesen Status eines »Reichs«.

Prokaryoten/Eukaryoten

Der erste, der die terminologische Unterscheidung von Prokaryoten und Eukaryoten trifft, ist 1925 der französische Meeresbiologe E. Chatton (↑Taxonomie).[91] Für Chatton ist dies eine Unterteilung innerhalb der Protisten; erst später werden die Prokaryoten aus den Protisten ausgegliedert (↑Einzeller). Die von Chatton vorgeschlagene Unterscheidung von Prokaryoten und Eukaryoten setzt sich erst lange Zeit nach seiner Publikation durch. In den 1930er Jahren übernimmt A. Lwoff die Unterscheidung als Zweiteilung innerhalb der Protisten (»*Protistes Procaryotes*, dépourvus de noyau défini et de mitochondries individualisées: Bactéries et forms affines«; »*Protistes Eucaryotes*, pourvus d'un noyau et de mitochondries«) (↑Taxonomie).[92]

Erst nachdem elektronenmikroskopisch klar unterschieden werden kann zwischen Organismen aus Zellen mit einem Kern, der von einer Membran umschlossen wird, und anderen, die einen solchen Kern nicht besitzen, etabliert sich die Unterscheidung. Sie wird allgemein verbreitet, nachdem E.C. Dougherty sie 1957 erneut vorschlägt[93] und R.Y. Stanier und Kollegen sie 1963 in ihr Lehrbuch aufnehmen[94]. Die Eukaryoten verfügen über einen echten membranumspannten Zellkern und andere Zellorganellen, die sich bei den einfacher gebauten Prokaryoten nicht finden Die zellkernartige Struktur der Bakterien und Blaualgen (er nennt sie zusammen *Monera*) bezeichnet Dougherty als *Prokaryon*, den der höher organisierten Organismen *Eukaryon*.

In der deutschen Schreibung etabliert sich neben der englischen Version ›Prokaryot‹/›Eukaryot‹ auch die Version *Prokaryont/Eukaryont*. G. Wagner und T. Börner empfehlen 1977 aus philologischer Sicht auch für das Deutsche die Schreibung ›Prokaryot‹/›Eukaryot‹ (wegen der Herleitung vom griechischen Adjektiv ›καρυοτός‹ »kernartig«).[95]

Mikroskop

Zur Bezeichnung optischer Instrumente (bestehend aus mehreren Linsen) zur Beobachtung sehr kleiner Gegenstände erscheint der Ausdruck ›Mikroskop‹ vereinzelt seit Mitte der 1620er Jahre im Kreis der italienischen ›Accademia dei Lincei‹ (der Luchsäugigen), zuerst in einem Brief G. Fabers vom 13. April 1625.[96] Das Wort stellt eine Parallelbildung zu dem ein Jahrzehnt älteren ›Teleskop‹ dar. Erst seit Mitte des 17. Jahrhunderts wird das Wort häufiger verwendet (engl. Wilkins 1648: »We see what strange discoveries of extream minute bodies, (as lice, wheal-worms, mites, and the like) are made by the Microscope, wherein their severall parts (which are altogether invisible to the bare eye) will distinctly appear«[97]; Highmore 1651: »Microscope«[98]).

Eine optische Vergrößerung mittels wassergefüllter Glasschalen und -kugeln wird bereits in der Antike, so bei Plinius und Seneca, beschrieben (Seneca: »Die kleinsten, kaum lesbaren Buchstaben sehen wir größer und schärfer, als sie in Wirklichkeit sind, durch eine mit Wasser gefüllte, gläserne Kugel«).[99] Die Ursprünge von Mikroskopen mit mehrern Linsen gehen aber auf die Jahre um 1600 zurück, ohne dass ein einzelner Erfinder des Mikroskops benannt werden kann.[100] Frühe Experimente mit mehreren vergrößernden Linsen macht C.J. Drebbel 1605. Die älteste Überlieferung einer Abbildung eines Mikroskops bezieht sich auf ein Mikroskop Drebbels und findet sich als grobe handschriftliche Skizze in einem Tagebucheintrag I. Beeckmans aus dem Jahr 1631.[101] Auch Galilei entwickelt 1609 ein aus einer konvexen und einer konkaven Linse zusammengesetztes Mikroskop (das »Occhialino«). Als erste mittels eines Mikroskops erstellte Abbildung gilt die Darstellung von Bienen durch F. Stelluti von 1625 (↑Morphologie: Abb. 323). Die erste im Druck erschienene Darstellung eines zweilinsige Mikroskops, die dessen Aufbau genau dokumentiert, stammt von R. Hooke aus dem Jahr 1665 (vgl. Abb. 34). Linsen besonders guter Qualität fertigt A. van Leeuwenhoek ab 1680 an; seine Mikroskope erreichen eine etwa 270-fache Vergrößerung. Zur Verbesserung des Kontrasts vorhandener Strukturen setzt van Leeuwenhoek Farbstoffe ein. Die mithilfe von Mikroskopen durchgeführten anatomischen Untersuchungen von M. Malpighi und N. Grew markieren Höhepunkte der frühen Mikroskopierkunst (u.a. Entdeckung der Blutkapillaren durch Malpighi; ↑Kreislauf).

Eine wesentliche Innovation in der Mikroskopiertechnik stellt die Entwicklung von achromatischen Linsensystemen zur Korrektur von Farbfehlern im frühen 19. Jahrhundert dar. V. und C. Chevalier bauen 1824 ein achromatisches Mikroskop mit einem Objektiv aus mehreren Linsenpaaren, das von J.J. Lister 1830 weiter verbessert wird. Mittels dieser

achromatischen Mikroskope können bahnbrechende Beobachtungen im Bereich der Feinstruktur von Pflanzen und Tieren gemacht werden, v.a. die Entdeckung der ↑Zellen als universalen Bausteinen der Lebewesen am Ende der 1830er Jahre. Die Grundlagen der physikalischen Theorie des Lichtmikroskops legt 1873 E. Abbe aus Jena.[102] Mit seiner Konstruktion von Mikroskopen, die das Phänomen der Beugung systematisch berücksichtigt, kann eine wesentlich höhere Auflösung erzielt werden als mit den auf Erfahrungswerten beruhenden älteren Kostruktionen.

Eine weitere Revolution der Mikroskopiertechnik vollzieht sich mit der Erfindung des Elektronenmikroskops durch A.F.E. Ruska, M. Knoll und B. von Borries im Jahr 1938 (↑Virus: Abb. 560).

Weil das mikroskopische Bild nicht in einer einfachen Vergrößerung des mit bloßem Auge zu Sehendem besteht, sondern auch nicht direkt mit dem Objekt verbundene Phänomene als Nebenprodukte des optischen Systems (»Artefakte«) zeigt, spielen in der Deutung der mikroskopischen Abbildungen antirealistische Einschätzungen schon immer eine gewisse Rolle. Diese können so weit gehen, dass der Einsatz von Mikroskopen gänzlich abgelehnt wird, wie etwa zu Beginn des 19. Jahrhunderts von X. Bichat. Auf grundsätzlich anderen physikalischen Phänomenen als das Sehen mit dem bloßen Auge beruht die Lichtmikroskopie seitdem sie mit den Mikroskopen Abbes die Beugung systematisch berücksichtigt. Nicht mehr die bloße Reflexion des Lichts, sondern Transmission, Absorption und Beugung bestimmen das gesehene Bild. Um die konstruktiven Elemente im mikroskopischen Bild zu betonen, kann man mit I. Hacking auf Distanz zu einer bloßen »Zuschauertheorie des Mikroskopierens« gehen: »Nicht durch bloßes Hinschauen, sondern durch aktives Handeln lernt man etwas durch ein Mikroskop sehen«.[103]

Nachweise

1 Ehrenberg, C.G. (1828). Die geographische Verbreitung der Infusionsthierchen in Nord-Africa und West-Asien: 15 [?]; vgl. ders. & Hemprich, F.W. (1829). Symbolae physicae, Bd. 9: Animalia evertebrata: Phytozoa: Polygastrica et Rotatoria; Abb.: Tab. I et II.
2 Ehrenberg, C.G. (1838). Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur: 75.
3 Nägeli, C. von (1857) in: Caspary, R. (1857). Bericht über die botanische Sektion der 33. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte. Bot. Zeitung 15, 749-776: 760.
4 Nägeli, C. von (1877). Die niederen Pilze in ihren Beziehungen zu den Infectionskrankheiten und der Gesundheitspflege: 3.
5 a.a.O.: 4.
6 Hoffmann, H. (1869). Ueber Bacterien. Bot. Zeitung 27, 233-242; 249-257; 265-272; 281-291; 305-314; 321-332.
7 Vgl. Cohn, F. (1872). Ueber Bacterien, die kleinsten lebenden Wesen; Cienkowski, L. (1877). Zur Morphologie der Bacterien; Kuehn, P. (1879). Ein Beitrag zur Biologie der Bacterien; Bary, A. de (1884). Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien; ders. (1885). Vorlesungen über Bacterien.
8 Cohn (1872).
9 De Bary (1884): 490.
10 Anonymus (1884). Review: Magnin, A. & Sternberg, G.M. (1883). Bacteria. Science 3, 362-364: 362; Anonymus (1884). Athenæum 1884: 281; Crookshank, E.M. (1886). Manuel pratique de bactériologie basée sur les méthodes de Koch; Centralblatt für Bacteriologie und Parasitenkunde (Jena) 1.1887-; Du Bois-Reymond, E. (1892). Ansprache an Se. Exzellenz Hrn. von Helmholtz zur Feier seines fünfzigjährigen Doktorjubiläums in der Gesamtsitzung der Akademie der Wissenschaften am 3. November 1892 (Reden 2. Aufl., Bd. 2, Leipzig 1912, 643-648): 644.
11 Sédillot, L. (1878). De l'influence des découvertes de M. Pasteur sur le progrès de la chirurgie. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 86, 634-640: 634.
12 MacCormac, W. (1880). Antiseptic Surgery: 105 (nach OED 1989).
13 [Lapham, W.G.] (1880). [The Relation of Medium-Power Objectives to Micro-Biology]. Meeting of the American Society of Microscopists at Detroit. Science 13, 160.
14 Pasteur, L. (1888) nach Boutibonnes, P. (1999). Microorganisme. Dict. Hist. Phil. Sci. 643-648: 647; Pop. Sci. Monthly 33 (1888), 341 (nach OED 1989); Anonymus (1889). Health Matters: The Pasteur Institute. Science 13, 87.
15 Kircher, A. (1658). Scrutinium pestis; vgl. Riley, W.A. (1910). Earlier references to the relation of flies to disease. Science 31, 263-264; vgl. aber Torrey, H.B. (1938). Athanasius Kircher and the progress of medicine. Osiris 5, 246-275: 254f.
16 Smit, P. & Heniger, J. (1975). Antoni van Leeuwenhoek (1632-1723) and the discovery of bacteria. Antonie van Leeuwenhoek 41, 217-228: 221; vgl. Leeuwenhoek, A. van (1676). Brief vom 9. Okt. 1676 (Collected Letters, vol.

2 (1941): 91; 95).
17 Leeuwenhoek, A. van (1683). [Brief vom 17. Sept. 1683]; vgl. Porter, J.R: (1976). Antony van Leeuwenhoek: Tercentenary of his discovery of bacteria. Bact. Rev. 40, 260-269.
18 Linné, C. von (1735/59). Systema naturae.
19 Müller, O.F. (1773). Vermium terrestrium et fluviatilium seu animalium infusorium, helminthicorum et testaceorum, non marinorum succinata historia, vol. I: Monas; Vibrio; ders. (1786). Animalcula infusoria: 1 [Monas]; 45 [Vibrio, Bacillus].
20 Gram, H.C.J. (1884). Ueber die isolierte Färbung der Schizomyceten in Schnitt- und Trockenpräparaten. Fortschr. Med. B2, 198-202.
21 Pollender, A. (1855). Microscopische und microchemische Untersuchungen des Milzbrandblutes, so wie über Wesen und Kur des Milzbrandes. Vierteljahrsschr. gerichtl. öffentl. Med. 8, 103-114; Brauell, F. (1857). Versuche und Untersuchungen betreffend den Milzbrand des Menschen und der Thiere. Arch. path. Anat. Physiol. 14, 432-466.
22 Davaine, C.J. (1863). Recherches sur les infusoirs du sang dans la maladie connue sous le nom de sang de rate. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 57, 220-223; 351-353; 386.
23 Koch, R. (1876). Die Aetiologie der Milzbrandkrankheit, begründet auf die Entwicklungsgeschichte des Bacillus Anthracis. Beitr. Biol. Pflanzen 2, 277-310.
24 Vgl. Schlich, T. (1997). Repräsentationen von Krankheitserregern. Wie Robert Koch Bakerien als Krankheitserreger dargestellt hat. In: Rheinberg, H.-J., Hagner, M. & Wahrig-Schmidt, B. (Hg.). Räume des Wissens: Spur, Codierung Repräsentation, 165-190.
25 Koch, R. (1877). Verfahren zur Untersuchung, zum Conservieren und Photographieren der Bacterien. Beitr. Biol. Pflanzen 2, 399-434.
26 Koch, R. (1882). Die Aetiologie der Tuberkulose. Berl. klin. Wochenschr. 19, 221-230; ders. (1884). Die Aetiologie der Tuberkulose. Mitt. kaiserl. Gesundheitsamte 2, 1-88.
27 Koch, R. (1884). Conferenz zur Erörterung der Cholerafrage. Berl. klin. Wochenschr. 21, 478-483.
28 Koch, R. (1878). Untersuchungen über die Aetiologie der Wundinfectionskrankheiten: 70.
29 Koch (1882): 225; vgl. Hitchins, A.P. & Leikind, M.C. (1939). The introduction of agar-agar into bacteriology. J. Bacteriol. 37, 485-493.
30 Schwarz, E. (1870). Ueber den sogenannten blauen Eiter. Wiener medizinische Presse 11, 241-245: 244.
31 Klebs, E. (1873). Beiträge zur Kenntnis der Micrococcen. Arch. exp. Pathol. Pharmakol. 1, 32-64: 52.
32 Perty, M. (1852). Zur Kenntniss kleinster Lebensformen nach Bau, Funktionen, Systematik.
33 Hallier, E. (1866). Die pflanzlichen Parasiten des menschlichen Körpers; ders. (1868). Parasitologische Untersuchungen bezüglich auf die pflanzlichen Organismen bei Masern, Hungertyphus, Darmtyphus, Blattern, Kuhpocken, Schafpocken, Cholera nostras etc.; Billroth, T. (1874). Untersuchungen über die Vegetationsformen der *Coccobacteria septica*; Zopf, W. (1883). Die Spaltpilze.
34 Escherich, T. (1887). Über Darmbacterien im Allgemeinen und diejenigen der Säuglinge im Besonderen. Centralbl. Bakteriol. Parasitenk. 1, 705-713: 707.
35 Schottelius, M. (1899). Die Bedeutung der Darmbacterien für die Ernährung. Arch. Hyg. 34, 210-243.
36 Vinogradskij, S.N. (1887). Ueber Schwefelbakterien. Bot. Zeitung 45, 606-610.
37 Vinogradskij, S.N. (1890-91). Recherches sur les organismes de la nitrification. Ann. Inst. Pateur 4, 213-231; 257-275; 760-771; 5, 92-100, 577-616; ders. (1890). Sur les organismes de la nitrification. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 110, 1013-1016.
38 Vinogradskij, S.N. (1893). Sur l'assimilation de l'azote gazeux de l'atmosphère par les microbes. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 116, 1385-1392.
39 Beijerinck, M.W. (1888). Die Bacterien der Papilionaceen-Knöllchen. Bot. Zeitung 46, 725-735; 741-750; 757-771; 781-790; 797-804.
40 Vgl. Brock, T.D. (ed.) (1961). Milestones in Microbiology; Le Chevalier, H.A. & Solorotovsky, M. (1965). Three Centuries of Microbiology; Collard, P. (1976). The Development of Microbiology.
41 Kützing, F.T. (1837). Organische Untersuchungen über die Hefe und Essigmutter. J. prakt. Chem. 11, 381-409; Schwann, T. (1837). Vorläufige Mittheilung, betreffend Versuche über die Weingährung und Fäulnis. Ann. Phys. Chem. 41, 184-193.
42 Liebig, J. (1839). Über die Erscheinungen der Gährung, Fäulnis und Verwesung.
43 Pasteur, L. (1857). Mémoire sur la fermentation appelé lactique. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 45, 913-916; ders. (1857). Mémoire sur la fermentation alcoolique. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 45, 1032-1036; ders. (1858). Mémoire sur la fermentation de l'acide tartrique. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 46, 615-618.
44 Whitman,W.B., Coleman, D.C. & Wiebe, W.J. (1998). Prokaryotes: the unseen majority. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 95, 6578-6583.
45 Richter, D.D. & Markewitz, D. (1995). How deep is soil? Bioscience 45, 600-609.
46 Zavarzin, G.A. (2003). Coming-into-being of the system of biogeochemical cycles. Paleontol. J. 6, 16-24; ders. (2007). Microbial biosphere. Paleontol. J. 40, Suppl. 4, S425-S433.
47 Hammond, P.M. (1995). Described and estimated species numbers: an objective assessment of current knowledge. In: Allsopp, D., Hawksworth, D.L. & Colwell, R.R. (eds.). Microbial Diversity and Ecosystem Function, 29-71.
48 Tudge, C. (2002). The Variety of Life: 8.
49 Vgl. Hance, J. (2010). Close to a billion species: ocean exploration reveals shocking diversity of tiny marine life. mongabay.com, April 19, 2010; Schuh, H. (2010). Warum wissen wir so wenig über das Meer? Die Zeit Nr. 30 (22. Juli 2010), 29-30.
50 Niel, C.B. van (1955). Classification and taxonomy of the bacteria and blue green algae. In: Kessel, E.L. (ed.). A Century of Progress in the Natural Sciences, 1853-1953, 89-114.
51 Wayne, L.G. et al. (1987). Report of the ad hoc committee on reconciliation of approaches to bacterial systematics. Int. J. System. Bacteriol. 37, 463-464.

52 Sibley, C.G., Ahlquist, J.A. & Monroe, B.L. (1988). A classification of the living birds of the world, based on DNA-DNA hybridization studies. Auk 105, 409-423.
53 Woese, C.R. (1998). Default taxonomy: Ernst Mayr's view of the microbial world. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 95, 11043-11046: 11045f.
54 Sonea, S. & Panisset, P. (1983). The New Bacteriology: 21f.; Sonea, S. & Mathieu, L.G. (2000). Prokaryotology; vgl. Ruiz-Mirazo, K., Etxeberria, A., Moreno, A. & Ibáñez, J. (2000). Organisms and their place in biology. Theor. Biosci. 119, 209-233: 224.
55 Sonea, S. (1988). A bacterial way of life. Nature 331, 216.
56 Martin, W. (1999). Mosaic bacterial chromosomes: a challenge en route to a tree of genomes. Bioessays 21, 99-104; Doolittle, W.F. (2000). Uprooting the tree of life. Sci. Amer. Feb. 2000, 90-95.
57 Stanier, R.Y., Doudoroff, M. & Adelberg, E.A. (1957/63). The Microbial World; dagegen aber Pringsheim, E.G. (1949). The relationship between bacteria and mycophyceae. Bacteriol. Rev. 13, 47-98; vgl. Sapp, J. (2005). The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology. Microb. Molec. Biol. Rev. 69, 292-305: 295.
58 Stanier, R.Y. (1970). Some aspects of the biology of cells and their possible evolutionary significance. In: Charles, H.P. & Knight, B.C. (eds.). Organization and Control and Prokaryotic Cells, 1-38.
59 Bisset, K.A. (1973). Do bacteria have a nuclear membrane? Nature 241, 45.
60 ebd.
61 Mayr, E. (1998). Two empires or three? Proc. Nat. Acad. Sci. USA 95, 9720-9723: 9721; vgl. Sapp (2005): 303f.; zur Zulässigkeit fehlender Merkmale für die Klassifikation, vgl. Ax, P. (1988). Systematik in der Biologie: 74.
62 Stanier, R.Y. & Niel, C.B. van (1962). The concept of a bacterium. Arch. Mikrobiol. 42, 17-35: 20f.
63 Woese, C.R. & Fox, G.E. (1977). Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 74, 5088-5090.
64 Howland, J.L. (2000). The Surprising Archaea. Discovering Another Domain of Life.
65 Woese, C.R., Kandler, O. & Wheelis, M.L. (1990). Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 87, 4576-4579.
66 Koonin, E.V. et la. (1997). Comparison of archaeal and bacterial genomes: computer analysis of protein sequences predicts novel functions and suggests a chimeric origin of Archaea. Molec. Microbiol. 25, 619-637; Gupta, R. (1998). Protein phylogenies and signature sequence: a reappraisal of evolutionary relationships among Archaebacteria, Eubacteria, aund Eukaryotes. Microbiol. Molec. Biol. Rev. 62, 1435-1491.
67 Woese, C.R. & Fox, G.E. (1977). The concept of cellular evolution. J. Molec. Evol. 10, 1-6: 3.
68 Woese, C.R. (1987). Bacterial evolution. Microbiol. Rev. 51, 221-271: 263.
69 ebd.
70 Benner, S.A. & Ellington, A.D. (1990). "Progenote" or "Protogenote"? Science 248, 943-944: 943.
71 Popper, K.R. & Wächtershäuser, G. (1990). Progenote or Protogenote? Science 250, 1070.
72 Hutchison, C.A. III et al. (1999). Global transposon mutagenesis and a minimal mycoplasma genome. Science 286, 2165-2169: 2166.
73 Folk, R.L. (1993). SEM imaging of bacteria and nannobacteria in carbonate sediments and rocks. J. Sediment. Petrology 63, 990-999; vgl. Vainshtein, M.B. (2000). Nannobacteria. Microbiol. 69, 129-138.
74 McKay, D.S. et al. (1996). Search for past life on Mars: possible relic biogenic activity in Martian meteorite ALH84001. Science 273, 924-926.
75 Anderson, J.M. (1984). Review: Mashall, K.C. (1982). Advances in Microbial Ecology. J. Appl. Ecol. 21, 390-391: 390.
76 Kajander, E.O. et al. (1994). Comparison of staphylococci and novel bacteria like particles from blood. Zentralbl. Bakteriol. 26, 147-149.
77 Uwins, P.J.R., Webb, R.I. & Taylor, A.P. (1998). Novel nano-organisms from Australian sandstones. Amer. Mineralog. 83, 1541-1550.
78 a.a.O.: 1541.
79 Maniloff, J. (1997). Nannobacteria: size limits and evidence. Science 276, 1776.
80 Martel, J. & Young, J.D. (2008). Purported nanobacteria in human blood as calcium carbonate nanoparticles. Proc. Nat. Acad. Sci. U S A. 105 (14), 5549-5554.
81 Müller, O.F. (1773). Vermium terrestrium et fluviatilium seu animalium infusorium, helminthicorum et testaceorum, non marinorum succinata historia, vol. I: 25.
82 Ehrenberg, C.G. (1838). Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen: 3.
83 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, Bd. 1: 135.
84 a.a.O.: 133.
85 a.a.O.: 135.
86 Haeckel, E. (1904). Die Lebenswunder: 217ff.
87 Copeland, H.F. (1938). The kingdoms of organisms. Quart. Rev. Biol. 13, 383-420.
88 Whittaker, R.H. (1969). New concepts of kingdoms of organisms. Science 163, 150-160.
89 Margulis, L. (1971). Whittaker's five kingdoms of organisms: minor revisions suggested by consideration of the origin of mitosis. Evolution 25, 242-245.
90 Leedale, G.F. (1974). How many are the kingdoms of organisms? Taxon 23, 261-270.
91 Chatton, E. (1925). *Pansporella perplexa*, amoebien à spores, protégées parasite des daphnies. Réflexions sur la biologie et la phylogénie des protozoaires. Ann. Sci. Nat. Zool. (sér. 10) 8, 5-84: 76f.
92 Lwoff, A. (1932). Recherches biochimiques sur la nutrition des protozoaires: 3; ders. (1938). Remarques sur la physiologie comparée des protistes eucaryotes. Les leucophytes et l'oxytrophie. Arch. Protistenk. 90, 194-209: 194.
93 Dougherty, E.C. (1957). Neologisms needed for the structure of primitive organisms I. Types of nuclei. J. Protozool. (Suppl.) 4, 14.
94 Stanier, R.Y., Doudoroff, M. & Adelberg, E.A.

(1957/63). The Microbial World.

95 Wagner, G. & Börner, T. (1977). Zur Etymologie von „Prokaryota“ und „Eukaryota“. Biol. Rundsch. 15, 121-123.

96 Faber, G. [Brief an F. Cesi vom 13. April 1625]. Accademia dei Lincei (Rom), Carteggio 841, p. 1038 (Abdruck in G. Galilei, Opere, ed. A. Favaro, Florenz 1968, vol. XIII, 264); vgl. Gabrieli, G. (1940). Voci lincee nella lingua scientifica italiana. Lingua Nostra 2, 87-91: 89 (auch in: Contributi alla storia della Accademia dei Lincei, Rom 1989, 2 Bde., I, 373-384); Lüthy, C.H. (1996). Atomism, lynceus, and the fate of seventeenth-century microscopy. Early Science and Medicine 1, 1-27: 1; Freedberg, D. (2002). The Eye of the Lynx. Galileo, his Friends, and the Beginnings of Modern Natural History: 153.

97 Wilkins, J. (1648). Mathematicall Magick, 2 vols.: I, 115f. (Kap. xvi).

98 Highmore, N. (1651). The History of Generation. Examining the Several Opinions of Divers Authors: 70.

99 Seneca, Naturales quaestiones I, 6.5 (übers. M.F.A. Brok, Darmstadt 1995: 61).

100 Vgl. Bradbury, S. (1967). The Evolution of the Microscope; Turner, G.L’E. (1972). Essays on the History of the Microscope; Schmith, E.-H. (1989). Handbuch zur Geschichte der Optik, Erg.-Bd. 2: Das Mikroskop; Wilson, C. (1995). The Invisible World. Early Modern Philosophy and the Invention of the Microscope; Ruestow, E. (1996). The Microscope in the Dutch Republic; Fournier, M. (1996). The Fabric of Life. Microscopy in the Seventeenth Century.

101 Vgl. Bardell, D. (2004).The invention of the microscope. Bios 75, 78-84: 82.

102 Abbe, E. (1873). Beiträge zur Theorie des Mikroskops und der mikroskopischen Wahrnehmung. Arch. mikroskop. Anat. 9, 413-468.

103 Hacking, I. (1983). Representing and Intervening. Introductory Topics in the Philosophy of Natural Science (dt. Einführung in die Philosophie der Naturwissenschaften, Stuttgart 1996): 315.

Literatur

Bulloch, W. (1938). The History of Bacteriology.

Grainger, T.H. (1958). A Guide to the History of Bacteriology.

Stanier, R.Y. & Niel, C.B. van (1962). The concept of a bacterium. Arch. Mikrobiol. 42, 17-35.

Collard, P. (1976). The Development of Microbiology.

Sapp, J. (2005). The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology. Microb. Molec. Biol. Rev. 69, 292-305.

Balz

Das im germanischen Sprachbereich nur im Deutschen gebräuchliche Wort mit der Bedeutung »Werbungsverhalten bestimmter Vögel während der Paarungszeit« lässt sich bis ins 14. Jahrhundert zurückverfolgen (mhd. ›balz‹, auch ›valz‹). Der Ausdruck erscheint zuerst als Bezeichnung für den Ort des Paarungsverhaltens des Birk- und Auerwildes (1340 als Flurname in der Wetterau: »ame hanen baltzen«[1]; Mitte des 14. Jahrhunderts auch in dem Liebesgedicht ›Die Jagd‹ von Hadamar von Laber[2]). Die Herkunft des Wortes ist unklar, vermutet wird einerseits eine lautnachahmende Wurzel (abgeleitet von ›Ball‹: »Anschlag der Jagdhunde« oder lat. ›balbutire‹: »zwitschern«), andererseits eine Ableitung von mhd. ›balzer‹: »Schopf« und neuhd. ›schopfen‹ für den Paarungsvorgang des Haushuhns, bei dem der Hahn die Henne am Federschopf des Kopfes packt.[3] Im Gegensatz zu den verbreiteten Bezeichnungen in anderen Sprachen ist der deutsche Ausdruck nicht als eine Übertragung aus dem menschlichen Bereich entstanden, sondern hat seine ursprüngliche Verwendung in Bezug auf Tiere und wird erst danach auf den Menschen übertragen.

Das Balzverhalten der Säugetiere, insbesondere der Hirsche, wird im Deutschen meist als *Brunft* bezeichnet (seit dem 13. Jahrhundert, mhd. ›brunft‹, abgeleitet von ahd. ›breman‹ »brüllen«). Der klassische griechische Ausdruck ›μνηστευμα‹ »Werben, Freien, Huldigen« hat seine Verankerung in der sozialen Praxis des Menschen. Das lateinische Verb ›conciliare‹ »zusammenbringen, vereinen« steht gelegentlich in einem Kontext, in dem es sich auf das Werbeverhalten (von Männern) bezieht (Catull: »conciliata viro«[4]).

Der englische Ausdruck ›courtship‹ ist für das Werbeverhalten des Menschen (v.a. der Männer) seit Ende des 16. Jahrhunderts in Gebrauch (z.B. bei W. Shakespeare[5]). Auf Tiere (v.a. Vögel) wird er seit dem 17. Jahrhundert übertragen, anfangs v.a. in poetischen Werken (Glapthorne 1639: »idle courtship: the birds and beasts will do it,/To sate their appetites«[6]; J. Thomson 1730: »in fluttering courtship [of birds]«[7]; 1769: »in Courtship to their Mates/Pour forth their little Souls«[8]; O. Goldsmith 1774: »every meadow and marsh resounds with their [birds'] different calls, to courtship or to food«[9]). Zu einem Terminus der Biologie, über den eine charakteristische Klasse von (funktional bestimmten) Verhaltensweisen ausgegliedert und benannt wird, entwickelt sich der Begriff seit Ende des 19. Jahrhunderts. Daneben ist im Englischen seit dem 19. Jahrhundert in ähnlicher Bedeutung der Ausdruck ›display‹ verbreitet.[10]

Die Balz ist ein Verhalten, das der Anlockung von Geschlechtspartnern und der Vorbereitung des Akts der sexuellen Fortpflanzung dient.

Balz (mhd. 14. Jh.) *152*
Weibchenwahl (Goldsmith 1774) *152*
epigam (Poulton 1890) *153*
Instinktverschränkung (Alverdes 1925) *153*
Balzmerkmale (Richards 1927) *153*
sozialer Auslöser (Lorenz 1935) *153*

Beschreibungen und Erklärungen

Ein ausgeprägtes Balzverhalten zeigen einige Hühnervögel, so die Birk- und Auerhühner, auf deren Verhalten der Ausdruck zuerst bezogen wurde. C. Darwin beschreibt die verschiedenen Formen des Balzens (»courtship«) bei Vögeln, Reptilien und Insekten.[11] Als Erklärung für die auffälligen Strukturen (z.B. Geweihe der Hirsche, das Rad des Pfaus), Färbungen und Verhaltensweisen, die bei der Balz zum Einsatz kommen, führt Darwin seine Theorie der »sexuellen Selektion« an (↑Selektion). Es sind nach dieser Theorie die Weibchen, die eine Wahl unter den Männchen treffen. Darwin verwendet auch bereits Formulierungen, die dem späteren Terminus der ***Weibchenwahl*** (»female choice«) entsprechen (1871: »choice on the part of the female«[12]; 1874: »choice of the female«[13]). Im biologischen Kontext erscheint dieser Begriff in Beschreibungen des Balzverhaltens von Vögeln Ende des 18. Jahrhunderts (Goldsmith 1774: »violent contests between the males [of the ruff, d.h. der Kampfläufer], for the choice of the female«[14]). Etwa zur gleichen Zeit wird der Ausdruck auch in literarischen Texten im Englischen verwendet (Hoole 1785: ›female choice‹[15]).

Die Annahme einer solchen Wahl kann nach Darwin viele empirische Befunde erklären: »The males sedulously court the females, and […] take pains in displaying their beauty before them. Can it be believed that they would thus act to no purpose during their courtship? And this would be the case, unless the females exert some choice and select those males which please or excite them most. If the female exerts such choice, all the above facts on the ornamentation of the males become at once intelligible by the aid of sexual selection«[16]. Die Wahl durch das Weibchen kann nach Darwin so unbewusst erfolgen wie die Selektion in der Natur allgemein wirke; er schränkt daher auch ein, es sei genauer, lediglich von der Analogie einer Wahl zu sprechen (»we can judge of choice being exerted, only by analogy«).[17]

Detaillierte Untersuchungen zum Ablauf des Balzverhaltens bei verschiedenen Vögeln werden

nach der Etablierung der Ethologie als Disziplin in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts durchgeführt. So untersucht J. Huxley das Werbeverhalten des Haubentauchers und bemüht sich dabei, die stereotyp wiederkehrenden Verhaltenselemente zu identifizieren.[18] K. Lorenz stellt seit den 1930er Jahren vergleichende Studien am Balzverhalten von Schwimmenten verschiedener Arten an, bei denen er zur Feststellung von Homologien gelangt (↑Ethologie: Abb. 122).[19] Später wird die komplexe Steuerung des Balzverhaltens durch das Zusammenspiel verschiedener äußerer Reize (Tageslänge, Anwesenheit des Partners) und innerer Faktoren (Hormone) analysiert.[20]

Dem Balzverhalten werden neben der Funktion der Zusammenführung der Geschlechter auch eine Bedeutung in der Überwindung von Flucht- und Angriffsinstinkten[21] und in der zeitlichen Synchronisation der Partner[22] zugeschrieben. Lorenz analysiert die stereotype Abfolge der Verhaltensweisen bei der Balz vieler Vögel als Sequenz von ***sozialen Auslösern***, die in den Stellungen des Partners gegeben sind. Die Bewegung des einen Partners wirkt hier als Auslöser des Verhaltens für den anderen Partner.[23] Bereits Alverdes hatte vorher das komplexe Wechselspiel von Bewegungen im sozialen Kontext (von Insektenstaaten) beschrieben und als ***Instinktverschränkung*** bezeichnet.[24] Zur Verdeutlichung der Signale werden viele Bewegungen in der Balz »übertrieben« ausgeführt; schon J. Huxley spricht daher 1914 von der Balz als einem *Ritual* (↑Kommunikation/Ritualisierung).

Typen der Balz

Gemäß dem Ablauf der Balz versucht Lorenz eine Typisierung von verschiedenen Balzformen vorzunehmen: er unterscheidet einen Eidechsen-, Labyrinthfisch- und Cichlidentyp.[25] In einer umfangreicheren Systematik gliedert H.-W. Koepcke in den 1970er Jahren die Balz nach den angesprochenen Sinnesorganen in eine optische, akustische, chemische und haptische Balz und stellt daneben noch den Gebrauch von Balzobjekten sowie eine architektonische Balz (z.B. bei den Laubenvögeln) und Verfolgungsbalz.[26]

Weil die während der Balz ausgesendeten Signale eine Verminderung des Schutzes bedeuten können, werden sie bei vielen Organismen außerhalb des Kontextes der Balz versteckt (z.B. die Flügelbinden der Enten). Auch die architektonische Balz der Laubenvögel kann interpretiert werden als eine »Externalisierung« der Werbesignale, die den balzenden Organismus selbst nicht mit auffälligen Signalen belastet.

Abb. 35. Phase aus der Balz der Haubentaucher (aus Huxley, J.S. (1914). The courtship habits of the great crested grebe (Podiceps cristatus). Proc. Zool. Soc. Lond. 1914, 491-562: Pl. II).

Epigame Merkmale und Selektion

Weil die Balz mit einer Annäherung von Artgenossen verbunden ist, die miteinander im Konflikt stehende Antriebe der Flucht und des Angriffs hervorrufen kann, können in ihr viele Elemente eines *Übersprungverhaltens* identifiziert werden (↑Funktion).[27] Die morphologischen Strukturen und Verhaltenselemente, die im Zusammenhang mit der Balz und Paarung stehen, werden von O.W. Richards 1927 und J. Huxley 1938 als *epigamische* oder ***epigame*** *Merkmale* (»epigamic characters«) bezeichnet.[28] E.B. Poulton nennt bereits 1890 bei der Balz gezeigte Farben (»colours displayed in courtship«) ›epigame Farben‹ (»epigamic colours«[29]) (von griech. ›γάμος‹ »Hochzeit, Paarung«). Später greift u.a. K. Lorenz diesen Begriff auf (»epigame Ausdrucksbewegungen«[30]). Weil sie z.T. allein einem Geschlecht zukommen, bilden sie häufig sekundäre Geschlechtsmerkmale (↑Geschlecht). Allgemein können sie auch als ***Balzmerkmale*** (Richards 1927: »display-characters«[31]) oder, weil sie häufig die Funktion der Anlockung des Geschlechtspartners haben, als *Attraktivitätsmerkmale* (Hejj 1996)[32] bezeichnet werden (↑Geschlecht). Richards unterscheidet 1927 zwischen solchen Balzmerkmalen, die von beiden Geschlechtern während der Balz gezeigt werden, und anderen, die nur den Organismen eines Geschlechts eigen sind, die also Elemente des Sexualdimorphismus darstellen.[33]

Huxley erklärt die Entstehung der epigamen Merkmale im Rahmen der von Darwin so genannten ›sexuellen Selektion‹. Er gliedert die sexuelle Selektion aber, anders als Darwin, in zwei Komponenten: eine *epigame Selektion* (»epigamic selection«), die Merkmale betrifft, welche beide Geschlechter aufweisen, und eine *intra-sexuelle Selektion* (»intra-sexual selection«), die sich allein auf die Merkmale eines Geschlechts bezieht (»selection involving competition between individuals of one sex in the struggle for reproduction«).[34] Die intra-sexuelle Selektion stellt für Huxley eine Form der intra-spezifischen Selektion dar, die zwar den Individuen, aber nicht der Art einen Vorteil verschafft (»promoting individual success without advantage to the type«).[35] Der Mechanismus der intra-sexuellen Selektion wird – im Anschluss an Darwin – auf die Wahl der Männchen durch die Weibchen zurückgeführt (»it is the female which exercises the choice«[36]). Beschrieben wird dieses Wahlverhalten nicht nur bei Vögeln und anderen Wirbeltieren, sondern z.B. auch bei der Fruchtfliege *Drosophila*.[37]

Eine soziobiologische Interpretation des Balzverhaltens und der Wahl durch die Weibchen erfolgt seit Mitte des 20. Jahrhunderts. Ausgangspunkt dieser Interpretation ist die Tatsache, dass meist die Männchen, d.h. die Angehörigen desjenigen Geschlechts, das die kleineren Gameten liefert, das ausgeprägtere Balzverhalten zeigen. A.J. Bateman schließt 1948 daraus, dass die Fertilität der Weibchen durch die begrenzte Kapazität der Produktion von Eiern limitiert ist, die der Männchen jedoch durch die Anzahl der Kopulationen. Diese Verhältnisse werden als Erklärung dafür angeführt, dass die Männchen in ihrem Paarungsverhalten sehr viel weniger zwischen den Partnern diskriminieren als die Weibchen: »Males must therefore be inherently subject to stronger selection than females, which must be due to a more intense intra-sexual action«[38]. R.L. Trivers argumentiert in den 1970er Jahren weiter in dieser Richtung und erklärt auch den Unterschied der Geschlechter in Bezug auf die »Investition« in die Nachkommen aus den anfänglichen Unterschieden der Investition in die Gameten (↑Brutpflege: Abb. 79).[39]

Nachweise

1 Salbuch des Klosters Engelthal; nach Kehrein, J. & Kehrein, F. (1871). Wörterbuch der Weidmannsprache für Jagd- und Sprachfreunde: 50.
2 Hadamar von Laber, Die Jagd: Strophe 212; nach Trübner, Deutsches Wörterbuch, Bd. 1 (1939): 222f.
3 Webinger, A. (1935). Zu „Balz“ und „balzen“. Z. Volkskde. 7, 160-161.
4 Catull 68, 130.
5 Shakespeare, W. (1596). The Merchant of Venice: II, viii, 44.
6 Glapthorne, H. (1639). The Tragedy of Albertus Wallenstein: 35.
7 Thomson, J. (1730). The Seasons: 30 (Vers 573).
8 Thomson, J. (1730/44). The Seasons: 28 (Vers 616f.).
9 Goldsmith, O. (1774). A History of the Earth and Animated Nature (1776), vol. VI: 26.
10 Vgl. z.B. Beilby, R. (1804/16). A History of British Birds, vol. 1: 292; 297.
11 Darwin, C. (1872). The Expression of the Emotions in Man and Animals: 94.
12 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex: 273.
13 Darwin, C. (1871/74). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex: 210 (FN).
14 Goldsmith, O. (1774). A History of the Earth and Animated Nature, vol. 6: 31; übernommen in Ward, S. (1775). The Natural History of Birds, vol. III: 171.
15 Hoole, J. (Übers.) (1785). Orlando Furioso (1532): vol. 4: 27 (XXX, 517); Aiken, J. (1794). The female choice. A tale. In: ders., (ed.). Evenings at Home, 237-240.
16 Darwin (1871/74): 342.
17 a.a.O.: 421.
18 Huxley, J.S. (1914). The courtship habits of the great crested grebe (Podiceps cristatus). Proc. Zool. Soc. Lond. 1914, 491-562.
19 Lorenz, K. (1939). Vergleichendes über die Balz der Schwimmenten. J. Ornithol. 87, 172-174.
20 Hinde, R.A. (1965). Interaction of internal and external factors in integrations of canary reproduction. In: Beach, F.A. (ed.). Sex and Behavior, 381-415.
21 Tinbergen, N. (1959). Einige Gedanken über »Beschwichtigungsgebärden«. Z. Tierpsychol. 16, 651-665.
22 Wickler, W. (1962). Ei-Atrappen und Maulbrüten bei afrikanischen Cichliden. Z. Tierpsych. 19, 129-164: 133.
23 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 208.
24 Alverdes, F. (1925). Tiersoziologie: 57.
25 Lorenz (1935): 214ff.
26 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: II, 1168ff.
27 Vgl. Lorenz, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 13-113): 20f.
28 Richards, O.W. (1927). Sexual selection and allied problems in the insects. Biol. Rev. 2, 298-360: 299; Huxley, J.S. (1938). Darwin's theory of sexual selection and the data

subsumed by it, in the light of recent research. Amer. Nat. 72, 416-433: 429.
29 Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals: 338.
30 Lorenz (1941): 24.
31 Richards (1927): 300; Huxley (1938): 421; 431.
32 Hejj, A. (1996). Traumpartner. Evolutionspsychologische Aspekte der Partnerwahl: 40; Menninghaus, W. (2003). Das Versprechen der Schönheit: 80.
33 Richards (1927): 299.
34 Huxley (1938): 431.
35 a.a.O.: 417.
36 Bateman, A.J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. Heredity 2, 349-368: 351.
37 Rendel, J.M. (1944). Genetics and cytology of *Drosophila subobscura*. II. Normal and selective matings in *D. subobscura*. J. Genet. 46, 287-295.
38 Bateman (1948): 367; vgl. Snyder, B.F. & Gowaty, P.A. (2007). A reappraisal of Bateman's classic study of intrasexual selection. Evolution 61 (11), 2457-2468.
39 Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.). Sexual Selection and the Descent of Man, 136-179: 138f.

Bedürfnis

Das Substantiv ›Bedürfnis‹ (15. Jh.: ›bedurfnusse‹) leitet sich von dem Verb ›dürfen‹ ab, das ursprünglich die Bedeutung »brauchen, nötig haben« hat. Es bezieht sich damit auf einen subjektiv erfahrenen oder objektiv vorliegenden Mangelzustand. Der Ausdruck ›Bedarf‹ ist im 17. Jahrhundert allgemein verbreitet[1], im 18. Jahrhundert aber nur noch in der Handelssprache gebräuchlich. J.H. Campe fordert 1794, das Wort ›Bedürfnis‹ wieder in die allgemeine Sprache aufzunehmen und bezeichnet damit »den Zustand, da man etwas bedarf, nicht auch die Sache, die man bedarf«.[2] Der Unterschied zwischen dem »Zustand, worinn man einer Sache bedarf« und der »Sache selbst, deren man bedarf«, findet sich bereits im Eintrag ›Bedürfniß‹ von J.C. Adelungs Wörterbuch von 1774.[3] Einflussreich bis in die Gegenwart ist F.B.W. von Hermanns Bestimmung des Bedürfnisbegriffs aus dem Jahr 1870. Danach ist ein Bedürfnis ein »Gefühl oder Bewußtsein eines Mangels […], welcher den Gang des Lebens beengt, behindert, gefährdet, verbunden mit dem Streben demselben abzuhelfen« oder kurz: ein »Gefühl eines Mangels mit dem Streben, ihn zu beseitigen«.[4]

Im Rahmen seiner Verwendung in psychologischen und soziologischen Theorien sind es eine Reihe von Bestimmungsmomenten, die mit dem Begriff verbunden werden: (1) ein psychisches, subjektives Erleben einer dranghaften Unruhe, (2) eine »Bildbesetzung« des Dranges im Sinne einer »Eingrenzung und Vereinseitigung auf spezifische Erfüllungsobjekte« (Gehlen 1956)[5], (3) ein Antriebscharakter, der eine Antizipation zukünftiger Zustände enthält, (4) ein Richtungsmoment, das die Ausrichtung auf konkrete Ziele bewirkt, (5) eine Objektbesetzung, die das Bedürfnis an konkrete Objekte der Außenwelt bindet und (6) die Möglichkeit der Erzeugung von Bedürfnissen durch Angebote.[6] Eine darauf aufbauende allgemeine Definition des Bedürfnisbegriffs gibt H. Krauch 1981: »Bedürfnisse sind in als mangelhaft empfundenen Situationen entstehende Bereitschaften zu Handlungen, die sich auf Zustände richten, die als günstiger gelten«.[7]

Antike

Seit der Antike werden Lebewesen als konstitutionell offene Systeme entworfen, die für ihren Bestand von der Umwelt abhängen, und insofern über Bedürfnisse verfügen. In subjektiver Hinsicht wird ein Bedürfnis beschrieben als eine Motivation zu einem auf ein bestimmtes Ziel ausgerichteten Verhalten, d.h. als ein Begehren. In Platons Seelenlehre ist das Begehrende (»ἐπιτυμητικόν«) der Teil der Seele, der mit den körperlich-natürlichen Bedürfnissen verbunden ist; es stellt das dar, »womit sie verliebt ist und hungert und durstet und von den übrigen Begierden umhergetrieben wird«.[8] Über einen begehrenden Seelenteil verfügen nach Platon (ebenso wie nach den Vorsokratikern Empedokles und Anaxagoras[9]) neben den Menschen und Tieren auch die ↑Pflanzen, insofern auch ihnen angenehme und unangenehme Empfindungen zukommen und sie nach Nahrung und Licht streben.[10] Über ihr Vermögen des Begehrens sind damit also alle Lebewesen natürlicherweise miteinander verbunden.

Aristoteles denkt das Begehren oder Streben immer geknüpft an den wahrnehmenden Teil der Seele: »Wo nämlich Wahrnehmung vorliegt, da auch Schmerz und Lust, und wo diese, da auch notwendigerweise Begehren«.[11] Weil jedes Lebewesen (= Tier) für Aristoteles auf seine Ernährung angewiesen ist und daher eine Nährseele besitzt, kommt ihm auch notwendig ein Vermögen zur Wahrnehmung seiner Nahrung (Tastsinn) zu.[12] Das Begehren im Tastsinn bezieht sich auf die Ernährung, ohne die sich das Lebewesen nicht erhalten kann. Aristoteles argumentiert daher, es müsse »der Körper des Lebewesens tastfähig sein, wenn das Lebewesen sich erhalten soll«.[13] Zu seiner Selbsterhaltung auf Nahrung angewiesen, bildet ein Lebewesen bei Aristoteles also ein offenes System. Das Begehren betrifft dabei die Mittelstelle zwischen dem Körper des Lebewesens und dem begehrten Objekt in seiner Umwelt; es löst die Bewegung des Lebewesens aus, indem es dieses zu dem begehrten Objekt hinführt: »Das Begehrte […] bewegt, ohne selbst bewegt zu werden […]; das Begehren ist das Bewegende und zugleich Bewegte […]; das Lebewesen aber ist das Bewegte«.[14] Die Auslösung der Bewegung durch das Begehren setzt dabei eine Vorstellung des Begehrten voraus, sei es als Wahrgenommenes oder als Gedachtes.[15] Als ein nicht vernunftgeleitetes Streben ist das Begehren nach Aristoteles den Tieren und Menschen gemeinsam[16]; es richtet sich auf die Gegenwart und hat insofern keine Beziehung

Ein Bedürfnis ist der innere Zustand eines Organismus, der sich daraus ergibt, dass er für sein Überleben und seine Fortpflanzung auf Elemente oder Bedingungen in seiner Umwelt angewiesen ist (z.B. Hunger als Bedürfnis nach Nahrung).

Bedürfnis (15. Jh.) *156*
Innerlichkeit (von Berger 1821) *163*
offenes System (Lotze 1856) *161*
Appetenzverhalten (Craig 1918) *162*
Leerlaufreaktion (Lorenz 1935) *162*

zur Zeit.[17] Aristoteles sieht die Pflanzen ausdrücklich nicht als Lebewesen an und spricht ihnen das Begehren aufgrund des Fehlens von Wahrnehmung und Fortbewegung ab; ebenso wie die tote Materie würden sie lediglich Veränderungen erleiden.[18]

Auch spätere antike Autoren schließen sich der aristotelischen Sicht an und lehnen ein Begehren bei Pflanzen ab (so z.B. im 1. Jahrhundert vor Christus Nicolaus Damascenus[19]). Bis in die Hochscholastik und Renaissance bleibt es die Lehrmeinung, dass das Begehren gerade Pflanzen und Tiere voneinander unterscheidet: »Dico igitur, plantas nec sensum nec desiderium habere«, heißt es bei Albertus Magnus[20]. Den Pflanzen wird ein Begehren abgesprochen, weil sie über keine Sinnesempfindung und kein Vorstellungsvermögen verfügen.

Neuzeit

Nach der Lehre R. Descartes stellt das Begehren eine Leidenschaft der Seele dar. Das Begehren (»desir«) bezieht sich sowohl auf das Verlangen nach einem abwesenden Gut als auch auf den Fortbestand von etwas Gegenwärtigem oder auf die Abwesenheit eines Übels, sei es gegenwärtig oder zukünftig.[21] Descartes stellt das Begehren in den Dienst der Erhaltung (»conservatio«) des Körpers, wenn er z.B. das Bedürfnis des Trinkens durch eine Trockenheit der Kehle ausgelöst sieht, die durch das Trinken kompensiert wird.[22] Mit der traditionellen Seelenlehre brechend, erkennt Descartes aber den Pflanzen und Tieren keine Seele mehr zu. Wenn Descartes das Vermögen des Begehrens an eine Seele bindet, bleibt bei ihm also offen, wie Tiere dazu in der Lage sind.

J. Locke folgt Descartes zumindest in Bezug auf die Pflanzen, denen er eine ↑Wahrnehmung abspricht: Deren Vorliegen oder Fehlen markiert seiner Meinung nach die Grenze zwischen dem Reich der Tiere und Pflanzen (»Perception […] puts the distinction betwixt the animal Kingdom, and the inferior parts of Nature«).[23] Die angebliche Sensibilität der Pflanzen (»sensitive plants«) erklärt Locke dagegen für einen bloßen Mechanismus (»bare Mechanism«) und vergleicht sie mit anorganischen Vorgängen wie dem Verkürzen eines Seils bei Feuchtigkeit.[24]

Gegen diese rein mechanistischen Theorien der Bewegungen und Wahrnehmungen (bei Pflanzen), wie sie im 17. Jahrhundert vorherrschend sind, wendet G.W. Leibniz zu Beginn des 18. Jahrhunderts ein, dass auch die Pflanzen eine Art Perzeption und Begehrung besitzen (»il y a quelque perception et appetition encor dans les plantes à cause de la grande analogie, qu'il y a entre les plantes et les animaux«).[25] Diese Vermögen schreibt ihnen Leibniz zu, weil sie über eine »individuelle Identität« (»identité individuelle«) verfügen, die in der Organisation ihrer Lebensverrichtungen besteht und die von einem inneren Prinzip getragen wird, das er *Monade* nennt.[26]

In der Mitte des 18. Jahrhunderts bilden für den französischen Biologen A. de Condillac die Bedürfnisse (»besoins«) die Antriebe für die Bewegungen der Tiere. Die Wiederkehr der immer gleichen Bedürfnisse führt nach Condillac zur Etablierung und sicheren Ausführung bestimmter Bewegungsweisen. Die Bedürfnisse rufen auf der einen Seite bestimmte Vorstellungen (»idées«) hervor, auf der anderen Seite die ihnen entsprechenden Bewegungen.[27] Die Bedürfnisse fungieren auf diese Weise als Schaltstelle zwischen (mentalen) Vorstellungen und (real-kausalen) Bewegungen zur Befriedigung der Vorstellungen. D. Diderot sieht darüber hinaus nicht nur zwischen Bedürfnissen und Bewegungen eine kausale Beziehung, sondern auch zwischen Bedürfnissen und den Organen, die ihre Befriedigung ermöglichen. Organe werden in den Worten Diderots durch das Vorliegen von Bedürfnissen gebildet: »les organes produisent les besoins, et réciproquement les besoins produisent les organes«[28] – eine frühe lamarckistische Vorstellung (↑Lamarckismus).

Dass ein Begehren mit einer definierten Zielvorstellung verbunden ist, macht I. Kant deutlich. Die vorgestellt Antizipation des Ziels kann damit als Motivation für das Handeln verstanden werden. Weil nach Kant auch die Tiere nach Vorstellungen handeln[29], kann er daran eine allgemeine Begriffsbestimmung von ↑›Leben‹, ausgehend vom Begriff des Begehrens anschließen: »Leben ist das Vermögen eines Wesens, nach Gesetzen des Begehrungsvermögens zu handeln. Das Begehrungsvermögen ist das Vermögen desselben, durch seine Vorstellungen Ursache von der Wirklichkeit der Gegenstände dieser Vorstellungen zu sein«[30].

In den naturphilosophischen Lehren des deutschen Idealismus wird das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt als ein dialektisches Verhältnis von Subjekt und Außenwelt interpretiert. Aufbauend auf Kants Begriff eines Naturzwecks (↑Zweckmäßigkeit) wird der Organismus als ein System aus sich wechselseitig bedingenden Teilen gedeutet; hinzu kommt die Betonung der notwendigen Offenheit dieses Systems. Hegel schreibt: »Nach einer Seite ist der Organismus unendlich, indem er ein Kreis der reinen Rückkehr in sich selbst ist, aber er ist zugleich gespannt gegen die äußerliche unorganische Natur und hat Bedürfnisse. Hier kommt das Mittel von außen: der Mensch bedarf Luft, Licht, Wasser; er verzehrt auch andere Lebendige, Tiere, die er dadurch zur

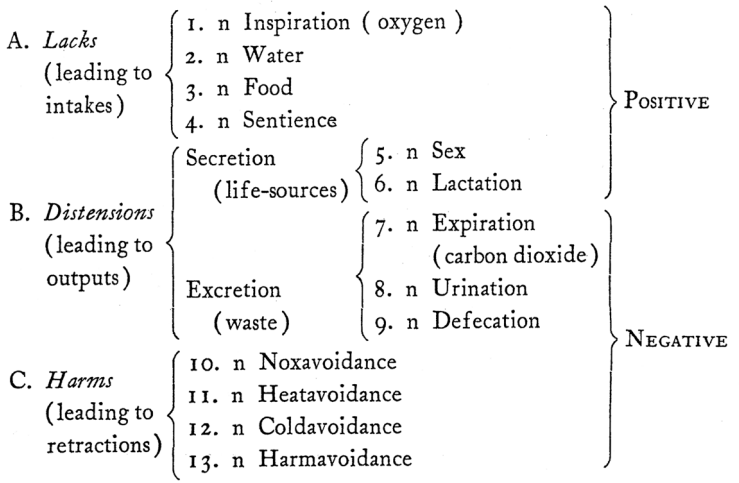


Abb. 36. Schema der primären Bedürfnisse; »n« steht für ›need‹ (aus Murray, H.A. (1938). Explorations in Personality: 79).

unorganischen Natur, zum Mittel macht«[31]. Und an anderer Stelle heißt es, »der tierische Organismus erhalte sein Fürsichsein nur durch steten Prozeß in sich selbst und gegen eine ihm unorganische Natur, welche er verzehrt, verdaut, sich assimiliert, das Äußere in Inneres verwandelt, und dadurch erst sein Insichsein wirklich macht. […] Dies in sich beschlossene System hat zu seinem einzigen Zwecke die Selbsterhaltung des Lebendigen durch diesen Prozeß, und das tierische Leben besteht deshalb nur in einem Leben der Begierde«[32]. Die Begierden und Bedürfnisse der Tiere sind nach Hegel durch ihre innere Natur bestimmt und begrenzt: »Das Tier hat einen beschränkten Kreis von Mitteln und Weisen der Befriedigung seiner gleichfalls beschränkten Bedürfnisse«[33] (↑Nische). Das Angewiesensein auf die Umwelt ist nach Hegel für die Lebewesen so elementar, dass sie geradezu darüber bestimmt werden können: »Nur ein Lebendiges fühlt Mangel«[34]; der »Trieb« als Motivation für die Aktivität eines Lebewesens sei daher eine »Thätigkeit des Mangels«[35].

Vom Begehren der Seele zur Offenheit des Systems

Zentrale biologische Bedeutung für eine Theorie der Veränderung der Organismen gewinnt der Begriff des Bedürfnisses bei J.B. de Lamarck. Nach Lamarck führt die anhaltende Veränderung der Erdoberfläche zur Veränderung der inneren Empfindungen (»sentiment intérieur«) und zur Erzeugung neuer Bedürfnisse (»besoins«) der Organismen. Die neuen Bedürfnisse drücken sich in einem verstärkten oder vernachlässigten Gebrauch bestimmter Organe aus, die daraufhin stärker oder weniger stark ausgebildet werden und in dieser Ausprägung an die Nachkommen vererbt werden.[36] Die in dem Leben eines Individuums neu auftretenden Bedürfnisse bedingen also, vermittelt über den verstärkten Gebrauch, eine Vererbung erworbener Eigenschaften (↑Lamarckismus).

Bis zur zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ist es die vorherrschende Auffassung, ein Bedürfnis komme allein den Tieren, nicht aber den Pflanzen zu. Diese Zuschreibung wird vorgenommen, weil das Vorhandensein von Bedürfnissen an Fähigkeiten der ↑Wahrnehmung, ↑Empfindung oder Vorstellung geknüpft wird – und diese werden den Pflanzen traditionell abgesprochen. Das Leben der Pflanzen wird durch die Umwelt determiniert vorgestellt. L. Oken sagt von der Pflanze: »Sie bewegt sich nur durch einen fremden Reiz«[37]; »Die höchste Geistesoperation, welcher die Pflanze fähig ist, ist Reizbarkeit«[38]. Anders dagegen das Tier: »Das Tier kann sich aus Mangel an Reiz bewegen«[39]. Plausibel wird diese Beschränkung der Fähigkeit zu Bedürfnissen auf Tiere, insofern unter Bedürfnissen psychische Zustände – im Sinne eines Begehrens – verstanden werden: Ohne psychisches (mentales) System können Pflanzen solche Zustände klarerweise nicht zukommen. Dieses Begriffsverständnis wandelt sich aber in der Jahrhundertmitte: Bedürfnisse werden zunehmend als Systemzustände verstanden, als Ausdruck der besonderen Organisation offener Systeme. Die Systemoffenheit wird nicht mehr allein Lebewesen mit einem komplexen Nervensystem und einem Bewusstsein zugeschrieben, sondern jedem System, das über einen Mangel verfügen kann, unabhängig davon, ob dieser Mangel mental vorgestellt und bewusst erlebt wird oder nicht.

Einen Beitrag zu dieser Verallgemeinerung des Bedürfniskonzepts liefert A. Schopenhauers Willensmetaphysik. Zwar verwendet Schopenhauer noch den ursprünglich an menschliche Bewusstseinsvorgänge gebundenen Begriff des Willens – sofern er damit aber ein für den Bereich des Organischen universales Prinzip verbindet, löst er den Begriff aus seiner psycholo-

I. Physiologische Bedürfnisse (»viscerogenic needs«)
A. auf einen Mangel bezogen (»lacks«)
1. Sauerstoff (»inspiration«)
2. Wasser (»water«)
3. Nahrung (»food«)
4. Sinnlichkeit (»sentience«)

B. auf Absonderungen bezogen (»distensions«)
5. Sexualität (»sex«)
6. Milchabgabe (»lactation«)
7. Abgabe verbrauchter Luft (»expiration«)
8. Urinabgabe (»urination«)
9. Kotabgabe (»defecation«)

C. Schutz
10. Vermeidung von Vergiftung (»noxavoidance«)
11. Vermeidung von Überhitzung (»heatavoidance«)
12. Vermeidung von Unterkühlung (»coldavoidance«)
13. Vermeidung von Verletzung (»harmavoidance«)

II. Psychische Bedürfnisse (»psychogenic needs«)
A. primär auf unbelebte Objeke bezogen
1. Erwerb (»acquisition«)
2. Erhaltung (»conservance«)
3. Ordnung (»order«)
4. Behalten (»retention«)
5. Aufbauen (»construction«)

B. auf Ansehen und Prestige bezogen
6. Geltungsdrang (»recognition«)
7. Leistung (»achievement«)
8. Selbstdarstellung (»exhibition«)

C. auf den Statuserhalt bezogen
9. Vermeidung von Erniedrigung (»Infavoidance«)
10. Selbstrechtfertigung (»defendance«)
11. Hartnäckigkeit (»counteraction«)

D. auf Dominanz und Unterwerfung bezogen
12. Machtausübung (»dominance«)
13. Ehrerbietung (»deference«)
14. Zustimmung (»similance«)
15. Unabhängigkeit (»autonomy«)
16. Individualität (»contrarience«)

E. sado-masochistische Bedürfnisse
17. Aggression (»aggression«)
18. Erniedrigung (»abasement«)

F. soziale Akzeptanz
19. Tadelvermeidung (»blamavoidance«)

G. auf persönliche Beziehungen bezogen
20. sozialer Anschluss (»affiliation«)
21. Zurückweisung (»rejection«)
22. Fürsorge (»nurturance«)
23. Hilfesuchen (»succorance«)

H. Entspannung
24. Spiel (»play«)

I. Lernen und Lehren
25. Wissen und Information (»cognizance«)
26. Unterrichten (»exposition«)

Tab. 20. Liste von physiologischen und psychischen Bedürfnissen des Menschen (nach Murray, H.A. (1938). Explorations in Personality: 79-83).

gischen Verankerung: Die Bedürfnisse aller Organismen werden vielmehr als Ausdruck eines universalen organischen Willens konzipiert, der eben auch die einfach strukturierten Lebensformen umfasst: »ein Verlangen, Begehren, Wollen oder Verabscheuen, Fliehen, Nichtwollen ist jedem Bewußtsein eigen: der Mensch hat es mit dem Polypen gemein«[40].

Auf dieser Grundlage können auch den Pflanzen Bedürfnisse zugeschrieben werden, so wie dies explizit G.T. Fechner in seiner Abhandlung über das ›Seelenleben der Pflanzen‹ tut. Das Bedürfnis der Pflanzen ist nach Fechner allerdings lediglich ein »gegenwärtig gefühltes Bedürfnis« ohne »Bewußtsein des Zukünftigen«.[41]

In einem bereits systemtheoretischen Sinne verwendet H. Lotze den Begriff des Bedürfnisses 1856 im Zusammenhang seiner Lehre der Selbsterhaltung des Organismus durch »Compensation der Störungen«, die seine Teile erleiden. Die Bedürfnisse erwachsen danach aus der Ausrichtung des Organismus auf seine Selbsterhaltung.[42]

Einen systemtheoretischen Unterton hat auch die enge Verbindung zwischen einem Bedürfnis und seiner Befriedigung, die der Physiologe E. Pflüger 1877 in seinem »Gesetz der teleologischen Mechanik« zieht: »Die Ursache jeden Bedürfnisses eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses«[43] (in seiner Grundstruktur wird dieser Zusammenhang ein Jahrhundert zuvor von Condillac formuliert; s.o.[44]). Problematisch ist diese Formulierung allerdings, weil der Begriff des Bedürfnisses selbst im Sinne einer Ursache verstanden werden kann (so wie bei Kant; s.o.). Meist wird die Verbindung von Bedürfnis und Befriedigung nicht so aufgefasst, dass beiden eine gemeinsame Ursache zugrunde läge, sondern es wird vielmehr eine einzige Ursache-Wirkungs-Relation mit dem Bedürfnis auf der Seite der Ursache und der Befriedigung auf der Seite der Wirkung angenommen. Das Bedürfnis der Nahrungsaufnahme (Hunger) wirkt z.B. als Ursache zur Befriedigung dieses Bedürfnisses (der erfolgenden Nahrungsaufnahme).

20. Jh.: Listen und Systeme von Bedürfnissen
Systematische Untersuchungen zur Theorie von Bedürfnissen gehen im 20. Jahrhundert in der Regel von der Psychologie aus. Die für die Biologie zentralen »primären« oder »physiologischen« Bedürfnisse werden meist aus einer Klassifikation der Instinkte entwickelt. Dies gilt etwa für die auf ein System von Bedürfnissen bezogene Einteilung der Instinkte durch W. McDougall (von 1908 und 1932) und E.C. Tolman (1926) (↑Instinkt: Tab. 128 und 129).

Eine explizite Klassifikation von Bedürfnissen (»needs«) schlägt H.A. Murray 1938 vor. Murrays Klassifikation geht von Typen der Verhaltensmotivation bei Personen in unterschiedlichen Umweltsituationen aus. Allgemein definiert wird ein Bedürfnis von Murray als eine Kraft in der Hirnregion (»a force (the physico-chemical nature of which is unknown) in the brain region«), die die Vermögen der Wahrnehmung, Verarbeitung und Handlung in einer Weise organisiert, so dass eine unbefriedigende Situation transformiert wird (»which organizes perception, apperception, intellection, conation and action in such a way as to transform in a certain direction an existing, unsatisfying situation«).[45] Murray gliedert die Bedürfnisse in primäre (»viszerogene«; vgl. Abb. 36) und sekundäre (»psychogene«). Die erste Gruppe wird weiter unterteilt in zyklische (wie die Bedürfnisse nach Nahrung, Wasser, Urinieren, Sex) und regulatorische (wie Kältevermeidung). Für die psychogenen Bedürfnisse gibt Murray eine lange Liste von Begriffen, deren Bezeichnungen und Abgrenzungen anhand zahlreicher psychologischer Fragebogen und Tests ermittelt und verfeinert wurden (vgl. Tab. 20).[46]

Bekannter als das komplexe Schema Murrays ist der Ansatz A. Maslows, die menschlichen Bedürfnisse in Gruppen zu gliedern und in einer Hierarchie der Dringlichkeit zu ordnen.[47] Die Hierarchie wird später häufig als Pyramide dargestellt (»Maslowsche Bedürfnispyramide«). Der Aufbau der Pyramide folgt dem Prinzip, dass zur Aktivierung der höheren Bedürfnisse zunächst die der niederen Ebenen befriedigt sein müssen. Die Pyramide hat fünf Ebenen: (1) *physiologische Bedürfnisse* (»physiological needs«: Hunger, Durst, Sexualität etc.), (2) *Sicherheitsbedürfnisse* (»safety needs«: nach Schutz vor Schmerz, Furcht etc.), (3) *Bedürfnisse nach sozialen Bindungen* (»belongingness and love needs«: nach Geborgenheit, Zärtlichkeit, Liebe etc.), (4) *Bedürfnis nach Selbstachtung* (»esteem needs«: nach Zustimmung, Leistung, Geltung), (5) *Bedürfnis nach Selbstverwirklichung* (»need for self-actualization«: Selbsterfüllung in der Realisierung der eigenen Möglichkeiten).

Von biologischer Seite existieren nur wenige Ansätze zur systematischen Darstellung der Bedürfnisse von Lebewesen. Konsens besteht allein darin, die beiden ultimaten Funktionen aller Lebewesen in Selbsterhaltung und Fortpflanzung zu sehen (↑Funktion: Tab. 91). F.M. Lehmann gibt 1935 eine »Rangordnung der Lebensvorgänge« an, die in folgender Reihe besteht: Stoffwechsel, Formwechsel, Regeneration, Teilung und Zeugung.[48] Ein moderner Vorschlag stammt von G. Tembrock, der 1980 von den »Umweltansprüchen« eines Organismus spricht und diese in Raum-, Zeit-, Stoffwechsel-, Schutz-, Partner- und Informationsansprüche gliedert.[49]

Jonas: »Selbstbesorgtheit alles Lebens«
Eine zentrale Rolle spielt das Konzept des Bedürfnisses in der Philosophie des Organischen von H. Jonas. Für Jonas bilden die Bedürfnisse denjenigen Aspekt der Lebewesen, die sie von zielverfolgenden kybernetischen Maschinen unterscheiden: »Lebende Dinge sind Geschöpfe des Bedürfnisses und handeln aufgrund von Bedürfnissen. Das Bedürfnis gründet einerseits in der *Notwendigkeit* ständiger Selbsterneuerung des Organismus mittels des Stoffwechsels, andererseits im elementaren *Drang* des Organismus, auf solche prekäre Weise sein Dasein fortzusetzen«[50]. In dem Bedürfnis manifestiere sich so eine »fundamentale Selbstbesorgtheit alles Lebens«, das sowohl die Teleologie des Organischen im Sinne seiner Umweltbezogenheit bedinge (»Selbsttranszendierung durch die Bedürftigkeit«[51]) als auch die »Dimension der Innerlichkeit« (s.u.) der Lebewesen begründe (»das absolute Interesse des Organismus an seinem eigenen Dasein«[52]). Die Bedürftigkeit offenbart sich nach Jonas besonders ausgeprägt bei den Tieren, weil diese von solcher organischen Nahrung abhängen, deren unmittelbare Anwesenheit in ihrer Umwelt nicht garantiert ist. Ihr Leben sei daher durch eine »Mittelbarkeit« und »Lücke« zwischen Bedürfnis und Befriedigung gekennzeichnet. Weil die Pflanzen dagegen in dauerndem Kontakt mit ihrer Nahrung stehen, gebe es in ihrem Leben keine Lücke, über die hinweg Bedürfnisse fühlbar würden: »Unmittelbarkeit ist hier garantiert durch ständige Kontiguität zwischen Aufnahmeorgan und äußerem Vorrat«[53].

Das Verhältnis von Offenheit und Geschlossenheit des Systems eines Organismus beschreibt Jonas als »paradoxe Tatsache«[54], weil ein Lebewesen seine Geschlossenheit nur um den Preis seiner Offenheit erhalten könne. Die autonome, sich nach eigenen Gesetzen verhaltende Formung der Stoffe im Organismus sei doch nur möglich, indem der Organismus auf seine Umwelt bezogen ist, von der er seine Nah-

rung erhält. Die Absonderung von der Natur korreliert im Organismus mit der Einbindung in die Natur. Selbständigkeit gehe mit Abhängigkeit, Autonomie mit Dependenz einher: »So hat die Selbständigkeit gegenüber der Natur, gesetzt und behauptet in der Eigenkausalität des Organismus – einer außermechanischen Autonomie –, ihren genauen Preis in existentieller Abhängigkeit von der Natur, die dem stabilen Sein des leblosen Stoffes durchaus fremd ist […]: Geschlossenheit der Funktionsganzheit nach innen – ist im Vollzug der Funktionalität selber korrelative Offenheit zur Welt«.[55]

Die Autonomie des Organismus, seine Absonderung von der allgemeinen Natur durch die ihm eigenen Gesetze bedingt es für Jonas auch, dass der Organismus in einer »prekären« Lage der jederzeit möglichen Vernichtung steht: »So in der Schwebe zwischen Sein und Nichtsein besitzt der Organismus sein Sein nur auf Bedingung und auf Widerruf«.[56] Mit der besonderen Anordnung der Materie, die den Organismus ausmacht, sei auch immer die mögliche Zerstörung dieser Anordnung gegeben. Das Sein des Organismus schließe seine Gefährdung und damit die spätere Möglichkeit des Nichtseins ein. Nach Jonas begründet der Organismus überhaupt erst die Kategorie des Nichtseins in der Natur.[57]

Im Anschluss an diese Konzipierung des Bedürfnisbegriffs zur Bezeichnung eines für alle Lebewesen grundlegenden Verhältnisses ist vorgeschlagen worden, auch die Teleologie des Organischen und die Funktionsbegrifflichkeit in der Biologie aus der Bedürfnisstruktur von Lebewesen abzuleiten. Lebewesen sind ihrer Natur nach Gegenstände, die einen Mangel leiden können und die zu ihrem Fortbestehen auf ein Verhalten der Behebung dieses Mangels angewiesen sind. Sie sind also in ihrer Erhaltung ständig bedroht und daher in ihrem Verhalten auf ihr Wohl bezogen. Es lassen sich damit Zustände von Lebewesen als *für sie selbst gut* auszeichnen und diese Zustände können als die Ziele ihres Verhaltens bestimmt werden. Jedes Verhalten, das einen Beitrag zum Wohl des Lebewesens leistet, kann in der biologischen Beschreibung als eine Funktion gedeutet werden.[58]

Begehren und Bedürfnis

Von Seiten der konstruktiven Wissenschaftstheorie bemüht man sich seit Anfang der 1970er Jahre um die Begründung einer terminologischen Unterscheidung zwischen Begehren und Bedürfnis.[59] Nicht jedem Begehren entspricht danach auch ein Bedürfnis. Letzterer Begriff wird als der engere verstanden, denn er soll das zum Leben Nötige bezeichnen. Eingestanden wird allerdings, dass sich keine scharfe und allgemeingültige Grenze zwischen dem angeben lässt, was begehrt, d.h. bewusst und absichtlich anstrebt wird, und dem, dessen ein Organismus bedarf, d.h. was als Zweck (sozial) anerkannt ist. Auch die Unterscheidung von Handeln und ↑Verhalten wird an der Gegenüberstellung von Bedürfnis und Begehren festgemacht: Allein dem Handeln liegt danach ein Begehren zugrunde. – Wird die Evolutionstheorie als grundlegende biologische Theorie vorausgesetzt, ist dieser Unterschied für die Biologie allerdings nicht relevant: Den Organismen ist alles, was sie anstreben, auch ein Bedürfnis, insofern es zu ihrer Fitness beiträgt. Ein Begehren, das sie aus dieser naturalen Einbindung befreien würde, würde sie aus der (evolutionstheoretisch fundierten) Biologie herausstellen.

Vom Begriff des Begehrens ist die Rede von Bedürfnissen auch unterschieden, weil sie nicht nur auf intentional sich verhaltende Lebewesen (Tiere), sondern auch auf nicht-lebende Wesen bezogen wird. Im Rahmen soziologischer Analysen etwa werden sozialen Systemen Bedürfnisse zugeschrieben. Seit den 1950er Jahren existiert eine intensiv geführte Debatte über die funktionalen Anforderungen jeder Gesellschaft (Aberle et al. 1950: »functional prerequisites of any society«).[60] Auch N. Luhmann spricht 1962 im Anschluss an diese Diskussionen um den soziologischen Funktionalismus von den »Bedürfnissen« sozialer Systeme.[61]

Offenes System

Der Ausdruck ›offenes System‹ (engl. »open system«) wird bis in die 1920er Jahre in verschiedenen speziellen Kontexten gebraucht, z.B. in Bezug auf den Blutkreislauf von Krebstieren, der im Gegensatz zum geschlossenen System bei Wirbeltieren ein offenes System bildet.[62] Als grundlegender Terminus zur Beschreibung der energetischen Situation von Lebewesen etabliert er sich seit 1925, zuerst in den Schriften des Physiologen W.B. Cannon.[63] Diese allgemeine terminologische Bedeutung kündigt sich bereits Mitte des 19. Jahrhunderts bei H. Lotze an, der 1856 schreibt: »der lebendige Körper ist ein […] offenes System von Theilen, gegen die Einwirkungen des Aeußern nicht abgeschlossen, sondern ihre beständig regelmäßige Wiederkehr zu seiner Entwicklung erwartend«[64] (2. Aufl. 1869: »sondern ihrer zu seiner Entwicklung bedürftig«[65]).

Der Sache nach wird die energetische und stoffliche Offenheit der Organismen bereits seit Jahrhunderten thematisiert (↑Stoffwechsel). Eine präzise Formulierung wird durch die Etablierung der

chemischen Thermodynamik in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ermöglicht. Auf der Grundlage thermodynamischer Ansätze ist ein Organismus bei W. Ostwald zu Beginn des 20. Jahrhunderts als offenes System konzipiert (ohne dass Ostwald aber die Formulierung ›offenes System‹ verwendet). Ein »nie fehlendes Kennzeichen« eines Lebewesens ist für Ostwald der »Energiestrom«[66], der es in die Lage einer »stationären« Erhaltung seines Zustandes bringe. Der Energiestrom sei die Voraussetzung für die aktive Selbsterhaltung des Systems, denn: »Es ist einleuchtend, dass ein im Energiegleichgewicht befindliches Gebilde gegen die Einflüsse der Umgebung nicht aktiv reagiren kann«[67]. Weil der Organismus wesentlich aus der Umsetzung chemischer Energieformen besteht, hält Ostwald fest: »Der Organismus ist also wesentlich ein Complex chemischer Energieen, deren Umwandlung in andere Formen sich derart regelt, dass ein stationärer Zustand entsteht«.[68]

Eine thermodynamische Charakterisierung von Organismen als Systeme, die mit ihrer Umwelt nicht im Gleichgewicht stehen und auf Energiezufuhr angewiesen sind, formuliert seit 1920 der ungarische Biologe E. Bauer. Er bemüht sich auf dieser Grundlage auch um eine allgemeine »Definition des Lebewesens«. Nach Bauer sind es drei Kriterien, die zusammen notwendig und hinreichend für das Vorliegen eines Lebewesens sind: (1) das fehlende thermodynamische Gleichgewicht eines Systems mit seiner »Umgebung«, (2) die Zufuhr von Energie zu dem System und (3) die Ausnutzung der zugeführten Energie im Sinne der Aufrechterhaltung des Systemzustandes fern des Gleichgewichts: »jedes Körpersystem, das nicht im Gleichgewichtszustande ist und so eingerichtet ist, daß die Energieformen seiner gegebenen Umgebung zu solchen Energieformen in demselben umgewandelt werden, welche bei der gegebenen Umgebung *gegen* den Eintritt des Gleichgewichtszustandes wirken, nennen wir ein Lebewesen«.[69] Bauer spricht 1920 allerdings noch nicht von einem ›offenen System‹.

Weite Verbreitung findet der Ausdruck ›offenes System‹ durch die Verwendung in der allgemeinen Systemtheorie L. von Bertalanffys.[70] Allgemein sind offene Systeme nach von Bertalanffy durch die »Ein- und Ausfuhr von Materialien«[71] gekennzeichnet. Die Organismen sind danach offen, weil sie für ihre Erhaltung auf den Austausch von Stoffen und Energie mit der Umwelt angewiesen sind. Nur insofern Organismen als offene Systeme beschrieben werden, sind sie nach von Bertalanffy zur Verrichtung von Arbeit in der Lage. Von Bertalanffy gelangt zum Konzept des offenen Systems ausgehend von der Darstellung chemischer Gleichgewichtssysteme. Das ↑Gleichgewicht in einem Organismus sei zwar ebenso wie das chemische Gleichgewicht als ein konstantes Verhältnis von Massen verschiedener Teilchen darstellbar, im Gegensatz zu einem chemischen Gleichgewicht stelle es sich aber nicht spontan ein, sondern bedürfe der Energiezufuhr von außen – um arbeitsfähig zu sein, stehe der lebende Organismus also in einem *dynamischen Gleichgewicht*[72].

Die Unterscheidung zwischen einem echten chemischen Gleichgewicht und dem dynamischen Gleichgewicht – dem »steady state« –, in dem sich die Lebewesen als offene Systeme befinden, wird in den 1930er Jahren von verschiedener Seite zu bestimmen versucht (↑Gleichgewicht).[73] Der Begriff ›dynamisches Gleichgewicht‹ für den Ausgleich von aufbauenden und abbauenden Prozessen im Organismus erscheint im naturphilosophischen Kontext seit Ende des 18. Jahrhunderts (Schelling 1798), als thermodynamisch-physiologischer Terminus seit 1920 (Lillie 1920: »dynamic equilibrium«[74]; Rignano 1930: »dynamic stationary equilibrium«[75]).

Appetenzverhalten

Der Begriff des Appetenzverhaltens (engl. »appetitive behavior«) wird 1918 von W. Craig eingeführt.[76] Verstanden wird darunter ein ohne äußere Reize spontan auftretendes Suchverhalten nach einem Reiz zur Auslösung eines anderen Verhaltens, der Endhandlung (»consummatory action«).

K. Lorenz übernimmt den Ausdruck von Craig und stellt ihn in Zusammenhang mit den von ihm beobachteten Phänomenen der »Schwellenerniedrigung und Leerlaufreaktion« von Verhaltensweisen, d.h. der situationsunangemessenen Auslösung eines Verhaltens, wenn die adäquaten Reize längere Zeit ausbleiben.[77] Obwohl Lorenz immer betont, dass ein Verhalten »auf Leerlauf« ohne einen äußeren Reiz abläuft, verwendet er anfangs doch stets die Bezeichnung ***Leerlaufreaktion***.[78] Erst seit 1950 geht er zu den Termini Leerlauf*bewegung*[79] oder Leerlauf*aktivität*[80] über. Nicht zuletzt in dieser anfänglichen Wortwahl zeigt sich die starke Prägung, die Lorenz durch das mechanistische Reflexmodell zur Erklärung des Verhaltens erfahren hat (↑Ethologie).[81]

Bereits von den klassischen Autoren der römischen Antike wird das Begehren der Tiere nach bestimmten äußeren Zuständen als ihr *appetitus* bezeichnet (vgl. lat. ›appetere‹ »erstreben, aufsuchen«). Cicero verwendet dieses Wort für einen von der Natur verliehenen Trieb, der die Tiere zur Annäherung an gesunde Dinge und zur Entfernung von gefährlichen Dingen

veranlasst (»accessum ad res salutares a pestiferis recessum«).[82] In der Hochscholastik bei Albertus Magnus wird der *appetitus* als eine Eigenschaft der *anima vegetabilis* verstanden, die aber nur bei Wesen mit Sinnlichkeit vorkommen, also nicht bei Pflanzen.[83]

Im Anschluss an diese Verwendungen erscheint der Ausdruck auch bei neuzeitlichen Autoren: R. Descartes hat einen Begriff von »appetits naturels« und zählt diese zu den Wahrnehmungen (»perceptions«). Sie verbinden den Menschen nicht mit äußeren Objekten, sondern setzen ihn mit seinem Körper in Beziehung; zu ihnen gehören die Gefühle von Hunger und Durst.[84] Eine besondere Exposition erfährt der Begriff der Appetenz in der Metaphysik von Leibniz. Als Streben oder *appetitus* (»Appetition«) bezeichnet er ein »inneres Prinzip«, das den Übergang der Monade von einer Perzeption zu einer anderen bewirkt. Es stellt ein Begehren dar, das einen Gegenstand von innen heraus zu einer Veränderung veranlasst.[85]

Weil es sich um ein innerorganismisches Geschehen handelt, das dem Appetenzverhalten zugrunde liegt, ist das Konzept verwandt mit dem Begriff der ↑Empfindung und unterschieden von dem der Wahrnehmung. Empfindungen und Appetenzen (Stimmungen) betreffen nicht das Organismus-Umwelt-Verhältnis, sondern stellen einen *Zustand* eines Organismus dar.

Innerlichkeit

Das Wort »Innerlichkeit« wird im 18. Jahrhundert offenbar von Klopstock geprägt, um eine poetische Darstellungsweise zu bezeichnen, der es um das Innere einer Sache geht.[86] Es wird auch von Goethe verwendet und erscheint dann wiederholt bei Hegel zur Kennzeichnung des Verhältnisses von Innen und Außen, von Individualität und Allgemeinheit[87]. Die Innerlichkeit ist bei Hegel v.a. das individuelle Geistige in der Empfindung, das sich von der äußeren Wirklichkeit abgrenzt. Diese Grenzziehung wird terminologisch auch durch das Begriffspaar Innenwelt/Außenwelt markiert (↑Umwelt).

Bei J.E. von Berger wird die Innerlichkeit 1821 zu einem universalen Merkmal der Lebewesen, die ihnen im Gegensatz zu den leblosen Naturkörpern zukomme und die er mit deren Fähigkeit zur Empfindung in Zusammenhang bringt. Nach von Berger ist »die allgemeine Idee des eigentlichen oder individuellen Lebens die einer vom dunkelsten Anfang bis zur vollendeten Klarheit sich steigernden Innerlichkeit und Freiheit«.[88]

Zu einem etablierten Terminus mit einer spezifischen biologischen (oder zumindest biophilosophischen) Bedeutung wird das Wort erst im 20. Jahrhundert. Es wird dabei von verschiedenen Autoren unterschiedlich aspektiert. J. von Uexküll spricht 1909 von der »Innenwelt« der Tiere, betrachtet sie als durch ihren Bauplan hervorgebracht und hält sie für maßgeblich im Hinblick darauf, was jeweils als ihre spezifische ↑Umwelt zu gelten habe.[89]

Der Entwicklungsbiologe W. Roux ist 1915 der Auffassung, durch ihre »Selbsttätigkeit« verfügten Lebewesen über ein eigenes »Selbst« und eine »Innerlichkeit«.[90] Diese Eigenschaft betreffe das »Wesen« des Lebens und komme den Lebewesen noch zusätzlich zu ihren einzelnen Vermögen zu, also zusätzlich zu Stoffwechsel, Wachstum, Bewegung, Vermehrung und Vererbung. »Innerlichkeit« und »Selbsttätigkeit« (»Autoergie«) stehen bei Roux in einem direkten Zusammenhang: Prozesse und Faktoren in den Lebewesen selbst determinieren, welche äußeren Größen für sie wirksam werden sollen. Neben der »Selbstbewegung« schreibt Roux den Lebewesen noch eine ganze Reihe weiterer auf das »Selbst« (↑Regulation) gerichteter Vermögen zu, so »Selbstveränderung«, »Selbstausscheidung«, »Selbstaufnahme«, »Selbstassimilation«, »Selbstwachstum«, »Selbstvermehrung« und »Selbstentwicklung«. Diese »Selbstleistungen« bewirken in ihrer Gesamtheit nach Roux die »Selbsterhaltung« der Lebewesen.[91]

Für R. Woltereck macht 1940 die »INNEN-Dimension des Lebendigen« die besondere, materiell nicht aufhebbare Eigenart der Organismen aus. Sie äußere sich in einem Gerichtetsein der organischen Vorgänge und in einem Zueinanderpassen (Harmonie) der Einzelabläufe.[92] Das Innere der Lebewesen offenbare seinen Charakter »als eines im Grunde subjektiven und nicht-materiellen INNEN-Geschehens, von dem ein Beispiel im eigenen Empfinden, Denken und Wollen uns unmittelbar bekannt ist«.[93] Woltereck unterscheidet ein »Gerichtetsein der Lebensvorgänge« (in die Umwelt) von einem »Zueinanderpassen vieler Einzelabläufe«.[94] Die Innen-Dimension macht Woltereck dabei nicht von dem Vorliegen eines psychischen Apparates abhängig, weshalb er von der »apsychischen Integrität« sprechen kann.[95] Als ein Wesen mit einer Innerlichkeit verfüge der Organismus über ein Bild seiner Welt; er verhalte sich entsprechend dieses Bildes zweckmäßig und er verfolge Absichten, die durch seinen inneren Zustand motiviert seien.

Einen zentralen Begriff bildet ›Innerlichkeit‹ in der Theorie des Organischen von A. Portmann. Die Innerlichkeit ist danach eine Eigenschaft, die allen Lebewesen zukommt: »Die Innerlichkeit der Lebewesen beruht auf einer Eigenart aller lebenden Substanz: der Reizbarkeit, also der Möglichkeit, Vorgän-

ge der Umgebung umzuformen in Erregungen«.[96] Die Erkenntnis der Innerlichkeit der Organismen ist nach Portmann allein durch eigene Erfahrung möglich: »Eigenschaften der Innerlichkeit, Qualitäten von Sinneserlebnissen kennen wir nur, soweit wir selber, wir Menschen, dafür bewußte Empfindungen haben«[97]. Wegen der Erkenntnis der Innerlichkeit durch die eigene Erfahrung nimmt für Portmann die Möglichkeit zur Erkenntnis fremder Lebensformen in dem Maße ab, in dem deren Organisation unserer unähnlich wird.

Schließlich liegt auch für H. Jonas die »Dimension der Innerlichkeit« dem Organischen überhaupt zugrunde: »Es gibt keinen Organismus ohne Teleologie; es gibt keine Teleologie ohne Innerlichkeit«[98]. Die Innerlichkeit der Lebewesen entsteht nach Jonas aus ihrer konstitutiven »Bedürftigkeit«, ihrem »Interesse« an Selbsterhaltung. Weil die Organismen als offene Systeme entworfen werden müssen, die zu ihrer Erhaltung eines Stoffwechsels und daher einer Stoffzufuhr bedürfen, und sie die für sie notwendige Beziehung zur Außenwelt selbst regulieren, verfügen sie nach Jonas über eine Innerlichkeit. Jonas verbindet die Betonung der Kategorie der Innerlichkeit mit einer Kritik am Externalismus des Behaviorismus und dem Plädoyer für einen Internalismus zur Erklärung organischer Vorgänge: »Die Pein des Hungers, die Leidenschaft der Jagd, die Wut des Kampfes, der Schrecken der Flucht, der Reiz der Liebe – diese und nicht die durch Rezeptoren übermittelten Daten begaben Gegenstände mit dem Charakter von Zielen (positiven oder negativen) und machen das Verhalten zweckgerichtet. [...] Das kybernetische Modell reduziert tierische Natur auf die zwei Faktoren der Wahrnehmung und Bewegung, während sie in Wirklichkeit aus der Triade Wahrnehmung, Bewegung und Gefühl zusammengesetzt ist«.[99]

Ob aber wirklich allen Lebewesen, also auch den Pflanzen, sinnvoll eine Innerlichkeit zugeschrieben werden sollte, ist ebenso strittig wie die Zuschreibung von Bedürfnissen. H. André ist 1924 der Auffassung, die Abhängigkeit der Pflanzen von der Umwelt bedinge, »daß wir ihr sinnvoll keine von innen heraus beherrschte Leiblichkeit und ihr psychisches Korrelat, ein sensitives Wahrnehmungs- und Empfindungsleben zuschreiben können«.[100] Ähnlich urteilt H. Conrad-Martius 1934: »Tiere *haben* ein nach innen hinein gestaltetes Selbst, Pflanzen *nicht*«.[101]

Nachweise

1 Vgl. Henisch, G. (1616). Teutsche Sprache und Weißheit; Stieler, C. (1691). Der teutschen Sprache Stammbaum und Fortwachs oder teutscher Sprachschatz.
2 Campe, J.H. (1794/1807). Über die Reinigung und Bereicherung der deutschen Sprache: 48; vgl. Müller, J.B. (1971). Bedürfnis und Gesellschaft: 160.
3 Adelung, J.C. (1774). Grammatisch-critisches Wörterbuch der hochdeutschen Mundart, Bd. 1: 698.
4 Hermann, F.B.W. von (1832/70). Staatswirtschaftliche Untersuchungen (München 1874): 5 (nicht in der 1. Aufl.!); vgl. Čuhel, F. (1907). Zur Lehre von den Bedürfnissen. Theoretische Untersuchungen über das Grenzgebiet der Ökonomik und Psychologie: 78-80.
5 Gehlen, A. (1956). Urmensch und Spätkultur: 82.
6 Vgl. Krauch, H. (1981). Bedürfnisse und Handeln. In: Lenk, H. (Hg.). Handlungstheorie – interdisziplinär, Bd. III, 1. Verhaltenswissenschaftliche und psychologische Handlungstheorien, 235-282: 241.
7 a.a.O.: 236.
8 Platon, Politeia 439d.
9 Empedokles, Fragm. 31 B110; Anaxagoras, Fragm. 59A117.
10 Platon, Timaios 77b.
11 Aristoteles, De an. 413b; vgl. 414b; 434a.
12 a.a.O.: 415a; 435b.
13 a.a.O.: 434b.
14 a.a.O.: 433b11-18.
15 a.a.O.: 433b27-30; vgl. ders. Physica 253a11-21.
16 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1102b13ff.
17 Aristoteles, De an. 433b8.
18 Aristoteles, De an. 424b3; De part. anim.: 681a.
19 Nicolaus Damascenus (1. Jh. v. Chr.). De plantis (engl. Amsterdam 1989): 130.
20 Albertus Magnus, Historiae naturalis pars XVIII, De vegetabilibus libri VII (Berlin 1867): 10; vgl. Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele. Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart: 161.
21 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame. (Œuvres, Bd. XI, Paris 1909, 291-497): 392.
22 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Œuvres, Bd. VII, 1-561): 88 (VI, 22).
23 Locke, J. (1689). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 147 (II, ix, §11).
24 a.a.O.: 148 (II, ix, §11).
25 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): I, 166 (II, ix, §11); vgl. Ingensiep (2001): 241.
26 a.a.O.: I, 396 (II, xxvii, §5); vgl. Locke (1689): 330f. (II, xxvii, § 3f.).
27 Condillac, E.B. de (1755). Traité des animaux (Paris 1987): 473.
28 Diderot, D. (1769). Le rêve d'Alembert (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris, 1987, 87-209): 136.
29 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 464.

30 Kant, I. (1788). Kritik der praktischen Vernunft (AA, Bd. V, 1-163): 9.
31 Hegel, G.W.F. (1831). Vorlesungen über die Philosophie der Religion (Werke, Bd. 16-17, Frankfurt/M. 1986): II, 509.
32 Hegel, G.W.F. (1820/29). Vorlesungen über die Ästhetik (Werke, Bd. 13-15, Frankfurt/M. 1986): I, 192f.
33 Hegel, G.W.F. (1820). Grundlinien der Philosophie des Rechts (Werke, Bd. 7, Frankfurt/M. 1978): 347 (§190).
34 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 469 (§359).
35 Hegel, G.W.F., Fragment Zum Mechanismus, Chemismus und Erkennen (Gesammelte Werke, Bd. 12, Wissenschaft der Logik, Bd. 2. Die subjektive Logik (1816), Hamburg 1981, 259-312): 280; vgl. Illetterati, L. (1996). Figure del limite. Esperienze e forme della finitezza: Kap. 3.
36 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde: I, 232ff.
37 Oken, L. (1809-11/30). Lehrbuch der Naturphilosophie: Nr. 148f.; nach Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 341.
38 Oken (1809-11/30): Nr. 173.
39 a.a.O.: Nr. 151.
40 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Stuttgart & Frankfurt/M. 1960, 2 Bde.): II, 263.
41 Fechner, G.T. (1848/99). Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen: 235f.
42 Lotze, H. (1856-64). Mikrokosmus, 3 Bde.: I, 135.
43 Pflüger, E.F.W. (1877). Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur: 37.
44 Condillac, E.B. de (1755). Traité des animaux (Paris 1987): 473; vgl. Rádl, E. (1909). Geschichte der biologischen Theorien in der Neuzeit, Bd. 2: 428.
45 Murray, H.A. (1938). Explorations in Personality: 123f.
46 Vgl. Heckhausen, H. (1980/89). Motivation und Handeln: 67f.
47 Maslow, A.H. (1943). A theory of human motivation. Psychol. Rev. 50, 370-396; ders. (1954). Motivation and Personality: 80-92.
48 Lehmann, F.M. (1935). Logik und System der Lebenswissenschaften: 87.
49 Tembrock, G. (1968/80). Grundriß der Verhaltenswissenschaften: 49.
50 Jonas, H. (1953/66). A critique of cybernetics (dt. in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 195-220): 218f.
51 Jonas, H. (1951/66). Is God a mathematician? (dt. in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 160.
52 Jonas (1951/66): 161.
53 Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. in: Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 189.
54 Jonas, H. (1973). Über die Thematik einer Philosophie des Lebens (in: Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 13-22): 19.
55 Jonas (1953): 182.
56 Jonas (1973): 19.
57 ebd.
58 Vgl. Weber, A. (2003). Natur als Bedeutung; Schark, M. (2003). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie (Phil. Diss., Humboldt-Universität Berlin): 471ff.
59 Vgl. Kamlah, W. (1973). Philosophische Anthropologie. Sprachkritische Grundlegung und Ethik: 52ff.; Lorenzen, P. (1987). Lehrbuch der konstruktiven Wissenschaftstheorie: 263.
60 Vgl. Aberle, D.F., Cohen, A. K., Davis, A.K., Levy, M.J. Jr. & Sutton, F.X. (1950). The functional prerequisites of a society. Ethics 40, 100-111; Levy, M.J. Jr. (1952). The functional requisites of any society. In: ders. The Structure of Society, 149-197; Fallding, H. (1963). Functional analysis in sociology. Amer. Sociol. Rev. 28, 5-13.
61 Luhmann, N. (1962). Funktion und Kausalität. Kölner Z. Soziol. Sozialpsychol. 14, 617-644: 619.
62 Abbott, J.F. (1914). The Elementary Principles of General Biology: 117.
63 Cannon, W.B. (1925). Some general features of endocrine influence on metabolism. Trans. Cong. Amer. Pys. Surg. 13, 31-53: 31 (Reprint in: Langley, L.L. (ed.). Homeostasis. Origins of the Concept, Dowden 1973, 223-245): 223; ders. (1926). Physiological regulation of normal states. Some tentative postulates concerning biological homeostasis (Reprint in: Langley (ed.) (1973), 246-249): 246; ders. (1929). Organization for physiological homeostasis. Physiol. Rev. 9, 399-431: 400.
64 Lotze, H. (1856). Mikrokosmus. Ideen zur Naturgeschichte und Geschichte der Menschheit, Bd. 1.: 86.
65 Lotze, H. (1869). Mikrokosmus, Bd. 1, 2. Aufl.: 90.
66 Ostwald, W. (1902). Vorlesungen über Naturphilosophie: 313.
67 a.a.O.: 315.
68 a.a.O.: 319.
69 Bauer, E. (1920). Die Definition des Lebewesens auf Grund seiner thermodynamischen Eigenschaften und die daraus folgenden biologischen Grundprinzipien. Naturwiss. 8, 338-340: 339; vgl. ders. (1930). Fiziczeskie Osnovy v Biologii; ders. (1935). Teoretičeskaja Biologija; Brauckmann, S. (2000). The organism and the open system. Ervin Bauer and Ludwig von Bertalanffy. Ann. New York Acad. Sci. 901, 291-300.
70 Bertalanffy, L. von (1940). Der Organismus als physikalisches System betrachtet. Naturwiss. 28, 521-531: 521; ders. (1969). Das Modell des offenen Systems. Nova Acta Leopoldina 33 (Nr. 184), 73-87.
71 von Bertalanffy (1940): 521.
72 a.a.O.: 524.
73 Hill, A.V. (1930). Membrane phenomena in living matter: equilibrium or steady state. Trans. Faraday Soc. 26, 667-673; Burton, A.C. (1939). The properties of the steady state compared to those of equilibrium as shown in characteristic biological behavior. J. cellul. comp. Physiol. 14, 327-349.
74 Lillie, R.S. (1920). The place of life in nature. The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 17, 477-493: 483.
75 Rignano, E. (1930). The Nature of Life: 7.
76 Craig, W. (1918). Appetites and aversions as constitu-

ents of instincts. Biol. Bull. (Woods Hole) 34, 91-107: 93.
77 Lorenz, K. (1937). Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheor. 2, 17-50: 28.
78 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 190.
79 Lorenz, K. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 114-200): 135.
80 Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 5; 102.
81 Vgl. Kalikov, T.J. (1975). History of Konrad Lorenz's ethological theory, 1927-1939. Stud. Hist. Philos. Sci. 6, 331-341.
82 Cicero, De natura deorum 2, 34; vgl. De finibus bonorum et malorum 5, 42.
83 Albertus Magnus, De Anima: Tr. 2; vgl. Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 155.
84 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame. (Œuvres, Bd. XI, Paris 1909, 291-497): 346.
85 Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M., 438-482): 444; vgl. auch ders. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 330.
86 Vgl. Heydebrand, R. von (1976). Innerlichkeit. In: Hist. Wb. Philos. 4, 386-388.
87 Vgl. z.B. Hegel, G.W.F. (1807/31). Phänomenologie des Geistes (Frankfurt/M. 1970): 53; 222.
88 Berger, J.E. von (1821). Allgemeine Grundzüge zur Wissenschaft, Bd. 2: 458.
89 Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 6.
90 Roux, W. (1915). Das Wesen des Lebens. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 173-187: 179.
91 ebd.
92 Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte: 558.
93 Woltereck, R. (1940). Ontologie des Lebendigen: 20.
94 Woltereck (1932/40): 558; vgl 562.
95 a.a.O.: 556.
96 Portmann, A. (1949/55). Probleme des Lebens: 27.
97 a.a.O.: 24.
98 Jonas, H. (1951/66). Is God a mathematician? (dt. in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 169.
99 Jonas, H. (1953/66). A critique of cybernetics (dt. in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 195-220): 219.
100 André, H. (1924). Der Wesensunterschied von Pflanze, Tier und Mensch: 29f.
101 Conrad-Martius, H. (1934). Die »Seele« der Pflanze: 43.

Befruchtung

Das deutsche Wort ›Befruchtung‹ ist eine Ableitung aus ›Frucht‹, das eine Entlehnung von dem lat. ›fructus‹ »Frucht« (zu frui »genießen«) ist. Es erscheint in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts, zuerst wohl 1691 bei J.N. Pfitzer, der zum männlichen Samen des Menschen schreibt: »Der Saamen nun/ welcher uns in das Gesicht fällt/ ist nicht eben derjenige/ so uns die Befruchtung einreicht/ sondern vielmehr das Vehiculum, welches denjenigen geistigen Theil / welcher solche Wunder würket / mit sich führt und an gehörige Ort überbringet«.[1] Der Ausdruck erscheint anfangs allerdings selten, 1716 in einer Übersetzung des französischen ›fécondité‹[2] auch in Bezug auf Pflanzen: »So muß also jede Pflanze in dem Saamkorn in sich halten die Befruchtung, welche von dem Vater herkommt, und die Nahrung, welche die Mutter dazu hergiebet.«[3] A.G. Kästner gibt 1748 die Auffassung Linnés wieder, »daß die Befruchtung […] von einer [Pflanze] auf die andere gehen könnte, wenn ihrer verschiedene neben einander ohngefähr zu gleicher Zeit blühten«.[4] Bei B. Erhart heißt es 1759: »da es gleichwohl noch manche […Pflanzen gibt, denen] entweder das weibliche oder männliche Glied fehlet, so müssen diese beständig unfruchtbar bleiben, jene aber erst die Befruchtung von diesen empfangen«.[5] Eine ältere Form lautet ›Befruchtigung‹. Durch den Vorgang der Befruchtung verschmelzen der männliche und weibliche Teil zu einem sich entwickelnden Keim oder einer Frucht.

Der ältere Terminus für den Prozess ist im klassischen Griechisch ›ἔγκυον ποιεῖν‹ (»schwanger machen, befruchten«) (auch bei Pflanzen[6]), im klassischen Latein und in der Scholastik ›fecundatio‹[7] (von lat. ›fecundus‹ »fruchtbar«), im Englischen ›fertilization‹[8].

Frühe Beschreibungen und Vermutungen

Direkt beobachtbar wird der Vorgang der Befruchtung erst mittels mikroskopischer Methoden. Anhand seiner Konsequenzen, der Entstehung makroskopisch sichtbarer »Früchte« und schließlich neuer Organismen, ist das Phänomen aber basal für die meisten Lebensformen und lange bekannt. Über den genauen Mechanismus der Befruchtung dominieren bis ins 19. Jahrhundert Spekulationen. Sehr wirkmächtig ist die Auffassung des Aristoteles, nach der die Lebewesen im Wesentlichen aus dem männlichen Samen hervorgehen und der weibliche Körper lediglich die Bereitstellung der Stoffe und die Ernährung des Keimes übernimmt. Aristoteles bezieht den Dualismus von Form und Materie auf den Beitrag der beiden Geschlechter in der Hervorbringung neuer Lebewesen: So wie der Zimmermann das Holz bearbeite, um daraus ein Möbelstück zu formen, setze der männliche Samen den Entwicklungsprozess des Keims in Gang und gebe diesem seine Gestalt.[9] Der männliche Same transportiere nicht nur die Potenz für die Strukturen des Embryos[10], sondern enthalte darüber hinaus auch den Mechanismus zur Umwandlung der Potenz des weiblichen Beitrags in eine Aktualität[11] (»Dornröschennarrativ«[12]).

Die Befruchtung ist die Vereinigung von Zellen verschiedener Organismen zum Zweck der sexuellen Fortpflanzung.

Befruchtung (Pfitzer 1691) 167
Fortpflanzungszellen (Nägeli 1842) 169
Geschlechtszellen (Valentin 1842) 169
Gamet (Strasburger 1877) 169
Zygote (Strasburger 1877) 169
Isogamie (de Bary 1881) 169
Anisogamie (Hartog 1891) 169
diploid (Strasburger 1905) 169
haploid (Strasburger 1905) 169
Gamophase (Winkler 1920) 169
Zygophase (Winkler 1920) 169

A. van Leeuwenhoek beobachtet die Vereinigung von Ei und Samenzelle des Frosches Ende des 17. Jahrhunderts mit Hilfe des Mikroskops. Wie Aristoteles ist er aber der Auffassung, dass das Leben allein von den männlichen Samen komme und dass das Ei des Weibchens lediglich die Nahrung liefere. Vehement bekämpft wird diese Auffassung von R. de Graaf in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts, u.a. mit dem stichhaltigen Argument, in den Nachkommen vieler Organismen zeigten sich Eigenschaften, die auch ihre Mutter, nicht aber der Vater habe. Über die relative Bedeutung von Ei und Samen bei der Erzeugung der Nachkommen entfacht im 18. Jahrhundert ein Streit, bei dem die *Ovisten* als Verfechter der besonderen Bedeutung des Eies für die Vererbung auf der einen Seite den *Animalkulisten* auf der anderen Seite gegenüberstehen (↑Entwicklung). Verbesserungen der mikroskopischen Technik ermöglichen immer bessere Beschreibungen der Befruchtungsprozesse. So kann L. Spallanzani in den 1770er Jahren bei der Befruchtung von Salamandern und anderen Tieren beobachten, dass in der geschlechtlichen Fortpflanzung ein physischer Kontakt zwischen einer Samenzelle und einer Eizelle stattfinden muss.[13] Spallanzani ist auch der erste, der erfolgreiche Versuche zur künstlichen Befruchtung bei Amphibien, einem Insekt und beim Hund durchführt.[14]

Aufschlüsse über die Notwendigkeit einer Befruchtung auch bei Pflanzen geben die sehr alten Beobachtungen einer fehlenden Fruchtreife von iso-

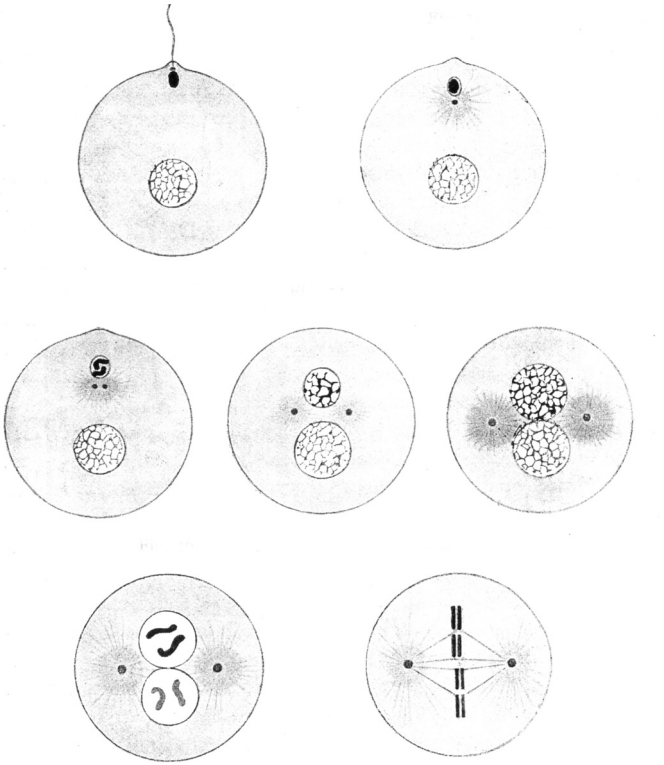


Abb. 37. Schematische Darstellung der Vorgänge bei der Befruchtung von Wirbeltieren. Die Samenzelle dringt in die Eizelle ein; das von ihr mitgeführte »Centrosom« wandert in die Mitte der Eizelle und teilt sich. Zwischen den beiden Produkten bildet sich ein »Spindelapparat«, der eine Verbindung zu den Chromosomen herstellt, die in den Kernen von Ei- und Samenzelle sichtbar geworden sind. Bei der anschließenden Zellteilung erhält jede Tochterzelle zum Teil väterliche und zum Teil mütterliche Chromosomen (aus Boveri, T. (1902). Das Problem der Befruchtung: 18).

lierten weiblichen Bäumen der Dattelpalme. Schon Assyrer und Babylonier kannten den Vorgang der künstlichen Befruchtung dieser Pflanze und haben ihn auf Flachreliefs abgebildet.[15] Später dienen Versuche der künstlichen Befruchtung zum Nachweis der allgemeinen Sexualität bei Pflanzen (↑Geschlecht). Wissenschaftliche Versuche zur Kreuzung verschiedener Varietäten und Arten werden seit Beginn des 18. Jahrhunderts durchgeführt, so von C. Mather an Maispflanzen und von T. Fairchild durch die Kreuzung der Garten- mit der Bartnelke.[16] Eine Aufsehen erregende künstliche Befruchtung gelingt 1749 bei einer isoliert in Berlin stehenden weiblichen Dattelpalme (*Chaemerops*), in dem sie mit dem Pollen eines in Leipzig wachsenden Baums bestäubt wird.[17]

Im Rahme der Romantischen Naturphilosophie zu Beginn des 19. Jahrhunderts gilt die Befruchtung als ein basales Prinzip des Lebens: In der Befruchtung komme es zu einer Verschmelzung von polaren Prinzipien der Natur, und diese Verschmelzung wird als Voraussetzung für die Bildung neuen Lebens angesehen (↑Geschlecht).

Nach der Entdeckung der mannigfaltigen Fortpflanzungsweisen, die keine Befruchtung einschließen (z.B. die Parthenogenese; ↑Fortpflanzung; ↑Generationswechsel), stellt R. Leuckart 1858 fest, dass der Physiologie offenbar ein Gesetz verlorengegangen sei und die Rolle des männlichen Samens nicht so unverzichtbar für die Entstehung neuen Lebens ist, wie es lange geglaubt wurde.[18]

Integration in die Zelltheorie

Nach Fortschritten in der Mikroskopier- und Färbetechnik können die Vorgänge bei der Befruchtung seit Mitte des 19. Jahrhunderts detailliert untersucht werden. Die Forschung profitiert dabei wesentlich von der Anwendung der Zelltheorie: R. Remak zeigt 1852, dass die Eier der Frösche aus jeweils nur einer Zelle bestehen[19], und C. Gegenbaur weitet diese Einsicht 1861 auf alle Wirbeltiere aus, indem er nachweist, dass der Dotter keine Zellen enthält[20]. Samenzellen in befruchteten Eiern werden von M. Barry (1840)[21] und G. Newport (1853)[22] nachgewiesen; sie können den Befruchtungsvorgang selbst jedoch nicht beobachten. O. Bütschli stellt dann 1873 zwei Kerne im befruchteten Ei von Nematoden fest.[23] Ein Jahr später beschreibt L. Auerbach die Verschmelzung dieser beiden Kerne.[24] Detaillierte Studien zur Befruchtung stellt O. Hertwig wenig später an Seeigeln an und klärt damit endgültig die Natur der Befruchtung als Verschmelzung der Kerne von Samen- und Eizelle auf.[25] Hertwig zeigt u.a., dass nur eine Samenzelle in das Ei eindringt, dass der zweite Kern innerhalb der befruchteten Eizelle von der Samenzelle stammt, dass die Kerne der Ei- und Samenzelle verschmelzen und dass die Kerne aller Zellen späterer Stadien der Keimesentwicklung aus der Teilung des Kerns der befruchteten Eizelle hervorgehen. Hertwig kann damit als erste These seiner Habilitationsschrift von 1876 formulieren: »Die Befruchtung beruht auf der

Verschmelzung von geschlechtlich differenzirten Zellkernen«.[26] Kurz darauf beobachtet H. Fol erstmals das Eindringen der Samenzelle in die Eizelle bei Seesternen.[27]

Die Befruchtungsprozesse bei Pflanzen werden seit den 1850er Jahren aufgeklärt. G. Thuret erzeugt 1852 eine experimentelle Befruchtung durch die Mischung von Gameten diözischer Algen.[28] N. Pringsheim beobachtet 1856 die Verschmelzung der Gameten bei der Befruchtung einer anderen Algenart direkt.[29] Um die Befruchtung der bedecktsamigen Pflanzen (Angiospermen) entsteht um die Mitte des 19. Jahrhunderts ein akademischer Streit. Er dreht sich um die Frage, welche Rolle dem Pollenschlauch, den G.B. Amici erstmals 1823/24 als Auswuchs der Pollenkörner beobachtet[30], und der Samenanlage zukommt. M.J. Schleiden meint 1837, der Embryo entstehe aus dem Pollenschlauch selbst und die Samenanlage liefere nur Nährmaterial[31]; er wird in dieser Auffassung von S. Endlicher und F. Unger[32] sowie H. Schacht[33] unterstützt. Die richtige Theorie dagegen, dass sich der Embryo nach der Befruchtung des weiblichen Gameten durch den Pollen in der Samenanlage bildet, vertreten F.J.F. Meyen[34], G.B. Amici[35], W. Hofmeister[36] und L. Radlkofer[37]. Die genaue Befruchtung der Eizelle durch die Spermazellen im Pollenschlauch wird erst 1884 durch E. Strasburger beschrieben.[38] Den Charakter der »doppelten Befruchtung« der bedecktsamigen Pflanzen, also die Verschmelzung nicht nur der generativen Kerne, sondern auch des zweiten im Pollenschlauch enthaltenen Spermakerns mit dem Embryosackkern, woraus das Nährgewebe im Samen hervorgeht, klären S. Nawašin[39] und L. Guignard[40] Ende des Jahrhunderts unabhängig voneinander auf.[41]

Der Nachweis der im Prinzip parallelen Verhältnisse der Befruchtung bei Pflanzen und Tieren liefert – ebenso wie die Zellenlehre, auf der er aufbaut – einen wichtigen Beitrag zur konzeptionellen und sachlichen Vereinheitlichung der ↑Biologie.

Gamet und ***Zygote***

Der Ausdruck ›Gamet‹ (abgeleitet von griech. ›γαμέτης‹ »Gatte«) wird von E. Strasburger 1877 geprägt.[42] Es wird damit eine Fortpflanzungszelle bezeichnet, die in einer sexuellen Vereinigung mit einer anderen die befruchtete Eizelle, die Zygote (s.u.), bildet. Strasburger nennt die Gameten die »sich miteinander vereinigenden Protoplasmamassen«. Indem der Ausdruck bald im Englischen aufgenommen wird[43], verbreitet er sich international. Ein älterer Ausdruck, der ›Gamet‹ entspricht, lautet ***Geschlechtszellen***, der bereits seit 1842 erscheint.[44] M. Wichura, der ihn 1865 für Pflanzen einführt, versteht darunter die Zellen, die die Funktion haben, »das Individuum fortzupflanzen«, bei Pflanzen seien dies »Keimbläschen« und »Pollenschlauch«.[45] In ähnlicher Bedeutung wird seit den 1840er Jahren der Ausdruck ***Fortpflanzungszellen*** verwendet (Nägeli 1842; Schleiden 1843)[46], den auch G. Mendel in seinem berühmten Aufsatz aus dem Jahr 1866 gebraucht[47] (synonym dazu verwendet Mendel auch den Ausdruck *Befruchtungszellen*, den er wohl von seinem akademischen Lehrer F. Unger übernimmt[48]).

A. de Bary unterscheidet 1881 bei sexuell sich fortpflanzenden Algen eine Form der Fortpflanzung mit gleichgeformten Gameten, die er *isogam* nennt (»Copulation ganz gleichwerthiger Gameten«), von dem *oogamen* Typ, bei der geschlechtlich differenzierte Gameten miteinander verschmelzen (»Vereinigung scharf differenzirter Eier mit Samenkörpern«).[49] Für das erste Phänomen führt de Bary den Terminus ***Isogamie*** ein.[50] Als Gegenbegriff dazu etabliert sich Ende des 19. Jahrhunderts neben dem Begriff der *Oogamie* zur Bezeichnung einer Differenzierung der Gameten, bei der die Eizelle zu keinem Zeitpunkt selbstbeweglich ist (wie bei den meisten Tieren), der Begriff der ***Anisogamie*** für die Vereinigung von zwei Gameten, die sich allein in ihrer Größe unterscheiden.[51]

Gleichzeitig mit dem Terminus ›Gamet‹ führt Strasburger auch den Begriff ***Zygote*** ein. Sie stellt nach Strasburger das »Copulationsproduct« aus der Verschmelzung der beiden Gameten dar. Weil die Zygote den doppelten Satz an Chromosomen gegenüber den Gameten enthält, wird der Zustand ihres Kerns seit 1905 als ***diploid*** im Vergleich zum ***haploiden*** Kern der Gameten bezeichnet (»Haploid und Diploid«, bzw. »haploidische und diploidische Generation«[52]). H. Winkler spricht 1920 allgemeiner von der ***Zygophase*** nach dem Befruchtungsvorgang und der ***Gamophase***, in der sich die Gameten und ihre Abkömmlinge vor der Befruchtung befinden (↑Lebensgeschichte).[53]

Nachweise

1 Pfitzer, J.N. (1691). Zwey sonderbare Bücher von der Weiber Natur: 86; vgl. 94; 190; 318 (jeweils in den Anmerkungen; diese sind noch nicht in der 1. Aufl., Nürnberg 1673 enthalten!).
2 Le Lorrain de Vallemont, P. (1708). Curiositez de la nature et de l'art sur la vegetation, ou l'agriculture, et le jardinage dans leur perfection: 47.
3 Le Lorrain de Vallemont, P. (1716). Merkwürdigkeiten der Natur und Kunst in Zeugung, Fortpflanzung und Vermehrung der Gewächse oder Ackerbau und die Gärtnerey in ihrer Vollkommenheit (Übers. F. L. von Breßler): 46f.
4 Kästner, A.G. (1748). Anmerkungen über die muthmaßlichen Gedanken von dem Staube der Pflanzen. Hamburgisches Magazin 3(1), 11-24: 23; vgl. auch Anonymus (1733). Bericht von Wahl-, Salb- und Krönungs-Ceremonien: 2: »Befrucht- und Nahrung« [in Bezug auf Pflanzen]; Henckel, J.F. (1761). Abhandlung von der Geburtshülfe: 65 (§134); 73 (§150); Lüder, F.H.H. (1777). Briefe über die Anlegung und Wartung eines Blumengartens: 145; Schkuhr, C. (1791). Botanisches Handbuch, Bd. 2: 152 (aus DWB Arch.); Kölreuter, J.G. (1775). Historie der versuche, welche von dem jahr 1691 an bis auf das jahr 1752 über das Geschlecht der Pflanzen angestellt worden sind. Acta Acad. Theodoro-Palatinae, Bd. 3: 39.
5 Erhart, B. (1759). Oeconomische Pflanzenhistorie, Bd. 7, 86f. (§43).
6 Aristoteles, Hist. anim. 595b27.
7 Thomas von Aquin (1254-56). In IV Sententiarum distinctio: 4, qu. 2, art. 2, quaestiunc. 4.
8 Nelson, H. (1852). The reproduction of the *Ascaris mystax*. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 142, 563-594: 575; Whewell, W. (1857). History of the Inductive Sciences, 3 vols.: III, 223.
9 Aristoteles, De gen. anim. 729bff.; vgl. Balss, H. (1936). Die Zeugungslehre und Embryologie in der Antike. Eine Übersicht. Quell. Stud. Gesch. Nat. Med. 5, 193-274.
10 Aristoteles, De gen anim. 737a20.
11 a.a.O.: 740b20ff.
12 Vgl. Martin, E. (1991). The egg and the sperm. How science has constructed a romance based on stereotypical male-female roles. Signs 16, 485-501; Palm, K. (2005). Lebenswissenschaften. In: Braun, C. von & Stephan, I. (Hg.). Gender@Wissen. Ein Handbuch der Gender-Theorien, 180-199: 189.
13 Spallanzani, L. (1776). Osservazioni e sperienze intorno ai vermicelli spermatici in opuscoli di fisica animale e vegetabile; vgl. Sandler, I. (1973). The re-examination of Spallanzani's interpretation of the role of the spermatic animalcules in fertilization. J. Hist. Biol. 6, 193-223; Castellani, C. (1973). Spermatozoan biology from Leeuwenhoek to Spallanzani. J. Hist. Biol. 6, 37-68; Medvei, V.C. (1982/93). The History of Clinical Endocrinology: 101ff.
14 Spallanzani, L. (1779). Fecondazione artificiale. Prodromo della Nuova Encyclopedia Italiana, 129-134; ders. (1782). Dissertations di fisica animale, e vegetabile; vgl. Medvei (1982/93): 104.
15 Vgl. Roberts, H.F. (1929). Plant Hybridization before Mendel: 1-12; Zirkle, C. (1935). The Beginnings of Plant Hybridization: 3-7.
16 Vgl. Zirkle (1935): 103.
17 Gleditsch, J.G. (1751). Essai d'une fécondation artificielle, fait sur l'espece de palmier qu'on nomme Palma dactylifera folio flabelliformi. Hist. Acad. Roy. Sci. Bell. Lettr. 103-108.
18 Leuckart, R. (1858). Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten: 110f.; vgl. Churchill, F.B. (1979). Sex and the single organism: biological theories of sexuality in mid-nineteenth century. Stud. Hist. Biol. 3, 139-177: 162f.
19 Remak, R. (1852). Über extracellulare Entstehung thierischer Zellen und über Vermehrung derselben durch Theilung. Arch. patholog. Anat. Physiol. wiss. Med. 19, 47-92.
20 Gegenbaur, C. (1861). Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Wirbelthier-Eier mit partieller Dottertheilung. Arch. Anat. 491-529.
21 Barry, M. (1840). On the first changes consequent on fecundation in the mammiferous ovum. Phil. Trans. Roy. Soc. 1840, 129-130; ders. (1840). Researches in embryology: 3rd series, being a contribution to the physiology of cells. Phil. Trans. Roy. Soc. 1840, 529-594.
22 Newport, G. (1853). On the impregnation of the ovum in the Amphibia (second series revised); and on the direct agency of the spermatozoon. Philos. Trans. Roy. Soc. 1853, 233-290.
23 Bütschli, O. (1873). Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Verh. Kaiserl. Leop.-Carol. Akad. Naturf. 36 (5), 1-124.
24 Auerbach, L. (1874). Organologische Studien.
25 Hertwig, O. (1876-78). Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, 3 Teile. Morpholog. Jahrb. 1, 347-434; 3, 1-86; 271-279; 4, 156-175; 177-213.
26 Zitiert nach Hertwig, O. (1884). Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung: 1; vgl. Nordenskiöld, E.N. (1921-24). Biologiens Historia (dt.: Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 552.
27 Fol, H. (1879). Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mem. Soc. Phys. Hist. Nat. Génève 26, 89-397; vgl. ders. (1876). Sur le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Arch. Sci. Phys. Nat. 58, 439-472.
28 Thuret, G. (1852). Notes sur la fécondation des Fucacées. Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg 1, 161-167; ders. (1853). Sur la fécondation des Fucacées. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 36, 745-748.
29 Pringsheim, N. (1856). Über die Befruchtung und den Generationswechsel der Algen. Monatsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1856, 225-237: 231.
30 Amici, G.B. (1830). Note sur le mode d'action du pollen sur le stigmate; extrait d'une lettre de M. Amici à M. Mirbel. Ann. Sci. Nat. sér. I, 21, 329-332: 331.
31 Schleiden, M.J. (1837). Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. Arch. Naturgesch. 3, I, 290-320.

32 Endlicher, S. & Unger, F. (1843). Grundzüge der Botanik: 298.
33 Schacht, H. (1850). Entwickelungs-Geschichte der Pflanzen-Embryonen. Verh. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. Amsterdam. 3. Reihe 2, 1-234.
34 Meyen, F.J.F. (1840). Noch einige Worte über den Befruchtungsakt und die Polyembryonie bei den höheren Pflanzen.
35 Amici, G.B. (1847). Sulla fecondazione delle orchidee. Atti Ruinione Sci. Ital. 8, 544-552.
36 Hofmeister, W. (1847). Untersuchungen des Vorganges bei der Befruchtung der Oenothereen. Bot. Zeitung 5, 785-792; vgl. ders. (1849). Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen.
37 Radlkofer, L. (1856). Die Befruchtung der Phanerogamen. Ein Beitrag zur Entscheidung des darüber bestehenden Streites.
38 Strasburger, E. (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung: 62.
39 Nawašin, S. (1898). [Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium*, *Martagon* und *Fritillaria tenella*. russ.] Izv. Akad. nauk. St. Petersburg Ser. 5, 9, 377-382; vgl. ders. (1900). Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen (Vorläufige Mittheilung). Ber. Deutsch. Bot. Ges. 18, 224-230.
40 Guignard, L. (1899). Sur les anthérozoides et le double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 128, 864-871.
41 Vgl. Lorch, J. (1966). The discovery of sexuality and fertilization in higher plants. Janus 16, 212-235; Scholz, H. (1993). Analogie-Modelle und theoretische Konzepte im Streit um die Befruchtung und Embryogenese der Samenpflanzen. Biol. Zentralbl. 112, 199-206.
42 Strasburger, E. (1877). Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jenaische Z. Naturwiss. 11, 436-536: 439; vgl. De Bary, A. & Strasburger, E. (1877). *Acetabularia mediterranea*. Bot. Zeitung 55, 713-728; 729-743; 745-758: 756.
43 Vines, S.H. (1886). In: Encycl. Brit. XX, 425 (nach OED 1989).
44 Valentin, G.G. (1842). Repertorium für Anatomie und Physiologie: 291.
45 Wichura, M. (1865). Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich erläutert an den Bastarden der Weiden: 88.
46 Nägeli, K. von (1842). Botanische Beiträge. Linnaea 16, 237-285: 267; Schleiden, M. (1843). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, Bd. 2. Morphologie und Organologie: 561.
47 Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandlungen des Naturforschenden Vereines Brünn 4, 3-47: 41.
48 Unger, F. (1855). Anatomie und Physiologie der Pflanzen: 385; vgl. auch Braun, A. (1851). Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur: 154.
49 Bary, A. de (1881). Zur Systematik der Thallophyten. Bot. Zeitung 39, 1-17; 33-36: 3.
50 a.a.O.: 4; vgl. in anderer Bedeutung: Cornay, J.E. (1863). École des races et exposition des principes de généanomie: 104.
51 Hartog, M. (1891). [An outline classification of sexual and allied modes of protoplasmic rejuvenescence]. Nature 44, 483-484: 484.
52 Strasburger, E. (1905). Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse und Erörterungen. Pringsheim Jahrb. Wiss. Bot. 42, 1-71: 62; vgl. Hartmann, M. (1909). Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem: 11.
53 Winkler, H. (1920). Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche: 192.

Literatur

Hertwig, O. (1917). Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre. Arch. mikroskop. Anat. 90, Abt. II, 1-168.

Bewusstsein

›Bewusstsein‹ ist zunächst ein primär philosophischer Terminus, den C. Wolff 1719 einführt[1] und der als Übersetzung v.a. des cartesischen Begriffs der *conscientia* dient. Der Sache nach lässt sich der Begriff des Bewusstseins bis in die Antike zurückverfolgen, insofern die Selbsterkenntnis der Vernunft und das Reflexionswissen bereits vielfach thematisiert und unterschiedlich auf den Begriff gebracht werden, bei Platon und Aristoteles u.a. in der Rede von der Erkenntnis der Erkenntnis (»νόησις νοήσεως«).[2]

Conscientia

Das lateinische Wort ›conscientia‹ bedeutet ursprünglich so viel wie »Mit-Wissen« und hat seine Verwendung u.a. in Gerichtsreden, in denen es um ein von mehreren Menschen geteiltes Wissen geht, z.B. um das gemeinsame Wissen von Täter und Zeuge.[3] Bereits früh wird der Ausdruck ebenso in anderen Kontexten verwendet und kann dabei auch auf ein mit Gott geteiltes Wissen bezogen werden. Diese letztere Bedeutung erlangt im christlichen Mittelalter besonderen Stellenwert: Bei Augustinus ist die *conscientia* ein Wissen über die Taten eines Menschen, das anderen Menschen weitgehend verschlossen ist und über das er selbst nicht verfügt, das vielmehr allein Gott bekannt ist.[4] Entscheidend für die spätere Entwicklung ist das Moment der epistemischen Unzugänglichkeit der *conscientia*, das nach Augustinus auch die Verurteilung eines anderen Menschen durch seine Mitmenschen erschwert. In der Folgezeit erfährt der Ausdruck eine Bedeutungsverschiebung hin zu einer starken Betonung von moralischen Bezügen. So erscheint die *conscientia* bei Thomas von Aquin als ein moralisches Wissen und Urteilsvermögen, das sich auf einzelne Handlungen bezieht und diese begleitet.[5]

Das Bewusstsein ist zunächst das unmittelbare subjektive Erleben von eigenen körperlichen und mentalen Zuständen und Vorgängen eines Organismus. Aufgrund der expliziten Form dieses Erlebens kann das Bewusstsein darüber hinaus eine objektivierende Tendenz des Erlebens einschließen, insofern es das bloß subjektive, inexplizite (»unbewusste«) Empfinden in einer intersubjektiv etablierten Kodierung (einer Sprache) erschließt und vergegenständlicht. In dieser expliziten Form ist das Bewusstsein ein Vermögen eines Organismus, nicht nur die eigenen Einstellungen und Bedürfnisse sowie das eigene Handeln und dessen Ziele vorzustellen, sondern auch alternative Zustände und Handlungsoptionen zu durchdenken sowie Gegenstände der Umwelt und abstrakte Relationen in Form von symbolischen Repräsentationen und begrifflichen Operationen abzubilden.

Selbstwahrnehmung (Cudworth 1678) *175*
Bewusstsein (Wolff 1719) *172*
mentale Repräsentation (d'Olivet 1721) *182*
Geist der Tiere (Batsch 1801) *193*
Selbstkonzept (Baldwin 1892) *187*
Empathie (Titchener 1909) *189*
Probehandeln (Freud 1911) *182*
Metakognition (Krapiec 1960) *197*
Bereitschaftspotenzial (Kornhuber & Deecke 1965) *186*
reflektierende Selbstbewertung (Frankfurt 1971) *185*

In dem neuzeitlichen erkenntnistheoretischen Zusammenhang rückt diese seit der Scholastik bestehende semantische Verbindung der *conscientia* zu dem ethischen Begriff des Gewissens in den Hintergrund. R. Descartes liefert für diese Entwicklung entscheidende Impulse: Er versteht das Bewusstsein – Descartes verwendet den Ausdruck *conscientia* allerdings nur selten – als ein begleitendes Wissen, das neben bestimmten Akten abläuft und das die Versicherung für den Handelnden enthält, dass er es ist, der die Akte vollzieht. Entgegen der scholastischen Tradition bezieht sich die *conscientia* bei Descartes nicht mehr auf ein moralisches Wissen, sondern auf das Wissen von der Wahrheit eines Gedankens, also auf einen erkenntnistheoretischen Kontext.[6] Im Einzelnen bringt Descartes das Bewusstsein mit den Vermögen der Intelligenz, des Willens, der Einbildung und des Fühlens in Zusammenhang.[7] Weil Descartes auch den Tieren zumindest ein Fühlen (»sensus«) zugesteht (↑Gefühl),[8] ist nicht vollständig ausgeschlossen, dass auch sie über ein Bewusstsein verfügen.

Antike: Intelligenz auch bei Tieren

Die Frage, ob allen Organismen oder zumindest allgemein den Tieren oder nur einigen von ihnen oder nur dem Menschen oder auch nur einigen Menschen oder schließlich nur jeweils sich selbst Bewusstsein zugeschrieben werden soll, ist eine alte Streitfrage. In ihrer terminologischen Konzentration auf den Begriff des Bewusstseins stellt sie sich allerdings erst seit Leibniz. Vorher wird das Thema unter dem Titel der *Vernunft* oder der ↑*Intelligenz* der Tiere abgehandelt.

Nach den Auffassungen der antiken Philosophen wird der Verstand oder die Vernunft oft durchaus nicht als Privileg des Menschen angesehen. So heißt es in einem Fragment des Vorsokratikers Epicharm: »die Weisheit ist nicht nur bei einer Gattung vorhanden, sondern alles was da lebt, hat auch Verstand [γνώμα]«.[9] Ähnlich sagt auch Empedokles in Bezug auf die Pflanzen und Tiere: »sie alle haben Einsicht und Anteil an Erkenntnis«.[10]

Bereits Aristoteles stellt das Problem als eine Streitfrage dar und hält es weitgehend offen, »ob die Spinnen, die Ameisen und dergleichen ihre Leistungen einem Verstand oder sonst etwas anderem verdanken«.[11] Wegen der Zweckmäßigkeit der natürlichen Fähigkeiten dieser Organismen tendiert Aristoteles an dieser Stelle dazu, die Frage positiv zu beantworten. Auf der anderen Seite teilt er die Lebewesen aber doch danach ein, welche Seelenvermögen ihnen zukommen: den Pflanzen allein eine nutritive Seele, den Tieren eine sensitive Seele und einigen Lebewesen darüber hinaus eine intellektive Seele. Zu letzteren gehört der Mensch, aber selten sagt Aristoteles, dass allein der Mensch diese Seele besitzt. An einer Stelle heißt es unmissverständlich, allein der Mensch sei zur Überlegung fähig, d.h. nur er könne sich bewusst etwas ins Gedächtnis zurückrufen.[12] Meistens urteilt Aristoteles aber komparativ: Der Mensch habe mehr Intelligenz als die Tiere bzw. er sei das klügste unter den Lebewesen.[13] Auch zu vielen Tieren, z.B. den Bienen und blutführenden Tieren sagt er, sie hätten Verstand (»φρόνησις«) und Würde (»καλός«).[14]

Die kognitiven Fähigkeiten, die einem Bewusstsein und Selbstbewusstsein entsprechen, folgen bei Aristoteles aus dem Postulat eines übergeordneten Vermögens, das alle Sinneswahrnehmungen begleitet (»ein allgemeines Vermögen, das allen Sinnen zukommt, durch das wir wahrnehmen, daß wir sehen und hören«).[15] Nach Aristoteles gibt es einen *gemeinsamen Sinn* (»κοινὴ αἴσθησις«[16]) zur Wahrnehmung des Gemeinsamen an Objekten; der Sitz dieses zentralen Wahrnehmungsorgans ist nach Aristoteles das Herz.

Auch Seneca schreibt den Tieren eine Selbstwahrnehmung der eigenen körperlichen Verfassung (»constitutionis suae sensus«[17]) zu, weil sie zu geschickten Bewegungen ihrer Gliedmaßen in der Lage sind. Darüber hinaus spricht Seneca den Tieren auch eine Kenntnis und ein Verstehen (»intellectus«[18]) dessen zu, was ihnen nutzt oder schadet. Die Quelle für diese Kenntnisse sieht Seneca nicht in einem individuell erworbenen Lernen, sondern in einer naturgegebenen Sorge (»caritas sui«[19]). Das Verhalten der Tiere könne sich daher ohne Denken (»cogitatio«) und ohne Überlegung (»consilium«[20]) vollziehen (↑Instinkt).

Ähnlich heißt es auch bei Plutarch, einige Tiere verfügten zwar über eine Intelligenz[21]; diese sei aber von der Vernunft des Menschen unterschieden, denn ein Hund beispielsweise wäge nicht ab, operiere nicht mit logischen Schlüssen, die Disjunktionen und Konjunktionen von Sätzen enthalten, sondern sein Verhalten sei vielmehr direkt von der Sinnlichkeit geleitet.[22]

Scholastik

Dieser in der Antike herrschenden Auffassung schließen sich auch die meisten Gelehrten der Scholastik an: Sie sprechen den Tieren nicht jedes Denkvermögen ab, unterscheiden dieses aber deutlich von dem des Menschen. Thomas von Aquin ist der Meinung: »Alle Tiere besitzen im natürlichen Instinkt eine gewisse Teilhabe an der Klugheit und der Vernunft [prudentiae et rationis]«.[23] In seiner Einteilung der Seelenvermögen folgt Thomas weitgehend Aristoteles. Die menschliche Vernunftseele (»anima intellectiva«) ist für ihn dadurch ausgezeichnet, dass sie (körperlose) Allgemeinheiten erfassen kann, und sie besitze damit »eine Kraft, die auf Unendlichkeit geht«.[24] Im Gegensatz zu den vergänglichen, auf die jeweilige Wahrnehmung gerichteten Seelen der Tiere sei die menschliche Seele daher nicht vergänglich und verfüge über eine Selbständigkeit (Subsistenz).[25] Allein dem Menschen schreibt Thomas auch das vollständige Vermögen des Urteilens über das eigene Urteilen (»Iudicare […] de iudicio suo«) und damit ein *Reflektieren* zu, wie er es nennt (s.u.).[26]

		Gegenstandsbezug	
		einzelne Akte oder Zustände	ganzes Subjekt
Grammatische Struktur	intransitiv (bei Bewusstsein sein)	*Eindrücke-bei-Bewusstsein-Haben (Meine Wahrnehmung, Stimmung etc. habe ich bei Bewusstsein.)*	*Bei-Bewusstsein-Sein (Ich habe Bewusstsein, Bäume nicht; ich bin bei Bewusstsein.)*
	transitiv (von etwas Bewusstsein haben)	*Akt- oder Zustandsbewusstsein (Mir ist meine Wahrnehmung, Stimmung etc. bewusst.)*	*Selbstbewusstsein (Ich bin mir bewusst.)*

Tab. 21. Kreuzklassifikation von vier Typen des Bewusstseins.

Abb. 38. Darstellung verschiedener mentaler Bereiche aus dem frühen 17. Jahrhundert. Unterschieden werden eine auf Wahrnehmungen, Vorstellungen und den Intellekt bezogene Welt (»Mundus sensibilis«, »Mundus imaginabilis« und »Mundus Intellectualis«). Diese befinden sich zwar außerhalb des menschlichen Kopfes, haben aber in diesem ihre jeweiligen und miteinander verbundenen Entsprechungen (aus Fludd, R. (1619). Utriusque cosmi maioris scilicet et minoris metaphysica, Bd. II: 217 (Tract. I, sect. I, lib. X: De triplici animae in corpore visione).

Frühe Neuzeit: Entwicklung der Terminologie

Die Situation der üblichen Zuschreibung von Vernunft und anderen geistigen Vermögen zu Tieren ändert sich in der Frühen Neuzeit. Radikal in der Ablehnung der Vernunft der Tiere ist insbesondere R. Descartes. Er betont, dass die Tiere nicht nur weniger Verstand (»raison«) als der Mensch haben, wie die Tradition seit Aristoteles behauptete, sondern dass sie gar keinen haben.[27] Als Grund für diese Ablehnung sieht Descartes v.a. das fehlende Sprachvermögen der Tiere an.

Auch wenn Descartes' Versuch der klaren Grenzziehung wenig Akzeptanz findet, hinterlässt er doch seine Spuren und schärft insbesondere das Bewusstsein für den terminologischen Klärungsbedarf in dieser Frage. Die Rede von der Vernunft der Tiere wird nach Descartes insgesamt problematisch, ohne dass sie aber ganz aufgegeben wird. T. Hobbes ist der Ansicht, dass die Tiere zwar auf der einen Seite des Verstandes entbehren, weil sie nicht über Wörter mit festgesetzten Bedeutungen verfügen würden,[28] auf der anderen Seite spricht er aber doch wenig später im Zusammenhang mit der Planmäßigkeit und Zweckmäßigkeit der Bewegungen der Tiere von der »tierischen Vernunft« (»intellectum animalem«)[29].

In G.W. Leibniz' lateinischen und französischen Schriften gewinnt der Begriff des Bewusstseins eine terminologische Rolle im Streit um die Intelligenz der Tiere. Leibniz macht den Unterschied zwischen Mensch und Tier daran fest, dass die Tiere über kein Bewusstsein (»conscience«) verfügen. Ausgehend von Descartes' unscharfer Trennung von ›perceptio‹ und ›cogitatio‹ schlägt er eine begriffliche Differenzierung vor, indem er einander gegenüberstellt: die *Perzeption*, die einen durch Wahrnehmung eines Dinges der Außenwelt veranlassten inneren Zustand bezeichnet: »l'état interieur de la Monade representant les choses externes«, und die *Apperzeption*, die das reflexive Bewusstsein dessen meint (»la Conscience, ou la connoissance reflexive de cet état interieur«).[30] An anderer Stelle heißt es dann ausdrücklich, die Tiere hätten zwar Perzeptionen (bzw. Empfindung: »sentiment«), daraus folge jedoch nicht, dass sie auch über die Fähigkeiten des Denkens und der Reflexion (bzw. der Vernunft: »raison«) verfügten.[31] Das Bewusstsein ist bei Leibniz damit festgelegt auf ein spezifisch menschliches reflexives Wissen von den eigenen inneren Zuständen.

Die reflexive Struktur des Bewusstseins kann als Basis zur Formulierung der ersten Gewissheiten am Anfang jeden Wissens formuliert werden. So heißt der erste Satz von C. Wolffs Metaphysik von 1720: »Wir sind uns bewust. Daran kan niemand zweiffeln« (vgl. Tab. 22).[32]

Beide Einschränkungen – die Reservierung für den Menschen und die reflexive Struktur – werden aber bereits in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts wieder relativiert: Bewusstsein bei Tieren wird nicht prinzipiell ausgeschlossen und auch äußere Gegenstände gelten als mögliche Objekte des Bewusstseins.

Es etabliert sich darüber hinausgehend ein weites Verständnis des Bewusstseinsbegriffs, das nicht nur innere Zustände umfasst, sondern sich auch auf die Gegebenheit äußerer Gegenstände beziehen kann. In den Gelehrtendiskussionen über eine Tierseele in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird den Tieren von der einen Seite Verstand zuerkannt, d.h. die Fähigkeit, nach Sinnesempfindungen urteilen zu können – und sogar eine Vernunft von niedriger Art soll den Tieren zukommen.[33]

Selbstbewusstsein

Weil das Bewusstsein eine Leistung desjenigen mentalen Systems ist, auf das es sich selbst wieder bezieht, gilt die Möglichkeit einer Zuschreibung von Bewusstsein zu anderen Wesen vielfach als fraglich: Bewusstsein ist insofern immer und ausschließlich ein Selbstbewusstsein.

Seit der Scholastik werden solche Vermögen, die nicht auf äußere Wahrnehmung, sondern auf innere Erlebnisse bezogen sind, als *innere Sinne* (»sensus interiores«) bezeichnet – anfangs in der Dreizahl von Phantasie, Denken und Gedächtnis, später auf fünf Sinne ausgeweitet.[34] Im Anschluss an diese inneren Sinne ist auch das Bewusstsein als eine *Selbstwahrnehmung* entworfen worden. So heißt es etwa bei J. Locke: »Consciousness is the perception of what passes in a man's own mind«.[35] In England verbreitet sich der Begriff der ***Selbstwahrnehmung*** (»self-perception«) bereits Mitte des 17. Jahrhunderts.[36] R. Cudworth spricht von einem Bewusstsein seiner selbst (»conscious of It Self«; »Reflexive upon its whole Self«; »self-moving«[37]; vgl. auch »one Self-Active, Living, Power, Substantial or Inside-Being, that Containeth, Holdeth and Connecteth all together«[38]).

Der Ausdruck ›Selbstbewusstsein‹ wird erst im 17. Jahrhundert geprägt, und zwar als zentraler Terminus der Subjektsphilosophie, nach der die Reflexion des denkenden Subjekts zum höchsten Erkenntnisprinzip erhoben wird.[39] Spinoza und Leibniz, bei denen sich frühe Nachweise des Ausdrucks finden (»conscientia sui«[40]), verwenden das Wort für ein unmittelbares Wissen von Bewusstseinsinhalten.

Darauf aufbauend macht die philosophische Tradition den Bewusstseinsbegriff zu einem Prinzip der Einheit des erkennenden Subjektes. I. Kant spricht von der »ursprünglich-synthetischen Einheit der Apperception«; es gebe ein »Ich denke«, das »alle meine Vorstellungen begleiten können« müsse, damit eine einheitliche Erkenntnis möglich werde.[41] Das Selbstbewusstsein wird so konzipiert als Bedingung für die Möglichkeit der Zusammenfassung von Vorstellungen zu einer Einheit.

> »Wir sind uns bewust. Daran kan niemand zweiffeln / der nicht seiner Sinnen völlig beraubet ist: und wer es leugnen wolte / derjenige würde mit dem Munde anders vorgeben / als er bey sich befindet / könte auch bald überführet werden / daß sein Vorgeben ungereimet sey. Denn wie wolte er mir etwas leugnen / oder in Zweiffel ziehen / wenn er sich nicht bewust wäre? Wer sich nun aber bewust ist / derselbige ist. Und demnach ist klar / daß wir sind«.

Tab. 22. Die subjektive Gewissheit des Bewusstseins (aus Wolff, C. (1720). Vernünfftige Gedanken von Gott, der Welt und der Seele des Menschen, auch allen Dingen überhaupt, 2 Bde.: I, 1f.).

18. Jh.: Bewusstsein zwischen Vernunft und Natur

Über den auf Tiere bezogenen Materialismus Descartes' hinausgehend, sind im 18. Jahrhundert reduktionstische Strömungen wirksam und einflussreich. Sie zielen darauf ab, auch das Bewusstsein als Folge der Anordnung materieller Teile des Körpers, und nicht mittels der Seelenbegrifflichkeit, zu erklären. Zu besonderem Ruhm gelangt die radikale Sicht J.O. de La Mettries, der – Descartes' Dualismus von Körper und Seele überwindend – auch alle Seelenregungen als Ausdruck physiologischen Geschehens deutet: »toutes les fonctions de l'Ame dépendent tellement de la propre Organisation du Cerveau et de tout le Corps, qu'elles ne sont visiblement que cette Organisation même«.[42] Er kann daher provokant verkünden: »L'Homme est une Machine«.[43] La Mettries Position läuft allerdings nicht auf einen einfachen mechanistischen Reduktionismus hinaus, denn immerhin ist es bei ihm der Begriff der ↑Organisation, der an die Stelle der traditionellen Seelenbegrifflichkeit treten soll, um auch die Hirnfunktionen zu erklären.

Für den Grafen Buffon verfügen die Tiere zwar auch über einen äußeren und inneren Sinn, nicht aber über Denken und Reflexion; diese seien für ihre Bewegungen und ihr Streben (»appétit«) auch nicht notwendig. Außerdem meint Buffon, den Tieren fehle es an einem Bewusstsein des Vergangenen und der Fähigkeit des Vergleichens von Empfindungen; ein Bewusstsein ihrer aktuellen Existenz (»conscience de leur existence actuelle«) gesteht er ihnen aber doch zu. Tiere haben nach Buffon auch die Empfindung von Lust und Schmerz; die Unterscheidung von ›gut‹ und ›schlecht‹ würden sie aber nur als ›angenehm‹ und ›unangenehm‹ kennen.[44]

Am Konzept der Reflexion als Zurückwenden der Wahrnehmung auf den inneren Zustand richtet sich in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts der Begriff der Vernunft aus. Der Hamburger Theologie

»Consciousness is the perception of what passes in a man's own mind« (Locke 1689/1700, 115).	»[A] conscious event is a brain activity consisting in monitoring (recording, analyzing, controlling, or keeping track of) some other activity in the same brain« (Mahner & Bunge 1997, 209).
»[E]in jegliches lebendiges Thier [hat], vermöge seiner Empfindung, ein undeutliches Bewußtsein der Veränderungen in den Nerventheilen seines Körpers, und ihrer Beschaffenheit« (Reimarus 1760/62, 54).	»Daß ein mentaler Zustand *M* bewußt ist, kann zumindest zweierlei heißen. Es kann erstens heißen, daß eine Person, die im mentalen Zustand *M* ist, auch *weiß*, daß sie in *M* ist. [...] Und es kann zweitens heißen, daß der Zustand *M* einen *phänomenalen* Charakter besitzt, d.h. daß es sich auf eine bestimmte Weise anfühlt, in diesem Zustand zu sein« (Beckermann 1999, 9).
»Das Unterscheidungselement des Geistes ist Bewusstsein, das Zeugnis des Bewusstseins ist das Vorhandensein einer Wahl und der Beweis für die Existenz der Wahl liegt in dem voraufgehenden Schwanken zwischen zwei oder mehreren Alternativen« (Romanes 1883, 11).	»Bewusstsein lässt sich bestimmen als Eigenschaft von geistigen Prozessen wie Gedanken, Wunschvorstellungen, Wahrnehmungsakten oder Emotionen […], durch die diese dem Subjekt dieser Prozesse unmittelbar zugänglich werden. Das Subjekt kann daher ohne weitere Schlussfolgerungen über diese Zustände berichten bzw. sich an sie erinnern. Dieser Zugang beschränkt sich auf die Perspektive der ersten Person« (Pauen 2009, 304).
»Bewußt zu sein, das heißt in jedem Augenblick die Beziehung herzustellen zwischen dem, was man denkt oder tut, und dem, was man denken oder tun könnte« (Valéry 1894, 389).	»Bewusstsein ist das *Erscheinen einer Welt*. […] Das menschliche Bewusstsein unterscheidet sich von anderen biologisch evolvierten Phänomenen grundlegend dadurch, dass es eine Wirklichkeit dazu bringt, in sich selbst zu erscheinen. Es erzeugt Innerlichkeit: Der Vorgang des Lebens ist sich seiner selbst bewusst geworden. [… Es] kann ein Tier, das nicht logisch denken und auch keine Sprache sprechen kann, zweifellos transparente phänomenale Zustände haben – und mehr bedarf es nicht, um eine Welt im Bewusstsein erscheinen zu lassen« (Metzinger 2009, 31f.).
»Keine Behauptung über das Bewußtsein bei Tieren läßt sich durch Beobachtung oder Versuch beweisen oder widerlegen. Es gibt keine Vorgänge in dem Verhalten der Organismen, die nicht ebensogut zu verstehen wären ohne die Annahme, daß sie von Bewußtseinsvorgängen begleitet sind, als mit dieser Annahme« (Jennings 1906, 531f.).	
»[O]n définirait la conscience de l'être vivant une différence arithméthique entre l'activité virtuelle et l'activité réelle. Elle mesure l'écart entre la représentation et l'action« (Bergson 1907, 145).	
»[T]he functional capacity to detect misrepresentation is necessary (although perhaps still not sufficient) for consciousness of content« (Allen 1997, 237).	

Tab. 23. Definitionen und Erläuterungen des Bewusstseinsbegriffs.

H.S. Reimarus bringt die Begriffe in Zusammenhang und nutzt sie zur Grenzziehung zwischen Mensch und Tier, indem er erläutert, »daß die Vernunft in einer Kraft zu reflektieren bestehe, und daß die Thiere keinen einzigen Grad der Vernunft besitzen«.[45] Die Reflexion versteht er dabei als »Kraft, die Dinge, nach aus einander gesetzter Vorstellung, mit einander zu vergleichen«. Zwar erkennt Reimarus den Tieren keine Vernunft und auch kein Vermögen zur Bildung von Begriffen zu, aber doch ein Bewusstsein. So heißt es, es habe »ein jegliches lebendiges Thier, vermöge seiner Empfindung, ein undeutliches Bewußtsein der Veränderungen in den Nerventheilen seines Körpers, und ihrer Beschaffenheit«[46] und damit auch ein Gefühl der Lust und Unlust.

Deutlich wird in dieser Auffassung die bis in die Gegenwart anhaltende, in den Begriff des Bewusstseins eingeschriebene Zwischenstellung zwischen einer naturalen und einer spezifisch anthropologischen Perspektive. Diese Zwischenstellung ist es, die den Begriff für die neurowissenschaftliche Analyse von geistigen Prozessen so zentral macht.

19. Jh.: Grade des Bewusstseins

Auch bei idealistisch ausgerichteten Philosophen des 19. Jahrhunderts ist die Vorstellung von einem »tierischen Bewusstsein« nicht selten. Sie findet sich z.B. bei J.G. Fichte, G.W.F. Hegel[47] und L. Feuerbach. Fichte beurteilt 1806 allgemein die Instinkte als ein Bewusstsein, allerdings eines ohne Vernunft: »Der Instinkt ist blind, ein Bewußtseyn, ohne Einsicht der Gründe«.[48] Auch Feuerbach schränkt in den 1840er Jahren ein, dass den Tieren nur ein Bewusstsein im engeren Sinne zukomme, nämlich »im Sinne des Selbstgefühls, der sinnlichen Unterscheidungskraft, der Wahrnehmung und selbst Beurteilung der äußern Dinge nach bestimmten sinnfälligen Merkmalen«.[49] Weil die Tiere aber kein »Bewußtsein der Gattungen« hätten, sie also von sich selbst und von anderen Gegenständen nicht als Gattung wüssten, dürfe ihnen

nicht ein Bewusstsein im strengen Sinne zuerkannt werden.

In ähnlichem Sinne spricht A. Schopenhauer den Tieren einen »vernunftlosen Intellekt« zu: »Die Tiere haben Verstand, ohne Vernunft zu haben, mithin anschauliche, aber keine abstrakte Erkenntnis«.[50] Weil ihnen allgemeine Begriffe mangelten, sei das Bewusstsein der Tiere »eine bloße Sukzession von Gegenwarten«. Auch ein »Bewußtsein des eigenen Selbst«[51] erkennt Schopenhauer den Tieren zu.[52] Insgesamt verfügt er über einen naturalistischen Begriff von Bewusstsein: Es ist für ihn durch den Intellekt bedingt und dieser ist wiederum als eine »Funktion des Gehirns«[53] bestimmt. Abhängig vom Grad der Zentralisation des Nervensystems gebe es verschiede »Grade des Bewußtseins«[54]: angefangen von dem »ganz schwachen Analogon von Bewußtsein«[55] bei Pflanzen über die verschiedenen Stufen der »reflexionslosen Erkenntnis« der Tiere bis zum Vermögen des begrifflichen Bewusstseins des Menschen. Der zentrale Punkt im Bewusstsein der Tiere wie der Menschen ist für Schopenhauer der Wille (↑Bedürfnis): »ein Verlangen, Begehren, Wollen oder Verabscheuen, Fliehen, Nichtwollen ist jedem Bewußtsein eigen: der Mensch hat es mit dem Polypen gemein. Dieses ist demnach das Wesentliche und die Basis jedes Bewußtseins«.[56] An der teleologischen Gerichtetheit und Intentionalität ist auch der Bewusstseinsbegriff des Physiologen E. Pflüger orientiert. Er geht so weit, selbst dem Rückenmark der Wirbeltiere ein Bewusstsein zuzuschreiben, eben weil es die Steuerung von gerichteten Bewegungen leistet (↑Verhalten).[57]

Trotz der verbreiteten Vorstellung einer Graduierung des Bewusstseins lehnen es die meisten Physiologen des 19. Jahrhunderts ab, Bewusstsein auch den Pflanzen zuzuschreiben. So spricht J. Müller in dem einflussreichen ›Handbuch der Physiologie‹ in den 1830er Jahren den Pflanzen sowohl Empfindung als auch Bewusstsein ab: »Die Pflanzen sind reizbar, aber nicht empfindlich; so sind die Muskeln auch vom Körper getrennt noch reizbar, aber nicht empfindlich. Dass aber Empfindung in den Pflanzen stattfindet, kann ohne Aeusserungen des Bewusstseyns nicht statuirt werden«.[58] Mit Hilfe des Begriffs des Bewusstseins differenziert Müller zwischen den Fähigkeiten der Reizbarkeit und der Empfindungsfähigkeit. Das Konzept des Bewusstseins tritt damit an die Stelle des Begriffs der Seele, der Mitte des 18. Jahrhunderts bei A. von Haller genau diese differenzierende Rolle einnimmt.

Auch für R. Virchow besteht kein Anlass, für die Pflanzen und »eine große Zahl von Thieren« Bewusstsein anzunehmen. Virchow beurteilt das Bewusstsein als eine Art Epiphänomen der materiellen Organisation eines Lebewesens: Er versteht es nicht als steuernde Instanz des Organismus, sondern vielmehr als Resultante der physiologischen Organisation. In den Worten Virchows: »Das Bewußtsein ist daher nur die subjective, aber nicht die objective Einheit des Individuums. Das Bewußtsein ist nicht das Bewegende, sondern das Bewegte; es ist nicht die wirkende Macht im Körper, durch welche der Plan der Organisation, der Zweck des Individuums verwirklicht wird; gerade umgekehrt erscheint es uns als das letzte und höchste Ergebniß des Lebens, als die edelste Frucht der langen Kette ineinander greifender Vorgänge, welche die Geschichte des Individuums ausmachen«.[59]

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts ist ›Bewusstsein‹ ein von Biologen in Bezug auf Tiere regelmäßig verwendeter Ausdruck. Er wird allerdings sehr unterschiedlich verstanden; häufig wird er mit der Fähigkeit zur Wahl zwischen Handlungsalternativen in Verbindung gebracht (vgl. Tab. 23).[60] Selbst beiläufige Zuschreibungen von Bewusstsein zu Tieren sind nicht unüblich: So spricht A. Weismann 1864 vom »Bewusstsein« einer Fliegenlarve, insofern diese auf Reize reagiert.[61]

Bewusstsein als Evolutionsprodukt

Im Anschluss an C. Darwins Evolutionstheorie gehen Biologen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts von einer kontinuierlichen Steigerung der kognitiven Fähigkeiten der Organismen im Laufe der Evolution aus. Darwin selbst postuliert parallel zur Entfaltung der morphologischen und physiologischen Merkmale in der Evolution eine graduelle Entwicklung der mentalen Fähigkeiten. Auch in dem Schritt vom Menschaffen zum Menschen erblickt er keine prinzipielle Zäsur: »there is a much wider interval in mental power between one of the lowest fishes, as a lamprey or lancelet, and one of the higher apes, than between an ape and man«.[62] Ausdrücklich bezweifelt Darwin, dass es einen grundsätzlichen Unterschied (»fundamental difference«) in den mentalen Fähigkeiten des Menschen und der höheren Tiere gebe.[63] Allerdings gesteht er seine grundsätzlichen Schwierigkeiten in der Anwendung mentalistischer Begriffe wie ›Bewusstsein‹ ein: »I have often felt much difficulty about the proper application of the terms, will, consciousness, and intention«.[64] In der Evolution des Verhaltens geht Darwin von einem lamarckistischen Modell aus, nach dem zunächst durch den Willen geleitete Verhaltensweisen allmählich zu Instinkten werden können: »Actions, which were at first voluntary, soon became habitual, and at last heredita-

ry, and may then be performed even in opposition to the will«.[65] Ähnlich wie Darwin sieht es auch G.H. Schneider: Die in heutigen Tieren unbewusst ablaufenden komplexen Bewegungsmuster sind entstanden aus ursprünglich bewussten und zur Gewohnheit gewordenen Verhaltensweisen, aus einem »bewußten Trieb«, wie Schneider sagt.[66]

Besonders prägnant kommt der historisierende und naturalisierende Zugang zum Phänomen des Bewusstseins in der Psychologie H. Spencers zum Ausdruck. Spencer ist der Ansicht, ein Verständnis des Geistes sei allein ausgehend von seiner Evolution möglich.[67] Von den Einzellern zum Menschen lasse sich eine kontinuierliche Entfaltung des Bewusstseins feststellen. Die Zuschreibung des Bewusstseins zu den Tieren ruhe dabei auf der gleichen Grundlage wie die Zuschreibung des Bewusstseins zu anderen Menschen: Wenn man bereit sei, neben dem jeweils eigenen Bewusstsein auch anderen Menschen ein Bewusstsein zuzugestehen, dann müsse man das gleiche auch gegenüber den Tieren einräumen.[68] Spencer betrachtet das Bewusstsein als eine komplexe Kombination von elementaren Gefühlen, die den eigenen Körper eines Organismus oder sein Verhältnis zur Umwelt betreffen können.[69] Weil das Bewusstsein als eine Funktion des Nervensystems anzusehen sei, müsse sein Entstehen aus der Betrachtung der Evolution des Nervensystems nachvollzogen werden. Die nervenphysiologische Grundlage des Bewusstseins stellt für Spencer die Zusammenführung der Reize aus zahlreichen verschiedenen Ganglien in einem zentralen Ganglion dar, das eine Integration der eingehenden Reize leistet. In der Entwicklung des noch undifferenzierten Nervensystems der einfachen Tiere hin zu den komplexen, differenzierten Formen erkennt Spencer sein allgemeinen Gesetzes der ↑Evolution wieder, nach dem die Entwicklung stets von einer unbestimmten inkohärenten Homogenität zu einer bestimmten kohärenten Heterogenität verläuft.[70]

Eine ebenso phylogenetische Perspektive auf das Bewusstsein wie Spencer hat der frühe britische Ethologe G.J. Romanes.[71] Romanes verwendet (wohl im Anschluss an Wundt; s.u.) als objektives »Kriterium des Bewusstseins« – für das subjektiv empfundene (Selbst-)Bewusstsein vermag er kein Verhaltenskriterium anzugeben – die Flexibilität eines Verhaltens, d.h. das Vorliegen einer »Wahl« zwischen mehreren Handlungsalternativen: »Das Unterscheidungselement des Geistes ist Bewusstsein, das Zeugnis des Bewusstseins ist das Vorhandensein einer Wahl und der Beweis für die Existenz der Wahl liegt in dem voraufgehenden Schwanken zwischen zwei oder mehreren Alternativen«.[72] Allerdings hält Romanes sein Kriterium für nur hinreichend und nicht notwendig, weil es auch ein ohne Wahl ablaufendes (»sicheres«) bewusstes Handeln gebe. Das Erscheinen des ersten Bewusstseins in der Evolution des Lebens verlegt Romanes mit Spencer in den Moment der Entstehung von Zentren zur Koordination von Reizen, wie er sie schon in einfachen Reflexzentren verwirklicht sieht.[73] Weil sich solche Zentren bereits bei einfachen Tieren, wie Stachelhäutern und Ringelwürmern finden, schreibt Romanes ihnen auch ein Bewusstsein zu. Ein Bewusstsein liegt bei Tieren nach Romanes immer dann vor, wenn ihr Verhalten geplant wirkt. Die Grundlage der Zuschreibung beruht dabei auf einem Vergleich des beobachteten Verhaltens mit dem eigenen Verhalten, so wie es aus dem inneren Erleben bekannt ist – ein Verfahren, das Romanes nicht als ›objektiv‹ oder ›subjektiv‹, sondern als »ejektiv« bezeichnet.

In Deutschland ist es anfangs v.a. E. Haeckel, der die Evolutionstheorie propagiert und als Grundlage für ein monistisches Lehrgebäude nimmt. Er betrachtet das Bewusstsein und die Vernunft als in der Evolution gewordene Vermögen, die hervorgegangen seien aus »der Integration oder Zentralisation, der Assoziation oder Vereinigung der früher getrennten Funktionen«.[74] Den Pflanzen und niederen Tieren schreibt Haeckel noch kein Bewusstsein zu, weil sie über kein zentralisiertes Nervensystem verfügen. »Erst auf den höchsten Entwicklungsstufen der tierischen Organisation entwickelt sich das Bewußtsein als eine besondere Funktion eines bestimmten Zentralorgans des Nervensystems«.[75] Haeckel erläutert diese Funktion als eine »subjektive Spiegelung der objektiven inneren Vorgänge im Neuroplasma der Seelenzellen«.[76] Haeckel spricht von der »Naturerscheinung des Bewußtseins« und meint, es sei »ein physiologisches Problem und als solches auf die Erscheinungen im Gebiete der Physik und Chemie zurückzuführen«. Wie Darwin ist auch Haeckel der Überzeugung, das Bewusstsein des Menschen sei von dem der Tiere »nur dem Grade, nicht der Art nach verschieden«.[77]

Weiter und enger Bewusstseinsbegriff

Strittig ist in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Erforschbarkeit des Bewusstseins mittels naturwissenschaftlicher Methoden. Skeptisch äußert sich E. Du Bois-Reymond in einer berühmten Rede aus dem Jahr 1872, in der er das Wesen von Materie, Kraft und Bewusstsein dem Bereich des *Ignorabimus*, d.h. des Unerkennbaren zurechnet (im Gegensatz zum Phänomen des ↑Lebens, das zwar noch unerkannt, »Ignoramus«, aber zumindest erkennbar sei).[78] T.H.

Huxley ist dagegen zu gleicher Zeit der Auffassung, ein mechanisches Äquivalent des Bewusstseins werde irgendwann geschaffen werden können: »we shall, sooner or later, arrive at a mechanical equivalent of consciousness, just as we have arrived at a mechanical equivalent of heat«[79]. Huxley betrachtet das Bewusstsein als ein Epiphänomen physiologischer Prozesse: Das Bewusstsein der Tiere sei wie der Pfeifton einer Dampfmaschine ein Nebenprodukt körperlicher Funktionen (»a collateral product of its working«).[80] Nach Huxley haben Bewusstseinsprozesse auch keinen direkten kausalen Einfluss auf die physische Welt, sie seien vielmehr allein »Symbole« der physiologischen Vorgänge: »the feeling we call volition is not the cause of a voluntary act, but the symbol of that state of the brain which is the immediate cause of the act«.[81]

Komplex ist die begriffliche Situation aber vor allem auch deswegen, weil ›Bewusstsein‹ nicht nur auf die höherstufigen mentalen Vermögen von hochentwickelten Wirbeltieren bezogen wird, sondern auch mit den einfachsten Lebensäußerungen von Organismen in Verbindung gebracht wird. So betrachtet der Psychologie W. Wundt das Bewusstsein als die Fähigkeit zur Wahl zwischen verschiedenen Mitteln, um ein Ziel zu erreichen. Das Bewusstsein bestehe in einem »Gegeneinanderabwägen« verschiedener Motive.[82] Eine solche Fähigkeit sieht Wundt bei den einfachsten Lebewesen gegeben; Versuche mit enthaupteten Wirbeltieren (Fröschen) würden belegen, dass ein zentralisiertes Nervensystem für eine Wahl zwischen verschiedenen Mitteln nicht notwendig sei.[83] Wundt verfügt also über einen weiten Bewusstseinsbegriff, für den gilt: »Selbst die niedersten Protozoen äussern ihre Triebe durch Handlungen, die ein gewisses Bewusstsein verrathen«.[84] Wesentlich charakterisiert wird das Bewusstsein von Wundt darüber hinaus durch die Leistung der Synthese verschiedener psychischer Akte; das Bewusstsein sei ein Ausdruck für »das Beisammensein der seelischen Erlebnisse selbst«[85]. Verschiedene Grade des Bewusstseins können nach Wundt danach unterschieden werden, je enger der hergestellte Zusammenhang zwischen zeitlich aufeinander folgenden psychischen Ereignissen ist. Auf der untersten Ebene zerfalle das Bewusstsein in eine Abfolge »isolierter Bruchstücke ohne irgendeinen Zusammenhang«; in höheren Lebensformen könne das Bewusstsein aber Erlebnisse aus der ganzen Lebensspanne des Individuums aufeinander beziehen und umfassen.

Im Gegensatz zum weiten Bewusstseinsbegriff Wundts werden von anderen Physiologen die beobachteten Phänomene unter anderen Begriffen beschrieben. Der Neurophysiologe F. Goltz spricht von den *Selbstregulierungen* (↑Regulation) im Nervensystem des Frosches und meint, dass »der enthirnte Frosch nichts ist als ein Complex von einfachen Reflexmechanismen«, für den die Anwendung der Begriffe ›Bewusstsein‹ oder ›Intelligenz‹ unangemessen sei.[86]

Das Kriterium der Wahl zwischen mehreren Verhaltensoptionen als Kennzeichen von Bewusstsein hat, nach Wundt eine weite Verbreitung gefunden. Auch in literarisch-philosophische Kreise findet diese Bestimmung Eingang. So formuliert P. Valéry: »Bewußt zu sein, das heißt in jedem Augenblick die Beziehung herzustellen zwischen dem, was man denkt oder tut, und dem, was man denken oder tun könnte«.[87]

Eine naturalistische Interpretation des Bewusstseins gibt W. James, indem er es als selektierende Einheit (»selecting agency«) versteht, die zwischen mehreren, selbst erzeugten Vorstellungs- und Handlungsmöglichkeiten auswählt und damit insgesamt eine Kontroll- und Regulationsinstanz darstellt: »the distribution of consciousness shows it to be exactly such as we might expect in an organ added for the sake of steering a nervous system grown too complex to regulate itself«.[88] Diese Vorstellung des Bewusstseins als Steuerinstanz ist in neuerer Zeit insbesondere von K. Popper vertreten worden. Er sieht das Bewusstsein als hervorgebracht durch einen physischen Zustand an; gleichzeitig kontrolliert es aber seine physische Grundlage: »states of consciousness (the ›mind‹) control the body, and interact with it«.[89]

Eine einflussreiche Maxime zur Zuschreibung von Bewusstsein bei Tieren formuliert C.L. Morgan 1894. Danach sollen höherstufige psychische Vermögen nur dann zugeschrieben werden, wenn das damit zu erklärende Verhalten nicht durch niederstufige Vermögen erklärt werden kann (»Morgans Kanon«: »In no case may we interpret an action as the outcome of the exercise of a higher psychical faculty, if it can be interpreted as the outcome of the exercise of one which stands lower in the psychological scale«).[90] Morgan wendet sich mit dieser Maxime gegen die leichtfertige Anwendung von Kategorien zur Bezeichnung komplexer mentaler Vermögen auf Tiere mit nur einem einfachen Nervensystem. Viele von Morgans Zeitgenossen, insbesondere G.J. Romanes (s.o.), machen von dieser Übertragung intensiven Gebrauch.

Die Angemessenheit von Morgans Maxime ist umstritten. Fraglich ist zum einen, ob eine klare Unterscheidung zwischen höheren und niedrigen seelischen Vermögen getroffen werden kann. Eine

mögliche Interpretation besteht darin, ein höheres Vermögen durch das Einschließen eines niederen Vermögens zu definieren.[91] Die Ausbildung eines Selbstbewusstseins wäre damit z.B. höherstufig gegenüber dem Vermögen des Gedächtnisses oder des Bewusstseins, weil es diese einschließt. Wird die Maxime außerdem als Ausdruck eines methodischen Sparsamkeitsprinzips (»parsimony«) interpretiert, dann bedürfte dieses Prinzip einer weiteren Begründung. Denn, weil die Natur selbst nicht immer sparsam in Verursachungen ist, ist auch die Maxime der Sparsamkeit in Erklärungen nicht immer angemessen. Allein zusätzliche Hintergrundinformationen über das Verhalten eines Organismus lassen in einem gegebenen Fall den Verzicht auf die Annahme höherstufiger psychischer Vermögen berechtigt erscheinen. Nur dann also, wenn bestimmte Verhaltensweisen, die mit einem höherstufigen psychischen Vermögen verbunden werden, regelmäßig ausbleiben, ist es angemessen, auf die Zuschreibung dieses Vermögens in den Verhaltenserklärungen zu verzichten.[92]

Frühes 20. Jh.: Irrelevanz des Begriffs

Mit der Konsolidierung der begrifflichen und instrumentellen Methodik der Ethologie zu Beginn des 20. Jahrhunderts verliert der Begriff des Bewusstseins zeitweilig seine Relevanz für die Biologie. Die Ethologen dieser Zeit können mit dem Konzept nicht viel anfangen und erklären es für überflüssig oder sogar schädlich auf dem Weg der Entwicklung einer »objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems«[93]. Bezeichnend für die Zeit ist die Auffassung H.E. Zieglers, dem zufolge der Begriff des Bewusstseins sich »in der vergleichenden Psychologie als völlig werthlos« erweise[94] oder die Meinung von H.S. Jennings: »Es liegt auf der Hand, daß es keinen objektiven Beweis für die Existenz oder Nichtexistenz des Bewußtseins geben kann, denn das Bewußtsein ist gerade etwas, was objektiv nicht wahrgenommen werden kann. Keine Behauptung über das Bewußtsein bei Tieren läßt sich durch Beobachtung oder Versuch beweisen oder widerlegen. Es gibt keine Vorgänge in dem Verhalten der Organismen, die nicht ebensogut zu verstehen wären ohne die Annahme, daß sie von Bewußtseinsvorgängen begleitet sind, als mit dieser Annahme«.[95] Ähnlich sieht es in den 1930er Jahren J.A. Bierens de Haan, für den ein Tier zwar ein »erkennendes, fühlendes und strebendes Subjekt« ist, ob es über Bewusstsein verfüge, sei jedoch unerkennbar.[96] Programmatisch wird der Verzicht auf das Konzept des Bewusstseins und anderer psychologischer Begriffe wie ›Empfindung‹, ›Wahrnehmung‹, ›Vorstellung‹, ›Wunsch‹ und ›Denken‹ in der Position des Behaviorismus (↑Verhalten). So sieht J.B. Watson, der Begründer des Behaviorismus, in dem Konzept des Bewusstseins dann auch einen weder erklärbaren noch brauchbaren Begriff.[97]

Neben kritischer Distanz zum Begriff des Bewusstseins ist der Beginn des 20. Jahrhunderts aber auch von vielen populären Darstellungen über das »Denken der Tiere« gekennzeichnet.[98] Besonders bekannt geworden ist der »Kluge Hans«, ein Pferd, das angeblich rechnen konnte (↑Kommunikation). Mit der Konsolidierung der Evolutionstheorie verbreitet sich auch die Auffassung, mentale Vermögen seien in der Phylogenese ebenso wie körperliche Strukturen einer allmählichen Veränderung unterworfen (Jennings 1906: »Soweit sich objektiv feststellen läßt, besteht kein qualitativer Unterschied, sondern eine vollkommene Kontinuität zwischen dem Verhalten der niederen und höherer Organismen«[99]). Viele Biologen neigen daher zu einem graduierbaren Begriff von Bewusstsein. Ein Organismus kann danach ein mehr oder weniger bewusstes Wesen sein und sich in Phasen mehr oder weniger ausgeprägter Bewusstheit befinden. Einen solchen Bewusstseinsbegriff vertritt H. Bergson in seiner bekannten Definition des Bewusstseins als eines Vermögens, nicht unmittelbar in Handlungen mündende Vorstellungen zu entwickeln: »une différence arithméthique entre l'activité virtuelle et l'activité réelle. Elle mesure l'écart entre la représentation et l'action«.[100]

Bewusstsein, Vorbewusstsein, Unterbewusstsein

Auch in der Humanpsychologie ist der Begriff des Bewusstseins zu Beginn des 20. Jahrhunderts umstritten. Von einigen wird er als der eigentliche Gegenstand der Psychologie verstanden (T. Lipps 1903: »Die Psychologie ist die Lehre vom Bewußtsein und den Bewußtseins-Erlebnissen«[101]). Diese Bestimmung wird aber in dem Maße überholt, in dem auch und gerade das »Unbewusste« und »Unterbewusste« zum Gegenstand der Psychologie werden. S. Freud differenziert das Unbewusste in seiner ›Traumdeutung‹ (1900) in einen Bereich, den er »bewußtseinsunfähig«[102] nennt und einen anderen, der das »Vorbewußte«[103] bildet, aus dem also Vorstellungen in das Bewusstsein gelangen können. Die Unterscheidung von »Ober- und Unterbewußtsein« lehnt Freud ab, weil er meint, auf diese Weise werde die Gleichstellung des Bewussten mit dem Psychischen befördert. Das Bewusstsein stellt sich Freud als eine Art Sinnesorgan vor, durch das unbewusste Vorstellungen wahrgenommen werden (»Bewußtseinswahrnehmung«).[104] Die Zuschreibung von Bewusstsein zu anderen Personen lehnt Freud nicht ab, hält sie aber für »unsicher«.[105]

›Bewusstsein‹ in der Ethologie

Die Gründerväter der Ethologie sind der Auffassung, dass zumindest einigen hoch entwickelten nichtmenschlichen Wirbeltieren ein Bewusstsein zugeschrieben werden könne. Allerdings bedienen sie sich auffallend selten dieses Ausdrucks. Weder bei N. Tinbergen, noch bei K. Lorenz oder I. Eibl-Eibesfeldt taucht das Wort ›Bewusstsein‹ an exponierter Stelle in ihren Hauptwerken auf. Dahinter steht offenbar die philosophische Tradition des Begriffs, die das Bewusstsein als etwas exklusiv Menschliches betrachtet und nach der ein naturwissenschaftlicher Zugang zum Fremdpsychischen als fraglich empfunden wird. Ausdrücklich bemerkt der Verhaltensforscher O. Koehler 1968, »aus erkenntnistheoretischen Gründen spricht ›man‹ vom tierischen Bewußtsein möglichst nicht«.[106] Weil die Vergleichenden Verhaltensforscher an den gemeinsamen Ursprüngen und Mechanismen des Verhaltens aller Tiere interessiert sind, steht der Begriff innerhalb ihres Programms nur am Rande.

Eine ausdrückliche Reflexion auf den Begriff des Bewusstseins stellt der britische Ethologe W.H. Thorpe in den 1960er und 70er Jahren an. Thorpe nimmt ein Bewusstsein für Säugetiere und Vögel an, v.a. insofern als sie über die Fähigkeit zum *einsichtigen Lernen* (»insight learning«) verfügen.[107] Er verwendet allerdings keinen einheitlichen Begriff von Bewusstsein: Einerseits verbindet er es mit der Fähigkeit zu einsichtigem Lernen, andererseits ist er der Ansicht, dem Bewusstsein liege eine Aufmerksamkeit und Sensibilität gegenüber inneren Vorgängen, ein Bewusstsein des eigenen Selbst und eine Ganzheit zugrunde.[108] Zu den verschiedenen Aspekten des Bewusstseins bei Tieren gehört nach Thorpe das Vorliegen von inneren Auslösern von Verhalten, die Fähigkeit zum Umgang mit Symbolen und abstrakten Repräsentationen, die Antizipation und Erwartung von Ereignissen, die Aufmerksamkeit auf das eigene Selbst sowie ästhetische und ethische Einstellungen. In unterschiedlichem Ausmaß seien diese Aspekte bei verschiedenen Tieren verwirklicht, so dass Thorpe resümieren kann, Bewusstsein sei ein im Tierreich verbreitetes Phänomen: »consciousness at one grade or another is a widespread feature of animal life«.[109] Bestritten wird allerdings von anderer Seite, ob zur Beschreibung der von Thorpe angeführten Aspekte im biologischen Kontext auf das Konzept des Bewusstseins zurückgegriffen werden muss.[110]

Einer der Haupteinwände gegen die Verwendung des Bewusstseinsbegriffs in der Tierethologie ist die Schwierigkeit, das Vorhandensein von Bewusstsein an regelmäßig auftretenden Verhaltensmerkmalen festmachen zu können. Es gibt offensichtlich kein eindeutiges Verhaltenskriterium, das es erlaubt, ein bewusst ausgeführtes Verhalten von einem unbewusst ausgeführten systematisch zu unterscheiden.[111] Dies gilt auch für Verhaltensweisen des Menschen. Beim Menschen wird die Sicherheit und Gleichförmigkeit in der Ausführung einer Bewegung in der Regel als ein Zeichen für dessen Unbewusstheit gewertet. Denn routiniert und als ›unbewusst‹ bezeichnete Bewegungsmuster (wie Schnürsenkelbinden, Autofahren etc.) laufen in der Regel reibungsloser und gleichförmiger ab als bewusst vollzogene. Daraus könnte geschlossen werden, dass das Bewusstsein seine Hauptfunktion in solchen neuartigen Situationen hat, in denen komplexe Entscheidungen eine Rolle spielen: »Perhaps, then, the function of consciousness is to solve problems of a sort that demand new lines of thinking, to rearrange the brain's view of the world« (Dawkins 1995)[112]. Sinnvoll könnte es sogar sein, das Bewusstsein über diese Funktion zu definieren und damit bloße Gefühls- oder Wahrnehmungszustände aus dem Phänomenbereich des Bewusstseins auszuschließen. Nicht schon das Gefühl ›Schmerz‹ oder der Farbeindruck ›rot‹ wäre dann etwa ein Bewusstseinszustand, sondern erst das darauf folgende Abwägen von Verhaltensalternativen (z.B. die Ampel doch zu überqueren, weil kein Fahrzeug in Sicht ist).

Kognitive Ethologie

Zu einem eigenen Forschungsfeld entwickelt sich die Frage nach den Formen des Bewusstseins bei Tieren in der so genannten *Kognitiven Ethologie* (↑Ethologie). Dass zumindest einige Tiere über gewisse Formen des Bewusstseins verfügen, gilt in der Kognitiven Ethologie als ausgemacht. So plädiert dann auch D. Griffin, einer der Begründer dieser Richtung der Ethologie, eindeutig für eine Zuschreibung von Bewusstsein bei Tieren. Griffin definiert Bewusstsein 1976 als Fähigkeit des Nachdenkens über Objekte oder Ereignisse, die nicht anwesend sein müssen (»ability to think about objects and events, whether or not they are part of the immediate situation«[113]). 1992 unterscheidet er zwischen *Wahrnehmungsbewusstsein* (»perceptual consciousness«), das Gedächtnis, Antizipationen zukünftiger Ereignisse und das mentale Vergegenwärtigen nicht anwesender Objekte einschließt, und *Reflexionsbewusstsein* (»reflective consciousness«), das in der reflexiven Beziehung auf eigene mentale Ereignisse, wie Gedanken und Gefühlen besteht.[114] Griffin nennt drei Kriterien, mittels derer auf ein Bewusstsein geschlossen werden kann: die Anpassungsfähigkeit des Verhaltens an

neue, unbekannte Situationen, neurophysiologische Korrelate und die Vielfältigkeit der Kommunikation.[115] Besonders das letzte Kriterium hält Griffin für wichtig, weil es in der Praxis ein aufschlussreiches Fenster in den Geist der Tiere darstellt (»a window on animal minds«).

Ein Problem von Griffeins Definition des Bewusstseinsbegriffs ist allerdings, dass es unklar ist, was es heißt, ein Organismus denke. Denkt eine Amöbe, die sich auf der Suche nach Nahrung befindet? Als wichtiges Element des Bewusstseins wird von einigen Ethologen eine abstrakte Beziehung des Organismus zu sich selbst gesehen, eine integrierende Repräsentation seiner inneren Zustände (im Sinne von Griffins Reflexionsbewusstsein). Sie besteht in einer intentionalen Beziehung einer internen Repräsentation auf eine andere (»aboutness relationship«). Über eine solche *Selbstbeziehung* können im Prinzip sehr einfach gebaute Organismen und auch eine Maschine verfügen, die, vermittelt über ein sensorisches und motorisches System, also über eigene Erfahrungen, ein strukturiertes Bild von der Welt entwickelt haben.[116] Das Bewusstsein besteht danach also in einer Selbstbeziehung eines psychischen Systems: Bewusstseinsprozesse sind solche Vorgänge eines psychischen Systems, die andere Vorgänge des gleichen Systems repräsentieren. Oder, wie es M. Mahner und M. Bunge 1997 definieren: »a conscious event is a brain activity consisting in monitoring (recording, analyzing, controlling, or keeping track of) some other activity in the same brain«.[117]

Drei wesentliche Momente des Bewusstseins kommen in einer anderen Bestimmung des Begriffs im Anschluss an Griffen zum Ausdruck: dem Bewusstsein als *unmittelbare subjektive Aufmerksamkeit* (»immediate subjective awareness«).[118] Bewusstsein ist *unmittelbar*, weil es in einer jeweiligen Gegenwart vorliegt; es ist *subjektiv*, weil es eine Erlebnisqualität aufweist; und es kann mit dem wenig spezifischen Begriff der *Aufmerksamkeit* beschrieben werden, weil es ein breites Spektrum von Phänomenen – von primären Sinneseindrücken bis zu komplexen Denkoperationen – einschließt. Wie erwähnt, könnte es aber sinnvoll sein, bloße Sinneseindrücke (›rot‹) oder Empfindungen (›Schmerz‹) aus dem Bereich der Bewusstseinsphänomene auszuschließen und erst das reflektierte und begründete Abwägen von Handlungsalternativen als ›Bewusstsein‹ zu definieren (Dawkins 1995: »a rational part of our brain assumes control over a more emotional part«[119]). Die nach jetzigen Definitionen sehr heterogene Klasse von Phänomenen, die unter dem Begriff des Bewusstseins zusammengefasst werden, könnte dadurch eine Homogenisierung erfahren. Subjektives Erleben wäre damit nur insofern ein Teil des Bewusstseins, als es an abwägenden und begründenden Entscheidungen beteiligt wäre.

Insofern das Bewusstsein einen Raum für das Irreale, bloß symbolisch-gedanklich Präsente bildet, indem es also in der internen symbolischen Repräsentation von Zuständen der Welt und des Selbst besteht, ermöglicht es ein mentales Durchspielen von Situationen, ohne sie durchleben zu müssen. Bereits S. Freud spricht 1911 vom Denken in diesem Sinne als einem ***Probehandeln***.[120] H. von Foerster stellt diesen Aspekt des Bewusstseins klar heraus, indem er auf den evolutionären Vorteil eines solchen bloß gedanklichen Handelns hinweist: »The enormous advantage of organisms that are able to manipulate symbols over those who can only react to signs is that all logical operations have not to be acted out, they can be computed«[121]. Was symbolisch »ausgerechnet« oder »durchdacht« werden kann, muss nicht durchlebt werden. Fehler des Handelns, die nicht selten tödlich sind, können durch Fehler des Denkens, die reversibel sind, ersetzt werden.

Das für Überlegungen dieser Art wichtige Konzept der ***mentalen Repräsentation*** erscheint im 18. Jahrhundert, zuerst im Französischen in der Übersetzung einer Formulierung Ciceros (Cicero: »anteceptam animo rei quandam informationem«[122]; d'Olivet 1721: »Sans avoir l'idée d'une chose, c'est à dire, sans en avoir une représentation mentale, vous ne âuriez la concevoir, ni en parler, ni en disputer«[123]). Der Ausdruck steht bis zur Jahrhundertmitte v.a. in einem theologischen Kontext zur Bezeichnung eines bloß vorgestellen, spirituellen Ereignisses (Anonymus 1762: »Christ was at this time carried into the wilderness […] in a spiritual manner, in vision or mental representation, under a divine inspiration«[124]; »the Devil was not really and personally present with Christ, but only in mental representation«[125]). In neutraler philosophischer Terminologie erscheint die Formulierung seit den 1770er Jahren (Richard 1773: »L'idée est essentiellement une représentation mentale d'un objet«[126]; Chrichton 1798: »mental representation [...] mean[s] the effect which an external object produces on our mind, so that we become conscious of its existence«[127]). In dieser Bedeutung erscheint sie 1865 bei J.S. Mill.[128]

Auch viele Kognitionsforscher der Gegenwart betrachten das Bewusstsein als ein Mittel zur Erzeugung eines »internen Weltmodells«, dessen wesentliche Funktion in der Handlungsplanung liegt.[129] G. Roth spricht davon, dass sich im Bewusstsein ein »Spiel der Gedankenkräfte« entfalten könne; von

Bedeutung sei dieses Spiel v.a. in neuartigen Situationen, die nicht routiniert bewältigt werden könnten: »Das kognitive System ist wie ein Beraterstab, das in schwierigen Situationen herangezogen wird, in denen der Routineverstand nicht mehr ausreicht«.[130] Im kognitiven System finde ein Überlegen und Abwägen von Argumenten statt, die eigentliche Entscheidung über die Handlungsoptionen werde aber in dem für Gefühle zuständigen »limbischen System« gefällt (↑Gefühl).

Inwieweit mentale Repräsentationen und andere symbolische Operationen, die als ein ›Denken‹ zu werten sind, auch bei Tieren verwirklicht sind, ist bis in die Gegenwart eine stark diskutierte Frage (↑Intelligenz).[131] Eine Argumentation für das Vorliegen von Bewusstsein zumindest bei Menschenaffen geht von dem Befund aus, dass diese Leistungen zeigen, die Menschen nur bewusst vollbringen können (z.B. das Lösen schwieriger Probleme, die Planung längerer Handlungsketten oder das Selbsterkennen im Spiegel).[132] Daneben sprechen auch die großen Ähnlichkeiten zwischen den Gehirnen von Menschen und Menschenaffen in neuroanatomischer Hinsicht (v.a. durch die komplexe Großhirnrinde mit einer hohen Dichte von Nervenzellen) für ein Bewusstsein bei Menschenaffen.

Eine Hypothese zum funktionalen Hintergrund der Entstehung des Bewusstseins formuliert der kognitive Ethologe C. Allen 1997. Nach dieser Hypothese dient das Bewusstsein bei Organismen, die über mehrere Sinnesmodalitäten (z.B. visuelle, aktustische, olfaktorsche, taktile) verfügen, der Entdeckung von Fehlrepräsentationen über die äußere Welt. Das Bewusstsein wird also als die mentale Einrichtung verstanden, in der die Inhalte (»content«) der Repräsentationen aus den verschiedenen Modalitäten miteinander vergleichbar gemacht werden, so dass Widersprüche erkannt werden können (»an ability to detect reprentational error is an ingredient of consciousness of content«; vgl. Tab. 23).[133]

Systemtheoretische Bewusstseinstheorien

Neben den verhaltenswissenschaftlichen Analysen des Bewusstseins stehen im 20. Jahrhundert andere, von den ingenieurwissenschaftlichen Fächern ausgehende Ansätze. Eine kybernetische Theorie des Bewusstseins versucht K.W. Deutsch Anfang der 1950er Jahre zu entwickeln. Ein Bewusstsein besteht danach in einem Gefüge von internen Rückkopplungen sekundärer Botschaften (»secondary messages«) in einem System. Die sekundären Botschaften beziehen sich auf Veränderungen von Teilen des Systems. (Die primären Botschaften ergeben sich nach der Terminologie Deutschs dagegen aus der Interaktion des Systems mit seiner Umwelt.)[134] Nach dieser Definition besteht das Bewusstsein also in der Reflexivität eines Systems im Sinne der Wahrnehmung seiner eigenen Zustände. Weil selbst die einfachsten Organismen ihre inneren Zustände rezipieren, würde ihnen daher auch ein Bewusstsein zukommen.

In ähnlich funktionaler Weise interpretiert H.W. Smith 1959 das Bewusstsein als eine in der Evolution entstandene Leistung des Zentralnervensystems, die in der Erzeugung eines Kontinuums von Erfahrung besteht. Im Gegensatz zur Isolation und Kurzzeitigkeit der Impulse der sensorischen und motorischen Bahnen des peripheren Nervensystems erzeugten die mit dem Bewusstsein verbundenen Prozesse des Zentralnervensystems einen kontinuierlichen Strom von Empfindungen, in dem die sinnlichen Eindrücke zeitlich eingeordnet werden könnten.[135] Das Bewusstsein beziehe Erfahrungen der Vergangenheit auf eine antizipierte Zukunft. Diese Leistung hat sich nach Smith in der Evolution allmählich herausgebildet; auch einfach gebauten rezenten Organismen komme sie nicht zu.

Ansätze, den Begriff des Bewusstseins als nichtbegriffliches subjektives Erlebnis zu beschreiben und ihn in die Analyse von Verhaltenssteuerungen zu integrieren, bestehen bis in die Gegenwart. In diese Richtung geht die Zuschreibung eines Bewusstseins zu Tieren mit einem relativ einfachen Nervensystem (wie Bienen) durch M. Tye. Nach dieser Theorie besteht das Bewusstsein in besonderen neuronalen Zuständen, die Tye PANIC-Zustände nennt, d.h. Zustände, die verfügbar (»poised«), abstrakt (»abstract«), nichtbegrifflich (»nonconceptual«) und intentional (»intentional«) sind und einen Gehalt (»content«) besitzen.[136] Die Verfügbarkeit dieser Zustände besteht darin, dass sie für den Vollzug bestimmter kognitiver Leistungen bereitstehen. Nicht der subjektiv erfahrbare phänomenale Gehalt, sondern die Einbettung dieser Zustände in die Steuerung des Verhaltens macht sie zu Bewusstseinszuständen. Auf der Grundlage dieser Definition schreibt Tye allen Wirbeltieren und manchen wirbellosen Tieren (wie z.B. Bienen) ein Bewusstsein zu, nicht dagegen Pflanzen und Einzellern wie Amöben, weil diese nicht ein flexibles, durch Lernen modifizierbares Verhalten zeigen und nicht über Meinungen und auf die Zukunft gerichtete Wünsche verfügen würden.[137] Höher entwickelte Tiere hätten dagegen ein nicht-begriffliches phänomenales Bewusstsein; ihnen schreibt Tye Einstellungen und Entscheidungen ausgehend von bestimmten Informationen zu, und sie seien daher als »Subjekte phänomenal bewußter Erfahrungen« anzusehen.[138]

Weil sie ihre Erfahrungen aber nicht auf Begriffe bringen, spricht Tye ihnen ein »kognitives Bewußtsein« ab; sie würden gleichsam im Zustand eines abgelenkten Autofahrers operieren, der seinen visuellen Eindrücken keine (bewusste, reflektierte, begriffliche) Aufmerksamkeit schenkt. Lebewesen, die sich dauerhaft in diesem vorbegrifflichen, nicht kognitiven Zustand befinden, schreibt Tye auch die Fähigkeit zu leiden ab, denn: »Leiden verlangt ein kognitives Bewußtsein vom Schmerz«.[139]

Hartmann: das »ungeistige Bewußtsein« der Tiere

Auch von philosophischer Seite wird im 20. Jahrhundert meist zugestanden, dass zumindest einige Tiere ein Bewusstsein haben. N. Hartmann spricht 1949 von dem »ungeistigen Bewußtsein« der höheren Tiere, das in einer »praktischen Findigkeit« oder einer »Intelligenz« besteht, aber im Gegensatz zum »Geist« »fest an den Dienst der vitalen Bedürfnisse gebunden bleibt und keinerlei autonome Intention zeigt«.[140] So wenig wie der Geist nach Hartmann aus dem Bewusstsein zu verstehen ist, ist er auch nicht an das Bewusstsein gebunden; es gibt also auch unbewusste Leistungen des Geistes.

Ähnlich denkt G. Jacoby 1961: »Ein Storch suchte seine Störchin, die durch Berührung mit einer Starkstromleitung getötet war, vergebens monatelang und nahm, da er sie nicht fand, den Herbstflug nach Süden mit den anderen Störchen nicht auf. Wahrscheinlich spielten dabei gefühlsmäßige Unausgeglichenheiten eine Rolle. Wie bei uns. Aber die gibt es nicht ohne Bewußtsein. Sie werden erlebt. Der Storch erlebte, daß seine Gefährtin fehlt«.[141] Jacoby erkennt vielen Tieren nicht nur ein Bewusstsein im Sinne eines subjektiven Erlebens und längerfristigen Gestimmtseins zu, sondern auch eine Sprache und ein Vermögen zur Abstraktion und zur Bildung von »Allgemeinbegriffen«, z.B. weil auch sie allgemein zwischen Beute- und Feindorganismen unterscheiden können. Was die Entwicklung zur Kultur des Menschen auszeichnet, ist nach Jacoby allein die Lösung der »Ichsprache« der Tiere von ihrer Bindung an die besondere Situation und an das Empfinden des Sprechenden (↑Kommunikation). Die Sprache entwickelt sich so zu einer »Sachsprache«, die etwas »Selbständiges« darstellt, weil ihre Inhalte zu einem sozialen Gut werden und die Sphäre des »Geistes« verkörpern: »Das Tier hat nur Bewußtsein. Erst der Mensch hat Geist«.[142]

Auf der anderen Seite wird der Terminus ›Bewusstsein‹ aber auch von nicht wenigen Philosophen weiterhin als ein genuin auf den Menschen bezogenes Konzept verstanden; er bezeichne ein »wesentliches menschliches Grundphänomen« (Diemer 1971)[143] oder er gilt, insbesondere in transzendentalphilosophischen Ansätzen, als »der zentrale Begriff der theoretischen Philosophie« (Jacobs 1973)[144]. Auch von der Philosophischen Anthropologie wird der Ausdruck verwendet, um die spezifisch menschliche Lebensform zu bestimmen, deutlich etwa in den Darstellungen A. Gehlens.

Bewusstsein und Besonnenheit

Gehlen sieht in dem »Hiatus« zwischen dem durch äußere Wahrnehmung ausgelösten Bedürfnis und der darauf folgenden durch inneren Antrieb motivierten Erfüllung ein spezifisches Humanum.[145] Der durch Bedürfnishemmung und -verschiebung eröffnete Zwischenraum stelle den Ort der menschlichen Weltorientierung und Handlung dar. Bei Tieren liege im Gegensatz dazu eine unmittelbarere und direktere Verbindung von Bedürfnis und Befriedigung vor.

Dieser Raum des Denkens und der Reflexion, der zwischen Bedürfnis und Handlung liegt, wird in der Philosophiegeschichte immer wieder als ein Charakteristikum des ↑Menschen herausgestellt. Verschiedene Begriffe werden für diesen Raum des Denkens gefunden: Thomas von Aquin reserviert für den Menschen die Fähigkeit, das eigene Urteilen wiederum zu beurteilen, das den Tieren ebenso wie das damit zusammenhängende Vermögen des freien Willens gerade fehle (»nec bruta iudicant de suo iudicio, sed sequuntur iudicium sibi a Deo inditum. Et sic non sunt causa sui arbitrii, nec libertatem arbitrii habent. Homo vero per virtutem rationis iudicans de agendis, potest de suo arbitrio iudicare, in quantum cognoscit rationem finis et eius quod est ad finem«).[146] Über das eigene Urteilen zu urteilen ist nach Thomas allein Sache der Vernunft, und er spricht hier von einem *Reflektieren* (»Iudicare autem de iudicio suo est solius rationis, quae super actum suum reflectitur, et cognoscit habitudines rerum de quibus iudicat, et per quas iudicat«).[147]

J. Locke schreibt dem Menschen ein besonderes Vermögen zu, der unmittelbaren Befriedigung von Bedürfnissen und Wünschen widerstehen zu können und diese zu »suspendieren« (»a power to suspend the prosecution of this or that desire«). Über dieses Suspensionsvermögen werde ein Abstand zu den Bedürfnissen gewonnen und es entstehe ein Raum der Distanz zu den unmittelbaren Antrieben, in dem ein Abwägen und eine Beurteilung der Motive möglich werde (»we have opportunity to examine, view, and judge, of the good or evil of what we are going to do«).[148] Für Locke steht dieses Suspensionsvermögen in unmittelbarer Verbindung zur Freiheit des Menschen: Freie Handlungen sind dadurch ausgezeich-

net, dass ihnen ein Innehalten und ein Überlegen, also ein Abwägen von Gründen vorausgeht (s.u.).

J.G. Herder verwendet 1772 den Ausdruck *Besonnenheit*, um den Menschen im Gegensatz zum Tier zu charakterisieren.[149] Besonnenheit bedeutet hier Distanzierungs- und Reflexionsfähigkeit: Der Mensch ist für Herder das Geschöpf, das nicht nur erkennt, »sondern auch weiß, daß es erkenne«.[150] M. Heidegger charakterisiert die Seinsart der Tiere später im Gegensatz dazu als *Benommenheit*: Das Tier »benimmt sich« in einer Umgebung, es verfüge aber über keine Welt.[151] In seiner Umgebung ist es unmittelbar orientiert durch eine »Getriebenheit in die jeweiligen Triebe«: »Das Tier ist umringt vom Ring der wechselseitigen Zugetriebenheit seiner Triebe«.[152] Bei I. Kant heißt es in seiner Metaphysik-Vorlesung, der Mensch sei im Gegensatz zum Tier durch ein »Bewußtseyn seiner Selbst« ausgezeichnet und er verfüge über »Erkenntniß durch Reflexion«.[153]

Nicht auf das Erkennen, sondern auf das Handeln bezieht H. Frankfurt im 20. Jahrhundert die Reflexivität des Menschen, wenn er ihm die exklusive Fähigkeit der ***reflektierenden Selbstbewertung*** (»capacity for reflective self-evaluation«) zuschreibt, die sich in der Bildung von *Wünschen zweiter Stufe* (»second-order desires«) manifestiere.[154] Der Mensch handelt danach nicht nur nach seinen Bedürfnissen, sondern er kann auch auf Distanz zu diesen Bedürfnissen gehen und sie einer Evaluation unterziehen und damit bestimmen, ob sie handlungswirksam werden sollen oder nicht. Er kann sich wünschen, dass manche Wünsche ihn bestimmen, andere dagegen nicht. Die Evaluation kann dabei auch als Aspekt des Wunsches selbst beschrieben werden und nicht als ein Wunsch höherer Ordnung.[155] Im Anschluss an Frankfurt sehen auch viele andere Philosophen der Gegenwart eine spezifisch menschliche Fähigkeit in der Ausbildung einer distanzierten Selbstbetrachtung, deren Ort als das Bewusstsein bestimmt werden kann. So macht E. Tugendhat den Zwischenraum »zwischen Wahrnehmung und Absicht einerseits und Handlung andererseits« als den Ort der *Überlegung* aus, in dem sich das Menschliche zeige.[156]

Bewusstsein als »Raum der Gründe«?

In der Konsequenz dieser Ansichten liegt es nahe, das Bewusstsein nicht primär als einen neurophysiologisch bestimmten Bereich anzusehen, der nach Ursache-Wirkungs-Zusammenhängen strukturiert ist, sondern vielmehr als einen Raum, in dem sich eine davon unabhängige Ordnung von Gründen und logischen Abhängigkeiten entfaltet. Kurz: Das Bewusstsein könnte als der »Raum der Gründe« gelten, über den die spezifisch menschliche sich rechtfertigende Handlungssteuerung geleistet wird. W. Sellars führt das inzwischen viel verwendete Konzept des »Raums der Gründe« 1956 ein, um den Begriff des Wissens näher zu bestimmen: Ein Wissen besteht nach Sellars nicht in einer kausalen empirischen Einbettung eines Phänomens, sondern in seiner Einordnung in einen logischen Raum der Gründe und Rechtfertigungen (»in characterizing an episode or a state as that of knowing, we are not giving an empirical description of that episode or state; we are placing it in the logical space of reasons, of justifying and being able to justify what one says«[157]). Das Bewusstsein könnte damit als ein Vermögen verstanden werden, das es einem Lebewesen ermöglicht, an dem Raum der Gründe teilzuhaben, seine bewussten Entscheidungen durch die Teilhabe an diesem Raum zu treffen. In der gegenwärtigen Debatte um die Willensfreiheit des Menschen wird auch die menschliche Freiheit auf eine Bestimmbarkeit von Handlungen durch Gründe zurückgeführt, oder wie es A. Beckermann 2005 formuliert: »Eine Entscheidung ist dann frei, wenn sie auf einem Prozeß beruht, der für Gründe zugänglich ist«[158].

Gründe werden dabei selbst nicht als mentale Zustände oder Prozesse verstanden, sondern vielmehr als Operationen in einem Raum von abstrakten Gegenständen. Gründe und Ursachen stellen daher kategorial etwas Unterschiedliches dar.[159] Jede konkrete begründete Willensentscheidung im Sinne eines psychischen Ereignisses (Deliberation) kann als eine Instantiierung einer Begründung angesehen werden; die bewusste Willensentscheidung selbst stellt einen kausalen Prozess dar – der Grund, der in ihr aktualisiert wird, ist aber gerade kein kausales Ereignis. Das Besondere von Bewusstseinsvorgängen könnte somit bestimmt werden durch den Bezug zu einer abstrakten symbolischen Ordnung. Gerade nicht der subjektive (psychologische) Charakter, sondern der Bezug zu einer objektiv vorhandenen, sozial entstandenen und vermittelten explanativen und normativen Ordnung, dem objektiven Geist, könnte als Wesen des Bewusstseins gelten, insofern es der Ort ist, in dem Handlungen auf Gründe bezogen werden. In seiner nichtkausalen Ordnung könnte der objektive Geist, d.h. der Raum der Gründe, eine Selbständigkeit gegenüber dem Ereignishaften des Physischen und des Mentalen behaupten.[160]

Bewusstsein und Freiheit

Die neurophysiologische Forschung hat das Bewusstsein zumindest in einigen Kontexten als ein Phänomen erkannt, das erst nachträglich zur Auslösung ei-

ner Handlung hinzutritt: Auf neuronaler Ebene lässt sich in einigen Kontexten die Entscheidung für eine Handlung (z.B. eine Handbewegung) bereits nachweisen (in Form eines ***Bereitschaftspotenzials***[161]), bevor sie in das Bewusstsein der Versuchsperson getreten ist oder genauer: bevor sie dieses Bewusstsein artikulieren kann (»Libet-Experiment«).[162] Vielfach wird aus diesen Experimenten auf die Unfreiheit der handelnden Person geschlossen: Die Person vollziehe nur das, was zuvor im Gehirn entschieden worden sei.

Zunächst ist mit den Versuchsergebnissen Libets aber noch nicht das Phänomen der Freiheit bedroht, sondern allein die Willensfreiheit: Die Freiheit der Handlung im Sinne ihrer Determination durch zentrale Persönlichkeitsmerkmale könnte auch auf unbewusster Ebene liegen (↑Regulation/Autonomie). Darüberhinaus könnte das Bereitschaftspotenzial aber auch einfach Ausdruck von Prozessen der Entscheidungsfindung sein, von Prozessen des Überlegens und Abwägens von Gründen.[163] Jedenfalls widerspricht die Verursachung einer Handlung durch messbare Vorgänge auf neurophysiologischer Ebene nicht der Möglichkeit der Freiheit der Handlung. Problematisch ist vielmehr die Vorstellung, im Bewusstsein entfalte sich ein kausal nicht eingebetteter spontaner Willensimpuls – der freie Willensakt als Beginn einer Kausalkette –, denn Kausalprozesse haben grundsätzlich keinen Anfang, sondern laufen durch Ereignisse wie Handlungen hindurch.[164] In der »libertarischen Freiheitsaufassung« G. Keils wird die Freiheit folglich nicht als Fähigkeit zum Beginnen einer Kausalkette, sondern als Fähigkeit zum Anderskönnen und damit zum Fortsetzen des Überlegens rekonstruiert, denn: »Anderskönnen ist wesentlich ein Weiterüberlegenkönnen«.[165]

Auch eine freie Handlung hat eine Ursache; auf neurophysiologischer Ebene kann diese Ursache in den Bereichen des Gehirns liegen, die ein Bewusstsein verkörpern oder in denen, deren Aktivität erst später von einem Bewusstsein begleitet ist. In beiden Fällen ist das Subjekt mit seinem Gehirn der Urheber der Handlung, und eine kulturelle Überformung der Auslösung mittels Erziehung ist möglich.

Subjektivität von Bewusstsein

In den gegenwärtigen Diskussionen steht eine Klärung des Verhältnisses von Bewusstsein und »objektivem Geist« nicht im Mittelpunkt, dominierend sind vielmehr solche Ansätze, die das Bewusstsein als ein Phänomen verstehen, das sich aus der Komplexität des Gehirns, also eines Naturgegenstandes ergibt. Das Bewusstsein wird damit als ein naturaler Gegenstand behandelt, der mit den Methoden der Biologie untersucht werden kann.

Ein spezifisches Problem der naturwissenschaftlichen Erforschung von Bewusstsein ergibt sich aber daraus, dass Bewusstsein zunächst ein Phänomen ist, das allein in unmittelbarer Anschauung zugänglich ist: Bewusstsein ist zuallererst ein pures Erleben, etwas Privates und Persönliches, das in einer Ich-Perspektive begründet ist; zu seinem Bewusstsein hat jedes einzelne Individuum einen *privilegierten Zugang*. Selbst Neurowissenschaftler wie G. Roth definieren das Bewusstsein auf diese Weise: Das Bewusstsein umfasst nach Roth »alle Zustände, die von einem Individuum *erlebt* werden«.[166]

Weil das Bewusstsein – verstanden als Selbstwahrnehmung, wie es schon Locke definiert (s.o.) – eine Leistung desjenigen mentalen Systems ist, auf das es sich selbst wieder bezieht, ist die Möglichkeit einer Zuschreibung von Bewusstsein zu anderen Wesen (seien es andere Menschen oder Tiere) stets problematisch (das »Problem des Fremdpsychischen«). Die konstitutionelle Subjektivität des Bewusstseins erschwert auf diese Weise die Integration des Phänomens in ein naturwissenschaftliches Weltbild. Besonders deutlich wird dies an dem qualitativen Erlebnischarakter von bewussten Ereignissen: In seiner wissenschaftlich objektiven Darstellung wird der phänomenale Gehalt des Bewusstseins von etwas ganz Nahem zu etwas sehr Fernem, von etwas unmittelbar Erfahrenem zu etwas apparativ und theoretisch Vermitteltem. Trotz dieser Probleme bildet das Thema ›Bewusstsein‹ aber ein Beispiel für die sehr erfolgreiche Zusammenarbeit von Geistes- und Naturwissenschaften, die in die Formierung neuer theoretischer und disziplinärer Strukturen mündet.

Das Verhältnis von subjektiver Empfindung und objektiver Beschreibung des Bewusstseins wird in verschiedenen Theorien zu erklären versucht. Der *radikale Materialismus* (Eliminativismus) hält die subjektive Empfindung für eine defiziente Form der Bestimmung der Inhalte des Bewusstseins; die eigentlich angemessene Beschreibung sei die neurophysiologische. Der *Epiphänomenalismus* erklärt die subjektiven Bewusstseinserlebnisse für real, aber für sekundäre Phänomene, die von physischen Prozessen hervorgebracht sind, nicht unabhängig von diesen bestehen können und keine eigene kausale Wirksamkeit entfalten können. Der *Parallelismus* lässt die subjektiven und neurophysiologischen Aspekte des Bewusstseins als gleichberechtigt nebeneinander bestehen. Die *Identitätstheorie* schließlich geht von der Identität der psychischen und physischen Prozesse aus; sie werden für zwei Aspekte der gleichen

Sache gehalten, zwei verschiedene Beschreibungen des gleichen Gegenstandes.

Bewusstsein als Selbstwahrnehmung?

Als eine Komponente des Bewusstseins wird traditionell die Fähigkeit zur *Selbsterkenntnis* gesehen. Experimentelle Untersuchungen dazu, inwiefern diese Fähigkeit, zumindest in Ansätzen, bei Tieren vorliegt, werden seit den späten 60er Jahren durchgeführt. Bekannt werden v.a. die Versuche von G.G. Gallup, der das Verhalten von Schimpansen vor einem Spiegel beobachtet und dabei feststellt, dass sie das reflektierte Bild mit ihrem Körper identifizieren (vgl. Abb. 39).[167] Visuelle Markierungen, die unter Narkose angebracht wurden und die nur über den Spiegel wahrnehmbar sind, werden von den Schimpansen spontan mittels des Spiegels untersucht. Auch Orang-Utans sind zu einer Selbstwahrnehmung dieser Art befähigt, nicht jedoch Gorillas und andere Affen wie Makaken oder Rhesusaffen.[168] Sie zeigen gegenüber ihrem Spiegelbild nur das typische auf den Artgenossen bezogene Verhalten; sie identifizieren also das Spiegelbild nicht mit ihrem Körper. Gallup schließt aus seinen Versuchen auf eine *Selbstwahrnehmung* oder *Selbsterkennung* (»self-recognition«) und ein ***Selbstkonzept*** (»self-concept«) bei den von ihm untersuchten Schimpansen.[169]

Der Begriff des Selbstkonzepts erscheint vor seiner Verwendung in biologischen Theorien durch Gallup seit Ende des 19. Jahrhunderts in der Psychologie (Baldwin 1892: »My notion of this memory is a self-percept, but my notion of my capability to recall my past acquisitions is a self-concept«[170]; Titchener 1899[171]). Der Begriff ist aber schon in der Psychologie sehr umstritten, weil mit ihm verschiedene, nicht klar gefasste Bedeutungen verbunden werden.[172] Nach Gallup ist das Selbstkonzept Ausdruck eines Sinns für die eigene Identität (»a sense of identity«), d.h. einer Repräsentation der Kontinuität des eigenen Körpers in Raum und Zeit auf neuronaler Ebene. Vermittelt wird die Erfahrung der Identität des eigenen Körpers über die Konvergenz der Eindrücke verschiedener Sinnesorgane (»cross-modal perception«). Das Selbstkonzept soll Ausdruck eines nach innen gerichteten Bewusstseins (»Selbstbewusstsein«) sein, das analog zur Aufmerksamkeit für Objekte der Umwelt (»Bewusstsein«) zu verstehen ist.

Die Interpretation der Versuchsergebnisse Gallups ist allerdings umstritten. So konnten ähnliche Verhaltensweisen der »Selbstwahrnehmung« auch bei Tauben beobachtet werden.[173] Die Spiegelversuche werden insgesamt als ungeeignet zur Feststellung einer Selbsterkennung kritisiert: Die spiegelgeleiteten Körperuntersuchungen der Versuchstiere könnten allenfalls ein über visuellen Input rückgekoppeltes Verhalten beweisen, nicht aber das Vorhandensein eines echten Selbstkonzepts.[174] Die Versuchstiere beziehen offenbar korrekt das visuelle Bild im Spiegel auf ihren Körper, so wie sie ihn taktil erfahren; ein abstraktes Selbstkonzept ist dafür aber nicht notwendig. Zugeschrieben werden kann den Tieren also ein »Körperbewusstsein«, d.h. »ein Empfinden, welche Teile der Umgebung zum eigenen Körper gehören« (Bremer 2005) – ein mentales Selbstbewusstsein im Sinne einer »Theorie des Geistes«, die sich selbst und andere als intentional handelnde Wesen versteht, muss damit aber nicht verbunden sein.[175] Die Debatte über die Interpretation der Ergebnisse hält daher an.[176]

Fraglich bleibt insbesondere, ob die Form des »Selbsterkennens« im Spiegel schon als ein Zeichen für Bewusstsein oder selbst als eine Art des Bewusstseins zu werten ist. Das Bewusstsein des Menschen jedenfalls ist über die Kompetenz der Selbstwahrnehmung hinaus mit den sprachlich vermittelten Kompetenzen der Selbstbewertung und Rechtfertigung verknüpft (»Wünschen zweiter Ordnung« und »reflektierende Selbstbewertung«, s.o.). Diese hängen essenziell an symbolischen Operationen, mittels derer eine Distanzierung von faktischen Situationen und eine abstrakte gedankliche Verfügung über das eigene Ich ermöglicht wird. Der Mensch verfügt nicht nur über ein Bewusstsein von Dingen der Außenwelt (»Bewusstsein-1«), sondern auch über ein Bewusstsein von seinem Bewusstsein (»Bewusstsein-2«).[177] Zu unterscheiden ist hier also zwischen *Bewusstsein* und *Selbstbewusstsein* – eine Unterscheidung, deren Sinn von anderer Seite bestritten wird[178].

M. Bunge schlägt 1980 vor, ›Bewusstsein‹ zur Unterscheidung von ›Aufmerksamkeit‹ (»awareness«) an die Fähigkeit des Denkens zu binden (»*b* is conscious of brain process *x* in *b* iff *b* thinks of *x*«).[179] Das Bewusstsein hat danach wesentlich eine reflexive Struktur; es ist ein Wissen von Zuständen oder Vorgängen des eigenen Körpers, also ein *Selbstwissen* (»self-knowledge«).[180] Wie jedes andere Wissen sei das Bewusstsein damit unvollständig und fehlbar (»fallible«) – von einer Untrüglichkeit des Wissens in Form des Bewusstseins kann damit keine Rede sein. *Selbstbewusstsein* bestimmt Bunge als eine besondere Form des Bewusstseins, nämlich als das Bewusstsein von eigenen Bewusstseinszuständen in der Vergangenheit (»An animal [...] has (or is in a state of) self-consciousness iff it is conscious of some of its own past conscious states«).[181] Im Unterschied zum Bewusstsein hält Bunge das Selbstbewusstsein für eine spezifisch menschliche Fähigkeit.

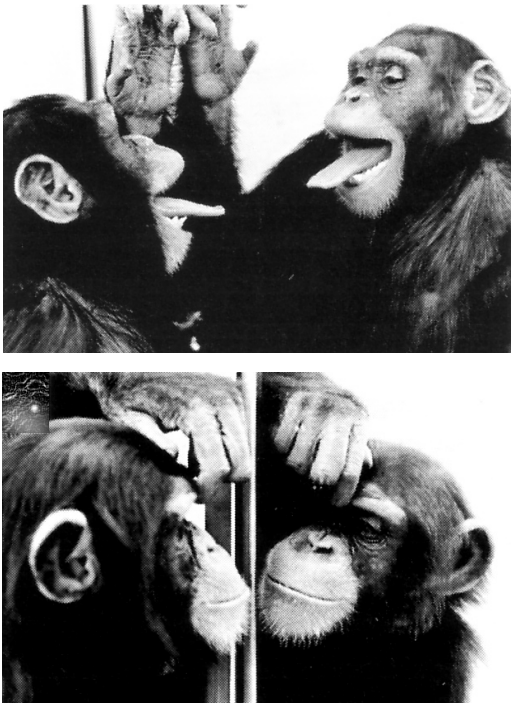


Abb. 39. Selbst-Wahrnehmung (»self-recognition«) bei Tieren. Einige Schimpansen können durch ihr Spiegelbild zu übertriebenem mimischen Spiel (oben) und zur Untersuchung von sonst nicht sichtbaren Körperpartien (unten) veranlasst werden (Photos von D. Bierschwale aus Povinelli, D.J. (2000). Folk Physics for Apes: 330).

Es gibt daneben Vorschläge, auch nicht-sprachfähigen Lebewesen eine Form von Selbstbewusstsein zuzuschreiben, nämlich in Form von nicht-begrifflicher Selbsterfahrung (»self-awareness«), die sich in Sinneserfahrungen und körperlichen Eigenwahrnehmungen zeigt.[182] Explizit bindet R. Brandt 2009 das Vorliegen von Bewusstsein an ein »Selbstgefühl« oder eine »psychologische Selbstbeziehung«: »Wenn Tiere Lust und Schmerz empfinden, dann selbstverständlich nicht im Zustand der Narkose und der Ohnmacht sondern des Bewußtseins. Bewußtsein in diesem Wortgebrauch ist nichts anderes als eine nicht weiter erklärbare psychische Präsenz mit bestimmten Inhalten. Das Beutetier ist dem Jagdtier präsent wie dem verwundeten Tier sein Schmerz«.[183] Jede selbstreferenzielle Vergegenwärtigung des eigenen Empfindens bildet damit bereits eine Form des Bewusstseins. Tiere verfügen nach Brandt über dieses Vermögen auch ohne Begriffe und ohne die Fähigkeit zu denken, einfach aufgrund ihres Schmerz- und Lustempfindens: »Schmerz und Lust ohne Bewußtsein des Schmerzes und der Lust sind sowenig vorstellbar wie ein Berg ohne Tal, sie bilden eine analytische Einheit«.[184] Es wird damit also zu einer begrifflichen Wahrheit, dass leidensfähige Organismen über ein Bewusstsein verfügen. Das Bewusstsein bildet den Raum der ichbezogenen Emotionen, nicht der Begriffe und Argumente. Trotz der Anerkennung des Bewusstseins kann Brandt den Tieren daher die Fähigkeit des Denkens absprechen (↑Intelligenz).

Soziale Dimension des Bewusstseins

In seinem Kern betrifft das Bewusstsein zwar eine Beziehung eines Lebewesens zu sich selbst, für die Entstehung dieser Selbstbeziehung ist aber das Verhältnis zu anderen Lebewesen entscheidend. Nach Ansicht vieler Forscher erfolgt die natürliche Evolution des Bewusstseins im sozialen Kontext.[185] Ein Bewusstsein wird wichtig, wenn für ein Individuum Einsichten in die Stimmungen und Intentionen anderer Mitglieder der Gruppe Bedeutung gewinnen. Vorteile können sich ergeben, wenn ein Individuum sein eigenes Verhältnis zu anderen Gruppenmitgliedern mit dem dieser Mitglieder zueinander in Beziehung setzen kann. Die Voraussetzung hierfür ist auf der einen Seite ein einfaches Selbstbild.[186] Auf der anderen Seite ist die »soziale Intelligenz« entscheidend für das Leben in der Gruppe: die Fähigkeit, sich in die Vorstellungen des Gegenübers hineinzuversetzen, also das Vermögen, das mentale System eines anderen im eigenen mentalen System zu repräsentieren. E. Sober nennt dieses Vermögen *Intentionalität zweiter Ordnung* (»second-order intentionality«).[187]

Verbreiteter ist es aber, hier von einem *Verstehen des Fremdpsychischen* oder *einer Theorie des Geistes* (»theory of mind«[188]) zu sprechen.[189] Die Mitglieder einer sozialen Gruppe nicht nur nach ihrem momentanen Verhalten zu beurteilen, sondern auch nach ihren vielleicht verdeckten Intentionen und dabei die Intentionen dritter, vierter und weiterer Gruppenmitglieder zu berücksichtigen, erfordert komplexe mentale Verarbeitungen und neuronale Strukturen. Auch die Entwicklung der menschlichen Sprache (↑Kommunikation) wird auf dieser Grundlage zu erklären versucht.

Inwiefern nicht nur der Mensch, sondern auch Tiere zu einem Verstehen des Fremdpsychischen in der Lage sind, wird in den letzten Jahren mittels zahlreicher Versuchsaufbauten untersucht (vgl. Abb. 40). Entscheidend für die Ausbildung einer Theorie des Geistes ist die Fähigkeit der Unterscheidung zwischen der eigenen Wahrnehmungsperspektive und der Perspektive eines anderen. Auch beim Menschen lernen Kinder diese Unterscheidung erst, z.B. durch die Einsicht, dass sie sich nicht einfach verstecken können,

indem sie die Augen schließen.[190] Aber selbst wenn in Versuchen mit Schimpansen und anderen Tieren nachgewiesen werden sollte, dass sie ihren eigenen Kenntnisstand von ihren Kenntnissen des Wissens und Nichtwissens ihrer Artgenossen unterscheiden und diesen Unterschied strategisch berücksichtigen können, folgt daraus noch nicht, dass sie tatsächlich Überlegungen über den Bewusstseinszustand der anderen anstellen. Zumindest auf der Grundlage der bisherigen Ergebnisse scheint es doch angemessener zu sein, die Rede vom Nachdenken über den Bewusstseinszustand (»mental state«) eines anderen für den Menschen zu reservieren.[191]

Viele Untersuchungen deuten also auf einen entscheidenden Zusammenhang zwischen der Fähigkeit zum Perspektivwechsel und der Entwicklung des Bewusstseins (vgl. Abb. 40). Eine besondere Terminologie für die anfangs als spezifisch menschlich angesehene Fähigkeit des Nachempfindens der Situation eines anderen entwickelt sich seit Beginn des 20. Jahrhunderts. T. Lipps nimmt 1903 den von R. Vischer 1873 im ästhetischen Kontext[192] verwendeten Begriff der *Einfühlung* in seine psychologische Theorie des Bewusstseins auf (»Das Wissen von fremden Ichen«)[193]. Titchener übersetzt dieses Wort dann 1909 mit dem seither einschlägigen Terminus der ***Empathie*** (»empathy«).[194] Experimentell wird in den letzten Jahren die allmähliche Herausbildung des Vermögens des Perspektivenwechsels bei Kindern[195] und dessen neurologische Grundlage[196] nachgewiesen worden. Eine entscheidende Rolle spielen dabei offenbar die so genannten *Spiegelneurone* (»mirror neurons«)[197], die eine Aktivität sowohl bei der Ausführung einer eigenen Handlung als auch bei der Beobachtung von Handlungen anderer oder der bloßen Vorstellung der Handlung zeigen. Inzwischen wird der Begriff der Empathie auch auf die Interaktion vieler Tiere bezogen.[198]

»Social Brain«-Hypothese

Die Bedeutung des Sozialen für die Entwicklung der für das Bewusstsein verantwortlichen neuronalen Strukturen lässt sich auch in einem zwischenartlichen Vergleich belegen: Bei Affen kann eine Korrelation zwischen der Größe des Neocortex und der Gruppengröße, in der die Affen leben, nachgewiesen werden (↑Intelligenz: Abb. 227).[199] Nach der auf diesen Daten aufbauenden Hypothese des *sozialen Gehirns* (»social brain«) ist der Neocortex nicht im Dienste einer verbesserten ökologischen Anpassung, sondern als Werkzeug für ein Leben in komplexen sozialen Gruppen selektiert worden (B.I. DeVore ca. 1973: »Primates literally have a ›social brain‹«[200]).

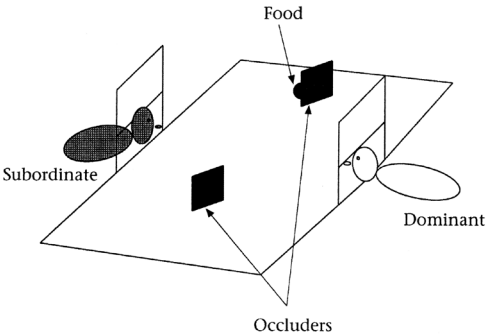


Abb. 40. Versuchsaufbau zur Untersuchung der Ausrichtung des Verhaltens der rangniederen Tiere (links) nach ihrem Wissen über die Kenntnis des dominanten Tiers (rechts). Schimpansen richten in diesem Versuch ihr Verhalten so aus, dass sie ihr Wissen von dem Wissen (und Nichtwissen) des Artgenossen gezielt einsetzen: Wenn ein rangniederer Schimpanse beobachtet, wie der ranghöhere über den Ort des Futters falsch informiert ist, weil das Futter an einen anderen Ort gebracht wurde, nachdem er gesehen hatte, wie es ursprünglich an einem Ort abgelegt wurde, dann verhält sich der rangniedere Schimpanse so, dass er dieses Wissen von der irrigen Annahme des ranghöheren Schimpansen zu seinem Vorteil ausnutzt, um an das Futter zu gelangen. Schimpansen wird daher eine »Theorie des Geistes« (»theory of mind«) zugeschrieben (aus Hare, B., Call, J. & Tomasello, M. (2001). Do chimpanzees know what conspecifics know? Anim. Behav. 61, 139-151: 142).

Die »soziale« Dimension des Gehirns zeigt sich auch darin, dass in Isolation aufgewachsene Primaten in der Regel nicht ihr volles Verhaltensrepertoire entfalten können. Die Entwicklung zu einem ethologisch und emotional reifen Individuum setzt also einen sozialen Kontext voraus. Für die Bewältigung des außersozialen Lebens ist dagegen ein großer Neocortex nicht in gleicher Weise notwendig. Dies belegen Daten, denen zufolge die Korrelation der Größe des Neocortexes mit Parametern, die eine Orientierung in der nicht-sozialen Umwelt betreffen (z.B. Reviergröße und Ernährungsweisen), sehr viel schlechter ist als die mit der Größe der sozialen Gruppe. Erst soziale Techniken wie taktische Allianzen und Täuschungen erfordern also offenbar komplexe neuronale Strukturen wie einen großen Neocortex.

Pluralität der Bewusstseinsdefinitionen

Das Problem des Bewusstseins gehört in der Gegenwart zu den am intensivsten diskutierten Fragen im Grenzbereich der Natur- und Geisteswissenschaften.[201] In historischer Perspektive bildet die Auseinandersetzung die aktuelle Version der Debatte um das

1. Wahrnehmung von Vorgängen in der Umwelt und im eigenen Körper
2. mentale Zustände und Tätigkeiten wie Denken, Vorstellen und Erinnern
3. Emotionen, Affekte, Bedürfniszustände
4. Erleben der eigenen Identität und Kontinuität
5. »Meinigkeit« des eigenen Körpers
6. Autorschaft und Kontrolle der eigenen Handlungen und mentalen Akte
7. Verortung des Selbst und des eigenen Körpers in Raum und Zeit
8. Realitätscharakter von Erlebtem und Unterscheidung zwischen Realität und Vorstellung

Tab. 24. Die Vielfalt der Bewusstseinszustände (nach Roth, G. (2001). Fühlen, Denken, Handeln: 197).

Leib-Seele-Problem, d.h. um das Verhältnis von körperlichen Phänomenen, wie sie in den Naturwissenschaften beschrieben und erklärt werden (z.B. ›Neuronenaktivität‹), und geistig-seelischen Phänomenen, wie sie unmittelbar erlebt und in den Geistes- und Humanwissenschaften kategorisiert werden können (z.B. ›Schmerzgefühl‹, ›Verantwortung‹).

Ein einheitlicher Begriff von Bewusstsein ist in der Vielschichtigkeit der Debatten kaum noch auszumachen. Es gibt eine breite Palette von Auffassungen zu diesem Begriff: Einige binden das Bewusstsein an eine Sprachkompetenz und sprechen es den Tieren gänzlich ab.[202] Andere vertreten dagegen einen weiten Bewusstseinsbegriff, unter den alle Formen der subjektiven Empfindung fallen.[203] Und schließlich gibt es extreme Standpunkte, die auch den Pflanzen ein Bewusstsein zusprechen[204] und mit B. Rensch argumentieren, dass »alles Lebendige« durch Bewusstseinsvorgänge gekennzeichnet sei.[205] Die gegenwärtige, selbst für einen Grundbegriff ungewöhnliche Unschärfe des Bewusstseinsbegriffs hängt wesentlich mit seiner Entwicklung in den letzten Jahrzehnten zusammen: Durch die Fortschritte der Hirnforschung ist es möglich geworden, neuronale Prozesse, die mit dem Phänomen des Bewusstseins in Verbindung stehen, empirisch zu untersuchen Der Begriff entwickelte sich damit von einem zunächst primär philosophischen Terminus zu einem Konzept, das einen interdisziplinär erforschten Gegenstand bezeichnet. Weil die dabei beteiligten Wissenschaften verschiedene Vorstellungen von diesem Gegenstand transportieren, ist das Konzept insgesamt unscharf geworden.

Angesichts der Vielfalt an Verständnismöglichkeiten sind Klassifikationen von verschiedenen Arten des Bewusstseins vorgeschlagen worden. Nach einer verbreiteten Einteilung werden vier Bedeutungen von ›Bewusstsein‹ unterschieden[206]: 1. Bewusstsein als Wachheit (»bei Bewusstsein sein«); 2. kognitives oder intentionales Bewusstsein (Bewusstsein, das auf einen Gegenstand gerichtet ist; z.B. »fühlen, dass«; »wünschen, dass«); 3. phänomenales Bewusstsein (die Erfahrung, wie etwas ist, z.B. wie etwas schmeckt); 4. Selbstbewusstsein (Bewusstsein seiner selbst als ein und derselben Entität über die Zeit hinweg). Neben dieser existieren andere Einteilungen, die deutlich machen, dass Bewusstsein alles andere als ein einheitliches Phänomen ist, sondern vielmehr ein Konstrukt, das eine Vielzahl sehr unterschiedlicher mentaler Zustände und Phänomene bezeichnen kann (vgl. Tab. 24).

Auch die neurobiologische Forschung hat mittels verschiedener Verfahren (z.B. durch die Untersuchung von Patienten mit partiell zerstörten Gehirnen) eine Differenzierung unterschiedlicher Formen des Bewusstseins vorgenommen. Unterschieden wird z.B. zwischen einem *Kernbewusstsein*, das einen Organismus mit einem Gefühl seiner selbst im Hier und Jetzt versieht, und einem *erweiterten Bewusstsein*, das darüber hinaus eine Identität als Person über die Zeit vermittelt sowie ein Bewusstsein der gelebten Vergangenheit und der antizipierten Zukunft zur Verfügung stellt.[207] Unterschiedliche Hirnregionen sind an der Ausbildung dieser zwei Formen des Bewusstseins beteiligt, so dass die Beeinträchtigung des erweiterten Bewusstseins das Kernbewusstsein nicht tangieren muss. Das Kernbewusstsein lässt sich in einem neurobiologischen Modell als das Verhältnis von zwei neuronalen Netzen beschreiben, von denen das eine den Organismus und das andere das Objekt beschreibt, auf das dieser sich bezieht. Ein darüber geordnetes Netz (»Karte zweiter Ordnung«) stellt die Verbindung zwischen diesen beiden Netzen her und erzeugt auf diese Weise das Selbstgefühl des Organismus, dass er es ist, der sich im betreffenden Moment auf ein Objekt bezieht.[208] Bemerkenswerterweise hängt die Ausbildung des Bewusstseins – anders als andere kognitive Leistungen, wie verfeinerte Wahrnehmungsfunktionen, Sprache oder Intelligenz – nicht an den phylogenetisch jüngeren Regionen der Großhirnrinde, sondern ist in älteren Regionen »in der Tiefe des Gehirns« verankert.[209]

Von Seiten der empirischen Forschung wird schließlich auch dafür plädiert, auf eine genaue Definition des Bewusstseinsbegriffs wegen der noch unzureichenden Kenntnis der Phänomene zu verzichten. Es bestehe die Gefahr einer »vorschnellen Definition«, die für den Gegenstand unangemessene

Abgrenzungen einführen würde. Es werden deshalb bewusst vage Definitionen vorgeschlagen, wie z.B. »ein unmittelbares Wissen« um das eigene Befinden.[210]

Ontologie des Bewusstseins

Die Unschärfe des Begriffs in der gegenwärtigen Verwendung zeigt sich auch in der ungeklärten Frage, welcher ontologischen Kategorie ›Bewusstsein‹ eigentlich angehört: Ist es ein Zustand, ein Prozess, eine Eigenschaft oder etwas ganz anderes? Für jede dieser Möglichkeiten ist in der Vergangenheit explizit oder implizit argumentiert worden. M. Pauen definiert den Begriff in einem neueren Handbuchartikel ausdrücklich als Eigenschaft (vgl. Tab. 23). Tatsächlich wird ›Bewusstsein‹ nicht selten im Sinne eines Attributs verwendet: Es kann als eine Eigenschaft meiner Überzeugungen, Wünsche, Wahrnehmung oder Emotionen verstanden werden, dass sie mir bewusst sind oder nicht. Denkbar wäre es auch, ›Bewusstsein‹ analog zu ↑›Leben‹ als eine eigene Seinsform zu verstehen, als eine Weise zu sein. In die Richtung eines solchen Verständnisses weist die Redeweise von einem *Bewusstseinsleben*.[211] Das Bewusstsein wäre dann das Sein eines Wesens über einen gewissen Zeitraum; es wäre nicht die bloße Eigenschaft oder der Zustand eines auch unabhängig vom Bewusstsein existierenden Wesens, sondern es würde vielmehr die Identitätsbedingungen eines Wesens festlegen, es wäre die essenzielle Grundlage des Seins dieses Wesens.

Das Bewusstsein eines Menschen als die Dimension des Subjekts, »in der das Wissen anzusiedeln ist«[212], kann allerdings nicht primär als ein Prinzip der Individuierung verstanden werden (im Gegensatz zu ›Lebewesen‹ oder ›Organismus‹), weil die bewussten Erlebnisse eine nicht bloß individuell-seelische (psychische), sondern auch eine kollektiv-geistige (kulturelle) Dimension aufweisen, insofern sie als explizites Wissen sprachlich kategorial geordnet sind. Das Bewusstsein ist in diesem Verständnis also immer ein Sein in einer begrifflich strukturierten und durch eine jeweilige Kultur mitdeterminierten Sphäre. Weil es in dieser Sphäre vielfältige Bezüge und keine scharfen Grenzen gibt, lässt sich ein Bewusstsein nicht scharf gegenüber anderen abgrenzen (im Gegensatz zur scharfen Abgrenzbarkeit von Organismen gegeneinander). In dieser Hinsicht, als Medium des Wissens, Überlegens und Begründens, ist das Bewusstsein also durch überindividuelle Vernetzung gekennzeichnet; selbst das persönlichste Erleben wird, wenn es bewusst gemacht wird, mittels der überpersönlichen, sozial konstituierten Kategorien der Sprache erschlossen.

1. Qualitativer Charakter
Bewusstseinsinhalte erscheinen als qualitative Empfindungen, z.B. als Rotempfindung, Schmerz oder Wunsch. Sie sind damit von quantitativen Messwerten und an äußeren Objekten zu beobachtenden Zuständen unterschieden.

2. Phänomenale Struktur
Im Bewusstsein erscheint die Welt in vielfacher Hinsicht geordnet und strukturiert, etwa durch die Konzepte Raum, Zeit, Kausalität, Körper, Selbst und Welt.

3. Subjektivität
Bewusstseinsphänomene weisen eine spezifische Form der epistemischen Zugänglichkeit (und Beschränkung auf), weil sie aus der Perspektive der ersten Person erlebt werden.

4. Eigenperspektive der Organisation
Bewussseinserlebnisse existieren nicht als isolierte mentale Ereignisse, sondern als kohärente und integrierte Zustände eines Subjekts.

5. Einheit
Das Bewusstsein weist verschiedene Formen der Einheit auf, z.B. kausale Einheit der Steuerung von Handlungen, intentionale Einheit der Zusammenfassung verschiedener Inhalte oder die Herstellung der Einheit eines Objekts ausgehend von den Daten verschiedener Sinnesmodalitäten.

6. Intentionalität und Transparenz
Bewusstseinseinstellungen (aber nicht nur diese) sind vielfach intentional, d.h. gerichtet auf einen Gegenstand. Verbunden damit ist ihre Transparenz, d.h. die Unsichtbarkeit der mentalen Vermitteltheit der äußeren Objekte und der Anschein, diese würden direkt zugänglich sein: Im Bewusstsein gegeben erscheinen die äußeren Objekte, nicht die eigenen körperlichen und sinnlichen Zustände, über die diese erfahren werden. Auch Gedanken und Vorstellungen erscheinen im Bewusstsein als unmittelbar gegeben, und nicht als über eigene mentale Prozesse vermittelt.

7. Dynamischer Fluss
Das Bewusstsein ist ein autopoietisches, d.h. sich selbst erzeugendes und organisierendes System, das sich nach Maßgabe interner und externer Kohärenz beständig selbst transformiert.

Tab. 25. Sieben Merkmale des Bewusstseins (nach Van Gulick, R. (2004). Consciousness. The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Winter 2009 Edition), http://plato.stanford.edu/archives/win2009/entries/consciousness/).

Im Bewusstseinsbegriff sind offensichtlich zwei einander entgegengesetzte Aspekte des seelisch-geistigen Seins des Menschen miteinander verbunden: Das Bewusstsein ist (in der Dimension des Seelischen) Inbegriff des Individuellen und exklusiv in Ich-Perspektive Zugänglichen und zugleich (in der

Dimension des Geistigen) Inbegriff des Expliziten, des ausdrücklich Präsenten und Gewussten, das die Form der Ausdrücklichkeit am klarsten hat, wenn es kategorial geordnet und sprachlich verfasst ist, d.h. in überindividuell konstituierten Kategorien vorliegt. Diese Ambivalenz des Begriffs liegt offensichtlich auch den Streitigkeiten um ein Bewusstsein bei außermenschlichen Lebewesen, die nicht über eine propositionale Sprache verfügen, zugrunde. Im Sinne eines Vorhandenseins von bloß erlebten Eindrücken, Empfindungen, Einstellungen und Bedürfnissen ist Bewusstsein etwas fast universal Biologisches (oder zumindest Zoologisches), das den Lebewesen von sehr vielen Arten zukommt; in der Form des maximal Expliziten, begrifflich Strukturierten, das in einer Sprache vorliegt, die kollektiv und kulturell konstituiert ist, kommt es dagegen allein dem Menschen zu.

Bewusstsein und Bioethik

Nicht nur in theoretischer Hinsicht ist der Begriff des Bewusstseins ins Zentrum von langandauernden Auseinandersetzungen geraten, auch in den bioethischen Debatten der Gegenwart spielt er eine wichtige Rolle (↑Bioethik). Denn es wird ein enger Zusammenhang zwischen Lebenswert und Bewusstsein diskutiert: Das Bewusstsein wird als diejenige Eigenschaft eines Lebewesens gesehen, die ihm eine ethische Relevanz verleiht. Im Rahmen des utilitaristischen Ansatzes P. Singers kann nur solchen Wesen, die über bewusste Erlebnisse verfügen, ein Wert zugeschrieben werden, weil nur sie in der Lage sind, ihr eigenes Leben zu schätzen. Voraussetzung für die Zuschreibung eines Lebenswerts sei »ein gewisses Bewusstsein seiner selbst als eines in der Zeit existierenden Wesens oder eines kontinuierlichen geistigen Selbst«.[213] Integraler Bestandteil des Bewusstseins ist damit neben dem Vermögen zur Empfindung von Lust und Unlust die Fähigkeit zur Integration der Erlebnisse, zur Verbindung von Vergangenheit und Zukunft in einem zusammenhängenden Erlebnisstrom. Mindestens allen Wirbeltieren, angefangen von den Fischen, schreibt Singer das Vorhandensein eines Bewusstseins zu – auch wenn sie damit nicht unbedingt Personen im Sinne von rationalen und selbstbewussten Wesen sind.[214] Bekanntlich zieht Singer aus dem Kriterium der Empfindungsfähigkeit und des Bewusstseins als Maßstab für den Wert eines individuellen Lebens höchst umstrittene Konsequenzen: Er schlägt vor, »dem Leben eines [menschlichen] Fötus keinen größeren Wert zuzubilligen als dem Leben eines nichtmenschlichen Lebewesens auf einer ähnlichen Stufe der Rationalität, des Selbstbewußtseins, der Bewußtheit, der Empfindungsfähigkeit, usw.«.[215]

Bewusstsein als evolutionäre Anpassung?

Als besonders verbreitet und einflussreich erweisen sich in den letzten Jahren biologische Theorien des Bewusstseins, in denen dieses als ein System mit einer adaptiven Funktion für Überleben und Fortpflanzung eines Organismus gedeutet wird. Das Bewusstsein sei ebenso wie die Emotionen »dem Überleben eines Organismus verpflichtet«, wie es A. Damasio 1999 formuliert.[216] Auch der Standpunkt J.R. Searles, der »biologische Naturalismus«, wie er ihn nennt, stellt eine solche biologische Bewusstseinstheorie dar: »Geistige Phänomene werden von neurophysiologischen Vorgängen im Hirn verursacht und sind selbst Merkmale des Hirns. […] Geistige Ereignisse und Vorgänge gehören genauso zu unserer biologischen Naturgeschichte wie Verdauung, Mitose, Meiose oder Enzymsekretion«.[217] Vor dem Hintergrund unserer evolutionstheoretischen Annahmen kann der enorme Energieverbrauch der neuronalen Prozesse, die an der Erzeugung des Bewusstseins beteiligt sind, nach Searle nicht anders erklärt werden als damit, dass das Bewusstsein eine biologisch funktionale Rolle zumindest in seiner frühen Evolution gespielt hat.[218] Eine der adaptiven Funktionen des Bewusstseins, insbesondere des Ich-Bewusstseins, wird – gemäß der »social brain«-Hypothese – im strategischen Gruppenverhalten von Organismen gesehen: Über das Ich-Bewusstsein wird ein Blick von außen auf das eigene Verhalten möglich; der Organismus kann sich so der eigenen Rolle in einem Gruppenverband vergegenwärtigen und dementsprechend verhalten. Insofern für das Gruppenverhalten die Ausnutzung der Annahmen und Erwartungen der anderen Gruppenmitglieder von entscheidender Bedeutung ist, wird das Bewusstsein im Zusammenhang mit einer »machiavellischen Intelligenz« gesehen.[219]

Bewusstsein und die Grenzen der Biologie

Gegenüber diesen biologischen Theorien des Bewusstseins muss aber betont werden, dass viele Leistungen des Bewusstseins gerade nicht im Sinne einer biologischen Funktionalität wirken. Eine wesentliche Eigenschaft des Bewusstseins liegt in seiner Potenz zur Distanzierung von der biologischen Funktionalität. Erreicht wird diese Distanzierung durch begriffliches Denken, das abstrakte Konzepte einschließt, die eine handlungsleitende und -organisierende Funktion wahrnehmen können (den »Raum der Gründe«, s.o.). Indem das Bewusstsein den Ort der Gründe und der kulturellen Ordnungen in Form von symbolischen Relationen und begrifflichen Operationen in einem Organismus repräsentiert, bezeichnet es ein Phänomen, das nicht mehr rein biologisch verstanden wer-

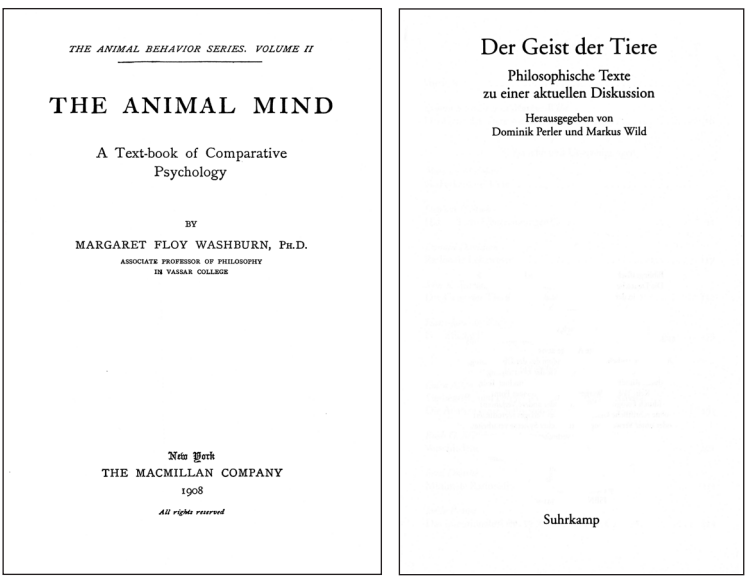
den kann. Das Bewusstsein ist vielmehr der Bereich eines Organismus, in dem Verhaltensdispositionen entwickelt werden, die gerade die biologische Ordnung überschreiten, indem sie sich von der für die Biologie methodisch fundamentalen Ausrichtung allen Verhaltens auf die Funktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung lösen können.

Biologisch gesehen können die Leistungen des Bewusstseins also als ein »Epiphänomen« gelten, das gerade nicht funktional sein muss, sondern durch seine mögliche biologische Dysfunktionalität ausgezeichnet ist.[220] Die neuronalen Strukturen, die für die Ausbildung des Bewusstseins verantwortlich sind, haben sich selbst erst in einem »interzerebralen Diskurs« herausgebildet, der eine ausgeprägte soziale Dimension aufweist. Dieser eine neuronale Strukturierung bewirkende Diskurs ist selbst das Ergebnis einer kulturhistorischen Tradition und hat damit nicht nur eine evolutionäre Vergangenheit, sondern auch eine kulturelle *Geschichte*. Zur Erklärung der neuronalen Strukturen, die dem Bewusstsein zugrunde liegen, reicht damit eine rein neurologische Perspektive nicht aus.[221] Die Neurologie des Bewusstseins und Selbstbewusstseins hat immer auch eine kulturgeschichtliche Dimension, weil es die kulturelle Geschichte ist, die die neuronalen Strukturen des Bewusstseins geformt hat. Bei aller neuronalen Verankerung ist das Bewusstsein also sowohl hinsichtlich seiner Entstehung als auch hinsichlich seiner Wirkung und Funktion ein mehr als biologisches Phänomen.

Geist der Tiere?

Im Zuge der Naturalisierungsversuche des Bewusstseinsbegriffs sehen sich auch andere Konzepte einer biologischen Interpretation ausgesetzt. Zu diesen gehört der Begriff des Geistes. Seit dem Mittelalter wird das deutsche Wort ›Geist‹ als Übersetzung des lateinischen ›spiritus‹ eingesetzt. Dieser letztere Ausdruck ist seit der Antike in Gebrauch, um ein zwischen Seele und Körper vermittelndes Prinzip zu bezeichnen. Der *spiritus* wird dabei meist als feinstofflich vorgestellt, etwa in Form von vielen kleinen Lebensgeistern, die durch den Körper strömen (↑Vitalismus). Vom 17. zum 18. Jahrhundert wandelt sich das Konzept im Rahmen der physiologischen Theorien insofern, als die vielen Lebensgeister zu dem einen ›Geist‹ werden; dieser bleibt aber nach herrschender Auffassung – stärker als die Seele – im Körperlichen verankert. Der deutsche Ausdruck ***Geist der Tiere*** steht im 18. Jahrhundert durchgehend in diesem Kontext. Er erscheint im frühen 18. Jahrhundert (Petersen 1710: »der Lebens-Geist der Thiere habe von Gott seinen Ursprung«[222]). 1725 wird er in der Übersetzung einer Schrift des französischen Alchemisten P.J. Fabre aus der Mitte des 17. Jahrhunderts verwendet. Darin wird festgestellt, dass »der Geist der Thiere und Animalien die allerdünnest und subtileste Substanz der Animalien ist/ welchen die Seele und Forma der Animalien zur Vollziehung aller ihrer Verrichtungen [functiones] gebrauchet«[223] (im Original von 1646: »spiritus animalium est tenuissima & subtilissima animalia substantia«[224]). Dem Geist wird eine Bedeutung für die physiologischen Prozesse des Körpers und dessen »Putrefaktion«, d.h. seine Zersetzung, zugeschrieben (»Bey Verrichtung der Putrefaction der Thiere/ wird der Geist der Thiere höchstnöthig erfordert/ derselben Seele aber auf keinerley Weise«[225]).

Auch im theologischen Zusammenhang wird das Konzept des Geists der Tiere im 18. Jahrhundert diskutiert. Dabei geht es in Auseinandersetzung mit Schriften des Alten Testaments (»der Geist der Tiere war in den Rädern«[226]) u.a. um Fragen wie diejeni-


THE ANIMAL BEHAVIOR SERIES. VOLUME II

THE ANIMAL MIND

A Text-book of Comparative Psychology

BY

MARGARET FLOY WASHBURN, PH.D.

ASSOCIATE PROFESSOR OF PHILOSOPHY IN VASSAR COLLEGE

New York
THE MACMILLAN COMPANY
1908

All rights reserved

Der Geist der Tiere

Philosophische Texte zu einer aktuellen Diskussion

Herausgegeben von Dominik Perler und Markus Wild

Suhrkamp

Abb. 41. ›The Animal Mind‹ von 1908 und ›Der Geist der Tiere‹ von 2005 – die regelmäßige Zuschreibung von ›Geist‹ in Bezug auf Tiere erfolgt im Deutschen hundert Jahre später als im Englischen mit dem Ausdruck ›mind‹.

ge, »ob der Geist der Thiere lebendig bleibe, wie der Geist der Menschen« (Boysen 1763)[227], oder diese: »Wo soll dieser Geist der Thiere, welcher in ihnen Klugheit Fürsichtigkeit und viele andere wunderbare Eigenschaften sehen läßt, nach dem Tode hinkommen, wer kann ihn zerstören und zu nichte machen?« (Anonymus 1779)[228].

In biologischer Bedeutung, verstanden als ein primär auf Mentales, d.h. Bewusstseinsvorgänge, bezogenes Konzept, erscheint der Ausdruck erst im frühen 19. Jahrhundert. 1801 verwendet ihn der Botaniker und Mediziner A.J.G.C. Batsch: »Durch die Nerven wirkt das unbekannte, empfindende Wesen, der Geist der Thiere, auf die Muskeln, deren Verkürzung und Verlängerung abwechselnde Bewegungen hervorbringt«.[229] In der biologischen Bedeutung positioniert sich der Begriff zwischen dem älteren allgemein-physiologischen Verständnis im Sinne von feinstofflichen Lebensgeistern und dem theologischen Verständnis, das auf die Etablierung eines nicht unbedingt körperlichen Einheits- und Kontinuitätsprinzips eines lebendigen Individuums gerichtet ist. Mit dem neuen Geistbegriff des 19. Jahrhunderts wird den Tieren die Fähigkeit zur ↑Wahrnehmung, ↑Empfindung und ↑Selbstbewegung zuerkannt sowie die Fähigkeit zur Steuerung ihres Verhaltens durch Prozesse der Verarbeitung ihrer Eindrücke und Antriebe. Im Vergleich zu den vielen kleinen Lebensgeistern der älteren Physiologie werden mit dem Geist im 19. Jahrhundert also spezifischere und zentralisierende Funktionen verbunden – Aspekte, die in dem theologischen Konzept enthalten waren. An die theologische, aber auch die philosophische Tradition anschließen wird im frühen 19. Jahrhundert auch die Abgrenzung des Tier- vom Menschengeist betont. So schreibt G.A. von Seckendorf 1812: »Wäre auch der Geist der Thiere einer Vervollkommung bis zur Vernunft fähig, so ist er es doch nicht, so lange er an so rauhe Sinnlichkeit gebunden ist, wie wir sie dermalen an den Thieren wahrnehmen«.[230]

Eine im Prinzip ähnliche Entwicklung vollzieht sich in anderen europäischen Sprachen: Der Geistbegriff verliert im 18. Jahrhundert zunehmend seine Einbettung in die physiologischen Theorien der Reizung und Bewegungsauslösung; der Geist wird damit auch immer weniger als feines stoffliches Fluidum vorgestellt und nimmt eher die Rolle eines funktionalen Prinzips ein, das nicht allgemein mit organischen Bewegungsvorgängen, sondern mit mentalen Prozessen oder der Steuerung des Verhaltens durch Instinkt und Bewusstsein verbunden wird. So identifiziert der französische Geistliche M.A. Sicard 1797 den Geist der Tiere mit ihrem arttypischen Instinkt. Die Tiere einer Art würden sich in ihrem Geist daher nicht voneinander unterscheiden; er ermögliche den Tieren keine individuellen Entscheidungen, sondern richte ihr Verhalten allein auf ihre Selbsterhaltung aus: »J'appelle cette force [la force de conservation] Instinct. C'est-là l'esprit des animaux; esprit sans combinaison et sans perfectibilité; esprit sans liberté et nécessaire; esprit particulier à chaque espece, et commun, sans aucune différence, à tous les individus de la même espece; esprit qui n'a jamais pour but que la conservation de l'individu, quelles qu'en soient les diverses modifications«.[231]

Auch im Englischen erscheint der Ausdruck ›animal mind‹ bereits seit Beginn des 18. Jahrhunderts, so z.B. als spielerische Formulierung in einem Theaterstück (Johnson 1717: »What a delightful Mixture this Animal's Mind is made of«[232]). Als einen Teil des menschlichen Geistes sieht 1779 Lord Monboddo den *animal mind*; er stellt ihn (in Parallele zu Aristoteles) neben den vegetativen und intellektuellen Geist und ordnet ihm u.a. die Phantasie zu.[233] Der englische Ausdruck ›mind‹ hat schon zu Beginn des 19. Jahrhunderts (und bis in die Gegenwart; s.u.) eine größere Nähe zum Konzept der Seele als das deutsche ›Geist‹. So wird auch J.G. Herders Begriff der »Thierseele«[234] (1785) mit »animal mind«[235] (1803) übersetzt.

Im Laufe des 19. Jahrhunderts bildet ›animal mind‹ eine wiederholt, wenn auch nicht häufig auftretende Formel. Sie wird nicht selten programmatisch verwendet, um auf die Ähnlichkeit von Mensch und Tier im Hinblick auf mentale Fähigkeiten zu verweisen: 1817 heißt es bei J. Elliotson zum »animal mind«: »animals are as fully endowed with mind, – with a consciousness of personality, with feelings, desire and will, as man«[236]. Elliotson betont dabei auch, dass der Zugang zum Geist anderer methodisch problematisch ist und am sichersten über seine Manifestation in den funktionalen Lebensäußerungen erfolgen könne: »we know it [i.e. animal mind] only as a function and property of certain living organized matter – brain«.[237]

In Folge der Evolutionstheorie etabliert es sich in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, auch die geistigen Vermögen des Menschen in Kontinuität mit den Leistungen der Tiere zu sehen. So verwendet C.S. Wake 1873 den Ausdruck ›Geist der Tiere‹ (»animal mind«) und diskutiert die zu seiner Zeit verbreitete Annahme, der menschliche Geist unterscheide sich nur dem Grade nach von dem der Tiere (»the assumption that the mind of man differs from that of the animal only in the degree of its activity«). Die Fähigkeit des vernunftgeleiteten Überlegens

(»the power of reasoning«) schreibt Wake auch den höheren Säugetieren zu.[238] Bei C. Güttler heißt es in diesem Sinne 1884: »Nicht nur der Leib, sondern auch der Geist der Thiere verdankt einem allmählichen Entwickelungsprocesse seine Entstehung. Der Menschengeist ist nur eine höhere Differenzirung der Empfindung des Infusoriums«.[239] Für die seit Beginn des 20. Jahrhunderts sich konsolidierende vergleichende Verhaltensforschung bildet »animal mind« im englischen Sprachraum einen festen Terminus.[240]

Auch im Französischen etabliert sich die Formulierung ›l'esprit des bêtes‹ seit Mitte des 19. Jahrhunderts. Richtungsweisend ist v.a. eine Monografie von A. Toussenel, die seit 1848 in mehreren Auflagen erscheint.[241]

Im Gegensatz dazu taucht im Deutschen der Ausdruck ›Geist der Tiere‹ an der prominenten Stelle eines Buchtitels erst zu Beginn des 21. Jahrhunderts auf (vgl. Abb. 41).[242] Hinter dieser Ungleichzeitigkeit stehen unterschiedliche begriffliche Traditionen in den verschiedenen Sprachen und auch ein Übersetzungsproblem: Das englische ›mental‹ kann sowohl mit ›geistig‹ als auch mit ›seelisch‹ übersetzt werden; ebenso hat der Ausdruck ›mind‹ eine zwischen den deutschen Begriffen ›Seele‹ und ›Geist‹ changierende Bedeutung (was die Übersetzer von Standardwerken der kognitiven Ethologie zum Verfassen von Anmerkungen veranlasst[243]). Anschlussfähig ist die englischsprachige Debatte um den Geist der Tiere an die mittelalterlichen Auseinandersetzungen um die mentalen Fähigkeiten von Tieren und natürlich an die »Tierpsychologie« des 18. und 19. Jahrhunderts – nicht aber an die deutschsprachige Geistphilosophie des 19. und 20. Jahrhunderts, die in der Rede vom ›Geist der Tiere‹ einfach einen begrifflichen Selbstwiderspruch sehen muss. Es ist daher nicht erstaunlich, dass es ein Spezialist für mittelalterliche und frühneuzeitliche Philosophie ist, der auch für das Deutsche den Tigersprung des Geistbegriffs in Bezug auf Tiere vom Mittelalter ins 21. Jahrhundert wagt.

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts kommt die Formulierung ›Geist der Thiere‹ vereinzelt vor.[244] Erwähnt werden »geistige« Vermögen von Tieren gelegentlich im Vergleich zu den Fähigkeiten der Pflanzen. So argumentiert H. Lotze 1856 der »thierische Organismus« bilde »keinen abgeschlossenen Kreislauf der Verrichtungen«, weil in ihm, im Gegensatz zur Pflanze, »immer Elemente des geistigen Lebens zwischen die Leistungen der körperlichen Organe treten und Lücken ausfüllen, welche der Zusammenhang der Lebensvorgänge zwischen seinen einzelnen Gliedern läßt«.[245] Ähnliche Überlegungen finden sich Mitte des 20. Jahrhunderts bei H. Jonas, der sie mit der »Dimension der Innerlichkeit« und »Bedürftigkeit« der Tiere in Zusammenhang bringt (↑Bedürfnis). Das Leben der Tiere sei allgemein durch eine »Mittelbarkeit« und »Lücke« zwischen Bedürfnis und Befriedigung gekennzeichnet: »Das große Geheimnis tierischen Lebens liegt genau in der Lücke, die es zwischen unmittelbarem Anliegen und mittelbarer Befriedigung offenzuhalten vermag, d.h. in dem Verlust der Unmittelbarkeit, dem der Gewinn an Spielraum entspricht«.[246] Weil die Pflanzen dagegen in dauerndem Kontakt mit ihrer Nahrung stehen, gebe es in ihrem Leben keine Lücke, über die hinweg Bedürfnisse fühlbar würden.[247]

Meist dient ›Geist‹ im 19. und 20. Jahrhundert als ein Distinktionsmerkmal von Mensch und Tier: Empfinden und Bewusstsein verbindet den Menschen mit den Tieren, der Geist aber trennt sie – dies ist die herrschende Begriffskonstellation (die sich z.B. 1949 bei N. Hartmann findet; s.o.). Einige Autoren sehen es aber umgekehrt: Der Fürst H. zu Wied schreibt 1859 den Tieren gerade einen Geist und kein Bewusstsein zu; er hält es für berechtigt, »den Instinct den unbewußten Geist der Thiere zu nennen«.[248]

Ein anderer der wenigen deutschsprachigen Autoren, die Mitte des 19. Jahrhunderts bedenkenlos den Tieren »Geist« zusprechen, ist der »Tiervater« A.E. Brehm. In dem ersten Band seines ›Illustrirten Thierlebens‹ von 1864 schreibt er einigen Tieren u.a. »Erkenntniß, Wahrnehmungsgabe, Urtheil, Schlußfähigkeit« zu und spricht auf dieser Grundlage von dem »Geiste des Menschen und dem des Thieres« und dem »Thiergeiste«[249]: »Das kluge Thier rechnet, bedenkt, erwägt, ehe es handelt, das gefühlvolle setzt mit Bewußtsein Freiheit und Leben ein, um seinem inneren Drange zu genügen«.[250]

In seiner Abhandlung über ›Das Geistesleben der Thiere‹ von 1876 rechtfertigt L. Büchner seine Begrifflichkeit mit dem Hinweis, »daß zwischen dem Denken, Wollen und Empfinden des Menschen und demjenigen der Thiere die frappanteste Aehnlichkeit und ein oft nur gradweiser Unterschied stattfindet«[251]. Er ist der Meinung, »daß dasselbe geistige Princip, mag man es nun Vernunft, Verstand, Seele oder Instinkt nennen, die ganze organische Stufenleiter, wenn auch in den mannigfaltigsten Abstufungen und Abänderungen, von Unten bis Oben und von Oben bis Unten durchdringt«[252]. Nachhaltig von der darwinschen Evolutionstheorie geprägt, stellt Büchner es als eine »veraltete Meinung« dar, »daß die Thiere von dem Menschen durchaus und grundsätzlich verschiedene Wesen seien«[253]. Intelligenz und Instinkt seien gleichermaßen bei Tieren wie bei Menschen zu finden. Büchner belegt diese These v.a. anhand

der Darstellung des Lebens der »intelligenten Insekten«[254]; wie ihm überhaupt »die Staaten und Thaten der Kleinen« – so der Untertitel seines Werks – die anschaulichsten Beispiele für das tierische Geistesleben geben. Wie aus diesen Zitaten ersichtlich ist, verfügt Büchner offenbar über einen weiten Begriff des Geistes. Bereits individuelle Akte des Empfindens und Wollens ordnet er dem »Geistesleben« zu; ein Bezug zum Aspekt der Kollektivität des Geistes liegt bei Büchner darin, dass er vornehmlich den staatenbildenden Insekten Geistesvermögen zuschreibt. Andererseits scheint das Geistige bei Büchner allgemein mit der Lebendigkeit verbunden zu sein, insofern er der Meinung ist, »daß geistige Entwicklung als eine allgemeine Eigenschaft der organisirten Materie betrachtet werden muß«.[255]

Etwas vorsichtiger als Büchner ist W.L. Lindsay mit der Zuschreibung von Geist zu Tieren in seiner wenig später erscheinenden Monografie zum Thema. Auch er ist zwar der Meinung, sowohl die normalen Phänomene des Geistes (»mind«) als auch die krankhaften Störungen (»mental disorders«) seien bei Mensch und Tier im Prinzip gleich.[256] Er räumt aber andererseits ein, dass alles eine Frage der Definition sei. Seiner Definition nach gehören dazu auch solche individuellen Fähigkeiten wie Wahrnehmung, Empfindung, Gefühl, Instinkt, Wissen, Gedächtnis, Denken und Bewusstsein.[257] Weil solche Fähigkeiten bereits bei den am einfachsten strukturierten, zu seiner Zeit bekannten Organismen, den Einzellern, vorliegen, verfügen diese nach Lindsay auch über Geist: Sie strebten nach Nahrung, empfänden eine Gefahr und wollten sich schützen. Die geistigen Fähigkeiten, die Lindsay bei wirbellosen Tieren diagnostiziert, umfassen darüber hinaus u.a.: Kooperation, Arbeitsteilung, Gehorsam, Verstehen von Sprache, militärische Organisation und Disziplin, Machtbewusstsein, rechtmäßige Bestrafung, Voraussicht, Respekt vor den Toten und Bestattungsformen.[258] Eine besonders ausgezeichnete Stellung hinsichtlich geistiger und moralischer Fähigkeiten (»intellectually and morally«) kommt nach Lindsay wiederum den Insekten zu. Er stellt sie über alle anderen Wirbellosen und auch über die meisten Säugetiere und »bestimmte Rassen des Menschen« (einschließlich vieler Menschen in den modernen Zentren der Zivilisation).[259] Die Unschärfe und Weite der von Lindsay verwendeten Begriffe zeigt sich darin, dass er vielen Vögeln und Säugetieren eine artikulierte Sprache, einschließlich Konversation, fürsorgende Humanität, Gesetze, gerichtliche Verurteilungen, ästhetischen Geschmack und Handel auf der Grundlage von Geldwirtschaft zuschreibt.[260]

Im Deutschen bleibt dieses weite Verständnis der Wörter aber die Ausnahme. Meist bleibt ›Geist‹, auch bei Biologen, ein auf die Welt des Menschen beschränkter Ausdruck. So konstatiert H.R. Rüegg 1864: »Wir sprechen mit Recht von Thier- und Menschenseelen, nicht aber von einem Geist der Thiere. Der Geist ist etwas spezifisch Menschliches«.[261] Ebenso schreibt der Jesuit und verdiente Insektenforscher E. Wasmann 1883 einigen Insekten aufgrund ihres »sinnlichen Erkenntnis- und Strebevermögens«[262] zwar eine »Seele« zu, wegen ihrer »Überlegungsunfähigkeit«, d.h. ihrer Unfähigkeit, »Begriffe zu vergleichen«,[263] spricht er ihnen aber »Geist« ab: »das Seelenleben der Thiere ist nie und nimmer ein Geistesleben«[264]. Und der Zoologe G. Jäger spricht 1885 zwar von einem »Geist der Thiere«; er fügt aber gleich die Einschränkung hinzu: »Das Thier ist unvernünftig, der Mensch vernünftig«; dem Tier wird eine bloße »Vorstellungsassociation« für »das sachliche oder praktische Denken« zugeschrieben, das »logische Denken«, das sich »von Wort zu Wort bewegt«, sei den Tieren aber nicht möglich.[265] Und ähnlich heißt es 1902 bei M. Heynacher: »Man spricht von Tierseele. […] Aber vom Geist der Tiere und Pflanzen zu reden widerspricht unserem Sprachgefühl. Seele ist der übergeordnete Begriff; Geist ist die vernünftige Seele. Geist wird dem Menschen zugeschrieben, insofern er mehr ist als ein Naturwesen, insofern er die Natur überwindet und sich über sie erhebt«.[266]

›Geist‹ steht im Deutschen bis zum Ende des 20. Jahrhunderts in der Regel für eine überindividuelle Ordnung, die nicht etwas Psychisch-Individuelles bezeichnet, sondern auf die Sphäre der Kultur verweist. Mit M. Scheler lässt sich sagen, Geist ist »ein allem und jedem Leben überhaupt, auch dem Leben im Menschen entgegengesetztes Prinzip: eine echte neue Wesenstatsache, die als solche überhaupt nicht auf die ›natürliche Lebensevolution‹ zurückgeführt werden kann«.[267] Vor dem Hintergrund der Dominanz dieser Auffassung erfährt H. Jonas mit seinen dagegen gerichteten Thesen in den 1970er Jahren erheblichen Widerstand. Es bildet eine der zentralen (und umstrittensten) Thesen der Naturphilosophie Jonas', »daß das Organische schon in seinen niedersten Gebilden das Geistige vorbildet und daß der Geist noch in seiner höchsten Reichweite Teil des Organischen bleibt«.[268] In der jüngeren Debatte werden ähnliche Thesen von E. Thompson vertreten. ›Leben‹ und ›Geist‹ sind für Thompson aufgrund der gleichen Struktur der Selbstbezüglichkeit eines Systems – eines autopoietischen physiologischen Systems im Fall des Lebens und eines selbstorganisierenden mentalen Systems im Fall des Geistes

– eng miteinander verwandt (»Mind is life-like and life is mind-like«).[269]

Mit der Rezeption der angloamerikanischen Debatte über ›animal mind‹ beginnt sich das Wortverständnis in der Gegenwart aber zu ändern. Nach einem Überblick über die gegenwärtige englischsprachige Diskussion über das Geistige bei Tieren kommen D. Perler und M. Wild in ihrer Textsammlung über den ›Geist der Tiere‹ 2005 zu dem Urteil, dass es keine Frage des Alles-oder-Nichts sei, »ob ein Lebewesen einen Geist hat«; es gebe vielmehr verschiedene »Arten des Geistes«.[270] Sowohl in der Alltagsansicht als auch in der empirischen Forschung sei das kognitive Vokabular zur Beschreibung des komplexen Verhaltens von Tieren so fest verankert, dass es nicht ratsam erscheine, das Geistige den Tieren ganz abzusprechen.

Als »geistige Merkmale« erscheinen Wild »Bewusstsein, Denken, Wissen, Handlung, Personalität und Moralität«.[271] Alle diese Merkmale seien auch bei Tieren vorhanden, so dass Wild im Rahmen seiner »Tierphilosophie« behaupten kann: »Schon als Tier hat der Mensch Geist«.[272] Außerdem ist Wild der Auffassung, dem Hauptstrom der klassischen Philosophie entgegen gerichtet, dass Sprache für geistige Merkmale nicht konstitutiv sei: »Die Sprachfähigkeit ist keine notwendige Bedingung für geistige Merkmale«.[273] Geistig könnten Tiere sein, weil sie einerseits über Bewusstsein und andererseits über ein nichtbegriffliches Denken verfügten: Ersteres bestehe in qualitativen subjektiven Erlebnissen und letzteres in der Repräsentation von Dingen der Umwelt, verbunden mit einem dem entsprechenden funktionalen Verhalten (↑Intelligenz).

In die gleiche Richtung der engen Verknüpfung des Geistigen mit dem Seelischen weisen alle Explikationen von ›Bewusstsein‹ als etwas, das einerseits individuell-prozedural ist, sich aber andererseits im Bereich des Geistigen bewegt. So definiert M. Pauen 2009: »Bewusstsein lässt sich bestimmen als Eigenschaft von geistigen Prozessen wie Gedanken, Wunschvorstellungen, Wahrnehmungsakten oder Emotionen […], durch die diese dem Subjekt dieser Prozesse unmittelbar zugänglich werden«.[274]

Nicht zu vernachlässigen ist allerdings, dass ›Geist‹ auf weit mehr verweist als auf kognitive oder mentale Prozesse eines Individuums, nämlich auf eine Sphäre der überindividuellen Repräsentation von Gedanken, Gründen und Werten. Sinnvoll erscheint es daher, zumindest die Fähigkeit des echten Denkens als Voraussetzung für die Zuschreibung von ›Geist‹ zu verwenden. Nach D. Davidson können nur solche Wesen im eigentlichen Sinne denken, die auch über den Begriff eines Gedankens verfügen (»have the concept of a thought«).[275] Ein abstraktes Verfügen über Begriffe und Annahmen, also eine Sprache, ist damit Voraussetzung für Denken (und ein »nichtbegriffliches Denken« kann es mit diesem Begriff es Denkens nicht geben; ↑Intelligenz). Denken entsteht erst im Rahmen eines (kollektiven) Systems von Überzeugungen, Schlüssen und Interpretationen und kann nicht als ein isolierter (individueller) Akt vorliegen. R. Brandt kann daher jüngst schreiben: »Den Tieren fehlen vor allem zwei Voraussetzungen des Urteilens und Denkens: Sie verfügen über keine geeigneten Begriffe, und sie kennen keine gemeinsame Öffentlichkeit, die durch das Zeigen geschaffen und im Urteil vertieft wird«.[276] Es greift insofern zu kurz, ›Geist‹ individualistisch zu verstehen, als Verarbeitung von Information im kognitiven System eines Individuums. Vernachlässigt wird bei dieser Rede, dass der Geist – im Gegensatz zu dem mit dem alten Begriff der ›Seele‹ Bezeichneten – gerade nicht in einem einzelnen Organismus zu lokalisieren ist, sondern im kulturellen Raum, in einem Raum, in dem er eine determinierende Wirkung entfaltet, die unabhängig von anderen, insbesondere unabhängig von biologischen Determinationen stehen kann. Die Rede vom Geist der Tiere ist also problematisch, weil die Seele und das Bewusstsein der Tiere keine Sphäre der Sprache entwickelt hat, in dem Sinne, dass in ihr eine mentale Repräsentation von Handlungen und Handlungszwecken vorliegt, die eine Distanzierung von den biologischen Referenzen der Überlebensdienlichkeit ermöglichen würde. Der vermeintliche Geist der Tiere ist immer an das Individuum gebunden, er ist Mittel für dessen biologische Zwecke.

Metakognition

Weil ›Bewusstsein‹ und ›Geist‹ inzwischen vielfach als zu unscharfe Begriffe erscheinen, als dass mit ihnen präzise argumentiert werden könnte, sind neue Termini vorgeschlagen worden. Unter diesen befindet sich der Ausdruck ***Metakognition***, der in der Psychologie seit Anfang der 1960er Jahre für ein Wissen vom eigenen Wissen und den eigenen Denkprozessen verwendet wird (Krapiec 1960: »What is sometimes insoluble in the first stage of cognition may be solved in a second stage, in some meta-cognition. The mind reflecting on itself may reveal to me the conditions of my cognitive functioning and the nature of my act of cognition, and in this way may establish itself immanently«[277]; Gleitman et al. 1972: »The lower-order process often proceeds without any meta-cognition [...] Examples of meta-cognition in memory are recollection […] and intentional learning«[278]).

Anfangs ist das Konzept der Metakognition in erster Linie mit Gedächtnisleistungen auf einer Metaebene verbunden, nämlich der Frage, ob sich eine Person an etwas erinnern kann oder nicht.[279] Es besteht auch eine enge Verbindung zu Diskussionen über eine *Theorie des Geistes* (»theory of mind«; s.o.), insofern diese Theorie anfangs nicht nur auf die Zuschreibung von Wissen zu anderen, sondern auch auf die Zuschreibung von mentalen Zuständen zu sich selbst bezogen wurde (Premack & Woodruff 1978: »An individual has a theory of mind if he imputes mental states to himself and others«[280]). Heute wird unter der Theorie des Geistes dagegen meist allein die Zuschreibung eines mentalen Zustandes zu anderen Individuen und unter Metakognition die Zuschreibung eines Wissens zu sich selbst im Sinne einer Introspektion oder Selbstreflexion verstanden.[281]

Bei Tieren sind in den letzten Jahren viele Experimente mit dem Ziel des Nachweises einer Metakognition durchgeführt worden.[282] Weil eine sprachliche Auskunft bei Tieren ausgeschlossen ist, wurden dabei verschiedene Paradigmen etabliert, über die ein indirekter Aufschluss über die Metakognition erzielt werden sollte. Am bekanntesten ist das *Unsicherheitsparadigma*, bei dem ein Individuum hintereinander mit zwei Reizen, z.B. zwei Tönen, konfrontiert wird und dann eine Belohnung erhält, wenn es richtig entscheidet (über eine definierte Reaktion, z.B. einen Tastendruck), dass sich beide Reize gleichen. Neben der Entscheidung für die Gleichheit der Reize kann das Individuum sich aber auch für den Abbruch des Versuchs entscheiden und erhält dann eine geringere Belohnung. Bei Delphinen wurde nun gezeigt, dass sie sich signifikant häufiger für einen Versuchsabbruch entscheiden, wenn die beiden Reize sich stark ähneln, sich also in einem Unsicherheitsintervall bewegen. Geschlossen wurde aus diesem Ergebnis, dass Delphine einen Zugriff auf die Sicherheit des eigenen Urteilens haben.[283] Kritisch wird aber gegen den Versuchsaufbau eingewandt, dass auch eine einfache Wiedererkennung des Reizes die Versuchsergebnisse erklären könnte.[284]

Andere Versuche wurden daher entworfen, die nicht eine Reaktion auf äußere Reize zur Grundlage haben, sondern ein Erinnern von eigenen Gedächtnisinhalten. In einem Versuch mit Rhesusaffen wurde untersucht, ob sie ein Wissen darüber haben, dass sie sich an ein bestimmtes visuelles Muster erinnern: In einer Versuchsreihe wurde vor das wiederholte Zeigen des Musters ein Zwischenschritt geschaltet, bei dem die Affen entscheiden konnten, ob sie den Versuch zu Ende führen möchten, um an die Belohnung zu gelangen. Bei einem Rhesusaffen konnte auf diese Weise tatsächlich nachgewiesen werden, dass seine Fehlerquote geringer ist, wenn er die Möglichkeit des Versuchsabbruchs hat, als wenn er gezwungen wurde, den Versuch zu Ende zu bringen. Es sieht in diesem Fall also so aus, dass der Affe einen Zugriff auf sein eigenes Wissen hat und dieses Metawissen dazu benutzt, sein Verhalten zu steuern: »Rhesus monkeys know when they remember«.[285]

Nachweise

1 Wolff, C. (1719). Vernünfftige Gedancken von Gott, der Welt und der Seele des Menschen, auch allen Dingen überhaupt: I, c. 3, §194.
2 Vgl. Platon, Charmides 171c; Aristoteles Metaphysica 1074b; Ethica Nicomachea1170a; vgl. dazu Krämer, H.J. (1984). Noesis Noeseos. In: Hist. Wb. Philos. 6, 871-873.
3 Kähler, M. (1878). Das Gewissen: 48.
4 Augustinus, Contra cresconium (Corpus Scriptorum Ecclesiaticorum Latinorum, Bd. 52): 379f. (2, 17f.); ders., Enarrationes in Psalmos 76, 18 (Corpus Christianorum, Series Latina, Bd. 39): 1176; vgl. Hennig, B. (2006). Conscientia bei Descartes. Z. philos. Forsch. 60, 21-36: 28.
5 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: 79, 13 c.a.; vgl. Hennig (2006): 29.
6 Vgl. Hennig (2006): 33.
7 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Œuvres, Bd. 7): 176.
8 Descartes, R. (1649). Descartes a Morus (Œuvres, Bd. 5, 267-279): 278.
9 Diels, H. & Kranz, W. (Hg.) (1903/51-52). Die Fragmente der Vorsokratiker, 3 Bde.: I, 198 (23, B4).
10 Empedokles, Fragm. 110, 10.
11 Aristoteles, Physik 199a.
12 Aristoteles, Hist. anim. 488b24-26.
13 Vgl. z.B. Aristoteles, De part. anim. 687a; De an. 421a.
14 Vgl. z.B. Aristoteles, De part. anim. 648a.
15 Aristoteles, De somnum et vigilium 455a12-17; vgl. De an. 425b12-15.
16 Aristoteles, De an. 425a27
17 Seneca, Epistulae ad Lucilium (Philosophische Schriften, Bd. 4, Darmstadt 1984): 802 (Ep. 121).
18 a.a.O.: 810.
19 a.a.O.: 814.
20 a.a.O.: 812.
21 Plutarch, Bruta ratione uti.
22 Plutarch, De sollertia animalium 969B.
23 Thomas von Aquin (1267-73). Summa theologiae: I, qu. 96, art. 1.
24 a.a.O.: I, qu. 76, art. 5.
25 a.a.O.: I, qu. 75, art. 6.
26 Thomas von Aquin, Quaestiones disputatae de veritate 24, 2.
27 Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. 6, 1-78): 58.

28 Hobbes, T. (1658). De homine: 10, 1.
29 a.a.O.: 12, 5.
30 Leibniz, G.W. (1714). Les principe de la nature et de la grâce, fondés en raison (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 414-438): 420; vgl. ders. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 444 (§14).
31 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain, 2 Bde. (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): I, 154; vgl. ders. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 338.
32 Wolff, C. (1720). Vernünfftige Gedancken von Gott, der Welt und der Seele des Menschen, auch allen Dingen überhaupt, 2 Bde.: I, 1.
33 Winkler, J.H. (1742-45). Philosophische Untersuchungen von dem Seyn und dem Wesen der Seele der Thiere, 4 Teile: II, 93.
34 Vgl. Scheerer, E. (1995). Sinne, die. Hist. Wb. Philos. 9, 824-869: 838.
35 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 115 (Book 2, Chap. 1, §19).
36 Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe: 160.
37 a.a.O.: 774.
38 a.a.O.: 826; vgl. 831; 749f.
39 Vgl. Jaeschke, W. (1995). Selbstbewußtsein. Hist. Wb. Philos. 9, 352-371.
40 Spinoza, B. (1677). Ethica (Hamburg 1994): 137 (III, 30); Leibniz, G.W. (1676). De formis seu attributis Dei (AA, Bd. VI/3): 513f.
41 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): B 131f.; vgl. A 111.
42 La Mettrie, J.O. de (1747). L'Homme machine (Hamburg 1990): 94.
43 a.a.O.: 26.
44 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-350): 329.
45 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 49 (§30).
46 a.a.O.: 54 (§33).
47 Hegel, G.W.F. (1807/31). Phänomenologie des Geistes (Frankfurt/M. 1986): 389.
48 Fichte, J.G. (1806). Die Grundzüge des gegenwärtigen Zeitalters: 13.
49 Feuerbach, L. (1841/49). Das Wesen des Christentums: 35.
50 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. 2, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): 81 (Erg., Kap. 5).
51 a.a.O.: 359 (Kap. 22).
52 Vgl. Schopenhauer, A. (1836/54). Über den Willen in der Natur (Sämtliche Werke, Bd. 3, Stuttgart/Frankfurt/M. 1962, 299-479): 400.
53 Schopenhauer (1819-44/58): 259 (Kap. 19).
54 a.a.O.: 364 (Kap. 22); vgl. 620 (Kap. 41).
55 a.a.O.: 183 (Kap. 15).
56 a.a.O.: 263 (Kap. 19).
57 Pflüger, E. (1853). Die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere; ders. (1877). Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Pflügers Arch. ges. Physiol. 15, 57-103.
58 Müller, J. (1833/37). Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 41.
59 Virchow, R. (1859). Atome und Individuen (Drei Reden über Leben und Kranksein, München 1971, 33-67): 62f.
60 Nachweise zu Tab. 23: Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 115; Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 54; Romanes, G.J. (1883). Mental Evolution in Animals (dt. Die Geistige Entwicklung im Tierreich, Leipzig 1885): 11; Valéry, P. (1894). [Journal de Bord I, 17]. Zitiert nach: Köhler, H. & Schmidt-Radefeldt, J. (Hg.) (1990). Cahiers/Hefte, Bd. 4: 389; Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms (dt. Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig 1910): 531f.; Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 145; Allen, C. (1997). Animal cognition and animal minds. In: Carrier, M. & Machamer, P (eds.). Mindscapes. Philosophy, Science, and the Mind, 227-244: 237; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 209; Beckermann, A. (1999). Analytische Einführung in die Philosophie des Geistes: 9; Pauen, M. (2009). Bewusstein. In: Bohlken, M. & Thies, C. (Hg.). Handbuch Anthropologie, 304-308: 304; Metzinger, T. (2009). The Ego Tunnel. The Science of the Mind and the Myth of the Self (dt. Der Egotunnel. Eine neue Philosophie des Selbst: Von der Hirnforschung zur Bewusstseinsethik, Berlin 2009): 31f.
61 Weismann A (1864) Die Entwicklung der Dipteren: 239.
62 Darwin, C. (1871). The Descent of Man: 35.
63 ebd.
64 Darwin, C. (1872). The Expression of the Emotions in Man and Animals: 357; vgl. Smith, C.U.M. (1978). Charles Darwin, the origin of consciousness, and panpsychism. J. Hist. Biol. 11, 245-267; Richards, R.J. (1987). Darwin and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior.
65 Darwin (1872): 357.
66 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 154f.
67 Spencer, H. (1855/70-72). Principles of Psychology, 2 vols.: I, 291; vgl. Smith, C.U.M. (1982). Evolution and the problem of mind: part I. Herbert Spencer. J. Hist Biol. 15, 55-88.
68 Spencer (1855/70-72): I, 98.
69 a.a.O.: I, 192
70 a.a.O.: I, 189.
71 Romanes, G.J. (1882). Animal Intelligence.
72 Romanes, G.J. (1883). Mental Evolution in Animals (dt. Die Geistige Entwicklung im Thierreich, Leipzig 1885): 11.
73 a.a.O.: 77.
74 Haeckel, E. (1899/1919). Die Welträtsel: 141.
75 a.a.O.: 180.

76 a.a.O.: 194.
77 a.a.O.: 270f.
78 Du Bois-Reymond, E. (1872). Über die Grenzen des Naturerkennens (Vorträge über Philosophie und Gesellschaft, Hamburg 1974, 54-77): 64f.
79 Huxley, T.H. (1870). On Descartes' "Discourse touching the method of using one's reason rightly and of seeking scientific truth" (Method and Results, New York 1898, 166-198).
80 Huxley, T.H. (1874). On the hypothesis that animals are automata and its history (Method and Results, New York 1898, 199-250): 240.
81 a.a.O.: 244.
82 Wundt, W. (1863). Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 2 Bde.: II, 421; vgl. 427.
83 a.a.O.: 434.
84 Wundt, W. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 812.
85 Wundt, W. (1863/1911). Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele: 396.
86 Goltz, F. (1869). Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches: 87; 130; 83f.
87 Valéry, P. (1894). [Journal de Bord I, 17]. Zit. nach: Köhler, H. & Schmidt-Radefeldt, J. (Hg.) (1990). Cahiers/Hefte, Bd. 4: 389.
88 James, W. (1890). Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 147.
89 Popper, K.R. (1965). Of clouds and clocks. In: Objective Knowledge (Oxford 1972, 206-255): 251.
90 Lloyd Morgan, C. (1894). Introduction to Comparative Psychology: 53; vgl. Graham, G. (1993). Philosophy of Mind: 82ff.
91 Sober, E. (1998). Morgan's canon. In: Cummins, D.D. & Allen, C. (eds.). The Evolution of Mind, 224-242: 236.
92 a.a.O.: 239f.; vgl. auch Allen-Hermanson, S. (2005). Morgan's canon revisited. Philos. Sci. 72, 608-631; Fitzpatrick, S. (2005). Doing away with Morgan's canon. Mind & Language 23, 224-246.
93 Beer, T., Bethe, A. & Uexküll, J. von (1899). Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Biolog. Centralbl. 19, 517-521.
94 Ziegler, H.E. (1892). Über den Begriff des Instinkts. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 2, 122-136: 123.
95 Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms (dt. Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig 1910): 531f.
96 Bierens de Haan, J.A. (1935). Die tierpsychologische Forschung. Ihre Ziele und Wege: 88; 86.
97 Watson, J.B. (1930). Behaviorism (dt. Der Behaviorismus, Stuttgart 1930): 19.
98 Vgl. Sokolowsky, A. (1910). Aus dem Seelenleben höherer Tiere; Krall, K. (1912). Denkende Tiere; Máday, S. von (1914). Gibt es denkende Tiere?
99 Jennings (1906; dt. 1910): 531.
100 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 145.
101 Lipps, T. (1903). Leitfaden der Psychologie: 1.
102 Freud, S. (1900). Die Traumdeutung (Gesammelte Werke, Bd. II/III, Frankfurt/M. 1999): 619.
103 a.a.O.: 546.
104 a.a.O.: 620.
105 Freud, S. (1913). Das Unbewußte (Gesammelte Werke, Bd. X, 263-303): 268.
106 Koehler, O. (1943/68). Die Aufgabe der Tierpsychologie: 40.
107 Thorpe, W.H. (1974). Animal Nature and Human Nature: 306f.
108 Thorpe, W.H. (1966). Ethology and consciousness. In: Eccles, J.C. (ed.). Brain and Conscious Experience, 470-505: 471.
109 a.a.O.: 495.
110 Vgl. die Diskussion im Anschluss an Thorpes Darstellung: a.a.O.: 503.
111 Vgl. Dawkins, M.S. (1986/95). Unravelling Animal Behaviour: 139f.
112 a.a.O.: 142.
113 Griffin, D.R. (1976). The Question of Animal Awareness: 5.
114 Griffin, D.R. (1992). Animal Minds: 10.
115 a.a.O.: 27.
116 Macphail, E.M. (1998). The Evolution of Consciousness: 231f.
117 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 209.
118 Dawkins (1986/95): 138; vgl. Griffin, D.R. (1992/2001). Animal Minds: 4f.
119 Dawkins (1986/95): 143.
120 Freud, S. (1911). Formulierungen über die zwei Prinzipien des psychischen Geschehens (Gesammelte Werke, Bd. 8, 229-238): 233.
121 Foerster, H. von (1966). From stimulus to symbol. The economy of biological computation. In: Buckley, W. (ed.) (1968). Modern Systems Research for the Behavioral Scientist. A Sourcebook, 170-181: 180; vgl. auch Griffin, D.R. (1984). Animal thinking. Amer. Sci. 72, 456-464: 463.
122 Cicero, De natura deorum I, 43.
123 Olivet, P.J. de (1721). Entretiens de Ciceron sur la nature des dieux, Bd. 1: 61.
124 Anonymus (1762). [Rez. Farmer, H. (1761). An Enquiry into the Nature and Design of Christ's Temptation in the Wilderness]. The Monthly Review 25, 130-141: 133f.
125 a.a.O.: 134.
126 Richard, C.-L. (1773). La nature en contraste avec la religion et la raison: 303.
127 Chrichton, A. (1798). An Inquiry into the Nature and Origin of Mental Derangement, 2 vols.: I, 293; vgl. 300.
128 Mill, J.S. (1865). An Examination of Sir William Hamilton's Philosophy (Collected Works, vol. 9, 1979): 313 (Kap. XVII).
129 Roth, G. (2000). Bewußtsein. In: Lexikon der Neurowissenschaft, Bd. 1, 172-176: 173.
130 Roth, G. (2001). Fühlen, Denken, Handeln: 448.
131 Vgl. z.B. Fodor, J. (1986). Why paramecia don't have mental representations. Midwest Studies in Philosophy 9, 3-23; Allen, C. & Hauser, M.D. (1991). Concept attribution in nonhuman animals: theoretical and methodological problems in ascribing complex mental processes. Philos. Sci. 58, 221-240.

132 Roth (2000): 175.
133 Allen, C. (1997). Animal cognition and animal minds. In: Carrier, M. & Machamer, P (eds.). Mindscapes. Philosophy, Science, and the Mind, 227-244: 238; vgl. Allen, C. & Bekoff, M. (1997). Species of Mind. The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology: 152f.
134 Deutsch, K.W. (1951). Mechanism, teleology, and mind. Philos. Phenomenol. Res. 12, 185-223: 205.
135 Smith, H.W. (1959). The biology of consciousness. In: Brooks, C.M. & Cranfield, P.F. (eds.). The Historical Development of Physiological Thought, 109-136: 126.
136 Tye, M. (1998). Das Problem primitiver Bewusstseinsformen: Haben Bienen Empfindungen? In: Esken, F. & Heckmann, D. (Hg.). Bewusstsein und Repräsentation, 91-122: 96.
137 a.a.O.: 92; 107f.
138 a.a.O.: 119.
139 ebd.
140 Hartmann, N. (1933/49). Das Problem des geistigen Seins: 48.
141 Jacoby, G. (1961). Beiträge zu der Frage nach dem Übergange von dem tierischen Bewusstsein zu dem menschlichen, von der Tiersprache zu der Menschensprache. In: Erdmann, G. & Eichstaedt, A. (1961). Worte und Werte. Bruno Markwardt zum 60. Geburtstag, 142-152: 144.
142 Jacoby (1961): 149.
143 Diemer, A. (1971). Bewußtsein. Hist. Wb. Philos. 1, 888-896: 888.
144 Jacobs, W.G. (1973). Bewußtsein. Handb. philosoph. Grundbegr. 1, 232-246: 234.
145 Gehlen, A. (1940/62). Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt: 53; 335.
146 Thomas von Aquin, Quaestiones disputatae de veritate 24, 1, co.
147 a.a.O.: 24, 2.
148 Locke (1689/1700): 263 (Book 2, Chap. 21, §47).
149 Herder, J.G. (1772). Abhandlung über den Ursprung der Sprache (Werke, Bd. 1, hg. v. U. Gaier, Frankfurt/M. 1985, 695-810): 719.
150 ebd.
151 Heidegger, M. (1929-30). Die Grundbegriffe der Metaphysik. Welt – Endlichkeit – Einsamkeit (Gesamtausg., Bd. II, 29-30, Frankfurt/M. 1983): 347f.
152 a.a.O.: 361; 363.
153 Kant, I. (ca. 1780). Vorlesungen über Metaphysik (L1) (Pölitz) (AA, Bd. XXVIII, 1, 193-350): 276.
154 Frankfurt, H.G. (1971). Freedom of the will and the concept of a person. J. Philos. 68, 5-20: 7.
155 Kusser, A. (2000). Zwei-Stufen-Theorie und praktische Überlegung. In: Betzler, M. & Guckes, B. (Hg.). Autonomes Handeln. Beiträge zu Harry G. Frankfurt, 85-99: 97.
156 Tugendhat, E. (2000). Moral in evolutionstheoretischer Sicht (Aufsätze 1992-2000, Frankfurt/M. 2001, 199-224): 208.
157 Sellars, W. (1956). Empiricism and the Philosophy of Mind (Cambridge, Mass. 1997): 76.
158 Beckermann, A. (2005). Neuronale Determiniertheit und Freiheit. In: Köchy, K. & Stederoth, D. (Hg.). Willensfreiheit als interdisziplinäres Problem, 289-304: 299; vgl. auch Nida-Rümelin, J. (2007). Freiheit als naturalistische Unterbestimmtheit von Gründen. In: Heilinger, J. (Hg.). Naturgeschichte der Freiheit, 229-245: 231; Sturma, D. (2001). Person und Menschenrechte. In: ders. (Hg.). Person, 337-362: 345.
159 Vgl. Merkel, R. (2006). Handlungsfreiheit, Willensfreiheit und strafrechtliche Schuld. Vorläufige Vorschläge zur Ordnung einer verworrenen Debatte. In: Fink, H. & Rosenzweig, R. (Hg.) (2006). Freier Wille - frommer Wunsch? Gehirn und Willensfreiheit, 135-191: 162f.
160 Vgl. Habermas, J. (2004). Freiheit und Determinismus. Deutsche Z. Philos. 52, 871-890: 887.
161 Kornhuber, H.H. & Deecke, L. (1965). Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potentiale. Pflügers Arch. Ges. Physiol. 284, 1-17.
162 Libet, B., Gleason, C.A., Wright, E.W. Jr. & Pearl, D.K. (1983). Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness-potential). Brain 106, 623-642; Libet, B. (1985). Unconscious cerebral initiative and the role of conscious will in voluntary action. Behav. Brain Sci. 8, 529-566; vgl. Gomes, G. (1998). The timing of conscious experience: a critical review and reinterpretation of Libet's research. Consciousn. Cogn. 7, 559-595; Trevena, J.A. & Miller, J. (2002). Cortical movement preparation before and after a conscious decision to move. Consciousn. Cogn. 11, 162-190.
163 Vgl. Rosenthal, D. (2002). The timing of conscious states. Consciousness and Cognition 11, 215-220: 217f.; Beckermann (2005): 303.
164 Vgl. Keil, G. (2007). Willensfreiheit: 173ff.
165 Keil, G. (2009). Willensfreiheit und Determinismus: 91; vgl. ders. (2007): 130ff.
166 Roth, G. (2000). Bewußtsein. In: Lexikon der Neurowissenschaft, Bd. 1, 172-176: 172.
167 Gallup, G.G. Jr. (1968). Mirror-image stimulation. Psychol. Bull. 70, 782-794; ders. (1970). Chimpanzees: self-recognition. Science 167, 86-87.
168 Lethmate, J. & Dücker, G. (1973). Untersuchungen zum Selbsterkennen im Spiegel bei Orang-Utans und einigen anderen Affenarten. Z. Tierpsychol. 33, 248-269; Suarez, D. & Gallup, G:G. (1981). Self-recognition in chimpanzees and orangutans, but not in gorillas. J. Hum. Evol. 10, 175-188; Ledbetter, D.H. & Bensen, J.A. (1982). Failure to demonstrate self-recognition in gorillas. Amer. J. Primatol. 2, 307-310; vgl. Anderson, J.R. (1984). The development of self-recognition: a review. Develop. Psychobiol. 17, 35-49.
169 Gallup, G.G. Jr. (1977). Self-recognition in priamates. A comparative approach to the biderectional properties of consciousness. Amer. Psychol. 32, 329-338: 333f.
170 Baldwin, J. (1892). Psychology Applied to the Art of Teaching: 78.
171 Titchener, E.B. (1898/99). A Primer of Psychology: 226; Tower, C.V. (1903). An interpretation of some aspects of the self. Philos. Rev. 12, 16-36: 16.
172 Vgl. Epstein, S. (1973). The self-concept revisited, or a theory of a theory. Amer. Psychol. 28, 404-416.
173 Epstein, R., Lanza, R.P. & Skinner, B.F. (1981). "Self-awareness" in the pigeon. Science 212, 695-696.

174 Heyes, C.M. (1994). Reflections on self-recognition in primates. Anim. Behav. 47, 909-919; dies. (1995). Self-recognition in primates: further reflections create a hall of mirrors. Anim. Behav. 50, 1533-1542; Mitchell, R.W. (1993). Mental models of mirror self-recognition: two theories. New Ideas Psychol. 11, 195-325.

175 Bremer, M. (2005). Tierisches Bewusstsein als Testfall für die Kognitionswissenschaften. In: Herrmann, C.S. et al. (Hg.). Bewusstsein. Philosophie, Neurowissenschaften, Ethik, 286-308: 305.

176 Taylor Parker, S., Mitchell, R.W. & Boccia, M.L. (eds.) (1994). Self-Awareness in Animals and Humans; Povinelli, D.J., Gallup, G.G., Eddy, T.J., Bierschwale, D.T., Engstrom, M.C., Perilloux, h.K. & Toxopeus, I.B. (1997). Chimpanzees recognize themselves in mirrors. Anim. Behav. 53, 1083-1088; Bos, R. van den (1999). Reflections on self-recognition in nonhuman primates. Anim. Behav. 58, F1-F9.

177 Bickerton, D. (1995). Language and Human Behaviour: 126ff.

178 Smith, D.W. (1986). The structure of (self-) consciousness. Topoi 5, 149-156.

179 Bunge, M. (1980). The Mind-Body Problem: 175.

180 a.a.O.: 178.

181 a.a.O.: 186.

182 Bermúdez, J.L. (1998). The Paradox of Self- Consciousness.

183 Brandt, R. (2009). Können Tiere denken? Ein Beitrag zur Tierphilosophie: 105.

184 a.a.O.: 106.

185 Jolly, A. (1966). Lemur social behavior and primate intelligence. Science 153, 501-506; Humphrey, N.K. (1976). The social funtion of intellect. In: Bateson, P.P.G. & Hinde, R.A. (eds.). Growing Points in Ethology, 303-317; Macphail (1998): 234.

186 Crook, J.H. (1983). On attributing consciousness to animals. Nature 303, 11-14: 14.

187 Sober, E. (1998). Morgan's canon. In: Cummins, D.D. & Allen, C. (eds.). The Evolution of Mind, 224-242: 238.

188 Premack, D. & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? Behav. Brain Sci. 4, 515-526; Leslie, A.M. (1987). Pretense and representation: the origins of 'theory of mind'. Psychol. Rev. 94, 412-426.

189 Dunbar, R.I.M. (1998). Theory of mind and the evolution of language. In: Hurford, J.R., Studdert-Kennedy, M. & Knight, C. (eds), Approaches to the Evolution of Language: Social and Cognitive bases, 92-110: 102.

190 Vgl. Pauen, M. (2000). Selbstbewusstsein: Ein metaphysisches Relikt? In: Newen, A. & Vogeley, K. (Hg.). Selbst und Gehirn. Menschliches Selbstbewusstsein und seine neurobiologischen Grundlagen, 101-121: 116.

191 Povinelli, D.J. & Vonk, J. (2003). Chimpanzee minds: Suspiciously human? Trends Cogn. Sci. 7, 157-160.

192 Vischer, R. (1873). Über das optische Formgefühl: Ein Beitrag zur Ästhetik. In: Drei Schriften zum Ästhetischen Formproblem.

193 Lipps, T. (1903). Einfühlung, innere Nachahmung, und Organempfindungen. Arch. ges. Psychol. 1, 185-204; ders. (1905). Weiteres zur Einfühlung. Arch. ges. Psychol. 4, 465-519; ders. (1907). Das Wissen von fremden Ichen. Psycholog. Unters. 1, 694-722: 713.

194 Titchener, E. (1909) Lectures on the Experimental Psychology of the Thought-Processes: 21; 185.

195 Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition.

196 Carrr, L. et al. (2003). Neural mechanisms of empathy in humans: a relay from neural systems for imitation to limbic areas. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 100 (9), 5497-5502.

197 di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V. & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: A neurophysiological study. Exp. Brain Res. 91, 176–180.

198 Preston, S.D. & de Waal, F.B.M. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. Behav. Brain Sci. 25, 1-72.

199 Dunbar, R.I.M. (1992). Neocortex size as a constraint on group size in primates. J. Human Evol. 20, 469-493; ders. (1993). Coevolution of neocortical size, group size and language in humans (with commentary). Behav. Brain Sci. 16, 681-735; Barton, R. (1996). Neocortex size and behavioural ecology in primates. Proc. Roy. Soc. Lond. B 263, 173-177.

200 DeVore, B.I. [ca. 1973]. Primate behavior and social evolution (Manuskript); nach Geertz, C. (1973). The Interpretation of Cultures: 68; vgl. Humphrey, N.K. (1976). The social function of intellect. In: Bateson, P.P.G. & Hinde, R.A. (eds.). Growing Points in Ethology, 303-317; Brothers, L. (1990). The social brain: a project for integrating primate behavior and neurophysiology in a new domain. Concepts Neurosci. 1, 27-51; Barton, R.A. & Dunbar, R.I.M. (1997). Evolution of the social brain. In: Whiten, A. (ed.). Machiavellian Intelligence II, 240-263; im anderen Kontext: Gazzaniga, M.S. (1985). The Social Brain. Discovering the Networks of the Mind; früher Nachweis des Ausdrucks »social brain« in anderem Kontext: Courtney, L. (1891). The difficulties of socialism. Economic J. 1, 174-188: 184.

201 Vgl. Metzinger, T. (Hg.) (2001). Bewusstsein; Pauen, M. (1999/2001). Das Rätsel des Bewusstseins; Searle, J.R. (2002). Consciousness. Ann. Rev. Neurosci. 23, 557-578.

202 Vgl. z.B. MacPhail, E.M. (1998). The Evolution of Consciousness.

203 Roth, G. (2000). Bewußtsein. In: Lexikon der Neurowissenschaft, Bd. 1, 172-176: 172.

204 Vgl. Nagel, A.H.M. (1997). Are plants conscious? J. Consciousn. Stud. 4, 215-230.

205 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 328.

206 Vgl. Lanz, P. (1996). Das phänomenale Bewußtsein: 75; Pauen, M. (2001). Grundprobleme der Philosophie des Geistes: 30.

207 Damasio, A.R. (2000). Eine Neurobiologie des Bewusstseins. In: Newen, A. & Vogeley, K. (Hg.). Selbst und Gehirn. Menschliches Selbstbewußtsein und seine neurobiologischen Grundlagen, 315-331: 318f.

208 a.a.O.: 324ff.

209 a.a.O.: 329.

210 Dawkins, M.S. (1993). Through Our Eyes Only? The Search for Animal Consciousness (dt. Die Entdeckung des tierischen Bewußtseins, Heidelberg 1994): 17.

211 Jaeger, O.H. (1859). Die Freiheitslehre als System der

Philosophie: 270; 311; Lipps, T. (1907). Psychologische Untersuchungen, Bd. 1: 179; Flach, W. (1994). Grundzüge der Erkenntnislehre. Erkenntniskritik, Logik, Methodologie: 629; Schwemmer, O. (1997). Die kulturelle Existenz des Menschen: 99.

212 Flach (1994): 150.

213 Singer, P. (1979/93). Practical Ethics (dt. Praktische Ethik, Stuttgart 1994): 235.

214 a.a.O.: 159.

215 a.a.O.: 197.

216 Damasio, A.R. (1999). The Feeling of What Happens (dt. Ich fühle, also bin ich. Die Entschlüsselung des Bewusstseins, München 2002): 74.

217 Searle, J.R. (1992). The Rediscovery of the Mind (dt. Die Wiederentdeckung des Geistes, Frankfurt/M. 1996): 13.

218 Searle, J.R. (2004). Freiheit und Neurobiologie: 50.

219 Whiten, A. & Byrne, R. (eds.) (1988). Machiavellian Intelligence.

220 Vgl. Singer, W. (1984). Neurobiologische Anmerkungen zum Wesen und zur Notwendigkeit von Kunst. Zitiert nach: ders. (2001). Der Beobachter im Gehirn, 211-234: 213; vgl. 225.

221 Vgl. Singer, W. (2000). Ein neurobiologischer Erklärungsversuch zur Evolution von Bewußtsein und Selbstbewusstsein. In: Newen, A. & Vogeley, K. (Hg.). Selbst und Gehirn. Menschliches Selbstbewußtsein und seine neurobiologischen Grundlagen, 333-351: 340; 350.

222 Petersen, J.W. (1710). Die Wiederbringung aller Dinge auß der Heiligen Schrift, Bd. 3: 260.

223 Fabre, P.J. (1646; dt. 1725). Die Universal-Chymie oder Anatomie der gantzen Welt. In: Auserlesene chymische Schrifften: 575.

224 Fabre, P.J. (1646). Panchymici, seu, Anatomia totius Universi Opus: 530.

225 Fabre (1646; dt. 1725): 654.

226 Ezechiel 1, 20; vgl. auch 1. Kor. 12, 11.

227 Boysen, F.E. (1763). Kritische Erleuterungen des Grundtextes der heiligen Schriften Altes Testaments, Bd. 8: 737.

228 Anonymus (1779). Hermetisches A.B.C. derer ächten Weisen alter und neuer Zeiten vom Stein der Weisen, vierter Theil: 143.

229 Batsch, A.J.G.C. (1801). Grundzüge der Naturgeschichte des Thier-Reichs, Bd. 1: 69.

230 Seckendorf, G.A. von (1812). Kritik der Kunst: 181.

231 Sicard, R.A. (1797). Manuel de l'enfance: 184.

232 Johnson, C. (1717). The Masquerade. A Comedy: 7.

233 Monboddo, Lord J.B. (1779-82). Antient Metaphysics, or, The Science of Universals, 2 vols.: I, 173; 193; vgl. II, 201.

234 Herder, J.G. (1785). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit, Bd. 1: 154.

235 Herder, J.G. (1803). Outlines of a Philosophy of the History of Man (übers. v. T. Churchill), vol. 1: 103.

236 Elliotson, J. (1815/17). Notes. In: ders. (Hg.). J.F. Blumenbach, The Institutions of Physiology: 45f.

237 a.a.O.: 48.

238 Wake, C.S. (1873). Man and the ape. J. Anthropol. Inst. Great Brit. Irel. 2, 315-330: 318.

239 Güttler, K. (1884). Lorenz Oken und sein Verhältniss zur modernen Entwickelungslehre. Ein Beitrag zur Geschichte der Naturphilosophie: 62.

240 Washburn, M.F. (1908/30). The Animal Mind. A Text-Book of Comparative Psychology; Pitt, F. (1927). Animal Mind; Morgan, C.L. (1930). The Animal Mind; Griffin, D.R. (ed.) (1982). Animal Mind – Human Mind; ders. (1992). Animal Minds.

241 Toussenel, A. (1848/84). L'esprit des bêtes; vgl. auch: Meunier, V. [1890]. L'esprit et le coeur des bêtes.

242 Perler, D. & Wild, M. (Hg.) (2005). Der Geist der Tiere; Wild, M. (2006). Die anthropologische Differenz. Der Geist der Tiere in der Frühen Neuzeit bei Montaigne, Descartes und Hume.

243 Walther, E.M. (1985). Anmerkungen des Übersetzers. In: Griffin, D.R., Wie Tiere denken (München 1991, 281-283): 282.

244 Rixner, T.A. & Siber, T. (1820). Leben und Lehrmeinungen berühmter Physiker am Ende des XVI. und am Anfange des XVII. Jahrhunderts, Bd. 3: 250.

245 Lotze, H. (1856). Mikrokosmos. Ideen zur Naturgeschichte und Geschichte der Menschheit, Bd. 1: 148.

246 Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. in: Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 187.

247 a.a.O.: 189.

248 Wied, H. zu (1859). Das unbewusste Geistesleben und die göttliche Offenbarung, Bd. 1: 62.

249 Brehm, A.E. (1864). Illustrirtes Thierleben, Bd. 1: XXVII.

250 a.a.O.: XXVIII.

251 Büchner, L. (1876). Aus dem Geistesleben der Thiere oder Staaten und Thaten der Kleinen: VI.

252 ebd.

253 a.a.O.: VII.

254 a.a.O.: VI.

255 a.a.O.: 9.

256 Lindsay, W.L. (1879). Mind in the Lower Animals in Health and Disease: xii.

257 a.a.O.: 51f.

258 a.a.O.: 58f.

259 a.a.O.: 67; vgl. 15.

260 a.a.O.: 72-77.

261 Rüegg, H.R. (1862/64). Grundriss der Seelenlehre: 2.

262 Wasmann, E. S.J. (1884). Der Trichterwickler: 116

263 a.a.O.: 94.

264 a.a.O.: 116.

265 Jäger, G. (1885). Geist. In: Reichenow, A. (Hg.). Handwörterbuch der Zoologie, Anthropologie und Ethnologie, Bd. 3, 349-362: 359.

266 Heynacher, M. (1902). Wie spiegelt sich die menschliche Seele in Goethes Faust?: 25.

267 Scheler, M. (1928). Die Stellung des Menschen im Kosmos (Bonn 1991): 37f.

268 Jonas, H. (1973). Einleitung. Über die Thematik einer Philosophie des Lebens (Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 13-22): 15.

269 Thompson, E. (2007). Mind in Life. Biology, Phenomenology, and the Sciences of the Mind: 128.

270 Perler, D. & Wild, M. (2005). Der Geist der Tiere – eine Einführung. In: dies. (Hg.). Der Geist der Tiere, 10-74: 71.
271 Wild, M. (2008). Tierphilosophie zur Einführung: 33.
272 a.a.O.: 34.
273 ebd.
274 Pauen, M. (2009). Bewusstein. In: Bohlken, M. & Thies, C. (Hg.). Handbuch Anthropologie, 304-308: 304.
275 Davidson, D. (1975). Thought and talk. In: Guttenplan, S. (ed.). Mind and Language, 7-23: 22.
276 Brandt, R. (2009). Können Tiere denken?: 10.
277 Krapiec, A.M. (1960). The problem of cognition. In: Caponigri, A.R. (ed.). Modern Catholic Thinkers. An Anthology (Reprint New York 1970, 548-562): 551.
278 Gleitman, L.R., Gleitman, H. & Shipley, E.F. (1972). The emergence of the child as grammarian. Cognition 1, 137-164: 161.
279 Flavell, J.H. (1979). Metacognition and cognitive monitoring: a new area of cognitive developmental inquiry. Amer. Psychol. 34, 906-911.
280 Premack, D. & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? Behav. Brain Sci. 4, 515-526: 515.
281 Vgl. Terrace, H.S. & Metcalfe, J. (2005). The Missing Link in Cognition: Origins of Self-Reflective Consciousness.
282 Vgl. Fischer, J. (2007). Metakognition bei Tieren. In: Heilinger, J. (Hg.). Naturgeschichte der Freiheit, 95-116; Smith, J.D. (2009). The study of animal metacognition. Trends in Cognitive Sciences 13, 389-396.
283 Smith, J.D. et al. (1995). The uncertain response in the Bottlenosed Dolphin (Tursiops truncatus). J. Exper. Psychol. (General) 124, 391-408; vgl. Smith, J.D., Shields, W.E. & Washburn, D.A. (2003). The comparative psychology of uncertainty monitoring and metacognition. Behav. Brain Sci. 26, 317-339.
284 Metcalfe, J. (2003). Drawing the line on metacognition. Behav. Brain Sci. 26, 350-351.
285 Hampton, R. (2001). Rhesus monkeys know when they remember. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. Biol. Sci. 98, 5359-5362.

Literatur

Griffin, D.R. (1976). The Question of Animal Awareness.
Griffin, D.R. (1984). Animal Thinking.
Boakes, R. (1984). From Darwin to Behaviorism. Psychology and the Minds of Animals.
Schütt, H.-P. (Hg.) (1990). Die Vernunft der Tiere.
Arzt, V. & Birmelin, I. (1993). Haben Tiere ein Bewußtsein?
Dawkins, M.S. (1993). Through Our Eyes Only? The Search for Animal Consciousness (dt. Die Entdeckung des tierischen Bewußtseins, Heidelberg 1993).
Gould, J.L. & Gould, C.G. (1994). Animal Mind (dt. Bewußtsein bei Tieren, Heidelberg 1997).
Vauclair, J. (1996). Animal Cognition. An Introduction to Modern Comparative Psychology.
Bekoff, M. (ed.) (1996). Readings in Animal Cognition.
Allen, C. & Bekoff, M. (1997). Species of Mind: The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology.
Cartmill, M. (2000). Animal consciousness: some philosophical, methodological, and evolutionary problems. Amer. Zool. 40, 835-846.
Düßmann, O. (2001). Kritik der kognitiven Ethologie.
Perler, D. & Wild, M. (Hg.) (2005). Der Geist der Tiere.
Wild, M. (2006). Die anthropologische Differenz. Der Geist der Tiere in der Frühen Neuzeit bei Montaigne, Descartes und Hume.

Bioethik

Der Ausdruck ›Bioethik‹ wird vereinzelt seit der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts verwendet und steht schon früh in zwei verschiedenen Kontexten: einerseits Diskussionen zum moralischen Status nicht-menschlicher Lebensformen und andererseits ethischen Fragen, die die Grenzbereiche des menschlichen Lebens bei Geburt, Krankheit und Tod betreffen. Zu einem eigenen Forschungsfeld entwickelt sich die Bioethik seit den frühen 1970er Jahren.

Einführung des Wortes

Von einer »Bio-Ethik« spricht zuerst F. Jahr in einem wenig bekannten Aufsatz in einer populärwissenschaftlichen Zeitschrift aus dem Jahr 1927. Nach Jahr besteht die Bioethik in der »Annahme sittlicher Verpflichtungen nicht nur gegen den Menschen, sondern gegen alle Lebewesen«.[1] Eine solche Verpflichtung ergibt sich für Jahr aus der naturwissenschaftlichen Erkenntnis der Verbundenheit von Mensch und Tier. Er stellt die »bio-ethische Forderung« auf: »Achte jedes Lebewesen grundsätzlich als einen Selbstzweck, und behandle es nach Möglichkeit als solchen!«.[2]

Unabhängig von der älteren Wortverwendung wird das Wort ›Bioethik‹ erneut 1970 von dem amerikanischen Mediziner V.R. Potter eingeführt.[3] Potter verbindet mit diesem Titel das Programm für eine neue Wissenschaft, die biologisches Wissen mit dem Wissen vom Wertesystem des Menschen verbindet. Die neue Disziplin soll eine Brücke zwischen der Biologie und den Geisteswissenschaften schlagen. Potters Ausgangspunkt ist dabei ein anthropozentrischer. Ziel der Bioethik ist es, einen Beitrag zur Sicherung des langfristigen Überlebens der Menschheit zu leisten: »Bioethics would attempt to balance cultural appetites against physiological needs in terms of public policy«.[4]

Medizinische Bioethik seit den 1970er Jahren

Allgemeine Diskussionen um die Rechte von Patienten und die öffentliche Kontrolle des ärztlichen Handelns sowie Debatten um konkrete Fragen wie die der Abtreibung und Empfängnisverhütung führen in den frühen 70er Jahren zu einer Institutionalisierung der medizinischen Bioethik in Form von Bioethik-Zentren. Die ersten Zentren dieser Art entstehen in den USA. Im September 1970 eröffnet in New York das ›Institute of Society, Ethics and the Life Sciences‹, das spätere ›Hastings Center‹. Die Absicht dieser Neugründung ist es, einen akademischen Raum zu schaffen, in dem die Fragen der Bioethik, die gleichzeitig Medizin, Recht, Sozialwissenschaften und Philosophie betreffen, interdisziplinär behandelt werden können.[5] Wenig später entsteht an der Georgetown University in Washington D.C. ein Institut, das den Titel ›Bioethik‹ im Namen trägt, das ›Joseph and Rose Kennedy Institute for the Study of Human Reproduction and Bioethics‹.[6] Mit der Bioethik sind in diesen Instituten in erster Linie Fragen zu konkreten medizinethischen Problemen und Dilemmata verbunden, v.a. solchen, die sich aus dem rasanten technologischen Fortschritt der Medizin ergeben: Fragen zur pränatalen Diagnostik, genetischen Identifikation von Krankheiten oder Sterbehilfe. Die in Deutschland etablierten Zentren der Bioethik stellen meist keine eigenständigen Institute dar, sondern sind Kliniken angegliedert.

Nicht nur auf die Heilung eines Patienten bezogene ärztliche Praktiken, also medizinische Fragen, sind Gegenstand der Bioethik, sondern auch Fragen zur genetischen Veränderung von Pflanzen und Tieren und zur Selbstgestaltung der Gattung Mensch, d.h. zur *Anthropotechnologie* (P. Sloterdijk 1999).[7] Bei der genetischen Gestaltung des Menschen handelt es sich biologisch gesehen um die Rückverlagerung der Selbstgestaltung um eine Stufe, von der Phase der postnatalen Entwicklung in der Erziehung in die Phase der pränatalen Entwicklung. Eine grundsätzliche Schwierigkeit betrifft die fehlende Freiwilligkeit bei solchen Veränderungen (die aller-

Die Bioethik ist der Teil der Ethik, der sich mit dem moralischen Status von nicht-sprach- und vernunftbegabten Lebewesen oder ökologischer Systeme befasst, z.B. Pflanzen, Tieren, menschlichen Embryonen, Lebensgemeinschaften oder Landschaften. Auch die Medizinethik ist Teil der Bioethik.

Nachhaltigkeit (Frank 1789) *221*
Würde der Tiere (Smith 1789) *214*
Tierethik (Harbaugh 1854) *218*
Naturschutz (Rudorff 1888) *219*
Artenschutz (Anonymus 1896) *222*
biozentrisch (Meldola 1899) *207*
Eigenwert (Simmel 1902) *214*
Biopolitik (Harris 1912) *223*
Bioethik (Jahr 1927) *205*
Umweltschutz (Anonymus 1945) *222*
ökologische Ethik (Glikson 1955) *219*
Umweltethik (Tysen 1969) *219*
Evolutionäre Verantwortung (Frankel 1970) *222*
Tiefenökologie (Naess 1973) *216*
Unverfügbarkeit (Eibach 1980) *217*
physiozentrisch (Meyer-Abich 1982) *207*
pathozentrisch (Teutsch 1985) *207*
Ratiozentrik (Grünewald 1988) *207*
Prozessschutz (Sturm 1993) *222*

dings auch in Erziehungsangelegenheiten meist nicht gegeben ist). Kritisiert wird die genetische »Umkonstruktion des Menschen« vor dem Hintergrund der damit erfolgenden Einschränkung der individuellen menschlichen Freiheit bereits in den 1960er Jahren (Siegmund 1965: »Tatsächlich bedeutet die Manipulierung des Menschen als bloßer ›Biomasse‹ die vollendete Verkennung der menschlichen Persönlichkeit in ihrem Eigenstand und ihrer Eigenverantwortung. Des Menschen Höchstes ist seine menschliche Freiheit«[8]). Von biologischer Seite wird aber immer auch auf die großen mit der genetischen Manipulation verbundenen Hoffnungen hingewiesen. So bemerkt W. Wieser 1966, es werde sich »der kontrollierende, von manchen als antihumanitär empfundene Eingriff in die menschliche Erbanlage vielleicht schon in naher Zukunft als die revolutionierendste und hoffnungsvollste aller medizinischen Methoden erweisen«.[9]

Genetische Manipulation kann zwar als eine Selbstgestaltung des Menschen verstanden werden. Sie ist aber doch nur eine Selbstgestaltung der Gattung; für das Individuum ist sie eine Fremdgestaltung. Denn für den einzelnen, in seinen Genen manipulierten Menschen stellt sich die Gestaltung immer als eine Voraussetzung seiner Existenz dar, nie als etwas, zu dem er eine souveräne, auch ablehnende Haltung einnehmen kann, ohne sich damit selbst abzulehnen. Er kann zu ihr immer nur im Nachhinein eine wertende Stellung einnehmen. Außerdem ist das Verhältnis des Menschen zu sich selbst in einem erheblichen Maße gestört, wenn er sich als durch den Willen eines anderen entworfen wahrnehmen muss. Die für jede Moral grundlegenden Voraussetzungen der Reziprozität der kommunikativen Verständigung und der Zurechenbarkeit von Handlungen werden damit fragwürdig.[10]

Ärztliche Gelöbnisse

Als Grundlage und Richtlinie des ärztlichen Handelns wird eine Kodifizierung der Bioethik seit der Antike versucht. Am bekanntesten ist der *Eid des Hippokrates*, in dem der Arzt sich dazu verpflichtet, seine Verordnungen »zum Heil des Kranken« und nicht zu seinem Schaden einzusetzen. Gelobt wird in dem Eid außerdem, kein Mittel zu geben, das den Tod herbeiführt, selbst dann nicht, wenn der Arzt darum gebeten wird. In das Tötungsverbot ist ausdrücklich auch das »keimende Leben« eingeschlossen: Der Arzt gelobt, keiner Frau ein Abtreibungsmittel zu geben.[11] Eine durch den Utilitarismus inspirierte Fassung des Arztgelöbnisses schlägt der englische Arzt T. Percival 1803 vor. Auch in dieser Formulierung wird die Entscheidung über die Behandlung wesentlich dem Arzt übertragen, nicht dem Kranken. Der ethische Code der Amerikanischen Medizinischen Gesellschaft aus dem Jahr 1847 baut auf dem Vorschlag Percivals auf. Der bis heute gültige so genannte *Internationale Code* wird 1948 vom Internationalen Ärztebund aufgestellt und ist der deutschen Berufsordnung für Ärzte vorangestellt. Dieses Gelöbnis enthält eine Verpflichtung, das Handeln in den »Dienst der Menschlichkeit« zu stellen und die »Erhaltung und Wiederherstellung der Gesundheit« der Patienten als oberstes Gebot anzunehmen. In der ärztlichen Behandlung dürfe kein Unterschied nach Religion, Nationalität, Rasse, Parteizugehörigkeit oder sozialer Stellung gemacht werden.

Seit Mitte der 1950er Jahre rücken zunehmend die Rechte der Patienten in den Mittelpunkt der ethischen Debatte, so durch die Schriften von J.F. Fletcher und P. Ramsey, letzterer in einem Werk, das für die moderne Bioethik als grundlegend gilt.[12] In der jüngeren bioethischen Debatte hat sich besonders der Ansatz einer prinzipiengeleiteten Bioethik etabliert (»Prinzipismus«). Die einflussreiche Studie von T. Beauchamp und J. Childress schlägt vier Prinzipien der medizinischen Bioethik vor: das Autonomie-Prinzip, das Nicht-Schadens-Prinzip, das Wohltuens-Prinzip und das Prinzip der Gerechtigkeit.[13] Mit dem Autonomie-Prinzip ist die Verantwortung für eine Behandlung dem Urteil des Patienten überlassen: Er kann auf sie verzichten, selbst wenn dies seinem Körper schadet. Für Zweifelsfragen der ärztlichen Praxis hat sich an vielen Krankenhäusern und in der Politikberatung das Instrument der *Ethikkommission* gebildet.[14]

Ethischer Schutz nicht-personaler Wesen?

Einen Schwerpunkt der gegenwärtigen Diskussion der Bioethik bildet die Kontroverse um die *unbedingten Lebensrechte* oder die *Würde* nicht-personaler Lebensformen, die biologisch zur Gattung Mensch gehören, z.B. Embryonen (und Feten; ↑Entwicklung/Embryo), Säuglinge oder geistig schwer Behinderte und nicht sprachlich artikulationsfähige Menschen. Mit einer ganzen Reihe von Argumenten wird für die Schutzwürdigkeit dieser menschlichen Lebensformen plädiert. Unterschieden wird das Spezies-, das Kontinuums-, das Identitäts- und das Potenzialitätsargument: Embryonen gelten danach als schutzwürdig, weil sie zur biologischen Art des Menschen gehören, sich in einem kontinuierlichen Entwicklungsgang zu personalen Menschen bilden, in entwicklungsgeschichtlicher und genetischer Hinsicht also mit diesem identisch sind und seine ethisch relevanten Vermögen bereits potenziell enthalten.[15] Die ersten drei dieser Argumente gelten als nicht so stark wie das

letzte[16], weil die Schutzwürdigkeit in der Regel an einer Eigenschaft des Menschseins festgemacht wird, die (1) nicht zur biologischen Speziesausstattung des Menschen gehört, für die die biologische Artzugehörigkeit also irrelevant ist, die (2) nicht bereits mit der biologischen Zeugung vorliegt und die (3) nicht die individuelle Identität eines Menschen als biologischen Organismus betrifft. Auch gegen das Potenzialitätsargument für die ethische Schutzwürdigkeit von Wesen in (noch) nicht personalen Lebensphasen wird eine Reihe von Überlegungen eingewandt: Zum einen wird argumentiert, dass die Potenzialität zur Entwicklung eines personalen Menschen auch auf Spermien und Eizellen erweitert werden könnte, so dass mit dem Potenzialitätsargument auch diesen ein Schutzanspruch zugeschrieben werden müsste – was aber meist abgelehnt wird.[17] Zum anderen wird eingewandt, dass unklar sei, warum einem Potenzial zu einer Eigenschaft die gleiche ethische Bedeutung zukommen sollte wie der Aktualisierung dieser Eigenschaft.[18] Die Offenheit der Diskussion wird daran deutlich, dass die Praxis der Rechtsprechung in diesen Fragen nicht selten inkonsequent ist.

Der expandierende Kreis der Bioethik

In der weiteren Bedeutung drücken sich bioethische Aussagen in der Forderung aus, nicht den Menschen, sondern das Leben als den eigentlichen Träger von Werten und damit als Gegenstand moralischer Verpflichtungen zu sehen. Im Rahmen einer Bioethik wird also für die Verabschiedung der *Anthropozentrik* und die Etablierung einer *Biozentrik* der Ethik plädiert. Die Gegenüberstellung von Anthropozentrik und Biozentrik ist seit Ende des 19. Jahrhunderts verbreitet. 1899 spricht R. Meldola von einer ***biozentrischen*** (»biocentric«) Einstellung.[19] Anthropozentrik und Biozentrik können als zwei Positionen in einem Spektrum angesehen werden, das die bioethischen Standpunkte nach dem Umfang der Klassen von Objekten klassifiziert, denen ein ethischer Wert zugeschrieben wird (»Reichweite der Ethik«). Die Positionen reichen von der Wertzuschreibung allein der eigenen Person (»Egozentrik«) bis hin zu der Wertzuschreibung zu allen Objekten (»Physiozentrik«; »Holismus«). Dargestellt werden kann dieses Spektrum an Positionen als ein expandierender Kreis (»expanding circle«). Das Bild eines solchen sich erweiternden Kreises hat antike Ursprünge: Der Stoiker Hierokles spricht im 2. Jahrhundert von einem wachsenden Kreis des ethischen Zugehörigkeitsgefühls, der am Ende zumindest alle Menschen umfasse[20] (vgl. Abb. 42).[21] Neben Biozentrik und Anthropozentrik stehen im Spektrum bioethischer Positionen die

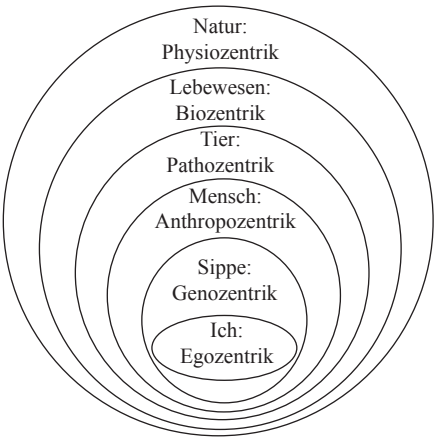


Abb. 42. Der sich erweiternde Bereich der ethischen Verantwortung bei verschiedenen Stufen der Rücksichtnahme auf andere Lebewesen und schließlich auf die Natur insgesamt.

Standpunkte der ***pathozentrischen*** Ethik, die allen leidensfähigen Lebewesen Schutzrechte zugesteht (Teutsch 1985)[22], und die ***physiozentrische*** Ethik, die die moralische Relevanz auf die ganze Natur ausweitet und den Menschen als ein Glied des Naturganzen darstellt (Meyer-Abich 1986)[23]. Der Ausdruck ›physiozentrisch‹ (engl. »physiocentric«) wird seit Ende des 19. Jahrhunderts verwendet, anfangs in einem nicht primär ethischen Sinn, z.B. zur Kennzeichnung einer philosophischen Grundeinstellung (Meyer 1893: »physiocentric philosophies« im Gegensatz zu »anthropocentric and biocentric [philosophies]«[24]) oder in Bezug auf die hellenistische Periode der griechischen Philosophie (Snider 1903).[25] L.O. Kattsoff charakterisiert über den Ausdruck 1944 ein Menschenbild, das von der physischen Welt ausgeht und im Gegensatz zu einem ›homozentrisch‹ (»homocentric«) genannten Ansatz steht.[26] Im bioethischen Sinn verwendet K.M. Meyer-Abich seit 1982 das Wort: Als ›physiozentrisch‹[27] charakterisiert er diejenige Einstellung der »menschlichen Herrschaft in der Natur«, in der es gilt, »die Natur ›um ihrer selbst willen‹ mitzubedenken«[28]. Am anderen Ende des Extrems steht die ***Ratiozentrik***, die in den Kreis der ethisch relevanten Subjekte allein die zum vernünftigen Handeln und zu einer Selbstverpflichtung befähigten Lebewesen, d.h. Personen, einschließt.[29] Allerdings kann im Rahmen einer Ratiozentrik durchaus für die moralische Relevanz anderer Lebewesen argumentiert werden; diese bilden dann aber eben keine (Ko-)Subjekte, sondern lediglich Objekte der Moral. Diese Einstufung muss aber wiederum keine Unterschiede

im Grad der Verbindlichkeit von Pflichten diesen Wesen gegenüber bedingen.[30] Aus der Tatsache, dass Tiere nie Subjekte der Moral sein können, weil sie eben nicht kommunikativ an der Begründung von moralischen Normen beteiligt sind, muss keine Geringschätzung von ihnen als moralische Objekte folgen. Selbst eine anthropozentrisch ansetzende Ethik muss also in ihren Konsequenzen nicht durchweg anthropozentrisch sein.[31]

In ratiozentrischer Perspektive stellt es eine kulturrelative, in Verfahren der gesellschaftlichen Konsensbildung zu klärende Frage dar, inwieweit Lebewesen, die nicht selbst am ethischen Diskurs beteiligt sind, als Objekte von Moral in Frage kommen und insofern ein Lebensrecht erhalten. Einen unbedingten, kulturübergreifenden Schutz genießen dagegen allein die moralischen Subjekte, die sich am moralischen Diskurs selbst beteiligen können. Denn allein von ihrer Begründungskompetenz hängt die Grundlage und jede Veränderung des Werte- und Rechtssystems ab. In einem nachmetaphysischen Zeitalter, in dem nicht mehr auf eine letztbegründete Ethik zurückgegriffen werden kann, stellen die rationalen Diskursteilnehmer somit die entscheidende Ressource für die Formulierung der Ethik dar.

Antike Wurzeln der Biozentrik

Ihre historischen Wurzeln hat die biozentrische Forderung der Ethik in der Antike. Sie steht insgesamt in einer Traditionslinie, die als ›arkadisch‹ bezeichnet werden kann und die einer ›imperialen‹, auf die Herrschaft des Menschen über die Natur zielenden Tradition gegenübersteht.[32] Bereits bei dem Vorsokratiker Empedokles findet sich die Aufforderung, auf das Verzehren von Fleisch zu verzichten, weil die Tiere als unsere Verwandten einen Schutz genießen sollten.[33] Empedokles begründet diese Forderung weiter mit der Annahme einer Seelenwanderungslehre, nach der die Seelen der Menschen in einem Tier wiedergeboren werden könnten. Die Rücksichtnahme auf die Seele des Menschen impliziert damit auch eine Rücksichtnahme auf die Tiere. Bei den Pythagoreern sind auch die Pflanzen mitunter in die Reinkarnationslehren einbezogen, so dass auch der Verzehr von ihnen problematisch wird.[34] Allerdings wird mittels der Seelenwanderungslehre von einigen Autoren auch anders herum argumentiert: Durch das Töten der Tiere würde ihren Seelen zu einer schnelleren Menschwerdung verholfen.[35]

Ansätze zu bioethischen Positionen, die einen Schutz auch der außermenschlichen Natur fordern, finden sich auch bei Aristoteles. Denn eine körperliche Integrität und die Fähigkeit zum Wohlbefinden und zur Schädigung spricht Aristoteles auch den anderen Lebewesen zu. Die Untersuchung der Tiere und Pflanzen bildet für Aristoteles ausdrücklich auch keinen niederen, sondern vielmehr einen »schönen«, also wertvollen Gegenstand; eine Verwandtschaft zwischen vielen Tieren und dem Menschen sieht Aristoteles darin, dass beide aus den gleichen Bestandteilen wie Blut, Fleisch und Knochen bestehen.[36] Wenig später plädiert Theophrast dafür, die ethische Gemeinschaft über den Menschen hinaus auf alles Lebende (d.h. alle Tiere; ↑Leben) zu erweitern. Die Empfindung der Verwandtschaft verbiete es, die übrigen Lebewesen zu töten.[37] Weil Theophrast hier nicht im Rahmen einer Seelenwanderungslehre argumentiert, verbirgt sich hinter seinem Plädoyer für einen Schutz der Tiere kein Anthropozentrismus. Bei Theophrast finden sich damit Ansätze für eine tatsächlich bioethische Position, insofern er das *Leben* der Tiere – das er als ein wertvolleres Gut als die aus dem Boden sprießenden Gewächse bezeichnet – als Argument für ihre Schutzwürdigkeit anführt.[38] Das Opfern von Früchten der Pflanzen rechtfertigt Theophrast im Gegensatz zum Opfern von Tieren damit, dass dabei den Pflanzen nicht als Ganzen das Leben genommen werde und dass das Ernten der Früchte nicht gegen den Willen der Pflanzen erfolge, weil sie selbst ihre Früchte abwerfen.[39]

Eher skeptisch gegenüber der ethischen Relevanz der Tiere und Pflanzen zeigen sich die Stoiker. In scharfem Kontrast zu stoischen Auffassungen plädiert aber Plutarch im ersten nachchristlichen Jahrhundert für die Schonung und den Schutz von Tieren (allerdings ohne große praktische Konsequenzen, denn Tiere werden in den römischen Arenen in großen Mengen zur Belustigung hingeschlachtet, ohne dass sich – abgesehen von vereinzelten Kritiken[40] – eine Protestbewegung dagegen formierte).[41] Plutarch beklagt selbst das Töten von Tieren zu Ernährungszwecken und weist darauf hin, dass der Mensch auf Fleischnahrung nicht angewiesen sei, sondern diese allein der Lustbefriedigung diene.[42] Auch die Möglichkeit einer Seelenwanderung führt Plutarch als Argument in die Debatte ein: Diese Lehre sieht er zwar nicht als gesichert an, es sei aber klüger, die Lehre irrtümlich anzunehmen und auf Fleischnahrung zu verzichten, als sie irrtümlich abzulehnen und Fleisch zu essen, denn die Konsequenzen seien in diesem Fall fataler als in jenem.[43] Schließlich führt Plutarch auch das später so genannte »Verrohungsargument« an (s.u.): Das Schlachten von Tieren gewöhne den Menschen an brutales Verhalten gegenüber Lebewesen und sei damit einem rücksichtsvollen und empathischen Miteinander auch unter Menschen abträg-

lich[44]; umgekehrt pflege eine Fürsorge für die Tiere auch die Anlagen für eine Liebe zu den Mitmenschen[45]. Eine ethische Bedeutung von Pflanzen sieht Plutarch allerdings nicht. Diese Kontrastierung der ethischen Relevanz von Tieren und Pflanzen scheint bei Plutarch aus einem strategischen Argument zu stammen: Würde auch die Schonung der Pflanzen als ein moralisches Gebot angesehen werden, dann befände sich der Mensch in einem unlösbaren Konflikt, weil er doch zu seiner Ernährung zumindest auf Pflanzen angewiesen ist. Die ethische Relevanz der Pflanzen ist also quasi das bioethische Bauernopfer, um für einen umfassenden Tierschutz plausibel argumentieren zu können. Begründet wird die moralische Unbedenklichkeit des Tötens von Pflanzen allerdings meist mit der fehlenden Sinnlichkeit und Empfindungsfähigkeit der Pflanzen.[46]

Der Schluss von der fehlenden Sinnlichkeit der Pflanzen auf ihre ethische Irrelevanz kann unter Voraussetzung der christlichen Lehren aber Probleme bereiten. Denn gerade die Sinnlichkeit trägt nach christlicher Lehre zur Verunreinigung des Seelenlebens bei. Augustinus kann daher in einer seiner antimanichäischen Frühschriften fragen: »warum haltet ihr es für ein größeres Unrecht, Lebewesen (»animalia«) zu töten als Pflanzen, wo letztere für euch doch scheinbar eine reinere Seele (»puriorem animam«) haben als Fleisch?«.[47]

Theozentrismus des Christentums

Aus der Sicht des Christentums werden die Pflanzen und Tiere in erster Linie als Diener des Menschen und zu seinem Nutzen verstanden. Thomas von Aquin beruft sich in diesem Zusammenhang auf eine bekannte Stelle der Politik des Aristoteles, der zufolge die Pflanzen um der Tiere willen und beide um des Menschen willen da sind[48], und er kann in gleicher Weise auf die Darstellung der Bibel verweisen, nach der die Pflanzen zur Nahrung des Menschen von Gott erschaffen wurden[49]. Das Leben der Pflanzen und Tiere entbehrt also jedes Selbstzwecks und wird als bloßes Mittel in der teleologisch-theologischen Seinsordnung interpretiert.[50] Rechtliche Relevanz haben die Tiere im Mittelalter in erster Linie insofern, als sie die Eigentumsinteressen des Menschen betreffen; von einer Tierschutzgesetzgebung kann nicht gesprochen werden.[51] Allerdings ist das Weltbild des christlichen Mittelalters nicht im eigentlichen Sinne anthropozentrisch, denn auch der Mensch interpretiert sein Leben als auf Gott ausgerichtet und sieht sich selbst in seiner Struktur und seinem Ursprung analog zu den anderen Lebewesen als Gottes Schöpfung.[52]

Als »kulturelle Handlungshemmung« im Umgang mit der Natur wirkt bis in die Renaissance das Bild von der Natur als lebendigem Organismus und als nahrungsspendende Mutter.[53] Allerdings nimmt der Bergbau im 15. und 16. Jahrhundert einen steilen Aufschwung, so dass von einer Hemmung der Naturausbeutung manchmal wenig zu spüren ist. Die mahnenden Worte M. de Montaignes stellen daher eher eine Ausnahme dar: Am Ende des 16. Jahrhunderts ist er der Auffassung, es bestehe eine Gemeinschaft (»quelque commerce«) und gegenseitige Verpflichtung (»obligation mutuelle«) zwischen dem Menschen und denjenigen anderen Lebewesen, die für seine Gnade und sein Wohlwollen (»la grâce et la bénignité«) empfänglich seien.[54] Es sei eine bloße »leere Einbildung«, die den Menschen dazu verleite, sich von dem »Haufen« der übrigen Geschöpfe abzusondern und eine Sonderstellung anzumaßen (»qu'il se trie soi-même et sépare de la presse des autres créatures«).[55] Die Fähigkeiten und Kräfte, die der Mensch den Tieren, seinen »Brüdern und Gefährten«, zubillige, beruhen nach Montaigne auf einer bloß willkürlichen Zuschreibung.

Frühe Neuzeit: mechanistisches Weltbild

Der Übergang von einem organizistischen zu einem mechanistischen Weltbild im 17. Jahrhundert stellt insofern lediglich eine Anpassung der Theorie an eine schon akzeptierte Praxis dar.[56] Besonders prominent wird die mechanistische Theorie des Lebens in der Philosophie R. Descartes', weil er die nichtmenschlichen Lebewesen als lebendige Automaten interpretiert (↑Organismus/Mechanismus) und damit ethisch neutralisiert. Selbst innerhalb holistischer ontologischer Entwürfe, die weit entfernt von einer einfachen Anthropozentrik stehen, kann den Tieren ein Recht auf ihr Leben bestritten werden: B. Spinoza ist der Ansicht, der Schutz der Tiere sei »mehr in einem eitlen Aberglauben und in weibischer Barmherzigkeit als in der gesunden Vernunft begründet«. Die Empfindungsfähigkeit der Tiere sei kein Argument gegen die Praxis, die Tiere »nach Belieben zu gebrauchen«[57].

An der Einstufung der Pflanzen und Tiere als ethisch neutral ändert sich bis in die Neuzeit im Wesentlichen wenig. Sogar Autoren, die für die Zuschreibung einer Seele zu den Pflanzen argumentieren, wie der Stahl-Schüler M. Alberti, lehnen eine Einbeziehung der Pflanzen in die moralische Ordnung ab – und zwar unter Berufung auf die christliche Lehre.[58] C. von Linné begründet das Fehlen eines Mitleids (»commiseratio«) gegenüber Pflanzen wenig später damit, dass diese kein Widerstreben (»nolle«) zeigten (also

keine Interessen hätten, s.u.).[59] Zeitgenossen Linnés sehen es allerdings anders und begründen das Gebot der moralischen Berücksichtigung der Pflanzen mit ihrer Leidensfähigkeit.[60] Die Argumentationen gegen eine ethische Relevanz der Pflanzen und Tiere stehen im 18. Jahrhundert meist unter einem theologischen Vorzeichen. Verschiedene Argumente lassen sich unterscheiden[61]: Gegen die moralische Relevanz der Tiere spreche zunächst, dass einem weisen Schöpfergott nicht daran gelegen sein könne, den Menschen in moralische Konflikte zu stürzen, indem er dem Menschen einerseits aufträgt, über die anderen Lebewesen zu herrschen, diese aber andererseits auch über einen moralischen Stellenwert verfügen. Ein anderes Argument stützt sich darauf, dass auch die Seele der Tiere durch ihr sinnliches Leben gesündigt habe und daher zu Recht durch den Menschen bestraft werden dürfe.[62] Im Rahmen eines dritten Arguments schließlich wird das Töten der Tiere als Möglichkeit der Befreiung und des Aufstieg ihrer Seelen interpretiert.[63]

Fehlende Rechtsgemeinschaft Mensch-Tier

Weniger theologische Argumente gegen die Einbeziehung der Tiere in die ethische Gemeinschaft werden in der deutschen Frühaufklärung seit Ende des 17. Jahrhunderts ausgehend von rechtstheoretischen Überlegungen vorgebracht. S. Pufendorf und C. Thomasius begründen ihre Ablehnung von Rechtspflichten des Menschen gegenüber den Tieren mit der fehlenden Rechtsgemeinschaft zwischen ihnen.[64] Nach Pufendorf besteht kein Recht und keine wechselseitige Verbindlichkeit zwischen Menschen und Tieren (»nullum hominibus brutisque jus, nullaque obligatio invicem intercedat«[65]). Denn die Tiere seien zu keiner »aus Bündnissen entstehenden Pflicht gegen den Menschen fähig«[66] (»neque illa obligationis ex pacto oriundae adversus homines sunt capacia«[67]). Pufendorf spricht daher von der »Ermangelung gemeinschafftlichen Rechtes«[68] zwischen Menschen und Tieren (»defectu communis juris inter homines & bruta«[69]). An anderer Stelle heißt es bei Pufendorf, die nicht-menschlichen Lebewesen seien nicht Teil dieser Gemeinschaft, weil sie nicht über Vernunft und einen freien Willen verfügen würden und damit keine *persona moralia* seien.[70] Allenfalls eine indirekte Pflicht des Menschen in Bezug auf die leidensfähigen Lebewesen sieht Thomasius, insofern aus den »Pflichten des Menschen gegen sich selbst« die Forderung folge, dass der Mensch seine »Gemüths- und Leibesgüter« durch den »Gebrauch« der anderen Kreaturen nicht »verderbe«, dass er also durch die Grausamkeit im Umgang mit den Tieren nicht selbst verrohe.[71]

Das Argument der fehlenden Rechtsgemeinschaft findet sich im Ansatz bereits bei Aristoteles: Er bestreitet die Möglichkeit einer Rechtsgemeinschaft zwischen Mensch und Tier, weil die Tiere nicht wie der Mensch um des Guten willen, sondern allein aus Leidenschaft handeln bzw. sich verhalten würden und daher keine Verträge abschließen könnten.[72] Aristoteles' Schüler Theophrast bezieht dagegen den entgegengesetzten Standpunkt, indem er die Verwandtschaft von Tier und Mensch betont.[73] Die Epikureer und Stoiker sind wieder auf Seiten Aristoteles', insofern sie eine Rechtsgemeinschaft zwischen Mensch und Tier bestreiten, weil jeder Rechtsanspruch der Tiere gegen die Menschen daran scheitere, dass sie aufgrund ihrer mangelnden Sprachfähigkeit keine Verträge abschließen könnten.[74]

Kants Bioethik

Dieses »Verrohungsargument« – dessen Ursprünge mindestens bis in die Scholastik zurückreichen[75] – führt auch I. Kant einhundert Jahre später im Zusammenhang mit seiner Vernunftethik an. Ebenso wie seine rechtsphilosophischen Vorläufer betrachtet Kant allein das Vernunftvermögen als Kriterium der ethischen Zurechnungsfähigkeit. Für Kant gibt es daher keine Pflichten »gegen«, sondern nur »in Ansehung« von nicht vernunftbegabten Lebewesen. Die »Pflichten in Ansehung« der Tiere werden durch das »Mitgefühl an ihrem Leiden« und die Pflicht gegen sich selbst, die sinnlichen Anlagen zu kultivieren, begründet.[76] Nicht allein in Bezug auf die Tiere, sondern zum Schutz der außermenschlichen Natur insgesamt versteht Kant das Gebot, das Schöne in der Natur nicht zu zerstören, als eine Pflicht gegen sich selbst, »weil es [das Zerstören] dasjenige Gefühl im Menschen schwächt oder vertilgt, was zwar nicht für sich allein schon moralisch ist, aber doch diejenige Stimmung der Sinnlichkeit, welche die Moralität sehr befördert, wenigstens dazu vorbereitet, nämlich etwas auch ohne Absicht auf Nutzen zu lieben (z.B. die schöne Krystallisationen, das unbeschreiblich Schöne des Gewächsreichs)«[77]. Aufgrund seines zentralen Bezugs auf die Vernunft stellt Kants Ethik der Natur weniger eine Anthropozentrik als vielmehr eine *Ratiozentrik* dar (s.o.).[78]

Bioethik im Utilitarismus

Eine gänzlich andere Argumentationslinie zur Begründung einer Bioethik wird ausgehend von einem utilitaristischen Hintergrund entwickelt. Hier ist es nicht die drohende Verrohung des Menschen oder die mögliche Vernünftigkeit der Tiere, die deren moralische Relevanz begründet, sondern allein ihre Leidensfähigkeit.

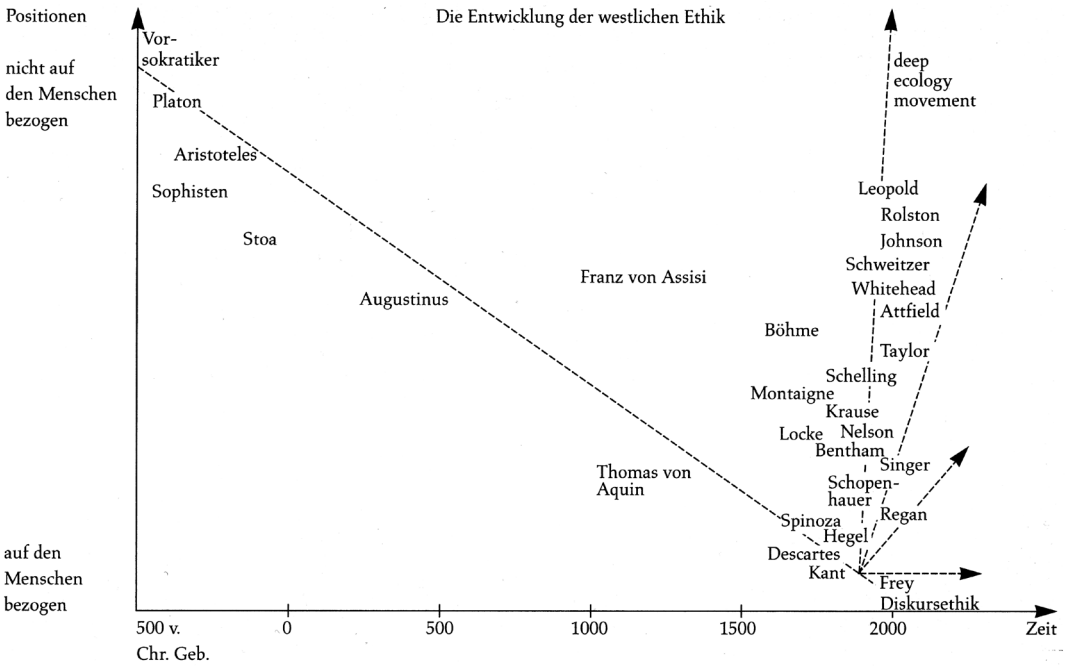


Abb. 43. Das Spektrum ethischer Positionen zwischen Anthropozentrik (unten) und Physiozentrik (oben) und von der Antike (links) bis in die Gegenwart (rechts) (aus Pfordten, D. von der (1996). Ökologische Ethik. Zur Rechtfertigung menschlichen Verhaltens gegenüber der Natur: 96).

Ihre modernen Ursprünge hat diese Bewegung in der individualistisch-liberalistischen Rechtspraxis der angelsächsischen Welt. Der 1641 aufgestellte »Body of Liberties« für Massachusetts enthält in Artikel 92 das Verbot des Tyrannisierens und Quälens von Nutztieren – und hat insofern immer noch eine anthropozentrische Komponente.[79] Frei von dieser Anthropozentrik sind die berühmten Worte J. Benthams zur Frage der moralischen Berücksichtigung von nichtmenschlichen Lebewesen: »the question is not, Can they *reason*? nor Can they *talk*? but, Can they *suffer*?«[80]. Im Rahmen einer utilitaristischen Begründung hat die Bioethik ihre Wurzel in der Leidensfähigkeit von Organismen; insofern sie leiden, wird ihnen auch die Fähigkeit zum Glück zugeschrieben. Das moralische Kalkül zur Bewertung einer Handlung hat die Folgen einer Handlung für alle leidensfähigen Wesen gemäß dem Grundsatz »das größte Glück der größten Zahl« zu berücksichtigen. Diese Rechtfertigungen der Einbeziehung der Tiere in die Ethik, die auf ihrer Empfindungsfähigkeit ruhen (*Pathozentrik*), werden im letzten Drittel des 18. Jahrhunderts v.a. von englischen Philosophen entwickelt.[81] Im Anschluss daran werden moralische Pflichten des Menschen gegenüber Tieren konstatiert.[82]

Solche Forderungen finden ihre Anhänger auch in Deutschland. So fordert W. Dietler 1787 eine »Gerechtigkeit gegen Thiere«, die er mit ihrer Empfindungsfähigkeit und ihrem Dasein als »fühlende Mitwesen« begründet. Neben dem utilitaristisch begründeten Schutz vor Leiden steht auch die Vorstellung einer harmonischen Ordnung der Natur als Ganzer im Hintergrund der Argumentation Dietlers: Rechtmäßig seien allein Handlungen, die »das Gleichgewicht und Bedürfnis des Ganzen« nicht stören.[83] Ähnlich sieht es 1793 der dänische Theologe L. Smith: Er schreibt dem Tier alle die Vermögen zu, die traditionell dem Menschen vorbehalten blieben, so die Urteilsfähigkeit, »ein Gefühl von seiner persönlichen Identität«, Selbstbewusstsein, Wille und ein Empfinden von Freude und Schmerz. Daraus schließt Smith: »Das Thier hat also sein Recht gegen den Menschen, ebensowohl als dieser sein Recht gegen seinen Nebenmenschen und das Thier hat«.[84]

Fraglich bleibt in diesen Ansätzen die moralische Stellung solcher Organismen, denen eine Leidensfähigkeit nicht zugestanden wird, z.B. den Pflanzen. Während Bentham sich diesem Problem noch nicht stellt, wird von einigen seiner Zeitgenossen auch den Pflanzen die Fähigkeit des Erlebens von Leid und

Glück zugeschrieben und damit die Begründung ihrer ethischen Relevanz angestrebt.[85]

Im Allgemeinen gelten aber die Pflanzen bis in die Gegenwart als nicht leidensfähige Lebewesen, und sie werden daher auch im Rahmen eines utilitaristischen Handlungskalküls nicht berücksichtigt. In seiner *Angewandten Ethik* (»Applied Ethics«), von der die Bioethik einen Teil bildet, schließt z.B. P. Singer die Pflanzen wegen ihrer fehlenden Empfindungsfähigkeit (»boundary of sentience«) aus dem Kreis der ethisch relevanten Lebewesen aus.[86] M. Fox spricht 1978 von einer »Gemeinschaft der Leidenden (»fellowship of suffering«) in Bezug auf Mensch und Tier – und unter Ausschluss der Pflanzen.[87] Begründet wird diese Leidensgemeinschaft mit dem »Katzschen Gesetz«, nach dem Mensch und Tier eine ähnliche Gefühlsausstattung haben (↑Gefühl).[88]

Bioethik und Evolution

Einen erheblichen Einfluss auf den bioethischen Diskurs hat C. Darwins Feststellung und Begründung eines phylogenetischen Zusammenhangs aller Lebewesen auf der Erde. Darwin selbst spricht davon, dass wir nicht nur in unseren Krankheiten und Schmerzen mit den Tieren verbunden seien (»animals, our fellow brethren in pain, deseases, death, suffering and famine«), sondern eben auch in unserem genealogischen Ursprung (»our origin in one common ancestor – we may be all netted together«).[89] Im Anschluss daran, wird es als ein bioethischer Fortschritt verstanden, die isolierte Stellung des Menschen naturwissenschaftlich überwinden zu können und ihn als ein Glied in eine Gemeinschaft von Gleichgestellten zu integrieren.[90] Einer der frühen Protagonisten dieser Linie ist H. Salt, indem er in den 1930er Jahren die biologische Verwandtschaft unter den Lebewesen als Maßstab des moralischen Systems ansieht und sich dagegen ausspricht, die Tiere (im Englischen) ›brutes‹ zu nennen: »the basis of any real morality must be the sense of Kinship between all living beings«.[91] Bis in die Gegenwart wird es von einigen Autoren als eine Lehre aus der darwinschen Theorie angesehen, dass der Mensch seine Sonderstellung auch in ethischer Hinsicht aufzugeben habe (Rachels 1990: »Darwinism leads inevitably to the abandonment of the idea of human dignity [… i.e.] the moral doctrine which says that humans and other animals are in different moral categories; that the lives and interests of human beings are of supreme moral importance«[92]).

Fähigkeit zu Interessen

Neben der Vernunft und der Leidensfähigkeit sind noch weitere Begriffe als Basis für eine bioethische Argumentation vorgeschlagen worden. Darunter befindet sich der Begriff des *Interesses*.[93] Das Vorliegen eines Interesses wird zwar von einigen Autoren an eine Empfindungs- und Leidensfähigkeit geknüpft – und in der Folge dessen Pflanzen ein Interesse abgesprochen –, diese Bindung muss aber nicht bestehen.[94] H. Jonas spricht z.B. in Bezug auf alle Lebewesen von dem »absoluten Interesse des Organismus an seinem eigenen Dasein«.[95] Im Allgemeinen wird aber allein Tieren ein Interesse zugestanden. Aus dem Interesse an der eigenen Erhaltung wird versucht, den Selbstzweckcharakter von Lebewesen zu begründen und im Anschluss daran auf sie den kategorischen Imperativ Kants zu beziehen.[96] Wird eine Begründung des Interesses ausgehend von der Empfindungsfähigkeit versucht, dann kann das Interesse ebenso wie die Empfindungsfähigkeit in Graden zugeschrieben werden. Diese Graduierung des Interesses variiert nicht allein zwischen den Arten, sondern auch innerhalb einer Art, denn das Interesse am Leben ist ein Merkmal eines einzelnen Individuums. Die Folge davon ist, dass beispielsweise einigen geistig schwer behinderten Menschen ein geringeres Interesse am Leben als einigen Tieren zuerkannt wird – eine These P. Singers, die viele Kontroversen ausgelöst hat. Gegenstand heftigster Auseinandersetzung ist beispielsweise Singers Vorschlag, »dem Leben eines [menschlichen] Fötus keinen größeren Wert zuzubilligen als dem Leben eines nichtmenschlichen Lebewesens auf einer ähnlichen Stufe der Rationalität, des Selbstbewußtseins, der Bewußtheit, der Empfindungsfähigkeit usw.«.[97]

Ein Vorzug der Ethikbegründung mittels des Konzeptes des Interesses liegt darin, dass auf diese Weise der Wert eines Lebewesens aus der Perspektive dieses Lebewesens selbst vorgenommen wird. Problematisch bleibt aber die Interessenzuschreibung in solchen Fällen, in denen ein Lebewesen keinen Begriff von sich oder seinem zukünftigen Leben hat. Zu unterscheiden ist zumindest zwischen dem Interesse eines Lebewesens, das sich allein auf seine Erhaltung in der Gegenwart bezieht und einem anderen übergreifenden Lebensinteresse, das das langfristige Verfolgen von Zielen betrifft.[98] Diese Unterscheidung wird 1979 von R. Frey betont, der nur Interesse im Sinne von *Wünschen*, nicht aber im Sinne von *Bedürfnissen*, die auch anorganischen Gegenständen wie Maschinen zukämen (z.B. ein Traktor, dem Öl fehlt), als moralisch relevant erachtet. Die moralisch relevante Form der Interessen, also die Fähigkeit zu Wünschen spricht Frey den Tieren ab, weil diese an die Kompetenz des Sprechens und des Habens von Überzeugungen gebunden sei.[99]

1. Schönheit des Überschaubaren
In Organismen, also individuellen organischen Gestaltungen, erscheint die Natur in Form von ganzheitlichen Einheiten, die in ihrer zeitlichen und räumlichen Erstreckung meist scharf begrenzt sind und die durch ihre Aktivitäten die Idenittät des eigenen Körpers bewahren. Selbst ihre oft vielfältigen Tätigkeiten folgen dabei einer ausrechenbaren Regelmäßigkeit und einer klaren funktionalen Ordnung, die auf die immer gleichen Ziele, die Selbsterhaltung und Fortpflanzung, gerichtet sind.

2. Genealogische Verbundenheit
Die Pflanzen und Tiere sind biologische Verwandte des Menschen, weil sie aus einer gemeinsamen Phylogenese hervorgegangen sind. Sie können also als Schwestern und Brüder betrachtet werden, mit denen der Mensch eine gemeinsame Familie bildet. Insofern die rezenten Lebewesen verschiedene Stadien in der Evolutionsgeschichte repräsentieren, kann die Betrachtung der unterschiedlichen Formen des Lebens als ein Blick in die eigene Vergangenheit empfunden werden.

3. Gemeinsame organische Verfassung
Die gemeinsame organische Verfassung verbindet den Menschen mit allen anderen Lebewesen in struktureller Hinsicht. Die Gemeinsamkeiten erstrecken sich vom biochemischen Aufbau aus Kohlehydraten, Proteinen, Fetten und anderen Grundstoffen über die anatomische Gliederung in Zellen, Gewebe und Organe bis hin zu ethologischen Gemeinsamkeiten aufgrund des gleichen Inventars an funktionalen Verhaltensweisen wie Ernährung, Fortpflanzung und Fürsorge für die Nachkommen.

4. Dankbarkeit
Weil die Mikroorganismen, Pflanzen und Tiere die lebensfreundlichen Bedingungen auf der Erde entscheidend mitgeprägt haben und die ökologischen Systeme aufrechterhalten, ist die Existenz des Menschen von ihnen abhängig. Dieses anhaltende Angewiesensein auf die anderen Lebensformen kann Dankbarkeit motivieren.

5. Voyeurismus
Das verborgene Leben und die Heimlichkeit des Verhaltens vieler Tiere bringt es mit sich, dass ihre Betrachtung eine voyeuristische Lust befriedigt. Die Enthüllung auch der verborgensten Lebensäußerungen durch das Kameraauge des Tierfilmers kann als Triumph der menschlichen List über den Versuch des Tieres, sein Geheimnis und seine Intimität zu bewahren, wahrgenommen werden.

6. Selbstbespiegelung
Die organische Welt bietet ein Universum an Verhaltensmustern, emotionalen Stilen und sozialen Rollen, das der Ausbildung der eigenen Identität und der Zuschreibung Fremder dienen kann.

7. Überlegenheitsgefühl
Einblicke in die funktionale Ordnung und das Gleichmaß im Leben der Tiere können ebenso zu einem Gefühl der Überlegenheit führen wie ihre tatsächliche Beherrschung und Ausnutzung für menschliche Zwecke. Einsichten in die Distanzlosigkeit, mit der die Tiere ihren Zielen nachgehen, bieten für den Beobachter die Möglichkeit zur Reflexion und Distanzierung gegenüber den eigenen Zielen.

8. Faszination der Fremdheit
Die Natur erscheint vielfach als das faszinierende Fremde, das eigenen Gesetzen folgt und nicht den Konventionen und Erwartungen menschlicher Umgangsformen entspricht. Kennzeichnend ist dabei die Gleichzeitigkeit einer ursprünglichen, seit Kindertagen vorhandenen Vertrautheit mit der Natur und der Erfahrung des unerfassbar Geheimnisvollen und Verschlossenen, das die Natur als geradezu heilig erscheinen lässt. Gleichzeitig gewährt die Natur also vertraute Geborgenheit und demonstriert gleichgültige Überlegenheit.

9. Fehlender Erwartungsdruck
Die Natur ist das Gegenüber, dem nicht mit der Erwartung der Erwiderung und Reziprozität begegnet wird. Diese von vornherein antizipierte Asymmetrie der Kommunikation ermöglicht einen Kontakt, der auch ohne die Notwendigkeit der eigenen Artikulation vollzogen werden kann. Erfolgt diese doch, kann sie sich als einsames, tiefes Fühlen oder als Selbstgespräch mit der Natur als einer großen wehrlosen Projektionsfläche gestalten. Die Naturliebe entfaltet sich so gerade in Opposition zu einer differenzierten, öffentlichen, mit universalistischem Anspruch auftretenden Kommunikation und stellt sich ihrem Wesen nach als privates, esoterisches Erlebnis dar.

10. Fehlende narzisstische Besetzung
Das Naturerlebnis ist – aufgrund fehlender Erwartungen einer Reziprozität – in der Regel frei von den Verletzungen und Zurückweisungen, die in der Interaktion mit den menschlichen Bezugsobjekten, anfangs v.a. der Mutter, immer gegeben sind. Tiere und Pflanzen bilden demgegenüber narzisstisch nicht besetzte Objekte. Die Verbundenheit zur Natur kann somit einer Abwendung aus Frustration von den Menschen entsprechen.

Tab. 26. Zehn Gründe und psychologische Aspekte der menschlichen Wertschätzung der organischen Natur.

Biozentrismus im 20. Jh.
Eine umfassende moralische Verpflichtung zum Schutz alles Lebenden – also eine *biozentrische* Position der Bioethik – propagiert A. Schweitzer in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts in seiner Ethik der *Ehrfurcht vor dem Leben*. Diese Ehrfurcht besteht nach Schweitzer darin, »daß ich die Nötigung erlebe, allem Willen zum Leben die gleiche Ehrfurcht vor dem Leben entgegenzubringen wie dem eigenen. Damit ist das denknotwendige Grundprinzip des Sittlichen gegeben. Gut ist, Leben erhalten und Leben fördern; böse ist, Leben vernichten und Leben

hemmen«.[100] Die Einstellung der Ehrfurcht fungiert bei Schweitzer nicht in erster Linie als ein ethisches Prinzip für eine Letztbegründung moralischen Handelns, sondern ist Ausdruck einer religiös-mythischen Einstellung zum Lebendigen.

Eine moderne Variante der biozentrischen Auffassung wird seit den 1980er Jahren von P. Taylor vertreten.[101] Taylor argumentiert, lebende Systeme würden eine besondere moralische Stellung einnehmen, weil sie zerstört werden können und ein Interesse an ihrer Erhaltung haben; sie seien daher im Gegensatz zu leblosen Körpern als *teleologische Zentren* aufzufassen (»Each individual organism is conceived of as a teleological center of life pursuing its own good in its own way«[102]).

Eigenwerte und Würde der Tiere

Um den immanenten Charakter des Werthaften der Lebewesen zum Ausdruck zu bringen, ist von ihren ***Eigenwerten*** die Rede.[103] Der Begriff des Eigenwerts erscheint vereinzelt bereits in den Wertlehren des 19. und frühen 20. Jahrhunderts; dort wird er aber meist gerade den Kulturgütern im Unterschied zu natürlichen Gegenständen zugeschrieben.[104] G. Simmel und N. Hartmann sehen aber ausdrücklich auch im Leben als solchem einen Eigenwert realisiert und sprechen vom *Eigenwert des Lebens*; sie versuchen diesen relativ zu den Kulturgütern zu begründen.[105] In der englischsprachigen Literatur wird anstelle des Ausdrucks ›Eigenwert‹ meist die Formulierung *intrinsischer Wert* (»intrinsic value«) von nicht-menschlichen Lebewesen oder Arten verwendet.[106]

Gegen die Vorstellung von intrinsischen Werten wird eine ganze Reihe von Argumenten angeführt.[107] Eine Kritik richtet sich gegen das dahinter stehende atomistische Bild von isolierten werthaften Gegenständen in der Welt. Gerade aus einer ökologischen Perspektive, so wird argumentiert, sollte klar sein, dass alle Dinge miteinander zusammenhängen und auch Werte sich nur relational bestimmen lassen.[108] Bezweifelt wird in Verbindung damit auch, dass Werte überhaupt unabhängig von menschlichen Werturteilen bestehen. Eine andere Kritik richtet sich gegen die Notwendigkeit der Annahme von intrinsischen Werten, weil für die zentralen Belange des Naturschutzes genauso gut und außerdem öffentlichkeitswirksamer mit extrinsischen Werten argumentiert werden könnte.[109] Verteidigt wird das Konzept des intrinsischen Wertes dagegen mit dem Hinweis, dass die Unterscheidung zwischen intrinsischen und extrinsischen Werten in der Ethik und im Alltagshandeln gut etabliert ist und dass nicht wenige Menschen der Natur offensichtlich Gefühle der Achtung und des Respekts entgegenbringen, die als unangemessene Einstellungen bestimmt werden müssten, wenn Naturgegenständen ein intrinsischer Wert generell abgesprochen würde.[110]

Alternativ zur Rede von den Eigenwerten wird von einer ***Würde der Tiere*** oder aller Kreaturen insgesamt gesprochen.[111] Der Ausdruck ›Würde der Tiere‹ erscheint am Ende des 18. Jahrhunderts. Als erster verwendet ihn wohl der dänische Theologe L. Smith (1789: »Die Würde der Thiere ist demnach diese, daß sie als mitwürkende Substanzen zu dem großen Ziel der Vollkommenheit, geachtet werden können, welches der Schöpfer für alle seine Geschöpfe bestimte«[112]; 1791: »Die absolute Würde der Thiere besteht darin, daß sie lebendige, empfindende, intellektuelle Wesen sind, deren jedes für sich bestimmt ist, glücklich zu seyn, weil sie Fähigkeiten und Anlagen haben, Glückseligkeit zu genießen, und durch ihr Daseyn in Besitz von Freude und Glück gesetzt wurden«[113]). Im pädagogischen Kontext erscheint der Ausdruck 1791 in einem Aufsatz von Götze ›Ueber die beste Methode, Kinder von dem gewöhnlichen Kinderfehler: Thiere zu martern, abzubringen‹ (1791).[114] Im 20. Jahrhundert wird v.a. die Rechtfertigung der Würde der Kreatur in der Schöpfungstheologie K. Barths sehr einflussreich.[115]

Ihren prominentesten Ort hat die Formel von der *Würde der Kreatur* zurzeit in der Schweizerischen Bundesverfassung (Art. 120, Abs. 2).[116] Die Begründung der Würde der Kreatur unterscheidet sich meist von der Begründung der Würde des Menschen: Differenzieren lässt sich zwischen einer *dignitas-Tradition* für die Menschenwürde, die auf die Fähigkeit zur Selbstverpflichtung des Menschen verweist, und einer *bonitas-Tradition* der Tierwürde, der das Streben nach Unversehrtheit und Wohl des Organismus zugrunde liegt.[117]

In der deutschen Verfassungstradition wird unter ›Würde‹ stets die Menschenwürde verstanden. Tiere fallen allein unter eine Schutzgesetzgebung. Mit der Verfassungsänderung aus dem Jahr 2002 hat der Tierschutz den Status eines Staatsziels.[118] Es heißt in Artikel 20a: »Der Staat schützt auch in Verantwortung für die künftigen Generationen die natürlichen Lebensgrundlagen und die Tiere im Rahmen der verfassungsmäßigen Ordnung durch die Gesetzgebung und nach Maßgabe von Gesetz und Recht durch die vollziehende Gewalt und die Rechtsprechung«. Die drei Wörter »und die Tiere« sind durch eine Abstimmung im Bundestag am 17.5.2002 dem Artikel hinzugefügt worden.

Kritik am Biozentrismus

Die Kritik an biozentrischen Standpunkten greift unter anderem an der Frage an, wie in moralisch relevanter Weise zwischen lebenden und leblosen Körpern unterschieden werden kann. Es wird argumentiert, dass auch nicht-lebende Gegenstände in gewisser Weise geschädigt werden können (z.B. Steine wie Stalaktiten). Werden von den Verfechtern biozentrischer Standpunkte die intrinsischen Ziele, Zwecke oder Interessen von Lebewesen ins Feld geführt, dann verweisen Kritiker auf das Fehlen einer klaren Bestimmung der Grenze zwischen teleologisch und nicht teleologisch organisierten Systemen (↑Zweckmäßigkeit). Viele Kritiker des Biozentrismus sind sich darin einig, dass nicht in allen Fällen einem Lebewesen der größere moralische Wert gegenüber einem leblosen Körper zuzuerkennen sei.[119]

Vertreter einer utilitaristischen Ethik wie P. Singer wenden darüber hinaus gegen die biozentrische Position ein, dass nicht die Lebendigkeit als solche den moralisch relevanten Punkt treffe, sondern vielmehr andere, durch die Lebendigkeit erst ermöglichte Vermögen von Lebewesen, wie z.B. Empfindungsfähigkeit und Bewusstsein. Diese eigentlich ethisch relevanten Eigenschaften kämen aber durchaus nicht allen Lebewesen zu. So sei es »zumindest unklar, warum wir größere Achtung vor einem Baum als vor einem Stalaktiten oder größere Achtung vor einem einzelligen Organismus als vor einem Berg empfinden sollten«.[120]

In ähnlicher Weise, aber eingeschränkt auf den Bereich der Lebewesen, argumentiert T. Regan, Rechte und »inhärente Werte« ließen sich nur für ein Wesen begründen, das ein »empfindendes Subjekt eines Lebens« (»experiencing subject of a life«) ist, d.h. ein Wesen, das individuelle Erfahrungen macht und über ein »individuell erlebtes Wohlergehen« verfügt – nach Regen zählen dazu durchaus viele Tiere, nicht aber die Pflanzen und niederen Tiere.[121]

In extremer Weise spricht P. Carruthers den Tieren im Allgemeinen ein phänomenales Bewusstsein und damit ein bewusstes Schmerzempfinden gänzlich ab; aufgrund ihrer fehlenden kognitiven und sprachlichen Kompetenzen seien die Tiere nur zu einem unbewussten Leiden ohne Subjektivität (»suffering without subjectivity«) in der Lage.[122]

E. Tugendhat weist 1990 außerdem darauf hin, dass die Ausdehnung der Grenzen der moralischen Gemeinschaft nicht »ohne Verlust an moralischem Gewicht« erfolgen könne.[123] In dem Maße, in dem der Bereich der Objekte der Moral ausgeweitet wird, erfolgt danach also eine Verminderung des »moralischen Gewichts« der einzelnen Beziehung und der moralischen Verpflichtung insgesamt.

»Einer meiner Freunde ist Tierarzt in einem Zoo, und er hatte mich zu einem Rundgang eingeladen. Sein besonderer Wunsch war es, mich mit dem weiblichen Orang-Utan bekanntzumachen. Es war ein sehr heißer Tag, ich hatte meine Jacke ausgezogen und die Hemdsärmel hochgerollt. Als ich ihren Käfig betrat, nahm sie meine Hand und hielt sie in festem Griff. Dann hielt sie mein linkes Handgelenk fest und glitt mit dem Finger an einer tiefen, deutlich sichtbaren Narbe an meinem linken Unterarm entlang, während sie mir direkt in die Augen blickte. Dann ergriff sie mein rechtes Handgelenk, strich mit demselben Finger über den unbeschädigten Unterarm und sah mich fragend an. Dann wiederholte sie das gleiche entlang der Narbe. Das Gefühl, daß sie mich nach der Bedeutung der Narbe fragte, wie ein Kind es tun würde, war unwiderstehlich: so unwiderstehlich, daß ich mich dabei erwischte, wie ich ihr antwortete, so als würde ich mit einem Ausländer sprechen, der nur begrenzt Englisch versteht: ›Alte Narbe‹, sagte ich. ›Operation. Die Ärzte haben es getan.‹ Mich überkam eine Woge der Frustration, daß ich ihr nicht antworten konnte. Ich muß gestehen, daß ich während der nächsten Stunden irgendwie benommen war, so sehr überwältigte mich die Tatsache, daß ich, wenn auch nur für Augenblicke, die Spezies-Barriere übersprungen hatte. Noch heute kann ich an diesen Augenblick weder denken noch darüber sprechen, ohne einen Schauer der Ehrfurcht und der Großartigkeit zu verspüren.«

Tab. 27. Eine Begegnung zwischen Mensch und Menschenaffe (aus Rollin, B.E. (1983). Der Aufstieg der Menschenaffen: Erweiterung der moralischen Gemeinschaft. In: Cavalieri, P. & Singer, P. (Hg.) (1994). Menschenrechte für die großen Menschenaffen, 315-336: 328).

Bioethischer Gradualismus

Entsprechend der abgestuften Verwirklichung des als wertvoll beurteilten Vermögens wird auch eine »abgestufte Solidarität« des Menschen gegenüber den Tieren gefordert. O. Höffe formuliert es 1984 so: »Tiere bei denen auf ihrer Organisationsstruktur (Haut- und Gehirnstruktur) ein qualitativ höherer Grad von Schmerz- und Angstfähigkeit zu erwarten ist, verdienen eine größere Rücksicht als Tiere mit einem qualitativ geringeren Grad von Schmerzfähigkeit«[124]. Dieser *Gradualismus* in der Tierethik findet heute viele Anhänger.[125]

Probleme ergeben sich allerdings bei der Feststellung und Quantifizierung der Schmerzempfindlichkeit der Organismen verschiedener Tierarten. Daneben ist auch die Frage nach der Bewertung von Erinnerung und Antizipation von Schmerzen offen. P. Singer argumentiert in seiner ›Praktischen Ethik‹ (1979/93), Menschen würden aufgrund ihrer ausgeprägten Fähigkeit zur Erinnerung und zur Planung ihrer zukünftigen Aktivitäten nicht nur über ein *bio-*

logisches Leben, sondern auch über ein *biografisches Leben* verfügen.[126] Weil jeder Mensch, als *Person*, dazu fähig sei, »Wünsche hinsichtlich seiner eigenen Zukunft zu haben«, ende mit dem Tod eines Menschen nicht nur das Leben eines empfindungsfähigen Wesens (wie eines Tieres), sondern auch das eines planenden und hoffenden Wesens.[127] Aufgrund des fehlenden individuellen biografischen Bewusstseins bei (den meisten) Tieren sei der schmerzfreie Tod eines solchen Tieres moralisch unbedenklich, wenn er nur durch die Erzeugung eines Tieres der gleichen Art kompensiert werde: »Wenn also Fische in bewußtlosem Zustand getötet und durch eine ähnliche Zahl anderer Fische ersetzt würden […], gäbe es – aus Sicht des Fischbewußtseins – keinen Unterschied zu dem Fisch, der ein Bewußtsein verliert und wiedergewinnt«.[128]

In ähnlicher Weise hält D. Birnbacher 1980 das Selbstbewusstsein und die Reflexionsfähigkeit des Menschen hinsichtlich der Gewichtung von Schmerzen für relevant, denn der menschliche Schmerz werde dadurch »mehrfach gespiegelt und dadurch verstärkt«.[129] Der Mensch sei seinen Schmerzen »in unverwechselbarer Weise ausgeliefert und anheimgegeben«. Umgekehrt könne aber auch argumentiert werden, die ohne Reflexionsfähigkeit ausgestatteten Tiere seien ihren Schmerzen insofern stärker ausgeliefert, als sie weniger Möglichkeiten hätten, diese zu beseitigen oder zu lindern oder das Ende der Schmerzen zu antizipieren.[130] So wie es eine Entlastung des Tieres ist, dass es möglichen Schmerz nicht antizipieren kann, so ist es seine Belastung, dass es dessen Ende nicht antizipieren kann. Es ergibt sich also keine eindeutige Antwort auf die Frage, was schwerer wiegt.

Physiozentrismus, Ökoethik und Tiefenökologie

Über eine biozentrische Position hinausgehend, fordern *physiozentrische* Standpunkte eine moralische Berücksichtigung auch der anorganischen Natur. Einer der profiliertesten Vertreter im 20. Jahrhundert ist A. Leopold, der 1949 in seiner *Land-Ethik* (»landethic«) den moralischen Status von Boden, Wasser, Pflanzen und Tieren, d.h. zusammen dem *Land* behauptet.[131] Der Grundsatz der Landethik von Leopold lautet, dass etwas richtig ist, wenn es helfe, die Integrität, Stabilität und Schönheit eines ökologischen Gemeinwesens zu bewahren (»A thing is right when it tends to preserve the integrity, stability, and beauty of the biotic community«).[132] Diese Position wird bis in die Gegenwart verteidigt[133] und in der sogenannten *ökologischen Ethik* oder *Ökoethik*[134] ausgebaut (s.u.): Unabhängig vom Nutzen für den Menschen wird den natürlichen Systemen ein Wert zugeschrieben. Die Frage, ob Ökosystemen als Ganzen ein Wert zukommt – oder sie sogar die eigentlichen Träger von Werten seien (»Ökozentrik«) – oder nur insofern sie aus wertvollen Lebewesen zusammengesetzt sind, wird im Anschluss daran kontrovers diskutiert.[135]

Programmatisch nennt sich die Bewegung, die die Gefährdung der Umwelt (im Sinne der Selbstgefährdung des Menschen) auf grundsätzliche Einstellungen des Handelns und der Werteorientierung zurückführt, ***Tiefenökologie*** (»deep ecology«).[136] In ideologischer Hinsicht wird die liberale, kapitalistische Wirtschaft und die Technologisierung der Welt[137] oder das christliche Gebot der Unterwerfung der Natur[138] als Grund für die ökologische Selbstgefährdung des Menschen gesehen.

Vermittelnde Positionen

Die schroffe Gegenüberstellung von Anthropozentrik und nicht-anthropozentrischer Ethik, wie der Biozentrik, die kein Drittes zwischen diesen beiden Alternativen kennt, wird zwar bis in die Gegenwart vertreten, aber auch vermittelnde Positionen beginnen sich zu entwickeln. Nach diesen vermittelnden Standpunkten sind die nichtmenschlichen Lebewesen zwar nicht als Subjekte der Moral zu verstehen – weil sie sich nicht zu Handlungen verpflichten können und nicht an der Diskursgemeinschaft teilhaben – deshalb fallen sie aber noch nicht völlig aus der Sphäre der Moral heraus.[139] Unumstritten ist ihr instrumenteller Wert für das Überleben des Menschen und auch in ästhetischer Hinsicht verkörpern sie Werte – es kann also »intrinsische außermoralische Werte«[140] geben. Es gibt außerdem eine starke affektive Bindung an alles Lebendige, die sich etwa aus dem Gefühl der gemeinsamen organischen Verfasstheit ergeben kann: dem Vorliegen von Bedürfnissen und Interessen, dem Streben nach Selbsterhaltung und der Verbundenheit in einer gemeinsamen Evolutionsgeschichte. Diese affektive Komponente muss aber nicht die rationalen Fundamente der Moral betreffen; ihr mangelt vor allem der symmetrische Charakter der wechselseitigen Anerkennung, der für die sozialen Aspekte der Begründung der Ethik fundamental ist.

Die Diskussion läuft also darauf hinaus, abgestufte intrinsische Werte in der Natur anzuerkennen und diese in einem Interessenkalkül gegeneinander abzuwägen.[141] Die von nicht wenigen Autoren in begründungstheoretischer Hinsicht als unausweichlich angesehene Anthropozentrik (oder Ratiozentrik) – B. Irrgang spricht von der »methodisch unhintergehbaren Anthropozentrik jedweder Ethik«[142], D. Böhler von einem »unvermeidlichen geltungslogischen An-

thropozentrismus der Ethik«[143] – wird dabei verbunden mit einer Lösung von der Anthropozentrik in Bezug auf die Objekte des Schutzes. Einigkeit besteht in der Diskussion weitgehend darüber, dass eine unkritische Anthropozentrik gerade für das Überleben des Menschen problematisch ist. Es lässt sich hier geradezu von einem Paradox der Anthropozentrik sprechen: »Die anthropozentrische Denkweise selbst ist es, die droht, den Menschen zu zerstören«, wie es R. Spaemann 1978 formuliert.[144] Ähnlich heißt es 1984 bei K.M. Meyer-Abich: »Die Anthropozentrik kann den Menschen nicht schützen«.[145] Selbst im Begründungszusammenhang einer vernunftzentrierten Auffassung wie der Diskursethik wird eingeräumt, »daß eine neuartige Haltung des Respekts oder selbst der *Ehrfurcht vor der Natur* [...] in einem bestimmten Sinne unentbehrlich sein mag: nämlich als *Motivation* für die Akzeptanz und die Realisierung jener Verhaltensänderungen, die tatsächlich von jeder Ethik der Mitverantwortung zu fordern sind, die als angemessene Antwort auf die ökologische Krise gelten dürfte«.[146] Die emotionale Komponente in der Motivation des menschlichen Handelns bedinge es, dass nur eine Haltung des Respekts gegenüber der Natur den Menschen vor der drohenden Selbstzerstörung bewahre, so das Argument. Weil die instrumentelle Betrachtung der Natur zur Gefährdung der Lebensgrundlage des Menschen geführt habe, wird in einer strategischen Überlegung davon abgerückt, die Natur allein als Mittel zur Beförderung menschlicher Interessen zu verstehen, auch wenn argumentativ die anthropozentrische Position nicht verlassen wird. Der bio- oder physiozentrische Standpunkt muss also allein für pädagogische Maßnahmen eingenommen werden: um im Handeln der verantwortlichen Agenten die Einsicht in deren Abhängigkeit vom Ganzen der Natur zu verankern.

Rechte der Natur und Unverfügbarkeit

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts finden die tierethischen Überlegungen Berücksichtigung in der Rechtsprechung. So stellt Sachsen als erstes deutsches Land 1838 die boshafte und mutwillige Tierquälerei unter Strafe.[147] Ende des 20. Jahrhunderts wird darüber hinaus die Anerkennung nicht nur von Schutzrechten, sondern auch von Individualrechten für zumindest die Großen Menschenaffen gefordert (»Great Ape Project«).[148] S. Wise und andere argumentieren engagiert dafür, dass die Menschenaffen und andere Tiere wie Delphine, Elefanten und einige Papageien über Fähigkeiten des Wünschens und des intentionalen Handelns verfügen und außerdem ein Bild von sich selbst haben würden. Diese Fähigkeiten würden zu einer »praktischen Autonomie« der Tiere führen, die es rechtfertigen würde, ihnen grundlegende Rechte einzuräumen (die ebenso wie für unmündige Menschen advokatorisch vertreten werden müssten).[149]

1	Anthropozentrische Argumente: Nutzen der Natur für den Menschen
1.1	Natur als Lebensgrundlage: Abhängigkeit des Menschen von der Natur: Nachhaltigkeit
1.2	Natur als Erholung: Entspannung- und Erlebnisqualität von Natur
1.3	Natur als Heimat: charakteristische Eigenart der Natur als Teil der eigenen Identität
1.4	Naturästhetik: Schönheit und Erlebnispotenzial von Natur
1.5	Naturerfahrung als Sensibilisierung: Naturbeobachtung als ästhetische Schulung
1.6	Natur als Differenz zur Kultur: Natur als wertvoller Gegensatz zur Welt der Artefakte
1.7	Biophilie: Natur als Ursprung und Partner des Menschen in Evolution und Koevolution
1.8	Rechte von und Pflichten gegenüber zukünftigen Generationen
2	Physiozentrische Argumente: Eigenwert der Natur
2.1	Pathozentrismus: Schutz der Tiere (und Pflanzen) als empfindungsfähige Wesen
2.2	Biozentrismus: Eigenwert der belebten Natur
2.3	Ökozentrismus: Wert intakter Ökosysteme als funktionale Ganzheiten

Tab. 28. Typen von Begründungen für den Naturschutz (in Anlehnung an: Körner, S., Nagel, A. & Eisel, U. (2003). Naturschutzbegründungen; Ott, K. (2004). Begründungen, Ziele und Prioritäten im Naturschutz. In: Fischer, L. (Hg.). Projektionsfläche Natur, 277-321).

Ein ursprünglich juristischer Terminus dient in den bioethischen Debatten seit Ende der 1980er Jahre zur Bezeichnung des besonderen Status von natürlich gewachsenen Einheiten wie den Lebewesen: der Begriff der ***Unverfügbarkeit***. Das Wort entstammt der juristischen Sprache, insbesondere dem Erbrecht (Rumpf 1824: »Indisponibel, l. unverfügbar, worüber man nicht frei schalten kann«[150]; Mozin et al. 1842: »Indisponibilité, […] Jur. […] Unverfügbarkeit, Unveräußerlichkeit, Unvermachbarkeit«[151]; Heffter 1844: »wie schwer ein politisches Testament, ein Testament über das Unverfügbare!«[152]; Gaume 1845: »Augustus und die römische Gesetzgebung hatten […] ihr Vermögen [d.i. das Vermögen einer Frau …] mit Unverfügbarkeit belegt«[153]; König 1846: »Das reine Einkommen von dem unverfügbaren Waldkapitale steht meist bedeutend niedriger, als der gewerbliche Zinsfuß«[154]; Morgenstern 1849: »die Unverfügbarkeit der Erbgüter«[155]; Sohm 1906: »Das Eigentümliche der personenrechtlichen Rechte ist […]

ihre Unverfügbarkeit«[156]). In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck neben seinem juristischen Gebrauch auch im theologischen Kontext (vgl. z.B. Bultmann 1949: »die unbegreifliche, dem Denken unverfügbare Übermacht Gottes«[157]; »in der Sphäre des Alten Testaments [ist] das Bewußtsein der Unverfügbarkeit der Welt stark und lebendig geblieben«[158]). Im Kontext der ethischen Debatten um die Gentechnik und den Naturschutz ist der Ausdruck spätestens seit 1980 in Gebrauch (Eibach 1980: »Unverfügbarkeit der Natur? Ist es, und wenn ja, mit welcher Legitimation ist es erlaubt, so tiefgreifend in die Natur einzugreifen, wie es durch die Gentechnik möglich ist?«[159]; Altner 1980: »[In der Genmanipulation] wird die Ignorierung der unverfügbaren Geschichtlichkeit des Lebens auf die Spitze getrieben«[160]; Habermas 2001: »die Unverfügbarkeit eines kontingenten Befruchtungsvorgangs«[161]; »[Durch die Gentechnik verlieren] Zeugung und Geburt jenes für unser normatives Selbstverständnis wesentliche Element der naturwüchsigen Unverfügbarkeit«[162]). Die Unverfügbarkeit des natürlich Gewordenen, die sich in ihrem natürlichen, nicht durch eine zielestzende Instanz geplanten Ursprung zeigt, gilt als Argument für den besonderen moralischen Status der Lebewesen im Vergleich zu technisch erzeugten Gegenständen.

Die der Natur zugeschriebene Unverfügbarkeit oder Erhabenheit kann als ein Aspekt in einer ganzen Reihe von psychologischen Motiven und Gründen für die menschliche Naturverbundenheit, insbesondere auch die Tier- und Pflanzenliebe verstanden werden (vgl. Tab. 26).

Natur als zweckfreie ästhetische Ressource

Für die Unverfügbarkeit schutzwürdiger Naturgüter oder von Bereichen der Natur (Schutzgebieten) kann nicht nur aus deren Perspektive, sondern auch aus der Perspektive des Menschen argumentiert werden. Denn diese Güter oder Bereiche ermöglichen eine Erfahrung von natürlichen Verhältnissen und Zweckrelationen, die jenseits der vom Menschen gesetzten Ziele liegen. A. Krebs schreibt im Jahr 2000 dieser Erfahrungsmöglichkeit eine sinnliche, ästhetisch-kontemplative und identitätsstiftende Bedeutung zu, die es für zukünftige Generationen zu erhalten gelte. Es stelle »gerade die Tatsache, daß (insbesondere die wilde) Natur als das nicht vom Menschen Gemachte keine Spuren menschlicher Zwecksetzung aufweist, eine ästhetische Attraktion dar, die Kunstwerke nicht bieten und prinzipiell nicht bieten können«.[163] Weil die Natur für sich genommen nicht in den universalen Zweckzusammenhang der menschlichen Welt eingebunden sei, stelle sie der ästhetisch-kontemplativen Betrachtung einen Bereich der »nicht-funktionalen Wahrnehmung« bereit.[164]

Allerdings kann gefragt werden, ob in einer Welt, in der auch Gebiete zum Schutz der Natur und Programme zum Schutz einzelner Organismen und Arten aktiv vom Menschen betrieben werden, die unberührte Natur überhaupt noch vorhanden ist und ob in einer Landschaft oder einem Lebewesen einer seltenen Art überhaupt noch die Unverfügbarkeit der Natur und nicht vielmehr ein Schutzobjekt gesehen werden kann. In diesem Sinne sind wir an einem Punkt angelangt, in dem es die Natur als solche auf der Erde nicht mehr gibt. Alle Wesen sind nur noch »Existenzen von unseren (technischen) Gnaden«, so dass »ich in einer Welt lebe, in der ich, selbst wenn ich ein Rotkehlchen sehe, die gesamte zivilisatorische Menschheit in diesem Rotkehlchen mitsehen muss. […] Es gibt nichts mehr ohne uns. Wir sind in allem«, wie es der Schriftsteller Andreas Maier 2011 resigniert formuliert.[165]

Tierethik

Seit dem 19. Jahrhundert wird die Debatte um die ethische Einstellung gegenüber Tieren unter dem Titel ›Tierethik‹ geführt. I. Bregenzer formuliert das Thema der Tierethik 1894 als die »sittlichen und rechtlichen Beziehungen zwischen Mensch und Thier«.[166] Im Englischen erscheint der Begriff in dieser Bedeutung ein knappes halbes Jahrhundert früher (Harbaugh 1854: »[Audubon] wished to draw and describe the bird [a Mississippi Kite] for the benefit of science; and thus his love of knowledge rose higher than his love of charity [and he shot two birds]. The poor birds became martyrs to science. It is a question of animal ethics«[167]).

Im Englischen erscheint der Ausdruck auch bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts; er wird zu dieser Zeit aber auf das Verhalten von Tieren untereinander bezogen (Anonymus 1829: »Animal Ethics. Instincts of the missel thrush«[168]). Auch die englischsprachige Debatte um die »Tierethik« am Ende des 19. Jahrhunderts ist vielfach auf die Frage nach dem ethischen Verhalten der Tiere untereinander konzentriert, also auf die Frage nach einer Ethik unter Tieren. So formuliert H. Spencer 1890 eine ›Tierethik‹ (»Animal-Ethics«), in der es genau um dieses zwischentierliche Verhalten geht: »there is a conduct proper to each species of animal, which is the relativeley good conduct – a conduct which stands toward that species as the conduct we morally approve stands toward the human species«[169]. Spencer

versucht einige allgemeine Prinzipien einer Tierethik dieser Art aufzustellen, so die Richtlinie, dass das Ziel des Verhaltens der Schutz der Art insgesamt, und nicht das Wohl einzelner Individuen ist (weil in der Natur die Selbsterhaltung der Arterhaltung untergeordnet sei). Nach dem Gesetz der subhumanen Gerechtigkeit (»law of sub-human justice«) erhalte jedes Individuum die Fürsorge und Strafe, die seiner eigenen Natur entspreche.[170] In der Diskussion dieser »Tierethik« wird es aber auch als problematisch empfunden, überhaupt von ›Tierethik‹ zu sprechen (Bruce 1897: »a very questionable use of language«), weil die Ausrichtung des Verhaltens der Tiere auf Selbst- und Arterhaltung doch nicht ›ethisch‹ im eigentlichen Sinne genannt werden könne.[171] Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird auch im Englischen unter der Tierethik primär das moralische Verhältnis des Menschen zu den Tieren verstanden.

In der neueren Diskussion um eine Tierethik seit den 1980er Jahren geht es u.a. um die Frage, ob Tieren oder allgemein Lebewesen ein intrinsischer Wert zukomme und was damit gemeint sein könne.[172] Es wird auch dafür argumentiert, dass nicht nur Individuen, sondern auch Arten von Tieren und Pflanzen einen moralischen Status haben.[173] Unstrittig ist aber, dass aufgrund der ökologischen Abhängigkeiten voneinander eine »Schicksalsgemeinschaft zwischen Tier und Mensch« (Bodenstein 1982) besteht.[174]

Umweltethik

Der Ausdruck ›Umweltethik‹ (engl. »environmental ethics«) wird 1969 von F. Tysen, einem Mitglied des kalifornischen ›Environmental Quality Study Council‹ (EQSC) geprägt. Tysen schlägt bei einem Treffen des Council am 10. April 1969 vor, der Council solle Regeln einer »Umweltethik« entwickeln.[175] Das Wort etabliert sich in den frühen 1970er Jahren.[176] Es wird weitgehend gleichbedeutend mit dem Ausdruck ***ökologische Ethik*** (»ecolological ethics«) verwendet, der bereits seit den 50er Jahren auftritt (Glikson 1955: »ecological ethics are also the ethics of Regional Planning«[177]).

Im Unterschied zur Bioethik Potters, die ein auf den Menschen gerichtetes Ziel verfolgt, wird bei den späteren bio- oder physiozentrischen Standpunkten nicht mehr das Überleben des Menschen als alleiniger Wert gesehen, sondern den Tieren und Pflanzen oder der Natur insgesamt ein Eigenwert zugeschrieben. Ansichten dieser Richtung beginnen sich parallel zu der Bioethik in den frühen 70er Jahren zu entwickeln.[178]

Zu den Hauptvertretern einer ökologischen Ethik zählen in den Vereinigten Staaten J.B. Callicott[179], Holmes Rolston III[180] und P.W. Taylor[181] sowie in Deutschland K.M. Meyer-Abich[182]. Auch die Diskursethik nimmt sie auf und fordert advokatorische Vertretung der Natur in den ethischen Diskursen des Menschen.[183]

Naturschutz

Das Wort ›Naturschutz‹ wird seit 1888 von E. Rudorff, zunächst allein in seinen Tagebüchern, verwendet.[184] Der Begriff wird geprägt im Zusammenhang mit der Landschafts- und Naturdenkmalpflege. Für Rudorff steht der Naturschutz in Verbindung zum *Heimatschutz*, in dem es ihm um den ganzheitlichen Schutz der heimatlichen Landschaft als dem Lebensraum des Menschen geht.

Parallel zu den Bemühungen Rudorffs um eine Verankerung des Naturschutzes im öffentlichen Bewusstsein stehen die Versuche von H. Conwentz, das gleiche Ziel von einem naturwissenschaftlichen Hintergrund aus zu erreichen. Conwentz geht dabei vom Begriff des *Naturdenkmals* aus, der sich bereits im 18. Jahrhundert zusammen mit der Rede von *Monumenten der Natur* findet, z.B. bei Alexander von Humboldt in Bezug auf alte imposante Bäume.[185] Conwentz' Denkschrift über die Gefährdung der Naturdenkmäler[186] geht der 1906 erfolgten Einrichtung der ersten »Staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege« in Preußen voraus. Conwentz wird der erste Leiter dieser Stelle.

Für eine Schutzwürdigkeit von Naturregionen oder einzelner Organismen wird seit der Antike argumentiert. Platon beschreibt die Folgen der Entwaldung und Bodenerosion auf der Halbinsel Attika in drastischen Worten.[187] Der Schutz vielfältiger und charakteristischer Landschaften wird v.a. in Zeiten ihrer fortschreitenden Zerstörung durch den Menschen gefordert. Häufig bildet dabei das vitale, ästhetische und ökonomische Interesse des Menschen das eigentliche Ziel der Argumentation; die schöne oder produktive Natur wird als Mittel für ein gesundes und erfülltes menschliches Leben gesehen.

Bereits im 16. und 17. Jahrhundert werden vereinzelte chemische Belastungen der Umwelt durch menschliche Aktivitäten beklagt, z.B. der Smog in London in einer Flugschrift aus dem Jahr 1661.[188] Seit der industriellen Revolution in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts ist die Belastung der Umwelt durch industrielle Produktion omnipräsent geworden. Für einen Schutz der urwüchsigen oder mäßig kultivierten Landschaft wird im 19. Jahrhundert in erster Linie von Seiten des städtischen Bürgertums argumentiert. C. Fraas, der sich um eine Renaturie-

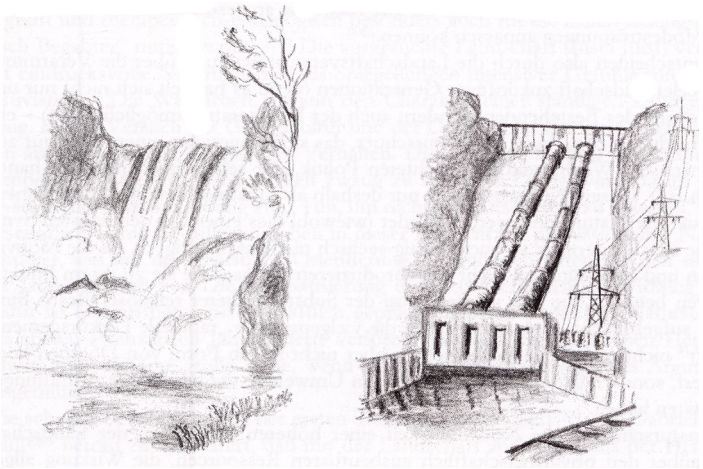


Abb. 44. Naturschutz und Umweltschutz (Zeichnungen von Helgard Uhrmeister; aus Falter, R. (2006). Natur prägt Kultur. Der Einfluß von Landschaft und Klima auf den Menschen. Zur Geschichte der Geophilosophie: 542).

rung griechischer Karstgebiete bemüht, prangert die Entwaldung weiter Gebiete im Mittelmeerraum als menschlichen Raubbau an der Natur an.[189]

Im späten 19. und frühen 20. Jahrhundert finden sich Klagen über die destruktiven Eingriffe des Menschen in die Natur und Plädoyers für den Naturschutz gerade auch bei den klassischen Gründungsvätern der Ökologie, die detaillierte Beschreibungen von Biozönosen und Ökosystemen liefern. Ökologische Einsichten werden mit Anmerkungen zum Naturschutz verwoben. K. Möbius, der Begründer des Biozönsebegriffs bemerkt 1877: »Durch Überfischung hat man eine Menge der fruchtbarsten westeuropäischen Austernbänke verödet. Der frühere Fischreichtum vieler süßer Gewässer ist durch schonungsloses Wegfangen der kaum geschlechtsreif gewordenen Fische verschwunden«.[190] Und bei V.E. Shelford heißt es 1913 drastisch: »Man is the master of all destroyers. Where are the bison, the beaver, the elk, the thousand and one denizens of the primeval forest and prairie?«[191]

Schutzverordnungen

Die spätmittelalterlichen Schutzverordnungen von Wald und Forst in Deutschland haben einen ökonomischen Hintergrund. Als erstes Gebiet Deutschlands, das um seiner Schönheit willen geschützt wird, gilt der ›Drachenfels‹ im Siebengebirge, der bereits 1836 unter Schutz gestellt wird. Großflächige Schutzgebiete mit urwüchsiger Landschaft werden – zuerst in den USA – als *Nationalparks* ausgezeichnet, der erste von ihnen der ›Yellowstone-Nationalpark‹ wird 1872 gesetzlich geschützt. Die ersten Nationalparks in Europa werden 1909 in Schweden und 1914 in der Schweiz ausgewiesen.

Während der Naturschutzgedanke anfangs in enger Verbindung zum Heimatschutz steht und insofern als nationale Aufgabe verstanden wird, kommt es am Ende des ersten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts zu ersten internationalen Konferenzen. Vor allem unter dem Vorzeichen der Natur als Vorbild künstlerischer Gestaltung, u.a. angeregt durch den Dichter J. Lahor, wird 1909 in Paris der ›Erste Internationale Kongress für Landschaften‹ abgehalten. Als Begründer des internationalen Naturschutzes gilt der Schweizer Paul Sarasin, der 1908 auf dem 8. Internationalen Zoologenkongress in Graz zur Gründung einer »Internationalen Kommission für Naturschutz« aufruft. Die ›Erste Internationale Naturschutzkonferenz‹ wird 1913 in Bern abgehalten; auf dieser Konferenz wird eine beratende Kommission für den internationalen Naturschutz mit Sitz in Bern gegründet.[192]

Durch den Ersten Weltkrieg werden die Versuche der Institutionalisierung des internationalen Naturschutzes zunächst unterbrochen; die rechtliche Verankerung des Naturschutzes wird aber auf nationaler Ebene fortgeführt. So wird 1919 die Schutzwürdigkeit von Naturdenkmälern und Landschaft in der Weimarer Verfassung festgestellt und der Naturschutz damit als Staatsaufgabe anerkannt. Die »Reichsstelle für Naturschutz« gibt ab 1922 die Zeitschrift ›Naturschutz. Monatsschrift für alle Freunde der deutschen Heimat‹ heraus. Auf Betreiben von W. Bode, F. Ecker und H. Löns werden Teile der Lüneburger Heide 1920 zum ersten deutschen »Naturschutzpark« erklärt. Bis 1933 werden in Preußen insgesamt etwa 400 Naturschutzgebiete ausgewiesen. 1935 wird das erste Reichsnaturschutzgesetz erlassen, das bis zum Inkrafttreten des Bundesnaturschutzgesetzes (BNatG) 1976 wirksam ist. In Artikel 75 des Grundgesetzes von 1949 behält sich der Bund das Recht vor, Rahmenvorschriften über »den Naturschutz und die Landschaftspflege« zu erlassen. 1994 machen die 5.314 Naturschutzgebiete der Bundesrepublik Deutschland etwa 1,9% der Landesfläche aus. Beiträge zur Geschichte des Naturschutzes leistet die ›Stiftung Naturschutzgeschichte‹.[193]

Auch die internationalen Bemühungen finden in den 20er Jahren ihre Fortführung, u.a. mit dem

›Ersten Internationalen Kongress für Naturschutz‹ 1923 in Paris und der Gründung des ›Internationalen Büros für Naturschutz‹ 1928 in Brüssel. Weltweit gibt es 1939 etwa 300 Nationalparks.[194] Unter der Schirmherrschaft der UNESCO wird 1948 die ›International Union for the Protection of Nature‹ (IUPN) gegründet (1956 umbenannt in ›International Union for Conservation of Nature and Natural Resources‹, IUCN). Auf der Stockholmer Umweltschutzkonferenz im Jahr 1972 wird das ›United Nations Environmental Programme‹ (UNEP) mit Sitz in Nairobi gegründet, das künftig alle Aktivitäten der UNO im Bereich des Naturschutzes koordiniert.[195]

Nachhaltigkeit

Für die Verbindung von Schutz mit einer dauerhaften Nutzung der Natur hat sich der Begriff der ***Nachhaltigkeit*** etabliert. Das Wort stammt ursprünglich aus der Forstwirtschaft, in der sich ein Regelungsbedarf für die Nutzung des durch Raubbau geschädigten Waldes seit dem Mittelalter stellt. Die Forderung nach Nachhaltigkeit entwickelt sich dabei in einem vom Geist des Merkantilismus getragenen ökonomischen Denken, das auf eine gleichzeitige Steigerung von Wohlstand und Einnahmen gerichtet ist. Formulierungen von Nachhaltigkeitsprinzipien (ohne das Wort zu verwenden) finden sich seit dem 16. Jahrhundert, z.B. in der kursächsischen Forstordnung von 1560, der Rheinpfälzer Forstordnung von 1572 oder der Reichenhaller Forstordnung von 1661.[196] Die Reichenhaller Forstordnung entstand als Reaktion auf den hohen Holzeinschlag, der im Zusammenhang mit der Salzgewinnung erfolgte. In dieser Ordnung wird der Gedanke des »ewigen Waldes« formuliert, der den Kern des Nachhaltigkeitsprinzips enthält: »Gott hat die Wäldt für den Salzquell erschaffen, auf daß sie ewig wie er continuieren mögen / also solle der Mensch es halten: ehe der alte ausgehet, der junge bereits wieder hergewaxen ist«.[197] 1713 fordert der Oberberghauptmann in Kursachsen, H.C. von Carlowitz, angesichts einer drohenden Holzknappheit eine »continuirliche, beständige und nachhaltende Nutzung« der Wälder.[198] Das Substantiv ›Nachhaltigkeit‹ erscheint spätestens Ende des 18. Jahrhunderts (Frank 1789: »die Nachhaltigkeit des Gemeinwaldes«).[199] Es bildet einen wichtigen Grundsatz für die Forstwirtschaft im 19. Jahrhundert. K. Gayer formuliert es 1882 als das »Nachhaltsprinzip«, die »gleichförmige Bewahrung der Produktionsmittel« mit der »haushälterischen Nutzung derselben« zu verbinden.[200] Bezogen auf den Waldbau beinhaltet das Prinzip also die Forderung, in einem Zeitraum nicht mehr Holz einzuschlagen als nachwächst. Bis in die 1980er Jahre ist das Wort in erster Linie in der Forstwirtschaft verbreitet.[201] G. Speidel definiert 1972: »Als ›Nachhaltigkeit‹ soll die Fähigkeit des Forstbetriebs bezeichnet werden, dauernd und optimal Holznutzungen, Infrastrukturleistungen und sonstige Güter zum Nutzen der gegenwärtigen und künftigen Generationen hervorzubringen«.[202] Das Ziel der Nachhaltigkeit wird im Bundeswaldgesetz festgesetzt.[203]

Seit den 1970er Jahren wird das Konzept auch auf jede andere Form der Naturnutzung und die Entwicklungspolitik bezogen (für letztere insbesondere als Folge der 1983 eingesetzten ›Brundtland-Kommission‹ der Vereinten Nationen zu »Umwelt und Entwicklung«). Der englische Ausdruck ›sustainable‹ erscheint bereits im ersten Bericht des ›Club of Rome‹ über ›Die Grenzen des Wachstums‹ (1972): »We are searching for a model output that represents a world system that is […] sustainable without sudden and uncontrollable collapse«[204] (in der deutschen Übersetzung von 1972: »aufrechterhaltbar«[205]). Im Deutschen wird der Ausdruck ›Nachhaltigkeit‹ erst in den 1980er Jahren in die allgemeine ökologische Debatte eingeführt, nachdem für eine geeignete Übersetzung des englischen ›sustainability‹ gesucht wurde.[206]

Seit den 1980er Jahren erfährt der Begriff eine Ausweitung seiner Bedeutung. Nicht nur die Sicherung der ökonomischen Nutzung, sondern auch die ökologische Vielfalt gilt als Aspekt der Nachhaltigkeit. Neben die ökonomische und ökologische Nachhaltigkeit wird außerdem die soziale Nachhaltigkeit gestellt (»Drei-Säulen-Modell der Nachhaltigkeit«). Eine »starke Nachhaltigkeit« liegt im Gegensatz zu einer »schwachen Nachhaltigkeit« vor, wenn eine Kompensation zwischen den drei Aspekten der Nachhaltigkeit ausgeschlossen ist, wenn also z.B. Einbußen an ökologischer Nachhaltigkeit nicht durch Gewinne an ökonomischer Nachhaltigkeit ausgeglichen werden können. Für eine Politik der starken Nachhaltigkeit sprechen u.a. einige historische Beispiele zur Substitutionsunmöglichkeit von Naturkapital, wie der Fall der Südseeinsel Nauru, auf der die Gewinne des massiven Abbaus der Phosphatvorkommen zwar mittelfristig in Fonds angelegt wurden und zu einem temporären Wohlstand der Bevölkerung führten, langfristig durch Finanzkrisen aber doch verloren gingen.[207] Für die starke Nachhaltigkeit sprechen außerdem das Unwissen über die Präferenzen der Menschen späterer Generationen und der voraussichtlich geringere Schaden beim Nichteintreffen der empirischen Voraussagen im Vergleich zum Nichteintreffen der empirischen Annahmen der Gegenhypothese der schwachen Nachhaltigkeit:

Eine ausgebeutete Natur lässt sich weniger leicht regenerieren als der Schaden durch die entgangenen Gewinne aus der Naturausbeutung kompensiert werden kann.[208]

Prozessschutz

Eine besondere Variante des Nuturschutzes läuft seit Anfang der 1990er Jahre unter der Bezeichnung ***Prozessschutz***.[209] Entwickelt wird dieses Konzept für eine naturschutzgerechte Waldwirtschaft, in der der natürlichen Dynamik von Sukzessionen des Systems Raum gegeben wird. Ziel des Prozessschutzes ist es, über das Zulassen von zufälligen Störungen ein Mosaik von nebeneinander bestehenden unterschiedlichen Formen und Phasen eines Ökosystems zu ermöglichen. Im Sinne des Prozessschutzes wird bereits seit Beginn der 1970er Jahre die Unterschutzstellung von großen Gebieten gefordert, in denen nicht nur ein Erhalt der vorhandenen biologischen Ressourcen, sondern auch die Evolution neuer Formen möglich ist. O.H. Frankel spricht in diesem Zusammenhang von der ***evolutionären Verantwortung*** (engl. »evolutionary responsibility«) des Menschen.[210]

Die Etablierung des Prozessschutzes als eines Ziels von Naturschutz kann als eine Reaktion auf die Ablösung des verbreiteten Gleichgewichtsdenkens in der Ökologie durch dynamische Modelle interpretiert werden (↑Gleichgewicht).[211]

Umweltschutz

Angelehnt an das englische ›environmental protection‹[212] wird der Ausdruck ›Umweltschutz‹ Ende der 1960er Jahre geprägt. Er wird anlässlich der Gründung einer Abteilung im Bundesinnenministerium 1969 in die deutsche Sprache eingeführt (durch den FDP-Politiker Peter Menke-Glückert).[213] Im Gegensatz zum Naturschutz handelt der Umweltschutz in erster Linie nicht von der zu schützenden Landschaft einschließlich der in ihr lebenden Organismen, sondern von ihren (abiotischen) Lebensbedingungen. Im Umweltschutz geht es also um die Begrenzung der Umweltbelastung durch Chemikalien, Strahlen, Lärm und andere Faktoren.

Vor diesem auf Schutzbemühungen des Menschen gerichteten Gebrauch erscheint das Wort ›Umweltschutz‹ in der Biologie bereits zur Bezeichnung von Schutzeinrichtungen von Tieren gegenüber schädigenden Einflüssen der Umwelt (Przibram 1929: »Körperbedeckung (Umweltschutz)«).[214]

Großen Einfluss auf die Verankerung des Umweltschutzgedankens im öffentlichen Bewusstsein hat R. Carsons Buch ›Silent Spring‹ (1962), in dem auf die Folgen der Belastung der Umwelt durch Chemikalien (u.a. DDT) durch Landwirtschaft und Industrie aufmerksam gemacht wird. Die globale Dimension der Probleme des Umweltschutzes wird seit Mitte des 20. Jahrhunderts gesehen.[215] Ein Symposium in Princeton im Jahr 1955 bringt das Krisenbewusstsein zu einem frühen Zeitpunkt zum Ausdruck.[216] Politisch wirksam wird die Umweltschutzbewegung in den USA durch die Verabschiedung von Umweltschutzgesetzen, so z.B. die ›Clean Water Acts‹ von 1960, 1965 und 1972, die ›Clean Air Acts‹ von 1963, 1967 und 1970 und den ›National Environmental Policy Act‹ von 1969.[217]

Artenschutz

Eine Komponente des Naturschutzes bildet der Artenschutz. Im Englischen ist der Ausdruck ›Artenschutz‹ im Kontext des Naturschutzes seit Ende des 19. Jahrhunderts in Gebrauch (Anonymus 1896: »Through the co-operation of some private persons interested in the preservation of species and the Linnean and other societies of New York, protection has been afforded to the terns on Great Gull Island, Long Island Sound«).[218] Im Deutschen verbreitet sich der Terminus erst seit Anfang der 1970er Jahre.[219]

Im Artenschutz werden Organismen geschützt, die seltenen und vom Aussterben bedrohten Arten angehören. Listen dieser Arten werden seit Beginn des 20. Jahrhunderts publiziert.[220] Im Rahmen einer internationalen Konvention wird eine solche Liste erstmals im Anhang der Londoner Konvention zum Schutz der Flora und Fauna Afrikas von 1933 angeführt. Die IUPN nimmt die Arbeit an der Erstellung einer Liste bedrohter Arten 1950 auf; herausgegeben von der ›Survival Service Commission‹ unter dem Vorsitz von H.J. Coolidge erscheinen die ersten beiden Bände der *Roten Liste* (»Red Data Book«) der Säugetiere und Vögel als Loseblattsammlung 1966 zur IUCN-Generalversammlung in Luzern. Auf der Grundlage der Roten Liste wird 1975 ein ›Übereinkommen über den internationalen Handel mit gefährdeten Arten freilebender Tier und Pflanzen‹, das so genannte *Washingtoner Artenschutzübereinkommen* (WA) verabschiedet.[221]

G. Caughley identifiziert 1994 zwei grundsätzlich verschiedene Paradigmen des Artenschutzes: das *Paradigma der abnehmenden Populationen* (»declining-population paradigm«) und das *Paradigma der kleinen Populationen* (»small-population paradigm«).[222] Das erste Paradigma ist seinem Wesen nach vergangenheitsorientiert, insofern es die Veränderung von Populationsgrößen feststellt; das zweite

Paradigma ist dagegen zukunftsorientiert, indem es die geringe Größe einer Population als Indikator eines Handlungsbedarfs im Sinne des Artenschutzes wertet. Die beiden Paradigmen sind unabhängig voneinander.

Biopolitik

Der Ausdruck ›Biopolitik‹ erscheint im zweiten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts. Als erster verwendet ihn wohl G.W. Harris im Titel eines englischen Zeitschriftenaufsatzes vom Dezember 1911 (»Bio-Politics«). Harris versteht die Biopolitik im Sinne einer vom Staat organisierten Raumpolitik und Eugenik (»By the term ›bio-politics‹ we mean a policy which should consider two aspects of the nation: in the first place, the increase of populations and competition; in the second place, the individual attributes of the men who are available for filling places of responsibility in the State«).[223]

In programmatischer Absicht verwendet der schwedische Geograf und Staatswissenschaftler R. Kjellén das Wort 1920 (und auf ihn wird der Begriff vielfach zurückgeführt). Kjellén geht es dabei um den Vergleich von sozialen und politischen Einheiten mit Lebewesen und die Verwendung dieses Vergleichs für Maßnahmen der politischen Steuerung. Kjellén definiert die Biopolitik als die Wissenschaft, die »das Leben der Gesellschaft« zum Gegenstand hat und in der die »Abhängigkeit von den Gesetzen des Lebens« für die Gesellschaft dargestellt werden soll. Insbesondere geht es in Kjelléns Biopolitik um den »Bürgerkrieg der sozialen Gruppen«, in dem sich zwischen diesen Gruppen »die Rücksichtslosigkeit des Lebenskampfes um Dasein und Wachstum« sowie »innerhalb der Gruppen ein kräftiges Zusammenarbeiten für das Dasein« zeige.[224] Bereits 1917 bezeichnet Kjellén die »Lehre über einen völkischen Organismus« als *Demopolitik* (aber noch nicht als ›Biopolitik‹) und untergliedert diese in eine Unterdisziplin des »Volkskörpers« (»Physiopolitik) und eine andere der »Volksseele« (»Psychopolitik«).[225]

1927 erscheint eine von der Medizinischen Fakultät der Universität Cluj in Rumänien herausgegebene Zeitschrift, die den Ausdruck im Titel führt (›Buletin Eugenic si Biopolitic‹).[226] Im Sinne der Analogie von Lebewesen und Gesellschaft und mit dem Ziel einer Volkstumspolitik wird das Wort seit den 1930er Jahren häufiger verwendet (Roberts 1938: Biopolitics […] The Physiology, Pathology and Politics of the Social and Somatic Organism«).[227]

Nach dem Zweiten Weltkrieg wird der Begriff aus seinem volkstumspolitischen und rassenideologischen Kontext gelöst und als soziologische oder politologische Kategorie gebraucht. Der Arzt A. Starobinski verkehrt dabei 1960 die alte Analogie von Gesellschaft und Lebewesen in ihr Gegenteil: Das Leben könne nicht mehr als Vorbild des Politischen dienen, sondern die politische Gestaltung müsse gerade als Gegenentwurf zum *bios* entworfen werden.[228] Als früher Beitrag zur Begründung von ›Biopolitik‹ als politologische Kategorie gilt ein Aufsatz von L. Caldwell aus dem Jahr 1964.[229] Der biopolitische Diskurs im angloamerikanischen Sprachraum der 1960er und frühen 1970er Jahre ist naturalistisch geprägt. Die Sphäre des Politischen soll auf Grundlage des biologischen Verhaltens des Menschen und seiner evolutionären Entstehung verstanden werden.[230]

Zu einem Schlagwort in Diskussionen einer weiteren Öffentlichkeit wird das Wort aber erst mit den Arbeiten M. Foucaults seit Mitte der 1970er Jahre. Nach Foucault betrifft die Biopolitik die staatliche Bevölkerungspolitik, die nicht einzelne Individuen, sondern die ganze Population einer Region betrifft, und zwar insbesondere die Regulierung der Populationsgröße durch Maßnahmen der Steuerung von Geburten- und Sterberate sowie der Gesundheitsmedizin (»Biomacht«). Foucault datiert den Beginn einer derartigen »Biopolitik der Rasse«, die sich von den einzelnen Körpern löst und das Kollektiv im Blick hat, auf das Ende des 18. Jahrhunderts.[231]

Aufgegriffen wird Foucaults Begriff der Biopolitik 1995 von G. Agamben. Nach Agamben manifestiert sich in der Biopolitik die politische Macht über Leben und Tod. Von einer eigentlichen Biopolitik könne erst in der Moderne die Rede sein; die »Politisierung des nackten Lebens als solches« stellt für Agamben sogar ein entscheidendes Charakteristikum der Moderne dar.[232] Für die antike Welt sei die Differenz von zwei Lebensbegriffen kennzeichnend: ›ζωή‹ zur Bezeichnung der einfachen Tatsache des Lebens und ›βίος‹ für die besondere Art und Weise des Lebens. Eine politische Kategorie sei dabei allein letzteres gewesen. Für die Entwicklung in der Moderne sei dagegen kennzeichnend, dass »das nackte Leben […] immer mehr mit dem politischen Raum zusammenfällt«.[233] In seinen umstrittenen Thesen analysiert Agamben die politische Macht über das bloße Leben (↑Leben), den totalitären Zugriff auf die individuelle biologische Existenz eines Menschen, als den ursprünglichen Ausnahmezustand, der in der Moderne zum Regelfall geworden sei (mit dem »Lager« als paradigmatischem Fall).

Nachweise

1 Jahr, F. (1927). Bio-Ethik. Kosmos 24, 2-4: 2.
2 a.a.O.: 4.
3 Potter, V.R. (1970). Bioethics, the science of survival. Persp. Biol. Med. 14, 127-153; vgl. ders. (1971). Bioethics – Bridge to the Future.
4 Potter (1971): 26.
5 Callahan, D. (1973). Bioethics as a discipline. Hastings Center Studies 1(1), 66-73.
6 Hellegers, A. (1971). Bioethics center formed. Chemical Engineer. News 7; vgl. Reich, W.T. (1994). The word "bioethics": its birth and the legacies of those who shaped it. Kennedy Institute Eth. J. 4, 319-335; ders. (1995). The word "bioethics": the struggle over its earliest meanings. Kennedy Institute Eth. J. 5, 19-34.
7 Sloterdijk, P. (1999). Regeln für den Menschenpark. In: ders., Nicht gerettet. Versuche nach Heidegger (Frankfurt/M. 2001, 302-337): 330; vgl. ders. (2009). Du musst dein Leben ändern. Über Anthropotechnik.
8 Siegmund, G. (1965). Umkonstruktion des Menschen? Hochland 57, 476-482: 481.
9 Wieser, W. (1966). Einleitung. In: Jungk, R. & Mundt, H.J. (Hg.). Das umstrittene Experiment: Der Mensch, 7-26: 24.
10 Habermas, J. (2001). Die Zukunft der menschlichen Natur. Auf dem Weg zu einer liberalen Eugenik?: 90.
11 Hippokrates, Von der heiligen Krankheit und andere ausgewählte Schriften (Übers. W. Capelle, Zürich 1955): 211f.; vgl. Lichtenthaeler, C. (1984). Der Eid des Hippokrates. Ursprung und Bedeutung.
12 Fletcher, J.F. (1954). Morals and Medicine. The Moral Problem of the Patient's Right to Know the Truth, Contraception, Artificial Insemination, Sterilization, Euthanasia; Ramsey, P. (1970). The Patient as Person. Explorations in Medical Ethics.
13 Beauchamp, T. & Childress, J. (1979/2001). Principles of Biomedical Ethics.
14 Vgl. Toellner, R. (1990). Die Ethikkommission in der Medizin: Problemgeschichte, Aufgabenstellung, Arbeitsweise, Rechtsstellung und Organisationsformen medizinischer Ethikkommissionen; Daele, W. van der (1997). Die Kontrolle der Forschung am Menschen durch Ethikkommissionen.
15 Vgl. Damschen, G. & Schönecker, D. (Hg.) (2003). Der moralische Status menschlicher Embryonen. Pro und contra Spezies-, Kontinuums-, Identitäts- und Potentialitätsargument.
16 Schark, M. (2010). Zur moralischen Relevanz des Menschseins. Schutzwürdigkeit menschlicher Embryonen aufgrund ihrer Gattungszugehörigkeit? In: Dabrock, P., Denkhaus, R. & Schaede, S. (Hg.). Gattung Mensch. Interdisziplinäre Perspektiven, 297-324: 304.
17 Vgl. Schöne-Seifert, B. (2003). Contra Potentialitätsargument. Probleme einer traditionellen Begründung für embryonalen Lebensschutz. In: Damschen, G. & Schönecker, D. (Hg.). Der moralische Status menschlicher Embryonen, 169-186: 173.
18 Vgl. Kaminsky, S.C. (1998). Embryonen, Ethik und Verantwortung: 99ff.; Steigleder, K. (2003). Die Unterscheidung zwischen Menschen und Personen. Zur Debatte in der Medizinethik. Jahrbuch für Wissenschaft und Ethik 8, 95-115: 103; 108ff.
19 Meldola, R. (1899). An evolutional polemic. Nature 59, 217-219: 217; vgl. auch Goldscheid, R. (1911). Höherentwicklung und Menschenökonomie. Grundlegung der Sozialbiologie: 662; Bailey, L.H. (1915). The Holy Earth: 30f.
20 Hierokles, [Ethische Elementarlehre (Papyrus 9780)] (hg. v. H. von Arnim, Berlin 1906): 61f.
21 Vgl. Frankena, W.K. (1979). Ethics and the environment. In: Goodpaster, K.E. & Sayre, K.M. (eds.). Ethics and the Problems of the 21st Century, 3-20: 5f.; Singer, P. (1981). The Expanding Circle; Meyer-Abich, K.M. (1982). Vom bürgerlichen Rechtsstaat zur Rechtsgemeinschaft mit der Natur. Bedingungen einer verfassungsmäßigen Ordnung der menschlichen Herrschaft in der Naturgeschichte. Scheidewege 12, 581-605: 588; Teutsch, G.M. (1988). Schöpfung ist mehr als Umwelt. In: Bayertz, G. (Hg.). Ökologische Ethik, 55-65: 59-61; Pfordten, D. von der (2000). Eine Ökologische Ethik der Berücksichtigung anderer Lebewesen. In: Ott, K. & Gorke, M. (Hg.). Spektrum der Umweltethik, 41-65: 44.
22 Teutsch, G.M. (1985). Lexikon der Umweltethik: 83.
23 Meyer-Abich, K.M. (1986). Dreißig Thesen zur praktischen Naturphilosophie. In: Lübbe, H. & Ströker, E. (Hg.). Ökologische Probleme im kulturellen Wandel, 100-108: 102.
24 Meyer, A. (1893). Perspectives. Neurological work at Zurich (Collected Papers, vol. 1. Neurology, Baltimore 1950, 223-248): 238.
25 Snider, D.J. (1903). Ancient European Philosophy: 379.
26 Kattsoff, L.O. (1944). Physics and reality. Philos. Phenomenol. Res. 5, 108-120: 109.
27 Meyer-Abich, K.M. (1982.1). Bedingungen einer gerechten Verfassung der menschlichen Herrschaft in der Natur nach dem Gleichheitsprinzip. In: Rapp, F. & Durbin, P.T. (Hg.). Technikphilosophie in der Diskussion, 171-201: 172; ders. (1982.2). Geschichte der Natur in praktischer Absicht. In: Rudolph, E. & Ströve, E. (Hg.). Geschichtsbewusstsein und Rationalität. Zum Problem der Geschichtlichkeit in der Theoriebildung, 105-175: 138.
28 Meyer-Abich (1982.1): 171.
29 Grünewald, B. (1988). Natur und praktische Vernunft. Enthält die Kantische Moralphilosophie Ansatzpunkte für eine Umwelt-Moral? In: Ingensiep, H.W. & Jax, K. (Hg.). Mensch, Umwelt und Philosophie, 95-106: 105; Pfordten, D. von der (1996). Ökologische Ethik. Zur Rechtfertigung menschlichen Verhaltens gegenüber der Natur: 44.
30 Vgl. Kettner, M. (1995). Wie ist eine diskursethische Begründung ökologischer Rechts- und Moralnormen möglich? In: Nida-Rümelin, J. & Pfordten, D. von der (Hg.). Ökologische Ethik und Rechtstheorie, 301-324: 311f.; Tugendhat, E. [1990]. Wer sind alle? In: Krebs, A. (Hg.) (1997). Naturethik, 100-110: 107.
31 Seel, M. (1991). Ästhetische Argumente in der Ethik der Natur. Deutsche Z. Philos. 39, 901-913: 913.
32 Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of

Ecological Ideas: 30.
33 Empedokles, Fragm. 136.
34 Vgl. Zander, H. (1999). Geschichte der Seelenwanderung in Europa: 60; 62.
35 Herakleides Pontikos bei Porphyrios, De abstinentia I, 19; 26; vgl. Haußleiter, J. (1935). Der antike Vegetarismus: 135f.; 204; Lorenz, G. (2000). Tiere im Leben der alten Kulturen: 333.
36 Aristoteles, De part. anim. 645a; vgl. Westra, L. (1997). Aristotelian roots of ecology: causality, complex systems theory, and integrity. In: Robinson, T.M. & Westra, L. (eds.). The Greeks and the Environment, 83-98.
37 Theophrast, Über die Frömmigkeit: Fragm. 12; vgl. Pötscher, W. (1964). Theophrasts ΠΕΡΙ ΕΥΣΕΒΕΙΑΣ.
38 Theophrast, Über die Frömmigkeit: Fragm. 7, 10ff.; vgl. Lorenz (2000): 335.
39 Theophrast, Über die Frömmigkeit: Fragm. 7.
40 Plutarch, De sollertia animalium 965A; Cicero, Ad familiares 7, 1, 3.
41 Plutarch, Cato Maior 339c; De esu carnium; vgl. Haussleiter, J. (1935). Der Vegetarismus in der Antike; Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 285ff.; Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 90ff.
42 Plutarch, De esu carnium 994E; 997A-B.
43 a.a.O. 998D; F.
44 a.a.O. 998 A-C; vgl. Plutarch, De sollertia animalium 959D-E.
45 Plutarch, De esu carnium 996A; Cato Maior 339c.
46 Augustinus, De civitate dei (dt. München 1985): 38f. (I, 20).
47 Augustinus, De moribus ecclesiae catholicae et de moribus manichaeorum (Paderborn 2004): II , 60; vgl. Ingensiep (2001): 117.
48 Aristoteles, Politica 1256b 15-21.
49 Genesis 1, 29f.; 9, 3.
50 Thomas von Aquin, Summa theologiae: II, II, 64, 1; vgl. Metz, J.B. (1962). Christliche Anthropozentrik. Über die Denkform des Thomas von Aquin.
51 Heine, G. (1986). Ökologie und Recht in historischer Sicht; Lübbe, H. & Ströker, E. (Hg.). Ökologische Probleme im kulturellen Wandel, 116-134: 125; Hahn, U. (1980). Die Entwicklung des Tierschutzgedankens in Religion und Geistesgeschichte: 34f.; 120.
52 Vgl. Gurjewitsch, A.J. (1978/86). Das Weltbild des mittelalterlichen Menschen: 61f.
53 Merchant, C. (1980). The Death of Nature. Women, Ecology and the Scientific Revolution (dt. München 1987): 20.
54 Montaigne, M. de (1580). Essais (3 Bde., Paris 1998, hg. v. A. Tournon): II, 167 (II, 11).
55 a.a.O.: II, 191 (II, 12).
56 Pfordten, D. von der (1996). Ökologische Ethik: 79.
57 Spinoza, B. (1677). Ethica, ordine geometrico demonstrata (dt. Hamburg 1994): 221 (IV, 37).
58 Alberti, M. (1721). Abhandlung von der Seele des Menschen, der Thiere und Pflantzen, 2 Theile: II, 266.
59 Linné, C. von (1760). Politia naturae (dt. in Werdegang der Biologie, hg. v. J. Anker & S. Dahl, Leipzig 1938), 274-279: 278.
60 Vgl. z.B. Unzer, J.A. (1766). Vom Gefühle der Pflanzen. In: Sammlung kleiner Schriften, 242-255: 251f.
61 Vgl. Ingensiep, H.W. (1996). Tierseele und tierethische Argumentationen in der deutschen philosophischen Literatur des 18. Jahrhunderts. Int. Z. Gesch. Ethik Naturwiss. Techn. Med. 4, 103-118.
62 Alberti (1721): 216ff.
63 Meier, G.F. (1749). Versuch eines neuen Lehrgebäudes von den Seelen der Thiere: 117f.
64 Pufendorf, S. (1672/84). De jure naturae et gentium (2 Bde., hg. v. F. Böhling, Berlin 1998): I, 352 (Liber IV, Cap. 3, §5); vgl. ders. (1672/84). De jure naturae et gentium (dt. Vom Natur- und Völcker-Rechte, Frankfurt/M. 1711): 851; Thomasius, C. (1688). Institutiones Jurisprudentiae Divinae (dt. Halle 1709): 252.
65 Pufendorf (1672/84): 352.
66 Pufendorf (1672/84; dt. 1711): 851.
67 Pufendorf (1672/84): 352.
68 Pufendorf (1672/84; dt. 1711): 851.
69 Pufendorf (1672/84): 352.
70 Pufendorf (1672; dt. 1711): 304.
71 Thomasius (1688): 252f.
72 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1161b1-3.
73 Theophrast, Über die Frömmigkeit (De abstinentia 3, 25); vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 173ff.
74 Epikur, Sententiae selectae 31-33; Hermarchos bei Porphyrios, De abstinentia 1, 12 (95, 16-28); Diogenes Laertios 7, 129; Augustinus, De moribus 2, 54, 59; vgl. Dierauer (1977): 244.
75 Thomas von Aquin (1267-73). Summa theologiae: I, II, qu. 102 a6 ad8.
76 Kant, I. (1797/98). Metaphysik der Sitten (AA, Bd. VI, 203-493): 443.
77 ebd.
78 Vgl. Grünewald, B. (1988). Natur und praktische Vernunft. Enthält die Kantische Moralphilosophie Ansatzpunkte für eine Umwelt-Moral? In: Ingensiep, H.W. & Jax, K. (Hg.). Mensch, Umwelt und Philosophie, 95-106: 105; Pfordten, D. von der (1996). Ökologische Ethik: 44.
79 Vgl. Nash, R.F. (1989). The Rights of Nature. A History of Environmental Ethics: 18.
80 Bentham, J. (1789). An Introduction to the Principles of Morals and Legislation (London 1970): 283 (Kap. 17, 1, Abschn. 4, Anm.).
81 Primatt, H. (1776). The Duty of Mercy and the Sin of Cruelty to Brute Animals; vgl. Thomas, K. (1983). Man and the Natural World. A History of the Modern Sensibility.
82 Lawrence, J. (1796). A Philosophical Treatise of Horses and on the Moral Duties of Man towards the Brute Creation.
83 Dietler, W. (1787). Gerechtigkeit gegen Thiere: 34; 29.
84 Smith, L. (1789/93). Versuch eines vollständigen Lehrgebäudes der Natur und Bestimmung der Thiere und der Pflichten des Menschen gegen die Thiere: 394.
85 Vgl. Percival, T. (1784). Speculations on the Perceptive Power of Vegetables (Works II, London 1807, 419-434): 420.

86 Singer, P. (1981). The Expanding Circle. Ehics and Sociobiology: 123.
87 Fox, M. (1978). What future for man and earth? Toward a biospiritual ethic. In: Morris, R.K. & Fox, M. (eds.). On the Fifth Day. Animal Rights and Human Ethics, 219-230: 222.
88 Hediger, H. (1967). Verstehens- und Verständigungsmöglichkeiten zwischen Mensch und Tier. Psychologie 26, 234-255: 242.
89 Darwin, C. (1837). [Notebooks on the Transmutation of Species]. In: G. de Beer (ed.) (1960). Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Hist. Ser. 2, 3-5: I, 69; vgl. ders. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: 228 (B 231).
90 Evans, E.P. (1894). Ethical relations between man and beast. Pop. Sci. Month. 1894, 634-646; Hudson, W.H. (1923). Birds and Man: 253; vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy: 185.
91 Salt, H. (1935). The Creed of Kinship: viii; vgl. Worster (1977/94): 186f.
92 Rachels, J. (1990). Created from Animals. The Moral Implications of Darwinism: 171.
93 Nelson, L. (ca. 1916). System der philosophischen Ethik und Pädagogik (Gesammelte Schriften, Bd. V, Hamburg 1949): 168f.; Feinberg, J. (1974). The rights of animals and unborn generations (dt. in: Birnbacher, D. (Hg.) (1991). Ökologie und Ethik, 140-179): 153; Pfordten, D. von der (1996). Ökologische Ethik: 237ff.
94 Vgl. Singer, P. (1976). Animal Liberation; Frey, R.G. (1977). Interests and animal rights. Philos. Quart. 27, 254-259; Kantor, J.E. (1980). The 'interests' of natural objects. Envir. Eth. 2, 163-171; Ricken, F. (1987). Anthropozentrismus oder Biozentrismus? Theol. Philos. 62, 1-21: 15.
95 Jonas, H. (1951/66). Is God a mathematician? (dt. in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 161.
96 Lenk, H. (1983). Verantwortung für die Natur. Allg. Z. Philos. 8, 1-18: 3f.; Ricken (1987): 7f.
97 Singer, P. (1979/93). Practical Ethics (dt. Praktische Ethik, Stuttgart 1994): 197.
98 Benson, J. (1978). Duty and the beast. Philos. 53, 529-549: 533f.
99 Fry, R. (1979). Rights, interests, desires and beliefs (dt. Rechte, Interessen, Wünsche und Überzeugungen, in Krebs, A. (Hg.). Naturethik, Frankfurt/M. 1997, 76-91): 82; vgl. aber Fry, R. (2003). Animals. In: LaFollette, H. (ed.). The Oxford Handbook of Practical Ethics, 161-187: 174.
100 Schweitzer, A. (1923). Kultur und Ethik (München 1960): 331.
101 Taylor, P.W. (1981). The ethics of respect for nature. Environm. Eth. 3, 197-218; ders. (1986). Respect for Nature.
102 Taylor (1981): 207.
103 Altner, G. (1991). Naturvergessenheit. Grundlagen einer umfassenden Bioethik: 217; Gorke, M. (1999). Artensterben. Von der ökologischen Theorie zum Eigenwert der Natur.
104 Jahn, F.L. & Eiselen, E. (1816). Die deutsche Turnkunst: 170; Dessoir, M. (1906). Ästhetik: 29; 320; Scheler, M. (1913-16). Der Formalismus in der Ethik und die materiale Wertethik (Bern 1966): 118; Rickert, H. (1924). Kant als Philosoph der modernen Kultur: 37.
105 Simmel, G. (1902). Zum Verständnis Nietzsches. Das freie Wort 2, 6-11; ders. (1907). Schopenhauer und Nietzsche: 7; Hartmann, N. (1926/49). Ethik: 254.
106 Vgl. Weston, A. (1985). Beyond intrinsic value – pragmatism in environmental ethics. Environm. Eth. 7, 321-339; Callicott, J.B. (1985). Intrinsic value, quantum theory, and environmental ethics. Environm. Eth. 7, 257-275; Callicott, J.B. (1986). On the intrinsic value of nonhuman species. In: Norton, B.G. (ed.). The Preservation of Species, 138-172; O'Neill, J. (1992). The varieties of intrinsic value. Monist 75, 119-137.
107 Vgl. Meyer, K. (2003). Der Wert der Natur. Begründungsvielfalt im Naturschutz: 74ff.; McShane, K. (2007). Why environmental ethics shouldn't give up on intrinsic value. Environmental Ethics 29, 43-61: 44ff.
108 Weston, A. (1985). Beyond intrinsic value – pragmatism in environmental ethics. Environmental Ethics 7, 321-339; Morito, B. (2003). Intrinsic value: a modern albatross for the ecological approach. Environmental Values 12, 317-336.
109 Light, A. (2002). Contemporary environmental ethics: from metaethics to public philosophy. Metaphilosophy 33, 426-449.
110 McShane (2007): 60f.
111 Baranzke, H. (2002). Würde der Kreatur? Die Idee der Würde im Horizont der Bioethik.
112 Smith, L. (1789). Tanker om Dyrenes Natur og Bestemmelse og Menneskets Pligter mod Dyrene (dt. Über die Natur und Bestimmung der Thiere wie auch von den Pflichten der Menschen gegen die Thiere, Kopenhagen 1790): 49; vgl. 45.
113 Smith, L. (1791). Forsøg til en fulstandig laerebygning om dyrenes Natur og bestemmelse Menneskets Pligter mod dyrene (dt. Versuch eines vollständigen Lehrgebäudes der Natur und Bestimmung der Thiere und der Pflichten des Menschen gegen die Thiere, Kopenhagen 1793): 331f.; vgl. Baranzke (2002): 263
114 Götze (1791). Ueber die beste Methode, Kinder von dem gewöhnlichen Kinderfehler: Thiere zu martern, abzubringen. In: Zerrenner, H.G. (Hg.). Der deutsche Schulfreund, Bd. 1, 93-102: 95.
115 Barth, K. (1947/57). Die kirchliche Dogmatik, Bd. 3. Die Lehre von der Schöpfung: 198; vgl. Baranzke (2002): 288.
116 Vgl. Baranzke (2002): 35.
117 a.a.O.: 53ff.
118 Vgl. Caspar, J. (1998). Tierschutz in die Verfassung? Z. Rechtspol. 31, 441-446.
119 Watson, R.A. (1983). A critique of anti-anthropocentric biocentrism. Envir. Eth. 5, 245-256; Ricken, F. (1987). Anthropozentrismus oder Biozentrismus? Theol. Philos. 62, 1-21; Paske, G. (1989). The life principle: a (metaethical) rejection. J. Appl. Philos. 6, 219-225.
120 Singer, P. (1979/93). Practical Ethics (dt. Praktische Ethik, Stuttgart 1994): 354.
121 Regan, T. (1984). The Case for Animal Rights; ders.

(1985). The case for animal rights (dt. Wie man Rechte für Tiere begründet, in: Krebs, A. (Hg.). Naturethik, Frankfurt/M. 1997, 33-46): 42.

122 Carruthers P. (1992). The Animal Issue; ders. (1998). Animal subjectivity. Psyche 4(3), 1-7; ders. (2004). Suffering without subjectivity. Philos. Stud. 120, 1-22.

123 Tugendhat, E. [1990]. Wer sind alle? In: Krebs, A. (Hg.) (1997). Naturethik, 100-110: 107.

124 Höffe, O. (1984). Der wissenschaftliche Tierversuch: eine bioethische Fallstudie. In: Ströker, E. (Hg.). Ethik der Wissenschaften? Philosophische Fragen, 117-150: 136.

125 Vgl. Irrgang, B. (1997). Forschungsethik, Gentechnik und neue Biotechnologie.

126 Singer (1979/93): 166; vgl. Rachels, J. (1986). The End of Life. Euthanasia and Morality: 32; 36.

127 Singer (1979/93): 123.

128 a.a.O.: 167.

129 Birnbacher, D. (1980). Sind wir für die Natur verantwortlich? In: Birnbacher, D. (Hg.). Ökologie und Ethik, 103-139: 120.

130 a.a.O.: 137.

131 Leopold, A. (1949). The Land Ethic. In: A Sand County Almanac, 95-109.

132 a.a.O.: 108.

133 Callicott, J.B. (1989). In Defense of the Land Ethic.

134 Sojka, K. (1987). Öko-Ethik. Naturschutz – Tierschutz – Lebensschutz; Eco-Ethics International Union (ed.) (2004). Humanity can Survive only with a new Concept of Ethics: Eco-Ethics.

135 Cahen, H. (1988). Against the moral considerability of ecosystems. Envir. Eth. 10, 195-216.

136 Naess, A. (1973). The shallow and the deep, long range ecology movement: a summary. Inquiry 16, 95-100: 95; vgl. ders. (1984). A defence of the deep ecology movement. Envir. Eth. 6, 265-270; Tobias, M.I. (ed.) (1985). Deep Ecology; Devall, B. & Sessions, G. (1985). Deep Ecology. Living as if Nature Mattered; Fox, W. (1986). Approaching Deep Ecology; Johnson, L.E. (1991). A Morally Deep World: An Essay on Moral Significance and Environmental Ethics; Gottwald, F.-T. (Hg.) (1995). Tiefenökologie. Wie wir in Zukunft leben wollen.

137 McCloskey, M. (1970). Foreword. In: Mitchell, J.G. & Stallings, C. (eds.). Ecotactics: 11; Ophuls, W. (1977). Ecology and the Policy of Scarcity Revisited: 3.

138 White, L. (1967). The historical roots of our ecological crisis. Science 155, 1203-1207; vgl. Eckberg, D.L. & Blocker, T.J. (1989). Varieties of religious involvement and environmental concerns: testing the Lynn White thesis. J. Sci. Stud. Relig. 28, 509-517; Lee, D.R. (1994). Christianity and western attitudes towards the natural environment. Hist. Europ. Ideas 10, 513-524.

139 Höffe, O. (1993). Moral als Preis der Moderne: 215.

140 Nida-Rümelin, J. (1989). Ökologische Ethik – eine Einführung mit Literaturhinweisen. Prima Philos. 2, 169-183: 171.

141 Bayertz, K. (1987). Naturphilosophie als Ethik. Philos. Nat. 24, 157-185: 175.

142 Irrgang, B. (1990). Hat die Natur ein Eigenrecht auf Existenz? Philosoph. Jahrb. 97, 327-339: 327.

143 Böhler, D. (1991). Mensch und Natur: Verstehen, Konstruieren, Verantworten. Deutsche Z. Philos. 39, 999-1019: 1008.

144 Spaemann, R. (1978). Naturteleologie und Handlung. Z. philos. Forsch. 32, 481-493: 491.

145 Meyer-Abich, K.M. (1984). Wege zum Frieden mit der Natur. Praktische Naturphilosophie für die Umweltpolitik: 47.

146 Apel, K.-O. (1994). Die ökologische Krise als Herausforderung für die Diskursethik. In: Böhler, D. (Hg.) (1994). Ethik für die Zukunft. Im Diskurs mit Hans Jonas, 369-404: 386.

147 Vgl. Hahn, U. (1980). Die Entwicklung des Tierschutzgedankens in Religion und Geistesgeschichte: 120ff.

148 Cavalieri, P. (1994) (ed.). The Great Ape Project. Equality Beyond Humanity.

149 Wise, S. (2000). Rattling the Cage; ders. (2002). Drawing the Line; vgl. Malik, K. (2000). Rights and wrongs. Nature 406, 675-676.

150 Rumpf, J.D.F. (1824). Vollständiges Wörterbuch zur Verdeutschung der in unsere Schrift- und Umgangs-Sprache eingeschlichenen, fremden Ausdrücke: 129.

151 Mozin, D.J. et al. (1842). Dictionnaire complet des langues française et allemande, Bd. 2: 90; vgl. Schmidt, J.A.E. (^{7}1844). Vollständigstes französisch-deutsches und deutsch-französisches Handwörterbuch, Bd. 1: 513.

152 Heffter, A.W. (1844). Das europäische Völkerrecht der Gegenwart: 401.

153 Gaume, J.J. (1845). Geschichte der häuslichen Gesellschaft bei allen alten und neuen Völker, Bd. 2: 217.

154 König, G. (1846). Die Forst-Mathematik in den Grenzen wirthschaftlicher Anwendung: 580.

155 Morgenstern, L. (1849). Grundzüge des Münster'schen ehelichen Güterrechts: 4

156 Sohm, R. (1906). Bürgerliches Recht. In: Stammler, R. et al., Systematische Rechtswissenschaft, 1-91: 20; vgl. auch Kuhn, W. (1926). Die Unverfügbarkeit des Gesellschaftsurteils, gemäß 719 BGB insbesondere in der Rechtsprechnung und die Verfügung des Miterben über seinen Anteil am Nachlaß gemäß 2033 BGB; Merendino, R.P. (1969). Der unverfügbare Gott: biblische Erwägungen zur Gottesfrage; Kube, H. (1999). Eigentum an Naturgütern. Zuordnung und Unverfügbarkeit.

157 Bultmann, R. (1949). Das Urchristentum im Rahmen der antiken Religionen: 14; vgl. 20.

158 a.a.O.: 115.

159 Eibach, U. (1980). Leben als Schöpfung aus Menschenhand? Ethische Aspekte genetischer Forschung und Technik. Zeitschrift für evangelische Ethik 24, 111-130: 116.

160 Altner, G. (1980). Zwischen Leben und Tod. Zum Zeitbegriff der Evolutionstheorie. Scheidewege 10, 338-349: 344.

161 Habermas, J. (2001). Die Zukunft der menschlichen Natur. Auf dem Weg zu einer liberalen Eugenik?: 29.

162 a.a.O.: 32; vgl. Ernst, S. (1988). Die Unverfügbarkeit des menschlichen Lebens; Körtner, U.H.J. (2001). Unverfügbarkeit des Lebens? Grundfragen der Bioethik und der medizinischen Ethik; Kemper, A. (2001). Unverfügbare

Natur. Ästhetik, Anthropologie und Ethik des Umweltschutzes.

163 Krebs, A. (2000). Wieviel Natur schulden wir der Zukunft? In: Mittelstraß, J. (Hg.). Die Zukunft des Wissens, 313-334: 331.

164 ebd.

165 Maier, A. (2011). Natur war gestern. Die Zeit Nr. 13 v. 24. März 2011, 49.

166 Bregenzer, I. (1894). Thier-Ethik: Darstellung der sittlichen und rechtlichen Beziehungen zwischen Mensch und Thier.

167 Harbaugh, H. (1854). The birds of the bible, no. xx. The kite. The Guardian 5, 262-264: 264.

168 Anonymus (1829). Animal ethics. Instincts of the missel thrush. The Athenaeum and Literary Chronicle 1 (Nr. 73), 174.

169 Spencer, H. (1890). On justice. Popular Science Monthly 37, 19-32: 19.

170 a.a.O.: 23.

171 Bruce, A.B. (1897). The Providential Order of the World: 37.

172 Callicott, J.B. (1986). On the intrinsic value of nonhuman species. In: Norton, B.G. (ed.). The Preservation of Species, 138-172; Katz, E. (1987). Searching for intrinsic value. Environ. Eth. 9, 231-241; O'Neill, J. (1992). The varieties of intrinsic value. Monist 75, 119-137; Elliot, R. (1992). Intrinsic value, environmental obligation and naturalness. Monist 75, 138-160.

173 Rolston, H. III (1985). Duties to endangered species. Biosci. 35, 718-726; Norton, B.G. (ed.) (1986). The Preservation of Species; Varner, G.E. (1987). Do species have standing? Environ. Eth. 9, 57-72; Johnson, L.E. (1992). Toward the moral considerability of species and ecossystems. Environ. Eth. 14, 145-157.

174 Bodenstein, W. (1982). Das Lebensrecht des Tieres und die Schuld des Menschen. In: Hellfaier, K.A. (Hg.). Tier und Mensch, 7-24: 7.

175 Minutes of the EQSC Meeting of April 10, 1969: 26 in: Krier, J.E. (1971). Environmental watchdogs: some lessons from a ›study‹ council. Stanford Law Rev. 23, 623-675: 649.

176 Scoby, D.R. (ed.) (1971). Environmental Ethics. Studies of Man's Self-Destruction; Barbour, I.C. (ed.) (1973). Western Man and Environmental Ethics. Attitudes towards Nature and Technology; Routley, R. (1973). Is there a need for a new, an environmental ethic? Proc. XV. World Congr. Philos., vol. 1, 205-210.

177 Glikson, A. (1955). Regional Planning and Development: 28; 29; vgl. Zelinsky, W. (1961). Review: Vogt, W. (1960). People! Challenge to Survive. Geograph. Rev. 51, 591-593: 592; Stone, J.H. (1969). A national institute of ecology: a critique. Ecology 50, 939; Rolston, H. III (1974-75). Is there an ecological ethics? Ethics 85, 93-109; Sachsse, H. (1976). Der Mensch als Partner der Natur. Überlegungen zu einer nachcartesianischen Naturphilosophie und ökologischen Ethik. In: Kaltenbrunner, G.-K. (Hg.). Überleben und Ethik. Die Notwendigkeit, bescheiden zu werden, 27-54.

178 Vgl. Adams, E.M. (1972). Ecology and value theory. South. J. Philos. 10, 3-6.

179 Callicott, J.B. (1989). In Defense of the Land Ethic. Essays in Environmental Philosophy.

180 Rolston, H. III (1988). Environmental Ethics. Duties to and Values in the Natural World.

181 Taylor, P.W. (1986). Respect for Nature. A Theory of Environmental Ethics.

182 Meyer-Abich, K.M. (1984). Wege zum Frieden mit der Natur. Praktische Naturphilosophie für die Umweltpolitik.

183 Habermas, J. (1991). Erläuterungen zur Diskursethik: 220; Apel, K.-O. (1994). Die ökologische Krise als Herausforderung für die Diskursethik. In: Böhler, D. (Hg.) (1994). Ethik für die Zukunft. Im Diskurs mit Hans Jonas, 369-404; Ott, K. (1994). Ökologie und Ethik. Ein Versuch praktischer Philosophie: 103ff.

184 Rudorff, E. [1888]. Tagebucheintrag vom 9.11.1888; vgl. Klose, H. (1939). Ernst Rudorffs Heimatland unter Landschaftsschutz. Naturschutz 20 (6), 117-121: 121; ders. (1957). Fünfzig Jahre Staatlicher Naturschutz. Ein Rückblick auf den Weg der deutschen Naturschutzbewegung; Schoenichen, W. (1954). Naturschutz, Heimatschutz. Ihre Begründung durch Ernst Rudorff, Hugo Conwentz und ihre Vorläufer: 139; Knaut, A. (1990). Der Landschafts- und Naturschutzgedanke bei Ernst Rudorff. Natur Landsch. 65, 114-118; Bogner, T. (2004). Zur Bedeutung von Ernst Rudorff für den Diskurs über Eigenart im Naturschutz. In: Fischer, L. (Hg.). Projektionsfläche Natur, 105-134; Lekan, T.M. (2004). Imaging the Nation in Nature. Landscape Preservation and German Identity.

185 Vgl. Schoenichen (1954): 214f.

186 Conwentz, H. (1904). Die Gefährdung der Naturdenkmäler und Vorschläge zu ihrer Erhaltung.

187 Platon, Kritias 111b-d; vgl. Hughes, J.D. (1979). Ecology in ancient Greece. Inquiry 18, 115-125: 121.

188 Vgl. Lersner, H. von (1998). Umweltschutz. In: Korff, W., Beck, L. & Mikat, P. (Hg.). Lexikon der Bioethik, Bd. 3, 662-664: 662.

189 Fraas, C. (1847). Klima und Pflanzenwelt in der Zeit.

190 Möbius, K. (1877). Die Auster und die Austernwirtschaft. Zit. nach: Leps, G. (Hg.) (1986). Zum Biozönose Begriff. Kapitel aus „Die Auster und die Austernwirtschaft": 86.

191 Shelford, V.E. (1913). Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology (Chicago 1937): 11.

192 Vgl. Henke, H. (1990). Grundzüge der geschichtlichen Entwicklung des internationalen Naturschutzes. Natur Landsch. 65, 106-112: 110.

193 Stiftung Naturschutzgeschichte (Hg.) (2000). Wegmarken. Beiträge zur Geschichte des Naturschutzes; dies. (2001). Natur im Sinn. Beiträge zur Geschichte des Naturschutzes.

194 Henke (1990): 107.

195 a.a.O.: 111.

196 Vgl. Meurer, N. (1576). Jagd- und Forstrecht; Bülow, G. von (1962). Die Südwälder von Reichenhall; Karafyllis, N.C. (2002). „Nur soviel Holz einschlagen, wie nachwächst" – Die Nachhaltigkeitsidee und das Gesicht des deutschen Waldes im Wechselspiel zwischen Forstwissen-

schaft und Nationalökonomie. Technikgeschichte 69, 247-274: 252f.

197 Nach Bülow, G. von (1962). Die Sudwälder von Reichenhall: 290; Hasel, K. & Schwartz, E. (1985/2002). Forstgeschichte: 307.

198 Carlowitz, H.C. von (1713). Sylvicultura oeconomica, oder Hausswirthliche Nachricht und Naturmässige Anweisung zur Wilden Baum-Zucht: 106.

199 Frank, J.P. (1789). System der landwirthschaftlichen Polizey, Bd. 1: 363; vgl. auch Anonymus (1790). Versuch einer Widerlegung der irrigen Meynung verschiedener Fortmänner, daß die Forstwissenschaft auf keinen festen und unumstößlichen Grundsätzen und Hauptstücken beruhe; mithin nicht nach solchen erlernt werden könne. Forst-Archiv 8, 1-123: 31; Hartig, G.L. (1795). Anweisung zur Taxation und Beschreibung der Forste, oder zur Bestimmung des Holzertrages der Wälder: 81 (vgl. auch 2. Aufl. 1804: 1); André, E. (1823). Versuch einer zeitgemässen Forstorganisation, Teil: 1: Innere Forstorganisation, enth. d. vollkomm. Sicherstellung der Nachhaltigkeit.

200 Gayer, K. (1880/82). Der Waldbau: 5.

201 Vgl. Hitz, H.-W. (1989). Die Entwicklung des Nachhaltigkeitsbegriffes und heutige gesetzliche Grundlagen der Nachhaltigkeit (Dipl.-Arb. Göttingen); Kretschmer, M. (1999). Bedeutungswandel des Nachhaltigkeitsbegriffs; Grober, U. (2002). Tiefe Wurzeln. Eine kleine Begriffsgeschichte von ›sustainable development‹ – Nachhaltigkeit. Natur Kultur 3, 116-127.

202 Speidel, G. (1972). Planung im Forstbetrieb: 54.

203 Bundeswaldgesetz in der Fassung vom 2. Mai 1975, geändert durch Gesetz vom 27.7.1984: §11.

204 Meadows, D. (1972/74). The Limits to Growth: 158.

205 Meadows, D. (1972). Die Grenzen des Wachstums (übers. v. H.-D. Heck, Stuttgart 1972): 142.

206 Ministerium für Umwelt, Energie und Verkehr Saarbrücken (Hg.) (1986-99). Unsere Umwelt: Wege zur Nachhaltigkeit; Hennig, R. (1989). Nachhaltigkeit als Prinzip verantwortungsvoller Naturnutzung; vgl. Tremmel, J. (2003). Nachhaltigkeit als politische und analytische Kategorie. Der deutsche Diskurs um nachhaltige Entwicklung im Spiegel der Interessen der Akteure.

207 Vgl. Ott, K. & Döring, R. (2006). Grundlinien einer Theorie „starker" Nachhaltigkeit. In: Köchy, K. & Norwig, M. (Hg.). Umwelt-Handeln. Zum Zusammenhang von Naturphilosophie und Umweltethik, 89-127: 110.

208 a.a.O.: 113f.

209 Sturm, K. (1993). Prozeßschutz – ein Konzept für naturschutzgerechte Waldwirtschaft. Z. Ökol. Natursch. 2, 181-192; vgl. Gorke, M. (2003). Prozessschutz aus Sicht einer holistischen Ethik. Natur und Kultur 7, 88-107.

210 Frankel, O.H. (1970). Variation – the essence of life. Proc. Linn. Soc. New South Wales 95, 158-169: 168; ders. (1974). Genetic conservation: our evolutionary responsibility. Genetics 78, 53-65.

211 Vgl. Potthast, T. (2004). Die wahre Natur ist Veränderung. Zur Ikonoklastik des ökologischen Gleichgewichts. In: Fischer, L. (Hg.). Projektionsfläche Natur, 193-221: 214f.

212 Climate Zones for Eastern Asia. Japan and adjacent regions. Based upon the National Geographic Society's map of Japan for the National Geographic Magazine. A.M.S. 5101. Compiled by the Climatology and Environmental Protection Section, Research and Development Branch of the Office of the Quartermaster General. Washington, D.C. 1945.

213 Lersner, H. von (1998). Umweltschutz. In: Korff, W., Beck, L. & Mikat, P. (Hg.). Lexikon der Bioethik, Bd. 3, 662-664: 662.

214 Przibram, H. (1929). Schutz und Angriffswaffen der Protozoen. In: Bethe, H. et al. (Hg.). Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie mit Berücksichtigung der experimentellen Pharmakologie, Bd. 13. Schutz und Angriffseinrichtungen, Reaktionen auf Schädigungen, 1-19: 1.

215 Osborn, F. (1948). Our Plundered Planet; Vogt, W. (1948). Road to Survival; Meggers, B.J. (B.J.). Environmental limitations on the development of culture. Amer. Anthropol. 56, 801-824; vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy: 352f.

216 Thomas, W.L. Jr. (ed.) (1956). Man's Role in Changing the Face of the Earth.

217 Vgl. Worster (1977/94): 355.

218 Anonymus (1896). Minor paragraphs. Popular Science Monthly 1896 (Feb.), 575.

219 Vgl. Artenschutz. Aktuelle Probleme des Schutzes von Pflanzen- und Tierarten. Vorträge des 1. Artenschutz-Seminars in der Bundesrepublik Deutschland, 9.-11.11.1971, Ingolstadt; Nickel, U. (1972). Artenschutz.

220 Hornaday, W.T. (1913). Our Vanishing Wildlife; Harper, F. (1945). Extinct and Vanishing Mammals of the Old World.

221 Henke, H. (1990). Grundzüge der geschichtlichen Entwicklung des internationalen Naturschutzes. Natur Landsch. 65, 106-112: 109.

222 Caughley, G. (1994). Directions in conservation biology. J. Anim. Ecol. 63, 215-244: 215.

223 Harris, G.W. (1912). Bio-Politics. The New Age 10, 197; vgl. Stanescu, V. (2011). Dying from Improvement. Biopolitics, Neoliberalism, and the New Eugenics: 20 (http://stanford.academia.edu).

224 Kjellén, R. (1920). Grundriss zu einem System der Politik: 94; vgl. Esposito, R. (2004). Bíos. Biopolitica e filosofia; Muhle, M. (2007). Eine Genealogie der Bio-Politik. Eine Untersuchung des Lebensbegriffs bei Michel Foucault und Georges Canguilhem (Diss. Kulturwiss. Fak., Univ. Frankfurt/Oder).

225 Kjellén, R. (1917). Der Staat als Lebensform: 95; vgl. 150f.; noch nicht in der schwed. Originalausgabe von 1916, Staten som lifsform: 77; 120.

226 Buletin eugenic si biopolitic [Organe mensuel de la section médicale et biopolitique de ›Astra‹, publie par les Professeurs de la Faculté de Médecine]; vgl. Contributions botaniques de Cluj 1927, 152.

227 Roberts, M. (1938). Biopolitics. An Essay on the Physiology, Pathology and Politics of the Social and Somatic Organism.

228 Starobinski, A. (1960). La biopolitique. Essai d'interprétation de l'histoire de l'humanité et des civilisa-

tions.
229 Caldwell, L. (1964). Biopolitics. Science, ethics, and public policy Yale Review 56, 1-16.
230 Somit, A. (1972). Biopolitics. British Journal of Political Science 2, 209-238; vgl. Esposito (2004); Muhle (2007).
231 Foucault, M. [1975-76]. Il faut défendre la société. Cours au Collège de France, 1975-1976 (Paris 1997) (engl. Society must be Defended, New York 2003): 243; vgl. ders. [1978-79]. Naissance de la biopolitique. Cours au Collège de France, 1978-1979 (Paris 2004) (dt. Die Geburt der Biopolitik, Frankfurt/M. 2006).
232 Agamben, G. (1995). Homo Sacer. Il potere sovrano e la nuda vita (dt. Homo sacer. Die Souveränität der Macht und das nackte Leben, Frankfurt/M. 2002): 14.
233 a.a.O.: 19.

Literatur

Potter, V.R. (1971). Bioethics – Bridge to the Future.
Kieffer, G.H. (1975). Ethical Issues in the Life Sciences.
Reich, W.T. (ed.) (1978). Encyclopedia of Bioethics, 4 vols.
Nash, R.F. (1989). The Rights of Nature. A History of Environmental Ethics
Brennan, A. (ed.) (1995). The Ethics of the Environment.
Jonsen, A.R. (1998). The Birth of Bioethics.
Korff, W., Beck, L & Mikat, P. (Hg.) (1998). Lexikon der Bioethik, 3 Bde.
Stevens, M.L.T. (2001). Bioethics in America. Origins and Cultural Politics.
Düwell, M. & Steigleder, K. (Hg.) (2003). Bioethik. Eine Einführung.

Biogeografie

Die Biogeografie, die Lehre von der geografischen Verbreitung und Verteilung der Organismen auf der Erde, geht in ihren sachlichen Anfängen auf die Antike zurück. Das Wort zur Bezeichnung der Sache wird Ende des 19. Jahrhunderts eingeführt.

Wortgeschichte

Das Wort erscheint zuerst im Titel eines Aufsatzes von H. Jordan aus dem Jahr 1883: ›Zur Biogeographie der nördlich gemäßigten und arktischen Länder‹.[1] Der meist für die Wortprägung verantwortlich gemachte Geograf F. Ratzel verwendet den Ausdruck erst einige Jahre später. Bei Ratzel findet sich das Adjektiv ›biogeografisch‹ erstmals 1888 in einem Brief und einem Vortrag.[2] Im gleichen Jahr erscheint auch der Ausdruck ›Biogeografen‹.[3] Das Substantiv ›Biogeografie‹ wird in den folgenden Jahren von Ratzel[4] und – unter Bezug auf ihn – von F. Regel[5] sowie in einem amerikanischen Aufsatz[6] verwendet.

Vor ›Biogeografie‹ sind andere Bezeichnungen für dieses Teilgebiet der Biologie vereinzelt in Gebrauch. E. Haeckel spricht 1866 von der ***Chorologie*** (von griech. ›χώρα‹ »Raum, Ort«) als einem Teilgebiet der Ökologie, der »Wissenschaft von der räumlichen Verbreitung der Organismen, von ihrer geographischen und topographischen Ausdehnung über die Erdoberfläche«.[7] Später stellt er die Chorologie neben die Ökologie unter die »Relations-Physiologie«, in der es um die Relationen der Organismen zu ihrer Umwelt gehe.[8] 1872 verwendet C. Kingsley die Bezeichnung *Biogeologie* für die Lehre von der räumliche Verteilung der Lebewesen und deren Ursachen: »Bio-geology begins with asking every plant or animal you meet, large or small, not merely, What is your name? but, How did you get here? By what road did you come? What was your last place of abode? And now you are here, how do you get your living?«.[9] In seiner Einteilung der biologischen Subdisziplinen von 1942 stellt E. Ungerer die Chorologie neben die »Chronologie« (d.h. Phylogenie) in eine zweite Sektion einer allgemeinen »Verteilungslehre«, nämlich diejenige, in der es um die *räumliche* Verteilung der Organismen geht (↑Biologie: Abb. 61).[10] Der Titel ›Biogeografie‹ setzt sich seit Mitte des 20. Jahrhunderts durch.[11]

Vor der Begründung einer allgemeinen Lehre der Biogeografie stehen die Disziplinen der Pflanzen- und Tiergeografie getrennt nebeneinander. Auch die Ausdrücke ›Pflanzengeografie‹ und Tiergeografie‹ sind älter als ›Biogeografie‹. F.C. Lesser spricht schon 1751 von einer »botanischen Geographie«, wobei er sich auf ein Manuskript zu einer Flora von Japan von C. Mentzel (1622-1701) bezieht.[12] J.L.G. Soulavie verwendet ***Pflanzengeografie*** in einer kleinen Abhandlung aus dem Jahr 1780 (»Géographie Physique des Végétaux«; »géographie des végétaux«[13]; 1793: »géographie des plantes«[14]). A. von Humboldt hält 1816 neben Mentzel, Soulavie und B.H. de Saint-Pierre für diejenigen, die den Ausdruck geprägt haben.[15] In lateinischer Form findet sich das Wort 1800 bei Stromeyer (»geographica vegetabilium«)[16] und später bei von Humboldt (»Geographiam plantarum«[17]). Auch im Französischen etabliert es sich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts – unter vielfachem Bezug auf von Humboldt (von Humboldt 1805: »Géographie des plantes équinoxiales«[18]; Lacroix 1811: »géographie des plantes«[19]). In der deutschen Sprache setzt sich der Ausdruck durch die Verwendung bei von Humboldt seit 1797 durch (zunächst als »Geographie der Pflanzen«).[20] Die Kurzform ›Pflanzengeografie‹ erscheint im ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts (von Humboldt 1803: »Pflanzen-Geographie«[21]; I.F. Schouw 1822-24: »Plantegeografie«; dt. 1824: »Pflanzengeographie«[22]).

Für die botanische Geografie führt A. Grisebach 1866 die Bezeichnung ***Geobotanik*** ein.[23] Grisebach gliedert die allgemeine Geobotanik in die topografische, klimatologische und geologische Geobotanik (wobei letztere v.a. das erdgeschichtliche Vorkom-

Die Biogeografie ist die Teildisziplin der Biologie, die sich mit der geografischen Verbreitung und Verteilung von Organismen auf der Erde befasst sowie deren historische und ökologische Ursachen untersucht.

Flora (Boym 1656) *237*
Fauna (Linné 1746) *237*
Ausbreitung (Reimarus 1773) *234*
Verbreitung (Zimmermann 1778) *234*
Pflanzengeografie (Giraud-Soulavie 1780) *231*
Tiergeografie (Giraud-Soulavie 1780) *232*
endemisch (De Candolle 1820) *241*
Areal (Schouw 1822) *232*
Verbreitungsgebiet (Anonymus 1823) *234*
vikarierend (Unger 1836) *242*
Floristik (Beilschmied 1837) *239*
Invasion (Darwin 1839) *246*
Faunistik (Küster 1852) *239*
disjunkte Arten (de Candolle 1855) *242*
Chorologie (Haeckel 1866) *231*
Geobotanik (Grisebach 1866) *231*
Biogeografie (Jordan 1883) *231*
Lebenszonen (Merriam 1890) *246*
Heimatgebiet (Thompson Seton 1909) *235*
Aktionsraum (Anonymus 1937-39) *234*
Arealsystem (Müller 1976) *233*
Lebensspur (Baker 1978) 235

men von Pflanzen untersucht). Der Ausdruck verbreitet sich allgemein im 20. Jahrhundert – ausgedrückt auch darin, dass E. Rübel 1918 in Zürich ein ›Geobotanisches Forschungsinstitut‹ gründet.

Bei Soulavie findet sich 1780 auch eine Vorläuferform für ***Tiergeografie*** (»Géographie Physique des Animaux«[24]). Im Lateinischen verwendet E.A.W. Zimmermann bereits 1777 die Formulierung ›geografische Zoologie‹; der Titel seines Werks enthält auch bereits eine Definition des Feldes: »die Wohnsitze und Wanderungen der Vierfüßer umfassend« (»Specimen zoologiae geographicae, quadrupedum domicilia et migrationes sistens«).[25] Den Terminus ›Tiergeografie‹ verwendet wohl als erster A. von Humboldt, seit 1801 auf Französisch (»la géographie des animaux et des végétaux«[26]), seit 1807 auch auf Deutsch[27]. Anfang des 19. Jahrhunderts wird das Forschungsfeld in verschiedenen Formulierungen umschrieben (Lacroix 1811: »géographie des animaux«[28] von Humboldt 1815: »Geographia zoologica«[29]; Bentham 1823: »Géographie animale«[30]; Anonymus 1829: »animal geography«[31]; Agassiz 1845: »géographie des animaux«[32]). Der später im Englischen gebräuchliche Ausdruck *Zoogeografie* (engl. »zoogeography«) erscheint erst seit den 1820er Jahren (Anonymus 1829: »die Zoogeographie als Wissenschaft«[33]; Hartig & Hartig 1836: »Zoo-Geographie«[34]; engl.: Baird 1851: »Zoogeography, or the geographical distribution of animals, teaches the circumstances and positions under which animals occur, both as regards individual species, genera, or larger groups«[35]).

Zur Gliederung der Tiergeografie in Teilgebiete bestehen verschiedene Vorschläge nebeneinander. H. Berghaus unterscheidet 1843 zwischen einer »zoologischen Geographie«, die von den geografischen Regionen der Erde ausgeht und für diese die charakteristischen Tierarten angibt, und einer »Geographie der Thiere«, die umgekehrt für jede Tiergruppe ihre geografische Verteilung angibt.[36] 1851 bezeichnet Berghaus den ersten Ansatz auch als »allgemeine« und den zweiten als »specielle« zoologische Geografie.[37] R. Hesse unterscheidet 1924 zwischen vier Teilgebieten: die »aufzeichnende (registrierende) Tiergeographie«, die »ordnende Tiergeographie« (hierzu insbesondere der »vergleichende« Ansatz), die »kausale Tiergeographie« (hierzu auch die »historische Tiergeographie«) und schließlich die »ökologische Tiergeographie«, als deren Gegenstand Hesse angibt: »die Tiere in ihrer Abhängigkeit von den Bedingungen ihres Lebensgebietes, in ihrem ›Angepaßtsein‹ an ihre Umwelt, ohne Rücksicht auf die geographische Lage dieses Lebensgebietes«.[38] In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts findet besonders die Differenzierung G. de Lattins von 1967 Verbreitung, der zwischen der »deskriptiven Zoogeographie« und der »kausalen Zoogeographie« unterscheidet, wobei er letztere weiter unterteilt in die »ökologische« und »historische Zoogeographie«.[39]

Areal und Arealsysteme

Den Grundbegriff der Biogeografie bildet der Ausdruck ***Areal***. Das Wort wird im Deutschen seit dem späten 18. Jahrhundert verwendet und bildet eine Ableitung vom mittellateinischen ›arealis‹ mit der Bedeutung »den Flächeninhalt betreffend, auf die Grundfläche bezogen«.[40] Im biologischen Zusammenhang erscheint es seit Beginn des 19. Jahrhunderts, zuerst aber allein in Bezug auf den Menschen.[41] Offensichtlich ist der Ausdruck als unmittelbare Übertragung aus dem politischen Kontext in die Biologie gekommen. J.F. Schouw gebraucht ihn 1822 vornehmlich als politische Kategorie (»Derjenige Theil von Südafrika der botanisch untersucht ist, beträgt kaum 1/10 von dem Areal Europens«[42]), ansatzweise aber auch bereits als biologische (»In Südafrika nehmen 280 Arten von *Erica* vielleicht kein so großes Areal [dän.: »stort et Areal«] ein als die einzige Art *E. vulgaris* in dem nördlichen Europa«[43]). Zu einem regelmäßig gebrauchten biologischen Terminus entwickelt sich der Ausdruck erst seit den 1830er Jahren, und zwar ausgehend von der Pflanzengeografie (Meyen 1836: »Das Areal einer Pflanze, oder deren Verbreitungs-Bezirk ist entweder ununterbrochen oder unterbrochen«[44]). In einer Rezension heißt es 1853: »In der Pflanzengeographie ist es eine der ersten und wichtigsten Voraussetzungen […], daß jede Pflanzenart nur eine einzige Heimath habe, von welcher sie sich entweder durch eigene oder durch fremde Kräfte auf dem Erdboden über ihr allmälig gewonnenes Areal ausgebreitet hat«.[45] Auch der Ausdruck *Verbreitungsareal* findet seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts gelegentlich Verwendung.[46]

Ein Areal kann definiert werden als die von den Mitgliedern einer Art (oder eines anderen Taxons) besiedelte geografische Region. Insofern die Art (oder ein anderes Taxon oder auch eine Pflanzengesellschaft) eine zeitliche Dimension aufweist, kann auch das Konzept des Areals zeitlich dimensioniert verstanden werden. Ein Areal wäre dann zu bestimmen als die vierdimensionale Raum-Zeit-Einheit, die von den Mitgliedern einer Art besiedelt wurden und werden. In der Biogeografie ist es aber üblich, das Areal rein räumlich zu verstehen und von der Ausweitung oder Verringerung des Areals einer Art zu sprechen. Wie ein ↑Individuum stellt ein Areal also einen Kontinuanten dar, der zu jedem Zeitpunkt sei-

Das *Arealsystem* ist die Daseinsweise der Art in Raum und Zeit als ein genetisch autonomes, adaptives und autoregulatives Teilsystem der Biosphäre, das sich durch die Wechselwirkungen zwischen der Organisation der Art und ihrer Umwelt herausbildet und entwickelt.

Das *Verbreitungsgebiet* (das Territorium) ist das dynamische, dreidimensionale Erscheinungsbild des Arealsystems; es kann aus mehreren Teilräumen bestehen, deren wichtigster das Areal als Fortpflanzungsraum der Art ist.

Das *Areal* ist der Teilraum des Territoriums (des Verbreitungsgebietes) (als des dynamischen dreidimensionalen Erscheinungsbildes eines Arealsystems), in dem ohne ständigen Zuzug von außen her dauhaft die Fortpflanzung der Art erfolgt.

Der *Wohnraum* ist der Teilraum des Verbreitungsgebietes, der dauerhaft zum Aufenthalt genutzt wird.

Der *Verkehrsraum* ist der Teilraum des Verbreitungsgebietes, der zur Fortbewegung genutzt wird.

Der *Wanderraum* ist der Teilraum des Verbreitungsgebietes, der während regel- oder unregelmäßiger Wanderungen genutzt wird.

Der *Spielraum* ist der Teilraum des Verbreitungsgebietes, der nur vorübergehend, zuweilen sehr kurzzeitig zum Aufenthalt genutzt wird.

Der *Nahrungs-*, *Ernährungs-* oder *Weideraum* ist der Teilraum des Verbreitungsgebietes, der dauerhaft oder zeitweise den wesentlichen Teil der Nahrung liefert.

Das *Überwinterungsgebiet* ist der Teilraum des Verbreitungsgebietes, der ständig oder zeitweise zur Überwinterung genutzt wird.

Das *Vorkommen* (die *Station*) bezeichnet […] die Relationen von Komponenten einer Tierart, d.h. von bestimmten oder allen Individuen und Populationen, zu Raum, Zeit und Umwelt.

Die *Verbreitung* (*Distribution*) bezeichnet […] den Raum, den bestimme oder alle Vorkommen einer Tierart einnehmen.

Die *Verteilung* (*Dispersion*) bezeichnet […] die räumliche Anordnung bestimmter oder aller Vorkommen einer Tierart in ihrem Verbreitungsgebiet.

Die *Ausbreitung* (*Extension*) bezeichnet […] das Auffüllen bisher ungenutzter Räume des Territoriums einer Tierart und dessen Erweiterung durch zusätzliche Vorkommen.

Die *Zerstreuung* (das *Dispersal*, *intraterritoriale Ausbreitung*) ist eine Form der Ausbreitung, die zur Auffüllung bisher ungenutzter Räume des Territoriums einer Tierart durch zusätzliche Vorkommen führt.

Die *Erweiterung* (*Expansion*, *extraterritoriale Ausbreitung*) ist eine Form der Ausbreitung, die zur Ausdehnung des Territoriums einer Tierart durch zusätzliche Vorkommen führt.

Die *Wanderung* (*Migration*) ist […] eine periodische oder aperiodische Ortsveränderung von oft zahlreichen Vorkommen einer Tierart, die zur Ausbreitung beitragen kann.

Tab. 29. Grundbegriffe der Biogeografie (aus Wallaschek, M. (2009-10). Fragmente zur Geschichte und Theorie der Zoogeographie, Bd. 1. Die Begriffe Zoogeographie, Arealsystem und Areal: 42; 46f.; Bd. 3. Die Begriffe Verbreitung und Ausbreitung: 21; 22; 24; 28).

ner Existenz ganz da ist. Die Lehre von den Arealen wird seit einer umfangreichen Einführung in die Verbreitung mitteleuropäischer Pflanzen durch H. Meusel aus dem Jahr 1943 *Arealkunde* genannt.[47]

Abgeleitet von ›Areal‹ führt P. Müller 1976 den Terminus ***Arealsystem*** ein. Er definiert: »Unter Arealsystem verstehen wir ein von der ökologischen Valenz, genetischen Variabilität und Phylogenie von Populationen und der räumlich und zeitlich wechselnden Wirkungsweise abiotischer und biotischer Faktoren bestimmtes adaptives Teilsystem der Biosphäre, das sowohl ökologische als auch phylogenetische Funktionen besitzt und dessen flächenhafte Ausdehnung durch ein dreidimensionales Verbreitungsgebiet unterschiedlicher Größe und Struktur gekennzeichnet werden kann«.[48] In seiner Monografie zur ›Tiergeographie‹ (1977) erläutert Müller ergänzend, Arealsysteme seien »lebendige Teilsysteme unserer Landschaften«.[49] In dieser Formulierung unterscheidet sich ein Arealsystem also kaum von einem ↑Ökosystem. Sinnvoll erscheint es, ein Arealsystem immer relativ zu einer taxonomischen (oder biozönotischen) Einheit zu definieren, z.B. als »Daseinsweise der Art in Raum und Zeit« (Wallaschek 2009; vgl. Tab. 29). Auch Müller grenzt den Begriff in dieser Weise später ein, indem er ein Arealsystem 1981 bestimmt als »Teil des Verbreitungsgebietes einer Art«.[50] In einer solchen Bestimmung ist ein Arealsystem aber nicht notwendig ein System im strengen Sinne, das über die Interaktion seiner Komponenten definiert ist (wie ein Ökosystem), sondern vielmehr eine raumzeitliche Einheit, deren Grenzen über die räumliche und zeitliche Erstreckung einer taxonomischen oder biozönotischen Einheit, d.h. über das Vorkommen der Organismen eines Taxons oder einer Biozönose, gegeben ist. Es stellt also, mit anderen Worten, eine biogeografische und keine ökologische oder lebende Einheit dar (und ist daher auch keine »Daseinsweise«). Der

Unterschied zwischen Areal und Arealsystem besteht danach also allein darin, dass zum Arealsystem die zeitliche Dimension hinzukommt. Soll ein Arealsystem dagegen ausdrücklich als System verstanden werden, dann könnte es definiert werden als das System aller Individuen einer Art (gruppiert in Populationen), betrachtet im Hinblick auf ihre raum-zeitliche Einheit als ein kohärentes Gefüge von Dependenzen (z.B. Deszendenzen) und Interaktionen. So gesehen ist ein Arealsystem nichts anderes als eine Art, betrachtet aus einer biogeografischen Perspektive.

Verbreitung und Ausbreitung

Für die statischen Verhältnisse der geografischen Verteilung der Organismen einer Art wird der Ausdruck ***Verbreitung*** verwendet (Zimmermann 1778: »ihre Verbreitung [d.h. diejenige einiger Tierarten] kann ziemlich nach dem physikalischen Klima bestimmt werden«[51]; Treviranus 1803: »Geographische Verbreitung der Pflanzen«[52]; Schwab 1813: »Einen vorzüglichen Einfluß auf die Verbreitung der Thiere hat die Wärme«[53]; franz. Thuillier 1790: ›distribution‹[54]; engl. Anderson 1792: ›distribution‹[55]). Der Raum des Vorkommens der Mitglieder eines Taxons ist das ***Verbreitungsgebiet*** – ein Terminus, der in den 1820er Jahren erscheint, sich aber erst später allgemein etabliert.[56] In der Übersetzung einer dänischen Besprechung von J.F. Schouws ›Grundzügen einer allgemeinen Pflanzengeographie‹ wird der Terminus 1823 wie folgt definiert: »Das Vegetationsgebiet, oder das Verbreitungsgebiet (extensio, Vorekreds), ist der Erstreckungsbezirk der Arten, Geschlechter und größeren Gruppen, nach Länge und Breite, und nach der Höhe über dem Meeresspiegel«.[57] Schouw selbst verwendet in seiner eigenen Übersetzung seines Werks 1823 allerdings nicht den Ausdruck ›Verbreitungsgebiet‹, sondern den Terminus *Verbreitungsbezirk* und erläutert: »Die Orts-Verhältnisse, welche nur der Art oder höheren Gruppe zukommen, sind entweder ihre Verbreitungsverhältnisse (Begrenzungsverhältnisse), sowohl in Hinsicht der geographischen Breite und Länge, als der Höhe über dem Meere; Verhältnisse die man unter dem gemeinschaftlichen Namen *Verbreitungsbezirk* [im dän. Original: »Vorekreds«[58]] begreifen kann; oder es sind die Ortsverhältnisse in welchen die Individuen der nämlichen Art, die Arten der nämlichen Gattung oder die Gattungen der nämlichen Familie zu einander stehen; oder mit andern Worten die Weise, auf welche die einer jeden Pflanzenform untergeordneten Formen oder Individuen auf der Oberfläche der Erde vertheilt sind und diese Verhältnisse lassen sich wohl unter dem Namen *Vertheilungsweise* [dän. »Fordelingsmaade«] begreifen«.[59] Das Verbreitungsgebiet unterscheidet Schouw von dem *Vorkommen*, das die ökologischen Verhältnisse am Wuchsort einer Pflanze bezeichnet (↑Biotop).

Ausbreitung ist demgegenüber der auf den dynamischen Aspekt des Areals bezogene Terminus, der den Prozess der Vergrößerung der Verbreitung (»Arealerweitung«[60]) eines Taxons bezeichnet. Der Ausdruck erscheint seit den 1770er Jahren (Reimarus 1773: »Die Ausbreitung der Pflanzen über den Erdboden wird durch mancherley Wege der vorbestimmten Naturordnung befördert. Denn, außer was Menschen und Thiere, vorsehlich oder unwissend, von dem Saamen an ferne Oerter bringen; so kriechen und schleichen einige Pflanzen unter der Erde immer weiter und weiter, da sie aus ihren Wurzeln neue Schößlinge treiben«[61]). Er wird früh auch auf Seuchen bezogen (1776)[62] oder im Sinne von »Vermehrung« gebraucht (Borowski 1781: »In der Haushaltung der Natur haben die Vögel wichtige Geschäfte. […] Sie verzehren die Aeser mancher größern Thiere, oder Schlangen, Feldmäuse und dergleichen, deren Ausbreitung schädlich ist«[63]; im handschriftlichen Nachlass bei Kant: »Die Bestimmung der Thierheit ist Fortpflanzung und Ausbreitung«[64]). Regelmäßig taucht das Wort erst seit dem 19. Jahrhundert in Bezug auf Pflanzen und Tiere auf[65] (im Englischen ›dispersal‹ bei C. Darwin 1842 in Bezug auf Felsblöcke[66], 1856 bei Pflanzen[67]).[68] Die Ausbreitung ergibt sich aus dem spezifisch organischen und funktionalen, d.h. positiv selektierten Vermögen von Organismen, durch aktive Lokomotion oder unter Ausnutzung anderer Kräfte neue Räume zu besiedeln. Die terminologische Unterscheidung von ›Verbreitung‹ und ›Ausbreitung‹ ist besonders in der Tiergeografie etabliert; in der Pflanzengeografie wird dagegen auch der Vorgang der Arealerweiterung oft als ›Verbreitung‹ bezeichnet.[69]

Aktionsraum und Heimatgebiet

Der zu ›Areal‹ äquivalente Ausdruck, der sich auf die Ebene der Individuen bezieht, lautet ***Aktionsraum***. Der Aktionsraum ist also der Raum, in dem sich ein Individuum im Laufe seines Lebens aufhält (Trepl 2007: »Den Begriff Aktionsraum gebrauchen wir für den gesamten geographischen Raum, in dem die Aktivitäten des Organismus stattfinden«[70]). Der Ausdruck erscheint seit den 1930er Jahren, anfangs noch nicht als fester Terminus (Anonymus 1937-39: »an activity range in fall of .5 to 1.8 acres«[71]; Timofeeff-Ressovsky 1940: »the considerably smaller activity-range found in the starling *Sturnus vulgaris*«[72]; Blair 1943: »activity range«[73]). Definiert wird der Aktionsraum durch den Weg, den ein Organismus im Laufe

seines Lebens zurücklegt, seine ***Lebensspur*** (Baker 1978: »lifetime track: the path traced out in space by an individual between birth and death«[74]). Daraus ergibt sich eine *Lebensfläche* (»lifetime range: the total area (or volume) of space perceived by an individual between birth and death«[75]). Zu unterscheiden ist der Aktionsraum von dem ***Heimatgebiet*** (engl. »home range«) eines Organismus (die Differenzierung wird allerdings nicht immer vollzogen[76]). Der Ausdruck ›Heimatgebiet‹ erscheint zuerst Anfang der 1870er Jahre in den USA für den zu einer Ranch gehörende Landfläche, auf der Herden freilebender Haustiere (meist Rinder oder Schafe) gehalten werden (Hutchinson 1871: »their flocks [of sheep] can stay on the ›home range‹ for several months«[77]). Erst im frühen 20. Jahrhundert wird der Ausdruck auf Wildtiere übertragen. E. Thompson Seton verwendet ihn regelmäßig in seinem Werk über die ›Life-Histories of Northern Animals‹ (1909) (»home-range of each individual«[78]); daneben gebraucht er die gleichbedeutenden Ausdrücke *Heimatregion* (»home region«) und *Heimatlokalität* (»home locality«)[79]. ›Heimatgebiet‹ wird 1913 von dem Ökologen V.E. Shelford übernommen (für die »prairie deer-mouse (*Peromyscus bairdii*)«: »its home range is about 100 yds.«[80]). In der späteren terminologischen Bedeutung umfasst das Heimatgebiet allein das »normale Aufenthaltsgebiet«[81] eines Individuums. Regelmäßig wandernde Organismen können mehrere Heimatgebiete haben (etwa ein »Sommerquartier« und ein »Winterquartier«; vgl. Thompson Seton 1909: »No wild animal roams at random. All have a certain range that they consider home. Some have two of these, one for summer, the other for winter, and these are called migratory animals«[82]). Nicht alle Organismen müssen aber über ein Heimatgebiet verfügen. Nomadisierende Individuen haben allein einen Aktionsraum.

Anfänge in Antike und Früher Neuzeit

Zwar diskutiert auch Aristoteles an einigen Stellen seines Werks die geografische Verteilung von Tieren und gibt als Ursache dafür die Verfügbarkeit von Nahrung und Klimabedingungen an.[83] Als eigentlicher Begründer der Biogeografie in der Antike gilt aber sein Schüler Theophrast. Durch den Alexanderfeldzug gelangt Theophrast zu Kenntnissen über die indische Vegetation und versucht diese zu interpretieren.[84]

Von den »Vätern der Botanik« in der Frühen Neuzeit gibt erstmals Hieronymus Bock in seinem Kräuterbuch (1539) den Fundort der behandelten Pflanzen an. In seinem Tierbuch stellt C. Gessner seit 1551 gleichfalls das Vorkommen der von ihm beschriebenen Tiere dar.[85] Auch der weitgereiste P. Belon macht Angaben über die Verbreitung der von ihm beschriebenen Vogelarten.[86] Auffallende Pflanzen und Tiere der Neuen Welt werden in ihrer Verbreitung 1557 durch H. Staden beschrieben. Nachdem J.P. de Tournefort zu Beginn des 18. Jahrhundert bereits eine Gliederung der Vegetation am Ararat vornimmt und die Höhenstufen mit den Klimazonen von den Tropen zur Arktis vergleicht[87], liefert A. Haller in seinem Werk über die Pflanzenwelt der Schweiz (1742) die bis zu seiner Zeit klarste Darstellung der klimatisch bedingten Höhengliederung der Vegetation im Gebirge[88].

Abb. 45. Verbreitungskarte vierfüßiger Wirbeltiere in Nordeuropa. Ausschnitt aus einer »zoologischen Weltcharte« (aus Zimmermann, E.A.W. (1778-83). Geographische Geschichte des Menschen, und der allgemein verbreiteten vierfüßigen Thiere mit einer hierzu gehörigen Zoologischen Weltcharte, 3 Bde.).

Frühe Modelle von Schöpfung und Migration

Ausgangspunkt der frühneuzeitlichen biogeografischen Vorstellungen bildet die Annahme einer Schöpfung nach dem biblischen Bericht. Weil ange-

nommen wird, dass von Gott nur wenige Exemplare einer Art an einem Ort (dem Paradies) geschaffen wurden, waren die Schöpfungsvorstellungen in der Regel verbunden mit der Annahme von umfangreichen Migrationen der Nachkommen der ersten Lebewesen über die ganze Erde. Von einigen Gelehrten des 17. Jahrhunderts wird diese Kreations- und Migrationstheorie allerdings als unwahrscheinlich abgelehnt, weil sie bezweifeln, dass die Individuen vieler Arten weite Wanderungen unternehmen können. Sie schlagen stattdessen an Stelle nur eines Schöpfungsereignisses wiederholte Schöpfungsakte vor.[89] Mit diesem Vorschlag ist ein erster Schritt hin zu einer säkularen Biogeografie getan, indem eine historische und geografische Dimension in die Schöpfungslehre eingeführt wird.

Ursprung aller Arten in einem Schöpfungszentrum

Biogeografisches Wissen ist aber auch schon in der genaueren Beschreibung des angenommenen Schöpfungszentrums enthalten. Dieses Zentrum wird von vielen Autoren auf einen Berg in den Tropen verlegt. So stellt sich C. von Linné in einer ›Rede über die Ausbreitung der bewohnbaren Erde‹ (1744) den Garten Eden als eine gebirgige Insel in Äquatornähe vor, auf der die Lebewesen der arktischen Breiten auf dem Gipfel, die der tropischen Regionen am Bergfuß und die aus gemäßigten Gegenden in der Mitte leben.[90] Als argumentativ überzeugend erscheint die Annahme eines solchen Schöpfungszentrums, weil über die Höhenstufen eines tropischen Berges verteilt viele Klimazonen und die unterschiedlichsten ökologischen Verhältnisse auf kleinem Raum konzentriert vorliegen. Von diesem ursprünglichen »Paradies« haben sich nach Linné alle Lebewesen über die Erde ausgebreitet. (Eine ähnliche Vorstellung findet sich bereits bei J.P. de Tournefort[91] und in einer zu Beginn des 18. Jahrhunderts veröffentlichten anonymen Schrift.[92])

Als hinderlich für die allgemeine Anerkennung eines Schöpfungszentrums im Sinne Linnés erweisen sich allerdings insbesondere zwei Faktoren: auf der einen Seite die bemerkenswert ökologischen Argumentationen Linnés, die von einer genauen Anpassung der Organismen verschiedener Arten an ihre jeweilige ökologische Umwelt ausgehen (↑Nische), und auf der anderen Seite die Erfahrung, dass die lokalen Faunen und Floren sich erheblich unterscheiden, so dass eine Erklärung der gesamten Verteilung der Verschiedenheiten allein durch Migration als unwahrscheinlich erscheint. Wenn die Organismen jeweils perfekt an ihre Umwelt angepasst sind und eine spezifische Rolle in einem Ökosystem spielen, wie soll dann ausgehend von einem isolierten Ort ihre Ausbreitung über die ganze Erde möglich sein? Und wenn andererseits verschiedene geografische Regionen sich in ihrer Pflanzen- und Tierwelt stark unterscheiden, wieso sollte dann von nur einem Schöpfungszentrum ausgegangen werden? Aufgrund dieser Schwierigkeiten erlangt in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts die Hypothese von mehreren Schöpfungszentren ihre Plausibilität.

Pluralisierung der Ursprungsorte

Den unmittelbaren empirischen Hintergrund für die Entwicklung neuer Theorien über die Verbreitung der Organismen auf der Erde und deren Gründe bilden oftmals die Erfahrungen von der überraschenden Andersartigkeit der Flora und Fauna in den außereuropäischen Regionen, von denen die europäischen Forscher durch umfangreiche Reisen Kenntnis erlangen. Überraschend waren diese Befunde insbesondere deswegen, weil sie einerseits offenbarten, dass die regionalen Gegebenheiten, v.a. das Klima, einen erheblichen Einfluss auf die lokale Flora und Fauna hat und dass andererseits selbst bei ähnlichem Klima doch sehr unterschiedliche Lebewesen in verschiedenen Regionen vorkommen.

Der erste, der diese Erfahrungen zu einer umfangreichen Theorie verarbeitet, ist G. Buffon. Buffon nimmt an, dass die Tiere an den Polen der Erde gebildet wurden und sich von dort ausbreiteten und unter dem Einfluss wechselnder Klimabedingungen veränderten. Am Ende dieses Prozesses verfügt jede Tierart nach Buffon über eine Heimat (»patrie d'origine«), deren Klima, Boden und Relief ihr gemäß sei. Wegen des Primats der physischen Ursachen und der Annahme einer starken Variabilität der Arten wird jede Tierart geradezu zu einem Produkt ihrer regionalen Umwelt erklärt.[93] Aufgrund seiner Überzeugung vom starken Einfluss der geografischen Region auf die Gestalt eines Organismus und der Zuschreibung einer Heimat zu jeder Art, d.h. der Gliederung der Erde in regionale »Faunen« ist Buffon der »Gründer«[94] oder »Nestor«[95] der Biogeografie genannt worden. Die besondere Bedeutung von Klima und anderen geografischen Faktoren für die lokalen Unterschiede zwischen Tierarten und Menschenrassen wird aber natürlich auch bereits vor Buffon betont, so etwa in einer anonym zu Beginn des 18. Jahrhunderts veröffentlichen Schrift[96] oder auch schon in den Schriften arabischer Gelehrter des Mittelalters oder bei Aristoteles in der Antike (↑Umwelt/Umweltdetermination).

Auf zunehmende Ablehnung stößt unter den Naturforschern seit Mitte des 18. Jahrhunderts die Vorstel-

lung eines Gartens Eden als dem einzigen Ursprungsort aller Lebewesen. Für J.G. Gmelin erscheint es 1747 unter dieser Voraussetzung nur schwer begreiflich, warum ähnliche Arten in weit voneinander entfernten Gebieten, wie den Alpen und Sibirien, entstehen konnten; für wahrscheinlicher hält er die Annahme, Gott habe in verschiedenen Regionen Pflanzen gleicher Art ausgesät.[97] Und J.E. Fischer führt gegen diese Auffassung 1771 die biogeografische Erfahrung in Bezug auf die Landtiere an, »daß jedem derselben gewisse Gegenden auf der Erdkugel angewiesen sind, davon sie sich niemals weit entfernen«.[98] Er vertritt daher die Meinung, »daß alle Thiere durch die allmächtige Hand des Schöpfers, jedes nach seiner Art, in dem jedem angemessenen Klimat, überall auf dem Erdboden, und auf einmal hervorgekommen sind, und daß, wenn sich Thiere von einerley Art in verschiedenen Theilen des Erdbodens finden, die auf keinerley Weise von dem einen in den andern haben können versetzt werden, von diesen Gattungen mehr als ein Paar, theils in der alten, theils in der neuen Welt erschaffen seyn muß«.[99]

Nicht nur ein Schöpfungszentrum, sondern vielmehr mehrere Ursprungsorte für alle Pflanzen und Tiere nimmt auch E.A.W. Zimmermann an, der Verfasser des ersten biogeografischen Werks in deutscher Sprache. Statt umfangreiche Migrationen von einem Schöpfungszentrum zu postulieren, hält es Zimmermann für plausibler, davon auszugehen, dass die Lebewesen dort geschaffen wurden, wo sie gegenwärtig auch leben. So behauptet er 1783, es seien »die Thiere gleich zu Anfang über die Erde vertheilt, jedes in sein ihm zukommendes Clima gesetzt worden«.[100] Ebenso wie Fischer führt er als Grund für diese Sicht die Beobachtung an, dass die Tiere nur in den jeweils eigenen Klimaten gedeihen. Zimmermann verwirft daher die Idee, »zu Anfange nur ein einziges Paar Thiere von jeder Art geschaffen zu denken«.[101] Denn die Raubtiere hätten in einem solchen Szenario schon in den ersten Stunden nach der Schöpfung mehrere andere Tiere ausgerottet. Deutlicher als Buffon behauptet Zimmermann aber auch, dass das Klima und die regionalen Verhältnisse allein nicht ausreichen, um das Muster der Verteilung der Organismen zu erklären; er meint, es müssten zusätzlich historische Faktoren Berücksichtigung finden. Zimmermann gilt damit als der Begründer der historischen Biogeografie.[102] Bekannt ist das Werk Zimmermanns auch deswegen, weil es bereits eine Weltkarte enthält, die die geografische Verbreitung einzelner Tierarten wiedergibt (vgl. Abb. 45).

Eine weitere Verankerung der historischen Perspektive in der Biogeografie erfolgt unter dem Einfluss der Schriften K.L. Willdenows am Ende des Jahrhunderts. Willdenow geht von großen Veränderungen der Erdgestalt an einem Ort in der Vergangenheit aus und nimmt damit korrespondierende historische Veränderungen der Pflanzen an diesem Ort an. Die historische Entwicklung wird damit zu einem ebenso wichtigen Faktor der Biogeografie wie das aktuelle Klima.[103]

Regionale Floren und Faunen

Mit zunehmendem Bewusstsein von der regionalen Verschiedenheit der Tier- und Pflanzenwelt entstehen seit der Mitte des 18. Jahrhunderts zahlreiche Monografien zum Bestand an Lebewesen einer Region. Diese werden für die ↑Pflanzen ***Flora*** genannt (abgeleitet von dem Namen einer altrömischen Frühlingsgöttin in Anlehnung an lat. ›flos‹ »Blume«). Das Wort erscheint seit Beginn des 17. Jahrhunderts, zunächst allein im Zusammenhang mit Gartenpflanzen.[104] Seit Mitte des 17. Jahrhunderts wird der Ausdruck dann in erweiterter Bedeutung als Titelstichwort in Pflanzenbeschreibungen und v.a. regionalen Bestandsaufnahmen der Pflanzenwelt gebraucht, so 1648 in der ›Flora Danica‹ von S. Paulli.[105] Im 17. Jahrhundert sind in den regionalen Floren aber meist sowohl im Garten als auch wild wachsende Pflanzen abgehandelt. Eine Trennung dieser beiden Elemente setzt sich erst allmählich durch, angefangen mit zwei Werken von M. Hoffmann aus den 1660er Jahren.[106] Wird von der nicht sehr bedeutenden ›Flora Sinensis‹ (1654) von M. Boym abgesehen, dann kann die Neubearbeitung von J. Loesels Werk über die in Preußen natürlich wachsenden Pflanzen (›Plantae in Borussia sponte nascentes‹, 1654), die ›Flora Prussica‹ (1703) von J. Gottsched, als »Geburtsjahr der Bezeichnung ›Flora‹ in ihrer jetzigen Bedeutung« gelten[107]. Dieses Werk zieht zahlreiche Nachfolgeuntersuchungen unter ähnlichem Titel nach sich.[108] Mit Linnés ›Flora Lapponica‹ (1737) und ›Flora Suecica‹ (1745) setzt sich der Ausdruck in der Bedeutung einer regionalen Pflanzenkunde dann endgültig durch.[109] Eine insbesondere der Theorie der geografischen Verbreitung von Pflanzen gewidmete Schrift verfasst Linné 1754.[110]

Parallel zur Botanik wird in der Zoologie der Bestand der Tiere einer Region als ***Fauna*** bezeichnet (abgeleitet von dem Namen einer römischen Waldgöttin, einer Frau, Schwester oder Tochter von Faunus). Die Bezeichnung kommt in der Mitte des 18. Jahrhunderts auf – angefangen mit Linnés ›Fauna Suecica‹ (1746) – und etabliert sich schnell.[111] Im Deutschen wird der Ausdruck spätestens seit Zimmermanns großem Werk zur Tiergeografie aus den Jahren 1778-83 verwendet (1783: »Fauna von Sumatra«).[112] Definiert werden kann der Begriff mit L.K.

Schmarda (1853) als »Summe aller Thierformen einer Gegend oder eines großen Terrains«.[113] Die moderne Biogeografie unterscheidet verschiedene Entstehungsweisen einer Fauna, z.B. die autochthone adaptive Radiation einer taxonomischen Gruppe, die kontinuierliche Kolonisierung ausgehend von einer oder verschiedener Regionen sowie die Vermischung mehrerer Faunen.[114]

Mitte des 19. Jahrhunderts erscheinen die Ausdrücke ***Faunistik*** (Küster 1852[115]) und ***Floristik*** (Beilschmied 1837[116]) für Untersuchungen zum Spektrum der Tier- bzw. Pflanzenarten einer Region.[117] Eine Fauna hat nicht nur eine räumliche, sondern auch eine zeitliche Dimension. M. Wallaschek definiert dementsprechend 2010: »Fauna bezeichnet in der Zoogeographie ausgewählte oder sämtliche Tierarten eines konkreten Raum-Zeit-Abschnittes«; und: »Die Faunistik ist ein Teilgebiet der Zoogeographie, das die Erfassung (Exploration) und Darstellung (Deskription) der Fauna betreibt«.[118]

Charakteristisch für die regional orientierten Floren und Faunen ist es, die Lebewesen einer geografischen Einheit als einmalige und charakteristische Kombinationen von Arten zu beschreiben. Herausgearbeitet werden damit die Integrität der Artenkombination an einem Ort und die regionalen Unterschiede.[119] Weil Pflanzen in der Regel einfacher zu konservieren, zu vergleichen und zu bestimmen sind als Tiere, entstehen im 18. Jahrhundert mehr regionale Studien über Pflanzen als über Tiere. Außerdem gilt die Verteilung der Pflanzen, in enger Korrespondenz mit klimatischen Unterschieden, als Schlüssel zum Verständnis der großräumigen Variation der Landschaft und geografischer Muster der Natur.

Die meisten Floren und Faunen des 18. Jahrhunderts sind an politischen Grenzen orientiert und stellen somit die Pflanzen- und Tierwelt eines politisch umgrenzten Raums dar. Es wächst aber parallel zur Erstellung der Werke einer national orientierten Biogeografie die Einsicht, dass die naturräumliche Gliederung Europas meist nicht den politischen Grenzen folgt. Vertreten wird diese letztere Auffassung besonders von T. Mayer in Göttingen, dem ersten Professor für Geografie überhaupt.[120]

Eine Einteilung der Vegetation Europas in »fünf Hauptfloren« findet sich 1792 in der Kräuterkunde von K.L. Willdenow.[121] Willdenow nimmt die Gebirge als Diversitäts- und Ausbreitungszentren an und deutet diskontinuierliche Areale von Arten als Ergebnis einer Trennung von ursprünglich zusammenhängenden Verbreitungsgebieten. Er erklärt die geografischen Unterschiede aber auch unter Verweis auf verschiedene Schöpfungsakte Gottes.

Latitudinaler Diversitätsgradient

Eine der ersten (und eine der wenigen) allgemeinen Regelmäßigkeiten der Biogeografie wird in den letzten Jahrzehnten des 18. Jahrhunderts wiederholt festgestellt: die Abnahme der Biodiversität von den Tropen zu den polaren Regionen. Drastisch hält dies J.R Forster fest, der J. Cook auf dessen zweiter Weltumsegelung (1772-75) begleitet: »The animal world, from being beautiful, rich, enchanting in the tropics, falls into deformity, poverty and disgustfulness in the Southern coasts«.[122] In diesen Berichten kommt die alte Vorstellung der Tropen als Zentrum der Schöpfung noch immer zum Ausdruck. Als der entscheidende Faktor, der die üppige Lebensvielfalt in den Tropen bedingt, gilt die Temperatur. Ausdrücklich stellt K.L. Willdenow am Ende des 18. Jahrhunderts fest, »daß die Vegetation nach den Graden der Wärme vermehrt wird«, d.h. dass die Flora in äquatornahen Regionen reicher ist.[123] Im 20. Jahrhundert wird diese umgekehrte Korrelation von geografischer Breite und Artenreichtum einer Region *latitudinaler Diversitätsgradient* genannt und als eines der ältesten Gesetze der Ökologie verstanden.[124] Quantitativ erfasst wird der Diversitätsgradient seit Beginn des 19. Jahrhunderts für verschiedene Gruppen von Pflanzen und Tieren (vgl. Abb. 47; 48).

A. von Humboldt

Eine zentrale Figur in der disziplinären Etablierung der Biogeografie ist Alexander von Humboldt. Im Anschluss an seine Reise durch Südamerika entwickelt er allgemeine Vorstellungen über die Höhengliederung der Vegetation in den Bergen und über die Verteilung des Artenreichtums auf der Erde.[125] In diesem Zusammenhang bemüht er sich, allgemeine Muster der Artenverteilung auf der Erde aufzustellen (vgl. Abb. 47). So stellt er fest (wie vor ihm bereits Tournefort und Linné), dass die Zonierung der Pflanzenformationen in den Höhenstufen eines Gebirges der Zonierung in den Klimazonen entlang der Breitengrade entspricht.

Vor allem die Grundlagen der *Pflanzensoziologie* (↑Biozönose) werden durch von Humboldts Untersuchungen zu einer ›Physiognomik der Gewächse‹ (1808) gelegt. In dieser Schrift untersucht er den gestaltprägenden Charakter der Vegetation einer Landschaft. Als unmittelbarer Vorläufer zu von Humboldts Ansatz gilt nicht die ältere pflanzengeografische Literatur, sondern die Literatur zur englischen Gartenkunst.[126] Von Humboldt beabsichtigt, mit der physiognomischen Gliederung der Vegetation eine Systematik vorzulegen, die nicht der taxonomischen Einteilung folgt, sondern eine ganz eigene Klassifikation

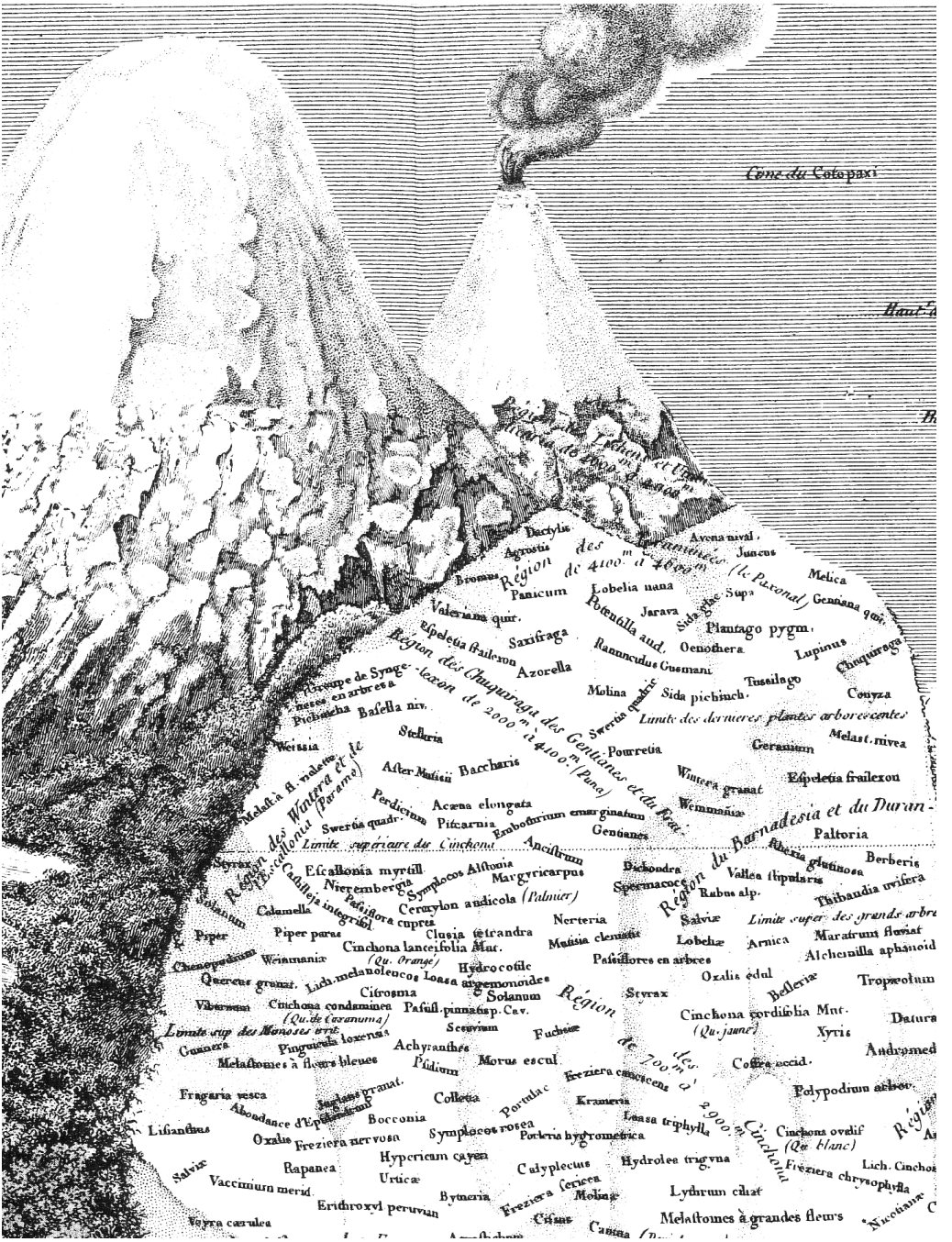


Abb. 46. Höhenprofil des Chimborazo, den A. von Humboldt und A. Bonpland im Juni 1802 besteigen. Für die verschiedenen Höhenstufen gibt Humboldt die Namen charakteristischer Pflanzen an und definiert Pflanzenregionen (z.B. die »Région des Cinchona« zwischen 700 und 2.900 m) (Ausschnitt aus Humboldt, A. von & Bonpland, A. (1808). Géographie des plantes équinoxiales. Tableau physique des Andes et pays voisins, Hildesheim 1972).

FAMILIÆ NATURALES.	NUMERUS SPECIERUM in			RATIO CUJUSQUE FAMILIÆ ad universam copiam Phanerogamarum in		
	Gallia.	Germania.	Laponia.	Gallia.	Germania.	Laponia.
Cyperoideæ.	134.	102.	55.	$\frac{1}{27}$	$\frac{1}{18}$	$\frac{1}{9}$
Gramineæ.	284.	143.	49.	$\frac{1}{13}$	$\frac{1}{13}$	$\frac{1}{10}$
Junceæ.	42.	20.	20.	$\frac{1}{85}$	$\frac{1}{94}$	$\frac{11}{25}$
Tres fam. præcedentes. .	460.	265.	124.	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{7}$	$\frac{1}{4}$
Orchideæ.	54.	44.	11.	$\frac{1}{67}$	$\frac{1}{41}$	$\frac{1}{49}$
Labiatæ.	149.	72.	7.	$\frac{1}{24}$	$\frac{1}{34}$	$\frac{1}{71}$
Rhinantheæ et Scrophul.	147.	76.	17.	$\frac{1}{24}$	$\frac{1}{24}$	$\frac{1}{29}$
Borragineæ.	49.	26.	6.	$\frac{1}{74}$	$\frac{1}{72}$	$\frac{1}{83}$
Ericeæ et Rhodod. . .	29.	21.	20.	$\frac{1}{125}$	$\frac{1}{90}$	$\frac{1}{25}$
Compositæ	490.	233.	38.	$\frac{1}{7}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{13}$
Umbelliferæ.	170.	86.	9.	$\frac{1}{34}$	$\frac{1}{32}$	$\frac{1}{55}$
Cruciferæ	190.	106.	22.	$\frac{1}{29}$	$\frac{1}{28}$	$\frac{1}{23}$
Malvaceæ.	25.	8.	0.	$\frac{1}{143}$	$\frac{1}{235}$	0.
Caryophylleæ	165.	71.	29.	$\frac{1}{24}$	$\frac{1}{27}$	$\frac{1}{17}$
Leguminosæ	230.	96.	14.	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{28}$	$\frac{1}{31}$
Euphorbiæ.	51.	18.	1.	$\frac{1}{71}$	$\frac{1}{164}$	$\frac{1}{497}$
Amentaceæ	69.	48.	23.	$\frac{1}{55}$	$\frac{1}{39}$	$\frac{1}{21}$
Coniferæ.	19.	7.	3.	$\frac{1}{193}$	$\frac{1}{269}$	$\frac{1}{165}$
Phanerogamæ.	3645.	1884.	497.	0.	0.	0.

Gallia, lat. 42 ½° — 51° Calor med. annuus 16°,7—11°. (Calor medius æstatis 24°—19°. Menses quorum calor med. 11° superat: Mart. — Nov. et Mai. — Sept.)
Germania, lat. 46°—54°. Cal. med. 12°⅓—8°½ (Cal. æstiv. medius 21°—18°. Menses quorum cal. med. 11° superat: Apr. — Oct. et Mai. — Sept.)
Laponia, lat. 64°—71°. Cal. med. + 1° ad — 8°,8. (Cal. med. æst. 13°—7°. Mens. ultra 11°: Jun. — Aug. et Jun. — Jul.)

Abb. 47. Die Diversität und relative Häufigkeit von Pflanzenfamilien in Ländern verschiedener Klimazonen – ein Beispiel für A. von Humboldts »botanische Arithmetik«. Dargestellt sind der Artenreichtum verschiedener Pflanzenfamilien in Frankreich, Deutschland und Lappland und der relative Anteil der Arten dieser Familien an der gesamten Flora der entsprechenden Regionen. Durch die Angabe der relativen Artenhäufigkeiten wird die Flora nicht als ein bloßes Aggregat von unzusammenhängenden Arten, sondern als ganzheitliches Gefüge interpretiert, das über bestimmte, regional häufige Pflanzenfamilien charakterisiert werden kann. So ist die erste Familie in der Tabelle, die Familie der Sauergräser, in Lappland zwar im Vergleich zu anderen Regionen relativ artenarm, die Anzahl der Arten macht aber doch einen großen relativen Anteil (1/9) der regionalen Flora aus (aus Humboldt, A. von (1815). Prolegomena. In: Voyage de Humboldt et Bonpland, Teil 6, Botanique. Nova genera et species plantarum, Bd. 1: XI).

der Pflanzen darstellt. So formuliert er programmatisch: »der botanische Systematiker trennt eine Menge von Pflanzengruppen, welche der Physiognomiker sich gezwungen sieht, mit einander zu verbinden«.[127] Für die Systematik des Physiognomikers sei nicht die Anatomie der Blüten und Früchte entscheidend, sondern der Totaleindruck einer Gegend; von Humboldt spricht daher von den »Pflanzengestalten«. Die ihm aus eigener Anschauung bekannte Vegetation der Alten und Neuen Welt gliedert von Humboldt in 19 »Pflanzenformen«.[128] Neben solchen Einheiten, die heute als »Lebensformtypen« bezeichnet werden können, wie Gras, Lianen oder Heidekräuter (↑Lebensform), befinden sich unter diesen Formen allerdings auch andere, die sich in erster Linie aus taxonomischen Verhältnissen ergeben wie z.B. ›Malven‹, ›Farn‹ oder ›Lilien‹.

Besonders an seiner Einteilung der Vegetationsformen nach der Physiognomik und dem Gesamteindruck wird die ästhetische Grundlage der humboldtschen pflanzensoziologischen Klassifikation deutlich. Von Humboldt streicht dies selbst heraus: »Dem Künstler

ist es gegeben, die Gruppen zu gliedern«.[129] Insgesamt ist der Ansatz von Humboldts durch das Nebeneinander einer holistischen und analytischen Perspektive gekennzeichnet; ein ausgeprägter »Wille zum Ganzen« steht neben einer versessenen Liebe fürs Detail und fürs Messbare. Die Gleichzeitigkeit von Ästhetik und Naturforschung führt dabei zu nicht wenigen »Aporien der Forschung« (H. Böhme 2001).[130]

Das Hauptaugenmerk in von Humboldts *Geografie der Pflanzen* (»geographia plantarum«; s.o.) liegt darauf, mit seinen Einteilungen die »Assoziationen« von Pflanzen als kohärente Gefüge darzustellen, die eine ökologische Einheit bilden (↑Biozönose). Die Assoziationen stellen demnach also keine zufälligen Ansammlungen von Pflanzen dar und entstehen auch nicht aus der bloßen Überlappung der individuellen Ansprüche von Pflanzen an die Umwelt, sondern werden vielmehr als ganzheitliche Gefüge vorgestellt, die Mustern folgen und sich in Gesetzen beschreiben lassen. Quantitativ versucht von Humboldt diese Gesetze in einer *botanischen Arithmetik* (»arithmetica botanica«[131]) zu erfassen: Für jede Pflanzenfamilie stellt er einen typischen relativen Anteil der Arten an der Flora einer Region fest (vgl. Abb. 47). Nach dem Vorbild von Humboldts entstehen in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts zahlreiche statistische Erhebungen zur regionalen Verteilung von Pflanzen und solchen Tieren, die sich leicht in großen Mengen zählen lassen (besonders Insekten; vgl. Abb. 48) – ohne dass immer klar ist, welche Aussagen mit den Tabellen getroffen werden sollen, geschweige denn, welche erklärenden Theorien dadurch eine Stützung erfahren.[132]

Insgesamt werden die spekulativen und narrativen Momente der frühen Biogeografie am Ende des 18. Jahrhunderts durch in stärkerem Maße erklärende und experimentelle Ansätze ersetzt. Auf empirischer Grundlage ermittelt H.B. de Saussure 1779 die Höhengrenzen von Pflanzen der Alpen.[133] Eine neue Erfahrungsbasis liefert die landwirtschaftliche Praxis in den Überseegebieten, die den erheblichen Einfluss des Klimas und Bodens auf das Gedeihen der Pflanzen und Tiere zeigt.[134]

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts finden sich auch bereits vereinzelt Interpretationen der Biogeografie im Sinne der späteren ↑Ökologie, indem auf das wechselseitige Verhältnis von Organismen und ihrer Umwelt verwiesen wird (↑Wechselseitigkeit). Die Organismen erscheinen in dieser Perspektive nicht als passives Material, das sich den äußeren Bedingungen fügt, sondern als aktives Element in einem System von interagierenden Teilen (so z.B. bei Cuvier).[135]

Verselbständigung der Biogeografie

Zu einer systematischen und eigenständigen Wissenschaft wird die Pflanzengeografie durch ein grundlegendes Werk des dänischen Botanikers J.F. Schouw aus dem Jahr 1822.[136] Schouws Atlas der Pflanzenverbreitung enthält zahlreiche pflanzengeografische Karten und es wird darin wiederum der Versuch der Aufteilung der Erdoberfläche in pflanzengeografische Regionen unternommen. Schouw bemüht sich um eine Abgrenzung der Pflanzengesellschaften aufgrund ihrer konstanten Zusammensetzung und der Dominanz einzelner Arten (↑Biozönose).

Im französischen Sprachraum sind es v.a. die Arbeiten von A.P. de Candolle, die eine Synthese des Wissens von der Pflanzengeografie versuchen und ähnlich wie Willdenow und Schouw zu einer Abgrenzung *botanischer Regionen* kommen.[137] De Candolle prägt den Ausdruck ***endemischer*** (»endémique«) Gattungen und Familien für Gruppen von Arten, die allein in einer begrenzten geografischen Region vorkommen (»certains genres, certaines familles, dont toutes les espèces croissent dans un seul pays«[138]). Im Gegensatz zu von Humboldt, der das Zusammensein verschiedener Pflanzen als Ausdruck einer Harmonie der Natur interpretiert, betont de Candolle die ↑Konkurrenz unter den Pflanzen, er spricht in diesem Zusammenhang von einem permanenten Kampf (»lutte perpétuelle«) um Raum und Nahrung[139] – ein Ansatz, auf den später Darwin verweist[140]. Bedeutsam ist die Differenzierung zwischen dem räumlich bestimmten Wohn- oder *Fundort* (»habitation«) und dem ökologisch bestimmten *Standort* (»station«) einer Pflanze, die de Candolle 1813 einführt (↑Biotop).[141] In der weiteren Entwicklung trennen sich auf dieser Grundlage die Disziplinen der räumlich orientierten Biogeografie und der die physischen und biologischen Bedingungen an einem Ort untersuchenden (Aut-)Ökologie.

Der jüngere A. de Candolle verfolgt die pflanzengeografischen Studien seines Vaters weiter und legt dabei besonderes Gewicht auf die kausale Analyse der Pflanzenverteilung. Neben dem Klima, das traditionell als entscheidender Faktor angeführt wird, betont de Candolle die Rolle der langfristigen Entwicklung der Vegetation an einem Ort, also die historische Dimension, und den Einfluss des Bodens für die Vegetation.[142] Bezüglich des letzten Punktes folgt er den Anregungen J. Thurmanns, der in seinen Untersuchungen die große Rolle der Gesteinsarten für den Wasser- und Wärmehaushalt des Bodens und damit für die Wachstumsbedingungen von Pflanzen herausarbeitet.[143]

Die Diskussionen über die Ursachen der Verteilung der Organismen im Raum sind in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts von der Auseinander-

PAYS.	ESPÈCES.	GENRES.	NOMBRE DES ESPÈCES PAR GENRE.
Sibérie.	465	169	2, 7
Europe.	5, 677	715	7, 9
Amérique boréale.	2, 403	541	4, 4
Amérique méridionale.	8, 112	1, 209	6, 7
Afrique.	2, 942	674	4, 3
Nouvelle-Hollande.	320	162	2, »

Abb. 48. Latitudinaler Diversitätsgradient: Anzahl zu dieser Zeit bekannter Arten und Gattungen von Insekten in Regionen verschiedener Klimazonen. Richtung Äquator nimmt die Diversität der Arten und Gattungen sowie die Anzahl der Arten in einer Gattung zu (aus Lacordaire, M.T. (1834-38). Introduction à l'entomologie, 2 Bde.: II, 570).

setzung zwischen theologisch und streng naturwissenschaftlich argumentierenden Autoren geprägt. Im Wesentlichen ahistorisch und als Ausdruck eines göttlichen Plans sehen u.a. L. Agassiz, W. Swainson und P.L. Sclater die geografische Verteilung der Arten.[144] Dagegen sehen andere die Verteilung der Organismen im Raum nicht allein als Ergebnis eines göttlichen Schöpfungsaktes, sondern nehmen natürliche Gesetze zu ihrer Erklärung an. Historische Elemente zur Erklärung der Verteilung der Lebewesen finden sich u.a. in solchen Lehren, die auf der Annahme einer Katastrophentheorie aufbauen. Bei J.C. Prichard[145] findet sich die Vermutung, nach dem Ende einer Katastrophe wie der Sintflut sei es zu einer Ausbreitung (und Neuschöpfung) der übriggebliebenen Arten gekommen, wobei jede Region durch solche Arten wiederbesiedelt wurde, die den entsprechenden Umweltbedingungen angepasst sind. Die Annahme, dass Migration ausgehend von einem Entstehungs- oder Schöpfungszentrum der Grund für die Verteilung der Organismen im Raum ist, findet sich bei verschiedenen Autoren, z.B. bei C. von Linné, W. Kirby und W. Swainson.[146] Ausgebaut wird dieser Ansatz besonders von C. Lyell, der die biogeografischen Regionen nicht mehr als Ausdruck eines göttlichen Schöpfungsplans, sondern von natürlichen Prozessen der Erdentstehung und Migrationen der Lebewesen betrachtet.[147] Die Verteilung der Organismen nicht mehr allein als Ergebnis des gegenwärtigen Klimas und anderer Umweltbedingungen zu sehen, sondern historische Faktoren in Rechnung zu stellen, ist ein Ansatz, der sich in der Mitte des 19. Jahrhunderts bereits vor der Formulierung der Evolutionstheorie ankündigt,[148] um dann danach zum dominanten Interpretationsschema zu werden.

Arten mit disjunktem Areal

Einen wichtigen Beitrag zur Etablierung historischer Ansätze in der Biogeografie liefert die zunehmende Kenntnis des genauen räumlichen Vorkommensmusters von Pflanzen und Tieren bestimmter Arten. Naheliegend ist es insbesondere, für die Erklärung der Verteilung von Arten, die räumlich voneinander isolierte Regionen besiedeln, historische Gründe anzuführen. Organismen einer Art, die ein nicht zusammenhängendes Gebiet besiedeln, gehören nach A. de Candolle zu den ***disjunkten Arten*** (1855: »espèces disjointes«: »certaines espèces dont les individus se trouvent divisés entre deux ou plusieurs pays séparés, et qui cependant être envisagées comme ayant été transportées de l'un à l'autre«).[149] De Candolle gibt eine historische Erklärung für dieses Phänomen (»l'effet de causes antérieures à l'ordre de choses actuél«).[150] Der Sache nach entsprechend unterscheidet Schouw schon vorher zwischen »extensio continua« und »extensio interrupta«.[151] C. Schröter spricht 1913 von »Disjunktion«.[152]

Richtungsweisende Erklärungen für das Phänomen disjunkter Areale geben Mitte des 19. Jahrhunderts E. Forbes und C. Darwin. Forbes führt das Phänomen der disjunkten Areale auf geologische Prozesse der Hebung und Senkung von Gebirgen zurück, durch die anfangs verbundene Areale zu späteren Zeiten durch Barrieren (etwa ein Meer) getrennt werden.[153] Darwin geht dagegen allein von klimatischen Veränderungen aus, durch die Populationen von Organismen, die anfangs ein geschlossenes Areal besiedelt haben, isoliert werden (z.B. Populationen von kälteliebenden Organismen auf Bergspitzen nach einer Phase der Klimaerwärmung).[154]

Vikariante Arten

Ein anderes für die beschreibende Biogeografie zentrales Konzept ist das der ***vikarianten*** Arten. Das lateinische Adjektiv ›vicarus‹ mit der Bedeutung »stellvertretend« wird seit dem 19. Jahrhundert in verschiedenen Varianten in der Biologie verwendet. In den ersten Jahrzehnten kommt es dabei vereinzelt im physiologischen Kontext vor: So wird 1809 die These aufgestellt, es vertrete »die Leber bei dem Kinde im Mutterleibe die Stelle der Lungen«, und diese Vertretung sei eine »vicarirende Eigenschaft«

Sclater 1858 Wallace 1876 (»zoologische Regionen«)	1. Paläarktisch (Afrika nördlich des Atlas, Europa, Kleinasien, Persien, Asien nördlich des Himalaya), 2. Äthiopisch (Afrika südlich des Atlas), 3. Indisch (Asien südlich des Himalya), 4. Australisch (Australien, Tasmanien, Papua, pazifische Inseln), 5. Nearktisch (Grönland, Nordamerika), 6. Neotropisch (Mittel- und Südamerika)
Drude 1889 (»Florenreiche«)	1. Ozeanisch: Meere und Küsten; 2. Nordisch: Arktis, Mittel- und Osteuropa, Sibirien, Kanada; 3. Innerasien; 4. Mittelmeerregion und Orient; 5. Ostasien; 6. Mittleres Nordamerika; 7. Tropisches Afrika; 8. Ostafrikanische Inseln; 9. Indisch: Indien, Südostasien, Nordaustralien; 10. Tropisches Amerika; 11. Kapland (Südafrika); 12. Australien (außer Nordaustralien); 13. Neuseeland; 14. Andenraum; 15. Antarktis
Walter 1986 (»Zonobiome«)	1. Äuatoriales mit Tageszeitenklima, 2. Tropisches mit Sommerregen, 3.Subtropisches Arides, 4. Winterfeuchtes mit Sommerdürre, 5. Warmtemperiertes (Ozeanisches), 6. Typisch Gemäßigtes mit kurzen Frostperioden (Nemorales), 7. Arid-gemäßigtes mit kalten Wintern (Kontinentales), 8. Kalt-Gemäßigtes mit kühlen Sommern (Boreales), 9. Arktisches einschließlich Antarktisches

Tab. 30. Drei Gliederungen der Erde in biogeografische Einheiten nach drei verschiedenen Kriterien: der Verteilung von Wirbeltiergruppen, von Pflanzengruppen und von Ökosystemtypen (nach Sclater, P.L. (1858). On the general geographical distribution of the members of the class Aves. J. Linn. Soc. Zool. 2, 130-145; Wallace, A.R. (1876). The Geographical Distribution of Animals; Drude, O. (1889). Die Florenreiche der Erde; Walter, H. (1976). Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre). Prinzipien ihrer Gliederung mit Beispielen).

der Leber[155] (1824: Wiederholung der These, dass die Leber »vicariirend die Function der Lungen übernimmt«[156]).

Die biogeografische Verwendung kommt in den 1830er Jahren auf: Als ›vikariierend‹ wird das Verhältnis von verschiedenen Arten bezeichnet, die einander in verschiedenen geografischen Regionen »vertreten«, d.h. Arten, deren Organismen einander (in ökologischer Hinsicht) ähneln und bei denen eine an Orten vorkommt, an denen die andere jeweils fehlt. F. Unger nennt solche Arten 1836 »vicarirende Species« und bezieht das »stellvertretende« Verhältnis auf unterschiedliche Bodenarten: Verschiedene Arten der gleichen Gattung vertreten einander auf unterschiedlichen Bodentypen.[157] M. Wagner verwendet den Terminus 1868 dann für Tiere: »›vikarirende‹ (stellvertretende) Spezies« nennt er »in der Form ungemein ähnliche, oft benachbarte, in ihrem Standort aber doch getrennte Arten, die sich in ihrem geographischen Vorkommen gleichsam einander ersetzen«[158]. Später setzt sich die Wortform ›vikariant‹ und das Substantiv ›Vikarianz‹ (engl. »vicariance«) durch.[159] Das Phänomen der Vikarianz wird bereits Ende des 18. Jahrhunderts genau beschrieben. So gibt Willdenow eine Liste von Pflanzenarten, die einander in verschiedenen Kontinenten vertreten, die also zu ähnlichen Lebensformtypen gehören und unter ähnlichen Umweltverhältnissen gedeihen.[160] In der späteren Ökologie des 20. Jahrhunderts wird die Vikarianz weitgehend unter dem Begriff der ↑Nische diskutiert.

Pflanzen- und Tiersoziologie

Von A. Grisebach wird von Humboldts Ansatz zu einer umfassenden Darstellung der ›Vegetation der Erde‹ (1872) ausgebaut. In ihr sind die verschiedenen »Pflanzenformationen« und »Vegetationsformen« (↑Biozönose) in ihrem einheitlichen physiognomischen Charakter beschrieben. Diese Ansätze

I.	Üppige tropische Regen- und Monsunwälder
II.	Weniger üppige Regen- und namentlich Monsunwälder
III.	Xerophile Gehölze von tropischem Gepräge (Sonnenwälder und namentlich Dorngehölze)
IV.	Temperierte Regenwälder
V.	Hartlaubgehölze
VI.	Sommerwälder
VII.	Grasfluren (Savannen, Steppen, Wiesen), gehölzfrei oder nur mit schmalen Galerigehölzen an Wasserläufen
VIII.	Grasfluren als klimatische Formationen, Gehölze als edaphische Formationen (hygrophil längs der Gewässer, in Mulden etc., xerophil auf sehr durchlässigen Böden), bald ziemlich reich, bald weniger reich vertreten
IX.	Parkartige Landschaften aus Wäldern und Wiesen bestehend, in den winterkalten Gürteln der temperirten Zonen
X.	Wüsten
XI.	Alpine Wüsten
XII.	Tundren
XIII.	Halbwüsten

Tab. 31. Die »wichtigsten Formationstypen der Erde« (nach Schimper, A.F.W. (1898). Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage: Karte 3).

Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse in entscheidenden Lebensperioden		Lebensräume ohne geschlossene Vegetationsdecke	Gras- und Krautfluren	Wälder (und hohe Strauchformationen)
Varianten:		1. LITORAEA		2. HYLAEA
Faktor im Überfluß: Nässe	warm	Kahle Ufer- und Strandzonen der Tropen und Subtropen (im Wasserbereich)	tropische und subtropische Überschwemmungsgebiete, Salz- und Sumpfwiesen	Tropische, subtropische, montane Regenwälder. [Mangrovewälder]
	kühl	Kahle Ufer- und Strandzonen der gemäßigten Klimagebiete (im Wasserbereich)	Röhrichte, Wiesenmoore, Sumpf- und Salzwiesen der gemäßigten Gebiete. Subarktische und subalpine Hochstaudenwiesen	3. SILVAEA Mesophile Sommerlaubwälder, Bruch- und Sumpfwälder
		4. TUNDRA		5. TAIGA
Faktor im Überfluß: Kälte	trocken bis feucht	Kältewüsten (subnivale Polsterpflanzenzone, Felshänge)	Nordische und alpine Grasheiden, arktische und maritime Zwergstrauchheiden	Nordische Koniferenwälder, subalpine Nadelwälder
	naß	Gletscher- und Schneerandzonen (Schneeböden, Schneetälchen)	Tundramoore, baumlose Hochmoore	Waldhochmoore
		6. WÜSTE	7. STEPPE	8. SKLERAEA
Faktor im Überfluß: Trockenheit	heiß	Stein-, Lehm-, Löß-, Sand-Wüsten und Halbwüsten. (Lomas)	Baum-, Kraut- und Grassteppen	Trockene Dorn- und Savannenwälder
	warm	Flugsanddünen, Harte Steilwände. Felsenheiden	Steppenheiden. Sandgrasheiden	Hartlaubgehölze, Kiefernheidewälder, Steppenlaubwälder, Trockenstrauchheiden

Abb. 49. Übersicht über die wichtigsten Lebensstätten der Erde mit besonders unterschiedlichen Lebensgemeinschaften (»Bioregionen«). Die Einteilung orientiert sich an Formationstypen von Pflanzen (aus Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 2; vgl. die ähnliche Darstellung in ders. (1951). Zur Synthese biozönotischer Forschung. Acta Biotheor. 9, 135-162: 141).

der großräumigen Gliederung der Vegetation laufen parallel zu regionalen Studien zur Feststellung von Pflanzenassoziationen. Mit einer Arbeit zu einer lokalen Flora aus dem Jahr 1835 gilt der Schweizer Botaniker O. Heer als eigentlicher Begründer der Pflanzensoziologie im Sinne einer Darstellung der charakteristischen Zusammensetzung von Pflanzen verschiedener Arten zu konstant auftretenden Assoziation.[161]

Auch für die Zoologie wird seit Mitte des 19. Jahrhunderts eine Einteilung des Vorkommens von Tieren in ökologische Großregionen vorgenommen. Die Gliederung baut auf dem Befund auf, dass in räumlich weit getrennten Regionen der Erde Tierarten mit ähnlichem Aussehen und mit ähnlichen Umweltansprüchen vorkommen, die aber nur wenig miteinander verwandt sind.[162]

Biogeografie und Evolutionstheorie

Gerade die umgekehrte Beobachtung bildet aber für C. Darwin einen wichtigen Anstoß für die Formulierung der Evolutionstheorie: die Unähnlichkeit von Tierarten in geografisch weit voneinander entfernten Regionen mit ökologisch ähnlichen Umweltbedingungen. Diese Beobachtung widerspricht der Annahme einer Einrichtung der Welt durch einen weisen Schöpfergott, der jedes Lebewesen optimal an seine Umweltbedingungen angepasst hat. A.P. de Candolle nimmt als Erklärung für diese Beobachtung an, dass die Umweltbedingungen an verschiedenen Orten

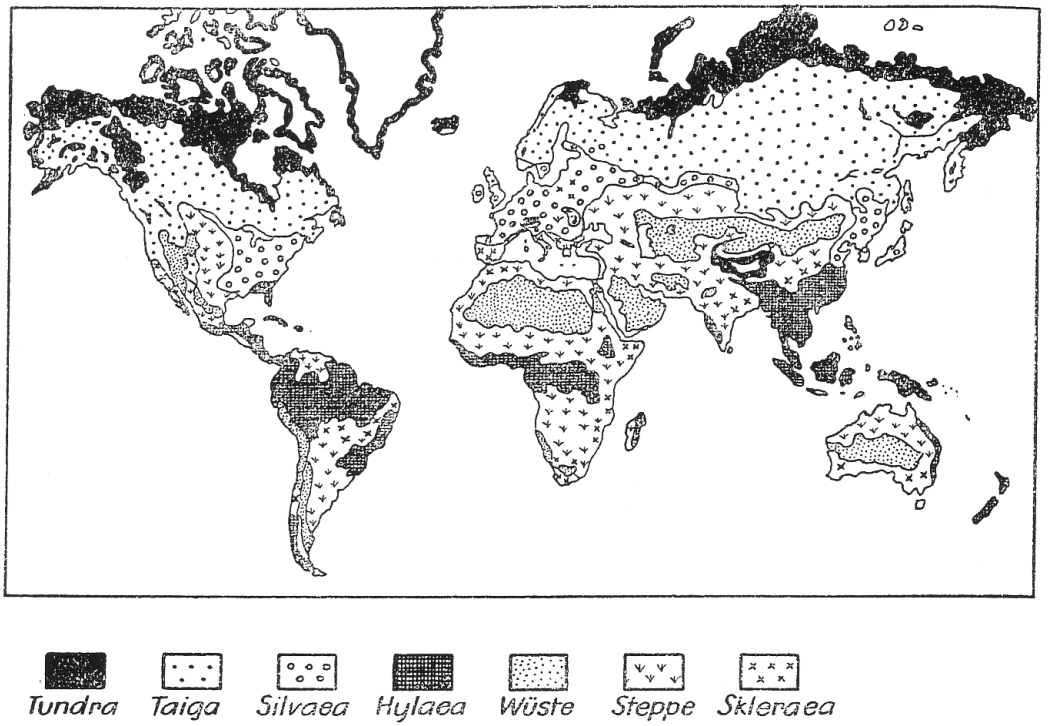


Abb. 50. Verteilung der Bioregionen auf der Erde (aus Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 196).

nicht exakt übereinstimmen[163]; C. Lyell führt daneben auch biologische Interaktionen wie Konkurrenz an.[164] Auch Darwin konstatiert, dass die gegenwärtige Verteilung der Tierarten nicht durch Unterschiede in den Umweltbedingungen (»physical conditions«) erklärt werden könne.[165] Statt einer geplanten Anpassung nimmt er daher einen historischen Prozess der langsamen geografischen Ausbreitung von Organismen an und betont die Wichtigkeit von Barrieren (»importance of barriers«) für diesen Prozess und das entstandene Muster der Verteilung. Motiviert sind Darwins Ansichten in erster Linie durch seine Weltreise auf der ›Beagle‹, insbesondere seine Beobachtungen auf vulkanischen Inseln und Atollen, durch die er von dem großen Einfluss geologischer Prozesse auf die Gestalt der Pflanzen- und Tierwelt einer Region überzeugt wird. Darwin sieht dabei ein, welche Bedeutung eine langfristige erdgeschichtliche Perspektive für die Erklärung der Entstehung und geografischen Verteilung der Lebewesen auf der Erde hat.[166]

Auch für A.R. Wallace sind seine biogeografischen Kenntnisse von großer Bedeutung für die Formulierung seiner Fassung der Evolutionstheorie. Wallace übernimmt die 1858 von P.L. Sclater vorgeschlagene Einteilung der Erde in sechs zoogeografische Regionen, die dieser auf der Basis der Verteilung von Vogelgruppen entwickelt (paläarktische, nearktische, indische, äthiopische, neotropische und australische Region[167]) und befasst sich v.a. mit der Abgrenzung der Indo-Malayischen von der Australischen Region (»Wallace-Linie«)[168]. In einer umfangreichen Monografie begründet Wallace später die Abgrenzung der Regionen mit der Verteilung vieler terrestrischer Wirbeltiergruppen.[169] Über die charakteristischen Unterschiede zwischen den biogeografischen Regionen entwickelt Wallace einflussreiche Theorien. So führt er beispielsweise den Artenreichtum der Tropen auf die lange Konstanz der dort bestehenden Lebensbedingungen zurück (↑Diversität): »The equatorial regions are then, as regards their past and present life histories, a more ancient world than that represented by the temperate zones, a world in which the laws which have governed the progressive development of life have operated with comparatively little check for countless ages, and have resulted in those infinitely varied and beautiful forms«.[170]

Dynamische Aspekte der Biogeografie verbinden sich in den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts

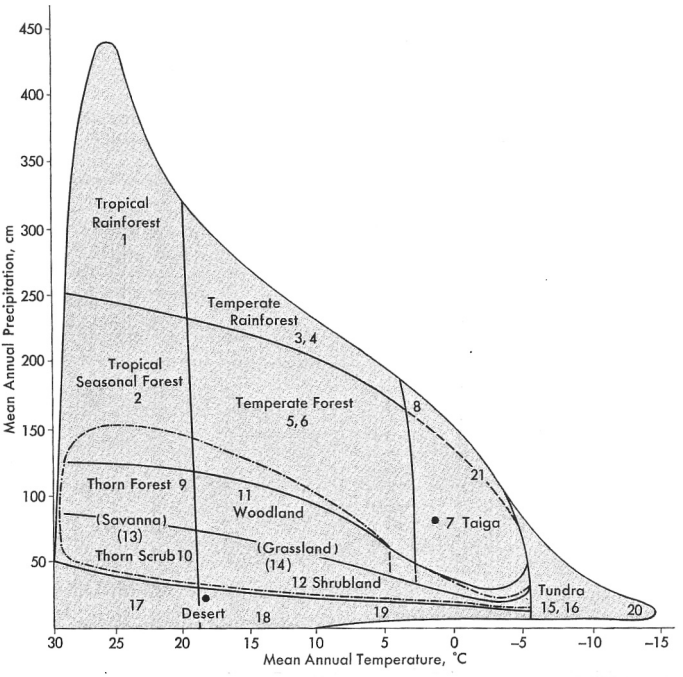


Abb. 51. Abhängigkeit der wichtigsten Vegetationstypen (»Formationstypen«) von den Klimafaktoren Temperatur (mittlere Jahrestemperatur: horizontale Achse) und Niederschlag (mittlere Jahresniederschläge: vertikale Achse) (aus Whittaker, R.H. (1970). Communities and Ecosystems: 65).

mit der Vorstellung der Arealausbreitung, also der Neubesiedlung von geografischen Räumen durch Vertreter einer Art. Seit Ende der 1830er Jahre wird für diesen Vorgang, v.a. wenn er sich schnell vollzieht, der Ausdruck ***Invasion*** verwendet (Darwin 1839: »an invasion on so grand a scale of one plant [*Cynara cardunculus*] over the aborigines«[171]; Anonymus 1853: »l'invasion en Angleterre d'une espèce américaine, *l'Anacharis Alsinastrum*«[172]; de Candolle 1855: »l'invasion moderne d'autres espèces en Italie«[173]; Belke 1859: »La sauterelle de passage (Oedipoda migratoria), a fait invasion en Podolie«[174]; Anonymus 1861: »Mus musculus has followed its larger brother in its invasion of Amoorland«[175]; Spencer 1864: »the invasion of territory«[176]; Goeze 1882: »Pflanzen-Invasionen«[177]). Bei den älteren Autoren steht der Ausdruck rein deskriptiv für einen neutral beschriebenen Prozess. Später verbindet sich mit ihm häufig eine negative Konnotation (insbesondere, wenn die Invasion unter dem Einfluss des Menschen erfolgt), weil die Invasionsarten im Verdacht stehen, eingespielte ökologische Systeme zu stören. C. Eltons Buch über die Ökologie der Invasionen von 1958 gilt als Startpunkt der Invasionsforschung als eigener Disziplin.[178]

Unterscheidung biogeografischer Regionen

Neben der von Sclater und Wallace vorgeschlagenen Gliederung der Erde in sechs große biogeografische Regionen werden am Ende des 19. Jahrhunderts noch weitere Einteilungsvorschläge gemacht. Die Großeinteilung der biogeografischen Regionen auf botanischer Grundlage ist meist stark an den Klimazonen orientiert. So unterscheidet O. Drude 1889 zwischen einem ozeanischen, borealen, australen und tropischen »Florenreich«.[179]

Vor allem ausgehend von dem Umweltfaktor der Temperatur entwirft C.H. Merriam am Ende des 19. Jahrhunderts seine Einteilung Nordamerikas in ***Lebenszonen***. Merriam verwirft die alte Einteilung in westliche, mittlere und östliche Areale und schlägt eine erste biogeografische Gliederung Nordamerikas in eine nördliche boreale und eine südliche subtropische *Lebensregion* vor. Diese Lebensregionen unterteilt er weiter in insgesamt sieben Lebenszonen (»life zones«: »tropical«, »lower austral«, »upper austral«, »transition«, »Canadian«, »Hudsonian« und »arctic-alpine«).[180]

Neue Impulse durch die Theorie der Kontinentaldrift

Die Entwicklung der Theorie der Kontinentaldrift seit 1912 durch A. Wegener liefert der Biogeografie ein vereinheitlichendes Schema, das zur Erklärung vieler einzelner Befunde zur Verbreitung von Verwandtschaftskreisen bei Pflanzen und Tieren dient.[181] Wegener selbst führt einige dieser Befunde als Stütze seiner Theorie an, z.B. das Vorkommen von Süßwasserfischen aus der Familie der Barsche in Europa und dem Osten Nordamerikas, nicht aber im Westen Nordamerikas und Ostasien – eine Einwanderung über die Beringstraße ist also unwahrscheinlich. Ein ähnliches Verbreitungsmuster findet sich bei Gartenschnecken und Pflanzen, die nur in Westeuropa und dem Osten Nordamerikas vorkommen.[182]

Einbindung in die Theorie der Ökologie

Eine theoretische Konsolidierung erfährt die Subdisziplin der Biogeografie durch die Einbindung in die Ökologie, wie sie von botanischer Seite durch A. Schimper[183] und J. Warming[184] und von zoologischer

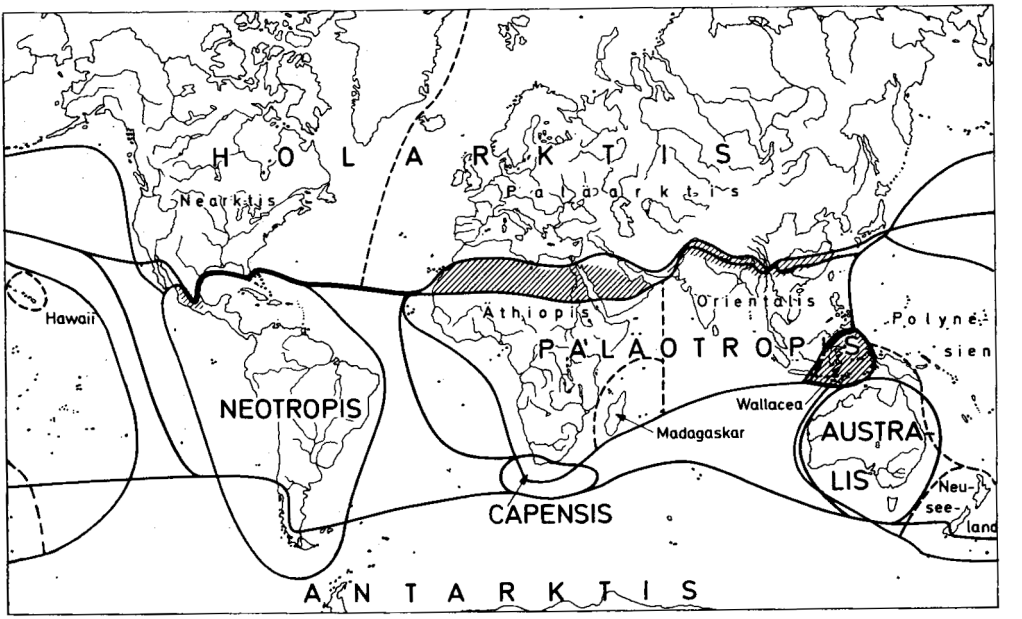


Abb. 52. Florenreiche (in Großbuchstaben) und Tierregionen (in Kleinbuchstaben) der Erde. Dem Florenreich der Australis entspricht die Tierregion der Notogaea. Übergangsgebiete zwischen den Tierregionen schraffiert (aus Walter, H. & Breckle, S.-W. (1983/91). Ökologie der Erde Bd. 1: 12).

Seite durch L.G. Semper[185] und R. Hesse[186] vollzogen wird. Das Geschehen der großräumigen Etablierung und Ausbreitung von Organismen wird als Ergebnis kleinräumiger Prozesse der Konkurrenz innerhalb einer Gemeinschaft und unterschiedlicher Fortpflanzungsstrategien gedeutet. In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts mündet dieser Ansatz der Biogeografie in mathematische Modelle der ↑Konkurrenz, ↑Koexistenz und ↑Diversität [187] und läuft unter der Bezeichnung *ökologische Geografie* (Mac Arthur 1972: »ecological geography«[188]) oder *ökologische Biogeografie*.

Auch wichtige Einsichten und Konzepte der allgemeinen Ökologie werden anhand biogeografischer Ansätze entwickelt; als besonders fruchtbar erwies sich dabei die Biogeografie von Inseln (vgl. Abb. 53).[189] Entgegen der älteren Tradition werden in dem bekannten Modell der Inselbiogeografie von R.H. MacArthur und E.O. Wilson nicht langfristige evolutionäre Faktoren – wie etwa Speziationsereignisse oder zufällige historische Entwicklungen[190] –, sondern aktuell wirksame ökologische Bedingungen für die zu beobachtende Verbreitung von Arten verantwortlich gemacht.

Ein wichtiges ökologisches Konzept, das mittels der Inselbiogeografie getestet wurde, ist das Modell der *r*- und *K*-Selektion (↑Lebensgeschichte). Die ersten Daten zur Entwicklung und zum Test des Modells stammen von der natürlichen Fauna der Inseln der Karibik. E.O. Wilson und D. Simberloff schaffen in späteren Versuchen kontrollierte Bedingungen auf kleinen, künstlich erzeugten und mit Gas entvölkerten (»defaunierten«) Inseln in den Florida Keys und beobachten die Prozesse der Rekolonisierung.[191] Bemerkenswert ist dabei die Stabilität eines einmal

1. Tropische und subtropische feuchte Laubwälder
2. Tropische und subtropische trockene Laubwälder
3. Tropische und subtropische Koniferenwälder
4. Gemäßigte Laub- und Mischwälder
5. Gemäßigte Nadelwälder
6. Boreale Wälder/Taiga
7. Tropische und subtropische Grasländer, Savannen und Buschländer
8. Gemäßigte Grasländer, Savannen und Buschländer
9. Überflutete Grasländer und Savannen
10. Montane Gras- und Buschländer
11. Tundra
12. Mediterrane Wälder und Strauchländer
13. Wüsten und trockene Buschländer
14. Mangroven

Tab. 32. Einteilung der terrestrischen Ökoregionen der Erde in 14 Biome (nach Olson, D.M. et al. (2001). Terrestrial ecoregions of the worlds: a new map of life on earth. BioScience 51, 933-938: 934).

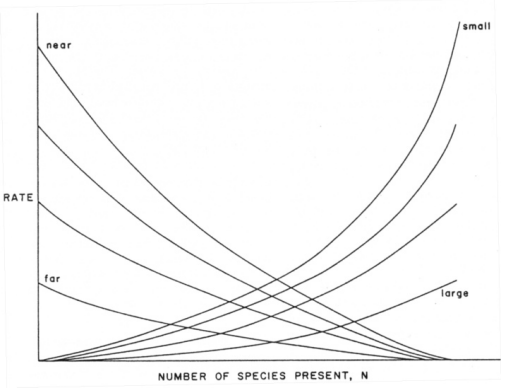


Abb. 53. Gleichgewichtsmodell der Inselbiogeografie. Dargestellt ist die Rate der Besiedlung von Inseln durch neue Arten (die links oben beginnenden Kurven) und die Rate des Aussterbens (die links unten beginnenden Kurven), beide in Abhängigkeit von der Anzahl der auf der Insel vorhandenen Organismenarten. Mit wachsender Anzahl von vorhandenen Arten sinkt die Besiedlungsrate und steigt die Aussterberate. Nahe Inseln werden schneller besiedelt als ferne, und auf kleineren Inseln ist die Aussterbewahrscheinlichkeit größer als auf großen. Die tatsächliche Artenzahl ergibt sich als Resultante aus den gegenläufigen Tendenzen. Nach diesem Modell sind es aktuelle ökologische Prozesse, die die geografische Verteilung von Arten bestimmen, nicht dagegen historische, evolutionär über lange Zeiträume wirksame Faktoren (aus MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 17, 373-387: 377).

eingestellten Gleichgewichts von Arten trotz einer hohen Rate des Artenwechsels: In der Besiedlung der künstlichen Inseln verdrängten die Organismen einer Art solche anderer Arten, bevor sie selbst wieder verdrängt wurden – die Gesamtzahl der Arten blieb auf den Inseln aber weitgehend konstant. Mit diesen Untersuchungen hat sich die Biogeografie zu einer experimentellen ökologischen Disziplin entwickelt.[192]

Heute hat die Biogeografie einen nicht ganz klaren Status innerhalb der biologischen Disziplinen. Es gibt zwar seit 1974 ein eigenes Organ für die Subdisziplin[193], aber ihre Institutionalisierung ist insofern problematisch, als ihre theoretischen Grundlagen weitgehend auf der Populationsbiologie (↑Population) beruhen. Aufgrund ihres weiten Spektrums an Ansätzen und Fragestellungen gilt die Biogeografie als die am wenigsten eng umrissene Teildisziplin der Biologie (»the least well defined, derived discipline in contemporary biology«).[194]

Nachweise

1 Jordan, H. (1883). Zur Biogeographie der nördlich gemäßigten und arktischen Länder. Biolog. Centralbl. 3 (Nr. 6), 174-180. [In der Überschrift des Originalartikels steht das Wort ›Biographie‹; im Inhaltsverzeichnis und der Kopfzeile der Zeitschrift lautet der Ausdruck aber ›Biogeographie‹, und der Verfasser spricht von einem »biogeographischen Standpunkt« (180); die angekündigte Fortsetzung des Aufsatzes ist offenbar nicht erschienen.]
2 Ratzel, F. [1888]. [Brief an H. Eisig vom 31.1.1888]; ders. (1888). Die Anwendung des Begriffs »Oekumene« auf geographische Probleme der Gegenwart. Berichte über die Verhandlungen der Königlich-Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig, philologisch-historische Klasse 40, 137-180: 137; vgl. Müller, G.H. (1986). Das Konzept der »Allgemeinen Biogeographie« von Friedrich Ratzel (1844-1904). Eine Übersicht. Geogr. Z. 74, 3-14; ders. (1986). Friedrich Ratzel (1844-1904) als Begründer der »Allgemeinen Biogeographie«. Medizinhist. J. 21, 147-158; ders. (1996). Friedrich Ratzel: 79.
3 Reiter, H. (1888). Nochmals die Südpolarfrage und ihre Bedeutung für die genetische Gliederung der Erdoberfläche. Z. wiss. Geogr. 6, 89-90: 89.
4 Ratzel, F. (1891). Anthropogeographie, Teil 2. Die geographische Verbreitung der Menschen: ix.
5 Regel, F. (1895). Thüringen: ein geographisches Handbuch, Teil 2. Biogeographie: Pflanzen- und Tierverbreitung, Die Bewohner.
6 Townsend, C.H.T. (1895). On the biogeography of Mexico, Texas, New Mexico, and Arizona. Trans. Texas Acad. Sci. 1, 71-96.
7 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 287.
8 Haeckel, E. (1870). Ueber Entwickelungsgang und Aufgabe der Zoologie. Jenaische Z. Med. Naturwiss. 5, 353-370: 365.
9 Kingsley, C. (1872). Bio-geology. J. Bot. Brit. Foreign N.S. 1, 53-57: 53; vgl. Seibold, I. (1992). Der Weg der Biogeologie. Johannes Walther 1860-1937.
10 Ungerer, E. (1942). Die Erkenntnisgrundlagen der Biologie. Ihre Geschichte und ihr gegenwärtiger Stand. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie, Bd. I, 1, 1-94: 66.
11 Vgl. Dansereau, P. (1957). Biogeography. An Ecological Perspective.
12 Lesser, F.C. (1751). Nachricht von einer von D. Menzeln angegebenen botanischen Geographie. Phys. Belust. 5, 321-327.
13 Soulavie, J.L.G. (1780). Géographie de la nature: 11.
14 Soulavie, J.L.G. (1793). Mémoires du maréchal duc de Richelieu, pair de France, Bd. 9: 440.
15 Humboldt, A. von (1816). Ueber die Gesetze, welche man in der Verteilung der Pflanzenfamilien beobachtet. Journal für Chemie und Physik 18, 129-145: 130.
16 Stromeyer, F. (1800). Commentatio inauguralis sistens historiae vegetabilium geographicae specimen.
17 Humboldt, A. von (1815). Prolegomena. In: Voyage de Humboldt et Bonpland, Teil 6, Botanique. Nova genera et

species plantarum, Bd. 1: IX.

18 Humboldt, A. von (1805). Géographie des plantes équinoxiales; ders. (1807). Essai sur la géographie des plantes.

19 Lacroix, F. (1811). Introduction à la géographie mathématique et critique: 392.

20 Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, Bd. 2: 256; ders. (1805). Geographie der Pflanzen in den Tropenländern; ders. (1807). Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer.

21 Humboldt, A. von (1803). [Brief an Delambre vom 25. Nov. 1802]. Französische Annalen für die allgemeine Naturgeschichte, Physik, Chemie, Physiologie und ihre gemeinnützigen Anwendungen 2, 47-56: 56; ders. (1807): 3; Esenbeck, N. von (1820). Handbuch der Botanik, Bd. 1: 62.

22 Schouw, J.F. (1822). Grundtræk til en almindelig Plantegeographie (dt. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie, Berlin 1823).

23 Grisebach, A. (1866). Der gegenwärtige Standpunkt der Geographie der Pflanzen. Geogr. Jahrb. 1, 373-402: 373.

24 Soulavie, J.L.G. (1780). Géographie de la nature: 14.

25 Zimmermann, E.A.G. (1777). Specimen zoologiae geographicae, quadrupedum domicilia et migrationes sistens.

26 Humboldt, A. von (1801). Esquisse d'un tableau géologique de l'Amérique méridionale. Journal de physique, de chimie, d'histoire naturelle et des arts 53, 30-60: 34; ders. (1805). Essai sur la géographie des plantes ; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales: 138.

27 Humboldt, A. von (1807). Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer: 166; vgl. auch Anonymus (1826). [Rez. Couch, J. (1822). Some particulars of the natural history of fishes found in Cornwall. Trans. Linn. Soc. Lond. 14, 69-92]. Göttingische gelehrte Anzeigen 1751 (176. St.): 1751; Reuter (1840). [Rez. Ritter, K. (1822-38). Die Erdkunde im Verhältnisse zur Natur und Geschichte des Menschen]. Neue Jahrbücher für Philologie und Pädagogik 10, 153-201: 194; Semper, C. (1879). Ueber die Aufgaben der modernen Thiergeographie; Thome, O.W. (1881). Die Erde und ihr organisches Leben, Bd. 2. Thier- und Pflanzen-Geographie.

28 Lacroix (1811): 394.

29 Humboldt (1815): XII.

30 Bentham, J. (1823). Essai sur la nomenclature et la classification des principales branches d'art et science: 111.

31 Anonymus (1829). [Rez. Humboldt, A. von (1828). Tableaux de la nature; Bory de St. Vincent Les articlés mer, et montagne]. Monthly Review 11, 200-214: 208.

32 Agassiz, L. (1845). Notice sur la géographie des animaux.

33 Anonymus (1829). [Rez. Minding, J. (1829). Ueber die geographische Vertheilung der Säugethiere]. Allgemeines Repertorium der neuesten in- und ausländischen Literatur 3-4, 257-258: 257; Ausdruck offenbar nicht in dem rezensierten Werk!

34 Hartig, G.L. & Hartig, T. (1834). Forstliches und forstnaturwissenschaftliches Conversations-Lexicon: 969.

35 Baird, S.F. (Übers.) (1851). Iconographic Encyclopaedia of Science, Literature, and Art, vol. 2: 211 (dt. Original: J.G. Heck (1849). Bilder-Atlas zum Conversations-Lexikon. Ikonographische Encyklopädie der Wissenschaften und Künste, 10 Abth.).

36 Berghaus, H. (1843). Grundriss der Geographie: 229.

37 Berghaus, H. (1851). Allgemeiner zoologischer Atlas oder Atlas der Thier-Geographie: 1f.; vgl. Wallaschek, M. (2009). Fragmente zur Geschichte und Theorie der Zoogeographie, Bd. 1. Die Begriffe Zoogeographie, Arealsystem und Areal: 15.

38 Hesse, R. (1924). Tiergeographie auf ökologischer Grundlage: 2-6.

39 Lattin, G. de (1967). Grundriss der Zoogeographie: 18-20.

40 Deutsches Fremdwörterbuch, Bd. 2 (1996): 185; Mittellateinisches Wörterbuch, Bd. 1 (1967): 921.

41 Ritter, C. [1806]. Sechs Karten von Europa, VI. Areal-Grösse, Volksmenge, Bevölkerung und Verbreitung der Volksstämme in Europa.

42 Schouw, J.F. (1822). Grundtræk til en almindelig Plantegeographie: 388 (dt. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie, Berlin 1823: 436).

43 ebd.

44 Meyen, F.J.F. (1836). Grundriss der Pflanzengeographie: 107; Wittich, C. (1889). Pflanzen-Areal-Studien. Die geographische Verbreitung unserer bekanntesten Sträucher.

45 Gr. [A. Grisebach?] (1853). [Rez. Tiedemann, F. (1854). Geschichte des Tabaks und anderer ähnlicher Genußmittel]. Göttingische Gelehrte Anzeigen 170, 1697-1708: 1700.

46 A.W.E. (1867). [Rez. De papyro. Particula I.. Geographica continens. Dissertatio inauguralis botanica, auctore Hermanno Zimmermann]. Flora allg. bot. Zeitung 50, 397-399: 397.

47 Meusel, H. (1943). Vergleichende Arealkunde. Einführung in die Lehre von der Verbreitung der Gewächse mit besonderer Berücksichtigung der mitteleuropäischen Flora, 2 Bde.

48 Müller, P. (1976). Voraussetzungen für die Integration faunistischer Daten in die Landesplanung der Bundesrepublik Deutschland. Schriftenreihe für Vegetationskunde, Heft 10. Veränderungen der Flora und Fauna in der Bundesrepublik Deutschland, 27-47: 29; wörtlich übernommen in: Müller, P. (1981). Arealsysteme und Biogeographie: 103.

49 Müller, P. (1977). Tiergeographie. Struktur, Funktion, Geschichte und Indikatorbedeutung von Arealen: 9.

50 Müller (1981): 103.

51 Zimmermann, E.A.W. (1778-83). Geographische Geschichte des Menschen und der allgemein verbreiteten vierfüßigen Thiere, 3 Bde.: I, 20 (insgesamt mindestens 34 Vorkommnisse des Ausdrucks).

52 Treviranus, G.R. (1803). Biologie, oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte, Bd. 2: 44.

53 Schwab, K.L. (1813). Versuch eines Lehrbuches der allgemeinen Naturgeschichte: 146.; vgl. auch Wilmsen, F.P. (1821). Handbuch der Naturgeschichte für die Jugend und ihre Lehrer, Bd. 1: 7; Lindley, J. (1833). Einleitung in das natürliche System der Botanik oder systematische Uebersicht der Organisation, natürlichen Verwandtschaften und geographischen Verbreitung des ganzen Pflanzenreichs,

nebst Angabe des Nutzens der wichtigsten Arten in der Heilkunde, den Künsten und der Haus- und Feldwirthschaft.

54 Thuillier, J.L. (1790). Flore des environs de Paris, ou distribution méthodique des plantes qui y croissent naturellement, exécutée d'après le systême de Linnaeus.

55 Anderson, J. (1792). The Conclusion of Letters on the Culture of Silk, with Additional Accounts of Both Kinds of Bread Fruit Trees and the Distribution of Nopal Plants, on the Coast of Coromandel.

56 Berghaus, H. (1839). Berghaus' Physikalischer Atlas, 5, 2: Verbreitungsgebiete der wichtigsten Kulturgewächse nebst Andeütungen über den Verlauf der Isotheren und Isochimenen; Caspary, R. (1873). Ueber einige Spielarten, die mitten im Verbreitungsgebiet der Stammarten entstanden sind: die Schlangenfichte (*Picea excelsa* Link var. *virgata*), Pyramideneiche (*Quercus pedunculata* W. var. *fastigiata* Loud. [*Q. fastigiata* Lamarck als Art]) u. Andere; Voigt, W. [1895]. *Planaria gonocephala* als Eindringling in das Verbreitungsgebiet von *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta.*

57 Anonymus (1823). [Rez. Schouw, J.F. (1823). Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie]. Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 5, 65-72: 67; ebenso: Anonymus (1823). Magazin für die neuesten Erfahrungen, Entdeckungen und Berichtigungen im Gebiete der Pharmacie 4, 86-98: 89.

58 Schouw, J.F. (1822). Grundtræk til en almindelig Plantegeographie: 127.

59 Schouw, J.F. (1822). Grundtræk til en almindelig Plantegeographie (dt. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie, Berlin 1823): 140f.

60 Sedlag, U. & Weinert, E. (1987). Biogeographie, Artbildung und Evolution: 47.

61 Reimarus, H.S. (1773). Angefangene Betrachtungen über die besondern Arten der thierischen Kunsttriebe: 9.

62 Karl I., Herzog von Braunschweig-Lüneburg (1776). Von Gottes Gnaden, Carl, Herzog zu Braunschweig und Lüneburg, Fügen hiemit zu wissen: Als nach verschiedenen eingekommenen unterthänigsten Berichten, bey der zu Verhütung der Ausbreitung der Hornvieh-Seuche von uns gnädigst verordneten diesjährigen Separirung [Verordnung, die Separierung von Viehherden auf Koppelweiden betreffend]; Anonymus (1777). Vorschläge zu Verhütung der Hornviehseuche und denen zu mehrerer Ausbreitung dienlichsten Verwarungsmitteln.

63 Borowski, G.H. (1781). Gemeinnützige Naturgeschichte des Thierreichs, Bd. 2: 55.

64 Kant, I., Kant's handschriftlicher Nachlaß (AA, Bd. XIV-XXIII): XV, 782.

65 von Bülow-Rieth (1831). Neue Beobachtungen über die Nonne, *Phalaena monacha*, und über die zweckmässigsten Mittel, ihre Ausbreitung zu verhindern.

66 Darwin, C. (1842). On the distribution of the erratic boulders and on the contemporaneous unstratified deposits of South America. [Read 14 April 1841] Trans. Geol. Soc. Part 2, 3 (78), 415-431: 426: für Felsblöcke; Bates, H.W. (1864). The Naturalist on the River Amazon: 17.

67 Darwin, C. (1857). On the action of sea-water on the germination of seeds. [Read 6 May 1856] J. Proc. Linn. Soc. London (Bot.) 1, 130-140: 134.

68 Vgl. Christiansen, W. (1954). Verbreitung – Ausbreitung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 67, 344-345.

69 Sedlag & Weinert (1987): 308.

70 Trepl, L. (2007). Allgemeine Ökologie, Bd. 2. Population: 221.

71 Anonymus (1937-39). Wildlife Review: p. 12.

72 Timofeeff-Ressovsky, N. (1940). Mutations and geographical variation. In: Huxley, J. (1940). The New Systematics, 73-136: 112.

73 Blair, A.P. (1943). Population structure in toads. Amer. Nat. 77, 563-568: 563.

74 Baker, R.R. (1978). The Evolutionary Ecology of Animal Migration: 27.

75 ebd.; vgl. ders. (1982). Migration; Trepl (2007): 221f.

76 Schwerdtfeger, F. (1968/79). Ökologie der Tiere, Bd. 2. Demökologie: 110.

77 Hutchinson, C.C. (1871). Resources of Kansas. Fifteen Years Experience: 129; vgl. Dodge, J.R. (1871). Report of statistical and historical investigations of the progress and results of the Texas cattle disease. In: Report of the Commissioner of Agriculture on the Disease of Cattle in the United States, 175-202: 186.

78 Thompson Seton, E. (1909). Life-Histories of Northern Animals, 2 vols. (London 1910): I, 26; vgl. ders. (1920). For a methodic study of life-histories of mammals. J. Mammal. 1, 67-69: 68.

79 Thompson Seton (1909): I, 26; I, 74.

80 Shelford, V.E. (1913). Animal Communities in Temperate America: 286.

81 Trepl (2007): 221f.

82 Thompson Seton (1909): I, 153; vgl. I, 26.

83 Aristoteles, Hist. anim. Buch 8, Kap. 18; 19; 28; vgl. Hofsten, N. von (1916). Zur Geschichte des Diskontinuitätsproblems in der Biogeographie. Zool. Ann. 7, 197-353: 201ff.

84 Vgl. Bretzl, H. (1903). Botanische Forschungen des Alexanderzuges; Regenbogen, O. (1940). Theophrastos. Paulys Real-Encyclopädie d. class. Altertumswiss., Suppl.-Bd. 7, 1354-1562: 1459ff.

85 Gessner, C. (1551-1587). Historiae animalium, 5 Bde.

86 Belon, P. (1555). L'histoire de la nature des oiseaux.

87 Tournefort, J.P. de (1717). Relation d'un voyage du Levant, 2 Bde.: II, 357ff.

88 Haller, A. von (1742). Enumeratio methodica stirpium Helvetiae indigenarum.

89 La Preyère, I. de (1655). Praeadamitae; van der Myl, A. (1667). De origine animalium et migratione populorum; vgl. Browne, J. (1983). The Secular Ark. Studies in the History of Biogeography: 13f.

90 Linné, C. von (1744). Oratio de Telluris habitabilis incremento; vgl. Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. Quart. Rev. Biol. 48, 322-350: 335; Frängsmyr, T. (1983). Linnaeus as a geologist. In: ders. (Hg.). Linnaeus. The Man and his Work, 110-155.

91 Vgl. Browne (1983: 18.

92 Anonymus (1713): 392; nach Vartanian (1953): 278.

93 Buffon, G.L.L. (1756). Histoire naturelle, Bd. 6: 59f.; ders. (1766). De la dégénération des animaux (Œuvres com-

plètes, Bd. IV, Paris 1868, 127-144): 132; ders. (1779). Les époques de la nature; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 335; Browne (1983): 23f.

94 Mayr (1982): 336; vgl. 440.

95 Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 122.

96 Anonymus (1713). Recherches curieuses: 393ff.; nach Vartanian, A. (1953). Diderot and Descartes: 278.

97 Gmelin, J.G. (1747). Flora Sibirica, Bd. 1: cvif.; cx; vgl. Larson, J.L. (1996). Interpreting Nature. The Science of Living Form from Linnaeus to Kant: 106.

98 Fischer, J.E. (1771). Muthmaßliche Gedanken von dem Ursprunge der Amerikaner. Neue nordische Beyträge zur physikalischen und geographischen Erd- und Völkerbeschreibung, Naturgeschichte und Oekonomie 3 (1782), 289-322: 321; vgl. Larson (1996): 126.

99 a.a.O.: 322.

100 Zimmermann, E.A.W. (1778-83). Geographische Geschichte des Menschen und der allgemein verbreiteten vierfüßigen Thiere, 3 Bde.: III, 192.

101 ebd.

102 Vgl. Mayr (1982): 442.

103 Vgl. Larson (1996): 114.

104 Sweert, E. (1612). Florilegium; Fürer, J.L. (1616). [Brief an C. Bauhin vom 14. März 1616]; Theatrum Florae (1622); Ferrari, G.B. (1633). Flora seu de florum cultura libri IV; Rea, J. (1665). Flora, seu de florum cultura; vgl. Wein, K. (1932). Die Wandlungen im Sinn des Wortes „Flora". Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 66, 74-87: 76.

105 Paulli, S. (1648). Flora Danica; Boym, M.P. (1656). Flora Sinensis; Elsholtius, I.S. (1663). Flora Marchica; Commelin, C. (1696). Flora Malabarica; vgl. Wein (1932): 79f.

106 Hoffmann, M. (1660/77). Florae Altdorffinae deliciae hortenses; ders. (1662). Florae Altdorffinae deliciae sylvestres; vgl. auch Leopold, J.D. (1728). Deliciae sylvestres florae Ulmensis.

107 Wein (1932): 82.

108 Meyenberg, H.J. (1712). Flora Einbeccensis; Helwing, G.A. (1712). Flora quasimodogenita; Linder, J. (1716). Flora Wiksbergensis; Wipacher, D. (1726). Flora Lipsiensis bipartita.

109 Vgl. Gronovius, J.F. (1739-43). Flora Virginica; Linné, C. von (1747). Flora Zeylandica; Gmelin, J.G. (1747-69). Flora Sibirica; ders. (1755). Flora Orientalis; Hill, J. (1760). Flora Britanica; Oder, G.C. (1766-99). Flora Danicae; Forster, J.R. (1771). Flora Americae Septentrionalis; Scopoli, G. (1772). Flora Carniolica; Jacquin, N.J. von (1773-78). Flora Austriacae; Weston, R. (1775). English Flora; Lamarck, J.B. (1778). Flore Française.

110 Linné, C. von (1754/59). Stationes plantarum (in: Ammoenitates academicae, 64-87).

111 Linné, C. von (1746). Fauna Suecica; Müller, O.F. (1764). Fauna Insectorum Fridrichsdalina; Hammer, C. (1775). Fauna Norvegica eller Norsk Dyr-Rige; Fabricius, O. (1780). Fauna Groenlandica; Scopoli, G. (1786-88). Deliciae florae et faunae Insubricae; Goeze, J.A.E. (1791-1803). Europäische Fauna oder Naturgeschichte der europäischen Thiere; Panzer, G.W.F. (1793-1813). Fauna insectorum Germanicae.

112 Zimmermann, E.A.W. (1778-83). Geographische Geschichte des Menschen und der allgemein verbreiteten vierfüßigen Thiere, 3 Bde.: III, 62; Goeze, J.A.E. (1791-1803). Europäische Fauna oder Naturgeschichte der europäischen Thiere.

113 Schmarda, L.K. (1853). Die geographische Verbreitung der Thiere: 89.

114 Mayr, E. (1965). What is a fauna? Zool. Jahrb. Syst. 92, 473-486.

115 Küster, H.C. (1852). Beiträge zur europäischen Rhynchotenfauna. Entomologische Zeitung 13, 386-397: 387; Cabanis, J. (1855). [Rez. Dubois, C.F. (1854). Planches colorés des oiseaux de la Belgique et de leurs oeufs]. J. Ornithol. 3, 265; Fickert, C. (1875). Myriopoden und Araneiden vom Kamme des Riesengebirges. Ein Beitrag zur Faunistik der subalpinen Region Schlesiens.

116 Beilschmied, C.T. (1837). Vorwort. In: Watson, H.C. (1837). Bemerkungen über die geographische Vertheilung und Verbreitung der Gewächse Grossbritanniens (übers. v. C.T. Beilschmied), viii-xv: xii; Berghaus, H. (1838). [Rez. Watson, H.C. (1837). Bemerkungen über die geographische Vertheilung und Verbreitung der Gewächse Grossbritanniens, übers. v. C.T. Beilschmied]. Annalen der Erd-, Völker- und Staatenkunde 5, 97-121: 98; Koenig, K. (1892). Die Zahl der im Königreiche Sachsen heimischen und angebauten Blütenpflanzen (ein Beitrag zur Floristik des Königreichs Sachsen); Loew, E. (1894). Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands.

117 Vgl. Wallaschek, M. (2010). Fragmente zur Geschichte und Theorie der Zoogeographie, Bd. 2. Die Begriffe Fauna und Faunistik.

118 a.a.O.: 11; 17.

119 Vgl. Browne, J. (1983). The Secular Ark: 31; 34.

120 Mayer, T. (1748). Geographischer Entwurf der beyden Freyen Reichs-Herrschaften Sulzbürg und Pirbaum; vgl. Browne (1983): 49.

121 Willdenow, K.L. (1792/99). Grundriss der Kräuterkunde: 372.

122 Forster, J.R. (1778). Observations Made During a Voyage Round the World: 184.

123 Willdenow (1792/99): 346.

124 Hawkins, B.A. (2001). Ecology's oldest pattern? Endeavour 25, 133-134.

125 Humboldt, A. von (1807). Ansichten der Natur; ders. (1807). Essai sur la géographie des plantes.

126 Vgl. Hard, G. (1970). Der ›Totalcharakter der Landschaft‹. Re-Interpretation einiger Textstellen bei Alexander von Humboldt. Geograph. Z. Beih. 49-73: 67.

127 Humboldt, A. von (1808). Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. In: Ansichten der Natur, 157-278: 181.

128 a.a.O.: 182ff.

129 a.a.O.: 200.

130 Böhme, H. (2001). Ästhetische Wissenschaft. Aporien der Forschung im Werk Alexander von Humboldts. In: Ette, O. u.a. (Hg.). Alexander von Humboldt – Aufbruch in die Moderne, 17-33.

131 Humboldt, A. von (1815). Prolegomena. In: Voyage de Humboldt et Bonpland, Teil 6, Botanique. Nova genera

et species plantarum, Bd. 1: XII.
132 Vgl. Browne, J. (1983). The Secular Ark: 58ff.; 75f.
133 Saussure, H.D. (1779-96). Voyages dans les Alpes, 4 Bde.
134 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 127ff.
135 Vgl. z.B. Cuvier, G. (1817). Le règne animal, 4 Bde.: I, 6.
136 Schouw, J.F. (1822). Grundtræk til en almindelig Plantegeographie (dt. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie, Berlin 1823).
137 De Candolle, A.P. (1820). Géographie botanique. In: Cuvier, F. (ed.). Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 18, 359-422; vgl. Nelson, G. (1978). From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. J. Hist. Biol. 11, 269-305.
138 De Candolle (1820): 412.
139 a.a.O.: 384.
140 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 53.
141 De Candolle, A.P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 462; vgl. ders. (1820): 383.
142 de Candolle, A. de (1855). Géographie botanique raisonnée, 2 Bde.
143 Thurmann, J. (1849). Essai de phytostatique appliquée à la chaîne du Jura.
144 Vgl. Kinch, M.P. (1980). Geographical distribution and the origin of life: development of early nineteenth-century British explanations. Journal of the History of Biology 13, 91-119: 111.
145 Prichard, J.C. (1813). Researches into the Physical History of Mankind.
146 Vgl. Kinch (1980): 108.
147 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: II.
148 Vgl. de Candolle (1855).
149 a.a.O.: II, 993.
150 ebd.
151 Schouw, J.F. (1822). Grundtræk til en almindelig Plantegeographie (dt. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie, Berlin 1823): 168.
152 Schröter, C. (1913). Genetische Pflanzengeographie. In: Korschelt, E. et al. (Hg.). Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 4, 907-942: 914.
153 Forbes, E. (1846). On the connexion between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles, and the geological change which have affected their area, especially during the epoch of the northern drift. Mem. Geol. Surv. Great Brit. 1, 336-432: 388f.
154 Darwin, C. [1844]. [Essay of 1844]. In: Beer, G. de (ed.) (1958). Charles Darwin and Alfred Russel Wallace – Evolution by Natural Selection, 89-254: 180f.; vgl. Browne, J. (1983). The Secular Ark: 122-127.
155 Schaeffer, J.C.G. (1809). Die Zeit- und Volkskrankheiten des Jahres 1808 in und um Regensburg (Anfang). J. pract. Heilkunde 29, 70-114: 98.
156 Schweigger-Seidel, F.W. (1824). Die Natur und der Ursprung unserer Sommerfieber, aus physikalisch-chemischem Standpunkte betrachtet. J. Chem. Physik 42, 130-181: 162.
157 Unger, F. (1836). Ueber den Einfluss des Bodens auf die Vertheilung der Gewächse: 192.
158 Wagner, M. (1868). Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. In: ders. (1889). Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung, 47-97: 56.
159 MacFadyen, A. (1957). Animal Ecology: 223.
160 Vgl. z.B. Willdenow, K.L. (1792/99). Grundriss der Kräuterkunde: 347f.
161 Heer, O. (1834). Vegetationsverhältnisse des südöstlichen Theils des Kantons Glarus.
162 Vgl. Molina, G. (1999). Biogéographie. Dict. Hist. Phil. Sci., 120-122: 120.
163 De Candolle, A.P. (1820). Géographie botanique. In: Cuvier, F. (ed.). Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 18, 359-422: 402.
164 Vgl. Egerton, F.N. (1968). Studies of animal populations from Lamarck to Darwin. J. Hist. Biol. 1, 225-259: 232ff.
165 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 389 (Kap. XII).
166 Vgl. Browne, J. (1983). The Secular Ark: 182-186.
167 Sclater, P.L. (1858). On the general geographic distribution of the members of the class Aves. J. Linn. Soc. Zool. 2, 130-145.
168 Wallace, A.R. (1859). On the geographical distribution of birds. Ibis 1859, 449-454.
169 Wallace, A.R. (1876). The Geographical Distribution of Animals.
170 Wallace, A.R. (1878). Tropical Nature and Other Essays: 123.
171 Darwin, C. (1839). Narrative of the Surveying Voyages of His Majesty's Ships Adventure and Beagle between the years 1826 and 1836: 138.
172 Anonymus (1853). [Rez. Marshall, W. (1852). The New Water Weed, *Anacharis Alsinastrum*]. Archives des sciences physiques et naturelles 24, 196-197: 196; vgl. Anonymus (1853). Alarming invasion. Chambers's Edinburgh Journal 19, 372-373.
173 de Candolle, A. (1855). Géographie botanique raisonnée, Bd. 2: 626; vgl. 680; 708; 722; 760; 1062; 1120.
174 Belke, G. (1859). [Brief]. Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes du Moscou 32, 579-585: 581.
175 Anonymus (1861). [Rez. Schenk, L. Von (1858). The Mammals of Amoorland. Reisen und Forschungen im Amurlande in den Jahren 1854-56]. The Natural History Review 1, 13-21: 17.
176 Spencer, H. (1864). The Principles of Biology, vol. 1: 315.
177 Goeze, E. (1882). Pflanzengeographie für Gärtner und Freunde des Gartenbaues: 109.
178 Elton, C. (1958). The Ecology of Invasions by Animals and Plants; Vgl. Rejmánek, M. et al. (2002). Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. Bull. Ecol. Soc. Amer. 83, 131-133.
179 Drude, O. (1889). Die Florenreiche der Erde.
180 Merriam, C.H. (1890). Results of a biological survey of the San Francisco mountain region and the desert of the Little Colorado, Arizona. U.S.D.A., Div. Ornithol. & Mammal., N.A. Fauna, 3, 1-136: 2; 20; ders. (1892). The geo-

graphical distribution of life in North America, with special reference to the Mammalia. Proc. Biol. Soc. Wash. 7, 1-64; ders. (1899). Life zones and crop zones of the United States. U.S.D.A., Div. Biol. Surv. Bul. 10, 9-79; vgl. Daubenmire, R. (1938). Merriam's life zones of North America. Quart. Rev. Biol. 13, 327-332; Peterson, R.T. (1942). Life zones, biomes, or life forms? Audubon 44, 21-30; Shelford, V.E. (1945). The relative merits of the life zone and biome concepts. Wilson Bulletin 57, 248-252.

181 Wegener, A. (1912). Die Entstehung der Kontinente. Geol. Rundsch. 3, 276-292; ders. (1912). Die Entstehung der Kontinente. Peterm. Mitteil. 185-195; 253-256; 305-309; ders. (1915). Die Entstehung der Kontinente und Ozeane.

182 Wegener (1915): 60.

183 Schimper, A. (1898). Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage.

184 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtræk af den Ökologiske Plantegeografi (dt. Berlin 1896).

185 Semper, L.G. (1880). Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere.

186 Hesse, R. (1924). Tiergeographie auf ökologischer Grundlage.

187 MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). The Theory of Island Biogeography.

188 MacArthur, R. (1972). Geographical Ecology.

189 MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 17, 373-387; dies. (1967).

190 Hamilton, T.H. & Rubinoff, I. (1963). Isolation, endemism, and multiplication of species in the Darwin's finches. Evolution 17, 388-403; dies. (1967). On predicting insular variation in endemism and sympatry for the Darwin finches in the Galapagos Archipelago. Amer. Nat. 101, 161-171.

191 Wilson, E.O. & Simberloff, D. (1969). Experimental zoogeography of islands: defaunation and monitoring techniques. Ecology 50, 267-278; Simberloff, D. & Wilson, E.O. (1969). Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. Ecology 50, 278-296; dies. (1970). Experimental zoogeography of islands: a two-year record of colonization. Ecology 51, 934-937.

192 Vgl. Lubchenco, J. & Real, L.A. (1991). Manipulative experiments as tests of ecological theory. In: Real, L.A. & Brown, J.H. (eds.). Foundations of Ecology, 715-733: 727.

193 Journal of Biogeography (Oxford) 1.1974-.

194 International Biogeography Symposium 1981; vgl. Browne, J. (1983). The Secular Ark: 225.

Literatur

Nelson, G. (1978). From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. J. Hist. Biol. 11, 269-305.

Müller, P. (1981). Arealsysteme und Biogeographie.

Browne, J. (1983). The Secular Ark. Studies in the History of Biogeography.

Schmithüsen, J. (1985). Vor- und Frühgeschichte der Biogeographie. Biogeographica 20.

Müller, G.H. (1986). Das Konzept der »Allgemeinen Biogeographie« von Friedrich Ratzel (1844-1904). Eine Übersicht. Geogr. Z. 74, 3-14.

Wallaschek, M. (2009). Fragmente zur Geschichte und Theorie der Zoogeographie, Bd. 1. Die Begriffe Zoogeographie, Arealsystem und Areal.

Wallaschek, M. (2010). Fragmente zur Geschichte und Theorie der Zoogeographie, Bd. 3. Die Begriffe Verbreitung und Ausbreitung.

Biologie

›Biologie‹ (abgeleitet von griech. ›βίος‹ »Leben, Lebenszeit, Lebenswandel (des Menschen)« ist ein Wort, das sich in seiner lateinischen Form bis ins späte 17. Jahrhundert zurückverfolgen lässt.[1] Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts wird es allerdings nicht in seiner heutigen Bedeutung im Sinne einer Lehre von der belebten Natur, sondern zur Bezeichnung des individuellen Lebens und der Biografie eines Menschen verwendet. In diesem Sinne erscheint es zur Darstellung des »schnellfliegenden menschlichen Lebens« 1666 bei Johannes Olearius[2] und einige Jahre später bei J.C. Herrward in einer Leichenpredigt auf den Herzog von Sachsen-Anhalt[3]. Im Sinne von »Biografie« erscheint das Wort dann auch in den lateinischen Texten C. von Linnés (schon 1736); »biologi« bezeichnet bei Linné die Lebensbeschreibung berühmter Botaniker.[4] Offenbar durch Linné angeregt und außerhalb des Lateinischen findet sich das Wort wieder bei dem Erfurter Botaniker J.J. Planer in einer Schrift aus dem Jahr 1771.[5] Planer versteht unter »Biologie« eine Zusammenstellung botanischer Eponyme, also Bezeichnungen taxonomischer Einheiten, die nach einem berühmten Botaniker benannt sind.

Der erste, der das Wort für eine allgemeine Lebenslehre verwendet, ist nach neueren Erkenntnissen der Wolffianer M.C. Hanov im Jahr 1766 im dritten Band seiner Naturphilosophie, in der er die Biologie neben die Geologie und über die beiden Disziplinen der Zoologie und Botanik (»Phytologie«) ordnet.[6] Im Deutschen und Französischen erscheint der Ausdruck mit der heutigen Bedeutung um 1800; in der englischen Sprache im Jahr 1819 in einem Lehrbuch von W. Lawrence.[7]

Aristotelische Biologie

Als Begründer der wissenschaftlichen Biologie gilt Aristoteles, der »Vater der Biologie« – wie er seit Ende des 19. Jahrhunderts genannt wird[8]. Zwar werden auch schon vor Aristoteles Beschreibungen und Analysen biologischer Sachverhalte gegeben[9], Aristoteles ist aber der erste, der systematisch geschlossene Monografien zur Biologie verfasst und einen methodischen Ansatz verfolgt, in dem er detaillierte empirische Untersuchungen mit dem Ziel der Generalisierung und Typisierung sowie einem durchgehenden Begründungsanspruch verbindet[10] (vgl. Tab. 33).

Die Biologie ist die Naturwissenschaft der Organismen, ihrer Teile und Teilprozesse, ihrer überindividuellen Dynamik (in der Evolution) und ihrer überindividuellen Verbände (in Biozönosen und Ökosystemen).

Zoografie (Freig 1579) *271*
Phytografie (Hernández 1649) *271*
Biologie (Hanov 1766) *254*
Bionomie (Hanov 1766) *268*
Organologie (Feuereisen 1780) *270*
Zoonomie (E. Darwin 1794) *271*
Organonomie (Schmid 1798) *271*
Lebenskunde (Busch 1806) *268*
Organografie (Goldbeck 1806) *271*
allgemeine Biologie (Bartels 1808) *273*
spezielle Biologie (Carus 1811) *273*
biologische Philosophie (Lamarck 1815) *275*
Lebenswissenschaft (Pierer 1816) *267*
analytische Biologie (Anonymus 1835) *274*
Philosophie der Biologie (Whewell 1840) *274*
Biologismus (Perty 1861) *267*
synthetische Biologie (Doherty 1864) *274*
universale Biologie (Anonymus 1873) *274*
theoretische Biologie (Anonymus 1882) *272*
Metabiologie (F.G. 1884) *266*
Protobiologie (McEwen 1886) *266*
Bionomik (Lankester 1889) *270*
Symbiologie (Stöhr 1897) *286*
biotisch (Stejneger 1901) *268*
biotische Faktoren (Whitford 1901) *268*
Biophilosophie (Driesch 1910) *276*
kritische Biologie (Driesch 1911) *273*
Leitwissenschaft (Goldscheid 1915) *265*
Idiobiologie (Gams 1918) *286*
Zönobiologie (Gams 1918) *286*
Organismik (Lewin 1922) *271*
abiotische Faktoren (Schaxel 1922) *268*
Parabiologie (Prübusch 1929) *266*
rationale Biologie (Oelze & Schmith 1937) *273*
Biowissenschaften (Anonymus 1951) *268*
Synbiologie (Schwenke 1953) *286*
Exobiologie (Lederberg 1960) *271*

Die biologischen Schriften von Aristoteles machen zwei Drittel seines naturphilosophischen Werks aus. Aristoteles rechtfertigt diese schwerpunktmäßige Beschäftigung mit der Biologie damit, dass uns die Tiere und Pflanzen näher stünden und uns verwandter seien als die Gestirne; außerdem verspreche die Beschäftigung mit ihnen einen größeren wissenschaftlichen Ertrag, weil sie besser erkennbar seien; schließlich werde an den Lebewesen die teleologische Ordnung der Natur besonders deutlich.[11] Die biologischen Ausführungen Aristoteles' betreffen Form (↑Anatomie), Funktion (↑Physiologie) und vor allem das ↑Verhalten der Lebewesen. Die Lebendigkeit der Lebewesen bindet Aristoteles an das Vorhandensein einer Seele; diese ist nach seiner Vorstellung fest mit dem lebenden Körper verbunden und führt keine von ihm unabhängige Existenz.[12] Die Gliederung der Seele in einen ernährenden, einen wahrnehmenden und

einen denkenden Teil[13] enthält einerseits eine Einteilung der grundlegenden Tätigkeiten der Lebewesen, andererseits liegt sie der Einteilung der Lebewesen in Pflanzen, Tiere und Menschen zugrunde.

Insgesamt enthält der methodische Ansatz von Aristoteles einige wichtige Neuerungen gegenüber seinen naturphilosophischen Vorgängern. Neuartig in der Darstellung ist das völlige Fehlen von Beschreibungen individueller Einzelfälle; an deren Stelle tritt die Konzentration auf das Typische und Charakteristische einer Art oder Klasse. Im Zusammenhang damit steht das aristotelische Verständnis von Wissenschaft als theoretischer Bemühung, die auf das Allgemeine und Unveränderliche einer Sache gerichtet ist. Die Tierkunde kennzeichnet Aristoteles ausdrücklich als eine Naturwissenschaft (»φύσικη ἐπιστήμη«).[14] Entgegen den eigenen Vorgaben in seinen wissenschaftstheoretischen Schriften (v.a. den ›Analytica posteriora‹), nach denen eine Wissenschaft axiomatisch organisiert ist und ihr Begründungsverfahren wesentlich in syllogistischen Schlüssen besteht[15], verwendet Aristoteles in seinen zoologischen Schriften zumindest nicht explizit solche Schlussfiguren. Einige Passagen besonders der Schrift über die Teile der Tiere lassen sich aber so interpretieren, dass seine Argumentation in groben Zügen diesem Muster folgt.[16] Trotzdem ist nicht zu bestreiten, dass die zoologischen Schriften des Aristoteles in weiten Teilen wenig theoriegeleitete Faktensammlungen enthalten, die außerdem häufig nicht in Erklärungen eingebettet sind.

Im Mittelalter und der Frühen Neuzeit bilden die aristotelischen Lehren einen zentralen Bezugspunkt biologischen Denkens. Von Seiten einflussreicher Biologen wird Aristoteles z.T. bis ins 19. Jahrhundert eine Wertschätzung entgegengebracht. So urteilt beispielsweise C. Darwin einige Monate vor seinem Tod, Linné und Cuvier, seine beiden Götter, seien im Vergleich zu Aristoteles doch bloße Schuljungen (»Linnaeus and Cuvier have been my two gods, though in very different ways, but they were mere school-boys to old Aristotle«[17]). Allerdings hat Darwin die aristotelischen Schriften auch erst kurz vor seinem Tod kennengelernt; seine Wertschätzung bezieht sich auf die genaue Beobachtungsgabe des Aristoteles, sein einleuchtendes Schema zur systematischen Klassifikation der Tiere und seine durchgehend funktionalistische Perspektive, die die Teile der Tiere ausgehend von ihren Funktionen beschreibt.[18] Im 20. Jahrhundert gibt es von biologischer Seite allerdings auch nicht wenige eindeutige Ablehnungen der aristotelischen Schriften, besonders drastisch formuliert werden sie 1983 von P. und J. Medawar, die darin nichts als ein langweiliges Gemisch aus Gerüchten, unvollständigen Beobachtungen, Wunschdenken, und einer an Dummheit grenzenden Leichtgläubigkeit sehen (was sie allerdings nicht davon abhält, den Namen des Aristoteles als Werbeträger für ihr Buch

1. Empirismus
Weil die Wahrnehmung in der Regel als zuverlässig gilt (Realismus), kann sie die Basis der Wissenschaft bilden, von der ausgehend mittels des Verfahrens der Induktion (»ἐπαγωγή«) allgemeine Aussagen getroffen werden.

2. Wissenschaft des Typischen
Weil die Wissenschaften von dem Allgemeinen und Unveränderlichen einer Sache handeln, sind nicht individuelle Lebewesen, sondern Tierklassen (Arten, Gattungen etc.) Gegenstand der Untersuchungen.

3. Durchgehender Begründungsanspruch
Klar unterschieden wird die Darstellung des *Dass* (der Phänomene) und des *Weshalb* (der Erklärungen). Ersteres wird zuerst dargestellt; die Erklärung oder der Beweis im Rahmen einer axiomatischen Argumentation gilt aber als das eigentliche Ziel der Wissenschaft. Formale Deduktionen, die Grundform des Beweises, werden aber häufig nicht explizit vorgestellt, sondern erscheinen in nicht-formalisierter Weise als lockere Schlussfolgerungen.

4. Enzyklopädische Faktensammlung
Die Schriften enthalten in weiten Teilen Faktensammlungen, die wenig theoriegeleitet dargestellt und häufig nicht in Erklärungen eingebettet sind (phänomenologische Wissenschaft). In der ›Historia animalium‹ wird die Induktion, die in den methodischen Schriften als Grundlage der wissenschaftlichen Argumentation gilt, nicht ein einziges Mal erwähnt.

5. Primat der Finalursachen
Von den vier Ursachetypen, die die Form, die Materie, die Wirkung und den Zweck eines Gegenstandes betreffen, spielt in der Biologie die Finalursache die entscheidende Rolle, weil sie »den Begriff hergibt«, also das Wesen des Gegenstandes betrifft und damit in seine Definition eingeht. Durch die Annahme eigener Prinzipien für verschiedene Wissenschaften ergibt sich ein wissenschaftstheoretischer Antireduktionismus, der von einer Pluralität von Wissenschaften ausgeht.

6. Geringe Bedeutung des Experiments und der Quantifizierung
Im Vergleich zur Beobachtung kommt dem Experiment und der mathematischen Modellierung nur geringe Bedeutung zu (mit einigen Ausnahmen, z.B. in der Embryologie mit der Untersuchung der Hühnchenentwicklung im Ei).

Tab. 33. Kennzeichen der wissenschaftlichen Tierkunde des Aristoteles, die diese von ihren Vorgängern oder der neuzeitlichen Wissenschaft unterscheiden.

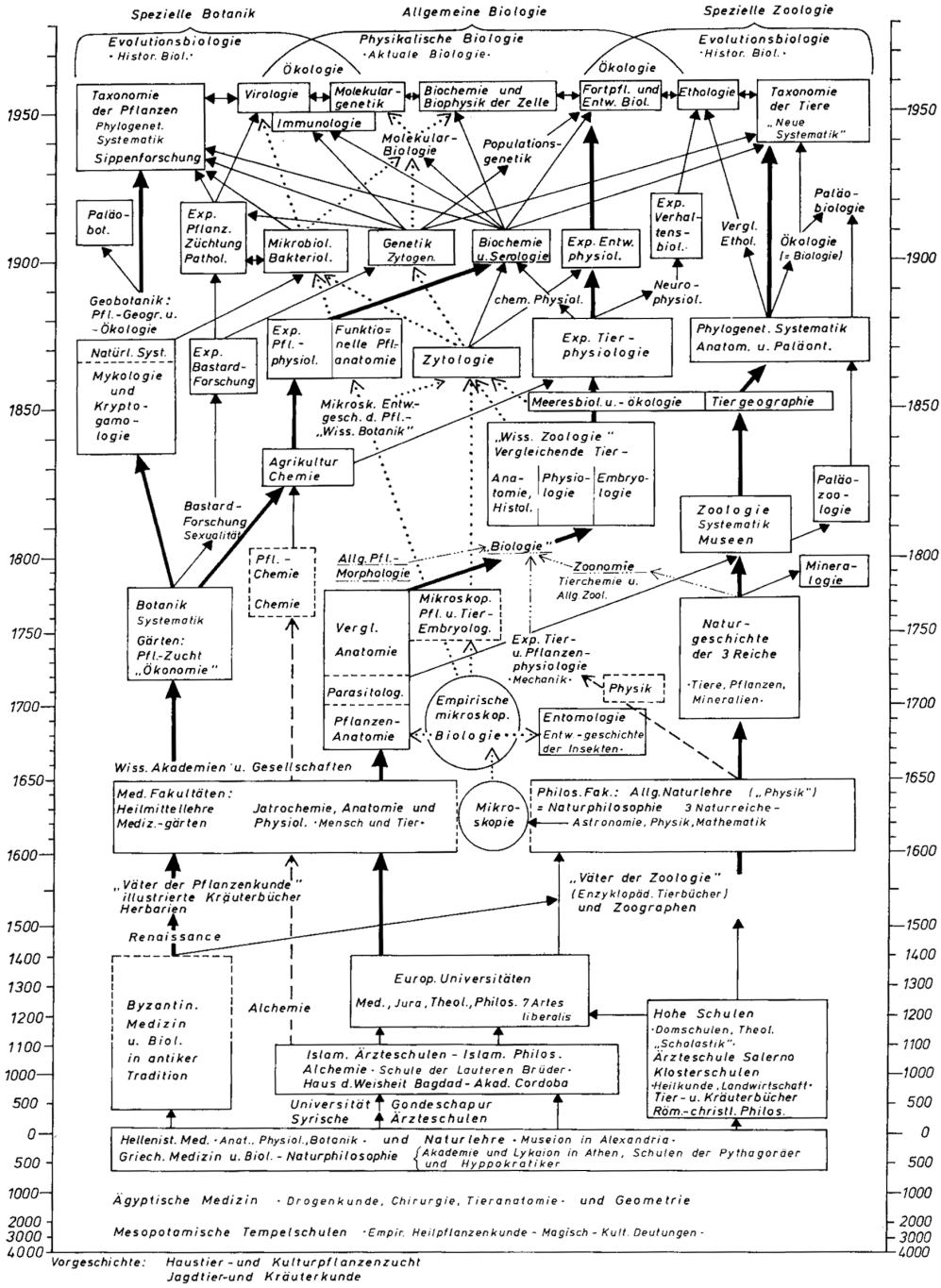


Abb. 54. Historische Entwicklung biologischer Forschungsrichtungen und der Zeitpunkt ihrer universitären Institutionalisierung (aus Jahn, I. (Hg.) (1982/98). Geschichte der Biologie: 25).

Paradigma	**Hauptvertreter und Hauptwerke**
16. Jahrhundert	
Beschreibende Enzyklopädistik	O. Brunfels (1532-37). *Contrafayt Kreüterbuch*
	C. Gesner (1551-58; 1587). *Historiae animalium*
Physiologie des Menschen	J. Fernel (1542). *Physiologiae libri VII*
Anatomie des Menschen	A. Vesal (1543). *De humani corporis fabrica*
Vergleichende Anatomie	V. Coiter (1575). *Diversorum animalium sceletorum explicationes*
Systematische Botanik	A. Cesalpin (1583). *De plantis*
17. Jahrhundert	
Embryologie	G. Fabricius (1621). *De formatione ovi et pulli*
Mechanistische Physiologie	W. Harvey (1628). *Excitatio anatomica de motu cordis et sanguinis*
	A. Borelli (1685). *De motu animalium*
Pflanzenanatomie	M. Malpighi (1675-79). *Anatomia plantarum*
	N. Grew (1682). *The Anatomy of Plants*
Pflanzensystematik	J. P. de Tournefort (1694). *Élémens de botanique*
18. Jahrhundert	
Vitalismus	G.E. Stahl (1708). *Theoria medica vera*
Experimentelle Physiologie	H. Boerhaave (1708). *Institutiones medicae*
	A. von Haller (1747). *Primae lineae physiologiae*
Systematik	C. von Linné (1735). *Systema naturae*
Naturgeschichte	G.L.L. Buffon (1749-89). *Histoire naturelle générale et particulière*
	C. de Bonnet (1762). *Considérations sur les corps organisés*
19. Jahrhundert	
Gewebelehre	X. Bichat (1802). *Anatomie générale*
Vergleichende Anatomie	G. Cuvier (1800-05). *Leçons d'anatomie comparée*
Biogeografie	A. von Humboldt (1808). *Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse*
Deszendenztheorie	J.B. de Lamarck (1809). *Philosophie zoologique*
Theorie der Systematik	A.-P. de Candolle (1813). *Théorie élémentaire de la botanique*
Entwicklungsbiologie	K.E. von Baer (1828-37). *Über Entwickelungsgeschichte der Thiere*
Zellenlehre	T. Schwann (1839). *Mikroskopische Untersuchungen*
	M.J. Schleiden (1842-43). *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*
Selektionstheorie	C. Darwin (1859). *On the Origin of Species*
	A.R. Wallace (1889). *Darwinism*
Züchtungsforschung	G. Mendel (1866). *Versuche über Pflanzen-Hybriden*
Physiologische Regulation	C. Bernard (1865). *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*
Zellteilung	E. Strasburger (1882). *Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne*
Entwicklungsmechanik	W. Roux (1885). *Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo*
Neodarwinismus	A. Weismann (1885). *Die Continuität des Keimplasma's*
20. Jahrhundert	
Genetik	W. Bateson (1902). *Mendel's Principles of Heredity*
	T.H. Morgan (1919). *The Physical Basis of Heredity*
Ökologie	E. Warming (1895). *Plantesamfund*
	C. Elton (1927). *Animal Ecology*
Synthet. Theorie der Evolution	R.A. Fisher (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*
	T. Dobzhansky (1937). *Genetics and the Origin of Species*
	E. Mayr (1942). *Systematics and the Origin of Species*
Systemtheorie	L. von Bertalanffy (1932-42). *Theoretische Biologie*
Vergl. Verhaltensforschung	K. Lorenz (1939). *Vergleichende Verhaltensforschung*
	N. Tinbergen (1951). *The Study of Instinct*
Soziobiologie	W.D. Hamilton (1964). *The genetical evolution of social behaviour*
Molekularbiologie	H. Krebs & W. Johnson (1937). *Citric acid in intermediate metabolism*
	J. Watson & F. Crick (1953). *Molecular structure for deoxyribonucleic acids*
	M. Nirenberg (1966). *The RNA code and protein synthesis*
Symbiogenese	L. Margulis (1970). *Origin of Eukaryotic Cells*

Tab. 34. Paradigmen und Hauptwerke in der Entwicklung der neuzeitlichen Biologie.

zu verwenden): »The biological works of Aristotle are a strange and generally speaking rather tiresome farrago of hearsay, imperfect observation, wishful thinking, and credulity amounting to downright gullibility. […] Sometimes of course Aristotle is right; his writings were so voluminous he could hardly fail to be correct sometimes […]. We do not believe that anyone who decides not to read the works of Aristotle the biologist will risk spiritual impoverishment«.[19]

Verschwinden von Aristoteles' Forschungsprogramm
Obwohl die aristotelischen Schriften in der Antike bekannt sind und geachtet werden, wird sein biologisches Forschungsprogramm, das auf eine systematische und theoretische Wissenschaft der Tiere gerichtet ist, doch nicht weiter verfolgt. Dieses Verschwinden gilt als ein »hellenistisches Mysterium« (Lennox 1995).[20] Allein Theophrast, ein unmittelbarer Schüler von Aristoteles, überträgt dessen Prinzipien auf das Studium der Pflanzen und wird damit zum Begründer der Botanik.

Alle späteren antiken Naturforscher, selbst Plinius und Galen, zeigen dagegen wenig Verständnis für die methodische Organisation des biologischen Wissens bei Aristoteles, etwa der Unterscheidung des *Wissens, dass* vom *Wissen, warum* oder der geforderten axiomatischen Ordnung des Wissens und der Betonung des syllogistischen Schlusses als Grundlage der systematischen Gestalt einer Wissenschaft. Die erste nacharistotelische Abhandlung der Biologie in diesem Sinne ist erst wieder die Schrift ›De animalibus‹ von Albertus Magnus aus dem 12. Jahrhundert.

Biologie in Mittelalter und Früher Neuzeit
Im Mittelalter und in der Frühen Neuzeit existiert keine Biologie im eigentlichen Sinne. Studien zu biologischen Sachverhalten werden nicht in einem einheitlichen methodischen und theoretischen Rahmen durchgeführt, sondern erfolgen getrennt nach verschiedenen Gegenständen und Fragestellungen. So steht die Botanik (↑Pflanze) weitgehend isoliert von der Zoologie (↑Tier), und die ↑Anatomie und ↑Morphologie werden noch nicht mit durchgehendem Bezug zur ↑Physiologie (oder gar ↑Evolutionsbiologie) betrieben.

Auch die methodische Eigenständigkeit und systematische Unterschiedenheit biologischer Ansätze gegenüber solchen der Physik wird erst im 18. Jahrhundert herausgearbeitet. Insbesondere der in der Naturphilosophie der Frühen Neuzeit dominante monistische Standpunkt des mechanistischen Paradigmas erschwert die Herausbildung der Biologie als eigenständiger Wissenschaft. Denn die mechanistischen Theorien des Lebens sind dadurch gekennzeichnet, dass in ihnen das Leben als eine Erscheinungsform der Materie verstanden wird, die durch keine anderen Prinzipien erkannt wird als die unbelebte Materie. Die Ergebnisse dieses mechanistischen Ansatzes leisten damit einen entscheidenden Beitrag zur Integration der Analyse der Lebensphänomene in die Naturwissenschaft, ja von mechanistischer Seite kann der Beginn der wissenschaftlichen Biologie mit dem Anfang der Betrachtung des Organismus mit physikalischen Augen angesetzt werden. Dementsprechend kann die quantifizierende Betrachtung des Organismus als der eigentliche Schritt zur naturwissenschaftlichen Biologie verstanden werden. Diesen Schritt nimmt W. Harvey, der »Galilei der modernen Biologie«[21], in seinen Untersuchungen des Blutkreislaufs von 1628 (↑Physiologie; Kreislauf). Anderen gelten dagegen erst die Arbeiten von A.L. de Lavoisier und P.S. de Laplace über die qualitative und quantitative Identität der Wärme in einem tierischen Körper und in der Verbrennung einer Kerze bzw. die von A. Seguin und Lavoisier über die Natur der Respiration am Ende des 18. Jahrhunderts als Initialzündung der Biologie.[22] In beiden Fällen ist es eine eigentlich physikalische Betrachtung der Organismen, die an den Anfang der Biologie gestellt wird. Mit dem Ende des 18. Jahrhunderts bildet sich dagegen bei Naturforschern und Philosophen ein Bewusstsein von der methodischen Eigenart der Biologie heraus, das diese zu einer eigenständigen Wissenschaft macht.

›Biologie‹ um 1800
Häufig wird die Auffassung vertreten, der Ursprung des Wortes ›Biologie‹ stehe im Zusammenhang mit der Abwendung von der klassifikatorisch verfahrenden beschreibenden Naturgeschichte des 18. Jahrhunderts und markiere den Beginn einer auf Erklärung abzielenden Theorie des Lebens. Tatsächlich wird das Wort ›Biologie‹ an der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert mehrfach, z.T. in exponierter Weise verwendet. Vier Autoren sind in diesem Zusammenhang von Bedeutung (vgl. Tab. 35):

T.G.A. Roose, ein Schüler Blumenbachs, gebraucht den Ausdruck beiläufig in seiner Schrift ›Grundzüge der Lehre von der Lebenskraft‹ von 1797.[23] Danach findet es sich 1800 bei C.F. Burdach im Sinne einer allgemeinen »Lebenslehre«, die die medizinischen Aspekte des Menschen betrifft.[24] An exponierter Stelle erscheint es erstmals 1802 bei dem Bremer Mediziner G.R. Treviranus als Titel eines mehrbändigen Werkes. Die Gegenstände der Biologie oder »Lebenslehre« sind nach Treviranus »die verschiedenen Formen und Erscheinungen des Lebens […], die

Bedingungen und Gesetze, unter welchen dieser Zustand statt findet, und die Ursachen, wodurch derselbe bewirkt wird«[25]. Im gleichen Jahr verwendet J.B. de Lamarck den Ausdruck in seiner ›Hydrogéologie‹, in der er die Physik der Erde in drei Teile einteilt: die Meteorologie, die Hydrogeologie und die Biologie, wobei er die Biologie bestimmt als die Theorie der lebenden Körper (»la théorie des corps vivans«[26]). In einer späteren unveröffentlichten Schrift definiert Lamarck die Biologie als Lehre vom Ursprung, der Entwicklung, der Vielfalt und der Funktionen der Lebewesen (»Rechercher quelle est l'origine des Corps vivans et quelles sont les Causes principales de la diversité de ces corps, des développement de leur organisation et de leurs facultés«).[27] Die Einführung des Ausdrucks ›Biologie‹ durch Lamarck hängt mit seiner Bestimmung der Lebewesen als organisierte Systeme zusammen (↑Organisation); im Hinblick auf ihre Organisiertheit gelten die Pflanzen und Tiere als unterschieden von der leblosen Materie. Lamarck ist der Ansicht, ihnen kämen Merkmale zu, die ihnen exklusiv eigen seien (»exclusivement propres«); es bestehe dagegen ein extremer Unterschied (»extrême différence«) zwischen den Pflanzen und Tieren auf der einen Seite und den leblosen Körpern auf der anderen Seite.[28] Mit Lamarck wird daher die noch für Linné bestimmende traditionelle Einteilung der Natur in drei Reiche (Mineralien, Pflanzen und Steine) aufgegeben und statt dessen eine Zweiteilung in den Zweig der Lebewesen auf der einen Seite und der leblosen Körper auf der anderen Seite vorgenommen. Für Lamarck ist diese Zweiteilung so grundlegend, dass er später vorschlägt, den Terminus ›Natur‹ allein auf die lebendigen Wesen zu beziehen und die leblosen physikalischen Körper als ›Universum‹ zusammenzufassen.[29]

Ursprung der Biologie um 1800?

Nach einer verbreiteten These der Historiografie der Biologie entstand die Biologie als einheitlicher Theoriebereich überhaupt erst um 1800 (Sonntag 1991: »Vor dem späten 18. Jahrhundert gibt es keine Biologie«[30]). Erst zu dieser Zeit wurden nach dieser These die Gemeinsamkeiten zwischen Pflanzen und Tieren so klar gesehen, dass sie als ein einheitlicher Bereich der Natur konzipiert wurden (wie von Lamarck). So heißt es 1966 bei M. Foucault: »Bis zum Ende des achtzehnten Jahrhunderts existiert in der Tat das Leben nicht, sondern lediglich Lebewesen. Diese bilden eine oder vielmehr mehrere Klassen in der Folge aller Dinge auf der Welt«.[31] Begriffsgeschichtlich lässt sich die These insoweit stützen, als neben ›Biologie‹ auch noch zahlreiche andere zentrale biologische

»De rebus viventibus« (Hanov 1766, 463).
»Lehre von der Lebenskraft« (Roose 1796, Titel; III).
»Lebenslehre des Menschen« (Burdach 1800, 62).
»[L'étude des questions] qui appartiennent à l'origine et aux développement d'organisation des corps vivans«; »la théorie […] des corps vivans« (Lamarck 1801-02, 8).
»[D]ie Lehre von der lebenden Natur«; »Die Gegenstände unserer Nachforschungen werden die verschiedenen Formen und Erscheinungen des Lebens seyn, die Bedingungen und Gesetze, unter welchen dieser Zustand statt findet, und die Ursachen, wodurch derselbe bewirkt wird« (Treviranus 1802, 4).

Tab. 35. Frühe Verwendungen und Bestimmungen des Ausdrucks ›Biologie‹.

Konzepte in dieser Zeit eine theoretische Konsolidierung erfahren haben, so etwa die Begriffe des ↑*Organismus* oder der ↑*Entwicklung*, die gleichermaßen auf Pflanzen und Tiere bezogen werden. Um 1800 vollzieht sich damit eine Verbindung von mehreren bis dahin weitgehend getrennt verlaufenden Forschungsgebieten, z.B. der *Botanik* und *Zoologie*, oder auch der beschreibenden und klassifizierenden *Naturgeschichte* und der auf die Analyse der Funktionen des individuellen Organismus ausgerichteten *Physiologie*.

Mit diesen Verbindungen wächst auch das Bewusstsein von der theoretischen und methodischen Einheitlichkeit des biologischen Wissensfeldes. Die Biologie tritt um 1800 als eigenständige Disziplin auf, insofern sie ihr Wissen als Einheit ausweisen kann und gegen die anderen Wissenschaften abzugrenzen vermag. Sie entwickelt dazu ein Wissen zweiter Ordnung, eine Methodologie, welche Grundsätze über den Zusammenhalt und den weiteren Erwerb des biologischen Wissens enthält. Die Auszeichnung der teleologischen Perspektive (mittels des Konzepts der ↑Organisation) als einer für die Biologie legitimen und fundamentalen Fragerichtung spielt dabei eine wichtige Rolle (↑Zweckmäßigkeit). Biologisches Wissen ist in diesem Sinne noch nicht die isolierte und vereinzelte Kenntnis von biologischen Sachverhalten, wie z.B. das Wissen um das Vorhandensein und den Mechanismus des Blutkreislaufs im 17. Jahrhundert. Vielmehr macht erst die systematische Geschlossenheit und Integrität des Wissens es zu einem besonderen wissenschaftlichen Wissen. Weil diese Integration des biologischen Wissens, insbesondere die Vereinigung von Botanik und Zoologie, in einer einheitlichen Lehre des Organis-

mus – und dessen Feinbau aus *Zellen* und Entstehung in der *Evolution* – eigentlich erst im 19. Jahrhundert erfolgt, kann nach Auffassung vieler Biologiehistoriker erst seit diesem Jahrhundert von der ›Biologie‹ im eigentlichen Sinne gesprochen werden.[32] Nach W. Lepenies erfolgt um 1800 der »Übergang von einer Wissenschaft der Lebewesen zu einer Wissenschaft des Lebens«; und dieser Übergang werde terminologisch durch die Einführung des Ausdrucks ›Biologie‹ markiert.[33]

Nach einer anderen Auffassung steht die Etablierung des Ausdrucks ›Biologie‹ in einem der heutigen Bedeutung verwandten Sinn um 1800 dagegen nicht mit der disziplinären Konsolidierung der Biologie in Verbindung, sondern stellt allein eine seit den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts erfolgende retrospektive historiografische Konstruktion im Sinne einer Selbstvergewisserung der eigenen Vorgeschichte dar.[34]

Gegen eine solche Sicht spricht allerdings, dass man sich gerade in der Zeit um 1800 verstärkt um eine begriffliche Fassung der Abgrenzung des Lebendigen vom Leblosen in der Natur bemüht. Nicht zuletzt Kants Exposition des Organismusbegriffs von 1790, die von vielen zeitgenössischen Biologen rezipiert wird, trägt zur Konstituierung einer Wissenschaft bei, die sich ihres einheitlichen Gegenstandes bewusst ist. Wird also der Begriff des Organismus als der grundlegende biologische Begriff verstanden und folgt man der Einschätzung, dass dieser Begriff gerade Ende des 18. Jahrhunderts eine entscheidende Exposition und Explikation erfährt, dann ist diese Zeit zumindest für die konzeptionelle Etablierung der Wissenschaft der Biologie als entscheidend anzusehen.

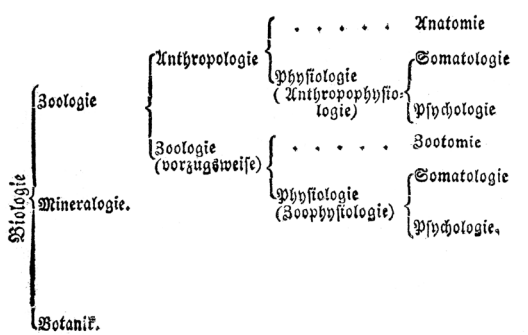


Abb. 55. Eine frühe Einteilung der Biologie in Subdisziplinen (aus Berthold, A.A. (1829). Lehrbuch der Physiologie des Menschen und der Thiere, Theil 1: 5).

Erste Hälfte des 19. Jh.

Die Etablierung der Biologie als neuer einheitlicher Wissenschaftszweig vollzieht sich allerdings langsam und nicht als plötzlicher revolutionärer Umschlag. Von den romantischen Naturphilosophen wird er in den ersten Jahren des 19. Jahrhunderts – analog zum Begriff des ↑Lebens – nicht selten auf die gesamte Natur ausgeweitet. »Es giebt kein anderes Seyn, als das Leben«, wie es J.G. Fichte 1806 formuliert[35] – die Biologie kann damit als eine umfassende Seinslehre konzipiert werden. L. Oken definiert in seinem ›Abriss des Systems der Biologie‹ (1805) die Biologie zwar als »die Naturphilosophie der organisirten Leiber«, da die »organische Welt« aber ein »Abbild« der unorganischen sei, müssten in einer Darstellung der Biologie auch die anorganischen Verhältnisse enthalten sein.[36] Der Ausdruck ›Biologie‹ verbreitet sich jedoch insgesamt erst allmählich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts. Bis Ende der 1820er Jahre entstehen nur wenige Abhandlungen, in denen das Wort erscheint (z.B. Pierer 1816[37]; Fodéra 1826[38]; Berthold 1829; vgl. Abb. 55). Nicht selten bezeichnet ›Biologie‹ dabei auch nicht die vollständige Lebenslehre, sondern nur einen Aspekt von ihr. So gliedert F.F. Runge die Lehre der Pflanzen oder »Phytologie«, wie er sie nennt, (↑Pflanze) in die drei Teile der »Wissenschaft vom pflanzlichen Leben: Phyto-Biologie«, der »Wissenschaft vom pflanzlichen Stoff: Phyto-Stöchiologie« und der »Wissenschaft von der pflanzlichen Form: Phyto-Morphologie«.[39] Später in seinem Werk identifiziert Runge die Phyto-Biologie mit der »Phytophysiologie«.[40]

Zu allgemeiner Verbreitung findet der Ausdruck erst durch A. Comtes System der positiven Philosophie (1838), in dem die Biologie – das Wort übernimmt Comte von D. de Blainville (s.u.) – den Bereich zwischen natürlicher und sozialer Physik (= Soziologie) markiert.[41] Die vorzüglichste biologische Methode ist nach Comte der vergleichende Ansatz; der Begriff des Lebens wird über das Verhältnis des Organismus zu seiner ↑Umwelt bestimmt. Endgültig verankert wird der Ausdruck ›Biologie‹ im Französischen durch die von C. Robin 1849 erfolgte Gründung der französischen ›Gesellschaft für Biologie‹ (»Société de Biologie«).[42]

Biologie als Ökologie

Allerdings wird bis zum Ende des 19. Jahrhunderts unter ›Biologie‹ nicht immer die umfassende Lehre des Lebens im heutigen Sinne verstanden. So bestimmt D. de Blainville bereits 1829 die *Zoobiologie* (»zoobiologie«) als Lehre von den organischen Prozessen, die als Reaktion aufgrund äußerer Einflüsse

auf die Organismen erfolgen (»par suite de l'influence exercée sur eux par le monde extérieur«), und grenzt sie von fünf weiteren Unterdisziplinen der Zoologie ab, nämlich der Taxonomie (»zootaxie«), Anatomie (»zootomie«), Ethologie (»zooéthique«), Tierheilkunde (»zooiatrie«) sowie Tierhaltung und -zucht (»zoonomique«).[43] Andererseits plädiert Blainville aber auch dafür, den Ausdruck ›Biologie‹ an Stelle von ›Physiologie‹ für eine allgemeine Lehre des Lebens (»science de la vie«) zu verwenden und sieht als ihren Gegenstand die Phänomene des Lebens in ihrer Erzeugung und Beziehung zu der (inneren) Organisation und den äußeren Umständen.[44] Entgegen diesem Vorschlag gebraucht Blainville aber, der älteren Tradition gemäß, im Titel seines Werks nicht den Ausdruck ›Biologie‹, sondern die Formulierung ›allgemeine Physiologie‹ (»physiologie générale«).

In eine ähnliche Richtung weist die Einengung der Bedeutung des Wortes ›Biologie‹, die der Botaniker F. Delpino 1867 vorschlägt, indem er das damit Bezeichnete als eine besondere Disziplin der Lebenswissenschaften versteht, die neben den Disziplinen der Morphologie, Physiologie und Systematik steht. Delpino identifiziert die Biologie weitgehend mit Haeckels *Ökologie*.[45] Von anderen Botanikern wird diese Begriffsverwendung Delpinos übernommen.[46] Auch der Zoologe G. Jaeger verfügt 1871 über einen eingeschränkten Biologiebegriff, wenn er die Biologie eine »äussere Physiologie« nennt und damit die »Lehre von den Beziehungen des einzelnen Thieres zur Aussenwelt« bezeichnet, die er neben die innere Physiologie, die Psychologie, die Morphologie und die Morphogenie stellt.[47] Im sachlichen Anschluss daran ist später die Ethologie mit der Biologie identifiziert worden, so z.B. 1898 von F. Dahl. Nach Dahl hat die Biologie im Sinne einer Ethologie mit den »Lebensgewohnheiten« der Tiere, insbesondere mit ihrem »Verhältnis zu den äußeren Lebensbedingungen« zu tun.[48] Analog dazu versteht im Jahr 1901 E. Wasmann die Biologie »im engeren Sinne« als die »Lehre von der äußeren Lebensweise der Organismen«[49] und definiert: »Die Biologie ist die Lehre von den äußeren Lebensthätigkeiten, die den Organismen als Individuen zukommen, und die zugleich auch ihr Verhältnis zu den übrigen Organismen und zu den anorganischen Existenzbedingungen regeln«[50].

Heute findet sich diese eingeschränkte Bedeutung des Ausdrucks ›Biologie‹ noch vereinzelt, wenn von der »Biologie einer Art« gesprochen wird und damit die Lebensweise der Organismen und deren Einbindung in ein Ökosystem bezeichnet wird.[51] Der integrative Biologiebegriff, der alle Aspekte der Lebewesen umfasst, ist aber auch schon Ende des 19. Jahrhunderts verbreitet. So schlägt der Morphologe C. Gegenbaur 1876 vor, ›Biologie‹ als Oberbegriff für die Disziplinen der Morphologie und Physiologie zu verwenden.[52] Dieses Verständnis des Begriffs im »umfassendsten Sinne« setzt sich als dominante Bedeutung durch: Haeckel empfiehlt 1890, als ›Biologie‹ die »gesammte organische Naturwissenschaft, im Gegensatz zur anorganischen, der Abiologie« zu bezeichnen.[53]

Organisation
Die grundlegenden Gegenstände der Biologie, die Lebewesen, sind organisierte Systeme, also Einheiten aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen.

Regulation
Organismen sind dynamische Systeme, die Mechanismen zu ihrer eigenen Erhaltung aufweisen (Regelungs- und Steuerungseinheiten).

Offenheit
Organismen und biologische Gegenstände auf anderen Hierarchieebenen (z.B. Ökosysteme) sind offene Systeme, die zu ihrer Erhaltung auf die Aufnahme von Energie und den Austausch von Stoffen angewiesen sind.

Historizität
Organismen stehen in einem Verhältnis der Abstammung zueinander. Im Regelfall folgt auch die biologische Bildung von Klassen dieser Gegenstände solchen Eigenschaften, die sich aus ihrer jeweiligen Geschichte ergeben (die Artzugehörigkeit folgt z.B. dem direkten historischen Kriterium des Deszendenzzusammenhangs oder dem indirekt historischen Kriterium der Gemeinsamkeit von kontigenten tradierten Eigenschaften).

Individualität
Aufgrund ihrer Komplexität bilden die biologischen Gegenstände keine homogenen Klassen, sondern sind durch Einzigartigkeit und damit nur begrenzte Vergleichbarkeit gekennzeichnet.

Modularität
Die Körper von Organismen sind aus einer begrenzten Anzahl von Grundbausteinen aufgebaut, die in struktureller Variation und hierarchischer Ordnung eingesetzt werden (z.B. Nukleotide der DNA, Aminosäuren der Proteine, Zell- und, Gewebstypen, Segmente der Arthropoden, Wirbel der Wirbeltiere).

Diversität
Die biologischen Gegenstände lassen sich in eine sehr große Menge von Ähnlichkeitsklassen (Arten) gliedern: Im Gegensatz zu den nur etwa 10^3 Objektklassen der Physik weist die Biologie in der Größenordnung von 10^{10} Objektklassen auf (geschätzte Anzahl der Arten in der Erdgeschichte).

Tab. 36. Zentrale Konzepte zur Analyse der Gegenstände der Biologie, die ihrer Abgrenzung von der Physik zugrunde liegen.

Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts steht der Ausdruck ›Biologie‹ selten an zentraler Stelle zur Bezeichnung einer naturwissenschaftlichen Lehre des Lebens. Viele Biologen verwenden ihn nur sehr sporadisch. C. Darwin etwa gebraucht ihn erst nach dem Erscheinen von Spencers ›Principles of Biology‹ (1864-67) in seinen Schriften ab 1868[54] – zu einem regelmäßigen Terminus entwickelt er sich bei Darwin aber nicht.

»Autonomie« der Biologie?

Die Erfolge der Physiologie in der kausalen Erklärung der Lebenserscheinungen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts führen zur Dominanz des mechanistischen Paradigmas und der endgültigen Ablösung von Lehren der Lebenskraft und besonderer vitalistischer Prinzipien. Besonders deutlich zeigt sich die mechanistische Grundeinstellung bei dem französischen Physiologen C. Bernard, der sich mit seiner Meinung in der Nachfolge von Descartes, Leibniz und Lavoisier sieht. Bernard ist der Auffassung, es gebe nur einen Mechanismus in der Natur, dem auch die biologischen Prozesse unterliegen würden: »[I] l n'y a au monde qu'une seule mécanique, une seule physique, une seule chimie, communes à tous les êtres de la nature. Il n'y a donc pas deux ordres des sciences«.[55] Biologie und Physik liegen nach Bernard die gleichen Prinzipien und Methoden der Erkenntnis zugrunde; die Unterschiede seien lediglich auf Grade der Komplexität zurückzuführen: »Les sciences des corps vivants et celles des corps bruts ont pour base les mêmes principes et pour moyens d'études les mêmes méthodes d'investigation«.[56] Auch C.S. Peirce ordnet in seiner Klassifikation der Wissenschaften von 1904 die Biologie zusammen mit der Chemie und Kristallografie der Physik unter, genauer der »klassifizierenden Physik«, die er wiederum neben die »nomologische« und die »deskriptive Physik« stellt.[57]

In dem mechanistischen Programm zur Erforschung des Lebens geht es nicht mehr um die Erkenntnis eines einheitlichen »Prinzips des Lebens« oder einer vitalistischen Grundkraft, sondern schlicht um die Mechanismen, die sich an lebenden Körpern zeigen. Das, was das Leben ausmacht, verdankt sich diesem Forschungsprogramm zufolge nicht einer spezifischen *Ursache*, sondern stellt eine *Wirkung* dar, die sich aus dem besonderen Zusammenspiel der für alle Materie gültigen Kräfte ergibt. Nur die Pluralität dieser Einzelkräfte steht der empirischen Untersuchung offen. Die Einheitlichkeit des Lebens muss also in der wissenschaftlichen Analyse in eine Vielfalt von Kräften aufgelöst werden.

Nur an der Wende des 19. zum 20. Jahrhundert wird diese generelle Tendenz des biologischen Forschungsprogramms durch eine kurze Renaissance des ↑Vitalismus überlagert. Besonders H. Driesch propagiert dabei die »Autonomie« der Biologie als »selbständige Grundwissenschaft«[58] auf der Grundlage des Postulats einer besonderen außerphysikalischen Kraft der Lebewesen.

Nicht dieses Postulat, aber die Rede von der »Autonomie der Biologie« und der Versuch, sie zu begründen, haben sich bis in die Gegenwart erhalten.[59] Die Wege zu diesem Ziel unterscheiden sich erheblich. Die funktionale Sprache der Biologie (↑Funktion; Zweckmäßigkeit), die Geschichtlichkeit des Lebens (↑Phylogenese) oder die besonderen Gesetze, die sich in der Evolutionstheorie formulieren lassen (↑Evolution; Selektion) werden als Grund für die Selbständigkeit der Biologie gegenüber der Physik angeführt. Auch die reine Komplexität der biologischen Gegenstände rechtfertigt in der Ansicht einiger Autoren die wissenschaftliche Eigenständigkeit der Biologie. So ist A. Rosenberg der Auffassung, die Biologie stelle eine »instrumentelle« Wissenschaft dar, weil wir angesichts der Komplexität des Gegenstandes nur heuristische Modelle mit begrenzter Anwendbarkeit geben könnten, die dahinter liegenden grundlegenden Gesetze aber – anders als in der Physik – nicht erkennen könnten: »the level of complexity becomes so great that creatures of our cognitive and computational abilities cannot move from models and approximations to the nomological generalizations governing the biological processes«[60]. Als ein Grund der Komplexität der biologischen Gegenstände führt Rosenberg die »Blindheit« der Selektion für Strukturen an. Es seien die Effekte und Funktionen, für die eine Struktur selektiert werde. Die gleiche Wirkung könne aber durch vielfältige Strukturen verwirklicht werden: »above the level of the molecule, nature isn't simple anymore, and it isn't simple because of the blindness to structural differences of selection for functions«[61] (↑Diversität). Weil die Selektion auf Funktionen ausgerichtet ist, lassen sich allein funktionale Verallgemeinerungen aussagen – etwa in dem allgemeinen Satz: alle Organismen sind auf Selbsterhaltung und Fortpflanzung ausgerichtet (↑Funktion) – Gesetze über Strukturen lassen sich aber nicht formulieren.

Die methodologische »Autonomie« der Biologie beruht nach Auffassung vieler Philosophen der Biologie aus der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wesentlich darauf, dass die biologischen Systematisierungen und Erklärungen häufig unabhängig von den Details physikalischer Erklärungen sind[62]: »Bio-

logical categories allow us to recognize similarities between physically distinct systems« (Sober 1993).[63] Für jedes einzelne biologische Ereignis lässt sich zwar eine physikalische Beschreibung und Erklärung geben (ontologischer Monismus); die Zusammenfassung dieser Ereignisse zu einer einheitlichen Klasse erfolgt aber nicht mittels physikalischer Konzepte (methodologischer Pluralismus). So fassen die meisten funktionalen Kategorien Ereignisse zu einer einheitlichen Kategorie zusammen, die in physikalischer Beschreibung nichts miteinander gemeinsam haben, z.B. in physikalischer Hinsicht höchst heterogene Ereignisse zu den Kategorien der Nahrungsaufnahme, des Schutzes oder der Brutpflege.[64]

Die biologischen Beschreibungen von Gegenständen und Prozessen sind somit nicht in einfacher Weise auf physikalische Beschreibungen abzubilden. Besonders deutlich wird dies daran, dass für die biologische Beschreibung eines Prozesses als eine Einheit die physikalischen Erhaltungssätze nicht gelten müssen. In einer Formulierung von U. Krohs gesprochen, ist es für biologische Theorien charakteristisch, *zweisortige Theorieelemente* zu enthalten, nämlich einerseits solche, für die die Erhaltungssätze gelten und andererseits solche, für die sie nicht gelten. In dem in biologischer Beschreibung einheitlichen Prozess der Signalübertragung können beispielsweise die Signale und Informationseinheiten sehr unterschiedlich physikalisch realisiert sein; ihre Umwandlungen müssen daher nicht den physikalischen Erhaltungssätzen unterliegen.[65] Es gibt also in der physikalischen Betrachtung kein konstantes Korrelat für ein biologisch einheitliches Signal. Allein in einem abstrakten biologischen Modell, eben der Beschreibung des Prozesses als ›Signalübertragung‹, bleibt eine Entität über alle physikalischen Umwandlungen hinweg als identische erhalten (als ›Signal‹ oder ↑›Information‹).

Biologie als Natur- und Geschichtswissenschaft

Mit der Anerkennung von Darwins Evolutionstheorie gewinnt die historische Perspektive eine grundlegende Bedeutung für die Biologie, die in allen Fragen eine relevante Dimension darstellt. T. Dobzhansky fasst diese Einsicht 1964 in die bekannte Feststellung, in der Biologie mache nichts Sinn, wenn es nicht im Lichte der Evolution betrachtet werde (↑Evolution).[66] Bereits in der unmittelbaren Nachfolge Darwins wird die methodische Relevanz seiner Theorie erkannt. So bezeichnet E. Haeckel die Biologie 1877 als ›Historische Naturwissenschaft‹.[67] Haeckel versteht diese Bezeichnung ebenso wie den alten Ausdruck ›Naturgeschichte‹ als »Ehrentitel«,

1. Begriffe

Evolution, Organismus, Selbstorganisation, Regulation (Regelkreis), Gleichgewicht, Ganzheit, Individualität, Modularität, Hierarchie, Teleologie

2. Methoden

Systemanalyse: Dekomponierung eines komplexen Systems in Subsysteme

Komparative Methoden: Vergleichende Anatomie, Vergleichende Verhaltensforschung etc.

Genetisch-evolutionäre Methoden: Erklärung komplexer Systeme aus ihrer unmittelbaren und ihrer lange zurückliegenden Geschichte

Selektionserklärungen: Erklärung der Entstehung und Erhaltung komplexer Systeme ohne Annahme einer Gestaltung von außen und Intentionalität

Synergiemodelle: Erklärung komplexer Strukturen durch Interaktionen, Rückkopplungen und Emergenzen

Ökologisches Denken: Kontextualisierung von Entitäten und Prozessen

3. Forschungspraxis

Kooperation hochspezialisierter Arbeitsgruppen

Nutzung aller Nachbardisziplinen als Hilfswissenschaften

4. Soziale Relevanz

Evolutionstheorie für das menschliche Selbstverständnis

Ökologie zur nachhaltigen Wirtschaft in der Biosphäre

Genetik und Biomedizin zur Heilung von Krankheiten und Steigerung der physiologischen Effizienz (»Enhancement«)

Tab. 37. Die Biologie als »Leitwissenschaft«: Begriffe, Methoden und Forschungspraktiken mit großer Strahlkraft in andere Disziplinen sowie die große soziale Relevanz biologischer Forschung.

denn er ist der Überzeugung: »das wissenschaftliche Verständniss der organischen Formen gewinnen wir nur durch ihre Entwickelungsgeschichte«.[68]

Ende des 19. Jahrhunderts erfährt die Gegenüberstellung der auf generalisierende Erkenntnis gerichteten *Naturwissenschaft* und der an individuellen Beschreibungen orientierten *Geisteswissenschaften* eine besondere Schärfung im Rahmen des Neukantianismus. Aufgrund ihrer anerkannten historischen Dimension lässt sich die Biologie in dieser Gegenüberstellung nicht eindeutig verorten; sie weist Bezüge zu beiden Seiten auf, wie insbesondere der Neukantianer H. Rickert in seinem Werk über ›Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung‹ (1896-1902/1929) feststellt: »Unter logischen Gesichtspunkten müssen wir [...] zwischen histori-

scher und naturwissenschaftlicher Biologie so unterscheiden, daß die eine den einmaligen Entwicklungsgang der Lebewesen individualisierend, die andere das biologische Material überhaupt generalisierend behandelt«.[69] Weil die naturwissenschaftliche Biologie nach Rickert auf die historische Methode zu verzichten hat, d.h. von der einmaligen Entwicklungsgeschichte des Lebens abstrahieren muss, um die allgemeinen Prinzipien und Gesetze des Lebendigen formulieren zu können, plädiert Rickert dafür, die Erforschung der organischen Stammbäume nicht der naturwissenschaftlichen Biologie, sondern methodisch der Biologie als Geschichtswissenschaft zuzuordnen. Denn es gehe dabei um »einen einmaligen Werdegang in seiner Individualität«[70] und die individualisierende Begriffsbildung sei Sache der Geschichtswissenschaft. An anderer Stelle nennt Rickert die »stammesgeschichtliche Biologie« aber auch eine »historische oder individualisierende Naturwissenschaft«.[71]

Von anderen neukantianischen Autoren wird nicht nur in den biologischen Darstellungen der stammesgeschichtlichen Entwicklung, sondern auch bereits in dem Organismusbegriff ein Bezug zu individualisierender und wertbezogener, und damit nicht mehr im engeren Sinne naturwissenschaftlichen Begriffsbildung gesehen. Ähnlich wie Rickert sieht es sein Kollege R. Kroner, wobei er nicht nur die stammesgeschichtliche Entwicklung der Lebewesen im Blick hat, sondern auch bereits zum Verständnis eines einzelnen Organismus die historische Perspektive für unumgänglich hält. Er stellt in seiner Abhandlung über ›Das Problem der historischen Biologie‹ 1919 fest, »daß die Naturwissenschaft, sobald sie ihr Augenmerk auf das Lebendige richtet, gezwungen wird, über die engeren Grenzen ihrer [generalisierenden] Begriffsbildung hinauszugehen und sich dem historischen Denken um einen großen Schritt zu nähern: die historische Individualität und Einmaligkeit findet nicht nur im Sinne der Besonderheit, sondern auch in dem der Werthaftigkeit, Unzerteilbarkeit und Originalität [eines Organismus] ihr Analogon im Gebiete der Biologie«.[72] Auch der Allgemeinbegriff der ↑*Art* – »das spezifisch biologische Prinzip der Gesetzmäßigkeit« und »sozusagen ein abstrakter Organismus« – werde durch die deszendenztheoretische Vorstellung einer »Abstammung der Arten« wiederum als Konzept zur Bezeichnung einer historischen und individuellen Einheit betrachtet.[73]

Seit den 1920er Jahren wird die historische Dimension der Biologie über die Schlagworte der *Geschichtlichkeit* (Schaxel 1922)[74] oder *Historizität* (Ballauff 1949)[75] auf den Begriff gebracht – Ausdrücke, die ursprünglich zur Kennzeichnung der Welt des Menschen im Gegensatz zur Konstitution der nicht-menschlichen Natur verwendet wurden (↑Evolution).

Es gibt allerdings auch kritische Stimmen, die sich gegen die Auffassung wenden, die methodische Eigenständigkeit der Biologie habe wesentlich mit der Historizität ihrer Gegenstände zu tun. Seit den 1920er Jahren wird besonders ausgehend von der Gestalttheorie und der späteren Systemtheorie des Organischen (↑Ganzheit) für eine Eigenständigkeit jenseits der Historizität argumentiert. So urteilt R. Ehrenberg 1923: »Man muß sich einmal das Absonderliche dieser Einstellung klarmachen: der Anspruch, daß Biologie eine Wissenschaft sui generis sei, daß es spezifisch-biologische Gesetzmäßigkeit gebe, soll sich nicht auf ein aller Lebens*wirklichkeit* Gemeinsames gründen, sondern auf die Konstruktion einer *Geschichte* des Lebens auf der Erde.«[76]

Von den meisten Biologen wird ihre Disziplin heute als reine Naturwissenschaft verstanden. Einige erkennen aber an, dass die Biologie methodische Elemente auch einer Geschichtswissenschaft enthält, insofern sie Strukturen von Organismen aus ihrer einmaligen Geschichte erklärt. Ausdrücklich konstatiert dies D.G. Homberger 1998: »Die Biologie ist […] eine Wissenschaft, die Forschungsobjekte und Methoden sowohl der Naturwissenschaften als auch der Geschichtswissenschaften in sich vereinigt«.[77] Die Biologie könne daher als »Brückenwissenschaft zwischen Natur- und Geisteswissenschaften« fungieren.[78]

Einheit der Biologie?

Im 20. Jahrhundert differenzieren sich weitere Zweige der Biologie heraus, die nicht immer mit starker Verbindung nebeneinander bestehen. Nicht nur hinsichtlich ihres Gegenstandes, sondern v.a. hinsichtlich ihrer Arbeitsmethoden und Forschungspraxen unterscheiden sich insbesondere die naturhistorisch orientierten Fächer wie die ↑Ethologie und ↑Ökologie erheblich von der modernen ↑Genetik und ↑Molekularbiologie, deren Praxis sich im Labor vollzieht (Pringle 1963: »the two biologies«[79]). Konzeptionell zusammengehalten werden diese Subdisziplinen durch einige zentrale Grundbegriffe und Theorien, so den Begriff des ↑Organismus und die Theorie der ↑Evolution. Andererseits bilden aber auch die grundlegenden Theorien der Biologie keine geschlossene Einheit, sondern vereinen – ebenso wie das Konzept ↑›Leben‹ – mehrere nebeneinander bestehende Aspekte. So muss eine Theorie des Organismus beispielsweise nicht notwendig in eine Evolutions-

theorie integriert werden und die Evolutionstheorie kann umgekehrt, wie dies historisch tatsächlich der Fall war, weitgehend unabhängig von einer differenzierten Theorie des Organismus formuliert werden. Integrierende Ansätze werden seit den 1970er Jahren ausgehend von Theorien der ↑Selbstorganisation formuliert. Traditionell bildet auch das Konzept der *Erhaltung* (und damit die Theorie der ↑Regulation) ein Brückenelement, das zwischen einem um den Organismusbegriff zentrierten Ansatz und einer auf die Reproduktion (und damit Transformation) von Organismen gerichteten Theorie vermittelt: Als eine Form der Erhaltung gelten traditionell sowohl alle (funktionalen) Aktivitäten und Prozesse eines Organismus (↑Selbsterhaltung) als auch alle auf seine Fortpflanzung bezogenen (↑Arterhaltung).

Trotz der verbindenden Elemente bleiben aber einige Forschungstraditionen weitgehend unabhängig voneinander nebeneinander bestehen. R.G. Winther beschreibt 2006 zwei dieser Traditionen als die »formale« und »kompositionale« Biologie: Die *formale Biologie* (»formal biology«) ist nach Winther ähnlich wie die Physik und Chemie um abstrakte, mathematisch formulierte Theorien organisiert (z.B. die Populationsgenetik), die *kompositionale Biologie* (»compositional biology«) geht dagegen von einem Inventar an Prozessen und Strukturen aus, die nicht von einer organisierenden Theorie erschlossen werden, sondern allein in lokal gültigen Mechanismen theoretisch geordnet werden (z.B. in der Anatomie, Physiologie, Entwicklungsbiologie und Molekularbiologie).[80] Die traditionelle Stärke der kompositionalen Biologie kann auch als ein Ausdruck dafür gesehen werden, dass sich nur wenige allgemeingültige Gesetze über alle Organismen formulieren lassen und dass es für die Forschung fruchtbar ist, nur für jeweils bestimmte Kontexte gültige lokale Modelle und »Mechanismen« zu formulieren (↑Organismus/Mechanismus: »Neue mechanistische Philosophie«).

»Entzauberung der Biologie« seit Mitte des 20. Jh.
Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts haftet vielen zentralen Fragen der Biologie die Aura des Unerforschlichen und Geheimnisvollen an. Mit den spektakulären Entdeckungen der Genetik und Molekularbiologie erfüllt sich aber ein Forschungsprogramm, das die »Geheimnisse des Lebens« immer mehr ausleuchtet und an die Stelle der beschreibenden und vergleichenden Ansätze analytische und erklärende Modelle setzt. Traditionell ist die Dominanz des Beschreibenden in der Biologie nicht selten mit einer verklärend-romantischen Sicht verbunden. Wenn die Biologie für jede Frage an das Leben aber eine biochemische oder evolutionstheoretische Antwort parat hält, dann kann sich diese Sicht immer weniger entfalten. Mit dem Verlust des Geheimnisvollen des Lebendigen wächst auf der anderen Seite die technologische Inanspruchnahme der Biologie. Die Biologie wird – durch die Verschmelzung mit der Medizin in der *Biomedizin* (deutsch erst seit den 1970er Jahren[81]; engl. 1923: »biomedicine«: »clinical medicine based on the principles of physiology and biochemistry«[82]) – zu einer technischen Wissenschaft, in der es darum geht, die belebte Natur, insbesondere die menschliche Natur, nach den Zielen des Menschen zu verändern. Nur in einigen wenigen Zweigen der Biologie, die aber große öffentliche Aufmerksamkeit genießen, lebt das mit der Wissenschaft des Lebens einmal verbundene romantische Naturgefühl fort. Dies gilt v.a für die vergleichende Verhaltensforschung (↑Ethologie). Bezeichnenderweise ist der Biologe, der wie kein anderer in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts zu Popularität gekommen ist, der Verhaltensforscher Konrad Lorenz. Lorenz' Forschungen sind von der Absicht geleitet, als einzelner Forscher auf der direkten Begegnung mit dem ganzen Tier in seiner natürlichen Umwelt eine Wissenschaft zu begründen. Im 21. Jahrhundert spielen diese Ansätze in der öffentlichen Darstellung der Biologie im Tierfilm weiterhin eine große Rolle – wissenschaftlich sind sie jedoch eine Marginalie.

»Jahrhundert-«, »Leit-« und »Schlüsselwissenschaft«
Mit den großen Erfolgen und Verheißungen der biomedizinischen Forschung in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird die Biologie am Ende des Jahrhunderts zur *Jahrhundertwissenschaft* erklärt (Vollmer 1991).[83] Aufgrund ihres systemischen Ansatzes, der auf interdependente Strukturen zielt und ein vernetztes Denken voraussetzt, gilt die Biologie vielfach auch als *Schlüsselwissenschaft*[84] oder *Leitwissenschaft*[85] (vgl. Tab. 37). Als ***Leitwissenschaft*** einer Epoche werden seit dem frühen 19. Jahrhundert sehr unterschiedliche Disziplinen bezeichnet, u.a. die Philosophie, Mathematik, Wirtschaftslehre, Pädagogik und Ökologie (Heynig 1824: »[Es] ist und bleibt die Philosophie bei jeder Betrachtung die Grund- und Leitwissenschaft, die Wissenschaft schlechthin!«[86]; Kretschmayr 1906: »Die Leitwissenschaft aber wurde [in der Renaissance] die Wissenschaft von Zeit und Raum schlechtweg, die Mathematik«[87]; Goldscheid 1915: »Phase, in der die Wirtschaftslehre die Rolle der Leitwissenschaft spielte«[88]; Schlieben-Lange 1973: »Pädagogik als Leitwissenschaft«[89]; Amery 1977: »Vordringen der Ökologie als einer neuen politischen und gesellschaftlichen Leitwissenschaft«[90]).

Die Biologie wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts ›Leitwissenschaft‹ genannt, zuerst wohl von dem Begründer der »Sozialbiologie«, R. Goldscheid 1915: »Jedes Zeitalter hat seine Leitwissenschaft. In unseren Tagen spielt die Biologie diese Rolle. Das Leben ist zum Zentralbegriff der Forschung aufgestiegen«[91] (vgl. auch Bergmann 1922: »während der frühere Materialismus Physiologie und Chemie zu Leitwissenschaften erkor, scheint im späteren neben der Physik (Ostwald) die Biologie (Haeckel) die entscheidende Rolle zu spielen«[92]).

Mit Blick auf die Biologie definiert E.-M. Engels eine Leitwissenschaft im Jahr 2000 als eine Wissenschaft, »die zu einer bestimmten Zeit innerhalb einer Gesellschaft oder über deren Grenzen hinaus auf Grund ihres theoretischen und ggf. auch technologischen Innovationspotentials den Ton angibt. Dies kann auch die gesellschaftliche Relevanz einer Wissenschaft im Sinne ihres Risiko- und Besorgnispotentials mit einschließen«.[93] Als Leitwissenschaft der Gegenwart kann die Biologie also gelten, weil sie einerseits Konzepte und Denkfiguren entwickelt, die von anderen Disziplinen aufgenommen werden, und weil von ihr Lösungsbeiträge für zentrale Probleme, wie die drängenden ökologischen Fragen, erwartet werden, darüber hinaus aber andererseits auch, weil der Fortschritt der Biologie in manchen Fällen eher die Rolle des Verursachers der Probleme hat, so z.B. in gentechnischen Fragen. Den Charakter einer Leitwissenschaft hat die Biologie also auch insofern, als in ihr in zunehmendem Maße faktische mit normativen Fragen verbunden sind, am deutlichsten in der biomedizinischen Forschung, in der Motivation und Konsequenzen der Forschung eine unmittelbare normative Dimension aufweisen.

Meta-, Proto- und Parabiologie

Die metawissenschaftliche Analyse der Biologie, die in Teilen der alten »Theoretischen Biologie« entspricht, wird seit Ende des 19. Jahrhunderts ***Metabiologie*** genannt. In einer Rezension der französischen Übersetzung von W. Preyers ›Elementen der allgemeinen Physiologie‹ von 1884 wird die Metabiologie in einem Atemzug mit Metaphysik genannt (»La métaphysique et la métabiologie«).[94] Kurz zuvor erscheint der Ausdruck (»métabiologie«) allerdings auch als Gegensatz zu ›Protobiologie‹ in der Bedeutung »Biologie der Mehrzeller« (Lapham 1880).[95] L. Stein ist 1899 der Auffassung, die Position mancher »Neovitalisten« (Rindfleisch, Bunge, Fano) stelle »einen Rückfall in die Mystik, eine Art von Metabiologie dar«.[96] R. Eislers Wörterbuch definiert die »Metabiologie« 1904 als »Logik und Metaphysik der biologischen Erscheinungen«.[97] Neben metawissenschaftlichen und weltanschaulichen Betrachtungen[98] werden anfangs unter diesem Titel besonders lebensphilosophisch und religiös inspirierte grundlegende Lehren biologischer Erscheinungen zusammengefasst[99]. Das Wort wird später als Bezeichnung für die Methodologie der Biologie insgesamt verwendet, so z.B. von A. Meyer-Abich, der 1963 darunter eine Darstellung der »transzendentalen Prinzipien« und »Ideen« der Biologie versteht.[100]

Von konstruktivistischer Seite wird eine analoge Grundlagenlehre ***Protobiologie*** genannt (Hucklenbroich 1978; Weingarten 1985).[101] P. Janich versteht unter der Protobiologie 1995 »die der empirischen Biologie methodisch vorausgehende Prototheorie zur Definition biologischer Grundbegriffe«.[102] Die von Janich angestrebte »methodische Biologiebegründung« setzt bei »Handlungen von Menschen« an und »sucht durch Rückgang auf lebensweltliche, erfolgreiche Praxen des Unterscheidens und Einwirkens in die Natur (z.B. in Praxen der Tier- und Pflanzenzüchter, der Heilkundigen, der Ärzte, der Anatomen und der Metzger) eine Gegenstandskonstitution für die Wissenschaft Biologie zu rekonstruieren«.[103] Für eine allgemeine Philosophie der Biologie ist der Ausdruck im Englischen bereits seit den 1880er Jahren in Gebrauch (McEwen 1887: »Protobiology, or The Philosophy of Life«; vgl. ders. 1886: »Protobiology, or The Source of Organic Life«[104]). Meist wird der Ausdruck allerdings auf diejenigen Teile der empirischen Biologie bezogen, die es mit einzelligen Lebewesen (den »Protisten«; ↑Einzeller) oder mit Vorläuferstrukturen von Lebewesen zu tun haben, z.B. auf Forschungen zu Viren. In diesem Sinne wird das Wort seit Ende des 19. Jahrhunderts verwendet, zuerst im Französischen (Lapham 1880: »protobiologie« für die Biologie der Einzeller im Gegensatz zur »Metabiologie«[105]). Seit den 1920er Jahren steht der Ausdruck unter dem Einfluss von F. d'Herelles Studien über die Biologie der Viren (»protobiologie«: »l'étude des Ultravirus«).[106] D'Herelle ist von 1928-34 Professor des ›Department of Protobiology‹ an der Universität Yale.[107]. Im Anschluss an d'Herelle wird die Protobiologie definiert als »Lehre von den ›Protobien‹, also den Ultraviren als den ersten einfachsten Lebewesen«.[108] Der Ausdruck wird später auch bezogen auf das Studium von lebensähnlichen chemischen Strukturen (z.B. sich selbst replizierenden Kristallen)[109] oder vom molekularen Selbstaufbau (»self-assembly«) von Proteinen[110].

Seit den 1920er Jahren wird analog zur ›Parapsychologie‹ der Ausdruck ***Parabiologie*** verwendet. F. Prübusch versteht darunter 1929 eine »ergänzende

Wissenschaft vom (anomalen) Leben«.[111] Er gliedert die Parabiologie in die »Paraskopie«, zu der er u.a. die »Telepathie«, das »Hellsehen« und die »Astrologie« rechnet, und die »Paraphysik«, die u.a. die »Paradynamik«, die »Parakinetik« und den »Echten Spuk« umfasst.[112] Für J. von Uexküll (1950) verfolgt die Parabiologie einen der Biologie nebengeordneten Ansatz: Während die Biologie das äußerlich wahrnehmbare, objektiv beschreibbare Verhalten analysiert, betrifft die »Parabiologie« die inneren, subjektiven Vorgänge: »Die parabiologische Reaktion eines Lebewesens ist dadurch charakterisiert, daß der außenstehende Beobachter sie nicht wahrzunehmen vermag«.[113] Insbesondere das »Merken« eines Organismus, das insgesamt seine artspezifische »Merkwelt« ausmacht (↑Umwelt), rechnet von Uexküll zu den parabiologischen Erscheinungen. F. Mainx bezeichnet als ›Parabiologie‹ 1955 dagegen den Versuch, die Biologie auf spekulativ-metaphysischen Prinzipien aufzubauen (z.B. im Vitalismus).[114]

Der dazu komplementäre Ansatz, eine Metaphysik und Weltanschauung auf biologischen Erkenntnissen zu begründen, heißt seit Mitte des 19. Jahrhunderts ***Biologismus***. Der Ausdruck wird anfangs allerdings meist auf innerbiologische Strömungen bezogen, die fragwürdige Prinzipien zur Erklärung von Lebensphänomenen annehmen (Perty 1861: »Hypnotismus oder Biologismus, Elektrobiologie«[115]; Anonymus 1864: »the intolerable collection of childish and profane nonsense, Swedenborgianism, mesmerism, biologism, and blasphemy«[116]). In der heutigen Bedeutung der Übertragung biologischen Denkens in außerbiologische Bereiche erscheint das Wort seit den 1880er Jahren (Werner 1886: »mechanistisch-materialistischen Biologismus«).[117] Im Englischen dient der Ausdruck (»biologism«) 1902 zur Bezeichnung einer ethischen Position, die gegen den kategorischen und für einen »konditionalen Imperativ« eintritt und die abgegrenzt wird von einem »egoistischen Hedonismus« und »Utilitarismus«.[118] Seit den 1920er Jahren setzt sich die heutige Bedeutung durch (Anonymus 1924: »When we try to force all the facts of human society into frameworks of zoology we are guilty of a biologism«[119]).

Lebenswissenschaft

Alternativ zu ›Biologie‹ sind seit langem andere Bezeichnungen in Gebrauch. Eine der möglichen direkten Übersetzungen, der Ausdruck ›Lebenswissenschaft‹ – deren griechische und lateinische Entsprechung in der Antike noch kein *terminus technicus* ist[120] – wurde zunächst in einem speziell auf das menschliche Leben bezogenen Sinn geprägt. C. Meiners versteht im Jahr 1800 darunter allgemein eine Lehre der Ethik oder der Klugheit und Weisheit der Lebensführung.[121] In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird der Terminus aber auch auf das Leben aller Organismen bezogen und damit als Synonym für ›Biologie‹ verwendet (Pierer 1816).[122]

In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts – u.a. unter dem Einfluss der Lebensphilosophie – weist der Begriff eine besondere Bindung an die Verhältnisse des menschlichen Lebens, und damit zur Psychologie und Pädagogik, auf.[123] Selbst der Biologe L. von Bertalanffy verbindet mit dem Begriff der Lebenswissenschaft 1930 »den Ruf nach einer Überwindung der Technik«, die zur »Verachtung und Vernichtung menschlichen Lebens« geführt habe. Die künftige Entwicklung müsse »das Leben in den Mittelpunkt der Kultur« stellen und zur »Erhaltung, Erhöhung und Steigerung« des menschlichen Lebens beitragen. Aufgabe der Lebenswissenschaft sei dabei nicht allein die Vermehrung der »Kenntnisse vom Lebensgeschehen«, sondern auch »die geistige Bearbeitung dieser Ergebnisse«.[124] Für das ↑»Leben« ist damit also nicht allein die naturwissenschaftliche Lebenswissenschaft, die Biologie, zuständig, sondern auch andere Disziplinen haben Phänomene des Lebens zum Thema. Ein zentraler Bestandteil der Lebenswissenschaft im Sinne von Bertalanffys ist die von ihm selbst betriebene »Theoretische Biologie« (s.u.).

Seit den 1930er Jahren wird in einem übergreifenden Sinne häufig von den *Lebenswissenschaften* im Plural gesprochen[125]. Die englischen Ausdrücke ›life-science‹[126] bzw. ›life sciences‹[127] finden sich bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts.

Zu einem festen Begriff wissenschaftlicher Antragsrhetorik und öffentlicher Debatten wird der Ausdruck ›Lebenswissenschaften‹ seit den 1990er Jahren. Das Bundesministerium für Bildung und Forschung erklärt das Jahr 2001 zu dem »Jahr der Lebenswissenschaften«. In zahlreichen Festreden wird betont, die ›Lebenswissenschaften‹ seien mehr als die Biologie und viele kritische Fragen, z.B. die nach den Grenzen der Kategorie ›Mensch‹, könnten gerade nicht allein von der Biologie beantwortet werden.[128] In kritischer Auseinandersetzung mit dem inflationären öffentlichen Gebrauch dieses Ausdrucks wird ›Lebenswissenschaft‹ – gerade im Gegensatz zum technischen ›Biologie‹ – eine »vitalistische Aura« und ein »leuchtendes Ungefähr« zugeschrieben, in dem einerseits die Lebensphilosophie des frühen 20. Jahrhunderts mit ihrer Betonung des Dynamischen gegenüber dem Statischen der Technik nachhalle

und andererseits ein »metaphysischer Mehrwert« und »metaphorischer Dunst« transportiert werde, der eine Beschwörung des Großen und Ganzen des Leben selbst enthalte.[129]

Der Plural der ›Lebenswissenschaften‹ deutet bereits an, dass damit eine Gruppe von Disziplinen und keinesfalls die Biologie allein gemeint ist. Welche Disziplinen aber noch darunter zu fassen sind, bleibt meist ungeklärt. Zumindest die Medizin wird in die Lebenswissenschaften in der Regel mit eingeschlossen; implizit enthalten ist darüber hinaus häufig eine Auseinandersetzung mit Wertfragen, die aus der Biologie, ihrem Selbstverständnis als Naturwissenschaft gemäß, in der Regel ausgeschlossen sind. Durch die Fokussierung auf das Biomedizinische des Menschen und eventuell die damit verbundenen ethischen und sozialen Fragen kann ›Lebenswissenschaften‹ andererseits aber auch eine Einengung gegenüber dem Biologiebegriff implizieren.

Jüngeren Datums ist auch die Prägung des Ausdrucks ***Biowissenschaft*** (ebenfalls häufig im Plural). Er geht wahrscheinlich zurück auf die Gründung des »Bio-Sciences Newsletter«, der seit 1951 vom ›American Institute of Biological Sciences‹ (AIBIS; seit 1948) herausgegeben wird.[130] Zur Etablierung des Begriffs tragen die Gründung einer Zeitschrift (›BioScience‹) und seine Verwendung in Ordnungssystemen von Bibliotheken seit den 1960er Jahren bei.[131]

Im 19. Jahrhundert ist das Wort ***Lebenskunde*** aufgekommen, das allerdings nicht immer in einem biologischen Sinn verwendet wird.[132] Als Synonym für ›Biologie‹ erscheint es aber auch bereits seit dem ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts (Busch 1806: »Unter der Lebenskunde verstehen wir den ganzen Inbegriff derer Kenntnisse, welche der Thierarzt von dem thierischen Körper im gesunden Zustand haben muß«[133]; Pierer 1816: »Biologie, (Biologia), Lebenslehre, Lebenskunde, Lebenswissenschaft, Biosophie, (Biosophia), derjenige Theil der Physiologie, der das Leben in seinen allgemeinen Beziehungen zum Gegenstand hat, oder die Naturerscheinungen aus einem obern Princip der Lebensthätigkeit wissenschaftlich darstellt«[134]). Erst seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird es in dieser Bedeutung aber häufiger verwendet.[135]

biotisch

Neben dem Adjektiv ›biologisch‹ ist in der Biologie auch das Wort ›biotisch‹ verbreitet. Das Wort erscheint zwar schon zu Beginn des 17. Jahrhunderts in der englischen Sprache im Sinne von »dem gewöhnlichen Leben zugehörig, sekular«[136]; es wird aber vor dem 20. Jahrhundert nur selten gebraucht (vereinzelt in Wörterbüchern, so 1842 in einem deutsch-französischen Wörterbuch: »Biotique, adj. [...] biotisch, Lebens., bioticus«[137], und 1870 in einem Fremdwörterbuch erläutert als »das Leben betreffend«[138]).

In einem terminologischen Sinn für die Biologie verwendet L. Stejneger den Ausdruck 1901, indem er ihn von seinem Konzept ›Biota‹ zur Bezeichnung der Summe der Lebewesen einer Region oder zeitlichen Epoche ableitet (↑Biosphäre); ›biotisch‹ meint dann also: »die Lebewesen einer Region oder Epoche betreffend«.[139] In der Ökologie ist seit Beginn des Jahrhunderts von den ***biotischen Faktoren*** (z.B. der Konkurrenz zwischen Organismen) an einem Standort die Rede (Whitford 1901: »biotic factors«).[140] Der Botaniker F. Clements unterscheidet 1905 zwischen *physischen* (»physical«) und *biotischen Faktoren* (»biotic factors«) eines Habitats. Erstere unterteilt er weiter in klimatische (Wasser, Licht, Temperatur, Wind) und edaphische (Bodeneigenschaften einschließlich Höhe, Neigung, Exposition); letztere bilden nach Clements einfach die Pflanzen und Tiere eines Habitats.[141] Als Gegenbegriff zu ›biotische Faktoren‹ an einem Standort etabliert sich in den 1920er Jahren in der Ökologie der Begriff ***abiotische Faktoren*** (Schaxel 1922; Trapnell 1933: »abiotic factors«).[142] Schaxel rechnet dazu »die Faktoren des Lebensraums«, d.h. sie liegen »im Substrat und im Medium des Einzelwesens«.[143] Als die wichtigsten abiotischen Faktoren gelten allgemein Klima und Boden. Mindestens seit den 1920er Jahren wird im englischen Sprachraum von *biotischen Gemeinschaften* gesprochen (»biotic communities«)[144] – weitgehend analog zu dem deutschen ↑Biozönose.

Sinnvoll ist auch die Verwendung des Wortes im Sinne einer Kennzeichnung von etwas, das in einem lebensweltlichen Sinne auf Lebensphänomene bezogen ist, ohne aber schon in die Theorien der Biologie als Wissenschaft einbezogen zu sein oder von dort aus entwickelt zu werden (›biotisch‹ im Gegensatz zu ›biologisch‹). Die Differenzierung zwischen ›biotisch‹ und ›biologisch‹ wäre dann also Ausdruck der »Unterscheidung von Objektbereich und Wissenschaft zur Erforschung des Objektbereichs«.[145]

Bionomie

Der Ausdruck ›Bionomie‹ wird ebenso wie ›Biologie‹ von dem Wolffianer M.C. Hanov bereits 1766 verwendet. Die Bionomie handelt nach Hanov von den »allgemeinen Gesetzen des Lebendigen« und umfasst damit sowohl Gesetze der Pflanzen als auch der Tiere.[146]

Auch C.F. Burdach, der später zur Verbreitung des Wortes ›Biologie‹ beiträgt, spricht von einer ›Bionomie‹. 1809 verwendet Burdach die beiden Ausdrücke ›Biologie‹ und ›Bionomie‹ nebeneinander.[147] Sie dienen ihm zur Bezeichnung einer speziellen Naturwissenschaft, die er in seinem System der Wissenschaften der »Geiologie«, d.h. der Lehre von den Erscheinungen auf der Erde, unterordnet und die neben der »Oryktologie« (Mineralogie) zur »Stereologie«, d.h. der »Lehre von den festen Gestaltungen«, gehört. Die Gegenstände der Bionomie, die Organismen, sind nach Burdach »durch ein innres Princip der Totalität belebt, und zu einem individuellen Ganzen erhoben«[148].

Für A. Comte bildet die Bionomie einen Teil der Biologie, nämlich die »dynamische Biologie« oder eigentliche Physiologie (»physiologie proprement dite«[149]). Der Bionomie sind bei Comte die beiden Teile der statischen Biologie, die Biotomie und die Biotaxie, koordiniert (Comte folgt hierin H.-M.D. de Blainville): Erstere hat die Strukturen und Anordnungen der Teile eines einzelnen Organismus zum Gegenstand, letztere beschäftigt sich mit der vergleichenden Untersuchung verschiedener Organismen der großen biologischen Hierarchie (»grande hiérarchie biologique«). Trotz der behaupteten Koordination der drei Teildisziplinen der Biologie ordnet Comte die Bionomie den beiden Teilen der statischen Biologie unter, weil physiologische Untersuchungen seiner Meinung nach die Kenntnis der anatomischen Verhältnisse voraussetzen. Andererseits betont er an anderer Stelle ausdrücklich die wechselseitige Abhängigkeit und Untrennbarkeit von Anatomie und Physiologie.[150]

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck in verschiedenen Bedeutungen verwendet. W. Preyer bezeichnet als ›Bionomie‹ 1883 »die generelle Physiologie oder allgemeine Funktionenlehre«.[151] Er hält dieses Wort für geeignet, um »die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten aller Lebensprozesse« zu bestimmen.[152] Seit W. Haackes Begriffsbestimmung aus der zweiten Hälfte der 1880er Jahre wird der Titel ›Bionomie‹ daneben immer wieder für die Betonung der engen Verbindung von Morphologie und Physiologie verwendet (s.u.). Haacke bezeichnet als ›Bionomie‹ allgemein die Wissenschaft, die Statik (Morphologie) und Dynamik (Physiologie) der Organismen umfasst.[153] Die Morphologie als Lehre der Statik ist für Haacke nur ein spezieller Fall der Physiologie, nämlich der, bei dem sich verschiedene Kräfte im Gleichgewicht halten.

Eine andere, bis in die Gegenwart wirksame Bedeutung des Ausdrucks, entwirft E. Haeckel. Zwar behauptet Haeckel, ›Bionomie‹ schon 1866 als gleichbedeutend mit ›Ökologie‹ verwendet zu haben[154], tatsächlich findet sich das Wort allerdings erst später in seinen Schriften. Er verwendet es u.a. in seiner ›Systematischen Phylogenie‹ (1894-96)[155] und in der 9. Auflage der ›Natürlichen Schöpfungsgeschichte‹ (1898).[156] Dort will er mit der Bionomie die Biologie »im engeren Sinne« bezeichnen. Sie sei die »Lehre von der Anpassung der Organismen an ihre Umgebung«.[157] Gemeint sind damit v.a. die durch die Selektion geformten und vererbten Merkmale der Organismen, weniger die individuellen (physiologischen und das Verhalten betreffenden) Veränderungen. Die Bionomie liefert nach Haeckel die mechanischen Erklärungen der ökologischen Erscheinungen. Später identifiziert Haeckel die Bionomie mit der Ökologie und gleichzeitig mit der Ethologie.[158]

Im haeckelschen Sinn übernimmt zu Beginn des 20. Jahrhunderts E. Wasmann den Ausdruck, wenn er die Bionomie 1906 als die Lehre von der »Lebensweise der Tiere und Pflanzen« definiert.[159] Die »Tierbionomie« umfasst nach Wasmann »die Kunde von der Ernährungsweise der Tiere (Trophologie) und die Kunde von ihrer Wohnungsweise (Ökologie) sowie von ihrer örtlichen Verbreitung (Tiergeographie), ferner die biologische Parasitenkunde und die Kunde von der Vergesellschaftung (Symbiose) verschiedener Tiere untereinander oder mit bestimmten Pflanzen«.[160] Ebenso wie Wasmann versteht auch F. Dahl 1910 unter ›Bionomie‹ die »Lehre von der Lebensweise der Tiere«.[161] Die Bionomie behandele insbesondere das Verhältnis der Organismen zu ihrer Umwelt. Nach Dahl umfasst die Bionomie sowohl die Ethologie als auch die Ökologie.

A. Naef schlägt 1923 vor, die »Lehre von der spezifischen Wirkungsweise der Organismen« *Bionomik* zu nennen (für dieses Wort s.u.). Er stellt diese Disziplin, die die Eigengesetzlichkeit der Lebewesen behandeln soll, einer *Biomechanik* gegenüber, die nichts als eine »auf den Organismus angewandte Physik und Chemie« darstelle.[162] Ähnlich gelagert ist K.E. Rothschuhs Unterscheidung von *Biotechnik* zur Bezeichnung der »kausalen Zusammenhänge im Organismus«[163] und *Bionomie* als Lehre der funktionalen Anordnung der kausalen Mechanismen im Sinne ihrer wechselseitigen Bezogenheit und Dienlichkeit füreinander[164]. In einer älteren Schrift heißt es bei Rothschuh allgemein: »Bionomie = Lebensgesetzlichkeit«.[165] Kausalanalyse und Bedeutungsanalyse stehen sich in der späteren Darstellung als zwei komplementäre Ansätze der Biologie gegenüber. Der Organismus ergebe sich in der Synthese der beiden Wege: »Der Organismus ist ein bionom überformtes Kausalsystem«.[166]

Am einflussreichsten ist in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts ein Verständnis von ›Bionomie‹, das von der Konstruktionsmorphologie ausgeht: Besonders von Biologen, die am Frankfurter Senckenberg-Museum tätig sind, wird der Ausdruck viel verwendet.[167] Sie schließen dabei sachlich an die Arbeiten H. Webers aus den 1950er Jahren an, der mit seinem synthetischen Konzept der »Konstruktionsmorphologie« darauf zielt, die alte »unglückselige vermeintliche Antinomie Morphologie *gegen* Physiologie« zu überwinden (↑Morphologie).[168] Im Mittelpunkt der Analysen der Frankfurter Biologen steht dabei die Vermittlung der Statik und Dynamik von Organismen, die über ein »Hydroskelett« verfügen, bei denen also der Antagonismus kontraktiler Elemente über die Beteiligung flüssigkeitserfüllter Hohlräume des Körpers erfolgt.[169] Organismen werden in dieser Sicht zu Umwandlern von chemischer in mechanische Energie. Allgemein verwendet W.F. Gutmann den Begriff der Bionomie dabei im Sinne der »Fähigkeit zur selbstversorgenden energiewandelnden Aktion«[170] bzw. noch allgemeiner für die »Leistungsfähigkeit, die Überleben garantiert und Fortpflanzung ermöglicht«[171]. Die Integration der verschiedenen Leistungen wird als ein *Bionomiekreislauf* beschrieben, der in einem selbständigen Lebewesen nach dessen Geburt vorliegt.[172]

Der Ausdruck ›Bionomie‹ trägt heute neben der konstruktionsmorphologischen Bedeutung auch noch die alte im Sinn einer Lehre von den Anpassungen und der Lebensweise von Organismen einer Art.[173]

Bionomik

Der Ausdruck ›Bionomik‹ (engl. »bionomics«) geht auf den britischen Zoologen E.R. Lankester zurück, der ihn 1888 prägt.[174] Lankester fasst darunter viele angewandte Zweige der Biologie zusammen (Landwirtschaft, Gartenbau, Fischerei, Züchtungspraxis), außerdem die ältere beschreibende Naturkunde (im Sinne eines »field-naturalist«), v.a. aber die Wissenschaft der Anpassungen (»science of organic adaptations«). Ein früher Vertreter der Bionomik ist nach Lankester G.L.L. Buffon, weil er die Organismen in ihrem Verhalten und in ihren Anpassungen an die Umwelt beschreibt und damit gegenüber einem rein klassifizierenden Ansatz auf Distanz geht. Der eigentliche Gründungsvater der Bionomik sei aber C. Darwin: Seine Theorie der Selektion habe eine wissenschaftliche Grundlage für die Erklärung der organischen Anpassungserscheinungen gegeben.

Eine Institutionalisierung erfährt diese biologische Disziplin durch die Einrichtung einer »Bionomics«-Abteilung an der Universität Stanford, die V.L. Kellogg 1898-1914 leitet. Kelloggs Absicht ist es, mit Hilfe dieser Wissenschaft die »Gesetze der Evolution« aufzudecken.[175] Der Ansatz der Bionomik wird besonders verbunden mit dem experimentellen Studium von Organismen unter kontrollierten Bedingungen, die so weit wie möglich den natürlichen Lebensbedingungen entsprechen. Der Terminus wird im späteren 20. Jahrhundert aber nur noch wenig verwendet.

Organologie

Der Begriff ›Organologie‹ erscheint als bloßes Schlagwort vereinzelt seit Ende des 18. Jahrhunderts (Feuereisen 1780: »Pflanzen-Organologie, oder: Etwas aus dem Pflanzenreiche, insonderheit die sonderbare Würkungen des Nahrungssaftes in den Gewächsen«[176]; von Eckartshausen 1795: »Organologie der Natur, oder Lehre der Formenstätte der Natur«[177]). Eine etwas präzisere Bestimmung gibt C.A. Wilmans 1799 dem Begriff, indem er ihn fasst als »Lehre von der Organisation des Menschenkörpers in seinem gesunden Zustande«.[178] Wilmans versteht die Organologie als eine beschreibende Lehre und setzt sie neben eine »Dynamologie«, die es mit den physiologischen Prozessen in einem Organismus zu tun hat. Untergliedert wird die Organologie bei Wilmans in eine chemische Lehre des Menschenkörpers (»Historia materiae mixtae. Chemia animalis«) und eine anatomische Formenlehre (»Historia materiae formatae«).

Weitgehend synonym mit der heutigen Biologie wird die Organologie wenig später konzipiert, so 1810 von dem romantischen Naturphilosophen L. Oken.[179] Das Wort findet sich in verschiedenen Aspektierungen bei einigen (oft französischen) Naturforschern wieder. I. Geoffroy Saint-Hilaire sieht es 1854 als ein Teilgebiet der Biologie an, die *organologischen Gesetze* (»lois organologiques«) zu untersuchen; diese betreffen die inneren Verhältnisse der Organismen (»êtres organisés en eux mêmes ou dans leurs organes«) (für die anderen Teilgebiete der Biologie bei Geoffroy s.u.).[180]

M.J. Schleiden teilt die Botanik 1842-43 in vier Bereiche: Neben die »Stofflehre«, »Zellenlehre« und »Morphologie« stellt er die »Organologie«, die er bestimmt als »die Lehre von dem Leben der ganzen Pflanze als solcher und ihrer einzelnen Organe«[181]. Bei E. Haeckel ist die Organologie die Lehre von der Zusammensetzung des Organismus aus größeren, d.h. mit bloßem Auge sichtbaren »Formbestandtheilen«.[182] Aufbauend auf vitalistischen Vorstellungen

ist die Organologie im 20. Jahrhundert als eine philosophische Theorie formuliert worden.[183]

Neben ›Organologie‹ werden seit dem Ende des 18. Jahrhunderts einige andere ähnlichlautende Ausdrücke verwendet. Im Sinne der heutigen Biologie spricht C.C.E. Schmid 1798 von einer ***Organonomie***.[184] Im 20. Jahrhundert wird für die »organismische Biologie« oder spezieller für das Studium der raum-zeitlichen Organisation des Organismus (Morphologie und Physiologie) auch die Bezeichnung ***Organismik*** vorgeschlagen (Lewin 1922).[185]

Organografie

Das Wort wird außerhalb der Biologie bereits im frühen 17. Jahrhundert im Sinne der Musikinstrumentenlehre verwendet (lat. »organographia«).[186] In der Biologie erscheint es zu Anfang des 19. Jahrhunderts (1806 bei J.C. Goldbeck: »Die Organographie des Menschen oder Beschreibung seiner organischen Modificationen im Raume«).[187] Wenig später findet es sich bei A.-P. de Candolle für eine beschreibende Lehre in der Botanik.[188] De Candolle fasst die Organografie als die gegenüber der Anatomie umfassendere Disziplin auf, weil sie nicht nur von den inneren Organen der Pflanze, sondern auch ihren äußeren handelt. Es geht in ihr allgemein um eine Beschreibung der Struktur von Pflanzenorganen. Das Wort wird Ende des 19. Jahrhunderts übernommen von A. de Candolle[189] und K. Goebel[190]. In der Zoologie wird der Ausdruck kaum verwendet und er konnte sich auch in der Botanik nicht durchsetzen.

Das Wort ist parallel gebildet zu dem älteren Ausdruck ***Zoografie***, das seit dem späten 16. Jahrhundert in biologischer Bedeutung verwendet wird (Freig 1579: »De zoographia animantium terrestrium«[191]; und vorher in außerbiologischer: Agobardus Lugdunensis 9. Jh.: »zoographia, id est viva scriptura vocatur«[192]). Der vergleichende Anatom M.A. Severinus gebraucht das Wort 1645 im Sinne einer »allgemeinen Betrachtung der Tiere«.[193] Auch von einer ***Phytografie*** ist seit Mitte des 17. Jahrhunderts, v.a. als Titel bebilderter Pflanzenbücher, die Rede (Hernández 1649[194]; Martin 1735: »Phytography, or the Philosophy of Plants and Vegetables, of Vegetation, of their Production, of the Seed, and Seed-Plant, of the Root, of the Blade, Stalk and Trunck, of the Bud, Leaves, and Flowers, of the Fruit, of the Perspiration of Plants, etc.«[195]).

In der Organografie können insgesamt die beschreibenden Disziplinen der Biologie – die Systematik, Phylogenie, Biogeografie und Morphologie – zusammengefasst werden. Diese Zuweisung nimmt bereits C.C.E. Schmid 1798 vor, wenn er die »Zoologie« in einen »wissenschaftlichen« oder »philosophischen« und einen »historischen« Teil gliedert.[196] Einander gegenübergestellt sind damit die »Zoonomie« (bzw. »Organonomie«[197]), welche die Erkenntnis der das Leben der Tiere (bzw. der Lebewesen) bestimmenden Gesetze betrifft, und die »Zoographie« (bzw. Organografie).

Zoonomie

Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird statt des späteren ›Bionomie‹ gelegentlich ›Zoonomie‹ verwendet. E. Darwin gibt seinem biologischen Grundlagenwerk den Titel ›Zoonomia, or, the Laws of Organic Life‹ (1794-96). J.W. Goethe versteht unter ›Zoonomie‹ die »Betrachtung des Ganzen insofern es lebt und diesem Leben eine besondere physische Kraft unterlegt wird«.[198] Er unterscheidet eine »körperliche« von einer »geistigen« Zoonomie.[199] C.C.E. Schmid ordnet die Zoonomie, die »Wissenschaft der Gesetze einer thierischen Natur«[200], der allgemeinen Lehre der »Zoologie (Thierkenntniß)«[201] unter. Die Zoologie enthält bei Schmid neben ihrem »wissenschaftlichen« oder »philosophischen« Teil einen historischen Teil, der aus »Thierbeschreibung« (»Zoographie«) und »Thiergeschichte« (»Zoohistorie«) besteht.[202] Für die Gesetzeswissenschaft, die nicht nur die Tiere, sondern auch die Pflanzen umfasst, schlägt Schmid das Wort *Organonomie* vor (s.o.), die »Wissenschaft einer organischen Natur überhaupt«.[203] Bei C.F. Burdach bildet die Zoonomie 1809 neben der »Zoomorphologie« und »Zoochemie« die dritte Abteilung der »Zoologie«, die zusammen mit der »Phytologie« oder »Botanik« (die ebenfalls in die drei Abteilungen »Phytomorphologie«, »Phytochemie« und »Phytonomie« zerfällt) die »Organologie. (Biologie. Bionomie)« bildet.[204]

Exobiologie

Die Lehre vom Leben außerhalb der Erde hat verschiedene Bezeichnungen erhalten. Am weitesten verbreitet ist der Ausdruck ›Exobiologie‹, den J. Lederberg 1960 ins Englische einführt (zuvor im Russischen?).[205] Vorher wird das Wort *Xenobiologie* in gleicher Bedeutung verwendet.[206]

Die Möglichkeit von Leben außerhalb der Erde wird seit der Antike immer wieder erwogen. Aufgrund mangelnder Daten sind diese Überlegungen aber bis ins 20. Jahrhundert Spekulationen. Eine Möglichkeit des Nachweises außerirdischen Lebens besteht in der Untersuchung von Gestein erdfremden Ursprungs. Diesen Weg geht C.B. Lipman, der 1932

Meteoriten untersucht und meint, lebende Bakterien darin nachweisen zu können.[207] Die Untersuchungen Lipmans werden allerdings scharf kritisiert.[208]

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts halten die meisten Naturwissenschaftler die Existenz außerirdischen Lebens für wahrscheinlich. Besondere Aufmerksamkeit ist dabei der Suche nach *intelligentem* Leben im Kosmos gewidmet.[209] Der Physiker E. Fermi weist in den 1950er Jahren auf den Widerspruch hin, dass zwar alle physikalischen Gesetze für die Existenz und Häufigkeit intelligenten Lebens auch außerhalb der Erde sprechen, die Erfahrung aber keinen Beleg dafür liefert (»Fermi-Paradox«). Nachdem G. Cocconi und P. Morrison 1959 Verfahren zum Nachweis extraterrestrischer Intelligenz theoretisch vorstellen[210], führt F. Drake eine erste Suche mittels eines Radioteleskops im Jahr 1960 durch (»Ozma-Projekt«). Auf einem Treffen einer Gruppe von Astronomen, die sich selbst »Order of the Dolphin« nennen, entwickelt Drake 1961 eine Formel, die der Abschätzung der Anzahl von Zivilisationen in der Milchstraße dient. Diese lautet: $N=R^*\cdot f_p\cdot n_e\cdot f_l\cdot f_i\cdot f_c\cdot L$ (»Drake-Gleichung«). Dabei ist R* die Anzahl der pro Jahr neu entstehenden Sterne (Drakes Schätzung: 10), f_p der Anteil der Sterne mit Planeten (0,5), n_e die durchschnittliche Anzahl an Planeten jedes dieser Sterne, die der Erde ähneln, d.h. die lebensermöglichende Bedingungen aufweisen (2), f_l die Wahrscheinlichkeit für die Entstehung von Leben auf einem solchen Planeten (1), f_i die Wahrscheinlichkeit für die Entwicklung von Intelligenz auf diesen Planeten (0,01), f_c der zur Kommunikation fähige und willige Anteil dieser intelligenten Zivilisationen (0,01) und L schließlich die Lebensdauer einer solchen Zivilisation in Jahren (10). Die meisten geschätzten Werte von Drake gelten heute als sehr niedrig, strittig ist v.a. der Wert für die Lebensdauer einer Zivilisation (L). Ausgehend von den Erfahrungen mit irdischen Zivilisationen wird eine mittlere Lebensdauer von 420 Jahren angenommen; verbunden mit modernen Werten für die anderen Faktoren ($R^*=10$; $f_p=0{,}5$; $n_e=0{,}2$; $f_l=0{,}2$; $f_i=0{,}2$; $f_c=0{,}2$) ergibt dies eine Schätzung von $N=3{,}36$ Zivilisationen in unserer Galaxis.[211] Die Tatsache, dass die Menschen noch keinen Kontakt zu außerirdischen Zivilisationen haben, obwohl diese doch einen Vorsprung von einigen Jahrmilliarden gegenüber der Entwicklung des Lebens auf der Erde haben könnten, kann als Indiz dafür genommen werden, dass intelligentes und zivilisatorisches Leben ein hohes Potenzial an Selbstzerstörung besitzt und nicht sehr langlebig ist (↑Tod).

Empirische Untersuchungen zu extraterrestrischem Leben beziehen sich in den 1960er Jahren vielfach auf Beobachtungen in Bezug auf den Mars.[212] Direkte Evidenz von extraterrestrischem Leben soll der Nachweis von organischen Verbindungen wie Aminosäuren und Kohlenwasserstoffen auf Meteoriten erbringen.[213] Daneben bewegt sich die exobiologische Forschung auf sehr unterschiedlichen Feldern und betrifft z.B. experimentelle Untersuchungen zum Wachstum von Pflanzen unter möglichen außerirdischen Bedingungen[214] oder Überlegungen zu Leben auf Silikatbasis[215]. Seit 1984 wird die Suche nach außerirdischer Intelligenz (»Search for Extra-Terrestrial Intelligence«) insbesondere von dem in Kalifornien ansässigen SETI-Institut gefördert und organisiert.

Theoretische Biologie

Die Bezeichnung ›Theoretische Biologie‹ (engl. »theoretical biology«) erscheint seit dem Ende des 19. Jahrhunderts und wird zunächst eher beiläufig verwendet.[216] In programmatischer und terminologischer Absicht wird sie 1901 durch den Botaniker J. Reinke ins Deutsche eingeführt. Reinke erläutert seinen neuen Begriff: »Die Ergebnisse der empirischen Biologie sind das Object der theoretischen. Es hat aber die theoretische Biologie nicht nur die Grundlage des biologischen Geschehens festzustellen, sondern auch die Grundlagen zu prüfen, auf denen unsere biologischen Anschauungen ruhen. Der Werth theoretisch-biologischer Erörterungen ist danach zu bemessen, dass eine Erkenntniss umso wichtiger ist, je allgemeiner sie ist, je weiter ihre Tragweite, je mehr Einzelheiten sie umspannt«[217]. Die theoretische Biologie geht also von den Resultaten der empirischen Biologie aus, zielt darauf ab, die allgemeinen Lebensprinzipien zu identifizieren und bewertet darauf aufbauend die Ergebnisse der empirischen Forschung.

In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts werden verschiedene Monografien zur Theoretischen Biologie verfasst, u.a. von J. von Uexküll[218], R. Ehrenberg[219], K.E. Rothschuh[220] und L. von Bertalanffy[221]. Der Akzent verschiebt sich dabei zunehmend von philosophisch-weltanschaulichen Darstellungen hin zu stärker an den Theorien der Biologie orientierten Ansätzen. L. von Bertalanffy ist 1930 der Ansicht, Aufgabe der Theoretischen Biologie sei die »Zusammenfassung des heute in den biologischen Einzelfächern vorhandenen, theoretischen Wissens, verbunden mit dem Versuche, dasselbe in einen einheitlichen Zusammenhang einzuordnen«.[222] Die Theoretische Biologie solle daher genauso als eine Naturwissenschaft behandelt werden wie die Theoretische Physik.[223]

Erst in der Zeit nach dem Zweiten Weltkrieg entwickelt sich die Theoretische Biologie zu einer mehr und mehr mathematischen Teildisziplin, in der es um die quantitative Modellierung biologischer Prozesse geht. Die Reflexionen auf die begrifflichen und theoretischen Grundlagen der Biologie werden dagegen eher der *Wissenschaftstheorie der Biologie* zugeordnet.[224]

Gegenwärtig bestehen drei Richtungen in der Verwendung des Terminus ›Theoretische Biologie‹ nebeneinander: International am verbreitetsten ist das Verständnis der Theoretischen Biologie als mathematischer Biologie. Daneben besteht, besonders im Deutschen, aber auch die Bedeutung, die Reinke dem Begriff gegeben hat, der zufolge die Aufgabe der Theoretischen Biologie in den Verallgemeinerungen der biologischen Erkenntnisse und insbesondere der Bestimmung der allgemeinen Lebensmerkmale besteht. Schließlich wird unter der Theoretischen Biologie gelegentlich auch die philosophische Analyse biologischer Begriffe und Theorien, also die Wissenschaftstheorie der Biologie, verstanden. Von deutschsprachigen Biologen wird meist das zweite Verständnis bevorzugt, dem zufolge die Theoretische Biologie eine Teildisziplin der Biologie darstellt, nicht der Mathematik oder Philosophie. So definiert R. Hagemann 1989: »Die Theoretische Biologie ist die Wissenschaft von den allgemeinen Gesetzmäßigkeiten der Lebenserscheinungen. Ihre Aufgabe ist das Auffinden, Herausarbeiten und Formulieren exakter biowissenschaftlicher Gesetzmäßigkeiten von sehr allgemeinem Charakter«[225]; ihr Inhalt sei im Wesentlichen weder »Naturphilosophie« oder »Metaphysik« noch »mathematische Biologie«. Ähnlich heißt es 1993 bei H. Penzlin, mit dem Begriff der Theoretischen Biologie sei »diejenige Teildisziplin der Biologie gekennzeichnet, die sich mit den allgemeinsten Eigenschaften und Leistungen aller lebendigen Systeme beschäftigt, durch die sie sich von allem Anorganischen im Wesen unterscheiden«.[226] Um die Theoretische Biologie von der *Allgemeinen Biologie* (s.u.) zu unterscheiden, erscheint es sinnvoll, ihren Gegenstand nicht auf die allgemeinsten Lebenserscheinungen einzugrenzen. Ein solches weiteres Verständnis des Terminus stimmt auch damit überein, dass er weiterhin vielfach für mathematische Modellierungen spezieller biologischer Vorgänge verwendet wird.

In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts ist es verbreitet, die theoretische Biologie in drei Strömungen zu gliedern, von denen die beiden ersten ›Mechanismus‹ und ›Vitalismus‹ genannt werden. Die dritte, einzig akzeptable Orientierung hat verschiedene Bezeichnungen erfahren: A. Naef spricht von der *kritischen Biologie* und bindet sie an die »idealistische Morphologie«[227]; Meyer-Abich nennt die dritte Richtung später *Holismus* (↑Ganzheit).[228] Der Ausdruck ***kritische Biologie*** wird allerdings auch von dezidierten Vitalisten, so 1911 von H. Driesch für sich in Anspruch genommen (»Unsere kritische Biologie ist wahrhaft bedeutsam von allem Anfang an. Ja, sie steht nicht an, sich als die bedeutsamste Naturwissenschaft zu proklamieren, ob sie schon keine Maschinen und Brücken bauen lehrt«).[229] J. Schaxel versteht die »kritische Biologie« 1917 aber ausdrücklich als Alternative zu Drieschs Vitalismus.[230]

Für eine der Theoretischen Biologie ähnliche Lehre schlagen E. Oelze und O. Schmith 1937 die Bezeichnung ***rationale Biologie*** vor. Die zu ihr gehörenden Untersuchungen sollen nach Auffassung der Autoren »nicht unmittelbar zur Biologie gehören, sondern mehr die philosophischen Voraussetzungen betreffen, die die Biologie als Wissenschaft fundieren sollen«.[231] Die Autoren zielen damit auf eine »transzendentale Erörterung der Begriffe und Grundsätze«[232], und sie wollen dabei insbesondere in Bezug auf den Begriff des Lebens »eine möglichst klare Unterscheidung zwischen dem bloß empirischen Inhalte dieses Begriffes und seiner reinen verstandesmäßigen Form«[233] bedenken. Als einen Grundsatz der rationalen Biologie sehen sie z.B. die Ansicht, dass »alle Lebensäußerungen, wie Atmung, Ernährung, organisches Wachstum, Fortpflanzung, Empfindung und Bewußtsein« an ein Substrat gebunden seien, das sie die »biologische Seele« oder »das transzendentale Subjekt aller Lebenserscheinungen« nennen.[234] (C.H. Merriam verwendet diesen Ausdruck 1893 für eine von der Laborforschung wegführende und an der Systematik orientierte Biologie.[235])

Älter ist der Titel ***allgemeine Biologie***. Er erscheint im ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts, zuerst wohl in E. Bartels' ›Systematischem Entwurf einer allgemeinen Biologie‹ (1808).[236] C.G. Carus unterscheidet 1811 zwischen einer die allgemeinen Grundlagen darstellenden allgemeinen Biologie (»Biologia generalis«) und einer auf einzelne Naturgegenstände bezogenen ***speziellen Biologie*** (»Biologia specialis«).[237] Bei Carus steht diese Unterscheidung auf einer romantisch-naturphilosophischen Grundlage mit einem umfassenden Biologiebegriff (s.o.): Die allgemeine Biologie beinhaltet danach ebenso die Prinzipien der Kosmologie und Geologie wie die spezielle Biologie es neben den organischen auch mit den besonderen anorganischen Körpern zu tun hat. Die Gegenüberstellung einer auf die allgemeinen Prinzipien und einer auf die besonderen

Erscheinungsformen gerichteten Lehre ist aber von Carus vollzogenen worden. Bereits im ersten Lexikonartikel überhaupt zu dem Lemma ›Biologie‹ aus dem Jahr 1816 wird die Einteilung in »Allgemeine Biologie« und »Specielle Biologie« unter Verweis auf Carus übernommen: Erstere befasse sich mit dem »Leben im allgemeinen«, letztere mit »einzelnen Formen«.[238] Im Laufe des 19. Jahrhunderts verbreitet sich diese Unterscheidung, und die Bezeichnung ›allgemeine Biologie‹ wird für jede nicht auf einzelne systematische Gruppen bezogene biologische Darstellung verwendet.[239] Enthalten sind im allgemeinen Teil der Lehrbücher Beschreibungen und Theorien zum grundlegenden Aufbau und den verschiedenen Organsystemen der Organismen einer Gruppe. Seit Ende des 19. Jahrhunderts verfügen die Lehrbücher zur allgemeinen Biologie über einen ähnlichen Aufbau: Dargestellt werden (1) die Hierarchieebenen der Struktur von Organismen, über Zellen, Gewebe, Organe und Organsysteme bis zur äußeren Gestalt, (2) die grundlegenden, definierenden Eigenschaften der Lebewesen wie Stoffwechsel, Entwicklung und Fortpflanzung sowie (3) ein knapper Überblick über die Evolution und Systematik der bestehenden Lebensformen.[240] Zu Beginn des 20. Jahrhunderts entsteht eine ganze Reihe von Werken mit dem Titel ›Allgemeine Biologie‹, die meist eine populäre Einführung in die Biologie darstellen.[241] Um die Verankerung der allgemeinen Biologie als Lehrgegenstand an den Universitäten, insbesondere im Kurrikulum der Mediziner, bemüht sich J. Schaxel seit Ende des zweiten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts.[242] Eine institutionelle Verankerung findet die ›Allgemeine Biologie‹ aber zunächst v.a. außerhalb der Universitäten, z.B. in dem im April 1916 in Berlin-Dahlem eröffneten ›Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie‹.[243] Im Verlauf des 20. Jahrhunderts ist die Allgemeine Biologie auch mit der theoretischen Biologie identifiziert worden. Als ihre Aufgabe wird dann angegeben, die »allgemeinen Wesenszüge« der Lebensphänomene zu erfassen.[244]

Von einer ***universalen Biologie***, die sich auch auf das Leben außerhalb der Erde beziehen kann, ist seit den 1870er Jahren die Rede (Anonymus 1873: »the physiology of plants and animals have become coalesced in universal biology«).[245]

Für den Ansatz zur Formulierung einer umfassenden und systematischen Biologie verwendet H. Doherty 1864 den Ausdruck ***synthetische Biologie*** (»synthetic biology«).[246] Seit Beginn des 20. Jahrhunderts ist damit meist eine auf die Erzeugung von künstlichem Leben gerichtete Biologie gemeint (Léduc 1910: »biologie synthétique«).[247] Einen großen Aufschwung nimmt die synthetische Biologie hundert Jahre später mit der Möglichkeit, Organismen aus dem Zusammenbau verschiedener Genome zu erzeugen. In weniger terminologischer Absicht wird seit den 1830er Jahren der Ausdruck ***analytische Biologie*** verwendet (Anonymus 1835: »die analytische Biologie des Verfs.«[248]). Meist ist damit jede auf die Zergliederung und kausale Erklärung aus den Teilen zielende Richtung der Biologie gemeint (Ritter 1908: »analytical biology«).[249] Im Wesentlichen eine Wissenschaftstheorie der Biologie ist dagegen die von G. Sommerhoff 1950 dargestellte ›Analytische Biologie‹.[250]

Philosophie der Biologie

Ausgehend von der englischsprachigen Welt verbreitet sich seit den 1920er Jahren mit ähnlicher Bedeutung der Ausdruck ›Philosophie der Biologie‹.[251] Die Formel geht auf W. Whewell zurück, der sie 1840 einführt (»one main inquiry belonging to the Philosophy of Biology is concerning the Fundamental Idea or Ideas which the science [i.e. »the Science of Life«] involves«).[252] Whewell ordnet die Philosophie der Biologie als Teil der Philosophie der Naturwissenschaften ein und stellt sie neben die Philosophie der Physik. Vereinzelt wird der Ausdruck ›Philosophie der Biologie‹ auch im Deutschen bereits im 19. Jahrhundert gebraucht (F.R. 1878: »Spencer's Philosophie der Biologie«[253]). Regelmäßig und in terminologischer Verwendung taucht die Formulierung aber erst im 20. Jahrhundert auf. Bekannt wird sie besonders durch die Publikationen von D. Hull und M. Ruse seit Ende der 1960er Jahre.[254]

Den Gegenstand dieses Forschungsfeldes bilden trotz des allgemeinen Titels meist wissenschaftstheoretische, weniger ethische oder andere Felder der Philosophie berührende Fragen der Biologie. Die Philosophie der Biologie ist traditionell stark an der Evolutionstheorie orientiert: Viel diskutiert werden in den 1970er und 80er Jahren der Anpassungsbegriff und der Vorwurf der Tautologie des Selektionsprinzips (↑Anpassung). Daneben spielt die Genetik, besonders in der Frage der möglichen Reduktion der klassischen auf die molekulare Genetik, und die Systematik mit den Auseinandersetzungen zwischen der numerischen, kladistischen und evolutionären Schule der Systematik eine zentrale Rolle.

Die Philosophie der Biologie ist nicht mehr die Philosophie eines einzelnen Forschers, wie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts die Theoretische Biologie, sondern ein von vielen getragenes gemeinsames Projekt. Nicht nur hinsichtlich der Themen, sondern auch hinsichtlich des Forschungsstils besteht damit

in der Philosophie der Biologie eine Annäherung von Natur- und Geisteswissenschaften. Programmatisch beansprucht M. Ruse 1988 für sich keine speziellen Verdienste, sondern ordnet sich vielmehr in eine ohnehin ablaufende Dynamik des Forschungsprozesses ein (»I do not claim any special virtues here, for what is significant is that I am one of a very large and growing number of people who have turned in like manner to biology to further their philosophical understanding«).[255]

Methodisch besteht weitgehende Einigkeit unter den Philosophen der Biologie, dass eine ihrer wesentlichen Aufgaben in der Analyse von Begriffen und der Rekonstruktion von Theorien besteht. Die Philosophie der Biologie ist damit Teil der Wissenschaftstheorie und entwickelt ein im Vergleich zu dem Anspruch einer »Grundlegung« der Biologie der älteren Philosophen eher bescheidenes Selbstverständnis. Die meisten Philosophen der Biologie gehen von einer sachlichen und methodischen Kontinuität von Biologie und Philosophie aus und wenden sich gegen eine »Inselkonzeption« der Philosophie (Chuchland 1986: »the insular view of philosophy«[256]). A. Rosenberg schreibt in seiner Einführung in das Feld von 1985, die Wissenschaftsphilosophie sei Teil der Wissenschaft selbst (»the philosophy of science is part and parcel of that science itself«[257]). Die Fragen der Philosophen würden sich prinzipiell nicht von denjenigen der Naturwissenschaftler unterscheiden. Die Philosophie ist nach diesem Verständnis als Wissenschaftstheorie also von den empirischen Wissenschaften abhängig und folgt diesen nach.[258]

Konzeptionell zeigt sich diese Abhängigkeit auch darin, dass die zahlreichen Handbücher zur Philosophie der Biologie, die im ersten Jahrzehnt des 21. Jahrhunderts erscheinen, in ihrer Kapiteleinteilung ähnlich wie ein Lehrbuch der Biologie aufgebaut sind.[259] Traditionelle philosophische Fragen der Biologie, wie die Teleologie oder die Ontologie von Organismen, sind weitgehend marginalisiert.

Trotz dieser starken Bindung an die Biologie haben die Gründungsväter der Philosophie der Biologie, v.a. D. Hull, anfangs starke Zweifel am Wert ihrer Untersuchungen für die Biologie. Philosophen der Biologie können nach Hull Probleme in biologischen Theorien entdecken, explizieren oder sogar lösen, und sie können die Konsequenzen ihrer Ergebnisse für die Biologie und andere Wissenschaften aufzeigen und kommunizieren. Aber sie haben dies, so meint Hull Ende der 1960er Jahre, bisher nicht getan. Hull diagnostiziert daher eine nur geringe wechselseitige Relevanz zwischen der Philosophie und der Philosophie der Biologie (»thus far it is not very relevant to biology, nor biology to it«[260]). Mit dem Boom der Disziplin in den letzten Jahren gilt die Philosophie der Biologie aber als eines der besten Beispiele für eine gelungene Kooperation zwischen einer Geistes- und einer Naturwissenschaft.

P. Griffiths gliedert den Gegenstand der Philosophie der Biologie 2008 in drei Fragekomplexe: (1) Allgemeine Fragen der Wissenschaftstheorie in Anwendung auf die Biologie, also etwa zur Theorienstruktur und Theoriendynamik oder zum Reduktionismus; (2) Konzeptionelle Fragen innerhalb der Biologie, die die Definition oder Konsistenz der Begriffe betreffen, z.B. für ›Gen‹, ›Art‹, ›Fitness‹, ›ökologisches Gleichgewicht‹ oder ›Bewusstsein‹; und (3) Traditionelle philosophische Probleme, die durch den Fortschritt der Biologie eine Veränderung erfahren, z.B. das Leib-Seele-Problem und die Teleologieproblematik.[261]

Vor der Etablierung der Philosophie der Biologie als mächtiger eigenständiger Disziplin, laufen die Bemühungen um eine philosophische Klärung und Deutung biologischer Erkenntnisse unter anderen Titeln. J.B. de Lamarck führt 1815 den Ausdruck ***biologische Philosophie*** ein (»Philosophie biologique«) und versteht diesen im Sinne einer Wissenschaft der Prinzipien des Organischen.[262] Die Bezeichnung wird 1838 von A. Comte übernommen[263] und erscheint in der zweiten Jahrhunderthälfte im Englischen und Deutschen (Feuchtersleben 1852: »biological philosophy«[264]; G-sch 1857: »biologische Philosophie«: im Sinne einer Erkenntnis der Prinzipien der Biologie, die über die bloße Sammlung empirischen Materials, über die Tätigkeit, »anatomische und zoologische Einzelheiten zusammenzutragen« hinausgeht[265]).

		Richtung der Betrachtung	
		ausgehend von der Biologie	ausgehend von der Philosophie
Gegenstand	Detailfragen	*Theoretische Biologie* (z.B. Vererbungsmechanismus, Evolutionsmodell)	*Philosophie der Biologie* (z.B. Organismusbegriff, Theorienreduktion)
	globale Fragen	*Allgemeine Biologie* (Prinzipien des Lebens)	*Biophilosophie* (Ontologie u. Ethik von Lebewesen, Leib-Seele-Relation)

Tab. 38. Kreuzklassifikation von vier Disziplinen, die allgemeine oder philosophische Fragen der Biologie zum Gegenstand haben.

Daneben ist auch der Terminus ***Biophilosophie*** in Gebrauch, den H. Driesch 1910 einführt (»[Ethisches Wissen] ist nur möglich im Rahmen einer teleologisch orientierten Biologie und Biophilosophie, welche nach dem Ganzen der belebten Natur fragt«).[266] Im 20. Jahrhundert wird dieser Ausdruck ausgehend von sehr unterschiedlichen Ansätzen verwendet.[267] Gelegentlich wird der Titel ›Biophilosophie‹ explizit in Opposition zu ›Philosophie der Biologie‹ in Stellung gebracht, insofern mit ihm über eine »Methodologie oder Wissenschaftstheorie der Biologie« hinaus methodenkritische und ontologische Fragen verbunden werden, die im Anschluss an H. Jonas auch den »Innenaspekt« und die »Subjektivität« von Organismen sowie ausdrücklich ethische Dimensionen einschließen (Köchy 2008).[268] Die deutschsprachigen Ansätze einer Biophilosophie legen der Tradition gemäß außerdem weiterhin ein starkes Gewicht auf Grundlegungsfragen (Organismusbegriff, Teleologie). Will man das Verhältnis der Biophilosophie zur Philosophie der Biologie und zur Theoretischen sowie Allgemeinen Biologie bestimmen, dann bietet es sich an, die Biophilososphie als eine von der Philosophie ausgehende Betrachtung fundamentaler Fragen des Lebendigen zu definieren (vgl. Tab. 38).

Gliederung nach Gegenständen
Botanik: Lehre von den Pflanzen
Zoologie: Lehre von den Tieren
Mykologie: Lehre von den Pilzen
Protistologie: Lehre von den Einzellern
Bakteriologie: Lehre von den Bakterien

Gliederung nach Form- und Funktionsaspekten
Morphologie: Lehre von den organischen Formen
Physiologie: Lehre von den organischen Funktionen

Gliederung nach Hierarchieebenen
Zytologie: Zelllehre
Histologie: Gewebelehre
Anatomie: Lehre von den inneren Organen
Morphologie: Lehre von der Gestalt der Organismen
Populationsbiologie: Lehre von den Populationen
Ökologie: Lehre von den Ökosystemen

Gliederung nach Ursachetypen
Ontogenie: Lehre von der individuellen Entwicklung
Phylogenie: Lehre von der phylogenet. Entstehung
Physiologie: Lehre von den proximaten Funktionen
Selektion: Lehre von den ultimaten Funktionen

Systemtheoretische Gliederung
Physiologie: Lehre von den Innenbeziehungen des Org.
Ethologie: Lehre von den Außenbeziehungen des Org.
Populationsbiologie: Populations- u. Evolutionslehre
Ökologie: Ökosystemlehre

Tab. 39. Übersicht über verschiedene Dimensionen der Gliederung der Biologie in Subdisziplinen.

Gliederung der Biologie in Subdisziplinen

In der Biologie hat bis heute kein einheitliches System ihrer Subdisziplinen entwickelt. Verschiedene Klassifikationsschemata, die sich an jeweils ganz anderen Einteilungsgesichtspunkten orientieren, bestehen nebeneinander. In einer Übersicht über die Klassifikationen lassen sich fünf verschiedene Kriterien der Einteilung voneinander unterscheiden (vgl. Tab. 39).[269]

Botanik und Zoologie: Pflanze und Tier

Am verbreitetsten ist die Einteilung der Biologie gemäß den augenfälligsten Eigenschaften der Organismen. Populär ist bereits vor der Etablierung der Biologie als einheitlicher Wissenschaft die Zweiteilung in Botanik und Zoologie. Ein ganzes Merkmalsbündel folgt diesem Zweierschema: Die ↑Pflanzen, als die Gegenstände der Botanik, verfügen nicht über die Fähigkeit der aktiven Ortsbewegung; sie sind durch einen offenen (und modularen) Bautyp ausgezeichnet, insofern sie Zeit ihres Lebens wachsen und sich in ihrer Form den jeweiligen Umweltbedingungen anpassen; ihre der Ernährung dienenden Oberflächen entfalten sich nach außen (Sproß- und Wurzelsystem); und sie verfügen über kein schnelles Reizleitungssystem. Bei den ↑Tieren, als den Gegenständen der Zoologie, ist es im Unterschied dazu jeweils anders: sie sind zur aktiven Fortbewegung befähigt; sie haben eine definierte Körperform, die sie weitgehend unabhängig von den Umweltbedingungen ausbilden; sie ernähren sich heterotroph, sind also auf organische Substanzen als Nahrung angewiesen; ihre der Ernährung dienenden Oberflächen entfalten sich nach innen (Magen-Darm-Trakt); und sie verfügen mit dem Nervensystem über ein schnelles Reizleitungssystem. Aber so klar Pflanzen und Tiere einander in einigen paradigmatischen Fällen auch gegenüberstehen mögen – die Unterscheidung hinsichtlich ihrer Merkmale ist doch ein klassisches Beispiel für eine »fuzzy logic«, denn es lassen sich Mischformen finden, deren Klassifikation schwer fällt, z.B. die Korallen, die sesshaft sind, einem pflanzentypischen offenen Bautyp angehören und ihre trophischen Oberflächen nach außen entfalten, aber in der Regel zu keiner autotrophen Ernährung befähigt sind und über ein einfaches Nervensystem verfügen.[270]

Die aufgezählten Merkmale der Pflanzen und Tiere stehen nicht unabhängig voneinander, sondern sind vielfach aufeinander bezogen. Zur Erklärung des Merkmalssyndroms der beiden Organismenreiche

kann das physiologische Merkmal der unterschiedlichen Ernährungsweise an den Anfang der Begründungskette gestellt werden: Aus der Autotrophie der Pflanzen erklärt sich ihre große äußere Oberfläche, diese bedingt ihre stationäre Lebensform, die wiederum nur eine langsame Reizleitung erforderlich macht. Aber die Kette der Begründung ließe sich auch bei einem anderen Merkmal beginnen. Die charakteristischen Eigenschaften hängen vielfach miteinander zusammen und stehen in einem Verhältnis der wechselseitigen Stützung zueinander.

Daneben lässt sich die typisierende Unterscheidung von Pflanze und Tier auch als eine Kompensation der fehlenden bauplanmäßigen Flexibilität des Tieres durch eine zunehmende Verhaltensplastizität kennzeichnen.[271] Ein kompensatorisches Verhältnis zwischen den beiden Formen der Flexibilität, d.h. der auf den Bauplan bezogenen und der auf das Verhalten bezogenen, wird dadurch nahegelegt, dass sie tatsächlich nicht zusammen in einem Organismus auftreten. Die extreme organische Differenzierung der Tiere, die die Grundlage für ihr komplexes Verhalten ist, ist nicht zu vereinbaren mit der Flexibilität des Bauplans der Pflanzen, weil diese Flexibilität die Koordination der Teile in dem integrierten Ganzen stören würde. Die Flexibilität des Bauplans der Pflanzen hat auch Konsequenzen für das Verhältnis der Teile zum Ganzen des Organismus. Pflanzen weisen in der Regel eine geringere Integration als Tiere auf, weil es möglich ist, dass sich Teile ablösen, um einen selbständigen Organismus aufzubauen. Der modulare Aufbau der Pflanzen steht in Kontrast zu dem stärker zentralisierten Bauplan der Tiere (↑Pflanze; Morphologie). Es besteht damit insgesamt eine gewisse Berechtigung, Pflanze und Tier nicht nur als phylogenetische Einheiten zu betrachten, sondern sie auch als Lebensformtypen zu sehen, die in unterschiedlichen Verwandtschaftszusammenhängen auftreten können.

In der entscheidend durch die Evolutionstheorie geprägten heutigen Biologie wird die Unterscheidung von Pflanze und Tier aber meist als eine stammesgeschichtliche Einteilung verstanden; es werden mit ihr also Verwandtschaftsverhältnisse markiert. Schwierigkeiten mit dem Zweierschema ergeben sich u.a. daraus, dass es zahlreiche Übergangsformen gibt, und dass große Gruppen wie die ↑Pilze, die ↑Einzeller und die Prokaryoten (↑Bakterien) taxonomisch weder zu den Pflanzen noch zu den Tieren gehören. Den Reichen der Pflanzen und Tiere wäre also mindestens noch ein drittes und viertes Reich nebenzuordnen.

Abgesehen von diesen faktischen Klassifikationsproblemen erscheint es grundsätzlich fraglich, ob es sinnvoll ist, die Systematik der biologischen Disziplinen an der kontingenten Mannigfaltigkeit der biologischen Formen auszurichten. S. Tschulok nennt solche Einteilungen der Biologie, die sich auf der Verschiedenheit der Objekte gründen, 1910 »praktisch wertvoll«, aber er billigt ihnen »keinen logischen Wert« zu.[272] Als Plädoyer für eine methodologische Basis der Einteilung gibt er als Direktive aus, dass es »nicht auf die Klassifikation der Erscheinungen der Organismenwelt, sondern auf eine Klassifikation der Art der Beschäftigung der Naturwissenschaftler mit jenen Objekten ankommt«.[273]

Morphologie und Physiologie: Form und Funktion

Eine andere verbreitete Einteilung hat einen universalen Ansatz, indem sie die Unterscheidung von Form (Struktur) und Funktion zugrunde legt. Seit der Frühen Neuzeit bildet diese Unterscheidung die Grundlage für die Gegenüberstellung von Morphologie (Anatomie) und Physiologie.

Zoologie (Naturgeſchichte der Thiere in weiterm Sinne).

I. Zoonomie. Natur des Thieres.

A. Form (Anatomie im weitern Sinne)	
a. der Elementar-Gewebe: Hiſtographie b. der Organe: Organographie . .	2) Zootomie
B. Stoff (phyſikaliſch und hauptſächlich chemiſch)	3) Zoophyſik Zoochemie
C. Verrichtungen der Organe: (Ernährung, Zeugung, Bewegung, Empfindung)	4) Zoophyſiologie
D. Veränderungen der typiſchen Formen der Organe	5) Morphologie
E. Verrichtungen der Seele	6) Pſychologie

II. Zoognoſie: die Thiere als natürliche Individuen (Zoologie im engeren Sinne).

F. Beſchreibung der Thiere für ſich.	
a. Allgemeines (Stetes)	7) Zoographie
b. Organiſche Entwickelung: Zoomorphoſe c. Geiſtige Thätigkeit nach außen (Thier-Oekonomie)	8) Vergleich. Biographie
G. Verbreitung der Thiere.	
a. im Raum (unter dem Einfluß der Außenwelt)	9) Geozoologie Thier-Geographie
b. in der Zeit	10) Thier-Geſchichte
H. Beſchreibung im Vergleich mit allen andern Thieren	11) Taxonomie; Syſt. Beſchreibung.

* * *

Entwickelung der Wiſſenſchaft . . . . 1) Geſchichte der Zoologie.

Abb. 56. Gliederung der Zoologie in Subdisziplinen (aus Bronn, H.G. (1850). Allgemeine Zoologie: 2).

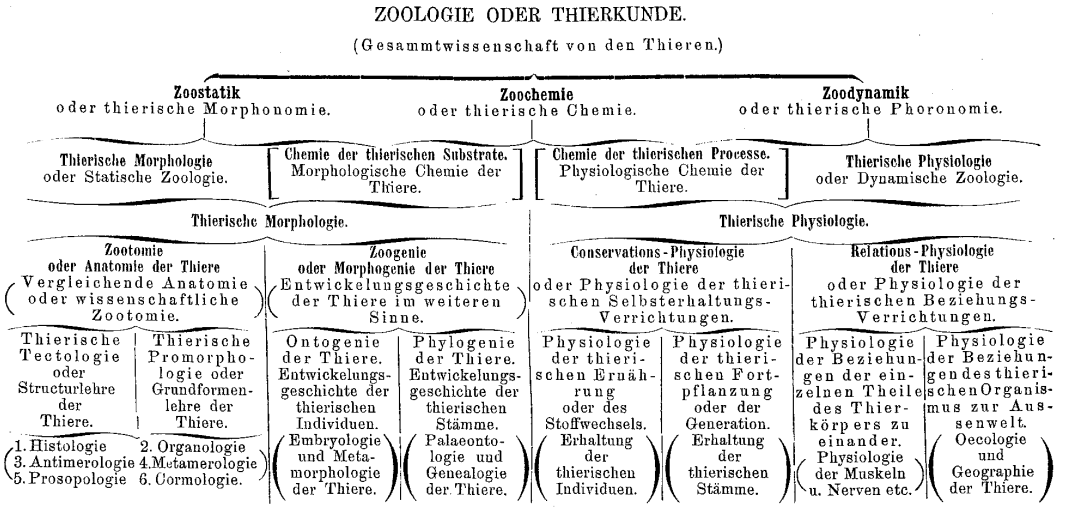


Abb. 57. Gliederung der Biologie in Subdisziplinen (aus Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 238).

System der Biologie

	I. Lehre von den Einzelorganismen = Idiobiologie		II. Lehre von den Organismengesellschaften = Biocœnologie	
	a) Statik	b) Dynamik	a) Statik	b) Dynamik
A. Verhalten der Teile, zueinander (1) und zur Umwelt (2)	Morphologie	Physiologie (1) Autökologie (2)	Qualitative und quantitative Analyse[2]) der Organismengesellschaften	Symphysiologie (1) (= Korrelationslehre)[3]) Synökologie s. str. (2)
B. Einteilung der Vielheit	morphologische Systematik	autökologische Systematik[1])	biocœnologische Systematik[4]) (topographisches Vegetationssystem)	Synökologische Systematik s. str.[5]) (ökologisches Vegetationssystem)
C. Verteilung auf der Erde	Lehre von der räumlichen Verbreitung (Areale) der Arten = Autochorologie	Lehre von der Arealveränderung der Arten = Epiontologie s. str.	Lehre von der räumlichen Verbreitung der Organismengesellschaften = Synchorologie	Lehre von den localen Sukzessionen[6])
D. Verteilung in der Erdgeschichte	Stratigraphie = Autochronologie	Phylogenetik	Synchronologie	Lehre von den säkulären Sukzessionen[7])

Abb. 58. Gliederung der Biologie in Subdisziplinen (aus Gams, H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich 63, 293-493: 298).

Das System der Biologie.

Forschungsproblem	Forschungsgegenstand: Einzelorganismen (Flora und Fauna) — Idiobiologie (Grundeinheit: Die Arten)	Forschungsgegenstand: Organismengesellschaften (Vegetation) — Biosoziologie (Grundeinheit: Die Assoziationen)
1. Feststellen, Charakterisieren und Ordnen der Einheiten	Systematik (Taxonomie)	Systematische (taxonomische) Biosoziologie (Gesellschaftssystematik)
2. Äußere und innere Gestalt der Einheiten	Morphologie	Analytische Biosoziologie (Gesellschaftsmorphologie)
3. Die Lebensvorgänge der Einheiten	Physiologie	(Physiologische Biosoziologie, Symphysiologie)
4. Entstehung und Veränderungen der Einheiten	(Auto-)Genetik	Genetische Biosoziologie, Syngenetik
5. Die Verteilung der Einheiten im Raume	Autochorologie	Chorologische Biosoziologie, Synchorologie
6. Die Umgebung der Einheiten und ihr Einfluß auf sie	Autökologie	Ökologische Biosoziologie, Synökologie
7. Die Verteilung der Einheiten in der Zeit	Autochronologie (Paläontologie)	Chronologische Biosoziologie, Synchronologie (Paläosoziologie, Sukzessionsforschung)

Abb. 59. Gliederung der Biologie in Subdisziplinen, der Vorschlag kombiniert die Einteilung von Tschulok und Gams miteinander (aus Du Rietz, G.E. (1921). Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie: 28).

Einteilung der Biologie

I. Analytische Biologie

Morphologie	Physiologie	Entwicklungsgeschichte	Entwicklungsmechanik	Genetik	Systematik	Tiergeographie, Paläontologie
Der Organismus				Die Organismen		
Form	Funktion	Werden		Formen		Verteilung in Raum und Zeit

II. Synthetische Biologie

Allgemeine[1]) und theoretische[2]) Biologie	Ökologie
Der Organismus	Der Organismus und die Organismen
Leben	Sein

III. Angewandte Biologie

[1]) Im Sinne Wolterecks.
[2]) Im Sinne v. Bertalanffys.

Abb. 60. Gliederung der Biologie in Subdisziplinen (aus Friederichs, K. (1937). Ökologie als Wissenschaft von der Natur oder Biologischen Raumforschung: 92).

Überblick über die Gliederung der Biologie als theoretischer Wissenschaft nach ihren Grundfragen

Teilfragen	Zusammenhangsfragen	
	I. Schicht (A–B)	II. Schicht (A–B–C)
A. Gefügelehre (Morphologie und Systematik) 1. Bausteinlehre (Elementaranalyse der Formbestandteile) 2. Grundformenlehre (Vergleichende Morphologie) 3. Einteilungslehre (Systematik)	A (→ B): (Physiologische Morphologie i. w. S.) 1. Formstufenlehre (Vergleichende Keimesgeschichte) 2. Lehre von den Leistungsformen (Physiologische Morphologie i. e. S.) 3. Lehrstück von den „physiologischen Merkmalen" in der Einteilungslehre	1. Lehre vom Lebenshaushalt (Ökologie) a) Umweltlehre i. e. S. (Autökologie) b) Mitweltlehre (Synökologie)
B. Geschehenslehre (Physiologie) 1. Vorgangslehre (Elementaranalyse der physikalischen und chemischen Vorgänge) 2. Leistungslehre a) Betriebsleistungen b) Verhaltens- (Bewegungs-) leistungen	B (→ A): (Formphysiologie) 1. Vorgangslehre der Formbildung 2. Lehre von den Formbildungsleistungen 3. Erblehre 4. Abänderungslehre (Variationslehre)	2. Geschichtslehre (Historische Biologie) a) Stammesgeschichte b) Geschichte des Lebenshaushaltes (Historische Ökologie)
C. Verteilungslehre 1. Lehre von der räumlichen Verteilung (Chorologie) a) Gebietslehre b) Formale Gesellschaftslehre (formale Soziologie) 2. Lehre von der zeitlichen (und räumlich-zeitlichen) Verteilung (Chronologie)		3. Theoretische Biologie Abschluß der biologischen Theorie durch Gewinnung der allgemeinsten Gesetzmäßigkeiten des organischen Lebens und der Grundlagen zu ihrer Erklärung; Beziehungen zu anorganischer Naturwissenschaft, Psychologie, Gemeinschaftswissenschaften und zu Philosophie als Wissenschaftslehre und als Wirklichkeitslehre (Weltanschauung).

Abb. 61. Gliederung der Biologie als theoretischer Wissenschaft nach ihren Grundfragen (aus Ungerer, E. (1942). Die Erkenntnisgrundlagen der Biologie. Ihre Geschichte und ihr gegenwärtiger Stand. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie, Bd. I, 1, 1-94: 66).

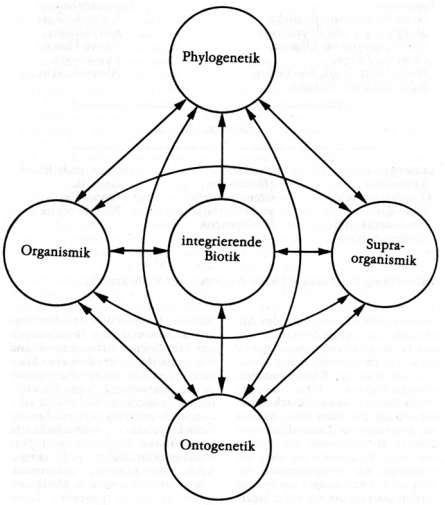


Abb. 62. Gliederung der Biologie in Subdisziplinen. Die hier als Kreise dargestellten biologischen Disziplinen betreffen vier Aspekte der Organismen und eine integrierende Sicht: Die Organismik thematisiert die raum-zeitliche Organisation der Organismen (Morphologie und Physiologie); die Ontogenetik ihren Individualzyklus (Entwicklungsbiologie); die Supraorganismik die Zugehörigkeit des Organismus zu überindividuellen (supraorganismischen) Systemen (Ökosystemen); die Phylogenetik die Stellung des Organismus in der Evolution (Phylogenese) und die Integrierende Biotik schließlich umfasst die methodischen Ansätze, in denen die anderen Aspekte integriert sind (Genetik, Biophysik und Biokybernetik) (aus Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie: 50).

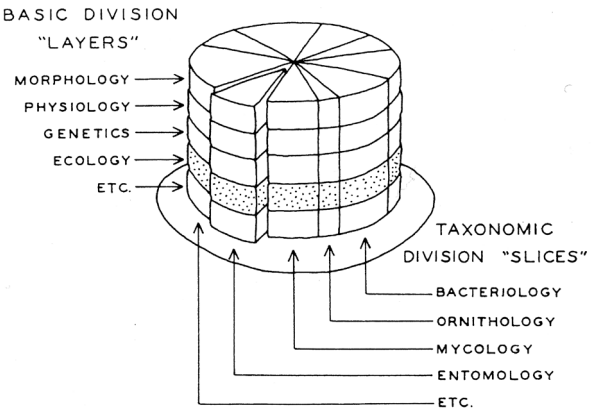


Abb. 63. Gliederung der Biologie nach Integrationsebenen und taxonomischen Gruppen in der Art eines Schichtkuchens. Horizontal: Integrationsebenen, vertikal: taxonomische Gruppierungen (aus Odum, E.P. (1953). Fundamentals of Ecology: 4).

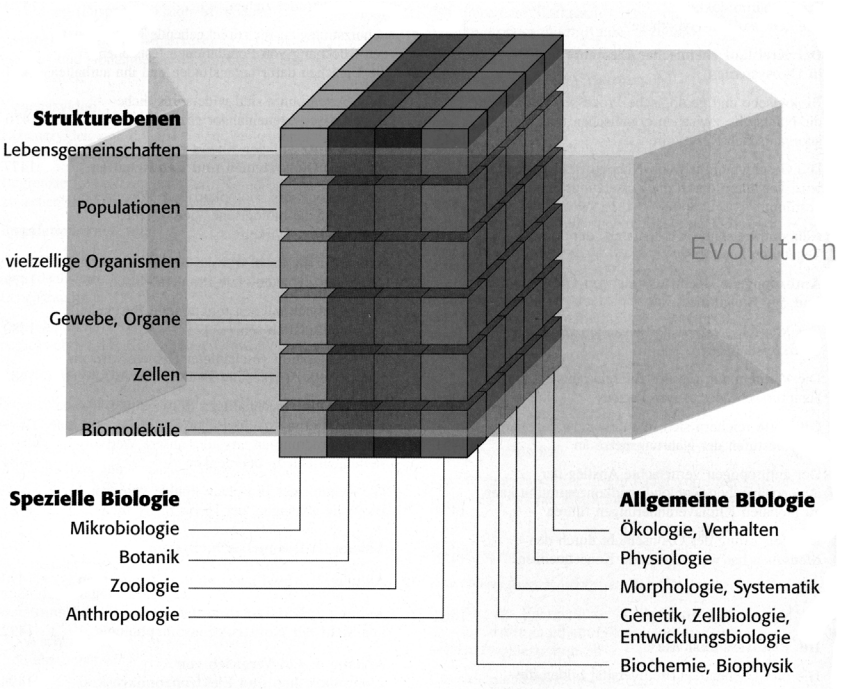


Abb. 64. Gliederung der Biologie in Subdisziplinen nach vier Dimensionen : (1) den Fächern der Speziellen Biologie, die der Taxonomie der Organismen folgen, (2) den Fächern der Allgemeinen Biologie, die methodisch und hinsichtlich ihrer Fragestellungen differenziert sind, (3) den organischen Strukturebenen, die sich aus der hierarchischen räumlichen und strukturellen Ordnung der organischen Bausteine ergeben, und schließlich (4) der Evolution, die den anderen Aspekten eine historische Dimension verleiht und stets einen Ansatz für die (ultimate) kausale Erklärung von biologischen Phänomenen liefert (aus Campbell, N.A. & Reece, J.B. (1987/2002). Biology (dt. München 2003): xlvi; nach einem Vorbild, das die ersten drei Dimensionen enthält, in: Haß, H. et al. [Fachdidaktische Kommission] (1998). Lehrplan Biologie, Grund- und Leistungsfach, Jahrgangsstufen 11-13 der gymnasialen Oberstufe des Landes Rheinland-Pfalz: 13; ähnlich auch Meyer-Abich, A. (1945). Kriterien und Komponenten des Systems der Biologie. Arch. Hydrobiol. 40, 1027-1062: 1053).

Verfasser	Simpson et al.	Grassé et al.	Czihak et al.	Campbell et al.	Purves et al.
Erscheinungsjahr	(1957)	(1966)	(1976)	(1987/90)	(1983/2006)
Umfang (Seiten)	845	998	837	1165	1577
Themen (Seitenanteil in %)					
Zellbiologie	9	19	16	11	12
Integration und Regulation	13		17		
Fortpflanzung und Sexualität	7	23	8		
Vererbung	7	15	6	15	17
Entwicklung	2	18	9		4
Evolution	7	21	6	7	7
Systematik	17		1	15	13
Form und Funktion der Pflanzen			8	9	8
Form und Funktion der Tiere			9	23	18
Verhalten	4		5	2	2
Ökologie	10		8	8	6
Biogeografie	5		3		2
Phylogenese	8				

Tab. 40. Das Spektrum der Themen der Biologie und seine Veränderung im Spiegel führender Lehrbücher seit Mitte des 20. Jahrhunderts.

Eine strikte Gegenüberstellung wird meist vermieden und die Zusammengehörigkeit von beiden betont. So beschreibt A. Comte das Verhältnis von Anatomie und Physiologie 1838 als das einer intimen Kombination, in der die eine nicht ohne die andere existieren könne, ohne ihren wissenschaftlichen Status zu verlieren.[274] Die Trennung von Anatomie und Physiologie erscheint ihm daher als ein »Laster«. Trotz ihres engen Zusammenhalts bleibt die Einteilung der Biologie in Anatomie und Physiologie aber das ganze 19. Jahrhundert über bestehen. So wird sie u.a. von H. Spencer und E. Haeckel (vgl. Abb. 57) zur Gliederung der Biologie verwendet.[275] Auch im 20. Jahrhundert ist die Gegenüberstellung von Morphologie und Physiologie zur Gliederung der Biologie verbreitet. Sie findet sich u.a. 1903 bei R. Burckhardt[276], 1910 bei S. Tschulok[277], 1912/31 bei R. Hesse[278], 1918 bei H. Gams[279], 1926 und 1963 bei A. Meyer[280], 1942 bei E. Ungerer[281], 1958 bei O. Stocker[282], 1968 bei Rochhausen et al.[283] und auch in den an Universitäten verbreiteten Lehrbüchern, so in E. Strasburgers »Lehrbuch der Botanik« (1998) und in R. Siewings »Lehrbuch der Zoologie« (1980). Nicht selten wird die Zweiteilung in Anatomie und Physiologie um eine dritte grundlegende Subdisziplin ergänzt. In dieser Rolle erscheinen u.a. die Lehre der Umweltbeziehung des Organismus (Ökologie) (Hesse 1912/31), die Phylogenie (Meyer 1926) oder eine »Verteilungslehre« (Ungerer 1942; vgl. Abb. 61).

Problematisch an der Zweiteilung der Biologie in Morphologie und Physiologie ist vor allem, dass in der Biologie stets die Interaktion von Form und Funktion von Interesse ist. Vielfach wird die Polarisierung von Morphologie und Physiologie daher gleich im Anschluss an ihre Einführung auch wieder zurückgenommen. So streicht schon H. Spencer die notwendigen Verbindungen (»necessary connexions«[284]) der beiden Seiten heraus und führt als dritte Subdisziplin die Lehre der Wechselwirkung von Form und Funktion ein. Umstritten ist die strikte Gegenüberstellung von Form und Funktion vor allem deshalb, weil sie sich an der aus der Physik übernommenen Unterscheidung von Materie und Bewegung (oder allgemeiner von Raum und Zeit) orientiert.[285] J.S. Haldane meint 1931 sogar, wir würden, »wenn wir Morphologie und Physiologie voneinander trennen, in einen wenn auch vielleicht verschleierten Vitalismus zurückfallen«.[286] Die Schwierigkeit der Trennung der Aspekte von Form und Funktion des Organismus wird besonders daran deutlich, dass seine Teile, die Organe, weder als reine Strukturen im Raum noch als reine Ereignisse in der Zeit beschrieben werden können. Sie sind immer beides zugleich – und wenn es auch ungewöhnlich erscheint, z.B. das Herz als ein Ereignis zu bezeichnen, so ist es doch nicht weniger einseitig, als es als eine reine Struktur anzusehen (Woodger 1929: »Obviously the heart is an event«[287]).

Um die enge Verschränkung von Morphologie und Physiologie zum Ausdruck zu bringen, haben verschiedene Autoren eine neue Disziplin vorgeschlagen, die gerade die *Einheit* von Morphologie und Physiologie zu ihrer Grundlage hat. Unter ihnen ist der Haeckel-Schüler W. Haacke, der die Wissenschaft, die Statik (Morphologie) und Dynamik (Physiologie) der Organismen umfasst, *Bionomie* nennt

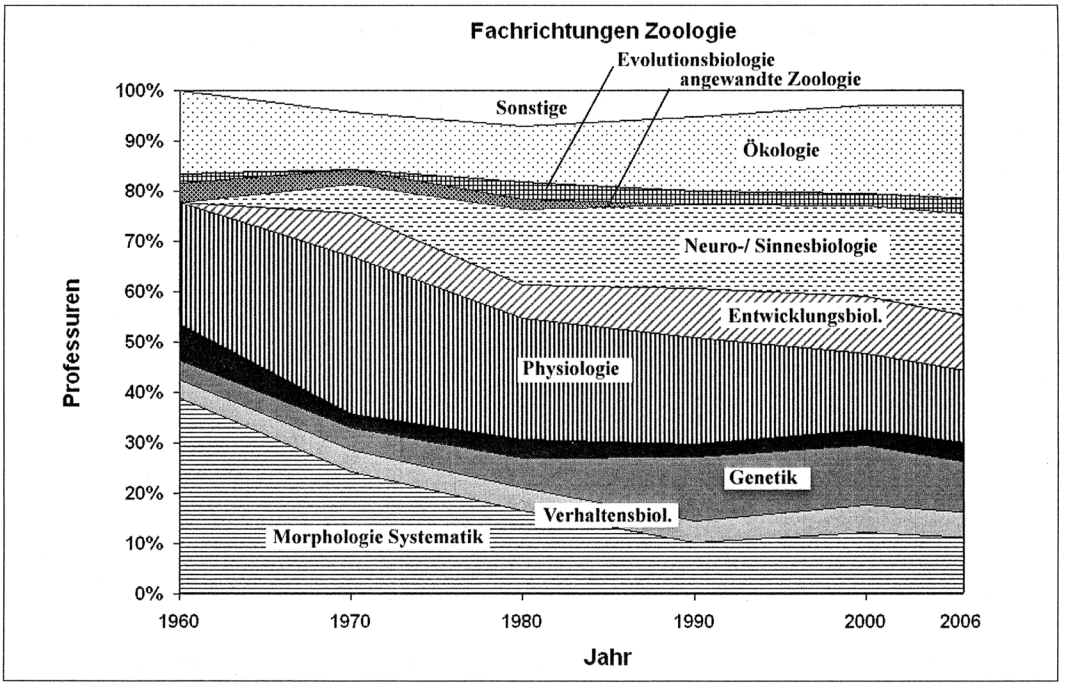


Abb. 65. Veränderungen des Fächerspektrums der Zoologie in den letzten 50 Jahren, gemessen über den Anteil der Professuren einer Fachrichtung an westdeutschen Universitäten. Datengrundlage bilden die Vorlesungsverzeichnisse von 20 westdeutschen Universitäten, die im Abstand von zehn Jahren zwischen 1960 bis 2006 ausgewertet wurden. Absolut nahm in diesem Zeitraum die Anzahl der zoologischen Professuren von 54 (1960) auf 230 (2006) zu, mit einem starken Anstieg zwischen 1970 und 1980. Einige Subdisziplinen verzeichnen dabei ein überproportional starkes Wachstum, z.B. die Neuro- und Sinnesbiologie von 0 auf 21% und die Genetik von 5,7 auf 8,7%. Daneben gibt es zwei große Verlierer: Der Anteil der Physiologieprofessuren, deren Gegenstand nicht schwerpunktmäßig die Neuro- oder Sinnesphysiologie ist, sank von 31,4 auf 13,5 Prozent. Den stärksten Rückgang verzeichnet die Morphologie und Systematik von knapp 40 auf gut 10% der zoologischen Professuren (aus Wägele, J.W. & Bode, H.-J. (2007). Fünf Jahrzehnte Zoologie an deutschen Hochschulen. Lehrstuhlentwicklung und Beitrag der DFG. In: Wägele, J.W. (Hg.). Höhepunkte der zoologischen Forschung im deutschen Sprachraum, 11-20: 15).

(s.o.). Er argumentiert, die beiden Seiten könnten nicht in Isolation voneinander studiert werden, denn »[d]ie Funktionen können nicht unabhängig von den Formen bestehen«.[288] Explizit auf die Zusammenführung von Morphologie und Physiologie gerichtet ist auch Ungerers Lehre der *Physiologischen Morphologie* (↑Morphologie).[289] In ihr gehe es um die »Beziehung der Formteile auf den ›Leistungsplan‹ des Organismus«.[290] Schließlich zielt auch die von H. Weber begründete *Konstruktionsmorphologie* auf eine Vereinigung von Morphologie und Physiologie. Weber erläutert: »Unter Konstruktion ist dabei die Einheit aus Bau und Leistung zu verstehen, mit Einschluß ihrer Dynamik, ihres Werdens und der Dynamik ihres Werdens«.[291] Weber hofft mit diesem neuen synthetischen Ansatz, die alte »unglückselige vermeintliche Antinomie Morphologie *gegen* Physiologie« zu überwinden.[292]

Organische Hierarchieebenen: vom Makromolekül zum Ökosystem

Eine andere verbreitete Klassifikation orientiert sich an der strukturellen Hierarchie der Organismen. Am Ende des 19. Jahrhunderts ist es die Unterscheidung der Ebenen von Zellen und Geweben, die diese Einteilung der Wissenschaft vorbereitet. So gibt O. Hertwig der ersten Auflage seines mehrfach wieder aufgelegten Lehrbuchs der Biologie den Titel ›Die Zelle und die Gewebe‹ (1893-98). Wie er im Vorwort deutlich macht, versteht er diesen Titel als Absage an die verbreitete Gliederung der Biologie in Anatomie und Physiologie. Die Einheitlichkeit der Phänomene des Lebens werde insbesondere auf der Ebene der Zellen durch die Scheidung in Anatomie und Physiologie eher künstlich getrennt als systematisch erschlossen. Nach der Erweiterung der Hierarchieebenen in Richtung der kleineren und größeren Dimensionen wird

die strukturell-organisatorische Ordnung des Lebens im 20. Jahrhundert als eine vielstufige Hierarchie präsentiert: Den Organisationsebenen von *Makromolekülen, Zellen, Geweben, Organen, Organismen, Populationen* und *Ökosystemen* entsprechend (↑Hierarchie)[293], wird die Biologie eingeteilt in *Biochemie, Zytologie, Histologie, Organologie, Morphologie, Populationsbiologie* und *Ökologie* (vgl. Abb. 63 und 64).[294] Diese Einteilung nach Integrationsniveaus hat allerdings einen eingeschränkten Anwendungsbereich, weil sich nicht bei allen Lebewesen diese Hierarchieebenen unterscheiden lassen (z.B. nicht bei den Einzellern).

Komplexe Gliederungen der Biologie

Komplexe Gliederungen der Biologie gehen nicht von einem einheitlichen Kriterium aus, sondern legen verschiedene zugrunde. Eine Einteilung dieser Art schlägt S. Tschulok 1910 vor. Er orientiert sich dabei an den Vorarbeiten von Haeckel und präsentiert eine Einteilung der Biologie in sieben Subdisziplinen: »1. Die Verteilung der Organismen auf Gruppen nach dem Grade ihrer Ähnlichkeit (Klassifikation, Taxonomie). 2. Die Gesetzmäßigkeiten der Gestalt (Morphologie). 3. Die Lebensvorgänge in den Organismen (Physiologie). 4. Die Anpassungen der Organismen an die Außenwelt (Ökologie). 5. Die Verteilung der Organismen im Raume (Chorologie). 6. Das zeitliche Auftreten der Organismen in der Erdgeschichte (Chronologie). 7. Die Herkunft der organischen Wesen (Genetik).«[295] Tschulok hält diese sieben Disziplinen für notwendig und hinreichend zur »vollständigen Erkenntnis eines Lebewesens und aller Lebewesen«.[296]

Proximat/ultimat und die »vier Fragen der Biologie«

Eine andere verbreitete Einteilung der Biologie geht von vier Fragen aus, die gegenüber jedem biologischen Gegenstand gestellt werden können. Als Urheber dieser berühmten vier Fragen der Biologie gelten N. Tinbergen (1963) oder E. Mayr (1961). Aber bereits 1926 gliedert A.L. Thomson die Ursachen des Vogelzugs in vier entsprechende Kategorien: den Überlebenswert (»survival value«) für den einzelnen Vogel, den selektiven Vorteil, den der Zug in der Vergangenheit der Evolutionsgeschichte der Vogelart bedeutete, die periodische Stimulierung des Vogels und die Art, in der der Zug durchgeführt wird.[297] In einem kurz darauf erscheinenden Aufsatz referiert Mayr diese Einteilung zustimmend[298] – ausführlich und mit entsprechender Resonanz kommt er auf das Thema aber erst 30 Jahre später wieder zu sprechen[299]. 1961 unterscheidet Mayr vier gleichberechtigte Ursachen zur Erklärung des Vogelzugs: eine *ökologisch-funktionale* Ursache, die die verschlechterte Ernährungssituation in dem Gebiet, von dem der Vogel wegzieht, betrifft; eine *genetische* Ursache, die sich auf die genetische Konstitution bezieht, die der Vogel in seiner Evolutionsgeschichte erworben hat; eine *innere physiologische* Ursache, die die inneren Mechanismen der Auslösung des Zugverhaltens betrifft; und schließlich eine *äußere physiologische* Ursache, die sich auf einen äußeren Stimulus wie das Wetter bezieht.[300] Die ersten beiden Ursachen fasst Mayr als *ultimate Ursachen* zusammen, weil sie auf die Evolutionsgeschichte des Organismus zurückgehen und ihren Ursprung damit nicht in der Lebensspanne des einzelnen Organismus haben. Demgegenüber werden die beiden letzten Ursachen als *proximat* bezeichnet, weil sie nicht auf Ereignisse vor das Leben des betreffenden Organismus zurückgehen (für die Geschichte der Unterscheidung proximater und ultimater Ursachen ↑Funktion). Mayr legt nahe, dass auf dieser Einteilung eine konsequente Wissenschaftssystematik der Biologie gegründet werden kann.[301]

In ähnlicher Absicht wie Mayr unterscheidet J. Huxley bereits 1942 drei verschiedene Aspekte biologischer Gegenstände, einen *mechanistisch-physiologischen* Aspekt (»how is the organ constructed, how does the process take place?«), einen *adaptiv-funktionalen* Aspekt (»what is the functional use of the organ or process, what is the biological meaning or value to the organism or the species?«) und einen *historischen* Aspekt (»what is the temporal history of the organ or process, what has been its evolutionary course?«).[302]

1963 greift N. Tinbergen die Einteilung Mayrs auf und erweitert sie in der Weise, dass er den historischen Aspekt von Huxley in einen ontogenetischen und einen phylogenetischen Teil differenziert. Tinbergen nennt die vier Probleme, die für die Biologie, und hier insbesondere für die Ethologie, grundlegend sind *Verursachung*, *Überlebenswert*, *Ontogenie* und *Evolution* (↑Funktion: Tab. 92).[303]

Eine eingeschränkte Allgemeinheit hat eine auf diesen »Fragen« oder »Problemen« der Biologie beruhende Einteilung, weil sie auf einer besonderen biologischen Teilwissenschaft, der Ethologie, beruht. Bestimmte Themen, wie die Ökologie, finden hier also keine Berücksichtigung. Bereits Tinbergen weist außerdem auf die Überlappung der einzelnen Bereiche hin. So betreffe die Frage des Überlebenswertes (die Tinbergen an anderer Stelle mit der nach der Funktion identifiziert) auch die der Ontogenie, und die Ontogenie lasse sich außerdem auch nicht immer von der Physiologie trennen, was sich besonders bei gelerntem Verhalten zeige.[304]

Systemtheoretische Einteilungen der Biologie

Als systemtheoretisch können solche Einteilungen der Biologie gelten, die sich von der Opposition von Form und Funktion lösen und auch nicht die organischen Hierarchien in den Mittelpunkt stellen, sondern die vom Begriff des Organismus als einem System von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen ausgehen. In diese Richtung weist die in ihrem Muster bemerkenswerte Einteilung der Biologie von Hegel. Sie bildet sich ausgehend von Hegels Begriff des Organismus: »Der Organismus ist [...] zu betrachten a) als die individuelle Idee, die in ihrem Prozesse sich nur auf sich selbst bezieht und innerhalb ihrer selbst sich mit sich zusammenschließt, – die Gestalt; b) als Idee, die sich zu ihrem Anderen, ihrer unorganischen Natur verhält und sie ideell in sich setzt, – die Assimilation; c) die Idee, als sich zum Anderen, das selbst lebendiges Individuum ist, und damit im Anderen zu sich selbst verhaltend, – Gattungsprozeß«.[305] Hier ist nicht mehr von Form und Funktion, sondern von dem Selbst und dem Anderen die Rede, und diese Unterscheidung stellt die Grundlage für Hegels Gliederung dar. Am Anfang der Einteilung steht der Selbstbezug des Organismus, dieser ist es, der den Ansatz der Biologie begründet. Der Umweltbezug zwecks der Selbsterhaltung (z.B. der Ernährung) und der Bezug zum Artgenossen zwecks der Fortpflanzung sind die beiden sich anschließenden Themen. Die drei Ideen können den heutigen Disziplinen Physiologie, Ethologie und Genetik (Fortpflanzungsbiologie) zugeordnet werden.

Hegels Dreiteilung findet eine Parallele in I. Kants Erläuterung seines Begriffs eines Naturzwecks in der ›Kritik der Urteilskraft‹ (1790). Am Beispiel eines Baumes führt Kant aus, dass ein Organismus in dreifacher Hinsicht als Naturzweck anzusehen ist[306]: erstens in der Erzeugung eines anderen Baumes der gleichen Art (Fortpflanzung, d.h. Gattungsprozess), zweitens in seinem Wachstum (Ernährung, d.h. Assimilation) und drittens in der wechselseitigen Abhängigkeit seiner Teile (Ganzheit, d.h. Gestalt). Kants Dreiteilung orientiert sich wiederum an einer Passage bei J.F. Blumenbach, der 1781 alle »Generation, Nutrition und Reproduction« als Ausdruck eines Bildungstriebes sieht.[307] Auch die Gliederung der ersten Kapitel von G.L.L. Buffons ›Histoire générale des animaux‹ (1749) weist eine ähnliche Einteilung auf (1. »Comparaison des Animaux & des Végétaux« [innere Organisation], 2. »De la Reproduction en général« [Fortpflanzung], 3. »De la nutrition & du developpement« [Ernährung und Wachstum]).[308]

Mitte des 19. Jahrhunderts findet sich eine damit verwandte systemtheoretische Einteilung bei I. Geoffroy Saint Hilaire. Er schlägt ebenfalls eine Dreiteilung der Biologie vor, die auf drei Typen von Gesetzen beruht: den *organologischen Gesetzen* (»lois organologiques«), die die inneren Verhältnisse der Organismen betreffen (»êtres organisés en eux mêmes ou dans leurs organes«), den *ethologischen Gesetzen* (»lois éthologiques«), die es mit den äußeren Manifestationen der Organismen zu tun haben (»manifestations vitales extérieurs des êtres organisés«), und den *geonomischen Gesetzen* (»lois géonémiques«), die die Beziehungen der Organismen zur Umwelt bzw. ihre geografische Verteilung betreffen (»distribution successive et actuelle des êtres organisés à la surface du globe terrestre«).[309] Für die moderne Terminologie prägt Geoffroy hier den Ausdruck ↑›Ethologie‹ und kontrastiert diese Wissenschaft der äußeren Lebenserscheinungen – oder genauer der Außenbeziehungen des Organismus – mit dem Studium der inneren Verhältnisse der Teile des Organismus, das den Gegenstand der Physiologie bildet.

Der Sache nach liegt die Unterscheidung von Physiologie und Ethologie schon bei X. Bichat (1800) vor. Denn Bichat stellt dem »organischen Leben«, das wesentlich in Stoffwechselvorgängen besteht, das »animalische Leben« gegenüber, in dem der Organismus »außerhalb seiner existiert« (»existe hors de lui«) und das in den Fähigkeiten der Sinneswahrnehmung, Lokomotion und Kommunikation besteht.[310] Ähnlich bestimmt auch der Physiologe F. Magendie die von ihm spezifizierten Beziehungsfunktionen (»fonctions de relations«) 1816 durch ihren Bezug zu den Umweltobjekten (»rapport avec les objets en-

		Art der Beziehung		
		Konstitution des Gegenstandes (Systemausgliederung)	Umweltbezug des Gegenstandes (Systemregulation)	
Gegenstand	Individuum	*Physiologie (Allelologie)*	*Ethologie (Perilogie)*	*Idiobiologie*
	Population	*Populationsbiologie (Demologie)*	*Ökologie (Meta-Allelologie)*	*Symbiologie*
		Systembiologie	*Homöostasebiologie*	

Tab. 41. Kreuzklassifikation zur Gliederung der Biologie nach systemtheoretischen Kriterien.

vironnans«).[311] Mitte des 19. Jahrhunderts wird diese Gegenüberstellung von C. Robin aufgenommen, und zwar durch Abgrenzung der Physiologie von einer Wissenschaft der Einflüsse der Umwelt auf die Organismen, die keinen besonderen Namen erhält (»science qui étudie l'influence du milieu, ou si l'on veut des agents extérieurs sur l'être vivant«).[312] Mit der Namensgebung der Ethologie durch I. Geoffroy Saint-Hilaire und ihrer wissenschaftlichen Etablierung in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird die systemtheoretische Einteilung der Biologie in Physiologie und Ethologie allgemein anerkannt.

Schließlich lassen sich auch antike Wurzeln für die systemtheoretischen Einteilungen der Biologie finden. Denn bereits der römische Arzt Galen gliedert die Körperteile der Tiere nach drei Funktionsbereichen: der Erhaltung des individuellen Lebens (z.B. Gehirn, Herz, Leber), dem Wohlbefinden und der Sinne, die die Relation zur Umwelt betreffen (z.B. Augen, Ohren, Nase, Hand), sowie der Fortpflanzung und der Erhaltung der Art (z.B. die inneren und äußeren Geschlechtsorgane).[313]

Organismus-Umwelt, Individuum-Population

Die Unterscheidung von Prozessen, die innerhalb eines Organismus stattfinden, und solchen, die auf die Organismus-Umweltrelation bezogen sind, bildet den Ansatzpunkt für eine systemtheoretische Einteilung der biologischen Subdisziplinen: Die *Physiologie* (oder »Allelologie; ↑Physiologie) untersucht den Organismus als ein sich selbst organisierendes Regulationssystem von Seiten seiner Geschlossenheit als funktionale und morphologische Einheit. Die *Ethologie* untersucht dieses System dagegen im Hinblick auf seine Offenheit und Relation zur Umwelt.

Mit der Etablierung der Populationsbiologie und Ökologie zu Beginn des 20. Jahrhunderts etabliert sich daneben die Unterscheidung von Individuum und Population als eine grundlegende Distinktion der Biologie. Berücksichtigung findet diese Unterscheidung in der Gliederung der Biologie durch H. Gams im Jahr 1918 (vgl. Abb. 58). Gams' oberste Einteilung trifft eine Zuordnung der biologischen Subdisziplinen zur ***Idiobiologie*** (»Lehre von den Einzelorganismen«) auf der einen Seite und *Biozönologie* (»Biocœnologie«; engl. später »biocoenology«[314]) oder ***Zönobiologie*** (»Cœnobiologie«: »Lehre von den Organismengesellschaften«) auf der anderen Seite (↑Biozönose).[315]

Analog zur ›Physiologie‹ für den Einzelorganismus verwendet Gams den Ausdruck *Symphysiologie* (»Korrelationslehre«) für die Dynamik der Organismengesellschaften.[316] Später ist für diesen Zweig der Biologie auch von der ***Synbiologie*** (Schwenke 1953[317]; engl. Bakker 1964: »synbiology«[318]) (↑Symbiose) die Rede. Bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts ist der Ausdruck ***Symbiologie*** in Gebrauch: Der Philosoph A. Stöhr verbindet mit diesem Begriff 1897 eine ökologische Bedeutung und definiert die Symbiologie als eine Disziplin, »welche die Wirkung eines Lebewesens auf ein anderes und die Rückwirkung des letzteren auf das erstere erforscht«.[319] Von Seiten biologischer Autoren wird der Ausdruck seit den 1930er Jahren erneut vorgeschlagen (Dudich 1938; Friederichs 1957; Balogh 1958; Stugren 1986).[320]

U.A. Corti differenziert 1925 allgemein zwischen »Idiologie (Lehre von den Einzelwesen)« und »Eidologie (Lehre von den Arten)« und speziell für die Biologie zwischen *Idiobiologie* und *Eidobiologie* (letzere abgeleitet von griech. ›εἶδος‹ »Art, Spezies«).[321]

Der grundlegende Begriff der Synbiologie ist der der ↑Population: eine Gruppe von Organismen, die gemeinsam eine (Nahrungs-)Ressource nutzen und zusammen Nachkommen zeugen können. Das Konzept der Population bildet die grundlegende Einheit zur Erklärung der Veränderung von Organismen in der Evolutionstheorie, die damit einen Zweig der *Populationsbiologie* (oder »Demologie«) bildet (↑Population). Die Wechselwirkung von Populationen verschiedener Arten stellt schließlich den Gegenstand der *Ökologie* dar: Sie klärt, inwieweit die systematischen Wirkungen von verschiedenartigen Organismen auf einander als Komponenten von organisierten und regulierten (Super-)Systemen beurteilt werden können (↑Ökosystem).

Die sich damit ergebende Vierteilung der Biologie lässt sich in einer Kreuztabelle überblicken (vgl. Tab. 41).[322] Die Unterscheidung der vier Grunddisziplinen der Biologie kann auch mittels einfacher Grafiken verdeutlicht werden (↑Vorwort: Abb. 4). Die Physiologie betrifft die Wechselbedingung der Teile in einem organisierten System, das als Kreislauf mit vier aufeinander wirkenden Teilen symbolisiert werden kann; die Ökologie behandelt die dazu parallele Organisation organisierter Systeme (oder auch von Populationen organisierter Systeme); die Ethologie hat es mit der vom Organismus ausgehenden Regulation der Wirkung der Umwelt auf ihn zu tun; und die Populationsbiologie schließlich behandelt die Prozesse der Populationskonstitution und -regulation, an erster Stelle die Fortpflanzung; sie beschreibt damit auch das Phänomen der Evolution, das in seiner einfachsten Form als differenzielle Reproduktion von zwei Typen symbolisiert werden kann.

Nachweise

1 Vgl. Kanz, K.T. (2002). Von der BIOLOGIA zur Biologie. Zur Begriffsentwicklung und Disziplingenese vom 17. bis zum 20. Jahrhundert. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 9-30.
2 Olearius, J. (1666). Biologia. Das schnellfliegende menschliche Leben unter ausser und in dem sichtbaren geistlichen und ewigen Freuden-Himmel; ders. (1669). Gymnasium Euthanasias. Christliche Sterbeschule in welcher die nothwendige Vorbereitung Schuldige Erweisung und freudenreiche Erfolgung der unfehlbaren seligen Sterbekunst nebst beygefügter Nosographia und beständigen Krancken-Trost wie auch Biologia und Diaeta Betrachtung des schnellfliegenden menschlichen Lebens und nothwendigen Anstalt desselben aus Gottes Wort gezeigt wird.
3 Herrward, J.C. [1686]. Biologia. Das schnelfliegende menschliche Leben [Leichenpredigt auf Johann Georg I., Herzog von Sachsen-Anhalt].
4 Linné, C. von (1736). Bibliotheca botanica (München 1968): 148; vgl. Barsanti, G. (1994). Lamarck and the birth of biology 1740-1810. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840, 47-74: 56.
5 Planer, J.J. (1771). Versuch einer teutschen Nomenclatur der Linneischen Gattungen zur Uebersetzung der Generum plantarum Linnei; vgl. Kanz, K.T. (2000). Zur Frühgeschichte des Begriffs »Biologie«. Die botanische Biologie (1771) von Johann Jakob Planer (1743-1789). In: Höxtermann, E., Kaasch, J., Kaasch, M. & Kinzelbach, R.K. (Hg.). Berichte zur Geschichte der Hydro- und Meeresbiologie und weitere Beiträge zur 8. Jahrestagung der DGGTB in Rostock 1999, 269-282: 272.
6 Hanov, M.C. (1766). Philosophiae naturalis sive physicae dogmaticae, tomus III, continens geologiam, biologiam, phytologiam generalem et dendrologiam vel terrae, rerum viventium et vegetatium in genere, atque arborum scientiam; vgl. McLaughlin, P. (2002). Naming biology. J. Hist. Biol. 35, 1-4.
7 Lawrence, W. (1819/44). Lectures on Physiology, Zoology and the Natural History of Man: 42; vgl. OED; Schiller, J. (1980). Physiology and Classification: 92.
8 Rauber, A. (1896). Die Lehren von Victor Hugo, Leo Tolstoj und Emile Zola über die Aufgaben des Lebens vom biologischen Standpunkte aus betrachtet: 12.
9 Vgl. Herzhoff, B. (1999). Das Erwachen des biologischen Denkens bei den Griechen. In: Wöhrle, G. (Hg.). Geschichte der Mathematik und der Naturwissenschaften in der Antike, Bd. 1. Biologie, 13-49; Eijk, P. J. van der (1999). Hippokratische Beiträge zur antiken Biologie. In: Wöhrle, G. (Hg.). Geschichte der Mathematik und der Naturwissenschaften in der Antike, Bd. 1. Biologie, 50-73; Görgemanns, H. (1999). Biologie bei Platon. In: Wöhrle, G. (Hg.). Geschichte der Mathematik und der Naturwissenschaften in der Antike, Bd. 1. Biologie, 74-88; Fuente Freyre, J.A. de la (2002). La biología en la antigüedad y la edad media.
10 Vgl. Grene, M. (1972). Aristotle and modern biology. J. Hist. Ideas 33, 395-424; Kullmann, W. (1979). Die Teleologie in der aristotelischen Biologie; ders. (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft.
11 Aristoteles, De part. anim. 644b-645a.
12 Aristoteles, De anima 412a ff.; vgl. Hilt, A. (2005). Ousia, Psyche, Nous. Aristoteles' Philosophie der Lebendigkeit.
13 Aristoteles, De an. 411b; 413b; De part. anim. 682a f.
14 Aristoteles, De part. anim. 640a2.
15 Vgl. Detel, W. (1993). Erläuterungen zu Aristoteles' Analytica posteriora. In: Aristoteles, Werke in deutscher Übersetzung, Bd. 3, Teil II.
16 Vgl. Gotthelf, A. (1987). First principles in Aristotle's Parts of Animals. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 167-198; Detel, W. (1997). Why all animals have a stomach. Demonstration and axiomatization in Aristotle's *Parts of Animals*. In: Kullmann, W. & Föllinger, S. (Hg.). Aristotelische Biologie, 63-84; Lennox, J.G. (2001). Putting philosophy of science to the test: the case of Aristotle's biology. In: ders. (2001). Aristotle's Philosophy of Biology, 98-109.
17 Darwin, C. [Brief an W. Ogle vom 22. Feb. 1882]; vgl. Gotthelf, A. (1999). Darwin on Aristotle. J. Hist. Biol. 32, 3-30: 4.
18 Vgl. Gotthelf (1999): 21.
19 Medawar, P. & Medawar, J. (1983). Aristotle to Zoos. A Philosophical Dictionary of Biology: 28f.
20 Lennox, J.G. (1995). The disappearance of Aristotle's biology: a Hellenistic mystery. In: ders. (2001). Aristotle's Philosophy of Biology, 110-125.
21 Meyer, A. (1934). Ideen und Ideale der biologischen Erkenntnis: 25.
22 Loeb, J. (1911). Das Leben. Vortrag gehalten auf dem Ersten Monisten-Kongresse: 6f.
23 Roose, T.G.A. (1797). Grundzüge der Lehre von der Lebenskraft: III; vgl. Dittrich, M. (1974). Progressive Elemente in den Lebensdefinitionen der romantischen Naturphilosophie. Communicationes de Historia Artis Medicinae, Budapest 73/74, 73-85: 80.
24 Burdach, C.F. (1800). Propädeutik zum Studium der gesammten Heilkunst: 62.
25 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertzte, Bd. 1: 4.
26 Lamarck, J. B. de (1801-02). Hydrogéologie, ou recherches sur l'influence qu'ont les eaux sur la surface du globe terrestre: 8; vgl. Barsanti, G. (1994). Lamarck and the birth of biology 1740-1810. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840, 47-74: 56.
27 Lamarck, J.B. de [ca. 1812]. Biologie ou considerations sur la nature, les facultés, les développemens et l'origine des corps vivans (Druck in: Grassé, P.-P. (1944). La biologie. Texte inédit de Lamarck. Rev. scientif. 82, 267-276): 269.
28 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 382; 377; vgl. ders. [ca. 1812]: 271.
29 Lamarck, J.B. de (1815-22). Histoire des animaux sans vertèbres, 7 Bde.: I, 315.
30 Sonntag, M. (1991). Die Seele und das Wissen vom Lebenden. Zur Entstehung der Biologie im 19. Jahrhundert. In: Jüttemann, G., Sonntag, M. & Wulf, C. (Hg.). Die Seele. Ihre Geschichte im Abendland, 293-318: 295.

31 Foucault, M. (1966). Les mots et les choses (dt. Die Ordnung der Dinge, Frankfurt/M. 1974): 207.
32 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 36.
33 Lepenies, W. (1976). Das Ende der Naturgeschichte: 29.
34 Kanz, K.T. (2006). „ … die Biologie als die Krone oder der höchste Strebepunct aller Wissenschaften.“ Zur Rezeption des Biologiebegriffs in der romantischen Naturforschung (Lorenz Oken, Ernst Bartels, Carl Gustav Carus). NTM 15, 77-92.
35 Fichte, J.G. (1806). Ueber das Wesen des Gelehrten (AA, Bd. I, 8, 37-139): 71.
36 Oken, L. (1805). Abriß des Systems der Biologie: ix.
37 Pierer, J.F. (1816). Biologie. In: Medizinisches Realwörterbuch, Bd. 1, 771-773: 772; vgl. Kanz (2006): 85.
38 Fodéra, M. (1826). Discours sur la biologie, ou science de la vie.
39 Runge, F.F. (1821). Materialien zur Phytologie, 2. Lieferung: 3f. (Kap. 1)
40 a.a.O.: 37.
41 Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3.
42 Vgl. Robin, C. (1850). [Vorwort]. Comptes rendus des séances et mémoires de la Société de Biologie pendant l’année 1849, i-xi
43 Blainville, D. de (1829). Cours de physiologie générale et compare, Bd. 1: 2-5.
44 a.a.O.: 18f.
45 Delpino, F. (1867). Pensieri sulla biologia vegetale, sulla tassonomia, sul valore tassonomico dei caratteri biologici, e proposta di un genere nuova. Nuovo Cimento, Giorn. Fis. Chim. Stor. Nat. 25, 284-304; 321-398.
46 Vgl. Wiesner, J. (1889). Biologie der Pflanzen; Ludwig, F. (1895). Lehrbuch der Biologie der Pflanzen.
47 Jaeger, G. (1871). Lehrbuch der allgemeinen Zoologie I. Abth. Zoochemie und Morphologie: VI f.
48 Dahl, F. (1898). Experimentell-statistische Ethologie. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 8, 121-131: 122.
49 Wasmann, E. (1901). Biologie oder Ethologie? Biol. Centralbl. 21, 391-400: 399.
50 a.a.O.: 397; ähnlich auch: Doflein, F. (1901/16). Lehrbuch der Protozoenkunde: 303.
51 Vgl. z.B. Haeckel, E. (1872). Biologie der Kalkschwämme; Bischoff, H. (1927). Biologie der Hymenopteren. Eine Naturgeschichte der Hautflügler; Frahm, J.-P. (2001). Biologie der Moose.
52 Gegenbaur, C. (1876). Die Stellung und Bedeutung der Morphologie. Morphol. Jahrb. 1, 1-19: 17.
53 Haeckel, E. (1890). Plankton-Studien. Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der pelagischen Fauna und Flora: 19.
54 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, vol. 2: 75 und passim.
55 Bernard, C. (1875). Définition de la vie. Les théories anciennes et la science moderne. In: ders. (1878). La science expérimentale, 149-212: 182.
56 a.a.O.: 183.
57 Peirce, C.S. [1904]. [Classification of science]. In: Pape, H. (1993). Final causality in Peirce’s semiotics and his classification of the sciences. Trans. C.S. Peirce Soc. 29, 581-607: 607.
58 Driesch, H. (1893/1911). Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie; ders. (1909/28). Philosophie des Organischen: 125.
59 Sapper, K. (1935-36). Die Biologie als autonome Wissenschaft, 2 Teile. Acta Biotheor. 1 & 2, 41-46 & 12-18; Ayala, F.J. (1968). Biology as an autonomous science. Amer. Sci. 56, 207-221; Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 13; Mayr, E. (2005). What Makes Biology Unique? Considerations on the Autonomy of a Scientific Discipline.
60 Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 6.
61 a.a.O.: 34.
62 Lange, M. (2004). The autonomy of functional biology: a reply to Rosenberg. Biol. Philos. 19, 93-109: 108.
63 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 77.
64 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 368ff.
65 Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 149f.; 176.
66 Dobzhansky, T. (1964). Biology, molecular and organismic. Amer. Zool. 4, 443-452: 449; vgl. ders. (1973). Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. Amer. Biol. Teach. 35, 125-129.
67 Haeckel, E. (1877). Ueber die heutige Entwickelungslehre im Verhältnisse zur Gesammtwissenschaft. Amtl. Ber. 50. Vers. Deutsch. Naturf. Ärzte 50, 14-22: 16.
68 a.a.O.: 15.
69 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 260.
70 ebd.
71 a.a.O.: 617.
72 Kroner, R. (1919). Das Problem der historischen Biologie: 34f.
73 a.a.O.: 29.
74 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 261.
75 Ballauff, T. (1949). Das Problem des Lebendigen: 58; Heberer, G. (1960). Die Historizität als Wesenszug des Lebendigen. Philos. nat. 6, 145-152: 145.
76 Ehrenberg, R. (1923). Theoretische Biologie vom Standpunkt der Irreversibilität des elementaren Lebensvorganges: 3.
77 Homberger, D.G. (1998). Was ist Biologie? In: Dally, A. (Hg.). Was wissen Biologen schon vom Leben? Loccumer Protokolle 14, 11-28: 17.
78 a.a.O.: 18.
79 Pringle, J.W.S. (1963). The Two Biologies. Inaugural Lecture, Oxford.
80 Winther, R.G. (2006). Parts and theories in compositional biology. Biol. Philos. 21, 471-499: 495.
81 Elektromedizin, Biomedizin und Technik [Zeitschrift]. Berlin 1970.
82 Dorland, W.A.N. (1923). The American Illustrated Me-

dical Dictionary (12. Aufl.): 172.
83 Vollmer, G. (1991). Die vierte bis siebte Kränkung des Menschen. Gehirn, Evolution und Menschenbild. Philos. Nat. 29, 118-134: 131; vgl. Präve, P. (Hg.) (1992). Jahrhundertwissenschaft Biologie?!; Sitte, P. (Hg.) (1999). Jahrhundertwissenschaft Biologie.
84 Sitte, P. (2003). Die Biologie als Schlüsselwissenschaft in der modernen Gesellschaft.
85 Bammé, A. (1989). Wird die Biologie zur Leitwissenschaft des ausgehenden 20. Jahrhunderts? Naturwiss. 76, 441-446; vgl. Potthast, T. (2007). Was bedeutet „Leitwissenschaft"? Und übernehmen Biologie oder die „Lebenswissenschaften" diese Funktion für das 21. Jahrhundert? In: Berendes, J. (Hg.) Autonomie durch Verantwortung. Impulse für die Ethik in den Wissenschaften, 285-318.
86 Heynig, J.G. (1824). Der teutsche Sokrates aus dem Voigtland, Bd. 7: 11.
87 Kretschmayr, H. (1906). Lamprechts „Deutsche Geschichte". Österreichische Rundschau 6, 241-252: 243.
88 Goldscheid, R. (1915). Die Organismen als Ökonomismen. In: Adler, M. (Hg.). Festschrift für Wilhelm Jerusalem zu seinem 60. Geburtstag, 81-99: 82.
89 Schlieben-Lange, B. (1958/73). Soziolinguistik. Eine Einführung: 57.
90 Amery, C. (1977). Bekennen Sie sich zu den besten Traditionen des europäischen Katholizismus! An die Deutsche Bischofskonferenz in Fulda. In: Duve, F., Böll, H. & Staeck, K. (Hg.). Briefe zur Verteidigung der Republik, 11-15: 12; Trepl, L. (1983). Ökologie – eine grüne Leitwissenschaft? Über Grenzen und Perspektiven einer modischen Disziplin. Kursbuch 74, 6-27; ders. (1987) Geschichte der Ökologie: 226.
91 Goldscheid (1915): 81.
92 Bergmann, E. (1922). Der Geist des XIX. Jahrhunderts: 81.
93 Engels, E.-M. (2000). Darwins Popularität im Deutschland des 19. Jahrhunderts. Die Herausbildung der Biologie als Leitwissenschaft. In: Barsch, A. & Hejl, P.M. (Hg.). Menschenbilder. Zur Pluralisierung der Vorstellung von der menschlichen Natur (1850-1914), 91-145: 92.
94 F.G. (1884). [Rez. Preyer, W. (1884). Éléments de physiologie générale]. Le Livre 5, 772-773: 773.
95 Lapham, W.-G. (1880). Le Pelomyxa palustris. Journal de Micrographie 4, 290-296: 295.
96 Stein, L. (1899). Gefühlsanarchie. Beitrag zur Psychologie des Mysticismus. Deutsche Revue über das gesamte nationale Leben der Gegenwart 24 (Nov.), 164-188: 184; ebenso ders. (1899). An der Wende des Jahrhunderts: 325.
97 Eisler, R. (1904). Wörterbuch der philosophischen Begriffe, Bd. 1: 656.
98 Glaser, O. (1915). Review: Uexküll, J. von (1913). Bausteine einer biologischen Weltanschauung. Science 41, 324-327: 326.
99 Shaw, G.B. (1921). Back to Methuselah, a Metabiological Pentateuch (Leipzig 1922): 71.
100 Meyer-Abich, A. (1963). Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie: 291; vgl. auch: Wheeler, W.M. (1923). The dry-rot of our acacemic biology. Science 57, 61-71: 67; Lehmann, F.M. (1935). Logik und System der Lebenswissenschaften: 102.
101 Hucklenbroich, P. (1978). Theorie des Erkenntnisfortschritts. Zum Verhältnis von Erfahrung und Methoden in den Naturwissenschaften: 354; Weingarten, M. (1985). Evolutionstheorien – Orthogenese – Organismus. Einige Materialien. In: Bayertz, K. (Hg.) Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie (= Aufsätze und Reden der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft 35), 39-56: 52; 53; vgl. Gutmann, W.F. (1993). Wissenschaftstheoretische Grundlagen der Biotheorie. Biol. Zentralbl. 112, 108-115: 109; 112; 113; Gutmann, M. (1996). Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand: 153; Weingarten, M. (1995). Prototheorien in der Biologie – Grundzüge. In: Jelden, E. (Hg.). Prototheorien – Praxis und Erkenntnis?, 135-146.
102 Janich, P. (1995). Protobiologie. In: Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Bd. 3, 368-369: 368.
103 ebd.
104 McEwen, J.W. (1887). Protobiology, or The Philosophy of Life; ders. (1886). Protobiology, or The Source of Organic Life.
105 Lapham, W.-G. (1880). Le Pelomyxa palustris. Journal de Micrographie 4, 290-296: 295; vgl. auch Anonymus (1898). [Rez: Le Dantec, F. (1897). La forme spécifique. Types d'êtres unicellulaires]. Revue scientifique 9 (4. sér.), 127.
106 d'Herelle, F. (1925). Les ultravirus et l'immunité antivirulique. Nederlandsch maandschrift voor geneeskunde 13, 33-68; 69-110: 74.
107 Anonymus (1949). News and notes. Science 109, 298; Rakieten, M.L. (1932). The preservation of a polyvalent Staphylococcus bacteriophage. Science 76, 85-86: 86.
108 Pesch, K.L. (1926). [Rez. d'Herelle, F. (1925). Les ultravirus et l'immunité antivirulique]. Zentralblatt fuer die gesamte Hygiene und ihre Grenzgebiete 12, 449.
109 Cairns-Smith, A.G., Kaplan, I.R. & Fellgett, P. (1975). A case for an alien ancestry. Proc. Roy. Soc. London Ser. B 189, 249-274: 269.
110 Matsuno, K., Dose, K., Harada, K. Rohlfing, D.L. (eds.) (1984). Molecular Evolution and Protobiology.
111 Prübusch, R. (1929). Zur Systematik und Nomenklatur in der Parabiologie. Z. Parapsychol. 56, 697-713: 710.
112 a.a.O.: 708.
113 Uexküll, J. von (1950). Das allmächtige Leben: 37.
114 Mainx, F. (1955). Foundations of Biology: 58ff.
115 Perty, M. (1861). Die mystischen Erscheinungen der menschlichen Natur: 150.
116 Anonymus (1864). [Rez. De Morgan, S.E. (1863). From Matter to Spirit]. Church and State Review 4, 174-176: 176.
117 Werner, K. (1886). Die italienische Philosophie des neunzehnten Jahrhunderts, Bd. 5. Die Selbstvermittelung des nationalen Culturgedankens in der neuzeitlichen italienischen Philosophie: 220; vgl. Eucken, R. (1912). Erkennen und Leben: 52; Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 217; Bauch, B. (1923). Wahrheit, Wert und Wirklichkeit: 497.
118 Anonymus (1902). Proceedings of the First Meeting of the American Philosophical Association. Philos. Rev. 11,

264-283: 279.

119 Public Opinion 25 Jan. 1924: p. 81; nach OED.

120 Markschies, C. (2005). Ist Theologie eine Lebenswissenschaft?: 6.

121 Meiners, C. (1800). Allgemeine kritische Geschichte der ältern und neuern Ethik oder Lebenswissenschaft; nebst einer Untersuchung der Fragen: Gibt es dann auch wirklich eine Wissenschaft des Lebens? Wie sollte ihr Inhalt, wie ihre Methode beschaffen seyn?

122 Pierer, J.F. (1816). Biologie. In: Medizinisches Realwörterbuch, Bd. 1, 771-773: 771; vgl. auch Runge, F.F. (1824). Zur Lebens- und Stoffwissenschaft des Thieres.

123 Klages, L. (1921). Vom Wesen des Bewußtseins: aus einer lebenswissenschaftlichen Vorlesung; Lutz, K. (1927). Erziehung und Leben: die Begründung einer lebenswissenschaftlichen Pädagogik.

124 Beratalanffy, L. von (1930). Lebenswissenschaft und Bildung: 8.

125 Lehmann, F.M. (1935). Logik und System der Lebenswissenschaften; Junge, R. (1937). System der Lebensphilosophie. Eine Einheitswissenschaft als Grundlage aller spezifischen Lebenswissenschaften.

126 Anonymus (1884). The biological institute at Philadelphia. Science 3, 617-618: 618; Hunter, G.W. (1941). Life Science. A Social Biology; Claus, W.D. (ed.) (1958). Radiation, Biology and Medicine. Selected Reviews in the Life Sciences; Graubard, M.A. (1959). The Foundations of Life Science.

127 Norton, W.H. (1901). The relation of physical geography to other science subjects. Science 14, 205-210: 210.

128 Markl, H. (2001). Freiheit, Verantwortung, Menschenwürde: Warum Lebenswissenschaften mehr sind als Biologie. Jahrbuch der Max-Planck-Gesellschaft 2001, 11-23: 13f.

129 Assheuer, T. (2002). Das Leben wird's richten. Die Zeit 10/2002.

130 Cullinan, F.P. (1952). Annual Meeting of the American Institute of Biological Sciences. AIBIS Bulletin 2, 20-24: 20; vgl. Anonymus (1951). News and Notes. Science 113, 613-616: 615: »Bio Sciences Group« des Office of Naval Research.

131 BioScience (Washington, D.C.) 1.1964-; Technische Informationsbibliothek Hannover (Hg.) (1965). Verzeichnis der im Lesesaal der Abteilung Chemie, Geo- und Biowissenschaften aufgestellten Zeitschriften; Marienfeld, H. (1969). Biowissenschaften, Biotechnik: Biosciences, biotechnology: Bibliographie – Bibliographies; Dahm, E. (1974). Objektive Entwicklungsprozesse im Fortschritt der wissenschaftlichen Erkenntnis und interdisziplinären Forschung. In: Kröber G. et al. (Hg.). Wissenschaft und Forschung im Sozialismus, 517-534: 517f.

132 Montaigne, M. (1817). Stimme der Wahrheit und Weisheit aus der Vorzeit. Ein Beitrag in anthropologischer Hinsicht für die praktisch Welt- und Lebenskunde, zum Hausbedarf für Jedermann; Reich, G.C. (1847). Lehr-Versuch der Lebenskunde, in Berichtigung ihrer Rechnungsfehler, und möglichst richtiger Beantwortung der allerwichtigsten Lebensfragen.

133 Busch, J.D. (1806). System der theoretischen und practischen Thierheilkunde, Bd. 1: 15.

134 Pierer, J.F. (1816). Biologie. In: Medizinisches Realwörterbuch, Bd. 1, 771-773: 771f.; vgl. auch Jourdan, A.J.L. (1837). Dictionnaire des termes usités dans les sciences naturelles: 84.

135 Foerster, F.W. (1904). Lebenskunde. Ein Buch für Knaben und Mädchen; Teichmann, E. (1905). Vom Leben und vom Tode. Ein Kapitel aus der Lebenskunde.

136 Melvill, J. (1600). The diary of Mr. James Melvill, 1556-1601 (Edinburgh 1842): 331.

137 Schuster, C.W.T. (1842). Neues und vollständiges Wörterbuch der deutschen und französischer Sprache: 121.

138 Kaltschmidt, J.H. (1843/70). Neuestes und vollständigstes Fremdwörterbuch: 114.

139 Stejneger, L. (1901). Scharff's history of the European fauna. Amer. Nat. 35, 87-116: 89.

140 Whitford, H.N. (1901). The genetic development of the forests of northern Michigan; a study in physiographic ecology. Bot. Gaz. 31, 289-325: 293.

141 Clements, F. (1905). Research Methods in Ecology: 19; ders. (1907). Plant Physiology and Ecology: 5.

142 Schaxel, J. (1922). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie (2. Aufl.): 332; vgl. 350 [noch nicht in der 1. Aufl. 1919!]; Schmid, E. (1923). Vegetationsstudien in den Urner Reußtälern: 5; 11; 12; Escherich, K. (1930). Das neue Gesicht der Forstentomologie. Forstwiss. Zentralbl. 128, 525-546: 526; Trapnell, C.G. (1933). Vegetation types in Godthaab fjord: in relation to those in other parts of West Greenland, and with special reference to Isersiutilik. J. Ecol. 21, 294-334: 297; Peus, F. (1954). Auflösung der Begriffe »Biotop« und »Biozönose«. Deutsch. Entomol. Z. N.F. 1, 271-308: 275; Wurmbach, H. (1957). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1. Allgemeine Zoologie und Ökologie: 358.

143 Schaxel (1919/22): 332.

144 Johnson, M.S. (1926). Activities and Distribution of Certain Wild Mice in Relation to Biotic Communities.

145 Janich, P. (1999). Kritik des Informationsbegriffs in der Genetik. Theor. Biosci. 118, 66-84: 80; vgl. Gutmann, M. (2005). Biologie und Lebenswelt. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 400-417: 404.

146 Hanov, M.C. (1766). Philosophiae naturalis sive physicae dogmaticae, tomus III, continens geologiam, biologiam, phytologiam generalem et dendrologiam vel terrae, rerum viventium et vegetatium in genere, atque arborum scientiam; vgl. McLaughlin, P. (2002). Naming biology. J. Hist. Biol. 35, 1-4.

147 Burdach, C.F. (1809). Der Organismus menschlicher Wissenschaft und Kunst: 21; 60; vgl. Schmid, G. (1935). Über die Herkunft der Ausdrücke Morphologie und Biologie. Nova Acta Leopoldina N.F. 2, 597-620: 607.

148 Burdach (1809): 21.

149 Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3: 375.

150 a.a.O.: 239.

151 Preyer, W. (1883). Elemente der allgemeinen Physiologie: 21.

152 ebd.

153 Haacke, W. (1886-87). Biologie, Gesammtwissen-

schaft und Geographie. Biol. Centralb. 6, 705-718: 711.
154 Haeckel, E. (1916). Fünfzig Jahre Stammesgeschichte. Zitiert nach: Heberer, G. (Hg.) (1968). Der gerechtfertigte Haeckel, 365-402: 372.
155 Haeckel, E. (1894-96). Systematische Phylogenie, 3 Bde.: I, 2; vgl. auch ders. (1891). (1874/91). Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen: 96.
156 Haeckel, E. (1868/98). Natürliche Schöpfungsgeschichte, 2 Bde.: II, 793; noch nicht in der 7. Aufl. (1879)!
157 ebd.
158 Haeckel. E. (1874/1903). Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen, 2 Bde.: I, 100.
159 Wasmann, E. (1906). Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie: 5.
160 a.a.O.: 6.
161 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 3.
162 Naef, A. (1923). Kritische Biologie und ihre Gliederung. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 68, 329-334: 330.
163 Rothschuh, K. (1959). Theorie des Organismus. Bios. Psyche. Pathos: 53.
164 a.a.O.: 68.
165 Rothschuh, K.E. (1936). Theoretische Biologie und Medizin: 118.
166 Rothschuh (1959): 75; vgl. auch ders. (1971). Bionomie. Hist. Wb. Philos 1, 945-947.
167 Gutmann, W.F. & Bonik, K. (1981). Kritische Evolutionstheorie: 14; 114; Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung: 32; Gutmann, M. (1996). Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand: 246; Janich, P. & Weingarten, M. (1999). Wissenschaftstheorie der Biologie: 213.
168 Weber, H. (1954). Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. Verh. deutsch. Zool. Ges. 1954 (= Zool. Anz. Suppl. 18), 137-159: 138.
169 Vgl. Gutmann, W.F. (1972). Die Hydroskelett-Theorie. Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges. 21; vgl. Hertler, C. (2001). Morphologische Methoden in der Evolutionsforschung.
170 Gutmann (1989): 35.
171 Gutmann & Bonik (1981): 14.
172 a.a.O.: 114.
173 Hofmann, C. (1938). Freilandstudien über Auftreten, Bionomie, Ökologie und Epidemiologie der Weißtannenlaus *Dreyfusia <Chermes> nüsslini* C.B.; Kotter, H. (2006). Bionomie und Verbreitung der autochthonen Fiebermücke *Anopheles plumbeus* (Culicidae) und ihrer Vektorkompetenz für *Plasmodium falciparum*, Erreger der Malaria tropica.
174 Lankester, E.R. (1888). Zoology. In: Encyclopaedia Britannica (9th ed.) 24, 799-820: 803.
175 Vgl. Largent, M.A. (1999). Bionomics: Vernon Lyman Kellogg and the defence of darwinism. J. Hist. Biol. 32, 465-488.
176 Feuereisen, K.G. (Hg.) (1780). Pflanzen-Organologie, oder: Etwas aus dem Pflanzenreiche, insonderheit die sonderbare Würkungen des Nahrungssaftes in den Gewächsen.
177 Eckhartshausen, K. von (1795). Probaseologie oder praktischer Theil der Zahlenlehre der Natur: 201.
178 Wilmans, C.A. (1799). Ueber medicinische Kunst und ihre Methodologie. Arch. Physiol. 3, 202-348: 256.
179 Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, Bd. 2: 19.
180 Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). Histoire naturelle générale des règnes organiques, 3 Bde.: I, XXIf.
181 Schleiden, M.J. (1842-43). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde.: II, 436.
182 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 43.
183 Feyerabend, O. (1939/56). Das organologische Weltbild; vgl. Jacob, W. (1984). Organologie. Hist. Wb. Philos. 6, 1362-1363.
184 Schmid, C.C.E. (1798-1801). Physiologie philosophisch bearbeitet, 3 Bde.: I, 69; vgl. auch Schelver, F.J. (1800). Elementarlehre der organischen Natur, Theil 1. Organonomie.
185 Lewin, K. (1922). Der Begriff der Genese in Physik, Biologie und Entwicklungsgeschichte: 73; Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie: 49f.
186 Praetorius, M. (1619). De organographia.
187 Goldbeck, J.C. (1806). Die Metaphysik des Menschen: Überschrift 2. Kapitel.
188 Candolle, A.-P. de (1813). Théorie élémentaire de la botanique: 19; ders. (1827). Organographie végétale, 2 Bde.
189 Candolle, A. de (1880). La phytographie ou l'art de décrire les végétaux considerés sous différentes points de vue.
190 Goebel, K. (1898-1901). Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen.
191 Freig, J.T. (1579). Quæstiones physicæ: 1075.
192 Agobardus Lugdunensis (9. Jh.). De picturis et imaginibus: 21; vgl. auch Châteillon, S. (1578). Sebastianis Castellionis defensio (in: Sebastiani Castellionis Dialogi): 24.
193 Severinus, M.A. (1645). Zootomia Democritea: 125; vgl. Bäumer, Ä. (1991). Geschichte der Biologie, Bd. 2: 257ff.; auch Schmid (1798-1801): I, 19.
194 Hernández, F. (1649). Rerum medicarum Novæ Hispaniæ thesaurus seu Plantarum animalium mineralium Mexicanorium historia: 939; Plukenetius, L. (1691). Phytographia sive stirpium illustriorum; Munting, A. (1702). Phytographia curiosa, exhibens arborum, fruticum, herbarum et florum icones; Wildenow, C.L. (1794). Phytographia seu descriptio rariorum minus cognitarum plantarum; Heusinger, K.F. von (1822). System der Histologie, Theil 1: 8.
195 Martin, B. (1735). The Philosophical Grammar: 244; vgl. auch Las, M. De (1783). Phytographie universelle; Bertholon, P. (1783). De l'électricité des végétaux: 280.
196 Schmid (1798-1801): I, 19.
197 a.a.O.: 69.
198 Goethe, J.W. von (ca. 1796). Betrachtung über Morphologie (LA, Bd. I, 10, 137-144): 139.
199 a.a.O.: 142.

200 Schmid (1798-1801): I, 2.
201 a.a.O.: 12.
202 a.a.O.: 19.
203 a.a.O.: 68.
204 Burdach, C.F. (1809). Der Organismus menschlicher Wissenschaft und Kunst: 60f.
205 Lederberg, J. (1960). Exobiology: approaches to life beyond the earth. Science 132, 393-400; vgl. Space Res. 1 (1960), 1153; Daily Tel. 14. Jan. 1960, 11/1 (nach OED 1989).
206 Heinlein, R.A. (1954). The Star Beast; Heinlein, R.A. & Wooster, H. (1961). "Xenobiology". Science 134, 223-225; vgl. Freitas, R.A. Jr. (1983). Naming extraterrestrial life. Nature 301, 106.
207 Lipman, C.B. (1932). Are there living bacteria in stony meteorites? Amer. Mus. Novitates 588.
208 Farrell, M.A. (1933). Living bacteria in ancient rocks and meteorites. Amer. Mus. Novitates 645.
209 Shklovskii, I.S. & Sagan, C. (1966). Intelligent Life in the Universe; Sullivan, W. (1966). We Are Not Alone.
210 Cocconi, G. & Morrison, P. (1959). Searching for interstellar communications. Nature 184, 844-846.
211 Shermer, M. (2002). Why ET hasn't called. Sci. Amer. Aug./2002, 33.
212 Salisbury, F.B. (1962). Martian biology. Science 136, 17; Sinton, W.M. (1963). Evidence of the existence of life on Mars. Adv. Astron. Sci., 15, 543.
213 Kvenvolden, K. et al. (1970). Evidence for extraterrestrial animo-acids and hydrocarbons in the Murchison meteorite. Nature 228, 923-926.
214 Siegel, S.M.L. et al. (1963). Martian biology: the eperimentalist's approach. Nature 197, 329-331.
215 Schulze-Makuch, D. & Irwin, L.N. (2004). Life in the Universe: Expectations and Constraints; dies. (2006). The prospect of alien life in exotic forms on other worlds. Naturwissensch. 93, 155-172.
216 Anonymus (1882). Zoology. Amer. Nat. 16, 813-822: 813; Bessey, C.E. (1888). Review: Davis, J.R.A. (1888). A Text-Book of Biology. Amer. Nat. 22, 1096-1097: 1096.
217 Reinke, J. (1901). Einleitung in die theoretische Biologie: III.
218 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie.
219 Ehrenberg, R. (1923). Theoretische Biologie vom Standpunkt der Irreversibilität des elementaren Lebensvorganges.
220 Rothschuh, K.E. (1936). Theoretische Biologie und Medizin.
221 Bertalanffy, L. von (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.
222 Beratalanffy, L. von (1930). Lebenswissenschaft und Bildung: 9.
223 a.a.O.: 11.
224 Oeser, E. (1974). System, Klassifikation, Evolution. Historische Analyse und Rekonstruktion der wissenschaftstheoretischen Grundlagen der Biologie; Wuketits, F.M. (1978). Wissenschaftstheoretische Probleme der modernen Biologie; Janich, P. & Weingarten, M. (1999). Wissenschaftstheorie der Biologie.
225 Hagemann, R. (1989). Inhalt und Prinzipien einer „Theoretischen Biologie". In: Kolloquium „Die Problematik der theoretischen Biologie", 46-52: 47f.
226 Penzlin, H. (1993). Was ist theoretische Biologie? Biol. Zentralbl. 112, 100-107: 100.
227 Naef, A. (1923). Kritische Biologie und ihre Gliederung. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 68, 329-334.
228 Meyer, A. (1934). Ideen und Ideale der biologischen Erkenntnis.
229 Driesch, H. (1893/1911). Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie: 24.
230 Schaxel, J. (1917). Mechanismus, Vitalismus und kritische Biologie. Biol. Zentralbl. 37, 188-196; ders. (1919). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 123.
231 Oelze, E. & Schmith, O. (1937). Transzendentale Grundlagen der Biologie: 36.
232 a.a.O.: 7.
233 a.a.O.: 11.
234 a.a.O.: 16f.
235 Merriam, C.H. (1893). Biology in our colleges: a plea for a broader and more liberal biology. Science 21, 352-355: 355.
236 Bartels, E. (1808). Systematischer Entwurf einer allgemeinen Biologie. Ein Beitrag zur Vervollkommnung der Naturwissenschaft überhaupt und der Erregungstheorie insbesondere.
237 Carus, C.G. (1811). Specimen biologiae generalis: 16.
238 [Pierer, J.F.] (1816). Biologie. Anatomisch-physiologisches Realwörterbuch, Bd. 1, 771-773: 772; vgl. Kanz, K.T. (2006). „ … die Biologie als die Krone oder der höchste Strebepunct aller Wissenschaften." Zur Rezeption des Biologiebegriffs in der romantischen Naturforschung (Lorenz Oken, Ernst Bartels, Carl Gustav Carus). NTM 15, 77-92: 85.
239 Agardh, C.A. (1832). Lehrbuch der Botanik, Abt. 2. Allgemeine Biologie der Pflanzen (schwed. Orig. 1832); Bronn, H.G. (1850). Allgemeine Zoologie; Hoppe-Seyler, F. (1877). Physiologische Chemie, Theil 1. Allgemeine Biologie; Delage, Y. (1895/1903). La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grandes problèmes sur la biologie générale; Kassowitz, M. (1899-1906). Allgemeine Biologie, 4 Bde.; Hertwig, O. (1906). Allgemeine Biologie.
240 Vgl. Laubichler, M.D. (2006). Allgemeine Biologie als selbständige Grundwissenschaft und die allgemeinen Grundlagen des Lebens. In: Hagner, M. & Laubichler, M.D. (Hg.). Der Hochsitz des Wissens. Das Allgemeine als wissenschaftliches Wissen, 185-205: 194.
241 Miehe, H. (1915). Allgemeine Biologie; Kammerer, P. (1915). Allgemeine Biologie; Holle, H.G. (1919). Allgemeine Biologie als Grundlage für Weltanschauung, Lebensführung und Politik; ähnlich auch: Goldschmidt, R. (1922). Ascaris. Eine Einführung in die Wissenschaft vom Leben für Jedermann.
242 Schaxel, J. (1919). Über die Darstellung allgemeiner Biologie; ders. (1922). Die allgemeine und experimentelle Biologie bei der Neuordnung des medizinischen Studiums; vgl. Laubichler (2006): 191f.
243 Vgl. Laubichler (2006): 195f.

244 Kaiser, H. & Voigt, W. (1967). Probleme einer allgemeinen oder theoretischen Biologie. Deutsch. Z. Philos. 15, 435-445: 438.
245 Anonymus (1873). The recent progress of natural science. Popular Science Monthly (March 1873), 597-605: 604; vgl. Blackwood, W. (1874). The Philosophy in France and Germany: xix; 488; Verworn, M. (1902). Einleitung. Z. allg. Physiol. 1, 1-18: 6; Kuckuck, M. (1911). L'univers, être vivant. La solution des problèmes de la matière et de la vie à l'aide de la biologie universelle; Häberlin, P. (1957). Leben und Lebensform. Prolegomena zu einer universalen Biologie; Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.; Sterelny, K. (1997). Universal biology. Br. J. Philos. Sci. 48, 587-601.
246 Doherty, H. (1864). Organic Philosophy or Man's True Place in Nature, vol. 1. Epicosmology: iv.
247 Léduc, S. (1910). Théorie physico-chimique de la vie et generations spontanées: 134; ders. (1912). La biologie synthéthique (dt. 1914: Die synthetische Biologie); engl. Rez.: Dean, B. (1911). Science 33, 304-305: 304: synthetic biology; vgl. Keller, E.F. (2002). Making Sense of Life: 265ff.
248 Anonymus (1835). [Rez. Neumann, K.G. (1832-34). Von den Krankheiten des Menschen, 4 Bde.]. Heidelberger Jahrbücher der Literatur 28, 961-976: 975.
249 Ritter, W.E. (1908). Mr. Rockwell's suggestion of cooperation in ornithological studies. Condor 10, 235-236: 236.
250 Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology.
251 Needham, J. (1928). Recent developments in the philosophy of biology. Quart. Rev. Biol. 3, 77-91; Smith, V.E. (ed.) (1962). Philosophy of Biology.
252 Whewell, W. (1840). The Philosophy of the Inductive Sciences, 2 vols.: II, 4; vgl. Gayon J (2008) De la biologie à la philosophie de la biologie. In: Monnoyeur, F. (Hg.). Questions vitales. Vie biologique, vie psychique, 83-95: 92.
253 F.R. [Friedrich Ratzel?] (1878). [Rez. Spencer, H. (1876). Die Principien der Biologie, 2. Aufl.]. Archiv für Anthropologie. Zeitschrift für Naturgeschichte und Urgeschichte des Menschen 10, 339-341: 340.
254 Hull, D. (1969). What philosophy of biology is not. Synthese 20, 157-184; Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology; ders. (1988). The philosophy of biology comes to age. Philos. Nat. 25, 269-284; Ayala, F. (1974). Introduction. In: Ayala, F. & Dobzhansky, T. (eds.). Studies in the Philosophy of Biology; Simons, P. (1992). Was trägt die Sprachanalyse zur Philosophie der Biologie bei – und umgekehrt? Dialectica 46, 263-280; Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.) (2005). Philosophie der Biologie.
255 Ruse, M. (1988). The philosophy of biology comes of age. Philos. Nat. 25, 269-284: 270.
256 Churchland, P. (1986). The Continuity of philosophy and the sciences. Mind & Language 1, 5-14: 6.
257 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 2.
258 Vgl. auch Stegmüller, W. (1973). Probleme und Resultate der Wissenschaftstheorie und Analytischen Philosophie, Bd. 4, 1. Personelle und statistische Wahrscheinlichkeit: 7f.
259 Hull, D.L. & Ruse, M. (eds.) (2007). The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology; Matthen, M. & Stephens, C. (eds.) (2007). Philosophy of Biology (Handbook of the Philosophy of Science); Ruse, M. (ed.) (2008). The Oxford Handbook of Philosophy of Biology; Sarkar, S. & Plutynksi, A. (eds.) (2008). A Companion to the Philosophy of Biology (Blackwell Companions to Philosophy); Ayala, F. & Arp, R. (eds.) (2009). Contemporary Debates in Philosophy of Biology; Rosenberg, A. & Arp, R. (eds.) (2009). Philosophy of Biology. An Anthology.
260 Hull (1969): 179.
261 Griffiths, P.E. (2008). Philosophy of Biology. Stanford Encyclopedia of Philosophy (online).
262 Lamarck, J.B. de (1815). Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, Bd. 1: 63; vgl. 2. Aufl. 1835: 60.
263 Comte, A. (1838). Cours de philosophie positive, Bd. 3: 673.
264 Feuchtersleben, E. von (1852). The Dietetics of the Soul: 85; Lewes, G.H. (1853). Comte's Philosophy of the Sciences: 261.
265 G-sch (1857). Leben, Gefühl und Seele. Europa: Chronik der gebildeten Welt für das Jahr 1857, 1559-1568: 1566 (engl. Original).
266 Driesch, H. (1910). Über Aufgabe und Begriff der Naturphilosophie. In: Zwei Vorträge zur Naturphilosophie, 21-38: 36; vgl. ders. (1913). Ueber die Bestimmtheit und die Voraussagbarkeit des Naturwerdens. Logos 4, 62-84: 69.
267 Rensch, B. (1968). Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage; Gilson, E. (1971). D'Aristote à Darwin et retour. Essai sur quelques constantes de la biophilosophie; Bernier, R. & Pirlot, P. (1977). Organe et fonction. Essai de biophilosophie; Wuketits, F.M. (1982). Die Überwindung von Mechanismus und Vitalismus – auf dem Weg zu einer neuen Biophilosophie. Philos. Nat. 19, 371-391; Sattler, R. (1986). Biophilosophy. Analytic and Holistic Perspectives; Vollmer, G. (1995). Biophilosophie; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy; Köchy, K. (2003). Perspektiven des Organischen. Biophilosophie zwischen Natur- und Wissenschaftsphilosophie; ders. (2008). Biophilosophie zur Einführung.
268 Köchy (2008): 24; vgl. Jonas, H. (2004). Leben, Wissen, Verantwortung: 54ff.
269 Vgl. Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoßfeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen, Bd. II. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 69-95; vgl. auch Zirnstein, G. (1978). Einige Aspekte zur spontanen und bewussten Bildung von Spezialdisziplinen in der biologischen Forschung des 19. Jahrhunderts. Rostocker wissenschaftshistorische Manuskripte 2, 69-76: 69f.
270 Vgl. Aristoteles, Hist. anim. 588b.
271 Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. Biol. Philos. 11, 301-320: 314.
272 Tschulok, S. (1910). Das System der Biologie in Forschung und Lehre. Eine historisch-kritische Studie: 161.
273 a.a.O.: 157.
274 Comte, A. (1838). Biologie. Cours de philosophie positive, Bd. 3, Paris 1908: 160f.

275 Spencer, H. (1864/98). The Principles of Biology, vol. 1: 124f.; Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 17ff.
276 Burckhardt, R. (1903). Zur Geschichte der biologischen Systematik. Verh. Naturforsch. Ges. Basel 16, 388-440: 396.
277 Tschulok, S. (1910). Das System der Biologie in Forschung und Lehre: 174.
278 Hesse, R. (1912/31). Biologie. Biologische Wissenschaften. In: Dittler, R. et al. (Hg.). Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 1, 988-995: 993.
279 Gams, H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich 63, 293-493: 296.
280 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 84; Meyer-Abich, A. (1963). Versuch einer holistischen Klassifikation der Biologie. In: Festschrift Walter Heinrich, 133-148: 136.
281 Ungerer, E. (1942). Die Erkenntnisgrundlagen der Biologie. Ihre Geschichte und ihr gegenwärtiger Stand. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie, Bd. I, 1, 1-94: 66.
282 Stocker, O. (1958). Das System der biologischen Wissenschaften und das Problem der Finalität in empirischer und transzendentaler Betrachtung. Philos. Nat. 5, 96-112: 106.
283 Rochhausen, R. et al. (1968). Die Klassifikation der Wissenschaften als philosophisches Problem: 125.
284 Spencer (1864/98): 12.
285 Vgl. Woodger, J.H. (1929). Biological Principles (London 1967): 326ff.; Nagel, E. (1951/61). Mechanistic explanation and organismic biology. In: The Structure of Science, New York 1961, 398-446: 426.
286 Haldane, J.S. (1931). The Philosophical Basis of Biology, dt.: Die philosophischen Grundlagen der Biologie, Berlin 1932: 11.
287 Woodger (1929): 328.
288 Haacke, W. (1886-87). Biologie, Gesammtwissenschaft und Geographie. Biol. Centralb. 6, 705-718: 710.
289 Ungerer (1942): 67.
290 ebd.
291 Weber, H. (1954). Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. Verh. deutsch. Zool. Ges. 1954 (= Zool. Anz. Suppl. 18), 137-159: 155.
292 a.a.O.: 138.
293 Vgl. Meyer-Abich, A. (1945). Kriterien und Komponenten des Systems der Biologie. Arch. Hydrobiol. 40, 1027-1062: 1053; Odum, E.P. (1953/59). Fundamentals of Ecology: 6; Rowe, J.S. (1961). The level-of-integration concept and ecology. Ecology 42, 420-427: 422.
294 Lundberg, U. (1981). Ethologie in heutiger Sicht. Biol. Zentralbl. 100, 257-271: 268f.
295 Tschulok, S. (1910). Das System der Biologie in Forschung und Lehre: 197.
296 a.a.O.: 196.
297 Thomson, A.L. (1926). Problems of Bird Migration: 264; vgl. Beatty, J. (1994). The proximate/ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr. Biol. Philos. 9, 333-356: 342.
298 Mayr, E. & Meise, W. (1930). Theoretisches zur Geschichte des Vogelzuges. Der Vogelzug 1, 149-172.
299 Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. Science 134, 1501-1506; vgl. auch ders. (1997). This is Biology (dt. Das ist Biologie, Heidelberg 1998): 162.
300 Mayr (1961): 1502f.; ähnlich auch Sherman, P. (1988). The levels of analysis. Anim. Behav. 36, 616-619.
301 Mayr (1997): 166.
302 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis (London 1944): 40; ähnlich: Orians, G.H. (1962). Natural selection and ecological theory. Amer. Nat. 96, 257-263: 261.
303 Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. Z. Tierpsychol. 20, 410-433; für ähnliche Einteilungen vgl. Hailman, J.P. (1976). Uses of the comparative study of behavior. In: Masterton, R.B., Hodos, W. & Jerison, H. (eds.). Evolution, Brain, and Behavior, 13-22; ders. (1977). Optical Signals; Armstrong, D.P. (1991). Levels of cause and effect as organizing principles for research in animal behaviour. Canad. J. Zool. 69, 823-829; Dewsbury, D.A. (1992). On the problems studied in ethology, comparative psychology, and animal behavior. Ethology 92, 89-107.
304 Tinbergen (1963): 426f.
305 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 435; vgl. a.a.O.: I, 374ff. und ders. (1812-16/31). Wissenschaft der Logik (Werke, Bd. 5 & 6, Frankfurt/M. 1986): II, 473.
306 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 371.
307 Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte: 13.
308 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 2 (Œuvres philosophiques de Buffon, Paris 1954, 233-289): 233; 238; 246.
309 Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). Histoire naturelle générale des règnes organiques, 3 Bde.: I, XXIf.
310 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genève 1962): 44.
311 Magendie, F. (1816-17). Précis élémentaire de physiologie, 2 Bde.: I, 23.
312 Robin, C. (1850). [Vorwort]. Comptes rendus des séances et mémoires de la Société de Biologie pendant l'année 1849, i-xi: ivf.
313 Galen, De usu partium corporis humani (engl.: Tallamdge May, M. (ed.), 2 vols, Ithaca, N.Y 1968): II, 620 (XIV, 1).
314 Gause, G.F. (1936). The principles of biocoenology. Quart. Rev. Biol. 11, 320-336: 320.
315 Gams, H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich 63, 293-493: 297.
316 Gams (1918): 298.
317 Schwenke, W. (1953). Biozönotik und angewandte Entomologie (Ein Beitrag zur Klärung der Situation der Biozönotik und zur Schaffung einer biozönotischen Ento-

mologie). Beitr. Ent. 3 (Sonderh.), 86-162: 110; vgl. ders. (1954). Ergebnisse und Aufgaben der ökologischen und biozönologischen Entomologie. Bericht über die Wanderversammlung Deutscher Entomologen 7, 62-80; nicht in Gisin, H. (1949). L'écologie. Acta Biotheor. 9, 89-100!

318 Bakker, K. (1964). Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies. Z. angew. Entomol. 53, 187-208: 189.

319 Stöhr, A. (1897). Letzte Lebenseinheiten und ihr Verband in einem Keimplasma, vom philosophischen Standpunkte besprochen: 11.

320 Dudich, E. (1938). [Die innere Gliederung der Biologie; ungar.]. Állat. Közlem 35 (1.2), 83-90; vgl. Székkessy (1940). Zoologischer Bericht 49, 3-4; Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. Stud. gen. 10, 112-144: 115; Balogh, J. (1958). Lebensgemeinschaften der Landtiere: 29; 104; 106; Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 12.

321 Corti, U.A. (1925). Über ein System der Kosmologie. Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich 70, 254-262: 256.

322 Vgl. auch Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoßfeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen, Bd. II. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 69-95.

Literatur

Schmid, G. (1935). Über die Herkunft der Ausdrücke Morphologie und Biologie. Nova Acta Leopoldina N.F. 2, 597-620.

Schiller, J. (1971). A propos de la diffusion du terme biologie. In: Schiller, J. (ed.) Colloque International de «Lamarck», 239-242.

Caron, J.A. (1988). "Biology" in the life sciences. A historiographical contribution. Hist. Sci. 26, 223-268.

Barsanti, G. (1995). La naissance de la biologie. Observations, théorie, métaphysiques en France 1740-1810. In: Nature, histoire, société. Essais en homage à Jacques Roger, 197-228.

Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoßfeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen, Bd. II. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 69-95.

Kanz, K.T. (2002). Von der BIOLOGIA zur Biologie. Zur Begriffsentwicklung und Disziplingenese vom 17. bis zum 20. Jahrhundert. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 9-30.

Biosphäre

Den Ausdruck ›Biosphäre‹ prägt 1875 der Wiener Geologe E. Sueß zur Bezeichnung der »Oberfläche der Lithosphäre«, auf der das Leben lokalisiert ist.[1] Später wird die Bezeichnung auf die Summe aller Lebensräume der Lebewesen auf der Erde ausgeweitet. Die Biosphäre umfasst also nicht allein die Oberfläche des Festen (der Lithosphäre), sondern auch den von Lebewesen besiedelten Gasraum (also einen Teil der Atmosphäre) und den Flüssigkeitsraum (die Hydrosphäre). Gemeint ist mit der Biosphäre bei Sueß allein der Raum, in dem die Organismen leben, und nicht die Organismen selbst. Später werden aber auch und gerade die Organismen zur Biosphäre gerechnet. Die Biosphäre wird insgesamt als das umfassende Ökosystem der Erde oder als Teil eines einzigen Ökosystems Erde betrachtet. Richtungsweisend sind in dieser Hinsicht die Arbeiten von V.I. Vernadskij in den 1920er Jahren.[2] W.C. Allee et al. formulieren es 1949 so, dass die Lebewesen und ihre Umwelt zusammen ein großes Ökosystem bilden, die Biosphäre: »life and habitat are integrated into an evolving ecosystem [...], ultimately incoporating the entire biosphere of the earth«[3].

Wie genau der Begriff der Biosphäre zu definieren ist, ist bis in die Gegenwart umstritten. Bereits bei Vernadskij sind es nicht allein die Organismen, die zu ihr gerechnet werden, sondern vielmehr alle Faktoren, die eine Transformation der auf die Erde einstrahlenden Energie leisten (s.u.). Eine Definition in diesem Sinne gibt N. Polunin 1972, indem er die Biosphäre bestimmt als das System, das die Erhaltung des Lebens auf der Erde ermöglicht, dieses umfasst die Atmosphäre, Hydrosphäre und Biogeosphäre (mit der von Lebewesen besiedelten Bodenschicht, d.h. der bewohnten Pedosphäre).[4]

In einem anderen Kontext als dem später üblichen wird das Wort ›Biosphäre‹ bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhundert verwendet: A.F.J.C. Mayer bezeichnet 1827 mit dem Ausdruck die »Lebenskügelchen«, d.h. die von ihm hypothetisch postulierten elementaren Einheiten aller Lebewesen, »die Urwesen alles Lebendigen, die elementarischen Atome, *Molécules*, aus welchen alle andere organischen Wesen zusammengesetzt sind«.[5]

Biosphäre = Biota vs. Ökosphäre

In der Absicht, die Summe aller Organismen (oder das System aller Organismengemeinschaften eines Planeten) begrifflich klar von dem bewohnten *Raum*, der *Umwelt* oder den *Ermöglichungsbedingungen* der Lebewesen zu unterscheiden, wird zwischen den Begriffen *Biosphäre* und ***Ökosphäre*** (»ecosphere«) differenziert: Die Biosphäre umfasst danach alle Populationen von Organismen eines Planeten; ›Ökosphäre‹ bezeichnet dagegen deren unmittelbaren Lebensraum.[6] Die Summe der Organismen einer Region oder einer erdgeschichtlichen Periode wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts auch mit dem Terminus ***Biota*** belegt (Stejneger 1901: »the total of animal and plant life of a given region or period«[7]). Die Biosphäre könnte dann als Summe aus Ökosphäre und Biota gefasst werden. Die am weitesten verbreitete Auffassung sieht auch in der Biosphäre – trotz der Bezeichnung – nicht einen Raum, sondern eine Summe von Körpern und Interaktionen (Reiners & Lockwood 2010: »the biosphere is not a place, but a mass«[8]).

Bereits seit den 1950er Jahren ist es verbreitet, unter der ›Biosphäre‹ selbst die Summe aller Lebewesen zu verstehen (Goldschmidt 1954: »the totality of living organisms«).[9] Die Unterscheidung von Biosphäre und Ökosphäre in diesem Sinne wird jedoch nicht konsequent angewandt: Einerseits wird die Biosphäre weiterhin als der von Lebewesen bewohnte Raum und nicht als diese selbst bestimmt, andererseits werden zur Ökosphäre nicht nur dieser Raum, sondern auch die Organismen gerechnet.[10]

Ein anderer terminologischer Vorschlag geht auf den russischen Biologen J.M. Lawrenko zurück, der 1964 anregt, die Gesamtheit der Lebewesen auf der Erde als ***Biostroma*** (wörtlich »Gewebe des Lebendigen«) zu bezeichnen. Lawrenko führt den Ausdruck in einer Diskussion über die Ebenen der Untersuchung der organischen Welt ein. Er unterscheidet dabei die Ebenen der Moleküle, Zellen, Organismen, Arten, Biozönosen und eben des Biostroma.[11] Der Ausdruck ist v.a. in der russischen Ökologie verbreitet. R. Löther definiert ihn 1991 als »Gewebe des Lebenden, das in der Biosphäre den Planeten Erde umhüllt; oberste der grundlegenden Organisationsformen in der enkaptischen Hierarchie der lebenden

Die Biosphäre ist der regelmäßig von Organismen besiedelte Bereich der Erde und ihrer Atmosphäre.

Biosphäre (Sueß 1875) *296*
Biota (Stejneger 1901) *296*
Biom (Clements 1916) *299*
Ökosphäre (Strughold 1953) *296*
Biostroma (Lawrenko 1964) *296*
Gaia (Lovelock 1972) *300*
Orobiom (Walter 1976) *300*
Pedobiom (Walter 1976) *300*
Zonobiom (Walter 1976) *300*

Materie. Das B. integriert die Biozönosen, die auf der Erdoberfläche koexistieren, zu einem Gesamtsystem«.[12]

Ursprünglich ist der Begriff der Ökosphäre im kosmologischen Kontext eingeführt worden, um den Bereich der Entfernung von der Sonne zu bezeichnen, in dem auf Planeten Leben möglich ist (»thermal ecosphere«).[13] Bereits Mitte der 1950er Jahre wird das Wort daneben auf einen Bereich des Gasmantels der Erde bezogen, nämlich die untere Troposphäre oder »physiologische Atmosphäre«, d.h. denjenigen Bereich der Troposphäre, in dem Leben möglich ist (»the narrow zone that sets the stage for life on our planet«).[14]

Antike: Die Erde als Lebewesen

Die Vorstellung der Erde als eine integrierte Einheit von Lebewesen und deren Lebensraum hat eine lange Geschichte, die bis in die Antike zurückgeht. Die ältere Geschichte dieses Topos liegt in der Beschreibung des Kosmos als Lebewesen, die sich bereits bei Platon findet.[15] Platon bezeichnet das Weltgefüge als »das vollkommene Lebende«[16], ausgestattet mit einer einzigen Seele[17]. Auch bei anderen Autoren der klassischen Periode finden sich vereinzelt Aussagen in diese Richtung.[18] Als lebendig können die Erde und die Himmelskörper bei den antiken Autoren verstanden werden, weil die Lebendigkeit an die Fähigkeit zur ↑Selbstbewegung geknüpft wird und die Sterne und Planeten – zumindest relativ zur Erde – sich bewegen. Die ältere Stoa hält nicht nur den gesamten Kosmos für ein Lebewesen[19], sie lehnt außerdem die Trennung der Welt in belebte und tote Materie insgesamt ab, weil auch die leblose Materie als beseelt gilt. Die Differenzierung der Natur in organische und anorganische ist also in der Antike nicht selbstverständlich, so dass der Vergleich von Erde und Lebewesen nicht immer als eine Metapher verstanden wird. In eindeutig metaphorischer Verwendung erscheint die Rede von der Erde als Lebewesen aber bei Seneca. Seneca meint, die Erde werde von der Natur nach dem Beispiel des menschlichen Körpers regiert: So wie der Körper mit den Venen und Arterien über zwei Arten der Blutgefäße verfüge, so habe auch die Erde zwei grundsätzlich verschiedene Adernsysteme, von denen das eine mit Wasser, das andere mit Luft gefüllt sei.[20] Eine weitere Analogie sieht Seneca in der Stoffumwandlung des Festen in Flüssiges, zu dem sowohl ein Lebewesen als auch die Erde befähigt sei.

18. Jh.: Die Erde als organisiertes System

Seit dem 18. Jahrhundert wird die Einheit aus den

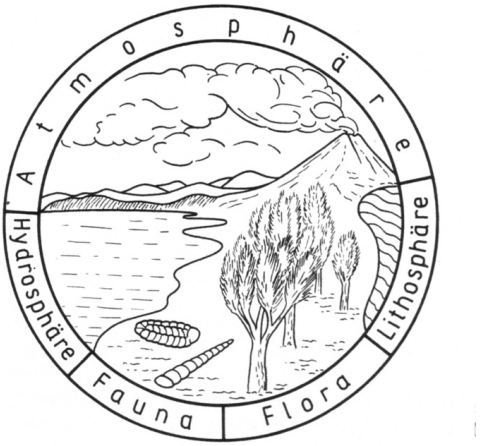


Abb. 66. Gliederung der Biosphäre in drei abiotische und zwei biotische Komponenten. Die beiden biotischen Komponenten bilden die Biosphäre (nach Obrhel und Obrhelova 1981; aus Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 32).

Lebewesen und abiotischen Komponenten der Erde als ein organisiertes System beschrieben: D. Hume vergleicht die Erde (und das Universum) 1779 mit einem Tier oder organisierten Körper (»organized body«), der gekennzeichnet ist über einen beständigen Stoffkreislauf (»continual circulation of matter«), einen Regulationsmechanismus (»a continual waste in every part is incessantly repaired«) und ein allgemeines Miteinander mit dem Ziel der Erhaltung des Ganzen (»each part or member, in performing its proper offices, operates both to its own preservation and to that of the whole«).[21] In empirischer Hinsicht liefern besonders die Nachweise des tatsächlichen Stoffkreislaufs zwischen den Sphären des Organischen und des Anorganischen die Grundlage für die Auszeichnung der Erde als ein System (↑Kreislauf).

Deutlich herausgestellt wird diese Perspektive auch von I. Kant: Kant spricht in seinem posthumen Werk von der Erde als einem »Natursystem in dem zweckmäßigen Verhältnis verschiedener Arten deren eine um der anderen willen da ist« und die damit eine »Organisirung der Systeme von organisirten Körpern«[22], also eine Organisation zweiter Ordnung, darstellt. Weiter heißt es: »[D]ie organisirende Kraft desselben [d.i. »unseres lebendig gebärenden Globus«] hat auch das Ganze der für einander geschaffenen Pflanzen und Thierarten so organisirt daß sie mit einander als Glieder einer Kette (den Menschen nicht ausgenommen) einen Kreis bilden: nicht blos nach ihrem Nominalcharacter (der Ähnlichkeit), sondern

dem Realcharacter (der Causalität) einander zum Daseyn zu bedürfen: welches auf eine Weltorganisation (zu unbekannten Zwecken) selbst des Sternsystems, hinweiset«[23]. Nach Kants Auffassung können also nicht nur die Organismen und auch nicht nur einzelne Systeme auf der Erde (↑Ökosystem), sondern vielmehr auch der gesamte »Erdglob« selbst als ein »organischer Körper« konzipiert werden[24]: Kant spricht von einem »organisirten Weltkörper selbst in Ansehung seiner unorganischen Theile oder auch organischer für einander zum Verbrauch bestimmter organischen Körper«[25].

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts etabliert sich diese Sicht auf die Erde als organisiertes System im Rahmen der romantischen Naturphilosophie, die in der Erde einen ↑Organismus sieht (Schelling spricht von dem »allgemeinen Organismus«[26], Hegel von dem »geologischen Organismus der Erde«[27]). Aber auch im engeren naturwissenschaftlichen Bereich hat diese Konzeption viele Anhänger. So gilt vielfach die Beschreibung der Erde durch den schottischen Geologen J. Hutton als der historische Ursprung der Gaia-Hypothese. Hutton ist einer der Hauptvertreter des Plutonismus, d.h. der geologischen Lehre nach der die Oberflächengestaltung der Erde durch Kräfte aus dem Erdinnern bedingt ist. In seinem Hauptwerk von 1795 beschreibt Hutton die Erde ausdrücklich als lebendig – allerdings in erster Linie deshalb, weil sie Lebewesen und ein »System« aus ihnen beherbergt (»this earth as a living world, that is, a world maintaining a system of living animals and plants«).[28] Unter den frühen Biologen gilt J.B. Lamarck als einer der Urheber des Biosphärekonzepts – wenn er auch nicht den Terminus ›Biosphäre‹ verwendet, wie manchmal behauptet wird. Lamarck betrachtet die Erde als eine dynamische Einheit aus den drei Bereichen der Atmosphäre (die nach seiner Einteilung in der »Meteorologie« untersucht wird), der Erdkruste (deren Erforschung er der »Hydrogeologie« zuordnet) und der Lebewesen (die von der »Biologie« untersucht werden).[29]

Im deutschsprachigen Raum beschreibt G.R. Treviranus 1802 den »allgemeinen Organismus« der Erde und charakterisiert ihn durch die wechselseitige Abhängigkeiten seiner Teile, der Mineralien, Pflanzen und Tiere: »Jedes der drey Naturreiche ist […] Mittel und zugleich Zweck, jedes ein Glied einer in sich zurückkehrenden Kette von Veränderungen, worin das mittlere immer Wirkung des vorhergehenden und zugleich Ursache des folgenden ist. [...] So wie endlich die leblose Natur dem Pflanzenreiche, und dieses dem Thierreiche seine Nahrung verschafft, so versorgen auch die Thiere wieder die Vegetabilien mit Nahrung, indem sie statt der eingeathmeten atmosphärischen Luft beständig kohlensaures Gas ausathmen, dessen Basis, die Kohlensäure, zum Unterhalte der Pflanzen dienet«.[30]

G.T. Fechner: »lebendige Erde«

Mitte des 19. Jahrhunderts wird die These von der Erde als Lebewesen besonders prägnant von G.T. Fechner vertreten. Die Erde wird von Fechner physikalisch bestimmt als die Gesamtheit oder, wie er schreibt »das System«[31] der über die Schwerkraft zusammengehaltenen irdischen Materie. Fechner bedient sich der alten Analogie zu einer Uhr, um die Organisation der Organismen auf der »lebendigen Erde«[32] zu klären: So wie die Vielzahl der Komponenten einer Uhr, ihre Federn und Räder, das Ziffernblatt und die Zeiger, zu einem gemeinsamen Zweck »wirkend und teleologisch« geordnet zusammengefügt sind, seien auch die Teile der Erde: Menschen, Tiere, Pflanzen, Luft, Meer und Erdreich zu einem »einheitlichen Ganzen« zusammengeschlossen[33]: »Menschen und Thiere sind gerade die Glieder der Erde, in denen die größte verknüpfende und mischende Kraft der gesammten irdischen Stoffe und Verhältnisse liegt«[34]. Auch das Anorganische wird von Fechner in diese wirkende Einheit integriert. Die Erde ist für Fechner »der ganze zweckmäßige Zusammenhang aller Kräfte, alles Wirkens der Erde, Organisches und Unorganisches in Eins fassend«.[35] Jedes Tier und jede Pflanze habe in dem System der Erde seinen »besondern irdischen Standpunkt«; Fechner spricht von der »sich wechselseitig fordernden und nur durch den Wechselzusammenhang bestehenden Fülle« der irdischen Wesen.[36] Es existiere ein »durchgreifend zweckmäßiger Bezug der Organismen zu einander und zum ganzen Gebiet des Irdischen«.[37] Die Vision eines individuellen *Superorganismus* (↑Organismus) von planetarem Ausmaß tauft E. Jünger 1965 auf den sinnigen Namen *Fechneria mirabilis*.[38]

Fechner zieht sich mit seiner Lehre von der belebten Erde die Kritik vieler Zeitgenossen zu. So bezeichnet A. Schopenhauer das »so beliebte Gerede vom Leben des Unorganischen, ja sogar des Erdkörpers« als »durchaus unstatthaft«. Denn: »Nur dem Organischen gebührt das Prädikat Leben. Jeder Organismus aber ist durch und durch organisch, ist es in allen seinen Teilen und nirgend sind diese, selbst nicht in ihren kleinsten Partikeln, aus Unorganischem aggregativ zusammengesetzt. Wäre also die Erde ein Organismus; so müßten alle Berge und Felsen und das ganze Innere ihrer Masse organisch sein und demnach eigentlich gar nichts Unorganisches existieren, mithin der ganze Begriff desselben wegfallen«.[39]

Biogeochemie

Eine breitere empirische Grundlage erhält die Vorstellung der Biosphäre erst im 20. Jahrhundert. Ausgehend von Untersuchungen zu den Stoffkreisläufen in der Biosphäre betonen zu Beginn des Jahrhunderts besonders russische Biologen die Einheit der Biosphäre. Sie wird als ein selbstregulierendes System verstanden, das aus einer biologischen und einer geologischen Komponente besteht, die zusammen eng miteinander verwoben sind. Das Zusammenspiel dieser beiden Komponenten wird in der von V. Vernadskij seit den frühen 20er Jahren so genannten Disziplin der *Biogeochemie* untersucht (↑Kreislauf, biogeochemischer).[40] Besonderes Gewicht legt Vernadskij in seiner Beschreibung der Biosphäre – er übernimmt diesen Ausdruck im Titel seiner Monografie von 1926[41] – auf die Bedeutung der Lebewesen als geologischer Faktor, der die Erde im Laufe der geologischen Perioden in zunehmendem Maße verändert. Den Haupteinfluss der Lebewesen auf die Erde sieht Vernadskij in der Transformation der Strahlungsenergie der Sonne in andere Energieformen. Die Biosphäre wird von ihm geradezu definiert als die Region, in der diese Energietransformation stattfindet: »The biosphere may be regarded as a region of transformers that convert cosmic radiation into active energy in electrical, chemical, mechanical, thermal, and other forms«[42]. Die Transformation der Energie und Materie, die von den Lebewesen geleistet wird und zu neuen Energie- und Materieformen führt, bezeichnet Vernadskij als *biogeochemische* oder *geochemische Energie des Lebens* in der Biosphäre[43]. Obwohl Vernadskij die Gesamtheit der Organismen auf der Erde im Hinblick auf ihre Akkumulation von freier chemischer Energie als ein einziges System (»a unique system«[44]) betrachtet, sieht er die Biosphäre insgesamt nicht als einen Organismus, wie dies vorher und später geläufig ist – und zwar weil viele Phasen der biogeochemischen Kreisläufe – anders als in einem Organismus – ganz ohne Beteiligung biologischer Prozesse ablaufen (z.B. die Verwitterung).[45]

Später beurteilt V.N. Beklemischew die Erde mit ihren Lebewesen insgesamt als einen »Morphoprozess«, der sich aus einer Hierarchie von Systemen unterschiedlichen Organisationsgrades zusammensetzt. Die Totalität der Organismen auf der Erde macht nach Beklemischew insgesamt ein Ganzes aus, das organisiert und reguliert ist: »In der Biosphäre findet ein Kreislauf von Stoffen, Energie und Individuen statt, der von allen lebenden Organismen der Biosphäre gemeinsam getragen und stabilisiert wird und hierdurch die Fortdauer des Lebens auf der Erde garantiert. Mit anderen Worten: Das Leben ist auf planetarem Niveau organisiert. Alle Lebewesen sind Teil eines Ganzen oder die Gesamtsumme der Lebewesen, eine lebende Schicht der Erde.«[46]

	rein organisches System »biotische Einheit«	anorganisches Komplement »topische Einheit«	organisch-anorganisches System »ökische Einheit«
Individuum	*Organismus (Biont)*	*Lebensraum (Ökotop)*	*Synerg*
Population	*Dem*	*Demotop*	*?*
Art	*Spezies*	*Areal*	*?*
lokale Gemeinschaft	*Biozönose*	*Biotop*	*Ökosystem*
regionale Gemeinschaft	*Biom*	*Bioregion*	*Ökom*
globale Gemeinschaft	*Biota*	*Litho-, Hydro-, Aerosphäre*	*Biosphäre*

Tab. 42. Terminologie für rein biotische Systeme, ihr abiotisches (räumliches) Komplement und biotisch-abiotische Systeme auf verschiedenen Ebenen (verändert in Anlehnung an Schwerdtfeger, F. (1975). Ökologie der Tiere, Bd. 3. Synökologie: 11).

Biome

Neben der Verbindung zur Biogeochemie weist die Untersuchung der Biosphäre enge Bezüge zur ↑Biogeografie auf. In biogeografischer Perspektive wird vorgeschlagen, die Biosphäre in verschiedene ***Biome*** zu gliedern. Ein Biom bildet dabei eine bestimmte einheitliche Landschaftsformation, wie Wüste, Steppe, Savanne, Sommergrüner Laubwald oder Tropischer Regenwald. Üblich ist v.a. eine Gliederung der Biosphäre des Landes in Biome. Der Botaniker F. Clements, auf den der Ausdruck ›Biom‹ zurückgeht, verwendet diesen seit 1916; anfangs in einem eingeschränkteren Sinn, indem er ihn als synonym mit *biotischer Gemeinschaft* (»biotic community«) versteht.[47] Eine allgemeine Definition gibt A.G. Tansley 1935, indem er ein Biom bestimmt als den ganzen Komplex von Organismen einer ökologischen Einheit (»the whole complex of organisms present in an ecological unit«[48]). 1939 betrachten Clements und

Shelford ein Biom als die grundlegende Einheit der ökologischen Gemeinschaften von Pflanzen und Tieren (ein »sozialer Organismus«, also einem Ökosystem entsprechend) und geben auch für die Lebensgemeinschaften des Wassers Biome an.[49]

Um die zonale Gliederung der Biosphäre in einheitliche Biome zum Ausdruck zu bringen, führt H. Walter 1976 den Terminus ***Zonobiom*** ein. Er versteht darunter »große ökologische Einheiten, die sowohl die Umwelt als auch die biotischen Komponenten einschließen«.[50] Walter unterscheidet neun verschiedene Zonobiome für die Erde, die entsprechend den Klimazonen von dem Tageszeitenklima der Äquatorialzone bis zu dem arktischen bzw. antarktischen Klima der Polregionen reichen. Analog dazu bezeichnet Walter die Gebiete der Gebirgslebensräume, die entsprechend der vertikalen Klimagliederung in Höhenstufen angeordnet sind, als ***Orobiome***.[51] Von ***Pedobiomen*** spricht Walter, wenn die Bodenbeschaffenheit sich in einem Gebiet stärker auf die Lebensgemeinschaft auswirkt als das Klima und somit eine *azonale* Vegetation und Fauna bedingt.[52]

Gaia

In der Theogonie des Hesiod ist Gaia eines der ersten Wesen, das zusammen mit Tartaros, Eros u.a. aus der Leere des ursprünglichen Chaos entsteht. Sie ist die Erzeugerin allen Lebens und Wachstums in der Natur. Aus ihr gehen Uranos (Himmel), Pontos (Meer) und die Gebirge hervor; zusammen mit Uranos zeugt sie die Titanen. Sie ist sowohl die mütterliche Beschützerin als auch die strenge Richterin der Lebewesen. In die Biologie eingeführt wird der Begriff ›Gaia‹ 1972 durch James Lovelock. Er übernimmt den Ausdruck nach einem Gespräch mit dem Dichter William Golding, in dem dieser vorschlägt, die gesamte Erde, sofern sie als ein Lebewesen betrachtet wird, als ›Gaia‹ zu bezeichnen.[53] Lovelock interessiert sich für die globalen Dimensionen des Lebens auf der Erde, nachdem er in den 60er Jahren in dem Viking-Projekt zur Erforschung möglichen Lebens auf dem Mars beschäftigt ist und in diesem Zusammenhang versucht, zu einer Definition zu gelangen, worin das Leben besteht und durch welche Merkmale ein belebter Planet ausgezeichnet ist. Er gelangt dabei zu der Einsicht, dass die gesamte Atmosphäre eines Planeten durch die Wirkung der Lebewesen einer Veränderung unterworfen sein kann, so dass sie eine unwahrscheinliche Zusammensetzung von Gasen aufweist. Im Anschluss daran betrachtet Lovelock die Atmosphäre als Teil eines einzigen planetaren Ökosystems, das er als Lebewesen ansieht, weil es die Fähigkeit zur Selbsterhaltung, d.h. der Regulation seines Zustandes aufweist: »life at an early stage of its evolution acquired the capacity to control the global environment to suit its needs«[54].

Lovelocks Gaia

Der für Lovelock entscheidende Punkt bei der Beschreibung der Erde mit ihren Lebewesen als ein eigenes Lebewesen höherer Ordnung besteht in der Fähigkeit dieses Lebewesens, sich selbst zu erhalten, indem es die Bedingungen für das Leben auf der Erde konstant erhält. Lovelock betrachtet die Erde also als ein kybernetisch geregeltes System, das Rückkopplungsschleifen enthält, die bestimmte globale und für das Leben wichtige Regelgrößen konstant halten. Das Leben auf der Erde ist es in den Darstellungen Lovelocks, das sowohl als die Regelgröße gelten kann, die konstant gehalten wird, als auch als die Stellgröße, die Störungen entgegenwirkt. Der Mechanismus der Regulation erfolge dabei in einer Weise, die Lebewesen und anorganische Komponenten auch in dem Prozess der Evolution miteinander verbindet: »Leben und seine Umgebung sind so eng miteinander verflochten, daß eine Evolution immer Gaia betrifft, nicht die Organismen oder deren Umgebung für sich genommen«.[55]

Ein einfaches Beispiel für einen möglichen Mechanismus der Selbststeuerung eines Umweltfaktors, der Temperatur, durch »Gaia« schlagen Lovelock und seine Mitarbeiter 1987 vor: Das Gas Dimethylsulfid (DMS), das von vielen Meeresalgen produziert wird, gelangt als Sulphat-Aerosol in die Atmosphäre und wirkt dort als ein Keim für die Kondensation von Wasser zu Wolken, die wiederum den Albedo der Erde erhöhen, so dass weniger Wärme die Erde erreicht. Die Algen wirken nach diesem Modell also im Sinne eines Thermostats in einem Regelkreis, indem ihr Wachstum bei hoher Sonneneinstrahlung die Wolkenproduktion anregt und damit die Sonneneinstrahlung mindert.[56]

In Ergänzung (und manchmal im Gegensatz) zu Lovelocks Ansicht, die Organismen seien die entscheidenden Regulatoren des Erdklimas, sind auch anorganische Rückkopplungsmechanismen nachgewiesen worden: So könnte eine Stabilisierung der Temperatur auf der Erdoberfläche durch den CO_2-Gehalt der Atmosphäre auch über die Intensität der Verwitterung von Gesteinen vermittelt sein. Hohe Temperaturen auf der Erdoberfläche führen nach diesem Modell zu einer verstärkten Verwitterung von kalzium- und magnesiumhaltigen Gesteinen, die freigesetzten Kationen reagieren in den Meeren mit dem gelösten CO_2 und binden dieses in Gesteinen, so dass der Gehalt des CO_2 in der Atmosphäre abge-

senkt wird und über den Treibhauseffekt die Temperatur vermindert und langfristig reguliert wird.[57] Der CO_2-Gehalt der Atmosphäre fungiert in diesem System als ein anorganischer Regler für die Temperatur auf der Erdoberfläche: Erhöhung der Temperatur führt zu einer Verminderung des CO_2-Gehalts durch verstärkte Bindung des Gases über die Kationen der verwitterten Gesteine; Verminderung der Temperatur zieht dagegen eine kompensierende Steigerung des CO_2-Gehalts der Atmosphäre nach sich.

Allerdings sind gegen diese einfachen Modelle viele Einwände erhoben worden. So ist die Emission von DMS durch die Algen nicht proportional zu der Planktondichte, sondern hängt von vielen anderen Faktoren ab.[58] Andererseits gibt es auch Daten, die die Modelle zur Selbstregulation der Biosphäre bestätigen.[59]

Lovelock legt Wert darauf, das Konzept von Gaia von dem der Biosphäre zu unterscheiden. Die Biosphäre betrachtet er allein als denjenigen Teil der Erde, der den Lebensraum der Lebewesen ausmacht; Gaia bestehe dagegen nicht allein aus einem Raum, sondern mache ein homöostatisch reguliertes System aus.[60] Die Wissenschaft von Gaia bezeichnet Lovelock als *Geophysiologie*.[61] Er betont damit seine Auffassung, dass die Konstanz der Bedingungen auf der Erdoberfläche, z.B. die Kontrolle der Temperatur, nicht allein von anorganischen Regulationsprozessen abhängt, sondern unter Beteiligung von Lebewesen erfolgt.

Gaia als wissenschaftliche Hypothese

In wissenschaftstheoretischer Hinsicht kann der Status der Gaia-Hypothese als testbarer wissenschaftlicher Theorie untersucht werden. Vorgeschlagen wird in diesem Zusammenhang, verschiedene Typen von Gaia-Hypothesen zu unterscheiden[62]: Die schwächste Hypothese stellt die *beeinflussende Gaia* (»influential Gaia«) dar, die in der unstrittigen Behauptung besteht, dass die Lebewesen auf der Erde ihre abiotische Umwelt verändern. Diskutiert wird die langfristige Veränderung der Atmosphäre durch den Einfluss der Lebewesen bereits Mitte des 19. Jahrhunderts, so u.a. von Spencer und Huxley[63]. Die *koevolutionäre Gaia* (»coevolutionary Gaia«) geht nicht von einer einseitigen, sondern einer wechselseitigen Beeinflussung von Lebewesen und Umwelt in der Geschichte der Erde aus; auch diese Hypothese ist wenig strittig. Die *homöostatische Gaia* (»homeostatic Gaia«) behauptet einen stabilisierenden Einfluss der Lebewesen auf die Faktoren der Umwelt. Die *teleologische Gaia* (»teleological Gaia«) beinhaltet darüber hinaus die Annahme, dass der stabilisierende Einfluss der Organismen auf die Umwelt um der Biosphäre willen erfolgt, wie es von Lovelock und L. Margulis ausdrücklich postuliert wird[64]. Und die *optimierende Gaia* (»optimizing gaia«) schließlich besteht in der Annahme, dass die Lebewesen ihre Umwelt in der Weise der Verbesserung ihrer eigenen Lebensbedingungen optimieren – eine Annahme, die Lovelock und Margulis ebenfalls vornehmen[65]. Ein Problem der beiden letzten Hypothesen besteht darin, dass es keine Umweltbedingungen gibt, die für alle Lebewesen in gleicher Weise optimal wären. Das Optimum ist also ausgehend von Systemparametern (z.B. der Stabilität oder Diversität), und nicht im Hinblick auf einzelne Organismen oder Arten zu bestimmen.

Nach der Auffassung vieler ihrer Anhänger handelt es sich bei der Gaia-Hypothese nicht um eine einfache wissenschaftliche Theorie, sondern um eine alternative Sicht auf die Natur. Mit Gaia soll nicht ein isolierter Untersuchungsgegenstand bezeichnet werden, sondern die wechselseitige Bezogenheit aller Erscheinungen aufeinander. Der Ansatz löst sich damit von dem Maschinenmodell der Erklärung, nach dem jeder Prozess als ein Mechanismus erklärt wird (↑Organismus/Mechanismus), und weist stattdessen den Weg für eine Weltsicht der umfassenden Reziprozität und Interdependenz.[66] Die Betonung liegt auf der wechselseitigen Abhängigkeit der Organismen und ihrer Umwelt, insofern »die zu Gaia gehörenden Organismen, genauso wie sich die Zellen unseres Körpers ihre eigene Umgebung erschaffen und vice versa von dieser erzeugt werden, ihre eigenen Milieus hervorbringen und umgekehrt auch von diesen hervorgebracht werden«.[67]

Kritik an der Gaia-Theorie

Kritisch wird gegen die Gaia-Theorie ins Feld geführt, dass die Erde zumindest eine ganz andere Art von Lebewesen ist als die in der Biologie beschriebenen. Als der wesentliche Grund dafür gilt, dass die Erde kein Element innerhalb einer Population von vielen miteinander konkurrierenden Individuen bildet und damit als Ganzer keiner Selektion unterliegt. So argumentiert W.F. Doolittle: »The biosphere, Lovelock's Gaia, is not a replicating individual, and has no coherent heredity. If her parts contribute to global homeostasis, this cannot be for the same reasons that the organs of an animal promote physiological homeostasis – not, that is, because there were ancient populations of proto-Gaias in which those with more self-control left progeny while others perished«.[68] Ähnlich heißt es 1982 bei R. Dawkins: »For the analogy to apply strictly, there would to have been a set of rival Gaias, presumably on dif-

ferent planets. […] In addition we would have to postulate some kind of reproduction, whereby successful planets spawned copies of their life forms on new planets«.[69] Als Reaktion auf diese Kritik schlägt Lovelock 1983 ein Simulationsmodell zur Selbstregulation der Temperatur auf einem Planeten vor, das nicht auf einem Mechanismus der Selektion beruht (»Daisyworld«).[70]

Auch wenn die Entstehung nichtselektierter Regelkreise möglich ist, bleibt es aber fraglich, ob es tatsächlich die Existenz des Lebens auf der Erde ist, auf die Gaias Regelkreise gerichtet sind. Mit den Belegen für Regulationsprozesse auf globaler Ebene ist Lovelocks These, dass es die für das Leben relevanten Größen (Temperatur, Gaszusammensetzung der Atmosphäre etc.) mit den für das Leben günstigen Werten sind, die auf der Erde stabilisiert sind, noch nicht bewiesen. Denn es bedarf eines eigenen Nachweises, dass diese Regelkreise selbst wiederum im Sinne des Lebenserhalts auf der Erde kontrolliert sind. Es ist wahrscheinlich, dass diese Regelkreise nicht im Hinblick auf den Erhalt des Lebens stabilisiert sind – wie die Regelkreise eines Organismus, der einer Selektion unterlag –, sondern vielmehr ein bloßes Zufallsprodukt darstellen. Gaia würde dann also zwar ein homöostatisches Regulationssystem bilden, aber eben keine funktionale, durch Selektion geformte und allein durch den wechselseitigen Bezug der Teile bestehende organisierte Ganzheit.

Das Verständnis der Erde als Lebewesen oder Organismus – d.h. die These, »daß die Erde als ein selbstschöpferisches, autopoietisches System die biologische Definition eines lebenden Organismus erfüllt«[71] – wird daher auch nicht von allen Anhängern der Gaia-Theorie geteilt (vgl. z.B. L. Margulis 1996: »I reject Jim's statement ›The Earth is alive‹«[72]). Lovelock selbst gibt in späteren Publikationen Vorhersagen und Kriterien für das Scheitern seiner Auffassung an – er versucht diese also als eine wissenschaftliche Theorie zu verteidigen.[73]

Regulation und Organisation der Erde

Die Gaia-Theorie macht deutlich, dass zwischen den Aspekten der Organisation und Regulation eines Systems zu unterscheiden ist. Die Regulation einiger Größen, wie der Temperatur über den CO_2-Gehalt der Atmosphäre, macht die Erde noch zu keinem Organismus. Für einen Organismus ist es kennzeichnend, dass er nur aufgrund der Interaktion seiner Komponenten bestehen kann; diese erzeugen und erhalten sich und das Ganze durch den wechselseitigen kausalen Bezug zueinander (↑Wechselseitigkeit). Die Erde, verstanden als ein Planet, aber bleibt die Erde, auch wenn sie keine Rückkopplungseinrichtungen enthalten würde. Es gehört nicht zu den identitätsstiftenden Eigenschaften der Erde, dass sie eine konstante Temperatur hat. Im Gegensatz dazu würde ein Organismus als Entität aufhören zu existieren, wenn seine Regulationssysteme zusammenbrechen. Gaia kann also nur dann als ein Organismus verstanden werden, wenn sie nicht mit der kosmologischen Einheit der Erde als einer über Gravitation zusammengehaltenen und um die Sonne kreisenden Materiekugel identifiziert wird. Ein Organismus ist Gaia nur insofern, als darunter das verletzliche und zerstörbare globale Ökosystem mit unterschiedlichen von einander abhängigen funktionalen Gliedern verstanden wird.

Biosphäre und Ökosysteme

Verwandt ist die Interpretation der Erde als Lebewesen also mit der älteren Beurteilung von Ökosystemen als Organismen (↑Organismus). Gegenüber der älteren Ansicht hat die Betrachtung der ganzen Erde den Vorteil, dass das erhebliche Problem der Abgrenzung von Ökosystemen hier nicht vorliegt: Alle Organismen auf der Erde, die eine bestimmte funktionale Rolle einnehmen, können als ein »Organ« von Gaia gedeutet werden. So ließen sich in dieser Sicht z.B. die großen trophischen Einheiten als Organe verstehen: die Pflanzen als Primärproduzenten, die Tiere als Konsumenten und die Pilze und Mikroorganismen als Destruenten. So wie die Organe eines konventionellen Organismus bilden auch die Organe von Gaia eine Einheit von wechselseitig aufeinander bezogenen und wechselseitig voneinander abhängigen Teilen – mit allerdings dem Unterschied, dass die Organe von Gaia nicht als morphologisch zusammenhängende Strukturen vorliegen; die funktional einheitlichen Glieder (z.B. alle Primärproduzenten) sind vielmehr über den ganzen Körper verteilt.

Nachweise

1 Suess, E. (1875). Die Entstehung der Alpen: 159.
2 Vernadskij, V.I. (1926). Biosfera (2 Teile., russ.; engl. The Biosphere, New York 1998).
3 Allee, W.C. et al. (1949). Principles of Animal Ecology: 729.
4 Polunin, N. (1972). The biosphere today. In: ders. (ed.). The Environmental Future, 33-52: 34.
5 Mayer, A.F.I.C. (1827). Supplemente zur Lehre vom Kreislaufe, Heft 1: 50f.; vgl. Jourdan, A. (1834). Dictionnaire raisonné, étymologique, synonymique et polyglotte, Bd. 1: 163.
6 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 172f.; Huggett, R.J. (1999). Ecosphere, biosphere, or Gaia? What to call the global ecosystem. Global Ecol. Biogeograph. 8, 425-431.
7 Stejneger, L. (1901). Scharff's history of the European fauna. Amer. Nat. 35, 87-116: 89.
8 Reiners, W.A. & Lockwood, J.A. (2010). Philosophical Foundations for the Practices of Ecology: 21.
9 Goldschmidt, V.M. (1954). Geochemistry: 355; Mason, B. (1952). Principles of Geochemistry: 193.
10 Vgl. Gillard, A. (1969). On the terminology of biosphere and ecosphere. Nature 223, 500-501.
11 Lavrenko, E.M. (1964). [Die Untersuchungsebene der organischen Welt im Verhältnis zur Kenntnis der Vegetation (russ.)]. Rep. USSR Acad. Sci. Ser. Biol. 29(1), 32-46 (vgl. Bulletin signalétique, Sekt. 17. Biologie et physiologie végétales 25 (1964): 211 (Nr. 25-17-4004)).
12 Löther, R. (1991). Biostroma. In: Hörz, H. et al. (Hg). Philosophie und Naturwissenschaften. Wörterbuch zu den philosophischen Fragen der Naturwissenschaften, 2 Bde.: I, 146.
13 Strughold, H. (1953). The Green and Red Planet: 36; Dole, S.H. & Asimov, I. (1965). Planets for Man: 109.
14 Possony, S.T. & Rosenzweig, L. (1955). The geography of the air. Ann. Amer. Acad. Pol. Soc. Sci. 299, 1-11: 3.
15 Platon, Timaios 30b-c.
16 a.a.O.: 32d.
17 a.a.O.: 34b.
18 Vgl. z.B. Aristoteles, Meteorologica 366b14ff. (II, 8); Hippokrates, De victu I, 10; Pseudo-Hippokrates, περὶ ἑβδομάδων VI, 1; vgl. Althoff, J. (1997). Vom Schicksal einer Metapher: Die Erde als Organismus in Senecas *Naturales Quaestiones*. Antike Naturwissenschaft und ihre Rezeption 7, 95-110: 107f.
19 Zenon Fragm. 110 (Stoicorum veterum fragmenta I, 32, 28ff.); Chrysipp, Fragm. 633ff. (Stoicorum veterum fragmenta II, 191ff.).
20 Seneca, Naturales quaestiones III, 15; vgl. Althoff (1997): 99.
21 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion. (Philosophical Works, London 1874, vol. II, 375-468): 416.
22 Kant, I., Opus postumum (AA XXI-XXII): XXI, 566.
23 a.a.O.: XXII, 549; vgl. XXI, 570.
24 a.a.O.: XXI, 196; vgl. 276; XXI, 215.
25 a.a.O.: XXII, 504; vgl. Heimsoeth, H. (1940-41). Kants Philosophie des Organischen in den letzten Systementwürfen. Bl. deutsche Philos. 14, 81-108: 105.
26 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA I, 6): 257; ders. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA I, 7): 117.
27 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 361.
28 Hutton, J. (1795). Theory of the Earth, with Proofs and Illustrations, 2 vols. (Lehre 1972): II, 546f.; vgl. Grinevald, J. (1996). Sketch for a history of the idea of the biosphere. In: Bunyard, P. (ed.). Gaia in Action. Science of the Living Earth, 34-53: 34f.
29 Lamarck, J.B. de (1802). Hydrogéologie: 7f.
30 Treviranus, G.R. (1802). Biologie, Bd. 1: 66f.
31 Fechner, G.T. (1851). Zend-Avesta oder über die Dinge des Himmels und des Jenseits, 2 Bde. (Hamburg 1901): I, 10.
32 ebd.
33 a.a.O.: 13.
34 a.a.O.: 15.
35 a.a.O.: 19.
36 a.a.O.: 23.
37 a.a.O.: II, 45f.
38 Jünger, E. (1965). Grenzgänge (Sämtliche Werke, Bd. 13, Essays VII, Stuttgart 1981, 175-192): 186.
39 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 383.
40 Vernadskij, V.I. (1923). Zhivoje Vestchestvo v Khimii Morja. NHTI, Petrograd; ders. (1926); vgl. Ghilarov, A.M. (1995). Vernadsky's biosphere concept: an historical perspective. Quart. Rev. Biol. 70, 193-203; Levit, G.S. & Krumbein, W.E. (2000). The biosphere-theory of V.I. Vernadsky and the Gaia-theory of James Lovelock: a comparative analysis of the two theories and traditions. Zurn. obsc. biol. 61, 133-144.
41 Vernadskij, V.I. (1926). Biosfera (2 Teile., russ.; engl. The Biosphere, New York 1998).
42 a.a.O.: 47 (§8).
43 a.a.O.: 61 (§25).
44 a.a.O.: 58 (§22).
45 Vgl. Levit, G.S. & Krumbein, W.E. (2001). Eine vergessene Seite der Ökologiegeschichte: die Biosphäre als Morphoprozess in der Theorie von V.N. Beklemishev (1890-1962). Verh. Gesch. Theor. Biol. 7, 199-214: 200f.
46 Zit. n.: Levit & Krumbein (2001): 210.
47 Clements, F.E. (1916). Plant Succession: 319; vgl. Phillips, J. (1931). The biotic community. J. Ecol. 19, 1-24: 4; Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 71f.
48 Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16, 284-307: 306.
49 Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939). Bio-Ecology: 20ff.; vgl. Carpenter, J.R. (1939). The biome. Amer. Midl. Nat. 21, 75-91.
50 Walter, H. (1976). Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre). Prinzipien ihrer Gliederung mit Beispielen: 6.
51 a.a.O.: 14.

52 a.a.O.: 18.
53 Lovelock, J.E. (1972). Gaia as seen through the atmosphere. Atmospheric Environment 6, 579-580: 579.
54 ebd.
55 Lovelock, J.E. (1988). The Ages of Gaia (dt. Das Gaia-Prinzip, Zürich 1991): 43.
56 Charlson, R.J., Lovelock, J.E., Andreae, M.O. & Warren, S.G. (1987). Oceanic phytoplancton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. Nature 326, 655-661.
57 Walker, J.C.G., Hays, P.B. & Kasting, J.F. (1981). A negative feedback mechanism for the long-term stabilization of earth's surface temperature. J. Geophys. Res. C 86, 9776-9782.
58 Vgl. Lindley, D. (1988). Is the earth alive or dead? Nature 332, 483-484.
59 Schwartzman, D.W., Shore, S., Volk, T. & McMenamin, M. (1994). Self-organization of the earth's biosphere – geochemical or geophysiological? Origins Life Evol. Biosph. 24, 435-450.
60 Lovelock, J. (1988). The Ages of Gaia: 19.
61 Lovelock, J. E. (1989). Geophysiology, the science of Gaia. Rev. Geophys. 27, 215-222.
62 Kirchner, J.W. (1991). The Gaia hypotheses: Are they testable? Are they useful? In: Schneider, S.H. & Boston, P.J. (eds.). Scientists on Gaia, 38-46: 38.
63 Spencer, H. (1844). Remarks upon the theory of reciprocal dependence in the animal and vegetable creations, as regards its bearing upon paleontology. Philos. Mag. J. Sci. 24, 90-94; Huxley, T.H. (1877). Physiography.
64 Lovelock, J.E. & Margulis, L. (1974). Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the gaia hypothesis. Tellus 26, 1-10.
65 Lovelock, J.E. & Margulis, L. (1974). Homeostatic tendencies of the earth's atmosphere. Orig. Life 5, 93-103.
66 Abram, D. (1991). The mechanical and the organic: on the impact of metaphor in science. In: Schneider, S.H. & Boston, P.J. (eds.). Scientists on Gaia, 66-74: 71f.; vgl. Kineman, J.J. (1991). Gaia: hypothesis or worldview? In: Schneider, S.H. & Boston, P.J. (eds.). Scientists on Gaia, 47-65.
67 Sahtouris, E. (1989). Gaia. The Human Journey from Chaos to Cosmos (dt. Gaia. Vergangenheit und Zukunft der Erde, Frankfurt/M. 1993): 82.
68 Doolittle, W.F. (1991). Questioning a metaphor. In: Barlow, C. (ed.). From Gaia to Selfish Genes, 235-236: 235; vgl. ders. (1981). Is nature really motherly? CoEvolution Quarterly 29, 58-63.
69 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 236.
70 Watson, A.J. & Lovelock, J.E. (1983). Biological homeostasis of the global environment: the parable of Daisyworld. Tellus 35B, 284-289.
71 Sahtouris (1989): 83.
72 Margulis, L. (1996). James Lovelock's Gaia. In: Bunyard, P. (ed.). Gaia in Action, 54-64: 54.
73 Lovelock, J.E. (1991). Gaia. The Practical Science of Planetary Medicine; ders. (1996). The gaia hypothesis. In: Bunyard, P. (ed.). Gaia in Action. Science of the Living Earth, 15-33; ders. (2003). The living earth. Nature 426, 769-770.

Literatur

Grinevald, J. (1996). Sketch for a history of the idea of the biosphere. In: Bunyard, P. (ed.). Gaia in Action. Science of the Living Earth, 34-53.
Levit, G.S. & Krumbein, W.E. (2000). The biosphere-theory of V.I. Vernadsky and the Gaia-theory of James Lovelock: a comparative analysis of the two theories and traditions. Journal of General Biology 61, 133-144.
Levit, G.S. & Krumbein, W.E. (2001). Eine vergessene Seite der Ökologiegeschichte: die Biosphäre als Morphoprozess in der Theorie von V.N. Beklemishev (1890-1962). Verh. Gesch. Theor. Biol. 7, 199-214.

Biotop

Als ›Biotop‹ (von griech. ›βίος‹ »Leben« und ›τόπος‹ »Ort, Gebiet«) wird in der Biologie der Raum bestimmt, in dem ein Organismus oder eine ↑Biozönose leben. Der Ausdruck wird 1908 von dem Zoologen F. Dahl eingeführt.[1] Dahl versteht unter Biotopen »Gelände- und Gewässerarten«, die nicht nur Tiere bzw. Pflanzen, sondern alle Organismen betreffen. Eine Biozönose weist nach Dahl eine enge Bindung an ein Biotop auf – das Biotop wird von Dahl gelegentlich sogar nicht nach topografischen Kriterien, sondern über die Ansprüche von Organismen definiert: Ein Biotop wird dann über das Vorkommen der Organismen einer Art charakterisiert und abgrenzt. In seinen anfänglichen Darstellungen geht Dahl davon aus, dass sich Biotop und Biozönose räumlich nicht decken müssen; ein Biotop könne vielmehr mehrere Biozönosen umfassen.[2] Erst später (besonders unter dem Einfluss von A. Thienemann und K. Friederichs) wird eine strenge räumliche Korrespondenz von Biotop und Biozönose behauptet.[3] Lebensraum (Biotop) und Lebensgemeinschaft (Biozönose) bezeichnen dann zwei Komponenten eines Systems – das später so genannte ↑*Ökosystem*. Bei Thienemann heißt es 1916: »Jede Lebensgemeinschaft bildet mit dem Lebensraum, den sie erfüllt, eine Einheit, und zwar eine in sich oft so geschlossene Einheit, daß man sie gleichsam als einen Organismus höherer Ordnung bezeichnen kann«[4].

Vor seiner Einführung des Terminus ›Biotop‹ verwendet Dahl bereits den auf Tiere beschränkten Ausdruck ***Zootop*** (Dahl 1903).[5] Parallel dazu wird später auch das Wort ***Phytotop*** gebraucht. Dieses hat allerdings sehr unterschiedliche Bedeutungen: Der Ornithologe U.A. Corti bezieht es 1949 auf den mehr oder weniger homogenen Umwelttyp eines Tieres (»des milieux plus ou moins homogènes«: »l'aérotope, le géotope, l'hydrotope, le phytotope, le zootope …«[6]). ›Phytotop‹ bezeichnet hier also nicht den Lebensraum einer Pflanze, sondern eines Tieres auf oder in einer Pflanze. G. Haase versteht 1967 unter einem ›Phytotop‹ dagegen »Flächen mit gleicher potentieller natürlicher Vegetation«.[7]

Das Vorgängerkonzept von ›Biotop‹ ist im Deutschen der Ausdruck ***Lebensraum***. Dieses Wort wird in Bezug auf den Menschen spätestens seit Anfang des 19. Jahrhunderts verwendet, so 1809 von J.W. Goethe (allerdings im Sinne einer zeitlichen Erstreckung: »den Lebensraum auszufüllen«[8]). Es wird anfangs allein auf den Menschen und dessen Lebensgestaltung bezogen. 1855 schreibt C.H. Schultz-Schultzenstein: »Der Lebensraum ist nicht unendlich kontinuirlich, sondern individualisirt und durch die Wuchstypen der organischen Individuen bestimmt«[9]; eine räumliche Verwendung kündigt sich zuerst in der Völkerkunde an (»tropischer Lebensraum«[10]). Der Ausdruck erlangt aber erst Ende des Jahrhunderts eine naturwissenschaftliche Bedeutung, und zwar ausgehend von der Geografie. F. Ratzel verwendet das Wort 1897 in einem kleinen Aufsatz und später in einer Monografie.[11] Seit den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird ein Lebensraum zusammen mit einer Lebensgemeinschaft als eine Einheit betrachtet (↑Ökosystem).[12] In den 1930er Jahren wird der Begriff zu einem politischen Schlagwort und im

Ein Biotop ist der natürliche Aufenthaltsort eines Organismus und die Summe der Gegenstände und Faktoren an diesem, die dem Organismus das Überleben und Fortpflanzen ermöglichen.

Landschaft (9. Jh.) *314*
Habitat (Linné 1753) *306*
Wohnort (Hortensius 1758) *307*
Standort (Georgi 1765) *307*
Fundort (Mohr 1803) *308*
hygrophil (Thurmann 1849) *313*
xerophil (Thurmann 1849) *313*
Landschaftsästhetik (Reagles 1857) *316*
Hekistotherme (de Candolle 1874) *313*
Megatherme (de Candolle 1874) *313*
Mesotherme (de Candolle 1874) *313*
Mikrotherme (de Candolle 1874) *313*
Plankton (Hensen 1887) *314*
Benthos (Haeckel 1890) *314*
Nekton (Haeckel 1890) *314*
Pleuston (Schröter 1896) *314*
Lebensraum (Ratzel 1897) *305*
Xeromorphie (Reinke 1898) *313*
Zootop (Dahl 1903) *305*
endolithisch (Bachmann 1904) *313*
eutroph (Weber 1907) *312*
mesotroph (Weber 1907) *312*
oligotroph (Weber 1907) *312*
Biotop (Dahl 1908) *305*
Seston (Kolkwitz 1912) *314*
Edaphon (Francé 1913) *314*
Neuston (Naumann 1917) *314*
euzön (Hesse 1924) *310*
tychozön (Hesse 1924) *310*
xenozön (Hesse 1924) *310*
Biotoptypen (Palmgren 1930) *312*
Landschaftsökologie (Troll 1939) *315*
Ökotop (Tansley 1939) *308*
azön (Tischler 1947) *310*
Zönobionten (Tischler 1947) *310*
Zönophile (Tischler 1947) *310*
Phytotop (Haase 1967) *305*
Biostop (Schellhorn 1969) *308*
Demotop (Schellhorn 1969) *308*

Sinne einer völkisch-nationalsozialistischen Politik instrumentalisiert.[13]

Biotop und Nische

Eine enge Bindung von Tier- oder Pflanzenarten an bestimmte Lebensräume wird seit langem beschrieben. Solche Biotopbindungen werden seit der Antike auch bereits zur systematischen Klassifikation von Organismen verwendet, z.B. die grobe Einteilung in Luft-, Wasser- und Landtiere (↑Lebensform). Differenziertere Beschreibungen erscheinen seit Beginn des 18. Jahrhunderts. So unterscheidet Vallisnieri 1713 vier verschiedene Typen von Insekten nach ihrem Lebensraum: auf Pflanzen wohnende, im Wasser lebende, unter Steinen und im Boden lebende und auf Tieren lebende.[14]

Diese Beschreibungen werden im 18. Jahrhundert meist unter physikotheologischem Vorzeichen in ökologische Kontexte integriert: Herausgestellt wird, welchen Beitrag die verschiedenen Formen von Organismen für das Funktionieren des von Gott zweckmäßig eingerichteten Gefüges der Welt spielen (↑Ökosystem). In diesem Zusammenhang steht C. von Linnés Konzept eines speziellen Platzes (»statio«[15]) jedes Organismus. Dieses Konzept hat primär nicht eine topologisch-geografische Dimension, sondern ist eher funktional zu verstehen als Relation von Organismen einer Art zu Organismen anderer Arten (↑Nische). Auch die spätere von C. Darwin verwendete Rede von ›Plätzen‹ (»places in the economy of nature«[16]) zielt auf diesen funktionalen Aspekt.

Habitat

Als räumlich-geografische Angabe zum Vorkommen von Pflanzen macht Linné hinter seinen Pflanzennamen zur Bezeichnung des Fundortes der Pflanze vielfach einen Eintrag, der mit ***Habitat*** (lat. »bewohnt, ist heimisch«) beginnt (z.B. 1737: »Hæc in solis Alpibus, illa in solis sylvis habitat«[17]; 1745: »Habitat in Alpibus Lapponicis monte Walliwari«[18]; »Habitat in agris ruderatis cultis frequens«[19]). Bereits Ende des 18. Jahrhunderts wird diese ursprüngliche Verbform auch als Substantiv verwendet (1796 im Englischen: »*Habitatio*, the natural place of growth of a plant in its wild state. This is now generally expressed by the word Habitat«[20]; »he has given only the general habitat of pastures«[21]). In diesen Verwendungen kündigt sich bereits die spätere Tendenz an, unter einem Habitat nicht primär die geografische Region des Vorkommens einer taxonomischen Gruppe, sondern vielmehr die an einem Standort herrschenden klimatischen, edaphischen und vegetationskundlichen Verhältnisse zu verstehen (z.B. ›Weide‹).

1751 gibt Linné eine Übersicht über 25 Habitate in diesem Sinn, d.h. Biotoptypen, und ihre jeweils charakteristischen Pflanzengattungen (vgl. Tab. 43). Linné nennt diese allerdings nicht ›Habitate‹, sondern spricht von ›Geburtsorten‹ (»Loca natalia plantarum respiciunt *Regionem*, *Clima*, *Solum* & *Terram*«).[22] Die Typen von Geburtsorten, die Linné nach der Art des Bodens gliedert – z.B. Meer, Sumpf, Wald und Weide – sind offensichtlich keine räumlich-geografischen Einheiten, sondern folgen vornehmlich der Unterscheidung von Lebensformtypen von Pflanzen (↑Lebensform).

Verschiedene Bedeutungen des Habitatbegriffs bestehen bis in die Gegenwart nebeneinander. Im 20. Jahrhundert sind wiederholt Versuche der verbindlichen Definition unternommen worden, von denen sich aber keiner durchgesetzt hat. Einige von diesen Vorschlägen sind folgende: R.H. Yapp bestimmt 1922 ein Habitat als den von einem Organismus (er geht von Pflanzen aus) oder einer Organismengemeinschaft besiedelten Raum einschließlich aller Faktoren, die auf den Organismus oder die Gemeinschaft wirken, aber ihnen äußerlich sind.[23] Zu diesen Faktoren zählen nach Yapp klimatische, edafische, topografisch-physiografische und biotische. Auch der Einfluss anderer Organismen bildet damit also einen Teil des Habitats.

Im Gegensatz zu dieser Bestimmung hat das Wort im deutschen Sprachraum meist eine engere Bedeutung: In der Regel wird unter einem Habitat der eng umgrenzte Raum innerhalb eines Biotops verstanden, der von den Organismen einer Art bewohnt wird. W. Tischler definiert den Begriff 1947 als »Ort innerhalb des Biotops, an dem eine Tierart regelmäßig anzutreffen ist, weil dort die für sie günstigen Lebensbedingungen herrschen«[24]. M.F.D. Udvardy schlägt 1959 vor, ›Habitat‹ nicht nur räumlich zu verstehen, sondern es allgemein auf die Umwelt einer Art (oder eines Organismus) zu beziehen; ›Biotop‹ bilde dagegen die Bezeichnung für die Umwelt einer ökologischen Gemeinschaft.[25] Besonders in der Zoologie ist es – dem Vorschlag Yapps folgend – inzwischen üblich, unter dem Habitat nicht nur abiotische Umweltfaktoren, sondern auch die Gemeinschaft von (vor allem) Pflanzen und Tieren zu verstehen: Als das Habitat eines Tieres gilt z.B. ein bestimmter Waldtyp.[26] Aber auch in der Botanik etablieren sich offenbar Definitionen dieses Typs (z.B. Wagenitz 1996/2003: »Die ökologischen Bedingungen am Wuchsort einer Pflanze (im Gegensatz zu dem geographisch festgelegten Fundort), dazu gehören Klima, Boden und biotische Faktoren, z.B. die Begleitpflanzen, Fraßfeinde, Bestäuber«).[27]

Ein einheitliches Verständnis im Verhältnis der Begriffe ›Habitat‹ und ›Biotop‹ hat sich bisher nicht entwickelt. Vielfach werden beide Ausdrücke synonym verwendet (wobei ›Biotop‹ ein nur im Deutschen verbreiteter Ausdruck ist). Von nicht wenigen Autoren wird aber auch ein Habitat als Teil eines Biotops verstanden. So legt G. Haase 1967 fest: »Biozönose« (»Lebensgemeinschaft«) und »Habitat« (»Umwelt«) bilden zusammen das »Biotop« (»Lebensstätte, Wuchsort«).[28]

R.C. Looijen bezieht im Jahr 2000 den Ausdruck ›Habitat‹ auf Individuen (einer Art) und ›Biotop‹ auf eine Biozönose.[29] Als explizite Definition bietet er an: Ein (realisiertes) Habitat sei die Menge von Umweltfaktoren, unter denen Individuen (einer Art) leben (»the set, or combination, of (values of) biotic and/or abiotic variables occuring at a certain place […] in which an individual or individuals of a species lives or live«); und ein Biotop sei eine topografische Einheit, in der weitgehend homogene Umweltbedingungen bestehen (»an area (topographical unit) characterized by distinct, more or less uniform biotic and/or abiotic conditions«).[30]

Fundort und Standort

In der Ökologie des 20. Jahrhunderts zählt zum Biotop meist nicht allein der Raum, in dem sich ein Organismus aufhält, sondern auch die abiotischen Bedingungen, die diesen Raum kennzeichnen, z.B. die Oberflächenbeschaffenheit und das Mikroklima.

Eine Trennung des konkret-räumlichen und des abstrakt-physikalischen Aspekts des Biotops ist v.a. in der Botanik durch die Unterscheidung von ›Fundort‹ (Wohnort) und ›Standort‹ verbreitet. Während der *Fundort* allein den räumlichen Ort des Vorkommens einer Pflanze bezeichnet, bezieht sich der *Standort* auf die Gesamtheit der Umweltbedingungen, die am Fundort einer Pflanze herrschen. G.R. Treviranus bringt diese Differenz 1803 durch die Begriffe der »geographischen« und »physischen Verbreitung« zum Ausdruck.[31] A.P. de Candolle unterscheidet 1813 beide Aspekte als *habitatio* und *statio*: »*Station* (*Statio*), lieu dans lequel un végétal croît spontanément, considéré, quant à sa nature physique, et non quant à sa position géographique, qu'on nomme son *Habitation* ou sa *Patrie* (*Habitatio*, *Patria*).[32]

Der deutsche Ausdruck ***Wohnort*** wird seit Mitte des 18. Jahrhunderts auf Tiere und Pflanzen bezogen. Anfangs erscheint er in allgemeiner Bedeutung (Hortensius 1758: »Jede Art hat einen von der Natur bestimten Wohnort, wo sie sich und ihre Jungen am besten pflegen kann«; »Der Hering muß seinen Wohnort verlassen«[33]). Später wird er in zunehmend terminologischer Verwendung in faunistischen Darstellungen von einzelnen Tiergruppen gebraucht. E.J.C. Esper verwendet ihn 1777 regelmäßig in Bezug auf Schmetterlinge, und zwar meist zur Bezeichnung nicht des geografischen Gebiets des Vorkommens, sondern der ökologischen Bedingungen (z.B. »Der liebste Wohnort dieses Zweyfalters [*Aphantopus hyperantus*], sind die Waldungen«[34]). In Bezug auf Pflanzen ist er seit den 1880er Jahren in Gebrauch, vielfach in geografischer Bedeutung (von Paula Schrank 1781: »Der Wohnort [von Pflanzen der Art *Phyteuma spicata*] ist nach Linné auf den helvetischen, österreichischen, französischen, italienischen, und engländischen Alpen, und auf dem Baldus«; »Der Wohnort [von *Lichen fungiflorus*] sind die Wälder um Burghausen«[35]). Terminologischen Status erlangt das Wort durch die Übersetzung des lateinischen ›habitatio‹ (s.o.) als ›Wohnort‹ durch J.K.W. Illiger im Jahr 1800.[36] Illiger fasst darunter sowohl die geografische Verbreitung als auch die Boden- und Klimaverhältnisse, also die Aspekte, die später bei de Candolle geschieden sind.

Von einem ***Standort*** von Pflanzen ist vielfach bereits seit Mitte des 18. Jahrhunderts die Rede (Georgi 1765: »Der Standort [von Pflanzen der Art *Columnea chinensis*, d.h. *Limnophila chinensis*] ist das Flußufer«; »Ihr Standort [von *Ruellia crispa*] sind unbeschattete Anhöhen« und »Der Standort der Pflanze [*Amomum zerumbet*] ist das schattige Ufer«[37]; Vogel 1767: »Beschreibungen nebst der Dauer, dem Standort, der Blühezeit«[38]). J.J. Bernhardi unterscheidet 1804 einen »absoluten« von einem »relativen« Standort und definiert: »Der absolute Standort ist der Raum, welchen eine Pflanze auf der Erdkugel überhaupt einnimmt, indem wir sie als einen Theil derselben betrachten. Der relative hingegen wird von den Gegenständen, welche sie annächst umgeben, bestimmt«.[39] J.J. Römer unterscheidet 1816 die »Habitatio« oder den »Wohnort« als »die Stelle, wo Pflanzen gewöhnlich wachsen«, von der »Statio« oder dem »Standort« als den physischen Verhältnissen des Bodens und des Klimas, die am Wuchsort herrschen.[40]

Nicht immer wird diese Terminologie allerdings konsequent angewandt. J.F. Schouw übersetzt seinen Terminus für die geografische Verbreitung von Pflanzen einer Art (»locus natalis«) 1823 als ›Standort‹[41]; in anderen Übersetzungen seines Werks wird dies aber als ›Fundort‹ wiedergegeben (Anonymus 1823: »Fundort (locus natalis, Vorested) […:] die Ortsangaben nach der politischen Ländereintheilung«[42]). Schouw grenzt den von ihm so genannten (geografisch bestimmten) ›Standort‹ von dem

1. Meere (»Mare aqua salsa refertum«)
2. Küsten (»Littora maris Arena sive Sabulo«)
3. Quellen (»Fontes scaturiunt aqua gelida purissima«)
4. Fließgewässer (»Fluvii aquam puram, subfrigidam, motu agitatam vehunt«)
5. Flussufer (»Ripae Fluviorum & Lacuum hyeme sub aqua reconditae«)
6. Seen (»Lacus aqua pura repletae, fundo consistenti gaudent«)
7. Teiche (»Stagna & Fossae fundo limoso & aqua quieta sunt repleta«)
8. Sümpfe (»Paludes humo lutosa laxa & aqua referta, aestate siccescunt«)
9. Rasen (»Cespitosae Paludes, refertae humo mixta«)
10. Überschwemmungsgebiete (»Inundata loca hyeme repleta aqua«)
11. Moore (»Uliginosa mihi sunt loca spongiosa«)
12. Hochgebirge (»Alpes, Montes altissimi«)
13. Felsgebiete (»Rupes constant petris«)
14. Hügelländer (»Montes & Colles sabulosi«)
15. Felder (»Campi aprici ventibus expositi«)
16. Wälder (»Silvae umbrosae terra sabulosa sterili refertae«)
17. Haine (»Nemora ad radices montium«)
18. Wiesen (»Prata Herbis luxuriantia«)
19. Weiden (»Pascua differunt a pratis, quod steriliora, sicciora & magis sabulosa«)
20. Brachland (»Arva constant agris requietis«)
21. Äcker (»Agri terra subacta loeta gaudent«)
22. Feldränder (»Versurae s. Margines agrorum, tanquam prata stercorata considerantur«)
23. Gärten (»Culta in Hortis Terra, subacta, mixta fertilissima, promovet plantas Hortulanis invisas, inter olera luxuriantes«)
24. Misthaufen (»Fimeta ex stercore animalium congesta«)
25. Ruderalfluren (»Ruderata juxta domos, habitacula, vias ac plateas«)

Tab. 43. Gliederung der Habitate oder »Geburtsorte« von Pflanzen (»Loca natalia plantarum«) nach der Art des Bodens (solum) (nach Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 265-269).

Vorkommen (dän. »Forekomst«) einer Pflanze ab.[43] Darunter versteht er die ökologischen Verhältnisse am Wuchsort einer Pflanze (»die Ortsverhältnisse, welche nicht nur den Arten, Gattungen oder höheren Pflanzengruppen, sondern auch jedem Individuum einer gewissen Pflanzengruppe, beigelegt werden können, […] alle äußeren Umstände, unter welchen eine Pflanze vorkommt, […] also das die Pflanze umgebende Medium (ob Luft oder Wasser), der Boden, worin sie sich befindet, u.s.w«[44]). 1868 verwendet auch M. Wagner den Ausdruck ›statio‹ in »geographischer« Hinsicht im Sinne von »Verbreitungsbezirk«.[45] Weitgehend maßgeblich für das 20. Jahrhundert ist die Bestimmung des Standortbegriffs, die C. Flahault und C. Schröter ihm 1910 geben. Danach ist ein Standort die Gesamtheit der Faktoren, die die Lebensbedingungen einer Art bilden, dazu zählen neben den klimatischen und edaphischen Faktoren auch die von Organismen anderer Arten erzeugten Bedingungen: »un ensemble complet et défini de conditions d'existence, exprimé par l'uniformité de la végétation. La station résume tout ce qui est nécessaire aux espèces qui l'occupent, la combinaison des facteurs climatiques avec les facteurs édaphiques et les rapports réciproques des êtres vivants, c'est-à-dire les rapports de chaque espèce avec le climat, le sol et avec les espèces auxquelles elle est associée«.[46] F. Firbas definiert den Standort 1939 in diesem Sinne als »Gesammtheit aller äußeren Bedingungen, die auf eine Pflanze innerhalb ihres Lebensraumes einwirken (also nicht nur der Ort des Vorkommens)«[47]. Die Fundorte einer Sippe bezeichnen demgegenüber »den Ort ihres Vorkommens«[48].

Seit dem 18. Jahrhundert werden v.a. die geografischen Orte, an denen Mineralien und Fossilien gefunden werden, als ***Fundorte*** bezeichnet. Für den Aufenthaltsort lebender Organismen kommt der Ausdruck erst später in Gebrauch. Dabei wird er anfangs teilweise in der späteren Bedeutung von ›Standort‹ verwendet (Schmidt 1800: »[Scapoli hat den Strauch] nach dem Fundorte den Nahmen *R. [Rhamnus] rupestris* beygelegt«[49]). Bereits im ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts erscheint er aber auch in der späteren rein geografischen Bedeutung (Mohr 1803: »Angabe der Fundorte der verschiedenen Algenarten«[50]; Anonymus 1805: »Fundort und die Blüthe der Pflanzen«[51]). H. Gams schlägt 1918 statt ›Fundort‹ *Wohnort* oder *Lebensraum* vor.[52]

Ökotop

Zur Abgrenzung des Biotops als Umwelt der Biozönose kann die Umwelt eines einzelnen Organismus (oder der Organismen einer Art) als ***Ökotop*** bezeichnet werden(Vité 1951).[53] Ein ***Demotop*** ist demgegenüber die Umwelt einer Population; und das ***Biostop*** die Umwelt der Biosphäre (Schellhorn 1969).[54]. Meist wird zwischen diesen Begriffen allerdings nicht differenziert und auch die Umwelt eines Organismus als sein ›Biotop‹ bezeichnet. Eine Motivation für die Einführung des Begriffs des Ökotops lag jedoch in der Tatsache, dass der Lebensraum eines Organismus häufig die räumlichen Grenzen einer bestimmten Biozönose überschreitet (z.B. durch Tag-Nacht-Rhythmen oder jahreszeitli-

che Wanderungen). Der Begriff des Ökotops wird allerdings nicht einheitlich verwendet. Gelegentlich wird er auf konkrete, räumlich spezifizierte Ökosysteme, die »topographisch konkrete Ausbildung« eines Ökosystems bezogen.[55] Von anderen wird er als die komplexe Verbindung von Nische und Habitat der Organismen einer Art verstanden (»the species' relation to the full range of environmental and biotic variables affecting it«; »the ultimate evolutionary context of a species«).[56] A.G. Tansely, der den Ausdruck ›Ökotop‹ (engl. »ecotope«) 1939 erstmals gebraucht, verwendet ihn für die physikalischen Faktoren, die die Heimat von Organismen ausmachen (»the particular portion […] of the physical world that form a home (οἶκος) for the organisms which inhabit it«).[57]

Viel verwendet wird ›Ökotop‹ seit 1950 in der deutschsprachigen Landschaftsökologie – bei C. Troll und W. Czajka schon seit Mitte der 40er Jahre in Vorlesungen und Gesprächen.[58] 1950 führt Troll den Ausdruck in seinen schriftlichen Veröffentlichungen ein für die »kleinsten Raumgebilde oder Bausteine einer geographischen Landschaft«; sie bildeten »in sich homogene, aber in Mehrzahl vorhandene Standortseinheiten«; äquivalent dazu spricht er von »Landschaftszellen«.[59] Später erläutert Troll den Begriff des Ökotops knapp als »kleinste Landschaftsteile«.[60] Uneinheitlich ist das Verständnis des Begriffs hinsichtlich des Einschlusses von Lebewesen: Einige Autoren verwenden den Ausdruck für eine rein räumliche Einheit – in diese Richtung geht z.B. die Bestimmung von G. Haase 1967, nach dem ein Ökotop »das homogene Areal eines Ökosystem-Typs« bildet –, andere, wie z.B. J. Schmithüsen in seinem Lehrbuch der Vegetationsgeografie von 1959, fassen mit ihm die Einheit aus Biotop und Biozönose (das »Holozön«; ↑Ökosystem)[61].

Neben ›Ökotop‹ sind in der Landschaftskunde zahlreiche andere Termini verbreitet. Besonders russische Geografen führen eine Vielfalt von Ausdrücken ein, die sich später allgemein verbreiten, z.B. *Mikrolandschaft* (I.V. Larin), *Epifazies* (L.G. Ramenskij), *Elementarlandschaft* (Polynov) oder *Geoform* (A.M. Kanonnikov)[62]. In der deutschsprachigen Landschaftsökologie etablieren sich besonders folgende Ausdrücke: *Landschaftsteil* (Passarge 1919[63]), *Mikrolandschaft* (von Kruedener 1926[64]), *Chore* (Penck 1929[65]), *Landschaftselement* (Troll 1943[66]) und *Landschaftszelle* (Paffen 1948[67]). Im Wesentlichen beschränkt auf die abiotischen Verhältnisse wird das Wort *Physiotop* verwendet.[68] Um die Analogie zwischen der Landschaft und einem Mosaik deutlich zu machen, führt J. Schmithüsen 1948 den

1 Abiotische Habitate
1.1 Geländeteile
1.1.1 Positionstyp (z.B. Tal, Hang)
1.1.2 Expositionstyp (z.B. Süden)
1.1.3 Inklinationstyp (Neigung)
1.1.4 Oberfläche, Gestaltung (z.B. Regen-, Windexposition)
1.2 Gesteinstypen
1.3 Gesteinsformen
1.4 Bodenarten
1.5 Bodentypen
1.6 Bodenprofile
1.7 Herkunft der Gesteine
1.8 Verteilung der Gesteine
1.9 Kunstbauten (z.B. Mauerspalten)
2 Biotische Habitate
2.1 Phyto-Habitate (Habitate auf oder in Pflanzen)
2.1.1 Fruchtkörper der Pilze
2.1.2 Flechten- und Moospolster
2.1.3 Oberfläche ganzer Pflanzen
2.1.4 Oberflächen-Teile einer Pflanze
2.1.5 Inneres von natürlichen Teilen einer Pflanze
2.1.6 Inneres der von Tieren bewirkten, veränderten Teile einer Pflanze
2.1.7 Inneres abgestorbener Pflanzensubstrate
2.2 Zoo-Habitate (Habitate auf oder in Tieren)
2.2.1 Äußeres von Tieren
2.2.2 Inneres von Tieren
2.2.3 Nester und Bauten von Tieren
2.2.4 Oberfläche und Inneres tierischer Abfallstoffe
2.2.4.1 Kot
2.2.4.2 Aas
2.2.4.3 Gewölle, Wachse, Haare

Tab. 44. Einteilung terrestrischer Habitate nach ihrer physikalischen oder biotischen Struktur (nach Heydemann, B. (1980). Terrestrische Habitate und ihre Typisierung in Mitteleuropa. Natur Landsch. 55(1), 5-7).

Terminus *Fliese* ein und spricht von der Landschaft als einem *Fliesengefüge*. Er definiert: »Fliesen sind die naturräumlichen Grundeinheiten der Landschaft, topographische Bereiche, die auf Grund der Gesamtwirkung ihrer physiogeographischen Ausstattung in ihrer ökologischen Standortqualität annähernd homogen sind«.[69] Die Fliesen bilden nach Schmithüsen nicht selbst Teile einer Landschaft, sondern stellen lediglich als räumliche Einheiten deren »physisch-geographisch bedingte standörtliche Grundlage« dar[70]; die Gemeinschaften der Lebewesen in einer Landschaft gehören damit ausdrücklich nicht zu den Fliesen.

Biotopzugehörigkeit und Biotopbindung

Eine Terminologie zur Bezeichnung verschiedener Formen des Verhältnisses von Organismen zu ihrem

1. LEBENSRÄUME IN KÜSTENBEREICHEN UND HALOPHYTISCHE VEGETATION
11. Meeresgewässer und Gezeitenzonen
12. Felsenküsten und Kiesstrände
13. Atlantische Salzsümpfe und -wiesen sowie Salzsümpfe und -wiesen im Binnenland
14. Salzsümpfe und -wiesen des Mittelmeeres und des gemäßigten Atlantiks
15. Halophile und gypsophile Binnenlandsteppen
16. Archipele, Küsten und Landhebungsgebiete des borealen Baltikums

2. DÜNEN AN MEERESKÜSTEN UND IM BINNENLAND
21. Dünen an den Küsten des Atlantiks sowie der Nord- und der Ostsee
22. Dünen an Mittelmeerküsten
23. Dünen im Binnenland (alt und entkalkt)

3. SÜSSWASSERLEBENSRÄUME
31. Stehende Gewässer
32. Fließgewässer

4. GEMÄSSIGTE HEIDE- UND BUSCHVEGETATION

5. HARTLAUBGEBÜSCHE (MATORRALS)
51. Gebüsche des submediterranen und gemäßigten Raumes
52. Baumbestandene Matorrals im Mittelmeerraum
53. Thermo-mediterrane Gebüschformationen und Vorsteppen
54. Phrygane

6. NATÜRLICHES UND NATURNAHES GRASLAND
61. Natürliches Grasland
62. Naturnahes trockenes Grasland und Verbuschungs-Stadien
63. Als Weideland genutzte Hartlaubwälder (Dehesas)
64. Naturnahes feuchtes Grasland mit hohen Gräsern
65. Mesophiles Grünland

7. HOCH- UND NIEDERMOORE
71. Saure Moore mit Sphagnum
72. Kalkreiche Niedermoore
73. Boreale Torfmoore

8. FELSIGE LEBENSRÄUME UND HÖHLEN
81. Geröll und Schutthalden
82. Steinige Felsabhänge mit Felsspaltenvegetation
83. Andere felsige Lebensräume

9. WÄLDER
90. Wälder des borealen Europas
91. Wälder des gemäßigten Europas
92. Sommergrüne mediterrane Laubwälder
93. Mediterrane Hartlaubwälder

Tab. 45. Lebensraumtypen in Europa (gekürzt nach dem Anhang 1 der Richtlinie 92/43/EWG des Rates vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen (Version vom 1.5.2004).

Biotop entwickelt sich in der Ökologie des 20. Jahrhunderts. W. Tischler schlägt 1947 eine Differenzierung zwischen der *Biotopzugehörigkeit* und der *Biotopbindung* von Organismen vor.[71] Die erste bezieht sich auf die Regelmäßigkeit der Anwesenheit von Vertretern einer Art in einem Biotop, die zweite auf die Toleranz der Organismen einer Art gegenüber anderen Biotopen. Hinsichtlich der Biotopzugehörigkeit unterscheidet A. Remane 1940 zwischen *Biotopeigenen*, *Biotopverwandten*, *Nachbarn* und *Irrgästen*.[72] Tischler modifiziert diese Einteilung mit der Unterscheidung von *Biotopeigenen* (*Indigenae*), *Besuchern* (*Hospites*), *Nachbarn* (*Vicini*) sowie *Irrgästen und Durchzüglern* (*Alieni*).[73]

Von einer Biotopbindung soll nach Tischler allein in Bezug auf die biotopeigenen Arten die Rede sein. Für diese entwickelt sich bereits seit den 1920er Jahren eine eigene Terminologie: R. Hesse unterscheidet 1924 zwischen ***euzönen*** (Organismen mit enger Bindung an ein Biotop), ***tychozönen*** (Organismen, die auch in anderen Biotopen existieren können) und ***xenozönen*** Arten (Organismen mit nur geringer Bindung an ein Biotop).[74] Tischler übernimmt 1947 diese Einteilung und ergänzt sie um die vierte Gruppe der ***azönen*** Arten (Ubiquisten, vage Arten). Die euzönen Arten identifiziert Tischler mit den stenotopen oder stenöken Arten; die tychozönen Arten mit den eurytopen oder euryöken (↑Nische).[75] In einer parallel zu Hesses Gliederung verlaufenden Dreiteilung spricht A. Thienemann 1925 von den *-bionten*, *-philen* und *-xenen* eines jeden Biotops, z.B. den Stygobionten, Stygophilen und Stygoxenen für die Bewohner des unterirdischen Grundwassers.[76] Tischler stellt die ***Zönobionten*** als die an ein Biotop gebundenen Arten und die ***Zönophile*** als die ein Biotop stark bevorzugenden Arten als zwei Unterformen der euzönen Arten dar.[77]

Wenig differenziert wird in der ökologischen Terminologie zwischen den Biotopansprüchen einer *Art* und denen eines *Organismus*. Die Organismen einer Art werden als weitgehend gleich in ihren Ansprüchen behandelt. Aufgrund von lokalen Variationen oder Prägungen auf ein Biotop (↑Lernen) kann es aber durchaus Arten aus Organismen geben, die jeweils enge Bindungen an ein bestimmtes Biotop aufweisen, sich in ihren Ansprüchen aber stark unterscheiden (stenöke Organismen einer insgesamt euryöken Art).

Realität von Biotopen?

Ob es ↑Biozönosen und abgrenzbare Biotope als reale Einheiten der Natur wirklich regelmäßig gibt, ist eine in der Ökologie umstrittene Frage. Vehement spricht

sich F. Peus 1954 dagegen aus: »Es gibt keinen Biotop und keine in ihm wohnende Biozönose, die etwas *Geschlossenes* und etwas Selbständiges oder Unabhängiges, eine Autarkie oder eine Ganzheit für sich darstellten.«[78] Denn: »Für sehr viele Biotope (als Gattungs- und Individualbegriff) – man möchte fast vom Regelfall sprechen – gilt der ständige Austausch von Individuen, bisweilen sogar der periodische Wechsel der ganzen Population einer Spezies zwischen verschiedenartigen Biotopen als das einfach Gegebene, Notwendige und Normale«.[79] Weil für die Organismen jeder Art allein ihre spezifische Umwelt relevant ist und darüber hinaus keine realen Einheiten existieren, lehnt Peus den Begriff des Biotops (ebenso wie den der Biozönose) als »entbehrlich und überflüssig« ganz ab.[80] Die ökologische Forschung komme in der Autökologie, d.h. der Untersuchung der Umweltbeziehungen der Organismen einer Art, bereits an ihr Ende.

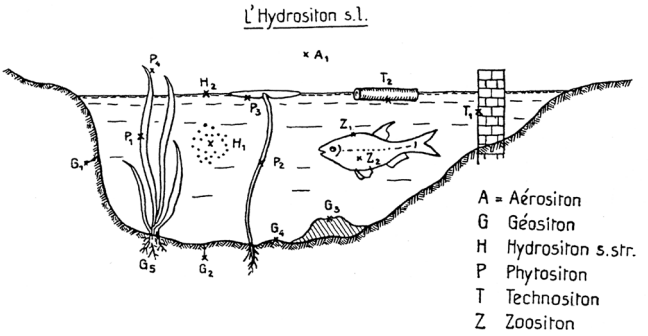


Abb. 67. Die Bereiche des Hydrositons*, d.h. des Lebensraums im und am Wasser, der den Lebewesen ihre Ernährung ermöglicht. Das Hydrositon im weiteren Sinne gliedert sich in den Luftbereich über dem Wasser* (Aerositon)*, den Bodenbereich unter Wasser* (Geositon)*, den Bereich zwischen Boden und Wasseroberfläche* (Hydrositon im engeren Sinne)*, sowie den Bereich in und auf Pflanzen* (Phytositon)*, in und auf künstlichen Körpern* (Technositon) *und in und auf Tieren* (Zoositon)*. Neben dem für die Ernährung genutzen Aktivitätsbereich* (Sitotop) *steht der für die Fortpflanzung* (Genotop) *und für Verteidigung und Schutz genutzte Aktivitätsbereich* (Hygiotop) *(aus Corti, U.A. (1949). L'hydrositon. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 10, 112-118: 114).*

Entgegen dieser Einschätzung hat der Biotopbegriff aber seinen festen Platz in der ökologischen Literatur. Wie ein Biotop bestimmt und begrenzt wird, hängt dabei von der untersuchten Gruppe von Organismen ab. Es zeigen sich dabei regelmäßige Unterschiede: Bei der Untersuchung von Tieren werden beispielsweise auch die Pflanzen zum Biotop gerechnet; in der Botanik dagegen meist allein die abiotischen Bedingungen.[81]

Relevanz für den Naturschutz

Besondere Relevanz hat die Bestimmung von Biotopen für den Naturschutz. Die Abgrenzung von Biotopen fungiert als ein Instrument des Naturschutzes, das dazu beiträgt, schützenswerte Landschaftsausschnitte zu identifizieren. Die jeweils vorhandenen Biotope spielen bei der Bewertung des konkreten Gebietes eine vermittelnde Rolle, indem sie als Voraussetzung der Besiedlung des Gebietes durch Tiere notwendig (aber noch nicht hinreichend) sind. Die Feststellung der Schutzwürdigkeit erfolgt letztlich aber durch den Nachweis von zu schützenden Pflanzen- und Tierarten. Weil Biotope im Hinblick auf die Besiedlungsmöglichkeiten durch Pflanzen und Tiere bestimmt werden, werden diejenigen Faktoren bei der Abgrenzung von Biotopen herausgearbeitet, die das Vorkommen und die Verteilung der Organismen bestimmen.

Klassifikation von Biotopen und Habitaten

Verschiedene Vorschläge für eine Klassifikation von Habitaten und Biotopen sind gemacht worden. Ausgehend von einer Gemeinschaft bzw. einem einzelnen Organismus unterscheidet R.H. Yapp 1922 einen synökologischen und einen autökologischen Habitatbegriff. Zu ersterem gehören das *Gemeinschaftshabitat* (»communal habitat«), d.h. der Lebensraum, der von einer Gemeinschaft von Organismen (Pflanzen) bewohnt wird, und das *Sukzessionshabitat*, d.h. der Raum und die dort wirksamen Faktoren, die eine sich verändernde Gemeinschaft prägen. Das autökologische Habitat gliedert Yapp in das von einem einzelnen Organismus bewohnte *Individualhabitat* und das *Partialhabitat*, d.h. denjenigen Teil eines Individualhabitats, der während einer Entwicklungsphase eines Organismus genutzt wird.[82]

Eine Dreiteilung der Biotope nach den funktionalen Grundbedürfnissen von Organismen, d.h. nach den organischen Funktionskreisen, (↑Funktion) schlägt der Ornithologe U.A. Corti 1941 vor: Der *Sitotop* (von griech. ›σῖτος‹ »Nahrung«) oder das »Nahrungsfeld« umfasst den Bereich des Biotops, in dem ein Organismus (oder die Organismen einer Art) seine Nahrung gewinnt; der *Hygiotop* (von griech. ›ὑγιεινός‹: »gesund«) bezeichnet den Biotopausschnitt, in dem ein Organismus sich vor Bedrohungen aus der Umwelt schützt (»den Bewegungsraum, Siesta-, Schlaf-, Bade, Spiel-, Toilettenplätze, Verste-

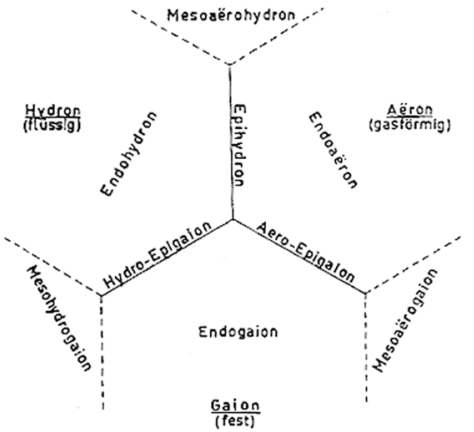


Abb. 68. Einteilung der Biotope nach dem Aggregatzustand ihrer Medien (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. 2 Bde.: I, 271).

cke und Refugien zur Sicherung vor Feinden, Unbilden der Witterung, zum Schutz während der Mauserperioden, bei Krankheiten, beim Vorhandensein von Verletzungen etc.«); und der *Genotop* (von griech. ›γένεσις‹: »Fortpflanzung«) ist der Bereich, in dem ein Organismus seine mit der Fortpflanzung in Zusammenhang stehenden Verrichtungen ausübt (»die Balzorte […], die Kopulationsplätze, der Nistort, das Feld, in welchem die Jungen zum Selbständigwerden geführt werden usw.«).[83] Nach dem Aggregatzustand und der Stofflichkeit des Milieus unterteilt Corti diese Biotopteile weiter; den Sitotop z.B. in die Bereiche des *Aerositon*, *Geositon*, *Hydrositon*, *Phytositon*, *Technositon* und *Zoositon* (vgl. Abb. 67).[84]

Ausgehend von den abiotischen Verhältnissen schlagen C.S. Elton und R.S. Miller 1954 eine Einteilung der Habitate in sechs Übergruppen vor: terrestrische, aquatische, aquatisch-terrestrische Übergänge, unterirdische, kulturell geprägte und allgemeine Strukturteile (z.B. Totholz, Kot, Aas).[85] Die Habitate werden weiter hinsichtlich ihrer Formationstypen (z.B. Wüste, Steppe, Buschland, Wald für die terrestrischen Habitate) und vertikalen Zonierung (z.B. Bodenschicht, Krautschicht, Strauchschicht) gegliedert. Für die aquatischen Habitate schlagen die Autoren eine Kreuztabellierung der Formationstypen nach der Größe der Wasserfläche auf der einen Seite und ihrer Bewegtheit auf der anderen Seite vor (z.B. ein Meer als still und groß und ein Wassertropfen als klein und bewegt).[86]

Nach der zeitlichen Konstanz des Systems unterscheidet J.H. Davis 1960 vier große Gruppen von Habitaten: monotone (d.h. konstante), periodische (d.h. zyklisch sich ändernde), erratische (d.h. nicht zyklisch, zufällig sich ändernde) und sequenzielle (d.h. eine Sequenz von Zuständen durchlaufende) Habitate. Innerhalb dieser Gruppen wird weiter nach der substanziellen Art des Mediums in aquatische, terrestrische und biotische Habitate unterschieden.[87]

Eine einfache Gliederung der Biotope nach dem Aggregatzustand der Medien schlägt H.-W. Koepcke 1971 vor: Ein Lebensraum besteht entweder in der Reinform eines Aggregatzustandes: *Gaion* (festes Medium), *Hydron* (flüssiges Medium) und *Aeron* (gasförmiges Medium) oder in einer Grenzzone (z.B. *Aero-Epigaion*) (vgl. Abb. 68).[88]

Für Mitteleuropa wird eine differenzierte Einteilung der Habitate oder ***Biotoptypen*** (Palmgren 1930)[89] v.a. aus zoologischer Perspektive entwickelt.[90] Besondere Bedeutung erlangen diese Typisierungen seit den 1980er Jahren als Instrument für den praktischen Naturschutz. Verschiedene Einteilungsmöglichkeiten stehen nebeneinander, z.B. eine Einteilung nach der zeitlichen Beständigkeit (temporär–stationär), nach der physikalischen Struktur (abiotisch-biotisch, Phytohabitate-Zoohabitate) oder nach der vertikalen Schichtung (Bodenschicht-Krautschicht-Strauchschicht-Baumschicht).[91] Am geläufigsten ist die oberste Einteilung in Landschaftselemente, die über die physikalische Natur des Substrats charakterisiert werden. B. Heydemann spricht in diesem Zusammenhang von »Biotopkomplexen (Ökosystemkomplexen)«[92] und gibt eine Liste mit 15 Typen: Meer; Meeresküsten; Fließende Binnengewässer; Stehende Binnengewässer; Röhrichte, Verlandungsfluren, Riede, feuchte und nasse Hochstaudenfluren; Moore; Heiden; Trockenrasen, Trockenstaudenfluren und Dünen; Wälder; Gebüsche, Feldgehölze und Hecken; Grünland; Äcker und Feldfluren; Ruderalstellen, Brachländer, Kiesgruben, Wege, Weg- und Straßenränder; Gärten und Parks (anthropogene Mosaikbiotope); Siedlungen und Bauten.[93] Ähnliche Listen werden im Rahmen des europäischen Schutzgebietssystems NATURA 2000 erarbeitet (vgl. Tab. 45).

Nährstoffe, Wasser, Wärme

Eine wichtige Unterscheidung von Biotoptypen bezieht sich auf das Nährstoffangebot. C.A. Weber führt 1907 für die Torfschichten in Mooren die Differenzierung zwischen ***eutroph*** (nährstoffreich), ***oligotroph*** (nährstoffarm) und der Zwischenstufe ***mesotroph*** ein.[94] Parallel dazu gliedert er das Nährstoffbedürfnis von Pflanzen in *eutraphent* (»anspruchsvolle«) *oligotraphent* (»anspruchslose«) und *mesotraphent*. E. Naumann übernimmt diese Einteilung später für seine Typologie von Seen.[95] Die Unterscheidung wird

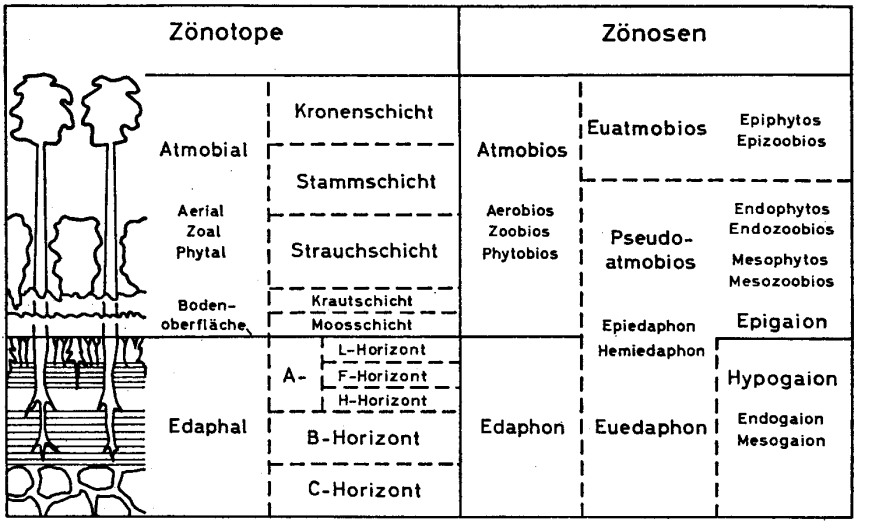


Abb. 69. Gliederung terrestrischer Zönotope und Zönosen (aus Schwerdtfeger, F. (1975). Ökologie der Tiere. Bd. 3. Synökologie: 80).

bis Mitte der 1920er Jahre von Naumann und Thienemann weiter differenziert. Thienemann gliedert die mitteleuropäischen Seen 1925 in drei Haupttypen: die »Klarwasserseen« mit den beiden Typen der oligotrophen und eutrophen Seen und die »Braunwasserseen« bestehend aus dem *dystrophen* Typus (»Humusgewässer«).[96]

Eine andere verbreitete Terminologie bezieht sich auf das Feuchtigkeitsbedürfnis von Organismen (v.a. von Pflanzen): Bereits 1849 unterscheidet J. Thurmann ***hygrophile*** *Pfanzen* (franz. »plantes hygrophiles«[97]; der Ausdruck im physiologischen Kontext schon in den 1830er Jahren[98]), die die Feuchtigkeit lieben (»aimant l'humidité«), und ***xerophile*** *Pflanzen* (»plantes xérophiles«)[99], die auf trockenen Standorten wachsen (»recherchant les stations sèches«). (In einer parallelen Terminologie prägt J.G. Baker 1863 die Ausdrücke *hygrophilous* und *xerophilous* im Englischen.[100]) E. Warming unterscheidet in Anlehnung daran 1895 für Pflanzen zwischen *Hydrophyten*, *Xerophyten*, *Halophyten* (Salzpflanzen) und *Mesophyten*.[101] Die Unterscheidung zwischen *Xerophyten* und *Hydrophyten* führt Warming auf Schouws Werk von 1823 zurück.[102] Warming definiert die Konzepte ausgehend von evolutionären Anpassungsprozessen auf Seiten der Pflanzen: Pflanzen, die an Bedingungen starker Transpiration und geringe Wasserversorgung angepasst sind, nennt er ›Xerophyten‹. Daneben verwendet er auch den Ausdruck ***Xeromorphie*** (»xeromorphy«[103]; dt. »Xeromorphie« seit 1898 bei J. Reinke[104]; 1897: »xeromorph«[105]) und versteht darunter einen besonderen Komplex von Merkmalen, die als Anpassungen an Standorte mit hoher Sonneneinstrahlung und Trockenheit entstanden sind (z.B. kleine feste Blätter mit dicker Kutikula, eingesenkten Stomata, einer Wachsschicht und feiner Behaarung). Später wird der Ausdruck ›Xerophyten‹ unabhängig von den Anpassungserscheinungen der Pflanzen allgemein für Pflanzen trockener Standorte verwendet. Weil nicht alle Pflanzen dieser Standorte xeromorphen Bau haben, gibt es also Xerophyten ohne Xeromorphie (und bei »physiologischer Trockenheit«[106] auch umgekehrt Xeromorphie bei Nicht-Xerophyten).[107]

Schließlich gliedert A. de Candolle 1874 die Pflanzen nach ihrem Wärmebedürfnis (in der Reihenfolge abnehmender Wärmeliebe) in ***Megatherme*** (»Mégathermes«), ***Mesotherme*** (»Mésothermes«), ***Mikrotherme*** (»Microthermes«) und ***Hekistotherme*** (»Hékistothermes«).[108]

Endolithische und intraterrestrische Lebensräume

Einen extremen Lebensraum besiedeln solche Organismen, die im Innern von Steinen oder tief in der Erdkruste leben. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts werden Flechten beschrieben, von denen zumindest ein Teil der Pilzhyphen im Inneren von Steinen wächst. Die Biotope dieser Organismen oder auch diese Organismen selbst werden als ***endolithisch*** bezeichnet (Bachmann 1904: »Es ist nur der Rhizoidenteil der Kieselflechten, welcher in den Glimmer eindringt, nie der übrige Thallus; dieser ist epilithisch, nur jener

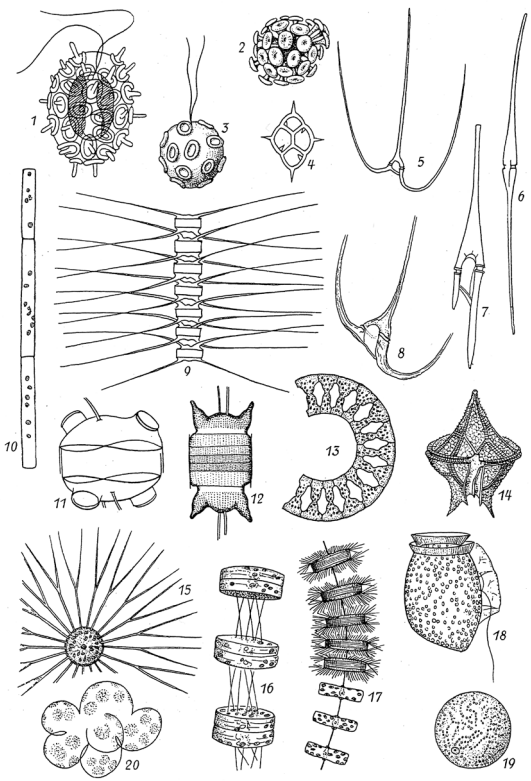


Abb. 70. Die prägende Kraft des Biotops auf die Gestalt von Organismen: Pflanzen des Nordseeplanktons mit Schwebefortsätzen und anderen Einrichtungen zur Verbesserung des Auftriebs (aus Gessner, F. (1940). Meer und Strand: 75).

endolithisch«[109]; engl. 1914: »endolithic lichens«[110]). Wenig später werden diese Pflanzen auch als *Endolithen*[111] (oder *Endolithophyten*[112]) im Gegensatz zu den auf der Oberfläche von Steinen wachsenden *Epilithen* (oder *Epilithophyten*) genannt. Für chemoautotrophe Bakterien, die in und auf Steinen siedeln, wird eine große Bedeutung für die geochemischen Kreisläufe der Erde angenommen.[113] In den letzten Jahren sind Bakteriengemeinschaften nachgewiesen worden, deren Biotop kilometertief in der Erdkruste (»intraterrestrisch«) liegt (»crustal biome«).[114]

Aquatische Habitate

Eine besondere Terminologie hat sich auch für die Biotope der Gewässer entwickelt.[115] Als Lebensgemeinschaften, die an ein besonderes Biotop gebunden sind, werden unterschieden: ***Plankton*** (Hensen 1887: »Alles was im Wasser treibt, einerlei ob hoch oder tief, ob todt oder lebendig«[116]); ***Nekton*** (Haeckel 1890: die »activ schwimmenden« Organismen[117]); ***Pleuston*** (Schröter 1896: größere Organismen, die passiv an der Wasseroberfläche treiben)[118]; ***Neuston*** (Naumann 1917: »Lebensgemeinschaft [von Mikroorganismen] des Oberflächenhäutchens«[119]) und ***Benthos*** (Haeckel 1890: die bodenbewohnenden Organismen)[120]. Zusammenfassend werden Plankton, Nekton, Pleuston und Neuston einschließlich der anorganischen Schwebekörper im Wasser als ***Seston*** bezeichnet.[121] Parallel zu den so unterschiedenen Lebensgemeinschaften werden die Biotope gegliedert in *Pleustal* (Wasseroberfläche), *Pelagial* (freies Wasser zwischen Oberfläche und Boden) und *Benthal* (Boden unter Wasser).[122] Das Benthal wird – unter Verwendung von Worten, die allmählich von ihrer allgemeinsprachlichen lateinischen Verwendung zu biologischen Fachbegriffen werden – weiter unterteilt in *Litoral* (Bereich, in dem wurzelnde grüne Pflanzen wachsen), *Sublitoral* (Übergangszone) und *Profundal* (Bereich, in dem keine wurzelnden grünen Pflanzen gedeihen).[123]

Dieser Einteilung entsprechend wird für die auf dem Land lebenden Organismen differenziert zwischen ***Edaphon***[124] (im Boden lebende Organismen), *Aerobios* (in der Luft lebende Organismen) und *Atmobios* (auf Landpflanzen oder -tieren wohnende Organismen).[125]

Landschaft

Das Wort ›Landschaft‹ (mhd. lantschaft; ahd. lantscaf[t]) wird im Althochdeutschen bereits seit der Mitte des 9. Jahrhunderts im geografischen Sinne verwendet, so in einer Übersetzung der Tatianischen Evangelienharmonie von 830 an Stelle des lateinischen Wortes ›regio‹.[126] Das deutsche Wort mit der Bedeutung »natürliche Geländeeinheit, abgeschlossenes Gebiet« setzt sich aus den beiden Bestandteilen ›Land-‹ und ›-schaft‹ zusammen, die auch unabhängig voneinander verwendet wurden. ›Land‹ hat ursprünglich die Bedeutung »baumloses, offenes Gebiet, Brache« und ist später durch die Entgegensetzung zu ›Stadt‹ und ›Wasser‹ bestimmt. Das Morphem ›-schaft‹ kommt in unterschiedlichen semantischen Bezügen vor: Allgemein wird es zur Bezeichnung von Vorgängen der planvollen Gestaltung und von Ordnungen als Ergebnis solcher Gestaltungen verwendet. Es besteht vielleicht eine Verbindung zu dem starken Verb ›scepfen‹ »schöpfen, schaffen« oder zu dem Simplex ›scaf‹ »Gefäß«.[127] Eine andere Deutung führt es auf ›schap‹ zurück, die Bezeichnung für ein eisernes Gerät, mit dessen Hilfe im Wald Äste von Bäumen abgehackt und junge Bäume gefällt wurden; mittels der Äste und Stämme

ist ein Zaun um das Wohngebiet geflochten worden, auf den das Wort übertragen wurde. In einer zweiten metonymischen Übertragung wird schließlich das umzäunte Gebiet selbst ›schap‹ genannt.[128]

Erst Ende des 15. Jahrhunderts erhält ›Landschaft‹ die heute dominierende ästhetische Bedeutung im Sinne eines »schönen Naturraums«.[129] In dieser Bedeutung erscheint das Wort zuerst als Terminus in der spätmittelalterlichen Malerei zur Bezeichnung eines »geschauten und dargestellten Naturausschnitts«. Erst ausgehend von der Malerei findet das Wort Eingang in die literarische Darstellung.[130] Nicht mehr großräumige Areale, die politisch oder als Verwaltungseinheiten bestimmt sind, sondern kleine, überschaubare Raumeinheiten werden seitdem ›Landschaft‹ genannt.

		Bedürfnisqualität	
		Verstehen	Entdecken
Zeitpunkt der Erfüllung des Bedürfnisses	Unmittelbarer Zugang	*Kohärenz* überschaubare Landschaft	*Komplexität* abwechslungsreiche Landschaft
	Verheißener Zugang	*Lesbarkeit* vielfältige Landschaft mit Orientierungsmarken u. Aussichtspunkten	*Geheinmishaftigkeit* unübersichtliche Landschaft mit prospektiven Einsichten wie gekrümmten Wegen

Tab. 46. Kreuztabelle von ästhetischen Qualitäten in der Erfahrung von Landschaft, entwickelt auf der Grundlage der evolutionären Psychologie. In den vier Feldern befindet sich jeweils die Beschreibung eines Landschaftstyps, in dem der jeweilige Faktor in hoher Ausprägung vorliegt (in Anlehnung an Kaplan, S. (1992). Environmental preference in a knowledge-seeking, knowledge-using organism. In: Barkow, J.H., Cosmides, L. & Tooby, J. (eds.). The Adapted Mind, 581-598: 587f.).

Auch die Begriffsbildung bei A. von Humboldt, in dessen Schriften zur ↑Biogeografie der Ausdruck ›Landschaft‹ eine wichtige Rolle spielt, ist von der Theorie der Landschaftsmalerei stark beeinflusst. Humboldt ist um die Abgrenzung geografischer Räume als ganzheitliche Einheiten bemüht und spricht in diesem Zusammenhang vom »Totaleindruck einer Gegend« oder dem »Totaleindruck des Landschaftlichen«.[131] Ausdrücklich weist Humboldt darauf hin, dass die Herstellung des Totaleindrucks eine »Aufgabe der Landschaftsmalerei«[132] oder der »Landschaftsdichtung«[133], also eine ästhetische Frage sei. Auch seine Terminologie hat Humboldt der Kunsttheorie um 1800 entnommen, in der der Ausdruck »Totaleindruck einer Landschaft« eine wichtige Kategorie bildet.[134] In dem ästhetischen Diskurs liegt ebenso wie bei Humboldt der Fokus auf der Aufforderung, sich nicht in Details zu verlieren, sondern die Aufmerksamkeit auf das »Ganze« zu richten. In der Theorie der Ästhetik findet sich die Einteilung von »Eindrücken« in »totale« und »partiale« bereits bei A.G. Baumgarten Mitte des 18. Jahrhunderts.[135]

Als Terminus der geografischen Literatur wird der Begriff ›Landschaft‹ seit Ende des 19. Jahrhunderts verwendet. C. Sauer definiert ihn 1925 als Arealeinheit von interdependeten Phänomenen (»areal unit of interdependent phenomena«).[136] Für die Disziplin, die sich mit dem wissenschaftlichen Studium der Landschaften befasst, etablieren sich die Ausdrücke *Landschaftskunde*[137], *Landschaftsgeografie*[138] oder ***Landschaftsökologie***. Den letzten Terminus führt C. Troll 1939 ein und definiert ihn, ausgehend von der »Luftbildforschung«, als »Raumökologie der Erdoberfläche«.[139] Kennzeichnend für die Landschaftsökologie ist nach Troll ihr interdisziplinärer Ansatz: Sie vereint Aspekte der Vegetationskunde, Geografie und Ökologie in sich.[140] Ein Wegbereiter der ökologisch-ethischen Landschaftsforschung des 20. Jahrhunderts ist in Nordamerika A. Leopold mit der von ihm formulierten ›Land-Ethics‹ von 1949 (s.o.).[141]

Landschaft als »ästhetische Utopie«

Die Kategorie der Landschaft kann heute geradezu als eine »ästhetische Utopie« gelten: »die Utopie einer ästhetisch und emotional befriedigenden, zugleich aber auch intensiven, intimen und ›ganz persönlichen‹ Beziehung zur dinglichen Umwelt des alltäglichen Lebens«.[142] J. Ritter definiert sie 1963 als »Natur, die im Anblick für einen fühlenden und empfindenden Betrachter ästhetisch gegenwärtig ist«.[143] Noch nicht dem täglich in der Natur lebenden Menschen zeige sich die Landschaft, sondern erst demjenigen, der sich ihr »ohne praktischen Zweck in ›freier‹ genießender Anschauung zuwendet«.[144] Die Naturbeherrschung bildet so die Voraussetzung ihrer ästhetischen Wahrnehmung. Obwohl der Mensch in der ästhetischen Sicht auf die Natur also von ihr (ökonomisch) entkoppelt und nur sehr vermittelt auf sie angewiesen ist, macht es auf der anderen Seite doch das Besondere der ästhetischen Erfahrung der Landschaft aus, dass sie als konkreter Raum den sinnlich wahrnehmenden Leib »umfängt«.[145] Landschaft ist also nur lebensweltlich erfahrbare Natur: »Landschaft ist von ästhetischer Natur umformte Lebenswirklichkeit des Menschen« (Seel 1991).[146]

Der Schutz der Natur in ihrer großräumigen Schönheit – der ***Landschaftsästhetik***[147] (Reagles 1857: »landscape aesthetics«[148]) wie es heißt – wird als eine Aufgabe des Naturschutzes diskutiert.[149] Unter ästhetischem Vorzeichen kann mittels des Konzeptes der Landschaft für den Schutz ganzer Ökosysteme argumentiert werden.

Der Begriff des Ökosystems wird aber manchmal auch als Gegenbegriff zu ›Landschaft‹ verstanden, weil Ökosysteme als funktionale Einheiten gesehen werden, die als künstliche Einheiten gelten und aufgrund eines bestimmten Interesses (der Verwertung) »konstruiert« seien (»Artefakte«) – eine Landschaft sei aber dagegen ein ganzheitlicher »Organismus«, in dem die Teile sich selbst erzeugen und damit nicht für äußere Nutznießer, sondern nur für einander, d.h. für sich selbst Zwecke seien.[150]

Nachweise

1 Dahl, F. (1908). Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung. Zool. Anz. 33, 349-353: 351.

2 Dahl, F. (1908). Kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und zum Konservieren von Tieren: 11f.

3 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303; Friederichs, K. (1930). Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie, Bd. 1: 26; vgl. Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 48ff.

4 Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. Arch. Hydrobiol. Suppl. 2, 483-553: 485; vgl. ders. (1918): 300.

5 Dahl, F. (1903). Winke für ein wissenschaftliches Sammeln von Thieren. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1903, 444-475: 450.

6 Corti, U.A. (1949). L'hydrositon. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 10, 112-118: 113.

7 Haase, G. (1967). Zur Methodik großmaßstäbiger landschaftsökologischer und naturräumlicher Erkundung. In: Neef, E. (Hg.). Probleme der landschaftsökologischen Erkundung und naturräumlichen Gliederung, 35-128: 93; Leser, H. (1984). Zum Ökologie-, Ökosystem- und Ökotopbegriff. Natur Landsch. 59, 351-357: 352.

8 Goethe, J.W. von (1809). Die Wahlverwandtschaften (HA, Bd. 6, 242-490): 359.

9 Schultz-Schultzenstein, C.H. (1855). Die Bildung des menschlichen Geistes durch Kultur der Verjüngung seines Lebens: 795.

10 Peschel, O. (1874). Völkerkunde: 21; vgl. 58; 397.

11 Ratzel, F. (1897). Ueber den Lebensraum. Eine biogeographische Skizze. Die Umschau 1 (21), 363-367; ders. (1901). Der Lebensraum. Eine biogeographische Studie; nicht in: ders. (1897). Politische Geographie!; vgl. Müller, G.H. (1996). Friedrich Ratzel: 101.

12 Thienemann (1918); ders. (1928). Lebensraum und Lebensgemeinschaft. Aus der Heimat 41, 33-51; ders. (1935). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Unterrichtsbl. Math. Naturwiss. 41, 337-350.

13 Vgl. Flohr, E.F. (1942). Versuch einer Klärung des Begriffs Lebensraum. Geogr. Z. 48, 393-404; Schmitthenner, H. (1942). Zum Begriff „Lebensraum". Geogr. Z. 48, 405-417; Schrepfer, H. (1942). Was heisst Lebensraum? Geogr. Z. 48, 417-424.

14 Vallisnieri (1713); nach Mayr (1982): 188.

15 Linné, C. von (1754/59). Stationes plantarum (in: Ammoenitates academicae, 64-87).

16 Darwin, C. (1856-58). Manuscript 10.2 (Chap. 6 »On Natural Selection«), fol. 11; 34; vgl. Stauffer, R.C. (1960). Ecology in the long manuscript version of Darwin's Origin of Species and Linnaeus' Oeconomy of Nature. Proc. Amer. Philos. Soc. 104, 235-241: 240: 237.

17 Linné, C. von (1737). Flora lapponica: 325.

18 Linné, C. von (1745). Flora suecica: 6.

19 a.a.O.: 7.

20 Withering, W. (1787/96). An Arrangement of British Plants, 4 vols. (3. ed.): I, 62 (Dictionary of Botanical Terms).

21 a.a.O.: II, 167.

22 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 263 (Nr. 334).

23 Yapp, R.H. (1922). The concept of habitat. J. Ecol. 10, 1-17: 12.

24 Tischler (1947): 50; ähnlich Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. Stud. gen. 10, 112-144: 132.

25 Udvardy, M.F.D. (1959). Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. Ecology 40, 725-728: 726.

26 Vgl. Whittaker, R.H., Levin, S.A. & Root, R.B. (1973). Niche, habitat, and ecotope. Amer. Nat. 107, 321-338: 326.

27 Wagenitz, G. (1996/2003). Wörterbuch der Botanik: 135.

28 Haase, G. (1967). Zur Methodik großmaßstäbiger landschaftsökologischer und naturräumlicher Erkundung. In: Neef, E. (Hg.). Probleme der landschaftsökologischen Erkundung und naturräumlichen Gliederung, 35-128: 72; ebenso in: Schmithüsen (1959): 78.

29 Looijen, R.C. (2000). Holism and Reductionism in Biology and Ecology: 203.

30 a.a.O.: 204.

31 Treviranus, G.R. (1803). Biologie, oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte, Bd. 2: 31.

32 De Candolle, A.P. (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 462; vgl. ders. (1820). Géographie botanique. In: Cuvier, F. (ed.). Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 18, 359-422: 383.

33 Hortensius (1758). Gedanken, woher es komme, daß nicht in allen Wassern allerley Leich, insonderheit von Karpen aufkommen könne. Nützliche Sammlungen vom Jahre 1757 (75. Stück vom 19. Sept. 1757), 1177-1192: 1180; 1187; vgl. auch Lambert, J.H. (1761). Cosmologische Briefe über die Einrichtung des Weltbaues: 64; Borowski, G.H.

(1782). Gemeinnützige Naturgeschichte des Thierreichs, Bd. 4: 4f.

34 Esper, E.J.C. (1777). Die Schmetterlinge in Abbildungen nach der Natur, Bd. 1: 81; vgl. 82; 26; 27; 38; 43; 61; 75; 80; 112; 135; 159; 173; 208; 222; 292; 313; 314; 337; 347.

35 Paula Schrank, F. von (1781). Eine Centurie botanischer Anmerkungen zu des Ritters Linné *Species Plantarum*: 18; 64; vgl. 24; vgl. auch Palm, J.J. (1797). Ankündigung: Hoffmann, G.F. (1798). Deutschlands Flora oder botanisches Taschenbuch, Bd. 3. Arch. Bot. 1, 166 -167: 166; Tretzel, G.F. (1798). [Sammlungen deutscher Gewächse] Arch. Bot. 1, 167-169: 168; wohl auch schon in: Hoffmann, G.F. (1795). Deutschlands Flora oder botanisches Taschenbuch, zweiter Jahrgang.

36 Illiger, J.K.W. (1800). Versuch einer systematischen vollständigen Terminologie für das Thierreich und das Pflanzenreich: 126.

37 Georgi, J.G. (Übers.) (1765). Herrn Peter Osbeck, Reise nach Ostindien und China: 300; 313 bzw. 363; im Original: Osbeck, P. (1757). Dagbok öfwer en Ostindisk resa åren 1750, 1751, 1752: 230: »Habitat ad ripam fluminis«; 240: »Habitat in lucis editis«; 277: »Herba in umbrosis ad litora«.

38 Vogel, R.A. (1767). [Rez. Hortus Kewensis]. Rudolph Augustin Vogels neue medicinische Bibliothek 7, 429-430: 430.

39 Bernhardi, J.J. (1803). Anleitung zur Kenntniß der Pflanzen: 150f.

40 Römer, J.J. (1816). Versuch eines möglichst vollständigen Wörterbuchs der botanischen Terminologie: 262; 559.

41 Schouw, J.F. (1822). Grundtræk til en almindelig Plantegeographie (dt. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie, Berlin 1823): 142.

42 Anonymus (1823). [Rez. Schouw, J.F. (1823). Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie]. Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 5, 65-72: 67; ebenso: Anonymus (1823). Magazin für die neuesten Erfahrungen, Entdeckungen und Berichtigungen im Gebiete der Pharmacie 4, 86-98: 89.

43 Schouw (1822): 127.

44 Schouw (1822; dt. 1823): 140.

45 Wagner, M. (1868). Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen: 17.

46 Flahault, C. & Schröter, C. (1910). Rapport sur la nomenclature phytogéographique. 3rd Int. Congr. Bot., 131-142: 137.

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

48 Ehrendorfer, F. (1971). Geobotanik. In: Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik, 30. Aufl., 746-774: 746.

49 Schmidt, F. (1800). Österreichs allgemeine Baumzucht, Bd. 3: 33.

50 Mohr, D.M.H. (1803). [Verzeichnis der um Göttingen gesammelten Wasseralgen]. Journal für die Botanik 1, 470-478: 477.

51 Anonymus (1805). Französische Literatur des elften und zwölften Jahres (1803-1804), VIII. Naturgeschichte. Allgemeine Literatur-Zeitung, 4, 1529-1533: 1531; vgl. Eschscholtz, J.F. (1829). System der Acalephen: Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahlthiere: 145; Endrulat, B. (1854). Zur Fauna der Nieder-Elbe: Verzeichnis der bisher um Hamburg gefundenen Käfer; mit Angabe der Fundorte und sonstiger Bemerkungen; Bachlechner, G. (1859). Verzeichnis der phanerogamen Pflanzen, welche in der Gegend von Brixen wild wachsen, mit Angabe einiger Fundorte und der Blüthezeit, um den Studierenden das Auffinden derselben zu erleichtern.

52 Gams, H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocœnologie. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 63, 293-493: 307.

53 Vité, P. (1951). Der Begriff des spezifischen Lebensraumes in der Ökologie. Biol. Zentralbl. 70, 535-537: 535; vgl. aber Leser (1984): 356 und schon G.N. Vysotski in Sukačev, V.N. (1944). [On the principle of genetic classification in biocenology]. Zhur. Obshchei Biol. 5, 213-227 (russ.; engl. in Ecology 39 (1958), 364-367): 364.

54 Schellhorn, M. (1969). Probleme der Struktur, Organisation und Evolution biologischer Systeme: 28.

55 Neef, E. (1970). Zu einigen Begriffen der Ökologie. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 10, 233-240: 235.

56 Whittaker, R.H., Levin, S.A. & Root, R.B. (1973). Niche, habitat, and ecotope. Amer. Nat. 107, 321-338: 325; 334.

57 Tansley, A.G. (1939). The British Islands and their Vegetation (reprint with corrections in 2 vols., Cambridge 1949): 228; vgl. Anker, P. (2001). Imperial Ecology: 219.

58 Schmithüsen, J. (1948). „Fliesengefüge der Landschaft" und „Ökotop". Vorschläge zur begrifflichen Ordnung und zur Nomenklatur in der Landschaftsforschung. Ber. deutsche Landeskunde 5, 74-83: 82f.

59 Troll, C. (1950). Die geographische Landschaft und ihre Erforschung. Stud. Gen. 3, 163-181: 170.

60 Troll, C. (1966). Landschaftsökologie als geographisch-synoptische Naturbetrachtung. In: Paffen, K. (Hg.) (1973). Das Wesen der Landschaft, 252-267: 263.

61 Schmithüsen, J. (1959). Allgemeine Vegetationsgeographie: 78.

62 Vgl. Billwitz, K. (1963). Die sowjetische Landschaftsökologie. Peterm. Geogr. Mitt. 107, 74-79.

63 Passarge, S. (1919). Die Grundlage der Landschaftskunde, Bd. 1.

64 Kruedener, A. von (1926). Waldtypen als kleinste natürliche Landschaftseinheiten bzw. Mikrolandschaften.

65 Penck, A. (1929). Neuere Geographie.

66 Troll, C. (1943). Methoden der Luftbildforschung. Sitzungsber. europ. Geogr. 1942.

67 Paffen, K.H. (1948). Ökologische Landschaftsgliederung. Erdkunde 2, 167-174.

68 Neef, E., Schmidt, G. & Lauckner, M. (1961). Landschaftsökologische Untersuchungen an verschiedenen Physiotopen in Nordwestsachsen. Abhandl. Sächs. Akad. Wiss. Leipzig 47, H. 1.

69 Schmithüsen (1948): 79.

70 a.a.O.: 82.

71 Tischler, W. (1947). Über die Grundbegriffe synökolo-

gischer Forschung. Biol. Zentralbl. 66, 49-56: 50f.
72 Remane, A. (1940). Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: Grimpe, G. (Hg.). Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. Ia: 36f.
73 Tischler (1947): 51.
74 Hesse, R. (1924). Tiergeographie auf ökologischer Grundlage: 147f.
75 Tischler (1947): 53.
76 Thienemann, A. (1925). Die Binnengewässer Mitteleuropas: 31.
77 Tischler (1947): 53.
78 Peus, F. (1954). Auflösung der Begriffe »Biotop« und »Biozönose«. Deutsche Entomol. Z. N.F. 1, 271-308: 295.
79 a.a.O.: 296.
80 a.a.O.: 289f.
81 Tischler, W. (1976/79). Einführung in die Ökologie: 88.
82 Yapp, R.H. (1922). The concept of habitat. J. Ecol. 10, 1-17: 13.
83 Corti, U.A. (1941). Zur Analyse des Biotop-Begriffes. Schweiz. Arch. Orn. 1, 544-549: 545f.
84 Corti (1941): 545; vgl. ders. (1949). L'hydrositon. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 10, 112-118.
85 Elton, C.S. & Miller, R.S. (1954). The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters. J. Ecol. 42, 460-496: 480ff.
86 a.a.O.: 488.
87 Davis, J.H. (1960). Proposals concerning the concept of habitat and a classification of types. Ecology 41, 537-541.
88 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 271.
89 Palmgren, P. (1930). Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands. Acta Zoologica Fennica 7, 5-169: 63; 144; 153; Thienemann, A. (1939). Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. Arch. Hydrobiol. 35, 267-285: 274; Vité, J.-P. (1950). Die ökologische Gliederung des Waldes. Verh. deutsch. Zool. 43, 265-268: 265.
90 Vgl. Dahl (1903): 450-458; Friese, G., Müller, H.J., Dunger, W., Hempel, W. & Klausnitzer, B. (1973). Habitatskatalog für das Gebiet der DDR. Entomolog. Nachr. 17(4-5), 41-77; Blana, E. & Blana, H. (1974). Die Lebensräume unserer Vogelwelt. Beitr. Avifauna Rheinl. 2, 1-36.
91 Heydemann, B. (1980). Terrestrische Habitate und ihre Typisierung in Mitteleuropa. Natur Landsch. 55(1), 5-7; vgl. Blab, J. (1988). Möglichkeiten und Probleme einer Biotopgliederung als Grundlage für die Erfassung von Zoozönosen. Mitt. Bad. Landesver. Naturkunde Natursch. N.F. 14, 567-575.
92 Heydemann, B. & Müller-Karch, J. (1980). Biologischer Atlas Schleswig-Holstein: 200.
93 Heydemann, B. (1997). Neuer biologischer Atlas. Ökologie für Schleswig-Holstein und Hamburg: 472f.; vgl. Heydemann, B. & Nowak, E. (1980). Katalog der zoologisch bedeutsamen Biotope (Ökosysteme) Mitteleuropas. Natur Landsch. 55(1), 7-9; Heydemann & Müller-Karch (1980): 200; Riecken, U. & Blab, U. (1989). Biotope der Tiere in Mitteleuropa. Verzeichnis zoologisch bedeutsamer Biotoptypen und Habitatqualitäten in Mitteleuropa einschließlich typischer Tierarten als Grundlage für den Naturschutz.
94 Weber, C.A. (1907). Aufbau und Vegetation der Moore Norddeutschlands. Bot. Jahrb. 40, Beibl. 90, 19-34: 26f.
95 Naumann, E. (1917). Undersökninger öfver Fytoplankton och under den pelagiska regionen försiggående Gyttje- och Dybildningar inom vissa syd- och mellansvenska urbergsvatten.
96 Thienemann, A. (1925). Die Binnengewässer Mitteleuropas: 200f.
97 Thurmann, J. (1849). Essai de phytostatique appliqué à la chaîne du Jura, Bd 1: 268.
98 Agardh, C.A. (1830). Lärobok i botanik (dt. Lehrbuch der Botanik. Organographie der Pflanzen, übers. v. L. Meyer, Kopenhagen 1831): 87; 88; 89; Bunge, A. von (1838). [Fußnote des Übersetzers]. In: De Candolle, A.P. (1838). Anleitung zum Studium der Botanik oder Grundriss dieser Wissenschaft, Bd. 1: 180.
99 Thurmann (1849): 268; De Candolle, A.P. (1874). Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la géographie botanique, ancienne et moderne. Arch. Sci. Phys. Nat. 50, 5-42: 9; Henfrey, A. (1857/78). An Elementary Course of Botany: 661 (nach OED 1989).
100 Baker, J.G. (1863). North Yorkshire. Studies of its Botany, Geology, Climate and Physical Geography: 189; 316 (nach OED 1989).
101 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. 1896): 116f.; vgl. Seddon, G. (1974). Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. Biol. J. Linn. Soc. 6, 65-87.
102 Warming, E. (1895/1909). Oecology of Plants: 101.
103 a.a.O.: 193.
104 Reinke, J. (1898). Die Assimilationsorgane der Asparageen. Jahrb. wiss. Bot. 31, 207-272: 252; ders. (1901). Einleitung in die theoretische Biologie: 113; ders. (1905). Philosophie der Botanik: 113; Engler, A. (1902). Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, Teil 1, Abt. 4: 244.
105 Reinke, J. (1897). Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen (Forts.). Jahrb. wiss. Bot. 30, 529-614: 529.
106 Warming (1895/1909): 134.
107 Vgl. Seddon (1974): 74.
108 De Candolle (1874): 8-14.
109 Bachmann, E. (1904). Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrem Substrat. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 22, 101-104: 101.
110 Darbishire, O.V. (1914). Some remarks on the ecology of lichens. J. Ecol. 2, 71-82: 74.
111 Diels, L. (1914). Die Algen-Vegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 32, 502-526: 507.
112 a.a.O.: 513.
113 Edwards, K.J., Bach, W. & Rogers, D:P. (2003). Geomicrobiology of the ocean crust: A role for chemoautotrophic Fe-bacteria. Biol. Bull. 204, 180-185.
114 Lin, L.H. et al. (2006). Long-term sustainability of a high-energy, low-diversity crustal biome. Science 314, 479-482.

115 Vgl. Naumann, E. (1931). Limnologische Terminologie.
116 Hensen, V. (1887). Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. Fünfter Bericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere zu Kiel, 1-108: 1.
117 Haeckel, E. (1890). Plankton-Studien. Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der pelagischen Fauna und Flora: 20.
118 Schröter, C. & Kirchner, O. (1896). Die Vegetation des Bodensees, Erster Theil: 14; vgl. Schröter, C. (1902). Die Vegetation des Bodensees, Zweiter Theil: 76.
119 Naumann, E. (1917). Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons, II. Über das Neuston des Süßwassers. Biol. Centralbl. 37, 98-106: 99.
120 Haeckel (1890): 19.
121 Kolkwitz, R. (1912). Plankton und Seston. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 30, 334-346: 341.
122 Thienemann, A. (1926). Der Nahrungskreislauf im Wasser. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 31, 29-79: 51; Remane, A. (1940). Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: Grimpe, G. (Hg.). Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. Ia: 41f.
123 Wesenberg-Lund, C. (1908). Plankton Investigations of the Danish Lakes, General Part: 324; Thienemann, A. (1925). Die Binnengewässer Mitteleuropas: 127.
124 Francé, R. (1913). Das Edaphon.
125 Tischler, W. (1949). Grundzüge der terrestrischen Tierökologie: 31.
126 Vgl. Trübners Deutsches Wörterbuch, Bd. 4 (1943): 359-361.
127 Vgl. Müller, G. (1977). Zur Geschichte des Wortes Landschaft. In: Wallthor, A.H. von & Quirin, H. (Hg.). „Landschaft" als interdisziplinäres Forschungsproblem, 4-13; Meineke, B. (1991). Althochdeutsche -scaf(t)-Bildungen.
128 de Smidt, J. (2004). Beitrag der Begriffe Landschaft und Liebe zum Schutz der Heimat. Mitteilungen aus der NNA 15, Sonderh. 2, 18-21: 18.
129 Vgl. Lobsien, E. (2001). Landschaft. In: Barck, K. et al. (Hg.). Ästhetische Grundbegriffe, Bd. 3, 617-665.
130 Gruenter, R. (1953). Landschaft. Bemerkungen zur Wort- und Bedeutungsgeschichte. German.-roman. Monatsschr. 34, 110-120.
131 Humboldt, A. von (1845-62). Kosmos, 5 Bde.: II, 92; 97; vgl. Hard, G. (1970). Der ›Totalcharakter der Landschaft‹. Re-Interpretation einiger Textstellen bei Alexander von Humboldt. In: Alexander von Humboldt. Eigene und neue Wertungen der Reisen, Arbeit und Gedankenwelt (=Geograph. Z. Beih.), 49-73: 51.
132 von Humboldt (1845-62): II, 92f.
133 a.a.O.: II, 72.
134 Semler, G.C. (1800). Untersuchung über die höchste Vollkommenheit in den Werken der Landschaftsmalerei, 2 Bde.: II, 212; vgl. I, 70; vgl. Hard (1970): 57f.
135 Meier, G.F. (1749). Anfangsgründe aller schönen Wissenschaften, Bd. 2: 11f.; vgl. Hard (1970): 62.
136 Sauer, C. (1925). The morphology of landscape. Univ. Calif. Publ. in Geogr. 2, 19-53; nach Troll, C. (1966). Landschaftsökologie als geographisch-synoptische Naturbetrachtung. In: Paffen, K. (Hg.) (1973). Das Wesen der Landschaft, 252-267: 255.
137 Oppel, A. (1884). Landschaftskunde. Versuch einer Physiognomik der gesamten Erdoberfläche; Wimmer, J. (1885). Historische Landschaftskunde.
138 Passarge, F. (1913). Physiogeographie und vergleichende Landschaftsgeographie. Mitt. Geogr. Ges. Hamburg 27, 119-151.
139 Troll, C. (1939). Luftbildplan und ökologische Bodenforschung. Z. Gesellschaft Erdkunde Berlin 1939, 241-298: 297; vgl. auch ders. (1950). Die geographische Landschaft und ihre Erforschung. Stud. Gen. 3, 163-181: 173.
140 Troll (1939): 268.
141 Leopold, A. (1949). The Land Ethic. In: A Sand County Almanac, 95-109.
142 Hard, G. (1983). Zu Begriff und Geschichte der »Natur« in der Geographie des 19. und 20. Jahrhunderts. In: Großklaus, G. & Oldemeyer, E. (Hg.). Natur als Gegenwelt. Beiträge zur Kulturgeschichte der Natur, 139-167: 152.
143 Ritter, J. (1963). Landschaft. Zur Funktion des Ästhetischen in der modernen Gesellschaft (in: ders., Subjektivität, Frankfurt/M. 1974, 141-190): 150.
144 a.a.O.: 151.
145 Seel, M. (1991). Eine Ästhetik der Natur: 221.
146 a.a.O.: 222.
147 Wöbse, H.H. (1981). Landschaftsästhetik – Gedanken zu einem zu einseitig verwendeten Begriff. Landschaft Stadt 13, 152-160; Nohl, W. (1988). Philosophische und empirische Kriterien der Landschaftsästhetik. In: Ingensiep, H.W. & Jax, K. (Hg.). Mensch, Umwelt und Philosophie, 33-49.
148 Reagles, C. (1857). Landscape aesthetics. With relation to rural homes. The Working Farmer 9, 256-257; vgl. Hawes, L. (1965). Review: Barbier, C.P. (1963). William Gilpin, his Drawings, Teaching, and Theory of the Picturesque. Art Bull. 47, 383-388: 387.
149 Norddeutsche Naturschutzakademie (Hg.) (1993). Landschaftsästhetik – eine Aufgabe für den Naturschutz? NNA Berichte 6, Heft 1.
150 Trepl, L. & Voigt, A. (2005). Landschaft als Organismus. Zwischen Naturwissenschaft und Ästhetik. Polit. Ökol. 96 (Landschaftskult), 28-30: 30.

Literatur

Yapp, R.H. (1922). The concept of habitat. J. Ecol. 10, 1-17.
Udvardy, M.F.D. (1959). Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. Ecology 40, 725-728.
Davis, J.H. (1960). Proposals concerning the concept of habitat and a classification of types. Ecology 41, 537-541.

Biozönose

Der Ausdruck ›Biozönose‹ wird von dem Meeresbiologen K. Möbius 1877 eingeführt. Möbius gelangt zu dem neuen Begriff ausgehend von seinen Studien über die Austernbänke der Nordseeküste, deren ökonomische Nutzbarmachung er im Auftrag der preußischen Regierung untersucht. Die Ansammlung von Organismen verschiedener Arten erscheint Möbius als eine »Gemeinschaft« und er konstatiert: »Die Wissenschaft besitzt noch kein Wort für eine solche Gemeinschaft von lebenden Wesen, für eine den durchschnittlichen äusseren Lebensverhältnissen entsprechende Auswahl und Zahl von Arten und Individuen, welche sich gegenseitig bedingen und durch Fortpflanzung in einem abgemessenen Gebiet dauernd erhalten. Ich nenne eine solche Gemeinschaft *Biocoenosis* oder *Lebensgemeinde*. Jede Veränderung irgendeines mitbedingenden Faktors einer Biocönose bewirkt Veränderungen anderer Faktoren derselben«.[1]

In ihrer ursprünglichen Bestimmung ist die Biozönose von Möbius auf die Wechselwirkung zwischen Organismen eingeschränkt worden. In späteren Schriften bezieht Möbius aber auch das anorganische »Medium« als ein Element der Biozönose mit ein. 1886 definiert er die Biozönose wenig glücklich als »die Gesamtheit aller Einwirkungen des Wohngebietes, von denen die Eigenschaften und die daselbst zur Ausbildung gelangende Anzahl der Individuen einer Species mit bedingt werden«.[2]

Das Studium der Biozönosen insgesamt wird von dem Botaniker H. Gams 1918 ***Biozönologie*** genannt.[3] Später verbreitet sich v.a. der Ausdruck ***Biozönotik*** (Thienemann 1918).[4] Die Biozönotik wird von einigen Autoren als »biologische Gemeinschaftslehre« verstanden und mit der Synökologie identifiziert (↑Ökologie).[5]

Möbius: gegenseitige Bedingung

Möbius spricht sowohl von Arten als auch von einzelnen Organismen, die sich in einem Verhältnis der gegenseitigen Bedingung befinden. Die Wechselseitigkeit in den ökologischen Verhältnissen ähnelt in der Beschreibung durch Möbius der Wechselseitigkeit der physiologischen Verhältnisse, d.h. der Beziehung von Organen in einem Organismus. Analog zu dem homöostatischen Gleichgewicht in einem Organismus spricht Möbius von dem »biocönotischen Gleichgewicht«[6], das sich in dem kompensatorischen Ausgleich von Vermehrungen der Organismen einer Art im »Übermaß« durch die Wirkung »biocönotischer Kräfte«[7] wieder einstellt. Für Möbius ist das organisierende Prinzip der Biozönose die gegenseitige Erhaltung der Individuen verschiedener Arten; in Umgehung des Begriffs der Zweckmäßigkeit bezeichnet er Prozesse, die in diesem Sinne wirken, als »erhaltungsmässig«[8] (↑Selbsterhaltung).

Möbius gewinnt die Erkenntnis der gegenseitigen Bedingung von Organismen und des biozönotischen Gleichgewichts nicht durch detaillierte Untersuchungen der Interaktion von Organismen verschiedener Arten. »Vorformen von Experimenten« finden sich bei ihm lediglich in Bezug auf die Hälterung von Meerestieren bei unterschiedlichen physikalisch-chemischen Bedingungen des Wassers (z.B. des Salzgehalts).[9] Seine Ausgangsdaten für die Feststellung von Beziehungen zwischen den Organismen scheinen in kaum mehr als den Fangergebnissen der Austernfischer zu bestehen, die ihre Beute mit Schleppnetzen gewinnen. Diese ergaben eine erhöhte Anzahl und Diversität von Organismen in den Austernbänken gegenüber den dazwischen liegenden Meeresräumen.

Eine Biozönose ist die Gesamtheit der Organismen verschiedener Arten in einer lokalen Einheit, insbesondere insofern sie miteinander interagieren oder sogar ein System von wechselseitig voneinander abhängigen Populationen, d.h., oberhalb der Ebene der Organismen, ein organisiertes System zweiter Ordnung bilden.

Assoziation (Amoreux 1785) *321*
Pflanzengesellschaft (A.J. 1786) *322*
Charakterpflanzen (Grisebach 1838) *335*
Formation (Grisebach 1838) *321*
Charakterarten (Schinz 1847) *335*
dominant (Allen 1870) *336*
Biozönose (Möbius 1877) *320*
Gemeinschaft (Möbius 1877) *323*
Lebensgemeinschaft (Junge 1885) *324*
Pflanzenverein (Warming 1896) *322*
Tierökologie (Jordan & Kellogg 1900) *334*
Biosynözie (Enderlein 1908) *336*
Associes (Clements 1916) *322*
Biozönologie (Gams 1918) *320*
Biozönotik (Thienemann 1918) *320*
Phytozönose (Gams 1918) *334*
Synusie (Gams 1918) *335*
Zoozönose (Gams 1918) *334*
Isozönose (Gams 1918) *335*
Gilde (Tansley 1920) *336*
Gemeinschaftsökologie (Blake 1926) *323*
Ökokline (Clements 1934) *335*
Formationstyp (Tansley 1939) *335*
Taxozön (Chodorowski 1959) *335*
Zönokline (Whittaker 1960) *335*
Mikrobozönosen (Sukačev 1961) *334*
Schlüsselarten (Paine 1969) *336*
Schlüsselmutualisten (Gilbert 1980) *336*

Von einer präzisen Untersuchung der Beziehungen kann also keine Rede sein. Das Konzept der Biozönose scheint eher theoretischen Überlegungen zu entspringen, die Möbius anhand der Austernbank illustriert. Auch berichtet Möbius in seinen Beispielen stets von einseitigen Bedingungsverhältnissen: Er zählt z.B. die zahlreichen Arten von Organismen auf, die die Schalen der Austern als Verankerungsort nutzen – einen Nutzen der Auster daraus, der erst die Rede von einem Sich-gegenseitig-Bedingen rechtfertigen würde, erwähnt er allerdings nicht. Umgekehrt ernähren sich die Austern vom Plankton, sind also durch dieses in gewisser Weise bedingt. Unklar bleibt bei Möbius aber, inwiefern die Austern das Plankton bedingen. Das Konzept eines ökologischen Abhängigkeitskreislaufs, das hinter der Rede von der gegenseitigen Bedingung steht, (↑Kreislauf) stellt Möbius also selbst nicht klar dar.

Ursprünge im 18. Jh.: Linné, Buffon und Kant

Die neuzeitlichen Ursprünge der Vorstellung von Lebensgemeinschaften als geordneten Wirkungsgefügen finden sich in physikotheologischen Naturkonzeptionen. C. von Linné entwickelt Mitte des 18. Jahrhunderts das Bild eines Wirkungsnetzes (»nexus inter se«) der Lebewesen innerhalb einer wohlgeordneten »Ökonomie der Natur« (↑Ökologie).[10] Das Miteinander der Lebewesen vergleicht Linné mit einer Gemeinschaft, in der sich die Mitglieder »gegenseitig die Hände geben«. Auch die Vorstellung, dass sich die ökologischen Abhängigkeiten in einem ↑Kreislauf bewegen, entwickelt Linné später.[11] Bei G.L.L. Buffon findet sich Mitte des 18. Jahrhunderts auch bereits die Vorstellung von einem ökologischen System, z.B. von einem Wald, nicht als Ansammlung von Individuen, sondern als eigenständige Einheit und Ganzheit, in der einzelnen Gliedern eine funktionale Rolle für das Ganze zukommt, den Vögeln z.B. die Funktion der Verbreitung von Samen.[12] Auch I. Kant entwickelt in seinem posthumen Werk die Vorstellung von organisierten Systemen aus Organismen verschiedener Arten. So spricht er von einem »Natursystem in dem zweckmäßigen Verhältnis verschiedener Arten deren eine um der anderen willen da ist« und das damit eine »Organisirung der Systeme von organisirten Körpern«[13], also eine Organisation zweiter Ordnung, darstellt. Kant bezieht diese Vorstellung aber vor allem auf die Interaktion der Organismen auf einem globalen Maßstab und nicht auf lokale Lebensgemeinschaften (↑Biosphäre).

Überlagert wird das Bild der organischen Gemeinschaften als eines Miteinanders der Organismen aber von der Annahme, dass die ↑Konkurrenz ein ebenso wichtiger Faktor wie die Kooperation in der Gestaltung der organischen Natur ist. Schon Linné weist darauf hin; besonders deutlich wird diese Seite aber in den ökologischen Vorstellungen entwickelt, wie sie von der Selektionstheorie Darwins ausgehen.

Assoziation, Formation, Gesellschaft, Verein

Eine Terminologie zur Benennung von Organismengemeinschaften mit einer charakteristischen Artenzusammensetzung bildet sich schon früh innerhalb der Pflanzenkunde. Bereits Mitte des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck ***Assoziation*** in Bezug auf parasitische Pflanzen, die mit einer Wirtspflanze verbunden sind, gebraucht (Anonymus 1751: »ces plantes semblent avoir formé une espèce d'association, pour vivre toutes aux dépens de celles quelles attaquent«[14]). J. Amoreux verwendet das Wort 1785 allgemein im Hinblick auf eine »Physik der Gewächse« für eine Gruppe von zusammen vorkommenden Pflanzen verschiedener Arten (»die Zusammenstellung (Association) der Pflanzen an einem und eben demselben Orte«).[15] Von weitreichendem Einfluss wird aber erst die Verwendung dieses Ausdrucks durch A. von Humboldt zu Beginn des 19. Jahrhunderts (1807: ›association‹ in der französischen Originalschrift; im Deutschen als »Gruppierung« übersetzt).[16] Humboldts Einteilung der Pflanzenassoziationen auf der Grundlage einer »Physiognomik der Gewächse« geht dabei weniger von der älteren pflanzengeografischen Literatur aus als vielmehr von der Literatur zur englischen Gartenkunst, in der eine Einteilung nach dem Habitus im Gegensatz zu einer taxonomischen Systematik seit dem späten 18. Jahrhundert verbreitet ist.[17] Humboldts Gliederung stellt eine frühe Übersicht über die Klassifikation von Organismen nach ihrer ↑Lebensform dar.

Etwas weiter als Humboldt fasst später H. Grisebach seinen Terminus der *pflanzengeografischen* ***Formation***, den er 1838 einführt. Er versteht darunter »eine Gruppe von Pflanzen, die einen abgeschlossenen physiognomischen Character trägt, wie eine Wiese, ein Wald u.s.w.«[18]. Eine Formation könne in manchen Fällen durch eine einzelne Art charakterisiert werden, in anderen dagegen »durch einen Complex von vorherrschenden Arten derselben Familie«. 1872 verwendet Grisebach den Begriff der Formation dazu, die Vegetation der Erde in 54 »Vegetationsformen« einzuteilen (z.B. »Palmen«, »Nadelhölzer«, »Lorbeerform«).[19] Grisebachs Begriff ist angelehnt an die Einteilung der Vegetation bei Linné, der 1751 25 Habitate unterscheidet und ihre jeweils charakteristischen Gattungen anführt (↑Biotop: Tab. 43)[20], und an von Humboldts Unterscheidung von

19 »Pflanzenformen«[21]. Eine spätere, einflussreiche Liste von »Formationstypen« gibt A.F.W. Schimper 1898 (↑Biogeografie: Tab. 31). Für Schimper sind Formationen »Parcellen von einheitlichem ökologischen und floristischen Typus, deren Eigenthümlichkeiten sich bei gleich bleibendem Klima auf gleichen Bodenarten genau wiederholen«.[22] Den beiden Faktoren von Klima und Boden gemäß unterscheidet Schimper zwischen zwei »ökologischen Formationsgruppen«: den »klimatischen oder Gebietsformationen« und den »edaphischen oder Standortsformationen«.[23]

Am Ende des 19. Jahrhunderts ist Grisebachs Ausdruck weit verbreitet, wird aber in sehr unterschiedlichem Sinne verwendet. Wegen seiner unspezifischen Bedeutung werden als Grundeinheit der Vegetationskunde andere Begriffe vorgeschlagen: Bereits seit den 1780er Jahren findet sich die Rede von ***Pflanzengesellschaften*** (A.J. 1786: »the attachment of plants to situations, and the vegetable societies, as they may be called, formed by means of this conncetion«[24]; dt. Übers. 1787: »Pflanzengesellschaften«[25]). Im 19. Jahrhundert wird der Ausdruck zwar auch verwendet (1830: »Pflanzengesellschaft«[26] als Übersetzung für »set of vegetables«[27]; Kohl 1840: »Pflanzengesellschaften, die in der Steppe vorkommen«[28]), erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts etabliert er sich aber als Standardterminus in der Vegetationskunde[29]. Die weite Verbreitung ist auch dadurch bedingt, dass er in der englischsprachigen Botanik seit H.C. Cowles Arbeiten von der Jahrhundertwende verwendet wird (»plant societies«).[30] Daneben wird auch der Ausdruck ***Pflanzenverein*** gebraucht, den E. Warming 1895 einführt und definiert als Vereinigungen von Pflanzen »mit derselben Zusammensetzung von Lebensformen und mit demselben Äußeren«.[31] Im 20. Jahrhundert werden v.a. kleinräumige Assoziationen von Organismen verschiedener Arten als *Lebensvereine* bezeichnet. K. Friederichs versteht 1927 insbesondere die Gruppe von Organismen, die durch eine ↑Symbiose zusammengeschlossen sind, als einen »Lebensverein«.[32]

Auch der alte Begriff *Assoziation* wird wieder aufgegriffen. C. Flahault und C. Schröter definieren eine pflanzliche Assoziation 1910 allein aufgrund ihrer floristischen Zusammensetzung und grenzen sie von der *Formation* ab, die aus unterschiedlichen Assoziationen zusammengesetzt sei und nicht floristisch durch die Artenzusammensetzung, sondern die vertretenen Lebensformen und die Umweltbedingungen charakterisiert wird.[33]. Ähnlich lautend, aber nicht auf die Umweltbedingungen bezogen, ist die Bestimmung des Formationsbegriffs, die C.E. DuRietz und Kollegen 1918 geben: »Eine Formation ist eine Pflanzengesellschaft von bestimmter Physiognomie, d.h. Übereinstimmung betreffs der vorwaltenden Lebensformen. Sie ist also eine Einheit höheren Ranges als die Assoziation und umfasst die in ihren Lebensformen übereinstimmenden Assoziationen«.[34] Eine Assoziation wird dagegen bestimmt als »eine Pflanzengesellschaft von bestimmter floristischer Zusammensetzung und Physiognomie«.[35] A.G. Tansley will die Formation 1920 als eine übergeordnete Sukzessionseinheit verstehen: »a set of communities related developmentally and culminating in one or more associations«.[36] Eine nur transitorisch bestehende Assoziation nennt Tansley im Anschluss an F.E. Clements[37] ***Associes***.[38] Auch wenn Tansley betont, bei Assoziationen handle es sich um »Quasi-Organismen«, die wie ein ↑Organismus eine Individualität besitzen und ein stabiles Gleichgewicht mit der Umwelt eingehen, werden sie jedoch nicht über die internen kausalen Beziehungen zwischen ihren Mitgliedern bestimmt (wie ein Organismus im Verhältnis zu seinen Organen), sondern allein über die morphologische Einheitlichkeit und Individualität der Physiognomie.

Terrestrische Biozönosen: der »Waldorganismus«

Parallel zu Möbius' Begriffsprägung im Zusammenhang mit der Untersuchung aquatischer Systeme werden also auch terrestrische biologische Einheiten, die aus Populationen verschiedener Arten zusammengesetzt sind, als Organisationen höherer Ordnung erkannt. Traditionell gilt insbesondere ein Wald als eine solche übergeordnete Organisation. 1863, also bereits vor Möbius' bekannter Schrift, beschreibt E.A. Roßmäßler einen Wald als eine »gewaltige Vereinigung« von unterschiedenen, aber zusammenstimmenden Gegenständen, ein »formenreicher Inbegriff von Körpern und Erscheinungen«[39], für das die deutsche Sprache kein Wort habe. Er nennt den Wald »ein tausendfach zusammengesetztes Ganzes, an welchem jedes Glied seine bestimmte Stelle einnimmt«.[40]

In den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts erscheint die Betrachtung von Tier- und Pflanzengemeinschaften als organisierte Systeme auf überindividueller, ökologischer Ebene bei verschiedenen Autoren (↑Organisation/Arbeitsteilung). K.G. Semper zieht 1880 eine Parallele zwischen der Beziehung der »Arten« (d.h. der Organismen verschiedener Arten) in einer Region und dem wechselseitigen Verhältnis der Organe in einem Organismus zueinander.[41] So wie die Organe die Teile eines Organismus bilden, könnten auch die Organismen als »Glieder eines einzigen großen Organismus« angesehen werden.[42] Für

Semper besteht eine wechselseitige Abhängigkeit der Tiere voneinander: »Es liegt auf der Hand, dass alle Thiere ohne Ausnahme in gewissem Grade gleichzeitig abhängig sind von verschiedenen Thieren sowohl als auch von Pflanzen«.[43] Allerdings beschränkt er die wechselseitige Abhängigkeit nicht auf eine räumlich begrenzte Region; zu dem Konzept einer Biozönose oder eines Ökosystems gelangt er daher nicht.

Anfang des 20. Jahrhunderts ist es dann vor allem A. Möller, der – sensibilisiert durch seine Untersuchungen über die Wirkung von Pilzen im Wald und angeregt durch Roßmäßler – mit dem Begriff des »Dauerwaldgedankens« eine holistische Vorstellung des »Waldorganismus«[44] verbindet: »So war also der Boden nicht das starre, unveränderliche, tote Postament, auf dem sich der Wald als etwas von ihm zu Trennendes erhob, beide waren miteinander verbunden und beeinflußten sich in lebendiger, dauernder Wirkung gegenseitig, wie die Organe eines Organismus«.[45]

Gemeinschaft

Im englischen Sprachraum konnte sich der Ausdruck ›Biozönose‹ nicht durchsetzen. Der entsprechende Terminus im Englischen ist das Wort ***Gemeinschaft*** (»community«). Möbius gibt dem deutschen Wort ›Gemeinschaft‹ (ahd. ›gimeinscaf‹; mhd. ›gemeinschaft‹) parallel zum Ausdruck ›Biozönose‹ einen definierten biologischen Sinn (s.o.). Als terminologisches Äquivalent zu ›Biozönose‹ verwendet Möbius aber den Ausdruck *Lebensgemeinde*.[46] Das englische ›community‹ ist auch das Wort, das H.J. Rice 1883 in der Übersetzung von Möbius' Buch über die Austernwirtschaft verwendet.[47] Zur Bezeichnung des Zusammenlebens von Organismen verschiedener Arten setzt sich der Ausdruck aber erst im 20. Jahrhundert durch.[48] C. Darwin versteht unter einer ›community‹ noch die Mitglieder einer Art aus einem Ameisen- oder Bienenstaat, die analog zu den menschlichen Gemeinschaften in Arbeitsteilung zusammenleben.[49]

Nicht ohne Einfluss auf die biologische Begrifflichkeit ist die Wortverwendung in den Sozialwissenschaften.[50] Richtungsweisend für die spätere Entwicklung ist F. Schleiermachers Unterscheidung von zwei Formen der sozialen Verbundenheit, die er 1799 mit den später einschlägigen Termini ›Gesellschaft‹ und ›Gemeinschaft‹ benennt. Die Gesellschaft hat danach einen Zusammenhalt, der durch die Verschiedenartigkeit der Teile und ihre Wechselseitigkeit gekennzeichnet ist, während die Gemeinschaft ihre Einheit gerade aus der Übereinstimmung ihrer Elemente bezieht.[51] Aufgenommen wird die Unterscheidung am Ende des 19. Jahrhunderts mit der Konstituierung der Soziologie als eigener Disziplin: Ebenso wie Schleiermacher kontrastiert F. Tönnies 1887 ›Gemeinschaft‹ und ›Gesellschaft‹ und ordnet sie zwei Formen der Verbindung von Menschen zu: In der »Gemeinschaft« sei die Verbindung »als reales und organisches Leben begriffen«; in der »Gesellschaft« dagegen als »ideelle und mechanische Bildung«.[52] Die Gemeinschaft ist nach Tönnies durch »das dauernde und echte Zusammenleben« bestimmt und sei damit »ein lebendiger Organismus«, die Gesellschaft dagegen bloß »ein mechanisches Aggregat und Artefact«.[53] Der Prototyp der Gemeinschaft ist für Tönnies die »häusliche Gemeinschaft«; die Ehe gilt als »vollkommene Gemeinschaft«.[54] Überlagert wird dieser Vorschlag der Verbindung des Biologisch-Gewachsenen mit dem Konzept der Gemeinschaft allerdings durch den Versuch É. Durkheims, das spezifisch Soziale gerade in der Arbeitsteilung zu sehen, der *organischen Solidarität*, wie Durkheim sie nennt. Diese sei von der »mechanischen Solidarität« unterschieden, insofern sie die Einheit einer Vielzahl von Körpern bezeichnet, die voneinander unterschieden sind, aber in kausaler Wechselwirkung miteinander stehen (»nous proposons d'appeler organique la solidarité qui est due à la division du travail«).[55] Für die Biologie bietet sich damit ›Gemeinschaft‹ als Terminus an, wenn das räumliche Beieinander von Organismen betont werden soll, ›Gesellschaft‹ dagegen, wenn der Fokus auf der funktionalen Differenzierung der Komponenten in einem physisch nicht notwendig kohärenten System liegt.

Es ist daher nicht verwunderlich, wenn A.G. Tansley ein Unbehagen mit dem Begriff der ›community‹ zur Bezeichnung von ökologischen Systemen hat und dieses Unbehagen ihm 1935 zum Anlass wird, den Ausdruck ↑›Ökosystem‹ einzuführen.[56] Die Abneigung Tansleys beruht darauf, dass das Wort ›community‹ nach seinem Verständnis nahelegt, es würden – im Sinne von Schleiermacher und Tönnies – gleichrangige und nicht funktional differenzierte Organismen zu einer Einheit zusammengefasst.

Trotz dieser Bedenken etabliert sich aber im 20. Jahrhundert der Ausdruck ›Gemeinschaft‹ zur Bezeichnung von spezifischen Gefügen von Individuen verschiedener Arten, die zusammen eine ökologische Einheit bilden. In den modernen Lehrbüchern der Ökologie wird die »Gemeinschaft« meist allein über das Zusammenleben von Organismen verschiedener Arten an einem Ort bestimmt, und nicht notwendig über deren Interaktion wie bei Möbius (vgl. Tab. 47).[57] Im Anschluss an dieses Verständnis wird die Disziplin der ***Gemeinschaftsökologie*** begründet, die neben der Untersuchung der Individuen

und Populationen den dritten Teil der ↑Ökologie bildet.[58] Der Ausdruck ›Gemeinschaftsökologie‹ geht in seiner englischen Version auf I.H. Blake zurück, der ihn 1926 einführt (»community ecology (synecology)«[59]). Der Definition von ›Gemeinschaft‹ liegt dabei das Bestreben zugrunde, die Bedeutung des Begriffs flexibel zu halten, um unterschiedlichen Fragestellungen zum Zusammenleben verschiedenartiger Organismen unter einem gemeinsamen Titel nachgehen zu können.

Zwei Bestimmungen des Gemeinschaftsbegriffs bestehen dabei bis heute nebeneinander (für eine etwas komplexere Kreuzklassifikation von Konzepten vgl. Tab. 48): die eine bezieht sich allein auf das gemeinsame Vorkommen von Organismen einer Art an einem Ort (*Koexistenzbegriff der Gemeinschaft*), die andere sieht Gemeinschaften nur dort, wo auch eine Wechselwirkung der Organismen vorliegt (*Interaktionsbegriff der Gemeinschaft*). K. Jax spricht 2002 zur Unterscheidung dieser beiden Typen von »statistischer« oder »topografischer« versus »funktionaler« Definition ökologischer Einheiten.[60] Das erste Verständnis zeigt sich 1913 bei V.E. Shelford, der mit einer Gemeinschaft schlicht die Summe der Tiere einer Gegend bezeichnet (»all animals living in the same surroundings«).[61] Auch in ihrem Lehrbuch von 1939 behandeln Clements und Shelford die Gemeinschaft als das Ergebnis der Aggregation von mehreren Organismen, die sich z.B. aus übereinstimmenden Umweltansprüchen ergeben.[62] Allein das gemeinsame Vorkommen an einem Ort macht eine Gruppe verschiedener Organismen zu einer Gemeinschaft: »the ›community‹ comprises the populations of some or all species coexisting at a site or in a region«.[63] Auf der anderen Seite vertritt C. Elton einen Gemeinschaftsbegriff, der eine Interaktion von Organismen beschreibt, indem er – wie bereits Darwin (s.o.) – die Analogie zur menschlichen Gesellschaft heranzieht: »animal communities […] are not mere assemblages of species living together, but form closely-knit communities or societies comparable to our own«.[64] Später findet sich allerdings auch bei Elton ein weites Verständnis des Begriffs. So heißt es 1954, ›Gemeinschaft‹ sei ein Konzept, das je nach Fragestellung unterschiedlich verstanden werden könne (»a term that in its practical application may mean any section of the species network chosen for study, whether arbitrarily carved from the general network or chosen for special characters«).[65] Vielfach wird der Begriff aber auch nur dann angewandt, wenn eine tatsächliche Interaktion von Organismen nachgewiesen wird; eine Gemeinschaft gilt dann als integrierte Ganzheit mit der Fähigkeit zur Selbstregulation.[66]

Zur Behebung begrifflicher Unschärfen wird vorgeschlagen, von einer ›Gemeinschaft‹ oder ›Biozönose‹ allein bei tatsächlichen funktionalen Interaktionen von Organismen zu sprechen, *Assoziationen* könnten dagegen bereits aufgrund statistischer Daten der Verteilung von Organismen identifiziert werden; übergreifend könne in beiden Fällen von einer *Organismenansammlung* (»assemblage«) gesprochen werden.[67] Es ist allerdings bis in die Gegenwart verbreitet, allein das räumlich gemeinsame Vorkommen von Organismenpopulationen verschiedener Arten als Grundlage der Bestimmung des Biozönosebegriffs anzusehen.[68] Und auch die anderen Begriffe werden alles andere als einheitlich verwendet: So wird der Begriff ›Ansammlung‹ (»assemblage«) auch im Sinne einer rein räumlich vorliegenden Häufung von Organismen und als Gegenbegriff zum Begriff der Gemeinschaft als Bezeichnung eines funktional integrierten Systems von miteinander interagierenden Organismen verwendet.[69]

Abgesehen von diesen terminologischen Fragen bildet eine Gemeinschaft nur dann eine natürliche Einheit aufgrund eines kausalen Mechanismus, wenn starke Interaktionen zwischen den Organismen der verschiedenen Arten vorliegen. Eine eindeutige Abgrenzung aufgrund interner Interaktionen (und nicht aufgrund geografischer Kriterien) ist allein in *Dependenzsystemen* möglich, d.h. in Systemen von wechselseitig voneinander abhängigen Organismen, deren Interaktionen dem Muster eines Abhängigkeitskreislaufs folgen (vgl. Tab. 48). Solche Beziehungskreisläufe in der Natur nachzuweisen, ist allerdings mit erheblichen methodischen Problemen verbunden (↑Ökologie; Ökosystem). Trotzdem liefert allein die Existenz derartiger Interaktionssysteme die Rechtfertigung für eine eigene Analyseebene, die sich mit dem Postulat von supraorganismischen Systemen jenseits von individuellen Organismus-Umwelt-Interaktionen bewegt.

Lebensgemeinschaft

F. Junge etabliert 1885 mit seiner Arbeit ›Der Dorfteich als Lebensgemeinschaft‹ den Ausdruck ***Lebensgemeinschaft***[70], den auch Möbius übernimmt[71] und der seit Beginn des 20. Jahrhunderts zu einem einschlägigen Terminus wird[72]. Nach Junge bildet jede Lebensgemeinschaft »eine Welt für sich«.[73] Eine solche für sich bestehende Einheit könne sowohl »jeder kleine Winkel« als auch »die Erde« bilden; ausdrücklich gilt für Junge »die Erde als größte Lebensgemeinschaft«.[74] Junge gibt folgende Definition seines Titelbegriffs: »Eine Lebensgemeinschaft ist eine Gesamtheit von Wesen, die sich nach dem

innern Gesetze der Erhaltungsmäßigkeit zusammengefunden haben, weil sie unter denselben chemisch-physikalischen Einflüssen existieren und außerdem vielfach von einander, jedenfalls von dem Ganzen, abhängig sind, resp. auf einander und das Ganze wirken«.[75] Für Junge ist ›Lebensgemeinschaft‹ v.a. auch ein pädagogisch wertvolles Konzept, weil in ihm die »Wechselbeziehungen der Einzelglieder« einer größeren Einheit und diese wiederum als »Glied eines höheren Ganzen« anschaulich erkannt werden könnten.[76]

Auch vor der Verwendung durch Junge ist das Wort ›Lebensgemeinschaft‹ in einer Bedeutung in Gebrauch, die auf den späteren terminologischen Sinn vorausweist (Perty 1870: »Unrichtig hat man wohl Pflanzen und Thiere Schmarotzer genannt, welche bei andern nur Aufenthalt oder eine Stütze suchen, ohne in eine tiefere Lebensgemeinschaft mit ihnen einzutreten, wie z. B. viele Moose, Flechten, Farren, Orchideen«[77]; Schäffle 1875: »eine geschlossene Lebensgemeinschaft zwischen einzelnen Thier- und Pflanzenindividuen«[78]).

In den USA ist es anfangs v.a. S.A. Forbes, der die Auffassung eines Sees als selbständiges ökologisches System propagiert. Er spricht vom See als »Mikrokosmos« (›The lake as a microcosm‹, 1887).[79] Auch Forbes betrachtet die Organismen in der Gemeinschaft eines Sees analog zu den Organen eines Organismus. Nicht ohne Grund sind es häufig Seen und Teiche, an denen die Grundbegriffe der Biozönose gewonnen werden. Denn diese bilden durch den Wechsel des flüssigen zum festen Medium relativ scharf abgegrenzte Landschaftseinheiten mit einem charakteristischen Spektrum an Pflanzen- und Tierarten.

Thienemann: »Lebensgemeinschaft und Lebensraum«

Auch einer der Hauptvertreter der Ökologie in Deutschland in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts, A. Thienemann, ist ein Limnologe. Thienemann betrachtet 1916 allein die Einheit von Lebensgemeinschaft und Lebensraum als ein System, »ein Organismus höherer Ordnung«, wie er sagt (↑Ökosystem).[80] 1918 sieht er aber auch alleine die Lebensgemeinschaft als ein System an, sofern auch die Organismen ohne die abiotischen Komponenten der Umwelt in einem Verhältnis der wechselseitigen Bedingungen zueinander stehen, es liege daher nahe, »auch jede Biocönose als einen ›Organismus höherer Ordnung‹ aufzufassen«.[81] Eine Biozönose auf der einen Seite und die Einheit von Biozönose und Biotop auf der anderen Seite bilden für Thienemann zwei Arten eines *Biosystems*[82] – eine Biozönose eine »Lebenseinheit zweiter Ordnung« und die Einheit von Biozönose und Biotop eine »Lebenseinheit dritter Ordnung«[83]. Eine »Lebensgemeinschaft« bildet dem entsprechend für Thienemann »nicht nur ein Aggregat, eine Summe von – auf Grund gleicher exogener Lebensbedingungen an der gleichen Lebensstätte nebeneinander befindlicher – Organismen, sondern eine (überindividuelle) Ganzheit, ein Miteinander und Füreinander von Organismen«.[84] Als eine »Ganzheit« versteht Thienemann eine Biozönose, weil die Eigenschaften des Ganzen mehr seien als die Summe der Eigenschaften der Teile, und die Teile vom Ganzen her besondere Eigenschaften erhalten, die sie verlieren würden, wenn sie aus dem Ganzen herausgelöst würden.

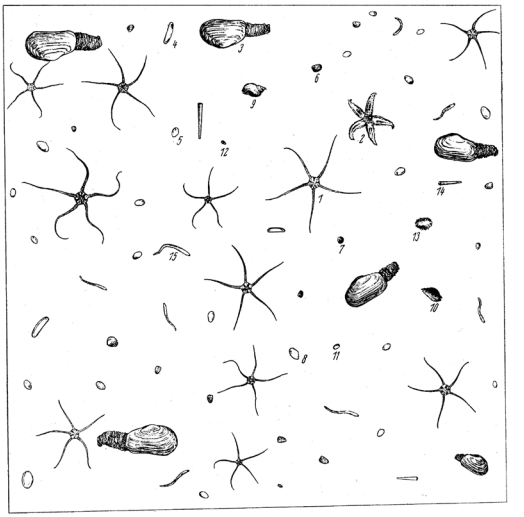


Abb. 71. Tier-Zönose im Limfjord auf 0,25 m² Meeresboden: die Abra-alba-Coenose in Flachgebieten mit Weichböden in ca. 10-50 m Tiefe, benannt nach der Kleinen Pfeffermuschel (Nr. 5). Weitere Spezies: 1 Schlangenstern (Ophiura)*, 2 Seestern* (Asterias rubens)*, 3 Klaffmuschel* (Mya truncata) *(nach Petersen, C.G.J. & Boysen Jensen, P. (1911). Valuation of the sea, I. Animal life of the sea-bottom, its food and quantity. Report of the Danish Biological Station 20, 1-76: Tab. V; verkleiner und beschriftet aus Remane, A. (1940). Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: Grimpe, G. (Hg.). Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. I.a: 139).*

Ob die natürlichen Biozönosen aber tatsächlich Einheiten aus sich wechselseitig bedingenden Organismen sind (bzw. ob sie existieren, wenn sie über diese Eigenschaft definiert werden), bleibt eine im 20. Jahrhundert umstrittene Frage. Manche Autoren sind der Meinung, eine Biozönose stelle allein ein Kompartiment innerhalb eines Ökosystems dar oder wie es B. Stugren 1986 formuliert: »Die Biozönose

ist kein System in sich, sondern ein Teilsystem im Ökosystem«[85].

Thienemann bemüht sich, für die Artenzusammensetzung von Biozönosen allgemeine *biozönotische Gesetze* zu formulieren. Eines davon lautet: »Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops vom Normalen und für die meisten Organismen Optimalen entfernen, um so artenärmer wird die Biocönose, um so gleichförmiger und um so charakteristischer wird sie, in um so größerem Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf«[86]. Ein anderes lautet: »Je variabler die Lebensbedingungen einer Lebensstätte, um so größer die Artenzahl der zugehörigen Lebensgemeinschaft«[87].

Thienemann weist wiederholt auf eine Parallele zwischen organischer Einheit und biozönotischer Einheit hin: Weil ebenso wie in einem Organismus durch die Korrelations- oder Konnexionsgesetze der ↑Morphologie (von Goethe, Geoffroy St. Hilaire und Cuvier) auch in einer Lebensgemeinschaft ein Zusammenhalt der Teile in einer ganzheitlichen Einheit bestehe, könne auch hier wegen der wechselseitigen Beziehung der Teile aus der Kenntnis eines Teils auf das Ganze geschlossen werden.[88]

Holismus der Biozönologie

Eine wirkmächtige, wesentlich auf den Einfluss A. von Humboldts zurückgehende Tradition des 19. Jahrhunderts sieht in den Lebensgemeinschaften ganzheitliche Einheiten aus Lebewesen, die wechselseitig voneinander abhängen (↑Ökologie; Ökosystem). Besonders bei den frühen Pflanzengeografen O. Drude, A. Schimper und E. Warming – dem »großen Triumvirat der ökologischen Pflanzengeografen«[89] – zeigt sich im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts diese Sicht auf die Vegetation. Die Vergesellschaftung der Pflanzen wird von ihnen nicht als einfache Resultante abiotischer Verhältnisse, sondern als synökologisches Phänomen verstanden, für das die Interaktion zwischen den Pflanzen von wichtiger Bedeutung ist. Drude wendet sich dabei gegen die ältere physiognomische Methode zur Abgrenzung von Vegetationstypen als Wuchsformen (angewandt z.B. durch von Humboldt und Grisebach) und legt demgegenüber allein die floristische Zusammensetzung der Gemeinschaften seiner Gliederung zugrunde.[90] Außerdem ist nach Drude die Gesamtheit der Existenzbedingungen (Boden, Wasser, Luftverhältnisse) für die Bildung einer Pflanzenformation verantwortlich. Warming betont besonders die ↑Konkurrenz als wichtigen Faktor in der Gestaltung von Pflanzengesellschaften. Er schreibt, die Pflanzen seien in einem Pflanzenverein so verbunden, dass es »ganz gewiss oft (oder immer) eine gewisse natürliche Abhängigkeit« voneinander gebe und sie könnten insofern als »organisierte Einheiten höherer Ordnung« gelten. Die Zusammensetzung der Pflanzenvereine ist nach Warming aber wesentlich das Ergebnis der gleichen Ansprüche der Pflanzen verschiedener Arten an die Standortfaktoren. Sie stellten daher »eine Anhäufung von Einern«, ohne »Zusammenwirken zum gemeinsamen Vorteile« dar, ohne »gegenseitiger, gesetzmäßig geregelter Wechselwirkung« für das Wohl des Ganzen, d.h. ohne »Arbeitsteilung, wie in den Menschen- oder gewissen Tiervereinen«.[91] Ein Pflanzenverein ist nach Warming also eine Einheit aus Pflanzen, die zwar (vielfach) voneinander abhängig sind, die aber keine Elemente enthält, die nur dem Wohl, d.h. der Erhaltung und Reproduktion des Ganzen dienen.

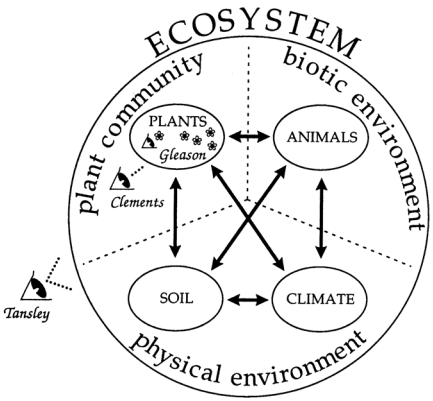


Abb. 72. Drei Ansätze zur Analyse von Pflazengemeinschaften: der individualistische Ansatz Gleasons, der gemeinschaftsorienterte Ansatz Clements und der ökosystemorientierte Ansatz Tansleys (aus Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1992). Toward a Unified Ecology: 44).

Die möglichen funktionalen Beziehungen zwischen den Organismen einer Biozönose beschränken sich nicht auf Ernährungsbeziehungen (↑Ökosystem: Tab. 211). V.N. Beklemišev unterscheidet 1951 vier Typen biozönologischer (*symphysiologischer*) Beziehungen: In *topischen* Beziehungen verändern die Organismen einer Art die Umwelt in nützlicher oder schädlicher Weise für Organismen anderer Arten; *trophische* Beziehungen betreffen die Verwendung eines Organismus als Nahrung für andere; *fabrische* Beziehungen bestehen in der Ausnützung andersartiger Organismen oder deren Überresten als Baumaterial (z.B. die Verwendung von Baumstämmen zum Dammbau durch Biber); als *phorische* Beziehung wird schließlich der Transport eines Organismus durch einen anderen artfremden bezeichnet.[92]

»[E]ine den durchschnittlichen äusseren Lebensverhältnissen entsprechende Auswahl und Zahl von Arten und Individuen, welche sich gegenseitig bedingen und durch Fortpflanzung in einem abgemessenen Gebiet dauernd erhalten« (Möbius 1877, 76).

»[A]ll animals living in the same surroundings« (Shelford 1913, 3).

»[Es] gehören in das Gebiet der Biozönologie [im engeren, nicht topografischen Sinne] nur jene Lebensgemeinschaften, deren Glieder in ihren Beziehungen zueinander ihr Genüge finden, die in biologischem Gleichgewicht stehen, die diesen Gleichgewichtszustand durch Selbstregulation erhalten, die nur von der äußeren unbelebten Umwelt abhängig sind, relativ stabil, so lange jene unverändert bleibt, und die von der belebten Umwelt nicht oder nur unwesentlich abhängig sind« (Schmid 1922, 518).

»Eine Biocönose stellt ein sich in einem beweglichen Gleichgewichtszustand erhaltendes Bevölkerungssystem dar, das sich bei gegebenen ökologischen Verhältnissen einstellt« (Resvoy 1924).

»Die Biocönose ist die Vergesellschaftung von Lebewesen, die einen einheitlichen Abschnitt des Lebensraumes bewohnt und in der Auswahl und Zahl der Arten den durchschnittlichen äußeren Lebensverhältnissen entspricht. Die Glieder der Biocönose sind voneinander abhängig und werden durch den Zustand gegenseitiger Bedingtheit in ein biologisches Gleichgewicht gezwängt, das sich durch Selbstregulation erhält und um einen Mittelzustand schwankt« (Hesse 1924, 143).

»Die Lebensgemeinschaft ist ein großer Lebensverein. Nur sie ist eine Lebens*einheit*, wie es der Organismus ist; denn eine Lebenseinheit ist ein biologisches System, das sich durch Selbstregulierung bei Bestand erhält« (Friederichs 1927, 155).

»[A]nimal communities […] are not mere assemblages of species living together, but form closely-knit communities or societies comparable to our own« (Elton 1927, 5).

»[E]ine Gemeinschaft von Lebewesen, die in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis stehen« (Caspers 1950, 60f.).

»Biozönose heißt ein abiotisch-biotischer Beziehungskomplex, der zur Selbstregulation, ausgedrückt in einem beweglichen Gleichgewicht der Arten, befähigt ist« (Schwenke 1953, 103f.).

»Die Biozönose ist eine Vergesellschaftung von pflanzlichen und tierischen Lebewesen, die durch ernährungsbiologische Beziehungen zusammengehalten wird, aus verschiedenen Strukturelementen bestehend sich um Produzenten bildet und in physiognomisch einheitlicher Ausprägung ein bestimmtes Gebiet umfaßt. […] Der Begriff ›Biozönose‹ steht oder fällt mit dem Vorhandensein oder Fehlen von produzierenden Elementen« (Szelényí 1955, 20).

»[A]n assemblage of populations of plants, animals, bacteria, and fungi that live in an environment and interact with one another, forming together a distinctive living system with its own composition, structure, environmental relations, development, and function« (Whittaker 1970, 1).

»[A]ny set of organisms currently living near each other and about which it is interesting to talk« (MacArthur 1971, 190).

»A community is any assemblage of populations of living organisms in a predescribed area or habitat« (Krebs 1972, 379).

»An association of interacting populations, usually delimited by their interaction or by spatial occurrence« (Ricklefs 1973, 783).

»[A] community is one or more populations with similar resource demands co-occurring in time and space« (McNaughton & Wolf 1973, 550).

»The organisms which affect, directly or indirectly, the expected reproductive success of a reference organism« (MacMahon et al. 1981, 304).

»[G]roups of species living closely enough together for the potential of interaction« (Abele et al. 1984, vii).

»[T]he community should be considered more as a system of species actually interrelated than as a unit composed of all the species living in the same physical environment« (Ravera 1984, 151).

»[T]he ›community‹ comprises the populations of some or all species coexisting at a site or in a region« (Diamond & Case 1986, 9).

»[A]n assemblage of species populations which occur together in space and time« (Begon, Harper & Townsend 1986/90, 613).

»Communities are the integration of the complex behavior of the biota in a given area so as to produce a cohesive and multfaceted whole. This whole usually manifests properties of self-regulation and a self-assertiveness that often modify the physical environment« (Allen & Hoekstra 1992, 44).

»[T]he living organisms present within a space-time unit of any magnitude« (Palmer & White 1994, 279).

»A concrete system is an *eubiocoenosis* or a *total community* if, and only if, (i) it is composed of all the interacting organisms of different species in a distinct habitat; or (ii) it is composed of all the biopopulations in a distinct habitat« (Mahner & Bunge 1997, 173).

»[T]he set of individuals of two or more (plant, bird, etc.) species that occur in the intersection of the areas occupied by populations of these species« (Looijen & van Andel 1999, 218).

»Eine Biozönose ist eine Lebensgemeinschaft mit einer Artenzusammensetzung, die sich an einem Ort infolge ähnlicher Ansprüche ihrer Arten an abiotische und biotische Verhältnisse einstellt. Gegenseitige Beziehungen (Nahrungsketten, mutualistische Beziehungen u.a.) sind zumindest für einen Teil der Arten vorhanden. Typisierbare Eigenschaften in bezug auf Struktur, Konnexe, Verbreitung u.a. existieren. Die bestehenden Nahrungsketten und Nahrungsnetze beschränken sich nicht ausschließlich auf die Biozönose, sondern haben hier ihren oder einen Schwerpunkt« (Kratochwil & Schwabe 2001, 92).

»[A]n assemblage of organisms of different types (species, life forms) in space and time« (Jax 2006, 240).

Tab. 47. Definitionen des Begriffs der Biozönose oder der ökologischen Gemeinschaft.

Clements: Pflanzengemeinschaften als Organismen
Die Betrachtung von Biozönosen als integrierte, den individuellen Organismen analoge Einheiten wird zu Beginn des 20. Jahrhunderts in erster Linie von dem amerikanischen Botaniker F. Clements propagiert. Eine Biozönose oder Gemeinschaft (»community«) stellt für Clements eine organische Einheit dar, weil sie wie ein einzelner Organismus eine innere Gliederung aufweist, sich in deterministischer Weise zu einem Endstadium entwickelt (Sukzession) und sich fortpflanzen kann (↑Entwicklung). Die Entwicklung hin zu einer Endgesellschaft an einem Standort, dem »Klimax«, ist nach Clements allein durch das Klima bedingt; die Bodenverhältnisse würden von den Pflanzen langfristig selbst erzeugt.[93] Eine Gemeinschaft verfügt nach Clements damit über die Fähigkeit, die ihr gemäßen Umweltverhältnisse z.T. selbst zu schaffen; sie weist eine gewisse Autonomie gegenüber einigen Umweltfaktoren auf. Insgesamt steht Clements' Interpretation von Pflanzengemeinschaften als Organismen im Kontext der holistischen Theorien seiner Zeit (↑Ganzheit).[94]

Individualistische Interpretationen
Clements' Auffassung verbreitet sich in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts[95], wird aber andererseits auch scharf kritisiert. Als Gegenbewegung gegen das organismische Biozönoseverständnis von Clements formiert sich eine »individualistische« Interpretation von Pflanzengemeinschaften, nach der die regelmäßigen Assoziationen von Pflanzen allein die sich überlappenden Umweltansprüche individueller Pflanzen darstellen und damit Ausdruck eines zufälliges Zusammentreffens (einer »coincidence«) von Individuen sind.[96] Der frühe Hauptvertreter dieser Richtung, der amerikanische Botaniker H.A. Gleason, erklärt die räumliche Koinzidenz von Pflanzen verschiedener Arten aus ihren artspezifischen Eigenschaften, ihrer Ausbreitungsfähigkeit und ihren ökologischen Ansprüchen. In seinen Worten von 1926: »every species of plant is a law unto itself, the distribution of which in space depends upon its individual pecularities of migration and environmental requirements«.[97] Eine Pflanzengesellschaft oder Pflanzenansammlung (»assemblage of plants«) sei daher weit davon entfernt, einem Organismus zu ähneln, sondern bilde vielmehr eine bloße Juxtaposition (Gleason 1975: »Far from being an organism, an association is merely the fortuitous juxtaposition of plants. What plants? Those that can live together under the physical environment and under their interlocking spheres of influence and which are already located within migrating distance«).[98] Neben Gleason in den USA hat diese Richtung auch in anderen Ländern einflussreiche Vertreter, so Negri in Italien, Lenoble in Frankreich und Ramensky in der Sowjetunion.[99] L.G. Ramensky ist der Auffassung, für Pflanzengesellschaften (»Coenosen«) ließen sich keine scharfen Grenzen angeben und es liege eine kontinuierliche Veränderung der Zusammensetzung vor. Es gebe keine Beständigkeit der Gruppierung, sondern allein eine Regelmäßigkeit in den ökologischen Ansprüchen der Pflanzen einer Art: »jede Art reagiert auf die äußeren Faktoren einzigartig und tritt als selbständiges Glied in die Coenose ein«.[100]

Ein durchgehendes Motiv für die individualistische Sicht bildet die Skepsis gegenüber der Möglichkeit der scharfen Abgrenzung von Biozönosen. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts äußert bereits der dänische Pflanzenökologe Warming diese Skepsis, indem er bezweifelt, dass Pflanzengemeinschaften sich als diskrete Einheiten bestimmen lassen.[101]

		Art der Abgrenzung des Systems	
		scharfe Grenzen (aufgrund obligater Interaktionen)	unscharfe Grenzen (aufgrund fakultativer Interaktionen)
Ausgangspunkt der Einheitsbildung	interne Relationen (funktionale Einheiten)	*Dependenzsystem* Einheit von Organismen verschiedener Arten, die sich in ihrer Existenz wechselseitig bedingen	*Interaktionssystem* Einheit von Organismen verschiedener Arten, die untereinander stärker interagieren als mit anderen Populationen
	Relation zur Umwelt (topografische Einheiten)	*Ligationssystem* Einheit von Organismen verschiedener Arten, die immer gemeinsam in einer Region vorkommen	*Intersektionssystem* Einheit von Organismen verschiedener Arten, deren Verbreitungsgebiet sich in einer Region überschneidet

Tab. 48. Kreuzklassifikation von vier Formen der Einheitsbildung bei ökologischen Gemeinschaften, bestehend aus Populationen verschiedener Arten.

Ausgehend von quantitativen Untersuchungen zur Zusammensetzung von Gemeinschaften gerät das Konzept der Biozönose im Anschluss daran insgesamt in die Kritik. Detaillierte Studien werden nicht nur für terrestrische Gemeinschaften, sondern auch für die Fauna des Meeresbodens durchgeführt. Für die marinen Artenassoziationen auf dem Boden der Nordsee fern der Küste behauptet A.C. Stephen 1933 einen graduellen Wandel und hält es daher nicht für möglich, konstante »Gemeinschaften« abzugrenzen: »Species are gradually eliminated one after another, but there is no sharp transition and no natural break which would justify a separation into communities«.[102] Die Versuche, die Grenzen der Biozönosen allein aus der biologischen Interaktion von essenziellen Organismen verschiedener Arten zu bestimmen, gelängen in den wenigsten Fällen: »there is little ground for believing that any large assemblage of animal species reacts as a unit or is bound together by purely biological factors« (Jones 1950).[103] Die Erfahrung zeige vielmehr, dass es meist abiotische Grenzen des Biotops, also diskontinuierliche Variationen von Umweltparametern sind, die den Grenzen einer Biozönose zugrunde liegen. Dies wird von Ökologen Mitte des Jahrhunderts konstatiert: »It seems that at present the only consistent way to divide the fauna into communities is to survey it, as far as it is known, in relation to the environment and to erect communities based on more or less definite limits in the physical conditions« (Jones 1950).[104]

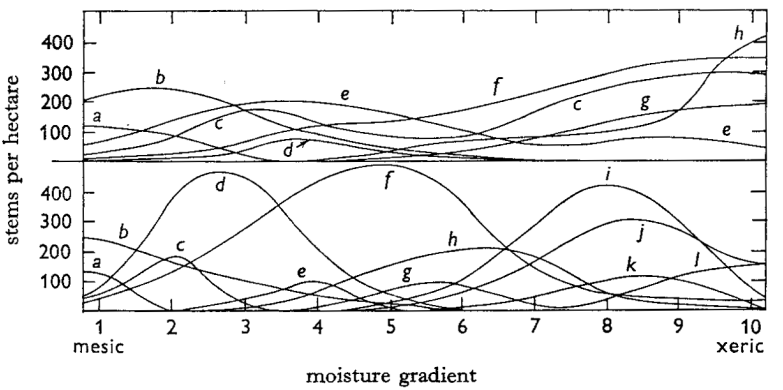


Abb. 73. Biozönosen als Intersektionssysteme: Verteilung der Häufigkeit von verschiedenen Baumarten über einen Gradienten der Feuchtigkeit an zwei verschiedenen Standorten: oben Siskyou Mountains, Oregon, in 460-470m Höhe, unten Santa Catalina Mountains, Arizona, in 1830-2140m Höhe. An dem unteren Standort ist die Beta-Diversität höher als an dem oberen, d.h. die Populationskurven sind schmaler und es liegt ein größerer Wechsel in der Zusammensetzung der Gemeinschaft entlang des Gradienten vor. Die höhere Beta-Diversität ermöglicht die Abgrenzung von mehr oder weniger diskreten Pflanzengesellschaften (aus Whittaker, R.H. (1967). Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev. 42, 207-264: 229).

Trotz dieser empirischen Schwierigkeiten hat die holistische Interpretation von Biozönosen bis in die 1950er Jahre aber viele Anhänger. Erst danach gewinnt die individualistische Sicht allgemeine Anerkennung, die bis zu ihrer Dominanz in den letzten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts reicht.[105]. Die allmähliche Zurückdrängung des organismischen Ansatzes von Clements führt dabei über mehrere Stationen – in der Vegetationskunde sind anfangs v.a. die Untersuchungen von R.H. Whittaker, J.T. Curtis und R.P. McIntosh von großem Einfluss.[106]

In Deutschland äußert sich der Entomologe F. Peus 1954 strikt gegen die organismische Interpretation von Biozönosen: »Es gibt keinen Biotop und keine in ihm wohnende Biozönose, die etwas *Geschlossenes* und etwas Selbständiges oder Unabhängiges, eine Autarkie oder eine Ganzheit für sich darstellten.«[107] Denn: »Für sehr viele Biotope (als Gattungs- und Individualbegriff) – man möchte fast vom Regelfall sprechen – gilt der ständige Austausch von Individuen, bisweilen sogar der periodische Wechsel der ganzen Population einer Spezies zwischen verschiedenartigen Biotopen als das einfach Gegebene, Notwendige und Normale«.[108] Die Beziehungen zwischen den Organismen verschiedener Arten sind nach Peus in der Regel einseitig; sie bestehen in einem unilateralen Vorteil (z.B. bei Räubern oder Parasiten). Auch ein Gleichgewicht, zwischenartliche Harmonien oder Mechanismen der Selbstregulation auf biozönotischer Ebene liegen nach Peus in den meisten Fällen nicht vor. Weil daher »jede Art auf sich allein gestellt ist«[109], ist Peus der Auffassung, es gebe in der Natur keine Biozönosen und die Biozönologie als Wissenschaft habe »keinen realen Grund«[110]. Die ökologische Forschung komme vielmehr in der Autökologie, d.h. der Untersuchung der Umweltbeziehungen der Organismen einer Art, an ihr Ende. Dieser radikale Standpunkt steht sicher im Zusammenhang mit der Tatsache, dass Peus ein Spezialist für Dipteren (Fliegen) ist, also für hochmobile kleine Tiere, die ihre Bindungen zu einem Ort schnell lösen können.

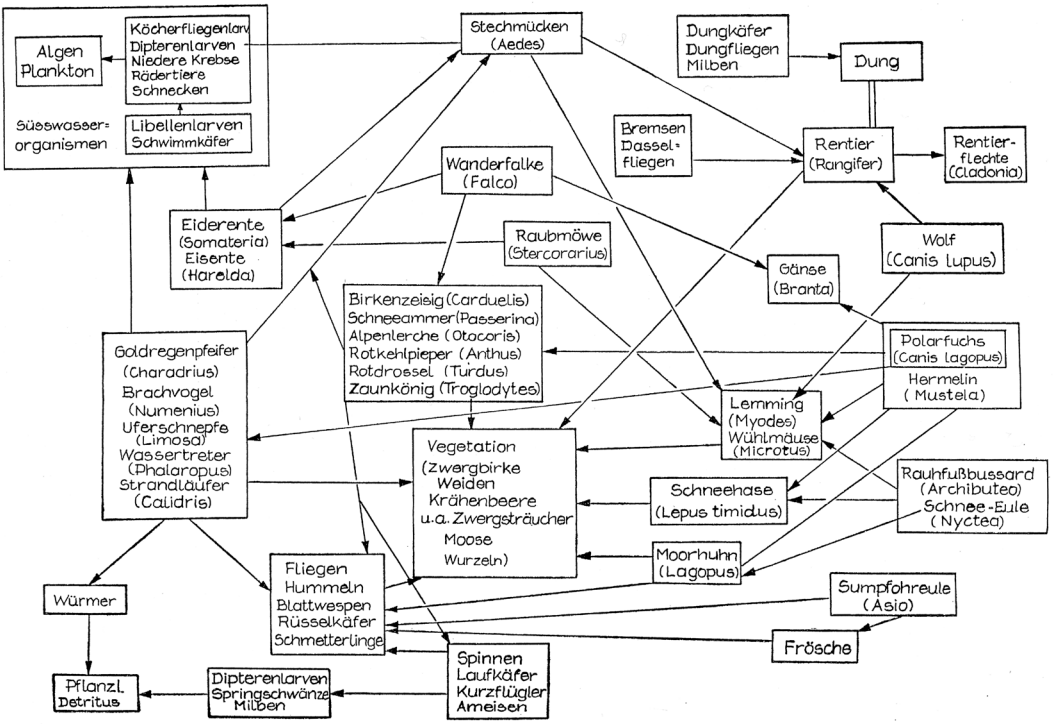


Abb. 74. »Biozönotischer Konnex« in der eurasiatischen Tundra. Dargestellt sind Ernährungsbeziehungen als Abhängigkeiten zwischen Organismen verschiedener Arten und höherer Taxa: Die Organismen eines Taxons, auf das ein Pfeil zeigt, dienen den Organismen des Taxons, von dem der Pfeil ausgeht, als Nahrung. Es sind hier, wie auch in späteren Darstellungen dieser Art (in denen die Pfeile meist den Stoffflüssen folgend in die umgekehrte Richtung zeigen: von der Nahrung zum Sich- Ernährenden), keine wechselseitigen, sondern einseitige Abhängigkeiten repräsentiert. Das Netzwerk der Beziehungen weist also keine Kreisläufe, aber viele offene Anfänge und Enden auf. Im Gegensatz zur Darstellung eines Ökosystems sind in diesem Diagramm keine abiotischen Körper und Faktoren integriert (außer »Dung« und »Detritus«) (aus Tischler, W. (1951). Zur Synthese biozönotischer Forschung. Acta Biotheor. 9, 135-162: 154; leicht verändert in ders. (1955). Synökologie der Landtiere: 242).

Für das Zurückdrängen der organismischen Sicht können neben sachlichen Argumenten auch weltanschauliche Wandlungen verantwortlich gemacht werden: So sind mit dem Untergang der totalitären Herrschaft in Deutschland holistische Auffassungen insgesamt in Misskredit geraten, und es gewinnt mit der rasanten ökonomisch-technischen Expansion in der Nachkriegszeit eine analytisch-quantifizierende Einstellung die Oberhand.[111] Über quantitative Verfahren wird insbesondere nachgewiesen, dass die Vegetation sich vielfach kontinuierlich entlang von Umweltgradienten ändert (vgl. Abb. 73). Anstatt der Abgrenzung von diskreten Vegetationseinheiten mittels Verfahren der *Klassifikation* werden kontinuierliche Vegetationsgradienten über Verfahren der *Ordination* bestimmt. In diesen wird kein äußeres Kriterium der Abgrenzung an die Einheiten herangetragen, sondern vielmehr die interne Beziehung ihrer Ordnung dargestellt (z.B. in Form einer Hauptkomponentenanalyse).[112] Die Bestimmung von Kontinua und Gradienten in der Vegetationsanalyse macht die Abgrenzung von diskreten Vegetationseinheiten zunehmend problematisch.[113]

Der Einzug quantitativer Methoden in die Vegetationskunde führt zu einer Abwendung vom traditionellen Ansatz, Pflanzengemeinschaften qualitativ und physiognomisch voneinander abzugrenzen. Statistische Verfahren des Vergleichs von verschiedenen Gemeinschaften werden seit Ende des 19. Jahrhunderts entwickelt. V. Hensen verwendet in seinen Untersuchungen mariner Plankton-Gemeinschaften einfach die relative Abweichung einer Probe vom Durchschnitt, um verschiedene Proben miteinander zu vergleichen.[114] Präzise Ähnlichkeitsindizes zum

quantitativen Vergleich von Gemeinschaften unterschiedlicher Zusammensetzung etablieren sich seit Beginn des 20. Jahrhunderts in der marinen Ökologie und in der Botanik.[115]. Gerade der Hauptvertreter der individualistischen Interpretation von Gemeinschaften, der Botaniker Gleason, ist an der Entwicklung der quantitativen Indizes wesentlich beteiligt. Gleason bestimmt 1925 das tatsächliche gemeinsame Vorkommen von Organismen verschiedener Arten im Verhältnis zum erwarteten Wert auf der Grundlage der relativen Häufigkeit der Arten (Index der *Assoziation*).[116] Darauf aufbauend werden später statistische Tests der Assoziation entwickelt, die auch von Tierökologen übernommen werden.[117] Daneben werden seit den 1950er Jahren zunehmend Verfahren der multivariaten Statistik eingesetzt.[118]

Die Gegenüberstellung von organismisch-holistischem und individualistischem Ansatz in der Beschreibung und Erklärung von Biozönosen ist in der Geschichtsschreibung der Ökologie gut etabliert (Odenbaugh 2006: »Clementsian« versus »Gleasonian communities«[119]). Kritisch wird aber dagegen eingewandt, dass die Kontrastierung nicht selten in einer überzogen polarisierenden, die tatsächlichen Standpunkte nicht korrekt wiedergebenden Weise erfolgt.[120] So wird die Auffassung Gleasons häufig fälschlich so dargestellt, dass die Verbreitung von Pflanzen allein Ausdruck von abiotischen Standortansprüchen sei und Gemeinschaften zufällige Kombinationen von Arten darstellten. Auch Gleason gibt aber den biotischen Interaktionen ein Gewicht und hält fest, dass die Homogenität und Abgrenzung von Pflanzengemeinschaften grundlegende Eigenschaften sind, ohne die der Gegenstand synökologischer Forschung überhaupt nicht existieren würde (»without them, all our studies of synecology would never have been developed […]. Uniformity, area, boundary, and duration are the essentials of a plant community«).[121] Damit der Biozönologie also überhaupt ein eigener Gegenstand zugeschrieben werden kann, müssen die Grenzen der individualistischen Sicht aufgezeigt werden.

»Gleichgewicht« und Regulation der Biozönose

Bereits Mitte des 19. Jahrhunderts werden Gemeinschaften aus Organismen verschiedener Arten über das Konzept des ↑Gleichgewichts charakterisiert. So ist H.G. Bronn 1843 der Ansicht, Pflanzen und Tiere stünden in einem Gebiet »in bestimmtem Verhältnisse der Individuen und Arten zu einander« und führt weiter aus: »Es wird somit nicht nur jede Gegend ihre passende Fauna und Flora, sondern darin auch ein gewisses für sie geeignetes Gleichgewicht der Arten und Individuen erhalten, welches, wenn einmal zufälliges Schwanken der bedingenden Kräfte es stört, immer wieder von selbst zurückkehren wird«.[122] Möbius prägt für diesen Ausgleich von Populationsgrößen 1877 den Ausdruck »biocönotisches Gleichgewicht« (s.o.), der 1918 von A. Thienemann aufgenommen wird: »die Zahl der zur Lebensgemeinschaft vereinigten Arten und die Zahlen der Individuen der einzelnen Arten stellen sich in ein festes Verhältnis zueinander ein«.[123] In allen einflussreichen Definitionen des Biozönosebegriffs aus den frühen 1920er Jahren findet sich dieser Bezug zur Vorstellung eines Gleichgewichts (vgl. Tab. 47). Ergänzt wird die Gleichgewichtsvorstellung durch das Konzept der *Selbstregulation* der Biozönose, das Thienemann 1918 einführt: »Wie es im Einzelorganismus eine ›Selbstregulation‹ gibt, so auch in der Lebensgemeinschaft; sie ist es, die sich in der Erhaltung des biologischen Gleichgewichts ausspricht«.[124] Im Anschluss an Möbius versteht Thienemann unter der Selbstregulation einen Mechanismus, der die Gleichgewichtseinstellung durch kompensierende Kräfte in der Gemeinschaft bewirkt, sollte sich die Population einer Art »im Übermaß« vermehrt haben (↑Regulation/Selbstregulation). In der Nachfolge Thienemanns bildet ›Selbstregulation‹ einen integralen Bestandteil der Biozönosedefinitionen. Ein expliziter Bezug zu ihr findet sich u.a. 1922 bei E. Schmid, 1924 bei R. Hesse und 1927 bei K. Friederichs (vgl. Tab. 47). Nach Friederichs herrscht in dem »Bevölkerungssystem« einer Lebensgemeinschaft ein »biocönotisches Gleichgewicht«, das auf einem umfassenden »Lebensgewebe« beruht, von dem eine Lebensgemeinschaft nur einige »Maschen« umfasst.[125] Seit 1930 bezeichnet Friederichs dieses Gewebe der Interaktion als den *biozönotischen Konnex* (»biocönotischen Konnex«[126]; 1927: »biocönotische Komplex«[127]) – ein Terminus, den besonders W. Tischler seit den 1950er Jahren viel verwendet (1955 definiert als »Verknüpfungsgefüge einer Lebensgemeinschaft«[128]) (vgl. Abb. 74). Als ›Organismus‹ will Friederichs dieses selbstregulatorische Gefüge im Gegensatz zu Thienemann nicht bezeichnen; dies sei vielmehr allein ein »lebender Körper«.[129] Für angemessen hält Friederichs dagegen die Kennzeichnung der Biozönose als einer ↑*Organisation*. Darunter versteht er 1927 »alle Lebenseinheiten, die über dem Organismus stehen«, definiert wird sie als »eine biologische Ganzheit, die sich durch Selbstregulierung bei Bestand erhält«.[130] Dieser allgemeine Begriff kann nach Friederichs sowohl auf eine Lebensgemeinschaft als auch auf die Einheit von Lebensgemeinschaft und Umwelt angewendet werden: »Organisation ist also jedes Gefüge, in dem Leben vertreten ist«.[131] Friede-

richs und Thienemann halten bis in die 1950er Jahre daran fest, die Biozönose über das Merkmal der Selbstregulation zu bestimmen. Für Thienemann ist die »Selbstregulation« 1956 »ebenso eine Grundeigenschaft der Lebensgemeinschaft wie des Einzelorganismus«[132]; Friederichs meint ein Jahr später, es sei »die Selbstregelung eine Grundeigenschaft der Biozönose wie auch der Art«.[133]

Die praktischen Bestimmungen der Biozönosen orientierten sich allerdings weniger an diesen anspruchsvollen Definitionen, sondern zumeist lediglich an dem überlappenden Vorkommen von Organismen verschiedener Arten. Von einem forschungspragmatischen Standpunkt aus kritisiert G.E. Hutchinson daher 1967 die Versuche, Biozönosen über Prozesse der Selbstregulation zu bestimmen. Er argumentiert, eine Biozönose müsse als Einheit identifizierbar sein, bevor genaue Untersuchungen ihrer internen Prozesse vorliegen.[134] Nicht die tatsächliche, sondern allein die mögliche Interaktion aufgrund des gemeinsamen Vorkommens bildet für Hutchinson die Grundlage der Abgrenzung von Biozönosen (so auch die Definition von Abele et al. 1984; vgl. Tab. 47).

Zu unterscheiden sind in jedem Fall die Aspekte der ↑*Organisation* und ↑*Regulation* einer Biozönose. Bei den älteren Autoren aus der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts werden diese meist in einem Atemzug genannt: Eine Biozönose gilt als organisiert, weil sie sich im Gleichgewicht befindet und dieses Gleichgewicht durch interne Mechanismen der Regulation stabilisiert wird. Diese Verknüpfung muss aber nicht vorliegen, weil Organisation und Regulation unterschiedliche Aspekte eines Systems betreffen. Als eigenständige Einheit, die nicht allein die Überschneidung individueller Bedürfnisse wiederspiegelt (also als bloßes »Intersektionsssytem«; vgl. Tab. 48) muss eine Biozönose eine Organisation aufweisen, z.B. im Sinne eines »gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnisses« zwischen Organismen verschiedener Arten (Caspers 1950)[135]. Ob diese Organisation aber auch durch Selbstregulation stabilisiert wird, ist eine davon unabhängige Frage (↑Ökosystem).

Neben der Tendenz zum Gleichgewicht aufgrund von Prozessen der Selbstregulation, gelten seit den 1970er Jahren auch *Störungen* als wichtiger Faktor in der Gestaltung ökologischer Gemeinschaften. Es wird erkannt, dass die räumliche und zeitliche Heterogenität der Populationen aufgrund der Unterteilung der Ressourcen in räumlich isolierte Flecken (»patches«) und aufgrund zeitlicher Schwankungen von Umweltbedingungen einen erhebliche Einfluss auf die ↑Diversität und Struktur einer Gemeinschaft haben (↑Koexistenz).[136]

Autarkie der Biozönose

Nach Etablierung des produktionsbiologischen Paradigmas in der ↑Ökologie in den 1930er Jahren, ist es verbreitet, Biozönosen als produktionsbiologisch »autarke« Einheiten zu definieren, d.h. als Systeme, die zur Erzeugung organischer Substanz ausgehend von anorganischen Ausgangsstoffen in der Lage sind. Biozönosen müssen, mit anderen Worten, Primärproduzenten, wie Pflanzen enthalten (↑Rolle, ökologische). Richtungsweisend heißt es bei O. Renkonen 1938: »Soweit ich sehe, muss einer Biozönose vor allem kennzeichnend sein, dass sich innerhalb derselben ein vollständiger Kreislauf der organischen Elemente vollzieht. Sie muss sowohl produzierende, konsumierende als reduzierende Elemente enthalten, denn erst alle diese zusammen bedingen die Fähigkeit zur selbständigen Bewahrung des inneren Gleichgewichts«.[137] In der Mitte des 20. Jahrhunderts nehmen viele (deutschsprachige) Autoren diese Forderung auf. Thienemann bezeichnet 1956 einen »Lebensraum« als »autarkisch, geschlossen, selbständig«, wenn er sowohl Produzenten als auch Konsumenten und Destruenten umfasst.[138] G. Szelényi behauptet 1955: »Der Begriff ›Biozönose‹ steht oder fällt mit dem Vorhandensein oder Fehlen von produzierenden Elementen« (vgl. Tab. 47).[139] Die Biozönose wird damit nicht nur zu einer zönologischen, sondern auch einer »produktionsbiologischen Einheit, die sich in qualitativer und quantitativer Weise in weitem Maße selbst reguliert durch eine qualitative und quantitative Abstimmung ihrer Produzenten, Konsumenten und Reduzenten aufeinander«, wie B. Heydemann 1956 feststellt.[140] Andere Autoren wehren sich gegen eine solche Einschränkung. Soll das Beispiel, anhand dessen der Begriff von Möbius eingeführt wurde, die Austernbank, weiterhin als Biozönose gelten, dann muss die Forderung nach produktionsbiologischer Autarkie offensichtlich aufgegeben werden, denn die Organismen der Gemeinschaft in der Austernbank leben primär von organischer Substanz, die nicht im System erzeugt wurde. W. Kühnelt stellt 1965 fest: »Es gibt somit Biozönosen, die nicht autark sind«.[141] F. Schwerdtfeger plädiert 1975 dafür, den Begriff der Autarkie nicht »absolut« zu nehmen, denn letztlich stamme die Energie bei jeder Biozönose von außen, meist von der Sonne.[142]

Es empfiehlt sich daher, die Aspekte der produktionsbiologischen Autarkie und zönologischen Geschlossenheit einer Biozönose vollständig voneinander zu trennen und in der Definition des Biozönosebegriffs die Forderung nach der Anwesenheit von Primärproduzenten aufzugeben. Die funktionale Geschlossenheit des organismischen Interaktionssys-

tems ist davon unberührt: Eine Einheit der wechselseitigen Abhängigkeit von Organismen verschiedener Arten kann auch dann bestehen, wenn sie keine Primärproduzenten enthält (↑Ökosystem).

Gemeinschaftsökologie: Koexistenzmodelle
Aufbauend auf den Lotka-Volterra-Gleichungen zur Beschreibung des Wachstums und der Koexistenz von Populationen (↑Population) vollzieht sich seit den 1930er Jahren eine quantitative Analyse von Gemeinschaften, die an mathematischen Modellen orientiert ist. Die alte Rede von dem »Gleichgewicht« und der »Selbstregulation« von Biozönosen erhält im Rahmen dieser Modelle eine präzise quantitative Bedeutung. Betont wird ausgehend von den Modellen die entscheidende Rolle von dichteabhängigen Faktoren wie ↑Konkurrenz und ↑Räubern zur Stabilisierung von Gemeinschaften (↑Koexistenz). Die Analysen stehen dabei bis in die 1980er Jahre unter dem Einfluss des in den Modellen quantitativ beschriebenen und von G.F. Gause experimentell untersuchten »Konkurrenzausschlussprinzips«. 1939 stellt Gause fest, dass nicht nur in der Interaktion von Organismen zweier Arten eine langfristige Koexistenz allein durch eine Differenzierung ihrer Umweltansprüche möglich ist, sondern dass auch die Zusammensetzung komplexer biologischer Gemeinschaften durch die ökologische Differenzierung der Organismen, aus denen sie sich zusammensetzen, bestimmt wird: »only a certain definite combination between the concentration of the species living together possess the property of maintaining stability«.[143]

Wenn Organismen verschiedener Arten in der gleichen ökologischen Gemeinschaft zusammenleben, dann besetzen sie unterschiedliche ↑Nischen (»if two or more nearly related species live in the field in a stable association, these species certainly possess different ecological niches«[144]) – so formuliert Gause 1939 das Koexistenzprinzip apodiktisch. Mit diesem Prinzip als zentraler Grundlage, so hofft Gause, könne die Regulation der Zusammensetzung komplexer Gemeinschaften auf einfache Weise erklärt werden: »the central ecological problem of regulation in the composition of complex biotic communities [...] reduced to simplest terms«.[145] Aus diesem Ansatz entwickelt sich ein über Jahrzehnte wirksames Forschungsprogramm der Gemeinschaftsökologie. Weitgehend abgelöst wird von diesem Programm das ältere Bild, nach dem eine ökologische Gemeinschaft einen Organismus höherer Ordnung darstellt: Statt einer Erklärung der Eigenschaften ausgehend vom Ganzen (»top-down«) liegt es in der Logik des neuen Ansatzes, die Struktur der Gemeinschaft ausgehend von elementaren Interaktionen zwischen den Teilen zu beschreiben (»bottom-up«).[146]

Abgrenzung von Biozönosen
Zur Abgrenzung von Biozönosen werden seit den 1950er Jahren meist zwei Kriterien diskutiert: von den abiotischen Verhältnissen ausgehende *geografische* und von der Artenzusammensetzung ausgehende *zönologische* (↑Ökosystem: Tab. 209). So konstatiert W. Tischler 1950: »Es gibt zwei Möglichkeiten, um Biotope und ihre Biozönosen abgrenzen zu können. Entweder man geht von einem durch besondere Umweltfaktoren charakterisierten Standort aus oder von der einheitlichen Zusammensetzung der Tiergemeinschaften«.[147] Der Ansatz, Biozönosen aufgrund der tatsächlichen Interaktion von Organismen abzugrenzen – ihrer gegenseitigen Bedingung, wie es bei Möbius heißt –, wird hier nicht einmal diskutiert. Andere Autoren sehen zwar die systematischen Vorzüge eines funktionalen Biozönosebgriffs, erklären ihn aber aus praktischen Gründen für unmöglich. Diese Absage an eine funktionale Systembestimmung wird auf den Begriff des Organismus ausgeweitet, so z.B. von H. Caspers, der 1950 der Auffassung ist, dass funktionale Gesichtspunkte »nicht in ihrer vollen Reichweite für die Abgrenzung von Biozönosen herangezogen werden können: denn jede funktionelle Betrachtung führt zum Verschwinden der Einheiten. Auch das Individuum ist streng genommen ein topographischer Begriff (Remane, mündl.)«.[148] Andererseits ist das funktional-systemtheoretische Modell zur Bestimmung und Abgrenzung von Biozönosen zumindest implizit fest etabliert. Denn nur vor seinem Hintergrund gewinnen viele grundlegende Konzepte der Ökologie, wie das der ökologischen ↑Nische und ↑Rolle, überhaupt einen Sinn.

Die Frage nach der Abgrenzbarkeit und Einheit von Biozönosen wird bis in die Gegenwart kontrovers diskutiert. Als problematisch gilt die Einheit von Biozönosen, weil sie vielfach nicht als Systeme konzipiert werden, die über eine integrierende Struktur oder Kräfte verfügen.[149] In manchen Studien werden sie allerdings durchaus so verstanden. Es erscheint daher fragwürdig, ob eine übergreifende Definition des Konzepts überhaupt gegeben werden kann.[150]

Klassifikation von Biozönosen
Seit Beginn des 19. Jahrhunderts werden Klassifikationen von Biozönosen vorgeschlagen, die nicht von äußeren Faktoren des Klimas oder Bodens ausgehen, sondern allein auf der Zusammensetzung der Gemeinschaften aus Organismen wiederkehrender Arten basieren. Kontinuierlich verfolgt wird die-

ser Weg in der Analyse der Vergesellschaftung von Pflanzen. Als »Gründungsakt der Pflanzensoziologie«[151] gilt die Feststellung der Geselligkeit einzelner Pflanzenarten durch A. von Humboldt und seine Bestimmung von Vegetationseinheiten durch die Identifizierung einer Gruppierung (franz. »association«) von Pflanzen verschiedener Arten (das »Heideland« als eine Assoziation von bestimmten Heidekraut- und Flechtenarten).[152] Ein Pionier in terminologischer Hinsicht ist der dänische Botaniker J.F. Schouw, der pflanzengeografische Einheiten (v.a. Wälder) nach ihrer Zusammensetzung voneinander abgrenzt und mit einer besonderen Endung (*-etum*, Plural *-eta*) nach einer dominanten Art benennt (z.B. Kiefernwälder: »Pineta«, Buchenwälder: »Fageta«, Eichenwälder: »Querceta«, Palmenwälder: »Palmeta«).[153] Ähnlich verfährt später A. Kerner von Marilaun.[154] Diese Verfahren der Gliederung von Pflanzenformationen münden im 20. Jahrhundert in die sogenannte Zürich-Montpellier-Schule der Vegetationskunde, nach der eine Pflanzengesellschaft durch ihr Arteninventar und charakteristische Arten gekennzeichnet wird.[155]

Die feste Assoziation bestimmter Arten führt zur Bestimmung und Abgrenzung zahlreicher konstanter Pflanzengesellschaften – ein Unternehmen, das um 1900 beginnt und in seinem Programm und Ausmaß allein zu vergleichen ist mit der Beschreibung immer neuer Arten von Pflanzen und Tieren im 17. und 18. Jahrhundert.[156] Dem Selbstverständnis der pflanzensoziologischen Schule gemäß, handelt es sich bei der Bestimmung der Pflanzengesellschaften nicht um Konstruktionen, sondern um Entdeckungen in der Natur. Zur Identifizierung und Abgrenzung der Pflanzengesellschaften entwickelt sich eine differenzierte eigenständige Methodik. Die Klassifikationen folgen dabei ebenso wie die Klassifikation von Arten einem enkaptisch-hierarchischen System (↑Hierarchie). Ob die pflanzensoziologisch bestimmten Gesellschaften aber in allen Fällen eine reale Entsprechung im Sinne einer objektiven Begrenzung haben, ist umstritten.

Andere Ansätze des 19. Jahrhunderts machen dagegen die Zusammensetzung der Biozönosen in erster Linie von abiotischen Faktoren, allen voran Feuchtigkeit und Temperatur, abhängig und versuchen, ausgehend von diesen Faktoren eine Abgrenzung von Gesellschaften zu begründen.[157] Diesem Ansatz der »deduktiven Schule«, der von O. Sendtner besonders für die Verhältnisse Südbayerns genauer ausgearbeitet wird[158], steht die »induktive Schule« gegenüber, die eine Abgrenzung von Vergesellschaftungstypen nicht von den abiotischen Standortverhältnissen, sondern aus der Vegetation selbst ableiten will, und die anfangs besonders in Skandinavien viele Anhänger hat[159].[160]

Auch für Tiergemeinschaften sind bereits vor Möbius konstante Zusammensetzungen von Arten bestimmt worden, die für bestimmte Umweltverhältnisse charakteristisch sind, und zwar v.a. für marine Organismen.[161] So identifiziert E. Forbes 1844 regelmäßig wiederkehrende Gemeinschaften von Tieren am Meeresgrund der ägäischen Küste sowie in verschiedenen Tiefenschichten des Meeres (»provinces of Depth«) und stellt eine Korrelation der Artenzusammensetzung mit Eigenschaften des Substrats fest.[162] J.J. Bremi-Wolf untersucht 1846 Gemeinschaften von Fliegen auf dem Land, indem er konsequent die »Streifenmethode« anwendet, nach der die Proben mittels Netzen aus streifenförmigen Landschaftsausschnitten (»Transekten«) gewonnen werden.[163] Eine erste Studie mit einer gemeinsamen Analyse von pflanzlichen und tierischen Gemeinschaften stellt H. von Post 1867 an; in gewisser Hinsicht gilt er damit als eigentlicher Begründer der Biozönologie.[164] Eine erste systematische Gliederung von Tiergemeinschaften gibt C.G.J. Petersen 1913 für den Meeresboden, wobei er als einer der ersten systematisch quantitative Methoden einsetzt.[165] Für die Botanik bemühen sich Anfang des Jahrhunderts F.E. Clements und C. Raunkiaer um die Etablierung quantitativer Methoden zur Analyse von Pflanzengemeinschaften[166] – Clements zusammen mit R. Pound besonders durch die Einführung der »Quadratmethode«, d.h. der Analyse der Artenzusammensetzung von Gemeinschaften auf quadratischen Probefeldern von einer normierten Größe[167]. Pionierarbeit in der quantitativen Ökologie für den zoologischen Bereich leistet V.E. Shelford ausgehend von den Tiergemeinschaften Nordamerikas (↑Ökosystem; vgl. Abb. 338).[168]

Phyto-, Zoo- und Mikrobozönosen

Aufgrund der disziplinären Trennung der Botanik von der Zoologie erfolgt die Untersuchung der Biozönosen häufig gesondert für Pflanzen und Tiere (und später für Mikroorganismen). Dementsprechend unterscheidet H. Gams 1918 zwischen ***Phytozönosen***[169] und ***Zoozönosen***[170]. Eine ältere entsprechende Unterscheidung schlägt F. Dahl 1908 vor: Er differenziert zwischen *Phytobiozönosen* und *Zoobiozönosen*.[171] Seit den 1960er Jahren wird in Ergänzung zu dieser Zweiteilung von ***Mikrobozönosen***[172] , also Biozönosen der Mikroorganismen, gesprochen. Das Pendant der botanischen »Pflanzensoziologie« bildet allerdings nicht »Tiersoziologie«, sondern das Wort ***Tierökologie*** (Jordan & Kellogg 1900: »animal ecology

[…] that is, [an account] of the the relations of animals to their surroundings«).[173] Allgemein kann eine nach taxonomischen Gesichtspunkten abgegrenzte Teilbiozönose als ***Taxozön*** (Chodorowski 1959: »taxocene«[174]) oder besser *Taxozönose* (Schönborn 1974)[175] bezeichnet werden.

Weil gerade zwischen Pflanzen und Tieren häufig Verhältnisse der wechselseitigen Abhängigkeit bestehen, stellen diese taxonomisch und nicht ökologisch eingegrenzten Lebensgemeinschaften aber keine Biozönosen im Sinne Möbius' dar. Weder Phytozönosen noch Zoozönosen sind vollständige Biozönosen, sondern bilden allein eine Komponente einer Biozönose. Biozönosen sind also stets »heterotypisch«, wie es E. Schmid 1922 nennt.[176] Bei K. Friederichs heißt es 1957: »In der Bioökologie sind ›Pflanzengemeinschaft‹ und ›Tiergemeinschaft‹ reine Abstraktionen, konkret besteht nur die Lebensgemeinschaft mit der gegenseitigen, besonders für die Tiere bestehenden Abhängigkeit«.[177]

Synusie, Isozönose, Ökokline

Eine eigene Terminologie entwickelt sich für kleinere Einheiten einer Biozönose: Gams führt 1918 zur Benennung solcher kleinerer Einheiten das aus dem Griechischen abgeleitete Wort ***Synusie*** ein[178] – eine Übersetzung des älteren lateinischen Ausdrucks ›Assoziation‹. Für jede Biozönose kann nach Gams eine dominierende Synusie angegeben werden. Während die Biozönose nach Gams im Wesentlichen nach topografischen Kriterien abgegrenzt wird (durch die Einheitlichkeit des Standorts), bestimmt er die Synusien aufgrund von Artenlisten.

Biozönosen geografisch entfernter Regionen, die über ähnliche Synusien verfügen, nennt Gams ***Isozönosen***[179]; die Ähnlichkeit bezieht sich hier jedoch nicht auf das gleiche Artenspektrum, sondern das Vorkommen der gleichen Lebensformen[180]. A. Palissa charakterisiert die Isozönosen 1958 allgemein als »Organismengesellschaften, die sich zwar im Artenspektrum unterscheiden, aber sich in den Lebensformen entsprechen«.[181] A.G. Tansley nennt Organismengemeinschaften in diesem Sinne ***Formationstypen*** (»formation-types«).[182] Es existiert eine große Vielfalt von Vorschlägen zur Differenzierung dieser Typen. Ein einfacher Vorschlag stammt von C.S. Elton und R.S. Miller, die 1954 für terrestrische Habitate die Formationstypen von Wüste/Halbwüste, Steppe, Buschland und Wald unterscheiden.[183] Die Ähnlichkeit der Formationstypen wird als Anpassung an ähnliche Umweltbedingungen gedeutet.

Als Terminus zur Bezeichnung eines Gradienten in einer Biozönose etabliert sich seit den 1930er Jahren in der Vegetationskunde zunächst der Ausdruck ***Ökokline*** (Clements 1934: »ecocline«[184]). Clements versteht darunter eine Sequenz von Klimaxgesellschaften entlang eines Umweltgradienten. R.H. Whittaker führt dafür 1960 in einer ähnlichen Bedeutung – nämlich für den Gradienten in der Änderung der Zusammensetzung einer Gemeinschaft (»the gradient of natural communities in an ecocline«) – den Terminus ***Zönokline*** (»coenocline«) ein.[185] Eine Ökokline stellt für Whittaker dagegen eine Zönokline im Zusammenhang mit der Änderung der abiotischen Verhältnisse dar.[186]

Charakterarten

Die für eine Pflanzenformation charakteristischen Arten werden seit den 1830er Jahren ***Charakterpflanzen*** genannt (Meyer 1836 mit der Unterscheidung von »geognostischen Character-Pflanzen« und »climatischen Character-Pflanzen«[187]; Grisebach 1838: »Characterpflanzen«: die Arten, denen sie [d.h. die pflanzenkundlichen Formationen] ihre physiognomischen Eigentümlichkeiten verdanken«[188]). H. Pomppa gibt 1842 eine Übersicht über die »vorzüglichsten Character-Pflanzen, -Säugethiere, -Vögel und -Amphibien der Erdtheile«.[189] Für Biozönosen von Tieren verwendet der dänische Meeresbiologe C.G.J. Petersen 1913 den Ausdruck *charakteristische Tiere* (»characteristic animals«) und vergleicht sie im Hinblick auf die Abgrenzung von Einheiten mit den Leitfossilien der Geologie.[190]

Seit den 1840er Jahren ist der übergreifende Terminus ***Charakterarten*** in Gebrauch: S. Schinz benutzt ihn 1847 in Bezug auf Tiere (»Charakterarten [Südamerikas] sind die Gattungen Vizcacha, Lagostomus«).[191] J. Thurmann verwendet 1849 den Ausdruck (»espèces caracteristiques«) im Rahmen der Vegetationskunde und bestimmt eine Charakterart durch ihre Verbindung mit einer bestimmten Vegetationsform (»leur présence soit étroitement liée à toute une manière d'être de la végétation qu'elles accompagnent et qu'elles annoncent nécessairement«).[192]

Dominanz und Schlüsselarten

Die numerische Vorherrschaft einer Art in einer Biozönose wird (besonders in der Botanik) als *Dominanz* bezeichnet.[193] Der Sache nach beschreibt schon Grisebach 1838 dominante Taxa als »vorherrschende Arten« und als »vorherrschende Familien einer Flora«.[194] C. Darwin spricht in seinem Hauptwerk von 1859 wiederholt von *dominanten Arten* (»dominant species«[195]); die Dominanz bezieht sich bei Darwin aber nicht auf eine ökologische Gemeinschaft, sondern auf die Vorherrschaft einer Art innerhalb einer

taxonomischen Gruppe, in der nach seiner Theorie die größte Variation zu finden ist (»dominant species of the larger genera which on an average vary most«[196]). Zu einem spezifisch ökologischen Terminus wird ***dominant*** in den 1870er Jahren, wohl ausgehend von der Botanik (Allen 1870: »the breaking and turning of the soil at once exterminates a large number of the previously dominant species«[197]). E. Warming unterscheidet 1909 in Pflanzengesellschaften zwischen *dominanten* und *sub-dominanten* Arten.[198] In der Zoologie etabliert sich der Ausdruck ›Dominanz‹ für die quantitative Vorherrschaft von Organismen bestimmter Arten in einer Gemeinschaft im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts (Smith 1902: »dominant species«[199]; Forbes 1907: »in general ecology each species takes its appropriate place – dominant, important, subordinate, or insignificant – according to its dynamic value as a part of the whole«[200]; Adams 1908: »The relative abundance and dominance of these classes of birds will be determined largely by the dominance of such physical conditions as most distinctly favor a particular ecological group«[201]; »dominance of a formation«[202]; »Correlated environmental and biotic dominance«[203]; »dominance of certain species or associations«[204]).

In funktionaler Hinsicht können solche Arten, die für die Aufrechterhaltung des Systems besonders wichtig sind, als *Schlusssteinarten* oder ***Schlüsselarten*** (»keystone species«) bezeichnet werden. Der Ausdruck wird 1969 von R.T. Paine eingeführt, um eine Räuberart zu kennzeichnen, die einen starken Einfluss auf die Artenzusammensetzung und physische Gestalt eines ökologischen Systems ausübt.[205] Die Schlüsselart kann die Existenz einer anderen Art in dem System dadurch ermöglichen, dass sie eine dritte, zur Dominanz neigende Art dezimiert. Ohne dass die Räuberart also in direkter Interaktion mit der konkurrenzschwachen Art steht – sondern allein mit deren Konkurrenten – hat sie doch entscheidenden Einfluss auf sie (»räubervermittelte Koexistenz von Konkurrenten«; ↑Räuber). Das System hängt damit vom Vorhandensein einer Art ab, ohne die es zusammenbrechen würde (daher die Analogie in der Namensgebung zu einem architektonischen Bogen mit einem Schlussstein).

Heute hat sich ein allgemeineres Verständnis von Schlüsselarten durchgesetzt: Nicht allein räuberische Organismen, sondern auch Primärproduzenten oder Destruenten können dazu zählen. Neben den *Schlüsselräubern* (»keystone predators«) stehen also die ***Schlüsselmutualisten*** (»keystone mutualists«: »those organisms, typically plants, which provide critical support to large complexes of mobile links«[206]). Allgemein wird eine Schlüsselart definiert als eine Art, deren Organismen einen großen Einfluss auf ein Ökosystem ausüben, manchmal größer als nach ihrer Häufigkeit zu erwarten wäre.[207] Die »Wichtigkeit« einer Art in einem System wird darüber definiert, wie groß die Änderungen der Produktivität nach der Entfernung der Art aus der Gemeinschaft ist.[208]

B.H. Walker unterscheidet 1992 zwischen *Fahrerarten* (»drivers«), die ein Ökosystem »fahren«, von denen also die Erhaltung des Systems abhängt, und *Passagierarten* (»passengers«), die für die Aufrechterhaltung des Systems nicht wesentlich sind.[209] Die Passagierarten können in dieser Hinsicht als *ökologisch redundant* gelten (↑Rolle, ökologische). Extreme Schlüssel- oder Fahrerarten sind die so genannten *Ökosystemingenieure* (↑Symbiose).

Biosynözie

Der Begriff ›Biosynözie‹ wird 1908 von dem Botaniker G. Enderlein geprägt.[210] Er bezeichnet damit einen Komplex von mehreren Biozönosen, »die häufig gar keine Beziehungen zueinander haben«. Eine Systematik der Biosynözien entwickelt Enderlein in Anlehnung an F. Dahls Gliederung der Biotope.[211] Dahl identifiziert dann später auch seinen Begriff des Biotops mit Enderleins Konzept einer Biosynözie.[212] Allerdings sind die Konzepte (zumindest in ihrer späteren Bedeutung) darin unterschieden, dass ein Biotop den Lebensraum von Organismen, die Biosynözie dagegen diese selbst bezeichnet. Weil Enderlein den Begriff so gebraucht, dass in ihm unbestimmt bleibt, ob die in einer Biosynözie zusammengefassten Organismen über ihr gemeinsames Vorkommen hinaus miteinander in Beziehung stehen oder nicht, kann er als ein nützliches Konzept verwendet werden, das in seiner weiten Bedeutung dem der englischen ›community‹ entspricht: eine Gemeinschaft von an einem Ort zusammenlebenden Organismen, von denen unbestimmt ist, ob sie miteinander in Beziehung stehen.

Gilde

Das Wort ›Gilde‹ ist niederdeutschen Ursprungs (mndd. ›gilde‹ »Brüderschaft, Gesellschaft«) und eine Ableitung von ›Geld‹. In seiner frühen Bedeutung bezeichnet ›Gilde‹ eine Trinkgemeinschaft, die ihre Ausgaben durch Umlage aufbringt. Seit dem 17. Jahrhundert meint das Wort »eine zum gegenseitigen Rechtsschutz geschlossene Vereinigung, Vereinigung von Berufsgenossen«. In der Biologie werden Organismen verschiedener Arten zu einer Gilde

zusammengefasst, wenn sie in einem gemeinsam besiedelten Gebiet eine Umweltressource in ähnlicher Weise ausnutzen, auch wenn sie nicht miteinander verwandt sind. Die Schafe und viele Kängurus Australiens bilden z.B. eine Gilde in Bezug auf die Nutzung von Gräsern als Nahrung. Der Ausdruck wird vereinzelt bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts verwendet. Eingeführt wird er 1903 im Englischen (»guilds«) als Übersetzung des deutschen Wortes ›Genossenschaft‹ aus A.F.W. Schimpers ›Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage‹ (1898).[213] Schimper benutzt den Ausdruck bereits 1888 (»Epiphytengenossenschaft«[214]) und definiert ihn 1898 als »ökologische Gruppe« von Pflanzen, die über eine einheitliche »Lebensweise« verfügen und eine »charakteristische, mit der Lebensweise zusammenhängenden Tracht« aufweisen. Im Gegensatz zu den »eigentlichen Formationsbildnern« (vgl. Tab. 47) seien die Pflanzen einer Genossenschaft »für ihre Existenz von anderen Pflanzen abhängig«. Schimper unterscheidet vier Typen von Genossenschaften: Lianen, Epiphyten, Saprophyten und Parasiten.[215] 1920 verwendet A.G. Tansley den englischen Ausdruck in Bezug auf Pflanzen, die die gemeinsame Lebensform der Liane haben.[216] Erst nach J.B. Roots Arbeit über den Blaumückenfänger von 1967 verbreitet sich das Wort aber allgemein in der ökologischen Literatur (Roots Definition: »A guild is defined as a group of species that exploit the same class of environmental resources in a similar way«).[217]

Nachweise

1 Möbius, K. (1877). Die Auster und die Austernwirtschaft: 76; für den Kontext vgl. die Einführungen von G. Leps und T. Potthast in der Neuausgabe der Schrift in: Potthast, T. (Hg.) (2006). Zum Biozönose-Begriff. Die Auster und die Austernwirtschaft von Karl August Möbius; sowie: Nyhart, L. (1998). Civic and economic zoology in nineteenth-century Germany. The 'living communities' of Karl Möbius. Isis 89, 605-630; Kölmel, R. (1981). Zwischen Universalismus und Empirie – Die Begründung der modernen Ökologie- und Biozönose-Konzeption durch Karl Möbius. Mitt. Zool. Mus. Univ. Kiel 1981, 1(7), 17-34.

2 Möbius, K. (1886). Die Bildung, Geltung und Bezeichnung der Artbegriffe und ihr Verhältniss zur Abstammungslehre. Zool. Jahrb. 1, 241-274: 247; vgl. Jax, K. (1998). Holocoen and ecosystem – on the origin and historical consequences of two concepts. J. Hist. Biol. 31, 113-142: 114.

3 Gams, H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocœnologie. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 63, 293-493: Titel; vgl. Gause, G.F. (1936). The principles of biocoenology. Quart. Rev. Biol. 11, 320-336.

4 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 297; ders. (1920). Die Grundlagen der Biocoenotik und Monards faunistische Prinzipien. Feschrift für F. Zschokke Nr. 4; ders. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600: 589; ders. (1927). Biologische Forschungsreisen und das System der Biologie. Zool. Anz. 73, 245-253: 246; Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 155.

5 Palissa, A. (1958). Zur gegenwärtigen Lage in der Biozönotik. Forsch. Fortschr. 32, 289-294; 328-331.

6 Möbius (1877): 81.

7 ebd.

8 a.a.O.: 24.

9 Vgl. Kölmel (1981): 25.

10 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (in: Ammoenitates academicae, Bd. 2, 3. Aufl. (1787), 2-58): 2f. (§I).

11 Linné, C. von (1760). Politia naturae. Zitiert nach: Anker, J. & Dahl, S. (1934). Werdegang der Biologie (dt. 1938, 274-279): 275.

12 Vgl. Hanks, L. (1966). Buffon avant l'»Histoire naturelle«: 193-213; Roger, J. (1989). Buffon: 68.

13 Kant, I., Opus postumum (AA, Bd. XXI-XXII): XXI, 566.

14 Anonymus (1751). Sur les plantes parasites. Histoire de l'Académie royale des sciences, Année 1746, 80-84: 82.

15 Amoreux, J. (1785). Physikalisch-Botanische Abhandlung zur Beantwortung der Preißfrage der Gesellsch. naturf. Freunde für das Jahr 1784. Schriften der Berlinischen Gesellschaft naturforschender Freunde 6, 1-71: 35.

16 Humboldt, A. von & Bonpland, A.J. (1805) [1807]. Essai sur la géographie des plantes: 17 (dt. Humboldt, A. von (1807). Ideen zu einer Geographie der Pflanzen, Leipzig 1960: 33).

17 Vgl. Hard, G. (1970). Der ›Totalcharakter der Landschaft‹. Re-Interpretation einiger Textstellen bei Alexander von Humboldt. In: Alexander von Humboldt. Eigene und neue Wertungen der Reisen, Arbeit und Gedankenwelt (=Geograph. Z. Beih.), 49-73: 67.

18 Grisebach, A. (1838). Über den Einfluss des Climas auf die Begränzung der natürlichen Floren. Linnaea 12, 159-200: 160.

19 Grisebach, H.R.A. (1872). Die Vegetation der Erde, 2 Bde.: I, 11ff.

20 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 265-269.

21 Humboldt, A. von (1808). Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. In: Ansichten der Natur, 157-278: 182ff.

22 Schimper, A.F.W. (1898). Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage: 175.

23 a.a.O.: 176.

24 J.A. (1786). An account of the plants growing on the beach at Yarmouth, Norfolk. Gentleman's Magazine 56, 34- 35: 34.

25 J.A. (1787). Etwas über die am Gestade zu Yarmouth in Norfolk wachsenden Pflanzen. Magazin für die Botanik 1, 145-149: 145.

26 Ure, A. (1830). Neues System der Geologie: 462.

27 Ure, A. (1829). A New System of Geology: 451.

28 Kohl, J.G. (1840). Vegetation der südrussischen Steppen am Pontus (Fortsetzung). Das Ausland. Wochenschrift für Länder- u. Völkerkunde 13, 137-138: 137; ders. (1841/47). Reisen in Südrußland, Bd. 3. Zur Charakteristik der pontischen Steppen: 78; vgl. auch Müller, K. (1855). Geographie der Pflanzen. Die Natur 4 (Nr. 30), 241-244: 242; Lecoq, H. (1862). Das Leben der Blumen: 17; Anonymus (1863). Industrielle Wanderungen. Aus dem Böhmerwald. Vorwärts! Magazin für Kaufleute 10, 7-16: 16; Celakowsky, L. (1866). Ueber die Pflanzenformationen und Vegetationsformen Böhmens. Lotos 16, 132-139: 137; Brotherus (1886). [Rez. Hult, R. (1885). Blekinges Vegetation]. Bot. Centralbl. 27, 192-193: 193.

29 Schröter, C. (1902). Die Vegetation des Bodensees, 2. Teil: 63; 75; Graebner, P. (1909). Die Pflanzenwelt Deutschlands: 8; Braun-Blanquet, J. (1928/64). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde: 1.

30 Cowles, H.C. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan, Part I. Bot. Gaz. 27, 95-117: 95; ders. (1901). The physiographic ecology of Chicago and vicinity. A study of the origin, development, and classification of plant societies. Bot. Gaz. 31, 170-177.

31 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. Berlin 1896): 7.

32 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186: 153.

33 Flahault, C. & Schröter, C. (1910). Rapport sur la nomenclature phytogéographique. 3rd Int. Congr. Bot., 131-142: 133ff.; vgl. Bonnier, G. & Flahault, C. (1878). Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. Ann. Sci. Nat. Bot. 6. Sér. 7, 93-125.

34 Du Rietz, C.E., Fries, T.C.E. & Tengwall, T.A. (1918). Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie. Svensk Bot. Tidskr. 12, 145-170: 166.

35 ebd.

36 Tansley, A.G. (1920). The classification of vegetation and the concept of development. J. Ecol. 8, 118-149: 148.

37 Clements, F.E. (1916). Plant Succession.

38 Tansley (1920): 133.

39 Roßmäßler, E.A. (1863). Der Wald: 9.

40 a.a.O.: 550.

41 Semper, K.G. (1880). Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, 2 Bde.: I, 33ff.

42 a.a.O.: I, 40.

43 a.a.O.: II, 160.

44 Möller, A. (1922). Der Dauerwaldgedanke. Sein Sinn und seine Bedeutung (Oberteuringen 1992): 39.

45 a.a.O.: 30f.

46 Möbius (1877): 76.

47 Moebius's Oyster Culture, in: Report of the U.S. Commission of Fish and Fisheries for 1880, part 8 (Washington, D.C. 1883): 723; reprint in: Egerton, F.N. (ed.) (1977). Early Marine Ecology.

48 Vgl. z.B. Shelford, V.E. (1912). Ecological succession, IV. Vegetation and the control of land animal communities. Biol. Bull. 23, 59-99. Phillips, J. (1931). The biotic community. J. Ecol. 19, 1-24.

49 Vgl. Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 163f.; 217ff.

50 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 78ff.

51 Schleiermacher, F. (1799). Versuch einer Theorie des geselligen Betragens (Kritische Gesamtausgabe, I. Abt. Bd. 2, Berlin 1984, 163-184): 169.

52 Tönnies, F. (1887). Gemeinschaft und Gesellschaft. Abhandlung des Communismus und des Socialismus als empirische Culturformen: 3.

53 a.a.O.: 5.

54 a.a.O.: 4.

55 Durkheim, É. (1893). De la division du travail social (Paris 1960): 101.

56 Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16, 284-307: 296.

57 Nachweise für Tab. 47: Möbius, K. (1877). Die Auster und die Austernwirtschaft: 76; Shelford, V.E. (1913). Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology: 3; Schmid, E. (1922). Biozönologie und Soziologie. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 21, 518-523: 519; Reswoy, P.D. (1921). Zur Definition des Biozönosebegriffs. Russ. Hydrobiol. Z. 3, Nr. 8/10; nach Thienemann, A. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600: 590; Hesse, R. (1924). Tiergeographie auf ökologischer Grundlage: 143; Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186: 155; Caspers, H. (1950). Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. Biol. Zentralbl. 69, 43-63: 60f.; Schwenke, W. (1953). Biozönotik und angewandte Entomologie (Ein Beitrag zur Klärung der Situation der Biozönotik und zur Schaffung einer biozönotischen Entomologie). Beitr. Entomol. 3 (Sonderh.), 86-162: 102f.; Szelényi, G. (1955). Versuch einer Kategorisierung der Zoozönosen. Beitr. Entomol. 5, 18-35: 20; Whittaker, R.H. (1970). Communities and Ecosystems: 1; MacArthur, R. (1971). Patterns of terrestrial bird communities. In: Farner, D.S. & King, J.R. (eds.). Avian Biology, 189-221: 190; Krebs, C. (1972). Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance: 379; Ricklefs, (1973). Ecology: 590; McNaughton, S.J. & Wolf, L.L. (1973). General Ecology: 550; MacMahon, J.A., Schimpf, D.J., Anderson, D.C., Smith, K.J. & Bayn, R.L. (1981). An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts. J. theor. Biol. 88, 287-307: 304; Abele, L.G., Simberloff, D., Strong Jr., D.R. & Thistle, A.B. (1984). Preface. In: dies., Ecological Communities. Conceptual Issues and the Evidence, vii-x: vii; Ravera, O. (1984). Considerations on some ecological principles. In: Cooley, J.H. & Golley, F.B. (eds.). Trends in Ecological Research for the 1980s, 145-162: 151; Diamond, J. & Case, T.J. (eds.) (1986). Community Ecology: ix; Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986/90). Ecology. Individuals, Populations, and Communities: 613; Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1992). Toward a Unified Ecology: 44; Palmer, M.W. & White, P.S. (1994). On the existence of natural communities. J. Vegetation Sci-

ence 5, 279-282: 279; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 171f.; Looijen, R.C. & van Andel, J. (1999). Ecological communities: conceptual problems and definitions. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 2, 210-222: 218; vgl. Looijen, R.C. (2000). Holism and Reductionism in Biology and Ecology: 178; Kratochwil, A. & Schwabe, A. (2001). Ökologie der Lebensgemeinschaften. Biozönologie: 92; Jax, K. (2006): Ecological units: definitions and application. Quart. Rev. Biol. 81, 237-258: 241.

58 Vgl. z.B. Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986). Ecology. Individuals, Populations, and Communities (dt. Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften, Basel 1991).

59 Blake, I.H. (1926). A Comparison of the Animal Communities of Coniferous and Deciduous Forests (= Illinois Biological Monographs, vol. 10, no. 4): 7; Park, O. (1931). The measurement of daylight in the Chicago area and its ecological significance. Ecol. Monogr. 1, 189-230: 192; Anonymus (1934). Index. Ecology 15, 448.

60 Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 32ff.; vgl. ders. (2006): Ecological units: definitions and application. Quart. Rev. Biol. 81, 237-258: 241; Jax, K., Jones, C.G. & Pickett, S.T.A. (1998). The self-identity of ecological units. Oikos 82, 253-264: 256.

61 Shelford, V.E. (1913). Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology: 3.

62 Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939). Bio-Ecology: 145.

63 Diamond, J. & Case, T.J. (eds.) (1986). Community Ecology: ix.

64 Elton, C. (1927). Animal Ecology (London 1971): 5.

65 Elton, C.S. & Miller, R.S. (1954). The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters. J. Ecol. 42, 460-496: 479.

66 Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1992). Toward a Unified Ecology: 44.

67 Calow, P. (ed.) (1998). The Encyclopedia of Ecology and Environmental Management; Jax (2002): 43; 16.

68 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 171f.

69 Underwood, A.J. (1986). What is a community? In: Raup, D.M. & Jablonski, D. (eds.). Patterns and Processes in the History of Life, 351-367: 352.

70 Junge, F. (1885). Der Dorfteich als Lebensgemeinschaft.

71 Möbius, K. (1886). Die Bildung, Geltung und Bezeichnung der Artbegriffe und ihr Verhältniss zur Abstammungslehre. Zool. Jahrb. 1, 241-274: 247.

72 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303; ders. (1928). Lebensraum und Lebensgemeinschaft. Aus der Heimat 41, 33-51; ders. (1935). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Unterrichtsbl. Math. Naturwiss. 41, 337-350.

73 Junge (1885): vii.

74 ebd.

75 a.a.O.: 33.

76 a.a.O.: 34.

77 Perty, M. (1870). [Über den Parasitismus in der Natur]. Mittheilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern aus dem Jahre 1869, xv-xxi: xviii.

78 Schäffle, A.E.F. (1875). Bau und Leben des socialen Körpers. Encyclopädischer Entwurf einer realen Anatomie, Physiologie und Psychologie der menschlichen Gesellschaft: 26f.

79 Forbes, S.A. (1887). The lake as a microcosm. Bull. Sci. Assoc. Peoria, Illinois, 77-87.

80 Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. Arch. Hydrobiol. Suppl. 2, 483-553: 485.

81 Thienemann (1918): 300.

82 Thienemann, A. (1939). Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. Arch. Hydrobiol. 35, 267-285: 275; 277.

83 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600: 591; 595.

84 Thienemann (1939): 275.

85 Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 77.

86 Thienemann (1918): 285.

87 Thienemann, A. (1920). Die Grundlagen der Biocoenotik und Monards faunistische Prinzipien. Festschrift für F. Zschokke Nr. 4: 6; ders. (1939): 273.

88 Vgl. z.B. Thienemann & Kieffer (1916): 485; Thienemann (1918): 300; ders. (1925): 591.

89 Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 198.

90 Drude (1890): 28f.

91 Warming, E. (1895). Plantesamfund (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896): 110; vgl. Worster (1977/94): 199.

92 Beklemišev, V.N. (1951). O klassifikacii biocenologičeskich (sinfiziologičeskich) svjazej. Bjull. MOIP biol. 56, No. 5, 3-30; vgl. Stugren (1972/86): 127f.

93 Clements, F.E. (1916). Plant Succession: 105.

94 Vgl. Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 148.

95 Vgl. Tansley, A.G. (1920). The classification of vegetation and the concept of development. J. Ecol. 8, 118-149; Phillips, J. (1935). Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts, part II. Development and the climax. J. Ecol. 23, 210-246.

96 Gleason, H.A. (1926). The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club 53, 7-26: 16; vgl. ders. (1917). The structure and development of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club 43, 463-481; ders. (1939). The individualistic concept of the plant association. Amer. Midl. Nat. 21, 92-110; Ramensky, L.G. (1924). [Die Gesetzmäßigkeiten im Aufbau der Pflanzendecke]. Vestnik Opytnogo dela Stredne-Chernoz. Ob., Voronezh 37-73 [russ.]; Bodenheimer, F.S. (1957). The concept of biotic organization in synecology. In: ders. (ed.). Studies in Biology and its History, 75-90; ders. (1958). Is the animal community a dynamic or a merely descriptive conception? In: ders. (ed.). Animal ecology today, 164-201; vgl. McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 76ff.; Trepl (1987): 139ff.; Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 67ff.

97 Gleason (1926): 26.

98 Gleason, H.A. (1975). Delving into the history of American ecology. Bull. Ecol. Soc. Amer. 56, 7-10: 10.
99 Vgl. McIntosh, R.P. (1975). H.A. Gleason – 'individualistic ecologist' 1882-1975. Bull Torrey Bot. Club 102, 253-273.
100 Ramensky, L.G. (1925). [Die Grundgesetzmäßigkeiten im Aufbau der Vegetationsdecke] (russ.); Zitat nach Ruoff, S. (1926). [Rezension]. Bot. Centralbl. 7, 453-455: 454.
101 Warming, E. (1895/1909). Oecology of Plants: 13.
102 Stephen, A.C. (1933). Studies on the Scottish marine fauna: quantitative distribution of the Echinoderms and the natural faunistic divisions of the North Sea. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 57, 601-616; 777-787: 784.
103 Jones, N.S. (1950). Marine bottom communities. Biol. Rev. 25, 283-313: 295.
104 a.a.O.: 296; vgl. Stephenson, W. (1973). The validity of the community concept in marine biology. Proc. Roy. Soc. Queensland 84, 73-86.
105 Vgl. Trepl (1987): 154; Jax (2002): 76.
106 Meusel, H. (1943). Vergleichende Arealkunde; Whittaker, R.H. (1948). A Vegetation Analysis of the Great Smoky Mountains. Ph. D. Thesis Univ. of Illinois, Urbana; Curtis, J.T. & McIntosh, R.P. (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. Ecology 32, 479-496.
107 Peus, F. (1954). Auflösung der Begriffe »Biotop« und »Biozönose«. Deutsche Entomol. Z. N.F. 1, 271-308: 295.
108 a.a.O.: 296.
109 a.a.O.: 297.
110 a.a.O.: 300.
111 Vgl. Trepl (1987): 172f.
112 Vgl. Pielou, E.C. (1969/77). Mathematical Ecology: 314; 332ff.; Whittaker, R.H. (1970). Communities and Ecosystems: 45.
113 Whittaker, R.H. (1967). Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev. 42, 207-264; McIntosh, R.P. (1967). The continuum concept of vegetation. Bot. Rev. 33, 130-187.
114 Hensen, V. (1887). Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen oder Tieren. Ber. Kommiss. wiss. Unters. Deutsch. Meere Kiel 5, 1-108.
115 Jaccard, P. (1901). Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. Bull. Sco. Vaudoise Sci. Nat. 37; Forbes, S.A. (1907). On the local distribution of certain Illinois fishes: an essay in statistical ecology. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 7, 273-303; Michael, E.L. (1921). Marine ecology and the coefficient of association: a plea in behalf of quantitative biology. J. Ecol. 8, 54-59; vgl. Pielou (1969/77): 203ff.
116 Gleason, H.A. (1925). Species and area. Ecology 6, 66-74.
117 Cole, L.C. (1949). The measurement of interspecific association. Ecology 30, 411-424.
118 Vgl. Pielou (1969/77).
119 Odenbaugh, J. (2006). Ecology. In: Sarkar, S. & Pfeifer, F. (eds.). The Philosophy of Science. An Encyclopedia, vol. 1, 215-224: 216f.
120 Vgl. Nicolson, M. & McIntosh, R.P. (2002). H.A. Gleason and the individualistic hypothesis revisited. Bull. Ecol. Soc. Amer. 83, 133-142: 134.
121 Gleason, H.A. (1939). The individualistic concept of the plant association. Amer. Midl. Nat. 21, 92-110: 103.
122 Bronn, H.G. (1843). Handbuch einer Geschichte der Natur, Bd. 2: 28.
123 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 282.
124 a.a.O.: 287.
125 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186: 153f.
126 Friederichs, K. (1930). Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, 2 Bde.: I, 251.
127 Friederichs, K. (1927). Die Bedeutung der Biocönosen für den Pflanzenschutz gegen Tiere. Z. angew. Entomol. 13, 385-411: 385.
128 Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 403; vgl. ders. (1951). Zur Synthese biozönotischer Forschung. Acta Biotheor. 9, 135-162.
129 Friederichs (1927): 155.
130 a.a.O.: 156.
131 Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. Stud. Gen. 10, 112-144: 135.
132 Thienemann, A. (1956). Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur: 49.
133 Friederichs (1957): 128.
134 Hutchinson, G.E. (1967). A Treatise on Limnology, vol. 2. Introduction to Lake Biology and Limnoplankton: 227f.
135 Caspers, H. (1950). Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. Biol. Zentralbl. 69, 43-63: 60f.
136 Levin, S.A. (1974). Dispersion and population interactions. Amer. Nat. 104, 413-423; Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199, 1302-1310; Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. J. Anim. Ecol. 50, 461-471; Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and withour predation. Oikos 37, 306-312; Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985). The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics.
137 Renkonen, O. (1938). Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. Annales zoologici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae Vanamo 6, 1-231: 4;
138 Thienemann, A. (1956). Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur: 42.
139 Szelényi, G. (1955). Versuch einer Kategorisierung der Zoozönosen. Beitr. Entomol. 5, 18-35: 20.
140 Heydemann, B. (1956). Die Frage der topographischen Übereinstimmung des Lebensraumes von Pflanzen- und Tiergesellschaften. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1955, 444-452: 446.
141 Kühnelt, W. (1965). Grundriß der Ökologie: 254.
142 Schwerdtfeger, F. (1975). Ökologie der Tiere, Bd. 3.

Synökologie. Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften: 18.

143 Gause, G.F. (1939). Discussion of the paper by Thomas Park, "Analytical population studies in relation to general ecology". Amer. Midl. Nat. 21, 255.

144 ebd.

145 ebd.

146 Vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 158.

147 Tischler, W. (1950). Kritische Untersuchungen und Betrachtungen zur Biozönotik. Biolog. Zentralbl. 69, 33-43: 35.

148 Caspers (1950): 59.

149 Palmer, M.W. & White, P.S. (1994). On the existence of ecological communities. J. Veg. Sci. 5, 279-282: 281f.; vgl. Keddy, P. (1993). Do ecological communities exist? J. Veg. Sci. 4, 135-136; Mirkin, B.M. (1994). Which plant communities do exist? J. Veg. Sci. 5, 283-284; Dale, M.B. (1994). Do ecological communities exist? J. Veg. Sci. 5, 285-286.

150 Vgl. auch Jax, K., Jones, C.G. & Pickett, S.T.A. (1998). The self-identity of ecological units. Oikos 82, 253-264.

151 Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 130.

152 Humboldt, A. von & Bonpland, A.J. (1805) [1807]. Essai sur la géographie des plantes (dt. Humboldt, A. von (1807). Ideen zu einer Geographie der Pflanzen (Leipzig 1960).

153 Schouw, J.F. (1822-24). Grundtraek til almindelig Plantegeografie (dt. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie, Berlin 1823): 165.

154 Kerner von Marilaun, A. (1863). Das Pflanzenleben der Donauländer.

155 Vgl. Braun, J. & Furrer, E. (1913). Remarques sur l'étude des groupements des plantes. Bull. Soc. Languedoc. Géogr; Braun-Blanquet, J. (1928). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde.

156 Vgl. Trepl (1987): 127.

157 De Candolle, A. (1855). Géographie botanique raisonnée; ders. (1874). Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la géographie ancienne et moderne. Arch. Sci. Biblioth. Univers.: 4.

158 Sendtner, O. (1854). Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns.

159 Post, H. von (1862). Försök till en systematisk uppställning af vextställena i mellersta Sverige; Hult, R. (1881). Försök till analytisk Behandling af Växtformationerna. Meddel. af Soc. Fauna Flora Fennica, Bd. 8.

160 Vgl. McLean, R.C. & Ivimey-Cook, W.R. (1973). Textbook of theoretical biology, vol. 4: 3320; Trepl (1987): 132.

161 Lorenz, J.R. (1863). Physicalische Verhältnisse und Vertheilung der Organismen im Quarnerischen Golfe.

162 Forbes, E. (1844). Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea, and of their distribution considered as bearing on geology. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci. 1843, 130-193; vgl. Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 34f.; Tischler, W. (1981). Historische Entwicklung der Ökologie und ihre heutige Situation. Zool. Anz. 207, 223-237: 229.

163 Bremi-Wolf, J.J. (1846). Beytrag zur Kunde der Dipteren. Isis 1846, 164-175; vgl. Balogh, J. (1958). Lebensgemeinschaften der Landtiere: 265.

164 Post, H. von (1867). Försök till iakttagelser i djur-och växt-statistik. Öfversikt af kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlinger 2, 59-73; vgl. Kratochwil, A. & Schwabe, A. (2001). Ökologie der Lebensgemeinschaften. Biozönologie: 82f.

165 Petersen, C.G.J. (1913). Valuation of the sea, II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. Rep. Danish Biol. Stat. 21, 1-44.

166 Clements, F.E. (1905). Research Methods in Ecology; Raunkiaer, C. (1908). The statistics of life-forms as a basis for biological plant-geography. Bot. Tidsskr. 29.

167 Pound, R. & Clements, F.E. (1898). A method of determining the abundance of secondary species. Minnes. Bot. Stud. 2, 19-24.

168 Shelford, V.E. (1911). Physiological animal geography. J. Morphol. 22, 551-618; ders. (1913). Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology.

169 Gams, H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocœnologie. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 63, 293-493: 437.

170 Gams (1918): 437; Krogerus, R. (1932). Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Treibsandgebiete an den Küsten Finnlands. Acta Zool. Fenn. 12, 1-309: 190.

171 Dahl, F. (1908). Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung. Zoolog. Anz. 33, 349-353: 352.

172 Sukačev, V.N. (1961). Obščie principy i programmy izučenija tipov lesa. In: Sukačev, V.N. & Zonn, S.V. (eds.). Metodičeskie ukazanija k izučeniju tipov lesa, 17-104 (nach Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 78).

173 Jordan, D.S. & Kellogg, V.L. (1900). Animal Life. A First Book of Zoölogy: v; vgl. Kellogg, V.L. (1901). Elementary Zoology: 403 (part III); Davenport, C.B. (1901). Zoology at the twentieth century. Science 14, 315-324: 317; Adams, C.C. (1913). Guide to the study of animal ecology; Shelford, V.E. (1913/37). Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology; Elton, C. (1927). Animal Ecology; Fichtner, G. (1931). Die Verbreitung von Ciconia c. ciconia <L.> in Sachsen östlich der Elbe. Ein Beitrag zur speziellen Tierökologie des ostsächsischen Niederungsgebietes unter Berücksichtigung der orographischen und hydrographischen Verhältnisse; Tischler, W. (1949). Grundzüge der terrestrischen Tierökologie.

174 Chodorowski, A. (1959). Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake. Polsk. Arch. Hydrobiol. 6, 33-73: 53.

175 Schönborn, W. (1974). Phylogenie von Lebensgemeinschaften (Zoozönosen). Biol. Rundsch. 12, 180-194: 181.

176 Schmid, E. (1922). Biozönologie und Soziologie. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 21, 518-523: 519.

177 Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie.

Stud. Gen. 10, 112-144: 132.
178 Gams (1918): 428; vgl. Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 45.
179 Gams (1918): 441.
180 a.a.O.: 475.
181 Palissa, A. (1958). Zur gegenwärtigen Lage in der Biozönotik. Forsch. Fortschr. 32, 289-294; 328-331: 292.
182 Tansley, A.G. (1939). The British Islands and their Vegetation: vif.; vgl. ders. (1920). The classification of vegetation and the concept of development. J. Ecol. 8, 118-149: 141.
183 Elton, C.S. & Miller, R.S. (1954). The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters. J. Ecol. 42, 460-496: 482.
184 Clements, F.E. (1934). The relict method in dynamic ecology. J. Ecol. 22, 39-68: 48; ders. (1936). Nature and structure of the climax. J. Ecol. 24, 252-284: 267; Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Orgeon and California. Ecol. Monogr. 30, 279-338: 308.
185 Whittaker (1960): 308.
186 Vgl. Whittaker, R.H. (1970). Communities and Ecosystems: 40f.
187 Meyer, G.F.W. (1836). Flora des Königreichs Hannover, 3. Haubabth. Geographischer Theil, 2. Abth. Schilderung der Vegetation des Königreichs Hannover, 1. Abschn., Kap. IV, 1.
188 Grisebach, A. (1838). Über den Einfluss des Climas auf die Begränzung der natürlichen Floren. Linnaea 12, 159-200: 160f.; ders. (1841). Reise durch Rumelien und nach Brussa im Jahre 1839, Bd. 1: 191; ders. (1847). Ueber die Vegetationslinien des Nordwestlichen Deutschlands: 90; vgl. Spörer, J. (1867). Nowaja Semlä in geographischer, naturhistorischer und volkswirthschaftlicher Beziehung: 92; Ebeling, W. (1872). Charakterpflanzen des Alluviums im Magdeburger Florengebiete; Drude, O. (1890). Über die Principien in der Unterscheidung von Vegetationsformationen, erläutert an der centraleuropäischen Flora. Bot. Jahrb. 11, 21-51: 29; Gumbrecht, O. (1892). Die geographische Verbreitung einiger Charakterpflanzen der Flora von Leipzig; Schönborn, W. (1974). Phylogenie von Lebensgemeinschaften (Zoozönosen). Biol. Rundsch. 12, 180-194: 181.
189 Pomppa, H. (1842). Die vorzüglichsten Character-Pflanzen, -Säugethiere, -Vögel und -Amphibien der Erdtheile.
190 Petersen, C.G.J. (1913). Valuation of the sea, II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. Rep. Danish Biol. Stat. 21, 1-44: 27.
191 Schinz, S. (1847). Ueber die geographische Verbreitung der Säugethiere. Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft 32, 132-159: 155.
192 Thurmann, J. (1849). Essai de phytotstatique appliqué à la chaîne du Jura, Bd. 1: 29.
193 Nichols, G.E. (1923). A working basis for the ecological classification of plant communities. Ecology 4, 11-23: 14; Clements, F.E., Weaver, J.E. & Hanson, H.C. (1929). Plant Competition: 319.
194 Grisebach (1838): 160f.
195 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 53f.; 59; 326f.; 411f.; 489.
196 a.a.O.: 59.
197 Allen, J.A. (1870). The flora of the prairies. Amer. Nat. 4, 577-585: 585; vgl. Carleton, M.A. (1891-92). Variations in dominant species of plants. Transactions of the Annual Meetings of the Kansas Academy of Science 13, 24-28.
198 Warming (1895/1909): 139 (noch nicht in dt. Übersetzung von 1896).
199 Smith, J.B. (1902). Concerning certain mosquitoes. Science 15, 13-15: 14.
200 Forbes, S.A. (1907). An ornithological cross-section of Illinois in autumn. Bull. Ill. St. Lab. Nat. Hist. 7, 305-335: 305.
201 Adams, C.C. (1908). The ecological succession of birds. Auk 25, 109-153: 122.
202 a.a.O.: 123.
203 a.a.O.: 125.
204 a.a.O.: 128.
205 Paine, R.T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. Amer. Nat. 103, 91-93: 92.
206 Gilbert, L.E. (1980). Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In: Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (eds.). Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective, 11-33: 23.
207 Mills, L.S., Soulé, M.E. & Doak, D.F. (1993). The keystone-concept in ecology and conservation. BioScience 43, 219-224; Power, M.E. & Mills, L.S. (1995). The keystone cops meet Hilo. Trends Ecol. Evol. 10, 182-184.
208 Hurlbert, S.H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology 52, 577-586: 578.
209 Walker, B.H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. Conserv. Biol. 6, 18-23: 20.
210 Enderlein, G. (1908). Biologisch-faunistische Moor- und Dünen-Studien. Ber. Westpreuß. Bot. Zool. Ver. Danzig 30, 54-238: 71.
211 Vgl. Dahl, F. (1903). Winke für ein wissenschaftliches Sammeln von Thieren. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1903, 444-475: 450-458.
212 Dahl, F. (1908). Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung. Zool. Anz. 33, 349-353: 351.
213 Fisher, W.R. (Übers.) (1903). Schimper, A.F.W., Plant-Geography upon a Physiological Basis: 192.
214 Schimper, A.F.W. (1888). Die epiphytische Vegetation Amerika's: 10.
215 Schimper, A.F.W. (1898). Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage: 208.
216 Tansley, A.G. (1920). The classification of vegetation and the concept of development. J. Ecol. 8, 118-149: 127.
217 Root, J.B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37, 317-350: 335; vgl. Hawkins, C.P. & MacMahon, J.A. (1989). Guilds: the multiple meaning of a concept. Ann. Rev. Ent. 34, 423-451.

Literatur

Moss, C.E. (1910). The fundamental units of vegetation: historical development of the concepts of plant association and the plant formation. New Phytol. 9, 18-53.
Reise, K. (1980). Hundert Jahre Biozönose. Die Evolution eines ökologischen Begriffes. Naturwiss. Rundsch. 33, 328-335.
McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology.
Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie.
Looijen, R.C. & van Andel, J. (1999). Ecological communities: conceptual problems and definitions. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 2, 210-222.
Kratochwil, A. & Schwabe, A. (2001). Ökologie der Lebensgemeinschaften. Biozönologie.
Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie.

Brutpflege

Die Erscheinung der Brutpflege ist zwar seit der Antike vielfach beschrieben und als funktional einheitliches Phänomen erkannt, die Einführung eines spezifischen Terminus erfolgt jedoch relativ spät. Der deutsche Ausdruck ›Brutpflege‹ erscheint seit Ende des 18. Jahrhunderts, und zwar zuerst in Bezug auf das Pflegeverhalten der Honigbiene (Pösel 1784).[1] Auch E.F. Hoffmann verwendet ihn 1824 für die Aktivitäten des Reinigens der Waben bei der Honigbiene. Wörtlich schreibt Hoffmann: »Die des Geschlechts unfähigen Drohnen sind nur zur Brutpflege bestimmt; sie verrichten das Geschäft des Brütens«.[2] Hoffmann unterscheidet in seiner Beschreibung die beiden Dienste des »Honigeintragens« und der »Brutpflege«; ersteres gehört danach also nicht zur Brutpflege im engeren Sinne.

Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck nur wenig verwendet. 1842 deutet der dänische Zoologe J.J.S. Steenstrup jede Form des ↑Generationswechsels, den er bei Medusen, Salpen und Saugwürmern untersucht, als eine Form der »Brutpflege«.[3] Die ersten Verwendungen des Wortes beziehen sich also nicht auf Wirbeltiere, bei denen sich das Phänomen der Brutpflege am ausgeprägtesten zeigt, sondern auf die Verhältnisse bei den »niederen Thierclassen« (Steenstrup) der Wirbellosen. Andere Zoologen in der Mitte des 19. Jahrhunderts übernehmen das Wort und beziehen es in erster Linie auf Wirbeltiere und dabei insbesondere auf deren *Verhalten*.[4] W. Wundt erklärt 1863 das Vorkommen von Brutpflege aus der Pflegebedürftigkeit der Jungen vieler Tiere und erklärt mit ihr wiederum die Paarbindung bei Tieren, die »Thierehe«, wie er sie nennt.[5]

Der englische Ausdruck für die Brutpflege ›elterliche Pflege‹ (»parental care«) erscheint im biologischen Kontext bereits zu Beginn des 18. Jahrhunderts, z.B. bei W. Derham[6] (auch als »natural Care of Parent-Animals to their Young«[7]). In dem fachsprachlichen Latein des 18. Jahrhunderts stehen verschiedene Ausdrücke für die Sache zur Verfügung. C. von Linné verwendet 1749 z.B. folgende: »Conservatio propagationem«, »pulli […] vitae suae sustentationi providere nequeunt«, »cura« und »amor«.[8] Der klassische griechische Ausdruck, der auf verschiedene Formen der Fürsorge und Pflege bezogen wird, von Aristoteles aber insbesondere auch auf die Fürsorge für die Nachkommen[9], lautet ›ἐπιμέλεια‹.

Die Brutpflege ist ein Verhalten, das auf die Erhöhung der Wahrscheinlichkeit des Überlebens der Nachkommen eines Organismus gerichtet ist, z.B. durch die Versorgung mit Nahrung oder den Schutz vor schädlichen Umwelteinflüssen.

Brutpflege (Pösel 1784) *344*
Nesthocker (Oken 1816) *345*
Nestflüchter (Oken 1837) *345*
Neomelie (Carus 1853) *345*
Brutfürsorge (Staby 1894) *348*
Tokotrophie (Harms 1914) *348*
epimeletisch (Scott 1945) *345*
et-epimeletisch (Scott 1945) *345*
Verleiten (Bergman 1946) *345*
Paratrepsis (Armstrong 1949) *345*
Tragling (Hassenstein 1970) *346*
elterliche Investition (Trivers 1972) *346*

Organische Grundfunktion

Die Brutpflege ist neben der Partnersuche die zweite auf die Fortpflanzung ausgerichtete organische Grundfunktion (↑Funktion: Abb. 167; Verhalten: Tab. 300). Bereits H.S. Reimarus, der 1760 von einer »Vorsorge oder Pflege bey der Brut und bey den Jungen«[10] spricht, ordnet sie in seiner Einteilung der »Kunsttriebe der Tiere« in diesem Sinne ein, wenn er sie unter die »Wohlfahrt und Erhaltung des Geschlechtes« stellt (↑Verhalten: Tab. 297). Im weiteren Sinne einer organischen Grundfunktion stellen alle Einrichtungen und Prozesse eines Organismus, die die Überlebenswahrscheinlichkeit seiner Nachkommen erhöhen, einen Teil der Brutpflege dar. Auch die Einrichtungen zur Samenverbreitung bei Pflanzen müssen also darunter gefasst werden. In einer einfachen Kreuztabelle lassen sich vier grundsätzliche Formen der Brutpflege unterscheiden (Tab. 49).

Antike

Die Brutpflege vieler Tiere ist ein offensichtlicher Befund, der seit langem bekannt ist. In der Antike wird die Brutpflege der Tiere vielfach als Ausdruck ihrer Tugend gewertet und in Gleichnissen als vorbildliches Handeln empfohlen.[11] Anaximander bemerkt, dass der Mensch, nachdem er auf die Welt gekommen ist, einer lange dauernden Pflege bedarf.[12] Xenophon stellt den »Trieb zur Aufzucht der Jungen« neben den Fortpflanzungs- und Selbsterhaltungstrieb.[13] Aristoteles stellt fest, dass sich die Brutpflege in der Regel auf die jeweils eigenen Nachkommen beschränkt: »Alle Tiere, die sich um ihre Jungen mühen, tun dies nur um das, was sie für ihren eigenen Samen halten«.[14] Er nimmt den Grad der Brutpflege als ein Maß der Intelligenz von Tieren.[15] Für den Katzenwels beschreibt Aristoteles korrekt, dass hier das Männchen die Brutpflege übernimmt.[16] Cicero stellt fest, dass die Brutpflege dem Schutz der Jungen bis

zu dem Zeitpunkt dient, ab dem sie sich selbst verpflegen und schützen können.[17]

Im christlich geprägten Mittelalter wird die Brutpflege der Tiere vielfach als Ausdruck einer *Liebe* (»amor«) der Eltern zu ihren Nachkommen gedeutet und dementsprechend als eine Tugend gerühmt.[18]

Aristoteles beschreibt auch bereits das bei Vögeln verbreitete besondere Schutzverhalten der Eltern gegenüber den Jungen, das in einen Ablenken des Feindes durch das Vortäuschen einer Verletzung besteht.[19] Wohl erst im 20. Jahrhundert ist dieses Verhalten terminologisch auf den Begriff gebracht worden, im Deutschen unter dem Namen *Ablenkehandlungen* (Lorenz 1935)[20] oder ***Verleiten*** (Bergman 1946)[21], im Englischen als »injury-feigning« (Huxley 1925)[22] oder »distraction display« (Armstrong 1947)[23] und international in dem wenig verbreiteten Ausdruck ***Paratrepsis*** (Armstrong 1949)[24].

Alternative Bezeichnungen

J.V. Carus führt zur Bezeichnung der Brutpflege 1853 den neuen Terminus ***Neomelie*** ein (von griech. ›νέος‹ »junger Mann« und ›ἐπιμέλεια‹ »Sorge, Fürsorge«). Er will darunter alle jene Einrichtungen begreifen, »welche sich auf die Ermöglichung und Sicherung der Entwickelung der jungen Brut beziehen«.[25] Das neue Wort wird zwar im unmittelbaren Anschluss an Carus vereinzelt aufgenommen, z.B. 1856 von C.T. von Siebold[26], es kann sich aber nicht allgemein etablieren. Carus ist der Auffassung, dass sich nicht nur einzelne Organismen (Eltern und ihre Nachkommen) neomelisch zueinander verhalten könnten, sondern auch ganze Generationen (im Generationswechsel) und sogar Klassen von Organismen: So meint er, »einzelne Thierclassen« seien als »neomeletische Gruppen in Bezug auf den Menschen« anzusehen.[27]

Eine ähnliche Wortprägung findet sich hundert Jahre später in J.P. Scotts Klassifikation von sozialen Verhaltensweisen, in der dem Pflege- oder Fürsorgeverhalten eine eigene Kategorie zukommt. Scott bezeichnet 1945 ein Verhalten, das Fürsorge erteilt, als ***epimeletisch*** (»epimeletic«) und eines, das zu einem Fürsorgeverhalten auffordert (Betteln), als ***et-epimeletisch*** (»et-epimeletic«).[28] Scott zählt allerdings nicht nur die auf andere Organismen gerichteten fürsorglichen Verhaltensweisen, sondern auch ein auf den sich verhaltenden Organismus selbst gerichtetes Verhalten (z.B. ein Sich-selber-Kratzen) zur Kategorie des epimeletischen Verhaltens.

Nestflüchter und Nesthocker – und Tragling

Bereits Kaiser Friedrich von Hohenstaufen unterscheidet Mitte des 13. Jahrhunderts in seinem Buch

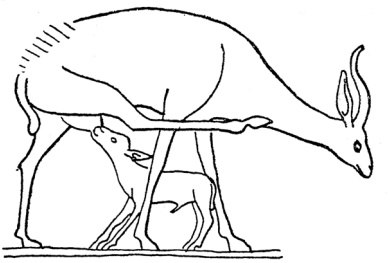


Abb. 75. Eine Gazelle, die ihr Junges säugt – ein beliebtes Motiv der altägyptischen Kunst, hier in einer der ältesten Darstellungen aus der Kapelle von Prinz Nebemakhet (um 25550 v. Chr.) (aus Smith, W.S. (1946/49). A History of Egyptian Sculpture and Painting in the Old Kingdom: 363 (Fig. 237).

über die Jagd mit Vögeln zwischen solchen Tieren, die ihren Geburtsort bald nach der Geburt verlassen und sich weitgehend selbständig ernähren können, und solchen, die auf die Brutpflege, insbesondere Ernährung, seitens der Eltern angewiesen sind.[29] L. Oken führt für diese Unterscheidung 1816 die terminologische Differenzierung ein zwischen ***Nesthocker***[30] (»Blinde, der Aetzung bedürftige Vögel«) und *Pippel*[31] (»Sehende, sich selbst nährende Junge«) bzw. später ***Nestflüchter***[32].[33] C.J. Sundevall differenziert im Anschluss daran 1836 zwischen den beiden Gruppen der *Præcoces* (von lat. ›praecoquis‹ »frühreif«) und *Altrices* (von lat. ›altrix‹ »Ernährerin, Amme«).[34] Sundevall gibt diese Gruppierung im Sinne einer systematischen Klassifikation später auf, die Begrifflichkeit bleibt aber erhalten und wird auch auf andere Tiergruppen übertragen. Besonders im Englischen etabliert sich die Unterscheidung zwischen *altrizial* (»altricial«[35]) und *präkozial* (»præcocial«: »able to run about at birth«[36]). Parallel dazu wird die Differenzierung zwischen *nidikolen* (»nidicolous«) und *nidifugen* (»nidifugous«) Jungen verwendet.[37] Diese letztere Terminologie geht auf E. Haeck-

Abb. 76. Katzenfamilie. Zwei Junge saugen an der Mutter, ein anderes spielt mit ihr. Ägyptische Bronzeplastik um 600 v. Chr. (Ägyptisches Museum Berlin, Inv. Nr. 13122; aus Blümel, C. (1939). Tierplastik. Bildwerke aus fünf Jahrtausenden: 30).

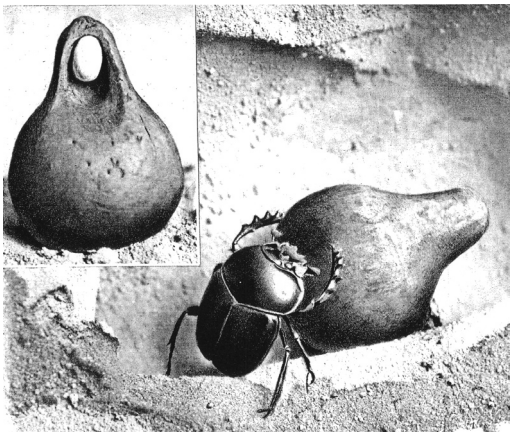


Abb. 77. Das »Nest« des Heiligen Pillendrehers (Scarabaeus sacer)*: Ein Weibchen formt eine Kugel aus dem Kot eines Wirbeltiers (»Brutpille«) und setzt ein Ei in eine kleine Kammer (links oben: aufgeschnitten). Die sich aus dem Ei entwickelnde Larve ist in der Kotkugel geschützt und ernährt sich von dieser (aus Fabre, J.-H. (1879/1939). Souvenirs entomologiques (Cinquième série). Études sur l'instinct et les moers des insects: Pl. II).*

el zurück, der 1866 bei Vögeln die taxonomischen Gruppen der *Nidifugae* (Nestflüchter) und *Insessores* (Nesthocker) unterscheidet.[38]

B. Hassenstein fügt dieser Unterscheidung 1970 eine dritte Kategorie hinzu. Diese umfasst solche Organismen, die als Jungtiere weder in einem Nest bleiben, noch die Geburtsstätte eigenständig verlassen, sondern von ihren Eltern nach der Geburt getragen werden. Hassenstein spricht von dem »eigenen biologischen Typus der von der Mutter getragenen Jungen baumlebender Säugetiere«[39] und bezeichnet diesen Typus als ***Tragling***[40]. Der menschliche Säugling ist nach Hassenstein biologisch ein »ehemaliger Tragling«.

Abb. 78. Das Verleiten eines Goldregenpfeifers: In der Nähe ihres Nestes stellen sich die erwachsenen Vögel lahm, um auf diese Weise Feinde vom Nest fortzulocken – ein »Täuschungsmanöver«, das aber »nicht als einem Wissen um den täuschenden Effekt entsprungen angesehen werden« darf (Zeichnung von S. Bousani-Baur nach einem Vorbild von Tunnicliffe; aus Portmann, A. (1948). Die Tiergestalt: 221).

Typen der Brutpflege

Neben der Klassifikation von Typen der Brutpflege, die von der Ernährung (altrizial-präkozial) oder der Bewegungsfähigkeit der Jungen (nidikol-nidifug) ausgeht, kann auch der Ort der Entwicklung der Jungen zugrunde gelegt werden: Unterschieden werden kann ein Entwicklungstyp mit (freilebender) *larvaler Reifung* von einem anderen mit (im Mutterorganismus vollzogener) *embryonaler Reifung*. Wie bei den anderen Einteilungen bestehen auch zwischen diesen beiden Typen fließende Übergänge. Schließlich kann grundsätzlich differenziert werden zwischen Arten mit *geringer Brutpflege* und solchen mit *intensiver Brutpflege*. Eine geringe Brutpflege zeigen solche Organismen, die wenigzellige Nachkommen zur Welt bringen und auch nach ihrer Geburt wenig in diese investieren. Eine intensive Brutpflege liegt bei den frühreifen Typen vor, deren Entwicklung im Wesentlichen in einer embryonalen Reifung vollzogen wird, sowie bei solchen, die nach ihrer Geburt eine hohe elterliche Fürsorge erfahren. Während zu der ersten Gruppe die meisten Insekten, Fische, Amphibien und Reptilien sowie viele Pflanzen gehören, sind die Vögel und Säugetiere tendenziell zur zweiten Gruppe zu rechnen.

Beschrieben werden können diese Unterschiede auch als Strategien der ↑Lebensgeschichte, z.B. in dem Kontinuum von r- und K-Strategie. Und das Vorherrschen bestimmter Strategien in einer Gruppe kann wiederum zu Umweltbedingungen in Bezug gesetzt werden. Organismen, die in unstabilen Umwelten mit unvorhersehbaren Ereignissen leben, bei denen die Mortalität also in erster Linie dichteunabhängig ist, bringen häufig viele Nachkommen hervor, leisten aber nur eine geringe Brutpflege. Verbreitet ist bei diesem Typ auch das Vorkommen einer Metamorphose, weil die jungen Organismen aufgrund der fehlenden Brutpflege ausgeprägte Ernährungsstadien darstellen (z.B. bei den holometabolen Insekten oder Amphibien).[41]

Soziobiologie der Brutpflege

In der Soziobiologie (↑Sozialverhalten) wird die Brutpflege als ***elterliche Investition*** (»parental investment«) interpretiert. Dieser Ausdruck wird in pädagogischen Studien seit spätestens 1960 verwen-

det.[42] Eine soziobiologische Deutung erfährt er in einem bahnbrechenden Aufsatz von R.L. Trivers aus dem Jahr 1972. Trivers definiert die elterliche Investition als Aktivität, die die Fitness der Nachkommen eines Organismus auf Kosten seiner eigenen zukünftigen Reproduktionsaussichten steigert (»any investment by the parent in an individual offspring that increases the offspring's chance of surviving (and hence reproductive success) at the cost of the parent's ability to invest in other offspring«[43]). Die elterlichen Investitionen reichen also von der Erzeugung der Keimzellen bis zur Fütterung und dem Schutz der Jungen. Nicht zur elterlichen Investition zählen nach dieser Definition dagegen das Suchen eines Paarungspartners, die ↑Balz und die Behauptung gegenüber Konkurrenten, sofern diese nicht die Überlebenschancen der Jungen erhöhen.

Mit spieltheoretischen Methoden werden soziobiologisch verschiedene Aspekte der Brutpflege erklärt, u.a. die Tatsache, dass es bei den meisten landlebenden Wirbeltieren die Weibchen sind, die den Großteil der Brutpflege leisten. Trivers gibt – im Anschluss an A.J. Bateman (1948)[44] (↑Balz) – als Erklärung für diese Tatsache an, dass die intensive Brutpflege durch die Weibchen aus ihrer anfangs größeren Investition in Form von größeren Keimzellen beruht.[45] Dieser Schluss von geleisteter vergangener auf zukünftige Investition wird allerdings später als »Concorde-Fehlschluss« kritisiert: Für die optimale Strategie ist für jedes Geschlecht nicht die vergangene Investition, sondern der zu erwartende zukünftige (Fortpflanzungs-)Erfolg entscheidend.[46] Auch auf der Grundlage des zukünftigen Fortpflanzungserfolgs kann aber die weite Verbreitung der weiblichen Brutpflege begründet werden: Wenn die Brutpflege die weitere Reproduktion bis zu ihrem Ende verhindert, sind die Kosten der Brutpflege für die Männchen größer (weil diese aufgrund ihrer kleineren Keimzellen mehr Nachkommen zeugen könnten), so dass diese meist von den Weibchen übernommen wird. Der spieltheoretische Ansatz gibt auch eine Erklärung für das Faktum, dass bei vielen Fischen nicht die Weibchen, sondern die Männchen den Großteil der Brutpflege übernehmen: Weil im Wasser die Gefahr der Austrocknung der Gameten nicht gegeben ist, ist keine innere Befruchtung notwendig, weil es außerdem meist die Weibchen sind, die zuerst die Eier ablegen (z.B. weil diese schwerer sind) und diese dann von den Männchen befruchtet werden, ist hier zuerst für die Weibchen die Möglichkeit gegeben, das Gelege zu verlassen, so dass das Männchen die Brutpflege alleine übernimmt – so das Argument.[47]

		Ort der Versorgung	
		Körperinnen	Körperaußen
Typ der Pflege	Ernährung (Tokotrophie)	*Endotrophie* z.B. Plazenta	*Ektotrophie* z.B. Milchdrüsen
	Schutz (Neomelie)	*Endomelie* z.B. Amnion	*Ektomelie* z.B. Höhlenbau

Tab. 49. Kreuzklassifikation von Typen der Brutpflege.

Trivers beleuchtet 1974 auch den Konflikt zwischen Eltern und Nachkommen aus soziobiologischer Sicht.[48] Analysiert wird dieser auf der Basis, dass die Selektion für jeden Nachkommen in die Richtung wirkt, die auf ihn verwendeten Ressourcen zu maximieren, die Eltern jedoch auf die Maximierung ihres gesamten reproduktiven Erfolgs selektiert werden. Bizarren Ausdruck findet dieser Konflikt in dem extremen Ausgang, dass die Nachkommen sich direkt von der Körpersubstanz ihrer Eltern ernähren, in dem sie diese nach ihrer Geburt auffressen. Dieses Phänomen der *Matriphagie*[49] oder allgemeiner *Gerontophagie*[50] ist von einigen Spinnenarten bekannt (z.B. von der heimischen Trichterspinne *Coelotes terrestris*[51]) und wird auch bereits von Aristoteles beschrieben.

Helfersysteme

Bei vielen Tierarten sind es nicht allein die Eltern, die die Brutpflege ihrer Nachkommen übernehmen, sondern auch deren Geschwister oder auch nicht näher Verwandte (»Helfer«; »kooperatives Brüten«). Lange bekannt sind diese Verhältnisse bei den sozialen Insekten (↑Sozialverhalten/Eusozialität). Sie kommen aber auch bei vielen Säugetieren und bei über 200 Vogelarten vor. A.F. Skutch beschreibt dieses Verhalten in einem zusammenfassenden Überblick zuerst 1935 bei Hähern, Zaunkönigen und anderen Vogelarten.[52] Die Helfer beteiligen sich v.a. bei der Beschaffung von Nahrung für die Nachkommen. Detaillierte Untersuchungen des Hilfeverhaltens mit dem Nachweis der tatsächlichen Effektivität der Hilfe werden seit den 1970er Jahren durchgeführt, u.a. bei dem Blaubuschhäher aus Florida.[53] Verschiedene Erklärungen dieses Phänomens sind vorgeschlagen worden, u.a. Verwandtenselektion (↑Selektion), ein Erlernen und Üben der Brutpflege durch die Helfer oder die »Vererbung« der Reviere an die Helfer (»hopeful reproductives«).[54] Auch ökologische Bedingungen, v.a. die Knappheit von geeigneten Brutplätzen können die Verbreitung des Hilfeverhaltens erklären (Habitatsättigung als ökologischer Zwang).[55]

Brutpflege als Maß des Fortschritts

Intensive Brutpflege findet sich im Tierreich vor allem bei Tieren mit einem hoch entwickelten Nervensystem und einem ausgeprägten Sozialverhalten (z.B. vielen Säugetieren). Die Brutpflege ermöglicht bei diesen Organismen lange Phasen des ↑Lernens und Sammelns von Erfahrungen im geschützten Raum. Von einigen Autoren, u.a. 1983 von E. Mayr, ist das Ausmaß der Brutpflege als ein Gradmesser des evolutionären Fortschritts gewertet worden, weil mit der Brutpflege die Möglichkeit einer Traditionsbildung und außergenetischen Informationsweitergabe gegeben ist.[56] Für die Evolution des Menschen ermöglichte die lange Brutpflege und das damit zusammenhängende Gruppenleben die Entwicklung eines ausgeprägten sozialen Lernens und der ↑Kultur.

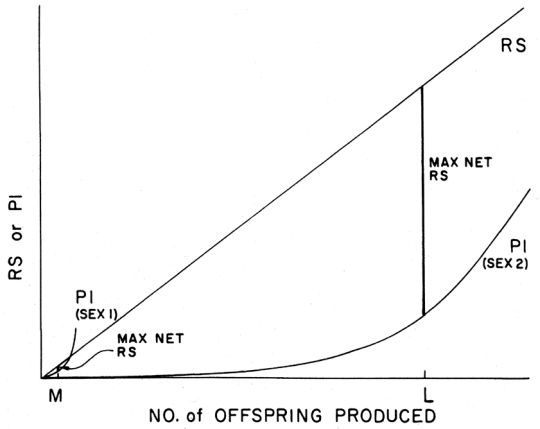


Abb. 79. Grafisches Modell zur Darstellung des Reproduktiven Erfolgs (RS) und der Elterlichen Investition (PI) als Funktion der Anzahl der Nachkommen, die von zwei Individuen unterschiedlichen Geschlechts erzeugt werden. Der reproduktive Erfolg ist proportional zur Anzahl der erzeugten Nachkommen (Diagonale), wobei die Individuen verschiedenen Geschlechts einen unterschiedlichen Beitrag leisten. Der maximale reproduktive Erfolg eines Individuums ergibt sich als Differenz aus der Anzahl der in einem Fortpflanzungsakt erzeugten Nachkommen und den mit diesem Fortpflanzungsakt verbundenen Kosten im Hinblick auf spätere Fortpflanzungsereignisse, d.h. dem reduzierten zukünftigen Fortpflanzungserfolg. Diese Differenzen erscheinen in der Grafik als senkrechte Linien zwischen den Kurven. Für die beiden Geschlechter ist hier eine unterschiedliche Anzahl von Nachkommen optimal: Bei Individuen des Geschlechts 1 (sex 1, in vielen Fällen die Weibchen) steigen die elterlichen Investitionen mit der Anzahl der Nachkommen schneller an als bei Individuen des anderen Geschlechts. Sie verfügen daher über eine deutlich niedrigere maximale Anzahl von produzierten Nachkommen. Die Punkte M und L markieren den maximalen reproduktiven Erfolg für die Individuen der beiden Geschlechter. Der maximale reproduktive Erfolg der Individuen des Geschlechts 2 (sex 2) liegt also deutlich über dem maximal möglichen reproduktiven Erfolg des anderen Geschlechts. Die Individuen des Geschlechts 2 weisen also eine höhere Fitness auf, wenn sie mehr Nachkommen produzieren als die des anderen Geschlechts. Daraus folgt eine Konkurrenz der Individuen des Geschlechts 2 (der Männchen) um die Individuen des anderen Geschlechts (Weibchen) (aus Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell, Bernard (ed.). Sexual Selection and the Descent of Man, 136-179: 140).

Brutfürsorge

Der Ausdruck ***Brutfürsorge***, der seit Ende des 19. Jahrhunderts in Gebrauch ist, wird anfangs weitgehend synonym mit ›Brutpflege‹ verwendet (Staby 1894 in Bezug auf Borstenwürmer: »Wir können hier sogar von einer gewissen Brutfürsorge sprechen, denn manche Borstenwürmer tragen Brutfäden oder Bruttaschen, in denen die Eier zur Entwickelung kommen, oder sie legen die Eier in ihren Wohnröhren ab, in denen dann die Jungen geboren werden«[57]). Für W. Harms (1914) fällt unter die Brutfürsorge sowohl die Brut und Pflege der Nachkommen (»Neomelie«) als auch deren Ernährung (»***Tokotrophie***«).[58]

K. Lampert bezieht den Ausdruck ›Brutpflege‹ 1913 in erster Linie auf die Verhaltensweise von Elternorganismen, die nach der Geburt ihrer Nachkommen diesen zugutekommen. Im Gegensatz dazu steht nach Lampert die Brutfürsorge, z.B. von einzellebenden Hautflüglern, bei denen »die Muttertiere, die das Ausschlüpfen der von ihnen abgelegten Eier nicht mehr erleben, im voraus für die Entwicklung der Brut durch besondere Vorrichtungen zum Schutze der Eier besorgt sind«.[59] Seit den 1920er Jahren etabliert sich diese Unterscheidung zwischen Brutfürsorge und Brutpflege. Erstere wird meist verstanden als versorgende Maßnahmen erwachsener Organismen gegenüber den Nachkommen, solange diese noch mit ihnen physiologisch verbunden, also noch nicht zu eigener Ernährung und aktivem Schutz in der Lage sind (sei es in den Eiern oder als freilebende Formen). H. von Lengerken, der die Unterscheidung von Brutpflege und Brutfürsorge 1928 betont, definiert die Brutfürsorge als eine Vorsorge, genauer als »vorausschauende Instinkthandlungen für die später sich allein überlassene Nachkommenschaft«[60]. Strenggenommen liegt nach dieser Definition eine Brutfürsorge nur dann vor, wenn keine Brutpflege erfolgt. Verbreitet ist es aber auch, eine Kombination von Brutfürsorge und Brutpflege zuzulassen und beide allein durch das zeitliche Verhältnis von Fürsorgeverhalten und Geburt zu definieren: Liegt das Pflegeverhal-

ten vor der Geburt, handelt es sich um Brutfürsorge; liegt es danach, um Brutpflege. In diesem Sinne findet sich die Unterscheidung von Brutpflege und Brutfürsorge auch im Englischen (»pre- and posthatching parental care«).[61]

Eine andere, manchmal zu dieser Einteilung parallel verlaufende Unterscheidung bringt K. Lampert 1913 mit der Differenzierung zwischen »aktiver und konstitutioneller Brutpflege« auf den Begriff: Während die aktive Brutpflege in Verhaltensweisen besteht, ist die konstitutionelle Brutpflege mit »organischen Veränderungen des Körperbaus verbunden«.[62] In gleicher Bedeutung unterscheidet W. Harms 1914 zwischen »aktiver und passiver Brutpflege«: Erstere besteht in spezifischen auf die Pflege der Nachkommen gerichteten Verhaltensweisen, letztere in morphologischen und anatomischen Strukturen, die diesem Zweck dienen.[63]

Nachweise

1 Pösel, J. (1784). Gründlich- und vollständiger Unterricht sowohl für die Wald- als Garten-Bienenzucht, in den Churpfalz-Bayerischen Ländern: 72 (§75).
2 Hoffmann, E.F. (1824). Zur näheren Kenntniß der Bienen. Archiv für die gesammte Naturlehre 3, 397-403: 401.
3 Steenstrup, J.J.S. (1842). Ueber den Generationswechsel oder die Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnde Generationen: eine eigenthümliche Form der Brutpflege in den niederen Thierclassen.
4 Leuckart, R. (1851). Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitstheilung in der Natur: 34; Wundt, W. (1863). Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 2 Bde.: II, 189; Pagenstecher, H.A. (1870). Die Individualität im Tierreich. Pollichia 28-29, 1-32: 14; Schneider, G.H. (1879). Zur Entwickelung der Willensäußerungen im Thierreich. Vierteljahrsschr. wiss. Philos. 3, 176-205; 294-307: 176; ders. (1880). Der thierische Wille: 1; Kraepelin, K. (1892). Die Brutpflege der Thiere.
5 Wundt (1863): 189.
6 Derham, W. (1713/14). Physico-theology: 248.
7 a.a.O.: 207.
8 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (Amoenitates academicae, Bd. 2, 1-58): 36 (§14).
9 Aristoteles, Hist. anim. 563b10; 621a21.
10 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 102.
11 Homer, Ilias 9, 323ff.; 12, 167ff.; 17, 4ff.; 17, 132ff.; 18, 318ff.; Odyssee 10, 410ff.; 16, 216ff.; 19, 518ff.; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 10.
12 Vgl. Pseudo-Plutarch, Stromateis 2.
13 Xenophon, Memorabilia 1, 4, 7; vgl. Dierauer (1977): 58.
14 Aristoteles, De gen. anim. 759a.
15 Aristoteles, De gen. anim. 753a10-14; vgl. Hist. anim. 588b26-589a2.
16 Aristoteles, Hist. anim. 621a.
17 Cicero, De natura deorum 129 (II, li).
18 Basilius, Hexameron (Source chrétiennes 26, 1950): 498ff. (9. Homilie, Kap. 4); vgl. 454ff. (8. Homilie, Kap. 5).
19 Aristoteles, Hist. anim. 613b6ff.
20 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 202.
21 Bergman, G. (1946). Der Steinwälzer, *Arenaria i. interpres* (L.), in seiner Beziehung zur Umwelt (=Acta Zoologica Fennica 47): 101; 121; Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt.: Instinktlehre, Berlin 1953): 55.
22 Huxley, J.S. (1925). The absence of courtship in the avocet. Brit. Birds 19, 88-94: 93; Lack, D. (1932). Some breeding habits of the European nightjar. Ibis 2, 266-284: 282; Swarth, H.S. (1935). Injury-feigning in nesting birds. Auk 52, 352-354; Tavernes, P.A. (1936). Injury feigning by birds. Auk 53, 366; Jourdain, F.C.R. (1936-37). The so-called "injury-feigning" by birds. Ool. Rec. 16, 25-37; 17, 14-16, 71-72.
23 Armstrong, E.A. (1947). Bird Display and Behaviour: 90.
24 Armstrong, E.A. (1949). Diversionary display, part 1. Connotation and terminology. Ibis 91, 88-97: 97; Lincoln, R., Boxshall, G. & Clark, P. (1987/98). A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics: 220.
25 Carus, J.V. (1853). System der thierischen Morphologie: 278.
26 Siebold, C.T. von (1856). Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Engelmann, Leipzig: 140.
27 a.a.O.: 283.
28 Scott, J.P. (1945). Group formation determined by social behaviour. A comparative study of two mammalian societies. Sociometry 8, 42-52: 43; ders. (1950). The social behavior of dogs and wolves: an illustration of sociobiological systematics. Ann. New York Acad. Sci. 51, 1009-1021: 1013.
29 Friedrich II. von Hohenstaufen [1246]. De arte venandi cum avibus (2 Bde., Leipzig 1942): I, 58ff. (dt. Über die Kunst mit Vögeln zu Jagen, übersetzt von C.A. Willemsen, Frankfurt/M. 1964, 2 Bde.): I, 68.
30 Oken, L. (1816). Okens Lehrbuch der Naturgeschichte, Bd. 3 Zoologie, Abt. 2: 371; ders. (1837). Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände, Thierreich, Bd. 4, Abt. 1: 13.
31 ebd.
32 Oken (1837): 13; nicht in: ders. (1821). Naturgeschichte für Schulen.
33 Vgl. Starck, J.M. & Ricklefs, R.E. (1998). Patterns of development: the altricial-precocial spectrum. In: dies. (eds). Avian Growth and Development, 3-30; Gaskell, J. (2004). Remarks on the terminology used to describe developmental behaviour among the auks (Alcidae), with particular reference to that of the Great Auk *Pinguinus impennis*.

Ibis 146, 231-240.
34 Sundevall, C.J. (1836). Ornithologiskt System. Kungl. Svenska Vetenskapsakademien Handlingar 1835, 43-130: 70.
35 Coues, E. (1872). Key to North American Birds: 224.
36 a.a.O.: Index.
37 Starck & Ricklefs (1998).
38 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, CXLf.
39 Hassenstein, B. (1970). Tierjunges und Menschenkind im Blick der vergleichenden Verhaltensforschung: 6.
40 a.a.O.: 7.
41 Vgl. Bruton, M.N. (1989). The ecological significance of alternative life-history styles. In: Bruton, M.N. (ed.). Alternative Life-History Styles of Animals, 503-553.
42 Stringer, L.A. (1960). Report on a retentions program. Element. School J. 60, 370-375: 374.
43 Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.). Sexual Selection and the Descent of Man, 136-179: 139.
44 Bateman, A.J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. Heredity 2, 349-368: 351; vgl. Snyder, B.F. & Gowaty, P.A. (2007). A reappraisal of Bateman's classic study of intrasexual selection. Evolution 61 (11), 2457-2468.
45 Trivers (1972): 139f.
46 Dawkins, R. & Carlisle, T.R. (1976). Parental investment, mate desertion and a fallacy. Nature 262, 131-133; vgl. Maynard Smith, J. (1977). Parental investment – a prospective analysis. Anim. Behav. 25, 1-9; Sargent, R.C. & Gross, M.R. (1985). Parental investment decision rules and the Concorde fallacy. Behav. Ecol. Sociobiol. 17, 43-45.
47 Dawkins & Carlisle (1976): 132.
48 Trivers, R.L. (1974). Parent-offspring conflict. Amer. Zool. 14, 249-264.
49 Evans, T.A., Wallis, E.J. & Elgar, M.A. (1995). Making a meal of mother. Nature 376, 299.
50 Seibt, U. & Wickler, W. (1987). Gerontophagy versus cannibalism in the social spiders *Stegodyphus mimosarum* Pavesi and *Stegodyphus dumicola* Pocock. Anim. Behav. 35, 1903-1905.
51 Albert, R. (1982). Untersuchungen zur Struktur und Dynamik von Spinnengesellschaften verschiedener Vegetationstypen im Hoch-Solling. Hochschul-Sammlung Naturwissenschaft Biologie 16, 1-147; Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauermann, J. (Hg.) (1986). Ökosystemforschung: 192.
52 Skutch, A.F. (1935). Helpers at the nest. Auk 52, 257-273.
53 Woolfenden, J.E. (1975). Florida scrub jay helpers at the nest. Auk 92, 1-15.
54 Woolfenden, G.E. & Fitzpatrick, J.W. (1978). The inheritance of territory in group breeding birds. Bioscience 28, 104-108; vgl. Emlen, S.T. (1978). The evolution of cooperative breeding in birds. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). Behavioral Ecology: an Evolutionary Approach, 245-281.
55 Selander, R.K. (1964). Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*. Univ. Calif. Publ. Zool. 74, 1-224; Brown, J.L. (1974). Alternate routes to sociality in jays with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. Amer. Zool. 14, 63-80.
56 Mayr, E. (1983). The concept of finality in Darwin and after Darwin. Scientia 118, 97-117: 114.
57 Staby, L. (1894). Die vier ersten Stämme des Tierreichs. In: Heck, L. et al. (1894). Das Tierreich, Bd. 1, 39-178: 172; vgl. Kraepelin, K. (1905). Die Beziehungen der Tiere zueinander und zur Pflanzenwelt: 20.
58 Harms, W. (1914). Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen: 199; 201.
59 Lampert, K. (1913). Brutpflege und Brutfürsorge im Tierreich. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 69, xc-xcii: xcii.
60 Lengerken, H. von (1928). Lebenserscheinungen der Käfer: 98f.; vgl. ders. (1939/54). Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer.
61 Vgl. Immelmann, K. (1982). Wörterbuch der Verhaltensforschung: 51.
62 Lampert (1913): xci.
63 Harms (1914): 199.

Diversität

›Diversität‹ ist ein allgemeiner Ausdruck zur Bezeichnung der Vielfalt der Erscheinungsformen einer Sache oder verschiedener Gegenstände ähnlicher Art. Das Wort geht auf das lateinische ›diversitas‹ zurück, das im 14. Jahrhundert ins Englische und zu Anfang des 17. Jahrhunderts ins Deutsche entlehnt wird. Das lateinische Wort wiederum stammt vermittelt über das Adjektiv ›diversus‹ »verschieden« von ›di-vertere‹ »auseinandergehen, voneinander abweichen« ab. Im Latein der klassischen Antike wird der Ausdruck in der Bedeutung »Unterschiedenheit, Differenz« verwendet.[1] Auf die Vielgestaltigkeit der Organismen wird das Wort seit der Spätantike bezogen. So erscheint der Ausdruck im Buch ›Exodus‹ der lateinischen Übersetzung des Alten Testaments durch den heiligen Hieronymus, die dieser zwischen 382 und 384 erstellt (»diversitate lignorum«).[2] Übernommen wird diese Formulierung im Mittelenglischen um 1390 in der Wycliffe-Bibel (»dyuerste of trees«).[3] Auch T. Browne spricht in einer ein Jahr nach seinem Tod 1683 erscheinenden Abhandlung von der »Diversität von Bäumen« (»the diversity of these Trees and their several fructifications«).[4] J. Addison unterscheidet 1712 zwischen der Vielgestaltigkeit (»Diversity«) und der Vielzahl (»Multitude«) von Lebewesen.[5] P.L.M. de Maupertuis erklärt die Diversität (»diversité«) der Tiere 1751 durch zufällige Abwandlungen bei der Vererbung und entwickelt damit zumindest in Ansätzen eine Theorie der ↑Phylogenese.[6] C. von Linné gibt u.a. eine ökologische Interpretation der Diversität, wenn er sie an einer Stelle über das später so genannte Prinzip der räubervermittelten Koexistenz (»predator-mediated coexistence«) erklärt: Die Anwesenheit eines Räubers ermögliche das Überleben vieler Arten, indem er die Vertreter der dominanten Art zurückdränge (↑Räuber).[7]

Frühe äquivalente Termini

Bevor sich der Begriff der Diversität als biologischer Fachbegriff im 20. Jahrhundert auch im Deutschen etabliert, ist meist von der *Formenvielfalt* oder dem *Formenreichtum* (von Flotow 1828: »Ueberblick über den gesammten Formenreichtum [von Flechtenarten]«[8]) die Rede. Auch der Ausdruck ***Artenreichtum*** ist in ähnlicher Bedeutung verbreitet (für taxonomische Gruppen: Schrader 1809 für die Pflanzengattung *Crocus*[9]; für fossile Weichtiere: Anonymus 1819[10]; in ökologisch-biogeografischer Bedeutung: Nees von Esenbeck, Hornschuch & Sturm 1823: »Gattungs- und Artenreichthum der Moose in den nordischen Alpen«[11]; verbreitet ist der Ausdruck anfangs v.a. für fossile Faunen: Bronn 1831: »[Es] nimmt der Artenreichthum in den Geschlechtern bis zu Ende zu«[12]; franz. Pictet 1853 »richesse d'espèces«[13]; engl. Cain 1934: »species richness«[14]). Ein erst im 20. Jahrhundert verbreiteter Terminus ist ***Artenvielfalt*** (Caspers 1948; Rainer 1968; regelmäßig erst seit den 1980er Jahren[15]). Als reich an Arten oder Formen kann im 19. Jahrhundert sowohl eine taxonomische Gruppe (»artenreiche Gattung« in Bezug auf Fliegen 1795 bei von Aretin[16] und 1803 bei Schellenberg[17]) als auch ein Standort (Roßmäßler 1863: der Wald als »formenreicher Inbegriff von Körpern und Erscheinungen«)[18] bezeichnet werden. Häufig wird ein Zusammenhang zwischen dem Artenreichtum und der ökologischen Mannigfaltigkeit (»diversité écologique«[19]) einer Region hergestellt. Der Botaniker P. Jacard formuliert 1932: »Der Artenreichtum eines gegebenen Gebietes ist direkt proportional der Mannigfaltigkeit seiner ökologischen Bedingungen«[20] (vgl. Abb. 84).

Die Diversität ist ein Maß für den Gestaltreichtum und die Vielfalt biologischer Systeme, insbesondere für die Anzahl der Arten und die Gleichverteilung der Individuen über die Arten in einer Region.

Diversität (Hieronymus um 380) *351*
Artendiversität (Anonymus 1672) *358*
Artenreichtum (Nees von Esenbeck, Hornschuch & Sturm 1823) *351*
morphologische Diversität (Lewes 1860) *359*
Habitatdiversität (Lindsay 1868) *358*
ökologische Diversität (Anonymus 1898) *358*
genetische Diversität (Bateson 1911) *358*
Merkmalsdiversität (Wernham 1912) *359*
Diversitätsindex (Fisher, Corbet & Williams 1943) *357*
Artenvielfalt (Caspers 1948) *351*
Eurymerie (Hennig 1949) *356*
Eurymorphie (Hennig 1949) *356*
Stenomerie (Hennig 1949) *356*
Stenomorphie (Hennig 1949) *356*
alpha-Diversität (Whittaker 1960) *358*
beta-Diversität (Whittaker 1960) *358*
gamma-Diversität (Whittaker 1960) *358*
Biodiversität (Rosen 1986) *360*
Disparität (Runnegar 1987) *356*
funktionale Diversität (Franklin 1988) *360*
Trophodiversität (Yodzis 1993) *360*

Diversitätstheorien bis zum 19. Jh.

Bis ins 19. Jahrhundert wird die Diversität der Organismen meist physikotheologisch interpretiert als Beleg für die Herrlichkeit und Reichhaltigkeit Gottes. Die ältere Geschichte des Konzepts steht in Verbindung mit dem Bild der *Kette der Wesen* und dem Prinzip der *Fülle* (↑Hierarchie): Gott habe die Welt

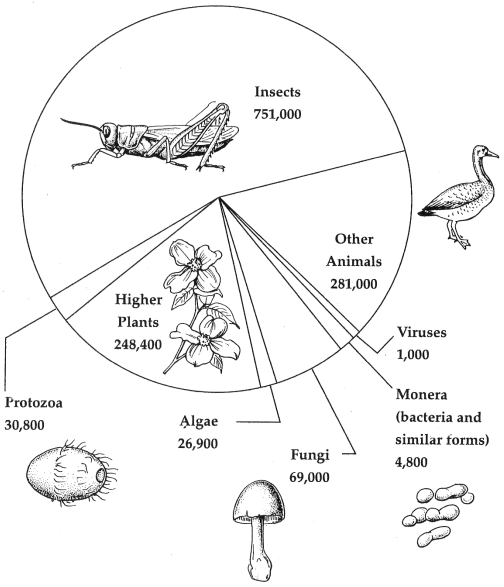


Abb. 80. Anzahl der beschriebenen Arten von rezenten Organismen, eingeteilt nach den großen Gruppen (aus Wilson, E.O. (1992). The Diversity of Life: 134).

mit einer Vielfalt von Wesen gefüllt, so dass keine Lücke bleibt und alle Seinsmöglichkeiten ausgeschöpft sind. Thomas von Aquin erklärt im Anschluss an dieses antike Prinzip die Mannigfaltigkeit der Arten als einen Wert: »die Vollkommenheit der Welt wird durch die Mannigfaltigkeit der Arten erreicht [perfectio universi attenditur essentialiter secundum diversitatem naturarum], welche die verschiedenen Stufen des Guten einnehmen, und nicht durch die Vervielfältigung von Einzelwesen einer einzigen Art«.[21] Durch die Erzeugung verschiedener Arten (»species«) werde also eine Vielfalt der Grade des Guten erzeugt.[22] Thomas spricht wiederholt auch von der *Diversität der Arten* (»diversitas speciei«) – allerdings bezieht er dies nicht allein auf Lebewesen.[23]

Die Verknüpfung der Diversität mit dem Guten und Wertvollen findet in dem meist auf die Vielfalt als rhetorisches Stilmittel bezogenen und oft variierten lateinischen Wort »varietas delectat« ihren Ausdruck.[24] In der Neuzeit erfährt die Mannigfaltigkeit der Formen insbesondere in der Romantik mit ihrer Betonung des Werts des Individuellen und Einzigartigen eine Wertschätzung.[25]

Zunehmende Kenntnis der Formenvielfalt

Die Forschungsreisen seit dem 17. Jahrhundert und die damit verbundene umfangreiche Sammeltätigkeit bedingen einen sprunghaften Kenntniszuwachs über die Diversität der Lebensformen. Von der Antike bis in die Renaissance bleibt die Anzahl der bekannten Arten zunächst weitgehend konstant bei etwa 500 für die Pflanzen und ebenso vielen für die Tiere (↑Taxonomie).[26] In dem Werk von J.P. de Tournefort zu Beginn des 18. Jahrhunderts werden aber bereits etwa 10.000 Pflanzenarten beschrieben.[27] Gut einhundert Jahre später geben A.P. de Candolle und K. Sprengel etwa 30.000 Arten an.[28] Mitte des 19. Jahrhunderts liegt die Zahl der bekannten Pflanzenarten dann bei etwa 92.000.[29] Heute werden rund 310.000 Pflanzenarten unterschieden (davon rund 270.000 Arten von Blütenpflanzen)[30]; von diesen kommen ungefähr 5.400, d.h. knapp 2% in Deutschland vor (vgl. Tab. 50).

Bei den Tieren weist die Zunahme der Kenntnis bei verschiedenen Gruppen einen unterschiedlichen Verlauf auf (vgl. Abb. 81). Besonders bei den artenreichen Gruppen wie den Insekten und Amphibien nimmt die Anzahl der beschriebenen Arten seit dem 18. Jahrhundert exponentiell zu.[31] Heute sind etwa 1,45 Millionen Tierarten beschrieben; davon leben in Deutschland rund 45.000, d.h. gut 3% (vgl. Tab. 50). Jedes Jahr werden ungefähr 18.000 neue Arten beschrieben; im Jahr 2007 waren davon etwa 75% wirbellose Tiere, 11% Gefäßpflanzen und 7% Wirbeltiere.[32]

Der Großteil der zurzeit auf der Erde lebenden Tierarten ist jedoch noch nicht wissenschaftlich beschrieben. Schätzungen reichen von 10 bis 100 Millionen Arten lebender Organismen. Nach Hochrechnungen, die auf Stichproben aus dem Kronenbereich des Tropischen Regenwaldes beruhen, könnten darunter allein 30 Millionen Insektenarten sein. T.L. Erwins in den 1980er Jahren veröffentlichte Untersuchungen ergaben einen Anteil von nur 1% von Käfern, die an allen vier von ihm untersuchten Standorten im Amazonasregenwald bei Manaus vorkamen.[33] Die Anzahl lokaler Endemiten scheint im Regenwald also sehr hoch zu sein. Spätere Studien deuten aber darauf hin, dass die Diversität nicht ganz so hoch ist, wie Erwin sie schätzt.[34] Mithilfe statistischer Modelle schätzt ein Team um A. Hamilton im Jahr 2010, dass die Artenvielfalt mit einer Wahrscheinlichkeit von 90% zwischen etwa zwei und sieben Millionen Arten liegt.[35]

Die weitaus größte Diversität weisen allerdings die Bakterien und Archaea auf. Nach Schätzungen von J. Barros, dem Vorsitzenden des Wissenschaftsrats des ›International Census of Marine Microbes‹ (ICoMM) liegt die Artenzahl in der Größenordnung von einer Milliarde (!), ein Großteil davon lebt im Meer.[36] Auch die Individuenzahl der mikrobiellen Organis-

men im Meer ist nach neuesten Schätzungen gigantisch: Sie wird auf 10^{30} geschätzt, d.h. sie übersteigt die geschätzte Anzahl der Sterne im Universum oder die etwa gleich große Anzahl von Sandkörnern an den Stränden der Welt (10^{24}) um mehrere Größenordnungen.[37]

Verteilung der Diversität

In der Erdgeschichte hat die Diversität seit der Entstehung des Lebens auf der Erde zugenommen; massive Einschnitte aufgrund von Ereignissen des »Massenaussterbens« (↑Tod) bedingen allerdings eine nicht kontinuierliche Zunahme (vgl. Abb. 82).[38] Nach Schätzungen haben Organismen von rund 30 Milliarden verschiedenen Arten im Laufe der Erdgeschichte gelebt, in Relation zu den geschätzten etwa 30 Millionen zurzeit auf der Erde vorhandenen Arten sind also ca. 99,9% der Arten in der Erdgeschichte ausgestorben – nach einem bekannten Paläontologenwitz sind damit in guter Näherung alle Arten auf der Erde ausgestorben[39]. Fossil bekannt sind etwa 250.000 Arten, davon waren 95 % Meeresbewohner.[40]

In räumlicher Hinsicht zeigt die globale Verteilung der Biodiversität für die meisten Gruppen das Muster des latitudinalen Gradienten mit einer Zunahme der Diversität Richtung Äquator (↑Biogeografie: Abb. 47; 48). Für verschiedene Organismengruppen gibt es aber durchaus unterschiedliche Diversitätszentren (vgl. Abb. 86).

Erklärungen der Diversität

Naturwissenschaftliche Erklärungen der organischen Diversität werden seit Ende des 18. Jahrhunderts gegeben. Der Botaniker K.L. Willdenow zieht 1799 einen Zusam-

Name des Taxons	**Arten in D**	**Welt**	**Schätzung**
Schwämme (Porifera)	31	6.000	
Nesseltiere (Cnidaria)	121	9.795	
Rippenquallen (Ctenophora)	3	80	
Plattwürmer (Plathelminthes)	1.170	20.000	80.000
Kiefermündchen (Gnathostomulida)	3	100	
Schnurwürmer (Nemertea)	46	900	
Weichtiere (Mollusca)	601	85.000	200.000
Spritzwürmer (Sipuncula)	5	150	
Kelchtiere (Kamptozoa)	10	150	
Igelwürmer (Echiura)	1	140	
Ringelwürmer (Annelida)	518	16.763	30.000
Bärtierchen (Tardigrada)	105	750	
Gliederfüßer (Arthropoda)	38.371	1.166.660	
Spinnentiere (Chelicerata)	3.783	103.588	600.000
»Krebse« (Crustacea)	1.067	47.000	150.000
Tausendfüßler (Myriapoda)	216	16.072	90.000
Insekten (Hexapoda)	33.305	1.000.000	5.000.000
Stummelfüßer (Onychophora)	0	165	220
Bauchharlinge (Gastrotichia)	120	400	
Fadenwürmer (Nematoda)	1.997	25.000	500.000
Saitenwürmer (Nematomorpha)	46	240	
Rädertiere (Rotatoria)	682	2.000	
Kratzer (Acantocephala)	89	1.150	1.500
Hakenrüssler (Kinorhyncha)	21	150	
Priapswürmer (Priapulida)	2	17	
Kranzfühler (Tentaculata)	2	3.480	
Moostierchen (Bryozoa)	85	4.000	
Pfeilwürmer (Chaetognatha)	2	70	
Bartträger (Pogonophora)	0	130	
Flügelkiemer (Pterobranchier)	0	20	
Eichelwürmer (Hemichordata)	1	108	110
Stachelhäuter (Echinodermata)	26	7.003	14.000
Chordatiere (Chordata)	729	64.788	80.000
Manteltiere (Tunicata)	25	2.760	
Kieferlose (Acrania)	1	33	
Wirbeltiere (Vertebrata)	703	61.995	
Rundmäuler (Cyclostomata)	5	116	
Knorpelfische (Chondrichthyes)	32	500	
»Knochenfische« (Osteichthyes)	227	30.653	40.000
Lurche (Amphibia)	21	6.515	15.000
»Kriechtiere« (Reptilia)	13	8.734	10.000
Vögel (Aves)	314	9.990	>10.000
Säugetiere (Mammalia)	91	5.487	5.500
Summe Tierarten	**44.787**	**1.450.000**	**6.750.000**
»Großalgen« (Braun-, Rot-, Armleuchter-Algen)	1.000	12.272	
Moose (Bryophyta)	1.153	16.236	22.750
Farne (Pteridophyta)	74	12.000	15.000
Nacktsamer (Gymnospermae)	11	1.021	1.050
Bedecktsamer (Angiospermae)	2.977	268.600	352.000
Summe Pflanzenarten	**5.215**	**310.129**	**400.000**
»Pilze« (Fungi)	**12.000**	**98.998**	**1.500.000**
»Flechten« (Lichenes)	**2.399**	**17.000**	**25.000**
»Kleinalgen« (Grün-, Joch-, Kieselalgen) (Chromista)	**5.000**	**25.044**	**200.000**
»Einzeller« (Protoctista)	**3.200**	**28.871**	**>1.000.000**
»Prokaryoten«		**10.307**	**1.000.000**
Summe aller Arten	**73.000**	**1.940.000**	**10.875.000**

Tab. 50. Anzahl der beschriebenen Arten lebender Organismen in Deutschland und der Welt sowie eine Schätzung der auf der Welt insgesamt vorhandenen Arten lebender Organismen; paraphyletische Taxa in Anführungszeichen (nach Nowak, E. (1982). Wie viele Tierarten leben auf der Welt, wie viele davon in der Bundesrepublik Deutschland? Natur Landsch. 57, 383-389; Völkl, W. & Blick, T. (2004). Die quantitative Erfassung der rezenten Fauna von Deutschland – Eine Dokumentation auf der Basis der Auswertung von publizierten Artenlisten und Faunen im Jahr 2004; Bundesamt für Naturschutz (2008). Daten zur Natur 2008: 15; 20; Chapman, A.D. (2006/09). Numbers of Living Species in Australia and the World).

menhang zwischen der Gunst der anorganischen Wachstumsbedingungen und der Vielfalt der Arten an einem Standort und stellt fest, »daß die Vegetation nach den Graden der Wärme vermehrt wird«[41]. J.F. Schouw führt 1823 die organische Vielfalt auf die Vielfalt der Umweltbedingungen an einem Standort zurück.[42] Im 20. Jahrhundert ist die positive Korrelation zwischen der Biodiversität und der strukturellen Vielfalt eines Habitats in zahlreichen Studien quantitativ belegt (für ein Beispiel vgl. Abb. 84).

Historische Erklärungen der Diversität werden im 19. Jahrhundert im Rahmen von Deszendenztheorien entwickelt. Noch J.B. Lamarcks Theorie der Transformation der Organismen kommt allerdings weitgehend ohne Bezüge zu Aussagen über die Diversität aus.[43] Ganz anders ist dies aber in C. Darwins Evolutionstheorie. Darwin interpretiert die Diversität in gewisser Weise teleologisch, wenn er von einem Vorteil der Diversifikation (»advantage of diversification«[44]) spricht, der darin bestehe, dass bei Verschiedenheit von Organismen eine größere Anzahl von ihnen zusammenleben könne: »the more widely and perfectly the animals and plants are diversified for different habits of life, so will a greater number of individuals be capable of there supporting themselves«[45]. Als Beleg für seine Auffassung verweist Darwin auf die Erfahrung der Landwirte, dass ein Fruchtwechsel, also die zeitlich versetzte Erhöhung der Diversität auf einer Ackerfläche, höhere Erträge mit sich bringt. Die höhere Diversität bedeutet nach Darwin eine höhere Produktivität eines Systems. Den Mechanismus, den Darwin hinter der Entstehung der organischen Diversität identifiziert, die Natürliche Selektion, ist allerdings alles andere als teleologisch. Nach Darwins Theorie besteht ein Vorteil der Variation und Spezialisierung, weil auf diese Weise die Konkurrenz um Ressourcen vermindert wird (»principle of divergence«: »some spot will support more life if occupied by very diverse forms«[46]; ↑Phylogenese). Darwin gibt damit also eine natürliche Erklärung für die Diversität der Formen.

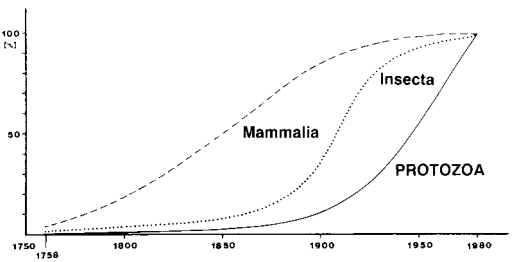


Abb. 81. Verlauf der Anzahl beschriebener Arten von 1750 bis 1980 bei drei verschiedenen Tiergruppen (1980 = 100%) (aus Siewing, R. (Hg.) (1985). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 2: 59).

Bis in die 1850er Jahre geht Darwin allerdings von einer begrenzten Anzahl von »Plätzen« in der Ökonomie der Natur aus (↑Nische; Phylogenese). Erst seit der 3. Auflage des ›Origin of Species‹ von 1861 macht er deutlich, dass die Anzahl der Plätze im Wesentlichen nicht von der Heterogenität der anorganischen Natur, sondern den innerbiologischen Beziehungen abhängt. Durch die Interaktion der Organismen untereinander kann nach Darwin eine prinzipiell unbegrenzte Diversität entstehen: »the mutual relations of organic beings are more important [for species diversity than the mere inorganic conditions]; and as the number of species in any country goes on increasing, the organic conditions of life will become more and more complex. Consequently there seems at first sight to be no limit to the amount of profitable diversification of structure, and therefore no limit to the number of species which might be produced«.[47]

Eine einfache evolutionstheoretische Erklärung für die Vielfalt der biologischen Formen liefert auch A. Rosenberg 1994: Die Selektion sei in gewisser Weise »blind« für Strukturen, weil sie allein die Effekte und Funktionen bewerte, die von einer Struktur ausgehen: »selection does not descriminate between diverse structures that are equally advantageous with respect to the trait selected for, functional classes are ipso facto heterogenous [with respect to structure]«[48]. Bei aller Einförmigkeit der ↑Funktionen der Lebewesen – alle sind auf die höchsten Zwecke der ↑Selbsterhaltung und ↑Fortpflanzung ausgerichtet – ergibt sich damit doch eine Vielfalt von Formen, weil jede Funktion durch höchst unterschiedliche Strukturen realisiert werden kann.

Diversitätsforschung in der Ökologie

Zu einem zentralen Thema der Ökologie wird die Diversität erst seit den 1960er Jahren. Die ökologischen Lehrbücher der 1940er und 50er Jahre behandeln das Thema höchstens peripher; ihr Gegenstand ist vielmehr das Verhältnis einzelner Organismen zu ihrer Umwelt, die Dynamik von Populationen oder der Stoffffluss in Ökosystemen.[49]

Den theoretischen Hintergrund zur Behandlung der Frage nach der Diversität bilden Theorien zur Populationsdynamik von interagierenden Arten, die auf den einfachen Wachstums- und Interaktionsmodellen von A.J. Lotka und V. Volterra aufbauen (↑Population). Nach diesen Theorien ist eine Koexistenz von Organismen verschiedener Arten nur bei hinreichenden Unterschieden in der Nutzung der vorhan-

denen Ressourcen möglich (»limiting similarity«), weil sonst die eine Art die andere verdrängen würde (»Konkurrenzausschlussprinzip«; ↑Koexistenz). Als der wesentliche Faktor, der die Diversität in einer Gemeinschaft begrenzt, gilt also die ↑Konkurrenz um Ressourcen. Die These, dass die Konkurrenz um Ressourcen die Diversität begrenzt, ist auf verschiedene Weise getestet worden[50]: (1) Es werden Korrelationen zwischen der Ressourcendiversität und der Artenvielfalt in verschiedenen Gemeinschaften untersucht, deren Ergebnisse wenigstens in einigen Studien einen starken Zusammenhang nahelegen (vgl. Abb. 84). (2) Durch künstliche Hinzufügung von Arten zu einer Gemeinschaft kann ermittelt werden, ob es eine maximale Diversität in einer Gemeinschaft gibt, die einem Wert der Sättigung (»saturation«) entspricht.[51] (3) Es wird die Diversität von Gemeinschaften untersucht, die in weit entfernten Regionen ähnliche Habitate besiedeln – mit sehr unterschiedlichen Ergebnissen, die in einigen Fällen keinen Zusammenhang von Habitattyp und zugehöriger Biodiversität nachweisen (»Diversitätsanomalien«).[52]

Umstritten ist bis in die Gegenwart, ob tatsächlich die aktuelle Interaktion zwischen den Organismen einer Gemeinschaft deren Diversität bestimmt oder ob nicht eher historische und geografische Gründe die ausschlaggebenden Faktoren sind. Nach einem traditionellen Argument, das mindestens bis auf A.R. Wallace zurückgeht (↑Biogeografie), sind aus historischen Gründen diejenigen Regionen der Erde besonders artenreich, die über lange Zeiten ein konstantes Milieu hatten; dies wird traditionell den Tropen zugeschrieben. Wallace formuliert diesen Zusammenhang 1878 auf folgende Weise: »The equatorial zone [...] exhibits to us the result of a comparatively continuous and unchecked development of organic forms [...]. The equatorial regions are then, as regards their past and present life histories, a more ancient world than that represented by the temperate zones, a world in which the laws which have governed the progressive development of life have operated with comparatively little check for countless ages, and have resulted in those infinitely varied and beautiful forms«.[53]

Auch im 20. Jahrhundert wird diese These vielfach vertreten und die Diversität damit im Wesentlichen auf historische Prozesse der Evolution zurückgeführt (A.G. Fischer 1960: »Biotic diversity is a product of evolution, and is therefore dependent upon the length of time through which a given biota has developed in an uninterrupted fashion«[54]). In Ergänzung dieser Ansätze werden seit den 1970er Jahren integrative Modelle formuliert, in denen die historischen zu-

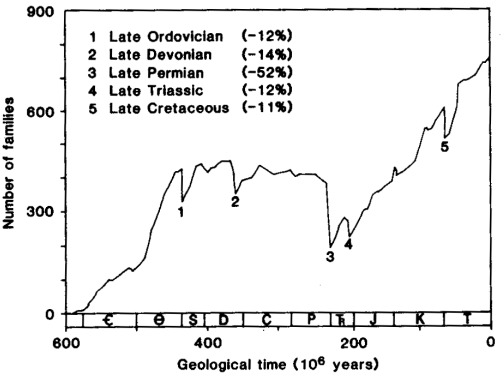


Abb. 82. Verlauf der biologischen Diversität in der Erdgeschichte, gemessen anhand der Anzahl der Familien marin lebender Tiere in den letzten 600 Millionen Jahren. Fossil schlecht überlieferte Gruppen sind nicht berücksichtigt. Fünf Ereignisse des Massenaussterbens sind durch Zahlen markiert und oben in dem quantitativen Ausmaß des Rückgangs angegeben (aus Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. Jr. (1982). Mass extinction in the marine fossil record. Science 215, 1501-1503: 1502).

sammen mit ökologischen Faktoren berücksichtigt werden. Nicht nur die langfristige Konstanz, sondern auch Störungen des Gleichgewichts sowie die lokale räumliche und zeitliche Heterogenität der Ressourcen sind dabei als wichtige Determinanten der Diversität identifiziert worden (»patchiness« und »ephemerality«; ↑Koexistenz).[55]

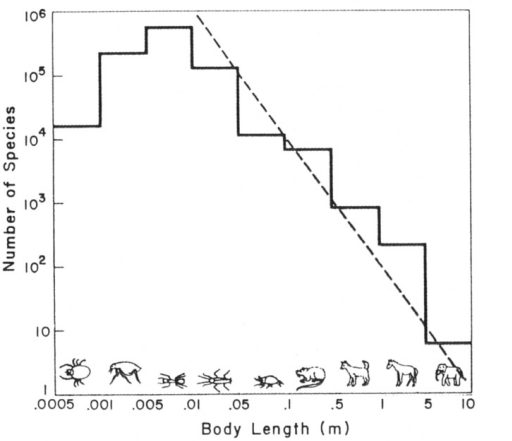


Abb. 83. Eine grobe Schätzung der Verteilung der Artenanzahl von auf dem Land lebenden Tieren (S) über ihre Körperlänge (L) (doppelt logarithmische Darstellung). Die gestrichelte Line gibt das Verhältnis $S \sim L^{-2}$ an (aus May, R.M. (1986). The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. Ecology 67, 1115-1126: 1124).

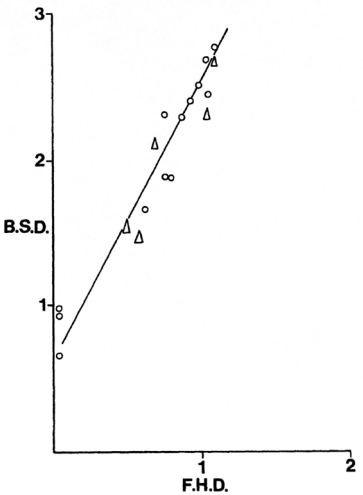


Abb. 84. Korrelation der Artendiversität von Vögeln (»bird species diversity«: B.S.D.) und der Diversität der Belaubungshöhe der Vegetation (»foliage height diversity«: F.H.D.) in Nordamerika (Kreise) und Australien (Dreiecke). Die Regressionsgerade beruht auf den Daten aus Nordamerika. Hohe Habitatvielfalt ermöglicht auch eine hohe Biodiversität. Weil jede Steigerung der Diversität zur Bildung neuer Habitate führt, ist die Erzeugung von biologischer Diversität ein sich selbst steigernder Vorgang: Jede Zunahme der Diversität ermöglicht die Bildung neuer Diversität (aus Recher, H.F. (1969). Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. Amer. Nat. 103, 75-80: 77).

In der Ökologie gehen die Versuche zur Erklärung der Diversität von unterschiedlichsten Modellen aus: z.B. von Gleichgewichts- und Ungleichgewichtsmodellen der Koexistenz[56], Nahrungskettenmodellen[57] oder der Inselbiogeografie[58]. Trotz dieser intensiven Bemühungen besteht bis in die Gegenwart keine Theorie, auf deren Grundlage die vorhandene Diversität auch nur ansatzweise erklärt werden könnte. Es ist einfach unklar, warum sich die gegenwärtige Anzahl von Tierarten auf der Erde in der Größenordnung von 10^7 und nicht bei 10^4 oder 10^{10} bewegt.[59]

Arten- und Gestaltenreichtum (Disparität)

Eine eigene Terminologie zur Charakterisierung der Diversität der Formen ausgehend von ihrer phylogenetischen Entstehung führt W. Hennig 1949 ein. Er unterscheidet die beiden Komponenten des *Artenreichtums* und des *Gestaltenreichtums* einer taxonomischen Gruppe: Das Begriffspaar ***Eurymerie*** und ***Stenomerie*** bezieht sich auf die erste dieser Komponenten: Eurymere Gruppen umfassen viele Arten, stenomere dagegen wenige. Auf den Gestaltenreichtum ist dagegen die Unterscheidung von ***Eurymorphie*** (»Gestaltenreichtum«) und ***Stenomorphie*** (»Einförmigkeit der Gestaltungsverhältnisse«) bezogen.[60] (Der Ausdruck *stenomorph* wird vorher bereits in anderer Bedeutung verwendet: P. Bartsch bezeichnet damit 1923 verkleinerte Formen einer taxonomischen Gruppe, die aufgrund eines eingeschränkten Habitats entstanden sind (z.B. Pfahlwürmer: »diminutive forms produced by their cramped habitat«[61].) Die beiden Aspekte der Diversität können durchaus unabhängig voneinander sein: Ausgehend von einer Stammform kann sich eine taxonomische Gruppe in zahlreiche Arten aufspalten, die sich aber stark ähneln; umgekehrt kann eine Gruppe aus wenigen, aber sehr verschieden gestalteten Formen bestehen.

Hennigs Differenzierungsvorschlag findet nur wenig Beachtung. Es sind daher andere Terminologien entwickelt worden, die die gleiche Unterscheidung auf den Begriff bringen sollen: B. Runnegar führt 1987 den Begriff der morphologischen ***Disparität*** (»morphologic disparity«) zur Bezeichnung der morphologischen Differenz von Typen ein (»the amount of difference between related phyla, classes, species, individuals, proteins, genes, etc.«).[62] Runnegar grenzt die Disparität von der taxonomischen Diversität im Sinne der Anzahl von taxonomischen Einheiten ab. S.J. Gould greift den neuen Terminus schnell auf und macht ihn 1989 einem breiten Publikum bekannt.[63] Gould ist der Auffassung, dass die Disparität im Laufe der Evolution nicht unbedingt zugenommen hat. Wie die Vielfalt von Bauplänen in der fossil überlieferten präkambrischen *Burgess-Shale-Fauna* belege, hätten sich in der Evolution vielmehr einige Bauplantypen auf Kosten einer anfänglichen Vielfalt durchgesetzt (↑Phylogenese: Abb. 395). Spätere detaillierte Untersuchungen zeigen allerdings, dass die Disparität innerhalb bestimmter Taxa (z.B. der Arthropoden) tatsächlich eher zu- als abgenommen hat.[64] Und auch die präkambrische und kambrische Disparität war offenbar eher geringer als größer als die spätere Disparität.[65] Eine offene und umstrittene Frage ist es dabei aber noch, ob es eine objektive Bestimmung des Begriffs der Disparität überhaupt geben kann. Das Problem bei der Bestimmung der Disparität besteht in der Abgrenzung von Bauplänen, also der Gewichtung von Merkmalen.[66]

Diversitätsindizes

Wichtige Impulse der Diversitätsforschung gehen seit Mitte des 20. Jahrhunderts von dem Verständnis der Diversität als quantifizierbarer Größe aus. Die Diversität stellt aber keine einfache Messgröße dar; vielmehr können, der Komplexität des Begriffs ent-

sprechend, verschiedene Aspekte der Vielfalt von Organismen in die Messung eingehen. Grundlegend für alle Messverfahren der Diversität ist die Zusammenfassung von zwei verschiedene Größen: der Anzahl verschiedener Typen (z.B. der Arten) in einer Region (»Reichtum«; engl. »richness«) und deren relativer Häufigkeit (»Gleichverteilung«; engl. »evenness«). Die Gleichverteilung wird meist definiert als das Verhältnis der beobachteten Vielfalt relativ zu der maximal möglichen Vielfalt, die vorliegt, wenn alle Typen in dem untersuchten Gebiet gleichhäufig sind.[67]

Frühe Indizes werden bereits Ende der 1920er Jahre verwendet.[68] Als ***Diversitätsindex*** werden diese Größen seit den 1940er Jahren bezeichnet (Fisher et al. 1943; »index of diversity«[69]; Anscombe 1950: »diversity index«[70]). Einen der ersten präzisen Diversitätsindizes formulieren R.A. Fisher, A.S. Corbet und C.B. Williams 1943, indem sie die Häufigkeitsverteilung von Schmetterlingsarten aus einer Region einer logarithmischen Serie anpassen und die Konstante α dieser Serie als Maß verwenden.[71] Später vielfach verwendete Indizes werden 1949 von E.H. Simpson[72] und in den 50er Jahren ausgehend von der mathematischen Informationstheorie (»Shannon-Weaver-Index«) entwickelt.[73] R.H. MacArthur schlägt den Shannon-Weaver Index zunächst als Maß für die Stabilität eines Nahrungsnetzes vor[74], bevor er ihn für Diversitätsmessungen verwendet[75]. Einen Höhepunkt erlebt die Entwicklung und Anwendung der Diversitätsindizes in den 1960er und 70er Jahren mit einer großen Vielfalt von vorgeschlagenen Indizes.[76]

Eine wichtige theoretische Grundlage für die quantitative Analyse der Artendiversität legt 1948 F.W. Preston, indem er in einem Diagramm die Arten in Häufigkeitsklassen einteilt und auf der Abszisse anordnet und der Ordinate einen logarithmischen Maßstab zur Basis 2 zugrundelegt (halblogarithmische Darstellung; vgl. Abb. 85).[77] In einem solchen Diagramm folgt die Verteilung der Arten in sehr vielen verschiedenen natürlichen Gemeinschaften einer Normalverteilung; Preston nennt diese daher 1962 die *kanonische Verteilung*.[78] Erklärungen für diese Art der Verteilung gibt Preston nicht, und auch spätere Erklärungen sind vielfach unzulänglich.[79] Die bekannteste theoretische Grundlage zur Erklärung der Artenverteilung ist das *Modell des gebrochenen Stocks* (»broken stick model«) von R. MacArthur. Dieses geht aus von der zufälligen und gleichzeitigen Aufteilung des Nischenraums, der als Linie (»stick«) repräsentiert wird.[80] Erfolgreichere spätere Modelle legen eine sequenzielle Aufteilung des multidimensionalen Nischenraums zugrunde.[81]

Artenreichtum (Jaccard 1928)
Anzahl der Arten in einer Region

Gleichverteilung (»evenness«) (Lloyd & Ghelardi 1964)
Gleichmäßigkeit der Häufigkeitsverteilung der Individuen über die Arten

Artendiversität (Olmsted 1941)
Verbindung von Reichtum und Gleichverteilung von Arten in einer Region

α-Diversität: Diversität einer Gemeinschaft (Whittaker 1960)
Diversität einer Gemeinschaft von Organismen

β-Diversität: Artenwechsel entlang Gradienten (Whittaker 1960)
Wechsel von Arten entlang eines ökologischen Gradienten

γ-Diversität: Artenvielfalt einer Landschaft (Whittaker 1960)
Diversität von Arten in einer größeren geographischen Einheit, die mehrere Lebensräume umfasst (z.B. eine Landschaft oder Insel)

Habitat-Diversität (Tansereau 1913)
Vielfalt der Habitate in einer Region

Genetische Diversität: Allelvielfalt (Agar 1914)
Vielfalt genetischer Einheiten (z.B. Allele für einen Lokus) in einer Population

Merkmalsdiversität (Wernham 1912)
Diversität der phänotypischen Merkmale eines Organismus oder einer Gruppe von Organismen in einer ökologischen Gemeinschaft oder eines Taxons

Funktionale Diversität (Franklin 1988)
Diversität der Rollen, Beziehungen und Prozesse in einem System (z.B. ökologische Nischen, trophische Verknüpfungen und Genfluss)

Trophodiversität (Yodzis 1993)
Komplexität ökologischer Gemeinschaften als kombiniertes Maß für (1) die Anzahl von biologischen Arten innerhalb einer »Trophospezies« der Gemeinschaft, (2) die durchschnittliche Anzahl von Trophospezies auf einer trophischen Ebene und (3) die durchschnittliche Länge der Nahrungsketten in der Gemeinschaft

Tab. 51. Dimensionen der Diversität.

Schon früh wird auf die zahlreichen Schwierigkeiten hingewiesen, die mit der Anwendung der Diversitätsindizes verbunden sind. So bezeichnet S.H. Hurlbert die Diversität 1971 als ein »Nichtkonzept«, weil sie nicht allein mit einem Index identifiziert werden kann und daher keine klar bestimmte Größe ist.[82] Ein weiteres Problem besteht darin, dass die Diversität

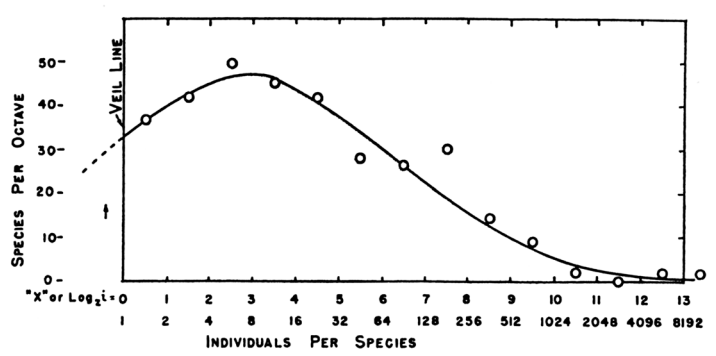


Abb. 85. In einer Darstellung mit halblogarithmischem Maßstab ergibt die Verteilung der Häufigkeit von Arten in einer Gemeinschaft annähernd eine Normalverteilung. Die Abszisse enthält eine Gruppierung der Arten in Häufigkeitsklassen im logarithmischen Maßstab zur Basis 2 (»Oktaven«); auf der Ordinate ist die Anzahl von Arten in jeder Oktave angegeben. Viele unterschiedliche Gemeinschaften folgen diesem Muster. Die angegebenen Daten beziehen sich auf nachtaktive Schmetterlinge, die 1931-34 in Lichtfallen in Maine gefangen wurden (aus Preston, F.W. (1948). The commonness and rarity of species. Ecology 29, 254-283: 258).

zwei unabhängig voneinander variierende Größen miteinander kombiniert, so dass ein Diversitätsmaß kein Wert ist, der eine Gemeinschaft eindeutig charakterisiert: Eine Gemeinschaft aus wenigen Arten, die aber ähnlich häufig sind, kann z.B. die gleiche Diversität aufweisen wie eine Gemeinschaft aus vielen Arten, von denen einige sehr häufig sind.[83] Außerdem besteht nicht selten eine Abhängigkeit des Diversitätsindexes von dem Umfang und der Art der Ermittlung der Stichprobe. Und schließlich ist v.a. bei vielen Pflanzen nicht klar, welche Einheit als ↑Individuum zu zählen hat und damit als Maß der Gleichverteilung gelten soll. Seit den 1980er Jahren setzt sich daher allgemein die Einsicht durch, dass sich die Biodiversität auf vielen Ebenen manifestiert und viele Facetten hat, so dass die gesamte Vielfalt nicht in einem Maß für *die* Diversität eines Systems konzentriert werden kann.[84]

Eine eigene Debatte kreist seit den 1970er Jahren um den Zusammenhang zwischen der Diversität und der Stabilität einer Gemeinschaft (↑Gleichgewicht/Stabilität).

Ebenen der Diversität

Üblich ist es in der Ökologie, verschiedene Bezugspunkte der Diversität zu unterscheiden (vgl. Tab. 51). Traditionell bezieht sich die Diversität auf die Vielfalt der Organismen in einem einzelnen Habitat (»within-habitat diversity« oder ***alpha-Diversität***).[85] Daneben kann auch der Unterschied in der Organismenzusammensetzung benachbarter Habitate als ein Diversitätsmaß bestimmt werden (»between-habitat diversity« oder ***beta-Diversität***).[86] Schließlich wird auch – die beiden ersten Indizes miteinander kombinierend – die Artenvielfalt innerhalb eines größeren Gebiets, das verschiedene Habitate umfasst, quantitativ bestimmt (»landscape diversity« oder ***gamma-Diversität***).[87] Alpha- und Gamma-Diversität können auf ähnliche quantitative Weise bestimmt werden; die beta-Diversität stellt dagegen ein Ähnlichkeitsmaß von Gemeinschaften dar.

Neben der Berücksichtigung der Artenvielfalt wird in das Konzept der Biodiversität zunehmend auch die Vielfalt auf anderen biologischen Hierarchieebenen integriert. E.A. Norse und R.E. McManus fassen mit dem Begriff der biologischen Diversität zunächst zwei verwandte Konzepte zusammen: die genetische und die ökologische Diversität.[88] Seit Mitte der 1980er Jahre wird es üblich, drei Ebenen der biologischen Diversität zu unterscheiden[89]: die *genetische Diversität* (innerhalb einer Art), die *Artendiversität* (Anzahl und Gleichverteilung verschiedener Arten) und die *ökologische Diversität* (Diversität von Ökosystemen oder ökologischen Gemeinschaften). In enger Korrelation mit der Biodiversität steht häufig die *Habitatdiversität*, d.h. die Vielfalt und Gleichverteilung der Lebensräume in einer Region. Diese Ausdrücke haben ein sehr unterschiedliches Alter: ***genetische Diversität*** erscheint zu Beginn des 20. Jahrhunderts (Bateson 1911: »genetic diversity«[90]), ***Artendiversität*** in Reisebeschreibungen bereits des 17. Jahrhunderts (Anonymus 1672: »une grande diversité d'especes de crapaux [Kröten]«[91]; Hale 1677: »diversity of Species of Animals and Vegetables«[92]; Kellogg 1907: »the upbuilding of the great fabric of species diversity«[93]; Göldi 1914: »Artendiversität«[94]), ***ökologische Diversität*** Ende des 19. Jahrhunderts (Anonymus 1898: »This region [the mountainous region of south-western Colorado] is especially rich in species, and is also interesting for its great ecological diversity«[95]), ebenso wie ***Habitatdiversität*** (Lindsay 1868: »living specimens over larger areas, and in a greater diversity of habitats«[96]; Anonymus 1871: »The surface of the country exhibits the greatest diversity of habitats for native plants«[97]; Tansereau 1913: »habitat diversity«[98]).

Ein Maß der Diversität auf der Ebene von Individuen ist die ***morphologische Diversität*** (Lewes 1860: »with this fundamental *histological* resemblance [of all animals], there is a great *morphological* diversity«[99]; Allman 1872: »In the Gymnoblastea there is still more morphological diversity, this sub-order being represented by numerous families and genera«[100]). Daneben ist seit Beginn des 20. Jahrhunderts auch der Ausdruck ***Merkmalsdiversität*** in Gebrauch (Wernham 1912: »character-diversity«[101]; im genetischen Kontext: Cook 1907[102]). Sie kann bestimmt werden als die Anzahl der (phänotypischen) Merkmale eines Individuums oder einer Gruppe von Individuen in einer ökologischen Gemeinschaft oder in einem Taxon. In einer Gemeinschaft wächst die Merkmalsdiversität mit der Artendiversität sowie mit der taxonomischen und ökologischen Unterschiedlichkeit der vorhandenen Arten, also der funktionalen Diversität des Systems. Besondere Schwierigkeiten ergeben sich allerdings für die genaue Abgrenzung und Quantifizierung von Merkmalen (↑Form/Merkmal).[103]

›Diversität‹ ist also eine Größe, die sich auf die Einheiten aller Organisationsebenen biologischer Systeme beziehen kann: auf Ökosysteme, Baupläne (Phyla) und Arten ebenso wie auf morphologische Strukturen, Entwicklungsprozesse und Gene.[104] Zentriert wird das Konzept meist um die Artenvielfalt im ökologischen Kontext.

Diversität als strukturalistisches Konzept

Besonderes Gewicht wird bei dem Konzept der Diversität auf die strukturelle Ebene biologischer Phänomene gelegt: Es werden primär strukturelle Entitäten wie Typen von Organismen oder Genen in ihrer Vielfalt und Verteilung quantifiziert.[105] Weniger Berücksichtigung findet dagegen die Ebene der Prozesse, die diese Vielfalt erzeugen und erhalten. Dieser Ausrichtung wird mit dem Konzept der *Prozessdiversität* (»process diversity«[106]) entgegengewirkt. Es etabliert sich außerdem seit Mitte der 1990er Jahre, neben die strukturelle Diversität die »funktionale Diversität« von biologischen Systemen zu stellen. Als dritte Kategorie kann die »kompositionale Diversität« unterschieden werden.

Zusammenfasst ergeben sich damit also drei Dimensionen der Diversität: (1) Die *stukturel-*

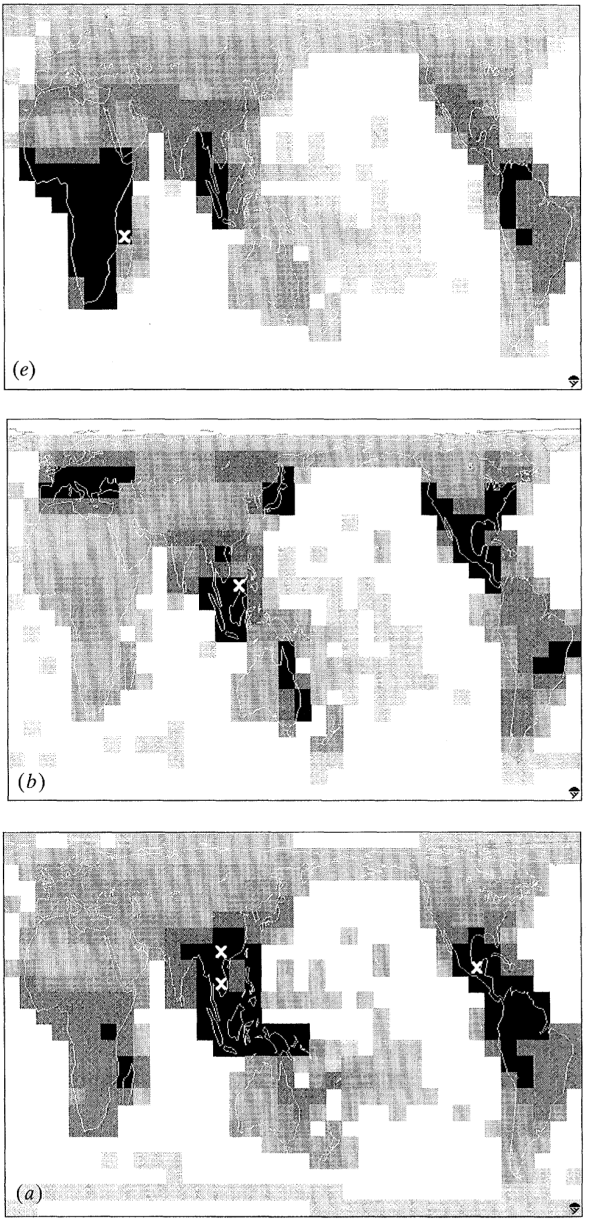


Abb. 86. Globale Verteilung der Biodiversität auf der Ebene von Familien für (von oben nach unten) Samenpflanzen, Käfer und Säugetiere. Dunklere Grautöne stehen für größere Diversität; Biodiversitätszentren sind mit einem weißen Kreuz versehen. Samenpflanzen und Käfer haben ihre höchste Diversität in Südostasien; Säugetiere in Madagaskar und Afrika südlich der Sahara. Der latitudinale Diversitätsgradient mit der Zunahme der Diversität Richtung Äquator ist bei allen drei Gruppen erkennbar (aus Gaston, K.J., Williams, P.H., Eggleton, P. & Humphries, C.J. (1995). Large scale patterns of biodiversity: spatial variation in family richness. Proc. Roy. Soc. Lond. Biol. Sci. 260, 149-154: 150).

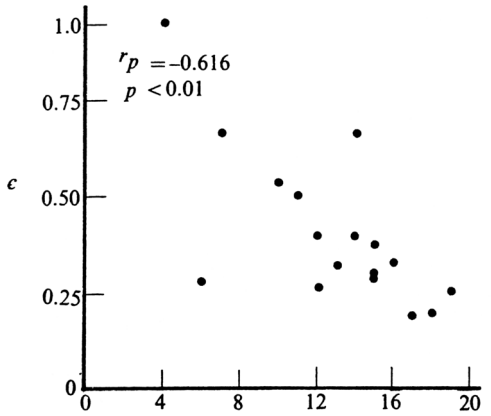


Abb. 87. Negative Korrelation zwischen der Anzahl der Arten (Diversität) und der Anzahl der festen ökologischen Interaktionen zwischen den Individuen verschiedener Arten (»Konnektanz«: c, z.B. trophische Beziehungen). Datengrundlage: verschiedene Gemeinschaften von Pflanzen und Pflanzenfressern im Grasland der Serengeti. Artenarme Gemeinschaften sind durch eine hohe Zahl von Interaktionen zwischen Individuen verschiedener Arten gekennzeichnet; artenreiche Gemeinschaften dagegen durch eine relativ geringe Interaktionsvielfalt. Eine Erklärung hierfür liegt in der Organisation der Gemeinschaften in »Gilden« aus mehreren Arten, die ähnliche Ansprüche an die Umwelt haben und untereinander wenig interagieren. Die Korrelation kann auch so interpretiert werden, dass Gemeinschaften mit vielen Arten nur dann stabil sind, wenn es relativ wenige ökologische Beziehungen zwischen ihnen gibt; oder, anders gesagt: Gemeinschaften hoher Diversität können stabil sein, wenn sie in Gilden strukturiert sind (aus McNaughton, S.J. (1978). Stability and diversity of ecological communities. Nature 274, 251-253: 252).

le Diversität umfasst das Muster der physischen Gestalt eines Systems, z.B. die Komplexität und räumliche Anordnung der Habitateinheiten (»patchiness«). (2) Die *kompositionale Diversität* betrifft die Vielfalt von Elementen in einem System, z.B. als Maß der Diversität von Arten und Genen. (3) Die *funktionale Diversität* bezeichnet die Vielfalt der ökologischen und evolutionären Prozesse in einem System, z.B. den Genfluss, Nährstoffkreisläufe und Störungen des Systems.[107]

Funktionale Diversität

Als ***funktionale Diversität*** (Franklin 1988: »functional diversity«[108]) eines Systems wird die Anzahl der unterschiedlichen funktionellen Gruppen (»functional types«[109]) oder der in diesem System vorliegenden ökologischen Rollen bezeichnet (↑Rolle, ökologische). In der Neurophysiologie wird der Ausdruck bereits in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts verwendet.[110] Die heute dominante Bedeutung bezieht sich aber auf ökologische Systeme.[111] Im Gegensatz zur strukturellen Diversität werden über die funktionale Diversität die relationalen und dynamischen Aspekte der Vielfalt einer Gemeinschaft in den Blick genommen, also die Diversität der Rollen, Beziehungen und Prozesse in einem System (z.B. ökologische Nischen, trophische Verknüpfungen und Genfluss).[112] Ein verbreitetes Maß der funktionalen Diversität ist die Anzahl der funktionalen Gruppen (»the relative abundance of functionally different kinds of organisms«[113]). Eine funktionale Gruppe oder Rolle kann entweder über die Art der Ressourcennutzung der Organismen oder die Wirkung auf andere Organismen bestimmt werden (↑Nische). Der Artenreichtum einer Gemeinschaft muss dabei nicht notwendig mit der funktionalen Diversität korreliert sein. Es kann vielmehr eine »Redundanz«[114] in einer Gemeinschaft vorliegen, wenn die gleichen funktionalen Rollen durch verschiedene Arten mehrfach besetzt sind, wenn die funktionalen Gruppen also eine hohe interne Artendiversität aufweisen (↑Rolle, ökologische).

Verwandt mit dem Konzept der funktionalen Diversität ist der Begriff der ***Trophodiversität***, der 1993 von P. Yodzis eingeführt wird.[115] Die Trophodiversität bezeichnet die Diversität innerhalb eines Nahrungsnetzes (»food web«; ↑Ernährung). Für die ökologische Dynamik der Nahrungsnetze ist nicht die Zuordnung von Organismen zu taxonomischen Arten, sondern zu Ernährungstypen ausschlaggebend; Yodzis spricht von *Trophospezies* (»trophospecies«)[116]: Die Angehörigen einer Trophospezies sind durch ähnliche Nahrungsgewohnheiten ausgezeichnet, sie ernähren sich also von anderen Organismen ähnlicher Arten. Das Konzept der Trophodiversität hat nach Yodzis drei Dimensionen: Es umfasst die taxonomische Diversität innerhalb einer Trophospezies, die horizontale Diversität des Nahrungsnetzes innerhalb der trophischen Ebenen, d.h. die Anzahl von Trophospezies auf den verschiedenen Ebenen, und die vertikale Diversität des Nahrungsnetzes, d.h. die Länge der Nahrungsketten in der Gemeinschaft.[117]

Biodiversität

Von der ›Biodiversität‹ wird seit Mitte der 1980er Jahre nach einer Konferenz in Washington D.C. zu diesem Thema (›National Forum on BioDiversity‹, 1986) und besonders nach Erscheinen des von E.O. Wilson und F.M. Peter herausgegebenen Werkes ›Biodiversity‹ (1988) gesprochen. Als Urheber des

Ausdrucks ›Biodiversität‹ gilt Walter G. Rosen, einer der Organisatoren der Washingtoner Tagung.[118] Das Wort ist von Anfang an nicht rein naturwissenschaftlich gemeint, sondern bezeichnet ein Konzept »mit wissenschaftlicher und moralischer Autorität«[119]. In der Erinnerung Rosens war es seine Absicht bei der Planung der Konferenz, das umständliche *biological diversity* durch das schlagkräftige *biodiversity* zu ersetzen. Durchaus programmatisch folgt er damit der Devise, das ›Logische‹ aus dem ›Biologischen‹ zu entfernen (»to take the ›logical‹ out of ›biological‹«[120]). Dem Begriff sollten damit die Dimensionen von *emotion* und *spirit* erhalten bleiben. In den letzten Jahren ist der Ausdruck zu einem Modewort geworden, welches das alte ›Diversität‹ im biologischen Kontext weitgehend ersetzt hat – vor allem bei Untersuchungen auf globaler Ebene.[121]

Eine regelrechte Explosion der Anzahl von Publikationen zu diesem Thema ist seit Ende der 1980er Jahre festzustellen.[122] Das Konzept steht dabei in enger Verbindung zu Bemühungen des Natur- und Umweltschutzes – gelegentlich wird es sogar direkt damit identifiziert.[123] Der Ausdruck ist dabei eindeutig ein positiv besetzter Wertbegriff, der direkt zum Handeln im Sinne einer Verwirklichung und Erhaltung des von ihm Bezeichneten aufruft. Der Reiz des Begriffs liegt daneben auch darin, dass er eine klare Quantifizierung verspricht. ›Biodiversität‹ ist also in der öffentlichen Wahrnehmung der Ausdruck für eine sowohl messbare als auch schöne und nützliche und dabei zugleich durch menschliches Handeln bedrohte Sache. Der Begriff hat damit gleichermaßen eine Verankerung in der Wissenschaft und Ökonomie wie in der Ethik und Ästhetik.

Vor dem Aufkommen des Wortes ›Biodiversität‹ sind einige Äquivalente verbreitet: Der Ausdruck *organische Diversität* (engl. »organic diversity«) erscheint vereinzelt bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts.[124] Seit der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts ist daneben von der *biologischen Diversität* (»biological diversity«)[125] die Rede, und zwar sowohl in Bezug auf die taxonomische Vielfalt von Arten als auch die Vielfalt von »strukturellen Typen« (Lebensformtypen) einer Region. Mitte des 20. Jahrhunderts kommt der Ausdruck *biotische Diversität* (»biotic diversity«) auf, um den Artenreichtum (»richness in species«) einer Region zu bezeichnen und quantitativ zu erfassen[126]. Die Ausdrücke werden meist als synonyme Konzepte verstanden.

Eine verbreitete Definition von ›Biodiversität‹, die die verschiedenen Ebenen der Vielfalt berücksichtigt, gibt eine Behörde des US-Kongresses 1987: »Biological diversity refers to the variety and variability among living organisms and the ecological complexes in which they occur. Diversity can be defined as the number of different items and their relative frequency. For biological diversity, these items are organized at many levels, ranging from complex ecosystems to the chemical structures that are the molecular basis of heredity. Thus, the term encompasses different ecosystems, species, genes, and their relative abundance«[127]. Eine andere programmatische Definition für die internationale Forschung wird 1991 gegeben: »Biodiversität ist die Eigenschaft lebender Systeme unterschiedlich, d.h. von anderen spezifisch verschieden und andersartig zu sein. Biodiversität wird definiert als die Eigenschaft von Gruppen oder Klassen von Einheiten des Lebens, sich voneinander zu unterscheiden. D.h., jede Klasse biologischer Entitäten – Gen, Zelle, Einzellebewesen, Art, Lebensgemeinschaft oder Ökosystem – enthält mehr als nur einen Typ. […] Diversität zeigt sich auf allen Ebenen der biologischen Hierarchie, von Molekülen bis zu Ökosystemen«.[128]

Seit den frühen 1970er Jahren bildet das Konzept der biologischen Diversität einen zentralen Begriff in der Debatte um die Gefährdung und den Schutz von Pflanzen und Tieren durch den Menschen (↑Bioethik).[129] In der biologischen Vielfalt wird eine »Essenz des Lebens« gesehen und ihr wird ein Wert an sich zugeschrieben, für deren Erhaltung dem Menschen eine *evolutionäre Verantwortung* (»evolutionary responsibility«) zukomme.[130]

Nachweise

1 Vgl. z.B. Plinius, Naturalis historia 2, 11; 13, 120.
2 Exodus 31, 5.
3 Wycliffe-Bible, Corp-O 4: Exodus 31, 5; vgl. Middle English Dictionary Online.
4 Browne, T. (1683). Certain Miscellany Tracts: 71 (Tract 1. Observations upon Several Plants Mention'd in Scripture, Nr. 43); vgl. The Works of Sir Thomas Browne, ed. G. Keyes, vol. 3, Chicago 1964, 151-202: 193.
5 Addison, J. (1712). Spectator Nr. 519 (London 1966, vol. IV, 136-139): 137.
6 Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 148f. (§ XLV).
7 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt. in Hoepfner, E.J.T. (Hg.). Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56): 26.
8 Flotow, J. von (1828). Lichenologische Bemerkungen (Fortsetzung). Flora oder Botanische Zeitung 11, 625-640: 629f.; vgl. auch Meyer, H. von (1832). Palaeologica zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe: 173.
9 Schrader, H.A. (1809). [Rez. Icones plantarum selectae]. Neues Journal für die Botanik 3, 286-287: 286.
10 Anonymus (1819). [Rez. Brocchi, G. (1814). Conchiologia fossile subappenina, 2 Bde.]. Göttingische gelehrte Anzeigen 1819 (10), 89-99: 97.
11 Nees von Esenbeck, C.G., Hornschuch, F. & Sturm, J. (1823). Bryologia Germanica, oder Beschreibung der in Deutschland und in der Schweiz wachsenden Laubmoose, Bd. 1: c; vgl. auch Toeppen, H. (1878). Die Doppelinsel, Nowaja Semlja. Geschichte ihrer Entdeckung: 96.
12 Bronn, H.G. (1831). Italiens Tertiär-Gebilde und deren organische Einschlüsse: 152; vgl. auch Schmidt, H. (1949). Der Artenreichtum einer voreiszeitlichen Lebensgemeinschaft.
13 Pictet, F.-J. (1853). Histoire naturelle des Insectes fossiles. Analyse et discussion de quelques travaux récents de M. le professeur O. Heer. Bibliothèque universelle de Genève, Sciences physiques et naturelles 22, 329-343: 338.
14 Cain, S.A. (1934). Studies on Virgin Hardwood Forest, II. A Comparison of quadrat sizes in a quantitative phytosociological study of Nash's Woods, Posey County, Indiana. Amer. Midl. Nat. 15, 529-566: 552.
15 Caspers, H. (1948). Ökologische Untersuchungen über die Wattentierwelt im Elbe-Ästuar. Verh. deutsch. Zool. Ges. Kiel 1948, 350-359: 356; Häntzschel, W. (1952). [Rez. Caspers (1948)]. Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil 2. Historische Geologie und Paläontologie (Jahrgang 1951): 45; Rainer, H. (1968). Urtiere, Protozoa. Wurzelfüßler, Rhizopoda. Sonnentierchen, Heliozoa. In: Dahl, M. & Peus, F. (Hg.). Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Teil 56: 44; Briemle, G. (1976). Auswirkungen moderner Landbewirtschaftung und von Maßnahmen der Flurbereinigung auf die Artenvielfalt heimischer Tiere; Oesau, A. (1986). Förderung der Artenvielfalt von Ackerwildkräutern.
16 Aretin, G. von (1795). Aktenmäßige Donaumoos-Kulturs-Geschichte: 147.
17 Schellenberg, J.R. (1803). Gattungen der Fliegen in XLII Kupfertafeln: 51.
18 Roßmäßler, E.A. (1863). Der Wald: 9.
19 Jaccard, P. (1928). Phytosociologie et phytodémographie. Bulletin Société Vaudoise des Sciences Naturelles 56, 441-463: 443; vgl. ders. (1932) Die statistische-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. Handb. Biol. Arbeitsmeth. Abderhalden XI. 5 (1), 165–202: 201.
20 Jaccard (1932): 177; vgl. ders. (1928): 456: »richesse florale«.
21 Thomas von Aquin, Scriptum super sententiis: liber 1, distinctio 44, quaestio 1, articulus 2, ad 6; vgl. ders. (1259-64). Summa contra gentiles: III, 71; vgl. Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985): 98.
22 a.a.O.: lib. 1, d. 44, qu. 1, a. 2, co.
23 Thomas von Aquin, Scriptum super sententiis: lib. 2, d. 40, q. 1, a. 1 co; ders., Summa contra gentiles: lib. 2, cap. 89, n. 13; ders., Summa theologiae: I-II, q. 18, a. 6, ad 3; q. 107, a. 1, co; ders., Quaestio disputata de anima: a. 9, co; ders., Commentaria in octo libros Physicorum, lib. 7, l. 8, n. 5; vgl. http://www.corpusthomisticum.org/.
24 Euripides, Orestes 234; Phaedrus, Fabeln II, Prol. v. 10; vgl. auch Aristoteles, Ethica Nicomachea 1154b 28.
25 Vgl. Lovejoy (1936): 346ff.
26 Vgl. Trepl, W. (1987). Geschichte der Ökologie: 66.
27 Tournefort, J.P. de (1700). Institutiones rei herbariae.
28 Candolle, A.-P. de & Sprengel, K. (1820). Grundzüge der wissenschaftlichen Pflanzenkunde: 103.
29 Vgl. Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit: 100.
30 Hammond, P. (1992). Species inventory. In: Groombridge, B. (ed.) (1992). Global Biodiversity. Status of the Earth's Living Resources, 17-39: 19; Chapman, A.D. (2006/09). Numbers of Living Species in Australia and the World (online).
31 Vgl. Glaw, F. & Köhler, J. (1998). Amphibian species diversity exceeds that of mammals. Herpetol. Rev. 29, 11-12: 11.
32 Chapman (2006/09).
33 Erwin, T.L. (1983) Beetles and other arthropods of the tropical forest canopies at Manaus, Brazil, samples with insecticidal fogging techniques. In: Sutton, S.L., Whitmore, T.C. & Chadwick A.C. (eds.). Tropical Rain Forests. Ecology and Management, 59-75; ders. (1988) The tropical forest canopy – the heart of biotic diversity. In: Wilson, E.O. (ed.). Biodiversity, 123-129.
34 Bartlett, R., Pickering, J. Gauld, I. & Windsor, D. (1999). Estimating global biodiversity: tropical beetles and wasps send different signals. Ecological Entomology 24, 118-121.
35 Hamilton, A.J. et al. (2010). Quantifying uncertainty in estimation of tropical arthropod species richness. Amer. Nat. 176, 90-95.
36 Vgl. Hance, J. (2010). Close to a billion species: ocean exploration reveals shocking diversity of tiny marine life. mongabay.com, April 19, 2010; Schuh, H. (2010). Warum wissen wir so wenig über das Meer? Die Zeit Nr. 30 (22. Juli 2010), 29-30.

37 Schuh (2010): 29.
38 Vgl. Miller, A.I. (2002). Diversity of life through time. Encyclopedia of Life Sciences.
39 Leakey, R. & Lewin, R. (1995). The Sixth Extinction (dt. Die sechste Auslöschung, Frankfurt/M. 1996): 50.
40 a.a.O.: 57.
41 Willdenow, K.L. (1792/99). Grundriss der Kräuterkunde: 346.
42 Schouw, J.F. (1822-24). Grundtraek til almindelig Plantegeografie (dt. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie, Berlin 1823): 393.
43 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 116.
44 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 115.
45 a.a.O.: 116.
46 Darwin, C. (1857). [Brief an A. Gray vom 5. Sept. 1857] (Correspondence, vol. 6, Cambridge 1991): 448.
47 Darwin, C. (1859/61). On the Origin of Species: 142.
48 Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 34.
49 Vgl. Schluter, D. & Ricklefs, R.E. (1993). Species diversity. An introduction to the problem. In: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (eds.). Species Diversity in Ecological Communities, 1-10: 6.
50 Vgl. Schluter & Ricklefs (1993): 8.
51 Vgl. Terborgh, J.W. & Faaborg, J. (1980). Saturation of bird communities in the West Indies. Amer. Nat. 116, 178-195.
52 Ricklefs, R.E. & Latham, R.E. (1993). Global patterns of diversity in mangrove floras. In: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (eds.). Species Diversity in Ecological Communities, 215-229.
53 Wallace, A.R. (1878). Tropical Nature and Other Essays: 123.
54 Fischer, A.G. (1960). Latitudinal variations in organic diversity. Evolution 14, 64-81: 80.
55 Levin, S.A. (1974). Dispersion and population interactions. Amer. Nat. 104, 413-423; Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199, 1302-1310; Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. J. Anim. Ecol. 50, 461-471; Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. Oikos 37, 306-312; Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985). The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics.
56 DeAngelis, D.L. & Waterhouse, J.C. (1987). Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. Ecol. Monogr. 57, 1-21.
57 Paine, R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. Amer. Nat. 100, 65-75.
58 MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 17, 373-387; dies. (1967). The Theory of Island Biogeography.
59 Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? Amer. Nat. 93, 145-159: 146; May, R. (1986). The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. Ecology 67, 1115-1126: 1125; ders. (1988). How many species are there on earth? Science 241, 1441-1449: 1441.
60 Hennig, W. (1949). Zur Klärung einiger Begriffe der phylogenetischen Systematik. Forsch. Fortschr. 25, 136-138: 138.
61 Bartsch, P. (1923). Stenomorph, a new term in taxonomy. Science 57, 330.
62 Runnegar, B. (1987). Rates and modes of evolution in the Mollusca. In: Campbell, K.W.W. & Day, M.F. (eds.). Rates of Evolution, 39-60: 41.
63 Gould, S.J. (1989). Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History: 49.
64 Wills, M.A., Briggs, D.E.G. & Fortey, R.A. (1994). Disparity as an evolutionary index: a comparison of Cambrian and recent arthropods. Paleontol. 20, 93-130.
65 Budd, G.E. & Jensen, S. (2000). A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla. Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc. 75, 253-295; Budd, G.E. (2003). The Cambrian fossil record and the origin of the phyla. Integrative and Comparative Biology 43, 157-165.
66 Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death: 291ff.
67 Lloyd, M. & Ghelardi, R.J. (1964). A table for calculating the "equitability" component of species diversity. J. Anim. Ecol. 33, 217-225: 217; Hurlbert, S.H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology 52, 577-586: 582; Pielou, E.C. (1969/77). Mathematical Ecology: 292.
68 Vgl. Jaccard P. (1928) Die statistische-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. Handb. Biol. Arbeitsmeth. Abderhalden XI. 5 (1), 165–202.
69 Fisher, R.A., Corbet, A.S. & Williams, C.B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. J. Anim. Ecol. 12, 42-58: 49.
70 Anscombe, F.J. (1950). Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. Biometrika 37, 358-382: 379.
71 Fisher et al. (1943).
72 Simpson, E.H. (1949). Measurement of diversity. Nature 163, 688.
73 Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949). The Mathematical Theory of Communication; vgl. Margalef, D.R. (1958). Information theory in ecology. Gen. Syst. 3, 36-71.
74 MacArthur, R.H. (1955). Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. Ecology 36, 533-536.
75 MacArthur, R.H. (1957). On the relative abundance of bird species. Proc. Natl. Acad. Sci. Washington 43, 293-295; ders. (1960). On the relative abundance of species. Amer. Nat. 94, 25-36.
76 Vgl. Peet, R.K. (1974) The measurement of species diversity. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5, 285-307; Grassle, J.F., Patil, G.P., Smith, W. & Taillie, C. (eds.) (1979). Ecological Diversity in Theory and Practice; Magurran, A.E. (1988). Ecological Diversity and its Measurement.
77 Preston, F.W. (1948). The commonness and rarity of species. Ecology 29, 254-283.
78 Preston, F.W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology 43, 185-215; 410-432.

79 Vgl. Pielou, E.C. (1975). Ecological Diversity.
80 MacArthur (1957); ders. (1960).
81 Sughiara, G. (1980). Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. Amer. Nat. 116, 770-787.
82 Hurlbert, S.H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology 52, 577-586.
83 Vgl. Haeupler, H. (1993/95). Diversität. In: Kuttler, W. (Hg.). Handbuch zur Ökologie, 99-104: 103.
84 Norton, B.G. (1994). On what we should save: the role of culture in determining conservation targets. In: Forey, P.L., Humphries, C.J. & Vane-Wright, R.I. (eds.). Systematics and Conservation Evaluation, 23-29; Gaston, K.J. (1996). What is biodiversity? In: ders. (ed.). Biodiversity, 1-9: 4.
85 Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Orgeon and California. Ecol. Monogr. 30, 279-338: 320.
86 Whittaker (1960): 320; vgl. MacArthur, R.H. (1965). Patterns of species diversity. Biol. Rev. 40, 510-533: 522ff.
87 Whittaker (1960): 320; vgl. ders. (1972). Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21, 213-251: 232.
88 Norse, E.A. & McManus, R.E. (1980). Ecology and living resources biological diversity. In: Environmental Quality 1980: The Eleventh Annual Report of the Council on Environmental Quality, 31-80; vgl. Harper, J.L. & Hawksworth, D.L. (1994). Biodiversity: measurement and estimation. Preface. Philos. Trans. Roy. Soc. B 345, 5-12: 6.
89 Norse, E.A. et al. (1986). Conserving Biological Diversity in Our National Forests: 2; United Nations Environmental Programme (1992). Convention on Biological Diversity: Article 2; vgl. Harper & Hawksworth (1994): 6; Potthast (1996): 179.
90 Bateson, W. (1911). Genetics. Popular Science Monthly 79, 313-327: 326; vgl. Agar, W.E. (1914). Experiments on inheritance in parthenogenesis. Philos. Trans. Roy. Soc. London B 205, 421-489: 425.
91 Anonymus (1672). Relation des voyages du Sieur … dans la riviere de la Plate. In: Relations de divers voyages curieux, Bd. 3: 6.
92 Hale, M. (1677). The Primitive Origination of Mankind: 324.
93 Kellogg, V.L. (1907). Darwinism To-Day: 387; vgl. Olmsted, C.E. (1941). Review: Transplant studies and the nature of species. Ecology 22, 217-218: 218.
94 Göldi, E.A. (1914). Die Tierwelt der Schweiz in der Gegenwart und in der Vergangenheit, Bd. 1. Wirbeltiere: 245.
95 Anonymus (1898). Botan. Gaz. 25, 464.
96 Lindsay, W.L. (1868).Contributions to New Zealand Botany: 48.
97 Anonymus (1871). Annaghmore and the southern shore of Lough Neagh. Annual Report of the Belfast Naturalists' Field Club 8, 11-13: 11.
98 Tansereau, E.N. (1913). The periodicity of algae in Illinois. Trans. Amer. Microscop. Soc. 32, 31-40: 36.
99 Lewes, G.H. (1860). The Physiology of Common Life, vol. 2: 32.
100 Allman, G.J. (1872). A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids, vol. 2: 190.
101 Wernham, H.F. (1912). Floral evolution: with particular reference to the sympetalous dicotyledons, VII. Inferae: Part I, Rubiales. New Phytol. 11, 217-235: 221.
102 Cook, O.F. (1907). Mendelism and other methods of descent. Proceedings of the Washington Academy of Sciences 9, 189-240: 236.
103 Williams, P.H. & Humphries, C.J. (1996). Comparing charcter diversity among biotas. In: Gaston, K.J. (ed.). Biodiversity, 54-76.
104 Maclaurin, J. & Sterelny, K. (2008). What is Biodiversity?
105 Gaston, K.J. (1996). What is biodiversity? In: ders. (ed.). Biodiversity, 1-9: 3.
106 Angermeier, P.L. & Karr, J.R. (1994). Biological integrity versus biological diversity as policy directives. BioScience 44, 690-697: 692.
107 Vgl. Noss, R.F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conserv. Biol. 4, 355-364: 357.
108 Franklin, J.F. (1988). Structural and functional diversity in temperate forests. In: Wilson, E.O. & Peter, F.M. (eds.). Biodiversity, 166-175.
109 Smith, T. & Huston, M. (1989). A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. Vegetatio 83, 49-69: 55.
110 Anonymus (1917). Review: Herrick, C.J. (1916). An Introduction to Neurology. Trans. Amer. Microsc. Soc. 36, 49-50: 49; Rees, C.W. (1922). The neuromotor apparatus of Paramecium. Science 55, 184-185: 184.
111 Vgl. Collins, S.L. & Benning, T.L. (1996). Spatial and temporal patterns in functional diversity. In: Gaston, K.J. (ed.). Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference, 253-280: 254.
112 Noss (1990): 357; Martinez, N.D. (1996). Defining and measuring functional aspects of biodiversity. In: Gaston, K.J. (ed.). Biodiversity, 114-148.
113 Walker, B.H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. Conserv. Biol. 6, 18-23: 19.
114 ebd.
115 Yodzis, P. (1993). Environment and trophodiversity. In: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (eds.). Species Diversity in Ecological Communities, 26-38.
116 a.a.O.: 30.
117 ebd.
118 Vgl. Shetler, S.G. (1991). Biological diversity: Are we asking the right questions? In: Dudley, E.D. (ed.). The Unity of Evolutionary Biology, 2 vols.: I, 37-43: 37; Potthast, T. (1996). Inventing biodiversity: genetics, evolution, and environmental ethics. Biol. Zentralbl. 115, 177-188: 178.
119 Eser, U. (2001). Die Grenze zwischen Wissenschaft und Gesellschaft neu definieren: *boundary work* am Beispiel des Biodiversitätsbegriffs. Verh. Gesch. Theor. Biol. 7, 135-152: 141.
120 a.a.O.: 140.
121 Vgl. Groombridge, B. (ed.) (1992). Global Biodiversity. Status of the Earth's Living Resources; Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (eds.) (1993). Biodiversity and Ecosystem

Function; Heywood, V.H. (ed.) (1995). Global Biodiversity Assessment.

122 Vgl. Haila, Y. & Kouki, J. (1994). The phenomenon of biodiversity in conservation biology. Ann. Zool. Fenn. 31, 5-18; Harper, J.L. & Hawksworth, D.L. (1994). Biodiversity: measurement and estimation. Preface. Philos. Trans. Roy. Soc. B 345, 5-12: 6 (Fig. 1).

123 Bowman, D.M.J.S. (1993). Biodiversity: much more than biological inventory. Biodiv. Lett. 1, 163.

124 Anonymus (1865). Review: Pouchet, G. (1864). The Plurality of the Human Race. Anthropol. Rev. 3, 120-132: 121; Anonymus (1868). Natural History Miscellany: Botany. Amer Nat. 2, 104-107: 105.

125 Harris, J.A. (1916). The variable desert. Sci. Monthly 3, 41-50: 49.

126 Whittaker, R.H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. Ecol. Monogr. 26, 1-80: 62; Fischer (1960): 71; Shetler (1991): 37.

127 US Congress Office of Technology Assessment (1987). Technologies to Maintain Biological Diversity; vgl. Gaston, K.J. (1996). What is biodiversity? In: ders. (ed.). Biodiversity, 1-9: 2.

128 Solbrig, O.T. (1991). Biodiversity. Scientific Issues and Collaborative Research Proposals (dt. Biodiversität. Wissenschaftliche Fragen und Vorschläge für die internationale Forschung, Bonn 1994): 9.

129 C.H. (1974). Scientists talk of the need for conservation and an ethic of biotic diversity to slow species extinction. Science 184, 646-647; Lovejoy, T.E. (1980). Foreword. In: Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (eds.). Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective, v-ix; ders. (1980). Changes in biological diversity. In: Barney, G.O. (ed.). The Global 2000 Report to the President, vol. 2 (The Technical Report), 327-332.

130 Frankel, O.H. (1970). Variation – the essence of life. Proc. Linn. Soc. New South Wales 95, 158-169: 168; ders. (1974). Genetic conservation: our evolutionary responsibility. Genetics 78, 53-65.

Literatur

Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21, 213-251.

Gaston, K.J. (ed.) (1996). Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference.

Takacs, D. (1996). The Idea of Biodiversity. Philosophies of Paradise.

Ghilarov, A. (1996). What does “biodiversity” mean – scientific problem or convenient myth? Trends Ecol. Evol. 11, 304-306.

Eser, U. (2001). Die Grenze zwischen Wissenschaft und Gesellschaft neu definieren: *boundary work* am Beispiel des Biodiversitätsbegriffs. Verh. Gesch. Theor. Biol. 7, 135-152.

Oksanen, M. & Pietarinen, J. (eds.) (2004). Philosophy and Biodiversity.

Sarkar, S. (2005). Biodiversity and Environmental Philosophy.

Maclaurin, J. & Sterelny, K. (2008). What is Biodiversity?

Einzeller

Das Wort ›Einzeller‹ erscheint vereinzelt seit Mitte des 19. Jahrhunderts (Dippel 1858: »Andere Einzeller, wie die Vaucherien, die Valonien, entwickeln fadenförmige, auf mancherlei Weise verästelte Zellen von bedeutender Länge«[1]). Regelmäßig wird es aber erst im 20. Jahrhundert verwendet. Der Ausdruck dient der Bezeichnung der taxonomischen Gruppe oder des Organisationstyps der einzelligen Organismen (bei W. Bölsche um 1900 u.a. auch für Bakterien oder »Bazillen«).[2] In Form eines Adjektivs erscheint das Grundwort bereits seit den 1840er Jahren (Kölliker 1845: »einzellige Thiere«[3]; Perty 1846: »einzellige Pflanzen«[4]; Kölliker 1852; Cohn 1852: »einzellige Organismen«[5]). Das englische Äquivalent ist als direkte Übersetzung aus dem Deutschen seit Ende der 1840er Jahren in Gebrauch (in der Übersetzung von Nägeli 1849: »unicellular plants«[6]; von Siebolds 1850: »unicellular animals«[7]; Köllikers 1853: »unicellular organisms«[8]; vgl. auch Carpenter 1854: »unicellular Protozoa«[9]).

Nach späterer Terminologie umfasst die Gruppe der Einzeller sowohl die einzelligen Pflanzen, als auch die einzelligen Tiere, die Protozoen, die »nur aus einer einzigen Zelle bestehen« (R. Hertwig 1897)[10]. Bevor sich die Bezeichnung ›Einzeller‹ etabliert, werden sie auch die *Einzelligen* genannt.[11] In Bezug auf die Tiere umfassen sie einen Teil der Gruppe, die vorher als *Animalcules*, *Infusorien* oder *Protozoen* (Urtiere) bekannt sind (s.u.). Allein auf der Grundlage ihrer geringen Größe werden die Einzeller (ebenso wie die Bakterien) seit den 1860er Jahren als ***Mikroorganismen*** bezeichnet (Dietz 1865: »Einnistung parasitischer Mikroorganismen [als Krankheitserreger bei Pflanzen und Tieren]«[12]; franz. 1868: »micro-organismes«[13]; engl. 1875: »micro-organisms«[14]) (Dieser Ausdruck wird in der ersten Jahrhunderthälfte auch für die Zellen eines mehrzelligen Organismus verwendet; Guhrauer 1842: »Der Organismus ergiebt sich […] als ein System mikroscopischer Individualitäten, als ein Makrokosmos mit zahlreichen wesensgleichen Mikroorganismen«[15].) Bis zum Anfang des 20. Jahrhunderts werden auch die ↑Bakterien zu den Einzellern gerechnet[16], später werden dagegen allein Organismen mit einem echten Zellkern (Eukaryoten) dazugezählt.

Anfangs werden die Einzeller v.a. von medizinischer Seite als Erreger zahlreicher Krankheiten untersucht. Erst um die Jahrhundertwende beginnt sich ihre Erforschung von medizinischen Bezügen zu lösen, und sie werden nicht mehr über ihre Eigenschaft als Krankheitserreger, sondern ihre Struktur als einzellige Organismen definiert.[17]

Ein Einzeller ist ein Organismus, der nur aus einer Zelle besteht.

Animalcules (More 1518) *366*
Infusoria (Wrisberg 1765) *369*
Urtier (Oken 1805) *369*
Protozoen (Goldfuß 1817) *369*
Urorganismus (Oken 1810) *367*
Protophyta (Fries 1821) *370*
Einzeller (Dippel 1858) *366*
Protoctista (Hogg 1861) *370*
Mikroorganismen (Dietz 1865) *366*
Protisten (Haeckel 1866) *370*
Protistenkunde (Haeckel 1866) *370*
Protistologie (Haeckel 1866) *370*
Protozoologie (Priestley 1904) *370*

Beschreibungen bis ins 19. Jh.

Die am längsten bekannten Einzeller sind die bis zu 6 cm großen fossilen Vertreter der Gattung *Nummulites*, die als Abdrücke auf Steinen in der Antike und Renaissance (durch C. Clusius) beschrieben werden.[18] C. Gesner berichtet 1565 von der Foraminifere *Vaginulina* als einem kleinen Tier.[19] Genauer untersucht werden kleine Einzeller im Wasser, die mit bloßem Auge nicht sichtbar sind, seitdem das Mikroskop als Mittel der Erforschung der Natur eingesetzt wird. Die erste Abbildung eines solchen Einzellers liefert R. Hooke 1665 (wahrscheinlich von Rotalia beccarii).[20] Als eigentlicher Begründer der Protozoologie gilt aber A. van Leeuwenhoek. Seit Mitte der 1670er Jahre beobachtet van Leeuwenhoek frei lebende (und auch im Darm des Menschen vorkommende) Einzeller mit seinem bis zu 270fach vergrößernden Mikroskop (u.a. Vertreter der Gattungen Vorticella, Stylonychia, Volvox, Polystomella und Giardia) und bezeichnet sie als ***Animalcules***.[21] Der Ausdruck animalculum als Diminutiv für ›animal‹, also »kleines Tier«, erscheint bereits vorher – spätestens zu Beginn des 16. Jahrhunderts bei T. More.[22] Van Leeuwenhoek bezeichnet allerdings nicht nur einzellige Organismen, sondern auch Bakterien und Mehrzeller wie Süßwasserpolypen und Rädertierchen als ›animalcules‹. Er geht davon aus, dass die kleineren Organismen Jugendformen der größeren sind. Van Leeuwenhoek erkennt die kleinen Wesen unter dem Mikroskop als echte Lebewesen an und wendet sich gegen die Meinung, sie könnten spontan aus lebloser Materie entstehen. Denn wie bei den großen Tieren erkennt van Leeuwenhoek auch bei den animalcules Organe (z.B. Zilien zur Fortbewegung) und beobachtet, wie sie sich durch Fortpflan-

zung aus anderen Lebewesen des gleichen Typs bilden (↑Urzeugung).

Im 17. und 18. Jahrhundert ergeben mikroskopische Beobachtungen eine Vielfalt neuer und charakteristischer Formen von Einzellern[23]: A. von Leeuwenhoek beschreibt 1674 in einem Brief an die ›Royal Society‹ als erster das Augentierchen *Euglena viridis*, eine zweite Beschreibung erfolgt 1696 durch J. Harris.[24] Von frei lebenden Ziliaten (wahrscheinlich *Colpidium*) berichtet zuerst F. Buonanni im Jahr 1691.[25] Ein anonymer Autor gibt 1703 eine Beschreibung des in diese Gruppe gehörenden Pantoffeltierchens *Paramaecium*[26], dessen erste Abbildung von L. Joblot aus dem Jahr 1718 stammt[27]. Die phosphoreszierende *Noctiluca* wird 1753 von H. Baker beschrieben.[28] Das erste Porträt einer Amöbe (*Proteus*) erfolgt 1755 durch A.J. Rösel von Rosenhof.[29] Die Entdeckung der Dinoflagellaten geht auf O.F. Müller im Jahr 1773 zurück.[30] Einige Jahre später verfasst Müller eine umfangreiche Monografie über viele im Wasser lebende Einzeller (insgesamt 378 Arten).[31] H.B. de Saussure beobachtet 1765 die wiederholte Fortpflanzung von Einzellern durch Teilung – und liefert mit seinen Darstellungen im Tagebuch eine der ersten grafischen Repräsentationen zeitlicher Sequenzen aus der Entwicklung mikroskopischer Organismen (↑Fortpflanzung).[32] S.T. Coleridge weist zu Beginn des 19. Jahrhunderts darauf hin, dass die Einzeller in gewisser Weise potenziell unsterblich sind, insofern sie jeweils durch Teilung in ihren Nachkommen vollkommen aufgehen (»a sort of minim immortal«[33]; ↑Tod).

19. Jh.: Einzeller im Rahmen der Zellenlehre

Eine neue Einschätzung erfahren die Einzeller ausgehend von der sich im 19. Jahrhundert etablierenden Lehre der ↑Zellen als den grundlegenden Bauelementen aller Lebewesen. Spekulativ wird die Zusammensetzung der größeren Tiere aus »Infusorien« bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts postuliert. So will L. Oken 1805 die Entstehung aller Lebewesen aus der Zusammensetzung von einfach gebauten »Infusorien« erklären: »Wenn alles Fleisch zerfällt in Infusorien, so […] müssen alle höheren Thiere aus diesen, als ihren Bestandthieren bestehen«.[34] Die Infusorien seien daher die »Urthiere« der höheren Organismen (↑Typus). Die »Verbindung der Urthiere im Fleische« sei nicht zu denken als eine »mechanische Aneinanderklebung eines Thierchens an das andere«, sondern als »eine wahre Durchdringung, Verwachsung, ein Einswerden aller dieser Thierchen, die von nun an kein eignes Leben führen, sondern alle, im Dienste des höhern Organismus befangen, zu einer und derselben gemeinschaftlichen Function hinarbeiten, oder diese Function durch ihr Identischwerden selbst sind […], die Individualitäten aller bilden nun nur Eine Individualität«.[35] Auch wenn die empirische Grundlage zu dieser Darstellung bei Oken sehr dürftig war, trifft seine Beschreibung doch den wesentlichen Punkt, insofern er die Zusammenfügung der Infusorien zu einem komplexen Organismus nicht einfach als eine Aggregation beschreibt, sondern als die Bildung einer Einheit mit funktionaler Differenzierung der Teile (»Verflechtung«).[36]

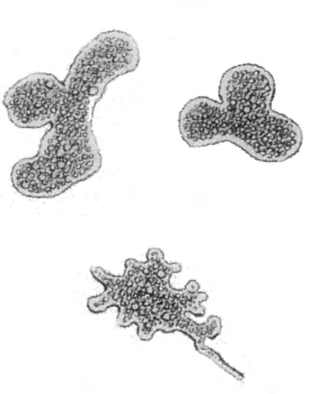


Abb. 88. Drei Bewegungsstadien einer Amöbe (»der kleine Proteus«) (aus Rösel, A.J. von (1775). Der monatlich-herausgegebenen Insecten-Belustigung Theil 3, Tab. CI).

Später charakterisiert Oken die ersten Einzeller als ***Urorganismus***[37] – ein Ausdruck, den zuvor A. Röschlaub 1803 auf die Natur insgesamt[38] und Oken 1805 auf die »Polypen« bezieht[39] –, und er ist der Auffassung, in einer frühen Entwicklungsphase würden diese Organismen als »schleimige Urbläschen« vorliegen (»Das Urorganische ist ein schleimiger Punct«[40]). Er wiederholt seine Meinung, die »organische Grundmasse« bestehe aus Infusorien, und die höheren Orga-

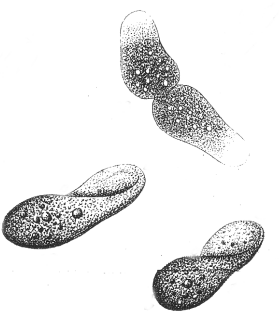


Abb. 89. Bewegungsstudien des Pantoffeltierchens (Paramaecium) (aus Müller, O.F. (1786). Animalcula infusoria, fluviatilia et marina: Tab. XII).

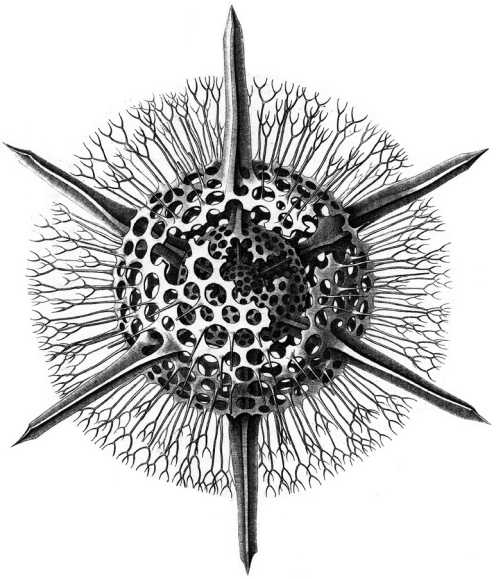


Abb. 90. Skelett einer einzelligen Radiolarie der Art Actinomma drymodes. *Die Zugehörigkeit der Radiolarien zu den Einzellern wird erst 1879 von Haeckels Schüler Richard Hertwig geklärt (vgl. Hertwig, R. (1879). Der Organismus der Radiolarien) (aus Haeckel, E. (1862). Die Radiolarien: Taf. XXIV, 9).*

nismen hätten sich aus dieser »entwickelt«: »Pflanzen und Thiere können nur Metamorphosen von Infusorien sein«[41]; »Die Organismen sind eine Synthesis von Infusorien«[42]; »Auch besteht der Samen aller Thiere aus Infusorien«[43]. Für Röschlaub ist die Natur insgesamt der »Universal- und Ur-Organismus«.[44] In diesem Sinne heißt es auch bei Oken 1808: »Die Luft ist das Riechorgan des Urorganismus«.[45] 1810 identifiziert Oken den Urorganismus zwar weiterhin mit dem »Planetenorganismus«[46], gleichzeitig betrachtet er aber auch den »Organismus als Ebenbild des Planeten«[47]. – Zur Bezeichnung des phylogenetisch ersten Organismus wird der Ausdruck ›Urorganismus‹ im 19. Jahrhundert bereits vor Darwin verwendet (Krug 1829: »Urorganismen nennen manche Naturphilosophen die ersten Erzeugnisse der Natur, aus welchen die späteren, noch jetzt bestehenden, hervorgegangen«[48]). Im 20. Jahrhundert wird das Wort in dieser Bedeutung auch von englischsprachigen Autoren verwendet (Morowitz 1992: »The problem is not simply the origin of life, it is the physical chemical formation of the Ur-organism and a subsequent evolutionary epoch giving rise to the universal ancestor«[49]).

Die Frage nach der inneren Struktur und dem Bau der Einzeller ist das ganze 19. Jahrhundert über strittig. Während auf der einen Seite C.G. Ehrenberg und seine Nachfolger der Meinung sind, die Einzeller wiesen alle Organsysteme auf, die auch für die höheren Organismen kennzeichnend seien, also z.B. die Verdauungs-, Bewegungs-, Exkretions- und Geschlechtsorgane[50], behauptet auf der anderen Seite F. Dujardin, die Protozoen würden aus einer einzigen homogenen Substanz, der »Sarkode« (↑Zelle) bestehen[51]. Als Argument für die zweite Auffassung wird die Einsicht empfunden, dass die Protozoen aus nur einer Zelle bestehen. Diese Ansicht findet seit Ende der 1830er Jahre immer mehr Anhänger, nachdem F.J.F. Meyen[52], M. Barry[53] und C.T.E. Siebold[54] entsprechende Beobachtungen machen.

T.H. Huxley steht dagegen der Lehre von den Zellen als weitgehend selbständigen Einheiten der Lebewesen skeptisch gegenüber und ist darüber hinaus der Auffassung, die Rede von einzelligen Organismen widerspreche der Zellentheorie, weil eine Zelle als eine physiologische Untereinheit anzusehen sei, der nur eine Funktion innerhalb eines Systems von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen zukomme.[55] Es entzündet sich daraufhin eine bis ins 20. Jahrhundert reichende Debatte darüber, inwiefern auf Einzeller der Zellbegriff überhaupt anwendbar ist. Der englische Zoologe C.C. Dobell argumentiert vehement dafür, die Einzeller als nicht-zelluläre Organismen, bzw. als »azellulär«, wie es später heißt, zu betrachten.[56] Ein Einzeller sei nicht homolog zu einer isolierten Zelle eines vielzelligen Organismus, sondern zu dem ganzen vielzelligen Organismus. Im Laufe des 20. Jahrhunderts setzt sich aber doch die Bezeichnung *Einzeller* durch: Die Protisten gehören zu dem *Organisationstyp* der einzelligen Organismen, wie es E. Fauré-Frémiet 1957 formuliert.[57]

Systematik der Einzeller

Seit Beginn des 19. Jahrhunderts werden immer wieder vereinzelt Stimmen laut, die eine Zuordnung der mikroskopisch kleinen Lebewesen zu den Pflanzen oder Tieren für nicht möglich halten.[58] Terminologische Vorschläge für die Einführung eines eigenen Taxons, eines »vierten Reichs« der Natur (neben Steinen, Pflanzen und Tieren) werden aber erst seit Mitte des Jahrhunderts laut (s.u.).

Die Taxonomie der Einzeller ist bis in die Gegenwart in vollem Fluss. Eine alte Einteilung gliedert die Einzeller in die drei Gruppen der *Flagellaten* (Geißeltierchen), *Rhizopoden* (Amöben) und *Ziliaten* (Wimpertierchen).[59] Die lateinischen Bezeichnungen haben unterschiedliche Urheber: F. Dujardin führt 1840 den Ausdruck *Rhizopoda* ein[60], J.A.M. Perty 1852 den Terminus *Ciliata*[61] und F.J. Cohn 1853 das Wort *Flagellata*[62]. Später wird diese Einteilung um

die vierte Gruppe der *Sporozoen* ergänzt. Heute findet diese Klassifikation allein insofern Berücksichtigung, als diese Gruppen als »Organisationsformen« angesehen werden (vgl. Abb. 91).[63]

Das für lange Zeit maßgebliche System von O. Bütschli aus den Jahren 1887-89 umfasst die vier Gruppen *Sarcodina*, *Sporozoa*, *Mastiophora* und *Ciliophora*.[64] Auf zytologischer Grundlage schlägt E. Chatton 1925 eine Zweiteilung der Protisten in die beiden Gruppen der *Prokaryoten* (»Procaryotes«: Bakterien, Blaualgen und Spirochaeten) und *Eukaryoten* (»Eucaryotes«: alle Protisten mit einem Kern und auch alle Mehrzeller) vor (↑Taxonomie).[65] Auf dieser Basis werden die prokaryotischen Bakterien später von den Protisten ausgegliedert, so dass diese allein eukaryotische Vertreter umfassen.[66] Moderne Einteilungen stammen von Honigberg et al. (1964)[67] und Levine et al. (1980)[68]. Wegen der Unübersichtlichkeit der aktuellen Einteilungen werden in den letzten Jahren einfachere, »benutzerfreundliche« Klassifikationen vorgeschlagen (Corliss 1994).[69]

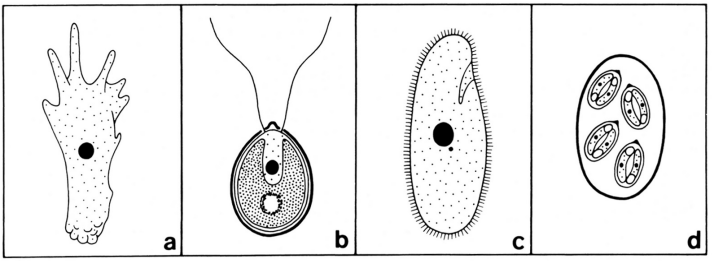


Abb. 91. Vier »Organisationsformen« der Einzeller: a. Rhizopoden; b. Flagellaten; c. Ciliaten; d. Sporozoen (aus Hausmann, K. (1985). Subregnum: Protozoa, Einzeller. In: Siewing, R. (Hg.). Lehrbuch der Zoologie Bd. 2, 59-111: 59).

Infusorien

Das lateinische Wort ›infusoria‹ (von lat. ›infundere‹ »hineingießen«) wird 1765 von H.A. Wrisberg eingeführt.[70] Die Bezeichnung ist angelehnt an das deutsche Wort, das M.F. Ledermüller 1760 für die allein mikroskopisch sichtbaren kleinen Organismen (Animalkuli) verwendet, die sich in Aufgüssen von Wasser auf Heu, Erde o.ä. beobachten lassen (»Infußions-Thierlein«).[71] Die Bezeichnung ist also von vorneherein nicht als eine taxonomische Einheit verstanden worden, sondern ist ausgehend von der Einheit des pragmatischen Kontextes, in dem diese Organismen sich zeigen, eingeführt worden. J.B. de Lamarck nimmt die Infusorien als eine einheitliche Gruppe in sein System auf.[72] Bei G.A. Goldfuß bilden die Infusorien oder »Schleimthiere« 1818 die erste Ordnung seiner Klasse der Protozoen (Urtiere).[73]

Protozoen

Der Ausdruck ›Protozoen (Urthiere)‹ geht auf G.A. Goldfuß zurück, der damit 1817 die »Thiere der ersten und untersten Klasse« bezeichnet.[74] Goldfuß nennt die Protozoen zunächst die »Samenthierchen des Urthieres«[75], bevor er sie allgemein mit den »Urthieren« identifiziert[76]. Goldfuß fasst unter den Protozoen nicht nur Einzeller (d.h. Infusorien), sondern auch Schwämme und Nesseltiere; er unterscheidet dabei die drei Ordnungen der *Phytozoa* (Hornkorallen), *Lithozoa* (Steinkorallen) und *Medusinae* (Quallen).[77] Für die Entstehung der Protozoen nimmt Goldfuß eine Urzeugung (*generatio aequivoca*) an.[78]

Der Ausdruck ***Urtier*** erscheint bereits zuvor: L. Oken bezeichnet die elementaren Einheiten, aus denen sich nach seiner Meinung die komplexen Organismen zusammensetzen 1805 als »Urthiere«[79] (s.o.). Ein »Urtier« nimmt um 1816 auch Goethe an, allerdings meint er damit nicht einen gegenwärtig lebenden Organismus, sondern – analog zur »Urpflanze« – »den Begriff, die Idee des Tieres«[80] (↑Typus). Auf rezente Lebensformen bezieht aber L. Oken das Wort ›Urtier‹ im Jahr 1815: »daß ein Urthier nur die Größe eines physikalischen Punctes haben könne, ist klar, mithin des ersten Thiers Größe bestimmbar«.[81]

C.T.E. von Siebold gliedert die vielzelligen Organismen 1848 aus der Gruppe der Protozoen aus, so dass allein die einzelligen Infusorien in dem Taxon Protozoen verbleiben (↑Taxonomie). Er beschreibt die Protozoen als »Thiere, in welchen die verschiedenen Systeme der Organe nicht scharf ausgeschieden sind, und deren unregelmäßige Form und einfache Organisation sich auf eine Zelle reduziren lassen«[82]. Siebold unterscheidet zwei Klassen der Protozoen, die *Infusorien* und die *Rhizipoden*. C. Gegenbaur nennt die Protozoen 1859 die »niederste Stufe thierischer Lebensform« und ist der Ansicht, ihre Organisation beruhe auf einer »geringen oder vollständig mangelnden Differenzirung von Organen«.[83] Bei R. Owen bilden die Protozoen ein eigenes Reich, das u.a. die Gruppen der Schwämme, Foraminiferen, Radiolarien und Diatomeen umfasst.[84]

Der Terminus hat sich bis in die Gegenwart erhalten.

Protophyten

Parallel zur Bezeichnung ›Protozoen‹ wird seit den 1820er Jahren der Ausdruck ›Protophyta‹ gebildet. Er wird wohl von E.M. Fries, dem Begründer der modernen Systematik der Pilze, 1821 eingeführt (»primitive Algæ (Protophyta)«[85]; Sprengel 1822: »Die Vegetation ist eine primitive bey den Algen, welche Protophyta genannt werden […]. Die Protophyten leben entweder im Wasser, (die eigentlichen Algen) oder in der Luft, (die Lichenen)«[86]; Endlicher 1836: »Protophyten«[87]). Ebenso wie unter den Protozoen werden unter den Protophyten anfangs auch mehrzellige Formen gefasst. E. Haeckel, der den Ausdruck 1889 aufgreift, grenzt die einzelligen Pflanzen als »Protophyten« von der Gruppe der mehrzelligen Pflanzen oder *Metaphyten* ab (↑Taxonomie).[88]

Protoctista

Auf J. Hogg geht der Ausdruck ›Protoctista‹ (»die zuerst Gezeugten«) zurück, den er 1861 vorschlägt. Hogg fasst damit diejenigen Organismen in einer taxonomischen Gruppe zusammen, die nicht zu den Pflanzen und Tieren gezählt werden können, und die neben diesen und den Mineralien und zusammen mit den Schwämmen (den »Amorphozoa«) ein »viertes Reich der Natur« bilden, das »Regnum Primigenum«.[89] Neben den einzelligen Tieren (Protozoa) umfasst das Taxon der Protoctista auch die Protophyten, zu denen Algen und Pilze gerechnet werden. Im 20. Jahrhundert wird der Ausdruck aufgenommen von H.F. Copeland (1956), L. Margulis (1981) und Margulis & K.V. Schwartz (1982/88) (↑Taxonomie).[90] Auch in der Fassung durch die späteren Autoren stellt dieses Taxon kaum eine monophyletische Gruppe dar, denn es werden hier so unterschiedliche Gruppen wie die einzelligen Tiere, die ein- und mehrzelligen Algen und die Schleimpilze zusammengefasst.

Protisten

E. Haeckel führt als Name für ein drittes »Reich« der Organismen neben den Pflanzen und Tieren 1866 den Ausdruck ›Protisten‹ ein (gebildet aus dem griechischen Superlativ ›πρώτιστον‹ »das Allererste«).[91] Er fasst darin einfach strukturierte Organismen zusammen, die sich nicht den Pflanzen und Tieren zuordnen lassen. Zu einer weiteren Verbreitung gelangt der Ausdruck durch das 1902 von M. Hartmann gegründete ›Archiv für Protistenkunde‹. Auch von englischsprachigen Autoren wird das Wort übernommen (z.B. 1911 von C.C. Dobell[92]) und findet sich u.a. in den systematischen Übersichten von H.F. Copeland (1838)[93], der den Terminus aber später zugunsten des älteren *Protoctista* verwirft[94], und R.H. Whittaker[95]. Wie die Protoctisten stellen auch die Protisten keine monophyletische Einheit dar.

Für die Lehre von den Einzellern (auch den pflanzlichen) schlägt Haeckel 1866 die Bezeichnungen ***Protistenkunde***[96] und ***Protistologie***[97] (franz. 1882: »protistologie«[98]; engl. 1883: »protistology«[99]) vor, die er neben die Zoologie und Botanik als dritte Abteilung der Biologie stellt. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts etabliert sich daneben – nach der Einrichtung eines Lehrstuhls an der Londoner »School of Tropical Medicine« – die Bezeichnung ***Protozoologie*** (engl. »protozoology«).[100]

Nachweise

1 Dippel, L. (1858). Botanik. In: ders. et al., Die gesammten Naturwissenschaften, Bd. II, 396-610: 456; vgl. 484.
2 Bölsche, W. (1900/04). Vom Bazillus zum Affenmenschen: 7; ders. (1903). Das Liebesleben in der Natur: 349; ders. (1909). Daseinskampf und gegenseitige Hilfe in der Entwicklung. Kosmos 6, 14-16; 42-46: 44; Franz, V. von (1918). Brehms Tierleben, Teil 1. Niedere Tiere: Einzeller [...]; vgl. Grosse, F. (1905). „Einzeller“. Z. allg. deutsch. Sprachver. 20, 376-378.
3 Kölliker, A. (1845). Die Lehre von der thierischen Zelle und den einfachen thierischen Formelementen nach den neuesten Fortschritten dargestellt. Z. wiss. Bot. 2, 46-102: 97.
4 Perty, M. (1846). Ueber den Begriff des Thieres und die Eintheilung der thierisch belebten Wesen: 33; Nägeli, C. (1847). Die neuern Algensysteme und Versuch zur Begründung eines eigenen Systems der Algen und Florideen: 4; Siebold, C.T. von (1848). Ueber einzellige Pflanzen und Thiere. Z. wiss. Zool. 1, 270-294.
5 Kölliker, A. (1852). Handbuch der Gewebelehre des Menschen für Aerzte und Studirende: 11; Cohn, F. (1852). Ueber die Entwicklung der Infusorien. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Cultur 30, 44-46: 45.
6 Nägeli, C. von (1849). On the nuclei, formation, and growth of vegetable cells, part II. Vegetable Cells. The Ray Society, Reports and Papers on Botany 2, 95-157: 157.
7 Anonymus (1850). The American Journal of Science and Arts 10, 304; vgl. Huxley, T.H. (1851). Upon Thalassicolla, a new zoophyte. The Annals and Magazine of Natural History 8, 433-442: 438; Carpenter, W.B. (1839/54). Principles of Comparative Physiology :153.
8 Kölliker, A. (1853). The Manual of Human Histology, vol. 1 (transl. by G. Busk & T. Huxley): 15; vgl. Hogg, J. (1854). The Microscope. Its History, Construction, and Applications: 342; Mann, R.J. (1855). The Philosophy of Reproduction: 17.
9 Carpenter (1839/54): 153.

10 Hertwig, R. (1891/97). Lehrbuch der Zoologie: 149.
11 Prowazek, S.J.M. (1910). Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen).
12 Dietz (1865). [Über neue und entschwundene Krankheiten]. Aerztliches Intelligenz-Blatt 12, 79-84: 80.
13 Martin (1868). [Rez. Rieux, L. (1867). Du cholera au point de vue de la contagion]. Journal de médecine, de chirurgie et de pharmacologie 46, 487-495: 489; Colin, F. (1870). Traité des fièvres intermittentes: 10.
14 Anonymus (1875). [Bericht von einem Vortrag P. Bouloumiés vor der Pariser Akademie der Wissenschaften über Mikroorganismen in eiternden Wunden]. Nature 11, 240; MacCormac, W. (1880). Antiseptic Surgery: 105 (nach OED); Dowdeswell, G.F. (1882). On the action of heat upon the contagium in the two forms of septichaemia known respectively as 'Davaine's' and 'Pasteur's'. Proc. Roy. Soc. London 34, 150-156: 152.
15 Guhrauer, G.F. (1842). Gottfried Wilhelm Freiherr von Leibnitz. Eine Biographie: 251; vgl. Rothstein, H. (1848). Die Gymnastik, Bd. 1: 100; Schleiß von Löwenfeld, M. (1858). Physikalische Briefe: 75.
16 Grosse (1905).
17 Hertwig, R. (1902). Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. Protistenk. 1, 1-40; vgl. Richmond, M.L. (1989). Protozoa as precursors of metazoa: german cell theory and its critics at the turn of the century. J. Hist. Biol. 22, 243-276.
18 Vgl. Cole, F.J. (1926). History of Protozoology: 10; Théodoridès, J. (1972). Etat des connaissances sur la structure des Protozoaires avant la formulation de la théorie cellulaire. Rev. Hist. Sci. 25, 27-44: 28.
19 Gesner, C. (1565). De omne rerum fossilium genere.
20 Hooke, R. (1665). Micrographia.
21 Leeuwenhoek, A. van, Briefe vom 7.9.1674 (6. Brief) und vom 9.10.1676 (18. Brief); vgl. Dobell, C. (1932/58). Antoni van Leeuwenhoek and his "Little Animals": 109ff.
22 More, T. (1516). Utopia (Oxford 1895): 201.
23 Vgl. Corliss, J.O. (1979). A salute to fifty-four great microscopists of the past: a pictorial footnote to the history of protozoology, part II. Trans. Amer. Microscop. Soc. 98, 26-58: 49ff.
24 Harris, J. (1696). Some microscopical observations of vast numbers of animalcula seen in water. Philos. Trans. Roy. Soc. 19, 254-259.
25 Buonanni, F. (1691). Observationes circa viventia, quae in rebus non viventibus reperiuntur, cum micrographia curiosa.
26 Anonymus (1703). Philos. Trans. 23, Nr. 284.
27 Joblot, L. (1718). Descriptions et usages de plusieurs nouveaux microscopes.
28 Baker, H. (1753). Employment of the Microscope.
29 Rösel von Rosenhof, A.J. (1755). Der monatlich-herausgegebenen Insecten-Belüstigung dritter Theil.
30 Müller, O.F. (1773). Vermium terrestrium et fluviatilium.
31 Müller, O.F. (1786). Animalcula infusoria, fluviatilia et marina.
32 Vgl. Ratcliff, M.J. (1999). Temporality, sequential iconography and linearity in figures: the impact of the discovery of division in infusoria. Hist. Philos. Life Sci. 21, 255-292: 264.
33 Coleridge, S.T. (1817). Biographia literaria: 87 (Kap. IV).
34 Oken, L. (1805). Die Zeugung: 22.
35 a.a.O.: 22f.
36 Vgl. Klein, M. (1936). Histoire des origines de la théorie cellulaire: 19f.
37 Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, 3 Bde., Bd. 2: 25; vgl. ders. (1810/31). Lehrbuch der Naturphilosophie: 154 (§955).
38 Röschlaub, A. (1803). Physiologische Fragmente. Magazin zur Vervollkommnung der Medizin 8, 361-418: 378.
39 Oken, L. (1805). Abriß des Systems der Biologie: 94.
40 Oken (1810): 25.
41 a.a.O.: 27.
42 a.a.O.: 28.
43 a.a.O.: 29.
44 Röschlaub (1803): 378.
45 Oken, L. (1808). Über das Universum als Fortsetzung des Sinnensystems: 29.
46 Oken (1810): 33
47 a.a.O.: 25.
48 Krug, W.T. (1829). Allgemeines Handwörterbuch der philosophischen Wissenschaften, Bd. 4: 295.
49 Morowitz, H.J. (1992). Beginnings of Cellular Life. Metabolism Recapitulates Biogenesis: 88.
50 Ehrenberg, C.G. (1838). Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen – ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur.
51 Dujardin, F. (1835). Recherches sur les organismes inférieurs. Ann. Sci. Nat. Zool., sér. 2, 4, 343-377: 368.
52 Meyen, F.J.F. (1839). Einige Bemerkungen über den Verdauungs-Apparat der Infusorien. Müllers Arch. 1839, 74-79: 76.
53 Barry, M. (1843). On fissiparous generation. Proc. Roy. Soc. 4, 441-442.
54 Siebold, C.T.E. von (1845). Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere; vgl. ders. (1849). Ueber einzellige Pflanzen und Thiere. Z. wiss. Zool. 1, 270-294.
55 Huxley, T.H. (1853). The cell-theory. Brit. Foreign Medico-Chirurgical Rev. 12, 285–314; vgl. Théodoridès, J. (1972). Etat des connaissances sur la structure des Protozoaires avant la formulation de la théorie cellulaire. Rev. Hist. Sci. 25, 27-44: 35; Richmond, M.L. (2002). Thomas Henry Huxley's developmental view of the cell. Nature Rev. Mol. Cell Biol. 3, 61-65.
56 Dobell, C.C. (1911). The principles of protistology. Arch. Protistenk. 23, 269-311; vgl. Corliss, J.O. (1989). The protozoon and the cell: a brief twentieth-century overview. J. Hist. Biol. 22, 307-323.
57 Fauré-Frémiet, E. (1957). Organismes, cellules, molécules. Le cas des infusoires ciliés. Biol. Jahrb. 1957, 47-55: 49.
58 Walther, P.F. (1807). Physiologie des Menschen, 2 Bde.: I, 86.
59 Dujardin, F. (1840). Mémoire sur une classification des Infusoires en rapport avec leur organisation. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 11, 281-286.

60 a.a.O.: 283.
61 Perty, J.A.M. (1852). Zur Kenntnis kleinster Lebensformen: 137.
62 Cohn, F.J. (1853). Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Infusorien, II. Ueber den Eucystierungsprocess der Infusorien. Z. wiss. Zool. 6, 253-281: 273.
63 Hausmann, K. (1985). Protozoa. In: Siewing, R. (Hg.). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 2. Systematik, 59-111: 59.
64 Bütschli, O. (1887-89). Protozoa. In: Bronn, H.G. (Hg.). Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 1.
65 Chatton, E. (1925). *Pansporella perplexa*, amoebien à spores, protégées parasite des daphnies. Réflexions sur la biologie et la phylogénie des protozoaires. Ann. Sci. Nat. Zool. (sér. 10) 8, 5-84: 76f.; vgl. Sapp, J. (2005). The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology. Microb. Molec. Biol. Rev. 69, 292-305.
66 Copeland, H.F. (1938). The kingdoms of organisms. Quart. Rev. Biol. 13, 383-420.
67 Honigberg, B.M. et al. (1964). A revised classification of the phylum Protozoa. J. Protozool. 11, 7-20.
68 Levine, N.D. et al. (1980). A new revised classification of the Protozoa. J. Protozool. 27, 37-58.
69 Corliss, J.O. (1984). The kingdom Protista and its 45 phyla. BioSystems 17, 87-126; ders. (1994). An interim utilitarian ('user-friendly') hierarchical classification and characterization of the protists. Acta Protozool. 33, 1-51; ders. (1995). The need for a new look at the taxonomy of the protists. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 45, 27-35.
70 Wrisberg, H.A. (1765). Observationum de animalculis infusoriis natura.
71 Ledermüller, M.F. (1760). Mikroskopischer Gemüths- und Augen-Ergötzung erstes Fünfzig: 88.
72 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 283.
73 Goldfuß, G.A. (1818). Probe aus Goldfuß Handbuch der Zoologie. Isis 1818, 1670-1676: 1671.
74 Goldfuß, G.A. (1817). Ueber die Entwicklungsstufen des Thieres. Omne vivum ex ovo: 21.
75 ebd.
76 Goldfuß (1818): 1671.
77 a.a.O.: 1673-76.
78 Goldfuß, G.A. (1826). Grundriß der Zoologie: 42.
79 Oken, L. (1805). Die Zeugung: 22.
80 Goethe, J.W. von (ca. 1816). Der Inhalt bevorwortet (LA I, 9, 11-14): 13.
81 [Oken, L.] (1815). [Rez. Link, H.F. (1814). Ideen zu einer philosophischen Naturkunde]. Jenaische allgemeine Literatur-Zeitung 12 (1), 228-232: 230.
82 Siebold, C.T.E. (1848). Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere: 3.
83 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 42.
84 Owen, R. (1859). Palaeontology. In: Encyclopaedia Britannica, 8th ed. 17, 91-176; vgl. Rothschild, L.J. (1989). Protozoa, Protista, Protoctista: What's in a name? J. Hist. Biol. 22, 277-305.
85 Fries, E.M. (1821). Systema mycologicum, Bd. 1: xx.
86 Sprengel, K. (1822). [Rez. Fries, E.M. (1821). Systema mycologicum, Bd. 1]. In: ders. (Hg.). Neue Entdeckungen im ganzen Umfang der Pflanzenkunde, Bd. 3, 265-280: 267.
87 Endlicher, S. (1836-41). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita: 1.
88 Haeckel, E. (1868/89). Natürliche Schöpfungs-Geschichte: 420.
89 Hogg, J. (1861). On the distinctions of a plant and an animal, and on a fourth kingdom of nature. Edinburgh New Philos. J. (N.S.) 12, 216-225.
90 Copeland, H.F. (1956). The Classification of Lower Organisms; Margulis, L. (1981). Symbiosis in Cell Evolution; Margulis, L. & Schwartz, K.V. (1982/88). Five Kingdoms.
91 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 203.
92 Dobell, C.C. (1911). The principles of protistology. Arch. Protistenk. 23, 269-311; vgl. auch schon Anonymus (1873). North Amer. Rev. (Oct.): 258 (nach OED); Anonymus (1876). Amer. Nat. 10, 64.
93 Copeland, H.F. (1938). The kingdoms of organisms. Quart. Rev. Biol. 13, 383-420.
94 Copeland (1956).
95 Whittaker, R.H. (1969). New concepts of kingdoms of organisms. Science 163, 150-160.
96 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 460; vgl. Achiv für Protistenkunde (Jena, Stuttgart) 1.1902-148.1997.
97 Haeckel (1866): I, 21.
98 Anonymus (1882). Rev. Philos. 14, 116.
99 Anonymus (1883). Nature 28, 583; Anonymus (1903). Protozoa. Amer. Nat. 37, 214-216: 214.
100 Priestley, E. (1904). What the French doctors saw. 19th Century Dec. 1904, 892-904: 901; Kisskalt, K. & Hartmann, M. (1907). Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie.

Literatur

Nägler, K. [1918]. Am Urquell des Lebens. Die Entdeckung der einzelligen Lebewesen von Leeuwenhoek bis Ehrenberg.
Cole, F.J. (1926). History of Protozoology.
Lechevali, H.A. & Solotorovsky, M. (1965). Three Centuries of Microbiology.
Théodoridès, J. (1972). Etat des connaissances sur la structure des protozoaires avant la formulation de la théorie cellulaire. Rev. Hist. Sci. 25, 27-44.
Collard, P. (1976). The Development of Microbiology.
Rothschild, L.J. (1989). Protozoa, Protista, Protoctista: What's in a name? J. Hist. Biol. 22, 277-305.
Churchill, F.B. et al. (1989). Toward the History of Protozoology. J. Hist. Biol. 22(2).
Wainwright, M. & Lederberg, J. (1992). History of microbiology. In: Encycolpedia of Microbiology, vol. 2, 419-437.
Schlegel, H.G. (1999). Geschichte der Mikrobiologie.

Empfindung

Das Substantiv ›Empfindung‹ (spätmhd. ›enphindunge‹) ist von dem Verb ›empfinden‹ (ahd. ›intfindan‹, mhd. ›empfinden‹) abgeleitet. Das deutsche Wort ›empfinden‹ ist eine Zusammensetzung aus dem Präfix ›ent-‹, das meist für eine Trennung oder Entgegensetzung steht, und dem Verb ›finden‹ – als ursprüngliche Bedeutung gilt damit »herausfinden, wahrnehmen«. Im wissenschaftlichen Kontext wird das Wort als Übersetzung des lateinischen ›sentire‹ »fühlen, empfinden, wahrnehmen« verwendet. Während bei dem lateinischen Wort ein unmittelbarer etymologischer Bezug zu den Sinnen (lat. ›sensus‹) besteht und damit eine Verbindung zu den auf die Wahrnehmung der Außenwelt gerichteten Organen eines Organismus hergestellt ist, ist dies bei dem deutschen Wort nicht der Fall. Dieses betont in seiner heutigen Bedeutung sogar im Gegenteil den inneren, körpereigenen oder seelischen Ursprung des Vorgestellten. Allerdings hat auch das französische und englische Wort ›sentiment‹ das Bedeutungsfeld der auf die Außenwelt gerichteten Wahrnehmung weitgehend verlassen.

Die spätere wissenschaftliche Entsprechung zu dem deutschen ›Empfindung‹, das Wort ***Sensibilität*** (lat. ›sensibilitas‹), lässt sich bereits vereinzelt im spätantiken Latein nachweisen (im 4. Jahrhundert bei Ambrosiaster: »spiritus, qui est ventus, quem et sensibilitas capit et auris audit«[1]; im 6. Jahrhundert bei Fulgentius).[2] Es ist abgeleitet von dem Adjektiv ›sensibilis‹, das im klassischen Latein sowohl eine passive Bedeutung im Sinne von »wahrnehmbar, sichtbar« (bei Vitruv und Seneca[3]) als auch eine aktive Bedeutung im Sinne von »wahrnehmungsfähig, mit Sinnen begabt« (bei Apuleius[4]) haben kann. In der Terminologie der Scholastik ist die ›sensibilitas‹ dem mittleren Seelenvermögen der Wahrnehmung zugeordnet. Die platonische und aristotelische Unterscheidung von mehreren Seelenteilen wird übersetzt in die Differenzierung zwischen der *potentia vegetabilis*, *potentia sensibilis* und *potentia rationalis* (bei Albertus Magnus: »Una est anima in homine, cuius potentiae sunt vegetabilis, sensibilis, rationalis in una substantia fundatae«[5]) oder *anima vegetativa*, *anima sensitiva* und *anima intellectiva* (bei Thomas von Aquin[6]). Thomas unterscheidet außerdem die auf die Erkenntnis bezogene *sensibilitas* von der allein die körperliche Lust und Unlust betreffenden *sensualitas*.[7] Im Französischen erscheint das Adjektiv ›sensible‹ zuerst Ende des 13. Jahrhunderts bei Brunetto Latini in der aktiven Bedeutung »mit Empfindsamkeit begabt«.[8] Das Wort erscheint bis ins 17. Jahrhundert allerdings im Französischen nicht häufig; bei M. de Montaigne sind sechs Nachweise gezählt worden, drei in der aktiven und drei in der passiven Bedeutung.[9]

Die spätere einschlägige medizinisch-physiologische Bedeutung der nervlichen Erregbarkeit erlangt das Wort im frühen 14. Jahrhundert (das französische ›sensibilité‹ findet sich bereits 1314 zur Bezeichnung der Empfindlichkeit der Nerven gegenüber Reizen: Mondeville 1314: »L'excellent sensibleté que le nerf ot [eut]«[10]; im lateinischen Original 1306-20: »excellentem sensibilitatem nervi simplicis obtemperat et obtundit«[11]; vgl. »Ceux [nerfs] qui nessent du cervel, sont diz sensitis«[12]; vgl. auch: Lanfrank: »Les nerfz de la teste [tête] sont appelez sensibles, et si ne sont ilz pas du tout sans mouvement«[13]).

Seit ihren begrifflichen Anfängen stellt die Sensibilität ein Konzept dar, das einen Prozess bezeichnet, der zwischen physisch-physiologischen und psychisch-geistigen Vorgängen liegt.[14]

Die Empfindung ist das Vermögen, innere und äußere Zustände oder Ereignisse im Körper so zu repräsentieren und zu verarbeiten, dass sie als Auslöser funktionaler Verhaltensweisen wirksam werden können.

Nerv (griech.) *381*
Sensibilität (Ambrosiaster 4. Jh.) *373*
Empfindung (spätmhd.) *373*
Neurologie (Riolan 1618) *385*
Nervensystem (Willis 1664) *385*
Nervenphysiologie (von Humboldt 1797) *385*
vegetatives Nervensystem
(Röschlaub 1806; Wolf 1806) *385*
Nervenzelle (Schwann 1839) *383*
Neurophysiologie (Moos 1841) *385*
Dendrit (His 1889) *384*
Neuron (Waldeyer 1891) *383*
Axon (Kölliker 1896) *384*
Synapse (Sherrington 1897) *384*
autonomes Nervensystem (Langley 1898-99) *385*
Aktionspotenzial (Boruttau 1906) *383*
Prähension (Whitehead 1926) *380*

Antike

Bei den Autoren der griechischen Antike liegt keine strikte terminologische Unterscheidung von Empfindung und Wahrnehmung (»αἴστησις«) vor. Für Aristoteles ist es eine eigene Seele, die die Wahrnehmung bzw. Empfindung der Organismen ermöglicht (»αἰσθητική ψυχή«[15]). Die Empfindung wird dabei in besonderer Verbindung zur Fortbewegung gedacht: Ausgelöst durch äußere Wahrnehmungen bilden Empfindungen die Motivationsgrundlage für Fortbewegungen. Weil die Pflanzen nicht die Fähigkeit

Abb. 92. Reizleitung von einem peripheren Organ zum Gehirn bei der Empfindung von Hitze. Im Gehirn erfolgt eine Verarbeitung des Reizes in dem Areal F und eine Freisetzung von Lebensgeistern, die zu einer Aktivierung der Beinmuskeln und einem Zurückziehen des Fußes führt. Der ganze Vorgang vollzieht sich nach Descartes rein mechanisch. Bei dem Gehirnareal F handelt es sich daher um einen Hirnventrikel, nicht um die Zirbeldrüse, die bei Descartes allein für seelische, d.h. kognitive Verarbeitungprozesse zuständig ist, nicht aber für einfache Reflexe (aus Descartes, R. (1632). Traité de l'homme (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 119-202): Fig. 7).

zur Ortsbewegung besitzen, sie sich also z.B. nicht auf die von Vorstellungen begleitete Suche nach Nahrung begeben können, werden ihnen auch keine Empfindungen zugeschrieben. Wie bei der leblosen Materie selbst liegt auch bei den Pflanzen nach Aristoteles allein ein Erleiden der äußeren Einwirkungen vor.[16] Das Absprechen der Sinnlichkeit und des Empfindungsvermögens bei Pflanzen bildet bis zur Renaissance (und darüber hinaus) die anerkannte Lehrmeinung.[17]

Renaissance

Die Wiederbelebung der Naturforschung in der Renaissance führt zwar auf der einen Seite zur Entwicklung von detaillierten Theorien der Wahrnehmungs- und Empfindungsvermögen bei Lebewesen. Diese Theorien schließen auch die Zuschreibung von sinnlicher Empfindung und Bedürfnissen bei Pflanzen ein, so durch B. Telesius[18] und T. Campanella[19]. Auf der anderen Seite werden diese Leistungen einem Streben nach Selbsterhaltung untergeordnet, das selbst der anorganischen Materie zukommen soll – bei Campanella wird sogar die Materie selbst mit einem Empfindungsvermögen ausgestattet[20]. Die Empfindung der Materie ergibt sich in dieser Konzeption als Konsequenz eines allgemeinen Konsenses aller Dinge mit allen; die Empfindung der Pflanzen zeigt sich z.B. in der Korrespondenz ihrer Bewegungen mit dem Stand der Sonne.

Bereits im 16. Jahrhundert kündigt sich die sachliche, wenn auch noch nicht terminologische Abgrenzung der Empfindung gegenüber der Wahrnehmung an. Telesius versteht unter der Empfindung (»sensus«) eine Aufnahme (»perceptio«) von Eindrücken[21]; O. Casmann betont den aktiven Charakter dieser Aufnahme[22]; Campanella verbindet ihn mit einer Affektion (»passio«)[23]. Es rückt damit das psychische Erleben in das Zentrum des Empfindungsbegriffs. Im Unterschied zur Wahrnehmung als einem *Vorgang* steht bei der Empfindung der psychische *Inhalt* im Mittelpunkt.[24]

Descartes und das 17. Jh.

Genauer unterscheidet R. Descartes um die Mitte des 17. Jahrhunderts Wahrnehmungen (»perceptions«), die von der Außenwelt durch eine Anregung der Sinne stammen, von solchen, die durch innere Ereignisse von Teilen des Körpers herrühren, wie z.B. Schmerzen oder Hunger.[25] Beide gelangen nach Descartes vermittels der Nerven (»nerfs«) zur Seele. Und beide nennt er auch ›Empfindungen‹ (»sentimens«[26]). Die sinnliche Wahrnehmung als solches ist für Descartes dunkel und verworren[27], und damit von der vernünftigen Einsicht unterschieden. Ähnlich wie Aristoteles ist auch Descartes bereit, den Tieren Empfindungen (sinnliche Wahrnehmungen: »sensus«) zuzugestehen, ohne ihnen damit aber schon Vernunftbegabtheit einzuräumen (vgl. seinen Brief an H. More vom 5.2.1649[28]; ähnlich auch 1677 B. Spinoza[29]). Biologen schließen sich in dieser Sache Descartes an, so dass der Empfindungsbegriff für die Biologie fruchtbar gemacht wird und sich die Auffassung durchsetzt, dass die Mensch-Tier-Schranke nicht am Empfindungsbegriff festzumachen ist.

Zwar wird die Verschiedenheit von Empfindung und Wahrnehmung immer wieder betont, eine allgemein akzeptierte Bestimmung der Begriffe etabliert sich aber weder bei Philosophen noch bei Biologen und Psychologen. Sowohl Wahrnehmungen als auch Empfindungen werden nicht allein auf den Akt des Aufnehmens von Etwas begrenzt, sondern es wird mit ihnen eine Weiterverarbeitung des Aufgenommenen durch höhere geistige Vermögen als die reine Sinnlichkeit konzipiert. Die ↑Wahrnehmung (Perzeption), sofern sie klar und distinkt erfolgt, hat allerdings schon bei Descartes eine enge Verbindung zum Begriff der Wahrheit.[30]

Die Differenzierung von Empfindung und Wahrnehmung im späteren 17. Jahrhundert wird durch die

Vorstellung des Wahrnehmungsvorgangs als eines gestuften Prozesses geleitet. Einflussreich werden die Theorien von G. Berkeley und N. Malebranche, nach denen die Empfindungen unmittelbar aus einem Reiz hervorgehen, und die Wahrnehmungen im Anschluss daran erst durch Empfindungen erzeugt werden. Bereits die Empfindungen werden aber so konzipiert, dass sie ein fühlendes Wesen (»sentient being«) voraussetzen.[31] Zu Beginn des 18. Jahrhunderts stellt für G.W. Leibniz die Empfindung (»sentiment«) als eine Vorstellung der Seele das höherstufige Erkenntnisvermögen dar, weil sie im Gegensatz zur Wahrnehmung (»perception«) mit Erinnerung verbunden sei.[32]

Beginnende Physiologie der Empfindung im 18. Jh.
Auch in der Biologie des 18. Jahrhunderts wird der Begriff der Empfindung (Sensibilität) in Abgrenzung zur einfachen Reizbarkeit für eine organische Leistung verwendet, bei der komplexere Reaktionen erfolgen, die mit der postulierten »Seele« in Zusammenhang gebracht werden. Nicht in Bezug auf die Ursache der Erregung, sondern im Hinblick auf die Wirkung auf den Organismus unterscheidet der Schweizer Mediziner und Naturforscher A. von Haller nach seinen Reizversuchen an Tieren 1752 zwischen *Irritabilität* und *Sensibilität*.[33] Übersetzt wird dieses Begriffspaar seit Beginn der 1760er Jahre mit ›Reizbarkeit‹ (»Reitzbarkeit«) und ›Empfindlichkeit‹.[34] Irritabilität und Sensibilität sind für Haller zwei nebeneinander stehende Phänomene, die an jeweils verschiedene Teile eines lebenden Körpers gebunden sind. Sie bezeichnen grundsätzlich verschiedene Reaktionsweisen dieser Teile auf äußere Reize (z.B. Berührung): Irritabel (reizbar) ist ein Körperteil, wenn er sich nach Reizung verkürzt; sensibel (empfindlich) ist er, wenn durch seine Reizung eine komplexere Lebensäußerung, wie z.B. Schmerz oder Unruhe, hervorgerufen wird. Nur die durch Sensibilität hervorgerufene Bewegungsart von Körperteilen ist nach Haller durch die Seele vermittelt. Haller ordnet die Irritabilität der Muskelfaser zu, die Sensibilität dagegen den Nerven. Methodisch problematisch ist allerdings die Unterscheidung der beiden Wirkungen, die die Reizungen nach sich ziehen: Denn auch die Sensibilität als Folge der Beteiligung der Seele bestimmt Haller operational nicht anders als durch die beobachteten Bewegungen der Versuchsorganismen.

Die Unterscheidung von Irritabilität und Sensibilität ist bis ins 19. Jahrhundert eine für viele physiologische Untersuchungen leitende Differenzierung. Aufschlussreich für das Verständnis der Unterscheidung ist die Erläuterung, die der Physiologe C. Bernard 1878 gibt. Nach Bernard ist die Irritabilität

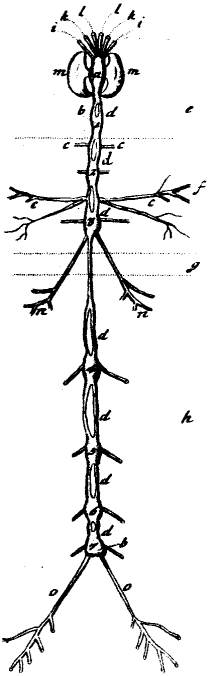


Abb. 93. Das frei präparierte Nervensystem einer Honigbiene (aus Swammerdam, J. [1679]. Bybel der Natuure (Amsterdam 1737-38): Tab. XXII, Fig. 6).

eine isolierte *Eigenschaft* von Teilen des Organismus; die Sensibilität dagegen eine *Funktion*, die die Teile in das differenzierte System des Organismus integriert.[35]

In der philosophischen Terminologie des späten 18. Jahrhunderts bezeichnet die Empfindung eine Fähigkeit, die sowohl von der nach außen gerichteten Sinneswahrnehmung abhängt als auch auf die Selbsterkenntnis bezogen ist. Bei J.-J. Rousseau heißt es 1765: »Nous ne sommes assurés de notre existence que par des sensations. C'est la faculté de sentir qui nous rend présens a nous-mêmes«.[36] Im gleichen Jahr versteht D. Diderot die Sensibilität als eine universale Eigenschaft der Materie (»La sensibilité, c'est une propriété universelle de la matière«[37]) – er distanziert sich damit von seiner älteren Auffassung, nach der allein den »organischen Molekülen« eine Sensibilität zukomme[38]. I. Kant bezeichnet die über die Sinnesorgane vermittelte Bindung der Organismen an ihre Umwelt 1798 als »Organempfindung«; er versteht sie im Sinne »äußerer, von der Natur für das Thier zum Unterscheiden der Gegenstände zubereiteten Eingänge«.[39] Die Empfindung beruht für Kant zwar auf der Erregung der Sinnlichkeit durch äußere Din-

ge, sie sei die »Wirkung eines Gegenstandes auf die Vorstellungsfähigkeit, sofern wir von demselben afficirt werden«[40] und insofern »empirisch«[41], und sie werde auch »zum Erkenntniß der Objecte außer uns gebraucht«[42]; sie drücke aber andererseits »das bloß Subjective unserer Vorstellungen der Dinge außer uns aus«[43] und sei »gar keine objective Vorstellung«[44]. Dieses Verständnis der Empfindung als ein Vermögen, das zwischen dem Objektiven und dem Subjektiven steht, ist für die weitere Entwicklung kennzeichnend. Es zeigt sich auch bei Erasmus Darwin, der 1794 unter einer *Perzeption* sowohl eine Bewegung eines Sinnesorgans, die durch den Eindruck eines äußeren Gegenstandes hervorgerufen wird, als auch die Aufmerksamkeit auf diese Bewegung fasst.[45] Er entwickelt im Anschluss daran das Konzept eines »inneren Reizes«, also der Auslösung eines Verhaltens ohne äußeren Anlass durch innere Vorstellungen (↑Wahrnehmung). 1802 differenziert der Physiologe H.F. Autenrieth nach ihrem Ausgangspunkt zwischen zwei Arten der Empfindung: Die Empfindung sei entweder auf ein »äusseres Object« oder auf eine »Veränderung des Körpers selbst gerichtet«.[46]

Einige Biologen lehnen den Begriff der Empfindung für organische Prozesse dagegen ganz ab. J.C. Reil z.B. ist 1796 der Ansicht, die Erforschung der Natur zeige, dass »die Tiere keine Vorstellung, keine Sinne, keine Gefühle haben« und ihre »Bewegungen bloß tierisch, ohne Vorstellung und Bewußtsein, durch äußere Reize und durch die Fortpflanzung dieser äußeren Reize im Innern des Körpers entstehen«.[47] Die Tiere seien deshalb »ohne Empfindung«.[48] Diese Feststellung hindert Reil aber nicht, später zwischen »Empfindungs- und Bewegungs-Reizen« zu unterscheiden.[49] Neben ›Reiz‹ und ›Reizbarkeit‹ etablieren sich am Ende des 18. Jahrhunderts die Ausdrücke ›Erregung‹ und ›Erregbarkeit‹ in der physiologischen Terminologie (↑Wahrnehmung).

Empfindung bei Pflanzen?

Ob die Empfindung eine Fähigkeit ist, die allein den Tieren eigen ist, oder ob sie allen Lebewesen zukommt, ist eine Frage, die seit dem 17. Jahrhundert intensiv diskutiert wird und bis in die Gegenwart terminologisch nicht entschieden ist. Die Empfindungsfähigkeit der Tiere ist dabei die meist unbestrittene Voraussetzung der Debatten. In Furetières Wörterbuch von 1690 wird die Sensibilität als eine charakteristische Eigenschaft der Tiere bezeichnet, die den Pflanzen gerade fehle (»La sensibilité est une qualité propre aux animaux, que n'ont point les végétaux«).[50] Ähnlich heißt es 1765 bei C. Bonnet (in der deutschen Übersetzung von 1804): »Ein Thier zu seyn, das heißt, eine empfindungsfähige Seele zu haben«[51]. Bei A.-N. Duchesne werden 1788 allgemein die Pflanzen (»Végétaux«) den sensiblen Organismen (»Corps organisés sensibles«) gegenübergestellt.[52] Und G.W.F. Hegel hält die Empfindung für »die *differentia specifica*, das absolut Auszeichnende des Tiers«.[53] Nach den im 18. Jahrhundert beliebten Stufenleiterlehren (↑Hierarchie), denen gerade auch Bonnet anhängt, nehmen einige Autoren aber eine nur graduelle Verschiedenheit von Pflanze und Tier an und schreiben folglich eine Empfindungsfähigkeit prinzipiell jedem lebenden Körper zu.[54]

Vielfach wird aber das Vermögen zur Empfindung den Pflanzen bestritten. Die Aberkennung einer pflanzlichen Empfindung wird nicht selten damit begründet, dass sie über keine Nerven verfügen[55] – von anderer Seite, so z.B. von A. von Humboldt, wird allerdings darauf hingewiesen, dass der noch nicht erfolgte Nachweis von Nerven bei Pflanzen nicht deren Abwesenheit beweise.[56] Und Mitte des 19. Jahrhunderts ist G.T. Fechner der Auffassung, dass selbst das Fehlen von Nerven bei Pflanzen nicht gegen ihre Empfindungsfähigkeit spricht, weil die Natur »analoge Zwecke durch verschiedenste Mittel zu erreichen liebt«.[57] In Ergänzung dieser Meinung bemerkt der Physiologe G. Haberlandt zu Beginn des 20. Jahrhunderts, die »Reizleitung als solche« sei die wesentliche Voraussetzung für ein Empfindungsvermögen, nicht die histologische Beschaffenheit des Reizleitungssystems.[58]

Empfindungen auch den Pflanzen zuzuschreiben bleibt aber eine Minderheitenmeinung. Ausdrücklich warnt J. Müller Mitte des 19. Jahrhunderts davor, den Pflanzen eine Empfindungsfähigkeit zuzuschreiben. Nach Müller empfinden die Pflanzen nicht, denn ihnen fehle das dafür nötige Bewusstsein: »Die Pflanzen sind reizbar, aber nicht empfindlich; so sind die Muskeln auch vom Körper getrennt noch reizbar, aber nicht empfindlich. Dass aber Empfindung in den Pflanzen stattfindet, kann ohne Aeusserungen des Bewusstseyns nicht statuirt werden«.[59] ›Bewusstsein‹ bildet in dieser Argumentation also eine wesentliche Komponente der Empfindlichkeit. Der Begriff des ↑Bewusstseins tritt damit an die Stelle des Begriffs der Seele bei Haller: Er differenziert die Reizbarkeit von der Empfindungsfähigkeit.

Bereits zuvor, zu Beginn des 19. Jahrhunderts, hat der Empfindungsbegriff eine Bedeutung für die Klassifikation der Lebewesen erhalten: In seiner großen Darstellung der wirbellosen Tiere teilt J.B. de Lamarck 1815 die Tiere in drei Gruppen: die empfindungslosen Tiere (»Animaux Apatique«, »Ils ne sentent point«: Infusorien, Polypen, radiärsymme-

trische Tiere und Würmer), die Tiere mit Empfindungsvermögen (»Animaux Sensibles«: Weichtiere, Ringelwürmer, Insekten, Krebstiere und Spinnen) und die intelligenten Tiere (»Animaux Intelligens«: die Wirbeltiere).[60] Vor allem solchen Tieren, die nicht zur aktiven Fortbewegung in der Lage sind, bestreitet Lamarck das Empfindungsvermögen (»il n'est pas vrai que tous les animaux soient doués de sentiment et de mouvement volontaire«).[61] Und auch nicht allen Tieren mit Nerven will er dieses Vermögen zugestehen (»pour sentir, il ne suffit point à un animal d'avoir des nerfs«).[62] Erst ein komplexes Nervensystem ermögliche eine Empfindung, so Lamarck. Empfindungen bringt Lamarck mit den Fähigkeiten des Wiedererkennens und Unterscheidens (»connaître et distinguer«) in Zusammenhang; diese Fähigkeiten seien für die ortsfesten Lebewesen unnütz und sogar gefährlich (»inutile et dangereuse«; »des facultés superflues«), denn die Nahrung komme zu ihnen selbst und sie müssten sie nicht aktiv auf- und aussuchen (»choisir«).[63] Konsequenterweise spricht Lamarck den standortfesten Pflanzen ebenso wie den niederen Tieren Empfindungsfähigkeit und Reizbarkeit ab.[64]

Im Gegensatz zu diesem eingeschränkten Empfindungsbegriff bei Lamarck ist es seit dem Ende des 18. Jahrhunderts verbreitet, die Empfindungsfähigkeit (Sensibilität) als ein Kriterium der Lebendigkeit (zumindest aller Tiere) zu verstehen. Die Empfindungsfähigkeit steht in dieser Hinsicht neben anderen basalen Lebensfunktionen wie der Erregbarkeit, Ernährung und Fortpflanzung. Ende des 18. Jahrhunderts ordnen u.a. F. Vicq-d'Azyr und C.F. Kielmeyer die Empfindungsfähigkeit in diese Reihe ein[65] (↑Leben: Tab. 164). Kielmeyer versteht dabei unter der »Sensibilität« »die Fähigkeit mit Eindrüken, die auf die Nerven oder sonst gemacht werden, gleichzeitig Vorstellungen zu erhalten«.[66]

19. Jh.: Empfindung als Nervenerregung

In der Perzeptionstheorie Descartes' bilden die Nerven eine wichtige anatomische Struktur, weil in ihnen die für die Auslösung von Bewegungen entscheidenden feinen Substanzen strömen (↑Selbstbewegung). Die Nerven bleiben in dieser Vorstellung aber doch der bloße Träger der Empfindung, und ihre Aktivität bildet nicht die Empfindung selbst. Dies ändert sich seit dem späten 18. Jahrhundert, indem eine Entwicklung beginnt, an dessen Ende eine Empfindung mit der Erregung von Nerven gleichgesetzt wird. Eine frühe Theorie dieser Art entwickelt 1749 D. Hartley: Danach beruhen Empfindungen auf bestimmten Aktivitäten von Nerven, nämlich Schwingungen von kleinen Teilchen in ihnen. Diese Schwingungen unterscheiden sich nach Hartley in Amplitude, Frequenz und Ort je nach Art der Empfindung.[67] Es wird damit nicht mehr ein zentrales Empfindungszentrum im Körper angenommen, sondern das Empfindungsvermögen wird dezentral auf das Nervensystem verteilt.

Einen weiteren Ausbau erfährt diese Theorie zu Beginn des 19. Jahrhunderts durch die Annahme der *Spezifität* einzelner Nerven für einen Erregungstyp, also von empfindungsspezifischen Nervenaktivitäten: Die Sehnerven transportieren eine Sehempfindung, die Tastnerven eine Tastempfindung etc. Gedanken zur Spezifität der Empfindungsbahnen finden sich seit der Antike. Dem Vorsokratiker Empedokles wird die Auffassung zugeschrieben, dass von den Dingen der Welt kleine Partikel ausströmen, die sich in ihrer Sinnesqualität unterscheiden. Die Sinnesorgane enthalten nach Empedokles kleine Poren, in die jeweils nur die ausströmenden Partikel ganz bestimmter Qualität hineinpassen, so dass eine spezifische Erregung erfolgt.[68] In der Neuzeit weist J. Hunter 1786 auf die Spezifität der Nerven hin: »Every nerve so affected as to communicate sensation, in whatever part of the nerve the impression is made, always gives the same sensation of that particular nerve«[69]. Eine genauere empirische Untersuchung erfährt dieses Prinzip erst im 19. Jahrhundert: J. Purkinje stellt 1823 fest, dass mechanischer Druck und elektrische Reizung in der Nähe des Auges einen Seheindruck erzeugen[70]; und C. Bell formuliert das Prinzip 1811 als ein allgemeines Gesetz[71]. Bekannt wird das Prinzip aber v.a. durch J. Müller als das später so genannte *Gesetz der spezifischen Sinnesenergie*: »Der Sinnesnerv auf jedweden Reiz, was immer einer Art, reagirend, hat die ihm immanente Energie; Druck, Friction, Galvanismus und innere organische Reizung, alle diese Dinge bewirken in dem Lichtnerven, was sein ist, Lichtempfindung, in dem Hörnerven, was dessen ist, Tonempfindung, Gefühl in dem Gefühlsnerven«[72]. In seinem ›Handbuch der Physiologie‹ formuliert Müller 1840: »Die Sinnesempfindung ist nicht die Leitung einer Qualität oder eines Zustandes der äusseren Körper zum Bewustsein, sondern die Leitung einer Qualität, eines Zustandes eines Sinnesnerven zum Bewustsein, veranlasst durch eine äussere Ursache, und diese Qualitäten sind, in den verschiedenen Sinnesnerven verschieden, die Sinnesenergieen«.[73] Die Empfindungen ergeben sich danach also nicht unmittelbar aus der Einwirkung äußerer Gegenstände und werden nicht mehr als Repräsentanten eines Gegenstandes der Außenwelt gesehen, sondern sind stets durch die Nerven eines Sinnesorgans und deren jeweils spezifische Sinnesqualitäten vermittelt. Bei Müller heißt es, »dass das Gefühl, der Schmerz, die Wollust, ein Zustand unserer Nerven ist und nicht

eine Eigenschaft der Dinge«.[74] Er stellt den Grundsatz auf, »dass wir durch äussere Ursachen keine Arten des Empfindens haben können, die wir nicht auch ohne äussere Ursachen durch Empfindung der Zustände unserer Nerven haben«.[75] Eine Empfindung wird auf diese Weise mit der Erregung von (sensorischen) Nerven identifiziert.

Ähnlich wie Müller betrachtet auch der Botaniker C.H. Schultz die Empfindung als eine Beziehung, die im Wesentlichen zwischen verschiedenen Teilen innerhalb eines Organismus besteht: »Empfindung ist auch überhaupt nur allein da möglich, wo eine centrale Beziehung aller Theile auf das eine Ganze Statt hat. Es ist der Begriff der Empfindung durchaus unzertrennlich von einer egoistischen Centralität. Denn er beruht eben auf der Beziehung aller peripherischen Eindrücke auf *eine* Mitte«[76]. Während den Tieren eine solche Mitte eigen ist, fehlt sie nach Schultz den Pflanzen, weil diese aus vielen aggregierten Teilen zusammengesetzt seien (↑Pflanze).

Kompliziert wird die terminologische Situation v.a. dadurch, dass die Untersuchungen an Reflexen, wie sie von M. Hall und J. Müller in den 1830er Jahren durchgeführt werden, Bewegungen nachweisen, die über Nerven und das Rückenmark vermittelt werden, die aber als mechanisch und ohne Beteiligung des Bewusstseins angesehen werden. Die Hallersche Zuordnung von Irritabilität zur Muskelfaser und Sensibilität zur Nervenfaser wird damit grundsätzlich fraglich. Der Physiologe M.J.P. Flourens schlägt 1823 vor, sowohl die Sensibilität als auch die Irritabilität als über Nerven vermittelte Vermögen anzusehen. Sensibilität betreffe aber im Unterschied zur Irritabilität im Bewusstsein ablaufende Prozesse.[77] Es stellt sich aber dann die Frage, wie der Begriff des ↑Bewusstseins in der physiologischen Forschung expliziert werden kann. Einen extremen Standpunkt nimmt E. von Hartmann Ende des 19. Jahrhunderts ein, wenn er aus der Empfindungsfähigkeit der Pflanzen auf ihr Bewusstsein schließt: »Das Zugeständnis von Empfindungen im Pflanzenleben reicht für sich allein schon vollständig aus, um Bewusstsein in der Pflanze zu sichern«[78]. Auch in der Gegenwart wird die Zuschreibung von Empfindungen im Sinne einer Selbstwahrnehmung manchmal als eine Form des Bewusstseins gewertet (»feeling consciousness«), das zumindest allen Tieren zukomme.[79]

Aufgrund seiner Verbindung zu theoretisch nicht geklärten Begriffen wie die des Bewusstseins oder der Seele wird das Konzept der Empfindung von einigen Autoren in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts (wie zuvor schon von J.C. Reil in den 1790er Jahren; s.o.) ganz abgelehnt. H. Dutrochet z.B. bezeichnet den Begriff 1824 als hemmend für den Fortschritt in der Physiologie und weist ihn der Psychologie zu.[80] Die Entwicklung bis ins 20. Jahrhundert nimmt dann auch den Lauf, dass der Begriff zur Erklärung biologischer Phänomene zunehmend in den Hintergrund tritt und damit auch in der Regel nicht mehr in den Listen der lebensdefinierenden Konzepte erscheint (↑Leben: Tab. 164).

Der Ausdruck verschwindet aber andererseits nicht vollständig aus dem Vokabular der Biologie. So nennt C. Gegenbaur 1859 das Nervensystem und die Sinneswerkzeuge allgemein die »Organe der Empfindung«.[81] Und G.H. Schneider verwendet 1880 den Ausdruck »Empfindungstriebe«, wenn die physische Berührung mit einem äußeren Gegenstand (durch Tasten) als Auslöser eines Verhaltens wirkt, und er grenzt die Empfindungstriebe von den »Wahrnehmungstrieben« ab, bei denen die Perzeption des Reizes über eine Distanz erfolgt (↑Verhalten: Tab. 298).[82] Der Tastsinn wird also dadurch ausgezeichnet, dass ihm im Gegensatz zu den anderen Sinnen die Qualität einer Empfindung zugeschrieben wird. Auch in der Zuschreibung zu einfachsten Lebewesen erscheint das Wort weiterhin, meist beiläufig. So spricht z.B. T.W. Engelmann 1882 von dem »Empfindungsvermögen der Bacterien für Licht«.[83]

Subjektivität und Objektivität der Empfindung

Die Identifizierung von Empfindungen mit Nervenaktivitäten bringt die besondere Schwierigkeit mit sich, dass auf diese Weise ein ursprünglich als (subjektive) Erlebnisqualität definiertes Phänomen zu einem objektiv-naturwissenschaftlichen Gegenstand wird, der nicht mehr genau dem ursprünglichen Phänomen entspricht. Klarster Ausdruck dieser Inkongruenz ist die Möglichkeit der Beschreibung von nicht wahrgenommenen oder nicht erlebten Empfindungen auf der neuen begrifflichen Grundlage. Diese Schwierigkeit wird bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts gesehen. So identifiziert G. Heermann 1835 die Empfindung weitgehend mit Nervenaktivitäten. Er definiert Empfindung als »die unmittelbare Wahrnehmung der Seele von dem Zustande des Körpers, namentlich des Nerven«[84]. Weil nicht jede Nerventätigkeit mit Vorstellungen begleitet ist, kann es nach Heermann auch eine »Empfindung ohne Vorstellung« geben, z.B. in dem Vorliegen von »Sinnesempfindungen«, die nicht bewusst sind, etwa dem Überhören einer Nachricht durch eine Person, die in eine Beschäftigung vertieft ist. In ähnlicher Weise ist T. Waitz 1849 der Meinung, dass der menschliche Organismus (ebenso wie jeder andere Organismus) »von der frühesten Zeit seines Lebens an nie ohne gewisse Empfindungen ist«;

diese könnten sich jedoch der »Selbstbeobachtung« und dem »Bewußtsein« entziehen, wenn dieses von anderen Gedanken, Gefühlen oder Begehren besetzt (»präoccupirt«) wird.[85] Empfindungen können danach also unbewusst sein, wenn sie von Bewusstseinsvorgängen überlagert werden. Die Gleichsetzung von Nervenerregung mit Empfindung hat zu verschiedenen terminologischen Vorschlägen zur weiteren Differenzierung geführt[86]: K. Fortlage unterscheidet 1875 zwischen nicht notwendig bewussten »Empfindungsinhalten« und dem »Bewusstsein«[87]; T. Lipps versteht 1903 unter »Empfindungsinhalten« »nur die einfachen, durch sinnliche Reize uns zuteil gewordenen Inhalte«, dagegen stellt er die »Wahrnehmungsinhalte« als »Komplexe von Empfindungsinhalten« und beschreibt die Wahrnehmung als das »Haben« dieser Inhalte und damit als ein höherstufiges Verarbeitungsstadium.[88]

Entgegen der ursprünglich starken Bindung des Konzepts der Empfindung an die Erregung einzelner Nerven plädiert W. Wundt 1896 dafür, Empfindungen und insbesondere Gefühle als Konstrukte anzusehen, die »Producte der Abstraction« seien und sich erst aus der Interaktion verschiedener Elemente des Nervensystems, und nicht bereits der Erregung isolierter Nerven ergeben.[89] Wundt unterscheidet zwischen zwei Arten von »psychischen Elementen«: auf der einen Seite den »Empfindungselementen«, die einen »objectiven Erfahrungsinhalt«, z.B. eine Wärme-, Kälte- oder Lichterfahrung darstellen; auf der anderen Seite den »Gefühlselementen«, die als »subjective Elemente« diese Empfindungen begleiten. Insbesondere die letzteren ergeben sich nach Wundt nicht unmittelbar aus einer nervlichen Erregung, sondern bilden einen »Bestandtheil eines in der Zeit verlaufenden psychischen Processes«[90]. S. Exner bezeichnet diese durch die Interaktion von Nerven erzeugten psychischen Phänomene 1894 als »secundäre Empfindungen«; sie entstünden »durch Wechselwirkung zweier oder mehrerer in nervösen Organen ablaufenden Erregungen«[91] und werden von den »primären Empfindungen«, die in unmittelbarem Zusammenhang von Sinnesdaten erscheinen, abgegrenzt (vgl. Abb. 96).

20. Jh.: Ausweitung der Wortbedeutung

Der Begriff der Empfindung wird gegen Ende des 19. Jahrhunderts wieder allgemeiner gefasst. Es verbreitet sich die Auffassung, auch den Pflanzen eine Empfindungsfähigkeit zuzuerkennen: »Wir können der Pflanze die Empfindung nicht absprechen«, schreibt C. von Nägeli 1884[92]; allein Vorstellungen und Erinnerungen fehlten den Pflanzen. Was genau mit der Empfindungsfähigkeit gemeint ist, bleibt aber weiterhin unklar. F. Noll bezieht die Empfindung 1896 auf ein »Körpergefühl«, das auch den Pflanzen eigen sei, insofern sie »ein gewisses Empfindungsvermögen für die Lage der eigenen Körperteile, an sich und zu einander«[93] besitzen.

Eine wichtige Rolle spielen die Empfindungen der Freude und des Schmerzes in den frühen verhaltensbiologischen Theorien am Ende des 19. Jahrhunderts. Nach C. Lloyd Morgan bilden Freude (»pleasure«) und Schmerz (»pain«) das psychologische Äquivalent für das biologische Ziel der Selbst- und Arterhaltung, insofern sie das Individuum für die Ausrichtung ihres Verhaltens auf diese Ziele motivieren. Die Erlangung von Freude und die Vermeidung von Schmerz seien das Verhaltensziel in psychologischer Hinsicht (»the purpose of behaviour as viewed from the psychological aspect«): »The biological end of animal conation is racial survival; its psychological end is individual satisfaction. And the two ends are, in the main and broadly speaking, consonant«.[94]

Als allgemeines Lebensmerkmal wird die Empfindungsfähigkeit auch den universalen Lebenselementen, den Zellen, zugeschrieben. Bei dem Botaniker J. Reinke heißt es, »unleugbar wohnt Empfindung auch jeder Pflanzenzelle inne«[95]. E. Haeckel entwickelt 1878 eine »Cellular-Psychologie« und meint von »Zellseelen« sprechen zu können, weil alle Zellen über Empfindungen verfügen.[96]

Der weite Empfindungsbegriff des ausgehenden 19. Jahrhunderts erfährt eine Einengung im Zusammenhang mit dem Versuch der Begründung einer philosophischen Anthropologie in den 1920er Jahren. M. Scheler spricht den Pflanzen eine Empfindung mit dem klassischen Argument ab, bei ihnen liege kein Gedächtnis und kein Zentrum vor, an das die Organ- und Bewegungszustände zurückgemeldet werden könnten.[97] Ähnlich sieht es H. Plessner, wenn er schreibt »Empfindung und Handlung (d.h. durch Assoziation modifizierbare, zentral vermittelte Bewegungen) widersprechen dem Wesen offener Form«[98], das für die Pflanze charakteristisch sei (↑Pflanze): »Pflanzen als offenen Formen fehlt eine zentral vermittelte Steuerung ihrer Bewegungen. Ihnen fehlt eine zentrale Repräsentation ihres Organismus«[99]. H. Conrad-Martius schließt daran an und argumentiert, Pflanzen könnten auf die Empfindungsfähigkeit verzichten, weil sie sie nicht »nötig haben«.[100] Weil die Pflanze nicht psychisch, sondern bloß physiologisch organisiert sei, habe »eine Empfindungsfähigkeit gar keine lebensmäßig sinnvolle Stelle in ihr«[101].

Eine erneute Gegenbewegung mit der Zielrichtung, auch den Pflanzen eine Empfindung zuzu-

schreiben, erfolgt seitens einiger »Exzentriker der Pflanzenseele im 20. Jahrhundert«[102]. Unter ihnen befindet sich der Physiker J.C. Bose, der mit großem apparativem Aufwand den Pflanzen zu Leibe rückt und als Ergebnis seiner Untersuchungen konstatiert, dass der Wahrnehmungsbereich der Pflanzen größer als der menschliche sei und Pflanzen ein definiertes Nervensystem besäßen.[103] Von Seiten der akademischen Forschung werden Boses Ergebnisse entweder ignoriert oder – soweit sie nachgeprüft werden – als nicht reproduzierbare »Apparateschwankungen« dargestellt.[104] Ein ähnliches Schicksal erfahren die Versuche C. Backsters, den Pflanzen eine Empfindung nicht nur für den eigenen Körper, sondern auch den anderer Organismen zuzuschreiben – Pflanzen sind nach Backster zu einer Form von Mitleid in der Lage. Er meinte, eine Änderung der elektrischen Aktivität der Blätter einer Pflanze messen zu können, wenn er in ihrer Gegenwart Garnelen in kochendem Wasser tötete.[105] Genauere Wiederholungen der Versuche Backsters konnten allerdings keine Bestätigung seiner Ergebnisse liefern.[106]

Die Frage, ob Pflanzen oder selbst Mikroorganismen zu Empfindungen in der Lage sind, bleibt bis in die Gegenwart umstritten. Dies hängt in erster Linie mit dem unklaren Begriff der Empfindung zusammen. So sehen sich manche Mikrobiologen berechtigt, auch Bakterien ein Empfinden zuzuschreiben, weil sich auch bei ihnen komplizierte Mechanismen der Signalübermittlung und Kommunikation finden (Shapiro 2007: »even the smallest cells are sentient beings«).[107]

Empfindung als bioethisches Kriterium

In der neueren bioethischen Debatte gewinnt der Begriff der Empfindung insofern eine Bedeutung, als den frühen Stadien in der Entwicklung eines Organismus, z.B. des Menschen, – ebenso wie den Pflanzen – zwar Leben zugesprochen wird, nicht aber Empfindung. Die Empfindungsfähigkeit gilt als ein – zumindest notwendiges, wenn auch nicht hinreichendes – Kriterium für die ethische Schutzwürdigkeit eines Lebewesens, so dass den Pflanzen und frühen Entwicklungsstadien des Menschen auf dieser Basis keine ethische Relevanz zukommt.[108] Weitgehend ungeklärt bleibt dabei aber meist, was denn genau unter ›Empfindung‹ verstanden werden soll. Der Begriff verharrt weitgehend in der ambivalenten semantischen Situation, in der er sich seit Ende des 19. Jahrhunderts befindet: Einerseits sind Empfindungen subjektive Erlebnisqualitäten, andererseits sind sie physiologisch als Nervenaktivitäten analysierbar. Eine genaue neurophysiologische Beschreibung derjenigen Nervenaktivitäten oder komplexen Muster von neuronalen Zuständen, die dem subjektiven, introspektiven Erleben einer Empfindung entsprechen, steht noch aus.

Der Begriff der Empfindung kommt außerdem nicht selten ins Spiel, wenn es darum geht, die natürlichen Lebewesen von künstlichen Maschinen abzugrenzen. Als Antwort auf die befürchtete Nivellierung der Grenze zwischen Lebewesen und Technik wird ein neuer, »lebensweltlicher Lebensbegriff«[109] vorgeschlagen, der als Alternative zum biologischen Begriff mit seiner Zentrierung um Stoffwechsel, Mutation und Reproduktion verstanden wird. Als zentrale Bestimmungsstücke dieses Lebensbegriffs werden angegeben: leibliche Empfindungen, z.B. »Schmerzempfindungen (bohrende Kopfschmerzen etwa), Geschmacksempfindungen (des Bitteren, Scharfen, Süßen usf.), Druckempfindungen« (Kambartel 1996)[110] bzw. »Wahrnehmung oder Empfindung [...]. Denn das Auftreten von Wahrnehmung und Empfindung in der Natur stellt den ersten wesentlichen Sprung über die funktionale Organisation hinaus dar« (Krebs 2000)[111]. Wesentlich sei dabei die Fähigkeit eines privilegierten Zugangs zu sich selbst bei den im eigentlichen Sinne lebenden Organismen, ein »Leben mit Innenseite«.[112] Kritisch lässt sich dagegen einwenden, dass ›Wahrnehmung‹ und ›Empfindung‹ Begriffe sind, die im heutigen Sprachgebrauch immer weniger auf die Welt der Lebewesen eingeschränkt sind. So ist es geläufig, bei Tastaturen von einer Druckempfindlichkeit zu sprechen, und auch die Rede von lichtempfindlichen Zellen bei Maschinen ist verbreitet.[113] Der Begriff der Empfindung dient damit also verstärkt dazu, nicht die Differenz, sondern gerade die Ähnlichkeit von Lebewesen und Maschinen zu markieren.

Nicht alle Biophilosophen gehen andererseits überhaupt so weit, Tieren Empfindungen im eigentlichen Sinne zuzusprechen. So ist P. Carruthers der Auffassung, Tiere würden nicht über ein phänomenales Bewusstsein und damit ein bewusstes Schmerzempfinden verfügen; aufgrund ihrer fehlenden kognitiven und sprachlichen Kompetenzen seien die Tiere nur zu einem unbewussten Leiden ohne Subjektivität (»suffering without subjectivity«) in der Lage.[114]

A.N. Whitehead macht 1926 den Vorschlag, für die Rezeption und Verarbeitung von Umweltreizen, die noch nicht notwendig ein Bewusstsein einschließen, einen eigenen Terminus einzuführen. Sein Ausdruck dafür lautet ***Prähension*** (»prehension«) und er definiert ihn als eine Apprehension, die nicht notwendig kognitiv ist (»apprehension which may or may not be cognitive«).[115] Von Bioethikern, wie

2010 von K. Ott, wird dieser Begriff aufgenommen, um mit ihm für einen *Zoozentrismus* zu argumentieren, d.h. für eine Position, die primär Menschen und Tiere als Mitglieder der moralischen Gemeinschaft ansieht, weil nur sie über ein *Gewahren*, d.h. ein (nicht notwendig bewusstes) Wahrnehmen und Reagieren auf Umweltreize verfügen, das mehr ist »als eine biochemische Reaktion (wie beim Informationsaustausch von Pflanzen)«.[116] Ott spricht von den *sentienten* Wirbeltieren und den lediglich *prähensiven* Insekten.[117]

Nerv

Das seit dem 16. Jahrhundert nachweisbare Substantiv geht zurück über das lateinische ›nervus‹ auf das griechische ›νεῦρον‹ »(Bogen-)Sehne, Spannkraft, Muskel«. Die ursprüngliche Bedeutung betrifft also nicht die Funktion, sondern allein die Struktur des bezeichneten Gegenstandes. In den medizinischen Lehren der griechischen Antike, so bei Erasistratos, bezieht sich der Ausdruck meist auf eine hohle Faser; er kann aber auch einfach eine Sehne meinen.[118]

Antike

Die antiken Theorien zu den Nerven sind vielfach spekulativ. Seit Hippokrates gilt das Gehirn als das Organ der Verarbeitung der Sinneswahrnehmung und der Steuerung des Verhaltens. Aristoteles hält darüber hinaus auch das Herz für ein Zentrum der Sinnesempfindung; alle Empfindungen gingen von dort aus und endeten dort wieder.[119] Die Nerven führen nach Aristoteles von den Sinnesorganen und der Haut zum Herzen. Genauere anatomische Sektionen zum Studium der Nerven unternehmen um 300 v.Chr. die Begründer der alexandrinischen Schule der Anatomie, Herophilos und Erasistratos. Nach den Lehren dieser Schule bilden das Gehirn, das Rückenmark und die Nerven ein zusammenhängendes Ganzes. Die Nerven werden erstmals klar von den Sehnen unterschieden und als kleine Röhren vorgestellt, in denen eine besondere Substanz, das Pneuma, strömt. Auch die Unterscheidung von sensiblen und motorischen Nerven findet sich bereits bei den Gelehrten der alexandrinischen Schule. Galen gibt später eine funktionale Bestimmung, indem er den Nerv als Einrichtung zur *Auslösung* der Bewegung von dem Muskel als kontraktiler Einheit unterscheidet.[120] Anhand seiner Sektionen von Affen und anderen Säugetieren gelingt es Galen, einfache Vorstellungen von einem *Nervensystem* zu entwickeln. Bei diesen Sektionen erkennt er sieben (der neun) Paare von Hirnnerven. Auch die Differenzierung der sensorischen von den motorischen Nerven findet sich bei Galen wieder: Die Nerven der Sinnesorgane bezeichnet er als »weich«, die Nerven der durch den Willen bewegten Teile sind nach Galen dagegen »hart«. Bei den Sinnesorganen, die bewegt werden, wie der Zunge und den Augen, erkennt Galen beide Arten der Nerven. Galen beobachtet auch, dass die eine der beiden Funktionen erhalten bleibt, wenn der jeweils andere Nerv dieser Organe in seiner Funktion gestört wird; bei der Störung der Nerven zur Bewegung der Zunge z.B. bleibt die Sinneswahrnehmung durch die Zunge weiterhin intakt.[121]

Frühe Neuzeit

Bis zum Ende des 17. Jahrhunderts stellt man sich die Nerven als Röhren vor, in denen die Lebensgeister (das Pneuma oder der Spiritus) vom Gehirn zu den Organen fließt und dort die Bewegung auslöst.[122] Die Lebensgeister gelten in dieser Auffassung als materielle Körper, die als Mittler zwischen der unstofflichen Lebenskraft und dem stofflichen Körper fungieren. Im 12. Jahrhundert beschreibt Adelard von Bath die Wahrnehmung als eine Bewegung des *spiritus* vom Gehirn durch die Nerven zu den Sinnesorganen und von dort zum betrachteten Körper und über die Sinnesorgane wieder zurück in den Körper.[123] Descartes entwickelt einfache mechanische Modelle zur Wirkungsweise der Nerven. Nach seiner Theorie ist es die Wärme, die die Bewegung und Ausbreitung der Lebensgeister bewirkt. Sie fließen demzufolge aus dem Gehirn über die Nerven in die Muskeln, wodurch diese sich ausdehnen und eine Bewegung verursachen.[124] Am Ende des 17. Jahrhunderts veranlassen mikroskopische Untersuchungen Modifikationen an der traditionellen Spiritustheorie. Malpighi ist aufgrund seiner Beobachtungen der Ansicht, die Gehirnrinde bestehe aus Drüsen und gebe eine flüssige Substanz ab, die dann als *Nervensaft* (»succus nervosus«) in den Nerven transportiert werde.[125] Ein Streit entbrennt über die Struktur der Nerven: Sie werden vielfach als hohl beschrieben und abgebildet, z.B. auch von A. van Leeuwenhoek; andere sind dagegen der Auffassung, die Nerven seien von einer markartigen Substanz erfüllt, in der sich der Nervensaft bewege[126].

18. und 19. Jh.

A. von Haller führt die Erregungsleitung in den Nerven auf ein besonderes Prinzip, die *Sensibilität*, zurück, das er von der Kontraktionsfähigkeit der Muskeln, der Irritabilität, abgrenzt (s.o.). Im Anschluss an diese Unterscheidung wird von der *Nervenkraft* gesprochen, die der Wirkungsweise der Nerven zugrunde liege.[127] J.A. Unzer betrachtet die Reizbarkeit

jedes Nervs, die er von der Reizbarkeit der Muskeln unterscheidet, als ihre Nervenkraft.[128] Die Reizung der Nerven könne entweder durch psychische Vorstellungen oder durch physische Einwirkungen erfolgen. Seit Mitte des 18. Jahrhunderts werden Fehlleistungen der Nerven für besondere Krankheiten des Menschen verantwortlich gemacht, v.a. unter dem Einfluss der Arbeiten von R. Whytt.[129]

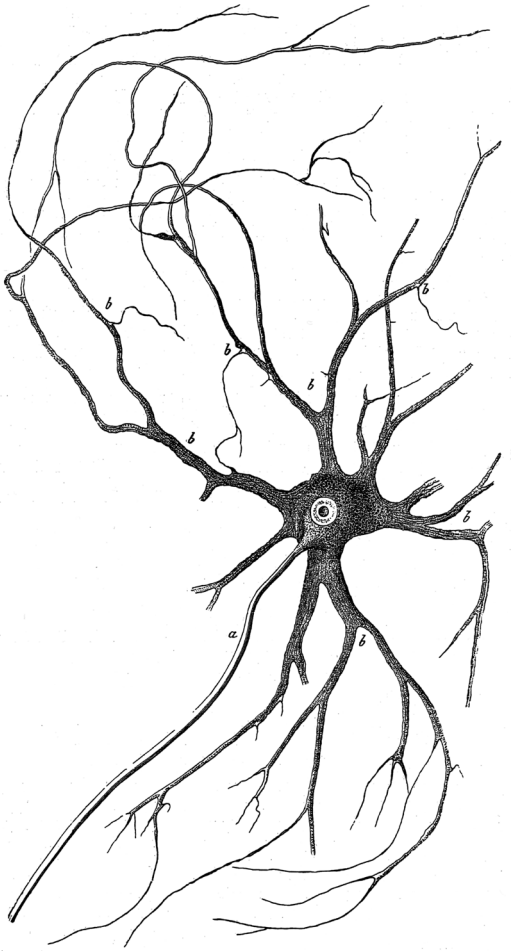


Abb. 94. Eine isolierte Nervenzelle aus der grauen Substanz des Rückenmarks, in 300-400facher Vergrößerung und durch Carminfärbung sichtbar gemacht. In der Darstellung sind die Struktur des Axons (a der »Hauptaxencylinderfortsatz«) und der Dendriten (b die »Protoplasmafortsätze«) klar unterschieden. Die funktionale Bedeutung der Dendriten bleibt lange umstritten. C. Golgi hält sie noch Ende der 1870er Jahre für Organe der Ernährung, nicht der Erregungsleitung. In den 1880er Jahren ist dagegen W. His der Auffassung, die Dendriten seien der reizaufnehmende und das Axon der reizweiterleitende Teil der Nervenzelle (Abb. 409 nach Deiters, O. (1865). Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere; aus Heidenhain, M. (1911). Plasma und Zelle. Eine Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse, Bd. 2. Die kontraktile Substanz, die nervöse Substanz, die Fadengerüstlehre und ihre Objekte (= Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. 8, 2): 706).

Genauere Beschreibungen der Anatomie der Nerven geben zu Beginn des 19. Jahrhunderts G.R. Treviranus und G.C. Ehrenberg. Treviranus erkennt in seinen Untersuchungen die äußeren Scheiden der peripheren Nerven und Ehrenberg die Ganglien der Rückenmarksnerven.[130] Seit Mitte der 1830er Jahren werden die knotenartigen Nervengebilde im Rückenmark als *Ganglienkugeln* bezeichnet (Müller 1836; Valentin 1836).[131] G. Valentin gibt 1836 eine funktionale Deutung der Ganglienkugeln: Nach seiner Auffassung sind sie »die rein activen, thätigen und schaffenden, die Primitivfasern dagegen die rein passiven, empfangenden und leitenden Organe des Nervensystems«.[132] Für L. Fick sind die Ganglienzellen 1844 die »Innervationsquellen« und »Innervationsheerde« des Nervensystems[133], von ihnen gingen die psychischen Aktivitäten bis hin zum Bewusstsein aus.

T. Schwann wendet Ende der 1830er Jahre die Zellenlehre konsequent auf die Nervenfasern an: Er betrachtet jede Nervenfaser als eine »sekundäre Zelle«, die aus der Verschmelzung mehrerer primärer Zellen mit Zellkern entstanden ist.[134] Die genaue Zusammensetzung von Nervenfasern aus Zellen wird in den 1840er Jahren von A. Hannover und H. Helmholtz untersucht.[135] Helmholtz ist es auch, der als erster die Geschwindigkeit der Erregungsleitung in den Nerven ermittelt.[136] Dass eine Nervenfaser als direkter Fortsatz einer Nervenzelle und nicht aus der Verwachsung mehrerer Zellen entsteht, wird jedoch erst durch die Arbeiten A. Koellikers sowie F.H. Bidders und K.W. Kupffers deutlich.[137]

Die Forschungen des späten 18. und 19. Jahrhunderts erweisen den elektrischen Charakter der Erregungsleitung entlang der Nerven. A. von Haller lehnt die Hypothese eines elektrischen Flusses entlang der Nerven noch ab und sieht sie der Tradition gemäß als Röhren an. Genaue mikroskopische Untersuchungen der Nerven können jedoch keine Höhlung feststellen.[138] Ein Zusammenhang zwischen Elektrizität und Erregungs- und Bewegungsphänomenen wird seit der Mitte des 18. Jahrhunderts vermutet.[139] Die Ergebnisse ausführlicher Versuche zum Einfluss der Berührung von Metallen auf die Bewegungen von Froschschenkeln veröffentlicht L. Galvani 1791.[140] Galvani nimmt an, die Elektrizität werde vom Tier selbst produziert und postuliert isolierende Scheiden um die Nerven, die wegen ihrer geringen Dicke eine Reizung von außen zulassen.[141]

Der Beweis für die Elektrizitätsproduktion während der Tätigkeit eines Nervs wird allerdings erst Mitte des 19. Jahrhunderts von L. Nobili, C. Matteucci und E. Du Bois-Reymond erbracht. Du Bois-Reymond stellt eine Potenzialänderung bei der Erregungsleitung der Nerven fest und misst das, was später als *Nervenaktionsstrom* bekannt wird.[142] Verschiedene Mechanismen für die Erregungsleitung werden vorgeschlagen[143], bevor J. Bernstein Anfang des 20. Jahrhunderts die im Wesentlichen bis heute gültige *Membrantheorie* aufstellt, nach der an der Nervenmembran eine elektrische Doppelschicht mit einer Ruhespannung sitzt, die bei der Erregung durch eine Änderung der Ionenpermeabilität der Membran verschwindet und zu einer Entladung der Nachbarregion führt[144].

Neurologische Terminologie

Der zelluläre Aufbau der Nerven wird seit Mitte des 19. Jahrhunderts erkannt: T. Schwann spricht 1839 von der ***Nervenzelle***[145]. W. Waldeyer führt 1891 den Terminus ***Neuron*** ein.[146]

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts erscheint im Zusammenhang mit elektrophysiologischen Messungen an Nerven und Muskeln der Begriff ***Aktionspotenzials*** (Boruttau 1906: »das ›Aktionspotential‹ der Nerven (und Muskeln) bleibt […] stets ›negativ‹«[147]; Roaf 1913: »action potential«[148]) Die direkte Messung des Aktionspotenzials der Nerven wird durch die Einführung des Kathodenstrahloszilloskops Anfang der 1920er Jahre möglich.[149] Die wichtige Einsicht, dass sich die Intensität einer neuronalen Erregung in der Frequenz der Impulse manifestiert, wird 1926 gewonnen.[150]

Anhand der Riesennervenfasern von Tintenfischen gelingt es 1939 A.L. Hodgkin und A.F. Huxley[151] und im gleichen Jahr K.S. Cole und H.J. Curtis[152], das Ruhe- und Aktionspotenzial einer Nervenfaser mittels einer Elektrode zu messen. Einige Jahre später zeigen Hodgkin und Huxley mittels radioaktiver Isotope, dass es Strömungen der Elemente Natrium und Kalium sind, die für die Potenzialänderungen verantwortlich sind (»Ionen-Hypothese«).[153] Mittels einer neuen Methode (»patch-clamp«) können E. Neher und B. Sakmann 1976 direkt die Ströme durch die Ionenkanäle der Membranen der Nervenfasern messen.[154]

Bis in die 1870er Jahre gilt das Nervensystem als ein Geflecht von Fasern, die untereinander anatomisch verbunden sind (*Kontinuitätstheorie* oder *Nervennetztheorie*). Gestützt wird diese Ansicht durch die Bilder eines Nervennetzes, die mittels der Färbung von fixierten Gewebeschnitten durch Ammoniakcarmin und ihre anschließende Imprägnierung mit Goldsalz entstehen – eine Methode, die J. Gerlach bis in die 1870er Jahre perfektioniert.[155] Eine noch kontrastreichere Färbung der Nervenzellen, die ebenfalls im Sinne der Bestätigung der Netztheorie verwendet wird, ermöglicht die von C. Golgi in den 1880er Jahren eingeführte Silberimprägnationstechnik.[156] W. His und A. Forel behaupten dagegen, dass die Nervenzellen nicht kontinuierlich ineinander übergehen, sondern lediglich in Kontakt miteinander stehen und

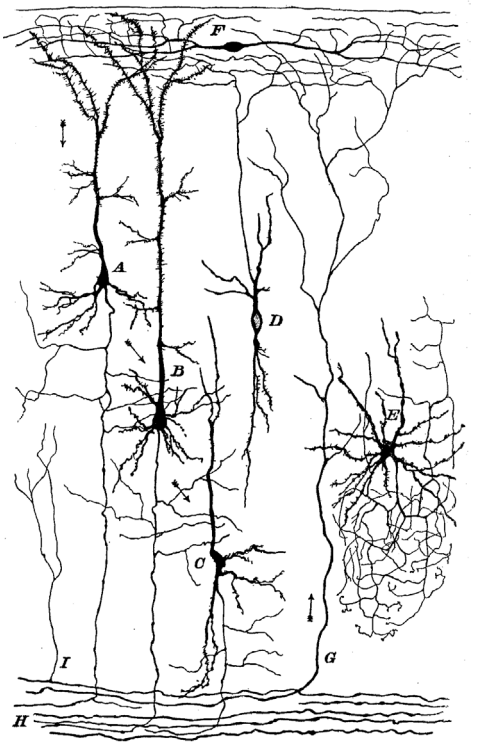


Abb. 95. Typische Zellen der Hirnrinde eines Säugetiers. Der spanische Neuroanatom S. Ramón y Cajal beschreibt die Nervenzelle als anatomisch und funktional diskrete Einheiten, die aufgrund ihrer Struktur eine klare Polarität aufweisen: Die Erregungsleitung erfolgt stets in einer Richtung, von den erregungsaufnehmenden Dendriten zu den Axonen (vgl. die Pfeile im Bild). Auch den Endknöpfchen der Axone, den Synapsen, schreibt Ramón y Cajal in diesem Zusammenhang eine wichtige Rolle in der Aufrechterhaltung der Polarität in der Erregungsleitung zu. Dargestellt ist hier die Weiterleitung von Nervenimpulsen, die in der Hirnrinde ankommen: Sie beginnt bei den afferenten Fasern (G) der weißen Substanz (H), verläuft weiter über die apikalen Dendriten der Pyramidenzellen und wird dann von Zelle zu Zelle über die horizontalen Kollateralbahnen der Pyramidenzellen weitergeleitet (A-C) (aus Ramón y Cajal, S. (1894). La fine structure des centres nerveux. Proc. Roy. Soc. London 55, 444-468: 462).

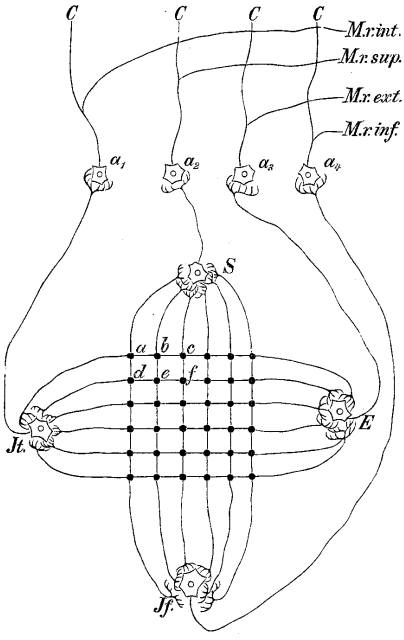


Abb. 96. Die erste Darstellung eines neuronalen Netzes: ein Schema eines neuronalen Zentrums optischer Bewegungsempfindungen. Die Punkte a, b, c, ... bezeichnen die Stellen, an denen von Netzhautelementen kommende Nervenfasern in das Zentrum eintreten. In den Nervenzellen S, E, Jt und Jf werden die Erregungen summiert und an die Zellen a_1... a_4 weitergeleitet, die wiederum mit den Augenmuskeln M.r.int. ... M.r.inf. und dem Kortex C in Verbindung stehen. Ein sich bewegendes Bild auf der Netzhaut führt zu unterschiedlicher Erregung der summierenden Zellen, die durch unterschiedliche Aktivierung der Augenmuskeln ein Verfolgen des Objekts mit dem Auge ermöglichen. Durch das Modell können v.a. auch Phänomene der »secundären Empfindung«, wie z.B. in die andere Richtung als die wahrgenommene Bewegung laufende Bewegungsnachbilder, erklärt werden (aus Exner, S. (1894). Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen: 193).

diskrete Einheiten darstellen.[157] E.A. Schäfer macht diese Beobachtung 1879 auch an dem »Plexus« des Nervensystems der Nesseltiere.[158] Die Debatte um die Struktur des Nervensystems zieht sich aber bis zum Anfang des 20. Jahrhunderts. Paradigmatisch stehen sich die Positionen der *Neuronentheorie*, die von isolierten Elementen ausgeht, und der *Netztheorie*, die ein kontinuierliches Geflecht annimmt, gegenüber (Ramón y Cajal 1933: »Neuronismo o reticularismo?«[159]).

W. Waldeyer steht 1891 auf Seiten der Neuronentheorie und hält zusammenfassend fest: »Das Nervensystem besteht aus zahlreichen untereinander anatomisch wie genetisch nicht zusammenhängenden Nerveneinheiten (Neuronen). Jede Nerveneinheit setzt sich zusammen aus drei Stücken: der Nervenzelle, der Nervenfaser und dem Faserbäumchen (Endbäumchen)«[160]. Gestützt wird diese Auffassung von der Abgrenzbarkeit der Nervenzellen durch Färbemethoden, die S. Ramón y Cajal auf Nervenfasern anwendet und damit eine Nervenzelle mit allen ihren Ausläufern sichtbar machen kann (vgl. Abb. 95).[161] Mit einer einfacheren Technik, der Carminfärbung, kann O. Deiters schon 1865 eine erste Darstellung der Nervenzelle mit ihren Ausläufern geben, in der bereits die Unterscheidung von Dendriten und Axon deutlich wird (vgl. Abb. 94).[162] Die Bezeichnung ***Dendriten*** für die seitlichen Ausläufer der Nervenzellen führt W. His 1889 ein.[163] E.A. Schäfer wandelt diese Bezeichnung 1893 in *Dendron* um.[164] Die in der Längsachse einer Nervenzelle liegenden Zellfortsätze werden bereits Ende der 1830er Jahre etwa zeitgleich von R. Remak und J.E. Purkinje beschrieben; Remak weist in seinen Untersuchungen von Präparaten aus dem Rückenmark von Ochsen nach, dass die Nervenfasern Verbindungen zu den Ganglien haben.[165] J.F. Rosenthal, ein Schüler Purkinjes, verwendet in seiner Dissertation aus dem Jahr 1839 für sie erstmals die Bezeichnung *Achsenzylinder* (»cylinder axis«)[166], die bis zum Ende des Jahrhunderts üblich bleibt (engl. »axis-cylinder«[167]; His spricht von »Axenfasern«[168]). Auf Rosenthal geht wohl auch die Bezeichnung *Markscheide* (»vagina medullaris«) zurück. A. Kölliker führt für diesen »Achsencylinderfortsatz« der Nervenzelle 1896 schließlich den seither gebräuchlichen Ausdruck ***Axon*** ein.[169]

Der chemische Übergang der Erregungsleitung von einem Nerv zu einem anderen erfolgt durch eine besondere Struktur, die ***Synapse***.[170] Der Begriff der Synapse (engl. »synapsis«) wird 1897 – nach einer Empfehlung des Altphilologen Verrall – von C.S. Sherrington eingeführt (»a special connection of one nerve-cell with another«).[171] Als besondere anatomische Strukturen werden die Synapsen bereits seit den 1860er Jahren erkannt. Sie werden dabei als Verdickungen am Ende der Axone, nicht der Dendriten der Nervenzellen beschrieben und laufen unter der Bezeichnung *Endknöpfchen* (Letzerich 1868: »Axencylinder und dessen Endknöpfchen«[172]) – ein Ausdruck, der allerdings meist auf die Enden sensibler Nervenfasern bezogen wird (Cohnheim 1867)[173]. Dass es sich bei der Übertragung der Erregung zwischen zwei Nerven nicht unbedingt um einen *elektrischen* Vorgang handeln muss, sondern dieser auch *chemischer* Natur sein kann, stellt Du Bois-Reymond bereits 1877 fest. Die Beteiligung einer chemischen Substanz, die aus den Nebennieren gewonnen wurde

(das Adrenalin), an der Nervenaktivität wird in den 1890er Jahren deutlich. Den entscheidenden Hinweis dazu gab der experimentelle Befund M. Lewandowskys, dass diese Substanz eine ähnliche Kontraktion der Augenmuskeln auslöst wie eine Reizung der sympathischen Nerven.[174] T.R. Elliott formuliert im Anschluss an diese und ähnliche Versuche 1905 die Hypothese, dass die Neuronen an den Verbindungen zu ihren Effektorzellen chemische Substanzen freisetzen, die denen aus dem Extrakt der Nebennieren ähneln.[175] Nach der chemischen Identifizierung des Adrenalins gelingt auch der Nachweis anderer Botenstoffe an den Synapsen, so z.B. des Acetylcholins.[176]

Die Bezeichnung ***Nervensystem*** verwendet T. Willis bereits 1664 (»systema nervosum«[177]); sie erscheint seit Mitte des 18. Jahrhunderts im Englischen (»nervous system«) und wenig später im Deutschen.[178] Der Ausdruck ***vegetatives Nervensystem*** erscheint zu Anfang des 19. Jahrhunderts bei verschiedenen Autoren (Kilian 1802: »das irritable System [ist] gleichsam das vegetative System des animalischen Prozesses«[179]; Wagner 1805: »vegetatives System«[180] Röschlaub 1806; Wolf 1806: »vegetatives Nervensystem«[181]). Zurückgeführt wird der Ausdruck meist auf J.C. Reil, der ihn ab 1807 gebraucht, um damit denjenigen Teil des Nervensystems zu bezeichnen, der die für die Ernährung und Verdauung zuständigen Organe steuert.[182] Im sachlichen Anschluss an eine Arbeit von F.H. Bidder und A.W. Volkmann aus dem Jahr 1842[183] heißt es seit 1898 auch ***autonomes Nervensystem***.[184] In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird deutlich, dass dem Nervensystem eine entscheidende Rolle in der ↑Regulation vieler organischer Prozesse zukommt. C. Bernard bezeichnet es daher als den großen *funktionalen Harmonisator* im Körper der Tiere (»le grand harmonisateur fonctionnel«).[185] Das Nervensystem bildet nach Bernard die Einrichtung, die alle organischen Teile eines Tiers in Harmonie zueinander setzt. Die Interaktion der Teile im Organismus wird seit der Antike mit dem Ausdruck ›Sympathie‹ belegt (↑Wechselseitigkeit). T. Willis bezieht das Wort bereits im 17. Jahrhundert insbesondere auf Nervenprozesse[186] – aber erst im 18. Jahrhundert etabliert sich die Rede von einem *sympathischen Nervensystem*.[187] Die Unterscheidung zwischen *sympathischem Nervensystem* (»sympathetic nervous system«) und *parasympathischem Nervensystem* (»parasympathetic nervous system«) erfolgt erst im 20. Jahrhundert.[188]

Seit den 1950er Jahren wird die Erforschung des Nervensystems und allgemein der Informationsverarbeitung von Organismen in der neuen Disziplin der

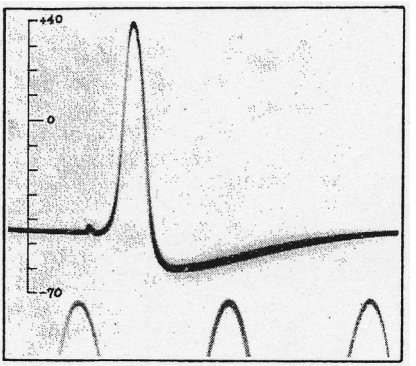


Abb. 97. Die erste Darstellung des Aktionspotenzials (»action potential«) zwischen dem Inneren und Äußeren eines Axons einer Nervenzelle. Zur Messung wurde eine Elektrode in das Innere eines Riesenaxons (Durchmesser 0,5 mm) eines Tintenfisches eingeführt. Die Spitzen der regelmäßigen Kurven unten liefern einen Zeitmaßstab (Periodendauer von 2 Millisekunden). Die vertikale Skala gibt das Potenzial der inneren Elektrode in Millivolt an, wobei die äußere Elektrode als das Nullpotenzial gesetzt wurde (aus Hodgkin, A.L. & Huxley, A.F. (1939). Action potentials recorded from inside a nerve fibre. Nature 144, 710-711: 711).

Neurobiologie oder allgemein der ***Neurologie*** (Riolan 1618: »Neurologia«[189]; Willis 1664: »νευρολογία«[190]; 1668: »neurologia«[191]) oder *Neurowissenschaft* organisiert.[192] Für die theoretische Grundlage dieser Wissenschaft wird zunehmend die Informatik und Mathematik von Bedeutung. Sie löst sich damit – zumindest in einigen ihrer Bereiche – von der traditionellen Integration in die Physiologie, die in zwei Bezeichnungen zum Ausdruck kommt: dem seit Ende des 18. Jahrhunderts aufkommenden Terminus ***Nervenphysiologie*** (von Humboldt 1797)[193] und dem seit den 1840er Jahren etablierten Ausdruck ***Neurophysiologie*** (Moos 1841: »Neuro-Physiologie«[194]; engl. Anonymus 1843: »neuro-physiology«[195]; 1853 »neurophysiology«[196], als Übersetzung von »neurophysiologisches Gesetz«[197]).

Nachweise

1 Ambrosiaster (4. Jh.). Quaestiones veteris et novi testamenti (Quaestiones numero CXXVII) (Migne Patrologia Latina 35, 2207-2386): 2255 (quaestio 59, par. 3).
2 Fulgentius, F.P. (6. Jh.). Liber de expositione Virgilianae continentiae (ed. A. van Staveren, Amsterdam 1742): 750.
3 Vitruv, De architectura libri decem 5, 3, 6; Seneca, Epistulae 124, 2.
4 Apuleius, De mundo 24; de Platone 1.6.
5 Albertus Magnus, Spec. nat. 23; nach Eisler, R.

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

6 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, 78; nach Lerch, E. (1939). Sinn, Sinne, Sinnlichkeit. Archiv für die gesamte Psychologie 103, 446-495: 456f.

7 Thomas von Aquin, In II sententiarum: 24, 2, 1c; vgl. Lerch (1930): 475f.; 495; Baasner, F. (1988). Der Begriff 'sensibilité' im 18. Jahrhundert. Aufstieg und Niedergang eines Ideals: 39; ders. (1995). Sensibilité. Hist. Wb. Philos. 9, 609-614.

8 Brunetto Latini, Livres dou trésor (ed. F.J. Carmondy, Berkeley 1948): II, 30; vgl. Baasner (1988): 40.

9 Vgl. Baasner (1988): 41.

10 Mondeville, H. de (1314). Chirurgie (ed. A. Bos, Paris 1897, 2 Bde.): I, 81 (fo. 22c); vgl. Trésor de la langue française, Bd. 15 (1992), 329; Dictionnaire historique de la langue française, Bd. 2 (1994): 1919f.; Wartburg, W. von (Hg.) (1964). Französisches Etymologisches Wörterbuch, Bd. 11: 461f.; Baasner (1988): 40f.; 237.

11 Mondeville, H. de (1306-20). Cirurgia (Die Chirurgie des Heinrich von Mondeville, nach Berliner, Erfurter und Pariser Codices zum ersten Male herausgegeben von Julius Leopold Pagel, Berlin 1892): 41.

12 de Mondeville (1314): 30 (fo. 10c); vgl. Kruchen, H. (1964). Sensus. In: Europäische Schlüsselwörter, Bd. 2, 141-166: 153.

13 Lanfrank (1296). Chirurgia magna (franz. Übers. des 14. Jh.): fo. 28; vgl. Kruchen (1964): 143.

14 Vgl. Baasner (1995): 609.

15 Vgl. z.B. Aristoteles, De an. 413a ff.

16 a.a.O.: 424a33-b3.

17 Vgl. z.B. Nicolaus Damascenus, De plantis (Amsterdam 1989): 130; Porphyrios, De abstinentia: 3, 19; Diogenes Laertius: 7, 86; Augustinus, De quantitate animae: XXXIII; Eriugena, De divisione naturae: III, 405f.; Albertus Magnus, De vegetabilibus libri VII (Berlin 1867): 10; Thomas von Aquin, Summa theologiae: II, II, 64, 1.

18 Telesio, B. (1565/86). De rerum natura juxta propria principia: VI, 26.

19 Campanella, T. (1620). De plantarum sensu, in: De sensu rerum et magia: III, XIV, 251-257.

20 Campanella, T. (1620). De sensu rerum et magia: I, Cap. I, 3.

21 Telesius, B. (1566). De rerum naturae iuxta propria principia: 1, 2.

22 Casmann, O. (1594). Psychologia anthropologica: 240.

23 Campanella, T. (1638). Universalis philosophiae seu metaphysicarum rerum iuxta propria dogmata partes tres: I, 51; VI, 8, 1, 4.

24 Vgl. Neumann, O. (1972). Empfindung (psychologisch). Hist. Wb. Philos. 2, 464-474: 465.

25 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 345.

26 a.a.O.: 346f.

27 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Œuvres, Bd. VII, 1-561): 43; 80.

28 Descartes, R. (1649). Brief an Morus vom 5. Feb. 1649 (Œuvres, Bd. V, 267-279): 278.

29 Spinoza, B. (1677). Ethica, ordine geometrico demonstrata: IV, prop. 37.

30 Vgl. z.B. Descartes (1641): 35.

31 Reid, T. (1785). Essays on the Intellectual Powers of Man (Works, vol. 1, Edinburgh 1895): 312; vgl. Neumann (1972): 468.

32 Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 446.

33 Haller, A. von (1752). De partibus corporis humani sensilibus et irritabilibus (Leipzig 1922).

34 Hirzel, H.C. (Übers.) (1761). Herrn Albrechts von Haller Vertheidigung gegen die Einwürfe welche Herr Anton von Haen wider die Lehre von der Reitzbarkeit und Empfindlichkeit der Theile des menschlichen Leibes, vorgetragen; Krausen, C.C. (Übers.) (1767). Versuch über die Empfindlichkeit und Reitzbarkeit der thierischen Theile, von W. von Doeveren.

35 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 290.

36 Rousseau, J.-J. (1765). Homme (Morale). In: Encyclopédie ou dictionnaire raisonné des sciences, des arts et des métiers, Bd. 8, 274-278: 275.

37 Diderot, D. (1765). Brief an Duclos vom 18. Okt. 1765 (zit. nach Baasner, F. (1988). Der Begriff 'sensibilité' im 18. Jahrhundert: 268).

38 Vgl. Baasner (1988): 269ff.

39 Kant, I. (1798). Anthropologie in pragmatischer Hinsicht (AA, Bd. VII, 117-333): 154.

40 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): B34.

41 ebd.

42 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 189.

43 ebd.

44 Kant (1781/87): B208.

45 Darwin, E. (1794-96). Zoonomia, or, The Laws of Organic Life, 3 parts (dt. Zoonomie oder Gesetze des organischen Lebens, Hannover 1795-99): I, 15.

46 Autenrieth, H.F. (1802). Handbuch der empirischen menschlichen Physiologie, Bd. 3: 6.

47 Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft (Leipzig 1910): 32.

48 a.a.O.: 33.

49 a.a.O.: 51.

50 Furetière, A. (1690). Dictionaire Univsersel, Bd. 3: s.v. sensibilité.

51 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature, 3 Bde. (dt. Wien 1803-04): II, 164.

52 Duchesne, A.-N. (1795). Sur les rapports entre les êtres naturels. Magasin Encyclopédique 1, no. 6, 289-294: 292.

53 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 432.

54 Percival, T. (1784). Speculations on the Perceptive Power of Vegetables (Works II, London 1807, 419-434); vgl. Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele:

299.
55 Vgl. z.B. Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (dt. Bd. 1, Wien 1804): 141; Sprengel, K. (1802). Anleitung zur Kenntnis der Gewächse in Briefen: I, 42.
56 Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, 2 Bde.: I, 252.
57 Fechner, G.T. (1848/99). Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen: 132.
58 Haberlandt, G. (1905). Über den Begriff „Sinnesorgan" in der Tier- und Pflanzenphysiologie. Biol. Centralbl. 25, 446-451: 450.
59 Müller, J. (1833/37). Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 41.
60 Lamarck, J.B. de (1815-22). Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 7 Bde.: I, 381.
61 a.a.O.: I, 10.
62 a.a.O.: I, 20.
63 a.a.O.: I, 23.
64 Lamarck, J.B. de (1803). Histoire des végétaux: I, 214.
65 Vicq-d'Azyr, F. (1786). Traité d'anatomie et de physiologie, Bd. 1: 15; Kielmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse: 9f.
66 a.a.O.: 9.
67 Hartley, D. (1749). Observations on Man: prop. 1-5.
68 Vgl. Platon, Menon 76c; Theophrast, De sensu 7.
69 Hunter, J. (1786). Observations on Certain Parts of the Animal Oeconomy: 216.
70 Purkinje, J. (1823). Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne, Bd. 1.
71 Bell, C. (1811). Idea of a New Anatomy of the Brain; ders. (1824). An Exposition of the Natural System of the Nerves of the Human Body.
72 Müller, J. (1826). Über die phantastischen Gesichtserscheinungen: 6.
73 Müller, J. (1840). Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 2: 254.
74 a.a.O.: 249.
75 a.a.O.: 250.
76 Schultz, C.H. (1823). Die Natur der lebendigen Pflanze, Erster Theil. Das Leben des Individuums: 119.
77 Flourens, M.J.P. (1823). Recherches physiques sur les propriétés et les fonctions du sysème nerveux dans les animaux vertébrés. Archives Générales de Médecine 2, 329.
78 Hartmann, E. von (1869/1923). Philosophie des Unbewußten, 2. Teil: 479.
79 Macphail, E.M. (1998). The Evolution of Consciousness.
80 Dutrochet, H. (1824). Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux et sur leur motilité (dt. Leipzig 1906): 5.
81 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 14.
82 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 148.
83 Engelmann, T.W. (1883). Bacterium photometricum. Arch. ges. Physiol. 30, 95-124: 117.
84 Heermann, G. (1835). Über die Bildung der Gesichtsvorstellungen aus den Gesichtsempfindungen: 1.
85 Waitz, T. (1849). Lehrbuch der Psychologie als Naturwissenschaft: 68.
86 Vgl. Neumann, O. (1972). Empfindung (psychologisch). Hist. Wb. Philos. 2, 464-474: 472.
87 Fortlage, K. (1875). Beiträge zur Psychologie als Wissenschaft aus Speculation und Erfahrung: 226.
88 Lipps, T. (1903). Leitfaden der Psychologie: 4.
89 Wundt, W. (1896). Grundriß der Psychologie: 34.
90 ebd.
91 Exner, S. (1894). Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen: 180.
92 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 675; vgl. Leitgeb, H.L. (1884). Reizbarkeit und Empfindung im Pflanzenreiche.
93 Noll, F. (1896). Das Sinnesleben der Pflanzen. Ber. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt, 129-257: 218.
94 Lloyd Morgan, C. (1900). Animal Behaviour: 316; vgl. 287.
95 Vgl. z.B. Reinke, J. (1898). Deutsch. Rundsch.: 191f.
96 Haeckel, E. (1878). Zellseelen und Seelenzellen. Deutsch. Rundsch. 16, 40-60.
97 Scheler, M. (1928). Die Stellung des Menschen im Kosmos (Bonn 1991): 13.
98 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 225.
99 a.a.O.: 360.
100 Conrad-Martius, H. (1934). Die »Seele« der Pflanze: 30.
101 a.a.O.: 46.
102 Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 556.
103 Bose, J.C. (1926). The Nervous Mechanism of Plants.
104 Ubisch, G. von (1931-32). Bose und die wissenschaftliche Botanik. Der Biologe 1, 83-88.
105 Backster, C. (1968). Evidence of a primary perception in plant life. Int. J. Parapsychol. 10, 329-348.
106 Horowitz, K.A., Lewis, D.C. & Gasteiger, E.L. (1975). Plant "primary perception": electrophysiological unresponsiveness to brine shrimp killing. Science 189, 478-480; Kmetz, J.M. (1977). A study of primary perception in plant and animal life. J. Amer. Soc. Psych. Res. 71, 157-169.
107 Shapiro, J.A. (2007). Bacteria are small but not stupid: cognition, natural genetic engineering and socio-bacteriology. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 38, 807-819: 807.
108 Singer, P. (1975). Animal Liberation (dt. Befreiung der Tiere, München 1982): 262f.; vgl. Merkel, R. (2001). Früheuthanasie: rechtsethische und strafrechtliche Grundlagen der Forschung an menschlichen embryonalen Stammzellen: 491ff; ders. (2002). Forschungsobjekt Embryo: 180.
109 Krebs, A. (2000). Teleologie versus Funktionalität. Eine Kritik des teleologischen Argumentes in der Naturethik. Philos. Nat. 37, 45-58: 54.
110 Kambartel, F. (1996). Normative Bemerkungen zum Problem einer naturwissenschaftlichen Definition des Lebens. In: Barkhaus, A. et al. (Hg.). Identität, Leiblichkeit, Normativität. Neue Horizonte anthropologischen Denkens, 109-114: 111.
111 Krebs (2000): 54f.

112 a.a.O.: 55.
113 a.a.O.: 54.
114 Carruthers P. (1992). The Animal Issue; ders. (1998). Animal subjectivity. Psyche 4(3), 1-7; ders. (2004). Suffering without subjectivity. Philos. Stud. 120, 1-22.
115 Whitehead, A.N. (1926). Science and the Modern World: 101.
116 Ott, K. (2010). Umweltethik: 143.
117 a.a.O.: 144.
118 Vgl. Berg, A. (1942). Die Lehre von der Faser als Form- und Funktionselement des Organismus. Die Geschichte des biologisch-medizinischen Grundproblems vom kleinsten Bauelement des Körpers bis zur Begründung der Zellenlehre. Virchows Arch. patholog. Anat. Physiol. 309, 333-460: 343.
119 Aristoteles, De part. anim. 666a.
120 Galen, De motu musculorum.
121 Galen, De usu partium corporis humani VIII, 5; XVI, 2; vgl. Goss, C.M. (1966). On anatomy of nerves by Galen of Pergamon. Amer. J. Anat. 118, 327-335; Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter. Studies in the History of General Physiology, 600 B.C. – 1900 A.D., 2 vols: I, 162.
122 Vgl. Rothschuh, K.E. (1958). Vom Spiritus animalis zum Nervenaktionsstrom (In: Physiologie im Werden, Stuttgart 1969, 111-138); Clarke, E. (1968). The doctrine of the hollow nerve in the seventeenth and eighteenth centuries. In: Stevenson, L.G. & Multhauf, R.P. (eds.). Medicine, Science and Culture, 123-141.
123 Adelard von Bath, Quaestiones naturales (Beiträge zur Geschichte der Philosophie und Theologie des Mittelalters, Bd. 32, 1, 1934): 30 (Frage 23); Wilhelm von Conches, Dragmaticon 282ff. (6. Buch).
124 Descartes, R. (1632). Traité de l'homme.
125 Malpighi, M. (1665). De cerebri cortice dissertatio.
126 Borelli, G.A. (1680-81). De motu animalium.
127 Cullen, W. (1776-83). First Lines of the Practice of Physic, 4 vols.
128 Unzer, J.A. (1771). Erste Gründe einer Physiologie der eigentlichen thierischen Natur thierischer Körper.
129 Whytt, R. (1765). Observations on the Nature, Causes and Cure of those Disorders which are Commonly Called Nervous, Hypochondric or Hysteric.
130 Treviranus, G.R. (1816). Über die organischen Elemente des tierischen Körpers; Ehrenberg, C.G. (1833). Notwendigkeit einer feineren mechanischen Zerlegung des Gehirns und der Nerven vor der chemischen, dargestellt an Beobachtungen. Poggend. Annal. Phys. Chem. 28, 450.
131 Müller, J. (1836). Jahresbericht über die Fortschritte der anatomisch-physiologischen Wissenschaften im Jahre 1835. Arch. Anat. Physiol. wissensch. Med. 1836, I-CCXXXV: XVII; Valentin, G. (1836). Repertorium für Anatomie und Physiologie, Bd. 1: 304.
132 Valentin (1836): 335.
133 Fick, L. (1844). Lehrbuch der Anatomie des Menschen, Bd. 3: 340; ders. (1851). Ueber die Hirnfunction. Arch. Anat. Physiol. wissensch. Med. 1851, 385-430: 386.
134 Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Pflanzen: 175.
135 Hannover, A. (1840). Die Chromsäure, ein vorzügliches Mittel bei mikroskopischen Untersuchungen. Müllers Arch. 1840, 549-558; Helmholtz, H. (1842). De fabrica systematis nervosi evertebratorum.
136 Helmholtz, H. (1850). Ueber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenreizung. Monatsschr. Akad. Wiss. Berlin 1850, 14-15.
137 Koelliker, A. (1844). Die Selbständigkeit und Abhängigkeit des sympathischen Nervensystems durch anatomische Beobachtungen bewiesen: 17f.; Bidder, F.H.& Kupffer, K.W. (1857). Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes und die Entwickelung seiner Formelemente: 116.
138 Fontana, F. (1781). Traité sur le vénin de la vipère.
139 Boissier de Sauvages de Lacroix, F. (1748). Anmerkungen. In: Hales, S., Statick des Geblüts: 90; vgl. Rothschuh, K.E. (1958). Vom Spiritus animalis zum Nervenaktionsstrom (In: Physiologie im Werden, Stuttgart 1969, 111-138): 129.
140 Galvani, L. (1791). De viribus electricitatis.
141 Rothschuh, K.E. (1970). Die Anfänge der Elektrophysiologie. Bild Wiss. 3, 106-113; Home, R.W. (1970). Electricity and the nervous fluid. J. Hist. Biol. 3, 235-251.
142 DuBois-Reymond, E. (1849). Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 1.
143 Vgl. Hermann, L. (1879). Allgemeine Nervenphysiologie. In: Handbuch der Physiologie, Bd. II, 1.
144 Bernstein, J. (1902). Untersuchungen zur Thermodynamik der bioelektrischen Ströme. Pflügers Arch. 92, 521-562; ders. (1912). Elektrobiologie.
145 Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Pflanzen (Leipzig 1910): 143; auch: Koelliker, A. (1850). Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen: 505f.
146 Waldeyer, W. (1891). Über einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Zentralnervensystems. Deutsch. Med. Wochenschr. 1891, Nr. 44, 1213-1218; 1244-1246; 1287-1289; 1331-1332; 1352-1356: 1352; Schäfer, E.A. (1893). The nerve cell considered as the basis of neurology. Brain 16, 134-169.
147 Boruttau, H. (1906). Elektropathologische Untersuchungen, III. Die Elektropathologie des warmblüternerven, sowie die Veränderungen der elektrischen Eigenschaften der Nerven überhaupt beim Absterben und Degenerieren. Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere, 115, 287-315: 315; vgl. 309; 311.
148 Roaf, H.E. (1913). The liberation of ions and the oxygen tension of tissues during activity (preliminary communication). Proc. Roy. Soc. London B 86, 215-218: 217; Bishop, G.H. & Erlanger, J. (1926). The effects of polarization upon the activity of vertebrate nerve. Amer. J. Physiol. 78, 630-657: 635.
149 Vgl. Erlanger, J. & Grasser, H.S. (1937). Electrical Signs of Nervous Activity.
150 Adrian, E.D. & Zotterman, Y. (1926). The impulses produced by sensory nerve endings, II. The response of a single end-organ. J. Physiol. 61, 151-171.
151 Hodgkin, A.L. & Huxley, A.F. (1939). Action potentials recorded from inside a nerve fibre. Nature 144, 710-

712.

152 Cole, K.S. & Curtis, H.J. (1939). Electric impedience of the squid giant axon during activity. J. Gen. Physiol. 22, 649-670.

153 Hodgkin, A.L. & Huxley, A.F. (1952). Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of Loligo. J. Physiol. 116, 449-472.

154 Neher, E. & Sakmann, B. (1976). Single channel current recorded from membrane of denervated frog muscle fibers. Nature 260, 799-802.

155 Gerlach, J. (1858). Mikroskopische Studien aus dem Gebiete der menschlichen Morphologie; ders. (1872). Ueber die Struktur der grauen Substanz des menschlichen Grosshirns. Centralbl. med. Wiss. 10, 273-275.

156 Golgi, C. (1890). Über den feineren Bau des Rückenmarks. Anat. Anz. 5, 372-396; 423-435.

157 His, W. (1886). Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Abh. Königl. Sächs. Ges. Wiss. Math.-Phys. Cl. Leipzig 13, 147-209; 477-513; Forel, A.-H. (1887). Einige hirnanatomische Betrachtungen und Ergebnisse. Arch. Psychiatr. 18, 162-198.

158 Schäfer, E.A. (1879). Observations on the nervous system of *Aurelia aurita*. Philos. Trans. Roy. Soc. 169, 563-575: 566; vgl. French, R.D. (1970). Some concepts of nerve structure and function in Britain, 1875-1885: background to Sir Charles Sherrington and the synapse concept. Med. Hist.14, 154-165: 159.

159 Ramón y Cajal, S. (1933). Neuronismo o reticularismo? Archivos de neurobiología 13, 217-291; 579-664; vgl. Breidbach, O. (1993). Nervenzellen oder Nervennetze? Zur Entstehung des Neuronenkonzeptes. In: Florey, E. & Breidbach, O. (Hg.). Das Gehirn – Organ oder Seele? Zur Ideengeschichte der Neurobiologie, 81-126.

160 Waldeyer (1891): 1352.

161 Ramón y Cajal, S. (1894). La fine structure des centres nerveux. Proc. Roy. Soc. London 55, 444-468.

162 Deiters, O. (1865). Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere.

163 His, W. (1889). Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Marke. Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Sächs. Ges. Wiss. 15, 313-372: 363.

164 Schäfer, E.A. (1893). The nerve cell considered as the basis of neurology. Brain 16, 134-169: 136.

165 Remak, R. (1844). Neurologische Erläuterungen. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1844, 463-472.

166 Rosenthal, J.F. (1839). De formatione granulosa in nervis aliisque partibus organismi animalis: 16; vgl. Henle, J. (1841). Allgemeine Anatomie: 782; Münzer, F.T. (1939). The discovery of the cell of Schwann in 1839. Quart. Rev. Biol. 14, 387-407: 401.

167 Schäfer (1893): 136.

168 His (1889): 363.

169 Kölliker, A. (1896). Nervensystem des Menschen und der Tiere. In: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. 2, 6. Aufl.: 2

170 Vgl. Cannon, W.B. (1938). The story of the development of our idea of chemical mediation of nerve impulses. Amer. J. Med. 188, 145; Brooks, C.M. (1959). Discovery of the function of chemical mediators in the transmission of excitation and inhibition to effector tissues. In: Brooks, C.M. & Cranfield, P.F. (eds.). The Historical Development of Physiological Thought, 169-181; Grundfest, H. (1975). History of the synapse as a morphological and functional structure. In: Santini, M. (ed.). Golgi Centennial Symposium, 39-50.

171 Foster, M. & Sherrington, C.S. (1897). A Textbook of Physiology, part 3. The Central Nervous System (7. Aufl.): 929; vgl. McHenry Jr., L.C. (1969). Garrison's History of Neurology: 205.

172 Letzerich, L. (1868). Ueber die Endigungsweise der Nerven in den Hoden der Säugethiere und des Menschen. Arch. pathol. Anat. Physiol. klin. Med. 42, 570-575: 573.

173 Cohnheim, J. (1867). Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Hornhaut. Arch. pathol. Anat. Physiol. klin. Med. 38, 343-386: 370; Waldeyer, W. (1880). Ueber die Endigungsweise der sensiblen Nerven. Arch. mikroskop. Anat. 17, 367-382: 370; 381.

174 Lewandowsky, M. (1898). Über eine Wirkung des Nebennierenextractes auf das Auge. Vorläufige Mittheilung. Zentralbl. Physiol. 12, 599-600.

175 Elliott, T.R. (1905). The action of adrenaline. J. Physiol. 32, 401-467.

176 Feldberg, W. & Gaddum, J. (1934). The chemical transmitter in a sympathetic ganglion. J. Physiol. 81, 305; Dale, H.H. (1938). Acetylcholine as a chemical transmitter of the effects of nerve impulses. J. Mt. Sinai Hosp. 4, 401.

177 Willis, T. (1664). Cerebri anatome (Amsterdam 1666): 174 (XIX).

178 Cheyne, G. (1740). An Essay on Regimen: 168 (nach OED 1989).

179 Stieff, J.E. (1749). Historische und Physische Betrachtungen über die Wirkungen des in einen Pulverthurm zu Breßlau, am 21. Tage des Brachmonats im Jahr 1749 eingedrungenen Blitz-Strahles: 44; Arbuthnot, J. (1750). Fortgesetzte Abhandlung von der Wirkung der Luft auf und in die menschlichen Körper. Hamburgisches Magazin oder gesammelte Schriften aus der Naturforschung 6, 451-499: 479; Kilian, K.J. (1802). Entwurf eines Systems der gesammten Medizin, Bd. 1: 73.

180 Wagner, J.J. (1803). Von der Philosophie und der Medizin: 31.

181 Röschlaub, A. (1806). Einige Bemerkungen über den Unterschied zwischen Nervenfieber und Faulfieber. Magazin zur Vervollkommnung der Medizin 9, 379-390: 384; Wolf, S. (1806). Die Natur einwirkender Potenzen: 123.

182 Reil, J.C. (1807). Über die Eigenschaften des Ganglien-Systems und sein Verhältniss zum Cerebral-Systeme. Arch. Physiol. 7, 189-254: 229; vgl. Ackerknecht, E.H. (1974). The history of the discovery of the vegetative (autonomic) nervous system. Med. Hist. 18, 1-8: 3; Clarke, E. & Jacyna, L.S. (1987). Nineteenth-Century Origins of Neuroscientific Concepts: 315; Ingensiep, H.W. (2006). Leben zwischen „Vegetativ" und „Vegetieren". Zur historischen und ethischen Bedeutung der vegetativen Terminologie in der Wissenschafts- und Alltagssprache. NTM 14, 65-76: 69.

183 Bidder, F.H. & Volkmann, A.W. (1842). Die Selbständigkeit des vegetativen Nervensystems.

184 Langley, J.N. (1898-99). On the union of cranial autonomic (visceral) fibres with the nerve cells of the superior cervical ganglion. J. Physiol. 23, 240-270: 241; ders. (1903). The autonomic nervous system. Brain 26, 1-26; ders. (1921). The Autonomic Nervous System; vgl. Sheehan, D. (1936). Discovery of the autonomic vervous system. Arch. Neurol. Psychiatry 35, 1081-1115; ders. (1941). The autonomic nervous system prior to Gaskell. New Engl. J. Med. 224, 457-460; White, J.C. & Smithwick, R.H. (1941). The Autonomic Nervous System: 7-12; Pick, J. (1970). The Autonomic Nervous System: 3-21; Mitchell, G.A.G. (1953). Anatomy of the Autonomic Nervous System: 1-10.

185 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 335.

186 Willis (1664).

187 Vgl. Hyrtl, J. (1880). Onomatologia anatomica. Geschichte und Kritik der anatomischen Sprache der Gegenwart: 514-517; Laignel-Lavastine, M.P.M. (1923). Note sur l'histoire du sympathique. Bull. Soc. Franç. Hist. Méd. 17, 401-406.

188 Campenhout, E. van (1930). Historical survey of the development of the sympathetic nervous system. Quart. Rev. Biol. 5, 23-50; 217-234.

189 Riolan, J. (1618). Anthropographia, et osteologia: 448; vgl. auch Mersenne, M. (1623).Quaestiones celeberrimae in Genesim: 1203.

190 Willis (1664): 174; 188 (XIX); engl. Übers. in The Remaining Medical Works (1681): 130.

191 Willis, T. (1668). Pathologiae cerebri specimen: 219.

192 Vgl. Jeannerod, M. (1985). The Brain Machine. The Development of Neurophysical Thought; Finger, S. (1994). Origins of Neuroscience. A History of Explorations into Brain Function.

193 Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, Bd. 1: 397; Tilesius von Tilenau, W.G. (1813). Naturhistorische Früchte der Ersten Kaiserlich-Russischen unter dem Kommando des Herrn v. Krusenstern glücklich vollbrachten Erdumseeglung: 127 (FN); Henle, J. (1835). [Rez. van Deen, J. (1834). De differentia et nexus inter nervos vitae animalis et vitae organicae]. Jahrbücher der in- und ausländischen Medicin 7, 221-223: 222; Müller, J. (1835). Jahresbericht über die Fortschritte der anatomisch-physiologischen Wissenschaften im Jahre 1834. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1835, 1-151: 136.

194 Moos, I.M. (1841). Geschichte eines pleuritischen Exsudates, bei welchem die Paracentesis mittelst des Troicars verrichtet wurde, nebst Würdigung der Percussion und Auscultation in Bezug auf Diagnose und Therapie. Medicinische Jahrbücher des kaiserl.-königl. österreichischen Staates 26, 154-172: 168; vgl. Heidenhain, H.J. (1845). Das Fieber an sich und das typhöse Fieber: 25; Heidler, C.J. (1845). Die Nervenkraft im Sinne der Wissenschaft, gegenüber dem Blutleben in der Natur: 212 vgl. auch Repertorisches Jahrbuch für die neuesten und vorzüglichsten Leistungen der gesammten Heilkunde 12 (1845): 139.

195 Anonymus (1843). [Rez. Philip, A.P.W. (1842). A Treatise on Protracted Indigestion, and its Consequences]. The British and Foreign Medical Review or Quarterly Journal of Practical Medicine and Surgery 15, 524-526: 525.

196 Romberg, M.H. (1853). A Manual of the Nervous Diseases of Man, vol. 1: 45; auch: Spencer, H. (1872). Principles of Psychology, 2 vols.: I, 142.

197 Romberg, M.H. (1851). Lehrbuch der Nervenkrankheiten des Menschen, Bd. 1: 53.

Literatur

Rothschuh, K.E. (1958). Vom Spiritus animalis zum Nervenaktionsstrom (in: Physiologie im Werden, Stuttgart 1969, 111-138).

Riese, W. (1959). A History of Neurology.

Brazier, M.A.B. (1959). The historical development of neurophysiology. In: Field, J. (ed.). Handbook of Physiology – Neurophysiology, vol. 1, 1-58.

Andreoli, A. (1961). Zur geschichtlichen Entwicklung der Neuronentheorie.

Loos, H. van der (1967). The history of the neurone. In: Hyden, H. (ed.). The Neurone, 1-47.

McHenry Jr., L.C. (1969). Garrison's History of Neurology.

Haymaker, W. & Schiller, F. (1970). The Founders of Neurology.

Gibson, W. (1970). The history of the neurone theory. Clio Med. 5, 249-253.

Ackerknecht, E.H. (1974). The history of the discovery of the vegetative (autonomous) nervous system. Med. Hist. 18, 1-8.

Worden, F.G., Swazey, J.P. & Adelman, G. (eds.) (1975). The Neurosciences. Paths of Discovery.

Spillane, J.D. (1981). The Doctrine of the Nerves. Chapters in the History of Neurology.

Rose, F.C. & Bynum, W.F. (eds.) (1982). Historical Aspects of Neurosciences.

Clarke, E. & Jacyna, L.S. (1987). Nineteenth-Century Origins of Neuroscientific Concepts.

Florey, E. & Breidbach, O. (Hg.) (1993). Das Gehirn – Organ oder Seele? Zur Ideengeschichte der Neurobiologie.

Finger, S. (1994). Origins of Neuroscience. A History of Explorations into Brain Function.

Hagner, M. (1997). Homo cerebralis. Der Wandel vom Seelenorgan zum Gehirn.

Ochs, S. (2004). A History of Nerve Functions. From Animal Spirits to Molecular Mechanisms.

Entwicklung

Das seit dem 17. Jahrhundert nachweisbare Wort ›Entwicklung‹ ist eine Ableitung des Grundwortes ›Wickel‹ (mhd., ahd. ›wickel‹ »Faserbündel«), das sich auf einen handwerklich hergestellten aufgewundenen Faden bezieht. Seit Mitte des 18. Jahrhunderts wird ›Entwicklung‹ in der abstrakten Bedeutung von »(sich) Entfalten, (sich) stufenweise Herausbilden« verwendet. In diesem Sinne erscheint das Wort etwa bei I. Kant. Der Begriff steht bei ihm sowohl im Kontext einer kosmologischen Lehre, die eine »allgemeine Entwickelung der Materie durch mechanische Gesetze« konstatiert (1755)[1], als auch einer biologisch-kulturgeschichtlichen Vorstellung, z.B. als »Entwickelung der Naturanlagen in der Menschengattung« (1790/93)[2].

Der Entwicklungsbegriff wird seit dem 18. Jahrhundert in sehr vielen verschiedenen Kontexten gebraucht; eine einheitliche Definition ist daher schwierig. W. Wieland stellt 1975 vier allgemeine Merkmale des Begriffs heraus: »a) ›Entwicklung‹ meint eine unumkehrbare, allmähliche, meist langfristige Veränderung in der Zeit; b) diese Veränderung läßt sich nicht ausschließlich als Gegenstand bewußten Handelns und Planens verstehen, sondern folgt eigenen Gesetzen; c) der Veränderung liegt ein identisches und beharrendes Subjekt zugrunde; bei ihm kann es sich auch um ein überindividuelles Gebilde, eine Gestalt des ›objektiven Geistes‹ handeln; d) keine sinnvolle Rede von Entwicklung kann auf die Anwendung teleologischer Begriffe ganz verzichten«.[3]

Frühe Wortgeschichte

In terminologischer Verwendung erscheint der neuzeitliche Entwicklungsbegriff zuerst im Französischen. Der Ausdruck ›développement‹ wird bereits Ende des 17. Jahrhunderts im anatomischen und physiologischen Kontext gebraucht (Verduc 1696[4]; Saint Hilaire 1698[5]), allerdings noch nicht im Sinne der Ontogenese eines Organismus. In dieser Bedeutung steht der Ausdruck 1701 bei D. Dodart, und zwar im Rahmen einer präformistischen Entwicklungstheorie (»Il me paroît clair que cette premiere production n'est point une vraye production d'un être nouveau, mais la manifestation d'un être déja formé, mais invisible dans les petites graines, rendu visible par son accroissement & connoissable par le développement de ses parties«[6]). Häufiger, und nicht allein auf die

Die Entwicklung ist die Gesamtheit der Vorgänge des Wachstums und der körperlichen Umorganisation, die von der Entstehung (z.B. der Befruchtung) bis zur Fortpflanzungsreife eines Organismus erfolgen.

Embryo (griech.) *413*
Fetus (lat.) *413*
Keim (ahd.) *413*
Epigenesis (Harvey 1651) *407*
Evolution (Anonymus 1670) *409*
Entwicklung (Dodart 1701) *391*
Präformation (Leibniz 1705) *407*
Entwicklungssystem (Maupertuis 1745) *422*
Entwicklungsperiode (Gmelin 1787) *393*
Differenzierung (Görres 1805) *393*
Selbstentwicklung (Widmann 1816) *414*
Organogenese (Geoffroy Saint Hilaire 1823) *400*
Sukzession (Dureau de la Malle 1825) *424*
Keimblätter (von Baer 1828) *397*
Organanlage (Neumann 1835; Röper 1835) *400*
Keimzelle (Vogt 1842) *413*
Ektoderm (Allman 1853) *398*
Entoderm (Allman 1853) *398*
Heterologie (Virchow 1858) *417*
Heterometrie (Virchow 1858) *417*
Mesoderm (Ecker 1864) *398*
Pädogenesis (von Baer 1865) *419*
Ontogenese (Haeckel 1866) *415*
Tokogonie (Haeckel 1866) *415*
Urdarm (von Vierordt 1871) *400*
biogenetisches Grundgesetz (Haeckel 1872) *399*
Blastula (Haeckel 1872) *400*
Coelom (Haeckel 1872) *398*
Gastraea (Haeckel 1872) *398*
Gastrula (Haeckel 1872) *400*
Morula (Haeckel 1872) *400*
Urmund (Haeckel 1872) *400*
Heterochronie (Haeckel 1874) *416*
Heterotopie (Haeckel 1874) *417*
Zellen-Stammbaum (Haeckel 1876) *403*
Automorphose (von Hanstein 1882) *394*
Neotenie (Kollmann 1884) *418*
ontogenetische Periode (Nägeli 1884) *415*
Zelllinie (Bard 1886) *402*
Mosaikarbeit (Roux 1888) *400*
Pädomorphismus (Allen 1891) *419*
Heteromorphose [ortsuntypische Bildung] (Loeb 1891-92) *394*
regulatorische Entwicklung (Roux 1893) *401*
totipotent (Roux 1893) *402*
Homœosis (Bateson 1894) *404*
Heteromorphose [abhängige Differenzierung] (Pfeffer 1897) *394*
Klimax (Cowles 1899) *426*
Aitiomorphose (Pfeffer 1904) *394*
pluripotent (Weigert 1904) *402*
Neoepigenese (Roux 1905) *412*
Neoevolution (Roux 1905) *412*
Idiogenese (Barth 1908) *416*
Hologenese (Rosa 1909) *415*
ökologische Entwicklung (Taylor 1920) *423*
Organisator (Spemann 1921) *404*
Pädomorphose (Garstang 1922) *419*

Hypermorphose (de Beer 1930) *419*
Anamorphose (Woltereck 1940) *394*
Epigenetik (Waddington 1942) *419*
differenzielle Genaktivität (Huskins 1947) *404*
autogenetisch (Hennig 1950) *415*
Zönogenese (Leppik 1974) *426*
Ökogenese (Davitasvilli 1978) *426*
Peramorphose (Alberch et al. 1979) *419*
Evo-Devo (Pennisi & Roush 1997) *421*
Eco-Evo-Devo (Hall 2001) *421*

Teile, sondern das Ganze eines Organismus bezogen, erscheint der Ausdruck in dieser Bedeutung erst seit den 1720er Jahren (Heister 1724: »le développement du poulet dans l'œuf«[7]; »développement du fœtus«[8]; Bourguet 1729: »le Développement méchanique des Corps organisés«[9]; »le Développement de l'Embryon«[10]).

Das deutsche Wort ›Entwicklung‹ hat in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts unterschiedliche Bedeutungen; 1733 erscheint es in der Formulierung »Entwicklung eines Kinds«[11] im Sinne von »Geburt«. Seit den 1740er Jahren wird es auf biologische Entwicklungsprozesse bezogen, zunächst die Entstehung von Teilen eines Organismus (Anonymus 1746: »Entwickelung der Blüthe an dem Getraide«[12]; in Übersetzung von Maupertuis von 1747: Es sei »nicht zu läugnen, daß man in der Tulpenzwiebel die Blätter und Blüte schon völlig gebildet wahrnimmt, und daß ihre scheinbare Hervorspriessung nichts anders als eine Entwicklung dieser Theile ist«[13]; im Original: »développement«[14]). Auf die gesamte Individualgenese von Organismen wird das Wort erst in den 1750er Jahren bezogen (Anonymus 1750: »Hr. Rösel [hat] den Leich [von Dickköpfen] beobachtet, und dessen almählige Entwickelung wahrgenommen«[15]; Anonymus 1750: »aus einer Entwicklung schon gebildeter und nur kleinerer Körper die Erzeugung der Thiere und Pflanzen herleiten«[16]; von Schäffer 1756: »Entwickelung [einer Brut von Blattfußkrebsen] aus dem Eye«[17]). Bis zum Ende des Jahrhunderts bezeichnet das Wort bevorzugt die Ausfaltung einzelner Teile eines Organismus (Batsch 1790: »Entwickelung der Blume«[18]; Goethe 1790: »In der successiven Entwickelung eines Knotens aus dem andern […] beruhet die erste, einfache, langsam fortschreitende Fortpflanzung der Vegetabilien«[19]).

Im Englischen wird ›development‹ erst in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts im biologichen Kontext gebraucht (Debraw 1777: »the development and expansion of the germ of the female organs [of bees], previously existing in the embryo«[20]).

Reproduktion
Vermehrung von Entitäten, die eine Weitergabe von Teilen (»materielle Überlappung« zwischen Eltern und Nachkommen) und die Weitergabe der Vermehrungsfähigkeit einschließt

- **Vererbung**
  Ähnlichkeit zwischen Eltern und Nachkommen aufgrund der Reproduktion
  - **genetische Vererbung**
    Vererbung durch Mechanismen der »Codierung«, d.h. der linearen Übersetzung einer Struktur aus diskreten Elementen in eine andere
  - **epigenetische Vererbung**
    Vererbung durch komplexe Interaktion aller beteiligten Faktoren

Entwicklung
Erwerb der Fähigkeit zur Reproduktion

Tab. 52. Terminologie für organische Entwicklungsprozesse (in Anlehnung an Griesemer, J. (2002). What is "epi" about epigenetics? In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). From Epigenesis to Epigenetics (= Ann. New York Acad. Sci. 981), 97-110: 105ff.).

Ontogenese und Phylogenese

Wie sich bereits in der frühen Wortverwendung zeigt, muss der Begriff der Entwicklung nicht als ein spezifisch biologisches Konzept verstanden werden. Auch kosmische, geologische oder andere Prozesse können als ›Entwicklung‹ beschrieben werden. Und auch innerhalb der Biologie wird der Ausdruck auf sehr unterschiedliche Vorgänge bezogen. Er wird seit Ende des 18. Jahrhunderts nicht nur auf die regelmäßigen Transformationen eines Organismus in seiner Lebensgeschichte (Ontogenese; s.u.) angewendet, sondern auch auf die Veränderungen der Lebensformen in der Erdgeschichte. F.W.J. Schelling formuliert 1798 die Vorstellung, »daß die Stufenfolge aller organischen Wesen durch allmählige Entwicklung Einer und derselben Organisation sich gebildet habe«[21] (↑Phylogenese). Erst im 20. Jahrhundert gewinnt die erste Bedeutung an Dominanz, während die zweite meist als ↑›Evolution‹ bezeichnet wird. Es wird aber andererseits bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts empfohlen, ›Entwicklung‹ als Oberbegriffe für Ontogenese und Phylogenese in der Biologie zu verstehen.[22]

Während die ältere Bedeutung des Wortes einen teleologischen Kern besitzt, insofern der bezeichnete Prozess einer vorherigen Anlage folgt und auf ein vorher bestimmtes Ziel ausgerichtet ist (s.u.), enthält die moderne Bedeutung zumindest in vielen Kontexten die Vorstellung eines offenen, in seinem Verlauf und Ausgang unbestimmten Prozesses.[23]

Entwicklung als Weg zur Fortpflanzungsfähigkeit
In seiner verbreiteten Bedeutung meint ›Entwicklung‹ den gerichteten Prozess der artspezifischen Veränderung eines Organismus von dem Anfangsstadium unmittelbar nach seiner Entstehung bis zu einem Endstadium, in dem der Organismus zur eigenen Fortpflanzung in der Lage ist. Weil die Entwicklung die Periode zwischen zwei Reproduktionsereignissen umfasst, kann der Prozess der Entwicklung also allgemein als die Erlangung der Fähigkeit zur Reproduktion definiert werden (Griesemer 2000: »development is the acquisition of the capacity to reproduce«[24]). Oder, anders gesagt: Entwicklung ist die auf die Fortpflanzungsfähigkeit gerichtete Transformation eines Organismus.

Bei den höher entwickelten Organismen erstreckt sich die Entwicklung in diesem Sinne nicht über die ganze Lebensspanne des Organismus, sondern ist zu einem relativ frühen Zeitpunkt abgeschlossen, so dass das Leben dieser Organismen in eine *Entwicklungsphase* (Jugendalter) und eine in Bezug auf die organische Differenzierung *statische Phase* (Erwachsenenalter) gegliedert werden kann. Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird die erste Phase meist ***Entwicklungsperiode*** genannt (Gmelin 1787: »Was macht […] die Entwicklungsperioden an Nervenkrankheiten so fruchtbar?«[25]; Kluge 1811: »zur Zeit der Entwickelungsperiode«[26]; engl. Birkett 1855: beim Menschen »from birth to sixteen, which may be termed the developmental period«[27]; daneben wird der Ausdruck auch für eine beliebige Phase der Entwicklung eines Organismus oder eines seiner Teile verwendet[28]). J. Woodger differenziert zwischen den beiden Phasen 1929 mit den Bezeichnungen *Entwicklungsperiode* (»developmental period«) und *Verhaltensperiode* (»›behaviour‹ period«).[29]

Allerdings erfolgt die Fortpflanzung nicht bei allen Organismen in dem Stadium, das als das letzte der Entwicklung gilt. Einige Organismen vollziehen die wesentliche Vermehrung vielmehr in frühen embryonalen Stadien (»Polyembryonie«, z.B. einige Schlupfwespen und Gürteltiere). Das spätere Adultstadium ist dann wesentlich als Ausbreitungsphase zu interpretieren. Außerdem müssen nicht nur irreversible körperliche Veränderungen eines Organismus als Entwicklung gelten, auch periodische Erscheinungen wie der herbstliche Laubabwurf der Bäume können als Entwicklungsphänomene verstanden werden (↑Metamorphose: »Zyklomorphose«).

Entwicklung als Differenzierung
Die Ausbildung der Fortpflanzungsfähigkeit ist bei den höher organisierten Lebewesen mit einer Differenzierung der Teile des Organismus bis hin zu einem ausdifferenzierten Stadium verbunden. Die Entwicklung kann daher allgemein auch als Prozess der organischen Differenzierung bestimmt werden. Die Entwicklung beginnt mit einem minimal differenzierten Stadium, das aus nur einer Zelle besteht, und sie endet in einem maximal differenzierten Stadium, das in der Regel der sich fortpflanzende Organismus ist. Die Differenzierung manifestiert sich in der Zunahme der Strukturen innerhalb der Entwicklung; sie besteht in der Bildung und Entfaltung der Organe ausgehend von einfacheren Vorgängerstrukturen (auf letztlich molekularer Ebene). Oder, wie es H. Plessner, 1928 formuliert, »das Übergehen von Zuständen niederen in solche höheren Mannigfaltigkeitsgrades« ist »ein Specifikum der Entwicklung«.[30]

Neben dem Bezug der Differenzierung enthält der ontogenetische Entwicklungsbegriff einen Verweis auf die Konstanz, Stabilität und Gesetzlichkeit der individuellen Entwicklung eines Organismus. Die Stabilisierung der Entwicklungsvorgänge findet ihren Ausdruck in der gesetzlichen Abfolge der Transformationsschritte in der Gestaltbildung eines Organismus und in der daraus resultierenden Formkonstanz der Individuen einer Art.

Einen Zusammenhang zwischen Entwicklung der Organismen und Differenzierung stellt bereits der römische Arzt Galen her, wenn er die Entwicklung ausgehend von dem Keim in den Begriffen der Veränderung (»ἀλλοίωσις«) und Formung (»διαπλάσις«) beschreibt.[31] Das deutsche Wort ***Differenzierung*** findet sich erstmals 1805 bei J. Görres in einer Beschreibung des menschlichen Gehirns (»Differenziirung«).[32] Mit H. Spencer wird der Begriff der Differenzierung (»differentiation«[33]) zu einem zentralen Konzept einer allgemeinen Evolutionstheorie. Spencer betrachtet – in Anlehnung an K.E. von Baer (s.u.) – die Entwicklung hin zu zunehmender Differenzierung der Strukturen als ein allgemeines Naturgesetz (↑Evolution). W. Roux unterscheidet 1895 zwischen *Selbstdifferenzierung*, bei der die »specifischen Ursachen« für die Entwicklung in dem gestaltenden Teil selbst liegen, und *abhängiger Differenzierung*, bei der die Gestaltbildung durch äußere Einwirkungen verursacht wird.[34] Beide Formen können sich nach Roux kombinieren. Der Ausdruck ›Selbstdifferenzierung‹ erscheint bei Roux seit 1883 (»Selbstdifferenzirung im Embryo«[35]); im Jahr zuvor bei dem Botaniker J. von Hanstein für die Aktivität des Protoplasmas in der Gestaltbildung von Pflanzen[36] (↑Selbstorganisation).

In ähnlicher Absicht der differenzierten Beschreibung von Entwicklungsprozessen verwendet J. Sachs

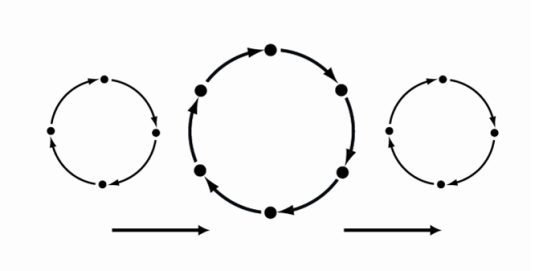


Abb. 98. Schematisches Diagramm zur symbolischen Darstellung der organischen Entwicklung. Die Entwicklung besteht in einer Expansion der zyklischen Organisation eines Organismus von einem einfachen Anfangsstadium (links) zu einem größeren und stärker differenzierten Ewachsenenstadium (Mitte). Dieser Prozess vollzieht sich periodisch immer wieder von Neuem, wobei das Anfangsstadium jeweils durch Kontraktion der zyklischen Organisation des Erwachsenenstadiums gebildet wird (im Diagramm vom mittleren zum rechten Kreislauf).

1896 den Ausdruck ***Automorphosen*** für »innere Gestaltungsursachen« oder die »innere Harmonie der Gestaltungskräfte«.[37] Von ›Automorphosen‹ ist auch bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Rede. Verstanden werden darunter individuelle Abweichungen von der gewöhnlichen Gestalt einer Pflanze, die »beständig« geworden sind.[38] Als entwicklungsbiologischer Begriff erscheint der Ausdruck in den 1880er Jahren: Der Botaniker J. von Hanstein verbindet mit ihm 1882 eine nicht näher charakterisierte »Kräfte-Summe« im Protoplasma der Pflanzenzelle, die für die Gestaltbildung der Pflanze verantwortlich zu machen ist.[39] Auch W. Pfeffer gebraucht dieses Wort 1897 im Sinne von »Eigengestaltung«, um die inneren Ursachen der Entwicklungs- und Gestaltungsvorgänge zu betonen.[40] Pfeffer grenzt die Automorphosen ab von den ***Heteromorphosen***[41] bzw. den später von ihm so genannten ***Aitiomorphosen***[42], die sich auf von außen veranlasste Prozesse beziehen. – Der Ausdruck ›Heteromorphose‹ wird in der Biologie allerdings auch noch in anderen Bedeutungen verwendet, so z.B. in der Entwicklungsbiologie 1891 von J. Loeb zur Bezeichnung der Bildung eines Körperteils an einem untypischen Ort[43] (vgl. auch Anonymus 1836: »heteromorphosis foliage«[44]; Kortüm 1868: »[die] väterlichen und mütterliche Keimelement[e] bestehen im höheren Organismus […] heteromorphisiert fort und beide bewahren in ihrer Heteromorphose die Fähigkeit zu eigenen Leistungen«[45]).

Die Differenzierung in der organischen Entwicklung eines Individuums vollzieht sich im Rahmen einer sukzessiven Gliederung des Organismus von innen, durch Eigenaktivität, nicht durch eine Anlagerung von strukturierten Umweltbestandteilen oder eine Übertragung der Umweltdifferenzierung auf den Organismus. H. Bergson spricht daher 1907 von der Dissoziation und Teilung der Elemente in der Entwicklung: »Elle [d.i. die Entwicklung] ne procède pas par association et addition d'éléments mais par dissociation et dédoublement«.[46] R. Woltereck nennt die Entwicklung im Sinne dieser von innen kommenden Differenzierung 1940 ***Anamorphose***.[47] (Dieser Ausdruck hat daneben andere Bedeutungen: In der Botanik ist er seit den 1820er Jahren für eine »rückschreitende Metamorphose« (Hemmungsbildung) in Gebrauch, z.B. die Umbildung von Blütenblätter in Kelchblätter, von Fruchtblätter in Staubgefäße oder (die häufigste Form) von Staubgefäßen in Blütenblätter.[48] Für H.F. Link ist eine Anamorphose 1837 allgemein eine individuelle »Abweichung von der gewöhnlichen Gestalt der Pflanzen«.[49] C.G. Carus versteht unter ›Anamorphose‹ 1838 eine besondere Form der Metamorphose, nämlich die »vorschreitende« im Gegensatz zur »herab- oder rückwärtsschreitenden Umbildung«, der *Katamorphose*.[50])

Wird die Differenzierung als Kriterium für das Vorliegen der Entwicklung eines Organismus genommen, dann kann diese auch als eine *Verwicklung* bezeichnet werden, wie es J. von Uexküll in den 1920er Jahren vorschlägt.[51] Von Uexküll will mit diesem Wort v.a. darauf hinweisen, dass die Entwicklung nicht nur als Entfaltung einer im Keim vollständig vorhandenen Anlage zu verstehen ist. Vielmehr seien auch äußere Impulse aus der Umwelt an der Differenzierung des Organismus beteiligt. Der Organismus »verwickelt« und »verfaltet« sich also im Laufe seiner Ontogenese nicht nur zunehmend in sich selbst, sondern bezieht auch seine Umwelt in seine Verwicklung mit ein.

In der heutigen Terminologie bezieht sich der Ausdruck der Differenzierung nicht allein auf den Entwicklungsprozess der Erzeugung von morphologisch unterschiedenen Körperteilen, sondern auch auf den Zustand des Vorhandenseins dieser Unterschiede. Und nicht nur bei einem einzelnen Organismus wird von einer Differenzierung gesprochen (in räumlicher Hinsicht als Spezialisierung von Organen und in zeitlicher Hinsicht als Spezialisierung von Lebensphasen), sondern auch bei den Individuen einer Art (z.B. als Differenzierung zwischen den Geschlechtern oder Differenzierung zwischen den Generationen bei Vorliegen eines Generationswechsels).

Entwicklung als zentrales Lebensmerkmal

Insgesamt ist der Begriff der Entwicklung eng mit der Vorstellung des Lebens im Allgemeinen verbun-

den. Viele organische Vorgänge sind ausgesprochene Entwicklungsprozesse, in erster Linie die Ontogenese und die Phylogenese, aber auch die organische Teleologie kann im Anschluss an Aristoteles in diesem Sinne interpretiert werden: Die regelmäßigen, auf einen Zielzustand gerichteten Prozesse der Veränderung legen eine Beurteilung nach Zwecken nahe. Trotz dieses empirisch engen Zusammenhangs muss aber keine begriffliche, analytische Verbindung von Lebendigkeit und Entwicklung bestehen: Es sind durchaus Organismen vorstellbar, die keiner Entwicklung unterliegen, aber trotzdem lebendig sind.[52] Solche Organismen wären organisierte und regulierte offene Systeme, ihre Teile stünden also in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit voneinander, und sie würden sich insgesamt in einem dynamischen Zustand fern des thermodynamischen Gleichgewichts erhalten – sie würden aber darüber hinaus keiner von inneren Strukturen gesteuerten gerichteten Veränderung unterliegen.

Die irdischen Organismen unterliegen faktisch aber alle einer individuellen Entwicklung, weil sie aus Vorläuferstrukturen gebildet werden. In ontologischer Hinsicht kann die Entwicklung allgemein als Erwerb oder Ausbildung bestimmter Dispositionen oder Fähigkeiten bestimmt werden. Entwicklung besteht also in der Verwirklichung eines Potenzials. Es ist dafür argumentiert worden, in diesem Sinne die Fähigkeit zur Entwicklung allein Lebewesen zuzuschreiben; sie sei »ein Charakteristikum von Lebewesen: Leblose Dinge wie Steine oder Moleküle etc. entwickeln sich nicht«[53]. Denn von einem Potenzial im eigentlichen Sinne könne bei leblosen Dingen nicht gesprochen werden; die leblosen Dinge könnten zu vielem Beliebigem verändert werden und enthielten nicht eine innere Struktur, die ihre Veränderung auf etwas Bestimmtes ausrichte.[54]

Stellung zu den anderen Grundfunktionen

Von einigen Autoren – so 1903 von W. Wundt[55] und 1933 von E.S. Russell[56] – wird die Entwicklung gleichberechtigt neben die ↑Selbsterhaltung und die ↑Fortpflanzung als dritte biologische Hauptfunktion geordnet (↑Entwicklungsbiologie). Meist wird die Entwicklung aber vor dem Hintergrund der Evolutionstheorie funktional direkt der Fortpflanzung untergeordnet (↑Funktion; Zweckmäßigkeit). Denn eine organische Differenzierung, die nicht im Dienst der Selbsterhaltung oder Fortpflanzung des Organismus steht, hat keine evolutionstheoretische Fundierung, weil sie keinen Beitrag zur Fitness des Organismus leistet.

Antike

Die biologischen Entwicklungslehren haben ihren Ursprung in der Antike. Bereits in den hippokratischen Schriften wird die lange Zeit einschlägige Methode der Erforschung der Embryonalentwicklung beschrieben: Mehrere gleichzeitig gelegte Hühnereier werden von einer Henne ausgebrütet und täglich ein Ei zur Untersuchung des Fortschritts der Entwicklung dem Gelege entnommen und geöffnet. Auch Aristoteles verwendet diese Methode und liefert mit seiner vergleichenden Perspektive die Basis der Embryologie als einer auf Beobachtungen, Verallgemeinerungen und Gesetze zielenden Wissenschaft[57]: Aristoteles vergleicht die Entwicklung der Embryonen bei verschiedenen Arten und beobachtet die Regelmäßigkeit der Abfolge von Entwicklungsstadien. So stellt er z.B. fest, dass die Entwicklung von Vögeln und Fischen in weiten Strecken sehr ähnlich ist.[58] Er erklärt sich die Entwicklung der Lebewesen aus der Verbindung des männlichen Prinzips der Formgebung und des weiblichen Prinzips des Stoffes. Der männliche Same setze den Entwicklungsprozess des Keims in Gang und gebe diesem seine Gestalt, so wie der Zimmermann das Holz bearbeitet, um daraus ein Möbelstück zu formen.[59] Allerdings transportiert der Samen nach Aristoteles allein die Potenz für die Strukturen des Embryos[60]; andererseits enthält der männliche Same darüber hinaus den Mechanismus zur Umwandlung der Potenz des weiblichen Beitrags in eine Aktualität[61] (»Dornröschennarrativ«[62]). Die organische Entwicklung dient Aristoteles als Paradigma für sein Konzept der (inneren) Teleologie der Natur, nach dem es in einem Gegenstand selbst liegt, sich zu einem bestimmten Ziel hin zu entwickeln (↑Zweckmäßigkeit). Als ein Prinzip der Entwicklung stellt er dabei fest, dass sich zuerst die allgemeinen, allen Lebewesen zukommenden (vegetativen) Eigenschaften bilden und danach erst die speziellen Artmerkmale (wie z.B. die Empfindungsfähigkeit).[63] Den späteren epigenetischen Theorien der Entwicklung steht Aristoteles insofern nahe, als er nicht von einer vollständigen Vorformung des Embryos ausgeht, sondern eine allmähliche Neubildung von Strukturen während der Ontogenese postuliert. Er stellt fest, dass bestimmte Strukturen zuerst gebildet werden müssen, bevor sich andere entwickeln können[64] – eine an die spätere Organisatortheorie erinnernde Auffassung (s.u.)[65]. Nach Aristoteles entstehen bestimmte Organe nicht nur in geordneter Weise nacheinander, sondern die späteren Organe gehen auch aus den früheren hervor (z.B. wachsen nach seiner Theorie die Blutgefäße aus dem Herzen). Die früheren Organe stellen also die (materiale) Ursache für die Bildung der späteren dar.

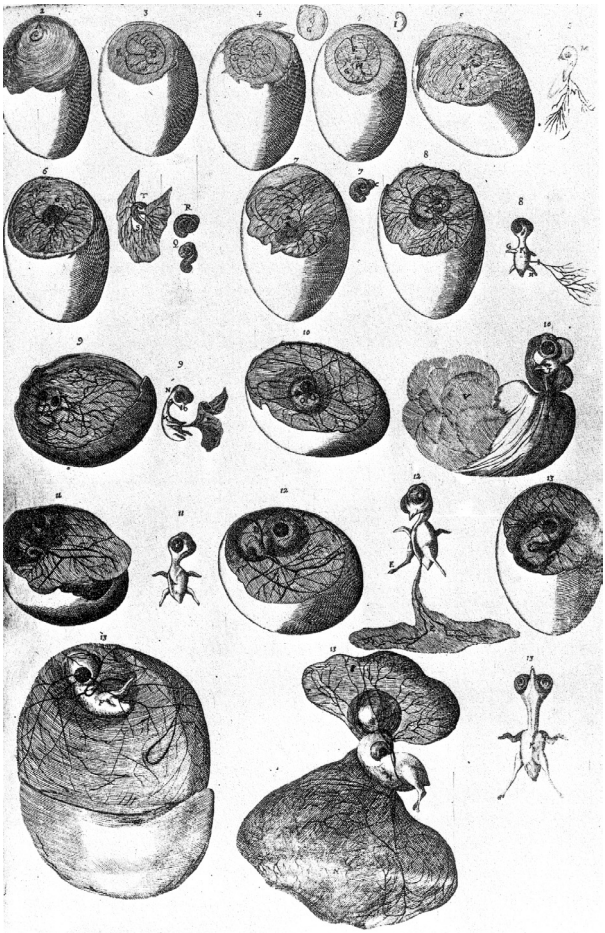


Abb. 99. Frühe Stadien in der Entwicklung eines Hühnerembryos in einem bebrüteten Ei (nach Fabricius, G. (1621). De formatione ovi et pulli; aus Herrlinger, R. (1967-72). Geschichte der medizinischen Abbildung: II, 46).

Nach den richtungsweisenden Studien von Aristoteles macht die empirische Erforschung der Embryonalentwicklung über fast zwei Jahrtausende keine nennenswerten Fortschritte. Spekulative und ideologisch geleitete Beurteilungen dominieren das Feld. Neben die Vorstellung der Entwicklung nach dem Vorbild eines technischen Herstellungsprozesses, die sich bei Aristoteles (und später bei Thomas von Aquin) findet, (»technomorphe Erzeugungsbiologie«) tritt ein Konzept der Entwicklung, das diese als Entfaltung bereits vorhandener Anlagen versteht (»georgomorphe Pflanzungsbiologie«). Augustinus, der dieses letztere Modell vertritt, schreibt zwar beiden Geschlechtern die Bildung eines Samens zu, allein der männliche Same sei aber ein Fortpflanzungskörper, aus dem sich der neue Organismus bilde.[66]

Renaissance und Neuzeit

Auch das in der Renaissance erlangte neue Verhältnis zur Natur und die damit einhergehenden methodischen Untersuchungen setzen sich in der Embryologie nur langsam durch. Die ersten, die die aristotelische Methode der täglichen Beobachtung der Entwicklung des Hühnerembryos in der Neuzeit anwenden, sind am Ende des 16. Jahrhunderts V. Coiter[67] und wenig später dessen Lehrer und Anreger U. Aldrovandi[68]. Detailliertere Beschreibungen dieser Entwicklung und einen Vergleich der Embryonen des Menschen mit denen anderer Säugetiere gibt H. Fabricius ab Aquapendente zu Beginn des 17. Jahrhunderts.[69] W. Harvey, ein Schüler von Fabricius, betont die innere Dynamik der Embryonalentwicklung. Harvey ist der Auffassung, dass beide Geschlechter einen qualitativ ähnlichen Beitrag zur Formung der Nachkommen leisten – wie dies aufgrund der empirisch nachweisbaren Ähnlichkeit der Nachkommen mit sowohl der Mutter als auch dem Vater nahe liegt – und wendet sich damit gegen die alte, auf Aristoteles zurückgehende Meinung, der zufolge der weibliche Teil allein die Materie und der männliche die Form liefert. Ein von Harvey besonders hervorgehobener Weg zur Entstehung von Strukturen im Embryo besteht in ihrer schrittweisen Hinzufügung und Neubildung ausgehend von anderen Strukturen (»Epigenese«; s.u.). Daneben kennt Harvey aber durchaus auch den anderen Weg der Entstehung von Formen ausgehend von einem vorgeformten Ausgangsmaterial: »The form ariseth *ex potentiâ materiae praeexistentis*, out of the power or potentiality of the pre-existent matter«[70]. Damit schließt sich Harvey der aristotelischen Vorstellung an, dass dem Keim eine Potenzialität zukommt, die Aktualität aber erst dem voll entwickelten Organismus. Das Fehlen adäquater Modelle für diese Strukturbildung stellt für die mechanisch orientierten Lebenstheorien des 17. Jahrhunderts ein erhebliches Problem dar und hat immer wieder die Postulierung spezifisch organischer immaterieller Prinzipien und »vitalistischer« Kräfte provoziert, z.B. einen nach dem Vorbild eines menschlichen Werkmeisters agierenden »archeus faber« durch J. B. van Helmont (1648).[71] Die Bezeichnung ›archeus‹ für dieses organisierende Prinzip der Entwicklung übernimmt van Helmont von Paracelsus (↑Vitalismus). Der Archeus wohnt nach der Vorstellung van Helmonts jedem »Samen« inne und ver-

wandelt diesen in einen differenzierten Organismus. Auch die Lebensprozesse des erwachsenen Organismus werden nach dieser Lehre von einer Hierarchie von Archeen organisiert und reguliert. Über die Existenz und den Ort des zentralen organisierenden Prinzips entstehen im 17. Jahrhundert zahlreiche Auseinandersetzungen zwischen den »Vitalisten« und den stärker mechanistisch orientierten Naturforschern (↑Organisation).

Empirische Fortschritte werden v.a. durch die Zuhilfenahme des Mikroskops zur Untersuchung der frühen Entwicklungsprozesse erzielt. Diesen Weg geht zuerst M. Malpighi in seinen Studien zur Hühnchenentwicklung in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts.[72]

Die embryologischen Studien des 18. Jahrhunderts sind von der Auseinandersetzung zwischen *Präformation* und *Epigenesis* beherrscht (s.u.). Auf der einen Seite wird von einem bereits gestalteten Keim ausgegangen, dessen Entwicklung im Wesentlichen in einer Entfaltung der bereits differenziert vorhandenen Strukturen besteht, auf der anderen Seite steht die Vorstellung einer tatsächlichen Neubildung von Strukturen während der Embryonalentwicklung. Wesentliche empirische Fortschritte und neue terminologische Entwicklungen beginnen sich aber erst am Ende des Jahrhunderts abzuzeichnen. Richtungsweisend für das 19. Jahrhundert ist v.a. der theoretische und praktische Rahmen, in den C.F. Wolff die Embryogenese ausgehend von seinen detaillierten und vergleichenden Studien zur Entwicklung bei Pflanzen und Tieren stellt.[73]

Eine Fortsetzung finden diese Untersuchungen in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts in den bahnbrechenden Arbeiten zur »Entwicklungsgeschichte« der Tiere von C. Pander und K.E. von Baer. Beobachtet wird von ihnen eine sukzessive Herausbildung heterogener Strukturen aus homogenen. Zentrale Bedeutung für die Embryologie erlangt damit das Konzept der Differenzierung, d.h. der kontrollierten Bildung von komplexen Strukturen ausgehend von einfachen Vorgängerstrukturen. Eine dieser Vorgängerstrukturen, die Pander und von Baer erkennen und ausgiebig studieren, sind die so genannten »Keimblätter«.

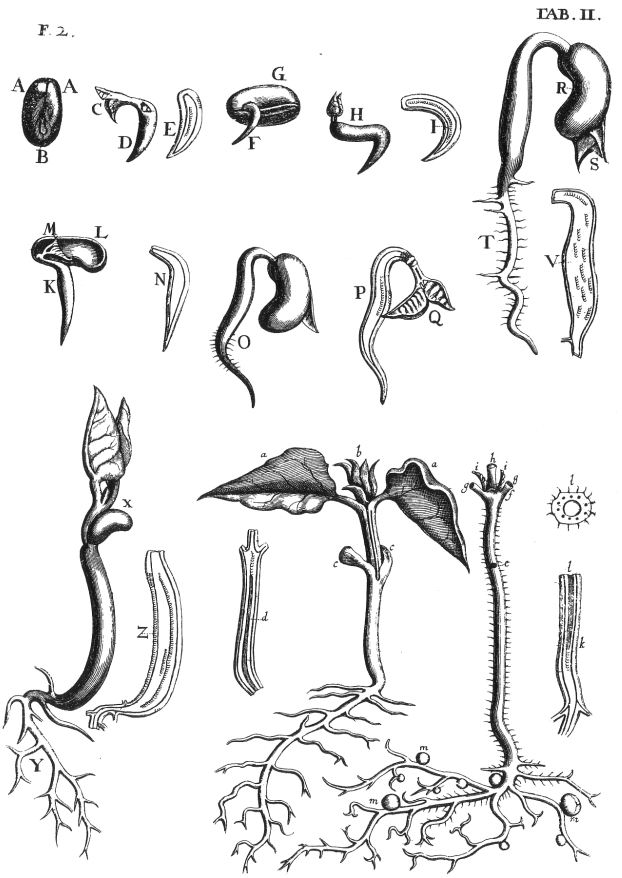


Abb. 100. Entwicklungsstadien der Bohne (aus Malpighi, M. (1675-79). Anatomia plantarum, 2 Bde. (London 1686): II, 2).

Keimblätter

Die beiden Zellschichten, aus denen der Keim in einem frühen Embryonalstadium (»Gastrula«; s.u.) besteht, werden beim Hühnchen bereits 1817 von Pander unterschieden. Pander spricht von »zwei gänzlich verschiedenen Lamellen, einer innern, dickern, körnigen, undurchsichtigen, und einer äußern, dünnern, glatten, durchsichtigen«[74]. Die innere nennt er »Schleimblatt«, die äußere »seroses Blatt«[75]; zusammen bilden sie für Pander die beiden »Keimhäute« des Hühnerembryos. Von Baer führt dafür 1828 die Bezeichnung ***Keimblätter*** ein.[76] Er behält Panders Ausdrücke ›seröses Blatt‹ und ›Schleimblatt‹ bei; für das erstere schlägt er auch die Bezeichnung *animalisches Blatt* vor, denn dieses bilde »die Grundlage des ganzen animalischen Theiles«.[77] (Die »Keimhäute« von Baers bestehen dagegen aus drei Keimblättern

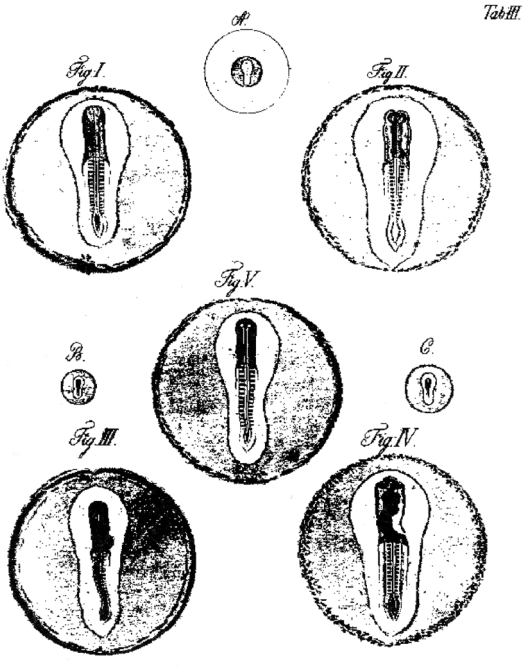


Abb. 101. Darstellung der Entwicklung eines Hühnerembryos in Form einer Bildserie. Die Entstehung der Form wird als eine Reihe von Faltungen beschrieben. In Fig. I bildet sich am Kopfende (oben) eine Einfaltung, aus der das Gehirn entsteht; darunter befindet sich das Rückenmark. In Fig. II befindet sich in der Mitte des Embryos eine Struktur, die sich zum Herzen formt. Der Embryo ist in dieser Serie in verschiedenen Ansichten zu sehen: in Fig. I und III von der Rückenseite; in Fig. II, IV und V von der Bauchseite. Die kleineren Figuren A, B und C stellen den Embryo in der Originalabbildung in natürlicher Größe dar. Bemerkenswert ist das Fehlen von chronologischen Angaben. Die Bildserie stellt zwar eine lineare chronologische Ordnung dar; zwischen den einzelnen Bildern liegt aber nicht immer der gleiche zeitliche Abstand. Die Darstellung der Veränderung entspricht also nicht genau der Logik der physikalischen Zeit, sondern folgt der Eigenlogik der organischen Entwicklung: »Der Organismus erhält eine autonome, inhärente zeitliche Ordnung, eingebettet in den chronologischen Fluss der Zeit, aber nicht mit ihm identisch« (Wellmann, J. (2010). Die Form des Werdens. Eine Kulturgeschichte der Embryologie, 1760-1830: 367; Abb. aus Pander, C. (1817). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Eye: Tab. III).

und stellen einen hautartigen Anhang des schon gebildeten Embryos dar.[78] Zur Bezeichnung der Blätter des Keimlings einer Pflanze (Kotyledonen) ist der Ausdruck ›Keimblätter‹ in der Botanik bereits vorher in Gebrauch, so 1822 bei J.C. Hundeshagen.[79]) Die Rede von ›Blättern‹ in der Anatomie der Tiere geht auf C.F. Wolff zurück, der sich in seiner ›Theoria generationis‹ von 1759 darum bemüht, die Entwicklung von Pflanzen und Tieren in einer gemeinsamen Theorie zu behandeln.[80] Von T.H. Huxley werden sie 1849 bei Medusen als zwei »Schichten« des Keims näher untersucht (»serous and mucous layers of the germ«).[81] Von Baer und Huxley erkennen beide, dass aus den Zellschichten jeweils spezifische Organe entstehen, die sich bestimmten Funktionskreisen zuordnen lassen. Von Baer leitet die Organe des »animalen Lebens« (d.h. die Organe der Empfindung, Bewegung und die Haut) von dem oberen animalen Blatt ab; die Organe des »vegetativen Lebens« (d.h. die Organe der Ernährung, des Kreislaufs, der Sekretion und Fortpflanzung) dagegen von dem unteren, vegetativen Blatt. Huxley stellt einander gegenüber: »the outer [layer] becoming developed into the muscular system and giving rise to the organs of offence and defence; the inner, on the other hand, appearing to be more closely subservient to the purposes of nutrition and generation«.[82]

Die inneren und äußeren Keimblätter werden 1853 von G.J. Allman als ***Ektoderm*** (»ectoderm«) und ***Entoderm*** (»endoderm«) bezeichnet.[83] Von anderen Entwicklungsbiologen werden diese Termini übernommen.[84] Besonders Huxley trägt mit seinen Untersuchungen der Hohltiere viel zur Verbreitung der Terminologie bei.[85] E. Haeckel spricht in den 1870er Jahren daneben von dem (animalen) *Dermalblatt* und dem (vegetativen) *Gastralblatt*.[86] Das bei vielen Tieren auftretende dritte Keimblatt, das schon Pander und von Baer beschreiben (»Gefäßblatt«)[87], nennt R. Remak, der außerdem den Aufbau der Keimblätter aus Zellen nachweist, 1851 *mittleres Keimblatt*[88] und A. Ecker (1864), B.T. Lowne (1870) sowie Haeckel (1872) ***Mesoderm***[89]. Die beiden primären Keimblätter sind nach Haeckel an der Bildung des mittleren Keimblatts beteiligt. Durch Bildung von Hohlräumen im Mesoderm entstehe die »wahre Leibeshöhle der Thiere«, die z.B. in den Blutgefäßen besteht, das ***Coelom***, wie Haeckel es 1872 nennt.[90] 1881 legen die Brüder Hertwig das Kriterium des Vorhandenseins oder Fehlens eines Cöloms ihrer grundlegenden Klassifizierung des gesamten Tierreichs zugrunde.[91] Dass sich auch in der Entwicklung der wirbellosen Tiere Keimblätter identifizieren lassen, weist A. Kowalevsky 1867 nach. Die Ähnlichkeiten in der Entwicklung zwischen Lanzettfischchen und Wirbeltieren dient ihm als Beleg für ihre stammesgeschichtliche Verwandtschaft.[92] Ebenso kann er zeigen, dass auch die Seescheiden mit den Wirbeltieren verwandt sind, weil sie ein Larvenstadium mit einer Chorda durchlaufen.[93]

Die Entdeckung des Eis der Säugetiere durch von Baer im Jahr 1827[94] ermöglicht eine konzeptionell ähnliche Analyse der Befruchtungs- und frühen Entwicklungsprozesse bei allen Organismen. Auf von Baer wird nicht nur die Entdeckung des weiblichen Eis der Säugetiere, sondern auch der Terminus *Spermatozoon* für die männliche Samenzelle zurückgeführt.[95] Die experimentelle Erforschung der Entwicklungsprozesse findet in den Versuchen zur ↑Befruchtung durch G. Newport in der Mitte des 19. Jahrhunderts einen ersten Höhepunkt. Newport gelingt es, an Froscheiern den Punkt des Eintritts des Spermiums in das Ei zu beobachten und stellt fest, dass dadurch die erste Enwicklungsachse des sich entwickelnden Embryos festgelegt wird.[96]

»Biogenetisches Grundgesetz«

In den 1870er Jahren ist es Haeckel, der die Terminologie der Entwicklungsbiologie entscheidend prägt. Er beobachtet, dass die frühe Entwicklung vielzelliger Organismen eine bemerkenswerte Stereotypie aufweist. Selbst bei wenig miteinander verwandten Organismen werden charakteristische Stadien durchlaufen, die einander sehr ähneln. Diese Regelmäßigkeiten haben Haeckel dazu veranlasst, die Hypothese aufzustellen, alle vielzelligen Tiere (Metazoa) hätten die gleiche frühe Individualentwicklung und ließen sich als Modifikationen einer typischen Stammform, die er ***Gastraea***[97]nennt, interpretieren. Gemäß des von Haeckel vertretenen ***biogenetischen Grundgesetzes***[98], dem zufolge die Individualentwicklung eine Rekapitulation der Stammesentwicklung ist, postuliert Haeckel die Gastraea als eine ehemals selbständige Lebensform. Haeckel schließt »nach dem biogenetischen Grundgesetz auf eine gemeinsame Descendenz der animalen Phylen von einer einzigen unbekannten Stammform, welche im Wesentlichen der Gastrula gleichgebildet war: Gastraea«.[99] Bereits 1866 formuliert Haeckel den Inhalt seines später von ihm so genannten biogenetischen Grundgesetzes: »Das organische Individuum [...] wiederholt während des raschen und kurzen Laufes seiner individuellen Entwickelung die wichtigsten von denjenigen Formveränderungen, welche seine Voreltern während des langsamen und langen Laufes ihrer paläontologischen Entwickelung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung durchlaufen haben«.[100]

Das Prinzip, das Haeckel als Gesetz ausdrückt, hat viele Vorläufer vor Haeckel und vor Formulierung der Evolutionstheorie, so z.B. Ende des 18. Jahrhunderts bei C.F. Kielmeyer, der die Entstehung verschiedener Arten der gleichen Kraft zuschreibt wie die Veränderung eines Organismus in seiner individuellen Entwicklung: Die »Reproductionskraft« leiste nicht nur die »Hervorbringung« des einzelnen Individuums, sondern sie stimme in ihren Gesetzen auch mit der Kraft überein, »durch die die Reihe der verschiedenen Organisationen der Erde ins Daseyn gerufen wurde«.[101] Außerdem tritt nach Kielmeyer der Organismus den verschiedenen Stufen des Lebens entsprechend sukzessive ins Leben ein: Zuerst habe er ein vegetatives Leben, dann bilde sich die Reizbarkeit und erst am Ende die Empfindlichkeit. Ähnlich heißt es 1812 bei J.F. Meckel, der individuelle Organismus gehorche den gleichen Gesetzen wie die Entwicklung der ganzen Reihe der Tiere, so dass die höheren Tiere in ihrer stufenweisen Individualentwicklung die Stufen durchlaufen, die den Tieren unterhalb ihrer Organisation entsprechen.[102] Es lassen sich eine ganze Reihe weiterer ähnlich lautender Ansichten anführen.[103] Zu ihnen zählen auch die von R. Owen, der 1837 von einer Parallele zwischen der »Transmutation« von Formen während der embryonalen Phasen und der »Transmutation der Arten« spricht[104], sowie die von C. Darwin, der im gleichen Jahr in seinem Notizbuch die Genese des Individuums eine *verkürzte Wiederholung* (»shortened repetition«) des Formenwandels während der Stammesentwicklung nennt[105]. Vor Haeckel liegen auch die Analysen F. Müllers zu den Larvenformen der Krebstiere, die er für phylogenetisch alte Vertreter dieser Gruppe hält: Die heutigen höheren Krebse sollen also in ihrer Individualentwicklung ein Stadium durchlaufen, das ihren phylogenetischen Vorläufern entspricht.[106] Schließlich kann auch bereits Aristoteles als ein Vertreter einer frühen Form des biogenetischen Grundgesetzes gelten, wenn er von einer sukzessiven Entfaltung der Seelenvermögen bei den Tieren schreibt: »Anfänglich scheinen alle Tierföten eine Art Pflanzenleben zu führen; in der Folge erst ist bei ihnen von der Empfindungs- und Denkseele zu sprechen«.[107]

Mit der Verabschiedung der Vorstellung einer linearen Entwicklung von den Wirbellosen über die Wirbeltiere zum Menschen gerät auch die Rekapitulationstheorie gegen Ende des 19. Jahrhunderts immer mehr in die Kritik.[108] Es wird eine Evolution nicht nur der adulten Formen, sondern auch der Individualentwicklung selbst erkannt. Das Verhältnis von Ontogenie zu Phylogenie stellt sich damit eher umgekehrt dar, als Haeckel es gesehen hat: Die Phylogenie gilt nicht mehr als Ursache der Ontogenie, sondern Veränderungen der Ontogenie bedingen weitreichende evolutionäre Transformationen, oder wie W. Garstang 1922 schreibt: »ontogeny does not recapitulate phylogeny, it creates it«[109].

Morula, Blastula, Gastrula

Haeckel unternimmt es auch, Namen für die charakteristischen Stadien der frühen Ontogenese zu finden. Anfangs unterscheidet er ***Morula*** und ***Gastrula***.[110] Später grenzt er fünf solcher Stadien gegeneinander ab (vgl. Abb. 102)[111]: Die (von Haeckel fälschlicherweise ohne Kern vorgestellte) *Monerula* stellt das befruchtete Ei dar, die *Cytula* geht daraus durch die Neubildung eines Kerns hervor, durch Zellteilungen entsteht die *Morula*, die eine massive Kugel aus gleichartigen Zellen bildet, daraus bildet sich weiter die ***Blastula*** als eine mit Flüssigkeit gefüllte Hohlkugel mit einer Wand aus einer einzigen Schicht gleichartiger Zellen und schließlich die *Gastrula*, indem die Hohlkugel sich einstülpt, so dass eine zweischichtige Zellwand (das innere und äußere Keimblatt) und ein Hohlraum (der *Urdarm*, *Progaster* mit dem ***Urmund***, *Prostoma*) entsteht.[112] Die von Haeckel verwendete Bezeichnung ***Urdarm*** wird 1871 von K. von Vierordt eingeführt[113]. Die Struktur wird in der Embryologie bereits von C.F. Wolff Ende des 18. und K.E. von Baer in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts beschrieben; von Vierordt verwendet 1861 zunächst den Ausdruck »primäres Darmrohr«[114].

Die von Haeckel eingeführten Bezeichnungen der wesentlichen Entwicklungsstadien der mehrzelligen Tiere haben sich bis in die Gegenwart erhalten. Seit Mitte des 20. Jahrhunderts ist es üblich, die Entwicklung in sechs Stadien einzuteilen: die Eireifung, Befruchtung, Furchung, Blastulation, Gastrulation und Organogenese (vgl. Tab. 53). Der Ausdruck ***Organogenese*** erscheint dabei ebenso wie die von Haeckel geprägten Worte bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts (Geoffroy St. Hilaire 1823: »organogénésie«[115]; Velpeau 1833: »organogénésie« in Bezug auf den Menschen[116]; Anonymus 1838: »Organogenesis« in der Botanik[117]; Lindley 1840: »Organogenesis. – The gradual formation of an organ from its earliest appearance«[118]).

Wie von Haeckel postuliert, ist das Gastrulastadium mit zwei Keimblättern tatsächlich in allen Gruppen des Tierreichs weit verbreitet.[119] Die meisten vielzelligen Tiere bilden in ihrer Individualentwicklung darüber hinaus ein drittes Keimblatt, das auf verschiedenem Weg zwischen dem inneren und äußeren Keimblatt entsteht. In der Regel lässt sich eine Zuordnung eines Organsystems zu einem der drei Keimblätter treffen – wie bereits bei von Baer und Huxley beschrieben: Das äußere Keimblatt (*Ektoderm*) bildet die Haut mit ihren Drüsen, die Sinnesorgane, das Nervensystem und die Exkretionsorgane; aus dem mittleren Keimblatt (*Mesoderm*) entstehen Muskulatur, Bindegewebe, Blutgefäße, Herz und Innenskelett; das innere Keimblatt (*Entoderm*) schließlich bringt viele innere Organe, z.B. Mitteldarm, Leber, Lunge und endokrine Organe hervor. Allerdings kann ein Keimblatt bei Verletzungen eines anderen auch dessen Organe hervorbringen. Sinnvoller als der Begriff des Keimblattes ist daher oft der der ***Organanlage***, der auch bereits seit den 1830er Jahren verwendet wird – etwa zeitgleich in der Zoologie (Neumann 1835)[120] und Botanik (Röper 1835)[121].

E.B. Wilson weist schon Ende des 19. Jahrhunderts darauf hin, dass weder entwicklungsgeschichtlich noch funktional eine scharfe Abgrenzung der Keimblätter möglich ist. Ähnliche Organe mit vermutlich phylogenetisch gemeinsamem Ursprung können sich in der Individualentwicklung aus verschiedenen Keimblättern bilden, so dass die Rückführung auf ein Keimblatt auch nicht als ein Kriterium der ↑Homologie geeignet ist.[122] Die Kritik am Begriff des Keimblatts in den 1890er Jahren führt zu der Einsicht, dass es sich dabei um ein rein morphologisches, nicht aber ein funktionales Konzept handelt.[123]

Roux: Entwicklungsmechanik

Ende des 19. Jahrhunderts erlauben verbesserte apparative Methoden ein genaueres Studium der Entwicklungsprozesse. Zur Betonung der kausalen Modelle für diese Forschung prägt W. Roux 1885 für die sich formierende Disziplin den Begriff der *Entwicklungsmechanik* (↑Entwicklungsbiologie).[124] Roux' methodischer Ansatz in der Entwicklungsbiologie ist durch die konsequente Anwendung des manipulativen Experiments gekennzeichnet. Bekannt sind seine Versuche zur Froschentwicklung aus dem Jahr 1888, bei denen er eine Zelle im Zweizellstadium eines Froschembryos mit einer heißen Nadel zerstört. Als Folge dieses Eingriffs entwickelt sich aus der anderen Zelle nur ein halber Embryo (»Anstichversuch«).[125] Roux schließt daraus, dass der Embryo bereits im frühen Stadium aus mehreren differenzierten Zellen besteht – entstanden in einem Prozess der »Selbstdifferenzirung« (↑Selbstorganisation) –, die nicht mehr einen ganzen Organismus bilden können. Der Keim stellt also ein Mosaik aus mehreren selbständig sich verändernden Teilen dar; Roux spricht 1888 von einer ***Mosaikarbeit*** und einer *Mosaikbildung*[126]. – Das Bild des Mosaiks wird zuvor bereits von den frühen Vererbungsforschern Mitte des 19. Jahrhunderts verwendet, so von C. Naudin 1865 für die Merkmalsverbindung bei hybriden Pflanzen (»L'hybride, dans cette hypothèse, sérait une mosaïque vivante, dont l'œil ne discerne pas les éléments discordants tant qu'ils restent entremêlés«).[127] Seit Beginn des 20. Jahrhunderts erscheint es für Organismen aus genetisch

heterogenem Material und mit einer Kombination von phänotypischen Merkmalen, die normalerweise nur bei Organismen verschiedener Arten auftreten.[128] Von der »normalen« oder »typischen Entwicklung« mit »Selbstdifferenzirung« unterscheidet Roux eine Form der Entwicklung, die er 1893 ***regulatorische Entwicklung*** nennt, genauer eine »atypische sive post- oder regenerative s. regulatorische Entwickelung«.[129] Diese Entwicklung geht von bereits differenzierten Stadien aus, in der nach einer Störung spezifische »Regulationsmechanismen« wirksam werden, z.B. bei der Regeneration von Organen. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts etabliert sich die Gegenüberstellung von *Mosaikentwicklung* (Wilson 1893: »mosaic theory of development«[130]; E.W.M. 1896: »mosaic development«[131]) für Entwicklungsvorgänge mit weitgehender Unabhängigkeit der Teile voneinander und *Regulationsentwicklung* für hoch integrierte Entwicklungsvorgänge. Als bestätigt gilt mit den Versuchen von Roux die ältere Hypothese von W. His, dass die Zygote nicht eine unorganisierte Protoplasmamasse ist, sondern aus lokalisiert wirksamen Faktoren besteht, die für die Differenzierung und Gestaltbildung verantwortlich sind.[132]

Roux bestimmt den Begriff der Entwicklung 1885 allgemein als »das Entstehen von wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit«.[133] Ein solches Entstehen lässt sich nach Roux in zwei Prozesse aufteilen: »in die wirkliche Production von Mannigfaltigkeit und in die blosse Umbildung von nicht wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit in wahrnehmbare, sinnenfällige«.[134] Wie Roux bemerkt, entspricht die Differenzierung zwischen diesen beiden Prozessen der alten Unterscheidung von *Epigenesis* und *Evolution* (Präformation) (s.u.).

Driesch: Regulationsentwicklung

H. Driesch, der Roux' Versuche 1891 an Seeigelkeimen wiederholt, kann dessen Ergebnisse an dem neuen Objekt nicht reproduzieren. Er stellt dagegen fest, dass sich auch aus einer isolierten Zelle, die durch Schütteln von ihren Nachbarzellen getrennt wurde, ein vollständiger, wenn auch kleinerer Organismus bildet (»Schüttelversuch«).[135] Einzelne Teile des sich entwickelnden Keims enthalten also die Fähigkeit, den Verlust der anderen Teile auszugleichen und einen ganzen Organismus zu bilden; der Keim bildet ein »harmonisch-äquipotentielles System«, wie Driesch es nennt.[136] Das mögliche Schicksal der Teile (und damit ihre »Fähigkeiten« oder »Anlagen«) ist größer als ihr wirkliches Schicksal: ihre *prospektive Potenz* ist größer als ihre *prospektive Bedeutung*, wie Driesch es formuliert.[137] Driesch betrachtet damit die weismannsche Hypothese einer erbungleichen

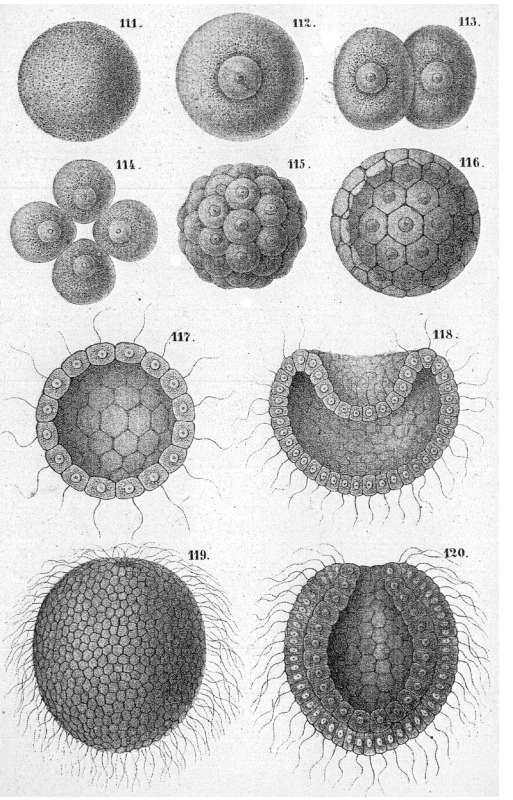


Abb. 102. Frühe Entwicklungsstadien der Metazoen. Einzelne dieser Stadien erhalten von E. Haeckel besonderes Bezeichnungen: Das nach der Befruchtung entstandene Einzellstadium ist die Monerula (111); Die erste Furchungszelle ist die Cytula (112); nach wiederholten Furchungen bildet sich die Morula (Maulbeerkeim) (115); diese formt sich zur Hohlkugel der Blastula (116); durch Einstülpung entsteht daraus die Gastrula (119 und 120) (aus Haeckel, E. (1877). Studien zur Gastraea-Theorie: Tafel VIII).

Teilung, der zufolge bei den Zellteilungen während der Entwicklung jeweils nur ein Teil der Erbanlagen an die Tochterzellen weitergegeben wird, als widerlegt (↑Vitalismus: Abb. 563). Im Gegensatz zu der von Roux beschriebenen Mosaikentwicklung ordnet Driesch die Entwicklungsprozesse den Regulationserscheinungen unter, weil die embryonalen Zellen die Fähigkeit haben, Verletzungen auszugleichen.[138] Daneben zieht Driesch aus seinem Ergebnis weitreichende wissenschaftstheoretische Konsequenzen und postuliert einen immateriellen, die Ganzheit des Organismus bewirkenden Faktor (↑Vitalismus). E.B. Wilson, der den Versuch von Driesch an einem anderen Objekt (*Amphioxus*) wiederholt, kommt zu ähnlichen Resultaten, schließt daraus aber, philosophisch weniger ambitioniert, lediglich darauf, dass die em-

1. Eireifung (»maturation of the egg«)
Meiose mit der Reduktion der Anzahl der Chromosomen auf den haploiden Satz; Füllung des Eies mit Nährstoffen; Ausbildung der polaren Struktur des Eies durch Festlegung der animal-vegetativen Achse, der dorsoventralen Achse und der Abgrenzung von Kortex und Zytoplasma.

2. Befruchtung (»fertilisation«)
Vereinigung des haploiden Kerns des Eies und des Spermiums; »Aktivierung« des Eies.

3. Furchung (»cleavage«)
Teilung des befruchteten Eies in immer kleinere Zellen; in den verschiedenen Verwandtschaftsgruppen verläuft die Furchung jeweils nach einem charakteristischen Muster.

4. Blastulation
Bildung einer flüssigkeitserfüllten Hohlkugel über die Sekretion von Flüssigkeit durch die peripheren Zellen.

5. Gastrulation
Faltung der äußeren Zellhülle der Blastula und Ausbildung von drei mehr oder weniger scharf abgegrenzten Zellschichten, des Ektoderms, Mesoderms und Entoderms.

6. Organbildung (»formation of the basic organs«)
Anlage der wichtigsten Organe des erwachsenen Tieres, z.B. von Haut, Schlund, Darm, Extremitäten, Gehirn und Sinnesorganen.

Tab. 53. Sechs Stadien der frühen Entwicklung, in die sich die Embryogenese von fast allen vielzelligen Organismen gliedern lässt (nach Waddington, C.H. (1956). Principles of Embryology: 5-8; ähnlich auch bereits Conklin, E.G. (1914). Facts and factors of development. Pop. Sci. Monthly 84, 521-537; ders. (1915). Heredity and Environment in the Development of Men: 6ff.).

bryonalen Zellteilungen nicht notwendig mit einer qualitativen Differenzierung einhergehen, sondern jede Tochterzelle den vollen Satz des genetischen Materials erhält.[139] Wilson stellt aber auch fest, dass die Zellen mit fortschreitender Entwicklung zunehmend die Fähigkeit zur Bildung eines vollständigen Keims verlieren; die Regulationsentwicklung der frühen Embryogenese geht also allmählich in eine Mosaikentwicklung mit einer Verselbständigung der Teile über.

In späterer Terminologie gesprochen, hat Driesch nachgewiesen, dass die Zellen der frühen Entwicklungsstadien ***totipotent*** sind, d.h. die Fähigkeit besitzen, einen ganzen Organismus zu bilden. Der Begriff der Totipotenz in diesem Zusammenhang führt 1893 W. Roux ein. Roux stellt fest, dass die ersten Furchungszellen bei Versuchstieren (Fröschen, Ascidien, Seeigeln und Ctenophoren) untereinander jeweils »spezifisch verschieden« sind, weil sie jeweils »ein besonderes Stück« der Blastula bzw. Gastrula bilden; in experimentellen Manipulationen kann Roux aber ihre Fähigkeit zur Bildung eines vollständigen Embroys nach Isolation von den anderen Zellen zeigen: »in der Betätigung ihres Vermögens zur Postgeneration […] zeigen sich die vier ersten Furchungszellen gleichvermögend und zwar totipotent«.[140] Roux spricht zusammenfassend von der »potentiellen Totipotenz der Zellen des Vierzellenstadiums«.[141] Ins Englische übernimmt T.H. Morgan diese Bezeichnung im Jahr 1901 (»totipotence«).[142]

Zellen, die nicht einen ganzen neuen Organismus bilden können, sondern sich nur in Zellen einiger anderer Gewebstypen umwandeln lassen, werden seit Beginn des 20. Jahrhunderts ***pluripotent*** genannt. Die Begriffsprägung geht wahrscheinlich auf C. Weigert zurück (1904: »Im Gegensatz zu dem Urmeristem der Pflanze ist […] das Bindegewebe nicht totipotent, es ist so wenig pluripotent, daß es eben nur Gewebe der Bindegewebsreihe erzeugen kann«[143]).

Seit den 1990er Jahren gelingt es mittels neuerer Techniken, bereits differenzierte Zellen, sogar Hautzellen der Maus, in totipotente Zellen umzuwandeln. Das gebräuchliche Verfahren hierfür ist die *tetraploide Embryo-Komplementierung*, die von einem Verfahren der Anlagerung der bereits differenzierten Zellen (z.B. der Hautzellen) an künstlich induzierte tetraploide Embryonalzellen ausgeht. Die Gesetzgebung des Embryonenschutzes steht mit diesen Techniken vor großen Herausforderungen, weil damit prinzipiell die Grenze zwischen embryonalen und differenzierten Körperzellen verwischt wird.

Zell-Linien und -Stammbäume

Seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts erweist es sich als fruchtbar, die frühen Stadien der Entwicklung auf zytologischer Grundlage zu untersuchen. Die erste geschlossene Darstellung der Entwicklung der Tiere mittels der Zelltheorie liefert R.A. von Kölliker 1861.[144] G. Pouchet bemüht sich später um die Rekonstruktion eines Stammbaums der Zellen in der Entwicklung (»phylogénie cellulaire«).[145] L. Bard betrachtet den Entwicklungsprozess als eine Differenzierung von Zellen: Der Differenzierungszustand jeder Zelle (»spécifité cellulaire«) werde an ihre Tochterzellen weitergegeben, so dass diese jeweils einer ***Zelllinie*** angehören (»série cellulaire«; engl. »cell-line«[146]; der Ausdruck erscheint regelmäßig erst im 20. Jahrhundert). Zur Darstellung des ganzen Differenzierungsgeschehens schlägt Bard das Modell eines *histogenetischen Baums* vor (»arbre histogénique«).[147] Haeckel führt dafür 1876 die Be-

zeichnung ***Zellen-Stammbaum*** ein und ist der Auffassung, der »ontogenetische Zellen-Stammbaum« habe die gleiche Form wie der »phylogenetische Arten-Stammbaum«.[148] T. Boveri übernimmt später die Bezeichnung ›Zellen-Stammbaum‹[149] und versucht, das Schicksal einzelner Zellen aus frühen Entwicklungsstadien über ihre Nachkommen bis hin zu den differenzierten Zellen der verschiedenen Organe zu verfolgten. Perfektioniert wird diese Methode im letzten Jahrzehnt des Jahrhunderts durch E.B. Wilson.[150]

Holismus der Entwicklungsbiologie

Gegen eine einseitige Konzipierung der Entwicklung und Vererbung der Organismen ausgehend von der Zellenlehre wendet C.O. Whitman am Ende des Jahrhunderts ein, die Organisation der Lebewesen sei die Ursache, nicht die Wirkung der Bildung der Zellen (↑Zelle).[151] Die Entwicklung sei insgesamt eine Folge der Organisation: »Development, no less than other vital phenomena, is a function of organization«[152]. In die gleiche Richtung zielt F.R. Lillie mit der Auffassung, die Entwicklung könne nicht als Ergebnis einer sekundären Anpassung der Zellen als unabhängige Teile erklärt werden, sondern der Organismus wirke immer als eine Ganzheit und übe in jedem Stadium seiner Entwicklung einen formenden Einfluss auf seine Teile aus. Die Entwicklung des Organismus vollziehe sich also als eine physiologische Einheit (»physiological unity«); der Organismus bilde auch in seiner Entwicklung eine ↑Organisation, nicht ein Aggregat von Zellen: »The persistence of organization is a primary law of embryonic development«.[153] In Fortführung des experimentellen Ansatzes von Driesch findet diese Betonung der Ganzheit und Organisation in der Biologie der folgenden Jahre ihren Ausdruck in einem mächtigen Forschungsprogramm der Entwicklungsbiologie, weniger dagegen der Genetik. Denn die ↑Genetik konzipiert die Prozesse der Vererbung und Entwicklung in erster Linie als Weitergabe individueller Merkmalsträger, der Gene. Der holistische Ansatz der Entwicklungsbiologie steht damit fast das gesamte 20. Jahrhundert dem atomistischen Ansatz der Genetik gegenüber.

Dem holistischen Ansatz gemäß (↑Ganzheit) stellt es eine wichtige Forderung an alle Prozesse der Differenzierung dar, dass der Bestand der funktionalen Organisation während der Umstrukturierung in der Entwicklung nicht gestört wird. Diese Forderung bedingt es, dass es keinen plötzlichen radikalen Umbau des Organismus während seiner Entwicklung geben kann. Die Entwicklung muss schrittweise erfolgen, wobei jeder Schritt die Organisation nur soweit ab-

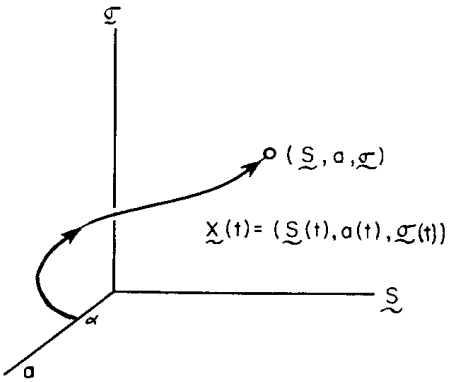


Abb. 103. Die »ontogenetische Trajektorie« eines Individuums im Alters-Größen-Form-Raum (»age-size-shape space«): Mit zunehmenden Alter (a) nimmt ein Individuum an Größe (S) zu und verändert seine Form (σ) (aus Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. & Wake, D.B. (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. Paleobiol. 5, 296-317: 301).

ändern darf, dass diese nicht zerstört wird. Es gilt also gerade für den sich entwickelnden Organismus das schöne Bild von O. Neurath, das ihn – gegen R. Carnaps Theorie der Protokollsätze als sicherer Basis der Erkenntnis – als einen Vertreter einer Kohärenztheorie der Wahrheit ausweist: »Wie Schiffer sind wir, die ihr Schiff auf offener See umbauen müssen, ohne es jemals in einem Dock zerlegen und aus besten Bestandteilen neu errichten zu können«.[154] Aber noch treffender ist wohl das Bild F. Schillers, das den Staat als einen Organismus betrachtet: »Wenn der Künstler an einem Uhrwerk zu bessern hat, so läßt er die Räder ablaufen; aber das lebendige Uhrwerk des Staats muß gebessert werden, indem es schlägt, und hier gilt es, das rollende Rad während seines Umschwunges auszutauschen«.[155]

Induktion und Organisator

Wichtige Fortschritte in der Entwicklungsbiologie werden durch Transplantationsversuche seit der Jahrhundertwende gewonnen. H. Spemann und W.H. Lewis zeigen unabhängig voneinander an Amphibien, dass die Augenlinsen in solchem Gewebe gebildet werden, das mit dem Augenbecher in Kontakt gekommen ist, z.B. der Bauchepidermis.[156] Auch die Verpflanzung anderer Teile des sich entwickelnden Keims (z.B. der »dorsalen Urmundlippe«) führt zur Bildung von ortsfremden Geweben.[157] Diese Versuche zur *Induktion* der Gewebebildung ermöglichen die Identifizierung von Differenzierungs- und Organisationszentren in dem sich entwickelnden Keim (↑Feld). Das berühmteste Experiment in dieser Rich-

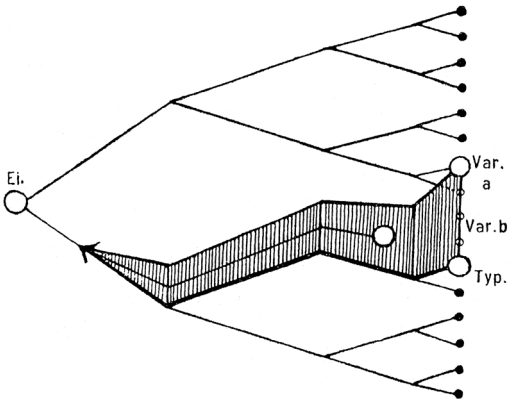


Abb. 104. Entwicklungslinien von phänotypischen Merkmalen und ihrer Varianten in einem grafischen Modell der Entwicklung. Die Entstehung eines Merkmals wird rückläufig bis zu dem Punkt in der Entwicklung zurückverfolgt, an dem die Differenzierung zwischen seiner typischen Ausprägung (»Typ.«) und seinen Varianten (»Var. a«; »Var. b«) in der kausalen Kette zuerst nachweisbar ist. Dieser Gabelpunkt der Entwicklung wird von V. Haecker phänokritische Phase *genannt (aus Haecker, V. (1918). Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik): 327).*

tung führt H. Mangold 1921 durch: die Verpflanzung der dorsalen Urmundlippe einer Molchart in die Bauchregion des Embryos einer anders pigmentierten anderen Molchart und die anschließend erfolgende ortsfremde Organbildung.[158] Aufgrund ihres organisierenden Einflusses auf das Nachbargewebe bezeichnet Spemann die dorsale Urmundlippe als *Organisationszentrum*[159], das einen ***Organisator***[160] enthält.[161] Nach der Modellvorstellung Spemanns schafft sich jeder Organisator ein »Organisationsfeld« (↑Feld), dessen Einfluss die Differenzierung der Nachbarzellen auslöst. Seit den 1960er Jahren werden diese Ansätze mit einfachen Modellen (»french-flag-model«) und mit dem Begriff der *Positionsinformation* diskutiert.[162]

Entwicklungsbiologie und Genetik

Die Felder von Entwicklungsbiologie und Genetik, die bis zum Ende des 19. Jahrhundert so eng miteinander verbunden sind, dass sie kaum getrennt werden können (↑Vererbung), stehen bis in die 1930er Jahre in einem Spannungsverhältnis zueinander. Von Entwicklungsbiologen wird beklagt, dass die Genetik nicht immer förderlich für das Verständnis von Entwicklungsprozessen war, sondern dass durch die Fixierung auf die Gene als die alles entscheidenden Einheiten Interaktionen auf Zytoplasma- und Zellebene unberechtigterweise vernachlässigt wurden.[163] Von Seiten der etablierten Genetik antwortet T.H. Morgan auf Vorwürfe dieser Art mit dem Hinweis, die Entwicklungsbiologie habe sich eben als ein nicht so tragfähiges Forschungsprogramm erwiesen wie die Genetik.[164] Zu einer Resynthese von genetischen und entwicklungsbiologischen Ansätzen kommt es erst in den späten 1930er Jahren, u.a. unter dem Namen *Entwicklungsgenetik* (↑Genetik).

Nachdem in den 1940er Jahren die Verbindung von Genen und den von Spemann beschriebenen Organisatoren diskutiert wird[165] und die Wirkung von einzelnen Genen durch ihre manipulative Ausschaltung ermittelt werden kann[166], kommt es seit den 1960er Jahren zu einer immer engeren Verbindung von Genetik und Entwicklungsbiologie. Die Rolle einzelner Gene für die Entwicklung des Organismus wird aufgeklärt, und das Konzept der ***differenziellen Genaktivität*** – das bereits in den 1940er Jahren benannt wird (Huskins 1947: »differential gene activity«[167]) – findet vielfache Anwendung zur Erklärung der Differenzierung von Geweben durch die selektive Expression von Genen in verschiedenen Zelltypen. K. Sander formuliert 1960, durch die Abhängigkeit von dem Gradienten eines Stoffes würden »verschiedene Gene aus dem Gesamtgenom zur Aktivität gelangen, die das Verschiedenwerden der Zellen des embryonalen Blastems bewirken«.[168] Besonders die Forschungen zur Entwicklung der Taufliege *Drosophila* führen zur Identifizierung einer Hierarchie von Genen, die für eine schrittweise Differenzierung des Keims verantwortlich sind. So gelingt es, die Gene zu finden, die die Polarität und Segmentierung des Embryos bewirken[169], und eine genetische Region zu bestimmen (»Homeo box«[170]), die Gene enthält, deren Mutationen die Umwandlung eines Organs in ein anderes bewirken (»homeototic mutants«[171]; später: »homeotische Gene«). Die Begriffsbildung schließt hier an den älteren Begriff der ***Homœosis*** an, den W. Bateson 1894 einführt, um damit die Bildung von Organen an einem untypischen Ort im Bauplan eines Organismus zu bezeichnen.[172] Bateson ersetzt damit den älteren Ausdruck *Metamorphie* für dieses Phänomen (»metamorphy«: »cases where the ordinary course of development has been perverted or changed«[173]).

Neben der immer noch einflussreichen Richtung, einzelne Gene für die Musterbildung und organische Differenzierung verantwortlich zu machen, tritt seit den 1930er Jahren ein ganzheitlicher Ansatz in der Entwicklungsbiologie, der die ontogenetische Musterbildung als eine Systemleistung interpretiert, bei der die Wirkung der verschiedenen Faktoren wechselseitig voneinander abhängen (↑Ganzheit). L. von

Bertalanffy versucht mit diesem Ansatz einen dritten Weg neben den vitalistischen und mechanistischen Theorien zu entwickeln. Die Prozesse der Gestaltbildung sind danach weder allein durch ein metaphysisches, akausales Prinzip zu erklären (im Sinne von H. Driesch), noch durch lineare Wirkungsketten, die von einzelnen Teilen ausgehen, sondern bestehen in durchgängigen Wechselwirkungen aller Komponenten des Systems.[174] Mathematische Modellierungen solcher Wechselwirkungen erfolgen seit den 1950er Jahren in Form von Reaktions-Diffusionsgleichungen[175] und werden später in kybernetischen Analysen der Musterbildung eingesetzt[176].

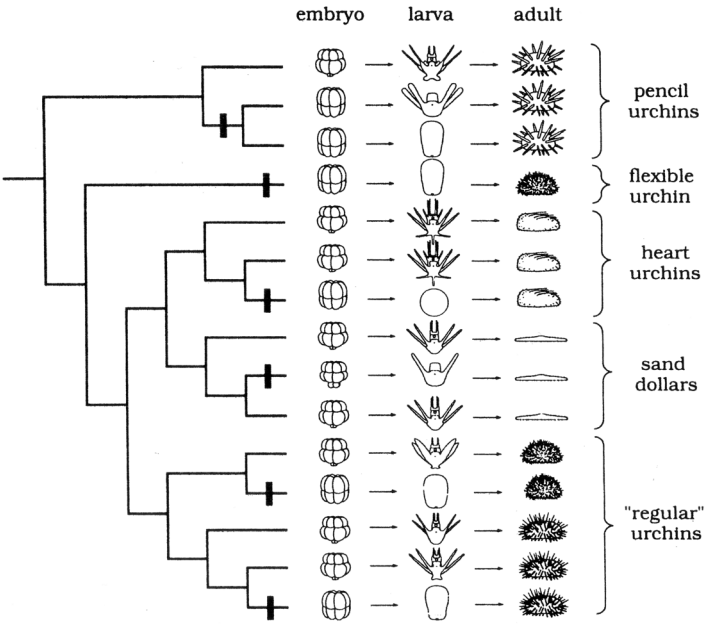


Abb. 105. Evolution von Entwicklungswegen bei Seeigeln (Echinoidea). Die Stadien von Embryo, Larve und adultem Tier in den verschiedenen taxonomischen Ordnungen (rechts) sind auf einem phylogenetischen Stammbaum (links) abgebildet. Die typische Larvenform der Seeigel, der durch lange Schwebefortsätze gekennzeichnete Pluteus*, gilt als die phylogenetisch ursprüngliche Larve. In mehreren Ordnungen kam es jedoch zu einem Verlust dieses Larvenstadiums (senkrechte Balken in dem Stammbaum-Diagramm). Trotz sehr unterschiedlicher Entwicklungswege über morphologisch ganz anders geartete Larven können sich die adulten Stadien aber weiterhin sehr ähneln (und bilden die Grundlage für die taxonomische Klassifikation der Seeigel) (Zeichnung von G.A. Wray, aus Raff, R.A. (1996). The Shape of Life: 226; vgl. Wray G.A. (1994). The evolution of cell lineage in echinoderms. Amer. Zool. 34, 353-363: 360).*

Dem Genom wird im Rahmen dieser systemtheoretischen Ansätze nicht mehr die Rolle einer zentralen Steuerinstanz zuerkannt. So meinen B. Goodwin und G. Webster ausgehend von ihrem in den 1980er Jahren entwickelten Ansatz des biologischen Strukturalismus, das Genom sei so wenig das steuernde Zentrum (»directing center«) organismischer Strukturen wie der Wortschatz dies für einen Text sei. Die Organismen seien daher insgesamt als »selbstorganisierende Totalitäten« oder *dezentrierte Strukturen* (»Decentered Structures«) zu verstehen.[177] Nicht allein der Genbestand in einer Zelle, sondern auch die Position der Zelle in einem bestimmten organismischen Kontext, der eine spezifische Genomaktivierung der Zelle bewirkt, ist danach also für die Differenzierungsprozesse ausschlaggebend.[178]

Die seit Mitte der 1980er Jahre erfolgende Sequenzierung ganzer Genome von Organismen verschiedener Arten ermöglicht einen detaillierten Einblick in die Mechanismen der Entwicklung und ihrer Regulation. Besonders bemerkenswert ist dabei einerseits die hohe *Konservierung* bestimmter Gene über weite Strecken der Evolution, so z.B. des *pax-6*-Gens, das eine wichtige Rolle sowohl in der Bildung der Augen bei Insekten als auch bei Wirbeltieren spielt, und andererseits die ausgeprägt *Redundanz* von funktional wichtigen Genen, z.B. der Gene *myoD* und *myf5*, die beide für die Bildung der Muskelzellen bei *Drosophila* eine Rolle spielen, bei denen aber der Ausfall des einen Gens fast vollständig durch die Wirkung des jeweils anderen Gens kompensiert werden kann, so dass insgesamt ein gegenüber Störungen stark gepufferter, robuster Entwicklungsprozess vorliegt.[179]

Entwicklung und Evolution

Das Verhältnis von Entwicklungs- und Evolutionsbiologie wird bis in die Gegenwart kontrovers diskutiert. Während auf der einen Seite an einer konzeptionellen und theoretischen Vereinigung der beiden biologischen Transformationslehren gearbeitet wird (»Evo-Devo«; s. u.), wird auf der anderen Seite (im lockeren Anschluss an die ältere »idealistische« Morphologie) der Versuch unternommen, allgemeingültige biologische »Gesetze der Form« aufzustellen,

die unabhängig von dem kontingenten Verlauf der Evolution in verschiedenen Stammeslinien gelten. Phylogenetische Erkenntnisse sollen damit weitgehend irrelevant für ein Verständnis der Organismen im Sinne von nach Gesetzen transformierten Systemen werden (Goodwin 1982: »Historical reconstruction cannot solve any problems about the nature of the entities with which biology is faced and the organisational principles which are embodied in organisms«[180]). Nach dem entwicklungsbiologischen Forschungsprogramm von Webster und Goodwin erlauben die »Gesetze der Form« die Fundierung einer »Rationalen Morphologie« (↑Morphologie), in der allgemeine Strukturprinzipien der Entwicklung von Organismen formuliert sind. Ob diese Gesetze aber wirklich taxon- oder sogar bauplanübergreifend aufgestellt werden können, ist sehr umstritten.

Seit den 1990er Jahren münden die systemtheoretischen Ansätze der Entwicklungsbiologie in verschiedene Forschungsprogramme, die sich selbst *Theorie der Entwicklungssysteme* (»developmental systems theory; *DST*«; s.u.)[181] oder *Systembiologie*[182] (↑Ganzheit) nennen.

Teleologie der Entwicklung

Im Gegensatz zur stammesgeschichtlichen Entwicklung der Organismen, die zu keinem biologisch bestimmten Ziel führt, wird die individuelle Entwicklung eines Organismus als auf einen Endpunkt ausgerichtet gedacht. Die ontogenetische Entwicklung wird damit zu einer Legitimation für die Teleologie des Organischen. Von einigen Autoren wird die organische Teleologie sogar überhaupt ausgehend von der Entwicklung der Organismen konzipiert.[183] Dabei wird allerdings nicht berücksichtigt, dass bereits der Organismus als Gegenstand nur gegeben ist, wenn er als funktionale Einheit teleologisch beurteilt wird (↑Organismus; Zweckmäßigkeit).

Abgesehen von dieser basalen biologischen Teleologie der Wechselseitigkeit von Prozessen in einem System ist die Verbindung von ontogenetischer Entwicklung und Teleologie aber naheliegend, denn das Vorhandensein von Mechanismen im Innern eines Organismus, die eine spezifische Kette von Transformationen auslösen und regulieren, kann als eine *Entwicklungsteleologie* des Organischen beschrieben werden. Während ihrer Entwicklung wird der Endzustand als inhärent in den Organismen enthalten vorgestellt, und sie können damit insgesamt im Hinblick auf das, was sie am Ende werden, konzipiert werden.

Die teleologische Deutung der Entwicklung eines einzelnen Organismus erfolgt seit der Antike. Besonders bei Aristoteles findet sich eine solche Deutung ausgehend von der Vorstellung einer den Organismen immanenten Teleologie: Die Werdevorgänge im Bereich des Organischen beschreibt Aristoteles so, dass die Prozessquelle in dem Prozess selbst enthalten ist, und nicht – wie in den technischen Produkten des Menschen – ein von außen hinzukommendes Prinzip darstellt. Das Ziel als das Ende des Prozesses ist nach Aristoteles in dem Prozess selbst enthalten; der Prozess wird über das Ziel selbst bestimmt: »das Wesen und der Zweck sind eines und dasselbe«.[184] Weil Aristoteles die Zweckmäßigkeit mit der Regelmäßigkeit eines Vorganges in Verbindung bringt[185], spielt hier auch seine Annahme einer Konstanz der Arten eine Rolle[186]: Die Konstanz der Arten garantiert, dass es immer derselbe Zielzustand ist, zu dem sich die Organismen entwickeln. Ein Organismus wird von Aristoteles also auf eine Weise vorgestellt, dass er in sich eine Tendenz enthält, die seine Veränderung hin zu einer bestimmten Form bewirkt.

Im 20. Jahrhundert werden verschiedene Bezeichnungen für diese immanente Ausrichtung eines sich entwickelnden Organismus auf einen Endpunkt hin verwendet. Bei E. Cassirer heißt es, der Organismus enthalte in seiner Entwicklung aus sich selbst ein »richtunggebendes Prinzip«[187]; H. Plessner spricht 1928 von einem »Tendenzcharakter«[188] und »Vorwegverhältnis«[189]. Vorweg gegenüber seiner gegenwärtigen Form sei der Organismus, solange er sich in seiner Entwicklung befinde und sein momentaner Zustand nur ein Zwischenstadium hin zu seinem Endstadium darstelle. Den Organismus als ein Entwicklungssystem verstehend, kann Plessner schreiben: »Antizipation ist der Modus des lebendigen Seins, [...] Vorwegnahme seiner selbst als eines Bestimmten«.[190] Plessner betrachtet die Entwicklungstendenz in einem Organismus als eine »Abhängigkeitsrichtung« des Prozesses, die von der Zukunft zur Gegenwart läuft.[191] Aufgrund dieses Verhältnisses liege eine echte Teleologie vor, die allerdings nicht als zeitliches Verhältnis, als Determination der Gegenwart durch die Zukunft verstanden werden dürfe, sondern vielmehr ein »Schema der sachlichen, sinngemäßen Abhängigkeit oder der Fundierung« darstelle, wie Plessner betont. Der Organismus sei nicht durch Ereignisse in der Zukunft kausal determiniert, aber als Sich-Entwickelnder könne er nur bestimmt werden durch eine Referenz auf zukünftige Ereignisse. In diesem Sinne könne davon gesprochen werden, ein Organismus sei »zukunftsfundiert«[192] und befinde sich in einem entwicklungsbedingten »Modus des Vorweg«[193].

In moderner Terminologie ist es häufig der Begriff des *Programms*, der zur Erklärung der Dynamik der Entwicklung herangezogen wird. Das die Entwicklung auslösende und steuernde Programm sei in den Genen verkörpert, so die moderne Lehrmeinung.[194] Besonders E. Mayr unternimmt es, darauf aufbauend alle biologische Teleologie auf das Vorliegen eines Programms zurückzuführen (↑Funktion). Ein Programm definiert Mayr 1961 als einen Informationscode (»code of information«[195]). Später ist er etwas ausführlicher und spricht in diesem Zusammenhang von einer kodierten Information, die den Entwicklungsprozess steuert (»coded or prearranged information that controls a process (or behavior) leading it toward a given end«).[196] Kritisch wird gegen diese Definitionen eingewandt, dass dieser Programmbegriff nicht mehr als eine Redeskription des Problems liefere: Ein Programm wird als ein Teil des organischen Systems beschrieben, das an der Entwicklung des Organismus wesentlich beteiligt ist. E. Sober bezeichnet Mayrs Rede von einem Programm daher als eine unerklärte Metapher (»unexplained metaphor«)[197], und W. Christensen spricht von einer nichts erklärenden Übung des Umbenennens eines Phänomens (»exercise in re-labelling the phenomenon«[198]). Der Programmbegriff drückt in diesem Zusammenhang also lediglich aus, dass sich entwickelnde Organismen eine innere Repräsentation ihres zukünftigen Zustandes enthalten.[199]

Präformation* versus *Epigenese

›Präformation‹ und ›Epigenesis‹ sind die Titel für zwei als Alternativen verstandene Theorien zur Entwicklung von Organismen. Präformation liegt vor, wenn der neu gebildete Nachkomme eines Organismus in diesem bereits in verkleinerter Form enthalten ist. Die Bildung und Entwicklung stellt demnach also wesentlich einen Wachstumsvorgang dar. Die Epigenese besteht dagegen in einer tatsächlichen Neubildung von Strukturen. Der Konflikt dieser beiden Interpretationen lässt sich bis in die Antike zurückverfolgen.[200]

Antike

Die älteste Variante der Präformationslehre stellt die Theorie der *Panspermie* dar. Nach dieser Theorie, als deren Vertreter u.a. Hippokrates und Heraklit gelten, sind die Entwicklungskeime, aus denen neue Lebewesen entstehen, über die ganze Erde verteilt und werden durch das Zusammentreffen von zwei Keimen der gleichen Art zur Bildung eines Organismus angeregt.

Im Wesentlichen epigenetisch ist dagegen die Theorie des Aristoteles über die Entwicklung der Lebewesen.[201] Aristoteles erläutert die Theorie über den Vergleich der organischen Entwicklung mit dem Bilden eines Kunstwerks durch einen Künstler: So wie der Künstler durch seine Bewegungen gestaltende Veränderungen an einem Material ausübt, seien es auch Bewegungen oder Impulse (»κινήσεις«[202]), die in der Entwicklung von den erzeugenden Teilen eines Organismus ausgehen. In der Vorstellung Aristoteles' erhält der Embryo seine Form von dem männlichen Samen, während die weibliche Seite allein das Material liefere. Es seien daher allein Bewegungen, die vom Samen ausgehen und auf den sich bildenden Organismus übergehen, denn das Material, das er formt, sei vor ihm und unabhängig von ihm da[203], und der Samen selbst löse sich in seine Elemente auf[204]. Es ist also nicht eine Substanz, von der die Entwicklung eigentlich ihren Ausgang nimmt, sondern eine Abfolge von Bewegungen – Aristoteles argumentiert hier, dass auch der Künstler nichts von seinem Körper an sein Kunstwerk weitergibt, sondern eben nur seine geschickten Bewegungen.[205]

17. Jh.: Entwicklung der Terminologie

Vor dem Hintergrund eines materialistischen und mechanistischen Bildes der außermenschlichen Welt kann R. Descartes als früher Vertreter der Präformationstheorie in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts gelten. Aus der genauen Kenntnis der Struktur eines Keims kann nach Descartes die Gestalt des entwickelten Körpers »deduziert« und mit mathematischer Sicherheit berechnet werden: »si on connoissoit bien quelles sont toutes les parties de la semences de quelques espece d'animal [...] on pourroit deduire de cela seul, par des raisons entierement mathematiques & certaines, toute la figure & conformation de chacun des ses membres«.[206] Das Wesentliche des Samens sind nach Descartes also besondere Strukturen, die die Gestalt des späteren Organismus determinieren. Auch der umgekehrte Schluss ist für Descartes möglich: Aus der genauen Kenntnis der Gestalt des erwachsenen Organismus könne die Struktur des Keims deduziert werden.

Im Gegensatz zu dieser Auffassung erfolgt nach den Theorien der Epigenese die Zeugung und Entwicklung der Organismen in einer tatsächlichen Neubildung von Strukturen. Den Ausdruck ›Epigenesis‹ verwendet zuerst W. Harvey 1651.[207] Er meint damit die Entstehung von organischen Teilen aus anderen durch einen Vorgang der sequenziellen Knospung. Nach Harvey werden die Teile der Tiere einer nach dem anderen gebildet; sie entstehen durch »Hinzusetzung der Tei-

le«. Der Gegenbegriff zur Epigenese ist für Harvey nicht die Position der Präformation, die zu seiner Zeit noch nicht als ausgearbeitete Theorie vertreten wird, sondern die Vorstellung der ↑Metamorphose, nach der alle Teile simultan gebildet werden.[208]

Die epigenetische Theorie Harveys kann sich im 17. Jahrhundert nicht durchsetzen. Verschiedene Faktoren können für diese Ablehnung verantwortlich gemacht werden. Ein Faktor ist die Einführung des Mikroskops in die empirische Untersuchung der Entwicklungsprozesse: Die mikroskopische Analyse der Strukturen liefert das Bild eines überraschend differenzierten Keims, in dem die späteren Organe schon als verkleinerte Struktur vorhanden zu sein scheinen.[209] Ein weiterer Faktor besteht in der experimentellen Widerlegung der Theorie von der ↑Urzeugung durch F. Redi: Wenn die spontane Entstehung von Lebewesen aus der anorganischen Materie widerlegt ist, erscheint auch die Annahme der spontanen Differenzierung eines undifferenzierten Keims problematisch. Ein dritter Faktor besteht in der grundsätzlich mechanistisch orientierten Einstellung der Forscher des 17. Jahrhunderts: Für einen mechanistischen Standpunkt macht die Erklärung der Formbildung ausgehend von einem bereits differenziert vorliegenden Keim weniger Schwierigkeiten als die Annahme einer regelmäßigen Neubildung von hoch geordneten Strukturen. Eine besondere Plausibilität erhält die Präformationstheorie zudem dadurch, dass sie mit der Vorstellung konstanter Arten gut zusammenstimmt. Auch mit der Einführung des fortpflanzungsbiologischen Artbegriffs (u.a. durch J. Ray; ↑Art) hängt die Etablierung präformistischer Entwicklungstheorien am Ende des 17. Jahrhunderts offenbar zusammen: Wenn Arten nicht über die morphologische Ähnlichkeit von Organismen, sondern über deren genealogischen Zusammenhang definiert werden, liegt es nahe, als Grund ihrer Ähnlichkeit die Präformation der Nachkommen in den Vorfahren anzunehmen.

In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts dominieren daher präformistische Vorstellungen. Diese gehen von einer Vorbildung des Embryos im Leib der Mutter (oder dem Samen des Vaters) aus, so dass die Entwicklung in einem bloßen Wachstum der bereits verkleinert vorhandenen Strukturen besteht. Bereits Harvey beschreibt diesen anderen Weg der Entwicklung ausgehend von einem vorgeformten Ausgangsmaterial (»*ex potentiâ materiae praeexistentis*, out of the power or potentiality of the pre-existent matter«; s.o.).[210] J. Swammerdam formuliert 1669 die Auffassung, die gesamte menschliche Rasse sei bereits in den Lenden Adams und Evas enthalten.[211] Ein wichtiges Argument für diese Lehre bildet im theologischen Kontext der Zeit die sich aus ihr unmittelbar ergebende Erklärung der Erbsünde aller Menschen. Eine stärker auf die Natur bezogene Begründung für die Präformationstheorie liefert der Anatom C. Perrault, insofern er die Meinung vertritt, die Natur selbst könne sich nicht organisieren und die den Tieren (aber nicht den Pflanzen) eigene Seele könne daher nicht auf natürliche Weise entstehen, sondern müsse durch die schon vorhandenen Keime weitergegeben werden.[212] Berühmt ist das von N. Malebranche 1674 verwendete Bild der Einschachtelung (»emboîtement«) von einer unendlichen Kette ineinander geschachtelter Miniaturen von Organismen, das er zunächst anhand des Beispiels eines Baumes formuliert.[213] Auch auf Tiere und Menschen weitet Malebranche diese Vorstellung aus und hält es für möglich, dass alle Organismen bereits seit der Schöpfung der Welt (in Form ihrer Samen) bestehen. Einen unmittelbaren Anlass für das Aufstellen dieser Theorien bilden die Untersuchungen der ↑Metamorphose der Insekten im 17. Jahrhundert. Weil die Puppen der Insekten, die fälschlich für ihre Eier gehalten werden, bereits über vollständig ausgebildete Organe verfügen, wird geschlossen (z.B. von Swammerdam), dass die Eier auch in anderen Organismen eine miniaturisierte Form des erwachsenen Organismus enthalten. Die Ansichten zur Entstehung von Organismen sind hier also an dem Modell der späteren organischen Differenzierung orientiert.

Der erste, der unter Zuhilfenahme des Mikroskops die Hühnchenentwicklung untersucht, ist in den 1670er Jahren der Mikroskopiker M. Malpighi. Er hängt ebenfalls Vorstellungen der Präformation an und spricht – ebenso wie vorher Harvey (s.o.) – 1673 von dem *Präexistieren* (»praeexistere«) der künftigen Organe im Keim.[214] Auch A. van Leeuwenhoek ist aufgrund mikroskopischer Untersuchungen seit Ende der 1670er Jahre der Auffassung, dass die von ihm beobachteten Samenzellen als »Samentierchen« zu werten sind, die alle Merkmale des erwachsenen Organismus in verkleinerter Form bereits enthalten.[215] Sachlich gestützt auf Leeuwenhoek spricht G.W. Leibniz 1714 von *präformierten Samen* (»semences préformées«), aus denen sich die Lebewesen entwickeln,[216] und bezeichnet dies, auch schon vorher, als die Lehre der *Präformation* (1705: »préformation«)[217]. Der Ausdruck ›Präformation‹ ist bereits im 17. Jahrhundert etabliert: Er wird von verschiedenen Naturforschern und Ärzten zwischen 1600 und 1630 im Zusammenhang entwicklungsbiologischer Überlegungen eingeführt.[218] (Im Englischen findet sich das Wort ›preformation‹ für den biologischen Kontext erst seit 1831.[219])

Ein grundlegendes Problem der Präformationstheorie besteht darin, dass der vorgeformte Embryo in den Keimen von nur einem der beiden Elternteile vorhanden sein kann, weil eine Verschmelzung der präformierten Embryonen den Protagonisten der Theorie nicht vorstellbar erscheint. In der sich anschließenden Debatte stehen sich daher die *Animalkulisten*, die den präformierten Keim in den männlichen Samen verlegen, den *Ovulisten* gegenüber, die das gleiche vom weiblichen Ei behaupten. Darstellungen, die den Anschein von Beobachtungsprotokollen erwecken sollen, werden von beiden Seiten ins Feld geführt.[220]

Allerdings findet sich bei Malpighi und anderen Anhängern der Präformationsvorstellung im 17. Jahrhundert noch keine ausgearbeitete Theorie der Entwicklung und damit auch noch keine Theorie der Präformation im eigentlichen Sinne.[221] Zur eigentlichen Entfaltung gelangt die Präformationstheorie erst im 18. Jahrhundert, in der alle namhaften Biologen sich zu ihr bekennen, u.a. A. Haller, C. Bonnet und L. Spallanzani. Der Präformationslehre entsprechend werden Embryonen (v.a. menschliche Föten) auf vielen Abbildungen bis ins 19. Jahrhundert als vollständig ausgebildete und lediglich verkleinerte Organismen dargestellt.

18. Jh.: Dominanz der Präformationstheorie

Im 18. Jahrhundert ist die Auffassung der Präformation als »Theorie der Evolution« bekannt. In der allgemeinen Bedeutung für die individuelle Entwicklung eines Organismus wird der Ausdruck ***Evolution*** seit Ende des 17. Jahrhunderts verwendet, zuerst offenbar in England in einer Besprechung von Swammerdams ›Historia generalis insectorum‹ (1669). Dort wird die stufenweise Bildung eines Organismus (»gradual and natural Evolution«) einer radikalen Umänderung (»Metamorphosis or Transformation«) entgegengesetzt.[222] Bekannt geworden ist auch der Vergleich des Werdens eines Organismus mit der Entstehung eines Bildes durch eine *camera obscura*, der 1664 von A. Kircher gezogen wird. Nach Kircher bildet sich ein Organismus so zu einer definierten Gestalt – er spricht von einem ›evolvi‹ –, wie sich das Bild auf einer belichteten Platte formt, wenn diese sich der Entfernung zum Objektiv annähert, bei der ein scharfes Bild entsteht.[223] Nach einem anderen Bild, das wohl auf P. Gassendi zurückgeht, ist der Same analog zu dem Bild eines Organismus in einem konkaven (Gassendi spricht von einem konvexen) Spiegel zu verstehen: als eine zwar verkleinerte, aber ebenso strukturierte Einheit wie der erwachsene Organismus.[224] Bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts wird der Begriff unspezifisch zur Bezeichnung der individuellen Entwicklung von Organismen verwendet. Leibniz stellt sich in seiner Naturphilosophie die Prozesse der Entstehung und des Todes von Lebewesen als Auswicklungen und Einwicklungen von Anlagen vor, die er meist als *developpement* und *enveloppement*, manchmal aber auch als *evolution* und *involution* bezeichnet.[225]

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck ›Evolution‹ in dem sich entwickelnden Streit zwischen Präformations- und Epigenesislehre häufiger verwendet, u.a. 1744 bei A. von Haller[226], 1745 bei J.T. Needham[227], 1762 bei C. de Bonnet[228] und 1764 bei K.F. Wolff[229]. Das Wort erscheint bis zum Ende des Jahrhunderts vielfach nicht in der eingeschränkten Bedeutung zur Bezeichnung der Position der Präformation, sondern als Überbegriff für jede Form der Veränderung von Organismen (↑Evolution). So nennt Bonnet die Evolution ein allgemeines Gesetz der organischen Welt (»une loi générale du système organique«[230]) und meint, sie schließe eine Epigenese nicht aus; Wolff, ein Vertreter der Epigenese, ist der Auffassung, eine Evolution im Sinne einer Entfaltung von »eingewickelten« Teilen liege zumindest bei der Entstehung von Pflanzen aus Knospen und Samen oder bei der Metamorphose der Insekten vor[231]. Allgemein lässt sich daher sagen: »Wie die bezeichnete Sache, die Präformationslehre, sich nur allmählich herausgebildet hat, so wurde auch das Wort ›Evolution‹ nur langsam und schrittweise an die Sache herangeführt«.[232]

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts überlagert ein neues Verständnis des Ausdrucks ›Evolution‹ die alte embryologische Bedeutung: der generationenübergreifende Prozess der Veränderung von Organismen einer Art in solche einer anderen Art (↑Evolution). In einem wichtigen Punkt unterscheidet sich dieses moderne phylogenetische Begriffsverständnis diametral von der älteren ontogenetischen Evolutionstheorie: Die Transformation der Organismen enthält kein Moment der Orientierung auf ein Ziel hin, das die Veränderung steuern und lenken könnte, während die ontogenetische Entwicklung doch so vorgestellt wird, dass sie mit der Ausbildung des geschlechtsreifen Adultstadiums als einem Zielpunkt endet. Weil sie von der Wortbedeutung mit einer Präformationsvorstellung verbunden sind, passen die Ausdrücke ›Entwicklung‹ und ›Evolution‹ eher zu der älteren Theorie. Das moderne Verständnis der Evolution als eines zukunftsoffenen Prozesses ohne Richtung und Programm ist der eigentlichen Wortbedeutung im Grunde sogar entgegengesetzt.[233] Es lässt sich daher mit H. Rickert bedauern, dass nach der modernen

Wortbedeutung jedes Werden und jede Veränderung, auch wenn sie kein teleologisches Moment in sich enthält, als ›Entwicklung‹ bezeichnet wird.[234] Zumindest hält sich aber das alte embryologische Wortverständnis noch bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts (so z.B. 1964 bei M. Polanyi: »the evolution of a single individual«[235]).

Nicht zuletzt die Kompatibilität der Präformationslehre mit christlichen Überzeugungen spielt für ihre weite Anerkennung im 18. Jahrhundert eine Rolle. Zu einer besonderen Popularität bringt sie es in Form der Einschachtelungstheorie von C. de Bonnet. In der Gebärmutter der ursprünglichen Stammmutter lagen demnach bereits alle nachfolgenden die Erde bevölkernden Organismen eingeschachtelt vor. Bonnet gelangt zu dieser Beurteilung u.a. aufgrund seiner Entdeckung der parthenogenetischen Fortpflanzung der Blattläuse. Allerdings stellt sich Bonnet die Einschachtelung der Lebewesen später nicht mehr so vor, dass die vollständigen Organismen als Verkleinerungen in ihren Eltern enthalten sind; er spricht vielmehr von *präorganisierten Teilchen* (»particules préorganisées«), aus denen sich die Organismen bilden – und nähert sich damit bereits der modernen Anschauung von Genen.[236]

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts neigen besonders solche Naturforscher zur Präformationstheorie, die, wie Bonnet, von einem Organismus als einer organisierten Einheit von Teilen ausgehen. Denn im Rahmen der Präformationstheorie ergibt sich eine einfache Erklärung für die funktionale Korrelation der Teile im Ganzen des Organismus. Die Epigenesetheorien sehen sich andererseits mit einem Problem konfrontiert: Wenn die Teile auseinander hervorgehen und damit nacheinander entstehen, kann kein Modell ihrer wechselseitigen Abhängigkeit voneinander formuliert werden.[237] Auf diesen Punkt weist Bonnet 1764 mit der Bemerkung hin, alle Teile eines Organismus müssten immer zugleich existieren (also auch zugleich entstehen), weil ihre Funktionen wechselseitig voneinander abhängen (»toutes les parties d'un animal ont entr'elles des rapports si directs, si variés, si multipliés, des liaisons si étroites, si indissolubles, qu'elles doivent avoir toujours coexisté ensemble«[238]). Die funktionale Korrelation der Teile bildet Ende des 18. Jahrhunderts also ein gewichtiges Argument für die Präformationstheorie der Entwicklung.

In gewisser Weise steht auch G.L.L. de Buffon den präformistischen Anschauungen nahe, insofern er von inneren Formen (»moules intérieurs«) ausgeht, die den Verlauf der Entwicklung prägen. Er beschreibt die organische Entwicklung als ein Wachstum von organischen Körpern (»moules«): »c'est cette augmentation de volume qu'on appelle développement«; als Keim sei ein Tier daher im Kleinen das, was der ausgewachsene Organismus später im Großen sei: »formé en petit comme il l'est en grand«.[239] Noch wenig unterschieden sind bei Buffon die Konzepte der Entwicklung (Differenzierung und Neuentstehung von Teilen) und des Wachstums (Größenzunahme); diese Unterscheidung etabliert sich erst allmählich in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts. Die Vorstellung von verborgenen Keimen, die der Präformationstheorie zugrunde liegt, lehnt Buffon offen ab, weil nach seiner Auffassung die organische Materie sich beständig formt und umformt: »Il n'y a donc point de germes préexistans, point de germes contenus à l'infini les uns dans les autres, mais il y a une matière organique toûjours active, toujours prête à se mouler, à s'assimiler & à produire des êtres semblables à ceux qui les reçoivent«[240]. Im Sinne der späteren Epigenesis-Lehren plädiert Buffon also dafür, die organische Materie dynamisch als eine effiziente Ursache in den Prozessen der Gestaltbildung zu sehen. Die Elemente, aus denen sich ein Organismus entwickelt, sind nach Buffon organische Moleküle (»molécules organiques«), die vor dem Organismus bereits bestehen und auch nach dem Tod des Organismus fortexistieren.

Als ein schlagendes Argument gegen die Präformation und für die Epigenese führt P.L.M. Maupertuis bereits 1745 an, dass die vererbbaren Eigenschaften sowohl von den Männchen als auch den Weibchen übertragen werden; die Nachkommen können also nicht allein in einem der beiden Geschlechter eingeschachtelt vorliegen (»l'un & l'autre ont eu également part à la formation«).[241] Die Voraussetzung dieses Schlusses untersucht Maupertuis durch Analyse von Stammbäumen des Menschen (v.a. in Bezug auf das Merkmal der Polydaktylie) und durch Züchtungsexperimente.[242]

C.F. Wolff: Epigenese

Am Ende des 18. Jahrhunderts werden präformistische Vorstellungen allmählich zurückgedrängt. Diese Entwicklung ist wiederum das Ergebnis verschiedener Einflüsse. Ein inhärentes Problem der Theorie stellt die in der Präformation enthaltene Annahme einer Einschachtelung (»emboîtement«) der Organismen verschiedener Generationen in den Eltern dar. Diese Einschachtelung muss entweder als unendlich vorgestellt oder es muss von einem irgendwann erreichten Ende der Fortpflanzungsfähigkeit ausgegangen werden. Weitere Schwierigkeiten für die Theorie ergeben sich aus empirischen Befunden, so

der entdeckten ausgeprägten Regenerationsfähigkeit vieler Tiere nach Verletzungen und der – bereits von Maupertuis angeführten – Tatsache, dass die Nachkommen Eigenschaften beider Elternteile in sich vereinen, sie also nicht allein in einem der beiden Geschlechter eingeschachtelt vorliegen können. Der entscheidende Impuls für die Wiederbelebung der Theorie der Epigenese erfolgt jedoch durch mikroskopische Beobachtungen der tatsächlichen Entstehung von neuen Organen während der Entwicklung.

Insbesondere C. F. Wolff ist es, der in seinen mikroskopischen Untersuchungen von Pflanzen und Tieren, der ›Theoria generationis‹ von 1759 die Theorie der Epigenese neu begründet.[243] Wolff untersucht sowohl die Differenzierung von Pflanzenorganen aus den undifferenzierten Meristemgeweben als auch die Entwicklung der Tiere aus befruchteten Eiern. Er liefert auf diese Weise eine vereinheitlichende Perspektive auf die Entwicklung der Organismen und damit gleichzeitig einen wichtigen Beitrag für die Vereinheitlichung der ↑Biologie insgesamt. In beiden Fällen, bei den Pflanzen wie bei den Tieren, stellt er die Bildung differenzierter Organsysteme aus einer äußerlich amorphen Struktur fest und geht daher von einer tatsächlichen Neubildung aus. In der Bildung des Hühnchendarms beschreibt er z.B., wie dieser als flache Scheibe beginnt und sich erst später zu einer Röhre formt. Wolff spricht deswegen von der ›generatio‹ (bzw. im Deutschen von der »Generation«) und wendet sich gegen die verbreitete Theorie der »Evolution« oder »Entwicklung«. Eine »generatio« liegt nach Wolff vor, wenn ein Organ in einem Körper gebildet wird, ohne dass ein ähnlich gebildetes Organ daran beteiligt ist, wenn die Bildung also etwas anderes als ein bloßes Wachstum ist.[244] In seiner wenig später auf deutsch erscheinenden ›Theorie von der Generation‹ (1764) bezeichnet Wolff seine Anschauungen als »Epigenesis« und sieht sie durch den Satz charakterisiert, dass »neue organische Körper entstehen« und dass sie »würklich formirt«, d.h. neu gebildet werden.[245] Als Ursache für die Neubildung der Strukturen postuliert Wolff eine *wesentliche Kraft* (»vis essentialis«) (↑Vitalismus). In ähnliche Richtung weist J.F. Blumenbachs Begriff des »Bildungstriebs« (1781), von dem er meint, er rege sich in dem »vorher rohen ungebildeten Zeugungsstoff der organisirten Körper«[246].

19. Jh.: Epigenese und Deszendenz

Die genauen Untersuchungen zur individuellen »Entwicklungsgeschichte« der Tiere, die C. Pander, K.E. von Baer und andere in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts durchführen (s.o.), führen zu der Beobachtung einer sukzessiven Differenzierung des Keims. Von Baer hält fest: »Nirgends ist Neubildung, sondern nur Umbildung«[247]. Als ein allgemeines »Gesetz« der Entwicklung sieht von Baer, »daß aus einem Homogenen, Gemeinsamen, allmählig das Heterogene und Specielle sich hervorbildet«[248]. In der individuellen Entwicklung eines Organismus werden demnach zuerst die für seine Gruppe typischen Merkmale gebildet und erst später die für seine Art charakteristischen. Im Gegensatz zur Theorie der Rekapitulation (s.o.) stellt von Baer fest, dass sich zwar die Embryonen von Organismen verschiedener taxonomischer Gruppen ähneln, die Embryonen der »höheren« Formen aber nicht den ausgewachsenen Individuen der »niederen« Formen. Statt einer Rekapitulation sei das allgemeine Gesetz das einer Diversifizierung.

Den epigenetischen Theorien der Entwicklung liegt im Gegensatz zu den Präformationstheorien eine atomistische Sicht auf den Organismus zu Grunde: Die sukzessive Neubildung der Teile im Embryo macht ihre unabhängige Veränderung möglich. Aufgrund dieses Atomismus der epigenetischen Ansätze haben diese eine besondere Affinität zu den Deszendenz- und Selektionstheorien J.B. de Lamarcks und C. Darwins.[249] Darwins Auffassung von der Entwicklung ähnelt in einigen Punkten derjenigen Buffons, insofern auch Darwin organische Einheiten annimmt (»gemmules«), die jeweils für die Ausbildung bestimmter Merkmale verantwortlich sind und aus deren Zusammenwirken die Nachkommen eines Organismus hervorgehen (↑Vererbung). In dieser Zerlegung des Organismus in »organische Moleküle« oder isolierte Merkmalsträger ist der Organismus offensichtlich als Summe von atomistischen Teilen konzipiert, nicht als Einheit der Organisation. Die Gestalt des Organismus wird auf diese Weise nicht mehr primär aus sich heraus verstanden, als holistische Einheit wechselseitig voneinander abhängiger organischer Teile, sondern vielmehr aus der Relation der isolierten »Merkmale« zur Umwelt. Dieser Atomismus der neueren, auf die Phylogenese bezogenen »Evolutionstheorien« ermöglicht die Erklärung der isolierten Veränderbarkeit einzelner Teile in der Anpassung an die Umweltverhältnisse (↑Evolution).

Wiederbelebung der Präformationslehre

Zwar gilt die Präformationstheorie schon seit den Untersuchungen Wolffs in der Mitte des 18. Jahrhunderts in gewisser Weise als überholt, trotzdem erlebt sie gegen Ende des 19. Jahrhunderts eine Wiederbelebung aus genetischer Perspektive. Explizit bekennt sich A. Weismann 1892 zu ihr, indem er knapp be-

hauptet, »daß die Ontogenese nur durch Evolution, nicht durch Epigenese erklärt werden kann«[250]. Weismann gibt zwar die alte präformistische Vorstellung einer Ineinanderschachtelung von Organismen auf, an der Anschauung der Prädetermination der späteren Form durch innere Strukturen hält er aber fest und bringt dies durch den Terminus *Determinante* zum Ausdruck (↑Gen).[251] W. Roux verstärkt die Anlehnung an die ältere Theorie noch, indem er von »Evolutionsdeterminanten« spricht.[252] Aus entwicklungsphysiologischer Sicht definiert Roux die alten Termini neu: »Epigenesis« ist für ihn »die Neubildung von Mannigfaltigkeit im strengsten Sinne, die wirkliche Vermehrung der bestehenden Mannigfaltigkeit«, »Evolution« dagegen »das blosse Wahrnehmbarwerden präexistirender latenter Verschiedenheiten«.[253] Um die Distanz zu der älteren Begrifflichkeit zum Ausdruck zu bringen spricht er seit 1905 von ***Neoepigenese*** und ***Neoevolution***.[254] Nach diesen Definitionen muss selbst die von Wolff im 18. Jahrhundert beschriebene Neubildung von Strukturen aus nicht sichtbaren Vorläuferstrukturen nicht notwendig eine Epigenese sein, sondern kann auch eine Evolution darstellen, wie Roux bemerkt.

H. Driesch, der sich selbst als Epigenetiker versteht, wendet gegen die Vorstellung einer »Mannigfaltigkeitserhöhung ohne irgendwie bestehendes Vorbereitetsein dieser Erhöhung« ein, sie sei ein logisches »Unding«. Als vorgebildet müsse zwar keine »extensive«, aber eine »intensive Mannigfaltigkeit« angenommen werden und diese sieht er in seinem Prinzip der Entelechie verkörpert (↑Vitalismus).[255] Gegen die präformistische Vorstellung wendet sich auch O. Hertwig, indem er die Organisation des Keims als ein interaktives Gefüge betrachtet, aus dem nicht einzelne »Determinanten« hervorgehoben werden könnten: »So wird der Zelle während des Entwicklungsprocesses von Aussen heraus, durch ihr besonderes Lageverhältniss zum Ganzen, nicht aber von Innen heraus im Sinne der Determinantenlehre allmählich ein besonderer Charakter aufgeprägt. Sie entwickelt die Eigenschaften, die ihr Verhältniss zur Aussenwelt und ihre Stellung im Gesammtorganismus erfordert.«[256] Hertwig charakterisiert seine Vorstellung als vermittelnde Position zwischen den alten Theorien: Präformistisch sei sie insofern, als er als Grundlage der Entwicklung eine »specifisch und hoch organisirte Anlagesubstanz« annimmt; epigenetisch insofern, als diese Anlage unter dem Einfluss des gesamten Systems »allmählich von Stufe zu Stufe sich umgestaltend wächst, um schliesslich zum fertigen Entwicklungsproduct zu werden«.[257] Hertwig betrachtet die Merkmalsbestimmung damit aus einer entwicklungsbiologischen Perspektive; Weismann dagegen aus einer genetischen.[258]

20. Jh.: Synthese aus Epigenese und Evolution

Roux selbst versteht Epigenese und Evolution Anfang des 20. Jahrhunderts nicht mehr als sich ausschließende Konzepte, sondern meint, »daß die typische Ontogenese eine Kombination von Neoepigenese und Neoevolution ist«.[259] Ein salomonisches Urteil über den alten Streit zwischen Präformation und Epigenese fällt auch W. Schleip 1927: »Präformiert ist im Ei (in jeder Zelle, jedem Keimteil) nur die Summe aller Entwicklungsmöglichkeiten, die prospektive Potenz = Genotypus. Nicht präformiert ist die Entscheidung, welche der Möglichkeiten verwirklicht werden; diese Entscheidung, das ist die Determination, geschieht durch das Eintreten bestimmter Entwicklungsbedingungen, und dies ist somit ein ausgesprochen epigenetischer Vorgang. Das Tier entwickelt sich also auf Grund präformierter Entwicklungsmöglichkeiten durch die determinierende Wirkung epigenetisch zustandekommender Entwicklungsbedingungen«[260]. Einen synthetischen Standpunkt formulieren auch J. Huxley und G. de Beer 1934, indem sie den Präformismus der genetischen Perspektive und die epigenetische Auffassung der Entwicklungsperspektive zuschreiben: »the modern view is rigorously preformationist as regards the hereditary constitution of an organism, but rigorously epigenetic as regards its embryological development«[261]. Evolution und Epigenese bilden damit kein Begriffspaar mehr, das einen Gegensatz bezeichnet, sondern nur verschiedene Aspekte einer Sache. Schon am Anfang des Jahrhunderts hatte dies E. Wasmann so gesehen und den Begriff der *epigenetischen Evolution* aufgestellt: »Die Entwicklung beruht teilweise auf Selbstdifferenzierung teilweise auf abhängiger Differenzierung. Das Gesamtbild der Entwicklung gestaltet sich demnach zu einer ›epigenetischen Evolution‹«[262]. Diese Einschätzung hat bis in die Gegenwart ihrer Gültigkeit behalten: Organismen sind insofern präformiert, als sie aus organisierten und sich replizierenden Körpern entstehen (den Genen bzw. Keimzellen); die genetische Rekombination, zytologische Verschmelzung und Differenzierung in der Entwicklung enthält aber Aspekte der Epigenese.

Embryo

Als ›Embryo‹ (griech. ›ἔμβρυον‹ »(ungeborenes) Junges«) wird der sich entwickelnde junge Organismus bezeichnet, solange er sich in einem gegenüber der Umwelt abgeschlossenen Raum, z.B. dem Leib

der Mutter oder einem Ei befindet. Die Übertragung des Begriffs ›Embryo‹ in die Botanik erfolgt 1788 durch J. Gaertner.[263]

Nicht immer ist der Embryo im engen Zusammenhang mit der Entwicklung eines Organismus gesehen worden. Der lange Zeit dominierenden Präformationslehre entsprechend, ist der Embryo (v.a. der menschliche Fötus) auf vielen Abbildungen bis ins 19. Jahrhundert als vollständig ausgebildeter und lediglich verkleinerter Organismus dargestellt, der auf seine Geburt wartet. Darstellungen der Entwicklung des menschlichen Embryos mit dem Durchlaufen verschiedener Stadien finden sich erst seit Ende des 18. Jahrhunderts, z.B. 1799 in den ›Icones embryonum humanorum‹ von S.T. Soemmerring.[264]

Unter einem Embryo wird manchmal nicht allein der sich entwickelnde Organismus verstanden, solange er sich in einem abgeschlossenen Raum (z.B. einem Ei) befindet, sondern jeder noch nicht geschlechtsreife Organismus. So ist R. Leuckart 1853 der Ansicht, eine Larve sei »nichts anderes als ein Embryo mit freiem und selbständigem Leben«.[265] Gegen ein solches Verständnis wendet sich E. Haeckel 1866, indem er neben die Embryologie, die sich dem Studium der Entwicklung der Organismen »innerhalb der Eihüllen« widmet, die *Schadonologie* (von griech. ›σχαδών‹ »Larve«; ↑Entwicklungsbiologie) oder *Metamorphologie* stellt, die die postembryonale Formveränderung untersucht, die also das Studium der freilebenden, aber nicht fortpflanzungsfähigen Organismenformen betrifft. Zusammen bilden die beiden Wissenschaften der Embryologie und Metamorphologie in Haeckels Systematik die *Ontogenie*, in der allgemein die individuelle Entwicklung der Organismen untersucht wird.[266]

Beim Menschen (und anderen höheren Säugetieren) wird als ›Embryo‹ häufig allein die mittlere Phase der Keimesentwicklung vom Beginn der ersten Furchungsteilung bis zum Ende der Organentwicklung (Ende des dritten Schwangerschaftsmonats; genauer: bis zum 85. Tag nach der Befruchtung) bezeichnet; danach heißt der werdende Organismus (die »Leibesfrucht«) ***Fetus*** (auch ›Fötus‹; von lat. ›fetus‹ »das Zeugen, Gebären; das Kind, der Heranwachsende«). Bereits im klassischen Latein bezeichnet das Wort in einer Nebenbedeutung die noch nicht geborenen Jungen im Leib der Mutter.[267] Die Verschiebung der Kernbedeutung des lateinischen Wortes auf diesen letzteren Sinn erfolgt im Mittelalter. Im Englischen erscheint das Wort seit Ende des 14. Jahrhunderts in Übersetzungen aus dem Lateinischen und Französischen zur Bezeichnung des Nachwuchses im Mutterleib bei lebendgebärenden Tieren und dem Menschen.[268] Spätestens seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts ist es üblich, insbesondere die späteren Stadien der Keimesentwicklung ›Fetus‹ zu nennen. Einige Autoren lehnen die Unterscheidung von ›Embryo‹ und ›Fetus‹ aber explizit ab: So spricht sich M.P. Erdl 1845 gegen die begriffliche Differenzierung aus (er nennt beim Menschen den fünften Monat als mögliche Grenze) und behandelt ›Embryo‹ und ›Fötus‹ gleichbedeutend zur Bezeichnung »für jedes Stadium« der Entwicklung.[269]

Keim

Das Stadium, von dem die biologische Entwicklung eines Individuums ausgeht, ist der Keim (mhd. kīm(e), ahd. kīmo). Verwandt mit ›Keil‹, geht es zurück auf die Wurzel *gēi. »(sich) spalten, aufbrechen (der Knospe)«. Die französische und englische Bezeichnung ›germ(e)‹, abgeleitet aus lat. ›germen‹ »Keim, Sproß«[270], führt N. Malebranche Ende des 17. Jahrhunderts ein.[271] In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck ›Keim‹ v.a. von Botanikern verwendet. So definiert ihn J.H. Zedler 1737 als »dasjenige Auge an einen [sic!] Gewächse, welches unmittelbar aus der Wurzel von der Natur heraus getrieben wird, aus welchen hernach bey ungehinderten Wachsthum die Sache selbst und ihre Vermehrung bestehet«.[272]

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts gewinnt der Begriff des Keims Bedeutung in den Einschachtelungstheorien der Entwicklung (Präformation; s.o.). Für C. de Bonnet beginnt das Leben der Organismen in Form von Keimen (»germe«) oder organisierten Körperchen (»corpuscules organiques«), die verkleinerte Formen des Organismus darstellen.[273] I. Kant versteht unter »Keimen« und »Anlagen« besondere Elemente eines Organismus, die artspezifisch und für die Ausbildung der besonderen Merkmale verantwortlich sind (↑Gen). Mitte des 19. Jahrhunderts erläutert J. Müller die Bedeutung des Keims in der Entwicklung mit folgenden Worten: »Der Keim ist das Ganze, *Potentia*, bei der Entwickelung des Keimes entstehen die integrirenden Theile des Ganzen *actu*«[274]. Die moderne Biologie setzt den Beginn des Keimstadiums eines Organismus entweder mit der Verschmelzung der Kerne von Samen- und Eizelle oder mit der ersten Furchung an; es endet beim Verlassen der Eihüllen.[275]

Keimzellen

Bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen nimmt die Bildung des Keims ihren Ursprung in der Ver-

schmelzung von zwei *Keimzellen* (Ei- und Samenzelle). Der Terminus (engl. »germ-cell« oder »germinal cell«[276]) verbreitet sich nach der Einführung der Zellenlehre als grundlegender biologischer Theorie seit Anfang der 1840er Jahre.[277] T. Schwann, einer der Begründer der Zellenlehre, verwendet ihn anfangs nicht und spricht stattdessen in seinen Abhandlungen meist von den »Keimkörperchen«.[278]

Die Begrifflichkeit ist bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts nicht eindeutig, weil verschiedene Autoren mit dem Ausdruck Unterschiedliches meinen: Nicht selten wird das Wort für jedes Gebilde, aus dem sich ein Organismus formt, verwendet; so erscheint es z.B. bereits 1825 in Bezug auf die Anfangsstadien von Flechten.[279] Auch die englischen Ausdrücke haben anfangs eine weite Bedeutung: R. Dunglison verwendet die Formulierung (»germinal cells«) 1841 für jede Zelle, aus der andere entstehen (im Sinne des »Cytoblasten« von Schleiden).[280] Nach R. Owen wird die Keimzelle (»germ-cell«) erst nach der Befruchtung durch die Samenzelle gebildet.[281] Eine spezifischere Bedeutung kündigt sich Ende der 1840er Jahre an (Redford 1847: »In higher plants and animals new individuals are produced from special cells, which contain the germinal cell«).[282] W.B. Carpenter unterscheidet aber noch 1868 zwischen Keimzellen (»germ-cells«) und Spermienzellen, zählt also letztere nicht zu den Keimzellen.[283] Gelegentlich werden in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, auch alle Zellen eines Embryos ›Keimzellen‹ genannt (bei Weismann 1864 »Keimhautzellen«[284]).

In der Botanik hat der Begriff eine weitere Bedeutung als in der Zoologie, insofern botanisch anfangs alle keimfähigen Zellen ›Keimzellen‹ genannt werden, so auch die Sporen der Kryptogamen.[285] Eine schärfere Bestimmung des Ausdrucks etabliert sich erst mit R. Leuckarts Abhandlung über die verschiedenen Fortpflanzungsweisen bei Tieren aus dem Jahr 1853. Leuckart unterscheidet allgemein Fortpflanzungsarten, die über spezialisierte »Keimkörper« oder »Keimzellen« erfolgen, von anderen, die von unspezialisierten somatischen Zellen ihren Ausgang nehmen.[286] Die Fortpflanzung über Keimzellen kann nach Leuckart auch ungeschlechtlich erfolgen; es gilt für sie allein, dass »das Fortpflanzungsmaterial gewisse, von den übrigen Bestandtheilen des Körpers histologisch verschiedene und gesonderte Massen darstellt«. Den Gegenbegriff hierzu bildet die »Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte, durch Knospen oder Theilstücke« (↑Fortpflanzung). Systematischen und terminologischen Status hat die Unterscheidung von »Keimzellen« und »somatische Zellen«[287] oder »Körper- und Fortpflanzungszellen«[288] seit Mitte der 1880er Jahre bei A. Weismann.

Selbstentwicklung

Um die innere Verursachung der Veränderungen während der Entwicklung zu betonen, wird neben ›Entwicklung‹ auch der Ausdruck ›Selbstentwicklung‹ verwendet. In den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts steht das Wort einerseits im Kontext einer Philosophie und Pädagogik der individuellen Selbstgestaltung (Jacobi 1807: »Der Genuß ist nur als Folge der wahren Selbstentwickelung reizend und ehrenvoll«[289]; Carus 1810: »Selbstentwickelung« als eine der menschlichen »Selbstpflichten«[290]). Andererseits erscheint es im Kontext der Naturphilosophie des Deutschen Idealismus und wird dabei besonders auf die Entfaltung des »Geistes« bezogen (Wezel 1804: »Selbstentwicklung der Natur [d.h. der »Weltseele«]«[291]; Paulus 1821: »Selbstentwicklung des menschlichen Geistes«[292]; Rixner 1823: »Phänomaenologie oder Kunde der Selbstentwicklung, Gestaltung und Erscheinung des endlich sich selbst begreifenden Geistes«[293]; Hegel 1827: die Wissenschaft als »Selbstentwicklung« des Begriffs[294]). Daneben findet sich das Wort in den 1820er Jahren in einer speziellen Bedeutung, nämlich für den Prozess der Wendung eines Kindes bei der Geburt ohne ärztlichen Eingriff im Falle seiner Querlage in der Gebärmutter (»Selbstentwicklung des Foetus«).[295]

Als Äquivalent zu ›organischer Entwicklung‹ ist der Ausdruck im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts in Gebrauch (Widmann 1816: »wir [betrachten] das höhere organische Leben als einen geistigen Akt, in welchem der Geist in und durch die Organisation objectiv bestehet, und den Organismus als die unmittelbare Bedingung materieller Selbstentwicklung und des Selbsbestehens«[296]; Ennemoser 1824: »Unorganisch ist […], oder mit dem Begriffe des Todes bezeichnet, wo alle lebendige innere Bewegung stille steht, wo alle freie Selbstenwickelung gehemmt ist, und der Wechsel der Stoffe für immer stille steht«).[297] I.H. Fichte spricht 1833 von der »Selbstentwicklung« als »dem ersten Analogon der Freiheit« »in der Welt des Organischen«.[298] In einem weiten Sinn wird ›Selbstentwicklung‹ seit den 1830er Jahren für die Entwicklung oder Metamorphose von Individuen oder der Natur insgesamt verwendet (1835: »Ein präformirter Zustand nähert sich seiner Selbstentwickelung (Metamorphose) durch dunkles Vorgefühl des Neuen, Ahnung«[299]; Mason 1845: »chain of organic self-development«[300]). Seit den 1840er Jahren wird der Ausdruck auf die Trans-

formation der Arten in der ↑Phylogenese bezogen (Tuomey 1848: »the transmutation or self-development of species«[301]).

Vielfach wird die Selbstentwicklung als ein Charakteristikum des Lebendigen beschrieben. So heißt es in einem medizinischen Wörterbuch aus dem Jahr 1842, »Selbsterhaltung (Selbstständigkeit) und Selbstveränderung« seien spezifische Kennzeichen des Lebendigen; dessen »stetige Selbstveränderung steht in auffallendem Contraste zu der starren Unveränderlichkeit des Leblosen«, das sich »nicht aus eigner Macht« verändere: »das Organische […] ist in fortwährender Bildung und Selbstentwicklung begriffen, deren Grund und Zweck in ihm selber liegt, obgleich sie an das Vorhandensein äußerlicher Bedingungen und Mittel gebunden ist«.[302]

Ontogenese

Den Terminus ›Ontogenese‹ (»Ontogenesis oder Ontogenie«) führt E. Haeckel 1866 ein.[303] Er leitet den Ausdruck von ›Onta‹ als Bezeichnung für »die concreten Individuen (räumlich abgeschlossene Formeinheiten)« ab.[304] Nach Haeckel besteht die Ontogenese in der »gesammten Entwickelungsgeschichte des Individuums«, die von der Eizelle bis zu seinem Tod reicht. Sie umfasst die Entwicklung des Organismus innerhalb der Eihüllen (*Embryologie*) und außerhalb der Eihüllen (*Schadonologie*) (↑Entwicklungsbiologie).

Als problematisch gilt die Bestimmung der Ontogenese bei solchen Arten, bei denen das Phänomen des ↑Generationswechsels vorliegt, weil hier mehrere (morphologisch verschiedene) Individuen regelhaft aufeinander folgen und erst die Abfolge der Individuen die für die Art typische Einheit bilden. Vor diesem Hintergrund kritisiert C. von Nägeli Haeckels Begriffsbestimmung und argumentiert, dass die Ontogenese besser zu bestimmen sei als der »ganze Cyclus von Generationen, nämlich der Reihenfolge von einer Zelle bis zur Wiederkehr einer ganz gleichen Zelle«. Diesen »sich wiederholenden Cyclus, mag er aus einer oder aus vielen Individuen bestehen«, bezeichnet Nägeli als ***ontogenetische Periode*** oder auch mit Haeckels Terminus als *Ontogenese*.[305] In ähnlicher Weise schlägt M. Schellhorn 1969 vor, die Ontogenese als den vollständigen Entwicklungszyklus der Individuen einer Art, der durch den Kernphasenwechsel bestimmt wird, zu verstehen.[306] Bei Vorliegen eines Generationswechsels umfasst die Ontogenese also die Abfolge mehrerer Individuen. Haeckel bezeichnet eine solche zyklische Einheit der Entwicklung als *Zeugungskreis* (↑Kreislauf).

Hologenie	Umfassender Wandel
Autogenie	Wandel innerhalb einer Art
Ontogenie	Wandel des Individuums im Laufe seines Lebens
Embryogenese	Wandel des Individuums von der Zeugung bis zur Geburt
Metamorphose	Wandel des freilebenden Individuums
Orthomorphose	einsinnig gerichtete Veränderung des Individuums
Zyklomorphose	zyklisch (z.B. im Jahresrhythmus) erfolgende Veränderungen des Individuums
Tokogenie	Wandel an der Grenze der Generationen (Mutation)
Phylogenie	Wandel durch Entstehung neuer Arten und höherer Taxa

Tab. 54. Terminologie für die Typen des morphologischen Wandels in der organischen Natur.

W. Hennig entwickelt Mitte des 20. Jahrhunderts eine Terminologie für die verschiedenen Formen der genetischen Beziehungen zwischen biologischen Merkmalsträgern (vgl. Tab. 54).[307] *Ontogenetische Beziehungen* bestehen nach Hennig zwischen den verschiedenen Altersstadien eines Individuums. Die direkt durch Fortpflanzung voneinander abstammenden Individuen einer Art stehen nach Hennig dagegen in *tokogenetischen Beziehungen* zueinander. Als ***Tokogonie*** (»Tocogonie«; abgeleitet von ›τόκος‹ »Geburt; Brut«) bezeichnet bereits Haeckel allgemein den Vorgang der Zeugung eines Organismus durch Eltern im Gegensatz zur Spontanentstehung (»Archigonie«) durch Urzeugung.[308] Zusammenfassend nennt Hennig die ontogenetischen und tokogenetischen Beziehungen ***autogenetische*** *Beziehungen* und grenzt sie von den *phylogenetischen Beziehungen* ab, die zwischen Arten und Artengruppen, also zwischen taxonomischen Gruppen höherer Ordnung bestehen.

Der Überbegriff über alle diese Beziehungsformen lautet bei Hennig *hologenetische Beziehungen*. 1934 nennt bereits W. Zimmermann den Entwicklungsprozess, der die Ontogenese und Phylogenese umfasst ***Hologenie*** (↑Fortschritt: Abb. 148). Für Zimmermann stellt die Hologenie den einzigen wirklich naturgegebenen Vorgang dar; die Ontogenie und Phylogenie seien demgegenüber »willkürlich von uns Menschen herausgesuchte Stücke der Gesamtentwicklung«[309].

Vor Zimmermann wird der Ausdruck ›Hologenese‹ bereits in verschiedenen Bedeutungen verwendet.

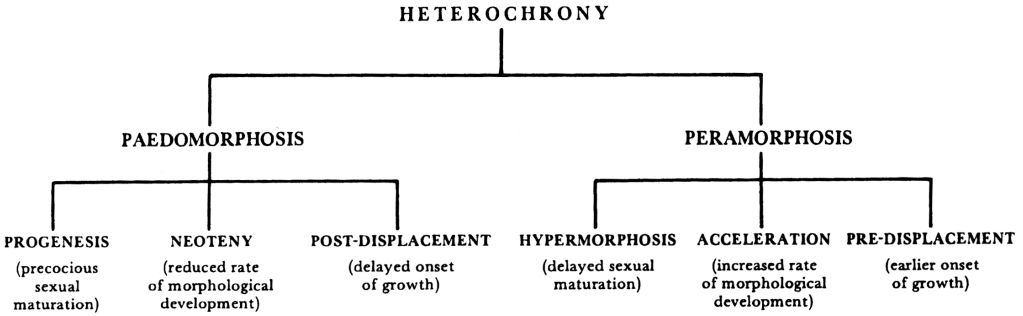


Abb. 106. Übersicht über die Terminologie für Prozesse der Heterochronie (aus McNamara, K.J. (1986). A guide to the nomenclature of heterochrony. J. Paleontol. 60, 4-13: 6).

So gebraucht ihn der italienische Biologe D. Rosa seit 1909, um damit sein Verständnis der Evolution zu bezeichnen.[310] Dieses Verständnis betont die dichotome Aufspaltung von Arten in der Phylogenese (»Kladogenese«; ↑Phylogenese) und die Determination der Entwicklungsrichtung durch innere Faktoren (und nicht durch ↑»Anpassung« an die äußere Umwelt) (Rosa 1918: »col nome di ›Ologenesi‹ (ὅλος, intero) io designo una teoria la cui caratteristica più saliente [… è la concezione dell'] evoluzione lungo linee dicotomicamente ramificate nella quale ogni specie è predeterminata nella precedente come un individuo lo è nell'uovo«[311]). In seiner Analyse der Phylogenese als sukzessive dichotome Aufspaltung von Arten (»evoluzione dicotomica«), die er auch grafisch darstellt[312], gilt Rosa als einer der Gründerväter der Kladistik (↑Systematik)[313] und auch als einer der Wegbereiter des kladistischen Artbegriffs (↑Art: Tab. 14).[314]

Wohl unabhängig von Rosa verwendet L. Plate den Ausdruck ›Hologenesis‹ 1913, und zwar im Rahmen einer Diskussion von möglichen Prozessen der Artbildung für die »Hypothese, daß eine neue Art im ganzen Verbreitungsgebiet der Mutterart auftreten kann«.[315]

Trotz der allgemeinen Verbreitung kann aber ›Ontogenese‹ – ebenso wenig wie ›Phylogenese‹ – eine wirklich glückliche Wortprägung genannt werden. Denn die individuelle Entwicklung eines Organismus ist etwas Spezielleres als das Werden eines Seins – und die langfristige Entwicklung von Typen betrifft nicht allein die Entstehung von »Phyla« oder Stämmen. Statt dessen empfiehlt sich die Verwendung der Ausdrücke ***Idiogenese*** (von griech. ›ἴδιος‹ »eigen, persönlich, besonders«) und *Typogenese* (↑Phylogenese). ›Idiogenese‹ ist ein Ausdruck, der 1860 in einer speziellen Bedeutung in der Medizin erscheint, nämlich für die selbständige Entstehung von Zellbestandteilen.[316] Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird in der Psychoanalyse die Formulierung ›ideogene Prozesse‹ für individuell erworbene psychische Muster gebraucht, z.B. für solche, die durch Verdrängung entstanden sind.[317] Als Ersatz für ›Ontogenese‹ schlägt P. Barth das Wort ›Idiogenese‹ 1908 vor.[318] Es wird aber in der Folge insgesamt nur wenig verwendet[319] (engl. 1964 bei M. Polanyi: »idiogenesis«: »the evolution of a single individual«[320]).

Heterochronie

Das vergleichende Studium der zeitlichen Verhältnisse der Entwicklungsschritte wird von E. Haeckel 1874 mit dem Terminus ›Heterochronie‹ belegt (»ontogenetische Heterochronie«: »eine allmählich durch embryonale Anpassungen bewirkte Verschiebung der ursprünglichen phylogenetischen Successionen«[321]).[322] Nach Haeckel ist die Heterochronie eine Form der »Fälschungsentwicklung (Cenogenesis)« (später spricht Haeckel von »Störungsentwicklung«), in der das Auftreten von Merkmalen gegenüber der normalen Entwicklung verschoben ist. Die normale Entwicklung nennt Haeckel dagegen »Auszugsgeschichte« (»Palingenesis«), weil sie seiner Meinung nach einen Auszug der Stammesentwicklung bildet.[323] Für die Heterochronie gilt nach Haeckel, dass »die Reihenfolge, in der die Organe nach einander auftreten, in der Keimesgeschichte anders ist, als man nach der Stammesgeschichte erwarten sollte«[324]. »Verfälscht« ist die Entwicklung bei der Heterochronie also im Hinblick auf das biogenetische Gesetz, dem zufolge die Ontogenese eine Rekapitulation der Phylogenese ist: Während bei einer unverfälschten Entwicklung alle Teile des Organismus eine im Vergleich zur phylogenetischen Bildung beschleunigte

Entwicklung durchmachen, liegen bei der Heterochronie verschiedene Raten der Entwicklung bei verschiedenen Teilen vor, die zusammen ein falsches Bild von ihrer phylogenetischen Entstehung geben.

Als zwei Formen der Heterochronie unterscheidet Haeckel die »ontogenetische Acceleration« von der »ontogenetischen Retardation«. Die wichtigste Erklärung für die »Fälschungsentwicklung« bildet für Haeckel die Anpassung der Jugendstadien an bestimmte Umweltbedingungen, z.B. die Anpassung von im Meer lebenden Larven an die Notwendigkeiten der Ernährung und des Auftriebs im Wasser. Den Normalfall der Entwicklung fasst Haeckel 1866 in zwei Gesetzen: dem »Gesetz der gleichörtlichen oder homotopen Vererbung« und dem »Gesetz der gleichzeitlichen oder homochronen Vererbung«.[325] Dieses letzte Gesetz entspricht einem bereits von Darwin aufgestellten Prinzip (»principle of inheritance at corresponding ages«).[326] Festgestellt ist damit die zeitliche Konstanz in der Abfolge charakteristischer Entwicklungsstadien bei verschiedenen Organismen.

Die räumliche Verschiebung von Entwicklungsprozessen bezeichnet Haeckel 1874 als ontogenetische ***Heterotopie*** (»frühzeitige phylogenetische Wanderung der Zellen aus einem secundären Keimblatt in das andere«).[327]

Vor Haeckel und in anderem Kontext als er verwendet R. Virchow bereits seit den 1850er Jahren die Ausdrücke ›Heterochronie‹ und ›Heterotopie‹. Für Virchow sind dies Begriffe der Pathologie, die die krankhafte Umbildung eines Organs bezeichnen, nämlich eine pathologische Erscheinung eines Organs in seinem räumlichen bzw. zeitlichen Auftreten, also eine *Aberratio loci* oder *Aberratio temporis*, wie es bei ihm heißt (»Heterochronie«: die Erzeugung eines Gebildes »zu einer Zeit, wo es nicht erzeugt werden soll«[328]; »Heterotopie«[329]). Daneben unterscheidet Virchow noch eine bloß quantitative krankhafte Veränderung eines Organs, die er ***Heterometrie*** nennt. Zusammenfassend bezeichnet Virchow die Lehre der krankhaften Erscheinungen als ***Heterologie***.[330]

Nach Haeckel macht das Konzept der Heterochronie wesentliche Transformationen durch, bei denen zwei grundsätzliche Schritte unterschieden werden können[331]: Zunächst wird das Phänomen seitens der Anhänger Haeckels nicht als eine Ausnahme der Entwicklung, sondern als Regelfall interpretiert. Im Normalfall der ontogenetischen Entwicklung stelle diese also eine Veränderung der Phylogenese dar, und nicht ein getreues Abbild von ihr. Außerdem wird die Heterochronie nicht mehr primär auf den Organismus als Ganzen, sondern auf einzelne seiner Teile bezogen: Nicht die Phylogenese des

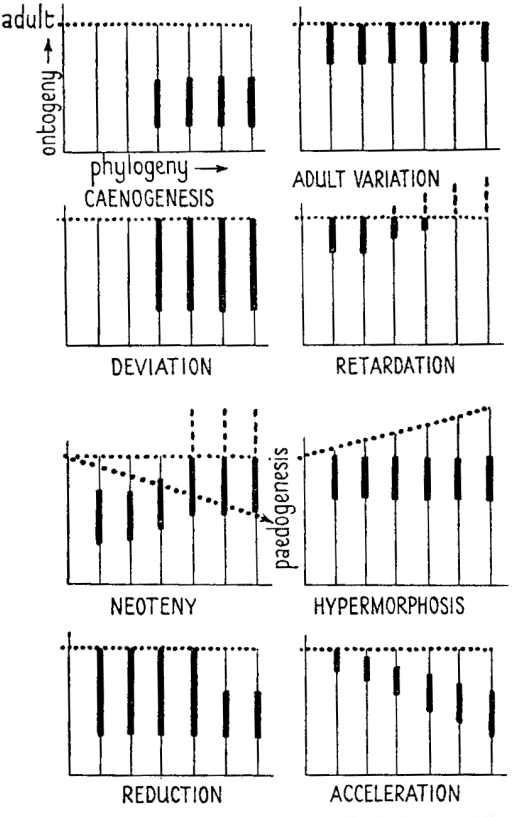


Abb. 107. Typen der Veränderung im Verlauf der individuellen Lebensgeschichte (Ontogenese: vertikale Achse) in der Phylogenese (horizontale Achse). Jede vertikale Linie repräsentiert das Leben eines Individuums. Der fett hervorgehobene Teil einer Ontogenese bezeichnet ein evolutionär neues Merkmal (aus de Beer, G. (1940/58). Embryos and Ancestors: 38).

ganzen Organismus werde in seiner Ontogenese rekapituliert, sondern allein die jeder seiner Teile mit jeweils verschiedenen Geschwindigkeiten (Cope 1876: »unequal acceleration or retardation«).[332] Die Untersuchung der Heterochronien entwickelt sich Ende des 19. Jahrhunderts zu einem regelrechten Forschungsprogramm, im Rahmen dessen für jedes Organ die erwarteten Entwicklungsraten angegeben werden (»Normentafeln«).[333] Der zweite Transformationsschritt des Heterochroniekonzepts ergibt sich in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts aus der Ablehnung der haeckelschen Rekapitulationstheorie. Für G. de Beer, der diese Transformation wesentlich vollzieht, bezieht sich die Heterochronie nicht mehr auf die unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit von Organen in demselben Körper, sondern auf

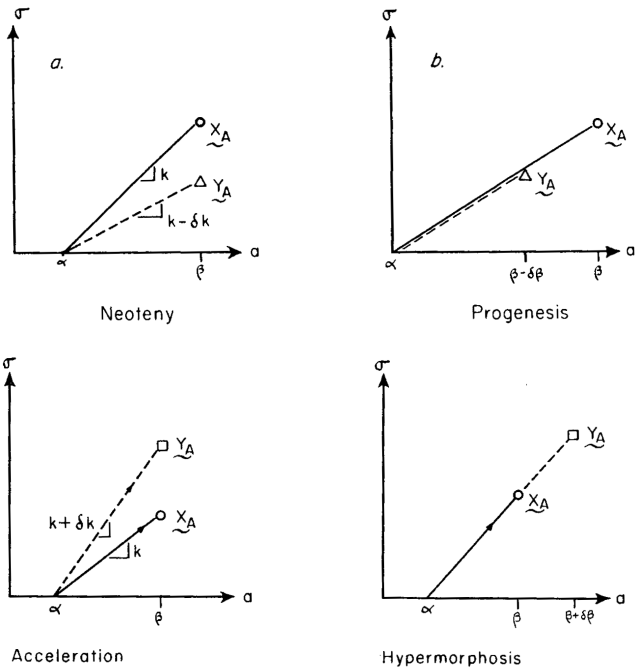


Abb. 108. Ontogenetische Trajektorien von jeweils zwei Individuen in einem Alters-Form-Raum. Durchgezogene Linie: Organismen der Ausgangsart; gestrichelte Linie: Organismen der abgeleiteten Art.
In der oberen Reihe sind zwei Fälle der Pädomorphose dargestellt: Bei der Neotenie (a., links) führt eine Verminderung der Form-Wachstumsrate (k-δk) zur Ausbildung von geschlechtsreifen Organismen, die in der Form den noch nicht geschlechtsreifen Organismen der Ausgangsart ähneln; bei der Progenesis (b., rechts) führt eine Verkürzung der Lebensspanne (β-δβ) zu einem ähnlichen Effekt.
In der unteren Reihe sind zwei Fälle der Peramorphose dargestellt: Bei der Akzeleration (links) führt eine Steigerung der Form-Wachstumsrate (k+δk) zur Ausbildung von geschlechtsreifen Organismen, die eine Veränderung über die Form der geschlechtsreifen Organismen der Ausgangsart hinweg aufweisen; bei der Hypermorphose (rechts) führt eine Verlängerung der Lebensspanne (β+δβ) zu einem ähnlichen Effekt (aus Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. & Wake, D.B. (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. Paleobiol. 5, 296-317: 304f.).

diese Unterschiede in verschiedenen Körpern, nämlich den phylogenetisch späteren Formen gegenüber ihren Vorfahren.[334] Nicht die Bildung der Organe in der Phylogenese insgesamt, sondern ihre Entstehung in der Ontogenese eines einzelnen Vorfahrenorganismus bildet für de Beer den Maßstab für die Bestimmung einer zeitlichen Abweichung der Entwicklung als »Heterochronie«: Heterochron ist also die Entwicklung solcher Organe, die früher (»acceleration«) oder später (»retardation«) in der Ontogenese entstehen als in einem als Vergleich herangezogenen Ahnen (vgl. Abb. 107). Die detaillierte Analyse dieser Veränderungen der ontogenetischen Entwicklung im Laufe der Phylogenese bildet heute ein fruchtbares Feld der empirischen Biologie.[335]

Neotenie

Der Ausdruck ***Neotenie*** wird 1884 von J. Kollmann eingeführt (abgeleitet von griech. ›νέον‹ »Jugend« und ›τείνειν‹ »ausdehnen«; also »ausgedehnte Jugend«). Kollmann verwendet das Wort für Organismen, von denen er sagt, »sie halten ihre jugendliche Form fest«.[336] Die Neotenie besteht danach also in der Bewahrung von solchen Merkmalen bis ins adulte Stadium, die bei Organismen verwandter Arten (und v.a. den hypothetischen Vorfahren) allein den Jugendformen eigen sind. Das bekannteste Beispiel, das auch Kollmann zur Einführung des neuen Konzepts veranlasst, ist der amerikanische Kiemenmolch (*Axolotl*), der im Gegensatz zu seinen nahen Verwandten auch als Erwachsener, d.h. beim Eintreten der Geschlechtsreife, im Wasser bleibt und seine Kiemen behält.

Verbreitet ist es seit langem, die Entwicklung des Menschen als eine Neotenie zu begreifen. Bereits vor der Einführung des Wortes nimmt É. Geoffroy Saint-Hilaire diese Beurteilung vor, indem er 1836 feststellt, dass der Kopf eines jungen Orang-Utans dem Gesichtsausdruck eines erwachsenen Menschen ähnelt.[337] Besonders prägnant bringt diese Sicht in den 1920er Jahren der niederländische Anatom L. Bolk zum Ausdruck. Er bezeichnet den Menschen »in körperlicher Hinsicht als einen zur Geschlechtsreife gelangten Primatenfetus«.[338] Bolk hält viele Merkmale des erwachsenen Menschen für Resultate einer »Retardation« und »Fetalisation«. Er stellt fest: »Die historisch sich vollziehende Hominisierung der Form war im Wesen eine Fetalisierung«.[339] Bolk nennt in diesem Zusammenhang u.a. die spärliche Körperbehaarung, die fehlende Pigmentierung der Haut, die Rundung und Größe des Kopfes und anatomische Eigenheiten der Wirbelsäule und des Beckens.

Nicht allein auf anatomische, sondern in erster Linie auf psychische Merkmale bezieht K. Lorenz in den 1950er Jahren die Neotenie des Menschen.[340] Er hält insbesondere die »weltoffene Neugier« und die

»Entspezialisation«, die den Menschen bis in sein Alter begleiten können, für einen Ausdruck seiner Neotenie.[341] Lorenz erklärt diese Eigenschaften als Folge einer »Selbstdomestikation« des Menschen: Der relative Schutz, den die Kultur des Menschen gewährt, ermögliche eine Reduktion seiner instinktiven Anlagen und ein lebenslanges Lernen, seine »Freiheit« und »konstitutive Weltoffenheit«, wie es bei Lorenz im Anschluss an A. Gehlen heißt. Auch S.J. Gould betrachtet die Neotenie als die »hauptsächliche Determinante der menschlichen Evolution«.[342]

Neben dem Ausdruck ›Neotenie‹ sind in der Biologie des 20. Jahrhunderts mehrere Worte mit sehr ähnlicher Bedeutung verbreitet: ***Pädogenese*** (von Baer 1865: »Pädogenesis«)[343], ***Pädomorphismus*** (Allen 1891: »pedomorphism«[344]) und ***Pädomorphose*** (Garstang 1922: »paedomorphosis«[345]). Diese bezeichnen wie die Neotenie die Erhaltung von Eigenschaften bei den Adultstadien, die bei verwandten Organismen (insbesondere den Vorfahren) allein den noch nicht geschlechtsreifen Formen (z.B. den Larven) zukommen. Unterschieden werden diese Konzepte von der Neotenie, insofern sie die Verhältnisse bei solchen Organismen benennen, bei denen der Eintritt in die Fortpflanzungsfähigkeit in einem Stadium erfolgt, das bei Verwandten dem Jugendstadium entspricht. Pädogenese, Pädomorphismus und Pädomorphose bezeichnen also ein im Vergleich zu den Verwandten vorzeitiges Auftauchen von Merkmalen in der Individualentwicklung (Frühreife); Neotenie dagegen ein Bewahren von Jugendmerkmalen im Adultstadium (Retardation).[346] Die Unterscheidung hängt an dem Verhältnis des beurteilten Merkmals zu den anderen Merkmalen des Organismus: Überwiegen im (fortpflanzungsfähigen) Adultstadium die (im Vergleich mit Verwandten ermittelten) Jugendmerkmale, dann liegt Pädogenese, Pädomorphismus oder Pädomorphose vor (der Entwicklungszyklus ist im Vergleich zu den Verwandten quasi vorzeitig abgebrochen), überwiegen dagegen die Erwachsenenmerkmale, dann wird von Neotenie gesprochen. Der Wortgebrauch ist allerdings nicht einheitlich. Einige Autoren betrachten die Neotenie auch als eine Unterform der Pädomorphose (vgl. Abb. 106).

Das der Pädomorphose entgegengesetzte Verhältnis, also die Verlängerung des Lebens über die Form des Adultstadiums von Verwandten hinaus mittels der Hinzufügung weiterer Entwicklungsstadien wird seit 1930 als ***Hypermorphose*** (engl. »hypermorphosis«) bezeichnet.[347] G.R. de Beer charakterisiert es durch eine verzögerte Entwicklung der Reproduktionsorgane relativ zu den somatischen Organen (»the rate of development of the reproductive glands is delayed relatively to that of the body-characters«).[348] Ein später eingeführter, weitgehend synonymer Ausdruck lautet ***Peramorphose*** (»peramorphosis«): »when positive perturbations in the growth rate or offset signal produce descendent organisms whose form transcends that of the ancestor«[349] (vgl. aber auch Abb. 106). Nicht nur in der Zoologie, sondern auch in der Botanik finden die Ausdrücke ›Neotenie‹ und ›Pädomorphose‹ Verwendung.[350]

Epigenetik

Von dem Begriff der Epigenese ist die Lehre der Epigenetik (engl. »epigenetics«) zu unterscheiden. Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts werden beide Ausdrücke meist synonym verwendet. So nennt A. Kirchhoff 1867 C.F. Wolff sowohl »den modernen Begründer der Epigenesis«[351] als auch den »Begründer der Epigenetik oder Entwickelungsgeschichte der Pflanzen«[352].

Eine spezifische, terminologische Bedeutung für ›Epigenetik‹ entwickelt sich aber erst nach der Etablierung genetischer Modelle der Vererbung. C.H. Waddington, der den Ausdruck ›Epigenetik‹ in diesem spezifischen Sinn 1942 einführt, will damit das Studium der kausalen Mechanismen der Entwicklung, die zwischen Genotyp und Phänotyp liegen, bezeichnen.[353] Das gesamte Gefüge an Entwicklungsprozessen (»whole complex of developmental processes«), das zwischen Geno- und Phänotyp liegt, nennt Waddington den *Epigenotyp* (»epigenotype«).[354] Insbesondere die Interaktion von Genen in der Ausbildung von Merkmalen wird in der Epigenetik thematisiert. Waddington veranschaulicht die Wechselwirkung der Gene durch Zeichnungen, in denen die Ausbildung eines Merkmals durch die Bewegung einer Kugel auf einer gewölbten und gefurchten Oberfläche (»epigenetischen Landschaft«) dargestellt ist, wobei das Relief nicht durch den Einfluss eines einzelnen Gens, sondern von vielen zusammen bestimmt wird (↑Feld: Abb. 131). Die Epigenetik untersucht nach dem Verständnis Waddingtons nicht nur entwicklungsbiologische Prozesse, sondern steht auch in enger Beziehung zur Evolutionsbiologie, weil die Interaktion der Gene als grundlegend für evolutionäre Entwicklungen angesehen wird.

Im Rahmen der Epigenetik wird ein Bild der Entwicklung gezeichnet, in dem die Gestaltbildung nicht auf die Wirkung einzelner Gene zurückgeführt, sondern vielmehr die Interaktion von genetischen Faktoren betont wird. Die Gene werden dabei nicht primär als Faktoren verstanden, die einen kausalen Prozess anstoßen, sondern als selektierende Größen, die die

1. Merkmalsbestimmung durch multiple Ursachen
Jedes Merkmal ist durch die Interaktion vieler Entwicklungsressourcen verursacht. Die Gen/Umwelt-Dichotomie ist nur einer von vielen Wegen zur Unterscheidung der Interaktionspartner.

2. Kontextsensitivität und Kontingenz
Die Bedeutung jeder einzelnen Ursache hängt von dem Zustand des Rest des Systems ab.

3. Erweiterte Vererbung
Ein Organismus erbt ein breites Spektrum an Entwicklungsressourcen, die miteinander interagieren, um den Lebenszyklus des Organismus zu konstruieren.

4. Entwicklung als Konstruktion
Weder Merkmale noch Repräsentationen von Merkmalen [Gene] werden an die Nachkommen weitergegeben. Merkmale werden in der Entwicklung vielmehr gemacht, rekonstruiert.

5. Verteilte Kontrolle
Die Entwicklung wird nicht durch die Entwicklungsressource eines einzigen Typs gesteuert.

6. Evolution als Konstruktion
Die Evolution besteht nicht in der Formung von Organismen oder Populationen durch die Umwelt, sondern im zeitlichen Wandel von Organismus-Umwelt-Systemen.

Tab. 55. Themen und Thesen der Theorie der Entwicklungssysteme (nach Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (2001). What is developmental systems theory? In: dies. (eds.). Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution, 1-11: 2).

Entwicklung lenken und kanalisieren. In diesem Sinne betrachtet auch N. Hartmann die »determinierenden Gene« als ein »selegierendes Prinzip derjenigen Entwickelungsbedingungen, die nicht in ihnen selbst enthalten sind«.[355] Nach Hartmann enthalten die Gene nicht in sich einen »Plan« oder eine »Anlage« für den Organismus, sondern sie modifizieren und steuern die Entwicklung, in der sich ein Organismus in einer Umwelt immer befindet. Hartmann spricht von einem Ineinander der von den Genen ausgehenden »Zentraldetermination« und einer durch die Lage eines Teils im Ganzen des sich entwickelnden Systems bedingten »Ganzheitsdetermination«.[356] Es sind demnach also sowohl innere, von den Genen ausgehende Faktoren als auch äußere, durch das biologische Umfeld auslösend wirkende Reize, die die Prozesse der organischen Differenzierung bestimmen. Hartmann fasst diesen Komplex der ontogenetischen Determinationsfaktoren als den »nexus organicus« zusammen.

Bis in die 1980er Jahre wird der Ausdruck ›Epigenetik‹ insgesamt wenig verwendet und meist mit der Entwicklungsbiologie identifiziert.[357] Allgemein werden insbesondere alle Prozesse der Regulation und Kontrolle der Genexpression, seien sie genetischen oder außergenetischen Ursprungs, als ›epigenetisch‹ bezeichnet. Seit Mitte der 1990er Jahre verengt sich die Bedeutung des Ausdrucks, indem nur noch solche Regulationsfaktoren, die nicht auf der DNA-Sequenz beruhen, der epigenetischen Kontrolle zugerechnet und als ›epigenetische Vererbung‹ bezeichnet werden (»Nuclear inheritance which is not based on differences in DNA sequence«[358]). Dazu zählen z.B. DNA-Protein-Interaktionen oder der Methylierungszustand der DNA. Eine epigenetische Vererbung ist demnach eine Vererbung, die nicht über die Sequenz der DNA, sondern über deren Veränderung durch die Umwelt erfolgt (»inheritance of parental-specific patterns of gene-activity that are largely independent of DNA sequence«[359]). Die Epigenetik weist also eine konzeptionelle Verwandtschaft mit der Position des ↑Lamarckismus auf. Inwiefern es Sinn macht, von einer Vererbung der Epigenetik zu sprechen, und inwiefern die Epigenetik nicht besser zu verstehen ist als Regulation von Prozessen, die innerhalb eines einzelnen Organismus stattfinden, ist zwischen den Positionen der Theorie der Entwicklungssysteme und der Evolutionären Entwicklungsbiologie (»Evo-Devo«) umstritten (s.u.).[360]

Zur Unterscheidung von Genetik und Epigenetik wird vorgeschlagen, die Genetik auf das Studium der Weitergabe und Verarbeitung der Informationen in der DNA zu beschränken, die Epigenetik habe es dagegen mit der Interpretation und Integration der Informationen von anderen Quellen zu tun.[361] Während die genetische Merkmalsbestimmung traditionell als eine lineare Abbildung der Informationen der DNA in die Merkmale des Phänotyps vorgestellt wird, handelt die Epigenetik von komplexen Prozessen der Interaktion und Selbstorganisation aller an der Entwicklung beteiligten Faktoren. Auch im Muster des Vererbungsprozesses spiegelt sich dieser Unterschied (↑Vererbung): Die Merkmalsbestimmung im Rahmen des *genetischen Vererbungssystems* erfolgt nach dem Muster der *Codierung*, bei dem eine (digitale) Struktur aus diskreten Elementen (Basensequenz der DNA) in eine andere digitale Struktur (Aminosäuresequenz der Proteine) übersetzt wird. Die Merkmalsbestimmung im Rahmen des *epigenetischen Vererbungssystems* beruht dagegen auf der Interaktion vielfältiger Körper, die keine lineare Abbildung ermöglicht.[362]

Die Einsicht in die Bedeutung der Epigenetik für die Entwicklung macht die alte Unterscheidung in ↑Genotyp und Phänotyp zunehmend fragwürdig, weil

eben nicht allein die Gene (im Sinne von definierten DNA-Sequenzen), sondern das komplexe Netzwerk von Interaktionen die Ausbildung von Merkmalen bestimmen.[363]

Evo-Devo

Die Bezeichnung ›Evo-Devo‹ als Abkürzung für »evolutionäre Entwicklungsbiologie« (»evolutionary developmental biology«) etabliert sich in der zweiten Hälfte der 1990er Jahre (Pennisi & Roush 1997).[364] Seit 1999 führt die ›Society for Integrative and Comparative Biology‹ (SICB) eine eigene Sektion für die Evo-Devo ein und erteilt dieser Richtung damit einen offiziellen Status.[365] Auch die Neugründung von zwei Zeitschriften in diesem Jahr dokumentiert die Etablierung dieser neuen biologischen Subdisziplin.[366]

Ziel des Ansatzes der Evo-Devo ist eine Integration bzw. Synthese von Entwicklungsbiologie und Evolutionstheorie.[367] Einerseits wird dabei der Ursprung und die Veränderung von ontogenetischen Entwicklungsprozessen während der Evolution untersucht, andererseits ist es ein zentrales Programm der Evo-Devo, die Phylogenese ausgehend von Prozessen der Ontogenese zu verstehen. Die Ontogenese gilt damit als ein Ansatzpunkt, um die großen Transitionen in der Entstehung neuer Baupläne in der Evolution zu analysieren. Darüber hinaus verbindet sich mit der Evo-Devo der Anspruch, auf die Unvollständigkeit der synthetischen Theorie der Evolution hinzuweisen. Als ergänzungsbedürftig gilt die Evolutionstheorie aus Sicht der Evo-Devo insofern, als die Grundlage der Evolutionstheorie in entwicklungsbiologischen Modellen der Formbildung liege. Für diesen ambitionierten Ansatz ist auch die Bezeichnung *Devo-Evo* vorgeschlagen worden.[368] Der theoretische Rahmen des neuen Ansatzes hat also zwei Fragerichtungen: Untersucht wird einerseits der Einfluss der Evolution auf die Entwicklung (Evo-Devo) und andererseits der Einfluss der Entwicklung auf die Evolution (Devo-Evo).[369]

Die Ursprünge der Evo-Devo lassen sich bis ins 19. Jahrhundert zurückverfolgen.[370] An der Wende zum 20. Jahrhundert formiert sich der Ansatz der Evo-Devo in der Auseinandersetzung um das von Haeckel so benannte biogenetische Grundgesetz (s.o.): Für die Evo-Devo gilt nicht die Phylogenese als Determinante der Ontogenese, sondern umgekehrt, die Ontogenese als das Primäre, von der aus die Umwandlungen in der Phylogenese erst zu verstehen sind.[371] Seit Mitte des 20. Jahrhunderts werden Versuche unternommen, einen gemeinsamen konzeptionellen Rahmen für Entwicklungs- und Evolutionsbiologie zu schaffen.[372] Besonders eine Konferenz in Dahlem im Jahr 1981 legt den Grundstein für den weiteren Ausbau des Feldes[373], so dass in den 80er Jahren intensive Versuche unternommen werden, die morphologische Evolution entwicklungsbiologisch zu interpretieren.[374] Eine große Herausforderung der Evo-Devo besteht darin, Erklärungen für die Veränderung von Bauplänen zu geben.[375] Erklärungsbedürftig ist in diesem Zusammenhang auch die Tatsache, dass die frühen Entwicklungsstadien von nahe miteinander verwandten Organismen oft stark divergieren (↑Metamorphose). Umgekehrt hat die Vielfalt der morphologischen Strukturen bei den Organismen einer Gruppe nicht immer eine Entsprechung auf genetischer Ebene. Frühe Impulse hat der Ansatz von der »dialektischen Biologie« erhalten, welche es ablehnt, innere Ursachen (Gene) und äußere Ursachen (Umwelt) isoliert voneinander zu diskutieren. Programmatisch heißt es dazu bei R. Levins und R.C. Lewontin 1985: »The seperation of the external and internal forces of development is a characteristic of alienated biology that must be overcome if the problems either of embryology or evolution are to be solved«.[376]

Eine Erweiterung von Evo-Devo um eine ökologische Dimension wird seit 2001 ***Eco-Evo-Devo*** genannt (Hall 2001: »eco-evo-devo promises to integrate genetics, development, ecology and evolution«).[377]

Systemtheorie der Entwicklung Betrachtung von Entwicklungsprozessen ausgehend von Organismen als integrierten Systemen
Erweiterter Vererbungsbegriff Vererbung nicht nur von Genen, sondern auch von Genzuständen, zellulären Komponenten und einer Umwelt (letzteres nur DST)
Betonung der Epigenetik (v.a. DST) Ontogenese als Resultat der Interaktion verschiedener Entwicklungsressourcen, bei der die Gene eine zentrale Rolle spielen (Evo-Devo) oder nur einen von mehreren Faktoren bilden (DST)
Evolution der Entwicklungsprozesse (v.a. Evo-Devo) Untersuchung der evolutionären Entstehung und Veränderung der Prozesse der Embryogenese, insbesondere des Einflusses der Ontogenese auf die Phylogenese, der adaptiven Plastizität der Entwicklung und der Bildung neuer Eigenschaften

Tab. 56. Positionen und Paradigmen der Evolutionären Entwicklungsbiologie (Evo-Devo) und der Theorie der Entwicklungssysteme (DST) (in Anlehnung an Robert, J.S., Hall, B.K. & Olson, W.M. (2001). Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology. BioEssays 23, 954-962).

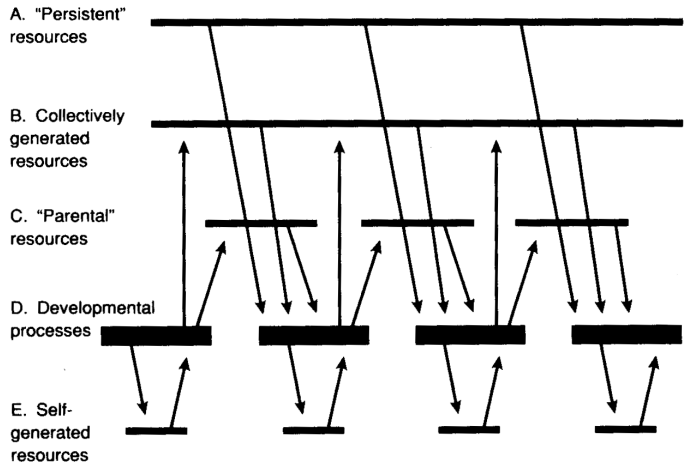


Abb. 109. Faktoren der Entwicklung von Organismen nach dem Modell der Theorie der Entwicklungssysteme: Entwicklungsressourcen auf vier Ebenen, die die Prozesse der Entwicklung in vier Generationen einer asexuell sich fortpflanzenden Organismenart (auf Ebene D) bestimmen. Ebene A: Persistente Ressourcen, d.h. über die Generationen hinweg gleich bleibende Faktoren, z.B. konstante Umweltfaktoren; B: Kollektiv erzeugte Ressourcen, z.B. Bauten, Höhlen; C: Elterliche Ressourcen, z.B. Gene, Zytoplasma, Traditionen, spezielles Biotop; E: Selbsterzeugte Ressourcen, z.B. Bauten, gelerntes Verhalten (aus Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. J. Philos. 91, 277-304: 285).

Theorie der Entwicklungssysteme

Insofern von den Vertretern der Evo-Devo die Rolle der Gene in der Morphogenese relativiert wird und die Entwicklung als ein Systemprozess verstanden wird, bestehen enge Verbindungen zur *Theorie der Entwicklungssysteme* (engl. »developmental systems theory«; *DST*).[378]

Der dieser Theorie zu Grunde liegende Ausdruck ***Entwicklungssystem*** (»developmental system«) spielt in der Entwicklungsbiologie bereits seit den frühen 1930er Jahren eine gewisse Rolle.[379] Und auch vor der Konstituierung der Entwicklungsbiologie als biologischer Teildisziplin erscheint er bereits. Schon 1745 spricht der französische Naturforscher P.L.M. Maupertuis von dem *Entwicklungssystem* (»le systeme du développement«[380]) in Bezug auf die Theorie der Entwicklung nach dem Modell der Präformation (»la production apparente des parties, n'est que le développement de ces parties déja formées dans la graine ou dans l'oignon«[381]). F.A. Kritzinger übersetzt diesen Ausdruck 1776 mit »Entwickelungssystem« ins Deutsche.[382] In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts ist es eine ganze Reihe von Autoren, die das Wort im Deutschen verwendet, v.a. unter Bezug auf die präformationistischen Theorien der Entwicklung C. de Bonnets (Jerusalem 1769: »Entwicklungssystem«[383]; Tetens 1777: »bonnetischen Entwickelungssystem«[384]). Im 19. Jahrhundert erscheint der Ausdruck in verschiedenen Bedeutungen: Meist steht er in Bezug zu Prozessen der Ontogenese (Henschel 1820: »das animalische Entwicklungssystem [darf] in weit höherem Grade auf den Namen eines geschlechtlichen oder vielmehr Geschlechtlichkeit enthaltenden Anspruch machen als die vegetative Entwicklung«[385]). J.J. Wagner verwendet ihn aber auch für das Verhältnis des Organismus zur Umwelt, insbesondere hinsichtlich der Ernährung des Organismus (1830: »Alles Individualleben enthält ein Entwicklungssystem in sich, und hat durch dieses ein materielles Verhältniß (der Aufnahme) zum äusseren Leben«[386]).

Die moderne Theorie des Entwicklungssystems (die eher eine Menge von Theorien oder ein Paradigma als eine einzige geschlossene Theorie darstellt) hat ihre Ursprünge in der Psychologie, insbesondere in der Analyse des Zusammenspiels von Genen und Umweltfaktoren bei der Determination von Verhalten. Die Gene werden hier nicht als zentrale Schaltstellen konzipiert, die Entwicklungsprozesse determinieren, sondern als Teile eines Systems, deren Wirksamkeit und spezifischer Einfluss von anderen Systemkomponenten abhängen. In den Worten von S. Oyama, einer Hauptvertreterin dieses Ansatzes: »The concept of the developmental system […] incorporates the insight that a given phenotype is a product of quite a bit besides its own genes«.[387] Ziel der Theorie der Entwicklungssysteme ist es insbesondere, die Gene zu »kontextualisieren«, d.h. ihnen keine kausal privilegierte Stellung zuzuschreiben, sondern sie als eine »Entwicklungsressource« unter anderen zu sehen. Entwicklung stellt sich in der Perspektive der Theorie der Entwicklungssysteme weniger als ein Problem der Transmission von Genen als der *Konstruktion* eines Phänotyps in der Ontogenese dar.[388] Als Entwicklungssysteme werden die Organismen auch insofern betrachtet, als sie in eine Umwelt eingebettet sind, mit der sie interagieren und mit der zusammen sie sich in der Evolution verändern (Oyama 1992: »Developmental systems must be understood, not as internal to the organism, and certainly not as

some cover term for genetic programmes, but rather as organism-environment complexes that change over both ontogenetic and phylogenetic time«[389]; ↑Nische/Nischenkonstruktion). Die Evolution selbst wird auf dieser Grundlage als differenzielle Reproduktion von Entwicklungssystemen (im Sinne von Organismus-Umwelt-Einheiten) definiert.[390] Die Stichworte ›Kontextualisierung der Gene‹, ›kausale Parität aller Entwicklungsressourcen‹, ›verteilte Kontrolle‹, ›Kontextsensitivität‹, ›Entwicklung und Evolution als Konstruktion‹ und ›erweiterte Vererbung‹ bilden damit insgesamt den konzeptionellen Hintergrund der Theorie der Entwicklungssysteme (vgl. Tab. 55).[391] Die Theorie entfaltet sich erst seit den 1980er Jahren, also nach dem Siegeszug der Molekulargenetik und als Gegenbewegung gegen eine einseitig genzentrierte Sicht.

Trotz vieler Gemeinsamkeiten ist das Programm der Theorie der Entwicklungssysteme in einigen Punkten klar von der Perspektive der Evolutionären Entwicklungsbiologie unterschieden (vgl. Tab. 56). Die größten Differenzen bestehen hinsichtlich der Frage, welche Einheiten von einer Generation zur nächsten vererbt werden. Während nach der Theorie der Entwicklungssysteme epigenetische Prozesse und die Umwelt in gleicher Weise einer Vererbung unterliegen wie die Gene, behält die Evolutionäre Entwicklungsbiologie eine genzentrierte Sicht auf die Vererbung bei. Die Epigenetik betrifft für die Evo-Devo innerhalb einzelner Organismen ablaufende Prozesse und ist insofern nicht-erblich; auch von der Umwelt macht es aus Sicht der Evo-Devo wenig Sinn zu sagen, sie werde aktiv von einer Generation zur nächsten übermittelt, so wie es die Gene werden.[392] Die Gene und die anderen organismuseigenen Entwicklungsressourcen sind nach diesem Ansatz zumindest insofern gegenüber der Umwelt als Ursache und Informationsträger der Entwicklung privilegiert, als sie für ihre Rolle im Laufe der Selektion gestaltet und angepasst wurden.

Ein erhebliches Problem im Programm der Theorie der Entwicklungssysteme besteht in der Bestimmung der Grenzen eines Entwicklungssystems. Weil viele Faktoren an organischen Entwicklungsprozessen beteiligt sind und alle diese Faktoren als Entwicklungsressourcen berücksichtigt werden sollen (vgl. Abb. 109), tendieren Entwicklungssysteme dazu, sehr groß zu werden. Sie können disparate Gegenstände einschließen: neben Faktoren aus der unmittelbaren Umwelt eines Organismus z.B. häufig auch solche essenziellen Entwicklungsressourcen wie die Sonne. Außerdem besteht die Frage, inwiefern nicht nur regelmäßig auftretende, sondern auch nur bei einem oder wenigen Organismen wirksame Faktoren als Teil des Entwicklungssystems zu betrachten sind (z.B. Elvis Presley als Entwicklungsressource für Menschen am Ende des 20. Jahrhunderts[393]). Die Grenze zwischen Organismus und Umwelt kann im Rahmen der Entwicklungsperspektive der Theorie der Entwicklungssysteme nicht selten überhaupt nicht mehr bestimmt werden. Von einigen Vertretern des Ansatzes wird die Grundlage dieser Abgrenzung teilweise auch explizit abgelehnt (Griffiths & Gray 2001: »there is no distinction between organism and environment«[394]).

Ökologische Entwicklung

Analog zur Entwicklung eines Individuums wird auch von der Entwicklung eines ökologischen Systems gesprochen (Taylor 1920: »ecological development«).[395] Die in der Ökologie am meisten thematisierte Entwicklung besteht in der Änderung der Artenzusammensetzung einer Lebensgemeinschaft. Dass eine solche Änderung regelmäßig vorkommen kann, ist eine Beobachtung, die in der Antike bereits von Theophrast gemacht wird.[396] In der Neuzeit werden regelmäßige und vorhersagbare Entwicklungen von natürlichen Gemeinschaften 1685 von W. King[397] und 1749 von C. von Linné[398] beschrieben (bei Linné bereits mit der angedeuteten Unterscheidung von funktionalen Gruppen[399], ↑Rolle). Systematische Beobachtungen dazu finden sich seit Ende des 18. Jahrhunderts bei C.L. Willdenow[400], A. von Humboldt[401] und A.-P. de Candolle[402]. Die detailliertesten Studien zu ökologischen Entwicklungen aus der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts betreffen die Veränderung in der Zusammensetzung von Wäldern.[403] Seit dem 18. Jahrhundert hat sich in diesem Zusammenhang, besonders im Französischen, die Bezeichnung *Artenwechsel* (»alternance des espèces«) etabliert.

Mit der Verfestigung des Entwicklungsgedankens in der Folge von Darwins Evolutionstheorie breitet sich die Vorstellung von einer Entwicklung auch ökologischer Systeme aus. Sie steht dann oft im Zusammenhang mit der Betrachtung ökologischer Gefüge als Individuen. Das Durchlaufen einer (irreversiblen) Entwicklung gilt als eines der stärksten Argumente dafür, die Gemeinschaft von Organismen selbst wieder als einen Organismus anzusehen. Besonders nachhaltig wird die Übertragung des Entwicklungsgedankens auf alle Felder des Wissens von H. Spencer verfolgt. Alle Gegenstände unterliegen nach Spencer einem »Gesetz der Evolution«, das ihre Veränderung von einer weniger kohärenten zu einer kohärenteren Form bedingt.[404] Auch »superor-

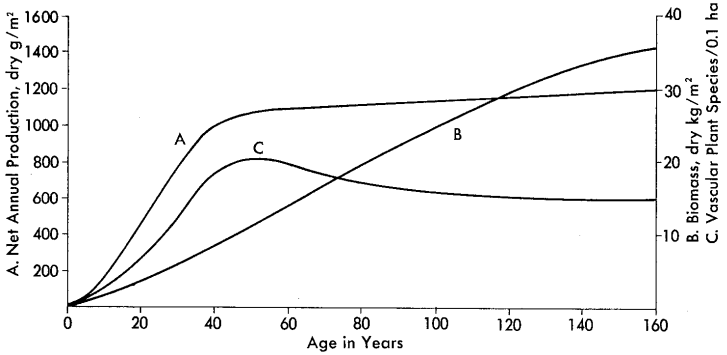


Abb. 110. Verlauf von Produktivität (A: jährliche Nettoproduktion von Trockenmasse), vorhandener Biomasse (B) und Artendiversität (C: Gefäßpflanzenarten) während der ökologischen Entwicklung eines Waldökosystems auf Long Island, New York. Die Sukzession über 160 Jahre folgte einem Brand (aus Whittaker, R.H. (1970). Communities and Ecosystems: 86).

ganische« Systeme oder »soziale Organismen« sind nach Spencer von diesem Gesetz betroffen; auch ihre Veränderung in der Zeit gehe in Richtung einer Zunahme der wechselseitigen Abhängigkeit (»mutual dependence«) ihrer Glieder: »an ever-increasing coordination of parts«.[405]

Sukzession

Im engeren biologischen Zusammenhang wird der Gedanke einer Entwicklung ökologischer Systeme in erster Linie ausgehend von vegetationskundlichen Untersuchungen entwickelt. Für den Ackerbau treibenden Menschen war es eine frühe Erfahrung, dass es auf einem Standort eine charakteristische Abfolge von Pflanzengesellschaften geben kann. Auf den Fruchtwechsel in der Landwirtschaft wird der dafür später einschlägige Ausdruck ***Sukzession*** bereits Ende des 18. Jahrhunderts bezogen (Marshall 1778: »The Succession of Crops«).[406] Der Erste, der diesen Ausdruck auf eine natürliche Abfolge von Pflanzen bezieht, ist 1825 der französische Biologe A.J.C.A. Dureau de la Malle.[407] Dureau de la Malle entwirft die Sukzession allerdings nach dem Modell eines zyklischen Fruchtwechsels und nicht im Sinne der Entwicklung hin zu einer stabilen Pflanzengesellschaft, wie dies später erfolgt. In der Folge wird der Ausdruck nicht nur für die Veränderung der Organismenzusammensetzung in einem begrenzten Gebiet, sondern auch in globaler Hinsicht verwendet (»succession des êtres organisés sur le globe«[408]). Für die langfristige Veränderung der Zusammensetzung der Baumarten eines Waldes, insbesondere den Übergang von Nadelbäumen zu Laubbäumen, verwendet H.D. Thoreau 1860 dieses Wort.[409] Als »eigentlicher Begründer der Sukzessionslehre«[410] gilt aber A. Kerner von Marilaun mit seinen Studien der Vegetation der Donauländer.[411] Zu einem allgemeinen Konzept der Vegetationskunde wird ›Sukzession‹ durch die Darstellung E. Warmings, der in seinem grundlegenden Werk zur Pflanzenökologie von 1895 in der zeitlichen Abfolge von »Pflanzenvereinen« an einem Ort zwischen »Anfangs-, Übergangs- und Schlußvereinen« unterscheidet[412] und diese Abfolge in der späteren englischen Auflage von 1909 ›Sukzession‹ (»succession«) nennt[413].

Als *terminus technicus* für die gerichtete Veränderung der Artenzusammensetzung einer Gemeinschaft etabliert sich das Wort ›Sukzession‹ in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts.[414] Eine einflussreiche empirische Studie zur Sukzession von Pflanzen auf den Sanddünen am Michigan-See stammt von H.C. Cowles.[415] Cowles projiziert die räumliche Differenzierung der Pflanzengesellschaften auf den Dünen in die Zeit, um auf diese Weise zu einem Modell einer zeitlichen Sukzession zu gelangen. Eine Sukzession ist für Cowles allerdings nicht ein immer gleich ablaufender, stereotyper Prozess, sondern zeigt in jedem Einzelfall Variationen in der Geschwindigkeit und in den durchlaufenen Stationen.[416] Wenig später ist es v.a. der Vergleich zwischen der Entwicklung von Individuen und der Sukzession von Pflanzengemeinschaften, der die Vorstellung von einer ökologischen Entwicklung bestimmt. Dieser Vergleich wird besonders von dem Botaniker F. Clements propagiert (»the process of organic development is essentially alike for the individual and the community«[417]). Die Pflanzengemeinschaft selbst betrachtet er als einen Organismus höherer Ordnung (»the unit or climax formation is an organic unity. As an organism the formation arises, grows, matures, and dies«[418]). Die Analogie zwischen einem Individuum und einer Pflanzengemeinschaft bezieht sich nach Clements also auf mehrere Punkte: die gegliederte Ganzheitlichkeit und Geschlossenheit des Systems, die deterministische Entwicklung über ein reifes Altersstadium hin zu einem Ende und die Fähigkeit zur Fortpflanzung (↑Ökosystem: Tab. 206). Im Laufe einer Sukzession wird die Zusammensetzung einer Pflanzengemeinschaft nach Clements zunehmend weniger von äußeren Faktoren wie dem Klima

Ecosystem attributes	Developmental stages	Mature stages
	Community energetics	
1. Gross production/community respiration (P/R ratio)	Greater or less than 1	Approaches 1
2. Gross production/standing crop biomass (P/B ratio)	High	Low
3. Biomass supported/unit energy flow (B/E ratio)	Low	High
4. Net community production (yield)	High	Low
5. Food chains	Linear, predominantly grazing	Weblike, predominantly detritus
	Community structure	
6. Total organic matter	Small	Large
7. Inorganic nutrients	Extrabiotic	Intrabiotic
8. Species diversity—variety component	Low	High
9. Species diversity—equitability component	Low	High
10. Biochemical diversity	Low	High
11. Stratification and spatial heterogeneity (pattern diversity)	Poorly organized	Well-organized
	Life history	
12. Niche specialization	Broad	Narrow
13. Size of organism	Small	Large
14. Life cycles	Short, simple	Long, complex
	Nutrient cycling	
15. Mineral cycles	Open	Closed
16. Nutrient exchange rate, between organisms and environment	Rapid	Slow
17. Role of detritus in nutrient regeneration	Unimportant	Important
	Selection pressure	
18. Growth form	For rapid growth ("*r*-selection")	For feedback control ("*K*-selection")
19. Production	Quantity	Quality
	Overall homeostasis	
20. Internal symbiosis	Undeveloped	Developed
21. Nutrient conservation	Poor	Good
22. Stability (resistance to external perturbations)	Poor	Good
23. Entropy	High	Low
24. Information	Low	High

Abb. 111. Trends in der Entwicklung von Ökosystemen: Veränderungen von Eigenschaften eines Ökosystems am Anfang und Ende einer ökologischen Sukzession (aus Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. Science 164, 262-270: 265).

und besonders dem Boden bestimmt und erlangt eine zunehmende Unabhängigkeit und Autonomie, vergleichbar der eines erwachsenen Organismus.

Die Ansicht Clements' findet im 20. Jahrhundert viele Anhänger, bleibt aber umstritten.[419] Als Modell für eine gesetzmäßig gerichtete und geordnete Entwicklung von Gemeinschaften hin zu einer Schlussgemeinschaft mit maximaler Ordnung, Konstanz und Stabilität wird die Theorie der Sukzession bis in die 1970er Jahre vertreten und verteidigt. E.P. Odum spricht sogar von einer »Strategie« in der Ökosystementwicklung und ist der Auffassung, die Entwicklung sei zugleich auf zunehmende Diversifizierung der Arten, funktionale Differenzierung und Homöostase gerichtet: »Ecological succession [...] culminates in a stabilized ecosystem in which maximum biomass (or high information content) and symbiotic function between organisms are maintained per unit of available energy flow«.[420] Dass die Entwicklung von Gemeinschaften und Ökosystemen in vielen Fällen aber alles andere als geordnet ist und nicht zu einem stabilen Endsystem führen muss, zeigen W. Drury und I. Nisbet 1973 anhand von Daten aus einem gemäßigten Wald Neuenglands.[421] Weder eine gerichtete Entwicklung noch eine Tendenz zur Diversifizierung oder Konstanz können sie für den

von ihnen untersuchten Wald feststellen. Studien zu anderen Systemen zeigen, dass die Entwicklung einer Gemeinschaft manchmal nicht regelmäßigen Mustern folgt, sondern allein die Zufälle in der Besiedlungsgeschichte wiederspiegeln, weil die einmal etablierten Arten erfolgreich in der Behauptung ihres Standortes sind.[422] Mit dieser Absage an die Vorstellung einer geordneten und gesetzmäßigen Sukzession gewinnt das alte individualistische Verständnis von Gemeinschaften wieder an Boden. Nach diesem Verständnis, das von H. Gleason 1926 paradigmatisch formuliert ist[423], bilden Gemeinschaften nicht integrierte Systeme, sondern entstehen allein aus der Überschneidung der individuellen Bedürfnisse der Organismen verschiedener Arten (↑Biozönose).[424]

Der Begriff der Sukzession hat sich in der Tierökologie nicht etablieren können. Als allgemeine Bezeichnung für die Entwicklung einer Lebensgemeinschaft (eines *Zöns*) schlägt E.E. Leppik 1974 das Wort ***Zönogenese*** (»coenogeny«) vor: »the origin and evolution of a ›coen‹ or the assemblage of all sympatric organisms as a whole«.[425] Die Sukzession von Gemeinschaften auf globaler Ebene einschließlich der geologischen und atmosphärischen Veränderungen wird von L.S. Davitasvilli 1978 ***Ökogenese*** genannt.[426] Dieser Ausdruck erscheint auch schon 1904 bei C. Detto (↑Anpassung)[427] und in den 1920er Jahren bei dem Botaniker F.E. Clements im Sinne von Evolutionsprozessen, die durch Einflüsse der Umwelt bedingt sind.[428] Um die Einheit der verschiedenen Faktoren in der Veränderung einer ganzen Landschaft zu betonen, schlägt C. Troll 1963 den Ausdruck *Landschafts-Sukzession* vor.[429]

Eine moderne Definition des Sukzessionsbegriffs geben M. Begon, J.L. Harper und E. Townsend in ihrem seit den 1980er Jahren verbreiteten Ökologielehrbuch. Eine Sukzession ist demzufolge das nicht-saisonale, gerichtete und kontinuierliche Muster der Kolonisierung und des Aussterbens von Populationen verschiedener Arten an einem Ort (»the non-seasonal, directional and continuous pattern of colonization and extinction on a site by species populations«).[430]

Typen der Sukzession

Zur Unterscheidung verschiedener Typen von Sukzessionen sind einige terminologische Differenzierungen eingeführt worden: Auf Clements geht die Unterscheidung zwischen *primären* und *sekundären Sukzessionen* zurück[431]: Eine primäre Sukzession nimmt ihren Ausgang von einer vorher nicht besiedelten Fläche; eine sekundäre Sukzession (Restitution) entsteht dagegen nach einer Zerstörung der Vegetation ohne Veränderung der Bodenverhältnisse. Cowles unterscheidet für die Ursachen der Sukzession zwischen *physiografischen* (klimatischen und topografischen) und *biotischen Einflussgrößen* (»biotic agencies«). Bei ersteren sind es abiotische Faktoren, die eine gerichtete Veränderung der Gemeinschaft bewirken, bei letzteren dagegen erfolgt dies aufgrund der Interaktion der beteiligten Organismen.[432] Tansley modifiziert die Unterscheidung von Cowles mit seiner Differenzierung zwischen *autogenen* (»autogenic«) und *allogenen* (»allogenic«) Sukzessionen insofern, als er – als Botaniker – alle Veränderungen, die für die Pflanzengemeinschaft auf externen Faktoren beruhen, also z.B. auch den Einfluss von Tieren, zur zweiten Kategorie rechnet.[433]

Das Endstadium einer ökologischen Entwicklungsreihe bildet häufig eine besonders konstante und stabile Assoziation. R. Hult bezeichnet dieses Stadium 1885 als *Schlussformation* (schwed. »slutformation«) und erklärt die charakteristische Zusammensetzung nicht allein aus klimatischen Gründen, sondern aus der stabilen Interaktion der Pflanzen als Schlusspunkt einer Reihe von Zwischenstadien.[434] Von E. Warming wird dieses stabile Endstadium der Vegetationsentwicklung 1895 *Schlussverein* genannt.[435] Wenig später wird dafür die Bezeichnung ***Klimax*** vorgeschlagen[436], die sich später, besonders unter dem Einfluss der Arbeiten Clements', durchsetzt[437]. Nach Clements entspricht jedem Klima, unabhängig von den Verhältnissen des Bodens, nur eine Klimaxgesellschaft der Vegetation, der von ihm so genannte *Monoklimax*. In der Bezeichnung ›Klimax‹ wird damit eine sprachliche Doppelsinnigkeit zum Ausdruck gebracht: Nicht nur der Höhepunkt (von griech. ›κλῖμαξ‹ »Leiter, Treppe«, lat. ›climacter‹ »kritische Lebensphase«), sondern auch der Einfluss des Klimatischen (von griech. ›κλίμα‹, lat. ›clima‹ »Landstrich, Zone«) auf die Vegetation ist damit bezeichnet: Eine Klimaxgesellschaft gilt als die einem jeweiligen Klima entsprechende Gemeinschaft. In dem Ausdruck *klimatische Formation* (»climatic formation«[438]) wird diese Ambivalenz noch deutlicher. – Neben der gegenüber ihren Vorgängerstadien größeren zeitlichen Konstanz in der Artenzusammensetzung werden der Klimaxgesellschaft auch noch andere allgemeine Eigenschaften zugeschrieben, so z.B. größere Produktivität, Stabilität und Diversität[439] (Warming geht allerdings von einer durch Konkurrenz bedingten Abnahme der Diversität in späten Stadien einer Sukzession aus[440]; vgl. Abb. 13; 14).[441] Der Zoologe C.C. Adams, der die Konzepte der Sukzession und des Klimax schon 1908 auf Tiergemeinschaften anwendet, betont besonders letztere: »the prima-

ry characteristic of the climax is its *relative stability*, due to a dominance or relative equilibrium produced by the severe environmental and biotic selection and adjustment throughout the process of succession«.[442]

Nachweise

1 Kant, I. (1755). Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels (AA, Bd. I, 215-368): 293.
2 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 432.
3 Wieland, W. (1975). Entwicklung. In: Brunner, O., Conze, W. & Koselleck, R. (Hg.). Geschichtliche Grundbegriffe. Historisches Lexikon zur politisch-sozialen Sprache in Deutschland, Bd. 2, 199-228: 201; kritisch dazu Flasch, K. (2003). Philosophie hat Geschichte, Bd. 1. Historische Philosophie. Beschreibung einer Denkart: 193ff.
4 Verduc, J.B. (1696). Traite de l'usage des parties, dans lequel on explique les fonctions du corps, Bd. 1: 36; 115.
5 Saint Hilaire (1698). L'anatomie du corps humain avec ses maladies, Bd. 2: 880; vgl. 326; 806.
6 Dodart, D. (1701). Second mémoire sur la fecondité des plantes. Conjectures sur ce sujet. Histoire de l'Académie royale des sciences 1719, 241-257: 245
7 Heister, L. (1724). L'anatomie: 294.
8 a.a.O.: 301.
9 Bourguet, L. (1729). Lettres philosophiques sur la formation des sels et des crystaux et sur la génération & le méchanisme organique des plantes et des animaux: 151.
10 a.a.O.: 231.
11 Anonymus (1733). Démaillotement. Nouveau Dictionnaire François-Aleman, Et Aleman-François, Qu'accompagne Le Latin: 483
12 Anonymus (1746). [Anmerkung]. Leipziger Sammlungen von wirthschafftlichen, Polizey-Cammer- und Finantz-Sachen (hg. v. G.H. Zinke) 3: 520f.
13 Maupertuis, P.L.M. (1745). Vénus physique (dt. Die Naturlehre der Venus, Kopenhagen 1747): 58.
14 Maupertuis, P.L.M. (1745/51). Vénus physique: 99.
15 Anonymus (1750). [Rez. Rösel, von Rosenhof, A.J. [1750]. Historia natvralis ranarvm nostrativm (Vorabdruck)]. Göttingische Zeitungen von gelehrten Sachen 1750, 414-415: 415.
16 Anonymus (1750). [Rez. Plouquet, G. (1749). De corporum organisatorum generatione disquisitio]. Göttingische Zeitungen von gelehrten Sachen 1750, 725-728: 725f.
17 Schäffer, J.C.G. von (1756). Der krebsartige Kiefenfuß: 118.
18 Batsch, A.J.G. (1790). Analyses florum e diversis plantarum generibus omnes: 28; vgl. 31.
19 Goethe, J.W. von (1790). Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären: 54.
20 Debraw, J. (1777). Discoveries on the sex of bees, explaining the manner in which their species is propagated. Medical and philosophical commentaries 5, 388-394: 393.
21 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 68.
22 Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie: 243.
23 Vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 2.
24 Griesemer, J. (2000). Reproduction and the reduction of genetics. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives, 240-285: 247.
25 Gmelin, E. (1787). Über thierischen Magnetismus: 102; vgl. 101.
26 Kluge, C.A.F. (1811). Versuch einer Darstellung des animalischen Magnetismus als Heilmittel: 381; vgl. Pf., J.M. (1812). [Rezension]. Jenaer Allg. Lit.-Zeit. 2 (Nr. 69), 25-27: 25; Wedemeyer, G. (1817). Physiologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Respiration und deren Einfluss auf den menschlichen Organismus: 223.
27 Birkett, J. (1855). Adenocele. Guy's Hospital Reports 3rd ser. 1, 131-168: 132; Small, W.S. (1899). Notes on the psychic development of the young white rat. Amer. J. Psychol. 11, 80-100: 80.
28 Hufeland, C.W. von (1797). Die Kunst das menschliche Leben zu verlängern: 457; Oken, L. (1805). Die Zeugung: 178; Osthoff, H.C.A. (1806). Rhapsodien aus der Lehre von der assimilativen Funktion des Organischen: 27; Zimmer. J.C. (1806). Physiologische Untersuchungen über Missgeburten: 61; Emmert, A. & Hochstetter, F.L. (1810). Untersuchungen über die Entwickelung der Eidechsen in ihren Eyern. Archiv für die Physiologie 10, 84-123: 122.
29 Woodger, J.H. (1929). Biological Principles (London 1967): 302.
30 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 146.
31 Galen, Peri physikon dynameon (Cambridge 1916): 18 (I, vi).
32 Görres, J. (1805). Exposition der Physiologie (Gesammelte Schriften, Bd. 2, II, Köln 1934, 1-131): 65.
33 Spencer, H. (1855). Principles of Psychology (1870): 49 (nach OED 1989); Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 169; Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 289.
34 Roux, W. (1895). Einleitung. Arch. Entwickelungsmech. 1, 1-42: 16f.
35 Roux, W. (1883). Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung. Jenaische Z. Naturwiss. 16, 358-427: 363.
36 Hanstein, J. von (1882). Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen (= Botanische Abhandlungen aus dem Gebiet der Morphologie und Physiologie; Bd. 4, 3): 243.
37 Sachs, J. (1896). Phylogenetische Aphorismen und über innere Gestaltungsursachen oder Automorphosen. Flora 82, 173-223: 221.
38 Anonymus (1838). [Rez. Link, H.F. (1837). Grundlehren der Kräuterkunde, Bd. 1]. Gelehrte Anzeigen 7, 457-464: 457 [in dem rezensierten Werk erscheint der Ausdruck nicht, zumindest nicht in der »Zweiten Ausgabe«].
39 Hanstein, J. von (1882). Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen (= Botanische Abhandlungen aus dem

Gebiet der Morphologie und Physiologie; Bd. 4, 3): 242.
40 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: I, 20f.
41 ebd.
42 a.a.O.: II (1904): 82.
43 Loeb, J. (1891-92). Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere, 2 Bde.: Bd. 1. Ueber Heteromorphose; ders. (1894). On some facts and principles of physiological morphology. In: Biological Lecture Delivered at the Marine Biological Laboratory of Woods Hole in the Summer Session of 1893; Driesch, H. (1901). Die organischen Regulationen: 64.
44 Anonymus (1836). Hydropeltideae. In: Partington, C.F. (ed.). The British Cyclopædia of Natural History, vol. 2: 810.
45 Kortüm, A. (1868). Das System der Medicin: 26.
46 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 90.
47 Woltereck, R. (1940). Ontologie des Lebendigen: 37.
48 Lindley, J. (1827). Remarks upon the orchideus plants of Chile. The Quarterly Journal of Science, Literature and Art 23, 43-53: 47; ders. (1830). A Natural System of Botany: 55; Bertoloni, A. (1832). Über drei bisher unter dem Namen *Senecio penestris* Kit. begriffene Arten der Gattung *Senecio*. Flora oder allgemeine botanische Zeitung 15, (Nr. 34), 530-544: 537; Link, H.F. (1837). Grundlehren der Kräuterkunde, Bd. 1: 299ff.
49 Link, H.F. (1837). Grundlehren der Kräuterkunde, Bd. 1: 77.
50 Carus, C.G. (1838). System der Physiologie, Bd. 1: 365 (§508).
51 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 287.
52 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 273.
53 Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 223.
54 a.a.O.: 225.
55 Wundt, W. (1873-74/1902-03). Grundzüge der physiologischen Psychologie, 3 Bde.: III, 689.
56 Russell, E.S. (1933). The limitations of analysis in biology (in: Blackburn, R.T. (ed.) (1966). Interrelations: The Biological and Physical Sciences, 57-64): 64; ders. (1945). The Directiveness of Organic Activities (dt. Lenkende Kräfte des Organischen, Bern ca. 1946): 9ff.
57 Aristoteles, De gen. anim. 760b29ff.
58 Aristoteles, Hist. anim. 564b30.
59 Aristoteles, De gen. anim. 729bff.; vgl. Balss, H. (1936). Die Zeugungslehre und Embryologie in der Antike. Eine Übersicht. Quell. Stud. Gesch. Nat. Med. 5, 193-274.
60 Aristoteles, De gen anim. 737a20.
61 a.a.O.: 740b20ff.
62 Palm, K. (2005). Lebenswissenschaften. In: Braun, C. von & Stephan, I. (Hg.). Gender@Wissen. Ein Handbuch der Gender-Theorien, 180-199: 189; vgl. Martin, E. (1991). The egg and the sperm. How science has constructed a romance based on stereotypical male-female roles. Signs 16, 485-501.
63 Aristoteles, De gen. anim. 736b; 753b.
64 a.a.O. 742 a; b; 734a.
65 Moore, J.A. (1987). Science as a way of knowing – developmental biology. Amer. Zool. 27, 415-573: 424.
66 Augustinus, De nuptiis et conscupiscentia libri duo (Migne Patrologia Latina 44, 413-474): II, 13, 16; vgl. Mitterer, A. (1947/56). Die Zeugung der Organismen, insbesondere des Menschen, nach dem Weltbild des heiligen Thomas von Aquin und dem der Gegenwart; Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 101; 151.
67 Coiter, V. (1573). Externarvm et internarvm principalivm hvmani corporis partivm tabvlae, atqve anatomicae exercitationes observationesqve variae; vgl. Bäumer, Ä. (1991). Geschichte der Biologie, Bd. 2: 289ff.
68 Aldrovandi, U. (1599-1603). Ornithologiae hoc est de avibus historiae libri XII. 3 Bde.
69 Fabricius ab Aquapendente, H. (1600). De formatu foetu; ders. (1621). De formatione ovi et pulli.
70 Harvey, W. (1653). Anatomical Exercitations, Concerning the Generation of Living Creatures: 223.
71 Helmont, J.B. van (1648). Archeus faber. In: Ortus medicinae.
72 Malpighi, M. (1673). De formatione pulli in ovo.
73 Wolff, C.F. (1759). Theoria generationis; ders. (1764). Theorie von der Generation.
74 Pander, C. (1817). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Eye: 5.
75 a.a.O.: 6.
76 Baer, K. E. von (1828). Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere: 4.
77 a.a.O.: 9.
78 Vgl. Remak, R. (1851). Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere, I. Ueber die Entwickelung des Hühnchens im Eie: 2f.
79 Hundeshagen, J.C. (1822). Encyclopädie der Forstwissenschaft: 112.
80 Vgl. Nordenskiöld, E.N. (1921-24). Biologiens Historia (dt.: Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 373.
81 Huxley, T. (1849). On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. Philos. Trans. Roy Soc. Lond.: 413-434: 426.
82 Huxley (1849): 426.
83 Allman, G.J. (1853).On the anatomy and physiology of Cordylophora, a contribution to our knowledge of the Tubularian zoophytes. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 367-384: 368.
84 Greene, J.R. (1861). Manual of the Animal Kingdom. A Manual of the Sub-Kingdom Coelenterata: 11; 21.
85 Huxley, T.H. (1877). A Manual of the Anatomy of Invertebrated Animals: 110 (dt. 1878: 47).
86 Haeckel, E. (1872). Biologie der Kalkschwämme (Calcispongien und Grantien): 466; ders. (1874). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jena. Z. Naturwiss. 8, 1-55: 16.
87 Baer, K. E. von (1828). Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere: 11.

88 Remak (1851): 2ff.
89 Ecker, A. (1864). Die Anatomie des Frosches, Bd. 1: 94; Lowne, B.T. (1870). The Anatomy & Physiology of the Blow-Fly: 11; 12; 49; Haeckel (1872): 468; (1874): 22.
90 Haeckel (1872): 468.
91 Hertwig, O. & Hertwig, R. (1881). Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes.
92 Kowalevsky, A. (1867). Entwickelungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg Ser. VII, 11, Nr. 4; ders. (1877). Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. Arch. mikroskop. Anat. 13, 181-204.
93 Kowalevsky, A. (1866). Entwickelungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. Imp. Sic. St. Petersbourg Ser. VII, 10, Nr. 15; ders. (1871). Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. mikroskop. Anat. 7, 101-130.
94 Baer, K.E. von (1827). De ovi mammalium et hominis genesi epistolam.
95 nicht in Baer (1827)!
96 Newport, G. (1851-54). On the impregnation of the ovum in the Amphibia. Phil. Trans. Roy. Soc. 1851, 169-242; 1853, 233-290; 1854, 229-244.
97 Haeckel (1872): 467.
98 a.a.O.: 467; 471.
99 a.a.O.: 467.
100 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 300.
101 Kielmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältniße: 38f.; vgl. Coleman, W. (1973). Limits of the recapitulation theory: Carl Friedrich Kielmeyer's critique of the presumed parallelism of earth history, ontogeny, and the present order of organisms. Isis 64, 341-350.
102 Meckel, J.F. (1812). Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höheren Thiere und dem permanenten der nidern statt findenden Parallele; ders. (1821). System der vergleichenden Anatomie, 7 Bde.: I, 345; 396.
103 Bonnet, C. (1769). Palingénésie philosophique; Autenrieth, I.H.F. (1797). Observationum ad historiam embryonis facientium, pars prima: 24f.; Baer, K. E. von (1828). Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere: 199; Serrès, E. (1860). Principes d'embryologenie, de zoogenie, et de teratogenie. Mém. Acad. Sci. 25, 1-943: 833; vgl. Kohlbrugge, J.H.F. (1911). Das biogenetische Grundgesetz. Eine historische Studie. Zool. Anz. 38, 447-453; Meyer, A.W. (1935). Some historical aspects of the recapitulation idea. Quart. Rev. Biol. 10, 379-396; Peters, D.S. (1980). Das biogenetische Grundgesetz – Vorgeschichte und Folgerungen. Medizinhist. J. 15, 57-69.
104 Owen, R. (1837). The Hunterian Lectures in Comparative Anatomy, May and June 1837 (Chicago 1992): 192.
105 Darwin, C. (1837). Notebook B (Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, Cambridge 1987): 170 (B1); vgl. Richards, R.J. (2002). The Romantic Conception of Life: 531f.
106 Müller, F. (1864). Für Darwin.
107 Aristoteles, De gen. anim. 736b.
108 Vgl. Rasmussen, N. (1991). The decline of recapitulationism in early twentieth century biology. J. Hist. Biol. 24, 51-89.
109 Garstang, W. (1922). The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law. Proc. Linn. Soc. London 35, 81-101: 81.
110 Haeckel, E. (1872). Biologie der Kalkschwämme (Calcispongien und Grantien): 466f.
111 Haeckel, E. (1875). Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jena. Z. Naturwiss. 9, 402-508: 406; ders. (1877). Studien zur Gastraea-Theorie: 67.
112 Haeckel (1872): 468; vgl. ders. (1874). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jena. Z. Naturwiss. 8, 1-55: 16.
113 Vierordt, K. von (1861/71). Grundriss der Physiologie des Menschen: 630 (Nr. 684).
114 Vierordt, K. von (1861). Grundriss der Physiologie des Menschen: 396.
115 Geoffroy St. Hilaire, É. (1823). Organes sexuels de la poule, premier mémoire. Formation et rapports des deux oviductus. Mémoires du Muséum d'histoire naturelle 10, 57-84: 82; ders. (1823). Sur quelques remarques de M. Rolando, concernant les principes de la Philosophie anatomique. Journal complémentaire du dictionaire des sciences médicales 16, 147-153: 153.
116 Velpeau, A.A.L.M. (1833). Embryologie ou ovologie humaine: I; dt. in: Anonymus. (1835). [Rez. Velpeau, A. (1834). Die Embryologie und Ovologie des Menschen]. Repertorium der gesammten deutschen Literatur 4, 568-569: 568.
117 Anonymus (1838). Protokolle der botanischen Section bei der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Prag, im Herbst 1837. Flora oder Allgemeine botanische Zeitung 21, 441-450: 442.
118 Lindley, J. (1840). A Glossary of Technical Terms used in Botany: lxiii; vgl. Bentham, G. (1865). Handbook of the British Flora, vol. 1: xliv.
119 Siewing, R. (Hg.) (1980-85). Lehrbuch der Zoologie, 2 Bde.: II, 124.
120 Neumann, K.G. (1835). Die lebendige Natur: 239; vgl. Cramer, H. (1848). Bemerkungen über das Zellenleben in der Entwicklung des Froscheies. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1848, 20-77: 41; Remak, R. (1851). Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere, I. Ueber die Entwickelung des Hühnchens im Eie: 147.
121 Röper, J. (1835). Darstellung des Baues und der verschiedenen Entwicklungsstufen phanerogamischer Samen. In: Augustin Pyramus de Candolle's Pflanzen Physiologie, oder Darstellung der Lebenskräfte und Lebensverrichtungen der Gewächse. Aus dem Französischen übersetzt und mit Anmerkungen versehen von Johannes Röper, Bd. 2, 185-211: 189; ders. (1846). Die Stellung der Frucht ist von der Stellung des vorhergehenden Organen-Kreises der Blume abhängig. Botan. Zeitung 4, 233-247: 235.
122 Wilson, E.B. (1894). The embryological criterion of homology. Biol. Lect. Woods Hole 3, 101-124: 114; vgl. Baxter, A.L. (1977). E.B. Wilson's "destruction" of the

germ-layer theory. Isis 68, 363-374.
123 Braem, F. (1895). Was ist ein Keimblatt? Biol. Zentralbl. 15, 427-443; 466-476; 491-506; vgl. Oppenheimer, J. (1940). The non-specifity of the germ-layers. Quart. Rev. Biol. 15, 1-27.
124 Roux, W. (1885). Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo, I. Z. Biol. 21, 410-526.
125 Roux, W. (1888). Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchows Arch. 114, 113-153; 246-291.
126 Roux (1888): 142.
127 Naudin, C. (1865). Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. Nouvelles Archives du Muséum 1, 15-174: 151; vgl. Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 48.
128 Bateson, W. & Saunders, E.R. (1902). The facts of heredity in the light of Mendel's discovery. Rep. Evol. Comm. Roy. Soc. I (Scientific Papers, vol. 2, Cambridge 1928, 29-68): 31.
129 Roux, W. (1893). Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen (Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen 2 Bde., Leipzig 1895, II, 818-871): 843.
130 Wilson, E.B. (1893). Amphioxus and the mosaic theory of development. J. Morphol. 8, 579-639.
131 E.W.M. (1896). [Rez. Roux, W. (1895). Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, 2 Bde.]. Nature 54, 217-219: 219; Conklin, E.G. (1905). Mosaic development in Ascidian eggs. J. Exper. Zool. 2, 145-223.
132 His, W. (1874). Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung.
133 Roux, W. (1885). Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo, I. Z. Biol. 21, 410-526: 414.
134 ebd.
135 Driesch, H. (1892). Entwicklungsmechanische Studien, I. Z. wiss. Zool. 53, 160-184.
136 Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen: 99.
137 a.a.O.: 100; vgl. ders. (1894). Analytische Theorie der organischen Entwicklung: 77f.
138 Driesch, H. (1901). Die organischen Regulationen.
139 Wilson, E.B. (1893). Amphioxus and the mosaic theory of development. J. Morph. 8, 579-639: 606f.
140 Roux, W. (1893). Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo, Nr. VII. Über Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen. Anatomische Hefte 6-7, 277-334: 292.
141 ebd.
142 Morgan, T.H. (1901). Regeneration: 243; (dt. Leipzig 1907): 339.
143 Weigert, C. [1904]. Versuch einer allgemeinen pathologischen Morphologie auf Grundlage der normalen (Gesammelte Abhandlungen, Bd. 1, Berlin 1906, 166-354): 269.
144 Kölliker, R.A. von (1861). Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.
145 Pouchet, G. (1875). La phylogénie cellulaire. Rev. Sci. 8, 885-888.
146 Emerson, R.A. (1922). The nature of bud variations as indicated by their mode of inheritance. Amer. Nat. 56, 64-79: 76.
147 Bard, L. (1886). La spéfité cellulaire et l'histogénèse chez l'embryon. Arch. Physiol. 7, 406-420: 412.
148 Haeckel, E. (1876). Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebenstheilchen: 64; vgl. ders. (1874/77). Anthropogenie: xi.
149 Boveri, T. (1892). Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. Münch. 8, 114-125: 116.
150 Wilson, E.B. (1892). The cell-lineage of Nereis. A contribution to the cytogeny of the annelid body. J. Morph. 6, 361-480; ders. (1896). The Cell in Development and Inheritance; vgl. Maienschein, J. (1978). Cell lineage, ancestral reminiscence, and the biogenetic law. J. Hist. Biol. 11, 129-158.
151 Whitman, C.O. (1893). The inadequacy of the cell-theory of development. J. Morphol. 8, 639-658: 649.
152 a.a.O.: 647.
153 Lillie, F.R. (1906). Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. J. exper. Zool. 3, 153-267: 252.
154 Neurath, O. (1932-33). Protokollsätze. Erkenntnis 3, 204-214: 206.
155 Schiller, F. von (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen in einer Reihe von Briefen (NA, Bd. 20, 309-412): 314 (3. Brief).
156 Spemann, H. (1904). Über experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defekt. Zool. Jahrb. Suppl. 7, 429-470; Lewis, W.H. (1904). Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. Amer. J. Anat. 3, 505-536.
157 Lewis, W.H. (1907). Transplantation of the lips of the blastopore in *Rana palustris*. Amer. J. Anat. 7, 137-141; Spemann, H. (1918). Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo, I-VI. Arch. Entwicklungsmech. 43, 448-555.
158 Spemann, H. & Mangold, H. (1924). Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren. Roux' Arch. Entwicklungsmech. 100, 599-638.
159 Spemann, H. (1919). Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Naturwiss. 7, 581-591: 584.
160 Spemann, H. (1921). Die Erzeugung tierischer Chimären durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen *Triton cristatus* und *taeniatus*. Arch. Entwicklungsmech. Org. 48, 533-570: 568.
161 Vgl. Fäßler, P.E. (1995). Ein Beitrag zur Geschichte einer Theorie der Entwicklung – Hans Spemanns Organisatorkonzeption. Biol. Zentralbl. 114, 216-222; Hamburger, V. (1984). Hilde Mangold, co-discoverer of the organizer. J. Hist. Biol. 17, 1-11.
162 Wolpert, L. (1969). Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. J. theor. Biol. 25,

1-47.

163 Harrison, R. (1937). Embryology and its relations. Science 85, 369-374: 372.

164 Morgan, T.H. (1934). The rise of genetics, II. Science 76, 261-267: 264; vgl. Sapp, J. (2003). Genesis. The Evolution of Biology: 140.

165 Waddington, C.H. (1940). Organisers and Genes.

166 Hadorn, E. (1955). Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung.

167 Huskins, C.L. (1947). The subdivision of the chromosomes and their multiplication in non-dividing tissues: possible interpretations in terms of gene structure and gene action. Amer. Nat. 81, 401-434: 425; Wilt, F.H. (1962). The ontogeny of chick embryo hemoglobin. Proc. Nat. Acad. U.S.A. 48, 1582-1590: 1582.

168 Sander, K. (1960). Analyse des ooplasmatischen Rekationssystems von *Euscelis plebejus* Fall (Cicadina) durch Isolieren und Kombinieren von Keimteilen, II. Roux' Arch. 151, 660-707: 703.

169 Nüsslein-Vollhard, C. & Weischau, E. (1980). Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. Nature 287, 795-799.

170 Gehring, W.J. (1985). The homeo box: a key to the understanding of development? Cell 40, 3-5.

171 Goldschmidt, R. (1940). The Material Basis of Evolution: 326.

172 Bateson, W. (1894). Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species: 85.

173 Masters, M.T. (1869). Vegetable Teratology: 241.

174 Bertalanffy, L. von (1933). Modern Theories of Development.

175 Turing, A.M. (1952). The chemical basis of morphogenesis. Philos. Trans. Roy Soc. B 237, 37-84.

176 Gierer, A. & Meinhardt, H. (1972). A theory of biological pattern formation. Kybernetik 12, 30-39.

177 Webster, G. & Goodwin, B.C. (1982). The origin of species: a structuralist approach. J. Soc. Biol. Struc. 5, 15-47: 38.

178 Vgl. Wolpert, L. et al. (1998/2002). Principles of Development; Markoš, A. (2002). Readers of the Book of Life. Contextualizing Developmental Biology.

179 Vgl. Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme: 112ff.

180 Goodwin, B.C. (1982). Genetic epistemology and constructionist biology. Rev. Int. Philos. 36, 527-548: 539.

181 Vgl. Gray, R. (1992). Death of the gene: developmental systems strike back. In: Griffiths, P. (ed.). Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology, 165-209; Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. J. Philos. 91, 277-304; Godfrey-Smith, P. (2001). On the status and explanatory structure of developmental systems theory. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution, 283-297.

182 Proceedings of the First International Conference on Systems Biology, Tokyo, Japan, November 14-16; Kitano, H. (2001). Foundations of Systems Biology; ders. (2002). Systems biology: a brief overview. Science 295, 1662-1664.

183 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung: 408; vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 201; 357ff.

184 Aristoteles, Phys. 198a.

185 a.a.O.: 199a.

186 Cooper, J.M. (1982). Aristotle on natural teleology. In: Schofield, M. & Nussbaum, M.C. (eds.). Language and Logos, 197-222: 216.

187 Cassirer, E. (1918/21). Kants Leben und Lehre: 358.

188 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 125.

189 a.a.O.: 176.

190 a.a.O.: 179f.

191 ebd.

192 a.a.O.: 212.

193 a.a.O.: 214.

194 Mohr, H. (1981). Biologische Erkenntnis: 194; Penzlin, H. (1987). Das Teleologie-Problem in der Biologie. Biol. Rundsch. 25, 7-26: 22.

195 Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. Science 134, 1501-1506: 1504.

196 Mayr, E. (1974). Teleologic and teleonomic: a new analysis. Boston Stud. Philos. Sci. 14, 91-117: 102; Mayr, E. (1992). The idea of teleology. J. Hist. Ideas 53, 117-135: 127f.

197 Sober, E. in: Allen, C. & Bekoff, M. (1995). Function, natural design, and animal behavior: philosophical and ethological considerations. In: Thompson, N.S. (ed.). Perspectives in Ethology, 11, 1-46: 25.

198 Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. Biol. Philos. 11, 301-320: 306.

199 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 205ff.

200 Vgl. Balss, H. (1923). Präformation und Epigenese in der griechischen Philosophie. Arch. Storia Scienza 4, 319-325.

201 Gotthelf, A. (1976/88). Aristotle's conception of final causality. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 204-242: 215ff.; Kullmann, W. (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 284ff.

202 Aristoteles, De gen. anim. 730b.

203 ebd.; vgl. 726b19ff.; 729b18; 734b31ff.

204 a.a.O.: 737a.

205 a.a.O.: 730b.

206 Descartes, R. (1648). Description du corps humain (Œuvres, Bd. 11, 223-286): 277.

207 Harvey, W. (1651). Exercitationes de generatione animalium: 121; vgl. Bodenheimer, F.S. (1928-29). Materialien zur Geschichte der Entomologie bis Linné, 2 Bde.: I, 315ff.

208 Vgl. Bowler, P.J. (1971). Preformation and pre-existence in the seventeenth century: a brief analysis. J. Hist. Biol. 4, 221-244.

209 Vgl. Malpighi, M. (1673). De formatione pulli in ovo; ders. (1675). De ovo incubato.

210 Harvey, W. (1653). Anatomical Exercitations, Concer-

ning the Generation of Living Creatures: 223.
211 Swammerdam, J. (1669). Historia insectorum generalis: 52; vgl. ders. (1685). Historia insectorum generalis (lat. Übers. des holländ. Orig.): 45; vgl. Richards, R.J. (2002). The Romantic Conception of Life: 211; ebenso Vallisneri nach Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 27.
212 Perrault, C. (1680). Essais de physique, Bd. 2: 273ff.; vgl. Walz, R. (1998). Die Verwandtschaft von Mensch und Tier in der frühneuzeitlichen Wissenschaft. In: Münch, P. (Hg.). Tiere und Menschen, 295-321: 312.
213 Malebranche, N. (1674-75). De la recherche de la vérité (Œuvres, Paris 1962): I, 82.
214 Malpighi (1673): 2.
215 Vgl. Ruestow, E.G. (1983). Images and Ideas. Leeuwenhoek's perception of the spermatozoa. J. Hist. Biol. 16, 185-224.
216 Leibniz, G.W. (1714). Les principe de la nature et de la grâce (Philosophische Schriften, Bd. 1. Frankfurt/M. 1996, 414-438): 422 (§6).
217 Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 472 (§74); vgl. ders. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 342.
218 Vgl. Gayon, J. (1999). Évolutionnisme. Dict. Hist. Phil. Sci., 387-396: 389.
219 Vgl. OED (1989).
220 Vgl. z.B. Hartsoeker, N. (1694). Essai de dioptrique.
221 Vgl. Adelmann, H.B. (1966). Marcello Malpighi and the Evolution of Embryology.
222 Anonymus (1670). Rezension: Historiae generalis insectorum, J. Swammerdami pars prima. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 5-6, 2078-2079: 2078; vgl. Bowler, P.J. (1975). The changing meaning of "evolution". J. Hist. Ideas 36, 95-114: 97.
223 Kircher, A. (1664). Mundus subterraneus: XII, 5, I; nach Briegel, M. (1963). Evolution. Geschichte eines Fremdworts im Deutschen: 151f.
224 Gassendi, P. (1658). Syntagma philosophicum (Opera omnia, vol. 2, Lyon 1658): 275; vgl. McLaughlin, P. (2009). Cartesische und newtonianische Biologie. Zur Entstehung des Vitalismus. In: Schaede, S. & Bahr, P. (Hg.). Das Leben, I: Historisch-systematische Studien zur Geschichte eines Begriffs, 305-321: 309.
225 Leibniz, G.W. (1715). Brief an L. Bourget vom 5.8.1715 (Philosophische Schriften, Bd. 3, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1887, 578-583): 579.
226 Boerhaave, H. (1744). Praelectiones academicae, Bd. V, 2 (ed. A. Haller): 497; vgl. Adelmann, H.B. (1966). Marcello Malpighi and the Evolution of Embryology, 4 vols.: II, 893; Bowler (1975): 96; Roe, S.A. (1975). The development of Albrecht von Haller's views on embryology. J. Hist. Biol. 8, 167-190.
227 Needham, J.T. (1745). An Account of Some New Microscopical Discoveries: 1 (nach OED 1989).
228 Bonnet, C. de (1762/68). Considérations sur les corps organisés (Œuvres, Bd. 5 & 6, Neuchâtel 1779): I, 70; 262; auch ders. (1769). Palingénésie philosophique, 2 Bde.: I, 250.
229 Wolff, K.F. (1764). Theorie von der Generation: 43.
230 Bonnet (1762/68): I, 303.
231 Wolff (1764): 47.
232 Briegel (1963): 117.
233 Vgl. Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 15; Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 2.
234 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung: 408.
235 Polanyi, M. (1964). Science and man's pace in the universe. In: Woolf, H. (ed.). Science as a Cultural Force, 54-76: 74.
236 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): IX (Kap. 1); ders. (1769): I, 362; vgl. Glass, B. (1959). Maupertuis, pioneer of genetics and evolution. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 51-83: 78; Rieppel, O. (1985). The dream of Charles Bonnet (1720-1793). Gesnerus 42, 359-367.
237 Vgl. Rieppel, O. (1986). Atomism, epigenesis, preformation and pre-existence: a clarification of termsand consequences. Biol. J. Linn. Soc. 28, 331-341; ders. (2001). Preformationist and epigenetic biases in the history of the morphological character concept. In: Wagner, G.P. (ed.). The Character Concept in Evolutionary Biology, 57-75: 62f.
238 Bonnet (1764-65): I, 261 (VII, 8).
239 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 246.
240 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 2, 1-426: 426.
241 Maupertuis, P.L.M. (1745). Vénus physique (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 1-133): 81; ders. Lettre XVII (Lettres, Dresden 1752): 136f.; vgl. Hoffheimer, M.H. (1982). Maupertuis and the eighteenth-century critique of preexistence. J. Hist. Biol. 15, 119-144; vgl. auch: Koelreuter, J.G. (1761-66). Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen (Leipzig 1893): 40.
242 Vgl. Glass (1959).
243 Vgl. Roe, S.A. (1979). Rationalism and embryology: Caspar Friedrich Wolff's theory of epigenesis. J. Hist. Biol. 12, 1-43; dies. (1981). Matter, Life, and Generation. Eighteenth Century Embryology and the Haller-Wolff Debate.
244 Wolff, C.F. (1759). Theoria generationis: §18.
245 Wolff, C.F. (1764). Theorie von der Generation: 36.
246 Blumenbach, J.F. (1781/91). Über den Bildungstrieb: 31.
247 Baer, K. E. von (1828). Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere: 156.
248 a.a.O.: 153.
249 Vgl. Rieppel, O. (1986). Atomism, epigenesis, preformation and pre-existence: a clarification of terms and consequences. Biol. J. Linn. Soc. 28, 331-341: 337; ders. (1988). Fundamentals of Comparative Biology: 24; 72.
250 Weismann, A. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie

der Vererbung: 184.
251 a.a.O.: 76.
252 Roux, W. (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 92f.
253 Roux, W. (1885). Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo, I. Z. Biol. 21, 410-526: 414; vgl. ders. (1895). Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen: II, 4.
254 Roux, W. (1905). Vortrag I über Entwickelungsmechanik: 101; 158; vgl. ders. (1911). Über die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge. Verh. Naturforsch. Verein Brünn 49, 271-323: 284.
255 Driesch, H. (1909/21). Philosophie des Organischen: 140.
256 Hertwig, O. (1894). Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft 1. Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen: 135.
257 a.a.O.: 132f.
258 Vgl. Maienschein, J. (1986). Preformation or new formation – or neither or both? In: Horder, T.J., Witkowski, J.A. & Wylie, C.C. (eds.). A History of Embryology, 73-108: 79.
259 Roux (1911): 312.
260 Schleip, W. (1927). Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren. In: Baur, E. & Hartmann, M. (Hg.). Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. III A: 4.
261 Huxley, J.S. & de Beer, G.R. (1934). The Elements of Experimental Embryology: 2; ähnlich auch Dürken, B. (1919/28). Lehrbuch der Experimentalzoologie: 673; vgl. Ubisch, L. von (1942). Die Bedeutung der neueren experimentellen Embryologie und Genetik für das Evolutions-Epigeneseproblem.
262 Wasmann, E. (1904/06). Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie: 239.
263 Gaertner, J. (1788). De fructibus et seminibus plantarum, Bd. I: LXI.
264 Soemmerring, S.T. (1799). Icones embryonum humanorum; vgl. Duden, B. (2002). Zwischen ›wahrem Wissen‹ und Prophetie: Konzeptionen des Ungeborenen. In: Duden, B., Schlumbohm, J. & Veit, P. (Hg.). Geschichte des Ungeborenen. Zur Erfahrungs- und Wissenschaftsgeschichte der Schwangerschaft, 17.-20. Jahrhundert, 11-48; Enke, U. (2002). Von der Schönheit der Embryonen: Samuel Theodor Sömmerings Werk *Icones embryonum humanourum* (1799). In: ebd., 205-235.
265 Leuckart (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4, 707-1000: 946.
266 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 53f.
267 Ovid, Amores 2, 14, 5; ders., Metamorphosen 6, 111; Columella, De re rustica 7, 9, 9; A. Gellius, Noctes Atticae 3, 16, 16; 4, 2, 10.
268 Trevisa, J. (Übers.) (1398). Bartholomaeus Anglicus (um 1230). De proprietatibus rerum (Wynkyn de Worde 1495): v, xlix, 167; Bowes, T. (Übers.) (1594). La Primaudaye, P. de, The French Academie, vol. II: 397; Boyle, R. (1660). New Experiments Physico-Mechanicall: 373; nach OED.
269 Erdl, M.P. (1845). Die Entwickelung des Menschen und des Hühnchens im Eie zur gegenseitigen Erlaeuterung, Bd. 1: 131.
270 Vgl. Cesalpin, A. (1583). De plantis libri XVI.
271 Vgl. Gayon, J. (1999). Évolutionnisme. Dict. Hist. Phil. Sci., 387-396: 389.
272 Zedler, J.H (1737). Keim. In: ders. (1732-1754). Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, 64 Bde.: XV, 395.
273 Bonnet, C. de (1762/68). Considérations sur les corps organisés (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 5-6, Neuchâtel 1779): I, 1.
274 Müller, J. (1833/38-40). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, 2 Bde.: I, 24.
275 Vgl. Engländer, H. (1976). Keim. Hist. Wb. Philos. 4, 809-810.
276 Wood, J. (1859). In: Todd, R.B. (ed.). The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, vol. V (Suppl.), 114-211: 121.
277 Vogt, C. (1842). Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkrœte: 11; Simon, J.F. (1842). Handbuch der angewandten medizinischen Chemie, Bd. 2: Physiologische und pathologische Anthropochemie. (engl. 1845): 118 (nach OED 1989).
278 Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Pflanzen.
279 Meyer, G.F.W. (1825). Die Entwickelung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten: 175.
280 Dunglison, R. (1841). Human Physiology, vol. 1: 42.
281 Owen, R. (1843). Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals: 249; vgl. Aufl. von 1855: 673; ders. (1846). Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Vertebrate Animals, vol. 1: 294.
282 Redford, G. (1847). Body and Soul: 229.
283 Carpenter, W.B. (1868). The Microscope and its Revelations: 335 (§251); ders. (1839/51). Principles of General and Comparative Physiology: 907; ders. & Clymer, M. (1843). Principles of Human Physiology: 577.
284 Weismann A (1864) Die Entwicklung der Dipteren: 6.
285 Endlicher, S. & Unger, F. (1843). Grundzüge der Botanik: 59; 297.
286 Leuckart, R. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4, 707-1000: 734.
287 Weismann, A. (1885). Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl. 4, 650-691: 686.
288 a.a.O.: 682.
289 Jacobi, F.H. (1807). Über gelehrte Gesellschaften, ihren Geist und Zweck: 47.
290 Carus, F.A. (1810). Moralphilosophie und Religionsphilosophie: 70.
291 Wezel, J.K. (1804). System der empirischen Anthropologie oder der ganzen Erfahrungsmenschenlehre, Bd. 2: 178; vgl. ders. (1804). Grundriß eines eigentlichen Systems der anthropologischen Physiologie: 209.
292 Paulus, H.E.G. (1821). [Rez. Carl Ludw. von Haller, Schreiben an seine Familie, zur Erklärung seiner Rückkehr

in die katholische, apostolische, römische Kirche]. Heidelberger Jahrbücher der Literatur 14 (Nr. 73-74), 1145-1165: 1162.

293 Rixner, T.A. (1823). Handbuch der Geschichte der Philosophie, Bd. 3: 426.

294 Hegel, G.W.F. [1827]. Vorrede zur zweiten Ausgabe der Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8, Frankfurt/M. 1986, 13-32): 31.

295 [Brown, R.] [1824]. [Beispiel einer Selbstentwicklung des Foetus]. Journal für Geburtshuelfe, Frauenzimmer- und Kinderkrankheiten 5 (1826), 416-419: 416; Schreiber (1832). Ueber die künstliche Entwicklung der Frucht nach Art der Selbstwendung. Neues Journal für Geburtshuelfe, Frauenzimmer- und Kinderkrankheiten 6, 516-529: 528.

296 Widmann, G.M. (1816). Kritik der Arzneywissenschaft auf dem Standpuncte der Natur, Bd. 1: 192.

297 Ennemoser, J. (1824). Historisch-psychologische Untersuchungen über den Ursprung und das Wesen der menschlichen Seele überhaupt und die Beseelung des Kindes insbesondere: 54; vgl. Koch, L.F. (1828). Ueber Seele und Lebenskraft. Arch. Anat. Physiol. 1828, 225-336: 324.

298 Fichte, I.H. (1833). Speculative Philosophie (Forts.). Heidelberger Jahrbücher der Literatur 26 (2), 978-1010: 997.

299 P.P. (1835). [Rez. Fichte, J.H. (1834). Die Idee der Persönlichkeit und der individuellen Fortdauer]. Allg. Lit.-Zeitung 1835 (Nr. 114), 281-285: 283.

300 Mason, T.M. (1845). Creation by the Immediate Agency of God, as Opposed to Creation by Natural Law: 8.

301 Tuomey, M. (1848). Report on the Geology of South Carolina: 57.

302 P. & Jüngken, J.C. (1842). Psychologie. Encyclopädisches Wörterbuch der medicinischen Wissenschaften, Bd. 28, 223-324: 225.

303 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 55.

304 ebd.

305 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 426.

306 Schellhorn, M. (1969). Probleme der Struktur, Organisation und Evolution biologischer Systeme: 79ff.

307 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 40.

308 Haeckel (1866): II, 34; vgl. Hertwig, R. (1892). Lehrbuch der Zoologie: 108.

309 Zimmermann, W. (1934). Genetische Untersuchungen an Pulsatilla, I-III. Flora 129, 158-234: 159.

310 Rosa, D. (1909). Saggio di una nuova spiegazione dell'origine e della distribuzione geografica delle specie (Ipotesi della ›Ologenesi‹). Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Torino 24, 1-13 (Reprint in ders. Ologenesi, ed A. La Vergata, Florenz 2001, 413-426; ders. (1912). Dilemmi fondamentali circa il metodo dell'evoluzione. Atti Societá ital. progresso scienze (Rom 1911) (franz. Übers. Scientia 11, 1912); ders. (1918). Ologenesi (franz. Übers. Ologénèse, Paris 1931).

311 Rosa, D. (1918). Ologenesi (ed A. La Vergata, Florenz 2001): 87; vgl. franz. Übers. Ologénèse (Paris 1931): VII; vgl. 27.

312 Rosa (1918; Florenz 2001): 240.

313 Vgl. Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981). Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance: 325f.

314 Vgl. Zunino, M. (2004). Rosa's "Hologenesis" revisited. Cladistics 20, 212-214: 212.

315 Plate, L. (1913). Vererbungslehre: 458.

316 Mayer (1860). Ueber die Corpora amyloidea des thierischen Körpers. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 19, 230-236: 230.

317 Gross, O. (1907). Das Freud'sche Ideogenitätsmoment und seine Bedeutung im manischdepressivem Irresein Kraepelin's: 3.

318 Barth, P. (1906/08). Die Elemente der Erziehungs- und Unterrichtslehre: 102 (nicht in 1. Aufl. 1906!).

319 Spitzer, A. (1933). Der Generationswechsel der Vertebraten und seine phylogenetische Bedeutung. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte 30, 1-239: 223.

320 Polanyi, M. (1964). Science and man's pace in the universe. In: Woolf, H. (ed.). Science as a Cultural Force, 54-76: 74.

321 Haeckel, E. (1874). Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen: 634.

322 Vgl. Sewertzoff, A.N. (1931). Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution: 299; de Beer, G.R. (1940/58). Embryos and Ancestors: 34; Gould, S.J. (1977). Ontogeny and Phylogeny; ders. (1992). Heterochrony. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 158-165; Raff, R.A. & Wray, G.A. (1989). Heterochrony: developmental mechanisms and evolutionary results. J. Evol. Biol. 2, 409-434.

323 Haeckel, E. (1875). Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jena. Z. Naturwiss. 9, 402-508: 409.

324 Haeckel, E. (1874/77). Anthropogenie: 12.

325 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 188; 190.

326 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 448.

327 Haeckel (1874): 717.

328 Virchow, R. (1858). Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre: 57.

329 ebd.

330 Virchow (1858): 57; vgl. auch Uhle, P. & Wagner, E. (1862/65). Handbuch der allgemeinen Pathologie: 336.

331 Vgl. Gould (1992).

332 [Cope, E.D.] (1876). On the theory of evolution. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 15-17: 16.

333 Oppel, A. (1891). Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbeltieren; Keibel, F. (1895). Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Anat. Anz. 11, 225-234; ders. (1898). Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese. Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch. 7, 722-792; Mehnert, E. (1895). Die individuelle Variation des Wirbelthierembryo. Morphol. Arb. 5, 386-444; vgl. Gould (1992): 163.

334 de Beer, G.R. (1930). Embryology and Evolution: 35.

335 Vgl. McKinney, M.L. (1988). Heterochrony in Evolution. A Multidisciplinary Approach.

336 Kollmann, J. (1884). Das Ueberwintern von europä-

ischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des amerikanischen Axolotl. Verh. Naturforsch. Ges. Basel 7, 387-398: 391.

337 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1836). Considérations sur les singes les plus voisins de l'homme. Comp. Rend. Acad. Sci. 2, 92-95: 94f.; vgl. Gould, S.J. (1977). Ontogeny and Phylogeny: 354.

338 Bolk, L. (1926). Das Problem der Menschwerdung: 8; vgl. Verhulst, J. (1996). Atavism in *Homo sapiens*: a Bolkian heterodoxy revisited. Acta Biotheor. 44, 59-73.

339 a.a.O.: 9.

340 Lorenz, K. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 114-200): 183ff.

341 Lorenz, K. (1954). Psychologie und Stammesgeschichte (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 201-254): 243.

342 Gould (1977): 9.

343 Baer, K.E. von (1866). Ueber Prof. Nic. Wagner's Entdeckung von Larven, die sich fortpflanzen, Herrn Ganin's verwandte und ergänzende Beobachtungen und über die Paedogenesis überhaupt. Bull. Acad. Sci. St. Pétersb. 9, 64-137: 96; vgl. Baer, K.E. von (1865). Nachrichten über Leben und Schriften des Herrn Geheimrathes Dr. Karl Ernst v. Baer mitgetheilt von ihm selbst: 612; Anonymus (1865). Sitzungen des Vereins. Correspondenzblatt des Naturforschenden Vereins zu Riga 15, 173-177: 173f.

344 Allen, H. (1891). Pedomorphism. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1891, 208-209: 208.

345 Garstang, W. (1922). The theory of recapitulation. J. Linn. Soc. London (Zool.) 35, 81-101: 100.

346 Vgl. Bonner, J.T. (1965). Size and Cylcle: 120f.

347 de Beer, G.R. (1930). Embryology and Evolution: 38; ders. (1940/58). Embryos and Ancestors: 36; Haldane, J.B.S. (1932). The time of action of genes, and its bearing on some evolutionary problems. Amer. Nat. 66, 5-24: 19.

348 de Beer (1930): 76f.

349 Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. & Wake, D.B. (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. Paleobiology 5, 296-317: 307.

350 Vgl. Takhtajan, A. (1976). Neoteny and the origin of the flowering plants. In: Beck, C.B. (ed.). Origin and Early Evolution of Angiosperms, 207-219; Carlquist, S. (1962). A theory of paedomorphosis in dicotyledonous woods. Phytomorphol. 12, 30-45.

351 Kirchhoff, A. (1867). Die Idee der Pflanzen-Metamorphose bei Wolff und bei Göthe: 5.

352 a.a.O.: 20.

353 Waddington, C.H. (1942). The epigenotype. Endeavour 1, 18-20: 18; ders. (1947). Organisers and Genes; ders. (1957). The Strategy of the Genes; vgl. Morange, M. (2002). The relations between genetics and epigenetics. A historical point of view. In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). From Epigenesis to Epigenetics (= Ann. New York Acad. Sci. 981), 50-60.

354 Waddington (1942): 19.

355 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 699.

356 a.a.O.: 695; 703.

357 Løvtrup, S. (1974). Epigenetics. A Treatise on Theoretical Biology.

358 Holliday, R. (1994). Epigenetics: an overview. Dev. Genet. 15, 453-457: 454.

359 Wolffe, A.P. (1998). Introduction. In: Epigenetics (Novatis Foundation Symposium 214), 1-5: 1.

360 Hall, B.K. (1998). Epigenetics: regulation not replication. J. Evol. Biol. 11, 201-205.

361 Jablonka, E. & Lamb, M. (2002). The changing concept of epigenetics. In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). From Epigenesis to Epigenetics (= Ann. New York Acad. Sci. 981), 82-96: 88.

362 Griesemer, J. (2002). What is "epi" about epigenetics? In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). From Epigenesis to Epigenetics (= Ann. New York Acad. Sci. 981), 97-110: 108.

363 a.a.O.: 94.

364 Pennisi, E. & Roush, W. (1997). Developing a new view of evolution. Science 277, 34-37: 34.

365 Vgl. Goodman, C.S. & Coughlin, B.C. (2000). The evolution of evo-devo biology. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 97, 4424-4425; Burian, R.M. et al. (2000). Evolutionary developmental biology: paradigms, problems, and prospects. Amer. Zool. 40, 711-831.

366 Evolution and Development (Oxford) 1.1999-; Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Biology) (Hoboken, N.J.) 1999-.

367 Gilbert, S.F., Opitz, J.M. & Raff, R.A. (1996). Resynthesizing evolutionary and developmental biology. Develop. Biol. 173, 357-372; Hall, B.K. (1992/98). Evolutionary Developmental Biology; Raff, R.A. (2000). Evo-devo: the evolution of a new discipline. Nature Rev. Gen. 1, 74-79; Hall, B.K. & Olson, W.M. (eds.) (2003). Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology; Laubichler, M.. & Maienschein, J. (eds.) (2007). From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution.

368 Hall, B.K. (2000). Evo-devo or devo-evo – does it matter? Evol. Develop. 2, 177-178; vgl. Gilbert, S.F. (2003). Evo-devo, devo-evo, and devgen-popgen. Biol. Philos. 18, 347-352.

369 Müller, G.B. (2007). Six memos for evo-devo. In: Laubichler, M.. & Maienschein, J. (eds.). From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution, 499-524: 503f.

370 Vgl. Panchen, A.L. (2001). Étinne Geoffroy St.-Hilaire: father of "evo-devo"? Evol. Develop. 3, 41; Hoßfeld, U. & Olsson, L. (2003). The road from Haeckel: the Jena tradition in evolutionary morphology and the origins of "evo-devo". Biol. Philos. 18, 285-307.

371 Vgl. Whitman, C.O. (1919). Orthogenetic Evolution in Pigeons (Posthumous Works, ed. H.A. Carr, Washington): 178.

372 Waddington, C.H. (1957). The Strategy of the Genes; Bonner, J.T. (1958). The Evolution of Development, Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen; Gould, S.J. (1977). Ontogeny and Phylogeny.

373 Bonner, J.T. (1982). Evolution and Development. Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development.

374 Raff, R.A. & Kaufman, T.C. (1983). Embryos, Genes, and Evolution. The Developmental-Genetic Basis of Evolutionary Change; Arthur, W. (1984). Mechanisms of Morphological Evolution. A Combined Genetic, Developmental and Ecological Approach.
375 Raff, R.A. (1996). The Shape of Life. Genes, Development, and the Evolution of Animal Form; Arthur, W. (1997). The Origin of Animal Body Plans. A Study in Evolutionary Developmental Biology.
376 Levins, R. & Lewontin, R.C. (1985). The Dialectical Biologist: 278.
377 Hall, B.K. (2001). A commentary on "Evolutionary Developmental Biology. Paradigms, Problems and Prospects". Amer. Zool. 41, 1049-1051: 1050; vgl. Gilbert, S.F. (2003). The morphogenesis of evolutionary development biology. Int. J. Dev. Biol. 47, 467-477: 473.
378 Robert, J.S., Hall, B.K. & Olson, W.M. (2001). Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology. BioEssays 23, 954-962.
379 Sturtevant, A.H. & Schultz, J. (1931). The inadequacy of the sub-gene hypothesis of the nature of the scute allelomorphs of *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 17, 265-270: 268; Goldschmidt, R. (1933). Some aspects of evolution. Science 78, 539-547: 543; Dobzhansky, T. (1956). What is an adaptive trait? Amer. Nat. 90, 337-347: 342.
380 Maupertuis, P.L.M. (1745). Vénus physique: 69; vgl. 67 (Kap. XII).
381 a.a.O.: 67f.
382 Kritzinger, F.A. (1776). Die physische Venus: 55.
383 Jerusalem, J.F.W. (1768/69). Betrachtungen über die vornehmsten Wahrheiten der Religion‡ 115.
384 Tetens, J.N. (1777). Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwickelung, Bd. 2: 447; Gabler, M. (1778). Naturlehre: 672; vgl. auch Ith, J.S. (1794-95/1803). Versuch einer Anthropologie oder Philosophie des Menschen nach seinen körperlichen Anlagen, 2 Bde.: I, 121; Hufeland, C.W. (1795). Ueber die Natur, Erkenntniß und Heilart der Skrofelkrankheit (Jena 1819): 107.
385 Henschel, A. (1820). Von der Sexualität der Pflanzen: 581.
386 Wagner, J.J. (1830). Erläuterungen zum Organon der menschlichen Erkenntniß: 126 (§170); vgl. ders. (1830/54). Erläuterungen zum Organon der menschlichen Erkenntniß. Nebst Einleitung in die Philosophie und Abriß der Geschichte der Philosophie (hg. v. P.L. Adam): 144.
387 Oyama, S. (1985). The Ontogeny of Information: 157.
388 Gray, R. (1992). Death of the gene: developmental systems strike back. In: Griffiths, P. (ed.). Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology, 165-209: 177.
389 Oyama, S. (1992). Ontogeny and phylogeny; a case of metarecapitulation? In: Griffiths, P. (ed.). Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology, 211-239: 226.
390 Gray (1992): 182.
391 Vgl. Stotz, K. (2005). Organismen als Entwicklungssysteme. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 125-143.
392 Vgl. Hall, B.K. (1998). Epigenetics: regulation not replication. J. Evol. Biol. 11, 201-205; Roberts, Hall & Olson (2001).
393 Sterelny, K., Smith, K.C. & Dickison, M. (1996). The extended replicator. Biol. Philos. 11, 377-403: 382f.
394 Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (2001). Darwinim and developmental systems. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). Cycles of Contingency, 195-218: 207; vgl. dies. (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. J. Philos. 91, 277-304: 300.
395 Taylor, A.M. (1920). Ecological succession of mosses. Bot. Gaz. 69, 449-491: 481.
396 Vgl. Drury, W.H. & Nisbet, I.C.T. (1973). Succession. Arnold Arboret. J. 54, 331-368: 333.
397 King, W. (1685). Of the bogs and loughs of Ireland. Philos. Trans. Roy. Soc. (London) 15, 948-960.
398 Biberg, I.C. (= Linné, C. von) (1749). Oeconomia naturae. Linné Amoen. Acad. 2, 1-52.
399 Vgl. Limoges, C. (1972). Introduction. In: Linné, C. von, L'équilibre de la nature, 7-25: 13.
400 Willdenow, C.L. (1792). Grundriß der Kräuterkunde: § 358.
401 Humboldt, A. von (1808). Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. In: Ansichten der Natur, 157-278: 160ff.
402 Candolle, A.-P. de (1820). Essai élémentaire de géographie botanique.
403 Hundeshagen, J.C. (1830). Ueber die natürliche Umwandlung der Wälder, oder die sogenannte Wanderung der Pflanzen. Forstl. Ber. Misc. 1, 36-51; Grand, G. (1840). Mémoire sur l'alternance des essences forestières; Cochon, R. (1846). Alternance des essences dans les forêts. Ann. For. 5, 1-13; vgl. Spurr, S.H. (1952). Origin of the concept of forest succession. Ecology 33, 426-427.
404 Spencer, H. (1862/1901). First Principles: 299.
405 a.a.O.: 300.
406 Marshall, W. (1778). Succession, In: ders. (1779). Experiments and Observations Concerning Agriculture and the Weather, 168-170: 168.
407 Dureau de la Malle, A.J.C.A. (1825). Memoire sur l'alternance ou sur ce problème: la succession alternative dans la reproduction des espèces végétales vivant en société, est-elle une loi générale de la nature? Ann. Sci. Nat. Paris 5, 353-381; vgl. ders. (1823). Ann. Chim. Phys. 24, 212-214; Drouin, J.-M. (1994). Histoire et écologie végétale: les origines du concept de succession. Écologie 25, 147-155.
408 De Candolle, A. (1855). Géographie botanique raisonnée, 2 Bde.: I, XII.
409 Thoreau, H.D. (1860). Succession of forest trees. Mass. Board Agric. Rep. VIII (vgl. New York Weekly Tribune 6 Oct.); vgl. Douglas, R. (1875). Succession of species in forests. Horticulturist 30, 138-140.
410 Braun-Blanquet, J. (1928/64). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde: 608.
411 Kerner von Marilaun, A. (1863). Das Pflanzenleben der Donauländer.
412 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. 1896): 361.
413 Warming, E. (1895/1909). Oecology of Plants: 360.
414 Vgl. Clements, F.E. (1916). Plant Succession. An Analysis of the Development of Vegetation; Tansley, A.G.

& Chipp, T.F. (1926). Aims and Methods in the Study of Vegetation: 7.

415 Cowles, H.C. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan, part I. Bot. Gaz. 27, 95-117.

416 Cowles, H.C. (1901). The physiographic ecology of Chicago and vicinity: a study of the origin, development, and classification of plant societies. Bot. Gaz. 31, 73-108; 145-182.

417 Clements (1916): 99.

418 Clements (1916): 3; vgl. ders. (1905). Research Methods in Ecology: 199.

419 Vgl. Tansley, A.G. (1920). The classification of vegetation and the concept of development. J. Ecol. 8, 118-149; Phillips, J. (1935). Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts, part II. Development and the climax. J. Ecol. 23, 210-246.

420 Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. Science 164, 262-270: 262.

421 Drury, W. & Nisbet, I. (1973). Succession. J. Arnold Arboret. 54, 331-368.

422 Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Amer. Nat. 111, 1119-1144.

423 Gleason, H.A. (1926). The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club 53, 7-26.

424 Vgl. McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 76ff.; Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 139ff.; Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 67ff.

425 Leppik, E.E. (1974). Phylogeny, hologeny, and coenogeny, basic concepts of environmental biology. Acta Biotheor. 23, 170-193.

426 Davitasvilli, L.S. (1978). Evoljucionnoe učenie (Abstammungslehre), nach Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 223.

427 Detto, C. (1904). Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem: 30f.

428 Clements, F.E. (1925-27). Ecogenesis. Yearbooks of the Carnegie Institute, Washington 24, 310; 25, 335; 26, 305; ders. (1929). Adaptation and Origin in the Plant World: 165.

429 Troll, C. (1963). Über Landschafts-Sukzession. Vorwort zu: Bauer, H.J., Landschaftsökologische Untersuchungen im ausgekohlten rheinischen Braunkohlenrevier auf der Ville (=Arbeiten zur Rheinischen Landeskunde, H. 19); vgl. Troll, C. (1966). Landschaftsökologie als geographisch-synoptische Naturbetrachtung. In: Paffen, K. (Hg.) (1973). Das Wesen der Landschaft, 252-267: 264.

430 Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986/90). Ecology: 628.

431 Clements, F.E. (1905). Research Methods in Ecology: 241; ders. (1916). Plant Succession: 60.

432 Cowles, H.C. (1911). The causes of vegetative cycles. Bot. Gaz. 51, 161-183: 168.

433 Tansley, A.G. (1929). Succession, the concept and its values. Proc. Int. Congr. Plant Sci. Ithaca 1926, Bd. 1, 677-686: 680.

434 Hult, R. (1885). Blekinges Vegetation. Medd. af Soc. Fauna Flora Fenn. 12, 161-252: 249; vgl. Brotherus (1886). [Rez. Hult, R. (1885). Blekinges Vegetation]. Bot. Centralbl. 27, 192-193.

435 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. 1896): 361.

436 Cowles, H.C. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. Part I. Bot. Gaz. 27, 95-117: 112; Harper, R.M. (1911). The relation of climax vegetation to islands and peninsulas. Bull. Torrey Bot. Club 38, 515-525.

437 Clements (1916): 105; nicht in Clements (1905)!

438 Cowles, H.C. (1910). The fundamental causes of succession among plant associations. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci. 79, 668-670: 669; kritisch dazu: Moss, C.E. (1910). The fundamental units of vegetation: historical development of the concepts of plant association and the plant formation. New Phytol. 9, 18-53: 38.

439 Hansen, H.M. (1930). Studies on the Vegetation of Iceland; Bojko, H. (1934). Die Vegetationsverhältnisse im Seewinkel. Bot. Centralbl. Beih. Abt. 2, 51, 600-747; vgl. Whittaker, R.H. (1953). A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23, 41-78; Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 150.

440 Warming (1895; dt. 1896): 360.

441 Whittaker, R.H. (1953). A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23, 41-78.

442 Adams, C.C. (1908). The ecological succession of birds. Auk 25, 109-153: 139.

Literatur

Russell, E.S. (1916). Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology.

Needham, J. (1934/59). A History of Embryology.

Meyer, A.W. (1939). The Rise of Embryology.

Montagu, M.F.A. (1949). Embryology from Antiquity to the End of the Eighteenth Century. Ciba Symposia 10, 1009-1028.

Oppenheimer, J.M. (1967). Essays in the History of Embryology and Biology.

Haraway, D.J. (1976). Crystals, fabrics and fields. Metaphors of Organicism in Twentieth-Century Developmental Biology.

Horder, T.J., Witkowski, J.A. & Wylie, C.C. (eds.) (1986). A History of Embryology.

Moore, J.A. (1987). Science as a way of knowing – developmental biology. Amer. Zool. 27, 415-573.

Sander, K. (1990). Von der Keimplasmatheorie zur synergetischen Musterbildung – Einhundert Jahre entwicklungsbiologischer Ideengeschichte. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 83, 133-177.

Gilbert, S.F. (ed.) (1991). A Conceptual History of Modern Embryology.

Mocek, R. (1998). Die werdende Form. Eine Geschichte der Kausalen Morphologie.

Amundson, R. (2006). The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought.

Entwicklungsbiologie

Der Ausdruck ›Entwicklungsbiologie‹ erscheint im Englischen vereinzelt seit Ende des 19. Jahrhunderts. Anfangs bezieht er sich besonders auf die postnatale geistige Entwicklung des Menschen (Ward 1890: »The only possible source from which anything new can be brought to the discussion [about the idiosyncrasies of the female mind, and how it differs from the male mind] is modern developmental biology«[1]). Erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird es auf die körperliche Entwicklung von Lebewesen bezogen (Ritter 1909: »developmental biology«).[2] Das deutsche Wort ›Entwicklungsbiologie‹ ist seit den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts in Gebrauch, ist aber anfangs ebenfalls sehr selten (Woltmann 1903 in Bezug auf die physiologischen Studien zur Entwicklung durch H. Driesch: »die neuere Physiologie und Entwicklungsbiologie kann nur seine [d.h. I. Kants] allgemeinen Grundsätze bestätigen«[3]; Schallmayer 1905 im eugenischen Kontext einer »Nationalbiologie«[4]). In den 1920er und 30er Jahren wird der Ausdruck häufiger verwendet (Goldschmidt 1920: »differenter Entwicklungsbiologie beider Geschlechter«[5]); als Terminus für das biologische Studium der frühen Ontogenese von Tieren und Pflanzen etabliert er sich aber erst in der Mitte des Jahrhunderts (Anonymus 1952: ›developmental biology‹[6]) und verdrängt die älteren Bezeichnungen. Entscheidend für die Durchsetzung des neuen Wortes ist die 1952 durch das amerikanische ›National Research Council‹ erfolgende Einrichtung eines Komitees in der Abteilung für Biologie und Landwirtschaft unter dem Titel »Developmental Biology«.[7]

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts ist der Ausdruck ***Entwicklungsphysiologie*** in Gebrauch. Er wird bis zum Ende des Jahrhunderts aber nur beiläufig verwendet. 1841 erscheint die entsprechende Formulierung im Englischen in einer Abhandlung über die Physiologie und Pathologie der menschlichen Sinnesorgane (Pilcher 1841: »Developmental physiology«[8]); zwei Jahre später taucht das Wort im Deutschen auf (Klencke 1843: »vergleichende Entwicklungsphysiologie«[9]). Auch der Physiologe C. Nägeli verwendet den Ausdruck bereits.[10] In programmatischer Absicht zur Bezeichnung einer neuen, experimentell ausgerichteten biologischen Teildisziplin erscheint der Ausdruck bei W. Roux und H. Driesch am Ende des 19. Jahrhunderts.[11]

Die Entwicklungsbiologie ist die Teildisziplin der Biologie, deren Gegenstand die Entwicklung der Organismen ist.

Embryologie (Schurig 1731) *438*
Entwicklungsphysiologie (Pilcher 1841) *438*
Schadonologie (Haeckel 1866) *438*
Metamorphologie (Haeckel 1866) *438*
Entwicklungsmechanik (Zacharias 1882) *438*
Entwicklungsbiologie (Ward 1890) *438*
Phänogenetik (Haecker 1918) *439*
Ontogenetik (Zimmermann 1931) *439*

Der von Roux seit 1885 bevorzugte Terminus lautet allerdings ***Entwicklungsmechanik***[12] – ein Wort, das O. Zacharias bereits 1882 gebraucht, allerdings (ebenso wie anfangs bei Roux) nicht für eine wissenschaftliche Disziplin, sondern das Entwicklungsgeschehen selbst: »Wären die Molecüle, aus denen die Keimscheibe besteht, nicht von Grund aus belebt, so würde es niemals möglich werden, durch eine, wenn auch noch so complicirte Entwicklungsmechanik daraus ein Hühnchen zu gestalten. Das Urgeheimniß des organischen Lebens liegt in der Entstehung der ersten Empfindung und diese kann niemals auf mechanischem Wege erklärt werden«.[13] Genau dies unternimmt aber Roux in seinem Projekt einer Entwicklungsmechanik als biologischer Disziplin.

Alternative Bezeichnungen

Thematisch enger gefasst als die Entwicklungsbiologie ist die ***Embryologie***, die Lehre von den Embryonen, insbesondere ihrer Entwicklung. Am Anfang der Wortgeschichte, in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts, ist das als ›Embryologie‹ Bezeichnete stark in religöse Kontexte eingebunden, so z.B. bei M. Schurig[14] und F.E. Cangiamila[15]. In der »theologischen Embryologie« der Zeit geht es u.a. um die Frage der Taufe von Ungeborenen, um sie vor der Hölle zu bewahren. Als erster wissenschaftlicher Embryologe gilt Hieronymus Fabricius ab Aquapendente mit seiner Schrift über die Bildung des Embryos aus dem Jahr 1600 (↑Entwicklung), obwohl auch in seinen Untersuchungen z.T. noch mittelalterlich anmutende Fragen gestellt werden, u.a. wie der Hühnerembryo in das Ei gekommen ist.[16]

Eine Differenzierung verschiedener Teile der Embryologie schlägt E. Haeckel 1866 vor: Danach untersucht die *Embryologie* die Entwicklung der Organismen »innerhalb der Eihüllen«; demgegenüber nennt Haeckel die Teildisziplin, die die postembryonale Formveränderung untersucht, die also das Studium der freilebenden, noch nicht fortpflanzungsfähigen Organismenformen betrifft, ***Schadonologie*** (von griech. ›σχαδών‹ »Larve«) oder ***Metamorphologie***. Zusammen bilden die beiden Wissenschaften Embryologie und Metamorphologie in Haeckels Syste-

matik die *Ontogenie*, in der allgemein die individuelle Entwicklung der Organismen untersucht wird.[17] Davon abgeleitet wird das wissenschaftliche Studium der Ontogenese ***Ontogenetik***[18] (dt. Zimmermann 1931; engl. 1958 »ontogenetics«[19]) genannt.

Ein anderer Terminus, der aber allein im Deutschen in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts verbreitet ist, lautet ***Phänogenetik***. V. Haecker, der den Ausdruck 1918 einführt, erläutert die Grundkonzeption in einem Aufsatz von 1915: »Die entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse (Phänogenese) untersucht morphogenetisch und entwicklungsphysiologisch die Entstehung der Außeneigenschaften des fertigen Organismus und sucht deren Wurzel bis in möglichst frühe Entwicklungsstadien zurückzuverfolgen, indem sie Schritt für Schritt auf die während der Entwicklung wirksamen Zwischenprozesse und die vorübergehenden Zwischeneigenschaften zurückgeht«.[20] Konzipiert ist die Phänogenetik in erster Linie als eine Lehre, die eine Brücke zwischen Genetik und Entwicklungsbiologie schlägt, indem sie eine kausale Analyse der Einbindung von Erbfaktoren in den Prozess der ontogenetischen Entwicklung vornimmt. E. Fischer erläutert 1939: »Unter Phänogenese versteht man den entwicklungsgeschichtlichen Ablauf der Wirkungen und Wechselwirkungen aller in einem befruchteten Ei liegender Erbanlagen und ihrer peristatischen Beeinflussung bis zur fertigen Ausgestaltung aller Eigenschaften des betr. Organismus«.[21] Von der Ontogenetik und der Entwicklungsmechanik ist die Phänogenetik nach Fischer unterschieden, insofern sie von einzelnen Erbanlagen (Genen) ausgeht und »die letzten Kräfte« hinter den Entwicklungsphänomenen zu identifizieren sucht.[22]

Eigene Subdisziplin seit Ende des 19. Jh.

Erst gegen Ende des 19. Jahrhunderts entwickelt sich die Entwicklungsbiologie zu einer eigenständigen Subdisziplin der Biologie. Bis zu dieser Zeit ist die Embryologie thematisch und disziplinär eng mit der Genetik verbunden. Nur ansatzweise werden die Prozesse der Weitergabe von materiellen Teilen der Eltern an ihre Nachkommen durch Vererbung (»Transmission«) von denen der Umwandlung dieser Teile zu selbständigen Organismen (»Transformation«) konzeptionell unterschieden. Zu einer eigenständigen experimentellen Wissenschaft entwickelt sich die Embryologie erst am Ende des 19. Jahrhunderts. Als besonders fruchtbar erweist sich dabei der Ansatz, die frühen Stadien der Entwicklung auf zytologischer Grundlage zu untersuchen.

Eine prägende Figur in der Etablierung der Entwicklungsbiologie ist W. Roux. Seit 1895 gibt er das ›Archiv für Entwicklungsmechanik‹ heraus. In der Einleitung zum ersten Band bestimmt er dieses Forschungsfeld als »causale Morphologie« oder als »Lehre von den Ursachen der organischen Gestaltungen«. Die Bezeichnung *Mechanik* begründet er damit, dass »jedes der Kausalität unterstehende Geschehen […] seit Spinoza's und Kant's Definition des Mechanismus als mechanisches Geschehen bezeichnet« wird.[23] Roux verwendet den Ausdruck ›Entwicklungsmechanik‹ sowohl für den physiologischen Prozess als auch für die entsprechende Teildisziplin. In der ersten Bezeichnung gebraucht O. Zacharias das Wort bereits 1882: »Wären die Molecüle, aus denen die Keimscheibe besteht, nicht von Grund aus belebt, so würde es niemals möglich werden, durch eine, wenn auch noch so complicirte Entwicklungsmechanik daraus ein Hühnchen zu gestalten«.[24] Der Terminus ›Entwicklungsmechanik‹ kann sich bis etwa zur Mitte des 20. Jahrhunderts halten. Roux' Archiv selbst erhält ab dem Band 160 (1968) den Untertitel ›A Journal of Developmental Biology‹, bevor es seit 1975 den Titel ›Wilhelm Roux's Archives of Developmental Biology‹ trägt und schließlich seit 1996 ›Development Genes and Evolution‹ heißt.

Roux legt besonderen Wert auf die disziplinäre Eigenständigkeit der von ihm betriebenen Forschung. Er betont wiederholt, dass die Entwicklungsmechanik etwas anderes betreffe als die Physiologie: Wäh-

1. Differenzierung
Wie entstehen aus einer Eizelle die verschiedenen Zelltypen im adulten Organismus?

2. Morphogenese
Wie entstehen aus den verschiedenen Zelltypen organisierte Gewebe und Organe?

3. Wachstumskontrolle
Woher »wissen« Zellen, wann und wie oft sie sich teilen müssen, damit Organe definierter Größe entstehen?

4. Reproduktion
Wie entstehen Keimzellen, um die genetische Information zur Bildung eines Organismus von Generation zu Generation weiterzugeben?

5. Evolution und Entwicklung
Wie führen Änderungen während der Entwicklung eines Organismus zur Entstehung und Bewahrung neuer Körperformen?

Tab. 57. »Die zeitlosen Fragestellungen der Entwicklungsbiologie« (nach Olsson, L. & Hoßfeld, U. (2007). Die Entwicklung: die Zeit des Lebens – Ausgewählte Themen aus der Geschichte der Entwicklungsbiologie. In: Höxtermann, E. & Hilger, H.H. (Hg.). Lebenswissen. Eine Einführung in die Geschichte der Biologie, 218-243: 219).

rend die Entwicklungsmechanik die »Funktionen des Bildens, Gestaltens« betreffe und damit »eine Abtheilung der Entwickelungsgeschichte« darstelle, habe es die Physiologie allein mit den »Erhaltungsfunktionen« zu tun.[25] Die Erhaltung sei aber etwas anderes als die gesetzmäßige Veränderung der organischen Strukturen. Daher wendet er sich auch gegen Bezeichnungen der Entwicklungsmechanik als *Entwicklungsphysiologie* – ein Begriff, der seit Ende der 1890er Jahre besonders von Driesch bevorzugt wird (s.o.) – oder als »physiologische Entwickelungsgeschichte«, wie es 1885 bei W. Preyer heißt[26].

Die Eigenständigkeit des Themas der Entwicklung drückt sich auch darin aus, dass die Entwicklungsprozesse weder der Selbsterhaltung noch der Fortpflanzung der Organismen, also keinem der beiden großen funktionalen Bereiche der Lebenserscheinungen, klar unterzuordnen sind. Die Entwicklung erscheint daher häufig als ein dritter Bereich, der neben den anderen beiden steht (↑Entwicklung). Schon G.L.L. de Buffon zählt die Entwicklung als gleichberechtigt neben der Ernährung zur Selbsterhaltung und der Fortpflanzung auf.[27] Ende des 19. Jahrhunderts ist es W. Wundt, der diese Dreiteilung propagiert.[28] 1933 hält E.S. Russell die Erhaltung, Fortpflanzung und Entwicklung für die drei »Master-Funktionen« der Lebewesen.[29]

In der heutigen biologischen Praxis erfolgt die Aufklärung von Entwicklungsprozessen häufig mittels molekularbiologischer Methoden, indem einzelne Gene und einzelne Stoffe für die Auslösung von Entwicklungsschritten verantwortlich gemacht werden können. A. Rosenberg argumentiert daher dafür, die Entwicklungsbiologie könne auf die Molekularbiologie *reduziert* werden.[30] Gegen eine solche Sicht spricht allerdings, dass entwicklungsbiologische Zustände (und Konzepte) häufig in einem komplexen Verhältnis zu molekularbiologischen Zuständen (und Konzepten) stehen: Einerseits kann in einigen Fällen der gleiche entwicklungsbiologische Zustand durch verschiedene molekularbiologische Zustände realisiert werden (»genetische Redundanz«); andererseits kann auch umgekehrt der gleiche molekularbiologische Zustand in unterschiedlichen Entwicklungskontexten verschiedenen Entwicklungszuständen zugerechnet werden. Diese Verhältnisse lassen sich an konkreten biologischen Beispielen belegen.[31] Entwicklungsprozesse hängen also in starkem Maße von der jeweiligen Organisation eines Entwicklungssystems ab. Nicht ausgeschlossen ist damit aber, dass es einer Molekular*biologie*, die selbst auf dem Konzept der Organisation aufbaut, gelingen kann, Entwicklungssysteme molekularbiologisch detailliert zu rekonstruieren.[32]

Nachweise

1 Ward, L.F. (1890). Genius and woman's intuition. The Forum (ed. W.H. Page) 9, 401-408: 401.
2 Ritter, W.E. (1909). Life from the biologist's standpoint. Popular Science Monthly 75, 174-190: 187.
3 Woltmann, L. (1903). [Rez. Driesch, H. (1903). Die „Seele" als elementarer Naturfaktor]. Politisch-Anthropologische Revue. Monatsschrift für das soziale und geistige Leben der Völker 2, 529-530: 529.
4 Schallmayer, W. (1905). Beiträge zu einer Nationalbiologie: 88; ders. (1905). Zur sozialwissenschaftlichen und sozialpolitischen Bedeutung der Naturwissenschaften, besonders der Biologie. Vierteljahrsschrift für wissenschaftliche Philosophie und Soziologie 29, 495-512: 505.
5 Goldschmidt, R. (1920). Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung: 225; vgl. auch Dürken, B. (1936). Entwicklungsbiologie und Ganzheit. Ein Beitrag zur Neugestaltung des Weltbildes; Holm, Å. (1940). Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen.
6 Anonymus (1952). Miscellaneous. Science 115, 35; Anonymus (1952). Research grants of the U.S. National Science Foundation. Nature 169, 1041; Developmental Biology 1.1959- (Orlando, Fla.).
7 Anonymus (1952). Miscellaneous. Science 115, 35;
8 Pilcher, G. (1841). Course of lectures on the anatomy, physiology, and diseases of the ear, Lecture 2 (arranged and reported from notes by T. Williams). The Lancet 1, 665-668: 668; vgl. auch Riddle, O. (1909). Our knowledge of melanin color formaton and its bearing on the Mendelian description of heredity. Biol. Bull. 16, 316-351: 318.
9 Klencke, P.F.H. (1843). Neue physiologische Abhandlungen auf selbständige Beobachtungen gegründet: 219.
10 Nägeli, C. (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 637.
11 Roux, W. (1898). Für unser Programm und seine Verwirklichung. Arch. Entwickelungsmech. 5, 1-80; 219-342: 311; Driesch, H. (1898). Über den Werth des biologischen Experiments. Arch. Entwickelungsmech. Organism. 5, 133-142: 142; vgl. Wolff, G. (1894). Bemerkungen zum Darwinismus mit einem experimentellen Beitrag zur Physiologie der Entwicklung. Biol. Centralbl. 14, 609-620; ders. (1895). Entwickelungsphysiologische Studien I: Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. Entwickelungsmech. Org. 1, 380-390; Weiss, P. (1930). Entwicklungsphysiologie der Tiere; Rotmann, E. (1943). Entwicklungsphysiologie. Fortschr. Zool. 7, 167-255; Kühn, A. (1955/65). Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie.
12 Roux, W. (1885). Einleitung zu den „Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo" (Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen, 2 Bde., Leipzig 1895, II, 1-23).
13 Zacharias, O. (1882). Charles R. Darwin und die culturhistorische Bedeutung seiner Theorie vom Ursprung der Arten: 70.
14 Schurig, M. (1731). Syllepsilogia historico-medica: 483; ders. (1732). Embryologia historico-medica.
15 Cangiamila, F.E. (1745). Embryologica sacra.

16 Fabriciuso ab Aquapendente, H. (1600). De formatu foetu.
17 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 53f.
18 Zimmermann, W. (1931). Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 3: Methoden der Vererbungsforschung, 2. Hälfte, Heft 6, 941-1053: 951; 976; 1015; Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie: 49f.
19 Beasley, W.C. (1958). [Goldmedaille des ›American Congress of Physical Medicine Rehabilitation‹ für die Ausstellung zu "Ontogenetics and Biomechanics of Ankle Plantar Flexion Forces"]. Science 128, 890.
20 Haecker, V. (1915). Entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse. Z. indukt. Abst.- Vererbungsl. 14, 260-280: 260; vgl. ders. (1918). Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre; Prell, H. (1922). Zur Begriffsbildung in der Phänogenetik. Zool. Anz. 54, 218-224; ders. (1923). Zur Begriffsbildung in der Phänogenetik (II). Arch. Entwicklungsmech. Org. 52-97, 460-479; Freye, H.-A. (1965). Valentin Haecker (1864-1927) und die Phänogenetik. Zool. Anzeiger 174, 401-410.
21 Fischer, E. (1939). Versuch einer Phänogenetik der normalen körperlichen Eigenschaften des Menschen. Z. indukt. Abst.- Vererbungsl. 76, 47-117: 48.
22 ebd.
23 Roux, W. (1895). Einleitung. Arch. Entwickelungsmech. 1, 1-42: 1.
24 Zacharias, O. (1882). Charles R. Darwin und die culturhistorische Bedeutung seiner Theorie vom Ursprung der Arten: 70.
25 Roux (1898): 310; ders. (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 131.
26 Preyer, W. (1885). Specielle Physiologie des Embryo.
27 Buffon, G.L.L. de (1749). Histoire générale des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 248.
28 Wundt, W. (1874/1902-03). Grundzüge der physiologischen Psychologie, 3 Bde.: III, 689.
29 Russell, E.S. (1933). The limitations of analysis in biology (in: Blackburn, R.T. (ed.) (1966). Interrelations: The Biological and Physical Sciences, 57-64): 64; ders. (1945). The Directiveness of Organic Activities (dt. ca. 1946): 9; vgl. Haldane, J.S. (1935). The Philosophy of a Biologist (dt. Jena 1936): 35.
30 Rosenberg, A. (1997). Reductionism redux: computing the embryo. Biol. Philos. 12, 445-470.
31 Laubichler, M. & Wagner, G. (2001). How molecular is developmental biology? Biol. Philos. 16, 53-68.
32 Vgl. Frost-Arnold, G. (2004). How to be an anti-reductionist about developmental biology: response to Laubichler and Wagner. Biol. Philos. 19, 75-91.

Literatur

Needham, J. (1934/59). A History of Embryology.
Meyer, A.W. (1939). The Rise of Embryology.
Montagu, M.F.A. (1949). Embryology from Antiquity to the End of the Eighteenth Century. Ciba Symposia 10, 1009-1028.
Oppenheimer, J.M. (1967). Essays in the History of Embryology and Biology.
Horder, T.J., Witkowski, J.A. & Wylie, C.C. (eds.) (1986). A History of Embryology.
Moore, J.A. (1987). Science as a way of knowing – developmental biology. Amer. Zool. 27, 415-573.
Sander, K. (1990). Von der Keimplasmatheorie zur synergetischen Musterbildung – Einhundert Jahre entwicklungsbiologischer Ideengeschichte. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 83, 133-177.
Gilbert, S.F. (ed.) (1991). A Conceptual History of Modern Embryology.
Amundson, R. (2006). The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought. Roots of Evo-Devo.

Ernährung

Das Wort ›Ernährung‹ geht auf das Verb ›nähren‹ (mhd. ›ner[e]n‹; ahd. ›nerian‹ »davonkommen, retten, am Leben erhalten«) zurück. Das Substantiv erscheint in der Bedeutung »Versorgung mit Lebensnotwendigem« im 15. Jahrhundert[1], verbreitet sich aber allgemein erst im 18. Jahrhundert.[2] Der lateinische Terminus ›nutritio‹ findet sich nur vereinzelt im klassischen Latein, z.B. bei Columella im ersten nachchristlichen Jahrhundert.[3] Als Terminus etabliert er sich spätestens seit der Scholastik, so verwendet ihn Mitte des 13. Jahrhunderts Thomas von Aquin.[4] Die Grundformen, die Verben ›nutricare‹[5] und ›nutrire‹[6] »(er)nähren« sowie das Substantv ›nutrimentum‹[7] »Nahrungsmittel« finden sich dagegen schon im klassischen Latein. Als ein spezifisches Vermögen der Lebewesen erscheint die Ernährung auch bereits bei den Klassikern der griechischen Philosophie (s.u.).

Die Ernährung ist die Gesamtheit der Prozesse der Aufnahme und Verarbeitung von Nährstoffen aus der Umwelt durch einen Organismus.

Ernährung (15. Jh.) *442*
nekrophag (Nieremberg 1635) *446*
herbivor (Lovell 1661) *446*
Atmung (Pfitzer 1691) *447*
Chlorophyll (Pelletier & Caventou 1817) *446*
saprophag (Macleay 1819) *446*
Konsumptionsrate (Spencer 1867) *454*
Nahrungskreislauf (Aveling 1881) *452*
autotroph (Frank 1892) *445*
heterotroph (Frank 1892) *445*
Photosynthese (Barnes 1893) *446*
Pinozytose (Gabritschewsky 1894) *444*
Chemosynthese (Pfeffer 1897) *446*
Vitamin (Funk 1912) *444*
Nahrungskette (Kerr 1915) *449*
Cytochrom (Keilin 1925) *448*
biozönotischer Konnex (Friederichs 1930) *452*
Nahrungsnetz (Allee 1932) *452*
trophische Ebenen (Lindeman 1942) *450*
Lysosomen (de Duve 1953) *444*
Endozytose (de Duve 1963) *444*

Antike: unteres Seelenvermögen

Dass ein Lebewesen im Austausch von Stoffen mit seiner Umwelt steht, ist eine alltägliche lebensweltliche Erfahrung. Weil die Aufnahme bestimmter Stoffe offensichtlich notwendig für das Leben des Lebewesens ist, gilt die Ernährung seit der Antike als ein zentrales allgemeines Merkmal von Lebewesen. Auch bereits seit der Antike wird die Ernährung als ein Austausch von Stoffen zwischen Lebewesen und Umwelt, also als ein ↑Stoffwechsel, konzipiert. Wie die Gliederung des Stoffwechsels in Bau- und Energiestoffwechsel, so lässt sich auch für die Nahrung der Lebewesen zwischen Baustoff und Brennstoff unterscheiden. Es gilt also, »daß Lebewesen nicht nur von der Nahrung leben, sondern durch und durch aus ihr bestehen«.[8]

Viele antike Naturforscher, darunter Erasistratos, ein Arzt der alexandrinischen Schule, stellen sich die Verarbeitung der aufgenommenen Nahrung als einen Prozess der mechanischen Zerkleinerung vor, der durch die Kontraktion des Magens erfolgt. Die Funktion der Ernährung wird im Ersatz der durch Ausscheidung verlorenen Teile gesehen. Galen konzipiert den Vorgang der Ernährung darüber hinaus als Transformation des aufgenommenen Nahrungsstoffes zu einer Substanz anderer Art, die assimiliert wird (↑Stoffwechsel).

Bei Aristoteles bildet die Ernährung ein basales Seelenvermögen, das dem gleichen Seelenteil wie die Fortpflanzung zugeordnet wird, nämlich der Nährseele (»θρεπτική ψυχή«). Die Ernährung stellt damit ein grundlegendes Vermögen dar, das alle Lebewesen (einschließlich der Pflanzen) kennzeichnet.[9] Die Ernährung ist nach Aristoteles über ein besonderes Wahrnehmungsvermögen vermittelt, das allen Lebewesen zukommt, den Tastsinn: »das Tasten (Berühren) ist die Wahrnehmung der Nahrung«[10]. Weil es später heißt, dass das Lebewesen durch den Tastsinn bestimmt sei und dass »ohne den Tastsinn kein Lebewesen bestehen«[11] könne, ist die Ernährung also eine notwendig den Lebewesen zukommende Leistung: Ein Lebewesen ist nur ein Lebewesen, wenn es sich ernährt. Den Prozess der Ernährung beschreibt Aristoteles als eine anfängliche Zerkleinerung der Nahrung im Mund und ein anschließendes »Verkochen« (»πέψις«), d.h. eine Aufbereitung unter Wärmeeinfluss.[12] Als Wärmequelle dient das Herz. Das Produkt des Verkochens ist das Blut, das vom Herzen zu den anderen Körperteilen fließt und dort deren Größe und Funktionsfähigkeit aufrechterhält.[13] Auch der männliche Samen ist nach Aristoteles ein Produkt des Verkochens des Bluts.[14]

Alexander von Aphrodisias formuliert um 200 n. Chr. die aristotelischen Bestimmungen zu einer allgemeinen Definition des Lebens: »Das Leben ist die Ernährung und das Wachstum von etwas durch sich selbst«[15] (↑Leben: Tab. 160).

Scholastik und Frühe Neuzeit: Ernährungskräfte

Seit den hippokratischen Lehren wird der Prozess der Ernährung in verschiedene Phasen gegliedert. Avicenna und mit ihm die scholastischen Philoso-

phen des Mittelalters ordnen den Phasen jeweils eine eigene Kraft zu und gliedern das Ernährungsvermögen in die vier Kräfte *vis attractiva* (Anziehung der Nahrung), *vis digestiva* (Verdauung), *vis retentiva* (Zurückhaltung der wertvollen Bestandteile der Nahrung) und *vis expulsiva* (Ausscheidung des Unbrauchbaren).[16] Im Anschluss daran findet sich bei Albertus Magnus die Unterscheidung von *Ernährungskraft* (»virtus nutritiva«[17]) und *Verdauungskraft* (»virtus digestiva«[18]).

Während bis ins 17. Jahrhundert die Erscheinung der Ernährung als Funktion eines besonderen Seelenteils, der Pflanzenseele (»anima vegetativa«), gedeutet wird, setzen sich mit den mechanistischen Deutungen des Lebensgeschehens allmählich rein physikalische Erklärungen durch. R. Descartes erklärt alle Funktionen der Pflanzenseele, also neben der Ernährung auch das Wachstum und die Fortpflanzung aus allgemeinen mechanischen Prinzipien, nämlich als Folge der Größe, Gestalt, Lage und Bewegung von Teilchen.[19] Er weist die *vis vegetativa* und die *vis motrix animalium* auch im Menschen der *res extensa* zu und bestreitet ihren Status als Vermögen einer Seele.[20] Das einzige irdische Wesen, dem mit Recht eine Seele zugeschrieben werden kann, ist nach Descartes der Mensch, insofern er eine *res cogitans* hervorbringt.

Erste Versuche zur Ernährung (der Pflanzen) führt J.B. van Helmont in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts durch. Bekannt ist sein Versuch mit einem Weidenstock in einem Blumentopf, dessen Gewicht er über Jahre bestimmt. Weil er keine Erde, sondern nur Wasser in den Topf gibt, schließt van Helmont, dass die Gewichtszunahme der Weide allein durch die Aufnahme des Wassers erfolgt sein muss.[21] Die Ernährung versteht van Helmont ebenso wie alle anderen Lebensvorgänge als einen chemischen Prozess und führt sie auf eine »Gärung«, die auf »Fermenten« beruht, zurück (er wird damit zum Begründer der »Iatrochemie«). – Van Helmonts einfacher Versuch hat einige Vorläufer, die bis in die Antike zurückreichen. So wird die Versuchsanordnung bereits von Pseudo-Clementinus im 3. Jahrhundert[22] und von Nikolaus von Kues im 15. Jahrhundert[23] beschrieben.[24]

18. Jh.: spekulative Ernährungstheorien

Im 18. Jahrhundert bestehen verschiedene Theorien der Ernährung nebeneinander. H. Boerhaave vertritt eine chemische Auffassung, nach der die Prozesse bei der Ernährung eine graduelle Transformation von sauren über neutrale zu alkalischen Stoffen bewirken.[25] A. von Haller schließt dagegen an die mechanischen Auffassungen der Ernährung in der Antike als Ersetzungsleistung von verlorengegangenen Teilen des Körpers an. Nach von Haller werden die festen Teile des Körpers durch Reibung der Muskeln und durch Expansion und Kontraktion der Gefäße abgenutzt. Diese Prozesse würden zu Aushöhlungen der Gefäße führen, die durch die erdigen Bestandteile der Nahrung wieder gefüllt werden müssten: »Es verzehren sich auch am Menschen die festen Theile«.[26] ›Ernährung‹ bestimmt von Haller nun genau als den Prozess des Ersatzes der durch den Gebrauch abgenutzten Teile: »Wenn so viel, und solcher Art wieder ergänzt wird, als an Menge und Beschaffenheit verlohren gegangen, so heißt dieses, ernährt werden«.[27] Für G.L.L. de Buffon schließlich ist die Ernährung nicht mit einer Transformation von Stoffen verbunden, sondern besteht allein in der Aufnahme von lebendigen organischen Molekülen. Eine Transformation ist nach Buffon nicht notwendig, weil den organischen Molekülen die gleichen Eigenschaften wie den Organismen zukommen und sie nach deren Tod unverändert fortbestehen und von anderen Organismen aufgenommen werden: »la matière que l'animal ou le végétal assimile à sa substance, est une matière organique qui est de la même nature que celle de l'animal ou du végétal, laquelle par conséquent peut en augmenter la masse & le volume sans en changer la forme & sans altérer la qualité de la matière du moule«[28].

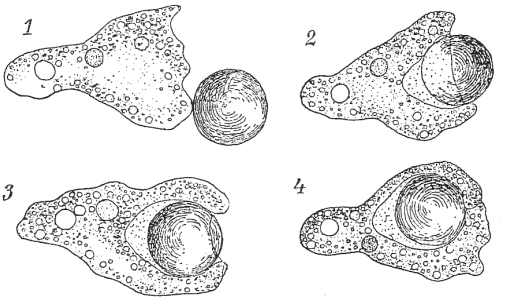


Abb. 112. Nahrungsaufnahme einer Amöbe (Amoeba proteus) durch Einschluss der Nahrung, hier der Zyste einer Alge (Euglena). Vier aufeinanderfolgende Stadien des Vorgangs (aus Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms, dt. Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig 1910: 18).

19. Jh.: chemische Theorien der Ernährung

Chemische Theorien der Ernährung beginnen sich durchzusetzen, nachdem die Chemie seit Lavoisier gezeigt hat, dass Organismen wesentlich aus den chemischen Elementen Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff bestehen, die auch in ihrer

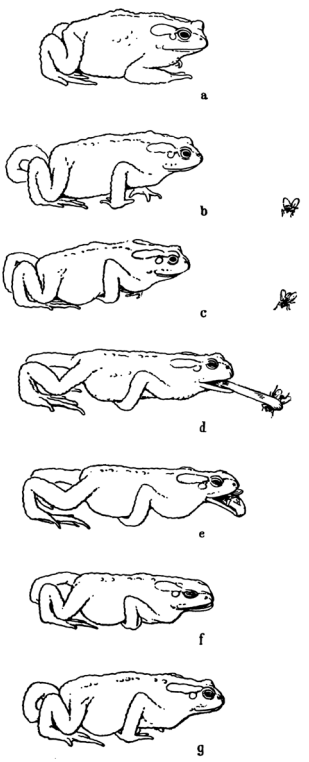


Abb. 113. Fixieren und Schnappen einer Fliege durch eine Kröte, Zeichnungen nach Blitzlichtaufnahmen 1/600s (aus Schneider, D. (1954). Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren. Biol. Zentralbl. 73, 225-282: 264).

Nahrung enthalten sind. Im 19. Jahrhundert entwickelt sich die Ernährungslehre ausgehend von der Einteilung der Nahrungsstoffe in verschiedene Klassen wie Fibrin, Albumin, Gelatin, Fett oder Chondrin und dem Versuch ihrer chemischen Charakterisierung (↑Molekularbiologie/Biochemie). Der Verdauungsprozess wird danach untersucht, inwiefern er Regeln der Umwandlung dieser Stoffe zu identifizieren ermöglicht. Richtungsweisende experimentelle Untersuchungen dazu führen in den 1820er Jahren v.a. F. Tiedemann und L. Gmelin durch (↑Stoffwechsel).[29]

Auch im 19. Jahrhundert gilt die Ernährung allgemein als eines der zentralen Charakteristika der Lebewesen, die diese von den leblosen Körpern unterscheidet. In keiner der Eigenschaftslisten, in denen die Wesensmerkmale der Lebewesen aufgezählt wird, fehlt daher die Ernährung oder der Stoffwechsel (↑Leben: Tab. 164). Weil die Ernährung anders als andere Eigenschaften, wie z.B. die Fortbewegung (fehlt z.B. bei den Pflanzen) oder auch die Fortpflanzung (fehlt z.B. bei den Mitgliedern der sterilen Kasten der sozialen Insekten) allen Lebewesen zukommt, gilt sie außerdem als das zuverlässigste Lebenskriterium. C. Bernard beschreibt die Ernährung 1878 daher als das Merkmal, das allein ausreiche, um das Leben zu charakterisieren (»le trait distinctif, essentiel, de l'être vivant […] la plus constante et la plus universelle de ses manifestations, celle par conséquent qui doit et peut suffire par elle seule à caractériser la vie«).[30] In ähnlicher Weise formuliert C. Robin 1880, überall dort wo Ernährung vorliegt, ist Leben: »Partout où il y a nutrition, il y a vie«.[31]

20. Jh.: neue Stoffklassen

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts setzt ein Paradigmenwechsel in der Ernährungswissenschaft ein, der zu einer »neuen Lehre« führt. Diese modifiziert die klassische Lehre von den ernährungsrelevanten Stoffklassen wie Kohlenhydrate, Proteine, Fette und Mineralien, indem die Bedeutung spezieller Aminosäuren und Vitamine für die Ernährung herausgestellt wird.[32] In diesem Zusammenhang und ausgehend von Untersuchungen zur Mangelkrankheit Beri-Beri führt C. Funk 1912 den Begriff ***Vitamin*** ein.[33] Bezeichnet wird damit ein lebenswichtiger Stoff, der von einem Organismus nicht aus den biochemischen Elementarstoffen selbst synthetisiert werden kann. Funk nimmt an, dass alle diese Stoffe Amine, d.h. Ammonikderivate darstellen und insofern eine chemisch einheitliche Gruppe bilden. Nachdem sich dies als Irrtum herausstellt, wird die ursprüngliche englische Bezeichnung ›vitamines‹ in ›vitamins‹ geändert.[34]

Auf zellulärer Ebene kann die Aufnahme von Stoffen in eine Zelle nach einem Vorschlag von C. de Duve von 1963 als ***Endozytose*** bezeichnet werden[35] (Novikoff 1963: »materials are coming into the cell (endocytosis) rather than going out (exocytosis)«[36]). Unterschieden werden oft zwei Formen der Endozytose: die Aufnahme von festen Stoffen als *Phagozytose* und die von flüssigen als *Pinozytose*. Der erste der beiden Ausdrücke ist dabei abgeleitet von einer besonderen Klasse von Zellen, den von E. Metschnikoff 1883 so genannten »Fresszellen (Phagozyten)« (↑Schutz).[37] Der Ausdruck ***Pinozytose*** wird 1894 von G. Gabritschewsky eingeführt (»pinocytose«).[38]

In den 1950er Jahren werden besondere Organellen identifiziert, die an Prozessen der Zersetzung von Nahrungsstoffen beteiligt sind: die ***Lysosomen*** (de Duve 1953: »lysosomes«).[39]

Ernährungstypen

Nach den Kriterien der Lokomotion des Konsumenten und der Größe der Nahrungsobjekte lassen sich

in einer Kreuzklassifikation verschiedene grundsätzliche Formen der Ernährung unterscheiden (vgl. Tab. 58). Neben diesen Einteilungskriterien könnte auch die Bewegung der Nahrungsobjekte herangezogen werden. Damit ließe sich zwischen *Jagen* und *Sammeln* unterscheiden.

Zwar bestehen nicht immer klare Abgrenzungen zwischen den vier in der Tabelle unterschiedenen Kategorien, es lassen sich aber eindeutige paradigmatischen Fälle angeben: Klassische Jäger sind die räuberischen Säugetiere oder die Greifvögel; lauernd (manchmal mit einem Köder) ernähren sich Spinnen oder fleischfressende Pflanzen; Weideorganismen sind viele Huftiere oder Fische; und Filtrierer schließlich sind die meisten festsitzenden Seetiere (z.B. Schwämme und Nesseltiere) und die Mehrzahl der Pflanzen (sie filtrieren Kohlendioxid und Licht bestimmter Frequenzen aus ihrer Umwelt). Die Aufnahme des Sauerstoffs aus der Luft oder dem Wasser durch die Tiere und Pflanzen ist ebenfalls ein Vorgang des Filtrierens. Damit der Energiebedarf bei der Ernährung von kleiner Nahrung (also durch Weiden und Filtrieren) gedeckt werden kann, müssen die Nahrungsobjekte in der Regel permanent zur Verfügung stehen und bilden daher nicht selten einen Teil des Mediums, in dem sich der Organismus aufhält: Die Weidetiere des Landes leben auf dem Gras, das sie abweiden; die Pflanzen leben in der Luft und in dem Licht, die sie filtrieren. Die große Nahrung, von der sich die Jäger und Lauerer ernähren, kommt dagegen nur sporadisch im Lebensraum dieser Organismen vor und bildet nicht einen Teil des Mediums.

Autotrophie/Heterotrophie

Eine der ersten möglichen Unterscheidungen in der Weise der Ernährung von Organismen betrifft die Art der aufgenommenen Nahrung. Die Organismen, die sich von anorganischer Materie ernähren, lassen sich denen gegenüber stellen, die auf organische Stoffe angewiesen sind. Erstaunlich spät ist diese Unterscheidung terminologisch fixiert worden. 1892 führt A.B. Frank im ersten Band seines ›Lehrbuchs der Botanik‹ die seither verwendete Differenzierung von ***autotroph*** und ***heterotroph*** ein.[40] Frank bezieht diese Unterscheidung auf Pflanzen: autotroph sind demnach solche Pflanzen, die »ihre Nahrung selbständig sich erwerben«, heterotroph dagegen solche, »welche sich mit Hülfe von Pilzen ernähren«. W. Pfeffer erweitert diese Bestimmung, indem er alle Organismen als *heterotroph* bezeichnet, die »durch Aufnahme von Aussen die für das Gedeihen unerlässliche organische Nahrung gewinnen«, also die »chlorophyllfreien Organismen«; autotroph sind demgegenüber die zur Assimilation des anorganischen Kohlendioxid befähigten chlorophyllhaltigen Organismen.[41]

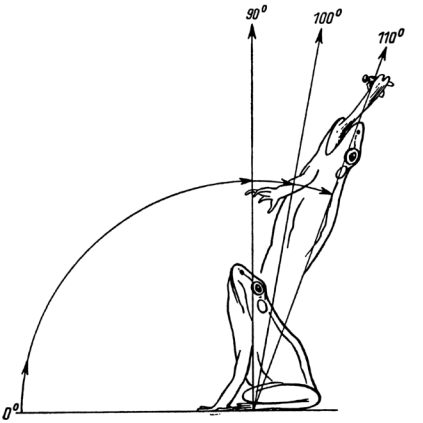


Abb. 114. Beute in der Nähe des Zenits (bis zu 20° caudalwärts) wird von einem Wasserfrosch im Sprung mit der Zunge erfasst (aus Schneider, D. (1954). Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren. Biol. Zentralbl. 73, 225-282: 240).

Bereits lange Zeit vor dieser terminologischen Differenzierung wird der Unterschied in der Ernährungsweise von Pflanzen und Tieren vielfach benannt. Bei J.G. Fichte heißt es 1797: »Die Pflanzen werden aus roher Materie [...]; dagegen ernähren sich die Thiere nur aus dem Reiche der Organisation«.[42] Fichte sieht daneben auch einen Zusammenhang zwischen der Ernährung der Tiere von anderen Organismen und ihrer Fähigkeit zur aktiven Lokomotion. Ähnlich heißt es bei A.-P. de Candolle 1819, die Rolle der Pflanzen in der Natur sei es, die anorganische Materie so aufzubereiten, dass sie für die Tiere zur Nahrung werden könne (»Le rôle général des végétaux dans la nature, est d'élaborer des matières inorganiques, de telle sorte qu'elles deviennent propres à la nourriture des animaux«).[43] J. Moleschott formuliert 1852 knapp:

		Lokomotion des Konsumenten	
		ja	nein
Relative Größe der Nahrung	groß	*Jagen* z.B. Löwen	*Lauern* z.B. Spinnen
	klein	*Weiden* z.B. Gänse	*Filtrieren* z.B. Pflanzen

Tab. 58. Kreuzklassifikation von vier Typen der Ernährung.

»Darin liegt der Kern des Pflanzenlebens, daß es Luft und Erde organisiert«.[44]

Auf stofflicher Ebene beginnt die Unterscheidung der zwei grundsätzlichen Ernährungsweisen der Lebewesen mit der Extraktion des Farbstoffs der Blätter von grünen Pflanzen durch N. Grew im Jahr 1682.[45] 1817 nennen P.-J. Pelletier und J.B. Caventou diesen Stoff ***Chlorophyll*** (»chlorophyle«[46]).[47] Einen Zusammenhang zwischen dem grünen Farbstoff und der Stoffassimilation durch die Pflanzen stellt H. Dutrochet bereits 1837 her.[48] Den Nachweis der Bildung von Stärke unter Lichteinfluss in den Chloroplasten führt J. Sachs 1862.[49] Die Rolle des Chlorophylls bei der Stoffassimilation bleibt aber lange ungeklärt. N. Pringsheim vermutet 1881, dass das Chlorophyll eine Art Lichtschutz bildet.[50] Die chemische Beteiligung des Chlorophylls bei der Assimilation und deren Abhängigkeit von der Lichtintensität vermutet dagegen J. Reinke 1884.[51] Die Isolierung und chemische Analyse des Chlorophylls gelingt 1913 R. Willstätter und A. Stoll.[52] Sie stellen auch die Anlagerung des Kohlendioxids aus der Luft an das Chlorophyll bei der Assimilation fest.

Innerhalb der Gruppe der heterotrophen Organismen kann nach dem Typ der Nahrung unterschieden werden zwischen Saprophagen, Herbivoren, ↑Räubern, Parasiten (↑Parasitismus) und Symbionten (↑Symbiose). *Saprophage* (von griech. ›σαπρός‹ »faul, verfault«) ernähren sich von totem organischen Material; sie schädigen durch ihre Ernährung also keine anderen. Der erste Nachweis des Adjektivs ***saprophag*** für das Englische findet sich für 1819 in Bezug auf Insekten (»saprophagous«: »such as feed on putrid or decomposed vegetable matter«).[53] A. de Bary bezeichnet später die Pilze, die auf totem organischem Substrat leben, als *Saprophyten* oder *Fäulnisbewohner*[54]. Im engeren Sinne können als Saprophage solche Organismen bezeichnet werden, die sich von abgestorbenem *pflanzlichen* Material ernähren. Organismen, die tote Tiere fressen, sind demgegenüber ***nekrophag*** (Nieremberg 1635: »De animali necrophago [für die Hyäne]«[55]; Sonnini 1804: »Necrophages«[56]; Macleay 1819: »necrophagous insects«[57]; dt. Dahl 1910: »Nekrophagie«[58]). Organismen, die sich von Pflanzen ernähren und diese dabei nicht soweit schädigen, dass sie ihr Leben verlieren, (z.B. die grasfressenden Weidetiere) werden seit Mitte des 17. Jahrhunderts ***herbivor*** genannt (engl. Lovell 1661: »herbivorous«: »eating grasse or plants«).[59] Nicht selten wird die Herbivorie auch als eine Unterform der Prädation (des Räubertums) verstanden. Im Unterschied zu den Herbivoren nehmen *Räuber* (Prädatoren) ihrer Beute aber das Leben; sie fressen Organismen, die meist kleiner sind als sie selbst. Wenn die Beuteorganismen Tiere sind, dann sind die ↑Räuber *karnivor* (lat. Plinius: »omnia carnivora sunt«[60]; engl. Browne 1646: »carnivorous«).[61] *Parasiten* ernähren sich auch von anderen lebenden Organismen, aber diese sind meist größer als sie, und sie lassen ihre Nährorganismen meist am Leben. Im Unterschied zu den Herbivoren ernährt sich ein Parasit meist nur von einem Wirtsorganismus (und dieser muss nicht eine Pflanze sein). Eine Ernährung von zwei oder mehreren Organismen, die durch die Anwesenheit der anderen einen Nutzen haben, stellt schließlich eine besondere Form der Symbiose dar (z.B. die Symbiose zwischen den Bakterien und Tieren durch das Leben der Bakterien im Darm der Tiere). – Die Unterscheidung von Fleischfressern (»σαρκοφάγοι«[62]) und Pflanzen- oder genauer Fruchtfressern (»καρποφάγοι«[63]) findet sich bereits bei Aristoteles. Eine dritte Kategorie der Ernährung bilden bei Aristoteles die Allesfresser (»παμφάγοι«[64]).

Photosynthese

Der Ausdruck ›Photosynthese‹ wird 1893 von C.R. Barnes eingeführt.[65] Barnes favorisiert den gleichzeitig von ihm vorgeschlagenen Begriff *Photosyntax*, der sich aber nicht durchsetzen konnte. Barnes definiert die Photosynthese als den Prozess der Bildung komplexer Kohlenstoffverbindungen aus einfachen unter dem Einfluss von Licht (»the process of formation of complex carbon compounds out of simple ones under the influence of light«)[66]. Vor Barnes ist es üblich, die Erzeugung komplexer Kohlenstoffverbindungen in den Pflanzen, mittels des aus der Tierphysiologie stammenden Begriffs der *Assimilation* zu bezeichnen (↑Stoffwechsel). Barnes wendet sich ausdrücklich dagegen, weil es sich seiner Überzeugung nach um grundverschiedene Prozesse handelt.

Auch in die deutschsprachige Literatur geht das neue Wort schnell ein – es wird allerdings nicht auf Barnes verwiesen. W. Pfeffer spricht seit 1897 von »photosynthetischer Assimiliation«[67] und »Photosynthese«[68] (Hansen 1898: »Photosynthesis«[69]). Für Pfeffer besteht der Prozess der Photosynthese in der Produktion organischer Substanz durch Assimilation von Kohlensäure unter dem Einfluss von Licht. Für den Vorgang der Kohlensäureassimilation ohne die Zuhilfenahme von Licht, wie er von einigen Bakterien (Nitrobakterien) bewerkstelligt wird, führt Pfeffer die Bezeichnung ***Chemosynthese*** ein.[70] Der erste Nachweis der Aktivität von autotrophen, chemosynthetischen Bakterien erfolgt 1890 durch S. Winogradsky anhand von nitrifizierenden Bakterien.[71]

Nachdem R. Warington 1891 zeigt, dass die Nitrifizierung in zwei Schritten erfolgt (vom Stickstoff zum Nitrit und vom Nitrit zum Nitrat)[72], gelingt es Winogradsky später, auch die Organismen zu isolieren, die diese Transformationen bewirken[73].

Der Nachweis der chemischen Assimilation von Kohlenstoff während der Photosynthese der Pflanzen baut auf den einfachen Versuchen von J. Ingenhousz und J. Senebier am Ende des 18. Jahrhunderts[74] sowie den später erfolgenden quantitativ exakten Experimenten von N.T. de Saussure auf[75]. In diesen Versuchen wird die Veränderung der Luftzusammensetzung unter dem Einfluss von Pflanzen in einem abgeschlossenen Raum untersucht.

Die genauen chemischen Prozesse bei der Photosynthese werden bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts aufgedeckt.[76] H. Molisch zeigt 1907, dass nicht jeder lichtabhängige Aufbau von komplexen Kohlenstoffverbindungen vom Kohlendioxid der Luft ausgehen muss und Sauerstoff produziert.[77] An Purpurbakterien weist er eine »Photosynthese« ohne Sauerstoffproduktion nach, die anfangs nicht als solche beschrieben wird, weil das Vorliegen von Photosynthese an Kohlendioxid als Kohlenstoffquelle und die Entstehung von Sauerstoff gebunden wird. Dass die Photosynthese in Licht- und Dunkelreaktionen eingeteilt werden kann, wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts diskutiert[78], bleibt aber bis in die 1920er Jahre umstritten[79]. R. Wurmser formuliert 1925 die Bruttoreaktionsgleichung der oxygenen Photosynthese und vertritt die Auffassung, dass der freigesetzte Sauerstoff nicht aus dem CO_2 der Luft stammt, wie lange gedacht, sondern aus dem Wasser.[80] Die Reaktionsgleichung wird 1931 durch C.B. van Niel unter Einbeziehung der anoxygenen Prozesse verallgemeinert und die Hypothese zum Wasser als Sauerstoffquelle bestätigt.[81] R. Hill zeigt 1937, dass die Licht- und Dunkelreaktionen in den Chloroplasten ablaufen und dass eine Sauerstoffproduktion auch in Abwesenheit von CO_2 erfolgt, wenn Eisensalze vorhanden sind[82] – es ist damit also nachgewiesen, dass der freigesetzte Sauerstoff aus der Photolyse des Wassers (»Hill-Reaktion«) entsteht. Der zentrale Stoffwechselweg der von Kohlendioxid ausgehenden Photosynthese, der sogenannte *reduktive Pentosephosphatzyklus* oder *Calvinzyklus*, wird 1956 mithilfe radioaktiv markierter Atome aufgeklärt[83] (↑Molekularbiologie/Biochemie). Nachdem die Reaktionskette der Photophosphorylierung als gemeinsames Element der autotrophen Synthese mit und ohne Sauerstoffproduktion erkannt ist, werden übergreifende Definitionen der Photosynthese gegeben. So definiert M. Kamen 1963: »Photosynthesis is a series of processes in which electromagnetic energy is converted to chemical free energy which can be used for biosynthesis«.[84]

Atmung

Das Wort ›Atmung‹ ist abgeleitet von ›Atem‹, das über mhd. ›ātem‹ und ahd. ›ātum‹ mit dem altindischen ›ātmán‹ »Hauch, Seele« verwandt ist. Im Hebräischen besteht eine unmittelbare etymologische Verwandtschaft zwischen den Worten für Atem und Leben. Und auch das lateinische ›spiritus‹ bedeutet sowohl »Hauch, Lufthauch, Atem« als auch »Leben, Seele, Geist«. Der Vorgang der Atmung hat also seit langem eine Bedeutung für die Definition eines Lebewesens (↑Leben). Im Deutschen lässt sich das Abstraktum ›Atmung‹ seit Ende des 17. Jahrhunderts nachweisen (Pfitzer 1691: »Athmung«)[85]; bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts erscheint es aber selten[86]. Spätestens im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck auch auf den Gaswechsel der Pflanzen bezogen.[87] Seit dieser Zeit erfolgt die sukzessive Aufklärung der mit der Atmung verbundenen physiologischen und biochemischen Prozesse.[88] Deutlich wird dabei, dass auch die Atmung eine Form der Ernährung darstellt. Denn der Sauerstoff, den ein Organismus über die Atmung aufnimmt, stellt für ihn eine ebenso lebensnotwendige Ressource dar wie die »Nährstoffe«, die mit ihm oxidiert werden.

Nach älterer griechischer Vorstellung enthält die Atemluft denjenigen Stoff, der die höhere Beseelung (Empfindung und Bewusstsein) und damit die eigentliche Lebendigkeit eines Lebewesens bedingt. Im fünften vorchristlichen Jahrhundert ist Diogenes von Apollonia dieser Auffassung; und auch in einer frühen hippokratischen Schrift wird diese Meinung vertreten, insofern das beseelende »Pneuma« als ein Produkt der Atemluft gedeutet wird.[89] In späteren hippokratischen Schriften und auch bei klassischen Autoren wie Platon und Aristoteles (und später bei Galen) wird allerdings eher davon ausgegangen, dass das Pneuma nicht der Atemluft, sondern der Nahrung und deren Verarbeitung durch Erwärmung im Körper entstammt. Das Atmen hat in diesen Entwürfen lediglich die Funktion der Abkühlung und übt damit eine regulierende und antagonistische Funktion gegenüber dem Herzen als dem Zentrum der Wärme aus.[90] Darüber hinaus vermutet in spekulativer Weise schon Demokrit, dass es die Funktion des Atmens sei, neue Atome in den Körper einzuführen und alte auszuführen.[91] Im Gegensatz zu Demokrit und anderen älteren Lehren, nach denen die Atmung das Wesentliche der Lebewesen sei und durch sie die Seele in die Körper

gelange, bemerkt Aristoteles, dass Pflanzen und einige Tiere nicht atmen – sie aber trotzdem über eine Seele verfügen.[92]

Im Anschluss an die antiken Auffassungen wird die Atmung bis zum Ende des 18. Jahrhunderts meist in den funktionalen Zusammenhang der Abkühlung des Blutes und nicht des Gaswechsels gestellt. Erste empirische Hinweise darauf, dass während der Atmung ein Gaswechsel stattfindet, liefert W. Harvey 1628 mit der Beobachtung, dass das Blut bei seiner Passage durch die Lunge in lebenswichtiger Weise verändert wird.[93] J. Mayow zeigt 1643, dass nicht die gesamte durch die Atmung aufgenommene Luft auch in der Lunge verbraucht wird, sondern nur ein bestimmter Teil, den er als *spiritus nitro-aereus* bezeichnet.[94] In der Aufnahme dieses Stoffs (der später ›Sauerstoff‹ genannt wird) sieht Mayow eine Parallele zwischen der Atmung und Vorgängen der Verbrennung. Die tatsächliche Mischung der aufgenommenen Luft mit dem Blut wird in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts nachgewiesen (u.a. durch G.A. Borelli). In Versuchen zur Bluttransfusion erkennt R. Lower die Notwendigkeit der Luft für das Leben von Tieren und erklärt den Unterschied zwischen dem dunklen venösen und dem hellen arteriellen Blut als Ergebnis der Beimischung von Luft.[95] Dass bei der Atmung nicht nur ein Stoff aufgenommen wird, sondern auch ein anderer, der eine tödliche Wirkung auf die Tiere hat, abgegeben wird, zeigt J. Black 1757 (das später so genannte ›Kohlendioxid‹, das Black ›fixed air‹ nennt).[96] Die Isolation des Sauerstoffs gelingt C.W. Scheele und J. Priestley in den 1770er Jahren.[97] Priestley zeigt dabei auch, dass die Veränderung der Luft durch die Atmung über den Gaswechsel von Pflanzen ausgeglichen wird (↑Kreislauf/Stoffkreislauf).

Eine endgültige Aufklärung des Gasaustauschs bei der Atmung leistet A.L. de Lavoisier seit Ende der 1770er Jahre. Experimentell zeigt Lavoisier, dass die Verbrennung mit dem Verbrauch eines Stoffes (Sauerstoff) und der Erzeugung eines anderen (Kohlendioxid) verbunden ist[98] und dass dieser Prozess chemisch analog zur Atmung der Tiere ist[99]. Nachgewiesen ist damit die stoffliche Äquivalenz organischer Grundfunktionen mit anorganischen Prozessen: »la respiration n'est qu'une combustion lente de carbone et d'hydrogène, qui est semblable en tout à celle qui s'opère dans une lampe ou dans une bougie allumée [...] sous ce point de vue, les animaux qui respirent sont de véritables corps combustibles qui brûlent et se consument«.[100] Dass es gerade die Atmung (Respiration) ist, deren chemische Natur Lavoisier aufdeckt, wertet er selbst als einen entscheidenden Schritt auf dem Weg einer mechanistischen Theorie des Lebens. Denn eine chemische Erklärung für den von Gott eingehauchten Lebensatem, dessen Besitz per Definition mit der Lebendigkeit zusammenfällt, bedeutet nicht irgendeine Reduktion neben anderen, sondern stellt einen entscheidenden symbolischen Beitrag zu einer vollständigen kausalen Erklärung des Lebens auf physikalisch-chemischer Grundlage dar. Bei Lavoisier erscheint die mechanistische Biologie damit nicht mehr bloß als Programm, sondern erstmals als experimenteller methodischer Ansatz. In der Historiografie der Biologie wird Lavoisier dann auch gerade dafür gerühmt, nicht nur einen neuen Stoff oder ein neues Phänomen erkannt zu haben, sondern mit seiner quantitativen und experimentellen Methode einen neuen Geist in die Wissenschaft des Lebens eingeführt zu haben.[101]

Als Ort des Verbrauchs des Sauerstoffs, also der Oxidationsprozesse, nimmt Lavoisier die Lunge an; bereits L. Spallanzani bezweifelt dies. Der Nachweis, dass die Oxidation tatsächlich in den Geweben stattfindet, wird von F. Hoppe-Seyler erst 1866 geführt.[102] Bestätigt wird dies durch E. Pflüger, der 1875 in der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäurebildung eine fundamentale Eigenschaft der Zellen aller Lebewesen sieht.[103]

Die Kontrolle der Atmung durch das Nervensystem wird 1812 durch J.J.C. Legallois entdeckt.[104] Bei Wirbeltieren lokalisiert er ein Atemzentrum in der *Medulla oblangata*, dessen Zerstörung den Atemstillstand nach sich zieht. E. Hering und J. Breuer beschreiben die nervöse Kontrolle 1868 als eine »Selbststeuerung der Athmung«[105] (↑Regulation). Die Details der Steuerung, die vom Sauerstoff- und Kohlendioxidgehalt des Bluts abhängt, werden in den folgenden Jahrzehnten geklärt, wobei zunächst das Kohlendioxid in der Luft[106], später eine »saure Substanz« aus dem Muskel[107] für die Regulation verantwortlich gemacht wird.

Die Aufklärung der biochemischen Prozesse der Atmung beginnt mit der Entdeckung der »Histohämatine« durch C.A. McMunn im Jahr 1886.[108] D. Keilin erkennt 1925 die wichtige Bedeutung dieser Substanzen für die Atmung und bezeichnet sie als ***Cytochrome***.[109] Die Beteiligung von Eisenatomen an der Aufnahme des Sauerstoffs in den Zellen, also die Eigenschaft des Eisens als »sauerstoffübertragender Bestandteil des Atmungsferments« weist O. Warburg Mitte der 1920er Jahre nach.[110] Die weiteren Reaktionsschritte des Zitratzyklus (»Krebs-Zyklus«)[111] und der oxidativen Phophorylierung[112] werden seit den 1930er Jahren aufgeklärt. Für den entscheidenden letzten Schritt in der Bildung des energiereichen

ATPs als Produkt der Atmung formuliert P. Mitchell 1961 seine »chemiosmotische Theorie« der membrangebundenen Phosphorylierung, nach der die Phosphorylierung des ADPs über einen Protonengradienten erfolgt, der direkt mit der Oxidation verbunden ist.[113]

Weil das Atmen der Pflanzen nicht so sichtbar ist wie das der Tiere, sind sie vielfach über das Kriterium des Atmens von den Lebewesen ausgeschlossen worden – obwohl sie doch tatsächlich atmen. Die Atmung bei Pflanzen wird seit Ende des 18. Jahrhunderts näher analysiert. J. Ingenhousz stellt 1780 fest, dass grüne Pflanzen im Dunkeln ebenso wie Tiere Kohlendioxid abgeben.[114] T. de Saussure bestätigt diese Beobachtung 1804 und schreibt den Pflanzen im Dunkeln mit einer Sauerstoffaufnahme und Kohlendioxidabgabe den gleichen Gaswechsel zu wie den Tieren.[115] Weil die Atmung aber von der Assimilation am Tage überlagert ist, bleibt die Atmung bei Pflanzen bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts umstritten. H.R.J. Dutrochet weist in den 1830er Jahren zwar nach, dass auch die Pflanzen atmen wie die Tiere.[116] Aber noch J. von Liebig spricht den Pflanzen 1840 eine Atmung ganz ab.[117] Erst mit der präzisen Unterscheidung der Prozesse von Atmung und Assimilation durch J. Sachs in den 1860er Jahren wird die Lehre von der Atmung der Pflanzen allgemein akzeptiert.[118]

Nahrungskette

Das Wort ›Nahrungskette‹ erscheint im zweiten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts im Kontext von mikroskopischen Untersuchungen des Planktons im Süßwasser. Eingeführt wird der entsprechende englische Ausdruck wohl von J.G. Kerr in einem Vortrag über Plankton aus dem Jahr 1914 (»each food-fish is dependent upon a food-chain; the organisms forming any link of the chain supporting those of the next link and being themselves dependent upon the next link in the other direction, while the chain ends in the physical conditions of the sea-water«[119]). D.J. Scourfield gebraucht den Ausdruck 1918 in Erläuterungen zu einer Londoner Ausstellung über das Teichleben (»pond-life«), die von Mitgliedern der ›Royal Microscopical Society‹ und des ›Quekett Microscopical Club‹ organisiert wird (»there was the problem of what might be called the food-chain which existed in ponds, lakes, and other fresh waters, extending from the lowest algæ up to the fishes«[120]). Vor diesen ökologischen Verwendungen ist die Formulierung vereinzelt im physiologischen Kontext in Gebrauch (Starling 1912: »food chain«).[121] In den 1920er Jahren etabliert sie sich in der ökologischen Literatur (Herdman 1920: »food-chain«).[122]

Allgemein bekannt wird das Konzept durch seine Verwendung im Sinne eines ökologischen Prinzips in C. Eltons Einführung in die Tierökologie aus dem Jahr 1927.[123] Elton definiert Nahrungsketten als Ketten von Tieren, die über ihre Nahrung zusammengeschlossen sind (»chains of animals linked together by food«).[124] Nach Elton kommt unter den verschiedenen Arten der Beziehung von Organismen zueinander den Ernährungsbeziehungen eine zentrale Bedeutung zu: »The primary driving force of all animals is the necessity of finding the right kind of food and enough of it. Food is the burning question in animal society, and the whole structure and activities of the community are dependent upon questions of food supply«.[125] In der modernen Ökologie hat diese Auffassung dazu geführt, dass Beziehungssysteme von Organismen in erster Linie auf der Grundlage von Ernährungsbeziehungen untersucht werden.

Nahrungsketten werden schon seit langem beschrieben. Als einer der ersten in dieser Hinsicht gilt der arabische Universalgelehrte al-Ǧāhiz aus dem 9. Jahrhundert, der in seinem ›Buch der Tiere‹ verschiedene Nahrungsketten angibt, ohne jedoch über das allgemeine Konzept zu verfügen.[126] Frühe Vorläufer der Idee finden sich vermehrt seit Ende des 17. Jahrhunderts, z.B. bei A. van Leeuwenhoek für wasserlebende Organismen[127], Shaftesbury (mit dem Begriff eines Systems der Natur aufgrund der Nahrungsabhängigkeit von Organismen)[128] und W. Derham[129]. Immer noch mehr spekulativ als tatsächlich empirisch nachgewiesen, beschreibt C. von Linné 1749 eine Nahrungskette, die von Pflanzen über Blattläuse, Fliegen, Raubfliegen, Libellen, Spinnen zu Sperlingen und schließlich Raubvögeln führt.[130]

Die Iteration von Ernährungsbeziehungen zwischen Organismen kann zu unerwarteten Ursache-Wirkungs-Zusammenhängen über eine Kettenreaktion führen, wie das Beispiel der von C. Darwin 1859 aufgestellten Katzen-Klee-Kette zeigt: »humble bees alone visit the common red clover (Trifolium pratense), as other bees cannot reach the nectar. Hence I have very little doubt, that if the whole genus of humble-bees became extinct or very rare in England, the heartsease and red clover would become very rare, or wholly disappear. The number of humble-bees in any district depends in a great degree on the number of field-mice, which destroy their combs and nests [...] Now the number of mice is largeley dependent, as every one knows, on the number of cats [...] Hence it is quite credible that the presence of a feline animal in large numbers in a district might determine, through

the intervention first of mice and then of bees, the frequency of certain flowers in that district«.[131]

Zu einem ökologischen Konzept wird die Vorstellung einer Nahrungskette aber erst am Ende des 19. Jahrhunderts. Dies erfolgt, insofern Nahrungsketten in ökologische Theorien integriert werden, insbesondere in Analysen zur Produktivität von Ökosystemen. C.G. Semper beschreibt 1880 einen pyramidenförmigen Aufbau der Nahrungskette in einer Gemeinschaft mit einer großen Anzahl von Produzenten an der Basis und nur wenigen Endkonsumenten an der Spitze. Er begründet diese Verhältnisse damit, dass die Umsetzung der Pflanzenteile »in das Fleisch der Pflanzenfresser mit einem gewissen Verlust an Masse selbst verbunden« ist, und zwar aufgrund der Umwandlung eines Teils der Energie in Wärme und Bewegung durch die Tiere.[132] In einem Beispiel Sempers können auf einem Areal mit 1000 Produzenten (Pflanzen) nur 100 Primärkonsumenten (pflanzenfressende Tiere) und 10 Sekundärkonsumenten (karnivore Tiere) leben. Semper begründet damit eine Vorstellung, die später als ein ökologisches Gesetz bekannt wird (↑Ökologie: Tab. 201). Eine eindeutige Hierarchiesierung nach Stellung in der Nahrungskette von primärer, sekundärer und tertiärer Nahrung (für den Menschen) nimmt A.J. Lotka 1925 vor (»Primary, Secondary and Tertiary Foods«).[133] Lotka weist auch auf die notwendige Erweiterung der Nahrungskette zu einem geschlossenen Beziehungskreislauf hin (↑Ökosystem), behandelt dann aber selbst lediglich die Kreisläufe der chemischen Elemente (↑Kreislauf: Abb. 251).

Im 20. Jahrhundert ist das Bild eines pyramidenförmigen Aufbaus der Nahrungsketten v.a. mit dem Namen C. Elton verbunden (»Elton's ›pyramid of numbers‹«).[134] Elton beschreibt die Nahrungskette 1927 als eine Pyramide in quantitativer Hinsicht (»pyramid of numbers«).[135] In den 1940er Jahren werden Nahrungsketten in Ökosystemen mit dem produktionsbiologischen Konzept der ***trophischen Ebenen*** verbunden (Lindeman 1942: »trophic levels«[136]; Hutchinson 1942: »food-cycle level«[137]) (vgl. Abb. 119). Eine trophische Ebene bildet dabei eine aus Organismen sehr unterschiedlicher Arten bestehende Stufe der Nahrungskette in einem Ökosystem (z.B. die Produzenten oder Primärkonsumenten). In diesem Sinne grenzt bereits H. Lohmann 1908 Trophiestufen aufgrund von Größenklassen von Organismen im Meer ab (vgl. Abb. 115).[138]

Ausführlich analysiert werden die Nahrungsbeziehungen anhand von *Nahrungsnetzen*, die inzwischen für eine Vielzahl von Ökosystemen beschrieben sind (s.u.). In einem Nahrungsnetz, in dem die Ernährungsbeziehungen einer Biozönose wiedergegeben sind, lassen sich jeweils verschiedene Nahrungsketten mit z.T. unterschiedlicher Länge feststellen. Eine Nahrungskette ist dabei von einer anderen dadurch unterschieden, dass in ihr mindestens eine trophische Stufe verschieden ist (z.B. zwei verschiedene Arten von »Endkonsumenten«). Eine Untersuchung von Nahrungsnetzen aus 200 Biozönosen von verschiedenen Habitaten und mit sehr unterschiedlichen Artenanzahlen ergab eine erstaunliche Konstanz eines bestimmten Musters.[139] So liegt der Modalwert (der häufigste Wert) der Länge einer Nahrungskette fast in jedem Nahrungsnetz bei drei oder vier Gliedern. Die Nahrungsketten in einem Ökosystem sind damit also deutlich kürzer als die Beziehungsketten zwischen den Teilen in einem Organismus, die sehr viel mehr Glieder umfassen, wobei die Glieder außerdem weniger durch andere substituiert werden können.

In ökologischen Nahrungsnetzen (d.h. in ↑Biozönosen) stehen die verschiedenen Glieder der Nahrungsketten außerdem in einem festen Häufigkeitsverhältnis zueinander: Die relative Artenanzahl von Endkonsumenten (Organismen, die keine Räuber haben), intermediären Arten (bestehend aus Organismen, die sowohl Räuber haben als auch Beute machen) und basalen Arten (bestehend aus Organismen, die keine Beute machen, also Produzenten) ist in den verschiedensten Nahrungsnetzen konstant, und zwar etwa im Verhältnis von 30% : 50% : 20%. Auch der relative Anteil an trophischen Verbindungen zwischen den einzelnen Gruppen ist konstant: Je etwa 30% der Beziehungen bestehen zwischen den Paaren aus basalen und intermediären, intermediären und intermediären sowie intermediären und Endkonsumenten-Arten; die restlichen 10% der Beziehungen bestehen zwischen den basalen Arten und den Endkonsumenten.

Als Grund für die relative Kürze der Nahrungsketten (und auch für die relativ geringe Vernetzung der Glieder) gilt die Instabilität der langen (und stark vernetzten) ökologischen Systeme.[140] Als stabiler in Modellierungen erweisen sich auch solche Systeme, die eine geringe Interaktionsstärke zwischen den beteiligten Arten aufweisen, d.h. bei denen eine niedrige Wahrscheinlichkeit des Konsums eines Organismus einer Art durch einen Organismus einer bestimmten anderen Art besteht.[141]

Kritisiert wird das Konzept der Nahrungskette, weil sie eine Eindeutigkeit der Beziehungen suggerieren, die in der Natur nicht immer vorliegt. So wechseln viele Organismen einer Art im Laufe ihres Lebens die Stellung in der Nahrungskette: Als Jugendformen können sie die Beute von Organismen

1. Zelle	unter 100 cμ Volumen	47 000 000 Individuen	= 5 %	Dominierende Arten:
2. „	100—1 000 cμ Volumen	930 000 000 „	= 93 %	(hierher: Pontosphaera, nackte Chrysomonadinen, Sceletonema, Rhodomonas, Chaetoceras, Exuviaella, Gymnodinium kl., Eutreptia, *Thalassiothrix nit.*)
3. „	1 000—10 000 cμ Volumen	15 000 000 „	= 1,5 %	(„ Heterocapsa, *Thalassiosira baltica, Glenodinium bipes, Rhizosolenia setigera*)
4. „	10 000—100 000 cμ Volumen	5 600 000 „	= 0,5 %	(„ Prorocentrum, *Cerat. fusus, Dinophysis acuta*)
5. „	100 000—1 000 000 cμ Volumen	1 500 000 „	= 0,1 %	(„ *Cerat. tripos baltic.*, typ.)

Größenstufen	Protozoen	Metazoen	Einige Vertreter der Stufen
1. 1 — 100 cμ	3 000 000 Ind. (2 Form.)	—	*Calycomon. gracil.*
2. 100 — 1 000 cμ	11 300 000 „ (4 „)	—	Nackte Monadinen.
3. 1 000 — 10 000 cμ	2 200 000 „ (6 „)	—	*Ebria, Tintinnopsis beroid., Tint. steenstr.*
4. 10 000 — 100 000 cμ	1 600 000 „ (13 „)	—	*Laboea conica, Tint. acum., subulat.*
5. 100 000 — 1 000 000 cμ	3 000 „ (2 „)	92 000 Ind.[1] (8 Form.)	*Tintinnopsis helix*, Didin., Eier v. Copepod.
6. 1 000 000 — 10 000 000 cμ	—	82 000 „ (15 „)	Naupl. und erw. Copepoden von Oithona.
7. 10 000 000 — 100 000 000 cμ	—	10 000 „ (13 „)	Podon, Evadne, erw. Copepd. v. Centropages.
8. 100 000 000 — 1 000 000 000 cμ	—	40 „ (3 „)	Sagitten.

Abb. 115. Größenstufen von Organismen im Meer. Oben Pflanzen (Algen), unten Tiere. Angegeben ist das Zellvolumen in Kubikmikrometern (cμ) und die Anzahl von Individuen in 100 l Meerwasser (aus Lohmann, H (1908). Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, N.F. 10, 129-370: 330).

anderer Arten werden, die wiederum ihnen in den Erwachsenenformen als Nahrung dient.[142]

Die Analyse von Gemeinschaften über Nahrungsketten beinhaltet daneben eine weitere erhebliche Einschränkung: Es wird nicht die gesamte Biozönose untersucht, sondern stets nur ein Ausschnitt, denn sonst würde es sich nicht um eine Kette, sondern einen Kreislauf handeln. Indem die Beziehungen der Arten jeweils bei einem »Endkonsumenten« aufhören, wird der Beitrag der Zersetzer (»Destruenten« oder »Reduzenten«; ↑Rolle, ökologische) zur Organisation des Systems systematisch unterschlagen. Schon A. Thienemann bemerkt 1926, dass eine Biozönose streng genommen keine »Endkonsumenten« enthält: »Für die theoretische Limnologie gibt es keine ›Endkonsumenten‹ in diesem Sinne, für sie ist der Stoffwechsel ein ›Kreislauf‹!«.[143] Thienemann hält die Rede von Endkonsumenten allein für die angewandte Ökologie, d.h. in seinem Zusammenhang die Fischereibiologie, für berechtigt. Die häufige Fixierung auf *Ketten* trophischer Beziehungen rührt offenbar daher, dass lediglich die Interaktion von *lebenden* Organismen berücksichtigt wird, die Zersetzung eines Organismus nach seinem Tod aber nicht mit einbezogen wird. Daher können Autoren, die Nahrungsnetze als Ketten untersuchen, auch lapidar bemerken, dass Kreisläufe in diesem Sinne selten sind (»cycles are rare«[144]); Räuber fressen sich eben selten gegenseitig auf.

Die fehlende Beachtung der Zersetzer in den Nahrungsketten zieht es außerdem nach sich, dass eine Begrenzung des Nahrungsnetzes, also der untersuchten Gemeinschaft, sehr schwierig wird. Dies wird häufig auch eingestanden und als unvermeidlich konstatiert (»apparently arbitrary nature of the boundaries«[145]). Eine definierte Grenze eines Nahrungsnetzes kann sich durch die Berücksichtigung der Zersetzer ergeben, weil sich die Ketten mit ihnen zu geschlossenen Kreisläufen formieren. Erst durch diese Schließung wird die Beziehung der Organismen zueinander zu einem System oder einer Organisation höherer Ordnung (einem ↑Ökosystem), in dem die Organismen als Glieder in einem Beziehungskreislauf fungieren. In diesem Kreislauf sind die Organismen Teile eines Ganzen; sie sind wechselseitig aufeinander bezogen und voneinander abhängig. Werden die Nahrungsnetze dagegen als Nahrungsketten analysiert, dann stellen die Ernährungsbeziehungen in einem Ökosystem kaum mehr als die addierten Umweltbeziehungen

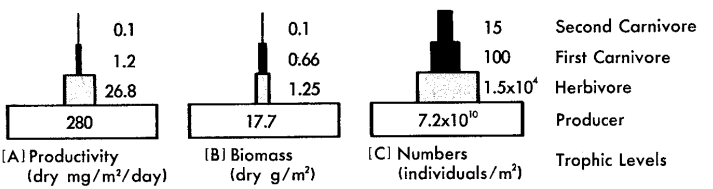


Abb. 116. Vergleich der Verteilung von Produktivität, Biomasse und Individuenanzahl über die trophischen Ebenen eines flachen experimentellen Teichs mit geringem Nährstoffgehalt. Die Produktivität wurde aus der Rate der Phosphoraufnahme geschätzt. Der Darstellung der Individuenanzahl liegt ein logarithmischer Maßstab zugrunde (aus Whittaker, R.H. (1970). Communities and Ecosystems: 95).

von Organismen verschiedener Arten dar. Insofern bildet ›Nahrungskette‹ eher ein ethologisches als ein ökologisches Konzept.

Nahrungsnetz

Der Terminus ›Nahrungsnetz‹ wird vereinzelt bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts verwendet (Allee 1932: »food web«), erscheint jedoch erst in der zweiten Hälfte häufiger.[146]

Die Metapher des Netzes wird aber bereits seit langem auf die Ernährungsbeziehungen zwischen Organismen bezogen. Im Sinne der Vorstellung einer Ökonomie der Natur (↑Ökologie) wird im 18. Jahrhundert das Bild eines großen ökologischen Netzes entwickelt. C. von Linné spricht 1749 von der wechselseitigen *Vernetzung* (»nexu inter se«)[147], ein Anhänger von ihm, der Theologe J. Bruckner, 1768 von einem kontinuierlichen *Netz des Lebens* (»one continued web of life«[148], in Bezug auf Insektenschwärme; »a complete whole, which supports itself by the reciprocal balance of its parts«[149], in Bezug auf eine ökologische Gemeinschaft). Auch im 19. Jahrhundert erscheint das Bild wieder, so bei G. Cuvier, der die organische Natur 1828 als ein »immenses Netz« beschreibt (»cet immense réseau qui constitue la nature organisée«).[150] Ebenso C. Darwins Rede von einem ›Netz des Lebens‹, das auch auf Ernährungsbeziehungen rekurriert, ist hier anzuführen (»web of life«; »web of complex relations«).[151]

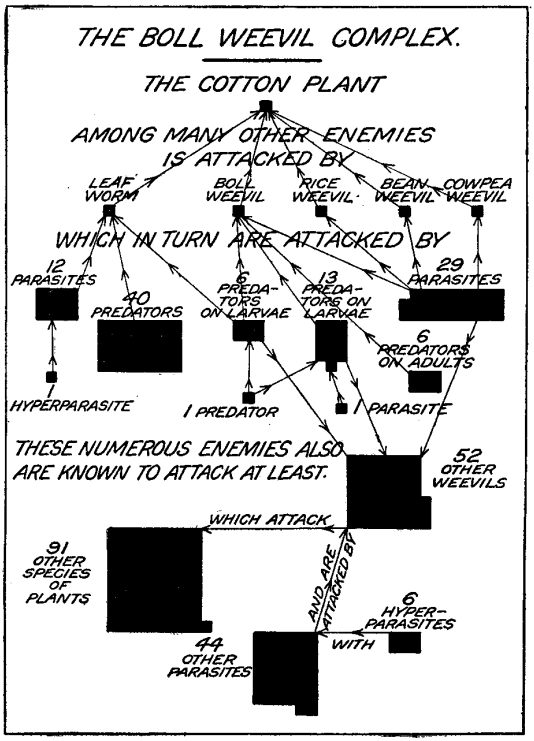


Abb. 117. Eine der ersten Darstellungen eines Nahrungsnetzes: das Nahrungsnetz der Tiere, die mit der Baumwollpflanze verbunden sind (aus Pierce, WD, Cushman, R. A. & Hood, C. E. (1912). The Insect Enemies of the Cotton Boll Weevil. US Dep. Agric. Bur. Entomol. Bull, 100: 44).

Bevor sich der knappe Begriff ›Nahrungsnetz‹ etabliert, sind in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts andere Ausdrücke in Gebrauch: K. Friederichs bezeichnet die netzartigen Abhängigkeiten zwischen den Organismen einer Biozönose 1930 als ***biozönotischen Konnex***. Er beschreibt diesen als einen »Lebensverein« aus Wesen, »die durch greifbare, wenn auch zum Teil nur indirekte Beziehungen miteinander verbunden sind«.[152] Auch die Beziehungen selbst zwischen den Tieren und Pflanzen sowie untereinander, seien sie inter- oder intraspezifisch, nennt Friederichs einen »biocönotischen Konnex« (»Vergesellschaftung, Sexualbeziehungen, Brutpflege, Konkurrenz, Kannibalismus und selbst Parasitismus«).[153] Der Terminus wird später zwar von W. Tischler aufgegriffen[154], danach aber kaum noch verwendet.

Die Daten von mehreren Hundert Nahrungsnetzen sind inzwischen in einer Datenbank erfasst.[155] Ihre statistische Auswertung erbrachte eine Reihe von Regelmäßigkeiten (s.o.; vgl. Tab. 59).[156] Im Mittelpunkt der theoretischen Analysen stehen vielfach mathematische Untersuchungen zur Stabilität der Nahrungsnetze.[157]

Nahrungskreislauf

Außerhalb des engeren ökologischen Kontexts erscheint der Ausdruck im Englischen bereits Ende des 19. Jahrhunderts (Aveling 1881: »Food Cycle«: »The mineral kingdom is the food supplier to the vegetable kingdom«).[158] Als ökologischer Terminus wird er ebenso wie ›Nahrungskette‹ aber erst in den frühen 1920er Jahren eingeführt. Er taucht zunächst im Zusammenhang mit der Analyse arktischer Ökosysteme auf (Summerhayes & Elton 1923: »food cycle«[159]). Der Süßwasserökologe A. Thienemann benutzt ihn 1926 im Deutschen[160]; davon ausgehend wird er fest in die Theorie trophisch-ökologischer Systeme integriert[161]. C. Elton versteht unter einem Nahrungskreislauf (»food-cycle«) 1927 etwas unscharf die Summe aller Nahrungsketten in einer Gemeinschaft (»all the food chains in a community«).[162]

Die ältere Geschichte des Konzeptes ist mit den Theorien von *Stoffkreisläufen* auf der Erde verbunden, wie sie seit Mitte des 19. Jahrhunderts

entwickelt werden (↑Kreislauf/biogeochemischer Kreislauf). Im Gegensatz zu den biogeochemischen Kreisläufen, die globale Verhältnisse beschreiben, wird ein Nahrungskreislauf aber meist für eine Biozönose oder genauer ein Ökosystem (weil auch die anorganischen Depots häufig integriert sind) angegeben.

Seit Ende des 19. Jahrhunderts ist die Vorstellung des Nahrungskreislaufs fest in der Limnologie etabliert. So liefert F. Hoppe-Seyler 1895 eine Beschreibung des Nährstoffkreislaufs im Bodensee.[163] Der Schweizer Limnologe A. Forel bezieht das Konzept des Kreislaufs 1904 auf die Zirkulation von Stoffen in einem See (»la circulation de la matière organique«).[164] Dieser Kreislauf besteht nach Forel in einer periodisch wechselnden Integration der organischen Stoffe in drei Typen von Reservoiren: den im Wasser gelösten organischen Stoffen, den verwesenden toten Organismen und den lebenden Organismen. In Forels Beschreibung handelt es sich also nicht eigentlich um einen Kreislauf von Ernährungsbeziehungen. Auch die von G. Alsterberg 1924 dargestellte »Nahrungszirkulation« besteht in erster Linie in einem räumlichen Kreisen von Stoffen von der Oberfläche zum Grund des Gewässers, nicht dagegen in einem Muster zyklischer Beziehungen der Ernährung von Organismen.[165]

Thienemann diskutiert das Konzept des Nahrungskreislaufs ausgehend von seinem Diktum: »Für die theoretische Hydrobiologie gibt es keine Endproduktion« im Sinne der Fischereiwirtschaft (s.o.).[166] Denn jede Produktion von organischem Material werde im System selbst wieder verwertet, so dass das System insgesamt einen Kreislauf bilde. Die in der Endproduktion der Fischereiwirtschaft, d.h. bei den Fischen, gebundenen Nährstoffe werden in ökologischer Perspektive durch deren Zersetzung dem System wieder zugeführt und dienen anderen Organismen als Nahrung. Diese Verhältnisse macht Thienemann anhand einer Grafik deutlich (vgl. Abb. 118).

In den meisten Fällen besteht ein Nahrungskreislauf nicht allein aus Ernährungsbeziehungen im Sinne des Fressens eines Organismus durch einen anderen (sie sind also keine Fress- oder *Ernährungskreisläufe*): Die zersetzenden Organismen (u.a. die Bakterien und andere Mikroorganismen) werden von den autotrophen Organismen nicht selbst gefressen, sondern es werden allein die von ihnen freigesetzten Nährstoffe aufgenommen (genau genommen handelt es sich also in den meisten Fällen um einen *Nährstoffkreislauf*). Die Analyse von Nahrungsnetzen zeigt, dass wirkliche Fresskreisläufe selten sind (»cycles are rare«; s.o.).

Es wird als ein besonderer Vorzug des Konzepts des Nahrungskreislaufs gegenüber dem der Nahrungskette empfunden, dass in ersterem die Nah-

1. Ernährungszyklen sind selten.
Ernährungsbeziehungen, bei denen die Organismen einer Art solche Organismen anderer Arten fressen, die direkt oder vermittelt über andere Arten, wiederum die erste Art fressen, sind selten (dabei sind die über die Zersetzer laufenden Zyklen nicht berücksichtigt).

2. Das Verhältnis zwischen den Artenzahlen von Organismen auf verschiedenen Positionen innerhalb eines Netzes ist über verschiedene Netze hinweg konstant.
Das durchschnittliche Verhältnis in der Artenzahl von Spitzenräubern zu intermediären Organismen und zu basalen Organismen ist über verschiedene Netze hinweg konstant, wenn auch mit hoher Varianz.

3. Das Verhältnis der Anzahl trophischer Verbindungen zwischen Organismen auf verschiedenen Positionen innerhalb eines Netzes ist über verschiedene Netze hinweg konstant.
Das Verhältnis der Anzahl trophischer Verbindungen zwischen Spitzenräubern und intermediären Organismen, intermediären Organismen untereinander, intermediären Organismen mit basalen Organismen und Spitzenräubern zu basalen Organismen ist ebenfalls weitgehend konstant.

4. Die Bindungsdichte ist weitgehend konstant über verschiedene Netze.
Die Anzahl von trophischen Beziehungen pro Art liegt (v.a. für kleine Netze) weitgehend konstant bei 2.

5. Die modale Anzahl von trophischen Ebenen eines Netzes ist über verschiedene Netze hinweg weitgehend konstant.
Die häufigste Länge von Nahrungsketten innerhalb eines Netzes liegt bei 3 bis 4 Gliedern.

6. Omnivorie ist meist selten.
Die meisten Organismen sind hinsichtlich ihrer Nahrung spezialisiert.

7. Kompartimente verlaufen entlang der Habitatgrenze.
Trophische Kompartimente innerhalb eines Habitats sind selten.

8. Mit höherer Stellung in der Nahrungskette eines Organismus nimmt die Anzahl an Räuberarten ab und die Anzahl der Beutearten zu.
Spitzenräuber haben eine größere Anzahl von Beutearten und weniger Feinde als intermediäre Arten.

Tab. 59. Regelmäßig auftretende Eigenschaften von Nahrungsnetzen (nach Pimm, S., Lawton, J.H. & Cohen, J.E. (1991). Food web patterns and their consequences. Nature 350, 669-674: 672).

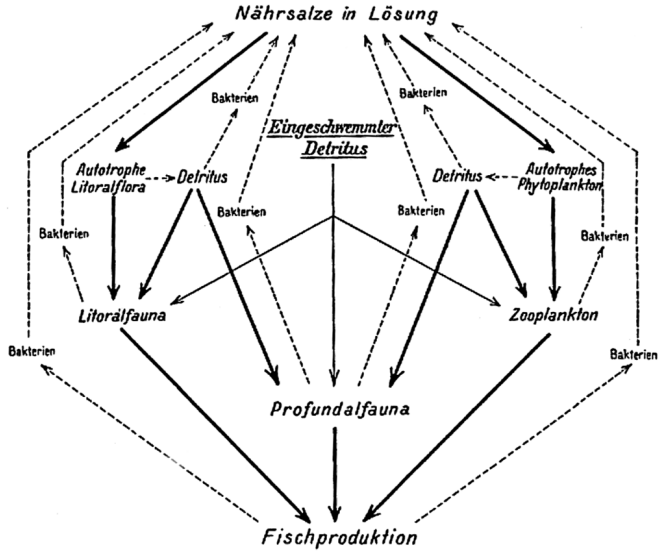


Abb. 118. Nahrungskreislauf in einem See. Die ausgezogenen Linien repräsentieren den Aufbau organischer Substanzen, die gestrichelte Linien deren Abbau. Die linke Seite betrifft den Kreislauf im Uferbereich (Litoral), die rechte den im offenen Wasserbereich (Plankton). Die Beziehungen ergeben ein Wirkungsgefüge von sich wechselseitig beeinflussenden Organismen und abiotschen Substanzen (aus Thienemann, A. (1926). Der Nahrungskreislauf im Wasser. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 31, 29-79: 57).

rungsbeziehungen zwischen den Organismen in die Stoffumsätze in der nichtlebendigen Natur integriert sind.[167] Nahrungskreisläufe sind also ausgehend von den chemischen Stoffen konzipiert, während Nahrungsketten die biologischen Prozesse der Ernährungsbeziehungen zugrunde legen. Von besonderer theoretischer Bedeutung ist das Konzept eines Nahrungskreislaufs, weil es im Gegensatz zu den linearen, einseitigen Abhängigkeiten in einer Nahrungskette die Abgrenzung eines ökologischen Systems ermöglicht (s.o.).

Detaillierte empirische Untersuchungen von Nahrungskreisläufen erfolgen beispielhaft für einzelne Systeme seit den 1960er Jahren. In Mitteleuropa liegen besonders viele Daten für den Buchenwald vor, die potenzielle natürliche Vegetation vieler Standorte. Die Untersuchungen von Probeflächen im Solling im Rahmen des deutschen Beitrages zum ›Internationalen Biologischen Programm‹ (↑Ökologie) ergaben zunächst folgende Artenverteilung für einen Standort eines Hainsimsen-Buchenwaldes: Den 26 Arten höherer Pflanzen, 20 Moosarten, 11 Flechtenarten und einigen wenigen Algenarten auf der Seite der Produzenten stehen geschätzte 1500-1800 Tierarten, mindestens 70 Pilzarten und eine unbestimmte Artenzahl von Mikroorganismen (Bakterien und Einzeller) als Konsumenten und Reduzenten gegenüber. Im Hinblick auf die Biomasse dominiert die Buche mit 31 kg/m² (mit einer Produktivität von 1 kg/m² im Jahr, davon 1/3 Blätter) gegenüber etwa 10 g/m² (!) an Trockenmasse der Tiere (davon etwa 3 g/m² Insekten und nur 10 mg/m² Vögel und noch weniger Säugetiere) und ca. 30-100 g/m² an Trockenmasse von Bakterien und Pilzen (in einem Verhältnis von 1:2). Eine Analyse des Energieflusses zeigt, dass nur 0,5% der Netto-Primärproduktion der Pflanzen direkt durch Tiere (Phytophage) konsumiert wird (aber doch 5% der Blätter). Und auch von den restlichen 99,5% an toter organischer Substanz werden von den Tieren nur 12% gefressen (Saprophage). Die Hauptleistung (87,5%) der Zersetzung und Mineralisierung der organischen Substanz liegt bei den Pilzen, Bakterien und anderen Mikroorganismen (Einzellern) (↑Rolle, ökologische: Abb. 440).[168]

Zur Bezeichnung der Effektivität, mit der auf der trophischen Ebene der Konsumenten die verfügbare Produktivität auf der Ebene der Produzenten aufgenommen wird, ist seit dem 19. Jahrhundert der Terminus ***Konsumptionsrate*** in Gebrauch. H. Spencer verwendet ihn 1867 in Bezug auf den geringen Anteil der von Blattläusen verzehrten Pflanzenmasse relativ zu der zur Verfügung stehenden (»a very low rate of consumption«[169]). Zu einer quantitativ bestimmten Messgröße entwickelt sich der Terminus aber erst im 20. Jahrhundert (Clarke, Edmondson & Ricker 1946: »rate of consumption«[170]; auch »consumption efficiency«[171]). Auf Grasländern kann die Konsumptionseffizienz bei 10% liegen, im aquatischen Bereich sogar bei bis zu 40%.[172]

In diesem artenreichen Gefüge verhalten sich viele Organismen in ihrer Nahrungswahl opportunistisch, das Beziehungssystem der Organismen lässt sich also nicht immer an konstanten Artbeziehungen festmachen: Es ist nicht immer das Reh, das die Triebe der Buche frisst, manchmal ist es auch der Buchfink und manchmal einer der vielen anderen Bewohner des Waldes – aber die Masse der Produktion eines Baumes stirbt doch ab, ohne dass ein Tier sie konsumiert hat. Es sind also nur vorübergehend bestehende, episodische Nahrungskreisläufe, die sich formulieren lassen: Dieser Buchentrieb wird von diesem Reh gefressen, das wiederum Opfer dieses Wolfes

wird, dessen Verdauungsprodukte wieder jener Buche zur Ernährung dienen (eine quantitativ bedeutsamere Kette hätte allerdings folgende Namen *Fagus – Phyllobius – Coelotes – Sorex*).

Weil der Hauptumsatz der Stoffe nicht durch die Tiere erfolgt, sind diese offenbar für den Erhalt des Systems von nur geringer Bedeutung. Das »Minimalökosystem« des Buchenwaldes besteht lediglich aus der Buche als dem Produzenten und den Pilzen und Bakterien als Reduzenten. Die Tiere (Konsumenten) lassen sich zwar in trophische Gruppen einteilen, etwa in die Blattfresser, Wurzelfresser, Saftsauger, Tierfresser und Zersetzer, aber innerhalb dieser Gruppen sind sie meist sehr generalistisch: Eine Spinne frisst so gut wie alles, was in einem bestimmten Bereich der Körpergröße liegt und sich bewegt. Die tatsächlichen Beziehungskreisläufe, formuliert auf einer taxonomischen Ebene, sind also durch die umfassende Substituierbarkeit ihrer Komponenten durch andere ausgezeichnet. Der Beitrag fast jeder Art zum Funktionieren des Ökosystems ist durch den vieler anderer Arten zu ersetzen. Nur wenige Arten sind so zentral, dass mit ihrer Entfernung das ganze System zusammenbrechen würde (»Schlüsselarten«; ↑Biozönose).

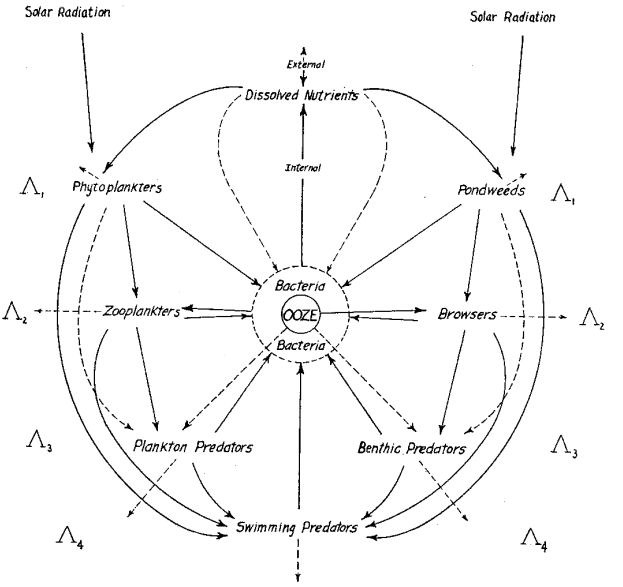


Abb. 119. Der Nahrungskreislauf (»food-cycle«) mit trophischen Ebenen in einem Gewässer, links im freien Wasser, rechts auf dem Boden des Gewässers. Durch die Anordnung der Folge der Konsumenten in einer klaren Hierarchie und die Hinzufügung des Sonnenlichts als Energiespender unterscheidet sich dieses Diagramm von Thiemanns (aus Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-417: 401; die gleiche Grafik ohne die Symbole für die trophischen Ebenen und ohne die Pfeile für die Sonneneinstrahlung in Lindeman, R.L. (1941). Seasonal food-cycle dynamics in a senescent lake. Amer. Midl. Nat. 26, 636-673: 637).

In anderen Ökosystemen ist der Anteil der von Tieren verzehrten pflanzlichen Produktion höher: für Grasländer werden Werte von ca. 25% gemessen, für aquatische Systeme um die 50%. Real existierende Minimalökosysteme mit Nahrungskreisläufen von Organismen aus nur zwei Arten finden sich in klimatisch extremen Standorten. Beispiele für solche Systeme sind die Assoziationen von Algen, Pilzen und Bakterien, die in den interstitiellen Räumen von porösen Steinen in der Antarktis leben (»cryptoendolithische Gemeinschaften«). Eine Gemeinschaft dieses Typs besteht nur aus der Grünalgenart *Hemichloris antarctica* und einer für die Dekomposition verantwortlichen heterotrophen Bakterienart.[173] Eine ähnliche funktionale Geschlossenheit eines Nahrungskreislaufs aus nur wenigen Arten liegt bei den einheimischen Flechtenassoziationen vor, die sich aus je einem Vertreter einer Algenart und einer Pilzart zusammensetzen. Hier versorgen die Algen die Pilze mit Nährstoffen, die sie über die Photosynthese gebildet haben, während die Pilze umgekehrt die Algen vor Hitze, Austrocknung und zu starker Bestrahlung schützen und sie mit Wasser und Mineralstoffen versorgen. Weil sie sich aus jeweils vielen Algen- und Pilzindividuen zusammensetzen, können diese Systeme als kleine Ökosysteme und nicht nur als Symbiosen angesehen werden.

Nachweise

1 Vgl. DWB, Bd. 8 (1999).
2 Vgl. Heuermann, G. (1755). Physiologie, Theil 4, worinn die Lehre von der Ernährung, Absonderung des Urins, Erzeugung, Empfängniß, Tragung und Geburt eines Menschen [...] abgehandelt werden; Sind, J. B. von (1769). Gründlicher Unterricht von der Pferdezucht und Anlegung der Gestütte [...] nebst einigen Beobachtungen, die bey Ernährung der trächtigen Stutten und bey Erziehung der Fohlen angewendet werden sollen; Kemme, J.C. (1778). Zweifel und Erinnerungen wider die Lehre der Aerzte von der Ernährung der festen Theile; Ingen-Housz, J. (1798). Über Ernährung der Pflanzen und Fruchtbarkeit des Bodens.
3 L. Iunius Moderatus Columella (1. Jh.). Res rustica: lib. 3, cap. 13, pag. 228.
4 Thomas von Aquin (1256). Scripta super libros sententiarum: lib. 2, d. 30, q. 2, a. 1 co und passim; ders. (1266-73). Summa theologiae: I, q. 97, a. 3, arg. 2; III, q. 13, a. 3 s.c.; später: Fernel, J. (1542). De naturali parte medicinae. In: Universa medicina (Frankfurt 1567); Scaliger, J.C. (1556/66). In libros de planti, Aristoteli inscriptos, comentarii: 121, 1 C-D.
5 Plautus, Mercator 509.
6 Horaz, Sermones 2, 4, 40; Ovid, Metamorphoses 15, 413.
7 Plinius, Natualis historia 9, 2.
8 Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 278.
9 Aristoteles, De an. 415a23ff.; De part. anim. 655b29ff.; De gen. anim. 740b36ff.; vgl. Althoff, J. (1997). Aristoteles' Vorstellung von der Ernährung der Lebewesen. In: Kullmann, W. & Föllinger, S. (Hg.). Aristotelische Biologie, 351-364.
10 Aristoteles, De an. 414b.
11 a.a.O.: 435b.
12 Aristoteles, De part. anim. 650a2ff.; De somno et vigilia 456b2ff.; De respiratione 480a2ff.
13 Aristoteles, De part. anim. 668a13ff.
14 Aristoteles, De gen. anim. 724b26; 725a3.
15 Alexander von Aphrodisias (um 200). De anima (Supplementum Aristotelicum, vol. II, pars I, Berlin 1887): 1, 118.
16 Vgl. Haarbrücker, T. (1850-51). Abu-'l-Fath' Muh'ammad asch-Schahrastâni's Religionspartheien und Philosophen-Schulen [6. Jh.], 2 Theile: II, 149; Schneider, A. (1903). Die Psychologie Alberts des Großen: 53.
17 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: 12, 16; 16, 49; 85.
18 a.a.O.: 1, 478; 602.
19 Descartes, R. (1644). Principia philosophiae (Œuvres, Bd. VIII, 1-348): 314f. (IV, 187).
20 Descartes, R. (1641). Briefe an H. Regius. (Œuvres, Bd. III, 369-375: Briefe 239-240).
21 Helmont, J.B. van (1648). Ortus medicinae: 108f. (XX, 30).
22 Pseudo-Clementinus, Recognitiones (Patrologia Graeca, Bd. 1, Paris 1857, 1205-1454): 1384f. (VIII, 26f.).
23 Nikolaus von Kues, De staticis experimentis.
24 Vgl. Pagel, W. (1944). The Religious and Philosophical Aspects of van Helmont's Science and Medicine; Howe, H.M. (1965). A root of van Helmont's tree. Isis 56, 408-419.
25 Vgl. Jevons, F.R. (1962). Boerhaave's biochemistry. Med. Hist. 6, 348-351.
26 Haller, A. von (1776). Anfangsgründe der Physiologie, Bd. 8: 860.
27 a.a.O.: 878.
28 Buffon, G.L.L. de (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 247.
29 Tiedemann, F. & Gmelin, L. (1826-27). Die Verdauung nach Versuchen; vgl. Müller, J. (1833/38-40). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, 2 Bde.: I, 281ff.; Mani, N. (1956). Das Werk von Friedrich Tiedemann und Leopold Gmelin: „Die Verdauung nach Versuchen" und seine Bedeutung für die Entwicklung der Ernährungslehre in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Gesnerus 13, 200-207.
30 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 35.
31 Robin, C. (1880). Recherches historiques sur l'origine et le sens des termes organisme et organisation. Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux 16, 1-55: 32.
32 Vgl. McCollum, E.V. (1957). A History of Nutrition. The Sequence of Ideas in Nutrition Investigations.
33 Funk, C. (1912). The etiology of the deficiency diseases. J. State Med. 20, 341-368: 342; ders. (1914). Die Vitamine; vgl. Salmonsen, E.M. (1932). Bibliographical Survey of Vitamins (1650-1930); Böttcher, H.M. (1965). Das Vitaminbuch. Die Geschichte der Vitaminforschung; Ihde, A. & Becker, S.L. (1971). Conflict in early vitamin studies. J. Hist. Biol. 4, 1-33; Harris, L.J. (1970). The discovery of vitamins. In: Needham, J. (ed.). The Chemistry of Life, 156-170; Harrow, B. (1955). Casimir Funk.
34 Drummond, J.C. (1920). The nomenclature of the so-called accessory food factors (vitamins). Biochem. J. 14, 660.
35 De Duve, C. (1963). [Footnote]. In: Reuck, A.V.S. de & Cameron, M.P. (eds.). Ciba Foundation Symposium on Lysosomes, 126.
36 Novikoff, A.B. (1963). [Disussion statement]. In: Reuck, A.V.S. de & Cameron, M.P. (eds.). Ciba Foundation Symposium on Lysosomes, 411-412: 412.
37 Metschnikoff, E. (1883). Untersuchungen über die intrazelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arb. zool. Inst. Univ. Wien 5 (2), 1-28: 24; ders. (1883-84). Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelloser. Biol. Centralbl. 3, 560-565; vgl. Herrlinger, R. (1956). Die historische Entwicklung des Begriffes Phagocytose. Erg. Anat. Entwicklungsgesch. 35, 334-357.
38 Gabritschewsky, G. (1894). Du role des leucocytes dans l'infection diphtérique. Ann. Inst. Pasteur 8, 673-695: 682.
39 Duve, C. de et al. (1955). Tissue fractionation studies, 6. Intracellular distribution patterns of enzymes in rat liver tissue. Biochem. J. 60, 604-617: 615; vgl. ders. et al. (1963).

The lyosome concept. In: Reuck, A.V.S. de & Cameron, M.P. (eds.). Ciba Foundation Symposium on Lysosomes, 1-31.
40 Frank, A.B. (1892-93). Lehrbuch der Botanik, 2 Bde.: I, 528.
41 Pfeffer, W. (1881/97). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, Bd. 1: 349.
42 Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): II, 24.
43 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 19.
44 Moleschott, J. (1852). Der Kreislauf des Lebens: 100.
45 Grew, N. (1682). The Anatomy of Plants, with an Idea of Philosophical History of Plants.
46 Pelletier, P.-J. & Caventou, J.B. (1817). Sur la matière verte des feuilles. J. Pharm. Sci. Ass. 3, 486-491: 490; vgl. Gris, A. (1857). Recherches microscopiques sur la chlorophylle. Ann. Sci. Nat. Bot. sér. 4, 7, 179-219; Höxtermann, E. (1980). Geschichte der Chlorophyllisolation. MTN-Schriftenr. Gesch. Naturwiss. Tech. Med. 17, 80-107.
47 Vgl. Anonymus (1959-70). Chlorophyll. In: Mayerhöfer, J. (Hg.). Lexikon der Geschichte der Naturwissenschaften, 646-649.
48 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.: I, 143.
49 Sachs, J. (1862). Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. Bot. Zeitung 20, 365-373.
50 Pringsheim, N. (1881). Ueber die primären Wirkungen des Lichtes auf die Vegetation. Monatsber. Akad. Wiss. Berlin 504-535.
51 Reinke, J. (1884). Untersuchungen über die Einwirkungen des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen (Zweite Mittheilung). Bot. Zeitung 42, 1-10; 17-29; 33-46; 49-59.
52 Willstätter, R. & Stoll, A. (1913). Untersuchungen über Chlorophyll.
53 Macleay, W.S. (1819). Horae entomologicae, vol. 1: 27 (nach OED).
54 Bary, A. de (1866). Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten: 205.
55 Nieremberg, J.E. (1635). Historia naturae: 181; vgl. Brisson, M.J. (1756). Le regne animal divisé en IX classes: 233; Erxleben, J.C.P. (1777). Systema regni animalis, Classis I. Mammalia: 575; Anonymus (1783). Hyäne. In: Krünitz, J.G. (Hg.). Oekonomische Encyklopädie 27, 463-475: 464.
56 Sonnini, C.S. (1804). Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, Bd. 24: 145; vgl. Sue, P. (1808). Tables analytiques et raisonnées des matières et des auteurs, Bd. 2: 230.
57 Macleay, M.S. (1819-21). Horae Entomologicae: or Essays on the Annulose Animals, 2 vols: I, 62; vgl. Wilson, J. & Duncan, J. (1834). Entomologia Edinensis, Coleoptera: 151; Kirby, W. (1835). On the Power, Wisdom and Goodness of God as Manifested in the Creation of Animals and in their History, Habits and Instincts, vol. 2: 70.
58 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 39.
59 Lovell, R. (1661). Πανζωορυκτολογια, sive panzoologico-mineralogia, or a Compleat History of Animals and Minerals: Introd. (nach OED).
60 Plinius, Naturalis historia 9, 78; vgl. 10; 199.
61 Browne, T. (1646). Pseudodoxia epidemica: 205 (IV, 10).
62 Aristoteles, Hist. anim. 594a12.
63 a.a.O.: 595b23.
64 a.a.O.: 593b25.
65 Barnes, C.R. (1893). On the food of green plants. Bot. Gaz. 18, 403-411: 409; vgl. ders. (1896). *Photosyntax* vs. *photosynthesis*. Botanical Papers at Buffalo. Bot. Gaz. 22, 248; ders. (1898). So-called "assimilation". Bot. Centralbl. 76, 257-259; vgl. Gest, H. (2002). History of the word *photosynthesis* and evolution of its definition. Photsynth. Res. 73, 7-10.
66 Barnes (1893): 409.
67 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: I, 284.
68 a.a.O.: I, 273.
69 Hansen, A. (1898). [Rez. Pfeffer, Pflanzenphysiologie]. Botan. Zeitung 56 (II), 22-24: 22.
70 Pfeffer (1881/97-1904): I, 273; 347.
71 Winogradsky, S. (1890). Sur les organismes de la nitrification. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 110, 1013-1016.
72 Warington, R. (1851). On nitrification, part 4. J. Chem. Soc. London 59, 484-529.
73 Winogradsky, S. (1891). Recherches sur les organismes de la nitrification, part 5. Ann. Inst. Pasteur 5, 577-616.
74 Ingenhousz, J. (1779). Experiments upon Vegetables Discovering their Great Power of Purifying the Common Air in the Sunshine and of Injuring it in the Shade and at Night; Senebier, J. (1783). Rechererches sur l'influence de la lumière solaire pour metamorphoser l'air fixe en air pure par la végétation.
75 Saussure, T. de (1804). Recherches chimiques sur la végétation.
76 Vgl. Govindjee & Krogmann, D. (2004). Discoveries in oxygenic photosynthesis (1727–2003): a perspective. Photosynth. Res. 80, 15-57.
77 Molisch, H. (1907). Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen.
78 Blackman, F.F. & Matthaei, G.L.C. (1905). Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. IV. A quantitative study of carbon dioxide assimilation and leaf temperature in natural illumination. Proc. Roy. Soc. London B 76, 402-460.
79 Warburg, O. (1919). Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen. Biochem. Z. 100, 230-270.
80 Wurmser, R. (1921). Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne.
81 van Niel, C.B. (1931). On the morphology and physiology of the purple and green sulphur bacteria. Arch. Mikrobiol. 3, 1-114.
82 Hill, R. (1937). Oxygen evolution by isolated chloro-

plasts. Nature 139, 881-882.
83 Calvin, M. (1956). The photosynthetic carbon cycle. J. Amer. Chem. Soc. 78, 1895-1915; vgl. Wilson, A.T. & Calvin, M. (1955). The photosynthetic cycle. CO_2 dependent transients. J. Amer. Chem. Soc. 77, 5948-5957.
84 Kamen, M.D. (1963). Primary Processes in Photosynthesis; vgl. Gest, H. (1993). Photosynthetic and quasi-photosynthetic bacteria. FEMS Microbiol. Lett. 112, 1-6.
85 Pfitzer, J.N. (1691). Zwey sonderbare Bücher von der Weiber Natur: 327; 328.
86 Liebezeit, G. (1700). Novum dictionarium latino-sveco-germanicum, sveco-latinum, et germanico-latinum: 38; Woyt, J.J. (1701). Deutsches vollständig-medicinisches Lexicon: 198.
87 Grischow, C.G. (1819). Physikalisch-chemische Untersuchungen ueber die Athmungen der Gewächse und deren Einfluß auf die gemeine Luft.
88 Vgl. Goodfield, J. (1960). The Growth of Scientific Physiology. Physiological Method and the Mechanist-Vitalist Controversy. Illustrated by the Problems of Respiration and Animal Heat; Gottlieb, L.S. (1964). A History of Respiration; Hall, D.E. (1966). From Mayow to Haller: A History of Respiratory Physiology in the Early Eighteenth Century; Culotta, C.A. (1968). A History of Respiratory Theory: Lavoisier to Paul Bert, 1777-1800; Comroe, J.H. (ed.) (1976). Pulmonary and Respiratory Physiology, 2 vols.; Hall, D.L. (1981). Why Do Animals Breathe? Physiological Problems and Iatromechanical Research in the Early Eighteenth Century.
89 Hippokrates, Über die heilige Krankheit (Littré, Bd. 6, 350-397): §16f.; vgl. Rüsche, F. (1930). Blut, Leben und Seele; Fuchs, T. (1992). Die Mechanisierung des Herzens: 34.
90 Hippokrates, Über das Herz ((Littré, Bd. 9, 76-93); Timaios 70a-d; 79d; Aristoteles, De respiratore 478a26f.; 480a2-15; De gen. anim. 743b26ff.; 781a21ff.; De part. anim. 656a27ff.; 666a10ff.; 34ff.; 668b34-669a6.
91 Vgl. Aristoteles, De an. 404a; De resp. 471a-b.
92 Aristoteles, De an. 410b30-411a2.
93 Harvey, W. (1628). Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus.
94 Mayow, J. (1668/74). Tractatus quinque medico-physici. Quorum primus agit De sal-nitro et spiritu nitro-aereo. Secundus De respiratione. Tertius De respiratione foetus in utero, et ovo. Quartus De motu musculari, et spiritibus animalibus. Ultimus De rhachitide.
95 Lower, R. (1669). Tractatus de corde, item de motu et colore sanguinis et chyli in eum transitu.
96 Robison, J. (ed.) (1803). Joseph Black, Lectures on the Elements of Chemistry, 2 vols.
97 Priestley, J. (1772). On different kinds of air. Philos. Trans. Roy. Soc. London 62, 147-264; Scheele, C.W. (1774). Chemische Abhandlung von der Luft und dem Feuer.
98 Lavoisier, A.L. de (1778). Considérations générales sur la nature des acides et sur les principes dont ils sont composés (in: Œuvres de Lavoisier, Bd. 1, ed. J.B. Dumas, Paris 1862, 248-260).
99 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). Premier mémoire sur la respiration des animaux (in: Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, ed. J.B. Dumas, Paris 1862, 688-703).
100 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). Premier mémoire sur la respiration des animaux (in: Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, ed. J.B. Dumas, Paris 1862, 688-703): 691.
101 Vgl. Nordenskiöld, E.N. (1921-24). Biologiens Historia (dt.: Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 268.
102 Hoppe-Seyler, F. (1866). Beiträge zur Kenntnis der Constitution des Blutes, 1. Ueber die Oxydation im lebenden Blute. Med. chem. Unters. 1, 133-140.
103 Pflüger, E. (1875). Beiträge zu der Lehre von der Respiration, 1. Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Arch. 10, 251-269; 641-644.
104 Legallois, J.J.C. (1812). Expériences sur la principe de la vie, notamment sur celui des mouvemens du cœur, et sur le siège de ce principe.
105 Hering, E. (1868). Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl. 57, II, 672-677; Breuer, H. (1868). Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl. 58, II, 909-954.
106 Miescher-Rüsch, J.F. (1885). Bemerkung zu der Lehre von den Athembewegungen. Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abth. 355-380.
107 Geppert, J. & Zuntz, N. (1888). Über die Regulation der Atmung. Pfügers Arch. 42, 189-245: 195ff.; 209ff.
108 McMunn, C.A.(1886). Researches on myohaematin and the histohaematins. Phil. Trans. Roy. Soc. London 177, 267-298.
109 Keilin, D. (1925). On cytochrome, a respiratory pigment, common to animals, yeast, and higher plants. Proc. Roy. Soc. B 58, 312-339: 314; ders. (1966). The History of Cell Respiration and Cytochrome.
110 Warburg, O. (1924). Über Eisen, den sauerstoffübertragenden Bestandteil des Atmungsferments. Biochem. Z. 152, 479-494; ders. (1928). Über die katalytische Wirkung der lebendigen Substanz.
111 Krebs, H.A. & Johnson, W.A. (1937). The role of citric acid in intermediate metabolism in animal tissue. Enzymologia 4, 148-156.
112 Engelhardt, V.A. (1932). Die Beziehungen zwischen Atmung und Pyrophosphatumsatz in Vogelerythrocyten. Biochem. Z. 251, 343-368.
113 Mitchell, P. (1961). Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. Nature 191, 144-148.
114 Ingenhousz, J. (1780). Versuche mit Pflanzen, wodurch sie die Kraft besitzen, die atmosphärische Luft beim Sonnenschein zu reinigen, und im Schatten und des Nachts über zu verderben.
115 Saussure, T. de (1804). Recherches chimiques sur la végétation.
116 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.
117 Liebig, J. von (1840). Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie.
118 Sachs, J. (1865). Handbuch der Experimental-Physio-

logie der Pflanzen. Untersuchungen über die allgemeinsten Lebensbedingungen der Pflanzen und die Functionen ihrer Organe; ders. (1868). Lehrbuch der Botanik.

119 Kerr, J.G. (1915). Plankton. Journal of the Royal Microscopical Society 1915, 18-19: 19; vgl. ders. (1914). Plankton: Abstract of lecture. Transactions of the Rothesay Natural History Society, Buteshire, 7, 53-61; ders. (1914). Plankton. Transactions of the Buteshire Natural History Society 1914, 1-9.

120 Scourfield, D.J. (1918). [Observations on the exhibition of pond-life]. Journal of the Royal Microscopical Society 1918, 245-246: 245.

121 Starling, E.H. (1912). Principles of Human Physiology: 1156.

122 Herdman, W.A. (1920). Oceanography and the seafisheries. Sci. Monthly 11, 289-296: 295 (auch in Nature 105 (1920), 813-825: 824); Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 176.

123 Elton, C. (1927). Animal Ecology: 56.

124 ebd.

125 a.a.O.: 55f.

126 Al-Ǧāhiz (um 850). Kitab al-Hayawan (Beirut 1969): Buch 6, Kapitel 133; vgl. Zirkle, C. (1941). Natural Selection before the "Origin of Species". Proc. Amer. Philos. Soc. 84, 71-123: 85; Egerton, F.N. (2002). A history of the ecological sciences, part 6: Arabic language science – origins and zoological. Bull. Ecol. Soc. Amer. 83, 142-146: 143.

127 Vgl. Egerton, F.N. (1968). Leeuwenhoek as a founder of animal demography. J. Hist. Biol. 1, 1-22: 20f.

128 Shaftesbury, Third Earl of (A.A. Cooper) (1699/1711). An Inquiry Concerning Virtue, or Merit (in: Standard Edition. Complete Works, Selected Letters and Posthumous Writings, vol. II, 2. Moral and Political Philosophy, Stuttgart-Bad Cannstatt 1984): 50; vgl. Müller, G.H. (1994). *Wechselwirkung* in the life and other sciences: a word, new claims and a concept around 1800 ... and much later. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840, 1-14: 2.

129 Derham, W. (1713). Physico-Theology (3rd ed., 1714): 183-193.

130 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt.: Die Oeconomie der Natur. In: Hoepfner, E.J.T. (Hg.). Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56): 48.

131 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 73f.

132 Semper, C.G. (1880). Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, 2 Tle.: I, 63f.

133 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 181f.

134 Anonymus (1937). The annual meeting [of the British Ecological Society]. J. Ecol. 25, 275-276: 276.

135 Elton (1927): 68.

136 Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-417: 407; vgl. Cook, R.E. (1977). Raymond Lindeman and the trophic-dynamic concept in ecology. Science 198, 22-26.

137 Hutchinson, G.E. (1942). Recent Advances in Limnology (Manuscript, zit. nach Lindeman (1942)): 407; Lindeman (1942): 406.

138 Lohmann, H. (1908). Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, N.F. 10, 129-370: 330.

139 Cohen, J.E., Briand, F. & Newman, C.M. (1990). Community Food Webs. Data and Theory; Pimm, S., Lawton, J.H. & Cohen, J.E. (1991). Food web patterns and their consequences. Nature 350, 669-674.

140 Gardner, M.R. & Ashby, W.R. (1970). Conectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. Nature 228, 784; May, R.M. (1972). Will a large complex system be stable? Nature 238, 413-414.

141 McCann, K., Hastings, A. & Huxel, G.R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. Nature 395, 794-798.

142 Polis, G. (1991) Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. Amer. Nat. 138, 123-155.

143 Thienemann, A. (1926). Der Nahrungskreislauf im Wasser. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 31, 29-79: 58.

144 Pimm, Lawton & Cohen (1991): 672.

145 a.a.O.: 671.

146 Allee, W.C. (1932). Animal Life and Social Growth: 8; Allee, W.C. & Park, T. (1939). Concerning ecological principles. Science 89, 166-169: 168; Paine, R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. Amer. Nat. 100, 65-75.

147 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (in: Ammoenitates academicae, Bd. 2, 3. Aufl. 1787, 2-58): 2f. (§I).

148 Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 12f. (I, iii); vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 47f.

149 a.a.O.: 133 (II, x).

150 Cuvier, G. & Valenciennes, A. (1828). Histoire naturelle des poissons, Bd. 1: 420.

151 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 57; vgl. Stauffer, R.C. (1960). Ecology in the long manuscript version of Darwin's Origin of Species and Linnaeus' Oeconomy of Nature. Proc. Amer. Philos. Soc. 104, 235-241: 236.

152 Friederichs, K. (1930). Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, 2 Bde.: I, 29.

153 a.a.O.: 251.

154 Tischler, W. (1953). Der biozönotische Konnex. Biol. Zentralbl. 70, 517-523.

155 Cohen, J.E. (1989). Ecologist's Co-Operative Web Bank (ECOWeb).

156 Pimm, S.L. (1982). Food Webs; Pimm, S., Lawton, J.H. & Cohen, J.E. (1991). Food web patterns and their consequences. Nature 350, 669-674.

157 DeAngelis, D.L. (1975). Stability and connectance in food web models. Ecology 56, 238-243; Cohen, J.E., Briand, F. & Newman, C.M. (1990). Community Food Webs.

158 Aveling, E.B. (1881). Biological Discoveries and Problems: 87.

159 Summerhayes, V.S. & Elton, C. (1923). Bear Island. J. Ecol. 11, 216-233: 231.

160 Thienemann, A. (1926). Der Nahrungskreislauf im

Wasser. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 31, 29-79.
161 Lindeman, R.L. (1941). Seasonal food-cycle dynamics in a senescent lake. Amer. Midl. Nat. 26, 636-673.
162 Elton, C. (1927). Animal Ecology: 56.
163 Hoppe-Seyler, F. (1895). Über die Verteilung absorbierter Gase im Wasser des Bodensees und ihre Beziehung zu den in ihm lebenden Tiere und Pflanzen. Schr. Ver. Gesch. Bodensees u. sein. Umgeb. 24, 29-48.
164 Forel, F.A. (1904). Le leman, Bd. 3: 364.
165 Alsterberg, G. (1924). Die Nahrungszirkulation einiger Binnenseetypen. Arch Hydrobiol. 15, 291-338: 331.
166 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600: 591.
167 McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 91.
168 Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauermann, J. (Hg.) (1986). Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986.
169 Spencer, H. (1867). Principles of Biology, vol. 2: 499.
170 Clarke, G.L., Edmondson, W.T. & Ricker, W.E. (1946). Mathematical formulation of biological productivity. Ecol. Monogr. 16, 336-337: 336; vgl. Clarke, G.L. (1946). Dynamics of production in a marine area. Ecol. Monogr. 16, 323-335; Bigelow, H.B., Lillick, L.C. & Sears, M. (1940). Phytoplankton and planktonic protozoa of the offshore waters of the gulf of Maine. Trans. Amer. Philos. Soc. 31, 149-237: 171.
171 Kozlovsky, D.G. (1968). A critical evaluation of the trophic level concept, I. Ecological efficiencies Ecology 49, 48-60: 50.
172 Pimentel, D., Levin, S.A. & Soans, A.B. (1975). On the evolution of energy balance in some exploiter-victim systems. Ecology 56, 381-390: 382.
173 Nienow, J.A. & Friedmann, E.I. (1993). Terrestrial lithophytic (rock) communities. In: Friedmann, E.I. (ed.). Antarctic Microbiology, 343-412: 353.

Literatur

Lusk, G. (1922). A history of metabolism. In: Barker, L.F. (ed.). Endocrinology and Metabolism, vol. 3, 1-78.
McCollum, E.V. (1957). A History of Nutrition. The Sequence of Ideas in Nutrition Investigations.
Goldblith, S.A. & Joslyn, M.A. (eds.) (1964). Milestones in Nutrition.
McCay, C.M. (1973). Notes on the History of Nutritional Research.
Holmes, F.L. (1975). The transformation of the science of nutrition. J. Hist. Biol. 8, 135-144.
Heischkel-Artelt, E. (Hg.) (1976). Ernährung und Ernährungslehre im 19. Jahrhundert.
Guggenheim, K.Y. (1990/95). Basic Issues of the History of Nutrition.
Carpenter, K.J. (1994). Protein and Energy. A Study in Changing Ideas in Nutrition.

Ethologie

Das Wort ›Ethologie‹ – abgeleitet von griech. ›ἔθος‹ »Wohnort, Herkunft, Sitte, Gewohnheit« – findet sich in den Lehren des Handlungsantriebs der Stoa, in denen es einerseits eine Lehre der Charaktere und andererseits auch der Antriebsmomente von Handlungen bezeichnet. Im Griechischen ist es seit Poseidonios im ersten vorchristlichen Jahrhundert verbreitet[1]; später findet es sich auch im Lateinischen[2]. Bis ins 19. Jahrhundert bleibt die antike Bedeutung der Ethologie als Charakterlehre bestimmend; unter einem »Ethologen« wird dementsprechend ein Charakterdarsteller auf der Bühne verstanden.

vergleichende Psychologie (Klügel 1782) *469*
Tierpsychologie (Anonymus 1798) *470*
Pflanzenpsychologie (von Reider 1831) *470*
Ethologie (Geoffroy Saint Hilaire 1854) *461*
Perilogie (Haeckel 1879) *472*
Hexikologie (Mivart 1880) *462*
Behaviorismus (Watson 1913) *467*
Verhaltensphysiologie (Brock 1934) *474*
vergleichende Verhaltensforschung (Fischel 1935) *471*
Verhaltensökologie (Stone 1943) *474*
Verhaltensbiologie (Zippelius & Goethe 1947) *473*
Ethophysiologie (Segaar 1961) *474*
Neuroethologie (Brown & Hunsperger 1963) *474*
kognitive Ethologie (Griffin 1976) *475*

Wortgeschichte

Im Wesentlichen in der antiken Bedeutung zur Bezeichnung einer allgemeinen menschlichen Charakterkunde exponiert J.S. Mill 1843 den Begriff (»Ethology, or the science of the formation of character«).[3] Weil bei Mill die Ethologie in Absetzung von der Psychologie es nicht mit den allgemeinen Gesetzen des Geistes zu tun hat, sondern mit deren Anwendung in der Formung einer individuellen Psyche, fasst er sie auch als eine allgemeine Erziehungslehre.

Für die Biologie bestimmend wird die wohl unabhängig von Mill erfolgende Begriffsprägung durch I. Geoffroy Saint Hilaire im Jahr 1854. Bedeutsam dürfte für die Wortwahl Geoffroys gewesen sein, dass die Ethologie als Charakterkunde gerade das Typische einer Figur zum Thema hat und diese Stereotypie im Verhalten der Tiere zum Ausdruck gebracht werden sollte. Geoffroy verwendet das Wort für das Studium der Sitten und Gebräuche, der Selbst- und Arterhaltung, der Nahrungssuche, des Wohnortes, der Wanderungen, der Vergesellschaftungen und der Brutfürsorge von Tieren (und ausdrücklich auch Pflanzen).[4] Geoffroy will unter ethologischen Merkmalen nur solche Eigenschaften eines Organismus verstehen, die temporär, d.h. von kurzer Dauer sind – also v.a. Bewegungen der Gliedmaßen.[5]

Eine Anregung für die Einführung des Wortes durch Geoffroy Saint Hilaire dürfte die Verwendung des Terminus *Zooethik* (»zooéthique«) für eine allgemeine Verhaltenslehre von Tieren durch D. de Blainville im Jahr 1829 gewesen sein.[6] De Blainville bestimmt die Zooethik als Lehre von den äußeren Aktivitäten (»actes extérieurs«) der Tiere, insbesondere ihrer Gebräuche (»mœurs«) und Gewohnheiten (»habitudes«) und grenzt sie von fünf anderen Disziplinen der Zoologie ab (↑Biologie).

Die Ethologie ist die Teildisziplin der Biologie, deren Gegenstand das Verhalten von Organismen ist.

Zur Verbreitung des Terminus ›Ethologie‹ am Ende des 19. Jahrhunderts sorgen im französischen Sprachraum besonders der Meeresbiologe A. Giard und der Evolutionsbiologe L. Dollo (er verwendet »Éthologie« für die Lehre von den Aktivitäten und Lebensgewohnheiten der Tiere[7]).

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts rückt E. Haeckel, die von ihm so bezeichnete Wissenschaft der Ökologie in die Nähe der Ethologie (»Bionomie (Oekologie oder Ethologie der Organismen)«).[8] Haeckel vollzieht diesen Schritt in der fünften Auflage der ›Anthropogenie‹ von 1903, noch nicht in der vierten von 1891. Der Gegenstand der »Oekologie oder Ethologie« sind nach Haeckel die »mannigfaltigen Beziehungen der Tiere und Pflanzen zueinander und zur Außenwelt«.[9] Neben Haeckel trägt v.a. der Berliner Zoologe O. Heinroth zur Etablierung des Ausdrucks im Deutschen bei. Heinroth versteht seine Untersuchungen als Beiträge zu einer Ethologie und definiert diese 1911 unter Bezug auf den Instinktbegriff: Er versteht unter der Ethologie das Studium der »feineren Lebensgewohnheiten« und genauer die Lehre von den »instinktiven, d.h. angeborenen Sitten und Gebräuchen«.[10] Weil Heinroth sich entschieden für eine eigenständige, jenseits der Physiologie stehende Disziplin der Verhaltensforschung einsetzt und er diese konsequent auf evolutionstheoretischer Grundlage formuliert, gilt er einigen Wissenschaftshistorikern als »der erste Ethologe« (Schurig 1993).[11]

Im englischen Sprachraum ist der Insektenforscher W.M. Wheeler einer der ersten, der seine Untersuchungen zum Verhalten unter den Titel ›Ethologie‹ stellt. Er ist der Meinung, dies sei der angemessenste Terminus für ein Studium der Gewohnheiten und Instinkte sowie der Intelligenz der Tiere (»no term could be more applicable to a study which must deal very

largely with instincts, and intelligence as well as with the 'habits' and 'habitus' of animals«[12]). Bis in die Gegenwart setzt sich der Ausdruck im englischsprachigen Raum allerdings nicht durch. Ethologische Lehrbücher werden in der Regel nach der Bezeichnung für den Gegenstand (»Animal Behaviour«) und nicht nach dem Namen der Disziplin benannt.[13]

Von einigen Biologen, so 1898 von F. Dahl, wird das Wort ›Ethologie‹ als Synonym für ↑›Biologie‹ genommen im Sinne einer »Lehre von den gesammten Lebensgewohnheiten der Thiere«.[14] Hinter dem Vorschlag Dahls steht v.a. ein eingeschränkter Biologiebegriff, der sich allein auf die äußeren Lebenserscheinungen der Organismen bezieht. In dem Maße, in dem sich ›Biologie‹ im 20. Jahrhundert als der umfassende Terminus für eine Lehre der Lebenserscheinungen etabliert, tritt eine Identifikation der Ethologie mit ihr zurück. Die Gleichsetzung von Ethologie mit Biologie wird in diesem Sinne bereits im Jahr 1901 von E. Wasmann kritisiert[15] und kann sich allgemein nicht durchsetzen. Auch Dahl schränkt die Bedeutung des Ausdrucks ›Ethologie‹ später ein und ordnet sie dem allgemeineren Begriff ›Biologie‹ unter: 1910 heißt es bei ihm, Gegenstand der Ethologie seien »die Handlungen und Gewohnheiten der Tiere«.[16]

Gegenüber den anderen biologischen Disziplinen, die den Organismus untersuchen – v.a. gegenüber Anatomie und Physiologie – wird die Ethologie auch insofern abgegrenzt, als sie vom Organismus in seiner Ganzheit handelt, »ohne sich in die einzelnen Organleistungen zu verlieren« (Schaxel 1919/22)[17]. Aufgrund dieses holistischen Ansatzes besteht eine besondere Verbindung der Ethologie zur beschreibenden Naturgeschichte alten Stils. Seit der Gründungsphase der Ethologie sehen viele Ethologen ihre Wissenschaft in Opposition zu der am toten Material orientierten Morphologie und vergleichenden Anatomie. Es geht ihnen vielfach um den lebendigen Organismus in seiner natürlichen Umwelt.[18]

K. Lorenz und N. Tinbergen, die seit den 20er Jahren des 20. Jahrhunderts wirken und als »Gründungsväter« der Ethologie bekannt werden, benutzen den Terminus ›Ethologie‹ anfangs gleichrangig neben ›Tierpsychologie‹. Lorenz schließt aber schon mit einer seiner ersten Publikationen an die Wortverwendung von Heinroth an und stellt seine Untersuchungen unter den Titel ›Ethologie‹.[19] Besonderes Gewicht legt Lorenz bei seinen ethologischen Studien stets auf die Möglichkeit, Verhaltensweisen genauso wie morphologische und physiologische Merkmale nach stammesgeschichtlich-vergleichenden Methoden zu untersuchen; ihm geht es also v.a. um das so genannte »vererbte« und »angeborene« Verhalten.[20] Andere Biologen, die auf dem Gebiet der Ethologie arbeiten, so etwa K. von Frisch, verwenden den Terminus ›Ethologie‹ dagegen kaum.[21] Die Bezeichnung steht daher seit den 1930er Jahren in besonders enger Bindung zu den Ansätzen von Lorenz.

Alternativnamen: »Perilogie«, »Hexikologie«

Neben ›Ethologie‹ existieren seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts andere Bezeichnungen für eine Lehre des Verhaltens, die sich aber nicht durchsetzen können. Die größte Verbreitung erlangen die Ausdrücke ›Tierpsychologie‹ (s.u.), ›Perilogie‹ (s.u.) und ***Hexikologie***. Den letzteren Terminus schlägt S.G. Mivart 1880 vor (engl. »hexicology«; abgeleitet von griech. ›ἕξις‹ »Verhalten, Lebensweise«).[22] Gegenstand der Hexikologie ist nach Mivart die wechselseitige Beziehung von Organismen zueinander, insbesondere zu Feinden, Konkurrenten oder Helfern (»the inter-relations of living creatures, as enemies, as rivals, and as involuntary helpers«). Daneben rechnet Mivart aber auch die Beziehung der Lebewesen zu Raum und Zeit (in der »organischen Geografie« und Paläontologie) zum Gegenstandsbereich der Hexikologie.

Ethologie als Bewegungslehre

Als Gegenstand der Ethologie gelten seit dem 19. Jahrhundert vielfach die Lokomotion und die anderen äußerlich sichtbaren Bewegungen des Körpers eines Organismus. ›Verhalten‹ wird so in Analogie zum Handeln des Menschen als das »Handeln« der Tiere verstanden (↑Verhalten). Den Pflanzen wird auf dieser Grundlage oft kein Verhalten zugeschrieben, so dass eine Ethologie der Pflanzen nicht möglich erscheint.[23] Gegen dieses Verständnis bezieht aber der Vater der modernen Bedeutung des Wortes Ethologie, I. Geoffroy Saint-Hilaire, dieses auch auf das Verhalten der Pflanzen.[24]

Die Grundbegriffe der traditionellen Verhaltensforschung bauen auf dem Bewegungscharakter von Verhaltensweisen auf: Es geht um Reflexe, Instinktbewegungen, Auslösemechanismen etc. In dem ersten Lehrbuch der Ethologie, Tinbergens ›The Study of Instinct‹ (1951), heißt es daher konsequent: »Unter Verhalten verstehe ich alle Bewegungen des gesunden, unverletzten Tieres«.[25] In gleicher Weise beginnt I. Eibl-Eibesfeldt sein verbreitetes Lehrbuch mit einer Definition von Verhalten als Bewegung: »Verhaltensweisen sind Zeitgestalten. Jede Verhaltensforschung hat es also mit Ablaufsformen zu tun, die zum Unterschied von den körperlichen Merkmalen nicht immer sichtbar sind«.[26] In diesem Verständnis handelt die Ethologie von den äußerlich sichtbaren Bewegungen

der Tiere, sie betont das Dynamische des Verhaltens gegenüber dem Statischen der Formen und den im Bauplan fixierten Gestalten.

Lehre der Umweltbeziehungen der Organismen
Neben diesen Bestimmungen steht seit Ende des 19. Jahrhunderts ein anderes Verständnis, nach dem die Ethologie die Lehre von der Beziehung zwischen Organismus und Umwelt ist (und in diesem Sinne Überschneidungen mit der Ökologie, insbesondere der Autökologie aufweist; ↑Ökologie). V. Schurig spricht in diesem Zusammenhang von einem »›ökologischen‹ Ethologiebegriff«[27] im Gegensatz zu einem erst später etablierten Ethologiebegriff auf instinkttheoretischer Grundlage (»›ethologischen‹ Ethologiebegriff«[28]). Gegen diese Bezeichnungen spricht allerdings, dass auch die Instinkte insofern »ökologisch« sind, als sie die Relation des Organismus zu seiner Umwelt betreffen.

Seit der Begründung der Ethologie ist es implizit mehr oder weniger deutlich, dass es im Verhalten um den Umweltbezug von Organismen geht. Denn die Ethologie hat sich im 19. Jahrhundert ausgehend von J.B. de Lamarcks *milieu*-Begriff formiert (der für Blainville und Geoffroy Saint-Hilaire eine wichtige Rolle spielt; ↑Umwelt). Auch bereits für die systematische Darstellung der Biologie durch A. Comte Ende der 1830er Jahre ist die Gegenüberstellung von Organismus und Umwelt von großer Bedeutung (↑Biologie).[29] Auf diesen älteren Systematisierungen aufbauend, fasst I. Geoffroy Saint Hilaire 1854 als Gegenstand der Ethologie ausdrücklich allein die *äußeren* Manifestationen der Lebewesen.[30] H. Spencer schließt sich dieser Einteilung seit den 1860er Jahren an und bestimmt die *Psychologie* als Lehre der »Außenrelationen« (»external relations«) des Organismus im Gegensatz zur *Physiologie* als Lehre der »Innenrelationen« (»internal relations«).[31] Für die Psychologie gilt nach Spencer, dass sie es wesentlich mit einer Untersuchung der Anpassung des Verhaltens an die Prozesse der Umwelt zu tun habe (»mainly concerned with the adjustment of vital actions to actions in the environment«).[32] Auch die älteren Verhaltensforscher des späten 19. Jahrhunderts orientieren sich teilweise an der Gegenüberstellung von Organismus und Umwelt und versuchen nicht, die Ethologie ausgehend vom Bewegungsbegriff zu charakterisieren. Nach der Kontrastierung von G.H. Schneider aus dem Jahr 1880 beschäftigt sich die Physiologie mit den *inneren* Bewegungen des Organismus. »Die psychischen Bewegungen dagegen beziehen sich zum größten Theile auf Dinge, welche sich außerhalb des thierischen Körpers befinden«.[33]

Im 20. Jahrhundert findet sich dieses Verständnis von Ethologie (bzw. Psychologie) u.a. bei dem russischen Physiologen I.P. Pawlow, der das Verhalten 1903 allgemein als Ausdruck der »höheren Nerventätigkeit« definiert. Der diese Aufgabe erfüllende Teil des Nervensystems sei es, der »in der Hauptsache nicht die Beziehungen zwischen den einzelnen Teilen des Organismus regelt [...], sondern diejenigen zwischen Organismus und Umwelt«.[34] 1930 heißt es bei Pawlow: »Als Verhalten des Menschen oder des Tieres bezeichnet man die feinste Wechselbeziehung des Organismus mit dem ihn umgebenden Milieu«.[35] Auch in der englischsprachigen Tierpsychologie des frühen 20. Jahrhunderts finden sich Bestimmungen dieser Art, so z.B. 1915 bei R.S. Lillie: »Apparently, the general ›purpose‹ of most animal actions is to take some advantage of conditions existing in the environment, or to modify the relations between the individual and the environment in some way favorable to the species«[36] oder 1918 bei R.B. Perry: »the behavior of a living organism is a doing of something, and is therefore describable only by reference to that environmental object toward which the act addresses itself. Even simple reflexes have this character of transcending the organism in which they occur«[37]. 1921 schreibt Perry: »psychology views behavior as a commerce of the organism with its environment, in which the organism imports stimuli and exports acts«.[38]

Seit den 1930er Jahren dominieren dagegen die von Bewegungsweisen und ihren Antrieben (insbesondere den ↑Instinkten) ausgehende Definitionen der Ethologie (s.o.). Eine Ausnahme in dieser Hinsicht macht die Definition, die G. Tembrock 1987/92 gibt: »Die Verhaltensbiologie untersucht die Steuerung und Regelung der Wechselbeziehungen der Organismen mit ihrer Umwelt auf der Grundlage eines Informationswechsels, der auch den Einbau individueller Erfahrungen im Dienst der Umweltanpassung des Verhaltens ermöglicht«.[39]

Wegen der besonderen Betonung des instinktiven, angeborenen Verhaltens von Tieren durch viele führende Ethologen (z.B. Heinroth und Lorenz), wird die Ethologie heute manchmal auf eine reine Lehre des Instinktverhaltens eingeschränkt und das Studium gelernten Verhaltens ausgeschlossen. D. Hartmann stellt daher der biologischen Lehre des Instinktverhaltens, der *Ethologie*, die Lehre von dem gelernten Verhalten, die *Verhaltenspsychologie*, gegenüber.[40] Diese Trennung ist aber insofern unglücklich, als ›Lernen‹ auch ein biologischer Begriff ist und darüber hinaus häufig eine enge Verschränkung von instinktivem und erlerntem Verhalten vorliegt (↑In-

stinkt; Lernen). Sinnvoller erscheint es daher, auch Lernen als eine Form des Verhaltens[41] und damit als einen Gegenstand der Ethologie zu verstehen.

Verhalten als reversible Einstellung zur Umwelt

Beide Bestimmungen der Ethologie, ihr Verständnis als Bewegungslehre der Organismen und ihr Verständnis als Beziehungslehre zwischen Organismus und Umwelt haben ihre Beschränkungen. Denn nicht jedes Verhalten muss in Bewegungen bestehen – auch das regungslose Lauern eines Räubers auf seine Beute ist ein Verhalten –, und ebenso wenig ist jede Umweltbeziehung eines Organismus ein Verhalten – morphologische Einrichtungen wie die Sinnesorgane oder ein Schutzpanzer sind auf Ereignisse der Umwelt bezogen, gelten aber trotzdem nicht als Verhaltensmerkmale, die in der Ethologie untersucht werden. Der Gegenstand der Ethologie könnte daher eingegrenzt werden auf die temporären und reversiblen Einstellungen eines Organismus zu seiner Umwelt – also auf spezifische Bewegungsweisen und Körperhaltungen.

Treffend ist es daher auch, den Gegenstand der Ethologie als die *Zeitgestalt* der Lebewesen zu bezeichnen (↑Form). Diesen Ausdruck verwendet bereits J. von Uexküll in den 1920er Jahren[42], und er erscheint wieder bei A. Portmann[43] und I. Eibl-Eibesfeldt[44]. J. von Uexküll schließt sich in seiner Auffassung vom Verhalten als Zeitgestalt[45] direkt K.E. von Baer an, der die Instinkte 1860 als die sich in der Zeit entfaltende Melodie oder den Rhythmus des Lebens betrachtet: Die Instinkte sind für von Baer Ergänzungen des »Lebens-Prozesses« und nicht »ein Resultat des organischen Baues«. Sie bildeten vielmehr »den Rhythmus, gleichsam die Melodie, nach welcher der organische Körper sich aufbaut und umbaut.[46] Die Instinkte sind so als die zeitliche Ordnung parallel zur räumlichen Gliederung des Organismus in seinem Bauplan entworfen.

Form und Funktion von Verhalten

Der Ausdruck ›Zeitgestalt‹ deutet bereits darauf hin, dass in der Ethologie analog zur Morphologie und Physiologie zwischen der Form und der Funktion eines Verhaltens unterschieden werden kann. Wenn es auch nicht sehr verbreitet ist, so macht es doch Sinn, von der »Form des Verhaltens« und der »Morphologie des Verhaltens« zu sprechen, wie dies z.B. bei R. Bernier und P. Pirlot 1977 erfolgt.[47] Die Verhaltensform betrifft dabei die rein geometrisch-strukturellen Aspekte des Verhaltens. Ihr gegenüber steht die Funktionslehre des Verhaltens, in der es um die Klärung der Funktionsbezüge der Verhaltenseinheiten geht. Deutlicher noch als in der traditionellen Morphologie/Physiologie ist es aber in der Ethologie, dass die elementaren Einheiten funktional und nicht geometrisch-strukturell ausgegliedert werden. Also nicht die morphologische Ähnlichkeit, sondern die funktionale Beziehung bestimmt die Einordnung eines Bewegungsablaufs in eine Verhaltenskategorie (z.B. in die Kategorie ›Ernährungsverhalten‹ oder ›Schutzverhalten‹) (s.u.).

Ethologie versus Physiologie: Direktionalität versus Interdependenz

Es ist eine in der Geschichte der Biologie vielfach geäußerte Behauptung, dass ein Organismus zu seiner Umwelt in einem Verhältnis der Wechselwirkung oder Wechselseitigkeit stehe (↑Umwelt).[48]

Gegen diese Vorstellung ist aber einzuwenden, dass eine Relation der ↑Wechselseitigkeit, genauer der wechselseitigen Bedingung, in erster Linie zwischen den Teilen eines Organismus besteht und nicht zwischen dem Organismus und seiner Umwelt. Die Umwelt ist für den Organismus Ressource oder Störfaktor. Er hat zu seiner Umwelt daher ein einsinniges Verhältnis; Organismus und Umwelt bedingen sich nicht wechselseitig, sondern einseitig: der Organismus hängt von seiner Umwelt ab, aber die Umwelt in der Regel nicht von ihm. Aufgrund dieses einseitigen Abhängigkeitsverhältnisses stellt sich das einzelne Verhalten als eine lineare (und nicht interdependente) Bezogenheit des Organismus auf seine Umwelt dar. Offensichtlich ist dies bei spontan einsetzendem Verhalten, z.B. dem Appetenzverhalten (↑Bedürfnis), bei dem aus organismusinternen Ursachen (z.B. Nahrungsbedarf) eine Reizsituation aufgesucht wird. Aber auch bei einem Verhalten, das als Reaktion auf einen auslösenden Reiz einsetzt, steht der Organismus nur in einer einseitigen funktionalen Beziehung zu dem Reiz. Die Reizquelle selbst (z.B. eine Beute oder ein Feind) ist – abgesehen von Verhältnissen der ↑Symbiose – nicht funktional auf den sie wahrnehmenden Organismus bezogen – nur der Organismus steht in einer funktionalen Abhängigkeit von einigen Objekten seiner Umwelt.

Dies ist auch bei komplexen Verhaltensweisen, die eine Kaskade von einzelnen Verhaltenselementen umfassen, nicht anders. Jedes Verhaltenselement wird hier durch eine Reizsituation ausgelöst, die sich als Ergebnis der vorangegangenen Verhaltensweise einstellt. Es ist auch hier nur der Organismus, der sein Verhalten ausgehend von den Verhältnissen seiner Umwelt modelliert und organisiert; die Umwelt wird von ihm verändert, aber sie wird nicht so konzipiert, dass sie sich gerichtet selbst verändert, um dem

Organismus bei der Wahrnehmung seiner Zwecke entgegenzukommen. Würde sie doch so konzipiert werden, wäre sie keine Umwelt mehr, sondern Teil des Organismus. Oder anders gesagt: Über das Verständnis des Organismus-Umwelt-Verhältnisses als einer Wechselwirkung würde der Organismusbegriff eine Auflösung erfahren.[49]

Dem zentralen Aspekt der Interdependenz der physiologischen Verhältnisse steht in der Ethologie also der Aspekt der Direktionalität gegenüber. Verhaltensweisen sind vom Organismus gerichtet auf die Umwelt. Im Gegensatz zur Symmetrie und Reziprozität der Gegenstände der Physiologie – das eine Organ bedingt das andere –, liegt in der Ethologie ein asymmetrisches Verhältnis der Gegenstände – Organismus und Umwelt – vor.

Der in der Ethologie untersuchte konstitutive Umweltbezug des Organismus trägt der Bestimmung des Organismus als *offenes System* Rechnung, das erstens für seinen Erhalt auf eine spezifische Umwelt angewiesen ist und zweitens durch die Umwelt gefährdet (verletzbar) ist, das also – ausgehend von Ereignissen seiner Umwelt – gestört und zerstört werden kann. Die Beziehung der einseitigen Bedürftigkeit und Gefährdung führt zu einer aktiven Einstellung des Organismus zu seiner Umwelt, einer Gerichtetheit auf einzelne Gegenstände. Eine in diesem Sinne verstandene *Intentionalität* kann als ein Grundcharakteristikum aller Lebewesen gelten.[50]

Wenn aber auch keine direkte wechselseitige Bedingung zwischen einem Organismus und seiner Umwelt besteht, dann doch eine über Umweltobjekte *vermittelte Wechselwirkung* zwischen den Teilen eines Organismus. Denn im Verhalten bezieht ein Organismus die Gegenstände seiner Umwelt auf sich, das eine Organ tritt vermittelt über ein Objekt der Umwelt in Wechselwirkung mit einem anderen Organ: Im Jagdverhalten eines Tiers liegt z.B. eine Wechselwirkung des Auges mit den Muskeln des Lokomotionssystems und den Organen des Verdauungssystems vor, die über ein Beuteobjekt in der Umwelt vermittelt ist. Um eine Wechselwirkung und wechselseitige Abhängigkeit handelt es sich, weil alle beteiligten Organe sich allein durch den Bezug auf die anderen Organe erhalten können.

Allgemein gilt für diejenigen Teile des Organismus, die den Bezug des Organismus zu seiner Umwelt vermitteln, dass sie in dieser vermittelten Wechselwirkung mit anderen Teilen des Organismus stehen und insofern die Ethologie des Organismus betreffen. Unterscheiden lassen sich daher Organe, die in einem physiologischen Verhältnis der direkten Wechselseitigkeit miteinander stehen, und solche, die primär auf die Umwelt bezogen sind. A.N. Sewertzoff unterscheidet 1914 in diesem Sinne zwischen *ektosomatischen* und *endosomatischen* Organen oder Merkmalen (↑Organ).[51] Die ektosomatischen Organe (z.B. Haut, Zähne, Augen) sind darüber bestimmt, dass sie in direkter Beziehung zur Umwelt stehen. In die Richtung dieses Verständnisses weist auch die Unterscheidung zwischen einer *ethologischen Anatomie* und einer *physiologischen Anatomie*, die H. Böker 1935 einführt.[52] Gegenstand der ersteren ist nach Böker u.a. die Art der Fortbewegung und der Ernährung der Organismen, also solche Vorgänge, die direkt auf die Umwelt bezogen sind. Weiter müssten dazu gezählt werden: Schutzeinrichtungen wie Panzerungen, Nahrungsaufnahmeeinrichtungen wie Rüssel oder Schnäbel und Orientierungseinrichtungen wie Sinnesorgane etc. Nicht unmittelbar auf die Umwelt bezogen und insofern Gegenstand der »physiologischen Anatomie« wären dagegen die Erhaltungssysteme, die z.B. den Wasser-, Temperatur- und Salzhaushalt regulieren, das Kreislaufsystem, das Immunsystem und die regulatorischen Teile des Nervensystems.

Diese Zuordnungsfragen sind vor allem für die funktionale Analyse des Organismus von Bedeutung. In der historisch gewordenen faktischen Einheit des Organismus lassen sich physiologische und ethologische Aspekte nur mit Mühe voneinander trennen. Die meisten Einrichtungen, die ursprünglich für den einen Aspekt relevant waren, haben im Laufe der Zeit auch Relevanz für den anderen Aspekt erhalten. Schutzeinrichtungen z.B., die ursprünglich in einem rein ethologischen Kontext standen, können auch physiologische Bedeutung gewinnen, indem sie etwa als Vorratsspeicher für Mineralien dienen oder indem sie ein Gerüst für den morphologischen Zusammenhalt des Organismus abgeben.

Andererseits ändern die Zuordnungsschwierigkeiten einzelner Körperteile zur funktionalen Ordnung des Organismus nichts daran, dass in dieser funktionalen Ordnung die Aspekte des Selbstbezugs der Organisation (Physiologie) und ihres Umweltbezuges (Ethologie) systematisch getrennt werden können. Physiologisch ist jeder Prozess an und in dem Organismus, der Teil des Gefüges aus sich wechselseitig bedingenden Prozessen ist, das die Organisation des Organismus ausmacht. Weil kaum ein morphologischer Teil des Organismus nicht Teil dieses Gefüges ist, sind alle Prozesse, die an ihnen ablaufen, (z.B. ihre Erzeugung) zur Physiologie zu zählen. Ethologisch ist dagegen jeder Prozess, der ausgehend von der Organisation eine in die Umwelt offene Kausalkette darstellt – also jeder Prozess, der nicht unmit-

telbar in die Wechselwirkungseinheit des Organismus eingebettet ist, sondern entweder ausgehend von diesem Gefüge nach außen wirkt oder von außen auf dieses Gefüge einwirkt und dadurch eine Reaktion hervorruft.

Historisch geht diese Unterscheidung von Physiologie und Ethologie bis in die Anfänge der Konstitution der Biologie zu Beginn des 19. Jahrhunderts zurück. Sie findet sich bereits im Jahr 1800 in X. Bichats Differenzierung zwischen dem »organischen Leben«, das wesentlich in Stoffwechselvorgängen besteht, und dem »animalische Leben«, in dem der Organismus »außerhalb seiner existiert« und zu dem Bichat die Vermögen der Sinneswahrnehmung, Lokomotion und Kommunikation zählt.[53] In ähnlicher Weise grenzen A.B. Richerand und F. Magendie einige Jahre später die Relationsfunktione (»fonctions de relations«) von den internen Funktionen ab und bestimmt sie durch ihren Bezug zu den Objekten der Umwelt (»rapport avec les objets environnans«) (↑Biologie; Funktion: Tab. 87).[54]

Verhalten als Äußerung des ganzen Organismus

Zur Unterscheidung der Ethologie von der Physiologie wird auch darauf verwiesen, dass physiologische Prozesse nur einzelne Aspekte des Organismus betreffen, während das Verhalten immer eine Einstellung des Organismus als Ganzer sei. Dies streicht z.B. R.B. Perry 1921 heraus: »Psychology [d.i. Ethologie] deals with the grosser facts of organic behavior, and particularly with those external and internal adjustments by which the organism acts as a unit, while physiology deals with the more elementary constituent processes, such as metabolism or the nervous impulse«.[55] In der Ethologie wird ein Organismus also als Ganzer auf die Umwelt bezogen. Als eine Erklärung für diesen Ansatz kann angeführt werden, dass die Einstellung zur Umwelt eine vorhergehende Integration der physiologischen Einzelprozesse erfordert. Denn Änderungen des Verhältnisses zur Umwelt, z.B. aufgrund einer Ortsveränderung, betreffen viele Aspekte des Organismus gleichzeitig; die Lokomotion zur Nahrungsaufnahme verändert in der Regel z.B. die Exposition gegenüber Räubern. Der Auslösung eines Verhaltens geht daher in der Regel eine Integrationsleistung des Organismus voraus, in der mehrere Funktionskreise gleichzeitig berücksichtigt werden.

In der experimentellen Methodik wird dies daran deutlich, dass Ethologen – im Gegensatz zu Physiologen – mit dem ganzen Organismus arbeiten können, ohne ihn sezieren zu müssen. Dem zu Beginn des 20. Jahrhunderts experimentell arbeitenden Ethologen Pawlow kann damit bescheinigt werden, »dass er zum ersten Mal die Untersuchung der animalischen Physiologie aus dem Bannkreis des vivisektorischen Eingriffs befreit hat«.[56]

Subjektivität in der Ethologie

Mit der Konzipierung des Verhaltens als Äußerung des ganzen Organismus hängt auch die Betrachtung von Organismen als »Subjekte« zusammen (↑Selbstorganisation; Regulation). Traditionell wird dieser Terminus zwar auf bewusst und begründet handelnde Personen (also ↑Menschen) eingeschränkt, seit Ende des 18. Jahrhunderts sind es aber auch immer wieder Tiere, denen eine Subjektivität zugeschrieben wird. Begründet wird dies meist ausgehend von der Spontaneität des Verhaltens und der Innendimension des Erlebens. In der Ethologie verbreitet sich die Rede von der Subjektivität der Tiere v.a. durch J. von Uexkülls Umweltlehre (↑Umwelt). Nach dieser Lehre hat ein Organismus einer bestimmten Art eine für ihn spezifische Umwelt, die er »aktiv gliedert« und deren Elemente für ihn den Charakter von »Bedeutungsträgern« gewinnen.[57] Was die Umwelt ist, wird also für jeden Organismus erst durch seine eigene Rezeptivität und Aktivität konstituiert. Im Anschluss an diese Vorstellungen erscheinen seit den 1930er Jahren immer wieder Plädoyers dafür, das Verhalten der Tiere nicht als ein objektives Geschehen, sondern als ein allein subjektives »Benehmen« zu betrachten, das eine »immanente Verständlichkeit« aufweist und nur in einer Sinndeutung zu erfassen ist.[58]

Objektivität und Wissenschaftlichkeit der Ethologie

Auf der anderen Seite bemüht sich der Hauptstrom der Ethologie seit Beginn des 20. Jahrhunderts aber gerade um die Etablierung einer objektiven Analyse des Verhaltens, in der eine methodisch nur schwer zugängliche Subjektivität kaum Platz hat. Dieser um die Wissenschaftlichkeit der Ethologie bemühte Hauptstrom nimmt seinen Ausgang in der expliziten Absetzung von der im 19. Jahrhundert dominanten Tierpsychologie, für die der vornehmlich anekdotische Bericht über das Verhalten der Tiere bestimmend ist. Dieser ältere Ansatz beruht auf einer Methodik und Sprache, die wesentlich aus der Psychologie des Menschen gewonnen ist und für die die Introspektion maßgeblich ist. Deutlich wird diese Richtung z.B. in dem Werk über die »Tier-Intelligenz« (1882) von G.J. Romanes.[59]

In Absetzung von dieser älteren Tradition heißt es in einem programmatischen Aufsatz von T. Beer, A. Bethe und J. von Uexküll 1899: »Es hat naturwissenschaftlichen Wert, die Tiere mit Maschinen zu

vergleichen, nicht aber, ihnen menschliches beizulegen«.[60] In gleicher Weise setzt sich M. Washburn 1908 von der älteren *anekdotischen Methode* (»method of anecdote«) ab, die sie mit der Beschreibung von Einzelfällen und Zufallsbeobachtungen in Verbindung bringt, um sich für die *experimentelle Methode* (»method of experiment«) in der Verhaltensforschung einzusetzen.[61]

Die tatsächliche Etablierung experimenteller Methoden und systematisch-quantitativer Verfahren der Auswertung von Versuchsergebnissen in die Ethologie wird auf E.L. Thorndike zurückgeführt.[62] Thorndike bemüht sich v.a. um die Einführung standardisierter Tests zum Lernen von Tieren (↑Lernen).

Besonders konsequent in seiner Ablehnung der Introspektion als Methode der Verhaltensforschung der Tiere ist J.B. Watson, der Begründer des ***Behaviorismus*** (»behaviorism is the only consistent and logical functionalism«[63]). In einem als Manifest des Behaviorismus geltenden kurzen Aufsatz aus dem Jahr 1913 formuliert er gleich zu Beginn die Forderung, die Psychologie als eine objektive experimentelle Wissenschaft zu betrachten, die der Vorhersage und Kontrolle von Verhalten diene und in der die Introspektion keine wichtige Methode bilde: »Psychology as the behaviorist views it is a purely objective experimental branch of natural science. Its theoretical goal is the prediction and control of behavior. Introspection forms no essential part of its methods, nor is the scientific value of its data dependent upon the readiness with which they lend themselves to interpretations in terms of consciousness. The behaviorist, in his efforts to get a unitary scheme of animal response, recognizes no dividing line between man and brute«.[64] Die methodische Direktive Watsons besteht damit in der Forderung, die Begriffsbildung der behavioristischen Psychologie allein an dem beobachtbaren äußeren Verhalten des Organismus zu orientieren. Es dürften nicht hinter jedem Verhalten von Tieren (und Menschen) mentale Zustände, wie sie dem menschlichen Beobachter aus seiner Introspektion bekannt sind, konstruiert werden. Damit die Verhaltensforschung wissenschaftlichen Status erlange, müsse also das menschliche Bewusstsein als zentrale Referenz jeder Beobachtung überwunden werden. Begriffe, die die inneren mentalen Vorgänge betreffen, dienen nicht dem Erschließen des Verhaltens, sondern werden umgekehrt erst aus dem beobachtbaren Verhalten erschlossen. Im Kern ist damit also ein *black box*-Modell des Verhaltens beschrieben. Dieses einfache *black box*-Modell kann weiter in Richtung einer reinen Reflex-Psychologie im Sinne des starren Reiz-Reaktions-Schemas eingeengt werden, wie dies z.B. von Watson verfolgt wird[65] – aber dies muss nicht geschehen, wie die Position der »Zweckpsychologie« E.C. Tolmans zeigt[66].

Auch K. Lorenz ist in seinen frühen Schriften stark von der Reflextheorie beeinflusst. Gemäß seiner mechanistischen Grundeinstellung und der Ablehnung sowohl vitalistischer als auch psychologisch-teleologischer Ansätze zur Erklärung des Verhaltens sieht er – u.a. unter dem Einfluss von H.E. Ziegler – bis zur Mitte der 1930er Jahre in der Annahme von Reflexketten die einzig solide Basis zur Erforschung von Verhalten.[67] Im Rahmen dieses reflextheoretischen Ansatzes entwickelt Lorenz seine Konzepte des *sozialen Auslösers* und des *angeborenen Auslösemechanismus* (↑Wahrnehmung). Dieser Ansatz ermöglicht es Lorenz, viele der von ihm beobachteten Phänomene auf einheitlicher Grundlage zu erklären, z.B. den stereotypen Ablauf des Verhaltens nach Präsentation eines Reizes, die innerartliche Konstanz der Reaktionen und den angeborenen Charakter, der sich daran zeigt, dass auch isoliert aufgezogene Individuen das Verhalten zeigen. Erste Zweifel an diesem Modell entstehen mit der Beobachtung des aktiven Aufsuchens von Reizsituationen durch die Versuchstiere (»Appetenzverhalten«; ↑Bedürfnis). Weitere Anomalien für die Reflextheorie bestehen in den Beobachtungen von »Intentionsbewegungen«, also unvollständig ausgeführten Bewegungsmustern (↑Kommunikation), »Leerlaufreaktionen«, d.h. ohne einen Reiz ausgelösten Verhaltensweisen (↑Bedürfnis) und der Verschränkung von Instinktbewegungen mit gelerntem Verhalten (»Instinkt-Dressur-Verschränkung«; ↑Lernen).[68] Unter dem Einfluss des Verhaltensphysiologen E. von Holst gibt Lorenz das Reflexmodell daher Ende der 1930er Jahre auf.

In seiner heuristischen Funktion für die frühe Ethologie hat der behavioristische Ansatz Folgen, die ambivalent zu bewerten sind. Einerseits beflügelt er die empirische Forschung, weil er ermöglicht, den Organismus frei von bewusstseinstheoretischen und damit nicht selten metaphysischen Rücksichten zu betrachten. Auf der anderen Seite behindert der Behaviorismus aber eher die neurophysiologische Erforschung der Auslöser und Regulatoren des Verhaltens. Fortschritte in der Neurophysiologie erfolgen daher v.a. von einer Seite, die dem Behaviorismus kritisch gegenübersteht (z.B. durch E. von Holst).

Mit den Ansätzen der vergleichenden Verhaltensforschung, der Verhaltensphysiologie und der Verhaltensökologie (s.u.) gerät der Behaviorismus seit den 1930er Jahren zunehmend in den Hintergrund. In den Mittelpunkt rücken dagegen Fragen nach den neuronalen Ursachen und Mechanismen des Verhaltens

sowie nach den evolutionären Konsequenzen und Strategien, insbesondere des ↑Sozialverhaltens. Als ein Ziel der Forschung formuliert Pawlow 1932 die Vereinigung des psychologischen und des physiologischen Ansatzes und betrachtet es als »vollkommen gerechtfertigte Tendenz, die Erscheinungen der sogenannten psychischen Tätigkeit auf physiologische Tatsachen zurückzuführen, d.h., das Physiologische mit dem Psychologischen, das Subjektive mit dem Objektiven zu vereinigen, zu identifizieren. Dies ist meiner Überzeugung nach gegenwärtig die wichtigste wissenschaftliche Aufgabe«.[69]

Der ethologische Funktionalismus

Ausgehend von dem funktional als ↑Organisation bestimmten und funktional in der ↑Physiologie gegliederten Begriff des Organismus wird auch der Umweltbezug des Organismus in der Ethologie funktional systematisiert. Dass es Funktionsbegriffe sind, die den Gegenstand gliedern, ist in der Ethologie tatsächlich offensichtlicher als in anderen Bereichen der Biologie. Sämtliche Titel für den Umweltbezug des Organismus – seien sie Ernährung, Flucht, Schutz, Sexualität oder andere – stellen funktionale Begriffe dar (↑Funktion; Zweckmäßigkeit). Die Verhaltensweisen werden im Hinblick darauf identifiziert und zu einer Einheit zusammengefasst, welche Wirkung sie auf den Organismus haben. Der eine funktionale Umweltanspruch kann auf den unterschiedlichsten Mechanismen beruhen, z.B. kann Ernährung durch Weiden, Strudeln, Filtrieren, Sammeln, Ködern, Fallenstellen, Jagen etc. erfolgen. Die Vielfalt der kausalen Mechanismen ändert doch nichts an der Einheit ihres funktionalen Ertrags; also nicht die physikalische Ähnlichkeit der Mechanismen (oder auch ihre phylogenetische Verwandtschaft), sondern die Gemeinsamkeit ihrer funktionalen Wirkung liefert eine Systematik der Verhaltensweisen. Diese Systematik ergibt sich – zumindest in ihren oberen Begriffen – weitgehend unabhängig von der detaillierten kausalen Erforschung des Verhaltens. In der Ethologie werden oftmals funktionale Bezüge aufgestellt, bevor die genauen kausalen Verhältnisse geklärt sind. Ein Jagdverhalten ist auch dann schon ein Jagdverhalten, wenn die ihm zugrundeliegenden kausalen Mechanismen noch nicht im Detail bekannt sind. Und die Klärung dieser Mechanismen wird nichts daran ändern, dass es sich bei dem gezeigten Verhalten um ein Jagdverhalten handelt. Das Verhalten eines Organismus wird so quasi im Vorgriff auf die kausale Analyse funktional gegliedert.

In der Vorgängigkeit und Unabhängigkeit der funktionalen Analyse gegenüber der kausalen verhält es sich mit den ethologischen Grundbegriffen ähnlich wie mit den mentalen und sozialen Begriffen der Geistes- und Sozialwissenschaften. Dem, was funktional oder mental eine Einheit bildet, entspricht auf physischer Ebene oft nur eine Aufzählung disjunkter Elemente.[70]

Das funktionalistische Moment im Verhaltensbegriff wird von den frühen Ethologen, die oft gleichzeitig Psychologen sind, klar gesehen. Ein Verhalten wird von ihnen im Hinblick darauf identifiziert, welche Wirkung es für den Organismus erzielt. So stellt W. Wundt in seinen ›Grundzügen der physiologischen Psychologie‹ (1874/1903) klar, »dass man die Triebe nicht sowohl nach den Gefühlen und Affecten, von denen sie ausgehen, als nach den Zwecken zu classificiren pflegt, auf die sie gerichtet sind«.[71]

In der englischsprachigen »Tierpsychologie« ist es am Anfang der Instinktbegriff, an dem die teleologische Komponente des Verhaltens am deutlichsten wird. Neben seiner funktionalen Komponente, die Verhalten allgemein charakterisiert, erfolgt über den Instinktbegriff (oder den oft als synonym verstandenen Triebbegriff) auch eine Auffächerung der verschiedenen Umweltbezüge des Organismus.

Deutlich ist auch W. McDougall 1923 in der Hervorhebung der Zweckmäßigkeit von Verhalten: »Purposive action is the most fundamental category of psychology; just as the motion of a material particle according to the mechanical principles of Newton's laws of motion has long been the fundamental category of physical science. Behavior is always purposive action, or a train or sequence of purposive actions«.[72] Die Zweckmäßigkeit des Verhaltens bezieht McDougall nicht nur auf das zweckesetzende Handeln des Menschen, sondern gleichermaßen auf das Verhalten der Tiere. Beide fasst er zu einer einheitlichen »Klasse von Bewegungen«[73] zusammen und stellt sie dem zweiten Bewegungstyp in der Natur, den mechanischen Bewegungen, gegenüber. Die Zweckmäßigkeit des Verhaltens liegt für McDougall darin, dass – auch bei niederen Tieren – eine Antizipation eines Zielzustandes vorliegt. Das Verhalten erfolge im Hinblick auf einen in der Zukunft liegenden und durch das Verhalten zu erreichenden Zustand. Das Erreichen des Zielzustandes sei der Grund und die Motivation für das Einsetzen des Verhaltens.

Die Ansätze McDougalls werden von E.C. Tolman, dem Begründer der »Zweckpsychologie«, fortgeführt. Tolman ist bestrebt, die mentalistischen Elemente, die sich noch in McDougalls Darstellungen finden, völlig zu vermeiden und so die Zweckmäßigkeit als eine objektive Eigenschaft von Verhalten zu verstehen: »Purpose [...] is itself but an objective as-

pect of behavior«.[74] Ebenso wie McDougall gibt auch Tolman eine Klassifikation der Instinkte auf funktionaler Grundlage (↑Instinkt: Tab. 129; ↑Verhalten).

Ethologie als Regulationslehre

Weil die Relation des Organismus zu seiner Umwelt das Thema der Ethologie ist und weil diese Relation zumindest zum Teil durch die Begriffe von Störung, Steuerung und Regulation zu kennzeichnen ist, weist die Ethologie viele Aspekte einer Lehre der Regulation auf. Allgemein könnte man sagen: Die Ethologie betrifft den Umweltbezug und insbesondere die Regulation der über die Physiologie konstituierten organisierten Systeme. Als angewandte Regulationslehre ist sie damit immer auf den Gegenstand funktional bezogen, den es zu regulieren gilt: Verhaltensweisen sind also insofern funktional als Mittel für die Belange des Organismus zu interpretieren.

Von verschiedener Seite ist das Verhalten von Organismen selbst mit dem Mechanismus der Regulation, genauer der Regelung, identifiziert worden. So versteht H.S. Jennings 1906 mit einem noch nicht sehr spezifischen Begriff der Regulation allgemein das »Verhalten als Regulation«.[75] Ein Organismus sei bestrebt, für ihn günstige Zustände aufzusuchen und schädlichen Einflüssen aus dem Weg zu gehen.

Ausgehend von dem spezifischeren kybernetischen Begriff der ↑Regulation bestimmt W.T. Powers 1973 Verhalten generell als einen Mechanismus der Rückkopplung: »All behavior involves strong feedback effects, whether one is considering spinal reflexes or self-actualization. Feedback is such an all-pervasive and fundamental aspect of behavior that it is as invisible as the air we breathe. Quite literally it is behavior«.[76] Als Mechanismus der Rückkopplung muss ein Verhalten nach Powers verstanden werden, weil der wesentliche Punkt der Relation des Organismus zu seiner Umwelt dessen Stabilisierung betrifft. Die Umwelt wird als Vorrat lebenswichtiger Ressourcen genutzt, und die von ihr ausgehenden Gefahren werden durch Aktionen des Organismus abgewendet. Beide Komplexe erfolgen in der Regel über Wahrnehmungen des Organismus, so dass sich mit Powers sagen lässt, Verhalten bestehe in der Kontrolle der Wahrnehmung: »To behave is to control perception«.[77] In der ethologischen Regulation erfolgt eine Stabilisierung der Einheit des Organismus – einerseits mit Hilfe der Ressourcen und anderseits in Abwendung der Gefahren aus der Umwelt. Verhalten kann damit auch allgemein als »Regulation der Relation zwischen Organismus und Umwelt« bestimmt werden, wie es 2001 bei O. Düßmann heißt.[78]

Vergleichende Psychologie

Die Bezeichnung ›vergleichende Psychologie‹ erscheint Ende des 18. Jahrhunderts in Bezug auf die Methode des Vergleichs des Verhaltens von Menschen und Tieren (Klügel 1782: »vergleichende Psychologie, besonders von den Seelen der Thiere«[79]; Liebsch 1808: »vergleichende Psychologie«[80]; Chiaverini 1815: »psychologie comparée«[81]; Bennett 1826: »comparative psychology«[82]). Die Bezeichnung bezieht sich aber vielfach auch auf Vergleiche zwischen verschiedenen Menschen (so 1851 bei Lazarus[83]).

Eine komparative Sicht auf das Verhalten der Tiere findet sich, seitdem der Mensch das Verhalten der Tiere für sich zu nutzen weiß (d.h. schon länger als es Menschen gibt). Der Vergleich kann sich auf das Verhalten von Organismen verschiedener Arten oder auf den Vergleich des menschlichen Handelns mit dem Verhalten der Tiere beziehen. Eine vergleichende Psychologie in diesem Sinne findet sich bei Aristoteles[84] und im Anschluss an ihn in der Scholastik, etwa bei Albertus Magnus[85]. Seit dem Mittelalter sind Stufenleitervorstellungen entwickelt worden, die die Organismen nach ihren Verhaltensweisen gruppieren und an die Spitze den Menschen stellen.

Bis ins 19. Jahrhundert steht das Verhalten der Tiere in erster Linie im Hinblick auf seine Ähnlichkeit zum menschlichen Handeln zur Diskussion, z.B. in Bezug auf die Frage, wie weit dem Verhalten der Tiere ↑Intelligenz, ↑Bewusstsein oder Moral (↑Kultur) zugrunde liegt. Das Verhalten der Tiere erscheint in dieser Perspektive als das von unterentwickelten, »kleinen Menschen«.[86] Eine ausführliche Darstellung und Diskussion der Intelligenz im Verhalten der Tiere liefert C.G. Le Roy in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts.[87] Le Roy fordert als Ziel der Untersuchung des Verhaltens der Tiere die Erstellung eines vollständigen Inventars der Verhaltensweisen für jede Tierart, eines *Ethogramms*, wie es später heißt (↑Verhalten). Auch J. Gregory hält es 1766 für ein Desiderat, der vergleichenden Betrachtung der Anatomie eine vergleichende Lehre der Lebensweise der Tiere an die Seite zu stellen (»the comparative Animal Oeconomy of Mankind and other Animals, and comparative Views of their States and manner of life, have been little regarded«).[88]

Im 19. Jahrhundert ist die z.T. vermenschlichende Betrachtung des Verhaltens der Tiere als Ausdruck ihrer Seele verbreitet. Dies belegen z.B. die Arbeiten von P. Scheitlin[89], C.G. Carus[90], W. Wundt[91] oder M. Perty[92].

Als Gründer und Namensgeber der wissenschaftlichen vergleichenden Psychologie gilt P. Flourens, ein

Schüler G. Cuviers. Flourens stellt v.a. in den 20er Jahren des 19. Jahrhunderts vergleichende Studien am Gehirn von Wirbeltieren an und untersucht den Zusammenhang zum Verhalten der Tiere. Mit seiner *Psychologie comparée* von 1864, die im Wesentlichen eine Sammlung älterer Arbeiten unter einem neuen Titel ist, hat er die vergleichende Psychologie als neue Wissenschaft begründet.[93]

Im engeren Sinne bezieht sich der Titel ›vergleichende Psychologie‹ auf eine Betrachtung des Verhaltens der Tiere aus einer deszendenztheoretischen Perspektive. Pioniere in dieser Hinsicht sind in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts C. Darwin[94], G.J. Romanes[95] und C.L. Morgan[96]. Morgan steht einer vergleichenden Perspektive auf psychische Phänomene anfangs allerdings eher skeptisch gegenüber, weil er die Introspektion für die einzige Methode der Psychologie hält. Erst unter dem Einfluss evolutionärer Überlegungen ändert Morgan Ende der 1880er Jahre seine Meinung. Im deutschen Sprachraum ist es G.H. Schneider, der 1880 eine »vergleichende Willenslehre« vorlegt.[97]

Tierpsychologie

Der Terminus ›Tierpsychologie‹ erscheint vereinzelt seit Ende des 18. Jahrhunderts (Anonymus 1798: »ein der Sache gewachsener Mann [soll] eine Thier-Psychologie (an der es noch durchaus fehle) schreiben«[98]; Anonymus 1804: »Thier-Psychologie«[99]; Anonymus 1819: »Thierpsychologie«[100]; Dureau de la Malle 1830: »psychologie animale«[101]; Anonymus 1838: »animal psychology«: »the study […] of the laws and facts of passion, sensation, reason, &c., in animals«[102]; Scheitlin 1840: »Thierseelenkunde«; von Feuchtersleben 1845: »Zoo-psychologie«[103]; Carus 1846: »Zoopsychologie«[104]). Mit den ersten Monografien zu diesem Thema in den 1840er Jahren verbreitet sich sowohl die Kenntnis des Forschungsfeldes als auch der Bezeichnung für sie.[105] Aber erst gegen Ende des Jahrhunderts kann von einer Etablierung des Terminus zur Bezeichnung einer biologischen Teildisziplin die Rede sein.[106]

Der Wert der Tierpsychologie wird anfangs v.a. in einer vergleichenden Perspektive für die Psychologie des Menschen gesehen. So heißt es 1830 bei Hohnbaum und Jahn, es sei eine Voraussetzung für die Entstehung einer haltbaren Psychologie, dass man »die Menschenpsychologie auf die Thierpsychologie baut, eine vergleichende Psychologie gründet«. Die Psychologie werde nur dann zu einer Wissenschaft, wenn die seelischen Prozesse in gleicher Weise wie die physiologischen vergleichend analysiert werden: »wenn man das Gehirn und die übrigen Gebilde des Nervensystems (denn der Geist ist dieser Organe Lebensthätigkeit […]) eben so betrachtet und behandelt, wie man den übrigen Organismus, die Leber, die Lunge, das Blut, ansieht und erforscht«.[107] Im Anschluss an diese Vorstellungen wird die Tierpsychologie seit Mitte des 19. Jahrhunderts als eine »vergleichende Psychologie« betrieben (s.o.). Für Hohnbaum und Jahn kann die Tierpsychologie darüber hinaus etwas zur Begründung der Ethik leisten, wie dies in ihren Fragen zum Ausdruck kommt: »Was lehrt die Thierpsychologie über die moralische Welt, über jene Welt, in der, wie man sagt, die Ideen des Schönen, Guten, Wahren herrschen etc..? […] findet nicht die moralische Natur des Menschen auch ihre Deutung in den Regungen und Spuren einer moralischen Natur, welche uns in der Thierwelt, in den Sitten der Thiere, wie die Franzosen sagen, begegnet?«[108]

Enthalten ist in dem Ausdruck ›Tierpsychologie‹ ein Verweis auf die ›Psyche‹ und damit auf die antike Seelenlehre. Nach dieser Lehre kommt nicht nur den Tieren, sondern auch den Pflanzen eine Seele, wenn auch eine niederer Stufe, zu: die *Pflanzenseele*.[109] Im 18. und 19. Jahrhundert verliert der Begriff der Seele zwar weitgehend seine wissenschaftliche Funktion als ein Erklärungsprinzip – trotzdem entwickelt sich eine ***Pflanzenpsychologie*** parallel zur Tierpsychologie. Der Ausdruck erscheint seit den 1830er Jahren (von Reider 1831: »Pflanzenpsychologie«[110]; Pfeil 1850: »ob man sich nicht auch eine Pflanzenpsychologie denken kann, wenn man diesen Ausdruck gebrauchen darf«[111]; Boscowitz 1860; Pouchet 1864: »psychologie végétale«[112]; Fullerton 1906: »plant psychology«[113]). Der Botaniker J.E. Taylor ist 1884 der Auffassung, ein Leben ohne psychologisches Verhalten (»psychological action«) könne es nicht geben, und er fordert daher eben eine Pflanzenpsychologie (»Vegetable Psychology«).[114] Der eigentliche wissenschaftliche Versuch der Begründung einer Pflanzenpsychologie wird aber auf R. Francé zu Beginn des 20. Jahrhunderts zurückgeführt.[115] Eine Psychologie der Pflanzen sieht Francé dadurch gerechtfertigt, dass auch das Leben der Pflanzen psychische Qualitäten aufweist, z.B. Empfindungen, Bedürfnisse, Spontaneität, Streben und Individualität. Handlungen gelten für Francé nicht als ein Privileg von Tieren und Menschen, sondern auch Pflanzen zeigen Handlungen, z.B. »Reizhandlungen« »Regulationshandlungen« und auch planvoll zweckmäßige und freie Handlungen. Francés Bemühungen um diese neue wissenschaftliche Disziplin findet allerdings wenig Resonanz. Ihm wird u.a. vorgeworfen, mit der Seele einen Begriff zu exponieren, der eine blo-

ße Abstraktion darstellt: »Eine Abstraktion, ein Begriff kann aber weder Ursache noch Erklärung eines Wirklichen sein«[116].

Die Popularität der Psychologie am Ende des 19. Jahrhunderts führt nicht nur zu einer Tier- und Pflanzenpsychologie, sondern auch zu einer »Cellular-Psychologie«, die E. Haeckel begründet und deren Gegenstand die »Zellseelen« sind, d.h. die Empfindungsprozesse, die auf Zellebene ablaufen.[117]

Die Verbreitung und allgemeine Akzeptanz des Ausdrucks ›Psyche‹ für die Pflanzen und Tiere beruht aber nicht nur auf einem Bezug zur antiken Tradition. Sie hängt auch mit der beobachteten Spontaneität und Gerichtetheit des Verhaltens der Tiere zusammen. Analog zum Konzept des Willens im menschlichen Seelenleben werden die Instinkte als zentrale, den Umweltbezug steuernde Instanzen entworfen.[118]

Kritik an der Zuschreibung einer Seele oder Psyche zu den Tieren wird aber bereits seit dem 17. Jahrhundert, besonders prominent durch R. Descartes, geäußert (↑Organismus/Mechanismus). Mit der Etablierung der ›Tierpsychologie‹ am Ende des 19. Jahrhunderts gewinnt die Frage besondere Aktualität und wird viel diskutiert. So beantwortet A. Bethe die Frage, ob Ameisen und Bienen über »psychische Qualitäten« verfügen, 1898 negativ.[119] Allerdings verfügt Bethe über einen schwachen Begriff davon, was eine psychische Qualität ist, nämlich die Fähigkeit, »modificirt zu handeln«[120], d.h. durch im Laufe des Lebens erworbene Erfahrungen das Verhalten zu ändern, also schlicht Lernen. Mit dem späteren Wissen, dass Ameisen und Bienen, ja sogar Einzeller lernen können[121], müssen ihnen nach Bethes Maßstab also auch psychische Qualitäten zugeschrieben werden. Mit der Entwicklung unterschiedlicher Methoden in Psychologie (des Menschen) und Ethologie (der Tiere) wird die einheitliche Bezeichnung aber zunehmend fragwürdig.

Der Terminus ›Tierpsychologie‹ bleibt aber bis in die 1970er Jahre relativ weit verbreitet zur Bezeichnung des wissenschaftlichen Studiums des Verhaltens der Tiere.[122] Dies hängt auch damit zusammen, dass eines der ältesten Organe der Ethologie, die ›Zeitschrift für Tierpsychologie‹, seit ihrem Erscheinen im Jahr 1937 diesen Titel trägt und dieser erst 1985 geändert wird (in ›Ethology‹).

Vergleichende Verhaltensforschung

Der Terminus ›Vergleichende Verhaltensforschung‹ wird 1935 von W. Fischel eingeführt.[123] Auch F.J.J. Buytendijk verwendet ihn beiläufig 1938: »Einer wirklich vergleichenden Verhaltensforschung fällt

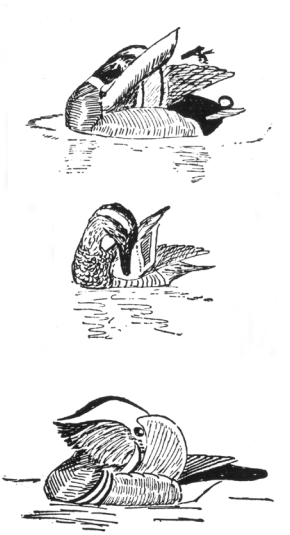


Abb. 120. Vergleich der Körperhaltung während des »Scheinputzens« bei der Balz der Männchen von drei verschiedenen Entenarten (von oben nach unten: Stockente, Knäckente und Mandarinente) (zusammengestellt aus Lorenz, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. J. Ornithol. Erg.bd. 3, 194-293: 217, 248, 285).

die Aufgabe zu, Aehnlichkeit und Unterschied, d.h. die Analogien zwischen den technischen Ausführungsprinzipien und ihren besonderen Anwendungen in verschiedenen Organisationsplänen, Lebensstilen, Umwelten aufzudecken. […] Es gibt in der Tierwelt eine Typologie des Verhaltens unabhängig von der Stellung der Art im zoologischen System. Jagen, Suchen, Greifen, Töten, Lauern, Fliehen, Kämpfen usw. sind sich überall ähnlich«.[124] Weithin bekannt wird der Terminus aber erst durch einen programmatischen Aufsatz von K. Lorenz aus dem Jahr 1939.[125] Schon 1937 schließt Lorenz einen programmatischen Artikel mit dem Satz: »Nur auf vergleichend stammesgeschichtlicher Grundlage kann eine über objektive Verhaltenslehre hinausbauende vergleichende Psychologie fußen«.[126] Lorenz verbindet mit dem neuen Titel auch eine neue Ausrichtung der Verhaltensforschung. Wichtige Anstöße bilden dabei einerseits die Kritik der Reflextheorie und die Beobachtung der spontanen Aktivität von Organismen (↑Verhalten/Reflex) sowie andererseits die Betrachtung des Verhaltens als Resultat einer phylogenetischen Entwicklung, über die in gleicher Weise die Feststellung von Homologien möglich ist wie für morphologische Merkmale. In der Retrospektive betont Lorenz besonders die Bedeutung seiner Einsicht in die über Arten und Gattungen hinweg bestehende Konstanz von bestimmten »Bewegungsweisen« von Orga-

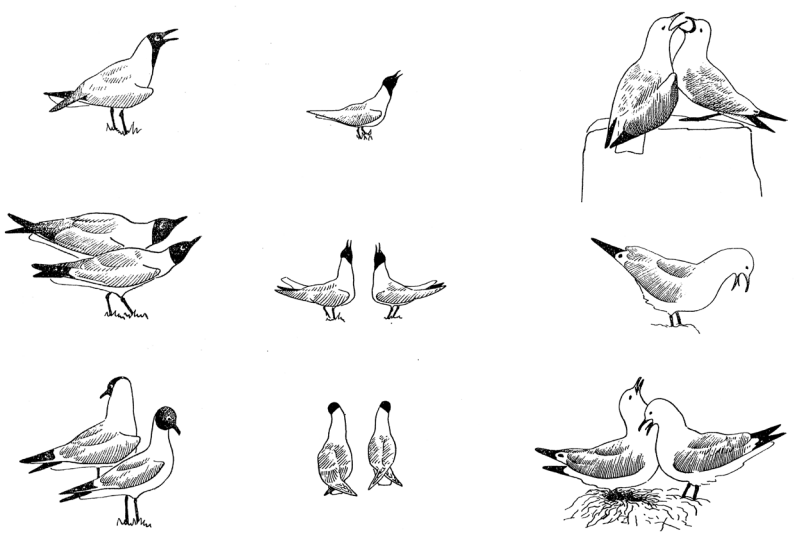


Abb. 121. Begrüßungszeremonien von Lachmöwen (links), Zwergmöwen (Mitte) und Silbermöwen (rechts) (aus Tinbergen, N. (1959). Comparative studies of the behavior of gulls (Laridae): a progress report. Behaviour 15, 1-70: 40f.).

nismen verschiedener Arten.[127] Die Konstanz deute darauf hin, so Lorenz, »daß diese Bewegungsformen phylogenetisch entstanden und im Genom verankert sind«.[128] Die Wissenschaftlichkeit der Ethologie hänge daran, diese Bewegungsweisen, also das Verhalten, als eine durch die Evolution geformte Manifestation von Lebewesen zu sehen – in strenger Analogie zu morphologischen Merkmalen: »Die Entdeckung der Homologisierbarkeit von Bewegungsweisen ist der archimedische Punkt, von dem aus die Ethologie oder vergleichende Verhaltensforschung ihren Ursprung genommen hat«.[129] Die Verhaltensforschung war so in ihren Anfängen wesentlich *vergleichende* Verhaltensforschung. Die Begründung dieser vergleichenden Methode verbindet Lorenz mit den Untersuchungen O. Heinroths[130] und C.O. Whitmans an der Wende zum 20. Jahrhundert. Whitman fordert 1899, Instinkte ebenso wie strukturelle Merkmale von Organismen vom Standpunkt der phylogenetischen Abstammung aus zu untersuchen: »Instinct and structure are to be studied from the common standpoint of phyletic descent«.[131]

Bereits von C. Darwin und seinen unmittelbaren Nachfolgern wird vorgeschlagen, die Instinkte genauso wie morphologische Merkmale der Organismen als durch die Selektion geformt zu betrachten und zu analysieren. Darwin bekennt in der dritten Auflage des ›Origin‹ von 1861: »I can see no difficulty in natural selection preserving and continually accumulating variations of instinct to any extent that was profitable«.[132] Die Parallele wird 1880 auch von G.H. Schneider formuliert: »Die Zoologen begreifen jetzt, daß sich in der geistigen Entwickelung der animalischen Wesen dieselbe Stufenfolge und dieselben Gesetze der Anpassung und Vererbung offenbaren müssen als wie in der morphologischen«.[133] Weiter heißt es bei Schneider, die Triebe seien ebenso als ein »Product der Selection« anzusehen wie die physiologischen Funktionen.[134] Deutlich in dieser Hinsicht äußert sich 1891 auch H.E. Ziegler: »Die Principien, welche für die morphologische Betrachtung der Organe aufgestellt sind, sie gelten alle auch für die Instincte; auch hinsichtlich dieser spricht man von Homologie, Analogie und Parallelentwicklung, von individueller Variation, natürlicher Züchtung und daraus resultirender Zweckmäßigkeit«.[135]

Der vergleichende Aspekt spielt bis in die Gegenwart in der Verhaltensforschung eine wichtige Rolle. Jüngere, explizit wissenschaftstheoretische Reflexionen auf den Status der Disziplin betonen die komparative, an der Evolutionstheorie orientierte Seite der Ethologie, deren »logische Struktur« der der komparativen Anatomie ähnele und die als gemeinsames Dach für die spezialisierteren Richtungen der Verhaltensökologie und Soziobiologie fungieren könne.[136]

Perilogie

Der Terminus ›Perilogie‹ (abgeleitet von griech. ›περί‹ »Umgebung«) geht auf E. Haeckel zurück. Das Wort taucht erstmals in einer Tabelle auf, die Haeckel dem Abdruck seiner Antrittsvorlesung in Jena beifügt, die aber nicht in den ersten Drucken der Vorlesung, sondern erst in seinen ›Gesammelten populären Vorträgen‹ von 1879 erscheint.[137] In dieser Tabelle bestimmt Haeckel die Perilogie als die »Physiologie der Beziehungen« und ordnet ihr die Ökologie als »Haushaltslehre« und die Chorologie als »Verbreitungslehre« unter. Weil Haeckel ausdrücklich darauf hinweist, dass es in der Perilogie ausschließlich um die Beziehungen des Organismus

zu seiner Außenwelt geht[138], ist die Perilogie nicht zu identifizieren mit der 1866 von Haeckel so genannten »Relations-Physiologie«, weil diese es auch mit innerorganismischen Beziehungen zu tun hat.[139] Später verwendet Haeckel selbst das Wort nur noch selten[140], es taucht aber unter Verweis auf Haeckel in biologischen Wörterbüchern auf, so bei H.E. Ziegler, der es 1907 definiert als »die Lehre von den Beziehungen der Tiere zur Umgebung und überhaupt zur Außenwelt«.[141] Seit dieser Zeit ist es weitgehend in Vergessenheit geraten, allein in der französischsprachigen Biologie hat es noch eine gewisse Verbreitung.

Für den deutschen Sprachraum kommt W. Schwenke 1979 auf das Wort zurück. Schwenke distanziert sich jedoch gleichzeitig von dem Ausdruck, weil es seiner Meinung nach keine eigene Wissenschaft der Umweltbeziehung in der Biologie geben kann: »Die aus dem Zusammenhang gerissenen, den Umwelteinfluß betreffenden Fragen aus allen Disziplinen der Zoologie ergeben, nebeneinandergestellt, noch keine eigene Disziplin«.[142] Nicht ganz ungeeignet erscheint die Bezeichnung allerdings, weil das Wort ausgehend von dem zentralen Aspekt des Verhaltens geformt ist: der Beziehung eines Organismus zu seiner Umwelt.[143]

Verhaltensbiologie

Parallel zu dem Terminus ›Ethologie‹ etabliert sich seit Mitte der 1950er Jahren der Ausdruck ›Verhaltensbiologie‹ (engl. »behavioral biology«) für die Wissenschaft des Verhaltens (Zippelius & Goethe 1947).[144] Nach J.P. Scott betrifft die Verhaltensbiologie allein das Verhalten der Tiere; die Ethologie umfasse dagegen auch das Verhalten des Menschen (in der so genannten *Humanethologie*; ↑Kultur). Im Deutschen ist dagegen auch von der ›Verhaltensbiologie des Menschen‹ die Rede.[145] Auch wenn das Verhalten der Menschen und Tiere als Gegenstand der einen biologischen Teildisziplin genommen wird, werden doch immer wieder, besonders

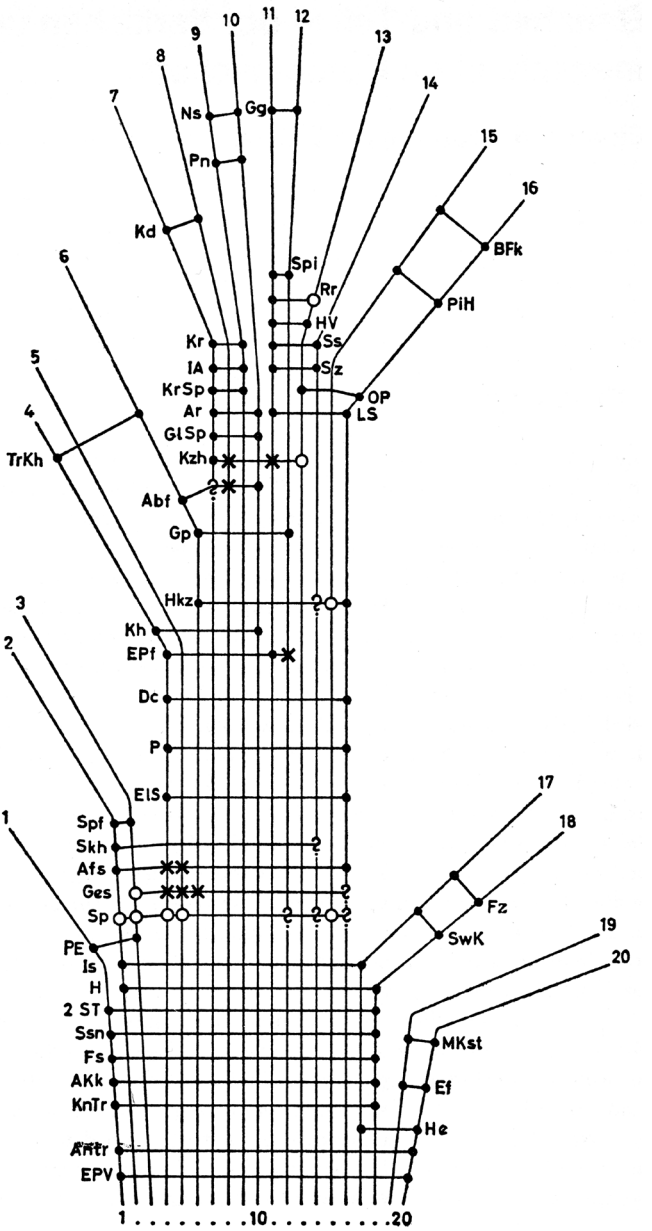


Abb. 122. Stammbaum von Enten und Gänsen, erstellt auf der Grundlage von Verhaltenseinheiten der Balz, die als Homologien gedeutet werden. Der Stammbaum umfasst 18 Arten von Enten und zwei Gattungen von Gänsen (19: Anser, 20: Branta). Erläuterung: »Die senkrechten Linien stellen Arten, die waagerechten die diesen gemeinsamen Merkmale dar. Ein Kreuzchen bedeutet das Fehlen des Merkmals bei der an der betreffenden Stelle von der Merkmallinie gekreuzten Art. Ein Kreis bedeutet besonderes Hervortreten und Differenzierung des Merkmals, ein Fragezeichen Unwissenheit des Verfassers« (aus Lorenz, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen, in: Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1965, 13-113: 113).

von Anthropologen, auch die Unterschiede und damit die Eigenständigkeit der Humanethologie betont (Freeman 1967: »the science of human ethology […] must be based on the observational and experimental study of human behaviour *as such*, and not on extrapolations from other animal species«).[146]

Verhaltensphysiologie

In einer Ankündigung eines Vortrags verwendet F. Brock, ein Schüler, J. von Uexkülls, den Ausdruck 1934.[147] Zu einem Terminus entwickelt er sich aber erst seit den 1950er Jahren. In den frühen 50er Jahren werden Untersuchungen zu den physiologischen Grundlagen des Verhaltens als ›verhaltensphysiologisch‹ bezeichnet.[148] Ein ›Symposium über Verhaltensphysiologie‹ findet im Juni 1950 in einer Vorläufereinrichtung des späteren Max-Planck-Instituts in Wilhelmshaven statt.[149] Der Ansatz ist besonders mit den Studien E. von Holsts verbunden, der es seit den 1930er Jahren unternimmt, eine »Brücke« von der »Nervenphysiologie« zur »Psychologie« zu schlagen, indem er die neuronalen Mechanismen der Auslösung, Koordination und Steuerung komplexer Bewegungsmuster untersucht.[150] Der Ausdruck ›Verhaltensphysiologie‹ verbreitet sich insbesondere, nachdem die Max-Planck-Gesellschaft 1954 beschließt, ein ›Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie‹ zu gründen, das zunächst in Buldern in Westfalen stationiert ist, ab Februar 1956 in Oberbayern neu erbaut und im September 1958 eingeweiht wird.[151] Der Terminus wird 1959 aus dem Deutschen ins Englische übernommen (Richards 1959: »behavioral physiology«).[152]

Alternativ zu ›Verhaltensphysiologie‹ wird gelegentlich die Bezeichnung ***Ethophysiologie*** (Segaar 1961: »ethophysiology«[153]; Koehler 1963: »Ethophysiologie«[154]) verwendet. N. Tinbergen bezeichnet 1951 als *Ethophysiologen* (»etho-physiologists«) solche (zukünftigen) Biologen, in deren Arbeiten sich die Bemühungen von Ethologen und Neurophysiologen um ein Verständnis der neuronalen Auslösung und Steuerung von Verhaltensweisen vereinen.[155] Paradigmatisch für diese Richtung sind nach Tinbergen die Untersuchungen von W.R. Hess und M. Brügger zur lokalen Reizung von Hirnregionen, die zu einem geordneten Verhalten auf einer hohen Integrationsebene führen (z.B. zur Auslösung von Nahrungsaufnahme-, Schlaf- oder Defäkationsverhalten).[156]

Eine andere alternative Bezeichnung für ›Verhaltensphysiologie‹ lautet ***Neuroethologie***. Der Ausdruck wird 1963 von J.L. Brown und R.W. Hunsperger geprägt.[157] Gegenstand der Neuroethologie sind die spezifisch neuronalen Grundlagen des Verhaltens. Es geht dabei u.a. um folgende Fragen[158]: die Erkennung von Signalen, d.h. ihre Unterscheidung von irrelevanten Umwelteindrücken; die Mittel des Erwerbs, der Speicherung und des Abrufens von Informationen im ZNS; die neurophysiologischen Grundlagen der Motivation für ein Verhalten; die zentralnervösen Mechanismen der Koordination und Kontrolle von Verhalten; die ontogenetische Entwicklung von Verhaltensmustern in ihren neuronalen Grundlagen. Insgesamt stellt die Neuroethologie damit eine Verbindung von Verhaltensstudien in klassischer Manier zu neurophysiologischen Laboruntersuchungen her.[159] Enge Verbindungen bestehen zur Informatik und Theorie der Datenverarbeitung, insofern mit ähnlichen Modellen zur hierarchischen oder netzförmigen Organisation der neuronalen Strukturen gearbeitet wird.

Verhaltensökologie

Der Ausdruck ›Verhaltensökologie‹ wird zuerst im Englischen gebildet: C.P. Stone schlägt den Terminus 1943 für eine bis zu seiner Zeit unterbelichtete Seite der »Tierpsychologie« vor (»Behavioral Ecology«).[160] Wenig später wird der Ausdruck auch von psychologischer Seite für das menschliche Verhalten in der Gemeinschaft verwendet.[161] Ende der 1950er Jahre wird er dann aber erneut als Titel für eine grundlegende biologische Disziplin eingeführt.[162] Als deutsche Übersetzung für das englische Wort wird zunächst (das der Sache angemessenere) *Öko-Ethologie* vorgeschlagen[163], bevor sich ›Verhaltensökologie‹ etabliert[164].

Nach J.R. Krebs und N.B. Davies, zwei der Protagonisten dieser neuen Disziplin, geht es in der Verhaltensökologie um das Studium des Verhaltens von Organismen aus einer evolutionstheoretischen Perspektive. Es soll ermittelt werden, inwiefern das gezeigte Verhalten die *Gesamtfitness* (↑Anpassung) eines Organismus maximiert.[165] Thema ist damit der »Überlebenswert des Verhaltens« und der »Beitrag, den das Verhalten zum Fortpflanzungserfolg liefert«[166], und zwar des eigenen oder der Verwandten. Kennzeichnend für den verhaltensökologischen Ansatz sind Optimalitätsmodelle (z.B. »optimal foraging theory«) und spieltheoretische Methoden (z.B. das Konzept der »evolutionär stabilen Strategie«; ↑Sozialverhalten). Konzepte, die aus ökonomischen Theorien stammen, und mathematische Modellierungen sind damit kennzeichnend für verhaltensökologische Untersuchungen.

Als *ökologisch* wird der Ansatz gesehen, weil es um die Erklärung der komplexen Einbettung eines

Individuums in seine Umwelt geht, weil also Verhaltensweisen als Anpassungen an spezifische Umweltbedingungen interpretiert werden. Besonders in vergleichenden Untersuchungen von nahe verwandten Arten wird eine Korrelation zwischen dem spezifischen Verhalten von Organismen einer Art und ihrer jeweiligen Umwelt hergestellt. J. Crook, ein Pionier der Verhaltensökologie, versucht in den 1960er Jahren mit diesem Ansatz, das Muster der Verbreitung der sozialen Organisation bei Webervögeln zu erklären. Er gelangt dabei zur Abgrenzung von zwei Typen: Webervögel, die bevorzugt im Wald leben, verhalten sich meist solitär und territorial, ernähren sich von Insekten, leben monogam, weisen einen geringen Sexualdimorphismus auf und bauen einzelne versteckte Nester; Webervögel, deren Habitat die offene Savanne ist, leben dagegen meist in großen sozialen Verbänden, ernähren sich von Samen, die sie in Gruppen suchen, nisten in Kolonien und haben meist auffällig gefärbte Männchen.[167] Die verhaltensökologische Erklärung dieser Korrelation geht von den Umweltverhältnissen, insbesondere der Nahrungsverteilung aus: Das unvorhersehbare Erscheinen und die geringe Häufung der Insektennahrung im Wald macht die Nahrungssuche als Individuum und damit die solitäre Lebensweise zu der erfolgreicheren Strategie; die Nahrungsverteilung erfordert außerdem, dass sich beide Partner bei der Brutpflege am Nest beteiligen, so dass die unauffällige Färbung beider Geschlechter von Vorteil ist. Ähnliche Erklärungen werden später für die Verbreitung des Sozialverhaltens von Primaten[168] und Antilopen in Afrika[169] gegeben.

Kognitive Ethologie

Den Ausdruck ›kognitive Ethologie‹ (»cognitive ethology«) prägt D.R. Griffin 1976.[170] Nach Griffin befasst sich dieses Teilgebiet der Ethologie mit der Untersuchung von Tieren mit mentalen Erfahrungen (»mental experiences«). Kennzeichnend für den Ansatz der kognitiven Ethologie ist es, Erklärungen von Verhaltensweisen zu geben, die auf einen »Geist« bei Tieren zurückgreifen (↑Bewusstsein). Das anthropomorphe Vokabular in der Ethologie ist nach dem Standpunkt der kognitiven Ethologen nur insofern problematisch, als die Tiere dem Menschen nicht ähneln. In vielen Fällen läge aber eine Ähnlichkeit vor (als Folge der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft und Kontinuität), die damit auch die anthropomorphe Sprache rechtfertige. Je nachdem, ob die mentalistische Sprache allein für eine Beschreibung oder auch für eine Erklärung des Verhaltens der Tiere verwendet wird, lässt sich eine schwache von einer starken Form der kognitiven Ethologie unterscheiden.

C. Allen und M. Bekoff, zwei der Hauptvertreter der kognitiven Ethologie, sehen sich 1997 in der Tradition der klassischen Ethologie, wie sie K. Lorenz und N. Tinbergen betrieben haben; bereichert werde der ältere Ansatz aber durch die Anwendung der Kognitionswissenschaften auf die Ethologie. Inhaltlich und methodisch charakterisieren die Autoren die kognitive Ethologie durch acht Punkte, die u.a. das das breite Methodenspektrum und den vergleichenden Ansatz, der viele verschiedene Arten berücksichtigt, herausstellen (vgl. Tab. 60).

Kritisch wird gegen die kognitive Ethologie vorgebracht, dass die Zuschreibung von mentalen Fähigkeiten zu Tieren, die von kognitiven Ethologen

1. Theoretische Unvoreingenommenheit
Untersuchung der kognitiven Fähigkeiten von Tieren ohne feststehende Erwartungen ausgehend von einer bestimmten Theorie

2. Vergleichender öko-ethologischer Ansatz
Konzentration auf vergleichende Fragen zur Evolution und Ökologie von Verhalten

3. Breites Artenspektrum
Untersuchung vieler verschiedener Arten, einschließlich Haustieren, unter Vermeidung der Rede von ›höheren‹ und ›niederen‹ Tieren

4. Tierzentrierter Ansatz
Beschreibung des Verhaltens aus der Perspektive des jeweiligen Tieres, möglichst unter den Bedingungen des natürlichen Lebensraums

5. Natürliche Bedingungen als Erklärungshorizont
Analyse der kognitiven Fähigkeiten auch bei in Gefangenschaft gehaltenen Tieren ausgehend von den natürlichen Bedingungen

6. Fokus auf das Individuum
Studium der individuellen Unterschiede in den kognitiven Fähigkeiten

7. Methodenvielfalt
Verwendung von Daten, die auf sehr unterschiedliche Weise gewonnen sein können, von Anekdoten bis zu in systematischen Experimenten gewonnenen Ergebnissen

8. Erklärungspluralismus
Festlegung nicht auf ein Erklärungsmuster, sondern Zulassen eines breiten Spektrums an Erklärungstypen

Tab. 60. Kennzeichen des Ansatzes der kognitiven Ethologie (nach Allen, C. & Bekoff, M. (1997). Species of Mind. The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology: xx).

vorgenommen wird, nicht ausgehend von Freilandbeobachtungen, sondern nur unter kontrollierten Laborbedingungen erfolgen könne.[171] Kritisiert wird also das Missverhältnis von theoretischem Anspruch und methodischem Rüstzeug der kognitiven Ethologie. Außerdem gilt die Verwendung von mentalistischem und intentionalem Vokabular zur Beschreibung und Erklärung von Tierverhalten grundsätzlich als problematisch. Es ist zumindest umstritten, ob dieses Vokabular für wissenschaftliche Zwecke hinreichend präzise gemacht werden kann.[172] Nicht einfach ist es bereits, die Objekte zu beschreiben und zu benennen, die Tiere rezipieren. So ist D. Dennett 1969 der Meinung, es gebe in der englischen Sprache kein angemessenes Wort zur Bezeichnung eines Steaks in der Wahrnehmung eines Hundes (»what the dog recognizes this object as is something for which there is no English word«).[173] Die Alltagspsychologie (»folk psychology«) sei daher ungeeignet, um das Verhalten der Tiere zu analysieren. Schließlich wird dieser Richtung der Ethologie vorgeworfen, dass die unbekümmerte Verwendung des mentalistischen Vokabulars zur Beschreibung des Verhaltens der Tiere zur Einebnung der tatsächlich vorhandenen Unterschiede zwischen Mensch und Tier beiträgt.[174]

Die Bezeichnung ›kognitive Ethologie‹ ist in erster Linie in der philosophischen Literatur verbreitet. Manche Biologen, die mit der Untersuchung von kognitiven Prozessen bei Tieren befasst sind, verwenden den Terminus nur widerwillig, weil damit ein ausgeprägt deskriptiver und auf anekdotischer Evidenz beruhender Ansatz verbunden wird.[175]

Nachweise

1 Poseidonios, Fragmente (Edelstein, L. & Kidd, I.G. (eds.), Cambridge 1972): 166 (Fragm. 176); vgl. Seneca, Epistulae 95, 65; Schurig, V. (1983). Der ideengeschichtliche Ursprung des Wissenschaftsbegriffs ‚Ethologie' in der Antike. Philos. Nat. 20, 435-452: 446.
2 Vgl. Quintilian, Institutio oratoria 1, 9, 3; Seneca, Epistulae 95, 65; Sueton, De grammaticis 4.
3 Mill, J.S. (1843). A System of Logic (Toronto 1974): 861 (VI, 5); vgl. Leary, D.E. (1982). The fate and influence of John Stuart Mill's first proposed science of ethology. J. Hist. Ideas 43, 153-162.
4 Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). Histoire naturelle générale des règnes organiques, 3 Bde.: I, XXII.
5 a.a.O.: II, 291.
6 Blainville, D. de (1829). Cours de physiologie générale et comparée, Bd. 1: 4.
7 Dollo, L. (1895). Sur la phylogénie des Dipneustes Bull. Soc. Belge Géol. 9, 79-128: 98.
8 Haeckel. E. (1874/1903). Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen, 2 Bde.: I, 100.
9 ebd.
10 Heinroth, O. (1911). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verhandl. V. Intern. Ornithol.-Kongr., 589-702: 589f.; vgl. auch: Schlesinger, O. (1909). Zur Ethologie der Mormyriden. Ann. K.K. Hofmus. Wien 23, 282-311.
11 Schurig, V. (1993). Wer war der „erste Ethologe"? Einige kritische Anmerkungen zur Geschichte der Ethologie. Biolog. Zentralbl. 112, 224-229; vgl. Schurig, V. & Mourik, S. van (1986). Die Begründung der zoologischen Verhaltensforschung als „Ethologie". Biol. Rundsch. 24, 197-208.
12 Wheeler, W.M. (1902). "Natural history", "oecology" or "ethology". Science 15, 971-976: 975.
13 Vgl. z.B. Morgan, C.L. (1900). Animal Behaviour; Hinde, R.A. (1966). Animal Behaviour. A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology; Manning, A. (1967/79). An Introduction to Animal Behaviour; Alcock, J. (1975). Animal Behavior; McFarland, D. (1985). Animal Behaviour; Barrows, E.M. (ed.) (1994/2001). Animal Behavior Desk Reference; Houck, L.D. & Drickamer, L.C. (eds.) (1996). Foundations of Animal Behavior; Maier, R. (1998). Comparative Animal Behavior.
14 Dahl, F. (1898). Experimentell-statistische Ethologie. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 8, 121-131: 122.
15 Wasmann, E. (1901). Biologie oder Ethologie? Biol. Centralbl. 21, 391-400.
16 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 3.
17 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 139.
18 Vgl. Jaynes, J. (1969). The historical origins of 'ethology' and 'comparative psychology'. Anim. Behav. 17, 601-606.
19 Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 13-69).
20 Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 1.
21 Vgl. Schurig, V. (1993). Wer war der „erste Ethologe"? Einige kritische Anmerkungen zur Geschichte der Ethologie. Biolog. Zentralbl. 112, 224-229: 225.
22 Mivart, S.G. (1880). The relations of living beings to one another. Contemp. Rev. 37, 606-625: 606.
23 Vgl. z.B. Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 314.
24 Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). Histoire naturelle générale des règnes organiques, 3 Bde.: I, XXII.
25 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 3.
26 Eibl-Eibesfeld, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Ethologie: 19.
27 Schurig, V. (1984). Die Eingliederung des Begriffs ‚Ethologie' in das System der Biowissenschaften im 19. Jahrhundert. Sudhoffs Arch. 68, 94-104: 104.
28 Schurig (1993): 228.

29 Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3: 234f.
30 Geoffroy Saint Hilaire (1854-62): I, XXII.
31 Spencer, H. (1864-67/98-99). The Principles of Biology, 2 vols.: I, 99.
32 a.a.O.: 127.
33 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 50.
34 Pawlow, I.P. (1903). Experimentelle Psychologie und Psychopathologie bei Tieren (Sämtliche Werke, Bd. III/1, ed. L. Pickenhain, Berlin 1953, 9-21): 12.
35 Pawlow, I.P. (1930). Physiologie und Pathologie der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/2, ed. L. Pickenhain, Berlin 1953, 601-619): 601; vgl. auch ders. (1930). Kurzer Abriss der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/2, ed. L. Pickenhain, Berlin 1953, 367-381): 367.
36 Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 12, 589-610: 589.
37 Perry, R.B. (1918). Docility and purposiveness. Psychol. Rev. 25, 1-20: 4.
38 Perry, R.B. (1921). A behavioristic view of purpose. J. Philos. 18, 85-105: 86.
39 Tembrock, G. (1987/92). Verhaltensbiologie: 11; vgl. auch Lundberg, U. (1981). Ethologie in heutiger Sicht. Biol. Zentralbl. 100, 257-271: 263.
40 Vgl. Hartmann, D. (1998). Philosophische Grundlagen der Psychologie: 49f.
41 Vgl. Lorenzen, P. (1987). Lehrbuch der konstruktiven Wissenschaftstheorie: 264.
42 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 89.
43 Portmann, A. (1956). Biologie und Geist (Freiburg/Br. 1963): 129.
44 Eibl-Eibesfeld, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Ethologie: 19.
45 Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 28.
46 Baer, K.E. von (1860). Welche Auffassung der lebenden Natur ist die richtige? und wie ist diese Auffassung auf die Entomologie anzuwenden? (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Erster Theil, St. Petersburg 1864, 237-288): 280.
47 Bernier, R. & Pirlot, P. (1977). Organe et fonction. Essai de biophilosophie: 151.
48 Vgl. z.B. Fichte, J.G. (1794-99). Die Einrichtung der lebendigen Wesen (AA, Bd. 4, 268-278): 272; Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, 2 Bde.: II, 125; Comte, A. (1838). Biologie. Cours de philosophie positive, Bd. 3: 235; Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 192; Ashby, W.R. (1952/60). Design for a Brain. The Origin of Adaptive Behaviour: 40.
49 Vgl. Schwerdtfeger, F. (1963/77). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 22.
50 Woltereck, R. (1940). Ontologie des Lebendigen: 37; Jonas, H. (1966). The Phenomenon of Life. Toward a Philosophical Biology (dt. Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994): 160.
51 Sewertzoff, A.N. (1914). Sovremennyje zadachi evoliutzionnoj teorii: 127 (334?); vgl. Levit, G.S., Hossfeld, U. & Olsson, L. (2004). The integration of Darwinism and evolutionary morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866-1936) and the developmental basis of evolutionary change. J. Exper. Zool. (MOL DEV EVOL) 302B (4), 343-354: 346.
52 Böker, H. (1935-37). Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, 2 Bde.: I, 5.
53 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genève 1962): 44.
54 Magendie, F. (1816-17). Précis élémentaire de physiologie, 2 Bde.: I, 23.
55 Perry, R.B. (1921). A behavioristic view of purpose. J. Philos. 18, 85-105: 85.
56 Buytendijk, F.J.J. & Plessner, H. (1935). Die physiologische Erklärung des Verhaltens. Eine Kritik an der Theorie Pawlows. Acta Biotheor. 1, 151-172: 157.
57 Uexküll, J. von & Brock, F. (1935-36). Vorschläge zu einer subjektbezogenen Nomenklatur in der Biologie. Z. gesamte Naturwiss. 1, 36-47: 43.
58 Buytendijk & Plessner (1935): 170.
59 Romanes, G.J. (1882). Animal Intelligence.
60 Beer, T., Bethe, A. & Uexküll, J. von (1899). Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Biol. Centralbl. 19, 517-521: 518; vgl. auch Bethe, A. (1898). Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflügers Arch. ges. Physiol. Menschen Thiere 70, 15-100.
61 Washburn, M. (1908). The Animal Mind: 11; vgl. Galef, B.G. Jr. (1996). The making of a science. In: Houck, L.D. & Drickamer, L.C. (eds.). Foundations of Animal Behavior, 5-12: 10.
62 Thorndike, E.L. (1911). Animal Intelligence. Experimental Studies.
63 Watson, J.B. (1913.1). Psychology as the behaviorist views it. Psychol. Rev. 20, 158-177: 166; vgl. ders. (1913.2). Image and affection in behavior. The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 10, 421-428: 421.
64 Watson (1913.1): 158.
65 Watson, J.B. (1925). Behaviorism.
66 Tolman, E.C. (1925). Behaviorism and purpose. J. Philos. 22, 36-41; ders. (1932). Purposive Behavior in Animals and Men.
67 Vgl. Kalikov, T.J. (1975). History of Konrad Lorenz's ethological theory, 1927-1939. Stud. Hist. Philos. Sci. 6, 331-341.
68 Vgl. Kalikov (1975): 336.
69 Pawlow, I.P. (1932). Antwort eines Physiologen an die Psychologen (Sämtliche Werke, Bd. III/2, ed. L. Pickenhain, Berlin 1953, 404-430): 404.
70 Vgl. Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought: 122f.; Fodor, J. (1974). Special sciences, or the disunity of science as a working hypothesis (in: Readings in Philosophy of Psychology, vol. 1, ed. N. Block, Cambridge,

Mass. 1980, 120-133): 124.
71 Wundt, W. (1873-74/1902-03). Grundzüge der physiologischen Psychologie, 3 Bde.: III, 258.
72 McDougall, W. (1923). Outline of Psychology: 51.
73 a.a.O.: 50.
74 Tolman, E.C. (1925). Behaviorism and purpose. J. Philos. 22, 36-41: 37; vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 156f.
75 Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms (dt. Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig 1910): 536.
76 Powers, W.T. (1973). Feedback: beyond behaviorism. Science 179, 351-356: 351; vgl. ders. (1973). Behavior. The Control of Perception.
77 ebd.
78 Düßmann, O. (2001). Kritik der Kognitiven Ethologie: 162.
79 Klügel, G.S. (1782). Encyclopädie, oder zusammenhängender Vortrag der gemeinnützigsten Kenntnisse, Bd. 1, 498.
80 Liebsch, W. (1808). Grundriß der Anthropologie, Bd. 2: 362; vgl. auch Feuchtersleben, E. von (1845). Lehrbuch der ärztlichen Seelenkunde: 13; mit Verweis auf Jeitteles, Med. Jahrb. N.F. 22, 180.
81 Chiaverini, L. (1815). Suite de l'esssai d'analyse comparative sur les principaux caractères organiques et physiologiques de l'intelligence et de l'instinct, 5. Journal de physique, de chimie et d'histoire naturelle et des arts 81, 341-368: 351.
82 Tiedemann, F. (1826). The Anatomy of the Foetal Brain (transl. by W. Bennett): 4; Feuchtersleben, E. von (1847). The Principles of Medical Psychology (Übers. H. Evans Lloyd): 19.
83 Lazarus, M.E. (1851). Comparative Psychology and Universal Analogy, 2 vols.
84 Aristoteles, Hist. anim.
85 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: lib. VII; VIII.
86 Thorpe, W.H. (1979). The Origins and Rise of Ethology: ix.
87 Le Roy, C.G. (1762). Lettre 2 (Lettres sur les animaux, Oxford 1994, 83-92); auch in: ders. (1802). Lettres philosophiques sur l'intelligence et la perfectibilité des animaux.
88 Gregory, J. (1766). A Comparative View of the State and Faculties of Man with those of the Animal World: 8.
89 Scheitlin, P. (1840). Versuch einer vollständigen Thierseelenkunde. Geschichte Fakten und Anwendungen der Thierpsychologie.
90 Carus, C.G. (1846). Psyche. Zur Entwicklungsgeschichte der Seele; ders. (1866). Vergleichende Psychologie oder Geschichte der Seele in der Reihenfolge der Thierwelt.
91 Wundt, W. (1863/97). Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele.
92 Perty, M. (1865). Über das Seelenleben der Thiere.
93 Flourens, P. (1864). Psychologie comparée; vgl. Jaynes, J. (1969). The historical origins of 'ethology' and 'comparative psychology'. Anim. Behav. 17, 601-606.
94 Darwin, C. (1872). The Expression of the Emotions in Man and Animals.
95 Romanes, G.J. (1882). Animal Intelligence.
96 Morgan, C.L. (1894). Introduction to Comparative Psychology.
97 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille; vgl. auch Körner, F. (1875). Instinkt und freier Wille. Beitraege zur Thier- und Menschenpsychologie.
98 Anonymus (1798). Naturkunde. Kaiserlich privilegirter Reichs-Anzeiger 2039-2041: 2039.
99 Anonymus (1804). Thierseelen-Kunde, Bd. 1: xxi.
100 Anonymus (1819). Korrespondenz-Nachrichten aus der Schweiz. Morgenblatt für gebildete Leser 13 (260), 1039-1040: 1040; Hohnbaum & Jahn (1830). Einige Desideria für die Vervollkommnung der Medicin. Medicinisches Conversationsblatt 1 (Nr. 3), 16-30: 27.
101 Dureau de la Malle (1830). De l'influence de la domesticité sur les animaux depuis le commencement des temps historiques jusqu'à nos jours. Ann. sci. nat. 21, 50-67: 64.
102 Anonymus (1838). An introduction to the philosophy of consciousness. Blackwood's Edinburgh Magazine 43, 187-201; 437-452: 447.
103 Feuchtersleben, E. von (1845). Lehrbuch der ärztlichen Seelenkunde: 13.
104 Carus, C.G. (1846). Psyche. Zur Entwicklungsgeschichte der Seele: 140.
105 Scheitlin, P. (1840). Versuch einer vollständigen Thierseelenkunde, 2 Bde.: I, iv; Weinland, D.F. (1858). A method of comparative animal psychology. Proc. Amer. Assoc. 1858, 256-266.
106 Hoffmann, L. (1881). Thier-Psychologie; Wasmann, E. (1897). Instinct und Intelligenz im Thierreich: ein kritischer Beitrag zur modernen Thierpsychologie.
107 Hohnbaum & Jahn (1830): 27.
108 ebd.
109 Vgl. Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele.
110 Reider, J.E. von (1831). [Rez. Der Blumengärtner. Eine Zeitschrift für Blumenfreunde]. Annalen der Blumisterei für Gartenbesitzer, Kunstgärtner, Samenhändler und Blumenfreunde 7, 233-236: 234; vgl. ders. (1839). Allgemeines praktisches Handbuch der gesammten Gärtnerei: 3.
111 Pfeil, W. (1850). Pflanzenphysiologische Aphorismen mit praktischer Beziehung (Fortsetzung). Kritische Blätter für Forst- und Jagdwissenschaft 29, 165-251: 180; vgl. auch Wolff, H. (1880). Logik und Sprachphilosophie: 361; Brasch, M. (1894). Leipziger Philosophen: 316; vgl. 321.
112 Boscowitz, A. (1860). L'ame de la plante. Revue Germanique 12, 670-695: 672; Pouchet, F.-A. (1864). Nouvelles expériences sur la génération spontanée et la résistance vitale: 4.
113 Fullerton, G.S. (1906). An Introduction to Philosophy: 143.
114 Taylor, J.E. (1884). The Sagacity & Morality of Plants.
115 Francé, R.H. (1907). Grundriss einer Pflanzenpsychologie. Z. Ausb. Entwicklungsl. H. 4; ders. (1909). Pflanzenpsychologie als Arbeitshypothese der Pflanzenphysiologie.
116 Pringsheim, E.G. (1910). Rezension. Z. Psychol. Physiol. Sinnesorg. I. Abt. Z. Psychol. 55, 245-247: 246; vgl. auch Brunzlow, H. (1920). Über die Anwendung psycholo-

gischer Kategorien auf Pflanzen bei Fechner und Francé.
117 Haeckel, E. (1878). Zellseelen und Seelenzellen. Deutsch. Rundsch. 16, 40-60.
118 Vgl. Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille.
119 Bethe, A. (1898). Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflügers Arch. ges. Physiol. Menschen Thiere 70, 15-100.
120 a.a.O.: 19.
121 Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms (dt. Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig 1910): 273f.
122 Ulrich, W. (1968). Tiere recht verstanden. Ergebnisse und Probleme der Tierpsychologie; Tembrock, G. (1972/76). Tierpsychologie; Hediger, H. (1979). Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus.
123 Fischel, W. (1935). Vergleichende Untersuchung des Verhaltens der Wirbeltiere. Ergebnisse der Biologie 11, 219-243: 220; ders. (1935). Die Entwicklungsgeschichte der Ziele seelischen Strebens. Arch. ges. Psychol. 94, 196-214: 206.
124 Buytendijk, F.J.J. (1938). Wege zum Verständnis der Tiere: 162.
125 Lorenz, K. (1939). Vergleichende Verhaltensforschung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 41 (= Zool. Anz. Suppl. 12), 69-102.
126 Lorenz, K. (1937). Biologische Fragestellung in der Tierpsychologie. Z. Tierpsychol. 1, 24-32: 32.
127 Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 2.
128 a.a.O.: 3.
129 ebd.
130 Heinroth, O. (1911). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verhandl. V. Intern. Ornithol.-Kongr., 589-702.
131 Whitman, C.O. (1899). Animal Behavior. Biol. Lect. Marine Biol. Lab. (Woods Hole) 6, 285-338: 328; vgl. Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 83.
132 Darwin, C. (1859/61). On the Origin of Species: 229.
133 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 11.
134 a.a.O.: 146f.
135 Ziegler, H.E. (1891). Über den Begriff des Instincts. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 2, 122-136: 133.
136 Wuketits, F. (1995). Is ethology obsolete? On some current trends in the behavior sciences. Biol. Zentralbl. 114, 3-15: 5.
137 Haeckel, E. (1870/79). Ueber Entwickelungsgang und Aufgabe der Zoologie (Gesammelte populäre Vorträge, Heft 2, Bonn 1879, 1-24): 24; nicht in: Haeckel, E. (1870). Ueber Entwickelungsgang und Aufgabe der Zoologie. Jenaische Z. Med. Naturwiss. 5, 353-370; auch nicht in ders. (1870). Biologische Studien, Bd. 1.
138 Haeckel (1870): 365; ders. (1904). Die Lebenswunder: 108.
139 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 238.
140 Haeckel (1904): 108.
141 Ziegler, H.E. (Hg.) (1907). Zoologisches Wörterbuch: 437.
142 Schwenke, W. (1979). Auflösung des Begriffes „Autökologie“. Naturwiss. Rundsch. 32, 448-450: 450.
143 Vgl. Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoßfeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen, II. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 69-95: 85f.
144 Zippelius, H.-M. & Goethe, F. (1947). Kleiner Beitrag zur Verhaltensbiologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.). Rundschreiben des naturwissenschaftlichen und historischen Vereins für das Land Lippe Nr. 1, 11-14; Portmann, A. (1954). Biologie auf neuen Wegen. In: Moras, J. (Hg.). Deutscher Geist zwischen gestern und morgen, 172-188: 173; 175; Koehler, O. (1959). [Gutachten zur Wahl Tinbergens in die Leopoldina vom 31. Juli 1959; Archiv der Leopoldina Halle/S., MM5021, zit. nach Jahn, I. & Sucker, U. (1998). Die Herausbildung der Verhaltensbiologie. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 580-600: 596]; Klingel, H. (1960) Vergleichende Verhaltensbiologie der Chilopoden *Scutigera coleoptrata* L. („Spinnenassel“) und *Scolopendra cingulata* („Skolopender“). Z. Tierpsych. 17, 11-30; Scott, J.P. (1960). Ethology and psychology. Science 131, 239-240: 240; Lagler, K.F. (1960). [Rev. McInerny, D. & Gerard, G. (1959). All About Tropical Fish]. AIBS Bulletin 10, 47; Tembrock, G. (1978). Verhaltensbiologie unter besonderer Berücksichtigung der Physiologie des Verhaltens.
145 Keiter, F. (1966). Verhaltensbiologie des Menschen auf kulturanthropologischer Grundlage; Hassenstein, B. (1973). Verhaltensbiologie des Kindes.
146 Freeman, D. (1967). Anthropology, ethology and verbal behaviour. Man 2, 301-302: 302.
147 Brock, F. (1934). Bewegungs- und Verhaltensphysiologie und Umweltforschung. Zool. Anz. 106, 223 [verspätet angemeldeter Vortrag für die Jahrestagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft]
148 Drees, O. (1951). Verhaltensphysiologische Untersuchungen über instinktive Verhaltensweisen bei Salticiden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1950, 186-192; Klausewitz, W. (1953). Die Korrelation von Verhaltensphysiologie und Farbphysiologie bei *Agama cyanogaster atricollis*. Z. Tierpsychol. 10, 169-180.
149 Vgl. Holst, E. von & Mittelstaedt, H. (1950). Das Reafferenzprinzip (Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie). Naturwiss. 37, 464-476: 464.
150 Holst, E. von (1939). Die relative Koordination als Phänomen und als Methode zentralnervöser Funktionsanalyse. Ergebn. Physiol. 42, 228-306: 304.
151 Max-Planck-Gesellschaft (Hg.) (1978). Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie. Berichte Mitteil. Max-Planck-Ges. 4/1978.
152 Richards, A.G. (1959). Biology in Germany today. AIBS Bulletin 9, 29-31: 30; Barnett, S.A. (1963). A Study in Behaviour. Principles of Ethology and Behavioural Physiology, Displayed mainly in the Rat.
153 Segaar, J. (1961). Telencephalon and behaviour in Gasterosteus aculeatus. Behaviour 18, 256-287: 258; Myllymäki, A. (1977). Intraspecific competition and home range dynamics in the field vole *Microtus agrestis*. Oikos 29, 553-569: 555.

154 Koehler, O. (1963). Konrad Lorenz 60 Jahre. Z. Tierpsychol. 20, 385-399: 387, 390.
155 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct: 109.
156 Vgl. z.B. Hess, W.R. & Brügger, M. (1943). Der Miktions- und der Defäkationsakt als Erfolg zentralnervöser Reizung. Helv. Physiol. Acta 1, 511-533.
157 Brown, J.L. & Hunsperger, R.W. (1963). Neuroethology and the motivation of agonistic behavior. Anim. Behav. 11, 439-448.
158 Ewert, J.-P. (1980). Neuroethology: 2.
159 Vgl. Guthrie, D.M. (1980). Neuroethology; Camhi, J.M. (1984). Neuroethology; Hoyle, G. (1984). The scope of neuroethology. Behav. Brain Sci. 7, 367-412.
160 Stone, C.P. (1943). Multiply, vary, let the strongest live and the weakest die – Charles Darwin. Psychol. Bull. 40, 1-24: 24.
161 Barker, R.G. & Wright, H.F. (1949). Psychological ecology and the problem of psychosocial development. Child Developm. 20, 131-143: 136; Dockens, W.S. (1974). Toward a Behavioral Ecology. A Psychological Systems Approach to Social Problems.
162 Duryee, W.R. (1958). Fifteenth International Congress of Zoology. Science 128, 1092; Bovbjerg, R.V. (1960). Behavioral ecology of the crab, *Pachygrapsus crassipes*. Ecology 41, 668-672; Behavioral Ecology and Sociobiology (Berlin) 1.1976-; Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.) (1978). Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach; Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981). An Introduction to Behavioural Ecology.
163 Krebs, J.R. & Davies, N.B. (Hg.) (1978). Behavioural Ecology (dt. Öko-Ethologie, Übers. G. Klump, Berlin 1981).
164 Glück, E. (1980). Verhaltensökologie des Stieglitzes (*Carduelis carduelis* L.) während der Brutzeit; Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1984). Einführung in die Verhaltensökologie (Übers. H. Engeln).
165 Krebs & Davies (eds.) (1978; dt. 1981): 26.
166 Krebs & Davies (1981; dt. 1984): 1.
167 Crook, J.H. (1964). The evolution of social organisation and visual communication in the weaver birds (Ploceinae). Behaviour, Suppl. 10, 1-178.
168 Crook, J.J. & Gartlan, J.S. (1966). Evolution of primate societies. Nature 210, 1200-1203.
169 Jarman, P.J. (1974). The social organization of antelopes in relation to their ecology. Behaviour 48, 215-267.
170 Griffin, D.R. (1976). The Question of Animal Awareness. Evolutionary Continuity of Mental Experience: 102; vgl. ders. (1978). Prospects for a cognitive ethology. Behav. Brain Sci. 1, 527-538; ders. (ed.) (1981). Animal Mind; ders. (1984). Animal Thinking; vgl. Allen, C. & Bekoff, M. (1997). Species of Mind. The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology.
171 Premack, D. (1988). "Does the chimpanzee have a theory of mind?" revisited. In: Byrne, R. & Whiten, A. (eds.). Machiavellian Intelligence, 160-179; Heyes, C. & Dickinson, A. (1990). The intentionality of animal action. Mind and Language 5, 87-104.
172 Vgl. Dennett, D.C. (1969). Content and Cosciousness; ders. (1983). Intentional systems in cognitive ethology: the "Panglossian paradigm" defended. Behav. Brain. Sci. 6, 343-390; ders. (1996). Kinds of Minds; Stich, S. (1983). From Folk Psychology to Cognitive Science.
173 Dennett (1969): 85; vgl. Stich (1983): 104f.; Allen & Bekoff (1997): 79f.
174 Düßmann, O. (2001). Kritik der Kognitiven Ethologie.
175 Kamil, A. (1998). On the proper definition of cognitive ethology. In: Balda, R., Pepperberg, I.M. & Kamil, A.C. (eds.). Nature. The Convergence of Psychology and Biology in Laboratory and Field, 1-28; Allen, C. (2004). Is anyone a cognitive ethologist? Biol. Philos. 19, 589-607.

Literatur

Gray, P.H. (1968). The early animal behaviorists: prolegomenon to ethology. Isis 59, 372-383.
Jaynes, J. (1969). The historical origins of 'ethology' and 'comparative psychology'. Anim. Behav. 17, 601-606.
Klopfer, P.H. (1967/74). An Introduction to Animal Behavior. Ethology's First Century.
Continenza, B. & Somenzi, V. (1979). L'etologia. Storia della scienza.
Thorpe, W.H. (1979). The Origins and Rise of Ethology. The Science of the Natural Behaviour of Animals.
Burkhardt, R.W. Jr. (1981). On the emergence of ethology as a scientific discipline. Conspectus of History 7, 62-81.
Durant, J.R. (1981). Innate character in animals and man: a perspective on the origins of ethology. In: Webster, C. (ed.). Biology, Medicine and Society, 1840-1940, 157-192.
Singer, B. (1981). History of the study of animal behaviour. In: McFarland, D. (ed.). The Oxford Companion to Animal Behaviour, 255-272.
Sparks, J. (1982). The Discovery of Animal Behaviour.
Schurig, V. (1984). Die Eingliederung des Begriffs ‚Ethologie' in das System der Biowissenschaften im 19. Jahrhundert. Sudhoffs Arch. 68, 94-104.
Wuketits, F. (1995). Die Entdeckung des Verhaltens. Eine Geschichte der Verhaltensforschung.
Burkhardt, R.W. Jr. (2005). Patterns of Behavior. Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the Founding of Ethology.
Schurig, V. (2010). Instinktlehre, vergleichende Verhaltensforschung, Verhaltensbiologie oder doch Ethologie? Die Analyse von Wissenschaftsbegriffen als Gegenstand einer Theoretischen Biologie. Verh. Gesch. Theor. Biol. 15, 47-85.

Evolution

Der Ausdruck ›Evolution‹ bildet seit gut 300 Jahren einen vornehmlich biologischen Begriff. Die ältere Wortbedeutung ist allerdings nicht die heutige, sondern bezieht sich auf die individuelle Entwicklung eines Organismus. Seit Ende des 17. Jahrhunderts steht das Wort zunächst allgemein für die Gesamtheit der Entwicklungsprozesse eines Individuums vom Ei zum erwachsenen Stadium. Mitte des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck dann terminologisch für die eine Seite in dem grundlegenden Streit der Embryologie verwendet: Nach der Theorie der »Evolution« oder »Präformation« stellt die Ontogenese der Organismen eine bloße Entfaltung aller im Keim schon vorgeformt existierenden Organe dar; abgelehnt wird mit dieser Theorie damit die Annahme einer Neubildung von Strukturen (»Epigenese«) (↑Entwicklung).

Auf die Transformation der Organismen in einem generationenübergreifenden Prozess – also die heute dominante Bedeutung des Ausdrucks – wird das Wort ›Evolution‹ erst in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts bezogen, u.a. von C.G. Nees von Esenbeck, J.-J. Virey, G.W.F. Hegel und C. Lyell (s.u.). C. Darwin verwendet das Substantiv in der ersten Auflage seines Hauptwerks nicht, vermutlich um die Unabhängigkeit seines Ansatzes von den Theorien der Individualentwicklung eines Organismus deutlich zu machen. Mit der Verwendung bei H. Spencer setzt sich der Terminus aber allmählich durch und wird seit Ende des 19. Jahrhunderts insbesondere mit Darwins Theorie der Selektion als Mittel der Transformation verbunden.

Eine allgemeine, seit 1859 gebräuchliche Definition der Evolution lautet ***Abstammung mit Veränderung*** (Darwin 1859: »descent with modification«[1]): Nach W. Carpenter besteht darin das Mittel, über das eine Vielzahl von Arten aus einigen wenigen Ausgangstypen entstanden ist (»the means by which an almost infinite variety of special forms has been evolved from a few fundamental types«[2]).

Die Evolution ist der Prozess der langfristigen (generationenübergreifenden) Veränderung von Organismen, der in der Abweichung der Merkmale der Nachkommen von denen der Vorfahren besteht (»Abstammung mit Veränderung«) und dessen Richtung durch die stärkere Vermehrung von besser angepassten Organismen (Selektion) sowie durch Zufallseffekte (Drift) bestimmt wird. In diesem Prozess kann es zur beständigen Bildung neuer diskreter Typen von Organismen (Arten) kommen, z.B. indem (bei sexueller Reproduktion) Fortpflanzungsbarrieren zwischen Organismen verschiedener Populationen entstehen. Außerdem führte dieser Prozess auf der Erde in einigen Abstammungslinien zu einer sukzessiven (kumulativen) Steigerung der Komplexität in der körperlichen Organisation und mentalen Kapazität.

Migration (Godwin ca. 1633) *518*
Evolution (Virey 1816) *481*
Isolation (Blyth 1835) *516*
Abstammung mit Veränderung (Darwin 1859) *481*
Evolutionsfaktoren (Doherty 1864; Spencer 1864) *499*
chemische Evolution (Stuart-Glennie 1873) *514*
Evolutionsmechanismus (Allen 1885) *498*
monotypisch [Evolution] (Gulick 1888) *517*
polytypisch [Evolution] (Gulick 1888) *517*
Mikroevolution (Gates 1911) *514*
Koevolution (Reinheimer 1920) *515*
Geschichtlichkeit (Schaxel 1922) *502*
Makroevolution (Philiptschenko 1927) *514*
Genfrequenz (Fisher 1929) *497*
Drift (Wright 1929) *519*
Historizität (von Bertalanffy 1932) *502*
Isolationsmechanismen (Dobzhansky 1935) *517*
Gründerprinzip (Mayr 1942) *518*
Adaptive Landschaft (Simpson 1944) *523*
Annidation (Ludwig 1948) *499*
Mosaikevolution (de Beer 1954) *516*
Evolvon (Edström 1968) *501*
nicht-darwinsche Evolution (King & Jukes 1969) *526*
Systemtheorie der Evolution (Kilian 1971) *526*
Neutrale Theorie der Evolution (Matsuda 1976) *524*
phylogenetische Drift (Stanley 1979) *515*
Kritische Evolutionstheorie
(Gutmann & Bonik 1981) *510*
Evolver (Williams 1989) *501*

Wortgeschichte

Das lateinische Verb ›evolvere‹ mit der Bedeutung »ausrollen, entfalten« tritt in der Substantivform ›evolutio‹ bereits im klassischen Latein auf, allerdings nur sehr selten, z.B. einmal bei Cicero mit der Bedeutung »Aufschlagen, Entrollen (einer Schriftrolle)«.[3] Das Verb steht allgemein für die Tätigkeit des Entrollens und daneben auch metonymisch für die Lektüre. Im übertragenen Sinne wird es auf die zeitlich-kausale Entfaltung eines Gegenstandes, bei Augustinus auch schon auf die Keimung eines Samens angewandt.[4] Auch im mittelalterlichen Latein tritt das Wort selten auf.[5] Nikolaus von Kues verwendet es zur Bezeichnung des Verhältnisses einer Einheit zu einer Vielheit, insbesondere als mathematisch-geometrisches Phänomen und an Stelle seines häufigeren Entwicklungsbegriffs *explicatio*, der u.a. das Verhältnis von Gott zur Welt beschreibt.[6]

Trotz seiner allgemeinen Bedeutung in der Antike und im Mittelalter erscheint das Wort in der Neuzeit

zunächst mit spezifischer Bedeutung in einzelnen Wissenschaften und Künsten, so zuerst (zu Beginn des 17. Jahrhunderts) im Militärwesen, dann in der Mathematik, Musikwissenschaft, Psychologie, Medizin und Sprachwissenschaft.[7] Bevor das Wort seine große Karriere in der Biologie antritt, wird es im Englischen des 17. Jahrhundert in der allgemeinen Bedeutung von »Ausfaltung, sukzessive Erscheinung« verwendet.[8]

Zu weiterer Verbreitung des Ausdrucks kommt es erst nach der Französischen Revolution, und zwar gerade als Gegenbegriff zu ›Revolution‹. So heißt es 1792 bei J.G. Herder: »Nicht Revolutionen, sondern Evolutionen sind der stille Gang dieser großen Mutter [der »heilenden Natur«], dadurch sie schlummernde Kräfte erweckt, Keime entwickelt […]. Wenn wir der Natur Einen Zweck auf der Erde geben wollen, so kann solcher nichts seyn als eine Entwickelung ihrer Kräfte in allen Gestalten, Gattungen und Arten. Diese Evolutionen gehen langsam, oft unbemerkt fort«.[9]

In dem dynamischen Denken der Natur, das sich in der romantischen Naturphilosophie Ende des 18. Jahrhunderts etabliert, gewinnt der Ausdruck ›Evolution‹ eine prominente Stellung. F.W.J. Schelling verfügt über einen allgemeinen Begriff von Evolution, wenn er sie 1799 beschreibt als Ursache für die Entstehung einer »Reihe«, an deren Anfang eine Größe steht, »die durch die ganze Reihe hindurchfließt« und in der »ursprünglich die ganze Unendlichkeit [der Reihe] concentrirt« sei.[10] Im Gegensatz zur Entstehung durch Evolution steht bei Schelling die Vorstellung der Entstehung durch »Zusammensetzung«. Eine »dynamische Evolution«[11] oder »dynamische Stuffenfolge«[12] in der Natur unter Einschluss der Lebewesen schließt Schelling grundsätzlich nicht aus. Er verwendet auch die Formulierung »Evolution der Natur«[13] – allerdings meint der Ausdruck ›Evolution‹ bei Schelling meist keine empirisch-zeitliche Entfaltung, sondern ein Werden in einer gedanklichen oder ideellen Sphäre[14]. Schellings Begriff der Evolution kommt aber zumindest darin den späteren Evolutionsvorstellungen nahe, dass er die »Evolution der Natur«, anders als die Entwicklung eines individuellen Organismus, als »unendlich« und niemals »vollendet« beschreibt[15]: Verstanden als »allgemeine Productivität«, könne »die Evolution nicht stillestehen bey etwas, das noch Product ist, sondern nur bey dem rein *productiven*«[16]. Ausdrücklich hält Schelling die Hoffnung mancher Naturforscher für falsch, »den Ursprung aller Organisationen als succeßiv, und zwar als allmählige Entwicklung Einer und derselben ursprünglichen Organisation vorstellen zu können«. Es sei das »Misverständniß einer Idee«, anzunehmen, »daß wirklich die verschiedenen Organisationen durch allmählige Entwicklung aus einander sich gebildet haben«[17] (↑Phylogenese). Als wesentliches Argument gegen eine Evolution der Organismen führt Schelling das begrenzte Entwicklungspotenzial differenzierter Organisationen an: Es gelte, dass »jede Organisation auf eine bestimmte Form beschränkt sei« und daher »jede Organisation ins Unendliche fort nur sich selbst reproducirt«.[18]

Beiläufig erscheint der Ausdruck auch in einem Aufsatz C.G. Nees von Esenbecks vom Juni 1814 über die »Freßwerkzeuge der Insecten« im zweiten Band von Okens ›Isis‹ aus dem Jahr 1818 (»in der Evolution des Insectenreichs«).[19]

Der erste, der das Wort ›Evolution‹ eindeutig in seiner modernen Bedeutung zur Bezeichnung der Transformation der Arten verwendet, ist offenbar der französische Naturforscher J.-J. Virey im Jahr 1816. Virey verwendet den Ausdruck ausgehend von dem direkten Vergleich der Entfaltung des Lebens auf der Erde mit der Entwicklung eines einzelnen Organismus – ein Vergleich, der seit dem Ende des 18. Jahrhunderts oft gezogen wird (↑Entwicklung/biogenetisches Grundgesetz). Wörtlich heißt es bei Virey: »Il est donc vraisemblable que, par cette évolution successive, la nature s'est élevée depuis la moissure imperceptible jusqu'au cèdre majesteux, au pin gigantesque, comme elle s'est élaborée et perfectionnée depuis l'animalcule microscopique jusqu'à l'homme, roi et dominateur de tous les êtres animés«.[20] Bemerkenswert ist es, dass Virey auch eine rudimentäre Selektionstheorie entwickelt, indem er das Geschehen in der Natur mit den angeblichen Gepflogenheiten im antiken Sparta vergleicht, die schwachen Individuen auszumerzen (»La nature est semblable à la loi de Sparte qui livroit à la mort les enfans débiles et mal conformés«[21]). Nach der Beschreibung bei Virey ist diese Selektion aber nicht über Artgrenzen hinweg wirksam, sondern dient im Wesentlichen der Erhaltung der Arten. Bezug nimmt Virey auch auf die Theorie der Transformation der Arten J.B. de Lamarcks. Allerdings lehnt er den Mechanismus, den Lamarck für den Artenwandel angibt, ab – zumindest in der Form, in der er ihn bei Lamarck rekonstruiert.

Lamarcks Transformationstheorie ist insgesamt leitend für die Evolutionsvorstellungen der ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts. Im Englischen erscheint das Wort ›evolution‹ (oder seine Ableitungen) daher auch zuerst in einem Aufsatz aus dem Jahr 1826, der sich mit Lamarcks transformistischer Vorstellung auseinandersetzt und wahrscheinlich von R. Jameson verfasst ist (der Autor erwägt, »that the various forms have been evolved from a primitive

model, and that the species have arisen from an original generic form«[22]).

An der Theorie Lamarcks orientiert sich wohl auch G.W.F. Hegel, wenn er 1830 schreibt: »Der Gang der Evolution, die vom Unvollkommenen, Formlosen anfängt, ist, daß zuerst Feuchtes und Wassergebilde waren, aus dem Wasser Pflanzen, Polypen, Molusken, dann Fische hervorgegangen seien, dann Landtiere; aus dem Tiere sei endlich der Mensch entsprungen«[23]. Uneindeutig bleibt allerdings, ob Hegel hier eine tatsächliche Abstammung im Auge hat.[24] Und dass ausgerechnet Hegel einer der ersten ist, der das Wort ›Evolution‹ in einem der modernen Bedeutung nahe kommenden Sinn verwendet, hat eine gewisse Ironie. Denn im Grunde lehnt Hegel eine geschichtliche Entwicklung der Lebewesen ab, weil die Natur nach seiner ausdrücklichen Auffassung grundsätzlich keiner zeitlichen Entwicklung unterliegt, sondern allein die Kategorie der Natur eine begrifflich-dialektische Struktur aufweist.[25] Es lassen sich allerdings auch implizite Aussagen Hegels zum Evolutionsgedanken rekonstruieren, nach denen nicht nur der der Natur zugrunde liegende Begriff, sondern auch die Natur selbst eine Entwicklung zeigt.[26] Wichtig ist bei Hegel die Abgrenzung der Evolution als einer Höherentwicklung von der »Emanation« als einer »Stufenfolge der Verschlechterung«.[27]

In ihrem heutigen Sinn als Veränderung der Organismen in einem generationenübergreifenden Prozess, der über die Erdzeitalter die verschiedenen Formen der Organismen hat entstehen lassen, wird das Wort Anfang der 1830er Jahre von dem – von Darwin viel gelesenen – Geologen C. Lyell verwendet. Er schreibt zu den Testaceen (beschalte Mollusken), sie würden durch eine »graduelle Evolution« von einem Leben im Wasser zu einem Leben auf dem Land »verbessert« werden: »the testacea of the ocean existed first, until some of them, by gradual evolution, were improved into those inhabiting the land«.[28]

Zwanzig Jahre später spricht H. Spencer in diesem Sinne von einer *Theorie der Evolution* (»theory of evolution«). Er versteht darunter im Wesentlichen das Phänomen der *Transmutation von Arten* (»transmutation of species«).[29] Die Formulierung ›Transmutation der Arten‹ ist der alte Terminus, unter dem eine Veränderung der Arten seit dem Mittelalter diskutiert wird. Er wird u.a. bereits von Thomas von Aquin (»transmutatio corporalis«[30]) und F. Bacon[31] verwendet (↑Art/Artumwandlung; Mutation).

Seit den 1840er Jahren wird das Wort ›Evolution‹ in der neuen Bedeutung von verschiedenen Naturforschern verwendet. Unter ihnen ist auch der französische Botaniker F. Gérard, der von einer »allmählichen Evolution der Lebewesen« spricht (»l'évolution successive des êtres«). Er hält die Evolution für die einzige vollständige Erklärung der Vielfalt der Lebewesen (»la seule explicaton complète du phénomène de la variété des êtres«)[32] – und damit für die einzige wissenschaftlich akzeptable.

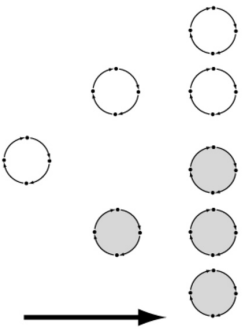


Abb. 123. Schematisches Diagramm zur Darstellung der Evolution: Innerhalb einer Population von Organismen (symbolisiert als Kreise) entstehen erbliche Varianten (Mutation; dunkle Kreise), die einen Einfluss auf die Fortpflanzungshäufigkeit der Organismen haben und sich daher über Generationen hinweg im Laufe der Zeit (Pfeil) in der Population ausbreiten können (Selektion).

Für die Biologie revolutionär wird die Evolutionstheorie aber erst durch C. Darwins ›The Origin of Species‹ aus dem Jahr 1859. Das Wort ›Evolution‹ verwendet Darwin allerdings eher selten: In der ersten Auflage seines Hauptwerks taucht das Substantiv überhaupt nicht auf – nur das letzte Wort des Werks, enthalten in einer Passage, die bereits 1842 im ersten Entwurf seiner Theorie auftaucht[33], lautet »evolved«.[34] Das Substantiv ›evolution‹ erscheint erst in der sechsten Auflage des ›Origin‹ von 1872 und auch nur an fünf Stellen als Variante seiner älteren Rede von der *transmutation* oder *modification* der Arten.[35] Der Grund für die Vermeidung des Terminus bei Darwin liegt in dessen Verbindung mit älteren embryologischen Theorien, und zwar entweder zur Bezeichnung der Theorie der Präformation[36] oder der Theorie der progressiven Epigenese[37] (↑Entwicklung). Offensichtlich will Darwin v.a. Distanz bewahren zu der Vorstellung einer Entfaltung eines immer schon Angelegten, die die ältere Evolutionstheorie charakterisiert.[38] Denn im Gegensatz zu den embryologischen Theorien der gesetzmäßigen Entfaltung vorgeformter Strukturen bezieht sich Darwins Vorstellung der Transformation gerade auf einen hinsichtlich des Ziels nicht determinierten, in die Zukunft offenen Prozess.

Auch nach der Etablierung von Darwins Theorie der Transformation von Organismen wird ›Evolution‹ neben seiner engeren Bedeutung für Darwins Theorie weiterhin in einem weiten Sinn verwendet. So definiert H. Spencer den Ausdruck 1862 als ein universales Prinzip der Differenzierung: »Evolution is an integration of matter and concomitant dissipation of motion; during which the matter passes from an indefinite, incoherent homogeneity to a definite, coherent heterogeneity; and during which the retained motion undergoes a parallel transformation«[39]. Spencers Formulierung ist angelehnt an K.E. von Baers »Gesetz« der Entwicklung der Tiere, »daß aus einem Homogenen, Gemeinsamen, allmählig das Heterogene und Specielle sich hervorbildet«[40] (↑Entwicklung).

Im Deutschen verbreitet sich der Terminus ›Evolution‹ in der durch Darwins Theorie beeinflussten Bedeutung erst Mitte der 1870er Jahre und zwar sowohl durch die Verwendung bei bekannten Biologen wie R. Virchow[41] als auch bei Soziologen[42]. Führende Vertreter der Theorie sprechen aber meist nicht von der ›Evolutionstheorie‹, sondern von der »Entwickelungs-«, »Abstammungs-« oder »Deszendenzlehre« (↑Evolutionsbiologie).[43] Erst Ende der 1880er Jahre taucht das Wort in den deutschen enzyklopädischen Nachschlagewerken auf, wobei die biologische Bedeutung allein als eine Variante eines allgemeinen kosmologischen Prinzips behandelt wird: Die »Evolutionstheorie« wird definiert als die Lehre von einem einheitlichen Entwicklungsprozess »im gesamten Weltall, [...] dem sich sämtliche Zustände und Erscheinungsformen der anorganischen und organischen Natur, also auch der Himmelskörper unterordnen«[44]. Die alte umfassende Bedeutung hält sich bis ins 20. Jahrhundert: L. Plate betrachtet die biologische Deszendenztheorie 1912 als einen »Teil der allgemeinen Entwicklungslehre (Evolutionslehre), welche behauptet, daß alles auf der Erde in beständiger Veränderung begriffen ist«.[45]

In der ersten Jahrhunderthälfte erscheint der Terminus in der deutschsprachigen Biologie noch selten; bis 1940 sind es weniger als zehn biologische Monografien, die das Wort im Titel führen; am häufigsten dabei immer noch in physiologischer Bedeutung[46], seltener in phylogenetischer[47]. In einer Überblicksarbeit über die Zoologie gebraucht R. Hesse das Wort noch 1910 ausschließlich in der alten embryologischen Bedeutung.[48] In der heutigen weiten und für die Biologie fundamentalen Stellung etabliert sich ›Evolution‹ erst nach dem Zweiten Weltkrieg, veranlasst v.a. durch J.S. Huxleys englischen Klassiker von 1942[49] und die ein Jahr später von G. Heberer herausgegebene und wiederholt aufgelegte systematische Darstellung auf Deutsch[50]. Im Zuge dieser Etablierung des Ausdrucks ›Evolution‹ in der Biologie tritt seine allgemeine, kosmologische Bedeutung in den Hintergrund. M. Briegel kann 1963 für die erste Hälfte des 20. Jahrhunderts konstatieren, dass »der anorganische Bereich dem Wort ›Evolution‹ ganz allmählich verloren« ging.[51] Die außerbiologische Bedeutung ist aber bis in die Gegenwart nicht ganz verschwunden. Heute ist es weiterhin geläufig, neben der organischen Evolution eine anorganische anzunehmen, die sowohl den Kosmos (»kosmische Evolution«) als auch die Erde (»geologische Evolution«) umfasst.[52] Auch in den Enzyklopädien schlägt sich dies nieder, indem dort die Evolution gleichberechtigt auf Kosmogonie und Biologie bezogen wird.[53]

Parallel zur lateinischen Ableitung ›Evolution‹ verbreitet sich im 20. Jahrhundert besonders im Deutschen das von E. Haeckel geprägte, auf eine griechische Wurzel zurückgehende Wort ↑*Phylogenese*. Beide Ausdrücke sind nach W. Zimmermann darin unterschieden, dass sich ›Evolution‹ auf die »Ursachenzusammenhänge« beziehe, während die Phylogenie die »Verwandtschaftsbeziehungen« bezeichne.[54]

Heutige Wortbedeutung

Im heutigen Verständnis ist das Wort ›Evolution‹ auch innerhalb der Biologie mehrdeutig. Vor allem drei verschiedene Bedeutungen werden mit dem Begriff verbunden: die Veränderung von Organismen in einem generationenübergreifenden Prozess (Variationsthese), die genealogische Verwandtschaft aller Organismen auf der Erde (Deszendenzbehauptung) und die besonderen Mechanismen der Veränderung der Organismen (Selektionstheorie). In den beiden ersten Bedeutungen kann kaum von einer *Theorie* der Evolution gesprochen werden, sondern eher von einer *Erzählung*, weil sie lediglich die Summe vieler Tatsachenbehauptungen der Verwandtschaft beinhalten. C.G. Hempel unterscheidet in diesem Sinne 1965 zwischen der *Evolutionserzählung* (»the story of evolution«) und der *Evolutionstheorie* (»the theory of the underlying mechanisms of mutation and natural selection«).[55] E. Mayr fasst dagegen 1985 auch die These der genealogischen Verwandtschaft der Organismen verschiedener Arten als eine Theorie auf und spricht insgesamt von »Darwins fünf Theorien der Evolution« (vgl. Tab. 63).[56]

Am Ende des 19. und zu Beginn des 20. Jahrhunderts sind die verschiedenen Komponenten der Evolutionstheorie in unterschiedlichen Kombinationen vertreten worden (vgl. Tab. 65). Bereits daran wird also ihre Unabhängigkeit voneinander deutlich.

Häufig ist seit Beginn des 20. Jahrhunderts die enge Verbindung, ja nicht selten die Identifikation der Evolutionstheorie mit der Selektionstheorie (↑Selektion). Die Verbindung von Natürlicher Selektion und Evolution wird aber nicht immer als notwendig angesehen. Schon R.A. Fisher formuliert im ersten Satz seiner einflussreichen Monografie von 1930: »Natural Selection is not Evolution«.[57] Die Verbindung ist nicht notwendig und sogar irreführend, weil die Selektion gerade in der Stabilisierung der Eigenschaften von Organismen (und Genfrequenzen) bestehen kann und insofern der Evolution als Veränderung entgegenwirkt.[58] Und auch umgekehrt kann es eine Evolution geben, die nicht auf Selektion beruht (sondern auf Drift oder Züchtung).

Eine viel beachtete Bestimmung des Evolutionskonzepts gibt R. Lewontin 1968. Danach besteht der »Mechanismus« der Evolution nach dem »modernen Darwinismus« in drei Prinzipien: (1) *Variation* (»different individuals in a species have different morphologies, physiologies, behaviors, that is, there is variation«); (2) *Vererbung* (»there is a correlation between the form of the parents and the offspring, that is, the variation is heritable«) und (3) *differenzielle Reproduktion* (»different variants have different rates of survival and reproduction in different environments«).[59] In etwas anderer Begrifflichkeit lässt sich sagen, die Theorie der Evolution umfasst das Zusammenspiel von drei Momenten, die durch die Begriffe der *Tradition*, *Variation* und *Selektion* bestimmt werden können.[60] Keine notwendige Bedingung für Evolution ist nach dieser Bestimmung – und entgegen den Vorstellungen Darwins – das Vorliegen von ↑Konkurrenz. Denn eine differenzielle Reproduktion von Organismentypen kann es auch dann geben, wenn die Ressourcen nicht limitiert sind.

Unangemessenheit des Wortes

Weil sie von der Wortbedeutung mit einer Präformationsvorstellung verbunden sind, sind die Ausdrücke ›Entwicklung‹ und ›Evolution‹ eher ungeeignet, den zukunftsoffenen, nicht in einem Entwicklungsprogramm determinierten Verlauf der langfristen Veränderung von Arten (oder besser »Metademen«; s.u.) zu bezeichnen. Die Worte erscheinen vielmehr angemessener für die älteren embryologischen Theorien, für die sie bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts fast ausschließlich verwendet werden. Das moderne Verständnis der Evolution als eines wesentlich auch durch Zufall geprägten Prozesses ohne Richtung und Programm ist der eigentlichen Wortbedeutung im Grunde sogar entgegengesetzt.[61] Gerade weil sie neue, vorher nicht existente Formen generiert, weil sie also »ursprüngliche Morphogenese« (N. Hartmann 1950)[62], und nicht wie die Ontogenese ein sich in vielen Individuen wiederholender und von präfigurierten Anlagen ausgehender Entfaltungsprozess ist, kann die Phylogenese keine Ent-Wicklung oder Evolution im Wortsinne sein. Das Wort hat sich aber in dieser Bedeutung durchgesetzt, und so lässt sich mit H. Rickert nur noch bedauern, dass nach der modernen Wortbedeutung jedes Werden und jede Veränderung, auch wenn sie nicht mit einer Präformationsvorstellung verbunden ist und kein teleologisches Moment in sich enthält, als ›Entwicklung‹ bezeichnet wird.[63] – Eine angemessenere Bezeichnung für die Entstehung des radikal Neuen in der langfristigen Transformation der Organismen wäre *Typogenese* (↑Phylogenese).

Antike und vortheoretisches Verständnis

Die organische Evolution, also die langfristige Veränderung der Lebewesen in der Geschichte der Erde, wird erst in der Neuzeit in Erwägung gezogen und diskutiert. Den Grundvorstellungen des antiken Denkens, das an der Vollendung und Harmonie des Kosmos orientiert ist, bleibt der Evolutionsgedanke weitgehend fremd. Selbst der platonische Demiurg erzeugt seine Welt nach ewigen und vollkommenen Ideen, die bereits vor seinem Schaffen vorhanden sind. Die Betonung der vollendeten Ordnung der Welt und die Absage an die Vorstellung einer in die Zukunft offenen Entwicklung findet sich in der Philosophie Platons sogar besonders deutlich; er ist daher »der große Antiheld des Evolutionismus« genannt worden (E. Mayr).[64] Aber auch die antiken Ansätze einer Entwicklungs- und Selektionstheorie (↑Selektion), wie sie bei Empedokles und Lukrez vorliegen[65], sind noch dadurch gekennzeichnet, dass sie weitgehend von einer Konstanz der Arten ausgehen und nicht die Entstehung des Neuen, sondern nur die Bildung vorgegebener harmonischer Figuren kennen.

Für Aristoteles ist die Konstanz der Arten eine wichtige Bedingung dafür, dass Lebewesen zu wissenschaftlichen Gegenständen werden können. Denn eine wissenschaftliche Untersuchung ist nach Aristoteles ausschließlich von konstanten, ewig gleich bleibenden Dingen möglich. Die Lebewesen haben für Aristoteles über den Kreislauf der Fortpflanzung am Ewigen teil.[66] Aristoteles kann allerdings auch so interpretiert werden, dass seine Aussagen über die Ewigkeit der Arten sich nicht auf die Konstanz der körperlichen Strukturen von Organismen empirischer Arten beziehen, sondern auf eine Art im Sinne eines intelligiblen Eidos.[67] In dieser Interpretation ist

eine Evolutionsvorstellung also durchaus vereinbar mit der Konstanz der Arten[68], ja die Konstanz der Arten (im Sinne von Ideen) bildet die Voraussetzung für die Feststellung eines Wandels von Populationen (↑Art/Artumwandlung).[69] Über diese mögliche Vereinbarkeit hinausgehend gibt es in den aristotelischen Schriften aber keine positiven Aussagen zur tatsächlichen Veränderung der Lebewesen im Sinne einer generationenübergreifenden Evolution. Andererseits behauptet Aristoteles auch an keiner Stelle eine Unveränderlichkeit und Konstanz der Lebewesen in der Generationenfolge. Er berichtet vielmehr von der Kreuzbarkeit von Individuen verschiedener Arten, der Entstehung neuer Arten (in Afrika)[70] und der Vererbung erworbener Eigenschaften[71]. Er gibt damit der Möglichkeit einer Veränderung von Arten einen gewissen Raum. Indem Aristoteles vereinzelte Fälle der Bastardisierung einräumt, wird seine Auffassung aber noch nicht zu einem Vorläufer der Evolutionstheorie.[72] Auch Aristoteles' Schüler Theophrast und viele Autoren des Mittelalters gehen zwar nicht von einer Unveränderlichkeit der Arten aus, sondern beschreiben vielmehr zahlreiche Formen der Umwandlung von Arten (↑Art) – die im Prinzip damit gegebene Möglichkeit einer Transformation stellt aber noch keine Evolutionstheorie dar.

Das antike, bis in die Neuzeit verbreitete Motiv, das am ehesten in die Richtung der modernen Phylogenese-Vorstellung weist, ist das Bild einer Stufenleiter der Natur (»scala naturae«; ↑Hierarchie) – aber charakteristisch ist für dieses Bild nach antiker und frühneuzeitlicher Vorstellung wiederum gerade seine Statik: Die von den anorganischen Körpern über die Pflanzen und Tiere bis zum Menschen reichende Stufenleiter drückt nicht einen dynamischen Prozess der Bildung von Formen aus, sondern deren beständige und stabile Ordnung.

Eine Voraussetzung für die Formulierung einer Evolutionstheorie bildet die Vorstellung der Gliederung der organischen Welt in diskrete Typen von Organismen, die gegeneinander isoliert sind, also das Konzept der biologischen ↑Art. Ohne die Anerkennung der Unterschiedenheit der Formen macht die Rede von einer Transformation keinen Sinn. In paradox anmutender Weise kann man also sagen, dass die Evolutionstheorie ohne das Dogma von der Konstanz der Arten nicht vorstellbar ist.[73] Dieses Dogma entwickelt sich jedoch in aller Schärfe erst seit dem 17. Jahrhundert. Vor dieser Zeit wird verschiedentlich beiläufig vom Übergang der einen Form in eine andere berichtet, ohne dass diesen Beobachtungen große Beachtung geschenkt wird. So berichtet Thomas von Cantimpré von dem Erscheinen verschiedener Fischarten in solchen Gewässern, in denen anfangs nur Stichlinge vorhanden gewesen seien, und erklärt dies damit, dass diese aus den Stichlingen hervorgegangen seien.[74] Die scharfe Gegenüberstellung von Arten als konstanten Typen und Varietäten als vorübergehenden, variablen Einheiten etabliert sich erst im 18. Jahrhundert. Nicht die ältere Tradition von Theorien der Veränderung von Arten, sondern das Bild der Arten als stabilen Typen bildet daher paradoxerweise den Hintergrund für die Formulierung der Evolutionstheorie: »The earlier belief that species were ephemeral and mutable did not promote a belief in evolution. A scientific theory of evolution became possible only after the stability of species had been established« (Zirkle 1959).[75]

Nicht nur im Weltbild der Antike, auch für die spontane, unbefangene Naturbeobachtung liegt die Evolutionsvorstellung zunächst nicht nahe, weil die Nachkommen des Organismus einer Art in der Regel ihren Vorfahren ähneln und somit die Entstehung von neuen Arten nicht direkt zu beobachten ist. Auf eine Evolution der Lebewesen (oder des Lebens) kann daher nur indirekt geschlossen werden. Die historische Entwicklung der Evolutionstheorie ist damit auch nicht das Ergebnis einer direkten, durch Experimente geleiteten, systematischen Naturbeobachtung, sondern erfolgt im Rahmen einer geistesgeschichtlichen Wende, die ihre Wurzeln in der Frühen Neuzeit hat, in einem Erfahrungshorizont, der durch Entdeckungsreisen und die Erforschung ferner Welten und Zeiten geprägt ist.[76] Der Erfahrung der Weite des Raums korrespondiert die Annahme langer Zeiträume, während derer die langsame, kontinuierliche Veränderung der Lebewesen vorstellbar wird und die Natur damit insgesamt als ein dynamischer Prozess begriffen werden kann. Seit dieser Zeit werden verschiedene Vorstellungen darüber formuliert, wie es zu einer Veränderung der Lebewesen im Laufe der Erdgeschichte gekommen sein kann, zunächst hypothetisch und spekulativ, dann auf immer stärker methodisch geleitetem Weg.

Frühe Neuzeit

Der Perspektivenwechsel hin zu einem dynamischen Naturverständnis erfolgt in der Biologie parallel zu anderen Wissenschaften, insbesondere zur Geologie und zur Kosmologie. Im Ergebnis führt dieser Perspektivenwechsel für die Biologie zu einer Temporalisierung der »Stufenleiter« oder »Kette der Wesen«. Eine historische Interpretation der Erde liefert G.W. Leibniz schon am Ende des 17. Jahrhunderts. Er schließt daran auch die Vermutung einer Veränderung der Tierarten: Es sei eine glaubhafte Annahme, dass

im Rahmen der großen Veränderungen der Erdkruste auch die Tierarten viele Male umgewandelt worden seien (»etiam animalium species plurimum immutatas«[77]). Später vermutet Leibniz, dass die frühesten Tiere im Meer lebten und die Amphibien und Landtiere später aus ihnen entstanden seien. Meist lehnt Leibniz derartige Überlegungen aber als »sündhaft« ab, weil sie den heiligen Schriften widersprächen.[78]

18. Jh.: Neue Arten, Hybride, Degeneration

In den ersten Jahrzehnten des 18. Jahrhunderts wird die Hypothese einer realen Verwandtschaft vieler oder sogar aller Tiere und Pflanzen von verschiedenen Autoren aufgestellt (↑Phylogenese). Zu diesen Autoren zählt B. de Maillet, der in einer 1715 unter Pseudonym veröffentlichten Handschrift die Vermutung äußert, die Vorfahren aller Organismen lebten ursprünglich im Wasser.[79] Weiter ausgearbeitet und mit einer einfachen Theorie der Selektion verbunden sind die Überlegungen der französischen Materialisten zur Bildung von Arten: P.L.M. Maupertuis hält eine Urzeugung von Lebewesen aus der anorganischen Natur und die Entstehung *neuer Arten* (»nouvelle espece«) durch das zufällige Auftreten von Varianten für möglich[80]; und Diderot entwirft das Bild einer aus sich heraus produktiven Natur, die sich in einem Prozess mit offenem Ende befindet[81]. Selbst C. von Linné, der anfangs von der Konstanz der Arten überzeugt ist, vertritt in späteren Jahren die Theorie der Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung, d.h. durch Kreuzung von Individuen verschiedener Arten.[82] Zu einer echten Theorie der Evolution entwickeln diese Autoren ihre Ansätze aber nicht weiter. Sie sind eher im Sinne einer Theorie der Entstehung und Elimination von Varianten als einer Theorie der graduellen und kontinuierlichen ↑Phylogenese und Evolution zu verstehen.

Für die Existenz einer Phylogenese, die zumindest einige Tierarten miteinander verbindet (unter Einschluss des Menschen), plädiert Mitte des 18. Jahrhunderts auch G. Buffon (↑Phylogenese). Buffon entwickelt seine Theorie des Artenwandels schrittweise. Anfangs ist er der Überzeugung, dass alle lokalen Veränderungen auf der Erde eher zyklischer als direktionaler Natur sind, weil sich die Wirkung der verschiedenen Kräfte ausgleicht. Die Arten selbst hält Buffon noch 1765 grundsätzlich für etwas Ewiges (»êtres perpétuels«), die genauso alt und genauso dauerhaft wie die Natur selbst seien. Er beschreibt sie als ein gleich bleibendes Ganzes, das der Ordnung der Zeit entzogen sei, also unabhängig von der Zeit bestehe (»indépendant du temps; un tout toujours vivant, toujours le même«).[83] Trotz dieser klaren Aussagen ist die Annahme der Veränderung der Arten aber ausgehend von Buffons Begriff der ↑Art doch nahe liegend. Arten sind für Buffon nämlich nicht Ansammlungen von ähnlichen Individuen im Raum, sondern sie bestehen vielmehr in der Aufeinanderfolge und Erneuerung von Individuen in der Zeit. Die Verbindung von Individuen einer Art durch Reproduktion ist in diesem Artbegriff zentral – und es ist damit auch die Möglichkeit für eine Reproduktion mit Modifikation und damit die Bildung neuer Arten gegeben. Als Konkretisierungen eines Typus in der Zeit unterliegen die Arten – im Gegensatz zum Typus selbst – der Ordnung der Zeit und können damit Veränderungen erfahren. Buffons Gedanken zur Veränderung von Arten werden jedoch vorsichtig präsentiert: Er beurteilt die Entstehung neuer Arten in erster Linie als Ergebnis einer Degeneration bestehender, beschreibt den Gedanken vorsichtig als eine bloße Möglichkeit und gibt darüber hinaus zahlreiche Argumente gegen die Hypothese einer Phylogenese (u.a. die Tatsache des Fehlens von Beschreibungen neu entstandener Arten oder natürlicher Hybriden und die allgemein anerkannte Beobachtung der Sterilität von Hybriden). Als Ursachen des Artenwandels führt Buffon im Wesentlichen drei Gründe an: klimatische Veränderungen (besonders der Temperatur), Einflüsse der Nahrung und die Veränderung aufgrund von Züchtung durch den Menschen (»La température du climat, la qualité de la nourriture & les maux d'esclavage, voilà les trois causes de changement, d'altération & de dégénération dans les animaux«).[84] Eine weitere Ursache der Verschiedenheit der Individuen in der Natur liegt nach Buffon in der *Kombination* der Individuen durch Kreuzung artverschiedener Organismen (»la combinaison du nombre dans les individus«) – einer Variation also aufgrund rein biologischer Faktoren, die nicht als Reaktion auf äußere Einflüsse zurückgeführt wird.[85] Die Variation durch Kombination erscheint Buffon als ein so mächtiger Faktor, dass er es für möglich hält, dass die zweihundert von ihm behandelten vierfüßigen Tiere auf fünfzehn Gattungen und neun »isolierte Arten« sich zurückführen (»se réduire«) lassen, aus denen die anderen hervorgegangen seien (»toutes les autres soient issues«).[86] Die spätere Gliederung der Erdgeschichte in sieben »Epochen« erfolgt bei Buffon allerdings nicht auf der Basis organischer Faktoren, sondern ausgehend von seiner Vorstellung einer allmählichen Abkühlung der Erde nach ihrer Entstehung als Feuerball (↑Phylogenese).[87] Die Veränderung der Lebewesen in erdgeschichtlichen Dimensionen erklärt Buffon aufgrund der Anpassung an die sich wandelnden klimatischen Verhältnisse – ein eigenständiges biolo-

gisches Prinzip organischer Veränderung formuliert er in diesem Zusammenhang nicht.[88]

Für die Vorstellungen von einer Veränderung der Arten im 18. Jahrhundert ist insgesamt kennzeichnend, dass sie meist nicht auf das gesamte Tier- oder Pflanzenreich bezogen werden, sondern nur einzelne Arten betreffen, die z.B. durch Hybridisierung gebildet werden (↑Phylogenese). Dominant ist in dieser Zeit eine harmonische Vorstellung von der Natur insgesamt (»Ökonomie der Natur«; ↑Gleichgewicht) und von der geschlossenen Organisation einzelner Organismen insbesondere (↑Morphologie/Korrelation). Die Organismen werden als stabile Systeme aus einander wechselseitig stützenden Teilen konzipiert, die außerdem einen definierten Platz in der Ordnung der Welt einnehmen – als Systeme also, die sich sowohl von innen als auch von außen bedingt einer Veränderung widersetzen.

Lamarcks Transformationstheorie

An der Wende zum 19. Jahrhundert etabliert sich eine Mikrokosmos-Makrokosmos-Analogie, die für die frühen Evolutionstheorien grundlegend wird: der Vergleich der alten Stufenleitervorstellung mit der Ontogenese eines Individuums. Enthalten ist dieser Vergleich in der einflussreichen Entwicklungstheorie J. B. de Lamarcks (↑Phylogenese). Die Transformationstheorie, die Lamarck formuliert, bezieht sich – im Gegensatz zu den meisten seiner Vorgänger – nicht nur auf einige Arten, sondern auf die gesamte organische Natur. Diese verändert sich nach Lamarck schrittweise und allmählich: »[la nature] ne fait rien brusquement, et […] partout elle agit avec lenteur et par degrés successifs«[89]. Er spricht von einem tatsächlichen Marsch der Natur (»la marche réelle de la nature«[90]), der von den einfach gebauten Organismen ausgeht und zu den komplex gebauten hinführt. Die Vielfalt der Lebewesen erklärt sich Lamarck im Wesentlichen durch ein Nebeneinander von zwei Faktoren: einer auf linearen Fortschritt drängenden Kraft der Höherentwicklung und eines modifizierenden Einflusses, der von Faktoren der Umwelt ausgeht. Die Höherentwicklung wird nach Lamarcks Anschauung bedingt durch einen inneren Vervollkommnungstrieb der langfristigen Entwicklung von einfachen zu komplexen Formen (↑Fortschritt) und eine Veränderung der Bedürfnisse der Organismen, die vermittelt über Gebrauch und Nichtgebrauch von Organen erbliche morphologische Konsequenzen hat. Nicht der direkte Einfluss der Umwelt, sondern das Verhalten der Organismen sind also das Mittel, das die Veränderungen bewirkt (»Vererbung erworbener Eigenschaften«; ↑Lamarckismus). Lamarck entwickelt trotz seiner Theorie der Transformation der Arten keine Theorie der Abstammung aller Organismen von einem einzigen gemeinsamen Vorfahren; er geht vielmehr von der wiederholten Urzeugung von Organismen aus, die dann im Laufe der Zeit komplexer werden und neue Stammbäume begründen. Aus der Komplexität eines Organismus könne daher auf das Alter seines Stammbaums geschlossen werden (↑Lamarckismus: Abb. 266).[91]

Goethes Metamorphosenlehre

Besonders von vielen deutschsprachigen Wissenschaftshistorikern wird bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts häufig J.W. von Goethe als ein Vorläufer der darwinschen Evolutionstheorie interpretiert.[92] Tatsächlich unterscheidet sich das dynamische Naturverständnis Goethes in seiner Metamorphosenlehre aber doch erheblich von dem Darwins. Denn ↑Metamorphosen sind für Goethe zwar reale Prozesse der organischen Gestaltveränderung; sie werden von ihm aber – dem entwicklungsbiologischen Modell der Ontogenese eines Individuums folgend – primär als Entfaltung einer vorgegebenen Anlage oder eines Entwicklungspotenzials verstanden. In den Metamorphosen zeigt sich also ein Potenzial an Formveränderung, das zumindest als Anlage in einer jeweiligen Form schon vorhanden ist. Die Metamorphose nach Goethe stellt also nicht einen ungerichteten und zukunftsoffenen Prozess dar, wie ihn später Darwin beschreibt.[93]

19. Jh. vor Darwin: Katastrophen vs. Kontinuität

Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts ist es allgemein verbreitet, von einem göttlichen Ursprung aller Arten von Organismen auszugehen. Dieser Auffassung ist auch G. Cuvier, der führende vergleichende Anatom der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts. Der Evolutionsvorstellung entgegengesetzt ist Cuviers Verständnis der Organismen als harmonisch geordnete Ganzheiten, die aus aneinander perfekt angepassten Teilen zusammengesetzt sind (»Prinzip der Korrelation«; ↑Morphologie; Anpassung) und sich daher jeder Veränderung widersetzen. Außerdem lehnt Cuvier jede Form der Umwandlung von Arten mit dem Argument ab, dass diese perfekt an ihre Umwelt angepasst seien. Das Entstehen neuer Arten kann sich Cuvier allein durch erneute Schöpfungsakte nach einer natürlichen »Katastrophe«, also einer radikalen Veränderung der Umwelt, vorstellen (»Katastrophentheorie«; ↑Phylogenese). Trotz dieser offenen Ablehnung der Evolutionsvorstellung leistet Cuviers systematische Klassifikation der Fossilien und lebenden Formen entscheidende Beiträge zur allmählichen Durchset-

zung eines Denkens in graduellen Unterschieden und zeitlichen Transformationen.[94] Mit Cuviers einflussreicher Einteilung der Lebewesen in vier nebeneinander stehende Hauptgruppen (↑Taxonomie)[95] findet die alte Vorstellung einer linearen Stufenleiter aller Lebewesen ihr wissenschaftliches Ende, und es wird der Übergang von der Linie zum Baum als Darstellungsform der Verwandtschaft vorbereitet.

Abgelöst wird die Katastrophentheorie durch gradualistische Vorstellungen, die sich ausgehend von der Geologie im 19. Jahrhundert allmählich durchsetzen. Besonders einflussreich wird die Position des »Aktualismus« (vertreten u. a. von den Geologen J. Hutton und C. Lyell), die der Katastrophentheorie widerspricht und für die Vergangenheit keine anderen Kräfte annimmt als die in der Gegenwart wirksamen (»Prinzip der Uniformität«; ↑Phylogenese). Der Prozess der Veränderung der Organismen vollzieht sich demnach in einem sehr viel längeren zeitlichen Rahmen als zuvor angenommen, so dass eine kontinuierliche Umwandlung der Formen ohne göttlichen Eingriff nach natürlichen Prinzipien vorstellbar wird.

Auch die zunehmende Kenntnis der ↑Fossilien leistet in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts einen Betrag zur Verbreitung phylogenetischer Vorstellungen. Es können zwar selten graduelle Transformationsreihen über Fossilien belegt werden; es wird aber doch offensichtlich, dass die geologisch älteren, d.h. tieferen Erdschichten insgesamt weniger komplexe und den rezenten Formen weniger ähnliche Fossilien enthalten als die jüngeren. Die fossilen Dokumente deuten also auf eine Geschichtlichkeit des Lebens auf der Erde im Sinne einer langsamen Komplexitätssteigerung. Eine eindeutige Interpretation in diese Richtung erfährt der fossile Befund in einer 1844 anonym veröffentlichten, Aufsehen erregenden Schrift von L. Chambers. Chambers meint, einen kontinuierlichen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Formen von Organismen beobachten zu können, und erklärt ihn als Ergebnis der sukzessiven und progressiven Entstehung der Formen auseinander, d.h. als eine Abstammung (»descent«; ↑Phylogenese).[96]

Die Theorien der Evolution in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts – und anfangs auch noch Darwins Theorie – gehen meist von einer reaktiven Veränderung der Organismen als Antwort auf eine vorhergehende Umweltänderung aus (↑Umwelt/Umweltdetermination). Die Vorstellung einer langsamen Evolution der Lebewesen steht somit im Zusammenhang mit einer Abkehr von Katastrophentheorien in der Geologie sowie der Überzeugung, die Oberfläche der Erde sei durch langsame Veränderungen entstanden. So korrespondiert nach Lamarck die sukzessive Umwandlung der Organismen einer Veränderung der Umwelt: »les espèces n'ont réellement qu'une constance relative à la durée des circonstances dans lesquelles se sont trouvé tous les individus qui les représentent«.[97] Auch C. Lyell vertritt eine Determination der Organismen durch die Verhältnisse der Umwelt. Für jede Umweltbedingung sei (von Gott) die organische Form geschaffen, die ihr am besten entspreche. Ähnlichen Lebensbedingungen würden so ähnliche Lebensformen korrespondieren.[98]

C. Darwins Evolutionstheorie

Mit Darwins Theorie gelangt die Evolutionsvorstellung zu ihrem eigentlichen Durchbruch. Das Revolutionäre an Darwins Theorie zur Evolution der Organismen ist weniger die Behauptung einer tatsächlichen Verwandtschaft und Abstammung als vielmehr die in dem von ihm formulierten »Mechanismus« der Evolution enthaltene Absage an eine Teleologie, die eine Tendenz zur Höherentwicklung erzwingen würde. Die vielfältig vorhandenen Theorien der Phylogenese vor Darwin erklären die Transformation der Organismen entweder als Konsequenz von Umweltänderungen oder aufgrund eines in den Organismen liegenden Drangs zur Perfektionierung, der Entfaltung einer präexistierenden Potenz. Sie sind damit oft am Modell der Ontogenese orientiert und Ausdruck eines »Essenzialismus«, der von vorgegebenen Formen ausgeht, die sich auf vorgezeichneten Bahnen entfalten. Darwins revolutionärer Schritt besteht dagegen darin, die Phylogenese ausgehend von Prozessen auf der Ebene von Populationen (z.B. der Konkurrenz) zu betrachten. Sein »Populationsdenken« (E. Mayr; ↑Population) macht nicht eine den Organismen innewohnende Tendenz zur Höherentwicklung, sondern allein ihre differenzielle Überlebenswahrscheinlichkeit und Reproduktion für die langfristige Veränderung der Formen verantwortlich. Der Fokus liegt dabei also weniger auf der Abfolge der Arten in der Zeit (»vertikale Evolution«) als auf der Interaktion der Organismen zu einem Zeitpunkt (aus denen sich die »Mechanismen der Evolution« ergeben). Wichtig für Darwins Theorie des Wandels ist damit die Konzipierung der Arten als flexible Populationen, nicht als fixe Typen, wie viele seiner Vorgänger die Arten verstanden haben. Es gibt in Darwins Theorie nicht mehr ein *Modell* für jede Art, das als *Norm* für alle Individuen gelten kann. Deshalb ist Darwins zentraler Terminus der *Variation* (↑Mutation), insofern er eine Norm oder einen Standard impliziert, in dieser Hinsicht nicht glücklich gewählt – wörtlich genommen sind es nicht

»One may say there is a force like a hundred thousand wedges trying [to] force every kind of adapted structure into the gaps in the œconomy of Nature, or rather forming gaps by thrusting out weaker ones. ›The final cause of all this wedgings, must be to sort out proper structure & adapt it to change […]‹ «.

»Three principles will account for all
(1) Grandchildren. like. grandfathers [Heredity]
(2) Tendency to small change.. ›especially with physical change‹ [Variation]
(3) Great fertility in proportion to support of parents [Superfecundity: Malthusian population pressure]«

Tab. 61. Die erste Formulierung des Selektionsprinzips durch Darwin vom 28. September 1838 (oben) und drei Prinzipien der Evolution nach Darwin am 27. November 1838 (aus Darwin, C. (1836-44). Notebooks (Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, Cambridge 1987): 375f. (D 135); 412 (E 58)).

Variationen, sondern *Individuen*, von denen Darwins Theorie handelt (↑Individuum). Die Entwicklung von Darwins Ansatz ausgehend von den Prozessen auf der Ebene von Populationen macht seine Theorie wesentlich zu einer *statistischen* Theorie. Lapidar formuliert dies sein Zeitgenosse C.S. Peirce 1877: »Mr. Darwin proposed to apply the statistical method to biology«.[99] Die Konzipierung der Evolutionstheorie ausgehend von Individuen und nicht von Typen ermöglicht es Darwin, die Aspekte der Anpassung und Veränderung der Organismen, die bei Lamarck noch in zwei getrennten Prinzipien formuliert sind, in einer geschlossenen Theorie zusammenzuführen.

Darwins Evolutionstheorie enthält die Verknüpfung der beiden Aspekte der ↑Phylogenese und ↑Selektion, die bei vielen seiner Vorläufer getrennt voneinander diskutiert werden. Darwin stellt sich eine Veränderung der Arten (»transmutation«[100]) als einen langsamen, graduellen Prozess vor, der durch die Akkumulation vieler kleiner erblicher Unterschiede im Laufe der Generationen zustande kommt (»the preservation and accumulation of [in der 1. Aufl.: infinitesimally] small inherited modifications«[101]). Entscheidende Anstöße für seine Analyse der Mechanismen der Evolution erhält Darwin durch Lyells Betrachtung der möglichen Transformation von Arten (die Lyell selbst ablehnt) ausgehend von Prozessen, die sich auf der Ebene von Arten abspielen, z.B. der ökologischen Verhältnisse der Konkurrenz unter den Organismen und ihrer unterschiedlichen Anpassung an die Umwelt.[102] Eine Diversifizierung der Formen in getrennte Arten ergibt sich für Darwin aus dem von ihm formulierten Prinzip der Divergenz (↑Phylogenese): Aufgrund der Konkurrenz um die gleichen Ressourcen besteht ein relativer reproduktiver Vorteil der ökologischen Spezialisierung in gesonderten ↑Nischen.

Rekonstruktion des Theoriekerns

Darwins Darstellung seiner Theorie ist insgesamt stark am empirischen Material orientiert. Eine rationale Rekonstruktion seiner zentralen Überlegungen führt dazu, das Argument für die Evolutionstheorie als einen Schluss aus vier empirischen Beobachtungen zu analysieren, nämlich der Variation und Vererbung von Merkmalen sowie der Tendenz zur Vermehrung der Organismen und der Konstanz der Populationen aufgrund limitierter Ressourcen (vgl. Tab. 62).[103] In einem ersten Syntheseschritt wird aus diesen Prämissen der zentrale Begriff der ↑Konkurrenz (»struggle for existence«) gewonnen. Konkurrenz ist die notwendige Folge aus der Tendenz des unbegrenzten Wachstums von Populationen durch die Fortpflanzung ihrer Organismen und der Knappheit von gemeinsam genutzten notwendigen Gütern. Die Konsumtion eines Gutes durch ein Individuum verhindert die (angestrebte) Konsumtion des gleichen Gutes durch ein anderes Individuum. Durch die gemeinsame Nutzung von erschöpfbaren (und wachstumsbegrenzenden) Ressourcen, die für ihre Vermehrung notwendig sind, behindern sich die Populationen von Organismen also gegenseitig in ihrer Tendenz, unbegrenzt zu wachsen.

Darwins wesentliches Argument für die Konkurrenz als Mechanismus der Evolution ist ein indirekter Beweis: Unter Voraussetzung der empirisch beobachteten Eigenart der Fortpflanzung, eine Vermehrung darzustellen, schließt er aus der vorgestellten Abwesenheit von Konkurrenz auf die unbegrenzte Vermehrung der Individuen einer Art (im Anschluss an T.R. Malthus denkt Darwin an ein Wachstum gemäß einer nicht konvergierenden geometrischen Reihe). Da dieses unbegrenzte Wachstum offenbar nicht vorliegt, muss auch Konkurrenz vorliegen. Die Tendenz zum ungebremsten exponentiellen Wachstum einer Population von sich vermehrenden Organismen führt nach Darwin also unweigerlich zur Konkurrenz: »A struggle for existence inevitably follows from the high rate at which all organic beings tend to increase«.[104]

Nicht das harmonische Bild der Höherentwicklung aufgrund der Natur inhärenter Vervollkommnungstendenzen, sondern vielmehr Störungen der Harmonie stehen damit im Kern von Darwins Argument. Die Höherentwicklung der Organismen beruht in Darwins Theorie auf nichts anderem als auf der ständigen Störung des ↑Gleichgewichts in einer Po-

pulation durch das Wechselspiel von Variation und Selektion; diese Störungen werden zum eigentlichen Motor der Veränderung in der Evolution. Die Bildung und fortschreitende Differenzierung von strukturierten Systemen wird in dem Modell Darwins also aus der Wirkung unstrukturierter Kräfte der Mutation und Selektion erklärt.[105]

Züchtung von Haustieren als Modell

Für den besonderen Mechanismus der organischen Veränderung im Laufe der Evolution schlägt Darwin den Mechanismus der Natürlichen Selektion vor. Lebensweltlich vertraut war Darwin mit dem Phänomen der künstlichen Selektion von Haustieren durch seine Bekanntschaft mit Züchtern und eigene Experimente mit Tauben. Zweifellos hat die Kulturtechnik der Züchtungspraxis für Darwin also als praktisches, theoretisches und begriffliches Modell für seine Vorstellung von der Natürlichen Selektion gedient. Diese Auffassung wird in den 1990er Jahren besonders von konstruktivistisch orientierten Wissenschaftstheoretikern vertreten. So betont M. Weingarten 1992, »daß die künstliche Züchtungspraxis von Darwin verwendet wird als *Modell*, an dem die Vorgänge der natürlichen Züchtung begriffen werden können«.[106] Darüber hinaus meint er, das »Geheimnis des Beweises der Evolutionstheorie« liege in der »menschlichen Züchtungspraxis«.[107] Im Anschluss daran ist auch M. Gutmann der Auffassung, anhand der methodischen Rolle der Züchtungspraxis für die Evolutionstheorie könne allgemein die »*lebensweltliche* Grundlegung einer Wissenschaft« nachgezeichnet werden, genauer gehe es darum, »durch die Auszeichnung von lebensweltlichen Praxen Prädikatoren einzuführen, welche die Grundlage der späteren wissenschaftlichen Begriffsbildung abgeben«.[108] Mit diesem konstruktivistisch motivierten Ansatz sind jedoch viele Probleme verbunden (↑Selektion).

Darwin selbst sieht in der Züchtungspraxis die Möglichkeit einer experimentellen Überprüfung seiner Theorie (»an experiment on a gigantic scale«[109]). Weil die Frage nach der empirischen Überprüfung der Theorie ein zentrales methodisches Problem für Darwin bildet, ist das Modell der künstlichen Selektion für ihn von großer Bedeutung. Darwin sieht die Züchtungspraxis also in erster Linie »als ein Experimentierfeld: als eine Anordnung, ein Verfahren, das es im Prinzip möglich machen sollte, die Evolutionstheorie auf experimentellem Wege zu begründen«.[110]

Darwinsche Gedankenexperimente

In methodologischer Hinsicht kann das Innovative in Darwins Überlegungen in der Etablierung einer besonderen Form von Gedankenexperimenten gesehen werden. J.G. Lennox nennt diese *darwinsche Gedankenexperimente*: Ein darwinsches Gedankenexperiment besteht in Narrativen, die hypothetische Selektionsszenarien formulieren und auf diese Weise einen Test für die Theorie in konkreten Anwendungen liefern: Durch die Annahme bestimmter Vorteile aufgrund einer Struktur oder eines Verhaltens eines Organismus gegenüber seinen Konkurrenten kann der Weg der Evolution über besondere kausale Wege nachgezeichnet werden – zunächst als Gedankenexperiment, in einem zweiten Schritt dann durch die Überprüfung am empirischen Material.[111]

Der entscheidende Ansatzpunkt der darwinschen Gedankenexperimente liegt in der Einbettung eines Merkmals in einen Populationskontext von alternativen Merkmalen. Die langfristige Veränderung der Organismen wird damit also nicht als Ergebnis der Veränderung einzelner Organismen erklärt, sondern allein ihres relativen Vorteils, gemessen in unter-

Prämisse 1: Variation
Individuen unterscheiden sich in Merkmalen voneinander, die für ihre unterschiedliche Lebensdauer und Fortpflanzungsrate (wenn auch nur minimal) von Bedeutung sind.

Prämisse 2: Vererbung
Die Merkmale eines Organismus ähneln den Merkmalen seiner Vorfahren.

Prämisse 3: Vermehrung
In der Fortpflanzung eines Organismus werden mehr Nachkommen erzeugt als es Elternorganismen gibt.

Prämisse 4: konstante Populationsgrößen wegen limitierter Ressourcen
Die Populationsgrößen von Organismen bleiben in der Regel gleich, weil die zur Verfügung stehenden Ressourcen begrenzt sind.

Prämisse 5: Logischer Schluss
Wenn es (1) Unterschiede in der Lebensdauer und Fortpflanzungsrate von Organismen gibt, die (2) erblich sind, und wenn (3) in der Fortpflanzung der Organismen eine Tendenz zur Vermehrung liegt, aber (4) die Populationen aufgrund begrenzter Ressourcen nicht wachsen, dann erfolgt eine Ausbreitung von denjenigen Typen in der Population, die eine höhere Überlebens- und Fortpflanzungsrate haben.

Konklusion: »suvival of the fittest«
Es erfolgt eine Ausbreitung derjenigen Typen von Individuen in der Population, die eine höhere Überlebens- und Fortpflanzungsrate haben.

Tab. 62. Rekonstruktion von Darwins zentralem Argument, das das Prinzip der Natürlichen Selektion begründet.

Variationstheorie (»evolution as such«)
Populationen verändern sich im Laufe der Zeit, so dass die Nachkommen eines Organismus in einigen Fällen zu einer anderen Art als er selbst zuzurechnen sind.

Deszendenztheorie (»common descent«)
Organismen verschiedener Arten haben einen gemeinsamen Vorfahren; letztlich gehen damit alle Organismen auf nur einen Vorfahren zurück.

Gradualismustheorie (»gradualism«)
Die Entstehung neuer Arten erfolgt langsam und kontinuierlich aus bestehenden Arten.

Divergenztheorie (»multiplication of species«)
Die Entwicklung führt zu einer Vermehrung der Arten, und schließt damit nicht nur den Ersatz einer bestehenden durch eine neue Art ein. Die starke Konkurrenz unter ähnlichen Organismen begünstigt die Diversifizierung der Formen.

Selektionstheorie (»natural selection«)
Die Erblichkeit individueller Variationen, ihr Einfluss auf Überleben und Fortpflanzung eines Organismus und die Überproduktion von Nachkommen sind die Faktoren, die zusammen den Mechanismus der Veränderung bilden.

Tab. 63. Darwins fünf Theorien der Evolution (in Anlehnung an Mayr, E. (1985). Darwin's five theories of evolution. In: Kohn, D. (ed.). The Darwinian Heritage, 755-772).

schiedlicher Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit. Die Selektionserklärung der Organismenveränderung enthält damit ein besonderes antireduktionistisches Moment: Es kann nicht aus der Kenntnis des einzelnen Organismus ermittelt werden, wie sich die Population als Ganzes verändern wird. Die Evolution ist vielmehr ein populationsübergreifendes Ereignis, das in der Dynamik der Population bei gleichzeitiger Statik der in ihr enthaltenen Organismen besteht.[112]

Darwins Atomismus

Im Zentrum von Darwins Theorie zur Erklärung der differenziellen Reproduktion steht eine Auflösung der Organismen in einzelne Merkmale, die hinsichtlich ihres jeweiligen Beitrags zur Reproduktion beurteilt werden. Weil sie isoliert betrachtet werden und die letzten Form- und Rechnungseinheiten in der Theorie repräsentieren, bilden sie gleichsam die *selektionstheoretischen Atome* der Gestalt des Organismus. In der Evolutionsperspektive erfolgt damit eine radikale Umorientierung des Erklärungsprogramms der Biologie: Vor Darwin waren biologische Fragen zentriert um die Herstellung der Ganzheit eines Organismus, die Initiierung und Abschließung eines selbstbezogenen Prozesses der Formbildung. Der Fokus lag auf der Integration des Organismus, der Korrelation von Teilen, die durch den wechselseitigen Bezug aufeinander bestimmt sind, und den bauplanbedingten Einschränkungen (»constraints«), die jeder Änderung des Organismus Grenzen auferlegen (↑Morphologie; Ganzheit). In der selektionstheoretischen Betrachtung bildet der einzelne Organismus aber nun gerade nicht mehr diejenige Einheit, deren optimierter Erhalt das Ergebnis der Konkurrenz ist, sondern in Konkurrenz stehen vielmehr v.a. seine Merkmale, die von ihm auf seine Nachkommen übertragen werden. Nach der Logik der Selektion werden sich von diesen Merkmalen nicht unbedingt diejenigen durchsetzen, die der Erhaltung des einzelnen Organismus dienen, sondern diejenigen, die ihre eigene Verbreitung relativ zu alternativen Merkmalen in der kommenden Generation maximieren. Weil dieser Prozess der differenziellen Reproduktion unabschließbar ist, liegt der Fokus der Theorie nicht auf der Stabilität einer einmal erreichten Struktur, sondern gerade auf der Kontinuität der Transformation. Der Organismus wird in der Serie der Transformationen entworfen als ein bloßes Durchgangsstadium, das nach dem Baukastenprinzip aufgebaut ist: Einzelne Teile werden variiert und frei miteinander kombiniert. Der Organismus wird so gedacht, wie der Mensch eine Maschine entwerfen würde: Jede strukturelle Komponente hat ihre eigene Funktion und hat dementsprechend ihr eigenes spezifisches Design. Weitgehend außerhalb der Betrachtung sind damit Aspekte der Selbstorganisation, d.h. der Wechselwirkung der Komponenten in ihrer gegenseitigen Hervorbringung und Wirkung aufeinander.

Diese Maschinenvorstellung des Lebens hat in der Gedankenwelt Darwins ihren Ursprung in seiner frühen Beeinflussung durch die physikotheologische ›Natural Theology‹ (1802) von W. Paley, in der die Anpassungsphänomene der Lebewesen als ein vielfältiger Beweis für die Existenz Gottes interpretiert werden. Wird ein Gott als Gestalter der Lebewesen angenommen, hat sich die Natur in den Organismen nicht selbst organisiert, sondern ihre einzelnen Teile sind – wie in den Artefakten der Menschen – für spezifische Funktionen individuell entworfen. Diese Annahme einer durchgehenden Anpassung der einzelnen Merkmale eines Organismus wird im Darwinismus beibehalten. J. Huxley kann daher anmerken, der Darwinismus sei in Teilen eine Wiederbelebung der Physikotheologie, mit der Selektion statt Gott als Designer: »Paley *redivivus*, one might say, but philosophically upside down, with Natural Selection instead of a Divine Artificer as the *Deus ex machina*«.[113]

Die Konzipierung des Organismus als ein Aggregat aus einzelnen isolierbaren und neu kombinierbaren Merkmalen stellt eine vielleicht noch grundlegendere und weitreichendere Neuerung in der Theorie Darwins dar als der von ihm vorgeschlagene Mechanismus der Evolution. Dieser Atomismus der Evolutionstheorie ist vielfach auf den Begriff gebracht worden: J. Schaxel spricht 1922 von einem »Aggregat gehäufter Anpassungen« oder »Eigenschaftsaggregat«[114] (↑Form); bei P. McLaughlin und H.-J. Rheinberger heißt es 1982, der Organismus bilde aus Sicht des Darwinismus ein »Flickwerk immer nur relativer Anpassungen«.[115]

Als überaus fruchtbar erweist sich dieser Ansatz in der populationsgenetischen Betrachtung der Evolution im 20. Jahrhundert. Denn die atomistische Zerlegung des Organismus in diskrete Merkmale ermöglicht die quantitative Analyse der Veränderung von Merkmalsverteilungen in mathematisch präzisen Modellen. Mit diesen Modellen erfolgt die Erklärung der Veränderung der organischen Organisationen im Rahmen einer Perspektive, in der sie gerade nicht als Organisationen aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen erscheinen, sondern eben als Aggregat von unabhängigen voneinander variierenden Merkmalen vorgestellt werden.

Evolutionstheorie als zentrale integrierende Theorie

Mit Darwin hat die Lehre der Evolution den Status einer zentralen vereinheitlichenden Theorie der Biologie erhalten. Nicht nur das kennzeichnende und vor Darwin naturwissenschaftlich rätselhafte Merkmal der ↑Anpassung der Organismen an ihre Umwelt, sondern auch viele andere Befunde aus den unterschiedlichsten Teildisziplinen der Biologie, sei es aus der vergleichenden Anatomie, Biogeografie, Entwicklungsbiologie oder Ethologie, finden in der Evolutionstheorie einen einheitlichen Interpretationsrahmen. Mit der Evolutionstheorie wird die Geschichte für die Erklärung der konkreten Gestalt von Organismen wesentlich; die Organismen werden zu Gegenständen, die in ihren Formen und Funktionen nur aus ihrer einmaligen Geschichte heraus zu erklären sind. Wegen ihrer Zusammensetzung aus verschiedenen, z.T. unabhängig voneinander stehenden Theorien (zur Phylogenese, Selektion, Populationsgenetik, Biogeografie) bildet die Lehre der Evolution nicht eine einheitliche geschlossene Theorie, sondern hat sich zu einer ganzen Teildisziplin der Biologie entwickelt, der ↑Evolutionsbiologie.

		Ansatzpunkt der Evolution	
		Individuum	Population
Mechanismus der Evolution	Bedürfnis/Trieb	*Lamarckismus*	*Orthogenese*
	Selektion	*Darwinismus*	*Synthet. Theorie*

Tab. 64. Kreuzklassifikation zur typisierenden Unterscheidung der wichtigsten Theorien der Evolution

19. Jh. nach Darwin: Vielgestaltigkeit

In den ersten Jahren nach ihrer Formulierung stellt die Evolutionstheorie keine scharf umrissene, geschlossene oder gar dogmatische Theorie dar, sondern sie besteht aus einer Menge lose miteinander verbundener Thesen und Argumentationen. Gerade diese Vieldimensionalität und Vielschichtigkeit der Theorie kann als ein Grund für ihre Verbreitung gelten: Sie bietet Anschluss in verschiedene Richtungen und kann flexibel an unterschiedliche Standpunkte angepasst werden. Darwin gewinnt daher in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts viele einflussreiche Anhänger, die durchaus nicht alle seine Ansichten teilen: So versteht sich T.H. Huxley als Anhänger Darwins, geht aber doch auf Distanz zum Selektionsprinzip und vertritt selbst saltationistische Vorstellungen (↑Mutation); A.R. Wallace räumt die Möglichkeit eines göttlichen Eingriffs in der Evolution des Menschen ein (↑Mensch); und Darwin selbst integriert zunehmend lamarckistische Elemente in seine Theorie (↑Lamarckismus).[116]

Ambivalente Aufnahme in Deutschland

In Deutschland findet die Darwinistische Evolutionstheorie eine sehr widersprüchliche Aufnahme. Sie wird einerseits enthusiastisch gefeiert, andererseits aber selbst von renommierten Biologen vehement abgelehnt. So nennt der Botaniker K.F. Schimper die »Zuchtlehre Darwins« 1865 drastisch »die kurzsichtigste, niedrig dummste und brutalste [Theorie,] die möglich« ist.[117] Kritisch wird besonders der historische Reduktionismus der Theorie gesehen, der die Gestaltbildung und Physiologie als historischen Prozess einer sukzessiven Anpassung deutet. K.E. von Baer führt dagegen 1876 ins Feld, dass der Grund für die Ähnlichkeit der Organismen nicht in ihrer gemeinsamen Abstammung liegen müsse, sondern auf die Ähnlichkeit der in ihnen wirksamen Kräfte zurückzuführen sei: »man suche das Schaffende in jedem Organismus«.[118] Bis in die ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts wird die Evolutionstheorie

	Gemeinsame Abstammung	Graduelle Veränderung	Artbildung in Populationen	Natürliche Selektion
Lamarck	nein	ja	nein	nein
Darwin	ja	ja	ja	ja
Haeckel	ja	ja	?	zum Teil
Nägeli	ja	ja	ja	zum Teil
Huxley	ja	nein	nein	unsicher
Vries	ja	nein	nein	nein
Morgan	ja	(nein)	nein	unwichtig

Tab. 65. Unterscheidung verschiedener Komponenten von Evolutionstheorien und ihre Verteilung über verschiedene Positionen und Versionen dieser Theorien im 19. und beginnenden 20. Jahrhundert. Eine allen Evolutionstheorien gemeinsame Komponente ist die Ablehnung einer statischen unveränderlichen Welt, d.h. die These der Veränderung der organischen Welt (leicht verändert nach Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 506).

von führenden Biologen in Deutschland abgelehnt. Das Prinzip der Selektion könne nur ein sekundärer Faktor im Werden der Lebewesen sein, primär seien die gesetzmäßig wirksamen formbildenden Kräfte in jedem Organismus, argumentiert zusammenfassend O. Hertwig 1916.[119] H. Driesch meint schon 1893, der historische Ansatz der Evolutionstheorie sei, wie jede Theorie, die wesentlich von bestimmten Orten und Zeiten ausgehe, einer »theoretisch allgemeinen Naturforschung« fremd.[120]

Auf der anderen Seite hat die Evolutionstheorie in Deutschland mit E. Haeckel aber auch den entschlossensten und kämpferischsten Fürsprecher. Ihm werden von dem Biologiehistoriker E. Rádl schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts die »Kampflust« und der »dogmatische Geist« attestiert, die für die Massenwirksamkeit einer Theorie notwendig seien.[121] Die ambivalente Einschätzung der Theorie zieht sich bis in die ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts.[122]

Bezweifelt wird von den Kritikern der Evolutionstheorie, dass die biologische Formenmannigfaltigkeit und Zweckmäßigkeit der Organismen allein durch einen Mechanismus, der wesentlich auf Zufall beruht, entstanden sein könne. Es wird argumentiert, dass zumindest die Erklärung der Entstehung von Organismen mit neuen Bauplänen eines weiteren Prinzips bedarf, das über zufällige Variationen zur Bildung neuer Arten hinausgeht (R. Goldschmidt: »Makromutation«; ↑Mutation).

Nachdem in den 1920er und 30er Jahren von deutschen Biologen – u.a. von E. Baur[123] und N.W. Timoféeff-Ressovsky[124] – wichtige Beiträge zur Evolutionstheorie geleistet werden, tritt die Theorie aber danach ganz in den Hintergrund, so dass von einem (innerwissenschaftlichen) »Niedergang des Darwinismus in Deutschland nach 1933« (T. Junker) gesprochen wird. Als Gründe für diese Entwicklung können u.a. genannt werden: die starke morphologisch-typologische Tradition in der deutschen Biologie und der unterstellte Zusammenhang zwischen der NS-Ideologie und den darwinistischen Konzepten der Selektion und des »surival of the fittest«. Die Rede von einem »Niedergang« setzt allerdings voraus, dass die Theorie vorher allgemein akzeptiert ist. Viele führende deutsche Biologen betrachten aber auch im ersten Drittel des 20. Jahrhunderts die Evolutionstheorie nicht als die zentrale biologische Theorie als die sie von angloamerikanischen Autoren vielfach eingeschätzt wird. Sie sehen sie zumindest als ergänzungsbedürftig um eine morphologisch-typologische Grundlagentheorie. So heißt es 1933 bei M. Hartmann, das natürliche System und die vergleichende Morphologie wiesen eigene »Gesetzlichkeiten« auf, und es sei »die Abstammungslehre an sich weit davon entfernt, eine kausale Erklärung dieser Gesetzlichkeiten geben zu können, wie das in naiver Weise der ältere Darwinismus angenommen hat«.[125]

Kritik am Anpassungspostulat

Symptomatisch für die unmittelbare Aufnahme der Evolutionstheorie in Deutschland ist F. Nietzsches Kritik an Darwins Theorie. Nietzsche wendet sich in seiner radikal formulierten Ablehnung gegen ein Verständnis von Lebewesen als passive Einheiten, die sich unter dem Druck der Konkurrenz an die äußere Umwelt anzupassen hätten: »das Leben ist nicht Anpassung innerer Bedingungen an äußere, sondern Wille zur Macht, der von innen her immer mehr ›Äußeres‹ sich unterwirft und einverleibt«.[126] Nietzsche ist daher der Überzeugung: »der Einfluß der ›äußeren Umstände‹ ist bei D[arwin] ins Unsinnige überschätzt; das Wesentliche am Lebensprozeß ist gerade die ungeheure gestaltende, von Innen her formschaffende Gewalt, welche die ›äußeren Umstände‹ ausnützt, ausbeutet ...«[127] (↑Anpassung; Umwelt). Nach Nietzsches Auffassungen zur Biologie – die wesentlich durch die Rezeption einer Arbeit von W.H. Rolph geprägt ist[128] – kann das Leben weder von der Anpassung an die Umwelt noch von einem

Prinzip der ↑Selbsterhaltung her verstanden werden, sondern allein von seiner Neigung zur Veränderung: Es gebe »Selbsterhaltung nur als eine der Folgen der Selbsterweiterung«[129], und: »an allem Lebendigen ist am deutlichsten zu zeigen, daß es alles thut, um nicht sich zu erhalten, sondern um mehr zu werden«.[130]

Auch von biologischer Seite wird in Deutschland umfassende Kritik an dem evolutionstheoretischen Anpassungsbegriff geübt, so in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts von dem Botaniker K. Goebel und seit den 1970er Jahren von dem Zoologen W.F. Gutmann (↑Anpassung).

Radikal von Seiten der Evolution her interpretiert wird der Lebensbegriff in der *Lebensphilosophie* seit der Wende zum 20. Jahrhundert. Sehr einflussreich ist die Darstellung H. Bergsons, der in seiner ›Évolution créatrice‹ (1907) schöpferische Entwicklungsprozesse als das Wesentliche des Lebens bestimmt (↑Leben). »Entwicklung« ist für Bergson »die entscheidende Eigenschaft des Lebens«.[131] Das »Leben« bildet in den Augen Bergsons einen »Strom«, der »im Überwandern von Generation auf Generation […] sich verteilt an die Arten, sich versprüht an die Individuen«.[132] Erfasst werden können die Entwicklungsprozesse nach Bergson weder durch eine an Wiederholungen und Gleichförmigkeiten ausgerichtete mechanistische Interpretation noch eine um Selbsterhaltung und Stabilisierung des Gegebenen kreisende finalistische Sicht. Alle gewohnten Denkkategorien seien daher ungeeignet, um das Dynamische des Lebens zu erfassen: »Alle Rahmen krachen. Sie sind zu eng, zu starr«.[133] Ähnliche Motive finden sich bei dem Soziologen G. Simmel, etwa wenn er 1918 behauptet, »die Gegenwart des Lebens besteht darin, daß es die Gegenwart transzendiert«[134] und dass das »innerste Wesen« des Lebens darin gegeben sei, »über sich selbst hinauszugehen«[135].

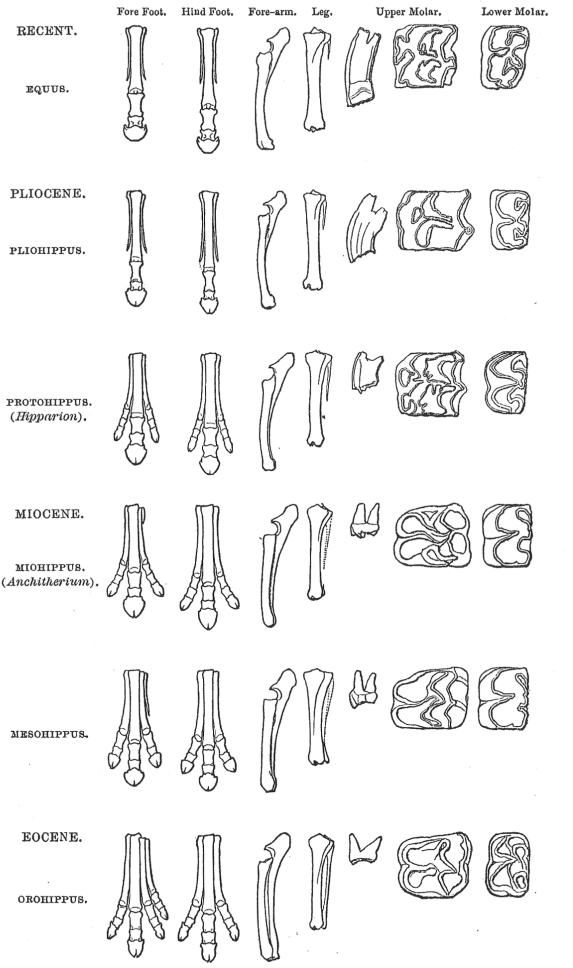


Abb. 124. Etappen in der Evolution des Pferdes in den letzten 50 Millionen Jahren (vom Eozän bis in die Gegenwart: von unten nach oben). Die Extremitäten und Zähne zeigen eine zunehmende Anpassung an das Leben in der Steppe und eine Ernährung von Gräsern (aus Marsh, O.C. (1879). Polydactyl horses, recent and extinct. Amer. J. Sci. 17, 499-505: 505).

Suche nach dem »Princip der Veränderlichkeit«

Ende des 19. Jahrhunderts ist die Evolutionstheorie in ihrem phylogenetischen Teil wissenschaftlich anerkannt: Es wird allgemein von einer genealogischen Verwandtschaft der Organismen ausgegangen. Umstritten sind aber die Faktoren und Ursachen, die der Veränderung der Organismen zugrunde liegen. Ein bloß auf zufälliger Variation aufbauender evolutiver Wandel wird meist abgelehnt. Stattdessen werden verschiedene andere Modelle bevorzugt.

Darwin ist in seinem Hauptwerk der Meinung, dass es zwei große »Gesetze« seien, die die Gestaltung der Organismen bestimmen: die *Einheit des Typus* (»unity of type«) und die *Umweltbedingungen* (»conditions of existence«).[136] Die Bedeutung der ersteren zeige sich in der Vererbung, die bewirke, dass viele Organismen über Strukturen verfügen würden, die in keiner Beziehung zu ihrer Lebensweise stehen. Das Gesetz von den Umweltbedingungen sieht Darwin als das »höhere Gesetz« an, weil in ihm das andere Gesetz durch die Anpassungen der Vorfahren an

die Umwelt enthalten sei (↑Anpassung).[137] Darwins Theorie enthält zwar entscheidende Elemente, nach denen organismische Anpassungen gerade nicht aus der Determination der (anorganischen) Umwelt, sondern biotischen Interaktionen zu erklären sind (s.o.). Immer wieder streicht er aber auch die Bedeutung der Umwelt heraus. So formuliert er 1868 unmissverständlich, bei homogenen Umweltbedingungen sei eine Variation der Organismen nicht möglich: »If it were possible to expose all the individuals of a species during many generations to absolutely uniform conditions of life, there would be no variability«[138] (↑Umwelt/Umweltdetermination).

Auch A. Weismann ist 1876 der Auffassung, der wesentliche Motor für die organischen Veränderungen sei die Änderung der Umwelt, denn »der lebende Organismus enthält in sich selbst kein Princip der Veränderlichkeit, er ist das statische Moment in dem Entwicklungsprocesse der organischen Welt und würde stets nur wieder genaue Copien seiner selbst liefern«[139], so dass »ohne Veränderung der Aussenwelt keine Weiterentwicklung der organischen Formen hätte eintreten können«[140].

Andere Autoren postulieren dagegen gerade ein organisches Prinzip der Veränderung und vertreten damit orthogenetische Theorien der Evolution (vgl. Tab. 67; ↑Fortschritt). So verlegt C. von Nägeli mit seinem organischen »Vervollkommnungsprinzip« das Prinzip der Veränderung und Höherentwicklung in die Organismen selbst. Nach diesem Prinzip werden die organische Materie »mit innerer Notwendigkeit stetig complicirter und periodisch neue Organisationsanlagen fertig«.[141] Nägeli erläutert weiter: »nach Darwin ist die Veränderung das treibende Moment, die Selection das richtende und ordnende; nach meiner Ansicht ist die Veränderung zugleich das treibende und das richtende Moment«.[142] Nägeli schließt sich damit wieder der älteren Tradition an, der zufolge das Prinzip der Veränderung in der Reproduktion der Lebewesen selbst verortet wird. Auch von anderen Autoren wird als Reaktion auf Darwins Theorie immer wieder auf innere Faktoren zur Erklärung der Evolution verwiesen. Die Veränderung der Organismuen ist nach diesen Auffassungen einem richtenden Prinzip zu verdanken, das sich aus deren Organisation ergebe und unabhängig von der Umwelt stehe (↑Phylogenese: Orthogenese; Fortschritt).[143]

Darwins Innovation besteht demgegenüber gerade darin, die langfristige Transformation der organischen Gestalten nicht als Ergebnis der Reproduktion, sondern der Selektion zu konzipieren. Ein erst nach der Fortpflanzung wirksamer Faktor wird zu der eigentlich verändernden Kraft der Lebewesen. An die Stelle des harmonischen Bildes einer nach Vervollkommnung strebenden Natur tritt bei Darwin die Vorstellung einer durch Kampf und ↑Konkurrenz bestimmten Naturordnung: In dem populationsbiologischen Rahmen, in dem Darwin die Evolution thematisiert, ist es nicht die Veränderung einzelner Organismen im Lauf ihres Lebens, die den langfristigen Formenwandel bedingt, sondern ihre unterschiedliche Fortpflanzungs- oder Überlebensrate.

Problematisch aus der Sicht der darwinschen Konzipierung der Evolution ist bereits die Suche nach einem »Princip der Veränderlichkeit« (Weismann). Die Möglichkeit einer nicht durch ein eigenes Prinzip geleiteten Veränderung ziehen viele Kritiker Darwins am Ende des 19. Jahrhunderts gar nicht in Betracht. Erst in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird es allgemein akzeptiert, den *Zufall* als das primäre Veränderungsprinzip in der Evolution anzusehen. Es ist damit die konstitutionelle *Labilität* der organischen Körper, die eine langfristige Veränderung möglich macht.[144] T. Boveri beschreibt die Wirkung der Selektion in dem Bild einer Falle »zum Einfangen glücklicher Zufälle«.[145] Von Darwin könne so der Zufall für die »Vervollkommnung der Organismen« verantwortlich gemacht werden.[146] Aufgrund dieser zufälligen und autogenen Veränderung ist für eine langfristige, generationenübergreifende Veränderung der Typen auch keine Änderung der Umwelt Voraussetzung. Evolution ist vielmehr »eine ›automatische‹ Folge der Beschaffenheit autoreproduktiver, mutabler Individualsysteme«, wie es R.W. Kaplan 1978 formuliert.[147] Die langfristigen Veränderungen ergeben sich allein aus der nie vollkommen fehlerfreien Reproduktion der Organismen (W.F. Gutmann 1989: »Das Auftreten erbbedingter Veränderungen ist wegen der Ununterdrückbarkeit von Mutationen unvermeidlich«[148]). So heißt es 1993 bei M. Weingarten: »Evolution ist […] nicht etwas, was durch eine besondere Kraft erst konstituiert werden müßte, sondern sie ist eine logische Folge der nicht-identischen, erweiterten Reproduktion einer Gruppe von Varianten«.[149]

Streit der »Biometriker« mit den Mendelianern

Zu einer kohärenten vereinheitlichenden biologischen Theorie entwickelt sich die Evolutionslehre durch den Nachweis ihrer Vereinbarkeit mit der Genetik in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts. Am Ende des 19. Jahrhunderts stehen die populationsbiologisch denkenden Anhänger der Evolutionstheorie (die »Biometriker«) den auf G. Mendels Ansätzen aufbauenden genetischen Theorien sehr distanziert gegenüber (↑Population).[150] Als unvereinbar mit der

Evolutionstheorie galt insbesondere die mit Mendels Genetik verbundene Vorstellung einer sprunghaften Änderung von Merkmalen. Beide Seiten können sich dabei auf die Arbeiten von Darwins Vetter F. Galton berufen, weil Galton sowohl einen populationstheoretisch-statistischen Ansatz verfolgt als auch von der Sprunghaftigkeit der Änderungen überzeugt ist. Für Galton ist die Annahme sprunghafter Änderungen notwendig, weil sich sonst nach seinem »Regressionsgesetz« vorteilhafte Varianten in der Population nicht durchsetzen könnten (↑Population).

Der sich entfaltende Streit zwischen den Biometrikern K. Pearson und W.F.R Weldon auf der einen Seite und dem Mendelianer W. Bateson auf der anderen Seite trägt jedoch stark polemische Züge. Die tatsächliche Vereinbarkeit von darwinscher Evolution und mendelscher Genetik wird bereits 1902 von dem Mathematiker G.Y. Yule erwiesen, indem er zeigt, dass die Kombination mehrerer Faktoren zu kontinuierlich variierenden Merkmalen führen kann (»multiple factor hypothesis«).[151] Auch bereits Mendel selbst verweist in seinen Arbeiten auf die Möglichkeit der Kombination von diskreten Merkmalsträgern, die auf diese Weise ein Kontinuum von Merkmalen (z.B. Farbstufen) erzeugen können.[152] Eine Zusammenarbeit der Biometriker mit den Mendelanhängern hätte hier schnelle Klärungen herbeiführen können.[153] Durch die unvermittelte Konfrontation der beiden Seiten sind die Evolutionsvorstellungen der ersten beiden Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts aber von saltationistischen Modellen geleitet, besonders einflussreich durch H. de Vries' »Mutationstheorie« (↑Mutation; Selektion). Weil die Selektion als unzureichend zur nachhaltigen Änderung von kontinuierlich variierenden Merkmalen in einer Population angesehen wird, gelten alle für die Evolution maßgeblichen Veränderungen als Ergebnis einschneidender Mutationen. Die Akzeptanz der Selektionstheorie steht daher um 1910 auf einem Tiefpunkt (Nordenskiöld 1921-24: »Periode der inneren Auflösung des Darwinismus«[154]; Jordan 1923: »The apparent eclipse of Darwinism to-day is wholly transitory«[155]; Huxley 1942: »the eclipse of Darwinism«[156]). Durch experimentelle Befunde und theoretische Einsichten in die langfristige Wirksamkeit kleiner Selektionsunterschiede ändert sich diese Situation erst am Ende des zweiten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts (↑Selektion). Die ersten entscheidenden Schritte zum Nachweis der Vereinbarkeit und Komplementarität von Darwinismus und Mendelismus werden dabei seit 1918 von R.A. Fisher gegangen.[157]

Evolution und Populationsgenetik

Die streng populationsorientierte Fundierung der Evolutionstheorie findet sich bei Darwin zwar bereits angelegt, zu ihrer vollen Anerkennung gelangt sie allerdings erst durch die populationsgenetischen Studien in den 1920er und 30er Jahren, v.a. durch die Arbeiten R.A. Fishers und J.B.S. Haldanes.[158] In Darwins Argumentationen ist es oft noch der einzelne Organismus, der als hauptsächlicher Gegenstand der Evolution erscheint. Besonders deutlich wird dies in der (von Malthus übernommenen) Metapher vom *Kampf ums Dasein* (»struggle for existence«; ↑Konkurrenz) und der (von Spencer stammenden) Rede vom *Überleben des Angepasstesten* (»survival of the fittest«; ↑Anpassung). In diesen Formulierungen wird eine Fokussierung auf das einzelne Individuum deutlich, die der populationszentrierten Fundierung der Evolutionstheorie nicht gerecht wird. Nicht das »Überleben« des einzelnen Organismus (im »Kampf« mit anderen Organismen), sondern seine Reproduktion, d.h. sein Beitrag zur Erzeugung der Organismen seiner Population, bildet die eigentlich evolutionstheoretisch relevante Größe.

Seit den 1930er Jahren verbreiten sich populationsgenetische Definitionen der Evolution. Evolution wird als die Änderung von Gen- oder Allelfrequenzen in einer Population definiert (vgl. Tab. 67). Mit der Fokussierung auf Gene, ihre Variation und die Verschiebung ihrer Häufigkeiten in einer Population als Grundlage der Evolution wird der Begriff der ***Genfrequenz*** zu einem zentralen theoretischen Konzept (Fisher 1929; Wright 1929: »gene frequency«[159]; »Dobzhansky 1937: frequency of the genes«[160]; vorher Fisher 1918: »relative frequency [of the] Mendelian factor«[161]). S. Wright schreibt 1932, der elementare evolutionäre Prozess bestehe in der *Genfrequenzänderung* (»change of gene frequency«).[162] T. Dobzhansky formuliert 1937, Evolution sei eine Änderung in der genetischen Zusammensetzung von Populationen (»a change in the genetic composition of populations«).[163] Eine Definition dieses Typs legt auch J.S. Huxley 1936 nahe, wenn er nicht die einzelnen Organismen, sondern ihren *Genkomplex* (»gene-complex«) als den eigentlichen Gegenstand der Evolution bestimmt (↑Gen).[164] Derartige Definitionen dominieren bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts. So heißt es 1978 bei R. Brandon, Evolution sei die Ausweitung von Ähnlichkeitsklassen von Genotypen über die Zeit (»expansion of similarity classes of genotypes over time«).[165]

Gegen derartige populationsgenetische Definitionen der Evolution werden verschiedene Einwände erhoben. E. Mayr weist 1982 darauf hin, dass Evolu-

tion nicht nur die Veränderung von Organismen (»the transformational component«), sondern in gleichem Maße auch ihre Diversifizierung (»the origin of organic diversity«) und Aufspaltung in Abstammungsgemeinschaften (»the multiplication of species«) beinhaltet.[166] Von anderer Seite wird darauf verwiesen, dass eine Veränderung von Allelfrequenzen nicht notwendig mit einer Änderung der Häufigkeiten von Merkmalen in einer Population einhergehen muss, weil epistatische und polygene Effekte wirksam sein können.[167] Eine Bestimmung allein der Genfrequenzen gibt also keinen Aufschluss über die Häufigkeit von *Genkombinationen* (in Genotypen), die aber doch für die Merkmale von Organismen entscheidend sind.[168] Die Frage nach der Definition der Evolution berührt sich hier mit der Frage nach den Ebenen der ↑Selektion: Die populationsgenetische Definition der Evolution gewinnt ihre Plausibilität u.a. aus der Auffassung der Gene als Einheiten der Selektion.

Eine verbreitete allgemeine Definition der Evolution, die das populationsgenetische Kriterium erst in zweiter Linie nennt, gibt D.J. Futuyma 1986 (vgl. Tab. 67). Verbreitet ist es seit Ende der 1980er Jahre, nicht jede genetische Änderung in Populationen als ›Evolution‹ zu bezeichnen, sondern allein solche Schritte, die den als entscheidend angesehenen Prozess der *Artbildung* einschließen. In vielen jüngeren Definitionen wird die Artbildung daher ausdrücklich als der die Evolution eigentlich charakterisierende Prozess bestimmt (z.B. Thompson 1989; Mahner & Bunge 1997; vgl. Tab. 67). Diese Bestimmungen stehen damit in klarem Widerspruch zu den älteren Definitionen, die jede (adaptive) Veränderung im Genpool als Evolution deuten. So bestimmt R.A. Fisher die Evolution 1936 ausdrücklich als *progressive Anpassung* (»evolution is progressive adaptation and consists in nothing else«) und betrachtet alle daraus folgenden taxonomischen Effekte als Nebenprodukt (»a secondary by-product, produced incidentally in the process of becoming better adapted«).[169]

Manche jüngste Definitionen des Evolutionsbegriffs lösen sich darüber hinaus gänzlich von der genetischen Ebene und bestimmen den Prozess der Evolution einfach als Formwandel von Organismen (Walsh 2010: »evolution is change in form«[170]; vgl. Tab. 67). Ausgelöst werden könne ein solcher Wandel von ontogenetischen Anpassungen der Organismen; erst in einem zweiten Schritt folge in vielen Fällen ein Wandel auf genetischer Ebene nach.

»Evolutionsmechanismus« und »Evolutionsfaktoren«

Die These des genealogischen Zusammenhangs von Organismen verschiedenen Organisationstyps (↑Phylogenese) und die Analyse der kausalen Faktoren der Transformation der Organismen können als zwei Komponenten der Evolutionstheorie Darwins unterschieden werden (vgl. Tab. 63). Die erste Komponente betrifft eine Beschreibung der Abstammungsverhältnisse, die zweite eine kausale Analyse des Prozesses, eine Ursachenforschung – die *Ursachen der Evolution* (»The Causes of Evolution«[171]), wie es J.B.S. Haldane 1932 nennt. Seit Mitte der 1930er Jahren ist in diesem Zusammenhang meist von den »Mechanismen der Evolution« die Rede.

Darwin verwendet in seinem Hauptwerk von 1859 und dessen späteren Auflagen nicht den Ausdruck ›Mechanismus‹. Er spricht vielmehr von »Faktoren« im Prozess der Veränderung von Organismen und führt seit 1869 regelmäßig zwei an (»there are two factors«): die Natur des Organismus (»the nature of the organism«) und die Natur der Bedingungen (»the nature of the conditions«) [der Umwelt].[172] Für wesentlich wichtiger hält er den ersten Faktor.

Haldane unterscheidet in seiner Darstellung fünf verschiedene Ursachen, nämlich die Selektion und vier Formen der Variation: zufällige erbliche Variation (Mutation), erbliche Variation aufgrund von Umwelteinflüssen (Vererbung erworbener Eigenschaften), nicht-zufällige Variation aufgrund von inneren Ursachen (zielgerichtete Variation, z.B. Bergs Prinzip der Nomogenese; ↑Fortschritt) und Variation durch Hybridisierung (Rekombination).[173]

Der Ausdruck ***Evolutionsmechanismus*** erscheint seit Ende des 19. Jahrhunderts im Singular (Allen 1883: »[Darwin] rendered conceivable the mechanism of evolution in the organic world«[174]; Woods 1907: »evolutionary mechanism«[175]) und im Plural (Cook 1901: »mechanisms of evolution«[176]; Emerson 1933: »evolutionary mechanisms«[177]), wobei anfangs v.a. Selektion und Isolation als zwei wesentliche Mechanismen der Evolution gelten. Mitte der 1930er Jahre etabliert sich der englische Ausdruck »mechanisms of evolution«, nachdem T. Dobzhansky ihn in seinem einflussreichen Buch von 1937 verwendet (und die Isolation als einen besonderen dieser Mechanismen bestimmt, s.u.).[178] Als *Evolutionsmechanismen* wird der Ausdruck Ende der 1930er Jahre ins Deutsche übernommen.[179] Als »mechanisch« oder »mechanistisch« wird die Evolutionstheorie Darwins bereits von seinen unmittelbaren Nachfolgern im 19. Jahrhundert bezeichnet. So beantwortet A. Weismann 1876 die Frage »Sind die Principien der Selectionstheorie mechanische?« positiv, weil seiner Meinung nach innerhalb einer Naturwissenschaft die mechanische Auffassung die einzig mögliche ist[180] (↑Organismus/Mechanismus). Und auch in der englischen

Allgemeine Faktoren	**Organische Faktoren**	**Darwinscher und genetischer Faktor**	**Beschleunigende Faktoren**
Kontinuation Zeitlich kontinuierliche Existenz eines Gegenstandes, auch bei beständigem Wechsel seiner materiellen Teile (als »offenes System«)	*Individuation* Räumlich und zeitlich begrenzte Existenz eines Kontinuanten	*Konstitutions-Kontinuations-Korrelation (»Selektion«)* Korrelation zwischen Konstitution und Dauer der Existenz (gemessen an der Lebensdauer und Reproduktionshäufigkeit)	*Rekombination* Mischung verschiedener Individuen
Variation Graduelle Veränderung eines Gegenstandes, die sich akkumulieren kann und damit auch wesentliche seiner Eigenschaften, d.h. seine Konstitution, betreffen kann	*Reproduktion* Erzeugung eines neuen Individuums durch ein anderes oder mehrere andere zusammen	*Populationsgenetik* Nicht die Kontinuation der Individuen, sondern ihre Reproduktion ist ausschlaggebend; die Fitness entspricht dem reproduktiven Wert	*Isolation* Räumliche Trennung von Populationen
	Heredität Weitergabe von Eigenschaften an die Nachkommen über einzelne materielle Teile (»Gene«)		*Aleation (»Drift«)* Zufällige Veränderung von Populationen
			Kompetition Wettbewerb um knappe Ressourcen
			Annidation Spezialisierung auf eine ökologische Rolle

Tab. 66. Gefüge der Faktoren der Evolution.

Übersetzung eines Werks von G. Schmid, die wenig später erscheint, werden Darwins Theorien als ›mechanistisch‹ bezeichnet (»the mechanistic system, or the negation of the organic vital force«[181]; »mechanistic explanation of the world«[182]).

Die Rede von ***Evolutionsfaktoren*** ist seit den 1860er Jahren nachweisbar (Spencer 1864: »Leaving out […] the imaginary factors of evolution […] and looking only at the one actual factor which Dr Darwin and Lamarck assign as accounting for some of the phenomena«[183]; Doherty 1864: »Permutational factors of evolution [...] Multiplicative factors of evolution«[184]; Leconte 1877: »factors of evolution«[185]; Welby 1891: »evolutionary factors«[186]). In den 1930er Jahren ist sie besonders unter russischen Evolutionsbiologen verbreitet.[187] N.W. Timoféeff-Ressovsky unterscheidet 1939 vier »Evolutionsfaktoren«: Mutabilität, Populationswellen, Selektion und Isolation. Er gliedert diese in zwei Gruppen: »Die Mutabilität und die Populationswellen liefern das Evolutionsmaterial, die Selektion und die Isolation bilden die richtenden Evolutionsfaktoren«.[188] W. Ludwig betrachtet 1940 den Zufall aufgrund von Migration (Drift) neben Mutation und Selektion als dritten »Evolutionsfaktor«.[189] Später setzt sich die Vierteilung der Faktoren von Timoféeff-Ressovsky durch[190], und der Ausdruck etabliert sich auch im Englischen (Mayr 1942: »factors of evolution«[191]). Wie bereits bei Weismann und Haldane wird auch später die Bedeutung der ↑Rekombination als eigenständiger Faktor betont. Seit Ende der 1940er Jahre werden vielfach fünf Evolutionsfaktoren unterschieden: B. Rensch schlägt 1947 die »gelegentliche sekundäre Bastardisierung« als fünften Evolutionsfaktor (neben »Genmutation«; »Schwankungen in der Individuenzahl«, »Auslesevorgängen« und »Isolation«[192]) vor.[193] Ludwig bestimmt 1950 die »Einnischung« oder ***Annidation*** (neben »Mutabilität, Selektion, Abweichungen von der Panmixie (Inzucht, Homogamie, Isolation) und Zufall«[194]) als diesen »funften Evolutionsfaktor«.[195] Die Annidation beruht nach Ludwig auf »neuartiger (= zusätzlicher) Ausnutzung eines gemeinsamen Lebensraums«[196] und verschafft den Individuen, die die neue Nische besetzen, einen Selektionsvorteil, auch wenn sie anderer Hinsicht benachteiligt sind. (↑Nische).

Die Evolutionsfaktoren lassen sich verschiedenen Ebenen zuordnen (vgl. Tab. 66). Der entscheidende darwinsche Mechanismus der »Selektion« kann in einer weniger intentionalistischen Sprache als differenzielle Kontinuation von Varianten oder als *Konstitutions-Kontinuations-Korrelation* (oder als ›Konstitutions-Kontinuations-Kausalität‹) bezeichnet werden: Die besondere Konstitution von Organismen eines Typs wird für dessen Kontinuation, d.h. für seine Erhaltung und Ausbreitung in der Popula-

tion, insbesondere auf dem Wege der Reproduktion der Organismen, kausal verantwortlich gemacht, so dass sich eine Korrelation zwischen Konstitution und Kontinuation ergibt. ↑Selektion liegt also vor, wenn sich die Veränderung in der Zusammensetzung einer Population nicht aus Zufallseffekten ergibt, sondern wenn ein systematischer und kausaler Zusammenhang zwischen den Merkmalen von Organismen (ihrer Konstitution) und ihrer Vermehrung (Kontinuation) besteht.

Objekte der Evolution

Bis in die Gegenwart strittig ist die Frage, welche Einheit das eigentliche Objekt der Evolution darstellt. Einigkeit besteht darin, dass es nicht der einzelne *Organismus* ist, weil die Evolution gerade in einem generationenübergreifenden Prozess besteht, so dass es sie auch geben kann, wenn sich kein Organismus im Lauf seines Lebens verändert. Die organische Evolution könnte geradezu definiert werden als ein Prozess der langfristigen und grundlegenden Veränderung von Gegenständen (den Organismen), die sich selbst im Laufe ihres individuellen Lebens (der Art nach) nicht ändern. Die Änderung erfolgt allein vermittelt über die Fortpflanzung: Die Zusammensetzung einer Population verändert sich, weil Organismen mit verschiedenen Eigenschaften sich in regelhafter Weise in ihren Fortpflanzungsraten unterscheiden. Weil sich die Veränderung der Organismen also nur aus der unterschiedlichen Frequenz der Weitergabe von Eigenschaften ergibt, kann nicht mehr der Organismus die Einheit der Veränderung sein (↑Selektion/Selektionsebenen). Evolution ist also der Prozess der Veränderung von Organismen, der nicht darauf beruht, dass sich die Organismen im Laufe ihres Lebens ändern, sondern darauf, dass sie sich in unterschiedlichem Maße reproduzieren, also auf »differenzieller Reproduktion« (Sober 1984: »Population change isn't a consequence of individual change but of individual stasis plus individual selection«[197]; ↑Selektion).

Bemerkenswert ist außerdem, dass die einzelnen Organismen zwar nicht die »Einheiten« der Evolution sind, der für die Evolution charakteristische Prozess der Artbildung aber in dem Verschiedenwerden von Organismen besteht. Die einzelnen Organismen sind also die für die Evolution relevanten Träger qualitativ neuer Eigenschaften und können insofern die Einheiten der Artbildung (»speciating entities«[198]) genannt werden. Die evolutionären Änderungen sind also abgeleitet von den Änderungen auf der (tiefer liegenden) Ebene der Organismen.[199]

Wenn nicht der einzelne Organismus das Objekt der Evolution ist, die Evolution sich aber doch an der Veränderung der Organismen manifestiert, stellt sich die Frage, welche Einheit dann das Objekt der Evolution bildet. Seit dem 19. Jahrhundert verbreitet ist die Vorstellung, die *Art* als das Objekt der Evolution zu sehen: Es seien eben die Arten, die sich in der Evolution verändern.[200] Auf der anderen Seite kann eine ↑Art gerade als Zusammenfassung von einander ähnlichen Organismen zu einer solchen Menge verstanden werden, die einen Referenzpunkt für die Feststellung von Änderungen abgibt. Es wird daher argumentiert, dass nur vor dem Hintergrund der Konstanz der Arten überhaupt von einer Evolution gesprochen werden kann.[201]

Von anderer Seite wird vorgeschlagen, jede mehrere Arten umfassende *Abstammungslinie* (»lineage«; ↑Phylogenese) als das eigentliche Objekt der Evolution zu verstehen (Hull 1978: »Species lineages […] are the things which evolve«[202]). Allerdings ist es problematisch, von einem bereits über seine zeitliche Erstreckung bestimmten Gegenstand wie einer Abstammungslinie zu sagen, er unterliege wiederum einer zeitlichen Veränderung.

Vorgeschlagen wird auch, eine *Population* von Organismen als Gegenstand der Evolution anzusehen (Simpson 1944: »the interbreeding group is the essential unit in evolution«[203]; Bunge 1981: »Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve«[204]). Allerdings wird der Begriff der ↑Population in der Regel gerade darüber definiert, dass er eine Menge von Individuen einer Art umfasst; die für Evolution konstitutiven Artbildungsprozesse können sich dann also definitionsgemäß nicht in einer Population abspielen.

Aussichtsreicher ist es, den Kontinuanten der Evolution – analog zu dem ↑Individuum als dem Kontinuanten von individuellen Veränderungen (z.B. in der ↑Metamorphose) – auf genetischer Ebene zu definieren. In diesem Sinne identifiziert J. Huxley 1936 eine Entität, die er *Genkomplex* (»gene-complex«) nennt, als dasjenige, das einer Evolution unterliegt (»What evolves is the gene-complex«).[205] J. Hoffmeyer und C. Emmeche schlagen 1991 in ähnlicher Weise zur Bezeichnung des Gegenstandes der Veränderung den Ausdruck *Genomorph* vor, der die »Tiefenstruktur« oder morphologische Gestalt eines Genpools bezeichnen soll (↑Genotyp/Phänotyp): »organic evolution concerns the change through time of the genomorph«.[206] Veränderungen des Genomorph können sowohl die Veränderung der Häufigkeit einzelner Gene als auch eine radikale Umstrukturierung des gesamten Gengefüges betreffen, die zur Bildung neuer morphologischer Typen führen (»epistemische Mutationen«[207]).

Sinnvoll ist es auch, den Begriff der Evolution auf die *Biosphäre* als Ganzes anzuwenden: Parallel zu dem Vorgang der individuellen Veränderung eines Organismus in seinem Leben steht dann die Evolution des Lebens auf der Erde, wie dies bereits Haeckel in seinem Begriffspaar von Ontogenese und ↑Phylogenese zum Ausdruck bringt und wie es in einer der letzten Definitionen des Konzepts durch E. Mayr deutlich wird (»Evolution The gradual process by which the living world has been developing following the origin of life«[208]).

Naheliegend ist es schließlich auch, nicht konkrete Körper oder Mengen solcher Körper, sondern abstrakte Eigenschaften wie die *Merkmale* von Organismen als die eigentlichen Objekte der Evolution anzusehen. Denn wesentliche quantitative Größen der Evolutionstheorie, z.B. die *Merkmalsfitness* (↑Anpassung), stellen Verallgemeinerungen und Quantifizierungen über typologische Eigenschaften dar.[209] Schon Darwin bezieht den Prozess der Selektion offensichtlich auf Merkmale, wie besonders in seiner Formulierung deutlich wird, die Selektion bestehe in der *Erhaltung von vorteilhaften Variationen* (»Natural selection acts solely through the preservation of variations in some way advantageous, which consequently endure«).[210]

In terminologischer Hinsicht erscheint es angebracht, einen eigenen Terminus für die Einheit der Evolution zu verwenden. Drei naheliegende Kandidaten aus den Diskussionen der letzten Jahrzehnte sind folgende: J.E. Edström macht 1968 den Vorschlag, die Einheit der Evolution (»the operational unit in evolution«) unabhängig von ihrer materiellen Verkörperung als ***Evolvon*** zu bezeichnen.[211] M.W. Williams verwendet 1989 den ähnlichen Terminus ***Evolver*** und betrachtet diese im ontologischen Sinne als Individuen (»Evolvers are individuals«[212]; die Begriffsprägung wird auch D. Hull zugeschrieben[213]). T. Reydon schließlich gebraucht 2005 den Ausdruck *Evolveron* (»cohesive systems of synchronous living organisms that participate as wholes in evolutionary processes«[214]). ›Evolver‹ erscheint allerdings in einer anderen Bedeutung, nämlich für eine die Evolution richtende (göttliche) Kraft bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts (Folwell 1883: »there can never be to man a creation without a creator, nor an evolution without an evolver«[215]; Cope 1883: »We are told by some of our friends, that law implies a lawgiver, that evolution implies an evolver: the only question is, Where is the lawgiver? where is the evolver? where are they located?«[216]). Bis in die Gegenwart ist das Wort im Kontext der weltanschaulichen Debatten um den Kreationismus in Gebrauch.[217]

Ausgehend von der Ebene von Populationen und in Analogie zu einem Individuum, das einer Metamorphose unterliegt (einem »Metamorphon«) könnte die Einheit der Evolution auch *Metadem* genannt werden (↑Population). Ein Metadem wäre dann zu bestimmen als eine Gruppe von Organismen, in der ein Artbildungsprozess stattfindet. Diese bildet den Kontinuanten, der sich im Laufe der Evolution ändert, aber über die Änderungen hinweg persistiert (analog zu einem Individuum, das sich in seiner Entwicklung verändert und doch dasselbe bleibt).

Evolution und Selbsterhaltung

Da der Fokus auf den Transformationen liegt, kann der Organismus in der Evolutionstheorie nicht mehr als der alleinige Bezugspunkt zur Analyse seiner Leistungen dienen. Vielmehr wird die Funktion der Fortpflanzung der Organismen zu einem derart bestimmenden Prinzip, dass alle organismischen Eigenschaften vor dem Hintergrund dieser einen Funktion interpretiert werden (↑Fortpflanzung: Tab. 78). Mit der Zentrierung der Evolutionstheorie um die Fortpflanzung verliert die ↑Selbsterhaltung im Rahmen dieser Theorie ihren Status eines letzten funktionalen Erklärungsprinzips. Jede Eigenschaft eines Organismus ist evolutionstheoretisch nicht mehr primär danach zu beurteilen, welchen Beitrag sie zur Erhaltung des Organismus leistet, sondern welche Rolle sie in der Maximierung seiner Fortpflanzung spielt. Die Selbsterhaltung wird in den Rang eines Mittels in Bezug auf das eine übergeordnete Ziel der Reproduktion verwiesen. Mit der Funktion der Fortpflanzung in Verbindung mit der Vererbung und Rekombination von Merkmalen werden so die *Merkmale* (Eigenschaften) des Organismus zu den eigentlichen (atomistischen) Einheiten, auf die sich die biologische Theorie bezieht (s.o.). Aufgrund ihrer generationenübergreifenden Konstanz entwickeln die Merkmale eine über das Leben eines einzelnen Organismus hinausgehende eigene Existenzform – die vielfach in einer atomistischen Sicht in den ↑»Genen« verkörpert vorgestellt wird. Die Merkmale bleiben dabei aber immer Eigenschaften eines Organismus. Die Evolutionstheorie kann also nur aufbauend auf einer Theorie des Organismus entfaltet werden. Organisiertheit und Reguliertheit sind Aspekte der Organismen, die die Evolutionstheorie voraussetzen muss (s.u.).

Die ↑Fortpflanzung wird von einigen Autoren wiederum als eine Form der Selbsterhaltung verstanden, als ein verlängertes Wachstum etwa. Diese Form der Selbsterhaltung schließt aber wesentlich das Potenzial zur Veränderung und Transformation ein. Zur Darstellung dieser begrifflichen Situation finden sich

nicht selten Formulierungen mit einer paradoxen Struktur. So heißt es 1918 bei E. Cassirer: Es gebe ein »Subjekt« der Lebenserscheinungen, das »in allen Wandlungen sich selbst erhält, indem es sich selbst umgestaltet«.[218] Und P. Valéry formuliert noch knapper und elegant: »Bios. Se transformer et transformer pour conserver«.[219]

Transzendierung der Organismusebene

Die Evolutionstheorie transzendiert eine Perspektive, die allein vom einzelnen Organismus ausgeht. Die Theorie macht deutlich, dass der Organismus nur die eine Seite einer umfassenden biologischen Theorie bildet. Die Transzendierung in der Evolutionsperspektive besteht vor allem in der Betonung des historischen Charakters der biologischen Gegenstände – ihrer ***Geschichtlichkeit*** (Schaxel 1922)[220] oder ***Historizität*** (von Bertalanffy 1932: »die organische Ganzheit und Historizität«[221]; engl. 1933: »organic historicity«[222]).

Der Ausdruck ›Geschichtlichkeit‹, der seit Ende des 19. Jahrhunderts erscheint (anfangs in verschiedenen Bedeutungen, z.B. im Sinne des Wahrheitsgehalts eines Textes[223]), wird dabei erst im Laufe des 20. Jahrhunderts auf die biologische Welt bezogen. Im 19. Jahrhundert wird eine Geschichtlichkeit im eigentlichen Sinne dem Bereich des Organischen im Gegensatz zur Welt des Menschen nicht selten gerade abgesprochen. So heißt es bei F. Paulsen 1889: »Was dem menschlichen Leben gegenüber dem Tierleben seinen eigentümlichsten Charakter und seine einzigartige Bedeutung giebt, das ist die Geschichtlichkeit seines Daseins«[224] (vgl. in diesem Sinne den »Ratschen-Effekt«; ↑Kultur).

Besonders deutlich herausgestellt wird die Abgrenzung der Geschichtlichkeit im Bereich der menschlichen Kultur von der Gesetzlichkeit im Bereich der Natur in den Überlegungen zur Methodologie der Kultur- und Naturwissenschaften des Neukantianers H. Rickert: »Unter logischen Gesichtspunkten müssen wir [...] zwischen historischer und naturwissenschaftlicher Biologie so unterscheiden, daß die eine den einmaligen Entwicklungsgang der Lebewesen individualisierend, die andere das biologische Material überhaupt generalisierend behandelt«.[225] Die naturwissenschaftliche Biologie hat nach Rickert auf die historische Methode zu verzichten, d.h. von der einmaligen Entwicklungsgeschichte des Lebens zu abstrahieren. Die Aufgabe der Biologie als Naturwissenschaft sei es, »Gesetze zu finden, nach denen sich das Leben aller Organismen bewegt, oder wenigstens Begriffe zu bilden, die gelten sollen, wo überhaupt Organismen vorkommen«.[226] Rickert plädiert daher dafür, die Erforschung der organischen Stammbäume nicht der Biologie, sondern eher der Geschichtswissenschaft zuzuordnen. Denn es gehe dabei nicht um gesetzliche Bestimmungen, sondern um »einen einmaligen Werdegang in seiner Individualität«[227], und die individualisierende Begriffsbildung sei Sache der Geschichtswissenschaft. An anderer Stelle nennt er die »stammesgeschichtliche Biologie« aber auch eine »historische oder individualisierende Naturwissenschaft«.[228] ›Historische Naturwissenschaft‹ ist eine Bezeichnung, die Haeckel bereits 1877 für die Evolutionslehre verwendet.[229] Im Gegensatz zu Rickert bilden für Haeckel diese Kennzeichnung und der alte Ausdruck ›Naturgeschichte‹ aber »Ehrentitel«, denn er ist der Auffassung, »das wissenschaftliche Verständniss der organischen Formen gewinnen wir nur durch ihre Entwickelungsgeschichte«.[230]

Für Rickert tragen dagegen die Berichte über die einmalige Entwicklung der verschiedenen Lebensformen nichts zur Biologie als eigentlicher, d.h. Gesetzeswissenschaft bei.[231] Trotz ihrer logischen Trennung sieht Rickert in biologischen Darstellungen aber auch eine faktische Verschränkung der beiden Bereiche, insofern das »Tatsachenmaterial«, mittels dessen eine Geschichte des organischen Lebens geschrieben wird, sich »zum Teil nicht anders als auf Grund allgemeiner Theorien erschließen« lasse.[232] Der Apparat allgemeiner Begriffe der Biologie wird von Rickert verstanden als das »Mittel«, durch welches das historische Material allererst aus den Quellen gewonnen wird.[233] Ihrem Wesen nach aber doch historisch seien die stammesgeschichtlichen Darstellungen, weil sie den »Charakter eines wertbezogenen historischen Zusammenhanges« aufwiesen, etwa in der Vorstellung des ↑»Fortschritts« und der »Wertsteigerung« von den einfach gebauten Lebensformen am Anfang und dem Menschen als dem »Höhepunkt« der Entwicklung am Ende.[234]

Von anderen neukantianischen Autoren wird nicht nur in den biologischen Darstellungen der stammesgeschichtlichen Entwicklung, sondern auch bereits im Organismusbegriff ein Bezug zu individualisierender und wertbezogener, und damit nicht mehr im engeren Sinne naturwissenschaftlicher Begriffsbildung gesehen. So ist R. Kroner 1919 der Ansicht, »daß die Naturwissenschaft, sobald sie ihr Augenmerk auf das Lebendige richtet, gezwungen wird, über die engeren Grenzen ihrer [generalisierenden] Begriffsbildung hinauszugehen und sich dem historischen Denken um einen großen Schritt zu nähern: die historische Individualität und Einmaligkeit findet nicht nur im Sinne der Besonderheit, sondern auch in dem der Werthaftigkeit, Unzerteilbarkeit und Originalität [ei-

»[D]escent with modification« (Darwin 1859, 331).

»Evolution is an integration of matter and concomitant dissipation of motion; during which the matter passes from an indefinite, incoherent homogeneity to a definite, coherent heterogeneity; and during which the retained motion undergoes a parallel transformation« (Spencer 1862/70, 396).

»Evolution is the history of a system undergoing irreversible changes« (Lotka 1925, 24).

»The elementary evolutionary process is […] change of gene frequency« (Wright 1932, 359).

»[E]volution is progressive adaptation and consists in nothing else. The production of differences recognizable by systematits is a secondary by-product, produced incidentally in the process of becoming better adapted« (Fisher 1936, 58).

»[E]volution is a change in the genetic composition of a population« (Dobzhansky 1937, 11).

»Evolution ist eine Transformation der Organismen in Gestalt und Lebensweise, wodurch die Nachfahren andersartig als die Vorfahren werden« (Zimmermann 1953, 4).

»[M]odern Darwinism […] asserts that the organisms now living have evolved from ancestral organisms of a different nature and offers the fossil record as direct evidence. Moreover, it asserts that the mechanism of this change is embodied in three principles: (1) different individuals in a species have different morphologies, physiologies, behaviors, that is, there is variation; (2) there is a correlation between the form of the parents and the offspring, that is, the variation is heritable; and (3) different variants have different rates of survival and reproduction in different environments« (Lewontin 1968, 207).

»[D]ie Evolution – die Entwicklung der Lebewesen in großen Zeiträumen, die Transformation des Lebenden auf der Erde« (Timofeeff-Ressovsky, Voroncov & Jablokov 1969/75, 17).

»[E]xpansion of similarity classes of genotypes over time« (Brandon 1978, 107).

»[B]iological (or organic) evolution is change in the properties of populations of organisms, or groups of such popu-lations, over the course of generations. […] The changes in populations that are considered evolutionary are those that are ›heritable‹ via the genetic material from one generation to the next« (Futuyma 1979/98, 4).

»Evolution is the external and visible manifestation of the differential survival of alternative replicators« (Dawkins 1982, 82).

»Evolution ist nicht Wandel von Formen, Entstehung von Arten und Anpassung an Umweltbedingungen, sondern durch interne Prinzipien gerichtete, durch die Reproduktionstätigkeit der Organismen vorangetriebene Transformation machanisch kohärenter hydraulischer Konstruktionen. Es legen die Eigenheiten der energiewandelnden mechanisch kohärenten hydraulischen Maschinen die Richtung des evolutiven Geschehens und seine Begrenzung fest; Evolution ist ein intern kanalisiertes Geschehen« (W.F. Gutmann & Weingarten 1988, 339f.).

»Evolution is not just changes in gene frequencies, nor is it natural selection acting on populations. It is the formation of new groups of organisms (species) from existing species« (Thompson 1989, 10).

»[E]volution is any change in the distribution of ›types‹ over generational time« (Brandon 1990, 5).

»Evolution is change across generations in the distribution and composition of populations of developmental systems. […] From this perspective just as it is not organisms that develop, but organism-environment relations, so it is not populations that evolve, but rather population-environment relations« (Gray 1992, 182).

»[A] proper concept of evolution involves the concept of speciation in its ontological sense of the coming into being of a thing of a new kind. Thus, the ontological concept of evolution applies to all qualitative change that results in speciation« (Mahner & Bunge 1997, 311).

»The gradual process by which the living world has been developing following the origin of life« (Mayr 2001, 286).

»[W]e consider evolution to be any heritable changes in the frequency of distribution of any traits in question, no matter by what mechanism(s) such traits are heritable« (Pigliucci & Kaplan 2006, 70).

»Developmental Darwinism – like Darwin's own theory – has no need of the distinction between genotype space and phenotype space. Evolution is not defined as a change in genotype space; evolution is change in form. It may or may not be accompanied by genetic change« (Walsh 2010, 333).

Tab. 67. Definitionen und Erläuterungen des Evolutionsbegriffs.

nes Organismus] ihr Analogon im Gebiete der Biologie«.[235] Auch der Allgemeinbegriff der ↑*Art* – »das spezifisch biologische Prinzip der Gesetzmäßigkeit« und »sozusagen ein abstrakter Organismus« – werde durch die deszendenztheoretische Vorstellung einer »Abstammung der Arten« wiederum als Konzept zur Bezeichnung einer historischen und individuellen Einheit betrachtet.[236]

Der Wortgebrauch, der die Geschichte wesentlich dem Bereich des Menschen zuordnet, ändert sich seit Mitte des 20. Jahrhunderts grundlegend. Das Lebendige wird zunehmend geradezu als der paradigmatische Fall eines geschichtlichen Gegenstandes verstanden. In den Worten des Physikers M. Delbrück von 1949: »any one cell represents more an historical than a physical event […;] any living cell carries with it the experiences of a billion years of experimentation by its ancestors«[237].

Als Ausdruck der Historizität der Organismen können v.a. die Verschiedenheiten des inneren Bauplans solcher Organismen gewertet werden, die sehr ähnliche Lebensweisen haben, aber nicht näher miteinander verwandt sind.[238] Auch nichtzweckmäßige Einrichtungen in einem Organismus (»Dysteleologien«), die in verwandten Organismen, in denen sie eine Funktion ausüben, ähnlich gebaut sind, gelten allgemein als ein Ausweis des historischen Charakters der Organismen, weil sie allein aus der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Organismus verständlich werden: »Nur aus der Sinnlosigkeit der Vogelmaskerade des Pinguins, aus der Zwecklosigkeit dieser Übereinstimmung mit fliegenden Tieren wird auf seine Abstammung von Organismen geschlossen, bei denen diese Eigenschaften zweckmäßig waren« (Wolff 1933).[239] Nur seine Vergangenheit als fliegender Vogel erkläre viele der für seinen hauptsächlichen Aufenthalt unter Wasser unzweckmäßigen Eigenarten, wie seine Notwendigkeit, an der Luft zu atmen oder seine Eier auf dem Trockenen abzulegen.

Die Historizität eines Organismus besteht also darin, dass er eine funktionale Organisation darstellt, die nicht für die Anforderungen einer jeweiligen Situation planvoll entworfen, sondern vielmehr aus Transformationen von Strukturen entstanden ist, welche Teile früherer Organisationen (der Vorfahren) mit anderen, z.T. noch nachweisbaren Funktionen bildeten. An den organischen Strukturen lassen sich daher vielfach Spuren ihrer Geschichte nachweisen. Von H. Bergson stammt das schöne Bild, dass ein Organismus wie ein offenes Buch ist, in das sich die Zeit einschreibt: »Pourtout où quelque chose vit, il y a, ouvert quelque part, un registre où le temps s'inscrit«.[240]

Evolution als gerichtete Veränderung ohne Ziel

Uneinheitlich ist im 19. Jahrhundert die Verbindung des Begriffs der Evolution mit der Vorstellung eines ↑*Fortschritts* oder einer Vervollkommnung. Während Hegel[241] und Lyell[242] sowie am Ende des Jahrhunderts viele deutsche Naturforscher, u.a. Haeckel[243], eine solche Verbindung ziehen, ist Darwin vorsichtiger. Er hält es für »absurd«, ein Tier für höher als ein anderes zu erklären, wie er in seinem ersten Notizbuch zum Artenwandel schreibt.[244] Und in einer Randnotiz zu seiner Ausgabe von R. Chambers' ›Vestiges of the Natural History of Creation‹ (1844) ermahnt Darwin sich selbst, die Worte ›höher‹ und ›niedriger‹ nicht zu verwenden (»never use the words higher or lower«[245]). Trotz dieses selbst auferlegten Verzichts auf ein Fortschrittsdenken enthält der von Darwin formulierte Mechanismus der Selektion eine jeweilige lokale Gerichtetheit. Darwin bemüht sich also darum, wie es R. Young 1971 beschreibt, eine *Gerichtetheit ohne Fortschritt* (»directionality without progression«) zu konzipieren.[246] Ermöglicht wird eine solche Konzeption auch dadurch, dass sich Darwin von der Vorstellung einer einfachen Umweltdetermination in der ↑Anpassung der Organismen löst. Nicht eine Höherentwicklung hin zu organischer Perfektion und nicht immer bessere Anpassung an eine vorgegebene Natur liegt nach Darwin dem Weg der Evolution zugrunde, sondern eine in die Zukunft offene Dynamik, die sich aus der lokalen Interaktion von Organismen ergibt. Die Evolution ist also Ergebnis einer »Selbstbeziehung der Biosphäre« (Lefèvre 1984).[247]

Ein solches Verständnis der Evolution ist bis in die Gegenwart leitend. Deutlich wird dies etwa an der Definition der Evolution durch W. Zimmermann, der zufolge Evolution in einer bloßen Veränderung der Nachfahren gegenüber ihren Vorfahren besteht (vgl. Tab. 67).[248] Die Annahme einer Notwendigkeit der beständigen Veränderung der Organismen in der Evolution wird nach einer Figur aus dem Roman ›Through the Looking-Glass‹ (1871) von L. Carroll als *Rote Königin-Hypothese* bezeichnet (Van Valen 1973).[249] Die Hypothese ergibt sich aus der wechselseitigen Bezogenheit der Organismen verschiedener Arten in einem Ökosystem: Jeder evolutionäre Fortschritt einer Art wird durch nachfolgende Anpassungen der anderen Arten wieder wettgemacht, so dass erneute Veränderungen notwendig sind, um einen evolutiven Vorteil zu erlangen. In der Koevolution zwischen Abstammungslinien von Parasiten und Wirtsorganismen können beispielsweise immer die selteneren Typen des Wirts einen Vorteil haben, weil der Parasit sich auf die häufigeren spezialisiert. Frequenzabhängige Selektion führt so zu einer beständigen Veränderung der Organismen einer Abstammungslinie. Die evolutiven Veränderungen weisen damit eine Selbstbezüglichkeit auf und der Prozess insgesamt eine Autodynamik. Allein die dauernde Veränderung ist damit also die Form, in der eine Abstammungslinie sich in der Evolution erhalten kann.

Gesetze und Regeln der Evolution

Mit dem historischen Aspekt der Evolutionstheorie ist ihr geringer prognostischer Wert verbunden. Weil es ein einmaliger Prozess ist, der in der Evolutionstheorie beschrieben wird, wird häufig anerkannt, dass sich kaum übergreifende Regeln oder Gesetze für den Verlauf der Evolution formulieren lassen. Der wesentliche Grund hierfür wird allgemein in der Komplexität der biologischen Verhältnisse gesehen: Die Biologie handelt nicht von Zwei-Körper-Problemen, sondern von der komplexen Interaktion vieler Körper, die sich darüber hinaus beständig verändern.[250] Wenn aber auch keine Gesetze der Evolution mit ausnahmsloser Gültigkeit gegeben werden können, so gibt es doch viele Versuche der Formulierung von Trends und Regeln der Entwicklung (vgl. Tab. 68).[251] Diese Regeln sind aber meist empirische Verallgemeinerungen, die viele Ausnahmen haben und denen eine theoretische Fundierung fehlt[252] – schon allein deshalb, weil für die meisten von ihnen kein evolutionärer Mechanismus angegeben werden kann (↑Fortschritt). Die allgemeinste Regel, von der es aber auch viele Ausnahmen gibt, behauptet eine Zunahme der Komplexität im Laufe der Evolution. P. Teilhard de Chardin spricht 1955 von dem »großen biologischen Gesetz«, »dem Gesetz der ›zunehmenden Verflechtung‹ (Komplexifikation)«.[253]

Neben diesen allgemeinen Regeln des Evolutionsverlaufs werden viele spezielle für einzelne Gruppen gültige Verallgemeinerungen formuliert. Diese haben oft eine sehr begrenzte Anwendung. B. Rensch veröffentlicht 1968 eine Liste mit 100 »Evolutionsregeln«. Die 85. dieser Regeln lautet z.B. »Große Säugetiere haben eine relativ dünnere Retina als verwandte kleine Arten«.[254]

In methodischer Hinsicht kommt L. Dollos Gesetz der Irreversibilität der Evolution eine besondere Bedeutung zu. Mit der Irreversibilität wird der besondere historische Charakter der Evolution als einer Folge von einmaligen Zuständen herausgestellt, und es wird damit eine Begründung dafür geliefert, warum die Suche nach allgemeinen Gesetzen der Evolution vergeblich ist. Dollos Gesetz kann daher geradezu als das Gesetz von der Unmöglichkeit evolutionärer Gesetze verstanden werden.[255] Insofern in der Evolution immer neue ↑Arten gebildet werden, für die jeweils lokale eigene Gesetze gelten, könnte Dollos Gesetz aber auch so verstanden werden, dass die Evolution aus einem Prozess besteht, in dem aus physikalischen Variablen lokal gültige Konstanten werden, die sich immer wieder transformieren: Die außerhalb lebendiger Systeme frei variierenden physikalischen Größen werden von Lebewesen einer Art so kontrolliert, dass sie zu arttypischen Konstanten werden und als Randbedingungen ihrer Entwicklung fungieren.

Gesetzeslosigkeit der Biologie

Die Auffassung, dass sich für die Biologie im Allgemeinen und die Evolution im Besonderen keine Gesetze formulieren lassen, hat eine lange Tradition. Schon L. Spallanzani stellt 1787 die rhetorische Frage, ob es in der organischen Welt ein einziges Gesetz mit universaler Reichweite gebe: »Avons-nous dans le monde organique uns seule loi qui soit vraiment universelle?«[256] Und N. Luhmann macht 1997 eben diese Plan- und Gesetzeslosigkeit zu einem Kriterium einer Evolutionstheorie: »eben das: daß man es nicht wissen, nicht berechnen, nicht planen kann, ist diejenige Aussage, die eine Theorie als Evolutionstheorie auszeichnet«.[257]

Auch viele Philosophen der Biologie teilen in der Gegenwart die These, dass es keine empirischen Gesetze der Evolution gibt. J. Beatty formuliert diese Auffassung 1995 als die *These der evolutionären Kontingenz* (»evolutionary contingency thesis«): Alle Gesetze, die sich auf biologische Gegenstände beziehen, sind demnach physikalische oder chemische Gesetze. Genuin biologische Gesetze gebe es dagegen nicht, weil die biologischen Gegenstände in einem zufällig verlaufenden einmaligen Geschehen der Evolution entstanden sind.[258] E. Sober ist der Auffassung, die spezifisch biologischen Verallgemeinerungen würden nicht in empirischen Gesetzen, sondern in apriorisch gültigen mathematischen Modellen bestehen.[259] Ebenso wie Gesetze würden aber auch diese Modelle nicht eine auf spezifische Gegenstände beschränkte Gültigkeit aufweisen, sondern vielmehr zeit- und ortsungebunden gelten und die Formulierung von kontrafaktischen Konditionalen ermöglichen, wie Sober in der Auseinandersetzung mit J. Fodor hervorhebt (↑Selektion).[260] Biologische Argumentationen gingen also in der Regel von einem mathematischen Modell aus, dieses erfahre anschließend eine empirische Interpretation – die Formulierung des Modells habe aber eine mathematische Grundlage. A. Rosenberg betrachtet im Gegensatz dazu »die Theorie der Natürlichen Selektion« als empirisches Gesetz, wenn auch als das einzige der Biologie (»The only laws in biology are Darwin's«; 2006 in der Formulierung: »If there is random variation among replicators, then there will be selection for fitness differences between them or between their interactors«).[261]

Unklar ist dabei aber, inwiefern dieses Prinzip, das als definitorische Aussage über den Begriff der Fitness verstanden werden kann, überhaupt den Status

eines Gesetzes aufweist. R.E. Michod sieht es 1999 auch so, dass das Prinzip der Natürlichen Selektion das einzige Gesetz der Biologie ist (»natural selection is the central law and organizing principle in all of biology […;] it is the only uniquely biological law«).[262] Anwendungsfälle dieses Gesetzes sind nach Michod alle Systeme, die eine *darwinsche Dynamik* (»Darwinian dynamics«) zeigen, d.h. die aus Entitäten bestehen, welche sich reproduzieren und dabei erbliche Variationen zeigen, die einen Einfluss auf ihre Fitness, d.h. ihre Reproduktionshäufigkeit, aufweisen. Das Gesetz beschreibt aber rein formal den Mechanismus der Veränderung; aus ihm lässt sich keine inhaltliche Bestimmung der Merkmale ablesen, die selektiert werden, die also als Anpassungen zu werten sind (↑Anpassung/Fitness).

Evolutionstheorie und Biologie

Ungeachtet der fehlenden Gesetze gilt die Evolutionstheorie seit ihrer Formulierung durch Darwin vielfach als eine die Biologie fundierende Theorie. Mittels der Theorie soll danach nicht allein ein Weg zur Erklärung der Veränderung von Organismen gegeben werden, sondern die Theorie wird als konstitutiv für die Biologie angesehen. Bekannt ist in diesem Zusammenhang die von T. Dobzhansky 1964 formulierte Behauptung, in der Biologie mache nichts Sinn, wenn es nicht im Lichte der Evolution betrachtet werde (»nothing makes sense in biology except in the light of evolution«).[263] Ähnlich urteilt Rosenberg 1985 mit der These, ohne die Evolutionstheorie gebe es überhaupt keine Biologie (»without evolutionary theory there really is no biology at all«).[264] Die Theorie bilde eine notwendige und hinreichende Bedingung zum Verständnis der Biologie.[265] Diese Ansichten können aber zumindest insofern ergänzt werden, als auch von anderen biologischen Teildisziplinen, z.B. der Molekularbiologie oder der Ökologie, behauptet werden kann, dass ohne sie in der Biologie nichts Sinn mache und es ohne sie auch keine Biologie gäbe.[266]

Die Evolutionstheorie ist für die Biologie insbesondere deswegen von Bedeutung, weil mit ihr anerkannt wird, dass der einmalige historische Verlauf der Entwicklung für die Erklärung der konkreten Gestalt von Organismen wesentlich ist und dass deshalb ein rein physikalisch-strukturalistischer Ansatz den biologischen Gegenständen nicht gerecht wird. Auch der Zusammenhalt der Teildisziplinen und die Einheit der Biologie als Wissenschaft hängen zu wesentlichen Teilen an der historischen Perspektive, die mit der Evolutionstheorie begründet wird. Die Evolutionstheorie wird somit zur »biologischen Integrationstheorie«[267], wie es W. Lefèvre 1984 formuliert: »Nur als historische Wissenschaft ist sie [die Biologie] eine einheitliche Wissenschaft, besteht unter ihren Teildisziplinen ein innerer Zusammenhang«.[268]

Methodisch ist die Evolutionstheorie darüber hinaus insofern zentral, als sie mit der Selektionstheorie eine durchgehende Erklärung für die besondere Gestalt der Organismen als ↑Anpassung liefert. Dobzhanskys These, dass in der Biologie außerhalb des Lichts der Evolution nichts Sinn macht, kann daher auch normativ verstanden werden: Biologisch *soll* stets danach gefragt werden, was der evolutionäre Hintergrund eines Merkmals und einer Gestalt ist, welcher adaptive Nutzen damit verbunden ist und insbesondere in der Vergangenheit *war*. Und umgekehrt gilt damit: Eine Perspektive auf Organismen, die diese Frage nicht ins Zentrum rückt oder für die sie zumindest nicht relevant ist, steht außerhalb der Biologie (sondern z.B. in den ↑Kulturwissenschaften, die ihren Gegenstand in anderer Hinsicht als vor dem Hintergrund einer Selektionstheorie beurteilen).

Evolutionstheorie und Organismusbegriff

Neben der historischen Perspektive der Evolutionstheorie stehen in der Biologie aber auch noch andere integrierende Konzepte von ähnlicher, vielleicht noch größerer Reichweite, z.B. das der ↑Organisation. *Organismen* werden in der Perspektive der Evolutionstheorie generell als bloße Zwischenstationen eines Entwicklungsprozesses betrachtet; sie verlieren damit den Status eigentlicher Akteure. Vielmehr können sie als bloße Epiphänomene eines Umwandlungsprozesses von Strukturen begriffen werden. Sie werden zu einem Mittel der Weitergabe von Strukturen, die über ihr eigenes Leben hinaus Bestand erhalten. Im 19. Jahrhundert ist diese Sicht implizit bereits in den Anfängen der Genetik bei G. Mendel enthalten und wird später besonders von A. Weismann propagiert. Das im eigentlichen Sinn Lebendige sind nach Weismann die Fortpflanzungszellen (Keimzellen) der mehrzelligen Organismen, weil diesen eine potenzielle Unsterblichkeit zukommt, insofern sie über das Leben der Körperzellen hinaus in den Nachkommen weiter bestehen: »Der Körper, das Soma, erscheint unter diesem Gesichtspunkt gewissermaßen als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen«.[269] Einhundert Jahre später, am Ende des 20. Jahrhunderts, findet diese Auffassung v.a. in den populären Schriften von R. Dawkins und der Betrachtung von Organismen als bloße »Vehikel« der Gene ihren Ausdruck (↑Gen; Selektion/Genselektion). Etwas vorsichtiger formulieren J. Hoffmeyer und C. Emmeche, wenn sie die

1. von Baers Gesetz der Differenzierung
Im Laufe der Entwicklung (zunächst allein ontogenetisch) erfolgt eine zunehmende Differenzierung der Teile, so »daß aus einem Homogenen, Gemeinsamen, allmählig das Heterogene und Specielle sich hervorbildet« (von Baer 1828, 153).

2. Bronns Gesetz der Funktionskonzentrierung
Ein Trend in der evolutionären Veränderung der Körper besteht in dem Zusammenrücken der Funktionen und Organe auf einen begrenzten Teil des Körpers: »Lokalisirung und Konzentrirung der Organen-Systeme« (Bronn 1858, 161).

3. Spencers Gesetz der Integration
Eine allgemeine Richtung der physikalischen, biologischen und sozialen Evolution besteht in der zunehmenden Integration und Koordination der Systeme: »Evolution is an integration of matter and concomitant dissipation of motion; during which the matter passes from an indefinite, incoherent homogeneity to a definite, coherent heterogeneity« (Spencer 1862/1901, 367).

4. Darwins Gesetz der Divergenz
Der Verlauf der Evolution ist gekennzeichnet durch eine Differenzierung der Typen als Ergebnis der Selektion zur Vermeidung von Konkurrenz: »the more diversified the descendants from any one species become in structure, constitution, and habits, by so much will they be better enabled to seize on many and widely diversified places in the polity of nature, and so be enabled to increase in numbers« (Darwin (1859, 112).

5. Warmings Gesetz der Konvergenz
Nicht miteinander verwandte Organismen, die unter ähnlichen Umweltbedingungen leben, können analoge Organe und eine ähnliche Lebensform ausbilden: »[Es] können Arten aus systematisch sehr verschiedenen Familien einander in den Formverhältnissen […] höchst auffallend ähnlich sein. [Sie bilden] eine Lebensform, die […] an bestimmte Lebensbedingungen angepasst ist« (Warming 1895, 4).

6. Bernards Gesetz der Emanzipation von den Umweltbedingungen
Die Höherentwicklung bedeutet eine zunehmende Emanzipation von Änderungen der Umweltbedingungen durch Ausbildung eines »inneren Milieus«: »Cette indépendance devient d'ailleurs d'autant plus grande que l'être est plus élevé dans l'échelle de l'organisation« (Bernard 1859, 9f.).

7. Copes Gesetz der ökologische Entspezialisierung
Arten von (ökologisch) unspezialisierten Organismen haben eine geringere Wahrscheinlichkeit des Aussterbens als solche von (ökologisch) spezialisierten Organismen: »the highly developed, or specialized types of one geologic period have not been the parents of the types of succeeding periods, but […] the descent has been derived from the less specialized of preceding ages«; »extreme specialization [… is] unfavorable to survival« (Cope 1896, 173f.).

8. Depérets Gesetz der Größenzunahme
Die Körpergröße von Organismen nimmt in der Evolution einer Gruppe zu: »Gesetz der Größenzunahme innerhalb der Stammbäume« (Depéret 1909, 180).

9. Owens (Willistons) Gesetz der Reduktion der Anzahl homologer Strukturen
Es erfolgt in der Evolution eine Reduzierung der Anzahl von homologen Strukturen bei gleichzeitiger Spezialisierung: »as they [the locomotive and prehensile appendages in invertebrate animals] become progressively perfected, varied, and specialised, they are reduced [in number]« (Owen 1843, 365); »Reduzirung der Zahlen homonymer Organe« (Bronn 1858, 161); »the course of evolution has been to reduce the number of parts and to adapt those which remain more closely to their special uses« (Williston 1914, 20f.).

10. Dollos Gesetz der Irreversibilität
Die Evolution ist irreversibel, d.h. eine Entwicklungslinie in der Evolution wird nicht noch einmal rückwärts durchlaufen: »un Organisme ne peut retourner, même partiellement, à un état antérieur, déjà réalisé dans la série de ses ancêtres. […] L'évolution est […] irréversible« (Dollo 1893, 165).

Tab. 68. Zehn »Gesetze« der Evolution, von denen einige allein Tendenzen oder empirische Verallgemeinerungen mit zahlreichen Ausnahmen darstellen.

Organismen 1991 als »die Hälfte des Lebens«[270] beschreiben. Ergänzungsbedürftig sei diese Seite durch eine andere Hälfte, die die historische Dimension des Lebens umfasst (↑Organismus).

Seit Ende des 19. Jahrhunderts haben viele Autoren als Erwiderung auf solche Auffassungen darauf hingewiesen, dass auch die Evolutionstheorie nicht ohne den Begriff des Organismus auskommt, diesen vielmehr schon voraussetzt und insofern nicht die (einzige) fundierende Theorie der Biologie sein kann (vgl. Tab. 69).[271] Diese Autoren streichen heraus, dass die Evolutionstheorie weder den Begriff des Lebewesens noch die elementaren organischen Funktionen, wie die Selbsterhaltung, Fortpflanzung und Vererbung, begründen kann, auf denen sie selbst doch beruht und die insofern »immer schon die Voraussetzung« (Bauch 1911) bilden. Die Theorie könne zwar die Mechanismen der langfristigen Veränderung von Organismen formulieren, etwa mit den Begriffen ›Variation‹ und ›Selektion‹, bleibe damit aber an die Voraussetzung gebunden, dass die Organismen schon als komplex strukturierte, hochorganisierte Systeme existieren, die über die Eigenschaften der Reproduktion und Variabilität verfügen. Die Evolutionstheorie

ist insofern also keine Konstitutionstheorie der Organismen und damit der Biologie, sondern eine abgeleitete, nachrangige Theorie. Aus der Perspektive der Organisation des Lebendigen erscheint die Evolution daher als »nicht wesentlich« (H.R. Maturana), und die Vorstellung von Leben und Biologie ohne Evolution ist nicht ausgeschlossen (R. Rosen).

Vor dem Hintergrund dieser Einordnung der Evolutionstheorie ist dem Diktum Dobzhanskys nur insofern zuzustimmen als es sich auf konkrete Organismen bezieht: Jedes Merkmal eines konkreten Organismus ist durch seine Evolutionsgeschichte geprägt und kann daher nur im Lichte dieser Theorie erklärt werden. Daneben kann es aber auch »Sinn machen«, von der Evolutionsgeschichte zu abstrahieren und einen Organismus rein funktional zu analysieren, d.h. seine Funktionssysteme zu identifizieren und ihre wechselseitige Bedingung zu untersuchen. Damit wird zwar keine Erklärung für die Anwesenheit eines Teils in dem Organismus gewonnen, aber andererseits kann der Organismus allein durch diese Analyse als eine Einheit, nämlich als funktionale Einheit der Wechselbedingung seiner Teile, beurteilt werden (↑Funktion; Zweckmäßigkeit). Kurz gesagt: Die Evolutionstheorie ist eher eine Theorie des *Überlebens* und der differenziellen Reproduktion als eine Theorie des ↑*Lebens*.

»Organismische Evolutionstheorie«; »Evo-Devo«

Seit den 1970er Jahren wird in verschiedenen Ansätzen versucht, eine Evolutionstheorie ausgehend von Modellen des Organismus zu entwickeln. Dabei tritt die Beziehung des Organismus zu seiner Umwelt, die für die traditionellen Evolutionstheorien im Zentrum steht, in den Hintergrund. Statt der ↑»Anpassung« an die Umwelt werden organismusinterne Verhältnisse für die Umgestaltung der Organismen verantwortlich gemacht: Die Organismen werden zu »Subjekten« ihrer Evolution, wie es 1993 bei M. Weingarten heißt. Die Hauptvertreter dieser »organismuszentrierten« oder »organismischen« Evolutionstheorie sind in Deutschland mit dem Frankfurter Senckenberg-Museum verbunden. Ihr Programm ist es, die Formwandlung der Organismen aus ihrer Konstruktion, insbesondere ihres Hydroskelettes, zu verstehen. In einer Zusammenfassung dieses Programms führt W.F. Gutmann 1989 aus: »Ein neues Evolutionsdenken baut auf einem Grundverständnis des Organismus als Energiewandler, mechanische Arbeit leistendem Selbstversorger und Reproduktion bewirkender Konstruktion auf. Angesichts der festen Bindung des Lebens an wässrige Lösungen in flexiblen membranösen Abschlüssen stellen lebende Organismen hydraulische Konstruktionen auf der Grundlage einer spezifischen Biotechnologie dar. Organismische Konstruktionen solcher Art können sich nur nach Maßgabe interner konstruktiver Bedingungen evolutiv verändern und entwickeln. Es sind durchweg und fast total die internen biomechanischen Konstruktionsgefüge-Beziehungen, die die Bahnen möglicher evolutiver Transformation festlegen, die Richtung bestimmen und die Sequenz konstruktiver Stadien determinieren. Lebewesen dringen nach Maßgabe der Leistungsfähigkeit ihrer Konstruktion in die Lebensbereiche der Erde vor, bestimmen durch ihre Konstruktion, was möglicher Lebensraum und Umweltbedingung für sie sein kann. In verschiedenen Lebensräumen kommt es unter bestimmten Bedingungen zu transformierenden Weiterentwicklungen, die immer durch die Vorläuferkonstruktion bestimmt bleiben. Die neue Theorie beruht auf eigenständigen postdarwinistischen Prämissen, Anpassung gibt es als Erklärung lebender Konstruktion nicht.«[272]

Die Stoßrichtung, gegen die diese »organismisch-konstruktive Erklärung lebender Organisation und Evolution«[273] gerichtet ist, bildet v.a. die Auffassung, der zufolge Anpassungen an die Umwelt die determinierende Größe der Evolution sind (↑Umwelt/Umweltdeterminismus). ›Anpassung‹ ist für Gutmann ein Begriff, der in organismuszentrierten Evolutionstheorien überhaupt keinen Ort mehr findet, denn: »Mit der Vorstellung der Anpassung an die Umwelt ist jedes sinnvolle Organismus-Verständnis zerstört«.[274] Nicht die Umwelt, sondern die Organismen selbst sind es nach Gutmanns Vorstellung, die über ihr Überleben entscheiden, weil ihre Konstruktion interne Zwänge für jede mögliche Veränderung festlegt; Gutmann spricht daher von »internen Selektionsmechanismen« (↑Selektion).[275] Zwar gesteht auch Gutmann der Umwelt eine Bedeutung für die Organismen zu, insofern diese offene Systeme sind und der Materie- und Energieversorgung bedürfen. Der Einfluss der Umwelt besteht also in einschränkenden Bedingungen für die Entwicklung der Organismen. Es liege aber keine determinierende Beziehung von der Umwelt zum Organismus vor; verschiedene Konstruktionen könnten in der gleichen Umwelt bestehen. Die Bedeutung der Umwelt für die Entwicklung werde also durch den Organismus festgelegt: »Jede Erklärung geht also vom Organismus aus und nimmt von ihm aus Bezug auf Außen- und Umweltbedingungen. Insofern ist jede Aussage über Evolution organismuszentriert und bleibt organismusabhängig«.[276] Weil die Kritik des »Paläodarwinismus« und der »altdarwinistischen Dogmen« ein wichtiges Element von Gutmanns Position bildet, nennt er sie

»Lebhafte Frage nach der Ursache [… ist] von grosser Schädlichkeit« (Goethe, Maximen und Reflexionen).

»[Q]uestions concerning the mode in which the parts are united into a whole, must be dealt with before questions concerning the mode in which these parts become modified« (Spencer 1867/99, 4f.).

»[Es bleiben] die Urfactoren des Darwinismus, wie jeder anderen Descendenzlehre, die Fortpflanzungsfähigkeit, Erblichkeit, Entwicklungsfähigkeit stehen, ohne die gar kein Organismus existiren, kein Kampf um's Dasein stattfinden könnte. Und diese Factoren eben sind eminent und ausschließlich teleologische, mechanisch unerklärte, für Physik und Chemie unbegreifliche Urthatsachen in der lebendigen Natur« (Liebmann 1899, 257).

»Das Leben mit den Bestimmungen der Variabilität, Erblichkeit, Entwicklungsfähigkeit, Fortpflanzungsfähigkeit, bilden so auch für den Darwinismus immer schon die Voraussetzung, und dieser vermag lediglich die Gesetze der Umwandlung und Entwicklung der immer schon vorausgesetzten Lebewesen zu ermitteln [… Es ist] zum mindesten sehr übereilt, nun in Darwin den Kantischen ›Newton des Grashalms‹ zu sehen. Wie Kant sagt: gebt mir Materie und ich will euch erklären, wie daraus die Welt mechanistisch entsteht, so kann also Darwin sagen: gebt mir Lebewesen und ich will euch erklären, wie sie sich kausalmechanisch umbilden und entwickeln. Aber ebensowenig, wie Kant sagen konnte: ich will euch die Materie selbst erklären, so wenig hat Darwin sagen können: ich will euch aus der Materie das Leben selbst erklären« (Bauch 1911, 172f.).

»Fortpflanzung und Vererbung können nicht selbst als Einrichtungen aufgefaßt werden, die erst durch den Kampf ums Dasein herangezüchtet wurden, denn alle Zuchtwahl beruht auf ihnen« (Kroner 1913, 16f.).

»[I]nnerhalb der Lebenserscheinungen kann freilich rein ursächlich gezeigt werden, wie das folgende Glied der Entwicklung aus den vorhergehenden wird und entsteht: aber wir gelangen, soweit wir hierbei auch zurückgehen mögen, zuletzt immer nur auf einen Anfangszustand der ›Organisation‹, den wir als Voraussetzung zugeben müssen« (Cassirer 1918/21, 368).

»Die Rolle, die die Vererbung in der Theorie der natürlichen Zuchtwahl spielt, setzt den klaren Begriff des Lebens, wie wir ihn als grundlegend für die gesamte Biologie erkannt haben, voraus« (Haldane 1931, 9).

»[Es ist zu bemerken,] daß der Selektionismus gar nicht die organische Ganzheit erklärt, sondern sie vielmehr in den Lebensfunktionen der Organismen schon voraussetzt. Nur dadurch, daß sie ›ganzheitserhaltende‹ oder ›dauerfähige‹ Wesen sind, können die Organismen um ihr Dasein miteinander kämpfen. Der Darwinsche Zufall bedeutet nichts anderes als den Verzicht auf die Einsicht in die Gesetze der Entwicklung der organischen ›Zweckmäßigkeit‹« (von Bertalanffy 1932, 59).

»Wir behaupten, daß Fortpflanzung und Evolution keine konstitutiven Merkmale der Organisation des Lebendigen sind […]. Im Gegensatz dazu behaupten wir, daß die Organisation des Lebendigen in unzweideutiger Weise nur dadurch genauer bestimmt werden kann, daß das Netzwerk der Interaktionen all der Teile dargestellt wird, die ein lebendes System als Ganzheit, d.h. als eine ›Einheit‹ konstituieren. Wir behaupten, weiterhin, daß die gesamte biologische Erscheinungsvielfalt, Fortpflanzung und Evolution eingeschlossen, der Erzeugung dieser einheitlichen Organisation gegenüber sekundär ist« (Maturana, Varela & Uribe 1975, 157).

»Die Evolutionstheorie ist in eminentem Maße *Bedingungs*forschung. Sie gibt eine Fülle von Bedingungen an, erhärtet durch Beobachtung wie Experiment, nach welchen sich gegebene Organismen, im weiteren Sinn auch Materie oder menschliche Gruppen, entwickeln, *wenn sie einmal vorhanden sind.* [...] Bei allen Evolutionserkenntnissen wird es sich aber auch dann nie um mehr als um hypothetische Bedingungen dessen handeln, was am Ende als Resultat erscheint – *Bedingungen*, die das Bedingte nicht hervorbringen wie Ursachen Wirkungen« (Spaemann & Löw 1981, 277).

»Die gestaltende Kraft des Evolutionsgeschehens ist nicht den Organismen als Materiesystemen inhärent, sondern setzt diese als variable Elemente eines supraorganismischen Vorgangs voraus« (McLaughlin & Rheinberger 1985, 17).

»Darwin […] had to begin with a preexisting kernel of *organization* – which could vary and be selected according to how well it did in the ecological arena. [...] Biological organization has the annoying quality of being circular, the existence of each part both cause and effect of the operation of the whole – the Kantian ›natural purpose‹ motif. This circularity extends into genesis: Chickens requiring eggs requiring chickens, proteins requiring nucleic acids requiring proteins. While the Darwinian revolution has tended to blur the Kantian challenge, this basic problem of circularity remains unsolved« (Wicken 1988, 140; 160).

»[We cannot] answer the question ›Why is an organism alive?‹ with the answer ›Because its ancestors were alive.‹ Pedigrees, lineages, genealogies, and the like, are quite irrelevant to the basic question. Yet they are the very stuff of evolution. Ever more insistently over the past century, and never more so than today, we hear the argument that biology is evolution; that living things instantiate evolutionary processes rather than life [...]. To me it is easy to conceive life, and hence biology, without evolution« (Rosen 1991, 254f.).

Tab. 69. Stimmen gegen das Verständnis der Evolutionstheorie als der fundierenden Theorie der Biologie.

selbst, zusammen mit K. Bonik, 1981 ***Kritische Evolutionstheorie***.[277]

Fraglich an diesen Auffassungen Gutmanns ist allerdings die Berechtigung seiner Frontstellung gegen den klassischen Darwinismus. Denn Darwin selbst erkennt die Bedeutung der inneren Bedingungen für die Selektion als wichtiger als die äußeren Bedingungen an (↑Selektion). Und auch der Begriff der ↑Anpassung muss nicht im Sinne eines Umweltdeterminismus verstanden werden.

Unabhängig von diesen Theorien Gutmanns und anderer Frankfurter Biologen zur *Konstruktionsmorphologie* (↑Morphologie) haben sich andere Ansätze entwickelt, die ein im Prinzip ähnliches Forschungsprogramm formulieren, z.B. die *Systemtheorie der Evolution* (R. Riedl; s.u.) und die *Evolutionäre Entwicklungsbiologie* (»Evo-Devo«; ↑Entwicklung).

»Evolution in vier Dimensionen«

Im neodarwinistischen Verständnis der Evolution spielt die genetische Ebene eine zentrale Rolle, weil auf ihr die evolutiven Veränderungen bestimmt und quantifiziert werden. Eine Erweiterung erfährt diese neodarwinistische Beschränkung durch die Berücksichtigung anderer Wege der Vererbung als der über die Gene verlaufenden. E. Jablonka und M.J. Lamb sprechen 2005 von den *vier Dimensionen der Evolution* in der Geschichte des Lebens und unterscheiden dabei vier Vererbungssysteme: (1) die genetische Vererbung über die DNA, (2) die epigenetische Vererbung über zytoplasmatische Einflüsse oder Umweltbedingungen, (3) die verhaltensvermittelte Vererbung durch Prägung und Lernen sowie (4) die symbolische Vererbung über ein spezialisiertes symbolisches Kommunikationsmittel wie die menschliche Sprache. Weil in jedem dieser Vererbungssysteme vererbte Einheiten vorliegen, diese einer Variation unterliegen und die Varianten eine differenzielle Fitness aufweisen können, weil also jeweils die drei von Lewontin formulierten Voraussetzungen für Evolution vorliegen können, kann es in diesen vier Dimensionen auch eine eigenständige Evolution geben. Eine wichtige Rolle spielen aber auch die Wechselwirkungen zwischen den Vererbungskanälen. Dabei muss durchaus nicht immer der genetische Weg der primäre sein. Modifikationen auf phänotypischer Ebene können vielmehr den genetischen Veränderungen vorausgehen und diese kanalisieren und beschleunigen. Durch die mehrdimensionale Analyse wird damit ein wichtiger Beitrag zur Integration der verschiedenen Organisationsebenen der Biologie, insbesondere der Evolutions- und Entwicklungsbiologie (»Evo-Devo«) geleistet.

Wissenschaftstheoretischer Status

Auch wenn die Evolutionstheorie wissenschaftlich fundiert und allgemein akzeptiert ist, ist ihr wissenschaftstheoretischer Status noch nicht vollständig geklärt. Verbreitet ist der Vorwurf gegen die Theorie, sie habe keinen empirischen Gehalt und liefere keine testbaren Hypothesen, sondern biete nur ein konzeptionelles Schema (»conceptual scheme«) zur Beschreibung des Prozesses der Veränderung von Organismen über die Generationen hinweg.[278] Insbesondere gegen die Begriffe der Fitness und ↑Anpassung wird eingewandt, dass sie häufig in tautologischen Erklärungen verwendet würden, insofern durch sie das erklärt werde, was bereits vorausgesetzt sei (wenn die Fitness oder Anpassung über die tatsächliche Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit definiert werde).

Sehr unterschiedliche Antworten werden auf diese Vorwürfe gegeben (↑Anpassung). M. Beckner ist 1959 der Meinung, die Evolutionstheorie stelle keine einzelne Theorie dar, sondern bilde wegen ihrer Zusammensetzung aus unterschiedlichen Theorien und locker miteinander verbundenen Modellen (M. Beckner: »a family of related models«[279]) eher ein Forschungsprogramm (↑Evolutionsbiologie). Dieses Forschungsprogramm bestehe aus deskriptiven und explanativen Teilstücken von sehr unterschiedlicher Herkunft und Reichweite. Diese Elemente würden sich gegenseitig stützen, ohne aber in ein kohärentes und axiomatisch geordnetes Schema gebracht werden zu können.

Als die für die Evolutionstheorie basale Theorie identifiziert M. Ruse 1973 die Populationsgenetik (↑Population).[280] Anerkannt ist dies allerdings nur insofern, als die von der Evolutionstheorie bestimmten Parameter auf der Ebene von Populationen gültig sind. Denn die speziellen mendelschen Mechanismen der Genetik sind keine Voraussetzungen für die Formulierung einer Evolutionstheorie, sondern können im Gegenteil als Ergebnis einer Selektion erklärt werden. Und das für die mendelsche Genetik zentrale Hardy-Weinberg-Gesetz, das die Konstanz der Genfrequenzen innerhalb einer Population beschreibt, schließt eine Evolution sogar explizit aus.[281]

Weil es präzise als mathematischer Ausdruck formuliert werden kann, gilt das Kernstück der Evolutionstheorie, das Prinzip der Natürlichen Selektion, vielfach als nichtempirische Aussage mit einem apriorisch gültigen Status. So formuliert R. Brandon 1981: »the principle of natural selection has no empirical content of its own, i.e., it has no biological empirical content. It is simply an application of probability theory to a biological problem«.[282] Das

Prinzip der Natürlichen Selektion ist für Brandon ein »organisierendes Prinzip« oder ein »schematisches Gesetz«, das der Strukturierung biologischer Erklärungen dient – und damit trotz seiner empirischen Leere eine wichtige methodologische Funktion ausübt.

Andere Autoren bezeichnen den sehr allgemeinen Rahmen der Evolutionstheorie als *metaphysisch* und sind der Auffassung, er stelle lediglich ein Schema für Argumentationen im Einzelfall bereit (K.R. Popper 1974: »Darwinism is not a testable scientific theory, but a metaphysical research programme – a possible framework for testable scientific theories«[283]). In diesem Sinne nennt auch K.F. Schaffner die Evolutionstheorie 1993 eine Rahmentheorie mit fast metaphysischem Charakter (»a background naturalistic framework theory at a nearly metaphysical level of generality and testability«[284]); E. Sober spricht von der nichtempirischen mathematischen Wahrheit (»(nonempirical) mathematical truth«[285]) der selektionstheoretischen Modelle.

Wenn diese Kennzeichnungen auch kontrovers diskutiert werden, so besteht doch Einigkeit darüber, dass in dem allgemeinen Rahmen der Evolutionstheorie von den Details der jeweiligen Evolutionsprozesse abgesehen und allein der durchschnittliche Erfolg eines Typus betrachtet wird, so wie er in dem probabilistischen und aggregierenden Maß der Fitness (↑Anpassung) quantifiziert wird. In der Evolutionstheorie erfolgt also, wie K. Sterelny und P. Kitcher dies 1988 nennen, eine »grobkörnige« Beschreibung, und ihr Weg liegt in einer »Strategie des Mittelns«.[286]

A. Rosenberg beurteilt die Theorie 1994 als »instrumentalistisch«, insofern sie anders als die physikalisch grundlegenden Theorien nicht eine objektive Realität beschreibe, sondern ausgehend von unseren Interessen formuliert sei. Dieser Relativismus beruht nach Rosenberg auf den basalen Parametern der Theorie – so etwa dem Konzept der ›Genfrequenz‹ (s.o.), das sich nicht auf die individualistisch-konkrete Ebene beziehe, auf der die Naturprozesse wirken, sondern ein statistisches Maß ist, das verschiedene Prozesse zusammenfasst und damit relativ zur kausalen Ebene ein Epiphänomen beschreibe.[287]

Die Transformation der Organismen von einer Art in eine andere lässt sich allerdings kaum anders als mittels aggregierender Parameter typologisch beschreiben. Als Theorie der Transformation von Organismen hat die Evolutionstheorie demnach das typologische Erbe, das zu bekämpfen sie angetreten ist, selbst noch nicht überwunden. Und auch der Selektionsprozess selbst lässt sich lediglich auf typologischer Grundlage beschreiben: In einer wichtigen Unterscheidung weist E. Sober 1981 darauf hin, dass die Objekte der Selektion zwar physische Körper sein können – in der *Selektion von* Organismen beispielsweise –, dass der kausale Hintergrund der Selektion aber typologische Eigenschaften betrifft – die *Selektion für* ein bestimmtes Merkmal etwa (↑Selektion).[288] In der Evolutionstheorie werden damit Allgemeinaussagen über nicht konkrete physische Körper gemacht; die Theorie basiert auf der Identifizierung von typologischen Merkmalen und auf der Quantifizierung über diese Merkmale: »it is part of the point of evolution theory to codify generalizations about what kinds of properties will be selectively advantageous in what kind of environment«.[289] Indem auf diese Weise den organismischen *Merkmalen* als abstrakten Begriffen ein ontologischer Status eingeräumt wird, offenbart sich der Antinominalismus der Evolutionstheorie: »evolutionary theory is a particularly interesting counterexample to attenuated nominalism«[290].

Allgemeine Einigkeit besteht darüber, dass der statistische Charakter der Theorie nicht auf einem physikalischen Indeterminismus beruht, sondern allein epistemischen Bedingungen zuzuschreiben ist. Insbesondere ist heute allgemein anerkannt, dass der Indeterminismus der Quantenmechanik nicht für den probabilistischen Charakter der Theorie verantwortlich ist.[291] Probabilistisch wird die Theorie nur, weil sie die Veränderung von Organismen ausgehend von einer Populationsbetrachtung erklärt, und die Ursache der Veränderung, die Fitnessunterschiede zwischen Organismen, nur langfristig wirksam wird. Das Ergebnis der Veränderung kann damit von vielen Einflussfaktoren, die von der Theorie nicht erfasst werden, (z.B. Drift, Umweltänderungen) modifiziert werden.[292] Auch der »Zufall«, von dem in der Evolutionstheorie vielfach die Rede ist, ist nicht als physikalische Ursachelosigkeit oder Indeterminiertheit zu verstehen, sondern als Unabhängigkeit des primären Auftretens von Veränderungen (durch Mutationen) von ihrem Nutzen. ›Zufall‹ meint hier das Fehlen antizipierender Funktionalität, nicht Akausalität (↑Mutation).

Axiomatische und modelltheoretische Rekonstruktion

Zur Verbesserung der Transparenz der evolutionstheoretischen Argumentationen ist die Evolutionstheorie in ein axiomatisches System gebracht worden. Der bekannteste Ansatz dieser Art stammt von M.B. Williams aus dem Jahr 1970. Sie geht dabei von folgenden primitiven, d.h. in der Axiomatisierung vorausgesetzten und nicht definierten Begriffen aus: (1)

Axiom 1: Darwinian subclan
Every Darwinian subclan is a subclan of a clan in some biocosm.

Axiom 2: Limited number of organisms
There is an upper limit to the number of organisms in any generation of a Darwinian subclan.

Axiom 3: Fitness
For each organism there is a positive real number which describes its fitness in its particular environment.

Axiom 4: Expansion of the fitter subcland
Consider a subcland D_1 of D. If D_1 is superior in fitness to the rest of D for sufficiently many generations […], then the proportion of D_1 in D will increase.

Axiom 5: Fixation of subclands
In any generation m of a Darwinian subclan D which is not on the verge of extinction, there is a subcland D_1 such that: D_1 is superior to the rest of D for long enough to ensure that D_1 will increase relative to D; and as long as D_1 is not fixed in D it retains sufficient superiority to ensure further increases relative to D.

Theorem 1: Differential Perpetuation
In every generation of every Darwinian subclan there exist subclands D_1 and D_2 such that during the next several generations D_1 increases faster than D_2.

Theorem 2: Fixation
In every generation of every Darwinian subclan D there is a fitter subcland which is not yet fixed in D but which is expanding under the influence of natural selection and will become fixed in D.

Theorem 3: Descent with modification
For any Darwinian subcland D which does not die out, there is an infinite sequence of subclands, D_1, D_2, …, such that each subcland is contained in its predessor and each is fitter than its predessor for long enough for natural selection to ensure that it becomes fixed in D.

Tab. 70 Ausschnitt aus der Axiomatisierung der Evolutionstheorie durch M.B. Williams (die Axiome und Theoreme sind allein in ihrer informellen Fassung formuliert) (aus Williams, M.B. (1970). Deducing the consequences of evolution: a mathematical model. J. theor. Biol. 29, 343-385).

biologische Entität, z.B. Organismen, (2) die Relation *ist ein Elternteil von*, (3) *Fitness* für ein quantifizierbares Maß für den Erfolg einer biologischen Entität und (4) *darwinscher Subclan* für eine Menge von Organismen und deren Nachfahren, die in ähnlicher Weise auf Selektionskräfte reagieren. Weiter definiert Williams einen *Subcland* als eine Teilmenge eines darwinschen Subclans, die von Generation zu Generation in ihrer Größe schwanken kann. In zwei Axiomen wird festgelegt, dass jeder darwinsche Subclan einen Subcland hat, dessen Mitglieder eine höhere Fitness als andere Mitglieder des darwinschen Subclans haben und dass dieser Subcland innerhalb des Subclans expandiert bis alle anderen Mitglieder des Subclans verdrängt sind. Aus diesen und anderen Axiomen wird auf die grundlegenden Theoreme der differenziellen Fortpflanzung, der Fixierung eines Subclands und der Abstammung mit Modifikationen geschlossen (vgl. Tab. 70).[293]

Neben diesem »syntaktischen« Ansatz zur Rekonstruktion der Evolutionstheorie entwickeln sich seit den 1980er Jahren »semantische« Ansätze. Diese zielen nicht mehr auf ein vollständiges und in sich widerspruchsfreies deduktives System, sondern formulieren nur lokal gültige »Modelle«. Den Hintergrund für das Aufkommen dieses Ansatzes stellt das Interesse an dem Aspekt der Dynamik und Vorläufigkeit vieler wissenschaftlicher Theorien dar. Die Theorien liegen aufgrund ihrer Entstehung in einem an vielen Fronten zugleich fortschreitenden Forschungsprozess vielfach eben nicht als fertige, in sich konsistente Aussagensysteme vor. Besonders geeignet ist dieser Ansatz außerdem für die Evolutionstheorie, weil diese offensichtlich aus mehreren nur locker miteinander verbundenen Teiltheorien besteht (der Populationsgenetik, Biogeografie, Phylogenetik etc.). Im Rahmen der semantischen Theorierekonstruktion wird unter einem »Modell« eine außersprachliche, abstrakte mathematische Struktur verstanden, in der sich Gesetze formulieren lassen. Reale Phänomene können dann in einem zweiten Schritt durch Feststellung der Isomorphie mit dem Modell erklärt werden. So wie die tatsächlichen Theorien können auch die Modelle nebeneinanderstehende und sich zum Teil überlappende Strukturen aufweisen und müssen nicht in einem hierarchischen oder axiomatischen Verhältnis zueinander stehen. Sie ermöglichen damit eine flexible Anpassung an einen noch nicht abgeschlossenen, sich wandelnden Komplex von Theorien. Für die Evolutionstheorie wenden P. Thompson und E. Lloyd in den 1980er Jahren den semantischen Ansatz erfolgreich v.a. für den basalen Bereich der Populationsgenetik an.[294] E. Lloyd überträgt das Verfahren später auch auf einen Vergleich von Modellen zur Selektion.[295] Bisher hat dieser Ansatz allerdings kaum Einsichten gebracht, die über das in der weniger formalisierten Sprache der Biologen Formulierte hinausgingen.[296]

Empirischer Gehalt der Theorie

Nicht wenige Biologen und Theoretiker der Biologie haben nach der Formulierung der Evolutionstheorie durch Darwin dafür argumentiert, die Theorie sei

nicht allein durch das erdrückende empirische Material eine bestens belegte Theorie, sondern sie habe darüber hinaus einen quasi apriorischen, alternativlosen Status in der Biologie. So heißt es 1866 bei E. Haeckel: »Es giebt keine andere Theorie und es ist auch keine andere Theorie denkbar, welche uns die gesammten Form-Veränderungen der Organismen erklärt«.[297] Und weiter: »Wir haben also bloss die Wahl zwischen dem völligen Verzicht auf jede wissenschaftliche Erklärung der organischen Natur-Erscheinungen und zwischen der unbedingten Annahme der Descendenz-Theorie«.[298] Haeckel bezieht diese Beurteilung auf den phylogenetischen Teil von Darwins Theorie, die genealogische Verbundenheit von Organismen verschiedener Arten. Von den Theoretikern der Biologie wird auch der anderen Komponente der Theorie, dem Prinzip der Natürlichen Selektion, dieser Status zugeschrieben (s.o.). N. Hartmann bringt bereits 1950 diese Einschätzung zum Ausdruck, wenn er schreibt, das Selektionsprinzip sei »kein bloßer Erfahrungssatz, sondern eine echt apriorische Einsicht«.[299] Es folgt eben aus wenigen Annahmen, im Prinzip bereits aus der Variabilität und Erblichkeit der Fitness.

Es sind daneben aber noch andere Erklärungen zumindest »denkbar« (Haeckel), so dass sowohl die Deszendenz- als auch die Selektionstheorie selbstverständlich empirische und nicht alternativlos oder apriorisch gültige Theorien sind. Drei mögliche andere Erklärungen für die Vielfalt der Formen und ihre Veränderung sind *Drift* (zufällige Häufigkeitsänderungen; s.u.), *Orthogenese* (richtende Prinzipien der Entwicklung) und *Design* (intentionale Schöpfung).

In der genetischen Drift liegt eine langfristige Veränderung von Organismen vor, die sich nicht systematisch auf die Eigenschaften der Organismen selbst zurückführen lässt, sondern auf Zufallsereignisse ihrer Umwelt. In einer Population, in der Drift wirksam ist, entspricht also die Rate des tatsächlichen Überlebens und der tatsächlichen Fortpflanzung von Organismen eines Typs nicht ihrer aus intrinsischen Eigenschaften abgeleiteten Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit (d.h. ihrer Fitness) (Brandon 2008: »Drift simply is the deviation from probabilistic expectation«[300]). Praktisch auszuschließen ist es allerdings, dass die organischen Ordnungsstrukturen und Anpassungsphänomene durch Drift entstanden sind. Ein Verweis auf Zufallseffekte kann außerdem grundsätzlich kaum als Erklärung für die Entstehung von Ordnung gelten.

Eine zumindest theoretisch mögliche (und bis ins 20. Jahrhundert vielfach favorisierte) Erklärung schließt die Annahme richtender Kräfte ein (Orthogenese; ↑Fortschritt). Denkbar ist es, dass mit der Organisation von Lebewesen allgemeine und mit einem jeweiligen Bauplan besondere Prinzipien gegeben sind, welche die langfristige Transformation in bestimmter Richtung determinieren. Allerdings sind diese möglichen Prinzipien oder »Gesetze der Form« bis heute nicht gefunden, und es ist fraglich, ob sie existieren (↑Typus).

Die populärste Alternativerklärung für die Vielfalt und Ordnung der organischen Welt ist aber die Annahme eines intentionalen Designs durch einen Schöpfergott, also der Kreationismus. Die Debatte um den Kreationismus wird unter weltanschaulichem Vorzeichen bis in die Gegenwart geführt.[301] Der Ausdruck *Kreationismus* (engl. »creationism«) wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts in verschiedenen theologischen Bedeutungen verwendet; seit den 1870er Jahren bezeichnet er eine Position, die als Alternative zu Darwins Evolutionstheorie diskutiert wird.[302] Die modernen Anhänger des Kreationismus formieren sich seit Ende des 20. Jahrhunderts unter dem Label *Intelligentes Design* – ein Ausdruck, der in dieser Bedeutung im Englischen bereits vor der Veröffentlichung von Darwins Theorie erscheint (Anonymus 1825: »Zoology […] must be regarded, not only as an amusing and interesting study, but as a most important branch of natural theology, teaching, by the intelligent design and wonderful results of organization, the wisdom and power of the Creator«[303]). In der heute üblichen zugespitzen Alternative von *Design* versus *Evolution* erscheint der Ausdruck seit den 1960er Jahren (Jack 1965: »the null hypothesis would be: ›Life on this planet is a chance result of natural processes‹, and the test hypothesis would be: ›Life on this planet is the result of intelligent design‹«[304]). Wissenschaftlich hat die Debatte keine Substanz. Wissenschaftstheoretisch ist der Kreationismus insofern von Relevanz, als er eine theoretisch denkbare, aber nach wissenschaftlichen Maßstäben extrem unwahrscheinliche Erklärung der organischen Welt anführt. Überspitzt gesagt: Der Kreationismus leistet einen Beitrag zur wissenschaftstheoretischen Validierung der Evolutionstheorie, insofern er auf eine theoretisch denkbare Alternative hinweist und damit die prinzipielle Falsifizierbarkeit der Theorie ermöglicht – eine Validierung allerdings durch einen sehr schwachen Gegner.

Thermodynamik und Chemie der Evolution

Ein Ansatz, der in gewisser Weise dem Kreationismus entgegengesetzt ist, weil er sich darum bemüht, die Evolutionsvorstellung nicht aus der Naturwissenschaft herauszulösen, sondern sie im Gegenteil in ihr tiefer zu verankern, betrachtet die Evolution unter

thermodynamischem Vorzeichen. Der Versuch einer thermodynamischen Fundierung der Evolutionstheorie liegt insofern nahe, als entscheidende abstrakte Konzepte der biologischen Beschreibung des Evolutionsverlaufs, wie *Ordnung*, *Komplexität*, *Richtung* und *Irreversibilität*, thermodynamisch exakt zu bestimmende Größen sind. Die Thermodynamik irreversibler Systeme erscheint insofern angemessen, zumindest einige Aspekte der biologischen Evolution physikalisch-chemisch zu erfassen. So zeigt die einmalige Geschichte des Lebens auf der Erde offenbar »Bifurkationspunkte«, die langfristige Veränderungen in eine zufällige Richtung bedingt haben können.[305]

Diese Ansätze sind allerdings auch sehr umstritten, weil die Irreversibilität der Evolution nicht unbedingt eine Konsequenz der thermodynamischen Irreversibilität ist und die entscheidenden evolutionären Schritte wie die Prozesse der Artbildung nur unzureichend thermodynamisch modelliert werden können.[306]

In der Logik der Anwendung der Thermodynamik auf die organische Evolution liegt es, auch die Bildung anorganischer Strukturen thermodynamisch zu erklären. Theorien zur Entstehung der Vielfalt chemischer Strukturen in der Natur laufen seit Ende des 19. Jahrhunderts unter dem Titel ***chemische Evolution***. Dieser Ausdruck erscheint seit Ende des 18. Jahrhunderts zur Bezeichnung der Freisetzung einer Substanz oder Wärme als Ergebnis eines chemischen Prozesses (Anonymus 1790: »chemical evolution of pure air«[307]; Darwin 1796: »chemical evolution of heat from the food in the process of digestion«[308]). Im Sinne des historischen Prozesses der Entstehung chemischer Grundsubstanzen, der in Analogie zur Entstehung der biologischen Arten konzipiert wird, findet er sich seit den 1870er Jahren (Stuart-Glennie 1873: »such a new historical science as that of the chemical evolution of Substances«[309]; Fiske 1874: »chemical evolution must have taken place before the first appearance of living protoplasm«[310]; Abbott 1887: »chemical evolution of the elements, in itself«[311]). Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird versucht, auch die Entstehung der komplexeren anorganischen Elemente nach dem Modell der organischen Evolution zu erklären (Crookes 1903: »the chemical elements owe their stability to being the outcome of a struggle for existence – a Darwinian development by chemical evolution – a survival of the most stable«[312]). Auch die Evolution des Lebens selbst kann als chemische Evolution beschrieben werden (Morris 1882: »The Chemical Evolution of Life«[313]).

Mikro-/Makroevolution

Als ›Makroevolution‹ bezeichnet J. Philiptschenko 1927 einen Evolutionsprozess, der eine Artbildung einschließt, bei dem also eine neue Art aus der Aufspaltung einer Vorgängerpopulation entsteht.[314] Im Gegensatz dazu betrifft die »Mikroevolution« nach Philiptschenko evolutionäre Veränderungen, die keine Artbildung einschließen. In diesem Sinne ist von ›Mikroevolution‹ schon vor Philiptschenko die Rede. Der Ausdruck wird allerdings zunächst in Bezug auf die Individualentwicklung eines Organismus verwendet (Leavitt 1909: »the micro-evolution which we call ontogenesis«[315]). R.R. Gates gebraucht ihn 1911 dann aber für Evolutionsprozesse (»granting the facts of mutation, we have only accounted for a micro-evolution, and it has still to be shown that the larger tendencies can be sufficiently accounted for by the same means, without the intervention of other factors«).[316]

S.M. Stanley definiert den Terminus ›Makroevolution‹ 1982 als evolutionären Wandel in den biologischen Eigenschaften eines bestehenden höheren Taxons oder als Entstehung eines solchen Taxons (»evolutionary change in the biological properties of an existing higher taxon, or evolutionary change bringing about the origin of a new higher taxon«[317]).

Die Unterscheidung von Mikro- und Makroevolution spielt eine Rolle in den Auseinandersetzungen um die Frage, ob die kleinen Mutationsschritte (»Mikromutationen«; ↑Mutation), die zwischen den Varietäten einer Art vorkommen, ausreichen, um die Übergänge zwischen Arten, d.h. die »transspezifische Evolution« (Rensch 1947)[318], zu erklären.[319] O.H. Schindewolf[320] und R. Goldschmidt[321] bezweifeln dies in den 1930er Jahren und nehmen daher zusätzliche »Makromutationen« als notwendig an. Kritisiert wird diese Annahme besonders von G.G. Simpson und B. Rensch, die zeigen, dass langfristige Veränderungen auch als Summe kleiner Mutations- und Selektionsschritte vorstellbar sind, dass also die langfristigen Transformationsprozesse auf keinen anderen Prozessen beruhen als die Veränderungen innerhalb einer Art.[322]

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts werden daher in der Regel keine eigenen Mechanismen der Makroevolution mehr angenommen. Anerkannt wird aber, dass die Makroevolution zu langfristigen Mustern der Entwicklung führen kann, die unter den Begriffen ***phylogenetische Drift*** (Stanley 1979: »phylogenetic drift«[323]), *gerichtete Artbildung* (»directed speciation«[324]) und *Artenselektion* (»species selection«[325]; ↑Selektion) beschrieben werden. Diese Begriffe beziehen sich auf langfristige Trends in der Entwicklung von Stammeslinien.

Aber auch wenn seit den 40er Jahren ähnliche Mechanismen für Mikro- und Makroevolution angenommen werden, ist die Frage, ob die Evolution immer in kleinen Schritten gradualistisch verläuft, damit noch nicht entschieden. Simpson postuliert 1944 eine sprunghafte Veränderung von organischen Formen mit der Entstehung neuer Typen in einer Phase raschen Wandels, der so genannten *Quantenevolution* (»Quantum Evolution«).[326] Die Quantenevolution soll sich in kleinen isolierten Populationen abspielen. Ein ähnliches Modell des Wechsels von Phasen der Konstanz und des plötzlichen Umbruchs formulieren Eldredge und Gould in ihrer Theorie des *durchbrochenen Gleichgewichts* (»punctuated equilibrium«)[327] (↑Phylogenese).

Auf einer rein sprachlichen Grundlage kritisiert Rensch die Begriffsbildung, weil griechische und lateinische Wortelemente zusammengeführt werden. Er schlägt stattdessen die Termini *infraspezifische* bzw. *transspezifische Evolution* vor.[328]

Koevolution

Der biologische Begriff der Koevolution lässt sich seit den 1920er Jahren nachweisen (zuvor außerbiologisch, z.B. Smyth 1916: »the co-evolution of body and soul«[329]). Er wird anfangs auf das evolutionäre Miteinander von Pflanzen und Tieren bezogen. Eingeführt wird der Ausdruck in den biologischen Kontext durch H. Reinheimer im Rahmen seiner »symbiogenetischen« Theorie der Evolution des Lebens (↑Symbiose).[330] In einer Monografie mit dem Titel ›Symbiose‹ aus dem Jahr 1920 beschreibt Reinheimer die Koevolution von Pflanzen und symbiotischen Pilzen sowie von Pflanzen und Tieren einfach als ein Faktum (»the facts of co-evolution between animals and plants«[331]). Reinheimer betont in den folgenden Jahren in kleineren Aufsätzen den grundlegenden Charakter des Prinzips der Koevolution für die Evolution des Lebens (1923: »fundamental principle of co-evolution«[332]; 1924: »Symbiosis, whatever form it may take, has the sanction of Nature to an eminent degree«[333]; 1931: »the idea of the symbiotic co-evolution of organic life«[334]).

Seit Ende der 1940er Jahre wird das Wort v.a auf die generationenübergreifende Interaktion zwischen Wirtsorganismen und Parasiten bezogen. Als erster verwendet wohl G.J. Hardin 1949 den Ausdruck in dieser Bedeutung (»evolution as coevolution of host and parasite«[335]). Allgemein bekannt wird das Konzept, nachdem C.J. Mode 1958 für die wechselseitige evolutionäre Anpassung von Parasiten und ihren Wirten ein mathematisches Modell formuliert und in der Zeitschrift ›Evolution‹ veröffentlicht.[336] P.R. Ehrlich und P.H. Raven, die später meist für die Begriffsprägung verantwortlich gemacht werden, beziehen den Ausdruck einige Jahre später auf die gegenseitige Beeinflussung der Eigenschaften von Pflanzen und herbivoren Insekten in ihrer jeweiligen Evolutionsgeschichte.[337] Die gegenseitigen evolutionären Antworten werden für die Diversifizierung der Formen sowohl auf Seiten der Pflanzen als auch der herbivoren Insekten verantwortlich gemacht. Die koevolutionäre Interaktion der beteiligten Arten wird 1971 – in der Wortwahl sicherlich nicht unabhängig von der weltpolitischen Lage – als ein *evolutionäres Wettrüsten* (»evolutionary arms race between plants and insects«) beschrieben.[338]

Das Konzept der Koevolution entspricht weitgehend dem älteren Begriff der *Koadaptation* (↑Anpassung), den bereits Darwin für eine interdependente Evolution von zwei Organismentypen verwendet. Außerhalb der Biologie ist bereits 1902 für die Entwicklung der Musik von einer ›Koevolution‹ zwischen Harmonie und Akustik die Rede (»Co-evolution of Harmony and Acoustics«).[339]

Im Prinzip stellt die Koevolution eine einfache Konsequenz der langfristigen und nachhaltigen Interaktion der Organismen verschiedener Arten dar.[340] Sie liegt vor, wenn in der Abstammungslinie einer Art ein Merkmal als Reaktion auf ein Merkmal der Organismen einer anderen Art entsteht, und wenn umgekehrt das Merkmal der letzteren als Reaktion auf das Merkmal der Organismen der ersten Art gebildet ist. G. Bateson definiert den Begriff in dieser Weise 1979: »Ein stochastisches System der evolutionären Veränderung, in dem zwei oder mehr Spezies so aufeinander einwirken, daß Veränderungen in der Spezies A die Stufe für die Natürliche Selektion von Veränderungen in der Spezies B setzen. Spätere Veränderungen in der Spezies B setzen wiederum die Stufe für die Selektion von weiteren ähnlichen Veränderungen in der Spezies A«.[341] In der Koevolution liegt also eine wechselseitige Anpassung vor. Ehrlich und Raven sprechen bei Schmetterlingen und deren Nahrungspflanzen von *reziproken evolutionären Verhältnissen* (»reciprocal evolutionary relationships of butterflies and their food plants«).[342]

Im eigentlichen Sinne kann von einer Koevolution erst nach der Formulierung der Evolutionstheorie durch Darwin gesprochen werden. Verhältnisse der wechselseitigen Anpassung zwischen Organismen verschiedener Arten werden aber auch schon vor Darwin beschrieben. Ein besonders prägnantes Beispiel sind die Verhältnisse zwischen Blütenpflanzen und Insekten, deren nähere Untersuchung C.K.

Sprengel 1794 veröffentlicht, und die in genau dieser Beschreibung auch Darwin stark beeindrucken. Sprengel formuliert als Ergebnis seiner Untersuchungen, »daß viele, ja vielleicht alle Blumen, welche Saft haben, von den Insekten, die sich von diesem Saft ernähren, befruchtet werden, und daß folglich diese Ernährung der Insekten zwar in Ansehung ihrer selbst Endzweck, in Ansehung der Blumen aber nur ein Mittel und zwar das einzige Mittel zu einem gewissen Endzweck ist, welcher in ihrer Befruchtung besteht«.[343] Weil außerdem umgekehrt die Befruchtung der Blumen für die Insekten auch nur ein Mittel ist (um an Nahrung zu gelangen), stehen Insekten und Blumen also in einem wechselseitigen Verhältnis von Mittel und Zweck zueinander. Sprengel belegt dies durch den Nachweis vieler anatomischer Eigenheiten der Insekten und Blumen, die allein durch ihre Beziehung auf den Partner funktional gedeutet werden können.

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts diskutiert H. Müller die Blütenbiologie und das Verhältnis von Blumen und Insekten nach darwinistischen Prinzipien. Er analysiert dabei das Verhältnis als eine »gegenseitige Anpassung«.[344]

Detaillierte Untersuchungen zur Koevolution zwischen Pflanzen und Insekten werden in den 1920er Jahren von C.T. Brues durchgeführt.[345] Neben der Koevolution von Pflanzen und Pflanzenfressern, die u.a. für die Vielfalt an sekundären Pflanzenstoffen besonders der Angiospermen verantwortlich gemacht wird, wird das Modell der Koevolution auf viele andere Räuber-Beute-Beziehungen oder kooperative Interaktionen angewandt. Außerdem ist auch von der Koevolution zwischen Organismus und Umwelt die Rede. So spricht L.J. Henderson 1913 nicht nur von der Anpassung der Organismen an die Umwelt, sondern auch der *Fitness der Umwelt* für die Organismen (»The Fitness of the Environment«).[346] In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird es üblich, die Beziehung von Organismus und Umwelt als Wechselseitigkeit oder Koevolution zu beschreiben (↑Umwelt).[347]

Mosaik-Evolution

Unter ›Mosaik-Evolution‹ wird der Vorgang der Evolution verstanden, bei dem verschiedene Teile eines Organismus sich in unterschiedlichen Raten verändern. Eingeführt wird der Ausdruck 1954 von G. de Beer in der Analyse des Nebeneinanders von Reptilien- und Vogelmerkmalen bei dem Urvogel *Archaeopteryx* (»mosaic evolution«[348]): »It is a mosaic in which some characters are perfectly reptilian, and others no less perfectly avian. In its evolution from its reptilian ancestors, therefore, the modifications which it has undergone have affected some structures to produce their complete transformation while other structures have not yet been affected at all«.[349] Der Ausdruck wird später u.a. von E. Mayr aufgegriffen und verbreitet. Nach Mayr bildet jeder Organismus ein Mosaik aus primitiven und fortschrittlichen Merkmalen (»Every evolutionary type is a mosaic of primitive and advanced characters, of general and specialized features«[350]).

Isolation

›Isolation‹ ist ein im 18. Jahrhundert aus dem französischen ›isolation‹ ins Deutsche entlehntes Wort. Dieses wiederum geht über das italienische Verb ›isolare‹ auf ›isola‹ »Insel« (vgl. lat. ›insula‹) zurück und hat also die ursprüngliche Bedeutung »zur Insel machen, abtrennen«. Am Ende des 18. Jahrhunderts steht der Ausdruck zumeist im Kontext der Elektrizitätslehre. In biologischer Bedeutung erscheint er zu Beginn des 19. Jahrhunderts bei J.-B. Lamarck, allerdings nicht in dem später dominanten biogeografischen Sinn, sondern zur Bezeichnung der Stellung einer taxonomischen Gruppe im System der Tiere (»l'isolation plus ou moins remarquable de beaucoup d'espèces, de certains genres et même de quelques petites familles«).[351] In biogeografischer Bedeutung erscheint der Ausdruck Mitte der 1830er Jahre (Blyth 1835: »Breeds […] may possibly be sometimes formed by accidental isolation in a state of nature«[352]; Webb & Berthelot 1836: »M. Mirbel has similarly had occasion to remark different instances of isolation […] ›Mountainous countries‹, he says, ›possess many species of limited or solitary habitats, which confine themselves to the heights, and are never found on the plains«[353]).

Ohne den Ausdruck zu verwenden, weist L. von Buch 1825, also lange vor der Formulierung der Evolutionstheorie, auf die Möglichkeit der Bildung von ↑Arten durch geografische Isolation hin: »Die Individuen der Gattungen auf Continenten breiten sich aus, entfernen sich weit, bilden durch Verschiedenheit der Standörter, Nahrung und Boden Varietäten, welche, in ihrer Entfernung nie von andern Varietäten gekreuzt und dadurch zum Haupttypus zurückgebracht, endlich constant und zur eigenen Art werden«.[354]

Im Rahmen der Evolutionstheorie verwendet C. Darwin das Wort seit seinen ersten Entwürfen zur Evolutionstheorie. Darwin betont dabei die Bedeutung von Barrieren (»high importance of barriers«[355]) und betrachtet die »Prinzipien« der Migration und

Isolation als wichtige Faktoren für die Entstehung neuer Arten.[356] Die Diskussion der geografischen Isolation als Evolutionsfaktor findet sich bei Darwin schon in den Einträgen seiner Notizbücher aus den Jahren 1837-38 (»If species made by isolation, then their distribution (after physical changes) would be in rays – from certain spots«).[357] Auch in dem nicht veröffentlichten ›Sketch‹ von 1842 taucht das Wort ›isolation‹ bereits auf.[358] Anfangs geht Darwin davon aus, dass Artbildungen allein durch geografische Isolationen vor sich gehen, nicht nur auf Inseln, sondern auch auf dem Festland. In seinem Hauptwerk macht er dann die Bildung neuer Arten allerdings nicht vom Vorliegen einer geografischen Isolation abhängig. Er erwägt auch die Möglichkeit einer Isolation durch ethologische oder ökologische Differenzierung von am gleichen Ort lebenden Organismen[359], also eine *sympatrische Artbildung*, wie es später heißt (↑Art) (»I do not doubt that over the world far more species have been produced in continuous than in isolated areas«[360]). Außerdem hält er die Wahrscheinlichkeit der Entstehung und Ausbreitung von vorteilhaften Varianten in großen Populationen für größer als in kleinen, isolierten. Wiederholt betont Darwin die große Bedeutung, die er der Isolation als Evolutionsfaktor beimisst, so bereits in der ersten Auflage des ›Origin‹ von 1859: »Isolation […] is an important element in the process of natural selection«.[361]

Anders als Darwin in den späten 1850er Jahren hält M. Wagner 1868 eine Artbildung ohne Isolation nicht für möglich, weil durch die ohne Isolation weiterhin vorhandene Vermischung der Merkmalsträger keine anhaltende Formveränderung möglich werde.[362] Wagner weist also auf das Problem der mischenden Vererbung (»blending inheritance«) für eine Selektionstheorie hin (↑Selektion). Darwin, der anfangs die Mischung sogar als einen positiven Selektionsfaktor betrachtet, weil sie eine schnelle Ausbreitung vorteilhafter Formen ermögliche[363], ist nach der Auseinandersetzung mit Wagner der Auffassung, eine Artbildung ohne Isolation sei unwahrscheinlich. Er hält aber gleichzeitig daran fest, dass sie noch nicht hinreichend ist für eine Artbildung.[364] Zu seinen früheren Einsichten, die Möglichkeit einer Artbildung aufgrund ethologischer oder ökologischer Differenzierung betreffend, kommt Darwin kaum zurück.

Für die Möglichkeit einer reproduktiven Isolation ohne Ausbildung geografischer Barrieren spricht sich seit den frühen 1870er Jahren J.T. Gulick aus. Gulick betrachtet die Trennung von Organismen einer Art – er nennt diesen Vorgang *Separation* (»separation«) – als biologischen Prozess, eine Bedingung der Art, wie er sagt, nicht aber der Umwelt dieser Art: »Separation […] does not necessarily imply any external barriers, or even the occupation of separate districts«.[365] Der biologische Vorgang der Separation kann nach Gulick zu einer *Segregation* (»segregation«) führen, d.h. zu dem stabilen Zustand der Kreuzung ähnlicher Formen und der Vermeidung der Kreuzung unähnlicher Formen.[366] Die Folge der reproduktiven Separation ist nach Gulick eine *divergierende Evolution* (»divergent evolution«): Bei dieser Form der Evolution kommt es zur Transformation einer Art in verschiedene neue Arten (»Typen«), weshalb Gulick auch von einer ***polytypischen Evolution*** (»polytypic evolution«) spricht – diese steht im Gegensatz zuer ***monotypischen Evolution*** (»monotypic evolution«), die allein in der Umwandlung einer Art ohne Aufspaltung besteht. Die zur Entstehung neuer Arten führende divergierende Evolution meint Gulick nicht über das Prinzip der Natürlichen Selektion erklären zu können; er will daher dem Gesetz der Selektion ein ebenso fundamentales *Gesetz der Segregation* an die Seite stellen.[367]

Im 20. Jahrhundert werden die von Gulick ›Separation‹ und ›Segregation‹ genannten Phänomene meist als ›Isolation‹ bezeichnet. Entgegen der Wortverwendung bei Gulick wird unter ›Separation‹ manchmal allein eine geografische Trennung verstanden, die von der biologischen ›Isolation‹ unterschieden wird.[368] Gulicks Einsicht, dass eine reproduktive Isolation von Populationen keine räumliche Trennung voraussetzt, sondern auf anderen (biologischen) Barrieren beruhen kann, wird vielfach bestätigt.

Bis in die 1930er Jahre wird ›Isolation‹ meist als ein primär räumlich-geografischer Begriff verstanden, der sich auf die *Ursachen* der biologischen Artbildung bezieht, nicht auf die biologischen Mechanismen selbst (Četverikov 1926: »the degree of differentiation within a species is directly proportional to the degree of isolation of its separate parts«[369]).

T. Dobzhansky führt 1935 die Bezeichnung ***Isolationsmechanismen*** (»isolating mechanisms«) ein.[370] Er definiert sie als diejenigen Mechanismen, die eine Kreuzung von Individuen verhindern (»any agent that hinders the interbreeding of groups of individuals«).[371] Dobzhansky versteht darunter sowohl nichtbiologische (»geografische«) als auch biologische (»physiologische«) Faktoren (wenngleich er besonderes Gewicht auf letztere legt: »the presence of physiological mechanisms making interbreeding difficult or impossible«[372]). In einem nicht-terminologischen Sinn erscheinen verwandte Formulierungen bereits vorher (zur Strassen 1915: »Mechanismus der ›physiologischen Isolation‹«[373]).

Diese Betonung verstärkend grenzt E. Mayr die Isolationsmechanismen 1942 auf rein biologische Faktoren ein.[374] Organismen, die sich an geografisch weit voneinander entfernten Orten befinden, müssen daher nach der Definition Mayrs nicht reproduktiv gegeneinander isoliert sein (weil sie durch geografische und nicht biologische Ursachen voneinander getrennt sind). 1963 definiert Mayr Isolationsmechanismen als biologische Eigenschaften von Individuen: »isolating mechanisms are biological properties of individuals that prevent the interbreeding of populations that are actually or potentially sympatric«[375]. Isolationsmechanismen werden im Anschluss daran auf unterschiedlichen biologischen Ebenen identifiziert: auf ethologischer (z.B. Balzverhalten) und ökologischer (z.B. Einnischung) ebenso wie auf morphologischer (z.B. Form der Geschlechtswerkzeuge) und zytologischer (z.B. Polyploidie und andere Chromosomenunterschiede).

Ausgehend von der Populationsgenetik kann die morphologisch-physiologische Divergenz von Organismen nicht allein als eine Folge, sondern auch als eine Ursache der allmählichen (reproduktiven) Isolation von Arten und als Anpassung daran interpretiert werden. Denn Hybride zwischen verschiedenen Formen haben oft einen Fitnessnachteil gegenüber den »reinen« Formen; das etablierte Genom dieser Formen weist eine Integrität auf, die den Organismen einen selektiven Vorteil verleiht. Die Selektion wirkt also in Richtung der Verbesserung der Isolationsmechanismen, weil die Kreuzungen zwischen den morphologisch und physiologisch verschiedenen Organismen in der Regel einer Art einen Fitnessnachteil haben (↑Art).[376]

Die Bedeutung der Isolation für die Entstehung neuer Arten wird seit den 1940er Jahren von E. Mayr betont. In seinen Untersuchungen der geografischen Variation der Vögel der Südsee stellt Mayr fest, dass die Individuen der peripheren Sektoren des Verbreitungsgebiets der Art am meisten von den für die Art typischen Vertretern abweichen. Aus dieser Beobachtung entwickelt Mayr das von ihm so genannte ***Gründerprinzip*** (»›founder‹ principle«[377]), dem zufolge in der kleinen Population, die ein neues isoliertes Areal besiedelt, (also der »Gründerpopulation«) die besten Voraussetzungen für die Entstehung einer neuen Art gegeben sind. Denn die neue Population, die sich isoliert von ihrer Ausgangspopulation etabliert, enthält nur einen kleinen Teil der genetischen Vielfalt der Art und kann in Verbindung mit einer neuen Umwelt neue evolutionäre Wege einschlagen.[378] In der Gründerpopulation kann es zu genetischen Umstrukturierungen kommen, die geradezu den Charakter von »genetischen Revolutionen« annehmen können.[379]

Mayr betrachtet die Isolation in der Folge seiner Untersuchungen als einen eigenen evolutionären Faktor: Die wesentlichen Schritte der Artbildung vollziehen sich nach Mayr in der Regel aufgrund von Isolationsprozessen; die Rolle der sympatrischen Speziation schätzt Mayr dagegen eher gering ein.[380]

Migration

Das im 19. Jahrhundert ins Deutsche entlehnte Wort ›Migration‹ geht auf das bereits im klassischen Latein verwendete ›migratio‹ »(Aus-)wanderung« zurück[381]. Im Rahmen der Biologie wird die Wanderung von Organismen – v.a. dann, wenn sie regelmäßig und in Gruppen erfolgt (z.B. von Vögeln) – seit dem 17. Jahrhundert als ›Migration‹ bezeichnet (Godwin ca. 1633: »My Birds began to droope, for want of their wonted migration«[382]).

Schriftliche und bildliche Darstellungen der im jahreszeitlichen Rhythmus erfolgenden Wanderungen von Organismen finden sich seit der Antike, z.B. Beschreibungen des Vogelzugs[383] (besonders anschaulich auf den Wandgemälden der altägyptischen »Weltenkammern«[384]) und von Fischwanderungen[385]. Aristoteles spricht in diesem Zusammenhang ausdrücklich von einem ›Wandern‹ (»ἐκτοπίζει«[386]) zu wärmeren Regionen und erklärt dies durch das verminderte Nahrungsangebot im Winter. C. von Linné untersucht in einer eigenen Dissertation aus dem Jahr 1757 die Wanderungen der Vögel unter dem Titel der ›Migration‹ (»Migrationes avium«, z.B.: »Grues in Ægypto hibernare, & in Europam vere remigrantes«).[387]

Besondere Aufmerksamkeit wird der Migration im Rahmen der Etablierung der Evolutionstheorie gewidmet. Zur Untersuchung der Ausbreitungsfähigkeit von Pflanzen führt C. Darwin im Keller seines Hauses in Down viele Versuche durch: So hält er die Früchte zahlreicher Pflanzen in Salzwassertanks und prüft, wie lange sie ihre Keimfähigkeit behalten.[388] Bei Süßwasserschnecken untersucht er, inwieweit sie an den Füßen von Enten haften bleiben und auf diese Weise verbreitet werden können.[389] Die Schlüsse, die Darwin aus den Versuchen zur individuellen Ausbreitungsfähigkeit von Organismen zieht, können als Ergänzung und teilweise als Ersatz seiner älteren Überlegungen zur Rolle von geologischen und großräumigen geografischen Faktoren gewertet werden: Anstelle von ehemals größeren Kontinenten und untergegangenen Landbrücken betont Darwin seit Mitte der 1840er Jahre eher die Fähigkeit einzelner

Organismen zur weiten Ausbreitung.[390] Dies stimmt damit überein, dass in der Entwicklung von Darwins Vorstellung vom Prozess der Evolution intrinsische Eigenschaften der Organismen zunehmend an Bedeutung gewinnen, die Rolle, die externen Einflüssen wie geologischen Ereignissen oder geografischen Faktoren wie der räumlichen Isolation zugeschrieben wird, dagegen abnimmt (s.o.).

Zwar betrachtet Darwin die Migration als einen die Evolution erleichternden, aber doch nicht notwendigen Faktor.[391] Zu einem Widersacher Darwins in dieser Sache wird M. Wagner, der 1868 ein »Migrationsgesetz« aufstellt, dem zufolge die Migration eine »nothwendige Bedingung der natürlichen Zuchtwahl« darstellt.[392] Wagner versteht seine später von ihm »Separationstheorie« genannte Auffassung als Alternative zur Selektionstheorie Darwins. Wagners Vorstellungen finden allerdings keine weite Verbreitung. Die Bedeutung der geografischen Isolation wird erst in den 40er Jahren des 20. Jahrhunderts, insbesondere unter dem Einfluss E. Mayrs, als wichtiges Element in die synthetische Theorie der Evolution integriert (z.B. in Form des »Gründerprinzips«, s.o.). In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts gilt die Migration allgemein als ein wichtiger Evolutionsfaktor; er kann in verschiedene Komponenten zerlegt werden (vgl. Abb. 125).

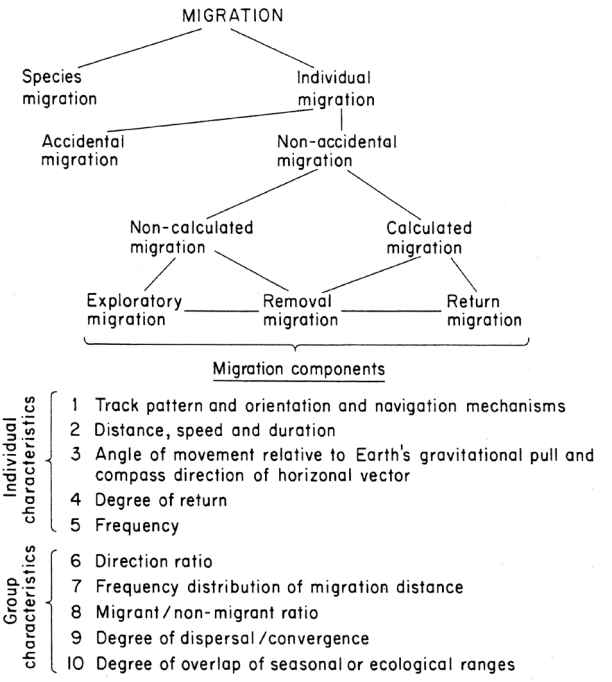


Abb. 125. Hierarchie von Formen und Komponenten der Migration auf den Ebenen von Individuen und Gruppen (aus Baker, R.R. (1978). The Evolutionary Ecology of Animal Migration: 26).

Genetische Drift

Als ›genetische Drift‹ wird der Prozess der zufälligen Veränderung von Genhäufigkeiten in einer Population bezeichnet. Das Wort geht auf S. Wright zurück, der 1929 von dem zufälligen Driften der Genfrequenzen in kleinen Populationen spricht: »those genes which are not controlled by moderately strong selections would ordinarily drift at random through the multiple dimensional system of gene frequencies«.[393] Neben der Verbform verwendet Wright 1929 auch bereits das Substantiv (»In a freely interbreeding population of limited size (n) gene frequency shows random variation […]. Being random, such variations largely neutralize each other, but there is a second order drift which can not be ignored«).[394] Wright und R.A. Fisher gebrauchen den Ausdruck anfangs allerdings auch für Selektionsprozesse (Wright 1929: »natural selection plays with much greater force on the heterozygotes […] [resulting in] a gradual drift of the heterozygote toward the wild type«[395]; Fisher 1929: »It is the idlers that make the crowd; and very slight [selective] attractions may determine their drift«[396]). T. Dobzhansky führt in der zweiten Auflage seines einflussreichen Werks mit dem Titel ›Genetics and the Origin of Species‹ von 1941 den Terminus ›genetische Drift‹ ein und interpretiert diese als eine der Selektion entgegengerichtete »Kraft« (»The processes of the genetic drift and of selection are […] pitted against each other, and the outcome in any one population depends upon the relative strength of the opposing forces«).[397]

Als eigenständiger, neben Mutation und Selektion bestehender Evolutionsfaktor wird die Drift seit den 1940er Jahren verstanden.[398] Er ist v.a. bei der Abspaltung einer kleinen Population von einer Gesamtpopulation einer Art wirksam, wenn die kleine Population keine repräsentative Auswahl der Individuen aus der Gesamtpopulation darstellt. Der genetischen Drift liegt nach diesem Verständnis also der statistische Fehler eines zu kleinen Umfangs bei der Auswahl einer Stichprobe zugrunde, wie schon Wright bemerkt (»accidents of sampling«[399]; später meist »sampling error«).[400] Auch jede Mutation könnte

1. Mutation
Zufällige Veränderung des Genoms von Organismen, besonders bei der Fortpflanzung

2. Selektive Neutralität von Varianten
Verschieben der Genhäufigkeiten aufgrund des Fehlens eines Selektionsdrucks in Richtung einer Variante

3. Zufallsmortalität
Mortalität von Organismen (besonders durch Katastrophen), die nicht durch adaptive Unterschiede bedingt ist

4. Zufallsfertilität
Abweichung der Anzahl der Nachkommen eines Organismus von der aufgrund seiner intrinsischen Merkmale zu erwartenden Anzahl

5. Migration
Zu- oder Abwanderung von Organismen, die zusammen keine repräsentative Auswahl des Genpools der Population darstellen

5.1. Gründereffekt
Eine nicht-repräsentative Teilmenge einer Population gründet eine neue Population an einem anderen geografischen Ort

Tab. 71. Formen der genetischen Drift.

als ein Faktor der Drift angesehen werden, weil sie eine zufällige Frequenzveränderung von Genen auf der Populationsebene bewirkt. Meist werden jedoch allein die Faktoren der Migration und Mortalität zur Drift gerechnet. Drift kann also auch wirksam sein, ohne dass Mutationen auftreten.

Bei Darwin ist die Vorstellung einer Drift nur angedacht: Er diskutiert die Gefahr des zufälligen Aussterbens bei solchen Arten, die nur wenige Individuen enthalten und gegenüber Fluktuationen von Umweltbedingungen anfällig sind (»any form which is represented by few individuals will run a good chance of utter extinction, during great fluctuations in the nature of the seasons«).[401]

Der erste, der den Zufall auf der Ebene der Population als einen wesentlichen Evolutionsfaktor postuliert, ist J.T. Gulick 1872.[402] Gulick ist über die hohe Variation der Färbung von Landschnecken verschiedener lokaler Populationen auf Hawaii überrascht, weil er keine damit einhergehende Umweltvariation feststellen kann. Die Unterschiede bei Schnecken verschiedener Populationen können damit nicht als Anpassungen an die Umwelt gedeutet werden. Gulick interpretiert sie als Zufallseffekte, die selektiv neutral sind (»indiscriminate destruction or failure to propagate«).[403] Gulick diskutiert auch bereits den Fall einer zufälligen Veränderung der Merkmalsverteilung in einer Population trotz selektiver Unterschiede zwischen den Varianten, der durch eine natürliche Katastrophe (einen Vulkanausbruch) zustande kommt.

Unter der Überschrift »Einfluß der Isolirung« befasst sich auch A. Weismann mit Zufallseffekten bei der Abspaltung der Population einer Art. 1904 hält er fest, »es leuchtet ein, daß Kolonien, die von einer sehr variablen Art gegründet werden, kaum je völlig identisch mit der Stammart sein können, und daß mehrere von ihnen, auch unter Voraussetzung völlig gleicher Lebensbedingungen, auch untereinander verschieden ausfallen werden, denn keine der Kolonien wird *alle* Varianten des Stammgebietes in gleichem Verhältnis enthalten, sondern meist nur *einige* von ihnen«.[404] Formuliert ist damit auch das von E. Mayr später so genannte Gründerprinzip (s.o.).

Mit der Etablierung der quantitativen Populationsgenetik in den 20er Jahren des 20. Jahrhunderts wächst das Interesse an diesen statistischen Effekten. Zwei holländische Forscher tragen viel Material dazu zusammen und diskutieren v.a. den Fall des Verlusts von Allelen in einer Population, der durch die zufällige Erzeugung von Nachkommen entsteht, die alle homozygot mit nur einem der Allele sind.[405] R.A. Fisher nennt diese Art der Zufallsvariation von Populationen nach den Autoren den »Hagedoorn Effekt«[406]; er hält diesen Effekt aber für einen evolutionär unbedeutenden Faktor. Unabhängig davon beschreibt der Genetiker H.J. Muller Phänomene der zufälligen genetischen Variation als Evolutionsfaktor bereits 1918 (»accidental decline and spread of certain lines«).[407] Der Effekt wird auch von ökologischer Seite, z.B. 1927 von C. Elton, diskutiert.[408]

Vor allem ist es aber S. Wright, der den Faktor der Drift bei seinen populationsbiologischen Überlegungen berücksichtigt und ihn in Bezug zur nichtadaptiven Variation von Merkmalen setzt. Aufgrund seiner Untersuchungen zur Inzucht bei Meerschweinchen ist Wright der Überzeugung, dass die Inzucht ein wichtiger Faktor zur Erzeugung vorteilhafter genetischer Interaktionssysteme ist und dass die Evolution am schnellsten erfolgt, wenn eine Verbindung von Inzucht in kleinen Populationen mit Selektion vorliegt.[409] Weil in den kleinen Populationen also Inzucht und Drift, d.h. Variation durch Zufallseffekte (»random variation of gene frequency«[410] oder »random drifting of gene frequencies«[411]), auftritt, misst Wright ihr einen wichtigen Wert in der progressiven Evolution bei. Die Drift führe zur Entstehung neuer Genkombinationen, die dann einer Selektion unterworfen würden. Wegen der Bedeutung Wrights für die Analyse der Drift wird diese seit 1940 auch als *Sewall Wright-Effekt* bezeichnet.[412]

Über die Bedeutung des Faktors der Unterteilung einer Population in isolierte Subpopulationen und der damit zusammenhängenden Zufallsauswahl für den allgemeinen Lauf der Evolution entbrennt eine Auseinandersetzung zwischen Wright und Fisher. Während Wright 1931 behauptet, die zufälligen, nicht adaptiven Effekte der Drift (»non-adaptive radiation«) seien der einzige Mechanismus für eine progressive Evolution (»the only mechanism which offers an adequate basis for a continuous and progressive evolutionary process«[413]), stellt Fisher auch für die kleinen Populationen die Bedeutung der Anpassung an die jeweils verschiedenen Bedingungen der Umwelt als Evolutionsfaktor heraus.[414] Weil Wright davon ausgeht, dass ein Gen für verschiedene Merkmale eines Organismus verantwortlich ist (Pleiotropie), kann es aus seiner Sicht nicht einem einheitlichen Selektionsdruck unterliegen, und die geringen Selektionsraten, die von Fisher angenommen werden, würden nicht ausreichen, um die Frequenz eines Gens zu determinieren. Wright versteht die Drift aber durchaus nicht als alternativen Mechanismus zur Selektion, wie insbesondere aus späteren Stellungnahmen hervorgeht. Die Wirkung der Drift besteht nach Wrights Ansicht im Wesentlichen in einer Erhöhung der Variabilität, an der dann die Selektion angreifen kann. Gemäß seiner *Theorie der Gleichgewichtsverlagerung* (»shifting balance theory«) ermöglicht die Drift die Entfernung der Genfrequenzen einer Population von einem lokalen Optimum der Fitness, um zu einem anderen Optimum fortschreiten zu können.[415] Sie bildet damit einen entscheidenden Weg, lediglich lokale Fitnessoptima wieder zu verlassen.

Seit Ende der 1940er Jahre streicht Wright die Vereinbarkeit von Selektion und Drift als Faktoren der Evolution heraus und versteht sogar einige Formen der Selektion als Drift. Er unterscheidet zwischen ungerichteten oder »Zufallsschwankungen« (»Random fluctuations«) und gerichteten oder »systematischen Änderungen« (»Systematic change«).[416] Später nennt er diese beiden Typen *zufällige Drift* (»random drift«) und *stetige Drift* (»steady drift«).[417] Auch unter den Typ der zufälligen Drift fasst Wright Prozesse der Selektion, nämlich solche, bei denen sich die Selektionsdrücke zufällig verändern, so dass keine gleich bleibende Richtung der Evolution vorliegt (wie dies 1947 für die Farbänderungen einer Motte von Fisher und Ford vorgeschlagen wird[418]). Diese Ausweitung der Kategorie der Drift wird aber von den meisten Evolutionsbiologen nicht mitvollzogen; es bleibt die vorherrschende Auffassung, Drift als Alternative und nicht als Oberbegriff zur Selektion zu verstehen.[419] Der weite Driftbegriff Wrights wird vor dem Hintergrund verständlich, die Drift als einen wichtigen Evolutionsfaktor etablieren zu wollen und sie nicht nur als vereinbar mit, sondern als ein integrales Moment der Selektionstheorie zu interpretieren.

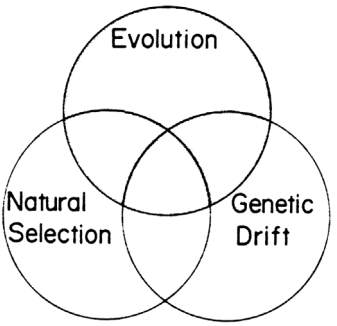


Abb. 126. Die logische Unabhängigkeit von Evolution, Natürlicher Selektion und Genetischer Drift. Evolution im Sinne einer Abstammung mit Veränderung (»descent with modification«) kann sich als Ergebnis von Selektion, Drift oder einer Kombination von beidem ergeben. Es kann aber auch Selektion und Drift ohne Evolution geben (z.B. bei entgegengesetzten einander kompensierenden Selektionsdrücken). Umgekehrt kann Evolution auch noch andere Ursachen als Natürliche Selektion oder Drift haben (nämlich Züchtung, d.h. künstliche Selektion) (aus Endler, J.A. (1986). Natural Selection in the Wild: 7).

Über genetische Drift lässt sich insgesamt eine Alternative zur Natürlichen Selektion für die Veränderung der Merkmalsverteilung in einer Population formulieren. M. Bradie und M. Gromko gehen 1981 so weit zu behaupten, erst die empirische Möglichkeit von Drift mache die Formulierung des Selektionsprinzips nicht-tautologisch.[420] Evolution und sogar Anpassung kann damit das Ergebnis eines rein zufälligen Veränderungsprozesses sein, ohne dass der Mechanismus der Selektion dafür vorliegen muss. Wenn es aber auch logisch möglich ist, dass auf diesem Wege ohne die Wirkung von Selektion auch die komplexen Organismen entstanden sind, ist dies doch nach empirischen Gesichtspunkten alles andere als wahrscheinlich.

Unter dem Einfluss von Wright und anderen wird die Drift in den 1930er und 40er Jahren für zahlreiche Formen der Variation, die offensichtlich nicht durch Anpassungen zu erklären sind, angeführt.[421] Diese Erklärungen werden ab den 1940er Jahren aber zunehmend durch Deutungen der Variation von Merkmalen in natürlichen Populationen im Rahmen von Selektionsmodellen verdrängt.[422] Es wird argumentiert, dass aus dem nicht offensichtlichen Vorhandensein einer Selektion nicht auf deren Abwesenheit geschlossen

werden dürfe (Cain 1951: »So-called non-adaptive or neutral characters in evolution«).[423]

Andererseits ermöglichen seit Ende der 1950er Jahre genauere Untersuchungen natürlicher Populationen (z.B. der Schnecke *Cepaea nemoralis* oder der Blutgruppen beim Menschen) tatsächliche Nachweise von genetischer Drift.[424] Die überzeugendsten Belege von Drift stammen jedoch aus molekularbiologischen Daten: Die hohe Variation auf der Ebene der Basensequenzen der DNA kann insbesondere deshalb als Ergebnis der Drift interpretiert werden, weil erkannt wird, dass unterschiedliche Basensequenzen für das gleiche Protein kodieren. Die Variation auf Ebene der DNA ist also in weiten Teilen neutral im Hinblick auf die Selektion und kann daher nicht durch Selektion erklärt werden (sondern durch »nicht-darwinsche Evolution« und die »neutrale Theorie der Evolution«; s.u.).

Als eine besondere Form der Drift kann das von E. Mayr so genannte *Gründerprinzip* (»founder principle«; s.o.) verstanden werden: Weil die eine neue Population begründende Auswahl von Organismen einer Mutterpopulation in der Regel keine repräsentative Stichprobenauswahl darstellt, enthält sie eine Verschiebung der Genfrequenzen. Mayr selbst thematisiert dieses Prinzip allerdings im Kontext der Artbildung und sieht es anfangs nicht als eine Form der Drift an; diese Einordnung nimmt Wright dagegen vor.[425]

Die extrem selektionistische Interpretation der Evolution, die in den 1950er Jahren ihren Höhepunkt erreicht, weicht verstärkt seit Ende der 70er Jahre integrativen Theorien der Evolution, in denen auch die Drift einen wichtigen Platz einnimmt. In dieser Richtung wirken etwa die Formulierung der »Neutralen Theorie der Evolution« durch Kimura (s.u.) und S.J. Goulds und R.C. Lewontins Kritik an der universalen Unterstellung, alle Merkmale seien durch Selektion geformt (»Adaptationismus«; ↑Anpassung)[426].

Gerade in der Konzeption S. Wrights sprengt der Faktor der Drift die traditionelle dichotome Gegenüberstellung von nichtadaptiven Zufallseffekten und der auf Anpassung gerichteten Selektion. Drift ist ein Faktor, der zwar eine starke Zufallskomponente enthält, trotzdem aber zu Adaptationen beitragen und diese auch erst ermöglichen kann. Denn, wie gesagt, kommt eine Population über den Faktor der Drift in die Lage, das Feld möglicher Anpassungen in einer Weise zu erproben, wie es aufgrund von Selektion alleine nicht möglich wäre.[427] Der Zufall wird also zu einem positiven, selbst durch Selektion geförderten Faktor der Evolution (↑Mutation).

Auch in der philosophischen und wissenschaftstheoretischen Diskussion wird die Drift vielfach thematisiert. Für A. Rosenberg bildet das Konzept der Drift ein »epistemisches Feigenblatt«, das alle nicht-adaptiven Kräfte in einem Evolutionsprozess umfasst, das aber allein für uns Beobachter notwendig ist, weil uns nicht in jeder Situation alle evolutionär wirksamen Faktoren bekannt sind. Von einem allwissenden Standpunkt sei aber jeder Evolutionsschritt transparent, und es könne folglich auf das Konzept verzichtet werden.[428] Allerdings steht diese Sichtweise der Interpretation von Drift als Stichprobenfehler entgegen, denn Veränderungen einer Population aufgrund eines zu geringen Stichprobenumfangs sind doch etwas anderes als die Unkenntnis von Ursachen.[429] Sinnvoll erscheint es, als Drift alle diejenigen evolutionären Veränderungen zusammenzufassen, die sich nicht auf intrinsische Eigenschaften eines Organismus beziehen, sondern sich aus nicht regelmäßig in dieser Richtung wirkenden, also in diesem Sinne zufälligen äußeren Einflüssen ergeben. Über Drift können daher Veränderungen in der Evolution erklärt werden, die zunächst nicht als adaptiv zu beurteilen sind. Drift bezeichnet demnach diejenigen Anteile der differenziellen Reproduktion von Organismen innerhalb einer Population, die nicht aus der Konstitution der Organismen folgen. Es stellt sich dabei aber das Problem, zu bestimmen, was als Konstitution des Organismus zu werten ist. Im einfachsten Fall liegt Drift vor, wenn phänotypisch identische Organismen (z.B. eineiige Zwillinge) eine verschiedene Anzahl von Nachkommen hinterlassen.

Wissenschaftstheoretisch ist durchaus nicht ausgemacht, ob es überhaupt eine präzise Möglichkeit der begrifflichen Unterscheidung zwischen Drift und Natürlicher Selektion gibt.[430] Ein Weg der Bestimmung des Driftkonzeptes geht von der Unterscheidung zwischen *Individualfitness* und *Merkmalsfitness* aus (↑Anpassung/Fitness)[431]: Drift besteht in der Abweichung der tatsächlichen Fitness eines Individuums (Individualfitness) von der aufgrund seiner Merkmalsausprägung zu erwartenden Fitness (Merkmalsfitness). Drift liegt also, anders gesagt, immer dann vor, wenn die tatsächliche Merkmalsverteilung in einer Population nicht aufgrund der Merkmalsfitness erklärt werden kann. Weil die Merkmalsfitness selbst eine statistische Größe ist – der Durchschnitt und die Variation der Fitness eines Merkmals –, kann Drift damit als Ausdruck eines statistischen »Fehlers«, eben des Fehlers bei zu kleinem Stichprobenumfang, bestimmt werden.[432] Natürliche Populationen sind aber grundsätzlich nicht unendlich, so dass in diesen Populationen immer auch Drift auftritt. Statistisch

kann sie bestimmt werden als die Streuung der tatsächlichen Merkmalsverteilung in einer Population um den Erwartungswert, der sich aus der Merkmalsfitness ergibt.[433] Aufgrund der Unvermeidbarkeit von Zufallsfaktoren in der realen Welt gibt es hier immer eine Streuung der realen Merkmalsverteilung um den Erwartungswert: Jeder Selektionsprozess in natürlichen Populationen ist also mit Drift verbunden; Selektion ohne Drift gibt es in der Natur nicht.

Die Auseinandersetzung um die relative Rolle von Drift und Selektion in der Evolution natürlicher Populationen hält bis in die Gegenwart an. Ausgehend von der evolutionstheoretischen Überzeugung, die Selektion sei der zentrale Faktor in der Formung von Organismen, sind die meisten Biologen der Auffassung, von der Annahme einer Selektion sei erst dann abzurücken, wenn ihre Unwirksamkeit bewiesen sei (↑Anpassung/Adaptationismus).[434] Andererseits gilt anderen – besonders im molekulargenetischen Bereich – die Vermutung der Drift als »Nullhypothese«, weil sie mit dem Faktor des Zufalls von den einfacheren Annahmen ausgeht. Die Beweislast liegt damit auf Seiten derjenigen, die eine Formung durch Selektion annehmen.[435]

Insgesamt bildet das Konzept der Drift eine in sich heterogene Kategorie, die sehr unterschiedliche Formen der Evolution im Sinne einer Genfrequenzänderung zusammenfasst (vgl. Tab. 71). Die meisten dieser Formen sind eine Konsequenz der materiellen und konkreten Natur von Organismen als Selektionseinheiten: Aufgrund ihrer konkreten Präsenz an einem Ort und zu einem Zeitpunkt unterliegen Organismen zufällig anderen Selektionsbedingungen als andere, auch wenn diese in ihren intrinsischen Merkmalen identisch sind.

Adaptive Landschaft

Den Ausdruck ›adaptive Landschaft‹ führt G.G. Simpson 1944 im Kontext einer Analyse makroevolutionärer Prozesse ein (»Some of the more hypsodont variants [of the early horses] reached a point on the adaptive landscape at the base, or on the lowest slopes, of the grazing peak. It became possible for them to supplement their food supply by eating some grass«).[436] In seiner Darstellung einer adaptiven Landschaft verzichtet Simpson auf eine Beschriftung der Achsen des Diagramms; diese können als Maß für phänotypische Variation interpretiert werden. Simpson illustriert mit der Metapher der adaptiven Landschaft insbesondere Prozesse der Artbildung.

Seit Mitte der 1950er Jahre wird der Ausdruck v.a. in Bezug auf genetische Untersuchungen verwendet (R.H. Whittaker 1956: »The genetic pattern and the more abstract adaptive landscape of a complex species, or of a genus or comparium, may be visualized as a complex topography of hills, peaks and ridges of different heights and extents«[437]; Gerard, Kluckhohn & Rapaport 1956: »adaptation landscape«[438]; Lewontin & White 1960: »adaptive landscape«: »Using the distribution of genotypes […] it is […] possible to calculate W [the mean adaptive value, i.e. mean fitness] for any combination of gene frequencies q_1 and q_2 and this may be put in the form of a surface or topography« [439]; vgl. Abb. 127-130).

Nach diesen Erläuterungen ist eine adaptive Landschaft also ein grafisches Modell zur Darstellung der Fitnessverteilung über die Typen von Organismen oder Genen (oder Genfrequenzen) in einer Population. Ablesbar sind dadurch die lokalen Maxima und Minima der Fitness.

Erste zweidimensionale adaptive Landschaften dieser Art entwirft 1896 M.A. Janet (vgl. Abb. 127).[440] Die Oberfläche, auf der die Position einer Art im Laufe seiner Evolution sich verändern kann, wird bei Janet durch die Umweltbedingungen definiert. Eine stabile Position ist durch das Gleichgewicht von inneren Kräften des Organismus und äußeren Kräften der Umwelt bestimmt: »nous sommes amenés à

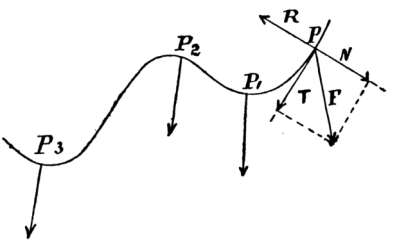
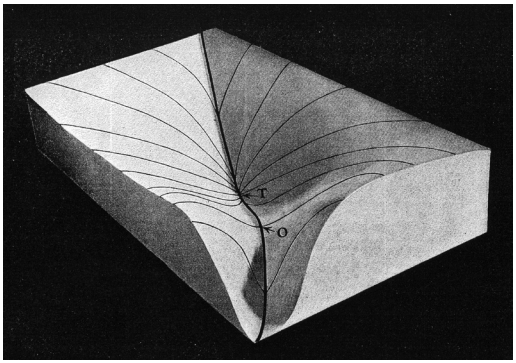


Abb. 127. Frühe Darstellung einer adaptiven Landschaft. Die drei Punkte P_1, P_2 und P_3 stehen für eine bestimmte Form eines Lebewesens (»forme vivante donnée«), die geschwungene Kurve für die Trajektorie ihrer Veränderung (»passage d'une forme à une autre«). Der Verlauf der Kurve ergibt sich aus den Veränderungen der Formen in einer bestimmten Umwelt. Arten werden als stabile Gleichgewichtspunkte auf der Kurve vorgestellt (»position d'équilibre entre les phénomènes physiologiques de la vie animale et la réaction du milieu extérieur tout entier«). Die auf eine Form wirkende Kraft F wird in einem Kräfteparallelogramm in die beiden Komponenten der Normale N und der Tangente T zerlegt. Ein Gleichgewichtspunkt auf der Kurve, d.h. eine sich nicht verändernde Form, ist erreicht, wenn die tangentiale Kraft (die Steigung der Kurve) den Wert Null annimmt. In den beiden Tiefpunkten der Kurve P_1 und P_3 liegt ein stabiles Gleichgewicht (»équilibre stable«) vor (aus Janet, M.A. (1896). Considérations mécaniques sur l'évolution et le problème des espèces. 3me Congrès International de Zoologie, 136-145: 140).



Tab. 128. Dreidimensionale Landschaft zur Veranschaulichung quantitativer Gleichgewichtsmodelle der Evolution. Das dargestellt Beispiel basiert auf den Ross-Gleichungen für die Ausbreitung von Malaria. Die Linien verbinden Punkte gleichen Wachstums einer Größe des Systems (wie die Populationsgröße des Malariaerregers). Der Punkt O markiert den Zustand ohne Malaria in der Wirtspopulation und stellt einen instabilen Gleichgewichtspunkt dar; der Punkt T bildet dagegen einen stabilen Gleichgewichtspunkt. Die grafische Darstellung liefert ein übersichtliches Bild zur Analyse der Veränderung eines Interaktionssystems (aus Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 150).

considérer l'espèce comme une position d'équilibre entre les phénomènes physiologiques de la vie animale et la réaction du milieu extérieur tout entier«[441]. Bei der Veränderung der inneren oder äußeren Bedingungen (insbesondere bei Umweltänderungen) verschiebt sich auch die Position der Art in der adaptiven Landschaft.

Besonders bekannt werden die adaptiven Landschaften, die S. Wright 1932 zeichnet, um damit seine Vorstellungen der genetischen Drift (s.o.) zu illustrieren (vgl. Abb. 129; ↑Selektion: Abb. 465). Wright bezeichnet sein Diagramm als ein *Feld der Genkombinationen* (»field of gene combinations«).[442] Das Diagramm, das Wright ursprünglich gibt, enthält keine Beschriftung der Achsen. Aus Wrights Beschreibung geht aber hervor, dass er es im Sinne einer *Fitnesslandschaft* verstehen will, in der die Fitnesswerte von individuellen Organismen in Abhängigkeit von der Kombination ihrer Gene dargestellt sind. Später gesteht Wright ein, dass diese Interpretation des Diagramms nicht sinnvoll ist.[443] Mathematisch nachvollziehbar ist seine spätere Deutung, nach der die Achsen des Diagramms die relative Häufigkeit eines einzelnen Gens in einem Genpool repräsentieren und jeder Punkt auf der Oberfläche der Grafik damit einer vollständigen Population entspricht, so dass die Oberfläche die Variation der Fitness in einer Menge von Populationen, und nicht der Individuen in nur einer Population wiedergibt.[444]

Auch diese letztere Interpretation von adaptiven Landschaften, die T. Dobzhansky in seinem einflussreichen Werk von 1937 vornimmt[445] und die später die in Lehrbücher übernommene Standardinterpretation wird, hat aber ihre Schwierigkeiten.[446] Eines der Probleme besteht darin, dass sich die mittlere Fitness der Individuen einer Population nicht direkt aus der Häufigkeit der Allele ergibt; ein anderes, das schon R.A. Fisher in den 1930er Jahren skeptisch in Bezug auf den Wert von adaptiven Landschaften sein ließ[447], bezieht sich darauf, dass die Umweltveränderungen in den adaptiven Landschaften keine Berücksichtigung finden, die Landschaften sich mit Umweltänderungen aber permanent selbst verändern. Die adaptiven Landschaften gelten damit zwar als visuell ansprechend, aber nur schwierig zu interpretieren; ihr Erklärungswert ist außerdem sehr viel geringer als derjenige von analytischen Modellen.

Neutrale Theorie der Evolution

Der Ausdruck ›neutrale Theorie der Evolution‹ wird regelmäßig erst ein knappes Jahrzehnt nach der Formulierung dieser Theorie durch M. Kimura im Jahr 1968[448] verwendet (Matsuda 1976: »Kimura (1968) and King and Jukes (1969) presented the neutral theory of evolution, which states that molecular evolution occurs primarily through the random fixation of selectively neutral mutations rather than natural selection«[449]). Die Kurzform ›Neutrale Theorie‹ erscheint bereits ein paar Jahre zuvor (Ohta 1973: »the neutral theory of protein polymorphism«[450]; Maruyama & Kimura 1974[451]).

Ihren Ausgang nimmt die Theorie von der Feststellung der großen Variation zwischen Individuen auf molekularer Ebene (v.a. der Ebene der DNA), wie sie Mitte der 1960er Jahre beobachtet wird.[452] Die große Mehrzahl dieser Varianten resultiert nach der Neutralitätstheorie nicht aus der Natürlichen Selektion für vorteilhafte Varianten, sondern aus der selektiven Neutralität dieser Varianten, die eine genetische Drift auch in großen Populationen bedingt. Es werden in dieser Variante der Evolutionstheorie also die geringen Fitnessunterschiede verschiedener Allele eines Gens betont, die eine Zufallsverteilung von Merkmalen bewirkt.[453]

Kimura begründet die selektive Neutralität der meisten Mutationen mit der großen Anzahl von genetischen Polymorphismen. Die verschiedenen Formen der Moleküle können ihre Funktion offenbar gleich gut erfüllen, so dass sie selektiv neutral sind. Kimura

argumentiert auch umgekehrt: Wenn die hohe Variation in einer Population mit einer entsprechend hohen Variation der Fitness verbunden wäre – wenn die Varianten also selektiv nicht neutral wären –, dann wären in der Population viele Individuen mit einer geringen Fitness enthalten, die eine große »genetische Last« darstellen und den Bestand der Population gefährden würden.[454] Aufgrund der »Kosten«, die mit der Selektion verbunden sind, ist danach also eine Obergrenze der Evolutionsrate, die durch Selektion verursacht wird, gegeben. Die Obergrenze der selektionsbedingten Evolutionsrate, die sich einfach daraus ergibt, dass nicht alle Organismen einer Population verloren gehen können, liegt nun nach Kimura unter der tatsächlich beobachteten Evolutionsrate. Ein Teil der Evolution ist diesem Argument zufolge also nicht durch Selektion, sondern durch Zufallsereignisse bedingt.[455] In vielen Fällen ist nach Kimura das Prinzip der Evolution damit nicht das Überleben des am besten Angepassten (»survival of the fittest«), sondern das Überleben des Glücklichsten (»survival of the luckiest«).[456]

Kimura versteht seine Theorie nicht als Widerspruch zur traditionellen Evolutionstheorie und gesteht durchaus zu, dass in einzelnen Fällen die Selektion für Veränderungen auf molekularer Ebene verantwortlich sein könne – doch für die Mehrzahl der Fälle gelte dies nicht.

Als Beleg für die Richtigkeit der neutralen Theorie führt Kimura die Tatsache an, dass Basensubstitutionen in denjenigen Orten eines Codons, die (aufgrund der Degenerativität des Codes; ↑Information) zu keinem Wechsel der durch das Codon kodierten Aminosäure führen, häufiger auftreten als an denjenigen Orten, die einen Aminosäurewechsel bedingen. Gleiches gilt für die größere Häufigkeit der Veränderung der Basensequenzen in den nicht kodierenden Bereichen des Genoms (den »Introns«) gegenüber den kodierenden Bereichen (»Exons«) (↑Gen). Diese Befunde sind für Kimura ein Beleg seiner These, dass Veränderungen auf molekularer Ebene häufiger auftreten, wenn sie selektiv neutral sind, also nicht einer Selektion unterliegen. Die *neutrale Evolution* (»neutral evolution«) erfolgt nach Kimura daher schneller als die Evolution durch Selektion.[457] Die höchste Evolutionsrate schreibt Kimura den funktionslos gewordenen Pseudogenen oder toten Genen (»dead genes«) zu.

Kritisch wird gegen die Kalkulation Kimuras eingewandt, dass sowohl seine Schätzung der natürlichen Evolutionsrate zu hoch als auch seine Schätzung der maximalen selektionsbedingten Evolutionsrate zu niedrig sei. Für die Unterschätzung der Evolutionsrate aufgrund von Selektion spricht v.a., dass in Kimuras Modell angenommen wird, die Selektion wirke auf jeden einzelnen Genlokus unabhängig. Von verschiedenen Autoren wird aber darauf hingewiesen, dass der Angriffspunkt der Selektion nicht einzelne Gene, sondern ganze Organismen sind.[458] Die Kosten der Selektion dürfen also nicht durch die Addition der Kosten von einzelnen Genen ermittelt werden.

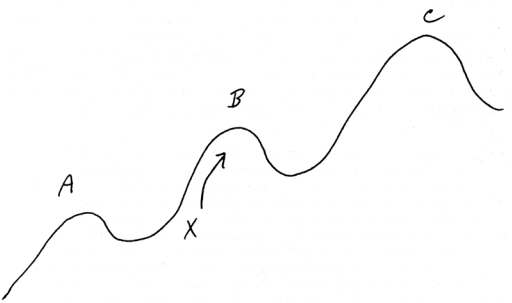


Abb. 129. Fitnessverlauf für die Häufigkeiten von Genen in Populationen. Die Abszisse gibt die Häufigkeit von Genen in einer Population an, die Ordinate den Fitnesswert (»degree of fitness«) für eine jeweilige Häufigkeitsverteilung einer Genkombination (»joint frequencies of all genes as spread out in a multidemensional space«). X steht für eine Art, deren System der Genhäufigkeiten sich aufgrund von Selektion bis zum Punkt B bewegt, diesen Punkt aber durch die alleinige Wirkung der Selektion nicht überschreiten kann (Richtung C als dem globalen Maximum der Fitness). S. Wright gibt vier Faktoren an, die ein Erreichen des Punkts C ermöglichen können: (1) unregelmäßig schwankende Umweltbedingungen, die die Fitnesslandschaft kurzfristig ändern können, (2) Mutationen, die neue Wege der Evolution ermöglichen, (3) Begrenzung der Populationsgröße auf ein Niveau, auf dem Zufallseffekte eintreten, und (4) Unterteilung der Population in kleine Subpopulationen, in denen Zufallseffekte zum Tragen kommen können. Nach Wrights Berechnungen ist der letzte Faktor, der später als Drift bekannt wird, der effektivste (»the most effective«) (nachgezeichnete Skizze S. Wrights in einem Brief an R.A. Fisher vom 3. Feb. 1931; aus Provine, W.B. (1986). Sewall Wright and Evolutionary Biology: 272).

Auch unabhängig von den genauen statistischen Argumenten wird von anderer Seite betont, dass die meisten morphologischen und ethologischen Merkmale von Organismen zu komplex sind, als dass sie durch die neutrale Theorie der Evolution erklärt werden könnten.[459] Es bleibt aber eine bis heute offene empirische Frage, welcher Anteil der Variation von Organismen auf Selektion und welcher auf stochastische Prozesse zurückgeführt werden muss.

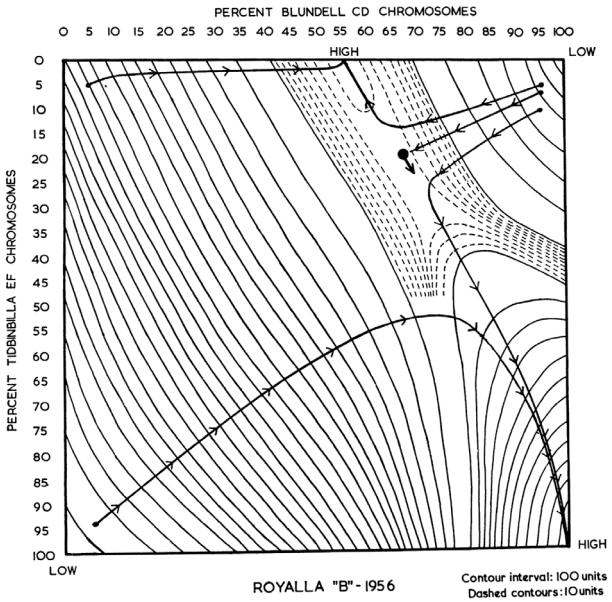


Abb. 130. Adaptive Landschaft zur Darstellung der Fitness von zwei zytologischen Typen unterschiedlicher Häufigkeit in einer Population von Heuschrecken. Die beiden zytologischen Typen (Genotypen) betreffen Varianten von zwei verschiedenen Chromosomen (»Tidbinbilla« und »Blundell«, die jeweils eine akrozentrische Form der Chromosomen gegenüber der metazentrischen Form des Standardtyps darstellen). Die beiden Achsen repräsentieren die relative Häufigkeit der beiden Varianten innerhalb der Population; die Linien im Diagramm verbinden Punkte gleicher Fitness. Die Trajektorien geben, ausgehend von einem gewählten Startpunkt, den Verlauf der Änderung der Populationszusammensetzung als Wirkung der Selektion an. Datengrundlage bildet die empirisch ermittelte Lebensfähigkeit der verschiedenen Genotypen der Heuschrecken einer australischen Population, aus der die Fitness für verschiedene Häufigkeiten in der Population berechnet wurde. Die tatsächliche Häufigkeit der Chromosomentypen entsprach nicht den zu erwartenden Maxima oben in der Mitte oder unten rechts in der Grafik, sondern dem eingezeichneten Sattelpunkt. Spätere Analysen haben gezeigt, dass sich die Chromosomenhäufigkeit im Laufe der Jahre ändert, und auch eine Änderung der adaptiven Landschaft in Abhängigkeit von den jeweiligen Umweltbedingungen eines Jahres ist wahrscheinlich (aus Lewontin, R.C. & White, M.J.D. (1960). Interaction between inversion polymorphisms of two chromosome pairs in the grasshopper, Moraba scurra*. Evolution 14, 116-129: 127).*

Nicht-darwinsche Evolution

Als ›nicht-darwinsche Evolution‹ (»non-Darwinian evolution«) wird die generationenübergreifende langfristige Veränderung von Organismen bezeichnet, die nicht auf das Wirken von Natürlicher Selektion zurückzuführen ist. Aufgekommen ist der Begriff Ende der 1960er Jahre[460], nachdem deutlich wurde, dass Organismen in natürlichen Populationen eine sehr hohe Rate von genetischem Polymorphismus aufweisen, d.h. viele Gene über Allele verfügen[461] und diese Varianten als selektiv neutral eingestuft wurden (s.o.)[462].

Zumindest für einige Polymorphismen wird allerdings eine Korrelation zwischen der Verbreitung eines Allels und Umweltbedingungen gefunden, so dass die selektive Neutralität des Polymorphismus für diese Fälle unwahrscheinlich ist.[463] Auch die nicht-darwinsche Evolution wird damit in eine allgemeine neodarwinistische Theorie zu integrieren versucht.[464] Selektiv neutrale Allele können im Rahmen dieser Argumentation als zusätzlicher Beitrag zur genetischen Flexibilität einer Population und damit als zumindest potenziell relevant für die Selektion betrachtet werden.[465]

Systemtheorie der Evolution

Eine Betrachtung der Evolution ausgehend von systemtheoretischen Standpunkten erfolgt seit Mitte des 20. Jahrhunderts. Im Mittelpunkt steht dabei anfangs die Modellierung der Selektion als eines kybernetischen Regelmechanismus (u.a. durch I.I. Schmalhausen[466]; ↑Selektion). Der Ausdruck »Systemtheorie der Evolution« erscheint seit Anfang der 1970er Jahre. Er tritt zuerst im psychologischen Kontext auf, in einer Analyse der »Bedingungen von Strukturkrisen selbstorganisierender Transformationssysteme«.[467] Retrospektiv wird auch die Systemtheorie L. von Beralanffys als eine Systemtheorie der Evolution dargestellt (Roszak 1975: »the systems theory of evolution of Ludwig von Bertalanffy«[468]).

Seit Mitte der 1970er Jahre etabliert sich eine erweiterte Systemperspektive auf die Evolution, die über den neodarwinistischen Rahmen hinaus weitere Faktoren als grundlegend für die Evolution identifiziert. Ausgangspunkt bildet dabei die Ordnung der organischen Welt. R. Riedl bestimmt grundlegende »ordnende Mechanismen«, die die organische Gestaltbildung erklären können. Ihrer Struktur nach handelt es sich dabei um Rückkopplungsmechanismen, insofern behauptet wird, »daß die Wirkungen des Evolutionsmechanismus auf das, was wir seine Ursache nennen, selbst zurückwirken«.[469] So sind nach Riedl die Gene nicht einfach als Ursache der Merkmale zu verstehen, sondern Gene und Merkmale seien vielmehr zu einem »Gesamtsystem

von Wirkungen« verbunden, weil auch die Merkmale an der Etablierung und Verbreitung der Gene entscheidend beteiligt seien. Es besteht hier nach Riedl ein Verhältnis der »Wechselabhängigkeit«. Zur Beschreibung des sich selbst regelnden Verlaufs der Evolution auf geordneten »Evolutionsbahnen« legt Riedl vier Prinzipien zugrunde: »Norm«, »Hierarchie«, »Interdependenz« und »Tradierung«.

Riedls Schüler F. Wuketits, bei dem sich der Terminus ›Systemtheorie der Evolution‹ 1978 findet, versteht diese als »Evolutionstheorie der Systembedingungen« und betont insbesondere die »systeminternen Mechanismen« als Faktoren der Evolution: Die Selektion wird nicht primär als externer, sondern als ein *interner* Faktor für die Umgestaltung der Lebewesen gesehen.[470] Die Organisation der Organismen selbst wird damit als ein entscheidender Evolutionsfaktor erkannt. Insgesamt kann die Lehre von den »Systembedingungen der Evolution« mit der Betonung der funktionalen Integration von Bauplänen und der Hervorhebung der Bedeutung der Entwicklung für evolutionäre Veränderungen als Vorläufer der *evolutionären Entwicklungsbiologie* (Evo-Devo) angesehen werden (↑Entwicklung).[471]

Kritisch wird gegen die Systemtheorie der Evolution eingewandt, dass ihr die Synthese von Theorien der Integration und Transformation von Organismen nicht gelinge. Weil sie den Organismus als in sich integriertes System zum Ausgangspunkt nehme, erreiche sie nicht die Ebene der Evolution.[472] Die Theorie wird jedoch weiter entwickelt und auf populationsgenetische Grundlage zu stellen versucht. Dabei wird die Abhängigkeit der organischen Veränderungen von der strukturellen Organisation des Genoms und dem epigenetischen System seiner Entfaltung herausgestellt – ohne den Einfluss der (neo-) darwinistischen Determination durch Mutation und Selektion in Frage zu stellen.[473] Weil in systemtheoretischer Perspektive jede Veränderung von allen Komponenten des organischen Systems abhängt, stellen die Komponenten füreinander wechselseitig die Umwelt dar, in der ihre Evolution erfolgt. Der Weg der Evolution hat damit insgesamt einen selbstdeterminierten, reflexiven Charakter. Die Anpassungs- und Evolutionsfähigkeit kann dabei selbst eine Optimierung erfahren.[474]

Andere systemtheoretische Ansätze, denen zufolge die »Neusynthese von Genen« nicht zufällig, sondern »nach kybernetischen Prinzipien« erfolgen soll und in der Evolution ein über die Selektion hinausgehendes »richtendes Prinzip« wirksam ist, das u.a. für die Entstehung komplexer, koadaptierter Prozesse (z.B. bei der evolutionären Entstehung des Auges) verantwortlich ist, finden nur geringe akademische Anerkennung.[475]

Nachweise

1 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 331 und passim; Carpenter, W.B. (1860). Researches on the Foraminifera. Fourth and concluding series. Proc. Roy. Soc. London 10, 506-510: 510.
2 Carpenter (1860): 510.
3 Cicero, De finibus 1, 25.
4 Augustinus, De genesi ad litteram 5, 4.
5 Vgl. Briegel, M. (1963). Evolution. Geschichte eines Fremdworts im Deutschen: 19ff.
6 Nikolaus von Kues (1450). Idiota de mente: c. 9; ders., De ludo globi: Buch 1; nach Briegel (1963): 22.
7 Vgl. Briegel (1963): 24-104.
8 More, H. (1647). Philosophical Poems: 150; Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe: 878 (nach OED 1989).
9 Herder, J.G. (1792). Gedanken einiger Bramanen (Sämtliche Werke, hg. v. B. Suphan, Bd. 16, Berlin 1887, 107-128): 117f.
10 Schelling, F.W.J. (1799.1). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 80.
11 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (Schellings Werke, Bd. 2, ed. M. Schröter, München 1927, 1-268): 61 (späterer Zusatz); vgl. Cho, Y.-J. (2006). Natur als Subjekt: 178f.
12 Schelling (1799.1) (AA): 116.
13 a.a.O.: 266; vgl. ders. (1799.2). Einleitung zu seinem Entwurf eines Systems der Naturphilosophie (AA, Bd. I, 8, 23-86): 44; 48f.
14 Vgl. Cho (2006): 183f.
15 Schelling (1799.2): 48.
16 a.a.O.: 47.
17 Schelling (1799.1): 112.
18 a.a.O.: 111.
19 Nees von Esenbeck, C.G. (1814). Die Freßwerkzeuge der Insecten (Juni 1814). Isis, 2: 1385-1405: 1387.
20 Virey, J.-J. (1816). Animal. In: Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, 2. Aufl., Bd. 2, 1-81: 30; vgl. Corsi, P. (1983/88). Oltre il mito, Lamarck e le scienze naturali del suo tempo (frz.: Lamarck. Genèse et enjeux du transformisme, 1770-1830, Paris 2001): 210; ders. (2005). Before Darwin: transformist concepts in European natural history. J. Hist. Biol. 38, 67-83: 74.
21 Virey, J.-J. (1800). Histoire naturelle du genre humain, 2 Bde.: I, 53.
22 [Jameson, R.] (1826). Observations on the nature and importance of geology. Edinb. New Phil. J. 1, 293-302: 300; vgl. Secord, J. (1991). Edinburgh Lamarckians: Robert Jameson and Robert E. Grant. J. Hist. Biol. 24, 1-18: 9.
23 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10,

Frankfurt/M. 1986): II, 32f. (§249).
24 Vgl. dazu Briegel, M. (1963). Evolution: 168ff.
25 Hegel (1817/30): II, 33 (§249); vgl. Düsing, K. (1986). Die Idee des Lebens in Hegels Logik. In: Horstmann, R.-P. & Petry, M.J. (Hg.). Hegels Philosophie der Natur. Beziehungen zwischen empirischer und spekulativer Naturerkenntnis, 276-289: 281; Bonsiepen, W. (1985). Schellings und Hegels Evolutionstheorie. In: Heckmann, R., Krings, H. & Meyer, R.W. (Hg.). Natur und Subjektivität. Zur Auseinandersetzung mit Schellings Naturphilosophie, 367-374; Breidbach, O. (1986). Evolutionskonzeptionen in der frühen Romantik. Philos. Nat. 23, 321-336; ders. (1987). Hegels Evolutionskritik. Hegel Studien 22, 165-172.
26 Vgl. Wandschneider, D. (2002). Hegel und die Evolution. In: Breidbach, O. & Engelhardt, D. von (Hg.). Hegel und die Lebenswissenschaften, 225-240: 227.
27 Hegel (1817/30): II, 33 (§249).
28 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: II, 11.
29 Spencer, H. (1852). The development hypothesis (Essays, vol. 1, New York 1901, 1-7): 1.
30 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, II, 22, 3c.
31 Bacon, F. (1627). Sylua Syluarum or a Naturall Historie in Ten Centuries: 136 (Nr. 525); auch in: Works, vol. II, London 1859, 325-680: 507.
32 Gérard, F. (1847). De la modification des formes dans les êtres organisés. Bull. Acad. Roy. Sci. Belg. 14, 25-43: 30f.
33 Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844 (Works, vol. 10, London 1986): 52.
34 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 490.
35 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 201; 202; 215; 282; 424.
36 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 4.
37 Bowler, P.J. (1975). The changing meaning of "evolution". J. Hist. Ideas 36, 95-114: 103.
38 Vgl. Briegel, M. (1963). Evolution: 208.
39 Spencer, H. (1862/1901). First Principles: 367 (§145).
40 Baer, K.E. von (1828). Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere, Bd. 1: 153.
41 Virchow, R. (1877). Die Freiheit der Wissenschaft im modernen Staat: 21; vgl. auch Eimer, G.T.H. (1897). Die Entwicklung der Arten, Bd. 2. Orthogenesis der Schmetterlinge: 429; aber nicht in Weismann, A. (1875). Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 1; ders. (1895). Neue Versuche über Saisondimorphismus.
42 Lilienfeld, P. von (1875). Gedanken über die Sozialwissenschaft der Zukunft, Bd. 2: XXV; 408; Schäffle, A. (1878). Bau und Leben des socialen Körpers, 2. Teil: 9f.
43 Vgl. z.B. Haeckel, E. (1863). Ueber die Entwickelungstheorie Darwin's. Amtl. Ber. Versamml. Deutsch. Naturforsch. Ärzte 38, 17-30; ders. (1877). Die heutige Entwickelungslehre im Verhältnisse zur Gesammtwissenschaft; Weismann, A. (1875-76). Studien zur Descendenz-Theorie, 2 Bde.; ders. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie; Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.
44 Meyers Konversations-Lexikon (^{4}1889): V, 952; vgl. Meyers Hand-Lexikon des allgemeinen Wissens (^{4}1888); nach Briegel, M. (1963). Evolution: 213f.
45 Plate, L. (1912). Deszendenztheorie. Handwörterb. Naturwiss., Bd. 2, 897-951: 897f.; ebenso in der 2. Aufl. (1933); vgl. auch Morosoff, N.A. (1910). Die Evolution der Materie auf den Himmelskörpern. Eine theoretische Ableitung des periodischen Systems.
46 Vgl. z.B. Hilty, H. (1908). Untersuchungen über die Evolution und Involution der Uterusmucosa vom Rind; Kahrs, G. (1932). Beitrag zur Evolution der Gebärmutter des Rindes.
47 Tietze, S. (1911). Das Rätsel der Evolution. Ein Versuch seiner Lösung und zugleich eine Widerlegung des Lamarckismus und der Zweckmäßigkeitslehre; vgl. auch Jollos, V. (1931). Genetik und Evolutionsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 34 (= Zool. Anz. Suppl. 5), 252-295.
48 Hesse, R. (1910). Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1: 572ff.
49 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis.
50 Heberer, G. (Hg.) (1943). Die Evolution der Organismen. Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre.
51 Briegel (1963): 216.
52 Vgl. z.B. Priester, W. (1984). Urknall und Evolution des Kosmos. Fortschritte in der Kosmologie; Taube, M. (1985). Evolution of Matter and Energy on a Cosmic and Planetary Scale; Wilhelm, F. (Hg.) (1987). Der Gang der Evolution. Die Geschichte des Kosmos, der Erde und der Menschen; Madsen, M.S. (1995). The Dynamic Cosmos. Exploring the Physical Evolution of the Universe; Chaisson, E.J. (2001). Cosmic Evolution. The Rise of Complexity in Nature.
53 Vgl. Brockhaus Enzyklopädie (^{20}1997), Bd. 6, 729.
54 Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 7.
55 Hempel, C.G. (1965). Aspects of Scientific Explanation: 370.
56 Mayr, E. (1985). Darwin's five theories of evolution. In: Kohn, D. (ed.). The Darwinian Heritage, 755-772.
57 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: vii.
58 Vgl. Endler, J.A. (1986). Natural Selection in the Wild: 5.
59 Lewontin, R. (1968). The concept of evolution. In: Sills, D.L. (ed.). International Encyclopedia of the Social Sciences, vol. 5, 202-210: 207; vgl. ders. (1970). The units of selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1, 1-18: 1.
60 Vgl. Schnädelbach, H. (2003). Geschichte als kulturelle Evolution. In: Rohbeck, J. & Nagl-Docekal, H. (Hg.). Geschichtsphilosophie und Kulturkritik, 329-351: 338.
61 Vgl. Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 15; Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 2.
62 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 615.
63 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung: 408.
64 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 304.

65 Vgl. Osborn, H.F. (1894/99). From the Greeks to Darwin. An Outline of the Development of the Evolution Idea: 55ff.
66 Aristoteles, De an. 415a, b.
67 Vgl. Pietsch, C. (1994). Biologische Evolution und antike Ideenlehre. Antike Naturwissenschaft und ihre Rezeption 4, 17-30: 22; vgl. auch O'Rourke, F. (2004). Aristotle and the metaphysics of evolution. Review of Metaphysics 58, 3-59.
68 Balme, D.M. (1972). Aristotle's De partibus animalium I and De generatione animalium I with Passages from II, 1-3: 97.
69 Vgl. Lennox, J.G. (1988). Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle's biology. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 339-359.
70 Aristoteles, Hist. anim. 606b20; De gen. anim. 746b7; vgl. Plinius, Naturalis historia viii, 17, 42; Feinberg, H.M. & Solodow, J.B. (2002). Out of Africa. J. African Hist. 43, 255-261.
71 Aristoteles, De gen. anim. 721b.
72 Cho, D.-H. (2010). Beständigkeit und Veränderlichkeit der Spezies in der Biologie des Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 299-313: 309.
73 Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 22.
74 Vgl. Balss, H. (1947). Albertus Magnus als Biologe: 52f.
75 Zirkle, C. (1959). Species before Darwin. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 636-644: 643.
76 Vgl. Mayr (1982): 309f.
77 Leibniz, G.W. (ca. 1693). Protogaea (Göttingen 1749; dt. Stuttgart 1949): 88.
78 a.a.O.: 24.
79 [Maillet, B. de] (1715). Telliamed, ou Entretien d'un philosophe indien avec un missionaire français sur la diminution de la mer (anonyme Handschrift; Erstdruck 1748), 2 Bde.: II, 135 (Sixième Journée).
80 Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-168): 164 (§XLV); vgl. Lovejoy, A.O. (1904). Some eighteenth century evolutionists. Pop. Sci. Monthly 65, 238-251; 323-340; Glass, B. (1959). Maupertuis, pioneer of genetics and evolution. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 51-83.
81 Diderot, D. (1754). Pensées sur l'interprétation de la nature (Œuvres complètes, Bd. 9, Paris, 1981, 1-111): 95 (LVIII, 2); vgl. Crocker, L.G. (1959). Diderot and eighteenth century french transformism. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 114-143; Roger, J. (1963/71). Les sciences de la vie dans la pensée Francaise du XVIIe et XVIIIe siècle: 585ff.
82 Linné, C. von (1744). Dissertatio botanica de Peloria (Amoenitates academicae, Bd. I, 55-73): 55f.; vgl. Larson (1968): 293f.; ders. (1971). Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl Linnaeus: 90-103.
83 Buffon, G.L.L. (1765). De la nature. Seconde vue (Œuvres Philosophiques, Paris 1954, 35-41): 35; vgl. Rheinberger, H.-J. (1990). Buffon: Zeit, Veränderung und Geschichte. Hist. Philos. Life Sci. 12, 202-223: 204f.
84 Buffon, G.L.L. (1766). De la dégénération des animaux (Œuvres Philosophiques, Paris 1954, 394-413): 396.
85 a.a.O.: 399; vgl. Rheinberger (1990): 209.
86 Buffon (1766): 408.
87 Buffon, G.L.L. (1779). Les époques de la nature (Edition critique, Paris 1962).
88 Rheinberger (1990): 221.
89 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 80.
90 a.a.O.: I, 7.
91 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 37; Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 85.
92 Vgl. Wenzel, M. (1982). Goethe und Darwin. Goethes morphologische Schriften in ihrem wissenschaftshistorischen Kontext. Phil. Diss.; ders. (1983). Goethe und Darwin. Der Streit um Goethes Stellung zum Darwinismus in der Rezeptionsgeschichte der morphologischen Schriften. Goethe-Jahrbuch 100, 145-158; Schad, W. (2007). Goethe als Evolutionist. In: Pletil, D. & Schad, W. (Hg.). Naturwissenschaft heute im Ansatz Goethes. Ein Prager Symposion, 104-133.
93 Vgl. Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 27; 69; 242.
94 Vgl. Asma, T.S. (1996). Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science: 74.
95 Cuvier, G. (1817). Le règne animal, distribué après son organisation.
96 [Chambers, L.] (1844). Vestiges of the Natural History of Creation (10th ed.): 202.
97 Lamarck (1809): I, 55.
98 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: I, 146f.; vgl. Ospovat, D. (1978). Perfect adaptation and teleological explanation: approaches to the problem of the history of life in the mid-nineteenth century. Stud. Hist. Biol. 2, 33-56: 40.
99 Peirce, C.S. (1877). The fixation of belief. Pop. Sci. Month. 12, 1-15: 15 (CP 5.364).
100 Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: B 227.
101 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 75.
102 Lyell (1830-33): II, 56; vgl. Lyell, K. (ed.) (1881). Life, Letters, and Journals of Sir Charles Lyell: I, 467-469; Coleman, W. (1962). Lyell and the "reality" of species. Isis 53, 325-338; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 405.
103 Vgl. auch Ruse, M. (1975). Charles Darwin's theory of evolution: an analysis. J. Hist. Biol. 8, 219-241: 222f.
104 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 63.
105 Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. Biol. Philos. 11, 301-320: 303.
106 Weingarten, M. (1992). Organismuslehre und Evolutionstheorie: 36.
107 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Para-

digmawechsel in der Evolutionsbiologie: 35.

108 Gutmann, M. (1996). Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand: 33; Gutmann, M. & Weingarten, M. (1999). Gibt es eine Darwinsche Theorie? Überlegungen zur Rekonstruktion von Theorie-Typen. In: Brömer, R., Hoßfeld, U. & Rupke, N.A. (Hg.). Evolutionsbiologie von Darwin bis heute, 105-130: 121ff.; Gutmann, M. & Neumann-Held, E.M. (2000). The theory of organism and the culturalist foundation of biology. Theor. Biosci. 119, 276-317.

109 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: I, 3.

110 McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1982). Darwin und das Experiment. Dialektik 5, 27-43: 30.

111 Vgl. Lennox, J.G. (1991). Darwinian thought experiments: a function for just-so stories. In: Horowitz, T. & Massey, G.J. (eds.). Thought Experiments in Science and Philosophy, 223-246; ders. (2005). Darwin's methodological evolution. J. Hist. Biol. 38, 85-99.

112 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 150; 155.

113 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 23.

114 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 12ff.

115 McLaughlin & Rheinberger (1982): 40; vgl. dies. (1985). Darwin und der Begriff des Organismus. In: Bayertz, K. (Hg.). Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie (=Aufsätze und Reden der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft 35), 7-22.

116 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 194f.

117 Schimper, K.F. (1865). Gruß und Lebenszeichen für die zu Hannover versammelten Freunde und Mitstrebenden (Flugblatt), in: Kleine naturwissenschaftliche Schriften von Karl Friedrich Schimper nebst Mitteilungen über ihn; vgl. Sachs, J. (1875). Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860: 182.

118 Baer, K.E. von (1876). Ueber Darwins Lehre (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts. Zweiter Theil, 235-480): 480.

119 Hertwig, O. (1916). Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwin's Zufallstheorie: 658.

120 Driesch, H. (1893). Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft: 27; vgl. auch: Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 252.

121 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 294.

122 Vgl. Bowler, P.J. (1983). The Eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900; Junker, T. (1989). Darwinismus und Botanik. Rezeption, Kritik und theoretische Alternativen im Deutschland des 19. Jahrhunderts; Engels, E.-M. (Hg.) (1995). Die Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert; Junker, T. & Hoßfeld, U. (2001). Die Entdeckung der Evolution.

123 Baur, E. (1925). Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungsl. 37, 107-115.

124 Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1939). Genetik und Evolution. Z. indukt. Abst.- Vererbungsl. 76, 158-218.

125 Hartmann, M. (1933). Die methodologischen Grundlagen der Biologie (Gesammelte Vorträge und Aufsätze II. Stuttgart 1956, 54-72): 59.

126 Nietzsche, F. (1886-87). Fragment 7[9] (KSA 12, 295).

127 Nietzsche, F. (1886-87). Fragment 7[25] (KSA 12, 304).

128 Rolph, W.H. (1882). Biologische Probleme, zugleich als Versuch einer rationalen Ethik; vgl. Müller-Lauter, W. (1978). Der Organismus als innerer Kampf. Der Einfluss von Wilhelm Roux auf Friedrich Nietzsche. Nietzsch-Studien 7, 189-235: 222f.; Pfotenhauer, H. (1985). Die Kunst als Physiologie. Nietzsches ästhetische Theorie und literarische Produktion: 73.

129 Nietzsche, F. (1885-86). Fragment 2[68] (KSA 12, 92).

130 Nietzsche, F. (1888). Fragment 14[121] (KSA 13, 301); vgl. Hogh, A. (2000). Nietzsches Lebensbegriff. Versuch einer Rekonstruktion.

131 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (dt. Schöpferische Entwicklung, Jena 1912/21): 29.

132 a.a.O.: 32.

133 a.a.O.: 2.

134 Simmel, G. (1918). Lebensanschauung (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 220.

135 a.a.O. 224.

136 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 206.

137 ebd.

138 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 255.

139 Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 2, 275-330: 306f.

140 a.a.O.: 310.

141 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 284.

142 a.a.O.: 285.

143 Vgl. z.B. Nägeli, C. von (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 30; ders. (1884); Caullery, M. (1931). Le problème de l'évolution.

144 Vgl. Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 658.

145 Boveri, T. (1906). Die Organismen als historische Wesen: 22.

146 a.a.O.: 23.

147 Kaplan, R.W. (1978). Der Ursprung des Lebens: 51; vgl. 151.

148 Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung: 43.

149 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution?: 99.

150 Vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 25ff.

151 Yule, G.Y. (1902). Mendel's laws and their probable relations to intra-racial heredity. New Phytol. 1,193-207; 222–238: 234f.; vgl. Provine (1971): 81ff.

152 Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden (Braunschweig 1970): 52.
153 Vgl. Provine (1971): 64.
154 Nordenskiöld, E.N. (1921-24). Biologiens Historia (dt. Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 574.
155 Jordan, D.S. (1923). Evolution and Darwinism. Science 58, xiv.
156 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 22; vgl. Bowler, P.J. (1983). The Eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900.
157 Fisher, R.A. (1918). The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. Roy. Soc. Edinb. 52, 399-433.
158 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection; Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 83-110.
159 Fisher, R.A. (1929).The evolution of dominance; reply to Professor Sewall Wright. Amer. Nat. 63, 553-556: 554; Wright, S. (1929). The evolution of dominance. Comment on Dr. Fisher's reply. Amer. Nat. 63, 556-561: 559; ders. (1930). The genetical theory of natural selection. A review. J. Heredity 21, 349-356: 350.
160 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 52.
161 Fisher (1918): 402.
162 Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. Sixth Intern. Congr. Genet. 1, 356-366: 359.
163 Dobzhansky (1937): 11.
164 Huxley, J.S. (1936). Natural selection and evolutionary progress. Nature 138, 571-573; 603-605: 571; ders. (1942): 68.
165 Brandon, R. (1978). Evolution. Philos. Sci. 45, 96-109: 107.
166 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 400; vgl. 247.
167 Endler, J.A. (1986). Natural Selection in the Wild: 8.
168 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 4.
169 Fisher, R.A. (1936). [Discussion statement]. Proc. Roy. Soc. London B 121, 58-62: 58; vgl. Beurton, P. (1999). Was *ist* die Synthetische Theorie? In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950, 79-105: 100.
170 Walsh, D.M. (2010). Two neo-Darwinisms. Hist. Philos. Life Sci. 32, 317-340: 333.
171 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution; vgl. Hagedoorn, A.L. & Hagedoorn, A.C. (1921). On the Relative Value of the Processes Causing Evolution.
172 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species (5. Aufl.): 8; vgl. 6. Aufl. 1872: 6; 63; 106; 153.
173 Haldane (1932): 11-13.
174 Allen, G. (1885). Charles Darwin: 183; vgl. White, A.D. (1894). New chapters in the warfare of science. From creation to evolution, pt. III. Popular Science Monthly 45, 1-16: 14; J.A.T. (1904). [Rez. Jaekel, O. (1902). Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung]. Nature 69, 484; Conklin, E.G. (1908). The mechanism of heredity. Science 27, 89-99: 99.
175 Woods, E.B. (1907). Progress as a sociological concept. Amer. J. Sociol. 12, 779-821: 801; Caullery, M. (1916). The present state of the problem of evolution. Science 43, 547-559: 551.
176 Cook, O. F. (1901). A kinetic theory of evolution. Science 13, 969-978: 976.
177 Emerson, A.E. (1933). Review: Benson, S.B. (1933). Conceiling coloration among some desert rodents of the southwestern United States. Univ. Calif. Publ. Zool. 40, 1-70. Ecology 14, 407.
178 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 8; vgl. Mayr, E. (1959). Agassiz, Darwin, and evolution. Harv. Libr. Bull. 13, 165-194: 190.
179 Ludwig, W. (1938). Beitrag zur Frage nach den Ursachen der Evolution auf theoretischer und experimenteller Basis. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 182-193: 182; ders. (1940). Selektion und Stammesentwicklung. Naturwiss. 28, 689-705: 697; Reinig, W.F. (1939). Die Evolutionsmechanismen, erläutert an den Hummeln. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 170-206.
180 Weismann, A. (1876). Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 2. Über die letzten Ursachen der Transmutationen: 284; 330.
181 Schmid, R. (1883). The Theories of Darwin (Übers. G.A. Zimmermann): 209.
182 a.a.O.: 232; beide Zitate nicht im deutschen Original von 1876.
183 Spencer, H. (1864). The Principles of Biology, vol. 1: 409.
184 Doherty, H. (1864). Organic Philosophy; Or, Man`s True Place in Nature, 5 vols.: I, iii.
185 Leconte, J. (1877). On critical periods in the history of the earth, and their relation to evolution. Amer. Nat. 11, 540-557: 547; Packard, A.S. (1888). On certain factors of evolution. Amer. Nat. 22, 808-821.
186 Welby [Lady] (1891). An apparent paradox in mental evolution. J. Anthropol. Inst. Great Brit. Ireland 20, 304-329: 327; Welch, W.H. (1897). Adaptation in pathological processes. Science 5, 813-832: 816.
187 Schmalhausen, I.I. (1938). Integrierende Faktoren der Evolution. Die Natur, Nr. 6 (russ.); ders. (1946). Die Evolutionsfaktoren (russ.; engl.: Factors of Evolution. The Theory of Stabilizing Selection, 1949).
188 Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1939). Genetik und Evolution. Z. indukt. Abst.- Vererbungsl. 76, 158-218: 205; vgl. Junker, T. (2004). Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924 bis 1950: 268.
189 Ludwig (1940): 695.
190 Ludwig, W. (1943). Die Selektionstheorie. In: Heberer, G. (Hg.). Die Evolution der Organismen, 479-520: 485.
191 Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species: 10.
192 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution: 3-13.
193 a.a.O.: 13f.; vgl. 2. Aufl. 1954: 16.
194 Ludwig, W. (1950). Zur Theorie der Konkurrenz. Die

Annidation (Einnischung) als fünfter Evolutionsfaktor. In: Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie (Klatt-Festschrift; seit 1944 im Druck), 516-537: 516.
195 Ludwig (1950): 535.
196 ebd.; vgl. ders. (1948). Darwins Zuchtwahllehre in moderner Fassung (Aufs. Reden Senckenb. Naturf. Ges. 6): 27.
197 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 150.
198 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 317.
199 Cracraft, J. (1989). Species as entities of biological theory. In: Ruse, M. (ed.). What the Philosophy of Biology Is, 31-52: 47.
200 Vgl. Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 205.
201 Mahner, M. (1993). What is a species? A contribution to the never ending species debate in biology. J. Gen. Philos. Sci. 24, 103-126; ders. (1998). Warum es Evolution nur dann gibt, wenn Arten nicht evolvieren. Theor. Biosci. 117, 173-199.
202 Hull, D. (1978). A matter of individuality. Philos. Sci. 45, 335-360: 347.
203 Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution: 31; vgl. Mayr, E. (1949). Speciation and systematics. In: Jepsen, G.L., Mayr, E. & Simpson, G.G. (eds.). Genetics, Paleontology, and Evolution, 281-298; Burma, B.H. (1949). The species concept: a semantic review. Evolution 3, 369-373; Carter, G.S. (1951). Animal Evolution; Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life: 26.
204 Bunge, M. (1981). Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve. Behav. Brain Sci. 4, 284-285.
205 Huxley, J.S. (1936). Natural selection and evolutionary progress. Nature 138, 571-573; 603-605: 571; ders. (1942). Evolution: 68.
206 Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166: 158.
207 a.a.O.: 159.
208 Mayr, E. (2001). What Evolution Is: 286.
209 Vgl. Sober, E. (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties. Philos. Stud. 40, 147-176: 169.
210 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 109; vgl. Gayon, J. (1992). Darwin et l'après-Darwin. Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle (engl.: Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection, Cambridge 1998): 62f.
211 Edström, J.E. (1968). Masters, slaves and evolution. Nature 220, 1196-1198: 1198.
212 Williams, M.B. (1989). Evolvers are individuals: extension of the species as individuals claim. In: Ruse, M. (ed.). What the Philosophy of Biology Is. Essays Dedicated to David Hull, 301-308.
213 Lloyd, E.A. (1992). Unit of selection. In: Fox Keller, E. & Lloyd, E. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 334-340: 334; 337; dies. (2007). Units and levels of selection. In: Hull, D.L. & Ruse, M. (eds.). The Cambridge Companion to Philosophy, 44-65: 46.
214 Reydon, T.A.C. (2005). Species as Units of Generalization in Biological Science. A Philosophical Analysis: 13; 45.
215 Folwell, W.W. (1883). [Address]. Science 2, 227-228: 228.
216 Cope, E.C. (1883). The evidence for evolution in the history of the extinct mammalia. Science 2, 272-279: 277.
217 Cohen, N.W. (1984). The challenges of Darwinism and biblical criticism to American Judaism. Modern Judaism 4, 121-157: 124.
218 Cassirer, E. (1918/21). Kants Leben und Lehre: 379.
219 Valéry, P. (1900-45). Bios. Cahiers, Bd. XVI: 432.
220 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 261.
221 Bertalanffy, L. von (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 21; Ballauff, T. (1949). Das Problem des Lebendigen: 58; Heberer, G. (1960). Die Historizität als Wesenszug des Lebendigen. Philos. nat. 6, 145-152: 145.
222 Bertalanffy, L. von (1933). Modern Theories of Development: 175; Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought: 6.
223 Weiß, B. (1882). Das Leben Jesu, Bd. 1: VIII; 101 (nach DWB Arch.).
224 Paulsen, F. (1889). System der Ethik: 582 (nach DWB Arch.); vgl. 5. Aufl., Bd. 2: 240.
225 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 260.
226 a.a.O.: 252.
227 ebd.
228 a.a.O.: 617.
229 Haeckel, E. (1877). Ueber die heutige Entwickelungslehre im Verhältnisse zur Gesammtwissenschaft. Amtl. Ber. 50. Vers. Deutsch. Naturf. Ärzte 50, 14-22: 16.
230 a.a.O.: 15.
231 Rickert (1896-1902/1929): 261.
232 a.a.O.: 462.
233 a.a.O.: 463.
234 a.a.O.: 465.
235 Kroner, R. (1919). Das Problem der historischen Biologie: 34f.
236 a.a.O.: 29.
237 Delbrück, M. (1949). A physicist looks at biology (in: Blackburn, R.T. (ed.) (1966). Interrelations: The Biological and Physical Sciences, 117-129): 119.
238 Vgl. Boveri, T. (1906). Die Organismen als historische Wesen: 7; Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen: 166.
239 Wolff (1933): 166.
240 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 16.
241 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 33.
242 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: II, 11.
243 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 257.
244 Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: B 74.

245 Vgl. Mayr, E. (1983). The concept of finality in Darwin and after Darwin. Scientia 118, 97-117: 113.
246 Young, R. (1971). Darwin's metaphor: does nature select? Monist 55, 442-503: 451.
247 Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 260.
248 Nachweise für Tab. 67: Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 331; Spencer, H. (1862/1901). First Principles: 367 (§145); Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 24; Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics 1, 356-366: 359; Fisher, R.A. (1936). [Discussion statement]. Proc. Roy. Soc. London B 121, 58-62: 58; Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 11; Zimmermann, W. (1953). Evolution: 4; Lewontin, R. (1968). The concept of evolution. In: Sills, D.L. (ed.). International Encyclopedia of the Social Sciences, vol. 5, 202-210: 207; Timoféeff-Ressovsky, N.V., Voroncov, N.N. & Jablokov, A.V. (1969/75). Kurzer Grundriß der Evolutionstheorie (russ.; dt. Jena 1975): 17; Brandon, R. (1978). Evolution. Philos. Sci. 45, 96-109: 107; Futuyma, D.J. (1979/98). Evolutionary Biology: 4; Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype. The Gene as the Unit of Selection: 82; Gutmann, W.F. & Weingarten, M. (1988). Organismen als Konstrukte. Theoreme, die eine Eigenständigkeit der Biologie gegenüber der Physik sichern. Biologische Rundschau 26, 331-345: 339f.; Thompson, P. (1989). The Structure of Biological Theories: 10; Brandon, R. (1990). Adaptation and Environment: 5; Gray, R. (1992). Death of the gene: developmental systems strike back. In: Griffiths, P. (ed.). Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology, 165-209: 182; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 311; Mayr, E. (2001). What Evolution Is: 286; Pigliucci, M. & Kaplan, J. (2006). Making Sense of Evolution. The Conceptual Foundations of Evolutionary Biology: 70; Walsh, D.M. (2010). Two neo-Darwinisms. Hist. Philos. Life Sci. 32, 317-340: 333.
249 Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. Evolutionary Theory 1, 1-30; vgl. ders. (1974). Two modes of evolution. Nature 252, 298-300; ders. (1977). The red queen. Amer. Nat. 111, 809-810; Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 44f.; Maynard Smith, J. (1976). A comment on the red queen. Amer. Nat. 110, 325-330.
250 Vgl. Hull, D. (1974). Philosophy of Biological Science: 62.
251 Nachweise für Tab. 68: Baer, K.E. von (1828). Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere, Bd. 1: 153; Bronn, H.G. (1858). Morphologische Studien über Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere: 161; Spencer, H. (1862/1901). First Principles: 367; Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 112; Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt.: Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896): 4; Bernard, C. (1859). Leçons sur les propriétés physiologiques et les altérations pathologiques des liquides de l'organisme, Bd. 1: 9f.; Cope, E.D. (1896). The Primary Factors of Organic Evolution: 173f.; Depéret, C. (1907). Les transformations du monde animal (dt. Die Umbildung der Tierwelt, Stuttgart 1909): 180; Williston, S.W. (1914). Water Reptiles of the Past and Present: 20f.; vgl. Owen, R. (1843). Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals: 365; Bronn (1858): 161; Dollo, L. (1893). Les lois de l'évolution. Bull. Soc. Bel. Geol. Paleontol. 7, 164–166: 165.
252 Hull (1974): 82.
253 Teilhard de Chardin, P. (1955). Le phénomène humain (dt. Der Mensch im Kosmos, München 1981): 37.
254 Rensch, B. (1968). Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage: 113.
255 Gould, S.J. (1970). Dollo on Dollo's law: irreversibility and the status of evolutionary laws. J. Hist. Biol. 3, 189-212: 208f.
256 Spallanzani, L. (1787). Expériences pour servir à l'histoire de la generation des animaux et des plantes: 404.
257 Luhmann, N. (1997). Die Gesellschaft der Gesellschaft, 2 Bde.: I, 426.
258 Beatty, J. (1995). The evolutionary contingency thesis. In: Wolters, G. & Lennox, J. (eds.). Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences, 45-81: 46f.
259 Sober, E. (1997). Two outbreaks of lawlessness in recent philosophy of biology. Philos. Sci. 64, S458-S467: S467; vgl. ders. (1993). Philosophy of Biology: 71f.; Rosenberg, A. (2006). Darwinian Reductionism. Or, How to Stop Worrying and Love Molecular Biology: 147.
260 Sober, E. (2008). Fodor's *bubbe meise* against Darwinism. Mind & Language 23, 42-49: 45f.
261 Rosenberg (2006): 149f.; vgl. 156; ders. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science.
262 Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality: 171.
263 Dobzhansky, T. (1964). Biology, molecular and organismic. Amer. Zool. 4, 443-452: 449; vgl. ders. (1973). Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. Amer. Biol. Teach. 35, 125-129.
264 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 119.
265 a.a.O.: 121.
266 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 7; vgl. Griffiths, P.E. (2009). In what sense does 'nothing make sense except in the light of evolution'? Acta Biotheor. 57, 11-32.
267 Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 107.
268 a.a.O.: 18.
269 Weismann, A. (1884). Über Leben und Tod (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 123-190): 165.
270 Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166: 154.
271 Nachweise für Tab. 69: Goethe, J.W. von, Maximen und Reflexionen (Hamburger Ausgabe, Bd. 12, Nr. 608): 448; Spencer, H. (1867/99). The Principles of Biology, vol. 2: 4f.; Liebmann, O. (1899). Organische Natur und Teleologie. In: Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien. Zweites Heft, 230-275:

257; Bauch, B. (1911). Studien zur Phiolosophie der exakten Wissenschaften: 172f.; Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 16f.; Cassirer, E. (1918/21). Kants Leben und Lehre: 368; Haldane, J.S. (1931). The Philosophical Basis of Biology (dt. Berlin 1932): 9; Bertalanffy, L. von (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 59; Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1975). Autopoiesis: The organisation of living systems, its characterization and a model (dt. in: Maturana, H.R., Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, Braunschweig 1982, 157-169): 157; vgl. Maturana, H.R. (1970). Biology of cognition (dt. in: ebd., 32-80): 37; Spaemann, R. & Löw, R. (1981). Die Frage Wozu? Geschichte und Wiederentdeckung des teleologischen Denkens: 277; McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1985). Darwin und der Begriff des Organismus. In: Bayertz, K. (Hg.). Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie. (=Aufsätze und Reden der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft 35), 7-22: 17; Wicken, J.S. (1988). Thermodynamics, evolution, and emergence: ingredients for a new synthesis. In: Weber, B.H., Depew, D.J. & Smith, J.D. (eds.). Entropy, Information and Evolution: New Perspectives on Physical and Biological Evolution, 139-169: 140; 160; Rosen, R. (1991). Life Itself. A Comprehensive Inquiry Into the Nature, Origin, and Fabrication of Life: 254f.

272 Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung: 9.

273 a.a.O.: 10.

274 a.a.O.: 15.

275 a.a.O.: 47.

276 a.a.O.: 54.

277 Gutmann, W.F. & Bonik, K. (1981). Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen.

278 Manser, A.R. (1965). The concept of evolution. Philosophy 40, 18-34: 34.

279 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought: 160.

280 Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology: 148f.

281 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 135.

282 Brandon, R. (1981). A structural description of evolutionary theory. In: Asquith, P.D. & Giere, R.N. (eds.). Philosophy of Science Association 1980, vol. 2, 427-439: 432.

283 Popper, K.R. (1974). Darwinism as a metaphysical research programme. In: Schilpp, P.A. (ed.). The Philosophy of Karl Popper, vol. 1, 133-143: 134.

284 Schaffner, K.F. (1993). Discovery and Explanation in Biology and Medicine: 359.

285 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 70; kritisch dazu: Rosenberg, A. (1996). Sober's *Philosophy of Biology* and his philosophy of biology. Philos. Sci. 63, 452-464.

286 Sterelny, K. & Kitcher, P. (1988). The return of the gene. J. Philos. 85, 339-361: 345.

287 Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 64.

288 Sober, E. (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties. Philos. Stud. 40, 147-176: 166.

289 a.a.O.: 169.

290 a.a.O.: 174.

291 Rosenberg (1985): 216f.

292 Vgl. Hodge, M.J.S. (1987). Natural selection as a causal, empirical, and probabilistic theory. In: Krüger, L. et al. (eds.). The Probabilistic Revolution, vol. 2, 233-270: 245.

293 Williams, M.B. (1970). Deducing the consequences of evolution: a mathematical model. J. theor. Biol. 29, 343-385; vgl. dies. (1973). The logical status of the theory of natural selection and other evolutionary controversies. In: Bunge, M. (ed.). The Mehodological Unity of Science, 84-102.

294 Thompson, P. (1983). The structure of evolutionary theory: a semantic perspective. Stud. Hist. Philos. Sci. 14, 215-229; ders. (1989). The Structure of Biological Theories; Lloyd, E.A. (1984). A semantic approach to the structure of population genetics. Philos. Sci. 51, 242-264; dies. (1988). The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory.

295 Lloyd, E.A. (1989). A structural approach to defining units of selection. Philos. Sci. 56, 395-418; dies. (1988), 2. Aufl. 1994.

296 Vgl. Ereshefsky, M. (1991). The semantic approach to evolutionary theory. Biol. Philos. 6, 59-80; Krohs, U. (2005). Wissenschaftstheoretische Rekonstruktionen. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologe, 304-321.

297 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 290.

298 a.a.O.: 294.

299 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 646.

300 Brandon, R. (2008). Natural selection. Stanford Encyclopedia of Philosophy (online).

301 Vgl. Pennock, R.T. (ed.) (2001). Intelligent Design Creationism and its Critics; Kutschera, U. (Hg.) (2007). Kreationismus in Deutschland. Fakten und Analysen.

302 Nisbet, D.D. (1873). Darwinism. Baptist Quarterly 7, 204-227: 226; Gill, W.I. (1875). Evolution and Progress. An Exposition and Defence: 99; Gray, A. (1880). Natural Science and Religion: 89.

303 Anonymus (1825). Prospectus of a society for introducing and domesticating new breeds or varieties of animals. Philos. Mag. 66, 65-68: 65; vgl. auch schon (in anderer Bedeutung): Stephen, J. (1806). War in Disguise: xiii.

304 Jack, H. (1965). A recent attempt to prove god's existence. Philos. Phenomenol. Res. 25, 575-579: 578.

305 Vgl. Prigogine, I., Nicolis, G. & Babloyantz, A. (1972). Thermodynamics of evolution. Physics today 25, 23-28, 38-44; Wicken, J.S. (1980). A thermodynamic theory of evolution. J. theor. Biol. 87, 9-23; Wiley, E.O. & Brooks, D.R. (1982). Victims of history – a non-equilibrium approach to evolution. Syst. Zool. 31, 1-24; Brooks, D.R. & Wiley, E.O. (1986). Evolution as Entropy: Toward a Unified Theory of Biology; Wicken, J.S. (1987). Evolution, Thermodynamics, and Information: Extending the Darwinian Paradigm; Weber, B., Depew, D.J. & Smith, J.D. (eds.) (1988). Entropy, Information and Evolution: New Perspectives on Physical and Biological Evolution; Brooks, D.R., Collier, J., Maurer, B.A., Smith, J.D.H. & Wiley, E.O. (1989). Entropy and information in evolving biological systems. Biol. Philos. 4,

407-431.

306 Løvtrup, S. (1983). Victims of ambition: comments on the Wiley and Brooks approach to evolution. Syst. Zool. 32, 90-96; Berry, S. (1995). Entropy, irreversibility and evolution. J. theor. Biol. 175, 197-202.

307 Anonymus (1790). Medical news [Experiments of J. Gahagan]. Medical Commentaries 4, 375-399: 389.

308 Darwin, E. (1796). Zoonomia, or The Laws of Organic Life, vol. 2: 398.

309 Stuart-Glennie, J.S. (1873). In the Morningland or The law of the Origin and Transformation of Christianity: 109.

310 Fiske, J. (1874). Outlines of Cosmic Philosophy, Based on the Doctrine of Evolution, vol. 1: 433.

311 Abbott, H.C. de S. (1887). Comparative chemistry of higher and lower plants. Amer. Nat. 21, 719-730: 720.

312 Crookes, W. (1903). Modern views on matter: the realization of a dream. Science 17, 993-1003: 996.

313 Morris, C. (1882). Organic physics. Amer. Nat. 16, 470-483: 470.

314 Philiptschenko, J. (1927). Variabilität und Variation: 93.

315 Leavitt, R.G. (1909). A vegetative mutant, and the principle of homoeosis in plants. Botanical Gazette 47, 30-68: 67; vgl. 30.

316 Gates, R.R. (1911). The mutation theory. Amer. Nat. 45, 254-256: 256.

317 Stanley, S.M. (1982). Macroevolution and the fossil record. Evolution 36, 460-473: 471.

318 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution.

319 Vgl. Dietrich, M.R. (1992). Macromutation. In Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 194-201.

320 Schindewolf, O.H. (1936). Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese.

321 Goldschmidt, R. (1933). Some aspects of evolution. Science 78, 539-547; ders. (1940). The Material Basis of Evolution.

322 Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution; Rensch (1947).

323 Stanley, S.M. (1979). Macroevolution: 183; vgl. Raup, D.M. & Gould, S.J. (1974). Stochastic simulation and evolution of morphology – towards a nomothetic palaeontology. Syst. Zool. 23, 305-322.

324 Stanley (1979): 184.

325 Stanley (1979): 186; vgl. Levinton, J. (1988). Genetics, Paleontology, and Macroevolution.

326 Simpson (1944): 199; 206.

327 Eldredge, N. & Gould, S. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T. (ed.). Models in Paleobiology, 82-115; Gould, S. & Eldredge, N. (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. Paleobiol. 3, 115-151.

328 Rensch (1947): 1.

329 Smyth, N. (1916). The Meaning of Personal Life: 25.

330 Vgl. Reinheimer, H. (1913). Evolution by Co-operation. A Study in Bio-economics; ders. (1915). Symbiogenesis. The Universal Law of Progressive Evolution.

331 Reinheimer, H. (1920). Symbiosis. A Socio-Physiological Study of Evolution: 249.

332 Reinheimer, H. (1923). Compensation in nature. Psyche 3, 212-228: 213; vgl. 217.

333 Reinheimer, H. (1924). In vindication of symbiosis. Psyche 5, 154-173: 160; vgl. 154.

334 Reinheimer, H. (1930/31). Synthetic Biology and the Moral Universe: 24: vgl. 159.

335 Hardin, G.J. (1949). Biology. Its Human Implications (San Francisco 1951): 599; vgl. 2. Aufl. 1952: 558.

336 Mode, C.J. (1958). A mathematical model for the coevolution of obligate parasites and their hosts. Evolution 12, 158-165.

337 Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18, 586-608.

338 Whittaker, R.H. & Feeny, P.P. (1971). Allelochemics: chemical interactions between species. Science 171, 757-770: 759.

339 Westerby, H. (1902). The dual theory in harmony. Proc. Mus. Assoc. 29, 21-72: 21.

340 Patten, B.C. (1975). Ecosystem as a coevolutionary unit: a theme for teaching systems ecology. In: Innis, G.S. (ed.). New Directions in the Analysis of Ecological Systems Part 1, 1-8: 6.

341 Bateson, G. (1979). Mind and Nature: 227 (dt. Geist und Natur, Frankfurt/M. 1982: 274).

342 Ehrlich & Raven (1964): 606.

343 Sprengel, C.K. (1793). Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen: 3.

344 Müller, H. (1873). Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur; vgl. Schneckenburger, S. (2010). Hermann Müller und die Blütenbiologie. In: Münz, H. & Morkramer, M. (Hg.). Hermann Müller-Lippstadt (1829-1883). Naturforscher und Pädagoge, 70-97.

345 Brues, C.T. (1920). The selection of food-plants by insects, with special reference to lepidopterous larvae. Amer. Nat. 54, 313-332; ders. (1924). The specifity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. Amer. Nat. 58, 127-144.

346 Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment.

347 Brandon, R.N. & Antonovics, J. (1995). The coevolution of organism and environment. In: Wolters, G. & Lennox, J.G. (eds.). Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences. The Second Pittsburgh-Konstanz Colloquium in the Philosophy of Science, 211-232.

348 De Beer G. (1954). Archaeopteryx and evolution. Advancem. Sci. 42, 160-170: 163; ders. (1954). Archaeopteryx lithographica.

349 a.a.O.: 162.

350 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 598.

351 Lamarck, J.-B. de (1801). Système des animaux sans vertèbres: 17; vgl. 28.

352 Blyth, E. (1835). An attempt to classify the "varieties" of animals. Mag. Nat. Hist. 8, 40-53: 45.

353 Webb, P.B. & Berthelot, S. (1836). Histoire naturelle des Iles Canaries (engl.: Vegetation of the Canary Islands. In: Hooker, W.J. (ed). Companion to the Botanical Magazi-

ne 1, 332-344: 342).
354 Buch, L. von (1825). Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln: 132f.
355 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 350.
356 Vgl. Sulloway, F.J. (1979). Geographical isolation in Darwin's thinking: the vicissitude of a crucial idea. Stud. Hist. Biol. 3, 23-65.
357 Darwin, C. (1837). Notebook B: 155 (http://darwin-online.org.uk/).
358 Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844 (Works, vol. 10, London 1986): 32.
359 a.a.O.: 149; vgl. Kottler, M.J. (1978). Charles Darwin's biological species concept and theory of geographic speciation: the transmutation notebooks. Ann. Sci. 35, 275-297; Sulloway, F.J. (1979). Geographical isolation in Darwin's thinking: the vicissitude of a crucial idea. Stud. Hist. Biol. 3, 23-65.
360 Darwin, C. [1856-58]. Natural Selection (Charles Darwin's Natural Selection, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975): 254; vgl. ders. (1859/72). On the Origin of Species: 81.
361 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 104.
362 Wagner, M. (1868). Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen.
363 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 105; vgl. Vorzimmer, P. (1965). Darwin's ecology and its influence upon his theory. Isis 56, 148-155: 152.
364 Vgl. Darwin, F. (1887). The Life and Letters of Charles Darwin, 3 vols.: II, 335f.; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 564.
365 Gulick, J.T. (1872). Diversity of evolution under one set of external conditions. J. Linn. Soc. Zool. 11, 496-505: 498f.
366 Gulick, T. (1888). Divergent evolution through cumulative segregation. J. Linn. Soc. Zool. 20, 189-274: 200.
367 Gulick (1888); vgl. Lesch, J.E. (1975). The role of isolation in evolution: George J. Romanes and John T. Gulick. Isis 66, 483-503.
368 Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 17.
369 Četverikov, S.S. (1926). O nekotorych momentach evoljucionnogo processa s točki zrenija sovremennoj genetiki (engl.: On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. Proc. Amer. Philos. Soc. 105 (1961), 167-195): 180.
370 Dobzhansky, T. (1935). A critique of the species concept in biology. Philos. Sci. 2, 344-355: 349.
371 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 230; vgl. ders. (1937). Genetic nature of species differences. Amer. Nat. 74, 119-135.
372 Dobzhansky (1935): 349.
373 Strassen, O. zur (1915). Die Zweckmässigkeit. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 87-149: 137.
374 Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species: 247.
375 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 91.
376 Mayr, E. (1948). The bearing of the new systematics on genetical problems: the nature of species. Adv. Genet. 2, 205-237: 223f.; vgl. ders. (1969). The biological meaning of species. Biol. J. Linn. Soc. 1, 311-320: 316; ders. (1996). What is a species, and what is not? Philos. Sci. 63, 262-277: 264.
377 Mayr (1942): 237.
378 ebd.; vgl. ders. (1959). Isolation as an evolutionary factor. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 221-230.
379 Mayr, E. (1954). Change of genetic environment and evolution. In: Huxley, J., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (eds.). Evolution as a Process, 157-180.
380 Mayr, E. (1959). Isolation as an evolutionary factor. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 221-230; ders. (1963): 449f.
381 Vgl. z.B. Cicero, Epistulae ad familiares IX, 8, 2; XVI, 7, 1.
382 Godwin, F. (ca. 1633). The Man in the Moone or A Discourse of a Voyage thither. Domingo Gonsales. The Speedy Messenger (London 1638): 111; Browne, T. (1646). Pseudodoxia Epidemica: 223; Ray, J. (1691/1704). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 149.
383 Aristoteles, Hist. anim. 596b20ff.
384 Vgl. Edel, E. (1961-63). Zu den Inschriften auf den Jahreszeitenreliefs der „Weltenkammer" aus dem Sonnenheiligtum des Niuserre, 2 Teile. Nachr. Gött. Akad. Wiss. 1961/Nr. 8; 1963/Nr. 4 und 5.
385 Aristoteles, Hist. anim. 597b32ff.; vgl. auch Gamer-Wallert, I. (1970). Fische und Fischkulte im alten Ägypten.
386 Aristoteles, Hist. anim. 596b30.
387 Linné, C. von (1757). Migrationes avium (Amoenitates academicae, Bd. 4, Stockholm 1759, 565-600): 588.
388 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 358f.
389 a.a.O.: 385.
390 Vgl. Browne, J. (1983). The Secular Ark: 199f.
391 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 82.
392 Wagner, M. (1868). Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen: VII.
393 Wright, S. (1929). The evolution of dominance. Comment on Dr. Fisher's reply. Amer. Nat. 63, 556-561: 561; ders. (1930). The genetical theory of natural selection. A review. J. Heredity 21, 349-356: 354.
394 Wright (1929): 559.
395 Wright, S. (1929). Fisher's theory of dominance. American Naturalist 63, 274-279: 274.
396 Fisher, R.A. (1929).The evolution of dominance; reply to Professor Sewall Wright. Amer. Nat. 63, 553-556: 556.
397 Dobzhansky, T. (1937/41). Genetics and the Origin of Species: 332; vgl. 185; 332; Erickson, R.O. (1945). The *Clematis fremontii* Var. *Riehlii* population in the Ozarks. Annals of the Missouri Botanical Garden 32, 413-460: 414.
398 Ludwig, W. (1943). Die Selektionstheorie. In: Heberer, G. (Hg.). Die Evolution der Organismen, 479-520: 485.
399 Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. Sixth Intern. Congr. Genet. 1, 356-366: 360.
400 Beatty, J. (1984). Chance and natural selection. Philos. Sci. 51, 183-211.
401 Darwin (1859/72): 85.
402 Gulick, J.T. (1872). On the diversity of evolution un-

der one set of external conditions. Journal of the Linnean Society, Zoology 11, 496-505.

403 Gulick, J.T. (1889). Intensive segregation, or divergence through independent transformation. J. Linn. Soc. Zool. 23, 312-380: 337.

404 Weismann, A. (1902/04). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: II, 240.

405 Hagedoorn, A.L. & Hagedoorn, A.C. (1921). On the Relative Value of the Processes Causing Evolution.

406 Fisher, R.A. (1922). On the dominance ratio. Proc. Roy. Soc. Edinburgh 42, 321-341: 328.

407 Muller, H.J. (1918). Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors. Genetics 3, 422-499: 481; vgl. ders. (1940). Bearings of the 'Drosophila' work on systematics. In: Huxley, J.S. (ed.). The New Systematics, 185-268: 216.

408 Elton, C. (1927). Animal Ecology: 187.

409 Wright, S. (1922). The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea pigs. Bull. U.S. Dep. Agric. 1099 & 1121; vgl. Provine (1971): 161f.

410 Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. Genetics 16, 97-159: 106; vgl. Provine, W.B. (1986). Sewall Wright and Evolutionary Biology: 277ff.

411 Wright (1931): 151.

412 Huxley, J.S. (1940). Introductory: Towards the new systematics. In: ders. (ed.) The New Systematics (Oxford 1952), 1-46: 8; Fisher, R.A. & Ford, E.B. (1950). The "Sewall Wright effect". Heredity 4, 117-119.

413 Wright, S. (1931). Statistical theory of evolution. Journal of the American Statistical Association 26 (Suppl.), 201-208: 208.

414 Fisher & Ford (1950).

415 Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. Sixth Intern. Congr. Genet. 1, 356-366.

416 Wright, S. (1949). Adaptation and selection. In: Jepsen, G.L., Simpson, G.G. & Mayr, E. (eds.). Genetics, Paleontology, and Evolution, 365-389: 369.

417 Wright, S. (1955). Classification of the factors of evolution. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20, 16-24: 17-19.

418 Fisher, R.A. & Ford, E.B. (1947). The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula*. Heredity 1, 43-74.

419 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 204f.; vgl. Beatty, J. (1992). Random drift. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 273-281: 277f.

420 Bradie, M. & Gromko, M. (1981). The status of the principle of natural selection. Nature and System 3, 3-12: 8.

421 Dobzhansky, T. & Queal, M.I. (1938). Genic variation in populations of *Drosophila pseudoobscura* inhabiting isolated mountain ranges. Genetics 23, 463-484; Diver, C. (1940). The problem of closely related snails living in the same area. In: Huxley, J.S. (ed.). The New Systematics, 303-328; Wright, S. (1940). The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation. In: Huxley, J.S. (ed.). The New Systematics, 161-184.

422 Dobzhansky, T. (1943). Genetics of natural populations, IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 28, 162-186; Wright, S. & Dobzhansky, T. (1946). Genetics of natural populations, XII. Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 31, 125-150; Cain, A.J. & Sheppard, P.M. (1950). Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. Heredity 4, 275-294; dies. (1954). Natural selection in *Cepaea*. Genetics 39, 89-116; Clarke, C.A. (1961). Blood groups and diseases. Progr. Med. Gen. 1, 81-119; vgl. Beatty, J. (1987). Dobzhansky and drift: facts, values, and chance in evolutionary biology. In: Krüger, L. et al. (eds.). The Probabilistic Revolution, vol. 2; ders. (1992): 277.

423 Cain, A.J. (1951). So-called non-adaptive or neutral characters in evolution. Nature 168, 424; ders. (1951). Non-adaptive or neutral characters in evolution. Nature 168, 1049.

424 Lamotte, M. (1959). Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 65-84; Cavalli-Sforza, L.L. (1969). Genetic drift in an Italian population. Sci. Amer. 223(2), 26-33.

425 Mayr (1963): 204ff.; 534; Wright, S. (1959). [Discussion statement]. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 84.

426 Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. Lond. B 205, 581-598.

427 Vgl. Hodge, M.J.S. (1987). Law, cause, chance, adaptation and species in Darwinian theory in the 1830s, with a postscript on the 1930s. In: Heidelberger, M. et al. (eds.). Probability since 1800. Interdisciplinary Studies of Scientific Development (Report Wissenschaftsforschung 25), 287-329: 324.

428 Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 73.

429 Walsh, D.M., Lewens, T. & Ariew, A. (2002). The trials of life: natural selection and random drift. Philos. Sci. 69, 452-473: 458.

430 Vgl. Millstein, R.L. (2002). Are random drift and natural selection conceptually distinct? Biol. Philos. 17, 33-53.

431 Walsh, Lewens & Ariew (2002); Ariew, A. (2003). Ernst Mayr's 'ultimate/proximate' distinction reconsidered and reconstructed. Biol. Philos. 18, 553-565: 562f.

432 Walsh, Lewens & Ariew (2002): 466.

433 Pigliucci, M. & Kaplan, J. (2006). Making Sense of Evolution. The Conceptual Foundations of Evolutionary Biology: 33.

434 Vgl. z.B. Mayr, E. (1983). How to carry out the adaptationist program. Amer. Nat. 121, 324-334: 326.

435 Selander, R.K. (1985). Protein polymorphism and the genetic structure of natural populations of bacteria. In: Ohta, T. & Aoki, K. (eds.). Population Genetics and Molecular Evolution, 85-106: 87f.

436 Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution: 209; vgl. 124.

437 Whittaker, R.H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. Ecol. Monogr. 26, 1-80: 28.
438 Gerard, R.W., Kluckhohn, C. & Rapoport, A. (1956). Biological and cultural evolution. Behavioral Science 1, 6-34: 14.
439 Lewontin, R.C. & White, M.J.D. (1960). Interaction between inversion polymorphisms of two chromosome pairs in the grasshopper, *Moraba scurra*. Evolution 14, 116-129: 120.
440 Janet, M.A. (1896). Considérations mécaniques sur l'évolution et le problème des espèces. 3me Congrès International de Zoologie, 136-145; vgl. McCoy, J.W. (1979). The origin of the "adaptive landscape" concept. Amer. Nat. 113, 610-613.
441 Janet (1896): 138.
442 Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. Sixth Intern. Congr. Genet. 1, 356-366: 360.
443 Provine, W.B. (1986). Sewall Wright and Evolutionary Biology: 311.
444 Wright, S. (1978). The relation of livestock breeding to theories of evolution. J. Anim. Sci. 46,1192-1200: 1198; vgl. Provine (1986). 311
445 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species.
446 Vgl. Ruse, M. (1996). Are pictures really necessary? The case of Sewall Wright's "adaptive landscapes". In: Baigrie, B.S. (ed.). Picturing Knowledge. Historical and Philosophical Programs Concerning the Use of Art in Science, 303-337; Skipper, R.A. Jr. (2004). The heuristic role of Sewall Wright's 1932 adaptive landscape diagram. Philos. Sci. 71, 1176-1188; Pigliucci, M. & Kaplan, J. (2006). Making Sense of Evolution. The Conceptual Foundations of Evolutionary Biology: 179ff.
447 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 41-45; vgl. Frank, S.A. & Slatkin, M. (1992). Fisher's fundamental theorem of natural selection. Trends Ecol. Evol. 7, 92-95; Pigliucci & Kaplan (2006): 201f.
448 Kimura, M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level. Nature 217, 624-626.
449 Matsuda, G. (1976). Evolution of the primary structures of primate and other vertebrate hemoglobins. In: Goodman, M. & Tashian, R.E. (eds.). Molecular Anthropology. Genes and Proteins in the Evolutionary Ascent of the Primates, 223-237: 232; vgl. Tuomi, J. (1981). Structure and dynamics of Darwinian evolutionary theory. Syst. Zool. 30, 22-31: 28.
450 Ohta, T. (1973). Slightly deleterious mutant substitution in evolution. Nature 246, 96-98: 97.
451 Maruyama, T. & Kimura, M. (1974). Geographical uniformity of selectively neutral polymorphisms. Nature 249, 30-32: 30.
452 Vgl. Suárez, E. & Barahona, A. (1996). The experimental roots of the neutral theory of molecular evolution. Hist. Philos. Life Sci. 18, 55-81.
453 Kimura (1968); ders. (1983). The Neutral Theory of Molecular Evolution; ders. (1992). Neutralism. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 225-230.
454 Kimura, M. & Crow, J.F. (1964). The number of alleles that can be maintained in a finite population. Genetics 49, 725-738.
455 Vgl. Dietrich, M.R. (1994). The origins of the neutral theory of molecular evolution. J. Hist. Biol. 27, 21-59.
456 Kimura, M. (1989). The neutral theory of molecular evolution and the world view of the neutralists. Genome 31, 24-31; ders. (1992): 230.
457 Kimura (1992): 228.
458 Sved, J.A., Reed, T.E. & Bodmer, W.F. (1967). The number of balanced polymorphisms that can be maintained in a natural population. Genetics 55, 469-481; King, J.L. (1967). Continuously distributed factors affecting fitness. Genetics 55, 483-492; Milkman, R.D. (1967). Heterosis as a major cause of heterozygosity in nature. Genetics 55, 493-495; Maynard Smith, J. (1968). "Haldane's dilemma" and the rate of evolution. Nature 219, 1114-1116.
459 Maynard Smith, J. (1978). Opimization theory in evolution. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9, 31-56.
460 King, J.L. & Jukes, T.H. (1969). Non-Darwinian evolution. Science 164, 788-798.
461 Lewontin, R.C. & Hubby, J.L. (1966). A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations, II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 54, 595-609.
462 Kimura, M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level. Nature 217, 624-626; ders. (1983). The Neutral Theory of Molecular Evolution.
463 Vgl. z.B. Koehn, R.K. (1969). Esterase heterogeneity: dynamics of polymorphism. Science 163, 943-944.
464 Richmond, R.C. (1970). Non-Darwinian evolution: a critique. Nature 225, 1025-1028.
465 Thoday, J.M. (1975). Non-Darwinian "evolution" and biological progress. Nature 255, 675-677.
466 Schmalhausen, I.I. (1958). Grundlagen des Evolutionsprozesses vom kybernetischen Standpunkt. Probl. Kybern. 4 (1964), 151-188.
467 Kilian, H. (1971). Das enteignete Bewusstsein. Zur dialektischen Sozialpsychologie: 24.
468 Roszak, T. (1975). Unfinished Animal. The Aquarian Frontier and the Evolution of Consciousness: 100.
469 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution: 6.
470 Wuketits, F.M. (1978). Wissenschaftstheoretische Probleme der modernen Biologie: 149f.; vgl. Riedl, R. (1977). A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena. Quart. Rev. Biol. 52, 351-370.
471 Vgl. Wagner, G.P. & Laubichler, M.D. (2004). Rupert Riedl and the re-synthesis of evolutionary and developmental biology: body plans and evolvability. J. Exper. Zool. B Mol. Dev. Evol. 302, 92-102.
472 Regelmann, J.-P. (1982). Historische und funktionelle Biologie: Die Unzulänglichkeit einer Systemtheorie der Evolution. Acta Biotheor. 31, 205-235; vgl. Wagner, G.P. (1983). On the necessity of a systems theory of evolution and its population biologic foundation: comments on Dr. Regelmann's article. Acta Biotheor. 32, 223-226.
473 Frazzetta, T.H. (1975). Complex adaptations in evol-

ving populations; Layzer, D. (1978). A macroscopic approach to population genetics. J. theor. Biol. 73, 769-788; Wagner, G.P. (1985). Über die populationsgenetischen Grundlagen einer Systemtheorie der Evolution. In: Ott, J.A., Wagner, G.P. & Wuketits, F.M. (Hg.). Evolution, Ordnung und Erkenntnis, 97-111.

474 Rechenberg, I. (1973). Evolutionsstrategie. Optimierung technischer Systeme nach Prinzipien der biologischen Evolution.

475 Schmidt, F. (1985). Grundlagen der kybernetischen Evolution – eine neue Evolutionstheorie; ders. (1988). Grundlagen der Theorie der kybernetischen Evolution. In: ders. (Hg.). Neodarwinistische oder kybernetische Evolution, 46-57.

Literatur

Fothergill, P.G. (1952). Historical Aspects of Organic Evolution.

Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse.

Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. (eds.) (1959). Forerunners of Darwin: 1745-1859.

Briegel, M. (1963). Evolution. Geschichte eines Fremdworts im Deutschen. Phil. Diss., Freiburg/Br.

Günther, K. (1967). Zur Geschichte der Abstammungslehre (Mit einer Erörterung von Vor- und Nebenfragen). In: Heberer, G. (Hg.). Die Evolution der Organismen, Bd. 1, 3-60.

Ruse, M. (1979). The Darwinian Revolution. Science Red in Tooth and Claw.

Mayr, E. & Provine, W.B. (eds.) (1980). The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology.

Altner, G. (Hg.) (1981). Der Darwinismus. Geschichte einer Theorie.

Bowler, P.J. (1984/2009). Evolution. The History of an Idea.

Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie.

Mayr, E. (1991). One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought.

Hodge, M.J.S. (1991). Origins and Species. A Study of the Historical Sources of Darwinism and the Contexts of Some other Accounts of Organic Diversity from Plato and Aristotle on.

Young, D. (1992/2007). The Discovery of Evolution.

Gayon, J. (1992). Darwin et l'après-Darwin. Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle (engl.: Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection, Cambridge 1998).

Tort, P. (ed.) (1996). Dictionnaire de darwinisme et de l'évolution, 3 Bde.

Junker, T. & Hoßfeld, U. (2001). Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte.

Pagel, M. (ed.) (2002). Encyclopedia of Evolution, 2 vols.

Sarasin, P. & Sommer, M. (Hg.) (2010). Evolution. Ein interdisziplinäres Handbuch.

Evolutionsbiologie

Die wissenschaftliche Erforschung des Ablaufs der Evolution und seiner Mechanismen bildet das Thema der Evolutionsbiologie. Die Bezeichnung ›Evolutionsbiologie‹ (engl. »evolutionary biology«) wird seit den 1870er Jahren verwendet (Mivart 1874: »the apparent conflict between Evolutionary Biology and Christian dogma«).[1] Das Wort verbreitet sich jedoch erst Ende der 1950er Jahre: E.O. Wilson kündigt 1958 einen Kurs an der Harvard-Universität unter diesem Titel für das nächste Jahr an.[2] E. Mayr unterscheidet 1961 zwischen *evolutionärer Biologie* und *funktionaler Biologie*.[3] Als Titel einer Serie von Sammelbänden, die anfangs von T. Dobzhansky mitherausgegeben werden, erscheint der Ausdruck seit 1967 (»Evolutionary Biology«).[4] Auch das von D. Futuyma in erster Auflage 1979 veröffentlichte und international am weitesten verbreitete Lehrbuch des Feldes trägt diese Bezeichnung als Titel.[5]

Alternative Bezeichnungen

Neben ›Evolutionsbiologie‹ sind die älteren von E. Haeckel 1866 bzw. 1868 eingeführten Bezeichnungen ***Deszendenzlehre***[6], ***Entwicklungslehre***[7] und ***Abstammungslehre***[8] bis in die Gegenwart in Gebrauch. Auch der Ausdruck ***Evolutionslehre*** (Carus 1872: »Anhänger der Evolutionslehre«[9] als Übersetzung zu Darwins »evolutionists«[10]; vgl. Hooker 1881: »doctrine of evolution«[11]) wird weitgehend bedeutungsgleich verwendet; bis in die 1860er Jahre steht er allerdings in erster Linie im embryologischer Kontext[12] (↑Entwicklung). Im deutschsprachigen Raum ist es bis in die ersten Jahre des 20. Jahrhunderts verbreitet, den Ausdruck ›Evolutionslehre‹ in einem allgemeinen Sinn zu verwenden und mit Positionen aus der Philosophiegeschichte von der Antike bis zur Gegenwart (v.a. Heraklit, Schelling und Hegel) zu verbinden.[13] Bei F. Harms heißt es 1868 in dieser Allgemeinheit: »Nach der Evolutionslehre ist demnach die Materie kein Sein, sondern nur ein Schein, ein blosses Produkt. Die Materie ist nicht, sondern sie wird nur beständig«.[14] Noch R. Eucken bezieht ›Evolutionslehre‹ 1904 eher auf Hegel als auf Darwin.[15] Erst wenig später wird die »Evolutionslehre Darwins«[16] eine feststehende Formel und taucht im 20. Jahrhundert vielfach auf[17].

Teildisziplin oder Theorie?

Eine offene Frage ist es, ob es sich bei dem Rahmen, in dem die wissenschaftliche Beschäftigung mit der Evolution stattfindet, überhaupt um eine wissenschaftliche (Teil-)Disziplin und nicht nur eine einzelne Theorie handelt. Deutlich wird die zweite Ansicht an der weiten Verbreitung der Termini ***Deszendenztheorie*** – ein Wort, das schon 1860 in der ersten deutschen Übersetzung von Darwins Hauptwerk erscheint[18] und erst später ins Englische übernommen wird[19] –, ***Entwicklungstheorie*** (Haeckel 1863)[20] und ***Evolutionstheorie***[21] (engl. Spencer 1852: »theory of evolution«[22] oder Sanderson 1912: »evolutionary theory«[23]; franz. »théorie des évolutions« von Serres schon 1827 formuliert[24], allerdings bezieht er sie sowohl auf die individuelle Transformation eines Organismus als auch auf die Phylogenese). ›Evolutionstheorie‹ bildet den in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts dominierenden Namen für die Sache.[25] – Ebenso wie ›Evolution‹ ist aber auch ›Evolutionstheorie‹ bis zum Ende des 19. Jahrhunderts ein Ausdruck, der stärker mit embryologischen Ansätzen als mit Theorien zur Transformation von Arten verbunden ist. Im Kontext der Embryologie erscheint ›Evolutionstheorie‹ seit Ende des 18. Jahrhunderts (Blumenbach 1791).[26]

Die Evolutionsbiologie ist die Teildisziplin der Biologie, die sich der Evolution, ihrem Verlauf sowie ihren Ursachen und Mechanismen widmet.

Evolutionstheorie (Spencer 1852) *540*
Darwinismus (Huxley 1860) *544*
Deszendenztheorie (Bronn 1860) *540*
Entwicklungstheorie (Haeckel 1863) *540*
Abstammungslehre (Haeckel 1866) *540*
Deszendenzlehre (Haeckel 1866) *540*
Entwicklungslehre (Haeckel 1868) *540*
Evolutionslehre (Carus 1872) *540*
Evolutionsbiologie (Mivart 1874) *540*
Neodarwinismus (Butler 1880) *546*
Synthetische Theorie der Evolution (Bateson 1913) *547*
evolutionäre Synthese (Huxley 1943) *547*
synthetischer Darwinismus (Szyfman 1982) *548*

Begründung durch Darwin und Wallace

Der Gedanke des genealogischen Zusammenhangs von Organismen verschiedener Arten wird zwar bereits seit Mitte des 18. Jahrhunderts vielfach formuliert (↑Evolution; Phylogenese); die eigentliche wissenschaftliche Begründung durch die Entwicklung der Selektionstheorie erfährt die Evolutionsbiologie aber erst durch die Aufsätze von C. Darwin und A.R. Wallace aus dem Jahr 1858, und insbesondere durch Darwins Hauptwerk ›On the Origin of Species‹ aus dem folgenden Jahr. Die Etablierung der Evolutionsbiologie im Sinne eines gemeinschaftlich getragenen Forschungsprogramms erfolgt bis etwa 1880. Die Gründe für den Erfolg des Ansatzes liegen einerseits

in der flexiblen Struktur der verwendeten Modelle, die Anschluss an verschiedene Richtungen ermöglichen, andererseits in dem vollständigen Fehlen eines alternativen Rahmens, der die empirischen Daten auch nur annähernd ähnlich überzeugend deuten könnte. Hinzu kommt ein wissenschaftspolitisch kluges Agieren der frühen Proponenten der Evolutionsbiologie, die diese nicht als eine dogmatische Theorie präsentieren, und denen es gelingt, ihre Gegner wissenschaftlich zu isolieren.[27]

»Historische Naturwissenschaft«

Eine eigenständige methodische Position räumt Haeckel 1877 der Evolutionsbiologie ein, insofern er sie und die auf ihr aufbauenden Zweige der Biologie als *historische Naturwissenschaft* bestimmt: Aufgrund der Komplexität und des historischen Charakters der Gegenstände müsse in der Biologie, »an die Stelle der exacten mathematisch-physikalischen die historische, die geschichtlich-philosophische Methode« treten.[28] Gerade ein wissenschaftliches Verständnis der organischen Formen und Prozesse sei allein durch die Perspektive der »Entwickelungsgeschichte« zu gewinnen, so Haeckel. Als historische Wissenschaft wird die Biologie in ihren entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen damit von der Physik methodologisch unterschieden. Der alte »Ehrentitel« der »Natur-Geschichte«, den insbesondere die systematische Zoologie und Botanik seit langem führen, komme durch die evolutionsbiologische Fundierung ihnen erst jetzt zu Recht zu.[29]

Die Einschätzung, dass mit der Evolutionsbiologie ein neuer Typ von Naturwissenschaft begründet ist, wird von manchen Biologen am Ende des 19. Jahrhunderts geteilt. Es gibt aber auch kritische Stimmen, insbesondere aus wissenschaftstheoretisch-methodologischer Richtung (↑Evolution). So plädiert der Neukantianer H. Rickert für eine scharfe Unterscheidung zwischen einer historischen und einer naturwissenschaftlichen Betrachtung: »Unter logischen Gesichtspunkten müssen wir [...] zwischen historischer und naturwissenschaftlicher Biologie so unterscheiden, daß die eine den einmaligen Entwicklungsgang der Lebewesen individualisierend, die andere das biologische Material überhaupt generalisierend behandelt«.[30] Die historische Methode fällt danach also eigentlich aus der naturwissenschaftlichen Biologie heraus, weil die Methode der Naturwissenschaften auf das Aufstellen und Untersuchen von Gesetzen verpflichtet ist. Die Aufgabe der Biologie als Naturwissenschaft sei es, »Gesetze zu finden, nach denen sich das Leben aller Organismen bewegt, oder wenigstens Begriffe zu bilden, die gelten sollen, wo überhaupt Organismen vorkommen«.[31] Etwas inkonsequent nennt Rickert die »stammesgeschichtliche Biologie« aber später auch eine »historische oder individualisierende Naturwissenschaft«.[32]

Diese letztere Perspektive bleibt die für Biologie im 20. Jahrhundert prägende Einstellung: Die »stammesgeschichtliche« historische Analyse bildet einen zentralen Ansatzpunkt der Biologie und verankert sich in nahezu allen biologischen Beschreibungen und Argumentationen, zumindest als ein durchgehend relevanter Aspekt.

Methode der »narrativen Erklärungen«

Die Thematisierung des historischen Charakters der Lebewesen – ihrer »Historizität« (↑Evolution) – hat in der Evolutionsbiologie dazu Anlass gegeben, eine besondere Erklärungsart für diesen Bereich der Biologie anzunehmen. Es ist die Rede von »genetischen«, »historischen« oder »narrativen« Erklärungen. T.A. Goudge ist 1958 der Meinung, »narrative Erklärungen« hätten einen nicht-nomologischen Charakter, könnten also erfolgen, ohne den Verweis auf ein Gesetz zu enthalten, und sie seien daher auch nicht für Vorhersagen geeignet.[33] Die narrativen Elemente, die die Evolutionsbiologie v.a. in der Rekonstruktion der Stammesgeschichte enthält, können in dieser Sicht Erklärungsstatus erlangen, insofern sie die Besonderheit einer Struktur aus der Entstehung aus Vorläuferstrukturen und einer Sukzession solcher Strukturen deuten.

Als ein wesentliches Element der Logik historischer Analysen kann mit M. White ein *zentrales Subjekt* (»central subject«) angenommen werden, das in seiner zeitlichen Entwicklung betrachtet wird.[34] In der Evolutionsbiologie bestehen die zentralen Subjekte in der Regel nicht in Organismen, weil diese nur die Durchgangsstationen der evolutionären Veränderungen sind. Vielmehr sind es besondere Strukturen oder Merkmale, deren Veränderungen im Verlauf einer Abstammungslinie untersucht werden und die damit den Status der »zentralen Subjekte« erhalten.

Problematisch und viel diskutiert ist die Behauptung, in historischen Erklärungen liege nur eine Verknüpfung von einmaligen Ereignissen vor, und ihre Verbindung hätte daher einen erzählenden Charakter. Denn die Erzählung einer Geschichte, wie es war oder wie es gewesen sein könnte, (»likely story«) kann kaum den Status einer Erklärung beanspruchen. In ihrer Systematisierung des evolutionären Geschehens liefern Biologen aber oft tatsächlich mehr als Erzählungen; zumindest implizit enthalten ihre Erklärungen Gesetze, die in den Hintergrundannahmen der Erklärung verborgen sein können. Insbesondere

der populationsgenetische Rahmen der Evolutionstheorie liefert die Basis für solche Gesetze. Eine Erklärung besteht also darin, den Einzelfall im Rahmen eines allgemeinen biologischen Modells, z.B. eines populationsbiologischen Modells, zu behandeln. Für den Fall der Sichelzellenanämie sind die evolutionstheoretischen Erklärungen mittels populationsgenetischer Gesetze (v.a. das Hardy-Weinberg-Gesetz) genau ausgeführt worden.[35] Durch die Referenz auf Gesetze sind die evolutionstheoretischen Erklärungen aber nicht mehr prinzipiell von den Erklärungen anderer Wissenschaften unterschieden; auch sie folgen dem *covering law*-Modell. Was die evolutionstheoretischen Erklärungen allein so außergewöhnlich macht, ist die oft unvollständige Datenbasis, auf der sie gegründet sind (Schaffner 1993: »data-deficient«[36]). Nicht die logische Struktur, sondern die Komplexität des Gegenstandes unterscheidet also die evolutionstheoretischen Erklärungen von anderen Erklärungen kausaler Prozesse.

Nach W. Gallie besteht eine Erklärung in den historischen Wissenschaften oft allein in der Angabe eines zeitlich vorhergehenden notwendigen Ereignisses für ein anderes. Gallie erläutert das Modell einer historischen Erklärung dieser Art anhand eines Beispiels, das bereits Darwin gibt[37]: Giraffen existieren heute so wie wir sie kennen, weil sie Vorfahren hatten, die sich in bestimmter Weise verhielten, weil sie z.B. die Blätter hoher Bäume als Nahrung nutzten. Die Anwesenheit der Vorfahren mit einem bestimmten Verhalten ist eine notwendige Bedingung für die Existenz der Nachfahren.[38] Aus notwendigen Bedingungen kann aber nach dem Standardmodell für Erklärungen nicht auf das Explanandum (die Existenz von Giraffen) geschlossen werden. Nicht notwendige, sondern hinreichende Bedingungen sind Voraussetzungen für eine normale Erklärung und Voraussage. Würde allein eine notwendige Bedingung zur Erklärung ausreichen, könnte z.B. auch die Entstehung der ersten Säugetiere vor 200 Millionen Jahren oder die Entstehung des Lebens auf der Erde vor einigen Milliarden Jahren als Erklärung für die Anwesenheit von Giraffen angegeben werden. M. Ruse schlägt daher vor, nicht eine einzelne notwendige Bedingung, sondern einen Satz mehrerer solcher Bedingungen, die sich zusammen einer hinreichenden Bedingung nähern, als Modell für eine historische Erklärung zu verstehen.[39] Soll die so genannte historische Erklärung weiterhin den Status einer Erklärung haben, kann sie jedenfalls auf die Angabe einer hinreichenden Bedingung (oder zumindest eine Annäherung daran) nicht verzichten.

Nicht ganz befriedigend ist es auch, mit M. Scriven davon auszugehen, die Evolutionstheorie liefere zwar befriedigende *Erklärungen* der Vergangenheit, ermögliche aber keine *Prognosen* über die Zukunft.[40] Als Gründe für den geringen prognostischen Wert der Evolutionstheorie gelten vielfach Erscheinungen der Emergenz und die wechselseitige Abhängigkeit des adaptiven Wertes unterschiedlicher Merkmale (der Teile eines Organismus untereinander oder der Teile eines Organismus im Verhältnis zu den Teilen anderer Organismen). Diese Interaktionseffekte bedingen aber gleichfalls, dass die Evolutionstheorie auch zur Erklärung vergangener Entwicklungen nur bedingt in der Lage ist. Die Eigenart eines historischen Prozesses wie dem der Evolution ändert nichts an der prinzipiellen Symmetrie von Erklärung und Vorhersage.[41] Wenn also keine Vorhersagen getroffen werden können, dann sind auch die Erklärungen unbefriedigend.

»Familie zusammenhängender Modelle«

Meist wird die Evolutionstheorie nicht als eine einzelne Theorie dargestellt. Wegen ihrer Zusammensetzung aus verschiedenen Theorien und locker miteinander verbundenen Modellen (Beckner 1959: »a family of related models«[42]) bildet sie eher ein Forschungsprogramm, das sich in einer biologischen Teildisziplin, der Evolutionsbiologie, entfaltet. Schwierigkeiten der Vereinheitlichung macht bis in die Gegenwart die Beschreibung ihrer Gegenstände auf zwei Ebenen oder in zwei »Zustandsräumen«, des genotypischen und des phänotypischen Zustandsraums (↑Genotyp/Phänotyp: Abb. 191). Die Verteilung ist häufig derart, dass in einer Aussage zu Evolutionsprozessen die Ursachen der Evolution auf phänotypischer Ebene (als »Anpassung« oder »Fitness« von Organismen), die Wirkungen dagegen auf genotypischer Ebene (als Änderung von »Genfrequenzen«) angegeben werden.[43] Ein wesentlicher Teil der Evolutionsbiologie besteht darin, die Interaktion zwischen diesen zwei Ebenen mittels Transformationsgesetzen zu beschreiben und zu erklären.[44] In der Regel – besonders im Rahmen der semantischen Wissenschaftstheorie – wird die Evolutionstheorie dabei nicht als eine axiomatisch strukturierte Theorie mit einer hierarchischen Ordnung präsentiert, sondern als eine Menge miteinander verbundener Modelle.[45]

Als »Modell« wird dabei eine außersprachliche, abstrakte mathematische Struktur verstanden, die zu dem Phänomen, das es beschreibt, in einem Verhältnis der Isomorphie steht. Die in dem Modell formulierten Gesetze spezifizieren zunächst allein die Struktur des Modells und beschreiben nicht die realen Phänomene. Eine Erklärung besteht erst im zweiten Schritt der Feststellung einer »Isomorphie«

zwischen dem realen Phänomen und dem Modell. Weil die Modelle nicht in einem hierarchischen und axiomatischen Verhältnis zueinander stehen, sondern für spezifische Teilbereiche angegeben werden können, ermöglichen sie eine flexible Anpassung an eine Theorie, die viele nebeneinander stehende Aspekte vereint und auch vorläufige Annahmen enthält.[46]

Bereits in ihrer Frühphase ist die Evolutionsbiologie durch ein flexibles Nebeneinander von mehreren Paradigmen und Theorieansätzen gekennzeichnet: Zu den zentralen Bestandteilen gehören die Lehre der genealogischen Verwandtschaft der Organismen (↑Phylogenese) und die Selektionstheorie (↑Selektion). Weil die verschiedenen Paradigmen aber flexibel miteinander verbunden und in unterschiedlicher Kombination vertreten werden, erscheint die Evolutionsbiologie seit ihrem Anfang nicht als eine einheitliche, geschlossene Theorie, sondern als ein Bündel nebeneinander bestehender Methoden, Fragestellungen und Argumentationsmuster.

Innere Struktur und Wirkung nach außen

Als der theoretisch zentrale Teil der Evolutionsbiologie gilt die Selektionstheorie (↑Selektion). Im Gegensatz zu der Vorstellung des genealogischen Zusammenhangs der Organismen setzt sich dieser Teil von Darwins Theorie erst im 20. Jahrhundert durch. Selbst die Fürsprecher Darwins im 19. Jahrhundert stehen der Selektionstheorie häufig skeptisch gegenüber und stellen der Vorstellung eines kontinuierlichen und zumindest in Teilen zufälligen Wandels das Bild einer sprunghaften (»saltationistischen«) und gerichteten (»orthogenetischen«) Evolution entgegen, in dem der Selektion im Wesentlichen die Rolle einer negativen, ausmerzenden Kraft, nicht aber eines die Entwicklung leitenden Faktors zugeschrieben wird.[47] Auch auf die Forschung in zentralen biologischen Feldern, v.a. die Physiologie, hat die Evolutionstheorie zunächst geringen Einfluss. T.H. Huxley, der Darwins Theorie öffentlich verteidigt, verwendet sie oft nur als rhetorisches Mittel, um öffentliche Gelder für die biologische Forschung einzuwerben – in seiner eigenen Forschung spielt die Theorie Darwins dagegen nur eine untergeordnete Rolle, und gerade in Bezug auf den Mechanismus der Selektion ist er sehr skeptisch.[48] Auch in der akademischen Landschaft hinterlässt die Evolutionstheorie zunächst wenig Spuren im Hinblick auf die Gründung von neuen Lehrstühlen, wissenschaftlichen Vereinigungen oder Fachzeitschriften (die Zeitschrift ›Evolution‹ wird erst 1947 gegründet, fast ein Jahrhundert nach der Veröffentlichung von Darwins Hauptwerk). Die bestehenden Forschungstraditionen bleiben durch die Evolutionstheorie vielfach weitgehend unverändert (so die Physiologie) oder erfahren lediglich eine Modifikation, aber keine grundsätzliche Änderung (die Morphologie).

Mutationstheorie (de Vries 1901)
Neue Arten entstehen durch plötzliche und ungerichtete Entwicklungssprünge (Mutationen).

Symbiogenese (Merežkovskij 1910)
Gleichberechtigt neben dem Faktor der Konkurrenz bildet die Symbiose ein zentrales Prinzip des Lebens und seiner Veränderung in der Evolution.

Alt-Darwinismus (Plate 1913)
Die Evolution beruht auf der Kombination verschiedener Faktoren, unter ihnen der darwinsche Faktor der Selektion, lamarckistische Elemente der Vererbung erworbener Eigenschaften und orthogenetische Kräfte der gerichteten Veränderung.

Idealistische Morphologie (Naef 1919)
Die Morphologie liefert die Grundlage für eine Einteilung der Organismen in Typen, die in der Evolution verändert wurden; die Typeneinteilung geht der Rekonstruktion der Phylogenese methodisch und zeitlich voraus, und nicht umgekehrt.

Orthogenese (Berg 1922)
Die Veränderung der Merkmale von Organismen verläuft in bestimmten Bahnen, die durch innere und äußere Faktoren determiniert sind.

Wissenschaftlicher Kreationismus (Kleinschmidt 1925)
Die Organismen sind auf nicht natürliche Weise entstanden und lassen sich typologisch in Arten im Sinne von integrierten, stabilen Systemen (»Formenkreisen«) ordnen.

Biosphärentheorie (Vernadskij 1926)
Organismen sind nicht passiv an ihre Umwelt angepasst, sondern haben in der Erdgeschichte aktiv die Erdkruste mit geformt.

Neo-Lamarckismus (Böker 1935)
Die evolutionäre Veränderung von Organismen erfolgt durch Änderungen seiner »anatomischen Konstruktion«, die vererbt wird.

Saltationismus (Schindewolf 1944)
Neue Merkmalskombinationen (Baupläne) entstehen in der Evolution spontan und unvermittelt aufgrund von Groß- oder Makromutationen, so dass sich die Stammesgeschichte einer Gruppe in charakteristische Phasen, der Bildung, Konstanz und Auflösung von Typen (Typogenese, Typostase, Typolyse) einteilen lässt.

Tab. 72. Alternative Evolutionstheorien aus der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts (in Anlehnung an Levit, G.S., Meister, K. & Hoßfeld, U. (2005). Alternative Evolutionstheorien. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 262-281).

Um die Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert wird eine ganze Reihe von »alternativen Evolutionstheorien« vorgeschlagen.[49] Das Spektrum der Positionen reicht von einer allgemeinen Ablehnung der darwinschen Evolutionstheorie bis hin zu Modifikationen im Detail und das Postulat zusätzlicher Mechanismen der Evolution (vgl. Tab. 72).[50]

Allgemein akzeptiert wird die Selektionstheorie erst durch die populationsgenetische Modellierung von Evolutionsprozessen als Änderungen von Genfrequenzen in einer Population (↑Evolution). Die populationsgenetische Betrachtung der Evolution etabliert sich seit den 1920er Jahren (↑Population) – erst seit dieser Zeit kann daher die Evolutionsbiologie als theoretisch fundiert betrachtet werden.[51] Das »Populationsdenken« als methodische Grundlage der Evolutionstheorie verdrängt seitdem nachhaltig die ältere um Individuen und Typen zentrierte Perspektive (↑Population).

Periodisierung der Geschichte

Eine Periodisierung der Geschichte der Evolutionsbiologie in vier Phasen schlägt E. Mayr vor: Die erste Phase von 1859 (dem Erscheinen von Darwins Hauptwerk) bis etwa 1895 ist durch Diskussionen um mögliche Begründungen der Evolution überhaupt und phylogenetische Rekonstruktionen gekennzeichnet. Die zweite Phase vom Ende des 19. Jahrhunderts bis zur Mitte der 1930er Jahre wird bestimmt durch grundlegende Kontroversen um die Mechanismen und die Art der Evolution (kontinuierlicher oder sprunghafter Verlauf der Evolution, weiche oder harte Vererbung, Antrieb der Evolution durch Mutation oder durch Selektion). In der dritten Phase von etwa 1936 bis in die 60er Jahre vollzieht sich die Formulierung der Synthetischen Theorie; im Mittelpunkt stehen die Konzepte der Population und der Evolution als Genfrequenzänderung. Die vierte Phase schließt sich daran an und ist wesentlich durch die disziplinäre Diversifizierung der Evolutionsbiologie gekennzeichnet: Zu eigenständigen Forschungsfeldern entwickeln sich z.B. die evolutionäre Ökologie, die evolutionäre Ethologie und die molekulare Evolutionsforschung. Darauf aufbauend lässt sich eine verfeinerte und erweiterte Periodisierung in elf Phasen für die letzten 200 Jahre entwickeln (vgl. Tab. 73).

Zentrale Integrationstheorie der Biologie

Die Evolutionsbiologie gilt allgemein als eine zentrale integrierende Teildisziplin der Biologie. In ähnlicher Weise wie die Zellenlehre in struktureller Hinsicht hat sie seit dem 19. Jahrhundert wesentlichen Anteil an der theoretischen und konzeptionellen Vereinigung der traditionell getrennten biologischen Subdisziplinen, etwa der Botanik und Zoologie (↑Biologie). Im 20. Jahrhundert folgt darüberhinaus auch die Zusammenführung der traditionell primär naturhistorisch orientierten Richtungen (wie der ↑Ökologie, ↑Ethologie oder ↑Biogeografie) mit den experimentell arbeitenden Laborwissenschaften (wie der ↑Physiologie, ↑Genetik und ↑Entwicklungsbiologie) ausgehend von evolutionsbiologischen Konzepten (s.u.: »Synthetische Theorie«). In vielen Fällen liefert die Evolutionsbiologie den deskriptiven Teilen der anderen Subdisziplinen eine theoretisch fundierte und Erklärungen ermöglichende Basis.[52]

Spätestens seit den 1980er Jahren treten neben die Evolutionsbiologie aber auch andere integrierende Ansätze. Ausgangspunkt dafür ist die rasante Entwicklung neuer experimenteller Techniken und die Verfestigung der systemtheoretischen Perspektive auf die Lebensprozesse (»Systembiologie«; ↑Ganzheit). Die eigentliche Integration der Biologie leistet immer weniger die Untersuchung der Entstehung und des genealogischen Zusammenhangs der Organismen und immer mehr die systemtheoretische Perspektive der materiellen Organisation der Lebensfunktionen, die sich auf labortechnische Verfahren stützt.

Darwinismus

Schon die Auffassungen des Großvaters von Charles Darwin, Erasmus Darwin, sind als ›Darwinismus‹ bezeichnet worden.[53] Für C. Darwins Theorie zur Evolution gebraucht T.H. Huxley dieses Wort, zunächst 1860 anonym[54], dann 1864 unter seinem Namen[55]. Auch im Deutschen ist bereits in den 1860er Jahren vom ›Darwinismus‹ die Rede, zuerst in einer Rezension bei W. Keferstein[56], dann bei Haeckel für »die Selections-Theorie« (als Spezifikation des ↑»Lamarckismus« im Sinne der »Descendenz-Theorie«)[57] und schließlich in einem Buchtitel bei K.B. Heller[58]. Populär wird das Schlagwort durch A.R. Wallaces Werk ›Darwinism‹ (1889). Im Gegensatz zu Haeckels Wortgebrauch ist es am Ende des 19. Jahrhunderts v.a. in den öffentlichen Debatten verbreitet, unter ›Darwinismus‹ jede Form der Deszendenzlehre zu verstehen. In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird der Ausdruck dagegen stärker mit der Selektionstheorie verknüpft.

Was genau unter Darwinismus zu verstehen ist, bleibt bis in die Gegenwart umstritten.[59] Es wird meist nicht eine wissenschaftliche Theorie darunter verstanden, sondern die (unberechtigte) Ausweitung der Evolutionstheorie auf außerbiologische Gegen-

Zeitraum	Schlagworte	Hauptvertreter und Hauptwerke
1809-1858	Evolution als Höherentwicklung nach dem Modell der Individualentwicklung	J.B. de Lamarck (1809). *Philosophie zoologique*
1859-1882	Evolution durch Natürliche Selektion und andere (lamarckistische) Faktoren	C. Darwin (1859). *On the Origin of Species* A.R. Wallace (1889). *Darwinism*
1883-1899	Neodarwinismus: »Allmacht der Naturzüchtung«, Ablehnung der Vererbung erworbener Eigenschaften	A. Weismann (1883). *Über die Vererbung*
1900-1917	Vereinigung von Evolutionstheorie und Vererbungstheorie: Ablehnung der mischenden Vererbung, Bedeutung selbst kleiner Selektionsdrücke	G.Y. Yule (1902). *Mendel's laws and their probable relations to intra-racial heredity* R.C. Punnett (1915). *Mimicry in Butterflies*
1918-1936	Populationsgenetik: Evolution als Genfrequenzänderung; genetische Drift als zusätzlicher Faktor (Wright)	R.A. Fisher (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection* S. Wright (1931). *Evolution in Mendelian populations* Haldane, J.B.S. (1932). *The Causes of Evolution*
1937-1953	Synthetische Theorie der Evolution: »Populationsdenken«, Modelle der Artbildung, Makroevolution	T. Dobzhansky (1937). *Genetics and the Origin of Species* E. Mayr (1942). *Systematics and the Origin of Species* J. Huxley (1942). *Evolution. The Modern Synthesis* B. Rensch (1947). *Neuere Probleme der Abstammungslehre* G.L. Stebbins (1950). *Variation and Evolution in Plants* G.G. Simpson (1953). *The Major Features of Evolution*
1954-1963	Erhärtung der Synthese; Diskussionen um genetische Drift	E. Mayr (1963). *Animal Species and Evolution*
1964-1975	Selektionsmodelle des Sozialverhaltens: »Soziobiologie«, Konzept der Genselektion	W.D. Hamilton (1964). *The genetical evolution of social behaviour* G.C. Williams (1966). *Adaptation and Natural Selection* E.O. Wilson (1975). *Sociobiology*
1976-1984	Rehabilitierung der Gruppenselektion, Konzeptionelle Reifung	D.S.Wilson (1980). *The Natural Selection of Populations and Communities* E. Sober (1984). *The Nature of Selection*
1985-2000	Integration des Organismuskonzepts: Einheit des Individuums Symbiogenese	S. Oyama (1985). *The Ontogeny of Information* L. Buss (1987). *The Evolution of Individuality* L. Margulis & M. McMenamin (eds.) (1993). *Concepts of Symbiogenesis*
2001-	Entwicklungs-Darwinismus, »Evo-Devo«	S. Oyama, P. Griffiths & R. Gray (eds.) (2001). *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution* R. Amundson (2005). *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought. Roots of Evo-Devo* M. Pigliucci & G. Müller (2010). *Evolution. The Extended Synthesis*

Tab. 73. Elf Phasen in der Entwicklung der Evolutionstheorie in den letzten 200 Jahren.

stände, v.a. auf den Bereich der menschlichen Kultur (im Sinne des so genannten *Sozialdarwinismus*). Als ›darwinistisch‹ in diesem Sinne gilt die Verteidigung einer liberalen Wirtschafts- und Sozialordnung, die eine Beförderung des Gemeinwohls durch das Gewinnstreben des Einzelnen bewirkt sieht (gemäß

Mandevilles Formel der »private vices, public benefits«[60]; ↑Sozialverhalten).

Nicht alle als ›Darwinisten‹ bekannte Biologen folgen allerdings der ideologischen Doktrin des Darwinismus in diesem Sinne. Der bekannteste Darwinist in Deutschland im 19. Jahrhundert, E. Haeckel, setzt sich beispielsweise politisch weniger für Liberalisierung als für staatliche Regulierung ein.[61] Der wissenschaftliche und der ideologische Darwinismus gehen also oft nicht Hand in Hand, sondern widersprechen sich in manchen Punkten sogar: So steht der wissenschaftliche Darwinismus der Vorstellung des ↑Fortschritts skeptisch gegenüber, die aber doch zum Wesen des ideologischen Darwinismus gehört.[62]

Neodarwinismus

Als ›Neodarwinismus‹ wird seit den 1880er Jahren die Version der Evolutionstheorie bezeichnet, die sich gegen die Integration von lamarckistischen Elementen wendet. Als erster gebraucht wohl S. Butler den Ausdruck im Jahr 1880. Er verwendet ihn zu dieser Zeit zur Bezeichnung von C. Darwins Version der Evolutionstheorie im Gegensatz zu der Version von dessen Großvater; letztere erläutert Butler dabei mit Hilfe lamarckistischer Theoriestücke (»I may predict with some certainty that before long we shall find the original Darwinism of Dr. Erasmus Darwin […] generally accepted instead of the neo-Darwinism of to-day, and that the variations whose accumulation results in species will be recognised as due to the wants and endeavours of the living forms in which they appear, instead of being ascribed to chance, or, in other words, to unknown causes, as by Mr. Charles Darwin's system«).[63] Später bezieht Butler den Begriff auf verschiedene Stadien in der Entwicklung des Denkens von C. Darwin (1887: »The distinction between Darwinism and Neo-Darwinism is generally believed to lie in the adoption of a theory of natural selection by the younger Darwin and its non-adoption by the elder«[64]). 1887 verbindet Butler den Ausdruck explizit mit einer Ablehnung des Lamarckismus (»For years he [G. Allen] was one of the foremost apostles of Neo-Darwinism, and any who said a good word for Lamarck were told that this was the ›kind of mystical nonsense‹ from which Mr. Allen ›had hoped Mr. Darwin had for ever saved us‹«[65]).

In dieser letzteren Bedeutung wird der Ausdruck in den späten 1880er Jahren von anderen Autoren übernommen (Lankester 1889: »neo-Darwinism«: »neo-Darwinians reject Lamarckism altogether«).[66] G.J. Romanes nennt 1893 diejenigen Biologen ›Neodarwinisten‹ (»Neo-Darwinians«), für die die Selektion den einzigen Evolutionsfaktor darstellt[67]; insbesondere verbindet Romanes den Begriff mit einer Ablehnung von besonderen Mechanismen der evolutionären Veränderung im Falle von monotypischer Evolution (»›neo-Darwinism‹ is the Darwinism which fails to distinguish between […] the *transmutation* of a specific type in a single line of change, and the *differentiation* of a specific type in two or more lines of change«[68]). In der einschlägigen Verwendung ist mit ›Neodarwinismus‹ der Verzicht auf alle Theorieelemente verbunden, die die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften enthalten. Weil Ende des 19. Jahrhunderts v.a. A. Weismann eine solche Sicht vertritt, wird die Theorie auch *Weismannismus* (»Weismannism«) genannt.[69] Weismann formuliert seinen Standpunkt 1893 unter dem Schlagwort *Allmacht der Naturzüchtung*.[70]

Im 20. Jahrhundert wird unter ›Neodarwinismus‹ meist die Verbindung der klassischen darwinschen Theorie mit der Populationsgenetik verstanden; der Ausdruck ist dann weitgehend synonym mit ›Synthetischer Theorie‹, der zufolge neben der Selektion durchaus andere Evolutionsfaktoren von Bedeutung sind.[71]

Gegen den Ausdruck ›Neodarwinismus‹ wird eingewandt, dass für Darwin in erster Linie das unterschiedliche Überleben von Organismen der für die Evolution relevante Faktor sei; für die populationstheoretische Fundierung der Evolutionstheorie sei aber nicht diese »darwinsche Selektion« ausschlaggebend, sondern die »nicht-darwinsche Selektion« (↑Selektion) aufgrund differenzieller Reproduktion.[72]

Andererseits kann in diesem Unterschied gerade ein wesentlicher Aspekt der Innovation des Neodarwinismus im Vergleich zum Darwinismus gesehen werden. D.M. Walsh unterscheidet 2010 zwei Neodarwinismen, von denen der eine für das 20. und der zweite für das beginnende 21. Jahrhundert kennzeichnend seien.[73] Im Neodarwinismus des 20. Jahrhunderts stünden die *Gene* im Zentrum der Analysen: Evolutionärer Wandel werde durch die differenzielle Weitergabe von Genen, den eigentlichen Agenten der Evolution und langfristig stabilen *Replikatoren* (↑Selektion), erklärt. Für den Neodarwinismus des beginnenden 21. Jahrhunderts, den *Entwicklungs-Darwinismus* (»Developmental Darwinism«) rücke dagegen der Organismus erneut ins Zentrum der Erklärungen: Evolutionärer Wandel werde ausgehend von Organismen als *Entwicklungssystemen* erklärt (↑Entwicklung). Aufgrund der Plastizität dieser Systeme könne ein adaptiver Wandel auch ohne Veränderungen auf genetischer Ebene beginnen; erst

in einem zweiten Schritt folge in vielen Fällen die Ebene der Gene nach (West Eberhard 2005: »genes are probably more often followers than leaders in evolutionary change«[74]). ›Evolution‹ wird damit auch nicht mehr als Genfrequenzänderung wie in der Replikatortheorie definiert, sondern als Änderung in der Form von Organismen, die sich nicht notwendig in der genetischen Ebene manifestiert (↑Evolution: Tab. 67). Dieser Entwicklungs-Darwinismus ist insofern näher an Darwins ursprünglicher Theorie, als er von Organismen als den entscheidenden Agenten der Evolution ausgeht: So wie Darwin den evolutionären Wandel durch einen Wettstreit der Individuen ums Überleben (»struggle for existence«) beschreibt, so setzt der Entwicklungs-Darwinismus an Organismen als plastischen Systemen an und erklärt darüber hinaus Veränderungen auf Populationsebene durch die Aggregation von Ereignissen, die sich auf der Ebene der Individuen befinden: »Natural selection is caused by differential survival and reproduction and not the other way round. Just as Darwin told us, natural selection is the consequence of organisms struggling for existence«[75] (↑Selektion).

Synthetische Theorie

Als Synthese wird die populationstheoretische Begründung der Evolutionstheorie bereits von den theoretischen Biologen der ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts empfunden. Der Ausdruck ***synthetische Theorie der Evolution*** geht dabei wohl auf den Genetiker W. Bateson zurück, der 1913 fordert, eine solche Theorie habe die genetischen (allerdings noch nicht die populationsgenetischen) Mechanismen der Variation und Vererbung zu berücksichtigen (»To construct a true synthetic theory of Evolution it was necessary that variation and heredity instead of being merely postulated as axioms should be minutely examined as phenomena«).[76] S.S. Četverikov spricht 1926 von einer synthetischen Formulierung der evolutionären Prozesse (»synthetic formulation of the evolutionary process«[77]), und der sowjetische Politiker N.I. Bucharin sieht eine »synthetische Evolutionstheorie« durch die Integration der Gesetzmäßigkeiten der Vererbung und Variabilität in das Prinzip der Selektion gegeben[78]. Zu allgemeiner Verbreitung kommt die Rede von der Evolutionstheorie als einer Synthese durch J. Huxleys Buch ›Evolution: The Modern Synthesis‹ (1942). Bei Huxley begründet die Integration der mendelschen Genetik in die Evolutionstheorie den synthetischen Charakter der Theorie.[79] Er sieht die Biologie allgemein in einer Periode der Synthese (»period of synthesis«). Der Ausdruck *Synthetische Theorie* (»synthetic theory«) erscheint in der englischsprachigen Literatur in den frühen 1940er Jahren[80]; G.G. Simpson spricht 1947 von der *neuen synthetischen Theorie der Evolution* (»the new synthetic theory of evolution«).[81]

Später verbreitet sich besonders die Formulierung ***evolutionäre Synthese***, die J. Huxley 1943 einführt (»Comparative anatomy, entomology, natural history and ecology, classification, palaeontology, genetics and cytology, the study of behaviour – all these and many more are now meeting and illuminating each other in the new evolutionary synthesis«).[82] Allerdings wird dieser Ausdruck auch bereits auf die Theorie C. Darwins im 19. Jahrhundert bezogen (Schmidt 1945).[83]

Es hat sich bis heute kein einheitlicher Titel zur Bezeichnung der modernen Theorie der Evolution etabliert.[84] Es wird meist entweder von dem ›(Neo-)darwinismus‹ oder von der ›Synthetischen (Evolutions-)Theorie‹ gesprochen. Von verschiedenen Autoren wird der Ausdruck ›Synthetische Theorie‹ bevorzugt, z.T. deswegen, um Anklänge an sozialdarwinistische Vorstellungen, die mit der Rede von ›Neodarwinismus‹ verbunden sein können, zu vermeiden.[85]

Fraglich ist allerdings, worin genau die Synthese besteht, die von der Synthetischen Theorie geleistet wird. Wichtige Entwicklungen und Theorieelemente, die die Synthetische Theorie ermöglicht haben, sind: die Anerkennung der gleichen Mechanismen für die intra- und transspezifische Evolution, die Betonung der Population als zentrale Einheit der Evolution und die überragende Bedeutung der Selektion als Evolutionsfaktor. Zunächst stellt sich diese Theorie allerdings weniger als Synthese, sondern vielmehr als ein Ausschluss bestimmter Ansätze und eine Spezifikation der darwinschen Theorie dar. Ausgeschlossen werden mit dieser Theorie einerseits lamarckistische Elemente, die von einer Vererbung erworbener Eigenschaften ausgehen und denen noch Darwin viel Beachtung in seiner Theorie schenkt (↑Lamarckismus), und andererseits orthogenetische Ansätze, denen zufolge der Evolutionsprozess einen richtungsgebenden Faktor enthält (↑Fortschritt). Dass die moderne Evolutionstheorie aber trotz dieser Spezifizierung gegenüber Darwins Theorie eine Synthese darstellt, kann im Wesentlichen durch ihre Integration von zwei Themenkomplexen begründet werden, die Darwin nur in Ansätzen berücksichtigte. Der eine betrifft die Genetik, der andere die Populationsbiologie – zusammen also die Populationsgenetik. Die Fortschritte in der Genetik betreffen v.a. die Anerkennung der mendelschen Annahme, dass es isolierte Faktoren sind, die von einer Generation

zur nächsten weitergegeben werden und damit sowohl der Vererbung als auch der Variation (Mutation) zugrunde liegen. Empirische Untersuchungen zu ↑Mutationen in natürlichen Populationen zu Beginn des 20. Jahrhunderts zeigen, dass diese häufig kleine Veränderungen betreffen und kontinuierliche Variationen bedingen können. Auch Prozesse der Artbildung werden durch die Summierung von Mutationen innerhalb einer Population vorstellbar. Angesichts der schroffen Konfrontation von mendelscher Genetik und darwinscher Selektionstheorie zu Beginn des Jahrhunderts (↑Evolution) bedeutet es einen erheblichen Syntheseschritt, für die kontinuierliche Variation von Merkmalen innerhalb von Populationen und für die diskontinuierliche Variation, die zwischen Arten festzustellen ist, den gleichen Mechanismus anzunehmen.[86] Mit der Fokussierung auf Gene und die Änderung ihrer Häufigkeit in einer Population als Grundlage der Evolution wird der Begriff der *Genfrequenz* zu einem zentralen Konzept der Synthetischen Theorie (↑Evolution).

Neben diesen Fragen der Vererbung und Mutation ist es aber v.a. der Populationsbegriff, der bei Darwin unterentwickelt bleibt. Darwin geht in seinen Argumentationen und in der Wahl seiner von Malthus bzw. Spencer übernommenen Metapher des *struggle for existence* bzw. *survival of the fittest* davon aus, dass es das Überleben des Individuums ist, das in der Evolution von entscheidender Wichtigkeit für den Artenwandel ist. Darwin betont zwar ausdrücklich, dass der *struggle* nicht allein das Leben der Individuen, sondern auch ihren Erfolg in der Reproduktion betrifft[87] – der Wettstreit der Individuen um ein längeres Leben bildet aber doch zumindest immer eine zentrale Komponente seiner Theorie der Konkurrenz. Erst die populationstheoretischen Ansätze der an mathematischen Modellen orientierten Biologen der 1920er und 30er Jahre machen deutlich, dass es nicht das Überleben der einzelnen miteinander konkurrierenden Organismen, sondern ihre differenzielle Reproduktion ist, die maßgeblich den Lauf der Evolution bestimmt. Die Population wird damit als die entscheidende Einheit erkannt, in der die Selektion wirksam wird. Vereinigt sind in der Synthetischen Theorie damit das Selektionsdenken Darwins und das Populationsdenken Fishers, Haldanes und Wrights.

Heute kann die Evolutionstheorie auch insofern als synthetisch begriffen werden, als sie eine Integration der verschiedensten biologischen Teilwissenschaften ermöglicht (s.o.). Sie stellt eine Rahmentheorie dar, die in so heterogenen Feldern wie Physiologie, Taxonomie, Biogeografie, Paläontologie, Ökologie und Ethologie einen einheitlichen Bezugspunkt stiftet. Ihre synthetische Kraft hat die Evolutionstheorie dabei bereits vor der Entwicklung der »Synthetischen Theorie« entfaltet: Eine Reihe von Phänomenen werden erst vor dem Hintergrund von Darwins Theorie verständlich, z.B. die enkaptische Hierarchie der Taxonomie der Lebewesen (↑Systematik), das Muster der geografische Verteilung der Organismen (↑Biogeografie), die Befunde der komparativen ↑Anatomie und die Übereinstimmung der Organismen in ihrem Feinbau der ↑Zellen und ↑Gene.[88]

In Abgrenzung von dem Neodarwinismus im Verständnis Weismanns kann die Variante der Evolutionstheorie, die zwischen 1930 und 1950 ausformuliert wird, ***synthetischer Darwinismus*** genannt werden.[89] Für diese Theorie sind eine genetische und populationstheoretische Grundlage sowie eine systematische Theorie der Speziation durch geografische Isolation kennzeichnend. Den Ausdruck ›synthetischer Darwinismus‹ verwendet L. Szyfman 1982 im Französischen (»darwinisme synthétique«), um damit im Anschluss an G.G. Simpson die Evolutionstheorie unter dem Einfluss der Arbeiten von J.B.S. Haldane, J. Huxley, T. Dobzhansky, E. Mayr und G.G. Simpson zu bezeichnen.[90] Im Englischen ist die Formulierung (»synthetic Darwinism«) selten.[91]

Nicht nur verschiedene Theorieströnge der Biologie, auch verschiedene praktische Zugänge zur Evolution werden durch die Synthetische Theorie miteinander vereinigt. Insbesondere leistet sie eine Annäherung zwischen den naturhistorisch orientierten Biologen, die Populationen von Arten in der freien Natur untersuchen, und den im Wesentlichen im Labor arbeitenden Genetikern. Während die »Naturhistoriker« unter den Biologen die graduellen Übergänge zwischen den Individuen in einer Population betonen (und damit den »Biometrikern« nahe stehen; ↑Evolution), sind die Genetiker, die sich in der Tradition Mendels verstehen, anfangs von der Sprunghaftigkeit der Änderungen überzeugt. Indem die Annahme diskreter genetischer Merkmale als in der Theorie vereinbar mit dem zu beobachtenden graduellen Übergang zwischen Individuen nachgewiesen wird, kann also auch eine Annäherung der praktischen Kulturen der Biologie erfolgen. Besonders E. Mayr betont die Vereinigung der in ihren Forschungsmethoden und -traditionen unterschiedenen Ansätze der »genetischen« Laborbiologie und »naturalistischen« Freilandbiologie durch die Synthetische Theorie. Vereinigt sind in der Evolutionstheorie damit die (proximaten) Fragen nach der molekularen Grundlage der Vererbung und Variation auf der einen Seite und die (ultimaten) Fragen der Anpassung und des Artenwandels auf der anderen Seite (↑Funktion).[92]

Konkreten Ausdruck findet die Synthese durch die Zusammenarbeit von Theoretikern, Genetikern und Freilandbiologen seit den 1930er Jahren (z.B. von Wright mit Dobzhansky in den USA und von Fisher und Ford in England).[93] Die neue Evolutionsbiologie der synthetischen Theorie besteht also in der Verbindung unterschiedlicher Untersuchungsmethoden durch die »gewissermaßen zugleich das Genetiklabor ins Feld hinaus und Wildpopulationen ins Genetiklabor hineingetragen wurden« (Weber 2010).[94]

Für Mayr ist die Evolutionstheorie »die größte vereinheitlichende Theorie der Biologie« (»the greatest unifying theory in biology«[95]). Prägnant bringt T. Dobzhansky diese integrative Leistung der Evolutionstheorie durch sein berühmtes Diktum zum Ausdruck, nachdem nichts in der Biologie Sinne mache, außer im Lichte der Evolution (»nothing makes sense in biology except in the light of evolution«[96]). In den unterschiedlichsten Feldern der Biologie sind Erklärungen bereits insofern direkt auf die Evolutionstheorie bezogen, als mit dem Modell der Selektion für die Verbreitung von Merkmalen argumentiert wird.[97]

Als theoretischer »Kern« der Synthetischen Theorie gilt die Populationsgenetik.[98] Zentral ist dieser Teil der Synthetischen Theorie v.a., weil in seinem Rahmen die Selektionstheorie präzise formuliert werden kann. In vielen Erklärungen von biologischen Mustern, z.B. in der Biogeografie, kommen populationsgenetische Modelle direkt zum Einsatz.[99] Neben diesen Modellen enthält die Synthese aber auch zahlreiche weitere theoretische Annahmen und induktive Verallgemeinerungen, z.B. über die genetische Basis der Variation und die kausale Rolle der Isolation bei der Artbildung.[100] In welcher Form die Rekonstruktion der Theorie allerdings am besten erfolgt, ist umstritten. Der Vorschlag, die mendelschen Gesetze als »Axiome« der Evolutionstheorie zu setzen[101], erscheint unangemessen, weil diese Gesetze selbst als das Produkt der Evolution interpretierbar sind und eine Evolutionstheorie auch unabhängig von ihnen formulierbar ist[102]. Viele Aspekte der Evolution – so z.B. die langfristigen Prozesse der Veränderung – lassen sich außerdem im Rahmen der Populationsgenetik nicht ausdrücken. Ein vollständiges Bild der Evolution kann also nur durch die Ergänzung der populationsgenetischen Modelle durch andere erreicht werden.

In Bezug auf die Frage, wer die Protagonisten der Formulierung der Synthetischen Theorie waren, weichen die Einschätzungen auseinander. Wenig Dissens besteht darüber, dass T. Dobzhansky, J. Huxley, E. Mayr, G.G. Simpson und G.L. Stebbins zu diesen Protagonisten zu zählen sind. Als sechster Gründungsvater der Synthetischen Theorie gilt vielfach B. Rensch, der seit den 1920er Jahren wichtige Beiträge zum Problem der Artbildung und zur Vereinheitlichung der Vorstellung von infra- und transspezifischer Evolution leistet (↑Evolution).[103] Von der für die Synthese besonders wichtigen Seite der Populationsgenetik wären noch R.A. Fisher, S. Wright und J.B.S. Haldane zu nennen, auch wenn diese weniger als die eigentlichen Synthetiker Fragen der Makroevolution verfolgen.[104] Die Populationsgenetiker, anfangs besonders Fisher (↑Evolution), haben aber viel zum Nachweis der Kompatibilität und Integration der darwinschen Evolutionstheorie und der mendelschen Genetik beigetragen. Während von amerikanischen Autoren die Synthese wesentlich als ein angloamerikanisches Projekt gesehen wird (Smocovitis 1992: »the evolutionary synthesis was primarily an American (to some extent, an Anglo-American) phenomenon«[105]), wird von anderer Seite betont, dass die Synthetische Theorie v.a. in ihren Anfängen ein internationales Projekt unter Beteiligung besonders russischstämmiger und deutscher Biologen war (v.a. E. Baur, S.S. Četverikov, W. Zimmermann und N.V. Timoféeff-Ressovsky)[106].

Nachweise

1 Mivart, S.G. (1874). Contemporary evolution. The Contemporary Review 24, 360-373: 364; Anonymus (1884). General Notes: Botany. Amer. Nat. 18, 622-629: 627; Russell, H.L. (1893). Bacteriology in its general relation (continued). Amer. Nat. 27, 1050-1065: 1055; de Beer, G.R. (ed.) (1938). Evolution. Essays on Aspects of Evolutionary Biology.

2 Wilson, E.O. (1994). Naturalist: 226; vgl. auch Dobzhansky, T. et al. (eds.) (1967). Evolutionary Biology, vol. 1; Timoféeff-Ressovsky, N.N., Voroncov, N.N. & Jablokov, A.V. (1969/75). Kurzer Grundriß der Evolutionstheorie: 18; Salthe, S.N. (1972). Evolutionary Biology; Eckloff, W. (1976). Untersuchungen und Diskussionen zur Evolutionsbiologie und zum Kommunikationssystem der Trophobiose zwischen formicophilen Homopteren (besonders Aphiden) und Ameisen unter Berücksichtigung der Beziehungen zwischen Aphiden und Dipteren; Kattmann, U. (Hg.) (1978). Evolutionsbiologie. Wissenschaftliche und unterrichtliche Probleme.

3 Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. Science 134, 1501-1506: 1501.

4 Dobzhansky et al. (eds.) (1967).

5 Futuyma, D. (1979/98). Evolutionary Biology (dt.: Evolutionsbiologie, Basel 1980/90).

6 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 72; Schmidt, O. (1873). Descendenzlehre und Darwinismus; Tschulok, S. (1922). Deszendenzlehre

(Entwicklungslehre). Ein Lehrbuch auf historisch-kritischen Grundlagen.

7 Haeckel, E. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Entwicklungslehre im Allgemeinen und diejenigen von Darwin, Goethe und Lamarck im Besonderen; Schultze, F. (1875). Kant und Darwin. Ein Beitrag zur Geschichte der Entwicklungslehre.

8 Haeckel (1866): II, 9; 151; ders. (1868): 1. Vortrag; Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre; Hesse, R. (1901). Abstammungslehre und Darwinismus; Plate, L. (1901). Die Abstammungslehre; Remane, A., Storch, V. & Welsch, W. (1973/89). Evolution. Tatsachen und Probleme der Abstammungslehre; Gamlin, L. (1993/2001). Evolution. Von der Sintfluttheorie zur modernen Abstammungslehre.

9 Darwin, C. (1859/72). Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl, übers. v. J.V. Carus: 257.

10 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 189.

11 Hooker, J. (1881). On geographical distribution. Nature 24, 443-448: 446.

12 Nees von Esenbeck, C.G. von (1820). Handbuch der Botanik zum Gebrauch bei Vorlesungen, Bd. 1: 136; Meyer, G.H. (1844). Das Bildungsgesetz des Embryo, in seiner geschichtlichen Entwicklung dargestellt. Arch. physiol. Heilkunde 3, 33-68: 37; Mager, K.W.E. (1847). Die Encyklopädie, oder das System des Wissens, 2. Theil. Lehrbuch zur Encyklopädik: 661; Prey, H. (1856). Die Aufgabe der Zoologie. Monatsschrift des wissenschaftlichen Vereins in Zürich 1, 87-100: 94; Kölliker, A. (1861). Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere: 4.

13 Steffens, H. (1819). Caricaturen des Heiligsten, Bd. 1: 17; Erdmann, J.E. (1853). Die Entwicklung der deutschen Speculation seit Kant. In: ders.: Versuch einer wissenschaftlichen Darstellung der Geschichte der neuern Philosophie, Bd. 3, 2: 483; ders. (1866). Grundriss der Geschichte der Philosophie, Bd. 1: 206.

14 Harms, F. (1868). Abhandlungen zur systematischen Philosophie: 225; vgl. 227; ders. (1881). Die Philosophie in ihrer Geschichte, Theil 2. Geschichte der Logik: 9.

15 Eucken, R. (1904). Geistige Strömungen der Gegenwart: 295 (nicht mehr in der 2. Aufl. 1909, vgl. 1909, 192ff.).

16 Sommer, R. (1908). Goethe im Lichte der Vererbungslehre: 63.

17 Babicz, J. (1966). Moritz Wagners Theorie der Arten und ihr Platz in der Geschichte der Evolutionslehre; Lippert, M. (1991). Ist die Evolutionslehre noch zu retten?

18 Darwin, C. (1860). Über die Entstehung der Arten (Übers. H.G. Bronn): 198; vgl. auch: Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, XV; Hartmann, E. (1872). Das Unbewusste vom Standpunkt der Physiologie und Descendenztheorie; Weismann, A. (1875-76). Studien zur Descendenz-Theorie, 2 Bde.

19 Gryzanowski, E. (1875). Comtism. North Amer. Rev. 120, 237-281: 238.

20 Haeckel, E. (1863). Ueber die Entwickelungstheorie Darwin's. Amtl. Ber. Versamml. Deutsch. Naturforsch. Ärzte 38, 17-30.

21 Darwin, C. (1871). Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl, 2. Aufl. Bd. 1 (Übers. J.V. Carus): 207; Gizycki, G. von (1875). Versuch über die philosophischen Consequenzen der Goethe-Lamarck-Darwin'schen Evolutionstheorie; Schneider, G. (1950). Die Evolutionstheorie, das Grundproblem der modernen Biologie.

22 Spencer, H. (1852). The development hypothesis (Essays, vol. 1, New York 1901, 1-7): 1.

23 Sanderson, J.R. (1912). The Relation of Evolutionary Theory to Ethical Problems.

24 Serres, E.R. (1827). Théorie des formations organiques. Ann. Sci. Nat. 12, 82-143: 83.

25 Sober, E. (1984). The Nature of Selection. Evolutionary Theory in Philosophical Focus; Lloyd, E.A. (1988). The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory; Gould, S.J. (2002). The Structure of Evolutionary Theory.

26 Blumenbach, J.F. (1791). Über den Bildungstrieb: 23; Treviranus, G.R. (1802). Biologie, Bd. 1: 86; Treviranus, L.C. (1838). Physiologie der Gewächse, Bd. 2: 655; Meyer, G.H. (1844). Das Bildungsgesetz des Embryo, in seiner geschichtlichen Entwicklung dargestellt. Arch. physiol. Heilkunde 3, 33-68: 37.

27 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 196f.

28 Haeckel, E. (1877). Ueber die heutige Entwickelungslehre im Verhältnisse zur Gesammtwissenschaft. Amtl. Ber. 50. Vers. Deutsch. Naturf. Ärzte 50, 14-22: 15.

29 a.a.O.: 16.

30 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 260.

31 a.a.O.: 252.

32 a.a.O.: 617.

33 Vgl. Goudge, T.A. (1958). Causal explanations in natural history. Br. J. Philos. Sci. 9, 194-202; ders. (1961). The Ascent of Life. A Philosophical Study of the Theory of Evolution: 65ff.

34 White, M. (1963). The logic of historical narration. In: Hook, S. (ed.). Philosophy and History, 3-31: 4.

35 Vgl. Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology: 42ff.; Schaffner, K.F. (1993). Discovery and Explanation in Biology and Medicine: 347ff.

36 Schaffner (1993): 351.

37 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 177f.

38 Gallie, W. (1955). Explanations in history and the genetic sciences. Mind 64, 160-180: 169; vgl. dazu auch schon Aristoteles, De gen. corr. 338b.

39 Ruse (1973): 74.

40 Scriven, M. (1959). Explanation and prediction in evolutionary theory. Science 130, 477-482: 480f.

41 Grünbaum, A. (1962). Temporally-asymmetric principles. Parity between explanation and prediction, and mechanism versus teleology. Philos. Sci. 29, 146-170: 163f.

42 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought: 160.

43 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 37.

44 Vgl. Lewontin, R. (1974). The Genetic Basis of Evolutionary Change: 13; Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung

der biologischen Evolutionstheorie: 14; 18; Thompson, P. (1989). The Structure of Biological Theories: 12.

45 Thompson, P. (1983). The structure of evolutionary theory: a semantic perspective. Stud. Hist. Philos. Sci. 14, 215-229; ders. (1989); Lloyd, E.A. (1984). A semantic approach to the structure of population genetics. Philos. Sci. 51, 242-264; dies. (1988).

46 Vgl. Ereshefsky, M. (1991). The semantic approach to evolutionary theory. Biol. Philos. 6, 59-80; Krohs, U. (2005). Wissenschaftstheoretische Rekonstruktionen. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologe, 304-321.

47 Vgl. Bowler, P.J. (1983). The Eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900.

48 Vgl. Di Gregorio, M.A. (1981). Order or process of nature: Huxley's and Darwin's different approaches to natural selection. Hist. Philos. Life Sci. 3, 217-241; Bowler, P.J. (2005). Revisiting the eclipse of Darwinism. J. Hist. Biol. 38, 19-32: 28f.

49 Levit, G.S., Meister, K. & Hoßfeld, U. (2005). Alternative Evolutionstheorien. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 262-281.

50 Nachweise für Tab. 72: De Vries, H. (1901-03). Die Mutationstheorie, 2 Bde.; Mereschkowsky, C. (1910). Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Theorie der Symbiogenesis: einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. Biol. Centralbl. 30, 277-303; 321-367; Plate, L. (1900/13). Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus; Naef, A. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik; Berg, L. (1922). Nomogenez (russ.; engl.: Nomogenesis or Evolution Determined by Law, London 1926); Kleinschmidt, O. (1926). Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens; Vernadskij, V.I. (1926). Biosfera (2 Tle. russ.; engl. The Biosphere, New York 1998); Böker, H. (1935-37). Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, 2 Bde.; Schindewolf, O.H. (1936). Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese.

51 Vgl. Ruse, M. (2005). The Darwinian revolution, as seen in 1979 and as seen twenty-five years later in 2004. J. Hist. Biol. 38, 3-17: 13.

52 Oeser, E. (1974). System, Klassifikation, Evolution. Historische Analyse und Rekonstruktion der wissenschaftstheoretischen Grundlagen der Biologie: 1.

53 Richardson, B.W. (1856/91). Life of T. Sopwith: 256 (nach OED 1989); Erscheinungsjahr dieses Werks dagegen fälschlich als 1847 gedruckt: Omboni, G. (1867). Darwinisme ou théorie de l'apparition et de l'évolution des éspèces animales et végétales (Übers. aus dem Italienischen).

54 Westminster and Foreign Quarterly Rev. N.S. 17: 569.

55 Huxley, T.H. (1864). Criticisms on "The Origin of Species". Nat. Hist. Rev. 4: 567.

56 Keferstein, W. (1861). [Rez. Agassiz, L., Contributions to the Natural History of the United States of America]. Gött. Gel. Anz. 1861, III, 1866-1878: 1875.

57 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 166; ders. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 7. Vortr.

58 Heller, K.B. (1869). Darwin und der Darwinismus.

59 Vgl. Mayr, E. (1991). What is Darwinism? In: One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought; Moore, J.R. (1991). Deconstructing Darwinism: the politics of evolution in the 1860s. J. Hist. Biol. 24, 353-408.

60 Mandeville, B. de (1705/14). The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits, 2 vols. (Oxford 1924).

61 Vgl. Ruse, M. (1992). Darwinism. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 74-80: 75.

62 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection; vgl. Ruse (1992): 80.

63 Butler, S. (1880). Unconscious Memory: 280; vgl. 34.

64 Butler, S. (1887). Luck, or Cunning as the Main Means of Organic Modification? An Attempt to Throw Additional Light upon the late Mr. Charles Darwin's Theory of Natural Selection: 91.

65 a.a.O.: 253; vgl. 9.

66 Lankester, E.R. (1889). Darwin versus Lamarck. Nature 39, 428-429: 429; Anonymus (1891). Note to: Ward, L.F. (1891). Neo-Darwinism and Neo-Lamarckism. Address to the Biological Society of Washington. Amer. Nat. 25, 298; Ward, L.F. (1892). Neo-Darwinism and neo-Lamarckism. Proc. Biol. Soc. Washington 6, 11-71: 13; 19.; Romanes, G.J. (1892-97). Darwin and After Darwin, 3 vols.: II (1895), 7.

67 Romanes, G.J. (1893.1). An Examination of Weismannism: 213.

68 Romanes, G.J. (1893.2). Co-adaptation and free intercrossing. Nature 43, 582-583: 582f.

69 Romanes (1893.1).

70 Weismann, A. (1893). Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer.

71 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). Evolution: 248.

72 Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life: 107.

73 Walsh, D.M. (2010). Two neo-Darwinisms. Hist. Philos. Life Sci. 32, 317-340.

74 West Eberhard, M.J. (2005). Developmental plasticity and the origin of species differences. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 102, 6543-6549: 6543; vgl. dies. (2003). Developmental Plasticity and Evolution.

75 Walsh (2010): 335.

76 Bateson, W. (1913). Problems of Genetics: 1.

77 Četverikov, S.S. (1926). O nekotorych momentach evoljucionnogo processa s točki zrenija sovremennoj genetiki (On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. Proc. Amer. Philos. Soc.105 (1961), 167-195): 193.

78 Bucharin, N.I. (1932). [Darwinismus und Marxismus]. (Verh. Gesch. Theor. Biol. 6 (2001), 127-155): 140.

79 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 26.

80 W.M.M. (1941). Review: Goldschmidt, F. (1940). The Material Basis of Evolution. Philos. Sci. 8, 394-395: 395.

81 Simpson, G.G. (1947). The problem of plan and purpose in nature. Sci. Monthly 64, 481-495: 490; vgl. ders. (1949). The Meaning of Evolution: 277.

82 Huxley, J. (1943). Darwinism to-day. Discovery 1943,

6-12; 38-41: 41; ders. (1944). On Living in a Revolution: 102; ders. (1947). Man in the Modern World: 203; ders. (1950). New bottles for new wine: ideology and scientific knowledge. J. Roy. Anthoropol. Inst. Great Brit. Ireland 80, 7-23: 23; Ashley Montagu, M.F. (1946). [Rev. Andrews, R.C. (1945). Meet Your Ancestors]. Ann. Amer. Acad. Pol. Soc. Sci. 246, 173; Mayr, E. & Provine, W.B. (eds.) (1980). The Evolutionary Synthesis; Smocovitis, V.B. (1996). Unifying Biology. The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology.

83 Schmidt, K.P. (1945). [Rev. Hagen, V.W. von (1945). South America Called Them: Explorations of the Great Naturalists: La Condamine, Humboldt, Darwin, Spruce]. Copeia 1945, 179.

84 Vgl. Junker, T. (2002). Darwinismus oder Synthetische Evolutionstheorie? Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 209-230.

85 a.a.O.: 218f.

86 Vgl. Weber, M. (1998). Die Architektur der Synthese. Entstehung und Philosophie der modernen Evolutionstheorie: 109f.

87 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 52.

88 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 436.

89 Junker (2002): 223.

90 Szyfman, L. (1982). Jean-Baptiste Lamarck et son époque: 387; nicht in Simpson, G.G. (1950). L'orthogenèse et la théorie synthéthique de l'évolution. In: Arambourg, C. et al. Paléontologie et transformisme, 123-163: 133.

91 Cook, G.M. (1999). Neo-Lamarckian experimentalism in America: origins and consequences. Quart. Rev. Biol. 74, 417-437: 418.

92 Mayr, E. (1980). Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis. In: Mayr, E. & Provine, W.B. (eds.). The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology, 1-48: 1; ders. (1982): 568.

93 Vgl. Provine, W.B. (1986). Sewall Wright and Evolutionary Biology.

94 Weber, M. (2010). Genetik und moderne Synthese. In: Sarasin, P. & Sommer, M. (Hg.). Evolution. Ein interdisziplinres Handbuch, 102-114: 113.

95 Mayr (1982): 476.

96 Dobzhansky, T. (1964). Biology, molecular and organismic. Amer. Zool. 4, 443-452: 449; vgl. ders. (1973). Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. Amer. Biol. Teach. 35, 125-129.

97 Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology: 48ff.

98 a.a.O.: 49f.

99 a.a.O.: 52ff.

100 Vgl. Weber, M. (1998). Die Architektur der Synthese: 132; 173.

101 Ruse (1973): 48ff.

102 Beatty, J. (1981). What's wrong with the received view of evolutionary biology? In: PSA, vol. 2, 397-426; Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 134f.; Thompson, P. (1989). The Structure of Biological Theories: 53ff.

103 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species; Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis; Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species; Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution; Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution; Stebbins, G.L. (1950). Variation and Evolution in Plants; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 568.

104 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection; Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. Genetics 16, 97-159; Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution.

105 Smocovitis, V.B. (1992). Unifying biology: the evolutionary synthesis and evolutionary biology. J. Hist. Biol. 25, 1-65: 40.

106 Vgl. Reif, W.-E., Junker, T. & Hoßfeld, U. (2000). The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis. Theor. Biosci. 119, 41-91; Junker, T. & Hoßfeld, U. (2001). Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte: 177f.

Literatur

Mayr, E. & Provine, W.B. (eds.) (1980). The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology.

Bowler, P.J. (1984/2009). Evolution. The History of an Idea.

Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie.

Tort, P. (ed.) (1996). Dictionnaire de darwinisme et de l'évolution, 3 Bde.

Weber, M. (1998). Die Architektur der Synthese. Entstehung und Philosophie der modernen Evolutionstheorie.

Pagel, M. (ed.) (2002). Encyclopedia of Evolution, 2 vols.

Sarasin, P. & Sommer, M. (Hg.) (2010). Evolution. Ein interdisziplinäres Handbuch.

Feld

Der biologische Feldbegriff ist ein entwicklungsbiologisches Konzept, das seit Beginn des 20. Jahrhunderts verwendet wird, um die Differenzierung organischer Formen zu erklären. Der biologische Begriff ist angelehnt an das physikalische Konzept (z.B. des magnetischen oder elektromagnetischen Feldes), das die Verteilung von Werten einer physikalischen Größe über einen Raum bezeichnet, so dass jedem Raumpunkt ein Wert zugeordnet wird, ohne dass ein materieller Träger vorhanden sein muss.

Frühe Verwendungen

Seit den 1890er Jahren wird der Ausdruck ›Feld‹, besonders in der Form ›zytoplasmisches Feld‹ vereinzelt verwendet, v.a. im Kontext der Erklärung von Bewegungen des Zellkerns (»Karyokinesis«) (Ryder 1890: »Maleness is characterized, in the male element, by the absence of a cytoplasmic field in which nuclear motion or karyokinesis can occur«).[1] Im Jahr 1900 erscheint der Ausdruck auch bei E.B. Wilson, der dem Zellkern ein sich selbst erzeugendes ›Feld‹ zuschreibt, über das seine Wirkung entfaltet wird: »The nucleus cannot operate without a cytoplasmic field in which its peculiar powers may come into play; but this field is created and moulded by itself«.[2] Diese Wortverwendungen stehen allerdings nicht im Zusammenhang einer eigentlichen Feldtheorie zur Erklärung von Entwicklungsprozessen. Eine solche Theorie entwickelt A. Gurwitsch seit 1912; Gurwitsch gilt damit als der eigentliche Begründer des entwicklungsbiologischen Feldbegriffs.[3]

Boveri: Zelldifferenzierung durch Stoffgradienten

In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird der Begriff des Feldes von verschiedenen Entwicklungsbiologen verwendet und theoretisch zu klären versucht. Sachlich angelegt ist der entwicklungsbiologische Feldbegriff bereits in Überlegungen T. Boveris von 1910: Boveri deutet die Prozesse der organischen Formbildung mittels der Vorstellung eines »Gefälles« (Gradienten) der Konzentration eines Stoffes.[4] Die unterschiedliche Konzentration des Stoffes entlang des Gefälles führe zu einer verschiedenen Differenzierung von Zellen, die mit dem Stoff in Berührung kommen. Das Gefälle der Stoffkonzentration in der Umwelt der Zellen determiniert also die Zelldifferenzierung; der Einfluss einer quantitativen Größe führt zu qualitativen Veränderungen. Boveri spricht von »plasmatischen Differenzen«, die eine Zelle zu ihrer funktionellen Rolle determinieren.[5] Es liege eine »Schichtung« vor, »in der Weise, daß irgendein Etwas in der Richtung vom animalen zum vegetativen Pol an Konzentration zu- oder abnimmt«.[6] Wegen der Ortsabhängigkeit der Zelldifferenzierung spricht Boveri von einer »Relativitätshypothese«.

Ein Feld ist eine Region eines sich entwickelnden Organismus (eines Keims), die unter dem determinierenden Einfluss eines die Entwicklung steuernden chemischen Stoffes steht.

Feld (Gurwitsch 1912) *553*
morphogenetisches Feld (Driesch 1929) *553*
epigenetische Landschaft (Waddington 1940) *555*
Positionsinformation (Wolpert 1969) *555*

Gurwitsch: »embryonales Feld«

A. Gurwitsch führt den Ausdruck ›Feld‹ ausgehend von seinen entwicklungsbiologischen Überlegungen zur Formbildung innerhalb eines komplexen Gefüges von miteinander agierenden Faktoren ein. Das »Kollektivgeschehen« innerhalb eines solchen Komplexes (z.B. eines sich entwickelnden Keims) könne nicht auf einzelne Faktoren reduziert werden, sondern erfolge vielmehr im Rahmen einer »Kollektivgesetzlichkeit« als der »Gesetzlichkeit des Komplexes«.[7] Ab 1912 verwendet Gurwitsch in diesem Zusammenhang den Terminus ›Feld‹: Anfangs spricht er von »Geschehensfeld« und »Kraftfeld«[8], später von »embryonalem Feld«[9].

Daneben etabliert sich der später am weitesten verbreitete Ausdruck ***morphogenetisches Feld***. Er erscheint zuerst in der englischen Übersetzung von H. Drieschs ›Philosophie des Organischen‹ von 1929 (»morphogenetic field«[10]; Woodger 1930: »morphogenetic field«[11]).

Ein entwicklungsbiologisches Feld versteht Gurwitsch als »Faktor embryonaler Formbildung«[12], der geeignet sei, »große Entwicklungsetappen« oder »ganze Entwicklungszyklen« oder »Lebenslinien« einheitlich darzustellen[13]. Auch das Konzept des Gens integriert Gurwitsch in seine Feldtheorie der Entwicklung: Er bezeichnet die Gene als »bestimmt konfigurierte Bahnen, d.h. kleine dynamische Felder, deren Dasein ununterbrochen und beharrend ist, und die von einer Generation zur nächsten übertragen werden«.[14] Das entwicklungsbiologische Feld ist nach Gurwitsch für die Ortsabhängigkeit der sich differenzierenden Zellen verantwortlich. Zur Begründung des Feldbegriffs baut Gurwitsch damit auf einem experimentellen Befund auf, den bereits H. Driesch kennt: dass nämlich die Entwicklung eines organischen Teils von seiner räumlichen Lage im Organismus abhängt, seine »prospektive Potenz« also größer

als seine »prospektive Bedeutung« ist, weil sie eine Funktion der Lage im Ganzen ist, wie Driesch formuliert.[15] Die Ortsabhängigkeit der Gestaltbildung zeigt, dass diese nicht als reine »Selbstdifferenzierung« der Zellen zu begreifen ist – eine Auffassung, die von A. Weismann und zeitweise von W. Roux vertreten wird –, sondern von äußeren Faktoren abhängt, also eine »abhängige Differenzierung« darstellt (↑Entwicklung). Der morphogenetische Prozess besteht damit also aus zwei Komponenten: den sich differenzierenden Teilen des Organismus und dem Feld, das von der Ganzheit des Organismus erzeugt wird. Das Feld selbst unterliegt dabei einer Veränderung, es »evolutioniert« im Laufe der Embryogenese, wie Gurwitsch schreibt.[16] Die Veränderung des Feldes in der Entwicklung folgt allein schon daraus, dass jedes organische Element ein Teil des Ganzen darstellt und mit seiner Differenzierung daher das Feld, das auf alle Teile wirkt, modifiziert. Über die materielle Natur des Feldes formuliert Gurwitsch verschiedene Hypothesen. Er unterscheidet zwar das Feld von der Materie des Embryos, will 1927 aber er die »Feldeigenschaften« doch »bis zu einem gewissen Grade als Funktion der Materie setzen«.[17] In den späten 1920er Jahren postuliert Gurwitsch eine Strahlung im ultravioletten Bereich als Träger des Feldes, die insbesondere für die Auslösung der Mitose verantwortlich sein soll und die er daher »mitogenetische Strahlung« nennt.[18] Die Existenz dieser Strahlung wird aber bereits in den 1920er Jahren angezweifelt.[19]

Vom Organisator zum mathematischen Modell

Von den meisten Entwicklungsbiologen wird das Feld anfangs rein räumlich als eine Region von Zellen eines sich entwickelnden Organismus verstanden. Die Transplantationsexperimente von G. Harrison[20] und später von P. Weiss[21] zeigen, wie Zellen, die experimentell von einer Körperregion in eine andere verlagert werden, sich bis zu einem bestimmten Entwicklungsstadium gemäß der neuen Lage differenzieren. Der Ort, der die Differenzierung der Zellen auslöst, wird als Erzeuger eines Feldes interpretiert. Das embryologische Feld ist damit als eine räumlich begrenzte Einheit konzipiert, die von einem materiellen Substrat getragen wird. Weiss versteht das embryologische Feld als ein »Wirkungssystem«, das allein über seine Effekte bestimmt werden kann: »aus seinen Wirkungen lernen wir […] das Feld kennen«.[22]

Detaillierte Untersuchungen zu Regionen des sich entwickelnden Keims, die für die Differenzierung der Nachbarzellen von Bedeutung sind, führt H. Spemann durch. Er bezeichnet diese Keimregionen als *Organisatoren* (↑Entwicklung). Jeder Organisator schaffe sich ein »Organisationsfeld«, dessen Einfluss die Differenzierung der Nachbarzellen auslöse.[23]

Wichtige Bedeutung hat das Konzept des Feldes in Erklärungen von Phänomenen der Regeneration. C.M. Child, der die Regeneration der Hydrozoen und Planarien seit Beginn des 20. Jahrhunderts untersucht, spricht von *Gradienten* und versucht diese als Ergebnis der Interaktion von Teilen des Organismus, die im Verhältnis der Dominanz und Subordination zueinander stehen, zu erklären.[24] Diese Ansätze werden später zu so genannten *Feld-Gradiententheorien* ausgebaut.[25]

In den 30er Jahren wird der Feldbegriff zum dominierenden Erklärungsbegriff für die organische Formbildung.[26] Mathematische Modelle zur ontogenetischen Formbildung führen zur Entwicklung eines mathematischen Verständnisses des Konzepts. A. Turing zeigt 1952, wie mittels einfacher Reaktions-Diffusionsgleichungen die Bildung komplexer Flecken- und Streifenmuster modelliert werden kann.[27] Später wird dieser Ansatz zu kybernetischen Modellierungen von Entwicklungsprozessen einschließlich Regenerationen und Transplantationen ausgearbeitet.[28]

Gen und Feld

Die Konzepte des Gens und des Feldes waren anfangs Widersacher zur Erklärung der organischen Formbildung. Während nach genetischen Modellen die phänotypischen Merkmale eines Organismus durch den determinierenden Einfluss einzelner materieller Faktoren, eben der Gene, bestimmt werden, sind es unter Voraussetzung des Feldbegriffs die Wechselwirkungen zwischen mehreren Bestandteilen des Organismus, die seine Morphogenese bedingen. So wie auf der einen Seite das Gen, kann auf der anderen Seite auch das Feld als die grundlegende Einheit der Morphogenese interpretiert werden. Mit dem Feld als Einheit der Entwicklung kann jeder einzelne materielle Faktor (jedes Gen) je nach dem Feld, in dem er sich befindet, d.h. je nach dem organischen Kontext seiner Gen- und Zellumwelt, eine unterschiedliche Wirkung ausüben. Und das Fehlen einzelner Faktoren kann durch die Wirkung der anderen kompensiert werden. Die Theorie der morphogenetischen Felder hat daher eine gewisse konzeptionelle Nähe zur Vorstellung von der Integration des Genotypus oder der »genetischen Relativitätstheorie«, wie sie in Anlehnung an S.S. Četverikov[29] und S. Wright[30] 1955 von E. Mayr[31] formuliert wird (↑Gen).

Mit dem Aufstieg der atomistischen molekularen Genetik tritt aber der biologische Feldbegriff (vorübergehend) in den Hintergrund. Im Gegensatz zur konkreten materiellen Verkörperung der Gene

in Teilen des Organismus (als Nukleotidsequenzen in den Chromosomen) gilt das Feld als abstraktes, fast metaphysisches Konzept. Seine operationalisierbare Bedeutung und theoretische Rolle blieb an die Transplantationsexperimente gebunden. Erst die mathematische Modellierung und detaillierte molekularbiologische Analysen des räumlichen Musters der Zelldifferenzierung, die mit L. Wolperts Begriff der ***Positionsinformation*** (»positional information«) verbunden sind, bringen ein Umdenken.[32] Seit den 1990 Jahren gewinnt der Feldbegriff daher zunehmend an Bedeutung.[33]

In gewisser Weise findet sich der alte Streit zwischen Präformation und Epigenese (↑Entwicklung) in dem Begriffspaar ›Gen‹ versus ›Feld‹ wieder. In dem morphogenetischen Feldbegriff manifestiert sich in dieser Sicht die moderne Variante der epigenetischen Theorie der Entwicklung, insofern es in einem Feld die Wechselwirkung verschiedener Zellen (und auch der Umwelt des Organismus) ist, die die organische Musterbildung bewirkt. Indem die Entwicklung auf diese Weise als ein sich selbst-organisierender – oder sich selbst-differenzierender Prozess (Harrison 1918) – gedeutet wird, wird damit auf die Annahme einer zentralen steuernden Instanz verzichtet.

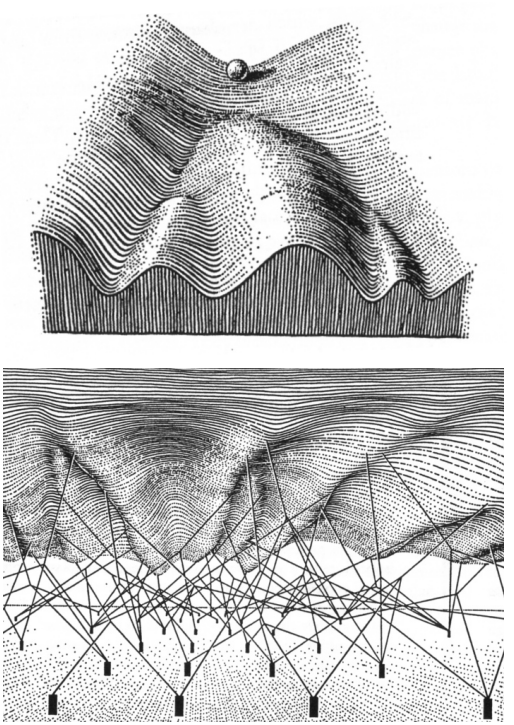


Abb. 131. Eine »epigenetische Landschaft«, dargestellt über den Weg einer Kugel, die auf verschiedenen Pfaden einen Berg hinabrollen kann. Die untere Grafik veranschaulicht das komplexe System von Interaktionen, das der Entstehung der Landschaft zu Grunde liegt. Die Pflöcke im Boden repräsentieren Gene; die zwischen ihnen und von ihnen fortführenden Bänder stehen für die Interaktion zwischen den Genen und ihren Einfluss auf die epigenetische Landschaft (aus Waddington, C.H. (1957). The Strategy of the Genes: 29; 36).

Epigenetische Landschaft

Eine epigenetische Landschaft ist ein dreidimensionales Modell zur Beschreibung der Transformationsprozesse in der Ontogenese eines Organismus (vgl. Abb. 131). Das Konzept wird 1940 von C.H. Waddington im Anschluss an den entwicklungsbiologischen Feldbegriff eingeführt (»epigenetic landscape«).[34] Die Entwicklung eines Organismus wird in diesem Modell als sukzessive Verzweigung von Entwicklungspfaden (»developmental tracks«[35]) vorgestellt, analog zu dem Weg einer Kugel, die von einem Berggipfel herabrollt und in verschiedene Täler gelangen kann. Den Tälern eines Gebirges entsprechend, soll die weitere Veränderung des Organismus durch seinen jeweiligen Entwicklungszustand »kanalisiert« sein, so dass Abweichungen von einem Entwicklungsweg aufgrund äußerer Störungen (in dem Bild also das Verlassen eines Tals) durch Gegenkräfte kompensiert werden. Durch das Modell der epigenetischen Landschaft kann die Entwicklung damit als abhängig von der vorausgehenden Geschichte des Systems und unabhängig von äußeren Einflüssen beschrieben werden. Die Kanalisation der Entwicklungswege gewährleistet einen Schutz der organischen Veränderungen vor äußeren Störungen. Für eine in diesem Sinne regulierte Transformation in der Entwicklung eines Organismus schlägt Waddington den Terminus *Homöorhesie* vor (↑Regulation).

Unabhängig von Waddington beschreibt auch W.R. Ashby die Veränderung eines Systems durch Trajektorien in einem Phasenraum.[36] Verbunden ist das Konzept schließlich auch mit dem Modell der *adaptiven Landschaft*, das bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts verwendet und besonders durch die Arbeiten L. Wrights aus den frühen 1930er Jahren bekannt wird (↑Evolution: Abb. 127-130). Wright bezeichnet sein Diagramm allerdings anfangs nicht als eine ›adaptive Landschaft‹, sondern als ein *Feld der Genkombinationen* (»field of gene combinations«).[37]

Nachweise

1 Ryder, J.A. (1890). The origin of sex through cumulative integration, and the relation of sexuality to the genesis of species. Proc. Amer. Philos. Soc. 28, 109-159: 121; vgl. 119; vgl. auch Crampton, H.E. (1899). Studies on the early history of the ascidian egg. J. Morphol. 15, 29-56: 43.
2 Wilson, E.B. (1896). The Cell in Development and Inheritance: 327; vgl. Mocek, R. (2004). Von der Entelechie zum Feldbegriff. Zu einer Besonderheit der Theoriegeschichte der Entwicklungsphysiologie. Verh. Gesch. Theor. Biol. 10, 135-157: 142.
3 Gurwitsch, V.A. (1912). Die Vererbung als Verwirklichungsvorgang. Biol. Centralbl. 32, 458-486: 466; 478.
4 Boveri, T. (1910). Die Potenzen der *Ascaris*-Blastomeren bei abgeänderter Furchung, zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ-ungleicher Chromosomen-Teilung. Festschrift Richard Hertwig, Bd. 3, 131-214: 201.
5 a.a.O.: 199.
6 a.a.O.: 201.
7 Gurwitsch, A.G. (1910). Über Determination, Normierung und Zufall in der Ontogenese. Arch. Entwicklungsmech. 30, 133-193: 138f.
8 Gurwitsch (1912): 466; 478.
9 Gurwitsch, V.A. (1922). Über den Begriff des Embryonalen Feldes. Arch. Entwicklungsmech. Org. 51, 383-415; ders. (1927). Weiterbildung und Verallgemeinerung des Feldbegriffes. W. Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 112, 433-454.
10 Driesch, H. (1929).The Science & Philosophy of the Organism: 275; nicht in Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen.
11 Woodger, J.H. (1930). The "concept of organism" and the relation between embryology and genetics. Part I. Quart. Rev. Biol. 5, 1-22: 21.
12 Gurwitsch, A. (1923). Versuch einer synthetischen Biologie: 35.
13 a.a.O.: 30.
14 a.a.O.: 25f.
15 Driesch, H. (1894). Analytische Theorie der organischen Entwicklung: 77.
16 Gurwitsch (1922): 414.
17 Gurwitsch (1927): 445.
18 Gurwitsch, A. & Gurwitsch, L. (1932). Die mitogenetische Strahlung.
19 Rossmann, B. (1928). Untersuchungen über die Theorie der mitogenetischen Strahlen. W. Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 113, 346-405; vgl. Mocek, R. (2004). Von der Entelechie zum Feldbegriff. Zu einer Besonderheit der Theoriegeschichte der Entwicklungsphysiologie. Verh. Gesch. Theor. Biol. 10, 135-157: 148.
20 Harrison, R.G. (1918). Experiments on the development of the forelimb of *Amblystoma*, a self-differentiating equipotential system. J. exp. Zool. 25, 413-461.
21 Weiss, P. (1927). Potenzprüfung am Regenerationsblastem, I. Extremitätenbildung aus Schwanzblastem im Extremitätenfeld bei *Triton*. Roux Arch. Entwicklungsmech. Org. 111, 317-340.
22 Weiss, P. (1925). Unabhängigkeit der Extremitätenregeneration vom Skelett (bei *Triton cristatus*). Roux Arch. Entwicklungsmech. Org. 104, 359-394: 386.
23 Spemann, H. (1921). Die Erzeugung tierischer Chimären durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen Triton cristatus und taeniatus. Arch. Entwicklungsmech. Org. 48, 533-570: 568.
24 Child, C.M. (1906). Contributions towards a theory of regulation, 1. The significance of the different methods of regulation in *Turbellaria*. Arch. Entwicklungsmech. Org. 20, 380-426; ders. (1911). Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction, 1. The axial gradient in *Planaria dorotocephala* as a limiting factor in regulation. J. exp. Zool. 10, 265-320; ders. (1941). Patterns and Problems of Development.
25 Huxley, J.S. (1924). Early embryonic differentiation. Nature 113, 276-278; de Beer, G. (1927). The mechanics of vertebrate development. Biol. Rev. 2, 137-197.
26 Vgl. z.B. Huxley, J.S. & G.R. de Beer (1934). The Elements of Experimental Embryology.
27 Turing, A.M. (1952). The chemical basis of morphogenesis. Philos. Trans. Roy Soc. B 237, 37-84.
28 Gierer, A. & Meinhardt, H. (1972). A theory of biological pattern formation. Kybernetik 12, 30-39.
29 Četverikov, S.S. (1926). O nekotorych momentach evoljucionnogo processa s točki zrenija sovremennoj genetiki (On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. Proc. Amer. Philos. Soc. 105 (1961), 167-195).
30 Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. Genetics 16, 97-159.
31 Mayr, E. (1955). Integration of genotypes: synthesis. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20, 327-333.
32 Wolpert, L. (1969). Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. J. theor. Biol. 25, 1-47.
33 Vgl. z.B. Webster, G. & Goodwin, B. (1996). Form and Transformation. Generative and Relational Principles in Biology.
34 Waddington, C.H. (1940). Organisers and Genes: 91; 93; vgl. ders. (1957). The Strategy of the Genes: 26ff.
35 Waddington (1940): 92.
36 Ashby, W.R. (1952/60). Design for a Brain. The Origin of Adaptive Behaviour: 93ff.
37 Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. Sixth Intern. Congr. Genet. 1, 356-366: 360.

Literatur

Herrmann, H. (1964). Biological field phenomena: facts and concepts. In: Gregg, J.R. & Harris, F.T.C. (eds.) Form and Strategy in Science, 343-362.

Oppenheimer, J.M. (1967). Essays in the History of Embryology and Biology.

Opitz, J.M. (1985). The developmental field concept. American Journal of Medical Genetics 21, 1-11.

Mocek, R. (2004). Von der Entelechie zum Feldbegriff. Zu einer Besonderheit der Theoriegeschichte der Entwicklungsphysiologie. Verh. Gesch. Theor. Biol. 10, 135-157.

Form

Das deutsche Wort ›Form‹ (mhd. ›forme‹) ist eine Entlehnung des lateinischen ›forma‹ »Form, Gestalt, Äußeres«; die semantisch entsprechenden griechischen Ausdrücke lauten ›μορφή‹ und ›εἶδος‹.

Aristoteles: Form und Zweck als Wesen

In Aristoteles' Vier-Ursachen-Lehre bildet die Form neben dem Stoff, der Wirkung und dem Zweck eines der vier Grundprinzipien der realen Dinge.[1] Wirkung, Zweck und Form fallen dabei bei den bewegten Dingen der Natur zusammen: »denn ein Mensch zeugt einen Menschen«[2], so dass die Grundopposition von Form und Stoff (Materie) bestehen bleibt. Der Form schreibt Aristoteles dabei eine herausgehobene Stellung zu, insofern »die Form früher und mehr seiend ist als die Materie«.[3] Die Priorität der Form rührt insbesondere daher, dass die Form dasjenige ist, was einen bestimmten Gegenstand zu dem macht, der er ist: »Form [εἶδος] nenne ich das Sosein eines jeden Dinges und sein erstes Wesen«.[4] Auch wenn die Form nach Aristoteles immer an bestimmte Gegenstände gebunden ist und daher nicht ohne die Materie sein kann, betrifft sie doch etwas Allgemeines, das mehrere Gegenstände gemeinsam haben können: eine Gestalt, Konfiguration oder Struktur. Ein etwas weiterer Formbegriff zeigt sich darin, dass Aristoteles in ›De anima‹ die Seele bestimmt als »das Wesen im Sinne der Form eines natürlichen Körpers, der der Möglichkeit nach Leben hat«.[5] Die Form bezieht sich hier nicht auf die äußere Gestalt, die Geometrie der Teile des Lebewesens, sondern auf sein Wesen, d.h. seine natürlichen Vermögen wie Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung, die für Aristoteles Seelenfunktionen sind (↑Leben).

Für die Lebewesen gilt also gerade, dass ihre Form im Sinne ihrer Gestalt nicht ihr Wesen ausmacht. Was sie sind, ist vielmehr über ihre organischen Funktionen bestimmt: »Ein jedes Ding dankt nämlich die eigentümliche Bestimmtheit seiner Art den besonderen Verrichtungen und Vermögen, die es hat, und kann darum, wenn es nicht mehr die betreffende Beschaffenheit hat, auch nicht mehr als dasselbe Ding bezeichnet werden, es sei denn im Sinne bloßer Namensgleichheit«.[6] Es ist demnach die *Leistung* eines Teils, und nicht seine *Form*, die ihm seine Bestimmtheit verleiht: Eine steinerne Hand verdient es für Aristoteles deshalb auch nicht, im eigentlichen Sinne ›Hand‹ genannt zu werden.[7] Nur eine Hand, die ihr Werk vollbringen kann, ist wirklich eine Hand. Teile von Organismen, wie Fleisch, Eingeweide, Gesicht und Hand, versteht Aristoteles als funktional bestimmt: »All dies wird bestimmt durch seine Verrichtung. Denn nur, was seine Arbeit noch tun kann, verdient in Wahrheit seinen Namen, z. B. das Auge nur, wenn es sieht. Kann es dies nicht, dann hat es nur noch den Namen, wie ein abgestorbenes oder marmornes«.[8] Aristoteles stellt sich die begriffliche Bestimmung eines Gegenstandes durch seinen Zweck immer auch ontologisch vor: Dass es der Zweck ist, der den Begriff des Gegenstandes gibt, heißt, dass der Zweck das Wesen dieses Dinges ausmacht. Es liegt also z. B. im Wesen eines Auges zu sehen oder in der Natur einer Hand zu greifen; allein begrifflich liegt in den Organen des Körpers eine Zielgerichtetheit, eine Entelechie (↑Zweckmäßigkeit).

Eine argumentative Priorität der Funktion vor der Form findet sich in den aristotelischen Schriften zur Zoologie auch insofern, als er als Grund für eine besondere Struktur ihre Funktion angibt und nicht umgekehrt. So heißt es in Bezug auf die Vögel: »Ihre Schnäbel unterscheiden sich je nach der Lebensweise. Die einen haben nämlich einen geraden Schnabel, die andern einen gekrümmten. Gerade ist ein Schnabel, der nur der Nahrung dient, krumm derjenige der Fleischfresser, da er ihnen zum Überwältigen hilft«.[9]

Die Einheit eines Organismus bestimmt Aristoteles allerdings primär nicht über die Wechselseitigkeit seiner Funktionen (↑Organismus), sondern über seine Form (Gestalt). Diese gibt auch das entscheidende Kriterium für die Klassifikation der Lebewesen. Seit Aristoteles hat die Lehre der Formen damit eine ent-

Die Form einer biologischen Entität (z.B. eines Organismus) ist die Kombination ihrer Eigenschaften, insbesondere die räumliche Anordnung der Teile (die Struktur) zu einem bestimmten Zeitpunkt, aber auch nichträumliche Eigenschaften wie Farben oder sich in der Zeit entfaltende Eigenschaften (wie die Zeitgestalt des Verhaltens eines Organismus) gehören dazu. Bevorzugt werden als Formen solche Eigenschaften angesehen, die eine Entität einem bestimmten Typ zuweisen und sie von anderen unterscheiden, z.B. die arttypischen Merkmale eines Organismus.

Form (lat.) *558*
Merkmal (17. Jh.) *565*
Artmerkmal (Morison 1669) *567*
Merkmalseinheit (Bateson 1902) *568*
Eigenschaftsaggregat (Schaxel 1922) *569*
Zeitgestalt (von Uexküll 1922) *572*
Phänon (Camp & Gilly 1943) *572*
Holomorphe (Hennig 1950) *569*
Semaphoront (Hennig 1950) *569*
Morphokline (Maslin 1952) *565*
Merkmalszustand (Michener & Sokal 1957) *570*

scheidende Bedeutung für grundlegende Subdisziplinen der Biologie, wie die ↑Anatomie, ↑Morphologie und ↑Systematik.

Naturwissenschaftliche Reinterpretation

Die aristotelische Bestimmung der Form als Wesen eines Dinges prägt bis in die Neuzeit den Begriff. Aristoteles aufnehmend heißt es bei Thomas von Aquin: »[Es] kann alles, von dem etwas das Sein hat, sei es das substantielle oder das akzidentelle Sein, Form genannt werden. […] Da jede Wesensbeschreibung und jede Erkenntnis durch die Form zustande kommt, deshalb kann die Erste Materie von sich aus nicht erkannt oder definiert werden«.[10] Die Form ist danach der Grund der Existenz eines Dinges, dasjenige, was einen bestimmten Gegenstand zu dem macht, der er ist. Noch 1781 bei I. Kant findet sich dieses Verständnis des Formbegriffs, wenn er festlegt, »Materie« bedeute »das Bestimmbare überhaupt«, »Form« aber »dessen Bestimmung«.[11]

In der Frühen Neuzeit erfährt dieser Formbegriff der philosophischen Tradition aufgrund der Entwicklung in den Naturwissenschaften eine »Reinterpretation« (Emerton 1984).[12] Wesentlich geleitet durch kristallografische Untersuchungen, vollzieht sich seit dem 16. Jahrhundert eine Festlegung des Formbegriffs auf die innere Struktur und äußere Gestalt eines Gegenstandes. Eine frühe Interpretation des Formbegriffs in diesem Sinne findet sich 1518 bei A. Nifo in seiner Auseinandersetzung mit der aristotelischen Metaphysik: »Wenn bei einem Messingwürfel Messing und seine Winkel unterschieden werden, dann wird er in Materie und Form geteilt, weil der Winkel die Form bedeutet«.[13]

Deutlich formuliert wird dieser Formbegriff 150 Jahre später von R. Boyle, indem die Form als ein Aspekt der Materie verstanden wird und mit der Disposition der Teile eines Körpers identifiziert wird: »That which is commonly cal led the form of a concrete, which gives it its being and denomination […] may be in some bodies but a modification of the matter they consist of; whose parts, by being so and so disposed in relation to each other, constitute such a determinate kind of body, endowed with such and such properties«.[14]

Es ist hier also die Materie, von der aus der Formbegriff entwickelt wird, bezeichnet wird mit ihm die Disposition, Konfiguration, Anordnung der Teile eines Körpers. Der Begriff der Form wird auf diese Weise in atomistische Korpuskulartheorien integriert. Eine gewisse Kontinuität zu dem klassischen Konzept der Form als Wesensbestimmung einer Sache besteht insofern, als die chemischen Eigenschaften eines Stoffes, die dessen Natur ausmachen, auf die geometrische Gestalt seiner Bestandteile zurückgeführt werden (deutlich 1636 bei D. Sennert).[15] Die Gestalt kann also zur Form werden, weil nach den atomistischen Lehren sie es ist, die die wesentlichen Eigenschaften eines Dings bestimmt. Für die frühe Kristallografie, Mineralogie und Chemie erweist sich dieser Ansatz als fruchtbar, so dass sich das räumliche Verständnis des Formbegriffs im 17. Jahrhundert allmählich durchsetzt.

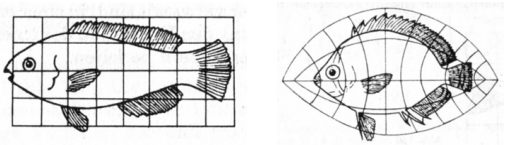


Abb. 132. Transformation des Umrisses eines typischen Papageienfisches (Scarus sp.; links) in den Umriss einer verwandten Form (Pomacanthus sp.; rechts) durch Umwandlung der rechtwinkligen Koordinatien in ein System annähernd coaxialer Kreise (aus Thompson, D'Arcy W. (1917/42). On Growth and Form, dt. Über Wachstum und Form, Frankfurt/M. 1983: 360).

Auch die frühen Biologen des 17. Jahrhunderts übernehmen das räumlich-geometrische Verständnis des Formbegriffs. In einem der Gründungswerke der neuzeitlichen Botanik, N. Grews Anatomie der Pflanzen, heißt es 1682, Größe und Gestalt (»Size and Figure«) seien die einzigen eigentlichen Qualitäten von Atomen und zusammen würden sie die Form eines Körpers ausmachen.[16] Dieser Auffassung schließt sich im 18. Jahrhundert C. von Linné an: Er unterscheidet in seinen standardisierten Pflanzenbeschreibungen die von ihm so genannten »vier Verschiedenheiten«, nämlich Anzahl, Gestalt, relative Größe und Lage der Blütenorgane (»Numero, Figura, Proportione & Situ«). Diese definieren die *kennzeichnenden Merkmale* (»nota characteristica«) einer Pflanze (s.u.).[17]

Im 18. Jahrhundert werden Organismen zunehmend als dynamische Systeme konzipiert, für die nicht eine bestimmte Gestalt, sondern die Interdependenz von Prozessen ihre Einheit und Identität bestimmt. Ein Organismus kann daher auch seine Gestalt ändern und doch der gleiche Organismus bleiben (↑Metamorphose). Zusammenfassend wird das begrenzende und bestimmende Moment von Organismen ihre ↑*Organisation* genannt. In dieser Hinsicht tritt also das Konzept der Organisation an die Stelle des klassischen Begriffs der Form zur Festlegung des Wesens eines Gegenstandes (Spink 1960: »The Scholastic notion of form is replaced by that of organization«).[18]

Ausgehend von einem morphologischen Artbegriff (»Morphospezies«), also dem Verständnis von ↑Arten als Gruppen von Individuen, die über gemeinsame morphologische Merkmale gekennzeichnet sind, ist die Angabe der morphologischen Merkmale, d.h. der Form eines Organismus, gleichzeitig eine Wesensbestimmung, weil eben die Artzugehörigkeit über die Form definiert ist. Mit der Etablierung des Biospezieskonzepts seit Ende des 18. Jahrhunderts schwindet aber diese Verbindung, so dass die Form den Status einer substanziellen Eigenschaft eines Organismus verliert: Seine Artzugehörigkeit wird nicht durch seine Form, sondern seine relationale (reproduktive) Beziehung zu anderen Organismen (»Gamospezies«) oder seine Vergangenheit (»Phylospezies«) festgelegt.

Form und Stoff

Die aristotelische Auszeichnung der Form als das Primäre im Verhältnis zum Stoff hat für die Biologie offensichtlich insofern ihre grundlegende Berechtigung, als ein Lebewesen seine Form trotz Wandel seiner Stoffe behält und auch seine Identität bei allem »Stoffwechsel« bestehen bleibt. In terminologisch gestützter Nachhaltigkeit wird dies seit Prägung des Ausdrucks ↑*Stoffwechsel* zu Beginn des 19. Jahrhunderts immer wieder zum Ausdruck gebracht. So sieht F.W.J. Schelling in seiner Philosophie des Organischen den ständigen Wechsel der materiellen Bestandteile unter Beibehaltung der Form des lebendigen Körpers als ein Charakteristikum der Lebewesen. Weil die Materie im Organismus »beständig wechselt«, erscheint sie ihm als »unwesentlich«.[19] Es gelte, dass »das Daseyn des Organismus nicht auf der Materie als solcher, sondern auf der Form, d.h. eben demjenigen beruht, das in anderer Beziehung zufällig, hier aber wesentlich erscheint für die Existenz des Ganzen«.[20] Nicht durch die Materie, sondern »durch die Art und Form seines materiellen Seyns« sei der Organismus bestimmt: »für das Leben ist die Form das Wesentliche geworden«[21].

Ähnlich heißt es bei K.F. Burdach 1837: »Der Organismus ist ein Durchgangspunct für die Stoffe, und bleibt dabei immer derselbe: die organische Materie ist hiernach das unaufhörlich Vernichtete und wieder Gebildete, also das Vergängliche und Unwesentliche; die organische Form dagegen ist das Bleibende, Wesentliche«.[22] Die Form wird also insbesondere deswegen zum Wesentlichen der Lebewesen, weil ihre Stoffe beständig wechseln. Die Identitätsbedingungen von Lebewesen und leblosen Dingen hängen jeweils an einem der beiden Prinzipien. A. Schopenhauer formuliert dies Mitte des 19. Jahrhunderts sehr deutlich: »Im *unorganischen* Körper ist das Wesentliche und Bleibende, also das, worauf seine Identität und Integrität beruht, der Stoff, die *Materie*; das Unwesentliche und Wandelbare hingegen ist die *Form*. Beim *organischen* Körper verhält es sich gerade umgekehrt: denn eben im beständigen Wechsel des *Stoffs*, unter dem Beharren der *Form*, besteht sein Leben, d.h. sein Dasein als eines Organischen. Sein Wesen und seine Identität liegt also allein in der *Form*«.[23]

Diese Auffassung bildet bis ins 20. Jahrhundert ein immer wiederkehrendes Motiv der Theoretischen Biologie. H. Jonas betont 1951, die Identität des Organismus bestehe in seiner Form, die unabhängig sei von seinen ihm nur zeitweilig eigenen, weil ihn durchfließenden Stoffen. Jonas spricht von einer »Umkehrung des ontologischen Verhältnisses« im Organismus: »Die Form ist zum Wesen und der Stoff zum Akzidens geworden. Ontologisch ausgedrückt: In der organischen Konfiguration hört das stoffliche Element auf, die Substanz zu sein […], und ist nur mehr Substrat«.[24]

Form und Funktion

Eine zweite Profilierung erhält der Formbegriff durch seine Opposition zum Konzept der ↑Funktion. Die Form-Funktions-Unterscheidung kann so verstanden werden, dass sie die RaumZeit-Differenz abbildet.[25] Während der formale Aspekt die räumliche Gliederung eines Körpers betrifft, geht es im funktionalen Aspekt um die zeitliche Organisation von Prozessen. Beide Aspekte gelten zwar als untrennbar, trotzdem besteht aber ein alter Streit um die Priorität. Aristoteles legt in seinen zoologischen Arbeiten besonderes Gewicht auf die Funktionen und erklärt die organischen Formen aus den mit ihnen vollzogenen Verrichtungen (s.o.). Stärker materialistisch orientierte Denker sehen das Verhältnis dagegen umgekehrt und räumen der Form das Primat ein. So heißt es bei Lukrez: »alle die Glieder sind vorher, / mein ich, gewesen, bevor ihr Gebrauch sich konnte entwickeln; / also konnten sie nicht des Gebrauchens wegen erwachsen«.[26] Diese Auffassung steht bei Lukrez und auch später im Kontext einer Teleologiekritik: Eine Funktion oder ein Nutzen könne nicht vor der Form sein, weil Funktion und Nutzen doch von dem geformten Gegenstand erst ausgingen. Im physiologischen Kontext wird den Funktionen aber im Allgemeinen insofern eine Priorität eingeräumt, als die Formen sich nach ihnen richten. So formuliert beispielsweise der römische Arzt Galen: »Teile, die die gleiche Tätigkeit ausüben [ὁμοίως ἐνεργοῦσιν], zeigen eine ähnliche äußere Erscheinung, und sie haben daher auch die gleiche innere Struktur«.[27]

In der Neuzeit stimmen dann aber theologische und evolutionstheoretische Argumentationen darin überein, den Funktionen gegenüber den Formen das Primat einzuräumen: Gottes Vorsehung oder der Prozess der Selektion bedingen, dass die organischen Teile so geformt sind, dass sie ihren Funktionen gemäß operieren können. Der Hinweis auf die Funktion liefert also die Erklärung für die Form als dem zu Erklärenden. So ist Schelling 1798 der Meinung, »der Schlüssel zur Erklärung der merkwürdigsten Phänomene im organischen Naturreich« liege in dem Satz, »daß die Eigenschaften der thierischen Materie im ganzen sowohl, als in einzelnen Organen, nicht von ihrer ursprünglichen Form, sondern daß umgekehrt die Form der thierischen Materie im ganzen sowohl als in einzelnen Organen von ihren ursprünglichen Eigenschaften [Funktionen] abhängig sei«.[28] (In der Architekturtheorie wird daraus der ästhetische Imperativ *form follows function*; Sullivan 1896: »It is the pervading law of all things organic and inorganic, of all things physical and metaphysical, of all things human and all things superhuman, of all true manifestations of the head, of the heart, of the soul, that the life is recognizable in its expression, that form ever follows function«[29]).

Der berühmte Akademiestreit zwischen G. Cuvier und I. Geoffroy St.-Hilaire zu Beginn der 1830er Jahre (↑Anpassung) kann auch als eine Auseinandersetzung über die Priorität von Form oder Funktion in der Analyse von Organismen gedeutet werden. Für Cuvier erschließt sich die organische Welt ausgehend von den Funktionen, er sieht jeden Organismus als (durch einen göttlichen Schöpfer) planmäßig angepasst an seine jeweilige Umwelt und behandelt die Formen daher als abgeleitet relativ zu den Funktionen. Geoffory entwickelt dagegen eine Klassifikation, die rein auf Formen beruht, und gelangt zu der Zusammenfassung funktional gänzlich unterschiedlicher Strukturen als Ausdruck eines einheitlichen Bauplans.[30] Nach Geoffroy sind es die Strukturen, die die Funktionen determinieren; einer Funktionsänderung geht stets eine Strukturänderung voraus.[31] Geoffroy gilt aufgrund dieses strukturzentrierten Ansatzes als eigentlicher Begründer der vergleichenden ↑Anatomie. Selbst der Organbegriff wird in den Analysen Geoffroys problematisch, weil Organe allein in funktionaler Perspektive als einheitlich charakterisiert werden können; anatomisch können sie dagegen aus einer Vielzahl von Formen zusammengesetzt sein.[32]

Mit der Etablierung der Evolutionstheorie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts findet das adaptationistische Denken allgemeine biologische Anerkennung, und es wird zu einem vielfach variierten Urteil in der Biologie des 20. Jahrhunderts, dass die Funktionen den Formen vorausgehen: »Das Verständnis der Naturformen erfordert das Verständnis ihrer Verrichtungen. So wird Teleologie notwendig für die elementare deskriptive Anatomie«, schreibt H. Cohen zu Beginn des Jahrhunderts.[33] N. Hartmann ist in der Mitte des Jahrhunderts der Ansicht, der alte »Primat der Form« sei in der Biologie seiner Zeit überwunden.[34] Die Form habe nur das »Prius der Gegebenheit«[35], der Prozess aber das »ontische Prius«[36], weil das Leben eigentlich Prozessform habe und auch jede Form erst im Prozess entstehe. Wegen der engen Verbindung und gegenseitigen Bedingung der beiden Aspekte sei es aber insgesamt unmöglich, in der Biologie Form und Prozess voneinander zu trennen.[37]

Reine biologische Formlehren – wie sie etwa E. Haeckel 1866 in seiner »Grundformenlehre«[38] (↑Morphologie: Tab. 194) oder R. Woltereck 1932 mit seiner Klassifikation »biotischer Elementarformen«[39] vorschlagen – bleiben damit Randerscheinungen, die für die biologische Forschung weitgehend irrelevant sind. Form und Funktion sind in einem Organismus stets miteinander verschränkt, und es ist der »Form-Funktions-Komplex« (Bock & von Wahlert 1965), der als Einheit der Selektion unterliegt.[40] ›Form‹ als isolierte Kategorie gilt damit nur noch als »Reflexionsbegriff«.[41] Bereits auf begrifflicher Ebene sind ›Form‹ und ›Funktion‹ so miteinander verbunden, dass der eine Begriff auf den anderen verweist: »both terms are perhaps linked with one another to the point that each one really is implied in the very definition of the other one« (Pirlot & Bernier 1973).[42] Abgelehnt wird daher eine dichotomische Betrachtung der beiden Aspekte: Eine Analyse der Formen losgelöst von den Funktionen oder umgekehrt behindere eher das Verständnis, als dass sie es befördere. Das Verhältnis von Form und Funktion in der Biologie wird insofern eher als das einer Dialektik als einer Disjunktion gesehen.[43] Vor dem Hintergrund seiner wissenschaftshistorischen Analysen beschreibt T.S. Asma die Formen als Randbedingung für die Wirkungsweise der Funktionen; Formen sind danach Einschränkungen (»constraints«), die den materiellen Kräften eine Ordnung verleihen.[44] Die Formen können aber auch umgekehrt als Resultierende aus der Dynamik der Kräfte gesehen werden.

Für das Verhältnis von organischen Formen und Funktionen lassen sich nur wenige allgemeine Regeln aufstellen. So muss nicht jede Form eine Funktion haben (z.B. »Rudimente«; ↑Funktion). Jede Funktion ist andererseits an eine Form gebunden.

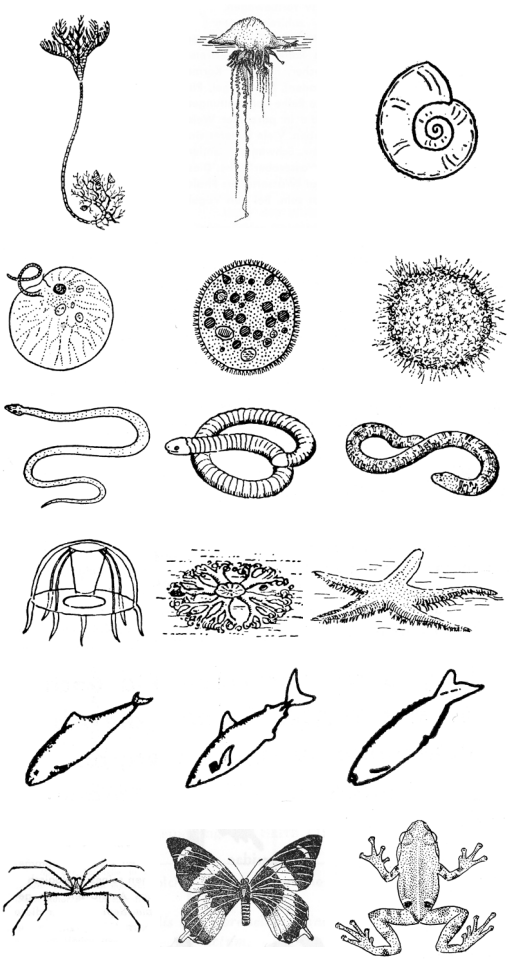


Abb. 133. Symmetrieformen bei Tieren, die als Anpassung an ihre Lebensform in jeweils verschiedenen taxonomischen Gruppen entstanden sind. Erste Reihe: Irreguläre Formen bei wenig beweglichen oder passiv bewegten Tieren (Echinodermata: Rhizocrinus lofotensis*, Cnidaria:* Physalia sp.*, Gastropoda:* Epiphragmophora sp.*), zweite Reihe: Kugelsymmetrie bei unter Wasser schwebenden kleinen Organismen (Flagellata:* Noctiluca miliaris*,* Volvox globator*, Radiolaria:* Sphaerozoum ovodimare*), dritte Reihe: Zylinderform bei durch Lückensysteme kriechenden Tieren (Amphibia:* Dolichosoma longissimum*,* Siphonops annulata*, Reptilia:* Amphisbaena fuliginosa*), vierte Reihe: Radiärsymmetrie bei sessilen oder großen, schwebenden Tieren (Coelenterata:* Microhydra ryderi*, Echinodermata:* Gorgonocephalus sp.*,* Astropecten*), fünfte Reihe: Spindelform bei unter Wasser schwimmenden Tieren (Mammalia:* Phocaena sp.*, Pisces:* Carcharodon sp.*, Agnatha:* Rhyncholepis sp.*), sechste Reihe: Bilateralsymmetrie bei auf dem Land laufenden und fliegenden Tieren (Crustacea:* Latreillia sp.*, Insecta:* Papilio laglaizei*, Vertebrata:* Cophixalus cryptotympanum*) (zusammengestellt aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: Bd. 1).*

Eine Form kann aber wiederum verschiedene Funktionen haben und ist in der Regel auch an mehreren Funktionen beteiligt. Eine Funktion ist außerdem meist auf verschiedene Formen des Organismus verteilt.

Definitionen des Formbegriffs

›Form‹ ist zwar eines der häufigsten Wörter der biologischen Fachsprache (↑Vorwort: Tab. 5), explizite Definitionen des Formbegriffs werden in der Biologie aber nicht oft gegeben. In den verbreiteten biologischen Fachlexika findet sich nicht selten überhaupt kein Eintrag zu dem Ausdruck in morphologischer Bedeutung.[45] In der Regel wird mit dem Begriff die äußere Gestalt oder innere Struktur eines Organismus oder seiner Teile bezeichnet. Nach einigen Definitionen bezieht sich das Konzept allein auf Strukturen zu einem Zeitpunkt, andere schließen dagegen auch Gestalten ein, die sich in der Zeit entfalten (z.B. Verhalten als »Zeitgestalt«; vgl. Tab. 74 und s.u.).[46] Es besteht außerdem eine Tendenz, allein das äußerlich Sichtbare eines Gegenstandes als seine Form anzusehen (vgl. Gans' Bestimmung von Form als »some aspect of the phenotype of the organism«; vgl. Tab. 74). Für eine derartige Eingrenzung des Formbegriffs spricht aber wenig; auch der Genotyp eines Organismus kann also zu seiner Form gerechnet werden (und auch Moleküle haben eine Form; Ghiselin 2006: »the morphology of molecules«[47]). Die meisten biologischen Begriffsbestimmungen zielen auf eine solche weite Bedeutung, etwa H. Drieschs Definition von 1919, nach der ›Form‹ »die Gesamtheit aller Beziehungen an einem zusammengesetzten Gegenstande« bezeichnet, oder W. Hennigs Bestimmung von 1960, nach der die »Gesamtgestalt (Holomorphe)« eines biologischen Merkmalsträgers »die Gesamtheit seiner physiologischen, morphologischen und psychologischen (ethologischen) Eigenschaften« ist (vgl. Tab. 74).[48]

Einem in der Biologie verbreiteten weiten Formbegriff zufolge stellt auch die Materie eines biologischen Systems einen Aspekt seiner Form dar, denn auch sie bildet eine seiner Eigenschaften. Der für die Biologie zentrale Gegenbegriff zu Form ist damit auch nicht ›Materie‹ oder ›Stoff‹, sondern ↑*Funktion*. Mit dieser Polarisierung von Form und Funktion hängt es zusammen, dass der Formbegriff besonders für den deskriptiven Teil der Biologie zentral ist, der Funktionsbegriff dagegen für den explanativen. Biologen erklären Formen in der Regel durch ihre Funktionen, nur in Ausnahmefällen umgekehrt (z.B. kann über die spezifische Form eines Makromoleküls seine Wirksamkeit als Rezeptor erklärt werden).

Neben diesem allgemeinen Formbegriff wird in der Botanik unter einer ›Form‹ auch eine taxonomische Rangstufe (↑Taxonomie) verstanden, nämlich eine Rangstufe, die unterhalb der Ebene der Varietät steht (↑Art). Mit ihr werden Gruppen von Pflanzen zusammengefasst, die sich nur in einem Merkmal unterscheiden (»Abart«). In dieser Bedeutung führt F.A.W. Miquel den Ausdruck 1843 ein[49]; er wird aber nur wenig verwendet.

Weil die Komponenten eines Organismus häufig über ihre Funktionen identifiziert werden – ein Herz beispielsweise muss als Blutpumpe fungieren, nicht aber herzförmig sein, um in der Biologie als ein Herz zu gelten (vgl. Abb. 135) – betreffen die in der Biologie als ›Formen‹ bezeichneten Eigenschaften in der Regel nicht den Aspekt, über den ein Gegenstand identifiziert wird. Gegenüber dem klassischen antiken Verständnis, nach dem die Form die Wesensbestimmung eines Gegenstandes betrifft, hat der Formbegriff in der Biologie also eine Depotenzierung erfahren: Biologische Gegenstände werden meist nicht über ihre Form, sondern ihre Funktion identifiziert. Vorgezeichnet ist diese Entwicklung schon bei Aristoteles, insofern er feststellt, die Formursache falle im Bereich des Organischen häufig mit der Zweckursache zusammen: »das Wesen und der Zweck sind eines und dasselbe« (s.o.).[50]

Viele Formen, wenige Funktionen

Deutlich unterschieden sind Formen und Funktionen in der Biologie, insofern die Formen der Lebewesen in einer unüberschaubaren Mannigfaltigkeit erscheinen, die Funktionen aber in eine klare hierarchische Ordnung gebracht werden – mit den beiden Funktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung als den immer gleichen »ultimaten Funktionen« (↑Funktion). Die Formen in ihrer unendlichen Vielfalt können damit auch als das *Mittel* beschrieben werden, mit dessen Hilfe sich die Funktionen realisieren.

Vielfach wird eine biologische Ordnung der Formen erstellt, indem diese zu den Funktionen in Bezug gesetzt werden: »Es gibt im Organischen keine freien autonomen Formen, sie stehen alle unter einer Art von gegenseitigem Formdruck. [...] Jede Form mit ihrer Funktion bekommt erst dann Sinn, wenn ich sie auf ein höheres System beziehe« (Benninghoff 1935-36).[51] Die Inbezugsetzung einer Form auf ein übergeordnetes System erfolgt dadurch, dass ihr eine Funktion zugeschrieben wird.

Strukturalismus versus Funktionalismus

Gemäß dieses *funktionalistischen* Ansatzes können die Formen nach ihren Funktionen geordnet werden,

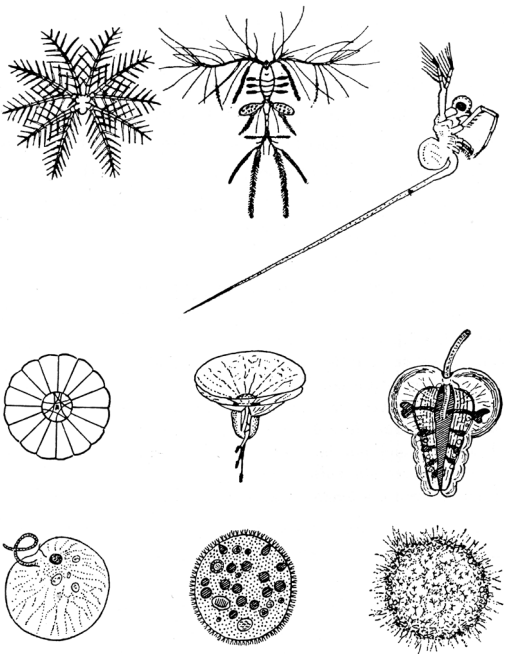


Abb. 134. Organismen verschiedener Formtypen, die einer einheitlichen Funktion dienen: dem Schweben im Wasser. Oben: Chaetoplankton mit langen Schwebefortsätzen (Paramarria galenensis, Oithona plumifera, Bythotrophes longimanus). Mitte: Discoplankton mit abgeplatteten Körpern (Planctoniella sol, Ornithocercus splendens, Pelagonemertes mosleyi). Unten: Physoplankton mit gallertigen ballonartigen Auftreibungen (Noctiluca miliaris, Volvox globator, Sphaerozoum ovodimare) (zusammengestellt aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 478-483).

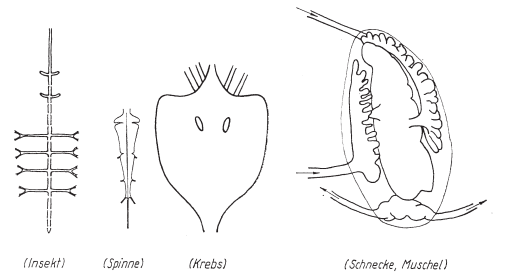


Abb. 135. Typen von Herzen bei wirbellosen Tieren. Links tubuläre Herzen der Insekten, in der Mitte abgewandelte tubuläre Herzen der Spinnen und Krebse, rechts gekammerte Herzen der Schnecken und Muscheln. Tubuläre Herzen bestehen aus großlumigen, dünnwandigen, kontraktilen Gefäßen; abgewandelt tubuläre Herzen haben eine voluminöse langgezogene oder gedrungene Kammer; gekammerte Herzen haben eine Vor- und Hauptkammer. Eine Herzform haben sie alle nicht (aus Richter, K. (1973). Struktur und Funktion der Herzen wirbelloser Tiere. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere 77, 477-668: 493).

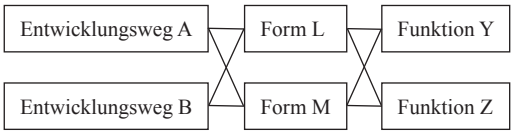


Abb. 136. Die multiple Realisierbarkeit von Formen durch Entwicklungswege und von Funktionen durch Formen. Die gleiche Form kann über verschiedene Entwicklungswege erzeugt werden, der gleiche Entwicklungsweg kann aber auch verschiedene Formen hervorbringen. Und die gleiche Funktion kann von verschiedenen Formen ausgeübt werden, die gleiche Form kann aber auch verschiedene Funktionen ausüben. Die Unmöglichkeit der genauen Abbildung von Formen auf Entwicklungsprozesse und Funktionen spricht für die Eigenständigkeit von Formen als Untersuchungsgegenstand und damit für die methodische Autonomie der Morphologie gegenüber der Entwicklungsbiologie und Physiologie.

und es können dabei insbesondere die Relationen der Organismen zu ihrer Umwelt als Erklärungsgrund für die Formen angeführt, die Formen also als *Anpassungen* gedeutet werden. Nach dieser Sicht führt eine ähnliche Lebensweise von Organismen unterschiedlicher Verwandtschaftskreise aufgrund von Selektion in der Vergangenheit zu ähnlichen Formen, z.B. im Sinne von morphologischen Symmetrietypen (vgl. Abb. 133; ↑Morphologie: Tab. 195). Weil die gleiche Funktion in vielen Fällen aber durch unterschiedliche Formen realisiert werden kann, besteht hier keine deterministischer Zusammenhang: Aufgrund der funktionalen Äquivalenz unterschiedlicher Formen können in einem Lebensraum und bei ähnlicher Lebensweise Organismen verschiedener Formen nebeneinander bestehen (vgl. Abb. 134).

Neben diesem funktionalistischen steht ein *strukturalistischer* Ansatz, der von den ontogenetischen und allgemein den innerorganismischen Verhältnissen ausgeht und auf das Auffinden allgemeiner

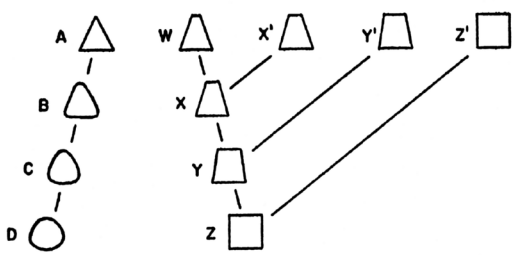


Abb. 137. Schematische Darstellung der Entwicklung von Strukturen: Die Morphokline A-Z' kann als Ableitung von zwei verschiedenen Chronoklinen, D-A oder Z-W, gedeutet werden (aus Maslin, T.P. (1952). Morphological criteria of phyletic relationships. Syst. Zool. 1, 49-70: 52).

Gesetze der Form zielt. Es stehen sich damit zwei Forschungsprogramme einander gegenüber: »the structuralist research program seeks to explain the material and mechanical basis of development, the functionalist research program is designed to explain the cause of specific form and function in relations to the conditions of existence« (Rieppel 1990).[52]

Auf Abstand geht die moderne strukturalistische Formentheorie insbesondere gegenüber der alten, allein phylogenetisch-historisch orientierten evolutionären Morphologie. Gemäß der alten Tradition werden die organischen Formen als historisch gewordene Bildungen eines kontingenten Entwicklungsprozesses angesehen. Im Gegensatz dazu wird in strukturalistischen Ansätzen – insbesondere unter dem Einfluss der Theorien der ↑Selbstorganisation – bemerkt, dass die Formen auch als »ahistorische Universalien« gedeutet werden können, die sich als Konsequenzen aus den Eigenschaften der Baumaterialien ergeben können.[53] Damit werden Gesetze der Struktur im Gegensatz zu zufälligen Entwicklungsrichtungen für die Formen verantwortlich zu machen versucht (»explanations in generative terms which are independent of history«[54]). B. Goodwin ist der Auffassung, dass die Biologie allein auf diese Weise zu einer exakten Wissenschaft werden könne.[55] Es wird damit ein (stark umstrittener) »Strukturalismus ohne Genese« postuliert.[56] Fraglich ist u.a., inwieweit dieser Strukturalismus um eine historische Perspektive zu ergänzen ist, ob die Strukturuniversalien also wirklich ahistorisch gelten oder doch allein aufbauend auf einem jeweiligen Entwicklungsstand, so dass die vermeintlichen Universalien in Wirklichkeit selbst einem Wandel unterworfen wären. Die »Gesetze der Form« würden dann nur relativ zu einem sich verändernden Material konstant erscheinen, in weiterem Rahmen gesehen wären aber auch sie variabel.

Dynamische Morphologie und Zeitgestalt

›Form‹ ist in der Biologie eine Kategorie, die nicht immer als rein räumliche Struktur ohne zeitliche Dimension verstanden wird. Bereits Goethe kann so interpretiert werden, dass er die Formen, und insbesondere sein Konzept eines ↑Typus, auch als eine Kraft, d.h. als ein dynamisches Prinzip, das gestaltend in den Naturprozessen wirksam ist, versteht. Auch die Formenlehre, die ↑Morphologie ist bei Goethe daher eng verbunden mit einer Theorie des Gestaltwandels: »Gestaltenlehre ist Verwandlungslehre. Die Lehre der Metamorphose ist der Schlüssel zu allen Zeichen der Natur« (↑Metamorphose).[57] ›Stoff‹ und ›Form‹ bilden in einem Schema Goethes die zwei Seiten von ›Leben‹ (↑Leben: Abb. 270); zwischen ihnen stehen

die dynamischen Momente des Lebens, die Goethe mit den Begriffen »Vermögen«, »Kraft«, »Gewalt«, »Streben« und »Trieb« benennt.[58]

Auch Entwicklungsbiologen des 20. Jahrhunderts sehen es so, dass das Charakteristische der organischen Formen in ihrer Dynamik und der Entstehung durch die Interaktion vieler Prozesse zu sehen ist. Die organischen Formen sind keine statischen Muster, sondern im Fluss befindliche temporäre Gleichgewichte (Waddington 1951: »organic form [i]s something which is produced by the interaction of numerous forces which are balanced against one another in a near-equilibrium that has the character not of a precisely definable pattern but rather of a slightly fluid one, a rhythm«[59]).

Für die evolutionäre Sequenz von Merkmalen in einer Abstammungslinie führt T.P. Maslin 1952 den Ausdruck ***Morphokline*** (»morpho-cline«) ein.[60] Eine Morphokline bezeichnet nach Maslin eine Sequenz in morphologischer Hinsicht; diese muss nicht notwendig einer zeitlichen Abfolge (»chrono-cline«) entsprechen, sondern die gleiche Morphokline kann im Gegenteil als Ergebnis verschiedener Chronoklinen entstanden sein (vgl. Abb. 137).

Formen können also sowohl die besondere strukturelle Eigenart von materiellen Einheiten als auch das Muster von Veränderungen oder Bewegungsabläufen betreffen. In letzterer Bedeutung etabliert sich in der Verhaltensforschung seit Beginn des 20. Jahrhunderts der Ausdruck *Zeitgestalt* (s.u.), den J. von Uexküll für ein dynamisches Ganzes einführt, insofern die Teile »zeitlich nacheinander geordnet sind«[61]. Allgemein können Verhaltensweisen als Zeitgestalten analysiert werden, so dass der an statischen Verhältnissen orientierten Körpermorphologie eine *Verhaltensmorphologie* (Ethomorphologie) an die Seite gestellt werden könnte. Von einer derartigen »Morphologie der Verhaltensformen« spricht H. Weber bereits 1954, ohne dass diese Terminologie aber aufgenommen wurde.[62] Neben der Form eines Knochens, eines Nervensystems, einer Organanordnung würde darin die Form eines Ernährungsverhaltens, einer Fluchtreaktion oder einer Balzbewegung beschrieben. Die Form bezeichnet so nichts anderes als die besondere (arttypische) Verwirklichung einer organischen Erscheinung, sei sie eine morphologische, eine physiologische oder eine ethologische Struktur.

»Form im weiteren Sinne nennen wir die Gesamtheit aller Beziehungen an einem zusammengesetzten Gegenstande. Die Form in diesem Sinne verknüpft die ›Glieder‹ oder das ›Material‹, das heißt alles das, von dem nur ausgesagt werden kann ›so ist es‹« (Driesch 1919, 1).

»[T]he total form [Gesamtgestalt] (or the holomorphy) of the semaphoront […] is to be regarded as a multidimensional construct. [… Its] properties encompass the totality of its physiological, morphological, and psychological (ethological) characters« (Hennig [1960], 7).

»The form of a feature is simply its appearance, configuration, and so forth. It may be defined formally as: In any sentence describing a feature of an organism, its form would be the class of predicates of material composition and the arrangement, shape or appearance of these materials, provided that theses predicates do not mention any reference to the normal environment of the organism. In morphology, the form would be the shape of the structure. In behavior, it would be the configuration of the display, including the involved structures, their movements, intensity, and so forth« (Bock & von Wahlert 1965, 272f.).

»[F]orm is the visible aspect of a thing, usually taken in the narrow sense of shape or configuration as distinguished from such properties as color; the term furthermore often implies a value judgment such as orderly arrangement or regularity […]. Form in the abstract, thus implies something geometrical, detailing the temporally cross sectional measurable properties of phenomena« (Eichenbaum & Gale 1971, 526).

»[S]ome aspect of the phenotype of the organism« (Gans 1988, 684).

Tab. 74. Definitionen des biologischen Formbegriffs.

Merkmal

Das Wort ›Merkmal‹ ist eine seit dem 17. Jahrhundert nachweisbare Ableitung von ›Mal‹ (mhd. ›mail‹, ›meil‹; ahd. ›meil‹ »Fleck, Zeichen«). Es wird in verschiedener Bedeutung verwendet: Einerseits kann es als Eigenschaft eines Gegenstandes, andererseits als Bestandteil eines Begriffs verstanden werden. Allgemein ist ein Merkmal ein Kennzeichen, an dem ein Gegenstand als Besonderer erkannt werden kann. Die philosophische Tradition versteht unter einem Merkmal einen Bestandteil einer Vorstellung.[63] Nach I. Kant beziehen sich Begriffe, nicht aber Anschauungen mittels Merkmale auf einen Gegenstand. Ein Merkmal ist in Kants Worten ein »Erkenntnisgrund« eines Gegenstandes, es ist »dasjenige an einem Dinge, was einen Theil der Erkenntniß desselben ausmacht«[64]. Als Bestandteile von Begriffen verstanden, kommen Merkmale nicht nur Einzeldingen zu, sondern auch Gattungen, wenn sie auch nur in den Individuen existieren, wie es J.H. Lambert 1771 formuliert.[65]

Die Beschreibung oder Zuschreibung von Merkmalen erfolgt in erster Linie im Hinblick auf die Klassifikationen von Gegenständen in einem System; sie liegen dem Erstellen einer Ordnung von Dingen zugrunde. Seit der Antike wird ein Merkmal in diesem Zusammenhang als etwas bestimmt, das die Identifikation eines Körpers im Rahmen einer Ordnung ermöglicht.[66] Oftmals erfolgt die Klassifikation aber nicht erst nach der Festlegung von Merkmalen, sondern die Merkmale selbst kristallisieren sich erst im Zuge des Prozesses der Klassifikation heraus. Die Merkmale dienen dann mehr der Kommunikation und nachträglichen Rechtfertigung der Klassifikation als ihrer ursprünglichen Konstruktion. Die Klassifikation stellt damit häufig einen viel weniger regelgeleiteten Prozess dar, als es die Angabe der ihr zu Grund gelegten Merkmale erscheinen lässt (↑Systematik).[67]

Einen speziellen Begriff des Merkmals entwickelt J. von Uexküll zu Beginn des 20. Jahrhunderts. Für ihn sind Merkmale Eigenschaften von Objekten der ↑Umwelt eines Organismus, die für ihn die subjektive Qualität eines »Merkzeichens« annehmen. Die Gesamtheit der Merkzeichen bildet die »Merkwelt« des Organismus.[68]

»Essenzielle« Merkmale

Eine ältere Methode der Klassifikation, die meist auf Aristoteles zurückgeführt wird, klassifiziert Organismen aufgrund von wesentlichen (essenziellen) Merkmalen, die eine Gruppe definieren. Das der aristotelischen Einteilung zugrunde liegende Verfahren ist die *Dihairese*, d.h. ein zweistufiges Vorgehen, bei dem zunächst die Identifikation von Merkmalen, die sich gegenseitig ausschließen (z.B. vierbeinige Tiere versus zweibeinige Tiere), erfolgt und anschließend die Gruppierung der Organismen nach diesen Merkmalen vorgenommen wird, so dass solche mit übereinstimmenden Merkmalen in einer Gruppe zusammengefasst werden, solche mit nicht übereinstimmenden Merkmalen aber auf verschiedene Gruppen verteilt werden.

Ursprünglich, so auch noch in der Klassifikation der Pflanzen durch den Aristoteliker Cesalpin im 16. Jahrhundert, wird die Wesentlichkeit an der physiologischen Wichtigkeit eines Merkmals festgemacht (»a priori-Gewichtung«); den Reproduktionsorganen kommt so eine besondere Bedeutung zu (↑Systematik). Seit Mitte des 18. Jahrhunderts – insbesondere unter dem Einfluss M. Adansons[69] – gilt es aber als Ziel der Klassifikation, diese nicht mehr allein auf einzelnen Merkmalen, sondern vielmehr der Gesamtähnlichkeit aufzubauen. Bereits C. von Linné, der in seinem System nur relativ wenige Merkmale berücksichtigt, hält seine Klassifikation vor diesem Hintergrund nicht für natürlich, sondern für künstlich.[70]

Taxonomie des 18. Jh.

Die frühen Pflanzensystematiker des 17. Jahrhunderts entwickeln ihre Einteilungen ausgehend von Eigenschaften der Pflanzen, die von J. Ray *charakteristische Merkmale* (»notae characteristicae«) genannt werden.[71] Darauf aufbauend unterscheidet C. von Linné in seinen Schriften zwischen einer *Kennzeichnung* (»character«) und einem *Merkmal* (»nota«): Die komplexe Kennzeichnung kann sich aus verschiedenen, einzelne Eigenschaften bezeichnenden Merkmalen zusammensetzen.[72] Eine Kennzeichnung bildet nach Linné die Definition einer Gattung (»Character idem est ac definitio generica«)[73] oder einer anderen taxonomischen Einheit. Linné unterscheidet zwischen künstlichen, wesentlichen und natürlichen Kennzeichnungen. Eine künstliche Kennzeichnung legt dabei einem Taxon nur ein einziges Merkmal bei[74]; natürliche Kennzeichnungen berücksichtigen dagegen viele, möglichst alle Merkmale. Für jeden Teil einer Pflanze beziehen sich die kennzeichnenden Merkmale (»nota characteristica«) nach Linnés Sexualsystem (↑Systematik) auf Zahl, Gestalt, Verhältnis und Lage aller Teile der Fruchtbildung (»Numero, Figura, Proportione & Situ«).[75]

Morphologie: Korrelation und Ganzheit

Mit der Begründung der Morphologie am Ende des 18. Jahrhunderts sind es nicht mehr die einzelnen, isolierten Merkmale, die für die Klassifikation ausschlaggebend sind, sondern vielmehr die Kombination der Merkmale. Ein Organismus wird als ein besonderes Gefüge von Merkmalen konzipiert. Nach Goethe erfolgt die Bildung von Typen durch eine ideengeleitete Analyse der Merkmalskomposition der Organismen »Die Idee muß über dem Ganzen walten und auf eine genetische Weise das allgemeine Bild abziehen«[76] (↑Typus).

Weil sich die Merkmale in ihrer Konstanz und damit in ihrem klassifikatorischen Wert unterscheiden, wird auf die Notwendigkeit der *Gewichtung* der Merkmale für klassifikatorische Zwecke verwiesen. Den nur relativen Wert eines Merkmals für die Taxonomie betont der Botaniker A.J. de Jussieu zu Beginn des 19. Jahrhunderts.[77] Die Emanzipation der Taxonomie als eigenständige Teildisziplin der Biologie hängt zu einem nicht unerheblichen Teil an der Einsicht, dass der taxonomisch-diagnostische Wert eines Merkmals nicht immer parallel zu seinem physiologischen Wert verlaufen muss.

Merkmale von Taxa

Neben Individuen werden in der Biologie häufig auch Arten oder höheren taxonomischen Einheiten Merkmale zugeschrieben. In taxonomischen Tabellen und Bestimmungsschlüsseln erscheint seit Mitte des 17. Jahrhunderts der lateinische Ausdruck für ***Artmerkmale*** (Morison 1669: »nota specifica«[78]; Linné 1764: »nota speciei«[79]). Im Englischen erscheint der analog geformte Terminus in der Übersetzung eines Texts von Linné in der Mitte des 18. Jahrhunderts (»specific characters«).[80] Eine explizite Definition des Begriffs gibt W. Withering 1776: »Specific-Character. One or more circumstances of a plant sufficient to distinguish it from every other plant of the same genus. The specific characters are generally taken from the leaves or stem; sometimes from the flowers; but seldom from the roots«.[81] Der deutsche Ausdruck ›Artmerkmale‹ erscheint Ende des 18. Jahrhundert (Kugelann & Illiger 1798: »Artmerkmale«: »Unterscheidungs-Merkmale der Art«[82]) und ist seit Beginn des 19. Jahrhunderts v.a. in der Etnomologie viel in Gebrauch.[83] Parallel dazu erscheint die Bezeichnung *Artkennzeichen* (Anonymus 1798: Gattungs-und Artkennzeichen«[84]; Creutzer 1799: »Grösse und Farbe sind bey Insekten sehr veränderlich, und geben nur selten sichere Artkennzeichen ab«[85]); bereits im frühen 19. Jahrhundert ist dies ein viel benutzter Terminus[86].

Das mit diesem Wort Gemeinte ist allerdings nicht eindeutig: Artmerkmale können einerseits die für eine Art typischen Merkmale eines Individuums sein; sie können andererseits aber auch tatsächlich Merkmale nicht eines Individuums, sondern der Art bezeichnen, z.B. das phylogenetische Alter, das Verbreitungsgebiet oder die Individuendichte in einem Areal. Auch die Variabilität innerhalb einer Art stellt nicht ein Merkmal eines einzelnen Organismus dar, sondern der Art insgesamt.[87] Verbreiteter ist die erste Bedeutung, der zufolge Artmerkmale die taxonomisch relevanten Eigenschaften von Individuen bilden, also diejenigen Eigenschaften, die dessen Zugehörigkeit zu einem Taxon bestimmen (Mayr 1963: »species characters«: »any attribute of a species that differentiates it from other species (and is therefore ›diagnostic‹) and that is reasonable constant (invariable)«).[88]

KINDS OF TAXONOMIC CHARACTERS

1. Morphological characters
   - *a.* General external morphology
   - *b.* Special structures (*e.g.*, genitalia)
   - *c.* Internal morphology (= anatomy)
   - *d.* Embryology
   - *e.* Karyology (and other cytological differences)
2. Physiological characters
   - *a.* Metabolic factors
   - *b.* Serological, protein, and other biochemical differences
   - *c.* Body secretions
   - *d.* Genic sterility factors
3. Ecological characters
   - *a.* Habitats and hosts
   - *b.* Food
   - *c.* Seasonal variations
   - *d.* Parasites
   - *e.* Host reactions
4. Ethological characters
   - *a.* Courtship and other ethological isolating mechanisms
   - *b.* Other behavior patterns
5. Geographical characters
   - *a.* General biogeographical distribution patterns
   - *b.* Sympatric-allopatric relationship of populations

Abb. 138. Arten von taxonomischen Merkmalen; in späteren Darstellungen erweitert Mayr diese Liste um molekulare Merkmale (aus Immunologie, Elektrophorese, Aminosäuresequenzen, DNA-Hybridisierungen, Nukleotid-Sequenzen, u.a.) (aus Mayr, E., Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1953). Methods and Priqnciples of Systematic Zoology: 108; vgl. Mayr, E. & Ashlock, P.D. (1969/91). Principles of Systematic Zoology: 162).

Genetik im 19. Jh.

Der biologische Begriff des Merkmals verbreitet sich besonders in der Genetik seit den Versuchen G. Mendels in der Mitte des 19. Jahrhunderts. Die methodischen Vorteile der Erbsen für seine Züchtungsexperimente sieht Mendel u.a. darin, dass diese »constante, leicht und sicher zu unterscheidende Merkmale« besitzen.[89] Diese bestehen z.B. in der Gestalt und Färbung der Samen. Je nach Ausgang seiner Kreuzungsversuche unterscheidet Mendel dominante (»dominirende«) und rezessive (»recessive«) Merkmale (↑Gen). Entscheidend für die Etablierung des Merkmalsbegriffs bei Mendel ist es, dass die von ihm ausgewählten Eigenschaften sich nicht vermischen und über die Generationen erhalten bleiben, auch wenn sie in den Organismen einer Generation nicht manifest sind (↑Genotyp/Phänotyp). Im Anschluss an Mendel und die taxonomische Tradition werden unter einem Merkmal in erster Linie morphologische Eigenschaften eines Organismus verstanden. Später werden auch physiologische Prozesse oder Verhaltensweisen als Merkmale angesehen.

1. Formen sind Typen.
Formen sind charakteristische Eigenschaften eines Individuums, die dieses als Vertreter einer bestimmten taxonomischen Gruppe ausweisen. Unter der Beschreibung als Formen werden Individuen also meist typisiert. Die Formprädikate selbst sind daher typisierende Eigenschaften, die mehreren Individuen gemeinsam zukommen.

2. Formen sind bloße Mittel.
Formen sind Mittel zur Realisierung biologischer Funktionen. Sie sind in einen teleologischen Kontext eingebunden und spielen eine primär dienende Rolle. Der die Gestalt und Abläufe von Organismen wesentlich prägende Mechanismus, die Natürliche Selektion, ist auf eine Steigerung der Effizienz der Funktionen gerichtet; demgegenüber stellen die Formen bloßes Material dar.

3. Formen sind biologische Variable.
Im Laufe der Evolution des Lebens wandeln sich die Formen beständig. Für den Einsatz zu bestimmten Funktionen werden die Formen verändert, im Dienste der Funktionen werden sie an ihre Rolle »angepasst«.

4. Formen sind vielfältig.
Formen unterliegen in der Biologie keiner hierarchischen Ordnung ausgehend von bestimmten »Grundformen« – analog zu den seit Beginn des Lebens konstanten »Grundfunktionen« wie Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung. Es besteht vielmehr eine offene Mannigfaltigkeit eines in der Evolution sich immer weiter bereichernden Inventars an Formen. Der Grund für die Vielfalt der organischen Formen ist die weitgehende Blindheit der Selektion für Formen: Selektiert werden nicht Formen als solche, sondern die mit den Formen verbundenen Effekte, die unmittelbar einen Selektionswert aufweisen.

5. Formen sind Akzidenzen.
Die Form eines Individuums kann sich im Laufe seines Lebens grundlegend wandeln (in einer Metamorphose). Die spezifische Form zu einem Zeitpunkt definiert also nicht die Identität eines Individuums. Kriterium für die diachrone Identität eines Individuums ist nicht die Kontinuität einer Form, sondern eines Funktionsgefüges.

6. Formen sind nicht nur statisch.
Nicht allein statische Raumgefüge können als Formen gelten, auch die dynamische Veränderung von räumlichen Konfigurationen kann als Form gelten. Zeitgestalten, wie Entwicklungsprozesse oder Verhaltensweisen, können als Formen verstanden werden.

7. Formen sind Systemeigenschaften.
Formen ergeben sich aus der Interaktion vieler Komponenten innerhalb eines Organismus. Sie lassen sich meist nicht nur einer Einflussgröße zuschreiben. In ihrer Veränderung unterliegen sie daher komplexen Einschränkungen (»constraints«) und können oft nicht einfach als »Anpassung« für eine spezifische Funktion gedeutet werden.

8. Formen bilden kein System.
Die Veränderung der Formen in der Evolution erfolgt häufig kontinuierlich und folgt keinem starren Schema und keiner intrinsischen Ordnung (analog zum Periodensystem der chemischen Elemente). Auch besteht nur eine grobe Korrelation zwischen der Lebensweise und Form von Lebewesen.

9. Formen werden beschrieben.
Formen sind kontinuierlich variierende, analoge Strukturen, die aus keiner allgemeinen Theorie deduziert werden können. Sie werden in der Biologie in erster Linie beschrieben und rücken selten an die Stelle einer (ultimaten) Erklärung. Die kaum überschaubare Vielfalt organischer Formen bedingt die ausgeprägte deskriptive Tradition der Biologie.

10. Formen sind Explananda.
Als deskriptive, meist nicht selbst erklärende Elemente sind Formen selbst erklärungsbedürftig. Sie können in verschiedenen zeitlichen und sachlichen Dimensionen erklärt werden: entweder proximat (1) als Mittel im Dienste bestimmter physiologischer Funktionen oder (2) als Ergebnis von entwicklungsbiologischen Prozessen oder ultimat (3) als Anpassungen, die in der Vergangenheit selektiert wurden, oder (4) *constraints*, die sich als Konsequenz eines Bauplans ergeben.

Tab. 75. Merkmale von Formen in der Biologie.

Als das entscheidende Kriterium für die Abgrenzung von Merkmalen in der Genetik wird ihre unabhängig voneinander erfolgende Variation bei der Vererbung angesehen. H. de Vries spricht auf dieser Grundlage im Jahr 1900 von *Elementarcharakteren*, die als getrennte Einheiten materiell in den von ihm so genannten *Pangenen* verkörpert sind: »Jedem Einzelcharakter entspricht eine besondere Form stofflicher Träger«[90] (↑Gen). Jedes Pangen verursacht nach de Vries die Ausbildung eines Merkmals, das damit auch unabhängig von den anderen variieren kann. W. Bateson verwendet in diesem Zusammenhang wenig später den Ausdruck ***Merkmalseinheit*** (»unit-character«) für ein Allel (↑Gen), das durch andere ersetzt werden kann (»capable of independently displacing or being displaced by one or more alternative characters taken singly«).[91]

Evolutionstheorie
Auch in C. Darwins Evolutionstheorie spielt der Begriff des Merkmals (»character«; seltener »trait«[92]) eine prominente Rolle. Nach Darwin sind es Merkmale, die sich im Laufe der Evolution verändern und ausbreiten. Die analytische Zerlegung der Or-

ganismen einer Art in variable Merkmale ermöglicht es Darwin, die Organismen und die Arten nicht als ganzheitliche und konstante »Essenzen«, sondern als veränderbare Komposita zu konzipieren (↑Evolution): Die gegeneinander separierten Merkmale können jeweils für sich einer Anpassung unterworfen werden. Auf genetischer Ebene spiegelt sich Darwins analytische (oder »atomistische«) Strategie in der Annahme von genetischen Elementen, den »gemmules« (↑Gen).

Gerade für zentrale Elemente seiner Theorie und Argumentation ist der Begriff des Merkmals von großer Bedeutung: Darwins Prinzip der *Merkmalsverschiebung* (»divergence of character«[93]) postuliert eine zunehmende morphologische Differenzierung von Organismen nahe verwandter Arten, weil auf diese Weise die Konkurrenz unter ihnen vermindert wird (↑Phylogenese).

Den größten Wert für die Klassifikation haben für Darwin diejenigen Merkmale, die nicht mit der besonderen Lebensweise des Organismus verbunden sind, sondern eher innere Organe betreffen (»the less any part of the organisation is concerned with special habits, the more important it becomes for classification«[94]). Weil gerade die früh in der Entwicklung erscheinenden embryonalen Merkmale wenig durch Anpassungen an die Lebensweise des ausgewachsenen Organismus überformt sind, kommt ihnen nach Darwin ein besonderer Wert für die (auf die Rekonstruktion der Stammesgeschichte zielende) Klassifikation zu.[95] Gleiches gilt nach Darwin für funktionslose rudimentäre Organe, die vom Einfluss der Selektion isoliert sind.[96]

Merkmalsanalyse als Dekomponierung

Die häufige Verwendung des Merkmalsbegriffs in der Genetik (seit Mendel) und in der Evolutionstheorie (seit Darwin) weist darauf hin, dass für diese beiden Disziplinen die Zerlegung des Organismus in einzelne Komponenten von entscheidender Bedeutung ist. Es macht den Kern des Ansatzes von Genetik und Evolutionstheorie aus, dass sie die Organismen konzeptionell in Merkmale zergliedern und deren unabhängige *Variation* untersuchen. Der Biologiehistoriker Rádl spricht 1913 von »Darwins Auflösung des Organismus in Eigenschaften«.[97] Der Organismus wird nicht in erster Linie in seiner Einheit thematisiert (wie in der klassischen Morphologie und Physiologie), sondern – in den Worten J. Schaxels – geradezu zu einem ***Eigenschaftsaggregat***, in dem je nach Fragestellung mal das eine und mal das andere Merkmal isoliert untersucht wird.[98] Der Organismus wird aus Sicht des Darwinismus zu einem »Flickwerk immer nur relativer Anpassungen«.[99]

Bereits im 19. Jahrhundert erscheint die Legitimität dieses Ansatzes solchen Physiologen und Morphologen, die die Einheit des Organismus betonen, zweifelhaft. So kritisiert E. Montgomery in den 1880er Jahren die in der Physiologe betriebene analytische Dekomponierung der ganzheitlichen Geschlossenheit eines Organismus nach dem *Prinzip der Aggregation* (»principle of Aggregation«) mit dem Verweis auf die Einheit des organischen Individuums (»the unity of the organic individual«) (↑Ganzheit).[100]

Individuen als »Semaphoronten«

Große Bedeutung kommt dem Begriff des Merkmals auch in der modernen Systematik und Taxonomie zu. Individuen werden taxonomisch als *Merkmalsträger* oder mit W. Hennig als ***Semaphoronten*** aufgefasst. Nach Hennig sind die Semaphoronten »Individuen in einer bestimmten, sehr kleinen Zeitspanne ihres Lebenslaufes«, und sie bilden die »Elemente der Systematik«.[101] Die Merkmale stellen für Hennig solche Eigenschaften eines Semaphoronten dar, durch die er sich von anderen Semaphoronten unterscheidet.[102] Ein Organismus, der eine Metamorphose durchmacht, verkörpert im Laufe seines Lebens also verschiedene Semaphoronten. Hennig verfügt über einen relationalen Merkmalsbegriff, insofern ausdrücklich nur die unterscheidenden Eigenschaften als Merkmale verstanden werden.[103] 1960 definiert er: »Wir bezeichnen […] diejenigen Eigenschaften, durch die sich ein Semaphoront oder eine Gruppe von solchen von anderen Semaphoronten unterscheidet, als Merkmale und bleiben uns bewußt, daß mit dieser Bezeichnung niemals nur morphologische Eigenschaften im engeren Sinne, sondern stets solche der vierdimensionalen Gesamtgestalt gemeint sind«.[104] Die »Gesamtgestalt« eines Organismus im Laufe seines Lebens, also die »Gesamtheit seiner physiologischen, morphologischen und psychologischen (ethologischen) Eigenschaften«, nennt Hennig seine ***Holomorphe***.[105] Eine biologische Taxonomie, die das System der Organismen allein auf ihrer Merkmalsähnlichkeit aufbaut, ist die Phänetik (↑Systematik).

Ausgehend vom biologischen Speziesbegriff, dem zufolge Arten als Fortpflanzungsgemeinschaften definiert sind, bilden die morphologischen Merkmale nicht die Kriterien der Artzugehörigkeit, sondern stellen lediglich Indizien dafür dar.[106] Nach Hennig sind sie »nicht selbst Bestandteil der Definition [...], sondern Hilfsmittel, die benutzt werden, um die hinter ihnen stehenden genetischen Kriterien zu erfassen«[107].

Ontologie von Merkmalen

Nicht einheitlich ist die Verwendung des Merkmalsbegriffs in ontologischer Hinsicht.[108] Merkmale können verstanden werden als *materielle Teile* eines Organismus (»Peters blaue Augen«), als Größen oder *Variablen* (»Peters Augenfarbe ist blau«) oder als *Eigenschaften* (»Peter ist blauäugig«). Alle drei Arten der Verwendung bestehen in der Biologie nebeneinander. Werden Merkmale als Variablen angesehen, dann wird häufig eine Unterscheidung zwischen dem *Merkmal* (»character«) als der Variablen (oder der Größe) und dem ***Merkmalszustand*** (»character state«[109]) als dem Wert der Variablen getroffen: Ein Merkmalszustand des Merkmals ›Augenfarbe‹ als Variable ist z.B. der Wert ›blau‹. Nach klassischer Lehre bildet ein Merkmal in dieser Unterscheidung das *fundamentum divisionis* der Gruppierung; es ist nicht selbst eine Eigenschaft, sondern eine Klasse von Eigenschaften.[110]

Merkmale werden gelegentlich nicht nur auf unmittelbar mit einem Individuum zusammenhängende Entitäten, sondern auch auf Eigenschaften oder Dinge bezogen, die außerhalb eines Organismus liegen, aber mit diesem intrinsisch verbunden gedacht sind, z.B. ökologische Größen wie Nahrung, Habitat, Parasiten und Wirte (vgl. Abb. 138).[111] Diese Eigenschaften fallen unter die weite Definition des Merkmalsbegriffs, die E. May gibt: »A taxonomic character is any attribute by which a member of a taxon differs or may differ from a member of another taxon«.[112] Nicht jede Eigenschaft eines Organismus ist danach aber ein taxonomisches Merkmal (»character«), weil auch Organismen der gleichen Population oder Art verschiedene Eigenschaften aufweisen können. Merkmale sind nur solche Eigenschaften, die den Angehörigen eines anderen Taxons nicht zukommen.

Auch wenn ein Teil mehrere Merkmale tragen kann, besteht doch in der Praxis der Dekomponierung von Organismen eine häufige Korrelation zwischen der Anzahl unterschiedlicher Merkmale mit der Anzahl der Teile. Die Anzahl der Arten von Teilen ist weiter mit der Anzahl von Funktionstypen in einem Organismus korreliert. Ein Grund hierfür liegt darin, dass viele Funktionen spezialisierte Organe voraussetzen und außerdem parallel ablaufen können (z.B. Verdauung und Lokomotion); eine Selektion für die Effizienz der Funktionen bedingt daher eine morphologische Kompartimentierung der Organismen.[113] In komplexen Organismen mit vielen unterschiedlichen Funktionen können daher viele Teile differenziert und viele Merkmale angegeben werden.

E. Sober argumentiert 1981 dafür, die evolutionär relevanten Merkmale über ihre kausale Wirksamkeit (»causal efficacy«[114]) in Selektionsprozessen zu definieren: Verschiedene Merkmale liegen vor, wenn Eigenschaften von Organismen einen unterschiedlichen Wert für die Selektion haben: »if, within some environment, there is selection for *P* but not selection for *Q*, then *P* and *Q* are different properties«.[115] Weil in der Evolutionstheorie Verallgemeinerungen und Quantifizierungen über abstrakte Eigenschaften erfolgen, z.B. über das Konzept der *Merkmalsfitness* (↑Anpassung), enthält die Evolutionstheorie nach Sober die ontologische Verpflichtung, auch abstrakte Gegenstände wie Merkmale als real anzusehen. Gerade der Fortschritt der Evolutionstheorie wird in der Sicht Sobers dazu führen, den selektiven Wert von Merkmalen in bestimmten Umwelten zu spezifizieren und diesen damit einen von den Individuen unabhängigen ontologischen Status zuzusprechen: »it is part of the point of evolution theory to codify generalizations about what kinds of properties will be selectively advantageous in what kind of environment«.[116]

Definitionsvorschläge – und Probleme

Eine einfache Bestimmung eines biologischen Merkmals ausgehend von dem deutschen Wort gibt F.C. Werner 1970: Ein »Merk-Mal« ist danach »ein Mal oder Zeichen, das man 1. bemerkt, 2. sich merkt und auf das man 3. auch andere aufmerksam macht, mit anderen Worten eine Einheit, die man beobachtet, festlegt und mitteilt«.[117] Werner erläutert weiter: »das Merkmal ist eine gesondert erfaßbare, abgrenzbare Eigentümlichkeit oder Eigenschaft, die ihren Träger kennzeichnet, die ihn zu beschreiben erlaubt. Ein Gebilde beschreiben heißt, seine Merkmale aufzählen. Durch Merkmale sind nicht nur konkrete Objekte, sondern auch zusammenfassende Gruppen solcher Objekte gekennzeichnet, so vor allem die Sippen der Pflanzen und Tiere«.[118] Werner folgt auch für die Biologie der alten Lehre der Logik, der zufolge mit dem Aufstieg zu umfassenderen Begriffen die Anzahl der Merkmale der bezeichneten Gegenstände kleiner wird, also: »je umfangreicher der abstrahierte Begriff, um so weniger Merkmale sind den darin enthaltenen engeren Begriffen gemeinsam, um so ärmer ist der Inhalt des Begriffs«.[119] In der Reihe ›einzelne konkrete Rose‹, ›bestimmte Rosenart‹, ›Ordnung der Rosengewächse‹ und ›Blütenpflanzen‹ nimmt also die Anzahl der Merkmale ab.

Andere Definitionen zielen mehr auf die Variation von Merkmalen, so z.B. diejenige von R.A. Pimental und R. Riggins, die 1987 ein Merkmal als eine Eigenschaft von Organismen definieren, die mehrere einander ausschließende Werte annehmen kann: »A

character is a feature of organisms that can be evaluated as a variable with two or more mutually exclusive and ordered states«.[120]

Methodisch unzulänglich bleibt eine allein auf Beobachtungen bezogene Identifikation von Merkmalen; anzustreben wäre vielmehr eine theoriegeleitete Merkmalsausgliederung. Eine solche allgemeine Theorie und damit eine eindeutige Methodologie zur Bestimmung von Merkmalen gibt es jedoch nicht. Es hat sich kein durchgehendes Prinzip der Merkmalsidentifikation etablieren können. In verschiedenen Kontexten finden vielmehr unterschiedliche Prinzipien Anwendung.[121] Zwei der wenigen allgemeinen Regeln zur Bestimmung eines Merkmals lauten, dass ein Merkmal für ein Taxon (z.B. eine Art) kennzeichnend und im Vergleich von verschiedenen Taxa möglichst unabhängig von anderen Merkmalen sein sollte (»Separabilität«): Ein Merkmal muss eine abgrenzbare Einheit sein, die von anderen Einheiten unterscheidbar ist und unabhängig von diesen variiert (»single character [...] is anything that can be considered as a variable independent of any other thing considered at the same time«[122]). Das Vorhandensein von Krallen an den Zehen eines Säugetiers, nicht aber jede einzelne Kralle gilt daher z.B. als ein Merkmal.[123] Unterschieden wird in diesem Zusammenhang zwischen logisch und empirisch miteinander korrelierten Merkmalen[124]: Logisch korreliert sind solche Merkmale, die nicht voneinander getrennt werden können oder in der Natur zumindest nicht getrennt vorkommen, z.B. die rote Farbe des Blutes und das Vorhandensein von Hämoglobin im Blut bei Säugetieren. Empirisch korreliert sind dagegen nur solche Merkmale, die meist zusammen erscheinen. Manche Autoren gehen soweit, alle Merkmale, die empirisch perfekt miteinander korrelieren, als ein Merkmal zusammenzufassen.[125] Allerdings könnten auf dieser Grundlage alle Unterschiede, die Vögel von Säugetieren unterscheiden, als nur ein Merkmal beschrieben werden.[126] Sinnvoller, wenn auch noch nicht sehr präzise, erscheint es dagegen, eine solche Folge von Eigenschaften, die einem einzigen ontogenetischen Entwicklungsweg zugeschrieben werden kann, als ein Merkmal zu betrachten.[127]

Weil die unabhängige Variation als entscheidendes Kriterium für die Bestimmung eines Merkmals herangezogen wird, gilt meist nur das als ein Merkmal, was einer Variation unterliegt. In vielen Kontexten erfolgt die Bestimmung von Merkmalen aber auch ausgehend von dem sie umfassenden System. Ein Merkmal wird also aus dem Gefüge eines organischen Gesamtsystems ausgegliedert; dieses besitzt daher gegenüber dem Merkmal das »ontologische Primat« (Wagner & Laubichler 2000).[128]

G.P. Wagner schlägt 2001 einen auf biologischen Prozessen aufbauenden Merkmalsbegriff vor. Ein biologisches Merkmal ist für Wagner ein Teil eines Organismus, der über »kausale Kohärenz« verfügt und eine kausale Rolle in einem biologischen Prozess spielt, so dass er eine definierte Identität aufweist (»A biological character can be thought o fas a part of an organism that exhibits causal coherence to have a well-defined identity and that plays a (causal) role in some biological process«).[129] Als *natürliche Sorte* (»natural kind«) kann ein Merkmal nach Wagner (im Anschluss an Quine[130]) in einem dreistufigen Verfahren identifiziert werden: (1) der Auswahl einer Klasse von Prozessen, (2) der Identifikation einer stabilen Klasse von Dispositionseigenschaften der Entitäten dieser Prozesse und (3) der Formulierung eines Modells, das die Stabilität der Klasse von Dispositionseigenschaften erklärt. Zu einem Merkmal wird eine Eigenschaft demzufolge, wenn es aufgrund eines kausalen homöostatischen Mechanismus stabilisiert wird; ein Merkmal ist damit ein *homöostatisches Eigenschaftscluster* (Boyd 1988: »homeostatic property cluster«)[131] (↑Art). Der Vielfalt der biologischen Prozesstypen entsprechend lassen sich verschiedene Merkmalstypen unterscheiden. Nach einer basalen, an den biologischen Teildisziplinen orientierten Einteilung lassen sich die Merkmalstypen der Physiologie, Entwicklungsbiologie, Vererbung und Evolutionstheorie unterscheiden (vgl. Tab. 76).

Ein besonderer Begriff des Merkmals ausgehend von einer Theorie entwickelt sich im Rahmen der kladistischen ↑Systematik. Ein Merkmal wird hier bestimmt als eine *Synapomorphie*, also als eine Innovation einer monophyletischen Gruppe, die diese als ein Taxon definiert. Merkmale können damit nicht einfach beobachtet werden, sondern stellen selbst eine Theorie dar: »A character is thus a theory, a theory that two attributes which appear different in some way are nonetheless the same (or homologous). As

		Art der Einheit	
		Struktureinheit	Funktionseinheit
Gegenstand	Individuum	*Entwicklunbsbiologie (Entwicklungseinheit)*	*Physiologie (Funktionseinheit)*
	Population	*Genetik (Vererbungseinheit)*	*Evolutionsbiologie (Seletionseinheit)*

Tab. 76. Kreuzklassifikation von vier biologischen Subdisziplinen, in denen Merkmale über einen Prozess als Einheiten bestimmt werden. Die Klassifikationen müssen nicht eindeutig aufeinander abbildbar sein.

such, a character is not empirically observable«[132]. Von anderen Systematikern wird aber weiterhin daran festgehalten, dass Merkmale direkt beobachtet werden können.[133]

Von einigen Biologen werden bevorzugt quantitative Daten, die die Variation von Merkmalen beschreiben, für eine Klassifikation verwendet – traditionell besteht aber auf der anderen Seite eine Skepsis seitens der Systematiker, und insbesondere der kladistischen Systematiker, gegenüber quantitativen Merkmalen. Diese Skepsis beruht u.a. darauf, dass sich auf der Grundlage quantitativer Daten nicht einfach ein Stammbaum entwickeln lässt und dass sie außerdem als wenig verlässliche Indikatoren von Verzweigungspunkten des Stammbaums gelten.[134] Insgesamt ist der Merkmalsbegriff weit davon entfernt, einheitlich und konsistent in der Biologie verwendet zu werden. Gerade quantitativ variierende Merkmale werden von verschiedenen Systematikern höchst unterschiedlich gewertet und in unterschiedlicher Weise zu Merkmalen zusammengefasst.[135]

Zeitgestalt

Der Formbegriff muss nicht auf das statische Verhältnis von Gegenständen zueinander beschränkt werden. Möglich ist es auch, das Muster der Dynamik in der Veränderung eines Gegenstandes als seine Form – oder als einen Aspekt seiner Form – anzusehen. Seit Ende des 19. Jahrhunderts wird für solche dynamischen Formen der Ausdruck ›Zeitgestalt‹ verwendet (unabhängig davon steht das Wort ›Zeitgestalt‹ in der älteren Bedeutung zur Bezeichnung der Form einer Kultur zu einer Zeit[136]). E. Mach spricht 1886 von der »Zeitgestalt« einer Melodie und setzt diese in Gegensatz zu einer »Raumgestalt«.[137] Im Rahmen der Gestaltpsychologie gebraucht H. Münsterberg 1900 den Ausdruck ›Zeitgestalt‹ in der Psychologie und bezeichnet damit die »zeitliche Gestaltqualität« von Gegenständen wie Melodien, die nicht in kleinere Einheiten zerlegt werden können, ohne ihre Eigenart zu verlieren.[138] In diesem Sinne erkennt Plessner in einem Ding, das sich in einem Prozess als identisches erhält, eine »dynamische Form«.[139]

Verbreitet hat sich das Konzept einer dynamischen Form v.a. in der Ethologie. J. von Uexküll spricht seit den 1920er Jahren von einem Ganzen als einer »Zeitgestalt«, insofern die Teile »zeitlich nacheinander geordnet sind«.[140] A. Portmann und I. Eibl-Eibesfeldt übernehmen diesen Ausdruck. Bei Portmann heißt es 1952: »Jede Lebensform ist vor uns als eine Gestalt, die nicht nur im Raume, sondern auch in der Zeit ihre artgemäße Entfaltung erfährt. Lebendige Wesen sind in gewissem Sinne geformte Zeit, wie Melodien; das Leben äußert sich auch in Zeitgestalten«.[141] Beispiele für die Zeitgestalt der Lebewesen sind für Portmann die Phänomene der Metamorphose und des Vogelzugs. Eibl-Eibesfeldt beginnt seine Einführung in die Vergleichende Verhaltensforschung mit einer Definition von Verhalten als Zeitgestalt: »Verhaltensweisen sind Zeitgestalten. Jede Verhaltensforschung hat es also mit Ablaufsformen zu tun, die zum Unterschied von den körperlichen Merkmalen nicht immer sichtbar sind«.[142] Es ließe sich im Anschluss daran geradezu von einer *Verhaltens-* oder *Ethomorphologie* sprechen.

Phänon

Organismen gleichen oder sehr ähnlichen Aussehens können zu einem Phänon (engl. »phenon«) zusammengefasst werden. Die Bezeichnung geht auf W.H. Camp und C.L. Gilly zurück, die sie in einer etwas spezielleren Bedeutung 1943 einführen (»a species which is phenotypically homogeneous and whose individuals are sexually reproductive, but which is composed of intersterile segments«).[143] Arten und selbst Populationen können aus zahlreichen Phäna zusammengesetzt sein. So bilden die Männchen und Weibchen bei Arten mit einem Sexualdimorphismus zwei verschiedene Phäna. Auch ein Individuum kann in seinem Leben verschiedenen Phäna angehören (z.B. in Form von Altersstadien, sozial induzierten Variationen oder durch ↑Metamorphose).[144] Das Konzept des Phänons ist verwandt mit Hennigs Begriff des Semaphoronten (s.o.).

Eine andere Bedeutung geben P.H.A. Sneath und R.R. Sokal 1960 dem Wort ›Phänon‹. Sie verstehen darunter alle Ähnlichkeitsgruppen von Organismen, die im Rahmen der numerischen Taxonomie (↑Systematik) errichtet werden, unabhängig von ihrem taxonomischen Rang und der inneren Homogenität (↑Systematik: Abb. 506).[145]

Nachweise

1 Aristoteles, Physica 198a14ff.; Metaphysica. 983a26ff.
2 Aristoteles, Physica 198a26f.; Metaphysica 1032a25.
3 Aristoteles, Metaphysica 1029a6.
4 Aristoteles, Metaphysica 1032b1f.
5 Aristoteles, De an. 412a19-21.
6 Aristoteles, Politica 1253a.
7 Aristoteles, Politica 1253a; Metaphysica 1036b; De an. 412b; 415b; De part. anim. 640b f.; De gen. anim. 726b; 734b f.
8 Aristoteles, Meteorologica 390a.
9 Aristoteles, De part. anim. 693a; vgl. auch 694b.
10 Thomas von Aquin, De principiis naturae (hg. v. R. Heinzmann, Stuttgart 1998): 51; 57 (I, 3; II, 7).
11 Kant, I. (1781). Kritik der reinen Vernunft: A266 (B322).
12 Emerton, N.E. (1984).The Scientific Reinterpretation of Form.
13 Nifo, A. (1518). Expositiones in Aristotelis libros Metaphysices (Venedig 1558): 333; vgl. Aristoteles, Metaphysik V, 25, 1023b; VII 7f., 1033a, b; Emerton (1984): 98.
14 Boyle, R. (1661). A Physico-Chemical Essay, Containing an Experiment, with some Considerations touching the Differing Parts and Redintegration of Salt-petre (Works, vol. 2, ed. by M. Hunter & E.B. Davis, London 1999, 93-113): 108.
15 Sennert, D. (1636). Hypomnemata physica (Opera omnia, vol. 1, Lyon 1650): 145f.; 167; vgl. Emerton (1984): 120f.
16 Grew, N. (1682). Anatomy of Plants: 224.
17 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 196 (§167); vgl. ders. (1737). Critica botanica: 202 (§283); vgl. Cain, A.J. (1994). *Numerus*, *figura*, *proportio*, *situs*; Linnaeus's definitory attributes. Archives of Natural History 21, 17-36; Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 224.
18 Spink, J.S. (1960). French Free-Thought from Gassendi to Voltaire: 235.
19 Schelling, F.W.J. (1798). Ueber das Verhältnis des Realen und Idealen in der Natur (Sämtliche Werke, Bd. 2, Stuttgart 1857, 357-378): 374.
20 a.a.O.: 375.
21 Schelling, F.W.J. (1833). Zur Geschichte der neueren Philosophie (Münchener Vorlesungen) (Sämtliche Werke, Bd. 10, Stuttgart 1861, 1-200): 110.
22 Burdach, K.F. (1837). Der Mensch nach den verschiedenen Seiten seiner Natur. Anthropologie für das gebildete Publicum: 109; vgl. ders. (1810). Die Physiologie: 241f.
23 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I & II, hg. v. W. v. Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 383.
24 Jonas, H. (1951). Is God a mathematician? (dt. Ist Gott ein Mathematiker? Vom Sinn des Stoffwechsels. In: ders., Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 151.
25 Nagel, E. (1951/61). Mechanistic explanation and organismic biology (in: The Structure of Science, New York 1961, 398-446): 426.
26 Lukrez (55 v. Chr.). De rerum natura IV, 840ff.
27 Galen, De anatomicis administrationibus (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 2, Leipzig 1821, 215-731): 536f.
28 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 210.
29 Sullivan, L.H. (1896). The tall office building artistically considered. Lippincott's Magazine 57, 403-409.
30 Geoffroy St.-Hilaire, É. (1818). Philosophie anatomique Bd. 1; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 330; 339; Asma, T.S. (1996). Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science: 25.
31 Vgl. Russell, E.S. (1916). Form and Function: 77.
32 Vgl. Lubosch, W. (1931). Geschichte der vergleichenden Anatomie. In: Bolk, L. Göppert, E., Kallius, E. & Lubosch, W. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. 1, 3-76: 23.
33 Cohen, H. (1902/14). Logik der reinen Erkenntnis (Hildesheim 1977): 372.
34 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 531.
35 ebd.
36 a.a.O.: 532.
37 a.a.O.: 544.
38 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, Bd. 1.
39 Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie: 114ff.
40 Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269-299.
41 Gutmann, M. & Weingarten, M. (1996). Form als Reflexionsbegriff. Jahrb. Gesch. Theor. Biol. 3, 109-130.
42 Pirlot, P. & Bernier, R. (1973). Preliminary remarks on the organ-function relation. In: Bunge, M. (ed.). The Methodological Unity of Science, 71-83: 72.
43 Asma, T.S. (1996). Following Form and Function: 166.
44 a.a.O.: 58.
45 Vgl. z.B. Schmidt, H. (1912). Wörterbuch der Biologie; Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (1967/86). Brockhaus ABC Biologie, 2 Bde.; Bogenrieder, A. (Hg.) (1983-87). Lexikon der Biologie, 8 Bde.
46 Nachweise für Tab. 74: Driesch, H. (1919). Der Begriff der organischen Form: 1; Hennig, W. [1960]. Phylogenetic Systematics (Urbana 1966): 7; Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269-299: 272f.; Eichenbaum, J. & Gale, S. (1971). Form, function, and process: a methodological inquiry. Economic Geography 47, 525-544: 526; Gans, C. (1988). Adaptation and the form-function relation. Amer. Zool. 28, 681-697: 684; vgl. Oxnard, C.E. et al. (1980). Symposium: Analysis of form. Some problems underlying most studies of form. Amer. Zool. 20, 619-722.
47 Ghiselin, M.T. (2006). The failure of morphology to contribute to the modern synthesis. Theor. Biosci. 124, 309-316: 310.
48 Driesch (1919): 1; Hennig [1960] (engl. Urbana 1966): 7; (dt. Berlin 1982): 14.
49 Miquel, F.A.W. (1843). Systema Piperacearum: 169ff.
50 Aristoteles, Physica 198a (übers. H. Wagner, Berlin

1967).

51 Benninghoff, A. (1935-36). Form und Funktion. Z. gesamte Naturwiss. 1, 149-160; 2, 102-114: 155.

52 Rieppel, O. (1990). Structuralism, functionalism, and the four Aristotelian causes. J. Hist. Biol. 23, 291-320: 308.

53 Kauffman, S.A. (1985). Self-organization, selective adaptation, and its limits: a new pattern of inference in evolution and development. In: Depew, D. & Weber, B. (eds.). Evolution at a Crossroads, 169-207: 171.

54 Goodwin, B.C. (1989). Evolution and the generative order. In: Goodwin, B. & Saunders, P. (eds.). Theoretical Biology. Epigenetic and Evolutionary Order from Complex Systems, 89-100: 98.

55 ebd.

56 Piaget, J. (1967). Biologie et connaissance (dt. Biologie und Erkenntnis, Frankfurt/M. 1992): 138;vgl. Asma, T.S. (1996). Following Form and Function: 151.

57 Goethe, J.W. (1807). Zur Morphologie, Paralipomena II. In: Weimarer Ausgabe, Bd. II, 6, 446; vgl. Breidbach, O. (2007). Goethes Metamorphosenlehre: 115.

58 Goethe, J.W. von (1820). Bildungstrieb (Goethes Werke, Hamburger Ausgabe, Bd. 13, München 1994, 32-34); vgl. Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter. Studies in the History of General Physiology. 600 B.C. – 1900 A.D., 2 vols.: II, 43; Asma (1996): 44.

59 Waddington, C.H. (1951). The character of biological form. In: White, L.L. (ed.). Aspects of Form (London 1968), 43-52: 47.

60 Maslin, T.P. (1952). Morphological criteria of phyletic relationships. Syst. Zool. 1, 49-70: 52.

61 Uexküll, J. von (1922). Technische und mechanische Biologie. Ergeb. Physiol. 20, 129-161: 135; vgl. ders. (1920/28). Theoretische Biologie: 89f.

62 Weber, H. (1955). Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. Verh. deutsch. zool. Ges. 1954 (= Zool. Anz., Suppl. 18), 137-159: 140.

63 Vgl. Neemann, U. (1980). Merkmal. Hist. Wb. Philos. 5, 1154-1155.

64 Kant, I. (1800). Logik. Ein Handbuch zu Vorlesungen (Jäsche) (AA, Bd. IX, 1-150): 58.

65 Lambert, J.H. (1771). Anlage zur Architectonic oder Theorie des Einfachen und des Ersten in der philosophischen Erkenntniß, 2 Bde.: § 178, 9.

66 Porphyrios, Eisagoge (dt. in: Rolfes, E. (Übers.). Aristoteles, Kategorien, Lehre vom Satz (Organon I/II), Porphyrius, Einleitung in die Kategorien, Hamburg 1925/74): 14; vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 199.

67 Fristrup, K.M. (2001). A history of character concepts in evolutionary biology. In: Wagner, G.P. (ed.). The Character Concept in Evolutionary Biology, 13-35: 18.

68 Uexküll, J. von (1909/21). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 45f.; ders. (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 102f.

69 Vgl. Stevens, P.F. (1994). The Development of Biological Systematics: 23; 35.

70 Vgl. Bremekamp, C.E.B. (1962). The Various Aspects of Biology: 49; Stevens (1994): 128; Fristrup (2001): 18.

71 Ray, J. (1682). Methodus plantarum nova: [Praefatio].

72 Vgl. Stafleu, F.A. (1963). Adanson and the "Familles des Plantes". In: Lawrence, G.H.M. (ed.). Adanson 1, 123-264: 171.

73 Linné, C. von (1736). Fundamenta botanica: 21 (§186); vgl. ders. (1737). Genera plantarum: Rat. Op. [8] (§15).

74 Linné (1737): [8] (§16).

75 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 196 (§167); vgl. ders. (1737). Critica botanica: 202 (§283); vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 224.

76 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 121; vgl. Jacob, F. (1970). La logique du vivant (dt. Die Logik des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 96.

77 Jussieu, A.J. de (1824). Principes de la méthode naturelle des végétaux: 27.

78 Morison, R. (1669). Hortus Blesensis: 231; Linné, C. von (1737) Critica botanica: 192.

79 Linné, C. von (1764). Museum S:æ R:æ Mitis Ludovicæ Ulricæ reginæ Suecorum, Gothorum: 378; Niebuhr, C. (Hg.) (1775). Descriptiones animalium: avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientali observavit Petrus Forskål: 83; Vahl, M. (1804). Enumeratio plantarum: 357.

80 Linnaeus, C. (1750). Of a small venomous Serpent, not before taken notice of. Gentleman's magazine and historical chronicle 20 (Sept. 1750), 387-389: 387.

81 Withering, W. (1776). A Botanical Arrangement of All the Vegetables Naturally Growing in Great Britain: 805.

82 Kugelann, J.G. & Illiger, J.K.W. (1798). Verzeichniss der Käfer Preussens: xii.

83 Sturm, S. (1800). Verzeichnis meiner Insecten-Sammlung, Bd. 1: iii; Meigen, J.W. (1818/20). Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten: 185; Schaaffhausen, H. (1853). Über Beständigkeit und Umwandlung der Arten. Verh. naturhist. Ver. Preuss. Rheinl. Westphal. 10, 420-451: 425.

84 Anonymus (1798). [Rez. Cederhjelm, J. (1798). Faunae Ingricae Prodromus]. Allg. Lit.-Zeitung 1798 (Nr. 218), 121-123: 121.

85 Creutzer, C. (1799). Entomologische Versuche: 36.

86 Illiger, J.K.W. (1800). Versuch einer systematischen vollständigen Terminologie für das Thierreich: 111; Ochsenheimer, F. (1808). Die Schmetterlinge von Europa, Bd. 1, Abth. 2: 14; Meyer, B. (1815). Kurze Beschreibung der Vögel Liv- und Esthlands‡ xiii; Brehm, C.L. (1823). Lehrbuch der Naturgeschichte aller europäischen Vögel, Bd. 1‡ 380; Bruch, C.F. (1829). Bemerkungen über einige Artkennzeichen der Vögel. Isis 22, 629-632.

87 Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death: 209f.

88 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 59; vgl. ders. (1969). Principles of Systematic Zoology: 121f.

89 Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden (Leipzig 1901): 5.

90 de Vries, H. (1900). Das Spaltungsgesetz der Bastarde.

Ber. Deutsch. Bot. Ges. 18, 83-90: 83.
91 Bateson, W. (1902). The problems of heredity and their solution (Scientific Papers Bd. 2, Cambridge 1928, 4-28): 22.
92 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, 2 vols.: I, 232.
93 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 53; vgl. Mayr, E. (1992). Darwin's principle of divergence. J. Hist. Biol. 25, 343-359.
94 Darwin (1859): 414.
95 a.a.O.: 449.
96 a.a.O.: 450.
97 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 503.
98 Vgl. Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 15.
99 McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1982). Darwin und das Experiment. Dialektik 5, 27-43: 40; vgl. dies. (1985). Darwin und der Begriff des Organismus. In: Bayertz, K. (Hg.). Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie. Kramer, Frankfurt/M (=Aufsätze und Reden der senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft 35), 7-22.
100 Montgomery, E. (1880). The unity of the organic individual. Mind 5, 318-336; 465-489: 325.
101 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 16.
102 a.a.O.: 10.
103 Vgl. Rieppel, O. & Kearney, M. (2002). Similarity. Biol. J. Linn. Soc. Lond. 75, 59-82: 61.
104 Hennig, W. [1960]. Phylogenetische Systematik (Berlin 1982): 14.
105 Hennig (1950): 9.
106 Vgl. Hull, D. (1965). The effect of essentialism on taxonomy. Two thousand years of stasis (II). Brit. J. Philos. Sci. 16, 1-18: 5f.; Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie: 211.
107 Hennig [1982]: 83.
108 Vgl. Ghiselin, M. (1984). 'Definition', 'character' and other equivocal terms. Syst. Zool. 33, 104-110; Colless, D.H. (1985). On 'character' and related terms. Syst. Zool. 34, 229-233; Rodrigues, P.D. (1986). On the term character. Syst. Zool. 35, 140-141.
109 Michener, C.D. & Sokal, R.R. (1957). A quantitative approach to a problem in classification. Evolution 11, 130-162: 138.
110 Ghiselin (1984): 105.
111 Mayr, E., Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1953). Methods and Principles of Systematic Zoology: 108; Mayr, E. & Ashlock, P.D. (1969/91). Principles of Systematic Zoology: 162.
112 Mayr & Ashlock (1969/91): 159.
113 McShea, D. & Venit, E.P. (2001). What is a part? In: Wagner, G.P. (ed.). The Character Concept in Evolutionary Biology, 259-284: 268.
114 Vgl. Sober, E. (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties. Philos. Stud. 40, 147-176: 175.
115 a.a.O.: 172.
116 a.a.O.: 169.
117 Werner, F.C. (1970). Die Benennung der Organismen und Organe nach Größe, Form, Farbe und anderen Merkmalen: 30.
118 ebd.
119 a.a.O.: 31.
120 Pimentel, R.A. & Riggins, R. (1987). The nature of cladistic data. Cladistics 3, 201-209: 201.
121 Richards, R. (2003). Character individuation in phylogenetic inference. Philos. Sci. 70, 264-279.
122 Cain, A.J. & Harrison, G.A. (1958). An analysis of the taxonomist's judgement of affinity. Proc. Zool. Soc. Lond. 131, 85-98: 89; vgl. Hennig, W. (1984). Aufgaben und Probleme stammesgeschichtlicher Forschung; Ax, P. (1984). Das phylogenetische System: 115.
123 Hertler, C. (2005). Organismus und Morphologie. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 144-156: 152.
124 Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy: 66.
125 Vgl. Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy: 88.
126 Sokal & Sneath (1963): 68.
127 Hecht, M.K. & Edwards, J.L. (1977). The methodology of phylogenetic inference above the species level. In: Hecht, M.K., Goody, P.C. & Hecht, B.M. (eds.). Major Patterns in Vertebrate Evolution, 3-51; vgl. Fristrup (2001): 21.
128 Vgl. Wagner, G.P. & Laubichler, M.D. (2000). Character identification in evolutionary biology: the role of the organism. Theor. Biosci. 119, 20-40; Laubichler, M.D. & Wagner, G.P. (2000). Organism and character decomposition: Steps toward an integrative theory of biology. Philos. Sci. (Proc.) 67, S289-S300.
129 Wagner, G.P. (2001). Characters, units and natural kinds: an introduction. In: ders. (ed.). The Character Concept in Evolutionary Biology, 1-10: 3.
130 Quine, W.V.O. (1969). Ontological Relativity and Other Essays.
131 Boyd, R.N. (1988). How to be a moral realist. In: Sayre-McCord, G. (ed.). Essays on Moral Realism, 181-228: 181; 196ff.; vgl. ders. (1991). Realism, anti-foundationalism, and the enthusiasm for natural kinds. Philos. Stud. 61, 127-148.
132 Platnick, N.I. (1979). Philosophy and the transformation of cladistics. Syst. Zool. 28, 537-546: 542; vgl. Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981). Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance.
133 Pogue, M.G. & Mickevich, M.F. (1990). Character definitions and character state delineation: the bête noire of phylogenetic inference. Cladistics 6, 319-361.
134 Thiele, K. (1993). The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. Cladistics 9, 275-304.
135 Vgl. Gift, N. & Stevens, P.F. (1997). Vagaries in the delimitation of character states in quantitative variation – an experimental study. Syst. Biol. 46, 112-125.
136 Varnhagen von Ense, K.A. (1832). [Rez. Rumohr, C.F.

von (1832). Deutsche Denkwürdigkeiten]. Jahrb. wiss. Kritik 1832 (Nr. 21-22), 160-171: 160.
137 Mach, E. (1886). Beiträge zur Analyse der Empfindungen: 104.
138 Münsterberg, H. (1900). Grundzüge der Psychologie: 324.
139 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 136.
140 Uexküll, J. von (1922). Technische und mechanische Biologie. Ergeb. Physiol. 20, 129-161: 135; vgl. ders. (1920/28). Theoretische Biologie: 89f.
141 Portmann, A. (1952). Die Zeit im Leben der Organismen (in: Biologie und Geist, Freiburg/Br. 1963, 123-141): 127f.; vgl. 129; 132.
142 Eibl-Eibesfeld, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Ethologie: 19.
143 Camp, W.H. & Gilly, C.L. (1943). The structure and origin of species. Brittonia 4, 323-385: 335.
144 Vgl. Mayr, E. (1969). Principles of Systematic Zoology: 145.
145 Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1962). Numerical taxonomy. Nature 193, 855-860: 860.

Literatur

Russell, E.S. (1916). Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology.
Barge, J.A.J. (1936). Forme et fonction. La nature du problème. Folia Biotheor. 1, 13-27.
Wyhte, L.L. (ed.) (1951). Aspects of Form. A Symposium on Form in Nature and Art.
Coleman, W. (1971). Biology in the Nineteenth Century. Problems of Form, Function, and Transformation.
Nyhart, L. (1995). Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900.
Asma, T.S. (1996). Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science.
Larson, J.L. (1996). Interpreting Nature. The Science of Living Form from Linnaeus to Kant.
Mocek, R. (1998). Die werdende Form. Eine Geschichte der Kausalen Morphologie.
Hertler, C. (2001). Morphologische Methoden in der Evolutionsforschung.

Fortpflanzung

Das Wort ›Fortpflanzung‹ ist abgeleitet aus der Zusammensetzung des Adverbs ›fort‹ »vorwärts, weiter« und dem Verb ›pflanzen‹, das auf das lateinische ›planta‹ für »Setzling, Fußsohle« zurückgeht und auf das Festtreten des Setzlings mit dem Fuß verweist (↑Pflanze). Im 16. Jahrhundert wird ›Fortpflanzung‹ nicht allein in einem auf biologische Gegenstände bezogenen Sinn gebraucht, sondern auch auf Erscheinungen der Vermehrung und Ausbreitung konkreter oder abstrakter Gegenstände bezogen, z.B. auf die Ausbreitung der christlichen Lehre.[1] Seit dem frühen 17. Jahrhundert setzt sich aber allmählich die biologische Bedeutung durch (1611: »fortpflantzung der generation«[2]; »corporalische Fortpflantzung«[3]; von Butschky 1659: »die Fortpflanzung seines Geschlechtes eine allen Thieren gemeine Begierde«[4]). Auch im biologischen Kontext ist der Ausdruck allerdings mehrdeutig, weil er nicht nur für die Vermehrung von Organismen, sondern – bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts – auch für die Ausbreitung der Erregung entlang der Nerven verwendet wird (Reil 1796: »Fortpflanzung der Reize«[5]).

Der alte *terminus technicus* für die Fortpflanzung ist das lateinische *generatio*. Es wird im klassischen Latein z.B. von Plinius[6] in Bezug auf die Fortpflanzung der Tiere verwendet und verbreitet sich später als Fachbegriff (s.u.: ›Generation‹). So wird die aristotelische Schrift, die die Fortpflanzungsweisen der Tiere zum Thema hat, zusammen mit anderen zoologischen Schriften des Aristoteles zunächst im frühen 13. Jahrhundert von Michael Scotus aus dem Arabischen und um 1260 von Wilhelm von Moerbeke aus dem Griechischen übersetzt, und zwar unter dem Titel ›De generatione animalium‹ (der Titel lautet auf Griechisch ›περὶ ζῴων γενέσεως‹). Wichtige neuzeitliche Werke zur Fortpflanzung und v.a. zur Entwicklung der Organismen übernehmen diesen Titel (z.B. W. Harvey Mitte des 17. und C.F. Wolff Mitte des 18. Jahrhunderts).[7] Die sich zuerst dafür etablierende deutsche Übersetzung lautet *Zeugung*.[8] Auch ist – v.a. in englischen Werken – von *Propagation*[9] (von lat. ›propagatio‹) oder später von *Reproduktion* (s.u.) die Rede. Das lateinische ›generatio‹ wird auch direkt ins Deutsche entlehnt.[10] Seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts verbreitet sich die heute dominierende Bezeichnung ›Fortpflanzung‹.[11]

Bildliche Darstellungen des Fortpflanzungsakts beim Menschen finden sich bereits in altsteinzeitlichen Höhlenmalereien, wenn auch sehr selten (↑Geschlecht: Abb. 196). Abbildungen der geschlechtlichen Vereinigung bei Tieren, v.a. Säugetieren, finden sich im Alten Ägypten. Die Jahreszeitendarstellungen der sogenannten »Weltenkammer« des Niuserre zu Abisur (nahe Memphis) aus der fünften Dynastie (ca. 2425 v. Chr.) enthalten Bilder sowohl von der Kopulation als auch der Geburt von Antilopen, Raubtieren und anderen Tieren (vgl. Abb. 139; 140).[12]

Antike: Wesensmerkmal der Lebewesen

Die Fortpflanzung gilt seit alters her neben der Ernährung als eines der Charakteristika der Lebewesen.

Die Fortpflanzung ist die Hervorbringung eines Organismus durch einen oder mehrere andere (die Eltern), die entweder durch Spaltung eines Elternorganismus in gleich große Teile oder Abspaltung eines Teils erfolgt. Der neu gebildete Organismus ist nach seiner Entstehung nicht länger Teil der funktionalen Einheit seines Elternorganismus oder seiner Elternorganismen und bildet in der Regel auch eine räumlich abgegrenzte physische Einheit. Er stellt ein funktional geschlossenes, selbständiges organisiertes System dar.

Generation (lat.) *597*
Fortpflanzung (16. Jh.) *577*
Reproduktion (Buffon 1749) *590*
Pseudogamie (de Necker 1775) *595*
sexuelle Fortpflanzung (Darwin 1794) *594*
geschlechtliche Fortpflanzung (Schultz 1823) *593*
ungeschlechtliche Fortpflanzung (Thomson 1839) *593*
vegetative Fortpflanzung (Coleridge 1848) *594*
Parthenogenese (Owen 1849) *595*
Arrenotokie (Leuckart 1857) *596*
Agamogenesis (Huxley 1857; Newman 1857) *594*
Gamogenesis (Huxley 1858) *594*
Endogamie (McLennan 1865) *595*
Exogamie (McLennan 1865) *595*
Amphigonie (Haeckel 1866) *594*
Fekundität (Duncan 1866) *596*
Fertilität (Duncan 1866) *596*
Monogonie (Haeckel 1866) *594*
Thelytokie (Siebold 1871) *596*
Apogamie (de Bary 1878) *594*
Amphimixis (Weismann 1891) *594*
Hologamie (Dangeard 1900) *594*
Merogamie (Dangeard 1900) *594*
Agamogonie (Hartmann 1903) *594*
Gamogonie (Hartmann 1903) *594*
Apomixis (Winkler 1906) *594*
Pseudomixis (Winkler 1908) *595*
Somatogamie (Renner 1916) *595*
Gametangiogamie (Kniep 1928) *594*
Gametogamie (Kniep 1928) *594*
Replikation (Mather 1948) *592*
Replikon (Jacob & Brenner 1963) *592*
Mem (Dawkins 1976) *593*
biologischer Imperativ (Vogel 1986) *587*
Reproduktor (Griesemer 2000) *592*

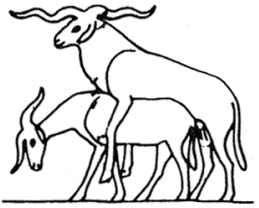


Abb. 139. Kopulation beim Hausschaf (Ovis aries) *in einer altägyptischen Darstellung aus dem Jahreszeitenrelief der »Weltenkammer« im Sonnenheiligtum des Königs Niuserre (um 2400 v. Chr., fünfte Dynastie) (aus Edel, E. (1963). Zu den Inschriften auf den Jahreszeitenreliefs der „Weltenkammer" aus dem Sonnenheiligtum des Niuserre, Teil 2. Nachr. Gött. Akad. Wiss. 1963/Nr. 5: Abb. 11, Ausschnitt).*

Alle Lebewesen streben nach Zeugung und Fortpflanzung, hält Platon fest. Für ihre Fortpflanzung würden sie sogar Hunger und den eigenen Tod in Kauf nehmen.[13] Die Fortpflanzung ermöglicht den Lebewesen nach Platon ihre dauernde Erhaltung, ja ihre Unsterblichkeit: »Weil eben die Erzeugung das Ewige ist und das Unsterbliche, wie es im Sterblichen sein kann«.[14]

In seiner ›Tierkunde‹ merkt Aristoteles an: »Den einen Teil also ihres [d.i. der Lebewesen] Lebensinhaltes bilden die Mühen um ihre Nachkommenschaft, einen weiteren die um ihre Ernährung. Um diese beiden Angeln dreht sich ja nun einmal aller Eifer und Leben«.[15] Ähnlich heißt es in der Schrift ›De anima‹: Zeugung und Nahrungsverwertung seien die natürlichsten Leistungen für alles Lebende; Ziel aller Lebewesen sei es, »ein anderes hervorzubringen wie sich selbst«.[16] Ernährung und Fortpflanzung schreibt Aristoteles einem eigenen Teil der Seele zu, der *Nährseele*, die – im Unterschied zu anderen Seelenvermögen wie der Wahrnehmung und dem Denken – auch den Pflanzen zukommt. Im Anschluss an Aristoteles' Seelenordnungslehre wird die Fortpflanzung meist im Zusammenhang mit der Ernährung und dem Wachstum diskutiert. Die Fortpflanzung, die für Aristoteles darin besteht, »ein anderes, sich gleiches Wesen zu erzeugen«, sieht er als einen Vorgang, in dem ein Lebewesen sich einem unendlichen Prozess eingliedert. In der Fortpflanzung erhält ein Lebewesen sich (oder zumindest etwas von sich; ↑Organisation) in der potenziell unendlichen Kette seiner Nachkommen und hat damit am »Ewigen und Göttlichen« teil[17] – als Streben nach Unsterblichkeit in diesem Sinne wird die Fortpflanzung bereits von Platon gedeutet (s.o.). Der Organismus bestehe damit zwar nicht als »der Zahl nach eines«, d.h. als Individuum, wohl aber als »der Art nach eines«, d.h. als Vertreter eines Typs, fort.[18] Bei Aristoteles heißt es ausdrücklich, die Eltern liebten ihre Kinder als ihr zweites Ich, als »ihr anderes Selbst«.[19]

Aristoteles unterscheidet verschiedene Formen der Fortpflanzung. Neben der für die blutführenden Landtiere charakteristischen geschlechtlichen Fortpflanzung durch die Paarung der beiden Geschlechter kennt er auch eine ungeschlechtliche Fortpflanzung und nimmt schließlich auch eine Urzeugung von Organismen aus anorganischen Stoffen an.[20]

Ähnlich wie Aristoteles sieht auch sein Schüler Theophrast die Fortpflanzung als den ultimaten Zweck der Lebewesen: die Hervorbringung der Samen gilt ihm als »das erste und wichtigste«[21], als »Vollendung des Prozesses« des Wachstums[22] und als »gemeinsames Ziel aller Pflanzen, da ja doch die Zeugung des Artgleichen das Ziel ist«[23].

Mittelalter

Im Anschluss an Aristoteles wird in der mittelalterlichen Naturlehre die Fortpflanzung als der letzte Zweck der Lebewesen angesehen. Avicenna führt die Fortpflanzung auf eine besondere »zeugende Kraft« zurück, die er als den »Endzweck« innerhalb des vegetativen Lebens bezeichnet; ihr komme »die Priorität der Finalursache zu«[24]. Die Rückführung der Fortpflanzung auf eine Fortpflanzungskraft (»virtus generativa«) ist in der Philosophie der Scholastik, z.B. bei Albertus Magnus, fest verankert.[25] Für Thomas von Aquin bildet diese Kraft allerdings kein Spezifikum der Lebewesen, weil allen Körpern, die entstehen und vergehen können, auch eine Fortpflanzung (»generatio«) zukomme. Auf der anderen Seite betrachtet Thomas im Anschluss an Aristoteles die Fortpflanzung als das letzte Ziel der Lebewesen. Über ihr Vermögen der

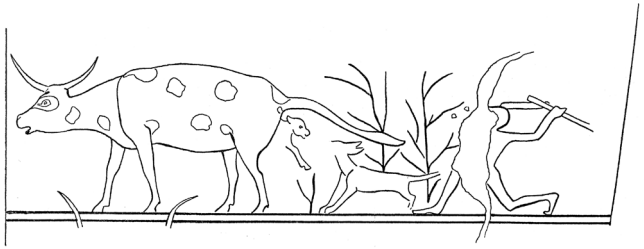


Abb. 140. Geburt eines Kalbes in einer Darstellung auf einem altägyptischen Relief (Giseh, Grab 2184, 5.-6. Dynastie, ca. 2500-2200 v. Chr.). Rechts ein Hirte, der versucht, einen Hund davon abzuhalten, das neugeborene Kalb zu packen (aus Smith, W.S. (1946/49). A History of Egyptian Sculpture and Painting in the Old Kingdom: 344 (Fig. 226c)).

Fortpflanzungskraft nähere sich der unterste Seelenteil der Lebewesen, die Pflanzenseele, der Würde der sinnlichen Seele an, weil die Lebewesen in der Fortpflanzung nicht auf den *eigenen* Körper bezogen seien, sondern auf einen *anderen*.[26] Ebenso wie Aristoteles argumentieren auch die scholastischen Philosophen, dass es allen Lebewesen über die Fortpflanzung möglich sei, an der Ewigkeit teilzuhaben.[27] Weil alle Bewegungen letztlich auf das Vollkommene und Ewige abzielen, die Fortpflanzung aber durch die unendliche Generationenfolge etwas von diesem Ewigen hat, findet auch das Streben der Lebewesen nach ihrer Fortpflanzung eine Erklärung im Rahmen dieser Ewigkeitsmetaphysik: Die vollkommene Bewegung der Ewigkeit durch die Fortpflanzung fungiert quasi als (finale) Ursache aller Bewegungen der Lebewesen.[28] Allein der ↑Mensch vermag es nach Thomas von Aquin, sich von der Ausrichtung alles Organischen auf die Selbst- und Arterhaltung zu lösen und eine unkörperliche Ewigkeit anzustreben.

Die physiologische Grundlage der Erklärung der Fortpflanzung in der Scholastik ruht auf einem »technomorphen« Modell, nach dem für die biologische Zeugung analoge Konzepte zu den technischen Begriffen ›Werkmeister‹, ›Werkabsicht‹, ›Werkstoff‹ und ›Werkform‹ verwendet werden.[29] Entgegen dem späteren Verständnis liegt eine eigentliche Erzeugung (»generatio«) nach Thomas von Aquin dann vor, wenn eine lebendige Substanz, d.h. ein Lebewesen eine andere lebendige Substanz aus einem Teil von sich erzeugt, der selbst nicht lebendig ist (beim Menschen dem Gebärmutterblut). Weil die Erzeugung also immer einer nicht belebten Substanz Leben verleiht, ist sie eigentlich immer eine ↑Urzeugung.[30] Die Erzeugung einer (neuen) lebendigen Substanz aus ihresgleichen ist für Thomas dagegen keine Zeugung, sondern eine Entwicklung[31]. Auch die Ernährung erklärt Thomas nach einem ähnlichen Modell, nämlich als Anerzeugung (»aggeneratio«), bei der eine biologische Substanz aus fremdem Stoff (der Nahrung) ein neues Quantum der eigenen Substanz erzeugt (vgl. Abb. 142).

Funktionale Eindeutigkeit, physiologisches Rätsel

Hinsichtlich der funktionalen Einordnung der Fortpflanzung als eines der höchsten Zwecke der Aktivitäten von Lebewesen besteht auch in der Frühen Neuzeit kein Zweifel. So wiederholt A. Cesalpin in Bezug auf die Pflanzen die antike Auffassung, dass in der Fortpflanzung das Ziel ihres Lebens liege (»in ea propagatione, quae fit ex semine, plantarum finis consistat«[32]). Alles andere als klar bleiben aber die

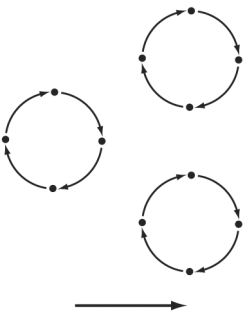


Abb. 141. Schematisches Diagramm zur Darstellung der Fortpflanzung: Ein Organismus, der sich in zwei Tochterorganismen teilt.

physiologischen Mechanismen der Fortpflanzung. Bis ins 19. Jahrhundert gilt dieser Prozess daher als einer der geheimnisvollsten des Lebens überhaupt. C. de Bonnet bezeichnet die Fortpflanzung in den 1760er Jahren ausdrücklich als ein Geheimnis (»la génération est un mystère qu'on découvrira peut-être un jour«[33]) und G. Cuvier nennt sie 1817 sogar das größte Rätsel der organischen Ökonomie und der Natur (»La naissance des êtres organisés est donc le plus grand mystère de l'économie organique et de toute la nature«), weil eine Selbstorganisation der Materie noch nicht beobachtet worden sei (»tous les efforts des physiciens n'ont pu encore nous montrer la matière s'organisant, soit d'elles même, soit par une cause extérieure quelconque«[34]). Aufgeklärt wird das Geheimnis der Fortpflanzung auf zellulärer Ebene am Ende des 19. Jahrhunderts (↑Befruchtung), auf molekularer Ebene seit Mitte des 20. Jahrhunderts (↑Gen, Vererbung).

Fortpflanzung als Wachstum

Seit der Antike gilt die Fortpflanzung als ein Vermögen, das in enger Verbindung zu Ernährung und Wachstum steht, weil alle drei als Wirkungen eines gemeinsamen Seelenteils, der Pflanzenseele (»anima vegetativa«) angesehen werden. Im Anschluss an diese Auffassung wird die Fortpflanzung als ein »verlängertes Wachstum« betrachtet. G.W. Leibniz entwickelt daraus eine Theorie, nach der jede Zeugung eigentlich eine bloße Umgestaltung ist. Auch die anorganische Natur besteht für ihn aus organisierten Teilen, Tod und Geburt seien daher lediglich Transformationen der organischen Elementarstoffe (»la mort, comme la generation, n'est que la transformation du même animal, qui est tantost augmenté, et tantost diminué«[35]). In der Monadologie heißt es

	Unterbiologische	Biologische
Anerzeugung (aggeneratio)	Eine physikalische Substanz (Feuer) erzeugt aus einer anderen (Holz) eine artgleiche Substanz (Feuer) und zwar so, daß sie diese der eigenen Substanz (Feuer) einverleibt bezw. die andere (Holz) in die eigene (Feuer) verwandelt	Eine lebendige Substanz (Fleisch) erzeugt aus einer anderen (Speise) eine artgleiche (Fleisch) so, daß sie diese der eigenen (Fleisch) einverleibt bezw. die andere (Speise) in die eigene verwandelt
Erzeugung (generatio)	Eine physikalische Substanz (Feuer Nr. 1) erzeugt aus einer anderen (Holz) eine andere artgleiche Substanz (Feuer Nr. 2), ohne sie mit sich zu vereinigen	Eine lebendige Substanz (Mensch) erzeugt aus einer anderen (Gebärmutterblut) eine zweite artgleiche Substanz (Kind)

Abb. 142. Einteilung von Typen der substantiellen Zeugung nach Thomas von Aquin. Auch die Ernährung (rechts oben) bildet danach eine Form der Erzeugung, nämlich die »Anerzeugung« von körpereigenen Stoffen ausgehend von körperfremden Stoffen. Die biologische Erzeugung (rechts unten) geht ebenso wie die Ernährung von nichtbelebten Stoffen aus und erzeugt aus diesen (eigentlich in einem Akt der Urzeugung) eine lebende Substanz, die von der zeugenden Substanz verschieden ist. Das Hervorgehen einer lebenden Substanz aus einer anderen wäre für Thomas keine Erzeugung, sondern eine Entwicklung (aus Mitterer, A. (1947). Die Zeugung der Organismen, insbesondere des Menschen nach dem Weltbild des hl. Thomas von Aquin und dem der Gegenwart: 66).

im Anschluss an diese Vorstellung, auch die Zeugung sei als Entwicklung und Wachstum zu deuten (»ce que nous appellons Generations sont des developpemens et des accroissemens«[36]). Diese Auffassung dominiert das gesamte 18. Jahrhundert. So heißt es bei C. von Linné, die Fortpflanzung sei nicht eine neue Schöpfung, sondern nur eine fortgesetzte Hervorbringung (»Nova creatio nulla; sed continuata generatio«[37]). Als ein Wachstum kann die Zeugung insbesondere im Rahmen einer Präformationstheorie gelten, weil hier die Entwicklung des Embryos von der Befruchtung bis zur Geburt nicht als organische Differenzierung, sondern als bloße Größenzunahme gesehen wird. Aber auch der vehemente Kritiker der Präformationslehre, C.F. Wolff, nimmt von dieser Auffassung keinen Abstand und spricht angesichts der Zeugungsvorgänge von Pflanzen und Tieren von einem *erneuten Wachstum* (»vegetatio restituta«[38]). Wolff bestimmt die Fortpflanzung andererseits aber auch als eine Neubildung. So definiert er sie 1764 als »die Art, wie ein organischer Körper (eine Pflanze, ein Thier) nach allen seinen Theilen, durch Hülfe anderer organischer Körper, von derselben Art, hervorgebracht wird«[39].

J.W. von Goethe zieht in seiner Lehre von der ↑Metamorphose der Pflanzen ebenfalls eine enge Verbindung zwischen dem Wachstum und der Fortpflanzung einer Pflanze. Er betrachtet nicht nur die Fortpflanzung als eine Form des Wachstums, sondern auch umgekehrt das Wachstum als eine Form der Fortpflanzung. Die Fortpflanzung im Wachstum nennt er »sukzessiv« (»indem die Pflanze sich von Knoten zu Knoten, von Blatt zu Blatt fortsetzt«[40]). Die Vermehrung über die Fruchtbildung geschieht nach Goethe dagegen »auf einmal«, er nennt sie daher eine »simultane Fortpflanzung«.[41] Die Fortpflanzung der ganzen Pflanze über die Blüten und Früchte ist nach Goethe dadurch möglich, dass in jeder Blüte die gesamte Organisation der Pflanze zusammengezogen ist.

Die Einschätzung der Fortpflanzung als eine Form des ↑Wachstums hält sich bis Ende des 19. Jahrhunderts. Sie ist nicht selten gegen Vorstellungen der ↑Urzeugung gerichtet. K.E. von Baer formuliert 1834: »Die Zeugung nämlich ist keine Neubildung, sondern eine Umbildung, nur eine besondere Form des Wachsthums«[42]. Von Baer betont damit, dass die Organisation der Lebewesen nicht mit der Geburt jeweils neu entsteht, sondern lediglich eine »Umgestaltung« erfährt und mit jeder Fortpflanzung weitergegeben wird: »durch die Zeugung hindurch wiederholt sich doch dieselbe Organisation«[43].

Als Ansatz einer physiologischen Erklärung erklärt R. Leuckart die Fortpflanzung 1853 als Ausdruck eines Überschusses an nutritiver Energie.[44] Andere führende Biologen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wiederholen die alte Erklärung der Fortpflanzung als Wachstum. So heißt es bei E. Haeckel: »Die Fortpflanzung ist eine Ernährung und ein Wachsthum des Organismus über das individuelle Maass hinaus, welche einen Theil desselben zum Ganzen erhebt«[45] – eine Formulierung, die A. Weismann wörtlich übernimmt[46].

Die enge konzeptionelle Verbindung von Fortpflanzung und Wachstum zeigt sich auch daran, dass die Fortpflanzung in den naturphilosophischen Entwürfen seit Ende des 18. Jahrhunderts als eine vermittelte Form der Selbstbeziehung eines Organismus interpretiert wird. So erläutert I. Kant 1790 seinen Begriff eines Naturzwecks – »ein Ding existirt als

Naturzweck, wenn es von sich selbst […] Ursache und Wirkung ist«[47] – auch über den Prozess der Fortpflanzung: In der Fortpflanzung eines Baumes etwa »erzeugt er sich selbst der Gattung nach«; die Vermehrung in der Fortpflanzung sei ein Vorgang, durch den der Baum »sich selbst oft hervorbringend, sich als Gattung beständig erhält«[48]. Die gleiche Reflexivität sieht G.W. Hegel in der Fortpflanzung, wenn er von dem »Gattungsprozeß« meint, in ihm sei der Organismus zu betrachten als »im Anderen zu sich selbst verhaltend«.[49] Bestimmungen dieser Art finden sich bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts. So heißt es bei dem Zoologen A. Goldfuß 1826, dass ein Organismus »sein eigenes Selbst durch die Zeugung außer sich setzt, um auf diese Weise die Einheit des Lebens in der Vielheit zu entwickeln«.[50] Und K.F. Burdach schreibt 1837: »Das Zeugen ist […] eine Selbsterhaltung im Sinne der Universalität, ein Heraustreten des Lebens über die Schranken der Individualität«.[51]

Formen der Fortpflanzung

Die Fortpflanzung in Form der Teilung von Zellen wird an einzelligen Algen bereits Mitte des 18. Jahrhunderts beobachtet, u.a. 1765 von H.B. de Saussure, der als einer der ersten die Sequenzen in der Entwicklung mikroskopischer Organismen in Abbildungen darstellt.[52] Ein Jahr später zeichnet auch A. Trembley in einem Brief die Zellteilung einer Alge (vgl. Abb. 143)[53] – Trembley interpretiert die Zellteilung allerdings nicht als eine Fortpflanzung. Bereits 1744 und 1747 hat er den Prozess der Zweiteilung von Süßwasserpolypen in zwei Briefen an die ›Royal Society‹ mitgeteilt.[54] Später finden sich Zeichnungen der Zellteilung bei L. Spallanzani[55] und O.F. Müller[56]. Im 19. Jahrhundert wird die Fortpflanzung durch Teilung anfangs v.a. an einzelligen und fädigen Algen beschrieben (↑Zelle/Zellteilung).[57]

In der Mitte des 19. Jahrhunderts wird neben den bekannten Formen der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung eine ganze Reihe weiterer Formen der Fortpflanzung festgestellt, die in komplexen Lebenszyklen (↑Generationswechsel) organisiert sein können.[58]

Fortpflanzung als Wesen des Lebens?

Seit der Antike ist es eine verbreitete Auffassung von Biologen und Philosophen, die Fortpflanzung als ein zentrales Merkmal von Lebewesen zu betrachten – nicht selten werden Lebewesen gerade über dieses Vermögen definiert (vgl. Tab. 78).[59] Zumindest gilt die Fortpflanzung aber als das »ultimate Ziel« aller organischen

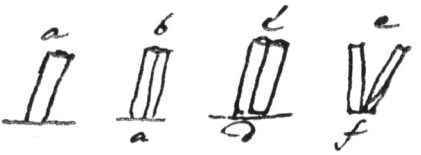


Abb. 143. Die Zellteilung der Alge Synedra zum Zweck ihrer Fortpflanzung (Zeichnung von A. Trembley in einem Brief an Lord Bentinck vom 18.3.1766; aus Baker, J.R. (1951). Remarks on the discovery of cell division. Isis 42, 285-287: 286).

Aktivitäten. Alle physiologischen Systeme innerhalb eines biologischen Organismus werden funktional so aufeinander bezogen, dass letztlich die Maximierung der Fortpflanzung als ihr ultimates Ziel beurteilt werden kann (vgl. Abb. 144). Die Fortpflanzung könnte in diesem Sinne als eine *Fokus-Aktivität* (Buddensiek 2006) der Organismen verstanden werden.[60] Die Evolutionstheorie gibt hierfür die einfache Erklärung, dass Organismen, die sich nicht fortpflanzen, sondern nur selbst erhalten, oder sich auch nur weniger fortpflanzen als es ihnen möglich ist, gegenüber Organismen solcher Typen, die ihre Selbsterhaltung der Maximierung ihrer Fortpflanzung opfern, ins Hintertreffen geraten. Im Laufe der Generationen werden sich quantitativ diejenigen Organismen durchsetzen, die ihre Fortpflanzung optimieren. Der Prozess der Selektion bedingt also eine funktionale Unterordnung der ↑Selbsterhaltung unter den Zweck der Fortpflanzung (↑Funktion/Dualismus der ultimaten Funktionen).

M. Heidenhain bezeichnet die Fortpflanzung zu Beginn des 20. Jahrhunderts als »ein notwendiges Attribut des Lebens«, denn sie bedeute »eine Erneuerung oder Reparation des Lebensprozesses« und könne als eine »Verjüngung des Lebens« gesehen werden.[61] Die Teilbarkeit, die der Fortpflanzung zugrunde liegt, dient Heidenhain auch als Grundlage für die Identifizierung einer Hierarchie von *Biosystemen* innerhalb eines Organismus (z.B. Chromosomen, Zellkerne, Zellen, Gewebe). Biosysteme definiert Heidenhain

		Körperbeteiligung	
		unspezialisierte Teile: agametisch	spezialisierte Teile: gametisch
Bezug zu Artgenossen	asexuell	*Fragmentation*	*Parthenogenese*
	sexuell	*Somatogamie*	*Gamogonie*

Tab. 77. Kreuzklassifikation von Typen der Fortpflanzung.

»Der ganze Lebenszweck der Pflanze scheint es zu sein, ein ebensolches anderes Lebewesen zu erzeugen, als sie es selber ist. Ähnlich kann man auch an einigen Tieren keine andere Betätigung finden, als die Zeugung, und daher sind dies die allen gemeinsamen Verrichtungen« (Aristoteles, Hist. anim. 588b).

»Die Bestimmung der Thierheit ist Fortpflanzung [und Ausbreitung]« (Kant, Nachlass, Bd. XV, 782).

»Als die entschiedene, stärkste Bejahung des Lebens bestätigt sich der Geschlechtstrieb auch dadurch, daß er dem natürlichen Menschen wie dem Tier der letzte Zweck, das höchste Ziel seines Lebens ist« (Schopenhauer 1819-44/58, I, 451).

»The most reliable test of whether a thing is alive is whether it can reproduce its like indefinitely if given the proper food« (Haldane 1940, 20).

»[N]ichts ist so kennzeichnend für die Welt der Lebewesen, wie die Fähigkeit, aus sich selbst heraus immer wieder Neues und doch Artgleiches entstehen zu lassen« (H. Weber 1942, 62).

»Die identische Reduplikationsfähigkeit dürfen wir jedenfalls als die ursprünglichste und wichtigste Eigenschaft des Belebten auffassen, denn sie bildet die Grundlage für einen ersten Stoffwechsel, für das Bestehenbleiben des entstandenen Lebens« (Rensch 1959, 10).

»[A] living system is any self-reproducing and mutating system which reproduces its mutations, and which exercises some degree of environmental control« (Shklovskii & Sagan 1966, 197).

»There usually exists a specific and proximate end for every feature of an animal or plant. […] There is also an ultimate goal to which all features contribute or have contributed in the past – reproductive success« (Ayala 1968, 217).

»In einem Lebewesen ist alles auf die Fortpflanzung hin angelegt. Von welch anderem Schicksal könnten eine Bakterie, eine Amöbe, ein Farn träumen, als zwei Bakterien, zwei Amöben, mehrere Farne zu werden?« (Jacob 1970, 12).

»Lebende Organismen sind Systeme, die die Fähigkeit besitzen, Kopien von sich selbst herzustellen« (Kuhn & Waser 1982, 860).

»[D]ie wichtigste Eigenschaft lebender Systeme [... ist] die Eigenschaft, sich selbst vollständig zu reproduzieren oder zu vermehren« (Stegmüller 1987, 210).

»[Es ist] wohl am sinnvollsten, die Replikationsfähigkeit als Definiens des Lebens aufzufassen« (Hösle 1988, 317).

Tab. 78. Die Fortpflanzungsfähigkeit als zentrales Merkmal von Lebewesen.

allgemein als »morphologische Formgebilde«, die »teilungs- oder spaltungsfähig sind, gleichviel ob solche Systeme freilebende Personen entsprechen oder nicht«[62] (↑Ganzheit).

Allerdings gibt es auch eine Reihe von Kritikern, die sich gegen die Bestimmung des Lebewesenbegriffs über die Funktion der Fortpflanzung wenden. Die Kritik geht meist von der Vorstellung des Lebewesens als ↑Organismus aus: Zur Einheit eines Organismus als organisiertes System aus wechselseitig voneinander abhängigen Komponenten gehört die Funktion der Fortpflanzung nicht. Sie bildet also begrifflich nicht notwendig einen Aspekt von dem, was einen Organismus ausmacht; oder anders gesagt: Die Fortpflanzung ist nicht dasjenige Moment an einem Organismus, das seine Organisation oder Lebendigkeit begründet. Es gibt Organismen, die sich nicht fortpflanzen können (z.B. die Mitglieder der sterilen Kasten sozialer Insekten).

I. Kant, der 1790 entscheidende Beiträge zur Bestimmung des Organismusbegriffs leistet, sieht dies bereits und ist der Auffassung, die Fortpflanzung sei bloß ein »empirischer Beysatz« der Organismen (vgl. Tab. 79).[63] Im 20. Jahrhundert wird eine von der Fortpflanzung unabhängige Bestimmung des Lebendigen besonders im Rahmen autopoietischer Ansätze versucht. In der Theorie von H. Maturana und F. Varela gelten Fortpflanzung und Evolution ausdrücklich als »keine konstitutiven Merkmale der Organisation des Lebendigen«[64]. Konstitutiv für das Lebendige sei allein die Relation der Teile eines Organismus zueinander, die in der beständigen Selbstherstellung des Systems (Autopoiese) resultiert.

Fortpflanzung und Selbsterhaltung

Den Status eines kontingenten Faktums, das sie ausgehend von dem Organismusbegriff hat, verliert die Fortpflanzung, wenn sie im Rahmen der Evolutionstheorie betrachtet wird. Innerhalb des evolutionstheoretischen Paradigmas avanciert die Fortpflanzung zu dem für die Lebewesen entscheidenden Merkmal. Vermittelt über die Evolution führt die Fortpflanzung dazu, dass die Organismen nicht allein auf Selbsterhaltung optimiert sind, sondern auf Erhaltung gewisser ihrer Eigenschaften, die ihre individuelle Erhaltung gefährden können. Über die Selektion erfolgt also eine Art Selbstaufhebung der Selbsterhaltung zugunsten der Fortpflanzung als dem Mittel der Erhaltung. In der Fortpflanzung lösen sich damit in gewisser Weise die Eigenschaften vom einzelnen Organismus und bekommen eine über die Generationen hinweg bestehende und damit vom einzelnen Organismus unabhängige Existenzform (↑Evolution;

Form/Merkmal). Nicht der einzelne Organismus bildet die Einheit, deren optimierter Erhalt das Ergebnis der Selektion ist, sondern es sind seine Merkmale, die von ihm auf seine Nachkommen übertragen werden, die mit anderen, alternativen Merkmalen in Konkurrenz stehen und sich dabei durchsetzen oder verdrängt werden. Von diesen Merkmalen werden sich im Prozess der Selektion nicht diejenigen ausbreiten, die der Erhaltung des einzelnen Organismus dienen, sondern diejenigen, die zu einer maximalen Verbreitung des Merkmals in der kommenden Generation führen (»Merkmalsfitness«; ↑Anpassung). Fortpflanzung ist also eine effektive Behauptungsstrategie in quantitativer Hinsicht; sie ist langfristig effektiver als die Selbsterhaltung eines einzelnen Individuums.

Nicht selten wird die Fortpflanzung auch selbst als eine Form der *Erhaltung* oder sogar »Selbsterhaltung« (Burdach 1837) interpretiert. So spricht Kant davon, die Fortpflanzung sei ein Vorgang, in dem ein Organismus »sich als Gattung beständig erhält« (s.o.). Der Begriff der Fortpflanzung ist also mit dem Konzept der ↑Arterhaltung eng verbunden. Bei E. Haeckel heißt es 1875: »durch die Fortpflanzung allein […] wird die Erhaltung der organischen Arten und Stämme möglich«.[65] Auch in den letzten Jahren wird die Fortpflanzung ausdrücklich als eine Form der Erhaltung verstanden (Moreno 2000: »self-reproduction is a particular case or type of autopoietic self-maintenance«).[66]

Paradoxa der Biologie

Die Fortpflanzung ist aber nicht nur für die *Erhaltung*, sondern auch für die *Veränderung* der Organismen in der Evolution der entscheidende Prozess. Denn in der Fortpflanzung werden nicht fehlerfreie Kopien eines Organismus erstellt, sondern es entstehen Variationen (Mutationen). Die Fortpflanzung als das vermeintlich effizienteste Mittel der Erhaltung ist also gleichzeitig der nachhaltigste Weg zur Transformation der Organismen. Die Evolution könnte insofern als ein Unfall einer Erhaltungsstrategie gedeutet werden. In ihr manifestiert sich damit ein Paradoxon der Biologie: der Umschlag der Strategie der Selbstbehauptung in den Effekt der Selbstveränderung. Das für die Biologie grundlegende Prinzip der Evolution ergibt sich aus dem entgegengesetzten Prinzip der ↑Regulation. Dieser Widerspruch und noch andere Paradoxien ähnlicher Art lassen sich unmittelbar mit dem Vorgang der Fortpflanzung verbinden (vgl. Tab. 80).

Aufhebung des Funktionskreislaufs des Individuums

In der Fortpflanzung ist es also offensichtlich nicht der individuelle Organismus, der sich erhält. Ein Organismus setzt mit seiner Fortpflanzung vielmehr Prozesse in Gang, die nicht auf ihn zurückwirken. In der Fortpflanzung liegt damit ein linearer, direktionaler, aus der Organisation des Organismus hinausweisender Prozess vor. Die Fortpflanzung gehört damit auch nicht zu den Prozessen der Wechselbedingungseinheit, die den Organismus ausmacht. Seine funktionale Ausrichtung auf die Fortpflanzung macht den Organismus also zu einem offenen System. Aufgrund dieser Offenheit, d.h. der fehlenden Rückwirkung auf das eigene System, sind die Prozesse, die mit der Fortpflanzung in Verbindung stehen, unterschieden von allen auf die Selbsterhaltung des Organismus ausgerichteten Vorgängen.

Aus diesem Verhältnis der Fortpflanzung zur Organisation eines Organismus ergibt sich ein besonderes Paradoxon der organischen Teleologie (»Paradoxon der funktionalen Organisation«): Die Fortpflanzung ist die Leistung eines Organismus, die seine teleologische Ordnung sprengt, insofern sie Prozesse beinhaltet, die auf den Organismus nicht notwendig wieder zurückwirken, die ihn eventuell sogar zerstören. Anders als die physiologischen Vorgänge zielen

»Daß aber diesen Körpern [d. i. den organischen] auch ein Vermögen zukomme ihre Species aus der vorliegenden Materie durch Fortpflanzung zu erhalten gehört nicht notwendig zum Begriffe des Organismus, sondern ist ein empirischer Beysatz« (Kant, Op. p., AA, Bd. XXII, 547).
»Ein Organismus kann seine Fortpflanzungsfähigkeit verlieren, ohne dass er darum aufhört ein Organismus zu sein« (von Brücke 1873-74/75-76, I, 2).
»[D]ie Fortpflanzungsfunktion ist nicht unabdingbar. Das Tier kann jungfräulich bleiben. Sie gehört zu den ›freien‹ Funktionen, das heißt sie wird von den äußeren Umständen erregt« (Valéry 1900-45, 264).
»Birth and death [...] are only synthetically attached to life« (Singer 1914, 655).
»[Fortpflanzung und Evolution bilden] keine konstitutiven Merkmale der Organisation des Lebendigen« (Maturana, Varela & Uribe 1975, 157).
»[Die Fortpflanzung ist] operational sekundär zur Herstellung der Einheit [des autopoietischen Systems, d. i. des Organismus] und kann nicht als definierendes Merkmal der Organisation lebender Systeme dienen« (Maturana & Varela 1975, 203).
»[R]eproduction is not intrinsic to the minimal logic of the living« (Varela 1991, 81).

Tab. 79. Die Möglichkeit von Leben ohne Fortpflanzung.

1. Paradoxon des Lebensbegriffs
Die im eigentlichen Sinne lebenden Einheiten sind die Organismen (Lebewesen), und doch besteht ein wesentliches, nicht selten für die Definition des Begriffs eingesetztes Moment des Lebens darin, durch die Fortpflanzung über das einzelne Lebewesen hinauszugehen.

2. Paradoxon der funktionalen Organisation
Die funktionale (teleologische) Beurteilung von kausalen Prozessen ermöglicht die Ausgliederung von organisierten Systemen (Organismen) als ganzheitliche Einheiten aus sich wechselseitig bedingenden Teilen, und doch lässt sich der Prozess, der von diesen organisierten Systemen am nachhaltigsten verfolgt wird, nämlich die Fortpflanzung, in diesem Sinne nicht funktional beurteilen.

3. Paradoxon der Regulation
Die Erhaltung der organisierten Systeme erfolgt über verschiedene Mechanismen, von denen der effektivste die Fortpflanzung ist, und doch führt gerade die Fortpflanzung zu einer langfristigen Veränderung dieser Systeme.

4. Paradoxon der Entwicklung
Vielzellige Organismen entstehen und entwickeln sich durch Teilung von Zellen, wobei bei jeder Zellteilung das gesamte Genom an die Tochterzellen weitergegeben wird, und doch bestehen Vielzeller aus einer Vielzahl von differenzierten Zelltypen.

5. Paradoxon der Sexualität
Die Organismen sind auf die Maximierung ihrer Reproduktion, d.h. ihrer genetischen Repräsentation in kommenden Generationen selektiert, und doch führt das verbreitete Phänomen der Sexualität zu einer Halbierung der genetischen Repräsentation in jedem Nachkommen.

6. Paradoxon des Organismus
Der Organismus mehrzelliger Lebewesen setzt sich aus vielen einzelnen funktionalen Einheiten, den Zellen, zusammen, die häufig auch zur eigenen Reproduktion befähigt sind, und doch übernehmen die Zellen spezialisierte Rollen, so dass der Organismus als funktionale Einheit bestehen bleibt.

7. Paradoxon der Selektion
Der Organismus bildet die basale Integrationseinheit der Biologie, über dessen Interaktion mit der Umwelt auch alle Prozesse der Selektion vermittelt sind, und doch ist es nicht die Stabilität des Organismus, sondern die Häufigkeit seiner Reproduktion, die durch die Selektion optimiert wird, so dass nicht die Ebene des Organismus, sondern die seiner Merkmale (Gene) die entscheidende Ebene der Selektion bildet.

8. Paradoxon des Artbegriffs
Biologische Arten galten lange Zeit und gelten immer noch häufig als paradigmatische Fälle logischer Mengen im Sinne von Klassen von Gegenständen, die durch gemeinsame Merkmale vereint sind, und doch bestehen in evolutionärer Perspektive zwischen den Mitgliedern einer Art genealogische Relationen, die jeder Art eine raumzeitliche Einheit geben, so dass sie ontologisch als Individuum angesehen werden kann.

9. Paradoxon der Diversität
Auf einer konstanten Grundlage von Stoffen ist die Organisation der Organismen auf die immer gleichen Zwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung ausgerichtet, und doch hat die Evolution eine millionenfache Variation dieser Organisation hervorgebracht; sie beinhaltet also nur eine Mittelinnovation, nicht aber eine Zweckinnovation.

10. Paradoxon der Ökologie
Der grundlegende Mechanismus der Evolution beruht auf der Stabilisierung von individuellen Systemen, die in ihrer Reproduktion verbessert werden, auf globaler Ebene gibt es aber keinen vergleichbaren Mechanismus der Stabilisierung, weil die Biosphäre insgesamt nicht mit anderen Systemen in Konkurrenz steht, und doch ist das globale Ökosystem der Erde ein sehr konstantes und stabiles System.

11. Paradoxon des Fortschritts
Die aus der Fortpflanzung eines Organismus hervorgehenden neuen Organismen bilden zufällige Variationen ihrer Vorfahren, und doch erfolgt (vermittelt über den Mechanismus der Selektion) generationenübergreifend eine Verbesserung der funktionalen Organisation und Anpassung an die Umwelt, die es aber wiederum nicht erlaubt, von einer langfristigen Zielgerichtetheit oder Höherentwicklung zu sprechen, weil auch die einfachen Lebensformen neben den komplexen fortbestehen.

12. Paradoxon der Kulturentstehung
Die Evolution des Lebens beruht auf dem Mechanismus der Selektion, d.h. der komparativen Maximierung des Fortpflanzungserfolgs (der Fitness) von Organismen, und doch sind in der Evolution Typen von Organismen (Menschen) entstanden, die in der Lage sind, in ihrem Leben die Fortpflanzung nicht mehr systematisch als höchstrangiges Ziel zu verfolgen.

Tab. 80. Zwölf Paradoxa der Biologie, die vom Lebensbegriff ausgehen und mit dem Vermögen zur Fortpflanzung zusammenhängen.

die reproduktiven Ereignisse nicht auf eine Erhaltung des Organismus in seiner Homöostase ab. Man kann es daher als eine Ironie der Biologie auffassen, dass in ihr alles teleologisch geordnet ist, dass ihre Gegenstände als spezifische Gegenstände nur erkannt werden können, insofern sie funktional beurteilt werden, dass aber der letzte Zweck, auf den alles ausgerichtet ist, und für den alle anderen Vorgänge nur Mittel sind, gerade nicht teleologisch zu deuten ist. Die Fortpflanzung der Organismen ist kein Geschehen,

das sich in einem Kreislauf der Wechselbedingungen befindet. Sie ist ein durch den Organismus initiiertes Geschehen, das quasi ein offenes Ende hat. Dieses Paradoxon der Biologie liegt darin, dass die Teleologie des Organischen, die der Biologie erst ihren spezifischen Gegenstand verschafft – den Organismus als funktionale Einheit –, letztlich auf ein unteleologisches Geschehen der langfristigen, generationenübergreifenden bloßen Veränderung hinausläuft.

Funktional zu erklären ist die Fortpflanzung damit auch nicht aus einer Perspektive, die von dem einzelnen Organismus ausgeht (wie sie in der ↑Physiologie und ↑Ethologie praktiziert wird). Fortpflanzungsprozesse sind populationsbildende Prozesse und sollten daher zu der biologischen Teildisziplin geordnet werden, die sich mit diesen befasst (↑Biologie; Population). Diese Auffassung bringt auch M.B. Williams zum Ausdruck, indem sie die Fortpflanzungsorgane von Organismen (z.B. die Gebärmutter) als Eigenschaften einer Population, nicht eines Organismus erachtet, weil sie für letzteren ohne Nutzen und Wert seien.[67] Diese Anschauung kann zwar einerseits kritisiert werden, weil nicht die Population sich mittels der Gebärmutter fortpflanzt, sondern ein einzelner Organismus (oder ein Paar von Organismen).[68] Trotzdem bleibt es aber richtig, als funktionalen Bezugspunkt der Gebärmutter die Population und nicht den Organismus zu betrachten. Denn die Gebärmutter und alle anderen Einrichtungen, die mit der Fortpflanzung im Zusammenhang stehen, werden funktional nicht primär im Hinblick auf ihre Rückwirkung auf den Organismus beurteilt, sondern sind bezogen auf die Bildung eines neuen, von seinen Eltern funktional unabhängigen Individuums. Die Prozesse der Initiation eines neuen Lebens bestehen in einem einsinnigen, nicht in einem wechselseitigen Verhältnis. Sie sind ein Populationsphänomen und finden ihre Erklärung daher nur durch eine Theorie, die sich auf dieser Ebene bewegt: die Evolutionstheorie.

Auch in anderer Hinsicht erscheint es angemessener, die Fortpflanzung nicht als eine Dispositionseigenschaft oder Fähigkeit eines einzelnen Organismus zu konzipieren. Denn tatsächlich pflanzt sich ein Organismus in den meisten Fällen nur in der Interaktion mit anderen Organismen fort (nach sexueller Paarung). Auch der (evolutionäre) Effekt der Fortpflanzung (der relative Fortpflanzungserfolg) hängt von dem Populationsumfeld ab, in dem sich ein Organismus befindet. Die Fortpflanzung ist damit eine Fähigkeit, die sowohl von anderen Organismen abhängt als auch auf die Erzeugung anderer Organismen gerichtet ist. Im Hinblick auf die Erklärung der Fortpflanzung und des Fortpflanzungserfolgs im Rahmen evolutionstheoretischer Modelle bildet also nicht das einzelne Individuum den theoretischen Ort, an dem eine Klärung des Fortpflanzungsbegriffs ansetzen sollte, sondern die Population.[69]

Funktionale Sonderstellung

Eine funktionale Sonderstellung nimmt die Fortpflanzung im Verhältnis zu den anderen organischen Vorgängen ein, weil sie nicht notwendig mit der Organisation eines biologischen Systems gegeben ist. Nicht jedes lebende organisierte System verfügt über die Eigenschaft, sich fortzupflanzen. Die Fortpflanzung betrifft also etwas ganz anderes als das, was mit der biologischen Organisation eines Systems gemeint ist. Aber der Begriff der Fortpflanzung wird andererseits nur verwendet in Bezug auf organisierte Systeme. Nicht jede Abbildung, nicht jeder Kopiervorgang bildet bereits eine Fortpflanzung. Die Fortpflanzung bezieht sich vielmehr allein auf die Weitergabe eines komplexen, auf Wechselseitigkeit basierenden Musters der Abhängigkeit von Prozessen, also auf die Replikation der funktionalen Organisation eines Organismus (zur Fortpflanzung bei anorganischen Körpern wie Lehmkristallen; ↑Selektion).

Aus entwicklungsgeschichtlicher Perspektive bildet die Fortpflanzung daher eine Funktion, die erst in der frühen präbiotischen Evolution entstanden ist und danach die biologische Evolution ermöglicht hat. In einem evolutionären Szenario der Entstehung des Lebens entwickelte sich die Fortpflanzung erst in einem eigenen Evolutionsschritt bei zunächst sich nicht fortpflanzenden Organismen. Die ersten organisierten Systeme mussten keineswegs über die Fähigkeit der Fortpflanzung verfügen. Sie bestanden aus Netzwerken von autokatalytischen Stoffumsätzen, wie sie die Selbstorganisationsforschung beschreibt. F. Dyson schlägt vor, dass die ursprünglichen, nicht fortpflanzungsfähigen Formen des Lebens allein auf Proteinen beruhten; erst mit der Entstehung der zur Replikation befähigten Nukleinsäuren und der Entwicklung ihrer Fähigkeit, den Stoffwechsel der Proteine auszunutzen (zunächst als frühe Parasiten, Später als Symbionten), würde dann die Fortpflanzung ins Spiel kommen (als »zweiter Ursprung des Lebens«).[70]

Lange vor den modernen Theorien zum Ursprung des Lebens waren sich verschiedene Autoren über die Sonderstellung der Fortpflanzung im organischen Geschehen im Klaren. J.G. Fichte etwa sieht, dass die Fortpflanzung die funktionale Geschlossenheit der Organisation eines Organismus in ähnlicher Weise sprengt, wie es die Freiheit des Menschen tut, die er (bezeichnenderweise) im Anschluss daran diskutiert.

Fichte schreibt 1796: Die Fortpflanzung als »das letzte und höchste Produkt des Bildungstriebes läßt sich gar nicht wieder als Mittel auf den Bildungstrieb selbst beziehen, sondern deutet auf einen andern Zweck hin«.[71] In ihrem Fortpflanzungsprozess ist die Organisation des Organismus also »nicht geschlossen« wie Fichte betont, denn »es kann das letzte Produkt desselben nicht wieder auf sie [d.i. die Organisation] bezogen werden«.[72] In dieser fehlenden Rückbeziehung unterscheidet sich die Fortpflanzung grundlegend von allen anderen Aktivitäten des Organismus, die als *Verhalten* bezeichnet werden. Im Verhalten macht der Organismus die Umwelt zu einem Mittel für seine Zwecke oder schützt sich vor den Gefahren, die von ihr ausgehen. In der Fortpflanzung aber initiiert er einen Prozess, der auf seine eigene (individuelle) Organisation nicht zurückwirkt.

Auch Hegel weist den Funktionen der Fortpflanzung eine separate Stellung zu, indem er seine Naturphilosophie des Organischen durchgängig nach der Dreiheit von Selbstbezug des Organismus, Umweltbezug und Fortpflanzung einteilt (↑Biologie).[73] Eine Sonderstellung nimmt dabei die Fortpflanzung ein, weil sie aus einer individuellen Perspektive keine Erklärung findet: »In der Begattung erstirbt die Unmittelbarkeit der lebendigen Individualität«.[74]

Wenn die Fortpflanzung also keinen Beitrag zur Selbsterhaltung eines Organismus leistet, stellt sich die Frage, wie es zu rechtfertigen ist, sie überhaupt als eine ↑*Funktion* anzusehen. Zwei Rechtfertigungen lassen sich unterscheiden: Die eine behandelt die Fortpflanzung als eine abgeleitete Funktion, als eine Funktion zweiten Grades; die andere versucht die Fortpflanzung als Glied eines über dem einzelnen Organismus stehenden weiteren funktionalen Kreislaufs einzuordnen.[75]

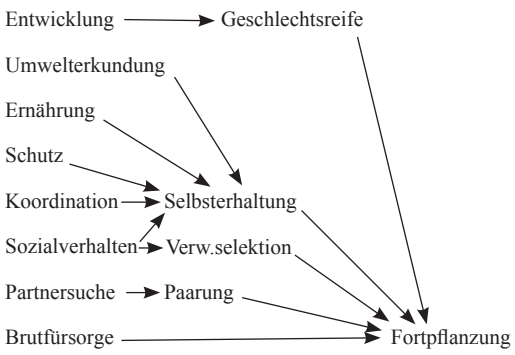


Abb. 144. Die Fortpflanzung als ultimater Zweck aller biologischer Funktionen.

Gemäß der ersten Auffassung bildet die Fortpflanzung eine Funktion, weil sie ausgehend von einem Körper erfolgt, der durch die wechselseitige Bedingung seiner Teile bestimmt ist, und weil sie in der Vergangenheit durch Selektion entstanden ist, also eine evolutionäre Anpassung darstellt (↑Funktion) (McLaughlin 2001: »in self-replicating systems that also repair [regenerate] themselves, even traits that serve only replication are ascribed functions«).[76] Neben den ursprünglichen oder primären Funktionen, die wechselseitig aufeinander verweisen, können in einem Organismus also weitere, abgeleitete oder sekundäre Funktionen wie die Fortpflanzung identifiziert werden, die in der Selektion stabilisiert werden.

Auf der anderen Seite kann die Fortpflanzung selbst als Element eines funktionalen Kreislaufs, nämlich des *Lebenszyklus* (↑Kreislauf), beschrieben werden und im Rahmen dieses Kreislaufs eine Funktion erhalten. Als Glied eines Lebenszyklus betrachtet, trägt sie zur Erhaltung dieses Kreislaufs bei. Wenn die Fortpflanzung damit auch nicht als eine Funktion im Sinne einer Organtätigkeit in einem Organismus begriffen werden kann, so kann sie doch im Rahmen des Lebenszyklus den Status einer funktionalen Aktivität erhalten. In der Fortpflanzung erfolgt zwar keine Rückwirkung eines der Teile eines Organismus auf sich selbst – wie in dem Kreislauf aus den funktionalen Komponenten eines Organismus –, aber vermittelt über den Lebenszyklus doch eine Wirkung auf andere Teile des gleichen Typs. In einer populationsbiologischen Sicht liegt also auch in der Fortpflanzung zumindest eine Analogie funktionaler Rückwirkung vor. In der Folge der Generationen reproduzieren sich die Teile der Organismen als Typen.

Die Tendenz der Organismen, nach ihrer Fortpflanzung zu streben, bildet also nicht einen Teil ihrer Organisation im Sinne eines Gefüges von wechselseitig aufeinander verweisenden Prozessen. Sie ist vielmehr Ausdruck des Gewordenseins der Organismen im Rahmen einer durch die Selektion geformten Vergangenheit. Die Fortpflanzung ist die Leistung der Organismen, die im Laufe der generationenübergreifenden Selektion optimiert wird. Sie bildet diejenige systematisch angestrebte Wirkung der Organismen, die für die langfristige Erhaltung von Organismen eines Typs maßgeblich ist. Die innere Zweckmäßigkeit, die in der Organisation der Organismen liegt, wird durch die Fortpflanzung aber transzendiert. In ihrer Fortpflanzung haben sich die Organismen von ihrer inneren Teleologie gelöst; sie verfolgen darin Wirkungen, die nicht ihrer Selbsterhaltung dienen, sondern nur der Erhaltung von Organismen ihres

Typs – und die letztlich zu dessen Transformation in der Evolution führen.

Immer wieder wird dies so ausgedrückt, dass die Fortpflanzung eine Funktion im Hinblick auf den Fortbestand der Art habe (↑Arterhaltung). In einer intentionalistischen Redeweise formuliert N. Hartmann dies 1951 durch seine Beschreibung, das Individuum werde im »Geschlechtsinstinkt« »überlistet von der Zwecktätigkeit des Artlebens«, indem es gegenüber der Art den »Dienst der Fortpflanzung« leiste.[77]

Fortpflanzung als »biologischer Imperativ«

Als ein eigener Verhaltensimpuls im Sinne eines »Triebes« oder »Instinkts« wird die Fortpflanzung seit Ende des 18. Jahrhunderts auf einen Begriff gebracht (Krünitz 1782: »Der Begattungs- oder Fortpflanzungstrieb ist dem Hunde eben so natürlich als andern Thieren«[78]; Ehlers 1790: »Fortpflanzungstrieb« parallel zu einem »Erhaltungstrieb«[79]; Jäger 1880: »Fortpflanzungsinstinct«[80]).

Seit den 1980er Jahren werden diese Verhaltensmotivationen in Biologenkreisen als *Imperative* beschrieben: H. Markl spricht 1983 von den »natürlichen Imperativen genetischer Fitnessmaximierung«[81] oder knapp von den *biologischen Fitnessimperativen*.[82] C. Vogel verkürzt dies 1986 zu dem ***biologischen Imperativ***.[83] Diese letztere Formel wird allerdings nicht allein im Hinblick auf die Fortpflanzung, sondern auch auf andere Leistungen von Organismen (z.B. das Lernen und den Symbolgebrauch) verwendet.[84] Im eugenischen Zusammenhang der »Verbesserung« einer Rasse (des Menschen) erscheint der Ausdruck seit Beginn des 20. Jahrhunderts.[85] In der späteren Psychologie wird mit dem Schlagwort des ›biologischen Imperativs‹ eine Position charakterisiert, die eine Theorie der biologischen Determiniertheit des menschlichen Handelns vertritt und darüber hinaus normative Ansprüche verfolgt – und sich damit des naturalistischen Fehlschlusses verdächtig macht[86]. Auch die ältere Bedeutung des Ausdrucks scheint eine auf das menschliche Handeln bezogene zu sein: Der biologische Imperativ ist die Forderung, in jedem Handeln den biologischen Bedingungen des Lebens gerecht zu werden, d.h. das Handeln auf die Gesundheit des einzelnen Menschen und das langfristige Überleben der Menschheit auszurichten.[87] In diesem Sinne lautet der »erste biologische Imperativ« eines wissenschaftlichen Beirats der Bundesregierung aus dem Jahr 2000: »Integrität der Bioregionen bewahren«.[88] Martin Walser verwendet in literarischen Texten den Ausdruck *Biopflicht* in Bezug auf die Sexualität und Fortpflanzung.[89] Sachlich hat der – evolutionstheoretisch so einleuchtende und unverdächtige – Begriff seine Vorläufer oder zumindest Parallelen in der nationalsozialistischen Propaganda zur »Biopolitik« im Zuge einer Politisierung der Fortpflanzung: die Fortpflanzung als soziale Pflicht jedes »rassisch« erwünschten Menschen gegenüber seinem Volk.

1. Erzeugung der Organisation
In der Fortpflanzung wird ein neues funktional geschlossenes organisiertes System erzeugt; gleichzeitig vollendet sich das Leben des sich fortpflanzenden Organismus in einem wesentlichen Aspekt.

2. Mechanismus der Erhaltung
Durch die Fortpflanzung erhält sich ein organisiertes System in einigen wesentlichen seiner Eigenschaften (seiner Organisation) über sein individuelles Leben hinaus.

3. Ermöglichung der Evolution
Die Kontraktion der Organisation im Keimkörper ermöglicht grundlegende und sich über die Generationen akkumulierende Umstrukturierungen der Organisation.

Tab. 81. Die Bedeutung der Fortpflanzung für drei zentrale Aspekte organisierter Systeme.

Spencer: Fortschritt als Fortpflanzungsreduktion

Nicht alle Biologen beurteilen die Fortpflanzung aber als höchste Funktion im Bereich des Organischen. Schon H. Spencer versteht, ähnlich wie später N. Hartmann (s.o.), in den 1860er Jahren die Fortpflanzung als ein Prinzip, das der individuellen Entfaltung entgegengerichtet ist. Er steht damit im Gegensatz zu solchen Entwürfen, nach denen die Fortpflanzung gerade derjenige biologische Faktor ist, der die Lebewesen wesentlich charakterisiert, auf

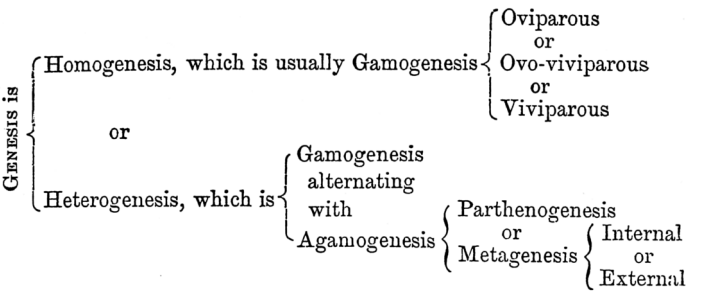


Abb. 145. Eine Einteilung der Fortpflanzungsweisen aus der Mitte des 19. Jahrhunderts (aus Spencer, H. (1864/98). Principles of Biology, vol. 1: 275; die Bezeichnungen sind die gleichen wie in der ersten Auflage).

den funktional alles ausgerichtet ist und der in der Evolution maximiert wird. Mit den Ausdrücken ›Individuation‹ für alle Prozesse, die die Entfaltung und Erhaltung des individuellen Lebens betreffen, sowie ›Genesis‹ für alle jene Prozesse, die auf die Bildung neuer Individuen gerichtet sind, formuliert Spencer eine scharfe Entgegensetzung dieser beiden Prinzipien: »Individuation and Genesis are necessarily antagonistic«.[90] Als ↑Fortschritt in der Evolution wertet Spencer gerade die Reduzierung der Reproduktion zugunsten der Entfaltung individueller Komplexität und Vielfalt der Aktivitität: »every higher degree of individual evolution is followed by a lower degree of race-multiplication, and *vice versa*. Progress in bulk, complexity, or activity, involves retrogress in fertility; and progress in fertility involves retrogress in bulk, complexity, or activity«.[91] Jede Steigerung der Intensität, Vollständigkeit und Länge des individuellen Lebens ist nach Spencer mit einem Rückgang seiner Reproduktionsfähigkeit verbunden. Und diese Tendenz sei auch nicht nur Ergebnis der natürlichen Evolution, sondern in gleichem Maße eine Forderung an die Zivilisation: »the process of civilization must inevitably diminish fertility, and at last destroy its excess«.[92] Die natürlich-kulturelle Entwicklung ist damit auf einen Zustand des Gleichgewichts (»equilibrium«) und der Harmonie (»harmony«) gerichtet, in dem nicht mehr Individuen gezeugt werden als aus Altersgründen sterben.

Fortpflanzung und Individualität

›Fortpflanzung‹ kann allgemein definiert werden als die Erzeugung eines neuen Organismus (Nachkommen) durch die funktionale Ablösung von einem Elternorganismus. Die funktionale Ablösung ist in der Regel verbunden mit einer räumlichen Trennung von dem Elternorganismus. Der neu gebildete Organismus ist nach seiner Entstehung also nicht länger Teil der physischen Einheit und der Wechselbedingungseinheit seines Elternorganismus, sondern bildet eine selbständige, räumlich abgegrenzte und funktional geschlossene Organisation. Die Fortpflanzung ist also zu verstehen als Spaltung einer funktionalen Einheit in mehrere.

Eine Fortpflanzung erfolgt durch Teilung des ganzen Organismus (bei vielen Einzellern), durch Ablösung von mehrzelligen Körperteilen (»Fragmentation«; s.u.) oder durch Absonderung einzelner Zellen. Teilung und Fragmentation sind Formen der Fortpflanzung, die sich allein bei nicht sehr komplex organisierten Organismen finden, z.B. bei manchen Pflanzen. Bei Tieren mit hoch differenzierten Organsystemen liegen vegetative Formen der Vermehrung durch Abspaltung von differenzierten Zellen in der Regel nicht vor, obwohl sie theoretisch möglich sind (wie der Erfolg des künstlichen Klonens zeigt), weil jede Zelle totipotent ist, d.h. einen vollständigen Satz des vererbten Materials enthält.

Als theoretische Begründung dafür, dass sich stark differenzierte Organismen allein über einzellige Stadien fortpflanzen, wird die Entstehung von Mechanismen zur Sicherung der Integrität des Organismus erwogen. Wenn jeder Teil des Organismus sich prinzipiell aus dem organischen Gefüge lösen könnte, indem er einen selbständigen neuen Organismus begründet, dann stünde jeder differenzierte Organismus in der ständigen Gefahr der Auflösung von innen (»subversion from within«[93]). Diese Gefahr ist v.a. dann groß, wenn die Replikation des genetischen Materials während der Entwicklung des Organismus nicht präzise erfolgt, so dass der Organismus aus Zelllinien mit unterschiedlichen Genen und damit potenziellen Konkurrenten besteht. L. Buss argumentiert 1987 vor dem Hintergrund einer möglichen Konkurrenz verschiedener Zelllinien innerhalb eines Organismus, dass viele Merkmale der Entwicklung von Metazoen als das Ergebnis der Selektion von Mechanismen zur Verhinderung der Verselbständigung von Zelllinien auf Kosten des Restorganismus interpretiert werden können. In der Evolution der Metazoen hätten sich diejenigen Zelllinien durchgesetzt, die einen »synergistischen« Effekt auf den Organismus haben, d.h. ihre eigene Erhaltung und Vermehrung dadurch sichern, dass sie mit anderen Zelllinien kooperieren: »Those variants which had a synergistic effect and those variants which acted to limit subsequent conflicts are seen today as patterns in metazoan cleavage, gastrulation, mosaicism, and epigenesis«.[94] Die Herausbildung der *Keimbahn* in der Entwicklungsgeschichte der Organismen, d.h. die früh in der Embryonalentwicklung erfolgende Ausgliederung von spezialisierten Fortpflanzungszellen (↑Genotyp/Phänotyp), sei einer dieser Wege, auf dem der innerorganismische Konflikt zwischen verschiedenen Zelllinien vermieden wird. Denn existiert eine Keimbahn, dann ist es für jede differenzierte Zelle unmöglich, die eigene Reproduktion zu maximieren, ohne die Zellen der Keimbahn zu unterstützen. Alle Zellen des Organismus teilen vielmehr das gleiche Schicksal.

Flaschenhals des Einzellstadiums

Verschiedene Autoren, am nachdrücklichsten 1982 R. Dawkins, argumentieren, dass Fortpflanzung überhaupt nur vorliegt, wenn die sich von einem Elternorganismus ablösende Einheit (»propagule«)

einzellig ist.[95] Nur wenn der Generationenübergang von einem Organismus zu seinen Nachkommenorganismen eine Passage durch den entwicklungsbiologischen »Flaschenhals« des Einzellstadiums einschließe, könne von einer Fortpflanzung gesprochen werden. Bei mehrzelligen Ablösungseinheiten liegt nach Dawkins dagegen keine Fortpflanzung vor, sondern Wachstum. Sein Argument für diese Sicht ist evolutionstheoretisch: Damit Evolution in Bezug auf die biologischen Einheiten, die durch Fortpflanzung voneinander geschieden sind, stattfinden kann, müssen diese sich voneinander unterscheiden. Die Möglichkeit von Unterschieden ist aber vor allem dann gegeben, wenn die Zelle, von der die Entwicklung des Nachkommenorganismus ausgeht, nicht in den Zellverband des Elternorganismus eingebunden ist. »Radikal reorganisiert« werden könnten ein Organ und ein Organismus damit nur dann, wenn sie von einem einzelligen Ursprung ausgingen.[96]

Gegen diese Sicht kann allerdings der Einwand erhoben werden, dass letztlich jede Zelllinie auf einen einzelligen Ursprung zurückgeht. Also auch ein mehrzelliges Gewebe, das sich von einem Organismus ablöst und einen neuen Organismus bildet, hat ein einzelliges Stadium als Vorläufer. Mutationen, die eine Umorganisation des ganzen Organismus nach sich ziehen, können also auch hier wirksam werden. Ein vielzelliger Körper, der sich von einem Elternorganismus löst, kann im gleichen Maße Angriffspunkt für Evolution sein wie ein einzelliger. Entscheidend für die Möglichkeit der radikalen Umstrukturierung ist nicht die Zellenanzahl, über die sich die vom Elternorganismus abspaltende Einheit zum Zeitpunkt ihrer Loslösung verfügt, sondern allein, dass sie aus einer einzigen Vorläuferzelle hervorgegangen ist, d.h. die Kontraktion der Organisation auf nur eine Zelle: Kleine Veränderungen dieser einen Zelle können sich bei der anschließenden Expansion der Organisation in der Entwicklung auf den gesamten Organismus auswirken (Fagerström et al. 1998: »[A] multi-cellular precursor – such as a meristem – is found to be equally acceptable as a vehicle for evolutionary change under natural selection as is a single-celled one«[97]).

J. von Neumanns Automatentheorie

Ein Versuch der prinzipiellen Klärung der abstrakten Mechanismen der Fortpflanzung geht auf den Mathematiker J. von Neumann zurück. Von Neumann setzt sich Mitte des 20. Jahrhunderts mit Überlegungen auseinander, die aus informationstheoretischer Sicht argumentieren, dass es eine Maschine, die sich selbst fortpflanzt – den sogenannten *selbstreproduzierenden Automaten* – eigentlich nicht geben könne. Denn ein Automat, der sich selbst reproduziere, müsse über einen größeren Informationsgehalt verfügen als der von ihm produzierte Automat. Zum Informationsgehalt für die Konstruktionskomponenten des reproduzierten Automaten komme nämlich immer noch der Informationsgehalt des Erzeugungsprogrammes hinzu. Die Art der Selbstbeziehung, die in der Selbstreproduktion liegt, bezeichnet von Neumann als einen *Teufelskreis* (»vicious circle«)[98] und bringt sie mit dem Gödelschen Unvollständigkeitssatz in Verbindung[99]. Von Neumann zeigt jedoch, dass dies nur für Automaten unterhalb eines bestimmten Komplexitätsgrades zutrifft.

Von Neumann stellt sich zunächst das logische Problem, inwiefern eine Maschine einen Gegenstand herstellen kann, der über die gleiche oder sogar eine größere Komplexität verfügt als die Maschine selbst. Während die Produktionsprozesse der technischen Maschinen stets dadurch gekennzeichnet sind, dass ihre Produkte einfach sind im Vergleich zu den sie herstellenden Geräten, gilt doch offenbar für die natürliche Produktion von Organismen, dass sie aus anderen Organismen gleicher Komplexität hervorgegangen sind. Und der Verlauf der Evolution zeigt sogar, dass aus einfacheren Organismen komplexere entstehen können. Aus diesen empirischen Belegen schließt von Neumann, dass es eine Komplexitätsschwelle für eine Maschine geben muss, oberhalb derer eine Reproduktion im Sinne der Herstellung einer Maschine gleicher Komplexität möglich werde: »There is a minimum number of parts below which complication is degenerative, in the sense that if one automaton makes another the second is less complex than the first, but above which it is possible for an automaton to construct other automata of equal or higher complexity«.[100]

Im Besonderen nähert sich von Neumann der Frage der Selbstreproduktion ausgehend von seiner Automatentheorie, die er als Modell zur Simulation organischer Prozesse entwickelt. Mit diesem Modellierungsansatz lautet die erste These bereits, dass die Fähigkeit zur Fortpflanzung nicht an eine bestimmte stoffliche Grundlage gebunden sein muss, sondern als eine spezifische gegenseitige Abhängigkeit von Komponenten eines Systems beschrieben werden kann. In seinem einfachsten Modell wird ein Automat, der aus drei Komponenten und einer *Konstruktionsanweisung Φ* für ihre Herstellung (»Beschreibung« oder »Instruktion«) besteht, entworfen: Eine *Konstruktionskomponente A* stellt der Konstruktionsanweisung folgend den in ihr beschriebenen Automaten her, wobei sie die Bestandteile des neuen Auto-

Replikation
Ähnlichkeit von Ausgangsentität und Endentität (Produkt) aufgrund eines kausalen Einflusses von ersterer auf letztere

Variation
Abweichung des Produkts von der Ausgangsentität aufgrund äußerer Faktoren (Umwelt) und innerer Faktoren (z.B. Sexualität)

Fragmentation (»Progeneration«)
Weitergabe von materiellen Teilen der Ausgangsentität an das Produkt (»material overlap«)

Wachstum und Entwicklung
Anreicherung durch Material aus der Umwelt und Veränderung des Produkts in Richtung zunehmender Ähnlichkeit mit der Ausgangsentität

Multiplikation
Vermehrung der Ausgangsentität

Rekursivität
Wiederholtes Durchlaufen derselben Prozesse in potenziell unendlicher Folge

Rekombination
Vermischung der Eigenschaft der Ausgangsentität mit anderen Entitäten (Sexualität)

Code-Dualität von Genotyp und Phänotyp
Weitergabe eines Großteils der an die Nachkommen übermittelten Information über den digitalen Code der Sequenz diskreter chemischer Stoffe

Tab. 82. Aspekte der Fortpflanzung von Organismen.

maten aus ihrer Umgebung entnimmt; eine *Kopierkomponente B* kopiert die Konstruktionsanweisung *Φ* und eine *Kontrollkomponente C* steuert die Aktivität der beiden anderen Komponenten. Der Vorgang der Selbstreproduktion des gesamten Automaten *(A + B + C)* mit seiner Beschreibung *Φ(A + B + C)* lässt sich dann als ein dreistufiger Prozess beschreiben: Im ersten Schritt veranlasst die Kontrollkomponente *C* die Kopierkomponente *B* dazu, zwei Kopien der Instruktion *Φ(A + B + C)* herzustellen; im zweiten Schritt fertigt die Konstruktionskomponente *A*, wieder angeleitet durch *C*, aus der einen Instruktion, die dabei zerstört wird, einen neuen Automaten *(A + B + C)*; schließlich wird unter dem Einfluss von *C* der neu entstandene Automat samt seiner Beschreibung: *(A + B + C)* mit *Φ(A + B + C)* von dem alten Automaten abgeschnitten, so dass zwei unabhängig voneinander bestehende Automaten mit ihren Instruktionen entstanden sind.[101]

In der Übersetzung dieses Modells in die Selbstreproduktion eines Organismus entspricht die Beschreibung *Φ* den Genen des Organismus – mit dem einen Unterschied, dass diese durch den Ablese- bzw. Konstruktionsvorgang nicht – wie in dem Modell – zerstört werden und mit dem zweiten, wichtigeren Unterschied, dass die Gene keine vollständige Beschreibung des Organismus enthalten, sondern nur als Weichensteller in einem Entwicklungsprozess verstanden werden können (von Neumann spricht von den Genen als »general pointers, general cues«[102]). Um auch nicht-letale Mutationen, also Veränderungen des Automaten, die ihn nicht zerstören, im Modell zu simulieren, fügt von Neumann dem Automaten eine weitere Komponente *D* hinzu. Eine Beschreibung dieser Komponente ist ebenfalls in der Instruktion enthalten; sie leistet aber keinen essenziellen Beitrag für den Reproduktionsvorgang und entspricht insofern den Merkmalen eines Organismus, die für seine Interaktion mit anderen Organismen (z.B. die Konkurrenz um Ressourcen) relevant sein können. Jede Veränderung der Komponente *D* während eines Kopiervorganges der Instruktion bedeutet eine Mutation für den neu gebildeten Automaten. Weil die Mutation in der eigenen Beschreibung des Automaten enthalten ist, wird sie auch an seine Nachkommen weitergegeben, sie wird vererbt. Über diese Mutationen ist die Möglichkeit gegeben, dass ein Automat einen anderen Automaten mit einer größeren Komplexität als der eigenen herstellt. Die Konkurrenz um Ressourcen zwischen Automaten mit unterschiedlichen *D*-Komponenten bietet damit die Grundlage für die Modellierung von Evolution.

Reproduktion

Das Wort ›Reproduktion‹ wird im Englischen und Französischen in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts mit der allgemeinen Bedeutung »Neubildung, Wiedererzeugung« verwendet.[103] In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird das Wort zu einem speziellen biologischen Terminus und bezeichnet die Neubildung von verlorengegangenen Körperteilen (↑Regeneration). Die Vorstellung der Selbsterneuerung des Organismus durch den beständigen Austausch seiner Stoffe steht dabei in einem theologischen Kontext: Der Erneuerung bedürftig, sind die Organismen in einer dauernden Abhängigkeit von Gott entworfen. Auch das Wort ›Reproduktion‹ ist ursprünglich in diesem Zusammenhang aufgekommen: In der Theologie des 18. Jahrhunderts bezeichnet es die erneute Wiederherstellung des lebendigen Körpers nach der Auferstehung der Toten am Tag des Jüngsten Gerichts.[104] Bis ins 19. Jahrhundert ist diese Bedeutung des Wortes die dominante. Offenbar ist es erst G.L.L. de Buffon, der in seiner Naturgeschichte

von 1749 die Bedeutung einführt, die dem heutigen Verständnis entspricht.[105] Neben den unmittelbaren theologischen Bezügen stellt Buffons Begriff der Reproduktion letztlich eine Metapher aus der Präge- und Gusstechnik dar – ebenso wie die von ihm geprägten Ausdrücke ↑›Typus‹ und ›innere Gussform‹ (↑Vitalismus). Buffon definiert die Reproduktion (»reproduction«) als Fähigkeit zur Herstellung von Körpern, die einem selbst ähnlich sind und die wiederum zur eigenen Reproduktion in der Lage sind, so dass eine genealogische Kette entsteht (»puissance de produire son semblable, cette chaîne d'existence successives d'individus, qui constitue l'existence réelle de l'espèce«) (↑Art).[106] Buffon *erweitert* die Bedeutung des Begriffs, indem dieser neben seiner alten Bedeutung auch im Sinne von »Fortpflanzung« verwendet wird. In Bezug auf die Reproduktion stimmen nach Buffon alle organisierten Körper, seien sie Pflanzen oder Tiere, überein (den Terminus ›Generation‹ bezieht Buffon v.a. auf die Fortpflanzung des Menschen). Ein Grund für diese Erweiterung kann in Buffons Auffassung von der Fortpflanzung liegen: Sie stellt für ihn nichts anderes dar als eine Form des Wachstums. Durch die Neubildung anderer Organismen in der Reproduktion erzeugt und erhält sich die Art also genauso, wie der einzelne Organismus sich durch die Neubildung seiner Teile in der ›Regeneration‹ (also der »Reproduktion« desselben Individuums) erhält.

Die Einführung des Terminus ›Reproduktion‹ in die Biologie kann als Ausdruck einer umfassenden Ausrichtung der sozialen und wissenschaftlichen Sprache an ökonomischen Modellen seit der Mitte des 18. Jahrhunderts interpretiert werden: Der biologische Reproduktionsbegriff ist Ausdruck einer generellen »kulturellen Währung der Zeit«.[107] Die Reproduktion ist aus dieser Sicht eine Form der Produktion und wird analog zur ökonomischen Produktion (einer Maschine, eines Menschen oder einer Gesellschaft) als quantitative Größe behandelt, die einer Messung und Effizienzsteigerung unterworfen werden kann. Verbunden ist mit dieser Interpretation der Fortpflanzung ihre Konzipierung im Sinne einer Wiederholbarkeit: Die Reproduktion ist die erneute Herstellung von etwas (eines Organismus), das vorher schon (in dem Vorbild der Elternorganismen) als Produktion vorliegt (analog zu drucktechnisch erzeugten »Reproduktionen«). Außerdem wird die Fortpflanzung unter dem Vorzeichen des ökonomischen Modells zu einem staatlich organisierbaren und regulierbaren Ereignis (im Sinne einer Bevölkerungspolitik), wie sie in großem Maßstab tatsächlich Ende des 18. Jahrhunderts einsetzt (z.B. durch staatliche Programme zur Bekämpfung der hohen Kindersterberate). Die Kinder werden in dem ökonomischen Modell als Kapital betrachtet, in das investiert werden kann und von dem eine Rendite erwartet wird. Andererseits wird die Fortpflanzung unter ökonomischem Vorzeichen auch zu einer Größe, die einer kompensierenden Gegenkraft bedarf, um nicht durch ein exponenzielles Wachstum der Population deren Lebensgrundlage zu zerstören (besonders deutlich wird dieses Denken in Malthus' ›Essay‹ von 1798; ↑Population).[108]

Das neue Wort findet in die englische Sprache, in der es in der neuen Bedeutung seit 1782 nachweisbar ist, nur zögerlich Eingang.[109] Im Deutschen spricht C.F. Kielmeyer 1793 in der weiten Buffonschen Bedeutung von einer »Reproductionskraft«: »der Fähigkeit der Organisationen, sich selbst ähnliche Wesen Theilweise oder im Ganzen nach- und anzubilden«.[110] C.G. Carus unterscheidet 1818 zwischen der »individuellen Reproduction«, zu der er u.a. die Phänomene der Wahrnehmung, Bewegung und Verdauung rechnet, und der »Reproduction der Gattung«, die die Fortpflanzung und Entwicklung betrifft.[111]

Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird es im Rahmen der sich etablierenden Stoffwechselphysiologie üblich, auch den ganzen Organismus als einen sich beständig erneuernden und insofern reproduzierenden Körper zu beschreiben. Als Terminus für diesen Prozess wird häufig der Ausdruck *Selbstreproduktion* verwendet (↑Stoffwechsel) – daneben kann dieser Ausdruck aber auch die Bedeutung der Fortpflanzung eines Organismus haben. Und auch das Wort ›Reproduktion‹ wird auf die individuelle Selbsterneuerung bezogen. So bezeichnet F.W.J. Schelling 1799 den Prozess des Selbstbezugs in der ständigen Selbstherstellung oder Neuerschaffung eines Organismus als seine ›Reproduktion‹: »Es ist schlechterdings kein Bestehen eines Products denkbar, ohne ein beständiges Reproducirtwerden. Das Produkt muß gedacht werden als in jedem Moment vernichtet, und in jedem Moment neu reproducirt. Wir sehen nicht eigentlich das Bestehen des Products, sondern nur das beständige Reproducirtwerden«.[112] Ein ähnliches Wortverständnis hat auch K.F. Burdach, wenn er 1810 in seiner ›Physiologie‹ festhält, die »Selbsterhaltung« eines Organismus erfolge nicht durch Ruhe, sondern »durch Thätigkeit des Organismus, besteht also in continuirlicher Bildung, und ist Selbstbildung, oder Reproduction. Während also der Organismus das, was er ist, zu bleiben scheint, geschieht dies nur dadurch, daß er ununterbrochen sich erzeugt«.[113] Burdach bestimmt die Reproduktion weiter als »die organische Indifferenz«, denn sie gehe der funktionalen Differenzierung des Organismus in verschiedene

Organsysteme und Funktionsbereiche voraus und sei »blos gerichtet auf die Erhaltung des Organismus überhaupt, nicht auf einen bestimmten Zweck desselben«.[114]

Zweihundert Jahre nach Schelling unterscheidet G. Schlosser die generationenübergreifende (»transgenerational«) und Vermehrung einschließende (»multiplicative«) »Reproduktion« von einer »Reproduktion«, die im zyklischen Durchlaufen von Zuständen eines Systems besteht.[115] Organismen reproduzieren sich also nicht nur durch die Fortpflanzung als Art (»type«), sondern auch durch die Regeneration ihrer Teile als besondere, individuelle Gegenstände (»tokens«).[116] Der Ausdruck ›Reproduktion‹ kann also sowohl eine Beziehung bezeichnen, die ein Organismus zu sich selbst hat, als auch ein Vorfahren-Nachfahren-Verhältnis zwischen verschiedenen Organismen.

Neben seiner Kernbedeutung, die sich auf Organismen bezieht, ist es bereits im 19. Jahrhundert nicht unüblich, auch von der Reproduktion anorganischer Gegenstände oder Prozesse, z.B. der Fortpflanzung des Schalls, zu sprechen. A. Comte hält 1851 allgemein fest, die Reproduktion sei keine exklusive Eigenschaft der Lebewesen (»n'est point exclusivement propre aux êtres vivants«).[117] Besonders die Untersuchungen zur Selbstorganisation und Regeneration von Kristallen seit Ende des 19. Jahrhunderts provozieren immer wieder die Rede von der Reproduktion oder Fortpflanzung lebloser Gegenstände.[118]

Replikation

Im biologischen Kontext erscheint der Ausdruck ›Replikation‹ zunächst als Terminus der Genetik zur Bezeichnung der Vermehrung der Chromosomen, die vor der Teilung einer Zelle stattfindet und mit dem Kopieren der Gene auf der Ebene der DNA einhergeht (Mather 1948).[119] Meist werden ›Replikation‹ und ›Reproduktion‹ als einander äquivalente Begriffe verwendet.[120] Unterschieden werden können sie, insofern ›Replikation‹ als ein Phänomen bestimmt wird, das sich auf die Komponenten eines Systems bezieht, ›Reproduktion‹ dagegen auf das ganze System.[121]

In den letzten Jahren bemühen sich einige Autoren darüber hinaus um eine weiter gehende Differenzierung[122]: Eine *Replikation* liegt demnach vor, wenn ein Gegenstand an der Erzeugung eines anderen, ihm ähnlichen Gegenstandes kausal beteiligt ist; eine *Reproduktion* oder *Progeneration*[123] besteht dagegen in der Weitergabe von materiellen Teilen eines Gegenstandes zu einem anderen Gegenstand (»material overlap«). Eine Replikation kann also ohne Weitergabe von Teilen des Vorbildes zu seiner Nachbildung erfolgen; das Kriterium hierfür ist allein die Ähnlichkeit (z.B. von Papierkopien mit der Vorlage). In einer Reproduktion (Progeneration) muss dagegen nicht notwendig eine Ähnlichkeit des Reproduktionsprodukts mit dem reproduzierten Gegenstand vorliegen; das Kriterium ist hier allein die Weitergabe von materiellen Teilen (z.B. über die Keimzellen). Die Fortpflanzung der Organismen auf der Erde enthält stets eine Verbindung von Replikation und Reproduktion – gleiches gilt auch für den genetischen Prozess des (bezüglich des Materials) »semikonservativen Mechanismus« der Replikation der DNA. Konzeptionell können aber die beiden Aspekte der Reproduktion und Replikation unterschieden werden. Für die Vorstellung der Evolution ist der Begriff der Reproduktion in dem genannten Sinne zentral; eine Evolution ohne Replikation und ohne *Replikatoren* (↑Selektion) ist dagegen vorstellbar.[124]

Neben dem materiellen Überlappen von Eltern- und Nachkommenorganismen ist auch die Rekursivität, also die Fortsetzung der Reproduktionsfähigkeit in jeder neuen Generation ein charakteristisches Merkmal der organischen Reproduktion. Die Reproduktion kann genau über dieses Moment der Rekursivität bestimmt werden: »reproduction is the progeneration of entities with the capacity to develop the capacity to reproduce«.[125] J. Griesemer schlägt als Begriff zur Bezeichnung der Einheit der Reproduktion den Ausdruck ***Reproduktor*** (»reproducer«) vor.[126]

Daneben etabliert sich seit den frühen 1960er Jahren die neutrale Bezeichnung ***Replikon*** für eine Einheit der Replikation. Verstanden wird darunter ein Abschnitt des genetischen Materials, das als Einheit repliziert wird (franz. Jacob & Brenner 1963: »réplicon«).[127]

Die Bestimmung der Entitäten, die als Replikatoren in Frage kommen, hat sich als schwierig erwiesen. Problematisch ist insbesondere die Rede von einer *Selbst-Replikation* in Bezug auf Teile eines Organismus, weil einzelne Teile eines Organismus sich nicht ohne die anderen Teile fortpflanzen können. So wird v.a. darauf hingewiesen, dass die Gene sich nicht selbst replizieren können, sondern dafür auf den ganzen Apparat der Zelle angewiesen sind.[128] Es ist daher fraglich, ob die Gene wirklich als ›Replikatoren‹ bezeichnet werden können. Sie üben zwar einen kausalen Einfluss auf ihre eigene Replikation aus, dies lässt sich aber von vielen anderen Teilen eines Organismus auch sagen. Auch der Organismus als Ganzer ist nicht zu jedem Zeitpunkt seines Lebens zur Replikation befähigt. Von Seiten der Theorie der Entwicklungssysteme (»developmental sys-

tems theory«; ↑Entwicklung) wird daher argumentiert, dass allein dem gesamten Entwicklungszyklus der Status eines (Selbst-)Replikators zugeschrieben werden könne.[129] Zu diesem seien auch Faktoren der Umwelt hinzuzurechnen, so dass die ↑Evolution definiert wird als Veränderung einer Population von Entwicklungssystemen, oder genauer von Populations-Umwelt-Relationen.[130]

Mem

Vielversprechend ist auf den ersten Blick die Anwendung des Replikatorkonzepts auf kulturelle Prozesse und die Ausbreitung von gedanklichen Einheiten, die 1976 von R. Dawkins mit dem Begriff des ›Mems‹ (engl. »meme«) intendiert[131] und im Anschluss daran von anderen aufgegriffen wird[132]. Meist werden die Meme als gedankliche Einheiten verstanden, die in Form von Begriffen, Ideen oder Theorien vorliegen und die in Gehirnzuständen physiologisch repräsentiert sind. Daneben werden aber auch kulturelle Einstellungen und Verhaltensmuster als kulturell vererbte Elemente diskutiert, die eine eigene Dynamik der *kulturellen Evolution* begründen (↑Kultur).

Der Membegriff und seine Anwendung zur Erklärung kultureller Prozesse ist aber mit verschiedenen Schwierigkeiten verbunden. Eine der Schwierigkeiten besteht darin, dass sich im Kontext kultureller Prozesse meist keine eindeutige Abgrenzung von Gedankeneinheiten und keine klaren Abstammungslinien ausmachen lassen; es liegt vielmehr eine ständige Vermischung und Überlagerung von gedanklichen Einheiten vor.[133] Zudem sind gedankliche Inhalte in einem stärkeren Maße als Gene vom jeweiligen Kontext, in dem sie sich befinden, abhängig. Außerdem besteht keine eindeutige Lokalisiserbarkeit von Memen in materiellen Strukturen, die bei Genen zumindest in vielen Fällen vorliegt. Schließlich besteht die Relation des Kopierens zwischen Memen nicht in einem einheitlichen Mechanismus (der Replikation der DNA entsprechend), sondern kann unterschiedliche Formen annehmen. Fraglich ist damit insgesamt, welchen heuristischen und explanativen Wert die Rede von ›Memen‹ hat. Identifiziert werden können Meme allein durch Verfahren der Interpretation, die für die Geisteswissenschaften seit langem kennzeichnend sind, und dass es ein Etwas gibt, das sich im sozialen Lernen über Individuen ausbreitet, liegt bereits im Begriff des Lernens. Die mit weitreichenden Ansprüchen auftretende Memtheorie erweist sich also als eine heuristisch und explanativ weitgehend triviale Theorie, ein »Schaf im Wolfspelz« (Kronfeldner 2009).[134]

Gamogonie/Agamogonie

Die Unterscheidung von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung ist alt und schon Aristoteles bekannt (↑Geschlecht).[135] Auch der Aristoteliker A. Zaluziansky à Zuluzian streicht sie am Ende des 16. Jahrhunderts heraus.[136] Weil viele Pflanzen sich ungeschlechtlich vermehren können, wird diese Art der Fortpflanzung spätestens seit dem 19. Jahrhundert ›vegetativ‹ genannt (↑Pflanze/vegetativ). M. Adanson betont 1763 einen für die spätere Evolutionstheorie bedeutenden Unterschied zwischen der vegetativen (»reproduction par bourjons«) und der sexuellen Fortpflanzung: Die vegetative Vermehrung produziere keine Variation (»Variété«), weil sie lediglich die Kontinuität der individuellen Pflanze bewirke.[137]

Der Unterschied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung wird in einer wechselnden Terminologie benannt. K.F. Burdach unterscheidet 1826 zwischen einer Art der Fortpflanzung, die er »einsame oder unpaarige Zeugung (generatio monogenea)« nennt und die darin besteht, »daß der Theil eines Individuums zu einem eignen Individuum wird«[138], sowie der »paarigen oder geschlechtlichen Zeugung (generatio digenea)«, bei der zwei Geschlechter beteiligt sind[139]. Weiter unterscheidet Burdach zwei Hauptformen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung: die »Theilungszeugung oder Spaltzeugung (generatio monogenea fissipara)«, bei der eine Teilung des Elternorganismus erfolgt[140], und die »Keimzeugung (generatio monogenea productiva)«, bei der der »Stammorganismus besondere Gebilde hervorbringt, welche sich zu neuen Individuen entwickeln können«[141]. Diese Gebilde werden von Burdach ›Keime‹ genannt; sie gehen von »Keimkörnern« (später »Keimzellen«; ↑Entwicklung) aus. Schließlich kennt Burdach den Typ der ↑»Urzeugung«: jener Vorgang, in dem »ursprünglich das Leben auf Erden hervor[tritt]«.[142]

Zu einem feststehenden Terminus werden die Ausdrücke ›geschlechtliche Fortpflanzung‹ und ›ungeschlechtliche Fortpflanzung‹ erst Mitte des 19. Jahrhunderts. ***Geschlechtliche Fortpflanzung*** erscheint seit den 1820er Jahren (Schultz 1823: »geschlechtliche Fortpflanzung«, im Gegensatz zu der Form der Fortpflanzung, bei der »ein unmittelbares individuelles Auswachsen statt findet«[143]; Burdach 1837[144]), ***ungeschlechtliche Fortpflanzung*** gut zehn Jahre später (Thomson 1839: »Non-sexual reproduction. – Of the nonsexual mode of reproduction three principal kinds may be distinguished, viz. first, by division ; second, by attached buds; and third, by separated gemmae«[145]; Müller 1840: »ungeschlecht-

liche Fortpflanzung bei Thieren durch Keimkörper, Sporen«[146]). Auch ›geschlechtliche Zeugung‹ ist offenbar nicht vor den 1820er Jahren in Gebrauch; 1826 erscheint es bei Burdach (s.o.). Die Formulierung ***vegetative Fortpflanzung*** wird im Englischen seit Mitte der 1830er Jahre verwendet[147], im engeren biologischen Kontext aber erst seit den 1840er Jahren (Coleridge 1848: »vegetative reproduction«[148]) – die bei H. Steffens 1821 auftauchende Formulierung »vegetative Reproduction des thierischen Leibes«[149] bezieht sich nicht auf den Prozess der Fortpflanzung, sondern der Ernährung. Auch die Bezeichnung ***sexuelle Fortpflanzung*** ist seit Ende des 18. Jahrhunderts zunächst nur vereinzelt verbreitet (E. Darwin 1794: »sexual reproduction«[150]). Seit Mitte des 19. Jahrhunderts heißt die geschlechtliche Fortpflanzung auch ***Gamogenesis*** (Huxley 1858: »multiplication by true ova, or ›gamogenesis‹«)[151]; die ungeschlechtliche Fortpflanzung wird enstsprechend ***Agamogenesis*** genannt (Huxley 1857[152]; Newman 1857[153]; Huxley 1858: »agamogenesis in Aphis is a kind of internal budding or gemmation«[154]). E. Haeckel trennt 1866 die ungeschlechtliche ***Amphigonie*** von der ungeschlechtlichen ***Monogonie***.[155] A. de Bary nennt die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei Pflanzen (v.a. bei Farnen) 1878 ***Apogamie***.[156]

R. Hertwig definiert die geschlechtliche Fortpflanzung 1899 als »Fortpflanzung durch Geschlechtszellen«.[157] Weil auch die ohne Zellverschmelzung ablaufende Parthenogenese (s.u.) von geschlechtlich differenzierten Zellen ausgeht, ist auch sie für Hertwig eine Form der geschlechtlichen Fortpflanzung und »aus der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Rückbildung der Befruchtung entstanden«. Hertwig betrachtet die geschlechtliche Fortpflanzung der Vielzeller als »Fortführung der Fortpflanzungsweisen der einzelligen Organismen, dagegen sind die Knospungs- und Theilungsvorgänge der vielzelligen Organismen Einrichtungen, welche erst mit der Vielzelligkeit möglich wurden«[158]. Nach Hertwig ist das Vorkommen der »vegetativen Fortpflanzung« bei Organismen weniger differenzierter Stämme leichter möglich, weil eine Differenzierung mit einem Verlust an Totipotenz der Teile einhergehe.[159] Hertwig lehnt es ab, von einer geschlechtlichen Fortpflanzung der Einzeller zu sprechen, weil bei ihnen die geschlechtlichen Verschmelzungsprozesse von verschiedenen Individuen (»Befruchtung«) häufig unabhängig von der Fortpflanzung auftreten.

M. Hartmann prägt 1903 die bis heute gültige Terminologie, der zufolge die Fortpflanzung durch Einzelzellen, wenn sie geschlechtlich erfolgt, als ***Gamogonie*** (Gamocytogonie: »Fortpflanzung durch Gameten«) und wenn sie ungeschlechtlich erfolgt, als ***Agamogonie*** (Agamocytogonie: »Fortpflanzung durch Agameten«) bezeichnet wird.[160] Alle höheren Tiere haben die Fähigkeit zur Agamogonie verloren. Wenn sie sich ungeschlechtlich fortpflanzen, dann entweder durch die Abspaltung mehrzelliger Körperteile (»vegetative Vermehrung«) oder durch Gameten ohne Kopulation (»Parthenogenese«). Die Parthenogenese wird, obwohl sie ohne Verschmelzung von Zellen, also in diesem Sinne ungeschlechtlich erfolgt, von Hartmann ebenso wie von Hertwig als eine Form der Gamogonie verstanden, da sie von Gameten ausgeht, die in anderen Zusammenhängen als geschlechtliche Keimzellen wirken.

P.-A. Dangeard unterscheidet im Jahr 1900 zwei Formen der Sexualität: Bei der ***Hologamie*** liegt eine Verschmelzung des ganzen Zytoplasmas und der Kerne von zwei Zellen vor (»L'Autophagie ordinaire ou hologamie, qui comporte, outre l'union des cytoplasmes, la copulation des noyaux«[161]); bei der ***Merogamie*** verschmilzt dagegen nur das Zytoplasma oder der Kern der einen Zelle mit der anderen Zelle (»L'autophagie réduite ou mérogamie, qui n'exige pas la participation complète d'un second gamète, mais seulement celle de son cytoplasme ou de son noyau«[162]). M. Hartmann und A. Guilliermond übernehmen diese Unterscheidung am Ende des ersten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts.[163] Bei J.F. Abbott erscheint der Ausdruck ›Hologamie‹ 1914 im Englischen (»hologamy«: »the two cells fuse completely into one, in the formation of the zygote«[164]); er unterscheidet die beiden Formen der *Isogamie* und *Anisogamie* (↑Befruchtung) und grenzt das Konzept von der *Karyogamie* (»karyogamy«), d.h. der Verschmelzung nur der Zellkerne, ab[165] (vgl. auch Wilson 1925: »Hologamy or Macrogamy«[166]). H. Kniep bestimmt die Hologamie 1928 als Sonderfall der Somatogamie, weil die Kopulanten mit vegetativen Zellen übereinstimmen.[167] Kniep ist es auch, der mit einer an niederen Pflanzen gewonnenen Terminologie zwei Formen der Gamogonie unterscheidet: die ***Gametogamie***, bei der es zu einer Verschmelzung einzelliger Gameten kommt (↑Befruchtung), und die ***Gametangiogamie***, bei der spezialisierte mehrzellige Teile (die Gametangien) miteinander verschmelzen.[168]

Verbreitet ist neben diesen Ausdrücken der Terminus ***Amphimixis*** für die geschlechtliche Fortpflanzung, den A. Weismann 1891 einführt[169], sowie ***Apomixis*** für die ungeschlechtliche Vermehrung, den H. Winkler 1906 prägt[170]. Winkler verwendet den Ausdruck allein für den »Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung« durch die »ungeschlechtliche Fortpflanzung«[171] (besser: die Form der Fortpflanzung

nach diesem Ersatz); Organismengruppen, in denen nie eine geschlechtliche Fortpflanzung vorkam (nach Winkler die Bakterien und Blaualgen), bezeichnet er dagegen nicht als ›apomiktisch‹. Eine dritte Kategorie neben Amphimixis und Apomixis bildet in der Einteilung Winklers die ***Pseudomixis***, d.h. der »Ersatz der echten geschlechtlichen Keimzellverschmelzung durch einen pseudosexuellen Kopulationsprozeß zweier nicht als spezifische Befruchtungszellen differenzierter Zellen«[172] (besser: die Form der Fortpflanzung nach diesem Ersatz). Später wird diese Form der sexuellen Fortpflanzung mit dem mehrdeutigen Ausdruck ***Pseudogamie***[173] oder dem sich durchsetzenden Terminus ***Somatogamie***[174] bezeichnet (zur Mehrdeutigkeit von ›Pseudogamie‹ vgl. de Necker 1775: »Agamie ou Pseudogamie, c'est à-dire, plantes qui sont sans mariage, ou qui en contractent de faux«[175]; Delage 1895: »La Pseudogamie serait [...] une sorte particulière de Parthénogènése dans laquelle l'œuf ne pourrait se développer de lui-meme sans fécondation, mais aurait besoin, pour cela, de l'excitation produite par un pollen étranger non fécondateur«[176]). Die Somatogamie ist in gewisser Weise der zur Parthenogenese komplementäre Vorgang: Während in der Parthenogenese sexuell differenzierte Keimzellen in eine Fortpflanzung ohne Sexualität einbezogen sind, sind in der Somatogamie vegetative Zellen an einem Prozess der Sexualität beteiligt (vgl. Tab. 77).

Innerhalb der geschlechtlichen Fortpflanzung betrifft eine weitere fundamentale Unterscheidung den Typ des Partners, mit dem die Nachkommen gezeugt werden: Seit J.F. McLennan (1865) wird die Reproduktion mit nahen Verwandten ***Endogamie*** genannt, die Reproduktion mit nur entfernt verwandten Artgenossen dagegen ***Exogamie***.[177]

Eine selektionstheoretische Erklärung für die weite Verbreitung der Fähigkeit zur asexuelle Reproduktion bei Pflanzen (und damit die Bildung von »Rameten«; ↑Individuum) gibt R.E. Cook 1979: Er versteht die Reproduktion allgemein als eine Anpassung an die unvermeidlichen Kräfte des Todes (»reproduction is an adaptation to the inevitable forces of mortality«[178]) und beurteilt die Bedingungen einer Selektion für asexuelle Reproduktion als günstig, wenn die für die Mortalität verantwortlichen Faktoren lokal begrenzt wirksam sind (vgl. Abb. 146).

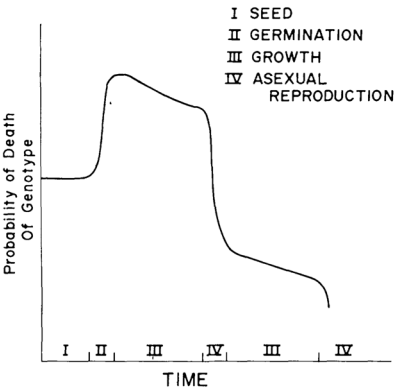


Abb. 146. Die Wahrscheinlichkeit für das Sterben eines Genets bei einem asexuell sich vermehrenden Organismus im Laufe seines Lebens. Während der Samenphase besteht (v.a. bei Pflanzen) eine weitgehend konstante Sterbewahrscheinlichkeit; während der Phase des Keimens steigt diese v.a. aufgrund von Gefahren des Austrocknens und des Pilzbefalls steil an; während der Wachstumsphase nimmt die Sterbewahrscheinlichkeit mit zunehmender Größe leicht ab. Ein steiler Abfall der Mortalität wird durch asexuelle Vermehrung erreicht, weil dadurch physiologisch unabhängige Individuen entstehen, die aber genetisch als ein Individuum gelten können. Die Selektion für die Fähigkeit zur asexuellen Fortpflanzung ist besonders dann groß, wenn die lebensbedrohenden Stressfaktoren lokal begrenzt auftreten, weil diesen dann durch die Bildung vegetativer Ableger entgangen werden kann (aus Cook, R.E. (1979). Asexual reproduction: a further consideration. Amer. Nat. 113, 769-772: 771).

Parthenogenese

Das Wort, dessen Einführung nicht selten C. de Bonnet zugeschrieben wird,[179] erscheint vermutlich erst im 19. Jahrhundert; es ist für das Französische für 1864 gebucht[180]. Die Parthenogenese (von griech. ›παρθένος‹ »Jungfrau«, also »Jungfernzeugung«) bezeichnet ursprünglich allgemein jede Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung.[181] Diese weite Bedeutung wird bereits aus dem Titel einer Monografie zu diesem Thema von R. Owen aus dem Jahr 1849 deutlich: ›On Parthenogenesis, or the Successive Production of Procreating Individuals from the Single Ovum‹. Während nach diesem Verständnis also auch Formen der Fortpflanzung durch Teilung oder Sprossung als Parthenogenese zu gelten haben, wird das Konzept später allein auf solche Fälle bezogen, bei denen sich der neu gebildete Organismus aus einer einzelnen Zelle (einer Eizelle) entwickelt, die in anderen Zusammenhängen als Gamet in der sexuellen Fortpflanzung fungieren kann. Auf diese enge Bedeutung grenzt C.T. von Siebold das Wort 1856 ein – in ausdrücklicher Absetzung zu dem Verständnis bei Owen.

Siebold versteht unter der Parthenogenese »nicht die Fortpflanzung durch geschlechtslose ammen- oder larvenartige Wesen«, sondern »die Fortpflanzung

durch wirkliche Weibchen, das heisst, durch mit vollkommen entwickelten jungfräuliche weiblichen Geschlechtsorganen ausgestattete Individuen [...], welche ohne vorausgegangene Begattung unbefruchtete entwicklungsfähige Eier hervorbringen«.[182] Siebold bemüht sich um eine eindeutige Abgrenzung der Parthenogenese vom »Generationswechsel«, wie er sagt. Bei den Blattläusen unterscheidet er die viviparen Blattläuse, die nach seiner Auffassung keine Weibchen, sondern geschlechtslose »ammen- oder larvenartige Individuen« sind, von den »wirklich jungfräulichen Blattlaus-Weibchen«. Der Unterschied bemisst sich daran, ob die Individuen Eier hervorbringen, die den in anderen Fällen befruchteten Eiern ähneln, oder ob eine Vermehrung durch Teilung, Knospenbildung oder Keimkörper vorliegt. Später ist dieser Unterschied durch die Begriffe *Heterogonie* und *Metagenese* terminologisch markiert worden (↑Generationswechsel). Siebold beschreibt die »wahre Parthenogenesis« ausführlich bei einigen Schmetterlingen und bei der Honigbiene; daneben zieht er sie auch für einige andere Insekten, niedere Krebse und Weichtiere in Betracht. Er ist sich bewusst, dass die Entdeckung der Parthenogenese für den alten Streit bedeutsam ist, ob ein weiblicher Organismus ohne den männlichen Samen überhaupt neues Leben hervorbringen kann. Er sagt, diese »Befruchtungstheorie« habe »durch die Parthenogenesis einen unerwarteten Stoss erlitten«[183]. In Siebolds Sinne verwendet auch später C. Darwin das Wort: »the term parthenogenesis implying that the mature females [...] are capable of producing fertile eggs without the concourse of the male«.[184]

Weil in der Parthenogenese eine Fortpflanzung mittels Gameten erfolgt, die in anderen Zusammenhängen einer Befruchtung durch eine männliche Zelle bedürfen, wird sie seit R. Hertwig (s.o.) – etwas paradox – als eine Form der geschlechtlichen Fortpflanzung (Gamogonie) angesehen. So stellt es auch M. Hartmann in seinem Überblick über die Fortpflanzungsweisen der Organismen dar.[185] Später definiert er sie als »eine Fortpflanzung durch eine geschlechtlich differenzierte, ursprünglich für eine Befruchtung bestimmte Keimzelle (Gamete), doch ohne Befruchtung«.[186]

Im Altertum und im Mittelalter wird eine Parthenogenese nicht nur bei Insekten und anderen einfachen Organismen angenommen, sondern auch bei Wirbeltieren, und hier insbesondere bei Fischen[187] und Geiern[188] – eine Vermutung, die von Albertus Magnus in Bezug auf die Geier bestritten wird[189]. Der Nachweis der Parthenogenese bei Blattläusen – die bereits A. van Leeuwenhoek in Ansätzen beschreibt – wird in den 1740er Jahren von C. de Bonnet erbracht.[190]

Die parthenogenetische Fortpflanzung kann darin bestehen, dass nur Männchen (Leuckart 1857: ***Arrenotokie***[191]) oder nur Weibchen (Siebold 1871: ***Thelytokie***[192]) hervorgebracht werden. Der erste Fall liegt bei der Honigbiene vor, bei der aus den unbefruchteten Eiern die Drohnen entstehen. Diese Verhältnisse klärt experimentell der katholische Pfarrer J. Dzierzon auf. Er ist bereits 1845 der Überzeugung, »daß die Drohneneier einer Befruchtung nicht bedürfen; die Mitwirkung der Drohnen aber schlechterdings nothwendig ist, wenn Arbeitsbienen erzeugt werden sollen«.[193] Nach anfänglicher Skepsis wird diese Auffassung später von A. von Berlepsch verteidigt, dem es auch experimentell gelingt, die Spermien im Rezeptakulum der Königin mit Eis zu immobilisieren, so dass sie allein Drohnen produziert.[194] Anatomisch-mikroskopisch weisen Siebold und Leuckart Mitte der 1850er Jahre die Parthenogenese bei den Bienen nach.[195] Angenommen wird eine Zeugung ohne Paarung bei den Bienen (ebenso wie bei einigen Fischen) bereits von Aristoteles (wobei er die Königin für einen König, also ein Männchen hält).[196]

Eine umfassende Übersicht über die Erscheinung der Parthenogenese bei Pflanzen und Tieren gibt H. Winkler 1920.[197] Er differenziert die Parthenogenese von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung – der *Apogamie* wie er sagt (s.o.) – weil bei ihr der Embryo aus einer (unbefruchteten) Eizelle entsteht, bei der Apogamie aber aus einer Körperzelle.[198]

Auch bei Pflanzen kommt eine Parthenogenese vor. Die lange Zeit dafür gehaltene und schon von J. Smith 1839 beschriebene Fortpflanzung einer Euphorbiacee[199] ist allerdings keine Parthenogenese, weil hier der Embryo aus vegetativen Zellen entsteht (»Nucellarembryonie«). Eine echte Parthenogenese bei Pflanzen – dem Katzenpfötchen (*Antennaria alpina*, Asteraceae) – wird durch H.O. Juel 1898 nachgewiesen.[200]

Versuche zu einer künstlichen Parthenogenese werden seit dem Ende des 19. Jahrhundert durchgeführt, u.a. von R. Hertwig, J. Loeb und B.L. Astaurov.[201]

Fekundität und Fertilität

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts werden in quantitativer Hinsicht zwei Aspekte der Fortpflanzung unterschieden: die *Fekundität*, die sich auf die Fortpflanzungsfähigkeit (Fruchtbarkeit) bezieht, und die *Fertilität*, die die Anzahl der Nachkommen eines Individuums oder einer Population betrifft. Beide Ausdrücke gehen auf schon in der Antike verwendete Wörter zurück (lat. ›fecunditas‹[202]; ›fertilitas‹[203]). J.M. Duncan bestimmt 1866 die Fekundität (»fecundity«)

als die Fähigkeit zur Fortpflanzung (»capability to bear children«), die Fertilität (»fertility«) dagegen als ein quantitatives Maß für die Anzahl von Nachkommen (»the amount of births as distinguished from the capability to bear«).[204] Vor dieser terminologischen Abgrenzung werden beide Begriffe im Englischen bereits seit dem 15. Jahrhundert verwendet.[205] Im 20. Jahrhundert wird die Unterscheidung in diesem Sinne vielfach beibehalten.[206] Daneben werden aber auch andere Differenzierungen an dem Begriffspaar festgemacht. So verstehen W.C. Allee et al. in ihrem verbreiteten Lehrbuch der Tierökologie von 1949 unter der ›Fekundität‹ die Eierproduktion eines Weibchens, unter der ›Fertilität‹ dagegen die Produktion lebender Nachkommen.[207]

Generation

Der Ausdruck geht auf das lateinische ›generatio‹ »Zeugung, Nachkommenschaft« zurück und hat seine Wurzeln in dem griechischen ›γενεά‹ »Geburt, Abstammung, Generation«. Das Wort ist zweideutig: Nach der bis zum Ende des 19. Jahrhunderts dominanten Bedeutung steht es allgemein für »Zeugung, Fortpflanzung« (s.o.). Seit der Antike wird der Ausdruck daneben aber auch bezogen auf die Menge von Individuen einer Population, die einer Altersklasse (Kohorte) angehören. Bereits bei Homer und Herodot findet sich diese Bedeutung, etwa in der Feststellung, ein Mann habe zwei Generationen (»γενεαι«) schwinden sehen[208], oder der Einteilung eines Jahrhunderts in drei Generationen[209].[210]

Wortgeschichte

Die Doppeldeutigkeit des Ausdrucks – das Nebeneinander seiner fortpflanzungsbiologischen und klassifikationslogischen Bedeutung – ist bereits im griechischen Grundwort ›γένος‹ angelegt. Aristoteles stellt in seiner ›Metaphysik‹ beide Bedeutungen explizit nebeneinander: Der Ausdruck werde einerseits für den Prozess der Erzeugung von Nachkommen verwendet (»wenn eine zusammenhängende Erzeugung von solchen, welche dieselbe Form haben, stattfindet«), andererseits für die aus dieser Erzeugung hervorgegangene Gruppe von Individuen (das, »von welchem als dem ersten Bewegenden ausgehend das andere zum Sein gelangt; so nennt man die einen Hellenen von Geschlecht, die anderen Ioner, weil die einen vom Hellen, die andern von Ion als erstem Erzeuger abstammen«).[211] Der Zusammenhang der beiden Bedeutungen kann in dem Bestehen einer kausalen Beziehung gesehen werden, die L.L. Nash 1978 in die Formel »*gonos* ergo *genos*« (»Die Zeugung bewirkt die Gattung«) kleidet: Die klassifikatorische Zusammenfassung von Individuen zu einer Gruppe ist dadurch gerechtfertigt, dass sie von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen (↑Art).[212]

Im klassischen Latein hat ›generatio‹ nicht die Bedeutung »Alterskohorte«, die ›γενεά‹ bereits im Griechischen aufweist (s.o.). Eingeführt wird diese Bedeutung für ›generatio‹ erst durch die Übersetzung des Alten Testaments der Bibel aus dem Hebräischen durch Hieronymus, die er im Jahr 380 beginnt. Hieronymus verwendet das lateinische Wort in der Bedeutung »Erzeugtes; Zählung der Abstammung« als Übersetzung des hebräischen Ausdrucks ›dor‹, der im Hebräischen allerdings keine etymologische Verbindung zu Wörtern mit der Bedeutung »Geburt« oder »Abstammung« aufweist.[213] Daneben übersetzt Hieronymus auch den hebräischen Ausdruck ›toledot‹, der eine Ableitung von ›jalad‹ »gebären, zeugen« ist, mit ›generatio‹. Auch in dieser Bedeutung ist Hieronymus einer der wenigen mittellateinischen Autoren, die das Wort ›generatio‹ überhaupt verwenden. In seiner einflussreichen Bibelübersetzung stellt Hieronymus insgesamt also für das lateinische ›generatio‹ die Doppelbedeutung von »Geburt« und »Alterskohorte« her, die vorher für das griechische ›γενεά‹ bereits bestand.

Spätestens seit dem Hochmittelalter hat ›generatio‹ noch eine Nebenbedeutung, die heute weitgehend verschwunden ist: Es bezeichnet die Gesamtheit der zu einer Zeit lebenden Individuen. In dieser Bedeutung erscheint das Wort im ›Oxforder Psalter‹ um 1120.[214] Überraschenderweise ist es in dieser Bedeutung, in der das Wort zuerst ins Französische übernommen wird; erst später nimmt der französische Ausdruck ›génération‹ die Bedeutung »Nachfahren, Abstammung« an und noch später (vereinzelt aber bereits im 13. Jahrhundert nachweisbar) die danach dominante Bedeutung »Fortpflanzung«. Erst im Laufe seiner Entwicklung hat der französische Ausdruck also die älteste lateinische Bedeutung zurückgewonnen.[215] In der frühesten französischen Bedeutung erscheint das Wort mindestens bis zum Ende des 18. Jahrhunderts (Voigtel 1793: »Eine Anzahl Menschen, die zu *einer* Zeit auf der Erde leben«[216]). Im heutigen Deutsch gibt es für diese Bedeutung das Wort ›Zeitgenossen‹ – eine Lehnübersetzung des 16. Jahrhunderts des lateinischen ›synchronus‹.

Begriffsgeschichte und -theorie

In der Neuzeit steht das Konzept der Generation häufig im Kontext der Bildung des Menschen und des Fortschritts in der Geschichte, so z.B. 1700 bei J. Locke: »the Improvements of Knowledge are conveyed

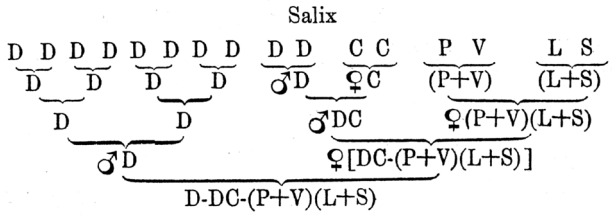


Abb. 147. Stammbaum eines Weidenbastards. Seit den 1860er Jahren werden Stammbäume als Instrumente der Forschung eingesetzt, um ein besseres Verständnis der Vererbungsvorgänge zu gewinnen. Der Aufbau der Stammbäume folgt dabei bestimmten Konventionen, wie der Anordnung der Angehörigen einer Generation auf einer horizontalen Ebene. Das Diagramm oben stellt den Stammbaum eines bestimmten Weidenbaums dar, der sich über vier Vorfahrengenerationen erstreckt. Die Vorfahren der betreffenden Weide in der vierten Vorfahrengeneration gehörten zu sechs verschiedenen »Arten« von Weiden. Um die typografisch aufwändige Stammbaumdarstellung zu vermeiden, wird in der letzten Zeile vorgeschlagen, die Abstammungsverhältnisse der betreffenden Weide in einer komplexen Formel, die auf alle Vorfahren verweist, zu bezeichnen. Diese »Abstammungsformel« reicht aber zur Beschreibung der »Consitution des Bastards« noch nicht aus; Nägeli will sie ergänzen um eine »Erbschaftsformel«, die den relativen Anteil der Vorfahrenarten in dem Bastard angibt. Abkürzungen: D: Salix daphnoides, C: S. caprea, P: S. purpurea, V: S. viminalis, L: S. Lapponum, S: S. Silesiaca *(aus Nägeli, C. (1866). Ueber die abgeleiteten Pflanzenbastarde. Sitzungsberichte der königlich-bayerischen Akademie der Wissenschaften 1866, 71-93: 76).*

from one Man, and one Generation to another«[217] oder 1784 bei I. Kant: »daß die ältern Generationen nur scheinen um der späteren willen ihr mühseliges Geschäfte zu treiben, um nämlich diesen eine Stufe zu bereiten, von der diese das Bauwerk, welches die Natur zur Absicht hat, höher bringen könnten«[218]. Als politisch relevante Kategorie entwirft T. Paine 1791 das Konzept der Generation: Er bestimmt eine Generation als sozial eigenständige Einheit mit eigenem Charakter und eigenen Rechten (»Every age and generation must be as free to act for itself, in all cases, as the ages and generations which preceded it«).[219] Im Anschluss daran versteht auch T. Jefferson eine Generation als einen einheitlichen politischen Körper (»The generations of men may be considered as bodies or corporations«).[220] In diesen Konzeptualisierungen im politischen Bereich erfolgt eine Konstitution der Generation als Einheit, die neben ↑Individuum und ↑Typus steht und die wenig später für die Begründung des Denkens in ↑Populationen für die Biologie von grundlegender Bedeutung wird.[221]

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird ›Generation‹ ein vornehmlich geschichtstheoretisch-soziologisches Konzept, mit dem die Verschiedenheit der Prägungen von Menschen und der langfristige kulturelle Wandel auf den Begriff gebracht werden. Einflussreich ist der Wortgebrauch bei W. Dilthey: Nach Diltheys Definition bildet eine Generation »einen engeren Kreis von Individuen, welche durch Abhängigkeit von denselben großen Tatsachen und Veränderungen, wie sie in dem Zeitalter ihrer Empfänglichkeit auftraten, trotz der Verschiedenheit hinzutretender anderer Faktoren zu einem homogenen Ganzen verbunden sind«.[222] Seitdem erscheint ›Generation‹ als ein Konzept, an dem beispielhaft das Miteinander und Ineinander von biologischer und kulturwissenschaftlicher Begriffsbildung nachvollzogen wird.[223]

Zu einem in der Biologie viel verwendeten Ausdruck wird ›Generation‹ besonders seit der Entdeckung des Phänomens des ↑Generationswechsels. In seiner Beschreibung dieses Phänomens bei den Salpen nennt A. von Chamisso 1819 die sich zeitlich »abwechselnden Gestalten einer stabilen Art« »Generationen«.[224] Darüber hinaus eröffnet die Rede von ›Generationen‹ der Biologie eine ganz neue diachrone Untersuchungsebene ihrer Gegenstände: Nicht mehr allein der einzelne Organismus, sondern auch die Abfolge der Organismen in der Zeit wird zum Untersuchungsobjekt: »Das Individuum soll und darf nicht bloß an und für sich, es muß in der in der Folge der Generationen, der es angehört, betrachtet werden«, wie es der Botaniker A. Braun 1854 formuliert.[225] Die nachhaltigsten Konsequenzen hat dieser Perspektivenwechsel – allerdings anders als von Braun intendiert – in der fünf Jahre später von Darwin vorgestellten Theorie der ↑Evolution.

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts findet sich die Abfolge von Generationen vielfach in Form von Stammbäumen repräsentiert (vgl. Abb. 147; ↑Phylogenese; Geschlecht: Abb. 198).[226]

Biologisch ist der Begriff der Generation (in seiner Anwendung auf Individuen mit einer mehrjährigen Lebensdauer) insofern ambivalent und problematisch, als er zwar von einem Phänomen auf individueller Ebene, der Fortpflanzung, ausgeht, aber doch ein Phänomen auf Populationsebene, die Unterteilung in Altersklassen, bezeichnen soll. Diese Ambivalenz bedingt es, dass der Begriff entweder präzise nur relativ zu einem Individuum bestimmt werden kann (mit der begründeten Rede von Vorfahren- und Nachfahrengenerationen) oder eine mehr oder weniger willkürliche Grenzziehung innerhalb einer Population bezeichnet, in der tatsächlich eine stetige und kontinuierliche Altersverteilung vorliegt, und in der

die »Generationen« sich genau in dem Maße überlappen wie die Lebensspannen der Individuen. In der sozialwissenschaftlichen Betrachtung wird diese Schwierigkeit in der Weise gelöst, dass prägende historische Ereignisse als Marker für eine »Generation« herangezogen werden (z.B. »die Generation der 68er«).

Die Unschärfe und Ambivalenz des Generationsbegriffs kann andererseits auch positiv als Ausdruck der synthetischen Kraft und des theoretischen Potenzials des Konzepts interpretiert werden. In ihm vereint sich eine individualistische mit einer populationsorientierten Perspektive – eine Synthese, die sowohl für die Entwicklung der Genetik als auch der Evolutionstheorie Mitte des 19. Jahrhunderts ausschlaggebend ist (↑Population). Die beiden Hauptvertreter dieser Entwicklungen, G. Mendel und C. Darwin, machen daher auch weiten Gebrauch von dem Ausdruck ›Generation‹. Im Kontext der Untersuchung von Vererbungsvorgängen bei Mendel eröffnet die Rede von ›Generation‹ die Möglichkeit, statistische Untersuchungen über die Verteilung von Merkmalen bei den Nachkommen eines Organismus anzustellen (vgl. Abb. 147).[227] Vererbung wird damit einer quantitativen Analyse zugänglich und als ein Prozess beschreibbar, der nicht allein zwischen Individuen stattfindet. In ähnlicher Weise stellt der Generationsbegriff auch für Darwin ein fruchtbares Konzept dar, über das er die langfristige und sukzessive Veränderung von Organismen beschreiben kann (vgl. z.B. die Formulierungen: »in each succeeding generation there will be less of the foreign blood«[228]; »slight differences accumulated during many successive generations«[229]).

Allerdings spielt der Begriff der Generation später für die meisten biologischen Theorien eine untergeordnete Rolle. Allein in populationstheoretischen Modellierungen des Wachstums und der Interaktion von Populationen kann er zentral sein, insofern diese Modelle, zumindest in ihrer frühen Form, häufig auf einer Unterscheidung diskreter Generationen beruhen.[230] Späteren Modellierungen liegt dagegen meist keine Abgrenzung von Generationen mehr zugrunde, sondern sie gehen vielmehr von einem kontinuierlichen Wachstum aus (↑Kreislauf).

Nachweise

1 Vgl. Fraxineus, J. (1582). Christliche, Notwendtge und herrliche Puncten, von der Schöpfung, Fall Adae, Fortpflantzung, Erbsünde, Widergeburt; Nagelius, A. (1589). Schüttlung des vermeinten Christenbaums, vom Teuffel gepeltzt, und Fortpflantzung deß Edlen Lorberbaums, von Gott gepflantzt, im Land zu Francken: sampt [...] Erörterung vier fürnemer Fragen, auff die [...] Fortpflantzung deß Catholischen Glaubens.
2 Triumph Wagen Antimonii et al. (1611). Allen so den Grund suchen der vhralten Medicin: 73 (nach DWB Arch.).
3 a.a.O.: 408.
4 Butschky, S. von (1679). Wohl-Bebauter Rosen-Thal: 959 (nach DWB Arch.).
5 Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft. Arch. Physiol. 1, 8-162: 99; Fortlage, K. (1875). Beiträge zur Psychologie als Wissenschaft aus Speculation und Erfahrung: 221.
6 Plinius, Naturalis historia 8, 187; 212.
7 Z.B. Harvey, W. (1651). Exercitationes de generatione animalium; Wolff, C.F. (1759). Theoria generationis.
8 Z.B. Blumenbach, J.F. (1781). Von dem Bildungstrieb und dem Zeugungsgeschäfte; Oken, L. (1805). Die Zeugung; Leuckart, R. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4, 707-1000.
9 Z.B. Bacon, F. (1620). Novum organum (Works, vol. II, London 1858, 121-365): 340 (II, 48); Locke, J. (1689). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 451.
10 Z.B. Wolff, C.F. (1764). Theorie von der Generation.
11 Z.B. Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 116.
12 Edel, E. (1961-63). Zu den Inschriften auf den Jahreszeitenreliefs der „Weltenkammer“ aus dem Sonnenheiligtum des Niuserre, 2 Teile. Nachrichten der Göttinger Akademie der Wissenschaften 1961/Nr. 8; 1963/Nr. 4 und 5: Teil 2: Abb. 4; 11; 12; 15.
13 Platon, Symposion 207a-b.
14 a.a.O.: 206e; vgl. 207d-208b.
15 Aristoteles, Hist. anim. 589a.
16 Aristoteles, De an. 415a26.
17 Aristoteles, De an. 415a; ders., De gen. anim. 731b, 732a.
18 Aristoteles, De anim. 415b.
19 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1161b21-29.
20 Aristoteles, Hist. anim. 537b; 539a; b; De gen. anim. 715a; 737b12-15; 741a35-b7.
21 Theophrast, Historia plantarum 1.11.1.
22 a.a.O.: 1.1.3.
23 Theophrast, De causis plantarum 1.16.3.
24 Nach Landauer, S. (1876). Die Psychologie des Ibn Sina. Z. Deutsch. Morgenländ. Ges. 29, 335-418: 386.
25 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: 16, 25.
26 Thomas, von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, q. 78, a. 2.
27 Albertus Magnus (ca. 1265): 24, 28.
28 Thomas von Aquin (1259-64). Summa contra gentiles

(Turin 1933): 189f. (2. Buch, Kap. 82); vgl. Nitschke, A. (1967). Verhalten und Bewegung der Tiere nach frühen christlichen Lehren. Stud. Gen. 20, 235-262: 258.

29 Vgl. Mitterer, A. (1947). Die Zeugung der Organismen, insbesondere des Menschen nach dem Weltbild des hl. Thomas von Aquin und dem der Gegenwart: 54.

30 a.a.O.: 83.

31 a.a.O.: 67.

32 Cesalpin, A. (1583). De plantis libri XVI: 11 (I, vi); vgl. Aristoteles, De gen. anim. 731a24.

33 Bonnet, C. de (1762/68). Considérations sur les corps organisés (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 5-6, Neuchâtel 1779): I, 8.

34 Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 4 Bde.: I, 17.

35 Leibniz, G.W. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 340.

36 Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 472 (§73).

37 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 38 (§79); vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 238f.

38 Wolff, C.F. (1759). Theoria generationis: 8.

39 Wolff, C.F. (1764). Theorie von der Generation: 7.

40 Goethe, J.W. von (1790). Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären (LA, Bd. I, 9, 23-61): 58 (§112).

41 a.a.O.: 58 (§114); vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 85.

42 Baer, K.E. von (1834). Das allgemeinste Gesetz der Natur in aller Entwickelung (in: Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Erster Theil, St. Petersburg 1864, 35-74): 42.

43 a.a.O.: 41.

44 Leuckart (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4, 707-1000: 719.

45 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 16.

46 Weismann, A. (1883). Über die Vererbung: 58; vgl. auch Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie: 193.

47 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 370 (§64).

48 a.a.O.: 371.

49 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 435 (§352).

50 Goldfuß, A. (1826). Grundriß der Zoologie: 32.

51 Burdach, K.F. (1837). Der Mensch nach den verschiedenen Seiten seiner Natur: 467.

52 Vgl. Ratcliff, M.J. (1999). Temporality, sequential iconography and linearity in figures: the impact of the discovery of division in infusoria. Hist. Philos. Life Sci. 21, 255-292: 264.

53 Trembley, A. (1766). [Brief an Bentinck vom 18. März 1766] (Bentinck Papers, Brit. Mus. Folio 330); vgl. Baker, J.R. (1951). Remarks on the discovery of cell division. Isis 42, 285-287: 286.

54 Trembley, A. (1744). [Letter]. Philos. Trans. Roy. Soc. 43, 169; ders. (1747). [Letter]. Philos. Trans. Roy. Soc. 44, 627; vgl. Harris, H. (1999). The Birth of the Cell: 56f.

55 Spallanzani, L. (1776). Opuscoli de fisica animale, e vegetabile.

56 Müller, O.F. (1786). Animalcula infusoria, fluviatilia et marina.

57 Turpin, P. (1828). Observations sur le nouveau genre *Surirella*. Mém. Mus. Hist. Nat. 16, 361-368; Morren, C. (1830). Sur un végétal microscopique d'un genre nouveau proposé sous le nom de Crucigenie. Bull. Sci. Nat. Géol. 22, 293-295; Dumortier, B.C. (1832). Recherches sur la structure comparée et le développement des animaux et des végétaux. Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caesar. Leopold-Carolinae 16, 217-312; Mohl, H. von (1835). Ueber die Vermehrung der Pflanzen-Zellen durch Theilung.

58 Churchill, F.B. (1979). Sex and the single organism: biological theories of sexuality in mid-nineteenth century. Stud. Hist. Biol. 3, 139-177; Farley, J. (1982). Gametes and Spores. Ideas About Sexual Reproduction, 1750-1914.

59 Nachweise für Tab. 78: Aristoteles, Hist. anim. 588b (übers. v. P. Gohlke, Paderborn 1949); Kant, I., Kant's handschriftlicher Nachlaß (AA, Bd. XIV-XXIII): XV, 782; Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): I, 451; Haldane, J.B.S. (1940). Can we make life? (in: Keeping Cool and Other Essays, London 1944, 19-23): 20; Weber, H. (1942). Organismus und Umwelt. Der Biologe 11, 57-68: 62; Rensch, B. (1959). Homo sapiens. Vom Tier zum Halbgott: 10; Shklovskii, I.S. & Sagan, C. (1966). Intelligent Life in the Universe: 197; Ayala, F.J. (1968). Biology as an autonomous science. Amer. Sci. 56, 207-221: 217; Jacob, F. (1970). La logique du vivant (dt. Die Logik des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 12; Kuhn, H. & Waser, J. (1982). Selbstorganisation der Materie und Evolution früher Formen des Lebens. In: Hoppe, W., Lohmann, W., Markl, H. & Ziegler, H. (Hg.). Biophysik, 860-907: 860; Stegmüller, W. (1987). Die Evolution des Lebens: Zu den Theorien von J. Monod, M. Eigen, H. Kuhn. In: ders., Hauptströmungen der Gegenwartsphilosophie, Bd. 3, 172-278: 210; Hösle, V. (1988). Hegels System: 317; vgl. außerdem: Schultz, J. (1920). Die Grundfiktionen der Biologie: 12; Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild, Bd. 1: 38; Korzeniewski, B. (2001). Cybernetic formulation of the definition of life. J. theor. Biol. 209, 275-286: 278.

60 Buddensiek, F. (2006). Die Einheit des Individuums. Eine Studie zur Ontologie der Einzeldinge: 265.

61 Heidenhain, M. (1907). Plasma und Zelle, 1. Abt. Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse, 1. Lief. Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie, die Kerne, die Centren und die Granulalehre (= Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. 8, Teil 1): 2.

62 a.a.O.: 86.

63 Nachweise für Tab. 79: Kant, I., Opus postumum (AA, Bd. XXII): 547; Brücke, E. von (1873-74/75-76). Vorlesungen über Physiologie, 2 Bde.: I, 2; Valéry, P. (1900-45). Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992, 231-293): 264; Singer, E.A. (1914). The pulse of life. J. Philos. Psychol.

Sci. Meth. 11, 645-655: 655; Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1975). Autopoiesis: The organisation of living systems, its characterization and a model (dt. in: Maturana, H.R., Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, Braunschweig 1982, 157-169): 157; Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1975). Autopoietic systems. A characterization of the living organization (dt. in: ebd., 170-236): 203; Varela, F.J. (1991). Organism: a meshwork of selfless selves. In: Tauber, A.I. (ed.). Organism and the Origins of Self, 79-107: 81; vgl. außerdem: Pirie, N.W. (1959). [Discussion statement]. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth, 117-118: 118; Maturana, H.R. (1970). Biology of cognition (dt. in: Maturana, H.R., Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, Braunschweig 1982, 32-80): 37.

64 Maturana, Varela & Uribe (1975): 157.

65 Haeckel, E. (1875). Ueber die Wellenzeugung der Lebenstheilchen oder die Perigenesis der Plastidule (in: Gemeinverständliche Vorträge und Abhandlungen aus dem Gebiete der Entwickelungslehre, Bd. 2, Bonn 1902, 31-96): 64.

66 Moreno, A. (2000). Colsure, identity and the emergence of formal causation. In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics, 112-121: 119f.

67 Williams, M.B. (1981). Similarities and differences between evolutionary theory and the theories of physics. PSA 1980, II, 385-396: 388.

68 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 314.

69 Vgl. Keller, E.F. (1987). Reproduction and the central project of evolutionary theory. Biol. Philos. 2, 383-396.

70 Dyson, F. (1985). Origins of Life (dt. Die zwei Ursprünge des Lebens, Hamburg 1988).

71 Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Tle. (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): I, 379.

72 ebd.

73 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 435; ders. (1812-16/31). Wissenschaft der Logik (Werke, Bd. 5 & 6, Frankfurt/M. 1986): II, 473.

74 Hegel (1812-16/31): II, 486.

75 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 418ff.

76 McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems: 187.

77 Hartmann, N. (1951). Teleologisches Denken: 87.

78 Anonymus (1782). Hund (4.). In: Krünitz, J.G. et al. (Hg.). Oeconomische Encyclopädie, Bd. 26, 320-463: 335; auch schon Ef. (1778). [Rez. Damm, C.T. (1775). Einleitung in die Götter-Lere und Fabel-Geschichte der ältesten Griechischen und Römischen Welt]. Allgemeine Deutsche Bibliothek 34, 267-271: 269.

79 Ehlers, M. (1790). Untersuchung der Frage, ob es ein Recht der Natur gebe. In: ders. (1791). Staatswissenschaftliche Aufsätze, 1-12: 10; »Erhaltungstrieb« bereits bei Tetens, J.N. (1777). Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwickelung, Bd. 1: 713.

80 Jäger, G. (1880). Die Entdeckung der Seele: 42; Schmid, B. (1926). Das Seelenleben der Tiere: 164.

81 Markl, H. (1983). Wie unfrei ist der Mensch? In: ders. (Hg.). Natur und Geschichte, 11-50: 42.

82 a.a.O.: 45.

83 Vogel, C. (1986). Evolution und Moral (in: Anthropologische Spuren. Zur Natur des Menschen, Stuttgart 2000, 135-177): 148; vgl. Vogel, C. & Voland, E. (1988). Evolution und Kultur. In: Immelmann, K., Scherer, K.R., Vogel, C. & Schmoock, P. (Hg.). Psychobiologie – Grundlagen des Verhaltens, 101-130: 130.

84 Malatesta, C.Z. & Izard, C.E. (1984). The ontogenesis of human signals: from biological imperativ to symbol utilization. In: Fox, N.A. & Davidson, R.J. (eds.). The psychobiology of affective development, 161-206.

85 Ward, L.F. (1913). Eugenics, euthenics, and eudemics. Amer. J. Soc. 18, 737-754: 741.

86 Michel, G.F. & Moore, C.L. (1995). Developmental Psychobiology. An Interdisciplinary Science: 78.

87 Chase, A. (1971). The Biological Imperatives. Health, Politics, and Human Survival.

88 Wissenschaftlicher Beirat der Bundesregierung Globale Umweltveränderungen (WBGU) (2000). Welt im Wandel. Erhaltung und nachhaltige Nutzung der Biosphäre.

89 Walser, M. (2003). Meßmers Reisen: 31.

90 Spencer, H. (1867). The Principles of Biology, vol. 2: 409 (§327).

91 a.a.O.: 410 (§327).

92 a.a.O.: 506 (§375).

93 Sober, E. (1984). Two concepts of cause. PSA, vol. 2, 405-424: 412.

94 Buss, L.W. (1987). The Evolution of Individuality: 29.

95 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 256ff.

96 a.a.O.: 258.

97 Fagerström, T., Briscoe, D.A. & Sunnucks, P. (1998). Evolution of mitotic cell-lineages in multicellular organisms. Trends Ecol. Evol. 13, 117-120: 120.

98 Neumann, J. von (1948). The general and logical theory of automata (Collected Works, vol. V, Oxford 1963, 288-328): 312.

99 Neumann, J. von (1949). Theory and organization of complicated automata (in: Burks, A.W. (ed.) (1966). Theory of Self-Reproducing Automata, 31-87): 51.

100 a.a.O.: 80.

101 von Neumann (1948) 316f.; (1949): 85.

102 von Neumann (1948): 318.

103 Vgl. Pearson, J. (1659). An Exposition of the Creed (London 1839): 361; Boyle, R. (1666). The Origine of Forms and Qualities (Works, vol. III, London 1772): 61 (nach OED 1989).

104 Vgl. McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: 174f.

105 Vgl. Jacob, F. (1970). La logique du vivant (dt. Die Logik des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 81; McLaughlin, P. (1989). Kants Kritik der teleologischen Urteilskraft: 19; ders. (2001): 177f.

106 Buffon, G.L.L. de (1749). Histoire générale des ani-

maux (in: Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 238.
107 Jordanova, L. (1995). Interrogating the concept of reproduction in the eighteenth century. In: Ginsburg, F.D. & Rapp, R. (eds.). Conceiving the New World Order, 369-386: 370.
108 a.a.O.: 378.
109 Wesley (1782). Arminian Magazine 5, 542-548: 545.
110 Kielmeyer, C.F. (1793). Ueber die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältniße: 9.
111 Carus, C.G. (1818). Lehrbuch der Zootomie: 11.
112 Schelling, F.W.J. (1799). Einleitung zu seinem Entwurf eines Systems der Naturphilosophie (AA, Bd. I, 8, 23-86): 45.
113 Burdach, K.F. (1810). Die Physiologie: 241.
114 a.a.O.: 242.
115 Schlosser, G. (1998). Self-re-production and functionality. A systems-theoretical approach to teleological explanation. Synthese 116, 303-354: 311; 338.
116 McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: 13.
117 Comte, A. (1851). Système de politique positive ou traité de sociologie, Bd. 1: 606.
118 Vgl. z.B. Conrad-Martius, H. (1934). Die »Seele« der Pflanze: 58.
119 Mather, K. (1948). Significance of nuclear change in differentiation. Nature 161, 872-874: 872.
120 Vgl. Pollock, M.R. (1976). From pangens to polynucleotides: the evolution of ideas on the mechanisms of biological replication. Persp. Biol. Med. 19, 455-472.
121 Fleischaker, G.R. (1994). A few precautionary words concerning terminology. In: ders. et al. (eds.). Self-Production of Supramolecular Structures, 33-41: 33.
122 Griesemer, J.R. (1982). The informational gene and the substantial body: on the generalisation of evolutionary theory by abstraction [Manuscript]; Godfrey-Smith, P. (2000). The replicator in retrospect. Biol. Philos. 15, 403-423: 408.
123 Griesemer, J. (2000). Reproduction and the reduction of genetics. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives, 240-285: 243.
124 Godfrey-Smith (2000): 414.
125 Griesemer (2000): 247.
126 a.a.O.: 245.
127 Jacob, F. & Brenner, S. (1963). Sur la régulation de la synthèse de DNA chez les bactéries: l'hypothèse du réplicon. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 236, 298-300.
128 Vgl. z.B. Lewontin, R.C. (1991). Biology as Ideology: 48.
129 Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. J. Philos. 91, 277-304: 304.
130 Gray, R. (1992). Death of the gene: developmental systems strike back. In: Griffiths, P. (ed.). Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology, 165-209: 182.
131 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene (dt. Das egoistische Gen, Berlin 1978): 227.
132 Hull, D.L. (1988). Science as a Process; Dennett, D.C. (1995). Darwin's Dangerous Idea. Evolution and the Meanings of Life; Blackmore. S. (1999). The Meme Machine.
133 Godfrey-Smith (2000): 419.
134 Kronfeldner, M. (2009). Meme, Meme, Meme. Darwins Erben und die Kultur. Philos. nat. 46, 36-60: 52.
135 Aristoteles, Hist. anim. 537b; 539a; b; De gen. anim. 715a.
136 Zaluziansky à Zaluzian, A. (1592). Methodi herbariae libri tres.
137 Adanson, M. (1763-64). Familles des plantes, 2 Bde.: I, cxi.
138 Burdach, K.F. (1826). Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, Bd. 1: 31.
139 a.a.O.: 59.
140 a.a.O.: 31.
141 a.a.O.: 36f.
142 a.a.O.: 584.
143 Schultz-Schultzenstein, K.H. (1823). Die Natur der lebendigen Pflanze: 86; ders. (1832). Natürliches System des Pflanzenreichs: 151.
144 Burdach, K.F. (1835). Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, Bd. 1, 2. Aufl.: 217; 647.
145 Thomson, A. (1839). Generation. In: Todd, R.B. (ed.). The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, vol. 2, 424-480: 432; vgl. Anonymus (1838). [Rez. Todd, R.B. (ed.) (1838). The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, part XIII]. The Medico-Chirurgical Review and Journal of Practical Medicince 28, 378-387: 384.
146 Müller, J. (1840). Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 2: 611.
147 Langford (1837). A Short Discourse on the Evidence in Favour of Christianity from Reason: 91.
148 Coleridge, S.T. (1848). Hints Towards the Formation of a More Comprehensive Theory of Life (ed. S.B. Watson): 73; [Bennett, A.W. & Murray, G.] (1881). A reformed system of terminology in Cryptogames. Bot. Gaz. 6, 164-165: 164.
149 Steffens, H. (1821). Caricaturen des Heiligsten, Bd. 2: 548; vgl. ders. (1822). Anthropologie, 2 Bde.: II, 93.
150 Darwin, E. (1794). Zoonomia, vol. 1: 514; Huxley, T.H. (1851). Observations upon the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 141, 567-593: 573.
151 Huxley, T.H. (1858). On the phaenomena of gemmation. The Annals and Magazine of Natural History 2, 213-216: 215; vgl. Greene, J.R. (1859). Manual of the Animal Kingdom, vol. 1. Protozoa: 75; Spencer, H. (1864). Principles of Biology, vol. 1: 210.
152 Huxley, T.H. (1857). Lectures on general natural history, lecture XII. Medical Times and Gazette 15, 159-162: 161.
153 Newman (1857). A word on the pseudogynous Lepidoptera. The Zoologist 15, 5764-5765: 5764.
154 Huxley (1858): 215; vgl. auch Greene (1859): 74; Spencer (1864): 211.
155 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Orga-

nismen, 2 Bde.: II, 36; 58.
156 Bary, A. de (1878). Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Bot. Zeitung 36, 449-487: 479.
157 Hertwig, R. (1899). Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitzungsber. Ges. Morph. Physiol. (München) 15, 142-153: 143.
158 a.a.O.: 147.
159 a.a.O.: 153.
160 Hartmann, M. (1903). Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden: 7; vgl. ders. (1904). Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben erläutert an Protozoen und Volvocineen. Biol. Centralbl. 24, 1-61: 24.
161 Dangeard, P.-A. (1900). Programme d'un essai sur la reproduction sexuelle. Le Botaniste 7, 263-268: 265.
162 ebd.
163 Vgl. Hartmann, M. (1909). Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. Protistenk. 14, 264-334: 267f.; Guilliermond, A. (1910). La sexualité chez les champignons. Bull. Sci. France Belgique 44, 109-196: 115; 123.
164 Abbott, J.F. (1914). The Elementary Principles of General Biology: 141.
165 a.a.O.: 142.
166 Wilson, E.B. (1896/1925). The Cell in Development and Heredity: 582.
167 Kniep, H. (1928). Die Sexualität der niederen Pflanzen: 458.
168 a.a.O.: 456f.
169 Weismann, A. (1891). Amphimixis oder: die Vermischung der Individuen: 112.
170 Winkler, H. (1906). Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II, 7. Ueber Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.). C.A. Meyer Ann. Jardin Botan. Bruitenzorg 20 (2. sér, 5), 208-276: 253.
171 Winkler, H. (1908). Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progressus Rei Botanicae 2, 293-454: 300f.
172 a.a.O.: 298.
173 Hartmann (1909): 270; Guilliermond (1910): 163.
174 Renner, O. (1916). Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Centralbl. 36, 337-374: 349.
175 Necker, M. de (1775). Éclaircissements sur la propagation des filicées en général. Journal encyclopédique ou universel 7, 49-63: 53; Original in Acta academiae Theodoro-Palatinae, Bd. 3 (1775), 275-318: 286: »*Agamia* ou *Pseudogamia*«.
176 Delage, Y. (1895). La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale: 148; vgl. ders. (1903). L'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale: 163.
177 McLennan, J.F. (1865). Primitive Marriage: 48.
178 Cook, R.E. (1979). Asexual reproduction: a further consideration. Amer. Nat. 113, 769-772: 770.
179 Wagenitz, G. (1996/2003). Wörterbuch der Botanik: 234.
180 Le Grand Robert (1986); in Übersetzungen aber schon vorher: Sieboldt, C.T. von (1856). Vrai parthénogénèse chez les papillons et abeilles. Arch. sci. phys. nat. 33, 289-299.
181 Vgl. Taschenberg, O. (1892). Historische Entwickelung der Lehre von der Parthenogenesis. Abh. Naturf. Ges. Halle 17, 365-454.
182 Siebold, C.T. von (1856). Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen: 14.
183 a.a.O.: 140.
184 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 387.
185 Hartmann, M. (1903). Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden: 9f.
186 Hartmann, M. (1927). Allgemeine Biologie: 342.
187 Aristoteles, Hist. anim. 539a30ff.; ders., De gen. anim. 755b1ff.
188 Aelian, De natura animalium I, Kap. 2.46; Basilius, Hexaemeron (Source chrétiennes 26, 1950): 460ff. (8. Homilie, Kap. 6); Ambrosius, Exameron (Corpus Scriptorum Ecclesiasticorum Latinorum 32, 1, 1897): 188f. (5. Buch, Kap. 20.64, 65).
189 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus libri XXVI (Münster 1916-20): 1513 (XXIII, 24); vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 151.
190 Bonnet, C. de (1745). Traité d'insectologie.
191 Leuckart, R. (1857). Sur l'arrénotokie et la parthénogenèse des abeilles et des autres hymenoptères qui vivent en société. Bulletins de l'Académie des Sciences (Belgique) 2me Sér. 11(3), 200-204 (dt. Übers.: Ueber die Arrenotokie (Drohnenbrütigkeit) und die Parthenogenese bei Bienen und andern in Gesellschaften lebenden Hymenopteren. Bienen-Zeitung 13, 283-285); vgl. ders. (1858). Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten: 52.
192 Siebold, C.T.E. von (1871). Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden: 225.
193 Dzierzon, J. (1845). Gutachten über die von Hrn. Direktor Stöhr im ersten und zweiten Kapitel des General-Gutachtens aufgestellten Fragen. Bienen-Zeitung 1 (Nr. 11), 109-115; 1 (Nr. 12), 119-121: 113; vgl. ders. (1846). Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen. Bienen-Zeitung 2, 42-43.
194 Berlepsch, A. von (1860). Die Biene und die Bienenzucht.
195 Vgl. Fleischer, K. (1931/56). Dr. Johannes Dzierzon: 42f.
196 Aristoteles, De gen. anim. 759aff.; vgl. Föllinger, S. (1997). Die aristotelische Forschung zur Fortpflanzung und Geschlechtsbestimmung der Bienen. In: Kullmann, W. & Föllinger, S. (Hg.). Aristotelische Biologie, 375-385.
197 Winkler, H. (1920). Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich.
198 Winkler, H. (1908). Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche: 9ff.
199 Smith, J. (1839). Notice of a plant which produces seeds without any apparent action of pollen. Trans. Linn. Soc. Lond. 18, 509-512.

200 Juel, H.O. (1898). Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* (L.) R. Br. Vorläufige Mittheilung. Bot. Centralbl. 74, 369-372; ders. (1900). Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. 33, Nr. 5, 1-59.
201 Hertwig, R. (1896). Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. In: Festschrift für Gegenbaur, Bd. 2, 21-86; Loeb, J. (1899). On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae (Plutei) from the unfertilized eggs of sea-urchins. American J. Physiol. 3, 135-138.
202 Cicero, Philippicae 2, 58; Columella (1. Jh.). Res rustica VIII, 8, 9.
203 Cicero, De divinatione 1, 131; Caesar, De bello gallico 2, 4, 1.
204 Duncan, J.M. (1866). Fecundity, Fertility, Sterility and Allied Topics: 3; vgl. Pearson, K. (1904). The bearing of our present knowledge of heredity upon conduct; zit nach: The diminishing birth rate. Brit. Med. J. Sept. 24, 1904, 767-768: 768.
205 Vgl. OED.
206 Carr-Saunders, A.M. (1922). The Population Problem. A Study in Human Evolution: 52; Wynne-Edwards, V.C. (1962). Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour: 490.
207 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 289.
208 Homer, Ilias 1, 250-252; vgl. 6, 146; 19, 105; 23, 790; Odyssee 14, 325; 19, 294.
209 Herodot, Historiae 2, 142.
210 Vgl. Riedel, M. (1974). Generation. Hist. Wb. Philos. 3, 274-277.
211 Aristoteles, Metaphysik 1024a (übers. v. H. Bonitz, bearb. v. H. Seidl, Hamburg 1995).
212 Nash, L.L. (1978). Concepts of existence. Greek origins of generational thought. Daedalus 107 (4), 1-21: 1; vgl. Parnes, O., Vedder, U. & Willer, S. (2008). Das Konzept der Generation. Eine Wissenschafts- und Kulturgeschichte: 32.
213 Vgl. Ackroyd, P.R. (1968). The meaning of Hebrew ›dor‹ considered. J. Semit. Stud. 13, 3-10; Parnes, Vedder & Willer (2008): 31.
214 Libri psalmorum verso antiqua gallica (1120); vgl. Wartburg, W. von (1952). Französisches Etymologisches Wörterbuch, Bd. 4: 98.
215 Vgl. Parnes, Vedder & Willer (2008): 29.
216 Voigtel, T.G. (1793). Versuch eines hochdeutschen Handwörterbuchs, Bd. 2: 67 (Geschlecht); vgl. 54 (Generation).
217 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 509 (III, 11, 1).
218 Kant, I. (1784). Idee zu einer allgemeinen Geschichte in weltbürgerlicher Absicht (AA, Bd. VIII, 15-31): 20.
219 Paine, T. (1791). Rights of Man. Being an Answer to Mr. Burke's Attack on the French Revolution: 8.
220 Jefferson, T. (1813). [Brief an J.W. Eppes vom 24. Juni 1813]. Memoirs, Correspondence and Private Papers of Thomas Jefferson, vol. 4 (London 1829), 200-205: 200.
221 Vgl. Parnes, O. (2005). »Es ist nicht das Individuum, sondern es ist die Generation, welche sich metamorphisiert«. Generationen als biologische und soziologische Einheiten in der Epistemologie der Vererbung im 19. Jahrhundert. In: Weigel, S., Parnes, O., Vedder, U. & Willer, S. (Hg.). Generation. Zur Genealogie des Konzepts – Konzepte von Genealogie, 235-259: 239f.
222 Dilthey, W. (1875). Über das Studium der Geschichte der Wissenschaften vom Menschen, der Gesellschaft und dem Staat (Gesammelte Schriften, Bd. 5, Leipzig 1924, 31-73): 37.
223 Vgl. Weigel, S. (2006). Genea-Logik: 107-142; Parnes, Vedder & Willer (2008).
224 Chamisso, A. von (1819). De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana: De salpa (dt. Über die Gattung Salpa. In: Schneebeli-Graf, R. (Hg.). Naturwissenschaftliche Schriften, Berlin 1983, 47-61): 49f.
225 Braun, A. (1854). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species. Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1853, 19-122: 25; vgl. Parnes, O. (2005). »Es ist nicht das Individuum, sondern es ist die Generation, welche sich metamorphisiert«. Generationen als biologische und soziologische Einheiten in der Epistemologie der Vererbung im 19. Jahrhundert. In: Weigel, S., Parnes, O., Vedder, U. & Willer, S. (Hg.) (2005). Generation. Zur Genealogie des Konzepts – Konzepte von Genealogie, 235-259: 245f.
226 Vgl. Resta, R.G. (1993). The crane's foot. The rise of pedigree in modern genetics. Journal of Genetic Counseling 2, 4, 235-260; Bouquet, M. (1996). Family trees and their affinities. The visual imperative of the genealogical diagram. Journal of the Royal Anthrolopological Institute 2, 1, 46-66; Castañeda, C. (2002). Der Stammbaum. Zeit, Raum und Alltagstechnologie in den Vererbungswissenschaften. In: Weigel, S. (Hg.). Genealogie und Genetik. Schnittstellen zwischen Biologie und Kulturgeschichte, 57-69.
227 Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandlungen des Naturforschenden Vereines Brünn 4, 3-47: 17.
228 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 26.
229 a.a.O.: 29.
230 Thompson, W.R. (1922). Théorie de l'action des parasites entomophages: les formules mathématiques du parasitisme cyclique. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 174, 1201-1204; vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 101.

Literatur

Cole, F.J. (1930). Early Theories of Sexual Generation.
Lesky, E. (1950). Die Zeugungs- und Vererbungslehren der Antike.
Gasking, E.B. (1966). Investigations into Generation, 1651-1828.
Roger, J. (1972). Les sciences de la vie dans la pensée Française du XVIIIe siècle: La génération des animaux de Descartes a l'encyclopédie.
Farley, J. (1982). Gametes and Spores. Ideas about Sexual Reproduction, 1750-1914.
Smith, J.E.H. (ed.) (2006). The Problem of Animal Generation in Early Modern Philosophy.

Fortschritt

Das Substantiv ist eine im 18. Jahrhundert gebildete Lehnübersetzung aus dem französischen ›progrès‹, das wiederum vom lateinischen ›progressus‹ »Fortschreiten, Vorrücken« abgeleitet ist. Der lateinische und die griechischen Ausdrücke für ›Fortschritt‹ (›ἐπίδοσις‹, ›προκοπή‹) werden in der Antike offenbar nicht auf die Natur insgesamt angewandt. Lediglich in Bezug auf die allmähliche Entwicklung von komplexen Strukturen im individuellen Wachstum von Pflanzen und Menschen erscheinen sie bei Aristoteles.[1] Seit der Frühen Neuzeit ist es v.a. das Wissen des Menschen, dem ein Fortschritt zugeschrieben wird (z.B. 1620 von F. Bacon: »progressus scientiis«).[2] Auf die Veränderung der organischen Natur durch eine Transformation der Arten (↑Evolution; Phylogenese) wird das Wort erst seit Mitte des 18. Jahrhunderts bezogen (so 1747 von dem Dichter E. Young; s.u.).

Einen Fortschritt in der organischen Natur zu sehen, setzt voraus, sie als einen Entwicklungsprozess zu verstehen (↑Phylogenese; Evolution). Implizit ist eine Entwicklungs- und Fortschrittsvorstellung in den Schöpfungsmythen verschiedener Religionen enthalten, insofern dort zuerst die Erschaffung der einfacher gebauten Lebewesen, wie der Pflanzen, dann der Wassertiere, der Vögel, der Kriechtiere und schließlich des Menschen, beschrieben wird.[3] Weil in den Mythen die Entstehung des Neuen aber vom Eingriff Gottes abhängt und dieser allein am Anfang der Zeit tätig war, kann alle spätere Entwicklung kein Fortschreiten darstellen, sondern allein eine Wiederholung des Gewesenen. Die einmal geschaffenen Arten von Organismen gelten als konstant. Ein wirkliches Fortschrittsdenken ist in theologisch fundierten Ansätzen grundsätzlich erschwert, weil die Vorstellung von einer Perfektion am Anfang ausgeht (Gott), aus der sich die Vielfalt der Welt entfaltet oder von der sie geschöpft wird. Der Fortschritt kann also allein in der Perfektionierung einer Manifestation, nicht aber in einer Entwicklung der körperlichen Welt bestehen.

Auch Aristoteles schreibt in seiner Tierkunde nicht direkt von einem Fortschritt bei der Behandlung der verschiedenen Lebensformen. Er geht in seiner Beschreibung einer Stufenleiter (↑Hierarchie) aber doch von den einfachen zu den komplex gebauten Organismen voran und beurteilt die Zunahme der Empfindungsfähigkeit in einer Reihe von Organismen als Fortschritt.[4] Vereinzelt nennt Aristoteles einige Tiere ›perfekt‹ oder ›vollkommen‹ (»τέλεια τῶν ζῴων«[5]) im Vergleich zu anderen, unvollkommenen (»ἀτελῶν«[6]), die über ein wenig ausgeprägtes Wahrnehmungsvermögen (nämlich nur den Tastsinn), geringe Vorstellungskraft und Beweglichkeit verfügen. Eine Entwicklung der einen Form in die andere nimmt Aristoteles jedoch nicht an.

Im Anschluss an Aristoteles wird in der Scholastik eine Reihenfolge der Tiere entworfen, an deren Spitze der Mensch steht, weil kein Tier eine Seele habe, die vollkommener (»perfectius«) sei als seine.[7] Ein bestimmter Grad der Vollkommenheit komme aber auch den Tieren und selbst den unbelebten Dingen zu. Einen Hinweis darauf, worin die Vollkommenheit eines Lebewesens bestehen könnte, gibt Thomas von Aquin in seinem Kommentar zu Aristoteles' Schrift über die Seele. Dort heißt es, dass die Seele für ihre Perfektion einer Vielfalt von Organen bedürfe (»requirit diversitatem organorum in suo perfectibili«[8]) – es wird also ein Zusammenhang zwischen der Vielfalt und Komplexität einer Sache und ihrer Entwicklungshöhe hergestellt. In den säkularisierten Fortschrittsvorstellungen seit der Mitte des 18. Jahrhunderts gilt die Vielgliedrigkeit eines Wesens allgemein als ein Maß für den Grad seiner Vollkommenheit (s.u.).

Bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts ist die Auffassung von der Konstanz der Arten, die keinem Wandel und damit auch keinem Fortschritt unterliegen, die dominierende. Für die organische Natur bedeutet dies, dass es keine Neuerzeugung von Arten gibt, sondern alle seit Erschaffung der Welt gleich geblieben sind.[9] Gestützt wird diese Überzeugung durch die entwicklungsbiologische Theorie der Einschachtelung (»emboîtement«; ↑Entwicklung), der zufolge auch alle individuellen Organismen seit Schöpfung der Welt vorhanden sind und bis zur ihrer Geburt

Fortschritt ist die Verbesserung der Eigenschaften von Organismen, die durch Fortpflanzung miteinander verbunden sind, bei der die später erscheinenden Organismen also in gewisser Hinsicht höher organisiert sind als die früheren (z.B. hinsichtlich ihrer Komplexität oder individuellen Autonomie).

Fortschritt (18. Jh.) *606*
Vervollkommnungsprinzip (Nägeli 1865) *622*
Orthogenese (Haacke 1893) *621*
Orthoselektion (Plate 1903) *623*
konservierter Zufall (zur Strassen 1915) *618*
Nomogenese (Berg 1922) *622*
Aristogenese (Osborn 1934) *622*
Anagenese (Rensch 1947) *623*
Schlüsselinnovation (Miller 1949) *620*
Stasigenese (Huxley 1957) *623*
große Transitionen (Olson 1965) *620*

in dem Körper ihrer Vorfahren eingeschachtelt vorliegen. Die Möglichkeit des Fortschritts haben nach christlicher Weltanschauung allerdings die individuellen Seelen; sie können sich zu ihrer Vollkommenheit hin entwickeln.[10] Ein Fortschritt und Streben nach Vervollkommnung wird in der Folge nicht allein der menschlichen Seele zugeschrieben, sondern jedem Wesen und der Welt insgesamt.[11] Auf eine kosmische Dimension bezieht E. Young den Fortschritt 1747 und formuliert allgemein: »Nature delights in Progress; in Advance/ From Worse to Better«.[12] J.M.R. Lenz ist 1772 der Ansicht: »Alle Geschöpfe vom Wurm bis zum Seraph müssen sich vervollkommnen können, sonst hörten sie auf endliche Geschöpfe zu sein«.[13]

Die Rede von der Höherentwicklung der Organismen im Laufe der Evolution setzt ein Kriterium voraus, an dem der Fortschritt bemessen werden kann. Verschiedene Kriterien sind diskutiert worden. Nicht immer werden die Kriterien in einem Zusammenhang mit der zeitlichen Entwicklung der Lebewesen gesehen. Dies wird schon daraus deutlich, dass von einer »Vervollkommnung« und »Höherentwicklung« gesprochen wird, bevor sich die Vorstellung einer Evolution allgemein durchsetzt. Meist wird die Perfektion an die innere Differenzierung des Organismus gebunden.

Historische Wurzeln der Fortschrittsidee

Drei gedankliche Komplexe sind als Wurzeln des biologischen Fortschrittsdenkens identifiziert worden[14]: (1) die alte, bis in die Antike zurückreichende Vorstellung der Welt als einer linearen Stufenleiter (»scala naturae«), die von den anorganischen Gebilden über die Pflanzen bis zu den Tieren aufsteigt; (2) der Glaube an einen sozialen und kulturellen Fortschritt in der Menschheitsgeschichte, der sich besonders seit der Aufklärung des 18. Jahrhunderts entfaltet[15]; und (3) die im 19. Jahrhundert aufgestellte Theorie der Rekapitulation der Phylogenese in der Ontogenese (↑Entwicklung), die mit der Parallelisierung von individueller Entwicklung und Entwicklung des Lebens auf der Erde insgesamt auch eine parallele Komplexitätssteigerung postuliert: So wie sich die Vermögen eines Organismus im Laufe seiner individuellen Entwicklung sukzessive entfalten, sei auch die »Höherentwicklung« der Lebensformen in der Evolution zu verstehen.

Darüber hinaus kann als vierte und vielleicht wichtigste Wurzel des Fortschrittsdenkens der Erfolg des reduktionistischen Ansatzes gewertet werden, der komplexe Gegenstände aus der Interaktion einfacher erklärt und auch in der zeitlichen Entwicklung das

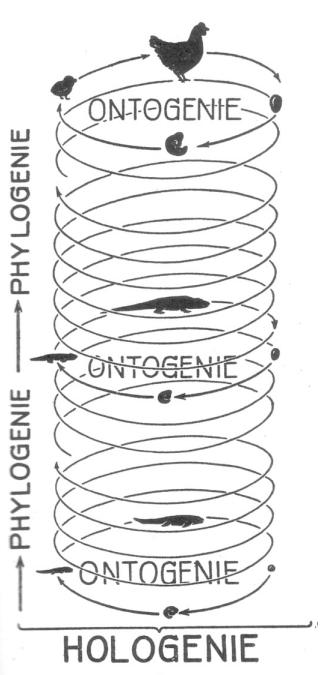


Abb. 148. »Hologeniespirale«: In der zyklischen Folge individueller Ontogenien entstehen neue Arten, deren Abfolge die Phylogenie ist; beide zusammen bilden die Hologenie, die hier als lineare Höherentwicklung dargestellt ist (aus Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 5).

Einfache als das gegenüber dem Komplexen Frühere annimmt. Heute ist der Verlauf der Evolution wissenschaftlich gar nicht anders vorstellbar als mit einfachen Lebensformen am Anfang und einer anschließenden sukzessiven Steigerung der Komplexität. Ausgeschlossen ist damit aber andererseits nicht die umgekehrte Entwicklung der Reduktion von Komplexität. Das Einfache steht also am Anfang und kann auch am Ende der Entwicklung stehen, das Komplexe aber nur am Ende. Vor diesem Hintergrund fungiert das Konzept des Fortschritts geradezu als das naturalistische Substitut einer theologisch fundierten Schöpfungstheorie, die immer vom Komplexesten ausgeht.

Wenn das Einfachste in der Entwicklung am Anfang stehen muss, zwingt sich also die Fortschrittsvorstellung auf: Es kann nur komplexer werden. Dieser Gedanke findet sich bereits bei C. Darwin, der in seinen frühen Notizbüchern zur Transformation der Arten die Vorstellung des Fortschritts in dieser Hinsicht für unumgänglich hält: »the simplest cannot help becoming more complicated; & if we look to first origin there must be progress«.[16]

Verschiedene, in unterschiedlichen Varianten und Kombinationen vertretene Komponenten lassen sich als wiederkehrende Elemente der Fortschrittstheorien identifizieren.[17] Zu diesen gehören: (1) Höherentwicklung im Laufe der Sukzession der Organismen in der Erdgeschichte, (2) Verbesserung der Organismen, (3) Linearität der Entwicklung, (4) eine den Prozess antreibende Kraft und (5) ein Ziel- oder Kulminationspunkt der Entwicklung.

Stufenleitertheorien des 18. Jh.

Zu seiner Blüte gelangt der Fortschrittsgedanke mit den Stufenleitertheorien im 18. Jahrhundert. Es wird der Versuch unternommen, die Gegenstände der Natur in eine lineare, aufsteigende Ordnung zu bringen. Diese beginnt unten mit den Elementen und führt über die zusammengesetzten anorganischen Körper zu den Pilzen, Pflanzen, Pflanzentieren und Tieren bis zum Menschen an der Spitze (↑Hierarchie). Das anfangs als reines Ordnungsschema statisch gedachte Konzept der Stufenleiter erfährt im Laufe des 18. Jahrhunderts eine »Temporalisierung«, indem der gedankliche Fortschritt, der von der Beschreibung von einfachen zu komplexen Formen voranschreitet, als ein Fortschritt der Entstehung umgedeutet wird.[18] Interpretationsschwierigkeiten können sich daraus ergeben, dass sowohl das gedankliche Fortschreiten als auch der Fortschritt im Sinne einer Entwicklung mit dem gleichen Begriff benannt wird. Ambivalent bleibt es z.B., wenn J. Addison bereits Anfang des 18. Jahrhunderts in der Stufenleiter der Wesen eine aufsteigende Bewegung feststellt und bemerkt: »It is wonderful to observe, by what a gradual Progress the world of Life advances through a prodigious variety of species«[19].

Ein tatsächlicher Fortschritt in der Entwicklung der Natur wird im 18. Jahrhundert meist mit dem Modell der individuellen Entwicklung in der Ontogenese in Verbindung gebracht und einer besonderen Tendenz oder sogar einem Trieb zur Höherentwicklung zugeschrieben. Das Fortschrittsdenken in diesem Sinne ist also Ausdruck eines »Essenzialismus«, der von vorgegebenen Formen ausgeht, die sich zu entfalten haben.[20] Was dieser Vorstellung des Fortschritts fehlt, ist die Offenheit und Unvorherbestimmtheit der Zukunft, die für die späteren Evolutionstheorien kennzeichnend sind. Als Maßstab der Höherentwicklung oder Perfektion dient bei den älteren Theorien die innere Differenzierung eines Körpers. So heißt es bei G.L.L. Buffon, je mehr verschiedene Teile ein organisierter Körper enthalte, umso »perfekter« sei die Organisation dieses Körpers (»plus y aura dans le corps organisé de parties différentes du tout, & différentes entr'elles, plus l'organisation de ce corps sera parfaite«[21]). Ähnlich bringt auch C. de Bonnet die Vollkommenheit einer Organisation mit der Ungleichartigkeit ihrer Teile in Verbindung: »L'Etre, dont les rapports au Tout sont plus variés, plus multipliés, plus féconds, possede une perfection plus relevée«.[22] Und auch J.W. von Goethe ist ein halbes Jahrhundert später der Meinung: »Je vollkommner das Geschöpf wird, desto unähnlicher werden die Teile einander. [...] Je ähnlicher die Teile einander sind, desto weniger sind sie einander subordiniert. Die Subordination der Teile deutet auf ein vollkommneres Geschöpf«.[23] Der Zusammenhang zwischen innerer Differenzierung eines Organismus und Höherentwicklung wird zu Beginn des 19. Jahrhunderts zu einem Allgemeinplatz, der sich in vielen anatomischen Schriften wiederholt findet. So formuliert J.F. Meckel in seinem ›System der vergleichenden Anatomie‹ (1821): »Je höher ein Thier steht, desto größer ist die Mannigfaltigkeit der Organe«.[24] A. Comte sieht in der immer weiter fortschreitenden Arbeitsteilung zwischen den Organen eines Lebewesens ein Gesetz der organischen Entwicklung: »la perfection croissante de l'organisme animal consiste surtout dans la spécialité de plus en plus prononcée des diverses fonctions accomplies par les organes de plus en plus distincte, et néanmoins toujours exactement solidaires«.[25]

Als Hintergrund für die Herstellung des Zusammenhangs von innerer Differenzierung und Höherentwicklung kann ein Effizienzdenken angenommen werden, das aber selten explizit formuliert wird: So wie die Teile ihre jeweiligen Funktionen besser ausüben können, wenn sie auf eine Funktion spezialisiert sind und nicht noch andere Funktionen übernehmen müssen, so ist auch das Ganze, wenn es aus diesen verschiedenen Teilen zusammengesetzt ist, leistungsfähiger, als wenn es eine Einheit aus einander ähnlichen Teilen bildet, die weniger spezialisiert sind. Die Vervollkommnung des Ganzen bemisst sich also daran, wie weit die Effizienz durch Spezialisierung der Teile getrieben ist.

19. Jh.: Fortschritt und Lebenskraft

Verbreitet ist es zu Beginn des 19. Jahrhunderts, eine besondere Kraft für die zunehmende Komplexität in der organischen Natur anzunehmen. J.B. de Lamarck postuliert 1809 in diesem Zusammenhang eine Art Lebenskraft (»la force particulière qui excite les mouvemens qu'on nomme vitaux«[26]) (↑Vitalismus). Gemäß der alten Stufenleitertheorie spricht er von einer Reihung der Tiere (»la série générale des animaux«), die einen Fortschritt darstelle (»progression dans la composition de l'organisation«).[27]

Allerdings ist nicht jeder Vertreter einer solchen Lebenskraft bereits ein Vitalist, im Sinne des Postulierens von besonderen über die physikalischen Kräfte hinausgehenden metaphysischen Prinzipien zur Erklärung der Lebewesen. Lamarck erklärt das Leben in einem sehr modernen Sinne als eine besondere Form der Anordnung und Organisation der Materie (↑Leben). Der Fortschritt in den organischen Gebilden ist nach Lamarck Ergebnis der Bedürfnisse der Lebewesen, die über den Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe direkt zu strukturellen Veränderungen führen (↑Lamarckismus). Der Fortschritt bemisst sich nach Lamarck dabei an der Zunahme der Komplexität der Formen, nicht an ihrer verbesserten Anpassung an die Umwelt (wie später in den Adaptationstheorien des Fortschritts). Weil Lamarck eine wiederholte Urzeugung in der Erdgeschichte annimmt, entsteht das Bild von mehreren parallel nebeneinanderlaufenden Abstammungsreihen (↑Lamarckismus: Abb. 266).

Neben einer von innen wirksamen Kraft, die die Organismen zu zunehmender Komplexität drängt und damit eine lineare Gradation der Lebensformen bedingt, nimmt Lamarck eine diversifizierende Kraft an, die durch die Umweltbedingungen bewirkt wird und zu einer horizontalen Vervielfältigung der Lebensformen führt. Die Einflüsse der Umwelt als zweitem Faktor zur Erklärung der Vielfalt der Tierformen konzipiert Lamarck als Ursache der Abweichung von der Linearität des Fortschritts (»anomalies opérées par l'influence des circonstances d'habitation«) (↑Evolution; Phylogenese).[28] (Beide Faktoren tauchen in ähnlicher Form später bei Haeckel auf, der zwischen zwei »Prinzipien« für die Entstehung der Vielfalt organischer Formen unterscheidet: der inneren, auf der materiellen Zusammensetzung des Organismus beruhenden »Vererbung« und der in Bezug auf die Umwelt wirksamen »Anpassung«[29]; ↑Vererbung.)

Gegen die Vorstellung einer linearen Stufenleiter der Perfektion in der organischen Natur wendet sich G. Cuvier zu Beginn des 19. Jahrhunderts. An die Stelle einer einzelnen nach oben gerichteten Serie stellt er das Nebeneinander von Organisationsformen, die für sich geschlossene Typen ohne graduelle Übergänge darstellen (↑Phylogenese). Trotz dieser Absage an eine lineare Stufenleiter verwendet Cuvier aber weiterhin das Konzept der Perfektion und bestimmt diese als Effizienz (»efficacité«) oder als Maß für Grade der Energie (»degré d'énergie«[30]) organischer Einheiten. Cuvier steigert die Perfektion sogar durch seine häufige Rede von dem *Perfekteren* (»les animaux les plus parfaits et les plus voisins de l'homme«[31]) – denn »perfekt« sind die Organismen für ihn bereits durch ihre innere Harmonie und vollkommene Anpassung an ihre äußere Umwelt (↑Anpassung; Ganzheit). Durch diese Hierarchisierung des Perfekten ist also auch in der Ordnung der Tierformen bei Cuvier noch eine Stufenleitervorstellung enthalten (Cheung 2001: »une hiérarchie de perfection des organismes déjà parfaitement organisés et adaptés à leur environnement«[32]).

In der Mitte des 19. Jahrhunderts werden aber auch Stimmen laut, die sich von der Beurteilung komplexer gebauter Organismen als höher oder vollkommener distanzieren. Ausgehend von der Beobachtung, dass es einfacher und komplexer gebaute Organismen gibt, stellt M.J. Schleiden klar: »Es ist aber schon ein ganz falscher Ausdruck, wenn wir dafür die Worte unvollkommen und vollkommen, niedrige oder höhere Entwickelungsstufe gebrauchen. Dieser Ausdruck hat nämlich keine wissenschaftliche Schärfe, sondern ist nur ein bildlich veranschaulichender«.[33] Eine derartige Ablehnung der Vervollkommnungsidee findet sich vereinzelt bereits seit dem 17. Jahrhundert. Besonders nachdem sie mittels des Mikroskops ausgiebig studiert werden, erfahren die kleinen unscheinbaren Lebewesen eine Aufwertung zu vollständigen Organismen. F. Redi formuliert 1668 den Grundsatz, ›niedrig‹ und ›hoch‹ seien für die Natur unbekannte Begriffe (»questi nomi di più nobile e di men nobile, son termini incogniti alla natura«).[34]

An die Stelle des überkommenen Ordnungsschemas der linearen Höherentwicklung beginnt sich in der Mitte des 19. Jahrhunderts das Schema der Differenzierung und Spezialisierung zu stellen. Dies zeigt sich an verschiedenen Strömungen: Zuerst an der Etablierung des *Stammbaums* als Repräsentationsform der Ordnung der Lebewesen anstelle der linearen Stufenleiter (↑Phylogenese). Daneben weist die Etablierung des Konzepts der *Arbeitsteilung* (↑Funktion) und die Verortung der Lebewesen in einem ökologischen *Netzwerk* (↑Ökosystem) in diese Richtung. Schließlich verfestigt sich auch in der vergleichenden Entwicklungsbiologie (besonders unter dem Einfluss K.E. von Baers) die Betrachtung von Entwicklungsprozessen nicht als linearer Fortschritt und bloße Entfaltung vorgeformter Strukturen, sondern als *interne Differenzierung* und Spezialisierung von Teilen (↑Entwicklung), so dass es möglich wird, die diversen Abwandlungen der Organe bei verschiedenen Organismen als ↑*Homologien* zu identifizieren (die im Verhältnis zueinander auf einer quasi horizontalen und nicht vertikalen Ebene liegen).

Einen erheblichen Einfluss auf die Entwicklung des Fortschrittsdenkens in Bezug auf die Lebewesen

hat die zunehmende Kenntnis von den ↑Fossilien. Seit Beginn des 19. Jahrhunderts wird immer deutlicher, dass die unteren, also älteren Gesteinsschichten weniger komplexe Fossilienformen aufweisen als die oberen. Im Sinne eines klaren Fortschritts in der Organisation interpretiert L. Agassiz diesen Befund – allerdings immer noch im Rahmen einer göttlichen Schöpfungstheorie. Die einfacheren, weniger komplex gebauten Lebewesen haben nach Agassiz' Theorie, ebenso wie zuvor für Lamarck (↑Lamarckismus: Abb. 266), lediglich eine kürzere Strecke auf dem vorgezeichneten Weg ihrer Höherentwicklung zurückgelegt.[35]

Fortschritt und Evolution

Bereits vor der Formulierung der Deszendenztheorie durch Darwin wird eine Verbindung zwischen dem Terminus ↑Evolution und der Vorstellung eines Fortschritts im Sinne einer Höherentwicklung der Organismen gezogen. G.W.F. Hegel unterscheidet 1830 eine sukzessive Entwicklung von Organismen zu einer Vervollkommnung, die er »Evolution« nennt, von einer entgegengesetzen »Stufenfolge der Verschlechterung«, die von ihm »Emanation« genannt wird.[36] Auch der Geologe C. Lyell ist der Meinung, eine stetige Evolution (»gradual evolution«) führe zu verbesserten (»improved«) Organismen.[37] Als ein universales Gesetz der Evolution, das er auf den Bereich des Anorganischen ebenso wie auf die Lebewesen und die Kulturentwicklung des Menschen anwendet, sieht H. Spencer 1857 den Wechsel vom Homogenen zum Heterogenen (»a change from the homogeneous to the heterogeneous«[38]).

H.G. Bronn, auf den sich später Haeckel beruft, stellt 1858 sechs »Gesetze progressiver Entwickelung« auf, die er u.a. durch seine vergleichenden paläontologischen Untersuchungen ermittelt. Diese sind: 1. »Differenzirung der Funktionen und Organe«, 2. »Reduzirung der Zahl gleichnamiger (homonymer) Organe«, 3. »Konzentrirung«, d.h. Zusammenrücken der Funktionen und Organe auf einen begrenzten Teil des Körpers, 4. »Zentralisirung der Organen-Systeme«, 5. »Internirung der Organe«, d.h. Verlagerung nach Innen und 6. »Größe-Zunahme«[39] (↑Evolution: Tab. 68).

Darwin: Skepsis gegenüber dem Fortschrittsbegriff

Als Maßstab des Fortschritts erwägt C. Darwin[40] im Anschluss an K.E. von Baer den Grad an Differenzierung zwischen den Teilen eines Individuums oder das Ausmaß der physiologischen Arbeitsteilung (»division de travail«), wie es seit einem Handbuchartikel über ↑›Organisation‹ von H. Milne-Edwards aus dem Jahr 1827 heißt[41]. Auch die geistigen Fähigkeiten (»degree of intellect«) oder das Ausmaß des Strukturwandels im Laufe der Ontogenese eines Organismus (Metamorphose) diskutiert Darwin als mögliche Kriterien des Fortschritts. Darwin erkennt aber auch, dass es Anpassungen an besondere Lebensbedingungen geben kann, die zu einer Vereinfachung der Strukturen führen (»retrogression in the scale of organisation«), so dass der Differenzierungsgrad kein universales Kriterium für Fortschritt sein kann. Darwin sieht daher die fortschreitende Differenzierung nicht als eine notwendige Folge der natürlichen Selektion an (»natural selection, or the survival of the fittest, does not necessarily include progressive development«[42]). Die weitere Existenz von einfach gebauten Lebewesen, wie den Einzellern, erklärt er mit der nicht vorliegenden Konkurrenz zwischen einfachen und komplexeren Lebensformen und dem Vorhandensein einfacher Lebensbedingungen.[43]

Insgesamt steht Darwin der Rede von ›höher‹ und ›tiefer‹ in der Biologie sehr skeptisch gegenüber; in seinem ersten Notizbuch zum Artenwandel erklärt er es für »absurd«, ein Tier für höher als ein anderes zu erklären.[44] Und in einer Randnotiz zu seiner Ausgabe von R. Chambers' ›Vestiges of the Natural History of Creation‹ (1844) ermahnt Darwin sich selbst: »never use the words higher or lower«.[45]

Darwin steht mit seinen ersten Theorieentwürfen aus den 1830er und 40er Jahren, die er nicht veröffentlicht, noch in einer naturtheologischen Tradition und geht davon aus, die Organismen seien an ihre Umwelt *perfekt angepasst* (»perfectly adapted«). Erst später löst er sich von dieser Anschauung und formuliert in seiner Theorie der ↑Selektion einen nur relativen Maßstab der ↑Anpassung.[46] Eine innere Tendenz zur Höherentwicklung (»innate tendency towards perfection or progressive development«[47]), die Darwin mit Lamarcks und Nägelis Theorien in Verbindung bringt, lehnt er ab – auch wenn er, ebenso wie viele seiner Vorläufer (↑Phylogenese), anfangs die phylogenetische Transformation nach dem Modell der ontogenetischen Entwicklung konzipiert. Wenn es nach Darwin auch keine innere Kraft oder Tendenz gibt, die zu einer Höherentwicklung führt, so hält er diese doch für eine notwendige Folge, die sich aus dem Wirken der Selektion ergebe (»an innate tendency towards progessive development [...] necessary follows [...] through the continued action of natural selection«[48]).

Die für den Mechanismus von Darwins Theorie ausreichende innere Tendenz der Organismen ist eine *Tendenz zum Wandel*, die mit der bloßen Reproduktion der Organismen gegeben ist (»tendency to vary by

generation«[49]). Im Gegensatz zu seinen Vorläufern stellt sich Darwin die Anpassung nicht als einfaches Ergebnis der Reproduktion vor: Nicht allein aus der Kette der Fortpflanzung ergibt sich schon eine Stufenfolge der Höherentwicklung. Darwin trennt also die beiden Aspekte der Fortpflanzung und des Fortschritts voneinander, die vor ihm oft zusammengedacht wurden. In Darwins Selektionstheorie ergibt sich eine Höherentwicklung nicht mehr aus dem bloßen Faktum der Fortpflanzung, sondern erst aus der nachträglichen Bewertung der dadurch entstandenen Variation in der Selektion. Seinem relativen Begriff der Anpassung entsprechend, bemüht sich Darwin auch um einen relativen Begriff des Fortschritts und der Perfektion: »Natural selection tends only to make each organic being as perfect as, or slightly more perfect than, the other inhabitants of the same country with which it comes into competition«.[50] Während er in der ersten Auflage im Anschluss daran noch von dem *Grad der Perfektion* (»degree of perfection«) spricht, wird dies später in den von der Natur erreichbaren *Standard der Perfektion* umgewandelt. Dieser Standard ist nach Darwin ein komparativer: Die Selektion könne nicht anders wirken, als die Organismen im Vergleich mit ihren Konkurrenten zu relativ erfolgreichen zu formen. Ein absoluter Begriff der Vollkommenheit oder Perfektion wird damit unmöglich: »Natural selection will not produce absolute perfection«.[51] Das Ergebnis der Konkurrenz der Organismen ist nach Darwin eine zunehmende Spezialisierung und in diesem Sinne Höherentwicklung: »new species become superior to their predecessors; for they have to beat in the struggle for life all the older forms, with which they come into close competition [...] modern forms ought, on the theory of natural selection, to stand higher than ancient forms«.[52] Die Vorstellung einer Höherentwicklung hat also durchaus Raum in Darwins Überlegungen. Er spricht wörtlich von *Verbesserung* (»improvement«) und formuliert den Gedanken eines schrittweisen Fortschreitens in der Organisation der Lebewesen (»gradual advancement of the organisation of the greater number of living beings throughout the world«).[53] Darwins Vorbehalte gegenüber der Kennzeichnung von einigen Formen als ›höher‹ gegenüber anderen beruht weniger auf der Überzeugung, dass es nicht eine Form der Höherentwicklung aufgrund des Selektionsprozesses gebe, als vielmehr darauf, dass die Worte ›höher‹ und ›niedriger‹ nicht einfach mit allgemeiner Anwendung zu definieren sind, weil es kein einheitliches Kriterium dafür gibt, was als Fortschritt (»advance in organisation«[54]) zu werten ist.[55] Emphatisch argumentiert Darwin an einer Stelle des ›Origin‹: Weil die Natürliche Selektion im Gegensatz zur künstlichen Selektion des Menschen nicht auf ein externes Ziel bezogen ist, sondern allein für das Wohl der Lebewesen wirke, bewirke sie eine Höherentwicklung: »as natural selection works solely by and for the good of each being, all corporeal and mental endowments will tend to progress towards perfection«[56].

Weil die Annahme eines linearen Fortschritts nicht unmittelbar mit seiner Theorie verbunden ist, wird vermutet, dass Darwin die Fortschrittselemente aus strategischen Erwägungen in seine Theorie eingebaut hat, um auf diese Weise eine bessere Akzeptanz seiner Theorie zu erzielen.[57] Auch religiöse Überzeugungen könnten für Darwins Fortschrittsdenken eine Rolle gespielt haben.[58] Auf jeden Fall kann eine gewisse Spannung zwischen dem zentralen Stück seiner Theorie, dem Prinzip der Divergenz (↑Evolution; Phylogenese), und einem linearen Fortschrittsdenken festgehalten werden: Das Bild einer immer weiter gehenden Differenzierung der Formen als Ergebnis der Konkurrenz der Organismen steht dem Bild einer linearen Höherentwicklung direkt entgegen.[59] Und doch hat Darwins Theorie den Anspruch, diese beiden Momente, Divergenz und Progression, als zwei Aspekte des einheitlichen Prozesses der Evolution durch Selektion zu verbinden.[60] Eine einfache Verbindung, die aber nicht im Sinne Darwins ist, könnte darin bestehen, allein die Veränderung (Divergenz) als das zentrale Prinzip des Fortschritts zu verstehen.

Aus Darwins Überlegungen wird auch deutlich, dass das Kriterium des Fortschritts nicht notwendig an die zeitliche Reihenfolge der Entwicklung gebunden werden muss: Zeitlich später in einer Entwicklungsreihe auftretende Formen können durchaus weniger fortschrittlich sein in Bezug auf ein Kriterium wie die Komplexität oder den Differenzierungsgrad. Auf der anderen Seite könnte die zeitliche Sequenz aber auch als Garant für die Objektivität des Fortschrittskriteriums genommen werden: Im Vergleich zu anderen Kriterien, wie z.B. der Komplexität, stellt die zeitliche Abfolge der Organismen einen objektiveren Maßstab des Vergleichs dar. Die Auswahl jedes anderen Kriteriums als des phylogenetischen Alters bedürfte einer besonderen Rechtfertigung. Es müsste z.B. begründet werden, warum die Komplexität und nicht die Einfachheit der Organisation fortschrittlich genannt werden sollte. In phylogenetischer Hinsicht sind allerdings alle rezenten Organismen als gleich fortgeschritten zu beurteilen, weil sie alle – einen monophyletischen Ursprung des Lebens vorausgesetzt – eine gleich lange Entwicklungsgeschichte hinter

sich haben. Lediglich die Vorfahren der heute lebenden Organismen könnten vor diesem Hintergrund als weniger fortschrittlich gelten. Als gleich fortschrittlich würden damit aber solche Organismen eingeordnet, die sich in ihrem Körperbau nur wenig von dem letzten allen späteren Organismen gemeinsamen Vorfahren (dem »last universal common ancestor«, LUCA, ↑Phylogenese) entfernt haben, und solche, die sich in ihrer Konstruktion von diesem sehr weit entfernt haben, weil sie komplexe Organisationstypen darstellen. Um diese Gleichsetzung zu vermeiden, erscheint es sinnvoll, den Fortschritt daran zu bemessen, wie sehr sich ein Organisationstyp von den frühen Vorfahren aller Organismen entfernt hat. Einen wesentlichen Hinweis dafür bildet die Komplexität des Bauplans – die daher auch meist als das zentrale Kriterium des Fortschritts dient.

Die Zeit nach Darwin

Im Gegensatz zu Darwins vorsichtigen Äußerungen zum Fortschritt in der Evolution stehen die Auffassungen E. Haeckels, der sie zu einem notwendigen Merkmal der Selektion macht. Er fasst den »Fortschritt (Progressus) oder die Vervollkommnung (Teleosis) als nothwendige Wirkung der Selection« und spricht von einem »Fortschritts-Gesetz«.[61] Als Kriterium des Fortschritts gilt Haeckel die Zahl der unterscheidbaren Teile eines Organismus sowie die Verschiedenartigkeit ihrer Ausbildung und der Grad der Zentralisation.[62] Ausdrücklich wendet er sich gegen die Identifizierung von Fortschritt und Differenzierung: »Es ist nicht jeder Fortschritt eine Differenzirung, und es ist nicht jede Differenzirung ein Fortschritt«.[63] Das für den Fortschritt Wesentliche stellt für Haeckel im Anschluss an Bronn die Zentralisation der Organe dar.

Eine physiologische Klassifikation von Lebensformen, die zumindest implizit die Vorstellung eines Fortschritts enthält, enwickelt der Physiologe C. Bernard am Ende des 19. Jahrhunderts. Für ihn ist es die Regulationsfähigkeit und die Ausbildung eines konstanten »inneren Milieus«, die eine fortschrittliche Organisation kennzeichnet. Hinsichtlich des Grades der Autonomie gegenüber der Umwelt unterscheidet Bernard drei Stufen: Auf der untersten Stufe befinden sich die niederen Lebewesen, die ihr Leben in vollständiger Abhängigkeit von den Bedingungen der Umweltfaktoren führen und bei ungünstigen Bedingungen in einen Zustand des »latenten Lebens« (↑Schlaf) fallen oder sterben. Auf mittlerer Stufe stehen Lebewesen wie Pflanzen, bei denen widrige Umweltbedingungen zwar zu einem Wechsel der Aktivität, aber nicht zu einem Absterben oder latenten Leben führen. Die in der Organisation am weitesten fortgeschrittenen Lebensformen zeichnen sich nach Bernard durch eine weitgehende Emanzipation von den Schwankungen der Umweltbedingungen aus.[64] Auch wenn diese Klassifikation zu keinen scharfen Abgrenzungen führt, ist sie doch einflussreich für viele spätere Überlegungen zur Höherentwicklung.

Als Alternative zu Darwins Annahme der ungerichteten Variation und Selektion werden am Ende des 19. Jahrhunderts verschiedene Theorien vorgeschlagen, die ausdrücklich von einem gerichteten Fortschritt in der organischen Natur ausgehen (»Orthogenese«; s.u.). Eine langfristige Veränderung in der Phylogenese ohne Fortschritt, ohne Determinismus und damit ohne Vorhersagbarkeit scheint in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts nur wenig akzeptabel zu sein. Diese Einschätzung ändert sich erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts mit dem Aufkommen eines neuen, die ungerichtete Dynamik des Lebensprozesses betonenden Ansatzes, dessen prägnantester Ausdruck die ›Évolution créatrice‹ (1907) H. Bergsons ist.[65]

Spencer: Fortschritt als Effizienzsteigerung

Ausgehend von einem technisch-ökonomischen Effizienzmodell entwickelt H. Spencer seine Vorstellungen vom organischen Fortschritt in der Natur. Fortschritt besteht danach in der Steigerung der Effizienz von Vorgängen: »Each advance in evolution implies an economy. That any increase in bulk, or structure, or activity, may become established, the life of the organism must be to some extent facilitated by the change – the cost of self-support must be, on the average, reduced«.[66] Jede zusätzliche Investition in komplexe Strukturen oder Verhaltensweisen müsse »zurückgezahlt« werden (»repaid in food more-easily obtained, or danger more-easily escaped«), damit die derart ausgestatten Organismen keinen Nachteil erleiden, so Spencer. Bezogen wird der Fortschritt bei Spencer nicht allgemein auf die Steigerung der Fitness (Reproduktion), sondern allein auf die Zunahme der Fähigkeit zur Selbsterhaltung. Zwischen der Fähigkeit zur Reproduktion und zur Selbsterhaltung bzw. zwischen der Ausbildung von autonomen Organismen (»Individuation«) und deren Vermehrung (»Genesis«) besteht nach Spencer ein umgekehrt proportionales Verhältnis (↑Fortpflanzung): Je stärker die Individuen einer Art in ihren Fähigkeiten zur Selbsterhaltung sind, desto geringer sei ihre Reproduktionsfähigkeit (»augmented power of self-maintenance habitually necessitates diminished power of race-propagation«[67]). Der Fortschritt in der Evolution ist nach Spencer allein auf die Seite der Individuation bezogen; er bestehe daher in der Abnahme der

Reproduktion: »Each increment of evolution entails a decrement of reproduction«.[68] Am weitesten fortgeschritten ist diese Entwicklung nach Spencer bei dem fortschrittlichsten Lebewesen: dem Menschen. Bei ihm sei die Steigerung der Intensität, Vollständigkeit und Länge des individuellen Lebens (»increasing the intensity, completeness, and length of the individual life«[69]) mit einem Rückgang seiner Reproduktionsfähigkeit verbunden. Und diese Tendenz sei auch nicht nur Ergebnis der natürlichen Evolution, sondern in gleichem Maße eine Forderung an die Zivilisation: »the process of civilization must inevitably diminish fertility, and at last destroy its excess«.[70] Die natürlich-kulturelle Entwicklung ist damit auf einen Zustand des Gleichgewichts (»equilibrium«) und der Harmonie (»harmony«) gerichtet, in dem nicht mehr Individuen gezeugt werden als durch Altersgründen sterben. Mit diesem Gedanken, der gleichermaßen eine Beschreibung des natürlichen Fortschritts wie eine Forderung an die kulturelle Entwicklung der Zivilisation ist, schließt Spencer 1867 seine umfangreichen ›Principles of Biology‹.

Vorwurf des Wertebezugs und der Anthropozentrik

Am Ende des 19. Jahrhunderts besteht eine verbreitete Skepsis gegenüber der Möglichkeit einer naturwissenschaftlich objektiven Definition des Fortschrittsbegriffs. Der Physiologe M. Verworn ist 1895 folgender Auffassung: »die Annahme, dass der Mensch vollkommner sei, als eine Amoebe, bleibt immer eine willkürliche, für welche die Wirklichkeit keine Berechtigung bietet und wenn wir die Entwicklung Vervollkommnung nennen, so ist das nichts als eine Convention«.[71] Die Rede von Fortschritt und Vervollkommnung in der Entwicklung ist für Verworn Ausdruck eines anthropozentrischen Standpunktes, der ein künstlich gesetztes Ziel in den Prozess der Evolution hineinträgt.

Der Philosoph H. Rickert argumentiert in ähnlicher Richtung, wenn er sich dagegen wehrt, evolutionär gewordene Anpassungen als Vervollkommnungen aufzufassen, weil der Begriff der Vervollkommnung ein Wertbegriff sei, der in der Naturwissenschaft nichts verloren habe.[72] Kritisiert wird von Rickert vor diesem Hintergrund schon die Rede von ›Entwicklung‹ und ›Evolution‹ in der Biologie, weil diese Ausdrücke bereits die teleologische Vorstellung eines zielorientierten Prozesses nahelegten.[73] Von eigentlicher Höherentwicklung kann nach Rickert nur in Bezug auf »Werte« gesprochen werden; diese seien aber allein der Gegenstand der ↑Kulturwissenschaften, nicht aber der Naturwissenschaften: »Für eine konsequente Naturwissenschaft gibt es [...] keine ›höheren‹ oder ›niederen‹ Organismen, falls das heißen soll, daß die einen mehr Wert als die andern haben. Höher oder nieder kann höchstens soviel wie mehr oder weniger differenziert bedeuten, und der Differenzierungsprozeß hat als solcher mit Vervollkommnung und Wertsteigerung ebenfalls nichts zu tun, wenn auch oft das Differenzierte als das geeignete *Mittel* zur Verwirklichung von Gütern gelten kann, an denen Werte haften«.[74] Biologisch betrachtet können aber die komplexer gebauten Lebewesen nicht als vollkommener oder besser angepasst gelten, weil auch die einfacher konstruierten offensichtlich sehr erfolgreich sind.

Vielfach wird daher zu Beginn des 20. Jahrhunderts die Diagnose gestellt, der Begriff des Fortschritts dürfe in der Biologie keinen Raum haben. F. Mauthner etwa schreibt in seinem ›Wörterbuch der Philosophie‹ (1910-11/23), der »menschliche, eigentlich moralische, axiologische Begriff des Fortschritts« habe sich in die Vorstellung der Evolution der Organismen »eingeschlichen«.[75]

Auch viele Biologen bezweifeln, dass es ein objektives Kriterium des Fortschritts geben könne. W. Zimmermann z.B. meint 1938, »daß noch niemand gezeigt hat, wie man in objektiver Weise zwischen heutigen ›höheren‹ und ›niederen‹ Lebewesen unterscheiden kann«.[76] Zimmermann definiert die Evolution daher später allein als Veränderung: »Evolution ist eine Transformation der Organismen in Gestalt und Lebensweise, wodurch die Nachfahren andersartig als die Vorfahren werden«.[77] Den Zusatz ›höher‹ empfindet er als »anthropozentrisch«.

Einen weitgehend deskriptiven Begriff von Fortschritt im Sinne eines Fortschreitens vertritt auch J. Huxley Mitte des 20. Jahrhunderts, wenn er den Fortschritt in der Evolution durch die Abfolge von »dominanten Typen« charakterisiert.[78] Dominante Typen sind nach Huxley Typen von Organismen, die für eine erdgeschichtliche Epoche kennzeichnend sind, weil sie häufig auftreten und sich in eine weite Mannigfaltigkeit von Formen auffächern (»radiation«). Der Erfolg der dominanten Typen beruht nach Huxley auf zwei Fähigkeiten: einer Kontrolle über die Umwelt (Manipulation) und einer Unabhängigkeit von Umweltänderungen (Emanzipation).

Die Begründer und Anhänger der synthetischen Theorie der Evolution stehen dem Fortschrittskonzept nicht durchgehend ablehnend gegenüber; sie stellen häufig allein fest, dass es nicht leicht zu definieren ist[79]. Dass die Selektion aber einen Fortschritt von den einfach gebauten Einzellern zu den komplexen Vielzellern mit ihren differenzierten Organsystemen bewirken könne, wird nicht bezweifelt.[80] Zwar stehen viele Autoren der Vorstellung eines globalen

Größe
Zunahme der Körpergröße

Komplexität und Differenzierung
Zunahme der morphologischen und physiologischen Komplexität durch Spezialisierung der Teile, z.B. Zunahme der Zelltypen

Menge der genetischen Information
Zunahme der Länge kodierender DNA-Sequenzen

Zentralisierung
Straffung der hierarchischen Organisation des Systems, insbesondere des Nervensytems

Integration
Zunahme der funktionalen Interdependenz der Teile; Abnahme der Regenerationsfähigkeit

Internalisierung
Verlagerung von wichtigen Organen in das Körperinnere

Ökonomisierung und Rationalisierung
Steigerung der Effizienz in der Herstellung von Strukturen und in funktionalen Abläufen durch Verbesserung des mechanischen und physiologischen Designs

Mentale Fähigkeiten
Steigerung der Kapazitäten des mentalen Systems, Bewusstseinserweiterung

Brutpflege
Steigerung der Reproduktionseffizienz durch Brutpflege

Individualisierung
Zunahme der Bedeutung des Individuums für den langfristigen Bestand einer Art; Abnahme der Anzahl von Nachkommen eines Organismus

Wahrnehmungsfähigkeiten
Verbesserung der Vermögen, Informationen aus der Umwelt zu erhalten

Plastizität
Zunahme der Fähigkeit, auf die Umwelt flexibel zu reagieren, Erweiterung des Verhaltensrepertoires

Effizienz in der Umweltnutzung
Verbesserung in der Ausnutzung von Ressourcen der Umwelt

Ökologische Dominanz
Zunahme der Rolle in Ökosystemen in quantitativer und funktionaler Hinsicht

Taxonomische Diversität
Zunahme der Variation innerhalb taxonomischer Gruppen

Größe des Lebensraums und der ökolog. Nische
Zunahme der geografischen Verbreitung und der ökologischen Vielseitigkeit

Fitness und Anpassung
Verbesserung der Fitness und Umweltanpassung, Verringerung der Aussterbewahrscheinlichkeit

Homöostatische Fähigkeiten
Verbesserung der Fähigkeiten eines Organismus, widrige Umweltbedingungen zu überdauern und Störungen zu kompensieren

Umweltkontrolle
Zunahme der Kapazitäten, die Umweltverhältnisse zu verändern

Autonomie
Zunahme der Autonomie des Individuums durch Emanzipation von Umweltschwankungen; Ausbildung eines »inneren Milieus«

Tab. 83. Kriterien des biologischen Fortschritts; links Konzepte, die die innere Organisation eines Organismus betreffen, rechts Konzepte, die von seiner Beziehung zur Umwelt ausgehen (vereinfachte und veränderte Zusammenstellung nach Rosslenbroich, B. (2006). The notion of progress in evolutionary biology – the unresolved problem and an empirical suggestion. Biol. Philos. 21, 41-70: 55-57).

Fortschritts skeptisch gegenüber. Für einzelne Abstammungslinien und dabei insbesondere für einzelne Merkmale, wie das Sehvermögen durch Augen, wird der Fortschrittsbegriff aber als sinnvoll verteidigt.

Für eine »völlig wertfreie Definition der Entwicklung alles Organischen« hält es K. Lorenz 1943, wenn er als Richtung für die Evolution angibt, sie verlaufe »im Sinne der abnehmenden generellen Wahrscheinlichkeit der entstehenden harmonischen Systeme«.[81] Die Zunahme an Ordnung, Komplexität und Differenzierung sind für Lorenz »nicht das Wesen, sondern ein Epiphänomen« der evolutiven Entwicklung. Allerdings können Ordnung und Komplexität gerade auch als (thermodynamische) Messgrößen der Wahrscheinlichkeit verstanden werden.

Offene Ablehnung und verdeckte Annahme

Seit den 1960er Jahren ist unter Evolutonsbiologen eine offene Ablehnung des Fortschrittskonzepts nicht selten. Es gebe nichts in der Evolutionstheorie, das einen kumulativen Fortschritt nahelege, behauptet G.C. Williams 1966.[82] Und J. Maynard Smith wiederholt diese Auffassung zwanzig Jahre später (»our theory of evolution does not predict an increase in anything«[83]). Es wird daher vorgeschlagen, auf den Begriff des Fortschritts ganz zu verzichten.[84] Am vehementesten in der Ablehnung des Konzepts ist dabei 1988 S.J. Gould, weil er den Begriff für schädlich und wissenschaftlich nicht untersuchbar hält: »Progress is a noxious, culturally embedded, untestable, nonoperational, intractable idea that must be replaced

if we wish to understand the patterns of history«.[85] Gould wendet sich auch dagegen, das am häufigsten genannte Krierium für den Fortschritt, die Komplexitätssteigerung, als solches zu akzeptieren. Denn es gebe genauso viele Situationen, in denen ein komplex gebauter Körper von Nachteil wie von Vorteil sei.[86] Aufgrund dieser Bedenken wird es heute meist vermieden, von einem Fortschritt in der Organisation und Evolution zu sprechen.

Andererseits wird aber bis in die Gegenwart ein Verständnis der organischen Evolution als Fortschritt auch mehr oder weniger verdeckt vertreten. Ein verdecktes Fortschrittsdenken steckt z.B. in der verbreiteten Rede von »niederen« und »höheren« Organismen (etwa der Einzeller gegenüber den Wirbeltieren). Selten werden die Unterschiede in der Organisation allerdings explizit bewertet. A. Portmann nennt sie 1953 aber doch eine »bedeutsame Realität« und warnt vor einer »Flucht vor dem Begriff der Differenzierungs- oder Ranghöhe«: »der Rabe ist wirklich komplexer organisiert und hat ein reicheres Feld des Erlebens als ein Molch«.[87] Auch andere Biologen der letzten Jahrzehnte haben ein sehr affirmatives Verhältnis zu dem Konzept. Der Begriff wird von ihnen selbstverständlich verwendet[88], das Phänomen gilt als Eigenschaft der Evolution des Lebens (E.O. Wilson 1991: »property of the evolution of life«[89]) oder einfach als Teil unserer Realität (Conway Morris 2003: »part of our reality«[90]).[91]

Einfache Kriterien: Größe und Komplexität

Im Laufe der Diskussion im 20. Jahrhundert werden verschiedene Kriterien vorgeschlagen, nach denen ein Fortschritt in der organischen Natur diagnostiziert werden kann (vgl. Tab. 83). Das einfachste Kriterium besteht in der bloßen Zunahme der Körpergröße. Diese kann als spezielle Strategie zur Verminderung der Konkurrenz und Vermeidung von Räuberdruck gedeutet werden[92]; sie kann aber auch als notwendiger Trend verstanden werden, weil sich makroskopische Organisation biologisch nur auf der Grundlage von mikroskopischer Organisation entfalten kann.

Gleiches gilt für das Kriterium der strukturellen Komplexität, das besonders weite Anerkennung findet (Teilhard de Chardin spricht 1955 vom »großen biologischen Gesetz […,] dem Gesetz der ›zunehmenden Verflechtung‹ (Komplexifikation)«[93]): Einige spät in der Evolution erscheinende Lebensformen haben offensichtlich eine größere Komplexität als die frühesten Formen, und diese Komplexität ist nur möglich aufgrund von weniger komplexen Vorläuferstrukturen. Es besteht also eine einseitige Entwicklungsvoraussetzung der weniger komplexen für die komplexen Formen. Allerdings können auch Reduktionsformen aus ehemals komplexen Organismen entstehen. In vielen Stammeslinien gibt es Beispiele für Rückbildungen dieser Art. Besonders spektakulär sind sie bei parasitischen Krebsen (z.B. der Gattung *Sacculina*), bei denen der Körper zu einem ungegliederten Sack ohne Extremitäten und Darm und lediglich mit einem Nervenzentrum und Gonaden wird. Die Ernährung dieser Tiere erfolgt allein über hyphengeflechtartige Ausläufer im Körper des Wirts. Eine solche Komplexitätsreduktion ist aber offenbar doch eher die Ausnahme als die Regel im Verlauf der Evolution. Der Entwicklungsweg der meisten Abstammungslinien von Organismen führte also zu zunehmend komplexeren Formen.

1. Abstammung
A ist fortschrittlicher als *B*, wenn *A* von *B* abstammt.

2. Zunehmende Veränderung
A ist fortschrittlicher als *B*, wenn *A* sich von dem gemeinsamen Vorfahren *C* stärker als *B* unterscheidet.

3. Größenzunahme
A ist fortschrittlicher als *B*, wenn *A* größer ist als *B* (und damit auch ein längeres individuelles Leben hat).

4. Komplexitätszunahme
A ist fortschrittlicher als *B*, wenn *A* in Bau und Verhalten komplexer als *B* ist.

5. Verbesserung der mentalen Fähigkeiten
A ist fortschrittlicher als *B*, wenn *A* bessere mentale Fähigkeiten als *B* hat.

6. Verbesserung der Anpassung
A ist fortschrittlicher als *B*, wenn *A* besser angepasst als *B* ist, d.h. wenn *A* unter ähnlichen Bedingungen ein längeres Leben hat und mehr Nachkommen hinterlässt als *B*.

7. Größere Anpassungsfähigkeit (Homöostase)
A ist fortschrittlicher als *B*, wenn *A* sich an mehr Situationen anpassen kann als *B* (aufgrund größerer Homöostasefähigkeit).

Tab. 84. Sieben Arten des Fortschritts (in Anlehnung an Dawkins, R. (1992). Progress. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 263-272: 263f.).

Definitionen des biologischen Fortschritts über das Kriterium der Komplexitätszunahme sind seit Beginn des 20. Jahrhunderts verbreitet. L. Plate definiert z.B. 1928: »Biologische Vervollkommnung besteht in harmonischer Zunahme der Zahl, der Komplikation und der Leistungsfähigkeit der Anpassungen«.[94] In der zweiten Jahrhunderthälfte werden verschiedene Versuche zur objektiven Messung des Fortschritts über das Maß der Komplexität unternommen.[95] D.W.

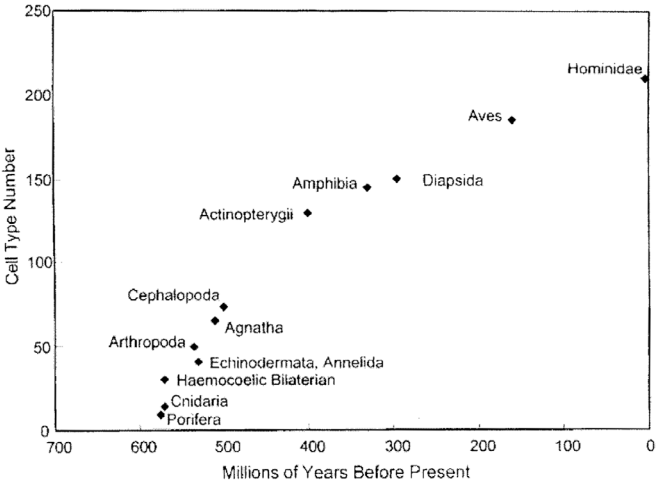


Abb. 149. Zusammenhang zwischen der Anzahl der Zelltypen bei Organismen verschiedener Tiergruppen und dem phylogenetischen Alter dieser Gruppen. Gruppen von Organismen, die eine große Anzahl von Zelltypen aufweisen, sind stammesgeschichtlich jung; allerdings bestehen die Gruppen von Organismen mit einfachem Bau bis in die Gegenwart. Die stammesgeschichtliche Entwicklung ist also in vielen Fällen nicht auf eine Zunahme der Komplexität (Typen von Zellen) gerichtet. Die obere Grenze der Komplexität hat aber andererseits stetig von den ersten Metazoen bis in die Gegenwart zugenommen (mit einer Rate von einem Zelltyp in drei Millionen Jahren; ohne Unterscheidung von Nervenzelltypen) (aus Valentine, J.W., Collins, A.G. & Meyer, C.P. (1994). Morphological complexity increase in metazoans. Paleobiol. 20, 131-142: 134).

McShea schlägt 1991 vor, die Komplexität über die Anzahl der Teile in einem Bauplan und den Grad ihrer Differenzierung zu bestimmen.[96] Später erweitert McShea seinen Vorschlag und gibt vier Kriterien der Komplexität als Maßstab der Höherentwicklung an: (1) die Anzahl verschiedener physischer Teile in einem Organismus (Gene, Zellen, Gewebe, Organe), (2) die Anzahl verschiedener Interaktionen zwischen diesen Teilen, (3) die Anzahl der kausalen Ebenen, die unterschieden werden können, und (4) die Anzahl der Teile und Interaktionen, die an einem Ort und in einem bestimmten Zeitraum vorhanden sind bzw. zusammen wirken.[97] Nach jedem der vier Kriterien erfolgte im Laufe der Evolution eine Zunahme der Komplexität der Organismen. Nicht immer ist aber ein Organismus, der in einer Hinsicht komplexer als ein anderer ist, auch in allen anderen Hinsichten komplexer. Und die Komplexität nimmt nicht in den verschiedenen Hinsichten gleichmäßig zu. Der Mensch verfügt wie die anderen Wirbeltiere beispielsweise über deutlich mehr Zelltypen als eine Fliege (z.B. *Drosophila*) oder höhere Pflanze (*Arabidopsis*). In Bezug auf die Anzahl der Gene unterscheidet sich seine Komplexität der (geschätzten) 30.000 Gene auch noch signifikant von den 13.600 Genen der Fliege, aber nicht mehr wesentlich gegenüber den 24.000 Genen der Pflanze.[98]

Besonders verbreitet ist es daher, nicht die Anzahl der Gene, sondern der Zelltypen eines Organismus als Maß der Komplexität zu verwenden. Dabei zeigt sich eine Korrelation zwischen dem geologischen Alter eines Typs und der Anzahl der verschiedenen Zellen seiner Organismen (vgl. Abb. 149): In den letzten 600 Millionen Jahren erhöhte sich die Zahl der Zelltypen von einigen wenigen bei den einfachsten Mehrzellern (den Mesozoen und Schwämmen) bis zu etwa 200 bei den hochdifferenzierten Säugetieren (z.B. dem Menschen). Besonders steil war der Anstieg in der Zahl der Zelltypen dabei in den 200 Millionen Jahren bis zum Auftreten der ersten Wirbeltiere (vor etwa 400 Millionen Jahren), die bereits etwa 150 verschiedene Zelltypen aufwiesen.[99]

Die Zunahme der Komplexität der Organismen im Laufe der Evolution wird vielfach als Konsequenz des Selektionsmechanismus gedeutet: Den komplexer gestalteten Organismen wird ein komparativer Vorteil im Wettbewerb der Formen zugeschrieben, weil mit der Komplexität eine morphologische und physiologische Effizienz verbunden wird, insofern sie eine Arbeitsteilung zwischen verschiedenen Körperteilen ermöglicht. Allerdings ist eine Zunahme der Komplexität nicht in allen Situationen mit einer Steigerung der Fitness verbunden.[100] Dies kann ein Grund dafür sein, dass ein in einer Abstammungslinie phylogenetisch später erscheinender Organismus nicht immer komplexer gebaut ist als ein phylogenetisch jüngerer.

Weitere Probleme dieses Kriteriums können sich aus den widersprüchlichen Ergebnissen seiner konkreten Anwendung ergeben: Organismen weisen eine Vielzahl von Merkmalen auf, und ein in Bezug auf ein Merkmal komplexer gebauter Organismus muss nicht auch in Bezug auf andere Merkmale komplexer als andere Organismen sein. Problematisch ist darüberhinaus die Anwendung des Fortschrittsbegriffs auf ganze Taxa: Dass die Organismen einer Art fortschrittlicher als die Organismen einer anderen Art sind, heißt nicht, dass die Organismen aller Arten

des umfassenden Taxons der ersten Art fortschrittlicher sind als die Organismen des umfassenden Taxons der anderen Art (aus der Fortschrittlichkeit des Menschen gegenüber einem Wiesel folgt beispielsweise nicht, dass alle Primaten fortschrittlicher als Raubtiere sind). Dies zu behaupten, hieße anzunehmen, die Evolutionsraten seien in einzelnen Taxa höher als in anderen.[101]

Das Kriterium der Komplexität als Maß des Fortschritts ist daher umstritten. R. Dawkins hält es 1997 für insofern anthropozentrisch, als es der Mensch ist, der nach diesem Kriterium am Ende der Entwicklung steht.[102] Darüber hinaus wird der Gedanke, dass die Evolution überhaupt mit einem Fortschritt verbunden ist, auch in der Gegenwart als Ausdruck einer politischen Ideologie gesehen.[103] Viele Evolutionsschritte sind mit dem Gewinn bestimmter Fähigkeiten und gleichzeitig dem Verlust anderer verbunden. Dawkins empfiehlt 1992 den Evolutionsbiologen daher, auf die Rede von ›höher‹ und ›niedriger‹ gänzlich zu verzichten (»I recommend that evolutionary writers should no longer, under any circumstances, use the adjectives ›hicher‹ and ›lower‹«).[104]

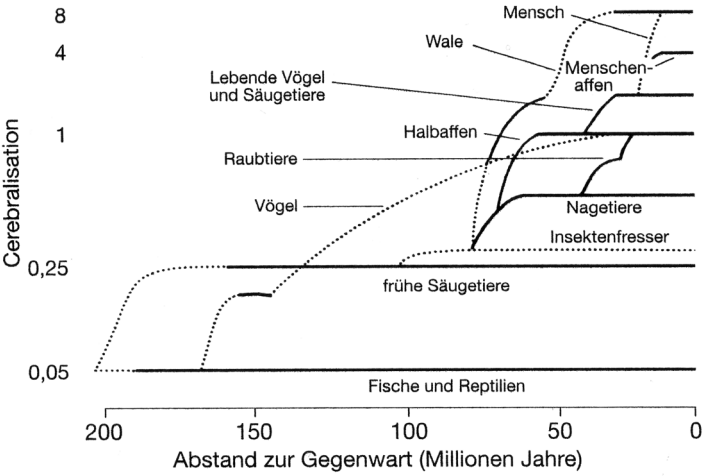


Abb. 150. Zunahme der »Zerebralisation« in der Evolution des Lebens. Die Zerebralisation wird über einen Index gemessen, der aus dem Verhältnis des Gehirngewichts zum Körpergewicht gebildet wird (vgl. Jerison, H. (1973). Evolution of the Brain and Intelligence: 3). Die relative Größe des Gehirns erfährt eine sukzessive Zunahme in der Evolution, so dass Organismen mit relativ großen Gehirnen erst spät in der Geschichte des Lebens auftreten (aus Leakey, R. & Lewin, R. (1995). The Sixth Extinction (dt.: Die sechste Auslöschung, Frankfurt/M. 1996): 118).

Am entschiedensten stellt sich am Ende des 20. Jahrhunderts S.J. Gould gegen die Behauptung eines Fortschritts in der Evolution.[105] Er sieht die Zunahme der Komplexität in der Geschichte des Lebens nicht als ein definierendes Merkmal der Evolution, sondern als eine zufällige Folge eines Prozesses, der in der komparativen Fitnesssteigerung seinen Mechanismus hat. Das fraglose Auftreten von komplexen Formen im Laufe der Evolution, die zu Beginn nicht existierten, erklärt Gould allein als das Ergebnis einer Zunahme der Varianz in den organischen Formen: Zumindest zu Beginn der Evolution des Lebens war die Richtung der Höherentwicklung im Sinne der Komplexitätszunahme nicht eine Tendenz, die auf besondere Kräfte zurückgeführt werden müsste, sondern eine einfache Konsequenz der Tatsache, dass jede Form der Veränderung eine Höherentwicklung implizieren musste – selbst wenn dies keinen Vorteil bringen würde –, weil die einfachen Formen am Anfang standen.[106] Die Komplexitätssteigerung ergibt sich also bereits als Ergebnis einer passiven Diffusion ausgehend von einem Anfangszustand mit Formen von minimaler Komplexität. Dass die Richtung der Evolution durch Selektion nicht durch eine allgemeine Tendenz zur Höherentwicklung gekennzeichnet werden kann, wird nach Gould bereits an der weiter bestehenden Existenz sehr einfacher Lebensformen wie der Bakterien (und Viren) deutlich. Aufgrund dieser Überlegungen fordert Gould die Ersetzung des Konzepts des Fortschritts durch den Begriff der *gerichteten Veränderung* (»directional change«).[107]

Gould weist auch darauf hin, dass die Zunahme der Diversität kein Kennzeichen der organischen Evolution auf der Erde sein muss. Zwar hat die Diversität in den anfänglichen Phasen der Evolution zugenommen, im Hinblick auf die Diversität von Bauplantypen (»Disparität«; ↑Diversität) kann es aber im Laufe der Phylogenese auch wieder zu einer Abnahme gekommen sein. Gould führt das Beispiel der Burgess-Fauna aus dem Präkambrium an, die viele Formen aufweist, die sich keiner der bekannten Tierstämme zuordnen lassen. Die Dominanz einzelner, besonders erfolgreicher Typen könnte die anderen Typen verdrängt haben. Nach Ansicht Goulds ist es weitgehend eine Frage der *Kontingenz* (»contingency«), d.h. des historischen Zufalls, welche Formen sich in der Geschichte des Lebens durchgesetzt haben.[108] Würde die Evolution auf der Erde noch

1. Umhüllung
Räumliche Abgrenzung des Organismus von der Umwelt durch eine Schale, Haut oder Membran

2. Homöostase
Fähigkeit zur Kompensation von Umweltschwankungen durch physiologische Prozesse

3. Internalisierung
Verlagerung von wichtigen Körperteilen in das Körperinnere

4. Größenzunahme
Verminderung der relativen Körperoberfläche mit direktem Kontakt zur Umwelt durch Verkleinerung des Verhältnisses von Oberfläche zum Volumen des Körpers

5. Physiologische Plastizität
Anpassung physiologischer Prozesse an wechselnde Umweltbedingungen

6. Verhaltensflexibilität
Erweiterung des Verhaltensrepertoires

Tab. 85. Komponenten der biologischen Autonomie von Individuen als ein Maß des evolutionären Fortschritts. Die Autonomie wird als funktionale Abgrenzung eines Organismus von der Umwelt und Fähigkeit zur Kontrolle des Umwelteinflusses auf seine internen Prozesse konzipiert (nach Rosslenbroich, B. (2006). The notion of progress in evolutionary biology – the unresolved problem and an empirical suggestion. Biol. Philos. 21, 41-70: 61f.)

einmal ablaufen (»replaying life's tape«[109]), könnte sie einen ganz anderen Verlauf nehmen, weil kleine Zufälle langfristig einschneidende Veränderungen nach sich ziehen könnten (z.B. das Aussterben einer kleinen Gruppe von Wirbeltiervorläufern aufgrund der Austrocknung ihres Lebensraums). Weder für die Entstehung noch für das Aussterben von Organismen mit neuen Bauplänen ist nach Gould die Selektion entscheidend, sondern dies seien jeweils historische Zufälle. Im Hinblick auf die Kontingenz kann unterschieden werden zwischen der Kontingenz in der Entstehung bestimmter Taxa (z.B. der Wirbeltiere) und der Kontingenz in der Entstehung bestimmer Anpassungskomplexe (z.B. das Fliegen mittels Flügel oder Sehen mittels Augen). Die Annahme der Kontingenz des Evolutionsverlaufs widerspricht nicht der Synthetischen Theorie der Evolution, da auch sie mit dem Faktor der Mutation ein entscheidendes Zufallselement enthält.[110]

Die langfristig wirksamen Kontingenzen der Evolutionsgeschichte des Lebens könnten als ***konservierter Zufall*** bezeichnet werden. In die Biologie führt O. zur Strassen diesen Ausdruck 1915 ein, und zwar im Kontext einer Diskussion der organischen Zweckmäßigkeit. Er ist dabei der Auffassung, der Zufall sei »die einzige Geschehensform, die überhaupt Zweckmäßiges de novo entstehen läßt«, mit anderen Worten: »Jede unmittelbar-zweckmäßige Leistung ist konservierter Zufall: der Mechanismus, der ihr zugrunde liegt, ist seinerzeit zufällig in die Welt getreten«.[111] Der Begriff wird in der Biologie vereinzelt rezipiert und insbesondere auf evolutionäre Entwicklungen bezogen (Steiner 1936: »von der Seite, welche das organische Reich aus dem Zufall entstehen läßt, wird […] der Erbstock zum konservierten Zufall«[112]). Zur Strassens Begriffsbildung ist möglicherweise angelehnt an den Titel ›Hasard en conserve‹, den M. Duchamp 1913-14 einem Kunstwerk gibt (»Trois stoppages-étalon«): Aus einem Meter Höhe auf Papier fallen gelassene Nähfäden ergaben ein Zufallsmuster, das anschließend durch Lasurtropfen fixiert wurde.[113] In der englischsprachigen Biologie wird eine Erklärung der Universalität des genetischen Codes *Theorie des eingefrorenen Zufalls* (»Frozen Accident Theory«) genannt – die Theore geht ebenso wie ihre Bezeichnung auf F. Crick (1968) zurück.[114]

Fortschritt als Informationsgewinn

Ein anderes Kriterium des Fortschritts bezieht sich auf die Zunahme der genetischen Information, die in einem Organismus gespeichert wird (»the increase in the amount of genetic information stored in the organism«[115]). Nach dem von T. Cavalier-Smith 1978 so genannten *C-Wert-Paradoxon* (C-value paradox«[116]) korreliert der DNA-Gehalt bei Organismen verschiedener Gruppen dagegen nur wenig mit der morphologischen Komplexität (vgl. Abb. 151).[117]

Aussichtsreicher als die genetische Informationsübermittlung ist es daher, den Fortschritt an Formen der außergenetischen Informationsverarbeitung und -weitergabe festzumachen. Aus einer Warte, die letztlich die Evolution des Menschen im Blick hat, hält E. Mayr die Ermöglichung der Informationsweitergabe auf einem nicht-genetischen Weg für eine entscheidende evolutionäre Neuerung. Von den Mitteln, die dies ermöglichen, meint er daher, sie wiesen als Kriterien des Fortschritts einen erheblichen objektiven Wert auf (»considerable amount of objective validity«).[118] Es sind zwei Mittel, die Mayr in diesem Zusammenhang anführt: die Brutpflege und das Nervensystem. In ihrem Zusammenspiel ermöglichen sie die Weitergabe und Aufbewahrung von individuell erworbenen Informationen. Der Grad der Ausbildung von Systemen zur Brutpflege und Informationsspeicherung gilt damit als ein Maß für den Entwicklungsstand eines Organismus. (Das Ausmaß der Pflege der

Nachkommen wird schon von Aristoteles als ein Maß der Intelligenz von Tieren vorgeschlagen.[119])

Autonomie des Organismus als Fortschrittskriterium

Ein in den Diskussionen des 20. Jahrhunderts immer wiederkehrendes Kriterium des Fortschritts ist das Ausmaß der Fähigkeit eines Organismus, sich von der Umwelt zu emanzipieren, also eine größere Unabhängigkeit gegenüber Schwankungen der Umweltbedingungen zu erlangen. Eine in gewisser Weise höchste Form der Autonomie weisen allerdings bereits die einfachsten Lebensformen auf: Mit der Resistenzfähigkeit der Sporen mancher Bakterien, die unter Umständen Hunderte von Millionen Jahre überstehen können, kommt doch kein höherer Organismus mit.[120] Im Gegensatz zu der passiven Widerstandsfähigkeit der Bakteriensporen kann die besondere Form der Autonomie, die im Laufe der Evolution zugenommen hat, als eine aktive Kompensations- oder Regulationsfähigkeit charakterisiert werden. G. Sommerhoff sieht 1950 in dieser aktiven Kontrollfähigkeit das zentrale Kriterium des evolutionären Fortschritts: »What, in fact, distinguishes the higher organisms from lower forms is their increased power to maintain their existence, and safeguard their future, in face of contingent and often adverse environmental fluctuations by means of adaptive, regulative, coordinated, and integrated activities«.[121]

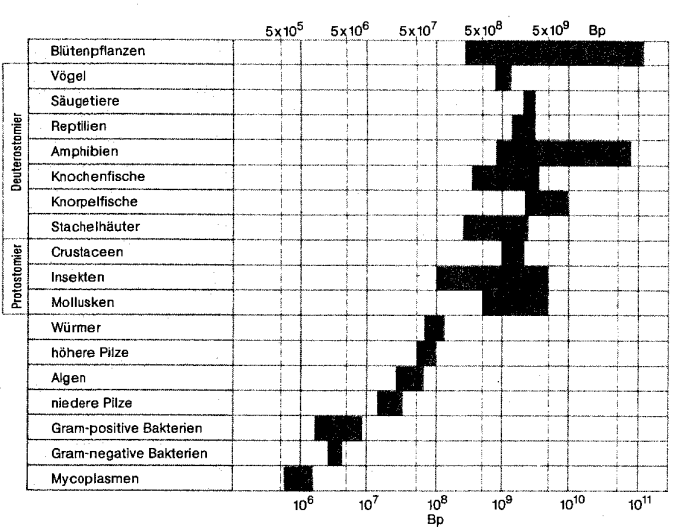


Abb. 151. Größe des Genoms (Bp: Basenpaare des haploiden Genoms) bei verschiedenen taxonomischen Gruppen von Organismen. Organismen von Gruppen, die später in der Stammesgeschichte erscheinen (oben), haben tendenziell ein größeres Genom. Der Schwankungsbereich ist in einigen Gruppen allerdings sehr groß, so dass weniger komplexer gebaute Organismen in einigen Fällen ein größeres Genom aufweisen als komplex gebaute (C-Wert-Paradox). Hinsichtlich des minimalen Genoms der Organismen einer Gruppe (linker Rand der Balken) besteht allerdings eine gute Korrelation mit ihrer morphologischen Komplexität (aus Lewin, B. (1983/88). Genes (dt. Gene, Weinheim 1988: 347).

Dass sich die Entwicklunag zu »höheren Organismen« allgemein als eine Emanzipation von schwankenden Umweltbedingungen charakterisieren lässt, streicht H. Jordan bereits 1908 heraus: Durch die Regulation ihres inneren Milieus (z.B. der Temperatur bei den homoiothermen Tieren) werden sie unabhängig von Variationen der Umwelt.[122] Der Fortschritt im Laufe der Evolution lässt sich damit charakterisieren als eine »fortschreitende Emanzipation des Organismus von äußeren Bindungen«; knapp wird das Ergebnis auch als »erhöhte Selbständigkeit« und »Individualisierung« auf den Begriff gebracht.[123] K. Beurlen spricht 1937 von der »erweiterten Autonomie der Eigengestaltung, d.h. einer Stärkung des autonomen organischen Strukturprinzips«.[124] Eine »Zunahme der Selbstständigkeit des werdenden Thiers« konstatiert bereits K.E. von Baer 1828 als »wesentlichstes Resultat der Entwickelung« des Individuums.[125]

Unter ›Autonomie‹ wird in diesem Zusammenhang die Etablierung und Erhaltung der funktionalen Identität eines Organismus verstanden. Die Umweltunabhängigkeit dieser Autonomie kann nur eine relative sein, weil ein Organismus zu seiner Erhaltung auf die Umwelt angewiesen ist. Näher bestimmt werden kann die organische Autonomie als eine zunehmende Kontrolle des Organismus über den Einfluss der Umwelt auf seine internen Prozesse aufgrund verschiedener Mechanismen (vgl. Tab. 85).[126]

Die Konzipierung des Fortschritts als Steigerung der relativen individuellen Autonomie steht allerdings in einem gewissen Spannungsverhältnis zu den »großen Transitionen« in der Evolution des Lebens: Diese Transitionen bestehen häufig gerade in der Aufgabe der Autonomie eines einzelnen Organismus und beinhalten seine Integration in ein größeres organisiertes System, z.B. in der Entstehung der Sexualität, dem Übergang von der Einzelligkeit zur Mehrzelligkeit und vom vereinzelten zum sozialen Leben. Diese Übergänge selbst wiederum können aber im Sinne der Entstehung größerer Autonomie in

1. Umhüllende Membran
Einschluss von sich replizierenden Molekülpopulationen in einen gegen die Umwelt isolierten Raum

2. Genkopplung
Kopplung von zuvor unabhängig voneinander sich vermehrenden Einheiten (Replikatoren) zu physisch verbundenen Einheiten (Chromosomen)

3. Genetischer Code
Gliederung des Systems in Komponenten, die die Informationsspeicherung und -weitergabe übernehmen (Genotyp: DNA), und andere, die den Körper in seiner Morphologie und Physiologie aufbauen (Phänotyp: Protein); verbunden damit die Ausbildung fester Übersetzungsregeln zwischen den beiden Stoffklassen

4. Zellkompartimentierung
Ausbildung eines Körpers mit abgegrenzten inneren Räumen (Kompartimenten), in denen spezifische Prozesse ablaufen (echte Zellen der Eukaryoten)

5. Sexualität
Rekombination von genetischem Material durch Austausch mit Teilen, die von anderen Systemen stammen

6. Mehrzelligkeit
Zusammenschluss von Zellen zu funktional differenzierten Gefügen, die zusammen einen mehrzelligen Organismus bilden

7. Kolonien
Zusammenschluss von solitären Individuen zu Kolonien, in denen einige Individuen zu sterilen Kasten gehören, sich also nicht mehr fortpflanzen

8. Kultur
Sozial bedingter Verzicht auf direkte eigene Fortpflanzung

Tab. 86. Acht große Transitionen im Laufe der Evolution des Lebens auf der Erde. Viele Übergänge sind dadurch ausgezeichnet, dass eine Einheit, die sich vor dem Übergang selbständig fortpflanzen konnte, dazu nach dem Übergang nur noch als Teil eines umfassenden Ganzen in der Lage ist (nach Maynard-Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). The Major Transitions in Evolution, dt. 1996: 5).

den übergeordneten Systemen im Vergleich zu ihren kleineren Vorgängersystemen erklärt werden: Mehrzellige Organismen weisen in der Regel eine bessere Fähigkeit zur Kompensation von Umweltschwankungen auf als einzellige.

»Innovation« und »Transition« statt Fortschritt

Statt von einem globalen ›Fortschritt‹ zu sprechen, wird in der jüngeren Debatte die Veränderung im Laufe der Entwicklung des Lebens meist über das Auftreten von *Innovationen* oder *Transitionen* beschrieben. Als ***Schlüsselinnovation*** (»key innovation«[127]) wird seit den 1940er Jahren eine morphologische oder physiologische Veränderung bezeichnet, die eine Besetzung einer ganz neuen ökologischen Nische ermöglicht. Schlüsselinnovationen stehen damit an der Basis der Entstehung neuer Taxa (»key adjustments in the morphological and physiological mechanism which are essential to the origin of new major groups«[128]). Weil das Entstehen einer Schlüsselinnovation vielfach die Besetzung neuer ökologischer Nischen einschließt, sind sie mit einer adaptiven Radiation verbunden und können als Präadaptationen (↑Anpassung) beschrieben werden. Als Schlüsselinnovationen kann z.B. die Bildung von Extremitäten zur Fortbewegung auf dem Land durch die frühen Wirbeltiere oder die Umwandlung von Beinen in Flügel bei den Vögeln gewertet werden.

Selbst im Rahmen dieses Bildes der zufallsgetriebenen Komplexitätssteigerung im Laufe der Evolution – das stets begleitet ist von einer lokalen Komplexitätsminderung – lassen sich aber doch einschneidende große Wandlungen (»major changes«[129]) oder ***große Transitionen*** (»major transitions«) identifizieren, die jeweils zur Entstehung höherer Komplexitäts- und Integrationsniveaus geführt haben. Der seit den 1960er Jahren gebrauchte Ausdruck ›große Transitionen‹ steht anfangs im Kontext des Wandels im Bauplan als Folge des Wechsels des Lebensraums in der Evolution (v.a. der Wirbeltiere) (Olson 1965: »Each of the major transitions from water to land, from land to water, or into the air, was accompanied by basic reorganizations of the form and functions of the body«[130]; »Major transitions take place at times and places when and where physiologies and functions of particular organisms are appropriate for survival and reproduction in the available environments«[131]). Seit Mitte der 1990er Jahre beziehen J. Maynard Smith und E. Szathmáry die Formulierung auf evolutionäre Einschnitte, die in der Bildung jeweils komplexerer Organisationsformen von Lebewesen bestehen. Sie unterscheiden insgesamt acht dieser Transitionen (vgl. Tab. 86). Die Transiationsschritte bauen dabei zwar aufeinander auf, sie müssen aber nicht notwendig immer in einer Richtung durchlaufen werden: Aus einer Linie vielzelliger Organismen kann sich z.B. sekundär wieder eine Gruppe von Einzellern bilden.

Anhaltende Ambivalenz im Fortschrittsbegriff

Die gegenwärtig herrschende Auffassung zum biologischen Fortschrittsbegriff weist eine gewisse Ambivalenz auf: Jeder einzelne Evolutionsschritt wird zwar als Fortschritt konzipiert, insofern er auf Selektion beruht und damit eine Anpassung bewirkt, d.h.

den erfolgreichen Organismen einen komparativen Vorteil verschafft – die Abfolge der Organismen in der Evolution insgesamt wird dagegen nicht als Fortschritt gedeutet, weil es keinen übergreifenden Maßstab gibt, an dem bemessen werden könnte, was als Fortschritt zu werten ist (»Paradoxon des Fortschritts«; ↑Fortpflanzung: Tab. 80). Es besteht also eine Inkongruenz zwischen der Beschreibung der Ebene der Mikroevolution, auf der Fortschrittsvorstellungen verbreitet sind, und der Ebene der Makroevolution, auf der der Fortschrittsgedanke meist abgelehnt wird.[132] Oder, wie es R. Young 1971 darstellt, die Schwierigkeit der Beschreibung von Veränderungen im Rahmen von Selektionstheorien besteht darin, eine *Gerichtetheit ohne Fortschritt* (»directionality without progression«) zu konzipieren.[133] In einer mathematischen Analogie ließe sich formulieren: Es wird ein differenzieller, aber kein integraler Fortschritt angenommen.[134]

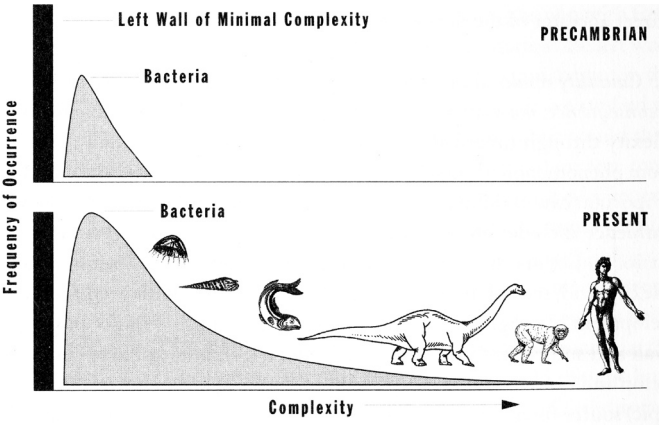


Abb. 152. Häufigkeitsverteilung des Komplexitätsgrades von Lebewesen in einer frühen und späten Phase der Evolution des Lebens auf der Erde. In beiden Phasen sind Lebewesen mit geringer Komplexität (Bakterien) am häufigsten. Eine Verschiebung des Maximums zu Formen mit geringerer Komplexität ist nicht möglich, weil Organismen für ihre Lebensfähigkeit einer minimalen Komplexität bedürfen. Gould argumentiert daher, dass die Entstehung von komplexeren Formen im Laufe der Evolution nicht Ausdruck eines Prinzips zur Höherentwicklung ist, sondern lediglich ein statistischer Nebeneffekt, weil eine Verschiebung der Komplexitätsverteilung allein in Richtung höherer Komplexität möglich war (aufgrund der Begrenzung an der »linken Wand« der Verteilung): »The vaunted progress of life is really random motion away from simple beginnings, not directed impetus toward inherently advantageous complexity« (173) (aus Gould, S.J. (1996). Full House. The Spread of Excellence from Plato to Darwin: 171).

Der moderne Verzicht auf die Feststellung eines integralen Fortschritts in der Evolution gewinnt sein Profil in erster Linie aus der Abhebung gegenüber der anhaltenden Konzipierung eines sozialen und kulturellen Fortschritts. Die Rede vom biologischen Fortschritt gilt als problematisch, weil der Begriff in anderen Kontexten stark wertebeladen ist. Außerdem widerspricht die Vielfalt der gegenwärtigen Lebensformen, die alle eine gleich lange Evolutionsvergangenheit hinter sich haben, – von den einfachsten Bakterien zu den komplexesten Wirbeltieren – der Annahme, es ließe sich ein durchgehendes Erfolgsrezept zum Erreichen der biologischen Zwecke finden. Die biologische Evolution liefert offensichtlich eine unerschöpfliche Quelle der Innovation der Mittel für die immer gleichen Ziele der Überlebens- und Fortpflanzungssicherung.[135] Eine Innovation nicht nur der Mittel, sondenr auch der Ziele, die eine Dynamik des Fortschritts in anderer Hinsicht ermöglicht, hat in der Evolution nur innerhalb einer Art stattgefunden: des Menschen (↑Kultur).

Der wesentliche Grund für das Fehlen eines integralen Fortschritts in der Evolution des Lebens kann in der Umweltabhängigkeit der Fitness von Selektionseinheiten gesehen werden (↑Anpassung/Fitness). Weil sich die selektiv relevante Umwelt ständig ändert (nicht zuletzt aufgrund der andauernden Veränderung der Selektionseinheiten selbst), lässt sich kein konsistentes, übergreifendes Kriterium der Fitness bestimmen. Im einfachsten Fall ist es bereits die Frequenzabhängigkeit des Fitnessbeitrags eines Merkmals, die diesen nicht kontextfrei bestimmen lässt: Der Fitnesseffekt eines Merkmals hängt häufig davon ab, wie oft es in einer Population vorhanden ist.[136] Obwohl die Natürliche Selektion ein Mechanismus ist, der auf komparative Verbesserung von Merkmalen gerichtet ist, gibt es dennoch kein einziges Merkmal, das in der Evolution durchgehend verbessert wird und an dem sich die Höhe des Evolutionsstandes ablesen ließe. Auch in einer deterministischen Welt wäre dies nicht anders; der entscheidende Faktor, der einem linearen Fortschritt in der Evolution im Wege steht, liegt also nicht in der Drift (↑Evolution), sondern im Mechanismus der Selektion selbst.

Orthogenese

Ende des 19. Jahrhunderts bezweifeln viele Biologen, dass es ohne die Annahme eines zusätzlichen richtenden Prinzips allein aufgrund des Mechanismus der

Selektion zur Entstehung der hochdifferenzierten Lebewesen im Laufe der Evolution gekommen ist. Daher werden vielfach zusätzliche Faktoren angenommen, die eine Ausrichtung der phylogenetischen Entwicklung des Lebens auf der Erde auf das Ziel der Höherentwicklung bewirken sollen. Eine dieser Theorien formuliert W. Haacke 1893 und bezeichnet sie als ›Orthogenesis‹.[137] (Der Ausdruck erscheint bereits 1863 in Bezug auf die Individualentwicklung eines Organismus; allerdings ohne sich in dieser Bedeutung zu etablieren.[138])

1896 greift T. Eimer Haackes Neologismus für eine solche »bestimmt gerichtete Entwicklung« auf und verknüpft ihn mit lamarckistischen Gedanken.[139] Die »bestimmt gerichtete Entwicklung (Orthogenesis)« ist für Eimer die »hauptsächlichste Ursache der Transmutation« der Arten[140] und der eigentlich innovative Faktor der Evolution, denn die Selektion könne nicht »die erste Entstehung neuer Eigenschaften«, sondern nur »die Steigerung und das Herrschendwerden dieser Eigenschaften« erklären; als ein »rein bezüglicher Begriff« könne der »Nutzen« »unmöglich das Grundprinzip der Gestaltung der organischen Welt« sein.[141] Die Ursachen der »bestimmt gerichteten Entwicklung« sieht Eimer »in der Wirkung äußerer Einflüsse – Klima, Nahrung – auf die gegebene Konstitution des Organismus« (↑Lamarckismus).[142] Von Nägelis »Vervollkommnungsprinzip« (s.u.) grenzt sich Eimer aber deutlich ab; er hält dieses für theoretisch unbegründet und geht vielmehr von einer im Hinblick auf den Nutzen ungerichteten Entwicklung unter dem Einfluss äußerer Faktoren aus: »Die Entwickelungsrichtungen haben mit dem Nutzen gar nichts zu thun, sie erzeugen Gestaltungen ohne jede Beziehung zu demselben«; die meisten der entstandenen Eigenschaften würden überhaupt »niemals in den Bereich des Nutzens fallen«.[143] Eimers Lehre der Orthogenesis stellt also eher eine Theorie zur Erklärung der Vielfalt der Formen als der evolutionären Richtung im Sinne einer Höherentwicklung dar.

In der wörtlichen Bedeutung, also verbunden mit der Annahme von richtenden Faktoren in der Evolution, sind orthogenetische Theorien so alt wie die Evolutionsvorstellungen selbst oder sogar älter. Denn auch ohne eine generationenübergreifende Transformation der Organismen, also eine natürliche Evolution, zu postulieren, wird eine sukzessive *Höherentwicklung* der nacheinander auf der Erde erscheinenden Organismen auf die Perfektionierung der Ideen des schöpferischen Gottes zurückgeführt (z.B. im Schöpfungsbericht der Bibel). Mit der überzeugenden Evidenz von Fossilien für eine allmähliche Höherentwicklung des Lebens auf der Erde sind orthogenetische Theorien in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts weit verbreitet. Sie finden sich u.a. bei E. Darwin, J.-B. de Lamarck, L. Agassiz und anderen führenden Paläontologen der Zeit.[144]

Aber gerade auch nach der Etablierung von Darwins Selektionstheorie werden orthogenetische Ansichten vertreten, besonders ausgearbeitet von dem Botaniker C. Nägeli. Dem »Nützlichkeitsprincip«, das er in Darwins Selektionstheorie verkörpert sieht, stellt Nägeli 1865 ein ***Vervollkommnungsprinzip*** zur Seite, das für die Erklärung der morphologischen Umgestaltungen in Ansatz zu bringen sei.[145] (Ein Vorgänger dieses Ausdrucks ist das Wort *Vervollkommnungstrieb*[146]; ›Vervollkommnungsprinzip‹ benutzt Schultz-Schultzenstein 1846 in Bezug auf die individuelle Entwicklung eines Organismus[147].) Analog zu der Individualentwicklung der Organismen ist für Nägeli auch die Stammesgeschichte als Entwicklung hin zu einem reifen Endstadium zu verstehen. Er nimmt dafür eine den Organismen immanente Kraft an; gegenüber dieser Kraft schreibt Nägeli der Selektion eine nur sekundäre Bedeutung für die Veränderung des Lebens zu. Im Zusammenhang mit seiner Theorie der Vervollkommnung der Lebensformen in der Evolution steht bei Nägeli auch sein Festhalten an einer vielfach in der Erdgeschichte erfolgenden ↑Urzeugung des Lebens. Er argumentiert, eine fortgesetzte Urzeugung müsse bis in die Gegenwart angenommen werden, denn sonst könne nicht erklärt werden – unter der Voraussetzung eines jedem Organismus innewohnenen Vervollkommnungstriebs –, warum komplexe Formen gleichzeitig neben sehr einfachen bestehen. Der Grad der Komplexität eines Organismus gibt nach dieser Theorie also Auskunft über das Alter des ersten über Urzeugung entstandenen Vorfahren dieses Organismus, und die Theorie impliziert insgesamt einen polyphyletischen Ursprung des Lebens (↑Lamarckismus: Abb. 266).[148]

Erklärbar ist mittels der orthogenetischen Ansätze die Annahme, dass im Laufe der Evolution nicht nur für einen Organismus nützliche, sondern auch schädliche Merkmale entstanden sind – nämlich als Ausdruck einer ins Extrem getriebenen Entwicklungstendenz, wie etwa die großen Geweihe des ausgestorbenen Riesenelchs, also solche Merkmale, die auch als »Luxusbildungen« beschrieben werden (↑Selbstdarstellung).[149]

Im frühen 20. Jahrhundert werden in verschiedenen Ansätzen eine ganze Reihe von Prinzipien postuliert, die zur Erklärung makroevolutionärer Tendenden herangezogen werden und z.T. rein deskriptiven Charakter haben[150]: 1922 von L. Berg die ***Nomogenesis***[151], 1934 von H.F. Osborn die ***Aristogenesis***[152] und

1947 von B. Rensch die ***Anagenese*** (im Unterschied zur Entwicklung mit Stammverzweigung, der *Kladogenese*[153]; ↑Systematik – das Wort ›Anagenese‹ wird vorher auf die Leistung des Aufbaus von körpereigenen Stoffen bezogen, etwa im Sinne von ›Anabolismus‹ im Gegensatz zu ›Katabolismus‹[154]). J. Huxley fügt der Unterscheidung von Anagenese und Kladogene 1957 als dritte Form eines evolutionären Prozesses die ***Stasigenese*** (»stasigenesis«) hinzu, d.h. eine stabilisierende Evolution, die zu einem Erhalt von Typen und Organisationsmustern führt.[155]

Als eine schwächere Form der Orthogenese gilt die als Gesetz gehandelte Behauptung, die Transformationen von Organismen in der Evolution seien irreversibel. Bekannt wird diese These als das *Dollosche Gesetz*, benannt nach L. Dollo, der sie seit 1893 vertritt.[156] In der Sicht von Dollo stellt eine Stammeslinie von Organismen eine organische Einheit dar, die selbst eine Lebensgeschichte mit einem definierten Ende durchläuft (↑Evolution: Tab. 68).

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts werden Theorien der Orthogenese von Organismen meist abgelehnt, v.a. weil kein plausibler Mechanismus für den angenommenen immanenten Trieb zur gerichteten Entwicklung angegeben werden kann. Außerdem zeigen detaillierte Untersuchungen des paläontologischen Befundes, dass innerhalb eines Verwandtschaftskreises sehr unterschiedliche Entwicklungsrichtungen eingeschlagen werden können, dass also durchaus nicht jedem morphologischen Typus ein vorgezeichneter determinierter Entwicklungsweg zugeordnet werden kann. Rensch führt daher als Argument gegen die Annahme einer auf zunehmende Höherentwicklung gerichteten orthogenetischen Evolution u.a. an, dass eine »richtungslose Entwicklung auch bei transspezifischer Evolution« weit verbreitet sei.[157] Die beschriebenen gerichteten Entwicklungsprozesse gelten mehr als Konstruktionen und Projektionen denn als tatsächlicher Verlauf der Evolution.[158] In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts gilt es daher als allgemein anerkannt, dass auch lang anhaltende Trends in der Entwicklung einer Sippe durch nichts anderes als das Wirken der Selektion zu erklären sind. Im modernen Sinne kann eine solche, »auf der einmal eingeschlagenen Bahn fortschreitende Wirkungsweise der Zuchtwahl« mit L. Plate als ***Orthoselektion*** bezeichnet werden.[159] Eine Verbindung von langfristigen Trends der Selektion mit der Vorstellung von Fortschritt wird von den meisten Evolutionsbiologen anerkannt, abgelehnt wird aber die Annahme eigener eine Höherentwicklung bedingender Faktoren.[160]

Nachweise

1 Aristoteles, Problemata physica 923a37; De plantis 824b38f.
2 Bacon, F. (1620). Novum organum (Darmstadt 1990): 178 (I, 84); vgl. auch Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 92 (I, 4, 13) und passim; Ritter, J. (1972). Fortschritt. Hist. Wb. Philos. 2, 1032-1059.
3 Vgl. Genesis 1, 11-26.
4 Aristoteles, Hist. anim. 588b.
5 Aristoteles, De vita et morte 468a14.
6 Aristoteles, De an. 433b32.
7 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: 21. Buch; vgl. Franz, V. (1920). Die Vervollkommnung in der lebenden Natur: 8f.
8 Thomas von Aquin (ca. 1269). Commentarius in libros de anima II et III: 2, 1, 20.
9 Vgl. Abbé Pluche (1757). Histoire du ciel, Bd. 2: 391f.
10 Vgl. Leibniz, G.W. (1714). Les principe de la nature et de la grâce, fondés en raison (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 414-438): 438.
11 Leibniz, G.W. (1697). De rerum originatione radicali (Philosophische Schriften, ed. Gerhardt, Bd. VII, 302-308): 308; vgl. Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Frankfurt/M. 1985): 309ff.
12 Young, E. (1742/47). The Complaint. Night Thoughts on Life, Death & Immortality (7. Aufl.): 292 (9. Nacht: Vers 1960f.; in früheren Auflagen nicht gefunden); vgl. Lovejoy (1936): 316; vgl. 102f.; 116-169.
13 Lenz, J.M.R. (1772). Versuch über das erste Prinzipium der Moral (Gesammelte Schriften, Bd. 4, Berlin 1909): 10.
14 Rosslenbroich, B. (2006). The notion of progress in evolutionary biology – the unresolved problem and an empirical suggestion. Biol. Philos. 21, 41-70: 42.
15 Vgl. Koselleck, R. (1975). Fortschritt. In: Brunner, O., Conze, W. & Koselleck, R. (Hg.). Geschichtliche Grundbegriffe, Bd. 2, 351-423; Rapp, F. (1992). Fortschritt. Entwicklung und Sinngehalt einer philosophischen Idee.
16 Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: 175.
17 Rosslenbroich (2006): 43.
18 Vgl. Lovejoy (1936): 292ff.
19 Addison, J. (1712). Spectator Nr. 519 (London 1966, Vol. IV, 136-139): 137.
20 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 327.
21 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 248.
22 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Neuchâtel 1781): I, 43.
23 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet (LA, Bd. I, 9, 6-10): 8; vgl. Uschmann, G. (1939). Der morphologische Vervollkommnungsbegriff bei Goethe und seine problemgeschichtlichen Zusammenhänge.
24 Meckel, J.F. (1821). System der vergleichenden Anatomie, Bd. 1: 18.

25 Comte, A. (1839). La partie dogmatique de la philosophie sociale. Cours de philosophie positive, Bd. 4: 469.
26 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 365.
27 a.a.O.: I, 134f.
28 ebd.
29 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 223f.
30 Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée, Bd. 1: 35.
31 a.a.O.: Bd. 2, 94; vgl. 118; 120; 537f.; 582.
32 Cheung, T. (2001). Cuvier et la perfection du parfait. Rev. Hist. Sci. 4, 543-553: 544.
33 Schleiden, M.J. (1842). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik: 61.
34 Redi, F. (1668). Esperienze intorno alla generazione degl'insetti (Mailand 1810): 135; vgl. engl. Experiments on the Generation of Insects (Chicago 1909): 95.
35 Agassiz, L. (1842). On the succession and development of organized beings at the surface of the terrestrial globe. Edinb. New Phil. J. 33, 388-399; vgl. Bowler, P.J. (1976). Fossils and Progress. Paleontology and the Idea of Progressive Evolution in the Nineteenth Century.
36 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 33.
37 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: II, 11.
38 Spencer, H. (1857). Progress: its law and cause (Essays, vol. I, New York 1901, 8-62): 10.
39 Bronn, H.G. (1858). Morphologische Studien über Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere: 161ff.
40 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 94.
41 Milne-Edwards, H. (1827). Organisation. In: Dictionnaire classique d'histoire naturelle, Bd. 12, 332-344: 343.
42 Darwin (1859/72): 98.
43 a.a.O.: 307f.
44 Darwin (1837-38): B 74.
45 Vgl. Mayr, E. (1983). The concept of finality in Darwin and after Darwin. Scientia 118, 97-117: 113.
46 Vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory. Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1839-59: 73ff.
47 Darwin (1859/72): 175.
48 a.a.O.: 176.
49 Darwin (1837-38): 171 (B 5); vgl. B 16; B 18; B 20; vgl. Richards, R.J. (1992). Evolution. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 95-105: 103.
50 Darwin (1859/72): 163.
51 ebd.
52 a.a.O.: 307
53 a.a.O.: 97.
54 ebd.
55 Vgl. Ospovat (1981): 228.
56 Darwin (1859/72): 489.
57 Vgl. Nisbet, R.A. (1969). Social Change and History; Gould, S.J. (2002). The Structure of Evolutionary Theory.
58 Vgl. Brown, F. (1986). The evolution of Darwin's theism. J. Hist. Biol. 19, 1-45.
59 Vgl. Ruse, M. (1996). Monad to Man: The Concept of Progress in Evolutionary Biology.
60 Vgl. Shanahan, T. (2004). The Evolution of Darwinism: 293.
61 Haeckel (1866): II, 257; 261.
62 a.a.O.: I, 370; 550.
63 Haeckel, E. (1869). Natürliche Schöpfungs-Geschichte: 12. Vortrag.
64 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: II, 5f.
65 Vgl. Bowler, P.J. (2005). Revisiting the eclipse of Darwinism. J. Hist. Biol. 38, 19-32: 27.
66 Spencer, H. (1867). The Principles of Biology, vol. 2: 474.
67 ebd.
68 ebd.
69 a.a.O.: 503.
70 a.a.O.: 506.
71 Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie: 319.
72 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung: 636.
73 a.a.O.: 407.
74 a.a.O.: 637.
75 Mauthner, F. (1910-11/23). Wörterbuch der Philosophie. Neue Beiträge zu einer Kritik der Sprache, 2 Bde.: I, 427.
76 Zimmermann, W. (1938). Vererbung „erworbener Eigenschaften" und Auslese: 141.
77 Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 4.
78 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 559ff.
79 Simpson, G.G. (1973). The concept of progress in organic evolution. Social Res. 41, 28-51: 50; Dobzhansky, T. (1970). Genetics of the Evolutionary Process.
80 Huxley, J. (1942/48). Evolution. The Modern Synthesis: 568; Stebbins, G.L. (1969). The Basis of Progressive Evolution; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 532.
81 Lorenz, K. (1943). Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. 5, 235-409: 391.
82 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 34.
83 Maynard Smith, J. (1988). Evolutionary progress and levels of selection. In: Nitecki, M.H. (ed.). Evolutionary Progress?, 219-230: 220.
84 Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life; Gould, S.J. (1988). On replacing the idea of progress with an operational notion of directionality. In: Nitecki, M.H. (ed.). Evolutionary Progress?, 319-338.
85 Gould (1988): 319.
86 Gould, S.J. (1996). Full House: 199.
87 Portmann, A. (1953). Um ein neues Bild vom Organismus. In: Piper, K. (Hg.). Offener Horizont. Festschrift für Karl Jaspers, 213-226: 220.
88 Bonner, J.T. (1988). The Evolution of Complexity: 3.

89 Wilson, E.O. (1991). The Diversity of Life: 187.
90 Conway Morris, S. (2003). Life's Solution: XIII.
91 Vgl. Ruse, M. (1996). Monad to Man: The Concept of Progress in Evolutionary Biology; Rosslenbroich, B. (2006). The notion of progress in evolutionary biology – the unresolved problem and an empirical suggestion. Biol. Philos. 21, 41-70: 50f.
92 Bonner, J.T. (1988). The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection: 33.
93 Teilhard de Chardin, P. (1955). Le phénomène humain (dt. Der Mensch im Kosmos, München 1981): 37.
94 Plate, L. (1928). Über Vervollkommnung, Anpassung und die Unterscheidung von niederen und höheren Tieren. Zool. Jahrb. (Abt. Allg. Zool.) 45, 745-798: 757.
95 Saunders, P.T. & Ho, M.W. (1976). On the increase in complexity in evolution. J. theor. Biol. 63, 375-384; Papentin, F. (1980). On order and complexity, I. General considerations. J. theor. Biol. 87, 421-456.
96 McShea, D.W. (1991). Complexity and evolution: what everybody knows. Biol. Philos. 6, 303-324.
97 McShea, D.W. (1996). Metazoan complexity and evolution: is there a trend? Evolution 50, 477-492; ders. (2001). The hierarchical structure of organisms: a scale and documentation of a trend in the maximum. Palaeobiol. 27, 405-423.
98 Vgl. Bonner, J.T. (1988). The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection: 122; Carroll, S.B. (2001). Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. Nature 409, 1102-1109: 1108.
99 Vgl. Valentine, J.W., Collins, A.G. & Meyer, C.P. (1994). Morphological complexity increase in metazoans. Paleobiol. 20, 131-142.
100 Lewontin, R. (1968). The concept of evolution. In: Sills, D.L. (ed.). International Encyclopedia of the Social Sciences, vol. 5, 202-210; McCoy, J.W. (1977). Complexity in organic evolution. J. theor. Biol. 68, 457-458; Wicken, J.S. (1979). The generation of complexity in evolution: a thermodynamic and information-theoretical discussion. J. theor. Biol. 77, 349-365; Hinegardner, R. & Engelberg, J. (1983). Biological complexity. J. theor. Biol. 104, 7-20; Gould, S.J. (1985). The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology. Paleobiol. 11, 2-12.
101 Vgl. Dawkins, R. (1992). Progress. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 263-272: 267ff.
102 Dawkins, R. (1997). Human chauvinism. Evolution 51, 1015-1020.
103 Levins, R. & Lewontin, R. (1985). The Dialectical Biologist.
104 Dawkins (1992): 272.
105 Gould, S.J. (1996). Full House. The Spread of Excellence from Plato to Darwin.
106 Gould, S.J. (1988). Trends as changes in variance: a new slant on progress and directionality in evolution. J. Paleontol. 62, 319-329; ders. (1989). Full House.
107 Gould (1988).
108 Gould, S.J. (1989). Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History: 283.
109 a.a.O.: 45.
110 Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death: 299f.
111 Strassen, O. zur (1915). Die Zweckmässigkeit. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 87-149: 148.
112 Steiner, B. (1936). Stilgesetzliche Morphologie. Zur Logik der organischen Form: 36f.; vgl. auch Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 170.
113 Vgl. Beekman, K. (1989). Nachwirkungen der Poetik Marcel Duchamps. In: ders. & Graevenitz, A. von (Hg.). Marcel Duchamp, 113-130: 116.
114 Crick, F.H.C. (1968). The origin of the genetic code. J. Mol. Biol. 38, 367-379: 369.
115 Doubzhansky, T., Ayala, F.J., Stebbins, G.L. & Valentine, J.W. (1977). Evolution: 511.
116 Cavalier-Smith, T. (1978). Nuclear volume control by nucleoskeletal DNA, selection for cell volume and cell growth rate, and the solution of the DNA C-value paradox. J. Cell Sci. 34, 247-278.
117 Lewin, B. (1983/88). Genes (dt. Gene, Weinheim 1988): 347; Wieser, W. (1998). Die Erfindung der Individualität: 83.
118 Mayr, E. (1983). The concept of finality in Darwin and after Darwin. Scientia 118, 97-117: 114.
119 Aristoteles, De gen. anim. 753a10-14.
120 Vreeland, R.H., Rosenzweig, W.D. & Powers, D.W. (2000). Isolation of a 250 million-year-old halotolerant bacterium from a primary salt crystal. Nature 407, 897-900.
121 Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology:184.
122 Jordan, H. (1908). Über Entwickelung vom physiologischen Standpunkte aus. Biol. Centralbl. 28, 278-287: 283.
123 Kipp, F.A. (1950). Arterhaltung und Individualisierung in der Tierreihe. Verh. deutsch. Zool. 43, 23-27: 26.
124 Beurlen, K. (1937). Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre: 221.
125 Baer, K.E. von (1828). Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere, Bd. 1: 148.
126 Rosslenbroich, B. (2006). The notion of progress in evolutionary biology – the unresolved problem and an empirical suggestion. Biol. Philos. 21, 41-70: 61.
127 Miller, A.H. (1949). Some ecologic and morphologic considerations in the evolution of higher taxonomic categories. In: Mayr, E. & Schüz, E. (eds.). Ornithologie als biologische Wissenschaft, 84-88: 85; Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269-299: 292; Hunter, J.P. (1998). Key innovations and the ecology of macroevolution. Trends Ecol. Evol. 13, 31-36.
128 Miller (1949): 84.
129 Carter, G.S. (1967). Structure and Habit in Vertebrate Evolution: xiii.
130 Olson, E.C. (1965). The Evolution of Life: 150; ders. (1968). Review: Carter (1967). Structure and Habit in Vertebrate Evolution. Quart. Rev. Biol. 43, 459-460: 459.
131 Olson (1965): 152.
132 Rosslenbroich (2006): 45.
133 Young, R. (1971). Darwin's metaphor: does nature se-

lect? Monist 55, 442-503: 451.
134 Werner Diederich: im Gespräch.
135 Vgl. Toepfer, G. (2005). Die Kreativität der Evolution – eine Kreativität der Mittel, nicht der Zwecke. In: Abel, G. (Hg.). Kreativität. XX. Deutscher Kongress für Philosophie, 811-822.
136 Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality: 201.
137 Haacke, W. (1893). Gestaltung und Vererbung. Eine Entwicklungsmechanik der Organismen: 31.
138 Anonymus (1863). The origin of Infusoria. The Intellectual Observer 2, 320-324: 320.
139 Eimer, T. (1896). Ueber die bestimmt gerichtete Entwicklung (Orthogenesis) und ueber Ohnmacht der Darwin'schen Zuchtwahl bei der Artbildung. In: Compte-Rendu des Séances du Troisième Congrès International de Zoologie, 145-169.
140 Eimer, G.H.T. (1897). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens, Bd. II. Orthogenesis der Schmetterlinge: I.
141 Eimer, G.H.T. (1888). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens, Bd. I: 2.
142 Eimer (1897): 15.
143 a.a.O.: 16.
144 Vgl. Franz, V. (1920). Die Vervollkommnung in der lebenden Natur. Eine Studie über ein Naturgesetz; ders. (1935). Der biologische Fortschritt. Die Theorie der organismen-geschichtlichen Vervollkommnung; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 528ff.
145 Nägeli, C. (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 30.
146 Anonymus (1854). Vervollkommnungsfähigkeit. In: Krünitz, J.G. et al. (Hg.). Oeconomische Encyclopädie, Bd. 218, 492-494: 492.
147 Schultz-Schultzenstein, C.H. (1846). Zur Philosophie der organischen Natur. Jahrbücher für speculative Philosophie 1 (Heft 4), 89-98: 92.
148 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.
149 Vgl. Gould, S.J. (1974). The origin and function of 'bizarre' structures: antler size and skull size in the 'Irish Elk' Megaloceros giganteus. Evolution 28, 191-220.
150 Vgl. Reif, W.-E. (1986). The search for a macroevolutionary theory in German paleontology. J. Hist. Biol. 19, 79-130; Ruse (1996).
151 Berg, L. (1922). Nomogenez. (russ.; engl.: Nomogenesis or Evolution Determined by Law, London 1926).
152 Osborn, H.F. (1934). Aristogenesis, the creative principle in the origin of species. Amer. Nat. 68, 193-235; vgl. ders. (1908). The four inseparable factors of evolution. Science 27, 148-150; ders. (1917). The Origin and Evolution of Life on the Theory of Action, Reaction and Interaction of Energy.
153 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 95; 282ff.
154 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (dt. Jena 1921): 41.
155 Huxley, J. (1957). The three types of evolutionary process. Nature 180, 454-455: 454.
156 Vgl. Gould, S.J. (1970). Dollo on Dollo's law: irreversibility and the status of evolutionary laws. Journal of the History of Biology 3, 189-212.
157 Rensch (1947): 65.
158 Vgl. Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution; ders. (1953). The Major Features of Evolution.
159 Plate, L. (1900/13). Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus: 511f.; 2. Aufl. 1908: 377; nicht in: ders. (1900). Bedeutung und Tragweite des Darwin'schen Selectionsprincips: 126f.
160 Thoday, J.M. (1958). Natural selection and biological progress. In: Barnett, S.A. (ed.). A Century of Darwin, 313-333; Ayala, F.J. (1974). The concept of biological progress. In: Ayala, F.J. & Dobzhansky, T. (eds.). Studies in the Philosophy of Biology, 339-355.

Literatur

Franz, V. (1920). Die Vervollkommnung in der lebenden Natur. Eine Studie über ein Naturgesetz.
Franz, V. (1935). Der biologische Fortschritt. Die Theorie der organismen-geschichtlichen Vervollkommnung.
Thoday, J.M. (1958). Natural selection and biological progress. In: Barnett, S.A. (ed.). A Century of Darwin, 313-333.
Ayala, F.J. (1974). The concept of biological progress. In: Ayala, F.J. & Dobzhansky, T. (eds.). Studies in the Philosophy of Biology, 339-355.
Nitecki, M.H. (ed.) (1988). Evolutionary Progress?
Krolzik, U. (1990). Der Gedanke der Perfektibilität der Natur. In: Bubner, R., Gladigow, B. & Haug, W. (Hg.). Die Trennung von Natur und Geist, 145-159.
Hahlweg, K. (1991). On the notion of evolutionary progress. Philos. Sci. 58, 436-451.
Ruse, M. (1996). Monad to Man. The Concept of Progress in Evolutionary Biology.
Rosslenbroich, B. (2006). The notion of progress in evolutionary biology – the unresolved problem and an empirical suggestion. Biol. Philos. 21, 41-70.

Fossil

Als ›fossil‹ (lat. ›fossilis‹ »ausgegraben«, abgeleitet von dem Verb ›fodere‹ »graben«) sind zunächst alle Körper bezeichnet worden, die durch Graben an die Erdoberfläche geholt werden können, also z.B. auch Erze und Mineralien. Die Begriffsprägung wird auf G. Agricola zurückgeführt, der 1546 eine Schrift über die Natur der Fossilien veröffentlicht und darin bereits verschiedene Formen der (organischen) Fossilien unterscheidet.[1] Zahlreiche Abbildungen von Fossilien, bei denen die Ähnlichkeit zu lebenden Organismen deutlich wird, enthält ein Werk von C. Gesner, das zwanzig Jahre später erscheint.[2] Seit dem 17. Jahrhundert werden vor allem die den Organismen ähnlichen Steinformen ›Fossilen‹ genannt.[3] Bis ins 19. Jahrhundert erhält sich aber auch die ältere allgemeine Bedeutung.[4] P.H.D. d'Holbach unterscheidet 1757 in dem Enzyklopädie-Artikel über Fossilien zwischen Fossilien, die in der Erde gebildet wurden, (»fossiles natifs«, z.B. Steine, Kristalle, Metalle) und solchen, die der Erde nicht eigen sind (»fossiles étrangers à la terre«, z.B. organische Versteinerungen, Knochen, Holz).[5] Zur Unterscheidung von den Fossilien, die Organismen nicht ähneln, ist in älteren Schriften von *geformten Steinen* (»lapides figurata«; Hooke 1668: »figured Bodies«[6]) oder einfach ***Versteinerungen*** (»petrificationes«) die Rede. Den letzten Ausdruck zur Bezeichnung von Fossilien verwendet wohl zuerst B. Palissy im Jahr 1580: »Tu n'as pas dit la cause de la petrification des coquilles«.[7] Das deutsche Wort ›Versteinerung‹ erscheint offenbar erst zu Beginn des 18. Jahrhunderts (Volkmann 1720).[8]

Die Wissenschaft der Fossilien heißt seit den frühen 1820er Jahren ***Paläontologie***. Der Ausdruck wird zuerst im Französischen verwendet (Tissier 1823: »palæontologie«).[9] Im Deutschen wird die Bezeichnung seit Mitte der 1830er Jahre verwendet.[10] Besonders bekannt wird der Ausdruck durch die Verwendung bei C. Lyell im Jahre 1838: »the science which treats of fossil remains, both animal and vegetable«[11]. Aber auch vor Lyell ist der Terminus bereits im Englischen in Gebrauch (Anonymus 1836: »Palæontology«).[12] E. Haeckel fasst die Paläontologie etwas weiter, indem er sie allgemein als die »zeitliche Entwickelungsgeschichte der Organismen-Reihen« bestimmt und so der Embryologie als der Entwicklungsgeschichte der Individuen koordiniert.[13] Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts wird das Studium der Fossilien vielfach eher im Rahmen von geologischen als von biologischen Untersuchungen durchgeführt. Als eigene biologische Subdisziplin etabliert sich die Fossilienkunde unter der Bezeichnung ***Paläobiologie***, die seit den 1890er Jahren verwendet wird (Buckman 1893: »palæo-biology«[14]; Kerner von Marilaun 1895: »Paläobiologie«[15]). Im 20. Jahrhundert ist die Begründung der Paläobiologie besonders mit dem Namen O. Abel verbunden.[16] Das Studium fossiler Lebensgemeinschaften und Ökosysteme wird seit Ende des 19. Jahrhunderts ***Paläoökologie*** (»paleoecology«) genannt (MacMillan 1898: »the science of adaptations of fossil organisms«[17]).

Ein Fossil ist der mineralisierte und in seiner Struktur erhaltene Überrest oder Abdruck des Körpers eines vor langer Zeit gestorbenen Organismus.

Versteinerung (Palissy 1580) *627*
Fossil (17. Jh.) *627*
Paläontologie (Tissier 1823) *627*
paläozoisch (Sedgwick 1838) *636*
Leitfossil (Ewald & Beyrich 1839) *638*
mesozoisch (Phillips 1840) *637*
Dinosaurier (Owen 1841) *638*
känozoisch (Phillips 1841) *637*
fossile Bindeglieder (Diefenbach 1844) *638*
lebendes Fossil (Darwin 1859) *638*
neozoisch (Forbes 1854) *637*
Archaeopterix (von Meyer 1862) *638*
Paläobiologie (Buckman 1893) *627*
Paläoökologie (MacMillan 1898) *627*
Zeitsignatur (Dacqué 1924) *639*

Spiel der Natur

Bei vielen älteren Autoren gelten die (organischen) Fossilien als *Spiel der Natur* (»lusus naturae«) und werden nicht immer mit den Resten einstmals lebender Organismen in Zusammenhang gebracht, sondern als Ergebnis einer *bildenden Kraft* (»vis plastica«) der anorganischen Natur interpretiert. Allerdings wird die Hypothese, die Fossilien seien Überreste ehemals lebender Organismen, in verschiedenen Kulturkreisen aufgestellt. In China schlägt dies bereits im 12. Jahrhundert der bedeutende Neukonfuzianer Zhu Xi vor.[18] In der abendländischen Geistesgeschichte ist es wohl zuerst Xenophanes von Kolophon im 6. vorchristlichen Jahrhundert, der die Fossilien mit einst lebenden Organismen in Verbindung bringt. Er argumentiert aufgrund seiner Kenntnis von Fossilien auf dem Land und seiner Vermutung, es handle sich um die Überreste von Tieren, die einst im Wasser lebten, dass die Erde einmal mit Wasser und Schlamm bedeckt war.[19] Aufgrund der Funde von Muschelabdrücken in den Bergen von Ägypten sind antike Autoren insbesondere der Meinung, Ägypten sei früher von Wasser bedeckt gewesen.[20]

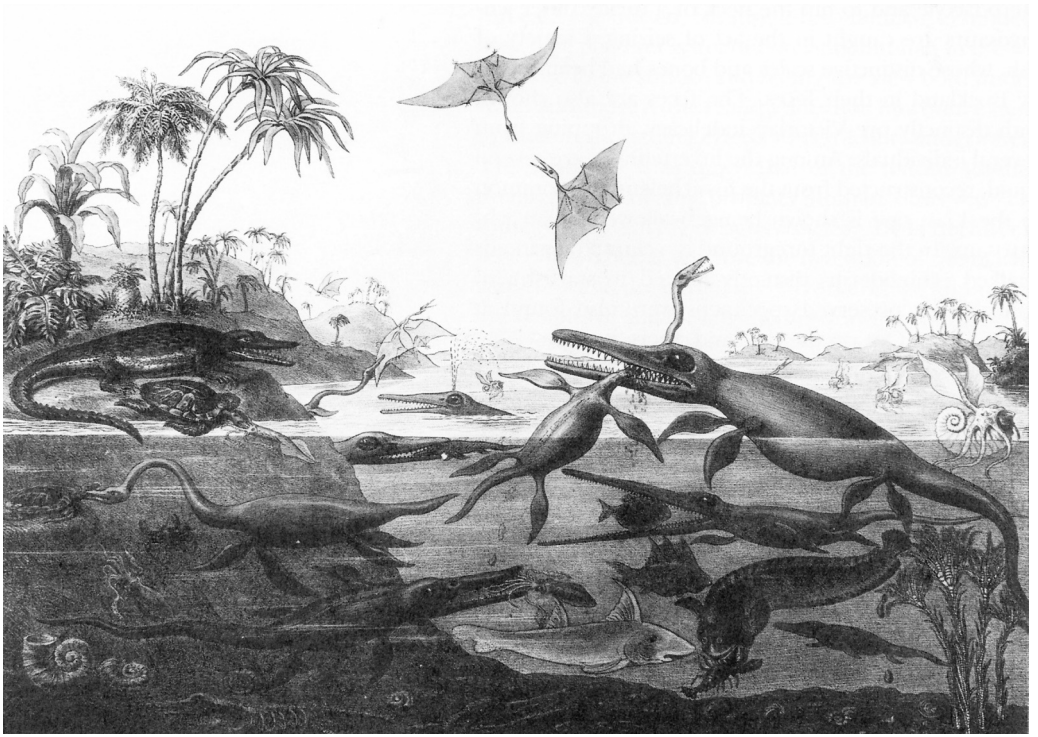


Abb. 153. Darstellung einer Szene aus dem Jura im »älteren Dorset« (Titel: ›Duria antiquior‹, 1830). Die fossile Welt wird als ein komplexes Ökosystem präsentiert. Auf späteren Ausgaben des Bildes werden einige der Tiere mittels Ziffern einer Art zugeordnet: 1 Ichtyosaurus vulgaris *(das größte Tier rechts der Mitte); 2* I. tenuirostris *(das Tier mit dem langen Kiefer unmitelbar unter Nr. 1); 3* Plesiosaurus dolichodeirus *(wird von Nr. 1 gefressen); 4* Pterodacylus macronyx *(in der Mitte fliegend); 5* Dapedium politum *(wird von Nr. 2 gefressen); 6* Pentacrinites briareus *(rechts unten auf dem Boden wachsender pflanzenähnlicher Stachelhäuter); außerdem bemerkenswert: die auf der Wasseroberfläche segelnden Ammoniten und die toten Körper auf dem Grund des Gewässers, die den Fossilisierungsprozess andeuten (Lithographie von George Scharf nach einer Zeichnung von Henry de la Beche (1830); aus Rudwick, M.J.S. (1992). Scenes from Deep Time. Early Pictorial Representations of the Prehistoric World: 45).*

Seit der Antike erfahren Funde von nicht mehr lebenden Organismenformen eine mythologische Interpretation. Dies gilt z.B. für die Säugetierknochen des Miozäns von der Insel Samos, die u.a. von Aelian und Plutarch mythologisch gedeutet werden.[21] Bis in die Neuzeit werden fossile Knochen immer wieder als Beleg für das (ehemalige) Vorhandensein von Drachen, Monstern oder riesenhaften Menschen gewertet. Die christliche Deutung sieht sie z.T. als Relikte von Heiligen oder gestürzten Engeln an, so dass die Knochen sogar eine christliche Bestattung erhalten können.[22] Den Fossilien kommt bis in die Frühe Neuzeit insgesamt mehr eine demonstrative als eine investigative Funktion zu. Im christlichen Kontext werden sie in einen heilsgeschichtlichen Zusammenhang gestellt und als Zeugen der Sintflut und der biblischen Riesenerzählungen gewertet. Im außerchristlichen Volksglauben gelten sie als Beleg für die (ehemalige) Existenz von Sagengestalten. Aufgrund ihrer materiellen Beschaffenheit werden sie aber durchweg als Reste einer alten Vergangenheit interpretiert und eröffnen damit einen Blick auf die Historizität der Welt. Gemäß der mythologischen Überlieferung handelt es sich dabei meist um eine mythologisch eingebundene Vergangenheitserinnerung. Ihre Rolle als Quellen eines außerbiblischen und außermythologischen Geschichtsraumes erhalten die Fossilien erst spät. Von den Humanisten des 16. Jahrhunderts werden sie im Vergleich zu schriftlichen Dokumenten als historische Quellen eher skeptisch beurteilt, u.a. weil ihre exakte Datierbarkeit nicht möglich ist.

Im Mittelalter überwiegt die Auffassung, Fossilien seien nicht-organischen Ursprungs. So nehmen Avicenna und Albertus Magnus für die Entstehung der Fossilien eine mineralisierende und versteinernde Kraft an (»vis plastica« bzw. »virtus formati-

va«)[23]; zumindest für einige Fossilien postulieren sie aber auch einen organischen Ursprung.[24] Die Meinung, Fossilien seien generell Überreste (bzw. mineralisierte Abdrücke) einst lebender Organismen setzt sich in der Frühen Neuzeit durch. Viele Autoren des 16. Jahrhunderts, z.B. Leonardo (1505 in seinen Tagebüchern), G. Fracastoro (1517), M. Luther (1534) und B. Palissy (1580), sind dieser Auffassung. Im 17. Jahrhundert schließen sich ihr J. Ray, R. Hooke und N. Stensen an. Hooke lehnt die Annahme einer bildenden Kraft der Erde (»plastick virtue inherent in the earth«) – wie sie etwa von M. Lister postuliert wird – ausdrücklich ab und meint, die Fossilien seien durch eine Katastrophe, z.B. eine Überschwemmung an ihren Fundort gelangt.[25] Die Entstehung der Fossilien aus einst lebenden Organismen erklärt sich Hooke als Versteinerung oder Abdruck: »these figured Bodies dispersed over the World, are either the Beings themselves petrify'd, or the Impressions made by those Beings«[26]. Durch die Versteinerung würden die organischen Substanzen also selbst zu Steinen (»petrify'd and turn'd into the nature of stone«).[27] Detaillierte Vorstellungen, wie es zu der Einlagerung von Mineralien in die Schalen der einst lebenden Organismen und damit zur Versteinerung gekommen ist, macht sich insbesondere Stensen.[28] Zu den am häufigsten gefundenen und diskutierten Wirbeltier-Fossilien des 16. und 17. Jahrhunderts gehören die »versteinerten Zungen« (Glossopetrae). Gesner beschreibt 1558 die Ähnlichkeit dieser Fossilien mit den Zähnen von Haien und belegt dies mit Abbildungen.[29] Als versteinerte Haizähne werden sie im 17. Jahrhundert auch von F. Colonna[30] und N. Stensen[31] erkannt.

Über die Herkunft und Deutung von Fossilien entbrennen heftige Gelehrtenstreitigkeiten, so z.B. über den »Riesen Theutobochus«, der Anfang des 17. Jahrhunderts in Südwestfrankreich gefunden wird und bei dem es sich nach neueren Untersuchungen um die Reste eines Verwandten der heutigen Elefanten handelt.[32] Ende des 17. Jahrhunderts werden fossile Funde in Italien und Deutschland korrekt als Reste von Elefanten identifiziert.[33] Angeregt durch die Funde von Fossilien kommt es zu plastischen Rekonstruktionsversuchen, so in Klagenfurt zwischen 1590 und 1636 zu dem Bau eines Lindwurms ausgehend von dem Fund eines Rhinozerosschädels.[34] Eine realistischere, aber immer noch sehr phantasievolle Rekonstruktion eines Fossils liefert O. von Guericke, und zwar nach den Funden großer fossiler Knochen (eines Mammuts und wahrscheinlich eines Rhinozeros), die 1663 in der Nähe von Quedlinburg ausgegraben werden. In dieser Rekonstruktion sind

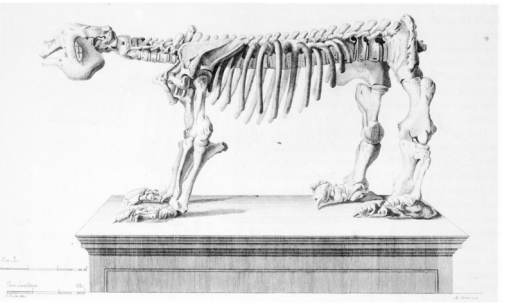


*Abb. 154. Rekonstruktion des Skeletts eines ausgestorbenen Riesenfaultiers (*Megatherium*) aus Argentinien. Das Skelett wurde 1788 65 km westlich von Buenos Aires gefunden und im gleichen Jahr von J.B. Brú in Madrid aufgestellt. Es gilt damit als das älteste lebensecht rekonstruierte Fossil (Kopie von Georges Cuvier nach dem Originaldruck von J.B. Brú; später veröffentlicht in Brú, J.B. (1796). Descripción del esqueleto: pl. 1; grobe Kopien in Cuvier, G. (1796). Quadrupède trouvé au Paraguay und ders. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles, Bd. 4: pl. 1, fig. 1; aus Rudwick, M.J.S. (1992). Scenes from Deep Time. Early Pictorial Representations of the Prehistoric World: 31).*

die Reste verschiedener eiszeitlicher Säugetiere zu einem »Einhorn« miteinander kombiniert – das Ergebnis gilt als die älteste paläontologische Rekonstruktion.[35] Ein anderer aufsehenerregender Fund von 1695 aus Thüringen wird von dem ernestinischen Hofhistoriografen W.E. Tentzel als Überrest eines Elefanten identifiziert.[36]

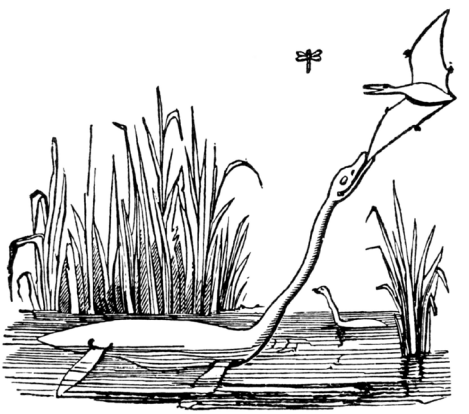


Abb. 155. Ein Plesiosaurus *erbeutet einen fliegenden* Pterodactylus*. Allein zur besseren Sichtbarkeit in der Darstellung ist der Körper des* Plesiosaurus *nicht eingetaucht im Wasser, sondern schwimmend abgebildet (Beche, H. de la (1832). Geological Manual, 2nd ed.: fig. 80; aus Rudwick, M.J.S. (1992). Scenes from Deep Time. Early Pictorial Representations of the Prehistoric World: 57).*

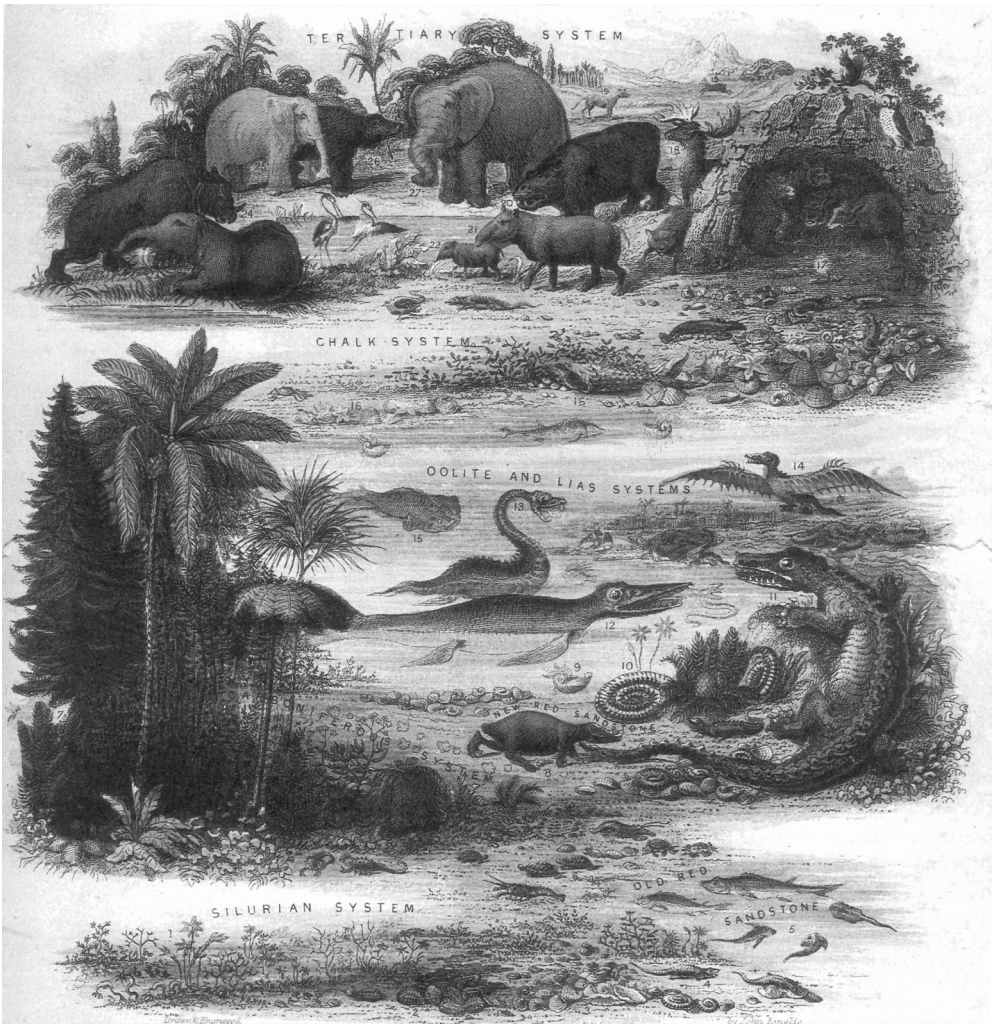


Abb. 156. Frühe Darstellung der Abfolge von Lebensformen und Lebensgemeinschaften in der Erdgeschichte, beginnend mit dem Silur. Entgegen dem Titel des Bildes (›The Antediluvian World‹) ist keine Überflutung gezeigt, und es ist auch nicht nur eine »vorsintflutliche Welt« dargestellt, sondern vielmehr mehrere: das »silurische System«, das »karbonische System«, das »oolitische und Lias-System«, das »Kalk-System« und das »tertiäre System«. In einem Bild sind somit Organismen mehrerer erdgeschichtlichen Epochen gleichzeitig dargestellt; ihre zeitliche Abfolge entspricht der geologischen Schichtung und verläuft im Bild von unten nach oben (gestochen von J. Emslie, publiziert 1849 von J. Reynolds; aus Rudwick, M.J.S. (1992). Scenes from Deep Time. Early Pictorial Representations of the Prehistoric World: 93).

Eine ganze Reihe von Argumenten dafür, die Ammoniten nicht als Spielereien der Natur, sondern als versteinerte Lebewesen anzusehen führt J.J. Baier zu Beginn des 18. Jahrhunderts an: So stellt er fest, dass die Ammoniten über konstante Kennzeichen verfügen, die eine Zuordnung zu abgegrenzten Arten ermöglichen, und dass sich innerhalb einer Art Größenklassen identifizieren lassen, die den Altersstufen der Individualentwicklung zugeordnet werden können.[37]

Das erste größere Werk über fossile Pflanzen veröffentlicht der schweizerische Naturforscher J.J. Schleuchzer im Jahr 1709.[38] Schleuchzer hält die versteinerten Abdrücke von Pflanzen und Tieren für Überreste vorsintflutlicher Organismen.

Bis ins 19. Jahrhundert ist es aber weiter verbreitet, die Fossilien als »Naturspiele« zu behandeln, als eine überraschende und nicht erklärliche Übereinstimmung in der Gestalt von Körpern unterschiedlicher Naturreiche (Krünitz 1806: »Naturspiel, ein Nahme, welchen man in der Naturgeschichte solchen natürli-

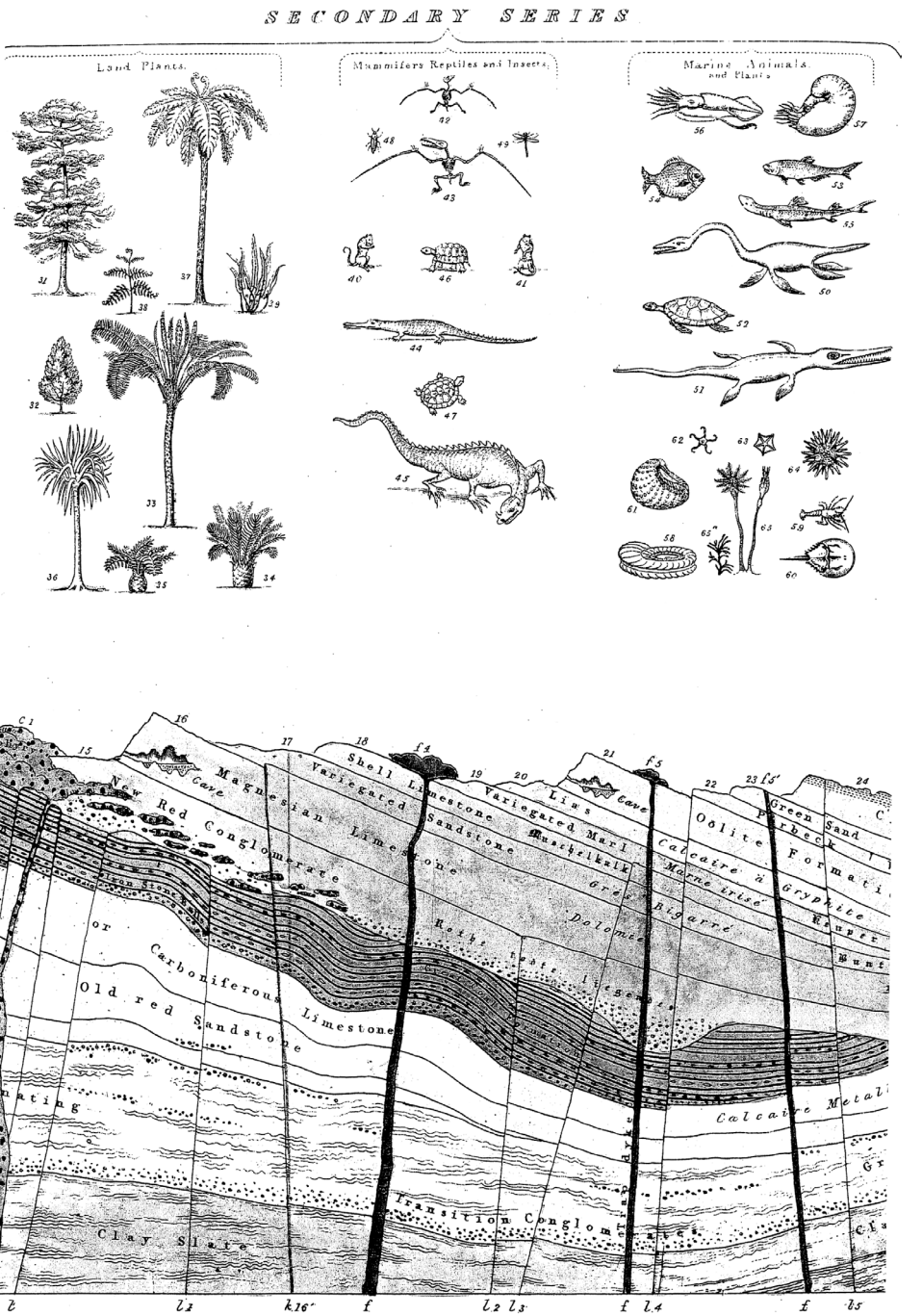


Abb. 157. Ausschnitt aus einer Darstellung von fossilen Formen von Landpflanzen, Wirbeltieren und Wassertieren und der entsprechenden Erdschichten, in denen diese gefunden wurden (im Original farbige Darstellung: »Ideal Section of a Portion of the Earth's Crust, intended to shew the Order of Deposition of the Stratified Rocks«, zusammengestellt durch T. Webster, aus Buckland, W. (1836). Geology and Mineralogy considered with Reference to Natural Theology, 2 vols.: II: Klapptafel).

Presently recognised major divisions of Earth Time with their 'authorship'

Holocene (Gervais, 1867) Pleistocene (Lyell, 1839)	Quaternary (Desnoyers, 1839)
Pliocene (Lyell, 1833) Miocene (Lyell, 1833) Oligocene (Beyrich, 1854) Eocene (Lyell, 1833) Palaeocene (Schimper, 1874)	Cainozoic (Phillips, 1840)
Cretaceous (D'Halloy, 1822) Jurassic (von Buch, 1839) Triassic (von Alberti, 1841)	Mesozoic (Phillips, 1840)
Permian (Murchison, 1841) Pennsylvanian (Williams, 1891) Mississippian (Williams, 1891) Carboniferous (D'Halloy, 1808; Conybeare & Phillips, 1822) Devonian (Murchison & Sedgwick, 1839) Silurian (Murchison, 1835) Ordovician (Lapworth, 1879) Cambrian (Murchison & Sedgwick, 1835)	Palaeozoic (Sedgwick, 1838; Phillips, 1841)
Precambrian (Jukes, 1862)	

Abb. 158. Terminologie zur Einteilung der Erdgeschichte sowie Zeitpunkt der Benennung und Namen der Personen, auf die die Benennung zurückgeht (aus Palmer, D. (2005). Earth Time: 232).

chen Körpern gibt, welche einige zufällige Aehnlichkeit mit andern Körpern haben, weil die Natur bey deren Bildung gleichsam spielete«).[39]

Fossilien als Vertreter ausgestorbener Arten

Weil man unter den lebenden Organismen meist keine findet, die den Fossilien genau entsprechen, lag die Annahme nahe, dass die fossil überlieferten Organismen zu jenen Arten gehören, die ausgestorben sind. Diese Annahme widerspricht jedoch der christlichen Lehre von der Konstanz der Arten (die die Allmacht und Güte des Schöpfers garantiert) und dem Prinzip der Fülle der Natur (weil leere Stellen eine Lücke hinterlassen würden) und wird daher (z.B. 1693 von J. Ray) mit dem Argument umgangen, dass die entsprechenden Organismen nur noch nicht gefunden seien und in entlegenen Weltregionen noch leben könnten.[40] Die Hypothese des Aussterbens von Arten beginnt sich aber im 18. Jahrhundert allmählich durchzusetzen (↑Phylogenese). Von christlichen Autoren wird das Vorhandensein der Fossilien im Zusammenhang mit der Sintflut gesehen, so von Luther schon Mitte des 16. Jahrhunderts.

In einem naturwissenschaftlichen Kontext hält R. Hooke 1668 sowohl das Aussterben einst lebender Arten als auch die Entstehung von neuen im Laufe der Erdgeschichte für möglich (»that there have been many other Species of Creatures in former Ages, of which we can find none at present; and […] that there may be diverse new kinds now, which have not been from the beginning«[41]). Die früheren Arten könnten, in den Worten Hookes, »zerstört« worden sein (»there may have been diverse Species of things wholly destroyed and annihilated«[42]).

Wenige Jahrzehnte später erwägt Leibniz eine historische Interpretation der Erde und diskutiert in diesem Zusammenhang auch die Vermutung einer Veränderung der Tierarten. Für die Entstehung der Fossilien gibt er eine Erklärung, die jener Stensens ähnelt: Im flüssigen Medium lebende Tiere seien aufgrund eines plötzlichen Ereignisses wie ein Erdbeben verschüttet und ihre Reste dann in Stein gepresst worden.[43] Weil es Leibniz für eine glaubhafte Annahme hält, dass im Rahmen der großen Veränderungen der Erdkruste auch die Tierarten viele Male umgewandelt worden seien (↑Phylogenese), hat er auch eine Erklärung für solche Fossilien, die keinen lebenden Formen ähneln. Leibniz bemerkt außerdem bereits die später viel diskutierte Tatsache, dass in den gemäßigten Breiten fossile Abdrücke von Pflanzenformen gefunden werden, die tropischen (indischen) Pflanzen am meisten ähneln (z.B. Palmen; »une representation d'une Plante des Indes dans une Pierre d'Allemagne«).[44] Im Laufe des 18. Jahrhunderts werden verschiedene Erklärungen für diese Tatsache diskutiert, u.a. eine allmähliche Abkühlung der Erde oder ein Verfrachten der Ablagerungen von tropischen Gebieten in die gemäßigten aufgrund von Wasserbewegungen (die schon Leibniz erwägt). A. de Jussieu äußert 1718 auch schon die Möglichkeit, dass es keine lebenden Vertreter von den als Abdrücke überlieferten Pflanzen mehr geben könnte, diese also tatsächlich ausgestorben seien (»n'existent plus«[45]), und dass die in den gemäßigten Breiten gefundenen Fossilien aufgrund ihrer Morphologie aus warmen Ländern stammen müssen (»ces Plantes inconnues en Europe ne peuvent venir que des Pays chauds«[46]).

Der Gedanke aber, dass die eigenartigen Fossilien tatsächlich Dokumente von »ausgestorbenen« Tier- und Pflanzenarten sind, wird bis zu Beginn des 19.

Jahrhunderts eher selten formuliert – meist werden sie als Reste von Arten gedeutet, deren rezente Vertreter noch nicht gefunden wurden. P.L.M. Maupertuis erklärt Mitte des 18. Jahrhunderts das Fehlen von fossil überlieferten Arten in der Gegenwart und das Auftreten von neuen Arten (»nouveaux animaux« und »nouveaux plantes«) mit Katastrophen wie einem Kometeneinschlag in der Vergangenheit der Erdgeschichte, bei dem viele Arten ausgestorben seien.[47] Auch G.L.L. Buffon hält es für möglich, dass einige Arten im Laufe der Geschichte verschwunden (»péri«) seien.[48] Er bringt dies in Verbindung mit seiner These einer allmählichen Abkühlung der Erde, die zur Folge hatte, dass Organismen von Arten, die früher auch im Norden zu finden waren, jetzt nur noch in den warmen Klimaregionen heimisch seien.[49] Einige Jahrzehnte später findet sich diese Erklärung auch bei A. von Humboldt in Form der Behauptung, »daß es Epochen der Vorwelt gab, in denen die Thier- und Pflanzenschöpfung der heißen Zonen auch über die kältere und gemäßigte verbreitet war«.[50] Humboldt vertritt auch die Meinung, »daß alle diese organischen Produkte nicht aufgeschwemmt, sondern in ihrer damaligen Heimath vergraben sind«.[51]

Verbreitet sind im 18. Jahrhundert spekulative Theorien über die Fossilien. So interpretiert J.B. Robinet sie 1768 als eine Form des embryonalen Lebens und als Stationen auf dem Weg der Natur bei ihrem Versuch, den Menschen hervorzubringen.[52]

Trotz früher Ansätze bleibt die Deutung der Fossilien als Zeugnisse vergangener Epochen der Erdgeschichte lange umstritten und wird z.B. noch von Voltaire explizit abgelehnt.[53] Erst am Ende des 18. Jahrhunderts setzt sich die Einschätzung durch, dass die Versteinerungen zu Organismen gehören, deren Arten keine rezenten Vertreter mehr haben.[54] Für eine Veränderung der lokalen Fauna sprechen auch wiederholte Funde von solchen Fossilien, die nur noch rezenten Organismen aus weit entfernten Regionen ähneln, so z.B. Reste von fossilen Krokodilen in Europa[55] oder fossilen Elefanten in Nordamerika[56]. W. Hunter, der die in Nordamerika gefundenen Elefanten für Fleischfresser hält, behauptet 1769 ausdrücklich, diese seien heute ausgestorben (»extinct«).[57] G. Cuvier spricht später von verschwundenen Elefantenarten (»espèces d'éléphans perdues«[58]) und sagt von ihnen, sie seien durch »Revolutionen« der Erde zerstört worden (»des êtres detruits par quelques révolutions de ce globe«[59]). Nach der detaillierten Rekonstruktion von ganzen Skeletten seit Ende des 18. Jahrhunderts wird der Gedanke des Aussterbens von Arten unter Naturforschern allgemein anerkannt. Als erstes naturgetreu aufgebautes Skelett gilt ein Fund eines Riesenfaultiers (*Megatherium*) aus Argentinien, das 1788 von J.B. Brú in Madrid aufgestellt und wenige Jahre später von Cuvier beschrieben wird (vgl. Abb. 154).[60]

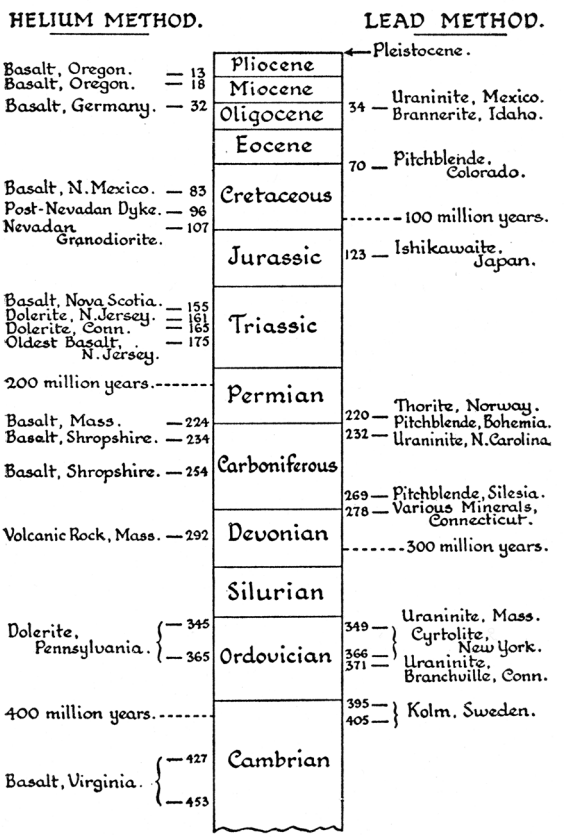


Abb. 159. Absolute Datierung der erdgeschichtlichen Perioden auf der Basis des Anteils von Helium (links) und Blei (rechts) in Gesteinen verschiedener Schichten. Die Atome der beiden Elemente entstehen als Produkte des Zerfalls von radioaktivem Radium. Ihr relativer Anteil ermöglicht damit einen Schluss auf den Zeitpunkt, zu dem das radioaktive Material in den Stein integriert, d.h. zu dem der Stein geformt wurde. Durch die Berücksichtigung verschiedener Isotope wird die Skala im Laufe des 20. Jahrhunderts weiter verfeinert. Dabei wird der Beginn des Kambriums zunächst um gut 100 Millionen Jahre früher datiert (auf etwa 600 Millionen Jahre); später aber wieder näher an die Gegenwart gerückt (datiert auf 542 Millionen Jahre). Definiert ist der Beginn des Kambriums seit 1991 über das erste Auftreten von Treptichnus pedum, *einem sedimentbewohnenden Organismus, vermutlich einem Tier, unbekannter systematicher Stellung, das eine charakteristische Fraßspur hinterlassen hat (aus Holmes, A. (1913/37). The Age of the Earth: 178).*

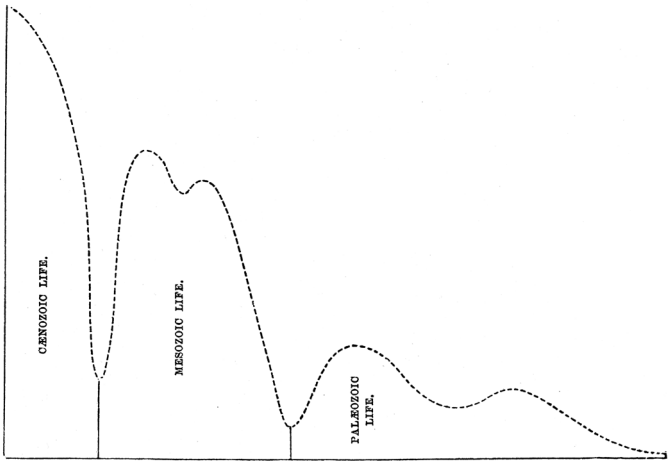


Abb. 160. Der Verlauf der Diversität von Fossilien in der Erdgeschichte auf der Datengrundlage von Fossilfunden in Großbritannien bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts. Die zwei großen Einschnitte dienen zur Abgrenzung der drei großen erdgeschichtlichen Epochen: des paläozoischen, mesozoischen und zänozoischen Lebens. Der Kurvenverlauf entspricht der relativen Artenanzahl in geologischen Schichten gleicher Dicke (»relative richness in species of the several groups for equal thicknesses«) (aus Phillips, J. (1860). Life on the Earth: 66).

Ausgehend von Pflanzenabdrücken in Steinkohlenformationen äußert E.F. von Schlotheim 1801 die »sehr wahrscheinliche Vermuthung«, dass die Fossilien »Überreste einer frühen so genannten präadamitschen Schöpfung sind, deren Originale sich jetzt nicht mehr auffinden lassen«.[61] Schlotheim ist also der Auffassung, dass die in Fossilien abgedrückten Pflanzen Vertreter von Arten sind, die »vielleicht bloß der Vorwelt angehörten«.[62] Schlotheim ordnet die Lebewesen, deren Versteinerungen er kennt, in das System der binären Taxonomie C. von Linnés ein und schließt aus den Ähnlichkeiten der fossilen Pflanzen mit lebenden Formen auf das Klima früherer Zeiten; für Thüringen schließt er dabei auf eine Zeit mit tropischen Klimaten und Korallenriffen.

Auch J.B. de Lamarck, der über genaue Kenntnisse von Serien fossiler Mollusken verfügt, betrachtet die Fossilien als Hinweis auf einen langsamen Klimawechsel, dem eine Veränderung der Lebensformen folgte.[63] Lamarck äußert gleichfalls die Vermutung, dass die Fossilien Reste von Organismen sein könnten, die in der Gegenwart lebende Nachkommen hinterlassen haben, die gegenüber ihren Vorfahren stark transformiert sind, aber doch noch zu den gleichen Arten gehören. Er wendet sich damit ausdrücklich gegen die Annahme des »Aussterbens«, d.h. vollständigen Untergangs der fossilen Arten und stellt die entscheidende Frage: »Ne seroit-il pas possible, au contraire, que les individus fossiles dont il s'agit appartinessent à des espèces encore existantes, mais qui ont changé depuis, et ont donné lieu aux espèces actuellement vivantes que nous en trouvons voisines«.[64] Lamarck postuliert also sowohl eine Transformation der Organismen im Laufe der Erdgeschichte als auch ein Verschwinden bestimmter Formen aufgrund dieser Transformation, nicht aber ein Untergehen von Arten, weil die Arten sich über die Transformationen hinweg erhalten – ein bemerkenswerter Ausdruck eines strikt reproduktionsbiologischen Artbegriffs (↑Art). Das Vorkommen von ehemals im Wasser lebenden Organismen als Fossilien auf dem Land erklärt Lamarck mit der Annahme der ehemaligen Erstreckung des Meeres bis zu diesen Orten (»Les fossiles qu'on trouve dans les parties sèches de la surface du globe, sont des indices évidens d'un long séjour de la mer dans les lieux mêmes où on les observe«[65]).

Fortschritte des Bergbaus führen im 18. Jahrhundert zur Kenntnis einer ungeahnten Vielfalt von fossilen Formen. Dabei werden einerseits Formen gefunden, die offenbar zu (morphologischen) Gruppen ohne rezente Vertreter gehören, und andererseits nur wenige Reste, die lebenden Organismen ähneln. Der Bergbautechniker W. Smith stellt konstante Beziehungen zwischen einer Gesteinsschicht und charakteristischen Fossilien her (Prinzip der Leitfossilien)[66] – ein Vorläufer Smiths ist Mitte des 17. Jahrhunderts der Däne N. Stensen (Steno), der bereits die Entstehung der Sedimentgesteine durch Ablagerung erklärt und das Grundgesetz der geologischen Stratigrafie aufstellt, dem zufolge die oberen Schichten jünger als die unteren sind[67]. Smith gibt die Beziehungen zwischen Fossilien und Gesteinsschichten 1799 in Form einer geologischen Karte von England und Wales wieder.[68]

In den ersten Jahren des 19. Jahrhunderts wird es als ein Grundprinzip des Fossilienvorkommens erkannt, dass die Formen einander umso ähnlicher werden, je näher die Bodenschichten ihrer Herkunft zueinander liegen. Mit zunehmender Nähe zur Gegenwart nimmt also auch die Ähnlichkeit der Fossilien zu den rezenten Formen zu. H. Steffens formuliert diese Einsicht 1801 mit folgenden Worten: Die »ältern Versteinerungen sind zugleich diejenigen, die von den jetzt

bekannten Thierformen am meisten abweichen«.[69] Und: »in den *ältesten* Gebirgen finden wir die Versteinerungen von der *niedersten* Thierstufe, allmählig treten in den *jüngern* Gebirgen die Ueberreste der *höhern* hervor, und nur in den *jüngsten* finden wir die Ueberreste der Säugethiere. – Also: dieselben Stufen der Animalisation, die jetzt alle auf *einmal* da sind, sehen wir in der Natur von dem ersten Punct der Enstehung der Animalisation überhaupt wirklich allmählig durchlaufen, bis der *Mensch* das Werk krönt und vollendet«.[70] Bei L. von Buch heißt es 1810: »Die Aehnlichkeit mit jetzt noch vorkommenden Formen, verliert sich immer mehr, je älter die Gesteine sind, welche diese organischen Reste entwickeln«.[71] Diese Beobachtung wird im Laufe des 19. Jahrhunderts wiederholt bestätigt, u.a. von G. Cuvier[72] und A. von Humboldt[73].

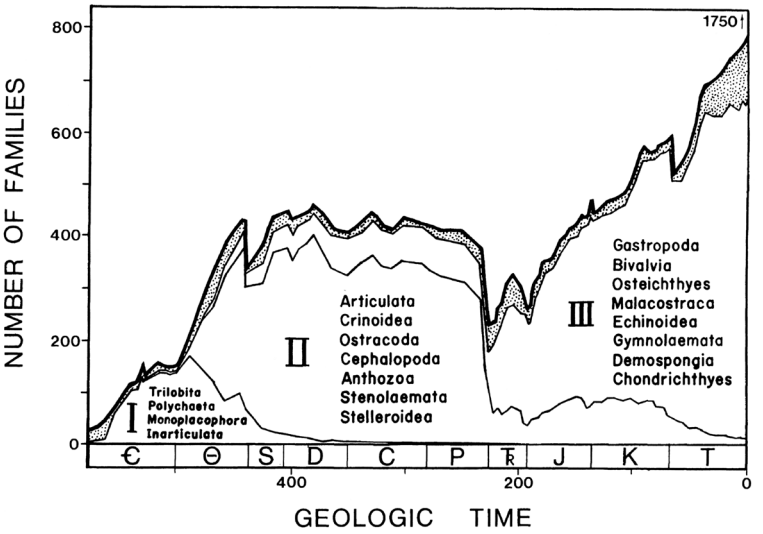


Abb. 161. Entwicklung der Diversität in den großen Gruppen von im Meer lebenden vielzelligen Tieren im Verlauf der Erdgeschichte. Die obere Kurve gibt die gesamte Anzahl von Familien fossil überlieferter Organismen an. Die drei unteren mit römischen Zahlen markierten Bereiche stellen die ersten drei Faktoren einer Faktorenanalyse der Fossilienverteilung dar und sind im Wesentlichen durch die angegebenen Tiergruppen geprägt. Der gepunktete Bereich unterhalb der oberen Kurve entspricht der restlichen Diversität, die sich nicht aus den ersten drei Faktoren ergibt. Die Zahl »1750« in der rechten oberen Ecke der Grafik gibt die Anzahl der rezenten Familien von marinen Tieren an; von der Mehrzahl, nämlich von fast 1.000 dieser Familien sind keine fossilen Vertreter bekannt (aus Sepkoski, J.J. Jr. (1981). A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. Paleobiol. 7, 36-53: 49).

Im Gegensatz zu dem Gradualismus Lamarcks steht die populäre Vorstellung, dass der Wechsel der Formen durch äußere erdgeschichtliche Katastrophen, wie Überschwemmungen oder Erdbeben, verursacht wird (»Katastrophismus«). Einer der Hauptvertreter dieser Theorie ist G. Cuvier. Cuvier, der beste Kenner der Fossilien in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts, geht von einer wiederholten Überflutung der Landbereiche der Erde mit einem korrespondierenden Faunenwechsel aus.[74] Weil Cuvier nur wenige Bindeglieder zwischen den Fossilien und den rezenten Formen finden kann, nimmt er – ebenso wie zuvor Maupertuis (s.o.) – das periodische Aussterben ganzer Faunen einer Epoche aufgrund dieser äußeren Katastrophen an. Nach einer Katastrophe sei es zu einer spontanen Neuschöpfung von Arten gekommen; bei der letzten dieser Schöpfungsakte vor 5.000 Jahren ist nach Ansicht Cuviers auch der Mensch entstanden. In seiner Darstellung des Tierreichs von 1817 integriert Cuvier die Fossilien als gleichberechtigt neben den lebenden Formen.[75] Cuvier selbst zeigt in seinen Fossilien-Studien auch, dass die Fossilien älterer Schichten den rezenten Formen am unähnlichsten sind, sie werden aber in jüngeren Schichten kontinuierlich ähnlicher. Die Fossilien der höchsten und damit jüngsten Schichten stellt Cuvier sogar in Gattungen oder Arten, die auch noch lebende Vertreter haben – die sich damit unmittelbar aufdrängende Erklärung einer Transformation der Arten lehnt er aber ab.[76]

Die Katastrophentheorie Cuviers wird bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts allmählich durch gradualistische Modelle ersetzt. Als besonders wichtig erweist sich dabei das Prinzip der Uniformität und Aktualität, das von dem Geologen J. Hutton aufgestellt wird und besonders durch die Rezeption durch C. Lyell weite Verbreitung gewinnt. Nach diesem Prinzip waren in der Vergangenheit der Erdgeschichte keine anderen Kräfte wirksam als in der Gegenwart.[77] Als Konsequenz dieser Auffassung wird der Erde ein sehr viel größeres Alter zugeschrieben als im biblischen Schöpfungsmythos behauptet: Statt einigen Tausend Jahren wird von Millionen Jahren ausgegangen – so viel Zeit, dass der Gedanke einer allmählichen Entfaltung des Lebens als natürlicher Prozess möglich wird (↑Phylogenese). Für die Fossilien schlägt Lyell eine

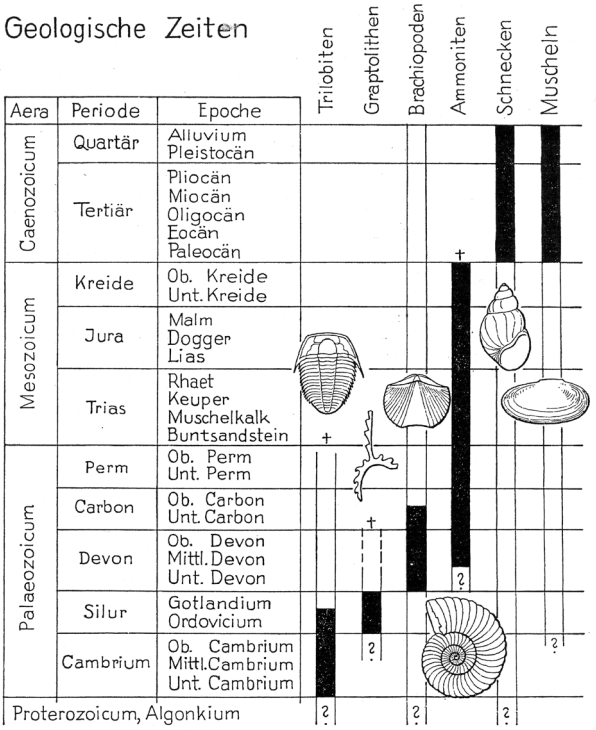


Abb. 162. Wichtige Tiergruppen als Leitfossilien (in Anlehnung an Simon, W.(1948). Zeitmarken der Erde. Grund und Grenze geologischer Forschung: 177; aus Kuhn-Schnyder, E. (1953). Geschichte der Wirbeltiere: 19).

Verwendung als »chronologische Kennzeichen«, d.h. als zeitliche Marker vor, die zur Identifikation einer Epoche auf ähnliche Weise benutzt werden können wie Medaillen, auf denen ein Ereignis dargestellt ist, das gleichzeitig mit der Prägung stattgefunden hat.[78] Seit Mitte des Jahrhunderts werden diese Fossilien als ›Leitfossilien‹ bezeichnet (s.u.).

Epochen der Erdgeschichte

Detaillierte Untersuchungen der Bodenschichten in der Umgebung von Paris führen G. Cuvier und A. Brongniart im ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts durch. Sie stellen dabei eine regelmäßige vertikale Abfolge verschiedener Böden (»sols«) fest und entwickeln eine direktionalistische Sicht der Veränderungen. Jede Formation (»formation«) ist danach begrenzt durch eine, die ihr vorausgeht (»précède«), und eine, die ihr folgt (»suit«).[79] Die Autoren stellen eine Ablagerung von Süßwassertieren oberhalb von Schichten mit fossilen Meeresorganismen fest. Die »natürliche Konsequenz« dieser Beoachtung ist nach Cuvier und Brongniart die Annahme einer Abfolge von verschiedenenen Ablagerungsperioden: erst durch das Meer, dann durch das Süßwasser (»La conséquence naturelle de cette observation, c'est que la mer, après avoir déposé ces couches de calcaire marin, a quitté ce sol qui a été recouvert par des masses d'eaux douce«[80]). Später betrachtet Brongniart die Vegetation allgemein unter dem Gesichtspunkt ihrer Sukzession in der Erdgeschichte (»sous le rapport de leur succession dans les divers couches du globe«).[81] Er unterscheidet dabei vier verschiedene Perioden (»périodes«) oder Epochen (»époques«) der Vegetation in der Geschichte der Erde (↑Phylogenese: Abb. 383).[82] Brongniart stellt auch eine parallele Veränderung bei Pflanzen und Tieren fest (»changemens successifs dans les êtres organisés«[83]).

Im Laufe des 19. Jahrhunderts kommt es zur begrifflichen Abgrenzung der erdgeschichtlichen Epochen (vgl. Abb. 158). Ihren Anfang nimmt die geologische Stratigrafie mit den Arbeiten von G.-P. Deshayes von 1831 und A. d'Orbigny von 1849-52.[84] Üblich ist anfangs eine Gliederung nach der Tiefe und damit dem Alter der Ablagerung in primäre, sekundäre und tertiäre Schichten. Allein die letzte Bezeichnung für die oberste Schicht hat sich in dem Ausdruck ›Tertiär‹ bis in die Gegenwart erhalten. Deshayes teilt das Tertiär basierend auf dem Anteil noch lebender Arten an den Fossilien in drei Abschnitte. Die Einteilung der Fossilgeschichte der Tiere in die drei großen Phasen des Paläo-, Meso- und Känozoikums wird seit Ende der 1830er Jahre vorgenommen.

Der Geologe A. Sedgwick versteht unter den ***paläozoischen*** (»palaeozoic«) Schichten zunächst allein die älteren, zum Kambrium und Silur gehörenden Ablagerungen.[85] J. Phillips erweitert das Paläozoikum 1841 um die Schichten des Devon, Karbon und Perm.[86] Er grenzt es von den Schichten ab, die er einer Epoche mit der Bezeichnung ***mesozoisch*** (»Mesozoic«) zuweist.[87] Die vorher als ›Tertiär‹ beschriebenen jüngsten Schichten der fossilen Überlieferung bezeichnet Phillips 1841 als ***känozoische*** Schichten (»Cainozoic strata«).[88] So heißt es bei E. Forbes 1854: »We are accustomed to group all geological epochs under three great sections, the Palæozoic, or oldest, the Mesozoic or middle, and the Cainozoic, more commonly termed Tertiary, or newest«.[89] Weil die Formen des Paläozoikums ein einheitliches Erscheinungsbild haben, stelllt Forbes ihnen zunächst zusammen die mesozoischen und känozoischen

Formen als ***neozoisch*** (»Neozoic«) gegenüber (»the sum of the epochs after the Palæozoic«).[90] Wenig später wird dagegen das Neozoikum mit dem Känozoikum oder dem Tertiär identifiziert; es steht dann also neben dem Paläozoikum und Mesozoikum als dritte große Epoche der Erdgeschichte.[91]

Quantitative Schätzungen zur Menge von Fossilien aus verschiedenen Phasen der Erdgeschichte nimmt J. Phillips 1860 vor: Er teilt die Ablagerung von Fossilfunden in Großbritannien in sukzessive Phasen ein (»successive systems of marine invertebrate life«) und gibt in einer Kurve den Verlauf der Diversität in der Erdgeschichte wieder (Abb. 160; vgl. auch Abb. 161).[92]

Eine genaue Datierung der geologischen Epochen mittels Methoden, die auf der Messung von radioaktiver Strahlung beruhen, nimmt A. Holmes seit 1911 vor (vgl. Abb. 159).[93] Holmes gilt damit als Begründer der exakten *Geochronologie*.

Fossilien und Evolutionstheorie

Bemerkenswerterweise spielt die Kenntnis der Fossilien eine relativ geringe Rolle bei der Formulierung der Evolutionstheorien (↑Phylogenese). Für Lamarck ist die Kenntnis der fossilen Mollusken, die er nach Übernahme der Sammlung am Pariser Naturkundemuseum Ende der 1790er Jahre erlangt, ein nicht unwesentlicher Faktor für die Formulierung seiner Theorie – aber aufgrund der Lückenhaftigkeit der fossilen Überlieferung doch nicht der entscheidende.[94] Für C. Darwin sind es in erster Linie seine ökologischen Überlegungen zur Konkurrenz und anderen Prozessen auf Ebene der Population, die ihn zu seiner Version der Evolutionstheorie inspirieren. Seiner Kenntnis der Fossilien kommt allein eine unterstützende Rolle zu. Relevant ist insbesondere das von Darwin gesammelte Fossilienmaterial aus Südamerika, anhand dessen R. Owen feststellt, dass die Fossilien aus Südamerika den gegenwärtig dort lebenden Organismen ähneln, nicht aber den Fossilien oder lebenden Organismen anderer Kontinente: Nicht die Bedingungen der Umwelt, sondern ein anderer Faktor – die gemeinsame Abstammung – kann also für die Ähnlichkeit der Formen verantwortlich gemacht werden.[95] Zusammen mit dem Studium der Vögel auf den Galapagos-Inseln, die ihm die Variation eines Typus bei lebenden Arten vor Augen führt, bildet die Kenntnis der südamerikanischen Fossilien den Ursprung all seiner Ansichten (»origin of all my views«), wie ihn sein Sohn später zitiert.[96]

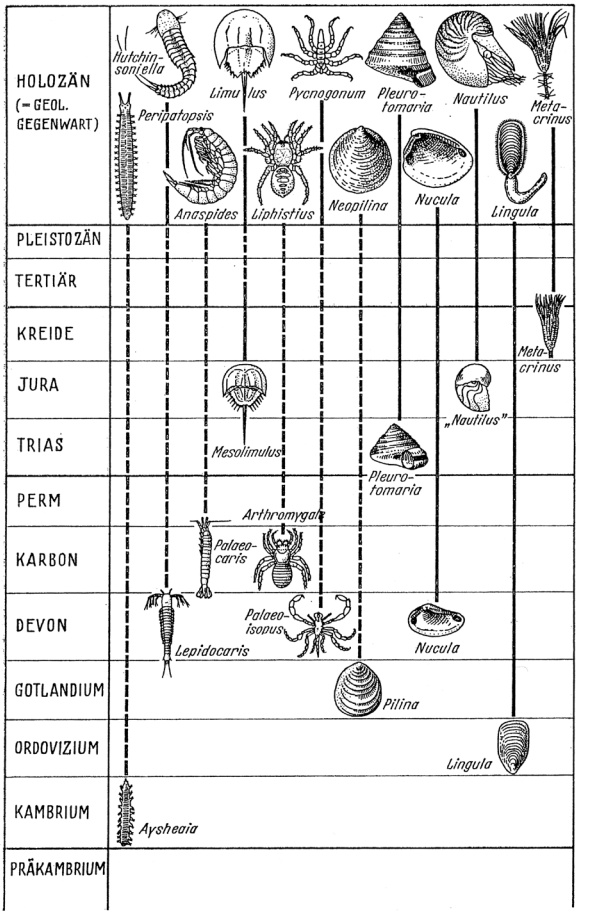


Abb. 163. Typische »lebende Fossilien« unter den wirbellosen Tieren und ihre fossilen Verwandten. Durchgezogene Linien stehen für fossile Nachweise, Strichlinien für fehlende fossile Nachweise (aus Thenius, E. (1963). Versteinerte Urkunden: 157).

Ein Grund für den dennoch relativ geringen Einfluss der Fossilienkenntnis auf die Entwicklung der Evolutionstheorie liegt wohl auch darin, dass die fossile Überlieferung häufig die morphologische Konstanz von Arten über lange Zeiträume belegt und darüber hinaus keinen graduellen Übergang nahe legt, sondern vielmehr das plötzliche Auftauchen und Verschwinden von ganzen Gruppen von Formen dokumentiert. Darwin bemerkt allein für manche Fälle, dass das Vorhandensein der Fossilien keine plötzliche und abrupte Bildung neuer Arten, sondern eine langsame Transformation belegt.[97] Er spricht von ***fossilen Bindegliedern*** (»fossil links«; der Ausdruck erscheint bereits 1844 bei E. Diefenbach[98]) die eine intermediäre Form zwischen den Bauplänen rezenter Lebewesen einnehmen.[99] Rezente Lebewesen, denen

eine solche Stellung zwischen heute dominanten Formen zukommt, bezeichnet Darwin seit 1859 als ***lebende Fossilien*** (»living fossils«).[100] Dieser Ausdruck bezieht sich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts in erster Linie auf unterirdisch lebende Tiere, die bei Ausgrabungen oder in Höhlen gefunden wurden (Anonymus 1817: »Living fossils«[101]; Granville 1837: »He [Ehrenberg] contends that the mineral springs of Carlsbad contain living fossil infusoria, of the same species as those met with on the French coast of the Atlantic, and in the Baltic«[102]).

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden verschiedene Belege für eine fossile Transformationsreihe von Organismen zu geben versucht. Ein Untersuchungsobjekt bildet dabei eine seit dem Tertiär nachweisbare Süßwasserschnecke (*Planorbis multiformis*), deren Evolution E. Hilgendorf studiert.[103] Allerdings ist die Interpretation der Daten umstritten, weil es sich um eine sehr variable Spezies handelt. Klarere Ergebnisse liefert die Untersuchung anderer Süßwasserschnecken und Muscheln in den 1870er Jahren.[104] Ein anderer viel diskutierter Nachweisversuch einer fossilen Transfomationsreihe bezieht sich auf die Evolution der Pferde: Aufbauend auf den Untersuchungen von A. Gaudry[105] versucht V.O. Kovalevski Anfang der 1870er Jahre, ein dreizehiges Pferd aus dem Miozän (*Anchitherium*) als Verbindungsglied zwischen einer schon Cuvier bekannten Form aus dem Eozän (*Palaeotherium*) und einer Form aus dem Pliozän (*Hipparion*) zu interpretieren.[106] Er deutet die Transformation dabei als eine ökologische Anpassung der Pferde an ein Leben in der Steppe. O.C. Marsh erweitert und modifiziert diese Deutung unter Berücksichtigung fossiler Funde in Nordamerika (↑Evolution: Abb. 124).[107]

Dinosaurier

Als die klassischen und spektakulärsten Fossilien gelten aber die Dinosaurier. Die erste Beschreibung eines Dinosaurierknochens wird R. Plot für das Jahr 1677 zugeschrieben.[108] Plot hält die in der Nähe von Oxford gefundene Versteinerung jedoch für den Abdruck des Knochens eines Elefanten, der von den Römern nach England gebracht wurde. Die Ausmaße des beschriebenen Knochens schließen dies jedoch aus (vermutlich gehörte der Knochen einem *Megalosaurus*).[109] Als wissenschaftlicher Entdecker der Dinosaurier gilt W. Buckland, der erste Geologie-Professor in Oxford. Er findet um 1818 den versteinerten Knochen eines *Megalosaurus* und identifiziert ihn korrekt als das Überbleibsel eines Reptils.[110] In den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts werden zahlreiche weitere Fossilien beschrieben. In England entdeckt G.A. Mantell seit 1822 verschiedene Arten von Dinosauriern, die von J. Martin gezeichnet werden.[111] Ein 1788 in Deutschland gefundenes Fossil wird 1807 von Blumenbach als Vogel beschrieben; Cuvier erkennt es 1812 als ein fliegendes Reptil (*Pterodactyl*). Die Bezeichnung ***Dinosaurier*** (griech. »gewaltige Echse«) geht auf R. Owen zurück, der sie 1841 einführt.[112]

Ein gefeiertes Fossil aus der Mitte des 19. Jahrhunderts ist der als Zwischenglied zwischen Reptilien und Vögeln angesehene ***Archaeopteryx*** aus dem Jura bei Solnhofen.[113] Weitere Fossilien werden als Zwischenglieder zwischen den Reptilien und Säugetieren angesehen.[114] Weil diese fossilen Formen Merkmale von später klar unterschiedenen Taxa aufweisen, werden sie als *Mosaikformen* bezeichnet. So schreibt D.M.S. Watson 1919 von einem fossilen Skelett, das in seinen Merkmalen zwischen Amphibien und Reptilien steht, es zeige ein Mosaik von Charakteren (»presenting a strange mosaic of characters«[115]).

Leitfossilien und Zeitsignatur

Charakteristische Fossilien einer erdgeschichtlichen Epoche, über die eine Altersbestimmung der Gesteinsschicht erfolgen kann, werden als ***Leitfossilien*** bezeichnet. Der Ausdruck wird meist auf eine Reisebeschreibung durch L. von Buch aus dem Jahr 1810 zurückgeführt[116] – von Buch verfügt jedoch nicht über einen speziellen Terminus für die Leitfossilien im Allgemeinen. Lediglich in einem Brief aus dem Jahr 1832 verwendet er den Ausdruck ›Leit-Muschel‹.[117] Seit Mitte der 1830er Jahren verbreitet sich dieses Wort in der geologischen Literatur.[118] Der allgemeine Begriff ›Leitfossil‹ wird 1839 von J. Ewald und E. Beyrich eingeführt (»der Spatangus retusus [ein Seeigel …] ist das ausgezeichnetste Leitfossil für diese Abtheilung [das Néocomien] der Kreideformation«[119]). In seinem ›Lehrbuch der Geologie und Petrefactenkunde‹ von 1845 übernimmt K.C. Vogt den Ausdruck in Bezug auf die gleiche Fossilienart[120]; bereits 1850 hat er sich als fester Terminus etabliert[121]. Seit Mitte der 1850er Jahren entstehen umfangreiche Tafelwerke, die die Leitfossilien der Epochen der Erdgeschichte abbilden.[122] Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird dieses Verfahren *Biostratigrafie* (»Biostratigraphie«) genannt (Dollo 1903).[123]

E. Dacqué bezeichnet 1924 die charakteristischen Formen einer geologischen Epoche als ihre ***Zeitsignatur*** (»eine Art biologischer Zeitsignatur für die einzelnen geologischen Epochen«[124]). Dacqué spricht auch von dem »biologischen Zeitcharakter«[125], einer »Zeitformenbildung«[126], dem »Zeithabitus«[127] oder

»Zeitgestaltungen«[128]. Er erläutert 1935: »Es macht gerade den Eindruck, als ob die Natur in einer bestimmten Zeit von innen heraus eben nur so oder so gestalten könne; als ob sie nicht anders könne, als nur erst einen bestimmten Baustil zu verwirklichen.« So bilde z.B. das Reptil »das eigentliche Landtier« im Erdmittelalter.[129] (Vor der Verwendung in der Paläontologie erscheint der Ausdruck ›Zeitsignatur‹ bereits 1877 im geschichtswissenschaftlichen Kontext[130].)

In der gleichen Bedeutung verwendet W. Simon 1948 den Ausdruck *Zeitmarken*.[131]

Paläontologie in Zahlen

Die ältesten bekannten Fossilien stammen bis in die 1950er Jahre aus dem späten Präkambrium mit einem Alter von etwa 625 Millionen Jahren. Für Darwin bildete es ein Rätsel, warum keine Fossilien aus der frühen Erdgeschichte vor dem Kambrium gefunden wurden.[132] Belastet werden die frühen Versuche, die ältesten Lebensspuren auf der Erde nachzuweisen, durch anfängliche Fehlinterpretationen. So erweist sich eine in den späten 1850er Jahren gefundene Versteinerung, die bald darauf als ältestes organisches Fossil gefeiert wird (*Eozoon canadense*, »the dawn animal of Canada«), als rein anorganischen Ursprungs.[133] Ende des 19. Jahrhunderts gelingt C.D. Walcott aber der Nachweis von frühen präkambrischen Lebensformen, nämlich einzelliger Algen (die er allerdings taxonomisch falsch einordnet, nämlich als mehrzellige Brachiopoden).[134] Walcott ist auch der Entdecker einer reichen präkambrischen Fauna aus den kanadischen Rocky Mountains, der berühmten »Burgess Shale Fauna«.[135] Über zwei Milliarden Jahre alte Fossilien entdeckt S.A. Tyler 1953 in Ontario (»Gunflint-Formation«)[136], die P. Cloud Mitte der 60er Jahre als authentisch identifiziert[137]. Mit der Entdeckung fossiler Prokaryoten konnten Fossilien mit einem Alter von mehr als 3 Milliarden Jahren gefunden werden[138] – die Identifizierung einiger Strukturen als Reste von Bakterien ist jedoch umstritten[139].

Gegenwärtig sind rund 250.000 Arten von Fossilien bekannt, davon waren 95% Meeresbewohner.[140] Nach Schätzungen haben insgesamt 30 Milliarden Arten im Laufe der Erdgeschichte gelebt, im Vergleich zu den 1,5 Millionen beschriebenen Arten sind also mehr als 99,99% der Arten ausgestorben; in Relation zu den geschätzten 30 Millionen lebenden Arten wären es immer noch 99,9% der Arten, die ausgestorben sind – nach einem bekannten Paläontologenwitz sind damit in guter Näherung alle Arten auf der Erde ausgestorben.[141] Auch hinsichtlich der Biomasse dominieren die toten Organismen um Größenordnungen gegenüber den lebendigen: Schätzungen aus den 1970er und 80er Jahren gehen von einer fossilen Biomasse von rund 10^{16} t aus (davon 5×10^{12} t in konzentrierter Form als Kohle und Erdöl)[142] gegenüber einer lebenden Biomasse von ca. $1{,}8 \times 10^{12}$ t Trockenmasse (davon nur 0,1% Tiere)[143].

Lange Zeit nimmt die Paläontologie eine eher randständige Position innerhalb der Biologie ein. In den letzten Jahren nimmt sie aber einen Aufschwung, insbesondere durch die Verbindung der Entwicklungsbiologie mit phylogenetischen Fragen. B.K. Hall bezeichnet die Paläontologie daher als eine Wissenschaft des 19. und des 21. Jahrhunderts.[144]

Nachweise

1 Agricola, G. (1546). De natura fossilium.
2 Gesner, C. (1565). De rerum fossilium, lapidum et gemmarum.
3 Vgl. Leibniz, G.W. (1702). Brief an Varignon (Philosophische Schriften, Bd. 4. Frankfurt/M. 1992, 260-266): 264.
4 Vgl. z.B. Blumenbach, J.F. (1779/1825). Handbuch der Naturgeschichte: 454 (§222).
5 d'Holbach, P.H.D. (1757). Fossiles. In: Diderot, D. & D'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 7, 209-211: 210.
6 Hooke, R. (1668). A Discourse of Earthquakes (The Posthumous Work, London 1705, 279-450): 291; vgl. ders. (1667). Micrographia: 111; Lang, K.N. (1709). Tractatus lapidum figuratorum.
7 Palissy, B. (1580). Discours admirable de la nature des eaux et fontaines de la terre (Œuvres complètes, Paris 1844, 127-381): 275.
8 Volkmann, G.A. (1720). Silesia Subterranea, oder Schlesien. Mit seinen Unterirrdischen Schätzen/ Seltsamheiten/ welche dieses Land mit andern gemein/ oder zuvoraus hat/ als Edelen, und Unedelen, ohne und mit Figuren sich präsentirenden und seltsam gebildeten Steinen, auch ehemahls theils durch die allgemeinen, theils durch Particular-Fluthen hieher verschwemmten, und durch die Versteinerung Krafft in und ausser den Steinen in Stein verwandelten Holtz, Kräuter und Blumen, Früchten, Erd- und Wasser-Thieren, ingleichen Metallen, Mineralien.
9 Tissier (1823). Considérations sur l'exploration du département sous le rapport de l'histoire naturelle. Compte rendu des travaux de la société royale d'agriculture, histoire naturelle et arts utiles de Lyon 1823, 110-120: 113; auch: Boubée, N. (1831). Bulletin de nouveaux gisemens, 5e section. Bulletin de nouveaux gisemens en France de paléontologie, pour servir à l'histoire paléontologique de la France.
10 Keferstein, C. (1834). Die Naturgeschichte des Erdkörpers, Th. 2: Die Geologie und Paläontologie; Pusch, G. (1837). Polens Paläontologie; Bronn, H.G. (1837). Paläontologie. Allgemeine Encyclopädie der Wissenschaften und Künste, 3. Sect., 9. Theil: 328; vgl. auch Meyer, H. von (1832). Palaeologica zur Geschichte der Erde und ihrer Ge-

schöpfe.
11 Lyell, C. (1838). Elements of Geology, 2 vols.: II, 281.
12 Anonymus (1836). Ehrenberg's new discovery in palæontology. Edinburgh New Philosophical Journal 21, 374-375.
13 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 58f.
14 Buckman, S.S. (1893). The bajocian of the Sherborne district: its relation to subjacent and superjacent strata. Quart. J. Geol. Soc. 49, 479-521: 482.
15 Kerner von Marilaun, F. (1895). Eine paläoklimatologische Studie. Sitzungsber. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Cl. 104, 286-291: 290.
16 Abel, O. (1911). Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere; ders. (1916). Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten; (1929). Paläobiologie und Stammesgeschichte.
17 MacMillan, C. (1898). Observations on the distribution of plants along shore at lake of the woods. Minnesota Bot. Sud. 1, 949-1023: 950; vgl. später: Cain, S.A. (1944). Foundations of Plant Geography.
18 Vgl. Müller, P. (1981). Arealsysteme und Biogeographie: 18.
19 Xenophanes, Frag. 184 (nach Hippolytos I, 14, 5-6).
20 Strabon, Geographica I, 3, 4.
21 Vgl. Soulunias, N. (1981). The Turolian fauna from the island of Samos, Greece. Contrib. Verteb. Evol. 6, 1-232: 18.
22 Vgl. Abel, O. (1939). Vorzeitliche Tierreste im deutschen Mythus, Brauchtum und Volksglauben.
23 Avicenna, De congelatione et conglutinatione lapidum; Albertus Magnus, De mineralibus: I, VIII; vgl. Gaudant, J. (1999). Fossile. Dict. Hist. Philos. Sci., 429-434: 431.
24 Vgl. Rudwick, M.J.S. (1972). The Meaning of Fossils; Edwards, W.N. (1967). The Early History of Palaeontology; Hölder, H. (1989). Kurze Geschichte der Geologie und Paläontologie: 14.
25 Hooke, R. (1665). Micrographia: 111.
26 Hooke, R. (1668). A Discourse of Earthquakes (The Posthumous Work, London 1705, 279-450): 291.
27 Hooke (1665): 111.
28 Stensen, N. (1669). De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus (dt. Frankfurt/M. 1967): 79.
29 Gesner, C. (1558). De rerum fossilium, lapidum et gemmarum maxime, figuris et similitudinibus liber.
30 Colonna, F. (1616). De glossopetris dissertatio.
31 Stensen, N. (1667). Elementorum myologiae specimen, seu musculi descriptio geometrica. Cui accedunt canis carchariae dissectum caput, et dissectis piscis ex canum genere.
32 Ginsburg, L. (1984). Nouvelles lumières sur les ossements fossiles autrefois attribués au géant Theutobochus. Ann. Paléont. 70, 3, 181-219.
33 Tentzel, W.E. (1697). Epistola de sceleto elephantino Tonnae nuper effosso. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 19, 234, 757-776.
34 Vgl. Abel, O. (1925). Geschichte und Methode der Rekonstruktion vorzeitlicher Wirbeltiere: 5.
35 a.a.O.: 6.
36 Vgl. Buffetaut, E. (1987). A Short History of Vertebrate Palaeontology: 23f.; Fig. 1; Federhofer, M.-T. (2006). Vorwort. In: Naturspiele. Beiträge zu einem naturhistorischen Konzept in der Frühen Neuzeit. Cardanus 6, 7-13: 9.
37 Baier, J.J. (1708). Oryktographia norica (Erlanger Geol. Abh. 29 (1958), 1-133): 66f.
38 Schleuchzer, J.J. (1709). Herbarium diluvianum.
39 Anonymus (1806). Naturspiel. In: Krünitz, J.G. et al. (Hg.). Oeconomische Encyclopädie, Bd. 101, 648-660: 648; gleichlautend: Anonymus (1798). Naturspiel In: Adelung, J.C. (Hg.). Grammatisch-kritisches Wörterbuch der hochdeutschen Mundart, Bd. 3: 449; vgl. auch Anonymus (1765). Jeu de nature. In: Diderot, D. & D'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 8, 532-535; vgl. Federhofer, M.-T. (2006). Vorwort. In: Naturspiele. Beiträge zu einem naturhistorischen Konzept in der frühen Neuzeit. Cardanus 6, 7-13: 8.
40 Vgl. z.B. Ray, J. (1693). Three Physico-Theological Discourses: 147; Leibniz, G.W. (ca. 1693). Protogaea (Göttingen 1749; dt. Stuttgart 1949): 88; Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 75f.
41 Hooke, R. (1668). A Discourse of Earthquakes (The Posthumous Work, London 1705, 279-450): 291.
42 a.a.O.: 327.
43 Leibniz (ca. 1693): 67.
44 [Leibniz, G.W.] (1706). [Idée sur l'origine des pierres que l'on trouve empreinte de figures de plantes, d'animaux, &c.] Histoire de l'Académie Royale des Sciences 1706: 11.
45 Jussieu, A. de (1718). Examen des causes des impressions des plantes marquées sur certaines Pierres des environs de Saint-Chaumont dans le Lyonnais. Hist. Acad. Roy. Sci. 287-297: 289.
46 a.a.O.: 291.
47 Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 168ff. (§LVff.).
48 Buffon, G.L.L. (1749). Preuves de la théorie de la terre: 290.
49 Buffon, G.L.L. (1778). Époques de la nature: 165.
50 Humboldt, A. von (1799). Die Entbindung des Wärmestoffs, als geognostisches Phänomen betrachtet. Jahrbücher der Berg- und Hüttenkunde 3, 1-14: 13.
51 ebd.
52 Robinet, J.B. (1768). Considérations philosophiques de la gradation naturelle des formes de l'être, ou les essais de la nature qui apprend à faire l'homme.
53 Voltaire (1746). Dissertation sur les changemens arrivés dans notre globe, et sur les pétrifications qu'on prétend en être encore les témoignages; vgl. Haber, F.C. (1959). Fossils and the idea of a process of time in natural history. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 222-261: 227ff.
54 Vgl. Baron, W. (1963). Ansätze zur historischen Denkweise in der Naturforschung in der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert. I. Die Anschauungen Johann Friedrich Blumenbachs über die Geschichtlichkeit der Natur. Sudh. Arch. 47, 19-35: 22ff.
55 Spener, C.M. (1710). Disquisitio de crocodilio in lapide scissili expresso, aliisque Lithozois. Misc. Berolin.

Increm. Sci. 1, 92-110; Chapman, W. (1758). An account of the fossile bones of an allegator, found on the sea-shore, near Whitby in Yorkshire. Philos. Trans. Roy. Soc. London 50, 688-691.

56 Daubenton, L. (1764). Mémoire sur des os et des dents remarquables par leur grandeur. Mém. Acad. Roy. Sci. Paris (1762), 206-209; vgl. Simpson, G.G. (1942). The beginnings of vertebrate paleontology in North America. Proc. Amer. Philos. Soc. 86, 130-188.

57 Hunter, W. (1769). Observations on the bones, commonly supposed to be elephant's bones, which have been found near the river Ohio, in America. Philos. Trans. Roy. Soc. London 58, 34-45: 45.

58 Cuvier, G. (1799). Mémoir sur les espèces d'elephans vivantes et fossiles. Mémoires de l'Institut National des Sciences et Arts, Classe mathématiques et physiques 2, 1-22: 14.

59 a.a.O.: 21.

60 Cuvier, G. (1796). Notice sur le squelette d'une très-grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent, trouvé au Paraguay, et déposé au cabinet d'Histoire naturelle de Madrid. Mag. encyclop. 1, 303-310; vgl. Hoffstetter, R. (1959). Les rôles respectifs de Brú, Cuvier et Garriga dans les premières études concernant *Megatherium*. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 31, 6, 536-545.

61 Schlotheim, E.F. von (1801). Abhandlungen über die Kräuter-Abdrücke im Schieferthon und Sandstein der Steinkohlen-Formationen. Magazin für die gesamte Mineralogie, Geognosie und mineralogische Erdbeschreibung 1, 76-95: 77.

62 a.a.O.: 83.

63 Lamarck, J.B. de (1802-09). Mémoire sur les fossiles des environs de Paris: 3.

64 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 77f.

65 Lamarck, J. B. de (1801-02). Hydrogéologie: 65.

66 Smith, W. (1817). Stratigraphical System of Organized Fossils: 7; vgl. Ellenberger, F. (1999). History of Geology, 2 vols.: II, 321.

67 Stensen, N. (1669). De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus (dt. Frankfurt/M. 1967).

68 Vgl. Winchester, S. (2001). The Map that Changed the World: William Smith and the Birth of Modern Geology.

69 Steffens, H. (1801). Beyträge zur innern Naturgeschichte der Erde: 86.

70 a.a.O.: 88.

71 Buch, L. von (1810). Reise durch Norwegen und Lappland, 2 Bde.: I, 101.

72 Cuvier, G. (1830). Discours sur les révolutions de la surface du globe: 14.

73 Humboldt, A. von (1845). Kosmos, Bd. 1: 288.

74 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles de quadrupèdes, Bd. 1 Discours préliminaire et la géographie minéralogique des environs de Paris: 10.

75 Cuvier, G. (1817). Le règne animal.

76 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 370.

77 Vgl. Hooykas, R. (1959/63). The Principle of Uniformity in Geology, Biology, and Theology.

78 Lyell, C. (1851). A Manual of Elementary Geology, 2 vols. (franz. Übers. Manuel de géologie élémentaire, Paris 1856): 160; vgl. Jacob, F. (1970). La logique du vivant (dt. Die Logik des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 174.

79 Cuvier, G. & Brongniart, A. (1811). Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris: 245.

80 a.a.O.: 247; vgl. dies. (1808). Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris. Annales du Muséum d'histoire naturelle 11, 293-326.

81 Brongniart, A. (1828). Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles: 5.

82 a.a.O.: 218.

83 a.a.O.: 221.

84 Deshayes, G.-P. (1824-37). Description des coquilles fossiles des environs de Paris, 3 Bde.: Bd. 2; d'Orbigny, A. (1849-52). Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques.

85 Sedgwick, A. (1838). A synopsis of the English series of stratified rocks inferior to the old red sandstone; with an attempt to determine the successive natural groups and formations. Proc. Geol. Soc. 2, 675-685: 685 (nach OED 1989).

86 [Phillips, J.] (1840). Organic remains. The Penny Cyclopædia, vol. 16, 487-491: 489f.; ders. (1841). Figures and Descriptions of the Palaeozoic Fossils of Cornwell, Devon, and West Somerset: 160.

87 [Phillips, J.] (1840). Palæozoic series. The Penny Cyclopædia, vol. 17, 153-154: 154; ders. (1841): 168; John, S. (1851). Elements of Geology: 127.

88 [Phillips, J.] (1841). Saliferous System. The Penny Cyclopædia, vol. 20, 354-355: 355; ders. (1841): 161; ders. (1854). A Guide to Geology: 162; John (1851): 127; Page, D. (1854). Introductory Text-book of Geology: 39.

89 Forbes, E. (1854). On the manifestation of polarity in the distribution of organized beings in time. Notes Proc. Roy. Inst. Great Britain 1, 428-433: 430.

90 ebd.; ebenso Page, D. (1854). Introductory Text-Book of Geology: 40.

91 Haydn, J.T. (1841/57). Dictionary of Dates: 289; Dawson, J.W. (1873). The Story of the Earth and Man: 235.

92 Phillips, J. (1860). Life on the Earth: 80.

93 Holmes, A. (1911). The association of lead with uranium in rock-minerals, and its application to the measurement of geological time. Proc. Roy. Soc. A 85, 248-256; ders. (1913). The Age of the Earth; vgl. Lewis, C. (2000). The Dating Game. One Man's Search for the Age of the Earth.

94 Vgl. Burkhardt, R.W. Jr. (1977). The Spirit of System. Lamarck and Evolutionary Biology: 181ff.

95 Vgl. Barlow, N. (ed.) (1958). The Autobiography of Charles Darwin: 118f.

96 Darwin, F. (ed.) (1887-88). The Life and Letters of Charles Darwin, 3 Bde.: I, 276.

97 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 201ff.

98 Diefenbach, E. (1844). The Study of Ethnology. The London polytechnic Magazine, and Journal of Science, Literature, and the Fine Arts 1844 (Jan.-Jun.), 149-155: 150.

99 Darwin (1859/72): 297.

100 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 107; 486.

101 Anonymus (1817). Living fossils. The Literary Panorama and National Register 5, 285-287: 285; Hinton, J.H. (1832). The History and Topography of the United States, vol. 2: 88.

102 Granville, A.B. (1837). The Spas of Germany, 2 vols.: II, 32; vgl. Anonymus (1837). [Rez. Granville (1837)]. The Analyst; A Quarterly Journal of Science, Literature, Natural History, and the Fine Arts 7, 102-123: 118.

103 Hilgendorf, E. (1867). Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. Monatsber. königl. preuss. Akad. Wiss. 1866, 474-504; ders. (1879). Zur Streitfrage der *Planorbis multiformis*. Kosmos 5, 10-22, 90-99.

104 Neumayr, M. & Paul, C.M. (1875). Die Congerien- und Paludinenschichten Slavoniens und deren Faunen. Abh. k.k. geolog. Reichsanst. Wien 7, 3.

105 Gaudry, A. (1862-67). Animaux fossiles et géologie de l'Attique.

106 Kovalevski, V.O. (1873). Sur l'*Anchitherium aurelianense* Cuv. et sur l'histoire paléontologique des cheveaux. Mém. Acad. Sci. St. Petersbourg Sér. 7, 20; ders. (1876). Monographie der Gattung *Anthrocotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere. Palaeontographica N.F. 2, 22, 131-346.

107 Marsh, O.C. (1874). Fossil horses in America. Amer. Nat. 8, 288-294; ders. (1879). Polydactyl horses, recent and extinct. Amer. J. Sci. 17, 499-505; vgl. Huxley, T.H. (1888). American Addresses. With a Lecture on the Study of Biology; MacFadden, B.J. (1992). Fossil Horses.

108 Plot, R. (1677). Natural History of Oxfordshire: 131; vgl. Halstead, L.B. (1970). *Scrotum humanum* Brookes 1763 – the first named dinosaur. J. Insignif. Res. 5, 14-15.

109 Vgl. Delain, J.B. & Sarjeant, A.S.W. (1975). The earliest discoveries of Dinosaurs. Isis 66, 5-25.

110 Buckland, W. (1824). Notice on the Megalosaurus, or great fossil lizard of Stonesfield. Trans. Geol. Soc. Lond. 1 (Ser. 2), 390-396.

111 Mantell, G.A. (1838). The Wonders of Geology.

112 Owen, R. (1841). Report on British fossil reptiles. Rep. Brit. Assoc. 11, 60-204: 104.

113 Meyer, H. von (1862). Archæopteryx lithographica aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen. Palæontographica 10, 53-56.

114 Vgl. Aulie, R. (1974). The origin of the idea of the mammal-like reptile. Amer. Biol. Teach. 36, 476-484; 545-553; Desmond, A. (1982). Archetypes and Ancestors. Palaeontology in Victorian London, 1850-1875.

115 Watson, D.M.S. (1918). On *Seymouria*, the most primitive known reptile. Proc. Zool. Soc. London 1918, 267-301: 299; vgl. de Beer, G. (1954). Archaeopteryx and evolution. Advancement of Sci. 42, 160-170.

116 Buch, L. von (1810). Reise durch Norwegen und Lappland, 2 Bde.; vgl. Lexikon der Geowissenschaften, Bd. 3 (2001): 2567.

117 Vgl Schweizer, C. (2008). Stratigraphy in the early nineteenth century: a transdisciplinary approach, with special reference to Central Europe. Ann. Sci. 65, 257-274: 261.

118 Münster, G. Graf zu (1835). Bemerkungen über einige tertiäre Meerwasser-Gebilde im nordwestlichen Deutschland, zwischen Osnabrück und Cassel. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde 1835, 420-451: 428.

119 Ewald, J. & Beyrich, E. (1839). Ueber die Kreide-Formation im südlichen Frankreich. Archiv für Mineralogie, Geognosie, Bergbau und Hüttenkunde 12, 559-567: 562.

120 Vogt, K.C. (1845). Lehrbuch der Geologie und Petrefactenkunde, Bd. 1: 330.

121 Hauer, F. von (1850). Ueber die geognostischen Verhältnisse des Nordabhanges der nordöstlichen Alpen zwischen Wien und Salzburg, Jahrbuch der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt 1, 17-60: 36; ders. (1850). Ueber die Gliederung der geschichteten Gebirgsbildungen in den östlichen Alpen und den Karpathen. Sitzungsber. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Cl. 4, 274-314: 305.

122 Naumann, C.F. (1854). Lehrbuch der Geognosie, Paläontologischer Atlas: Siebenzig Tafeln, enthaltend die Abbildungen von 1550 Species der wichtigsten Leitfossilien aus dem Thierreiche; Haas, H.J. (1887). Die Leitfossilien. Synopsis der geologisch wichtigsten Formen des vorweltlichen Tier- und Pflanzenreichs; Koken, E. (1896). Die Leitfossilien; Felix, J. (1906/24). Die Leitfossilien aus dem Pflanzen- und Tierreich in systematischer Anordnung.

123 Dollo, L. (1903). Sur l'évolution des cheloniens marins (considérations bionomiques et phylogéniques). Académie Royale de Belgique: Bulletin de la Classe des Sciences1903, 801-850: 840; Wedekind, R. (1916). Über die Grundlagen und Methoden der Biostratigraphie.

124 Dacqué, E. (1924). Urwelt, Sage und Menschheit: 53.

125 a.a.O.: 41.

126 a.a.O.: 53.

127 a.a.O.: 53.

128 a.a.O.: 57.

129 Dacqué, E. (1935). Organische Morphologie und Paläontologie: 226.

130 Pfleiderer, E. (1877). Die Idee eines goldenen Zeitalters: 153.

131 Simon, W.(1948). Zeitmarken der Erde. Grund und Grenze geologischer Forschung: 172.

132 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 286; vgl. Schopf, J.W. (2000). Solution to Darwin's dilemma: discovery of the missing precambrian record of life. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 97(13), 6947-6953.

133 Dawson, J.W. (1875). The Dawn of Life; vgl. O'Brien, C.F. (1970). Eozoön canadense, "the dawn animal of Canada". Isis 61, 206-223.

134 Walcott, C.D. (1899). Pre-Cambrian fossiliferous formations. Bull. Geol. Soc. Amer. 10, 199-214.

135 Walcott, C.D. (1911). Report of the Director. Smithson. Inst. Ann. Rep. 1910, 1-39.

136 Tyler, S.A. & Barghoorn, E.S. (1954). Occurrence of structurally preserved plants in pre-Cambrian rocks of the Canadian shield. Science 119, 606-608; Barghoorn, E.S. & Tyler, S.A. (1965). Microorganisms from the Gunflint chert. Science 147, 563-577.

137 Cloud, P. (1965). Significance of the Gunflint (Precambrian) microflora. Science 148, 27-45.

138 Schopf, J.W. (1978). The evolution of the earliest cells. Sci. Amer. 239, 110-138; ders. (1993). Microfossils

of the early archean apex chert: new evidence for the antiquity of life. Science 260, 640-646; Holland, H.D. (1997). Evidence for life on earth more than 3850 million years ago. Science 275, 38-39.

139 Kerr, R. (2002). Reversals reveal pitfalls in spotting ancient and E.T. life. Science 296, 1384-1385.

140 Leakey, R. & Lewin, R. (1995). The Sixth Extinction (dt. Die sechste Auslöschung, Frankfurt/M. 1996): 57.

141 a.a.O.: 50.

142 Ehrendorfer, F. (1983). Geobotanik. In: Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik, 916-1041: 992.

143 Whittaker, R.H. (1970). Communities and Ecosystems: 83; vgl. Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986/90). Ecology: 652.

144 Hall B.K. (2002). Palaeontology and evolutionary developmental biology: a science of the nineteenth and twenty-first centuries. Palaeontol. 45, 647-669.

Literatur

Hölder, H. (1960). Geologie und Paläontologie in Texten und ihrer Geschichte.

Edwards, W.N. (1967). The Early History of Palaeontology.

Bowler, P.J. (1976). Fossils and Progress. Paleontology and the Idea of Progressive Evolution in the Nineteenth Century.

Rudwick, M.J.S. (1972/76). The Meaning of Fossils. Episodes in the History of Palaeontology.

Desmond, A. (1982). Archetypes and Ancestors. Palaeontology in Victorian London, 1850-1875.

Buffetaut, E. (1987). A Short History of Vertebrate Palaeontology.

Hölder, H. (1989). Kurze Geschichte der Geologie und Paläontologie.

Gaudant, J. (1999). Fossile. Dict. Hist. Philos. Sci., 429-434.

Funktion

Das im 17. Jahrhundert aus dem Lateinischen ins Deutsche entlehnte Wort geht zurück auf lat. ›functio‹ »Verrichtung, Geltung«, das von dem Verb ›fungi‹ »verrichten, vollziehen« abstammt. Im Lateinischen des Mittelalters wird unter ›functio‹ besonders auch die Ausübung von öffentlichen Ämtern verstanden. Seit dem 16. Jahrhundert dient das Wort zur Bezeichnung der charakteristischen Rolle, die ein Teil in einem (organischen) Körper wahrnimmt. Nicht nur die konkreten Leistungen werden als ›Funktionen‹ bezeichnet, sondern auch die abstrakte Ordnung, in der das organische Geschehen sich entfaltet (z.B. Ernährung, Atmung, Stoffkreislauf, Bewegung, Fortpflanzung). Zusammengefasst werden diese Leistungen einzelner Organe oder des gesamten Organismus seit Ende des 18. Jahrhunderts als »die Funktionen des Lebens«.

Der englische Humanist T. Linacre übersetzt in den ersten Jahrzehnten des 16. Jahrhunderts einige wichtige Werke des römischen Arztes Galen aus dem Griechischen ins Lateinische und führt dabei den Ausdruck ›Funktion‹ als systematisch verwendeten Terminus in die biomedizinische Sprache ein. Der Ausdruck erscheint bereits regelmäßig in dem ersten von Linacre übersetzten Werk, ›De sanitate tuenda‹ (1517) (»functionibus, quas naturales appellamus, veluti auctione, concoctione, distributione, & nutritione infantes planè cæteris etatibus longè præstant«).[1] Die scholastischen Philosophen des Mittelalters, etwa Thomas von Aquin, verfügen über den Begriff der Funktion im physiologischen Kontext noch nicht. Mitte des 16. Jahrhunderts wird der Ausdruck aber in Übersetzungen von medizinischen Schriften arabischer Gelehrter aus dem Hochmittelalter verwendet, so 1537 in einer Sammlung von Texten des Averroes aus dem 12. Jahrhundert (»De Sanitatis functionibus, ex Aristot. & Galeno«).[2]

Der als erster neuzeitlicher Physiologe angesehene Arzt J. Fernel gliedert die organischen Funktionen 1542 gemäß der drei von ihm in Anlehnung an Aristoteles unterschiedenen Seelenteile in natürliche, animalische und die Intelligenz betreffende.[3] Die höchste natürliche Funktion der Lebewesen sieht er in der Ernährung: »Functionum naturalium suprema est nutritio«.[4] In der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts wird der Ausdruck von verschiedenen Autoren im physiologischen Kontext auf Latein gebraucht (Suárez 1597: »ad organizationem, & ad functiones vitales«[5]). Auch im Französischen des 16. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck im Zusammenhang mit biologischen Beschreibungen (so 1580 bei M. de Montaigne: »A il le corps propre à ses fonctions, sain et alaigre?«).[6] Knapp hundert Jahre nach Fernel verwendet R. Descartes das Wort im physiologischen Zusammenhang.[7] Bezüglich der Funktionen stimmen nach Descartes die Vorgänge im menschlichen Körper mit denen in den vernunftlosen Tieren überein. Auch bei B. de Spinoza findet sich die Rede von körperlichen Funktionen in seiner ›Ethik‹ von 1677 (»corporis fabrica […] functiones«[8]).

Eine Funktion ist eine systemrelevante Wirkung einer Komponente in einem organisierten System, d.h. diejenige Wirkung in einem System von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen (oder Prozesstypen), die zur Aufrechterhaltung der anderen Teile (Prozesstypen) des Systems und damit, wegen der wechselseitigen Abhängigkeit der Teile, auch zur eigenen Erhaltung beiträgt.

Funktion (Linacre 1517) *644*
Organsystem (Bonnet 1762) *679*
Funktionsübertragung
(Geoffroy Saint Hilaire 1828) *681*
Rudiment (Darwin 1838) *682*
Funktionswechsel (Hyrtl 1855) *679*
Aphanisie (Sewertzoff 1931) *683*
proximat/ultimat (Baker 1938) *677*
Übersprungbewegung (Kortlandt 1938) *681*
paratopische Aktivität (Armstrong 1949) *681*
Parastasis (Schaffner 1993) *653*

18. Jh.: Funktionen als organische Verrichtungen

Regelmäßiger erscheint der Ausdruck in den frühen Abhandlungen der experimentellen Physiologie aus der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts. An technischen Analogien orientiert ist die Beschreibung der Prozesse des menschlichen Körpers, die H. Boerhaave 1708 gibt. Er unterscheidet in seinem System der Physiologie zunächst zwischen solchen Teilen, die »Feuchtigkeiten in sich halten«[9], anderen, die der Erhaltung und dem Schutz dienen (»Stützen, Säulen, Balken, Befestigungen und Bedeckungen«), und schließlich solchen, die Bewegungen hervorbringen können. Das Vermögen, eine Bewegung zu erzeugen bezeichnet er als »Funktion«[10] (»Functio« im lateinischen Original) und unterscheidet zwei verschiedene Typen: solche, die feste Körperteile in ihrer Lage verändern können (»Unterlagen, Keile, Hebel, Rollen und Stricke«), und andere, die Veränderungen der flüssigen Körper verursachen (»Pressen, Siebe, Durchschläge«).

Das Wort ›Funktion‹ entwickelt sich damit im 18. Jahrhundert allmählich zu einem physiologischen Fachbegriff. Die französische ›Encyclopédie‹ definiert eine Funktion 1757 als einen Teil der Tierökonomie (»Economie animale«), nämlich als eine

Aktion, die von einem Organ ausgeht und auf dieses wiederum gerichtet ist (»une action correspondante à la destination de l'organe qui l'exécute«). So sei die Funktion der Brust (»poitrine«) die Atmung, die der Zunge die Erzeugung von Lauten und der Geschmack. Nur sinnlich wahrnehmbaren Prozessen (»actions sensibles«) wird eine Funktion zugeschrieben, z.B. dem Herzschlag, nicht aber der Blutzirkulation und auch nicht der körperlichen Wärme, weil sie nicht in einem Prozess besteht. Unterschieden werden auf der einen Seite Funktionen, die sich auch bei Pflanzen finden: die Ernährung, Verdauung, Fortpflanzung und Sekretion (»la nutrition, digestion, génération, secrétion«), und auf der anderen Seite die nur den Tieren eigenen Funktionen, nämlich die Empfindungen, Vorstellungen, Gefühle, den Willen und die Bewegungen der inneren und äußeren Körperteile (»la sensation, l'imagination, les passions, la volition, les mouvemens du coeur, de la poitrine, des membres, &c.«). Erklärt wird die funktionale Einrichtung der organischen Körper durch einen weisen Schöpfer, der jedem Organ eine Bestimmung (»destination«) gegeben habe; daher werden auch nur solche Bewegungen als ›Funktionen‹ verstanden, die in der Erfüllung einer Aufgabe (»s'acquiter d'un devoir«) bestehen, nicht aber von außen (z.B. durch die bloße Schwerkraft) verursachte Bewegungen.[11]

I. Kant, der den Ausdruck ›Funktion‹ in seiner theoretischen Philosophie viel verwendet, spricht an einer Stelle auch von den »Functionen unsers Körpers«.[12]

19. Jh.: Primat der Funktion gegenüber der Form

Die zentrale Stellung des Funktionsbegriffs in der modernen Physiologie zeigt sich bei den französischen Physiologen, die sich seit Ende des 18. Jahrhunderts bemühen, systematische Listen und Ordnungen der Lebensfunktionen zu formulieren (vgl.

d'Aumont 1757	*Bichat* 1801	*Richerand* 1801/04	*Magendie* 1816
	Individualfunktionen	*Individualerhaltung*	
Funktionen der Pflanzen	*des organischen Lebens*	*Interne (Ernährungs-) Fkt.*	*Ernährungsfunktionen*
Ernährung	Verdauung	Verdauung	Verdauung
Verdauung	Atmung	Absorption	Absorption
	Zirkulation	Zirkulation	Lymphfluss
	Ausscheidung	Atmung	venöser Blutfluss
Fortpflanzung	Absorption	Sekretion	Atmung
Sekretion	Sekretion	Ernährung	arterieller Blutfluss
	Ernährung		
	Wärmeerzeugung		
Funktionen der Tiere	*des tierischen Lebens*	*Externe (Beziehungs-) Fkt.*	*Beziehungsfunktionen*
Empfindungen	Wahrnehmungen	Wahrnehmung	Wahrnehmungen
Vorstellungen	Hirnfunktionen	Bewegung	Intelligenz
Gefühle	Fortbewegung	Stimme und Sprache	Stimme
Wille	Stimme		Bewegungen
Bewegungen des Herzens, des Brustkorbs und der Gliedmaßen	Nervenübertragung		
	Schlaf		
	Artfunktionen	*Arterhaltung*	*Fortpflanzungsfunktionen*
	des männl. Geschlechts	*durch beide Geschlechter*	
	Samenproduktion	Befruchtung u. Zeugung	
	des weibl. Geschlechts	*nur durch das Weibchen*	
	Menstruation	Schwangerschaft	
	Milchproduktion	Geburt	
	weibl. Flüssigkeiten	Milchabsonderung	
	der Geschlechtervereinigung		
	Fortpflanzung		
	Schwangerschaft		
	Geburt und Entwicklung		

Tab. 87. Vorschläge zur Gliederung der organischen Funktionen im 18. und frühen 19. Jahrhundert (Reihenfolge der Funktionsgruppen z.T. verändert).

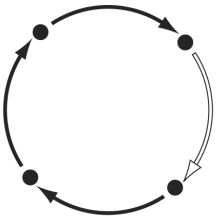


Abb. 164. Schematisches Diagramm zur Darstellung einer organischen Funktion als Wirkung in einem Kreislauf von sich wechselseitig beeinflussenden Gliedern.

Tab. 87).[13] In diesen Klassifikationen wird nach Möglichkeit für jede Lebensäußerung eine übergeordnete Funktion angegeben, so dass eine Ordnung des organischen Geschehens insgesamt entsteht. Bis in die 1790er Jahre bestehen diese Ordnungen der organischen Funktionen häufig in Listen ohne interne Gliederung. 1786 stellt F. Vicq-d'Azyr neun Funktionen nebeneinander (»Tableau des Fonctions, ou Characteres, Propres Aux Corps Vivants«): 1. Verdauung (»Digestion«), 2. Ernährung (»Nutrition«), 3. Zirkulation (»Circulation«), 4. Atmung (»Respiration«), 5. Sekretion (»Secrétion«), 6. Verknöcherung (»Ossification«), 7. Fortpflanzung (»Génération«), 8. Erregbarkeit (»Irritabilité«) und 9. Empfindlichkeit (»Sensibilité«)[14] (die gleiche Liste ohne die Verknöcherung 1789 bei Fourcroy[15]). In den ersten Jahren des 19. Jahrhunderts wird es dann üblich, die »Lebensfunktionen« in eine hierarchische Ordnung des gleichen Typs wie die taxonomische Klassifikation der Lebewesen zu gliedern (mit den Hierarchieebenen von »Klassen«, »Ordnungen« und »Gattungen« der Funktionen). So verfahren X. Bichat und A.B. Richerand (letzterer in seiner »Tableau d'une nouvelle classification des fonctions de la vie«).[16] Die beiden obersten Klassen in dieser Systematik ähneln sich bei beiden Autoren: Bichat nennt sie *Individualfunktionen* (»fonctions relatives à l'individu«) und *Artfunktionen* (»fonctions relatives à l'espèce«), Richerand bezeichnet sie als *Individualerhaltung* (»fonctions qui servent à la conservation de l'individu«) und *Arterhaltung* (»fonctions qui servent à la conservation de l'espèce«) (vgl. Tab. 87). Neben diese Zweiteilung auf oberster Ebene (s.u.) ordnet Richerand weitere Funktionen, die sich diesen beiden nicht unterordnen lassen: das Wachstum (»accroissement«), die Typen erwachsener Menschen (»age viril«, gegliedert nach »Temperamenten«, »Idiosynkrasien« und »Rassen«), das Altern (»décroissement«), den Tod und die Verwesung (»putréfaction«).

Ein Primat der Funktion gegenüber der Struktur zur Erklärung organischer Erscheinungen ergibt sich aus den bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts dominanten physikotheologischen Überzeugungen, nach denen die Lebewesen nach einem göttlichen Plan funktional gestaltet sind. Der vergleichende Anatom G. Cuvier ist zu Beginn des Jahrhunderts der Überzeugung, jedes Lebewesen sei von Gott mit solchen Strukturen ausgerüstet, die der Ausübung seiner Funktionen am besten dienen (↑Anpassung). In der Interpretation M. Foucaults lässt Cuvier »die Funktion gegenüber dem Organ an Bedeutung zunehmen und unterwirft die Disposition des Organs der Souveränität der Funktion«.[17] Probleme bereiten einer solchen Anschauung die morphologischen Ähnlichkeiten von Strukturen, die in verwandten Organismen ganz andere Funktionen wahrnehmen. Denn unter Voraussetzung einer rein funktionalistischen Gestaltung der Lebewesen sollten sich die Organe, die verschiedene Funktionen wahrnehmen, nur wenig ähneln. Weil die vergleichende Anatomie aber viele Beispiele von ähnlichen Organen mit ganz anderen Funktionen findet, hält I. Geoffroy St.-Hilaire Cuvier entgegen, nicht die Funktionen lieferten den entscheidenden Schlüssel zur Interpretation der organischen Strukturen, sondern die Annahme eines gemeinsamen Bauplans, der je nach funktionalen Anforderungen eine Abwandlung erfahre (↑Morphologie).[18]

Strukturen und Funktionen

Zwischen den morphologischen Strukturen eines Organismus und den Funktionen, denen sie dienen, bestehen keine einfachen Verhältnisse. Viele Strukturen spielen gleichzeitig in verschiedenen Funktionskreisen eine Rolle. Beispiele reichen von den Hufen pferdeartiger Tiere (Lokomotion und Verteidigung), dem Maul maulbrütender Fische (Ernährung und Brutfürsorge) über den Legebohrer der Schlupfwespen (Fortpflanzung und Verteidigung), bis zu Universalorganen wie dem Rüssel der Elefanten und der Greifhand der Primaten.[19] Und: »In diese Gruppe gehört auch die Substanz der Zähne, die bei den einen Lebewesen für eine einzige Funktion vorhanden ist, die Bearbeitung der Nahrung, bei den anderen sowohl dazu dient, als auch zum Kampf, z.B. bei allen Lebewesen mit scharfen Zähnen und mit Hauern« (Aristoteles).[20]

Neben der Wirksamkeit einer Struktur in verschiedenen Funktionskreisen kann auch umgekehrt eine Funktion von verschiedenen Strukturen ausgeführt werden, wie z.B. die Lokomotion von den Beinen und den Flügeln der Vögel oder der Schutz von der Tarnfärbung oder Flucht eines Organismus.

Einige Strukturmerkmale von Organismen haben ihre spezifische Wirksamkeit in einem Funktionskreis aufgrund ihrer Wirkung in einem anderen Funktionskreis: Die Dynamik der Anpassungsprozesse von Organismen bedingt es, dass viele sozial wirksamen Stimuli so interpretiert werden können, dass sie auf anderen Stimuli aufbauen, z.B. die rote Farbe des Dompfaff-Männchens, die für ein Weibchen, das auf rote Beeren als Stimuli für Nahrung reagiert, als ein Superreiz gelten kann, oder das »leichenhafte« Aussehen der Köpfe mancher Geier, dem gleichfalls eine soziale Funktion zugeschrieben wird.[21] Es stehen also die Funktionen selbst nicht isoliert nebeneinander, sondern haben über die Strukturen vermittelte komplexe Beziehungen zueinander.

Aufgrund ihres nicht selten fehlenden räumlichen Zusammenhangs haben die funktionalen Subsysteme eines Organismus meist nicht die Form der offen sichtbaren Realität und Objektivität, die einzelne physische Teile oder elementare Prozesse aufweisen. Sie stellen demgegenüber abstrakte Gesichtspunkte dar, die physisch heterogene Prozesse unter einen gemeinsamen funktionalen Aspekt stellen und so zu einer Einheit zusammenfassen. Die vielfältigen Prozesse die beispielsweise unter dem funktionalen Titel der Ernährung zusammengefasst werden, liegen nicht als geschlossene kausale Abfolge vor, sondern treten an verschiedenen Teilen des Organismus auf, veranlasst durch verschiedene innere und äußere Auslöser. Diese besondere epistemische Eigenart der organischen Funktionen und Funktionskreise hat bereits C. Bernard 1878 klar gesehen, indem er eine organische Funktion als etwas Abstraktes, nicht direkt materiell Repräsentiertes beschreibt: »[C]'est l'esprit qui saisit le *lieu fonctionnel* des activités élémentaires; qui prête un plan, un but aux choses qu'il voit s'exécuter, qui aperçoit la réalisation d'un résultat dont il a conçu la nécessité. […] La fonction est donc quelque chose d'abstrait, qui n'est matériellement représenté dans aucune des propriétés élémentaires«.[22] Es ist ein hoffnungsloses Unterfangen, die funktionalen Bezüge, in die ein Organismus zu stellen ist, in direkte Korrespondenz mit strukturellen Systemen zu bringen. Die Funktionskreise verlaufen quer zu der strukturellen Gliederung des Organismus in anatomisch identifizierbare Gewebe: Das Nervensystem dient z.B. ebenso der innerorganismischen Regulation wie der Wahrnehmung von Reizen aus der Umwelt; das Skelettsystem lässt sich im gleichen Maße funktional auf die Stabilität des Körpers wie auf seine Lokomotion oder seine Resistenz gegen äußere Störungen beziehen. Der physischen Homogenität eines Körperteils kann also ein ausgeprägte funktionale Heterogenität entsprechen.

20. Jh.: Vielfalt von Funktionsbegriffen

Im 20. Jahrhundert wird der Ausdruck ›Funktion‹ in biologischen Schriften oft verwendet. Er ist allerdings weit davon entfernt, ein klar umrissener Begriff mit einer eindeutigen Bedeutung zu sein. Es kann vielmehr eine Vielfalt von Bedeutungen und damit von Funktionsbegriffen unterschieden werden.[23] Einige Typen, die häufig unterschieden werden, sind: *Erhaltungsfunktionen* bestehen in dem Beitrag eines Teils zur Erhaltung eines Systems; *Anpassungsfunktionen* betreffen die Entstehung eines organischen Merkmals durch den Prozess der natürlichen Selektion; *Gestaltungsfunktionen* beziehen sich auf die an einem Gegenstand zu einem Zweck entworfenen Merkmale; *Gebrauchsfunktionen* beziehen sich auf die Verwendung eines Gegenstandes zu einem bestimmten Zweck.

Diese verschiedenen Funktionsbegriffe sind z.T. unabhängig voneinander: Eine Gebrauchsfunktion setzt z.B. nicht voraus, dass der gebrauchte Gegenstand zu dem Zweck für den er gebraucht wird, auch gestaltet wurde. So können die Herztöne einem Arzt eine Diagnose ermöglichen, ohne dass diese Wirkung einen Hintergrund für ihre Entstehung bildete. Außerdem stellt auch nicht jede Anpassungsfunktion eine Erhaltungsfunktion dar: Die helle Flügelfärbung der auf Birken lebenden Birkenspanner, die durch die Selektion in der Vergangenheit geformt wurde, bildet ein Anpassungsmerkmal – in einer Umwelt mit rußgeschwärzten dunklen Baumrinden hat dieses Merkmal aber keine Erhaltungsfunktion mehr, weil es keine Tarnung mehr gewährt (↑Anpassung: Abb. 12).

Als Ergebnis einer »Wortfeldanalyse« von ›Funktion‹ kann festgehalten werden, dass Funktionen nur Entitäten zugeschrieben werden, die »nichtselbständig« sind.[24] Diese Eigenschaft verbindet insbesondere die in mathematischen und in biologischen Kontexten ›Funktionen‹ genannten Relationen. Bereits G. Frege stellt 1891 in Bezug auf mathematische Funktionen fest, diese bezeichneten etwas, das »unvollständig, ergänzungsbedürftig oder ungesättigt« ist.[25] Außerdem stellt der biologische Funktionsbegriff ebenso wie der mathematische eine Ordnung her: mathematische Funktionen zwischen den Elementen verschiedener Mengen; biologische Funktionen innerhalb der Vorgänge des Organischen. Mathematische und biologische Funktionen sind offene Ordnungsschemata, die von »Argumenten« gefüllt werden und erst zusammen mit diesen ein »vollständiges Ganzes«[26] bilden. Die Argumente sind im mathematischen Fall z.B. Zahlen, im biologischen Fall sind es morphologische Strukturen und physiologische Prozesse. Während die Argumente die ma-

thematischen und biologischen Variablen darstellen, sind die Funktionen die Konstanten: Die Organismen weisen zwar höchst unterschiedliche Formen und Verhaltensweisen auf, die Funktionen, in die diese gestellt werden, sind aber in biologischer Perspektive immer die gleichen.

Eine wichtige Differenzierung innerhalb des Funktionsbegriffs betrifft die Unterscheidung zwischen *einer* Funktion und *der* Funktion eines Merkmals. Diese Differenzierung geht davon aus, dass nicht jedes für ein System zuträgliche oder nützliche Ereignis als eine Funktion angesprochen wird. Ein Gegenstand kann in gewissem Sinne *funktional* sein und doch keine Funktion darstellen. In einem Beispiel aus der Biologie: Für einen Lemming kann eine Fußverletzung sehr funktional sein, wenn diese verhindert, dass er sich in einer Massenwanderung mit seinen Artgenossen ins Meer stürzt[27] – aber eine Funktion wird sie deshalb trotzdem nicht. Auch eine Fehlfunktion kann also funktional sein, aber sie ist damit noch keine Funktion. Zu einer Funktion wird ein Ereignis offenbar erst dann, wenn es in regelmäßiger und charakteristischer Weise für ein System nützlich ist. Funktionsaussagen beziehen sich also (meist) nicht auf einzelne Fälle, sondern sie betreffen eine allgemeine Systematisierung eines Teils in einem System. Die allgemeine Zuschreibung der Funktion der Lokomotion zu einem Bein wird daher nicht dadurch aufgehoben, dass es in einer Situation für einen Organismus vorteilhaft ist, dass er nicht laufen kann.

Verbreitet ist es in der Biologie, Funktionen sowohl Ereignissen als auch Strukturen (oder Zuständen eines Gegenstandes) zuzuschreiben.[28] Der Funktionsbegriff verläuft insofern parallel zu dem Ursachebegriff, denn auch Ursachen können Ereignisse oder Zustände sein[29]: Die Ursache eines Brückeneinsturzes kann die Kollision eines Schiffes mit einem Brückenpfeiler sein (Ereignis) oder aber ein Konstruktionsfehler im Pfeiler (Struktur). Ein biologischer Funktionsträger ist z.B. der Prozess der Schweißabsonderung, der der Temperaturregulation dient, oder die physische Struktur des Schädelknochens, die das Gehirn schützt. Nicht selten werden an einem biologischen Gegenstand seine physische Struktur und sein Ereignischarakter nicht genau unterschieden: Sowohl dem Herzen als physischem Gegenstand als auch der von ihm ausgehenden Aktivität des Blutpumpens kann eine Funktion zugeschrieben werden.

Holismus der Funktionszuschreibung

Ein zentraler Punkt vieler biologischer Funktionszuschreibungen besteht in der Integration eines Ereignisses oder einer Struktur in ein ganzheitliches organisches Gefüge (wie ein Organismus oder ein Ökosystem). Die Zuweisung einer Funktion zu einem Teil des Gefüges beinhaltet die Feststellung, dass dieser eine Rolle in der Wirkungsweise des Ganzen spielt. Es besteht insofern eine holistische Note in biologischen Funktionszuschreibungen. Oder, wie es der Entwicklungsbiologe W. Roux 1881 formuliert: Funktion ist »Leistung, welche dem Ganzen nützt«, »Verrichtung für das Ganze«.[30] Ähnlich heißt es bei A. Benninghoff 1935: ›Funktion‹ bedeute »Ausrichtung der Teilvorgänge auf das Ganze«.[31] Ohne Bezug auf ein übergeordnetes System mache die Rede von Funktionen keinen Sinn.

Aufgrund dieses Ganzheitsbezugs wird der Funktionsbegriff für die Biologie vielfach als eines der basalen Konzepte verstanden. Die Identifizierung von Funktionen bildet ein grundlegendes methodisches Verfahren der Biologie, ja in diesem Ansatz wird ein Gegenstand überhaupt erst als ein biologischer ausgezeichnet, weil die Biologie von Organismen als ganzheitlichen Gefügen, d.h. kausalen Systemen mit spezifischen Vermögen handelt. In der mit dem Funktionsbegriff verbundenen teleologischen Systematisierung von Prozessen und Strukturen wird eine spezifisch biologische Perspektive eingenommen, die sich in anderen Naturwissenschaften nicht findet (↑Zweckmäßigkeit).

Im Gegensatz zu einer strukturellen oder kausalen Analyse erlaubt die funktionale Betrachtung in der Biologie eine hierarchische Ordnung des Geschehens mit wenigen oberen Referenzpunkten, auf die alle Prozesse bezogen sind. Als oberste Funktionen, denen gegenüber alle anderen untergeordnet sind, gelten seit der Antike die Selbsterhaltung und die Fortpflanzung der Organismen (s.u.). Weiter untergliedern lassen sich diese beiden in Ernährung und Schutz auf der einen Seite und Paarung und Brutpflege auf der anderen Seite (↑Verhalten). Nach einer anderen saloppen Einteilung bestehen die obersten Ziele aller Lebewesen in den »4Fs«: *food*, *flight*, *fuck* und *fight* (↑Verhalten: Tab. 302).[32]

Soziologischer Funktionalismus

Außerhalb der Naturwissenschaften spielt der Funktionsbegriff auch in anderen Systemwissenschaften eine zentrale Rolle, v.a. in der Soziologie.[33] Als Begründer eines funktionalistischen Theorieansatzes in der Soziologie gilt É. Durkheim. Er identifiziert die Funktion eines sozialen Phänomens mit seinem Beitrag zur Erhaltung des normalen Zustandes einer Gesellschaft. Klar geschieden sind bei Durkheim die Kausalerklärung der Entstehung eines sozialen Phä-

nomens und die Funktionalerklärung seiner Wirkung: »Quand donc on entreprend d'expliquer un phénomène social, il faut rechercher séparément la cause efficiente qui le produit et la fonction qu'il remplit«.[34] Die Funktionalität sozialer Phänomene beruht nach Durkheim nicht auf einer bewussten, intentionalen oder planenden Instanz der Zwecksetzung, sondern allein auf ihren spezifischen Wirkungen für den Systemerhalt. Dies folgt für Durkheim schon aus seinem zentralen Grundsatz, Soziales immer nur durch Soziales erklären zu wollen. Durkheim hebt auch hervor, dass die Beurteilung eines sozialen Phänomens hinsichtlich seiner Funktion die Auszeichnung eines Systems als Bezugspunkt voraussetzt. Die Schwierigkeit der Auszeichnung eines solchen konstanten Referenzsystems wird in der Theorie der Soziologie im 20. Jahrhundert intensiv diskutiert und stellt die sogenannte *Bezugspunktproblematik* dar: Gibt es einen durchgängigen Aspekt einer Gesellschaft, demgegenüber einige soziale Phänomene als nützliche Funktionen beurteilt werden können, andere dagegen als schädliche Dysfunktionen? Eine bekannte Antwort auf diese Frage gibt 1930 B. Malinowski, indem er die individuellen menschlichen Bedürfnisse als den funktionalen Bezugspunkt der sozialen Einrichtungen versteht. Kultur ist für Malinowski in diesem Sinne ein System, das zum Zweck der Bedürfnisbefriedigung errichtet wurde: »Culture is [...] an instrumental reality which has come into existence to satisfy the needs of man in a manner far surpassing any direct adaptation to the environment«.[35] So sieht Malinowski in magischen Riten eine soziale Institution, die für die Mitglieder einer Gesellschaft die Funktion der Bewältigung emotional schwieriger Situationen hat. Um zu einer kulturübergreifenden universalen Funktionsbeurteilung gelangen zu können, ist Malinowski gezwungen, eine konstante menschliche Natur anzunehmen. Weil er aber selbst von einer Formbarkeit der Bedürfnisse durch die Kultur ausgeht, kann in der Theorie Malinowskis letztlich die Funktionalität jeder gesellschaftlichen Institution durch sich selbst bedingt sein: Sie erzeugt die Bedürfnisse, die sie befriedigt.[36] Vor dem Hintergrund von Durkheims methodologischem Gebot, soziale Sachverhalte nur durch andere soziale Sachverhalte zu erklären, ist es folgerichtig, wenn A.R. Radcliffe-Brown 1935 den Bezugspunkt der funktionalen Analyse von den Bedürfnissen der Individuen in die gesellschaftlichen Institutionen selbst verlagert. Bei Radcliffe-Brown verfügt eine soziale Einrichtung über eine Funktion, sofern sie einen Beitrag zum Strukturerhalt der Gesellschaft leistet: »the function of any recurrent activity [...] is the part it plays in the social life as a whole and therefore the contribution it makes to the maintenance of the structural continuity«.[37] Diesem Verständnis des soziologischen Funktionsbegriffs schließen sich viele Soziologen an: Funktionen sind systemerhaltende Einrichtungen einer Gesellschaft.[38]

Problematisch an dieser Bestimmung ist jedoch das Fehlen eindeutiger Kriterien für die Störung oder Zerstörung einer Gesellschaft – Gesellschaften weisen offensichtlich keine so enge Festlegung auf einen Typus und keine so scharfe Begrenzung ihrer Identität auf wie Lebewesen in ihrer Art bzw. ihrem Tod: »Ein soziales System ist nicht, wie ein Organismus, typenfest fixiert. Aus einem Esel kann keine Schlange werden, selbst wenn eine solche Entwicklung zum Überleben notwendig wäre. Eine Sozialordnung kann dagegen tiefgreifende strukturelle Änderungen erfahren, ohne ihre Identität und ihren kontinuierlichen Bestand aufzugeben«[39]. In einem Neuansatz zur Bestimmung des soziologischen Funktionsbegriffs löst sich N. Luhmann daher Anfang der 1960er Jahre von dem Kriterium des Systemerhalts und definiert Funktionen als Mittel zur Herstellung von Äquivalenzklassen. Die Leistung des Zweck/Mittel-Schemas und allgemein einer funktionalen Aussage besteht nach Luhmann darin, Tatbestände vergleichsfähig zu machen: »Sie bezieht Einzelleistungen auf einen abstrakten Gesichtspunkt, der auch andere Leistungsmöglichkeiten sichtbar werden läßt. Der Sinn funktionalistischer Analyse liegt mithin in der Eröffnung eines (begrenzten) Vergleichsbereichs«.[40] Nach Luhmanns funktionaler Systemtheorie gilt, »daß jede Feststellung von Funktionen dazu dient, Lösungsvarianten für Probleme aufzuzeigen«.[41] Eine Funktionalanalyse leistet die Organisation des Wissens von kausalen Abhängigkeiten in der Weise, dass die Wirkungen verschiedener Ursachen auf das System als gleichwertig ausgezeichnet werden. Es geht um »die Feststellung der funktionalen Äquivalenz mehrerer möglicher Ursachen unter dem Gesichtspunkt einer problematischen Wirkung«.[42] Die funktionale Betrachtung macht eine »Äquivalenzklasse« von Ursache-Wirkungs-Ketten auf. Der Maßstab für die Äquivalenz ist die Wirkung auf das System. Kausalketten, die außerhalb einer funktionalistischen Betrachtung nicht miteinander vergleichbar wären, werden so aufeinander beziehbar, weil sie unter dem Gesichtspunkt ihrer Wirkung auf das System austauschbar sind. Die funktionale Perspektive macht damit die Gleichwertigkeit von verschiedenen Möglichkeiten zur Befriedigung eines Systemerfordernisses unter dem Gesichtspunkt der Wirkung deutlich. Eine Funktion ist »ein regulatives Sinnschema, das einen

Gliederungseinheit		Zentraler Begriff der Position	Wichtige Vertreter
Außerbiologscher Zweckbegriff	Psychologie	Intention	Woodfield (1976)
	Soziologie	Soziale Wechselwirkung	Durkheim (1895) Parsons (1951)
Biologischer Zweckbegriff	Logischer Empirismus	Logische Deduktion	Nagel (1951/61) Hempel (1959)
	Systemtheorie: Externalismus	Plastizität	Braithwaite (1946/53)
		Persistenz	Rosenblueth et al. (1943) Sommerhoff (1950)
	Systemtheorie: Internalismus	Programm	Mayr (1974)
		Komplexität	Cummins (1975)
	Dispositionstheorie: zukunftsorientiert	Evaluation	Bedau (1992)
		Propensität	Bigelow & Pargetter (1987)
	Evolution: vergangenheitsorientiert	Ätiologie	Wright (1973) Millikan (1984)
	Organismusbegriff	Interdependenz	Kant (1790/93) McLaughlin (2001)

Tab. 88. Überblick über die verschiedenen Ansätze zur Explikation des biologischen Funktions- oder Zweckbegriffs (aus Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 44).

Vergleichsbereich äquivalenter Leistungen organisiert«.[43] Funktionen und Zwecke werden im Rahmen der luhmannschen Systemtheorie zu invarianten Bezugspunkten, die einen Gliederungsgesichtspunkt für die Vielzahl kausaler Abhängigkeiten abgeben. Die Fixierung eines dieser ordnenden Referenzpunkte erfolgt aus einer »top down«-Perspektive: Es werden die Gesichtspunkte (d.h. Wirkungen von Systemprozessen) ausgewählt, die im Rahmen des betrachteten Systems eine ausgezeichnete Stellung innehaben.

Die Funktionalanalyse gewinnt damit eine strukturierende Aufgabe, die den Bereich der Phänomene allererst einer Kausalanalyse erschließt. Denn in der Funktionszuschreibung wird nicht nur eine Wirkung unter mehreren ausgewählt, sondern es wird auch das System, auf das die Wirkungen bezogen werden, definiert. Funktionsbegriff und Systembegriff korrespondieren einander. Die Definition eines Systems erfolgt durch die funktionale Auszeichnung von Wirkungen als relevante Gesichtspunkte.

Funktionsbegriffe im 20. Jh.

In der Biologie entwickelt sich in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts eine intensive Debatte um das adäquate Verständnis des Funktionsbegriffs. Diese Debatte bildet einen zentralen Gegenstand der Philosophie der Biologie.[44] Von den zahlreichen Positionen werden hier nur die wichtigsten kurz vorgestellt (vgl. Tab. 88 und 89).[45]

Übersetzungsprogramm des Logischen Empirismus

Weil die teleologische Sprache in den Naturwissenschaften lange Zeit generell als verdächtig und unsolide gilt (↑Zweckmäßigkeit), widmen sich seit Mitte des 20. Jahrhunderts viele Philosophen dem Projekt der Übersetzung dieser Sprache in eine andere, die ohne teleologische Redeweisen auskommt. Insbesondere im Rahmen des Logischen Empirismus wird der Versuch der Reformulierung von Funktionsaussagen in einfache logische Beziehungen intensiv diskutiert.

Ein erstes Übersetzungsangebot von teleologischen Aussagen in logische Verhältnisse im Geiste des Logischen Empirismus stammt von E. Nagel. Der viel beachtete (und auch viel kritisierte) Vorschlag zielt auf eine Reformulierung ohne Bedeutungsverlust (»without loss of asserted content«).[46] Das Ergebnis der Reformulierung des teleologischen Urteils soll also eine gleichwertige Aussage enthalten, die auf teleologische Elemente verzichtet und über einfache logische Operatoren verfügt. Der Kern des Angebots besteht darin, das Teleologische eines Urteils darin zu sehen, dass es einen Teil in einem System als notwendig für das System (seine Arbeitsweise, seine Erhaltung) identifiziert.

Es ist oft bemerkt worden, dass diese Bedeutungsäquivalenz tatsächlich nicht vorliegt.[47] Es kann sehr wohl eine Funktionszuschreibung vorgenommen werden, ohne dass dies verbunden ist mit der Behauptung

Plastizität
»Purposiveness [...] appears in life pari passu with variability or modifiability of behavior« (Perry 1918, 20).

Negative Rückkopplung
»All purposeful behavior may be considered to require negative feed-back« (Rosenblueth, Wiener & Bigelow 1943, 19).

Kausale Rolle
»To ascribe a function to something is to ascribe a capacity to it which is singled out by its role in an analysis of some capacity of a containing system« (Cummins 1975, 765).

Evaluation
»It is only where a thing is supposed to produce an effect because it is good that it is said to be the final cause of that effect; and only so can the explanation of the effect by reference to it be said to be teleological« (Moore 1901, 664).

Propensität
»Something has a (biological) function just when it confers a survival-enhancing propensity on a creature that possesses it« (Bigelow & Pargetter 1987, 192).

Anpassung
»The function of *x* in *z* is to do *y* [... means] (i) *z* does *y* by using *x*. (ii) *y* is an adaptation« (Ruse 1971, 91).

Ätiologie
»The function of *X* is *Z* means (a) *X* is there because it does *Z*, (b) *Z* is a consequence (or result) of *X*'s being there« (Wright 1973, 161).

Selektion in der Vergangenheit
»It is the/a proper function of an item (*X*) of an organism (*O*) to do that which items of *X*'s type did to contribute to the inclusive fitness of *O*'s ancestors, and which caused the genotype, of which *X* is the phenotypic expression, to be selected by natural selection« (Neander 1991, 174).

Zukünftige Selektion
»All and only those parts and processes that contribute to the capacity of an organism for survival and reproduction, construed in terms of our current best theory of evolutionary dynamics, are aspects of its biological functioning« (Griffiths 2009, 29).

Zyklische Organisation
»The function of *X* is *F* iff: for a certain period of time $t_0 < t < t_o + T$ (1) *X* is causally necessary to establish *F* (under certain circumstances c_1) (2) *F* is causally necessary to establish *X* (under certain circumstances c_2)« (Schlosser 1998, 312).

Operationale Geschlossenheit
»[F]unctionality is only possible under a closure of operations [...]. Only when the causal chain from one part to the next closes or feeds back in a closed loop – at once a feedback on the level of parts and an emergent function defined [...] as a part-whole relation – can we talk about a genuine function« (Emmeche 2000, 195).

Selbstreproduktion
»The particular item x_i ascribed the function of doing (enabling) *Y actually* is a reproduction of *itself* and actually did (or enabled) something like *Y* in the past and by doing this actually contributed to (was part of the causal explanation of) its own reproduction« (McLaughlin 2001, 167).

Typfixierung durch Design
»Eine Funktion ist der Beitrag einer typfixierten, d.h. durch das Design der Entität bestimmten Komponente zu einer Systemleistung« (Krohs 2004, 93f.).

Element eines kohärenten Systems
»[I]t is the place of certain capacities in a coherent system of capacities that underwrites their status as functions. On this view, nothing counts as a function unless there are lots of other things that are also functions and this system of functions provides the best explanation for the organism's capacity to self-reproduce« (Weber 2005, 196f.).

Organismuskonstituierender Beitrag von Teilen
»Funktionsausübungen sind Beiträge, die den Organismus konstituieren helfen« (Buddensiek 2006, 211).

Organisationale Geschlossenheit
»[A] trait T has a function [in a self-maintaining system S] if and only if:
C1: T contributes to the maintenance of the organization O of S;
C2: T is produced and maintained under some constraints exerted by O;
C3: S is organizationally differentiated« (Mossio, Saborido & Moreno 2009, 828).

Tab. 89. Definitionen oder Erläuterungen der Begriffe der biologischen Funktion oder Zielgerichtetheit.

der Notwendigkeit des Systemteils, dem eine Funktion zugeschrieben wird. Aus der Zuschreibung einer Funktion zu dem Vorhandensein des Blattfarbstoffs Chlorophyll in grünen Blättern folgt beispielsweise nicht, dass nicht auch ein anderes Molekül die entsprechende Funktion in der Photosynthese übernehmen könnte. Oder in einem anderen Beispiel: Aus der Möglichkeit des künstlichen Ersatzes von Herzen folgt nicht die Funktionslosigkeit von Herzen. Dass einem Systemteil eine Funktion deshalb abgeschrieben wird, weil ein alternativer Funktionsträger vorliegen kann, ist insgesamt eine biologisch abwegige Vorstellung.

Nagel spezifiziert seine Bedingung daher später und will die biologische Funktionalität als eine Notwendigkeit in normalen biologischen Situationen bestimmen. Es komme darauf an, das betrachtete System so weit einzugrenzen, dass in ihm tatsächlich keine alternativen Funktionsträger vorkommen können. Die Biologie handle von natürlichen Organismen und nicht von solchen mit künstlichen Hilfsorganen, wie Ersatzmolekülen für Chlorophyll oder artifiziellen Herzen. Biologisch betrachtet sei das Herz für den Menschen also nicht nur ein hinreichendes, sondern auch ein notwendiges Mittel zur Aufrechterhaltung des Blutkreislaufs, Substitutionsmöglichkeiten ergeben sich nur aus einer außerbiologischen Perspektive: »in normal human beings – that is, in human bodies having the organs for which they are at present genetically programmed – the heart *is* necessary for circulating blood«.[48]

In einem ähnlichen Ansatz wie Nagel will auch C.G. Hempel die Rede von ›Funktionen‹ in eine Relation von logischen Beziehungen auflösen. Hempels Ansatz ist allgemein durch ein ähnliches Anliegen wie Nagels ausgezeichnet. Der Funktionsbegriff erhält seinen wissenschaftlichen Wert im Rahmen von Erklärungen. Als akzeptabel erweist sich für Hempel eine Erklärung allgemein dann, wenn sie sich dem von ihm formulierten allgemeinen Schema einer wissenschaftlichen Erklärung einfügen lässt. Anders als bei Nagel wird aber in Hempels Analyse der Funktionalerklärung nicht die Notwendigkeit der Anwesenheit des funktional beurteilten Teils für das Funktionieren des Systems behauptet, sondern lediglich die Notwendigkeit der Erfüllung einer Bedingung, die von dem funktional beurteilten Teil vollbracht wird – aber auch von einem anderen möglichen Teil geleistet werden kann. Die Funktionalität des Herzens beruht also nicht darauf, dass es selbst notwendig für einen Organismus ist, sondern darauf, dass es eine notwendige Leistung vollbringt – den Antrieb des Blutkreislaufs –, die aber auch von anderen Einrichtungen als dem Herzen vollbracht werden könnte. Diese Notwendigkeit der Bedingungen *n* für den Erhalt des Systems in seinem normalen Arbeitszustand lässt sich nach Hempel in eine Gesetzesbedingung umformulieren. Durch das Vorliegen dieser Gesetzesaussage enthalten Funktionalanalysen eine wichtige Voraussetzung für ihre Anpassung an das Schema der deduktiv-nomologischen Erklärungen.[49]

Erreicht wird mit Hempels Ansatz im Wesentlichen die Zergliederung eines Systems in für die Arbeitsweise des Systems notwendige Komponenten; diese werden jeweils in funktionale Äquivalenzklassen gruppiert. Aus der Prämisse des ordnungsgemäßen Arbeitens eines solchen Systems führt Hempels Schluss zur Konklusion, dass mindestens einer der Wege zur Realisierung der notwendigen Systemkomponenten vorliegt. Als Konklusion des konstruierten Schlusses steht also die Anwesenheit des betreffenden funktionalen Merkmals in dem betrachteten System. Ist es aber tatsächlich die *Anwesenheit* des funktional beurteilten Teils, die in der funktionalen Betrachtung in Frage steht? In vielen späteren Analysen wird dies bezweifelt, und Hempels Rekonstruktion gilt als gescheitert, weil sie die wissenschaftliche Aufgabe von Funktionsaussagen falsch einschätzt. Die Angabe von Gründen der Anwesenheit eines Gegenstandes oder Merkmals als Erklärung seiner Funktion stellt keine Analyse der Teleologie dar, sondern führt – mit R. Cummins gesprochen[50] – zu einer *Neo-Teleologie*. In dem hempelschen Schluss erscheint eine Aussage als Explanandum, die biologisch gar nicht erklärungsbedürftig ist: dass nämlich das beurteilte System z.B. über ein Herz verfügt. Das *Vorhandensein* des Herzens im Organismus stand aber gar nicht in Frage als nach seiner Funktion oder seinem Zweck gefragt wurde. Erfragt wurde nicht das *Dass* des Herzens sonder eben sein *Wozu*, nicht seine Ursache, sondern seine Wirkung auf das System. Die hempelsche Reformulierung umgeht also in ihrer Antwort die eigentliche Frage.[51]

Der eigentliche Gewinn der Funktionalanalyse liegt demnach nicht darin, etwas in seinem Vorhandensein zu erklären – dies leisten kausale Erklärungen sehr viel besser. Es geht in der Funktionalanalyse gerade nicht um die *Entstehung*, sondern um die *Konsequenzen* eines Gegenstandes. Hinsichtlich dieser Konsequenzen oder – in kausaler Perspektive – der *Wirkungen* bildet ein Gegenstand ein Element einer Klasse von äquivalenten Gegenständen, die gleiche Wirkungen haben. In dem, was für Hempel das Problem darstellt, nämlich der Möglichkeit der Substitution eines Funktionsträgers durch einen anderen, liegt gerade der Gewinn und der systematische Stellenwert der Funktionalanalyse: Sie eröffnet eine Perspektive, aus der verschiedene mögliche Teile eines Systems als Mittel für die Verwirklichung eines Systemerfordernisses fungieren können, also im Hinblick auf ihre funktionale Rolle für das System vergleichbar werden.

Funktionalität als Plastizität

Ein grundsätzlich anderer Ansatz in der Wissenschaftstheorie der Biologie unternimmt es, Funktionen als Elemente eines besonderen Typs von kausalen Prozessen oder Systemen allgemein zu bestimmen. Die Funktionalität wird damit zu einem *systemtheo-*

retischen Phänomen. Nicht die Reformulierung von Funktionsaussagen im Rahmen von Schlussschemata besonderer Art, sondern das Verhalten eines Systems nach einem spezifischen Muster bildet den primären Ansatz der systemtheoretischen Explikationsversuche des Funktionsbegriffs. Die ersten Vorschläge gehen dabei von einem durch Beobachtung des Systems von außen wahrnehmbaren, behavioristischen Verhaltenskriterium aus. Das Ziel besteht darin, ein äußeres Verhaltenskriterium zu finden, das alle Fälle von funktionalem Verhalten zu einer einheitlichen Klasse zusammenfasst. Es wird also davon abgesehen, welche innere Struktur ein System hat, dieses bleibt eine *black box* – es interessieren allein die Prozesse und Reaktionen auf Umweltereignisse, die in einer äußeren Beschreibung das System charakterisieren können. Aufgrund dieses auf die äußere Beschreibung des untersuchten Systems beschränkten Verfahrens können diese Ansätze als *Externalismus* zusammengefasst werden.[52]

Der einfachste externalistische Ansatz besteht darin, eine Zielverfolgung oder allgemeiner die Funktionalität eines Prozesses dann verwirklicht zu sehen, wenn ein Zielzustand über verschiedene alternative Wege erreicht werden kann. Dies beinhaltet auch das Verfolgen des Ziels von unterschiedlichen Anfangsbedingungen aus. Ein solches Verständnis der organischen Teleologie findet sich bereits in den behavioristischen Analysen zu Beginn des 20. Jahrhunderts. So ist R.B. Perry 1918 der Auffassung, organische Zweckmäßigkeit gehe einher mit der Variabilität von Verhalten (»Purposiveness [...] appears in life pari passu with variability or modifiability of behavior«[53]). Auch für E.S. Russell (1945) liegt die zentrale Eigenschaft eines zielgerichteten (funktionalen) Verhaltens in dem Vorhandensein einer Mehrzahl von Mitteln (»methods«), mit deren Hilfe das eine angestrebte Ziel erreicht werden kann (»the end-state is more constant than the method of reaching it«).[54] Funktionalität und Zielgerichtetheit bedeutet danach also stets eine Mittelpluralität. Verschiedene Methoden der Ernährung oder der Vermeidung von Feinden weisen diese Verhaltensweisen als funktional aus. Für ein derartiges Vorliegen einer Mehrzahl von Mitteln zur Realisierung des einen Ziels verwendet R.B. Braithwaite den Begriff der *Plastizität* (»plasticity«). Er versteht darunter die Fähigkeit eines Organismus, das gleiche Ziel über verschiedene Aktivitäten und kausale Mechanismen zu erreichen (»by alternative forms of activity making use frequently of different causal chains«).[55]

Der Ausdruck ›Plastizität‹ ist allerdings selbst nicht eindeutig. In seiner allgemeinen Bedeutung und auch

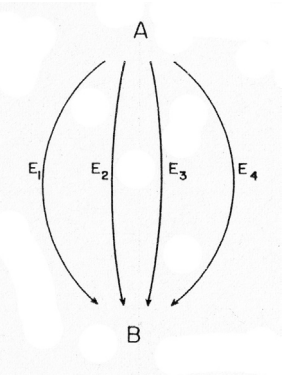


Abb. 165. Parastasis: Ein Ereignis A hat eine Wirkung B, die über vier verschiedene Wege E_1, ... E_4 erreicht werden kann. Parastasis liegt also immer dann vor, wenn ausgehend von einem Zustand oder Ereignis alternative Mittel zum gleichen Ziel führen (aus Murphy, E. (1976). The Logic of Medicine: 235).

in einem spezielleren biologischen Zusammenhang meint die Plastizität meist eine Verformbarkeit oder Anpassungsfähigkeit eines Gegenstands an äußere Bedingungen.[56] Geeigneter für den vorliegenden Kontext wäre der Ausdruck *Äquifinalität* (↑Regulation) (oder auch die Worte *Multimedialität* oder *Polymethodik*). Als Terminus für die Fähigkeit organischer Systeme, ein ähnliches Ziel über verschiedene Wege zu erreichen, wird auch der Ausdruck ***Parastasis*** vorgeschlagen. Das Wort wird 1976 von E. Murphy im Kontext einer Theorie der Verursachung im Bereich der Medizin eingeführt[57] (vgl. Abb. 165) und später von K. Schaffner aufgegriffen (1983: »parastasis«: »biological phenomenon whereby there exist alternative pathways to the same end«[58]).

Der Vorschlag zur Erläuterung des biologischen Zweck- und Funktionsbegriffs über das einfache Kriterium des Vorliegens von alternativen Wegen zum gleichen Ziel ist vielfach kritisiert worden.[59] Kritisch wird zum einen eingewandt, dass sich das Problem der Funktionalität damit zu der Frage verkürzt, wie differenziert ein Prozess auf Seiten seiner Ursachen beschrieben werden kann. Wenn alternative Wege der Verursachung beschrieben werden, ist ein Vorgang als funktional zu beurteilen. Schon für einen Stein, bei dem alternative Wege für das Hinabrollen von einem Berg bis zum Erreichen des Endzustands am Bergfuß beschrieben werden können, müsste damit die Rede von Funktionen gerechtfertigt sein. Zum anderen gilt das Kriterium der Plastizität nicht nur als nicht hinreichend, sondern auch als nicht notwendig zur Zuschreibung von Funktionen: Auch ein spontan sein Ziel erreichendes Verhalten, für das in dem Sys-

tem keine funktionalen Substitute vorliegen, kann es verdienen, funktional genannt zu werden. Wäre z.B. das Schnappen eines Frosches nach einer Fliege der einzige Weg, auf dem er sich ernähren könnte, dann wäre dieses Verhalten damit nicht weniger funktional und zielgerichtet.[60] Die Funktionalität hängt hier nicht an der Ersetzbarkeit des Verhaltens durch ein anderes aus dem Repertoire des Frosches, sondern an seiner Hinordnung auf den Funktionskreis der Ernährung.

Funktionalität und Selbsterhaltung

Neben der Plastizität gilt die *Persistenz* als das wichtigste zweite Verhaltenskriterium, mittels dessen durch äußere Beobachtung ein funktionales Phänomen erkannt werden kann. Unter der *Beharrlichkeit*, *Hartnäckigkeit* oder *Persistenz* eines Prozesses oder Verhaltens wird dabei dessen Ausrichtung auf einen Endzustand verstanden, der trotz möglicher Störungen von außen von einem System angestrebt wird: Als Reaktion auf Störungen treten in dem Prozess Variationen auf, durch die die Ausrichtung auf den Zielzustand erhalten bleibt. Die Funktionalität eines Prozesses wird also mit der *Erhaltung* eines Zustandes in Verbindung gebracht. Besonders die Erhaltung des Systems, von dem der Prozess ein Teil ist, steht dabei im Mittelpunkt: Es gibt eine mächtige und stimmenreiche Tradition, die behauptet, die Organisation des Organismus bestehe in seiner ↑Selbsterhaltung und der zentrale biologische Begriff der Funktion oder Zweckmäßigkeit müsse unter Referenz auf diese Selbsterhaltung bestimmt werden. Die organischen Phänomene seien also insofern zweckmäßig, als sie einen direkten Beitrag zur Erhaltung des Organismus als Ganzem leisteten.[61]

Näher ausgearbeitet wird die Vorstellung von der Persistenz als Kennzeichen organischer zielgerichteter Systeme von behavioristisch beeinflussten Psychologen in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts.[62] Auch Entwicklungsbiologen leisten für die Etablierung dieser Verbindung einen Beitrag und verwenden dafür die Begriffe der *Äquifinalität* oder *Äquipotenzialität* (↑Regulation).

Seine eigentliche Blüte erreicht dieses Verständnis aber erst mit dem kybernetischen Fundierungsversuch der organischen Teleologie seit den frühen 1940er Jahren. In einem sehr einflussreichen kleinen Aufsatz von 1943 meinen A. Rosenblueth, N. Wiener und J. Bigelow, über eine rein behavioristische Verhaltensanalyse ermitteln zu können, ob ein System sich teleologisch verhält oder nicht. Allein die äußere Beobachtung soll es ermöglichen, das Vorliegen einer Funktionalität oder Zweckmäßigkeit im Sinne einer Zielverfolgung zu erkennen. Das funktionale Verhalten wird dabei identifiziert mit einem Verhalten, das über eine negative Rückkopplung (»negative feed-back«) charakterisiert werden kann: »All purposeful behavior may be considered to require negative feed-back«.[63] Allerdings hat diese Analyse eine sehr eingeschränkte Reichweite. Wie die Autoren selbst zugeben, gibt es auch zweckmäßiges Verhalten, das, einmal ausgelöst, auf keinem weiteren Rückkopplungsmechanismus beruht (z.B. das Schnappen einer Schlange oder eines Frosches nach Beute).

Die Hauptstoßrichtung der Kritik am kybernetischen Explikationsvorschlag des Funktionsbegriffs entzündet sich an der behavioristischen Grundlage dieses Ansatzes. Viele Autoren bemerken die Unmöglichkeit, alle Formen der organischen Funktionalität und Zweckmäßigkeit auf rein behavioristischer Grundlage zu bestimmen.[64] Es gibt eine Vielzahl von funktionalen Beurteilungen von biologischen Prozessen, in denen keine Regelkreise vorliegen. Die Identifizierung eines Regelkreises ist also nicht notwendig, um eine teleologische Beurteilung vorzunehmen. Sie ist aber auch nicht hinreichend, weil Regelkreise auch im Anorganischen vorliegen können, in einem Bereich also, in dem keine funktionalen Verhältnisse unterstellt werden.[65] Beispiele für biologische Funktionsträger ohne Regelkreisstruktur sind spontane Reflexe wie einfache Schreckreaktionen oder auch morphologische Einrichtungen wie Stacheln oder Schutzpanzer. Beispiele für anorganische Regelkreise finden sich in mineralogischen Prozessen oder Klimaphänomenen (↑Regulation). Ein schwerwiegendes Defizit eines kybernetischen Funktionsbegriffs ist es auch, dass er allein auf die Homöostase eines einzelnen Organismus bezogen ist, für alle Reproduktionsphänomene, die nicht auf die Selbsterhaltung gerichtet sind, aber keinen systematischen Ort findet.

Einige an der Evolutionstheorie orientierte Biophilosophen werfen dem kybernetischen Ansatz vor, eine Analyse der biologischen Funktionalität und Teleologie eher behindert als befördert zu haben. So meint M. Ruse 1973, das kybernetische Verständnis lenke den Blick fälschlicherweise fort von der Evolution als dem letzten Grund der Teleologie hin zu dem isolierten Prozess eines einzelnen Verhaltens.[66] Eine kybernetische Analyse von zielverfolgenden Prozessen könne damit allein Aufschlüsse über die *Anpassungsfähigkeit* eines Organismus, nicht aber über seine *Anpassungen* geben. Funktional seien aber eben nicht allein die Reaktionen auf Umweltereignisse im Leben eines Organismus, sondern auch seine strukturelle Ausstattung, die ihm von seiner Geburt an mitgegeben ist.

Weil es die Hinordnung eines Verhaltens auf einen Funktionskreis (z.B. den der Ernährung oder des Schutzes) ist, die seine funktionale Beurteilung ermöglicht, muss sich die Funktionalität eines Prozesses oder Teils überhaupt nicht in der isolierten Struktur des Ablaufs des Verhaltens selbst zeigen. Sie muss mit anderen Worten keine direkt beobachtbare Eigenschaft des einzelnen Verhaltens sein, sondern kann allein aus der funktionalen Inbezugsetzung des Verhaltens zu einem Erfordernis des organisierten Systems folgen. Mit dieser Kritik hat sich aber der ganze behavioristische Ansatz, der mit den Kriterien der Plastizität oder Persistenz als Grund des biologischen Funktionsbegriffs verfolgt wurde, als nicht sinnvoll erwiesen. Verhaltenskriterien allein reichen nicht aus, um zielgerichtete Systeme zu identifizieren. Der Behaviorismus versagt als ein Mittel zur Bestimmung des Begriffs der biologischen Funktion.

Funktionalität und Fehlbarkeit

Deutlich wird in den behavioristischen Analysen von zielgerichtetem Verhalten, dass die biologische Ziel- und Funktionszuschreibung keinem rein deterministischen Modell folgt, sondern vielmehr Freiheitsgrade zulässt. Die Beurteilung einer Relation als zweckmäßig oder funktional liegt nur dort vor, wo diese Relation nicht als eine naturgesetzliche Determination bestimmt ist: Die Fehlbarkeit oder das Scheitern-Können gehört notwendig zu den in der Biologie beschriebenen Formen der Zielverfolgung und Funktionalität.[67] So ist ein funktionaler Zusammenhang wie das Beutemachen eines Frosches zwar durch eine regelmäßige Verknüpfung von Zuständen gekennzeichnet – der Hungerzustand des Froschs und sein Erbeuten der Fliege –, kein Naturgesetz garantiert aber diesen Zusammenhang: der Beutefang kann misslingen. Die Zweckmäßigkeit betrifft also einen nicht naturgesetzlich determinierten Zusammenhang, sie ist »zufällig«, wie I. Kant es formuliert.[68] Unterschieden ist sie damit von einer Verknüpfung zwischen Größen, wie sie etwa in der Beschreibung einer Kugel vorliegt, die sich in einer Hohlkugel bewegt und hier das »Ziel« des Aufenthalts am niedrigsten Punkt anstrebt: In diesem Fall liegt keine Variabilität in dem Verhalten der Kugel vor; es ist per Naturgesetz garantiert, dass der Zielzustand der Ruhe der Kugel am niedrigsten Punkt erreicht wird.

Funktionale und teleologische Beurteilungen in der Biologie sind also offenbar mit einem normativen Konzept verbunden: Selbst wenn ein als Ziel angestrebter Zustand (z.B. das Fangen einer Fliege durch einen Frosch) nicht erreicht wird, ändert das doch nichts an seinem Status als Ziel, er *sollte* erreicht werden. Es gehört zu einem funktional Beurteilten notwendig dazu, dass es scheitern kann; handelt es sich um ein System wie einen Organismus, dann kann es »krank« werden oder »kaputt gehen«. Umgekehrt deutet die Anerkennung der möglichen Schädigung oder Krankheit eines Gegenstandes auf seine funktionale Beurteilung. Bei W. Whewell heißt es 1847: »The idea of living beings as subject to diseases includes the recognition of a Final Cause in organization«.[69] So wie nur funktional beurteilte Systeme »kaputt gehen« können, werden auch nur sie repariert: »Der Begriff der Reparatur kommt in der Physik nicht vor«, wie N. Bischof 1988 feststellt[70]. In einer rein kausalen Beschreibung können dagegen Prozesse nicht normativ vor anderen ausgezeichnet werden, nicht positiv im Sinne ihrer Zuträglichkeit für ein System und nicht negativ im Sinne ihrer Störung.

E. Mayr: Funktionen als Programme

Die Schwierigkeiten, über eine behavioristische, externalistische Analyse eine angemessene Rekonstruktion des biologischen Funktionsbegriffs zu erreichen, führte zur Entwicklung von systemtheoretischen, internalistischen Ansätzen, in denen die spezifische innere Struktur eines Systems eine zentrale Rolle spielt. Ein einfacher Vorschlag besteht darin, die Ausrichtung auf eine Funktion oder ein Ziel mit einem bestimmten Teil eines Systems, einem *Programm*, verbunden zu denken. Über Programme verfügen Organismen zunächst insofern, als sie sich geordnet entwickeln. Die Programmsicht des Funktionsbegriffs entfaltet sich daher ausgehend von Organismen als Entwicklungssysteme. Seit der Antike ist die organische Entwicklung einer der zentralen Aspekte, die eine funktionale und teleologische Beurteilung der Lebewesen veranlasste und rechtfertigte. So dient für Aristoteles die Entwicklung eines Organismus aus einem äußerlich undifferenzierten Keim zu einem komplexen Organismus als Paradigma der natürlichen ↑Zweckmäßigkeit. Von einigen Autoren wird die Teleologie des Organischen überhaupt auf die Momente der Entwicklung des Organismus eingeschränkt.[71] Im Rahmen dieser Konzeption liegt die Teleologie in dem Vorhandensein von Mechanismen im Inneren des Organismus, die die Kette der Transformationen auslösen und regulieren. Während ihrer Entwicklung wird der Endzustand als inhärent in den Organismen enthalten vorgestellt, und sie können damit insgesamt im Hinblick auf das, was sie am Ende werden, konzipiert werden.

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts ist es v.a. der Biologe E. Mayr, der den Programmbegriff in

dieser Hinsicht propagiert. Neben Mayr sind es v.a. andere Biologen, die sich dieses Begriffs zur Erläuterung des biologischen Zweck- und Funktionsbegriffs bedienen.[72] ›Programm‹ ist dabei ein aus der Informationstheorie entlehnter Begriff. In der ursprünglichen Wortbedeutung ist ein Programm eine Festsetzung eines Ablaufs oder eine Anweisung für die schrittweise Durchführung eines Verfahrens (vgl. griech. ›πρόγραμμα‹: »das vorher Geschriebene, die Vorankündigung, öffentliche Bekanntmachung«). Mit dem Programmbegriff soll zum Ausdruck gebracht werden, dass es eine in dem Organismus liegende interne Dynamik ist, die seine Entwicklung und sein Verhalten lenkt. Mayr definiert ein Programm zunächst als einen *Informationscode* (»code of information«[73]). Später beschreibt Mayr ein Programm ausführlicher als eine materiell im Organismus verkörperte Steuerungsinstanz (»coded or prearranged information that controls a process (or behavior) leading it toward a given end«[74]). Ein paradigmatischer Fall eines Programms in diesem Sinne wäre die genetische Information eines Organismus, die seine Formbildung und sein Verhalten steuert.

Auch dieses Verständnis des biologischen Funktionsbegriffs ist vielfach kritisiert worden. Hingewiesen wird darauf, dass Programme einen nicht hinreichenden Charakter zur Identifikation von biologischen Funktionen aufweisen. Denn auch solche Eigenschaften eines Organismus, die ein Biologe nicht als funktional beurteilen würde, z.B. Krankheiten oder Fehlfunktionen von Organen können »programmiert« in dem Sinne sein, dass sie auf einer vererbten genetischen Eigenschaft beruhen.[75] Das Hauptproblem von Mayrs Programmbegriff ist aber seine eigene Unschärfe. Es bleibt bei Mayr völlig unklar, welchen Prozessen ein Programm zu unterlegen ist und welchen nicht. E. Sober bezeichnet Mayrs Rede von einem Programm daher zu Recht als eine nicht erklärte Metapher (»unexplained metaphor«[76]) und W. Christensen spricht von einer uninformativen bloßen Umbenennung des Phänomens (»exercise in re-labelling the phenomenon«[77]). Der Programmbegriff ist nicht weniger klar als der Funktions- oder Zweckbegriff. Ausgehend von der genetischen Informationsvorstellung hat der Begriff des Programms sogar eine irreführende Weichenstellung in der Diskussion der organischen Teleologie bewirkt. Denn über die Vorstellung eines Programms wird ein Teil des Organismus, z.B. sein Genom, als eine zentrale Kontrollinstanz ausgezeichnet. Die Behauptung einer Zentralinstanz widerspricht aber der Grundidee der Organisation von Organismen, der wechselseitigen Abhängigkeit aller Teile voneinander. Statt von einer Wechselwirkung geht die Programmsicht von einer einsinnigen Determinationsrichtung von den Genen zu dem Phänotyp des Organismus aus. Aber auch die Wirkung von Genen entfaltet sich in Organismen nicht stereotyp und unabhängig von ihrem organismischen Kontext (z.B. aufgrund von »epigenetischen Interaktionen«; ↑Entwicklung), so dass es sinnvoll erscheint, den Funktionsbegriff eng an das Konzept der Organisation zu binden (s.u.).

R. Cummins: Funktionen als kausale Rollen

Ein viel diskutierter Vorschlag zur Interpretation des Funktionsbegriffs stammt von R. Cummins. 1975 schlägt Cummins vor, die Dekomponierung von Systemen in Untereinheiten als die Methode anzusehen, mittels derer Funktionen in Systemen identifiziert werden können. Eine Funktion ist danach schlicht der Beitrag, den eine Systemkomponente zur Wirkungsweise des Systemganzen leistet. Jeder gegliederte oder zergliederbare Gegenstand ist in dieser Sicht ein mögliches Objekt einer Funktionalanalyse. Die Gesamtleistung des Gegenstandes wird funktional erklärt durch die Zusammenwirkung der isolierten oder isolierbaren Einzelleistungen (»capacities«) seiner Komponenten. Funktionszuschreibungen bestehen also in der Zuweisung von systemrelevanten Leistungen oder *kausalen Rollen* zu Systemteilen: »To ascribe a function to something is to ascribe a capacity to it which is singled out by its role in an analysis of some capacity of a containing system«.[78] Cummins bezeichnet das Verfahren der Dekomponierung eines komplexen Systems in Teilsysteme als *analytische Strategie*. Sie besteht in der Erklärung der Eigenschaften eines Systems aus den Eigenschaften seiner Komponenten und deren Interaktion. So wie an einem Fließband ein Gerät sukzessiv aus seinen Komponenten zusammengesetzt wird, verfahre die analytische Strategie umgekehrt, indem sie ein System Stück für Stück zerlege. Nach Cummins ist die Unterteilung des Systems in Subsysteme, also das Verfolgen einer analytischen Strategie, nur dort sinnvoll, wo die Leistungen der Komponenten stark von der des Gesamtsystems differieren. Die funktionale Perspektive ist umso fruchtbarer, je größer die Differenz zwischen der Komplexität des Gesamtphänomens und der Komplexität der Teilphänomene ist. Somit ist es allein die Komplexität eines Systems relativ zu seinen Komponenten, die die funktionale Beurteilung rechtfertigt. Wo komplexe Systeme vorliegen, dort lassen sich auch funktionale Analysen durchführen.

Ein solcher letztlich einfacher Vorschlag hat viele Autoren dazu eingeladen, Gegenbeispiele zu formu-

lieren, um zu zeigen, dass ein derart rekonstruierter Funktionsbegriff nicht derjenige ist, der in den Wissenschaften und außerhalb von ihnen Verwendung findet.[79] Die an Gegenbeispielen orientierte Kritik zielt v.a. in die Richtung, dass Cummins' Vorschlag kein hinreichendes Kriterium für die Spezifizierung des Funktionsbegriffs liefert. Ein Prozess wird nicht schon damit zu einer Funktion und zu einem Element eines funktionalen Systems, dass er in dem System eine Wirkung nach sich zieht, die sich von dem Resultat des Gesamtprozesses unterscheidet.

Bigelow & Pargetter: Funktionen als Propensitäten
Eine mit Cummins' Vorschlag verwandte Explikation deutet Funktionen als Dispositionen oder Propensitäten. Bei den meisten Theorien dieser Art erfolgt eine nähere Charakterisierung der spezifischen Dispositionen, die Funktionen sind, im Rahmen der Evolutionstheorie. Als Funktionen gelten dann solche Merkmale von Organismen, die ihr Überleben und ihre Fortpflanzung gewährleisten oder befördern (vgl. Tab. 89). Anders als in den ätiologischen Funktionstheorien (s.u.) dient der Verweis auf die Evolution in diesem Zusammenhang nicht zur Erklärung der Anwesenheit eines (funktionalen) Merkmals, sondern nur zu seiner funktionalen Deutung. Es ist allein die zukünftige positive Selektion, die einem Merkmal eine Funktionalität verleiht, nicht seine vergangene Selektion. Also auch spontan entstandene Merkmale, die einen Selektionsvorteil bieten, ohne eine selektive Vergangenheit zu haben, werden in dieser Sicht zu einem Funktionsträger. Für einen dunkel gefärbten Schmetterling z.B., der zufällig in ein Gebiet mit dunkel gefärbten Baumrinden verfrachtet wird, stellt seine dunkle Farbe auch dann eine Funktion (des Schutzes) dar, wenn sie vorher diese Funktion nicht aufwies, weil er in einem Gebiet mit hellen Baumrinden lebte.

Weil viele an der Evolutionstheorie orientierte Autoren als ein wesentliches Ziel der Funktionalanalyse aber gerade die Erklärung der Anwesenheit von Merkmalen ansehen, ist dem dispositionstheoretischen Funktionsbegriff jeder Erklärungswert abgesprochen worden.[80] Umgekehrt argumentieren die Anhänger dieses Funktionsbegriffs aber gerade, dass allein sie ein explanativ wertvolles Konzept entwickelt haben, weil nur über den dispositionstheoretischen Funktionsbegriff die zukünftige Ausbreitung eines Merkmals (durch Selektion) erklärt werden kann.[81] Explanativ wertvoll sind die beiden Begriffe offenbar in unterschiedliche zeitliche Richtungen: Mittels des einen Begriffs kann das Vorhandensein eines Merkmals in einer Population durch Selektion in der Vergangenheit erklärt werden, mittels des anderen die Ausbreitung des Merkmals in der Zukunft. Schwierigkeiten ergeben sich für den dispositionstheoretischen Funktionsbegriff allerdings daraus, dass der selektive Wert eines Merkmals von der Umwelt eines Organismus abhängt, die Umwelt und mögliche Umweltänderungen also für die Erklärung der zukünftigen Ausbreitung von Merkmalen zu berücksichtigen sind.[82]

Funktionszuschreibungen als Wertungen
Eine verbreitete Interpretation von Funktionen als Dispositionen versteht Funktionen als Dispositionen zu etwas »Gutem«. Ein begrifflicher Zusammenhang zwischen dem Zweck und dem Guten wird seit der Antike gesehen. So heißt es ausdrücklich bei Aristoteles, es sei »der Zweck und das Ziel das Beste«.[83] Aristoteles ist in seiner ›Physik‹ darum bemüht, das Ziel und den Zweck nicht als das bloße Endigen eines Prozesses zu bestimmen, sondern darüber hinaus evaluativ auszuzeichnen: »nicht jedes Prozeßende erhebt den Anspruch, Prozeßzweck zu sein, sondern nur das, welches gleichzeitig auch den wertmäßigen Höhepunkt darstellt«.[84] Und wenig später sagt er: »der Zweck hat die Funktion, die Werterfüllung und der krönende Abschluß für das andere zu sein«.[85]

Auch im 20. Jahrhundert wird wiederholt eine sachliche Verbindung zwischen Funktionszuschreibungen und Wertbeurteilungen hergestellt, etwa 1901 von G.E. Moore[86] oder 1963 von G.H. von Wright[87]. P. Achinstein stellt 1977 eine *good-consequence doctrine* als eine Interpretation des Funktionsbegriffs vor: »The (a) function of *x* (in *S*) is to *y* if and only if *x* does *y* (in *S*) and doing *y* (in *S*) confers some good (upon *S*, or perhaps upon something associated with *S*, e.g., its user in the case of artefacts)«.[88] Nach Achinstein lassen sich die Begriffe des Ziels (»goal«) und des Guten kaum scharf gegeneinander absetzen. Es seien keine Fälle vorstellbar, in denen ein Ereignis oder eine Einrichtung einem Gegenstand (oder seinem Nutzer) etwas Gutes verleiht, dieses aber nicht als ein Ziel anzusehen ist. Und auch umgekehrt: Wo das Erreichen eines Ziels vorliege, werde ein Gutes verwirklicht. Auch J. Searle setzt sich für eine Interpretation des Funktionsbegriffs ausgehend von einer Bewertung von Etwas als *gut* ein. Jede Funktionszuschreibung enthält nach Searle eine Wertbeurteilung: »Part of what the vocabulary of ›functions‹ adds to the vocabulary of ›causes‹ is a set of values«.[89] Bereits Überleben und Reproduktion sind für Searle in diesem Zusammenhang Werte.

Der entschiedenste Vertreter einer Evaluationstheorie des Funktionsbegriffs am Ende des 20. Jahrhun-

derts ist M. Bedau. Er ist der Auffassung, es gebe eine essenzielle begriffliche Verbindung von Teleologie und Werten: »value typically plays a central role in genuinely goal-directed systems«.[90] Der Wertaspekt hängt für Bedau daran, dass teleologisch zu beurteilende Systeme »Interessen« verfolgen, und es ihnen daher unabhängig von einer äußeren Beurteilung besser oder schlechter gehen könne.[91] Diese organischen Leistungen sind nach Bedau möglich, ohne dass bei Organismen mentale Zustände unterstellt werden müssen, ja seine Analyse der organischen Teleologie ergibt sich in ausdrücklicher Ablehnung mentalistischer Theorien: »mentalism in teleology is wrong, because minds are not the only possible mechanisms that can do things because some good results«.[92] Es geht Bedau um die Einbindung des Begriffs des Guten in unser Konzept von der Natur; Ziel ist die Entwicklung von objektiven Wertstandards als Teil der Naturordnung; Werte sollen dabei als nicht eliminierbare natürliche Eigenschaften (»real ineliminable natural properties«) angesehen werden.[93]

Kritisch wird gegen diese Sicht eingewandt, dass der Wertbegriff unklar bleibe. Im biologischen Bereich kann er jedenfalls nicht mit der Selbsterhaltung von Organismen in Verbindung gebracht werden. Denn offensichtlich ist nicht das Überleben der einzelnen Organismen das Gut, auf das ihre Verhaltensweisen systematisch und bedingungslos ausgerichtet sind. Ein auf das Überleben bezogener Begriff des Guten hat also eine sehr begrenzte Erklärungspotenz innerhalb der Biologie. Das Standardbeispiel für das regelmäßig selbstzerstörerische Verhalten von Organismen ist die Wanderung der Lachse flussaufwärts zur Ablage ihres Laichs. Dieses Verhalten endet für viele Lachse zwar mit der erfolgreichen Reproduktion, aber auch mit der eigenen Erschöpfung und dem Tod (Cummins 1975: »there are cases in which proper functioning is actually inimical to health and life: functioning of the sex organs results in the death of individuals of many species (e.g., certain salmon)«[94]). Organismen verhalten sich also regelhaft und systematisch nicht so, dass sie ihr eigenes Überleben befördern – grundsätzlich ist ihr Streben vielmehr auf die Vermehrung ihrer Nachkommen gerichtet, auch unter Aufopferung des eigenen Lebens. Biologisch läuft das Gute als das Funktionale auf eine Maximierung des Reproduktionserfolgs hinaus, und nicht auf die Beförderung des Überlebens einzelner Organismen.

Besonders kritisch gegenüber der Bindung der biologischen Rede von Funktionen an den Wertbegriff steht die Tradition, die in den Werten etwas spezifisch Menschliches sieht. Einer der Hauptvertreter dieser Richtung, der Neukantianer H. Rickert, betont daher auch wiederholt die notwendige Differenzierung von Wertbegriffen und dem biologischen Lebensbegriff. Rickert ist der ausdrücklichen Meinung, »daß das Leben als solches noch nicht als Gut gelten kann«.[95]. Emphatisch heißt es an anderer Stelle: »Der Begriff des Zweckes, wie die Naturwissenschaft ihn beibehalten muß, um überhaupt noch von Organismen und deren Entwicklung reden zu können, darf unter keinen Umständen ein Wertbegriff sein. Nur der Begriff des Telos als eines wertfreien Endstadiums hat hier eine Stelle«.[96] Das, was ein Leben zu einem Gut macht, sind nach Rickert die Werte. Sie stellen für ihn gerade »das *Andere* des Lebens« dar.[97] Wird der Funktions- und Zweckbegriff mit Rickert als begriffliche Ressource zur Bestimmung des biologischen Konzepts ›Organismus‹ genommen, dann muss gerade er sich in Rickerts Argumentation von den Wertbegriffen fernhalten (↑Leben).

Ätiologischer Funktionsbegriff

Ätiologische Funktionstheorien schreiben ausgehend von der Entstehungsgeschichte eines Merkmals diesem eine Funktion zu. Eine Struktur oder ein Verhalten ist danach funktional, weil sein Erscheinen in der Vergangenheit seine eigene Existenz stabilisiert hat, so dass es auch in der Gegenwart auftritt. Der vergangene Erfolg ist für seine gegenwärtige Präsenz verantwortlich. Diese Bedingung gilt für alle Anpassungen, d.h. alle durch Selektion in der Vergangenheit in einer Population sich erhaltenden und ausbreitenden Merkmale. Seit der Etablierung des Anpassungskonzepts in der Biologie (also bereits vor Formulierung der Evolutionstheorie im Rahmen von physikotheologischen Theorien; ↑Anpassung) ist eine ätiologische Argumentation dieser Art verbreitet: Das Vorhandensein eines Merkmals wird aus seiner Nützlichkeit für einen Organismus erklärt.

Besonders deutlich wird dies in psychologischen Darstellungen seit Beginn des 20. Jahrhunderts. In Bezug auf ein zweckmäßiges Verhalten, z.B. die Nahrungsaufnahme, heißt es 1918 bei R.B. Perry, dieses Verhalten erscheine, weil es erfolgreich ist: »it occurs *because it is successful*. Its being complementary to the environment, in a certain respect, accounts for its performance. It has actually been selected on this account […]. Its success accounts for its genesis«.[98] Der Kern einer funktionalen Erklärung des Verhaltens eines Organismus besteht danach also in der Einordnung dieses Verhaltens in eine Klasse von solchen Verhaltensweisen, die in der Vergangenheit eine positive Konsequenz für den Organismus (oder seine Vorfahren) hatten.

Der Psychologe B.F. Skinner betont in der Mitte des Jahrhunderts, dass es in evolutionstheoretischer Perspektive nicht ein einzelnes Verhalten ist, das durch seine Konsequenzen für den Organismus gelernt wird, sondern dass das funktionale Verhalten vielmehr ein Element einer Klasse von Verhaltensweisen ist, aus der andere Elemente in der Vergangenheit bei anderen Organismen (den Vorfahren) erfolgreich waren. Diese Klasse bezeichnet er als einen *operant*.[99] In einem Beispiel erläutert er, eine Spinne verfüge nicht über die komplexen Fähigkeiten des Netzbauens, weil sie darüber ihre Nahrungsversorgung und damit ihr Überleben sichere, sondern weil ihre Vorfahren dieses Verhalten zeigten und dieses *ihnen* ermöglichte, erfolgreich Beute zu machen: »A series of events have been relevant to the behavior of web-making in its earlier evolutionary history«.[100]

Der entscheidende Impuls für die Formulierung des später ausdrücklich definierten ätiologischen Funktionsbegriffs geht Mitte der 1960er Jahre von C. Taylors Analyse des Verhaltenskonzepts aus. Taylor sieht einen prinzipiellen Unterschied zwischen dem Verhalten von Organismen und anderen Prozessen in der Natur, der darin liegt, dass die Ordnung von organismischem Verhalten selbst auferlegt ist und eine Rückwirkung auf den Organismus einschließt: »the events productive of order in animate beings are to be explained not in terms of other unconnected antecedent conditions, but in terms of the very order which they produce. These events are held to occur because of what results from them, or, to put it in a more traditional way, they occur ›for the sake of‹ the state of affairs which follows«.[101] Beim *Verhalten* von Organismen handelt es sich nach Taylor um Phänomene, die nach ihren *Ergebnissen* systematisiert werden: Die Identitätsbedingungen einer Verhaltensweise liegen nicht in ihrer Ursache, sondern in ihrer Wirkung (↑Verhalten). Es sei daher angemessen, auch für die Erklärung eines Verhaltens bei dessen Wirkung anzusetzen: Das Verhalten wird in Abhängigkeit davon gedacht, was es bewirkt. Diese Betonung der Wirkung hängt nach Taylor damit zusammen, dass Verhalten Prozesse umfasst, deren Effekte für den Bestand eines Organismus notwendig sind; die Betonung der Wirkung ergibt sich also aus ihrer *Erforderlichkeit* für das organische System.[102]

Seit den frühen 1970er Jahren werden Argumentationen dieser Art explizit in die Debatte um die biologische Teleologie und den Funktionsbegriff eingeführt. So erläutert der Genetiker F.J. Ayala teleologische Erklärungen 1970 als Argumentationen, in denen der Endzustand eines Prozesses der explanative Grund für die Existenz des Gegenstandes oder

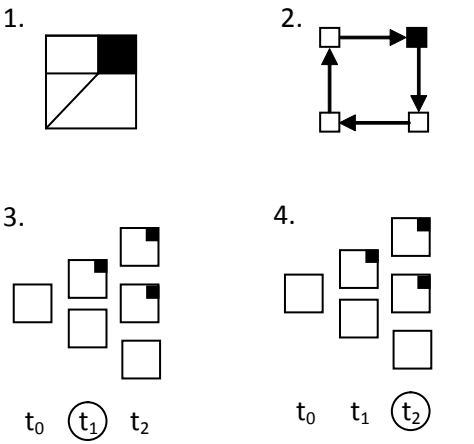


Abb. 166. Illustration von vier einflussreichen Explikationen des biologischen Funktionsbegriffs. Die großen Quadrate symbolisieren jeweils einen Organismus, die kleinen schwarzen Quadrate denjenigen Teil, der Funktionsträger ist:
1. Funktionen als Komponenten eines komplexen ganzheitlichen Gefüges;
2. Funktionen als Elemente eines kausalen Systems aus wechselseitig voneinander abhängigen Prozessen;
3. Funktionen als Propensitäten zur Steigerung der Fortpflanzung: Der gekennzeichnete Teil wird vor *seiner Selektion zum Zeitpunkt t_1 als Funktion angesehen;*
4. Funktionen als in der Vergangenheit selektierte Teile eines Systems: Der gekennzeichnete Teil wird nach *seiner Selektion zum Zeitpunkt t_2 als Funktion angesehen.*

Prozesses ist, der zu diesem Zustand führte (»teleological explanations imply that the end result is the explanatory reason for the existence of the object or process which serves or leads to it«[103]). Im Rahmen der Evolutionstheorie gilt eine Struktur oder ein Prozess dann als funktional, wenn darüber ein Beitrag zum Reproduktionserfolg eines Organismus und damit zu deren positiver Selektion erfolgt: »A structure or process of an organism is teleological if it contributes to the reproductive efficiency of the organism itself, and such contribution accounts for the existence of the structure or process«.[104]

Als eigentlicher Begründer des ätiologischen Funktionsbegriffs gilt aber der Philosoph L. Wright. In einem 1973 veröffentlichten Schema gibt Wright eine allgemeine Definition des Terminus ›Funktion‹: »The function of *X* is *Z* means (a) *X* is there because it does *Z*, (b) *Z* is a consequence (or result) of *X*'s being there«.[105] Nach Wrights Auffassung ist ein Verhalten funktional, wenn es von einem System gezeigt wird, weil es eine bestimmte Wirkung nach sich zieht. Analog dazu wird ein Teil funktional be-

urteilt, wenn er in einem System enthalten ist, weil seine Anwesenheit eine bestimmte Folge hat. Es liegt hier also eine Art Rückwirkung vor: Die Anwesenheit eines Teils ist die Folge seiner eigenen Aktivität. Funktionszuschreibungen werden zu Feststellungen über die Art des Ursprungs eines Teils. Eine besondere Art von kausaler Entstehungsgeschichte, eine Rückwirkung auf sich selbst, qualifiziert eine Wirkung zu einer Funktion. Diejenige Wirkung eines Teils, die für dessen Anwesenheit in einem System ausschlaggebend ist, wird seine Funktion genannt. In dem Standardbeispiel: Die Zirkulation des Blutes ist deswegen eine (die) Funktion des Herzens, weil sie der Grund für das Vorhandensein des Herzens in einem Organismus ist. Wie Wright ausdrücklich hervorhebt, ist die zufällige Veränderung eines Körperteils, die sich für den Organismus als nützlich erweist (in dem Sinne, dass sie seine Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit erhöht) noch nicht als zweckmäßig zu bezeichnen. Dieser Veränderung kann erst dann eine Funktion zugeschrieben werden, wenn sie in dem Organismus deswegen auftaucht, weil sie für den Vorfahren nützlich war. Also nicht die Nützlichkeit für den einzelnen Organismus ist nach Wright das Kriterium der Zweckmäßigkeit, sondern die Stabilisierung der Nützlichkeit über die Generationen hinweg. Denn erst in der generationenübergreifenden Perspektive könne gesagt werden, dass die Veränderung in dem Organismus vorhanden ist, weil sie eine nützliche Konsequenz hat.[106] Die Alltagsverwendung der Ausdrücke versucht Wright nachzuzeichnen, indem er von einer spontan auftretenden nützlichen Struktur sagt, dass sie für einen Organismus in bestimmter Weise *funktionieren* kann, aber nur eine nicht zufällige, entworfene oder durch Selektion in der Vergangenheit stabilisierte Struktur könne eine *Funktion haben*.[107]

Kritik des ätiologischen Funktionsbegriffs

Als Problem dieses Verständnisses des Funktionsbegriffs gilt die Selbstverständlichkeit, mit der nicht-selektierte Merkmale von Organismen als Funktionen ausgeschlossen sind. Auch einmalig und ohne Selektionsvergangenheit ablaufenden Prozessen kann in der Biologie eine Funktion zugeschrieben werden (Boorse 1976: »Clearly functions may be performed only once and by accident«[108]). Der Nutzungszusammenhang eines Merkmals wird nicht immer in Beziehung zu seinem Entstehungszusammenhang gesehen. Beispiele für solche Fälle finden sich bei dem Botaniker Goebel, der zusammenfasst: »es wird eine Eigenschaft ›ausgenützt‹, ohne daß diese zu diesem ›Ziele und Zwecke‹ ausgebildet worden wäre«.[109]

Kritiker von biologischer Seite weisen außerdem darauf hin, dass sich die ätiologische Analyse des Funktionsbegriffs nur in einem evolutionären Rahmen sinnvoll anwenden lässt. Außerhalb dieses Rahmens kann eine Vielfalt von Gegenbeispielen gegen Wrights Auffassung gefunden werden.[110] In diesen Beispielen führt die Anwendung von Wrights Kriterien zu offensichtlich fehlerhaften Funktionszuschreibungen. Ein einfaches Beispiel: Liegt auf einem kleinen Stein in einem Bachbett mit starker Strömung ein größerer Stein, und würde der kleine Stein durch das fließende Wasser fortgetragen werden, wenn er nicht durch den größeren Stein in seiner Position gehalten würde, dann gilt nach Wrights Analyse: Es ist die Funktion des kleinen Steins, den großen zu stützen. Denn das Stützen des großen Steins durch den kleinen ist einerseits eine Wirkung, die vom kleinen Stein ausgeht, und außerdem ist der kleine Stein nur deshalb in seiner Position, weil er diese Wirkung hat.[111] Daneben genügen auch viele andere anorganische, normalerweise nicht funktional beurteilte Systeme der von Wright gegebenen Beschreibung. Die ätiologische Bestimmung des Funktionsbegriffs erscheint daher als zu einfach.

Funktion und Evolution

Eine Anwendung und Spezifizierung erfährt Wrights Vorschlag in solchen Ansätzen, die den Funktionsbegriff über die Evolutionstheorie einführen. Auch in der evolutionstheoretischen Explikation sind es die Wirkungen eines Teils in den Vorfahren eines Organismus, die diesen Organismen einen selektiven Vorteil verschafft haben und damit für seine Erhaltung und Weitergabe sorgen. Im Vergleich zum Vorschlag Wrights ist der evolutionstheoretische Ansatz komplexer und näher an den begrifflichen Grundlagen der Biologie, weil er auf der Reproduktion und Vererbung von Merkmalen aufbaut. Viele der gegen Wrights Vorschlag vorgebrachten Beispiele können von einer evolutionstheoretischen Warte ausgeschlossen werden, weil hier keine Reproduktion und keine Vererbung vorliegt (etwa im Beispiel der Steine im Flussbett).

Eine Lösung des biologischen »Teleologieproblems« durch die Evolutionstheorie wird bereits von vielen Autoren im 19. Jahrhundert gesehen. Darwins Theorie hat nach Auffassung vieler Naturforscher diese Lösung gebracht, indem gezeigt werde, wie funktionale Strukturen aufgrund eines natürlichen Mechanismus entstanden sein und vor allem stabilisiert werden können (vgl. Tab. 90).[112] Auch im 20. Jahrhundert ist die Liste der Autoren, die eine evolutionstheoretische Explikation des Funktionsbegriffs

Darwins Theorie zeigt, »wie Zweckmäßigkeit der Bildung in den Organismen auch ohne alle Einmischung von Intelligenz durch das blinde Walten eines Naturgesetzes entstehen kann« (von Helmholtz 1869, 174).	»The designation of something as the means or mechanism for a certain goal or function or purpose will imply that the machinery involved was fashioned by selection for the goal attributed to it« (Williams 1966, 9).
»Die Zweckmässigkeit war keine gewollte, sondern eine gewordene, keine teleologische, sondern eine naturhistorische, auf mechanische Weise entstandene« (Roux 1881, 2).	»[T]alk of functions makes sense only in the context of evolutionary theory« (Ruse 1973, 280).
Die Leistung Darwins besteht darin, »das Wunder der Zweckmässigkeit in der organischen Welt auf natürliche Weise erklärt zu haben« (Verworn 1895, 131).	»By ›function‹, I mean those consequences of a structure (or behavior) that, through their effects on survival and reproduction, caused the evolution of that structure« (Maynard Smith 1990, 67).
»Die philosophische Bedeutung [...] der Naturzüchtung liegt darin, daß sie uns ein *Prinzip* aufweist, welches *nicht zwecktätig ist und doch das Zweckmäßige bewirkt*. Zum ersten Male sehen wir uns dadurch in den Stand gesetzt, die so überaus wunderbare Zweckmäßigkeit der Organismen bis zu einem gewissen Grade zu begreifen, ohne dafür die außernatürlich eingreifende Kraft des Schöpfers in Anspruch zu nehmen« (Weismann 1902/13, I, 47).	»[T]he biological proper function of [...] an item is to do whatever items of that type did that caused them to be favored by natural selection« (Neander 1991, 174). »[W]herever there is selection, there is teleology« (Griffiths 1993, 422). »The features of organisms that may be said to be teleological are those that can be identified as adaptations« (Ayala 1999, 13).

Tab.90. Der Zusammenhang von Funktionsbegriff und Evolutionstheorie.

unterstützen, lang.[113] Vor allem unter Biologen gilt die Evolutionstheorie heute als die Theorie, die der Teleologie und dem Funktionsbegriff im Bereich des Lebendigen ein solides Fundament geliefert hat, oder, wie es N. Hartmann 1950 formuliert, Darwins Prinzip der Selektion stelle »den ersten ernsthaften Versuch dar, die organische Zweckmäßigkeit auf eine konstitutive Kategorie zurückzuführen«.[114] Insofern Organismen im Prozess der Evolution geworden sind, verfügen sie über Eigenschaften, die funktional beurteilt werden können. Die selektionstheoretische Explikation des Funktionsbegriffs muss dabei nicht als ein Projekt der Reduktion oder Eliminierung der Teleologie in der Biologie verstanden werden (Wimsatt 1972: »To replace talk about function by talk about selection [...] is not to eliminate teleology but to rephrase it«[115]). Vielmehr wird die Evolutionstheorie gerade als ein Ansatz verstanden, der Teleologie in der Biologie ihren wissenschaftlichen Status zu sichern. Eine Ablehnung dieser Theorie würde also auch die gerechtfertigte funktionale Beurteilung von Organismen unmöglich machen (Ruse 1973: »talk of functions makes sense only in the context of evolutionary theory«[116]).

Das einfachste Verfahren des Anschlusses des Funktionsbegriffs an die Evolutionstheorie besteht darin, ihn in enger Bindung zu einem Grundbegriff dieser Theorie einzuführen. Verbreitet ist es, biologische Funktionen mit ↑*Anpassungen* zu identifizieren. Diesen direkten Weg geht M. Ruse 1971: Er übersetzt die Aussage »The function of *x* in *z* is to do *y*« in die beiden Teilaussagen »(i) *z* does *y* by using *x*« und »(ii) *y* is an adaptation«.[117] Neben dem Konzept der Anpassung findet auch der Begriff der Fitness Verwendung, um den Funktionsbegriff zu explizieren, so z.B. 1968 bei F.J. Ayala.[118]

Eine leicht formalisierte Definition des evolutionstheoretisch fundierten Funktionsbegriffs veröffentlicht K. Neander 1991. Danach bildet diejenige Aktivität eines organischen Teils seine (spezifische) Funktion, die den positiv selektierten Aktivitäten seiner genealogischen Vorläufer ähneln: »It is the/a proper function of an item (*X*) of an organism (*O*) to do that which items of *X*'s type did to contribute to the inclusive fitness of *O*'s ancestors, and which caused the genotype, of which *X* is the phenotypic expression, to be selected by natural selection«.[119] Die adäquaten Anwendungsbedingungen des biologischen Funktionsbegriffs sind nach Neander also mit dem Vorliegen einer Selektionsvergangenheit eines Merkmals gegeben. So ist es z.B. die Funktion des Herzens, Blut zu pumpen, weil es das Blutpumpen war, das die Ausbreitung von Herzen in ihrer selektiven Vergangenheit verursachte. Die Zuschreibung einer Funktion eines Merkmals ist damit an die in der Vergangenheit erfolgte proportionale Zunahme des Genotyps mit diesem Merkmal in einer Population geknüpft. Die Selektionsvergangenheit liefert die Legitimation für die Beurteilung eines Merkmals als Funktion.

Ein ähnliches Angebot in dieser Richtung, das außerdem die Vorzüge von ätiologischem und disposi-

tionellem Funktionsbegriff miteinander vereinbaren soll und ihre jeweiligen Schwächen zu umgehen versucht, macht D. M. Walsh 1996. Er definiert Funktionen als relativ zu einem »selektiven Regime« positiv selektierte Merkmale, wobei offen gelassen ist, ob das als Funktionsträger beurteilte Merkmal in der Vergangenheit oder in der Zukunft einen selektiven Vorteil verleiht.[120] Funktionen werden somit nicht einem Merkmal als solchem zugeschrieben, sondern nur relativ zu einer näher zu spezifizierenden Umwelt. Walsh nennt seinen Vorschlag daher eine Theorie »relationaler Funktionen«.

Als Problem wird es gesehen, die Zuschreibung einer Funktion an die tatsächliche Selektion im Sinne der Ausbreitung eines Merkmals in der Vergangenheit zu binden. Es kann nämlich eine *Selektion für* ein Merkmal vorliegen, ohne dass dies eine *Selektion von* Organismen mit diesem Merkmal im Sinne der Zunahme dieser Organismen in der Population nach sich zieht (eine Unterscheidung, die auf E. Sober zurückgeht[121]; ↑Selektion). Dies ist z.B. der Fall, wenn ein positiv selektiertes Merkmal mit einem anderen negativ selektierten gekoppelt ist. Es sind also nicht einzelne Merkmale, die selektiert werden und sich in einer Population ausbreiten, sondern Typen von Organismen.[122] Buller schlägt daher 1998 vor, die Zuschreibung der Funktionalität eines Merkmals von dessen Ausbreitung in der Vergangenheit zu lösen, aber daran festzuhalten, funktionale Merkmale als solche zu definieren, die einen Beitrag zur Fitness leisten. Dieser Beitrag kann geleistet werden, ohne dass ein Merkmal tatsächlich häufiger wird.[123]

Millikan: »proper functions«

Allein auf der Annahme einer Selektionsvergangenheit beruht der viel rezipierte Funktionsbegriff R.G. Millikans. Millikan wendet sich gegen jede Explikation des Funktionsbegriffs, der die aktuelle kausale Rolle eines Teils in einem Prozessganzen ins Spiel bringt. Ihr Funktionsbegriff ist vielmehr in einer ähnlichen Weise historisch, wie es bei Wright der Fall war: Nicht eine besondere Struktur oder Disposition, sondern vielmehr eine bestimmte Form der Entstehungsgeschichte macht einen Teil eines Ganzen zu einer Funktion: »Having a proper function depends upon the history of the device that has it, not upon its form of dispositions«.[124] Für den nach ihrer Auffassung einzig legitimen Funktionsbegriff prägt Millikan den Ausdruck *proper function* (dt. »Eigenfunktion«[125]). Die theoretische Grundlage, von der aus Millikan ihre Theorie der Funktion entfaltet, stellt der Begriff der *Reproduktion* dar. Funktionen ergeben sich danach erst unter Zugrundelegung eines Zusammenhanges, der durch einen Reproduktionsvorgang gebildet wird. Reproduktionsvorgänge etablieren für Millikan eine Klasse von Gegenständen, die über die Reproduktionsgeschichte miteinander verbunden sind; sie nennt diese Klasse eine *reproduktiv etablierte Familie.* Im Unterschied zu Wrights Vorschlag ist der Ansatz Millikans also spezifischer, insofern sie den Begriff der Reproduktion ins Spiel bringt: Die Basis einer funktionalen Beurteilung bildet das Vorhandensein eines Merkmals bei den Vorfahren und die dortige Verbindung mit einer bestimmten Wirkung, die für deren Fortpflanzung von Bedeutung war. Wie in der Argumentation Wrights kann über die Funktionszuschreibung dann eine Erklärung der Anwesenheit eines Merkmals in einem Organismus unter Verweis auf seine Wirkung gegeben werden: Ein Merkmal ist ein Funktionsträger, weil es aufgrund seiner Wirkung (bei den über Reproduktionsketten verbundenen Vorfahren) in einem Organismus anwesend ist.

Vorzüge evolutionstheoretischer Funktionsbegriffe

Gegenüber den systemtheoretischen Vorschlägen bietet eine an der Evolutionstheorie orientierte Interpretation von Funktionsaussagen einen wesentlichen Vorzug[126]: Es können durch sie auch alle im Zusammenhang mit der Reproduktion stehenden Merkmale von Organismen als Funktionen betrachtet werden. Das ausgehend von der Kybernetik entwickelte Funktionskonzept konnte allein alle Mechanismen, die den Erhalt des Einzelorganismus betreffen, als Funktionen deuten. Weil Selbsterhaltung und Fortpflanzung in der ätiologischen Interpretation aber gleichrangig behandelt werden, wird damit ein einheitliches Bild biologischer Funktionen gewährleistet. Sie fallen nicht auseinander in eine eigentliche Gruppe von Funktionen, die im Zusammenhang mit der Homöostase des Einzelorganismus stehen, und eine uneigentliche Gruppe, die die Reproduktion betreffen. Weil beide Phänomengruppen, Homöostase und Reproduktion, von Biologen in gleicher Weise funktional betrachtet werden, kann der ätiologische Ansatz die Sprache der Biologen in diesem Punkt am besten rekonstruieren.

Als ein weiterer Vorzug der ätiologischen Theorie wird von deren Vertretern die Möglichkeit gewertet, auf ihrer begrifflichen Grundlage defekte Organe als Funktionsträger zu identifizieren. Die Funktionszuschreibung zu Organen, die ihre Funktion nicht wahrnehmen, macht offensichtlich Schwierigkeiten für das systemtheoretische Modell des Funktionsbegriffs. Von Millikan und ihren Mitstreitern wird anhand des Standardbeispiels argumentiert: Ein de-

fektes Herz sei immer noch ein Herz, und ihm sei daher eine Funktion zuzuschreiben, auch wenn es diese momentan nicht ausübe, weil es krank ist. Als Herz sei es immer dazu vorgesehen (»supposed to«), eine Funktion auszuüben, daher müsse ihm diese auch in seinem defekten Zustand zugeschrieben werden. Mit der Kategorisierung des Gegenstandes als ›Herz‹ soll also eine *normative* Aussage über die zu erfüllende Aufgabe dieses Gegenstandes verknüpft sein.[127]

Fraglich ist allerdings, ob diese Möglichkeit der Funktionszuschreibung zu defekten Organen ein Vorzug ist: Es scheint vielmehr angemessen, von defekten Herzen zu behaupten, dass sie *nicht* in die gleiche Funktionskategorie wie intakte Herzen fallen, weil sie eben in gar keine Funktionskategorie gehören. Sie bilden allein Mitglieder einer strukturell und reproduktiv etablierten Familie, aber damit noch keine Funktionsträger. Es erscheint daher eher als ein Vorteil des systemtheoretischen Funktionsbegriffs, dass er nicht in der Lage ist, funktionsgestörte Herzen als Funktionsträger mit einer gestörten Funktion zu identifizieren.

Probleme evolutionstheoretischer Funktionsbegriffe
Von Kritikern eines evolutionstheoretisch fundierten Funktionsbegriffs wird darauf verwiesen, dass ausgehend von dem tatsächlichen biologischen Sprachgebrauch das Vorliegen eines Selektionsprozesses sowohl keinen hinreichenden als auch keinen notwendigen Grund für die Zuschreibung einer Funktion zu organischen Teilen darstellt. Nicht jeder selektierte Effekt ist eine Funktion, und nicht jede Funktion ist das Ergebnis eines Selektionsprozesses. Zur Illustration ihres Widerstands gegenüber dem Vorschlag, den Funktionsbegriff an die Geschichte eines Gegenstandes zu knüpfen, entwickeln die Opponenten dieser Idee ein Gedankenexperiment. Dieses soll die beiden strittigen Aspekte des Organismus zur Fundierung der Teleologie – seine gegenwärtige Struktur (Organisation) und seine Entstehungsgeschichte (Selektion) – voneinander trennen: ein Organismus, der plötzlich und spontan, ohne vorausgehende Selektionsgeschichte ins Leben tritt und in allen Details einem existenten Organismus gleicht. In der philosophischen Diskussion werden solche Organismen als *Sumpforganismen* oder *Zufallsdouble* bezeichnet.[128] Um nicht nur eine Selektionsvergangenheit, sondern auch eine Selektionszukunft auszuschließen, wird ein eltern- und nachkommenloses *Sumpfmaultier* (»swamp mule«) ersonnen.[129] In der Regel wird mittels dieses Gedankenexperiments gegen einen ätiologischen Funktionsbegriff argumentiert, weil auf seiner Grundlage bei zwei identischen Organismen, die sich allein in ihrer Entstehungsgeschichte unterscheiden, nur den Organen, in dem Organismus mit der richtigen Geschichte, Funktionen zugeschrieben werden. Diese Geschichte gilt den Kritikern aber als irrelevant für die Funktionszuschreibung (Bechtel 1986: »The explanation or causal story behind functional entities is not what makes them functional«[130]). Es spreche nichts dagegen, die Organe eines solchen sprunghaft entstandenen Organismus in gleicher Weise funktional zu beurteilen wie die seines Zwillingsbruders, der einer Evolutionsgeschichte unterlag. Denn auch in dem spontan entstandenen Organismus tragen die Organe zur Arbeitsweise des Ganzen bei.

Hintergrund dieser Argumentation bildet offensichtlich die Tatsache, dass die heutige biologische Funktionalanalyse von Systemen nicht primär evolutionstheoretisch orientiert ist. Biologische Funktionszuschreibungen zu einzelnen Organen werden traditionell der Disziplin der *Physiologie* (oder der »funktionellen Anatomie«; ↑Anatomie) zugeordnet. In der Physiologie geht es allein um die Analyse der Wirkung von Teilen des Systems im Hinblick auf das Systemganze. Die evolutionäre Entstehungsgeschichte der Teile spielt in der Physiologie keine Rolle; die Physiologie kommt ganz ohne eine historische Betrachtung aus (Boorse 1976: »Function statements in physiology do not carry evolutionary content at all«[131]; Amundson & Lauder 1994: »anatomists do not *define* a trait's function by its history«[132]). Selbst vorhandene Einsichten in die Entstehungsgeschichte eines Teils sind für die Physiologie oft irrelevant: Die Funktion eines Teils wird physiologisch an seinem gegenwärtigen Beitrag für das System fest gemacht, nicht an dem Beitrag, den er früher einmal geleistet hat. Physiologisch ist es die Funktion des Harnleiters, wie sein Name sagt, Harn zu leiten, auch wenn er bei männlichen Säugetieren ursprünglich als Spermienleiter entstanden ist und diese Funktion der Grund dafür ist, warum dieser Leiter im Organismus vorhanden ist.[133] Die Erforschung der kausalen Prozesse im Organismus kommt ohne eine evolutionäre Perspektive aus, auch wenn diese zusätzliche Erkenntnisse ermöglicht.

R. Amundson und G.V. Lauder zeigen 1994 darüber hinaus, dass die Forderung, Funktionen allein nach ihrer vergangenen Selektionsgeschichte zu identifizieren, die Forschungspraxis von vergleichenden Anatomen und Physiologen in erhebliche Verlegenheit bringen kann. Sie heben drei der Schwierigkeiten besonders hervor[134]: Erstens verfügt eine anatomische Struktur im Laufe ihrer Evolutionsgeschichte nicht nur über eine Funktion, sondern kann über einen mehrfachen Funktionswechsel zu

der Funktion gekommen sein, die sie jetzt ausübt (vgl. das Beispiel des Harnleiters). Zweitens ist es im Nachhinein oftmals unmöglich, zu ermitteln, welches die erste Funktion einer Struktur war, welche Funktion also diejenige war, die die Struktur nach ihrem ersten Auftreten stabilisierte und die damit der ursprüngliche selektionsgeschichtliche Grund für ihre Beibehaltung war. Und drittens ist es schließlich für die anatomisch-physiologische Forschung oftmals nicht einmal gesichert, dass die analysierte Struktur überhaupt Gegenstand gegenwärtiger oder vergangener Selektion ist oder war. Weil die erforderlichen Untersuchungen zur Selektionsgeschichte eines Merkmals meist nicht vorliegen, sind die Autoren der Auffassung, dass der ätiologische, auf die Vergangenheit gerichtete Funktionsbegriff in der Anatomie und Physiologie nicht anwendbar ist. Zu halten sei in diesen Zweigen der Biologie allein ein Funktionsbegriff, der die gegenwärtige kausale Rolle einer Struktur zu Grunde lege. Die Praxis der Identifizierung der grundlegenden anatomischen Strukturen von Organismen, z.B. Magen, Darm, After, Kiemen, Herz, Gonaden, Augen, Flügel und Kopf, folge auch genau diesem Ansatz. Es werde nicht die Selektionsgeschichte der Strukturen von Organismen verfolgt, sondern es werde ihr Beitrag für die Arbeitsweise des Organismus untersucht. Ermöglicht wird damit die Identifizierung von in ihren kausalen Rollen äquivalenten Strukturen, die in ganz unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen auftreten können. Der an der Genese orientierte ätiologische Ansatz würde dagegen nicht zu einheitlichen Begriffen im Hinblick auf die Arbeitsweise der Organe kommen, sondern bloß nebeneinanderstehende Selektionsgeschichten von Strukturen aufzählen können.

Keine Evolutionstheorie ohne Funktionstheorie

Nach der Evolutionstheorie setzt die natürliche Selektion an einem Gegenstand an, der ein organisiertes und sich selbst reproduzierendes System darstellt. Über Selektion kann im Rahmen einer Evolutionstheorie damit zwar beansprucht werden, die besondere Form jedes einzelnen Merkmals eines Organismus als das Ergebnis einer Anpassung zu erklären – der Begriff der Funktion wird damit aber nicht geklärt, sondern immer schon vorausgesetzt. In einer naturhistorischen Wendung ist dieser Zusammenhang darin enthalten, dass über die Evolutionstheorie nicht einsichtig zu machen ist, wie die erste Organisation entstanden ist. Die Evolutionstheorie ist also nicht als eine Theorie der Konstitution, sondern allein der Transformation von Organismen zu verstehen. Weil die Evolutionstheorie nicht grundlegt, was ein Organismus ist, kann aber auch der Funktionsbegriff in ihrem begrifflichen Rahmen nicht seinen Ursprung haben. Die Evolutionstheorie hat kein Primat gegenüber einer Theorie des Organismus, die als zentrales Element den Begriff der Funktion einschließt. Für die Biologie ist das Funktionskonzept und damit die Teleologie wie der Igel im Märchen: »immer schon da«.[135] Auch die Evolutionstheorie – sofern sie sich mit Organismen beschäftigt – kann nur von funktional verfassten Gegenständen ausgehen, und diese daher nicht selbst wieder fundieren wollen. Kurz: Eine Theorie des Organismus hat systematisch der Evolutionstheorie voranzugehen. Dementsprechend finden sich zahlreiche Stimmen gegen das Verständnis der Evolutionstheorie als fundierender Theorie des Funktions- und Organismusbegriffs und damit der Biologie (↑Evolution: Tab. 69).

Wenn ein allgemeiner Zusammenhang zwischen Evolutionstheorie und Funktionsbegriff hergestellt werden soll, dann doch eher umgekehrt als in den ätiologischen Funktionstheorien behauptet: Nicht Selektion ist Voraussetzung für Funktionalität, sondern Funktionalität für Selektion (Collier 2000: »It is not selection that makes selected traits functional, but it is because the traits contribute to autonomy that they are functional, and they are selected only if (in combination) they are more functional«[136]).

Im Rahmen der Evolutionstheorie kann also selbst nicht geklärt werden, worin die Funktionalität von Organismen überhaupt besteht, weil sie diese immer voraussetzt – der große Triumph der Theorie beruht andererseits aber doch gerade darauf, dass sie eine Antwort auf das lange Zeit als eines der größten Rätsel der Natur empfundene Phänomen der Zweckmäßigkeit der Einrichtung von einzelnen Organismen gibt. Diese *konkrete* Funktionalität der Teile von Organismen wird evolutionstheoretisch als Ergebnis eines generationenübergreifend wirksamen Prozesses von Versuch und Irrtum erklärt. So kann eine Antwort auf eine Frage gegeben werden, die für viele Naturforscher vorher doch ein so eindeutiger Beweis für einen Schöpfergott gewesen war, z.B. für H.S. Reimarus Mitte des 18. Jahrhunderts: »Wie geht es zu, daß die Spinne, so bald sie aus dem Eye gekrochen ist, ein so künstlich Netz aus dem überflüßigen Safte ihres Hintern zu weben weis und bemühet ist? Du antwortest, weil sie einen natürlichen Kunsttrieb zum Spinnen hat. Ja, ja, das ist ein Ausdruck, welcher bloß die Sache andeutet: aber, die Frage ist, wie das möglich sey?«.[137]

Blindheit der Selektion für Strukturen und Geschichte

Bemerkenswerterweise ist der Prozess der Selekti-

on selbst auf *Funktionen* ausgerichtet. Es lässt sich also auch eine selektionstheoretische Erklärung für die Fundierung der Biologie auf einer funktionalistischen Begrifflichkeit geben. A. Rosenberg stellt 1994 fest, die Selektion sei in gewisser Weise »blind« für Strukturen, weil allein die Effekte und Funktionen einer Struktur für ihren selektiven Wert ausschlaggebend seien (Lehrman 1970: »Nature selects for *outcomes*«[138]). Die Selektion »produziere« damit *funktionale* Klassen: Die selektive Gleichwertigkeit von Strukturen bemesse sich an ihrer Funktionalität. Rosenberg kann daher allgemein schreiben: »all biological kinds above the level of the macromolecule will be functional«.[139] In dieser Beschreibung ist eine interessante Variante des selektionstheoretischen Interpretationsversuchs des biologischen Funktionsbegriffs enthalten – interessant ist sie, weil sie keine Fundierung der funktionalen Sprache in der Biologie ist, sondern eine Rechtfertigung: Es gibt Gründe dafür, warum es dem Gegenstand angemessen ist, ihn biologisch von seinen Funktionen, und nicht etwa von seinen Strukturen her zu erschließen. Man kann hier noch weiter gehen und feststellen: Die Selektion ist nicht nur für Strukturen, sondern auch für Geschichte »blind«. Denn so wenig wie die Struktur ist es die Geschichte eines Merkmals, die das Kriterium für seine Bevorzugung in der Selektion abgibt. Selektionsrelevant ist allein die Funktion. Betrachtet man die Selektion als einen entscheidenden biologischen Mechanismus, dann ist es daher auch angemessen, die biologischen Gegenstände nicht von ihrer Geschichte (ihrer Phylogenese oder Ätiologie) her systematisieren zu wollen, sondern eben von ihren Funktionen, die für ihre Selektion ausschlaggebend sind. Es liegen also selektionstheoretische Gründe für einen nicht-ätiologischen Funktionsbegriff vor.

Biologie als Geschichts- oder Systemwissenschaft?
Diese Überlegungen zeigen insgesamt, dass es nicht sinnvoll erscheint, den biologischen Funktionsbegriff historisch zu fundieren. Würde der ätiologische Ansatz konsequent durchgeführt werden können, dann wäre die resultierende Biologie keine Systemwissenschaft mehr, sondern eine Geschichtswissenschaft. Die über ihre funktionale Äquivalenz definierten *Konvergenzen* (↑Analogie) könnten dann keine zentrale Rolle mehr spielen. Denn wenn allein die Vorgeschichte eines Merkmals für die Feststellung seiner Funktion relevant ist, können unterschiedliche Vorgeschichten nicht zu funktionaler Ähnlichkeit führen. Funktional ähnlich wären Merkmale – insbesondere nach der Theorie Millikans – nur in dem Maße, in dem sie auch genealogisch verwandt sind. Herz, Lunge, Niere, Magen, Darm, etc. sind in der heutigen Biologie aber primär durch ihre kausale Rolle in einem System definierte Einheiten; sie können in verschiedenen Abstammungslinien unabhängig voneinander gebildet werden – trotz ihrer unabhängigen Genese nehmen sie aber eine systemtheoretisch analoge Rolle in der Arbeitsweise der sie enthaltenden Organismen ein. Der ätiologische Ansatz wird in seiner naturhistorischen Fixiertheit hier keine Parallelen ziehen können, sondern die verschiedenen Reproduktionslinien nur nebeneinander ordnen können. Für den an vergleichender Physiologie interessierten Biologen bedeutet diese bloße Nebenordnung aber eine erhebliche Einbuße an Einsicht in die Lösung analoger Systemerfordernisse bei verschiedenen, nicht verwandten Organismen.

Funktionale Begriffsbildung
Seit der Antike wird betont (besonders von Aristoteles; ↑Zweckmäßigkeit), dass funktionale Referenzen unmittelbar mit der biologischen Art der Konzeptualisierung von Gegenständen zusammenhängen. Organe werden über ihre kausale Rolle als funktionale Elemente in dem Gefüge eines Körpers bestimmt und über diese Aufgabe auch identifiziert. In der Mitte des 20. Jahrhunderts wird dieser konstitutive Funktionalismus der Biologie im Rahmen der biologischen Systemtheorie herausgestellt (↑Ganzheit). So heißt es 1928 bei L. von Bertalanffy: »Schon der Begriff des ›Organs‹, des Seh-, Hör-, Geschlechtsorgans, der doch auch von Mechanisten nicht vermieden werden kann, involviert bereits, daß dasselbe ›Werkzeug‹ zu etwas ist. Im Begriffe des Organs ist also die teleologische Betrachtungsweise schon voll enthalten. So wenig man den Organbegriff aus der Biologie ausmerzen kann – so wenig ist es möglich, die teleologische Betrachtungsweise in ihr zu beseitigen«.[140] In der biologischen Beschreibungssprache ist ein Bezug zu Funktionen des ganzen Systems immer bereits verankert. Oder, wie es M. Beckner 1959 formuliert: »we describe the parts of organic wholes in their activities qua parts by employing concepts that are defined by reference to the higher-level phenomena exhibited by the whole«.[141] Diese funktionalistisch-holistische Grundlage der biologischen Begriffsbildung wird in der zweiten Jahrhunderthälfte von einigen Autoren betont (Rosen 1972: »in biology the relevant ›structures‹ are always defined in functional terms«[142]; Bernier und Pirlot 1977: »la fonction est impliquée dans la définition de l'organe«[143]; Laubichler 1999: »A biological object is characterized by its function whereby the function of an object stands for the object and defines it«[144]). In Bezug auf das Standardbei-

spiel des Herzens lässt sich mit B. Enç sagen, dass mit der Entdeckung der Funktion des Herzens auch Teile der Identitätsbedingungen (»identity conditions«) des Herzens gefunden wurden.[145] Viele anatomisch-physiologische Konzepte, wie ›Ohr‹, ›Ziliarmuskel‹, ›Niere‹ oder ›Bein‹ sind funktionsbeladene Namen, die sich nicht auf die physische Konstitution der bezeichneten Gegenstände beziehen, sondern auf ihre kausale Rolle in einem übergeordneten System. Die funktionalistische Beschreibung liefert eine Taxonomie von Körperteilen und Verhaltensweisen, die es ermöglicht, biologische Hypothesen und Theorien zu formulieren, die in einer physikalischen Beschreibung unbestimmt blieben.[146] Und so wie die organischen Systeme in einem Organismus teleologisch individuiert werden, bildet auch der Organismus als Ganzer allein in einer teleologischen Perspektive einen einheitlichen Gegenstand. Physikalisch kann er allenfalls als raum-zeitliche morphologische Einheit ausgegliedert werden, nicht aber als funktional gegliedertes System. So formuliert O. Liebmann bereits 1899: »Der Begriff des Organismus ist ein wesentlich teleologischer, auf den Begriff des Zwecks und der Zweckmäßigkeit gebauter, ohne den Gedanken des Zwecks unfaßbarer und undenkbarer Begriff«.[147]

Erschwert wird die eindeutige Identifikation von Körperteilen mittels funktionaler Begriffe allerdings durch das Verhältnis der »multiplen Realisierbarkeit«[148] von Funktionen und Strukturen: Die gleiche Funktion kann nicht nur durch verschiedene Strukturen und Mechanismen realisiert werden, sondern auch umgekehrt kann eine Struktur oder ein einheitlicher Mechanismus verschiedene Funktionen erfüllen. M. Carrier spricht daher von der »reziproken heterogenen Multiplizität zwischen Funktionen und ihren Realisierungen«.[149] Der eine Mechanismus des Atmens erfüllt z.B. nicht nur die Funktion der Versorgung des Körpers mit Stoffen (z.B. Sauerstoff), sondern gleichzeitig auch die andere Funktion der Entsorgung von Abfallstoffen (z.B. Kohlendioxid). Auch von dieser Seite also, von der funktionalen Heterogenität des physisch Homogenen, wird eine einfache Abbildung der physischen Systematisierung von Gegenständen in der funktionalen Systematisierung unmöglich gemacht: »What is functionally alike may be disparate physically; and what is functionally distinct may be equal in regard to its physical kind. Consequently, there is a cross-classification between functional and physical types of natural kinds«.[150]

»Konstanz der Funktionen bei wechselndem Substrat«

Bemerkenswert zum Verhältnis von organischen Strukturen und Funktionen ist auch der kontingente Charakter der einen und der essenzielle Charakter der anderen: Die Ausführung bestimmter Funktionen ist für Organismen notwendig; die Strukturen, die diese wahrnehmen, haben sich aber vielfach gewandelt. Naturhistorisch betrachtet haben sich in der Stammesgeschichte der Lebewesen die immer gleichen Grundfunktionen über den Wechsel der Strukturen hinweg erhalten. Für die Funktionen sind die Formen daher nur als Mittel zu betrachten, die durch andere substituiert werden können. Für die Individualgeschichte spricht schon W. Preyer 1883 von einer »Konstanz der Funktionen bei wechselndem Substrat«.[151] Er erläutert dies durch die von ihm so genannte »Grundfunktion« der Atmung: In der Individualentwicklung der Amphibien wird diese Funktion zunächst durch die Kiemen der Larven übernommen, später geht sie dann auf die ganz andere Struktur der Lungen über. Es liegt nahe, diese Verhältnisse auf die Evolution insgesamt zu übertragen. Auch hier zieht sich die Atmung, ebenso wie die anderen Grundfunktionen (z.B. Ernährung, Stoffzirkulation, Ausscheidung, Fortbewegung, Sinneswahrnehmung, Wachstum und Fortpflanzung) durch die ganz unterschiedlichen Formen gleichbleibend hindurch. Diese Lebensgrundfunktionen sind das Einzige, was sich in der Evolution überhaupt erhält. Die Formen wandeln sich. »Die Funktionen selbst aber sind immer Einheiten und keiner Variation unterworfen«, wie es J. von Uexküll 1928 formuliert.[152]

Funktionsbegriff und Organismusbegriff

In der Debatte um den Funktionsbegriff wird in den letzten Jahren von einigen Autoren eine enge Verbindung zwischen dem Begriff der Funktion oder des Zwecks und dem Konzept des Organismus vorgeschlagen. Diese Vorschläge können sich auf die Überlegungen I. Kants zur Teleologie des Organischen beziehen, insofern für Kant der Zusammenhang zwischen funktionalen Beurteilungen und dem Organismusbegriff zentral ist (↑Zweckmäßigkeit). Organismen (bzw. »organisirte Wesen der Natur«; ↑Organismus) sind für Kant gerade solche natürlichen Einheiten von kausalen Relationen, die als ganzheitliche Gefüge von funktional aufeinander verweisenden Gliedern beurteilt werden können. Der funktionale Bezug besteht dabei in dem Verhältnis der ↑*Wechselseitigkeit* zwischen den Teilen des Ganzen. In der ›Kritik der Urteilskraft‹ von 1790 heißt es: »Zu einem Körper [...], der an sich und seiner innern Möglichkeit nach als Naturzweck beurtheilt werden soll, wird erfordert, daß die Theile desselben einander insgesammt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener

Causalität hervorbringen«.[153] Knapp formuliert Kant wenig später: »Ein organisirtes Product der Natur ist das, in welchem alles Zweck und wechselseitig auch Mittel ist«.[154] Die von Kant als ein Verhältnis der wechselseitigen Hervorbringung der Teile bestimmte Einheit des Organismus kann in späterer Terminologie als eine *Selbst-Reproduktion* verstanden werden (↑Fortpflanzung).

Schlosser: Funktionen als kausale Wechselseitigkeiten
G. Schlosser definiert das Konzept der Selbst-Reproduktion 1998 als Transformation eines Systems durch eine zyklische Sequenz von Zuständen, bei der das System trotz seiner phasenweisen Veränderungen langfristig stabil bleibt. Im Gegensatz zu einfachen Selbst-Reproduktionen in diesem Sinne, wie z.B. der Erde, die um die Sonne kreist oder einem Pendel, das um den Ruhepunkt schwingt, sei die Selbst-Reproduktion der Organismen durch ihre Komplexität ausgezeichnet. Schlosser versteht darunter, dass sie – abhängig von den Umweltbedingungen – einen bestimmten Zustand über verschiedene Sequenzen von Zustandsänderungen erreichen kann (das System ist also, mit dem Ausdruck Braithwaites gesprochen, *plastisch*).

Der Kern der Funktionalität liegt nach Schlosser in der Zirkularität der Abhängigkeiten der Zustände voneinander (↑Zweckmäßigkeit: Abb. 579). Anders als der evolutionstheoretische Ansatz, der die Rückwirkung einer Eigenschaft eines Organismus auf sich selbst über den generationenübergreifenden Prozess der Selektion erfolgen lässt, liegt bei Schlossers Ansatz die Zirkularität innerhalb eines Organismus vor, sie ist »intra-generational«, wie er sagt.[155] Ausgehend von zwei Zuständen eines Systems wird der Funktionsbegriff von Schlosser wie folgt definiert: »The function of X is F iff: for a certain period of time $t_0 < t < t_o + T$ (1) X is causally necessary to establish F (under certain circumstances c_1) (2) F is causally necessary to establish X (under certain circumstances c_2)«.[156] Die so formulierte wechselseitige kausale Notwendigkeit von zwei Zuständen eines Systems füreinander bedeutet eine wechselseitige Bedingung der beiden Zustände: Der eine kann nicht ohne den anderen verwirklicht werden. Die Grundidee hierbei ist, dass die Wirkung eines Zustandes (genauer: eines Ereignisses) dadurch zu einer Funktion wird, dass sie vermittelt über andere Zustände (Ereignisse) auf sich selbst zurückwirkt: »X in contributing to the realization of F contributes to its own recurrence«.[157] Ein Teil eines Systems ist also funktional, wenn er durch seine Wirkungen im System, die »Voraussetzungen für seine eigene Re-produktion« schafft, wie Schlosser an anderer Stelle formuliert.[158] Er erläutert in einem Beispiel: »Die funktionale Erklärung des Herzschlags – ›Das Herz hat die Funktion den Kreislauf in Gang zu halten‹ – ist adäquat, wenn gezeigt werden kann, daß das Herz, indem es den Kreislauf in Gang hält und dadurch alle Gewebe des Körpers mit Sauerstoff und Nährstoffen versieht, die Voraussetzungen dafür schafft, daß neuer Sauerstoff und andere Nährstoffe aus der Umwelt aufgenommen werden können, die auch für die Aufrechterhaltung des Herzschlags unerläßlich sind«.[159]

Problematisch an diesem einfachen Schema ist der rein kausale Ansatz, demzufolge Funktionen in jedem Verhältnis der kausalen Wechselwirkung zugeschrieben werden müssen. Üblich ist es jedoch, nicht in allen Fällen einer Wechselwirkung oder wechselseitigen »kausalen Notwendigkeit« den Funktionsbegriff anzuwenden. Die Beschreibung der Wechselwirkung in der Beeinflussung der Bahnen von zwei Planeten um eine Sonne kommt in der Regel z.B. ohne Verwendung des Funktionsbegriffs aus. Der Ansatz Schlossers müsste also weiter spezifiziert werden.[160]

McLaughlin: Funktionen als Selbst-Reproduktionen
In ähnlicher Weise wie Schlosser gibt P. McLaughlin 2001 folgende Bestimmung einer Funktion als Selbstreproduktion: »The particular item x_i ascribed the function of doing (enabling) *Y actually* is a reproduction of *itself* and actually did (or enabled) something like *Y* in the past and by doing this actually contributed to (was part of the causal explanation of) its own reproduction«.[161] Auch hier ist es die Selbstherstellung und beständige Selbsterneuerung des Organismus, die zur Grundlage seiner funktionalen Beurteilung gemacht wird. Weil der Organismus sich selbst *regeneriert*, weil er ein *Fließgleichgewicht* ist (↑Gleichgewicht), in dem die Stoffe (die Zellen) aller seiner Teile beständig abgebaut und durch neue ausgetauscht werden, und weil diese permanente Selbsterzeugung nur durch das Zusammenspiel aller Teile des Organismus möglich ist, wirkt die Aktivität des einen Teils auf die Herstellung der anderen Teile. Aufgrund dieser gegenseitigen Abhängigkeit ihrer Erzeugung sind die Teile also von einander wechselseitig Ursache und Wirkung – so wie es Kant von einem Ding als Naturzweck forderte. Im Vergleich zu der Rückwirkung, die durch den selektiven Erfolg eines Merkmals bei den phylogenetischen Vorgängern eines Organismus vermittelt ist, verläuft der Mechanismus dieser Rückwirkung nicht über mehrere Generationen, sondern innerhalb eines Organismus. McLaughlin spricht daher von der »nicht-hereditären Rückkopplung« der Teile in ihrer gegenseitigen Er-

zeugung bei der beständigen Regeneration des Organismus.[162] Durch seine Einbindung in die permanente Selbstreproduktion des Organismus hat jedes Organ einen kausalen Einfluss auf seine eigene Reproduktion.

Kritisch kann zu diesem Vorschlag (ebenso wie zu den oben wiedergegebenen Formulierungen Kants) bemerkt werden, dass die wechselseitige *Herstellung* lediglich *eine Form* der wechselseitigen kausalen Relevanz von Teilen in einem funktionalen Ganzen ist – aber sicher nicht die einzige. Damit Teile einer Ganzheit durch ihren wechselseitigen Bezug zueinander funktional bestimmt werden, ist es nicht notwendig, dass diese Teile sich gegenseitig erzeugen. Auch in einem Artefakt, dessen Teile jeder für sich einzeln hergestellt wurden, die aber zusammen so angeordnet sind, dass sie wechselseitig aufeinander einwirken und in ihrem Zusammenspiel relevant für einander sind, werden die Teile funktional beurteilt, sofern ihr Zusammenwirken als Ganzheit verstanden werden soll. Nicht allein die wechselseitige Herstellung, sondern auch die wechselseitige Relevanz in einer anderen Hinsicht, z.B. in der Erhaltung, reicht aus, um einen Teil eines Systems funktional zu beurteilen. So ist auch ein künstliches Herz in einem Organismus als ein Funktionsträger zu beurteilen, selbst wenn es nicht von den anderen Organen hervorgebracht wurde. Die Wechselseitigkeit ist hier eine der Wirkung und Abhängigkeit der Aktivität der Organe voneinander, aber nicht der Herstellung, denn das Herz ist ja ein künstliches Produkt, das nicht in dem Organismus erzeugt wurde.

Die funktionale Beurteilung ermöglicht es, Prozesse der Natur als wechselseitig voneinander abhängig oder wechselseitig für einander relevant zu bestimmen, so dass durch den wechselseitigen Bezug der Prozesse zueinander überhaupt erst die Einheit dieser Prozesse in einem Gegenstand (dem Organismus) bestimmt wird. Dass sich dieser Organismus darüber hinaus auch noch selbst hergestellt hat und in ständiger Selbst-Reproduktion (Regeneration) immer wieder selbst herstellt, ist eine weitere, davon unabhängige Bestimmung. Das Regenerationsvermögen ist ein physiologisches Detail, nicht ein die Physiologie wissenschaftlich konstituierender Prozess. Auch wenn die Teile eines Organismus nicht ständig neu hergestellt würden, der Organismus also nicht über die Leistung der Selbst-Reproduktion verfügen würde, wäre er doch nicht weniger Organismus.[163]

Funktionen und Kreisläufe

In den letztgenannten Vorschlägen zum Verständnis des biologischen Funktionsbegriffs ist ein enger Zusammenhang zwischen der Zuschreibung von Funktionen und der Ausgliederung von kausalen Kreislaufsystemen enthalten. Funktionen werden als Ergebnisse von solchen kausalen Prozessen verstanden, die sich zu einem Gefüge aus wechselseitig bedingenden Gliedern zusammenschließen. Die einfachste Form dieser wechselseitigen Bedingung ist der Kreislauf. In einem Kreislauf ist es die Zyklizität der kausalen Prozesse, die die Zuschreibung von Funktionen ermöglicht. Die durchgehende Wechselseitigkeit hängt an der *Geschlossenheit* (»closure«) des Kreislaufs (Emmeche 2000: »functionality is only possible under a closure of operations [...] Only when the causal chain from one part to the next closes or feeds back in a closed loop – at once a feedback on the level of parts and an emergent function defined [...] as a part-whole relation – can we talk about a genuine function«).[164]

In kausalen Kreisläufen bilden Funktionen diejenigen Wirkungen der Komponenten, die auf sie selbst zurückwirken; Funktionen sind also Rückwirkungen der Teile auf sich selbst. Die funktionale Perspektive, d.h. die Betonung der Wirkungsseite von Prozessen, macht in diesen Systemen gerade deswegen Sinn, weil die Wirkungen eine besondere Relevanz haben für das System und die Teile, von denen sie jeweils ausgehen: Die Existenz jedes Teils selbst hängt (ebenso wie das System als Ganzes) von den eigenen Wirkungen ab. In einem System aus zyklisch miteinander verknüpften Gliedern sind nicht die ursächlichen Mechanismen, mit denen eine Wirkung erzielt wird, für den Systemerhalt entscheidend, sondern allein die Konstanz der Wirkungen.

Eine Konsequenz dieser Sicht auf den Funktionsbegriff ist es, dass Funktionen nie isoliert auftreten; sie sind vielmehr stets eingebunden in ein kohärentes System anderer Funktionen, mit denen zusammen sie einen Kreislauf von Funktionen bilden (Weber 2005: »nothing is a role function all itself; role functions are individuated with respect to other role functions«[165]). Entscheidend ist daher auch die quasi horizontale Vernetzung von Funktionen in einem System; eine vertikale Schichtung von Funktionen im Sine einer Funktionshierarchie muss dagegen nicht bestehen (Weber: »functional relations do not necessarily have to stand in a vertical hierarchy«[166]). Funktionshierarchien kommen allerdings ins Spiel, wenn die komplexen biologischen Funktionen, wie Ernährung, Schutz, Vermehrung und Brutpflege auf die beiden universalen »Grundfunktionen« der Selbsterhaltung und Fortpflanzung zurückgeführt werden (vgl. Tab. 87; 91 und Abb. 167).

Verwandt mit dieser systemtheoretischen Interpretation sind biosemiotische Deutungen des

Funktionsbegriffs. Danach ist der Funktionsbegriff gleichursprünglich mit dem Begriff eines *Zeichens* (↑Kommunikation/Biosemiotik). Als *Zeichen* können die organischen Funktionen interpretiert werden, weil sie nicht allein eine zweistellige kausale Relation (Ursache-Wirkung) beschreiben, sondern eine dreistellige Relation: Eine Funktion stellt insofern eine Wirkung dar, die von einer Ursache ausgeht und die für das System eine relevante Rolle (Bedeutung) hat.[167]

Lebewesen und Artefakte: Funktion und Design

Nicht wenige Funktionstheorien der letzten Jahre bemühen sich, den Zusammenhang zwischen der Rede von Funktionen bei Artefakten und natürlichen Lebewesen als Grundlage für die Rekonstruktion des Funktionsbegriffs zu nehmen.[168] Eine dieser Theorien entwickelt U. Krohs, indem er einen Zusammenhang von Funktionszuschreibungen und dem Vorkommen biologischer Formen in Typen herstellt. Die Zuschreibung von Funktionen ist in Krohs' Theorie gerechtfertigt, wenn ein Gegenstand Teil eines umfassenderen Systems ist und er über Eigenschaften verfügt, die ihm als Typ von etwas und nicht als jeweiliger, besonderer Gegenstand (»token«) zukommen. Eine Funktion ist nach Krohs Ausdruck eines Designs im allgemeinsten Sinne. Ein Design wiederum erläutert er als »Typfixierung einer komplexen Entität«.[169] Ein Auto, das nach dem Plan eines Ingenieurs konstruiert wird, weist damit ebenso ein (intentionales) Design auf, wie ein Organismus über ein (nicht-intentionales, natürliches) Design verfügt, weil er gemäß einem genetischen Plan, der in seiner DNA verkörpert ist, gebaut ist. Die Typfixierung der Merkmale eines Organismus erfolgt also auf der Ebene der Genetik: »Typfixierung heißt somit für die Teile von Organismen, dass genetisch Strukturen fixiert sind, durch die […] *token* des fixierten Typs hervorgebracht werden«[170]. Ein funktionaler Teil eines Organismus ist ein typfixierter Teil, d.h. eine Komponente, die »als *token* ihres *types* und nicht lediglich wegen ihrer individuellen Eigenschaften Teil der Entität ist«.[171] Die typfixierte Komponente wird also als *token* eines *types* individuiert. Ein Herz beispielsweise sei nicht wegen seiner besonderen Eigenschaften ein Funktionsträger, sondern weil es über typische Eigenschaften verfüge, die konkreten Herzen typischerweise zukommen.

Kritisch kann gegen diesen Ansatz eingewendet werden, dass die enge Bindung von Funktionszuschreibung und Genetik Schwierigkeiten aufwirft: Sollen wirklich nur solche Gegenstände, bei denen ein Genotyp und ein Phänotyp unterschieden werden können, Funktionsträger sein? Und wie sieht es aus mit genotypisch fixierten funktionalen Defekten: Stellen auch diese Funktionen dar, weil sie eine »Typfixierung« repräsentieren? Fraglich ist andererseits, ob Typfixierungen, die nicht an die Genotyp/Phänotyp-Unterscheidung gebunden sind, nicht auch im anorganischen Bereich zu finden sind (z.B. können Steine und Wolken aufgrund ihrer Struktur typfixiert sein, ohne dass sie und ihre Teile deshalb funktional beurteilt werden).

Krohs gibt darüber hinaus auch eine differenzierte Beschreibung für die weiterhin fundamentale Rolle des Konzepts der Funktion in der Sprache der heutigen Biologie. Er weist darauf hin, dass Biologen nicht darauf verzichten, selbst Prozesse, die in ihrem Mechanismus vollständig aufgeklärt sind, in funktionaler Begrifflichkeit zu beschreiben, z.B. die Transformationen der Moleküle in den zentralen Stoffwechselwegen aller Lebewesen. Diese Prozesse werden nicht allein in physikalisch-chemischen Modellen der Reaktion von Stoffen beschrieben, sondern auch in ihrer funktionalen Einbettung im Organismus, z.B. der Energieversorgung. Weil diese doppelte Perspektive – die mechanistische auf der einen Seite und die funktionale auf der anderen Seite – für die Biologie insgesamt kennzeichnend ist, spricht Krohs von »2-sortigen Theorieelementen« in der Biologie.[172] In strukturalistischer Sicht stellt sich diese doppelte Perspektive als ein Nebeneinander von zwei verschiedenen Modelltypen in der Biologie dar: den physikalischen »konservativen Modellen«, die an den Erhaltungssätzen orientiert sind, und den funktionalen »nicht-konservativen Modellen«, die die abstrakten funktionalen Relationen innerhalb biologischer Systeme beschreiben.[173] Besonders deutlich wird diese doppelte Perspektive in den biologischen Modellen, die sich des Konzeptes der ↑*Information* bedienen oder die das Schema des *Regelkreises* verwenden (↑Regulation). Für die funktionale Beschreibung ist die Irrelevanz der Erhaltungssätze kennzeichnend: Das gleiche Signal kann in verschiedener Gestalt mit unterschiedlichem Masse- und Energiegehalt entlang einer Übertragungskette weitergegeben werden, und doch bleibt es in biologisch-funktionaler Beschreibung das gleiche Signal.[174]

Pluralismus des Funktionsbegriffs

Die Diskussion um den biologischen Funktionsbegriff ist weiterhin in vollem Gange. Zwar wird von einigen Autoren die evolutionstheoretische Fundierung des Begriffs als der sich herauskristallisierende »Konsens« zum Verständnis von Funktionen in der Biologie bezeichnet.[175] Auf der anderen Seite wird

»Den einen Teil also ihres [d.h. der Tiere] Lebensinhaltes bilden die Mühen um ihre Nachkommenschaft, einen weiteren die um ihre Ernährung. Um diese beiden Angeln dreht sich ja nun einmal aller Eifer und Leben« (Aristoteles, Hist. anim. 589a2-5).

»Seit unserer Geburt streben wir nach der Erhaltung von uns selbst, unserer Teile und unserer Nachkommen« (Chrysipp, 3. Jh. v. Chr., Fragm. 179).

»[T]he first and fiercest Appetite that Nature has given them [the Creatures] is Hunger, the next is Lust; the one prompting them to procreate, as the other bids them eat« (Mandeville 1705/14, I, 202).

»Alle Kunsttriebe aller Thiere zielen 1) entweder auf das Wohl und die Erhaltung eines jeden Thieres nach seiner Lebensart; oder 2) auf die Wohlfahrt und Erhaltung des Geschlechtes oder der Nachkommen« (Reimarus 1760/62, 102).

»Einstweilen, bis den Bau der Welt / Philosophie zusammenhält, / Erhält sie [die Natur] das Getriebe / Durch Hunger und durch Liebe« (Schiller 1795, 184).

»Der Zweck des Organismus ist gedoppelt. Die organischen Verrichtungen werden sonach weiter abgetheilt in individuelle, d.i. solche, welche auf die Erhaltung des organischen Individuums abzwecken, und generische (functiones sexus), welche sich auf die Erhaltung der Gattung, als ihren Zweck, beziehen« (Schmid 1799, 481).

»Als die entschiedene, stärkste Bejahung des Lebens bestätigt sich der Geschlechtstrieb auch dadurch, daß er dem natürlichen Menschen, wie dem Tier der letzte Zweck, das höchste Ziel seines Lebens ist. Selbsterhaltung ist sein erstes Streben, und sobald er für diese gesorgt hat, strebt er nur nach Fortpflanzung des Geschlechts: mehr kann er als bloß natürliches Wesen nicht anstreben« (Schopenhauer 1819-44/48, I, 451).

»[P]rimäre Instinkte sind die allgemeinen niederen Triebe, welche dem Psychoplasma von Beginn des organischen Lebens innewohnten und unbewußt waren, vor allem die Triebe der Selbsterhaltung (Schutz und Ernährung) und der Arterhaltung (Fortpflanzung und Brutpflege). Diese beiden Grundtriebe des organischen Lebens, Hunger und Liebe, sind ursprünglich überall unbewußt, ohne Mitwirkung des Verstandes oder der Vernunft entstanden; bei höheren Tieren sind sie später, wie beim Menschen, Gegenstände des Bewußtseins geworden« (Haeckel 1899/1903, 53).

»Selbsterhaltung und Arterhaltung, Nahrungserwerb und Fortpflanzungstrieb sind die wesentlichen Faktoren im aktiven Leben der Tiere« (Doflein 1914, 21).

»There may be no serious objection to saying that the two basic ›purposes‹ of living organisms – to maintain themselves and to perpetuate their kind – underlie the whole panorama of evolution« (Goudge 1961, 196f.).

»[T]he activities which constitute proper functioning for an organism are those which give the best likelihood, in certain environmental conditions, of its survival or of the continuance in existence of the species of which it is a member« (Lehman 1965, 18).

»Selbsterhaltung und Fortpflanzung bilden die erste große Dichotomie der Lebensfunktionen« (Bischof 1985/91, 330).

»[W]e may speak of survival and reproductive success as the ultimate purpose served by individual biological adaptations, i.e., the reason why they have come about« (Ayala 1998, 46).

Tab. 91. Selbsterhaltung und Fortpflanzung als die beiden Grundfunktionen der Lebewesen.

aber auch auf die weiterhin bestehende Mannigfaltigkeit von Bedeutungen hingewiesen, und es wird empfohlen, ›Funktion‹ als ein weites Konzept zu bewahren und sich nicht auf eine spezifische Definition festzulegen. So können in verschiedenen Teildisziplinen der Biologie und vor dem Hintergrund unterschiedlicher Fragestellungen verschiedene Funktionskonzepte nebeneinander bestehen[176]: In der Ethologie ist von Funktionen meist im Kontext von Anpassungsprozessen die Rede; Funktionen werden hier primär als selektierte Effekte thematisiert. Anders in der Funktionsanatomie und Funktionsmorphologie; dort ist ein Konzept von Funktionen als kausale Rollen verbreitet, und die selektive Vergangenheit eines Merkmals steht nicht im Mittelpunkt der Zuschreibung von Funktionen. Nicht wenige Autoren argumentieren daher für einen pluralistischen Funktionsbegriff.[177]

Außerdem wird darauf hingewiesen, dass eine strenge Gegenüberstellung von Funktionen als selektierte Effekte und als kausale Rollen kaum aufrechtzuerhalten ist. Evolutionstheoretisch fundierte Funktionsbegriffe können vielmehr als Teilklasse systemtheoretischer Funktionsbegriffe gelten. In der ätiologischen Analyse wird der systemtheoretische Ansatz der Zergliederung des Organismus in Funktionskreise undder Ermittlung des Beitrags eines so ausgegliederten Funktionskreises zur Arbeitsweise des Organismus aus einer evolutionstheoretischen Perspektive beleuchtet. Die Wirkungsweise eines Merkmals wird als eine fitnessrelevante Eigenschaft betrachtet. Denn die Wirkung des Merkmals hat einen Einfluss auf das Überleben des Einzelorganismus und seine Reproduktion. Sie stellt eine Komponente in den Determinanten dieser Größen dar, sie bildet also eine *Fitnesskomponente* (Griffiths 1993:

»Fitness components are those effects of traits which enhance the fitness of their bearers. They are the Cummins-functions of those traits relative to the overall capacity of the animal to survive and reproduce (fitness)«[178]; Walsh und Ariew 1996: »evolutionary functions are discovered by conducting C-function [Cummins-function] analysis«[179]; »every E-function [evolutionary function] is a C-function«[180]).

Dualismus der ultimaten Funktionen: Selbsterhaltung und Fortpflanzung

Seit der Antike ist es verbreitet, zwei Funktionen als die Zwecke auszuzeichnen, auf die alle organischen Prozesse letztlich ausgerichtet sind: die Selbsterhaltung (insbesondere die Ernährung) und die Fortpflanzung. Diese zwei Begriffe werden als die obersten funktionalen Gesichtspunkte für die Ordnung des Organischen angesetzt. Sie liefern den Ordnungshorizont und geben das Gliederungsschema vor, in dem jedem organischen Prozess, sofern er als organischer beurteilt wird, eine Stelle zugewiesen wird. Jede biologische Bestimmung eines Teils im Organismus und eines organischen Prozesses besteht also darin, seine Relation zu diesen obersten organischen Funktionen, der letzten Integrationsstufe aller Funktionsbezüge der Biologie, zu klären. So komplex die kausalen Verhältnisse im biologischen Geschehen auch sein mögen – die teleologischen Bezüge, in die sie gestellt werden, sind durch ihre Referenz zu diesen beiden Gesichtspunkten letztlich einfach.

Der Dualismus in der Antike

Nicht nur in der Antike des Abendlands, auch im Alten China wird die These vertreten, an der Spitze der organischen Funktionsbezüge stehe eine Dualität. Bei Mengzi, einem Nachfolger des Konfuzius, findet sich am Ende des dritten vorchristlichen Jahrhunderts der Satz: »Das Verlangen nach Nahrung und Sexualität ist unsere Natur«.[181] In älteren Übersetzungen steht statt ›Sexualität‹ allerdings ›Farben‹ (J. Legge 1861[182]) oder ›Schönheit‹ (R. Wilhelm 1916[183]).

In der älteren griechischen Philosophie ist die Einteilung der Funktionen in einer Aufzählung von Trieben enthalten. Der Sokrates-Schüler Xenophon unterscheidet einen Trieb zur Selbsterhaltung und einen Trieb nach Nachkommenschaft und Aufzucht der Jungen. Die Triebe werden als Beleg für die weise Fürsorge eines planenden Schöpfergottes gewertet.[184]

Bei Platon findet sich diese Zweiteilung, indem er den Antrieb zur Ernährung und Erzeugung als die Aufgabe des basalen Seelenteiles angibt: Der begehrende Teil der Seele (»ἐπιθυμητικόν«), der in der Seelenlehre Platons als dritter und unterster Teil neben dem überlegenden und »muthaften« Seelenteil steht, betrifft die Ernährung (»τροφή«) und Erzeugung (»γέννησις«).[185] Alle Tiere seien mit lebensdienlichen und arterhaltenden Eigenschaften ausgestattet.[186] Aristoteles führt in Bezug auf das Leben der Tiere aus: »Den einen Teil also ihres Lebensinhaltes bilden die Mühen um ihre Nachkommenschaft, einen weiteren die um ihre Ernährung. Um diese beiden Angeln dreht sich ja nun einmal aller Eifer und Leben«.[187] Ähnlich heißt es an anderer Stelle: Zeugung und Nahrungsverwertung seien die natürlichsten Leistungen für alles Lebende.[188] Ernährung und Fortpflanzung sind auch für Aristoteles Leistungen des untersten, allen Lebewesen gemeinsamen Seelenteils, der Nähr- oder Pflanzenseele (»θρεπτική ψυχή«).

In der Stoa wird die Selbsterhaltung parallel zur ↑Arterhaltung (»conservatio […] generis«), die auf die Fortpflanzung und Brutpflege bezogen ist, diskutiert, so u.a. von Cicero.[189] Bei Chrysipp heißt es im dritten vorchristlichen Jahrhundert, seit seiner Geburt strebe der Mensch sowohl zur Erhaltung (»οἰκείωσις«) seiner selbst als auch seiner Nachkommen (»οἰκειούμεθα πρὸς αὐθτοὺς εὐθὺς γενόμενοι καὶ τὰ μέρη καὶ τὰ ἔκγονα τὰ ἑαυτῶν«).[190] Diese beiden Strebungen werden als die erste und zweite Stufe der *oikeiosis* unterschieden.[191]

Keine klare Zweiteilung, sondern eher eine Dreiteilung der obersten Funktionen des Körpers eines Tiers nimmt der römische Arzt Galen im 2. Jahrhundert vor: Die Organe dienten der Aufrechterhaltung des Körpers, der Erleichterung (»commodités«) des Lebens und der Erhaltung der Art.[192]

Scholastik und Renaissance

Auch in der Scholastik ist die Nebenordnung von Selbsterhaltung (»conservatio sui« oder »conservatio individui«) und Arterhaltung (»conservatio speciei«) als Prinzip zur Erklärung der organischen Prozesse sehr verbreitet. Das Begriffspaar erscheint wiederholt bei Thomas von Aquin.[193] Albertus Magnus spricht parallel dazu von der »salvatio speciei« und »salvatio individui«. Nach Albert hat die Natur die Arterhaltung der Selbsterhaltung noch übergeordnet, und die Fortpflanzung sei daher mit dem höchsten Lustempfinden verbunden: »natura ordinavit nutrimentum propter salvationem individui et opus venereum [coitus sive generatio] propter salvationem speciei. Et ideo istis operationibus natura adiuncit maximas delectationes, et quanto magis intendit salvationem speciei quam individui, tanto maiorem de-

lectationem ordinavit in opere venereo quam in opera nutritivae«).[194]

In der Renaissance nimmt der Aristoteliker A. Cesalpino die Einteilung von Aristoteles auf und unterscheidet zwei wesentliche Organe der Pflanzen: die Wurzel, die die Nahrung aufnimmt und damit wesentlich der Erhaltung des Individuums dient, und den Spross, der die Frucht hervorbringt und damit für den Fortbestand der Art sorgt (»Quoniam autem altricis animae opus est gignere quale ipsum, siue id ex alimento fiat ad conservationem singulorum, siue ex semine ad specierum æternitatem«).[195] Die Leistung der Wurzel, also die Ernährung, stellt nach Cesalpino die »erste Funktion« dar, und sie gilt ihm als ursprünglicher und edler (»superior«); der Spross und mit ihm die Fortpflanzung sei dagegen von geringerer Bedeutung (»inferior«). Schon Aristoteles bemerkt – und Cesalpino schließt sich dem an –, dass die Wurzel der Pflanzen dem Mund der Tiere analog ist, weil auch sie die Nahrung aufnimmt.[196] Die Pflanze stelle insofern ein auf den Kopf gestelltes Tier dar.[197]

Neuzeit

Der Dualismus der obersten Funktionen wird seit Beginn des 18. Jahrhunderts meist beiläufig erwähnt, er gewinnt selten eine explizite und systematisch ausgearbeitete Form. Bei G.W. Leibniz erscheint die Zweiteilung 1704 in der Nebenordnung von Selbsterhaltung (»propre conservation«) und Fortsetzung der Art (»continuation de leur espèce«).[198] B. Mandeville versteht die Parallelität der zwei Funktionen in seiner wenig später veröffentlichten ›Bienenfabel‹ als Ausdruck von zwei mächtigen Trieben der Lebewesen (vgl. Tab. 91).[199] C. Wolff, der die deutschsprachige philosophische Terminologie im frühen 18. Jahrhundert entscheidend prägt, sieht in den 1720er Jahren die »Hauptabsicht« Gottes in Bezug auf die organische Natur in zwei ultimaten Bezugspunkten der teleologischen Ketten (oder »Leitern«[200]): der Erhaltung des Leibes und der Fortpflanzung zur Erhaltung des Geschlechtes: »Derowegen können wir wohl die Haupt-Absicht des Leibes, die GOtt dabey gehabt, darinnen suchen, daß derselbe eine zeitlang sein Leben fristen und sein Geschlechte, so lange die Erde dauret, erhalten soll«.[201] In seinen exponierten Marginalien formuliert er thesenhaft: »Der Leib soll sich in seinem Zustande und beym Leben erhalten«[202] und »Menschen und Thiere sollen ihr Geschlecht erhalten«[203]. Diese beiden Forderungen sind die quasi extern vorgegebenen Ziele, die die Lebewesen zu erfüllen haben. Die weiteren teleologischen Argumentationen Wolffs sind auf diese höchsten Zwecke bezogen und sind daher nur in dem Maße theologisch, in dem diese »Haupt-Absichten« als von Gott gesetzt angesehen werden.

Seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts erscheint der Dualismus der Funktionen in zahlreichen Formulierungen, z.B. bei H.S. Reimarus, J.G. Herder und F. Schiller (vgl. Tab. 91). M. Ehlers parallelisiert 1790 die beiden Bezüge durch die Unterscheidung von »Fortpflanzungstrieb« und »Erhaltungstrieb«.[204]

Auch in der Biologie des 20. Jahrhunderts, in der die Evolutionstheorie zunehmende Dominanz gewinnt, gelten Selbsterhaltung und Fortpflanzung weiterhin als die beiden letzten Funktionen oder ultimaten Zwecke (»ultimate goals«) eines Organismus. Die beiden Konzepte stehen an der Basis zweier komplementärer und miteinander rivalisierender *Paradigmen* zur Konzipierung der biologischen Grundbegriffe: des individualistischen Paradigmas der Selbstorganisation und Selbstregulation und des kollektivistischen Paradigmas der Informationsweitergabe. Im ersteren wird der Organismus als ein individuelles, sich selbst organisierendes und selbst regulierendes Netzwerk von Prozessen beschrieben; im zweiten wird er zu einem Durchgangsstadium eines generationenübergreifenden Prozesses der Informationsweitergabe; er wird von seiner Fähigkeit zur Fortpflanzung her konzipiert, und als seine wesentlichen kausalen Elemente gelten seine in der Vererbung weitergegebenen Informationsträger, die Gene.[205] Die Dualität von Selbsterhaltung und Arterhaltung, die sich auch in den Begriffspaaren von ›Stoffwechsel‹ und ›Fortpflanzung‹ oder ›Individuum‹ und ›Population‹ zeigt, wird als eine grundlegende Polarität der organischen Natur gedeutet.[206] Auch der Konflikt zwischen systemtheoretischem und evolutionstheoretischem Funktionsbegriff kann auf die Dualität der beiden letzten biologischen Funktionsbezüge zurückgeführt werden. In der Diskussion wird immer wieder darauf verwiesen, dass es genau diese zwei Funktionen zu berücksichtigen gilt.[207]

Der Dualismus von Selbst- und Arterhaltung zeigt sich schließlich auch in den Versuchen einer systematischen Übersicht über die ↑Lebensformen der Lebewesen. Die beiden obersten Funktionen zur Klassifikation der Lebensformen sind in dem umfangreichen System H.-W. Koepckes aus den frühen 1970er Jahren »Selbstbehauptung« und »Arterhaltung« (↑Arterhaltung: Abb. 29; Lebensform: Tab. 170).[208] Und auch wenn H. Böker in seinem System der Lebensformen für Wirbeltiere von drei primären Funktionskreisen ausgeht, so lassen sich diese doch auf die Zweiteilung zurückführen: »Alle Lebensäußerungen der Wirbeltiere richten sich nach drei Haupttrieben, denen jedes Tier unterworfen ist: dem

Trieb sich zu ernähren, sich fortzupflanzen, und sich zu schützen. Ernährung, Fortpflanzung und Umwelteinstellung sind infolgedessen die drei größten Funktionsgruppen, die es gibt«.[209]

Verhältnis der beiden Funktionen
Selbsterhaltung und Fortpflanzung sind Systemziele, die oftmals nicht das gleiche, sondern ein unterschiedliches Verhalten des Organismus verlangen. Zwar ist die Selbsterhaltung zunächst die Voraussetzung für die Fortpflanzung, aber bereits vor der erfolgten Fortpflanzung entsteht ein Konflikt darüber, welche Ressourcen für die weitere Selbsterhaltung und welche für die Reproduktion aufgewandt werden sollen (»trade-off«; ↑Lebensgeschichte).

Fortpflanzung als Form der Selbsterhaltung
Es stellt sich also die Frage, auf welche Weise eine Vermittlung der beiden Grundtriebe bzw. obersten Lebensfunktionen möglich ist und tatsächlich erfolgt. Stehen sie unvermittelt nebeneinander oder lässt sich die eine in die andere integrieren? Die antike Antwort auf diese Frage besteht darin, die Selbsterhaltung als Mittel zum Zweck der Art- bzw. Gattungserhaltung zu verstehen. In ›De anima‹ stellt Aristoteles heraus, der lebende und in seiner Konzeption damit auch beseelte Körper vermöge es für sich genommen nicht, kontinuierlich am »Ewigen und Göttlichen« teilzuhaben. Dies sei ihm nur insofern möglich, als er ein ihm Gleichartiges herstelle, sich also fortpflanze und damit sein *eidos* erhalte. Jedes zeuge ein ihm ähnliches, »das Lebewesen ein Lebewesen, die Pflanze eine Pflanze, damit sie am Ewigen und Göttlichen nach Kräften teilhaben; denn alles strebt nach jenem, und um jenes Zweckes willen wirkt alles, was von Natur wirkt«.[210] Die Ewigkeit eines Kreislaufs können die Lebewesen nach Aristoteles allein durch ihre immer wiederholte Fortpflanzung erreichen: Darin bestehe aber ein Lebewesen »nicht als dieses (Individuum) <ewig> fort, sondern nur eines von solcher Art, <d.h.> nicht der Zahl nach eines, wohl aber der Art nach eines«.[211] Gerade die Fortpflanzung stellt sich Aristoteles also als eine Form der *Erhaltung* vor, eine Erhaltung des Wesens einer Art und damit auch des Wesens eines Individuums: »es [das Beseelte, d.h. das Lebende] erhält (bewahrt) sein Wesen (Substanz) und besteht solange, als es sich nährt, und bewirkt die Erzeugung nicht des Ernährten, sondern eines von der Art des Ernährten; denn dessen Wesen besteht schon, und kein Wesen erzeugt sich selbst, sondern erhält sich <in ihm>«.[212]

Ausdrücklich thematisiert wird das Verhältnis der obersten organischen Funktionen in den Beiträgen zur Philosophie des Organischen des Deutschen Idealismus. G.W. Hegel versteht die Reproduktion explizit als eine Form der Selbsterhaltung des Organismus. Sie ist für ihn »Selbsterhaltung überhaupt«, weil in ihr nicht nur einzelne Teile des Organismus erhalten werden, sondern der Organismus als Ganzes sich neu hervorbringt: Reproduktion ist »die Aktion dieses *ganzen* in sich reflektierten Organismus«.[213]

Ähnliche Gedanken finden sich bei A. Schopenhauer, der in seinem Hauptwerk die Auffassung vertritt, das »metaphysische Substrat des Lebens« der Tiere offenbare sich unmittelbar erst in der Gattung. und dem Individuum komme daher nur ein »sekundäres Dasein« zu.[214] Für das Tier gelte, »daß sein wahres Wesen unmittelbarer in der Gattung als im Individuo liegt, daher es nötigenfalls sein Leben opfert, damit in den Jungen die Gattung erhalten werde«.[215] Weil die Instinkte der Tiere oftmals gegen die Belange der Selbsterhaltung des Individuums wirksam sind, nennt Schopenhauer sie einen »Wahn«, »vermöge dessen ihm als ein Gut für sich selbst erscheint, was in Wahrheit bloß eines für die Gattung ist«[216]; das Individuum wird »der Betrogene der Gattung«.[217] Auch wenn es möglicherweise nicht den Interessen des Individuums entspreche wird die Fortpflanzung von Schopenhauer funktional der Erhaltung des Individuums übergeordnet. So bemerkt er, der »Geschlechtstrieb« sei »dem natürlichen Menschen wie dem Tier der letzte Zweck, das höchste Ziel seines Lebens«.[218]

Auch im 20. Jahrhundert ist die Auffassung von der Fortpflanzung als Form der Selbsterhaltung verbreitet. Sie wird u.a. von dem Chemiker W. Ostwald vertreten: Ihm erscheint es 1902 »methodisch zweckmässiger auch die Fortpflanzung als einen Theil der Selbsterhaltung aufzufassen« als sie gleichberechtigt neben die Selbsterhaltung zu stellen.[219] Ostwald begründet dies mit der grundsätzlichen Schwierigkeit, das Individuum von der Gemeinschaft zu trennen. Das für das Organische überhaupt kennzeichnende Merkmal, die Selbsterhaltung, gehe in der Fortpflanzung von dem Individuum auf die Familie, den Stamm und schließlich das gesamte Reich der Lebewesen über. Bei Ostwald und anderen wird die Dualität der Prinzipien dadurch auf einen gemeinsamen Grund zurückgeführt, dass beide als Formen der Erhaltung verstanden werden: das Streben nach Erhaltung (der Organisation) bildet danach die eine höchste Funktion, die sich in einer Hierarchie von Funktionen auf den unteren Ebenen differenziert (vgl. Abb. 167).

N. Hartmann fasst 1912 das »Reproduktionsgesetz« als ein »Grundgesetz des Lebens«: »jede Art der Selbstwiederbildung bedeutet Selbsterhaltung

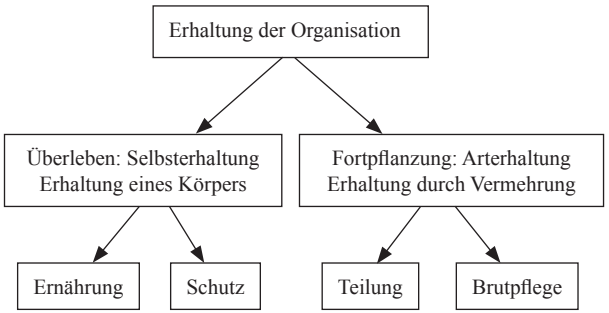


Abb. 167. Die Hierarchie organischer Funktionen auf den obersten drei Ebenen.

des Lebens, aber nicht derselben, sondern der nächsthöheren Stufe«. In der Fortpflanzung gelte: »Das Individuum wird zum Mittel, zum vorübergehend funktionierenden Organ. Das Leben der Gattung ordnet sich ihm über. Es weist ihm seine Teilfunktion innerhalb der höheren Systemeinheit an. Das Individuum verschwindet in der Gattung: diese bleibt stabil in der Labilität des Individualgleichgewichts. Sie treibt mit dem Individuum gleichsam einen Stoffwechsel«.[220] 1950 baut Hartmann diese Gedanken aus und spricht davon, der einzelne Organismus habe eine »Funktion« für die Art, er bilde ein »Durchgangsstadium« für eine sich erhaltende Abstammungslinie, dem sein Leben diene, oder das »Leben der Art« bilde ein dem Individuum übergeordnetes höheres Ordnungsgefüge.[221]

Antagonismus von Selbst- und Arterhaltung

Die alternative funktionale Referenz aller organischen Prozesse, die sich in der Dualität der beiden Prinzipien der Selbsterhaltung und Fortpflanzung ausdrückt, muss nicht in einer Unterordnung des einen unter das andere gelöst werden, sondern kann auch als ein anhaltender Konflikt beschrieben werden. Offensichtlich konkurrieren die Bedürfnisse der Selbsterhaltung vielfach mit den Zielen der Fortpflanzung: Schon in der äußeren Erscheinung eines Organismus sind viele Merkmale unzweckmäßig im Sinne der Selbsterhaltung und allein zweckmäßig im Hinblick auf die Fortpflanzung. Dies trifft z.B. auf die bunten Farben der Vögel zu: Sie erhöhen das Risiko, Opfer eines Räubers zu werden und sind allein im Hinblick auf die soziale Kommunikation zu Zwecken der Fortpflanzung funktional.

Als einen strengen Antagonismus stellt H. Spencer die beiden organischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung und der Fortpflanzung dar, und zwar bereits in seinen ersten Schriften aus den frühen 1850er Jahren: »the ability to multiply is antagonistic to the ability to maintain individual life«[222]. Die Tendenz zur Fortpflanzung, d.h. bei einfacher gebauten Organismen zur Teilung, verhindert nach Spencer die Bildung komplexer Organisationen (»preventing organization«), weil diese die Arbeitsteilung der Zellen und deren dauerhaften Zusammenhalt voraussetze. Es ist für Spencer ein Prinzip a priori, dass die beiden Grundfunktionen des Organischen – er fasst sie zusammen als die beiden Wege der Erhaltung der Art – in einem inversen Verhältnis zueinander stehen: »power to maintain individual life and power to multiply [...] cannot do other than vary inversely: one must decrease as the other increases«[223]. Empirische Beispiele sollen dieses »Gesetz« belegen: Bei Mäusen liege eine hohe Vermehrungsfähigkeit in Verbindung mit einer geringen Kraft des einzelnen Organismus zur Selbsterhaltung vor; beim Menschen sei es umgekehrt. Spencer versteht diese Zusammenhänge im Sinne eines kontrafaktischen Konditionals und als Ausdruck seines Gesetzes: Hätten Mäuse keine so hohe Fortpflanzungsrate und keine verbesserte Fähigkeit zur Selbsterhaltung des Organismus, würden sie aussterben. Eine Höherentwicklung zu hoch integrierten Organismen, bestehend aus vielen differenzierten Organen, ist für Spencer nur durch das Überwiegen der Selbsterhaltungskräfte gegenüber denen der Reproduktion möglich. Denn die Perfektionierung der Arbeitsteilung der Teile in einem Organismus hänge davon ab, dass die Teile in einer Einheit verbunden bleiben; Trennung der Teile eines Organismus durch schnelle Vermehrung stehe dem aber entgegen: »progress towards mutual dependence of parts is prevented by the parts becoming independent«.[224] Der allgemeine Fortschritt der Evolution hängt für Spencer daher an einem Zurückdrängen der Reproduktionsfähigkeit: »other things being equal, advancing evolution must be accompanied by declining fertility«[225] – eine Gedanke, der in vielen weiteren Varianten von Spencer formuliert wird.

Auch S. Freud hält die Dualität von »Ich- oder Selbsterhaltungstrieben« und »Sexualtrieben« weitgehend aufrecht.[226] Freud beurteilt die Zweiheit von Selbsterhaltung und Arterhaltung aber für eine nur vorübergehende Gegenüberstellung, die lediglich dem Stand der theoretischen Biologie seiner Zeit geschuldet ist. Er schreibt von ihnen zurückhaltend, dass sie »unabhängig voneinander scheinen, unseres Wissens noch keine gemeinsame Ableitung erfahren haben«[227], und: »Zukünftiger Wissenschaft bleibt es vorbehalten, die jetzt noch isolierten Daten zu einer neuen Einsicht zusammenzusetzen. Es ist nicht die

Psychologie, sondern die Biologie, die hier [im »biologischen Gegensatz zwischen Selbsterhaltung und Arterhaltung«] eine Lücke zeigt«.[228]

Evolutionstheorie: Primat der Fortpflanzung

Zwar ist es verbreitet, die Fortpflanzung (»Arterhaltung«) als eine Form der Selbsterhaltung zu verstehen (s.o.), aus einer evolutionstheoretischen Perspektive wird aber auch umgekehrt argumentiert, die Selbsterhaltung als ein Mittel zur Sicherung einer individuellen Organisationsform zu verstehen und damit zumindest hinsichtlich der Effizienz für dieses Ziel der Fortpflanzung unterzuordnen (Lillie 1915: »it is the continued existence of the species rather than of the individual which is the essential end-result of the organic activities in their totality«[229]). Es muss damit noch nicht die Vorstellung der »Erhaltung« einer Art verbunden sein – die bereits im frühen 20. Jahrhundert als Problem gilt: »Sollte im Ernst ein Begriff – die Art – über das Seiende – die Individuen – dominieren können?«[230] (Ehrenberg 1923; ↑Arterhaltung). In der evolutionstheoretischen Priorisierung der Kontinuität und Expansion (»Fortpflanzung«) gegenüber der Präsenz (»Selbsterhaltung«) drückt sich vielmehr allein die empirische Tatsache aus, dass das Leben der Organismen im Wesentlichen auf ihre Fortpflanzung ausgerichtet ist. Funktional kann das Leben der Organismen durchgängig als Mittel nicht ihrer Selbsterhaltung, aber ihrer Fortpflanzung betrachtet werden. Anforderungen der Selbsterhaltung werden von den natürlichen Organismen systematisch für Ziele der Fortpflanzung geopfert – aber nicht anders herum. Die Evolutionstheorie gibt hierfür die einfache Erklärung, dass Organismen, die sich nicht fortpflanzen, sondern nur selbst erhalten oder sich auch nur weniger fortpflanzen, als es ihnen möglich ist, gegenüber Organismen solcher Typen, die ihre Selbsterhaltung der Maximierung ihrer Fortpflanzung opfern, ins Hintertreffen geraten. Die Strategie eines Organismus, fast alle vorhandenen Ressourcen auf den Nachwuchs zu verwenden und wenig für den Erhalt des eigenen Lebens zurückzuhalten, ist die erfolgreichere Strategie (d.h. die Strategie mit der größeren Repräsentation in der kommenden Generation) gegenüber der Alternativstrategie der Reservierung von mehr Ressourcen für das eigene Überleben, als für die Maximierung der Fortpflanzung nötig sind. Merkmale wie die Lebensdauer oder der Fortpflanzungszyklus werden in dieser Betrachtung zu Eigenschaften der ↑*Lebensgeschichte*, die ebenso wie morphologische Merkmale als evolutionäre Anpassungen im Dienste der Maximierung des Fortpflanzungserfolgs interpretiert werden (richtungsweisend:

Abb. 168. Die Fitness als Resultante aus einer Hierarchie organischer Funktionen. Die oberste Einteilung erfolgt in Fortpflanzung *und* Selbsterhaltung*. Die Fortpflanzung kann weiter in* Fürsorge *für die Nachkommen und* Sexualität *eingeteilt werden. Die Selbsterhaltung gliedert sich in die vier Funktionskreise der* Homöostase *(Mechanismen, die einen Zerfall des Organismus verhindern),* Restauration *(Abwehr mikroskopischer Störeinflüsse),* Selbstbehauptung *(schützendes Verhalten des Gesamtorganismus, z.B. Flucht, Verteidigung, Exploration) und* Rückversicherung *(Bindung und Abhängigkeit gegenüber sozialen Partnern) (aus Bischof, N. (1985/91). Das Rätsel Ödipus: 331).*

Cole 1954).[231] Das Ergebnis dieser Betrachtung ist also, dass sich im Laufe der Generationen quantitativ diejenigen Organismen durchsetzen, die ihre Fortpflanzung optimieren. Der Prozess der Selektion bedingt also eine Unterordnung der Selbsterhaltung unter den Zweck der Fortpflanzung. Alle biologischen Funktionen sind letztlich auf die Fortpflanzung des Organismus ausgerichtet (↑Fortpflanzung: Abb. 144). »Die Bestimmung der Thierheit ist Fortpflanzung [und Ausbreitung]«, wie Kant in seinem Nachlass formuliert.[232]

Biologisch, d.h. funktional verständlich wird das Phänomen der ↑Fortpflanzung überhaupt erst aus der Perspektive der Evolutionstheorie. In dieser Perspektive ist der Organismus nicht allein als ein organisiertes und reguliertes System entworfen, sondern als ein System, das sich in einer Population befindet, in der auch andere Organismen existieren, die sich in der komparativen Effizienz ihrer Regulation und Reproduktion unterscheiden. In einer solchen Population werden sich solche Typen von Organismen ausbreiten, die sich nicht nur selbst zu erhalten vermögen, sondern auch noch zur Fortpflanzung und Vermehrung in der Lage sind. Weil die Evolutionstheorie

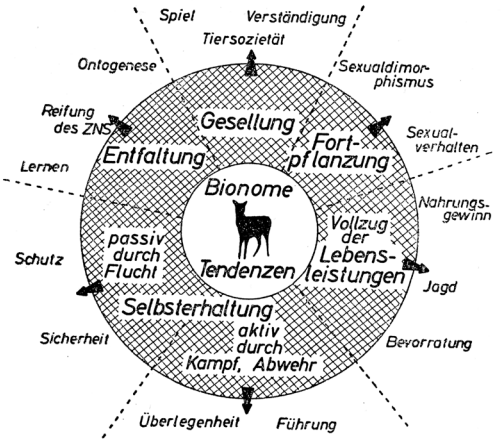


Abb. 169. Gerichtetheit der Lebenserscheinungen der Tiere auf die »Organisationsziele des Lebendigen«. Unterschieden werden fünf funktionale Zielbereiche (»bionome Tendenzen«): 1. Selbsterhaltung, 2. Fortpflanzung, 3. Vollzug der arttypischen Lebensleistungen (z.B. Nahrungserwerb, Stoffwechsel, typisches Verhalten), 4. Entfaltung und Entwicklung (Ontogenese und Wachstum) sowie 5. Gesellung (aus Rothschuh, K.E. (1959/63). Theorie des Organismus: 99).

Organismen mit spezifischen Vermögen, u.a. eben dem der Fortpflanzung, voraussetzt, kann sie zwar nicht als systematisch grundlegend für die Biologie gelten – der von ihr beschriebene Prozess der Selektion übt aber doch einen prägenden Einfluss auf die Verfasstheit der Organismen aus. In diesem Prozess auf der Ebene einer Population hat sich die Fortpflanzung quasi als das effektivste Mittel der *Erhaltung* etabliert. Und paradoxerweise kann dieses Mittel nicht nur die Zerstörung des Individuums, also die ›Aufhebung‹ der individuellen Organisation und Regulation nach sich ziehen, es enthält außerdem auch den Schlüssel für die langfristige *Transformation* der Organismen in der Evolution (»Paradoxon der Fortpflanzung«; ↑Fortpflanzung: Tab. 80).

Wachstum oder Entwicklung als dritte Funktion

Die etablierte Zweiteilung der letzten Funktionen der Organismen wird von einigen Autoren insofern relativiert, als sie ↑*Entwicklung* oder ↑*Wachstum* als dritte grundlegende organische Funktion gleichberechtigt neben der Selbsterhaltung und der Fortpflanzung anführen.[233] Angedeutet wird diese Dreiteilung schon bei Aristoteles, der der grundlegenden vegetativen Seele, die allen Lebewesen gemeinsam ist, neben der Ernährung und Fortpflanzung auch das Vermögen des Wachstums (αὔξησις) zuschreibt.[234] Eine darauf aufbauende Dreiteilung der natürlichen Vermögen von Lebewesen findet sich bei Galen, Avicenna und später in der Physiologie J. Fernels von 1542. Nach Fernel veranlassen die natürlichen Vermögen (»facultates naturales«) die Zeugung, Ernährung und das Wachstum der Lebewesen.[235] Im Anschluss an diese Dreiteilungen, gelten 1583 für A. Cesalpino Ernährung, Wachstum und Vermehrung als die drei Charakteristika des Pflanzenlebens (»alantur, crescant, & gignant sibi similia«).[236] Diese fundamentale Dreiteilung findet sich auch in den allgemeinen Darstellungen der Naturgeschichte der Tiere des 18. Jahrhunderts, z.B. bei G.L.L. Buffon, wenn er in der Diskussion der Vermögen der organischen Materie (»matière organique«) die drei Effekte (»effets«) des Sich-Ernährens, Sich-Entwickelns und Sich-Fortpflanzens (»se nourrir, se développer & se reproduire«) anführt.[237] Mitte des 19. Jahrhunderts ist es R. Virchow, der die »Selbstentwicklung« neben der »Selbsterhaltung« als ein Charakteristikum des Lebenden ansieht[238] (vgl. auch Kner 1849: »Selbst- und Arterhaltung durch Ernährung, Wachsthum und Fortpflanzung«[239]). Und im 20. Jahrhundert bezeichnet E.S. Russell die Erhaltung, Fortpflanzung und Entwicklung als die drei »Master-Funktionen« der Lebewesen.[240]

Von vielen anderen Autoren dagegen wird die Entwicklung funktional der Fortpflanzung untergeordnet. Deutlich wird dieses Verständnis schon darin, dass die Entwicklung zeitlich definiert wird als die Lebensphase eines Organismus bis zum Erreichen des fortpflanzungsfähigen Stadiums (↑Entwicklung: Tab. 52). Die Entwicklung kann damit auch funktional als ein auf die Fortpflanzung ausgerichtetes Geschehen innerhalb des Organischen gedeutet werden (einige Autoren verstehen die Entwicklung aber auch im Dienst des Überlebens[241]).

Gemeinschaft oder Genuss als dritte Funktion

In seinen anthropologischen Schriften unterscheidet Kant eine dreifache »Anlage für die Thierheit im Menschen«: Selbsterhaltung, Fortpflanzung der Art und den Trieb zur Gemeinschaft. Kant erläutert: »Die Anlage für die Thierheit im Menschen […] ist dreifach: erstlich, zur Erhaltung seiner selbst; zweitens, zur Fortpflanzung seiner Art, durch den Trieb zum Geschlecht, und zur Erhaltung dessen, was durch Vermischung mit demselben erzeugt wird; drittens, zur Gemeinschaft mit andern Menschen, d.i. der Trieb zur Gesellschaft«.[242] Später wiederholt Kant diese Einteilung in modifizierter Form in einem anderen Werk: »Da sind nun die Antriebe der Natur, was die Thierheit des Menschen betrifft, a) der, durch

welchen die Natur die Erhaltung seiner selbst, b) die Erhaltung der Art, c) die Erhaltung seines Vermögens zum angenehmen aber doch nur thierischen Lebensgenuß beabsichtigt«[243] (wenig später findet sich bei Kant aber auch die konventionelle Zweiteilung der obersten »Naturzwecke«[244]). Eine an die Einteilung Kants erinnernde Dreiteilung gibt 1794 J.W. von Goethe: »Die Glieder aller Geschöpfe sind so gebildet, daß sie ihres Daseins genießen, dasselbe erhalten und fortpflanzen können, und in diesem Sinn ist alles Lebendige vollkommen zu nennen«.[245]

Auch im 20. Jahrhundert äußern einige Biologen und noch mehr Schriftsteller Zweifel an dem Sinn des engen funktionalistischen Rahmens, der durch die beiden höchsten Funktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung aufgemacht wird. So will A. Portmann der Selbst- und Arterhaltung ein analoges Prinzip der ↑Selbstdarstellung an die Seite stellen: »Selbstdarstellung muß als eine der Selbsterhaltung und der Arterhaltung gleichzusetzende Grundtatsache des Lebendigen aufgefaßt werden«.[246] Dieser Auffassung folgen nicht wenige naturverbundene Schriftsteller, etwa H. Hiltbrunner 1943: »Noch allzu sehr ist unser Bild von der Natur durch die berühmte Zweckmäßigkeit geknechtet. Auch im Weltbild des Spechtes gibt es noch anderes als nur Fraß und Arterhaltung, des bin ich gewiß«.[247]

Proximat/Ultimat

Die Unterscheidung von proximaten und ultimaten Ursachen in der Biologie betrifft zwei mögliche Antworten auf die Frage nach der Entstehung von organischen Merkmalen, nämlich einer ontogenetischen (oder kausalen) und einer phylogenetischen (oder funktionalen) Perspektive. Die Unterscheidung wird in einer Diskussion der Ursachen des Brutbeginns von Vögeln in die Biologie eingeführt. 1938 nennt J.R. Baker die Tageslänge die *proximate Ursache* (»proximate cause«) für den Beginn der Brut, die Häufigkeit der Nahrung für die Jungen dagegen die *ultimate Ursache*.[248]

In ihrer Prägnanz geht die Unterscheidung aber auf E. Mayr zurück, der sie 1961 aufgreift. Mayr begründet diese Differenzierung in einer Diskussion von vier gleichberechtigten Ursachen zur Erklärung des Vogelzugs. Mayr unterscheidet: (1) eine *ökologisch-funktionale* Ursache, die die verschlechterte Ernährungssituation in dem Gebiet, aus dem der Vogel wegzieht, betrifft, (2) eine *genetische* Ursache, die sich auf die genetische Konstitution bezieht, die der Vogel in seiner Evolutionsgeschichte erworben hat, (3) eine *innere physiologische* Ursache, die die inneren Mechanismen der Auslösung des Zugverhaltens betrifft, und schließlich (4) eine *äußere physiologische* Ursache, die sich auf einen äußeren Stimulus wie das Wetter bezieht.[249] Die ersten beiden Ursachen fasst Mayr als *ultimate Ursachen* zusammen, weil sie auf die Evolutionsgeschichte des Organismus zurückgehen und damit Ereignisse betreffen, die vor dem Beginn des Lebens des Organismus liegen. Demgegenüber werden die beiden letzten Ursachen als *proximat* bezeichnet, weil sie Ereignisse betreffen, die innerhalb der Lebensspanne des betreffenden Organismus liegen.

Die biologische Unterscheidung von ultimaten und proximaten Ursachen steht in einer nicht sehr engen Verbindung zu der älteren, seit der Scholastik etablierten Differenzierung zwischen *primärer* und *sekundärer* Ursache (»causa prima« und »causa secunda«). Diese Differenz ruht auf einem theologischen Weltbild, nach dem es in der Macht Gottes liegt, aufgrund einer primären Ursache einige Dinge unmittelbar hervorzubringen; die sekundäre Ursache bezieht sich dagegen auf die über mechanische Bewegungen vermittelte Veränderung von Gegenständen.[250]

Ebenfalls keine sehr enge Bindung besteht zu der alten, mindestens bis zur Renaissance zurückgehenden Unterscheidung von proximaten und ultimaten Ursachen im Bereich der Medizin, etwa bei J. Fernel. Fernel stellt sich die organischen Wirkungen in einer Hierarchie mit mehreren Stufen von Wirkungsfaktoren vor. An der Spitze steht die Seele, gefolgt von den traditionell unterschiedenen drei Seelenteilen (mit den Ausrichtungen auf Ernährung/Fortpflanzung, Sinnlichkeit und Verstand), diese wiederum gliedern sich in verschiedene Fakultäten, denen schließlich jeweils mehrere Funktionen entsprechen (z.B. optische Sinneswahrnehmung). Die Seele stellt sich Fernel nun als die letzte Ursache der Lebensaktivitäten vor; von den Fakultäten dagegen sagt er, sie seien eine proximate Ursache (»causa proxima«).[251]

Ein wichtiger Vorläufer der späteren Unterscheidung zwischen proximaten und ultimaten Ursachen biologischen Geschehens ist dagegen die von H. Spencer gemachte Differenzierung zwischen *direkter* (physiologsicher) und *indirekter* (über Selektion vermittelter) Umweltanpassung des Organismus (»direct« und »indirect equilibration«).[252] Unter direkter Umweltanpassung versteht Spencer die Modifikationen eines individuellen Organismus in einer neuen Umwelt. Es handelt sich also um physiologische Reaktionen, die in dem einzelnen Organismus ablaufen. Die indirekte Äquilibration wirkt dagegen vermittelt durch den Selektionsprozess, dem die Vorfahren des Organismus während ihrer Evolutionsgeschichte

	Ursache/ Ursprung	Wirkung/ Erhaltung
Individuum: proximat	*Ontogenie: Entstehung*	*Physiologie: Wirkung*
Population: ultimat	*Phylogenie: Vorläufer*	*Selektion: Nutzen*

Tab. 92. Kreuzklassifikation der »vier Fragen der Biologie«, aufbauend auf den Unterscheidungen zwischen Ursachen und Wirkungen von Prozessen sowie proximaten und ultimaten Fragen (in Anlehnung an Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. Z. Tierpsychol. 20, 410-433: 411; die Anordnung nach Hailman, J.P. (1976). Uses of the comparative study of behavior. In: Masterton, R.B., Hodos, W. & Jerison, H. (eds.). Evolution, Brain, and Behavior, 13-22).

ausgesetzt waren. Die Anpassung der Organismen erfolge hier eben nicht durch in ihrer Lebensspanne wirksame Prozesse, sondern ihre duch Selektion geformte Konstitution (»not through *direct* action of such agencies on them, but through their *indirect* action – through the destruction by them of the individuals least congruous with them, and the survival of those most congruous with them«[253]). E. Haeckel nimmt eine ähnliche Differenzierung zwischen »directer« und »indirecter« Anpassung vor.[254]

Den unmittelbaren Anknüpfungpunkt für Mayrs Unterscheidung bildet aber die Diskussion über die Ursachen des Vogelzugs, wie sie seit Beginn des 20. Jahrhunderts geführt wird.[255] Die Analyse des Vogelzugs erfolgt seit dieser Zeit in dem Begriffspaar von mittelbaren und unmittelbaren (»immediate«) Ursachen, so 1907 durch E.A. Shäfer[256] und 1916 durch J. Huxley[257]. 1926 gliedert A.L. Thomson diese Ursachen in vier Kategorien: (1) den Überlebenswert (»survival value«) für den einzelnen Vogel, (2) den selektiven Vorteil, den der Zug in der Vergangenheit der Evolutionsgeschichte der Vogelart bedeutete, (3) die periodische Stimulierung des Vogels durch Umweltfaktoren und schließlich (4) die Art, in der der Zug durchgeführt wird.[258] In einem kurz darauf erschienenen Aufsatz referiert Mayr diese Einteilung zustimmend – ausführlich und mit entsprechender Resonanz kommt er auf das Thema aber erst 30 Jahre später wieder zu sprechen.[259]

In ähnlicher Absicht wie Mayr unterscheidet J. Huxley 1942 verschiedene Aspekte biologischer Gegenstände: »[E]very biological fact can be considered under three rather distinct aspects. First, there is the mechanistic-physiological aspect: how is the organ constructed, how does the process take place? Secondly, there is the adaptive-functional aspect: what is the functional use of the organ or process, what is the biological meaning or value to the organism or the species? And in the third place, there is the historical aspect: what is the temporal history of the organ or process, what has been its evolutionary course?«.[260] N. Tinbergen greift diese Einteilung 1963 auf und erweitert sie in der Weise, dass er den historischen Aspekt von Huxley in einen ontogenetischen und einen phylogenetischen Teil differenziert. Tinbergen nennt die vier Probleme, die für die Biologie, und hier insbesondere für die Ethologie, grundlegend sind, *Verursachung*, *Überlebenswert*, *Ontogenie* und *Evolution*. Diese vier Themen – die berühmten *vier Fragen der Biologie* – lassen sich in einer Kreuztabelle anordnen (vgl. Tab. 92, mit *Physiologie* für Verursachung, *Selektion* für Überlebenswert und *Phylogenie* für Evolution). Mayr legt später nahe, dass auf dieser Einteilung eine konsequente Wissenschaftssystematik der Biologie gegründet werden kann (vgl. Tab. 93; ↑Biologie).[261]

Viel diskutiert wird die Unterscheidung proximater und ultimater Ursachen besonders auf dem Feld der Ethologie.[262] In seiner in Ethologenkreisen viel beachteten Notiz betont P.W. Sherman 1988 die methodologische Unabhängigkeit der verschiedenen *Analyseebenen* (»levels of analysis«): Eine Antwort auf einer Ebene steht also nicht in Widerspruch zu Antworten auf anderen Ebenen; die Antworten komplementieren sich vielmehr gegenseitig; nur Antworten auf einer Ebene können in Konkurrenz zueinander stehen.[263] Auch eine allgemeine wissenschaftstheoretische Diskussion wird um das Begriffspaar geführt.[264] J. Beatty versucht auf dem Doppelaspekt der biologischen Kausalforschung die Autonomie der Biologie und ihrer Wissenschaftstheorie zu begründen: »the need for ultimate explanations […] ensures the auto-

		räumliche Dimension	
		System: interne Determination	Umwelt: externe Determination
zeitliche Dimension	Gegenwart	*systemische Erklärung: Physiologie*	*Umwelterklärung: Ökologie*
	Vergangenheit	*Entwicklungserklärung: Entwicklungsbiologie*	*Anpassungserklärung: Evolutionsbiologie*

Tab. 93. Kreuzklassifikation von vier Erklärungstypen der Biologie und ihre Zuordnung zu vier Teildisziplinen.

nomy of biology, so too it ensures the autonomy of philosophy of biology«[265]. A. Ariew rekonstruiert die mayrsche Unterscheidung als eine Kausalanalyse auf zwei Ebenen: der Ebene des Individuums und der Ebene statistischer Gesetze der Evolution: »Proximate explanations answer causal questions of individuals and the ultimate explanations answer questions about the prevalence and maintenance of traits in a population«.[266] Weil die Ebene der Evolution es mit statistischen Eigenschaften einer Population zu tun hat, werde die Analyse auf dieser Ebene selbst dann nicht überflüssig, wenn die kausale Geschichte jedes einzelnen Individuums bekannt ist. Die proximate Erklärung liefert also kein »tieferes« Verständnis eines Phänomens, sondern einfach ein anderes.

Einige Wissenschaftsphilosophen halten den Ausdruck ›ultimate Ursache‹ für unglücklich und wollen ihn durch *distale Ursache* oder *historische Bedingung* ersetzen, weil es um zeitlich weit in der (Selektions-)Vergangenheit zurückliegende Ereignisse geht, die durch diese Faktoren benannt werden.[267]

Organsystem

Die funktionelle Gliederung eines organischen Körpers führt zur Identifizierung von *Organsystemen*, z.B. dem System der Bewegungs-, Verdauungs- oder Fortpflanzungsorgane. Der Begriff des Organsystems taucht in den 1760er Jahren auf (Bonnet 1762: »système d'organes«[268]; u.a. ein »Système du Développement«[269], »Système de la circulation«[270] und »Système lymphatique«[271]; Robinet 1766: »un organe est un système d'organes semblables, mais plus petits«[272]).

An der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert gebraucht G. Cuvier den Ausdruck im Plural (»les différens systèmes d'organes qui composent le corps humain et les différentes fonctions qu'il exerce«[273]; dt. Übers.: »Organensysteme«[274]). Bei Cuvier steht der Ausdruck im Kontext einer Aufzählung verschiedener komplexer organischer Funktionen. Daneben wird das Wort aber auch für das Zusammenwirken verschiedener Organe im Hinblick auf eine Funktion verwendet (vgl. z.B. P. Roussel 1799: »le système d'organes destinés à transmettre à l'ame, ou à un centre commun, les impressions, soit extérieures, soit intérieures«[275]). Auch G.R. Treviranus gebraucht die Formulierung eher in diesem Sinne (»organisches System«[276]). Der Ausdruck wird später vielfach im entwicklungsbiologischen Kontext verwendet, z.B. 1826-27 von K.E. von Baer (»organische Systeme«[277]) und 1851 von R. Remak[278]. Es wird eine entwicklungsbiologische Zuordnung der verschiedenen Organsysteme zu den Keimblättern versucht. Problematisch ist dies, weil Organsysteme zunächst nicht morphologisch oder morphogenetisch, sondern allein funktional einheitliche Gegenstände bilden.

Eine Gliederung der Funktionen eines Organismus kann ausgehend von seiner Unterteilung in Subsysteme erfolgen. Eine differenzierte Einteilung in zwanzig »kritische Subsysteme«, die für alle Lebewesen gelten soll, entwickelt J.G. Miller seit 1965 (vgl. Tab. 94).[279]

Funktionswechsel

Ein wichtiges Ergebnis der vergleichenden ↑Anatomie der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts besteht in dem Nachweis der geringeren Veränderlichkeit der strukturellen Einheiten der Organismen (der Körperteile in ihrer spezifischen Form und Lage) im Vergleich zu den von den Teilen wahrgenommenen Funktionen. Die »Baupläne« (↑Typus) werden daher primär auf der Grundlage der Formen und Lageverhältnisse der Körperteile konstruiert. Ein Wechsel der Funktion eines Körperteils kann sowohl innerhalb der Entwicklung eines einzelnen Organismus als auch im Vergleich von Organismen untereinander (modern also: in der stammesgeschichtlichen Entwicklung) erfolgen. Die Rede von ›Funktionswechsel‹ setzt dabei eine doppelte Bestimmung der Teile eines Organismus voraus: Sie müssen einerseits als Strukturen bestimmt werden, die sich über verschiedene Formen hinweg erhalten, und sie müssen andererseits als Funktionsträger identifiziert werden, die sich wandelnde Funktionen wahrnehmen können. Eine solche doppelte Identifikation nimmt bereits É. Geoffroy Saint-Hilaire vor. Nach seinem *Prinzip der Verbindungen* (»principe de connexions«) ist es möglich, aus der relativen Lagebeziehung eines Teils in einem Organismus seine Analogie (im heutigen Sinne: ↑Homologie) zu entsprechenden Teilen in anderen Organismen zu erkennen. Die topologisch bestimmte Analogie der Teile bleibt nach Geoffroy auch dann erhalten, wenn ihre Funktion wechselt, denn ein Organ könne zwar an Bedeutung verlieren oder verschwinden, nicht aber seine Lage verändern.[280]

Eine historische Interpretation der Vorstellung des Funktionswechsels wird von C. Darwin vorgenommen. Er stellt dar, dass in der zeitlichen Veränderung der Organe (»transition of organs«) eine hohe Wahrscheinlichkeit der Funktionskonversion (»conversion from one function to another«) gegeben ist.[281] Als Beispiele für eine solche Konversion führt Darwin die Bildung der Insektenflügel aus Tracheen und die Umwandlung der Schwimmblase der Fische in die Lunge der Landwirbeltiere an.

Subsysteme, die sowohl Materie-Energie als auch Information verarbeiten	
1. *Fortpflanzungs-Subsystem* („*Reproducer*“), z.B. Fortpflanzungsorgane	
2. *Abgrenzungs-Subsystem*, z.B. Haut	
Subsysteme, die Materie-Energie verarbeiten	**Subsysteme, die Information verarbeiten**
3. *Aufnahme-Subsystem* („*Ingestor*“), z.B. Mund, Nase	11. *Eingangs-Übersetzer* („*Input transducer*“), z.B. Sinnesorgan
	12. *Interner Übersetzer* („*Internal transducer*“), z.B. sensorische Zellen im Körperinnern
4. *Verteiler* („*Distributer*“), z.B. Gefäßsystem	13. *Informationsleitungs-Subsytem* („*Channel and net*“), z.B. Nervenbahnen
	14. *Zeitgeber* („*Timer*“), z.B. Hypothalamus
5. *Umwandler* („*Converter*“), z.B. oberer Verdauungstrakt	15. *Dekodierer* („*Decoder*“), z.B. sensorische Zellen, die einen internen Code erzeugen
6. *Hersteller* („*Producer*“), z.B. Knochenmark	16. *Verknüpfer* („*Associator*“), z.B. Teile des Nervensystems, die beim Lernen beteiligt sind
7. *Materie-Energie-Speicher* („*Storage*“), z.B. Fettgewebe	17. *Gedächtnis* („*Memory*“), z.B. Teile des Nervensystems
	18. *Entscheider* („*Decider*“), z.B. koordinierende Teile des zentralen Nervensystems
8. *Exkretions-Subsystem* („*Extruder*“), z.B. Harnleiter	19. *Kodierer* („*Encoder*“), z.B. Teil des Nervensystems zur Erzeugung von Sprache
9. *Bewegungs-Subsystem* („*Motor*“), z.B. Skelettmuskulatur	20. *Ausgangs-Übersetzer* („*Output transducer*“), z.B. Kehlkopf
10. *Stütz-Subsytem* („*Supporter*“), z.B. Skelett	

Tab. 94. Gliederung der Funktionen eines Organismus in zwanzig Subsysteme eines lebenden Systems am Beispiel eines Wirbeltiers (nach Miller, J.G. (1978/95). Living Systems: xix).

Als eigentlicher Begründer des Prinzips des Funktionswechsels gelten allerdings nicht Geoffroy oder Darwin, sondern A. Dohrn. Dohrn entwickelt das Prinzip des Funktionswechsels ausgehend von vergleichenden Untersuchungen von Wirbeltieren mit niederen Organismen wie Ringelwürmern und Seescheiden.[282] Dohrn formuliert 1875 sein »Princip des Functionswechsels« auf folgende Weise: »Durch Aufeinanderfolge von Functionen, deren Träger ein und dasselbe Organ bleibt, geschieht die Umgestaltung des Organs. Jede Function ist eine Resultante aus mehreren Componenten, deren Eine die Haupt- oder Primärfunction bildet, während die Andern Neben- oder Secundärfunctionen darstellen. Das Sinken der Hauptfunction und die Steigerung einer Nebenfunction ändert die Gesammtfunction; die Nebenfunction wird allmälig zur Hauptfunction, die Gesammtfunction wird eine andre, und die Folge des ganzen Processes ist die Umgestaltung des Organs«.[283] Dohrn gibt viele Beispiele für Funktionswechsel, so etwa die Umwandlung der vorderen Extremitäten von Lokomotionsorganen zu Fresswerkzeugen bei verschiedenen Krebsen.

Der Ausdruck *Funktionswechsel* ist vereinzelt bereits vor Dohrns Arbeiten in Gebrauch; so erscheint er 1855 bei J. Hyrtl: »Wenn bei Thieren einer und derselben Species so bedeutende anatomische Unterschiede vorkommen können, so dürfte dieses wohl ein Fingerzeig sein, dass der durch sie bedingte Funktionswechsel nicht jene Wichtigkeit haben kann, welche dem Stattfinden oder Unterbleiben einer Selbststeuerung zukommen muss«.[284]

E. Haeckel führt 1866 eine einfache Klassifikation von Typen des Funktionswechsels bei Organen ein. Er unterscheidet parallel zu den drei Phasen der individuellen Entwicklung: »Anaplasis oder Aufbildung (Evolutio)«, »Metaplasis oder Umbildung (Transvolutio)« und »Cataplasis oder Rückbildung (Involutio)«.[285]

Über das Prinzip des Funktionswechsels kann die Entstehung komplexer Strukturen erklärt werden, die erst in der Abstimmung der Teile aufeinander funktional sind. Dies gilt z.B. für die Bildung des Vogelflügels: Kann man den Federn in der Frühphase ihrer Evolution zunächst eine andere Funktion zuschreiben (z.B. die der Wärmeisolation), dann kann die sukzessive Entstehung der Federn erklärt werden, auch wenn sie für die spätere Funktion des Fliegens in den frühen Entwicklungsstadien unbrauchbar waren.[286] Bereits Darwin greift auf das Prinzip des Funktionswechsels in diesem Sinne zurück[287], um damit dem Einwand (von S.G.J. Mivart) gegen seine Theorie begegnen zu können, dass die Entstehung komplexer Organe nicht mittels der Natürlichen Selektion erklärt werden könne[288].

Funktionsübertragung

Die Kategorie der ›Funktionsübertragung‹ entspricht weitgehend der des Funktionswechsels, der Fokus liegt hier aber nicht auf dem über den Wechsel gleichbleibenden Organ, sondern der gleich bleibenden Funktion. Der Begriff wird seit den 1820er Jahren verwendet.

Er wird offenbar 1828 von É. Geoffroy Saint Hilaire eingeführt, und zwar im Rahmen einer Diskussion des Sehvermögens von Maulwürfen, bei denen Anatomen nicht den für Säugetiere typischen Sehnerv finden konnten. Eine Übertragung der Funktion auf andere Nerven hält Geoffroy aber für ausgeschlossen (»transport de fonction, sur un nerf qui naturellement n'est pas destiné à la remplir, n'existe pas«[289]; engl. Übers. 1829: »the transference of function to a nerve which is not naturally destined to perform it, does not exist«[290]). In den 1830er Jahren wird das Konzept aus seinem ursprünglich neurophysiologischen Kontext gelöst und auf die Übertragung von Funktionen im Allgemeinen angewandt (Dupotet 1838: »In like manner the vessels of the skin, acting vicariously with those of the kidneys, throw off the watery parts of the blood when the secretion of this organ has, from any cause, been obstructed. Here there is an unquestionable transference of function between the grosser organs of organic life – and why should not the higher organs of sense, under certain abnormal conditions, act on a similar principle, vicariously with each other?«[291]).

Seit den 1840er Jahren wird die Funktionsübertragung auch als *Metastasis* bezeichnet (Boardman 1847: »there may be a metastasis, or transference of function, from one cerebral organ to another«[292]) – dieser Begriff ist angelehnt an die ältere medizinische Verwendung des Ausdrucks, nach der eine Metastasis eine Wanderung eines Schmerzes oder Krankheitsherdes von einem Körperteil zu einem anderen darstellt (Stokes 1837: »metastasis of inflammation to other tissues«[293]). Auch im Deutschen erscheint der Ausdruck Mitte der 1840er Jahre (Müller 1845: »zwischen Darm- und Nierenabsonderung [schien] eine gewisse Functionsübertragung zu bestehen«[294]).

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts vertritt J.H. Lloyd die Auffassung, die Funktionsübertragung sei ein wesentliches Mittel der Evolution in der Veränderung der Arten (»shifting of organs, and transference of function from one organ to another, has been largely the method by which evolution has proceeded«).[295] Neben der biologischen Verwendung erscheint die Formulierung auch im soziologischen Kontext.[296]

Im 20. Jahrhundert wird der Begriff der Funktionsübertragung (»transference of function«) v.a. in der Botanik gebraucht.[297] Eine Funktionsübertragung wird dabei insbesondere verstanden als eine Weitergabe des Differenzierungszustandes eines Körperteils (Zelle, Gewebe oder Organ) an benachbarte andere. Von dem Phänomen wird v.a. dann gesprochen, wenn die Übertragung einen bereits differenzierten Körperteil betrifft oder wenn eine für einen Verwandtschaftskreis unübliche Funktionsverteilung vorliegt: So können z.B. Blätter, die normalerweise der Ernährung (Photosynthese) dienen, bei anderen Pflanzen in die Fortpflanzung (Blüte) einbezogen sein; bei Orchideen kommt es vor, dass die Wurzel Funktionen der Blätter übernimmt.

Übersprungbewegung

Der Begriff der Übersprunghandlung wird Ende der 1930er Jahre von A. Kortlandt[298] im Holländischen geprägt und bald darauf von N. Tinbergen (als »Übersprungbewegung«[299]) übernommen. Auch andere Bezeichnungen, wie »sparking-over activity«[300], »irrelevant behavior«[301], »substitutive activity«[302] oder »displacement reaction«[303] sind für das Phänomen anfangs in Gebrauch. Als internationalen Terminus, der sich aber nicht durchgesetzt hat, schlägt E.A. Armstrong 1949 den Ausdruck ***paratopische Aktivität*** (»paratopic activities«) vor (»activities performed out of context«).[304] Im 19. Jahrhundert spricht H. Spencer von einem Überschuss an Nervenkraft (»an overflow of nerve-force undirected by any motive, will manifestly take first the most habitual routes; and if these do not suffice, will next overflow into the less habitual ones«[305]). C. Darwin diskutiert das Problem von Verhaltensweisen, die in einer Situation nicht funktional sind, aber durch »Gewohnheit«

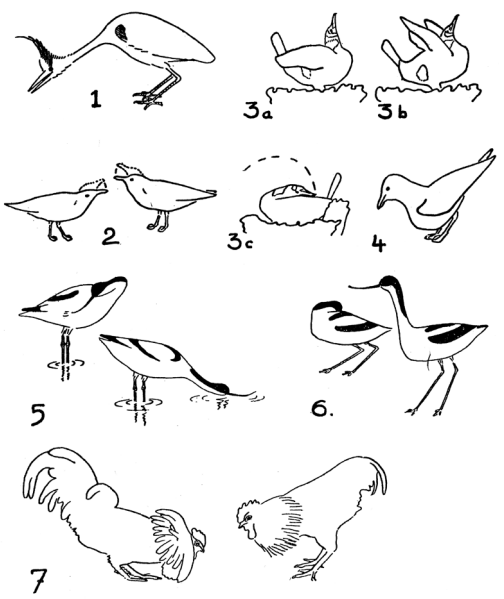


Abb. 170. Typische Übersprungbewegungen (»substitutive movements«) bei verschiedenen Arten. 1 Blaureiher beim »Schnappen«, 2 Silbermöwen zeigen Bettelverhalten kurz vor der Paarung, 3 Paarungsbewegungen des Kormorans außerhab des Paarungskontextes, 4 Silbermöwe in Angriffsbereitschaft zeigt Nestbaubewegungen, 5 männlicher Stelzenläufer beim Putzen des Gefieders kurz vor der Paarung, 6 Schlafhaltung eines Stelzenläufers während der Auseinandersetzung mit einem Rivalen, 7 Ein angriffslustiger Hahn pickt nach Körnern (aus Tinbergen, N. (1942). An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibliotheca Biotheor. 1, 39-98: 91).

hervorgerufen werden, unter seinem »principle of serviceable associated habits«.[306]

Eine Übersprungbewegung ist ein in einer Situation funktionsloses Verhalten, das als Ausdruck eines Konflikts in der Motivation von zwei anderen Verhaltensweisen interpretiert wird. Sie tritt z.B. an der Reviergrenze eines Tieres als Konflikt zwischen Kampf- und Fluchttrieb auf und kann in einem Putzverhalten bestehen. Tinbergen spricht von einer »Blockierung« eines Verhaltens durch andere. Zur Erklärung der Übersprungbewegung sind verschiedene Modelle formuliert worden, u.a. das ursprüngliche »Übersprungmodell«, das von einem »Überspringen« der Erregung von dem Antrieb zu einem Verhalten auf ein anderes ausgeht, und das »Enthemmungsmodell«, das eine »autochthone«, d.h. dem Übersprungverhalten selbst zugeordnete Erregung annimmt.[307]

K. Lorenz, der 1938 zusammen mit Tinbergen Übersprungbewegungen bei der Graugans beschreibt und sie als »Ersatz einer Instinkthandlung durch eine andere, im betreffenden Falle biologisch nicht sinnvolle« bezeichnet[308], identifiziert später viele ursprüngliche Übersprungbewegungen als Teil des ritualisierten Balzverhaltens von Entenvögeln[309].

Rudiment

Das deutsche Wort ›Rudiment‹ ist im späten 16. Jahrhundert aus dem lateinischen ›rudimentum‹ »Unbearbeitetes, Unentwickeltes« entlehnt. Im Englischen wird das Wort in biologischer Bedeutung seit dem späten 16. Jahrhundert verwendet, um den kleinen und noch undifferenzierten Vorläufer einer später in der Individualentwicklung entfalteten Struktur zu bezeichnen (Bayley 1588: »This long fruit is the first rudiment of the pepper, which is called long pepper«[310]; Evelyn 1679: »To raise Trees for Timber […] from their Seeds and first Rudiments«[311]; Grew 1681: »within this Nut is contained a Rudiment of the future Plant«[312]; Ray 1691: »The Flowers serve to cherish and defend the first and tender Rudiments of the Fruit«[313]). Daneben dient das Wort auch zur Bezeichnung von rückgebildeten oder verkümmerten Organen, die in ihrer vorliegenden Form funktionslos sind (Anonymus: »[a monstrous head] had no sign of any Nose in the usual place, nor had it any, in any other place of the Head, unless the double Bag CC, that grew out of the, midst of the forehead, were some rudiment of it«[314]).

Die Identifikation von Rudimenten im engeren Sinne ist an die Akzeptanz der Evolutionstheorie gebunden. »Rudimentäre Organe« gelten in diesem Sinne allgemein als »Überbleibsel einer längst entschwundenen Zeit« (Wiedersheim 1887).[315] Ein Rudiment ist dementsprechend eine funktionslose Struktur in einem Organismus, die homolog (↑Homologie), d.h. morphologisch oder phylogenetisch gleichwertig zu einer funktionalen Struktur stammesgeschichtlich älterer Organismen ist. Rudimente sind demnach durch »Rückbildungen« aus ehemals funktionalen Strukturen entstanden. Das Vorliegen von funktionslosen Organen, die funktionstüchtigen Organen bei Organismen anderer Arten ähneln, ist aber schon lange vor der allgemeinen Anerkennung der Evolution bekannt.[316] Erwähnt werden in diesem Zusammenhang z.B. die Augen des Maulwurfs oder die Brustwarzen der männlichen Säugetiere.

C. Darwin versteht den von ihm viel verwendeten Begriff des Rudiments noch nicht durchgehend in dem heutigen terminologischen Sinn, sondern fasst darunter alle Formen von verkümmerten oder »nutzlosen« Organen. Bereits in seinen Notizbüchern aus

den 1830er Jahren findet sich bei Darwin aber die später dominante Bedeutung, nach der Rudimente phylogenetisch zu erklärende Reduktionsformen von früher einmal funktionalen Organen sind (1838: »Wings reduced to rudiment«[317]; 1839: »The rudiment of a tail shows man was originally quadrumane quadruped«[318]). Nach Darwins Auffassung unterliegen Rudimente aufgrund ihrer Funtionslosigkeit einer großen morphologischen Variation: »Rudimentary organs, from being useless, are not regulated by natural selection, and hence are variable«.[319] R. Owen bringt den Begriff des Rudiments 1853 in direkte Beziehung zu dem von ihm eingeführten Begriff der ↑Homologie (»its homologue exist in rudiment«[320]).

Weitgehend äquivalent zu »rudimentary« spricht Darwin (ebenso wie 1844 L. Chambers) von *Überbleibseln* (»vestiges«[321]); die Bedeutungsähnlichkeit hat sich bis heute im Englischen erhalten[322]. Schon Cuvier verwendet den Ausdruck ›vestige‹ für ein Organ, das seine ursprüngliche Funktion (durch Degradation) verloren hat (»il n'est plus d'aucun usage«).[323]

Das Vorliegen von funktionslosen Rudimenten wird oft als Beleg für die Richtigkeit der Evolutionstheorie gewertet. So argumentiert etwa E. Haeckel, der 1866 die Rudimente allgemein definiert als »unbedeutende und unscheinbare, physiologisch werthlose und morphologisch unentwickelte Theile«[324]. Wie aus Haeckels Beispielen deutlich wird, sind es besonders Reduktionsformen von älteren funktionalen Strukturen, die Haeckel als Rudimente versteht (1866: »das Rudiment des früheren Schwanzes«[325]; 1869: »wahrscheinlich das Rudiment eines verödeten Nährcanals«[326]; Fürbringer 1875: »Höchstwahrscheinlich ist er [d.i. ein Muskel] ein Rudiment eines Muskels der der Locomotion des Zungenbeinbogens gegen das Cranium vorgestanden zu einer Zeit, wo eine freie Beweglichkeit jenes mit diesem bestand«[327]). »Organe ohne Function« oder sogar nachteilige oder schädliche Organe lassen sich nach Haeckel nicht in einem teleologischen Weltbild, sondern allein aus den mechanisch wirkenden Ursachen erklären, die Darwin in seiner Selektionstheorie identifiziert hat. Er nennt die »Wissenschaft von den rudimentären Organen« daher auch *Unzweckmäßigkeitslehre* oder *Dysteleologie* (↑Zweckmäßigkeit).[328]

Eine detaillierte Untersuchung über die Entstehung von Rudimenten bei Wirbeltieren präsentiert A.N. Sewertzoff 1931.[329] Eine Rudimentation, die zur gänzlichen Verkümmerung eines Organs führt, nennt Sewertzoff ***Aphanisie***.[330]

Verhaltensforscher weisen darauf hin, dass nicht nur morphologische, sondern auch ethologische Merkmale Rudimente sein können. K. Lorenz sieht z.B. die Gänsehaut eines Menschen als eine »rudimentäre Verhaltensweise« an, weil der Mensch bei diesem Verhalten »einen Pelz sträubt, den er gar nicht mehr hat«.[331]

Nachweise

1 Linacre, T. (Übers.) (1517). Galen, De sanitate tuenda (Lyon 1549): 36; auch in Galen, Opera, Bd. 1 (Basel 1529): 155.
2 Bruyerin, J.-B. (Übers.) (1537). Collectaneorum De re medica Averrhoi philosophi post Aristotelem atque Galenum facilè doctissimi, Sectiones tres.
3 Fernel, J. (1542). De naturali parte medicinae (Physiologiae libri VII, in: Universa medicina, Frankfurt 1575): Vf.; vgl. Rothschuh, K.E. (1966). Das System der Physiologie von Jean Fernel (1542) und seine Wurzeln. Verhandlungen des XIX. Kongresses zur Geschichte der Medizin, 529-536; Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter. Studies in the History of General Physiology, 600 B.C. – 1900 A.D, 2 vols.: I, 188ff.
4 Fernel (1542): Index.
5 Suárez, F. (1597). De sacramentis, Teil 1 (Venedig 1747): 539 (Disput. LI, Sect. II).
6 Montaigne, M. de (1580). Essai (Paris 1834): 148 (Kap. 42, De l'inequalité qui est entre nous).
7 Vgl. z.B. Descartes, R. (1632). Traité de l'homme (Œuvres, Bd. XI, 119-202): 202; ders. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, 1-78): 46; ders. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 328ff.; vgl. Des Chene, D. (2001). Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes: 120.
8 Spinoza, B. (1677). Ethica (Hamburg 1999): 228 (III, 2).
9 Boerhaave, H. (1708). Institutiones medicae (dt. Phisiologie, uebersezt und mit Zusätzen vermehrt von J. P. Eberhard, Halle 1754): 41.
10 a.a.O.: 42.
11 d'Aumont (1757). Fonction. In: Diderot, D. & D'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 7, 51.
12 Kant, I. (1803). Vorlesung über Pädagogik (AA, Bd. IX, 437-499): 463; vgl. dazu Schulthess, P. (1981). Relation und Funktion. Eine systematische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zur theoretischen Philosophie Kants: 232.
13 Nachweise für Tab. 87: d'Aumont (1757); Bichat, X. (1801). Anatomie générale, Bd. 1: cviii-cx; Richerand, A.B. (1801/04). Nouveaux élémens de physiologie, 2 Bde.: I, 140: Klapptafel; Magendie, F. (1816-17). Précis élémentaire de physiologie, 2 Bde.: I, 23f; II, 1; für den deutschen Kontext vgl. Schmitt, S. (2007). Succession of functions and classifications in post-Kantian Naturphilosophie around 1800. In: Hunemann, P. (ed.). Understanding Purpose. Kant and the Philosophy of Biology, 123-135; vgl. auch Stahnisch, F. (2003). Ideas in Action. Der Funktionsbegriff und

seine methodologische Rolle im Forschungsprogramm des Experimentalphysiologen François Magendie (1783-1855).

14 Vicq-d'Azyr, F. (1786). Traité d'anatomie et de physiologie, Bd. 1: 15f.

15 Fourcroy, A.F. de (1781/89). Élémens d'histoire naturelle et de chimie, Bd. 5: 40f.

16 Richerand (1801/04): I, 140: Klapptafel.

17 Foucault, M. (1966). Les mots et les choses (dt. Die Ordnung der Dinge, Frankfurt/M. 1974): 323; vgl. Muhle, M. (2008). Eine Genealogie der Biopolitik. Zum Begriff des Lebens bei Foucault und Canguilhem: 72.

18 Vgl. Ospovat, D. (1978). Perfect adaptation and teleological explanation: approaches to the problem of the history of life in the mid-nineteenth century. Stud. Hist. Biol. 2, 33-56.

19 Vgl. Koepcke (1971-74): I, 749ff.; Remane, A. (1952/56). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik, Bd. I: 240.

20 Aristoteles, De part. anim. 655b (Übers. W. Kullmann, Darmstadt 2007).

21 Vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: II, 1223ff.

22 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 371.

23 Vgl. Nagel, E. (1961). The Structure of Science: 522ff; Wimsatt, W. (1972). Teleology and the logical structure of function statements. Stud. Hist. Philos. Sci. 3, 1-80: 3ff.; Achinstein, P. (1977). Function statements. Philos. Sci. 44, 341-367: 349ff.; Holenstein, E. (1983). Zur Semantik der Funktionalanalyse. Z. allg. Wissenschaftstheor. 14, 292-319: 299ff.

24 Holenstein (1983); vgl. Freudenberg, G. (1960). Zum philosophischen Begriff der Funktion. In: Höfling, H. (Hg.). Beiträge zur Philosophie und Wissenschaft, 41-64: 41.

25 Frege, G. (1891). Funktion und Begriff (Funktion, Begriff, Bedeutung, Göttingen 1986, 18-39): 22.

26 a.a.O.: 21.

27 Vgl. Wimsatt (1972): 50f.

28 Vgl. Lehman, H. (1965). Functional explanation in biology. Philos. Sci. 32, 1-20: 10ff.; Wimsatt (1972): 32.

29 Davidson, D. (1963). Actions, reasons, and causes (dt. Handlungen, Gründe und Ursachen, in: Handlung und Ereignis, Frankfurt/M. 1985, 19-42): 32.

30 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 219.

31 Benninghoff, A. (1935-36). Form und Funktion. Z. gesamte Naturwiss. 1, 149-160 & 2, 102-114: 152.

32 Pribram, K.H. (1971). Languages of the Brain. Experimental Paradoxes and Principles in Neuropsychology: 201 (das vulgäre F-Wort steht bei Pribram nicht, stattdessen »sexual behavior«); vgl. De Sousa, R. (1987). The Rationality of Emotion (dt. Die Rationalität des Gefühls, Frankfurt/M. 1997): 311; vgl. 68.

33 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 76ff.

34 Durkheim, É. (1893). De la division du travail social (Paris 1960): 117; vgl. Radcliffe-Brown, A.R. (1935). On the concept of function in social science. Amer. Anthropol. 394-402: 401.

35 Malinowski, B. (1930). Culture. In: Seligman, E.R.A. (ed.). Encyclopaedia of the Social Sciences, vol. 3, 621-645: 645.

36 Vgl. auch Steinbeck, B. (1964). Einige Aspekte des Funktionsbegriffs in der positiven Soziologie und in der kritischen Theorie der Gesellschaft. Soziale Welt 15, 97-129: 105f.

37 Radcliffe-Brown (1935): 396.

38 Merton, R.K. (1949). Manifest and latent functions (Social Theory and Social Structure, New York 1957, 19-84): 22; Bredemeier, H.C. (1955). The methodology of functionalism. Amer. Soc. Rev. 20, 173-180: 173; Schütte, H.G. (1971). Der empirische Gehalt des Funktionalismus: 29; Abrahamson, M. (1978). Functionalism: 3.

39 Luhmann, N. (1962). Funktion und Kausalität. Kölner Z. Soziol. Sozialpsychol. 14, 617-644: 629f.; vgl. Radcliffe-Brown (1935): 398; Lehman, H. (1966). R.K. Merton's concepts of function and functionalism. Inquiry 9, 274-283: 275; Buckley, W. (1967). Sociology and Modern Systems Theory: 14.

40 Luhmann (1962): 623; vgl. ders. (1964). Funktionale Methode und Systemtheorie. Soziale Welt 15, 1-25: 7.

41 Luhmann (1964): 14.

42 Luhmann (1962): 623.

43 ebd.

44 Vgl. Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung; Allen, C., Bekoff, M. & Lauder, G. (eds.) (1998). Nature's Purposes. Analyses of Function and Design in Biology; Ariew, A., Cummins, R. & Perlman, M. (eds.) (2002). Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology; Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme.

45 Nachweise für Tab. 89: Perry, R.B. (1918). Docility and purposiveness. Psychol. Rev. 25, 1-20: 20; Rosenblueth, A., Wiener, N. & Bigelow, J. (1943). Behavior, purpose and teleology. Philos. Sci. 10, 18-24: 19; Cummins, R. (1975). Functional analysis. J. Philos. 72, 741-765: 765; Moore, G.E. (1901). Teleology. In: Baldwin, J.M. (ed.). Dictionary of Philosophy and Psychology, vol. II (Gloucester, Mass. 1960), 664-667: 664; Bigelow, J. & Pargetter, R. (1987). Functions. J. Philos. 84, 181-196: 192; Ruse, M. (1971). Functional statements in biology. Philos. Sci. 38, 87-95: 91; Wright, L. (1973). Functions. Philos. Rev. 82, 139-168: 161; Neander, K. (1991). Functions as selected effects: the conceptual analyst's defense. Philos. Sci. 58, 168-184: 174; Griffiths, P.E. (2009). In what sense does 'nothing make sense except in the light of evolution'? Acta Biotheor. 57, 11-32: 29; Schlosser, G. (1998). Self-re-production and functionality. A systems-theoretical approach to teleological explanation. Synthese 116, 303-354: 312; Emmeche, C. (2000). Closure, function, emergence, semiosis and life: the same idea? In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). Closure. Emergent Organizations and Their Dynamic, 187-

197: 195; McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain. Functional Explanation and Self-Reproducing Systems: 167; Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 93f.; Weber, M. (2005). Holism, coherence and the dispositional concept of functions. Ann. Hist. Philos. Biol. 10, 189-201: 196f.; Buddensiek, F. (2006). Die Einheit des Individuums. Eine Studie zur Ontologie der Einzeldinge: 211; Mossio, M., Saborido, C. & Moreno, A. (2009). An organizational account of biological functions. Brit. J. Philos. Sci. 60, 813-841: 828.

46 Nagel, E. (1951/61). Mechanistic explanation and organismic biology (The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation, New York 1961, 398-446): 403.

47 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought: 129f.; Lehman, H. (1965). Functional explanation in biology. Philos. Sci. 32, 1-20: 6f.; Ruse, M. (1971). Functional statements in biology. Philos. Sci. 38, 87-95: 87f.; Shelanski, V. (1973). Nagel's translation of teleological statements: a critique. British Journal for the Philos. Sci. 24, 397-401: 400f.; Cummins, R. (1975). Functional analysis. J. Philos. 72, 741-765: 743f.; Kitchener, R.F. (1976). On translating teleological explanations. Int. Logic Rev. 13, 50-56: 53; Adams, F.R. (1979). A goal-state theory of function attribution. Canad. J. Philos. 9, 493-518: 503; Schaffner, K.F. (1993). Discovery and Explanation in Biology and Medicine: 369.

48 Nagel, E. (1977). Teleology revisited. J. Philos. 74, 261-301: 292.

49 Hempel, C.G. (1959). The logic of functional analysis (Aspects of Scientific Explanation, New York 1965, 297-330): 310.

50 Cummins, R. (2002). Neo-teleology. In: Ariew, A., Cummins, R. & Perlman, M. (eds.). Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology, 157-172: 161.

51 Vgl. Canfield, J. (1964). Teleological explanation in biology. Br. J. Philos. Sci. 14, 285-295: 294f.; Lehman (1965): 19; Steen, W.J. van der (1971). Hempel's view on functional explanation. Some critical comments. Acta Biotheor. 20, 171-178: 177; Engels (1982): 238.

52 Woodfield, A. (1976). Teleology: 105.

53 Perry, R.B. (1918). Docility and purposiveness. Psychol. Rev. 25, 1-20: 20.

54 Russell, E.S. (1945). The Directiveness of Organic Activities: 110f.

55 Braithwaite, R.B. (1946/53). Causal and teleological explanation (Scientific Explanation, Cambridge 1953, 319-341): 329.

56 Vgl. Leibniz, G.W. (1705). Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347); Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 62; Bethe, A. (1933). Die Plastizität (Anpassungsfähigkeit) des Nervensystems. Naturwiss. 21, 214-221.

57 Murphy, E. (1976). The Logic of Medicine: 98; 234-236.

58 Schaffner, K. (1983). Clinical trials: The validation of theory and therapy. In: Cohen, R.S. & Laudan, L. (eds.). Physics, Philosophy and Psychoanalysis, 191-208: 199; ders. (1993). Discovery and Explanation in Biology and Medicine: 370.

59 Woodfield (1976): 46; Collins, A.W. (1978). Teleological reasoning. J. Philos. 75, 540-550: 543; Bedau, M. (1992). Goal-directed systems and the good. Monist 75, 34-51: 39, Nissen, L. (1993). Four ways of eliminating mind from teleology. Stud. Hist. Philos. Sci. 24, 27-48: 28.

60 Vgl. auch Grim, P. (1976-77). Further notes on functions. Analysis 37, 169-176: 172.

61 Vgl. Möbius, K. (1878). Die Bewegungen der fliegenden Fische durch die Luft: 35-38; Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 24; Roux, W. (1881.1). Der Kampf der Theile im Organismus: 2; Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 103; Hesse, R. (1910). Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1: 17; Bommersheim, P. (1919). Der Begriff der organischen Selbstregulation in Kants Kritik der Urteilskraft. Kant Studien 23, 209-220: 211; Zimmermann, W. (1928). Kritische Bemerkungen zu einigen biologischen Problemen, II. Zweckmäßige Eigenschaften und Phylogenie. Biol. Zentralbl. 48, 203-229: 227; Bertalanffy, L. von (1929). Die Teleologie des Lebens. Biologia generalis 5, 379-394: 388; Ungerer, E. (1931). Kennzeichnung und Erklärung des organischen Lebens. Proc. Int. Congr. Philos. 7, 57-64: 58f.; Goldstein, K. (1934). Der Aufbau des Organismus: 264; Cohen, J. (1950-51). Teleological explanation. Proc. Arist. Soc. 51, 255-292: 261; Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 624; ders. (1951). Teleologisches Denken: 23; Nagel, E. (1951/61). Mechanistic explanation and organismic biology (The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation, New York 1961, 398-446): 399f.; Brown, R. (1952). Dispositional and teleological statements. Philos. Stud. 3, 73-80: 79; Jeuken, M. (1958). Function in biology. Acta Biotheor. 13, 29-46.: 41; Klaus, G. (1960). Das Verhältnis von Kausalität und Teleologie in kybernetischer Sicht. Deutsche Z. Philos. 8, 1266-1277: 1273; Baumanns, P. (1965). Das Problem der Organischen Zweckmäßigkeit: 10; Rensch, B. (1968). Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage: 54; Simon, M.A. (1971). The Matter of Life. Philosophical Problems of Biology: 82; 183; Simon, J. (1976). Teleologisches Reflektieren und kausales Bestimmen. Z. philos. Forsch. 30, 369-388: 383; Collins (1978): 544; Nussbaum, M. (1978). Aristotle on teleological explanation In: dies., Aristotle's *De Motu Animalium*, 59-106: 76; Byerly, H. (1979). Teleology and evolutionary theory: mechanisms and meanings. Nature and System 1, 157-176: 173; Purton, A.C. (1979). Biological functions. Philos. Quart. 29, 10-24: 1979, 18; Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen: 24; Wuketits, F.M. (1982). Das Phänomen der Zweckmäßigkeit im Bereich lebender Systeme. Biologie in unserer Zeit 139-144: 140; Penzlin, H. (1987). Das Teleologie-Problem in der Biologie. Biol. Rundsch. 25, 7-26: 12; Kleinmann, F. (1998). Das Problem der organismischen Teleologie (Phil. Diss., Univ. Tübingen): 186.

62 Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? The Journal

of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 12, 589-610.: 594; Tolman, E.C. (1925). Behaviorism and purpose. J. Philos. 22, 36-41: 37.

63 Rosenblueth, A., Wiener, N. & Bigelow, J. (1943). Behavior, purpose and teleology. Philos. Sci. 10, 18-24: 19.

64 Taylor, R. (1950.1). Comments on a mechanistic conception of purposefulness. Philos. Sci. 17, 310-317; ders. (1950.2). Purposeful and non-purposeful behavior: a rejoinder. Philos. Sci. 17, 327-332; ders. (1966). Action and Purpose: 229; Bennett, J. (1976). Linguistic Behaviour: 61; Collins (1978): 542; Engels (1982): 244; Ehring, D. (1984). Negative feedback and goals. Nature and System 6, 217-220: 218; Penzlin (1987): 22; Nissen (1993): 41.

65 Vgl. Taylor (1950.1): 317; ders. (1950.2): 330.

66 Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology: 192.

67 Perry, R.B. (1918). Docility and purposiveness. Psychol. Rev. 25, 1-20; vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 159ff.

68 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 360.

69 Whewell, W. (1840/47). The Philosophy of the Inductive Sciences, 2 vols.: II, 464.

70 Bischof, N. (1988). Ordnung und Organisation als heuristisches Prinzip des reduktiven Denkens. In: Meier, H. (Hg.). Die Herausforderung der Evolutionsbiologie, 79-128: 97.

71 Vgl. z.B. Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung: 408; Reinke (1901/11): 89.

72 Vgl. z.B. Mohr, H. (1981). Biologische Erkenntnis: 194; Penzlin (1987): 22.

73 Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. Science 134, 1501-1506: 1504.

74 Mayr, E. (1974). Teleologic and teleonomic: a new analysis. Boston Stud. Philo. Sci. 14, 91-117: 102; ders. (1992). The idea of teleology. J. Hist. Ideas 53, 117-135: 127f.

75 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 52.

76 Nach Allen, C. & Bekoff, M. (1995). Function, natural design, and animal behavior: philosophical and ethological considerations. In: Thompson, N.S. (ed.). Perspectives in Ethology 11, 1-46: 25.

77 Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. Biol. Philos. 11, 301-320: 306.

78 Cummins, R. (1975). Functional analysis. J. Philos. 72, 741-765: 765.

79 Ehring, D. (1985). Dispositions and functions: Cummins on functional analysis. Erkenntnis 23, 243-249; Kitcher, P. (1993). Function and design. In: French, P.A., Uehling, T.E. Jr. & Wettstein, H.K. (eds.). Philosophy of Science (= Midwest Studies in Philosophy 18), 379-397: 390; Nissen, L. (1997). Teleological Language in the Life Sciences; Preston, B. (1998). Why is a wing like a spoon? A pluralist theory of function. J. Philos. 95, 215-254: 221.

80 Mitchell, S.D. (1993). Dispositions or etiologies? A comment on Bigelow and Pargetter. J. Philos. 90, 249-259: 258; Godfrey-Smith, P. (1994). A modern history theory of function. Nous 28, 344-362: 353.

81 Bigelow, J. & Pargetter, R. (1987). Functions. J. Philos. 84, 181-196: 192.

82 Mitchell (1993): 258; Godfrey-Smith (1994): 353f.; Walsh, D.M. (1996). Fitness and function. Br. J. Philos. Sci. 47, 553-574: 562; Melander, P. (1997). Analyzing Functions: 58; McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain. Functional Explanation and Self-Reproducing Systems: 127.

83 Aristoteles, Pol. 1252b.

84 Aristoteles, Phys. 194a.

85 a.a.O.: 195a.

86 Moore, G.E. (1901). Teleology. In: Baldwin, J.M. (ed.). Dictionary of Philosophy and Psychology, vol. II (Gloucester, Mass. 1960), 664-667: 664.

87 Wright, G.H. von (1963). The Varieties of Goodness: 50.

88 Achinstein, P. (1977). Function statements. Philos. Sci. 44, 341-367: 342.

89 Searle, J. (1995). The Construction of Social Reality: 15.

90 Bedau, M. (1992). Goal-directed systems and the good. Monist 75, 34-51: 43; vgl. ders. (1990). Against mentalism in teleology. Amer. Philos. Quart. 27, 61-70: 67.

91 Bedau (1992): 45.

92 Bedau (1990): 67f.

93 Bedau, M. (1991). Can biological teleology be naturalized? J. Philos. 88, 647-655: 655.

94 Cummins, R. (1975). Functional analysis. J. Philos. 72, 741-765: 754f.; vgl. auch McClamrock, R. (1993). Functional analysis and etiology. Erkenntnis 38, 249-260: 254.

95 Rickert, H. (1920/22). Die Philosophie des Lebens: 129.

96 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung: 637.

97 Rickert (1920/22): 188; vgl. auch Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu eine Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 289.

98 Perry, R.B. (1918). Docility and purposiveness. Psychol. Rev. 25, 1-20: 12f.

99 Skinner, B.F. (1953). Science and Human Behavior (New York 1956): 87.

100 a.a.O.: 90.

101 Taylor, C. (1964). The Explanation of Behaviour: 5.

102 Taylor, C. (1970). The explanation of purposive behaviour. In: Borger, R. & Cioffi, F. (eds.). Explanation in the Behavioural Sciences, 49-79: 55.

103 Ayala, F.J. (1970). Teleological explanations in evolutionary biology. Philos. Sci. 37, 1-15: 12; vgl. ders. (1968). Biology as an autonomous science. Amer. Sci. 56, 207-221: 220.

104 Ayala (1970): 13.

105 Wright, L. (1973). Functions. Philos. Rev. 82, 139-168: 161; vgl. ders. (1972). Explanation and teleology. Philos. Sci. 39, 204-218: 211; ders. (1976). Teleological Explanations: 39; 81.

106 Wright, L. (1972). A comment on Ruse's analysis of function statements. Philos. Sci. 39, 512-514: 513; ders. (1973): 165.

107 Wright (1973): 147; 165.

108 Boorse, C. (1976). Wright on functions. Philos. Rev. 85, 70-86: 80.
109 Goebel, K. (1919/24). Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen: 29.
110 Vgl. Boorse (1976): 72; Achinstein, P. (1977). Function statements. Philos. Sci. 44, 341-367: 348; Grim, P. (1974-75). Wright on functions. Analysis 35, 62-64: 63; Bedau, M. (1991). Can biological teleology be naturalized? J. Philos. 88, 647-655: 648; ders. (1992). Goal-directed systems and the good. Monist 75, 34-51: 34; Melander, P. (1997). Analyzing Functions: 41.
111 Godfrey-Smith, P. (1993). Functions: consensus without unity. Pacific Philos. Quart. 74, 196-208: 198; ders. (1994). A modern history theory of function. Nous 28, 344-362: 345; Bedau, M. (1992.2). Where's the good in teleology? Philos. Phenomenol. Res. 52, 781-805: 786.
112 Nachweise für Tab. 90: Helmholtz, H. von (1869). Über das Ziel und die Fortschritte der Naturwissenschaft (Philosophische Vorträge und Aufsätze, Berlin 1971, 153-185): 174; Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 2; Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie: 131; Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 47; Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 9; Ruse, M. (1973). A reply to Wright's analysis of functional statements. Philos. Sci. 40, 277-280: 280; Neander, K. (1991). Functions as selected effects: the conceptual analyst's defense. Philos. Sci. 58, 168-184: 174; Griffiths, P.E. (1993). Functional analysis and proper functions. Br. J. Philos. Sci. 44, 409-422: 422; Ayala, F.J. (1999). Adaptation and novelty: teleological explanations in evolutionary biology. Hist. Philos. Life Sci. 21, 3-33: 13; vgl. außerdem: Sachs, J. (1875). Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860: 194; Haeckel, E. (1899/1919). Die Welträtsel: 277.
113 Vgl. z.B. Manser, A.R. (1973). Function and explanation. Arist. Soc. Suppl. 47, 39-52: 50; Hull, D. (1974). Philosophy of Biological Science: 113; Toulmin, S. (1981). Teleology in contemporary science and philosophy. Neue Hefte f. Philos. 20, 140-152: 152; Pranger, R. (1990). Towards a pluralistic concept of function. Function statements in biology. Acta Biotheor. 38, 63-71: 68; Matthen, M. (1991). Naturalism and teleology. J. Philos. 88, 656-657: 657; McClamrock, R. (1993). Functional analysis and etiology. Erkenntnis 38, 249-260: 252; Ayala, F.J. (1995). The distinctness of biology. In: Weinert, F. (ed.). Essays on the Philosophical, Scientific and Historical Dimensions, 268-285: 275.
114 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 645.
115 Wimsatt, W. (1972). Teleology and the logical structure of function statements. Stud. Hist. Philos. Sci. 3, 1-80: 66.
116 Ruse (1973): 280.
117 Ruse, M. (1971). Functional statements in biology. Philos. Sci. 38, 87-95: 91.
118 Ayala, F.J. (1968). Biology as an autonomous science. Amer. Sci. 56, 207-221: 219; vgl. ders. (1970). Teleological explanations in evolutionary biology. Philos. Sci. 37, 1-15: 10.
119 Neander (1991): 174.
120 Walsh, D.M. (1996). Fitness and function. Br. J. Philos. Sci. 47, 553-574: 564.
121 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 97ff.
122 McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: 159.
123 Buller, D.J. (1998). Etiological Theories of function: a geographical survey. Biol. Philos. 13, 505-527: 507.
124 Millikan, R.G. (1984). Language, Thought, and Other Biological Categories: 29; vgl. dies. (1989). In defense of proper functions. Philos. Sci. 56, 288-302: 292.
125 Keil, G. (2007). Biologische Funktionen und das Teleologieproblem. In: Honnefelder, L. & Schmidt, M.C. (Hg.). Naturalismus als Paradigma, 76-85: 84.
126 Faber, R.J. (1986). Clockwork Garden. On the Mechanistic Reduction of Living Things: 110.
127 Millikan (1989): 296; Neander (1991): 183.
128 Boorse, C. (1976). Wright on functions. Philos. Rev. 85, 70-86: 76, 74; Enç, B. (1979). Function attributions and functional explanation. Philos. Sci. 46, 343-365: 362; Millikan (1984): 93; vgl. dies. (1989): 292; Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. In: Cohen, R. & Wartofsky, M. (eds.). Methodology, Metaphysics and the History of Science (= Boston Studies in the Philosophy of Science, 84), 43-135: 87.
129 McLaughlin (2001): 89.
130 Bechtel, W. (1986). Teleological functional analysis and the hierarchical organization of nature. In: Rescher, N. (ed.). Current Issues in Teleology, 26-48: 30.
131 Boorse (1976): 76.
132 Amundson, R. & Lauder, G.V. (1994). Function without purpose. The use of causal role function in evolutionary biology. Biol. Philos. 9, 443-469: 463; vgl. auch Kitcher, P. (1993). Function and design. In: French, P.A., Uehling, T.E. Jr. & Wettstein, H.K. (eds.). Philosophy of Science (= Midwest Studies in Philosophy, 18), 379-397: 390f.
133 Boorse (1976): 76.
134 Amundson & Lauder (1994): 460f.
135 Engfer, H.-J. (1982). Teleologisches Denken, seine Bedeutung für die empirischen Wissenschaften und seine Rolle in der Philosophie. Berichte zur Wissenschaftsgesch. 5, 143-152: 152; Löw, R. (1994). Teleologische Beurteilung der Natur. In: Pleines, J.-E. (Hg.). Teleologie. Ein philosophisches Problem in Geschichte und Gegenwart, 85-97: 96.
136 Collier, J. (2000). Autonomy and process closure as the basis for functionality. In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics, 280-290: 288.
137 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 99.
138 Lehrman, D.S. (1970). Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem. In: Aronson, L.R. et al. (eds.). Development and the Evolution of Behaviour, 17-52: 28.
139 Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 34.
140 Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der

Formbildung: 77.
141 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought: 187.
142 Rosen, R. (1972). Some systems theoretical problems in biology. In: Laszlo, E. (ed.). The Relevance of General Systems Theory, 43-66: 63.
143 Bernier, R. & Pirlot, P. (1977). Organe et fonction. Essai de biophilosophie: 135.
144 Laubichler, M.D. (1999). A semiotic perspective on biological objects and biological functions. Semiotica 127, 415-431: 417.
145 Enç, B. (1979). Function attributions and functional explanation. Philos. Sci. 46, 343-365: 349.
146 Enç, B. & Adams, F. (1992). Functions and goal directedness. Philos. Sci. 59, 635-654: 649.
147 Liebmann, O. (1899). Organische Natur und Teleologie. In: Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien, Zweites Heft, 230-275: 236; vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 320ff.
148 Enç & Adams (1992): 651.
149 Carrier, M. (2000). Multiplicity and heterogeneity: on the relations between functions and their realizations. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 31, 179-191: 184.
150 a.a.O.: 190.
151 Preyer, W. (1883). Elemente der allgemeinen Physiologie: 188.
152 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 141.
153 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 373.
154 a.a.O.: 376.
155 Schlosser, G. (1998). Self-re-production and functionality. A systems-theoretical approach to teleological explanation. Synthese 116, 303-354: 326.
156 a.a.O.: 312.
157 a.a.O.: 328.
158 Schlosser, G. (1996). Der Organismus – eine Fiktion? Jahrb. Gesch. Theor. Biol. 3, 75-91: 77.
159 ebd.
160 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 403ff.
161 McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems: 167.
162 a.a.O.: 164.
163 Vgl. Toepfer (2004): 406ff.
164 Emmeche, C. (2000). Closure, function, emergence, semiosis and life: the same idea? In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). Closure. Emergent Organizations and Their Dynamic, 187-197: 195.
165 Weber, M. (2005). Philosophy of Experimental Biology: 39.
166 Weber, M. (2005). Holism, coherence and the dispositional concept of functions. Ann. Hist. Philos. Biol. 10, 189-201: 194.
167 Emmeche, C. (2002). The chicken and the Orphean egg: on the function of meaning and the meaning of function. Sign Syst. Stud. 30.1, 15-32: 20f.; 26f.
168 Kitcher, P. (1993). Function and design. In: French, P.A., Uehling, T.E. Jr. & Wettstein, H.K. (eds.). Philosophy of Science (= Midwest Studies in Philosophy, 18), 379-397; Lewens, T. (2000). Function talk and the artefact model. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 31, 95-111; ders. (2004). Organisms and Artefacts. Design in Nature and Elsewhere; Vermaas, P.E. & Houkes, W. (2006). Technical functions: a drawbridge between the intentional and structural natures of technical artefacts. Stud. Hist. Philos. Sci. 37, 5-18.
169 Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 82; vgl. ders. (2009). Functions as based on a concept of general design. Synthese 166, 69-89: 75.
170 Krohs (2004): 85.
171 a.a.O.: 82.
172 a.a.O.: 172.
173 a.a.O.: 141ff.
174 a.a.O.: 149; 176.
175 Godfrey-Smith, P. (1993). Functions: consensus without unity. Pacific Philos. Quart. 74, 196-208: 196; Allen, C. & Bekoff, M. (1995). Biological functions, adaptation, and natural design. Philos. Sci. 62, 609-622: 609.
176 Amundson, R. & Lauder, G.V. (1994). Function without purpose. The use of causal role function in evolutionary biology. Biol. Philos. 9, 443-469.
177 Millikan, R.G. (1989). An ambiguity in the notion of function. Biol. Philos. 4, 172-176: 175; dies. (1999). Wings, spoons, pills, and quills: a pluralist theory of functions. J. Philos. 96, 191-206: 193; Pranger, R. (1990). Towards a pluralistic concept of function. Function statements in biology. Acta Biotheor. 38, 63-71; Mitchell, S.D. (1993). Dispositions or etiologies? A comment on Bigelow and Pargetter. J. Philos. 90, 249-259: 259; dies. (1995). Function, fitness and disposition. Biol. Philos. 10, 39-54: 51; Melander, P. (1997). Analyzing Functions: 89ff.; Preston, B. (1998). Why is a wing like a spoon? A pluralist theory of function. J. Philos. 95, 215-254: 225f.
178 Griffiths, P.E. (1993). Functional analysis and proper functions. Br. J. Philos. Sci. 44, 409-422: 412.
179 Walsh, D.M. & Ariew, A. (1996). A taxonomy of functions. Canad. J. Philos. 26, 493-514: 508.
180 a.a.O.: 510; vgl. Buller, D.J. (1998). Etiological Theories of function: a geographical survey. Biol. Philos. 13, 505-527: 510.
181 Übers. nach Norden, B.W. van (ed.) (2008) Mengzi: 145 (6A4.1); ähnlich Nivison, D.S. (1996). The Ways of Confucianism: 153; Lau, D.C. (1970/2003). Mencius: 243.
182 Legge, J. (ed.) (1861). The Works of Mencius.
183 Wilhelm, R. (1916). Mong Dsi (Mong Ko): 128.
184 Xenophon, Memorabilia 1, 4, 7; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 58.
185 Platon, Pol. 436a.
186 Platon, Prot. 320d-321b.
187 Aristoteles, Hist. anim. 589a2-5; vgl. 596b20f.
188 Aristoteles, De an. 415a.
189 Cicero, De natura deorum 122-130 (II, xlvii-lii); vgl. De finibus bonorum et malorum 62 (III, xix).
190 Chrysipp, in: Stoicorum veterum fragmenta (ed. H. von Arnim, Berlin 1903): III, 179; vgl. II, 724; vgl. auch

Crisipo de Solos, Testimonios y fragmentos (ed. F.J. Campos Daroca & M. Nava Contreras, Madrid 2006, 2 Bde.): II, 156 (Fragm. 512); nach Plutarch, De Stoicorum repugnantiis 12, 1038b.

191 Vgl. Dierauer (1977): 201; Steiner, G. (2008). Das Tier bei Aristoteles und den Stoikern: Evolution eines kosmischen Prinzips. In: Alexandridis, A., Wild, M. & Winkler-Horaček, L. (Hg.). Mensch und Tier in der Antike. Grenzziehung und Grenzüberschreitung, 27-46: 41f.

192 Galen, De usu partium corporis humani (Œuvres anatomiques, physiologiques et médicales, 2 Bde. ed. C. Daremberg, Paris 1854-1856): II, 88; vgl. I, 399; vgl. Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 133f.

193 Thomas von Aquin (1254-56). In IV. sententiarum: 26, 1, 2, ag 3; 36, 1, 2, co 5; ders. (1266-73). Summa theologiae: I, 18, 3 ad 3; II, 94, 2 co.

194 Albertus Magnus, Quaestiones de animalibus (Opera omnia, Bd. 12, Aschendorff 1955): 155 (5. Buch, 3. Frage).

195 Cesalpino, A. (1583). De plantis libri XVI: 1; vgl. Sachs, J. (1875). Geschichte der Botanik: 47; Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 126.

196 Aristoteles, De an. 412b.

197 Demokrit, Fragm. 68B 5; Platon, Tim. 90a, b.

198 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain, 2 Bde. (Philosophische Schriften, Bd. 3-4, Frankfurt/M. 1996): I, 278.

199 Nachweise für Tab. 91: Aristoteles, Hist. anim. 589a2-5 (Übers. P. Gohlke, Paderborn 1949); Chrysipp, in: Stoicorum veterum fragmenta (ed. H. von Arnim, Berlin 1903): III, 179; Mandeville, B. de (1705/14). The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits, 2 vols (Oxford 1924): I, 202; Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 102; Schiller, F. (1795). Die Weltweisen (Sämtliche Werke, Bd. 3, München 1968, 183-184): 184; Schmid, C.C.E. (1798-1801). Physiologie philosophisch bearbeitet, 3 Bde.: II, 481; Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): I, 451; Haeckel, E. (1899/1903). Die Welträthsel: 53; Doflein, F. (1914). Das Tier als Glied des Naturganzen. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 2: 21; Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life: 196f.; Lehman, H. (1965). Functional explanation in biology. Philos. Sci. 32, 1-20: 18; Bischof, N. (1985/91). Das Rätsel Ödipus: 330; Ayala, F.J. (1998). Teleological explanations *versus* teleology. Hist. Philos. Life Sci. 20, 41-50: 46; vgl. außerdem: Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 252; Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 73f.; Chaussier, F. & Adelon, N. (1816). Fonction. In: Dictionaire des sciences médicales, Bd. 16, 243-277: 243; Hesse, R. (1912/31). Biologie. Biologische Wissenschaften. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 1, 988-995: 989; Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 141; Baumanns, P. (1965). Das Problem der organischen Zweckmäßigkeit: 10; Immelmann, K., Scherer, K.R. & Vogel, C. (1988). Was ist Verhalten? In: Immelmann, K., Scherer, K.R., Vogel, C. & Schmoock, P. (Hg.). Psychobiologie – Grundlagen des Verhaltens, 3-39: 3.

200 Wolff, C. (1724/26). Vernünfftige Gedancken. Von den Absichten der natürlichen Dinge, den Liebhabern der Wahrheit mitgetheilet: Vorrede.

201 Wolff, C. (1725). Vernünfftige Gedanken. Von dem Gebrauche der Theile im Menschen, Thieren und Pflantzen: 5 (I, 6).

202 a.a.O.: 1.

203 a.a.O.: 3.

204 Ehlers, M. (1790). Untersuchung der Frage, ob es ein Recht der Natur gebe. In: ders. (1791). Staatswissenschaftliche Aufsätze, 1-12: 10.

205 Moreno, A., Umerez, J. & Fernandez, J. (1994). Definition of life and the research program in artificial life. Ludus Vitalis 2, 15-33: 23.

206 Bloch, W. (1972). Polarität. Ihre Bedeutung für die Philosophie der modernen Physik, Biologie und Psychologie: 162.

207 Canfield, J. (1964). Teleological explanation in biology. Br. J. Philos. Sci. 14, 285-295: 291; Lehman (1965): 18; Woodfield, A. (1976). Teleology: 115.

208 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: 154.

209 Böker, H. (1935-37). Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, 2 Bde.: I, 17f.

210 Aristoteles, De an. 415a.

211 a.a.O.: 415b.

212 a.a.O.: 416b.

213 Hegel, G.W.F. (1807/31). Phänomenologie des Geistes (Werke, Bd. 3, Frankfurt/M. 1986): 204.

214 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 653.

215 a.a.O.: 658.

216 a.a.O.: 688.

217 a.a.O.: 691.

218 a.a.O.: I, 451.

219 Ostwald, W. (1902). Vorlesungen über Naturphilosophie: 316.

220 Hartmann, N. (1912). Philosophische Grundfragen der Biologie (Kleinere Schriften, Bd. 3, Berlin 1958, 78-185): 114.

221 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 567.

222 [Spencer, H.] (1852). A theory of population deduced from the general law of animal fertility. Westminster Review N.S. 1, 468-501: 486.

223 Spencer, H. (1864-67/98-99). The Principles of Biology, 2 vols.: II, 421 (1. Aufl. 1867: 401 (§322)).

224 Spencer (1867/99): 427.

225 a.a.O.: 431.

226 Freud, S. (1915). Triebe und Triebschicksale (Gesammelte Werke, Bd. X, Frankfurt/M. 1999, 209-232): 216f.

227 Freud, S. (1933). Neue Folge der Vorlesungen zur Einführung in die Psychoanalyse (Gesammelte Werke, Bd. XV, Frankfurt/M. 1999): 102.

228 Freud, S. (1938). Abriss der Psychoanalyse (Gesam-

melte Werke, Bd. XVII, Frankfurt/M. 1999, 63-138): 113.
229 Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 12, 589-610: 593f.
230 Ehrenberg, R. (1923). Theoretische Biologie vom Standpunkt der Irreversibilität des elementaren Lebensvorganges: 16.
231 Cole, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29, 103-137: 104.
232 Kant, I., Kant's handschriftlicher Nachlaß (AA, Bd. XIV-XXIII): XV, 782.
233 Wundt, W. (1873-74/1902-03). Grundzüge der physiologischen Psychologie, 3 Bde.: III, 689; Haldane, J.S. (1935). The Philosophy of a Biologist (dt. Die Philosophie eines Biologen, Jena 1936): 35.
234 Aristoteles, De an. 413a; 416a; vgl. auch Lukrez, De rerum natura (dt. Welt aus Atomen, hg. v. K. Büchner, Stuttgart 1994): V, 846-848.
235 Fernel, J. (1542). De naturali parte medicinae libri septem: Ende Buch V; vgl. Rothschuh, K.E. (1966). Das System der Physiologie von Jean Fernel (1542) und seine Wurzeln. Verh. XIX. Kongr. Gesch. Med., 529-536: 532.
236 Cesalpino, A. (1583). De plantis libri XVI: 1 (I, 1).
237 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 2 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 248.
238 Virchow, R. (1859). Atome und Individuen (Vier Reden über Leben und Kranksein, Berlin 1862, 35-76): 50; vgl. auch Wundt, W. (1873-74/1902-03). Grundzüge der physiologischen Psychologie, 3 Bde.: III, 689.
239 Kner, R. (1849). Lehrbuch der Zoologie zum Gebrauche für höhere Lehranstalten: 55.
240 Russell, E.S. (1933). The limitations of analysis in biology (in: Blackburn, R.T. (ed.) (1966). Interrelations: The Biological and Physical Sciences, 57-64): 64; ders. (1945). The Directiveness of Organic Activities (dt. Lenkende Kräfte des Organischen, Bern 1946): 9.
241 Woodfield, A. (1976). Teleology: 117.
242 Kant, I. (1793/94). Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft (AA, Bd. VI, 1-202): 26.
243 Kant, I. (1797/98). Metaphysik der Sitten (AA, Bd. VI, 203-493): 420
244 a.a.O.: 424.
245 Goethe, J.W. von (1794). Inwiefern die Idee: Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit, auf organische Naturen angewendet werden könne (LA, Bd. I, 10, 125-127): 125.
246 Portmann, A. (1957). Die Erscheinung der lebendigen Gestalten im Lichtfelde. In: Ziegler, K. (Hg.). Wesen und Wirklichkeit des Menschen, 29-41: 40.
247 Hiltbrunner, H. (1943). Frühlingsvögel. In: ders., Trost der Natur, 159-168: 162f.
248 Baker, J.R. (1938). The evolution of breeding seasons. In: de Beer, G.R. (ed.). Evolution. Essays on Aspects of Evolutionary Biology, 161-177: 162.
249 Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. Science 134, 1501-1506: 1502f.
250 Vgl. Porro, P. (2001). Ursache/Wirkung II. Patristik; Mittelalter. Hist. Wb. Philos. 11, 384-389.
251 Fernel, J. (1542). De naturalis parte medicinae (Hannover 1610): 171 (V, 3); vgl. Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter, 2 vols.: I, 195.
252 Spencer, H. (1864-67/98-99). The Principles of Biology, 2 vols.: I, 519ff.
253 a.a.O.: 533.
254 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 196ff.
255 Vgl. Beatty, J. (1994). The proximate/ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr. Biol. Philos. 9, 333-356: 342.
256 Shäfer, E.A. (1907). On the incidence of daylight as a determining factor in bird-migration. Nature 77, 159-163.
257 Huxley, J. (1916). Bird-watching and biological science: some observations on the study of courtship in birds. Auk 33, 142-161; 256-270: 161; vgl. Dewsbury, D.A. (1992). On the problems studied in ethology, comparative psychology, and animal behavior. Ethology 92, 89-107: 107.
258 Thomson, A.L. (1926). Problems of Bird-Migration: 264; vgl. ders. (1924). Photoperiodism in bird migration. Auk 41, 639-641: 639.
259 Mayr, E. & Meise, W. (1930). Theoretisches zur Geschichte des Vogelzugs. Der Vogelzug 1, 149-172; vgl. auch Mayr, E. (1997). This is Biology (dt. Heidelberg 1998): 162.
260 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis (London 1944): 40.
261 Mayr (1997): 166; vgl. Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoßfeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen, II. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 69-95: 79f.
262 Vgl. Immelmann, K. (1972). Erörterungen zur Definition und Anwendbarkeit der Begriffe „ultimate factor", „proximate factor" und „Zeitgeber". Oecologia 9, 259-264; Sherman, P. (1988). The levels of analysis. Anim. Behav. 36, 616-619; Alcock, J. & Sherman, P. (1994). The utility of the proximate-ultimate dichotomy in ethology. Ethol. 96, 58-62; Dewsbury, D.A. (1994). On the utility of the proximate-ultimate distinction in the study of animal behavior. Ethol. 96, 63-68.
263 Sherman (1988).
264 Francis, R.C. (1990). Causes, proximate and ultimate. Biol. Philos. 5, 401-415; Mayr, E. (1993). Proximate and ultimate causations. Biol. Philos. 8, 93-94.
265 Beatty (1994): 352.
266 Ariew, A. (2003). Ernst Mayr's 'ultimate/proximate' distinction reconsidered and reconstructed. Biol. Philos. 18, 553-565: 559.
267 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 40.
268 Bonnet, C. (1762). Considérations sur le corps organisés, Bd. 1: 267; vgl. auch ders. (1777). Mémoire sur la reproduction des membres de la salamandre aquatique. Journal de physique, de chimie, d'histoire naturelle et des arts 10, 385-405: 403.
269 Bonnet (1762): 142.

270 a.a.O.: 228.
271 a.a.O.: 74.
272 Robinet, J. (1766). De la nature, Bd. 4: 97; vgl. 95.
273 Cuvier, G. (1798). Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux: 32; vgl. auch Leclerc (1798). [Rez. Lauth, T. (1798). Élémens de myologie et de syndesmologie]. Recueil périodique de la société de médecine de Paris 4, 381-387: 381.
274 Cuvier, G. (1798-1805). Leçons d'anatomie compare, 5 Bde. (dt. Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Leipzig 1809): I, 29 (I, 3); vgl. auch Nose, C.W. (1781). Ueber die Behandlung der Gonorrhöe, und über die Ursache eines Theils ihrer Folgen: 76.
275 Roussel, P. (1799). Note sur les sympathies. Mémoires de la société médicale d'émulation 2, 508-514: 509.
276 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertzte, Bd. 1: 37.
277 Baer, K.E. von (1826-27). Beiträge zur Kenntniss der niedern Thiere. Nova Acta Physico-Medica 13(2), 523-762: 740.
278 Remak, R. (1851). Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere, I. Ueber die Entwickelung des Hühnchens im Eie: 3.
279 Miller, J.G. (1965). Living systems: structure and process. Behav. Sci. 10, 337-379: 338; ders. (1978/95). Living Systems: xix.
280 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1818-22). Philosophie anatomique, 2 Bde.: I, XXX.
281 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 191.
282 Dohrn, A. (1875). Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Funktionswechsels.
283 a.a.O.: 60.
284 Hyrtl, J. (1855). Über die Selbststeuerung des Herzens: 44.
285 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 76-79.
286 Vgl. Mayr, E. (1960). The emergence of evolutionary novelties. In: Tax, S. (ed.). Evolution after Darwin, vol. I. The Evolution of Life: Its Origin, History, and Future, 349-380.
287 Darwin (1859/72): 151; 160.
288 Mivart, S.G. (1871). The Genesis of Species.
289 Geoffroy Saint Hilaire, É. (1828). De la vision chez la Taupe. Bulletin universel des sciences et de l'industrie 15, 388-389: 389.
290 Geoffroy de St. Hilaire, É. (1829). On the vision of the mole. The Edinburgh New Philosophical Journal 7, 340-341: 340.
291 Dupotet, J. (1838). An Introduction to the Study of Animal Magnetism: 118; vgl. auch Anonymus (1841). Animal Magnetism: 203.
292 Boardman, A. (1847). A Defence of Phrenology: 180.
293 Stokes, W. (1837). Lectures on the Theory and Practice of Physic: 83.
294 Müller, J.F. (1845). Beitrag zu den ursächlichen Momenten des Nervenfiebers, in specie des *Typhus abdominalis*. Medicinische Annalen 11, 33-44: 37
295 Lloyd, J.H. (1915). The morphology and functions of the *corpus striatum*. J. Nervous Mental Disease 15, 370-382: 377.
296 Vandervelde, É., Demoor, J. & Massart, J. (1899). Evolution by Atrophy in Biology and Sociology: 284.
297 Corner, E.J.H. (1949). The annonaceous seed and its four integuments. New Phytol. 48, 332-364: 360; ders. (1958). Transference of function. J. Linn. Soc. Bot. 56, 33-40; Stebbins, G.L. (1970). Transference of function as a factor in the evolution of seeds and their accessory structures. Israel J. Bot. 19, 59-70.
298 Kortlandt, A. (1938). De uitkdrukkingsbewegingen en-geluiden van Phalacrocorax carbo sinensis (Shaw & Nodder). Ardea 27, 1-40; vgl. ders. (1940). Eine Übersicht der angeborenen Verhaltensweisen des mitteleuropäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis* Shaw and Nodder), ihre Funktion, ontogenetische Entwicklung und phylogenetische Herkunft. Arch. Neerl. Zool. 4, 401-442.
299 Tinbergen, N. (1940). Die Übersprungbewegung. Z. Tierpsychol. 4, 1-40.
300 Makkink, G.F. (1936). An attempt at an ethogram of the European avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) with ethological and psychological remarks. Ardea 25, 1-62.
301 Rand, A.L. (1943). Some irrelevant behavior in birds. Auk 60, 168-171.
302 Kirkman, F.B. (1937). Bird Behaviour.
303 Tinbergen, N. & Iersel, J.J.A. van (1947). "Displacement reactions" in the three-spined stickleback. Behaviour 1, 56-63.
304 Armstrong, E.A. (1949). Diversionary display, part 1. Connotation and terminology. Ibis 91, 88-97: 92; 97.
305 Spencer, H. (1860/70). The Physiology of Laughter (Essays. Scientific, Political, Speculative, 2 vols., New York 1892, II, 452-466): 458f.; vgl. Darwin, C. (1872). The Expression of the Emotions in Man and Animals: 71.
306 Darwin (1872): 28.
307 Iersel, J.J.A. van & Bol, A.C.A. (1958). Preening of two tern species. A study on displacement activities. Behaviour 13, 1-88; Sevenster, P. (1961). A causal analysis of a displacement activity: Fanning in *Gasterosteus aculeatus*. Behaviour Suppl. 9; vgl. Hassenstein, B. (1976/81). Verhalten. In: Czihak, G., Langer, H. & Ziegler, H. (Hg.). Biologie. Ein Lehrbuch, 665-702: 677f.
308 Lorenz, K. & Tinbergen, N. (1938). Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 343-379): 375.
309 Lorenz, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 13-113): 20f.
310 Bayley, W. (1588). A Discourse of Three Kinds of Pepper, in Common Use: sig. A5v (nach OED).
311 Evelyn, J. (1664/79). Sylva. A Discourse of Forest-Trees: 4 (nach OED).
312 Grew, N. (1681). Museum regalis societatis or a Catalogue & Description of the Natural and Artificial Rarities: 210.
313 Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation, 80.
314 Anonymus (1666). Observables upon a monstrous

head. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 1, 85-86: 85.
315 Wiedersheim, R. (1887). Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit: 3.
316 Severino, M.A. (1645). Zootomia Democritea: II; nach Rensch, B. (1992). Rudimentation. Hist. Wb. Philos. 8, 1092.
317 Darwin, C. [1838]. [Notebook D]: 30e. http://darwin-online.org.
318 Darwin, C. [1839]. [Notebook E, Jan. 6th, 1839]: 89. http://darwin-online.org.
319 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 131.
320 [Owen, R.] (1853). Descriptive Catalogue of the Osteological Series Contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England, vol. 2: 418.
321 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 453; vgl. [Chambers, L.] (1844). Vestiges of the Natural History of Creation.
322 Griffiths, P. (1992). Adaptive explanation and the concept of a vestige. In: Griffiths, P. (ed.). Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology, 111-131.
323 Cuvier, G. (1800/35). Leçons d'anatomie comparée, Bd. 1: 60.
324 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 268.
325 a.a.O.: II, 283.
326 Haeckel, E. (1869). Zur Entwickelungsgeschichte der Siphonophren: 24.
327 Fürbringer, P. (1875). Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Kopfskelets der Cyclostomen. Jena. Z. Naturwiss. 9, 1-93: 30.
328 a.a.O.: I, 99.
329 Sewertzoff, A.N. (1931). Studien über die Reduktion der Organe der Wirbeltiere. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 53, 611-700.
330 Sewertzoff, A.N. (1931). Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution: 325.
331 Lorenz, K. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 114-200): 167.

Literatur

Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung.
Allen, C., Bekoff, M. & Lauder, G. (eds.) (1998). Nature's Purposes. Analyses of Function and Design in Biology.
Buller, D.J. (ed.) (1999). Function, Selection, and Design.
Ariew, A., Cummins, R. & Perlman, M. (eds.) (2002). Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology.
Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme.

Ganzheit

Das Abstraktum ›Ganzheit‹ (mhd. ›ganzheit‹) ist eine Ableitung von mhd. und ahd. ›ganz‹ »heil, unverletzt, vollständig«.

Seit der Antike wird eine enge Verbindung zwischen der Vorstellung einer Ganzheit und der Bestimmung eines Lebewesens hergestellt. Ganzheitliche oder »holistische« Positionen einer Theorie des Lebens stimmen in der Auffassung überein, dass dem zentralen Aspekt der Einheit eines Organismus durch seine mechanistische Zergliederung in Bestandteile nicht beizukommen ist. Der Organismus hat gerade nicht in einem einzelnen, isolierbaren Teil das für ihn Charakteristische, sondern dieses liegt in der wechselseitigen Bezogenheit der Teile aufeinander. Weil diese Beziehung der Teile nicht so wie ein einzelner Teil als ein materieller Gegenstand vorliegt, sondern nur als zu vergegenwärtigende Vorstellung präsent ist, haben holistische Konzeptionen eine besondere Affinität zu philosophischen Positionen, die *Begriffen* eine zentrale Bedeutung in der Konstitution von Gegenständen beimessen; sie zielen damit nicht, wie der atomisierende Empirismus, auf vereinzelte Gegenstände als Grundlage der Metaphysik.

Antike: Ganzheit als Sympathie

Im hippokratischen Korpus wird ein lebendiger Körper insofern als Ganzheit beschrieben, als eine wechselseitige Abhängigkeit der Körperteile voneinander gesehen wird: Die Krankheit eines Teils bleibt nicht ohne Einfluss auf die anderen. Es bestehe eine umfassende Relation des *Mitleidens* (»συμπάθεια«) zwischen den Teilen.[1] Die Teile werden als zusammenwirkend verstanden, in dem Sinne, dass sie auf eine gemeinsame Wirkung ausgerichtet sind (↑Zweckmäßigkeit) und in dem Sinne, dass ihr Verhältnis zueinander durch die Figur eines Kreises beschrieben werden kann (↑Kreislauf). Galen verweist wiederholt zustimmend auf diese Auffassung Hippokrates'[2] und nimmt an, dass die Sympathie zwischen den Organen über die Nerven oder über die Blutbahn vermittelt wird.[3]

In einer Ganzheit ist eine Vielheit von Gliedern zu einer Einheit zusammengefügt. In diesem Sinne ist z.B. nach Paulus der Körper eines Organismus eine Ganzheit, denn er behauptet, dass »der Leib eine Einheit ist, doch viele Glieder hat, alle Glieder des Leibes aber, obgleich es viele sind, einen einzigen Leib bilden«. Die Zusammengehörigkeit der Glieder (im sozialen Leben der Christen) äußert sich nach Paulus in ihrer Schicksalsgemeinschaft: »Wenn […] ein Glied leidet, leiden alle Glieder mit; wenn ein Glied geehrt wird, freuen sich alle anderen mit«.[4]

Eine Ganzheit ist eine Einheit von heterogenen Teilen, deren Zusammenhalt auf verschiedene Weise erfolgen kann, insbesondere durch die kausale Vernetzung der Komponenten zu einem integrierten System, das eine funktionale Geschlossenheit aufweist.

Ganzheit (mhd.) *693*
biologisches System (Treviranus 1802) *717*
Selbstbegrenzung (Windischmann 1805) *714*
emergent (Lewes 1875) *710*
Gestaltqualität (von Ehrenfels 1890) *697*
Konstellationskausalität (Driesch 1904) *706*
Biosystem (Heidenhain 1907) *719*
Systemeigenschaft (Schwertschlager 1910) *712*
Ganzheitskausalität (Driesch 1919) *706*
Ganzeigenschaften (Wertheimer 1922) *712*
Systemgesetzlichkeit (Weiss 1925) *720*
Wirkungseinheit (Driesch 1925) *699*
Holismus (Smuts 1926) *716*
Ganzheitsdetermination (Zimmermann 1927) *707*
Systemtheorie (von Bertalanffy 1929) *720*
Kollektiveigenschaft (Broad 1933) *712*
Prozessgefüge (Hartmann 1942) *699*
Systembiologie (Bonner 1960) *721*
Holon (Koestler 1969) *705*
Fulguration (Lorenz 1973) *714*
Abwärtsverursachung (Campbell 1974) *707*

Aristoteles: Ganzheit als Vollständigkeit

Aristoteles bestimmt eine Ganzheit (»ὅλον«) über die Vollständigkeit der Glieder eines Gefüges. In der ›Metaphysik‹ unterscheidet Aristoteles drei Bedeutungen des Ausdrucks: Danach ist ein Ganzes dasjenige, dem (1) kein Teil fehlt, das (2) eine Einheit bildet und (3) eine bestimmte innere Struktur aufweist.[5] Ein Ganzes bildet daher nicht eine bloße Summierung von Teilen, sondern auch deren Anordnung und Zusammenhalt ist in ihm von Bedeutung. Das Wesentliche einer Ganzheit sei die Form und Komposition; unabhängig davon haben die Teile des Ganzen nach Aristoteles keine Existenz (als Teile).[6] Die Teile existieren nur als integrale Komponenten des Ganzen. Es komme in der Naturforschung daher darauf an, von dem Ganzen, und nicht von den Teilen auszugehen.

Identität eines Teils hängt am Ganzen

Bei Aristoteles findet sich auch die für die spätere Entwicklung wichtige Vorstellung, dass ein Verständnis einer Ganzheit nicht von den Teilen, sondern dem Ganzen ausgehen muss, weil »das Ganze früher sein muß als der Teil«[7]. Die einzelnen Komponenten des Ganzen, seine Teile, sind danach nicht für sich allein zu bestimmen, sondern sie werden das, was sie

sind, erst im Rahmen ihrer Beziehung auf das Ganze. Seit Mitte des 16. Jahrhunderts findet die Ganzheitsvorstellung von organischen Körpern besonders in botanischen und zoologischen Abbildungen ihren Ausdruck, insofern hier die Korrelation der Teile und morphologische Geschlossenheit des gegliederten, organischen Körpers betont wird. Ausgehend von diesen Darstellungen des Körpers als ein gegliedertes Ganzes lässt sich mit T. Ballauff sagen: Es »dienen die einzelnen Teile dem lebendigen Ganzen und sind nur in ihm sie selbst«.[8] *Die Teile sind nur in dem Ganzen sie selbst* – denn eine visuelle Darstellung und begriffliche Bestimmung eines Teils ist nur unter Bezug auf das Ganze möglich. In einem lebendigen Körper würde jeder Teil ohne Bezug zum Ganzen nicht existieren können. Die Relation des Teils zum Ganzen gehört daher zu den ihn identifizierenden Bestimmungsstücken. In einer Ganzheit werden die Teile eines Systems zu Gliedern, die sich gegenseitig »fordern«[9], weil sie nur in ihrer Gegenseitigkeit das sind, was sie sind. Durch ihre wechselseitige Bestimmung ist die Existenz des einen Teils in einem Ganzen eine notwendige Bedingung für die Existenz des anderen. Terminologisch wird dies dadurch ausgedrückt, dass die Teile des Ganzen als *Glieder* bezeichnet werden.[10]

17.-18. Jh.

Als Ganzheiten erscheinen die organischen Körper auch in der Darstellung bei Paracelsus, der sie als Einheiten begreift, bei denen die einzelnen Teile jeweils mit den anderen im Zusammenhang stehen und nicht isoliert begriffen und erklärt werden können (↑Morphologie/Korrelation). Mitte des 17. Jahrhunderts bezieht R. Descartes den Begriff der Ganzheit insofern auf das Organische (des Menschen), als er die Seele mit allen Teilen des Körpers verbunden vorstellt. Zwischen den Teilen des Körpers wiederum bestehen nach Descartes solche Beziehungen der ↑Wechselseitigkeit, dass die Entfernung eines Teils alle anderen Teile in Mitleidenschaft zieht: »il [le corps] est un, & en quelques façon indivisible, à raison de la disposition de ses organes, qui se raportent tellement tous l'un à l'autre, que lors que quelcun d'eux est osté, cela rend tout le corps defectueux«.[11] Ein Ganzes ist hier also ein Gegenstand, bei dem eine wechselseitige Abhängigkeit der Teile voneinander vorliegt. In der Philosophie von G.W. Leibniz stellt jeder Organismus eine Ganzheit (»tout«) dar, die eine innere Ordnung aufweist und Ausdruck der göttlichen Gestaltung nach einem Plan (»plan«) ist.[12] Im Laufe des 18. Jahrhunderts rückt der Begriff der Ganzheit zunehmend ins Zentrum der Philosophie des Organischen. Der schweizerische Naturforscher C. de Bonnet bezeichnet einen Organismus ausdrücklich und regelmäßg als eine *organische Ganzheit* (»tout organique«[13]); er kann damit als einer der Begründer der biologischen Systemtheorie gelten.[14]

Eine zentrale Bedeutung kommt der Ganzheitsbetrachtung in I. Kants Bestimmung von Lebewesen als »organisirte Wesen der Natur« zu (↑Organismus). Ein solches Wesen bildet dadurch eine Einheit, dass seine Teile in einem Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit zueinander stehen. Diese Wechselseitigkeit stellt sich Kant sowohl als ein wechselseitiges *Hervorbringen* der Teile als auch als eine *Abhängigkeit* der Teile von dem Ganzen vor. Das Ganze besteht dabei in nichts anderem als den Teilen in ihrer Wechselseitigkeit. Das Bedingtsein der Teile durch das Ganze kann daher nicht ein kausales Verhältnis bezeichnen, sondern meint ein begriffliches: Die Teile sind das, was sie sind, nur unter Bezug auf das Ganze. Ihre Identität, d.h. ihre Bestimmung, hängt an ihrer Beziehung auf das Ganze. In einer bekannten Formulierung schreibt Kant: »Zu einem Dinge als Naturzwecke wird nun erstlich erfordert, daß die Theile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind. [... Es] wird zweitens dazu erfordert: daß die Theile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind. Denn auf solche Weise ist es allein möglich, daß umgekehrt (wechselseitig) die Idee des Ganzen wiederum die Form und Verbindung aller Theile bestimme: nicht als Ursache – denn da wäre es ein Kunstproduct –, sondern als Erkenntnißgrund der systematischen Einheit der Form und Verbindung alles Mannigfaltigen, was in der gegebenen Materie enthalten ist, für den, der es beurtheilt«.[15] Im Opus postumum heißt es bei Kant: »ein organischer Körper ist der an welchem die Idee des Ganzen vor der Möglichkeit seiner Theile in Ansehung ihrer bewegenden Kräfte vorhergeht«.[16] Das Wesentliche eines organischen Körpers ist danach die ideelle, d.h. begriffliche Abhängigkeit der Teile von dem Ganzen, in das sie einbezogen sind. Jeder Teil erhält seine Bestimmung durch die Referenz zu den anderen Teilen, mit denen er ein Ganzes bildet. Kant analysiert dieses Verhältnis der Teile zueinander, das die Einheit des Organismus begründet, als ein teleologisches: »In einem solchen Producte der Natur wird ein jeder Theil so, wie er nur durch alle übrige da ist, auch als um der andern und des Ganzen willen existirend, d.i. als Werkzeug (Organ) gedacht«.[17]

Die Philosophen des Deutschen Idealismus folgen an der Wende zum 19. Jahrhundert vielfach den Vor-

gaben Kants. So sieht J.G. Fichte 1797 die Einheit eines Organismus (und eines organisierten Gemeinwesens) durch die gegenseitige Solidarität der Teile vereint und bestimmt sie im Gegensatz zu dem Aggregat eines Sandhaufens, bei dem die einzelnen Teile gleichgültig gegenüber dem Schicksal der anderen Teile stehen.[18]

Ausdrücklich bildet auch für Hegel das Lebendige ein Ganzes, »ein Materielles, in welchem das Außereinander der Teile aufgehoben, das Einzelne zu etwas Ideellem, zum Moment, zum Gliede des Ganzen herabgesetzt erscheint; kurz, das Leben muß als Selbstzweck gefaßt werden, als ein Zweck, der in sich selber sein Mittel hat, als eine Totalität, in welcher jedes Unterschiedene zugleich Zweck und Mittel ist«.[19] Dies entspricht Hegels Auffassung, dass »im animalischen Organismus die sogenannten Teile desselben nicht Teile, sondern Glieder, organische Momente sind und deren Isolieren und Für-sich-Bestehen die Krankheit ist«.[20] Hegel sieht dabei, dass es darauf ankommt, dass die mögliche »Selbstsucht« der Teile »in den Beitrag zur gegenseitigen Erhaltung und zur Erhaltung des Ganzen umschlägt«.[21]

Auch G. Cuvier, der führende vergleichende Anatom zu Beginn des 19. Jahrhunderts, schließt in seinem Verständnis von Organismen an Kant an. Ein Lebewesen als organisiertes Wesen bildet für Cuvier eine geschlossene Ganzheit (»un ensemble, un système unique et clos«), in der die Teile einander entsprechen und wechselseitig bedingen, so dass sich kein Teil unabhängig von den anderen verändern und aus jedem einzelnen Teil auf das Ganze geschlossen werden könne (vgl. Tab. 96).[22] Die wechselseitige Beziehung der Teile formuliert Cuvier in Form eines Gesetzes, des *Korrelationsgesetzes* (↑Morphologie). In einer durch Korrelationen der Teile bestimmten Einheit zieht die Veränderung eines Teils die Veränderung anderer nach sich. Besondere Bedeutung für Cuvier als praktizierender Paläontologe kommt dem Gesetz zu, weil mit seiner Hilfe aus einem einzelnen überlieferten Teil eines Organismus weitreichende Schlüsse auf seinen gesamten Körperbau gezogen werden können. Darüberhinaus bildet ein Organismus für Cuvier auch insofern eine ganzheitliche Wesenheit (»être total«), als von ihm nichts genommen werden könne, ohne ihn zu zerstören: »Les machines qui font l'objet de nos recherches ne peuvent être démontées sans être détruites«.[23]

19. Jh.: Organismen als Ganzheiten

Seit Beginn des 19. Jahrhunderts ist es allgemein üblich, das Konzept des Organismus durch den Begriff der Ganzheit zu erläutern. 1809 heißt es bei

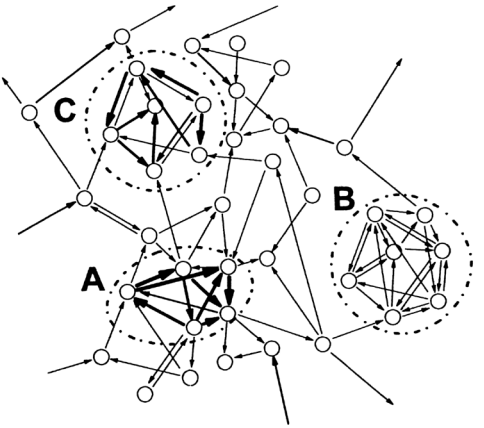


Abb. 171. Die Abgrenzung von Ganzheiten als relativ isolierte Einheiten der Interaktion. Die Pfeile stehen für Wirkungen; die Dicke der Pfeile für deren Stärke. Ganzheiten (und ebenso isolierbare »Teile«) weisen eine höhere Anzahl oder Stärke der Interaktion zwischen ihren Komponenten auf als mit Gegenständen ihrer Umwelt. Die Einheit A *wird über relativ wenige, aber starke Interaktionen zusammengehalten; bei* B *ist es der hohe Grad der Vernetzung, der der Einheitsbildung zugrunde liegt; und bei* C *sind es sowohl relativ viele als auch starke Verbindungen, die ihre relative Isolation von der Umgebung bedingen (aus McShea, D. & Venit, E.P. (2001). What is a part? In: Wagner, G.P. (ed.). The Character Concept in Evolutionary Biology, 259-284: 263).*

K.F. Burdach, ein Organismus sei »durch ein innres Princip der Totalität belebt, und zu einem individuellen Ganzen erhoben«.[24] Die Ganzheit wird dabei in doppelter Hinsicht zugeschrieben: Erstens liege in einem Organismus eine Einheit von Mannigfaltigem vor, weil unterschiedene und differenzierte Organe zu einer Einheit zusammengefasst werden: Der organische Leib wird von Burdach 1837 bestimmt als ein »abgeschloßnes, individuelles Ganzes, welches mannichfaltige Glieder umfaßt, und sein Leben ein harmonisches Zusammenwirken verschiedenartiger Thätigkeiten«.[25] Zweitens ist diese Einheit des Mannigfaltigen durch eine wechselseitige kausale Beziehung der Glieder aufeinander ausgezeichnet. Die kausale Beziehung besteht in der gegenseitigen Hervorbringung und Erhaltung der Teile. Von dem leiblichen Leben heißt es bei Burdach: »Es bestimmt sich selbst, indem seine Einzelnheiten einander gegenseitig bedingen, jede seiner Thätigkeiten andre weckt, jeder Theil als Reiz auf die andern wirkt; es erhält sich selbst, indem es mit einer stetigen Zersetzung eine stetige Bildung des Leibes, und mit der fortdauernden Erschöpfung einen fortdauernden Er-

satz der Kraft verbindet. So wird die Wirkung wieder zur Ursache, indem alle lebendige Thätigkeiten sich kreisförmig verketten«.[26] Burdach erkennt das Wesen des Organismus in seiner zirkulären Organisation, in der es nicht ein Teil ist, der als »der Sitz des Lebens«[27] ausgemacht werden könne. Das Herz könne es nicht sein, denn »das Herz setzt Blut voraus«[28]; das Blut sei es nicht, denn es sei »unwirksam, wenn es nicht durch das Herz und die übrigen Organe in Bewegung gesetzt ist«[29]. Gleiches gelte für Lunge, Magen und Nervensystem: sie leisteten jeweils einen spezifischen Beitrag für die Funktion des ganzen Organismus, ohne ihn alleine auszumachen: »Da ist kein Erstes und Letztes, sondern überall ein Einiges. Eines ist in Allem und Alles in Einem«.[30]

Auch bei vielen anderen Naturforschern des 19. Jahrhunderts finden sich ähnlich lautende Bestimmungen. Ausgehend von seinen Studien zur ↑Biogeografie erscheint die Ganzheitslehre bei A. von Humboldt als ein ganzes Forschungsprogramm, dessen Grundsatz es ist, »die Natur als ein durch innere Kräfte bewegtes und belebtes Ganzes aufzufassen«, wie es in der Vorrede zum ›Kosmos‹ von 1845 heißt.[31] C.G. Carus beschreibt einen Organismus 1838 als »ein relativ geschlossenes organisches Ganzes«.[32] Und im gleichen Jahr betont A. Comte die Harmonie (»l'harmonie«) und Entsprechung (»consensus«) zwischen den inneren und äußeren Faktoren der Lebewesen.[33] Eine Generation später hebt der Physiologe C. Bernard die zyklische Natur der Organisation der Lebewesen hervor: »tous les phénomènes d'un corps vivant sont dans une harmonie réciproque telle, qu'il paraît impossible de séparer une partie de l'organisme, sans amener immédiatement un trouble dans tout l'ensemble«.[34] E. Bouchet führt 1864 die Auffassung von den Körpern der Lebewesen als harmonische Ganzheiten, in denen die Teile durch solidarische Akte miteinander verbunden sind, auf Hippokrates zurück: »Le corps vivant est un tout harmonique dont les parties se tiennent dans un dépendance mutuelle et dont tous les actes sont solidaires les uns des autres«.[35]

Bemerkenswert ist bei den biologischen Ganzheitslehren dieser Zeit ihr Ausgangspunkt von dynamischen Systemen. Zwar wird auch von morphologischer Seite die Ganzheit der Organismen behauptet (z.B. von Cuvier; s.o.); den eigentlichen Schlüssel zum Verständnis der organischen Ganzheit liefert aber die *Physiologie*, weil sie das Verhältnis der Teile zueinander als eines der kausalen Wechselseitigkeit beschreiben kann.[36]

Ganzheitsvorstellungen haben aber andererseits nicht nur einen förderlichen Einfluss auf die physiologische Forschung. Denn es besteht gerade in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts ein gewisser Antagonismus zwischen einem naturphilosophischen Holismus und experimentellen Ansätzen. Besonders deutlich wird dieser an den in weiten Teilen spekulativen Vorstellungen der deutschsprachigen Naturphilosophie, die in ihren weitreichenden Aussagen nur wenig durch Experimente und empirische Forschungsprogramme gestützt sind.

Ganzheit und Zellenlehre

Ein neuer reduktionistischer Ansatz etabliert sich in den biologischen Untersuchungen seit den 1830er Jahren mit der Anerkennung der ↑Zellen als den elementaren Lebenseinheiten. Auch bei den mechanistisch orientierten Forschern dieser Richtung spielt der Begriff der organischen Ganzheit weiterhin eine wichtige Rolle. So verfolgt T. Schwann zwar auf der einen Seite das Programm, die »Grundkraft des Organismus« auf die in den Zellen wirksamen Kräfte zurückzuführen, die Zellen selbst stellt er sich aber als kleine organisierte Systeme vor: Was die Zellen zu den elementaren Trägern des Lebens macht, sind bei Schwann Systemleistungen wie Selbsterhaltung, Wachstum, Stoffwechsel und Fortpflanzung (durch Teilung). Zu diesen Leistungen könne die Zelle nur insofern in der Lage sein, als sie als funktional organisiert gedacht wird; sie bildet nach Schwann »ein einem Organismus ähnliches, systematisches Ganzes«.[37]

Wenn in der Zellenlehre auch die Ganzheit einer einzelnen Zelle betont wird, enthält sie doch einen reduktionistischen Ansatz, insofern die Ganzheit des Organismus und die Integration der Zellen zu einer organisierten Einheit aus dem Blick geraten kann. Darauf weisen in den 1880er Jahren besonders vehement die frühen holistischen Philosophen E. Montgomery und J.S. Haldane hin. Montgomery spricht von der *Einheit des organischen Individuums* (»the unity of the organic individual«) und kritisiert die morphologische und physiologische Dekomponierung der ganzheitlichen Geschlossenheit eines Organismus nach dem *Prinzip der Aggregation* (»principle of Aggretation«) in einzelne Zellen.[38] Für Montgomery bildet ein Lebewesen nicht eine Summe von vielen Zellprotoplasmen, sondern ein *einzelnes protoplasmisches Individuum* (»a single protoplasmic individual«) mit einem einzigen großen *chemischen Kreislauf* (»chemical cycle«), kurz: einen *zentralisierten Organismus* (»centralized organism«).[39] Gegen die atomistische Auflösung des Organismus in eine Summe von Zellen als den »Elementarorganismen« betont Montgomery das Konzept des Organismus als einer Ganzheit von Lebensphänomenen, die er als

gegenseitig voneinander abhängig (»mutually interdependent«[40]) bezeichnet.

J.S. Haldane will den Charakter der »Ganzheit« des Lebens durch die »Kategorie der Reziprozität« zum Ausdruck bringen.[41] Die Teile des Organismus stehen nach Haldane nicht in dem (physikalischen) Verhältnis von Ursache und Wirkung zueinander, sondern dem (biologischen) der Wechselseitigkeit oder eben Reziprozität. Er macht dies daran fest, dass es in dem physikalischen Begriff allein um die gegenseitige Wirkung von für sich bestimmten Körpern gehe, der biologische Begriff aber darüber hinaus, die *Eigenschaften* von Körpern (z.B. ihre Größe, Gestalt und Struktur), insofern sie Teile eines Ganzen sind, als abhängig von den anderen Teilen des Ganzen bestimme: »They are determined, not only as regards their reciprocal action on one another, but also as regards what is inherent in the parts themselves of a system whose parts reciprocally determine one another«.[42] Während im Fall der physikalischen Wechselwirkung eine Bestimmung der interagierenden Teile und ihrer Eigenschaften auch unabhängig von ihrem Bezug zu den anderen Teilen möglich sei, sei dies im Fall biologischer Wechselbestimmung gerade nicht der Fall. Hier seien die Eigenschaften der Teile nicht allein Eigenschaften von ihnen, sondern gleichzeitig Manifestationen des Einflusses der anderen, wie Haldane ausführt.[43] In dieser reziproken Determination der Teile eines Ganzen drücke sich auch die Autonomie der Lebewesen aus. Die Veränderungen der Teile der Lebewesen seien nicht primär durch den Einfluss von äußeren Gegenständen zu interpretieren, sondern erfolge durch Einwirkungen der anderen Teile, mit denen sie zusammen ein Ganzes bilden: »since the parts are what they are, only as taking part in the whole, there can clearly be nothing foreign to them in their determination. In this apparent determination they are only manifesting what they are in themselves«.[44] Haldane bezieht dies auch auf die Veränderung der Organismen in der Evolution. Die Evolution dürfe nicht als ein Prozess gedeutet werden, in dem der Organismus ein Abbild der Umwelt darstelle – so wie dies etwa von H. Spencer entworfen wurde (↑Evolution) –, sondern auch die Veränderung des Organismus als Ganzer folge im Wesentlichen *organismusinterner* Determinationen.[45] In späteren Schriften betont Haldane immer wieder die Ganzheitlichkeit des Organismus und die sich daraus ergebende Unmöglichkeit, seine Teile in Isolation von den anderen zu bestimmen.[46]

Frühes 20. Jh.: Ganzheit und Gestalt

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird der Begriff der Ganzheit in der Biologie stark beeinflusst von Strömungen der Psychologie, der so genannten *Gestaltpsychologie*, die die Konstruktion von Einheiten in der Wahrnehmung untersucht.[47] C. von Ehrenfels stellt sich 1890 die Frage, was eine Melodie sei und entwickelt in seiner Antwort den Begriff der ***Gestaltqualität***: Gegenüber der Summe der einzelnen Töne liege in der Melodie eine ganzheitliche Gestalt vor, die über Qualitäten verfüge, die den isolierten Tönen nicht zukomme.[48] Nach Ehrenfels gibt es zwei Kriterien zur Identifizierung einer Gestalt: die Unmöglichkeit der Zusammensetzung der Gestalt aus ihren Teilen und deren Eigenschaften (»erstes Ehrenfels-Kriterium«) und die Möglichkeit der Transposition der Gestalt in eine andere Form, z.B. die Wiedergabe einer Melodie in einer anderen Tonhöhe (»zweites Ehrenfels-Kriterium«). Für den naturwissenschaftlichen Bereich wird der Begriff der Gestalt von W. Köhler aufgegriffen. Köhler identifiziert physische Gestalten in der anorganischen und organischen Natur; diese seien nicht als bloße *Summen* oder *Undverbindungen* zu verstehen, sondern stellten *physikalische Gesamtgebilde* dar.[49] (G. Wolff weist 1933 darauf hin, dass das von den Ganzheitstheoretikern verschmähte Wort ›Summe‹ durchaus nicht im Gegensatz zum Ganzheitsbegriff stehen muss. Denn in dem geläufigen arithmetischen Sinne ist eine Summe ja gerade nicht eine unbestimmte Anhäufung, sondern eine genau definierte Zusammenfassung von Einzelnem.[50])

In der Folge der gestalttheoretischen Überlegungen verfestigt sich die Deutung von Organismen als Ganzheiten zunehmend. Der Neukantianer R. Kroner formuliert 1913: »Alle spezifisch organischen Prozesse haben gemeinsam, daß sie sich an oder in einem zusammenhängenden Ganzen vollziehen und zwar so, daß sie nur als Teilvorgänge, die dem Ganzen irgendwie ein- und untergeordnet sind, begriffen werden können«.[51] Kroner sieht eine enge Verbindung zwischen holistischer und teleologischer Betrachtung (s.u.; ↑Zweckmäßigkeit), denn es »sind alle Ursachen und Wirkungen im Organismus, sofern sie organisch sind, Teile oder Teilprozesse des Ganzen und sofern unterliegen sie der teleologischen Beurteilung, der Erforschung ihrer Leistung, ihres Nutzens, ihres Zweckes«.[52] Kroner schreibt dem Ganzen zwar auf der einen Seite eine »besondere Gesetzlichkeit«[53] zu, auf der anderen Seite betont er aber, dass es »nur gedachter Beziehungspunkt der Teile ist, kein Sein (im Sinne räumlich-zeitlichen Daseins) außer dem Sein der Teile besitzt«[54]. Den lediglich *logischen* Charakter des Verhältnisses der Teile im Ganzen streicht auch E. Cassirer heraus. Die

Ganzheit des Organismus ist für ihn ein »logisches Gefüge, in dem jedes Glied die Gesamtheit aller anderen bedingt, wie es zugleich von ihnen bedingt wird« (↑Wechselseitigkeit).[55] Unter diesem weiten Begriff der Ganzheit können auch statische Gebilde, bei denen keine kausalen Prozesse zwischen den Teilen bestehen, als Ganzheiten angesehen werden. Eine radikale Ausweitung der Ganzheitsbetrachtung auf die gesamte Welt schlägt auch J.C. Smuts 1926 unter dem Titel des *Holismus* vor (s.u.). Nicht nur die Organismen, sondern auch anorganische Körper und die Welt als Ganzes bilden danach eine Ganzheit.[56]

Diese Ausweitung wird von vielen Naturwissenschaftlern und Naturphilosophen allerdings nicht mitgegangen. Um dem Konzept seine definitorische Schärfe zu bewahren, wird vielmehr meist dafür plädiert, allein Organismen als die wesentlichen Ganzheiten der Natur anzusehen. Der Begriff der Ganzheit wird so gerade für die nähere Bestimmung der Grenze zwischen dem Physikalischen und dem Biologischen herangezogen. Die besondere Form der kausalen Gestalt der Organismen, die wechselseitige Abhängigkeit der Teile voneinander, und die sich daran anschließende epistemische Bestimmung eines Teilprozesses unter Bezug auf die anderen Prozesse des Ganzen werden als Grund für die Besonderheit biologischer Systeme angesehen. So heißt es 1929 bei J.H. Woodger: »In an organism a given part-event is significant of something other than itself. The characterization of a given part depends upon that of others, and other parts depend in the same way on it. All this is embraced by the concept of organization«.[57]

In einem etwas detaillierteren Argument bindet J.S. Haldane 1931 die Notwendigkeit einer ganzheitlichen Betrachtung der Organismen an die Komplexität der organismischen Reaktion auf einen Reiz. Die Reaktion sei nämlich nicht immer gleich, sondern auf den gleichen Reiz erfolge je nach innerem Zustand des Organismus eine jeweils andere Reaktion. Es sei also der Körper als Ganzer, der sich in der Reaktion auf einen Reiz ausdrücke.[58] Nicht die isolierte Analyse einzelner Kausalketten führe daher zu einem Verständnis, sondern allein die Berücksichtigung der »koordinierten Selbsterhaltung« des Organismus. Die Koordination der Teile wird für Haldane zu dem basalen Bestimmungsmoment von Lebewesen: »Nicht Kompliziertheit, sondern beständige Koordination ist dasjenige Moment, welches die biologische von der physikalischen Erklärungsweise unterscheidet«.[59] Die Koordination reiche so weit, dass die Teile innerhalb des Organismus nicht unabhängig voneinander bestehen können, sondern: »Jeder Teil eines lebenden Organismus hängt in jedem Augenblick von seinen aktiven Beziehungen zu seinen benachbarten Teilen und der ihn umgebenden Umwelt ab«[60].

Knapp bringt M. Hartmann 1933 diese Auffassung auf den Punkt: »Das eigentlich Biologische ist immer die spezifische Art des Zusammenwirkens der einzelnen innersystematischen Glieder im komplizierten Ganzen«.[61] Um die ganzheitliche Einheit des Organismus zu betonen, geht einigen Biologen sogar die Rede von ›Teilen‹ und ›Gliedern‹ zu weit: So konstatiert K. Goldstein 1934 in seiner holistischen Theorie des Organismus, die er ausgehend von der Untersuchung von im Krieg hirngeschädigten Menschen formuliert, »dass der Organismus zwar gegliedert ist, aber nicht aus Gliedern besteht, dass auch die festgestellten Glieder nur auf das Ganze des Organismus hinweisen, ihn aber weder zusammensetzen, noch im Gegensatz zu ihm stehen, der ja als Ganzes nichts anderes ist als sie selbst«.[62] Ohne direkt auf »Glieder« zu verweisen, zieht es Goldstein vor, von der »Bezogenheit jeder Einzelleistung zum Ganzen des Organismus« zu sprechen.[63]

›Ganzheit‹ als vitalistischer Faktor oder als »dritter Weg« zwischen Vitalismus und Mechanismus

Zentrale Bedeutung erlangt der Begriff der Ganzheit in H. Drieschs Philosophie des Organischen.[64] Die Ganzheit des Organismus ist es nach Driesch, die die Eigengesetzlichkeit und methodische Selbständigkeit der Biologie gegenüber der Physik begründet (↑Regulation). Er behauptet daher den Status des Begriffs der Ganzheit als den einer Kategorie im Sinne Kants, d.h. er sieht sie in einer für die Biologie gegenstandskonstituierenden Rolle: Driesch will »mit *Kant* sagen, daß der Ganzheitsbegriff ›Voraussetzung der Möglichkeit der Erfahrung‹« sei.[65] Bestimmt ist eine Ganzheit nach Driesch als etwas, »dem ich keinen Teil nehmen kann, ohne sein logisches Wesen zu zerstören«.[66] Einzelne Faktoren in einem Gefüge identifiziert Driesch als »ganzmachende« Agentien.[67] Er schlägt vor, anstelle von der *Zweckmäßigkeit* organischer Prozesse von deren *Ganzheitsbezogenheit* zu sprechen. Denn er meint zu erkennen, »daß sogenannte ›zweckmäßige‹ Vorgänge stets der Verwirklichung irgendeiner *Ganzheit* [...] dienen, daß sie also *ganzheitsbezogen* sind«.[68] Anfangs stellt er einander gegenüber: die *Einzelheitsverknüpfung*, die in einer linearen Abfolge von Prozessen besteht, und die *Einheits-* oder *Ganzheitsverknüpfung*, über die verschiedene Prozesse zu einem geschlossenen System zusammengefasst sind.[69] Später verwendet er v.a. den Terminus *Ganzheitskausalität* und versteht darunter eine »unraumhafte ganzmachende Kausalität« (s.u.).[70]

Im Gegensatz zur Intention Drieschs, den Ganzheitsbegriff als zentrales Konzept in seinen Vitalismus zu integrieren, wird in den 1920er Jahren mittels des Begriffs der Ganzheit ein »dritter Weg« zwischen Vitalismus und Mechanismus zu beschreiten versucht. Explizit versteht W. Köhler 1925 die Ausdrücke ›Gestalt‹ und ›Ganzheit‹ in dieser Weise.[71] Ein die Ganzheitlichkeit des Gegenstandes betonender systemtheoretischer Ansatz kann gerade als Alternative zu vitalistischen Ansätzen gesehen werden, weil er die Wechselseitigkeit der organischen Teile und Kräfte betont und darauf verzichtet, eine zentrale, lebensbringende Kraft einzuführen. Das organische System wird so aus dem Zusammenspiel der Teile verstanden, nicht aus der Exponierung eines einzelnen Faktors. Schrittweise wird in diesem Diskurs der alte, durch Driesch und andere Autoren in den Metaphysikverdacht geratene Terminus der ›Ganzheit‹ durch den neuen des ›Systems‹ abgelöst.

Zu besonderer Bedeutung kommt das Konzept der Ganzheit im Zuge von entwicklungsbiologischen Theorien seit Ende der 1920er Jahre. Die Prozesse der Gestaltbildung sind danach weder allein durch ein metaphysisches, akausales Prinzip zu erklären, noch durch lineare Wirkungsketten, die von einzelnen Teilen ausgehen, sondern bestehen in durchgängigen Wechselwirkungen aller Komponenten des Systems. Der Begründer dieser Richtung, L. von Bertalanffy, spricht von der *Systemtheorie* des Organismus (s.u.). Von Bertalanffy und vor ihm H. Driesch beschreiben die besondere Ganzheit eines Organismus, bestehend aus Teilen, die in einer hierarchischen Ordnung zueinander stehen, seit Mitte der 1920er Jahre als eine ***Wirkungseinheit***.[72] In einem außerbiologischen Sinn taucht dieser Ausdruck bereits vorher auf, so 1824 in chemischer Bedeutung für den einen Teil in einer chemischen Verbindung, der anziehend auf den anderen wirkt[73], 1871 im physikalischen Kontext[74], 1904 bei G. Simmel als »organische Wirkungseinheit«[75] und 1921 bei E. Ermatinger bezogen in gleicher Weise auf Lebewesen und Kunstwerke: »Die lebendige Wirkungseinheit eines Wesens prägt sich in der sichtbaren Organisation seiner Gestalt aus«[76]. Im Bereich des Organischen kann der Ausdruck ›Wirkungseinheit‹ so verstanden werden, dass ein Organismus ein System bildet, das nach außen in seinem Verhalten gegenüber Elementen seiner Umwelt abgegrenzt und nach innen in der Beziehung seiner Teile zueinander integriert ist – in letzterer Hinsicht kann er »durch die Wechselwirkung seiner Komponenten als Einheit bestimmt« werden, wie es 1950 bei W. Hennig heißt[77]. Ein Organismus stellt also nicht nur eine Wirkungseinheit, sondern auch eine *Wechselwirkungseinheit* (oder »Einheit der Wechselwirkung«[78]) dar.

In ähnlicher Bedeutung werden seit den 1930er Jahren die Ausdrücke *Wirkungsgefüge* (↑Regulation) und ***Prozessgefüge*** auf den Bereich des Organischen bezogen. N. Hartmann spricht 1942 von den »Faktoren im Prozeßgefüge des organischen Lebens«.[79] Und 1950 will er mit dem Wort die besondere Form der Einheit von Lebewesen als dynamische Systeme bestimmen, für die ihre kausale »Geschlossenheit« und »Prozeßganzheit«[80] im Gegensatz zu anorganischen Systemen kennzeichnend sei. Über den Ausdruck soll die für Lebewesen typische Existenzweise der Kontinuität im Wandel auf den Begriff gebracht werden: »Das, was sich im Lebensprozeß identisch erhält, ist nicht ein Stadium, auch nicht die organische Form, sondern das Prozeßgefüge mit seinem zeitlichen Gestaltcharakter, der Gesamtrhythmus des Lebens, in dem jedes Stadium vorwärts wie rückwärts auf die übrigen Stadien fest bezogen bleibt«.[81] Der Ausdruck erscheint vorher seit den 1920er Jahren in der Psychologie (Weinhandl 1926: »die Wörter dienen im Prozeßgefüge [des Denkens] nicht nur der Reproduktion«[82]; Köhler 1933: »Ein ausgedehntes [kognitionsphysiologisches] Prozessgefüge […], das funktionell durchweg in sich zusammenhängt und damit einen einzigen gegliederten Geschehenszusammenhang bildet, wird zwischen seinen (nur relativ) ausgesonderten Einzelbereichen dynamisch reale Beziehungen aufweisen, und diese würden die physiologische Grundlage für die anschauliche Lage der gesehen Dinge zueinander bilden können«[83]; Hertz 1934: »das Gesamtfeld des Erlebens als gegliedertes Prozeßgefüge«).[84]

Spanns Kritik des Ganzheitsbegriffs

Eine umfassende Kritik der zu seiner Zeit allgegenwärtigen Rede von ›Ganzheit‹ übt in den 1920er und 30er Jahren O. Spann. Er stellt dabei heraus, dass die Ganzheit kein »Faktor« ist, der neben seinen Gliedern eine Existenz hat und eine Wirkung entfalten kann. Besonders deutlich macht Spann dies in seinen sechs »Lehrsätzen zur Bestimmung der Ganzheit«. Der erste von Spanns Lehrsätzen lautet: »Das Ganze als solches hat kein Dasein«.[85] In seinem Verständnis des Ganzheitsbegriffs betont Spann die allein begriffliche Abhängigkeit der Teile von der Ganzheit. Das Ganze besteht danach nur in den Gliedern; es lässt sich nicht als Element, als stoffliches Etwas von seinen Teilen isolieren; es verfügt über keinen über die Teile hinausgehenden existenziellen Grund – kurz: »Das Ganze stellt sich nur in den Gliedern dar«.[86] Es entsteht nach Spann aus dem Verhältnis der Teile

zueinander und diktiert nicht in einem Herrschaftsmodell deren Eigenschaften »von oben«. Umgekehrt sind danach aber auch die Teile, insofern sie in ein Ganzes eingefügt sind, nur durch den Bezug auf dieses Ganze, d.h. die Totalität der anderen Glieder, das, was sie sind. Die Teile bestehen also nicht isoliert für sich. Der Bezug des Ganzen auf die Teile, der diese zu den Gliedern des Ganzen macht, dürfe aber nicht als eine kausale Wirkung vorgestellt werden. Das Ganze erzeuge nicht seine Teile, sondern liefere nur deren Einheitsbezug. Die Teile sind damit aus dem Ganzen ausgegliedert, aber bei aller Absetzung von den anderen stehen sie als Glieder weiterhin mit dem Ganzen in einer Beziehung der »Rückverbindung«, wie Spann formuliert.[87] Aufgrund des nicht dinglichen Charakters des Ganzen führe das Bild eines Bandes, das die Teile in dem Ganzen zusammenhält, in die Irre. Ein Band verbinde etwas, das auch ohne das Band existiere, die Glieder des Ganzen seien ohne ihren Ganzheitsbezug aber eben nicht das, was sie sind. Spann macht dies deutlich, indem er von dem »aufeinander Hingeordnet-Sein der Glieder« spricht und davon, »die Gegenseitigkeit der Teile als ihren *Seinsgrund* zu fassen«.[88] Die Teile des Ganzen sind damit Gegenstände, die nicht für sich gedacht werden können, weil es zu ihren Bestimmungsstücken gehört, auf etwas anderes bezogen zu sein. In einem biologischen Beispiel erläutert Spann: »Das Herz ist undenkbar außerhalb des Körpers, des Gesamtganzen, weil es ohne Lunge, Gefäßsystem, Blutsystem und so fort, kurz, ohne jene mitausgegliederten Glieder, die mit ihm zusammen einen handgreiflichen Gliederstaat bilden, undenkbar ist«.[89] Die Glieder könnten so nur unter Wahrung ihres Bezugs zu einander ausgegliedert werden und dieser nicht aufhebbare Bezug stelle sich als eine »wechselseitige Begründung« dar.[90] Wegen dieser Gegenseitigkeit ist in Spanns Ganzheitsbegriff jedes Glied immer ein Mit-Glied.

Nicht jede Einheit einer Vielfalt bildet in der Ganzheitslehre Spanns eine Ganzheit. Als wesentlich für die Ganzheit wird hervorgehoben, dass ihre Teile sich voneinander unterscheiden. Eine Ganzheit ist damit etwas anderes als ein Haufen: »Ein Haufen kann aus lauter gleichen Steinen bestehen; ein Ganzes kann aus Gleichmäßigem grundsätzlich nicht bestehen. Das Homogene ist nicht ganzheitlich; das Ganzheitliche ist nicht homogen«.[91] Bereits vor Spann wird die Verschiedenartigkeit der Teile in einer Ganzheit als Kriterium zur Unterscheidung von Organismen und nicht-lebendigen Einheiten wie Kristallen herangezogen[92]: Nicht alle Kristalle sind zwar stofflich vollkommen homogen, aber die Verschiedenartigkeit ihrer Teile gehört andererseits nicht zu ihrer Bestimmung als Kristall – wie aber doch die Verschiedenheit der Teile des Organismus diesen überhaupt erst zu einem Organismus macht.

Ganzheiten im Anorganischen

Trotz dieser Klärungsversuche bleibt der Begriff der Ganzheit aber ein insgesamt nicht sehr scharfes Konzept. Diese Unschärfe des Ganzheitsbegriffs zeigt sich auch darin, dass von verschiedenen Autoren allen möglichen Gegenständen eine Ganzheit zugeschrieben wird. Als entscheidendes Kriterium der Ganzheit gilt vielfach die Wechselwirkung der Glieder eines Systems und seine sich daraus ergebende Wesensveränderung bei Entfernung eines dieser Glieder.[93] Infolge dieses weiten Ganzheitsbegriffs gelten nicht selten auch anorganische Körper als Ganzheiten (W. Köhler 1920: »physische Gestalten«).[94] Ein Musterbeispiel für eine anorganische Ganzheit ist für viele Autoren ein Atom oder Molekül, insofern hier eine Wechselwirkung der Teile besteht, die nicht gestört werden kann, ohne die Eigenschaften des Ganzen zu zerstören.

H. Driesch reagiert 1926 auf die Versuche, auch im Anorganischen Ganzheiten zu entdecken, mit dem Hinweis, die physischen Gestalten würden sich nicht wie die organischen Ganzheiten aus einer inneren Dynamik oder einer endogenen Potenz heraus formen. Sie seien eben nur physische *Gestalten*, aber keine Organismen oder Ganzheiten. Während Organismen aus sich heraus ihre Ganzheit bildeten, sei den physischen Gestalten ihre Topografie von außen aufgezwungen.[95] Der Autonomie der Bildung der lebenden Ganzheiten soll damit die Heteronomie der Entstehung physischer Gestalten gegenüber stehen.

Es ist allerdings fraglich, ob eine solche scharfe Abgrenzung von Ganzheiten und Gestalten wirklich möglich ist. Denn »innere Kräfte« und eine »spontane innere Dynamik« lassen sich auch in anorganischen Körpern ausmachen. So könnten z.B. die Kräfte, die einen Planeten und seine Oberflächengestalt formen, auch als »innere Kräfte« angesehen werden und wären damit nach Drieschs Kriterium Teil eines organischen Ganzheitsphänomens. Weil Prozesse der ↑Selbstorganisation im Laufe des 20. Jahrhunderts gerade auch für anorganische Systeme beschrieben werden, muss Drieschs Versuch einer scharfen Grenzziehung als gescheitert angesehen werden.

Ökosysteme als Ganzheiten

Nicht nur zur Beschreibung der Organisation einzelner Lebewesen, auch für Systeme auf anderen Organisationsebenen der Biologie erweist sich der Begriff

der Ganzheit als fruchtbar. So sind in der Ökologie zahlreiche Wortprägungen für das Konzept des ↑Ökosystems aus den 1920er und 30er Jahren von holistischen Gedanken inspiriert. Dies gilt insbesondere für die deutschen Beiträge zu diesen Diskussionen, etwa für A. Thienemanns Bestimmung der Einheit von Lebensgemeinschaft und Lebensraum[96] oder K. Friederichs Begriff des »Holozön« (vgl. Abb. 172)[97]. Die von A.G. Tansley 1935 eingeführte Bezeichnung ›Ökosystem‹[98] steht allerdings weniger in dieser holistischen Tradition, sondern soll gerade die Öffnung der Ökologie zu einem physikalistisch-reduktionistischen Forschungsprogramm ermöglichen – was dann auch gelingt. Einer der frühen Hauptprotagonisten der Ökosystemforschung, E.P. Odum, bekennt sich allerdings wiederum zu einer holistischen Analyse und schreitet in seiner Darstellung auch von dem Ganzen zu den Teilen voran.[99] Die ↑Entwicklung eines Ökosystems vergleicht Odum 1969 sogar ausdrücklich mit der Entwicklung eines Organismus.[100]

An dem Verständnis von Ökosystemen als ganzheitlichen Gefügen wird die von vielen Autoren für wichtig erachtete Abgrenzung des Begriffs der Ganzheit von dem des Aggregats besonders deutlich: Während Aggregate auf der räumlichen Anordnung von Elementen im Sinne ihres physischen Kontakts beruhen (das räumlich Beieinandersein sich berührender Gegenstände), können die Elemente einer Ganzheit oder eines Systems räumlich disparat sein, d.h. zwischen ihnen können Lücken im Raum bestehen, wie zwischen den räumlich zerstreuten Elemente eines Ökosystems (das funktionale Miteinandersein voneinander abhängiger Gegenstände).

Ganzheit und Zerstörbarkeit

Ein allgemeines Merkmal von Ganzheiten ist ihre Zerstörbarkeit: Werden einer Ganzheit Teile genommen, dann liegt nicht nur weniger vom Gleichen vor, sondern der Gegenstand hört auf zu existieren. Der Zusammenhang zwischen den Konzepten ›Ganzheit‹ und ›Zerstörbarkeit‹ ist offenbar ein definitorischer: Alle Ganzheiten sind zerstörbar; nur das, was zerstört werden kann, ist eine Ganzheit. Ganzheiten hören also durch ihre Zerstörung auf, das zu sein, was sie vorher waren. Weil die Teile eines Ganzen nur durch den (kausalen) Bezug zu den jeweils anderen Teilen bestehen können, kann die Zerstörung der Ganzheit schon allein in der Trennung der Teile voneinander bestehen. Die Ganzheitlichkeit der natürlichen Organismen ist in dieser Hinsicht allerdings nicht vollständig: Vielen Organismen können Teile entnommen werden, und sie können doch ihr Leben fortsetzen. Dies gilt für alle nicht lebenswichtigen Teile, wie

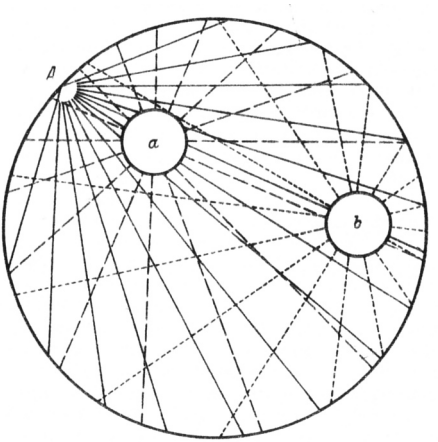


Abb. 172. Das Prinzip des »holocönen Faktors« in der Bildung ganzheitlicher ökologischer Gefüge. Die Peripherie des großen Kreises stellt verschiedene Umweltfaktoren dar, die auf die Organismen verschiedener Arten, repräsentiert durch die kleinen Kreise im Innern, wirken. Einige Organismen werden nicht direkt von einem Umweltfaktor beeinflusst (z.B. die Organismen der Art b nicht von dem Faktor A), sondern durch die Veränderung eines anderen Umweltfaktors oder durch die Zwischenwirkung der Organismen anderer Arten. Die Veränderung eines Umweltfaktors oder einer Art zieht eine Änderung des gesamten Gefüges nach sich (aus Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186: 184).

z.B. Haare, Gliedmaßen oder die paarig vorhandenen inneren Organe. Trotz dieser Einschränkung gelten Organismen aber doch als ein Paradigma von Ganzheit. Sie werden nicht selten sogar über das Merkmal ihrer Unteilbarkeit ohne Identitätsverlust definiert, angedeutet z.B. schon 1797 durch A. von Humboldt: »Belebt nenne ich denjenigen Stoff, dessen willkührlich getrennte Theile, nach der Trennung, unter den vorigen äußeren Verhältnissen ihren Mischungszustand ändern lässt«.[101] H. Rickert formuliert zu Beginn des 20. Jahrhunderts: »Organismen z.B. können nicht geteilt werden, wenn sie nicht aufhören sollen, Organismen zu sein«.[102]

Mit der Zerstörbarkeit einer Ganzheit ist das allgemeine Moment der Negativität oder des »modus deficiens« verbunden, wie es N. Hartmann 1950 nennt: »nur einem Ganzen kann etwas fehlen«.[103]

Kausalität und Ganzheit

Eine beständige Herausforderung holistischen Denkens für die Wissenschaft bildet das Problem, die wechselseitige Abhängigkeit von Prozessen in einem Ganzen mittels eines kausal-analytischen Ansatzes

zu erklären. Wenn eine Ganzheit so vorgestellt wird, dass alles mit allem verbunden ist und alles von allem abhängt, dann lassen sich keine allgemeinen Gesetze für die Wirksamkeit isolierter Bestandteile angeben: Der Effekt eines Teils in einem System kann anders sein als in einem wenig anderen System; der analytisch-erklärende Ansatz kommt damit insgesamt an seine Grenzen und allein eine Beschreibung des jeweiligen komplexen und interdependenten Geschehens wird möglich. Es besteht daher ein Zusammenhang zwischen der Ganzheit eines Gegenstandes und seiner Individualität (im offensichtlichen Sinne der Unteilbarkeit und im weniger offensichtlichen Sinne seiner Einzigartigkeit und Anomalität).

Andererseits kann der Begriff der Ganzheit im Sinne der Wechselseitigkeit oder Kreisläufigkeit von Prozessen nicht allein über eine individualisierende Begriffsbildung bestimmt werden, sondern setzt vielmehr eine Ontologie von Typen voraus. Denn als ›wechselseitig‹ oder ›zyklisch‹ kann das Verhältnis zwischen den Teilprozessen eines Geschehens nur bezeichnet werden, wenn ein individueller Teilprozess als Element eines Typs von Prozessen reidentifiziert werden kann. Wechselseitigkeit und Kreisläufigkeit basiert daher ebenso auf einer Typenontologie wie die Schließung von kausalen Prozessen (Salthe 1993: »Closure is based on types, not tokens«[104]).

Teleologie und Ganzheit

Immer wieder ist in der Philosophie der Biologie versucht worden, den Begriff der Funktion oder Zweckmäßigkeit über das Konzept der Ganzheit zu erläutern. Enthalten ist die Verbindung von Zweckmäßigkeit und Ganzheit bereits in Kants Einführung des Konzepts der organischen Zweckmäßigkeit über das Modell eines »Naturzwecks«, d.h. eines organisierten Wesens, von dem gilt, »daß die Theile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind«[105] (↑Zweckmäßigkeit). Im Anschluss daran ist es im 19. Jahrhundert allgemein verbreitet, die Zuschreibung von Funktionen und Zwecken zu Teilen von Organismen an ihrem Beitrag zu dem Ganzen zu binden: Der Entwicklungsphysiologe W. Roux sieht in einer Funktion 1881 eine »Leistung, welche dem Ganzen nützt«, eine »Verrichtung für das Ganze«.[106] Zu Beginn des 20. Jahrhunderts folgen ihm in dieser Sicht H. Driesch und R. Kroner (s.o.).

Die Verbindung von Zweck- und Ganzheitsbegriff geht bei einigen Autoren so weit, dass sie vorschlagen, den in der Biologie notorisch umstrittenen Begriff des Zwecks durch den der Ganzheit zu ersetzen. So besteht 1922 für E. Ungerer die organische Zweckmäßigkeit genau in dem Bezug eines Teils auf das Ganze eines Systems. Statt von ›Zweckmäßigkeit‹ sollte daher besser von *Ganzheitsbezogenheit* gesprochen werden. Als Ganzheiten verstanden, sei die Beurteilung der Organismen nicht mit dem von Ungerer als »nutzlos und gefährlich«[107] eingeschätzten Konzept der Zweckmäßigkeit belastet. Ungerer fordert daher den »Ersatz der Zweckbetrachtung des Organismus durch die Ganzheitbetrachtung«.[108] Andere Autoren schließen sich Ungerer in dieser Sache an: K. Goldstein verzichtet in seinem biophilosophischen Hauptwerk ›Der Aufbau des Organismus‹ vor diesem Hintergrund ausdrücklich auf den Begriff der Zweckmäßigkeit.[109] Die von Ungerer diagnostizierte Gefährlichkeit des Zweckbegriffs liegt allerdings nur dann vor, wenn er, wie Ungerer es vornimmt, mit psychologischen oder intentionalistischen Bezügen in Verbindung gebracht wird. Viele Biologen und Wissenschaftstheoretiker haben sich aber gerade darum bemüht, einen Zweckbegriff in der Biologie zu etablieren, der frei von solchen Bezügen ist (↑Zweckmäßigkeit). Fraglich ist auch, ob dem Ganzheitsbegriff überhaupt eine Bestimmtheit gegeben werden kann, ohne auf den Zweckbegriff zu rekurrieren. Für G. Wolff ist die Sache 1933 klar: »Ohne den Zweckmäßigkeitsbegriff löst der Ganzheitsbegriff sich auf und das Wort verliert einen angebbaren Inhalt«.[110]

Jedenfalls bestehen beide Begriffe, ›Zweck‹ und ›Ganzheit‹, in den biophilosophischen Debatten bis in die Gegenwart fort und werden vielfach im Zusammenhang miteinander diskutiert. Für A. Benninghoff bedeutet eine Funktion 1935 »Ausrichtung der Teilvorgänge auf das Ganze«.[111] Ohne Beziehung auf ein übergeordnetes System mache die Rede von Funktionen keinen Sinn. »Funktionelle Systeme« könnten nicht »selbständig« sein, sondern sind nach Benninghoff immer Glied eines höheren Systems.[112] Und auch für E. Holenstein korrespondiert der Funktionsbegriff 1983 dem Systembegriff.[113] Funktionen werden Gegenständen zugeschrieben, sofern sie Elemente (Teile) von übergeordneten Systemen (Ganzheiten) bilden (vgl. auch Hirschmann 1973: »Those objects whose items have functions are wholes, for example, organisms, machines and societies, that is objects which exhibit not merely complexity but an organisation as well«[114]).

Ganzheitsbezogene Gegenstandsbestimmung

Kennzeichnend für den epistemischen Ansatz der Biologie ist nicht nur die häufige Beurteilung von Gegenständen und Vorgängen im Hinblick auf den Beitrag, den sie zu dem Ganzen eines Systems leis-

ten, sondern auch ihre regelmäßige *Bestimmung* auf der Grundlage eben dieses Beitrags zur Funktion des Systemganzen: Die spezifische Rolle, die ein Gegenstand oder Vorgang in einem System ausübt, bildet das Moment, über das er identifiziert und auf den Begriff gebracht wird. Ein Herz beispielsweise ist über seinen besonderen funktionalen Beitrag in dem Ganzen eines Körpers bestimmt. Mitte des 19. Jahrhunderts betont im Anschluss an Kant bereits W. Whewell diese epistemische Seite der Ganzheitsbetrachtung. Für ein ganzheitliches, organisiertes System ist es danach charakteristisch, dass die Teilprozesse durch ihren Ganzheitsbezug bestimmt sind und das Ganze nur durch den Beitrag der Teile vorgestellt wird: »The system is organized, when the effects which take place among the parts are *essential to our conception of the whole*; when the whole would not *be* a whole, nor the parts, parts, except these effects were produced; when the effects not only happen in fact, but are included in the idea of the object«.[115]

Mitte des 20. Jahrhunderts wird diese funktionalistisch-holistische Begriffsbildung in der Biologie von M. Beckner herausgestrichen: »we describe the parts of organic wholes in their activities qua parts by employing concepts that are defined by reference to the higher-level phenomena exhibited by the whole«.[116] So ist es z.B. nicht die genaue chemische Zusammensetzung der Magensäfte, die diese als ein Element der Verdauung identifizieren, und es ist nicht das genaue Bewegungsmuster, das ein Hase vollbringt, das dieses als eine Flucht identifiziert. Das identifizierende Moment ist vielmehr jeweils die Wirkung dieses Prozesses auf den Organismus und seine Teile. Ein biologischer Prozess ist also immer als ein Teilprozess eines übergeordneten Ganzen zu verstehen. Seine Bestimmung hängt an seiner Einordnung.

In seinem Versuch zu klären, was unter einer biologischen Funktion zu verstehen ist, macht Beckner deutlich, dass die Rede von Funktionen bei nichtganzheitlichen und nicht-organisierten Gegenständen nicht angemessen ist, weil diese nicht über Teile verfügen, die ihre Bestimmung erst in Relation zu den anderen Teilen erhalten, mit denen sie gemeinsam die Ganzheit und Organisation bilden. In Beckners Beispiel: Es kann nicht davon gesprochen werden, dass es eine Funktion der Erde sei, auf ihrem Weg durch den Kosmos mit Meteoriten zusammenzustoßen, denn der Begriff der Erde ist nicht über diese Wirkung definiert (»the term ›the earth‹ is not defined (even in part) by reference to the activity of meteorite interception«[117]; allgemeiner: »we do not [...] identify the parts of the solar system, or any of its activities, in terms of the contribution they make to activities of the whole solar system«[118]). In anorganischen, nicht funktional beurteilten Systemen erfolgt nach Beckner gerade keine Identifikation der Teile aufgrund ihrer Wirkung für das System. In physikalischer Sprache werden Prozesse im Allgemeinen durch ihre *intrinsischen* Eigenschaften und damit nicht *relational* durch ihren Bezug zu externen Gegenständen definiert. Dieser Unterschied zur biologischen Gegenstandsbestimmung kann darauf zurückgeführt werden, dass die biologischen Gegenstände für ihren Bestand auf die Integration in ein Gesamtsystem angewiesen sind. Ohne diese Integration würden sie aufhören zu existieren. Eine Erde ohne Meteoriteneinschlag hätte andere Eigenschaften, aber sie würde weiterhin als der spezifische Planet ›Erde‹ identifiziert werden können; ein Wirbeltier ohne Herz dagegen würde auch seine anderen Organe verlieren und wäre damit kein lebensfähiger Organismus mehr – er würde aufhören, als solcher zu existieren. Der Ganzheitsbezug gehört also aufgrund dieser Ganzheitsabhängigkeit der Komponenten zur Wesensbestimmung biologischer Gegenstände.

Ganzheit als Vorstellung, nicht als reales Agens

Die Ganzheit eines Gefüges kausaler Prozesse beruht auf der wechselseitigen Abhängigkeit der kausalen Glieder voneinander. Die kausalen Teile werden erst durch den Bezug zu den anderen Gliedern, mit denen sie zusammen das ganze System bilden, zu dem, was sie sind. Weil die Wirkung eines Teils aufgrund der kausalen Wechselseitigkeit der Teile auf ihn selbst zurückwirkt, macht es Sinn, in einem solchen Gefüge jeden Teil durch seinen Beitrag zu dem Ganzen bestimmt zu denken. Und weil diese Rückwirkung der eigenen Wirkung über die Gesamtheit der anderen Teile vermittelt wird, liegt auch eine Abhängigkeit von der Ganzheit des Systems vor. Aber diese Abhängigkeit ist doch keine *Wirkung* des Ganzen.

In gewisser Weise hat dies schon Kant gesehen, wenn er sagt, das Ganze sei nicht »der Grund der Möglichkeit der Verknüpfung der Theile«, sondern dass nur »die Vorstellung eines Ganzen den Grund der Möglichkeit der Form desselben und der dazu gehörigen Verknüpfung der Theile enthalte«.[119] Das Ganze sollte nicht selbst als aktives Agens vorgestellt werden, weil es in keinem Verhältnis der Wirkung zu seinen Teilen steht. Kant erkennt, dass »die Theile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind«.[120] Die Ermöglichung und Bestimmung der Teile durch das Ganze ist aber kein kausales, sondern ein begriffliches Verhältnis. Die Rede von einer *Ganzheitskausalität* ist daher auch problematisch und es erscheint angemes-

		Bezugspunkt	
		Außenbezug (topologisch-morphologisch)	Innenbezug (kausal-physiologisch)
Charakter der Faktoren	konstitutive Faktoren (nicht graduierbar)	*Kontiguität* räumliche Einheit von nur miteinander, nicht aber mit der Umwelt zusammenhängenden Teilen	*Zyklizität* kausale Geschlossenheit durch Rekursivität der Teilprozesse
	fakultative Faktoren (graduierbar)	*Limitation* Abgrenzung durch eine äußere Hülle	*Integration* Vernetzung der Teile

Tab. 95. Kreuzklassifikation von Faktoren, die der Bildung einer Ganzheiten zugrunde liegen können.

sener, das Verhältnis mit N. Hartmann als eine *Ganzheitsdetermination* zu beschreiben (s.u.).

In der jüngeren Diskussion des Ganzheitsbegriffs wird dieses fehlgeleitete Verständnis der Ganzheit als Agent im Verhältnis zu seinen Teilen vielfach betont. So formuieren W. Konrad und K. Zenker 1967: »Immer dann, wenn ein Ganzes als auf seine Teile wirkend angesehen wurde, ist der Boden wissenschaftlicher Forschung verlassen worden«.[121] Ähnlich heißt es 1979 bei H. Byerly: »A whole cannot be a agent cause of changes in its parts since a whole is not an external source of interference for processes in the parts«.[122] Den logischen und nicht-temporalen Aspekt der Relation zwischen dem Ganzen und seinen Teilen hebt 1986 auch J. Jacobs hervor: »Constituents and their arrangements do not exist prior to and as antecedent causes of the systems they figure in. All of this is simultaneous«.[123] Für Jacobs stellt das Ganze eines Systems eine Randbedingung und eine Einschränkung (»constraint«) für die Existenz der Teile dar. Diese Randbedingung dürfe aber nicht als Wirkung des Ganzen auf die Teile gedeutet werden. Es handelt sich also allein um eine epistemische Abhängigkeit: Die Identitätsbedingungen jedes Teils hängen an seiner nicht-kausalen Beziehung zu dem Ganzen (und an seiner besonderen kausalen Beziehung zu anderen Teilen). Mit Jacobs kann man auch festhalten, dass diese epistemische Systematisierung von Teilen als Elemente eines Ganzen selbst explanative Signifikanz hat. Es hat erklärenden Charakter, wenn ein Teil auf ein Ganzes, in dem es eine Funktion ausübt, bezogen wird. Allein in seiner Koordination mit den anderen Teilen kann die Eigenart jedes Teils geklärt werden; eine vollständige Erklärung jedes Teils erfordert die Referenz zu den anderen Teilen.

Das Verhältnis vom Ganzen zu seinen Teilen sollte also nicht in kausalen Begriffen beschrieben werden. Hilfreich ist es aber, das spezifische Verhältnis der Teile untereinander und des Ganzen zu seiner Umwelt kausaltheoretisch zu analysieren. In dieser Perspektive bilden die interne Integration und die externe Isolation die wesentlichen Charakteristika einer Ganzheit.[124] Die Integration kann dabei näher bestimmt werden als eine Interaktion von Komponenten, die eine Korrelation ihres Verhaltens und damit ein gemeinsames Schicksal (»common fate«) bedingt.[125] Relativ isoliert ist eine Einheit als Ganzheit, insofern eine große Anzahl oder eine starke Intensität von Interaktionen zwischen ihren Komponenten vorliegt (vgl. Abb. 171).

Ganzheit und holistische Biologie

Von Bedeutung ist der Begriff der Ganzheit in neuerer Zeit in der Kritik des »adaptationistischen« Programms zur Erklärung der Eigenschaften von Organismen durch eine Selektion für jedes isolierte Merkmal (↑Anpassung). S.J. Gould und R.C. Lewontin merken 1979 dazu an, dass Organismen insbesondere in ihrer Entwicklung als integrierte Einheiten zu betrachten sind, für die die Annahme einer atomisierender Teil-für-Teil-Optimierung unangemessen sei: »development occurs in integrated packages, and cannot be pulled apart piece by piece in evolution«.[126]

1983 stellt Lewontin fest, dass Organismen insofern Ganzheiten darstellen, als ihre Teile durch die

Interaktion mit den anderen Teilen des Ganzen umgebildet werden können und ihre definierenden Eigenschaften damit selbst erst im Ganzen erscheinen: »It is not that a whole is more than the sum of its parts but that the parts themselves are re-defined and re-created in the process of their interaction«.[127] Die Wirksamkeit der Teile beruht also immer auf einer Wechselwirkung, und auch das Verhältnis des Organismus zur ↑Umwelt sollte nicht als eine einsinnige Anpassung des Organismus verstanden werden: »Organism and environment are both in a constant state of becoming, mutually determining each other«[128].

Trotz dieser Kritik am darwinistischen Anpassungkonzept muss aber kein Widerspruch zwischen Theorien der (Selbst-) Organisation und der Anpassung angenommen werden. In den letzten Jahren sind viele Vorschläge gemacht worden, wie Entwicklungs- und Evolutionstheorien miteinander zu vereinbaren sind.[129] Systemtheoretisch können Ganzheiten als holistische Systeme bestimmt werden. Im Gegensatz zu atomistischen Systemen, bei denen die Eigenschaften ihrer Teile intrinsisch bestimmt sind, werden in holistischen Systemen die Eigenschaften der Teile relational und extrinsisch bestimmt: Die Eigenschaften kommen den Teilen nur insofern zu, als sie Teile des Ganzen sind, sie hängen also in ihren Eigenschaften davon ab, dass sie in Beziehung zu anderen Teilen stehen, mit denen zusammen sie das Ganze bilden.

In den letzten Jahren erfährt eine an der Ganzheit des Organismus orientierte Forschung ausgehend von der Genetik und Entwicklungsbiologie einen Auftrieb. Denn die einseitige Erforschung des Genoms hat nur zu wenigen Einsichten in die physiologischen Mechanismen geführt. Die Ausrichtung der Forschung auf nur eine Komponente der Ganzheit des Organismus, nämlich die der Gene in der *Genomik*, wird abgelöst von dem Zeitalter der *Postgenomik*[130] (↑Gen) und der Wiederkehr einer *holistischen Biologie*[131]. Vorläufer dieser Bewegung finden sich bereits seit Mitte des 20. Jahrhunderts, etwa in E. Mayrs »Theorie der genetischen Relativität« (↑Gen), nach der die Wirkung eines Gens keine rein intrinsische Eigenschaft ist, sondern von seinem jeweiligen genetischen und außergenetischen Kontext abhängt. Auch in der Entwicklungsbiologie wird deutlich, dass Entwicklungsprozesse nicht mehr aus der Wirkung einzelner Gene, sondern allein aus der Interaktion vieler Faktoren zu verstehen sind. Die Organismen sind daher, mit G. Webster und B.C. Goodwin gesprochen, als »selbstorganisierende Totalitäten« oder *dezentrierte Strukturen* (»Decentered Structures«) aufzufassen.[132] In der Entwicklungsbiologie zeigt sich die Ganzheitlichkeit organismischer Systeme besonders deutlich in den Phänomenen der *Plastizität* und *Robustheit* des Systemganzen, d.h. der Invarianz komplexer Systemleistungen auch bei Variation einzelner Bestandteile des Systems.

Terminologie der Ganzheit: ›-om‹ und ›-omik‹

In Bezug auf die Wortgestalt ist es bemerkenswert, dass viele biologische Begriffe, die eine Gesamtheit oder Ganzheit von Entitäten bezeichnen, einen gleichlautenden Wortausgang aufweisen: Sie enden mit der Silbe *-om* (vgl. z.B. ›Biom‹, ›Genom‹, ›Proteom‹, ›Phänom‹). Das in der Biologie verbreitete, auf eine holistische Abstraktion verweisende Suffix *-om* ist damit unterschieden von dem in der Physik verbreiteten Suffix *-on*, das besonders für Gegenstände verwendet wird, die in einer analytisch-zergliedernden Untersuchung als Elementarteilchen erkannt werden (z.B. ›Photon‹, ›Elektron‹, ›Proton‹, ›Neutron‹, ›Meson‹).[133] Auf dieser sprachlichen Grundlage kann ein ↑Organismus in seiner Totalität als Einheit von wechselseitig voneinander abhängigen Teilprozessen als ***Allelom*** (von griech. ›ἀλλήλων‹ »gegenseitig, einander«) bezeichnet werden. Die ihm gegenüberstehende ↑Umwelt könnte *Periom* genannt werden. Ein Terminus, den A. Koestler 1969 für die Benennung eines ganzheitlichen Systems einführt, lautet ***Holon***. Aufbauend auf der Vorstellung einer organischen ↑Hierarchie ist es nach Koestler möglich, Holons auf verschiedenen Ebenen der organischen Welt zu identifizieren.[134] Für das ganzheitliche neuronale Netzwerk des Zentralnervensystems eines Organismus wird im Jahr 2005 der Ausdruck *Konnektom* (engl. »connectome«) vorgeschlagen.[135]

Vielfalt der Ganzheitsbegriffe

Die Hauptschwierigkeit des Ganzheitsbegriffs ist bis in die Gegenwart seine unspezifische Bedeutung. Diese zeigt sich besonders darin, dass der Begriff nicht allein auf dynamische Systeme bezogen werden kann, sondern auch auf statische Gegenstände, die sich nicht verändern und bei denen auch die Relationen zwischen den Teilen nicht in kausalen Einwirkungen bestehen müssen. So gilt überhaupt ein ästhetisches Gebilde wie ein Kunstwerk als der Prototyp einer Ganzheit.

In einer einfachen Klassifikation können grundsätzlich die morphologische und physiologische Geschlossenheit als zwei prinzipiell unterscheidbare Aspekte der Ganzheit eines Organismus verstanden werden (vgl. Tab. 95). Während Organismen die morphologische Einheit im Sinne des räumlichen Zusammenhalts zu einem kompakten Körper mit anderen Naturkörpern gemeinsam haben (z.B. mit

Interdependenz
»Zu einem Körper [...], der an sich und seiner innern Möglichkeit nach als Naturzweck beurtheilt werden soll, wird erfordert, daß die Theile desselben einander insgesammt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen« (Kant 1790/93, 373).

Zyklizität
»Das Leben aber besteht in einem Kreislauf, in einer Aufeinanderfolge von Processen, die continuirlich in sich selbst zurückkehren, so daß es unmöglich ist anzugeben, welcher Proceß eigentlich das Leben anfache, welcher der frühere, welcher der spätere seye? Jede Organisation ist ein in sich beschloßnes Ganzes, in welchem alles zugleich ist« (Schelling 1798, 237).

Korrelation
»[L]a corrélation des formes dans les être organisés«: »Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont toutes les parties se correspondent mutuellement, et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque. Aucune de ces parties ne peut changer sans que les autres changent aussi; et par conséquent chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres« (Cuvier 1812, I, 58).

Synergie
»Das eigentlich Biologische ist immer die spezifische Art des Zusammenwirkens der einzelnen innersystematischen Glieder im komplizierten Ganzen« (M. Hartmann 1933, 65).

Kohäsion
»[C]ohesion is the logical closure of the relations among elements of a thing that keep it from being disrupted by internal and external forces. In addition, the cohesion is stronger within the system than it is to any other system or component, so cohesion both unifies and individuates« (Collier 2000, 285).

Schließung (»closure«)
»Alles, was sich durch innere Geschlossenheit aus dem durchgehenden Weltzusammenhange heraushebt [ist ein ganzheitliches Gefüge…], auch wenn es nicht von räumlich scharfen Grenzen, wie der feste Körper von seinen Oberflächen, eingeschlossen ist« (N. Hartmann 1950, 445).

Ontologische Abhängigkeit
»[T]he basic content of the concept [of a holistic system] is a certain kind of *ontological dependence* of the parts of a system from its whole. This dependence is such that the parts would not have some of their characteristic properties, would they not be part of the system« (Weber 2005, 195).

Tab. 96. Begriffe zur Bestimmung der Einheit einer organischen Ganzheit.

Steinen), gilt die physiologische Einheit im Sinne eines kausalen Gefüges von wechselseitig voneinander abhängigen Prozessen als ein Bestimmungsmerkmal der Organismen. In basaler Form ist diese Wechselseitigkeit in einem ↑Kreislauf von Prozessen gegeben; ein zusätzlicher Faktor, der in ganzheitlichen Gefügen in verschiedenen Abstufungen vorliegen kann, besteht in der *Integrität* des Systems, d.h. der zusätzlichen *Vernetzung* (Konnektivität) der Teilprozesse. Die Abgrenzung des ganzheitlichen Gefüges von der Umwelt durch eine *Umhüllung* bildet einen weiteren Faktor zur Steigerung der Ganzheit.

Zur näheren Analyse des Begriffs der Ganzheit sind, ausgehend von verschiedenen Kontexten, eine ganze Reihe von Konzepten vorgeschlagen worden. Zu diesen Konzepten gehören *Interdependenz*, *Zyklizität*, *Korrelation*, *Synergie*, *Kohäsion* und *Schließung* (vgl. Tab. 96).[136]

Ganzheitskausalität

Der Terminus ›Ganzheitskausalität‹ wird 1919 von H. Driesch eingeführt.[137] Driesch erläutert den Begriff im Rahmen seiner vitalistischen Theorie des Organischen und will mit ihm eine »unraumhafte ganzmachende Kausalität« bezeichnen.[138] Im Gegensatz zur *Einzelheitskausalität* sei die Ganzheitskausalität diejenige Kausalität, welche allein in der belebten Natur wirksam sei. Driesch identifiziert die Ganzheitskausalität mit dem von ihm postulierten jenseits der Physik stehenden »Faktor E«, der Entelechie (↑Vitalismus). Drieschs Entelechie soll dabei selbst eine »ganzheitliche Substanz sein, welche sich, wenn sie dynamisch wird, kausal-ganzheitlich äußert«.[139] Der Ganzheitskausalität ist es also u.a. zuzuschreiben, dass es dem Fragment eines Keims möglich ist, wieder einen ganzen Organismus zu bilden (↑Entwicklung). Weil es die Konfiguration eines ganzen Systems und nicht ein einzelnes Element in einem System (und eigentlich auch nicht die Ganzheit des Systems selbst) ist, von dem diese Form der Kausalität ausgeht, bezeichnet Driesch sie seit 1904 auch als ***Konstellationskausalität***.[140] (A.G. Gurwitsch spricht 1910 von »Kollektivverursachung« und »Kollektivgesetzlichkeit« für die »Gesetzlichkeit des Komplexes«.[141])

Mit dem Begriff der Ganzheitskausalität wird die Ganzheit in einem kausalen Modell als ein wirkendes Agens verstanden. Die Ganzheitskausalität muss allerdings nicht nach dem Modell von Drieschs »ganzmachenden« Agentien im Sinne einer kausalen Wirkung von dem Ganzen auf seine Teile verstanden werden: A. Meyer bezeichnet als Ganzheits- oder

»holistische Kausalität« allein die Wechselseitigkeit der Abhängigkeiten der Glieder in einem Lebewesen.[142] Die Ganzheit des Lebewesens bilde einen Determinationsfaktor für die ihm untergeordneten Gliedsysteme.[143] A. Mittasch deutet die Ganzheitskausalität reizphysiologisch: Sie liege vor, wenn sich ein ganzheitliches System durch einen äußeren oder inneren Anstoß aktiv und ganzheitlich verändere.[144] Sowohl Meyer als auch Mittasch verzichten also darauf, die Ganzheitskausalität als einen unraumhaften, nichtenergetischen Faktor im Sinne Drieschs zu verstehen.

Fraglich bleibt es aber, ob es sinnvoll ist, die Ganzheit als einen kausal wirkenden *Faktor* zu beschreiben, um die Wechselseitigkeit der Teile in einem Ganzen zu bezeichnen. Denn ein solches holistisches Agens stellt doch gerade nicht ein einzelnes kausales Element dar, sondern ist vielmehr allein im Zusammenspiel der verschiedenen Teile eines Ganzen verkörpert. Das Ganze ist also insofern lediglich eine epistemische Größe, die sich nicht an einzelnen Teilen festmachen lässt und der nicht selbst eine wirkende Kraft zugeschrieben werden kann. Insofern liegt eine Ganzheit primär in der Beurteilung verschiedener Teile oder Prozesse als einer Einheit. Die Ermöglichung und Bestimmung der Teile durch das Ganze ist dann kein kausales, sondern ein begriffliches Verhältnis.

Empfehlenswerter ist es daher, nicht von der »Ganzheitskausalität«, sondern der ***Ganzheitsdetermination*** zu sprechen. Dieser Ausdruck erscheint 1927 bei dem Botaniker W. Zimmermann in der Besprechung einer Arbeit, in der es um die Determination der differenzierten Merkmale bei Pflanzen angesichts der Totipotenz ihrer Zellen geht.[145] Der Autor dieser Arbeit, H. Miehe, benutzt zwar nicht das Wort, betont aber den Ganzheitscharakter von Organismen, insbesondere in ihrer Entwicklung. Er ist der Auffassung, dass »das Gesamtleben des Individuums […] immer ein Ganzes ist und bleibt«, so dass kein einzelnes Element als Determinationsfaktor isoliert werden könne; es könne höchstens »aus dem Gesamtkomplex der Gestaltungsfaktoren eine Art von Embryonalfaktor« isoliert werden.[146]

Theoretische Bedeutung erlangt das Wort 1948 bei N. Hartmann.[147] Er streicht heraus, dass diese Determinationsform nichts mit Wirkung oder Rückwirkung zu tun hat, dass sie überhaupt nicht eine Bestimmung des Kausalnexus oder eines zeitlichen Verhältnisses darstellt. Sie bringe vielmehr allein die begriffliche Abhängigkeit der Bestimmung eines Gegenstandes vom Bezug dieses Gegenstandes zu einem ihn umfassenden System zum Ausdruck. Für Hartmann ist alles das ein ganzheitsdeterminiertes Gefüge, »was sich durch innere Geschlossenheit aus dem durchgehenden Weltzusammenhange heraushebt«.[148] Dazu zählt er das Planetensystem ebenso wie den Erdkörper, einen Stromkreis, einen balancierten Kreisel und schließlich auch Atome und Moleküle. Es ist ihr innerer Zusammenhalt, der diese Gegenstände für Hartmann zu Gefügen macht. Der Zusammenhalt müsse nicht auf »Substantialität« beruhen, sondern könne auch »Konsistenz«, d.h. Konstanz allein der Form bei wechselnden Stoffen sein.[149] Neben dem Zusammenhalt fordert Hartmann auch noch die Beharrung eines Gegenstandes, wenn er ein Gefüge sein soll. Ein Gefüge sei resistent gegen äußere Einflüsse, es erhalte sich selbst, indem es ein inneres dynamisches Gleichgewicht von einander entgegenwirkenden Kräften beinhalte. Hartmann spricht in diesem Zusammenhang von der *Zentraldetermination*[150] eines Gefüges, das sich selbst von innen heraus begrenzt und diese Grenze erhält. Nicht nur die Gegenseitigkeit der Wirkung, sondern auch die selbsttätige Regulation wird damit zum Bestimmungsstück eines Gefüges.[151]

Ganzheitserklärungen, in denen auf Ganzheitsdeterminationen verwiesen wird, können allgemein als Erklärungen verstanden werden, die nicht von einem lokalisierten Faktor ausgehen, sondern auf räumlich verteilte Faktoren verweisen, z.B. die Konstellation von Teilen in einem Ganzen.

Abwärtsverursachung

Den Ausdruck ›Abwärtsverursachung‹ (oder ›Abwärtskausalität‹ oder ›abwärts gerichtete Verursachung‹; »downward causation«) führt D. Campbell 1974 ein.[152] Ähnlich lautende Formulierungen existieren seit Beginn des 20. Jahrhunderts. So hält etwa C. Lloyd Morgan die Struktur eines Systems für kausal wirksam in Bezug auf seine Bestandteile. W. Sellars definiert 1922 ein System als eine Organisation mit einer Kontrolle der Teile durch das Ganze: »a system is […] an organization in which the whole exerts a control over the parts«.[153] Und P. McLaughlin spricht im Jahr 2001 von einer vom Ganzen zu den Teilen *inwärts gerichteten Verursachung*: (»inward causality«).[154] Viel diskutiert wird das Konzept der Abwärtsverursachung in der Philosophie des Geistes, und zwar im Rahmen solcher Konzeptionen, die eine Kontrolle der niederen (neurophysiologischen) Entitäten durch höhere (mentale) annehmen.

In diesen Vorschlägen wird die Ganzheit als ein kausales Agens entworfen, das »herab« oder »nach innen« auf seine Teile wirkt. Da das Ganze aber

doch aus seinen Teilen und deren Interaktion besteht, bleibt unklar, was das dem Wortlaut nach heißen soll. Es ist also ein logisches Problem mit dem Konzept einer Abwärtsverursachung verbunden: Eine Kausalrelation wird normalerweise allein zwischen verschiedenen Körpern angenommen, in einer Abwärtsverursachung wirkt aber das Ganze auf sich selbst ein, weil doch seine Bestandteile zu ihm zu zählen sind. Ontologisch ist es darüber hinaus problematisch, von der Kontrolle oder Verursachung niederer Hierarchieebenen durch höhere zu sprechen, weil jede Hierarchieebene ontologisch eine Menge von Gegenständen, und nicht die Gegenstände selbst darstellt – die Relation der Kontrolle oder Verursachung ist aber nur für Gegenstände, nicht für Mengen definiert.[155] In der neueren Diskussion der Philosophie des Geistes stößt die These der Abwärtsverursachung außerdem auf Kritik, weil der kausale Einfluss des Geistes auf die Materie die kausale Geschlossenheit des physischen Bereichs in Frage stellen würde.[156]

Inwärtskausalität

Allein unter besonderen Bedingungen erscheint es möglich, kausale Verhältnisse als eine Abwärtsverursachung zu beschreiben. Ein solcher Fall ist nach Auffassung einiger Autoren in der Entwicklung von Organismen gegeben. P. McLaughlin hält 2001 eine Abwärts- oder Inwärtskausalität (s.o.) prinzipiell für möglich, wenn das Ganze seinen Teilen zeitlich vorhergehen könne, wie dies bei Organismen der Fall wäre: »if we assume that the whole is temporally prior to the parts, then causation could theoretically go downward or inward from the whole to the parts«.[157] Das Ganze eines Organismus zu einem Zeitpunkt könnte danach auf einen seiner Teile zu einem späteren Zeitpunkt wirken, z.B. könnte ein Gen durch systemische Wirkungen, die sich aus dem physiologischen Zustand eines Organismus zu einem früheren Zustand ergeben, an- oder abgeschaltet werden. Ebenso könnte auch die Selektion als eine holistische Verursachung verstanden werden, insofern durch Selektion Veränderungen am Ganzen von Organismen (durch ihre differenzielle Reproduktion) im Hinblick auf die Eigenschaften ihrer Teile (genauer die Eigenschaften der Teile ihrer Nachkommen, also im Sinne von Teilen eines Typs) wirksam werden, z.B. kann durch die Selektion von ganzen Organismen die durchschnittliche Länge der Gliedmaßen in einer Population verändert werden.[158]

Gegen solche Annahmen einer Abwärts- oder Inwärtsverursachung vom Ganzen zu den Teilen sprechen allerdings ontologische Bedenken, selbst wenn eine diachrone Streckung der Ganzheit eines Organismus angenommen wird: Nach dem ontologischen Ansatz des Endurantismus kann ein Organismus als ein Kontinuant verstanden werden, der zwar zu einem bestimmten Zeitpunkt seiner Existenz ganz da ist; diese Ganzheit kann also auf Gegenstände, die zu einem späteren Zeitpunkt existieren, einwirken; weil ein Organismus aber eben zu jedem Zeitpunkt ganz da ist, bilden die Teile eines Organismus zu einem späteren Zeitpunkt noch keine Teile des zum früheren Zeitpunkt existierenden Organismus. In der konkurrierenden Sicht des Perdurantismus wird ein Organismus dagegen als vierdimensionale Einheit verstanden, er ist also zu keinem einzelnen Zeitpunkt seiner Existenz ganz da; folglich kann auch nicht seine Existenz zu einem Zeitpunkt, die auf Komponenten zu einem späteren Zeitpunkt wirkt, als ein Verhältnis zwischen Ganzem und Teil verstanden werden. Im Rahmen der beiden verbreiteten ontologischen Grundmodelle zum Verständnis von Organismen (»Endurantismus« und »Perdurantismus«; ↑Organismus) kann eine Ganzheitskausalität also kaum rekonstruiert werden. Nicht auszuschließen sind aber ontologische Modelle, in denen eine Ganzheitskausalität prinzipiell beschreibbar wird. Unstrittig dürfte aber sein, dass zum theoretischen Verständnis des Konzepts der Ganzheit (und Teleologie) in der Biologie die Annahme einer Ganzheitskausalität nicht notwendig ist, weil zur Konstitution eines organisierten Systems als Ganzheit (und »Naturzweck«) die Annahme von kausalen Relationen (und Bedingungsrelationen) zwischen den Teilen auf einer Hierarchieebene ausreichend ist (↑Wechselseitigkeit).

Drei Arten der Abwärtsverursachung

C. Emmeche, S. Køppe und F. Stjernfelt schlagen im Jahr 2000 vor, drei Arten der Abwärtsverursachung zu unterscheiden[159]: Nach dem Modell der *starken* Abwärtsverursachung bewirken Prozesse auf einer höheren Ebene Veränderungen von Entitäten oder Prozessen auf einer tieferen Ebene. Nach dem Modell *mittlerer* Abwärtsverursachung besteht dagegen keine kausale Beeinflussung der Entitäten und Prozesse auf der niederen Ebene durch die der höheren. Es wird stattdessen lediglich die Irreduzibilität der Entitäten auf der höheren Ebene im Hinblick auf ihre Konstitution behauptet: Sie lassen sich nicht allein als Ansammlungen von Entitäten auf der tieferen Ebene beschreiben. Als Grund für die Eigenständigkeit der Entitäten der höheren Ebene sehen die Autoren die Festlegung von Randbedingungen für die Interaktion der Entitäten auf der tieferen Ebene durch die Entitäten der höheren Ebene (»higher level entitites are constraining conditions for the emergent activity

of lower levels«).[160] Im Gegensatz zum Modell der starken Abwärtsverursachung liege in diesem Modell keine effiziente Kausalität von Entitäten der höheren Ebene auf solche der tieferen vor, sondern lediglich eine *formale Kausalität* (»formal causation«).[161] Die dritte Form der Abwärtsverursachung schließlich, die *schwache* Abwärtsverursachung, charakterisieren die Autoren durch die Beschreibung der höheren Ebene als *Muster*, *Struktur*, *Form* oder *Organisation* der Anordnung der Entitäten auf der tieferen Ebene; im Gegensatz zum zweiten Modell wird dabei nicht angenommen, dass die höhere Ebene im Sinne einer Randbedingung für die Aktivitäten der Entitäten auf der tieferen Ebene wirksam ist. Als ein Beispiel für die Beschreibung eines Systems mittels der Annahme einer schwachen Abwärtsverursachung führen die Autoren die Analyse von dynamischen Systemen über *Attraktoren* an, die aus der Interaktion der Systemkomponenten entstehen und die zur Beschreibung des Systems dienen, denen aber trotzdem keine kausale Kraft zugeschrieben wird.

Für wissenschaftlich akzeptabel halten Emmeche, Køppe und Stjernfelt allein die mittlere und schwache Form der Abwärtsverursachung. Beim ersten Modell sehen sie die Gefahr einer Wiederbelebung vitalistischer Gedanken im Sinne des Postulats einer Seele oder Lebenskräften als kausalen Agentien in Organismen; sie halten dieses Modell daher für unvereinbar mit dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft.

In Bezug auf die anderen beiden Typen lässt sich allerdings fragen, ob es sich dabei wirklich um Modelle der Abwärtsverursachung handelt, weil hier keine *effiziente* Kausalität zwischen den Ebenen angenommen wird. Fraglich ist also, inwiefern eine *formale Kausalität* überhaupt als Kausalität zu werten ist.

Formale Kausalität

Von verschiedener Seite wird in den letzten Jahren vorgeschlagen, die Abwärtskausalität als eine *formale Kausalität* im Sinne Aristoteles' zu deuten. Sachlich kann dafür an ältere Ansätze bei J. von Uexküll (1928) und M. Polanyi (1968) angeknüpft werden, die über den »Bauplan« von Organismen bzw. die vom Organismus selbst erzeugten »Randbedingungen« für die Wirksamkeit physikalischer Gesetze die Ganzheit eines Organismus als eigenständige Seins- und Erklärungsebene etablieren wollen (↑Organismus).[162] Organismen erscheinen in dieser Perspektive als »irreduzible Strukturen« (Polanyi), insofern erst durch die mit ihnen gegebenen Körper die besondere Eigenart und Regelhaftigkeit ihrer Daseinsweise verständlich wird.

C.N. El-Hani und C. Emmeche identifizieren im Jahr 2000 die formale Kausalität mit den Randbedingungen oder einschränkenden Bedingungen (»constraining conditions«), die von dem Ganzen auf seine Teile gesetzt würden.[163] Das Verhältnis zwischen dem Ganzen und seinen Teilen oder der Makro- und Mikroebene wird auf diese Weise als eine symmetrische Beziehung gedacht: die *Mikrodetermination*, d.h. die Determination des Ganzen durch die Zustände seiner Teile, wird ergänzt durch eine *Makrodetermination*, »a whole's organizing causal influence over its components«[164]. Die Autoren wenden dieses Modell nicht nur auf die Deutung der Autonomie biologischer Systeme an, sondern auch auf die Erklärung mentaler Ereignisse. In diesem Punkt berührt ihre Auffassung sich mit der intensiven Diskussion, die sich um den Begriff der *Supervenienz* zur Erklärung der Emergenz des Mentalen aus dem Physischen entwickelt hat.

Allerdings ist für das Verhältnis der Supervenienz zweier Beschreibungsebenen gerade kennzeichnend, dass es sich dabei nicht um ein *kausales*, sondern um ein *logisches* Verhältnis handelt: Die Zustände der Gegenstände auf der supervenienten Ebene (z.B. das Mentale) werden determiniert durch die Zustände auf der basalen, subvenienten Ebene (z.B. das Physische oder Neurophysiologische). Determination bedeutet hier allein, dass die Zustände der Gegenstände auf der basalen Ebene hinreichend für die Zustände der Gegenstände der höheren Ebene sind; es wird nicht eine Verursachung behauptet. Das System ist in seiner Ganzheit nichts anderes als seine Teile in ihrer bestimmten Anordnung und Wechselwirkung. Denn so wenig wie die Teile auf das Ganze des Systems einwirken, weil sie eben das System ausmachen, so wenig kann das Ganze auf seine Teile einwirken, weil es in nichts als seinen Teilen verkörpert ist. Zwischen dem Ganzen und seinen Teilen besteht also keine kausale, sondern eine begriffliche Abhängigkeit: Ein Organismus wirkt nicht kausal auf sein Herz ein, aber die Bestimmung des Herzens ist allein unter Bezug auf das Ganze des Organismus möglich. Der Begriff der Abwärtskausalität erscheint daher unangemessen, um das Verhältnis von Ganzem und Teil zu beschreiben.

Ebenso wie Emmeche und seine Koautoren schlagen auch A. Moreno und J. Umerez im Jahr 2000 vor, das Verhältnis zwischen der Ebene des ganzen Organismus und der seiner Teile als eine formale Kausalität zu deuten. Formal sei diese Kausalität, insofern eine Strukturierung in der Anordnung von Stoffen gemäß einer bestimmten Form ausgehend von dem Ganzen des Systems erfolge. Beschrieben werden

könne diese Form auch durch die jeweiligen Randbedingungen, die sowohl durch das System erzeugt und stabilisiert werden als auch seiner Identität zugrunde liegen (»Biological organisms generate and result from a certain kind of boundary conditions which selectively constrain those dynamical processes which constitute their identity«).[165]

Organisation als Kausalfaktor

Der ontologischen Schwierigkeiten ungeachtet halten einige Biophilosophen bis in die Gegenwart an der kausalen Bestimmung des Verhältnisses des Ganzen eines Organismus zu seinen Teilen fest. M. Mossio und A. Moreno sehen 2010 die ↑Organisation von Organismen allgemein als eine eigenständige Ebene der Kausalität, die jenseits der physikalischen Kausalfaktoren steht (»a distinct level of causation, operating in addition to physical laws«).[166] Erzeugt werde dieses emergente Kausalitätsregime (»regime of causation«) durch die Schließung von Wirkungsketten in der Organisation eines Organismus (»organisational closure«).[167] Diese Schließung würde als Bedingungsfaktor (»constraint«) für alle Prozesse innerhalb des Organismus wirksam sein und somit dessen »Selbst« und ↑Selbsterhaltung überhaupt konstituieren (»Biological systems must realize self-maintenance through organisational closure«).[168]

Emergenz

Ein weiterer Ausdruck, der zur Erläuterung des Ganzheitsbegriffs eingesetzt wird, ist ›Emergenz‹. Das Wort geht zurück auf das lateinische Verb ›emergere‹ »auftauchen (aus dem Wasser); sichtbar werden«. Als Fachterminus führt G.H. Lewes das Adjektiv ***emergent*** 1875 in die Philosophie des Geistes ein, um damit einen Effekt zu bezeichnen, der aus der Kombination verschiedener Ursachen entsteht, ohne eine einfache resultierende Summe von diesen zu sein.[169] Der Begriff wird also geprägt, um die Stellung des Geistes (»mind«) in der Welt in Form eines Entwicklungsmodells zu erklären: In Theorien der Emergenz wird der Geist einerseits an das Materielle gebunden, andererseits von ihm unterschieden und von anderen Prinzipien bestimmt. Abgeleitet davon wird der Begriff der Emergenz auf das Verhältnis des Lebendigen zum Materiellen übertragen: Auch das Lebendige ist aus dem Materiellen entstanden, aber von ihm unterschieden und durch neue Gesetze charakterisiert.[170]

Ansätze einer Theorie der Emergenz finden sich in der Antike. In Aristoteles' These, dass ein Ganzes dem Wesen nach seinen Teilen vorausgehe[171], ist der Emergentismus noch versteckt enthalten. Ausdrücklich stellt der römische Arzt Galen fest, dass ein aus Teilen zusammengesetzter Gegenstand über neue, seinen Teilen nicht zukommende Eigenschaften verfügen könne.[172] Diese Auffassung taucht verstreut bei verschiedenen Autoren immer wieder auf. Die im engeren Sinne emergentistischen Theorien werden aber erst seit Mitte des 19. Jahrhunderts formuliert.

Als Ergebnis einer besonderen Art der kausalen Verknüpfung behandelt J.S. Mill 1843 die Emergenz (ohne diesen Ausdruck dafür zu verwenden).[173] Mill unterscheidet zwei Formen der Verknüpfung von Ursachen, von denen er die eine mit der Mechanik, die andere mit der Chemie und Biologie assoziiert. Im Fall der mechanischen Verknüpfung von Ursachen (»homopathische Komposition«) liegt eine Additivität der Einzelursachen vor, die es beispielsweise erlaubt, aus der Kenntnis der einzelnen Kraftvektoren, die auf einen Körper einwirken, den Gesamtvektor in Kräfteparallelogrammen zu errechnen. Nicht so bei dem anderen Typ der Komposition von Ursachen, den Mill den »heteropathischen« nennt. Hier erlaubt eine Kenntnis der Einzelursachen gerade nicht die Extrapolation auf ihr Zusammenwirken. Das klassische, von Mill angeführte Beispiel für diese fehlende Ableitbarkeit von Eigenschaften der komplexen Ursache aus den Einzelursachen ist die Bildung von Wasser aus seinen chemischen Bestandteilen Wasserstoff und Sauerstoff. Mills Analyse der Komplexion von Ursachen geht hier über in eine systemtheoretische Analyse der Entstehung des Neuen durch die Zusammenfügung von Teilen zu einem Ganzen. In diesem systemtheoretischen Ansatz lassen sich gegenüberstellen: Systeme, deren Eigenschaften aus den Eigenschaften ihrer Teile ableitbar sind, und Systeme, bei denen das nicht der Fall ist, in denen also nicht die Teile als solche, sondern die Art ihrer Zusammenstellung und Interaktion für die Eigenschaften des Systems als Ganzes ausschlaggebend sind. In letzteren, den chemischen Systemen, ist es die Anordnung der Teile (»collocation of objects«), die eine Kraft hervorbringt (»force-giving property«), welche für die neue Eigenschaft des Systems verantwortlich ist.[174] Es ist damit also keine neue Grundkraft, keine Lebenskraft, die Mill postuliert, sondern allein die Berücksichtigung der Anordnung der Teile als systematisch wirkender kausaler Faktor.

G.H. Lewes versucht 1875 in einer ähnlichen Richtung wie Mill mit der Unterscheidung von Resultanten und Emergenzen (»resultants« und »emergents«) die Eigenart von chemischen Komplexen und von Lebewesen herauszuarbeiten.[175] Resultanten ergeben sich als Summe oder Differenzen von kooperie-

renden Kräften; Emergenzen bestehen dagegen aus einem Komplex inkommensurabler Kräfte und verfügen über Eigenschaften, die aus ihren Teilen nicht deduziert werden können.

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts entwickelt C. Lloyd Morgan die Emergenzphilosphie zu einem philosophischen System ganz eigener Art unter Einbeziehung der Evolutionstheorie: Als treibende Kraft der Evolution wirke ein Streben zum Göttlichen (»nisus towards deity«), das über die drei emergenten Stufen *Materie*, *Leben* und *Geist* führe.[176]

C.D. Broad schlägt 1925 den Emergenzbegriff zur Lösung des Mechanismus-Vitalismus-Streits vor: Die Ganzheit des biologischen Organismus sei zwar durch die Eigenschaften und Anordnungen seiner Teile bestimmt – ein eigener, nicht-materieller Faktor müsse daher nicht angenommen werden –, trotzdem könnten das Verhalten und die Eigenschaften der biologischen Ganzheit nicht aus der Kenntnis der isolierten Teile abgeleitet (deduziert) werden.[177] Die emergenten, neuen Eigenschaften des Ganzen, die die Teile nicht alleine und auch nicht in anderen, weniger komplexen Ganzheiten besitzen, sind nach Broad das Ergebnis der räumlichen und raumzeitlichen Komposition der Teile. Durch ihre Komposition besitze die Ganzheit Eigenschaften, die ihre Teile gesetzmäßig beeinflussen würden; die Teile verfügten dagegen nicht über diese als gesetzmäßiger Einfluss wirkenden Eigenschaften. Die spezifischen chemischen Bindungen zwischen Atomen seien beispielsweise nicht durch die Eigenschaften der isolierten Atome abzuleiten, sondern bildeten ein ganzheitliches empirisches Faktum, das nicht erklärt werden könne, sondern selbst als Erklärungsprinzip fungiere. Als Erklärungsprinzip fungiere die Beschreibung insofern, als sie ein einzigartiges und grundlegendes (fundierendes) (»unique and ultimate«[178]) Gesetz darstelle. Dieses Gesetz sei nicht ableitbar, es stelle keinen besonderen Fall eines fundamentaleren Gesetzes dar, und es ergebe sich auch nicht aus der Kombination mehrerer fundamentaler Gesetze, sondern sei nur für die Gegenstände auf der betreffenden Ebene formuliert und könne daher auch nur durch eine Untersuchung dieser Gegenstände ermittelt werden. Die Natur einer chemischen Verbindung könne eben nur durch das Studium der Verbindung selbst festgestellt werden.

In einer Rekonstruktion dieser Argumentation sieht B. McLaughlin den Emergentismus Broads nicht theoretisch, sondern empirisch durch den Fortschritt der Physik im 20. Jahrhundert widerlegt. Die Quantenmechanik, die Broad in seinen Überlegungen noch nicht berücksichtigte, habe nämlich eine physikalische Erklärung für die Gesetze der chemischen Bindung geliefert. Was a priori nicht gewiss gewesen sei, habe sich empirisch erwiesen, nämlich dass alle Beschleunigungskräfte subatomaren Ursprungs seien. Fraglich sei allerdings, ob die Quantenmechanik noch eine strikt mechanische Theorie ist, denn sie enthält »holistische Prinzipien« wie Paulis Ausschließungsprinzip.[179]

Komplexer als im Fall der Chemie liegen die Verhältnisse bei biologischen Ganzheiten. Emergente Eigenschaften von Organismen sind für Broad z.B. die Atmung, die Verdauung und die Fortpflanzung, die jeweils für die Ebene des ganzen Organismus beschrieben werden können, auf der Ebene seiner Teile aber nicht existieren.

Im Anschluss an Broad bedient sich eine reiche Tradition des Begriffs der Emergenz, um die Auszeichnung der Biologie als eine autonome Wissenschaft zu begründen. Der Emergenzbegriff erscheint dabei in vielen ontologischen und methodologischen Varianten. Seit den Arbeiten des logischen Empirismus zum Thema[180] wird die Emergenz meist als ein Verhältnis zwischen Theorien verstanden: Die Behauptung einer Emergenz impliziert die Unmöglichkeit der Reduktion der auf der Ganzheitsebene formulierten Theorie auf die Theorie der Komponentenebene. Emergenz bedeutet also auch (und manchmal nichts anderes als) Nicht-Reduzierbarkeit, fehlende Ableitbarkeit von Eigenschaften eines Gegenstandes aus seinen Elementen. Nach diesem Verständnis bildet die Emergenz nicht ein ontologisches Verhältnis, sondern ein Verhältnis von Theorien zueinander.

Besonders verbreitet sind die Emergenztheorien wegen ihres dezidiert naturalistischen Ansatzes. Der Naturalismus drückt sich in erster Linie darin aus, dass die neuen Eigenschaften eines Systems aus der Interaktion seiner Bestandteile erklärt werden: Die Systemeigenschaften hängen von der Mikrostruktur des Systems, d.h. seinen Bestandteilen und deren Anordnung, ab (synchrone Determiniertheit).[181] Zwei Systeme mit gleicher Mikrostruktur weisen im Rahmen eines emergenztheoretischen Ansatzes deshalb auch die gleichen Systemeigenschaften auf (diachrone Determiniertheit). Die Determiniertheit ändert aber nichts an der These der Nicht-Deduzierbarkeit und Irreduzibilität der Systemeigenschaften, die die (starken) Emergenztheorien vertreten. Nach Broad besagt diese These, dass die Systemeigenschaften nicht aus den Eigenschaften der Bestandteile in Isolation oder in anderen Systemen abgeleitet werden können.[182]

Emergente Eigenschaften können daher allgemein darüber definiert werden, dass sie im Makrozustand,

nicht aber im Mikrozustand eines Systems vorhanden sind, dass sie sich also aus der nicht-lokalen Struktur des Gesamtsystems, z.B. der Interaktion seiner Komponenten, ergeben.[183]

M. Bedau liefert 2007 eine Deutung der Emergenz mittels des Konzepts der *explanatorischen Inkompressibilität* (»explanatory incompressability«): Emergente Phänomene sind dadurch gekennzeichnet, dass selbst bei vollständiger Kenntnis der Prozesse auf der Mikroebene eine Ableitung der Eigenschaften der Makroebene nur möglich ist, indem das kausale Netzwerk der Mikroebene schrittweise durchlaufen wird. Aus allgemeinen Regeln oder Gesetzen können die Eigenschaften dagegen nicht abgeleitet werden. In der mathematischen Beschreibung von emergenten Phänomenen gibt es also nur iterative, nicht aber analytische Lösungen. Dies gilt bereits für einfache Systeme wie zelluläre Automaten, in denen die Musterbildung sich zwar aus einfachen Regeln und dem jeweils vorhergehenden Muster ergibt, bei denen der Endzustand aber nicht aus dem Anfangszustand ermittelt werden kann, ohne die Schritte zu durchlaufen.[184]

A. Stephan schlägt 1999 vor, emergentistische Theorien über neun Merkmale zu bestimmen. Diese lauten: »eine naturalistische Grundhaltung, die Akzeptanz genuin neuartiger Strukturen und systemischer Eigenschaften, die Annahme einer Hierarchie von ›Existenzstufen‹, die Annahme der synchronalen Determiniertheit systemischer Eigenschaften und der diachronalen Determiniertheit von Strukturbildungen, eine These der Nicht-Vorhersagbarkeit von Strukturen und/oder Eigenschaften, die These der Irreduzibilität systemischer Eigenschaften sowie die Annahme einer ›nach unten gerichteten Kausalität‹«.[185]

Emergenz und Systemeigenschaften

Für die Biologie bedeutsam sind die Emergenztheorien, insofern sie versuchen, ein Modell für die Erklärung der Eigenschaften von komplexen Systemen aus der Interaktion ihrer Elemente zu liefern. Die »neuen« Eigenschaften des Systems werden als Phänomene der Anordnung und Organisation der Teile interpretiert, so wie es R.W. Sellars 1943 formuliert: »The fact of emergence must be explained in terms of the synthetic rise of higher-order substances or functionally unified continuants. We must take relations and organization seriously as characteristics of nature«[186]. Dass ein zusammengesetztes System über *neue Eigenschaften* verfügen kann, die seinen Teilen nicht zukommen, wird seit dem 19. Jahrhundert wiederholt gesehen und an Beispielen aus dem Bereich des Unbelebten illustriert (z.B. den Eigenschaften von Wasser, die seine Bestandteile, Wasserstoff und Sauerstoff, nicht haben).[187]

Für die Eigenschaften einer Ganzheit oder eines Systems, die sich aus der Wechselwirkung seiner Elemente ergeben (z.B. Geschlossenheit, Symmetrie oder inneres Gleichgewicht), schlägt M. Wertheimer 1922 die Bezeichnung ***Ganzeigenschaften*** vor.[188] Broad gebraucht 1933 den Ausdruck ***Kollektiveigenschaften*** (»collective properties«).[189] Heute ist – im Anschluss an die Systemtheorie L. von Bertalanffys (1932) – der Terminus ***Systemeigenschaften*** (»systemic properties«) verbreitet.[190] In der Physikalischen Chemie wird dieser letzte Ausdruck bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts gebraucht, und zwar für die Eigenschaften von Gemengen aus Stoffen mit unterschiedlichem Aggregatzustand (Herz 1907).[191] Danach tritt das Wort in verschiedenen biologischen Zusammenhängen auf: J. Schwertschlager bezieht es 1910 auf durch Mutation entstandene Eigenschaften von Rosen, die mit anderen Eigenschaften in einer »harmonischen Verbindung« stehen. Es scheint ihm, »wie wenn die Rosen – und vielleicht alle Pflanzen – sofort nach dem Eintritt einer Mutation die grösste Befähigung hätten, die neu erworbene Systemeigenschaft an die äusseren Verhältnisse anzupassen und die Anpassung festzuhalten«.[192] Bei J. Tandler und S. Grosz erscheint der Ausdruck 1913 im entwicklungsbiologisch-evolutionstheoretischen Kontext: »Mit der fortschreitenden Komplikation des Fortpflanzungsaktes werden benachbarte Anteile des Körpers, welche Systemeigenschaften darstellen, unter partiellem oder totalem Funktionswechsel in den Dienst der Geschlechtsfunktion treten und damit zu Geschlechtsmerkmalen werden«.[193]

In seinem grundlegenden Werk zur Gestalttheorie aus dem Jahr 1920 setzt W. Köhler den Begriff ein, um die emergenten Eigenschaften von ganzheitlichen Systemen zu bezeichnen. Bereits im Bereich chemischer und elektrischer Phänomene beschreibt Köhler als »Systemeigenschaft« eine Eigenschaft eines Systemganzen, die dessen Teilen nicht zukommt. In einer chemischen Lösung mit verschiedenen Ionen, die »ein Ganzes mit einer charakteristischen elektrischen Systemeigenschaft« bilde[194], entstehe beispielsweise »eine neue Systemeigenschaft des Ganzen unter gesetzmäßiger Verschiebung der Eigenschaften der Teile«[195]. Im Englischen erscheint der Ausdruck anfangs v.a. im soziologischen Kontext (»system property«).[196] Allgemein kann eine Systemeigenschaft bestimmt werden als eine Eigenschaft, die ein System, aber keines seiner Teile hat. Die basalen Lebensfunktionen, wie z.B. Ernährung, Stoffwechsel und Fort-

pflanzung, kommen einem ganzen Organismus, nicht aber seinen Teilen zu. Von Bertalanffy schreibt daher 1932 knapp: »Lebenseigenschaften sind Systemeigenschaften«.[197]

Kritik des Emergentismus

Über den Begriff der Emergenz wird der Unterschied zwischen dem Anorganischen und dem Organischen parallel zu einer Reihe von anderen fundamentalen Unterschieden der realen Welt analysiert. Es wird also nicht die Spezifik des Organischen herausgearbeitet, sondern vielmehr seine Gemeinsamkeit mit anderen Phänomenen, die aus der Interaktion von Elementen hervorgehen. Emergent sind nicht nur Lebewesen gegenüber der bloßen Materie, sondern auch chemische Moleküle gegenüber Atomen, die sekundären gegenüber den primären Qualitäten oder der Geist gegenüber dem Leben. Wie viele und welche Ebenen der Realität zu beobachten oder ihr zuzuschreiben sind, ist Gegenstand zahlreicher Debatten, die zu vielen Spielarten eines emergenten Evolutionismus geführt haben.[198] Einig sind sich die Emergenztheoretiker darin, den Emergenzbegriff nicht für eine Methodik zu reservieren, sondern über ihn gerade die Methodenvielfalt auszuzeichnen. Dementsprechend ist der Emergenzbegriff ungeeignet, genauen Aufschluss darüber zu erhalten, worin die besondere Eigenart *lebender* Systeme besteht. Die um den Emergenzbegriff geführte Debatte betrifft daher in ihrem Kern nicht die methodische Grundlage der Biologie, sondern die Entstehung des Neuen in allen Bereichen der Natur. Weil das Auftreten des Neuen sehr unterschiedliche Ursachen und Verläufe haben kann, ist der Emergenzbegriff entsprechend vielfältig.

Die Allgemeinheit und fehlende Spezifik des Emergenzbegriffs ist wiederholter Anlass für Kritik an dem Konzept. C.A. Baylis ist bereits 1929 der Meinung, dass er ein philosophisch funktionsloser Begriff ist, weil die durch ihn bezeichneten Fälle in der Natur ubiquitär auftreten: Jeder Prozess in der Natur sei durch den Wechsel von Eigenschaften charakterisiert. Emergenz werde also zu einem trivialen Begriff, einem Synonym für Wandel.[199] Für die verschiedenen Typen der Emergenz entwickelt Baylis eine einfache Systematik: Neben die klassischen Emergenzen, die das Auftreten eines Neuen durch den Zusammenschluss von Teilen zu einem Ganzen bezeichnen (*integrative Emergenzen*), stellt er *desintegrative Emergenzen*, bei denen das Neue durch die Trennung einer Einheit entsteht, und *integrative* bzw. *desintegrative Submergenzen*, die den Verlust einer Eigenschaft durch die Verbindung bzw. Trennung von Teilen bezeichnen.

Schwacher Emergentismus (SE)
1. Physischer Monismus: Alle Systeme bestehen aus physischen Entitäten.
2. Systemische Eigenschaften: Es gibt Eigenschaften, die nur ein System als Ganzes, nicht aber seine Teile haben.
3. Synchrone Determiniertheit: Alle Eigenschaften eines Systems hängen von dessen Mikrostruktur ab.

Schwacher diachroner Emergentismus
SE + Neuartigkeit: In der Geschichte des Universums kommt es zur Entstehung von Systemen mit neuen systemischen Eigenschaften.

Diachroner Struktur-Emergentismus
SE + Neuartigkeit + Struktur-Unvorhersagbarkeit: Die Entstehung neuer Systeme kann in Form eines deterministischen Chaos erfolgen, so dass prinzipiell nicht vorhersagbare Strukturen gebildet werden.

Synchroner Emergentismus
SE + Irreduzibilität: Das Verhalten des Systems kann nicht aus dem seiner Komponenten erschlossen werden, das diese in Isolation oder in einfacheren Systemen zeigen.

Tab. 97. Vier Typen von Emergenztheorien (in Anlehnung an: Stephan, A. (2005). Emergente Eigenschaften. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 88-105: 103).

Eine besonders von Seiten des Logischen Positivismus geäußerte Kritik an emergentistischen Theorien bezieht sich darauf, dass die Feststellung einer Emergenz keinen absoluten metaphysischen, sondern nur einen theorierelativen epistemischen Sachverhalt betreffen kann.[200] Genau genommen bezeichne die Emergenz nicht ein Verhältnis zwischen Eigenschaften, sondern zwischen Theorien. Denn die Relation der Nichtableitbarkeit, die für die Emergenztheorie zentral ist, sei ein Verhältnis, das nicht zwischen Eigenschaften, sondern nur zwischen Theorien bestehen könne.[201] Keine Eigenschaft sei also per se unvorhersehbar und nichtableitbar, sondern stets nur relativ zu einer Theorie. Offen bleibt aber die Möglichkeit, dass es Eigenschaften eines Systems gibt, die aus keiner Theorie über die Bestandteile dieses Systems ableitbar und in diesem Sinne absolut emergent sind.[202]

Nach der Analyse E. Nagels sind im Emergenzbegriff die beiden Aspekte der Neuheit und Nicht-Ableitbarkeit genau zu unterscheiden.[203] Neuheit versteht Nagel als historische Aussage; Nicht-Ableitbarkeit oder Unvorhersehbarkeit als ein logisches Verhältnis. Beides kann unabhängig voneinander vorliegen. Insbesondere sagt die Feststellung der

1. »something with a spatial extension«
2. »some temporal period, whose parts are temporal intervals«
3. »any class, set, or aggregate of elements«
4. »a property of an object or process [... e.g.] a force in physics«
5. »a pattern of relations between certain specified kinds of objects or events, the pattern being capable of embodiment on various occasions and with various modifications«
6. »a process, one of its parts being another process that is some discrimated phase of the more inclusive one. Thus, the process of swallowing is part of the process of eating«
7. »any concrete object«
8. »any system whose spatial parts stand to each other in various relations of dynamical dependence«

Tab. 98. Acht Bedeutungen des Ausdrucks ›Ganzheit‹ (aus Nagel, E. (1952). Wholes, sums, and organic unities (in: Lerner, D. (ed.) (1963). Parts and Wholes, 135-155: 136-138).

Neuheit einer Eigenschaft nichts über ihre mögliche Ableitbarkeit aus.

Neben dem Begriff der Emergenz ist in biologischen Theorien auch der auf K. Lorenz zurückgehende Terminus ***Fulguration*** verbreitet.[204] Lorenz zieht diesen scholastischen Begriff (abgeleitet von lat. ›fulgor‹ »Blitz«) vor, weil er nicht wie ›Emergenz‹ (oder auch ›Evolution‹) die falsche Vorstellung des Auftauchens von etwas Präformiertem nahe legt, sondern sprachlich genauer die Entstehung von etwas, das vorher noch überhaupt nicht da war, bezeichnen kann. Eine Fulguration stellt das wirklich Neue, nirgendwo anders Vorgeformte und von dort Geschöpfte dar. Lorenz erläutert das Wesen einer Fulguration mit dem Beispiel des elektrischen Schwingkreises.

Selbstbegrenzung

Der Ausdruck ›Selbstbegrenzung‹ erscheint in allgemeiner Bedeutung Ende des 18. Jahrhunderts, zuerst wohl 1794 bei J.G. Fichte im Rahmen seiner Ich-Philosophie[205]. Wenig später wird der Begriff als allgemeines Naturprinzip verstanden: J.K. Wezel führt 1804 die Entstehung der »ursprünglichen Naturprodukte oder chemischen Elemente« auf den Prozess der »Selbstbegränzung« zurück.[206] Zu Beginn des 19. Jahrhunderts wird der Begriff aber auch in spezifisch biologischer Bedeutung verwendet und dient dazu, eine allgemeine Eigenschaft von Lebewesen zu bezeichnen. So fragt C.J. Windischmann 1805: »Diese Pflanze, jenes Thier – bedürfen sie wohl außer ihrem eignen Daseyn noch etwas zu ihrer Vollendung? schließen sie nicht vielmehr alles von sich aus, was sich ihnen noch auf keine Weise angeeignet hat, und bestehen in kräftiger Selbstbegrenzung?«.[207] Auch F.J. Schelver versteht den Begriff 1817 als ein universales Prinzip des Lebens, das aber, in einem romantisch-dialektischen Gedanken, zugleich das Mittel seiner Überwindung ist: »Dies ist das größte Wunder der Entwicklung [der Pflanzen und Tiere], daß die freie Thätigkeit plötzlich und unerwartet aus dem entgegengesetzten Zustande hervorgeht; daß der fortschreitende Druck und Zwang, oder die freie Selbstbegrenzung, plötzlich eben durch die Fessel die Fessel zerbricht […]: so sehen wir an allen Geschöpfen, daß das Maß ihrer steigenden Freiheit aus dem entgegengesetzten Zustande strengerer Leiblichkeit und Ueberwältigung aufgeht«.[208] Zur allgemeinen Charakterisierung der Existenzweise von Organismen, besonders in ihrer Entwicklung, erscheint der Ausdruck seit 1821 auch bei K.F. Burdach. 1828 heißt es bei ihm: »Das Fortschreiten von Abhängigkeit und Theilwesen zu Selbstbegränzung und Selbstbestimmung, von Gemeinartigkeit zu Besonderheit des Daseyns, von Formlosigkeit zu Gestaltung, von Vergänglichem zu Beharrlichem, ist der Kern des Fruchtlebens«.[209] Der entsprechende englische Ausdruck ›self-limitation‹ erscheint in engerer physiologischer Bedeutung 1799 in einem Aufsatz A. von Humboldts (»On […] self-limitation, the relaxed or contracted state of the muscular fibre depends«).[210] In allgemeinerer Bedeutung wird dieser Ausdruck in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts für die so genannte Lehre von der Selbstbegrenzung von Krankheiten gebraucht (H. 1837: »the doctrine of the self-limitation of disease«[211]).

Der Sache nach wird bereits in der Antike die Fähigkeit zur Selbstbegrenzung als ein Spezifikum des Organischen gesehen. So beurteilt Aristoteles die Begrenzung des Wachstums als ein typisches Merkmal der Lebewesen, im Unterschied zur Ausbreitung des Feuers, das ins Unendliche geht.[212] Gemeint ist damit eine Selbstbegrenzung der Größe, weniger eine Selbstabgrenzung von der Umwelt.

Eine einflussreiche auf die Grenze bezogene Terminologie zur Beschreibung der morphologischen Gestalt von Lebewesen entwickelt H. Driesch in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts. Er unterscheidet die beiden Typen von *Offenheit* und *Geschlossenheit* der Form und ordnet sie verschiedenen taxonomischen Gruppen zu, indem er festhält, »Tiere seien ›geschlossene‹, Pflanzen seien ›offene‹ Formen; Tiere erreichen einen Punkt, auf dem sie fertig sind, Pflanzen sind, wenigstens in sehr vielen Fällen, nie fertig«.[213]

Plessner: Definitionsmerkmal für Lebewesen

Zu einem zentralen Begriff in der Philosophie des Organischen wird ›Selbstabgrenzung‹ bei H. Plessner: Ein Organismus ist für Plessner wesentlich durch seine Grenze gegenüber der Umwelt definiert. Plessners Annäherung an das Phänomen ›Leben‹ erfolgt grundsätzlich aus der Sicht der Grenze, die den Organismus – paradoxerweise – gleichzeitig von seiner Umwelt trennt und mit ihr verbindet. Im Gegensatz zu anorganischen Körpern, die durch einen Rand von ihrer Umgebung abgesetzt sind, verfügen Organismen nach Plessner über eine Grenze, die sie selbst erzeugen. Die Dynamik und besondere Eigenart dieser Grenze führt dazu, dass der Organismus nicht nur in seinen Grenzen von seiner Umwelt abgehoben ist, sondern gleichzeitig auf sie reagiert. Die Grenze des Organismus schließt ihn also nicht nur gegen seine Umwelt ab, sondern öffnet ihn auch für diese. Die Grenze des Organismus generiert eine spezifische Korrespondenz von Umweltereignissen mit Organismusereignissen, ist also durch eine spezifische Durchlässigkeit ausgezeichnet. Das Paradoxe besteht darin, dass die Grenze des Organismus gerade durch ihre spezifische Durchlässigkeit – und nicht durch eine radikale Abschließung – für den Bestand der Organisation des Organismus von Bedeutung ist. Plessner bestimmt diese Art der Selbstbegrenzung als den *positionalen Charakter* der Lebewesen: »Das System ist außerhalb wie innerhalb seiner. Der unbelebte Körper ist, soweit er reicht. Der organische Körper aber ist immer über sich, d.h. seine Grenzen hinaus, gerade dadurch, daß er sich eine Grenze zueigen macht, in ein Feld seiner entwicklunsgemäßen Verwirklichung hinein: so kommt er gerade auf sich zurück und setzt oder bestimmt sich in seinem eigenen Sein. Daher kann ein System von positionalem Charakter nur sein, indem es wird, der Prozeß ist die Weise seines Seins.«[214] Die Grenze ist damit eine Form der Öffnung des Organismus zu seiner Umwelt. Durch seine Grenze wird der Organismus zeitlich und räumlich im Verhältnis zu einem jenseits von ihm Stehenden »gesetzt«; Plessner spricht von der »Positionalität«[215]. Mit der Positionalität ist bei Plessner die Vorstellung der Reflexivität verbunden; der Organismus wird nicht nur zu seiner Umgebung in Beziehung gesetzt, sondern auch zu sich selbst: Er gewinnt eine »Selbstbeziehung«, ein »Für sich Sein«.[216] Damit bleibe er nicht mehr bloßes »Ding«, sondern werde zu einem »Wesen«; er nehme nicht nur einen Raum ein, sondern behaupte ihn auch. Die Grenze des Organismus bildet für Plessner damit ein »wirkliches Konstituens«: »Das organische System ist nicht nur einfach begrenzt, sondern es begrenzt sich ständig selbst, sofern es über sich hinaus ist zu seinem Verwirklichungsfeld und damit zu den Phasen seines Seins, die es noch nicht ist, sondern wird, darin aber immer schon auf seine Grenzen zurückkommt und in diesen Grenzen jeweils sich selbst einsetzt, d.h. einräumt.«[217] Im Gegensatz zu anorganischen Naturkörpern, deren Grenze aus einer Wechselwirkung des Körpers mit seiner Umgebung – dem »Medium«, wie Plessner sagt – hervorgehe, werde die Grenze von Organismen selbst hervorgebracht; sie gehöre in diesem Fall also dem System selbst an. Nicht durch die Kräfte der Umwelt sei die Ganzheit des Organismus geformt, sondern »sein Anfangen und Aufhören ist unabhängig von außer ihm Seiendem«.[218] Der Organismus vollziehe seine Abgrenzung selbst. Seine Form und Grenze sei das Ergebnis einer »eigentümlichen Autokratie«.[219]

Zu hinterfragen ist bei diesen Versuchen, den Lebensbegriff über die Abgrenzung des Lebendigen gegen sein Außen zu bestimmen, in erster Linie der Grenzbegriff. Trotz Plessners Bemühungen zur Etablierung eines dynamischen Verständnisses von ›Grenze‹ ist dieser doch primär kein Begriff, der das kausale Verhältnis von Gegenständen zueinander näher bestimmen könnte, sondern er orientiert sich primär an den statischen Beziehungen zwischen Gegenständen. Meist wird die Grenze von Plessner und seinen Nachfolgern rein topologisch verstanden: Sie markiert eine Heterogenität im Raum, d.h. diesseits und jenseits von ihr liegen unterschiedliche physische Verhältnisse vor. Über den Grenzbegriff wird ein Lebewesen also wesentlich von seiner *Gestalt* her entworfen, erst in zweiter Linie von seiner inneren Dynamik oder *Organisation*. Die Selbstbegrenzung ist aber doch nicht der letzte Grund für die Besonderheit des Organismus als Naturgegenstand, sondern nur eine Folge der inneren Prozesse seiner spezifischen Form der funktionalen ↑Organisation. Als Ergebnis der funktionalen Einheit der Organisation betrachtet ist die Grenze auch nicht primär als eine *räumliche* Größe zu nehmen, wie sie Plessner (meist) versteht. In funktionaler Hinsicht kann sehr wohl das, was innerhalb der morphologischen Grenzen eines Organismus sich befindet, Teil seiner Umwelt und nicht seiner Organisation sein (z.B. Parasiten); und umgekehrt können Gegenstände außerhalb der morphologischen Einheit eines Organismus in funktionaler Hinsicht essenzielle Organe sein (z.B. das Netz der Spinnen). Fraglich ist auch, ob die von Plessner betonte Eigenaktivität in der Abgrenzung der Lebewesen, ihre Selbstabgrenzung, ausreichend ist, den Grenzbegriff in diesem Sinne zu einem spezifisch biologischen zu machen. Denn auch die an

einer Scheibe hinunterfließenden Regentropfen grenzen sich durch ihre inneren Eigenschaften von ihrer Unterlage ab. Nicht alle anorganischen Gestalten sind also durch eine von außen auferlegte Begrenzung ausgezeichnet.

Andere Autoren

Auch M. Scheler definiert ein Lebewesen auf der Grundlage seiner Selbstbegrenzung: Die Einheit der anorganischen Körper gelte immer nur relativ in Bezug auf ihre Wirkung auf andere Körper und könne daher nicht durch ein über verschiedene Referenzkörper gleichbleibendes Innen und Außen bestimmt werden; ein anorganischer Körper verfüge damit über kein »Inne- und Selbstsein« und kein »ontisches« Zentrum.[220] Ein Lebewesen bilde dagegen sich selbst, unabhängig von den Referenzen, in die wir es stellen; es verfüge über »›seine‹ raumzeitliche Einheit« und sei damit ein »ontisches Zentrum«: »Es ist ein X, das *sich selbst* begrenzt; es hat ›Individualität‹ – es zerteilen heißt es vernichten, sein Wesen und Dasein aufheben«.[221] Scheler stellt hier die Unteilbarkeit des Organismus – seine Individualität – in direkten Zusammenhang mit seiner Selbstabgrenzung. Die Fähigkeit zur Selbstabgrenzung setzt also einerseits eine Pluralität von Gliedern voraus und andererseits eine besondere Anordnung dieser Glieder und damit eine grundsätzliche Zerstörbarkeit. Die (funktionale) Individualität und Selbstbegrenzung besteht nur vor dem Hintergrund der (materialen) Teilbarkeit.

Im Verlauf des 20. Jahrhunderts wird daneben auch von vielen anderen Autoren die Grenze des Organismus in Form seiner Selbstabgrenzung von der Umwelt als eine seiner wesentlichen Bestimmungen betont.[222] Herausgestellt wird dabei die autonome Hervorbringung der Grenze durch den Organismus selbst.

Kritik am Begrenzungsdenken

Gegen die Betonung der Grenzen für das Verständnis organischer Systeme wird aber auch immer wieder auf die Einheit von Organismus und ↑Umwelt hingewiesen. Eine strikte Trennung von Innen und Außen wird von vielen Autoren in ökologischer und ethologischer, aber auch in physiologischer Perspektive für nicht möglich gehalten: Ein Organismus entwickelt sich in Wechselbeziehung mit seiner Umwelt, ist auf diese als Ressource für seine Erhaltung angewiesen und weist Eigenschaften auf, die als ↑Anpassungen an diese zu erklären sind. Statt der Trennung wird daher häufig eher die Verbindung von Innen und Außen, von Organismus und Umwelt betont. Besonders prägnant erfolgt dies in einer Streitschrift von A.F. Bentley aus dem Jahr 1941, in der er sich gegen die Fruchtbarkeit der Gegenüberstellung von Innen und Außen für eine Analyse psychischer Phänomene wendet: »Modern science stresses paths«[223].

Holismus

Der Ausdruck ›Holismus‹ wird 1926 in der Monografie ›Holism and Evolution‹ des Burengenerals J.C. Smuts geprägt.[224] Das Wort ist ausgehend von dem griechischen ›ὅλος‹ (»ganz«) und dem englischen ›whole‹ gebildet. Smuts verbindet mit dem Wort eine sich über viele Bereiche erstreckende ganzheitliche Betrachtungsweise (»The whole-making, holistic tendency, or Holism, operating in and through particular wholes, is seen at all stages of existence«[225]). Nicht nur das Organische, sondern auch viele anorganische Phänomene sind für Smuts holistische Erscheinungen. Ausdrücklich bezeichnet er ›Atom‹ und ›Organismus‹ als die »zwei Grundstrukturen« von Ganzheiten im Bereich der Natur[226]: »Sowohl Materie wie Leben bestehen aus Einzelgefügen, deren geordnete Gruppierung die natürlichen Ganzen, die wir Körper oder Organismen nennen, erzeugt. Wir stoßen überall auf diese Eigenart der ›Ganzheit‹. Sie deutet auf etwas, was zum Fundament dieser Welt gehört«.[227]

Ein zentraler Vertreter des Holismus in Deutschland ist seit den 1930er Jahren A. Meyer(-Abich). Nach Meyer-Abich werden die Bestandteile eines Systems von dem Ganzen bestimmt und können nur von diesem her verstanden werden. Er bezeichnet sie daher nicht als *Teile*, sondern als *Glieder* oder *Organe*.[228] Die physikalischen Gesetze sind nach Meinung Meyer-Abichs als »Simplifikationen« aus biologischen Gesetzen abzuleiten.[229] Die Auffassung, dass die Reduktion der Physik auf die Biologie angemessener sei als der umgekehrte Weg, wird später u.a. mit dem Argument verteidigt, *alle* Prinzipien der Naturwissenschaften seien auf Lebewesen anwendbar, aber nur wenige auf die leblosen Körper.[230]

Kritik am Konzept des Holismus wird seit den 1940er Jahren v.a. von Seiten des Logischen Positivismus geübt. Es wird bemängelt, dass der Begriff unklar sei und sich eine Vielzahl von Bedeutungen unterscheiden lassen; so differenziert E. Nagel zwischen acht verschiedene Bedeutungen des Wortes ›Ganzheit‹ (vgl. Tab. 98).[231]

Eine nähere Charakterisierung des Holismus versucht 1992 G. Vollmer (wobei er dem charakterisierten Ansatz skeptisch gegenüber steht): Holistische Positionen vertreten danach die These von der Existenz systemischer, emergenter Eigenschaften,

die unerklärbar und unvorhersagbar sind; sie nehmen eine Abwärtsverursachung (»Makro-Determination«) an, beinhalten die Meinung einer »Alleinheit«, nach der alles mit allem zusammenhängt und nicht isoliert verstanden werden kann; sie vertreten eine »umgekehrte Reduktion«, der zufolge die physikalischen Gesetze als Vereinfachung biologischer zu verstehen sind (»Reduktion aufs Komplexe«); sie beanspruchen einen heuristischen Wert ihres Ansatzes; und ihre »ganzheitliche Naturauffassung« ist mit dem Anspruch einer moralisch überlegenen Position verbunden.[232] Der so charakterisierte Holismus steht also in enger Verbindung zu den Emergenztheorien, wenn er auch durch weitergehende Thesen über diese hinausgeht.[233]

Unter einem ›Holismus‹ muss also nicht immer eine weltanschauliche Einstellung verstanden werden, sondern der Holismus kann auch als Methode zur Erkenntnis besonderer Gegenstände, nämlich (im Bereich der Biologie) von *Organismen* gesehen werden: Mit dem Holismus als Methode wird eine gegliederte Einheit gesetzt, die sich aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen zusammensetzt. Die holistische Einstellung besteht also wesentlich in der Betonung von Relationen zwischen den Teilen.[234]

Biologisches System

Der terminologische Ausdruck ›biologisches System‹ begegnet zuerst zu Beginn des 19. Jahrhunderts in den Schriften von G.R. Treviranus.[235] In seinem ersten Band der ›Biologie‹ von 1802 handelt Treviranus von »möglichen biologischen Systemen«.[236] Treviranus verfolgt mit diesem Begriff nicht mehr ein primär klassifikatorisches Interesse zur Ordnung der organischen Formenvielfalt, sondern eine Beschreibung der inneren Prozesse in einem Organismus. Er ist dabei inspiriert durch die Überlegungen Kants zur Eigenart »organisirter Wesen« der Natur, die Kant im zweiten Teil seiner ›Kritik der Urteilskraft‹ (1790) anstellt. Nach Kant ist es die Wechselseitigkeit der Teile in einem organisierten Wesen, die dieses als einen »Naturzweck« von den unorganisierten Naturgegenständen unterscheidet (↑Zweckmäßigkeit). Durch diese wechselseitige Herstellung und Abhängigkeit werde ein organisiertes Wesen – ein ↑Organismus – als eine Einheit in der Natur abgrenzbar.

Vorläufer des zu Beginn des 19. Jahrhunderts formulierten biologischen Systembegriffs finden sich Mitte des 18. Jahrhunderts, so z.B. bei C. de Bonnet. Bonnet geht von einem *allgemeinen System* (»système général«) des Kosmos aus, in dem alles mit allem verbunden sei und miteinander in Beziehung stehe. Innerhalb dieses allgemeinen Systems stellen die organisierten Körper nach Bonnet *besondere Systeme* (»systèmes particuliers«) dar.[237] Der Systemcharakter eines Organismus liegt für Bonnet darin, dass jeder einzelne seiner Teile so mit den anderen verbunden ist, dass seine Störung sich auf alle anderen auswirken würde.

Als Begründer des allgemeinen modernen Systembegriffs gilt J.H. Lambert mit seinen Schriften aus den 1780er Jahren. Lambert trifft die für alle späteren Überlegungen grundlegende Bestimmung, der zufolge »Subordination und Connexion« die beiden Prinzipien sind, die Teile zu einem System formen.[238] Lambert setzt den Systembegriff einerseits dem Einfachen, »sofern es einfach ist«[239], und dem Zusammengesetzten, sofern es ein »Flickwerk«[240] ist, entgegen: »was man ein Chaos, ein Gemische, einen Haufen, einen Klumpen, eine Verwirrung, eine Zerrüttung etc. nennt«[241], bilde kein System. Nicht als theoretische Setzung, sondern auf empirisch-induktivem Weg, d.h. von der vielfältigen Erfahrung konkreter Systeme abgeleitet, entwickelt Lambert seinen Begriff des Systems und gelangt zu einem Systembegriffs, den er über eine Liste von Merkmalen definiert (vgl. Tab. 99). Durch die grundlegende Unterscheidung von *Teilen* in einem System ist seit Lambert das System als eine *Hierarchie* begriffen, in der zwei Ebenen aufeinander bezogen sind: die Ebene der Komponenten oder Elemente des Systems sowie die Ebene, auf der diese Elemente zu einer Einheit zusammengefasst sind. Lambert geht soweit, zu fordern, dass System müsse ein *Ganzes* sein, insofern die Teile einander »erfordern, voraussetzen oder nach sich ziehen«.[242]

Weil er in allen Naturwissenschaften verbreitet ist und damit einen für die Biologie metaphysisch unverdächtigen Status hat, wird der Begriff des Systems im 19. Jahrhundert häufig von solchen Biologen verwendet, die auf eine mechanistische Interpretation der Lebensvorgänge abzielen. So sieht z.B. H. Lotze Mitte des Jahrhunderts die Möglichkeit gegeben, zweckmäßige Reaktionen von Organismen rein mechanisch aus der Natur ihres »Systems« von Teilen zu erklären: eine »accomodirte Reaction« werde, wie er schreibt, »aus der Natur eines blinden Systems physischer Massen erklärlich«.[243] Dies erfolgt bei Lotze durch den Mechanismus einer kompensierenden ↑Regulation: Die »Compensation einer Störung« werde durch eine Maschine möglich, in der die Teile so angeordnet sind, »dass die Effecte der Störung, indem sie auf den Gang der Maschine zurückwirken, den Theil ihres Getriebes in Bewegung setzen, welcher sie [d.i. die Störung] selbst wieder ausgleichen soll«.[244]

I. Bey einem Systeme befinden sich
1. *Theile*, die theils nur mit einander verbunden, theils so von einander abhängig sind, daß eines das andere erfordert, oder voraussetzet, oder nach sich zieht.
2. *Verbindende Kräften*, die entweder Theile mit Theilen, oder Theile mit dem Ganzen, oder sämtliche Theile zugleich verbinden.
3. Ein *gemeinsames Band*, welches aus den Theilen ein Ganzes macht, und gewöhnlich in einer verbindenden Kraft, oder auch in dem Grunde besteht, warum diese Kraft gebraucht wird.
4. Eine *allgemeine*, und etwan auch mehrere *Absichten*, zu denen das System und seine Theile gewiedmet, gestaltet, geordnet, zusammengefügt und verbunden sind.

II. Ferner wird bey einem System erfordert:
1. Das *Beysammenseinkönnen*, und die dazu nöthige *Schicklichkeit der Theile* und der verbindenden *Kräfte*.
2. Das *Fortdauernkönnen*, und damit die Bedingungen des *Beharrungsstandes* und *Gleichgewichtes*, zumal wenn das *System* sowohl der Grösse als der Anzahl und Anordnung der Theile nach Veränderungen zu leiden hat, oder auch solche hervorbringen soll.
3. Die *Einheit*, da das *System* ein *Ganzes* seyn soll, wobey jede Theile einander *erfordern*, voraussetzen oder *nach sich ziehen*.

III. Ueberdiß kommen bey einem System vor:
1. *Gesetze* oder *Regeln*, die sämtlich aus der *Absicht* des Systems oder den *Bedingungen* des *Beharrungsstandes* abgeleitet werden, und einander mehr oder minder *untergeordnet* sind.
2. Eine Art von *Grundlage*, worauf das System beruht oder sich gründet.
3. Eine äussere *Form*, *Gestalt*, *Zierrathen*, *Symetrie*, *locale Ordnung*, etc.

Tab. 99. Anfang der Bestimmung des Begriffs eines Systems durch F. Lambert. Die weiteren Punkte IV, V und VI betreffen »die Errichtung eines Systems«, »das System, in Beziehung auf ein anderes« und »das System in Beziehung auf die Erkenntnißkräfte« (aus Lambert, J.H. (1787). Fragment einer Systematologie. In: Logische und philosophische Abhandlungen, Bd. 2, hg. v. J. Bernoulli, 385-413: 388f.).

Aber nicht nur reduktionistische Bezüge legt der Begriff des Systems nahe. Er kann gleichzeitig die geordnete innere Struktur und die Geschlossenheit eines Körpers beschreiben. Daher kann der Begriff auch von solchen Autoren verwendet werden, die sich explizit gegen eine physikalisch-mechanistische Deutung der Lebensvorgänge wenden. So beabsichtigt H. Driesch durch seine Verwendung des Systembegriffs an der Wende zum 20. Jahrhundert, die Autonomie und Nichtreduzierbarkeit biologischer Prozesse zu betonen. Driesch nennt den Organismus seit 1899 ein *harmonisch-äquipotenzielles System* (↑Vitalismus).[245] In einem solchen System liege eine harmonische Wechselwirkung der Teile vor und jeder Teil verfüge über die gleiche Potenz zur Hervorbringung des Ganzen. Um die harmonische Struktur der Organismen aber noch weiter zu betonen, geht er später dazu über, statt von ›System‹ von *Gefüge* zu sprechen.[246]

Seit den 1920er Jahren setzt sich ein neutrales Verständnis des Systembegriffs durch, das in verschiedene Richtungen offen für weitere Spezifizierungen ist. Als kennzeichnend für Systeme gilt allein, dass sie nur einen begrenzten Ausschnitt der Welt umfassen und einer korrespondierenden Umwelt gegenüberstehen. Eine Definition in diesem Sinne gibt P. Weiss 1925: »Ein System ist ein relativ abgeschlossener Komplex, der als Ganzes unter der Gesamtheit der Außenbedingungen seinen eindeutig bestimmten Zustand zu erhalten strebt«.[247]

Weil der Begriff des Systems traditionell sowohl von mechanistischer als auch von vitalistischer Seite in Anspruch genommen wird, ist es nicht verwunderlich, wenn L. von Bertalanffy seine als Überwindung des alten Streits gedachte *ganzheitliche* oder *organismische* Auffassung der Lebenserscheinungen *Systemtheorie* nennt (s.u.). Ein Organismus bildet für von Bertalanffy ein System, insofern »die Elemente und Vorgänge in einer bestimmten Weise geordnet sind« und »jeder Einzelteil, jedes Einzelgeschehnis von allen anderen Teilen, allen anderen Geschehnissen abhängt«.[248] Programmatisch formuliert er es als seine Aufgabe, »die Lebewesen als Systeme besonderer Art von in dynamischer Wechselwirkung stehenden Elementen zu betrachten und die hier geltenden Systemgesetze zu ermitteln, welche die Ordnung aller Teile und Vorgänge untereinander beherrschen«.[249] 1949 möchte von Bertalanffy mit dem Ausdruck ›System‹ einen »Komplex von Elementen bezeichnen, die untereinander in Wechselwirkung stehen«.[250] Seine ein Jahr später gegebene Definition lautet: »A system can be defined as a complex of interacting elements P_1, P_2, ... P_n. Interaction means that the elements stand in a certain relation, R, so that their behavior in R is different from their behavior in another relation, R´. On the other hand, if the behavior in R and R´ is not different, there is no interaction, and the elements behave independently with respect to the relations R and R´.«[251] Kennzeichnend für Systeme sind nach von Bertalanffy zwei Merkmale: (1) ihre Bestandteile (»Einzelteile«) hängen wechselseitig voneinander ab und (2) das Ganze eines Systems

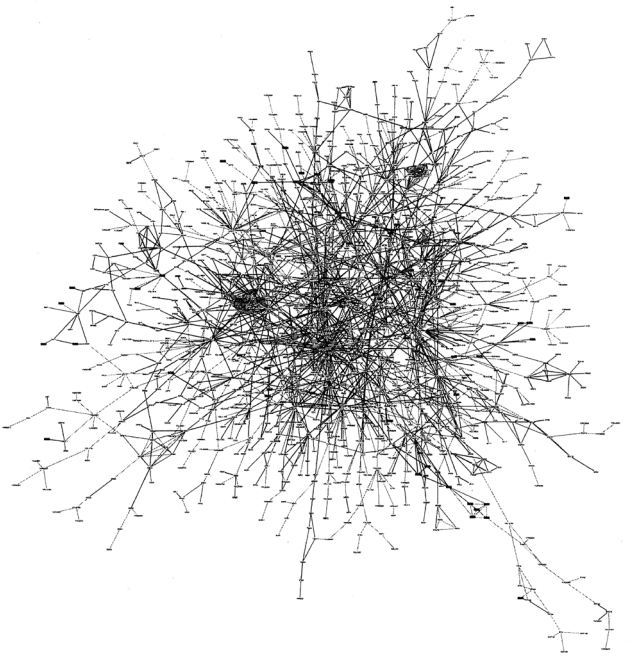
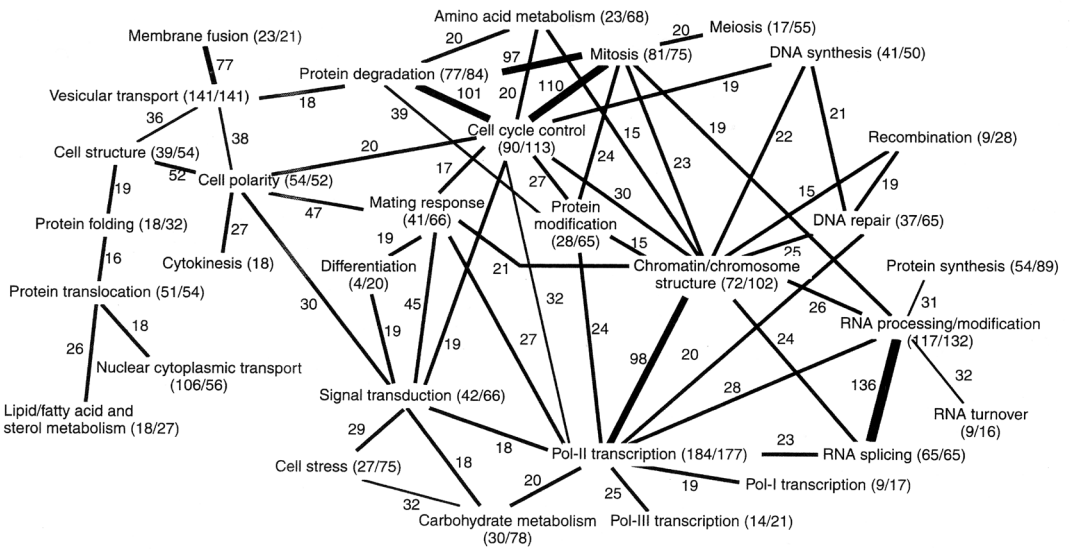


Abb. 173. Links: Interaktionskarte (»interaction map«) der Gesamtheit der Hefe-Proteine (»yeast proteome«), zusammengestellt aus publizierten Interaktionsdaten. Die Karte enthält 1.548 Proteine und 2.358 Interaktionen. Unten: Interaktionen der gleichen Proteine, zusammengefasst in funktionale Gruppen. Die Zahlen in Klammern bezeichnen die Anzahl der Interaktionen und der Proteine innerhalb einer Gruppe; die Zahlen an den Verbindungslinien bezeichnen die Anzahl der Interaktionen zwischen den Proteinen der jeweils miteinander verbundenen Gruppen, so bestehen z.B. 77 Interaktionen zwischen den 21 Proteinen, die an der Membranfusion beteiligt sind, und den 141 Proteinen, die im Vesikeltransport eine Rolle spielen (links oben). Berücksichtigt sind in der unteren Grafik allein Proteine mit einer bekannten Funktion und nur Verbindungen mit mehr als 14 Interaktionen (aus Uetz, P. & Grigoriev, A. (2005). The yeast interactome. In: Dunn, M.J. (ed.). Encyclopedia of Genetics, Genomics, Proteomics and Bioinformatics, vol. 5. Proteomics, 2033-2051: 2043; 2045; Original in schlechter Auflösung in: Schwikowski, B., Uetz, P. & Fields, S. (2000). A network of protein-protein interactions in yeast. Nature Biotechnol. 18, 1257-1261: 1258).



zeigt Eigenschaften und Verhaltensweisen, die seinen Teilen fehlen.[252]

Ausgehend von der ↑Fortpflanzung als der biologisch grundlegenden Fähigkeit von Lebewesen bestimmt M. Heidenhain den Begriff des ***Biosystems*** (in anderer Hinsicht wird das gleiche Wort in der Ökologie verwendet; ↑Ökosystem). Biosysteme definiert Heidenhain 1907 allgemein als »morphologische Formgebilde«, die »teilungs- oder spaltungsfähig sind, gleichviel ob solche Systeme freilebende Personen entsprechen oder nicht«.[253] Vermehrungsfähige Gebilde dieser Art sind neben dem Organismus als Ganzem nach Heidenhain u.a. die Centriolen in den Zellen, die Chromosomen, Kerne, Zellen, Ge-

webe wie Muskeln und schließlich die seriell wiederholten Bausteine der Glieder- und Wirbeltiere, die Metamere (↑Morphologie).[254]

Seit den 1970er Jahren wird der Begriff des Biosystems in einem weiteren Sinne verwendet und bezeichnet organisierte Systeme auf verschiedenen Stufen der organischen Hierarchie.[255] M. Bunge definiert ein Biosystem 1979 über eine ganze Reihe von Eigenschaften, zu denen u.a. gehören: die Fähigkeit zum Auf- und Umbau von Systemkomponenten, die Aufnahme selbst erzeugter Stoffe in das System, die Ausbildung eines konstanten inneren Milieus, das Vorliegen eines inneren Signalnetzwerks und die Anpassungsfähigkeit an die Verhältnisse der Umwelt.[256] Die Reproduktion, d.h. die Erzeugung von ähnlichen Systemen, bildet für Bunge anfangs ein Bestimmungsstück für den Begriff des Biosystems[257], später lässt er dieses Kriterium aber ausdrücklich fort[258]. Nicht jedes Biosystem muss sich selbst reproduzieren können, z.B. können dies viele Organe nicht; und auch viele Organismen sind dazu nicht in der Lage, so z.B. die Mitglieder der sterilen Kasten der sozialen Insekten, und auch die Organismen der sexuell sich fortpflanzenden Arten können sich nur in Verbindung mit einem anderen Organismus fortpflanzen.

Nach der für soziale Systeme formulierten Systemtheorie N. Luhmanns liegt im Systembegriff eine Verbindung des statischen Ordnungsmodells des Ganzes/Teil-Schemas mit dem dynamischen Kausalmodell des Zweck/Mittel-Schemas vor.[259] Einen wesentlichen Inhalt ihrer Schematisierung liefert die System-Umwelt-Gegenüberstellung: »Als Ausgangspunkt jeder systemtheoretischen Analyse hat, darüber besteht heute wohl fachlicher Konsens, die Differenz von System und Umwelt zu dienen«.[260] Allerdings werden in der Biologie Systeme nicht über ihre Umweltgrenze definiert, sondern diese ergibt sich als Konsequenz der Interaktion ihrer Elemente. Von einer Gestalt oder Figur ist ein System verschieden, weil es nicht primär der Kontrast zu seiner Umwelt ist, der es definiert.[261]

Der allgemeine Systembegriff im 20. Jahrhundert muss insgesamt als sehr unspezifisch gelten. Mit N. Bischof gesprochen ist ein System »ein nach Belieben aus seinem Naturzusammenhang herausgelöstes Bündel Realität«.[262] Jeder für eine Untersuchung gewählte Ausschnitt der Realität, in dem Interaktionen stattfinden, bildet ein System. Anders als ↑›Organisation‹ ermöglicht der Systembegriff insbesondere einen Anschluss an die Physik und an kausal-mechanistische Modelle. Von mechanistisch orientierten Biologen wird er daher in vielen Zusammensetzungen verwendet, z.B. zur Bezeichnung selbstorganisierender Einheiten als *autopoietisches System* (↑Selbstorganisation) oder ökologischer Einheiten als ↑*Ökosystem*.

Systemtheorie

Der Begriff der Systemtheorie in der Biologie geht auf L. von Bertalanffy zurück, der seit Ende der 1920er Jahre mittels der Forschungsmethode der »organismischen Biologie« einen Versuch der Lebenserklärung unter dem Titel *Systemtheorie des Lebens* vorlegt.[263] Der Ausdruck ›Systemtheorie‹ erscheint in anderem Zusammenhang bereits im 19. Jahrhundert, so 1860 bei A. Bastian im kosmologischen Kontext[264] und 1868 bei I.E. Wessely in einer wenig spezifischen Bedeutung[265].

Von Bertalanffys biologische Systemtheorie schlägt einen dritten Weg zwischen reduktionistischer Maschinentheorie und metaphysischem Vitalismus ein. Die Systemtheorie sieht nach von Bertalanffy die Essenz des Organismus in der Harmonie und Koordination der organischen Prozesse. Von Bertalanffy schließt mit seinem Ansatz sowohl an entwicklungsbiologische Ergebnisse als auch an die Gestalttheorien der ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts an. So bezieht er sich auf A. Pütter (s.u.) und ist der Meinung, die Gestaltbetrachtung begründe die »methodologische Eigengesetzlichkeit der Biologie gegenüber der Physiko-Chemie«[266]. Die physikalisch-chemische Betrachtung ist für von Bertalanffy allein ungeeignet zur Erkenntnis des Organischen, weil sie von Einzelvorgängen ausgeht, das Leben aber wesentlich einen »Systemzustand« darstelle und der Organismus eine eigene ***Systemgesetzlichkeit*** aufweise, die sich aus dem Zusammenwirken seiner verschiedenen Glieder ergebe.[267] Das *Systemgesetz*, d.h. »die ›Beziehungen‹ zwischen den Teilen« eines Systems, sei das, was für eine Erklärung der Eigenschaften eines Systems gegenüber den Eigenschaften seiner Teile hinzukommen müsse.[268] Den Ausdruck ›Systemgesetzlichkeit‹ führt P. Weiss 1925 in die Biologie ein (»Die Systemgesetzlichkeit ist der unmittelbare Ausfluß der eindeutigen Bestimmtheit der Naturvorgänge«).[269] Zuvor erscheint das Wort im philosophischen Zusammenhang (Hönigswald 1917: »Alles steht für ihn [Platon] innerhalb der Systemgesetzlichkeit des ›Guten‹, das Sinnliche sowohl wie die Ideen selbst«[270]).

Einen der Sache nach systemtheoretischen, holistischen Ansatz in der Erklärung des Lebens verfolgen vor der Formulierung der »Allgemeinen Systemtheorie« durch von Bertalanffy bereits zahlreiche andere Biologen. Zu ihnen zählt auch der erste Verfasser

einer ›Theoretischen Biologie‹ (1901) (↑Biologie), der Botaniker J. Reinke. Reinke bezeichnet die Faktoren, die für die besonderen Phänomene der Lebewesen verantwortlich sind, als *Systembedingungen*[271] und zeigt mit dieser Wortwahl bereits, dass er damit nicht eine isolierbare einzelne Kraft postulieren will, sondern ein komplexes Gefüge von Abhängigkeiten. Die Systembedingungen sind für Reinke kein energetisches Prinzip, vielmehr meint er damit den die Energien richtenden und organisierenden Teil des Organismus. In den Systembedingungen werden die Kräfte zusammengefasst, die von der Form des Organismus selbst abhängen; sie können daher im Kern mit seiner Organisation oder »Konfiguration«[272] identifiziert werden. Sie bilden nach Reinke ein »unveräußerliches inneres Eigentum des Lebewesens«[273] und stehen damit den äußeren Einflüssen auf den Organismus gegenüber. In die Nähe vitalistischer Auffassungen, unter die Reinkes Position in der Folge meist subsumiert wird, gerät er, indem er hinter den Systembedingungen noch einen weiteren kausalen Faktor identifizieren will, den er die »Dominanten« nennt. Die Dominanten sind für Reinke »formgebende Kräfte«, »die letzten, einem Lebewesen (Protoplasma) *immanenten* Ursachen seiner sich in Systembedingungen verkörpernden Organisation«.[274] Neben den fundamentalen Naturkräften bildeten auch die Dominanten ein »letztes Gegebenes«[275], wenn auch nur in der gedanklichen Vorstellung und ohne die Möglichkeit positive Erkenntnis hervorzubringen. Indem die Dominanten in der Theorie Reinkes den Organismus als einen zweckmäßig geordneten Gegenstand vorstellen, schematisieren sie die Vielfalt der organischen Kräfte; sie seien daher mit dem zwecksetzenden, intelligenten Handeln vergleichbar, sie wirkten »intelligenzartig«.[276] Von einem entschiedenen Vitalismus ist Reinke aber dadurch entfernt, dass er als echtes Forschungsprogramm der Biologie allein den mechanisch-materialistischen Ansatz versteht: »es gibt nur *eine* Methode zu forschen, das ist die chemisch-physikalische, bzw. experimentelle«.[277] Er erwägt daher auch, seinen Dominanten allein die Funktion zukommen zu lassen, eine *Zusammenfassung* der in der analytischen Forschung identifizierten Kräfte zu geben.

Die Verhältnisse ändern sich in den 20er Jahren des 20. Jahrhunderts mit dem weiteren Zurückdrängen vitalistischer Vorstellungen und dem zunehmenden Einfluss der Gestalttheorie auf den biologischen Holismus. Die systemtheoretische Perspektive verfestigt sich damit zunehmend auf einem mechanistischen Fundament. So ist es für A. Pütter 1923 klar, »daß die Grundlage aller Lebensvorgänge ein System ist, das Gestalteigenschaften hat, d.h. ein System, in dem die Bestandteile keine selbständige Existenz als Teile haben, sondern nur als ›Momente‹ in ihrer Gesamtheit die Gestalt ›tragen‹ [...]. Gerade die besondere Art des Zueinander der Stoffe und Vorgänge, ihre räumliche und zeitliche Ordnung, macht das aus, was wir Leben nennen«.[278]

Auch außerbiologische Einflüsse sind für die Etablierung des systemtheoretischen Ansatzes in der Biologie von Bedeutung. Verwendung findet der Systembegriff seit Ende der 1920er Jahre v.a. in der Analyse von regeltechnischen Einrichtungen. So analysiert K. Küpfmüller solche »Regelsysteme«, die in einzelne »Systemgrößen« zergliedert werden können.[279]

Die sehr weite Fassung des Systembegriffs führt allerdings auch dazu, dass er ungeeignet ist, einzelne Gegenstände methodisch gegenüber anderen auszuzeichnen. Ein allgemeiner Systembegriff hat zur Konsequenz, dass jeder in sich strukturierte Gegenstand als System aufgefasst werden kann. Aufgrund dieses unspezifischen Systembegriffs bleibt es auch fraglich, inwiefern die Systemtheorie überhaupt den Status einer *Theorie* beanspruchen kann. H. Lenk spricht ihn ihr 1978 ab. Er konstatiert, die Systemtheorie sei »keine substantive, nomologische Hypothesen umfassende, erfahrungswissenschaftlich erklärende Theorie«[280], sondern mehr ein »Sammelreservoir theoretisch und methodologisch unterschiedlicher, disziplinübergreifender, aber durch Projektbezogenheit verbundener Modellansätze«[281]. Die wissenschaftstheoretische Stellung der Systemtheorie sei insbesondere insofern »prekär« (Lenk), als sie in weiten Teilen aus Deskriptionen bestehe, die überhaupt erst ein System mit seinen internen Prozessen identifiziere, über das dann empirisch gehaltvolle Aussagen gemacht werden könnten. Prüfverfahren, die als Test für die Gültigkeit *der* Systemtheorie im Allgemeinen dienen könnten, seien erschwert, weil die Systemtheorie überhaupt keine übergreifenden Prognosen liefere, sondern ihre Aussagen immer auf das jeweilige System und seinen jeweiligen Zustand relativiere – und damit in die Theorie eines besonderen Systems münde. Die Systemtheorie stellt demzufolge also weniger eine Theorie dar, als vielmehr ein Analyseinstrument zur Darstellung komplexer Zusammenhänge.

Systembiologie

Ein integrativer Ansatz in der Biologie, der der Ganzheit der biologischen Systeme gerecht zu werden versucht, hat sich in den letzten Jahren unter dem Titel ›Systembiologie‹ etabliert.[282] Grundlage

der Systembiologie bildet die Betrachtung biologischer Phänomene ausgehend von der Systemebene des ganzen Organismus; nach neuerem Verständnis geht es in der Systembiologie in erster Linie um eine integrative Betrachtung der *molekularen* Prozesse in einem Organismus.

Der Ausdruck geht auf die 1960er Jahre zurück: J. Bonner bezeichnet 1960 als ›Systembiologie‹ (»systems biology«) einen Ansatz innerhalb der Biologie, der es oberhalb der Ebene der Molekularbiologie mit der Integration der einzelnen Prozesse zu tun hat (»a stratum which contains problems of strategy, of programming, of how to use the various and ingenious molecular devices invented by creatures to make a creature or a society«).[283] Gegenstand der Systembiologie ist nach Bonner z.B. die Logik der neuronalen Verarbeitung oder die Systematik in der Differenzierung von Zellen in der Entwicklung.

In der neueren Systembiologie werden die »Netzwerkstruktur« der Organismen sowie die Kontrollmechanismen, die diese Struktur erhalten und fortpflanzen, in ihrer Statik und Dynamik analysiert. Auch Verfahren der technischen Rekonstruktion und mathematischen Modellierung von organischen Prozessen bilden eine starke Komponente der Systembiologie. Bisher bewegt sich der Ansatz der Systembiologie weitgehend auf molekularer Ebene; die Analyse von Organismen als morphologische und physiologische Einheiten sowie die Integration der entwicklungsbiologischen Perspektive bleiben noch weitgehend Programm. Auch ein einheitliches theoretisches Fundament für die Systembiologie fehlt bisher.[284]

Das im Januar 2000 in Seattle gegründete ›Institut für Systembiologie‹ (»Institute for Systems Biology«) widmet sich in erster Linie der Erforschung und Bekämpfung menschlicher Krankheiten.[285] Ein Expertenteam des deutschen Bundesministeriums für Forschung und Technologie hat 2002 vorgeschlagen einen Förderschwerpunkt unter dem Titel »Systeme des Lebens – Systembiologie« zu bilden.[286]

Nachweise

1 Hippokrates, Von den Orten im Menschen (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 276-349): 277; vgl. ders., Von den Krankheiten der Frauen (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VIII, 10-407): 95; vgl. Burkert, W. (1955). Zum altgriechischen Mitleidsbegriff; Schott, H. (1992). Sympathie als Metapher in der Medizingeschichte. Würzburger medizinhistorische Mitteilungen 10, 107-127; Richter, J. (1996). Die Theorie der Sympathie.

2 Galen, De usu partium corporis humani (engl.: Tallamdge May, M. (ed.). 2 Vols, Ithaca, N.Y 1968): I, 76 (I, 8).

3 Galen, De locis affectis libri VI (Opera omnia, Bd. VIII, Leipzig 1824): 30; 340; Opera omnia, Bd. IV, 104; vgl. Siegel, R.E. (1968). Galen's System of Physiology and Medicine: 360-370.

4 Paulus, 1. Korinther 12.

5 Aristoteles, Metaphys. 1023b f. (V, 26).

6 Aristoteles, De part. anim. 645a, b.

7 Aristoteles, Pol. 1253a.

8 Ballauff, T. (1954). Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie, Bd. I: 147.

9 Trendelenburg, A. (1840/70). Logische Untersuchungen, 2 Bde.: 147.

10 Stöhr, A. (1909). Der Begriff des Lebens: 303; Spann, O. (1924/39). Kategorienlehre (Graz 1969): 64ff.; Meyer, A. (1937). Das Prinzip der Ganzheitskausalität. Bremer Beiträge zur Naturwissenschaft 4, 99-142: 103; Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 452.

11 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 351 (I, 30).

12 Leibniz, G.W. (1710). Essai de théodicée (Philosophische Schriften, Bd. 6, ed. C.J. Gerhardt): 188 (II, §134).

13 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): 337 (Kap. 8) und passim.

14 Vgl. Cheung, T. (2004). Charles Bonnets allgemeine Systemtheorie organischer Ordnung. Hist. Philos. Life Sci. 26, 177-207.

15 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 373.

16 Kant, I., Opus postumum (AA, Bd. XXI): 569; vgl. 210; Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen: 148.

17 Kant (1790/93): 373.

18 Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): II, 14.

19 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): 212 (§423).

20 Hegel, G.W.F. (1820). Grundlinien der Philosophie des Rechts (Werke, Bd. 7, Frankfurt/M. 1978): 443 (§278).

21 ebd.

22 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles des quadrupèdes, 4 Bde.: I, 58.

23 Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée, Bd. I: v; vgl. Cheung, T. (2000). Die Organisation des Lebendi-

gen. Zur Entstehung des biologischen Organismusbegriffs bei Cuvier, Leibniz und Kant.
24 Burdach, K.F. (1809). Der Organismus menschlicher Wissenschaft und Kunst: 21.
25 Burdach, K.F. (1837). Der Mensch nach den verschiedenen Seiten seiner Natur. Anthropologie für das gebildete Publicum: 112.
26 a.a.O.: 114.
27 a.a.O.: 109.
28 ebd.
29 ebd.
30 a.a.O.: 121.
31 Humboldt, A. von (1845). Kosmos, Bd. 1 (Darmstadt 1993): 7 (Vorrede).
32 Carus, C.G. (1838-40/47-49). System der Physiologie, 2 Bde.: I, 43.
33 Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3 (Paris 1893): 252.
34 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 102.
35 Bouchut, E. (1864). Histoire de la médecine et des doctrines médicales: 102.
36 Vgl. Canguilhem, G. (1966). Le tout et la partie dans la pensée biologique (Études d'Histoire de Philosophie des Sciences, Paris 1968, 319-333): 330.
37 Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Pflanzen (Leipzig 1910): 211.
38 Montgomery, E. (1880). The unity of the organic individual. Mind 5, 318-336; 465-489: 325.
39 a.a.O.: 326; 479.
40 a.a.O.: 324.
41 Haldane, J.S. (1884). Life and mechanism. Mind 9, 27-47: 33.
42 a.a.O.: 35.
43 a.a.O.: 37.
44 a.a.O.: 38.
45 a.a.O.: 46f.
46 Haldane, J.S. (1913). Mechanism, Life and Personality (London 1921): 78f.; ders. (1931). The Philosophical Basis of Biology (dt. Die philosophischen Grundlagen der Biologie, Berlin 1932): 6f.
47 Vgl. Ash, M.G. (1995). Gestalt Psychology in German Culture, 1890-1967. Holism and the Quest for Objectivity; Harrington, A. (1996). Reenchanted Science. Holism in German Culture from Wilhelm II. to Hitler (dt. Die Suche nach Ganzheit, Reinbek bei Hamburg 2002).
48 Ehrenfels, C. von (1890). Über Gestaltqualitäten (Philosophische Schriften, Bd. 3, München 1988, 128-155).
49 Köhler, W. (1920). Die physischen Gestalten in Ruhe und im stationären Zustand: 42.
50 Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie: 185.
51 Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 31.
52 a.a.O.: 153.
53 a.a.O.: 148.
54 ebd.
55 Cassirer, E. (1918/21). Kants Leben und Lehre: 307.
56 Smuts, J.C. (1926). Holism and Evolution (dt.: Die holistische Welt, Berlin 1938): 88f.; Meyer-Abich, A. (1941). Hauptgedanken des Holismus. Acta Biotheor. 5, 85-116: 112f.
57 Woodger, J.H. (1929). Biological Principles. A Critical Study (London 1967): 437.
58 Haldane, J.S. (1935). The Philosophy of a Biologist (dt. Jena 1936): 26.
59 Haldane, J.S. (1931). The Philosophical Basis of Biology (dt. Berlin 1932): 18.
60 a.a.O.: 12.
61 Hartmann, M. (1933). Die methodologischen Grundlagen der Biologie (Gesammelte Vorträge und Aufsätze, Bd. 2, Stuttgart 1956, 54-72): 65.
62 Goldstein, K. (1934). Der Aufbau des Organismus. Einführung in die Biologie unter besonderer Berücksichtigung der Erfahrungen am kranken Menschen: 262.
63 a.a.O.: 131.
64 Vgl. Mocek, R. (1996). Ganzheit und Selbstorganisation. Auf den Spuren eines biologischen Grundproblems. In: Küppers, G. (Hg.). Chaos und Ordnung. Formen der Selbstorganisation in Natur und Gesellschaft, 61-96: 67ff..
65 Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen: 367; vgl. ders. (1911). Die Kategorie „Individualität" im Rahmen der Kategorienlehre Kants. Kant Stud. 16, 22-53; ders. (1924). Kant und das Ganze. Kant Stud. 29, 365-376.
66 Driesch (1909/28): 366.
67 a.a.O.: 372.
68 a.a.O.: 367.
69 Driesch, H. (1912). Ordnungslehre: 184f.; vgl. Schurig, V. (1985). Die Entdeckung der Systemeigenschaft „Ganzheit". Gestalt Theory 7, 208-227: 214.
70 Driesch, H. (1909/21). Philosophie des Organischen: 542; vgl. ders. (1909/28): 372.
71 Köhler, W. (1925). Gestaltprobleme und Anfänge einer Gestalttheorie. Jahresber. ges. Physiol. experim. Pharmakol. für 1922, 512-539; vgl. Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 27.
72 Driesch, H. (1925). „Physische Gestalten" und Organismen. Annalen der Philosophie und philosophischen Kritik 5, 1-11: 4; 7; Bertalanffy, L. von (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 272.
73 Kastner, K.W.G. (1824). Beiträge zur näheren Kenntniß der Mineralquellen. Archiv für die gesammte Naturlehre 1, 346-380: 356.
74 Hansemann, G. von (1871). Die Atome und ihre Bewegungen: 3.
75 Simmel, G. (1904). Kant. Sechzehn Vorlesungen, gehalten an der Berliner Universität: 154 (14. Vorl.).
76 Ermatinger, E. (1921). Das dichterische Kunstwerk: 189.
77 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 117.
78 Hartmann, E. von (1869/90). Philosophie des Unbewußten, Bd. 2: 126; 147 (Kap. C, VI); Simmel, G. (1907). Schopenhauer und Nietzsche: 106.
79 Hartmann, N. (1942). Neue Wege der Ontologie: 32.

80 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 522.
81 a.a.O.: 523.
82 Weinhandl, F. (1926). Experimentelle Untersuchungen zur Psychologie der determinierten Abläufe. Archiv für die gesamte Psychologie 55, 381-458: 385.
83 Köhler, W. (1933). Psychologische Probleme: 142.
84 Hertz, M. (1934). [Rez. Köhler, W. (1933). Psychologische Probleme]. Naturwiss. 22, 46-47: 46; vgl. Köhler, W. (1933). Psychologische Probleme: 142.
85 Spann, O. (1924/39). Kategorienlehre (Graz 1969): 62.
86 a.a.O.: 65.
87 a.a.O.: 91.
88 a.a.O.: 95.
89 a.a.O.: 96.
90 a.a.O.: 97.
91 a.a.O.: 146.
92 Vgl. Ungerer, E. (1922). Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie: 78.
93 Mittasch, A. (1938). Was ist Ganzheitskausalität? Acta Biotheor. 4, 73-83: 77.
94 Vgl. z.B. Köhler, W. (1920). Die physischen Gestalten in Ruhe und im stationären Zustand; Spann (1924/39): 102f.; Mittasch (1938): 77; Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 490.
95 Driesch, H. (1926). „Physische Gestalten" und Organismen. Annalen der Philosophie und philosophischen Kritik 5, 1-11: 5.
96 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303; ders. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600; vgl. Leps, G. (1980). Problemgeschichtlich-philosophische Analyse der aquatisch-ökologischen Wissenschaftszweige unter besonderer Berücksichtigung des Lebenswerkes von Karl August Möbius (1825-1908) und August Thienemann (1882-1960). Phil. Diss. Humboldt-Universität, Berlin: 250ff.
97 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186.
98 Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16, 284-307.
99 Odum, E.P. (1953). Fundamentals of Ecology.
100 Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. Science 164, 262-270.
101 Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, 2 Bde.: II, 433.
102 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 317.
103 Hartmann (1950): 509.
104 Salthe, S.N. (1993). Development and Evolution: 154.
105 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 373.
106 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 219.
107 Ungerer, E. (1922). Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie: 86; vgl. ders. (1931). Kennzeichnung und Erklärung des organischen Lebens. Proc. Int. Congr. Philos. 7, 57-64: 59.
108 Ungerer (1922): 87.
109 Goldstein, K. (1934). Der Aufbau des Organismus: 264.
110 Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie: 192.
111 Benninghoff, A. (1935-36). Form und Funktion. Z. ges. Naturwiss. 1, 149-160 & 2, 102-114: 152.
112 Benninghoff, A. (1949). Über funktionelle Systeme. Stud. Gen. 2, 9-13: 13; vgl. auch Freudenberg, G. (1960). Zum philosophischen Begriff der Funktion. In: Höfling, H. (Hg.). Beiträge zur Philosophie und Wissenschaft. Wilhelm Szilasi zum 70. Geburtstag, 41-64: 41.
113 Holenstein, E. (1983). Zur Semantik der Funktionalanalyse. Z. allg. Wiss.theor. 14, 292-319: 300.
114 Hirschmann, D. (1973). Function and explanation. Aristot. Soc. Suppl. 47, 19-38: 22; ähnlich auch Moreno, A., Umerez, J. & Fernandez, J. (1994). Definition of life and the research program in artificial life. Ludus Vitalis 2, 15-33: 17f.
115 Whewell, W. (1840/47). The Philosophy of the Inductive Sciences, 2 vols.: II, 619.
116 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968): 187.
117 Beckner, M. (1969). Function and teleology. J. Hist. Biol. 2, 151-164: 159.
118 a.a.O.:160.
119 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 407f.
120 a.a.O.: 373.
121 Konrad, W. & Zenker, K. (1967). Zur Dialektik von Teil und Ganzem. Dt. Z. Philos. 15, 446-457: 457.
122 Byerly, H. (1979). Teleology and evolutionary theory: mechanisms and meanings. Nature and System 1, 157-176: 168.
123 Jacobs, J. (1986). Teleology and reduction in biology. Biol. Philos. 1, 389-399: 397.
124 McShea, D. & Venit, E.P. (2001). What is a part? In: Wagner, G.P. (ed.). The Character Concept in Evolutionary Biology, 259-284: 262.
125 Campbell, D.T. (1958). Common fate, similarity, and other indices of the status of aggregates of persons as social entities. Behav. Sci. 3, 14-25: 17f.
126 Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. Lond. B 205, 581-598: 594.
127 Lewontin, R.C. (1983). The corpse in the elevator. New York Rev. Books 29 (Jan. 20), 34-37: 37.
128 ebd.
129 Vgl. Atkinson, J.W. (1992). Conceptual issues in the reunion of development and evolution. Synthese 91, 93-110; Smith, K.C. (1992). Neo-rationalism versus neo-darwinism: integrating development and evolution. Biol. Philos. 7, 431-451; Kauffman, S.A. (1993). The Origins of Order. Self-Organization and Selection in Evolution; Salthe, S.N. (1993). Development and Evolution. Complexity and Change in Biology; Amundson, R. (1994). Two concepts of constraint: adaptationism and the challenge from

developmental biology. Philos. Sci. 61, 556-578; Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. J. Philos. 91, 277-304.

130 Gershon, D. (1997). Bioinformatics in a post-genomics age. Nature 389, 417; Anonymus (1997). Changing the signs: postgenomics and multidisciplinary science at Arris Pharmaceuticals. Science 276: 444; Rheinberger, H.-J. (ed.) (1999). Postgenomics? Historical, techno-epistemic and cultural aspects of genomic projects (Preprint).

131 Gierer, A. (2002). Holistic biology – back on stage? Comments on post-genomics in historical perspective. Philos. nat. 39, 25-44; vgl. Strohman, R.C. (1997). The coming Kuhnian revolution in biology. Nature Biotechnology 15, 194-200.

132 Webster, G. & Goodwin, B.C. (1982). The origin of species: a structuralist approach. J. Soc. Biol. Struc. 5, 15-47: 38.

133 Vgl. Lederberg, J. & McCray, A.T. (2001). Ome sweet 'omics: a genealogical treasury of words. Scientist 15 (Apr. 2, 2001), 8.

134 Koestler, A. (1969). Beyond atomism and holism – the concept of holon. In: Koestler, A. & Smithies, J.R. (eds.). Beyond Reductionism. New Perspectives in the Life Sciences, 192-216.

135 Sporns O., Tononi, G., Kötter, R. (2005). The human connectome: a structural description of the human brain. PLoS Comput Biol 1(4), e42.

136 Nachweise zu Tab. 96: Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 373; Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 237; Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles des quadrupèdes, 4 Bde.: I, 58; Hartmann, M. (1933). Die methodologischen Grundlagen der Biologie (Gesammelte Vorträge und Aufsätze, Bd. 2, Stuttgart 1956, 54-72): 65; Collier, J. (2000). Autonomy and process closure as the basis for functionality. In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics, 280-290: 285; Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 445; Weber, M. (2005). Holism, coherence and the dispositional concept of functions. Ann. Hist. Philos. Biol. 10, 189-201: 195.

137 Driesch, H. (1919). Der Begriff der organischen Form: 45.

138 Driesch, H. (1909/21). Philosophie des Organischen: 542; vgl. ders. (1909/28). Philosophie des Organischen: 372.

139 Driesch (1909/28): 365.

140 Driesch, H. (1904). Naturbegriffe und Natururteile: 210; ders. (1912). Ordnungslehre: 210.

141 Gurwitsch, A.G. (1910). Über Determination, Normierung und Zufall in der Ontogenese. Arch. Entwicklungsmech. 30, 133-193: 141; 138.

142 Meyer, A. (1937). Das Prinzip der Ganzheitskausalität. Bremer Beiträge zur Naturwissenschaft 4, 99-142: 107; vgl. ders. (1963). Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie: 208.

143 Meyer (1937): 114.

144 Mittasch, A. (1938). Was ist Ganzheitskausalität? Acta Biotheor. 4, 73-83: 78.

145 Zimmermann, W. (1927). [Rez. Miehe, H. (1926). Das Archiplasma. Betrachtungen über die Organisation des Pflanzenkörpers]. Naturwiss. 15, 142.

146 Miehe, H. (1926). Das Archiplasma. Betrachtungen über die Organisation des Pflanzenkörpers: 30.

147 Hartmann, N. (1948). Ziele und Wege der Kategorialanalyse. Z. philos. Forsch. 2, 499-536: 527; 529; 530; ders. (1950). Philosophie der Natur: 486.

148 Hartmann (1950): 445.

149 a.a.O.: 301; 447; 469; 548.

150 a.a.O.: 469.

151 a.a.O.: 454.

152 Campbell, D.T. (1974). "Downward causation" in hierarchically organised biological systems. In: Ayala, F.J. & Dobzhansky, T. (eds.). Studies in the Philosophy of Biology, 179-186; vgl. Petersen, A.F. (1983). On downward causation in biological and behavioural systems. Hist. Philos. Life Sci. 5, 69-86; El-Hani, C.N. & Emmeche, C. (2000). On some theoretical grounds for an organism-centered biology: property emergence, supervenience, and downward causation. Theor. Biosci. 119, 234-275.

153 Sellars, R.W. (1922). Evolutionary Naturalism: 302; vgl. Stephan, A. (1999). Emergenz. Von der Unvorhersagbarkeit zur Selbstorganisation: 63.

154 McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems: 27.

155 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 178.

156 Vgl. Kim, J. (1992). "Downward causation" in emergentism and nonreductive physicalism. In: Beckermann, A., Flohr, H. & Kim, J. (eds.). Emergence or Reduction? Essays on the Prospects of Nonreductive Physicalism, 119-138.

157 McLaughlin (2001): 27.

158 So argumentiert Peter McLaughlin in einem Gespräch am 8. April 2010.

159 Emmeche, C., Køppe, S. & Stjernfelt, F. (2000). Levels, emergence, and three versions of downward causation. In: Andersen, P.B. et al. (eds.). Downward Causation. Minds, Bodies and Matter, 13-34.

160 a.a.O.: 25.

161 ebd.

162 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 156; Polanyi, M. (1968). Life's irreducible structure. Science 160, 1308-1312: 1309f.

163 El-Hani, C.N. & Emmeche, C. (2000). On some theoretical grounds for an organism-centered biology: property emergence, supervenience, and downward causation. Theor. Biosci. 119, 234-275: 262.

164 a.a.O.: 269.

165 Moreno, A. & Umerez, J. (2000). Downward causation as the core of living organization. In: Andersen, P.B. et al. (eds.). Downward Causation. Minds, Bodies and Matter, 99-117: 107.

166 Mossio, M. & Moreno, A. (2010). Organisational closure in biological organisms. Hist. Philos. Life Sci. 32, 269-288: 269; vgl. Moreno, A. (2000). Closure, identity and the emergence of formal causation. In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). Closure. Emergent Organizations

and Their Dynamics, 112-121.
167 Mossio & Moreno (2010): 269.
168 a.a.O.: 275; vgl. Juarrero, A. (1998). Causality as constraint. In: Vijver, G. van der, Salthe, S.N. & Delpos, M. (eds.). Evolutionary Systems. Biological and Epistemological Perspectives on Selection and Self-Organization, 233-242.
169 Lewes, G.H. (1875). Problems of Life and Mind, 2 vols.: I, 98.
170 Vgl. Alexander, S. (1920). Space, Time, and Deity, 2 vols.: II, 46.
171 Aristoteles, Politica 1253a.
172 Galen, On the Elements According to Hippokrates (Berlin 1996): 71 (3.8; 428); vgl. Caston, V. (1997). Epiphenomenalism, ancient and modern. Philos. Rev. 106, 309-363: 350ff.
173 Mill, J.S. (1843). A System of Logic (Collected Works, vol. VII, Toronto 1973): 370ff.
174 a.a.O.: 352 (bk. iii, ch. v, §10).
175 Lewes (1875): II, 413.
176 Lloyd Morgan, C. (1926). A concept of the organism, emergent and resultant. Proc. Aristot. Soc. 27, 141-176; vgl. Blitz, D. (1992). Emergent Evolution. Qualitative Novelty and the Levels of Reality.
177 Broad, C.D. (1925). The Mind and its Place in Nature.
178 a.a.O.: 65.
179 McLaughlin, B.P. (1992). The rise and fall of British emergentism. In: Beckermann, A., Flohr, H. & Kim, J. (eds.). Emergence or Reduction? Essays on the Prospects of Nonreductive Physicalism, 49-93.
180 Vgl. z.B. Nagel, E. (1952). Wholes, sums, and organic unities (in: Lerner, D. (ed.) (1963). Parts and Wholes, 135-155).
181 Stephan, A. (1999). Emergenz: 26.
182 Broad (1925): 61.
183 Ryan, A.J. (2007). Emergence is coupled to scope, not level. Complexity 13, 67-77: 70.
184 Bedau, M. (2007). Pluralism about emergence in biology [Vortrag]. 2007 Meeting of the International Society for the History, Philosophy and Social Studies of Biology (ISHPSSB) in Exeter.
185 Stephan (1999): 14.
186 Sellars, R.W. (1943). Causality and substance (in: ders. (1970). Principles of Emergent Realism, 27-50): 44.
187 Vgl. Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften, Bd. 1, Leipzig 1885, 139-220): 143; Mill, J.S. (1843). A System of Logic (Collected Works, vol. VII, Toronto 1973): 371 (bk. 3, ch. 6, §1).
188 Wertheimer, M. (1922). Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt, I. Psychol. Forsch.1, 47-58: 52; 55; ders. (1923). Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt, II. Psychol. Forsch. 4, 301-350: 325.
189 Broad, C.D. (1933). Examination of McTaggart's Philosophy, vol. 1: 268; vorher in anderer Bedeutung: Woltereck, H. (1931). Beobachtungen und Versuche zum Fragenkomplex der Artbildung, I. Wie entsteht eine en- demische Rasse oder Art? Biol. Zentralbl. 51, 231-253: 239.
190 Bertalanffy, L. von (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 81; ders. (1949). Das biologische Weltbild, Bd. 1. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 25; Hassenstein, B. (1966). Kybernetik und biologische Forschung. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie, Bd. I, 2. Allgemeine Biologie, 629-719: 635; Stephan (1999): 21.
191 Herz, W. (1907). Physikalische Chemie als Grundlage der analytischen Chemie: 89.
192 Schwertschlager, J. (1910). Die Rosen des südlichen und mittleren Frankenjura: 235.
193 Tandler, J. & Grosz, S. (1913). Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere: 137.
194 Köhler, W. (1920). Die physischen Gestalten in Ruhe und im stationären Zustand: 31.
195 a.a.O.: 34.
196 Dodd, W.E. (1918). The social philosophy of the old south. Amer. J. Sociol. 23, 735-746: 745.
197 von Bertalanffy (1932): 81.
198 Vgl. Blitz, D. (1992). Emergent Evolution. Qualitative Novelty and the Levels of Reality.
199 Baylis, C.A. (1929). The philosophical function of emergence. Philos. Rev. 28, 372-384.
200 Vgl. Stephan (1999): 141.
201 Vgl. Pepper, S.C. (1926). Emergence. J. Philos. 23, 241-245; Henle, P. (1942). The status of emergence. J. Philos. 39, 486-492; Hempel, C.G. & Oppenheim, P. (1948). Studies in the logic of explanations. Philos. Sci. 15, 135-175; Nagel, E. (1952). Wholes, sums, and organic unities (in: Lerner, D. (ed.) (1963). Parts and Wholes, 135-155); ders. (1961). The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation: 368f.
202 Stephan (1999): 145f.
203 Nagel (1952).
204 Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels. Versuch einer Naturgeschichte menschlichen Erkennens: 47f.
205 Fichte, J.G. (1794). Grundlage der gesammten Wissenschaftslehre (AA, Bd. I, 2, 173-451): 356.
206 Wezel, J.K. (1804). System der empirischen Anthropologie oder der ganzen Erfahrungsmenschenlehre, Bd. 2. System der antropologisch-physiologischen Somatologie oder Naturlehre des thierisch-menschlichen Körpers und Lebens: 182.
207 Windischmann, C.J. (1805). Ideen zur Physik, Bd. 1: 337.
208 Schelver, F.J. (1817). Von den sieben Formen des Lebens: 130.
209 Burdach, K.F. (1828). Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, Bd. 2: 736f.; vgl. ders. (1821). Nachträge zur Morphologie des Kopfs: 9; ders. (1842). Blicke ins Leben, I. Comparative Psychologie, erster Theil: 23.
210 Humboldt, A. von (1799). Experiments on stimulated muscular and nervous fibres. Annals of Medicine 3, 103-157: 150.
211 H. (1837). Medical treatment of insanity. Boston Medical and Surgical Journal 16, 389-395: 392; vgl. Hooker, W. (1849). Physician and Patient: 40; vgl. auch Bigelow, J. (1835). A Discourse on Self-Limited Diseases Delivered before the Massachusetts Medical Society.
212 Aristoteles, De an. 416a.
213 Driesch, H. (1909/21). Philosophie des Organischen:

40.
214 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 61.
215 a.a.O.: 129.
216 a.a.O.: 130.
217 a.a.O.: 61.
218 a.a.O.: 104.
219 ebd.
220 Scheler, M. (1928). Die Stellung des Menschen im Kosmos (Bonn 1991): 42.
221 a.a.O.: 43.
222 Vgl. z.B. Simon, J. (1973). Leben. In: Krings, H., Baumgartner, H.M. & Wild, C. (Hg.). Handbuch philosophischer Grundbegriffe, Bd. 3, 844-859: 851; Varela, F.J. (1979). Principles of Biological Autonomy; Ruiz-Mirazo, K., Etxeberria, A., Moreno, A. & Ibáñez, J. (2000). Organisms and their place in biology. Theor. Biosci. 119, 209-233: 217.
223 Bentley, A.F. (1941). The human skin: philosophy's last line of defense. Philos. Sci. 8, 1-19: 4.
224 Smuts, J.C. (1926). Holism and Evolution (dt.: Die holistische Welt, Berlin 1938): 88.
225 Smuts, J.C. (1926). Holism and Evolution: 99.
226 Smuts (1926; dt. 1938): 85.
227 a.a.O.: 88.
228 Meyer, A. (1935). Krisenepochen und Wendepunkte des biologischen Denkens: 31.
229 Meyer, A. (1934). Ideen und Ideale der biologischen Erkenntnis: 24ff.
230 Simpson, G.G. (1964). This View of Life; zur Kritik vgl. Simon, M.A. (1971). The Matter of Life; Hull, D. (1974). Philosophy of Biological Science: 4.
231 Vgl. auch Nagel, E. (1961). The Structure of Science: 381-383; Bergmann, G. (1944). Holism, historicism, and emergence. Philos. Sci. 11, 209-221.
232 Vollmer, G. (1992). Das Ganze und seine Teile. Holismus, Emergenz, Erklärung und Reduktion. In: Deppert, W., Kliemt, H., Lohff, B. & Schaefer, J. (Hg.). Wissenschaftstheorien in der Medizin, 183-223; vgl. ähnlich bereits Bunge, M. (1979). Treatise on Basic Philosophy, vol. 4. Ontology, II: A World of Systems: 39-41.
233 Vgl. Stephan, A. (1999). Emergenz: 147-154.
234 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme.
235 Vgl. Schulz, R. (1998). System, biologisches. Hist. Wb. Philos., Bd. 10, 856-861.
236 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte, Bd. 1: 83.
237 Bonnet, C. de (1755). Principes philosophiques sur la cause prémière (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 8, Neuchâtel 1783, 163-242): 232; ders. (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 25; 192; vgl. Cheung, T. (2004). Charles Bonnets allgemeine Systemtheorie organischer Ordnung. Hist. Philos. Life Sci. 26, 177-207: 192; ders. (Hg.) (2005). Charles Bonnets Systemtheorie und Philosophie organisierter Körper.
238 Lambert, J.H. (1782). Theorie des Systems. In: Logische und philosophische Abhandlungen, Bd. 1 (in: Händle, F. & Jensen, S. (Hg.) (1974). Systemtheorie und Systemtechnik, 87-90): 87.
239 Lambert, J.H. (1787). Fragment einer Systematologie. In: Logische und philosophische Abhandlungen, Bd. 2 (in: Händle, F. & Jensen, S. (Hg.) (1974). Systemtheorie und Systemtechnik, 91-103): 91.
240 ebd.
241 ebd.
242 a.a.O.: 92.
243 Lotze, H. (1853). Die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere nebst einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen von Eduard Pflüger. Götting. gelehrt. Anz. 1853 (174.-177. St.), 1737-1776: 1753.
244 a.a.O.: 1751f.
245 Driesch, H. (1899). Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. Entwicklungsmech. 8, 35-111: 74; ders. (1902). Über ein harmonisch-äquipotentielles System und über solche Systeme überhaupt. Arch. Enwicklungsmech. 14, 227-246; ders. (1904). Naturbegriffe und Naturteile: 206; ders. (1905): 205; ders. (1909/28). Philosophie des Organischen: 98f.; vgl. Schurig, V. & Nothacker, R. (2004). Die Entdeckung von Regulation und Selbstorganisation: das »harmonisch-äquipotentielle System« (Driesch 1902). Verhandl. Gesch. Theor. Biol. 10, 177-194.
246 Driesch, H. (1912). Ordnungslehre: 138.
247 Weiss, P. (1925). Tierisches Verhalten als „Systemreaktion". Biologia Generalis 1, 167-248: 243.
248 Bertalanffy, L. von (1937). Das Gefüge des Lebens: 12.
249 ebd.
250 Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild, Bd. 1. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 24.
251 Bertalanffy, L. von (1950). An outline of general system theory. Br. J. Philos. Sci. 1, 134-165: 143.
252 von Bertalanffy (1949): 24f.
253 Heidenhain, M. (1907). Plasma und Zelle, 1. Abt. Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse, 1. Lief. Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie, die Kerne, die Centren und die Granulalehre (= Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. 8, Teil 1): 86.
254 a.a.O.: 101.
255 Vgl. Biosystems. Journal of Molecular, Cellular and Behavioral Origins and Evolution (Amsterdam) 1.1974-
256 Bunge, M. (1979). Some topical problems in biophilosophy. J. Soc. Biol. Struc. 2, 155-172: 159f.
257 ebd.
258 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 141f.; 144.
259 Luhmann, N. (1968). Zweckbegriff und Systemrationalität. Über die Funktion von Zwecken in sozialen Systemen: 38.
260 Luhmann, N. (1984). Soziale Systeme. Grundriß einer allgemeinen Theorie (Frankfurt/M. 1987): 35.
261 Vgl. Holenstein, E. (1983). Zur Semantik der Funktionalanalyse. Z. allg. Wiss.theor. 14, 292-319: 318.

262 Bischof, N. (1995/98). Struktur und Bedeutung: 13.
263 Bertalanffy, L. von (1929). Zum Problem einer theoretischen Biologie. Kant Stud. 34, 374-390: 387; vgl. ders. (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 80; ders. (1933). Modern Theories of Development: 46.
264 Bastian, A. (1860). Der Mensch in der Geschichte. Zur Begründung einer psychologischen Weltanschauung, Bd. 1. Die Psychologie als Naturwissenschaft: 15.
265 Wessely, I.E. (1868). Das Grundprincip des deutschen Rhythmus auf der Höhe des neunzehnten Jahrhunderts: ix.
266 Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 70.
267 Bertalanffy, L. von (1929). Die Teleologie des Lebens. Biologia Generalis 5, 379-394: 391.
268 von Bertalanffy (1932): 98.
269 Weiss, P.A. (1925). Tierisches Verhalten als ›Systemreaktion‹. Die Orientierung der Ruhestellungen von Schmetterlingen (*Vanessa*) gegen Licht und Schwerkraft. Biologia Generalis 1, 165-248: 185; vgl. 194; 195.
270 Hönigswald, R. (1917). Die Philosophie des Altertums. Problemgeschichtliche und systematische Untersuchungen: 171.
271 Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 184.
272 a.a.O.: 192.
273 a.a.O.: 188.
274 a.a.O.: 195.
275 a.a.O.: 199.
276 a.a.O.: 200.
277 a.a.O.: 205.
278 Pütter, A. (1923). Stufen des Lebens. Eine Einführung in die Physiologie: 545f.
279 Küpfmüller, K. (1928). Über die Dynamik der selbsttätigen Verstärkungsregler. Elektr. Nachrichtentechn. 5, 459-467: 460.
280 Lenk, H. (1978). Wissenschaftstheorie und Systemtheorie. In: Lenk, H. & Ropohl, G. (Hg.). Systemtheorie als Wissenschaftsprogramm, 239-269: 246f.
281 a.a.O.: 245.
282 Bleecken, S. (1990). Welches sind die existentiellen Grundlagen lebender Systeme? Ein neues Paradigma. Naturwiss. 77, 277-282: 279; Proceedings of the First International Conference on Systems Biology, Tokyo, Japan, 2000, November 14-16; Kitano, H. (ed.) (2001). Foundations of Systems Biology; ders. (2002). Systems biology: a brief overview. Science 295, 1662-1664.
283 Bonner, J. (1960). Editorial. AIBS Bulletin 10, 17.
284 Vgl. Krohs, U. & Callebaut, W. (2007). Data without models merging with models without data. In: Boogerd, F.C., Bruggeman, F.J., Hofmeyr, J.-H.S. & Westerhoff, H.V. (eds.). Systems Biology. Philosophical Foundations, 181-213.
285 www.systemsbiology.org.
286 Vgl. Cottoner, R. & Stöffler, W. (2002). Systeme des Lebens – Systembiologie. Biologie heute 3, 2-7.

Literatur

Schurig, V. (1985). Die Entdeckung der Systemeigenschaft „Ganzheit“. Gestalt Theory 7, 208-227.
Gloy, K. (1996). Das Verständnis der Natur, Bd. II. Die Geschichte des ganzheitlichen Denkens.
Harrington, A. (1996). Reenchanted Science. Holism in German Culture from Wilhelm II. to Hitler (dt. Die Suche nach Ganzheit, Reinbek bei Hamburg 2002).
Trewavas, A. (2006). A brief history of systems biology. The Plant Cell 18, 2420-2430.

Georg Toepfer

Historisches Wörterbuch der Biologie

Geschichte und Theorie der biologischen Grundbegriffe

Band 2

Gefühl – Organismus

Inhaltsverzeichnis

Band 1

Einleitung xiii
Artikelverzeichnis il
Wortverzeichnis l
Abbildungsverzeichnis lxxv
Tabellenverzeichnis xciii

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

Band 2

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

Band 3

Parasitismus 1
Pflanze 11
Phylogenese 34
Physiologie 88
Pilz 106
Polymorphismus 111
Population 114
Räuber 136
Regeneration 142
Regulation 148
Rekombination 200
Rolle, ökologische 203
Schlaf 211
Schutz 221
Selbstbewegung 231
Selbstdarstellung 246
Selbsterhaltung 254
Selbstorganisation 271
Selektion 305
Sozialverhalten 378
Spiel 402
Stoffwechsel 410
Symbiose 426
Systematik 443
Taxonomie 469
Tier 494
Tod 510
Typus 537
Umwelt 566
Urzeugung 608
Vererbung 620
Verhalten 653
Virus 688
Vitalismus 692
Wachstum 711
Wahrnehmung 717
Wechselseitigkeit 738
Zelle 764
Zweckmäßigkeit 786

Gefühl

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

Emotion

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

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

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

Antike: Lust und Unlust

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

Nach Platon ist die Leidenschaft mit Lust oder Schmerz verbunden.[6] Er bringt diese beiden Aspekte mit dem Verlassen eines natürlichen Zustandes (Schmerz) bzw. der Wiederherstellung dieses Zustandes (Lust) in Zusammenhang[7] und illustriert dies durch die Gefühle bei der Abwesenheit bzw. Erfüllung der körperlichen Grundbedürfnisse nach Nahrung (Hunger), Flüssigkeit (Durst) und Wärme (Frieren). Neben den auf einen gegenwärtigen Empfindungszustand bezogenen Gefühlen der Lust und des Schmerzes stellt Platon die auf einen zukünftigen Zustand bezogenen Gefühle der »Furcht« und »Zuversicht« (zusammen die »Erwartung«)[8], so dass sich insgesamt ein Viererschema der emotionalen Grundeinstellungen ergibt, das insbesondere von der Stoa aufgegriffen wird (der »Tetrachord« der »vier Hauptaffekte«)[9] (vgl. Tab. 100). Platon formuliert auch bereits das Programm einer näheren Bestimmung und Klassifikation der Gefühle.[10] Er führt dieses Programm aber selbst nicht aus, wohl u.a. deshalb nicht, weil er den Gefühlen einen nur untergeordneten Status zuschreibt: Selbst die Lust sei nicht »das Gute«[11], und die Gefühle würden den Menschen insgesamt in eine der Vernunft entgegengesetzte Richtung ziehen[12]. Es stimmt mit dieser Einordnung der Gefühle zusammen, dass Platon sie nicht als geistige Prozesse versteht, sondern sie aus physiologischen Prozessen erklärt: Im ›Timaios‹ deutet er sie als Bewegungen der Säfte im Körper.[13]

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

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

Gefühl (17. Jh.) *1*
Selbstgefühl (Basedow 1764) *10*
Stimmung (Lorenz 1931) *9*
Stimmungsübertragung (Lorenz 1935) *10*
limbisches System (MacLean 1952) *10*

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

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

sind (vgl. Tab. 101).[14] Die leidenschaftlichen Gefühle des Menschen gehören nach Aristoteles zwar dem nicht vernünftigen Teil der Seele an, sie sind aber trotzdem der Vernunft zugänglich und können durch diese verändert werden[15] – eine in der Antike verbreitete Auffassung, die u.a. auch Epikur teilt[16]. Im stoischen Denken wird diese Position durch die enge Verbindung von Emotionen mit Urteilen und besonders mit dem Ideal des stoischen Weisen, der über keine Leidenschaft verfügt (»ἀπαθής«), ins Extrem getrieben.[17] Ungeachtet der geringen Wertschätzung, die den Emotionen im stoischen Denken zuteilwerden, finden sich in der Stoa die differenziertesten Systematisierungen von Gefühlen. So unterscheidet Chrysipp 79 Emotionen und klassifiziert diese in Gattungen, Arten und Unterarten (darunter 27 Arten der Begierde, 25 Arten des Schmerzes und fünf Arten der Lust).[18]

Nach verbreiteter antiker Auffassung bildet die Polarität von zwei Prinzipien, die *Liebe* und *Hass* oder *Lust* und *Unlust* genannt werden, den Grund für die Bewegung der Dinge und Lebewesen (so schon Empedokles[19]). Die Gefühle erscheinen also als motivierende Gründe des Handelns. Auch als Maßstab für das Zuträgliche und Schädliche werden sie verstanden.[20] Die Gefühle gelten dabei häufig als etwas den Tieren und Menschen Gemeinsames: In seinen elementaren Gefühlen des Genusses bei der Ausführung der lebensdienlichen Funktionen des Essens, Trinkens, Schlafens und Sich-Fortpflanzens unterscheide sich der Mensch nicht von den Tieren, heißt es bei Xenophon.[21] Platon bestimmt die Lust als die Kompensation eines Mangelzustandes des Körpers; so sei der Hunger Anzeichen für die Leere des Magens und das Aufnehmen der Nahrung sei mit Lust verbunden, weil dadurch der Körper wieder in seinen natürlichen, ausgeglichenen Zustand versetzt werde.[22] Nach Aristoteles steht das Gefühl der Lust in Verbindung mit dem Nützlichen und wird von einem Lebewesen angestrebt; die Unlust sei dagegen mit dem Schädlichen verbunden und werde gemieden.[23] Nicht nur der Mensch fühlt die Lust und Unlust; sie ist nach Aristoteles vielmehr allen Sinnenwesen gemeinsam.[24] An verschiedenen Stellen spricht Aristoteles ausdrücklich von der Furcht bei Tieren.[25] Es liege in der Natur jedes Lebewesens, seine natürliche Lust zu suchen.[26] Eine Interpretation der Gefühle im Sinne ihrer Lebensdienlichkeit ist für die Antike insgesamt kennzeichnend. Schon Xenophon ist der Meinung, die auf Selbsterhaltung gerichteten Lebensfunktionen (wie z.B. Ernährung und Schlaf) seien mit einem Gefühl der Lust verbunden, damit die Lebewesen ihre Selbsterhaltung anstreben.[27]

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

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

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

Stoa und Mittelalter: Selbsterhaltung

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

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

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

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

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

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

Frühe Neuzeit: Tierautomaten

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

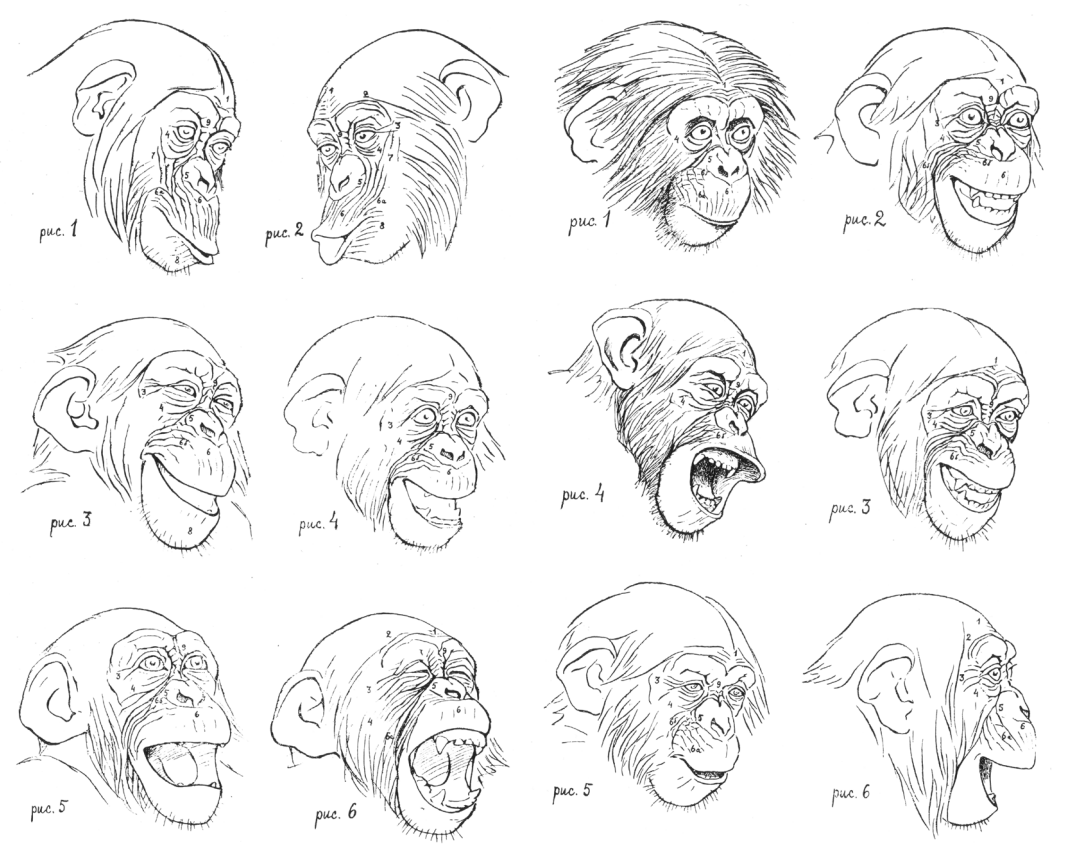


Abb. 175. Gesichtsausdruck eines jungen Schimpansen in verschiedenen Gefühlszuständen. Gleiche Falten im Gesicht sind durch gleiche Zahlen markiert. Die gleiche Falte kann also in unterschiedlichen Kontexten eine andere Bedeutung haben; entscheidend für den Signalwert des Gesichtsausdruck ist die Konstellation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

des Körpers gegeben seien (»donnez seulement pour la conservation de nôtre corps«).[38] Selbst das Gefühl des Schmerzes sei vorteilhaft, weil es zum Schutz beitrage. Trotz dieser biologischen Interpretation der Gefühle spricht Malebranche den Tieren zumindest gelegentlich Gefühle wie Schmerz und Lust ab und sieht sie als reine Maschinen (»Ils mangent sans plaisir, ils crient sans douleur […] ils evitent machinalement & sans crainte, tout ce qui est capable de les détruire«).[39] Er steht damit in der Tradition einiger Cartesianer, die den Tieren jedes Gefühl aberkennen und ihre Schmerzensschreie mit den Lauten von schlecht geölten Maschinen vergleichen – ein Vergleich, der auf das Vorwort zur posthumen Ausgabe von Descartes' Schrift über den Menschen aus dem Jahr 1664 zurückgeht und in den 1670er Jahren von J. Rohault und I.G. Pardies aufgegriffen wird.[40] Descartes selbst vergleicht die Tiere zwar wiederholt mit Maschinen, er spricht ihnen aber sehr wohl eine Sinnlichkeit (»sensus«) zu; allein der Verstand und die Sprache fehlen ihnen seiner Meinung nach (↑Bewusstsein; Intelligenz; Kommunikation).[41] Neben den unmittelbar mit den Lebensfunktionen zusammenhängenden Gefühlen (z.B. Hunger, Durst und Furcht) schreibt er den Tieren zumindest in einer Passage auch abgeleitete Gefühle wie Angst (»crainte«), Hoffnung (»esperance«) und Freude (»ioye«) zu.[42] An anderer Stelle reserviert Descartes aber selbst die elementaren Gefühle für den Menschen. So schreibt er in einem Brief an Mersenne von 1640, der Schmerz sei allein im Verstand gegeben (»la douleur n'est que dans l'entendement«) und die Tiere hätten daher

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

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

Gefühle bei Pflanzen?

Die klassische Position verbindet den Begriff des Gefühls mit Lebenserscheinungen des Menschen und allenfalls mit denen von Tieren. Gefühle stehen in enger Bindung zur Sinnlichkeit und Wahrnehmungsfähigkeit, und weil diese den Pflanzen und niederen Tieren abgesprochen wurde, galten sie auch als frei von Gefühlen. Gegen diese rein mechanistische Theorie des Pflanzenlebens wendet der Mediziner M. Alberti, ein Schüler von G.E. Stahl, 1721 ein, »daß die Pflanzen ein Gefühl haben«.[46] Die Gefühle der Pflanzen erschließen sich nach Alberti nicht ausgehend von den menschlichen Gefühlen, sondern ergeben sich vielmehr aus der Ordnung und Ökonomie *ihres* Lebens. Die Pflanzengefühle werden hier als nützliche Anpassungen interpretiert, die adäquate Reaktionen in verschiedenen Situationen sicherstellen. Populärer wird die Lehre vom Gefühl der Pflanzen nach Bekanntwerden der Bewegungen der Blätter der »Sinnpflanze« (*Mimosa pudica*). J.A. Unzer schreibt den Pflanzen daraufhin 1766 nicht nur eine Empfindung zu, sondern auch »Geschmack und Gefühl«.[47] Die Pflanzen stünden insgesamt den Tieren sehr nahe.

Gefühle als Ausdrucksbewegungen

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

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

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

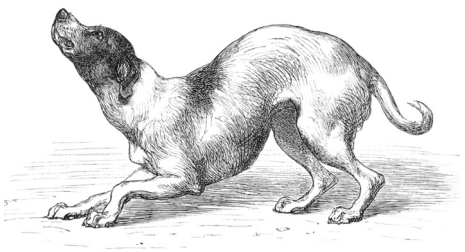


Abb. 177. Die Demutshaltung eines Hundes (»humble and affectionate frame of mind«) (aus Darwin, C. (1872). The Expression of the Emotions in Man and Animals: 53).

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

James-Lange: Gefühle als Handlungsfolge

Eine einflussreiche Theorie zur Entstehung der Gefühle entwickeln W. James und C. Lange in den 1880er Jahren unabhängig voneinander. Danach verursachen Gefühle nicht Handlungen, sondern sind umgekehrt die Wirkung bestimmter Handlungen. Erst durch die Unterschiede der körperlichen Reaktionen werden die Gefühle in ihrer spezifischen Qualität bestimmt. So weinen wir in dem berühmten Beispiel von James nicht, weil wir traurig sind, sondern wir sind traurig, weil wir weinen (»we feel sorry because we cry, angry because we strike, afraid because we tremble, and not that we cry, strike, or tremble, because we are sorry, angry, or fearful«[49]).

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

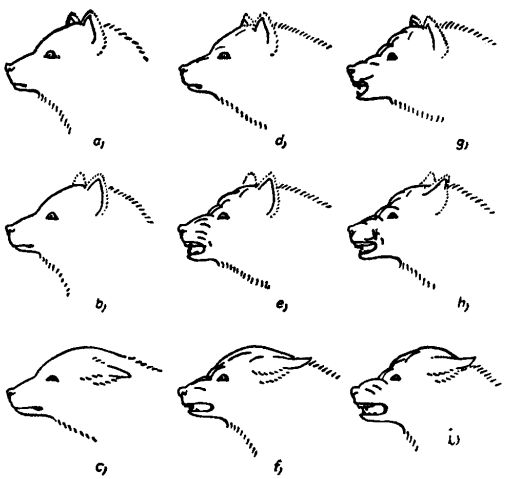


Abb. 178. Ausdrucksformen des Hundegesichts im Konflikt zwischen Angriff und Flucht. Überlagerung von »Kampfintention« und »Fluchtintention«: Zunahme der Aggression nach rechts und der Furcht nach unten (aus Lorenz, K. (1952). Die Entwicklung der vergleichenden Verhaltensforschung in den letzten 12 Jahren.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

Kognitive Bewertungstheorien

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

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

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

Gefühle nur bei Tieren, denen sie nützen

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

Systematik der Gefühle

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

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

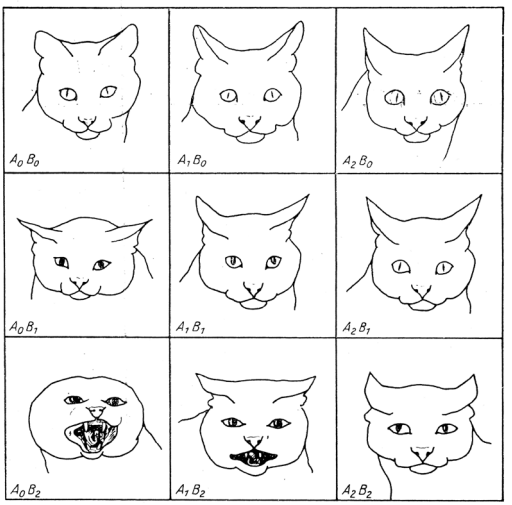


Abb. 179. Schematische Darstellung der Überlagerung von Angriffs- und Abwehrstimmung in der Mimik einer Katze; nach rechts zunehmende Angriffsstimmung, nach unten zunehmende Abwehrstimmung; ermittelt aus Foto- und Filmaufnahmen (aus Leyhausen, P. (1956). Verhaltensstudien an Katzen: 83).

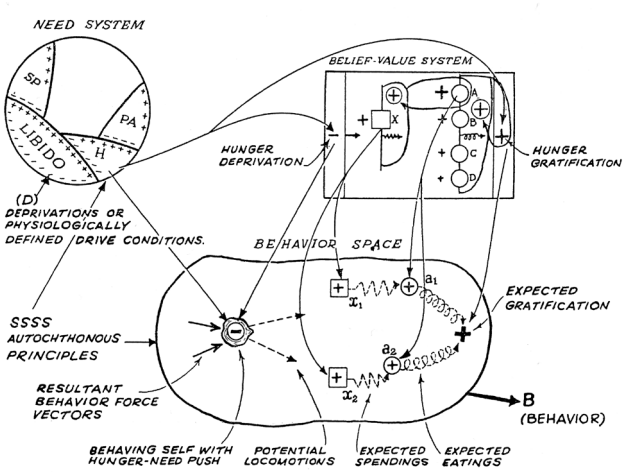


Abb. 180. Funktionales Modell zur Erklärung von Verhalten als Ergebnis der Interaktion von drei Subsystemen, einem Bedürfnissystem (»Need System«), einem Bewertungssystem (»Belief-Value System«) und dem Verhaltensraum (»Behavior Space«). In dem Bewertungssystem (auch »Erwartungs-Wert-System«), das zwischen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

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

Vergleichende Verhaltensforschung der Gefühle

Im Anschluss an W. McDougall ist K. Lorenz 1935 der Auffassung, »daß bestimmten instinktiven Verhaltensweisen bestimmte Affekte als subjektive Korrelate zugeordnet« seien, d.h. »daß die Instinkthandlungen mit subjektiven Erscheinungen einhergehen, die Gefühlen und Affekten entsprechen«.[68] Gefühle oder zumindest ihre Entsprechungen können damit auch weniger hoch organisierten Organismen zukommen. H. Hediger konstatiert 1967 allgemein eine ähnliche emotionale Grundausstattung bei Mensch und Tier und bezeichnet die Aussage, dass Tiere dem Menschen in affektiver Hinsicht näher stehen als in intellektueller in Erinnerung an den Psychologen D. Katz als *Katzsches Gesetz*.[69]

Fundamentalität für Lebendigkeit

Im Rahmen einiger moderner Ansätze einer Philosophie des Lebens spielt das Konzept des Gefühls eine zentrale Rolle. So wehrt sich H. Jonas 1953 dagegen, das Verhalten der Tiere im kybernetischen Modell auf die zwei Faktoren *Wahrnehmung* und *Bewegung* zu reduzieren – der wesentliche dritte Faktor sei das *Gefühl*: Dieses sei der Ausdruck einer »fundamentalen Selbstbesorgtheit alles Lebens«; grundlegend für alles Leben sei das Verlangen, sich zu erhalten, das eigene Dasein fortzusetzen. Weil die Lebewesen für ihre Erhaltung auf die Umwelt angewiesen sind, seien sie getrieben von einem grundlegenden organischen ↑Bedürfnis; dieses liege auch der Teleologie des Organischen zugrunde: »Die Pein des Hungers, die Leidenschaft der Jagd, die Wut des Kampfes, der Schrecken der Flucht, der Reiz der Liebe – diese und nicht die durch Rezeptoren übermittelten Daten begaben Gegenstände mit dem Charakter von Zielen«.[70] Gefühle werden hier als wirkungsvolle Motivatoren für Verhaltensweisen konzipiert, über die eine situationsangemessene Verhaltensauslösung bewirkt wird. Jonas wendet sich allerdings auch dagegen, die Gefühle rein funktionalistisch zu deuten und sieht mit ihnen die Möglichkeit einer Distanzierung von der biologischen Funktionalität gegeben. Den Raum für Gefühle verortet Jonas in der nicht unmittelbaren, sondern (räumlich) über Sinnesorgane und (zeitlich) über Triebstrukturen vermittelten Lebensweise der Tiere. Ihr Charakter als Vermittelndes bringt für die Gefühle die Möglichkeit der Verselbständigung mit sich, die Verselbständigung eines ursprünglichen biologischen Mittels der Selbsterhaltung zu eigenen Zwecken: »Es ist eines der Paradoxe des Lebens, daß es Mittel benutzt, die den Zweck modifizieren und selbst Teil desselben werden. Das fühlende Tier strebt danach, sich als

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

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

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

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

In ihrer biologischen Rolle kann das System der Gefühle als ein grundlegendes *Motivationssystem* (»primary motivational system«) für Verhalten gedeutet werden.[74] Gefühle können eine schnelle Verhaltensbereitschaft in charakteristischen Situationen herstellen, etwa eine Fluchtbereitschaft in Situationen der Bedrohung oder eine Bereitschaft zur Integration von Gruppenmitgliedern angesichts von Kummer. Über das System der Gefühle kann sich ein Organismus komplexen Situationen flexibel anpassen. Die Gefühle fungieren dabei als zwischen Wahrnehmung und Verhalten geschaltete Bewertungsinstanz. In dieser evaluativen Funktion »entkoppeln« sie die unmittelbare Verbindung von Reiz und Reaktion (Scherer 1994: »Emotion serves to decouple stimulus and response«).[75] Die starke Bindung von spezifischen Gefühlen an bestimmte Umweltsituation und funktionale Kontexte zeigt sich an der Möglichkeit, das Grundinventar der Gefühle in drei verschiedenen Sprachen auszudrücken: einer subjektiven Sprache des Erlebens, einer auf das äußere Verhalten bezogenen Sprache für Bewegungsmuster und einer funktionalen Sprache der biologischen Funktionskontexte (die drei letzten Spalten in Abb. 181).

Gefühl und Stimmung

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

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

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

Selbstgefühl

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

In anderer Bedeutung erscheint der Ausdruck auch bereits zuvor, so 1658 bei T. Hobbes (»sui aestimatio« im Sinne von »Selbstliebe«[88]). J.G. Herder nennt das Selbstgefühl Ende des 18. Jahrhunderts ein »Prinzipium der Individuation«.[89] Für J.G. Fichte schafft das Selbstgefühl die Einheit und den Zusammenhalt des Lebewesens als »Ich«, und zwar durch eine »Begrenzung seiner selbst«; diese Selbstbegrenzung ist nach Fichte auch die Voraussetzung für eine Öffnung des Lebewesens zu einer »Außenwelt«; im »Ich« sieht Fichte die Beziehung zur Außenwelt als das »Sehnen« repräsentiert.[90] Zu Beginn des 19. Jahrhunderts hält D. Troxler das »Selbstgefühl« für »ein nothwendiges Attribut alles Individuellen, Lebenden, oder vielmehr sein Wesen selbst«.[91] Weiter heißt es bei Troxler: »Das Selbstgefühl ist die Seele und das Leben aller Individualität«; es komme auch allen Pflanzen zu.[92] Auch G.W.F. Hegel thematisiert dieses Gefühl in seiner Philosophie des Organischen.[93] Auch die frühen Verhaltensforscher des 19. Jahrhunderts bedienen sich dieses Wortes, um das Verhalten der Tiere zu erklären.[94] 1908 beschreibt der Zoologe K. Möbius das Selbstgefühl als das Verhältnis, das ein Organismus (besonders ein Tier) zu sich selbst einnimmt als eine »sich innerlich selbst fühlende Einheit«.[95] Die Einheitsempfindung im Selbstgefühl gilt auch anderen Autoren des 20. Jahrhunderts als ein Charakteristikum der Lebewesen im Vergleich zu anorganischen Körpern.[96] In modernen neurobiologischen Theorien bildet das Selbstgefühl einen integralen Bestandteil des Phänomens des ↑Bewusstseins.[97]

Neurobiologie der Gefühle

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

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

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

Seit den 1930er Jahren wird der »zweite Schmerz«, der sich kurz nach einer Verletzung als anhaltendes Gefühl einstellt, mit einer besonderen Klasse von Nervenfasern in Verbindung gebracht, den so genannten *C-Fasern* (Zotterman 1933[105]; Gasser 1943: »C fiber pain«[106]). Die Bezeichnung ergibt sich aus einer Klassifikation von Nervenfasern nach ihrem Durchmesser und ihrer Erregungsleitungsgeschwindigkeit durch J. Erlanger und H.S. Gasser (1930).[107] C-Fasern, die im Zusammenhang mit Schmerzempfinden eine Rolle spielen (»Nozizeptoren«), werden bei zahlreichen Tierarten gefunden, u.a. bei Fischen.[108] V. Braithwaite schließt 2010 aus den physiologischen Befunden, dass Fische zumindest über die neuronalen Voraussetzungen zur Empfindung von Emotionen verfügen (»there is now sufficient scientific evidence for us to conclude that fish do have the cognitive capacity to experience emotion«).[109]

Evolutionäre Erklärungen

In den letzten Jahren verbreiten sich evolutionäre Erklärungen des Gefühls bei Mensch und Tier. R.M. Nesse formuliert 1990: »Emotions can be explained as specialized states, shaped by natural selection, that increase fitness in specific situations«.[110] In biologischer Perspektive erfolge über die Gefühle eine Anpassung des physiologischen und psychologischen Zustandes des Organismus an die Gegebenheiten einer Situation. Nach A. Damasio bilden die Emotionen keinen biologischen Luxus, sondern gehören zur »Logik des Überlebens«[111]; die Aufgabe der Emotionen bestehe darin, »dem Organismus zu helfen, am Leben zu bleiben«[112]: »Emotionen sind eigenartige Anpassungsleistungen und gehören untrennbar zu dem Mechanismus, durch den der Organismus sein Überleben reguliert«[113]. Als die zwei wesentlichen Funktionen der Emotionen sieht Damasio einerseits das Hervorrufen einer spezifischen Reaktion in einer auslösenden Situation und andererseits die Regulation des inneren Zustandes eines Organismus; Emotionen seien damit »Teil homöostatischer Regulationen«[114]. Als integraler Teil der regulatorischen Mechanismen der Selbstwahrnehmung erzeugen die Emotionen nach Damasio einen *Selbst-Sinn*.[115] Das durch die Emotionen gelieferte *Proto-Selbst* bilde die Summe der unbewussten Mechanismen, die für die physiologische Stabilität eines Körpers sorge (seine Homöostase).[116] Das Haben einer Emotion setzt also kein Bewusstsein voraus. Die Wirkung der Emotionen erfolgt in dem Modell von Damasio über »somatische Marker« von physiologischen Zuständen, die eine Repräsentation und Erinnerung dieser Zustände in Verbindung mit einer Bewertung ermöglichen. Unterschieden von den Emotionen sind bei Damasio die Gefühle: Während Emotionen Reaktionen darstellen, die äußerlich zu beobachten sind, seien die Gefühle die »private, mentale Erfahrung einer Emotion«[117]. Gefühle habe jeder für sich selbst, bei anderen zu erkennen seien allein die Emotionen.

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

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

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

Kulturalität menschlicher Gefühle

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

Nachweise

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

(Œuvres, Bd. V, Paris 1974, 267-279): 278.
42 Descartes, R. (1646). [Brief an Newcastle vom 23. Nov.1646]. (Œuvres, Bd. IV, Paris 1974, 568-577): 574; vgl. Cottingham, J. (1978). 'A brute to the brutes?' Descartes' treatment of animals. Philos. 53, 551-559: 556f.
43 Descartes, R. (1640). Brief an Mersenne vom 11. Juni 1640 (Œuvres, Bd. III, Paris 1975, 72-88): 85.
44 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Œuvres, Bd. VII, Paris 1983, 1-561): 81.
45 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 130 (II, 7).
46 Alberti, M. (1721). Abhandlung von der Seele des Menschen, der Thiere und Pflantzen, 2 Theile: II, 244.
47 Unzer, J.A. (1766). Vom Gefühle der Pflanzen. In: Sammlung kleiner Schriften, 242-255: 251.
48 Darwin, C. (1872). The Expression of the Emotions in Man and Animals.
49 James, W. (1884). What is an emotion? Mind 9, 188-205: 190.
50 Cannon, W.B. (1929). Bodily Changes in Pain, Hunger, Fear, and Rage, vol. 2.
51 Schachter, S. & Singer, J. (1962). Cognitive, social and physiological determinants of emotional state. Psych. Rev. 69, 379-407.
52 Zajonc, R. (1980). Feeling and thinking: preferences need no inferences. Amer. Psychol. 35, 151-175; ders. (1984). On the primacy of affect. Amer. Psychol. 39, 117-123; vgl. Arnold, M.B. (1960). Emotion and Personality.
53 Normann; nach Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 157.
54 Loeb, J. (1899). Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie: 49.
55 Forel, A. (1910). Das Sinnenleben der Insekten: 131.
56 Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 118.
57 a.a.O.: 119.
58 Ortony, A. & Turner, T.J. (1990). What's basic about emotions? Psychol. Rev. 97, 315-331; Ulich, D. & Mayring, P. (1992). Psychologie der Emotionen: 132f.
59 Kritisch dazu: Oksenberg Rorty, A. (1978). Explaining emotions. J. Philos. 75, 139-161; Griffiths, P.E. (1997). What Emotions Really Are: 14.
60 Perler, D. (2011). Transformationen der Gefühle. Philosophische Emotionstheorien 1270-1670: 13-20.
61 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 291-497): 380.
62 McDougall, W. (1908/50). An Introduction to Social Psychology: 39ff.
63 Gray, J.A. (1982). The Neuropsychology of Anxiety; vgl. ders. (1994). Three fundamental emotional systems. In Ekman, P. & Davidson, R.J. (eds.). The Nature of Emotion: Fundamental Questions, 243-247.
64 Panksepp, J. (1982). Toward a general psychobiological theory of emotions. Behav. Brain Sci., 5, 407-467.
65 Ekman, P., Friesen, W.V. & Ellsworth, P.C. (1972). Emotion in the Human Face; dies. (1982). What emotion categories or dimensions can observers judge from facial behavior? In: Ekman, P. (ed.). Emotion in the Human Face, 39-55.
66 Plutchik, R. (1980). A general psychoevolutionary theory of emotion. In: Plutchik, R. & Kellerman, H. (eds.). Theories of Emotion, 3-33.
67 Tomkins, S.S. (1984). Affect theory. In: Scherer, K.R. & Ekman, P. (eds.). Approaches to Emotion, 163-195.
68 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 115-282): 275.
69 Hediger, H. (1967). Verstehens- und Verständigungsmöglichkeiten zwischen Mensch und Tier. Psychologie 26, 234-255: 242; vgl. Katz, D. (1937). Animals and Men: 20.
70 Jonas, H. (1953/66). A critique of cybernetics (dt. Kybernetik und Zweck. Eine Kritik, in: ders., Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 195-220): 219.
71 Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. Bewegung und Gefühl. Über die Tierseele, in: ders., Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 193.
72 Baer, K.E. von (1860). Welche Auffassung der lebenden Natur ist die richtige? und wie ist diese Auffassung auf die Entomologie anzuwenden? (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Erster Theil, St. Petersburg 1864, 237-288): 282.
73 Scheler, M. (1928). Die Stellung des Menschen im Kosmos (Bonn 1991): 12.
74 Tomkins, S.S. (1970). Affect as the primary motivational system. In: Arnold, M. (ed.). Feelings and Emotions, 101-111.
75 Scherer, K. R. (1994). Emotion serves to decouple stimulus and response. In: Ekman, P. & Davidson, R.J. (eds.). The Nature of Emotion: Fundamental Questions, 127-130; vgl. ders. (1984). On the nature and function of emotion: A component process approach. In: Scherer, K.R. & Ekman, P. (eds.). Approaches to Emotion, 293-317.
76 Dilthey, W. (1883). Einleitung in die Geisteswissenschaften (Gesammelte Schriften, Bd. 1, Stuttgart 1979): 150.
77 Heidegger, M. (1929-30). Die Grundbegriffe der Metaphysik. Welt – Endlichkeit – Einsamkeit (Gesamtausgabe, Bd. II, 29-30, Frankfurt/M. 1983): 96f.; 101; vgl. Wetz, F.J. (1998). Stimmung. Hist. Wb. Philos., Bd. 10, 173-176.
78 Ryle, G. (1949). The Concept of Mind (dt. Stuttgart 1992): 128ff.
79 Jaeger, G. (1878). Lehrbuch der allgemeinen Zoologie, II. Abth. Physiologie: 108f.
80 Lorenz, K. (1937). Über die Bildung des Instinktbegriffes (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 283-342): 326.
81 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 115-282): 242 und ff.; vgl. ders. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 13-69): 63.
82 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre, Berlin 1972): 52.
83 Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. Bull. Anim. Behav. 9, 34-40: 37.

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

Literatur

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

Gen

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

Ideengeschichtliche Vorläufer

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

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

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

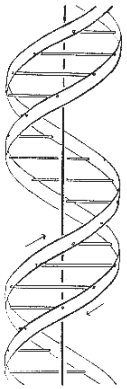


Abb. 183. Schematisches Modell der »Doppelhelix« der DNA. Das Molekül, aus dem die Gene sind, ist ein natürliches Polymer, dessen langgestrecktes Gerüst aus alternierend angeordneten Zucker- und Phosphorsäuremolekülen besteht. Den eigentlichen Träger der genetischen Information bildet die Sequenz der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

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

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

Mendel: Elemente und Faktoren

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

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

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

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

Gene zwischen Vererbung und Entwicklung

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

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

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

Gene als Atome der Vererbung und Entwicklung

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

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

Alternative Bezeichnungen

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

Einige dieser terminologischen Vorschläge sind folgende: H. Spencer führt 1864 die Bezeichnung ***physiologische Einheiten*** (»physiological units«) als Grundelemente unter anderem der Vererbung ein.[15] Bereits der Ausdruck macht aber deutlich, dass diese Strukturen nicht allein als Einheiten der Vererbung konzipiert sind. Vor dem Hintergrund einer dezidierten Vererbungstheorie, nämlich seiner Theorie der *Pangenesis*, postuliert C. Darwin 1868 die Existenz von *kleinen Keimen* oder ***Gemmulen*** (engl. »gemmules«) als Erbträger, die er sich als intrazelluläre Teilchen vorstellt und von denen jeder für die Ausbildung eines bestimmten Merkmals verantwortlich sein soll.[16] Nach Darwins Hypothese enthalten auch die Körperzellen diese Keime; sie zirkulieren frei im Körper und finden sich auch in den Keimzellen. Einflüsse der Umwelt verändern nach Darwins Vorstellungen die Keime; diese Veränderungen werden über die Keimzellen an die Nachkommen des Organismus weitergeben (↑Genetik; Lamarckismus). E. Haeckel nennt 1876 im Anschluss an L. Elsberg[17] die elementaren Zellbestandteile ***Plastidulen***.[18] Die Theorie der Vererbung, die Haeckel daran knüpft, geht nicht von einer Übertragung der Plastidulen als materielle Einheiten aus, sondern allein von der Bewegung der Plastidulen. Nachdem in den 1860er Jahren Versuche zeigen, dass nur Zellfragmente mit einem Zellkern zu Wachstum und Regeneration befähigt sind, vermutet Haeckel bereits 1866, dass der Zellkern das Medium für die Weitergabe der vererbbaren Eigenschaften ist (↑Zelle).[19] Einen eigenen Ausdruck für vererbte individuelle Merkmalsträger verwendet 1876 auch F. Galton, einer der Vorläufer der Populationsgenetik: Galton spricht von *stirps* (abgeleitet von lat. ›stirpes‹ »Wurzel«) und definiert sie als Gesamtheit der Keime (»sum-total of the germs«).[20] Bereits 1865 entwirft Galton die Erbsubstanz als etwas, das von Individuum zu Individuum weitgehend unverändert weitergereicht wird, so dass die Individuen zu »passiven Überträgern« werden (»are we no more than passive transmitters of a nature we have received, and which we have no power to modify?«).[21]

Nachhaltige terminologische Unterscheidungen zwischen Substanzen, die den Körper der Organismen bilden, und solchen, die wesentlich von Generation zu Generation weitergegeben werden und insofern die Grundlage der Vererbung bilden, etablieren sich seit den 1870er Jahren. So unterscheidet C. von Nägeli 1879 zwischen *Trophoplasma* und ***Idioplasma***.[22] Später modifiziert Nägeli seinen Vorschlag und differenziert zwischen *Stereoplasma* und *Idioplasma*: Das Idioplasma enthält nach den Vorstellungen Nägelis jede wahrnehmbare Eigenschaft eines Organismus als »Anlage«: »es gibt daher ebenso viele Arten von Idioplasma als es Combinationen von Eigenschaften gibt«.[23] »Das Idioplasma des Keimes wäre somit gleichsam das mikrokosmische Abbild des makrokosmischen (ausgewachsenen) Individuums; es wäre nach Maassgabe, als dieses aus Organen, Gewebssystemen und Zellen aufgebaut ist, aus Schaaren von Micellen zusammengesetzt«.[24] Die besondere Struktur des Idioplasmas wird nach Nägeli bei der Fortpflanzung weitergegeben und ist somit für die Vererbung der Eigenschaften verantwortlich. Die Differenzierung der Zellen im Laufe der Individualentwicklung erklärt Nägeli sich mit einer Änderung der Eigenschaften des Idioplasmas[25], »der Configuration des idioplasmatischen Systems«[26]. Wie bei anderen Autoren der Zeit erscheint auch bei Nägeli das genetische Material in der Rolle eines Akteurs, die Organismen dagegen lediglich als dessen zeitweilige Manifestationen: »[S]tatt dass die Eltern einen Theil ihrer Eigenschaften auf die Kinder vererben, ist es vielmehr das nämliche Idioplasma, welches zuerst den seinem Wesen entsprechenden elterlichen Leib

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Auch in den 1890er Jahren ist noch keine terminologische Einheitlichkeit über die kleinsten Träger der Vererbung erlangt. Es werden verschiedene Ausdrücke vorgeschlagen, die aber alle das Schicksal der Kurzlebigkeit erleiden. Unter ihnen sind R. Altmanns Konzept des ***Bioblast***[50], O. Hertwigs Ausdruck ***Idioblast*** für Bestandteile der Zellen, die für sich die Fähigkeit des Wachstums und der Fortpflanzung haben[51], und M. Verworns Begriff des ***Biogens***. Der letztere Vorschlag, den Verworn 1895 macht, bezieht sich allerdings nicht auf eine Einheit der Vererbung, sondern soll eine elementare physiologische Einheit bezeichnen, ein »lebendiges Eiweiß«, das im Gegensatz zum toten Eiweißmolekül eine »labile Constitution« besitzt und die Fähigkeit der Fortpflanzung und der Beeinflussung anderer Eiweiße aufweist.[52] (G. Desor gebraucht den Ausdruck ›Biogen‹ bereits 1851 für eine das Eidotter umgebende eiweißhaltige Flüssigkeit.[53]). Die größte Aufmerksamkeit unter den zahlreichen terminologischen Vorschlägen findet H. de Vries' Terminus des ***Pangens***. De Vries bezeichnet damit die materiellen Träger von Merkmalen, bei denen er in Züchtungsversuchen an Pflanzen eine unabhängige Weitergabe beobachtet. Er postuliert, dass jede Zelle aus einer Vielzahl von Pangenen zusammengesetzt ist.[54] Die Wortwahl stellt eine Referenz zu Darwins Theorie der Pangenesis dar (s.o.). Die Vererbung erklärt de Vries aus der physischen Weitergabe der Pangene von einer Generation zur nächsten. In den Kernen der Keimzellen, die den neuen Organismus bilden, befinden sich die Pangene nach de Vries in einem physiologisch inaktiven Zustand, erst in der Entwicklung des Organismus entfalten sie ihre spezifische Aktivität. In der Theorie von de Vries sind damit die Vorgänge der Vererbung und Entwicklung weitgehend voneinander getrennt.

Morgan: Gene als materielle Einheiten

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

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

Selbständigkeit der Merkmale« einige Merkmale gibt, die gebunden an andere vererbt werden und die er »gekoppelte Merkmale« nennt (↑Vererbung).[59] Bateson und Mitarbeiter sprechen in diesem Zusammenhang 1906 von *gametischer Kopplung* (»gametic coupling«).[60]

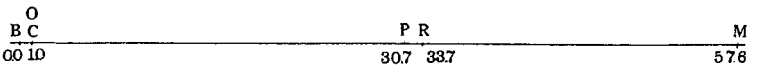


Abb. 184. Die erste Genkarte, ermittelt durch Crossing-Over bei Drosophila. Die Gene sind: B (black): schwarze Körperfarbe; C (color): farbige Augen; O: (eosin): Eosin-Augen; P (vermilion): zinnoberrote Augen; R (rudimentary): rudimentäre Flügel; M (miniature): verkleinerte Flügel (aus Sturtevant, A.H. (1913). The linear arrangement of six sex-linked factors in Drosophila, as shown by their mode of association. J. exper. Zool. 14, 43-59: 49).

Die umfangreichen experimentellen Untersuchungen Morgans ermöglichen also eine Lokalisierung der Gene auf den Chromosomen. Ungeklärt und im Rahmen des experimentellen Ansatzes der klassischen Genetik im Allgemeinen prinzipiell nicht zu klären ist aber die genaue materielle Grundlage der Erbeinheiten. Aufschluss darüber liefert erst die seit den 1930er Jahren sich etablierende Molekularbiologie.

Muller: Gen und Mutation

Ebenfalls ohne die stoffliche Basis der Gene zu kennen, macht der Morgan-Schüler H.J. Muller in den 1920er Jahren weitreichende Aussagen über ihre Wirkungsweise und Veränderbarkeit. Muller interpretiert die Gene als stabile stoffliche Strukturen und wendet sich damit gegen die ältere Auffassung, dass Unterschiede in den Merkmalen auf einer Veränderung der Struktur einzelner Gene (also ihrer stofflicher Instabilität) beruhen.[61] Ein wichtiges Verfahren zur Bestimmung und Abgrenzung von Genen bildet die Erzeugung von künstlichen Mutationen mittels Röntgenstrahlen, das Muller seit den frühen 20er Jahren einsetzt.[62] Die wesentliche Eigenschaft der Gene sieht er in ihrer Fähigkeit, Kopien von sich selbst erzeugen und von einer Generation zur nächsten sich verändern zu können.[63] Muller charakterisiert die Gene 1926 als die »Basis des Lebens« und bestimmt das »Genmaterial« als jede Substanz, die ihre eigene spezifische Komposition reproduzieren kann und zur Veränderung in der Lage ist (»any substance which, in given surroundings – protoplasmic or otherwise – is capable of causing the reproduction of its own specific composition, but which can nevertheless change repeatedly – ›mutate‹ – and yet retain the property of reproducing itself in its various new forms«[64]). Muller vermutet, dass die Gene im Chromatin enthalten sind.

Eine zu ihrer Zeit wenig beachtete visionäre Beschreibung der Gene geben N.W. Timoféef-Ressovsky, K.G. Zimmer und M. Delbrück 1935. Nach dieser Beschreibung bildet ein Gen einen »Atomverband«; eine Mutation betrachten die Autoren als eine »Atomumlagerung oder Bindungsdissoziation«.[65] Die Gene werden weiter als »chemisch-physikalische Einheiten« aufgefasst, die »weitgehend autonome Untergruppen« der Chromosomen bilden, und gedacht »als unmittelbare ›Startpunkte‹ der Reaktionsketten, aus denen die Entwicklungsvorgänge bestehen«.[66]

Nukleäre und extranukleäre Vererbung

Die Beschränkung der Gene in materieller Hinsicht allein auf Komponenten des Zellkerns ist in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts sehr umstritten. Neben der *nukleären Vererbung* über Stoffe aus dem Kern wird eine *extranukleäre Vererbung* über Bestandteile des Zellplasmas angenommen (↑Vererbung). Letztere werden als ***Plasmagene*** bezeichnet (Darlington 1939: »plasmagenes«[67]; H. Winkler unterscheidet 1924 zwischen »karyotischen« und »etwaigen plasmatischen Genen«[68]). Neben den Plasmagenen bestimmt C.D. Darlington eine zweite Gruppe von extranukleären Vererbungsträgern: die *Plastogene* der Plastiden (Chloroplasten und Mitochondrien). Sowohl Plasmagene als auch Plastogene zählt Darlington zu dem »Genotyp« eines Organismus; außerdem seien beide Gruppen Teil des Systems der partikulären Vererbung (»particulate inheritance«). Festgestellt werden die so genannten Plasmagene z.B. bei Stämmen von *Paramecium*, die ein Gift (Paramecin) zur Abwehr anderer Stämme produzieren, das über einen Stoff im Zytoplasma (»kappa«) erzeugt und vererbt wird. Ähnliche Prozesse der extranukleären Vererbung werden bei *Drosophila* (»sigma«) beschrieben.[69] Weil diese Faktoren den lamarckistischen Mechanismus einer Vererbung erworbenen Eigenschaften ermöglichen würden, werden sie in starkem Maße auch in den ideologischen Auseinandersetzungen um den ↑Lamarckismus zu Zeiten des Kalten Krieges diskutiert.[70] Überlagert werden diese Diskussionen um die zytoplasmatischen Faktoren der Vererbung durch die entscheidenden Fortschritte in der Erkenntnis der materiellen Struktur der Gene des Zellkerns seit Mitte der 1950er Jahre.

Differenzielles Genkonzept

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

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

A.H. Sturtevant, der demgegenüber erfolgreich das Projekt verfolgt, Gene als physische Einheiten auf den Chromosomen von *Drosophila* zu beschreiben, sieht in dem Kommentar Wilsons eine Vermengung der Konzepte ›Merkmal‹ und ›Gen‹. Das notwendige Zusammenwirken der Gene bei der Bildung von Merkmalen ist nach Sturtevant kein Hindernis für die Identifizierung der Gene als unabhängige Einheiten, die sich physisch lokalisieren lassen. Ein Gen ist für Sturtevant damit dasjenige physische Element auf den Chromosomen, das einen Unterschied zwischen zwei Organismen bedingt: »All what we mean when we speak of a gene for pink eye is, a gene which differentiates a pink eyed fly from a normal one – not a gene which produces pink eyes per se, for the character pink eye is dependent upon the action of many other genes«[75]. Vereinbar ist mit einem solchen *differenziellen Genkonzept* (»differential concept of the gene«[76]) nicht nur ein deterministisches Verhältnis von Gen und Merkmal, sondern auch ein mehrdeutiges Verhältnis im Sinne von Polygenie und Polyphänie (s.u.): Ein Gen kann auf mehrere Merkmale wirken, die ihrerseits von mehreren Genen beeinflusst werden – relevant für die Bestimmung einer Einheit als Gen ist allein die Tatsache, dass ihre Veränderung einen Unterschied bewirkt. Auch wenn die Schule von Morgan sich also um eine Zuordnung von Genen zu Merkmalen bemüht, wird die Interaktion der Gene nicht aus den Augen verloren. Auch Morgan betont später, dass jedes Gen jedes Merkmal beeinflussen kann und damit eigentlich das gesamte Genom für die Ausbildung von Merkmalen verantwortlich ist (Morgan 1917: »It may perhaps not be a very great exaggeration to say that every gene in the germ plasm affects every part of the body, or, in other words, that the whole germ plasm is instrumental in producing each and every part of the body«[77]).

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

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

Interaktion von Genen

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

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

Von Seiten der Genetiker wird auf die Interaktion der Gene in der Verursachung von Merkmalen seit Beginn des 20. Jahrhunderts immer wieder hingewiesen (»Epistasis«; s.u.). Ein gut untersuchter Fall der Abhängigkeit der Wirkung eines Gens von seiner Nachbarschaft betrifft das *bar*-Gen bei *Drosophila*, das A.H. Sturtevant in den frühen 1920er Jahren untersucht. Wegen der Umgebungsabhängigkeit der Genwirkung spricht Sturtevant vom ***Positionseffekt*** (»effect of position«[83]; später auch: »position effect«[84]). Sturtevant versteht diesen Effekt allerdings nicht im Sinne eines regelmäßigen Regulationsprozesses, sondern erklärt ihn als eine Störung, die durch Crossing-over entstanden ist. R. Goldschmidt wendet das damit bezeichnete Phänomen als Argument gegen die Theorie der Gene insgesamt: Wenn die Wirkung der Gene wechselseitig voneinander abhängt, dann können sie nicht die isolierten Determinationsfaktoren sein, als die sie angesehen werden. Das Chromosom als Ganzes hält Goldschmidt für die entscheidende integrierte Größe, die die Entwicklung steuert. 1937 behauptet Goldschmidt dezidiert, es gebe keine Gene: »there is no such a thing as a gene«.[85] Goldschmidt stellt sich die genetisch wirksamen Faktoren weniger als statische materielle Körper (eben als ›Gene‹) vor, sondern vielmehr als dynamische physiologische Einheiten, die in ihrer Wirkung wechselseitig voneinander abhängen und auch ihre Position auf einem Chromosomen während der Zellteilung verändern.

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

Diese Vorstellungen von der Interaktion der Gene bei der Bildung organischer Strukturen nähern den Genbegriff dem entwicklungsbiologischen Begriff des ↑Feldes an. Schon 1923 bezeichnet der Entwicklungsbiologe A. Gurwitsch Gene als »bestimmt konfigurierte Bahnen, d.h. kleine dynamische Felder, deren Dasein ununterbrochen und beharrend ist, und die von einer Generation zur nächsten übertragen werden«.[87] Ein einzelnes Gen ist damit nicht mehr die autonome Determinante für ein Merkmal; es verliert seine »Kommandoposition« (Roth 1986[88]). Ein Gen gewinnt seine Wirksamkeit nur im Zusammenspiel mit anderen Genen und mit anderen Komponenten einer Zelle.

Gene in der Entwicklungsgenetik

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

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

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

Gene, Organismen und »Bohnenkorbgenetik«

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

Auch R.A. Fisher stellt zwar fest, dass Gene nicht isoliert stehen, sondern phänotypische Merkmale allein in der Interaktion mit anderen Genen ausprägen (Fisher 1930: »the visible effect of a gene substitution depends both on the gene substitution itself and on the genetic complex, or organism, in which this gene substitution is made«[98]). Andererseits geht er in seiner Analyse aber von der Additivität der genetischen Effekte aus und kann so einem Gen einen inhärenten, weitgehend kontextfreien Wert zuschreiben.[99] Später wird dieser Ansatz von der Soziobiologie aufgegriffen und findet sich u.a. in G.C. Williams' Zuschreibung von Selektionskoeffizienten zu Genen[100] und R. Dawkins' Formel des Egoismus der Gene[101] (s.u.).

In einer Wiederaufnahme der interaktionistischen Betrachtung der Gene (und in völliger Verkennung der differenzierten Behandlung dieser Frage durch die frühen Populationsgenetiker[102]) wirft E. Mayr in den 1950er Jahren der atomistischen Zerlegung des Organismus in einzelne, isoliert voneinander weitergegebene Merkmale vor, sie stelle eine unrealistische Abstraktion dar. In einem Bild vergleicht Mayr die Behandlung des Organismus als eines Aggregats von Genen mit der Ansammlung von Bohnen in einem Bohnenkorb: »Each gene was essentially treated as an independent unit favored or discriminated against by various causal factors [...] Evolutionary change was essentially presented as an input or output of genes, as the adding of certain beans to a beanbag and the withdrawing of others«.[103] Mayr spricht in diesem Zusammenhang von der Phase der ***Bohnenkorbgenetik*** (»period of ›beanbag genetics‹«).[104] Sich gegen diese Betrachtung wendend, hält Mayr die Behandlung von Genen im Genotyp eines Organismus als isolierbare und beliebig miteinander kombinierbare Einheiten für nicht tragbar. Der Genotyp ist für ihn eine integrierte Ganzheit, in der jedem Gen seine Bedeutung und sein Wert nur relativ zu den anderen Genen zukomme. Diese Sicht nennt Mayr eine ***Relativitätstheorie im Bereich der Populationsgenetik*** (»a theory of relativity in the field of population genetics«[105]). Bestimmt ist diese Theorie wesentlich dadurch, dass den Genen konstante Fitnesswerte abgesprochen werden (»A gene is no longer considered as having a fixed, absolute selective value. Rather its contribution to fitness is relative and may change. It depends on the nature of the genotype of which it is a component«[106]). Das gleiche Gen könne einen hohen selektiven Wert in der genetischen Umgebung des einen Genotyps haben, während es in einem anderen

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

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

Konstante Fitnesswerte von Genen

Von anderer Seite wird allerdings darauf hingewiesen, dass es eine Evolution auf populationsgenetischer, neodarwinistischer Grundlage nicht geben könnte, wenn vollkommene genetische Relativität herrschen würde. Denn hängt die Bedeutung eines Gens von den anderen Genen ab, mit denen zusammen es das Genom eines Organismus bildet, so dass es in verschiedenen Organismen einen stark variablen Beitrags zur Fitness leistet, dann kann es selbst nicht als Einheit der Selektion fungieren. Damit eine Evolution auf genetischer Ebene erfolgen kann, ist es also notwendig, dass der adaptive Wert, den ein Gen in einem Organismus hat, in etwa dem entspricht, den es in einem anderen hat, in dem das Gen in einem anderen genetischen Kontext steht. Erfüllt ist diese Bedingung in Populationen von hinreichend ähnlichen Organismen, so dass hier den Genen ein konsistenter Fitnesswert zugeschrieben werden kann. In diesem Sinne kann es eine Evolution auf genetischer Ebene nur in dem Bohnenkorbansatz geben (Haldane 1964: »bean bag genetics, so far from being obsolete, has hardly begun its triumphant career«[112]; Maynard Smith 1982: »There is only bean-bag genetics«[113]).[114] Populationsgenetiker weisen daher auf die Notwendigkeit relativ konstanter Fitnesswerte von Genen hin.[115]

Replikation der Gene

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

Der genaue Mechanismus der Teilung der Gene im Rahmen der Zellteilung und Fortpflanzung wird seit Beginn der 1940er Jahre aufgeklärt. Die sich später als im Ansatz richtig erweisende Idee des Kopierens eines Gens über ein Komplement, d.h. ein »Negativ« des ursprünglichen Gens, schlägt J.B.S. Haldane bereits 1937 vor.[116] Haldanes Überlegungen sind von immunologischen Vorstellungen über die Komplementarität von Antikörper und Antigen geleitet. Auf die molekulare Struktur der Gene bezogene Vorschläge für einen Kopiermechanismus machen L. Pauling und M. Delbrück 1940.[117] Das Kopieren der Gene baut nach ihren Vorstellungen auf der autokatalytischen Synthese von Peptidbindungen auf.[118] Das im Kern richtige Modell, dem zufolge das Kopieren von einer paarigen Struktur ausgeht, die zur ihrer Verdoppelung geteilt wird und die beiden paarigen Elemente als Vorlage zur Nachbildung des jeweils fehlenden Elements dienen, wird von Pauling 1948 entwickelt: »If the structure that serves as a template (the gene or virus molecule) consists of, say, two parts, which are themselves complementary in structure, then each of these parts can serve as the mould for the production of a replica of the other part, and the complex of two complementary parts thus can serve as the mould for the production of duplicates of itself«.[119] Auf diesem Modell baut dann die von J. Watson und F. Crick gegebene richtige Annahme eines Kopiermechanismus durch Trennung und anschließende beidseitige Komplettierung der komplementären Stränge der Doppelhelix auf.[120] Auf der Ebene der Chromosomen wird die Vermehrung, die vor der Teilung einer Zelle stattfindet und mit dem Kopieren der Gene auf der

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

Doppelhelixmodell der DNA

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

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

Ein-Gen-ein-Enzym-Konzept und Kolinearität

Die Wirkungsweise der Gene wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts in einer besonderen Beziehung zu Enzymen (↑Molekularbiologie) gesehen, ja die Gene werden z.T. selbst als Enzyme verstanden.[124] Ebenso wie den Enzymen wird auch den Genen eine katalytische Wirkung zugeschrieben. Weil sie ihre eigene Erzeugung katalysieren, werden die Gene von A.L. Hagedoorn 1911 als ***autokatalytische Substanzen*** (»autocatalytic substances«) bezeichnet[125] – eine Benennung, die die Genetiker L. Troland 1917 und H.J. Muller 1922 übernehmen und allgemein bekannt machen.[126] Troland stellt 1917 neben die autokatalytische Aktivität der Vererbungssubstanzen ihre heterokatalytische Aktivität, die zur Bildung anderer spezifischer Moleküle beiträgt (»Although the fundamental life-property of the chromatin units is that of autocatalysis, it is necessary and legitimate to suppose that the majority of them sustain specific heterocatalytic relationships to reactions occurring in living matter«[127]). Muller hält die Beschreibung des Kopierens von Genen als ›Autokatalyse‹ später allerdings für wenig hilfreich (1947: »It has been misleading and unhelpful to refer to the self-duplication of the gene as ›autocatalytic‹«[128]). Denn es gebe sehr unterschiedliche Formen der Autokatalyse, die nicht durch einen einheitlichen Mechanismus charakterisiert werden könnten.[129]

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

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

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

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

Expression, Expressivität und Penetranz

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

Klassische, molekulare und andere Genbegriffe

Die Fortschritte im Verständnis der Gene seit Mitte des 20. Jahrhunderts verdanken sich in erster Linie technischen Innovationen in der Kultivierung von Bakterien und anderen Mikroorganismen. Die Einführung standardisierter Techniken ermöglicht die Etablierung routinierter Untersuchungen und die rasche Gewinnung großer Datenmengen. Neben den Untersuchungen von Beadle und Tatum an *Neurospora* bilden die Studien von F. Moewus und A. Kühn an der einzelligen Grünalge *Chlamydomonas* die ersten Schritte in Richtung einer biochemischen Genetik[141].

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

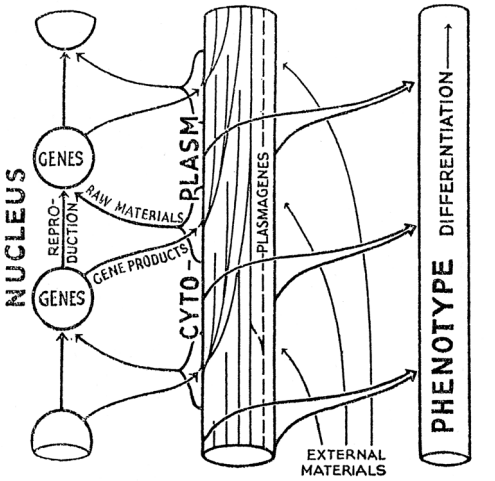


Abb. 185. Der Weg von den Genen im Zellkern über das Zytoplama zu den phänotypischen Merkmalen. Im Zellkern (»Nucleus«, links) befinden sich die Gene, die einerseits in der Generationenfolge sich selbst fortpflanzen (»Reproduction«), andererseits auf das Zytoplasma wirken (»Gene Products«) und vom Zytoplasma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

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

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

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

Probleme der Korrespondenz

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

Weil es nicht nur DNA-Strukturen sind, die zusammen eine Vererbungseinheit bilden, kann an Stelle des alten Ausdrucks ›Gen‹ auch der Terminus ***Integron*** verwendet werden. Jacob versteht darunter 1970 eine Integrationseinheit von Elementen innerhalb eines hierarchisch geordneten Systems, die zusammen wirken. In Bezug auf die Gene können diese sowohl DNA-Abschnitte als auch Enzyme, die für deren Wirksamkeit von Bedeutung sind, umfassen.[149]

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

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

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

Exon führt Gilbert 1978 ein[157]). Der erste Hinweis auf *gespaltene Gene* (»split genes«) dieser Art findet sich Ende der 1970er Jahre bei Viren[158]; später werden sie auch bei Eukaryoten nachgewiesen[159]. (Die Übersetzung der Basensequenz der RNA in die Sequenz der Aminosäuren der Proteine erfolgt an den *Ribosomen* (↑Zelle) unter Vermittlung der ***transfer RNA***[160]).

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

Diese Verhältnisse machen die genaue Bestimmung des Genbegriffs schwierig: Soll ein Gen als ein Abschnitt auf der DNA vor seiner Aufbereitung durch das Splicing oder erst als die proteinkodierende Sequenz gesehen werden? Verbreitet ist es, ein Gen funktional zu definieren (s.u.) und damit nicht einfach als einen Abschnitt auf der DNA zu bestimmen, sondern erst die Kombination verschiedener DNA-Stücke nach dem Splicing als ein Gen im Sinne einer funktionalen Einheit anzusehen. Die Praxis der Biologie verfährt hier aber pragmatisch und legt den Begriff nicht eindeutig fest, sondern verwendet ihn in verschiedenen Kontexten mit anderen Bedeutungen. Damit hat er aber seine Eindeutigkeit verloren. Weil ein (funktionales) Gen jedenfalls nicht als physische Einheit im Genom vorliegt, wird der Begriff des *informationalen Gens* (»informational gene«) vorgeschlagen.[161] Liegt ein so genanntes *alternatives Splicing* vor, bei dem eine DNA-Sequenz in verschiedenen Zusammensetzungen mit anderen Sequenzen funktional wirksam wird – wie dies ebenfalls seit Ende der 1970er Jahre bekannt ist[162] und z.B. in Abhängigkeit von einem jeweiligen Gewebe auftritt[163] –, dann werden die Verhältnisse noch komplizierter. Streng genommen bildet dann nicht die einzelne DNA-Sequenz, sondern der ganze Apparat des Splicing eine funktionale Einheit der Information.[164] Welche Abschnitte der DNA Intron und welche Exon werden, wird durch Enzyme entschieden, die wiederum von anderen Genen reguliert werden. Insgesamt liegt hier also eine Selbstregulation der Genexpression vor, die auch als *natürliches genetisches Engineering* (»natural genetic engineering«) bezeichnet wird.[165]

Mit diesen detaillierten Kenntnissen zur Aufbereitung von Genen auf molekularer Ebene führt ironischerweise gerade die Entwicklung der Molekularbiologie zur »Auflösung« oder »Dekonstruktion« (Müller-Wille & Rheinberger 2009) eines scharf geschnittenen Genbegriffs.[166] Also gerade die Disziplin, durch deren Fortschritt die Gene immer konkreter und handgreiflicher zu werden schienen und die zu dem einfachen Bild der Gene als Nukleotidsequenz führte, macht schließlich eine einfache Definition der Gene unmöglich. Sie führt letztlich zur Aufgabe der Vorstellung von Genen als abgrenzbaren Erbeinheiten und befördert stattdessen das Bild einer umfassenden wechselwirkenden Beziehung zwischen verschiedenen Abschnitten des Genoms, anderen Komponenten der Zelle und den Umweltbedingungen.

Keine materielle Spezifizierung
Ein Gen ist eine abstrakte mathematische Rechnungseinheit, deren materielle Realisierung nicht spezifiziert wird.

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

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

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

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

Autonomie
Ein Gen besteht als selbständige Einheit unabhängig von anderen Genen.

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

Funktionaler Genbegriff

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Tab. 104. Definitionen des Genbegriffs.

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

Eine solche Definition liefert B. Lewin 1983, indem er ein Gen ausgehend von seinem Produkt, dem Polypeptid definiert: »Instead of saying ›one gene-one polypeptide‹, we may describe the relationship as ›one polypeptide-one gene‹« (vgl. Tab. 104).[168] Über das Polypeptid hinaus könnten auch ausgehend von phänotypischen Merkmalen Gene definiert werden, z.B. ein Gen für blaue Augenfarbe oder für grüne Erbsenfarbe (vgl. Rosenberg 1985: »Mendelian genes are *identified* by identifying their effects: the phenotypes observationally identified in the breeding experiments«[169]). Allgemein wäre ein Gen damit zu

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

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

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

Eine ausgearbeitete funktionale Definition des Genbegriffs, die von den molekularbiologischen Schritten der Expression der Nukleotidsequenz der DNA ausgeht, formulieren K. Scherrer und J. Jost 2007. Sie definieren ein Gen als die ununterbrochene Folge von Nukleinsäuren in der kodierenden Sequenz der mRNA, die einem Polypeptid oder einem anderen funktionalen Produkt entspricht (vgl. Tab. 104). Bei eukaryotischen Organismen ist ein Gen damit noch nicht auf der Ebene der DNA vorhanden, sondern entsteht erst im Rahmen der Transkription.[172] Eine Konsequenz dieser Definition ist, dass es sehr viel mehr Gene in einem Organismen gibt als kodierende Domänen auf der DNA (beim Menschen gehen die Autoren von 30.000 Genomdomänen und 500.000 Genen aus). Dieser Genbegriff ist ausgehend von dem Prozess der Kodierung für die funktional wirksamen Proteine entwickelt; von diesem Prozess unterschieden werden die Regulationsvorgänge, die zur Bildung der Gene auf Ebene der mRNA führen. Alle an diesen Regulationsvorgängen beteiligten Einheiten fassen die Autoren als *Genon* zusammen (»program controlling the expression of a gene, superimposed onto and added to the coding sequence in *cis*«).[173]

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Evolutionstheoretischer Genbegriff

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

Aus evolutionstheoretischer Perspektive wird auch der Versuch unternommen, die »Realität« von Genen zu begründen. Mit diesem Anspruch entwickelt P. Beurton 1998 ausgehend von der Evolutionstheorie einen Genbegriff und unternimmt es, den Prozess der Entstehung von Genen in einem Evolutionsszenario entwicklungsgeschichtlich nachzuzeichnen. Gene werden damit zu Entitäten, die selbst in der Evolution entstehen und vergehen können. Beurton ist der Auffassung, dass ein einheitlicher Genbegriff allein auf dieser Grundlage entwickelt werden kann. Den Ausgangspunkt von Beurtons Szenario der Genentstehung bildet eine Population von sich fortpflanzenden Organismen, die regelmäßige Unterschiede in ihren Reproduktionsraten aufweisen. Die Ursachen für diese Unterschiede bilden Differenzen des von den Vorfahren ererbten und an die Nachkommen vererbten genetischen Materials insgesamt, d.h. des gesamten Genoms, das noch nicht in Gene unterteilt ist. Eine Gliederung des Genoms in Gene erfolgt nach Beurton dadurch, dass genetische Variationen an verschiedenen Orten des Genoms unter ein gemeinsames Selektionsregime geraten, weil sie alle an der Ausbildung eines Merkmals beteiligt sind, das die gleiche adaptive Differenz unter den Organismen betrifft. Die Zusammenführung der Fragmente eines Gens an einem Chromosomen-Abschnitt erfolgt in einem nächsten Schritt, weil dadurch die Wahrscheinlichkeit ihrer Trennung durch Crossing-over und damit die Gefahr des vollständigen Verlusts einer Genkomponente durch Übergang an das homologe Chromosom gemindert wird. Erst die differenzielle Reproduktion, d.h. die Selektion von Organismen mit verschiedenartigem Genom, bewirkt also die Fragmentierung des Genoms in Gene. Die Gene werden damit selbst zu Produkten des Evolutionsprozesses. Entscheidend für diese Interpretation von Genen ist also ihre Eigenschaft, als Einheit der Selektion fungieren zu können. Diese Eigenschaft geht im Selektionsszenario der physischen Einheit des Gens zeitlich voraus. Das Gen gewinnt damit erst allmählich über die Generationenfolge seine Realität.[176] Offen ist Beurtons Ansatz dafür, neben der DNA auch andere Entwicklungsressourcen in den Genbegriff zu integrieren.[177]

Gene in Entwicklungssystemen

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

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

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

Näher analysiert werden kann die Interaktion zwischen den Genen und den zellulären und extrazellulären Faktoren, die Gene erst zu ihrer Konstitution und Wirksamkeit verhelfen, indem für jeden einzelnen Fall zwischen permissiven und instruktiven Faktoren unterschieden wird: Die *permissiven* Faktoren stellen die Randbedingungen dar, die notwendig sind, damit die anderen Faktoren wirksam werden; die *instruktiven* Faktoren, d.h. die Gene, bewirken dagegen die Spezifität von phänotypischen Strukturen. (Die Unterscheidung von permissiven und instruktiven Faktoren wird ursprünglich im Kontext der Interaktion von Geweben verwendet: Bei der instruktiven Interaktion ist ein spezielles induzierendes Signal eines Nachbargewebes für die Entwicklung eines anderen Gewebes notwendig; bei der permissiven Interaktion ist dieses Signal nicht notwendig, aber die Gewebsbildung wird von den Nachbargeweben toleriert.[184]) Allgemeine Regeln, welche Faktoren, instruktiv und welche permissiv sind, lassen sich kaum aufstellen. Auch die Umwelt ist z.B. manchmal instruktiv wirksam und die Gene allein permissiv (so etwa in der temperaturabhängigen Geschlechtsbestimmung mancher Schildkröten). Weil es aber in vielen Fällen die Gene sind, die die Spezifität einer Struktur bedingen, kann es in der kausalen Analyse der Entwicklung gerechtfertigt sein, sie als die zentralen Faktoren der Determination zu privilegieren.

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

Digitalität der Gene

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Gene als Agenten: egoistische Gene?

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

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

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

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

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

Ontologie der Gene

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

Die verbreitete Rede davon, dass zwei physisch getrennte Organismen die gleichen Gene haben (so wie die gleiche Größe oder die gleiche Haarfarbe) spricht dagegen, Gene als konkrete Körper anzusehen. Der generationenübergreifende Erhalt der Gene erfolgt über einen hinsichtlich der Materie »semikonservativen« Kopierprozess (↑Fortpflanzung: Replikation). Weil sie ihre Materie wechseln, stellen die Gene also keine konkreten physischen Körper dar, die in ihrer materiellen Identität erhalten bleiben. Naheliegender ist es, sie als abstrakte Gegenstände anzusehen, die über ihre Konfiguration bestimmt sind. In den Augen der meisten Biologen sind die Identitätsbedingungen eines Gens primär durch seine Basensequenz (also seine interne Struktur) gegeben. Weil die Wirksamkeit einer Basensequenz aber vom genetischen und zellulären Kontext des Gens abhängt, ist im Rahmen von funktionalen Definitionen des Genbegriffs (s.o.) auch dieser Kontext zu berücksichtigen. In funktionaler Hinsicht bestehen die Identitätsbedingungen eines Gens in seiner funktionalen Wirkung, nicht in seiner Struktur. Auch in funktionaler Perspektive werden Gene aber nicht als individuelle Gegenstände, sondern als kausale Rollen innerhalb eines Systems identifiziert.

Neue Terminologie?

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

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

Der Genbegriff vor seinem Ende?

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

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

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

Mit der systemtheoretischen Perspektive auf die Vernetzung biologischer Prozesse im Zeitalter der »Postgenomik« verliert das Gen zunehmend seine Funktion als Ankerpunkt der Forschung. An die Stelle einzelner materieller Körper als elementare determinierende Faktoren der Vererbung und Entwicklung treten Netzwerke der Interaktion, die in das Zentrum der Aufmerksamkeit rücken und die Forschung organisieren. Das »Jahrhundert des Gens« (Keller 2000[203]) könnte damit an sein Ende kommen: Das Gen, verstanden als eine atomare Einheit der Information und Vererbung, ist entstanden im »epistemischen Raum« der genetischen Forschung, die »sich im 20. Jahrhundert zu epistemischen Objekten kondensierte«.[204] In dieser Zeit erwiesen sich die Gene als »höchst erfolgreiche Ansatzpunkte für die Erforschung und Manipulation« der Lebensprozesse.[205] Mit Veränderungen des epistemischen Raums der Genetik, in dem die Gene eine Zeit lang epistemologisch und pragmatisch nützliche Instrumente der Forschung waren, könnte auch die Zeit der Gene im Sinne von ontologisch selbständigen Einheiten zu Ende gehen. Anzeichen einer solchen Veränderung finden sich in der bildlichen Darstellung der entscheidenden Entitäten biologischer Prozesse: Im Zeitalter der Genomik sind es Basensequenzen und Chromosomenkarten, die das Bild bestimmen, unter dem Zeichen der Postgenomik dagegen Prozessketten und Netzwerke. Vielleicht wird also die zukünftige Biologie in Gestalt der »Genomforschung« die Zentrierung der Analyse auf einzelne Gene ganz »hinter sich lassen«, um statt einzelner Bäume, »wieder den ganzen Wald zu sehen – auf der Suche nach dem Verständnis des Ganzen«, wie es E.L. Winnacker 1997 formuliert.[206]

Gene als Lebewesen

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

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

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

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

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

Viele Autoren plädieren daher dafür, die Gene als Teile von Prozessen einer lokalen Selbstorganisation anzusehen, statt sie an die Spitze einer zentralen Koordination zu stellen. Als Elemente von Organismen kommt den Genen nicht selbst ein Leben zu, sondern sie nehmen spezifische Funktionen innerhalb eines Lebewesens wahr; sie können verstanden werden als lokale Stabilisatoren, die an kritischen Bifurkationspunkten von Entwicklungstrajektorien eingreifen.[216]

Allel

Ein ›Allel‹ (abgeleitet von griech. ›ἀλλήλων‹ »einander, gegenseitig«) ist eine Variante eines Gens, die neben alternativen Varianten steht, welche alle den gleichen Genort, d.h. die gleiche relative Position auf homologen Chromosomen einnehmen. Diploide Organismen weisen für jeden Genort zwei Allele auf. Der Ausdruck wird 1926 von W. Johannsen vorgeschlagen, zunächst in der Form des Adjektivs: »Zwei als zusammenhängendes Paar auftretende Gene könnte man vielleicht als ›allele‹ Gene bezeichnen«[217] (vgl. auch: »das dominante allele Gen«[218]); daneben vereinzelt aber auch bereits als Substantiv (»dominante Allele«[219]). Regelmäßig verwendet wird der Ausdruck auf dem 5. Internationalen Kongress für Vererbungswissenschaft im September 1927 in Berlin.[220] Gedruckt erscheint er ebenfalls im September 1927, und zwar in zwei Aufsätzen der Zeitschrift ›Die Naturwissenschaften‹: einem Beitrag von F. Brieger zur Selbststerilität bei Pflanzen und einem anderen von C. Stern zur Genetik der Taufliege (*Drosophila*); beide Autoren berufen sich in Bezug auf die Einführung des Terminus auf W. Johannsen.[221] Im Englischen findet sich der Ausdruck 1928 bei G.H. Shull.[222] In den 1930er Jahren wird das Wort v.a von deutschsprachigen Genetikern verwendet (u.a. 1933 von N.W. Timoféeff-Ressovsky[223] und 1935 von V. Hammerschlag[224]); es besteht zu dieser Zeit parallel zu dem in der englischsprachigen Literatur verbreiteten älteren Ausdruck ***Allelomorph***. Seit den 1930er Jahren verdrängt der kürzere Ausdruck aber allmählich den älteren.[225]

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

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

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

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

Wildtyp

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

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

Pleiotropie

Pleiotropie liegt vor, wenn ein Gen verschiede Merkmale beeinflusst. Der Ausdruck wird 1910 von L. Plate geprägt.[237] Pleiotropie liegt nach Plate vor, wenn ein Gen »gleichzeitig mehrere Merkmale, die ganz verschiedenen Organen gehören können, beeinflußt«.[238] Das Vorkommen von Pleiotropie bei *Drosophila* wird von T.H. Morgan 1919 nahegelegt[239] und später durch die künstlich ausgelösten Mutationen von H.J. Muller bestätigt, weil bestimmte phänotypische Veränderungen immer gemeinsam auftreten[240].

Das Vorliegen von Pleiotropie ist als Argument gegen die universale Anwendbarkeit von Genen als Einheiten der Selektion gewertet worden. Die Wirksamkeit eines Gens in verschiedenen Kontexten verhindert die Zuschreibung einer konstanten kausalen Rolle und damit eines konstanten Fitnesswerts (Sober 1984: »If a gene raises the probability of a given phenotype in one context and lowers it in another, there is no such thing as the causal role that the gene has in general«[241]).

Polygenie

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

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

›dominant‹ und ›rezessiv‹

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

Epistasis

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

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

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

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

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

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

Genom

Die Gesamtheit der Gene eines Organismus wird nach H. Winklers Begriffsprägung von 1920 ›Genom‹ genannt.[262] Weil Winkler von Untersuchungen an Pflanzen ausgeht, die den mehrfachen Chromosomensatz zu nahen Verwandten aufweisen (Polyploidie), schränkt er seinen Begriff des Genoms auf den einfachen (haploiden) Chromosomensatz ein und definiert das Genom als den »haploiden Chromosomensatz, der im Verein mit dem zugehörigen Protoplasma die materielle Grundlage der systematischen Einheit darstellt«.[263] Der Ausdruck ›Genom‹ wird in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts nur wenig verwendet[264]; große Verbreitung erlangt er erst seit den 1980er Jahren. Heute wird meist die Ergänzung Winklers, nach der auch das Protoplasma zum Genom zu rechnen ist, fallen gelassen: Nur die Erbfaktoren eines Organismus, die auf den Chromosomen liegen, bilden sein Genom.

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

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

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

Seitdem die chemische Natur der Gene geklärt werden konnte und molekularbiologische Verfahren der routinierten Sequenzierung der Nukleotide der DNA entwickelt wurden, lässt sich die Größe des Genoms der verschiedensten Organismen ermitteln. Die Größe des haploiden Genoms (des einfachen Chromosomensatzes) schwankt zwischen 10^5 und 10^{12} Nukleotidpaaren. Eine enge Korrelation zwischen der Größe des Genoms und der Komplexität eines Organismus (gemessen z.B. in der Anzahl verschiedener Zelltypen) besteht nicht (»C-Wert-Paradox«; vgl. Tab. 108; ↑Fortschritt: Abb. 151). Einfache Algen können ein um mehrere Größenordnungen umfangreicheres Genom haben als Säugetiere.[266] Die kleinsten Genome finden sich bei Bakterien (↑Organismus/Minimalorganismus). Besonders bei symbiontischen Bakterien umfassen die Genome manchmal nur einige Hunderttausend Basenpaare (422.000 bp bei Bakterien der Art *Buchnera aphidicola*, die mit Blattläusen in Symbiose leben[267]; nur 160.000 bp bei Endosymbionten von Blattflöhen der Art *Carsonella ruddii*[268], diese Bakterien verlieren offenbar zunehmend den Charakter selbständiger Lebewesen und werden zu Organellen der Insektenzellen).

Genpool

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

DNA

Die Aufklärung der chemischen Natur des genetischen Materials gelingt seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts.[272] Die Nukleinsäuren werden zuerst Ende der 1860er Jahre von J. Miescher aus Zellkernen extrahiert und als ***Nuklein*** (»Nuclein«) bezeichnet (ohne dass Miescher sie in Zusammenhang mit Prozessen der Vererbung bringt).[273] Nachdem E. Zacharias die chemisch ähnlichen Eigenschaften des Nukleins und des Chromatins (aus dem die Chromosomen bestehen) festgestellt hat[274], vermutet W. Flemming 1882, dass beide identisch sind oder das eine das andere trage.[275] Weil der Zellkern (↑Zelle) schon vorher als wahrscheinlicher Ort der Aufbewahrung des genetischen Materials identifiziert wurde, hält O. Hertwig, das Nuklein für einen entscheidenden Faktor im Prozess der Vererbung, den er als einen chemischen (und keinen vitalistischen) Vorgang ansieht. Ebenso macht M.A. Menzbir 1893 das Chromatin für die Vererbung verantwortlich.[276] R. Altmann gelingt es, das Nuklein von allen Proteinen zu reinigen, und er nennt die resultierende Substanz 1889 ***Nukleinsäuren*** (»Nucleïnsäuren«).[277] E.B. Wilson behauptet 1896, das Nuklein sei chemisch gesehen das Bildungszentrum der Zelle (»in a chemical sense the formative centre of the cell«).[278] Nach Wilson fungiert das Nuklein wegen seiner gestaltbildenden Fähigkeiten als chemischer Mittler bei der Vererbung.[279]

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

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

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

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

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

Nachweise

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

schen: 149.
19 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 288; vgl. Portugal, F.H. & Cohen, J.S. (1977). A Century of DNA: 32.
20 Galton, F. (1876). A theory of heredity. J. Anthropol. Inst. Great Brit. Ireland 5, 329-348: 330.
21 Galton, F. (1865). Hereditary talent and character. Macmillan's Magazine, 157-166; 318-327: 322.
22 Nägeli, C. von (1879). Theorie der Gärung: 125ff.
23 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 23.
24 a.a.O.: 26.
25 a.a.O.: 24.
26 a.a.O.: 38.
27 a.a.O.: 275.
28 Minot, C.S. (1886). The physical basis of heredity. Science 8, 125-130: 129; Maupas, E. (1889). Sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. Zool. expérim. Sér. 2, 6, 165-273.
29 Jaeger, G. (1876). Zoologische Briefe: 326.
30 a.a.O.: 328.
31 Weismann, A. (1883). Ueber die Vererbung (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 73-121): 88.
32 Weismann, A. (1885). Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 191-302): 215; vgl. ders. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung.
33 Weismann (1885): 208.
34 a.a.O.: 215.
35 a.a.O.: 243.
36 Weismann (1892): 57.
37 a.a.O.: 76.
38 ebd.
39 a.a.O.: 65.
40 a.a.O.: 72f.
41 Weismann, A. (1896). Über Germinal-Selection. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation: 48.
42 a.a.O.: 30.
43 a.a.O.: 36.
44 a.a.O.: 54.
45 ebd.
46 a.a.O.: 34.
47 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 311.
48 ebd.
49 Wilson, E.B. (1896/1925). The Cell in Development and Heredity: 1005.
50 Altmann, R. (1890). Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen: 132.
51 Hertwig, O. (1897). Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungs-Theorie der Organismen. Zeit- und Streitfragen der Biologie H. 2: 30f.
52 Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie: 468.
53 Desor, G. (1851). Über das Biogen oder das sogenannte Eiweiß des noch im Ovarium befindlichen Eies. Aus einem Briefe des Hrn. G. Desor an Prof. Vogt. Tagsberichte über die Fortschritte der Natur- und Heilkunde (hg. v. R. Froriep, Bd. 1, Weimar 1852, 121-125): 122f.
54 de Vries, H. (1889). Intracellular Pangenesis; vgl. Lenay, C. (1995). Hugo de Vries et l'idée d'indépendence des caractères. In: Blanckaert, C., Fischer, J. & Rey, R. (eds.). Nature, histoire, société.
55 Morgan, T.H. & Lynch, C.J. (1912). The linkage of two factors in *Drosophila* that are not sex-linked. Biol. Bull. 23, 174-182: 175; 178.
56 Cleland, R.E. (1931). Cytological evidence of genetical relationships in Oenothera. Amer. J. Bot. 18, 629-640: 639.
57 Sturtevant, A.H. (1913). The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association. J. exper. Zool. 14, 43-59.
58 Vgl. Morgan, T.H. (1917). The theory of the gene. Amer. Nat. 51, 513-544.
59 Correns, C. (1900). G. Mendel's Regeln über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 18, 158-168: 166; vgl. Rheinberger, H.-J. (2002). Carl Correns und die frühe Geschichte der genetischen Kopplung. In: Schulz, J. (Hg.). Fokus Biologiegeschichte, 169-181.
60 Bateson, W., Saunders, E.R. & Punnett, R.C. (1906). Experimental studies in the physiology of heredity (Scientific Papers of William Bateson, vol. 2, Cambridge 1928, 152-161): 158.
61 Muller, H.J. (1914). The bearing of the selection experiments of Castle and Phillips on the variability of genes. Amer. Nat. 48, 567-576.
62 Muller, H.J. (1922). Variation due to change in the individual gene. Amer. Nat. 56, 32-50; ders. (1927). Artificial transmutation of the gene. Science 66, 84-87.
63 Muller (1922).
64 Muller, H.J. (1929). The gene as the basis of life. Proc. 1st Int. Cong. Plant Sci. Ithaca 1926, 897-921: 897; vgl. Carlson, E.A. (1971). An unacknowledged founding of molecular biology: H.J. Muller's contribution to gene theory, 1910-1938. J. Hist. Biol. 4, 149-170.
65 Timoféef-Ressovsky, N.W., Zimmer, K.G. & Delbrück, M. (1935). Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen Fachgr. VI N.F. 1, 189-245: 238.
66 a.a.O.: 240.
67 Darlington, C.D. (1939). The Evolution of Genetic Systems: 121; Sonneborn, T.M. (1950). The cytoplasm in heredity. Heredity 4, 11-36: 17.
68 Winkler, H. (1924). Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Z. indukt. Abst.- Vererbungsl. 33, 238-253: 248.
69 L'Héritier, P. (1948). Sensitivity to CO_2 in *Drosophila*: a review. Heredity 2, 325-348.
70 Sonneborn, T.M. (1950). Heredity, environment, and politics. Science 111, 529-539; vgl. Sapp, J. (1987). Beyond the Gene. Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics.
71 Hertwig, O. (1894). Zeit- und Streitfragen der Biologie, Bd. 1. Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen: 118; vgl. Maienschein, J. (1986). Preformation or new formation – or neither or both? In: Horder, T.J., Witkowski, J.A. & Wylie, C.C. (eds.). A

History of Embryology, 73-108: 78f.
72 Johannsen, W. (1911). The genotype conception of heredity. Amer. Nat. 45, 129-159: 147.
73 Wilson, E.B. (1912). Some aspects of cytology in relation to the study of genetics. Amer Nat. 46, 57-67: 60.
74 a.a.O.: 59.
75 Sturtevant, A.H. (1915). The behavior of the chromosomes as studied through linkage. Z. indukt. Abstamm.- Vererbungsl. 13, 234-287: 265.
76 Schwartz, S. (2000). The differential concept of the gene: past and present. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution, 26-39.
77 Morgan, T.H. (1917). The theory of the gene. Amer. Nat. 51, 513-544: 519.
78 Meyer, A. (1937). Das Prinzip der Ganzheitskausalität. Bremer Beiträge zur Naturwissenschaft 4, 99-142: 140.
79 a.a.O.: 139.
80 Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild, Bd. 1. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 78f.
81 Četverikov, S.S. (1926). O nekotorych momentach evoljucionnogo processa s točki zrenija sovremennoj genetiki (On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics). Proc. Amer. Philos. Soc. 105 (1961), 167-195: 190.
82 ebd.
83 Sturtevant, A.H. (1925). The effects of unequal crossing over at the bar locus in *Drosophila*. Genetics 10, 117–147: 137.
84 Goldschmidt, R.B. (1937). Spontaneous chromatin rearrangements in *Drosophila*. Nature 140, 767.
85 ebd.
86 Kühn, A. (1936). Versuche über die Wirkungsweise der Erbanlagen. Naturwiss. 24, 1-10: 1.
87 Gurwitsch, A. (1923). Versuch einer synthetischen Biologie: 25f.
88 Roth, G. (1986). Selbstorganisation – Selbsterhaltung – Selbstreferentialität: Prinzipien der Organisation der Lebewesen und ihre Folgen für die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt. In: Dress, A., Hendrichs, H. & Küppers, G. (Hg.). Selbstorganisation. Die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft, 149-180: 166.
89 Villee, C.A. (1942). The phenomenon of homeosis. Amer. Nat. 76, 494-506: 498.
90 Nüsslein-Vollhard, C. & Wieschaus, E. (1980). Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. Nature 287, 795-801.
91 McGinnis, W. et al. (1984). A conserved DNA sequence in homeotic genes of the *Drosophila* Antennapedia and bithorax complexes. Nature 308, 428-433: 433; vgl. Gehring, W. (1985). The homeo-box: a key to the understanding of development? Cell 40, 3-5.
92 Bateson, W. (1894). Materials for the Study of Variation: 85.
93 a.a.O.: 84f.
94 Wright, S. (1930). The genetical theory of natural selection. A review. J. Hered. 21, 349-356: 353; ders. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Proc. 6th Int. Congr. Genet. 1, 356-366.
95 Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. Genetics 16, 97-159: 155.
96 Wright, S. (1968). Evolution and the Genetics of Populations, vol. 1: 419.
97 a.a.O.: 420.
98 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 54.
99 Vgl. Beurton, P.J. (2000). A unified view of the gene, or how to overcome reductionism. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives, 286-314: 290.
100 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought: 56f.
101 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene.
102 Vgl. Winter, W. de (1997). The beanbag genetics controversy: towards a synthesis of opposing views. Biol. Philos. 12, 149-184: 161.
103 Mayr, E. (1959). Where are we? Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 1-14: 2.
104 ebd.
105 Mayr, E. (1955). Integration of genotypes: synthesis. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20, 327-333: 333.
106 ebd.
107 Vgl. de Winter (1997): 158.
108 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection (Oxford 1999): 30.
109 Vgl. z.B. Hughes, A.J. & Lambert, D.M. (1984). Functionalism, structuralism, and "ways of seeing". J. theor. Biol. 111, 787-800: 792.
110 Gershon, D. (1997). Bioinformatics in a post-genomics age. Nature 389, 417; Abbott, A. (1999). A post-genomic challenge: learning to read patterns of protein synthesis. Nature 402, 715-720; Rheinberger, H.-J. (ed.) (1999). Post-genomics? Historical, techno-epistemic and cultural aspects of genomic projects (Preprint).
111 Gierer, A. (2002). Holistic biology – back on stage? Comments on post-genomics in historical perspective. Philos. nat. 39, 25-44.
112 Haldane, J.B.S. (1964). A defense of beanbag genetics. Persp. Biol. Med. 7, 343-359: 352; 357.
113 Maynard Smith, J. (1982). Storming the fortress. New York Rev. Books (13. Mai), 41-42: 42.
114 Vgl. Beurton, P. (1999). Was *ist* die Synthetische Theorie? In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950, 79-105: 98f.
115 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought: 56f., vgl. auch Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 231.
116 Haldane, J.B.S. (1937). The biochemistry of the individual. In: Needham, J. & Green, D.E. (eds.). Perspectives in Biochemstry, 1-10: 9f.; vgl. Pollock, M.R. (1976). From pangens to polynucleotides: the evolution of ideas on the mechanisms of biological replication. Perspectives in Biology and Medicine 19, 455-472: 467.

117 Pauling, L. & Delbruck, M. (1940). The nature of the intermolecular forces operative in biological sciences. Science 92, 77-79.
118 Delbruck, M. (1941). A theory of autocatalytic synthesis of polypeptides and its application to the problem of chromosome reproduction. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 9, 122-124.
119 Pauling, L. (1948). Molecular architecture and the processes of life. 21st Sir Jesse Boot Foundation Lecture: 10; nach Olby, R. (1974/94). The Path to the Double Helix: 120.
120 Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953). Molecular structure for deoxyribonucleic acids. Nature 171, 737-738.
121 Mather, K. (1948). Significance of nuclear change in differentiation. Nature 161, 872-874: 872.
122 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 825.
123 Meselson, M. & Stahl, F.W. (1958). The replication of DNA in E.coli. Proc. Nat. Acad. Sci. 44, 671-682; Holmes, F.L. (2001). Meselson, Stahl, and the Replication of DNA. A History of "The Most Beautiful Experiment in Biology".
124 Troland, L. (1917). Biological enigmas and the theory of enzyme action. Amer. Nat. 51, 321-350; vgl. Sapp, J. (2003). Genesis. The Evolution of Biology: 160.
125 Hagedoorn, A.L. (1911). Autocatalytic substances: the determinants for the inheritable characters. Abhandlungen zur Entwickelungsmechanik der Organismen 12, 1-35; vgl. Ravin, A.W. (1977). The gene as catalyst; the gene as organism. Stud. Hist. Biol. 1, 1-45.
126 Troland (1917): 329; Muller, H.J. (1922). Variation due to change in the individual gene. Amer. Nat. 56, 32-50: 48.
127 Troland (1917): 341f.
128 Muller, H.J. (1947). The gene. Proc. Roy. Soc. Lond. B 134, 1-37: 19.
129 Vgl. Muller, H.J. (1951). The development of the gene theory. In: Dunn, L.C. (ed.). Genetics in the 20th Century. Essays on the Progress of Genetics During its First 50 Years, 77-99: 96; ders. (1966). The gene material as the initiator and the organizing basis of life. Amer. Nat. 100, 493-517: 496.
130 Muller, H.J. (1929). The gene as the basis of life. Proc. 1st Int. Congr. Plant Sci., Ithaca 1926, 897-921; ders. (1966).
131 Beadle, G.W. & Tatum, E. (1941). Genetic control of biochemical reactions in Neurospora. Proc. Natl. Acad. Sci. 27, 499-506.
132 Beadle, G.W. (1945). Biochemical genetics. Chem. Rev. 37, 15-96: 63.
133 Beadle, G.W. (1951). Chemical genetics. In: Dunn, L.C. (ed.). Genetics in the Twentieth Century, 221-239: 228.
134 Kühn, A. (1941). Über eine Genwirkkette der Pigmentbildung bei Insekten. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. 231-261.
135 Dounce, A.L. (1952). Duplicating mechanisms for peptide chain and nucleic acid synthesis. Enzymologia 15, 251-258; Gamow, G. (1954). Possible relation between deoxyribonucleic acid and protein structure. Nature 173, 318.
136 Sarabhai, A.S. et al. (1964). Co-linearity of the gene with the polypeptide chain. Nature 201, 13-17; Yanofsky, C. et al. (1964). On the colinearity of gene structure and protein structure. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 51, 266-272.
137 Schultz, J. (1930). A spectrophotometric study of the pigments in the eye-color mutations of *Drosophila*. Science 72, 406-407: 406.
138 Vogt, O. (1926). Psychiatrisch wichtige Tatsachen der zoologisch-botanischen Systematik. Z. ges. Neurol. Psychiat. 101, 805-832: 811.
139 a.a.O.: 809.
140 Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1925). Über den Einfluß des Genotypus auf das phänotypische Auftreten eines einzelnen Gens. J. Psychol. Neurol. 31, 305-310: 309.
141 Vgl. Sapp, J. (1990). Where the Truth Lies. Franz Moewus and the Origins of Molecular Biology.
142 Vgl. Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 107.
143 Benzer, S. (1957). The elementary units of heredity. In: McElroy, W.D. & Glass, B. (ed.). A Symposium on the Chemical Basis of Heredity, 70-93: 71.
144 Dawkins, R. (1978). What is the optimon? University of Washington, Seattle, Jessie & John Danz Lecture. Unpublished; vgl. ders. (1982). The Extended Phenotype: 81.
145 Nach Dawkins (1982): 81.
146 Mayr, E. (1997). The objects of selection. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94, 2091-2094: 2093.
147 Jacob, F. & Monod, J. (1959). Gènes de structure et gènes de régulation dans la biosynthèse des protéines. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 249, 1282-1284: 1283.
148 Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme: 83; vgl. Morange, M. (2001). Un siècle de génétique. Cahiers François Viète 2, 79-89.
149 Jacob, F. (1970). La logique du vivant: 323; vgl. Rheinberger, H.-J. (1999). Die Evolution des Genbegriffs: Fragmente aus der Perspektive der Molekularbiologie. In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950, 323-341: 336.
150 Lewis, E.B. (1967). Genes and gene complexes. In: Brink, R.A. (ed.). Heritage from Mendel, 17-47: 17; vgl. Brink, R.A. (1932). Are the chromosomes aggregates of groups of physiologically interdependent genes? Amer. Nat. 66, 444-451.
151 Emerson, R.A. (1924). A genetic view of sex expression in the flowering plants. Science 59, 176-182: 180.
152 Barell, B.G., Air, G.M. & Hutchinson III, C.A. (1976). Overlapping genes in bacteriophage φX174. Nature 264, 34-41.
153 Henikoff, S. et al. (1986). Gene within a gene: nested *Drosophila* genes encode unrelated proteins on opposite DNA strands. Cell 44, 33-42; Wu, G. et al. (1990). The neurofibromatosis type 1 gene encodes a protein related to GAP. Cell 62, 599-608.
154 Brenner, S., Jacob, F. & Meselson, M. (1961). An unstable intermediate carrying information from genes to ribosomes for protein synthesis. Nature 190, 576-581: 577.
155 Pardee, A.B., Jacob, F. & Monod, J. (1959). The ge-

netic control and cytoplasmic expression of ›inducibility‹ in the synthesis of β-galactosidase by Escherichia coli. J. Molec. Biol. 1, 165-178: 165.

156 Kabat, D. (1972). Gene selection in hemoglobin and in antibody-synthesizing cells. Science 175, 134-140: 139; Apte, B.N. & Zipser, D. (1973). In vivo splicing of protein: one continuous polypeptide from two independently functioning operons. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 70, 2969-2973: 2972.

157 Gilbert, W. (1978). Why genes in pieces? Nature 271, 501.

158 Berget, S.M. et al. (1978). Spliced segments at the 5´ termini of adenovirus-2 late mRNA: a role for heterogenous nuclear RNA in mammalian cells. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 42, 523-529; Broker, T.R. et al. (1978). Adenovirus-2 messenger – an example of baroque molecular architecture. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 42, 531-553; Westphal, H. & Lai, S.P. (1978). Displacement loops in adenovirus DNA-RNA hybrids. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 42, 555-558.

159 Breathnach, R. et al. (1977). Ovalbumin gene is split in chicken DNA. Nature 270, 314-319; Jeffreys, A.J. & Flavell, R.A. (1977). The rabbit β-globin gene contains a large insert in the coding sequence. Cell 12, 1097-1108; vgl. Williamson, B. (1977). DNA insertions and gene structure. Nature 270, 295-297; Gilbert (1978); Sharp, P.A. (1994). Split genes and RNA splicing. Cell 77, 805-815.

160 Yarmolinsky, M.B. & De La Haba, G.L. (1959). Inhibition by puromycin of amino acid incorporation into protein. Proc. Nat. Acad. Sci. S.A. 45, 1721-1729: 1722; Bishop, J., Leahy, J. & Schweet, R. (1960). Formation of the peptide chain of hemoglobin. Proc. Nat. Acad. USA 46, 1030-1038: 1037.

161 Carlson, E.A. (1991). Defining the gene: an evolving concept. Amer. J. Hum. Genet. 49, 475-487: 478.

162 Vgl. z.B.: Berk, A.J. & Sharp, P.A. (1978). Spliced early mRNAs of SV40. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 75, 1274-1278; vgl. Lewin, B. (1980). Alternatives for splicing: recognizing the ends of introns. Cell 22, 324-326.

163 Crabtree, G.R. & Kant, J.A. (1983). Organization of the rat γ-fibrinogen gene: alternative mRNA splice patterns produce the γA and γB (γ´) chains of fibrinogen. Cell 31, 159-166.

164 Singer, M. & Berg, P. (1991). Genes and Genomes. A Changing Perspective: 461f.

165 Shapiro, J.A. (1997). Genome organization, natural genetic engineering and adaptive evolution. Trends in Genetics 13, 98-104.

166 Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme: 89; 132; vgl. Waters, C.K. (1994). Genes made molecular. Philos. Sci. 61, 163-185.

167 Gros, F. (1991). Les secrets du gène: 297; vgl. Rheinberger (1999): 333.

168 Lewin, B. (1983). Genes: 61; (4. Aufl. 1990): 109; andere Nachweise für Tab. 104: Johannsen, W. (1909). Elemente der exakten Erblichkeitslehre: 124; Muller, H.J. (1929). The gene as the basis of life. Proceedings of the 1st International Congress of Plant Science Ithaca 1926, 897-921: 897; Timoféef-Ressovsky, N.W., Zimmer, K.G. & Delbrück, M. (1935). Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen Fachgr. VI N.F. 1, 189-245: 238; Beadle, G.W. (1945). Biochemical genetics. Chem. Rev. 37, 15-96: 19; Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953.2). Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. Nature 171, 964-967: 965; Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 25; Waters, C.K. (2000). Molecules made biological. Revue Internationale de Philosophie 54, 539-564: 544; Beurton, P.J. (2000). A unified view of the gene, or how to overcome reductionism. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives, 286-314: 286; Neumann-Held, E.M. (2001). Let's talk about genes: the process molecular gene concept and its context. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution, 69-84: 74; Snyder, M. & Gerstein, M. (2003). Genomics. Defining genes in the genomics era. Science 300, 258-260: 260; Falk, R. (2004). Long live the genome! So should the gene. Hist. Philos. Life Sci. 26, 105-121: 108; K. Eilbeck et al. in Pearson, H. (2006). What is a gene? Nature 441, 398-401: 401; Garstein, M.B. et al. (2007). What is a gene, post-ENCODE? History and updated definition. Genome Res. 17(6), 669-681; Scherrer, K. & Jost, J. (2007) Gene and genon concept: coding versus regulation. Theory Biosci. 126, 65-113: 106.

169 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 97.

170 Vgl. auch schon Waters (1994): 178.

171 Waters (2000): 550.

172 Scherrer & Jost (2007): 68.

173 a.a.O.: 106.

174 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 25.

175 a.a.O.: 33.

176 Beurton, P.J. (1998). Was sind Gene heute? Theor. Biosci. 117, 90-99; ders. (2000). A unified view of the gene, or how to overcome reductionism. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives, 286-314.

177 Vgl. Neumann-Held, E.M. & Rehmann-Sutter, C. (1999). Individuation and reality of genes. A comment to Peter J. Beurton's article: „Was sind Gene heute? ". Theor. Biosci. 118, 85-95.

178 Neumann-Held, E.M. (2001). Let's talk about genes: the process molecular gene concept and its context. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution, 69-84: 74.

179 Neumann-Held, E.M. (1999). The gene is dead – long live the gene! In: Koslowski, P. (ed.). Sociobiology and Bioeconomics. The Theory of Evolution in Biological and Economic Theory, 105-137: 131.

180 Moss, L. (2001). Deconstructing the gene and reconstructing molecular developmental systems. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution, 85-97; ders. (2003)

What Genes Can't Do.

181 Neumann-Held, E.M. (1998). Jenseits des »genetischen Weltbildes«. In: Engels, E.-M., Junker, T. & Weingarten, M. (Hg.). Ethik der Biowissenschaften. Geschichte und Theorie, 261-280: 274.

182 Neumann-Held (1999): 113.

183 Griffiths, P.E. & Stotz, K. (2006). Genes in the postgenomic era. Theoretical Medicine and Bioethics 27, 499-521: 509.

184 Holtzer, H. (1968). Induction of chondrogenesis: a concept in terms of mechanisms. In: Gleischmajer, R. & Billingham, R.E. (eds.). Epithelial-Mesenchymal Interactions, 152-164; vgl. Gilbert, S.F. (1997). Developmental Biology: 655f.

185 Keller, E.F. & Harel, D. (2007). Beyond the gene. PLoS ONE 11.

186 Delbrück, M. (1971). Aristotle-totle-totle. In: Monod, J. & Borek, E. (eds.). Of Microbes and Life, 50-55: 55.

187 Maynard Smith, J. (1996). Evolution – natural and artificial. In: Boden, M.A. (ed.). The Philosophy of Artificial Life, 173-178: 177.

188 Vgl. Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166: 143.

189 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene (dt. Das egoistische Gen, Berlin 1978).

190 Doolittle, W.F. & Sapienza, C. (1980). Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. Nature 284, 601-603; Orgel, L.E. & Crick, F.H.C. (1980). Selfish DNA: the ultimate parasite. Nature 284, 604-607.

191 Dawkins (1976; dt. 1978): 25.

192 Agar, N. (1996). Teleology and genes. Biol. Philos. 11, 289-300: 296.

193 Sober, E. (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties. Philos. Stud. 40, 147-176: 165.

194 Williams, G.C. (1986). Comments on Sober's *The Nature of Selection*. Biol. Philos. 1, 114-122: 121.

195 Brosius, J. & Gould, S.J. (1992). On "genomenclature": a comprehensive (and respectful) taxonomy for pseudogenes and other "junk DNA". Proc. Nat. Acad. Sci. USA 89, 10706-10710; dies. (1993). Molecular constructivity. Nature 365, 102.

196 Khorana, H.G. et al. (1972). Studies on polynucleotides CIII. Total synthesis of the structural gene for an alanine transfer ribonucleic acid from yeast. J. Mol. Biol. 72, 209-217.

197 Kitcher, P. (1992). Gene: current usages. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 128-131: 131; ähnlich auch Burian, R.M. (1995). Too many kinds of genes? Some problems posed by discontinuities in gene concepts and the continuity of the genetic material. In: ders. (2005). The Epistemology of Development, Evolution, and Genetics. Selected Essays, 166-178: 175; Prohaska, S. & Stadler, P. (2008). Genes. Theor. Biosci. 127, 215-221: 215.

198 Kitcher, P. (1982). Genes. Br. J. Philos. Sci. 33, 337-359: 357.

199 Vgl. Falk, R. (1984). The gene in search of an identity. Hum. Genet. 68, 195-204: 195; Portin, P. (1993). The concept of the gene: short history and present status. Quart. Rev. Biol. 68, 173-223: 209.

200 Morange, M. (1994). Histoire de la biologie moléculaire (engl. A History of Molecular Biology, Cambridge, Mass. 1998): 43.

201 Rheinberger, H.-J. (1999). Die Evolution des Genbegriffs: Fragmente aus der Perspektive der Molekularbiologie. In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950, 323-341: 328.

202 Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2004). Gene. In: Zalta, N. (ed.). The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Winter 2004 Edition) (http://plato.stanford.edu/archives/win2004/entries/gene/).

203 Keller, E.F. (2000). The Century of the Gene.

204 Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 279.

205 Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme: 133.

206 Winnacker, E.L. (1997). Die Gene und das Ganze. Die Zeit 19/1997 (2. Mai 1997), 34.

207 Weismann, A. (1884). Über Leben und Tod (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 123-190): 165.

208 Weismann, A. (1896). Über Germinal-Selection. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation: 48.

209 Muller, H.J. (1922). Variation due to change in the individual gene. Amer. Nat. 56, 32-50.

210 Haldane, J.B.S. (1929). The origin of life (in: Bernal, J.D. (ed.). The Origin of Life, London 1967, 242-249): 245.

211 Wright, S. (1941). The physiology of the gene. Physiolog. Rev. 21, 487-527: 487.

212 Horowitz, N. (1959). On defining 'life'. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth, 106-107: 107.

213 Pirie, N.W. (1959). Discussion statement. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth, 117-118: 118.

214 Bünning, E. (1947). Das Experiment als Quelle für Natur- und Geisteserkenntnisse, dargestellt an der Entwicklung der physiologischen Problemstellung. Stud. Gen. 1, 10-18: 16.

215 Bünning, E. (1943). Quantenmechanik und Biologie. Naturwiss. 31, 194-197: 197.

216 Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. Biol. Philos. 11, 301-320: 309.

217 Johannsen, W. (1926). Allgemeine Vererbungslehre. In: Brugsch, T. & Lewy, F.H. (Hg.) (1926). Die Biologie der Person, Bd. 1, 227-322: 249.

218 Johannsen, W. (1909/26). Elemente der exakten Erblichkeitslehre: 476.

219 a.a.O.: 646.

220 Vgl. Shull, G.H. (1935). The word "allele". Science 82, 37-38.

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

me of the bacterial endosymbiont *Carsonella*. Science 314, 267.

269 Pearl, R. (1941). Some biological considerations about war. Amer. J. Soc. 46, 487-503: 499; vgl. Mayr, E. (1947). Ecological factors in speciation. Evolution 1, 263-288: 263.

270 Dobzhansky, T. (1950). Mendelian populations and their evolution. Amer. Nat. 84, 401-418: 404.

271 Vgl. Adams, M.B. (1979). From „gene fund" to „gene pool": on the evolution of evolutionary language. Stud. Hist. Biol. 2, 241-285.

272 Vgl. Fruton, J.S. (1972). Molecules and Life. Historical Essays on the Interplay of Chemistry and Biology; Portugal, F.H. & Cohen, J.S. (1977). A Century of DNA.

273 Miescher, J. (1871). Über die chemische Zusammensetzung der Eiterzellen. In: Hoppe-Seyler, F. (Hg.). Medicinisch-chemische Untersuchungen, Heft 4, 441-460.

274 Zacharias, E. (1881). Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Bot. Zeitung 39, 169-176.

275 Flemming, W. (1882). Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung.

276 Menzbir, M.A. (1893). [Experience of the theory of heredity]. Russkaya Mysl 10, 214-215; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 812.

277 Altmann, R. (1889). Ueber Nucleïnsäuren. Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiologische Abteilung 1889, 524-536; unter Verweis darauf auch in: Behrens, J., Kossel, A. & Schiefferdecker, P. (1889). Die Gewebe des menschlichen Körpers und ihre mikroskopische Untersuchung, Bd. 1: 53.

278 Wilson, E.B. (1896). The Cell in Development and Inheritance: 247.

279 Wilson, E.B. (1896/1900). The Cell in Development and Inheritance: 332.

280 Kossel, A. & Neumann, A. (1893). Ueber das Thymin, ein Spaltungsprodukt der Nucleinsäure. Ber. Deutsch. Chem. Ges. 26, 2753-2756: 2754; vgl. Kossel, A. (1893). Ueber die Nucleinsäure. Arch. Anat. Physiol. (Physiol. Abth.) 1893, 157-164; 380.

281 Levene, P.A. & Bass, L.W. (1931). Nucleic Acids. Chemical Catalog, New York: 294.

282 Kol'tsov, N.K. (1928). Physikalisch-chemische Grundlagen der Morphologie. Biol. Zentralbl. 48, 345-369; ders. (1939). Les molécules héréditaires. Act. Sci. Industr. 776, 1-60; Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. Was ist Leben? München 1989): 110.

283 Griffiths, F. (1928). The significance of pneumococcal types. J. Hygiene 27, 113-159: 154.

284 Avery, D.T., MacLeod, C.M. & McCarty, M. (1944). Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. J. exper. Med. 79, 137-158.

285 Vischer, E., Zamenhoff, S. & Chargaff, E. (1949). Microbial nucleic acids: the deoxypentose nucleic acids of avian tubercle bacilli and yeast. J. Biolog. Chem. 177, 429-438; Chargaff, E. (1950). Chemical specifity of nucleic acids and mechanisms of their enzymatic degradation. Experientia 6, 201-209.

286 Watson, J.D. & Crick, F. (1953). Molecular structure for deoxyribonucleic acids. Nature 171, 737-738; vgl. Olby, R. (1974/94). The Path to the Double Helix; Watson, J.D. & Tooze, J. (1981). The DNA Story. A Documentary History of Gene Cloning; Tiley, N. (1983). Discovering DNA. Meditations on Genetics and a History of the Science; Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code.

287 Vgl. Olby, R. (2003). Quiet debut for the double helix. Nature 421, 402-405.

288 Waring, M. & Britten, R.J. (1966). Nucleotide sequence repetition: a rapidly reassociating fraction of mouse DNA. Science 154, 791-794; Britten, R.J. & Kohne, D.E. (1967). Nucleotide sequence repetition in DNA. Carnegie Inst. Wash. Year Book 66, 78-106.

Literatur

Muller, H.J. (1950). The development of the gene theory. In: Dunn, L.C. (ed.). Genetics in the 20th Century, 77-99.

Carlson, E.A. (1966). The Gene. A Critical History.

Ravin, A.W. (1977). The gene as catalyst; the gene as organism. Stud. Hist. Biol. 1, 1-45.

Portugal, F.H. & Cohen, J.S. (1977). A Century of DNA. A History of the Discovery of the Structure and Function of the Genetic Substance.

Kitcher, P. (1982). Genes. Br. J. Philos. Sci. 33, 337-359.

Falk, R. (1986). What is a gene? Stud. Hist. Philos. Sci. 17, 133-173.

Portin, P. (1993). The concept of the gene: short history and present status. Quart. Rev. Biol. 68, 173-223.

Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.) (2000). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives.

Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2004). Gene. In: Zalta, N. (ed.). The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Winter 2004 Edition) (http://plato.stanford.edu/archives/win2004/entries/gene/).

Stotz, K., Griffiths, P.E. & Knight, R. (2004). How scientists conceptualize genes: an empirical study. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 35, 647-673.

Neumann-Held, E.M. & Rehmann-Sutter, C. (eds.). (2006). Genes in Development. Re-reading the Molecular Paradigm.

Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2009). Das Gen im Zeitalter der Postgenomik. Eine wissenschaftshistorische Bestandsaufnahme.

Falk, R. (2009). Genetic Analysis. A History of Genetic Thinking.

Kätzel, D. (2011). Gen und Gestalt. Der Genbegriff der Entwicklungsbiologie.

Generationswechsel

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

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

Eine monografische Behandlung erfährt das Phänomen des Generationswechsels bei dem dänischen Biologen Steenstrup. Steenstrup definiert seinen Gegenstand als »die Erscheinung in der Natur, dass ein Thier eine Brut gebärt, die nicht dem Mutterthiere ähnlich ist oder wird, sondern, dieser unähnlich, selbst eine Brut hervorbringt, die zur Form und ganzen Bedeutung des Mutterthieres zurückkehrt, so dass also ein Mutterthier nicht in seiner eigenen Brut, sondern erst in seinen Nachkommen des zweiten, dritten u.s.w. Gliedes oder Generation seines Gleichen wiederfindet«.[5]

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

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

Dass auch viele Pflanzen einen Generationswechsel aufweisen, zeigt W. Hofmeister[6] 1849; er verwendet dabei die zunächst nur für Tiere eingeführte Bezeichnung für dieses Phänomen[7]. Beim Studium der Entwicklung von Moosen, Farnen, Schachtelhalmen u.a. Pflanzen stößt Hofmeister auf die regelmäßige Abwechslung der Generationen sexuell und asexuell sich fortpflanzender Organismen. Die asexuell sich fortpflanzenden Pflanzen bilden Sporen, aus denen sexuell fortpflanzende Organismen entstehen.

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

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird ein Generationswechsel bei Organismen sehr verschiedener taxonomischer Gruppen beschrieben. Den Generationswechsel bei Foraminiferen, also einer Gruppe von Einzellern, analysiert J.J. Lister 1895.[12] Besonders bekannt und geradezu zum Musterfall des Generationswechsels werden die Verhältnisse bei Nesseltieren im Wechsel von sich sexuell fortpflanzenden Medusen und vegetativ vermehrenden Polypen.

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

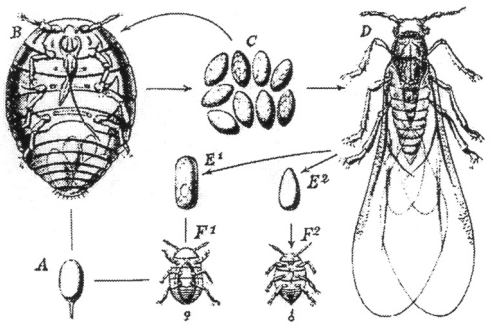


Abb. 186. Der Generationswechsel der Reblaus. Aus dem befruchteten Ei (A) bildet sich die ungeflügelte, parthenogenetisch sich fortpflanzende Reblaus (B), aus ihren Eiern (C) entstehen zunächst wieder die ungeflügelten Formen, später aber eine geflügelte Form (D), diese legt verschiedene Eier (E), aus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

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

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

Eine neue Terminologie zu den Formen des Generationswechsels führt M. Hartmann 1903 ein. Den Wechsel zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung mittels Einzelzellen (»Cytogene Propagation oder Cytogonie«) bezeichnet er als *primären Generationswechsel*. Er findet sich bei vielen Einzellern und den meisten Pflanzen, aber nach Hartmann bei nur einer Gruppe mehrzelliger Tiere, den Dicyemiden (wenigzellige, parasitisch lebende Mesozoa). Einen *sekundären Generationswechsel* weisen dagegen mehrzellige Organismen auf. Er kann zwei verschiedene Formen annehmen: Er kann bestehen im Wechsel von vegetativer Fortpflanzung (Abspaltung mehrzelliger Körperteile) und Gamogonie (geschlechtlicher Fortpflanzung durch die Produktion von Gameten; ↑Fortpflanzung; Geschlecht) (*Metagenese*) oder im Wechsel von Fortpflanzung durch nicht befruchtete (*Parthenogenese*) und befruchtete Gameten (*Heterogonie*).[17]

Metagenese

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

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

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

Heterogonie

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

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

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

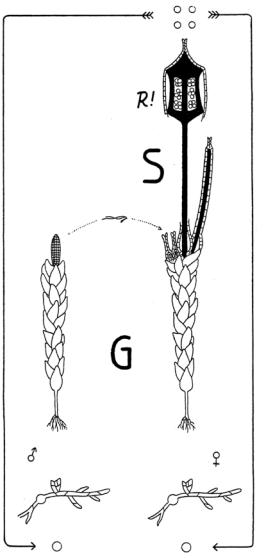


Abb. 187. Schema des Generationswechsels der Moose. Die Moospflanze ist der haploide Gametophyt (G). Auf ihm bilden sich die Geschlechtsorgane (Gametangien), bei einigen Arten beide Geschlechter auf einer Pflanze, bei anderen auf verschiedenen Pflanzen. Die Befruchtung erfolgt durch aktive Bewegung der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

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

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

Bis zum Ende des Jahrhunderts erscheint das Wort immer wieder auch in seiner alten, auf J. Müller zurückgehenden Bedeutung, also zur Bezeichnung einer Art der Fortpflanzung, bei der die Nachkommen den Eltern nicht ähneln. Claus spricht von der Heterogonie als einem »Aufeinanderfolgen verschiedener, unter abweichenden Ernährungsverhältnissen lebender Geschlechtsgenerationen«.[36] H. Ludwig definiert sie 1883 als »die Aufeinanderfolge von lauter geschlechtlich sich entwickelnden Generationen, die sich aber von einander durch die Verschiedenheit ihres Baues und ihre Lebensweise nicht unerheblich unterscheiden«.[37] Und bei R. Hertwig heißt es 1892: »Die Heterogonie unterscheidet sich von dem gewöhnlichen Generationswechsel oder der Metagenesis dadurch, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Parthenogenesis ersetzt ist«.[38] Seit Beginn des 20. Jahrhunderts stabilisiert sich diese Bedeutung von ›Heterogonie‹: Der Ausdruck bezeichnet die genealogische Abfolge von Organismen, die von einer Generation zur nächsten zwischen einer zweigeschlechtlichen und einer eingeschlechtlichen (hermaphroditischen) Fortpflanzung wechseln.

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

Nachweise

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

Literatur

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

Genetik

Der Terminus ›Genetik‹ (engl. ›genetics‹, abgeleitet von griech. ›γένεσις‹ »Werden, Erzeugung, Fortpflanzung«) wird 1906 von W. Bateson für die Wissenschaft der Vererbungserscheinungen vorgeschlagen. Nach Bateson besteht der Gegenstand der Genetik in der Physiologie der Vererbung und Variation (»physiology of heredity and variation«).[1] Das Wort verbreitet sich im zweiten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts, u.a. durch eine einführende Monografie Batesons, die es im Titel führt[2], sowie durch Gründungen von zwei Zeitschriften[3]. Im deutschen Sprachraum etabliert sich der Ausdruck erst in den 1920er Jahren.[4] Der im Deutschen verbreitete ältere Titel für den Gegenstand der Genetik lautet ***Vererbungslehre*** (Steinheim 1846)[5], ***Erblichkeitslehre*** (Anonymus 1817)[6] oder ***Vererbungswissenschaft*** (Schallmayer 1905)[7]. – Der Wortstamm und das Adjektiv *genetisch* werden bereits seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts in einem technischen Sinne auf Fortpflanzungs- und Vererbungsprozesse bezogen.[8] Die ältere Bedeutung (»in genetischer Hinsicht«) verweist aber allein auf die Betrachtung der Entstehung und Entwicklung von Strukturen und Krankheiten.[9] Abgeleitet von dieser Bedeutung verwendet auch E. Haeckel 1904 das Wort ›Genetik‹ im Sinne einer Lehre des »Evolutismus«, d.h. einer »Entwickelungs-« oder »Deszendenz-Theorie«.[10]

Genetik und Entwicklungsbiologie

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

Für den Ansatz der Genetik ist die Verbindung von zwei Vorstellungen kennzeichnend: die Annahme einer Diskretheit von Merkmalen und deren vererbten Anlagen sowie die Unterscheidung von Erb- und Körpersubstanz.[11] Letztere wird Ende des 19. Jahrhunderts besonders von A. Weismann herausgearbeitet und mündet zu Beginn des 20. Jahrhunderts in die Gegenüberstellung von ↑Genotyp und Phänotyp. Indem Weismann die Unbeeinflussbarkeit des »Keimplasmas« durch den Körper eines Organismus lehrt, isoliert er das Phänomen der Transmission von dem der Entwicklung, und der Organismus wird in genetischer Perspektive zu einem bloßen Transmitter des Genotyps. Auf dieser durch Weismann gelegten Grundlage ist es das Programm der Genetik, die Einheiten der Vererbung zu finden, die von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden und in unterschiedlichen Kombinationen für das Erscheinungsbild eines Organismus verantwortlich sind. Mit der Festschreibung der Trennung von Genotyp und Phänotyp erfolgt somit gleichzeitig eine Trennung der Aspekte von Transmission und Expression der Gene, d.h. eine Differenzierung zwischen Genetik und Entwicklungsbiologie.

Phasen der Genetik

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

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

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

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

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

Nach dem Ende des 20. Jahrhunderts, des »Jahrhunderts des Gens« (Keller 2000[14]), und dem Beginn des Zeitalters der *Postgenomik* (↑Gen), für das eine integrierende, systemische Perspektive charakteristisch ist und das sich damit vom Verständnis der Gene als zentraler Determinationsfaktoren löst, wird auch über ein Ende der Genetik insgesamt spekuliert. So meinen H.-J. Rheinberger und S. Müller-Wille 2009, »wenn die systembiologischen Zeichen der Zeit nicht trügen, könnte sich die Genetik […] – als separate Disziplin – in den Lebenswissenschaften der Zukunft wieder auflösen«.[15] Auflösen könnte sich die Genetik in eine allgemeine Systemwissenschaft biologischer Prozesse, in der die Weitergabe der Organisation eines Organismus an seine Nachkommen lediglich ein Aspekt eines komplexen Interaktions- und Kontrollgeschehens ist.

Klassische und moderne Genetik

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

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

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

Kopplung
Einige Merkmale erscheinen meist miteinander verbunden.

Begrenzte Anzahl von Kopplungsgruppen
Miteinander gekoppelte Merkmale liegen in nur wenigen Gruppen vor.

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

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

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

Trotz dieser Einwände werden bis in die Gegenwart Versuche unternommen, die Beziehung von klassischer zu molekularer Genetik als Reduktionsverhältnis zu rekonstruieren. Motiviert sind diese Versuche dadurch, dass es viele Konzepte gibt, die für beide Seiten zentral sind und einander in etwa entsprechen (z.B. das Verständnis von Genen als Einheiten, die einen phänotypischen Unterschied bewirken).[19] A. Rosenberg schlägt 1978 vor, das Verhältnis als das einer *Supervenienz* zu verstehen, also als einer Dependenz ohne Reduktion[20]: Die in der klassischen Genetik beschriebenen Eigenschaften seien supervenient über den in der molekularen Genetik beschriebenen, insofern biologische Systeme, die in allen molekular beschriebenen Eigenschaften übereinstimmen, sich nicht in ihren klassisch beschriebenen Eigenschaften unterscheiden könnten. Allerdings könnten zwei in klassischer Beschreibung gleiche Zustände sich in ihrer molekularen Beschreibung unterscheiden.[21]

Entwicklungsgenetik

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

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

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

Biologie der Fortpflanzung

Auch wenn es der Wortstamm nicht festlegt, ist die Genetik heute auf die Bedeutung »Wissenschaft von der Vererbung« eingeengt. Für eine allgemeine Lehre von der Fortpflanzung sind die Begriffe *Fortpflanzungsphysiologie* (Klebs 1901[28]), ***Fortpflanzungsbiologie*** (Nüßlin 1897[29]) oder ***Reproduktionsbiologie*** verbreitet. Der letzte Ausdruck erscheint Ende des 19. Jahrhunderts zunächst im Englischen als Übersetzung für eine deutsche Formulierung (Anonymus 1890: »biology of reproduction«[30]; als Übersetzung für Wiesner 1889: »Die biologischen Verhältnisse der Fortpflanzung«[31]; später Collier 1898: »biology of reproduction«[32]; Dahm 1951: »specialized reproduction biology [of Turbellaria]«[33]; Kinne 1959: »Reproduktionsbiologie«[34]; Mansuetti 1964: »reproduction biology«[35], von Gallardo Silva 1983: »Reproduktionsbiologie«[36]). E. Haeckel prägt 1876 den wenig verwendeten Terminus ***Gonologie***.[37]

Nachweise

1 Bateson, W. (1906). A text book of genetics. Nature 74, 146-147: 146; ders. (1906). The progress of genetics since the rediscovery of Mendel's papers. Progr. Rei Bot. 1, 368-418; vgl. auch schon Ward, L.F. (1897). Outlines of Sociology: 180 (nach OED 1989); zu Bateson: Riley, H.P. (1952). "Gene" and "genetics". Amer. Nat. 86, 249-250.

2 Bateson, W. (1913). Problems of Genetics.

3 Journal of Genetics (Hyderabad) 1.1910-; Genetics (Bethesda, Md.) 1.1916-.

4 Vgl. z.B. Goldschmidt, R. (1924). Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation, I.

5 Steinheim (1846). Kritik der Zellenbiologie. Journal der Chirurgie und Augenheilkunde 35, 307-335: 334; Nathusius, H. von (1858). Ueber Constanz in der Thierzucht. Landwirthschaftliches Centralblatt 6, 148-160: 149; ders. (1864). Vorstudien für Geschichte und Zucht der Hausthiere zunaechst am Schweineschaedel: 109; Goehlert, V. (1882). Ueber die Vererbung der Haarfarbe bei Pferden. Ein Beitrag zur Vererbungslehre. Z. Ethnol. 14, 145-155; Keller, C. (1895). Vererbungslehre und Tierzucht; Hertwig, O. (1905). Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre; Ziegler, H.E. (1905). Die Vererbungslehre in der Biologie; Baur, E. (1911). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre; Plate, L. (1913). Vererbungslehre.

6 Anonymus (1817). Ueber Cretinismus (Fortsetzung). Archiv der Medizin, Chirurgie und Pharmazie 4, 3-185: 12; Anonymus (1851). [Rez. Lucas, P. (1850). Traité philosophique et physiologique de l'heredité naturelle]. Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medizin 71, 263-269: 267; Johannsen, W. (1903). Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien: 5; ders. (1909). Elemente der exakten Erblichkeitslehre.

7 Schallmayer, W. (1905). Beiträge zu einer Nationalbiologie: 109; Goldschmidt, R. (1911). Einführung in die Vererbungswissenschaft.

8 Mittheilungen der k.k. Mährisch-Schlesischen Gesellschaft zur Beförderung des Ackerbaues, der Natur- und Landeskunde (Brünn) 1.1821-; vgl. Weiling, F. (1969). Über die Verwendung des Begriffes „genetisch" vor und zur Zeit Mendels sowie über die mögliche Herkunft des von Mendel im Sinne des heute üblichen Begriffes „Gen" benutzten Terminus „Element". Sudhoffs Arch. 52, 394-395.

9 Vgl. z.B.: Caspari, C. (1823). Der Stein der Nieren, Harnblase und Gallenblase in genetischer, chemischer, diagnostischer und therapeutischer Hinsicht.

10 Haeckel, E. (1904). Die Lebenswunder: 415.

11 Rheinberger, H.-J. (1999). Die Evolution des Genbegriffs: Fragmente aus der Perspektive der Molekularbiologie. In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950, 323-341: 324.

12 Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre (Berlin) 1.1909-.

13 Vgl. Gayon, J. (1999). Génétique. Dict. Hist. Phil. Sci. 453-454; ders. (2000). From measurement to organization: a philosophical scheme for the history of the concept of heredity. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J.

(eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution, 69-90.

14 Keller, E.F. (2000). The Century of the Gene.

15 Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 278.

16 Schaffner, K. (1967). Approaches to reduction. Philos. Sci. 34, 137-147; ders. (1969). The Watson Crick-model and reductionism. Br. J. Philos. Sci. 20, 325-348.

17 Vgl. Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology: 201ff.; Hull, D. (1974). Philosophy of Biological Science: 39. Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science; ders. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 20ff.

18 Hull (1974): 39; 43.

19 Waters, C.K. (1990). Why the antireductionist consensus won't survive the case of classical genetics. In: Sober, E. (ed.). Conceptual Issues in Evolutionary Biology, Cambridge 1994, 401-418; ders. (1994). Genes made molecular. Philos. Sci. 61, 163-185.

20 Vgl. Davidson, D. (1970). Mental events. In: Foster, L. & Swanson, J.W. (eds.). Experience and Theory, 79-101.

21 Rosenberg, A. (1978). The supervenience of biological concepts. Philos. Sci. 45, 368-386: 383; vgl. ders. (1985): 112; ders. (1994): 23.

22 Anonymus (1934). Rezension Morgan, T.H. (1934). Embryology and Genetics. Quart. Rev. Biol. 9, 472; Beadle, G.W. (1945). Biochemical genetics. Chem. Rev. 37, 15-96: 16.

23 Gluecksohn-Schoenheimer, S. (1938). The development of two tailless mutants in the house mouse. Genetics 23, 573-584: 573; vgl. Gilbert, S.F. (1985/97). Developmental Biology: 40; ders. (1991). Induction and the origins of developmental genetics. In: Gilbert, S.F. (ed.). A Conceptual History of Modern Embryology, 181-200.

24 Waddington, C.H. (1938). An Introduction to Modern Genetics; ders. (1939). Genes as evocators in development. Growth, suppl. 1, 37-44; ders. (1939). Organisers and Genes.

25 Bentley, M. (1909). Mental inheritance. Popular Science Monthly 75, 458-460: 462.

26 Goldschmidt, R. (1938). Physiological Genetics.

27 Griesemer, J. (2000). Reproduction and the reduction of genetics. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives, 240-285: 265.

28 Klebs, G.A. (1901). Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 18, 201; ders. (1913). Fortpflanzung der Gewächse: Physiologie. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 4, 276-296: 277.

29 Nüßlin, O. (1897). Ueber Generation und Fortpflanzung der *Pissodes*-Arten. Forstlich-Naturwissenschaftliche Zeitschrift 6, 441-465: 464; Schuster, L. (Hg.) (1924-1944). Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie der Vögel mit Berücksichtigung der Oologie; Schwerdtfeger, F. (1929). Ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus* L.

30 Anonymus (1890). Wiesner's Biology of Plants. Journal of the Royal Microscopical Society 1890, part 1, 66.

31 Wiesner, J. (1889). Elemente der wissenschaftlichen Botanik, Bd. 3. Biologie: 127.

32 Collier, J. (1898). The evolution of colonies. Popular Science Monthly 53, 289-307: 289; Bernard, L.L. (1919). The objective viewpoint in sociology. Amer. J. Sociol. 25, 298-325: 324.

33 Dahm, A.G. (1951). On *Bothrioplana semperi* M. Braun (*Turbellaria Allocoela Cyclocoela*). The taxonomy of the "genera" and of the known "species" of the family *Bothrioplanidae*. Arkiv för zoologi 1, 503-510: 509.

34 Kinne, O. (1959). Symposien über marine Biologie. Naturwissenschaftl. Rundsch. 12, 143-144: 144.

35 Mansuetti, R. (1964). Eggs, larvae, and young of the white perch, Roccus americanus, with comments on its ecology of the estuary. Chesapeake Science 5, 3-45: 31; Salonen, K. (1973). On the life-cycle, especially on the reproduction biology of *Blastophagus piniperda* L. (Col., Scolytidae).

36 Gallardo Silva, C.S. (1983). Bionomische Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Habitat und Reproduktionsbiologie bei einigen marinen Prosobranchia; Blüm, V. (1985). Vergleichende Reproduktionsbiologie der Wirbeltiere.

37 Haeckel, E. (1876). Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebenstheilchen: 43.

Literatur

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

Genotyp/Phänotyp

Die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp führt der dänische Genetiker W. Johannsen 1909 ein.[1] Der Phänotyp (»Phaenotypus«) ist für Johannsen eine direkt beobachtbare Einheit, der Genotyp (»Genotypus«) dagegen eine bloß postulierte Entität, der ein kausaler Einfluss in der Entwicklung zugeschrieben wird. Der Genotyp stellt für Johannsen die verborgene, aber kausal relevante Struktur in der Determination der Merkmale eines Organismus dar. Der Phänotyp ist dagegen der »Erscheinungstypus«, der »statistisch hervortretende Typus«, wie Johannsen schreibt[2]; er enthält die »typischen« Merkmale einer Gruppe von Organismen, »also bei Variationsreihen die Zentren, um welche die Varianten sich gruppieren«[3]. Der Phänotyp ist nach dieser Definition also nicht unbedingt ein abstrakter Typus, sondern kann auch ein Individuum bezeichnen. Im Gegensatz zum Phänotyp, der die Summe aller ausgedrückten Merkmale repräsentiert, bezeichnet Johannsen in der zweiten Auflage seines Werkes (1913) den Genotyp als »Inbegriff aller Gene«[4]; in der dritten Auflage streicht er aber diese Formulierung wieder und behält allein die Charakterisierung des Genotyps als »grundlegende Konstitution des Organismus« bei[5] – nicht die Gene selbst, sondern der Typ eines Organismus in einer bestimmten genetischen Ausstattung ist also nach Johannsen der Genotypus.

Den Hintergrund für die Einführung der Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp bildet für Johannsen seine Erfahrung in der Züchtung von Pflanzen: Züchtungsversuche zeigen, dass sich Organismen von einer gleichen äußeren Erscheinung systematisch darin unterscheiden können, welche äußerlich sichtbaren Merkmale ihre Nachkommen aufweisen. Gleiche äußere Erscheinungen (Phänotypen) können also durch unterschiedliche Anlagen (Genotypen) bedingt sein – ein Unterschied, der sich aber erst in den Nachkommen manifestiert. Der Phänotypus ist für Johannsen insofern eine »Erscheinung oberflächlicher Natur«[6], die sich aus der äußerlichen Beschreibung eines Organismus ergibt. Kausal bedingt ist der Phänotyp nach Johannsen durch das Zusammenspiel von Genotyp und Elementen der »ganzen Lebenslage« oder des »Milieus«.[7] Der »Genotypus« oder »Anlagetypus«[8] kann dagegen erst in Züchtungsexperimenten ermittelt werden.

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

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

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

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

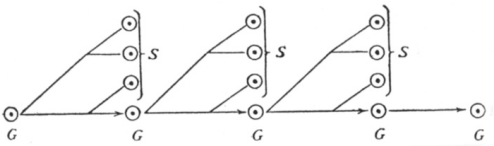


Abb. 188. Die Kontinuität der Keimzellen des Genotyps (G) und die Vergänglichkeit der somatischen Zellen des Phänotyps (S) in der Konzeption A. Weismanns. Die Keimzellen sind in zwei verschiedene kausale Prozesse eingebunden: in die Erzeugung neuer Keimzellen in den Organismen der nächsten Generation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

– stellt Johannsen eine »Konstanz der Typen trotz aller Selektion« fest[13]: »die Selektion innerhalb der reinen Linien hat keine Typenverschiebung hervorgerufen«[14]. Der Typus besteht also in einer durch Inzucht stabilisierten Form, die nur wenig Variation auf genetischer Ebene aufweist, so dass die Selektion keine Angriffspunkte findet.

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

Vorläuferkonzepte seit dem späten 18. Jh.

Die konzeptionelle Gegenüberstellung von Genotyp und Phänotyp – eine »mentale Sektion des Organismus« (Churchill 1987) – beginnt sich in den 1880er Jahren mit der Trennung der beiden Aspekte der Weitergabe des Erbmaterials (Vererbung) und der Differenzierung von Organen (Entwicklung) zu etablieren.[19] Die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp betrifft dabei zwei unterschiedliche Formen der Präsenz der organischen Merkmale: einerseits in latenter Form gebunden an besondere Strukturen des Organismus, die vererbt werden (»Gene«), andererseits in exprimierter Form am entwickelten Organismus (als äußerlich sichtbare Merkmale). In älteren Theorien der Vererbung und Entwicklung, insbesondere der Präformationstheorie, ist eine Trennung der beiden Aspekte nicht möglich: Stellt sich Vererbung und Entwicklung im Wesentlichen als ein Wachstumsphänomen dar, dann sind die in der Vererbung weitergegebenen Merkmale nicht unabhängig von ihrer Expression noch einmal vorhanden, sondern liegen immer als exprimierte vor, wenn auch anfangs in verkleinerter Form (↑Entwicklung).

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

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

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

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

G. Mendel zwischen den *Elementen* bzw. *Faktoren* unterscheidet, die ein Organismus von seinen Eltern erbt, und den tatsächlich an ihm sichtbaren *Merkmalen*, (↑Gen; Form/Merkmal) führt er eine Dichotomie in der Beschreibung der Organismen ein.[25] Die Faktoren bilden nach Mendel konstante Einheiten, die von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden, sich aber nicht immer als Merkmale manifestieren, sondern latent (»rezessiv«) bleiben und erst in späteren Generationen im makroskopischen Bild des Organismus zum Vorschein kommen, d.h. direkt beobachtet werden können. Die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp ist also in Mendels Analysen enthalten; sie wird von ihm aber nicht herausgearbeitet. Mendels Unterscheidung der beiden Ebenen lässt sich mit der späteren Terminologie auch als die Differenzierung zwischen einer genetischen und einer entwicklungsbiologischen Perspektive darstellen[26]: Die Genetik analysiert die Weitergabe konstanter Merkmalsträger (Mendels »Elementen«); die Entwicklungsbiologie die Wege der Manifestation (oder Verdeckung) dieser Faktoren in der individuellen Entwicklung. Es sind also zwei getrennte kausale Wege, die zur Diskussion stehen (»Transmission« versus »Expression«; vgl. Abb. 191).

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

G. Jaeger geht in den 1870er Jahren davon aus, dass es spezifische Eigenschaften des Protoplasmas der Keimzellen sind, die für die Vererbung verantwortlich sind. Er spricht von der »specifischen Beschaffenheit des Keimprotoplasmas«.[31] Der Begriff der Spezifität bildet hier einen der Vorläufer des späteren Konzepts der ↑Information. Jaeger spricht auch bereits – das spätere Schlagwort Weismanns vorwegnehmend – von der »Continuität des Keimprotoplasmas«[32] (↑Gen; Vererbung). Dieses Protoplasma teilt sich nach Jäger bei jeder Fortpflanzung in zwei Teile: eine »ontogenetische Gruppe«, aus dem sich der Organismus bildet, und ein »phylogenetisches Protoplasma«, das von Generation zu Generation weitergegeben wird.[33] Der phylogenetische Anteil ist nach Jäger vor äußeren Einflüssen geschützt und kann so seine »embryoide Beschaffenheit« bewahren.

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

Weismann: Soma versus Keimzellen

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

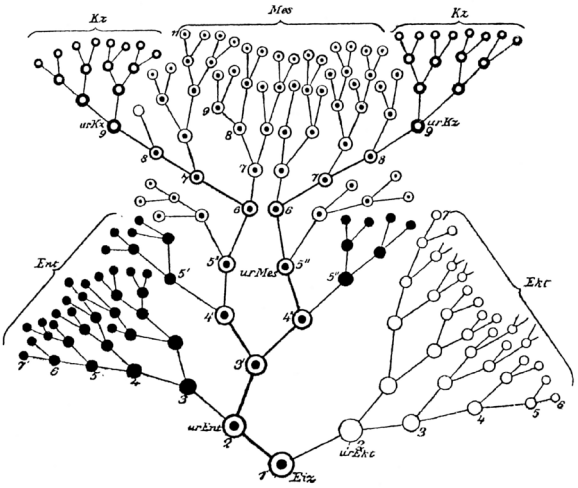


Abb. 189. Schematische Darstellung der »Keimbahn« eines Spulwurms (Ascaris). *Die Zellen der Keimbahn sind durch dicke Striche verbunden, die Zellgenerationen durch arabische Zahlen beschriftet, und verschiedene Zelltypen verschieden gekennzeichnet: Die Zellen der Keimbahn durch einen dickumrandeten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

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

Correns: Anlagen versus Merkmale

C. Correns, einer der »Wiederentdecker Mendels« um die Jahrhundertwende, bedient sich im Jahr 1901 des seit dem 18. Jahrhundert etablierten Begriffspaars von *Anlage* und *Merkmal*, um den Unterschied zwischen der nicht unmittelbar sichtbaren genetischen Ebene und der Ebene des Erscheinungsbildes eines Organismus zu markieren. Anders als in den spekulativen Theorien zu den Erbsubstanzen vor ihm – z.B. Darwins »Keimchen«, Weismanns »Biophoren« oder de Vries' »Pangenen« – stellt sich Correns die Anlagen nicht als in jeder Zelle vielfach vorhandene Teilchen vor, sondern als individuelle, jeweils nur einmal vorhandene Einheiten. Correns geht außerdem, im Anschluss an Mendel (↑Vererbung), von einer in er Regel unabhängig voneinander erfolgenden Weitergabe und freien Kombinierbarkeit der Merkmale aus. Als Erklärung für die freie Kombinierbarkeit der Merkmale nimmt Correns an, der Ort der »Anlagen« liege »ohne feste Bindung« auf den Chromosomen im Kern, so dass sie bei der Vererbung »beliebig durcheinander gewürfelt werden« könnten.[43] Correns weist aber auch bereits darauf hin, dass dies nicht für alle Merkmale gilt, weil es »gekoppelte Merkmale« gebe.[44]

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

Keimbahn und Stammzellen

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

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

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

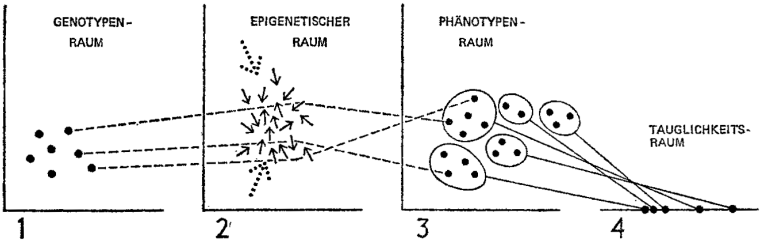


Abb. 190. Einteilung der Entwicklung eines Organismus in vier Phasen, die sich in unterschiedlichen abstrakten Räumen befinden: dem Genotypenraum, epigenetischen Raum, Phänotypenraum und Tauglichkeitsraum. Im Genotypenraum stehen die Erbanlagen isoliert nebeneinander(1); im epigenetischen Raum findet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

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

Im heutigen Sprachgebrauch hat sich eine weitere Bedeutung des Worts ›Stammzelle‹ etabliert: Nicht allein die Zellen der Linie von der befruchteten Eizelle zur Keimzelle werden als ›Stammzellen‹ bezeichnet, sondern jede Zelle, die sich in verschiedene Zelltypen differenzieren kann. Nach ihrer Differenzierungsfähigkeit werden *totipotente* und *pluripotente* Stammzellen unterschieden (↑Entwicklung); zu letzteren zählen vielfach die so genannten ***embryonalen Stammzellen*** (engl. »embryonic stem cell«[59]). W. Türk verwendet den Ausdruck ›embryonale Stammzelle‹ bereits 1904 für die Zelle eines frühen Embryostadiums, aus der alle späteren Zellen einer bestimmten Differenzierungsart, z.B. alle Leukozyten des Blutes, hervorgehen.[60] Gelegentlich werden aber auch alle embryonalen Zellen als ›Stammzellen‹ bezeichnet (»embryonic (stem) cell«[61]).

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

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

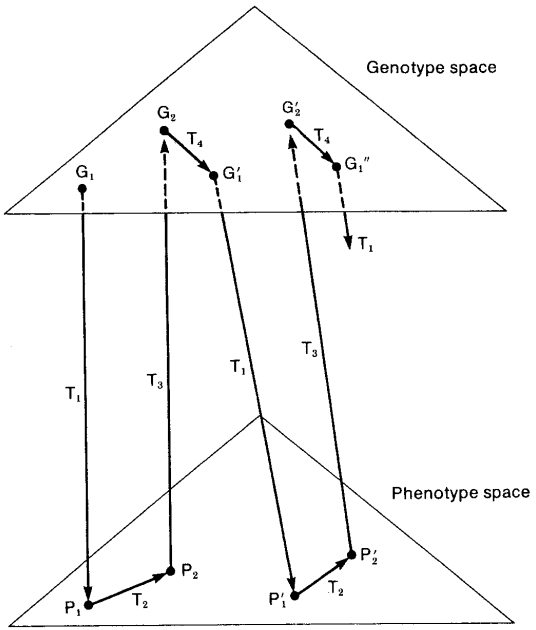


Abb. 191. Trennung der genotypischen von der phänotypischen Beschreibungsebene zur Erklärung phänotypischer Veränderungen über Generationen hinweg. Die Erklärung der Veränderung des Erscheinungsbildes von Eltern zu ihren Nachkommen erfolgt in vier Schritten: (1) Ausgehend vom Phänotyp eines Elternteils (P_1) erfolgt nach Gesetzen der Paarung, Wanderung und natürlichen Selektion innerhalb einer Generation (T_2) die Paarung mit dem zweiten Elternteil; (2) ausgehend vom Phänotyp der Eltern wird nach Gesetzen der Epigenetik (T_3) deren Genotyp ermittelt (»reverse Epigenetik«); (3) aus dem Genotyp der Eltern (G_2) wird nach den Gesetzen der Vererbung (T_4) der Genotyp ihrer Nachkommen (G'_1) bestimmt (»Genetik«); (4) der Genotyp der Nachkommen bestimmt nach Gesetzen der Entwicklung (T_1) ihren Phänotyp (P'_1) (»Epigenetik«). Aufgrund der Interaktion von Genen besteht ein komplexes Verhältnis zwischen Genotypen und Phänotypen, welches eine einfache Abbildung des einen Raums in den anderen unmöglich macht (aus Lewontin, R. (1974). The Genetic Basis of Evolutionary Change: 14).

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

Die Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp ist in erster Linie bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen sinnvoll. Denn vor allem diese verfügen vielfach über einen doppelten oder mehrfachen Gensatz (Diploidie oder Polyploidie), so dass einige genetische Eigenschaften durch andere verdeckt sein können, d.h. zeitweilig nicht zur phänotypischen Wirksamkeit gelangen. Aufgrund von epistatischen Wechselwirkungen zwischen Genen verschiedener Genorte kann es zwar auch bei Organismen mit einfachem Chromosomensatz zu zeitweiligen Verdeckungen von genetischen Eigenschaften kommen, so dass eine Differenz von Genotyp und Phänotyp vorliegt. Aber eine Notwendigkeit der Unterscheidung der beiden Ebenen bei allen möglichen Lebensformen besteht trotzdem nicht: Es sind durchaus Organismen denkbar, bei denen aus dem Genotyp direkt auf den Phänotyp geschlossen werden kann und umgekehrt – bei denen also die Unterscheidung keinen Erkenntnisgewinn bringt.

Genotyp als Reaktionsnorm

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

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

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

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

O. Hertwigs »Artzelle«

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

›Genotyp‹ als Klassen- und Kraftbegriff

In der Sprache der Genetik ist der Genotyp nicht allein eine Klassenbezeichnung für eine Menge von Organismen, sondern ihm wird gleichzeitig eine kausale Kraft zugeschrieben. Der Genotyp wird insofern als eine Einheit verstanden, die vor allem in ihrer Wirkung sichtbar wird. Es kann damit bei dem Genotyp zwischen einem kausalen, aktiven Aspekt und einem rein strukturellen, entitativen Aspekt unterschieden werden.[77] Als strukturelle Entität besteht der Genotyp aus den Basensequenzen der DNA; als kausaler Faktor besteht er in deren Wirkung im Prozess der Ausbildung des Phänotyps. Bei allen Veränderungen, die sie induzieren, bleiben die Gene aber selbst unverändert; sie können daher in den Worten M. Delbrücks als ein »unbewegter Beweger« verstanden werden.[78]

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

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

Genom und Phänom

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

Unscharfe Grenze

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

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

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

Erweiterter Phänotyp

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

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

Grenzen des erweiterten Phänotyps

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Erweiterter Genotyp

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

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

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

Code-Dualität

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

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

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

Nachweise

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

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

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

Literatur

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

Geschlecht

Das deutsche Wort ›Geschlecht‹ (ahd. ›gislahti‹) gehört dem gleichen Stamm wie ›schlagen‹ an und bedeutet ursprünglich »das, was in dieselbe Richtung schlägt, (übereinstimmende) Art«. Später nimmt es die Bedeutung von »Abstammung, Herkunft« und besonders »(adlige) Familie« an. Es bezeichnet seit dem Mittelalter unter dem Einfluss von lat. ›genus‹ und als geläufige Übersetzung für ›sexus‹ auch das natürliche und grammatische Geschlecht eines Lebewesens bzw. Wortes. Spätestens seit Ende des 15. Jahrhunderts wird das Wort in doppeltem Sinn verwendet: einerseits für eine Gruppe von Organismen eines Typs (z.B. Steinhöwel ca. 1477: »menschlichs geschlecht«[1]; »geschlächt der tieren«[2]), andererseits für einen der beiden Typen von Organismen bei bisexuell sich fortpflanzenden Lebewesen (Brant 1494: »vermyschung beider geschlecht«[3]; 16. Jh.: »weibliches Geschlecht«[4] und »männliches Geschlecht«[5]; »Erbfolge beyderley Geschlechts«[6]). Die zweite Bedeutung verbreitet sich in der Biologie seit Mitte des 18. Jahrhunderts – J.G. Koelreuter handelt in seinem umfangreichen Werk über »das Geschlecht der Pflanzen« (1761-66) von der sexuellen Fortpflanzung bei Pflanzen[7] – und wird bis ins 20. Jahrhundert die dominierende.

Lebensweltliche Vertrautheit und antike Theorien

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

Aristoteles ist dagegen der Auffassung, bei den Pflanzen und allgemein bei den Lebewesen, die zu keiner Ortsbewegung in der Lage sind, seien die Geschlechter nicht geschieden.[10] Er behauptet allgemein: »Tiere, die seßhaft sind, kennen nicht Männchen und Weibchen, überhaupt die Schaltiere nicht«.[11] Trotzdem vergleicht Aristoteles im Anschluss an Empedokles die Früchte oder Samen der Bäume mit den Eiern der Tiere.[12] Die Erzeugung der Früchte der Pflanzen bedürfte nur im Gegensatz zu den Eiern der Tiere keiner Besamung. Die Tiere erscheinen Aristoteles daher als »entzweigeschnittene Pflanzen«, bei denen die beiden in den Pflanzen vereinten Geschlechter getrennt seien. Entgegen seiner allgemeinen Aussage berichtet Aristoteles an anderer Stelle aber auch von Bäumen (Feigen), bei denen die Geschlechter geschieden sind.[13] Auch Theophrast schließt sich dem Vergleich des pflanzlichen Samens mit dem tierischen Ei an.[14] Er führt viele Beispiele v.a. von Bäumen an, in denen die Geschlechter auf verschiedene Individuen verteilt sind.[15] Die geschlechtliche Vereinigung bei der Dattelpalme vergleicht Theophrast sogar unmittelbar mit dem äußeren Geschlechtsakt der Fische (weil auch bei diesen der männliche Samen vielfach frei in das Umgebungsmedium abgegeben wird).[16]

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

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

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

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

Begattung

Für die sexuelle Verbindung von zwei Individuen verschiedenen Geschlechts gibt es seit der Antike verschiedene Ausdrücke. Diese Ausdrücke stellen meist Sonderbedeutungen von Worten zur Bezeichnung von Vorgängen der Verbindung oder Mischung dar (griech. »μίξις«[20]; für die Tiere häufiger »συνουσία«[21], lat. »coitus«[22], auch für die Befruchtung von Pflanzen[23]). Der Ausdruck ***Kopulation*** (lat. ›copulatio‹ »Verbindung, Vereinigung«) wird seit dem Latein der Kirchenväter für die fleischliche Vereinigung von Mann und Frau verwendet (Augustinus: »Copulatio itaque maris et feminae generandi causa, bonum est naturale nuptiarum«[24]; das Verb ›copulare‹ steht bereits bei Martial, also im klassischen Latein des 1. Jahrhunderts für den Vorgang des Geschlechtsverkehrs; das Substantiv ›copula‹ wird seit Augustinus für die Beziehung von Mann und Frau verwendet).[25] Ins Französische wird ›copulatio‹ seit dem 12. Jahrhundert mit der speziellen Bedeutung für die sexuelle Vereinigung entlehnt (engl. Caxton 1483 »Made one flesshe by carnal copulacyon or bodily felawshyp«[26]).

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

Streit um die Geschlechtlichkeit der Pflanzen (I): Mittelalter und Frühe Neuzeit

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

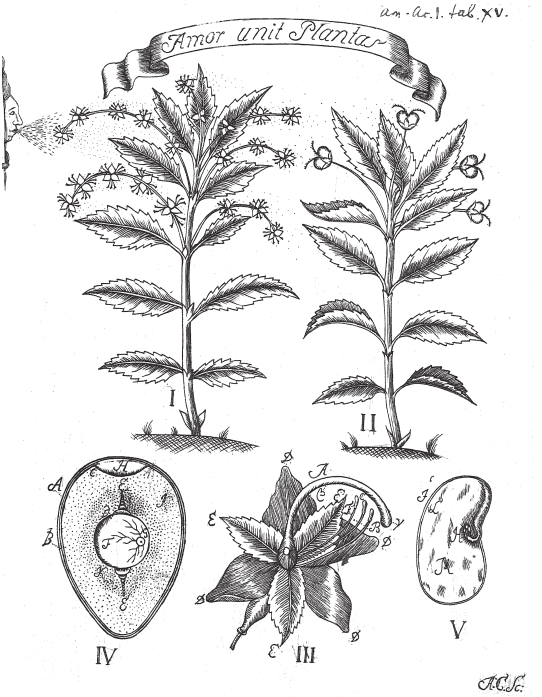


Abb. 192. Geschlechtlichkeit bei Pflanzen. I und II: ein männliches und ein weibliches Individuum einer zweihäusigen Pflanze (Bingelkraut); durch Windbestäubung wird der Pollen von den männlichen zu den weiblichen Blüten getragen. III: Geschlechtsorgane einer einhäusigen Pflanze. IV und V: Vergleich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

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

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

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

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

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

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

Trotz der zahlreichen Versuche zur Geschlechtlichkeit der Blütenpflanzen bleibt diese bis in die ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts noch umstritten. Einflussreich sind die Experimente L. Spallanzanis: Trotz der Entfernung der noch unreifen Antheren von Zwitterblüten bilden sich bei den untersuchten Pflanzen reife Früchte und Samen. Spallanzani bestreitet auf dieser Grundlage 1786 die Sexualität der Pflanzen.[50] Wiederholungen der Experimente Spallanzanis führen zwar zu widersprechenden Ergebnissen, nämlich einem Ausbleiben der Fruchtbildung bei den kastrierten Pflanzen[51], trotzdem breitet sich Widerstand gegen die Vorstellung einer Geschlechtlichkeit der Pflanzen aus.

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

Henschel vermögen diesen noch nicht endgültig zu widerlegen[55], erst die umfangreichen Darstellungen C.F. Gärtners aus dem Jahr 1844 – aufbauend u.a. auf umfangreichen Bastardisierungsversuchen – gelten als Schlussstrich der Debatte.[56] In physiologischer Hinsicht einflussreich sind auch die Beobachtungen G.B. Amicis von 1823/24 zum Auskeimen des Pollenschlauchs und die darauf aufbauenden mikroskopischen Untersuchungen des Vorgangs der ↑Befruchtung.[57]

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

Primäre und sekundäre Geschlechtsmerkmale

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

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

Funktional werden die sekundären Geschlechtsmerkmale von Hunter und später auch von E. Darwin[64] v.a. im Hinblick auf den Kampf der Männchen um die Weibchen gedeutet. C. Darwin baut diese Vorstellungen Mitte des 19. Jahrhunderts zu einer Theorie der »sexuellen Selektion« (↑Selektion) aus, der zufolge es die Wahl der Weibchen ist, die diese besondere Variante der Natürlichen Selektion bewirkt. So erklärt er die auffällige Färbung und den komplexen Gesang vieler männlicher Vögel als Ergebnis einer über Tausende von Generationen erfolgten Selektion durch die Weibchen.[65] A.R. Wallace weicht in dieser Frage von Darwin ab und betrachtet die Geschlechtsunterschiede als das Ergebnis unterschiedlicher Stärke der Geschlechter: Aufgrund ihrer körperlichen Schwäche seien die Weibchen im Gegensatz zu den Männchen auf eine Schutzfärbung angewiesen.[66]

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

Monogamie, Polygamie, Polygynie, Polyandrie

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

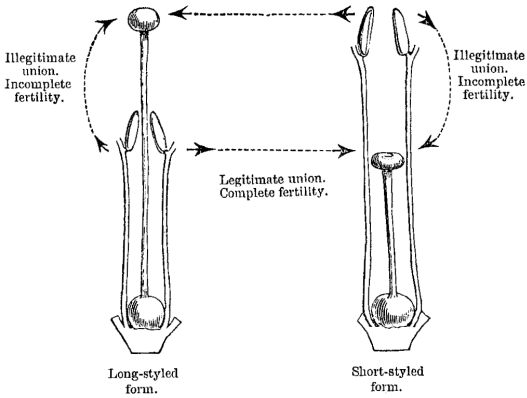


Abb. 193. Verhinderung der Selbstbefruchtung bei Pflanzen mit lang- und kurzgestielten Griffeln und Staubblättern der Blüten bei Primula veris *(aus Darwin, C. (1877). The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species: 27).*

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

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

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

Ausgehend von Linnés Einteilung der Pflanzen und später auch der Tiere in Gruppen von monogamen und polygamen Organismen etabliert sich die Terminologie in der Biologie. 1749 bezieht Linné diese Ausdrücke auf Vögel; er verwendet sie dabei im Sinne von generischen Namen für eine Menge von Organismen, nicht aber für den abstrakten Sachverhalt (»monogamia«; »Polygamia«).[85] Nicht für eine Klassifikationseinheit, sondern im abstrakten Sinn für das der Einteilung zugrunde liegende Phänomen werden die Ausdrücke erst später gebraucht (für Pflanzen Dalibard 1749: »Polyginia, Polygynie, pistiles sans nombre«).[86] G. White bezeichnet 1770 Vögel solcher Arten, bei denen jeweils ein Männchen und ein Weibchen sich paaren, als ›monogam‹ (»monogamous«).[87] Wenig später wird ›polygam‹ im Sinne eines deskriptiven biologischen Konzepts verwendet (Pennant 1773: »The males of polygamous birds neglect their young«[88]; Mudie 1834: »[some Gallinaceous birds] are polygamous, or have a number of females associating with one male«[89]; Virey 1835: »dans le règne animal […] la polygamie, chez plusieurs espèces, a lieu, tandis que c'est la polyandrie parmi la plupart des plantes«[90]).

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

Erklärungen der Geschlechtlichkeit

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

Polarität der Natur

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

in diesem Prozess als das Tätige, das Weibchen als das Leidende vorgestellt. Aristoteles vergleicht den Prozess mit der Bildung eines Bettes durch die Verbindung des materiellen Prinzips des Holzes mit dem formgebenden Prinzip des Schreiners.[94] Vom männlichen Samen gehen die Bewegungsimpulse in Form von Wärme aus, die dem Stoff des weiblichen Körpers eine Gestalt geben.[95] Galen nimmt dagegen anders als Aristoteles auch eine Beteiligung des männlichen Samens als Material an der Bildung des Keims an. Nach seiner Lehre der *spermatogenen* Körperteile gehen alle hautigen und festen Körperteile (z.B. Gefäße, Nerven, Knochen) aus dem Samen hervor; die fleischigen dagegen aus dem vom weiblichen Elternteil beigesteuerten Blut (*hämatogene* Körperteile).[96]

Bis ins 19. Jahrhundert, mit einem Höhepunkt in der romantischen Naturphilosophie, wird das Vorhandensein von zwei Geschlechtern in diesem Sinne als Ausdruck einer allgemeinen Polarität in der Natur interpretiert.

Geschlechtlichkeit als Arbeitsteilung

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

Physiologische Erklärungen

Eine Deutung der Sexualität auf physiologischer Ebene wird seit Ende des 19. Jahrhunderts gegeben und geht von dem Vorgang der Befruchtung aus. O. Bütschli und F.R. Schaudinn nehmen eine bisexuelle Potenz aller Lebewesen an und beschreiben befruchtungsähnliche Vorgänge auch bei Einzellern.[98] Auf dieser Grundlage baut M. Hartmann seine »Sexualitätstheorie« auf und formuliert 1909 die Hypothese, dass jede Keimzelle die Fähigkeit hat, als männliche und weibliche Zelle zu fungieren. Die Keimzellen seien trotz ihrer bipolaren Differenzierung also potenziell bisexuell.[99] Hartmann bemüht sich um einen experimentellen Nachweis dieser Hypothese, die ihm an einem Objekt 1925 gelingt[100], und formuliert die Theorie der *relativen Sexualität*: Ob eine Keimzelle als männlicher oder weiblicher Gamet fungiert, hängt demzufolge vom jeweiligen Partner ab.[101]

Steigerung der Variation

Die bis in die Gegenwart einflussreichste Erklärung der Sexualität geht von dem (ultimaten) Vorteil der Geschlechtlichkeit in der Evolution von Populationen aus. Diese Erklärung für die weite Verbreitung der Sexualität bei Organismen verweist auf die durch die Paarung der Partner erhöhte Variation ihrer Nachkommen. Bereits J.G. Herder führt dies als Grund für das Vorkommen der Geschlechtlichkeit an: »Das feinste Mittel endlich, dadurch die Natur Vielartigkeit und Bestandheit der Formen in ihren Gattungen verband, ist die Schöpfung und Paarung zweier Geschlechter«.[102]

Auch C. Darwin stellt bereits in seinen frühen Notizbüchern Überlegungen zur Bedeutung der Sexualität im Hinblick auf die Steigerung der Variation und damit für die Evolution an.[103] Er analysiert in diesem Zusammenhang insbesondere die Mechanismen von Pflanzen zur Sicherstellung einer Fremdbestäubung (vgl. Abb. 193).[104] Zeitlich unbeschränkte Selbstbefruchtung hält Darwin – aufbauend auf Erfahrungen und Experimenten in der Tier- und Pflanzenzucht – für ausgeschlossen; die Kreuzung von Individuen bezeichnet er vielmehr als unerlässlich (»indispensable«) für den Fortbestand einer Art.[105] Denn die Paarung von Individuen verschiedener Varianten führe zu starken und fertilen Nachkommen (»a cross between different varieties […] gives vigour and fertility to the offspring«[106]; ↑Vererbung/Heterosis). In dieser Argumentation ist es also nicht die Variation als solche, die als biologisch funktional beurteilt wird, sondern die Entstehung von Individuen mit hoher Fitness durch die Kombination unterschiedlicher Erbanlagen.

Ende des 19. Jahrhunderts ist es v.a. A. Weismann, der diesen Erklärungsansatz ausbaut und in einem evolutionären Kontext diskutiert: Ziel der sexuellen Fortpflanzung sei die »Vermischung« der Elternformen: »Sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen Selection neue Arten hervorbringt«[107]; ihr Mittel zu diesem Zweck sei die Erzeugung »immer neuer Kombinationen der individuellen Charaktere«[108]. Ein Ergebnis der durch Sexualität erzeugten Variation der Organismen liegt demnach in der Vergrößerung der Angriffsfläche für die Selektion und damit einer erhöhten Evolutionsgeschwindigkeit. Später nennt Weismann den Prozess der Vermischung der Keimplasmen von zwei Organismen »Amphimixis«[109] und stellt fest, dass er nicht an der Wurzel der Variation selbst steht, weil er keine

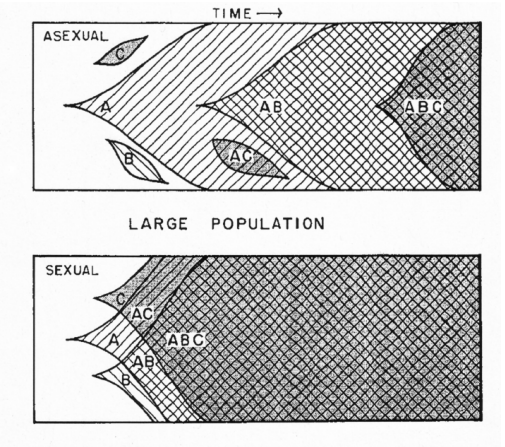


Abb. 194. Der evolutionäre Vorteil der Sexualität, dargestellt durch einen Vergleich der Evolution in Populationen von asexuell (oben) und sexuell sich fortpflanzenden Individuen (unten). A, B und C sind vorteilhafte Mutationen, die sich in der Population ausbreiten, wenn sie einzeln oder kombiniert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

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

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

Homogenisierung durch Sexualität

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

Selektionstheoretische Erklärungen

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

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

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

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

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

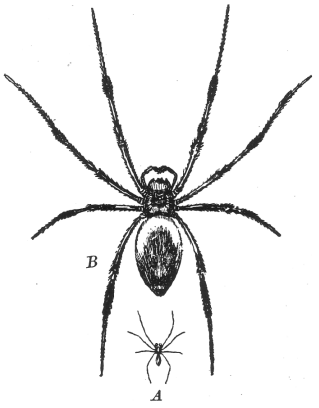


Abb. 195. Geschlechtsdimorphismus bei der Spinne Nephila nigra*. A Männchen, B Weibchen in ihrem richtigen Größenverhältnis (nach Binson aus Doflein, F. (1914). Das Tier als Glied des Naturganzen. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 2: 471).*

Sexualität durch Gruppenselektion

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

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

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

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

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

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

Soziobiologische Deutungen
Auch der Geschlechtsdimorphismus bei vielen Arten (Abb. 195; ↑Polymorphismus) erfährt meist eine auf Selektionsprozessen beruhende Erklärung – entweder durch ökologische Begründungen, z.B. durch die Vermeidung von Nahrungskonkurrenz[133], oder evolutionsbiologisch durch die sexuelle Selektion der Weibchen (↑Selektion/sexuelle Selektion).

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

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

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

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

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

Für das heutige biologische Verständnis des Wortes ist die Unterschiedenheit der Sexualpartner nicht mehr Voraussetzung, um von Sexualität zu reden: Viele Organismen, die sich sexuell paaren, unterscheiden sich morphologisch nicht voneinander, sie sind Zwitter, d.h. sowohl Erbanlagen Gebende als auch Nehmende.

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

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

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

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

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

Parasexualität und Konjugation

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

Auch die bekannte, häufig im Zusammenhang mit der Keimbildung beobachtete Aneinanderlagerung von Zellen zwecks des Austauschs von genetischem Material, die ***Konjugation***, steht nicht notwendig im Zusammenhang mit der Fortpflanzung. Bereits A. van Leeuwenhoek beschreibt 1681 die Konjugation bei einigen seiner *Animalcules*[156] (wobei nicht eindeutig klar ist, ob es nicht eher Prozesse der Zellteilung sind, die van Leeuwenhoek beobachtet[157]). Die Bezeichnung ›Konjugation‹ führt der Botaniker G.R. Treviranus 1804 zur Bezeichnung der Verbindung von bestimmten Algen (Wasserfäden der Gattung *Conserva*) ein. Er schließt sich dabei der Auffassung an, »daß die Conjugation der Wasserfäden auf die Bildung der Fruchtkeime einen Einfluß haben müsse«.[158] Darstellungen der Konjugation dieser Algen erfolgen bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts u.a. 1782 durch O.F. Müller[159], 1798 durch J. Hedwig[160] und 1800 durch A.W. Roth (»Zusammenfügung dieser Fäden [von *Conserva scalaris*]«[161]). Treviranus' Terminus ist abgeleitet von den Beschreibungen, die O.F. Müller 1782 und J.-P. Vaucher 1803 den sich verbindenden Wasserfäden geben (Müller: »filamentis saepe conjugatis«[162]; Vaucher: »je les appelle Conjuguées, parce qu'on les rencontre fréquemment réunies deux à deux, et qu'elles ont besoin de cette opération préalable pour pouvoir être fécondes«).[163] C.G. Ehrenberg beobachtet 1829 eine ähnliche Verschmelzung bei Pilzhypen und diskutiert dabei die Möglichkeit, dass diese Verbindung von Hyphen (»Conjugaten«) einen »geschlechtlichen Act« darstellt.[164] J. Müller versteht 1840 unter einer »Zeugung durch Conjugation« allgemein die »Verschmelzung zweier Knospen« oder »Knospenpaarung«; er bezieht diesen Vorgang auf sehr verschiedene Organismen, so z.B. auf Süßwasserpolypen, Fadenalgen und Pilze.[165] Seit Ende der 1850er Jahren wird die Sexualität der Einzeller näher untersucht und dabei insbesondere die Konjugation (von Balbiani anfangs »accouplement« genannt) der Wimpertierchen (z.B. des Pantoffeltierchens *Paramaecium*).[166] Der Ausdruck ›Konjugation‹ wird später auch auf subzelluläre Vorgänge bezogen, so von T. Boveri auf die Verbindung von Chromosomen während der Meiose (↑Zelle/Chromosomen).[167]

Geschlechtssymbole

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

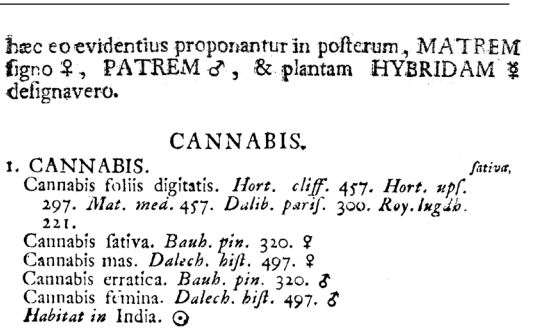
Bis in die Gegenwart weit verbreitet ist die Interpretation der Zeichen als Schild des Mars mit einem dahinter schräg herausstehenden Speer und

als Handspiegel der Venus. Diese auf J.C. Scaliger zurückgehende Deutung[170] ist jedoch wahrscheinlich nicht korrekt. Als wissenschaftliche Lehrmeinung gilt heute die von Salmasius 1629 begründete (und nach seinem Tod posthum 1689 veröffentliche) Auffassung, dass die Zeichen aus der Zusammenziehung der Buchstaben in den griechischen Namen der Planeten entstanden sind: für Mars (Ares) aus den ersten beiden Buchstaben seines Beinamens ›Θούριος‹; für Venus (Aphrodite) aus dem ersten Buchstaben ihres Beinamens ›Φωσφόρος‹. Die Zeichen sind wahrscheinlich seit Beginn der römischen Kaiserzeit vorhanden und werden von der Alchemie im 2. und 3. Jahrhundert aufgenommen.[171]

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

Zwitter

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



Hæc eo evidentius proponantur in posterum, MATREM ſigno ♀, PATREM ♂, & plantam HYBRIDAM ☿ deſignavero.

CANNABIS.

1. CANNABIS. *ſativa,*
Cannabis foliis digitatis. *Hort. cliff.* 457. *Hort. upſ.* 297. *Mat. med.* 457. *Dalib. pariſ.* 300. *Roy. lugdb.* 221.
Cannabis ſativa. *Bauh. pin.* 320. ♀
Cannabis mas. *Dalech. hiſt.* 497. ♀
Cannabis erratica. *Bauh. pin.* 320. ♂
Cannabis fœmina. *Dalech. hiſt.* 497. ♂
Habitat in India. ☉

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

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

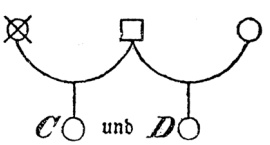


Abb. 198. Symbolisierung von weiblichen und männlichen Individuen durch Kreis und Quadrat: Die beiden weiblichen Individuen C und D haben den gleichen Vater, aber verschiedene Mütter, sind also Halbschwestern (aus Röse, B. (1853). Genealogie. Allgemeine Encyclopädie der Wissenschaften und Künste, Bd.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

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

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

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

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

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

Geschlechtsbestimmung

Der Terminus ›Geschlechtsbestimmung‹ erscheint zur Bezeichnung der Festlegung des Geschlechts eines Individuums im Prozess seiner Zeugung zu Beginn des 19. Jahrhunderts (Reil & Autenrieth 1815: »Geschlechtsbestimmung der Jungen scheint von der Mutter abzuhängen«[191] in Bezug auf einen Aufsatz von T.A. Knight aus dem Jahr 1809, in dem es heißt: »the sex of the offspring is given by the female parent«[192]; Forster 1817: »He observes […] that in particular years more males are born; in others, more females; as if there were general causes for the determination of the sex«[193]; Fleming 1822: »the determination of the sex«[194]; Geddes & Thompson 1889: »sex determination«[195]). C.G. Carus ist 1838 der Meinung, dass »die Geschlechtsbestimmung von dem jedesmaligen Verhältniß der Zeugenden abhängt«.[196] Und K.T. Bayrhoffer hält 1839 fest: »Es scheint […] keinem Zweifel unterworfen, daß Zeugung, Befruchtung und Geschlechtsbestimmung Einen dynamisch organischen Act bilden«.[197] Davor ist der Ausdruck in anderer Bedeutung in Gebrauch, z.B. für den Vorgang der Feststellung des Geschlechts durch einen Beobachter. Bei dem Botaniker K. Moench heißt es 1798: »In einer Geschlechts-Bestimmung entwirft man zweyerlei Beschreibungen. Die erste ist eine vollkommene aller Befruchtungs-Theile, vom Kelch an bis auf den Saamen«.[198]

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

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

Geschlechterverhältnis

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

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

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

Eine Begründung dafür, warum in der Regel ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis vorliegt, liefert 1930 R.A. Fisher.[211] Sein Argument lautet, dass bei jeder Verschiebung des Verhältnisses diejenigen Individuen des selteneren Geschlechts einen Vorteil haben, weil sie sich durchschnittlich mit mehr Partnern paaren als die Individuen des häufigeren Geschlechts. Es liegt also ein Mechanismus der frequenzabhängigen Selektion vor (↑Selektion), bei dem der jeweils seltenere Typ einen Vorteil genießt und sich vermehrt. Fisher argumentiert hier insbesondere mit seinem Konzept des »reproduktiven Wertes«, der in diesem Fall bei dem jeweils selteneren Geschlecht größer ist. Das Muster des Arguments von Fisher lässt sich über J.A. Cobb[212] und C. Düsing[213] bis zur ersten (aber nicht der zweiten) Auflage von Darwins ›Descent of Man‹ zurückverfolgen.[214]

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

Später wird das Vorliegen von verschobenen Geschlechterverhältnissen in der Natur als eines der stärksten Argumente für das Vorkommen einer Gruppenselektion gewertet (↑Selektion).[216] Gruppenübergreifend stellt die Erzeugung eines zugunsten der Weibchen verschobenen Geschlechterverhältnisses einen Selektionsvorteil dar, innerhalb jeder Gruppe haben allerdings die Weibchen einen Vorteil, die ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis produzieren, weil die von ihnen hervorgebrachten Männchen die Überzahl der Weibchen befruchten könnten (nach der Argumentation Fishers). Finden sich also in einer Gruppe solche Weibchen zusammen, die ein zu den Weibchen verschobenes Geschlechterverhältnis produzieren, dann können sie von dem Gruppenvorteil profitieren, wenn sie auch einen selektiven Nachteil gegenüber Weibchen in ihrer Gruppe haben, die ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis (oder ein zu den Männchen verschobenes) hervorbringen.[217]

Nachweise

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

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

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

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

Genetics 1, 192-200: 192; vgl. ders. (1956). The parasexual cycle in fungi. Annu. Rev. Microbiol. 10, 393-400.

155 Kronfeld, A. (1923). Sexualpsychopathologie: 27; vgl. auch Bleuler, E. (1916/23). Lehrbuch der Psychiatrie: 438.

156 Leeuwenhoek, A. van (1681). Brief vom 10. Dez. 1681, in: Hooke, R. (1679). Lectiones Cutlerianae; vgl. Harris, H. (1999). The Birth of the Cell: 54.

157 Vgl. Harris (1999): 58f.

158 Treviranus, G.R. (1804). Ueber die Begattung der Zoophyten. Magazin für den neuesten Zustand der Naturkunde 7, 21-52: 33; vgl. ders. (1805). Biologie: oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte, Bd. 3: 320.

159 Müller, O.F. (1782). Flora Danica, XV: tab. 883 (Abb.).

160 Hedwig, J. (1798). Theoria generationis et fructificationis plantarvm cryptogamicarvm Linnaei: 220.

161 Roth, A.W. (1800). Bemerkungen über den innern Bau der Conserven und ihrer Vermehrungsart. Schraders Journal für die Botanik 2, 62-80: 67.

162 Müller (1782).

163 Vaucher, J.-P. (1803). Histoire des conserves d'eau douce: 3.

164 Ehrenberg, C.G. (1829). Szygites, eine neue Schimmelgattung, nebst Beobachtungen über sichtbare Bewegungen in Schimmeln. Verh. Ges. naturf. Freunde Berlin 1, 98-109: 108.

165 Müller, J. (1833/38-40). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, 2 Bde.: II, 656.

166 Balbiani, E.G. (1858). Note relatif à l'existence d'une génération sexuelle chez les infusoires. J. Physiol. 1, 347-352; ders. (1861). Recherches sur les phénomènes sexuelles des infusoires. J. Physiol. 4, 102-130; 194-220; 431-448; 465-520; Bütschli (1876); Hertwig, R. (1889). Ueber die Conjugation der Infusorien. Abh. Königl. Bayer. Akad. Wiss. Math.-Phys. Cl. 17, 151-233.

167 Vgl. Rückert, J. (1892). Zur Entwickelungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anatom. Anz. 7, 107-158: 158.

168 Linné, C. von (1751). Plantæ hybridæ: 6; ders. (1753). Species plantarum, 2 Bde.: II, 1027; vgl. Stearn, W.T. (1962). The origin of the male and female symbols of biology. Taxon 11, 109-113.

169 Linné, C. von [1725]. Manuskript. In: Fredbärj, T. (Hg.) (1957). Linnaeus, Örtabok; Linnés Kopie aus: Pharmacopoea Leovardensis (1687, 2. Aufl. 1698).

170 Scaliger, J.C. (1579). M. Manilii Astronomicon; vgl. Goguet, A.-Y. (1809/20). Origine des lois, Bd. 2: 388.

171 Salmasius, C. (1629). Plinianae exercitationes (Utrecht 1689): 872f.; vgl. Lippmann, E. (1919). Entstehung und Aufstieg der Alchemie, Bd. 1: 350f.; Stearn (1962): 112; jeweils mit Abbildungen.

172 Röse, B. (1853). Genealogie. Allgemeine Encyclopädie der Wissenschaften und Künste, Bd. 57, 336-378: 338.

173 Davenport, C.B. (1911). Conventional symbols for pedigree tables. Amer. Breed. Mag. 2, 73-74; vgl. Carr-Saunders, A.M. et al. (1913). The standardization of pedigree. Eugen. Rev. 4, 383-390.

174 Vgl. Weiss, V. (1995). Kreis und Quadrat besiegen Venus und Mars: Zur Geschichte der Symbole in Genealogie und Genetik. Der Herold 38, 319-323; Weigel, S. (2006). Genea-Logik: 45f.

175 Anonymus (13. Jh.). In: Steinmeyer, E. & Sievers, E. (Hg.) (1898). Althochdeutsche Glossen, Bd. 4: 70, 29.

176 Heppe, C.W. von (1763). Einheimisch- und ausländischer wohlredender Jäger: 346b; nach dem Deutschen Wörterbuch, Bd. 32 (Leipzig 1954): 1410.

177 Erhart, B. (1759). Oeconomische Pflanzenhistorie, Bd. 7: 86 (§43).

178 Plinius (1. Jh.). Naturalis historia: Lib. VII, Cap. 3 (34).

179 Bartholomeus de Glanvilla (1230). De proprietatibus rerum (engl. Übers. 1398/1495): 811 (XVIII, li); vgl. OED.

180 Vaillant, S. (1718). Sermo de structura florum: 26f.; vgl. Wagenitz, G. (1996). Wörterbuch der Botanik: 409.

181 Bonnet, C. de (1745). Traité d'insectologie (Neuchâtel 1779): 90.

182 Vgl. außerdem Leuckart, F.S. (1832). Allgemeine Einleitung in die Naturgeschichte: 57.

183 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 93f.

184 Wesmael (1836). Notice sur un Ichneumon gynandromorphe. Bulletins de l'Académie royale des sciences et belles-lettres de Bruxelles 3, 337-341: 339.

185 Froriep, L.F. & Froriep, R. (1837). [Ref. Wesmael (1837). Ueber einen gynandromorphen Schmetterling. Neue Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 3, 324-326: 325.

186 Westwood, J.O. (1840). An Introduction to the Modern Classification of Insects, vol. 2: 318.

187 Lister, M. (1694) Exercitatio anatomica in qua de cochleis maxime terrestribus & limacibus agitur.

188 Chalmers, E. (1727-41). Cyclopaedia, or An Universal Dictionary of Arts and Sciences (nach OED 1989).

189 Linné, C. von (1735). Systema naturae.

190 Müller, J. (1833/38-40). Handbuch der Physiologie des Menschen, 2 Bde.: II, 617.

191 Reil, J.C. & Autenrieth, J.H.F. (1815). [Register]. Deutsches Archiv für die Physiologie 12: 451; vgl. 105.

192 Knight, T.A. (1809). On the comparative Influence of Male and Female Parents on their Offspring Philosophical Transactions of the Royal Society of London 99, 392-399: 398.

193 Forster, T. (1817). Observations on the Casual and Periodical Influence of Particular States of the Atmosphere on Human Health and Diseases, Particularly Insanity: 47.

194 Fleming, J. (1822). The Philosophy of Zoology, vol. 1: 409.

195 Geddes, P. & Thomson, J.A. (1889). The Evolution of Sex: 49.

196 Carus, C.G. (1838). System der Physiologie umfassend das Allgemeine der Physiologie: 450.

197 Bayrhoffer, K.T. (1839). Beiträge zur Naturphilosophie: 464.

198 Moench, K. (1798). Einleitung zur Pflanzen-Kunde: 200.

199 McClung, C.E. (1902). The accessory chromosome – sex determinant? Biol. Bull. 3, 43-84: 73.

200 Stevens, N.M. (1906). Studies in spermatogenesis.

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

201 McClung (1902).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

213 Düsing (1884).

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

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

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

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

Literatur

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

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

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

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

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

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

Gewebe

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

Wortgeschichte

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

Das deutsche Wort ›Gewebe‹ taucht in seiner biologischen Bedeutung zuerst in den ersten Jahrzehnten des 18. Jahrhunderts auf. Anfangs ist die Verwendung metaphorischer Natur, so in C.F. Richters Abhandlung vom ›Leibe und natürlichen Leben des Menschen‹ von 1705: »o Mensch/ bilde dir damit nichts ein/ daß du einen fleischernen Leib hast/ sondern betrachte/was du nach deinem Leibe bist/ eine mit Wasser temperirte und vereinigte Erde oder Schleim/ welcher in eine gewisse Form/ in lauter Röhren und Faden/ wieSpinnen-Gewebe subtil und künstlich zusammen getrieben/ und in gewisse Glieder gebildet worden/ welche nur nach dem Ansehen und Gefühl von einander unterschieden sind/ aber doch alle aus einer Materie bestehen«[7] (vgl. auch Bontekoe 1688: »das Gewebe der Spannadern«[8]).

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

Mitte des Jahrhunderts erscheint der Ausdruck in den Übersetzungen lateinischer Schriften von u.a. T. de Bordeu[11] und A. von Haller (»Zellgewebe«; s.u.).[12] K. Sprengel spricht 1802 von einem »Zellgewebe« der Pflanzen.[13] D.H.F. Link differenziert das Gewebe junger Pflanzen 1805 in »blasenförmiges Gewebe (contextus vesiculosus)«, »fasriges Gewebe (contextus floccosus)« und »fädiges Gewebe (contextus filamentosus)«[14]. Im Anschluss an X. Bichat wird das Wort ›tissue‹ offenbar erst 30 Jahre nach Erscheinen seiner Gewebelehre ins Englische übernommen.[15]

Antike: Gewebe als gleichteilige Gebilde

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

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

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

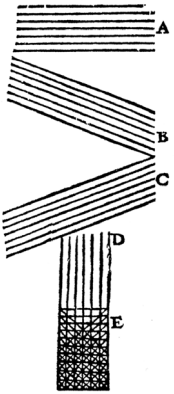


Abb. 199. Gewebe aus übereinander gelagerten Fasern in der Venenwandung. Den in verschiedene Richtungen orientierten Fasern wird eine unterschiedliche Funktion zugeschrieben (Anziehung und Speicherung der Nahrung sowie Ausscheidung der Abfallstoffe). Unter dem Einfluss von Fallopius erklärt Vesal die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

Mittelalter und Frühe Neuzeit

In der mittelalterlichen Tierkunde taucht das lateinische Wort, das später Gewebe bezeichnet, (»tela«; abgeleitet aus lat. ›texere‹ »weben«) in der Bedeutung »Membran (in dem Körper eines Tiers)« auf.[17] In einer spezielleren als der heutigen Bedeutung bildet sich der Begriff in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts heraus. Er bezieht sich seit dieser Zeit auf ein Geflecht von *Fasern*, die allgemein als die Strukturelemente der festen Körperbestandteile gelten (s.u.). Nach den französischen Ärzten J. Fernel und J. Riolan sind die Fasern lang gestreckte Strukturen, die dem Körper seine Festigkeit verleihen (s.u.). Das Geflecht, das aus der Überkreuzung verschiedener Fasern entsteht, wird darauf aufbauend als eine weitere Einheit gesehen – eben das Gewebe. Grafisch dargestellt findet sich ein solches Geflecht bereits in A. Versals Anatomie für die Wandung von Venen (vgl. Abb. 199).[18] Vesals Schüler G. Fallopio nennt diese geflochtene Struktur eine *Textur* (»textura«) und untersucht sie näher[19]; er vergleicht sie auch mit dem Netzwerk (»tela«) einer Spinne[20]. Die Bildung der Gewebe ist nach Fallopio die dritte Funktion der Fasern, die neben der Ermöglichung von Bewegung und Transport steht. Fallopio gilt mit seinen Untersuchungen als der eigentliche Begründer der Lehre von den Geweben. Sein Schüler Hieronymus Fabricius ab Aquapendente bezieht das Konzept des Gewebes in erster Linie auf Muskeln und baut das Bild des Gewebes aus, indem er die Fachausdrücke der Weber, ›Kette‹ und ›Schuss‹, verwendet.[21]

18. und 19. Jahrhundert

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

A. von Haller spricht in seiner Physiologie des menschlichen Körpers von 1747 dann von einem *zelligen Gewebe* (»tela cellulosa« im lateinischen Original[23]; »Zellgewebe« in der deutschen Übersetzung von 1788[24]). Das zellige Gewebe bezieht sich bei von Haller bis zu seinen Nachfolgern in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts in erster Linie auf das Bindegewebe.[25] Die Bezeichnung rührt von der nicht mikroskopisch, sondern makroskopisch sichtbaren kammerartigen Gliederung des Gewebes. In der Physiologie Hallers ist das zellige Gewebe die dritte fundamentale Untereinheit der tierischen *Faser* (s.u.), die für ihn insgesamt das Grundelement des Tierkörpers darstellt. Das zellige Gewebe steht bei Haller neben den zur Irritabilität fähigen Muskelfasern (»fibra muscularis«) und den für die Sensibilität zuständigen Nervenfasern (»fibra nervosa«). Im Gegensatz zu den beiden letzten, funktional spezialisierten Gewebetypen bildet das Zellgewebe eine Art Grundstruktur, der unter anderem die Aufgabe der Füllung und Stützung des Körpers zukommt.

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

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

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

Techniken des Sichtbarmachens der Gewebe

Die Kenntnisse der Gewebe wachsen mit der Verbesserung der optischen Geräte zur Betrachtung und der chemischen Techniken zur Isolierung und Färbung der Gewebe. Die ersten Lupen, mit denen Gewebe betrachtet werden, erscheinen zu Beginn des 17. Jahrhunderts (↑Bakterium/Mikroskop). Präparationsverfahren zur Isolierung von Geweben unter Erhalt der Zellstruktur z.B. mit Hilfe von Mineralsäuren (*Mazeration*) werden von J.N. Lieberkühn Mitte des 18. Jahrhunderts eingeführt.[34] Mittel zur »Fixierung« der biologischen Strukturen werden seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts eingesetzt, so von Jacobson die Chromsäure und von H. Müller das Kaliumbichromat. Wichtige Fortschritte in der Färbetechnik sind die Einführung der Karminfärbung 1849 durch P. Harting, die Hämatoxylinfärbung 1863 durch von W. Waldeyer und die Anilinfärbung im gleichen Jahr durch F.W. Benecke. Für feine Schnitte von organischen Geweben findet seit Ende des 18. Jahrhunderts das *Mikrotom* Verwendung; entwickelt wird es um 1770 von G. Adams[35]; weite Verbreitung erfährt es nach der Beschreibung durch W. His im Jahr 1870[36].

Gliederung der Gewebstypen

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

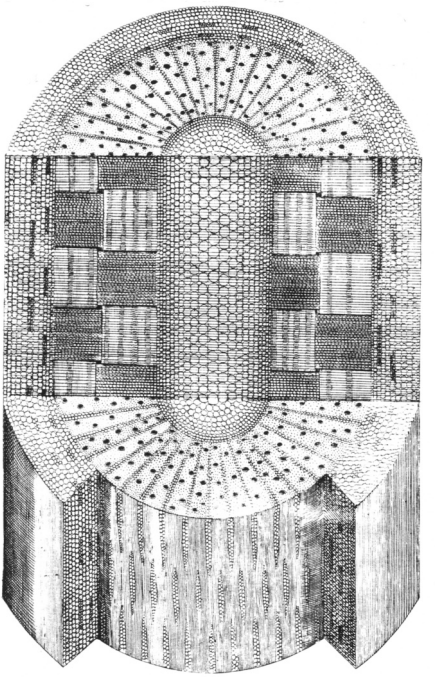


Abb. 200. Kombinierter Längs- und Querschnitt durch den Ast eines Baums, der in schematisierter Weise die Regelmäßigkeit pflanzlicher Gewebe zeigt (aus Grew, N. (1682). The Anatomy of Plants: Tab. 36).

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

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

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

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

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

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

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

Faser

In seiner ›Schatz-Kammer medicinisch- und natürlicher Dinge‹ von 1709 führt J.J. Woyt den Ausdruck ›Faser‹ als Übersetzung des lateinischen ›fibra‹ ein und erläutert ihn auf folgende Weise: »Fibra, ein Zäher oder Fäserlein, ist ein Theilgen des Leibes/ länglich wie ein Faden/ sehr schmall und dinne/ dadurch die andere Theile verbunden und die Bewegung verursachet werden. Aus dergleichen Fasern werden fast alle Theile des Leibes zusammen gesetzet«.[42] Die Unterschiede zwischen den Teilen des Körpers ergeben sich nach Woyt aus ihrer Zusammensetzung aus unterschiedlichen Fasern. 1725 verwendet auch C. Wolff ebenso wie ›Gewebe‹ den Ausdruck ›Faser‹: »Die festen Theile [des Leibes von Tieren] bestehen insgesammt aus Fasern, welche man als die kleinesten Theile anzusehen hat, die man mit bloßen Augen unterscheiden kan«.[43] Wolff beruft sich für diese Feststellung auf die mikroskopischen Untersuchungen A. van Leeuwenhoeks. In der zweiten Jahrhunderthälfte wird der Ausdruck u.a. in Übersetzungen der Schriften A. von Hallers verwendet (lat. ›fibra‹).[44]

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

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

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

Baueinheit, die ein allen Geweben gemeinsames Bildungselement darstellt.[51] So ist es seit Ende des 17. Jahrhunderts auch verbreitet, die Faser für die eigentliche Trägerin des Lebens zu halten. Der Forscher, bei dem diese Wendung am deutlichsten wird, ist F. Glisson. Für Glisson bildet die Faser das eigentliche Element der Lebenserscheinungen; er vergleicht sie – nicht nur hinsichtlich ihrer Struktur, sondern auch im Hinblick auf ihre physiologische Bedeutung – mit der Linie in der Geometrie[52], ein Vergleich, der später von vielen (z.B. 1731 von J.-F. Schreiber und 1757 von A. von Haller) aufgegriffen wird[53]. H. Boerhaave erklärt die Faser in seiner Physiologie zum Element aller Gewebe; insbesondere die Nervenfaser sieht er als das eigentliche Bauelement des Körpers an, weil es keinen Teil des Körpers gebe, der nicht empfindungsfähig sei.[54] Die (Nerven-)Faser erlangt mit Boerhaave einen Status, der später dem der ↑Zelle entspricht.

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

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

Histologie

Seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird die Lehre von den Geweben als ›Histologie‹ bezeichnet. Das Wort geht auf C. Mayer zurück, der es 1819 als Lehre zur Beschreibung der organischen Gewebe einführt[56] (der älteste Nachweis für den englischen Sprachraum findet sich im Jahr 1847[57]). Der Aufschwung der Histologie geht mit der Entwicklung mikroskopischer Untersuchungsmethoden der Gewebe einher. In der Botanik wird das Wort spätestens seit dem grundlegenden Werk von S. Endlicher und F. Unger verwendet.[58] Bei E. Haeckel ist die Histologie als Untersuchung der mit bloßen Augen nicht wahrnehmbaren »Formbestandtheile« des Organismus gefasst.[59] Sie ist also zunächst eine reine Strukturlehre, insofern es um Formen, und nicht um ihre Funktionen geht.

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

Nachweise

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

der Umlauf des Blutes; das Herz (übers. v. J.S. Haller).
45 Vgl. Berg, A. (1942). Die Lehre von der Faser als Form- und Funktionselement des Organismus. Die Geschichte des biologisch-medizinischen Grundproblems vom kleinsten Bauelement des Körpers bis zur Begründung der Zellenlehre. Virchows Arch. pathol. Anat. Physiol. 309, 333-460: 338.
46 Vgl. Strömberg, R. (1937). Theophrastea. Studien zur botanischen Begriffsbildung; Berg (1942): 341.
47 Vgl. Berg (1942): 342.
48 Fernel, J. (1542/77). Universa medicina: Physiologica (Frankfurt/M.): 52f. (lib. IV, cap. V); vgl. Berg (1942): 350.
49 Riolan, J. (1611). Anatome, sect. III, cap. 2: De musculorum natura: 79; vgl. Berg (1942): 351.
50 Stensen, N. (1664). De musculis et glandulis observationum specimen (Opera philosophica, 2 Bde., Kopenhagen 1910): II, 68; 107; Borelli, A. (1685). De motu animalium: Taf. 8; vgl. Berg (1942): 358ff.; Grmek, M.D. (1970). La notion de fibre vivante chez les médecins de l'école iatrophysique. Clio Medica 5, 297-318.
51 Vgl. Berg (1942): 348.
52 Glisson, F. (1672). Tractatus de natura substantiae energetica seu vita naturae eiusque tribus facultatibus: 444ff. (cap. XXXI); 460ff. (cap. XXXII); vgl. Berg (1942): 388.
53 Schreiber, J.-F. (1731). Elementorum medicinae physico-mathematicorum, Bd. 1: 182; Haller, A. von (1757). Elementa physiologiae corporis humani, Bd. 1: 2; vgl. Berg (1942): 409ff.
54 Boerhaave, H. (1730). Institutiones medicae: 135 (§ 301); 197 (§ 440).
55 Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft (Leipzig 1910): 22.
56 Mayer (1819); vgl. Heusinger, C.F. (1822). System der Histologie, Erster Theil: Histographie, Erstes Heft. Einleitung oder Allgemeine Histologie.
57 Vgl. OED 1989.
58 Endlicher, S. & Unger, F. (1843). Grundzüge der Botanik: 7.
59 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 43.
60 Boerner, D. (1952). Wege der Histologie. Acta Anat. 14, 179-215.
61 Rothschuh, K.E. (1971). Von der Histomorphologie zur Histophysiologie. In: Kruta, V. (ed.). J.E. Purkyně, 1787–1869, 197–211.
62 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.; vgl. Harris, H. (1999). The Birth of the Cell: 92.

Literatur

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

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

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

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

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

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

Gleichgewicht

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

Der allgemeine naturwissenschaftliche Gleichgewichtsbegriff hat seinen Ursprung in der Physik und entwickelt sich dort ausgehend von den Hebelgesetzen, die im dritten Jahrhundert vor Christus von Archimedes näher bestimmt werden. In der Neuzeit begründet G. Galilei eine Methode der Zerlegung von Kräften in einzelne Komponenten und erweitert das statische Gleichgewichtsgesetz auf sich bewegende Körper.[1] B. Pascal wendet das Modell des Gleichgewichts auf unter Druck stehende Flüssigkeiten an[2]; und C.L. Berthollet führt es zu Beginn des 19. Jahrhunderts in die Beschreibung der Dynamik chemischer Reaktionen ein[3].

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

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

Antike: Denken in Gleichgewichten und Harmonien

Ein Denken in Gleichgewichten und Harmonien gilt als charakteristisch für die Antike.[5] Auch auf Lebewesen und die organische Welt wird das Konzept des Gleichgewichts seit der Antike bezogen, und zwar besonders auf den Zustand eines gesunden Organismus. Der gesunde Organismus wird durch einen mittleren Zustand zwischen dem Zuviel und dem Zuwenig einer Größe charakterisiert; er hält nach dieser Ansicht das Gleichgewicht zwischen den Gegensätzen von z.B. Hitze und Kälte, und in ihm sind die Elemente in einer harmonischen Mischung vereint. Hippokrates kann dementsprechend die Wirkung des Arztes darin sehen, diejenige Größe, von der der Kranke zu viel hat, zu vermindern, und das, was ihm fehlt, zu vermehren.[6]

Die Vorstellung eines ökologischen Gleichgewichts in der Beziehung zwischen Räuber- und Beutepopulationen wird ebenfalls bereits in der Antike entwickelt. Schon der Satz des frühen Vorsokratikers Anaximander lässt sich in diesem Sinne deuten: »Woraus aber den seienden Dingen ihr Ursprung sei, da hinein müßten sie auch wieder vergehen nach Schicksalsfügung, denn sie müßten einander Buße zahlen und Strafe für ihre Ungerechtigkeit nach dem Richtspruch der Zeit«.[7] Ökologisch ist dieser Gedanke wegen seiner Betonung der Wechselseitigkeit oder Gegenseitigkeit der Dinge. Indem die Ordnung der Dinge auf der Beziehung beruht, die sie zu *einander* haben, ist eine der Natur immanente Gesetzlichkeit behauptet. Neben diesem allgemeinen Prinzip werden in der Antike auch konkrete ökologische Beziehungen thematisiert, die ein Denken in Gleichgewichten enthalten: Herodot bemerkt, dass Organismen, die sich von Pflanzen ernähren, viele Nachkommen haben, räuberische Organismen dagegen nur wenige; langfristig könnten sich also beide Populationen im Gleichgewicht erhalten.[8] Platon, der diesen Zusammenhang auch herstellt[9], postuliert darüber hinaus ein allgemeines Kompensationsprinzip, nach dem jede nachteilige Eigenschaft (z.B. körperliche Schwäche) durch andere Eigenschaften (z.B. Schnelligkeit) ausgeglichen werde, so dass jede Art erhalten werde[10].

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

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

Norm (lat.) *111*
Gleichgewicht (Wiener 1730) *98*
dynamisches Gleichgewicht (Schelling 1798) *106*
Fließgleichgewicht (Lund 1928) *106*
dichteabhängige Faktoren (Smith 1935) *101*
Resilienz (Holling 1973) *111*
Resistenz (Patten 1975) *111*

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

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

Renaissance und Frühe Neuzeit

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

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

18. Jh.: »Ökonomie der Natur«

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

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

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

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

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

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

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

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

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

›Gleichgewicht‹ in der vergleichenden Anatomie

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

19. Jh.: Vom Gleichgewicht zur Transformation

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

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

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

›Gleichgewicht‹ als ökologischer Begriff

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

Zu einem zentralen biologischen Konzept, das gleichzeitig mit der Begründung einer eigenständigen biologischen Teildisziplin eng zusammenhängt, wird der Begriff des Gleichgewichts im letzten Drittel des 19. Jahrhunderts. Für den deutschen Kontext spielen dabei die Arbeiten des Meeresbiologen K. Möbius, die von Untersuchungen der Austernbiozönose ausgehen (↑Biozönose), eine wichtige Rolle. Möbius konzipiert eine Biozönose als ganzheitliches Gefüge aus einer Vielzahl von Komponenten, das sich analog zum homöostatischen Gleichgewicht eines Organismus in einem »biocönotischen Gleichgewicht« befindet.[42] Der Vermehrung der Organismen einer Art im »Übermaß« wird nach Möbius' Vorstellungen durch einen kompensatorischen Ausgleich, vermittelt über die Wirkung »biocönotischer Kräfte«[43], entgegengewirkt.

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

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

»Dichteabhängige Faktoren«

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

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

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

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

Ein Versuch zur Lösung dieses Streits liegt in der Differenzierung zwischen Faktoren der *Determination* und der *Regulation* von Populationsgrößen. Unter den Faktoren der Determination werden solche Prozesse zusammengefasst, die das Niveau einer Populationsgröße festlegen. Die Regulation bezieht sich demgegenüber auf die Einflussgrößen, die die Populationsgröße auf diesem Niveau durch Rückkopplungsmechanismen stabilisieren. Während die Determination in dichteunabhängigen Faktoren besteht (z.B. durch das Klima oder die Verfügbarkeit geeigneter Nistplätze), beruhen die Mechanismen der Regulation auf dichteabhängigen Faktoren. Regulationen führen dazu, dass eine Population wächst, wenn sie klein ist, und schrumpft, wenn sie groß ist. Die dichteabhängigen Größen der Regulation bewirken also eine Kompensation des Populationswachstums durch begrenzende Faktoren und begründen einen Regelkreis, der analog zu den innerorganismischen Regelkreisen modelliert werden kann, eine »Rückwirkung der Populationsdichte auf sich selbst« (Wilbert 1962) (↑Regulation: Abb. 431).[57] Der Terminus ›Determination‹ in diesem Zusammenhang wird 1962 von H. Wilbert[58] im Anschluss an M.E. Solomon (1949)[59] eingeführt.

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

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

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

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

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

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

Populationsmodelle

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

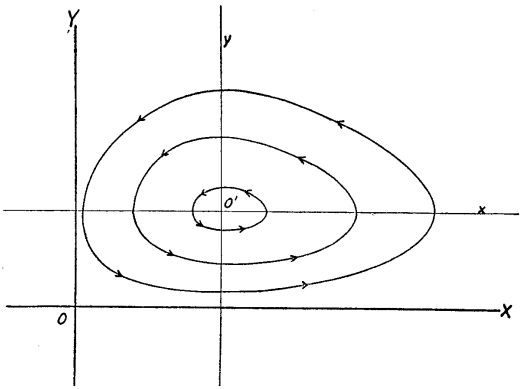


Abb. 201. Grafische Darstellung des mathematischen Modells für zyklische Schwankungen (»oscillations«) der Populationsgrößen von zwei interagierende Arten, einem Wirt und einem Parasiten, im Phasenraum der Populationsgrößen der beiden Arten (X, Y) (aus Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: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

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

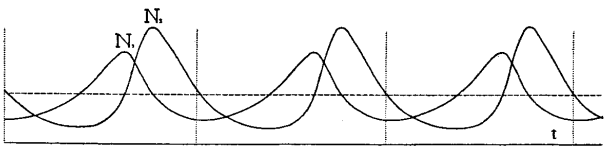


Abb. 202. Alternative grafische Repräsentation des Modells für periodische Populationsschwankungen von zwei interagierenden Arten, dargestellt als Verlauf über die Zeit. Die Populationszyklen (»periodic fluctuation of the number of individuals«) ergeben sich daraus, dass die Organismen der einen Art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

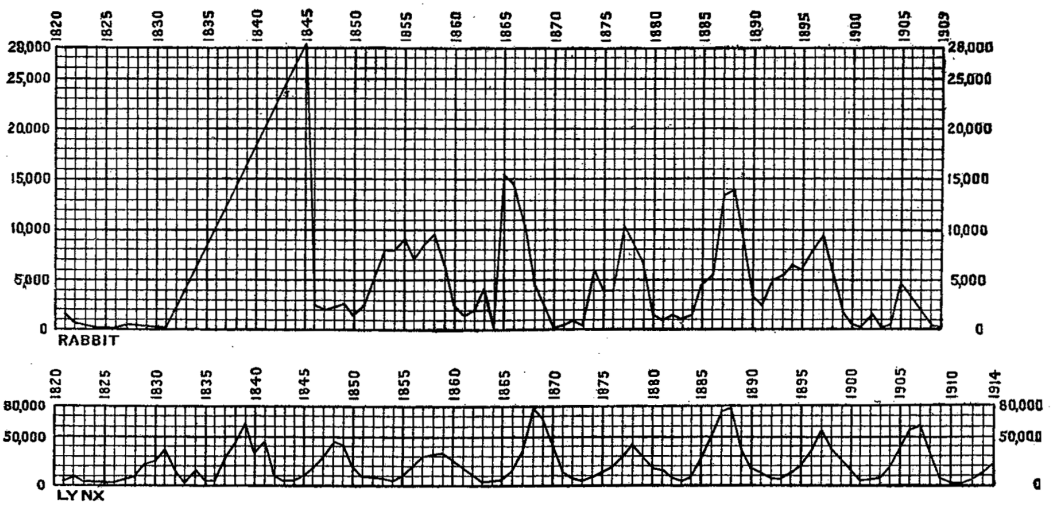


Abb. 203. Populationszyklen von Schneeschuhhasen (oben) und Luchsen im Norden Kanadas, ermittelt aufgrund der Pelze, die von der Hudson Bay Company von 1820 bis 1914 gehandelt wurden. Die beiden Zyklen weisen eine auffallend ähnliche Periodik auf, wobei die Größe der Luchspopulation ihre Maxima meist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

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

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

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

Gleichgewichts- und Nichtgleichgewichtsmodelle

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

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

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

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

Koevolution

Über die Regulation hinaus kann die Interaktion von zwei Populationen eine weitere Wirkung haben, die zur Begründung eines Systems führt – wenn auch nicht eines organisierten ökologischen Systems (eines Ökosystems), sondern eines Systems der *Koevolution*. Die Organismen von langfristig miteinander koexistierenden und einander regulierenden Populationen bilden Merkmale aus, die als besondere Anpassungen an das Vorhandensein der Organismen der jeweils anderen Populationen gedeutet werden müssen. Dies gilt ebenso für populationsbiologische Konkurrenzsysteme wie für Räuber-Beute-Systeme: Organismen verschiedener Arten, die ähnliche Ressourcen nutzen, haben einen Vorteil davon, dass sie sich in der Ressourcennutzung von den Organismen der anderen Arten unterscheiden, weil sie damit die Konkurrenz mindern. Und Organismen solcher Arten, die von Organismen anderer Arten ausgebeutet werden bzw. andere Arten ausbeuten, haben einen Vorteil dadurch, dass sie solche Merkmale ausbilden, die ein Vermeiden der Ausbeutung bzw. eine Verbesserung der Ausbeutung ermöglichen. So entstehen die bekannten koevolutionären »Wettläufe« zwischen den Organismen verschiedener Arten, die populationsbiologisch miteinander verbunden sind. Die Anpassungen des einen Partners sind als Reaktion auf die Anpassung des anderen Partners zu interpretieren.

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

Definitionen des Gleichgewichtsbegriffs

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

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

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

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

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

Von einem Gleichgewicht zwischen Organismus und Umwelt zu sprechen, ist allerdings nur in einem etwas vagen Sinn in ethologischer oder ökologischer Hinsicht möglich. In physiologischer Perspektive ist es seit dem 19. Jahrhundert eher verbreitet, einen Organismus von einem leblosen Körper dadurch zu unterscheiden, dass er im Gegensatz zu letzterem gerade nicht mit seiner Umwelt im Gleichgewicht steht. So ist es nach C. Bernard kennzeichnend für die höheren (homöothermen) Lebewesen, dass sie über ihr »inneres Milieu« von der Umwelt isoliert und vor Störungen geschützt sind und damit eine Gleichgewichtseinstellung mit der Umwelt verhindern (z.B. durch ihre Temperaturregulation; ↑Regulation).[84]

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

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

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

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

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

Offenes System

Als Fließgleichgewicht ist der Organismus als ein *offenes System* bestimmt (↑Bedürfnis). Die Unterscheidung von offenem und geschlossenem System trifft H. Lotze 1842.[98] Der Körper eines Lebewesens stellt für Lotze ein »offenes System« dar, weil er »gegen die Einwirkungen des Aeußern nicht abgeschlossen« ist, denn: »Zu dem, wozu er sich entfaltet, liegt nicht der vollständige Grund in ihm selbst; nicht allein des Zustromes der Massen ist er benöthigt, aus denen seine wachsende Gestalt erbaut werden soll, sondern auch erregender Eindrücke, die seinen eigenen Kräften Richtung und Aufeinanderfolge ihrer Aeußerungen bestimmen; scheinbar abgeschlossen in sich selbst, ist er doch nur die eine Hälfte von dem Grunde des Lebens, [...] nicht selbstgenügsam, sondern der Außenwelt bedürftig«.[99] Erst die Einheit von Organismus und Außenwelt bildet nach Lotzes Auffassung eine Ganzheit (↑Umwelt).

Als offenes System ist der Organismus 1902 auch bei dem Chemiker W. Ostwald konzipiert. Ein »nie fehlendes Kennzeichen« aller Lebewesen sei der »Energiestrom«[100], der es in die Lage einer »stationären« Erhaltung seines Zustandes bringe. Der Energiestrom sei die Voraussetzung für die aktive Selbsterhaltung des Systems, denn: »Es ist einleuchtend, dass ein im Energiegleichgewicht befindliches Gebilde gegen die Einflüsse der Umgebung nicht aktiv reagiren kann«.[101] Weil der Organismus wesentlich aus der Umsetzung chemischer Energieformen besteht, hält Ostwald fest: »Der Organismus ist also wesentlich ein Complex chemischer Energieen, deren Umwandlung in andere Formen sich derart regelt, dass ein stationärer Zustand entsteht«.[102]

Spencer: »mobiles Gleichgewicht«

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

Lotka: sich bewegendes Gleichgewicht

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

sich bewegendes Gleichgewicht in der Beschreibung durch Lotka in einem Transformationskreislauf, wie er z.B. im Kohlenstoffkreislauf auf der Erde gegeben ist (»closed transformation chains or cycles (such as the cycle CO_2 → Plant → Animal → CO_2)«).[107] In diesem Fall macht also nicht die Bewegung des Systems als Ganzes, sondern allein seine innere Dynamik, die aber eine Konstanz des Ganzen bewirkt, die Beweglichkeit des Gleichgewichts aus.

Lund: Fließgleichgewicht

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

Hill: steady state

In den 1930er Jahren wird der Unterschied zwischen statischem und dynamischem Gleichgewicht von verschiedener Seite zu bestimmen versucht.[110] A.V. Hill verwendet in diesem Zusammenhang den zuvor bereits in der Physik gebräuchlichen Ausdruck des *gleichbleibenden Zustands* (»steady state«): Der osmotische Zustand von Krebsen im Wasser befinde sich in einem *steady state* fern des Gleichgewichts mit der Umwelt (»the steady state […] is very far indeed from an equilibrium«[111]). Gegen diese Formulierung regt sich aber auch Kritik: A. Bethe bemerkt 1934, die Auszeichnung eines besonderen Zustandes als ›dynamisches Gleichgewicht‹ oder ›steady state‹ sei unnötig, weil in der Biologie sowieso alle Gleichgewichte von dieser Art seien.[112]

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

L. von Bertalanffy

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

Thermodynamische Bezüge

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

loge W.M. Bayliss 1924[117]; das Leben erhalte sich in einem Zustand fern des thermodynamischen Gleichgewichts; es stelle eben ein dynamisches Gleichgewicht dar. Das Wesen des Lebens bestehe in einem dynamischen Prozess: »Das Tier ist ein Geschehnis«, wie es H.S. Jennings formuliert.[118] Der Chemiker F.G. Donnan erklärt 1928 die Arbeitsfähigkeit von Lebewesen analog zu der einer Dampfmaschine damit, dass sich ihre Nahrung (bzw. die Kohle) und der Sauerstoff, die von ihnen aufgenommenen werden, nicht im Gleichgewicht befinden: »All living things live and act by utilising some form of nonequilibrium or free energy in their environment«.[119] E. Schrödinger findet für diese Verhältnisse 1944 die Formulierung, die Organismen würden sich von »negativer Entropie« (oder »Negentropie«[120]) ernähren.[121] Die vom zweiten Hauptsatz der Thermodynamik geforderte Tendenz zu zunehmender Unordnung (Entropie) in einem geschlossenen System werde von den Organismen dadurch kompensiert, dass sie als offene Systeme die Entropie der von ihnen aufgenommenen Stoffe erhöhen und damit ihre eigene Ordnung erhalten können. Das Prinzip des Lebens beruhe auf »Ordnung aus Ordnung«, wie Schrödinger sagt: Die Ordnung des Organismus werde ermöglicht durch die Ordnung der von ihm aufgenommenen Nahrung. Die Organismen seien quasi dazu in der Lage, ihre eigene Ordnung aufrechtzuerhalten, indem sie »Ordnung trinken«.[122] Schrödinger versucht mittels des thermodynamischen Entropie- bzw. Ordnungsbegriffs, das Leben allgemein zu charakterisieren: »Das Leben scheint ein geordnetes und gesetzmäßiges Verhalten der Materie zu sein, das nicht ausschließlich auf ihrer Tendenz, aus Ordnung in Unordnung überzugehen, beruht, sondern zum Teil auf einer bestehenden Ordnung, die aufrechterhalten bleibt«.[123]

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

Stabilität

Traditionell wird die Vielgestaltigkeit eines Systems mit seiner Perfektion und Stabilität in Verbindung gebracht. Im 18. Jahrhundert wird dies meist allein auf den einzelnen Organismus und seine Teile bezogen. So heißt es 1749 bei G.L.L. Buffon, der Grad der Perfektion eines organisierten Körpers sei umso größer, je unterschiedlicher seine Teile seien: »plus y aura dans le corps organisé de parties différentes du tout, & différentes entr'elles, plus l'organisation de ce corps sera parfaite«.[126] Eine ähnliche Beziehung der Vollkommenheit einer Organisation mit der Ungleichartigkeit ihrer Teile sieht C. de Bonnet: »L'Etre, dont les rapports au Tout sont plus variés, plus multipliés, plus féconds, possede une perfection plus relevée«.[127] Und auch J.W. von Goethe ist der Meinung: »Je vollkommner das Geschöpf wird, desto unähnlicher werden die Teile einander. [...] Je ähnlicher die Teile einander sind, desto weniger sind sie einander subordiniert. Die Subordination der Teile deutet auf ein vollkommneres Geschöpf«.[128]

H. Spencer bezieht die Perfektion eines vielgliedrigen, komplexen Systems 1857 auf seine Stabilität. Spencer betrachtet es als ein allgemeines »Gesetz der Evolution«, dass die Körper sich in Richtung zunehmender Komplexität bei gleichzeitiger Steigerung der Kohärenz und Integration entwickeln. Die Gleichgestaltigkeit der Teile, d.h. die Homogenität eines Systems, macht dieses nach Spencer anfällig für Störungen: »the condition of homogeneity is a condition of unstable equilibrium«.[129] Die stabilitätssteigernde Differenzierung der Teile sieht Spencer als Konsequenz ihrer unterschiedlichen Umwelt, sie spiegelt also primär eine Umweltdifferenzierung.[130] In einem Organismus stünden z.B. die inneren und äußeren Teile in unterschiedlichem Verhältnis zur Umwelt des Organismus, und ihre Differenzierung erhöhe die Stabilität, weil jeder Teil spezifisch auf seine Umwelt reagieren könne.[131] Außerdem ermögliche eine Differenzierung der Teile gegeneinander eine Kompensation von Störungen; interne Differenzierung ziehe wechselseitige Abhängigkeit (»mutual dependence«) nach sich[132], die auch als wechselseitige Stützung interpretiert werden kann. Spencer illustriert das in seiner Sicht universale Gesetz der Evolution an zahlreichen Beispielen aus u.a. der Astronomie, Geologie, Biologie, Psychologie und Soziologie.

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

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

In der Mitte des 20. Jahrhunderts sind die führenden Ökologen der Auffassung, es existiere ein positiver Zusammenhang zwischen der Komplexität einer Gemeinschaft – gemessen über die Artenanzahl (Diversität) und Verknüpfungsanzahl (Konnektivität) unter den Organismen – und der Stabilität des Systems. Diese Meinung vertreten u.a. 1953 E.P. Odum[136], 1955 R.H. MacArthur[137], 1958 C.S. Elton[138] und 1959 G.E. Hutchinson[139]. H. Remmert urteilt noch 1984: »Daß ein vernetztes System in sich eine größere Stabilität besitzt als unabhängige Ketten, ist von vornherein klar.«[140]

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

Als theoretisches Argument für diese These wird angeführt, dass in komplexen Systemen zahlreichere und festere Verbindungen zwischen den miteinander interagierenden Organismen bestünden, so dass die Stabilität zunehme. Lägen mehrere Möglichkeiten für einen Energieweg vor, dann falle die Störung eines Wegs weniger ins Gewicht, als wenn nur jeweils ein Energieweg möglich ist – so lautet 1955 MacArthurs Argumentation (»as the number of links in the food web increases the stability should increase«).[142] Der Ausfall einer Art könne also durch andere Arten kompensiert werden. In komplexen, artenreichen Systemen kann ein Räuber z.B. den Ausfall einer Beuteart kompensieren, indem er auf andere Beutearten zurückgreift. Hutchinson deutet diesen Zusammenhang 1959 im Sinne einer einfachen Kausalrelation: Diversität erzeugt Stabilität.[143] In ein Entwicklungsmodell ökologischer Systeme integriert R. Margalef diesen Zusammenhang: Ökologische Systeme entwickeln sich zu immer diverseren Systemen, weil die diversen Systeme stabiler als die einfacheren seien; in ihnen müsse weniger Energie zur Kompensation einer Störung aufgewendet werden als in den einfachen.[144] P.R. Ehrlich und R.H. Ehrlich erläutern die Diversitäts-Stabilitäts-Theorie 1981 mittels des sogenannten *Nietenmodells* (»rivet-hypothesis«): Ein Flugzeug werde umso instabiler, je weniger Nieten es habe, mit denen seine Teile zusammengefügt seien; der kompensatorische Ausgleich des Verlustes einer Niete durch eine andere werde immer schwieriger, je weniger Nieten im Flugzeug vorhanden sind.[145] Die Argumente für den Zusammenhang von Diversität und Stabilität sind meist von dieser rein qualitativen und anschaulichen Natur; sie sind nicht eingebettet in quantitative Modelle.

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

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

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

de in einem unterschiedlichen Verhältnis zur Stabilität stehen können. Die alte These erfährt insofern eine Bestätigung, als zumindest für einige Systeme ein positiver Zusammenhang zwischen dem Artenreichtum einer Gemeinschaft und ihrer Stabilität gefunden wird.[151] So trägt in Pflanzengesellschaften der Artenreichtum offenbar nicht selten zur Stabilität des Systems bei, insofern die Pflanzenfresser in artenreichen Pflanzengesellschaften einen geringeren Einfluss auf die Variation der Biomasseproduktion haben als in artenarmen.[152] Artenreiche Gemeinschaften können außerdem zwar schwankende Populationsgrößen und wechselnde Artenzusammensetzungen aufweisen; in Bezug auf Eigenschaften auf der Gemeinschaftsebene, z.B. der Biomasse, können sie aber aufgrund von Kompensationsmechanismen stabiler sein als weniger diverse Gemeinschaften.[153] Für diesen Zusammenhang sprechen sowohl theoretische Modellierungen als auch empirische Untersuchungen von Graslandgemeinschaften (D. Tilman)[154] und Analysen der fossilen Überlieferung von Korallenriffen[155].

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

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

Schließlich wird auch der bis dahin allgemein gesehene Zusammenhang zwischen der Konstanz und der Stabilität eines Systems in der Folge der Untersuchung von Modellökosystemen und Beobachtungen an natürlichen Ökosystemen fraglich. Gerade konstante Systeme, in denen die Populationen verschiedener Arten keinen großen Fluktuationen unterliegen, wie z.B. der tropische Regenwald, erweisen sich als wenig stabil. In weniger konstanten Systemen, in denen natürlicherweise Bestandsschwankungen der Arten auftreten, können dagegen sowohl natürliche als auch vom Menschen bedingte Störungen schneller wieder ausgeglichen werden, d.h. die Elastizität oder Resilienz dieser Systeme ist höher.

Norm

Das deutsche Wort ›Norm‹ (mhd. ›norme‹) ist von dem lateinischen ›norma‹ »Winkelmaß, Richtschnur, Regel« abgeleitet. Das lateinische Wort entstammt der Geometrie und bezeichnet ursprünglich ein Gerät zur Bestimmung rechter Winkel. Es wird auf das griechische ›γνώμων‹ »Kenner, Sachverständiger« zurückgeführt.

Die Ideengeschichte des Begriffs der Normalität ist von der Spannung zwischen Deskriptivem und Präskriptivem beherrscht. Der Begriff bezeichnet den Zustand eines Körpers, der einerseits als natürlich und andererseits als ideal empfunden wird. Bereits bei den Griechen wird das Normale als das Natürliche verstanden, das gleichzeitig einem Idealzustand entspricht, insofern es mit dem gesunden Zustand des Körpers verbunden gedacht wird.[159] Das Streben des Arztes ist darauf gerichtet, das Normale, d.h. das Natürliche, wiederherzustellen.

Die zwei Seiten des Realen und Idealen im Normalen werden besonders in I. Kants Begriff der »ästhetischen Normalidee« deutlich. Diese ist einerseits als »einzelne Anschauung« bestimmt, andererseits wird sie als »das Richtmaß seiner Beurtheilung, als eines zu einer besonderen Thierspecies gehörigen Dinges« verstanden; sie muss nach Kant die »Elemente zur Gestalt eines Thiers von besonderer Gattung aus der Erfahrung nehmen«, aber die dabei unterstellte und als Richtschnur genommene »größte Zweckmäßigkeit in der Construction der Gestalt« liegt doch nur »in der Idee der Beurtheilenden«.[160] Im Anschluss an diese Darstellung Kants ist für den Mediziner J.C. Reil 1815 »das Normal« nicht ein empirischer Gegenstand der Erfahrung, sondern »ein abstractes Product des Verstandes«: »Das Normal bestimmt die Regel, das Ideal das Absolute«.[161]

Besondere Bedeutung erlangt das Konzept der Normalität in der vergleichenden Anatomie der ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts, und zwar ausgehend von seinem Gegenteil, der Anormalität. É. und I. Geoffroy Saint-Hilaire verstehen eine Anomalie deskriptiv als eine Unregelmäßigkeit, als eine Abweichung vom artspezifischen Typus.[162] Darunter fallen sowohl nicht-krankhafte Varietäten und Abarten einer Art als auch Missbildungen und Monstrositäten.[163] Durch diese Zusammenfassung des Gesunden mit dem Krankhaften distanziert sich Geoffroy mit seinem Anomaliebegriff von der älteren morphologischen Monsterforschung, die von einem normativ ausgezeichneten normalen ↑»Typus« ausgeht. Gleichzeitig bezeichnet der Begriff der ↑Krankheit damit ein zunehmend unscharfes Phänomen.[164] Für das theoretische Programm Geoffroys sind die Missbildungen von besonderer Bedeutung, weil er mit ihnen seine These von einem allen Tieren gemeinsamen Bauplan beweisen möchte und diese seiner Meinung nach außerdem einen Einblick in die natürliche Bildung neuer Arten erlaube: »L'étude des monstres sera […], pour le physiologiste et pour le philosophe, la recherche des procédés par lesquels la nature opère la génération des espèces«.[165]

Die Etablierung der Evolutionstheorie Mitte des 19. Jahrhunderts impliziert mit der Absage an ein Denken, das an der Konstanz von Arten und repräsentativen Typen orientiert ist, auch eine Problematisierung der Vorstellung einer Norm und Normalität (↑Individuum; Population; Evolution). Im Rahmen der Evolutionstheorie erscheint nicht mehr das Typische und Konstante, sondern die Variabilität als das Normale. Realität kann allein die Variation der Formen in einer Population beanspruchen, das Arttypische ist allenfalls als statistische Größe objektiv und real.

Bis heute kann das Normale sowohl in einem populationsbiologisch-statistischen Sinne die durchschnittliche oder modale, d.h. häufigste Form einer Art meinen als auch in einem funktional-normativen Sinne die gesunde Form. In der zweiten Bedeutung kann die Funktionalität im Sinne der vollkommenen Gesundheit als normal bezeichnet werden, selbst wenn sie statistisch in der Minderheit ist oder gar nicht vorkommt. Einen solchen, nicht von der Population ausgehenden, sondern auf das Leben des Individuums bezogenen Normalitätsbegriff (»individuelle Norm«) entwickelt G. Canguilhem in seiner historischen Analyse der Vorstellungen des Normalen und Pathologischen. Verbunden ist damit bei Canguilhem die These von der beobachterunabhängigen Objektivität der Normalität, die mit der Funktionalität des Lebens gegeben ist und aus der sich unmittelbar ein Wertbegriff ableitet: »Das Leben selbst und nicht erst das medizinische Urteil macht aus dem biologisch Normalen einen Wertbegriff, der mehr als eine bloß statistische Wirklichkeit bezeichnet«.[166] Ein rein statistisches Maß ist bei Canguilhem dagegen die *Nomalität* bzw. *Anomalität* (die er nicht von griech. ›νόμος‹ »Sitte, Regel, Gesetz«, sondern von ›ὁμαλός‹ »gleich, eben« ableitet). Das Anomale im Sinne des statistisch Seltenen kann damit sehr wohl etwas Normales im Sinne des biologisch Funktionalen sein: »Kurz, nicht jede Anomalie ist pathologisch«[167] (↑Krankheit).

In der aktuellen wissenschaftstheoretischen Diskussion ist das Konzept des Normalen mit dem Funktionsbegriff verbunden. Es wird dafür argumentiert, dass sich das Normale ebenso wie das Funktionale aus der besonderen Struktur eines Systems und nicht aus seiner (evolutionären) Geschichte ergibt: Ob eine Struktur als »normal« angesehen wird, hängt dann davon ab, ob sie zum Funktionieren des Systemganzen, von dem sie ein Teil ist, beiträgt (↑Funktion).[168]

Nachweise

1 Galilei, G. (1638). Discorsi e dimostrazioni matematiche intorno à due nuove scienze.
2 Pascal, B. (1663). Traité de l'equilibre des liqueurs.
3 Berthollet, C.L. (1801). Recherches sur les lois de l'affinité. Mém. Inst. Nat. Sci. Arts 3, 1-96.
4 Weil, A. (1999). Über den Begriff des Gleichgewichts in der Ökologie – ein Typisierungsvorschlag. Landschaftsentwickl. Umweltforsch. 112, 11-97: 17.
5 Vgl. Sambursky, S. (1964). Harmony and wholeness in Greek scientific thought. Mélanges Alexandre Koyré, Bd. 2, 442-457.
6 Hippokrates, De respiratione: Teil 1; vgl. Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. Physiol. Rev. 41, 737-770: 739f.
7 Anaximander (Diels/Kranz) 12A9; nach Simplikios, zu Aristoteles' Physik 24, 17; Übers. nach: Jaeger, W. (1953). Die Theologie der milesischen Naturphilosophie (in: Gadamer, H.-G. (Hg.). Um die Begriffswelt der Vorsokratiker, Darmstadt 1968, 49-87): 82.
8 Herodot, Historiae III, 108.
9 Platon, Protagoras 321b.
10 a.a.O.: 320d.
11 Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. Quart. Rev. Biol. 48, 322-350: 328.
12 Aristoteles, Hist. anim. 567a-b.
13 a.a.O.: 579b1-10; vgl. Egerton, F.N. (1968). Ancient sources for animal demography. Isis 59, 175-189: 183.
14 Cicero, De natura deorum 128 (II, li).
15 Seneca, Naturales quaestiones (Darmstadt 1995): 190 (III, 10, 3).
16 Vgl. Schäfer, L. (1993). Herrschaft der Vernunft und Naturordnung in Platons Timaios. In: ders. & Ströker, E. (Hg.). Naturauffassungen in Philosophie, Wissenschaft, Technik, Bd. 1. Antike und Mittelalter, 49-83.
17 Leonardo da Vinci (1480-1516). Trattato della pittura: Nr. 23; vgl. Bottazzi, F. (1910). Leonardo biologo e anatomico. In: Conferenze fiorentine, 181-223: 211; Rádl, E. (1905/13-09). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 150.
18 Cudworth, R. (vor 1688). A Treatise Concerning Eternal and Immutable Morality (London 1731): 183f.
19 Helmont, J.B. van (1648). Ortus medicinae; vgl. Rádl (1905-09/13): I, 200.
20 Vgl. Pagel, W. (1982). Joan Baptista van Helmont: 96ff.
21 Baglivi, G. (1703). De fibra motrice (Opera omnia, Antwerpen 1715): 297.
22 Derham, W. (1713/16). Physico-Theology: 171 (IV, 10); vgl. Egerton (1973): 333.
23 Derham, W. (1730). Physicotheologie, oder Natur-Leitung zu Gott (übers. von C. L. W. [C.L. Wiener], durchgesehen von J.A. Fabricius): 339.
24 Bradley, R. (1721). A Philosophical Account of the Works of Nature: 159.
25 Bradley, R. (1720). New Improvements of Planting and Gardening (ed. 3, pt. 3): 58; vgl. Egerton, F.N. (1971). The concept of competition in nature before Darwin. Actes XIIe Congr. Int. Hist. Sci. Paris 1968, VII, 41-46: 43.
26 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt. in Hoepfner, E.J.T. (Hg.). Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56).
27 a.a.O.: 26.
28 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature, 3 Bde. (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 36 (I, 7).
29 a.a.O.: 285.
30 a.a.O.: 287.
31 Buffon, G.L.L. (1756). Le lièvre. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 6, 246-284: 247.
32 Duméril, A.-M.-C. (1799). Mémoire sur les moyens que les insectes emploient pour leur conservation. Mag. encylop. 5(1), 7-33: 32; vgl. Corsi, P. (1983/88). Oltre il mito, Lamarck e le scienze naturali del suo tempo (frz.: Lamarck. Genèse et enjeux du transformisme, 1770-1830, Paris 2001): 90.
33 Bernardin de St. Pierre, J.H. (1784). Études de la nature (dt. Betrachtungen über die Natur, 3 Bde., Görlitz 1795-96): II, 83.
34 Vgl. Schramm, E. (1983). Gleichgewicht (Ökologie). Arch. Gesch. Naturwiss. 7, 355-358.
35 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte, Bd. 1: 64.
36 a.a.O.: 68.
37 Brief von Cuvier an Hartmann vom 18.5.1791. In: Duvernoy, G.L. (1833). Notice historique sur les ouvrages et la vie de M. le B.^{on} Cuvier: 125.
38 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1822). Philosophie anatomique, Bd. 2. Des monstruosités humaines.
39 Vgl. Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859): 151.
40 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 67; 71; 74.
41 Bronn, H.G. (1843). Handbuch einer Geschichte der Natur, Bd. 2: 28.
42 Möbius, K. (1877). Die Auster und die Austernwirtschaft: 81.
43 ebd.
44 Clements, F. (1916). Plant Succession: 124f.
45 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 728; Odum, E.P. (1953/59). Fundamentals of Ecology: 25; ders. (1969). The strategy of ecosystem development. Science 164, 262-270: 266; Trojan, P. (1984). Ecosystem Homeostasis.
46 Elton, C. (1930). Animal Ecology and Evolution: 17.
47 Francé, R.H. (1926). Harmonie in der Natur: 56.
48 Howard, L.O. & Fiske, W.F. (1911). The importation into the United States of the parasites of the gipsy moth and the brown-tail moth. Bull. Bur. Entomol. U.S. Dep. Agric. 91, 1-312: 107.
49 Smith, H.S. (1935). The rôle of biotic factors in the determination of population densities. J. Econ. Entomol. 28, 873-898: 889f.
50 Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2, 132-178; Nicholson, A.J. & Bailey,

V.A. (1935). The balance of animal populations. Proc. Zool. Soc. London 551-598.

51 Allee et al. (1949): 710.

52 Turchin, P. (1995). Population regulation: old arguments and a new synthesis. In: Capuccino, N. & Price, P.W. (eds.). Population Dynamics, 19-41: 26.

53 Nicholson (1933); Smith, H.S. (1939). Insect populations in relation to biological control. Ecol. Monogr. 9, 311-320.

54 Nicholson, A.J. (1957). [Discussion statement] Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22, 216.

55 Allee et al. (1949): 332; 336ff.; 495ff.

56 Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). The Distribution and Abundance of Animals: 16ff.

57 Wilbert, H. (1962). Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. Z. Mophol. Ökol. Tiere 50, 576-615: 605.

58 Wilbert (1962): 601; vgl. ähnlich Klomp, H. (1962). The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations. Arch. Néerl. Zool. 14, 90-102.

59 Solomon, M.E. (1949). The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18, 1-35: 22.

60 O'Neill, R.V. (1976). Ecosystem persistence and heterotrophic regulation. Ecology 57, 1244-1253: 1252; Patten, B.C. & Odum, E.P. (1981). The cybernetic nature of ecosystems. Amer. Nat. 118, 886-895: 892.

61 Slobodkin, L.B. (1961). Growth and Regulation of Animal Populations: 46; Slobodkin, L.B., Smith, F.E. & Hairston, N.G. (1967). Regulation in terrestrial ecosystems, and the imlicit balance of nature. Amer. Nat. 101, 109-124; May, R.M. & Seger, J. (1986). Ideas in ecology. Amer. Sci. 74, 256-267: 261.

62 Ehrlich, P.R. & Birch, L.C. (1967). The "balance of nature" and "population control". Amer. Nat. 101, 97-107: 105.

63 Vgl. Turchin, P. (1995). Population regulation: old arguments and a new synthesis. In: Capuccino, N. & Price, P.W. (eds.). Population Dynamics, 19-41: 27.

64 Cooper, G. (2001). Must there be a balance of nature? Biol. Philos. 16, 481-506: 493.

65 Orians, G.H. (1962). Natural selection and ecological theory. Amer. Nat. 96, 257-263: 261; vgl. Cooper (2001): 499f.

66 Lack, D. (1954). The Natural Regulation of Animal Numbers: 1.

67 May, R. (1986). The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. Ecology 67, 1115-1126: 1117.

68 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 78; Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113; ders. (1928). Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together (in: Chapman, R.N. (ed.) (1931). Animal Ecology, 409-448): 413.

69 Chesson, P.L. & Case, T.J. (1986). Overview: Nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. In: Diamond, J. & Case, T.J. (ed.). Community Ecology, 229-239: 230.

70 Vgl. Armstrong, R.A. & McGehee, R. (1980). Competitive exclusion. Amer. Nat. 115, 151-170; Chesson, P.L. & Case, T.J. (1986). Overview: Nonequilibrium community theories: chance variability, history and coexistence. In: Diamond, J.M. & Case, T.J. (eds.). Community Ecology, 229-239; DeAngelis, D.L. & Waterhouse, J.C. (1987). Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. Ecol. Monogr. 57, 1-21.

71 Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics; Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. & Collins, S.L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. Oikos 54, 129-136.

72 Vgl. Simberloff, D. (1980). A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. Synthese 43, 3-39.

73 Vgl. Pickett, S.T.A., Kolasa, J. & Jones, C.G. (1994). Ecological Understanding; Capuccino, N. (1995). Novel approaches to the study of population dynamics. In: Capuccino, N. & Price, P.W. (eds.). Population Dynamics, 3-18.

74 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 695.

75 Vgl. Gigon, A. (1983). Über das biologische Gleichgewicht und seine Beziehungen zur ökologischen Stabilität. Ber. geobot. Inst. ETH Zürich 50, 149-177; Trojan, P. (1984). Ecosystem Homeostasis; Weil, A. (1999). Über den Begriff des Gleichgewichts in der Ökologie – ein Typisierungsvorschlag. Landschaftsentwickl. Umweltforsch. 112, 11-97.

76 Vgl. Wiens, J.A. (1984). On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In: Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G., Thistle, A.B. (eds.). Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence, 439-457: 439.

77 Huston, M.A. (1994). Biological Diversity: 75.

78 Schaefer, M. (1983/92). Ökologie: 75.

79 Weil (1999): 37ff.

80 Uexküll, J. von (1940). Bedeutungslehre. In: Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Bedeutungslehre (Hamburg 1956), 103-161: 132.

81 Plessner, H. (1946). Mensch und Tier (Gesammelte Schriften, Bd. VIII. Conditio Humana, Frankfurt/M. 1983, 52-65): 58; vgl. Langthaler, R. (1992). Organismus und Umwelt: 114; nicht in Uexküll, T. von (1980). Einleitung. In: ders. (Hg.). Jakob von Uexküll. Kompositionslehre der Natur, 17-85.

82 Buytendijk, F.J.J. [& Plessner, H.] (1938). Tier und Mensch. Die neue Rundschau 49 (10), 313-337: 329.

83 Eidmann, H. (1941/70). Lehrbuch der Entomologie: 436; noch nicht in 1. Aufl.!; vgl. auch Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life: 32.

84 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 106f.; 166.

85 Lund, E.J. (1928). Relation between continuous bioelectric currents and cell respiration. J. Exp. Zool. 51, 265-290: 268; vgl. Marsh, G. (1935). Kinetics of an intracellular system for respiration and bioelectric potential at flux equilibrium. Plant Physiol. 10, 681-697: 682.

86 Vgl. Weiss, B. (1984). Die Entstehung des Begriffs *dynamisches Gleichgewicht*: Pierre Prevosts physikalisches Skizzenbuch aus den Jahren 1788-1792. Sudhoffs Arch. 68, 130-142.
87 Vgl. z.B. Eschenmayer, C.A. (1797). Sätze aus der Natur-Metaphysik auf chemische Gegenstände angewandt: 29.
88 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 200; vgl. auch Eschenmayer, C.A. (1797). Sätze aus der Natur-Metaphysik auf chemische Gegenstände angewandt: 29; Ritter, J.W. (1798). Beweis, dass ein beständiger Galvanismus den Lebensprocess in dem Thierreich begleite: 172.
89 Schelling (1798): 201.
90 Cuvier, G. (1817/36). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, 7.
91 Bayliss, W.M. (1915/24). Principles of General Physiology: 20.
92 Lillie, R.S. (1920). The place of life in nature. J. Philos. Psychol. Scient. Methods 17, 477-493: 483.
93 Donnan, F.G. (1928). The mystery of life. Nature 122, 512-514: 514.
94 Rignano, E. (1930). The Nature of Life: 7.
95 Bertalanffy, L. von (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 116; 193ff.; ders. (1940). Der Organismus als physikalisches System betrachtet. Naturwiss. 28, 521-531: 524.
96 von Bertalanffy (1932): 116.
97 Sachsse, H. (1971). Einführung in die Kybernetik: 20.
98 Lotze, H. (1842). Allgemeine Pathologie und Therapie als mechanische Naturwissenschaften: 21; ders. (1851). Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens: 136-138; vgl. Pester, R. (1995). Lotzes Teleomechanismus als biophilosophisches Denkmodell. Philos. Nat. 32, 1-25: 10.
99 Lotze, H. (1856). Mikrokosmus, Bd. 1: 86.
100 Ostwald, W. (1902). Vorlesungen über Naturphilosophie: 313.
101 a.a.O.: 315.
102 a.a.O.: 319.
103 Spencer, H. (1862). First Principles: 395 (3. Aufl. 1870): 486 (§170); ders. (1867). Principles of Biology, vol. 2: 392 (§316); 400 (§321).
104 Spencer (1862/70): 499 (§173).
105 a.a.O.: 500 (§173).
106 Lotka, A.J. (1921). Notes on moving equilibria. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 7, 168-172; ders. (1925). Elements of Physical Biology: 280.
107 Lotka (1921). 171.
108 Lund, E.J. (1928). Relation between continuous bioelectric currents and cell respiration. J. Exp. Zool. 51, 265-290: 268; vgl. Marsh, G. (1935). Kinetics of an intracellular system for respiration and bioelectric potential at flux equilibrium. Plant Physiol. 10, 681-697: 682.
109 Lund (1928): 271.
110 Hill, A.V. (1930). Membrane phenomena in living matter: equilibrium or steady state. Trans. Faraday Soc. 26, 667-678; Burton, A.C. (1939). The properties of the steady state compared to those of equilibrium as shown in characteristic biological behavior. J. cellul. comp. Physiol. 14, 327-349.
111 Hill, A.V. (1931). Adventures in Biophysics: 68.
112 Bethe, A. (1934). Die Salz- und Wasser-Permeabilität der Körperoberflächen verschiedener Seetiere in ihrem gegenseitigen Verhältnis. Pflügers Arch. 234, 629-644: 638.
113 Burton (1939): 328.
114 Prigogine, I. (1947). Etude thermodynamique des phénomènes irréversibles.
115 Bertalanffy, L. von (1942). Theoretische Biologie, Bd. 2: 26.
116 a.a.O.: 28.
117 Bayliss, W.M. (1915/24). Principles of General Physiology: 31.
118 Zitiert nach Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 30; vgl. Klages, L. (1929-33). Der Geist als Widersacher der Seele, Bd. 2 (3. Aufl., Leipzig 1954): 933.
119 Donnan, F.G. (1928). The mystery of life. Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sci. 96, 659-666: 660; vgl. ders. (1918). La science physicochimique. Déscrit-elle d'une façon adéquate les phénomènes biologiques? Scientia 24, 286.
120 Brillouin, L. (1950). Thermodynamics and information theory. Amer. Sci. 38, 594-599: 594; vgl. ders. (1949). Life, thermodynamics, and cybernetics. Amer. Sci. 37, 554-568.
121 Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. Was ist Leben?, München 1989): 124.
122 a.a.O.: 134.
123 a.a.O.: 122.
124 Prigogine (1947); Nicolis, G. & Prigogine, I. (1977). Self-organization in Non-equilibrium Systems.
125 Wicken, J.S. (1987). Evolution, Thermodynamics, and Information: Extending the Darwinian Paradigm: 48f.; 162.
126 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (in: Œuvres Philosophiques de Buffon, Paris 1954, 233-289): 248.
127 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9. Neuchâtel 1781): I, 43.
128 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet (LA, Bd. I, 9, 6-10): 8.
129 Spencer, H. (1857). Transcendental physiology (Essays. Scientific, Political, and Speculative, vol. 1, New York 1901, 63-107): 81.
130 a.a.O.: 92.
131 Spencer, H. (1862/1901). First Principles: 382.
132 a.a.O.: 300.
133 Vgl. Goodman, D. (1975). The theory of diversity-stability relationships in ecology. Quart. Rev. Biol. 50, 237-266; Trepl, L. (1995). Die Diversitäts-Stabilitäts-Diskussion in der Ökologie. Berichte ANL Beih. 12 (= Festschrift W. Haber), 35-49.
134 Shelford, V.E. (1913). Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology (Chicago 1937): 70; 167.
135 a.a.O.: 70.
136 Odum, E.P. (1953). Fundamentals of Ecology.
137 MacArthur, R.H. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. Ecology

36, 533-536.
138 Elton, C.S. (1958). The Ecology of Invasions by Animals and Plants: 145.
139 Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? Amer. Nat. 93, 145-159: 155.
140 Remmert, H. (1978/84). Ökologie. Ein Lehrbuch: 227.
141 Elton (1958).
142 MacArthur (1955): 534.
143 Hutchinson (1959).
144 Margalef, R. (1958). Information theory and ecology. Gen. Syst. 3, 36-71; ders. (1968). Perspectives in Ecological Theory; ders. (1969). Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. Brookhaven Symp. Biol. 22, 25-37.
145 Ehrlich, P.R. & Ehrlich, A.H. (1981). Extinction. The Causes and Consequences of the Disappearance of Species (dt. 1981): 9f.
146 Gardner, M.R. & Ashby, W.R. (1970). Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. Nature 228, 784.
147 May, R.M. (1972). Will a large complex system be stable? Nature 238, 413-414; vgl. ders. (1973). Stability and Complexity in Model Ecosystems.
148 Leigh, E.G. (1975). Population fluctuations, community stability, and environmental variability. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds.). Ecology and Evolution of Communities, 51-73; Wolda, H. (1978). Fluctuations in abundance of tropical insects. Amer. Nat. 112, 1017-1045.
149 Drury, W.H. & Nisbet, I.C.T. (1973). Succession. Arnold Arbor. J. 54, 331-368.
150 Woodward, F.I. (1993). How many species are required for a functional ecosystem? In: Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (eds.). Biodiversity and Ecosystem Function, 271-291.
151 King, A.W. & Pimm, S.L. (1983). Complexity, diversity, and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. Amer. Nat. 122, 229-239; Tilman, D. & Downing, J.A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. Nature 367, 363-365.
152 McNaughton, S.J. (1977). Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. Amer. Nat. 111, 515-525.
153 Hooper, D.J. & Chapin, F.S. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol. Monogr. 75, 3-35.
154 Tilman, D. (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. Ecology 77, 350-363; Tilman, D., Reich, P. & Knops, J.M.H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. Nature 441, 629-632.
155 Kiessling, W. (2005). Long-term relationships between ecological stability and biodiversity in Phanerozoic reefs. Nature 433, 410-413; Naeem, S. & Baker, A.C. (2005). Paradise sustained. Nature 433, 370-371.
156 Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4, 1-23: 17.
157 Patten, B.C. (1975). Discussion statement. In: Dobben, W.H. van & Lowe-McConnell, R.H. (eds.). Unifying Concepts in Ecology, 183; vgl. Orians, G.H. (1975). Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: ebd., 139-150.
158 Vgl. Orians (1975): 141; Trepl (1995): 43.
159 Vgl. Michler, M. (1962). Die praktische Bedeutung des normativen Physis-Begriffs in der hippokratischen Schrift de fracturis – de articulis. Hermes 90, 385-401.
160 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 233.
161 Reil, J.C. (1815). Entwurf einer allgemeinen Pathologie, Bd. 1. Von dem Grunde und der Erscheinung der Krankheit, Erster Theil: 265.
162 Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1832). Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux, Bd. 1: 30; vgl. Canguilhem, G. (1943/72). Le normal et le pathologique (dt. Das Normale und das Pathologische, Frankfurt/M. 1977): 87.
163 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1822). Philosophie anatomique, Bd. 2. Des monstruosités humaines; vgl. Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1829). Propositions sur la monstruosité, considérée chez l'homme et les animaux: These Nr. XIV.
164 Vgl. Becker, T. (2007). Leben als Medium der kalten Normalisierung. In: Ahrens, J., Biermann, M. & Toepfer, G. (Hg.). Die Diffusion des Humanen. Grenzregime zwischen *Leben* und *Kulturen*, 161-176: 169.
165 Geoffroy Saint-Hilaire (1822): 121.
166 Canguilhem (1943/72; dt. 1977): 85f.
167 a.a.O.: 90.
168 Vgl. Davies, P.S. (2003). Norms of Nature. Naturalism and the Nature of Functions.

Literatur

Jansen, A.J. (1972). An analysis of "balance in nature" as an ecological concept. Acta Biotheor. 21, 86-114.
Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. Quart. Rev. Biol. 48, 322-350.
Goodman, D. (1975). The theory of diversity-stability relationships in ecology. Quart. Rev. Biol. 50, 237-266.
Schramm, E. (1983). Gleichgewicht (Ökologie). Arch. Gesch. Naturwiss. 7, 355-358.
Pimm, S. (1991). The Balance of Nature.
Weil, A. (1999). Über den Begriff des Gleichgewichts in der Ökologie – ein Typisierungsvorschlag. Landschaftsentwickl. Umweltforsch. 112, 11-97.
Cuddington, K. (2001). The "balance of nature" metaphor and equilibrium in population ecology. Biol. Philos. 16, 463-479.
Cooper, G. (2001). Must there be a balance of nature? Biol. Philos. 16, 481-506.

Hierarchie

Der Begriff der Hierarchie (griech. ›ἱεραρχία‹) – wörtlich »die Herrschaft des Heiligen« – wird erstmals von Pseudo-Dionysios Areopagita (um 500 n. Chr.) verwendet, um die Bezogenheit aller weltlichen Dinge auf das göttliche Eine zu bezeichnen.[1] Ursprünglich entstammt der Begriff also theologischen Zusammenhängen. Im christlichen Mittelalter wird er sowohl auf die Ordnung der Welt und dabei insbesondere auf die Stellung des Menschen in ihr als auch auf die institutionelle Stufung der Kirche bezogen.[2] Erst Ende des 18. Jahrhunderts wird die Bedeutung des Wortes auf profane Bereiche ausgeweitet, bis der Begriff in der streng abgestuften Rangordnung des Militärs und der Bürokratie seine paradigmatische weltliche Anwendung findet. Zu einem Begriff mit einer definierten biologischen Bedeutung wird das Wort mit den Schriften A. Comtes.

Ursprünge des Hierarchiedenkens

In einer anthropologischen Perspektive sind die ersten Vorstellungen einer Hierarchie im sozialen Kontext des Menschen entstanden, weil er sich selbst als Teil eines sozialen Systems auf verschiedenen Stufen begreifen kann: der Familie, des Stammes oder des Staates.[3] Bezogen auf die Natur ist der Entwurf einer hierarchischen Ordnung eng verknüpft mit einer Schichtenlehre, wie sie bis in die Antike zurückverfolgt werden kann.[4] Voltaire wendet das Wort ›Hierarchie‹ in seinem philosophischen Wörterbuch von 1764 auf die Natur an und konstatiert, die naturwissenschaftliche Verwendung sei nicht nur hinsichtlich der Wortherkunft angelehnt an die gesellschaftlichen Hierarchien in Kirche und Staat und könne daher ideologisch missbraucht werden[5] – eine Auffassung, die sich bis in die Gegenwart hält[6]. Von biologischer Seite ist C. de Bonnet (1770) einer der ersten, der den Ausdruck ›Hierarchie‹ auf die organische Natur bezieht (s.u.).

Dynamische und statische Hierarchien

Gegenüber der religiösen und sozialen Bedeutung ist der Hierarchiebegriff in seiner naturphilosophischen Verwendung abgeleitet. Übereinstimmend bezeichnet der Ausdruck in allen Anwendungsbereichen das Verhältnis der Über- und Unterordnung von Gegenständen. Während das Wesen einer Hierarchie im religiösen und sozialen Bereich aber in Herrschaftsverhältnissen besteht, also in Verhältnissen der Wirkung oder Abhängigkeit von Einheiten auf verschiedenen Ebenen, betrifft er im natürlichen Zusammenhang meist das statische Verhältnis der gestuften Zusammensetzung eines Gegenstandes aus gleichartigen Teilen. Wegen ihrer Statik sind Hierarchien der Natur in der Regel Ordnungsschemata, die nicht auf der Wirkung der Gegenstände aufeinander beruhen, sondern ihre Zusammensetzung betreffen; sie bezeichnen die Art der Strukturierung von Gegenständen. Natürliche Hierarchien werden damit dort zugeschrieben, wo viele gleichartige Gegenstände zusammen einen Gegenstand anderer Art bilden, der wiederum zusammen mit vielen anderen Gegenständen seiner Art einen Gegenstand dritter Art bildet und so fort. Jede Art von Gegenständen entspricht einer *Ebene* der Hierarchie. Der Hierarchiebegriff findet meist nur bei der Unterscheidung von mindestens drei Ebenen Anwendung; werden nur zwei Ebenen unterschieden, dann wird meist die System-Element- oder Teil-Ganzes-Unterscheidung angewendet.

Strukturhierarchien dieses Typs werden bereits in der Physik beschrieben, am bekanntesten in der Zergliederung der Materie in mikrokosmische Elementareinheiten. Das Verhältnis zwischen diesen physikalischen Gegenständen ist das der sukzessiven Zusammensetzung: Die unbegrenzte Anzahl möglicher *Molekülsorten* besteht aus den 93 in der Natur vorkommenden *Atomsorten* (chemische Elemente); die Atome wiederum sind aus drei Arten von *Elementarteilchen* zusammengesetzt; von diesen sind schließlich die beiden schweren (Protonen und Neutronen) aus Dreierkombinationen von zwei *Quarksorten* zusammengesetzt (es gibt daneben weitere Elementarteilchen, die aber nicht am Aufbau der Materie in niedrigem Energiezustand beteiligt sind).

Im Bereich der Biologie sollte das Verhältnis zwischen den Einheiten auf verschiedenen Hierarchieebenen nicht als mereologische Teil-Ganzes-Beziehung interpretiert werden. Denn es besteht nicht jedes System auf einer biologischen Ebene vollständig und allein aus Systemen der nächst unteren Ebene. Eine solche Interpretation steht dem biologischen Sprachgebrauch entgegen, nach dem z.B. ein Öko-

Eine Hierarchie ist eine vertikale Gliederung eines Systems in Untereinheiten, die in einem gestuften strukturellen, kausalen oder funktionalen Verhältnis zueinander stehen. In einer einseitig gerichteten Weise umfassen, beeinflussen oder bedingen die höher stehenden Untereinheiten die auf einer tiefer liegenden Schicht stehenden (z.B. umfasst ein Gewebe mehrere Zellen oder ein Regulatorgen kontrolliert verschiedene andere Gene).

Zentralorgan (Müller 1798) *122*
Hierarchie (Comte 1838) *117*
Enkapsis (Heidenhain 1907) *125*
enkaptisches System [Taxonomie] (Hennig 1949) *125*

system nicht allein aus Populationen, sondern auch aus Individuen besteht, oder ein Organismus sich nicht nur aus Organen, sondern auch aus Zellen zusammensetzt.[7]

Das Denken in Hierarchien ist in der Biologie v.a. in zwei Bereichen fest etabliert: in Bezug auf die Ordnung der Lebewesen in einem gestuften taxonomischen System der Ähnlichkeit und »Vervollkommnung« (Stufenleitertheorien) und in Bezug auf den inneren Aufbau der Organismen aus organischen Bausteinen (morphologische Strukturhierarchie).

Hierarchie als taxonomische Stufenleiter

Seinen ältesten Ausdruck findet das hierarchische Denken im Hinblick auf die organische Welt in der Vorstellung einer Stufenleiter der Lebewesen, die sich ins Anorganische fortsetzt und damit zu einer *Stufenleiter der Natur* (»scala naturae«) wird.[8] Die Stufenleiter reicht dabei vom Einfachen zum Komplexen und spiegelt somit eine Ordnung der zunehmenden Vervollkommnung oder des ↑Fortschritts. In dieser Traditionslinie steht das Bild der *goldenen Kette* (»catena aurea«), das seit Homer für den Zusammenhang einer hierarchisch gestuften Weltordnung, die von Gott bis zu den niedersten Dingen hinab reicht, steht.[9] Seit den Vorsokratikern wird eine Stufenleiter der Tiere von den Meeresbewohnern über die Landtiere bis zu den Vögeln angegeben; innerhalb der Landtiere reicht die Hierarchie von den Kriechtieren über die Vielfüßer bis zu den Vierfüßern.[10]

Im Zusammenhang mit diesem Schichtendenken im Bereich der Lebewesen steht die Unterscheidung mehrerer Seelenteile, deren Verhältnis zueinander im Sinne einer Herrschaft bestimmt wird[11]: Platon postuliert für den Menschen eine Hierarchie von drei Seelenteilen: den überlegenden (»λογιστικόν«) und begehrenden (»ἐπιθυμητικόν«) und in ihrer Mitte den muthaften Seelenteil (»θυμοειδές«).[12] Er charakterisiert das Verhältnis der Seelenteile zueinander in Herrschaftsverhältnissen[13] und ordnet später diesen die Körperteile von Kopf, Brust und Unterleib zu.[14]

Eine Stufenleiter wird auch von Aristoteles formuliert, indem er die Lebewesen entweder nach zunehmender Differenzierung ihres Körperbaus[15] oder nach dem Grad ihrer Körperwärme[16] in eine Stufung zunehmender Vollkommenheit ordnet. Diese als Kontinuum vorgestellte Stufung reicht bei Aristoteles von den leblosen Körpern über die Pflanzen und Zoophyten bis zu den Tieren und deren Spitze, die dem Menschen zugewiesen wird.[17] Mit der körperlichen Vervollkommnung geht nach Aristoteles auch eine Stufung der seelischen Vermögen einher, so in der zunehmenden Brutpflege.[18] Daneben kennt Aristoteles eine Abstufung in der Klassifikation der Lebewesen, die von seiner Einteilung der Seele in drei Teile ausgeht: An unterster Stelle stehen hier die Pflanzen, die allein über die niederen vegetativen Seelenvermögen der Ernährung und Fortpflanzung verfügen; es folgen die Tiere mit den darüberhinausgehenden Vermögen der aktiven Fortbewegung und der sinnlichen Wahrnehmung; an der Spitze steht der Mensch mit seiner Fähigkeit der Erkenntnis.[19]

Im Anschluss an Aristoteles erfreuen sich hierarchische Ordnungen dieser Art besonders in der Stoa einer weiten Beliebtheit, wie sich z.B. in dem bekannten *arbor porphyrii* zeigt. Mit dem Magnetstein, der Eisenspäne an sich zieht und festhält, als sei sie seine Nahrung, wird auch ein Mittelglied zwischen dem Unbelebten und dem Belebten diskutiert.[20] Unter christlichem Vorzeichen werden die Stufenleitern als sukzessive Entfaltungen aus dem einen göttlichen Urprinzip interpretiert, so z.B. durch Plotin[21]. Augustinus entwickelt die Stufenleiter zu einer Stufung von Seelen; er nimmt einen Aufstieg über sieben Stufen (»gradus«) an, um von dem vegetativen Leben bis zur beseelten Schau Gottes zu gelangen.[22] Prägend bis in die Wissenschaft der Neuzeit bleibt die aristotelische Gliederung der Seele in drei Teile. An ihr orientiert sich auch Albertus Magnus, um eine Ordnung der Tiergruppen gemäß dem Grad ihrer Vollkommenheit zu geben.[23]

Seit der Renaissance verbreitet sich die grafische Darstellung von Stufenleitern. Bekannt sind z.B. die Stufenleitern, die Carolus Bovillus 1510 und Ramon Lull 1512 veröffentlichen.[24] In Bovillus' Darstellung wird die Unterscheidung von Naturgegenständen mit einer Unterscheidung von Daseinsweisen parallelisiert und auf einer Stufenleiter angeordnet: Sie beginnt mit den Steinen, denen ein Sein (»est«) zugeschrieben wird, steigt über die Pflanzen, die außerdem leben (»vivit«), und die Tiere, die darüberhinaus fühlen (»sentit«), bis zum Menschen, der auch noch denkt (»intelligit«).

In der Neuzeit behalten die Stufenleitervorstellungen bis zum Ende des 18. Jahrhunderts ihre Funktion als zentrales Ordnungsschema für die organische Welt. Im 17. Jahrhundert ist die Stufenleiter dabei besonders mit dem Prinzip der Fülle verbunden. Es wird also die Lückenlosigkeit und Kontinuität der Stufen postuliert. So schreibt J. Locke in seinem Hauptwerk von 1689: »in all the visible corporeal World, we see no Chasmas, or Gaps. All quite down from us, the descent is by easy Steps, and a continued series of Things, that in each remove, differ very little one from the other«[25]. Ähnlich stellt G.W. Leibniz zu Beginn des 18. Jahrhunderts fest, das allgemeine

Kontinuitätsprinzip der Natur fordere einen Übergang zwischen den verschiedenen Lebensformen, die daher insgesamt eine lückenlose Kette bildeten: »il est nécessaire, que tous les ordres des Etres naturels ne forment qu'une seule chaîne, dans laquelle les différentes classes, comme autant d'anneaux, tiennent [...] étroitement les unes aux autres«.[26] Die Annahme einer Trennung der Lebewesen in separate Klassen (»la supposition d'une séparation parfaite et absolute des différens ordres des Etres simultanés«[27]) beruhe daher allein auf unserem unzureichenden, noch vorläufigen Kenntnisstand.

Eine bekannte Darstellung einer Stufenleiter, die von den Mineralien über die Pflanzen und Tiere zum Menschen reicht, stammt von C. Bonnet (»une échelle des êtres naturels«; vgl. Abb. 204).[28] Wie bei seinen Zeitgenossen ist die Stufenleiter bei Bonnet meist als statische Ordnung konzipiert. Es verbindet sich mit ihr in der Regel nicht die Vorstellung einer Veränderlichkeit der Arten und eines realen, zeitlichen Übergangs von Wesen einer Stufe auf eine andere. 1770 bezeichnet Bonnet die von ihm beschriebene Stufenleiter auch als ›Hierarchie‹ (»Hiérarchie«).[29] Er assoziiert seine Stufenleiter ansatzweise mit einem Fortschrittsdenken und stellt die Auffassung zur Diskussion, auch eine zukünftige Entwicklung könne dazu führen, dass sich aus einem Affen oder Elefanten einmal ein Newton oder Leibniz entwickle.

Vom 16. bis zum 18. Jahrhundert erhält die Vorstellung der linearen kontinuierlichen Abstufung der Ähnlichkeit der Dinge verschiedene Bezeichnungen. Lull[30], Bacon[31], Browne[32], Milton[33] und Leibniz[34] sprechen von einer *Leiter* (»scala« bzw. »scale«); Leibniz verwendet später das alte Bild einer *Kette* (»chaîne«)[35]; Locke bedient sich des seit der Renaissance etablierten Bildes der *Stufenfolge* (»descent is by easy Steps«); A. Pope spricht 1733 einfach von der *großen Leiter* (»the great scale«[36]); Bonnet nennt sie 1745 *Leiter der natürlichen Wesen* (»échelle des êtres naturels«); Kant verwendet 1755 die Formulierung *Leiter der Wesen*[37]; und J. Hermann spricht 1783 wieder von der *scala*[38].

I. Kant kritisiert 1787 die Annahme der realen Existenz einer »continuirlichen Stufenleiter der Geschöpfe«. Diese stelle vielmehr eine bloße Maxime der Vernunft dar, von der keine reale Existenz in der Natur angenommen werden sollte, »denn Beobachtung und Einsicht in die Einrichtung der Natur konnte es [d.i. das Interesse der Vernunft] gar nicht als objective Behauptung an die Hand geben«.[39] Als Regulativ der Vernunft, das den »Weg zur systematischen Einheit« vorzeichnet, hat die Stufenleitervorstellung aber auch für Kant ihre Berechtigung.

Zur Analyse der Stufenleitervorstellung unterscheidet A. Lovejoy 1936 drei Prinzipien, die ihr zugrunde liegen.[40] Nach dem *Prinzip der Fülle* bleibt keine Seinsmöglichkeit unverwirklicht: Alles gedanklich Mögliche findet in der Realität auch seine Verwirklichung – bereits Platon spricht davon, die Welt sei von sterblichen und unsterblichen Wesen »vollständig erfüllt«[41] und Leibniz macht die Formel von der *Fülle der Welt* (»plénitude du Monde«) später populär[42]. Nach dem *Prinzip der Kontinuität* liegt keine scharfe Abgrenzung zwischen den Vertretern benachbarter Stufen vor, ihre Merkmale gehen vielmehr stetig ineinander über – Aristoteles behauptet dies bereits von

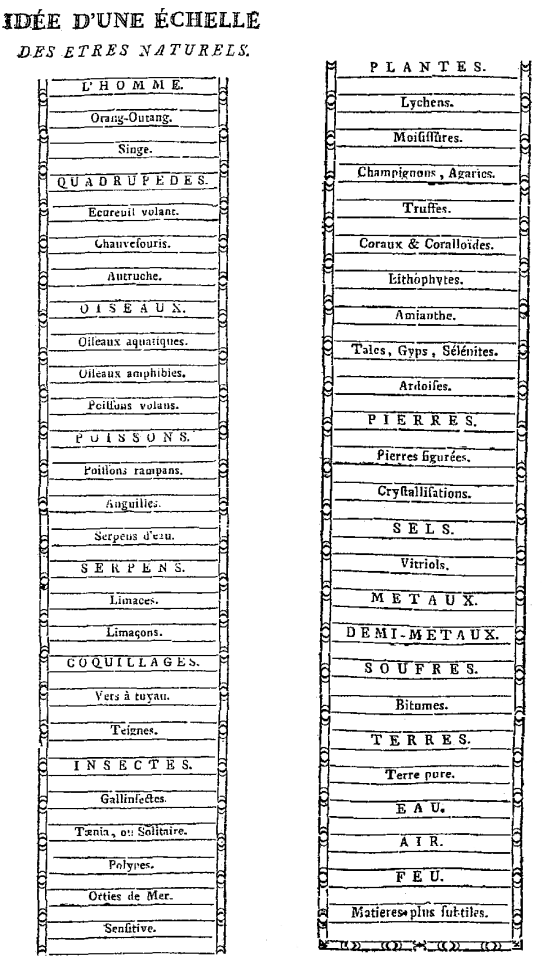


Abb. 204. Stufenleiter der natürlichen Wesen (links oben, rechts unten; im Original nicht in zwei Teile zerschnitten) (aus Bonnet, C. de (1745). Traité d'insectologie, in: Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 1, Neuchâtel 1779).

dem Übergang von Pflanzen zu Tieren[43], und Leibniz spricht in diesem Zusammenhang von einem *Kontinuitätsgesetz* (»loi de la Continuité«[44]). Das *Prinzip der linearen Hierarchie* schließlich verlange eine einzige aufsteigende Ordnung der Wesen.

Aufgegeben werden die Theorien einer hierarchischen Stufenleiter der Lebewesen in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts. Wesentlichen Beitrag an der Überwindung dieser Vorstellung hat G. Cuvier, der anfangs selbst Anhänger der Stufenleitervorstellung ist, seit etwa 1810 jedoch keine Unterordnung, sondern eine Nebenordnung der vier von ihm unterschiedenen Typen (»embranchements«) von Tieren, der Wirbeltiere, Weichtiere, Gliedertiere und Strahltiere, postuliert (↑Typus; Phylogenese).[45] Insgesamt werden die auf eine lineare Hierarchie zielenden Repräsentationsformen der Lebewesen in der Mitte des 19. Jahrhunderts durch andere Formen abgelöst, z.B. das Stammbaumschema, die Verortung der Lebewesen in einem komplexen ökologischen Netzwerk oder ihre Nebenordnung in der vergleichenden Anatomie durch die Identifizierung von Homologien als gleichberechtigt nebeneinander stehende Abwandlungen einer Grundstruktur (↑Fortschritt).

Comte: ›Hierarchie‹ als biologischer Begriff

Zu einem speziell biologischen Begriff wird der Ausdruck ›Hierarchie‹ zuerst 1838 bei A. Comte mit seiner Rede von einer *organischen Hierarchie* (»hiérarchie organique«[46]). Zwar verfügt Comte auch über einen allgemeinen Hierarchiebegriff, insofern er das Verhältnis der sechs von ihm unterschiedenen Wissenschaften – Mathematik, Astronomie, Physik, Chemie, Biologie und Soziologie – in einem Hierarchiegesetz beschreibt (»Loi Encyclopédie ou Hiérarchie des Sciences«).[47] Er verwendet das Wort aber häufig auch in seinen biologischen Schriften im Sinne einer *biologischen Hierarchie* (»la grande hiérarchie biologique«[48]), die die Anordnung der Lebewesen in einer Stufenleiter von zunehmender Komplexität bezeichnet. Das Studium dieser Hierarchie bildet für Comte einen Teil der statischen Biologie, die *Biotaxie*. Ihr Gegenstand sei die hierarchische Anordnung aller bekannten Organismen (»la coordination hiérarchique de tous les organismes connus«) – wenn möglich in einer einzigen allgemeinen Reihe (»seule série générale«).[49]

Wohl im Anschluss an Comte spricht J.N. von Ringseis im Deutschen 1841 von einer »organischen Hierarchie«. Er bezeichnet damit allerdings nicht, im Sinne Comtes, eine Form der systematischen Anordnung der Arten von Lebewesen, sondern bezieht den Ausdruck auf das Verhältnis der Teile in einem Organismus, jedoch nicht, dem heutigen Verständnis entsprechend, als eine gestufte, lineare Ordnung, sondern vielmehr den inneren »Zusammenhang« der Teile eines Organismus, bei der »jedes jedem dient und von jedem bedient wird, jedes darum eines Jeden bedürftig [ist]. Sie hängen zusammen, wirken aufeinander, bilden Eine organische Hierarchie«.[50] Dieses Verständnis des Hierarchiebegriffs rückt ihn in die Nähe von Vorstellungen zur ↑Ganzheit, ↑Wechselseitigkeit und ↑Organisation eines Lebewesens.

Morphologisch-physiologische Hierarchien

Neben den Hierarchien, die zur Ordnung der Mannigfaltigkeit der Lebewesen aufgestellt werden, stehen also solche Hierarchien, die die innere Ordnung eines Lebewesens betreffen. Auf Anaxagoras geht die Unterscheidung von gleichartigen und ungleichartigen Teilen bei Lebewesen zurück.[51] Aufgenommen wird sie von Platon und v.a. von Aristoteles.

Aristoteles stellt sich den Aufbau der Lebewesen in verschiedenen Hierarchieebenen geordnet vor. Auf der untersten Ebene bestehen sie aus den vier *Elementen* (Feuer, Erde, Wasser, Luft); diese ergeben in verschiedenen Zusammensetzungen die *gleichteiligen (homoiomeren) Gebilde* (Blut, Fleisch, Knochen etc.), die nach heutiger Vorstellung den Geweben entsprechen; und diese setzen sich weiter zu den *ungleichteiligen Gliedern*, d.h. den Organen des Körpers zusammen (Auge, Nase, Finger, Hand, Arm etc.).[52] Den ungleichteiligen Körperteilen, also den Organen, spricht Aristoteles die eigentlichen organischen Aktivitäten und Funktionen zu.[53]

In gewisser Abwandlung findet sich diese Hierarchie in der Physiologie Galens wieder. Für Galen bilden die vier Säfte, die wiederum aus den pflanzlichen Nahrungsstoffen gewonnen werden, die unterste organische Hierarchieebene. Die übergeordneten Ebenen werden funktionalistisch geordnet: Die Säfte schließen sich zusammen, um die »einfachste Form des Werkzeugs« (Gewebe) zu bilden, welche dazu geschaffen sind, eine einzige Aktion auszuführen; verschiedene Gewebe schließen sich auf der nächsten Ebene zu »größeren Werkzeugen« (Organen) zusammen, um komplexe Aufgaben zu erfüllen; das Zusammenwirken der Organe schließlich macht nach Galen die Integrität des ganzen Körpers aus.[54]

Auf eine hierarchische Konzipierung des Körpers der Organismen weist auch die antike Vorstellung von einem *Zentralorgan* (»ἡγεμονικόν«) hin (s.u.). Das Zentralorgan als lenkende Instanz wird dabei in verschiedenen Körperteilen lokalisiert[55], so z.B. bei Empedokles im Blut[56], bei Parmenides im Thorax[57] und bei Alkmaion im Gehirn[58]. Bei Aristoteles ist

es die Seele, die sich des Körpers wie eines Organs bedient.[59] Nach stoischer Lehre (so bei Poseidonios) nimmt auch die sinnliche Wahrnehmung ihren Ausgang vom Zentralorgan[60] – Cicero lokalisiert das zentrale regulierende Prinzip beim Menschen im Geist, bei Pflanzen in der Wurzel[61].

Auch in der Scholastik wird der Gedanke einer hierarchischen Ordnung der Organe in einem Körper aufgenommen. Albert der Große vergleicht das Herz mit einem Monarchen und bedient sich ausgiebig der Analogie des Miteinanders der Organe im Körper mit dem Verhältnis der Menschen in einem Staatswesen[62] (↑Wechselseitigkeit).

In der Absicht der Erstellung eines natürlichen Systems der Lebewesen ist es seit dem 16. Jahrhundert üblich, die Organe nach ihrer Wichtigkeit einzuteilen (↑Systematik). Die taxonomische Wichtigkeit wird dabei anfangs meist an die physiologische Wichtigkeit gebunden. Zu den wichtigsten Organen werden daher die der organischen Kardinalfunktionen der Ernährung und Fortpflanzung gezählt. Im Kontext der komparativen Anatomie der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts übernimmt G. Cuvier die Unterscheidung von wichtigen Organen (»organes principaux«) und weniger wichtigen (»les parties les moins essentielles«).[63] Während erstere sich nach Cuvier aus Gründen des besseren Schutzes meist im Inneren des Körpers befinden, sind letztere häufig auf der Oberfläche des Körpers lokalisiert.

Neben der Ordnung nach der funktionalen Wichtigkeit erfolgt eine Hierarchisierung der Organe auch im Rahmen von regulationstheoretischen Überlegungen, v.a. ausgehend von der Steuerungsfunktion des Nervensystems. Physiologische Untersuchungen von A.L. de Lavoisier und anderen erlauben es Ende des 18. Jahrhunderts, die Kontrolle der Aktivitäten von Lebewesen auf *Regulatoren* (»régulateurs«) zurückzuführen, die u.a. Respiration, Transpiration und Digestion steuern (↑Regulation).[64] Cuvier spricht im Anschluss an diese Untersuchungen von *Regulatororganen* (»organes régulateurs«).[65]

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts setzt es sich durch, einen Organismus über die ↑Wechselseitigkeit der Teile zu bestimmen. An die Stelle des Verhältnisses der Über- und Unterordnung, das an der Analogie von Herrschaftsverhältnissen orientiert ist, tritt die Vorstellung der wechselseitigen Abhängigkeit der Teile. Empirisch festgestellt wird die teilweise Unabhängigkeit bestimmter Organe von »Zentralorganen«, wie z.B. dem Gehirn, durch deren weitergehende Aktivität nach Aufhebung der Verbindung zu den anderen Körperteilen. Einflussreich sind in dieser Hinsicht besonders die Versuche von R. Whytt: Whytt hält das Kleinhirn für ein zentrales Koordinationszentrum der Bewegungen bei Wirbeltieren; er beobachtet aber doch ein Fortdauern der Aktivität einiger Organe nach der Trennung vom Kleinhirn. Nicht nur dem Gesamtsystem, sondern auch den Teilen kann daher ein Leben zugeschrieben werden. Whytt unterscheidet dementsprechend auch zwei Ebenen des Todes: den Tod auf der Ebene der Organe und den Tod des Gesamtsystems.[66]

Aufgegriffen werden die Ergebnisse Whytts von D. Diderot, der in einem Organismus ein Leben auf verschiedenen Ebenen beschreibt. Auch die Organe haben nach Diderot – im Anschluss an Bordeu[67] – ein Leben; er vergleicht sie – unter dem Einfluss des Bildes vom Bienenschwarm als Modell des ↑Organismus – mit selbständigen Tieren: »Tous nos organes […] ne sont que des animaux distincts que la loi de continuité tient dans une sympathie, une unité, une identité générale«.[68] Gesamtorganismus, Organe und organische Moleküle bilden für Diderot drei Ebenen der Lebendigkeit: »Il y a certainement dans un même animal trois vies distinctes: La vie de l'animal entier. La vie de chacun de ses organes. La vie de la molécule ou de l'élément«.[69] Gemäß diesen verschiedenen Ebenen des Lebens unterscheidet Diderot auch zwei Formen des Todes: den Tod der Teile (»mort momentanée«) und den Tod des Ganzen (»mort absolue«).[70] Bei Diderot findet sich somit die Vorstellung, dass das Leben (zumindest der höheren, komplexen) Lebewesen ein Phänomen auf verschiedenen Ebenen ist. Das organische Hierarchiekonzept verändert sich damit fort von der Vorstellung einer reinen Kontrollhierarchie hin zum Bild einer funktionalen Hierarchie, die aus der Integration von teilweise selbständigen Subsystemen in ein Gesamtsystem besteht (Kaitaro 1997: »Diderots Holismus«[71]).

Mit der Lehre der ↑Zellen als den physiologischen Einheiten aller Lebewesen findet die Überzeugung vom Leben auf verschiedenen funktionalen Ebenen des Organismus eine feste Verankerung. Einer der Begründer der physiologischen Zellenlehre, M.J. Schleiden, formuliert es 1838 so: »Jede Zelle führt [...] ein zweifaches Leben: ein ganz selbstständiges, nur ihrer eignen Entwicklung angehöriges und ein andres mittelbares, in so fern sie integrirender Theil einer Pflanze geworden«.[72]

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck ›Hierarchie‹ auf diese Organisationsform der höher entwickelten Lebewesen bezogen. Nach C. Bernard sind die vitalen Prozesse durch einen Determinismus gekennzeichnet, den er *harmonisch hierarchisiert* (»harmoniquement hiérarchisé«) nennt: Die komplexen physiologischen Phänomene

sind durch eine Serie von einfachen konstituiert. Die einfachen Phänomene verweisen nach Bernard wechselseitig aufeinander (»se déterminent les uns les autres en s'associant«), so dass das alte Bild einer Schlange, die sich in den Schwanz beißt, also ein ↑Kreislauf, die angemessene Vorstellung der Sache sei.[73] Wegen des reziproken Verhältnisses der Teile zueinander liegt nach Bernard das Leben eigentlich in den Teilen und ihrer Interaktion, und nicht in einer zentralen lenkenden Instanz: »la vie réside dans chaque cellule, dans chaque élément organique, qui fonctionne pour son propre compte. Elle n'est centralisée nulle part dans aucun organe ou appareil du corps«.[74]

Für die Analyse von Krankheiten nutzt R. Virchow in seiner ›Cellularpathologie‹ (1858) hierarchische Vorstellungen zur Differenzierung von Organisationsebenen innerhalb eines Organismus und unterscheidet, aufbauend auf der basalen Stufe der Zellen, eine Hierarchie von pathologischen Ebenen.[75]

Der Ausdruck ›Hierarchie‹ wird im physiologischen Zusammenhang im 19. Jahrhundert aber insgesamt selten verwendet. Zur Bezeichnung der Ordnung der Teile in einem Organismus erscheint das Wort regelmäßig erst seit Beginn des 20. Jahrhunderts (z.B. 1905 bei E. Rádl: Durch die Zuschreibung einer Sensibilität zu den Organen durch T. de Bordeu werde »der Organismus wie zu einer Hierarchie der lebendigen Wesen«[76]). Erst mit Begründung der biologischen Systemtheorie seit den 1930er Jahren ist es in dieser Bedeutung fest etabliert.[77]

»Zentralorgane«

Den antiken Vorstellungen von einem zentralen Organ im Körper folgend (s.o.), wird auch in der Neuzeit einzelnen Organen vielfach eine zentrale Rolle für die Lebensfunktionen zugeschrieben. So geht J.B. van Helmont Mitte des 17. Jahrhunderts von der Regulation der Ernährung durch funktional zentrale Teile des Körpers aus, z.B. den Pylorus im Magen oder allgemein durch einen zentralen *archeus* (↑Regulation).[78] Nach der Vorstellung van Helmonts besteht eine hierarchische Ordnung von organisierenden Faktoren oder *archeen*, die über den Körper verteilt die verschiedenen Funktionen regulieren.

Bis ins 20. Jahrhundert werden in morphologischer und physiologischer Hinsicht ***Zentralorgane*** von vergleichenden Anatomen identifiziert. Erste Nachweise des Ausdrucks finden sich am Ende des 18. Jahrhunderts (Müller 1798: »[der Magen als] Centralorgan im Mittelpunkte des Körpers«[79]). Zu Beginn des 19. Jahrhunderts spielt der Begriff eine vorwiegend spekulative Rolle in den Versuchen, Ordnung in das organische Geschehen zu bringen. A. Röschlaub schreibt 1802: »Das Herz scheint als Zentralorgan der zweiten, die Lungen als solche der dritten, und die hauptsächlichsten Organe für die Assimilazion unter dem Zwerchfelle als Zentralorgane vierter und etwa fünfter Ordnung angesehen werden zu, können«.[80] Zwei Jahre später bestimmt D. Troxler »Centralorgane« für verschiedene organische Funktionen, z.B. für die Reproduktion.[81] Anderen gilt das Gehirn allgemein als »Centralorgan« des Körpers (Schubert 1807[82]) oder als »Centralorgan des Nervensystems« (Carus 1814[83]). Für die Zentralorgane wird die Frage diskutiert, ob sie eine zeitliche Priorität in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht

Strukturhierarchie
Ähnlichkeit von Strukturen auf verschiedenen Ebenen

Repititionshierarchie
Wiederholung von Elementarstrukturen (»Bausteinen«) auf einer (räumlichen) Ebene (z.B. Proteine, Zellen, Gewebe)

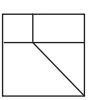
Enkaptische Hierarchie
Einschachtelung von Gegenständen in ähnlich strukturierte umfassendere Gegenstände nach dem Modell der russischen Puppen (z.B. taxonomische Ebenen)

Kausalhierarchie
Auswirkung eines kausalen Faktors auf mehrere Gegenstände einer Ebene oder mehrere Ebenen

Distributionshierarchie
Auswirkung eines kausalen Faktors auf mehrere Phänomene (z.B. Pleiotropie eines Gens)

Kaskadenhierarchie
Auswirkung eines kausalen Faktors über mehrere Ebenen der (räumlichen) Organisation (z.B. Morphogenese über die Ebenen Gen, Protein, Zelle, Gewebe)

Funktionshierarchie
Integration von verschiedenartigen teilselbständigen Subsystemen mit unterschiedlichen Wirkungen in ein Gesamtsystem, das aus dem Zusammenwirken der Subsysteme besteht (z.B. Organe im Organismus)



Tab. 112. Typen von Hierarchien.

aufweisen, ob sie also vor den peripheren Organen gebildet werden.[84] Eine physiologisch-regulationstheoretische Deutung gibt der Physiologe J. Müller in den 1830er Jahren den »Centralorganen«: Für die Wirbeltiere bezeichnet er Gehirn und Rückenmark als »Centralorgane des Nervensystems«; diesen Organen kommen nach Müller andere Funktionen zu als den Nerven, den »Conductoren des Nervenprinzips«, insofern sie als »selbständige Erreger« fungieren und die »vereinte Thätigkeit aller Nervenfunctionen« bewirken.[85] Gehirn und Rückenmark gelten als die Zentralorgane, »von welchen aus das Nervenprincip verbreitet wird«, wie es 1839 F.J.F. Meyen formuliert.[86] Noch 1907 bezeichnet J. Reinke das Gehirn der Tiere und den Zellkern der Zellen als »regulierendes Zentralorgan«.[87]

Im 19. Jahrhundert wird von verschiedenen Autoren das Vermögen einer Empfindung vom Vorliegen eines Zentralorgans abhängig gemacht, so z.B. von dem Botaniker C.H. Schultz, der den Pflanzen im Gegensatz zu den Tieren eine Empfindungsfähigkeit abspricht, eben weil sie über kein zentrales Organ verfügen, sondern ein Aggregat aus vielen selbständigen Teilen darstellen (↑Empfindung).[88] G.T. Fechner wendet sich später gegen die Sicht, eine Seele und das Empfindungsvermögen an das Vorliegen eines Zentralorgans zu knüpfen und betont, dass er »die ganze Forderung eines Centralsystems oder Centralorganes zum Beseeltsein für eine unberechtigte halte«[89], denn eine Seele könne auch dezentriert in einem Körper wirken.

Insgesamt geht die Entwicklung der Biologie im 19. und 20. Jahrhundert in die Richtung, sich von der Vorstellung eines Zentralorgans und einer zentrierten Organisation der Lebewesen zu verabschieden. Nicht die zentrale Lenkung und lineare Determination, sondern die verteilte Kontrolle und wechselseitige Abhängigkeit der Teile bildet das Grundprinzip zur Erklärung der Lebensfunktionen.

Struktur-, Kausal- und Funktionshierarchien

Es lassen sich verschiedene Arten von Hierarchien unterscheiden. Als drei grundlegende Typen können Struktur-, Kausal- und Funktionshierarchien gelten (vgl. Tab. 112).

Seit den 1920er Jahren wird ausgehend von der Gestalttheorie eine Hierarchie von anorganischen und organischen Integrationsebenen entwickelt. K. Sapper beurteilt den Organismus 1928 als einen »Stufenbau von Gestalten« mit den Stufen *Elektron*, *Atom*, *Molekül*, *Zelle*, *Gewebe*, *Organ*, *Organismus*.[90] Den zweiten Teil dieser Reihe nennt L. von Bertalanffy 1932 die »hierarchische Ordnung« des

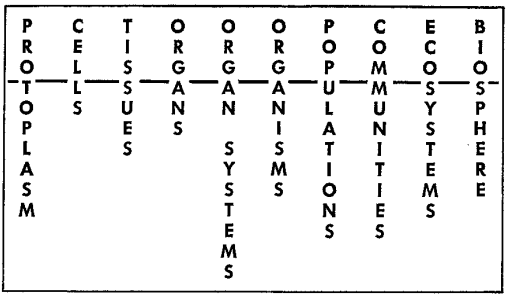


Abb. 205. Ebenen der Organisation biologischer Einheiten, dargestellt als »biologisches Spektrum« (aus Odum, E.P. (1953/59). Fundamentals of Ecology: 6).

Lebendigen[91], und er bestimmt den Organismus allgemein als »eine hierarchische Ordnung über dem chemischen Niveau«[92]. Seit der Mitte des Jahrhunderts ist es allgemein üblich, einen Organismus als einen in verschiedenen Ebenen hierarchisch gegliederten Gegenstand zu betrachten.[93]

Später werden auch organische Einheiten, die oberhalb des Organismus stehen, also solche, die mehrere Organismen umfassen, als Hierarchieebenen beurteilt. A.G. Tansley führt in dieser Absicht bereits 1935 den Begriff des ↑*Ökosystems* als Hierarchieebene ein (»one category of the multitudinous physical systems of the universe, which range from the universe as a whole down to the atom«).[94] Für Pflanzen unterscheidet F.E. Egler 1942 fünf Ebenen

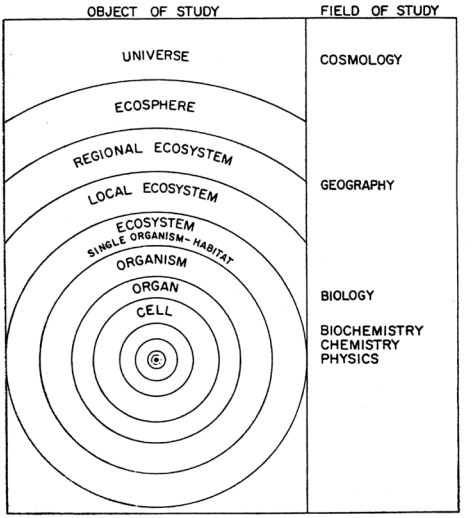


Abb. 206. Hierarchie von Ebenen der Organisation und damit korrespondierende Wissenschaften (aus Rowe, J.S. (1961). The level-of-integration concept and ecology. Ecology 42, 420-427: 422).

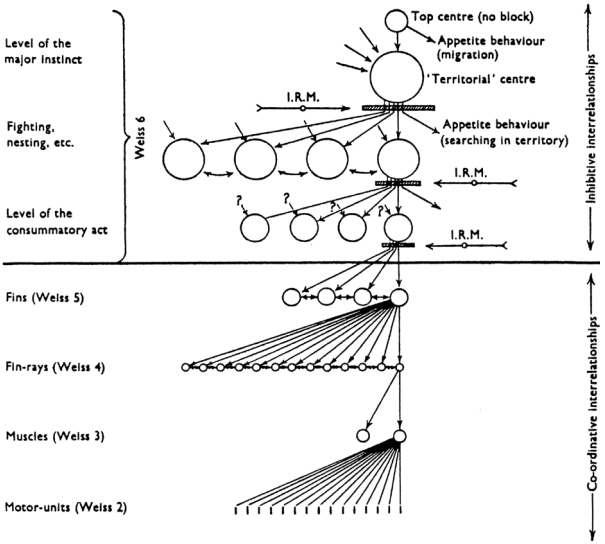


Abb. 207. Modell der Hierarchie von Zentren in der Organisation instinktiven Verhaltens. Die Elemente des Modells sind in traditioneller Weise funktional bestimmte Verhaltenseinheiten (z.B. Kampf, Nestbau, Territorialverhalten). Das Modell ist damit nicht als isomorph zu neuronalen Strukturen konzipiert (aus Tinbergen, N. (1950). The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour. Symp. Soc. Exper. Biol. 4, 305-312: 309).

einer ökologischen Hierarchie: den individuellen Organismus, die Pflanzengemeinschaft, die biotische Gemeinschaft (Pflanzen und Tiere), die Vegetation (der Zusammenschluss mehrerer Pflanzengemeinschaften) und das Ökosystem (die Organismengemeinschaften und ihre Umwelt). Ein Gegenstand auf jeder dieser Ebenen bildet nach Egler eine emergente Ganzheit mit neuen Systemeigenschaften.[95] In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts erweist sich der Hierarchieansatz in der Ökologie als besonders fruchtbar.[96]

Seit Ende der 1940er Jahre werden von verschiedenen Autoren Tabellen oder Grafiken entwickelt, die die organischen Hierarchieebenen von den Biomolekülen über die Gene, Zellen, Gewebe, Organe, Organismen, Populationen bis zu den Ökosystemen darstellen (vgl. Abb. 205; 206).[97]

Funktionshierarchien

Die Hierarchie der Bauteile im Organismus beruht nur zum Teil auf einer rein strukturellen Grundlage. Vor allem die Elemente der obersten Hierarchieebenen innerhalb eines Organismus, die Organsysteme und Organe, sind meist nicht strukturell, d.h. nach ihrer morphologischen Gestalt, sondern funktional individuiert. So ist ein Fortbewegungs- oder Fortpflanzungsorgan über seine Funktion bestimmt. Die Gliederung eines Organismus in hierarchisch geordnete Subsysteme geht also von funktionalen Einheiten aus. An der Spitze der funktionalen Gliederung stehen die beiden organischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung (↑Funktion: Abb. 167). Wird der funktionale Ansatz auch bis zu den tieferen Ebenen verfolgt, entsteht eine Kette von hintereinander geschalteten Mittel-Zweck-Relationen, die in Anlehnung an G. Simmel[98] als *teleologische Reihen* bezeichnet werden können. Jedem Reihenglied entspricht eine Hierarchieebene in einem System.

Kausalhierarchien: Gene und Neurone

Die paradigmatischen Fälle für kausale Hierarchien in der Biologie können in der Wirksamkeit von Genen und Neuronen gesehen werden. Die frühe Differenzierung von Zellen in der Entwicklung von Mehrzellern wird auf eine Kaskade von Genen zurückgeführt, die nacheinander aktiviert werden und die Differenzierung des Keims bedingen (↑Entwicklung). In diesem Zusammenhang ist von einer *genetischen Hierarchie* die Rede.[99]

Als besonders wertvoll erweist sich der Begriff der Hierarchie in der Neurologie und Ethologie. Bereits 1882 identifiziert H. Jackson eine *Hierarchie nervöser Zentren* (»hierarchy of nervous centres«) beim Menschen.[100] Die nervösen Zentren repräsentieren nach Jackson Bewegungen, nicht einzelne Muskeln. Die höheren Zentren werden dabei für die Koordination komplexer Bewegungsabläufe verantwortlich gemacht, die sich aus einfachen, von niederen Zentren gesteuerten Bewegungsweisen zusammensetzen. Seit den 1920er Jahren erweitert P. Weiss diese Vorstellung zu einem allgemeinen Modell der Steuerung des Verhaltens durch eine Hierarchie nervöser Kontrollzentren. Der Einfluss dieser Zentren erstreckt sich von der Bewegung einzelner motorischer Einheiten über Muskelgruppen bis zu den Extremitäten und schließlich den ganzen Organismus.[101]

Neben einer neurophysiologischen Hierarchie der Steuerzentren wird in ethologischer Hinsicht eine Hierarchie von funktionalen Ebenen unterschieden. N. Tinbergen erkennt in diesem Sinne 1942 eine »hierarchische Organisation« für den »Fortpflanzungsinstinkt« des Stichlings, die sich über die Ebene von »Kampf«, »Nestbau« etc. bis zur Ebene der »Endinstinkte« zieht, die z.B. in »Beißen« oder »Graben« bestehen.[102] Das Modell von Tinbergen geht also von

funktional bestimmten Verhaltenskategorien aus, nicht von neuronalen Einheiten (vgl. Abb. 207).[103] P. Baerends entwickelt ähnliche Modelle für das Verhalten der Grabwespe (↑Instinkt: Abb. 223).[104] Darauf aufbauend schlägt R. Dawkins 1976 den Begriff der Hierarchie als allgemeines ethologisches Konzept vor.[105]

Enkapsis

Der Morphologe M. Heidenhain betrachtet 1907 solche Bestandteile eines Organismus, die zur eigenen Vermehrung befähigt sind, als eigenständige Einheiten und nennt sie *Biosysteme* (z.B. die Zellen, ↑Fortpflanzung; Ganzheit). Ausgehend von diesen Biosystemen oder Histosystemen beschreibt Heidenhain einen »Stufenbau des Organismus auf der Basis der Fortpflanzungserscheinungen«[106] und spricht von einem »System der Ineinanderschachtelung oder ***Enkapsis***«[107], weil die Histosysteme eingeschachtelt vorliegen.

Ausgehend von der Bestimmung durch Heidenhain hat sich der Ausdruck ›Enkapsis‹ in verschiedenen Bereichen der Biologie verbreitet. So verwendet ihn der Ökologe K. Friederichs 1937 für eine »Hierarchie der Seinsstufen«, die vom Elektron bis zum Geist des Menschen reicht. Die Struktur einer »enkaptischen Ordnung« bzw. das »Prinzip der Enkapsis« formuliert Friederichs wie folgt: »Die höheren Stufen schließen die niederen ein, indem sie aus ihnen zusammengesetzt sind«.[108] Auch das Verhältnis der »drei ›Bereiche‹ des Organismus«, »Leib, Psyche, Geist«, kann nach Friederichs als ein Verhältnis der Enkapsis betrachtet werden.

Der Begriff der Enkapsis hat sich besonders in der Taxonomie etabliert. Ein ***enkaptisches System***[109] (Hennig 1949: »hierarchisch-enkaptisches System«[110]), eine »enkaptische Struktur«[111] oder eine *enkaptische Hierarchie*[112] der Klassifikation von Organismen ist eine hierarchisch gestufte Ordnung, die in mehreren Ebenen zu immer umfangreicheren Gruppierungen gelangt (etwa mit den Stufen *Art*, *Gattung*, *Familie*, *Ordnung*, *Klasse*, *Stamm* und *Reich*; ↑Taxonomie). Im Englischen hat sich dieser Ausdruck nicht durchgesetzt; dort wird in diesem Sinne von einer *eingenisteten Hierarchie* (»nested hierarchy«[113]), einer *inklusiven Hierarchie* (»inclusive hierarchy«[114]) oder einfach von der *linnéschen Hierarchie* (»Linnean hierarchy«[115]) gesprochen.

Ein enkaptisches System der Taxonomie ist dadurch bestimmt, dass jedes Taxon nur einem Taxon höheren Rangs auf jeder Ebene der Taxonomie angehört, oder anders gesagt: Taxa auf gleicher Ebene besitzen keine gemeinsamen Elemente, d.h. gleiche

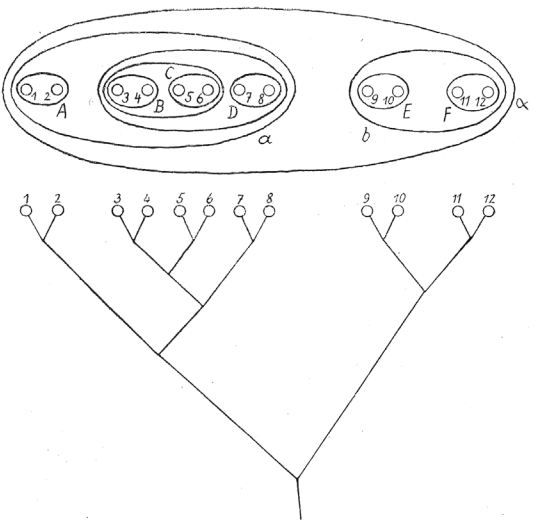


Abb. 208. Die hierarchisch-enkaptische Ordnung systematischer Taxa (oben) als Ergebnis der dichotomen Aufspaltung von Stammeslinien in der Phylogenese (unten). Die Abbildung stellt die Äquivalenz von Venn-Diagrammen (oben) und Kladogrammen (unten) dar. Außerdem wird in dieser Darstellung deutlich, dass die zu beobachtende hierarchische Klassifikation der Organismen (oben) als das Explanandum zu verstehen ist, demgegenüber die (phylogenetische) Systematik das Explanans darstellt: Die beobachtete Hierarchie der Klassifikation wird als phylogenetische Genealogie erklärt (aus Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 204).

Taxa niederen Rangs. Das entsprechende Bild zur Veranschaulichung einer solchen Ordnung besteht in Schachteln verschiedener Größe, die ineinander geschachtelt vorliegen (»ineinandergeschachtelte Stufenfolge«[116]).[117] Als Grund für die Angemessenheit eines enkaptischen Systems zur Klassifikation der Organismen kann ihre Abstammung in Form eines Stammbaums gelten (vgl. Abb. 208; ↑Systematik: Abb. 503). Eine Klassifikation allein nach dem Kriterium der Ähnlichkeit würde dagegen nicht notwendig ein enkaptisches System ergeben, sondern auch andere Formen ermöglichen, z.B. komplexe Netzwerke.[118]

Linnés Sexualsystem zur Einteilung der Pflanzen, das er 1735 vorlegt, ist auf der Ebene der Ordnungen und Klassen nicht von enkaptischer, sondern von kombinatorischer Struktur, weil solche Pflanzen, die auf der (untergeordneten) Ebene der Ordnung (die über die Anzahl der Griffel definiert ist) zu dem gleichen Taxon gehören, auf der (übergeordneten) Ebene der Klasse (die über die Anzahl der Staubblätter definiert ist) doch zu verschiedenen Taxa gehören.

Pflanzen der gleichen Ordnung können demnach also verschiedenen Klassen angehören.[119]

Hierarchie und Emergenz

Eine wissenschaftstheoretische Reflexion auf den Begriff der Hierarchie im biologischen Kontext setzt 1929 mit den Analysen J.H. Woodgers ein. Eine Hierarchie liegt für Woodger dann vor, wenn die Teile eines Systems aufgrund ihrer Relation zu den anderen Teilen des Systems Eigenschaften aufweisen, die sie außerhalb dieser Relation nicht haben. Hierarchisch organisierte Systeme seien daher nur durch eine Untersuchung auf allen Hierarchieebenen vollständig analysierbar: »an entity having the hierarchical type of organization such as we find in the organism requires investigation at all levels, and investigation of one level cannot replace the necessity for investigations of levels higher up in the hierarchy«.[120] Woodger plädiert damit für die methodologische Eigenständigkeit der biologischen Begriffe, die sich auf einer gegenüber den physikalischen Begriffen höheren Hierarchieebene bewegen. Im Sinne einer vitalistischen Lehre wird dies 1930 von E. Oldekop ausgenutzt, indem er argumentiert, die Organisation auf höheren Ebenen könne nicht durch die physikalischen Gesetze erkannt werden und rechtfertige daher die Annahme eines vitalen Prinzips.[121]

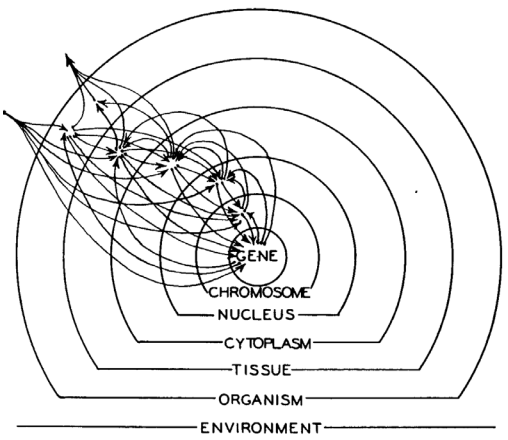


Abb. 209. Hierarchieebenen der Organisation von Lebewesen und ihre Interaktion miteinander. Statt einer einfachen Determination der Entitäten auf den höheren Organisationsebenen (z.B. des Organismus) durch die auf den niederen (z.B. die Gene) liegt eine wechselseitige Abhängigkeit vor, die eine Beeinflussung der Entitäten auf den niederen Ebenen durch die auf den höheren einschließt (aus Weiss, P.A. (1973). The Science of Life. The Living System – A System for Living: 11).

Naturalistische Ansätze zur Beschreibung und Erklärung von Hierarchien werden seit den 1920er Jahren im Rahmen von Theorien der Emergenz entwickelt (↑Ganzheit/Emergenz).[122] Die »neuen Eigenschaften« der Gegenstände auf einer höheren Ebene werden dabei aus der Interaktion ihrer Elemente erklärt.

Hierarchie und Modularität

In einem einflussreichen Aufsatz von 1962 zeigt H. Simon, dass der hierarchische Aufbau der Lebewesen ein wichtiger Faktor in ihrer Evolution gewesen ist. In der Natur, in der komplexe Systeme nur aus einfachen entstehen können, weisen die komplexen Systeme nach Simon eine hierarchische Struktur auf, weil die Stabilität des komplexen Systems durch seine Untergliederung in weniger komplexe, regenerierbare Subsysteme erhöht wird: »complex systems will evolve from simple systems much more rapidly if there are stable intermediate forms than if there are not. The resulting complex forms in the former case will be hierarchic«[123]. Die sukzessive Entstehung eines Systems aus stabilen Zwischenformen und seine Untergliederung in abgegrenzte Subsysteme oder *Module* (↑Morphologie) mache dieses weniger anfällig für Störungen. Durch Hierarchien werde die Komplexität eines Systems beherrschbar. Anhand eines einfachen Gedankenexperiments macht Simon deutlich, dass die nötige Zeit für die evolutionäre Bildung eines komplexen Systems aus einfachen Elementen entscheidend vom Vorhandensein stabiler Zwischenformen abhängt. Simon vergleicht zwei Uhrmacher, von denen der eine die Uhren Element für Element zusammenfügt, während der andere zunächst stabile Untereinheiten baut. Beide Uhrmacher werden bei ihrer Arbeit durch Telefonanrufe gestört, wobei jeweils die gerade bearbeitete Uhr in ihre Elemente bzw. Untereinheiten zerfällt. Bestehen die Uhren aus tausend Teilen, die stabilen Untereinheiten aus zehn und besteht eine Wahrscheinlichkeit von eins zu hundert, dass ein Uhrmacher bei dem Hinzufügen eines Teiles gestört wird, dann braucht der Uhrmacher, der nicht mit Untereinheiten arbeitet, viertausendmal länger zur Herstellung einer Uhr als der andere.[124] Die hierarchische Gliederung eines komplexen Systems in Untereinheiten ist demzufolge also ein Faktor, der seine Evolution beschleunigt und seine Stabilität durch die Regeneration der Untereinheiten erhöht.

Einschränkungen und Kontrolle

In den 1960er Jahren bemühen sich verschiedene Autoren um eine Präzisierung des Konzeptes der Hi-

erarchie. P. Weiss versucht den Begriff dadurch zu klären, dass er das Verhältnis zwischen den verschiedenen Ebenen der Hierarchie als das einer *Einschränkung* (»constraint«) der Freiheitsgrade der Elemente der unteren Ebenen durch die der oberen beschreibt (↑Typus).[125] M. Polanyi ist der Ansicht, die höhere Ebene setze die *Randbedingungen* für die unteren Ebenen.[126] H. Pattee erläutert dies weiter, indem er von einer *Kontrolle* der unteren Ebenen durch die höheren spricht; die hierarchische Kontrolle wird bei ihm zu einem zentralen Moment der Lebewesen: »hierarchical control is the essential and distinguishing characteristic of life«[127].

Kritisch wendet R. Rosen 1969 gegen eine solche Sicht ein, dass das spezifisch Biologische gerade nicht in einer hierarchischen Befehlsstruktur wiedergegeben werden könne, sondern auf einer durchgängigen Wechselseitigkeit der Teile eines Ganzen beruhe: »the interaction between functional levels in a biological system is a reciprocal one, not unidirectional as a ›bossing‹ relation must be«.[128] Allerdings muss nicht jede Hierarchie die kausale Beeinflussung von Gegenständen auf verschiedenen Ebenen bezeichnen. Neben den *Kontrollhierarchien* (eine Form der Kausalhierarchien) für Steuerungsprozesse stehen in der Biologie die *Strukturhierarchien* zur Unterscheidung der morphologischen Bausteine des Organismus und die *Ranghierarchien*, die z.B. in der Taxonomie vorliegen.[129]

Hierarchie und Wechselseitigkeit

Verstanden als ein kausales Prinzip zur Beschreibung des Musters eines Wirkungsgefüges, bildet ›Hierarchie‹ einen Gegenbegriff zu dem zentralen biologischen Konzept der ↑Wechselseitigkeit. Denn in kausaler Bedeutung besteht eine Hierarchie in einer einseitig ausgerichteten Herrschaft oder einsinnigen Determination. Die Struktur von Lebewesen ist in der Regel aber nach dem Prinzip der verteilten Ursachen organisiert, so dass sich die Funktionen aus der Interaktion der Komponenten ergeben und nicht von einem zentralen Steuerzentrum ausgehen. Auch Modelle zur Evolution der Organismen erscheinen angemessener, wenn diese als dezentrierte Strukturen und selbstorganisierende Netzwerke ohne klare hierarchische Ordnung und Kompartimentierung verstanden werden. Modelle zur Selbstorganisation belegen, dass die von H. Simon angenommene Kompartimentierung eines Systems in Module durchaus keine Voraussetzung für seine Evolution ist.[130]

Evolution der biologischen Hierarchie

In traditioneller Perspektive wird die Gliederung von komplexen Lebewesen in die hierarchisch geordneten Strukturebenen der Gene, Chromosomen, Zellen, Gewebe und Organe als ein elementares Faktum der Biologie behandelt. In den letzten Jahren wird diese Hierarchie aber selbst als ein Produkt der Evolution und Selektion beurteilt.[131] Sofern die Einheiten auf einer Organisationsebene zur eigenen Reproduktion befähigt sind, wie die Gene, Chromosomen und Zellen, kann auf ihrer Ebene auch eine Selektion für die Maximierung der eigenen Reproduktion vorliegen. Diese Einheiten können ihre Fitness entweder durch ihre eigene Reproduktion oder die Unterstützung der Reproduktion der Einheiten auf höheren Ebenen, von denen sie ein Teil sind, befördern. Durch diesen zweiten Weg wird die Strukturierung des Systems in Hierarchien stabilisiert. Die organische Hierarchie etabliert sich nach diesem Modell also durch die Übertragung der Fitness von Einheiten auf einer niedrigeren Organisationsebene auf solche einer höheren Ebene. Sie ist damit letztlich ein Evolutionsprodukt einer Mehrebenenselektion (↑Selektion). Die entscheidende Bedingung für die Etablierung einer Strukturebene liegt in der Unterdrückung der Reproduktion und damit der Konkurrenz auf der Ebene ihrer Teile.

Nachweise

1 Pseudo-Dionysios Areopagita, De caelesti hierarchia III, 1ff.; De ecclesiastica hierarchia I, 3.
2 Vgl. Rausch, H. (1974). Hierarchie. Hist. Wb. Philos. 3, 1123-1126.
3 Leake, C.D. (1969). Historical aspects of the concept of organizational levels of living material. In: Whyte, L.L., Wilson, A.G. & Wilson, D. (eds.). Hierarchical Structures, 147-159: 147.
4 Vgl. Hartmann, N. (1943). Die Anfänge des Schichtengedankens in der Alten Philosophie. Abh. Preuß. Akad. Wiss. Phil.-hist. Kl. Nr. 3; Wagner, H. (1956). Die Schichtentheoreme bei Platon, Aristoteles und Plotin. Stud. Gen. 9, 283-291.
5 Voltaire (1764). Chaîne des êtres crées. In: Dictionnaire Philosophique (Complete Works, vol. 35, Oxford 1994, 513-521): 515.
6 Vgl. Lepenies, W. (1976). Das Ende der Naturgeschichte: 47f.
7 Vgl. Guttman, B.S. (1976). Is "levels of organization" a useful biological concept? Bioscience 26, 112-113.
8 Vgl. Thienemann, A. (1910). Die Stufenfolge der Dinge, der Versuch eines natürlichen Systems der Naturkörper aus dem 18. Jahrhundert. Eine historische Skizze. Zoolog. Annal. 3, 187-274; Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985); Formigari, L. (1968). Chain of being. In: Wiener, P.P. (ed.). Dictionary of the History of Ideas, vol. I, 325-335; Barsanti, G. (1988). Le immagini della natura. Scale, mappe, alberi. 1700-1800. Nuncius 3, I, 55-125; Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae". Das Ordnen der Objekte in Naturwissenschaft und Pharmazie zwischen 1700 und 1850.
9 Homer, Ilias VIII, 18-27; vgl. Ohly, F. (1990). Zur Goldenen Kette Homers. In: Buhr, G., Kittler, F.A. & Turk, H. (Hg.). Das Subjekt der Dichtung. Festschrift für Gerhard Kaiser, 411-495.
10 Vgl. Empedokles, Fragmente (Diels/Kranz) 31 B 127.
11 Vgl. Ingensiep, H.W. (1999). Natur als Hierarchie? Zur Geschichte und Aktualität einer Idee. Philos.; Ethik. Z. Didak. Philos. Eth. 21, 6-19.
12 Platon, Politeia 436a; Timaios 69c-71a; 89e-90d.
13 Platon, Politeia 441e.
14 Platon, Timaios 69d f.
15 Aristoteles, De part. anim. 655b37-656a6.
16 Aristoteles, De gen. anim. 732b31; 733a33f.; De part. anim. 686a28-31.
17 Aristoteles, Hist. anim. 588b4-6; De part. anim. 681a.
18 Aristoteles, Hist. anim. 588b24-589a2; De gen. anim. 753a7-15.
19 Aristoteles, De an. 414b; Hist. anim. 588b; vgl. Happ, H. (1969). Die Scala naturae und die Schichtung des Seelischen bei Aristoteles. In: Stiebel, R. & Stier, H.E. (Hg.). Beiträge zur Alten Geschichte und deren Nachleben. Festschrift für Franz Altheim, Bd. 1, 220-244.
20 Nemesios von Emesa (ed. Matthaei) 40, 14-41, 3.
21 Plotin, Enneaden (Schriften, Bd. 1, Leipzig 1930): 127 (V, 2, 1).
22 Augustinus, De quantitate animae: XXXIII.
23 Vgl. Balss, H. (1947). Albertus Magnus als Biologe: 267ff.
24 Carolus Bovillus (1510). Liber de sapiente; vgl. Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 178; Ramon Lull (1512). De nova logica, de correlativis, necnon de ascensu et descensu intellectus; vgl. Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae": 58.
25 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 446 (bk. III, ch. 6, §12).
26 Leibniz, G.W. (1702). Brief an Varignon (Philosophische Schriften, Bd. 4. Frankfurt/M. 1992, 260-266): 264.
27 a.a.O., 266.
28 Bonnet, C. de (1745). Traité d'insectologie (Œuvres, Bd. 1, Neuchâtel 1779).
29 Bonnet, C. (1770). Palingénésie philosophique (Oeuvres, Bd. 15, Neuchâtel 1783): 220.
30 Lull (1512).
31 Bacon, F. (1605). Of the Proficience and Advancement of Learning, Divine and Humane: 28 (nach OED 1989).
32 Browne, T. (1643). Religio medici: I, §30.
33 Milton, J. (1667). Paradise Lost: V, 509.
34 Leibniz, G.W. (1671). Hypothesis physica nova (AA, Bd. VI, II, 219-257): 246; vgl. Belaval, Y. (1981). Leibniz et la chaine des êtres. In: Ales Bello, A. (ed.). The Great Chain of Being and Italian Phenomenology, 59-68.
35 Leibniz, G.W. (1702). Brief an Varignon (Philosophische Schriften, Bd. 4. Frankfurt/M. 1992, 260-266): 264; vgl. auch Sprat, T. (1667). The History of the Royal Society of London for the Improving of Natural Knowledge: 165.
36 Pope, A. (1733). Essay on Man: 243.
37 Kant, I. (1755). Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels (AA, Bd. 1, 215-368): 359.
38 Hermann, J. (1777-83). Tabula affinitatum animalium: 25.
39 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft: B696.
40 Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985): 69-78; zur Kritik an Lovejoy vgl. Wilson, D.J. (1987). Lovejoys *The Great Chain of Being* after fifty years. J. Hist. Ideas 48, 187-206.
41 Platon, Timaios 92c.
42 Leibniz, G.W. (1714). Les principe de la nature et de la grâce, fondés en raison (Philosophische Schriften, Bd. 1. Frankfurt/M. 1996, 414-438): 416; vgl. Hintikka, J. (1972). Leibniz on plenitude, relations, and the 'reign of law'. In: Frankfurt, H.G. (ed.). Leibniz. A Collection of Critical Essays.
43 Aristoteles, Hist. anim. 588b.
44 Leibniz (1702): 264.
45 Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.
46 Comte, A. (1838). Cours de philosophie positive, Bd. 3: 291; vgl. 92; 117.
47 Comte, A. (1844). Discours sur l'Esprit Positif (Paris 1974): 157 (§71); vgl. auch Broad, C.D. (1925). The Mind and its Place in Nature: 77.
48 Comte (1838): 375.
49 a.a.O.: 425.

50 Ringseis, J.N. von (1841). System der Medicin: 36.
51 Aristoteles, De caelo 302a29ff.; Platon, Protagoras 329d-e.
52 Aristoteles, De part. anim. 646a, b.
53 Aristoteles, Hist. anim. 489a26.
54 Galen, De elementis ex Hippocrate (ed. K.G. Kühn, Leipzig 1821-33): I, 479-481 (I, 8f.).
55 Vgl. Wolf, J.H. (1971). Der Begriff »Organ« in der Medizin. Grundzüge der Geschichte seiner Entwicklung: 48.
56 Empedokles, Fragmente (Diels/Kranz) A 30, 97.
57 Parmenides, Fragmente (Diels/Kranz) A 45.
58 Alkmaion, Fragment (Diels/Kranz) 24 A 8.
59 Vgl. z.B. Aristoteles, Ethica Eudemia 1241b; De an. 415b.
60 Vgl. Galen, De Hippocratis et Platonis placitis 7, 2; Sambursky, S. (1965). Das physikalische Weltbild der Antike: 207-209.
61 Cicero, De natura deorum 29 (II, 11).
62 Albertus Magnus, De principiis motus processivi (Opera omnia, Aschendorff 1955, Bd. 12): 68 (2. Buch, Kap. 8); vgl. ders. Quaestiones de animalibus (Opera omnia, Bd. 12): 96 (1. Buch, Frage 22).
63 Cuvier, G. (1800/35). Leçons d'anatomie comparée, Bd. 1: 59.
64 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). Premier mémoire sur la respiration des animaux (Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, Paris 1862, 688-703): 700.
65 Cuvier (1800/35): 60.
66 Whytt, J. (1751). An Essay on the Vital and Other Involuntary Motions of Animals: 377.
67 Bordeu, T. (1751). Recherches anatomiques sur la position des glandes et sur leur action (Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818): I, 164f.
68 Diderot, D. (1769). Le rêve de d'Alembert (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 87-209): 122.
69 Diderot, D. (1774). Le manuscrit de Pétersbourg (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 213-260): 226; vgl. ders. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 310f.
70 Diderot (1774): 226; (1778): 312.
71 Kaitaro, T. (1997). Diderot's Holism: 130.
72 Schleiden, M.J. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med. 5, 137-176: 138.
73 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 151.
74 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 367.
75 Virchow, R. (1858). Die Cellularpathologie.
76 Rádl, E. (1905-09). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 94 (2. Aufl. 1913: 213); vgl. (1. Aufl.) 66; 191f.; 200; 229.
77 Bertalanffy, L. von (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 13.
78 Helmont, J.B. van (1648). Pylorus rector: § 22, in: Ortus Medicinae; vgl. Rádl (1905-09): I, 197; Pagel, W. (1944). The Religious and Philosophical Aspects of van Helmont' Science and Medicine: 36ff.
79 Müller, J.V. (1798). Orthodoxie und Heterodoxie, oder Bemerkungen über den richtigen Gebrauch der Arzneymittel, Bd. 1: 242.
80 [Röschlaub, A.] (1802). Parallele zwischen dem Universum und dem Individuum. Magazin zur Vervollkommnung der Medizin 7, 133-134: 133; vgl. [ders.] (1802). Über die angebliche Nützlichkeit gewisser Krankheiten für die Erhaltung und Verlängerung des Lebens. Magazin zur Vervollkommnung der Medizin 7, 242-276: 244.
81 Troxler, D. (1804). Kreislauf des thierischen Lebens unter Wachen und Schlafen. In: ders., Versuche in der organischen Physik, 433-498: 455.
82 Schubert, G.H. (1807). Ahndungen einer allgemeinen Geschichte des Lebens, 2. Theil, Bd. 1: 247.
83 Carus, C.G. (1814). Versuch einer Darstellung des Nervensystems und insbesondre des Gehirns: 222.
84 Mayer, C. (1826). Sind die peripherischen Theile eines organischen Systems vorhanden, wenn die entsprechenden Centraltheile dieses Systems mangeln? Arch. Anat. Physiol. 228-237: 229.
85 Müller, J. (1833/38). Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 803 (vgl. 1. Aufl.: 817).
86 Meyen, F.J.F. (1839). Neues System der Pflanzen-Physiologie, 3 Bde.: III, 570.
87 Reinke, J. (1907). Die Natur und Wir: 110.
88 Schultz, C.H. (1823). Die Natur der lebendigen Pflanze, Erster Theil. Das Leben des Individuums: 119.
89 Fechner, G.T. (1848/99). Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen: 218.
90 Sapper, K. (1928). Naturphilosophie. Philosophie des Organischen: 89.
91 Bertalanffy, L. von (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 100.
92 a.a.O.: 113.
93 Novikoff, A.B. (1945). The concept of integrative levels and biology. Science 101, 209-215.
94 Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16, 284-307: 299.
95 Egler, F.E. (1942). Vegetation as an object of study. Philos. Sci. 9, 245-260: 247-249.
96 Vgl. Allen, T.F.H. & Starr, T.B. (1982). Hierarchy. Perspectives for Ecological Complexity; O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B. & Allen, T.F.H. (1986). A Hierarchical Concept of Ecosystems; Wiegleb, G. (1996). Konzepte der Hierarchie-Theorie in der Ökologie. In: Mathes, K., Breckling, B. & Ekschmitt, K. (Hg.). Systemtheorie in der Ökologie, 7-24.
97 Vgl. außerdem Bertalanffy, L. von (1949). Vom Molekül zur Organismenwelt: 11; Wright, S. (1953). Gene and organism. Amer. Nat. 87, 5-18: 10.
98 Simmel, G. (1900/07). Philosophie des Geldes (Gesamtausgabe, Bd. 6, Frankfurt/M. 1989): 254ff.
99 Sturtevant, M.A. (1995). Analysis of the genetic hierarchy guiding wing vein development in Drosophila. Development 121, 785-802; Mathew, S. (2008). The genetic hierarchy that controls gastrulation in Drosophila. Developmental Biol. 319, 476.
100 Jackson, J.H. (1882). On some implications of dissolution of the nervous system (Selected Writings of John Hughlings Jackson, vol. 2, hg. v. J. Taylor, 29-44): 29; vgl.

ders. (1884). Croonian Lectures on the Evolution and Dissolution of the Nervous System (hg. v. O. Sittig, Berlin 1927): 38.

101 Weiss, P. (1941). Self-differentiation of the basic patterns of coordination. Comp. Psychol. Monogr. 17, 1-96.

102 Tinbergen, N. (1942). An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Biblioth. Biotheor. 1, 39-98; ders. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre, Berlin 1953): 96.

103 Tinbergen, N. (1950). The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour. Symp. Soc. Exper. Biol. 4, 305-312.

104 Baerends, P. (1941). Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. Tijdschr. Entomol. 84, 68-275.

105 Dawkins, R. (1976). Hierarchical organisation: a candidate principle for ethology. In: Bateson, P.P.G. & Hinde, R.A. (eds.). Growing Points in Ethology, 7-54.

106 Heidenhain, M. (1923). Formen und Kräfte in der lebenden Natur (= Vortr. Aufs. Entwicklungsmech. Org. 32): 22; vgl. 42.

107 Heidenhain, M. (1907). Plasma und Zelle, 1. Abt. Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse, 1. Lief. Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie, die Kerne, die Centren und die Granulalehre (= Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. 8, Teil 1): 92.

108 Friederichs, K. (1937). Ökologie als Wissenschaft von der Natur, oder, biologische Raumforschung: 24.

109 Siewing, R. (1978). Biologische Evolution – Einführung in die Problematik. In: Siewing, R. (Hg.). Evolution, 95-118: 104.

110 Hennig, W. (1949). Zur Klärung einiger Grundbegriffe der phylogenetischen Systematik. Forsch. Fortschr. 25, 136-138: 136; Gruner, H.-E. (1980). Einführung. In: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Bd. 1, 1, 15-156: 33.

111 Troll, W. (1951). Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. Stud. Gen. 4, 376-389: 384.

112 Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie: 31.

113 Vgl. z.B. Queiroz, K. de (1988). Systematics and the Darwinian revolution. Philos. Sci. 55, 238-259: 251.

114 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 206.

115 Mayr, E. (1969). Principles of Systematic Zoology: 89; ders. (1982): 436.

116 Löther (1972): 31.

117 Vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 29.

118 Vgl. Hennig, W. (1947). Probleme der biologischen Systematik. Forsch. Fortschr. 21/23, 276-279: 276; Mayr (1982): 437; Queiroz (1988): 251.

119 Vgl. Müller-Wille (1999): 59f.

120 Woodger, J.H. (1929). Biological Principles: 316.

121 Oldekop, E. (1930). Über das hierarchische Prinzip in der Natur und seine Beziehungen zum Mechanismus-Vitalismus Problem.

122 Vgl. Stephan, A. (1999). Emergenz. Von der Unvorhersagbarkeit zur Selbstorganisation: 23ff.

123 Simon, H.A. (1962). The architecture of complexity. Proc. Amer. Philos. Soc. 106, 467-482: 473.

124 a.a.O.: 470ff.

125 Weiss, P. (1967). $1 + 1 \neq 2$. In: Quarton G.C., Melnechuk, T. & Schmitt, F.O. (eds.). The Neurosciences, 801-821: 808.

126 Polanyi, M. (1968). Life's irreducible structure. Science 160, 1308-1312: 1311.

127 Pattee, H.H. (1970). The problem of biological hierarchy. In: Waddington, C.H. (ed.). Towards a Theoretical Biology, vol. 3, 117-136: 120.

128 Rosen, R. (1969). Comments on the use of the term hierarchy. In: Whyte, L.L., Wilson, A.G. & Wilson, D. (eds.). Hierarchical Structures, 52-53: 52.

129 Vgl. Grene, M. (1969). Hierarchy: one word, how many concepts? In: Whyte, L.L., Wilson, A.G. & Wilson, D. (eds.). Hierarchical Structures, 56-58.

130 Vgl. Zawidzki, T.W. (1998). Competing models of stability in complex, evolving systems: Kauffman vs. Simon. Biol. Philos. 13, 541-554.

131 Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality; Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection: 16f.

Literatur

Novikoff, A.B. (1945). The concept of integrative levels and biology. Science 101, 209-215.

Whyte, L.L., Wilson, A.G. & Wilson, D. (eds.) (1969). Hierarchical Structures.

Weiss, P.A. (ed.) (1971). Hierarchically Organized Systems in Theory and Practice.

Pattee, H.H. (ed.) (1973). Hierarchy Theory. The Challenges of Complex Systems.

Patrides, C.A. (1973). Hierarchy and order. In: Wiener, P.P. (ed.). Dictionary of the History of Ideas, vol. I, 434-449.

Salthe, S.N. (1985). Evolving Hierarchical Systems. Their Structure and Representation.

Grene, M. (1987). Hierarchies in biology. Amer. Sci. 75, 504-510.

Zylstra, U. (1992). Living things as hierarchically organized structures. Synthese 91, 111-133.

Homologie

›Homologie‹ ist ein Wort, das sich bis in die Antike zurückverfolgen lässt (vgl. griech. ›ὁμολογία‹ »Übereinstimmung, Bekenntnis«). Aristoteles verwendet es bereits in einem der modernen biologischen Bedeutung verwandten Sinn. Zu einem biologischen Terminus wird es aber erst mit R. Owens morphologischen Studien seit den 1830er Jahren.[1]

Antike

Platon bezeichnet den sich in einem Dialog einstellenden Konsens der Meinungen als ›Homologie‹.[2] Aristoteles nennt allgemeiner Dinge, die einander entsprechen, ›Homologien‹[3] und bezeichnet im zoologischen Kontext solche Körperteile die sich bei Organismen verschiedener Tierarten an entsprechenden Stellen im Körper befinden, als ›homolog‹ (»ὁμολόγως«)[4]. Von den gleichen Körperteilen bei verschiedenen Individuen, z.B. den Augen und Nasen verschiedener Menschen, sagt Aristoteles daneben, sie seien »spezifisch identisch«.[5] Auch der folgende Satz von Aristoteles ist im Sinne der Unterscheidung von Analogie und Homologie interpretiert worden: »In der Regel haben nämlich Tiere einer andern Gattung auch meist verschiedenartige Glieder, und diese entsprechen sich entweder nur, sind jedoch gattungsmäßig verschieden [Analogie], oder sie gehören zur selben Gattung, aber zu einer andern Art [Homologie]«.[6] Aristoteles' Terminologie in dieser Sache ist allerdings nicht immer konsistent.[7] Auffallend ist, dass das Wort ›Homologie‹ nicht latinisiert wurde.

Renaissance und Frühe Neuzeit

Lange vor ihrer terminologischen Benennung sind Entsprechungen im Aufbau von äußerlich sehr verschieden gestalteten Organismen bekannt. Von dieser Kenntnis zeugen grafische Darstellungen von Homologien im Skelettaufbau verschiedener Wirbeltiere durch Leonardo (vgl. Abb. 210) und später Belon (↑Anatomie: Abb. 10)[8] im 16. Jahrhundert. Auch von Seiten der frühen ↑Systematik wird gesehen, dass ein »natürliches System« der Organismen morphologisch, d.h. aufgrund der Ähnlichkeit in Form und Lageverhältnisse der Organe, begründet werden kann.

Eine Homologie ist eine Relation der Ähnlichkeit oder »Identität«, die zwischen verschiedenen Teilen eines Organismus oder verschiedener Organismen besteht. Sie wird traditionell im Rahmen der vergleichenden Anatomie als eine morphologische Gleichwertigkeit verstanden (»Homomorphie«); in evolutionstheoretischer Perspektive wird sie durch gemeinsame Abstammung erklärt oder auch über diese definiert (»Homophylie«).

Organisationsmerkmale (Malte-Brun 1822) *138*
Homologienwissenschaft (Geoffroy Saint Hilaire 1824) *150*
homomorph (Burnett 1835) *147*
Homomorphismus (Burnett 1835) *147*
homonom (Burmeister 1835) *137*
Homologie (Owen 1836) *131*
Homomorphie (Fée 1843) *146*
Homotypie (Raspail 1843) *135*
serielle Homologie (Owen 1846) *135*
homonym (Bronn 1858) *137*
Isomorphismus (Parker & Jones 1860) *147*
Homodynamie (Haeckel 1866) *138*
homotop (Haeckel 1868) *147*
Homogenie (Lankaster 1870) *138*
Homoplasie (Lankester 1870) *138*
Partialhomologie (Owen 1871) *143*
Homophylie (Haeckel 1872) *146*
funktionale Homologie (Giard 1874) *147*
Homöomorphie (Buckman 1901) *150*
Homoiologie (Plate 1902) *150*
Homologienlehre (Naef 1913) *150*
Isophylie (Poll 1920) *146*
Homotelie (Spitzer 1933) *147*
genetische Anatomie (Böker 1937) *150*
Homologienbiologie (Koepcke 1956) *150*
Paralogie (Hunter 1964) *150*
Traditionshomologien (Wickler 1965) *144*
Erbhomologien (Wickler 1967) *144*
Tiefenhomologie (Tabin et al. 1996) *148*
Organisationshomologie (Müller 2003) *145*

Seit Mitte des 17. Jahrhunderts wird im Englischen von ›Homologien‹ im Sinne von Entsprechungen oder Übereinstimmungen gesprochen.[9] Auch J. Ray verwendet den Ausdruck angeblich bereits.[10] Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erscheint das Wort nicht selten in einem mathematischen Kontext (»l'identité de l'espèce entre deux ou plusieurs racines«[11]).

Ursprung in der Vergleichenden Anatomie

Die Bildung des Konzepts der Homologie im Rahmen der Biologie geht aus von der vergleichenden ↑Anatomie und ↑Morphologie zu Beginn des 19. Jahrhunderts. Für den Ansatz der Morphologie ist die Betrachtung der Organismen als ganzheitliche Systeme aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen entscheidend. Dieser Ansatz ermöglicht es der Morphologie, über die Umwandlung der organischen Baupläne hinweg, einzelne Teile zu identifizieren, die in Organismen verschiedener Arten eine ähnliche Stellung im gesamten Gefüge einnehmen. Diese Teile können jeweils anders geformt sein und eine jeweils andere Funktion übernehmen, ihre Lage in dem Ganzen des Systems ermöglicht aber doch ihre Identifikation als das jeweils »gleiche« Organ.

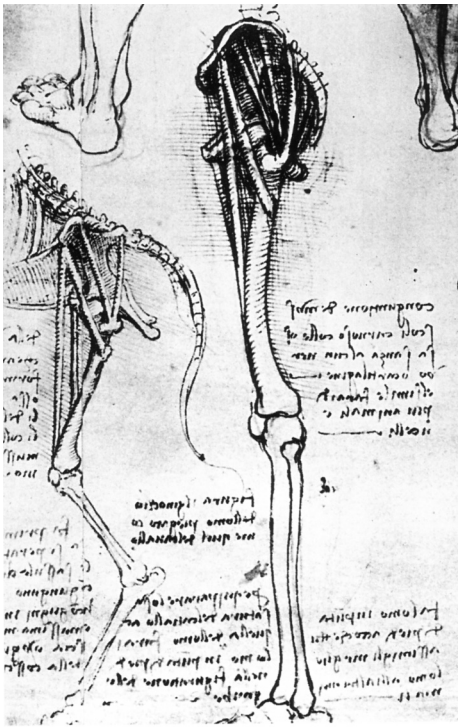


Abb. 210. Ähnlichkeit im Aufbau der Knochen der hinteren Extremitäten von Pferd und Mensch (nach Leonardo da Vinci [ca. 1506-07], aus Anatomische Zeichnungen aus der königlichen Bibliothek auf Schloß Windsor, Hamburg 1979: 42).

Der morphologische Ansatz zeigt, dass die Organismen nicht aus frei miteinander kombinierbaren Merkmalen zusammengesetzt sind und dass für die organischen Funktionen nicht jeweils neue, quasi maßgeschneiderte Organe geschaffen werden – wie von einem rein funktionalistischen oder kreationistischen Ansatz zu erwarten wäre –, sondern dass die in den Gestalten vorhandenen Organe für die jeweiligen Funktionen abgewandelt werden.

Goethe: »Schöpfer des Homologiebegriffes«

Der Sache nach kann J.W. von Goethes Lehre der ↑Metamorphose der Blattorgane als Begründung des Homologiekonzepts interpretiert werden.[12] Auch die vergleichenden Untersuchungen Goethes zur Anatomie der Wirbeltiere, in der er die Ähnlichkeiten der *Strukturen*, nicht der *Funktionen* herausarbeitet, können als sachliche Anfänge der Homologielehre gelten. Bei Goethe findet sich auch bereits eine Differenzierung zwischen zwei Formen der Homologie: Einerseits hält er fest, »daß sämtliche Wirbelknochen eines Tieres einerlei Organe sind« und dass es sich dabei um »identische Teile« handele, die »verschieden umgeformt« wurden; andererseits beschreibt Goethe auch die Transformation von Organen durch eine Veränderung der Arten, insofern »die in dem Typus benannten einzelnen Teile durch alle Tiergeschlechter und Arten immerfort verändert werden«.[13] Weil im ersten Fall die Transformationsstadien in einem einzelnen Organismus zeitgleich nebeneinander vorliegen, spricht Goethe von einer »simultanen Metamorphose« (↑Metamorphose).[14] Aufgrund der klaren Darstellungen Goethes schreibt W. Lubosch 1919: »Goethe ist der Schöpfer des Homologiebegriffes gewesen, der sich aus der Ähnlichkeit und Vergleichbarkeit der ›Gestalten‹ ohne Rücksicht auf die Vergleichbarkeit der Leistungen ergibt«.[15] Den Ausdruck ›Homologie‹ verwendet Goethe allerdings nicht.

Wortgeschichte vor 1820

In terminologischer Verwendung erscheint der Ausdruck ›Homologie‹ erst seit den 1820er Jahren in biologischen Schriften. Vorher ist er zwar vereinzelt bereits in Gebrauch; er wird dabei aber entweder in allgemeiner Bedeutung verwendet (Herder 1799: »jene große Homologie der Natur, im Kleinsten und Größesten ein allenthalben neu entspringendes Eins in Vielem, das Geschäft aller Organisationen«[16]) oder in einem zwar auf die spätere Bedeutung vorausweisenden, aber noch nicht sehr spezifischen Sinne, so bei D.G. Kieser. Dieser spricht 1817 von der »Homologie« der »Organe und Systeme des Menschen«[17], und er bezieht diese Homologie auf die Entsprechung der menschlichen Körperteile mit denen anderer Organismen. Kieser argumentiert ausgehend von der Annahme einer »genetischen Entwickelung«, die alle Organismen miteinander verbinde: »da denselben Entwickelungsgesetzen die Erde und alle ihre Erzeugnisse unterliegen, ist der menschliche Organismus nur die Blüte und höchste Entwickelungsstufe des organischen Bildungsprocesses der Erde, und er trägt alle früheren Entwickelungsstufen der Erde, in den verschiedenen Organen und Systemen dargestellt, in sich«.[18] Homologe Organe sind für Kieser allerdings in erster Linie funktionsähnliche, also nach späterer Terminologie analoge Organe: 1819 bezeichnet er die in Lebewesen verschiedener Arten eine »gleichnamige Stelle einnehmenden Körper« als »homolog« und er sagt von ihnen, sie hätten »dieselbe Bedeutung in den verschiedenen Bildungsprocessen und stünden »in specifischer Verwandtschaft zueinander«.[19]

Das Adjektiv ›homolog‹ ist bereits im ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts in der Sprache der ver-

gleichenden Anatomen etabliert. L. Oken verwendet es in verschiedenen Schriften und versteht es dabei einerseits im Sinne von Entsprechungen zwischen den Teilen eines Organismus, andererseits im Sinne von Korrespondenzen zwischen den Teilen eines Organismus und seiner Umwelt. 1805 erläutert Oken seinen Begriff des Homologen im Rahmen einer naturphilosophischen Schrift mit dem Titel ›Abriß des Systems der Biologie‹: »die Glieder einer Reihe […], welcher zu einer Grundfigur gehört, nenne ich homolog, wie Erde, Metall, Korall, oder Luft, Schwefel, Pflanze«.[20] Eine Homologie besteht damit zwischen einem Organ und dem Medium, auf das es bezogen ist (1809: »ein Organ […], welches ganz der Luft homolog ist [das Blatt der Pflanzen]«[21]). 1806 verwendet Oken den Ausdruck im Sinne einer Entsprechung von Teilen innerhalb eines Organismus in der Vorrede einer gemeinsam mit Kieser herausgegebenen Zeitschrift (»das ganze Aug, […] homolog dem ihm vorgebildeten Hautorgan«).[22]

Geoffroy St.-Hilaire: »Einheit des Plans«

Für die Zoologie formuliert É. Geoffroy Saint-Hilaire Vorstellungen zur Ähnlichkeit anatomischer Strukturen mittels des von ihm aufgestellten *Verbindungsprinzips* (»principe des connexions«). Nach diesem Prinzip werden einander entsprechende Körperteile verschiedener Organismen aufgrund ihrer ähnlichen topologischen Lage, d.h. ihrer Beziehung zu benachbarten anatomischen Strukturen, identifiziert. Im Vergleich von Organismen verschiedener Arten liegt nach Geoffroy viel häufiger eine Veränderung der Form eines Organs als eine Transposition seiner Lage relativ zu den anderen Organen vor (»un organ est plutôt altéré, atrophié, anéanti, que transposé«[23]). Geoffroy meint daher, eine *Einheit des Plans* (»l'unité de composition«[24]) bei sehr unterschiedlich gebauten Organismen feststellen zu können. Nach Geoffroy gelten Organe als homolog, wenn sie einander in ihrer Entwicklung entsprechen, d.h. wenn sie aus einem gleichen Bildungsprinzip (»principe de formation«) entstanden sind.[25] Außerdem heißt es bei Geoffroy, homologe Organe seien in der Weise ihrer Entwicklung analog zueinander (»analogues dans leur mode de développement«[26]; vgl. Tab. 113).[27] Die Betrachtung des Vorderfußes von Tieren könne genauso gut im Hinblick auf seine verschiedenen Verwendungen (Fliegen, Schwimmen, Springen, Laufen usw.) wie auf seine verschiedenen Metamorphosen (»métamorphoses«) erfolgen.[28] Der Begriff der Metamorphose in diesem Zusammenhang deutet auf die Vorstellung einer langfristigen phylogenetischen Umbildung von Strukturen, die Geoffroy aber nicht

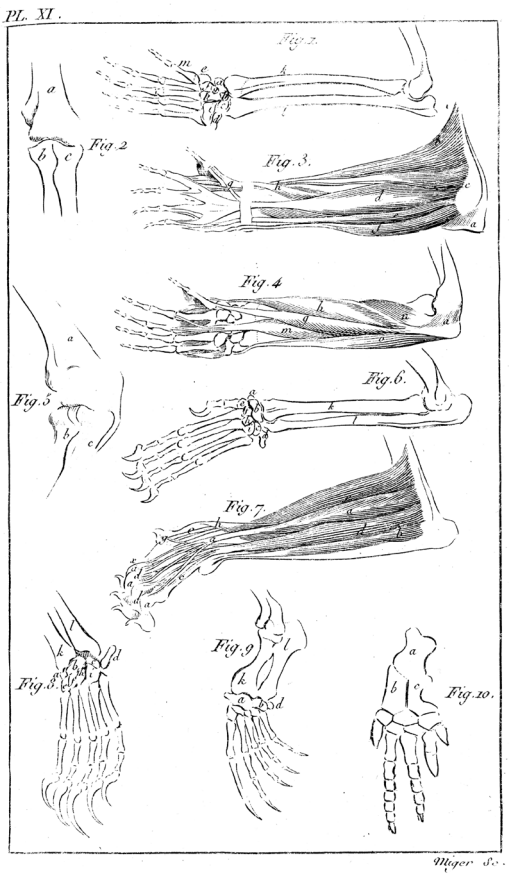


Abb. 211. Vergleich der Muskeln und Knochen der Vorderextremität bei Affe (Fig. 1-4), Katze (Fig. 5-7), Bär (Fig. 8), Seehund (Fig. 9) und Delphin (Fig. 10) (aus Cuvier, G. (1805). Leçons d'anatomie comparée, Bd. 5: pl. XI).

eindeutig formuliert. Das Studium der Strukturähnlichkeiten von Teilen innerhalb desselben Tieres (»on compare dans le même Animal«) bezeichnet Geoffroy als die *Wissenschaft der Homologie* (»la science des Homologies«).[29] Diese Wissenschaft besteht im Wesentlichen im Vergleichen solcher Strukturen eines Organismus, die einander ähnlich sind und insofern als »identisch« gelten (»appliquées aux identités que présentent certaines parties, considérées dans le même être«), z.B. die verschiedenen Wirbel eines Wirbeltiers.

Für den Ursprung des von ihm verwendeten Ausdrucks der Homologie verweist Geoffroy auf deutsche Morphologen, die er aber nicht weiter benennt.[30] Die deutschen Morphologen haben den Ausdruck offenbar allein auf die später so genannten ›seriellen Homologien‹, d.h. Strukturäquivalenzen innerhalb eines Organismus verwendet.[31] Auf welchen deut-

Homomorphie (Homoplasie):
Gestalt- und Lageähnlichkeit

»[T]he same organ in different animals under every variety of form and function« (Owen 1843, 379).

»[T]he organs of two animals or families are homologous when their structure is identical, or when the differences between them may be accounted for by the simple laws of growth« (Huxley 1849, 425).

»Organe, die in Bau und Zusammensetzung, in der Lage und Anordnung und Beziehung zu anderen Nachbarschaftsorganen bis zu einem gewissen Grade übereinstimmen und daher gewöhnlich auch die gleiche Funktion und Verwendung im Organismus darbieten, bezeichnet der vergleichende Anatom als einander *homolog*« (Hertwig 1906, 151).

»[D]ie Übereinstimmung von Organen in morphologischer Hinsicht, ohne Rücksicht auf die Funktion; beruht auf Abstammung« (Schmidt 1912, 233).

»Organe, die in einem Bauplan oder dessen Grundform-Teilen denselben Bestandteil verkörpern, nennen wir, unbekümmert um etwaige Form- und Funktionsunterschiede, homolog« (Jacobshagen 1924, 260).

»Homologie ist (in der systematischen Biologie) die formale (ideelle) Beziehung zwischen bestimmten Teilen der Gesamterscheinung mehrerer ähnlicher Organismen (oder ähnlicher Ausschnitte der Gesamterscheinung eines einzigen), welche sich (sachbegrifflich) daraus ergibt, daß diese Teile den andern der zugehörigen verglichenen Ganzen (oder Ausschnitte) im naturgegebenen Zusammenhang in übereinstimmender Weise zugeordnet sind, und, der Allgemeinheit (Gesetzmäßigkeit) dieser Zuordnung nach, unter einen einzigen festen Begriff gefaßt werden können« (Naef 1927, 188f.).

»Homologie ist anatomische Gleichwertigkeit. Anatomische Gleichwertigkeit aber gründet sich auf die Übereinstimmung der grundlegenden ursprünglichen Lagebeziehungen der Teile zueinander. Die grundlegenden ursprünglichen Lagebeziehungen sind in allererster Linie der Genese zu entnehmen« (Fuchs 1927, 318).

»[W]hen we say that two characters are operationally homologous we imply that they are very much alike in general and particular« (Sokal & Sneath 1963, 70).

»[The] statement of homology is the result of a decision about the degree of resemblance between the structures concerned, a decision taken only after a complex comparison has been carried out« (Inglis 1970, 219).

Homophylie: Herkunftsgleichheit

»[D]as Verhältnis zwischen zwei Organen, die gleiche Abstammung besitzen, somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen sind« (Gegenbaur 1859/70, 80).

»[Es ist] die Homologie die Folge der Vererbung von gemeinsamen Stammformen […]. Die wirklich homologen Organe (im engeren Sinne) sind zugleich homophyletisch, auf gleichen Ursprung zurückzuführen« (Haeckel 1894, 10).

»The only decisive test of homology is historic community of derivation (i.e., homogeny«) (Osborn 1902, 270).

»[T]he sole condition which organs must fulfil to be homologous is to be descended from one and the same representative in a common ancestor« (de Beer 1928, 478).

»Übereinstimmung von Organen im Hinblick auf ihre Entwicklungsgeschichte ohne Rücksicht auf ihre Funktion« (Kosmos Lexikon der Naturwissenschaften, 1953, 1251).

»Homology is resemblance due to inheritance from a common ancestry« (Simpson 1961, 78).

»Corresponding features in different members of a monophyletic taxon or of a particular phylogenetic lineage are homologous by definition« (Bock 1969, 415).

»Entities are homologous when they are elements of members of a group of precursors and derivatives having a common source, and when these entities can, in principle, be traced back through the derivational series to the same element of a precursor from which the members derive« (Ghiselin 1976, 138).

»Homology is resemblance caused by a continuity of information« (Van Valen 1982, 305).

Homogenie: Entwicklungsähnlichkeit

»Les organes des sens sont homologues […], c'est-à-dire qu'ils sont analogues dans leur mode de développement, s'il existe véritablement en eux un même principe de formation« (Geoffroy Saint-Hilaire 1825, 341f.).

»That relation between parts which results from their development from corresponding embryonic parts, either in different animals, as in the case of the arm of man, the foreleg of a quadruped, and the wing of a bird; or in the same individual, as in the case of the fore and hind legs in quadrupeds, and the segments or rings and their appendages of which the body of a worm, a centipede, &c., is composed. The latter is called serial homology« (Darwin 1859/72, 434).

»[Der »entwicklungsphysiologische« Homologiebegriff bedeutet], daß ›homolog‹ Organe sind, die in gleicher Lage, d.h. unter entsprechenden organisierenden Beziehungen entstanden sind« (von Bertalanffy 1936, 168).

»[T]he basis of homology in the broad sense is the sharing of pathways of development, which are controlled by genealogically related genes« (Roth 1984, 13).

»[S]tructures from two individuals or from the same individual are homologous if they share a set of developmental constraints, caused by locally acting self-regulatory mechanisms of organ differentiation« (Wagner 1989, 62).

»Homology is defined by an equivalence relation over the members of a set, defined by a transformation that takes any member into any other member within the set« (Goodwin 1993, 307).

Tab. 113. Definitionen des Homologiebegriffs.

schen Morphologen (kurz vor 1820[32]) Geoffroy sich dabei bezieht, ist nicht geklärt[33] – wahrscheinlich auf Oken oder Kieser. Ohne den späteren Terminus zu verwenden, beschreibt F. Vicq d'Azyr die Homologie der Arme und Beine beim Menschen bereits 1775.[34]

1813 vertritt der Botaniker A.-P. de Candolle die Auffassung, dass ein »natürliches System« der Pflanzen von den physiologischen Aspekten der Organe abzusehen hat und allein ihr Stellungs- und Zahlverhältnis zugrunde legen sollte. Candolle entwickelt seine Vorstellungen unter dem Konzept eines allgemeinen Symmetriegesetzes (»loi générale de la symétrie des êtres«), das ausgehend von den Lageverhältnissen der Teile konzipiert ist.[35]

Im Gegensatz zur Begriffsverwendung bei seinem Vater unterscheidet I. Geoffroy Saint-Hilaire Homologie und Analogie 1832 als Ähnlichkeiten zwischen den Teilen desselben Organismus (Homologie) bzw. verschiedener Organismen (Analogie).[36]

Owen: Homologie versus Analogie

R. Owen, dessen Verständnis besonders einflussreich wird und die terminologische Verwendung begründet, gebraucht den Ausdruck ›Homologie‹ seit Mitte der 1830er Jahre. 1836 diskutiert er das Konzept in einem Vergleich der Extremitäten der Kopffüßer und Wirbeltiere. Eine Homologie liege zwischen diesen nicht vor, aber eine Analogie: »The cephalic processes, which are called digitations, arms, feet, tentacles, and peduncles, have no real homology with the locomotive extremities of the Vertebrata; to these they are analogous only, inasmuch as they have a similar relation of subserviency to the locomotive and prehensile faculties of the animal«.[37] 1843 definiert Owen einen homologen Teil (»Homologue«) im Gegensatz zu einem analogen Teil (»Analogue«) als das gleiche Organ in verschiedenen Tieren, das verschiedene Formen aufweisen und Funktionen ausüben kann (»The same organ in different animals under every variety of form and function«[38]). Ein genaues Kriterium dafür, wann zwei Organe »gleich« sind, gibt Owen nicht – seine Definition ist daher aufgrund fehlender Operationalisierbarkeit kritisiert worden.[39] Die Gleichheit bemisst sich in erster Linie an morphologischen Kriterien (der relativen Lage eines Organs zu den anderen). Homologe Beziehungen sind nach den Worten Owens wesentlich (»mainly, if not wholly«) durch die gleiche relative Position im Gefüge des Körperbaus bestimmt (»determined by the relative position and connection of the parts«). Form, Größe, Substanz, Funktion und Entwicklungsähnlichkeit sind für die homologe Relation nach Owen dagegen unwesentlich.[40] Homologe Organe können

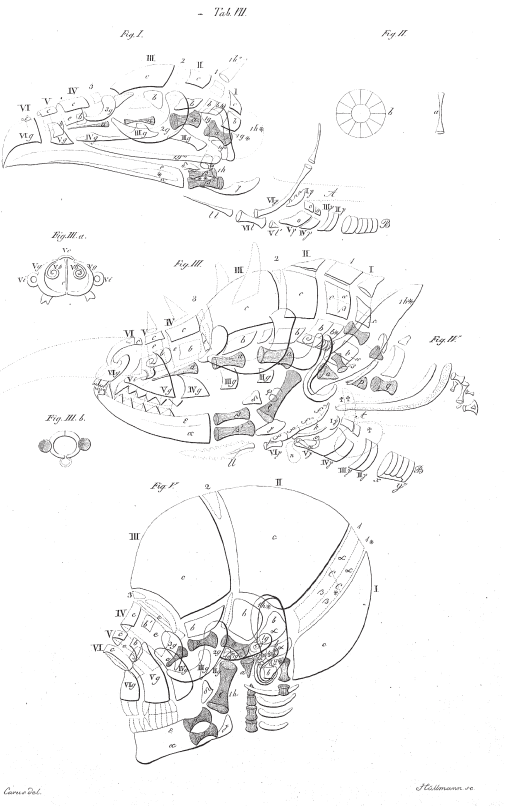


Abb. 212. Knochen des Kopfes eines Vogels, eines Säugetiers und des Menschen (aus Carus, C.G. (1828). Von den Ur-Theilen des Knochen- und Schalengerüstes: Tab. VII).

nach Owen zugleich analog sein, insofern sie die gleiche Funktion ausüben: So seien die Vorderflossen von Delphinen und Fischen gleichermaßen homolog und analog zueinander.[41] Owen unterscheidet weiter zwischen einer Homologie von Teilen von Organismen verschiedener Arten (»special homology«) und einer Homologie von Teilen eines Organismus und dem »Archetyp« (↑Typus) (»general homology«). Die Homologien unterscheidet Owen von den ***Homotypien*** (1848 »homotypes«[42]) oder Fällen ***serieller Homologie*** (1846: »serial homology«[43]), bei denen es sich um Teile innerhalb *eines* Organismus handelt, die einander morphologisch entsprechen (z.B. die Extremitäten der Wirbeltiere und ihre Segmente). Besonders der Ausdruck ›serielle Homologie‹ wird bis ins 20. Jahrhundert viel verwendet[44]; ›Homotypie‹ gebraucht F.-V. Raspail bereits 1843 (»suivre l'homotypie de région en région«[45]).

Obwohl Owen der Evolutionstheorie insgesamt distanziert gegenübersteht, bringt er sein Konzept

der Homologie später doch in deren Nähe und hält die gemeinsame Abstammung für die am besten verständliche Interpretation der Homologie: »The most intellegible idea of homologous parts in such series is that they are due to inheritance«.[46]

Ähnlich wie Owen definiert T.H. Huxley 1849 die Homologie als Identität der Struktur: »the organs of two animals or families are homologous when their structure is identical, or when the differences between them may be accounted for by the simple laws of growth«.[47]

Darwin: Genealogische Erklärung

C. Darwin interpretiert die Positions- und Strukturähnlichkeit homologer Organe als das Ergebnis einer gemeinsamen Abstammung. Homologe Organe sind für ihn also abstammungsidentische Organe. Andere (abgeleitete) Organe dagegen, die eine ähnliche Struktur aufweisen und auch die gleiche Funktion ausüben, aber nur in entfernt miteinander verwandten Organismen vorkommen, bezeichnet Darwin als ›analog‹ oder ›adaptiv‹, z.B. die elektrischen Organe einiger Fischarten.

Die genealogische Perspektive liefert für Darwin eine *Erklärung* für das Vorkommen homologer Organe. Identifiziert werden diese Organe aber nicht über genealogische, sondern über morphologische Kriterien, nämlich ihre Entsprechung im Bauplan; sie sind, in Darwins Worten, in Lage und Gestalt einander ideell ähnlich (»›ideally similar‹, in position and structure«[48]), so z.B. die Schwimmblase der Fische und die Lungen der höheren Wirbeltiere. Unter der Annahme eines gemeinsamen Vorfahren (»ancient progenitor«) könne die Gemeinsamkeit im Bauplan, z.B. von Gliedmaßen der Wirbeltiere, auch dann erklärt werden, wenn sie unterschiedliche Funktionen wahrnehmen (»we can at once perceive the plain significance of the homologous construction of the limbs throughout the whole class«[49]).

Privilegierung der Homologien vor den Analogien

Darwin setzt sich in seiner phylogenetischen Erklärung von Homologien ausdrücklich von solchen Theorien zur Systematik der organischen Vielfalt ab, die nicht das Kriterium der Verwandtschaft, sondern ein anderes zu ihrer Grundlage nehmen. So verhält sich Darwin zu einer Typologie auf der Grundlage von ↑*Lebensformen* explizit ablehnend: »It might have been thought (and was in ancient times thought) that those parts of the structure which determined the habits of life, and the general place of each being in the economy of nature, would be of very high importance in classification. Nothing can be more false. No one regards the external similarity of a mouse to a shrew, of a dugong to a whale, of a whale to a fish, as of any importance. These resemblances, though so intimately connected with the whole life of the being, are ranked as mereley ›adaptive or analogical characters‹«.[50]

Darwin vollzieht damit eine starke Bewertung hinsichtlich Homologien und Analogien als den zwei Typen von Ähnlichkeit zwischen Merkmalen von Organismen. Die eigentlichen und wesentlichen Übereinstimmungen beruhen auf gemeinsamer Abstammung, sind also Homologien, so Darwin. Die gemeinsame Abstammung (»community of descent«) bildet für Darwin die eigentliche Ursache für die Ähnlichkeit der Organismen (»the one known cause of close similarity in organic beings«); und sie liefert damit auch die tiefere Verbindung in Systemen der Klassifikation als die bloße Ähnlichkeit (»some deeper bond is included in our classifications than mere resemblance«).[51] Die aufgrund von Homologien einander ähnlichen Organe verschiedener Organismen sind nach Darwins Erfahrung meist die inneren Organe, die mehr die interne Organisation als den Bezug zur Umwelt betreffen. Diese seien also die für ein »natürliches System« diagnostisch relevanten Merkmale. Ähnlichkeiten in der Lebensweise würden dagegen v.a. Modifikationen der äußeren Organe betreffen und seien daher ungeeignet für den Aufbau eines solchen Systems. Darwin zitiert 1859 Owen mit seinen Worten aus dem Jahr 1838: »The generative organs being those which are most remotely related to the habits and food of an animal, I have always regarded as affording very clear indications of its true affinities. We are least likely in the modifications of these organs to mistake a merely adaptive for an essential character«.[52]

Es stellt allerdings eine nicht in allen Fällen sinnvolle Vorentscheidung dar, allein die auf gemeinsamer Abstammung beruhende Ähnlichkeit von Organismen für wesentlich zu halten. Andere Systematisierungen, die nicht von der Verwandtschaft ausgehen, erweisen sich in vielen Kontexten als fruchtbar und haben die weitere Entwicklung der Biologie grundlegend beeinflusst: Für die Etablierung der ↑Ethologie und ↑Ökologie ist die phylogenetische Perspektive zwar nicht ohne Relevanz – die elementaren Kategorien dieser Disziplinen, die Arten des ↑Verhaltens und die Typen ökologischer ↑Rollen, beruhen aber ebenso wenig auf einer genealogischen Klassifikation wie die in der ↑Physiologie abgegrenzten Systeme von ↑Organen. Es bestehen also mehrere gleichberechtigte Systematisierungen nebeneinander, von denen viele auf Funktionsähnlichkeiten beruhen, d.h.

Analogien darstellen. So beurteilt E. von Hartmann 1875 die »genealogische Verwandtschaft nur als *eine* der natürlichen Vermittelungsweisen zur Realisirung ideell verwandter Typen«.[53]

Die Notwendigkeit für eigene Begriffssysteme der gegenüber phylogenetisch begründeten Ansätzen alternativen systematischen Wissenschaften wird in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts von manchen Biologen betont. In diesem Sinne unterscheidet E. Ungerer 1922 eine auf phylogenetischen Homologien aufbauende »Grundformenlehre« von einer auf Analogien beruhenden »Funktionsformenlehre« und betont: »Es muß deutlich werden, daß die ›Analogien‹ nicht nur Irrtümer innerhalb der Grundformenlehre darstellen, sondern Anzeichen einer andern Art der Ordnung der Formteile des Organismus«.[54] Ebenso unterstreicht A. Meyer 1926 die Unabhängigkeit der auf Analogien aufbauenden Klassifikation von der auf Homologien beruhenden, und er übernimmt auch die Gegenüberstellung von Grundformenlehre und Funktionsformenlehre für seine »Einteilung der Typologie«.[55] Zu einer umfassenden systematischen Darstellung gelangt die Funktionsformenlehre in den systematischen Ansätzen für eine Wissenschaft der ↑Lebensformen.[56]

Gegenbaur und Haeckel

Der allmähliche Übergang von morphologischen zu genealogischen Kriterien zur Bestimmung von Homologien lässt sich bei dem Anatomen C. Gegenbaur nachzeichnen. Im Anschluss an Owen nimmt Gegenbaur in der ersten Auflage seiner ›Vergleichenden Anatomie‹ von 1859 eine explizite Gegenüberstellung von Homologie und Analogie vor: »In dem einen Falle messen wir die Organe unter einander nach ihrem physiologischen Werthe, und treffen hier bei gleicher Function bei selbst noch so sehr verschiedenem Baue die *Analogie* der Theile an. Im andern Falle prüfen wir die Gleichartigkeit der Organe nach ihrer Entstehung und nach ihrer Einrichtung im fertigen Zustande, d.h. wir prüfen sie von ihrer morphologischen Seite, und finden dann die *Homologien* derselben heraus«.[57] Eine Homologie liegt nach Gegenbaur bei »Thieren von einem gleichen Typus« vor.[58] Der Typus ist für Gegenbaur zunächst rein morphologisch bestimmt, in der zweiten Auflage seines Werks aus dem Jahr 1870 interpretiert Gegenbaur – im Anschluss an Darwin und Haeckel – den Typusbegriff aber in einem genealogischen Sinne zur Bezeichnung des Vorfahren einer Abstammungsgemeinschaft.[59] Homologe Organe sind danach Organe verschiedener Organismen, die durch Vererbung auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen; in Gegenbaurs Worten: »das Verhältnis zwischen zwei Organen, die gleiche Abstammung besitzen, somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen sind«.[60]

In ähnlicher Weise stellt auch E. Haeckel Homologie und Analogie als zwei Gründe für die Übereinstimmung in der Struktur von Organismen einander gegenüber: Bei der Homologie sei die Übereinstimmung »durch gemeinsame Abstammung erhalten«, bei der Analogie »durch gleichartige Anpassung erworben«.[61] Später hält Haeckel fest, dass homologe Organe »im engeren Sinne« zugleich »homophyletisch«, d.h. »auf gleichen Ursprung zurückzuführen« seien.[62]

Homonomie, Homotypie, Homonymie

Neben ›Homologie‹ werden in der Mitte des 19. Jahrhunderts eine ganze Reihe weiterer Ausdrücke geprägt, um die Ähnlichkeiten von Organismen auf den Begriff zu bringen. So bezeichnet der Entomologe H. Burmeister 1835 gleichgestaltete Körperteile eines Individuums als ***homonom*** (»Flügel theils homonom (Homoptera, *Latr.*) theils heteronom (Heteroptera, *Latr.*)«[63]). 1850 gebraucht H.G. Bronn den Ausdruck für solche Teile von Tieren, die nach einem einheitlichen Plan oder Gesetz gestaltet sind (»gleich-gesetzlich«), und er bildet dazu das Substantiv *Homonomie*.[64] Insbesondere die ähnlich geformten, aber teilweise unterschiedliche Funktionen wahrnehmenden Teile eines Individuums (z.B. die Vorder- und Hinterbeine eines Tiers) beschreibt Bronn mit diesem Ausdruck. 1858 differenziert er zwischen zwei Arten der Homonomie: Als *homotypisch* kennzeichnet Bronn solche Organe, die »nach der Grund-Form des Typus oder System-Kreises, wozu sie gehören, eine ganz identische Stelle im Individuum einnehmen«.[65] Das Bein eines Säugetiers z.B. ist danach homotypisch mit dem Bein eines anderen Säugetiers oder eines Vogels. Im Unterschied dazu nennt Bronn die ähnlichen Teile eines und desselben Tieres, die in der Lage voneinander abweichen und in der Hauptachse des Körpers hintereinander liegen oder in der Querachse nebeneinander liegen, als ***homonym*** – gleichnamig, weil sie üblicherweise den gleichen Namen tragen: z.B. das rechte und linke Bein eines Menschen oder das Vorder- und Hinterbein eines Hundes.[66] Die Terminologie ist allerdings verwirrend, weil Bronns Homonymien eine Ähnlichkeit bezeichnen, die Owen ›Homotypien‹ nennt (s.o.): die morphologische Ähnlichkeit von Organen innerhalb eines Organismus.

Haeckel übernimmt von Bronn den Begriff der *homonymen Teile*, schränkt seine Bedeutung aber ein: *Homonymien* (bei Gegenbaur »Homonomien«) sind für Haeckel Verhältnisse zwischen sich wiederho-

lenden Teilen, die senkrecht zur Körperachse liegen, z.B. zwischen den Abschnitten der Extremitäten der Wirbeltiere (*Epimere*); ***Homodynamien*** betreffen dagegen in einem Organismus sich wiederholende Segmente längs der Körperachse, also die von Haeckel auch *Metamere* genannten Teile, z.B. die Segmente der Ringelwürmer (↑Morphologie).[67] Der Ausdruck *Homodynamie* wird später – der Etymologie entsprechend – meist gleichbedeutend mit ›Analogie‹ im Sinne von »Teilen derselben Funktion« verwendet.[68]

Lankester: Homogenie und Homoplasie

Einflussreich für die Deutung der Homologie als ein auf die Abstammung bezogenes Konzept ist eine Arbeit von E.R. Lankester aus dem Jahr 1870: Lankester nennt das Verhältnis zwischen solchen Organen verschiedener Organismen, deren Ähnlichkeit auf gemeinsamer Abstammung beruht, ***Homogenie*** (»homogeny«).[69] Genauer bezeichnet der Begriff die Relation zwischen Strukturen in verschiedenen Organismen, die genetisch verwandt sind, insofern sie eine Entsprechung in einem gemeinsamen Vorfahren haben (»Structures which are genetically related, in so far as they have a single representative in a common ancestor, may be called *homogenous*. We may trace an *homogeny* between them, and speak of one as the *homogen* of the other«).[70] Die Integration der Erklärung der morphologischen Ähnlichkeit von Organen durch ihre gemeinsame Abstammung in die Definition des Homologiebegriffs stellt eine Ausweitung der Definition von der Beschreibung zur Erklärung dar: Der Begriff der Homologie verliert nach dieser Ausweitung den Status eines reinen Beschreibungsbegriffs und wird zu einem Erklärungsbegriff, indem er Ähnlichkeit durch gemeinsame Abstammung erklärt.[71] Mit dem Begriff sind also zwei im Prinzip verschiedene Phänomene verbunden – morphologische Ähnlichkeit und Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren –, die in Konflikt zu einander treten können, wenn die abstammungsidentischen Strukturen eine Transformation durchmachen (z.B. in Folge eines Funktionswechsels; ↑Funktion).[72] Weil der Begriff der Homologie in seiner seit dem frühen 20. Jahrhundert dominanten Bedeutung genau das bezeichnet, was Lankester ›Homogenie‹ nannte, wird dafür plädiert, den letzteren Begriff ganz aufzugeben.[73] Eine andere sinnvolle Option besteht jedoch darin, ›Homologie‹ als neutrales übergeordnetes Konzept beizubehalten und ›Homogenie‹ (oder ›Homophylie‹; s.u.) als eine seiner Spezifikationen beizubehalten.[74]

Lankester kontrastiert die Homogenie mit einem anderen Konzept, das er ***Homoplasie*** nennt (»homoplasis« oder »homoplasy«[75]; 1855 erscheint der Ausdruck bereits im medizinischen Kontext[76]). Darunter fasst er das Verhältnis von Organen, die einander ähneln, aber nicht auf eine gemeinsame Verwandtschaft zurückgehen. Im Vergleich zu ›Analogie‹ ist ›Homoplasie‹ für Lankester der engere Begriff, weil er allein auf einander ähnliche Strukturen angewendet wird, ›Analogie‹ nach Lankester aber das Verhältnis von zwei Strukturen beschreibt, die funktionsähnlich sind, unabhängig von ihrer morphologischen Ähnlichkeit.[77]

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts versteht H.F. Osborn das Konzept der Homoplasie so, dass es Elemente des Homologiebegriffs enthält.[78] Nachdem Lankester sich gegen diese Interpretation wehrt (»Homoplasy does *not* demand an element of homology«[79]), identifiziert Osborn Homoplasie mit ›Analogie‹, ›Parallelismus‹ und ›Konvergenz‹: »Lankester's homoplasy is equivalent to analogous evolution, to parallelism, or convergence«[80]. Diese Identifikation ist in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts verbreitet.[81] Von anderer Seite wird aber auf der alten Unterscheidung von Lankester bestanden und eine Analogie als reine Funktionsähnlichkeit unabhängig von strukturellen Verhältnissen bestimmt.[82]

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird ›Homoplasie‹ oft als Gegenbegriff zu ›Homologie‹ verwendet, also in der Bedeutung von »Nicht-Homologie« für parallele, konvergente oder analoge Merkmale[83]. Allgemein gilt damit jede abgeleitete Ähnlichkeit, die nicht das Ergebnis von gemeinsamer Abstammung ist, als Homoplasie (Wake 1999: »derived similarity that is not the result of common ancestry«[84]).

Nägeli: Organisations- und Anpassungsmerkmale

Parallel zur terminologischen Differenzierung zwischen Homologie und Analogie besteht auch die Unterscheidung von Organisations- und Anpassungsmerkmalen, die besonders durch den Botaniker C. von Nägeli (1884) propagiert wird. ***Organisationsmerkmale*** sind nach Nägeli solche artkonstanten Eigenschaften, die ihren Grund in der gemeinsamen Abstammung von einer Stammart haben, sich also aus dem Bauplan ergeben; sie sind in den Worten Nägelis durch eine »selbständige Umbildung des Idioplasmas bedingt«.[85] Anpassungsmerkmale sind dagegen durch eine (demgegenüber kurzfristigere) Veränderung des Organismus als Reaktion auf die Eigenschaften seiner Umwelt entstanden (↑Analogie). Die die Fortpflanzung betreffenden generativen Eigenschaften, z.B. die Art und Anordnung der Blütenorgane, sind oftmals Organisationsmerkmale, während die Anpassungsmerkmale eher vegetative

Teile des Organismus betreffen. Die Unterscheidung ist aber nicht als eine prinzipielle, sondern nur als eine relative zu nehmen. Eine für eine Art als Organisationsmerkmal gewertete Eigenschaft kann für ihre Stammart ein Anpassungsmerkmal dargestellt haben. Evolutionstheoretisch betrachtet waren viele Organisationsmerkmale zunächst Anpassungsmerkmale.[86]

Der Ausdruck ›Organisationsmerkmale‹ findet bereits vor von Nägeli Verwendung (Malte-Brun 1822: »The Ostrich of Africa and Arabia, the cassiowary of Java, of the neighbouring islands, and of New Holland, and the Touyou or Ostrich of Brazil, exhibit, in very distinct species, the same general features of organization«[87]; de Lamennais 1840: »les organisations caractéristiques des races«[88]; dt. Übers. 1841: »die charakteristischen Organisationsmerkmale der verschiedenen Racen [des Menschen]«[89]; Chambers 1847: »terrestrial crocodile-like animals, with some features of organization recalling the lacertilia«[90]; dt. Übers. 1851: »crocodilartige Landthiere, mit einigen an die Lacertinen erinnernden Organisationsmerkmalen«[91]). Wie die Zitate deutlich machen, werden bis zum Ende des 19. Jahrhunderts unter Organisationsmerkmalen allgemein Ähnlichkeiten im Bauplan verstanden, die nicht Homologien entsprechen müssen.

Anwendung in der Botanik

Auch das Konzept der Homologie wird in der Botanik angewendet. Es wird in diesem Zusammenhang aber nicht immer auf eine Ähnlichkeit aufgrund von gemeinsamer Abstammung zurückgeführt. So unterscheidet E. Strasburger 1902 drei Typen der Homologien: *architypische Homologien* entstehen durch Vererbung von einem gemeinsamen Vorfahren; *phytotypische* und *zootypische Homologien* sind dagegen Ähnlichkeiten, die nicht durch gemeinsame Abstammung, sondern durch die gleichen Bildungsgesetze bedingt sind (z.B. die Ähnlichkeit im Bau des Vegetationspunktes der vielzelligen Pflanzen); als *pantypische Homologien* bezeichnet Strasburger schließlich Ähnlichkeiten, die zwischen allen Organismen bestehen (z.B. die Kern- und Zellteilungsvorgänge).[92]

Homologie versus Analogie

In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts verändert sich das Verhältnis von Homologie- und Analogiebegriff: Owen versteht es noch so, dass sie sich nicht gegenseitig ausschließen (»homologous parts may be, and often are, also analogous parts in a fuller sense, viz., as performing the same function«[93]). Diese Auffassung findet sich später auch bei Gegenbaur und Haeckel.[94] Und G. Seidlitz bringt den Unterschied zwischen Homologie und Analoge 1871 knapp auf die Formel: »Homologie beruht […] auf genealogischer Gleichwerthigkeit, Analogie auf physiologischer«.[95] Homologien können damit allein zwischen Organismen, die »gemeinsame Vorfahren besitzen«; Analogien dagegen zwischen allen Organismen zugeschrieben werden, auch zwischen Pflanzen und Tieren. Und eine gleichzeitige physiologische und genealogische »Gleichwerthigkeit« ist nicht ausgeschlossen. Die Kiemen der Fische und Amphibien können beispielsweise gleichzeitig einander homologe und analoge Körperteile sein.

Später werden die Konzepte dagegen häufig unter gegenseitigem ausschließendem Bezug zueinander definiert. Einflussreich ist für diese Gegenüberstellung die Parallelisierung von ›Homologie‹ und ›Analogie‹ zu den von Lankester 1870 eingeführten Begriffen ›Homogenie‹ und ›Homoplasie‹, die dieser als Alternativen bestimmt (s.u.). Dementsprechend definiert E. Jacobshagen 1925 ausdrücklich solche Ähnlichkeiten als analog, die nicht homolog sind (↑Analogie).[96] Die Konzepte der Homologie und Analogie gelten spätestens seitdem im Allgemeinen als Grundlage alternativer Erklärungen für die Ähnlichkeit von Strukturen oder Funktionen.[97] Sie als miteinander vereinbar (»not mutually exclusive«) zu betrachten, ist im 20. Jahrhundert eine Minderheitenposition.[98]

Die Betrachtung der Organismen in funktionaler und in genealogischer Hinsicht, die den Begriffen Analogie und Homologie zugrunde liegt, wird seit Ende des 19. Jahrhunderts in der Gliederung der meisten Lehrbücher der Biologie verwendet: Es wird ein »allgemeiner Teil«, in dem es um die Organsysteme in funktionaler Hinsicht geht, von einem »speziellen Teil«, der die Organismen nach ihrer Verwandtschaft systematisch darstellt, unterschieden (↑Biologie: allgemeine versus spezielle Biologie). Nach diesem Prinzip verfahren fast alle klassischen Lehrbücher der Zoologie, die zwischen 1880 und 1980 erscheinen.[99] Der spezielle Teil ist in diesen Lehrbüchern meist sehr viel umfangreicher als der allgemeine Teil. Die gleiche Einteilung findet sich für die Botanik im ›Strasburger‹ zwischen 1894 und 1998.[100] Die allgemeinen Lehrbücher der Biologie beschränken sich dagegen meist auf eine Darstellung der organischen Funktionssysteme und verzichten auf einen (umfangreichen) speziellen Teil.[101]

Homologie und Entwicklungsbiologie

Als Konsequenz aus dem »biogenetischen Grundgesetz«, nach dem die Ontogenese eine Rekapitulation

der Phylogenese darstellt (↑Entwicklung), wird am Ende des 19. Jahrhunderts vorgeschlagen, solche Organe als ›homolog‹ zu bezeichnen, die aus ähnlichen Vorgängerstadien in der individuellen Entwicklung hervorgegangen sind. Die ontogenetischen Vorgängerstadien sollen dann phylogenetischen Vorgängern entsprechen. In den 1890er Jahren lehnt E.B. Wilson diese Vorschläge für ein »embryologisches Kriterium der Homologie« aber ab, weil phylogenetisch homologe Strukturen in der individuellen Entwicklung verschieden gebildet werden könnten. Nach Wilson können embryologische Untersuchungen grundsätzlich kein ausschlaggebendes Kriterium für das Vorliegen einer Homologie liefern: »embryological development does not in itself afford any absolute criterion what ever for the determination of homology«.[102] Homologien seien daher nicht im Rahmen einer vergleichende Embryologie, sondern allein durch die vergleichende Anatomie zu identifizieren: »comparative anatomy not comparative embryology, is the primary standard for the study of homologies, and hence of genealogical descent«.[103]

Trotzdem wird eine Anbindung des Homologiekonzepts an entwicklungsbiologische Untersuchungen weiterhin angestrebt: Es bildet ein Programm der Homologienforschung im 20. Jahrhundert, die Homologie der morphologischen Merkmale durch die Homologie der genetischen Strukturen und der Entwicklungswege zu erklären.[104] Die Homologie von Genen, im Sinne des gemeinsamen Erbes eines Chromosomenabschnitts von einem gemeinsamen Vorfahren, schlägt L.C. Dunn 1921 vor. Er entwickelt seine Anschauungen dabei aus der Untersuchung von Ähnlichkeiten in der Variation der Augen- und Fellfärbungen, die in verschiedenen Gruppen von Nagetieren auftreten.[105]

Von dem genetischen ist ein entwicklungsbiologisches Kriterium der Homologie zu unterscheiden. Auf letzteres zielen zahlreiche Homologiedefinitionen aus der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts. So heißt es 1920-21 bei E. Jacobshagen: »homolog sind homomorphe Bildungen innerhalb eines Tiertypus, die ontogenetisch aus korrespondierenden Anlagen der abstrakten Urgestalt dieses Typus oder irgendeiner seiner anatomisch-systematischer Untergruppen hervorgehen«.[106] Und H. Fuchs ist 1927 der Ansicht, die »grundlegenden ursprünglichen Lagebeziehungen«, die eine Homologie ausmachen, seien »in allererster Linie der Genese zu entnehmen«.[107] Auch L. von Bertalanffy verfolgt 1936 einen »entwicklungsphysiologischen« oder »dynamischen« Homologiebegriff, nach dem diejenigen Organe homolog sind, die »unter entsprechenden organisierenden Beziehungen entstanden sind«.[108] Nicht die Materialität der Bestandteile und auch nicht unbedingt die Herkunft von einem gemeinsamen Vorfahren, sondern allein die Gleichheit der entwicklungsbiologischen Organisationsbeziehungen definiert danach die Homologie von Organen. Homologen Strukturen liegen, nach einer anderen Formulierung, ein homologes »genetisches Entscheidungssystem« zugrunde.[109]

G. de Beer weist allerdings 1971 darauf hin, dass es keine Voraussetzung für die Homologie von Strukturen ausgewachsener Organismen ist, dass auch ihre frühen Stadien zueinander homolog sind. Die Gleichheit von Genen (aufgrund eines gemeinsamen Erbes) garantiert nicht die Homologie der Strukturen, weil die Gene aufgrund der Kontextabhängigkeit ihrer Wirkung in verschiedener Weise in die Entwicklung eingreifen könnten.[110] Und umgekehrt können auch als homolog angesehene Strukturen verschiedener Arten auf sehr unterschiedlichen Entwicklungswegen gebildet worden sein.[111] F. Baltzer spricht 1950 von dem morphologischen »Beharrungsvermögen« und der »Selbständigkeit der Form« gegenüber dem Weg ihrer Entstehung.[112] In neuerer Terminologie ist von der evolutionären *Robustheit von Mustern* (»robustness of patterns«) die Rede.[113] Offensichtlich existiert vielfach eine erhebliche Variation in der Entwicklung homologer Strukturen. Entwicklungsähnlichkeit kann daher nicht das Kriterium für (morphologische) Homologie sein. Es besteht eine Stabilität von »Modulen« der Entwicklung bei gleichzeitiger Variabilität der genetischen Ressourcen, die zu ihrem Aufbau führen (s.u.).

Die Anwendung des genealogisch bestimmten Homologiebegriffs auf Gene bietet allerdings einen Vorteil gegenüber seiner Anwendung auf Organe: Für Gene ist die Rede von gemeinsamen Vorfahren und einer Ähnlichkeit durch Abstammung angemessen, weil sie in einem direkten Abstammungsverhältnis zueinander stehen können. Gene (und Organismen), nicht aber Organe können direkte gemeinsame Vorfahren haben und insofern homolog zueinander sein.[114] In der Homologie von Organen ist dagegen immer ein Entwicklungssystem dazwischengeschaltet, das eine morphologische Ähnlichkeit auf unterschiedlichem Entwicklungsweg und eine morphologische Verschiedenheit trotz ähnlicher (und abstammungsidentischer) genetischer Ausstattung bedingen kann.

Morphologische Definitionen

Besonders in der deutschsprachigen Biologie setzt sich der mit Darwins Theorie initiierte deszendenztheoretische Homologiebegriff nur sehr langsam

durch. Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts wird weiter daran festgehalten, Homologien rein morphologisch zu bestimmen. Für E. Jacobshagen ist die Evolutionstheorie noch 1925 eine zu ungesicherte Theorie, als dass auf ihr einer der morphologischen Grundbegriffe begründet werden könnte. Die Homologie müsse in dem »Tatsächlichen der Morphologie« verankert werden und dürfe nicht aus einer anderen Theorie, auch wenn deren Geltung wahrscheinlich sei, abgeleitet werden. Homologe Organe werden von Jacobshagen dem entsprechend als »morphologisch gleichbedeutend« definiert[115]: »Organe, die in einem Bauplan oder dessen Grundformteilen denselben Bestandteil verkörpern, nennen wir, unbekümmert um etwaige Form- und Funktionsunterschiede, homolog«[116].

Eine ähnliche, nicht auf der Deszendenztheorie aufbauende Definition formuliert A. Naef 1927: »Homologie ist (in der systematischen Biologie) die formale (ideelle) Beziehung zwischen bestimmten Teilen der Gesamterscheinung mehrerer ähnlicher Organismen (oder ähnlicher Ausschnitte der Gesamterscheinung eines einzigen), welche sich (sachbegrifflich) daraus ergibt, daß diese Teile den andern der zugehörigen verglichenen Ganzen (oder Ausschnitte) im naturgegebenen Zusammenhang in übereinstimmender Weise zugeordnet sind, und, der Allgemeinheit (Gesetzmäßigkeit) dieser Zuordnung nach, unter einen einzigen festen Begriff gefaßt werden können«.[117] Die Homologie wird demnach also an die (gesetzmäßige) relative Lagebeziehung der Teile in einem Ganzen gebunden. Die Homologie gilt als unabhängig von der genetischen Verwandtschaft oder »Blutsverwandtschaft«, wie A. Kälin 1936 schreibt[118]; sie wird stattdessen als »Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen«[119] interpretiert. Homologienforschung bestehe nicht in der Untersuchung von Stammbäumen, sondern gehe dieser voraus, urteilt auch L. Berg 1922.[120]

Vorwurf der Zirkularität

Auch O. Hertwig vertritt 1906 einen rein morphologisch bestimmten Homologiebegriff (vgl. Tab. 113). Er ist darüber hinaus der Auffassung, die definitorische Verbindung des Begriffs der Homologie mit dem der gemeinsamen Abstammung führe in einen »circulus vitiosus«. Hertwig argumentiert, »daß die vergleichende Anatomie und die Entwickelungsgeschichte uns ja allein das wissenschaftliche Material liefern, auf Grund dessen wir ein natürliches System der Tiere errichten und Hypothesen über Abstammungsverhältnisse aufstellen können. Die Feststellung einer Homologie kann daher selbst nicht wieder von einem Verhältnis abhängig gemacht werden, das ich erst auf Grund von Homologieen als etwas Hypothetisches erschlossen habe. Die Homologie ist ein durch Vergleichung gewonnenes Denkergebnis, das unter allen Umständen zu Recht besteht, mag die Homologie in gemeinsamer Abstammung oder in Gesetzmäßigkeiten, nach welchen sich die Formbildung der Organismen vollzieht, ihre Erklärung finden«.[121] Hertwig plädiert also dafür, ›Homologie‹ als einen deskriptiven Begriff zu verstehen, der für genealogische Untersuchungen das Explanandum liefert.

Auch später im 20. Jahrhundert wird dieser Vorwurf der Zirkularität im Verständnis der Homologie als Erklärungsbegriff immer wieder vorgebracht: Die Homologie könne nicht durch gemeinsame Abstammung definiert werden, wenn sie im Anschluss daran als empirischer Beleg der gemeinsamen Abstammung herangezogen werden soll. Nach S. Woodger kommt dem Homologiebegriff eine *deskriptive* Aufgabe zu; Aufgabe der Evolutionstheorie sei dagegen die *Erklärung* morphologischer Phänomene. Woodger hält es daher nicht für sinnvoll, in die phänomenale Beschreibung bereits die Erklärungsgrundlage aufzunehmen, indem Homologien als morphologische Korrespondenzen über gemeinsame Abstammung definiert werden.[122] Auch von Seite der Taxonomie wird darauf hingewiesen, dass der Nachweis der gemeinsamen Abstammung schwierig ist und daher eine Definition der Homologie über Abstammungsverhältnisse wenig praktikabel sei.[123]

Zumindest der Zirkel in der Begriffsbestimmung kann aber vermieden werden, wenn bereits die Feststellung der Homologie von Strukturen als empirische Aussage über deren Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren und nicht nur über ihre morphologische Ähnlichkeit verstanden wird – dies aber nicht als ein Beleg für ihre Verwandtschaft gewertet wird.[124]

Remane: Homologiekriterien

Werden Homologien als Hinweise auf Verwandtschaft verstanden und sollen Merkmale im Hinblick auf ihren diagnostischen Wert für die Verwandtschaft gewichtet werden, dann bedarf es besonderer Kriterien für die Ermittlung von Homologien. Die von dem Zoologen A. Remane 1952 so genannten *Homologiekriterien* dienen als ein solches Mittel zur Bewertung von Merkmalen. Sie geben einen operationalen Maßstab zur Identifikation von Homologien an die Hand. Remane nennt drei Homologiekriterien für biologische Strukturen: die Kriterien der Lage, der speziellen Qualität und der Verknüpfung durch Zwischenformen (vgl. Tab. 114).[125] Der Sache nach wird

»A. Hauptkriterien«
»1. Kriterium der Lage«
»Homologie ergibt sich bei gleicher Lage in vergleichbaren Gefügesystemen«.

»2. Kriterium der speziellen Qualität der Strukturen«
»Ähnliche Strukturen können auch ohne Rücksicht auf gleiche Lage homologisiert werden, wenn sie in zahlreichen Sondermerkmalen übereinstimmen […]. Die Sicherheit wächst mit dem Grad der Komplikation und Übereinstimmung der verglichenen Strukturen«.

»3. Kriterium der Verknüpfung durch Zwischenformen (Stetigkeitskriterium)«
»Selbst unähnliche und verschieden gelagerte Strukturen können als homolog erklärt werden, wenn zwischen ihnen Zwischenformen nachweisbar sind, so daß bei Betrachtung zweier benachbarter Formen die unter 1 bzw. 2 angegebenen Bedingungen erfüllt sind. Die Zwischenformen können der Ontogenie der Strukturen entnommen sein oder echte systematische Zwischenformen sein«.

»B. Hilfskriterien«
»4. Selbst einfache Strukturen können als homolog erklärt werden, wenn sie bei einer großen Zahl nächstähnlicher Arten auftreten«.

»5. Die Wahrscheinlichkeit der Homologie einfacher Strukturen wächst mit dem Vorhandensein weiterer Ähnlichkeiten von gleicher Verbreitung bei nächstähnlichen Arten«.

»6. Die Wahrscheinlichkeit der Homologie von Merkmalen sinkt mit der Häufigkeit des Auftretens dieses Merkmals bei sicher nicht verwandten Arten«.

Tab. 114. Homologiekriterien (aus Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I: 63f., 33ff.).

insbesondere das erste Kriterium bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts dazu verwendet, »identische« Teile bei Organismen verschiedener Arten zu bestimmen. So stellt schon Goethe 1795 fest, dass im zwischenartlichen Vergleich »das Beständigste der Platz« ist, den ein Knochen »in der Organisation einnimmt«.[126] Und in eine ähnliche Richtung weist Geoffroy St.-Hilaires *Prinzip der Verbindungen* (»principe des connexions«) (s.o.).

Diese Kriterien ermöglichen ausgehend von einer strukturellen Analyse einen (hypothetischen) Schluss auf die phylogenetische Verwandtschaft. Die Homologie kann als ein *Index* der Verwandtschaft betrachtet werden, insofern sie in einem kausalen Zusammenhang mit der Verwandtschaft steht, ohne aber eine Ursache von ihr zu sein (so wie das Fallen der Barometernadel einen Index für einen Wetterwechsel darstellt). Homologien können daher lediglich als epistemische Gründe, nicht aber als reale Ursachen der Verwandtschaft gelten. Weil der Prozess der Abstammung meist nicht direkt beobachtbar ist, erfolgt die Feststellung der Verwandtschaft von Organismen aber nicht anders als durch den Nachweis der Homologie ihrer Merkmale.

Es ist allerdings umstritten, ob die Homologiekriterien als *Definition* oder lediglich zur *Indikation* von Homologien zu verstehen sind, ob Homologien also morphologisch oder genealogisch zu definieren sind. Die ältere, bis ins frühe 20. Jahrhundert dominierende Meinung favorisiert die erste Möglichkeit (vgl. auch Remane 1955: »Nicht die Phylogenie entscheidet über die Homologie, sondern die Homologie über die Phylogenie«[127]); in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird dagegen die zweite bevorzugt. So ist E. Mayr 1982 der Auffassung, die Kriterien würden eine *Evidenz* für Homologie begründen, aber nicht die *Definition* der Homologie liefern.[128] Die Definition der Homologie müsse eine phylogenetische, nicht eine morphologische sein (s.u.). Explizit in diese Richtung weist auch die Definition des Konzepts, die W.J. Bock 1988 gibt: »Homologous features (or conditions of the features) in two or more organisms are those that stem phylogenetically from the same feature (or condition) in the immediate common ancestor of these organisms«[129] (vgl. auch Tab. 113). Definiert werden Homologien danach auf phylogenetischer Grundlage; morphologische Ähnlichkeit ist dagegen der (einzige) empirische Test für eine Hypothese der Homologie.[130]

Grade der Homologie

Werden Homologien nicht als Identitäten, sondern als Ähnlichkeiten verstanden, ist es naheliegend, Grade der Homologie zu unterscheiden. O. Hertwig spricht 1906 ausdrücklich von »Graden der Homologie« und diskutiert die Möglichkeit der Differenzierung zwischen einer »kompletten und inkompletten Homologie«.[131] Dieser Vorschlag wird von verschiedener Seite kritisiert.[132] S.J. Gould ist 1988 der Meinung, eine Homologie sei nicht eine quantitative Größe, sondern vielmehr ein qualitatives Merkmal, das auf dem Vorliegen einer genealogischen Verwandtschaft beruhe: »true homology is not a number on a continuum; it is a quality of relationship based on evolutionary descent. […] Let homology be likeness due to evolutionary descent, and let similarity be similarity«.[133]

Auch ausgehend von Remanes Kriterien der Homologie ergibt sich die Frage, wie mit solchen Merkmalen zu verfahren ist, die nicht alle drei, sondern nur ein oder zwei Kriterien erfüllen. Und für einen an der Deszendenz orientierten Homologiebegriff entsteht das Problem daraus, dass viele Strukturen Elemente von verschiedenen Vorgängerstrukturen miteinander kombinieren. Auch für solche Fälle scheint es unvermeidlich, Grade der Homologie zuzulassen. Es ist daher nicht unüblich, den Begriff der ***Partialhomologie*** (»partial homology«) zu verwenden.[134] Dieser Ausdruck findet bereits Mitte des 19. Jahrhunderts im Rahmen der klassischen Morphologie Verwendung, ohne dass damit auf Abstammungsverhältnisse Bezug genommen wird (Owen 1871: »partial homology« für ein »less developed homologue«[135]). Als Partialhomologien können Klassen von solchen Organen oder komplexen Merkmalen verstanden werden, die nur in Teilen homolog zueinander sind.[136] Besondere Bedeutung kommt diesem Konzept in der Feststellung von Homologien auf molekulargenetischer Ebene zu: Der Prozentsatz der Gleichheit der Basensequenz von zwei DNA-Strängen gilt gleichzeitig als Maß für den Grad der Homologie dieser beiden Stränge. Denn es wird argumentiert, dass die unabhängige Entstehung der gleichen Sequenz sehr unwahrscheinlich ist.[137]

Deszendenztheoretische Bestimmungen

Deszendenztheoretische Bestimmungen des Homologiebegriffs setzen sich im 20. Jahrhundert allmählich durch. Homologien werden über die Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren definiert. Bei K. Peter heißt es 1922, homolog seien »Gebilde gleicher Abstammung«.[138] Ähnliche Definitionen geben 1928 G. de Beer, 1961 G.G. Simpson und 1976 M. Ghiselin (vgl. Tab. 113).

Es besteht allgemein die Tendenz, jedes gemeinsame abgeleitete Merkmal von zwei Organismen als homolog zueinander zu beschreiben. Im Rahmen der kladistischen Terminologie wird das Konzept der Homologie damit synonym zum Begriff der *Synapomorphie* (↑Systematik).[139] C. Patterson nennt den auf dieser Grundlage der Abgrenzung monophyletischer Taxa gebildeten Homologiebegriff 1982 *taxische Homologie* (»taxic homology«)[140] und bestimmt eine Homologie als eine Ähnlichkeit, die monophyletische Gruppen kennzeichnet, oder kurz als ein Merkmal dieser Gruppen (»homology is the property of monophyletic groups«[141]). Von der systematischen Schule der Kladistik wird ein solches Verständnis der Homologie bevorzugt, weil damit Homologien ausgehend von realen Prozessen der Natur bestimmt sind und nicht auf der bloß subjektiven Einschätzung einer Ähnlichkeit beruhen.[142] Ebenso wie das hierarchische (enkaptische) System der Verwandtschaft der Organismen sollen nach dem Vorschlag mancher Autoren auch die Homologien in einem hierarchischen System angeordnet werden (Bock 1963: »Homologous features and conditions form a hierarchy that corresponds to the taxonomic hierarchy of groups«[143]). Die Homologien spiegeln auf diese Weise unmittelbar die Ordnung der Organismen in monophyletische Gruppen. Diese taxonomische Analyse ist aber nicht direkt mit einer phylogenetischen Aussage verbunden; sie ist vielmehr auf das Aufstellen von Kladogrammen gerichtet; und diese haben nicht notwendig eine phylogenetische Konnotation (↑Systematik).[144]

Der Nachweis der taxischen Homologie von zwei Strukturen erfolgt durch eine kladistische Analyse, d.h. durch die Auszeichnung von Gruppen von Organismen, die einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren haben, auf den die Entstehung der fraglichen Struktur ursprünglich zurückgeht. In dieser Analyse spielen andere Strukturen, die mit den beiden fraglichen gemeinsam auftreten, eine wichtige Rolle, weil sie die Hypothese der Monophylie stützen können. Damit erlangt Remanes zweites »Hilfskriterium« für den Nachweis einer Homologie eine zentrale Rolle (die später so genannte *Kongruenz*[145]): Die Wahrscheinlichkeit der Homologie von Strukturen (nicht nur einfacher) wächst mit dem Vorhandensein weiterer Ähnlichkeiten von gleicher Verbreitung, weil auf diese Weise die Hypothese der Monophylie gestützt wird.[146]

Würden tatsächlich allein Synapomorphien als Homologien verstanden, dann wären viele andere Korrespondenzen zwischen Strukturen, die traditionell als Homologien interpretiert wurden, aus dieser Kategorie ausgeschlossen. Um dies zu vermeiden, schlägt A.L. Panchen 1992 in einer umfassenden Gliederung der verschiedenen Formen der Homologie vor, neben der Kategorie der taxischen Homologie eine andere Kategorie, die *Transformationshomologie* (»transformational homology«), zu bilden. Zu dieser Gruppe zählt er alle Korrespondenzen von Strukturen, die als phylogenetische Transformationen einer Vorgängerstruktur interpretiert werden können, auch wenn sie nicht als Synapomorphien eine monophyletische Gruppe charakterisieren (vgl. Tab. 115).[147] Die Ermittlung taxischer Homologien ist nach der Auffassung Panchens als ein Teil der Methodologie der Klassifikation von Organismen zu betrachten; taxische Homologien bilden damit nicht eine Evidenz für Evolution, sondern gehören im Gegenteil zu dem

I Transformationshomologie
Korrespondenz von Strukturen, die als phylogenetische Transformationen einer Vorgängerstrutkur interpretiert werden

A. Einzelhomologie
Korrespondenz einer Struktur in einem Individuum mit der in einem anderen, dem Referenzindividuum

1. Generelle Einzelhomologie
Korrespondenz einer Struktur in einem Individuum mit einer in einem hypothetischen Referenzindividuum (Vorfahren oder Archetyp)
z.B. Herz eines Säugetiers und eines frühen Tetrapoden-Vorfahrens

2. Spezielle Einzelhomologie
Korrespondenz einer Struktur in einem Individuum mit einer in einem realen anderen Individuum
z.B. Herz eines Säugetiers und eines Froschs

B. Iterative Homologie (Homonomie)
Korrespondenz eine Struktur mit anderen, die zusammen eine Serie bilden

1. Generelle Iterative Homologie
Korrespondenz einer in einem Individuum wiederholten Struktur mit einer hypothetischen Referenzstruktur (in einem Vorfahren oder Archetyp)
z.B. Korrespondenz des Schultergürtels der Wirbeltiere mit einem Kiemenbogen ihrer Vorfahren

2. Spezielle Iterative Homologie
Korrespondenz einer Struktur mit anderen, die in demselben Individuum (oder anderen Individuen) wiederholt erscheinen
z.B. ein Wirbel eines Wirbeltiers im Verhältnis zu den anderen Wirbeln desselben Tiers

II Taxische Homologie
Diagnostische Strukturen, die zur Klassifizierung taxonomischer Gruppen dienen

A. Autapomorphie
Korrespondierende Strukturen der Mitglieder eines Taxons, die ein »Merkmal« des Morphotyps dieses Taxons bilden
z.B. die fünffingerigen Gliedmaßen der Tetrapoden

B. Synapomorphie
Korrespondierende Strukturen der Mitglieder zweier Schwestertaxa, die allein diese Individuen charakterisieren und damit ein »Merkmal« des übergeordneten monophyletischen Taxons sind
z.B. die fünfffingerigen Gliedmaßen der Amphibien und Amnioten (Säugetiere, Vögel und Reptilien)

C. Symplesiomorphie
Korrespondierende Strukturen der Mitglieder verschiedener Taxa, die diese Individuen nicht exklusiv charakterisieren
z.B. die fünffingerigen Gliedmaßen der Vögel und Säugetiere, die nicht allein diesen eigen sind (sondern auch den Amphibien und Reptilien)

Tab. 115. Übersicht über Formen der Homologie (verändert nach Panchen, A.L. (1992). Classification, Evolution and the Nature of Biology: 72-74).

Explanandum, das durch die Theorie der Phylogenese als Explanans erklärt wird.[148]

Verbunden mit der monophyletischen Definition von Taxa ist seit den 1960er Jahren häufig die Auffassung von Taxa nicht als Klassen, sondern als ontologische Individuen (↑Art). Im Rahmen dieser Auffassung können die Homologien als Relationen zwischen den *Teilen* eines *Ganzen* (des monophyletischen Taxons) und nicht zwischen den Mitgliedern einer Klasse (wie die Analogien) bestimmt werden.[149]

Deszendenztheoretisch ist auch die Bestimmung von Homologien als Einheiten der *Evolutionsfähigkeit* (»evolvability«), die I. Brigandt 2007 vorschlägt.[150] Homologien sind danach Merkmale, die im Laufe der Phylogenese eine Veränderung erfahren und in verschiedenen Merkmalszuständen vorliegen können. Gegeneinander abgegrenzt werden Homologien durch das Kriterium der weitgehend unabhängig voneinander erfolgenden Variation, so dass sie zu Einheiten der phänotypischen Variation werden (»quasi-independent units of phenotypic variation«).[151]

Homologie und Informationsübertragung

Nicht nur phylogenetisch bedingte genetische Verwandtschaft wird als Grundlage zur Bestimmung von Homologien angenommen. W. Wickler unterscheidet 1967 allgemein zwischen phylogenetisch bedingten ***Erb-Homologien***[152] (1965: »phyletische Homologien«[153]) und durch individuelle Erfahrung erworbenen ***Traditions-Homologien***[154].Vererbung und Tradition bilden für Wickler zwei Wege des Weiterreichens von Information; gemeinsam ist ihnen, dass »historische Reste« der älteren Strukturen in den späteren Merkmalen vorhanden sind (↑Information: Abb. 217).

Im Anschluss daran definiert G. Osche 1973: »Homolog sind […] Strukturen, deren nicht zufällige Übereinstimmung auf gemeinsamer Information beruht«.[155] Unbestimmt bleibt dabei, auf welchem Wege die »gemeinsame Information« erworben ist; sie kann durch gemeinsame Abstammung oder individuelle Erfahrung, also Lernen, bedingt sein.

Auch im englischen Sprachraum findet sich unabhängig von diesen Überlegungen eine vielfach zitierte Definition L.M. Van Valens, der den Homologiebegriff 1982 bestimmt als eine Korrespondenz (»correspondence«) oder Ähnlichkeit von Merkmalen, die durch Kontinuität von Information verursacht ist (»Homology is resemblance caused by a continuity of information«).[156]

Homologie und Entwicklung

Im Gegensatz zu der heute vorherrschenden Interpretation des Homologiebegriffs als Bezeichnung für Strukturen, die das Ergebnis einer Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren sind, stehen solche Ansätze, die an die Stelle des phylogenetisch gleichen Ursprungs den ontogenetisch gleichen Weg der Bildung der Struktur setzen und diese zum definierenden Element des Homologiebegriffs machen. Ausgangspunkt dieser Analysen bilden häufig nicht die Homologien zwischen verschiedenen Organismen, sondern die Homologie von Strukturen in einem Organismus (also die »Homonomien« oder »seriellen Homologien«; s.o.). Dass es sich bei Homologien und Homonomien um parallele Fälle handelt, wird mit der Gleichheit der ontogenetischen Mechanismen zur Bildung der Strukturen begründet – in dem einen Fall laufen sie in einem Organismus ab, in dem anderen in verschiedenen.

L. Roth, die einen solchen entwicklungsbiologisch bestimmten Homologiebegriff 1984 vertritt, versteht unter einer Homologie die Gemeinsamkeit von Entwicklungswegen, die durch genealogisch verwandte Gene gesteuert werden (»sharing of pathways of development, which are controlled by genealogically related genes«).[157] Weil die Ähnlichkeit von Entwicklungswegen eine Abstufung in Graden zulässt, ist Roth auch der Meinung, die Homologie zwischen zwei Strukturen sei eine Frage des Grades.[158]

Einen entwicklungsbiologisch bestimmten Homologiebegriff entwickelt auch G.P. Wagner seit Ende der 1980er Jahre. An den herkömmlichen Homologiedefinitionen, die über die »gemeinsame Abstammung« von Strukturen erfolgen, kritisiert Wagner, dass Strukturen nicht in einem direkten Abstammungsverhältnis zueinander stehen, sondern in jeder Generation in der Entwicklung eines Organismus neu gebildet werden.[159] Weil Organe und allgemein Strukturen von Organismen nicht direkt voneinander kopiert werden, sie also keine »Replikatoren« sind (↑Selektion), können sie auch nicht von einem gemeinsamen Modell abstammen. Morphologische Strukturen stammen immer nur vermittelt über andere Strukturen voneinander ab. In seinem entwicklungsbiologischen Ansatz, der dem von Roth ähnelt, definiert Wagner *biologische Homologien* als Strukturen des gleichen Organismus oder verschiedener Organismen, die den gleichen Satz von Entwicklungseinschränkungen (»developmental constraints«) teilen, welche wiederum durch die gleichen lokal wirksamen Selbstregulationsmechanismen der Organdifferenzierung verursacht sind (vgl. Wagners Definition in Tab. 113).[160] Die Entwicklungseinschränkungen entstehen aus hierarchischen Netzwerken von Entwicklungsfaktoren oder aus zyklischen Anordnungen von Faktoren, die aufgrund ihrer wechselseitigen Abhängigkeit voneinander eine besondere Widerständigkeit gegenüber Veränderungen aufweisen.[161] Diese Widerständigkeit führt nach der Theorie Wagners zur Erhaltung von modularen morphologischen Einheiten (»building blocks«), die individualisierte und in ihrer Entwicklung weitgehend autonome Teile darstellen (»individualized and developmentally autonomous part of the phenotype«) und die in der Evolution über viele Jahrmillionen erhalten bleiben.[162] Selbst solche Strukturen, die genealogisch nicht auf die gleiche Vorgängerstruktur zurückgehen, können nach Wagners Verständnis als homolog, d.h. morphologisch identisch gelten. Wegen der Komplexität der Entwicklungsprozesse stimmt aber Wagners Kriterium für »biologische Homologien« meist mit dem historischen Kriterium überein.

Trotzdem ist mit diesem entwicklungsbiologisch bestimmten Homologiebegriff das Kriterium der gemeinsamen Abstammung verlassen und eine Rückkehr zu den traditionellen morphologischen, und nicht phylogenetisch-historischen Bestimmungen vollzogen. Im Anschluss an diese entwicklungsbiologischen Bestimmungen wird im Rahmen der »rationalen Morphologie« (↑Morphologie) versucht, Homologien als Ausdruck invarianter Gesetze der Formbildung zu deuten, die nicht durch gemeinsame Abstammung, sondern durch morphologische Faktoren selbst bedingt sind.[163] B. Goodwin definiert eine Homologie als eine Äquivalenzrelation, die zwischen den Mitgliedern einer Menge von Organismen besteht, deren Gestalten ineinander transformiert werden können (vgl. Tab. 113). Den Homologiebegriff will Goodwin ausdrücklich nicht mehr als genealogisches, sondern als rein morphologisches Konzept verstehen (»homological equivalence is independent of history. […] it provides the basic tool for a logical classification of forms in terms of their generative principles«).[164]

»Organisationshomologie«

Ebenfalls ohne phylogenetische Grundlage kommen solche Konzeptionen des Homologiebegriffs aus, die diesen mit morphologischen »Modulen« in Verbindung bringen (↑Morphologie). In dieser Hinsicht werden Homologien als entwicklungsbiologisch und evolutionär robuste morphologische Einheiten bestimmt, die trotz Variationen in genetischer Hinsicht morphologisch »identisch« sind. G.B. Müller spricht in diesem Zusammenhang 2003 von ***Organisationshomologien*** (»organizational homology concept«)

a) typologogische Homologie
Homolog sind Teile, die im Bauplan die gleichen Lagebeziehungen besitzen, unabhängig von Form und Abstammung,

b) typologisch-ontogenetische Homologie
Die Embryonalentwicklung wird zur Feststellung der typologischen Beziehung herangezogen,

c) phylogenetische Homologie
(= Homogenie Ray Lankester)
Homolog sind Organe, die die gleiche Abstammung besitzen (von gleichen Vorfahren ererbt),

d) entwicklungsphysiologische Homologie
(v. Bertalanffy)
Homolog sind Organe, die unter vergleichenden organisierenden Beziehungen entstanden sind. Dieser Begriff schließt zwangsläufig a, b, c in sich ein [?],

e) erbbiologische Homologie
Homolog ist, was durch homologe Mutation homologer Gene entstanden ist (J. Huxley). Blutsverwandtschaft kann also fehlen.

Tab. 116. Fünf Typen von Homologiebegriffen (nach Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie: 197ff.; verändert durch Starck, D. (1950). Wandlungen des Homologiebegriffes. Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie (Klatt-Festschrift), 957-969: 967).

und versteht darunter strukturelle Identitäten, die sich aus gleichen bauplanbedingten Entwicklungseinschränkungen (»constraints«) und anderen morphologischen Organisationsprozessen ergeben.[165] Homologien sind nach dieser Auffassung nicht an bestimmte genetische oder molekularbiologische Mechanismen gebunden, sondern gerade durch die Loslösung morphologischer Prinzipien von einer bestimmten materiellen Verkörperung gekennzeichnet: »Homology is the product of an increasing automization of a design principle from its mechanistic underpinning«[166]. Zwar will auch Müller die Organisationshomologie als »biologisches« Homologiekonzept verstanden wissen, das sich auf einen biologischen (morphologischen) Mechanismus stützt und damit unterschieden ist von den »genealogischen« oder »historischen« Homologiekonzepten, die sich primär an der »Abstammungsidentität« von Merkmalen orientieren, – er betont aber andererseits, dass Homologien Identitäten und keine Ähnlichkeiten sind.[167] Insofern nur solche räumlich getrennte Strukturen, die zu einem früheren Zeitpunkt miteinander verbunden waren, als »identisch« gelten können, würde aber auch dieses Homologiekonzept eine gewisse genealogisch-historische Komponente enthalten.

Typen der Homologie

Bis heute besteht keine Einigkeit darüber, ob der Begriff der Homologie als ein historisches oder morphologisches Konzept verstanden werden soll. Paradigmatisch stehen sich Interpretationen gegenüber, die in Homologien ein (morphologisches) Muster (»pattern«) oder einen (genealogischen) Vorgang (»process«) sehen. Unterschieden werden kann damit zwischen dem Typ der »topographischen Homologie« und dem der »phylogenetischen Homologie«.[168] Weil auch kaum Hoffnung besteht, den alten terminologischen Streit beizulegen, erscheint es sinnvoll, den Begriff der Homologie als ein umfassendes Dachkonzept zu verwenden, das in verschiedener Weise spezifiziert werden kann (ein Vorschlag, den schon H. Spemann 1915 macht[169]). Allgemein kann unter einer Homologie somit eine Entsprechung der Strukturen verschiedener Organismen verstanden werden, die im Rahmen verschiedener Theorien identifiziert und erklärt werden kann. In diesem Sinne wird auch vorgeschlagen, die Homologie allgemein als *Gleichheit* hinsichtlich eines bestimmten Kriteriums zu bestimmen, das als *universaler Garant* (oder universaler Bürge: »universal guarantor«) bezeichnet wird.[170] Ein solcher universaler Garant zur Festlegung der Gleichheit kann z.B. ein als ideal ausgezeichneter Bauplan (»Archetyp«), ein gemeinsamer Vorfahre oder ein bestimmter Entwicklungsweg sein. Sinnvoll erscheint es vor allem, drei Arten der Gleichheit zu unterscheiden: Gleichheit im Sinne von gemeinsamer Abstammung, morphologische Gleichheit und Gleichheit der Funktion (vgl. Tab. 117).

Eine genealogisch bestimmte Homologie kann dann entweder – im Anschluss an Lankester (1870)[171] – als *Homogenie* (s.o.) oder – im Anschluss an Haeckel (1872)[172], Palmén (1884)[173] und Fürbringer (1888)[174] – als ***Homophylie*** bezeichnet werden (Haeckel nennt die Homophylie »die wirklich phylogenetisch begründete Homologie«; Palmén erläutert »homophyl« mit »monophyletisch entstanden«). H. Poll verwendet 1920 in diesem Sinne den Ausdruck ***Isophylie***[175], der u.a. von K. Lewin (1922) und A. Meyer-Abich (1963) aufgegriffen wird[176].

Eine morphologisch bestimmte Ähnlichkeit, die sich auf die gleiche Gestalt von Merkmalen bezieht, ist im Gegensatz dazu entweder, in der Terminologie Lankesters, eine *Homoplasie* (s.o.) – oder – wie Fée (1843), Alefeld (1863), Haeckel (1872) und Fürbringer (1888)[177] sie treffender nennen – eine ***Homomorphie***. Fée verwendet den Ausdruck in Bezug auf die Fiederblätter bei Farnen (»L'homomorphie ou l'hétéromorphie des pinnules«[178]), Alefeld für die Blüten der Blütenpflanzen (»Homomorphie. Lauter

gleichgestaltige Zwitterbl.«[179]); nach Haeckel ist eine Homomorphie eine Homologie, »welcher die genealogische Begründung fehlt«[180].

Auch der Ausdruck ***homomorph*** (engl. ›homomorphous‹) erscheint bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, so 1835 in einer Einführung in die Botanik (Burnett 1835: »certain groups [of plants], having similar forms, have similar qualities; i.e. are both homomorphous and homogeneous«[181]). Owen gebraucht das Wort 1843 im Glossar seines Werks, in dem er die Konzepte ›Homologie‹ und ›Analogie‹ einführt. Owen und die Autoren vor ihm verwenden den Ausdruck aber in einem allgemeinen, nicht streng terminologischen Sinn (Owen: »of similar form«).[182] Palmén gebraucht ›homomorph‹ 1884 für ähnliche Strukturen, die »polyphyletisch sich entwickelt haben«.[183] Ebenso versteht Gegenbaur unter ›Homomorphien‹ 1898 jene Bildungen, »welche einander zwar mehr oder minder ähnlich [sind], aber in keinem phylogenetischen Nexus stehen«.[184] Das Konzept rückt damit in die Nähe von Lankesters Kategorie der Homoplasie.[185] M. Nowikoff hält ›Homomorphie‹ 1936 für den methodisch grundlegenden Begriff der vergleichenden Morphologie.[186] Daneben ist auch der Terminus ***Homomorphismus*** verbreitet (Burnett 1835: »the doctrine of homomorphism«).[187]

Zur Betonung der gleichen Lage von Teilen in einem morphologischen Gefüge wird der Terminus ***homotop*** verwendet (Haeckel formuliert 1868 ein »Gesetz der gleichörtlichen oder homotopen Vererbung«[188]; seit Beginn des 20. Jahrhunderts ist ›Homotopie‹ daneben ein in der Mathematik erscheinender Ausdruck für eine Abbildungsrelation[189]).

Als Alternative zu ›Homomorphie‹ wird außerdem gelegentlich der Ausdruck ***Isomorphismus*** gebraucht. Die Bezeichnung entstammt ursprünglich der Mineralogie und meint dort seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Formähnlichkeit von Kristallen. Mitte des 19. Jahrhunderts wird das Wort in die Biologie übernommen (Parker & Jones 1860: »similarity of form, or isomorphism [of Foraminifera]«[190]; Parker 1868: »its [i.e. the seriema's] isomorphism with the Grallae is so great as to have misled some of the greatest ornithologists«[191]). Fürbringer verwendet in Anlehnung an den englischen Ausdruck im Deutschen 1888 das Wort *Isomorphie*[192] – es erscheint aber insgesamt selten.[193] Ebenso wie ›Homomorphie‹ wird ›Isomorphie‹ als ein rein morphologisches, nicht primär auf Abstammungsverhältnisse bezogenes Konzept verstanden. Bezeichnet werden damit in erster Linie Ähnlichkeiten im äußeren Habitus. Nach Fürbringer sind Isomorphien »Convergenz-Analogien«, d.h. parallele Umbildung (durch »Züchtung und Anpassung«) der Körperteile von Organismen »von theilweise sehr abweichender Abstammung«.[194] Gegen den Ausdruck wird eingewandt, dass er eine vollkommene Identität von Formen voraussetzt, die in der Natur nicht zu finden sei.[195] Als allgemeinen Begriff zur Bezeichnung einer Ähnlichkeit von organischen Formen (besonders in der äußeren Erscheinung), ohne damit eine Aussage über die Art ihrer Entstehung zu verbinden, schlägt H. Klähn 1921 den Ausdruck *Isophänie* vor.[196]

Die traditionell als ›Analogie‹ bezeichnete Funktionsähnlichkeit schließlich stünde im Rahmen dieser Terminologie besser unter dem Namen ***Homotelie***. A. Spitzer, der diesen Ausdruck 1933 vorschlägt, bezieht ihn in erster Linie auf entwicklungsbiologische Phänomene: ›Homotelie‹ von Organen ist für ihn »die Gleichheit ihrer entwicklungsgeschichtlichen Ziele«.[197] In ähnlicher Bedeutung wird auch der Begriff ***funktionale Homologie*** neben die Kategorie der morphologischen oder strukturellen Homologie gestellt.[198] Der Ausdruck ›funktionale Homologie‹ wird vereinzelt seit den 1870er Jahren verwendet

P	M	T	Kategorie (Beispiel)
+	+	+	Homologie (funktionsanalog) (Hundehinterbein/Menschenbein)
+	+	–	Homonomie (Vogelflügel/Menschenarm)
+	–	+	?
+	–	–	Homologie (funktionsdisanalog) (Kieferknochen/Gehörknöchel)
–	+	+	Parallelismus (Vogelflügel/Fledermausflügel)
–	+	–	Aggressive Mimikry (Putzerfisch/Parasit)
–	–	+	Konvergenz (Kakteen/Wolfsmilch)
–	–	–	–

Tab. 117. Dreidimensionale Kreuzklassifikation von Ähnlichkeiten zur Unterscheidung von Homologien und Analogien. Die drei Dimensionen sind: die Gestalt (morphologische Ähnlichkeit: Homomorphie: M), die Abstammung (phylogenetische Verwandtschaft: Homophylie: P) und die Funktion (funktionale Ähnlichkeit: Homotelie: T) (Einteilung in Anlehnung an Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction, 21-74: 47).

(Giard 1874: »il n'ya pourtant, entre ces deux organes [dem Verdauungskanal eines Einzellers und eines Weichtieres], qu'une homologie fonctionnelle«[199]; Bathurst Woodman 1875:»The splenic enlargement is explained by the well-known functional homology of these organs – the lymphatics being found enlarged in cases in which the spleen is removed from animals«[200]). Seit den 1880er Jahren erscheint die Formulierung insbesondere in Bezug auf die Funktionsähnlichkeit von Gehirnteilen bei verschiedenen Säugetieren (Sterne 1881: »die schönen Arbeiten von Fritsch, Hitzig und Munck in Berlin über die functionelle Homologie der Gehirntheile bei Menschen und Säugethieren«[201]; Franck 1883: »die topographische oder funktionelle Homologie der Lappen [des Großhirns] von Mensch und Thier«[202]). Funktional homologe Körperteile werden seit den 1870er Jahren *funktionale Homologa* (»functional homologues«) genannt (Ferrier 1876: »The pigeon without its cerebral hemispheres is not the functional homologue of the dog without its hemispheres, but of the dog still retaining its optic thalami and corpora striata«[203]; Wiley 1894: »the Tunicate eye is the functional homologue of the pineal eye of the higher Vertebrates, as Spencer suggested«[204]). In der Botanik wird seit der Wende zum 20. Jahrhundert von funktionalen Homologa gesprochen (Dunn 1900: »the antipodals [of *Delphinium*] as a partial and functional homologue of the prothallus«[205]). Im Kontext der Chemie erscheint die Formulierung aber bereits seit den 1850er Jahren (Hunt 1852: »The alcohols differ from water by $(CH_2)_n$, and water is their functional homologue«)[206] – und auch in der Biologie wird der Ausdruck nicht in streng terminologischer Bedeutung verwendet. Angemessen ist es, als ›funktionale Homologien‹ nur solche Strukturen zu bezeichnen, deren gleiche Funktion auf gemeinsamer Verwandtschaft beruht (Wake 2003: »particular functions may be homologous as characters if shared among taxa due to common ancestry«[207]). Funktional homolog sind also die Wirbelsäulen bei Vögeln und Fledermäusen, nicht aber ihre Flügel.

Die Gliederung der allgemeinen Homologie in die drei grundlegenden Konzepte der *Homophylie*, *Homomorphie* und *Homotelie* kann als Folge des Organismus als eines in der Zeit bestehenden Phänomens gedeutet werden, wobei jedes der drei Konzepte jeweils eine der drei Dimensionen der Zeit betrifft: die Homophylie die Vergangenheit (phylogenetische Verwandtschaft), die Homomorphie die Gegenwart (räumliche Ähnlichkeit der gegenwärtigen Strukturen) und die Homotelie die Zukunft (Ausübung einer ähnlichen Funktion). Diesen Gedanken äußert 1933 A. Spitzer in einer etwas abweichenden Terminologie: »Die Homophylie bezieht sich auf eine Übereinstimmung (Gleichheit) in der Vergangenheit, die Homotopie in der Gegenwart, die Homotelie in der Zukunft«.[208]

Form	Congruence	Function	Growth	Example
isomorphic	homologous	adaptive	conformational	Stabilising Selection
isomorphic	homologous	adaptive	nonconformational	Directional Selection
isomorphic	homologous	nonadaptive	conformational	Evolutionary Novelty
isomorphic	homologous	nonadaptive	nonconformational	Developmental Evolution
isomorphic	homoplastic	adaptive	conformational	Adaptive Parallelism
isomorphic	homoplastic	adaptive	nonconformational	Classic Analogy
isomorphic	homoplastic	nonadaptive	conformational	Channeling Constraint
isomorphic	homoplastic	nonadaptive	nonconformational	Nonadaptive Parallelism
allomorphic	homologous	adaptive	conformational	Developmental Flexibility
allomorphic	homologous	adaptive	nonconformational	Homeotic Transformation
allomorphic	homologous	nonadaptive	conformational	Phenotypic Plasticity
allomorphic	homologous	nonadaptive	nonconformational	Genomic Evolution
allomorphic	homoplastic	adaptive	conformational	Regulatory Genes (Nonhierarchical)
allomorphic	homoplastic	adaptive	nonconformational	Regulatory Genes (Hierarchical)
allomorphic	homoplastic	nonadaptive	conformational	Tissue Inductions
allomorphic	homoplastic	nonadaptive	nonconformational	Superficial Identity

Abb. 213. Klassifikation von Formen der Ähnlichkeit nach vier Kriterien, entwickelt als System zum Testen von ökologisch-entwicklungsbiologisch-evolutionstheoretischen Hypothesen. Die vier Kategorien sind: Form (isomorph versus allomorph), Kongruenz (homolog, d.h. synapomorph, also gemeinsames abgeleitetes Merkmal eines monophyletischen Taxons, versus homoplastisch, d.h. nicht synapomorph), Funktion (adaptiv versus nichtadaptiv) und Entwicklungstyp (konform, d.h. ähnlicher Entwicklungsweg, versus nichtkonform, d.h. unterschiedlicher Entwicklungsweg) (aus Stone, J.R. & Hall, B.K. (2006). A system for analysing features in studies integrating ecology, development, and evolution. Biol. Philos. 21, 25-40: 33).

Für Homologien, die über Hunderte von Jahrmillionen der Evolution erhalten bleiben (z.B. die an der Bildung der Augen und Extremitäten von Insekten und Wirbeltieren beteiligten Entwicklungswege), ist seit Mitte der 1990er Jahre der Ausdruck ***Tiefenhomologie*** in Gebrauch (Tabin et al. 1996: »›deep homology‹ between fly and vertebrate appendages«).[209]

Strukturalismus versus Funktionalismus

In anderer Hinsicht erscheint es aber auch sinnvoll, die morphologische Ähnlichkeit (Homomorphie) auf einer anderen

Ebene anzusiedeln als die gemeinsame Abstammung und die Funktionsähnlichkeit. Denn letztere können als alternative Erklärungsbegriffe für die morphologische Ähnlichkeit von Organismen verstanden werden: Organismen sind einander ähnlich, weil sie miteinander verwandt sind und ähnliche Entwicklungswege in ihrer Gestaltbildung vorliegen oder weil sie über ähnliche funktionale Systeme verfügen, die als Anpassungen entstanden sind.

Abstammung und Anpassung können damit als zwei alternative Ansätze zur Erklärung organischer Formen voneinander unterschieden werden. Der eine bezieht sich auf die phylo- und ontogenetischen und allgemein die innerorganismischen Verhältnisse eines Organismus (Strukturalismus), der andere versucht die Relation des Organismus zu seiner Umwelt als Erklärungsgrund für die Formen anzuführen, die Formen also als Anpassungen zu deuten (Funktionalismus). Es stehen sich damit zwei Forschungsprogramme einander gegenüber: »the structuralist research program seeks to explain the material and mechanical basis of development, the functionalist research program is designed to explain the cause of specific form and function in relations to the conditions of existence«.[210]

Homologie und Ähnlichkeit

Die Entwicklung im 20. Jahrhundert geht dahin, das Phänomen der Homologie nicht nur über die gemeinsame Abstammung zu erklären, sondern auch darüber zu definieren.[211] Das Kriterium der Ähnlichkeit der Form wird damit zweitrangig. Organe können also auch dann homolog zueinander sein, wenn sie sich nicht ähneln.[212] Andererseits bildet die Ähnlichkeit von Strukturen (unterschiedlicher Funktionen) doch häufig den Ansatzpunkt sowohl für den Bedarf nach einer Erklärung als auch für die Erklärung selbst. So ist es die Ähnlichkeit der Gehörknöchelchen der Säugetiere mit den Kiefergelenkknochen mancher Fische, die nach Erklärung verlangt und gleichzeitig den Ansatz für eine Erklärung durch gleiche Abstammung liefert (diese Erklärung wurde historisch allerdings nach der bereits 1837 durch C.B. Reichert[213] gegebenen morphologischen Entsprechung der Strukturen gegeben). Viele vergleichende Morphologen halten daher an einer begrifflichen Verbindung von Homologie und Ähnlichkeit fest (»without some similarity, we should not even dream of homology«[214]).

Die Homologie kann damit als eine von mehreren möglichen Erklärungen für die Ähnlichkeit von organischen Formen gelten (↑Analogie: Tab. 6). R. Riedl ordnet die Homologie 1975 in eine Liste von sieben Formen der biologischen Ähnlichkeit. Neben (1) Homologie sind dies: (2) Analogie, (3) Homologie mit analogen Substrukturen (Homoiologie), (4) Homologie der Wirkung (Homodynamie), (5) Homologie oder Analogie molekularer Bausteine (Isologie), (6) Homologie von Bauteilen innerhalb des Individuums (Homonomie) und (7) Symmetrie.[215] Diese Konzepte sind nicht immer scharf gegeneinander abgegrenzt.

Eine systematischere Einteilung der Homologien gibt A. Meyer 1926.[216] Er unterscheidet homologe Gebilde danach, wo sie auftreten: an ein und demselben Individuum, an verschiedenen Individuen derselben Spezies oder an verschiedenen Individuen verschiedener Spezies. Innerhalb dieser Gruppen wird weiter danach unterschieden, ob sich die Homologien in der Ontogenese oder im adulten Zustand zeigen.

Objekte der Homologie

Traditionell werden Homologien auf der Ebene von Organen ermittelt. Sukzessive hat der Begriff aber eine Ausweitung auf andere Entitäten erfahren. So werden Homologien gleichfalls auf mikroskopische oder sogar molekularbiologische Strukturen bezogen.[217] Außerdem können auch ganze Organismen oder sogar Taxa als zueinander homolog beschrieben werden.[218] Schließlich wird der Homologiebegriff nicht allein auf räumliche Strukturen, sondern auch auf Funktionen und Verhaltensweisen bezogen.[219] K. Lorenz erstellt 1941 einen Stammbaum von Enten und Gänsen auf der Grundlage von Verhaltenseinheiten der Balz, die er als Homologien deutet (↑Ethologie: Abb. 122).[220] Homologien auf einer Ebene müssen nicht mit Homologien auf einer anderen Ebene einhergehen; so muss z.B. eine phänotypische Homologie in einer morphologischen Struktur keine Entsprechung auf genetischer oder entwicklungsbiologischer Ebene aufweisen, weil die morphologisch gleiche Struktur auf verschiedenen Wegen gebildet werden kann. Empfohlen wird daher, bei der Identifizierung von etwas als Homologie eine genaue Spezifizierung hinzuzufügen (Hall 2003: »homologous as limbs, homologous as digits, homologous developmental process, homologous as a gene network, etc.«[221]).

Basierend auf Funktionen oder Verhaltensweisen lassen sich demnach andere Homologien feststellen als auf morphologischer Grundlage: Die Funktion des Fliegens mittels der Vorderextremitäten ist bei allen Fledermäusen beispielsweise homolog, insofern diese Funktion von ihrer Verwirklichung bei einem allen Fledermäusen gemeinsamen Vorfahren abgeleitet werden kann. Nicht homolog ist aber die Funktion des Fliegens mittels Vorderextremitäten bei Fledermäusen und Vögeln, weil sie nicht auf die Funktion

bei einem gemeinsamen Vorfahren zurückgeführt werden kann. Homolog sind die Vorderextremitäten dieser Tiere allein in morphologischer Hinsicht, denn sie bilden eine Synaphomorphie der Gruppe der Wirbeltiere. Man kann daher auch sagen: Die Vorderextremitäten von Fledermäusen und Vögeln sind zwar als Extremitäten (morphologisch oder strukturell bestimmt), nicht aber als Flügel (ethologisch oder funktional bestimmt) zueinander homolog.

Funktional homolog zueinander sind auch die basalen organischen Funktionen, die alle Lebewesen charakterisieren (Ernährung, Schutz, Fortpflanzung): Diese Funktionen können auf einen allen Lebewesen gemeinsamen Vorfahren zurückgeführt werden, von dem aus sie sich seit einigen Milliarden Jahren auf der Erde erhalten und in mannigfaltigen Formen modifiziert haben.

Homologienbiologie

Der Begriff der Homologie gilt bis heute als ein wichtiges oder sogar als das zentrale Konzept der Biologie (Wake 1994: »Homology is the central concept for *all* of biology«[222]). Strukturen und Prozesse auf allen Ebenen der biologischen Hierarchie, von Sequenzen der Makromoleküle (und Gene) bis zu Verhaltensweisen, können als homolog zueinander beurteilt werden. Aufgrund eines gemeinsamen methodischen Ansatzes können die Untersuchungen der Homologien in diesen verschiedenen Feldern zu einer eigenen biologischen Subdisziplin zusammengefasst werden.

Bereits É. Geoffroy Saint-Hilaire weist den morphologischen Verfahren zur Bestimmung von Homologien den Status einer Wissenschaft zu und verwendet 1824 die Formulierung ***Homologienwissenschaft*** (»la science des Homologies«).[223] Auch C. Darwin bedient sich 1862 dieses Ausdrucks (»science of Homology«).[224] Als eine eigenständige biologische Disziplin, nämlich als »Lehre von den typischen Ähnlichkeiten«, versteht auch A. Naef 1913 das Studium der Homologien und nennt es ***Homologienlehre***.[225] H. Böker fasst 1937 allgemein die biologischen Subdisziplinen, die es mit Fragen der Genese zu tun haben – also v.a. die Genetik und Deszendenzlehre, aber auch die Typologie (Taxonomie) –, als *Homologienlehre* oder ***genetische Anatomie*** zusammen.[226] (C.G. Carus bezieht diesen letzteren Ausdruck 1834 auf die Ontogenese: »Der Organismus wird nach der Geschichte seiner einzelnen Lebensstadien und nach dem Zustande jedes besondern Organs in diesen verschiedenen Lebensstadien beschrieben: geschichtliche oder genetische Anatomie.«[227]) In ähnlicher Absicht führt H.-W. Koepcke 1956 für die historisch-evolutionstheoretisch orientierten Subdisziplinen der Biologie die Bezeichnung ***Homologienbiologie*** ein und kontrastiert sie mit einer um den Begriff der Analogie zentrierten Lebensformenlehre, der *Analogienbiologie* (↑Analogie).[228]

Homöomorphie

Der Terminus ›Homoömorphie‹ wird 1901 von S.S. Buckman eingeführt (»homoemorphy«[229]), nachdem er bereits 1895 das zugehörige Adjektiv ›homöomorph‹ (»homoeomorphous«) verwendet hat[230]. Die Homömorphie ist nach Buckman das Phänomen der oberflächlichen Ähnlichkeit, aber im Detail erheblichen Unterschiedlichkeit von Organismen verschiedener Arten (»the phenomenon of species nearly alike so far as superficial appearance is concerned, but unlike when particular structural details are closely examined«).[231] Als Erklärung dieser Ähnlichkeit wird eine konvergente oder parallele Evolution (↑Analogie) oder Mimikry angegeben.[232] Der Ausdruck wird in erster Linie von Paläontologen verwendet[233] und ist insgesamt wenig verbreitet. O.H. Schindewolf erläutert ihn 1940 als »Formähnlichkeit homologer Organe, die durch parallele oder divergente Entwicklung entstanden ist«.[234] Er grenzt ihn ab von der »Konvergenz« als der Erscheinung der »Formähnlichkeit analoger Organe, die durch konvergente Entwicklung entstanden ist«[235] (↑Analogie).

Paralogie

Als einen zu ›Homologie‹ und ›Analogie‹ komplementären Begriff führt I.J. Hunter 1964 den Terminus ›Paralogie‹ ein. Er versteht darunter die morphologische oder anatomische Ähnlichkeit von Strukturen, die nicht auf gleicher Abstammung beruhen (also keine Homologien darstellen) und auch nicht die gleiche Funktion wahrnehmen (also auch nicht im Verhältnis der Analogie zueinander stehen: »Paralogy, then, refers only to anatomical similarity and has no phylogenetic or functional implications«[236]). Der Ausdruck wird nur relativ selten verwendet; seine Bedeutung entspricht weitgehend der des älteren Worts ›Homomorphie‹ (s.o.).

Homoiologie

Eine Homoiologie ist ein Verhältnis zwischen Merkmalen, die zueinander homolog sind, aber in unabhängiger Entwicklung voneinander ähnliche Funktionen wahrnehmen. Der Ausdruck geht auf L. Plate zurück, der ihn 1902 einführt. Plate erläutert: »Or-

gane desselben Thieres oder nahe verwandter Formen, welche einander ähnlich sind, weil sie *einem* Bildungstriebe entstammen, welche aber dabei von Anfang an morphologisch nicht gleichwertig sind, will ich *homoiolog* nennen im Gegensatz zu *homologen* Organen, welche von derselben Ausgangsform sich ableiten. [...] Es sind Producte ähnlicher Wachsthumsgesetze, die aber an verschiedenen Körperregionen zu differenten Bildungen führen mussten«.[237] 1922 bestimmt Plate die Homoiologie als »unabhängig erworbene morphologische und physiologische Aehnlichkeit oder Gleichheit bei Tieren, welche sich unabhängig voneinander von derselben Stammform ableiten. Sie besitzen eine Anzahl gleicher Erbfaktoren und haben daher die Tendenz, sich in ähnlicher Weise weiter zu entwickeln«[238]. In ähnlicher Bedeutung konstatiert T. Eimer 1889 eine »unabhängige Entwicklungsgleichheit«[239] bei Schmetterlingen und führt in einer Diskussion der Mimikry Beispiele von »grosser Ähnlichkeit der Eigenschaften nicht unmittelbar blutsverwandter Formen« an[240].

R. Riedl erklärt Homoiologien 1975 kurz als »Analogien auf homologer Basis«.[241] Ein Beispiel dafür bilden die Flossenbildungen der Ichtyosaurier und Wale, die auf der bei ihnen homologen Tetrapodenextremität aufbauen.

Nachweise

1 Owen, R. (1836). Cephalopoda. In: Todd, R.B. (ed.). The Cyclopædia of Anatomy and Physiology, vol. 1, 517-562: 525; ders. (1837). The Hunterian Lecture in Comparative Anatomy (Chicago 1992).
2 Platon, Phaidon 93d; Gorgias 480b.
3 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1115a.
4 Aristoteles, De part. anim. 665b.
5 Aristoteles, Hist. anim. 486a17f.; vgl. 486b18f.
6 a.a.O.: 497b9-13; vgl. Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie: 161f.
7 Vgl. Peck, A.L. (1965). Notes on terminology. In: ders. (ed.). Aristotle, History of Animals, 3 vols.: I, lxiiif.
8 Belon, P. (1555). L'histoire de la nature des oyseaux.
9 Vgl. Blount, T. (1656). Glossographia (nach OED 1989).
10 Ray, J. (1682). Methodus plantarum nova; vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 101.
11 Rossi, G. (1802). Le compas de proportion: 122; Arbogast, F.A. (1800). Du calcul des dérivations: xvi.
12 Vgl. Butterfass, T. (1985). Goethe und die Wissenschaft von der Pflanze. In: Kimpel, D. & Pompetzki, J. (Hg.). Allerhand Goethe, 165-180: 167.
13 Goethe. J.W. von (1796). Vorträge über die drei ersten Kapitel des Entwurfs einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 193-209): 209; vgl. LA, Bd. II, 9B, 458.
14 ebd.
15 Lubosch, W. (1919). Was verdankt die vergleichend-anatomische Wissenschaft den Arbeiten Goethes? Jahrb. Goethe-Ges. 6, 157-191: 161.
16 Herder, J.G. (1799). Verstand und Erfahrung. Eine Metakritik zur Kritik der reinen Vernunft, Bd. 1: 125.
17 Kieser, D.G. (1817). System der Medicin, zum Gebrauche bei akademischen Vorlesungen und für practische Aerzte, Bd. 1: 172.
18 a.a.O.: 171f.
19 Kieser, D.G. (1819). System der Medicin, zum Gebrauche bei akademischen Vorlesungen und für practische Aerzte, Bd. 2: 571 (§510).
20 Oken, L. (1805). Abriß des Systems der Biologie: 10; vgl. ders. (1805). Die Zeugung: 182.
21 Oken, L. (1809). Lehrbuch der Naturphilosophie, Bd. 1: 70.
22 Oken, L. & Kieser, D.G. (1806). Vorrede. Beiträge zur vergleichenden Zoologie, Anatomie und Physiologie 1, i-xiv: xiii.
23 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1818-22). Philosophie anatomique, 2 Bde.: I, XXX; vgl. Boyden, A. (1943). Homology and analogy: A century after the definition of 'homologue' and 'analogue' of Richard Owen. Quart. Rev. Biol. 18, 228-241: 235.
24 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1820). Mémoires sur l'organisation des insectes. Premier mémoire sur un squelette chez les insectes, dont toutes les pièces identiques entre elles dans les divers ordres du système entomologique,

correspondent à chacun des os du squelette dans les classes supérieures. Journal complémentaire du dictionaire des sciences médicales 5, 340-351: 341.

25 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1825). Composition de la tête osseuse de l'homme et des animaux: 20f.; vgl. ders. (1824). Composition de la tête osseuse de l'homme et des animaux. Ann. Sci. Nat. 3, 173-192; 245-299: 174.

26 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1825). Mémoire sur la structure et les usages de l'apparail olfactif dans les poissons, suivi de considérations sur l'olfaction des animaux qui odorent dans l'air. Ann. Sci. Nat. 6, 322-354: 342.

27 Nachweise für Tab. 113: Owen, R. (1843). Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals: 379; Huxley, T. (1849). On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. Philos. Trans. Roy Soc. Lond.: 413-434: 425; Hertwig, O. (1906). Ueber die Stellung der vergleichenden Entwickelungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie. In: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. 3, Teil 3, 149-180: 151; Schmidt, H. (1912). Wörterbuch der Biologie: 233; Jacobshagen, E. (1924). Begriff und Formen der morphologischen Homologie. Verh. anat. Ges. (Erg.-Bd.) 58, 257-262: 260; Naef, A. (1927). Die Definition des Homologiebegriffes. Biol. Zentrbl. 47, 187-190: 188f.; Fuchs, H. (1927). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschultergürtels der Wirbeltiere, 7. Mitteilung. Anatom. Anz. 64, 305-350: 318; Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy: 70; Inglis, W.G. (1970). The observational basis of homology. Syst. Zool. 19, 219-228: 219; Gegenbaur, C. (1859/70). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 80; Haeckel, E. (1894). Systematische Phylogenie, Bd. 1: 10; Osborn, H.F. (1902). Homoplasy as a law of latent or potential homology. Amer. Nat. 36, 259-271: 270; de Beer, G.R. (1928). Vertebrate Zoology: 478; Kosmos-Lexikon der Naturwissenschaften, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie, Bd. 1 (1953): 1251; Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy: 78; Bock, W.J. (1969). Comparative morphology in systematics. In: Systematic Biology, 411-448: 415; Ghiselin, M. (1976). The nomenclature of correspondence: A new look at 'homology' and 'analogy'. In: Masterton, R.B., Hodos, W. & Jerison, H. (eds.). Evolution, Brain, and Behavior: Persistent Problems, 129-142: 138; Van Valen, L.M. (1982). Homology and causes. J. Morphol. 173, 305-312: 305; Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1825). Mémoire sur la structure et les usages de l'apparail olfactif dans les poissons, suivi de considérations sur l'olfaction des animaux qui odorent dans l'air. Ann. Sci. Nat. 6, 322-354: 341f.; Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 434; Bertalanffy, L. von (1936). Wesen und Geschichte des Homologiebegriffes. Unsere Welt 28, 161-168: 168; Roth, V.L. (1984). On homology. Biol. J. Linn. Soc. 22, 13-29: 13; Wagner, G.P. (1989). The biological homology concept. Ann. Rev. Ecol. Syst. 20, 51-69: 62; Goodwin, B. (1993). Homology and a generative theory of biological form. Acta Biotheor. 41, 305-314: 307.

28 Geoffroy Saint-Hilaire (1818-22): I, XXIIf.

29 Geoffroy Saint-Hilaire (1824): 174.

30 ebd.

31 Vgl. Appel, T. (1987). The Cuvier-Geoffroy Debate: 70; 106f.

32 a.a.O.: 70.

33 Vgl. Friedrich, H. (1932). Kritische Studien zur Geschichte und zum Wesen des Begriffes der Homologie. Ergebn. Anat. 29, 25-86: 35.

34 Vicq d'Azyr, F. (1775). Mémoirs sur les rapports qui se trouvent entre les usages et la structure des quatres extrémités dans l'homme et dans les quadrupèdes (Œuvres, Bd. 4, Paris 1805, 313-337).

35 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 185 (§ 150).

36 Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1832-37). Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux, Bd. 1: 59.

37 Owen, R. (1836). Cephalopoda. In: Todd, R.B. (ed.). The Cyclopædia of Anatomy and Physiology, vol. 1, 517-562: 525f.

38 Owen, R. (1843). Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals: 379; vgl. ders. (1848). On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton: 7; Haupt, H. (1935). Das Homologieprinzip bei Richard Owen. Ein Beitrag zur Geschichte des Platonismus in der Biologie. Sudhoffs Arch. 28, 143-228.

39 Friedrich (1932): 39.

40 Owen (1848): 6.

41 a.a.O.: 7.

42 Owen (1848): 8; ders. (1849). On the Nature of the Limbs: 19; vgl. Gegenbaur, C. (1898). Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. 1: 23.

43 Owen, R. (1846). Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Vertebrate Animals, vol. 1. Fishes: 41; ders. (1846). Observations on Mr. Strickland's article on the structural relations of organized beings. Philosophical Magazine and Journal of Science 27, 525-27: 526; ders. (1848): 8.

44 Vgl. z.B. Ghiselin, M. (1976). The nomenclature of correspondence: A new look at 'homology' and 'analogy'. In: Masterton, R.B., Hodos, W. & Jerison, H. (eds.). Evolution, Brain, and Behavior: Persistent Problems, 129-142: 139.

45 Raspail, F.V. (1843). Histoire naturelle de la santé et de la maladie, 3 Bde.: I, xlviii.

46 Owen, R. (1866). On the Anatomy of Vertebrates, I. Fishes and Reptiles: XXXVI.

47 Huxley, T. (1849). On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. Philos. Trans. Roy Soc. London, 413-434: 425.

48 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 191.

49 a.a.O.: 435.

50 a.a.O.: 414.

51 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 365.

52 Darwin (1859): 414; vgl. Owen, R. (1839). [Note at the Proceedings of the Zoological Society, 27 March 1838]. Annals Nat. Hist. 2, 300-307: 305.

53 Hartmann, E. von (1875). Wahrheit und Irrthum im Darwinismus: 17; vgl. ders. (1869-77/1923). Philosophie des Unbewussten, 3 Bde.: III, 345.

54 Ungerer, E. (1922). Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie: 83.
55 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 188.
56 Vgl. z.B. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.
57 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 35.
58 ebd.
59 Gegenbaur, C. (1859/70). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 77.
60 a.a.O.: 80; vgl. ders. (1898). Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. 1: 22.
61 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde: II, 411.
62 Haeckel, E. (1894). Systematische Phylogenie, Bd. 1: 10.
63 Burmeister, H. (1835). Handbuch der Entomologie, Bd. 2: 39; vgl. ders. (1837). Handbuch der Naturgeschichte, Bd. 2. Zoologie: 424; 592.
64 Bronn, H.G. (1850). Allgemeine Zoologie: 105; vgl. auch Naef, A. (1917). Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Ursache ihrer Stammesgeschichte: 19; Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik, I: 84ff.
65 Bronn, H.G. (1858). Morphologische Studien über Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere: 410.
66 ebd.
67 Haeckel (1866): I, 316; vgl. Gegenbaur, C. (1898). Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. 1: 23.
68 Naef (1917): 20.
69 Lankester, E.R. (1870). On the use of the term "homology" in modern zoology, and the distinction between "homogenetic" and "homoplastic" agreements. Ann. Mag. Nat. Hist. 6, 34-43: 36.
70 ebd.
71 Donoghue, M.J. (1992). Homology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 170-179: 171.
72 Vgl. Boyden, A. (1947). Homology and analogy. A critical review of the meanings and implications of these concepts in biology. Amer. Midl. Nat. 37, 648-669: 649.
73 Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347: 328.
74 Vgl. Spemann, H. (1915). Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. In: Die Kultur der Gegenwart 3. Teil, IV, 1, 63-86: 81.
75 Lankester (1870): 41.
76 Gleisberg, M. (1855). Ueber die trophischen Veränderungen der thierischen Gewebe, ueber Neoplasmen ueberhaupt. Magazin für die gesammte Thierheilkunde 21, 129-198: 172.
77 Lankester (1870): 40f.
78 Osborn, H.F. (1902). Homoplasy as a law of latent or potential homology. Amer. Nat. 36, 259-271.
79 Lankester, E.R. [Letter to Osborn]. In: Osborn, H.F. (1907). Evolution of Mammalian Molar Teeth to and from the Triangular Type, 238-239.
80 Osborn, H.F. (1905). The ideas and terms of modern philosophical anatomy. Science 21, 959-961: 959; vgl. Haas & Simpson (1946): 322.
81 Dendy, A. (1923). Outline of Evolutionary Biology: 246; 258; Tait, J. (1928). Homology, analogy and plasis. Quart. Rev. Biol. 3, 151-173: 159f.; Hubbs, C.L. (1944). Concepts of homology and analogy. Amer. Nat. 78, 289-307: 296.
82 Haas & Simpson (1946): 324.
83 Hubbs (1944): 296; Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy; Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction, 21-74: 45.
84 Wake, D. (1999). Homoplasy, homology and the problem of "sameness" in biology. In: Bock, G.R. & Cardew, G. (eds.). Homology, 24-33: 31.
85 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 327.
86 Remane, A. (1952/56). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik, I: 248f.
87 Malte-Brun, M. (1822). Universal Geography, vol. 1, Improved by the Addition of the Most Recent Information, Derived from Various Sources: 511.
88 Lamennais, F.R. de (1840). Esquisse d'une philosophie, Bd. 3: 72 (7. Buch, 5. Kap.).
89 Lamennais, F.R. de (1841). Grundriß einer Philosophie, Bd. 3: 60.
90 Chambers, R. (1844/47). Vestiges of the Natural History of Creation: 66.
91 Chambers, R. (1851). Natürliche Geschichte der Schöpfung des Weltalls der Erde und der auf ihr befindlichen Organismen (übers. v. C. Vogt): 88; vgl. 305.
92 Strasburger, E. (1902). Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. wiss. Bot. 37, 477-526: 522.
93 (1848). On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton: 7.
94 Vgl. Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I: 88; Bäumer, Ä. (1989). Die Entstehung des modernen biologischen Analogiebegriffes im 19. Jahrhundert. Sudhoffs Arch. 73, 156-175: 174.
95 Seidlitz, G. (1871). Die Darwin'sche Theorie: 164.
96 Jacobshagen, E. (1925). Allgemeine und vergleichende Formenlehre der Tiere: 198.
97 Simpson in: Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347: 323.
98 Haas in: Haas & Simpson (1946): 325.
99 Claus, C., Grobben, K. & Kühn, A. (1880/1932). Lehrbuch der Zoologie; Boas, J.E.V. (1890/1922). Lehrbu-

ch der Zoologie; Hertwig, R. (1892/1931). Lehrbuch der Zoologie; Fleischmann, A. (1898). Lehrbuch der Zoologie; Kühn, A. (1922/64). Grundriß der allgemeinen Zoologie; Stempell, W. (1926/35). Zoologie im Grundriss; Wurmbach, H. (Hg.) (1957-62/68-70). Lehrbuch der Zoologie; 2 Bde.; Siewing, R. (Hg.) (1980-85). Lehrbuch der Zoologie, 2 Bde.; ohne speziellen Teil: Steche, O. (1919). Grundriß der Zoologie.

100 Strasburger, E. et al. (1894/1998). Lehrbuch der Botanik.

101 Hertwig, O. (1893-98/1923). Allgemeine Biologie; Nussbaum, M., Karsten, G. & Weber, M. (1911/14). Lehrbuch der Biologie für Hochschulen; Hartmann, M. (1927/53). Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben; Simpson, G.G., Pittendrigh, C.S. & Tiffany, L.H. (1957). Life. An Introduction to Biology; Czihak, G., Langer, H. & Ziegler, H. (Hg.) (1976/96). Biologie. Ein Lehrbuch; Campbell, N.A. (1987/96). Biology.

102 Wilson, E.B. (1894). The embryological criterion of homology. Biol. Lect. Woods Hole 3, 101-124: 113.

103 a.a.O.: 114; vgl. Baxter, A.L. (1977). E.B. Wilson's "destruction" of the germ-layer theory. Isis 68, 363-374.

104 Vgl. Spemann, H. (1915). Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. In: Die Kultur der Gegenwart 3. Teil, IV, 1, 63-86.

105 Dunn, L.C. (1921). Unit character variation in rodents. J. Mammal. 2, 125-140.

106 Jacobshagen, E. (1920-21). Die Homologie der Wirbeltierkiemen. Jena. Z. Naturwiss. 50, 87-142: 130.

107 Fuchs, H. (1927). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschultergürtels der Wirbeltiere, 7. Mitteilung. Anatom. Anz. 64, 305-350: 318.

108 Bertalanffy, L. von (1936). Wesen und Geschichte des Homologiebegriffes. Unsere Welt 28, 161-168: 168.

109 Kaspar, R. (1977). Der Typus – Idee und Realität. Acta Biotheor. 26, 181-195: 193.

110 Beer, G. de (1971). Homology, an unsolved problem. Oxford Biology Readers 11, 1-16; vgl. Laubichler, M.D. (2000). Homology in development and the development of the homology concept. Amer. Zool. 40, 777-788.

111 Sander, K. (1983). The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis. In: Goodwin, B.C., Holder, N. & Wylie, C.C. (eds.). Development and Evolution, 137-159: 143.

112 Baltzer, F. (1950). Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution. Rev. suisse Zool. 57, 451-477: 457f.

113 Szucsich, N.U. & Wirkner, C.H.S. (2007). Homology: a synthetic concept of evolutionary robustness of patterns. Zoologica Scripta 36, 281-289.

114 Sattler, R. (1984). Homology: a continuing challenge. Syst. Bot. 9, 382-394: 385.

115 Jacobshagen, E. (1925). Allgemeine vergleichende Formenlehre der Tiere: 77.

116 a.a.O.: 81; gleichlautend in: Jacobshagen, E. (1924). Begriff und Formen der morphologischen Homologie. Verh. anat. Ges. (Erg.-Bd.) 58, 257-262: 260.

117 Naef, A. (1927). Die Definition des Homologiebegriffes. Biol. Zentrabl. 47, 187-190: 188f.

118 Kälin, A. (1936). Über einige Grundbegriffe in der vergleichenden Anatomie und ihre Beurteilung für die Erforschung von Bauplänen im Tierreich. Compt. Rend. 12e Congrès Int. Zool. (Lissabon) 1935, 647-664.

119 Kälin, J.A. (1945). Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen. Bull. Soc. Fribourgeoise Sci. Nat. 37, 5-31.

120 Berg, L. (1922). Nomogenesis (russ.; engl. 1926).

121 Hertwig, O. (1906). Ueber die Stellung der vergleichenden Entwickelungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie. In: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. 3, Teil 3, 149-180: 151.

122 Woodger, J.H. (1945). On biological transformations. In: LeGros Clark, E. & Medawar, P.B. (eds.). Essays on Growth and Form, 95-120: 108f.

123 Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1973). Numerical Taxonomy: 76.

124 Vgl. Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347: 323; Ghiselin, M. (1966). An application of the theory of definitions to taxonomic principles. Syst. Zool. 15, 127-130; Hull, D. (1967). Certainty and circularity in evolutionary taxonomy. Evolution 21, 174-189.

125 Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik, I: 31ff.; vgl. auch Eckhardt, T. (1964). Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. Phytomorphol. 14, 79-92; Froebe, H.A. (1982). Homologiekriterien oder Argumentationsverfahren. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 95, 19-34.

126 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 142.

127 Remane, A. (1955). Morphologie als Homologienforschung. Zool. Anz., Suppl. 18, 159-183: 172f.

128 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 233.

129 Bock, W.J. (1989). The homology concept: its philosophical foundation and practical methodology. Zool. Beitr. N.F. 32, 327-353: 331.

130 a.a.O.: 335.

131 Hertwig (1906): 151.

132 Peter, K. (1922). Über den Begriff „Homologie" und seine Anwendung in der Embryologie. Biol. Zentralbl. 42, 308-327: 314; vgl. auch Naef, A. (1927). Die Definition des Homologiebegriffes. Biol. Zentrbl. 47, 187-190.

133 Gould, S.J. (1988). The heart of terminology. Natural History 2/1988, 24-31: 31.

134 Brink, R.A. (1935). Cytogenetic evolutionary processes in plants. Amer. Nat. 69, 97-14: 107; Sattler, R. (1984). Homology: a continuing challenge. Syst. Bot. 9, 382-394: 388; vgl. ders. (1966). Towards a more adequate approach to comparative morphology. Phytomorphol. 16, 417-429: 424f.

135 Owen, R. (1871). On the fossil mammals of Australia, part IV. Dentition and Mandible of Thylacoleo carnifex,

with remarks on the arguments for its herbivority. Philos. Trans. Roy. Soc. London 161, 213-266: 252.

136 Baltzer, F. (1950). Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution. Rev. suisse Zool. 57, 451-477: 463.

137 Fitch, W.M. (1966). An improved method of testing evolutionary homology. J. molec. Biol. 16, 9-16; Doolittle, R.F. (1981). Similar amino-acid sequences: chance or common ancestry? Science 214, 149-159; Dayhoff, M.O., Barker, W.C. & Hunt, L.T. (1983). Establishing distanct homologies in protein sequences. Methods in Enzymology 91, 524-545; vgl. Patterson, C. (1988). Homology in classical and molecular biology. Molec. Biol. Evol. 5, 603-625.

138 Peter, K. (1922). Über den Begriff „Homologie“ und seine Anwendung in der Embryologie. Biol. Zentralbl. 42, 308-327: 313.

139 Vgl. Wiley, E.O. (1975). Karl R. Popper, systematics, and classification: a reply fo Walter Bock and other evolutionary taxonomists. Syst. Zool. 24, 233-243: 235; Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction, 21-74.

140 Patterson (1982): 66.

141 a.a.O.: 65.

142 Rieppel, O. (1980). Homology, a deductive concept? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 18, 315-319; ders. (1994). Homology, topology, and typology: the history of modern debates. In: Hall, B.K. (ed.). Homology. The Hierarchical Basis of Comparative Biology, 63-100; Wiley, E.O. (1981). Phylogenetics; Nelson, G. & Platnick, N. (1981). Systematics and Biogeography.

143 Bock, W. (1963). Evolution and phylogeny in morphologically uniform groups. Amer. Nat. 97, 265-285: 268; vgl. ders. (1977). Philosophical foundations of classical evolutionary classification. Syst. Zool. 22, 375-392; Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen: 65f.; Patterson (1982): 33f.

144 Patterson (1982): 67.

145 a.a.O.: 38; Rieppel, O. (1996). Testing homology by congruence: the pectoral girdle of turtles. Proc. Roy. Soc. Lond. B 263, 1395-1398.

146 Vgl. Wiley (1975): 236f.; Rieppel (1980); Donoghue, M.J. (1992). Homology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 170-179: 175f.

147 Panchen, A.L. (1992). Classification, Evolution and the Nature of Biology: 72ff.

148 a.a.O.: 76.

149 Ghiselin, M. (1969). The distinction between similarity and homology. Syst. Zool. 18, 148-149: 148; ders. (1984). ‘Definition’, ‘character’ and other equivocal terms. Syst. Zool. 33, 104-110: 109.

150 Brigandt, I. (2007). Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability. Biol. Philos. 22, 709-725.

151 a.a.O.: 713.

152 Wickler, W. (1967). Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Heberer, G. (Hg.). Die Evolution der Organismen, Bd. 1, 420-508: 428.

153 Wickler, W. (1965). Über den taxonomischen Wert homologer Verhaltensmerkmale. Naturwiss. 52, 441-444: 442.

154 Wickler (1965): 441; ders. (1967): 442.

155 Osche, G. (1973). Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. In: Phylogenetische Rekonstruktionen – Theorie und Praxis, 155-165: 156.

156 Van Valen, L.M. (1982). Homology and causes. J. Morphol. 173, 305-312: 305; vgl. Remane, J. (1989). Die Entwicklung des Homologie-Begriffs seit Adolf Remane. Zool. Beitr. N.F. 32, 497-503.

157 Roth, V.L. (1984). On homology. Biol. J. Linn. Soc. 22, 13-29: 13.

158 a.a.O.: 18f.

159 Wagner, G.P. (1989). The biological homology concept. Ann. Rev. Ecol. Syst. 20, 51-69: 54.

160 a.a.O.: 62.

161 Wagner, G.P. (1989). The origin of morphological characters and the biological basis of homology. Evolution 43, 1157-1171: 1165.

162 a.a.O.: 1169; 1158.

163 Vgl. Goodwin, B.C. (1982). Development and evolution. J. theor. Biol. 97, 43-55; ders. (1993). Homology and a generative theory of biological form. Acta Biotheor. 41, 305-314: 307.

164 Goodwin, B.C. (1982). Development and evolution. J. theor. Biol. 97, 43-55: 51.

165 Müller, G.B. (2003). Homology: the evolution of morphological organization. In: ders. & Newman, S.A. (eds.). Origination of Organismal Form, 52-69: 64f.

166 a.a.O.: 64.

167 a.a.O.: 54; 64.

168 Rieppel, O. (1983). Kladismus oder die Legende vom Stammbaum: 179; vgl. ders. (1988). Fundamentals of Comparative Biology.

169 Spemann, H. (1915). Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. In: Die Kultur der Gegenwart 3. Teil, IV, 1, 63-86: 81.

170 Kleisner, K. (2007). The formation of the theory of homology in biological sciences. Acta Biotheor. 55, 317-340: 332.

171 Lankester, E.R. (1870). On the use of the term “homology” in modern zoology, and the distinction between “homogenetic” and “homoplastic” agreements. Ann. Mag. Nat. Hist. 6, 34-43: 36.

172 Haeckel, E. (1872). Biologie der Kalkschwämme: 462.

173 Palmén, J.A. (1884). Über paarige Ausführungsorgane der Geschlechtsorgane bei Insecten. Eine morphologische Untersuchung: 17.

174 Fürbringer, M. (1888). Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, Bd. 2 Allgemeiner Theil (Bijdragen tot de dierkunde 15, 2): 1122.

175 Poll, H. (1920). Pfaumischlinge nebst einem Beitrag zur Kern- Erbträger-Lehre (Mischlingsstudien VIII). Arch. mikroskop. Anat. 94 (= Festschrift Hertwig), 365-458: 439; 440.

176 Lewin, K. (1922). Der Begriff der Genese in Physik, Biologie und Entwicklungsgeschichte: 185; Meyer-Abich,

A. (1963). Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie: 260; vgl. auch Shaw, A.J. (2000). Phylogeny of the Sphagnopsida based on chloroplast and nuclear DNA sequences. Bryologist 103, 277-306: 302.

177 Fürbringer (1888): 1122.

178 Fée (1843). [Sur la classification des fougères]. Congrès scientifique de France, dixième session, Bd. 1, 174-178: 178.

179 Alefeld, F. (1863). Ueber Triöcie und Trimorphie. Botan. Zeitung 21: 417.

180 Haeckel (1872): 462.

181 Burnett, G.T. (1835) Outlines of Botany, 2 vols.: I, 263.

182 Owen, R. (1843). Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals: 379.

183 Palmén (1884): 17.

184 Gegenbaur, C. (1898). Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. 1: 25.

185 Vgl. Osborn, H.F. (1902). Homoplasy as a law of latent or potential homology. Amer. Nat. 36, 259-271: 262.

186 Novikoff, M. (1936). L'homomorphie comme base méthodologique d'une morphologie comparée. Bull. Assoc. Russe Rech. Sci., Prague 4, Sect. Sci. Nat. Math. (19); vgl. ders. (1935). Homomorphie, Homologie und Analogie. Anat. Anzeiger 80, 388-392; ders. (1938). Das Studium der Homomorphien als eine wissenschaftliche Methode. Biol. gen. 14, 85-110.

187 Burnett, G.T. (1835). Introductory to the course of botanical demonstrations. London Medical and Surgical Journal 7, 457-463: 461; ders. (1835). Outlines of Botany, 2 vols.: II, 985; Nicholson, H.A. (1870). A Manual of Zoology for the Use of Students: 233; ders. (1872). Introduction to the Study of Biology: 50f.

188 Haeckel, E. (1868/98). Natürliche Schöpfungsgeschichte, 2 Bde.: I, 197.

189 Dehn, M.W. & Heegegaard (1907). Analysis Situs. In: Ecyklopädie der mathematischen Wissenschaften, Bd. III, I, I: 164.

190 Parker, W.K. & Jones, T.R. (1860). On the nomenclature of the Foraminifera, part III. The species enumerated by von Fichtel and von Moll. The Annals and Magazine of Natural History, Zoology, Botany, and Geology 5 (3rd ser.), 98-116: 98; vgl. 115.

191 Parker, W.K. (1868). A Monograph on the Structure and Development of the Shoulder-Girdle and Sternum of the Vertebrata: 167; vgl. ders. (1885). On Mammalian Descent: 196.

192 Fürbringer (1888): 1478f.; 1122: Verweis auf W.K. Parker; vgl. Woodger, J.H. (1945). On biological transformations. In: LeGros Clark, E. & Medawar, P.B. (eds.). Essays on Growth and Form, 95-120: 104.

193 Vgl. Fürbringer (1888): 1122.

194 Fürbringer (1888): 1478f.; vgl. Schindewolf, O.H. (1940.1). „Konvergenzen" bei Korallen und Ammoneen. Fortschr. Geol. Palaeont. 12, 389-492: 470.

195 Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347: 329.

196 Klähn, H. (1921). Die Foraminiferengeschlechter *Rhabdogonium*, *Frondicularia* und *Cristellaria* der elsässischen und badischen Juraschichten (Habilitationsschr. Freiburg): 7; vgl. Schindewolf (1940.1): 474.

197 Spitzer, A. (1933). Der Generationswechsel der Vertebraten und seine phylogenetische Bedeutung. Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch. 30, 1-239: 22.

198 Smith, D.S. (1961). The structure of insect fibrillar flight muscle. J. Biophys. Biochem. Cytol. 10 (Suppl.), 123-158: 123; Johnson, E.A. & Sommer, J.R. (1967). A strand of cardiac muscle: its ultrastructure and the electrophysiological implications of its geometry. J. Cell Biol. 33, 103-129: 123; vgl. Love, A.C. (2007). Functional homology and homology of function: biological concepts and philosophical consequences. Biol. Philos. 22, 691-708.

199 Giard, A. (1874). Les controverses transformistes. L'embryogénie des ascidies et l'origine des vertébrés, Kowalevsky et Baer. La Revue scientifique 4 (sér. II): 25-35: 34.

200 Bathurst Woodman, W. (1875). Klob on a peculiar affection of the bowels, lymphatic glands, and lacteals (Allgemeine Wiener Medicinische Zeitung 15. Dez. 1874). London Medical Record 3, 70-71: 71.

201 Sterne, C. (1881). Darwinismus und Mythologie. Die Gegenwart. Wochenschrift für Literatur, Kunst und öffentliches Leben 20 (Nr. 35), 135-138: 136.

202 Franck, L. (1883). Handbuch der Anatomie der Hausthiere, mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes: 982.

203 Ferrier, D. (1876). The Functions of the Brain: 214.

204 Wiley, A. (1894). Amphioxus and the Ancestry of the Vertebrates: 209.

205 Dunn, L.B. (1900). The development of the ovule in Delphinium exaltatum Ait. Proceedings of the section of botany at the New York meeting of the American Association. Science 12, 584-585: 585.

206 Hunt, T.S. (1852). On the homologies of the alcohols and their derivatives. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci. 6, 216-217: 216f.

207 Wake, D.B. (2003). Homology and homoplasy. In: Hall, B.K. & Olson, W.M. (eds.). Key Words and Concepts in Evolutionary Developmental Biology, 191-201: 196.

208 Spitzer, A. (1933). Der Generationswechsel der Vertebraten und seine phylogenetische Bedeutung. Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch. 30, 1-239: 22.

209 Tabin, C., Marigo, V., Laufer, E. & Riddle, B. (1996). Signals patterning the vertebrate limb. Abstracts of Papers Presented at the 1996 Meeting on Mouse Molecular Genetics, August 28-September 1, 1996 (Cold Spring Harbor Laboratory): 9; Fitch, D.H.A. & Thomas, W.K. (1997). Evolution. In: Riddle, D.L. et al. (eds.). C. elegans II, 815-850: 830; vgl. Schaffner, K.F. (1998). Model organisms and behavioral genetics. A rejoinder. Philos. Sci. 65, 276-288: 279; Shubin, N., Tabin, C. & Carroll, S. (2009). Deep homology and the origins of evolutionary novelty. Nature 457, 818-823.

210 Rieppel, O. (1990). Structuralism, functionalism, and the four aristotelian causes. J. Hist. Biol. 23, 291-320: 308; vgl. auch Rheinberger, H.-J. (1986). Aspekte des Bedeu-

tungswandels im Begriff organismischer Ähnlichkeit vom 18. zum 19. Jahrhundert. Hist. Philos. Life Sci. 8, 237-250: 247.

211 Vgl. Mindell, D.P. & Meyer, A. (2001). Homology evolving. Trends Ecol. Evol. 16, 434-440.

212 Ghiselin, M. (1966). An application of the theory of definitions to taxonomic principles. Syst. Zool. 15, 127-130: 129.

213 Reichert, C.B. (1837). Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugethieren. Arch. Anat. Physiol. wissenschaftl. Med. 120-222.

214 Stevens, P.F. (1984). Homology and phylogeny: morphology and systematics. Syst. Bot. 9, 395-409: 403; vgl. auch Ghiselin, M. (1969). The distinction between similarity and homology. Syst. Zool. 18, 148-149; Inglis, W.G. (1970). The observational basis of homology. Syst. Zool. 19, 219-228.

215 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen: 58ff.

216 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 196.

217 Rieger, R. & Tyler, S. (1979). The homology theorem in ultrastructural research. Amer. Zool. 19, 315-319; Winter, W.P. et al. (1968). Homology as applied to proteins. Science 162, 1433; vgl. aber Reeck, G.R. et al. (1987). Homology. Cell 50, 667.

218 Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction, 21-74; Nelson, G. (1989). Cladistics and evolutionary models. Cladistics 5, 275-289.

219 Hubbs, C.L. (1944). Concepts of homology and analogy. Amer. Nat. 78, 289-307: 297; 304; Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347; Cracraft, J. (1981). The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics. Amer. Zool. 21, 21-36; Lauder, G.V. (1986). Homology, analogy, and the evolution of behavior. In: Nitecki, M.H. & Kitchell, J.A. (eds.). Evolution of Animal Behavior, 9-40; Ereshefsky, M. (2007). Psychological categories as homologies: lessons from ethology. Biol. Philos. 22, 659-674.

220 Lorenz, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1965, 13-113): 113.

221 Hall, B.K. (2003). Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. Biol. Rev. 409-433: 425.

222 Wake, D. B. (1994). Comparative terminology. Science 265, 268-269: 268; vgl. ders. (1999). Homoplasy, homology and the problem of "sameness" in biology. In: Bock, G.R. & Cardew, G. (eds.). Homology, 24-33; Sattler, R. (1966). Towards a more adequate approach to comparative morphology. Phytomorphol. 16, 417-429: 423.

223 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1824). Composition de la tête osseuse de l'homme et des animaux. Ann. Sci. Nat. 3, 173-192; 245-299: 174.

224 Darwin, C. (1862). On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects, and on the Good Effects of Intercrossing: 287.

225 Naef, A. (1913). Studien zur generellen Morphologie der Mollusken, 2. Teil. Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. Fortschr. Ergebn. Zool. 3 (H. 4), 329-462: 345.

226 Böker, H. (1937). Form und Funktion im Lichte der vergleichenden biologischen Anatomie. Folia Biotheor. 1, Ser. B, 27-41: 28.

227 Carus, C.G. (1818/34). Lehrbuch der vergleichenden Zootomie, Bd. 1: 5.

228 Koepcke, H.-W. (1956). Zur Analyse der Lebensformen. Bonner Zool. Beitr. 7, 151-185: 151.

229 Buckman, S.S. (1901). Homoeomorphy among Jurassic Brachiopoda. Cotteswold Natur. Field Club 13, 231-290: 231.

230 Buckman, S.S. (1895). The Bajocian of the Mid-Cotteswolds. Quart. J. Geol. Soc. 41, 388-462: 456.

231 Buckman (1901): 231f.

232 ebd.; vgl. Schindewolf, O.H. (1940.2). „Konvergenzen" bei Korallen und Ammoneen. Palaeontol. Zentralbl. 15, 228-231: 230.

233 Cloud, P.E. (1941). Homeomorphy, and a remarkable illustration. Amer. J. Sci. 239, 899-904.

234 Schindewolf, O.H. (1940.1). „Konvergenzen" bei Korallen und Ammoneen. Fortschr. Geol. Palaeont. 12, 389-492: 473.

235 ebd.

236 Hunter, I.J. (1964). Paralogy, a concept complementary to homology and analogy. Nature 204, 604.

237 Plate, L. (1902). Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. (Fortsetzung.) Zool. Jahrb. Suppl. IV, 281-600: 502.

238 Plate, L.H. (1922). Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre: 7.

239 Eimer, T. (1889). Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen: 8; 68.

240 a.a.O.: 72; vgl. ders. (1897). Orthogenesis der Schmetterlinge: 19.

241 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen: 60.

Literatur

Spemann, H. (1915). Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. In: Die Kultur der Gegenwart, 3. Teil, IV, 1, 63-86.
Friedrich, H. (1932). Kritische Studien zur Geschichte und zum Wesen des Begriffes der Homologie. Ergebn. Anat. 29, 25-86.
Haas, O. & Simpson, G.G. (1946). Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition. Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347.
Boyden, A. (1947). Homology and analogy. A critical review of the meanings and implications of these concepts in biology. Amer. Midl. Nat. 37, 648-669.
Starck, D. (1950). Wandlungen des Homologiebegriffes. Zool. Anz. 145, 957-969.
Inglis, W.G. (1966). The observational basis of homology. Syst. Zool. 15, 219-228.
Beer, G. de (1971). Homology, an unsolved problem. Oxford Biology Readers 11, 1-16.
Wagner, G.P. (1989). The biological homology concept. Ann. Rev. Ecol. Syst. 20, 51-69.
Jardine, N. (1967). The concept of homology in biology. Br. J. Philos. Sci. 18, 125-139.
Donoghue, M.J. (1992). Homology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 170-179.
Goodwin, B. (1993). Homology and a generative theory of biological form. Acta Biotheor. 41, 305-314.
Rieppel, O. (1994). Homology, topology, and typology. The history of modern debates. In: Hall, B.K. (ed.). Homology. The Hierarchical Basis of Comparative Biology, 63-100.
Panchen, A.L. (1999). Homology – history of a concept. In: Bock, G.R. & Cardew, G. (eds.). Homology, 5-17.
Kleisner, K. (2007). The formation of the theory of homology in biological sciences. Acta Biotheor. 55, 317-340.

Individuum

Das lateinische Wort ›individuum‹ ist eine Lehnübersetzung des griechischen ›ἄτομον‹ »ungeteilt, unteilbar«. Der Ausdruck bezieht sich ursprünglich allgemein auf unteilbare Arten und die von Demokrit und Leukipp als letzte Einheiten der Materie angenommenen Atome. Nach der Lehre der Atomisten bilden die Atome die Grundlage des Aufbaus und der Veränderung der Welt; die Atome selbst werden als unendlich viele, unveränderlich und selbst nicht wahrnehmbar beschrieben.[1] Aristoteles, der sich entschieden gegen diese Auffassung wendet und von der Teilbarkeit jeder kontinuierlichen Größe ausgeht[2], verwendet den Ausdruck allein kritisch in Auseinandersetzung mit den Atomisten. Die Übersetzung des griechischen Ausdrucks ins Lateinische erfolgt spätestens durch Cicero.[3]

Konkretheit, Einzigartigkeit, Unteilbarkeit

Erst im Neuplatonismus erfährt der Ausdruck eine Einengung der Bedeutung auf einen einzelnen kontinuierlich identifizierbaren Gegenstand in Raum und Zeit. Um 200 nach Christus charakterisiert Alexander von Aphrodisias Individuen durch die Eigenschaft, dass auf sie gezeigt werden kann[4] – eine Kennzeichnung, die in der Spätantike in vielen Variationen erscheint (z.B. bei Marius Victorinus: »Individuum est enim, quod oculis digitoque monstratur«[5]). Wenig später definiert Porphyrios Indidivuen (»ἄτομα«) als Wesen, die jedes für sich aus Eigentümlichkeiten (»ἐξ ἰδιοτήτων«) bestehen, die sich bei keinem anderen finden.[6] Ausdrücklich bezeichnet Porphyrios einzelne Menschen (so Sokrates) als Individuen.[7]

Ein Individuum ist ein einmaliges und ganzheitliches Einzelwesen. Das paradigmatische Beispiel eines Individuums ist ein Lebewesen, dessen Einzigartigkeit auf seiner raum-zeitlich konkreten und komplexen Struktur und dessen Ganzheitlichkeit auf der funktionalen Differenzierung und Integration seiner Teile beruht; letztere bedingt es, dass einem Individuum kein Teil genommen werden kann, ohne es zu zerstören, zumindest zu verletzen. Kennzeichnend für ein lebendes Individuum ist seine Fähigkeit, zumindest einige Lebensgrundfunktionen (wie Ernährung, Schutz oder Fortpflanzung) selbständig, d.h. ohne Mitwirkung anderer Lebewesen der gleichen Art, auszuführen. In selektionstheoretischer Perspektive stellt ein Individuum eine Einheit auf einer besonderen Selektionsebene dar: Unter den Einheiten dieser Ebene besteht zwar eine intensive Konkurrenz und Selektion, nicht aber unter den Teilen dieser Einheiten, weil diese durch konfliktvermeidende Mechanismen minimiert werden. In der Regel bildet daher ein mehrzelliger Organismus ein Individuum, nicht aber eine seiner Zellen oder eine Gruppe von Organismen.

Individuum (lat.) *159*
Geburt (8. Jh.) *162*
Zooid (Huxley 1851) *176*
Dividuum (Braun 1853) *175*
Zoon (Spencer 1864) *177*
Bion (Haeckel 1866) *165*
genealogische Individualität (Haeckel 1866) *163*
Morphon (Haeckel 1878) *165*
anthropologisches Individuum (Kühnemann 1899) *175*
Bioid (Kronthal 1902) *177*
Genidentität (Lewin 1922) *174*
Ramet (Stout 1929) *166*
Genet (Sarukhán & Harper 1973) *166*
Individuoid (van Valen 1978) *176*

Neben diesem Kriterium der Einzigartigkeit und raum-zeitlichen Konkretheit wird zur Definition des Ausdrucks auch das – mit dem Wortlaut unmittelbar verbundene – Kriterium der *Unteilbarkeit* verwendet: Kennzeichnend für Individuen sei es, so Ammonios Hermeiu im fünften Jahrhundert, dass sie nicht wie Gattungen oder Arten in Gleichartiges oder Ungleichartiges geteilt werden könnten, sondern vielmehr »mit der Teilung vernichtet werden« (»τῇ τομῇ φθείρεται«)[8]. Die Fähigkeit zur Erhaltung der Art (»σώζειν τὸ οἰκεῖον εἶδος«[9]) wird von David im sechsten Jahrhundert als das zentrale Merkmal eines Individuums angesehen: Weil die Teile eines Organismus (z.B. die Teile von Sokrates) diese Fähigkeit nicht besitzen, gelten sie nicht als Individuen. Besonders einflussreich und einschlägig wird die in diese Richtung weisende Definition eines Individuums durch Boethius: Ein Individuum wird das genannt, was nicht zerschnitten werden kann (»dicitur individuum, quod omnino secari non potest«[10]) (wie z.B. eine Einheit oder der Geist).[11]

Die Unteilbarkeit bezieht sich dabei nicht auf ein Individuum als physischen Körper, sondern als funktional organisiertes Lebewesen: Es sind die Lebensfunktionen, die durch die Teilung unmöglich werden. Die Teilung zerstört mit dem Leben also das Wesen des Gegenstandes (allerdings bemerkt schon Aristoteles, dass zahlreiche Organismen teilbar sind, ohne dass ihnen dadurch das Leben genommen wird, z.B. viele Pflanzen und Würmer[12]; s.u.). Unteilbar ist demnach nicht der physische Körper des Individuums, sondern seine Form und Funktionen, insofern die Glieder nicht außerhalb des Individuums bestehen können und die Funktionen wechselseitig voneinander abhängen.[13] Weil der Organismus nur durch das Funktionieren seiner Teile besteht, diese aber mit seiner Teilung ihre Funktion verlieren, gehören seine Teile einem anderen Typ von Gegenstand an als er selbst: Sie sind (in der Regel) keine Lebewesen mehr.

Aristoteles bezeichnet ein Individuum, wie z.B. einen bestimmten Menschen oder ein bestimmtes Pferd, als eine »erste Substanz« und grenzt sie von dem Menschen oder Pferd als Gattung, der »zweiten Substanz« ab. Die Grenzen eines Individuums bestimmt Aristoteles als Geburt und Tod: »die Geburt ist der Schritt vom Nichtsein zum Sein, der Tod der Schritt vom Sein zum Nichtsein«.[14] Zwar betrachtet Aristoteles auch die ↑Fortpflanzung als eine Grundfunktion der Lebewesen und ist der Auffassung, nur über den Zyklus der Generationen könnten die Lebewesen am Ewigen und Göttlichen teilhaben – die eigentlichen Wesen sind für Aristoteles aber die Individuen, und nicht die Arten: »es zeugt der einzelne und auch die Gattung, aber mehr das einzelne, da dies Wesen ist«.[15]

Ungeachtet der funktionalen Grundlage in der Bestimmung eines Individuums als unteilbare Einheit ist es seit der Antike üblich, von einem morphologischen Begriff des Individuums auszugehen. Deutlich wird dies z.B. bei Galen, wenn er feststellt, dass jedes Tier *eines* sei, weil es eine bestimmte Abgrenzung aufweise und nicht mit anderen Tieren in dauernder physischer Verbindung stehe.[16]

Seit der Renaissance dient das Wort ›Individuum‹ sowohl in lateinischen als auch in deutschen Texten zur Bezeichnung des einzelnen Menschen. Wegen seiner Entgegensetzung zum Begriff der Gemeinschaft tritt in dem Ausdruck neben der Bedeutung der Unteilbarkeit die der Besonderheit und Einmaligkeit des Einzelwesens hervor.

Einzigartigkeit des Individuums

In Bezug auf Tiere und Pflanzen wird der Aspekt der Einzigartigkeit im Begriff des Individuums durch das bis ins 19. Jahrhundert fest verankerte typologische Denken (↑Typus) verdeckt. Aber trotz dieser Verbreitung des typologischen Denkens und der Vorstellung der Ewigkeit und Unveränderlichkeit der Arten (↑Art; Evolution) findet sich bereits in den naturhistorischen Schriften des 18. Jahrhunderts auch die Ansicht von der Einzigartigkeit jedes Individuums. Besonders deutlich wird diese bei G.L.L. Buffon, wenn er im Rahmen einer Analyse der Faktoren, die eine Veränderung von Organismen bewirken können, die einzelnen Vertreter einer Tierart als Formen beschreibt, die sich nie vollständig ähneln (»dans toute la Nature il n'y a pas un seul individu qui soit parfaitement ressemblant à un autre, il se trouve d'autant plus de variété dans les animaux«[17]).

Ausgehend von Feststellungen dieser Art entwickelt sich eine konzeptionelle Entgegensetzung der Individualität im Bereich des Organischen gegenüber der Gesetzlichkeit im Bereich des Physikalischen. Einen deutlichen Ausdruck findet diese Polarisierung zu Beginn des 19. Jahrhunderts in den Schriften des Physiologen X. Bichat. Weil die Vielgestaltigkeit und die Abwandlungen das für die organischen Phänomene Typische seien, nimmt Bichat eine Gegenüberstellung von »physischen« und »vitalen Eigenschaften« vor, der eine Differenzierung zwischen physikalischen und physiologischen Wissenschaften korrespondiert (»sciences physiques« versus »sciences physiologiques«): Für die Phänomene der ersten Wissenschaften sei kennzeichnend, dass sie konstant und unveränderlich seien, unter allen Einflüssen die gleichen und dass man sie daher folglich voraussehen, voraussagen und berechnen könne (»les prévoir, les prédire, les calculer«).[18] Im Gegensatz dazu unterlägen alle vitalen Funktionen einer Variation, so dass es für sie keine exakte Berechnung, sondern immer nur eine Annäherung geben könne: »toutes les fonctions vitales sont susceptibles d'une foule de variétés. Elles sortent frequemment de leur degré naturel; elles échappent à toute espèce de calcul«.[19] Die Abweichungen vom Typischen, die Bichat besonders diskutiert, sind die Krankheiten. Von einer ↑Krankheit und Therapie kann nach Bichat allein in Bezug auf physiologische Eigenschaften, nicht aber in Bezug auf physikalische Eigenschaften die Rede sein, denn diese wichen nicht von dem Typischen ab. Für die physiologischen Phänomene sei aber eben gerade die Abweichung vom Typischen das Charakteristische. Die Instabilität dieser Eigenschaften mache daher eine eigene Wissenschaft von ihnen notwendig (»un ordre tout particulier de sciences«[20]). Aus diesem Grund sei es auch nicht möglich, die Physiologie ausgehend von der Physik zu verstehen: »appliquer les sciences physiques à la physiologie, c'est expliquer par les lois des corps inertes, les phénomènes des corps vivans«.[21] Bichat plädiert also für eine Pluralität von Wissenschaften mit je eigenen grundlegenden Konzepten: Elastizität und Gravitation für die Physik, Affinität für die Chemie und Sensibilität und Kontraktilität für die Physiologie.

Unter dem Einfluss des dominanten typologischen Denkens werden Individuen aber trotzdem bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts meist als *Repräsentanten* eines Arttypus gesehen und damit nicht unbedingt als einzigartige Entitäten, die eine einmalige Kombination von Merkmalen aufweisen. Von einigen Morphologen wird der Ausdruck ›Individuum‹ für nicht-menschliche Organismen ganz vermieden. Um einzelne Organismen zu bezeichnen, verwenden sie stattdessen das Wort *Exemplar*.[22] N. Hartmann argumentiert noch 1950, biologische Individuen sollten

besser als »Exemplare« bezeichnet werden, weil sie nach einem gleichbleibenden Muster innerhalb einer Art gebildet seien. Sie stehen damit im Gegensatz zu den ↑Arten, die für Hartmann aufgrund ihrer tatsächlichen Einmaligkeit die eigentlichen Individuen der Natur darstellen: »Das Gesamtleben der Art […] hat genau die Einzigkeit und unwiederholbare Einmaligkeit, die das in ihm auftretende Individuum nicht hat und als bloßes Exemplar auch nicht haben kann. Erst das Leben der Art ist ein wirklich individuelles«.[23]

Es ist C. Darwin, der mit dieser Tradition radikal bricht und Individuen gerade im Hinblick auf ihre Einzigartigkeit in seine Theorie der Evolution integriert. Darwin gelangt zu dieser Neueinschätzung des Individuumbegriffs ausgehend von seinen naturkundlichen Einsichten in die natürliche Variation der Individuen einer Art und seinen Erfahrungen mit der Zucht von Tieren, die vom Individuum ausgehen. Für Darwins Theorie ist die Einzigartigkeit der Individuen von Bedeutung, weil damit der Mechanismus der ↑Selektion an der Verschiedenheit der Individuen angreifen kann und die ↑Konkurrenz zwischen den Individuen ihre Wirkung für eine Transformation der Arten entfaltet. Man kann geradezu von einer Umkehrung der Bedeutung von Individuum und Gruppe (oder Typus) in der Theorie Darwins sprechen: Während nach alter Konzeption der Typus die Norm abgibt, von dem aus das Individuum als ein Repräsentant entworfen wird, erklärt Darwin das Typische einer Gruppe gerade ausgehend von Prozessen, die sich auf der Ebene der Individuen vollziehen.[24] Darwins Vorstellung von der Einzigartigkeit eines Individuums wird auch daran deutlich, dass er in seinem Notizbuch festhält, jedes Individuum könne als das Ergebnis einer Urzeugung gesehen werden (»My view would make every individual a spontaneous generation«[25]). In seinem Hauptwerk erläutert er ausführlich die Bedeutung der Individuen und ihrer Variation für seine Theorie: »The many slight differences which appear in the offspring from the same parents, or which it may be presumed have thus arisen, from being observed in the individuals of the same species inhabiting the same confined locality, may be called individual differences. No one supposes that all the individuals of the same species are cast in the same actual mould. These individual differences are of the highest importance for us, for they are often inherited, as must be familiar to every one; and they thus afford materials for natural selection to act on and accumulate«[26]. Den für seine Theorie wichtigen Begriff der Varietät (↑Art/Varietät) verwendet Darwin vorwiegend zur Bezeichnung von lokalen Subspezies; daneben aber auch für Variationen, die ein einzelnes Individuum charakterisieren.[27] Auch daran wird deutlich, dass Darwin die Selektion am Individuum angreifen lässt.

Individualität aufgrund von Komplexität

Als der wesentliche Grund der Einmaligkeit biologischer Individuen gilt ihre Komplexität. Die Komplexität der Organismen zieht es nach sich, dass kein Organismus einem anderen gleicht. Die Biologie hat es daher, im Gegensatz zur Physik, mit stark heterogenen Klassen von Gegenständen zu tun – die Elemente einer Klasse, z.B. die Individuen einer Art, unterscheiden sich erheblich voneinander, und dieser Unterschied ist für viele Theorien, insbesondere die Evolutionstheorie, von zentraler Bedeutung.

Allein die genetische Ebene ermöglicht selbst bei sehr individuenreichen Arten bereits eine Einmaligkeit jedes Individuums: E.O. Wilson weist 1988 auf die Unwahrscheinlichkeit hin, dass von den 10^{15} zu einem Zeitpunkt lebenden Ameisenindividuen (verteilt über 10^4 Arten) zwei davon genetisch vollkommen gleich sind.[28]

Seit den 1950er Jahren baut W.M. Elsasser auf dieser Einsicht seinen Begriff der »finiten Klassen« auf, die die Biologie charakterisieren: Die Vielfalt der möglichen Konfigurationen eines Organismus einer Art sei stets unermesslich viel größer als die Zahl von tatsächlich existierenden artgleichen Organismen. Bei Elsasser heißt es 1958: »Classes of organisms are immensely small as compared to the number of microscopic configurations that the members of the class may assume. The dynamics of these systems is such that biotonic laws can exist compatible with any possible physical prediction for the class; the membership of the class will be exhausted before a statistical proof of contradiction can be achieved«.[29] Die Komplexität der Organismen macht es nach Elsasser unmöglich, sie in einer homogenen Klasse zusammenzufassen und mittels statistischer Mittelwerte Gesetze über sie zu formulieren. An der immensen Komplexität hängt also die Individualität der biologischen Gegenstände.[30] Die strukturelle und dynamische Komplexität der Organismen werden von Elsasser als Kontingenzen interpretiert, die, weil sie nie vollständig kausal durchleuchtet sein können, einen Freiraum gegenüber den jeweils bekannten physikalischen Determinationen eröffnen.[31] Die Individualität erlaubt es nicht, den einzelnen Organismus als Mitglied einer homogenen Menge experimentell zu untersuchen. Diese experimentelle Unerreichbarkeit der Organismen in ihrer Individualität macht es für Elsasser umgekehrt möglich, dass es besondere, nur den Organismen eigene Gesetze gibt, die er *biotoni-*

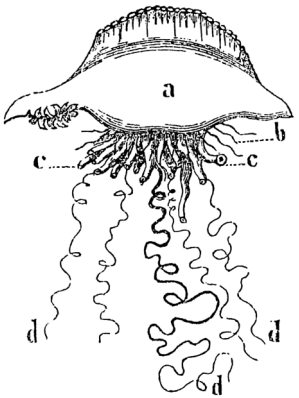


Abb. 214. Ein Organismus zwischen Individuum und Kolonie: »Die Familie der Seeblasen (Physalida) besteht aus großen blasenförmigen Körpern von gelatinöser Beschaffenheit [a], aus deren unterem Raum eine Menge von wurmförmigen Saugmündungen [c], Fühlern [b] und ungemein verlängerten Fangfäden [a] hervorhängen. Der blasenförmige Körper besteht eigentlich aus zwei in einander geschachtelten Blasen, von welchen die innere vollkommen geschlossen und mit Luft gefüllt ist, während die äußere einen obern Kamm hat, welchen das Thier beim Schwimmen wie ein Segel benutzt. Diese äußere Knorpelblase dient außerdem als Decke für die Fangfäden und die Saugmündungen, welche sich darin zurückziehen können« (aus Vogt, C. (1851). Zoologische Briefe. Naturgeschicht der lebenden und untergegangenen Thiere: 138f.).

sche Gesetze oder später *organismische Funktionen* nennt.[32]

Auch wenn die spezifisch biologischen Gesetze den physikalischen Gesetzen nicht widersprechen, sind sie nach Elsasser ihnen gegenüber doch zufällig und bilden in ihrer physikalischen Zufälligkeit und Komplexität die eigentliche Basis der Biologie: »complexity and variability are not incidental properties of life; they are the very soil within which life thrives, since they, and they only, provide occasions for the appearance of the numerous effective contingencies without which life would soon revert to dead matter«.[33] Aufgrund der Komplexität der biologischen Objekte bzw. der Inhomogenität ihrer Klassenbegriffe hält Elsasser die Biologie für eine »nicht-cartesische Wissenschaft«[34], die Raum lasse für Begriffe wie Spontaneität, Kreativität und Irrationalität[35]. Die Bedeutung der Singularität führt die Biologie nach Elsasser in ein gewisses methodisches Dilemma: Einerseits mache es die Individualität der Organismen unmöglich, über einen einzelnen Organismus aufgrund der Untersuchung anderer Organismen und der anschließenden statistischen Mittelwertbildung etwas auszusagen. Auf der anderen Seite sei die Erforschung des einzelnen Organismus nur um den Preis seiner Zerstörung möglich, die Zerstörung verhindere aber gerade eine weitere Untersuchung.

Singularität und Gesetzlichkeit

Die Bedeutung von Individualität und Singularität in der Biologie lässt immer wieder einen Zweifel an der Formulierbarkeit von Gesetzen und der Mathematisierbarkeit der Biologie entstehen. Viele Biologen zeigen eine grundsätzliche Skepsis an der Rolle der Mathematik für ein Verständnis der grundlegend biologischen Phänomene. Auch nach vielen Erfolgen der mathematischen Modellierung von biologischen Phänomenen und ihrer Erklärung durch bereichsspezifische Gesetze äußern noch im 20. Jahrhundert viele Biologen ihre Skepsis gegenüber dem Wert dieses Ansatzes. So hält der Entomologe W.R. Thompson 1948 aufgrund der Einmaligkeit und Komplexität biologischer Einheiten ihre Erklärung durch allgemeine Gesetze und eine Vorhersage grundsätzlich für problematisch: Die Vielfalt der Faktoren und ihrer Interaktionen bedinge eine *echte Unvorhersagbarkeit* (»genuine unpredictability«) vieler biologischer Prozesse.[36] Und E. Mayr stellt 1959 die provokante Frage, ob es einen methodischen Fehler darstelle, auf das Feld der Evolution, in der es um individuelle Ereignisse gehe, mathematische Techniken anzuwenden (»Is it not perhaps a basic error of methodology to apply such a generalizing technique as mathematics to a field of unique events, as is organic evolution?«).[37] J. Beatty bezeichnet die Abwesenheit von Gesetzen in der Evolution 1995 als die *evolutionäre Kontingenzthese*: Weil alle evolutionären Veränderungen auch Zufallseffekte einschließen, lassen sich keine Gesetze für die Evolution formulieren (↑Evolution).[38]

Grenzen des Individuums

Ein grundsätzliches Problem des biologischen Begriffs ist seine zeitliche und räumliche Abgrenzung. Solange ein Mensch, also ein hoch differenzierter Organismus, als Paradigma eines Individuums genommen wird, bestehen nur begrenzte Schwierigkeiten in der Begriffsbestimmung. Über Jahrhunderte galt ein Individuum als eindeutig begrenzt in einer Lebensspanne, die sich zwischen den beiden Ereignissen der ↑*Befruchtung* oder ***Geburt*** (ahd. ›giburt‹; griech. ›τόκος‹[39]; lat. ›partus‹) und des ↑*Todes* erstreckt. Schwierigkeiten der Abgrenzung bestehen bei den hoch organisierten Lebewesen nicht für entwickelte, fortpflanzungsfähige Organismen, sondern für die Grenze bei den embryonalen Formen und dem Übergang vom Leben zum Tod. Beides sind keine schar-

fen Übergänge, sondern Prozesse: der kontinuierliche Vorgang der physischen und funktionalen Lösung des Embryos vom Elternorganismus bzw. das sich nicht selten in mehreren Stufen vollziehende Geschehen des Sterbens. Weil der Begriff des Indivduums einen Wertbegriff bildet, sind mit diesen unscharfen Grenzen erhebliche ethische Probleme verbunden (s.u.).

Darüber hinaus gehende Schwierigkeiten bestehen aber bei der Anwendung des Begriffs des Individuums auf weniger stark differenzierte Lebewesen und insbesondere solche Organismen, die zu einer ungeschlechtlichen Vermehrung durch Knospung oder vegetative Ableger in der Lage sind. Als problematisch gilt daher seit langem die Rede von ›Individuen‹ bei Pflanzen und pflanzenähnlichen, in Kolonien lebenden und miteinander verbundenen Tieren (wie den Korallen).

> »Jeder dieser Leiber [die Polypenfäden der Siphonophren] ist unabhängig in seinen Bewegungen. Während der Eine seine Fangfäden aussendet, zieht der Andere sie ein – wenn der Eine schluckt, saugt sich der Andere an, dieser bläht sich auf, Jener zieht sich zusammen, der Dritte krümmt sich in Schlangenwindungen, der Vierte stülpt sich um und zieht sein Vorderende wie einen Handschuh über den Rest des Leibes hinüber [...]. [Es gilt außerdem, dass bei einigen] Polypen es Individuen gibt, welche bis jetzt immer als besondere Geschlechtsindividuen, nicht als Organe angesehen wurden [..., andererseits gilt], daß solche Geschlechtsknospen bei noch andern Polypen vorkommen, wo sie nur aus einer feinen, nicht einmal contractilen Haut gebildet sind. [...] Es finden allmählige Uebergänge Statt. Die Individualisation nimmt nach und nach zu«.

Tab. 118. Beschreibung einer Seeblase (aus Vogt, C. (1852). Bilder aus dem Thierleben: 162f.).

Individuen bei Pflanzen

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts entwickelt sich eine Diskussion darüber, wie ein Individuum zu definieren ist, d.h. auf welche Weise verschiedene Individuen gegeneinander abgegrenzt werden können. Als schwierig erweist sich die Antwort auf diese Frage bei Pflanzen, weil sich viele Pflanzen nicht nur über ein einzelliges Stadium fortpflanzen, sondern auch durch Abtrennung mehrzelliger Körperteile (Fragmentation). G. Gallesio empfiehlt daher 1816, die durch vegetative Teilung entstandenen Pflanzenstöcke nicht als Individuen anzusehen; Individuen seien alle die organischen Körper, die aus einer befruchteten Eizelle hervorgegangen seien.[40] Ähnlich sehen es später englische Biologen, die alle Organismen, die Teil eines Lebenszyklus sind, (z.B. alle asexuell sich fortpflanzenden Blattläuse) zusammen als ein Individuum ansehen.[41] Für die Entstehung eines Individuums ist nach dieser Auffassung eine sexuelle Befruchtung notwendig. T.H. Huxley formuliert es 1852 so: »The individual animal is the sum of the phenomena presented by a single life: in other words, it is all those animal forms which proceed from a single egg taken together«.[42] Anfang und Ende des Lebens eines Individuums wird nach dieser Definition durch einen Akt der geschlechtlichen Fortpflanzung gegeben; alle dazwischen liegenden Formen gehören zu einem Individuum. Bei Lebensformen, die einen ↑Generationswechsel durchmachen und sich phasenweise allein asexuell fortpflanzen, würden also alle asexuell sich fortpflanzenden, räumlich getrennten und physiologisch voneinander unabhängigen Organismen zusammen ein Individuum ausmachen.

Auch von deutschen Zoologen wird diese Ansicht z.T. übernommen. So bezeichnet H.A. Pagenstecher den Generationswechsel 1870 als einen »Polymorphismus der Generationen« und meint, in einem solchen Fall »geben erst mehrere Generationen den vollen Begriff der Art und des Individuums«.[43] E. Haeckel spricht in Bezug auf Individuen dieser Art 1866 von ***genealogischer Individualität***[44] und nennt sie später *genealogische Individuen*[45].

Kritisiert wird diese Bestimmung des Begriffs des Individuums u.a. von H. Spencer. Er hält es für unstatthaft, eine Anzahl von gesondert lebenden Körpern als ein Individuum anzusehen; ein Individuum bestehe vielmehr aus einem einheitlichen Körper.[46] In diesem spencerschen Sinne vermeidet es schon R. Leuckart 1851, die in einem Tierstock (z.B. bei Nesseltieren) vereinten Individuen zusammen wiederum ein Individuum zu nennen, auch wenn die Teile des Stocks allein nicht lebens- oder fortpflanzungsfähig sind. Er spricht stattdessen von einem »Verein von Individuen« und gesteht ein, dass allein unterschiedliche, funktionell differenzierte Individuen zusammen (die verschiedenen Generationen angehören) die vollständige Art repräsentieren: »Die einzelnen Individuen erscheinen als bloße mehr oder weniger reiche Bruchstücke aus der Lebensgeschichte dieser Geschöpfe, als einzelne Glieder aus einer ganzen Reihe zusammengehörender Darstellungen«[47]. Die verschiedenen organischen Funktionen wie Nahrungsaufnahme, Bewegung, Verteidigung, geschlechtliche Fortpflanzung und ungeschlechtliche Vermehrung seien hier auf verschiedene Individuen verteilt.[48] Je nach ihren spezifischen Funktionen spricht Leuckart u.a. von »vegetativen Individuen«, proliferirenden Individuen« oder »locomotiven Individuen«.[49]

Nicht-biologische Individualität:
Materieeinheit (Aggregat; Hylon)
Ein Körper, der aus gleich bleibenden Bestandteilen (den gleichen chemischen Molekülen) besteht, ein konkretes Quantum Stoff (z.B. die Leiche eines Organismus)
Biologische Individuen tauschen ihre Bestandteile beständig aus (Stoffwechsel mit der Umwelt).

Formeinheit (Morphon)
Ein Körper mit einer bestimmten Gestalt oder Struktur (z.B. ein toter Baum)
Biologische Individuen behalten oft ihre Identität trotz des Wandels ihrer Gestalt (Metamorphose).

Biologische Individualität:
Abgrenzungseinheit (Horon)
Ein Körper, der vom Beginn seines Lebens bis zu seinem Tod eine kontinuierliche Grenze mit der Umwelt aufrechterhält, auch wenn seine Teile ausgetauscht werden und seine Form sich wandelt

Funktionseinheit (Allelon)
Ein System als selbständige Einheit der Organisation und Regulation, d.h. eine Einheit aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen und Prozessen, die sich als ein räumlich zusammenhängendes und funktional geschlossenes Ganzes stabilisiert

Fortpflanzungseinheit (Genon)
Ein System als eine zur Reproduktion befähigte Entität, d.h. als eine Einheit, die andere, ähnliche Einheiten herstellen kann (z.B. eine Pflanze, die sich durch vegetative Ausläufer vermehrt)

Entwicklungs- oder Evolutionseinheit (Metamorphon)
Eine Entität, die einen Entwicklungszyklus durchläuft, einschließlich einer Phase, in der kleine Veränderungen das ganze System beeinflussende Wirkungen nach sich ziehen können (z.B. ein Organismus, dessen Leben in einem Einzellstadium beginnt, der eine Metamorphose durchläuft und einzelne Fortpflanzungszellen hervorbringt und dessen Leben mit dem Zerfall seines Hauptkörpers endet)

Tab. 119. Typen von Individualitäten, die auf unterschiedlichen Identitäts- und Persistenzbedingungen beruhen und die bei Organismen nicht vorliegen (oben) bzw. vorliegen (unten). Gemeinsam ist allen Typen der Bezug auf eine raum-zeitlich konkrete Entität.

Formen der pflanzlichen Individualität

Verschiedene terminologische Unterscheidungen innerhalb des Begriffs der Individualität haben sich im Rahmen dieser Diskussionen etabliert. A. Steinheil spricht 1836 von der nur *relativen Individualität* der Pflanzen gegenüber der nicht vorhandenen Individualität der Mineralien und der *absoluten Individualität* der Tiere.[50] F.A. Spring unterscheidet 1838 zwischen *systematischem* und *physiologischem* Individuum, wobei ersterem allein ein Stadium der Entwicklung eines Organismus zu Grunde liegt und zweiteres alle Stadien der Metamorphose umfasst.[51] A.P. de Candolle differenziert 1832 für die höheren Pflanzen zwischen verschiedenen Ebenen der Individualität. Er unterscheidet *Zellenindividuum* (»l'individu-cellule«), *Knospenindividuum* (»l'individu-bourgeon«), *Ablegerindividuum* (»l'individu-bouture«), *Stockindividuum* (»l'individu-végétal«) und *Embryonenindividuum* (»l'individu-embryon«)[52] (die deutschen Bezeichnungen nach A. Brauns Darstellung von 1854[53]).

Eine räumliche Bestimmung des Begriffs des pflanzlichen Individuums gibt der Botaniker F.T. Kützing 1852: »Individuum heisst hier ein einzelner Pflanzenkörper, der nicht mit einem andern gleichartigen Pflanzenkörper in organischer Verbindung steht«.[54] Wenig später widerspricht A. Braun dieser Bestimmung, weil es durch Sprossbildung verbundene, aber selbständige Pflanzen gebe und weil »Verwachsungen ursprünglich getrennter Stöcke keine Seltenheit« seien.[55] Braun argumentiert, dass nach Kützings Definition die Bäume eines Tannenwaldes nicht als Individuen anzusehen seien, weil sie über die Wurzeln miteinander in Verbindung stünden. Brauns eigene Definition des Individuums geht vom Spross der Pflanze aus: »Der Sproß ist das (morphologische) Individuum der Pflanze«. Denn von einem Individuum sei zu fordern, »daß das individuelle Ganze von Einem Centrum aus in direkter Fortentwicklung gebildet sei, also seinem Ursprunge nach in allen Theilen auf ein Centrum sich beziehe. Dieß ist aber der Charakter des Sproßes«.[56] Weiter bestimmt Braun ein Individuum als eine Einheit, die »alle Seiten des specifischen Lebens in seiner Entwicklung darstellt [...,] somit den ganzen Plan, die ganze Bestimmung der Art vor Augen führt«.[57] Ein Individuum ist für Braun damit eine entwicklungsbiologische oder physiologische Einheit, nicht aber eine morphologische. Bei zweihäusigen Pflanzen bilden erst zwei Pflanzen verschiedenen Geschlechts zusammen das vollständige Individuum. Auch einige Zoologen sehen bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Tieren keine »volle Individualität« für jeden einzelnen Organismus.[58] Einen primär physiologischen Individualitätsbegriff hat auch C. Nägeli, der das als Individuum bestimmt, was selbständig für sich leben kann.[59]

Bion, Morphon und Metamorphon

Einen großen Einfluss auf die Terminologie zur Benennung verschiedener Formen von Individuen hat in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts E. Haeckel.

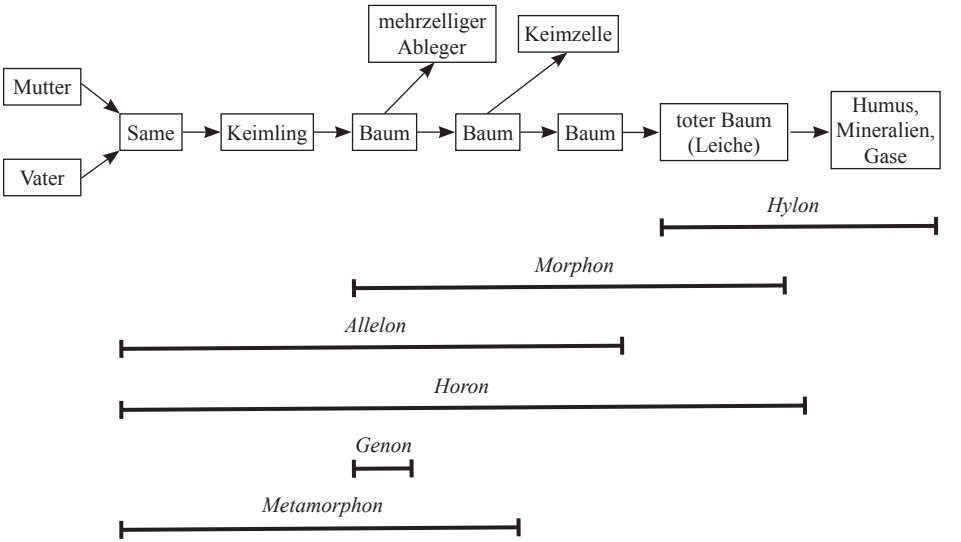


Abb. 215. Stadien in der Entwicklung eines Baums und sechs Begriffe eines Individuums mit unterschiedlichem Umfang.

Grundlegend für Haeckel ist die Unterscheidung von physiologischen und morphologischen Individuen. Ein »physiologisches Individuum« oder ***Bion*** (auch *Biont*) erläutert Haeckel 1866 als »diejenige Formerscheinung, welche vollkommen selbständig längere oder kürzere Zeit hindurch eine eigene Existenz zu führen vermag«.[60] Die Selbständigkeit bezieht Haeckel in erster Linie auf die Fähigkeit zur Selbsterhaltung, nicht notwendig aber auf die Fortpflanzung. Auch Organismen eines Geschlechts von sexuell sich fortpflanzenden Arten bilden also ein physiologisches Individuum.

Unterschieden davon ist bei Haeckel der Begriff des »morphologischen Individuums« oder ***Morphon*** (auch *Morphont*).[61] Haeckel unterscheidet sechs verschiedene »Ordnungen« der morphologischen Individualität: *Plastiden* (Zellen), *Organe*, *Antimere* (Gegenstücke oder homotype Teile, z.B. die eine Hälfte eines bilateralsymmetrischen Tieres), *Metamere* (Folgestücke oder homodyname Teile, z.B. die Segmente der Gliedertiere), *Personen* (Sprosse der Pflanzen, Organismen der höheren Tiere) und *Cormen* (Stöcke oder Kolonien, z.B. Bäume, Polypenstöcke).[62] Später bezeichnet Haeckel *Zelle*, *Person* und *Stock* als die drei »Hauptstufen« der Individualität.[63]

Parallel zu ›Morphon‹ für ein biologisches Individuum mit einer bestimmten Gestalt kann der Ausdruck ***Metamorphon*** für ein Individuum, das eine Gestaltveränderung durchmacht, verwendet werden. Ein Metamorphon ist die Einheit, die über verschiedene Gestaltungen hinweg persistiert. Insbesondere solche Entitäten, die einen Entwicklungszyklus unter Einschluss einer ↑Metamorphose durchlaufen, können so bestimmt werden (vgl. Tab. 119; Abb. 215). Eine Parallelbildung zu ›Morphon‹ und ›Metamorphon‹ auf der Ebene von ↑Populationen sind die Begriffe ›Demon‹ und ›Metademon‹.

O. Hertwig: Individuum als »Lebenseinheit«

Kritisch wendet sich am Ende des 19. Jahrhunderts O. Hertwig gegen die Ausweitung des Individuumbegriffs auf alle sich wiederholenden Formteile in einem Organismus: »Organische Individuen, seien es physiologische oder anatomische, können nur auf dem Wege der Zeugung entweder durch Teilung oder Knospung ihren Ursprung nehmen. Organe, Metamere und Antimere aber entstehen durch einen Sonderungs- oder Differenzierungsprozeß in einer individualisierten Zellenmasse«.[64] Nur solche Teile von Organismen stellen für Hertwig Individuen dar, von denen es frei lebende Homologa gibt. Allgemein definiert er: »Unter pflanzlichem und tierischem Individuum versteht man in physiologischer Hinsicht eine Lebenseinheit, die nach außen abgegrenzt, sich selbst zu erhalten imstande ist, weil sie mit den Grundfunktionen des Lebens […[ausgerüstet ist, mit der Funktion, sich zu ernähren und zu wachsen, sich fortzupflanzen, gegen Reize der Außenwelt irritabel zu sein und auf sie in verschiedener Art zu reagieren«.[65] In morphologischer Hinsicht konstatiert Hertwig »allergrößte Verschiedenheiten« zwischen Individuen. Das morphologische Individuum bezeichnet er als eine

»[D]icitur individuum, quod omnino secari non potest« (Boethius ca. 520, 97c).

»The individual animal is the sum of the phenomena presented by a single life: in other words, it is all those animal forms which proceed from a single egg taken together« (Huxley 1852, 188).

»Das Individuum ist […] eine einheitliche Gemeinschaft, in der alle Theile zu einem gleichartigen Zwecke zusammenwirken« (Virchow 1859, 45).

»Unter pflanzlichem und tierischem Individuum versteht man in physiologischer Hinsicht eine Lebenseinheit, die nach außen abgegrenzt, sich selbst zu erhalten imstande ist, weil sie mit den Grundfunktionen des Lebens […] ausgerüstet ist, mit der Funktion, sich zu ernähren und zu wachsen, sich fortzupflanzen, gegen Reize der Außenwelt irritabel zu sein und auf sie in verschiedener Art zu reagieren« (Hertwig 1893-98/1906, 371).

»[L]'individu vivant est donc un corps qui ne peut être divisé sans que l'une au moins des parties resultant de la division perde la vie« (Le Dantec 1896/1908).

»[L]'être vivant est surtout un lieu de passage« (Bergson 1907, 129).

»[W]herever a recurring cycle exists [...] there must be a kind of individuality« (Huxley 1912, 25).

»Individuum ist [...] eine unteilbare Einheit, eine einheitliche Formerscheinung, die ein in sich abgeschlossenes und zusammenhängendes Ganzes bildet, wovon man keinen Teil wegnehmen, das man auch nicht in Teile zerlegen kann, ohne das Wesen der Form zu vernichten« (Fitting 1917, 10).

»[D]as Individuum ist überhaupt nicht als etwas Stationäres zu fassen, sondern nur phasenhaft. Das Individuum als Ganzheit ist der ›Individualzyklus‹« (Harms 1924, 3).

»[T]he living individual [is] the fundamental unity of biology [...] the individual is essentially a functional unity, whose activities are co-ordinated and directed towards the development, maintenance and reproduction of the form and modes of action typical of the species to which it belongs« (Russell 1930, 166).

»Der Begriff des biologischen Individuums […] meint […] ein Lebensganzes, das unteilbar ist und sich in Raum und Zeit sowie auch dynamisch von der gesamten Umwelt und damit auch von allen anderen ›Individuen‹ abhebt und unterscheidet« (von Natzmer 1935-36, 305).

»Individuen, die materielle Gegenstände sind, sind Funktionsgefüge. Sie sind *Gefüge*, insofern sie aus Teilen bestehen, die sich ihrer Struktur nach voneinander unterscheiden (nämlich so, daß es zu jedemTeil einen strukturverschiedenen Teil gibt), die in einem kausalen Verhältnis zueinander stehen und die aufgrund ihrer verschiedenen strukturellen Eigenschaften so interagieren, daß sie eine persistierende und als solche identifizierbare Gesamtheit bilden, die der Welt als etwas Eigenständiges gegenübertritt, das nicht auf den Moment der Konfrontation mit ihr eingeschränkt ist. […] Dieses dynamische Gefüge ist ein *Funktionsgefüge* insofern, als die Gesamtheit nur persistiert, wenn die Teile ihren Beitrag leisten, d.h. wenn sie gemäß ihrer strukturellen Eigenschaft zu bestimmten Zeiten in bestimmer Intensität aktiv sind« (Buddensiek 2006, 279).

Tab. 120. Definitionen des Individuumbegriffs.

Formeinheit, »welche zwar morphologisch, das heißt nach Aussehen, Struktur und Zusammensetzung, einem physiologischen Individuum gleicht, aber nicht in physiologischer Beziehung; denn es stellt keine selbständige Lebenseinheit mehr dar; es ist als ein abhängiger Teil in eine höhere physiologische Individualität eingegangen oder mit anderen Worten zu einem anatomischen Element von ihr geworden«.[66] Für das morphologische Individuum spricht Hertwig von *Individualitätsstufen*; er unterscheidet drei Ebenen der organischen Individualität: frei lebende oder in einen Organismus eingebundene *Zellen*, vielzellige *Organismen* (oder *Personen*), bei denen die Zellen zu physiologisch differenzierten, dem Ganzen untergeordneten Teilen werden, und *Stöcke* aus vielzelligen Organismen, bei denen auch die Organismen funktionell differenziert vorliegen und spezialisierte Aufgaben wahrnehmen (z.B. die Staatsquallen; vgl. Abb. 214).[67]

»genet« und »ramet«

Weil die genetische und morphologische Individualität (v.a. bei Pflanzen) häufig auseinanderfällt, etablieren sich für die beiden Formen eigene Bezeichnungen. Viele Pflanzen reproduzieren sich regelmäßig vegetativ und können ein ganzes Feld von morphologisch unterschiedenen »Individuen« bilden. So können alle Blumen des Löwenzahns auf einer Wiese vegetativ auseinander hervorgegangen sein und insofern zusammen ein genetisches Individuum darstellen. Um diesen Unterschied begrifflich zu markieren, führen J. Sarukhán und J.L. Harper 1973 für die Botanik die Unterscheidung von ***Genet*** (engl. »genet«) und ***Ramet*** (engl. »ramet«) ein.[68] Ein Genet ist ein genetisches Individuum, d.h. eine Pflanze, die aus einer Zygote hervorgegangen ist; ein Ramet dagegen eine vegetative Einheit, d.h. ein Teil eines Genets, z.B. ein einzelner Löwenzahn auf einer Wiese. Einige Botaniker argumentieren dafür, dass die genetische

Ebene die entscheidende ist und daher alle vegetativ auseinander hervorgegangenen morphologische Einheiten einer Pflanze, z.B. alle Löwenzahnblumen auf einer Wiese, eigentlich *ein* Individuum darstellen.[69] Auf selektionstheoretischer Grundlage kann für die weite Verbreitung der asexuellen Vermehrung bei Pflanzen argumentiert werden (↑Fortpflanzung: Abb. 146).

Die von Sarukhán und Harper gewählte Terminologie baut auf älteren Bezeichnungen auf: Der Ausdruck ›Ramet‹ für die morphologischen Grundbausteine eines genetisch einheitlichen Organismus (eines Klons) wird 1929 von A.B. Stout eingeführt.[70] Das Wort steht ursprünglich im Gegensatz zu *Ortet* (engl. ›ortet‹) zur Bezeichnung der aus einem Samen entstandenen Mutterpflanze, von der alle Mitglieder eines Klons abstammen. Ramets bilden also die durch vegetative Vermehrung entstandenen Untereinheiten (»vegetative divisions«) eines Organismus[71]; sie können mit dem Mutterorganismus morphologisch verbunden bleiben (wie die Äste eines Baums) oder physisch und physiologisch selbständig sein (wie die durch vegetative Vermehrung entstandenen und dann getrennten Pflanzen eines Klons).

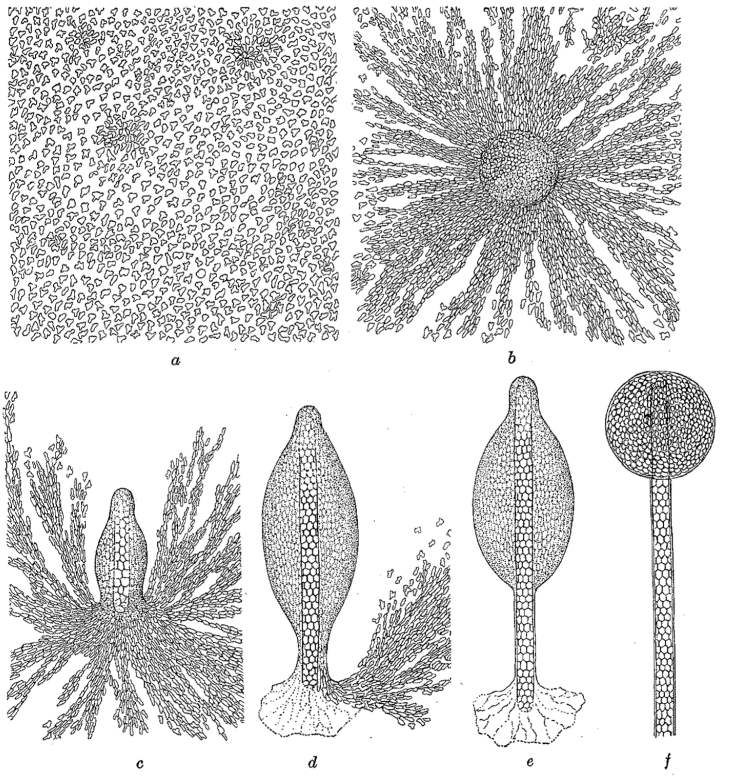


Abb. 216. Zwei Ebenen der Individualität innerhalb einer Art. Die selbständig lebenden Amöben der Gattung Dictyostelium *fließen sternförmig zusammen und bilden – ohne weitere Zellteilungen – ein mehrzelliges Aggregat, das sich koordiniert fortbewegt, sich später in verschiedene Organe differenziert und einen Fruchtkörper hervorbringt (aus Kühn, A. (1943). Die Ausprägung organischer Formen in verschiedenen Dimensionen und die Grundfragen der Entwicklungsphysiologie. Naturwiss. 31, 373-383: 381, nach Fotografien von Arndt, A. (1937). Rhizopodenstudien III, Untersuchungen über* Dictyostelium mucoroides *Brefeld. Roux' Arch. Entw. Mech. Org. 136, 681-744; eine ähnliche, weiter stilisierte Abbildung in Bonner, J.T. (1947). Evidence for the formation of cell aggregates by chemotaxis in the development of the slime mold Dictyostelium discoideum. J. exp. Zool. 106, 1-26: 4).*

Entscheidend ist das Genet v.a. in evolutionsbiologischer Hinsicht. Denn evolutionär relevante Mutationen, die sich auf den gesamten Organismus auswirken (Dawkins 1982: »a ›return back to the drawing board‹«), können am ehesten am Flaschenhals der Reproduktion durch eine Zelle auftreten.[72] Eine »radikale Reorganisation« wird für ein Organ und einen Organismus v.a. dann möglich, wenn die Entwicklung von einem einzelligen Ursprung ausgeht.[73] Nicht die morphologische Kohäsion oder die genetische Uniformität, sondern die Organisation der Entwicklung in einem Kreislauf mit dem Engpass des Einzellstadiums bildet insofern das evolutionsbiologisch entscheidende Kriterium der Abgrenzung von Individuen. R. Dawkins ist sogar geneigt, selbst den Organismus durch seinen Entwicklungsursprung in einem Einzellstadium zu definieren: »We are moving towards a definition of the organism as the unit which is initiated by a new act of reproduction via a single-celled developmental ›bottleneck‹«.[74]

Gegen diese Sicht könnte allerdings eingewendet werden, dass letztlich jede Zelllinie auf einen einzelligen Ursprung zurückgeht. Also auch ein mehrzelliges Gewebe, das sich von einem Organismus ablöst und einen neuen Organismus bildet, hat ein einzelliges Stadium als Vorläufer. Mutationen, die eine Umorganisation des ganzen Organismus nach sich ziehen, können also auch hier wirksam werden. Und ein sich vom Elternorganismus lösender vielzelliger

Körper kann damit in gleichem Maße Angriffspunkt für evolutionäre Reorganisationen sein wie ein einzelliger (allein die morphologische Bindung an den Mutterorganismus könnte radikale Neuerungen erschweren). Entscheidend für die Möglichkeit der radikalen Umstrukturierung ist nicht die Zellenanzahl des sich abspaltenden Teils, sondern sein Ursprung in einer einzigen totipotenten Vorläuferzelle (Fagerström et al. 1998: »[A] multi-cellular precursor – such as a meristem – is found to be equally acceptable as a vehicle for evolutionary change under natural selection as is a single-celled one«[75]).

Individuum und Ganzheit

Als das zentrale definierende Merkmal von biologischen Individuen gilt seit langem die Ganzheit des Organismus, d.h. seine Zusammensetzung aus Teilen, die nur in ihrem Zusammenwirken eine funktionale Einheit bilden. Ein Lebewesen stellt also nur insofern ein Individuum dar, als es aus heterogenen, funktional differenzierten Teilen besteht. Weil besonders bei Pflanzen die Teile selbst wieder ein vollständiges Individuum bilden können, erscheint ein pflanzliches Individuum als ein Gefüge von verselbständigungsfähigen Teilen (die Pflanze als »Dividuum«; s.u.). 1807 formuliert dies J.W. von Goethe auf folgende Weise: »Jedes Lebendige ist kein Einzelnes, sondern eine Mehrheit; selbst insofern es uns als Individuum erscheint, bleibt es doch eine Versammlung von lebendigen selbständigen Wesen«.[76] Mit der Entwicklung der Zellenlehre seit den 1830er Jahren gewinnt diese Auffassung weiter an Boden: Nicht nur der mehrzellige Organismus, sondern auch jede Zelle kann als Individuum gelten, insofern sie Träger zentraler Lebensfunktionen wie Stoffwechsel und Vermehrung ist. Ausgehend von der Zellenlehre bestimmt R. Virchow ein Individuum 1859 als »eine einheitliche Gemeinschaft, in der alle Theile zu einem gleichartigen Zwecke zusammenwirken«.[77] Die eigentlich das Leben tragenden Elemente sind für Virchow die Zellen. Die vielzelligen Organismen bilden für ihn daher ein »innerlich Vielfaches«, und auch vom Menschen sagt Virchow vor diesem Hintergrund: »das menschliche Individuum ist eine Gemeinschaft«.[78]

In vielen Definitionen von ›Individuum‹ im 20. Jahrhundert spielt das Moment der Ganzheit eine zentrale Rolle (vgl. Tab. 120).[79] So sind für H. Driesch Individualitäten 1909 »konstruktive Ganzheiten«, die über ein inneres finales Prinzip zu charakterisieren sind. Driesch will »Individualität« als »Kategorie« biologischer Erkenntnis einführen, denn ohne sie »wäre eine Erfahrung hier überhaupt unmöglich. Eben deshalb ist ›Individualität‹ nicht weniger ›konstitutiv‹ als Kausalität«[80]. P.N. van Kampen bestimmt ein Individuum 1917 als einen Organismus, der zu unabhängigem Leben in der Lage ist und dessen Teile zum Leben des Ganzen beitragen.[81] Verschiedene Listen der Lebensfunktionen, die wesentlich für Individuen sind, werden gegeben. F.J.J. Buytendijk führt in seiner Liste von Merkmalen eines Individuums 1922 an: eine definierte Form, die Zusammensetzung aus Teilen, die Funktionalität der Teile im Dienst für das Ganze und ein Gefühl des Selbst.[82] G. von Natzmer erwägt 1935-36, ein Individuum zu bestimmen als »ein Lebensganzes, das unteilbar ist und sich in Raum und Zeit sowie auch dynamisch von der gesamten Umwelt und damit auch von allen anderen ›Individuen‹ abhebt und unterscheidet«.[83] Nach von Natzmers eigener Einschätzung wird diese Definition der Vielfalt der biologischen Einheitsformen jedoch nicht gerecht, weil jeder mehrzellige Organismus sich einerseits aus Teilen zusammensetzt, die selbst als Individuen angesehen werden können, und er andererseits ein funktionales Glied in einem übergeordneten Ganzen spielen kann, dem auch eine Individualität zukommt. Es müssten daher viele »Individualitätsstufen« unterschieden werden und eine Entscheidung darüber, ob einem Lebensganzen »Individualitätswert« zukomme oder nicht, sei oft nicht möglich. Die Ganzheit des Individuums kann auch auf die Einheit des Prozesses der Entwicklung bezogen werden. So behauptet J.W. Harms 1924, »das Individuum ist überhaupt nicht als etwas Stationäres zu fassen, sondern nur phasenhaft. Das Individuum als Ganzheit ist der ›Individualzyklus‹«.[84]

Mit dem Kriterium der Ganzheit hängt die *Unteilbarkeit* von Individuen zusammen. F. Le Dantec bestimmt ein Individuum 1908 als einen Körper, der nicht geteilt werden kann, ohne dass einer der Teilungsprodukte das Leben verliert (»l'individu vivant est donc un corps qui ne peut être divisé sans que l'une au moins des parties resultant de la division perde la vie«).[85] Die Einheit des Individuums ist nach der »neuen Lebenstheorie« Le Dantecs durch das Vorhandensein eines Nervensystems bedingt: Die Nervenzentren bilden die Kernpunkte der Individualität, weil von ihnen die Koordination aller Lebensfunktionen ausgehe. Eine in die gleiche Richtung weisende Bestimmung gibt der Neukantianer H. Rickert: »Organismen z.B. können nicht geteilt werden, wenn sie nicht aufhören sollen, Organismen zu sein«.[86] Und der Botaniker H. Fitting definiert 1917 ein Individuum (in Anlehnung an Nägeli und Haeckel) wie folgt: »Individuum ist [...] eine unteilbare Einheit, eine einheitliche Formerscheinung, die ein in sich abgeschlossenes und zusammenhängendes

Ganzes bildet, wovon man keinen Teil wegnehmen, das man auch nicht in Teile zerlegen kann, ohne das Wesen der Form zu vernichten«[87]. Zur Pflanze als Individuum gehören demnach z.B. auch die Wurzel, weil die Pflanze nur mit ihrer Wurzel ein »Ganzes« bildet – auch wenn aus Zweigen oder Knospen wieder eine ganze Pflanze werden kann, bilden sie doch nicht für sich schon eine solche. Die Unteilbarkeit eines Individuums ist also Ausdruck der Arbeitsteilung der Organe in der Hervorbringung der Lebensfunktionen: Weil kein Teil diese allein erzeugen kann, bedeutet die Teilung des Individuums den Verlust seiner definierenden Merkmale. Oder wie es D. Wandschneider 1988 formuliert: Es gelte, »daß der Organismus ebendarum ›In-dividuum‹, Unteilbares, ist, weil die Teilung wesentlich Aufhebung seiner Artallgemeinheit, d.h. seiner spezifischen Wesensbestimmtheit [nämlich als Lebewesen; G.T.] wäre, mit anderen Worten: *Das Individuum ist gerade insofern Individuum, als es sich zugleich als Allgemeines erhält*«.[88] Auch in seiner Fortpflanzung erhalte sich ein Individuum als Lebewesen mit einer spezifischen Organisation, aber doch nicht als Individuum, sondern nur der Art nach (↑Arterhaltung). Mit Hegel kann ein Individuum daher als »konkretes Allgemeines« bestimmt werden.[89]

Wiederholt wird aber auch darauf hingewiesen, dass die Individualität im Sinne der Unteilbarkeit für ein Individuum nicht vollkommen sein kann, weil dies die Fortpflanzung unmöglich machen würde. H. Bergson schreibt 1907: »Wäre die Individualität vollkommen, kein vom Organismus abgetrennter Teil dürfte gesondert zu leben vermögen. Doch würde damit die Fortpflanzung unmöglich. Denn was in der Tat ist diese, wenn nicht Aufbau eines neuen Organismus aus einem abgetrennten Bruchstücke des früheren? Im eigenen Hause also herbergt die Individualität ihren Feind«.[90] Und auch für L. von Bertalanffy ist eine »vollständige Individualität«, d.h. eine vollkommene »Zentralisation« und Unteilbarkeit eines Organismus 1949 biologisch ausgeschlossen, weil diese eine Fortpflanzung unmöglich machen würde. Der Begriff des Individuums sei daher biologisch allein als »Grenzbegriff« zu definieren.[91] Biologisch gehe jeder Organismus aus einem Teilstück eines anderen Organismus hervor. Insofern eine Abspaltung von Teilen möglich ist, ist ein Organismus also kein vollständiges Individuum im Wortsinne.

Individuum und Organismus

Seit Beginn des 19. Jahrhunderts ist der biologische Begriff des Individuums am Begriff des ↑Organismus orientiert. Besonders deutlich wird dies in den drei Bedingungen für ein biologisches Individuum in der Definition, die J. Huxley 1912 dem Begriff gibt: Nach Huxleys *minimalem Konzept eines Individuums* (»minimum conception of an individual«) bildet dieses (1) eine Zusammensetzung aus heterogenen Teilen, deren Funktionen nur im Zusammenspiel mit den jeweils anderen des Körpers, also als Komponenten des Ganzen vorhanden sind; (2) es hat eine gewisse Unabhängigkeit gegenüber seiner Umgebung; und (3) es muss für seine eigene Erhaltung Arbeit leisten und bringt andere Individuen hervor, die ebenfalls in der Lage sein müssen, sich zu erhalten.[92] Wesentlich für den biologischen Individuumbegriff ist nach Huxley die Verbindung von innerer Heterogenität und Einheit des Ganzen: Im Gegensatz zu aggregierten Systemen aus gleichförmigen Teilen (wie nach Huxley z.B. Gebirgen oder dem Sonnensystem) bestehe die Individualität eines Organismus gerade auf der strukturellen Unterschiedlichkeit und dem kausal-funktionalen Aufeinanderangewiesensein der Teile: Einem Berg könne ein Teil entnommen werden und er bleibe doch ein Berg, einem Organismus könnten aber nur sehr begrenzt Teile genommen werden, ohne ihn ganz zu zerstören.[93] Für das Vorliegen eines Individuums ist also eine Mehrzahl von Funktionen notwendig (»diverse functions necessary«), die sich wechselseitig aufeinander beziehen; aufgrund ihrer verschiedenen Funktionen sind auch die Teile verschieden und nicht homogen (»nothing homogeneous can be an individual«).[94] Huxley setzt also die Begriffe ›Individuum‹ und ›Organismus‹ weitgehend synonym. Steine sind damit für ihn ausdrücklich keine Individuen.[95] – Allerdings ist es seit langem durchaus verbreitet, den Begriff des Individuums auch auf anorganische Körper, die eine begrenzte raum-zeitliche Existenz haben, zu beziehen (z.B. Steine, Sterne und Planeten) (Oken 1810: »Auch das Mineralreich hat Individuen«[96]). – Die Forderung nach der funktionalen wechselseitigen Abhängigkeit der Teile eines Individuums bedingt es, dass Individuen in der Konzipierung durch Huxley als kausale Systeme, die in einem Prozess begriffen sind, bestimmt werden. Individuen bestehen überall dort, wo ein Kreislauf von Prozessen vorliegt: »wherever a recurring cycle exists [...] there must be a kind of individuality«[97]. Neben der Individualität von einzelnen Organismen steht nach Huxley die *Artindividualität* (»species-individuality«) (↑Art).[98] Wegen des zeitlichen Nacheinanders der Teile bilde diese eine Individualität in der Zeit (»individuality in time«), im Gegensatz zur räumlichen Individualität (»spatial individuality«) eines Organismus, bei der alle Teile des Ganzen synchron koexistieren.

kleinere zeitliche Phase	***basale Einheit***	*umfassender zeitlicher Prozess*
geologische Epoche	**Biosphäre**	Evolution
Ökosystemstadium	**Ökosystem**	Sukzession
Generation	**Population**	Populationsfolge
Lebensstadium	**Organismus**	Abstammung
Entwicklungsphase	**Merkmal**	Homologiefolge

Tab. 121. Fünf Organisationsebenen biologischer Individualität in drei zeitlichen Dimensionen: in der Mitte die basalen Typen von Individuen, links kleinere zeitliche Phasen von ihnen, die in verschiedenen Individuen parallel durchlaufen werden (bis auf die erste), rechts umfassendere Prozesse, von denen die basalen Individuen zeitliche Teile bilden. In ihren zeitlichen Phasen (Stadien) sind die basalen Einheiten jeweils ganz da; letztere bilden jedoch keine Phasen, sondern zeitliche Teile der umfassenderen Prozesse (erweitert und verändert nach: Griffiths, G.C.D. (1974). On the foundation of biological systematics. Acta Biotheor. 23, 85-131: 95).

Auch bei anderen Autoren im 20. Jahrhundert ist es verbreitet, ein biologisches Individuum als ›funktionale Einheit‹ oder als ›Organismus‹ zu bestimmen. So heißt es 1930 bei E.S. Russell: »the living individual [is] the fundamental unity of biology [...] the individual is essentially a functional unity, whose activities are co-ordinated and directed towards the development, maintenance and reproduction of the form and modes of action typical of the species to which it belongs«.[99]

Es ist insgesamt in der Biologie allgemein üblich, Individuen als Organismen anzusehen – umgekehrt muss aber nicht jeder Organismus ein Individuum im Sinne einer einzigartigen und unteilbaren funktionalen Einheit sein. Einzigartigkeit und Unteilbarkeit sind keine notwendigen Bestimmungsstücke des Organismusbegriffs: Auch zwei Organismen, die einander exakt gleichen – soweit das von zwei verschiedenen Gegenständen überhaupt möglich ist – können weiterhin als ›Organismen‹ bestimmt werden; und auch die (begrenzte) Teilbarkeit eines Organismus (z.B. eines Einzellers) ändert nichts an seinem Status als Organismus. Aufgrund der Komplexität des Aufbaus von Organismen sind sie aber faktisch singulär. Diese Singularität erschwert es, allgemeine Gesetze zu formulieren, die alle Organismen betreffen, oder auch den weiteren Verlauf der Evolution zu bestimmen.

Individualität auf allen Organisationsebenen

Neben dem Organismus als Ebene der Individualität werden in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts Phänomene der Individualität auch auf den anderen Ebenen der biologischen Hierarchie bestimmt. Individualität gilt also als ein allgemeines Charakteristikum von biologischen Gegenständen, angefangen von den organischen Molekülen über die Zellen, Gewebe und Organe bis hin zu den Populationen, Biozönosen und Ökosystemen. Die basale Ebene der Individualität ist dabei die der Biochemie (Williams 1956: »biochemical individuality«). Die Komplexität auf biochemischer Ebene bedingt es auch, dass jeder Mensch ein Individuum und in bestimmter Hinsicht eine Abweichung von der Norm darstellt (»practically every human being is a deviate in some respects«).[100]

Individuum und Evolution

Mit der Betonung der Reproduktion und Überlegungen zur Evolution etabliert sich am Ende des 18. Jahrhunderts in der Biologie eine individuenübergreifende Perspektive. Im Rahmen dieser Perspektive gelten die Individuen als sekundär im Lebensprozess: Langfristig stabilisiert, d.h. erhalten werden nicht die Individuen, sondern die Arten oder die Organisationsform des Lebens insgesamt. So formuliert G. Forster 1781: »Ein Individuum, zu welcher Gattung es auch gehören mag, ist in dem Weltalle gleichsam für nichts zu rechnen. Hundert solche einzelne Geschöpfe, ja tausend, sind noch nichts. Die Gattungen selbst (collective), sind die einzigen Wesen der Natur«.[101] Angesichts der funktionalen Dominanz der ↑Fortpflanzung und des massenhaften Sterbens in der Natur liegt es für viele Biologen nahe, mit F.W.J. Schelling zu schließen, bei dem es 1799 heißt: »Das Individuum also muß Mittel, die Gattung Zweck der Natur scheinen«.[102] Gut einhundert Jahre später baut H. Bergson diese Sicht zu einer Grundüberzeugung der »Lebensphilosophie« aus, nach der die Entwicklung als das Wesentliche und die entscheidende Eigenschaft des Lebens gilt.[103] Ein Individuum bildet danach lediglich ein Durchgangsstadium eines übergreifenden Prozesses, nämlich des Fließens des »Lebensstroms«, der sich über die Folge der Generationen erstreckt (»l'être vivant est surtout un lieu de passage«[104]) (↑Leben).

Andere Biologen sehen es am Ende des 19. Jahrhunderts so, dass nicht das Leben durch die Individuen hindurch strömt, sondern die Folge der Organismen vielmehr selbst ein großes Individuum darstellt. Bei C. von Nägeli heißt es 1884: »Der gesamte

Stammbaum [»von der einfachsten bis zur complicirtesten Pflanze, von dem niedersten bis zum höchsten Thier«] ist im Grunde ein einziges aus Idioplasma bestehendes, continuierliches Individuum, welches wächst, sich vermehrt und dabei verändert, und welches mit jeder Generation ein neues Kleid anzieht, d.h. einen neuen individuellen Leib bildet«.[105] Gerechtfertigt sieht Nägeli diese Anschauung dadurch, dass die eigentliche Substanz der Lebewesen in ihrem Keimmaterial, dem »Idioplasma« liege, das in den Körpern der einzelnen Lebewesen lediglich eine jeweilige Ausprägung erfahre.

In selektionstheoretischer Perspektive kann ein mehrzelliges Individuum als Ergebnis der Selektion auf unterschiedlichen Ebenen interpretiert werden: Der Selektion auf der Ebene der Zellen und Zelllinien steht eine Selektion auf Ebene des Gesamtsystems gegenüber.[106] L. Buss deutet 1987 viele Muster der Entwicklung ausgehend von einer Selektion auf der Ebene von Zelllinen, bei der die eine Linie das Wachstum der anderen Linie unterdrückt, um dadurch die eigene Reproduktion steigern zu können. Kontrolliert und integriert in das Gesamtsystem werde diese Konkurrenz auf Zellebene anfangs durch eine »maternale Kontrolle«, die in der frühen Embryonalentwicklung wirksam sei. Die bei vielen Tieren frühzeitig in der Entwicklung erfolgende Ausgliederung von Zellen, die der späteren Reproduktion des Gesamtorganismus dienen (»Keimbahn«; ↑Genotyp/Phänotyp), interpretiert Buss als einen Mechanismus, der die Konkurrenz unter den Zelllinien minimiert, weil alle somatischen Zellen damit von vornherein von einer Reproduktion im Sinne der Erzeugung eines neuen Organismus ausgeschlossen sind. Angesichts der potenziellen Selbständigkeit (als eigenständige Lebewesen) seiner Teile stellt die Integration und der Zusammenhalt eines mehrzelligen Individuums also selbst das Ergebnis eines Selektionsprozesses dar.

Transitionen der Individualität

In evolutionärer Perspektive kann die Entstehung von hochorganisierten Individuen als das Ergebnis einer Mehrebenenselektion (↑Selektion) verstanden werden. Als *evolutionäres Individuum* (Michod & Nedelcu 2003: »evolutionary individual«[107]) kann dabei jedes Kollektiv von reproduktionsfähigen Elementen verstanden werden, z.B. ein mehrzelliger Organismus, in dem Mechanismen zur Unterdrückung von Konflikten auf der Ebene der Teile, z.B. der Zellen, bestehen. Eine Konkurrenz unter den Elementen liegt hier insofern vor, als diese selbst zur Reproduktion fähig sind und damit Einheiten einer Selektion darstellen. Diese Elemente, z.B. die Zellen, können ihre Fitness entweder durch ihre eigene Reproduktion oder die Unterstützung der Reproduktion des Kollektivs, von dem sie ein Teil sind, z.B. des mehrzelligen Organismus, befördern. Durch diesen zweiten Weg wird das Kollektiv in seiner Integrität stabilisiert und etabliert sich selbst als eine Einheit der Selektion, insofern es mit anderen Kollektiven, d.h. anderen mehrzelligen Organismen, in Konkurrenz steht. Die entscheidende Bedingung für die Etablierung einer Einheit auf der Ebene des Kollektivs liegt in der Unterdrückung der Reproduktion und damit der Konkurrenz auf der Ebene ihrer Teile. Das mehrzellige Individuum ist damit letztlich ein Evolutionsprodukt einer Mehrebenenselektion.[108] In dieser Perspektive lässt sich eine ganze ↑Hierarchie von evolutionären Individuen identifizieren, bei der jede Ebene der Hierarchie jeweils aus reproduktionsfähigen Elementen besteht, die zusammen Einheiten der Kooperation auf einer höheren Ebene bilden. Unterhalb der Ebene des Organismus wären dies die Ebenen der Zellen, Chromosomen und Gene, oberhalb die Ebenen der Gruppen und Arten. Die Etablierung jeder höheren Ebene der Individualität geht dabei mit einer Übertragung der Fitness der Einheiten auf der niederen Ebene zu den Einheiten auf der höheren Ebene einher. R.E. Michod und D. Roze sprechen 1997 in diesem Zusammenhang von evolutionären *Transitionen der Individualität* (»transitions in individuality«).[109] In einer solchen Transition erfolgt eine zunehmende Arbeitsteilung unter den Einheiten auf den niederen Organisationsebenen, d.h. ihre Spezialisierung auf einzelne Komponenten der Fitness (z.B. von einigen Zellen der Mehrzeller oder einiger Insekten eusozia-

A	E	H	Beispiele
+	+	+	Amöbe
+	+	–	Gepfropfte Bäume (Chimären)
+	–	+	Eineiige Zwillinge (Klone)
+	–	–	einige Pflanzen und Einzeller
–	+	+	sterile Kasten sozialer Insekten
–	+	–	?
–	–	+	sterile Kasten sozialer Insekten
–	–	–	einige Rotalgen und Pilze

Tab. 122. Kreuzklassifikation von Typen von Individuen in drei Dimensionen: der Autonomie (A), d.h. der Selbständigkeit in der Ausführung der Lebensfunktionen, der genetischen Einmaligkeit (E) und der genetischen Homogenität (H) (geändert nach Santelices, B. (1999). How many kinds of individuals are there? Trends Ecol. Evol. 14, 152-155).

»*Erster Punk*t: Individuen haben Charakteristika, sie sind aber keine Charakteristika. Von Individuen sagt man etwas aus, wodurch man sie charakterisiert; aber Individuen selbst sagt man von nichts aus; man verwendet sie nicht zur Charakterisierung von irgendetwas. [...]
Zweiter Punkt: Von Individuen gilt, dass sie nicht als Ganze an verschiedenen Orten zur selben Zeit sein können. Denn erstens gilt klarerweise von räumlichen Individuen, dass sie nicht als Ganze an verschiedenen Orten zur selben Zeit sein können; und zweitens gilt trivialerweise auch von nichträumlichen Individuen, dass sie nicht als Ganze an verschidenen Orten zur selben Zeit sein können, da es nichträumlichen Individuen überhaupt unmöglich ist, irgendwann irgendwo zu sein. [...]
Dritter Punkt: Individuen sind so genannte ›gesättigte Entitäten‹, oder mit einem Wort: *Objekte*. [...] Es sind Entitäten, die keine intrinsische Ergänzungsbedürftigkeit aufweisen, die in sich abgeschlossen sind.«

Tab. 123. Drei Punkte zur Charakterisierung des Begriffs des Individuums als ontologischer Kategorie (aus Meixner, U. (2004). Einführung in die Ontologie: 35f.) .

ler Kolonien auf Schutzfunktionen und anderen auf Reproduktionsfunktionen).[110]

Ontologie des Individuums

Eine Präzisierung erfährt der Begriff des Individuums in der philosophischen Ontologie.[111] ›Individuum‹ wird dabei vielfach als ein ontologischer Grundbegriff verstanden, der nicht allein auf Lebewesen Anwendung finden kann, sondern auch auf andere Körper (z.B. Artefakte oder Steine), Eigenschaften (als »Eigenschaftsindividuen«, z.B. die Instanziierung einer Länge in meiner momentanen Körpergröße) oder nichtphysische Entitäten (z.B. Personen). Als die drei alle Individuen kennzeichnenden Merkmale gelten die Eigenschaften (1) keine Charakteristika von etwas anderem zu sein, (2) nicht als Ganze an verschiedenen Orten zur selben Zeit sein zu können und (3) nicht ergänzungsbedürftige Objekte zu sein (vgl. Tab. 123).

Eine basale Unterscheidung für Typen von Individuen ist die von dem Logiker W. Johnson 1921 vorgeschlagene Differenzierung zwischen *Kontinuanten* (»continuants«) und *Okkuranten* oder *Vorkommnissen* (»occurents«).[112] In analoger Weise unterscheidet D. Lewis 1986 zwischen Dingen, die in der Zeit währen (»endure«) und solchen, die andauern (»perdure«)[113]: Während Kontinuanten in zeitliche Stadien gegliedert werden können, aber zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz ganz da sind, also eine Existenzweise haben, die währt (»endure«), bestehen Okkuranten aus zeitlichen Teilen, die erst zusammen das Ganze der Einheit ausmachen und insofern andauern (»perdure«). Biologische Individuen gelten allgemein als die paradigmatischen Fälle von Kontinuanten, weil sie zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz als Ganzes vorhanden sind. Demgegenüber werden organische Entwicklungsprozesse als Okkuranten angesehen, eben aufgrund ihrer Eigenschaft der Unvollständigkeit in jedem einzelnen Moment und ihrer Ausrichtung auf einen definierten Endzustand, in dem sie erst vollendet vorliegen. Nach einem konsequent perdurantistischen Standpunkt sind dagegen die zeitlichen Teile eines Individuums gleich real wie die räumlichen; auch ein Individuum existiert nach dieser Auffassung daher zu einem Zeitpunkt nicht als Ganzes. Und eine diachrone Identität, d.h. die Identität von Individuen durch die Zeit, kann es damit nicht geben, weil sie immer bereits als vierdimensionale Einheiten verstanden werden.[114]

Verbreiteter ist aber die endurantistische Sicht, nach der Individuen zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz ganz da sind und zeitliche Phasen ihres Lebens unterschieden werden können. (Im Endurantismus liegt allerdings eine gewisse Paradoxie, insofern, von etwas, das zu verschiedenen Zeitpunkten existiert, behauptet wird, es sei zu jedem Zeitpunkt seiner Existenz »ganz« da.[115]) Individuen dieser Art lassen sich auf den verschiedenen Stufen der biologischen Hierarchie identifizieren (vgl. Tab. 121). Es handelt sich dabei jeweils um über die Zeit bestehende Einheiten, deren Existenz sich aus zeitlichen Phasen zusammensetzt (in denen die Einheiten jeweils ganz da sind) und die in umfassenden Prozessen gebildet wurden.

Verbreitet ist es in der Biologie außerdem, Individuen als raum-zeitlich konkrete Entitäten zu verstehen, die nicht über eine Menge von Eigenschaften definiert werden, sondern aufgrund ihrer einmaligen Entstehung als ein Organismus, der seine Organisation über eine gewisse Zeitspanne entfaltet und erhält. In ontologischer Hinsicht können Individuen daher über einen Akt der Taufe auf einen Namen festgelegt werden, so dass auch bei umfassendem Wechsel ihrer Eigenschaften vermittels starrer Designatoren (»rigid designators«) auf sie referiert werden kann.[116]

Typen der Individualität

Seit Ende des 19. Jahrhunderts setzt sich zunehmend die Einsicht durch, dass sich eine klare und einheitliche Definition eines biologischen Individuums nicht geben lässt. Es werden daher verschiedene Typen der Individualität unterschieden. So differenziert E. von Hartmann Ende des 19. Jahrhunderts fünf Arten der

Einheit eines Individuums: »1) räumliche Einheit (der Gestalt), 2) zeitliche Einheit (Continuität des Wirkens), 3) Einheit der (inneren) Ursache, 4) Einheit des Zweckes, 5) Einheit der Wechselwirkung der Theile unter einander«.[117] Diese letzte Einheit wird später *Wirkungseinheit* genannt (↑Ganzheit) und ist die Form der Einheit, die ein Individuum als einen Organismus definiert. Bei den hoch differenzierten Lebensformen fallen die verschiedenen Formen der Einheit in der Regel zusammen. Weniger differenzierte Organismen können dagegen eine Einheit nicht zugleich in allen Hinsichten bilden, z.B. eine Einheit der Gestalt, aber keine zeitliche Einheit. Wenn die zeitliche Einheit im Sinne einer Kontinuität der Aktivität oder des Wirkens eines Organismus aufgehoben ist (wie dies z.B. bei austrocknungsfähigen Organismen der Fall sein kann; ↑Schlaf: Anabiose), dann plädiert von Hartmann dafür, dass nicht ein, sondern mehrere Individuen (im Sinne zeitlicher Einheiten) vorliegen: »man hat dann eben zwei Individuen, die durch die Pause in der Lebensthätigkeit geschieden sind«[118]. Ausgeschlossen wird damit also die intermettierende Existenz eines Lebewesens: Nach dem Ende seiner Lebensprozesse kann das gleiche Individuum sein Leben nicht fortsetzen, sondern es entsteht ein neues Individuum.

Eine andere Einteilung der Arten biologischer Individuen geht von den verschiedenen Formen der Homogenität und Selbständigkeit der Individualität aus.[119] Als Dimensionen der Individualität gelten: (1) die *Autonomie* des Organismus, d.h. seine Fähigkeit zur selbständigen Ausführung der verschiedenen Lebensfunktionen (Ernährung, Schutz, Fortpflanzung), die z.B. bei den sozialen Insekten (aber auch schon bei allen sich sexuell fortpflanzenden Organismen) eingeschränkt ist; (2) die *genetische Einmaligkeit* des Organismus, d.h. seine genetische Unterschiedenheit von anderen Organismen seiner Population, die z.B. bei Klonen nicht gegeben ist; und (3) die *genetische Homogenität* des Organismus, d.h. die genetische Einheitlichkeit seiner Teile, die z.B. chimären Organismen fehlt. B. Santelices entwickelt 1999 eine Systematik, in der jeder Organismus gemäß dieser drei Kriterien in eine von acht Gruppen fällt (vgl. Tab. 122).[120] Ein vollkommenes Individuum wäre nach dieser Klassifikation ein Organismus, der in allen seinen Lebensfunktionen autonom, genetisch einmalig und in sich genetisch homogen wäre, d.h. ein sich asexuell fortpflanzender Organismus. Zumindest die Autonomie und die Einmaligkeit sind jedoch nicht unabhängig voneinander: Die (genetische) Individualität der sich sexuell fortpflanzenden Organismen (z.B. des Menschen) beruht zumindest z.T. darauf, dass sie ihre Autonomie im Hinblick auf ihre Fortpflanzung aufgegeben haben und sich zur Fortpflanzung paaren müssen. Ein auch im Hinblick auf die Fortpflanzung autonomer Organismus (z.B. viele Einzeller) weist dagegen eine geringe geneti-

1. Raum-zeitliche Konkretheit
Individuen existieren als konkrete Körper im Raum und in der Zeit.

2. Kontiguität und Begrenztheit
Individuen bilden eine kontinuierliche räumliche und zeitliche Einheit. Ihre Teile sind nicht durch räumliche Lücken voneinander getrennt und weisen in ihrem Zusammenhalt eine kontinuierliche Grenze mit der äußeren Welt auf. Auch in zeitlicher Hinsicht weist ihre Existenz keine Lücken auf; Individuen können nach ihrem Tod nicht wiedergeboren werden.

3. Modifikabilität
Ein Individuum kann sich in der Zeit verändern, es kann also zu verschiedenen Zeiten unterschiedliche Eigenschaften und Qualitäten aufweisen.

4. Numerische Identität
Ein Individuum besteht kontinuierlich und wird während seiner Existenz nicht zu einem anderen Individuum.

5. Fortpflanzungsfähigkeit
Ein Individuum kann Teile von sich abspalten, aus denen andere Individuen hervorgehen; bei Teilung eines Individuums in gleich große Produkte kommt die Existenz eines Individuums an sein Ende, und zwei neue Individuen entstehen.

6. Wechselseitigkeit der Teile (Organisation)
Die Teile des Individuums stehen in einem Verhältnis der kausalen Wechselseitigkeit und wechselseitigen Abhängigkeit zueinander, d.h. die Existenz jedes Teils ist nur unter dem Einfluss der anderen Teile möglich.

7. Materielle und energetische Offenheit
Für seine Existenz ist ein Individuum auf den Austausch von Stoffen und Energien mit seiner Umwelt angewiesen.

8. Stoffwechsel
Trotz des Wechsels seiner materiellen Bestandteile, bleibt das Individuum über die Zeit seiner Existenz ein und dasselbe.

9. Selbsterhaltung (Regulation)
Ein Individuum verfügt über interne Mechanismen, die eine Stabilisierung des inneren Milieus bewirken und darauf gerichtet sind, den Bestand des Individuums aufrechtzuerhalten.

10. Einbettung in eine Umwelt (Nische)
Ein Individuum verfügt über eine charakteristische spezifische Umwelt, mit deren Eigenschaften seine Merkmale korrespondieren (Anpassung).

Tab. 124. Zehn Merkmale biologischer Individuen.

sche Einmaligkeit auf (allein aufgrund der unvermeidlichen Mutationen bei der Replikation der DNA liegen keine vollständigen Klone vor). Die funktionale Einheit eines Individuums muss auch nicht mit der genetischen Homogenität zusammenfallen: Ein funktionales Individuum (Organismus) kann aus Zellen mit unterschiedlichem Genotyp bestehen, wenn es aus dem Zusammenschluss verschiedener (nicht verwandter) Zellen (z.B. bei Schleimpilzen: *Dictyostelium*) oder verschiedener mehrzelliger Organismen (z.B. bei Staatsquallen: *Siphonophora*) hervorgeht oder wenn im Laufe seiner Entwicklung Mutationen in seinen Zellen stattfinden. Ein solches funktionales Individuum besteht dann also aus verschiedenen genetischen Individuen. Umgekehrt kann auch ein genetisches Individuum aus verschiedenen funktionalen Individuen bestehen, was etwa bei eineiigen Zwillingen der Fall ist.

In der Folge der Generationen ist es in einigen Fällen nicht möglich, aufgrund der Kriterien der Autonomie, genetischen Einmaligkeit und genetischen Homogenität zu einer Abgrenzung von Einheiten zu gelangen: In einem Klon von asexuell sich fortpflanzenden, genetisch homogenen Organismen besteht über die Generationen hinweg eine Kontinuität der funktionalen Integration, der genetischen Einmaligkeit und der genetischen Homogenität. Individuen können in diesen Fällen als Einheiten der *Entwicklung* abgegrenzt werden, d.h. als Systeme, die eine charakteristische Transformation (im Extremfall: eine Metamorphose) ihres Körpers im Laufe ihres Lebens durchlaufen. Ein so bestimmtes *Entwicklungsindividuum* (Wilson 1999: »developmental individual«[121]) besitzt – wie es in der philosophischen Terminologie heißt – ***Genidentität*** (Lewin 1922: »die Beziehung, in der Gebilde stehen, die existentiell auseinander hervorgegangen sind«[122]; »eine Existentialbeziehung der Gebilde im Nacheinander«[123]).

Das Entwicklungsindividuum weist eigene Identitätsbedingungen auf, die von denjenigen der anderen Individuentypen unterschieden sind. Bei mehrzelligen Organismen endet das Leben eines Entwicklungsindividuums mit dem Tod des mehrzelligen Körpers, der in der Entwicklung aus einer Zelle gebildet wurde. Sowohl genetisch als auch funktional kann ein Individuum aber über das Ende des Entwicklungsindividuums in dessen Nachkommen fortbestehen: Pflanzt es sich asexuell fort, dann reicht seine genetische Individualität über seine Entwicklungsindividualität hinaus. Behalten Teile von ihm die funktionale Integrität bei, dann überlebt auch seine funktionale Individualität den Tod des Entwicklungsindividuums. In funktionaler Hinsicht besteht also ein Organismus über den Tod seines mehrzelligen Körpers fort, wenn er sich fortgepflanzt hat, wenn sich also Teile seines Körpers abgelöst haben und seine funktionale Organisation fortführen. Dies gilt im Prinzip auch bei sexueller Fortpflanzung. Bei sexueller Fortpflanzung verliert der Organismus nach dem Tod seines mehrzelligen Körpers neben seiner Entwicklungsindividualität nur zusätzlich noch seine genetische Individualität, und die funktionale Individualität wird modifiziert durch die Verschmelzung mit einer anderen, ähnlichen funktionalen Einheit. Auf einer sehr grundsätzlichen Ebene hat sich die funktionale Organisation der Lebewesen mit ihren charakteristischen Eigenschaften der Ernährung, des Stoffwechsels und der Fortpflanzung seit der Entstehung des Lebens auf der Erde erhalten, so dass alle Lebewesen zusammen ein funktional definiertes Individuum bilden, das eine über Jahrmilliarden sich erstreckende Metamorphose durchläuft.

Seit den 1970er Jahren ist es in der Biologie üblich, nicht allein Organismen, sondern auch andere Entitäten, wie z.B. Arten als Individuen zu beschreiben. Als zentrales Kriterium der Individualität gilt die raum-zeitliche Kontinuität und Einmaligkeit einer Entität. Den verschiedenen Aspekten des Individualitätsbegriffs entsprechend, lässt sich von den *Stilen der Individualität* (»styles of individuality«) sprechen.[124] Für die organismische Form der Individualität ist die räumliche physische Kohärenz (Kontiguität) und die funktionale wechselseitige Abhängigkeit der Teile voneinander (Interdependenz) charakteristisch; für andere Formen der Individualität, z.B. die von Genen und Arten, ist dies aber nicht der Fall. Allgemein charakteristisch für biologische Individuen ist aber die Unmöglichkeit, sie über rein materielle oder morphologische Kriterien zu definieren. Im Gegensatz zu anorganischen Körpern existieren biologische Individuen nicht als ein Quantum Materie (das *Hylon* genannt werden könnte) oder eine Einheit der Form (*Morphon*). Charakteristisch sind vielmehr andere Merkmale, wie eine kontinuierliche Grenze zur Umwelt (*Horon*) oder die Bestimmung des Individuums als Einheit der Funktion (*Allelon*), der Fortpflanzung (*Genon*) oder der Evolution (*Metamorphon*) (vgl. Tab. 119).

In der heutigen Biologie herrscht ein operationalistisches Verständnis des Individuumbegriffs vor: Nicht absolut und theorieübergreifend, sondern allein im Rahmen einer jeweiligen Theorie oder eines praktischen Ansatzes wird festgelegt, was ein Individuum ist. Deutlich wird dieses Vorgehen insbesondere bei der Untersuchung symbiotischer Systeme, bei denen eine Individualität auf verschiedenen Ebenen

vorliegt, insofern die Symbiosepartner ein mehr oder weniger selbständiges Leben auch unabhängig voneinander führen können: »the delineation of organic units, be they genes, plasmids, cells, organisms, genomes or colonies, is a tool of investigation and communication and not an absolute ideal«[125].

Ethik der Individualität

Ethische Bedeutung erlangt der Begriff des Individuums in der bioethischen Debatte um die Empfängnisverhütung und das Klonen. Hier wird vorgeschlagen, einen »anthropologischen Individuumsbegriff«[126] zu entwickeln, der moralisch aufgeladen ist und die Unteilbarkeit des so bestimmten organischen Körpers einschließt: »Solange zusammengesetzt und auseinandergenommen werden kann, besteht noch kein Individuum im anthropologischen Sinn«[127]. Abzugrenzen sei davon der biologische Individuumsbegriff oder Organismusbegriff, der einen organischen Körper auch insofern bezeichnet, als dieser eine Teilbarkeit bei Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen aufweist.

Dieses Verständnis des Begriffs eines anthropologischen Individuums widerspricht allerdings der Begriffstradition, die sich seit Ende des 19. Jahrhunderts etabliert. Der Ausdruck ***anthropologisches Individuum*** geht zurück auf den Philosophen E. Kühnemann, der ihn 1899 einführt. Kühnemann setzt das anthropologische Individuum in Gegensatz zum »wissenschaftlichen Bewußtsein«, das gerade nicht individuell verkörpert vorliege; das anthropologische Individuum sei aber eben ein individueller Körper und insofern »das Objekt der Physiologie«[128] und damit »im Grunde nicht viel mehr als ein Tier«[129]. Die historische Entwicklung sei darauf gerichtet, durch die Ausbildung eines »Denkbewußtseins«, die immer ein »Denk-Allgemeinbewußtsein« sei, die Ebene des anthropologischen Individuums zu überschreiten: »Der Mensch als das wissenschaftliche Bewußtsein löst den Menschen als anthropologisches Individuum ab«.[130] In ähnlicher Weise ordnet der Soziologe F. Oppenheimer in den 1920er Jahren das anthropologische Individuum einer subsozialen Stufe und damit der Anthropologie zu und grenzt es von dem Menschen auf der sozialen Stufe als dem Gegenstand der Soziologie ab (»Triebe des anthropologischen Individuums« im Gegensatz zu den »Trieben des vergesellschafteten Menschen« und den »Trieben der freien Persönlichkeit«).[131]

In ontogenetischer Hinsicht stellt sich die ethisch relevante Frage, wann das Leben eines Individuums beginnt. Eine einfache Antwort darauf setzt den Beginn des Lebens eines Individuums mit dem Verlust seiner Teilbarkeit in gleich große Teilungsprodukte an. Ontologisch gesehen stellt dieser Zeitpunkt einen Einschnitt dar, weil bei äqualen Teilungen (Zwillingsbildungen) das Problem entsteht, mit welchem der beiden Teilungsprodukte das vorher bestehende Individuum identifiziert wird. Bei inäqualen Teilungen kann dieses Identitätsproblem insofern gelöst werden, als der größere Teil als der durchgehende Kontinuant angesehen wird und insofern über die Teilung hinweg seine Identität behält (als Elternindividuum), der kleinere Teil dagegen neu ins Leben tritt (als Nachkommenindividuum). So überlebt z.B. ein Mensch in der Regel die Akte seiner Fortpflanzung. Bei äqualen Teilungen endet dagegen das Leben eines Individuums und zwei neue entstehen. (Wird in diesem Sinne der Verlust der Fähigkeit zur Teilung in gleich große Teilungsprodukte als Kriterium der echten Individualität genommen, dann verfügen also viele Einzeller und auch manche komplex organisierte Organismen, wie einige Pflanzen, nicht über eine echte Individualität.) In der Embryonalentwicklung des Menschen endet die Fähigkeit zur äqualen Teilung spätestens am Ende des Blastulastadiums des Embryos mit dem Beginn der Gastrulation um den 16. Tag nach der Befruchtung.[132] Zwar verläuft die frühe Ontogenese nicht in scharf gegeneinander abgrenzbaren Etappen und die funktionale Differenzierung der Zellen vollzieht sich kontinuierlich – als eindeutig integrierte Einheit mit funktional differenzierten Teilen wird der Embryo im Allgemeinen aber erst im Gastrulastadium angesehen. Die zeitlichen Grenzen eines (mehrzelligen) Individuums liegen also im Zeitpunkt des Verlusts seiner äqualen Teilungsfähigkeit (als Beginn des Lebens) und im Zeitpunkt der Desintegration seines Körpers, d.h. der Auflösung seiner funktionalen Einheit (als Ende seines Lebens).

Statt dieser allgemeinen Definition der Grenzen eines Individuums kann aber auch eine für jedes Individuum spezifische Festlegung seiner zeitlichen Grenzen gegeben werden. So könnte bei Menschen, die keine eineiigen Zwillingsgeschwister haben, der Beginn ihres Lebens auch vor dem 16. Tag nach der Befruchtung angesetzt werden, z.B. eben mit dem Zeitpunkt der Befruchtung, also der Verschmelzung von Ei- und Samenzelle.[133]

Dividuum

Dividual und *Dividualität* sind seit langem gebrauchte Bezeichnungen für teilbare materielle Körper und abstrakte Gegenstände (z.B. Zahlen).[134] Bei Novalis findet sich 1798 der rätselhafte Satz »Das ächte Dividuum ist auch das ächte Individuum«.[135] Der Bota-

niker A. Braun führt den Ausdruck ›Dividuum‹ 1853 in die Biologie ein, um damit allgemein eine Pflanze zu bezeichnen, die sich aus selbständigen Gliedern zusammensetzt: »[Es] ist der Organismus der Pflanze eher ein Dividuum, als ein Individuum, mehr eine Vielheit, als eine Einheit, d.h. ein Ganzes, dessen Theile sich selbst wieder Individuen ähnlich verhalten, an und für sich aber ebensowenig untheilbare Kreise darstellen, als das Ganze«.[136]

F. Nietzsche ist 1878 der Auffassung, der Mensch behandle sich in moralischen Fragen nicht als Individuum, sondern als »dividuum«, und zwar deshalb, weil er mit hohem moralischen Anspruch etwas anstrebe, das ihn häufig doch nur vernichte, »dass er also sein Wesen zertheilt und dem einen Theil den anderen zum Opfer bringt«: »Moral als Selbstzertheilung des Menschen«.[137]

H. Plessner bezieht sich 1928 auf einen »großen Botaniker«, der eine Pflanze ein ›Dividuum‹ genannt habe, und er spricht von der »Dividualität der pflanzlichen Organisationsform«.[138] Mitte des 20. Jahrhunderts verwendet L. von Bertalanffy das Wort.[139] Es dient ihm zur Beschreibung von Einzellern oder niederen Tieren, die sich ungeschlechtlich durch Teilung oder Knospung fortpflanzen können (z.B. Süßwasserpolypen) oder deren Teile nach einer experimentellen Trennung fortbestehen.

Bereits Aristoteles ist sich bewusst, dass einige Lebewesen – er nennt allgemein die Pflanzen und einige Insekten – auch nach einer Teilung weiterleben können; sie sind also nicht im strengen Sinne als Individuen anzusehen. Aristoteles geht davon aus, dass in jedem der selbständigen Teile alle Teile der Seele weiterhin vorhanden sind.[140] Theophrast stellt fest, dass die Anzahl der Teile einer Pflanze – im Gegensatz zum Tier – unbestimmt ist und ständig wechselt.[141] Besonders jeder einzelne Trieb einer Pflanze wird seit der Antike immer wieder als ein Individuum angesehen.[142] Diese Auffassung wird aus der Beobachtung abgeleitet, dass die Blätter einiger Pflanzen oder Äste von Bäumen, wenn sie abgeschnitten und in die Erde gesteckt werden, weiterwachsen. Im 17. Jahrhundert verstehen M. Malpighi[143] und R. Bradley[144] Äste und Zweige von Bäumen ausdrücklich als eigenständige Pflanzen, die auf einander wachsen. N.E. Dahlberg, ein Schüler C. von Linnés, vergleicht im 18. Jahrhundert die Bildung des Stammes und der Äste bei Pflanzen mit dem Wachstum von Polypen und Korallen, die aus einzelnen Individuen zusammengesetzt sind. Jede Knospe schaffe ein »neues Leben«, das aber an das bestehende gebunden bleibe.[145] Für J. von Goethe stellen die »Seitenzweige« einer Pflanze potenziell eigenständige Individuen dar: »Die Seitenzweige [...], welche aus den Knoten der Pflanzen entspringen, lassen sich als besondere Pflänzchen, welche ebenso auf dem Mutterkörper stehen, wie dieser an der Erde befestigt ist, betrachten«.[146] Allgemein ist Goethe der Meinung, dass »eine Pflanze nicht eine Einheit, sondern ein aus mehreren Einheiten zusammengesetztes Geschöpf ist«.[147] E. Darwin betrachtet wenig später jede Knospe als eine individuelle Pflanze (»every bud of a tree is an individual vegetable being; and [...] a tree therefore is a family or swarm of individual plants, like the polypus, with its growing young out of its sides«).[148] C. Darwin übernimmt diese Anschauung (»buds must be considered as individual plants«).[149] G.W.F. Hegel formuliert die Auffassung von der Individualität der Pflanzenteile so: »jeder Teil der Pflanze kann unmittelbar als das vollständige Individuum existieren [...] Eine Pflanze ist so eigentlich ein Aggregat einer Menge von Individuen, die ein Individuum ausmachen, dessen Teile aber vollkommen selbständig sind. Diese Selbständigkeit der Teile ist die Ohnmacht der Pflanze«.[150] Daher komme die Pflanze »noch nicht zum Fürsichsein, sondern berührt nur die Grenze der Individualität«.[151] Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird die Dividualität der Pflanze als ihre »offene Organisationsform« bestimmt (↑Pflanze).

Individuoid

Die Bezeichnung ›Individuoid‹ führt L. van Valen 1978 ein, um einen Organismus zu bestimmen, der sowohl freilebend als auch als Teil (Organ) eines umfassenderen Organismus (»Colonoid«) existieren kann (»Individuoids are parts of an organism which have the general structure of whole free-living individuals but which connect with each other to form a colonoid. A colonoid usually has the same genes throughout and functions as a single individual«).[152] Kolonoide Organismen, bestehend aus Individuoiden, finden sich häufig bei Pflanzen, Schleimpilzen und in einigen Tiergruppen, z.B. Hohltieren (Staatsquallen) und Moostierchen.

Für die miteinander verbundenen Tiere in einer Kolonie wird auch der ältere Ausdruck ***Zooid*** verwendet. Der Terminus erscheint Mitte des 19. Jahrhunderts zuerst als Adjektiv zur Beschreibung tierähnlicher, weil im Wasser frei beweglicher Pflanzen (Leidy 1849: »zooid plants«).[153] T.H. Huxley, der das Wort wenig später als Substantiv einführt, versteht es ausgehend von dem Phänomen des Generationswechsels: Als ›Zooid‹ bezeichnet er einen Organismus, der in einer Phase eines Generationswechsels auftritt und von dem anders geformten Organismus

der nächsten Phase des Generationswechsels (einem anderen Zooid) unterschieden ist. Alle Zooide eines vollständigen Zyklus einer Art bilden für Huxley ein Individuum; das Individuum, das einen Generationswechsel durchläuft, umfasst also mehrere Zooide.[154] Später wird der Begriff weniger mit der zeitlichen Abfolge verschieden gestalteter Organismen in einem Generationswechsel verbunden als mit dem räumlichen Nebeneinander von morphologisch differenzierten Organismen in einer Kolonie (z.B. den funktional in Nähr- und Geschlechtszooide differenzierten Hydroidpolypen).[155]

Für H. Spencer bildet ›Zooid‹ den Gegenbegriff zu ***Zoon***. Ein Zoon definiert er als einen Organismus, der sich aus einer befruchteten Eizelle entwickelt, ohne dass aus der gleichen Eizelle weitere Organismen hervorgehen.[156] Die Individuen der Säugetiere und Vögel stellen danach meist Zoa dar; die Individuen, die in einen Generationswechsel integriert sind, oder solche, die aus einer asexuellen Vermehrung hervorgegangen sind, sind dagegen Zooide.

Bioid

Ein anderer verschiedentlich verwendeter Ausdruck zur Bezeichnung der Einheiten des Lebens lautet ›Bioid‹. Das Wort findet sich in einer Abhandlung über die Zellenlehre von P. Kronthal von 1902. Kronthal versteht unter den Bioiden die »geformten Substanzen« als die »eigentlichen Träger des Lebens in der Zelle«.[157] Sie bilden also diejenigen Bestandteile der Zelle, die diese zu einer lebendigen Einheit machen, in den Worten Kronthals: »diejenigen Körper, an die das Leben geknüpft ist« oder einfach »die lebendige Substanz«.[158]

In einem anderen Kontext schlagen P. Decker und A. Speidel den Ausdruck ›Bioid‹ Ende der 1960er Jahre als Terminus vor: Sie verwenden das Wort allgemein für offene Systeme, die zwischen verschiedenen Zuständen eines Fließgleichgewichts wechseln können (»open systems which can mutate between several steady states«).[159] Einfache autokatalytische chemische Reaktionen bilden für die Autoren ein Modell für Biode als Illustrationen der kybernetischen Grundstruktur von Lebewesen. Über die Fähigkeit des Wechsels von einem Zustand in einen anderen (»mutation«) wird diesen Systemen die Fähigkeit zugeschrieben, »Informationen« anzureichern und einer langfristigen Evolution zu unterliegen.

Nachweise

1 Leukipp (Diels/Kranz): 67A8; 14.
2 Aristoteles, Physica 232a23-25; 233b16f.
3 Cicero, De finibus 1, 17.
4 Alexander von Aphrodisias, In Aristotelis metaphysica commentaria 677, 24; 464, 36.
5 Marius Victorinus, Explanationes in Ciceronis Rhetoricam (in: Rhetores Latini Minores, ed. K. Halm, Leipzig 1863, 153-304): 212, 5f. (1, 22).
6 Porphyrios, Isagoge: 7, 21-23.
7 a.a.O.: 2, 17.
8 Ammonios Hermeiu, In Porphyrii Isagogen (ed. A. Busse, Berlin 1891): 63, 17.
9 David, In Porphyrii Isagogen commentarium (ed. A. Busse, Berlin 1904): 98, 4f.
10 Boethius, Commentaria in Porphyriim (Migne, Patrologia Latina, Bd. 64, 71-158): 97c; vgl. Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, 29, 4.
11 Vgl. Kobusch, T. (1976). Individuum, Individualität. Hist. Wb. Philos. 4, 300-304.
12 Aristoteles, De an. 411b; 413b.
13 Vgl. Windelband, W. (1914). Einleitung in die Philosophie: 61f.
14 Aristoteles, De gen. anim. 741b.
15 a.a.O.: 767b.
16 Galen, De usu partium corporis humani (engl. ed. M. Tallamdge May, 2 vols, Ithaca 1968): I, 67 (I, 1).
17 Buffon, G.L.L. (1766). De la dégénération des animaux (Œuvres Philosophiques, Paris 1954, 394-413): 399.
18 Bichat, X. (1801). Anatomie générale appliqué à la physiologie et à la médecine, Bd. 1: lii.
19 a.a.O.: liii.
20 a.a.O.: liv.
21 ebd.
22 Vgl. z.B. Döderlein, L. (1902). Über die Beziehungen nahe verwandter „Thierformen“ zu einander. Z. Morph. Anthrop. 4, 394-442: 397ff.
23 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 566.
24 Vgl. Ghiselin, M. (1971-72). The individual in the Darwinian revolution. New Lit. Hist. 3, 113-134: 122; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 486f.
25 Darwin, C. (1836-44). Notebooks. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin’s Notebooks, 1836-1844: 373 (D 132).
26 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 50.
27 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 415; vgl. aber Stamos, D.N. (2003). The Species Problem. Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology: 225.
28 Wilson, E.O. (1988). The current state of biological diversity. In: Wilson, E.O. (ed.). Biodiversity, 3-18: 7.
29 Elsasser, W.M. (1958). The Physical Foundation of Biology. An Analytical Study: 159f.
30 Vgl. Elsasser, W.M. (1970). The role of individuality in biological theory. In: Waddington, C.H. (ed.). Towards a Theoretical Biology, vol. 3. Drafts, 137-166: 152.
31 Elsasser, W.M. (1975). The Chief Abstractions of Biology: 26.

32 Elsasser, W.M. (1964). Synopsis of organismic theory. J. theor. Biol. 7, 53-67: 63; ders. (1975): 16.
33 Elsasser (1975): 28.
34 a.a.O.: 164.
35 a.a.O.: 27.
36 Thompson, W.R. (1948). Can economic entomology be an exact science? Canad. Entomol. 80, 49-55: 55; vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 140.
37 Mayr, E. (1959). Where are we? Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 24, 1-14: 6.
38 Beatty, J. (1995). The evolutionary contingency thesis. In: Wolters, G. & Lennox, J. (eds.). Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences, 45-81.
39 Aristoteles, Hist. anim. 542a25.
40 Gallesio, G. (1816). Teoria della riproduzione vegetale.
41 Carpenter, W. (1948). On the development and metamorphosis of zoophytes. Brit. Foreign Med. Chirurg. Rev. 1848, 183-214; Burnett, W.I. (1854). Research on the development of viviparous aphids. Amer. J. Sci. 17, 62-78.
42 Huxley, T.H. (1852). Upon animal individuality. Proc. Roy. Inst., 184-189: 188.
43 Pagenstecher, H.A. (1870). Die Individualität im Tierreich. Pollichia 28-29, 1-32: 24.
44 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 263; II, 26.
45 Haeckel, E. (1904). Die Lebenswunder: 172.
46 Spencer, H. (1864-67/98-99). The Principles of Biology, 2 vols.: I, 248 (§73).
47 Leuckart, R. (1851). Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitstheilung in der Natur: 30.
48 a.a.O.: 11.
49 a.a.O.: 25; 26; 19.
50 Steinheil, A. (1836). De l'individualité considérée dans le règne végétal. Soc. Hist. Nat. Strasbourg Mém. II: 4.
51 Spring, F.A. (1838). Ueber die naturhistorischen Begriffe von Gattung, Art und Abart und über die Ursachen der Abartungen in den organischen Reichen.
52 De Candolle, A.P. de (1832). Physiologie végétale, 3 Bde.: II, 957f.
53 Braun, A. (1854). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species. Generationsfolge, Generationswechsel und Generationstheilung der Pflanze. Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin 1853, 19-122: 49.
54 Kützing, F.T. (1851-52). Grundzüge der philosophischen Botanik, 2 Bde.: II, 1.
55 Braun (1854): 22.
56 a.a.O.: 69.
57 a.a.O.: 30.
58 Pagenstecher, H.A. (1870). Die Individualität im Tierreich. Pollichia 28-29, 1-32: 6.
59 Nägeli, C. (1856). Die Individualität in der Natur mit vorzüglicher Berücksichtigung des Pflanzenreiches. Monatschr. Wiss. Ver. Zürich 1, 171-226: 187.
60 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 266.
61 Haeckel, E. (1878). Ueber die Individualität des Thierkörpers. Jena. Z. Naturwiss. 12, 1-20: 1; ders. (1904). Die Lebenswunder: 169.
62 Haeckel (1866): I, 266.
63 Haeckel (1904): 170f.
64 Hertwig, O. (1893-98/1906). Allgemeine Biologie: 372.
65 a.a.O.: 371.
66 a.a.O.: 372.
67 a.a.O.: 373ff.
68 Sarukhán, J. & Harper, J.L. (1973). Studies on plant demography: *Ranunculus repents* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. J. Ecol. 61, 675-716: 677; vgl. Kays, S. & Harper, J.L. (1974). The regulation of plant and tiller density in a grass sword. J. Ecol. 62, 97-105: 97.
69 Janzen, D.H. (1977). What are dandelions and aphids? Amer. Nat. 111, 586-589.
70 Stout, A.B. (1929). The clon in plant life. J. New York Bot. Garden 30, 25-37: 33.
71 Davis, P.H. & Heywood, V.H. (1963) Principles of Angiosperm Taxonomy: 345.
72 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 258f.
73 a.a.O.: 258.
74 ebd.
75 Fagerström, T., Briscoe, D.A. & Sunnucks, P. (1998). Evolution of mitotic cell-lineages in multicellular organisms. Trends Ecol. Evol. 13, 117-120: 120.
76 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet (LA, Bd. I, 9, 6-10): 8.
77 Virchow, R. (1859). Atome und Individuen (in: Vier Reden über Leben und Kranksein, Berlin 1862, 35-76): 45.
78 a.a.O.: 71.
79 Nachweise für Tab. 120: Boethius, Commentaria in Porphyriim (Migne, Patrologia Latina, Bd. 64, 71-158): 97c; Huxley, T.H. (1852). Upon animal individuality. Proc. Roy. Inst., 184-189: 188; Virchow, R. (1859). Atome und Individuen (in: Vier Reden über Leben und Kranksein, Berlin 1862, 35-76): 45; Hertwig, O. (1893-98/1906). Allgemeine Biologie: 371; Le Dantec, F. (1896/1908). Théorie nouvelle de la vie; Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 129; Huxley, J. (1912). The Individual in the Animal Kingdom: 25; Fitting, H. (1917). Die Pflanze als lebender Organismus: 10; Harms, J.W. (1924). Individualzyklen als Grundlage für die Erforschung des biologischen Geschehens: 3; Russell, E.S. (1930). The Interpretation of Development and Heredity. A Study in Biological Method: 166; Natzmer, G. von (1935-36). Individualität und Individualitätsstufen im Organismenreich. Z. ges. Naturwiss. 1, 305-316: 305; Buddensiek, F. (2006). Die Einheit des Individuums. Eine Studie zur Ontologie der Einzeldinge: 279.
80 Driesch, H. (1909). Philosophie des Organischen, 2 Bde.: II, 320f.
81 Kampen, P.N. van (1917). Het individu in het dierenrijk: 26.
82 Buytendijk, F.J.J. (1922). Individualiteit.
83 Natzmer, G. von (1935-36). Individualität und Individualitätsstufen im Organismenreich. Z. ges. Naturwiss. 1, 305-316: 305.
84 Harms, J.W. (1924). Individualzyklen als Grundlage für die Erforschung des biologischen Geschehens: 3.

85 Le Dantec, F. (1896/1908). Théorie nouvelle de la vie.
86 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 317.
87 Fitting, H. (1917). Die Pflanze als lebender Organismus: 10.
88 Wandschneider, D. (1988). Kants Problem der Realisierungsbedingungen organischer Zweckmäßigkeit und seine systemtheoretische Auflösung. Z. allg. Wissenschaftstheor. 19, 86-102: 95.
89 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M 1986): II, 497 (§366).
90 Bergson, H. (1907). L'Évolution créatrice (dt. Schöpferische Erkenntnis, Jena 1921): 20.
91 Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild: 57.
92 Huxley, J. (1912). The Individual in the Animal Kingdom: 28.
93 a.a.O.: 10-12.
94 a.a.O.: 10.
95 a.a.O.: 9; vgl. Hull, D.L. (1992). Individual. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 180-187: 181.
96 Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, 3 Bde., Bd. 2: 13 (Nr. 832).
97 Huxley (1912): 25.
98 ebd.
99 Russell, E.S. (1930). The Interpretation of Development and Heredity. A Study in Biological Method: 166.
100 Williams, R.J. (1956). Biochemical Individuality: 3.
101 Forster, G. [1781]. Ein Blick in das Ganze der Natur (Kleine Schriften, Theil 3, Leipzig 1794, 311-354): 336.
102 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 106.
103 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (dt. Schöpferische Erkenntnis, Jena 1921): 29.
104 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 129.
105 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 275.
106 Buss, L. (1987). The Evolution of Individuality: 31.
107 Michod, R.E. & Nedelcu, A.M. (2003). On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality. Integrative and Comparative Biology 43, 64-73: 64.
108 Vgl. Michod, R.E. (1997). Evolution of the individual. Amer. Nat. 150, S5-S21; ders. (1997). Cooperation and conflict in the evolution of individuality, I. Multilevel selection of the organism. Amer. Nat. 149, 607-645; ders. (1999). Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality.
109 Michod, R.E. & Roze, D. (1997). Transitions in individuality. Proc. Roy. Soc. Lond. B 264, 853-857; vgl. Michod & Nedelcu (2003).
110 Michod, R.E. (2005). On the transfer of fitness from the cell to the multicellular organism. Biol. Philos. 20, 967-987: 988.
111 Vgl. Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie; Jansen, L. (2008). Kategorien: Die *top level* Ontologie. In: ders. & Smith, B. (2008). Biomedizinische Ontologie, 85-112.
112 Johnson, W. (1921). Logic, part 1: 199.
113 Lewis, D.K. (1986). On the Plurality of Worlds: 202.
114 Vgl. Runggaldier, E. & Kanzian, C. (1998). Grundprobleme der Analytischen Ontologie: 99; 155.
115 Darauf wies mich Ulrich Hentschke hin.
116 Kripke, S.A. (1972/80). Naming and Necessity (dt. Frankfurt/M. 1993): 59.
117 Hartmann, E. von (1869/90). Philosophie des Unbewußten, Bd. 2: 126; 147 (Kap. C, VI).
118 a.a.O.: 127.
119 Vgl. Wilson, J. (1999). Biological Individuality. The Identity and Persistence of Living Entitities.
120 Santelices, B. (1999). How many kinds of individuals are there? Trends Ecol. Evol. 14, 152-155.
121 Wilson (1999): 60.
122 Lewin, K. (1922). Der Begriff der Genese in Physik, Biologie und Entwicklungsgeschichte: 10; vgl. Becker, M. (1998). Zum Begriff der Genidentität. Eine Untersuchung der wissenschaftstheoretischen Schriften von Kurt Lewin.
123 Lewin (1922): 18.
124 Gould, S.J. & Lloyd, E.A. (1999). Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism? Proc. Nat. Acad. Sci. USA 96 (21), 11904-11909: 11905.
125 Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. Physiol. Rev. 32, 403-430: 424.
126 Böckle, F. (1968). Diskussionsbeitrag. In: Kepp, R. & Köster, H. (Hg.). Empfängnisverhütung aus Verantwortung: 41.
127 a.a.O.: 48.
128 Kühnemann, E. (1899). Grundlehren der Philosophie. Studien über Vorsokratiker, Sokrates und Plato: 177.
129 a.a.O.: 224.
130 a.a.O.: 207.
131 Oppenheimer, F. (1922-26). System der Soziologie, 3 Bde.: I, 245; vgl. Hintze, O. (1964/82). Soziologie und Geschichte. Gesammelte Abhandlungen zur Soziologie, Politik und Theorie der Geschichte: 246.
132 Ford, N.M. (1988). When did I Begin? Conception of the Human Individual in History, Philosophy and Science; Smith, B. & Brogaard, B. (2003). Sixteen days. J. Med. Philos. 28, 45-78.
133 Quante, M. (2002). Personales Leben und menschlicher Tod. Personale Identität als Prinzip der biomedizinischen Ethik: 63f.; Knell, S. & Weber, M. (2009). Menschliches Leben: 24.
134 Vgl. OED.
135 Novalis (1798-99). Das allgemeine Brouillon (Schriften, Bd. 3, hg. v. R. Samuel, Stuttgart 1983, 207-478): 451 (Nr. 952).
136 Braun, A. (1854). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species: 33; vgl. Troll, W. (1948/73). Allgemeine Botanik: 29; Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 547.
137 Nietzsche, F. (1878). Menschliches, Allzumenschliches I (KSA, Bd. 2, 9-366): 76.

138 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 220.
139 Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild, Bd. 1. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 55.
140 Aristoteles, De an. 411b; 413b.
141 Theophrast, Historia plantarum: 1.1.2.
142 Vgl. Arber, A. (1950). The Natural Philosophy of Plant Form.
143 Malpighi, M. (1675). Anatome plantarum.
144 Bradley, R. (1721). A Philosophical Account of the Works of Nature; vgl. White, J. (1979). The plant as a metapopulation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10, 109-145: 112.
145 Dahlberg, N.E. (1755). Metamorphosis plantarum; vgl. Guédès, M. (1969). La théorie de la métamorphose en morphologie végétale: Des origines à Goethe et Batsch. Rev. Hist. Sci. Appl. 22, 323-363.
146 Goethe, J.W. (1790). Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären (LA, Bd. I, 9, 23-61): 49; vgl. Arber, A. (1946). Goethe's botany. Chron. Bot. 10 (2), 63-126.
147 Goethe, J.W. (ca. 1788). Gesetze der Pflanzenbildung (LA, Bd. I, 10, 55-63): 59.
148 Darwin, E. (1800). Phytologia; or the Philosophy of Agriculture and Gardening: 1.
149 Darwin, C. (1839/45). The Voyage of the Beagle: 193.
150 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 385.
151 Hegel, G.W.F. (1807/31). Phänomenologie des Geistes (Werke, Bd. 3, Frankfurt/M 1986): 190.
152 Valen, L. van (1978). Arborescent animals and other colonoids. Nature 276, 318.
153 Leidy, J. (1849). On the intimate structure and history of the articular cartilages. Amer. J. Med. Sci. 34, 277-294: 287; auch in: New York Journal of Medicine 3 (1849), 112-116: 114.
154 Huxley, T.H. (1851). Report on the researches of Prof. Müller into the anatomy and development of the Echinoderms. Ann. Nat. Hist. 8, 1-19: 15; ders. (1852). Upon animal individuality. Proc. Roy. Inst., 184-189: 189
155 Rolleston, G. (1870). Forms of Animal Life: lxxxvi; Jones, T.R. (1841/71). A General Outline of the Animal Kingdom and Manual of Comparative Anatomy: 98 (nach OED 1989).
156 Spencer, H. (1864/98). Principles of Biology, vol. 1: 248 (§73).
157 Kronthal, P. (1902). Von der Nervenzelle und der Zelle im Allgemeinen: 72.
158 a.a.O.: 98.
159 Decker, P. & Speidel, A. (1972). Open systems which can mutate between several steady states ("bioids") and a possible prebiological role of the autocatalytic condensation of formaldehyde. Z. Naturforsch. 27b, 257-262; vgl. Decker, P. (1970). 6th FEBS Meeting, Madrid 1969, Abstracts Volume: 146.

Literatur

Haering, T.L. (1926). Über Individualität in Natur- und Geisteswelt.
Wilson, J. (1999). Biological Individuality. The Identity and Persistence of Living Entitities.
Santelices, B. (1999). How many kinds of individuals are there? Trends Ecol. Evol. 14, 152-155.

Information

Das Substantiv geht auf das lateinische ›informatio‹ »Bildung, Gestaltung« zurück und findet sich seit dem 16. Jahrhundert mit der Bedeutung »Auskunft, Belehrung« in der deutschen Sprache. Bereits im klassischen Latein weist das Wort seine übertragene Bedeutung auf, in der es nicht mehr auf die Formung von Materiellem bezogen ist, sondern auf die Bedeutung von Wörtern. So spricht Cicero von der ›informatio‹, wenn es um die Klärung des Gehalts eines Wortes und dessen Unterrichtung geht.[1] In der Scholastik gewinnt der Ausdruck die allgemeinere Bedeutung der Gestaltung eines Materiellen durch seine Form, wobei damit sowohl der Prozess der Gestaltung als auch sein Resultat bezeichnet wird. In diesem Sinne verwendet Thomas von Aquin den Ausdruck für den Prozess einer allgemeinen Formgebung oder speziell für die Formung der Vernunft.[2] Im 16. Jahrhundert bezeichnen J.L. Vives und später J. Huarte de San Juan die angeborenen Formen, aufgrund derer die Wirklichkeit der Dinge erkannt werden kann, als ›informationes‹.[3] F. Suárez schreibt Ende des 16. Jahrhunderts der Seele jedes Lebewesens eine besondere *Informationskraft* (»vis informativa«) zu: Es sei eine Leistung der Seele, das Materielle des Körpers auf natürliche Weise zu informieren (»naturaliter informare«).[4] Eine engere Bedeutung des Informationsbegriffs findet sich bei R. Descartes, insofern er ihn auf die Formung des Mentalen durch die in der Wahrnehmung veränderten Teile des Gehirns bezieht.[5]

20. Jh.: Informationstheorie

Nachdem die Information in den 1920er Jahren von R.A. Fisher als besondere statistische Größe definiert wird[6] und bereits Ende der 20er Jahre eine physikalische (nicht-psychologisch-semantische) Definition des Konzepts im nachrichtentechnischen Zusammenhang vorgeschlagen wird (von R.V.L. Hartley)[7], entwickelt sich der Begriff zu einem zentralen theoretischen Konzept in der seit Mitte des 20. Jahrhunderts sich etablierenden *Informationstheorie*. Hier wird ›Information‹ als eine mathematisch bestimmte Quantität verstanden, die ein Maß für die Freiheit zur Auswahl eines Zeichens aus einer Menge bezeichnet. N. Wiener identifiziert den Informationsgehalt 1948 mit dem negativen Wert der Entropie.[8]

Eine Information ist eine Struktur mit einem Bedeutungsgehalt, die in einem kausalen Prozess nach festen Regeln (einem Code) in eine andere Struktur umgewandelt wird.

Entwicklungsprogramm (van Cleave 1932) *189*
genetischer Code (Schrödinger 1944) *190*
Information (Ephrussi et al. 1953) *181*
Triplettcode (Brenner 1957) *190*
genetisches Programm (Upton 1960) *189*
Codon (Crick 1963) *190*

In dem grundlegenden Werk zur Informationstheorie, das C.E. Shannon im Wesentlichen 1940 verfasst, das aber erst 1948-49 mit Kommentaren von W. Weaver versehen erscheint[9], wird die Information als rein syntaktisch bestimmte Größe eingeführt, die nichts mit der Bedeutung eines Zeichens zu tun habe. Es gehe allein um das »technische Problem« der Genauigkeit der Symbolübermittlung, und nicht um die Bedeutungsebene, wie es heißt.[10] Der Informationswert eines Zeichens ist danach umso größer, je unwahrscheinlicher sein Auftreten ist. Nach der bekannten Anschauung Wieners stellt die Information eine dritte Seinsform neben Materie und Energie dar: »Information is information, not matter or energy«.[11] Seit Ende der 1950er Jahre wird die Information, gerade in ihren biologischen Bezügen, mit Aristoteles' Begriff der Formursache in Verbindung gebracht.[12] G. Bateson bestimmt eine Information allgemein als einen »Unterschied, der einen Unterschied ausmacht«[13] – insofern damit die Wirkung eines Unterschieds betont wird, liegt in dieser Bestimmung implizit bereits eine *funktionale* Konzipierung des Informationsbegriffs (s.u.).

Biologischer Informationsbegriff

Seit den 1950er Jahren erscheint der Begriff der Information in der Biologie in einer Vielzahl von Bedeutungen.[14] Nach den geläufigen Verwendungen bezeichnet er eine Relation zwischen zwei Entitäten (»etwas ist Information für etwas anderes«), wobei die Relation meist entweder in einer kausalen Beeinflussung bzw. *Determination* (im Fall von Vererbungs- und Entwicklungsprozessen) oder in einer *Repräsentation* (im Fall der Kommunikation zwischen Individuen oder der neuronalen Abbildung von Zuständen der Umwelt) besteht (vgl. Tab. 125). Es sind also primär zwei biologische Kontexte, in denen der Informationsbegriff eine zentrale Rolle spielt: die Vererbung (in der Merkmalstransmission und Morphogenese) und die Organismus-Umwelt-Beziehung (in der Wahrnehmung und Kommunikation). Als Information wird dabei die Struktur oder Konfiguration eines Gegenstandes (z.B. eines Gens oder eines wahrgenommenen Dings) verstanden, die nach einfachen oder zumindest systematisch angewandten Regeln in eine andere Struktur (z.B. ein

phänotypisches Merkmal oder ein neuronales Aktivitätsmuster) umgewandelt wird.

In beiden Kontexten erscheint der Ausdruck ›Information‹ offenbar erstmals 1953. J.C. Eccles vergleicht in diesem Jahr das Nervensystem mit einem Telefonnetz, in dem Signale weitergeleitet werden[15] und wendet die Bezeichnung damit auf neurophysiologische Prozesse an: »all ›information‹ is conveyed in the nervous system in the form of coded arrangements of nerve impuses«[16].

Der Informationsbegriff der Genetik

Auch in der Genetik ist der Ausdruck ›Information‹ seit 1953 in Verwendung. In diesem Jahr erscheint ein Sammelband, der aus einer von dem Biophysiker H. Quastler im Vorjahr organisierten Konferenz über den ›Gebrauch der Informationstheorie in der Biologie‹ hervorgegangen ist.[17] Quastler verwendet den Begriff dabei im Sinne Shannons als Maß für die Redundanz der Struktur biologischer Makromoleküle. Über den Informationsbegriff will Quastler ein Maß für die Spezifität der Moleküle bestimmen, ohne dabei ihre genaue materielle Konstitution zu berücksichtigen.[18] Es geht dabei also im Sinne Shannons um den nichtsemantischen Ordnungsaspekt von hoch repetitiven Strukturen; die biologische Bedeutung der Strukturen spielt dabei ausdrücklich keine Rolle (»›information‹ […] has nothing to do with meaning«[19]). Auf das Problem der genetischen Kodierung wendet Quastler seinen Informationsbegriff nicht an, und er gesteht später, der Gebrauch seines Informationsbegriffs in der Biologie habe noch nicht viele Ergebnisse erbracht (1958: »its application to the study of living things has not produced many results so far«).[20]

Anders sieht es dagegen mit dem semantischen Informationsbegriff aus, der sich auf die Kodierung der Aminosäuresequenz der Proteine durch die Basensequenz der DNA bezieht. In einer kurzen Notiz von B. Ephrussi, U. Leopold, J.D. Watson und J.J. Weigle aus dem Jahr 1953 wird der Informationsbegriff vorgeschlagen, um die genetischen Verhältnisse zu charakterisieren, bei denen eine Beeinflussung der Eigenschaften eines Organismus durch einen anderen erfolgt, ohne dass notwendigerweise eine Übertragung von materiellen Substanzen vorliegt (»the term ›interbacterial information‹ […] does not imply necessarily the transfer of material substances, and recognize the possible future importance of cybernetics at the bacterial level«).[21]

Im gleichen Jahr sprechen auch J.D. Watson und F. Crick, die in diesem Jahr das Doppelhelixmodell der DNA vorschlagen, von den Bausteinen der Gene als den Trägern der *genetischen Information*. Es erscheint ihnen wahrscheinlich, dass die genaue Basensequenz der DNA der Code ist, der die genetische Information trägt (»that the precise sequence of the bases is the code which carries the genetical information«).[22] Diese informationstheoretische Vorstellung begleitet auch die Entdeckung des Determinationszusammenhanges zwischen den organischen Basen der DNA und den Aminosäuren der Proteine. 1958 überträgt Crick den Begriff der Information ausdrücklich auf die Spezifizierung der Aminosäuresequenz eines Proteins: »By information I mean the specification of the amino acid sequence of a protein«.[23]

Aufgrund seiner Einbettung in die funktionalen Kontexte der Vererbung und Entwicklung ist der genetische Informationsbegriff anders als der informationstheoretische kein rein syntaktisches Konzept, sondern ist bezogen auf das *Funktionieren* eines Organismus. Eine genetische Information hat also eine *Bedeutung* oder einen *Sinn* für den Organismus. M.

		Determinations- bzw. Repräsentationsrichtung	
		Von innen nach außen (»Innenperspektive«)	Von außen nach innen (»Außenperspektive«)
Form der Relation	kausaler Einfluss in der Entwicklung (zeitliche Abbildung)	*Innendetermination* z.B. Gene als Informationsträger in der Entwicklung	*Außendetermination* z.B. Umweltfaktoren als Informationsträger in der Entwicklung
	Repräsentation (räumliche Abbildung)	*Innenrepräsentation* z.B. Signale zur Kommunikation zwischen Individuen	*Außenrepräsentation* z.B. Repräsentation der Umwelt in einem neuronalen System

Tab. 125. Kreuztabelle zur Unterscheidung von vier Formen der Information in der Biologie. Eine Information besteht in allen vier Formen übereinstimmend in der Relation von zwei Entitäten, wobei die Relation entweder eine kausale Beeinflussung oder eine Repräsentation darstellt.

Polanyi spricht 1969 von der »semantischen Relation« zwischen der genetischen und der organismischen Ebene; letztere verleihe der ersteren eine »Bedeutung«.[24] Der genetische Informationsbegriff ist also ein *semantisches* Konzept.

»Spezifität«, »Determination« und »Botschaft«

Der Vorläufer des genetischen Informationsbegriffs bis in die 1940er Jahre ist das aus der Immunologie entlehnte Konzept der *Spezifität*. Gene werden als ebenso spezifisch für ihre Produkte angesehen, wie die Antigene für ihre Antikörper.[25] Dass es bei der Vererbung auf die Spezifität der in der Fortpflanzung weitergegebenen Strukturen ankommt, wird bereits seit den 1870er Jahren behauptet. G. Jaeger spricht 1876 von der »specifischen Beschaffenheit des Keimprotoplasmas«, die für eine Differenzierung des Keims in der Entwicklung verantwortlich ist.[26] Und bei A. Weismann heißt es 1885: »Das Wesen der Vererbung beruht auf der Uebertragung einer Kernsubstanz von specifischer Molekülarstructur«.[27] Die Einheiten der Übertragung bezeichnet Weismann als *Determinanten* (↑Gen) und bestimmt sie als »diejenigen lebendigen Theile des Keimes, deren Anwesenheit es bedingt, dass im Laufe der normalen Entwicklung ein bestimmtes Organ von bestimmter Beschaffenheit auftritt«.[28] Weismann stellt sich die Determinanten bereits als vereinzelt und unabhängig voneinander vererbt vor. Sie bilden die Teile des Keims, die den Teilen des fertigen Organismus entsprechen. Wenig später macht auch L. Bard die *zelluläre Spezifität* (»spécifité cellulaire«), deren Entstehung er in Zellenstammbäumen zu rekonstruieren vorschlägt, für die organischen Entwicklungsvorgänge verantwortlich.[29]

Über das Moment der Spezifität hinaus gehört zum Diskurs der Information ein performatives Element, das in Ausdrücken wie ›Vorschrift‹, ›Übertragung‹ und ›Ausführung‹ zum Ausdruck kommt. Der Ausdruck ›Information‹ trägt damit auch handlungstheoretische Konnotationen, die im Sinne einer Instruktion oder Anweisung zu verstehen sind. Das informationstechnische Vokabular von ›Botschaft‹ und ›Übertragung‹ etabliert sich zunächst in Versuchen zur Transformation von Bakterien eines Stammes unter dem Einfluss von solchen eines anderen (die *PaJaMo*-Experimente von A. Pardee, F. Jacob und J. Monod). Es lässt sich dabei ein Übergang der Beschreibung in Ausdrücken wie ›Expression‹ und ›Determination‹[30] zu ›Sender‹ und ›Botschaft‹ feststellen[31]. In diesem Zusammenhang ist die Rede von ›Botschaft‹ noch in den Kontext genetischer Regulation und Steuerung eingebunden (Pardee, Jacob & Monod 1959: »specific cytoplasmic messenger«[32]). Wenig später wird der Begriff der ›Botschaft‹ (engl. »messenger«) aber von F. Jacob und anderen auch für eine Substanz verwendet, die zwischen der Konfiguration der DNA und der Proteine vermittelt (Brenner, Jacob & Meselson 1961: »a special type of RNA molecule, or ›messenger RNA‹, […] which brings genetic information from genes to non-specialized ribosomes«[33]; ↑Gen) – damit ist der allgemeine Begriff der Botschaft gewonnen, der es insgesamt erlaubt, den Übergang von der Basensequenz der DNA zur Aminosäuresequenz der Proteine als eine Informationsübertragung zu beschreiben.

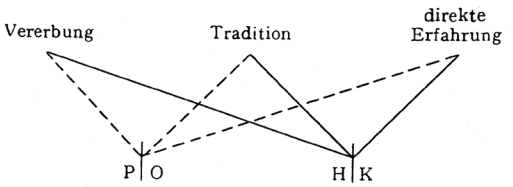


Abb. 217. Drei Wege der biologischen »Informationsgewinnung« für einen Organismus: Vererbung, Tradition und direkte Erfahrung. Allein die Vererbung ist ein Vorgang, der sich auf phylogenetischer Ebene (P) bewegt; Tradition und direkte Erfahrung sind dagegen Wege der ontogenetischen Informationsgewinnung (O). Vererbung und Tradition kommen aber darin überein, auf einem Kopiermechanismus zu beruhen und »historische Reste« der Vorgängerstrukturen (des »Informationsspeichers«) zu enthalten. Bei ihnen lassen sich daher Homologien (H) nachweisen, während bei der direkten Erfahrung eine Homologisierung nicht möglich ist, sondern Ähnlichkeiten als Analogien oder Konvergenzen anzusehen sind (K) (aus Wickler, W. (1965). Über den taxonomischen Wert homologer Verhaltensmerkmale. Naturwiss. 52, 441-444: 442; vgl. ders. (1967). Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Heberer, G. (Hg.). Die Evolution der Organismen, Bd. 1, 420-508: 429).

Information und Kommunikation

Von sprachwissenschaftlicher Seite wird die Verwendung linguistischer Begrifflichkeit zur Beschreibung genetischer Prozesse z.T. sehr positiv aufgenommen. Geradezu enthusiastisch fällt die Rezeption bei R. Jakobson aus, der im September 1967 mit den Genetikern F. Jacob und P. L'Héritier sowie dem Anthropologen C. Lévi-Strauss darüber eine berühmte im Fernsehen übertragene Diskussion führt.[34] Jakobson sieht viele Parallelen zwischen den Strukturen auf genetischer Ebene und der Sprache des Menschen: die Linearität der Zeichen, die Kolinearität des Kodierens und Dekodierens, die Kontextabhängigkeit der Zeichen und v.a. die hierarchische zweifache

Gliederung in eine Strukturebene mit bloß distinktiven, bedeutungsfreien Elementen (die Buchstaben oder Phoneme der Sprache bzw. Basen der Gene) und die Bedeutungsebene mit semantischen Einheiten (die Wörter der Sprache bzw. die Tripletts der genetischen Basen).[35] Von anderer Seite wird besonders die »Übersetzung« einer Struktur in eine andere nach einfachen Regeln (dem genetischen Code; s.u.), die (chemisch gesehen) »zufällig« und »arbiträr« sind, als Parallele zwischen genetischen und linguistischen Verhältnissen gesehen – so dass die Gene als *Symbole* gelten können.[36] Auch in anderer Hinsicht wird eine Analogie zwischen den menschlichen Sprachen und der Wirksamkeit der Gene im Körper gesehen. So ist J. Maynard Smith im Jahr 2000 der Auffassung, dass der Gebrauch des Informationsbegriffs in der Biologie die Zuschreibung einer *Intentionalität* beinhalte, insofern sowohl die Zeichen als auch die Reaktionen auf sie das Ergebnis einer Selektion seien.[37] Als Produkte der Selektion seien die Gene so geformt, dass sie auf eine bestimmt Wirkung zielen.

F. Jacob, der zu den Begründern der linguistischen Terminologie in der Genetik gehört, rechtfertigt in seinen frühen Äußerungen in den 1960er Jahren die Analogisierung von genetischen Prozessen mit den Sprachen des Menschen damit, dass es ein »System der Kommunikation auf allen Stufen der Biologie« gebe.[38] Unter der »genetischen Information« versteht Jacob »die Gesamtheit der charakteristischen Merkmale eines Individuums«, die »in das Chromosom eingetragen ist«.[39] Die Parallele zur Sprache der Gene sieht Jacob in der Struktur des Zeichensystems:

1. »Bezeichnung« versus »Bedeutung«
Die Struktur des genetischen Materials bestimmt in deterministischer Weise die Struktur der Proteine; es liegt damit ein Verhältnis der eindeutigen *Kodierung* oder *Bezeichnung* vor, das linguistisch als *Homonymie* gefasst werden kann. Für sprachliche Verständigung ist dagegen die *Vieldeutigkeit* (Polysemie) der Ausdrücke kennzeichnend; Sprache determiniert nicht ein Verständnis, sondern besteht aus Wörtern, die unterschiedliche Vorstellungen auslösen können und damit stets eine Vielfalt von *Bedeutungen* tragen.

2. Materielles versus geistiges Endprodukt
Erfolgreiche genetische Informationsverarbeitung resultiert in einer materiellen Struktur. Erfolgreiche sprachliche Kommunikation hat dagegen ein flüchtiges und unterschiedlich materiell verkörpertes geistiges Endprodukt zum Ergebnis (eine *Vorstellung*).

3. Parallele und selektive versus lineare Verarbeitung
Die genetischen Botschaften sind zwar auf der DNA als lineare Sequenz angeordnet, sie werden aber in einer Zelle nicht linear verarbeitet, sondern stets an verschiedenen Orten parallel und hochselektiv, insofern nur ein Bruchteil der in jeder Zelle vorhandenen genetischen Information jeweils verwertet und exprimiert wird. Sprachliche Verständigung vollzieht sich dagegen in ausgeprägter Weise linear, sowohl auf Seiten des Senders als auch des Empfängers; sie wird also in linearer Weise produziert und rezipiert.

4. Programm versus Text
Genetische Information hat die Form eines Programms, das durch eindeutige Determinationen gekennzeichnet ist. Für sprachliche Verständigung ist dagegen die Wiederholung, Paraphrase und Erläuterung typisch, die u.a. wegen der Polysemie der sprachlichen Zeichen notwendig ist.

5. Räumliche versus abstrake Verarbeitung
Genetische Informationsverarbeitung vollzieht sich durch den unmittelbaren Kontakt räumlicher Strukturen, die über sich berührende Oberflächen oder molekulare Kräfte vermittelt sind. Sprachliche Kommunikation wird dagegen über abstrakte Verarbeitungsschritte vermittelt, die mehrfach das Medium wechseln können; eine sprachliche Botschaft kann sowohl als optisches, taktiles oder akustisches Zeichen materiell verkörpert als auch als begriffliche Bestimmung im Raum abstrakter Relationen vorliegen.

6. Gradienten versus Polaritäten
Genetische Informationsverarbeitung ist in hohem Maße kontextsensitiv und kann sich in kontinuierlich variierenden Graden vollziehen, etwa unter dem Einfluss eines Stoffgradienten. Für sprachliche Verständigung ist dagegen ein Denken in Polaritäten und diskreten Unterscheidungen kennzeichnend. Es besteht hier aber kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied zwischen den beiden Formen der Informationsverarbeitung.

7. Replikation versus Kreativität
Die genetische Informationsverarbeitung erfolgt in einem klar umrissenen funktionalen Rahmen und hat stets die Replikation von Strukturen zum Ziel. Der Umgang mit sprachlichen Zeichen eröffnet dagegen einen Raum unbegrenzter Kreativität, in dem etwas gegen die Intention eines Senders verstanden werden kann und etwas erfunden werden kann, was außerhalb der Sprache niemals existiert hat und auch niemals existieren kann.

Tab. 126. Sieben Unterschiede zwischen genetischer und sprachlicher Informationsverarbeitung (leicht verändert nach Raible, W. (1993). Sprachliche Texte – genetische Texte. Sprachwissenschaft und molekulare Genetik. Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss., phios.-hist. Klass. 1993, 1-66: 49-55).

»In beiden Fällen handelt es sich um Einheiten, die, für sich genommen, absolut ohne Bedeutung sind, die aber in bestimmten Anordnungen eine Bedeutung annehmen, sei es die Bedeutung der Worte in der Sprache, sei es eine Bedeutung im biologischen Sinne, das heißt eine solche, in der sich die Funktionen ausdrücken, die in der chemischen, genetischen Nachricht enthalten, geschrieben sind«.[40] Außerdem sieht Jacob eine Rechtfertigung der linguistischen Beschreibung zellulärer Vorgänge darin, dass Zellen und Organismen hoch integrierte Systeme sind, in denen »ein Kommunikationssystem zwischen den verschiedenen Molekülen existiert; das bewirkt, daß die Moleküle in jedem Augenblick benachrichtigt werden, was rund um sie vorgeht«.[41] Später geht Jacob allerdings auf Distanz zu dieser Analogie. In der Genetik gebe es streng genommen keinen Sender, keinen Empfänger und keine Botschaft, niemand habe je eine genetische Botschaft geschrieben (»personne ne l'a jamais écrit«).[42] Statt Botschaften gebe es vielmehr nur Strukturen, die in einem gewissen kausalen Verhältnis zueinander stünden.

Im Rahmen des Modells eines Kommunikationsvorgangs kann die Information als der Inhalt einer übermittelten Nachricht gelten. Die Information bildet damit ein Drittes gegenüber dem Sender und dem Empfänger. Die Unterschiedenheit zwischen der Information und dem Sender bzw. Empfänger bedingt die mögliche Falschheit der Information, sie kann eine *Täuschung* bzw. einen *Irrtum* darstellen – zwei Aspekte, die konstitutiv für Kommunikationsprozesse sind. Dieses dreigliedrige Verhältnis der Kommunikation ist nicht auf direkte Weise in die Genetik zu übersetzen, denn genetische Beziehungen sind Beziehungen zwischen einzelnen Molekülen und Molekülklassen. Die doppelte Ebene zwischen Sender/Empfänger und Nachricht besteht hier nicht: Weder der Sender noch der Empfänger können zu der Information der Nachricht auf Distanz gehen und diese bewerten. In direkter kausaler Beschreibung liegen in der Genetik lediglich Regelmäßigkeiten der Wirkung ausgehend von einer Sequenz der Speicherform (Basensequenz der Nukleinsäuren) zu einer Sequenz der Wirkungsform (Aminosäuresequenz der Proteine) von chemischen Bausteinen der Lebewesen vor. Das Vorliegen der Regelmäßigkeit enthält die Möglichkeit von Abweichungen (so wie die Kreisbahn eines Planeten um eine Sonne durch andere Planeten verändert werden kann). Die Bildung einer Aminosäuresequenz ausgehend von einer Basensequenz der DNA kann aber nicht »falsch« sein, sondern sie kann nur von den üblichen Übersetzungsregeln abweichen – und ist damit in der Regel dysfunktional. Es ist also zwar nicht die wahr/falsch-Differenz, die auf genetischer Ebene Anwendung findet, sehr wohl aber die Differenz von funktional/dysfunktional. Es besteht damit eine besondere Verbindung zwischen dem biologischen Informations- und dem Funktionsbegriff (s.u.). Ausdruck findet diese Verbindung auch darin, dass in der genetischen Replikation und Transkription – im Unterschied zu rein kausal beschriebenen Verhältnissen der Interaktion – Mechanismen vorliegen können, die Abweichungen von dem normalen und funktionalen Übersetzungscode korrigieren (»proofreading«). Für Maynard Smith ist es allein aufgrund der durch die vergangene Selektion erzeugten Intentionalität der Gene gerechtfertigt, von *Fehlern* und *Fehlrepräsentationen* der Gene zu sprechen.[43] In einer rein kausalen Perspektive macht diese Zuschreibung dagegen keinen Sinn.[44]

Es spricht also einiges dafür, die seit den 1950er Jahren in der Biologie fest etablierte Analyse genetischer Prozesse mittels des Informationskonzeptes zu verteidigen. In der Genetik wird die Kontraktion und Expansion eines organisierten Systems in der Generationenfolge als Weitergabe und Übersetzung von Information beschrieben. Naheliegend ist diese Beschreibung für die Organismen, wie wir sie kennen, weil die Vererbung mit einer »Kodierung« einhergeht, einer gesetzmäßigen »Übersetzung« der Struktur von Molekülen einer Klasse (DNA oder RNA) in solche einer anderen (Proteine). Nicht jede denkbare Vererbung muss aber eine solche Kodierung beinhalten. Denkbar ist auch ein direktes Kopieren der physiologisch wirksamen Strukturen ohne den Umweg einer Übersetzung in andere Strukturen (also eine Biologie ohne Genotyp/Phänotyp-Unterscheidung). Es ist fraglich, ob der Informationsbegriff in einer solchen Art der Vererbung immer noch zentral wäre.[45]

Hinterfragt wird die Berechtigung des Informationsbegriffs auch vor dem Hintergrund des Zurückdrängens des Genzentrismus in dem anbrechenden Zeitalter der »Postgenomik« (↑Gen). Wenn die organische Morphogenese nicht allein unter der Leitung der Gene erfolgt, sondern vielmehr die Gene erst im Rahmen eines bestimmten zellulären Kontextes wirksam werden (und erst in einem jeweiligen Kontext überhaupt als Einheiten definierbar sind), dann kann ihre Struktur auch nicht mehr in allen Fällen als determinierender Informationsspeicher verstanden werden. Der Genetiker G.S. Stent bemerkt dies bereits 1977, indem er die Anwendung des Informationsbegriffs auf die Beschreibung der Kodierung der Aminosäuresequenz der Proteine durch die Basensequenz der Nukleinsäuren beschränken möchte. Der Begriff sei aber nicht mehr nützlich, wenn es um die

Analyse der epigenetischen Relationen geht; so würde bereits die Faltung eines Proteins zu der physiologisch wirksamen Struktur nicht mehr durch die Gene geleitet, sondern den zellulären Kontext.[46]

Wissenschaftstheoretische Diskussionen

Bis in die Gegenwart gibt die Verwendung des Informationsbegriffs in der Genetik Anlass für wissenschaftstheoretische Diskussionen.[47] Strittig ist dabei in erster Linie die Frage, ob die Rede von Informationen die Annahme einer (bewussten) Kommunikationsabsicht einschließt. Das Spektrum der Positionen reicht von einer Verteidigung des Konzepts, u.a. mittels des Nachweises von tatsächlichen Parallelen zwischen der Wirkungsweise der Gene und der Sprachen des Menschen,[48] bis zu seiner Ablehnung, u.a. mit dem Hinweis auf die Überflüssigkeit des Konzepts, weil die Prozesse angemessener in einer rein kausalen Sprache beschrieben würden[49]. Für P. Janich, der für die zweite Richtung argumentiert, macht es keinen Sinn, von genetischen Strukturen zu sagen, sie seien ›wahr‹ oder ›falsch‹. Denn diese Strukturen liegen seiner Meinung nach einfach vor und entfalten eine kausale Wirksamkeit, ohne dabei eine ›Semantik‹, oder ›Geltung‹ im Sinne einer Wahrheitsdifferenz zu implizieren.[50]

Einer solchen Auffassung kann entgegengehalten werden, dass mit dem Informationsbegriff zwar keine Wahrheitsdifferenz, wohl aber eine Funktionsdifferenz nach dem Schema ›funktional‹ – ›nicht funktional‹ impliziert wird. Und diese Differenz ist für biologische Prozesse zentral. Daher konnte sich in vielen Feldern der Biologie auch die Rede von ›Fehlern‹ (z.B. »Ablesefehlern« bei der Transkription oder Replikation der DNA) oder sogar ›falschen‹ Repräsentationen oder Systemreaktionen (z.B. Fehlwahrnehmungen) etablieren.[51]

Im Unterschied zum Konzept der Ursache ist der Begriff der Information dadurch gekennzeichnet, dass er ein Element eines Prozesses bezeichnet, das nicht kontinuierlich und unkontrolliert variiert, sondern in gewissen Grenzen fixiert oder normiert ist. In der sprachlichen Kommunikation erfolgt die Normierung durch individuelle Festlegungen oder durch soziale Vorgänge. Im Bereich der Natur, in dem eine Intentionalität nicht unterstellt wird, kann die Normierung durch eine regelmäßige und nach Gesetzen (z.B. dem genetischen Code) erfolgende Replikation oder durch eine artspezifische »Typfixierung« erfolgen.

Umstritten ist auch die Frage, ob das Konzept der Information in der Biologie als eine Metapher anzusehen ist oder ob es in eigentlicher Rede verwendet wird – und welche Konsequenzen aus einer Antwort darauf zu ziehen sind. Begriffe wie ›Signal‹, ›Nachricht‹ und ›Code‹, in deren Zusammenhang meist von biologischer Information die Rede ist, legen zunächst eine intentional-mentalistisch gefärbte Bedeutung nahe. Es wird daher auf der einen Seite zugestanden, dass der Begriff eine Metapher und als solche weiter zu verwenden sei (Kay 2000: »molecular biologists used ›information‹ as a metaphor for biological specifity. […] the information and code metaphors, are exceptionally potent due to the richness of their symbolisms, their synchronic and diachronic linkages, and their scientific and cultural valences«[52]). Von anderer Seite wird dagegen argumentiert, auf den Begriff solle wegen seines Status als Metapher verzichtet werden: Weil es auch in der Entwicklungs- und Molekularbiologie eigentlich nicht um Symbole oder Zeichen, sondern um Moleküle und Stoffe gehe, solle der Begriff vermieden werden (Mahner & Bunge 1997: »we urge dropping information talk in molecular and developmental biology altogether. […] Therefore, expressions like ›information molecule‹, ›information flow‹, ›transcription‹ and ›translation‹ are purely analogical and should be replaced by strictly physical, chemical, or biochemical expressions in any theory purporting to explain the synthesis and replication of nucleic acids as well as the synthesis of proteins«[53]). Ein dritter Standpunkt sieht das Konzept der Information ursprünglich als eine Metapher an, die aber in der heutigen Biologie sehr wohl eine methodische Funktion und damit den Status einer eigentlichen Redeweise erlangt habe. Daneben wird auch vorgeschlagen, verschiedene Aspekte des Informationsbegriffs voneinander zu unterscheiden. So differenziert E.-M. Engels 1982 zwischen einem *morphologischen* und einem *teleologischen Informationsbegriff*. Eine morphologische Information sieht Engels in der »genetischen Information als Repräsentation einer Gestalt durch die strukturelle Konfiguration von Molekülen«.[54] Diesen Informationsbegriff hält Engels für »ontologisch neutral«, d.h. er setze keinen intentionalen Agenten voraus. Dieser komme erst mit dem teleologischen Informationsbegriff ins Spiel, wenn die fertige Gestalt eines Organismus nicht nur als Resultat eines Entwicklungsprozesses, sondern als dessen *Ziel* vorgestellt werde.

Auch vor dem Hintergrund der Vorstellung von Organismen als Entwicklungssystemen (↑Entwicklung) wird am Informationsbegriff in der Genetik Kritik geübt, weil nicht nur Gene und nicht alle Gene direkt für körperliche Merkmale »kodieren«. Vielmehr sind auch andere Komponenten eines Organismus und seiner Umwelt an der Merkmalsbildung beteiligt und

die Funktion einiger Gene ist darauf beschränkt, die Wirksamkeit anderer Gene zu regulieren. Eine *Privilegierung* der Gene als Informationsträger bedürfte also einer jeweiligen Begründung.[55] Diese Kritik richtet sich also nicht gegen die Anwendung des Informationsbegriffs in der Biologie im Allgemeinen, sondern nur gegen seine Beschränkung auf die genetische Komponente. Auch nicht-genetische Faktoren lassen sich als Informationsträger für Entwicklungsprozesse innerhalb von Organismen beschreiben. Die Unterscheidung von *Information* und *Kausalität* oder *Randbedingungen* kann nicht in einfacher Weise mit der Differenzierung von genetischen und außergenetischen Faktoren korreliert werden. Die Privilegierung der Gene als einzige Informationsträger ist sogar insofern irreführend, als sie zur Vorstellung eines genetischen Determinismus verleitet.[56]

Möglicherweise rührt ein Großteil der Faszination, die vom Informationsbegriff für Biologen ausgeht, auch von der mit dem Begriff unterstellten geheimnisvollen Ordnung des Lebendigen, die von Eingeweihten erkannt werden kann. Mit dem Begriff wäre dann also ein versteckter Machtdiskurs verbunden, insofern diejenige, die von ›Information‹ sprechen, sich selbst dazu ermächtigen, die verborgenen Geheimnisse im »Buch des Lebens« lüften zu können: »The breaking of the genetic code thus acquired the dimension of revealed knowledge […]: life could be unambiguously read from the genomic text, written in a DNA language« (Kay 2000).[57] Nach dieser konstruktivistischen Lesart wurde das »Buch des Lebens« also nicht von der Natur geschrieben, sondern von den Wissenschaftlern, die sich der einfachen Metapher des Buches bedienen, um das Leben zu erklären.

Funktionale Bestimmung

Ein vielversprechender Ansatz zur Definition von ›Information‹ interpretiert diesen Begriff funktionalistisch. ›Information‹ ist demzufolge derjenige Aspekt eines Abbildungsprozesses (»mapping«), der innerhalb eines Systems eine biologische Funktion ausübt. Eine Nukleotidsequenz, die als Matrize für ein Protein dient, kann in diesem Sinne eine Information darstellen, weil sie in die funktionalen Prozesse eines Organismus integriert ist. Kodiert diese Sequenz aber für nichts, oder zumindest für keine funktionale Struktur des Organismus, dann ist sie für diesen Organismus auch keine Information. Die Eigenschaft, Information zu sein, hängt also nicht an der Struktur des Gegenstandes selbst, sondern an seiner Wirkung in einem System. Eine funktionale Definition von ›Information‹ in diesem Sinne gibt P.A. Corning 1995: Information ist für ihn die Fähigkeit zur kybernetischen Kontrolle über den Erwerb, die Speicherung und den Gebrauch von Materie und Energie in und durch Lebewesen (»the capacity to exercise cybernetic control over the acquisition, disposition and utilization of matter/energy in and by living systems«).[58]

Die funktionalistische Deutung des Informationsbegriffs impliziert auch, dass dieses Konzept nicht im engeren Sinne ein physikalischer Begriff ist. Was als Information identifiziert wird, kann in sehr unterschiedlicher Weise physikalisch realisiert sein und unterschiedlichste Transformationen durchlaufen (z.B. von der Nukleotidsequenz der DNA über die Aminosäuresequenz der Proteine bis zum phänotypischen Merkmal). Die funktionalen Relationen des Informationstransports unterliegen damit nicht den Bedingungen der physikalischen Erhaltungssätze. Und allgemein folgt daraus, dass in der physikalischen Modellierung von Prozessen der Informationsweitergabe kein konstantes Korrelat für ein Zeichen oder Signal vorliegt.[59] Als eine Einheit, die über verschiedene physikalische Transformationen hinweg die gleiche bleibt, erscheint die Information allein in einem von U. Krohs 2004 so genannten »nicht-konservativen Modell«, d.h. einem, das nicht von den Erhaltungssätzen der Physik ausgeht, z.B. in der Beschreibung in Form eines Regelkreises (↑Regulation). In diesem nicht-konservativen Modell werden die konkreten Mechanismen nicht berücksichtigt, sondern allein die abstrakten Relationen zwischen den Entitäten beschrieben, z.B. die Relation (der »Code«), der zwischen der Nukleotidsequenz der DNA und der Aminosäuresequenz der Proteine besteht, oder die Relation (die »Regelung«), die zwischen der Körpertemperatur und der Schweißdrüsenaktivität eines Säugetiers besteht. In dieser Beschreibung werden die Prozesse auf eine Weise erschlossen, die in konservativen Modellen, welche von den physikalischen Erhaltungssätzen ausgehen, nicht enthalten ist. Sie gewähren zusätzliche Einsichten in die Natur und liegen der Beschreibung der Gegenstände in einer funktionalen Ordnung zugrunde. Die Beschreibung im Rahmen eines nicht-konservativen Modells verliert daher auch nicht ihre Deutungs- und Erklärungskraft, wenn die physikalische Beschreibung eines Geschehens im Rahmen eines konservativen Modells vorliegt. Beide Modelle bestehen in vielen biologischen Theorien vielmehr nebeneinander, so dass Krohs von »2-sortigen Theorieelementen« in den Theorien der Biologie spricht.[60]

Die Rede von Information in der Genetik impliziert also keine eigene Kausalität oder eine Menge

zusätzlicher Kausalfaktoren neben den physikalisch-chemischen (Mayr 2004: »a second set of causal factors«).[61] Die weite Verbreitung des Informationsbegriffs ist vielmehr lediglich Ausdruck einer besonderen Schematisierung der bekannten physikalisch-chemischen Faktoren. Knapp gesagt: Informationen sind eine besondere Form von Funktionen, nämlich die Funktionen von Teilen des Organismus, die im Kontext der Vererbung und Entwicklung von Bedeutung sind, insofern sie Elemente der nach Gesetzen erfolgenden Weitergabe von Merkmalen an die Nachkommen und der Strukturbildung sind. In einem grundsätzlichen Sinne kann die genetische Information damit auch als In-formierung der Materie, d.h. als In-Formbringung von vorher ungeformten Stoffen verstanden werden.[62] Die genetische Information bezeichnet damit den in den Keimen präformierten Formaspekt der Organismen im Gegensatz zu ihrem Materieaspekt, der ihre stofflich-chemische Natur betrifft.

1st	2nd U	2nd C	2nd A	2nd G	3rd
U	Phe	Ser	Tyr	Cys	U
	Phe	Ser	Tyr	Cys	C
	Leu	Ser	Ochre	?	A
	Leu	Ser	Amber	Trp	G
C	Leu	Pro	His	Arg	U
	Leu	Pro	His	Arg	C
	Leu	Pro	Gln	Arg	A
	Leu	Pro	Gln	Arg	G
A	Ileu	Thr	Asn	Ser	U
	Ileu	Thr	Asn	Ser	C
	Ileu	Thr	Lys	Arg	A
	Met	Thr	Lys	Arg	G
G	Val	Ala	Asp	Gly	U
	Val	Ala	Asp	Gly	C
	Val	Ala	Glu	Gly	A
	Val	Ala	Glu	Gly	G

Abb. 218. Schlüssel für den genetischen Code (hier für die RNA). Die Reihenfolge der ersten, zweiten und dritten Base eines Tripletts ist an den Rändern angegeben. Jedes Triplett determiniert die Anlagerung einer von 20 verschiedenen Aminosäuren bei der Bildung eines Proteins. Die Codierung einer Aminosäure durch verschiedene Tripletts ist Ausdruck der so genannten »Degeneration« des genetischen Codes (aus Khorana, H.G. et al. (1966). Polynucleotide synthesis and the genetic code. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 31, 39-49: 44).

Information und Organisation

Im Verhältnis zu dem basalen biologischen Begriff der ↑Organisation bezeichnet das Konzept der Information einen dazu komplementären Gesichtspunkt: Während die Organisation den dynamisch-kausalen Aspekt der wechselseitigen Abhängigkeit von Prozessen in einem Organismus betrifft, repräsentiert die Information den konservierend-konstruktiven Aspekt der Verkörperung der Organisation in Form einfacher, hoch spezifischer Strukturen, die (in Interaktion mit anderen Komponenten) den Aufbau des Organismus steuern und die langfristige Kontinuität seiner Organisation in der Generationenfolge sicherstellen. Gerade die relative Einfachheit der Strukturen, die als Informationsträger identifiziert werden (die Basensequenz der DNA), – und hier insbesondere ihre digitale Erscheinung, d.h. ihre Zusammensetzung aus diskreten (nicht kontinuierlich variierenden) Bestandteilen (den vier organischen Basen; ↑Genotyp/Phänotyp) – gewährleistet den langfristigen Erhalt der Organisation des Organismus in seiner Komplexität. Die Kontinuität der Organisation (einschließlich ihrer Komplexitätssteigerung) ist am leichtesten möglich durch ihre Abbildung und Kompression in einer sequenziellen Struktur, die auf einfache Weise kopiert werden kann. Organisation und Information betreffen also zwei komplementäre funktionale Seiten eines Organismus, die z.T. in spezialisierten Strukturen vorliegen: den (analogen) Bausteinen des Organismus und seinen (digitalen) Genen. In konstruktiver Hinsicht stehen beide Aspekte in einem wechselseitigen Bedingungsverhältnis: Die Organisation des Organismus interpretiert die Information, die umgekehrt die Bildung und Veränderung der Organisation instruiert.[63] Die biologische Information steht also im Kontext eines kausalen Mechanismus, der die Steuerung des Aufbaus und die langfristige Erhaltung der Organisation betrifft. Dieser Kontext der Konstruktion und Konservierung bedingt es, dass das Konzept der Information meist im Sinne einer einsinnigen Determination und nicht einer wechselseitigen Dependenz (wie die Komponenten einer Organisation) verstanden wird: Die Strukturen der Information in einem Organismus bedingen Veränderungen; sie werden aber selbst nicht oder nur wenig verändert (weshalb M. Delbrück sie 1971 mit der aristotelischen Vorstellung eines »unbewegten Bewegers« in Verbindung bringt[64]).

Information und Bedeutung

Der Informationsbegriff hat auch daher eine feste Verankerung in der Biologie, weil Lebensprozesse als zeichenhaft und bedeutungsgeladen gelten (↑Kom-

munikation: Biosemiotik): »Leben ist ein bedeutungsgeleitetes semantisch-kohärentes Kommunikationsphänomen«, formuliert H.-J. Fischbeck im Jahr 2000.[65] In der Vorstellung Fischbecks stehen Bedeutungen jenseits von Physik und Chemie und ergeben sich erst innerhalb eines Gefüges von Prozessen, die zyklisch aufeinander verweisen. Es besteht demnach also ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen der Organisationsform von Lebewesen und dem Bedeutungsgehalt ihrer Teile. Der wechselseitige Bezug der Prozessglieder aufeinander werde gerade durch die Zuschreibung von Bedeutungen zu den Teilen möglich. Die Bedeutungen innerhalb eines geschlossenen Prozessgeschehens definieren sich also gegenseitig und ergeben dadurch »einen sich selbst stützenden (selbstkonsistenten) Sinnzusammenhang«.[66] Problematisch ist es aber, wenn aus dieser funktionalen Schematisierung und Ordnung der Lebensprozesse darauf geschlossen wird, das Leben bilde eine »geistige Struktur«[67] und stelle ein »ideelles Phänomen«[68] dar. Die Differenz zwischen lebendem Wesen und geistigem Leben sollte nicht durch die Zuschreibung von Geistigkeit zu jedem lebenden Wesen aufgegeben werden. In ihrer objektiven Struktur kann die Existenzweise der Lebewesen als eine besondere Form der kausalen Organisation beschrieben werden, die nicht notwendig »geistig« oder »ideell« ist.

Genetisches Programm

Bereits seit den frühen 1930er Jahren ist in der Biologie von einem ***Entwicklungsprogramm*** die Rede (van Cleave 1932: »new sets of conditions entering the developmental program and assuming the rôle of controlling factors«).[69] Der Ausdruck ›genetisches Programm‹ erscheint dagegen im genetischen Kontext (und nicht zur Bezeichnung eines Forschungsprogramms) erst zu Beginn der 1960er Jahre. Offenbar unabhängig voneinander wird der Ausdruck anfangs von mehreren Autoren parallel gebraucht[70] (Upton 1960: »built into the genetic program, so to speak, there is a ›curtain cell‹, statistically speaking, at a definite age«[71]; Simon 1962: »a genetic program could be altered in the course of evolution by adding new processes that would modify a simpler form into a more complex one«[72]; Mayr 1964: »The germ plasm of a fertilized egg contains in its DNA a coded genetic program that guides the development of the young organism and its reactions to the environment«[73]).

Der später wichtigste Referenzpunkt der Begriffsprägung ist ein Aufsatz F. Jacobs und J. Monods von 1961, mit dem sich die Rede von Programmen im Bereich der Genetik etabliert (»the genome contains not only a series of blue-prints, but a coordinated program of protein synthesis and the means of controlling its execution«).[74]

Seit Mitte der 1960er Jahre verbreitet sich die Metapher des genetischen Programms allgemein und entwickelt sich zu einem das Forschungsprogramm der Genetik leitenden Bild. Meist ist dabei von einem ›genetischen Programm‹ die Rede; der Ausdruck ›Entwicklungsprogramm‹ wird eher selten verwendet. L. Wolpert versteht 1996 ein Entwicklungsprogramm als eine Unterform des genetischen Programms, nämlich den Teil, der für die Differenzierung der Zellen verantwortlich ist: »The genetic program refers to the totality of information provided by the genes, whereas a developmental program may refer only to that part of the genetic program that is controlling a particular group of cells«.[75]

Ein Problem bildet die Metapher des genetischen Programms, weil nicht allein die Gene eine Ressource zur Entwicklung darstellen, sondern auch andere Komponenten des Organismus einen essenziellen Teil von ihm als *Entwicklungssystem* bilden (↑Entwicklung). Das Bild einer in den Genen vorgeformten Gestalt des Organismus führt in die Irre, weil sich die Gestalt erst in einem Prozess unter Beteiligung vieler genetischer und außergenetischer Faktoren bildet; Programm und Prozessdynamik lassen sich daher kaum voneinander trennen. Von diesem Vorwurf der ungerechtfertigten Privilegierung der Gene ist die Metapher des Entwicklungsprogramms weniger be-

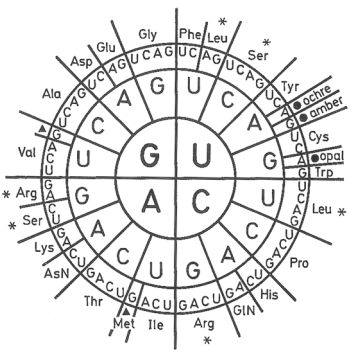


Abb. 219. Codesonne als Darstellung des genetischen Codes. Von innen nach außen ist die Reihenfolge der Basen (Guanin, Uracil, Adenin und Cytosin) für die Tripletts dargestellt, die jeweils die am Rand angegebenen Aminosäuren bestimmen. Aminosäuren mit Stern treten in dem Schema mehrmals auf. Die mit einem schwarzen Dreieck markierten Tripletts (AUG, GUG) sind Starttripletts; die Tripletts mit Kreis sind Stoptripletts (aus Bresch, C. & Hausmann, R. (1964/70). Klassische und molekulare Genetik: 243).

troffen, weshalb sie von einigen Autoren bevorzugt wird.[76]

Genetischer Code

Das Wort ›Code‹ leitet sich von dem lateinischen ›codex‹ »Schreibtafel, Verzeichnis, Buch« ab, das ursprünglich »abgeschlagener Baum, gespaltenes Holz« (das Material der Schreibtafel) bedeutet, und selbst auf ›cudere‹ »schlagen« zurückgeht. Bereits im Lateinischen gewinnt das Wort die abstraktere Bedeutung »systematische Sammlung von Gesetzestexten«, mit der es dann auch in spätmittelalterlichen englischen Schriften erscheint. Im Englischen wird diese Bedeutung erweitert, so dass das Wort jede Sammlung von Regeln zu verschiedenen Gegenständen (z.B. Religion und Ethik) bezeichnen kann. Seit Beginn des 19. Jahrhunderts wird im Englischen unter einem Code ein System von Signalen im Militärwesen (besonders bei der Marine) verstanden.[77] In dieser Bedeutung, als »Zeichensystem zur Nachrichtenübermittlung«, gelangt das Wort Mitte des 19. Jahrhunderts auch in die deutsche Sprache. Neben seiner Bedeutung im militärischen Kontext gewinnt der Ausdruck in der Telegrafie zur Bezeichnung eines Systems von Wörtern, die als Kürzel oder zur Geheimhaltung für andere Wörter oder Sätze stehen, an Bedeutung. Seit Mitte der 1940er Jahre spricht man in der Kybernetik von einem ›Code‹, um ein System von Symbolen zu benennen, das zur Steuerung oder Verarbeitung anderer Symbole in einem Computer eingesetzt wird (z.B. das Lochmuster auf einem Lochstreifenpapier).[78]

Mitte der 1940er Jahre wird der Ausdruck ›Code‹ in den biologischen Kontext übernommen. Allerdings hat das Wort hier keine einheitliche Bedeutung. Es kann sowohl ein Inventar von Zeichen als auch die Regeln der Zuordnung von zwei verschiedenen Zeichenvorräten benennen. Im ersten Sinne und bezogen auf biologische Gegenstände verwendet ihn E. Schrödinger 1944, wenn er die Chromosomen als den »Code der Vererbung« bezeichnet, und behauptet, in ihnen sei »das vollständige Muster der zukünftigen Entwicklung des Individuums und seines Funktionierens im Reifezustand enthalten«, so dass daraus durch einen Dämon bereits die Form des entwickelten Organismus abgelesen werden könnte.[79] Schrödinger vergleicht die genetischen Grundbausteine auch mit den zwei verschiedenen Zeichen des Morsecodes.[80] In ähnlicher Weise sind auch J.D. Watson und F.H.C. Crick 1953 der Meinung, der Code bestehe in einer Sequenz von Zeichen. Ausgehend von ihrem Doppelhelixmodell der DNA erscheint es ihnen wahrscheinlich, dass die genaue Basensequenz der Code sei, der die genetische Information trage (s.o.).[81] Damit ist auch der später gleichermaßen zentrale wie strittige Begriff der genetischen Information eingeführt.

Geläufiger ist allerdings die zweite Bedeutung, der zufolge mit dem Code eine Übersetzungsregel (oder ein System von Übersetzungsregeln) gemeint ist, die eine eindeutige Zuordnung von Zeichen verschiedener Systeme bestimmt. In diesem Sinne legt der genetische Code das Muster der Korrespondenz von Nukleotidgruppen der DNA und Aminosäuren der Proteine fest. Hypothesen zur genauen Natur des genetischen Codes und der prinzipiellen Art der Informationsverarbeitung werden bereits kurz nach der Entwicklung des Doppelhelixmodells der DNA formuliert (↑Gen). Rein kombinatorisch ist klar, dass die vier verschiedenen Basen der DNA mindestens zu Dreiergruppen, dem von S. Brenner 1957 so genannten ***Triplettcode*** (»triplet code«[82]), zusammengefasst werden müssen, damit durch die Sequenz der Basen eine der 20 Aminosäuren codiert werden kann (4^2=16; 4^3=64). Crick nennt jedes dieser Tripletts 1963 ein ***Codon*** (»a group of bases that code for one amino acid«).[83]

Unmittelbar im Anschluss an das Strukturmodell der DNA von Watson und Crick schlägt der Astrophysiker G. Gamow 1954 einen spekulativen Mechanismus der Übersetzung (»translation«) der linearen Sequenz der organischen Basen der DNA in eine Sequenz von Aminosäuren der Proteine vor.[84] Nach diesem Mechanismus erfolgt die Übertragung der Sequenz durch die räumliche Anlagerung von Aminosäuren an die DNA nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip. Gamows Vorschlag enthält einen »überlappenden« Code aus Tripletts, insofern die letzte Base jedes Tripletts der ersten des nächsten Tripletts entsprechen sollte. Dieses Modell entspricht jedoch nicht den empirischen Daten, wie sich wenig später herausstellt.[85] Trotzdem war der Vorschlag insofern richtungsweisend, als er von einer einfachen Kombinatorik bei der Übertragung der linearen Anordnung der Basen in die Sequenz der Aminosäuren ausging. Auch bei Gamow bezeichnet der Terminus ›Code‹ nicht eine Übersetzungsregel, sondern das Zeicheninventar einer Verkörperung der genetischen Information. So spricht er später z.B. von einer Übersetzung des Vier-Buchstaben-Codes der DNA in den Zwanzig-Buchstaben-Code der Proteine (»translating a four letter code to a twenty letter code«).[86]

Eine Befreiung des »Coding-Problems« von den stereochemischen Vorstellungen Gamows wird durch die Arbeiten Cricks und seiner Mitarbeiter ermöglicht.[87] Auch wenn sich die ersten Modelle von

der Arbeitsgruppe um Crick zur Übersetzung des »kommafreien« Codes der Basen der DNA in die 20 Aminosäuren der Proteine als falsch erweisen[88], war der Grundgedanke einer einfachen Kombinatorik aus Basentripletts, die jeweils eine Aminosäure codieren, richtig[89]. Entgegen dem ersten Vorschlag von Crick und seinen Mitarbeitern stellt sich heraus, dass verschiedene Basentripletts eine Aminosäure codieren können, der Code also *degeneriert* ist, wie die Autoren es formulieren.

Die tatsächliche Aufklärung des genetischen Codes erfolgt bis zur Mitte der 1960er Jahre wesentlich durch die Untersuchungen von M. Nirenberg, H. Matthaei und H.G. Khorana an *E. coli*-Bakterien (vgl. Abb. 218; 219).[90]

Zur Erklärung der *Universalität* des genetischen Codes, d.h. der Tatsache, dass in (fast) allen Organismen auf der Erde der gleiche Code vorliegt[91], werden in den 1960er Jahren zwei verschiedene Theorien vorgeschlagen: Nach C. Woeses *stereochemischer Theorie* sind es chemische Affinitäten zwischen bestimmten Basentripletts und bestimmten Aminosäuren, die zu ihrer Beziehung führten und die sich schrittweise weiterentwickelten.[92] Nach F. Cricks *Theorie des eingefrorenen Zufalls* (»Frozen Accident Theory«[93]) beruht die Zuordnung von Basen zu Aminosäuren dagegen allein auf einem anfänglichen Zufall, der sich seit seiner Entstehung in der allen Organismen gemeinsamen Vorfahrenpopulation erhalten hat (also ein über Jahrmilliarden *konservierter Zufall*; ↑Fortschritt).

Die erste Sequenz einer 77 Basen langen natürlichen Nukleinsäurekette wird 1965 von R.W. Holley und seinen Mitarbeitern aufgeklärt.[94] Die erste vollständige Sequenzierung der Basensequenz eines Virus (ΦX174) gelingt F. Sanger 1977.[95] Der erste freilebende Organismus, dessen Nukleotidsequenz seines gesamten Genoms (1, 8 Mio. Basenpaare) vollständig ermittelt werden kann, ist *Haemophilus influenza*, ein Bakterium, das als Kommensale in den Schleimhäuten der oberen Atemwege des Menschen lebt.[96] Die vollständige Entschlüsselung des Genoms des Menschen wird 2001 verkündet.[97]

Insgesamt bildet die Aufklärung des genetischen Codes einen der größten Erfolge der Biologie überhaupt – mit einem überaus überraschenden Ergebnis: Welcher Biologe hätte bis zur Mitte des 20. Jahrhundert gedacht, dass die Genetik, die die Grundlage für die Bildung von höchst komplexen Strukturen ist, in ihrem Anfang auf einer so strengen Ordnung und Simplizität beruht? Dass eine einfache und seit Jahrmilliarden konstante Kombinatorik am Beginn auch der kompliziertesten organischen Gebilde steht, kann geradezu als Wunder der Biologie gelten. Bemerkenswert ist dies v.a. deswegen, weil damit die empirische Bestätigung erbracht ist, dass es tatsächlich allein die *Anordnung* von chemischen Bausteinen ist, die für die organische Strukturbildung verantwortlich ist. Der Annahme einer besonderen, allein den Organismen eigenen Lebenskraft ist damit endgültig der Boden entzogen. Und ebenso zeigt sich damit, dass es zumindest in wesentlichen Teilen keine der Quantenphysik verwandten unanschaulichen Modelle sind, mit denen die elementaren Vererbungs- und Formbildungsprozesse zu erklären sind, sondern nichts als eine einfache und anschauliche Kombinatorik. Mathematisch komplex und damit unanschaulich wird es erst dort, wo über die elementaren Prozesse hinaus die Mechanismen der ↑*Selbstorganisation* untersucht werden.

Nachweise

1 Cicero, De oratore 2, 358.
2 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, 5, 1-2; I, 34, 1-3.
3 Vives, J.L. (1538). De anima et vita: Buch II, Kap. X (De cognitione interiore); Buch III, Einleitung (Opera omnia, Bd. 3, 327f.; 422f.); Huarte de San Juan, J. (1575). Examen de ingenios; nach Iriarte, M. de (1938). Dr. Juan Huarte de San Juan und sein Examen de ingenios: 127f.
4 Suárez, F. (1597). Disputatio metaphysica V (ed. R. Specht, Hamburg 1976): 222 (Sek. 6, Nr. 7).
5 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Œuvres, Bd. VII, Paris 1983, 1-561): 161.
6 Fisher, R.A. (1925). Theory of statistical estimation. Proc. Cambr. Philos. Soc. 22, 700-725: 709.
7 Hartley, R.V.L. (1928). Transmission of information. Bell System Technical Journal 7, 535-563.
8 Wiener, N. (1948). Cybernetics: 76.
9 Vgl. Müller, E. (2008). Übertragungen im Informationsbegriff. In: Müller, E. & Schmieder, F. (Hg.). Begriffsgeschichte der Naturwissenschaften. Zur historischen und kulturellen Dimension naturwissenschaftlicher Konzepte, 129-146: 132.
10 Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949). The Mathematical Theory of Communication: 6.
11 Wiener (1948): 155.
12 Weizsäcker, C.F. von (1959). Sprache als Information (in: Die Einheit der Natur, München 1971, 39-60): 51; Delbrück, M. (1971). Aristotle-totle-totle. In: Monod, J. & Borek, E. (eds.). Of Microbes and Life, 50-55.
13 Bateson, G. (1970). Form, substance and difference (dt. in Ökologie des Geistes, Frankfurt/M. 1981, 576-597): 582.
14 Vgl. Bunge, M. & Ardila, R. (1987). Philosophy of Psy-

chology; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 280ff.
15 Eccles, J.C. (1953). The Neurophysiological Basis of Mind: 189.
16 a.a.O.: 1.
17 Quastler, H. (ed.) (1953). Essays on the Use of Information Theory in Biology; vgl. auch den Band der Folgekonferenz von 1956: Yockey, H.P., Platzman, R.L. & Quastler, H. (eds.) (1958). Symposium on Information Theory in Biology.
18 Quastler, H. (1953). The measure of specificity. In: ders. (ed.). Essays on the Use of Information Theory in Biology, 41-71; Dancoff, S. & Quastler, H. (1953). The information content and error rate of living things. In: Quastler, H. (ed.). Essays on the Use of Information Theory in Biology, 263-273: 264; vgl. García-Sancho, M. (2006). The rise and fall of the idea of genetic information (1948-2006). Genomics, Society and Policy 2, 16-36: 18.
19 Quastler (1953): 41.
20 Quastler, H. (ed.) (1958). The status of information theory in biology. A round table discussion. In: Yockey, H.P., Platzman, R.L. & Quastler, H. (eds.). Symposium on Information Theory in Biology, 399-402: 399.
21 Ephrussi, B., Leopold, U., Watson, J.D. & Weigle, J.J. (1953). Terminology in bacterial genetics. Nature 171, 701; vgl. Sarkar, S. (1996). Biological information: a skeptical look at some central dogmas of molecular biology. In: Sarkar, S. (ed.). The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives, 187-231: 191.
22 Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953). Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. Nature 171, 964-967: 965.
23 Crick, F.H.C. (1958). On protein synthesis. Symp. Soc. Exper. Biol. 12, 138-163: 144.
24 Polanyi, M. (1968). Life's irreducible structure. Science 160, 1308-1312: 1311.
25 Vgl. Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code: 41ff.
26 Jaeger, G. (1876). Zoologische Briefe: 328.
27 Weismann, A. (1885). Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 191-302): 215; vgl. ders. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung.
28 Weismann, A. (1896). Über Germinal-Selection. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation: 48.
29 Bard, L. (1886). La spécifité cellulaire et l'histogénèse chez l'embryon. Arch. Physiol. 7, 406-420: 412.
30 Pardee, A.B., Jacob, F. & Monod, J. (1958). Sur l'expression et le rôle des allèles ›inductible‹ et ›constitutive‹ dans la synthèse de la β-galactosidase chez des zygotes d'Escherichia coli. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 246, 3125-3128.
31 Pardee, A.B., Jacob, F. & Monod, J. (1959). The genetic control and cytoplasmic expression of ›inducibility‹ in the synthesis of β-galactosidase by Escherichia coli. J. Molec. Biol. 1, 165-178: 174; vgl. Rheinberger, H.-J. (2006). Epistemologie des Konkreten: 296f.; ders. (2006). The notions of regulation, information, and language in the writings of François Jacob. Biol. Theory 1, 261-267.
32 Pardee et al. (1959): 165.
33 Brenner, S., Jacob, F. & Meselson, M. (1961). An unstable intermediate carrying information from genes to ribosomes for protein synthesis. Nature 190, 576-581: 577.
34 Vgl. Doyle, A.L. (1998). On Beyond Living. Rhetorics of Vitality and Post-Vitality in Molecular Biology; Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life?: 307ff.
35 Jakobson, R. (1973). Main Trends in the Science of Language: 49-51 (dt. Die Biologie als Kommunikationswissenschaft, in: Holenstein, E. (Hg.). Roman Jakobson, Semiotik, Ausgewählte Texte, 1919-1982, Frankfurt/M. 1988, 367-397): 378f.; vgl. Jakobson, R. & Waugh, L. (1979). The Sound Shape of Language: 64-69.
36 Maynard Smith, J. (2000). The concept of information in biology. Philos. Sci. 67, 177-194: 185.
37 a.a.O.: 193.
38 Jacob, F. [1967]. [Diskussionsbeitrag in: Leben und Sprechen. Ein Gespräch zwischen François Jacob, Roman Jakobson, Claude Lévi-Strauss und Philippe L'Héritier unter der Leitung von Michel Tréguer] (dt. in: Holenstein, E. (Hg.). Roman Jakobson, Semiotik, Ausgewählte Texte, 1919-1982, Frankfurt/M. 1988, 398-423): 399.
39 ebd.
40 ebd.
41 a.a.O.: 400.
42 Jacob, F. (1974). Le modèle linguistique en biologie. Critique 322, 197-205: 200.
43 Maynard Smith (2000): 193.
44 Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death: 104.
45 Godfrey-Smith, P. (2000). On the theoretical role of "genetic coding". Philos. Sci. 67, 26-44.
46 Stent, G.S. (1977). Explicit and implicit semantic content of the genetic information. In: Butts, R.E. & Hintikka, J. (eds.). Foundational Problems in the Special Sciences, 131-149: 137.
47 Vgl. dazu Sarkar, S. (1996). Biological information: a skeptical look at some central dogmas of molecular biology. In: Sarkar, S. (ed.). The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives, 187-231.
48 Maynard Smith (2000).
49 Janich, P. (1999). Kritik des Informationsbegriffs in der Genetik. Theor. Biosci. 118, 66-84: 76f.
50 ebd.
51 Maynard Smith (2000): 193; Stegmann, U. (2005). Der Begriff der genetischen Information. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 212-230: 216f.
52 Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life?: 2f.
53 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 284.
54 Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 47.
55 Sterelny, K. (2000). The "genetic program" program: a commentary on information in biology. Philos. Sci. 67, 195-201; Sarkar, S. (2000). Information in genetics and developmental biology: comments on Maynard Smith. Philos.

Sci. 67, 208-213.
56 Griffiths, P.E. (2001). Genetic information: a metaphor in search of a theory. Philos. Sci. 68, 394-412.
57 Kay (2000): 296f.; vgl. xvii; 36.
58 Corning, P.A. (1995). Synergy and self-organization in the evolution of complex systems. Syst. Res. 12, 89-121: 117.
59 Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 149; 176.
60 a.a.O.: 172ff.
61 Mayr, E. (2001/04). Darwin's influence on modern thought. In: What Makes Biology Unique?, 83-96: 90.
62 Vgl. Grünewald, B. (1996). Teleonomie und reflektierende Urteilskraft. In: Riebel, A. & Hiltscher, R. (Hg.). Wahrheit und Geltung. Festschrift für Werner Flach, 63-84: 75.
63 Vgl. Moreno, A. (2003). Autonomy and information: two fundamental principles in biological organization. ISHPSSB 2003 Meeting. Full Program, 135.
64 Delbrück, M. (1971). Aristotle-totle-totle. In: Monod, J. & Borek, E. (eds.). Of Microbes and Life, 50-55: 55.
65 Fischbeck, H.-J. (2000). Zum Wesen des Lebens. Eine physikalische, aber nicht reduktionistische Betrachtung. In: Dürr, H.-P., Popp, F.-A. & Schommers, W. (Hg.). Elemente des Lebens. Naturwissenschaftliche Zugänge – philosophische Positionen, 255-278: 270.
66 a.a.O.: 261.
67 ebd.
68 a.a.O.: 262.
69 van Cleave, H.J. (1932). Eutely or cell constancy in its relation to body size. Quart. Rev. Biol. 7, 59-67: 61; Houghtaling, H.B. (1935). A developmental analysis of size and shape in tomato fruits. Bulletin of the Torrey Botanical Club 62, 243-252: 250.
70 Vgl. Keller, E.F. (2000). The Century of the Gene: 80; 159.
71 Upton, A.C. (1960). [Discussion statement]. In: Strehler, B.L. (ed.). The Biology of Aging. A Symposium Held at Gatlinburg, Tennessee, May 1-3, 1957: 62.
72 Simon, H.A. (1962). The architecture of complexity. Proc. Amer. Philos. Soc. 106, 467-482: 480.
73 Mayr, E. (1964). The evolution of living systems. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 51, 934-941: 939; vgl. ders. (1961). Cause and effect in biology. Science 134, 1501-1506: 1504.
74 Jacob, F. & Monod, J. (1961). Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. J. Molec. Biol. 3, 318-356: 354.
75 Wolpert, L. (1996). Principles of Development: 21.
76 Keller, E.F. (2000). Decoding the genetic program. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution, 159-177; vgl. dies. (2000). The Century of the Gene: 161.
77 Vgl. OED.
78 Comrie, L.J. (1946). Babbage's dream comes true. Nature 158, 567-568: 568.
79 Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. Was ist Leben? Die lebende Zelle mit den Augen des Physikers betrachtet, München 1989): 56.
80 a.a.O.: 111.
81 Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953.2). Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. Nature 171, 964-967: 965.
82 Brenner, S. (1957). On the impossibility of all overlapping triplet codes in information transfer from nucleic acid to protein. Proc. Nat. Acad. Sci. 43, 687-694.
83 Crick, F.H.C. (1963). The recent excitement in the coding problem. In: Davidson, J.N. & Cohn, W.E. (eds.). Progress in Nucleic Acid Research, vol. 1, 163-217: 166.
84 Gamow, G. (1954). Possible relation between deoxyribonucleic acid and protein structure. Nature 173, 318.
85 Brenner (1957); Crick, F. et al. (1961). General nature of the genetic code for proteins. Nature 192, 1227-1232.
86 Gamow, G., Rich, A. & Ycas, M. (1955). The problem of information transfer from the nucleic acids to proteins. Adv. Biol. Med. Phys. 4, 23-68: 24.
87 Vgl. Sarkar, S. (1996). Biological information: a skeptical look at some central dogmas of molecular biology. In: Sarkar, S. (ed.). The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives, 187-231.
88 Crick, F.H.C., Griffith, J.S. & Orgel, L.E. (1957). Codes without commas. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 43, 416-421; vgl. Maynard Smith, J. (1999). Too good to be true. Nature 400, 223.
89 Crick, F.H.C., Barnett, L., Brenner, S. & Watts-Tobin, R.J. (1961). General nature of the genetic code for proteins. Nature 192, 1227-1232.
90 Nirenberg, M. (1966). The RNA code and protein synthesis. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 31, 11-24; Khorana, H.G. et al. (1966). Polynucleotide synthesis and the genetic code. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 31, 39-49: 44.
91 Vgl. Fox, T.D. (1987). Natural variation in the genetic code. Ann. Rev. Genetics 21, 67-91; Watanabe, K. & Suzuki, T. (2008). Universal genetic code and its natural variations. eLS.
92 Woese, C.R. (1965). On the evolution of the genetic code. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 54, 1546-1552; ders. (1967). The Genetic Code: 194.
93 Crick, F.H.C. (1968). The origin of the genetic code. J. Mol. Biol. 38, 367-379: 369.
94 Holley, R.W. et al. (1965). Structure of a ribonucleic acid. Science 147, 1462-1465.
95 Sanger, F. et al. (1977). Nucleotide sequence of bacteriophage ΦX174 DNA. Nature 265, 687-695.
96 Fleischmann, R.D. et al. (1995). Whole-genome random sequencing and assembly of *Haemophilus influenza* Rd. Science 269, 496-512.
97 International Human Genome Sequencing Consortium (2001). Initial sequencing and analysis of the human genome. Nature 409, 860-921.

Literatur

Geissler, E. & Scheler, W. (Hg.) (1976). Information. Philosophische und ethische Probleme der Biowissenschaften.

Schnelle, H. (1976). Information. Hist. Wb. Philos. 4, 356-357.

Capurro, R. (1978). Information. Ein Beitrag zur etymologischen und ideengeschichtlichen Begründung des Informationsbegriffs.

Sarkar, S. (1996). Biological information: a skeptical look at some central dogmas of molecular biology. In: Sarkar, S. (ed.). The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives, 187-231.

Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code.

Stegmann, U. (2005). Der Begriff der genetischen Information. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 212-230.

García-Sancho, M. (2006). The rise and fall of the idea of genetic information (1948-2006). Genomics, Society and Policy 2, 16-36.

Instinkt

Dem lateinische Wort ›instinctus‹ liegt das Verb ›instinguere‹ »anstacheln, antreiben« zugrunde, das von ›stinguere‹ »stechen« abgeleitet ist. Das Substantiv erscheint vereinzelt im klassischen Latein, so bei Cicero, Seneca und Tacitus im Sinne von »Anreiz, Antrieb« oder auch »Begeisterung«.[1] Der Ausdruck bezeichnet dabei einen Einfluss, der ein spontan zweckmäßiges Resultat erbringt – bei Cicero z.B. im Sinne einer »göttlichen Inspiration« –, und steht dabei im Gegensatz zu einem Verhaltensantrieb durch Überlegung, Belehrung oder Lernen.[2] Parallel zum Begriff des Antriebs aus göttlichem Instinkt tritt seit der Spätantike das Konzept des Antriebs aus *natürlichem Instinkt* (»naturali instinctu«[3]; später auch »instinctus naturalis«[4]). Speziell auf Tiere angewandt wird dieser Terminus aber wohl erst im Mittelalter.

Allgemein kennzeichnend für den Instinktbegriff ist seine Verortung im Rahmen einer Theorie von konstanten Prozessen der *Natur* und seine Absetzung vom Begriff der *Vernunft* des Menschen: Während die durch Instinkt verursachten Verhaltensweisen der Tiere konstant und arttypisch auftreten, erscheint das durch Vernunft geleitete Handeln des Menschen als variabel und in starkem Maße situations- und kulturabhängig. Durch diese Bindung der Instinkte an die Natur der Organismen werden sie mit ihrer körperlichen Organisation assoziiert: Wie morphologische und physiologische Merkmale werden sie als Resultanten der körperlichen Konstitution der Organismen konzeptualisiert und analysiert.

Antike

Die ersten sachlichen Ursprünge des Instinktkonzeptes lassen sich in der sophistischen Zeit der griechischen Antike finden. Zwar wird in der Sophistik allgemein dem Lernen und der Erziehung für den Wissenserwerb ein großer Wert zugeschrieben, die sophistischen Gelehrten beschreiben aber auch Verhalten der Tiere, das ohne Überlegen, Lernen und Ausprobieren spontan erfolgreich verläuft. Beispiele für ein solches Wissen sind die Kampfmethoden der verschiedenen Tierarten (z.B. das Schlagen mit den Hufen der Pferde) oder das richtige Brüten der Eier durch eine Henne, die dies zum ersten Mal tut.[5] Dieses Wissen wird einer »Weisheit der Natur« zugeschrieben und als »angeboren« angesehen.[6] Auch die Artspezifität und Unveränderlichkeit der angeborenen, typischen Verhaltensweisen wird von den griechischen Autoren – ebenso wie später von Seneca[7] – erkannt.

Ein Instinkt ist eine primär nicht auf Lernen oder Einsicht, sondern auf einer erblichen genetischen Grundlage beruhende Disposition für ein bestimmtes, häufig komplexes, aber stereotyp ablaufendes Verhalten.

Instinkt (Avicenna 10.-11. Jh.) *195*
Trieb (16. Jh.) *199*
Pflanzentrieb (von Berger 1821) *198*

Aristoteles beschreibt ein instinktives Verhalten durch Beispiele, die in der Folgezeit, besonders im Mittelalter, zu den paradigmatischen Fällen eines Instinktverhaltens werden, nämlich der Nestbau der Schwalben und das Weben eines Netzes durch Spinnen. Er sagt von diesen Leistungen, sie seien das Ergebnis einer Naturfinalität, ohne auf Lernen, Ausprobieren oder Überlegung zu beruhen.[8] Als Instinkte sind damit solche Aktivitäten von Organismen anzusehen, die (1) auf ihre Umwelt bezogen sind, (2) nicht aus Lernen, Ausprobieren oder Einsicht entspringen, und (3) ihrem Überleben (Spinnennetz) oder ihrer Fortpflanzung (Nestbau) dienen. Zwar meint Aristoteles, Aktivitäten dieser Art finden sich auch bei Pflanzen, z.B. im Wachstum ihrer Wurzeln zur Ernährung und in der Bildung der Fruchtblätter zum Schutz des Samens[9], trotzdem ist der Instinktbegriff aber weitgehend auf die Tiere beschränkt geblieben. Eine gewisse konzeptionelle Nähe hat das instinktgetriebene Verhalten der Tiere bei Aristoteles zum glückhaften Gelingen einer Handlung.

Die antike Lehre der Instinkte ist eine Theorie zur Erklärung des Verhaltens, die einer Lusttheorie entgegengesetzt ist: Sie kann erklären, dass ein Verhalten ausgelöst wird, bereits bevor die lustvolle Erfahrung bei der Erreichung des angestrebten Ziels vorliegt. Als Auslöser des Verhaltens wirkt also nicht nur das Begehren von etwas Lustvollem (↑Bedürfnis), sondern auch ein natürlicher Antrieb, der *vor* jeder Erfahrung wirksam ist. Besonders nachhaltig wird diese Theorie in der Stoa vertreten. Danach ist die Lust nur eine Folge, nicht aber die Ursache und das eigentliche Ziel eines instinktiven Verhaltens. Ein Verhalten werde ausgeführt, weil es naturgemäß erfolge, nicht aber weil es Lust bereite. Als Beleg für diese Auffassung sieht Cicero die Tatsache, dass Lebewesen das Naturgemäße aufsuchen, bevor dieses als lustvoll erkannt sei.[10]

Das antike Instinktkonzept steht in sachlichem Zusammenhang zu den Prinzipien der ↑Selbst- und ↑Arterhaltung. Diogenes Laertius zitiert die Auffassung Chrysipps, der zufolge die Selbsterhaltung (»οἰκείωσις«) der erste Trieb (»ὁρμή«) ist, der sich in einem lebenden Wesen rege[11]; das Wachstum der Pflanzen erfolge dagegen ohne einen Trieb[12]. Cicero und die stoischen Philosophen vor ihm machen ein

Begehren (»appetitus«; ↑Bedürfnis) dafür verantwortlich, dass die Tiere zwischen nützlichen und schädlichen Dingen der Außenwelt unterscheiden und sich entsprechend verhalten.[13] Das Streben nach Selbsterhaltung gilt ihm als natürlicher Antrieb des Verhaltens der Tiere.[14] Cicero führt einige Beispiele von Verhaltensweisen an, für deren Ausbildung eine Belehrung keine Rolle spielt, die also von Natur aus, ohne vorangegangene Erfahrung ausgeführt werden (»sine magistro duce natura«[15]), z.B. suchen auf dem Land geborene Schildkröten und Krokodile sofort nach ihrer Geburt das Wasser auf, ebenso junge Enten, die von Hühnern ausgebrütet wurden, auch wenn ihre vermeintlichen Eltern das Wasser meiden.[16] Auch ein vor jeder Erfahrung vorhandenes Wissen über die für sie gefährlichen und nicht gefährlichen Tiere schreiben die antiken Autoren einigen Tieren zu: So fürchten sich nach Hierokles Hühnerküken nicht vor dem Stier, wohl aber vor Wiesel und Habicht.[17] Seneca grenzt ein durch Instinkte geleitetes angeborenes Verhalten scharf von einem erlernten Verhalten ab und schreibt den Tieren ein Wissen vor aller Erfahrung zu (»scientiam non experimento collectam«) (↑Lernen; angeboren/erlernt).[18] Die Instinkte zeigen sich bei den Tieren nach Seneca daran, dass sie bei allen Vertretern einer Art gleich sind und sofort nach der Geburt zur Verfügung stehen. Sie ermöglichten ohne irgend ein Nachdenken (»cogitatio«) und Überlegen (»consilium«) ein für die Selbsterhaltung nützliches Verhalten.[19] Im Gegensatz zu den Tieren werde ein Instinkt beim Menschen erst dann wirksam, wenn er von der Vernunft anerkannt worden sei. Der Mensch könne seine Triebe frei beherrschen und sei daher auch für sein Handeln verantwortlich (↑Mensch).[20]

Scholastik

Zu einem spezifischen Terminus innerhalb von Beschreibungen von Organismen wird das Wort in der lateinischen Übersetzung der Texte des persischen Gelehrten Avicenna. In offensichtlicher Parallele zu einer Passage der aristotelischen Physik (s.o.) führt Avicenna aus, dass das Bauen von Nestern durch Vögel und das Verhalten der Bienen nicht aus Zufall und nicht durch Überlegung erfolge, sondern geleitet durch einen »instinctus insitu« (arab. ›ilhām‹).[21] In diesem Instinkt seien die Tiere vom Menschen unterschieden, denn er unterliege keinen Veränderungen, sondern laufe stereotyp ab (»non variatur nec differt«).

Der in der Scholastik begründete Instinktbegriff ist im Wesentlichen auf die Tiere bezogen und steht in starker Opposition zum Konzept der Intelligenz und Freiheit im Handeln des Menschen.[22] Die Instinkte stehen nach scholastischer Lehre mit der Sinnlichkeit in unmittelbarem Zusammenhang; sie werden als Ausdruck der sinnlichen Seele (»anima sensitiva«) der Tiere verstanden, die von der vernünftigen Seele (»anima intellectualis«) des Menschen grundsätzlich unterschieden wird. In diesem Sinne verallgemeinert Thomas von Aquin den Instinktbegriff, wie er von Avicenna eingeführt wird, und macht ihn zu einem universalen Erklärungsprinzip für das Verhalten der Tiere: »causa autem operationum brutorum animalium est instinctus quidam«.[23] Nach dem scholastischen Wortverständnis ist ein Instinkt eine die Lebewesen lenkende Kraft, die den anorganischen Grundkräften gleichgesetzt wird.[24] Für den Menschen schließt Thomas das Vorhandensein von Instinkten nicht ganz aus. Vielmehr sieht er im Instinkt auch eine innere, von Gott her kommende Kraft, die den Menschen zum Glauben führe.[25] Die natürlichen Instinkte der Tiere sieht Thomas ebenso durch Gott eingepflanzt; sie würden wirksam, bevor die Tiere selbst Erfahrungen gemacht hätten: Dank ihres Naturinstinkts wüssten die Tiere von dem für sie Schädlichen und Nützlichen und verhielten sich dementsprechend.[26] Dieses Wissen liege auch dann vor, wenn es nicht direkt aus der Sinnlichkeit entspringen könne, weil das Objekt, auf das reagiert wird, in seinen rein sinnlichen Eigenschaften noch keine Bedrohung oder Lockung in sich habe: Ein Schaf fliehe z.B. vor einem Wolf, auch wenn der bloße Anblick des Wolfes für das Schaf nicht schädlich sei. In anderen Beispielen schließt auch Thomas wieder an die Beispiele Aristoteles' an, wenn er erläutert, der Instinkt stehe hinter dem Nestbau der Schwalbe und dem Weben eines Netzes durch die Spinne.[27] Immer ist es aber eine sinnliche Dimension, die mit den Instinkten verbunden ist, sie zielen nach scholastischer Lehre nicht – wie es der Erkenntnis des Menschen möglich sei – auf eine abstrakte Einsicht, sondern auf die angenehme Empfindung.

Frühe Neuzeit

Bei dem zum extremen Mechanismus tendierenden spanischen Arzt Gómez Pereira im 16. Jahrhundert schwankt die Bedeutung des Instinktbegriffs zwischen einem geistigen und einem rein materiellen Vermögen, das den Lebewesen als Maschinen eingebaut sei.[28] R. Descartes meidet meist die Rede von Instinkten. Wenn er den Ausdruck doch verwendet, setzt er ihn dem Denken entgegen und verwendet ihn, um zu begründen, dass den Tieren trotz ihres zweckmäßigen Verhaltens kein Denken zugeschrieben werden müsse, sondern sie ähnlich wie eine Uhr

von einem inneren Triebwerk angetrieben vorzustellen seien.[29]

Eine intensive Diskussion über Bedeutung und Umfang des Instinktbegriffs setzt in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts in Frankreich ein.[30] J. Guibelet bestimmt den Instinkt 1631 als eine angeborene Fähigkeit, die der Mensch mit den Tieren gemeinsam habe.[31] Über den Instinkt sei jedem Tier mitgeteilt, was es zu tun habe. Indem der Instinkt die Bewegungen zu einem Ziel führe, ohne dass dabei Bewusstsein oder Wollen eine Rolle spiele, stelle er eine Art Kraft dar. Auch den Pflanzen und selbst den Steinen schreibt Guibelet manchmal die Leitung durch einen Instinkt zu. Einen in den Grundzügen ähnlichen Instinktbegriff hat P. Chanet.[32] Auch er interpretiert den Instinkt funktional als eine auf die Selbst- und Arterhaltung gerichtete organische Kraft.

M. Cureau de la Chambre wendet 1648 gegen Guibelet und Chanet ein, dass die Zuschreibung eines Instinkts eine Empfindungsfähigkeit voraussetzt; Pflanzen und empfindungslose Tiere verfügten daher über keine Instinkte.[33] Der Instinkt wird hier nicht der Vernunft entgegengesetzt, sondern als ein sie unterstützendes Vermögen verstanden. Über den Instinkt seien den Tieren Bilder in der Seele mitgegeben, die ihr Verhalten der Sympathie und Hinwendung zu einigen Objekten und der Abneigung und Abwendung von anderen bewirken würden. Das Ziel des instinktiv geleiteten Verhaltens ist nach Cureau de la Chambre in erster Linie die Erhaltung der Art, nicht die des einzelnen Individuums; denn die Art erhalte sich über die einzelnen Individuen hinweg. Der Instinkt erscheint hier, ähnlich wie zuvor bei Gassendi, als ein erbliches Wissen.[34]

18. Jh.: Instinkte als »angeborene Kunst«

Unterschieden wird das über Instinkte erhaltene Wissen der Tiere von dem individuell erworbenen Wissen. Immer wieder wird dabei darauf hingewiesen, dass viele Tiere ein instinktives Wissen besitzen, das über ihr Einsichtsvermögen weit hinausgeht. So liefert D.-R. Boullier 1737 eine Definition des Instinktbegriffs, in der ausdrücklich auf das Fehlen von Gewohnheit (»habitude«), Belehrung und Erfahrung verwiesen wird (»les Individus n'ont besoin ni de règle ni d'expérience«) (vgl. Tab. 127).[35] Aufgrund ihrer Unabhängigkeit von Erfahrungen und Gleichförmigkeit bei allen Mitgliedern einer Art gelten die Instinkte für Boullier als eine angeborene Kunst (»un art inné«).[36] Boullier erwägt es auch, Instinkte als eine Art von Vernunft (»une Raison particuliére«) anzusehen.[37] Sie bilden in seiner Beschreibung insgesamt ein System von angeborenen Vermögen zur Initiation und Regulation von komplexen Bewegungsabläufen, die funktional auf die Erhaltung und Fortpflanzung von Organismen bezogen sind.

Erstaunlich und einer besonderen Erklärung bedürftig erscheinen vielen Autoren die Komplexität und zweckmäßige Voraussicht der Verhaltensweisen, die auf Instinkte zurückgeführt werden. Die Voraussicht übersteige dabei vielfach die Einsichtsfähigkeit der Tiere. So stellt D. Hume 1748 fest, dass der Instinkt den Tieren ein zweckmäßiges Verhalten ermöglicht, das den Grad ihrer normalerweise gezeigten Einsicht weit übersteigt (»which much exceed the share of capacity they possess on ordinary occasions«).[38] Später finden sich bei G. Cuvier ähnliche Feststellungen (»pour être attribuées à l'intelligence, [les actions instinctifs] supposeraient une prévoyance et des connaissances infiniment supérieures à celles qu'on peut admettre dans les espèces qui les exécutent«).[39] Ende des 19. Jahrhunderts heißt es bei B. Altum: »Das Thier besitzt nur sinnliche Vorstellungsverbindungen, aber kein geistiges Abstractionsvermögen, es denkt nicht, reflectirt nicht, setzt nicht selbst Zwecke, und wenn es dennoch zweckmäßig handelt, so muß ein Anderer für dasselbe gedacht haben. Es handelt ohne allen Zweifel nach Gesetzen, aber diese Gesetze sind ihm nicht proponirt, werden nicht von ihm menschlich verstanden und angenommen, sondern sie sind ihm *immanent*«.[40] Ausdrücklich als Beleg für eine übernatürliche Kraft führt E. Wasmann das komplexe instinktive Verhalten von Insekten an (»Der Kunsttrieb des kleinen Käfers bietet uns […] einen ebenso klaren als anziehenden Beweis für das Dasein eines überweltlichen, unendlich weisen Gottes«) (vgl. Abb. 220).[41] Aufgrund seines bloß »sinnlichen Erkenntnis- und Strebevermögens«[42] und seiner »Überlegungsunfähigkeit«[43] schreibt Wasmann den Insekten zwar eine »Seele«, aber keinen »Geist« zu: »das Seelenleben der Thiere ist nie und nimmer ein Geistesleben«[44].

E.B. de Condillac bestimmt in der Mitte des 18. Jahrhunderts den Instinkt der Tiere als eine aus ihren Bedürfnissen entstandene Gewohnheit, die ohne Reflexion ausgeführt wird.[45] Der Instinkt sei beim Erreichen seines Zieles sicherer als die Vernunft, wenn er auch Täuschung und Irrtum nicht ganz ausschließe. Im Gegensatz zu den auf das Theoretische und Abstrakte, z.B. das Wahre und Schöne, gerichteten Kenntnissen des Menschen, führten die durch den Instinkt geleiteten Urteile der Tiere zu praktischen Kenntnissen (»connoissances pratiques«) und zu dem, was für ihre Erhaltung nützlich sei.[46] Wie bei Condillac ist es an der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert allgemein üblich, die Instinkte nach la-

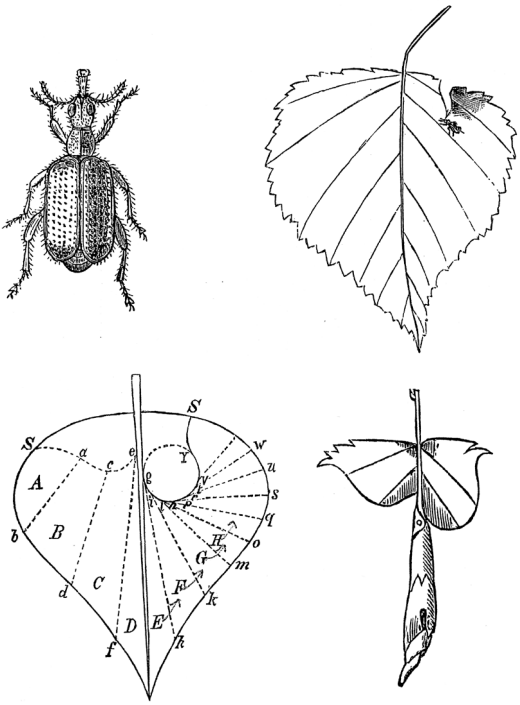


Abb. 220. Der Schwarze Birkenblattroller oder »Trichterwickler« (Deporaus betulae) *(oben links), der zur Nahrungsversorgung und zum Schutz seiner Nachkommen einen Trichter aus einem Birkenblatt baut (unten rechts). Die explizite Berechnung der S-förmigen Schnittlinie in den Blättern wird 1884 von E. Wasmann für ein mathematisch komplexes Problem gehalten (unten links), das für die »Überlegungsfähigkeit des Thierchens unerreichbar« (p. 100) und daher auf einen Instinkt zurückzuführen sei (aus Wasmann, E. (1884). Der Trichterwickler: 4; 10; 20; vgl. aber Prell, H. (1925). Der Trichterwickel des Birkenblattrollers. Naturwiss. 13, 652-656).*

marckistischem Modell aus der Gewohnheit abzuleiten. In seiner Abhandlung über die »Kunsttriebe« der Tiere entwickelt H.S. Reimarus 1760 eine Klassifikation der Triebe, die für alle späteren Systeme grundlegend ist. Allgemein bestimmt Reimarus die Triebe teleologisch über ihre Funktion: »Alle Kunsttriebe aller Thiere zielen 1) entweder auf das Wohl und die Erhaltung eines jeden Thieres nach seiner Lebensart; oder 2) auf die Wohlfahrt und Erhaltung des Geschlechtes oder der Nachkommen«.[47]

Eine materialistische Interpretation eines Instinkts liefert D. Diderot 1778, indem er einen Instinkt als eine Kette (»enchaînement«) von Bewegungen beschreibt, die sich aus der speziellen körperlichen Organisation (»organisation«) eines Tieres und den Umweltbedingungen ergibt und auf die Erhaltung des Individuums gerichtet ist (vgl. Tab. 127).[48] Auf dieser Grundlage können die Instinkte als komplexe Bewegungsfolgen mittels einer Kette von Reflexen gedeutet werden (im Sinne des Konzepts der Reflexkette; ↑Verhalten/Reflex): Das Ergebnis einer Reflexbewegung wirkt als Auslöser einer anderen Bewegung. Das Modell einer Reflexkette geht aus der Verbindung von Reflexphysiologie und Assoziationspsychologie hervor und wird Mitte des 19. Jahrhunderts durch A. Bain und I.M. Sechenov zu einer Theorie komplexer Bewegungen entwickelt.[49] Die Analyse von Bewegungen als Aneinanderkettung elementarer Reflexe soll eine rein physiologische Erklärung dieser Bewegungen ermöglichen.

Gegen die lamarckistische Ableitung der Instinkte aus der Gewohnheit wendet sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts J.J. Virey. Er stellt Instinkt und ↑Intelligenz scharf einander gegenüber und schreibt ihnen einen anderen Ursprung zu: die Intelligenz der individuellen Erfahrung, den Instinkt aber einem vor das individuelle Leben zurückreichenden Erbe. Die Instinkte entwirft Virey als funktional äquivalent zur Intelligenz: Je höher die Intelligenz ausgebildet sei, desto geringer die Instinkte (»plus cet animal jouira des prérogatives de l'intelligence, mais moins son instinct se manifestera au-dehors«).[50]

Instinkte bei Pflanzen?

Aufgrund der allgemeinen Definitionen des Instinktbegriffs wird Ende des 18. Jahrhunderts nicht nur bei den Tieren, sondern auch für die Pflanzen ein durch Instinkte geleitetes Verhalten diagnostiziert. T. Percival sieht den Instinkt als die Fähigkeit, das mit der eigenen Natur Zusammenstimmende zu suchen und das ihr Entgegenstehende zu meiden, ohne dass dabei Erfahrung, Wissen oder Freiheit eine Rolle spiele. Das Wachstum einer Wurzel in die Erde ist danach ebenso durch einen Instinkt geleitet wie das Verhalten der Tiere.[51] Ähnlich heißt es 1811 bei J.P. Tupper, der Instinkt (der Pflanzen und Tiere) sei eine zweckmäßige Disposition, ohne Willen (»deliberation«), ohne Reflexion und ohne Wahrnehmung der angestrebten Ziele.[52]

Seit den frühen 1820er Jahren erwägen es einige Autoren, Instinkte auch bei Pflanzen anzunehmen. Dies erfolgt in erster Linie mit Hilfe des Begriffs ***Pflanzentrieb***. J.E. von Berger ist 1821 der Auffassung, es sei »die Reproduction der Gattung das höchste Moment des vegetativen Lebens«[53], und er spricht von einer »Allmacht des Triebes in der ganzen Natur«[54] und dem »mächtigen Pflanzentrieb«.[55] Dieser Pflanzentrieb wird auch bei anderen Autoren mit Wachstum und Fortpflanzung verbunden.[56] Nach

H. Ulrici (1866) offenbare sich ein »Pflanzentrieb« im gerichteten Wachstum, z.B. in der Unterscheidung von Helligkeit und Dunkelheit.[57] Allgemein etablieren kann sich die Rede von Instinkten bei Pflanzen allerdings nicht. G. Bateson brandmarkt die Zuschreibung von Instinkten zu Pflanzen 1969 als einen »Zoomorphismus«, der für die Botanik genauso »schlimm« sei wie der Anthropomorphismus für die Zoologie.[58]

Instinkt und Trieb

›Instinkt‹ und ›Trieb‹ werden im Deutschen vielfach als synonym verstanden. Das Substantiv ***Trieb*** geht auf das Verb ›treiben‹ (ahd. ›trīban‹, engl. ›drive‹) mit der allgemeinen Bedeutung »in Bewegung setzen« zurück. Es bezieht sich ursprünglich auf das Treiben des Viehs, seit dem 16. Jahrhundert gewinnt es die allgemeinere Bedeutung »Eifer, innerer Antrieb«. Im Sprachgebrauch seit der Antike wird dem Ausdruck ›Trieb‹ (griech. »ὁρμή«) eine weitere Bedeutung als ›Instinkt‹ zugeschrieben, insofern im Instinktbegriff die irrationale Komponente ein dominierendes Gewicht hat, beim Menschen z.B. im Sinne eines »irrational glückhaften Handelns«, die im Triebbegriff nicht vorliegen muss.[59] Nicht jede Triebhandlung muss also eine naturhaft-irrationale Grundlage haben und insofern eine Instinkthandlung sein.

So bezeichnet das Wort ›Trieb‹ bei den philosophischen Klassikern des deutschen Idealismus vielfach in eindeutiger Weise eine nicht naturale Anlage.[60] Ausdruck findet diese Wortverwendung 1764 in I. Iselins Vorstellung von einem »Trieb zur Vollkommenheit« als dem »unterscheidenden Kennzeichen der menschlichen Natur«.[61] Iselin schließt sich dabei einem Gedanken J.J. Rousseaus an, der 1755 in der Fähigkeit zur Vervollkommnung (»faculté de se perfectionner«; »perfectibilité«) ein Merkmal des Menschen als Individuum und als Gattung sieht, das gerade der instinktgeleiteten, auf einem Vollkommenheitsniveau verbleibenden Existenzweise der Tiere entgegengesetzt sei (»la Bête, qui n'a rien acquis et qui n'a rien non plus à perdre, reste toujours avec son instinct«).[62]

In einem auf das Biologisch-Naturale bezogenen Sinn erscheint der Triebbegriff dagegen 1760 in H.S. Reimarus' Konzept des *Kunsttriebes* der Tiere. Dieses bezeichnet die Motivationsgrundlage für diejenigen biologisch funktionalen Verhaltensaspekte der Tiere, die auf Selbsterhaltung und Fortpflanzung gerichtet sind.[63] Reimarus weist auch auf die erbliche Grundlage der Triebe hin: »Ein großer Theil der Kunsttriebe wird von der Geburt an, ohne alle äußere Erfahrung, Unterricht oder Beyspiele, und doch ohne Fehl ausgeübet; und ist also gewiß natürlich angeboren und erblich«.[64] Eine ebenso eindeutig biologische Fundierung weist J.F. Blumenbachs Begriff des *Bildungstriebes* auf, »die erste wichtigste Kraft zu aller Zeugung, Ernährung und Reproduction«.[65] Im Anschluss an diese Einbettung des Triebbegriffs in allgemeine Theorien des Organischen bindet I. Kant in den 1790er Jahren seinen Begriff eines Triebes beim Menschen an die »Anlage für die Thierheit im Menschen«[66], d.h. die nicht-vernunftgeleiteten Motivationsaspekte des Verhaltens.

Im Anschluss an den älteren und umfassenderen Triebbegriff hält sich daneben aber auch die Bedeutung von ›Trieb‹ zur Bezeichnung nicht nur der naturbedingten, dranghaften Verhaltensmotivationen, sondern gerade auch der durch Überlegung und Vernunft geleiteten. So formuliert J.G. Fichte 1800: »Die Selbstthätigkeit im Menschen, die seinen Charakter ausmacht, ihn von der gesammten Natur unterscheidet, uns außerhalb ihrer Gränzen setzt, muß sich auf etwas ihm Eigenthümliches gründen; und dieses Eigenthümliche eben ist der Trieb. Durch seinen Trieb ist der Mensch überhaupt Mensch«.[67] Der Trieb wird von Fichte allgemein definiert als »eine innere sich selbst zur Kausalität bestimmende Kraft«[68] und »das höchste, und einzige Princip der Selbstthätigkeit in uns; er allein ist es, der uns zu selbstständigen, beobachtenden, und handelnden Wesen macht«[69].

Auch in den frühen Theorien zur Tierpsychologie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts bildet ›Trieb‹ kein Konzept, das zur Differenzierung zwischen dem Verhalten von Mensch und Tier Einsatz findet. W. Wundt bezeichnet als ›Trieb‹ 1874 allgemein »eine Gemüthsbewegung, die auf zukünftige Eindrücke gerichtet ist«.[70] Er bekennt sich damit explizit zu einer teleologischen Fundierung des Triebbegriffs. Als »innere Bestimmungsgründe« des Verhaltens sind die Triebe für Wundt ausdrücklich etwas den Menschen mit den Tieren Verbindendes: »Nicht in der Freiheit von Trieben oder ihrer Bezwingung besteht also die Errungenschaft der Cultur, sondern in einer Vielseitigkeit derselben«.[71] In diese Richtung weist es auch, wenn F. Nietzsche die Triebe 1883 als »höhere Organe«[72] bezeichnet und damit die später praktizierte parallele Analyse von Verhaltensdispositionen und morphologischen Merkmalen als in der Evolution entstandene Einrichtungen vorbereitet.

19. Jh.: Versuche zur Integration in die Physiologie

Trotz der frühen Versuche einer physiologischen Explikation des Instinktbegriffs im 18. und 19. Jahrhundert gelingt seine Integration in die physiologischen Theorien doch nicht vollständig, so dass er

eine theoretisch isolierte Stellung aufweist und von verschiedener Seite ausdrücklich abgelehnt wird.[73] Die Ablehnung kommt dabei aus entgegensetzten Richtungen: Von den stärker deskriptiv orientierten Biologen wird er abgelehnt, weil mit ihm – einem von der scholastischen Tradition geprägten Begriff – eine starke Entgegensetzung des Verhaltens von Menschen und Tieren transportiert wird. Gesucht wird aber ein einheitlicher theoretischer Rahmen, der auf Mensch und Tier gleichermaßen Anwendung findet. So unternimmt es P. Scheitlin 1840, die Tier- und Menschenpsychologie mit dem gleichen begrifflichen Instrumentarium zu bestreiten und lehnt Differenzbegriffe wie den des Instinkts ausdrücklich ab. Tier und Mensch sind in psychologischer Hinsicht nach Scheitlin in einer kontinuierlichen Stufung von seelischen Vermögen miteinander verbunden; die Tiere würden ebenso über ein Denken verfügen wie der Mensch über Instinkte. Die »Thierseele« könne daher nicht der Menschenseele »contradictweise entgegengesetzt« sein, denn auch für die Tiere gebe es »Wahrheit«; denn sie würden über Sinneszeugnisse und ein Wollen verfügen.[74] In ähnlicher Weise argumentiert A. Brehm 1864 im ersten Band seines ›Thierlebens‹ gegen den Instinktbegriff als ein Konzept, das eine grundsätzliche Scheidung zwischen Tier und Mensch rechtfertigen könnte: »Es zeugt von ebensoviel Hochmuth als Unverstand, wenn der Mensch mit hohlem Stolze alle höheren Geistesthätigkeiten für sich beansprucht und dem Thiere vornehm nur unbewußten Trieb, gleichsam zur Ahnung statt zur Erkenntniß läßt«.[75] Von anderer Seite wird der Begriff des Instinkts abgelehnt, weil er als metaphysisch und unwissenschaftlich gilt. So stellt L. Büchner den Begriff 1855 auf gleiche Ebene wie ›Lebenskraft‹ (↑Vitalismus).[76]

Seit Ende des 19. Jahrhunderts wird der Begriff daher durch andere, in die mechanistisch orientierte Physiologie besser integrierte Konzepte abzulösen versucht. So verwendet J. Loeb statt ›Instinkt‹ den Ausdruck ›Tropismus‹ (↑Selbstbewegung).[77] Allgemein üblich wird es aber, Instinkte als eine komplexe Form von Reflexen (↑Verhalten) zu interpretieren. So beschreibt H. Spencer 1855 den Instinkt als eine *zusammengesetzte Reflexhandlung* (»compound reflex action«), und er hält eine scharfe Abgrenzung von Instinkt und Reflex für nicht möglich.[78] Er bilde sich aus der Koordination vieler einzelner Stimuli zu einem handlungsauslösenden Gesamtstimulus und ermögliche auch die Einbeziehung individuell erworbener Erfahrungen. Diese Sicht des Instinktes ist bis zum Ende des Jahrhunderts bestimmend. W. James ist 1890 der Auffassung, alle Instinkthandlungen würden dem generellen Muster eines Reflexes entsprechen, insofern sie durch Sinnesreize ausgelöst würden: »The actions we call instinctive all conform to the general reflex type; they are called forth by determinate sensory stimuli in contact with the animal's body, or at a distance in his environment«.[79] Noch 1920 heißt es bei H.E. Ziegler: »Die Instinkte sind mit den Reflexen zusammenzustellen. Sie unterscheiden sich von ihnen nur durch die größere Kompliziertheit, insbesondere dadurch, daß sie nicht nur eine Tätigkeit eines Organes, sondern Handlungen des ganzen Individuums bedingen«.[80] Auf neurophysiologischer Ebene unterscheidet Ziegler zwischen »ererbten Bahnen des Nervensystems« und »individuell erworbenen Bahnen« und kann auf dieser Grundlage der Modifikation von Instinkten durch individuelles Lernen Rechnung tragen.

Experimentelle Untersuchungen von instinktiven Verhaltensweisen erfolgen seit dem 19. Jahrhundert. Der frühe Ethologe D. Spalding führt in den 1870er Jahren Versuche zum instinktiven Verhalten bei Hühnchen durch. Er versieht die Küken, bevor sie aus dem Ei geschlüpft sind, mit einer Maske und zeigt, dass sie bestimmte Verhaltensweisen zeigen, ohne diese zuvor offensichtlich gelernt zu haben.[81]

Neben den Versuchen zur physiologischen Untersuchung und Explikation findet der Instinktbegriff im 19. Jahrhundert auch von philosophischer und biotheoretischer Seite viel Aufmerksamkeit. Als zentrales Prinzip des Organischen und als besonderen Ausdruck eines universalen Willens in der Natur interpretiert A. Schopenhauer den Instinkt. Er definiert den Instinkt als ein »Wirken wie nach einem Zweckbegriff und doch ganz ohne denselben«.[82] Der Instinkt gibt nach Schopenhauer »das Allgemeine, die Regel« eines Verhaltens[83]; er ist gegenüber dem durch den Intellekt geleiteten Handeln der höheren Tiere und des Menschen durch eine größere Stabilität und Sicherheit gekennzeichnet[84]. Weil das instinktgeleitete Verhalten der Tiere oft im Dienst der Fortpflanzung steht und damit gegen die Selbsterhaltung des Individuums gerichtet sein kann, bezeichnet Schopenhauer den Instinkt als einen »Wahn«, »vermöge dessen ihm als ein Gut für sich selbst erscheint, was in Wahrheit bloß eines für die Gattung ist«.[85] Durch seine Instinkte werde das Individuum »der Betrogene der Gattung«[86], denn die »Zwecke der Gattung«, insbesondere der Trieb zur Fortpflanzung, würden »dem persönlichen Interesse der dargestellten Individuen zuwiderlaufen und daher das Glück derselben zu untergraben drohen«[87] (Schon Kant spricht vom »Gängelwagen des Instincts«, der eine Person von ihren vernünftigen Handlungen fortführen könne.[88]) Um-

»[S]ome Determination of our Nature […], antecedent to all Reason« (Hutcheson 1725, 143).

»On appele Instinct le principe de ce cours d'actions réglées qui est propre à chaque espèce, et où, sans le secours de l'habitude et de l'art, chaque animal suit une certaine tablature de mouvemens industrieux, pour parvenir à une fin proper à l'espèce dont il est« (Boullier 1728/37, 366).

»[L]'instinct n'est que cette habitude [qui est absolument nécessaire à la conservation de l'animal] privée de réflexion« (Condillac 1755, 109).

»L'instinct animal est un enchaînement nécessaire de mouvements conséquents à l'organisation et aux circonstances, par l'effet desquelles l'animal exécute sans nulle délibération, indépendamment de toute expérience, une longue suite d'opérations conformes à sa conservation« (Diderot 1778, 314).

»Der Instinct ist das Vermögen der Thiere, aus einem angebornen, unwillkührlichen, inneren Drange, ohne allen Unterricht, von freyen Stücken, sich zweckmäßigen, und zu ihrer und ihres Geschlechts Erhaltung abzielenden Handlungen zu unterziehen« (Blumenbach 1779/1807, 42f.).

»[W]e may […] define instinct as mental action (whether in animals or human beings) directed towards the accomplishing of adaptive movement, antecedent to individual experience, without necessary knowledge of the relation between the means employed and the ends attained, but similarly performed under the same appropriate circumstances by all the individuals of the same species« (Romanes 1882/86, 15f.).

»Instinct is usually defined as the faculty of acting in such a way as to produce certain ends, without foresight of the ends, and without previous education in the performance« (James 1890, 1004).

»Instinctive activities: congenital, adaptive, and coördinated activities of the organism as a whole; specific in character, but subject to variation analogous to that found in organic structures; similarly performed by all the members of the same more or less restricted group, in adaptation to special circumstances frequently recurring or essential to the continuance of the race; often periodic in development and serial in character« (Lloyd Morgan 1895, 327).

»The first criterion of instinct is, that it can be performed by the animal without learning by experience, instruction or imitation« (Whitman 1899, 311).

»Wir sprechen von Instinkt, wenn ein Tier anscheinend unbewußte Bewegungen oder Handlungen vollführt, welche für die Erhaltung des Individuums oder der Art nötig oder nützlich sind« (Loeb 1906, 7).

»We may […] define an instinct as an inherited or innate psycho-physical disposition which de-termines its possessor to perceive, and to pay attention to, objects of a certain class, to experience an emotional excitement of a particular quality upon perceiving such an object, and to act in regard to it in a particular manner, or, at least, to experience an impulse to such action« (McDougall 1908/21, 29).

»Unter dem ›Instinkt‹ verstehen wir bei den Tieren die charakteristische psychische Veranlagung, dank welcher bestimmten Empfindungen, Wahrnehmungen oder Erinnerungen bestimmte Gefühle und Emotionen folgen und diesem Erkennen und Fühlen wieder ein bestimmter Drang und bestimmte Strebungen, die sich in Handlungen verwirklichen; während umgekehrt auch bestimmte Wahrnehmungen und Gefühle wieder von den Strebungen erweckt und beeinflusst werden« (Bierens de Haan 1940, 34).

»I will tentatively define an instinct as a hierarchically organized nervous mechanism which is susceptible to certain priming, releasing and directing impulses of internal as well as of external origin, and which responds to these impulses by coordinated movements that contribute to the maintenance of the individual and the species« (Tinbergen 1951, 112).

»Instinct=An inherited and adapted system of co-ordination within the nervous system as a whole, which when activated finds expression in behaviour culminating in a fixed action pattern. It is organised on a hierarchical basis, both on the afferent and efferent sides. When charged, it shows evidence of action-specific-potential and a readiness for release by an environmental releaser« (Thorpe 1951, 36).

»Mehr oder minder kompliziertes, angeborenes Verhalten, das gleichzeitig durch innere u. äußere Faktoren bestimmt wird« (Kosmos-Lexikon der Naturwissenschaften 1953, 1340).

»[D]ie Fähigkeit vieler Tiere, stimmungsanregende Impulse innerer und äußerer Herknuft mit arttypischem Instinktverhalten zu beantworten« (ABC Biologie 1967, 389).

»Als einen Instinkt oder einen Trieb bezeichnen wir ein im Ganzen spontan aktives System von Verhaltensweisen, das funktionell genügend einheitlich ist, um einen Namen zu verdienen. Die Benennung eines solchen Systems [erfolgt] nach einer Funktion« (Lorenz 1978, 175).

»Der bei weitem umstrittenste Begriff in der Ethologie. […]. Am häufigsten versteht man in der Ethologie unter ›Instinkt‹ einen angeborenen Verhaltensmechanismus, der sich in geordneten Bewegungsabläufen, den sogenannten *Erbkoordinationen*, äußert und der durch bestimmte Reize über einen *Auslösemechanismus* in Gang gesetzt werden kann. Die Koordination der Bewegungen erfolgt in bestimmten Zentren des Gehirns« (Immelmann 1975, 63).

Tab. 127. Definitionen des Instinktbegriffs.

gekehrt erscheint Schopenhauer der Fortpflanzungsinstinkt als »der Genius der Gattung«: »alles beruht darauf, daß die Gattung, als in welcher die Wurzel unsers Wesens liegt, ein näheres und früheres Recht auf uns hat, als das Individuum; daher ihre Angelegenheiten vorgehn«.[89]

Instinkt und Evolution

Mit der Evolutionstheorie wird die naturhistorische Kontinuität von Tier und Mensch auf eine theoretisch überzeugende Grundlage gestellt. Auch das Konzept des Instinkts wird im Zuge dieser Entwicklung zu einem Mensch und Tier verbindenden Prinzip. C. Darwin zeigt in einer vergleichenden Perspektive anhand vieler Beispiele, wie mimische und gestische Ausdrücke des Menschen – die »Gemütsbewegungen« (»expressions of the emotions«) – eine instinktive Grundlage haben.[90] Darwin versteht unter einem Instinkt, der klassischen Bestimmung gemäß, eine Aktion von Tieren, die nicht aus Erfahrung und nicht aus Einsicht erfolgt. Er erklärt ihre Entstehung, ebenso wie die körperlicher Merkmale durch Natürliche Selektion, wenn diese bei der Hervorbringung komplexer Instinkte auch schrittweise ablaufe: »No complex instinct can possibly be produced by natural selection, except by the slow gradual accumulation of numerous, slight, yet profitable, variations«.[91] Darwin unternimmt es also, die Instinkte genauso wie die morphologischen Merkmale der Organismen als durch die Selektion geformt zu betrachten und zu analysieren. Durch die schrittweise Wirkungsweise der Selektion sieht er darin keine grundsätzliche Schwierigkeit: »I can see no difficulty in natural selection preserving and continually accumulating variations of instinct to any extent that may be profitable«.[92] Konkret schreibt er zu den komplexen Instinkten der Biene, diese könnten sukzessive entstanden sein: »the most wonderful of all known instincts, that of the hive-bee, can be explained by natural selection having taken advantage of numerous, successive, slight modifications of simpler instincts«.[93] Neben der Erklärung der Instinkte durch Natürliche Selektion (und der teilweise offenen Ablehnung lamarckistischer Überlegungen[94]) stützt sich Darwin an anderer Stelle auch auf ein lamarckistisches Modell, dem zufolge die Instinkte allmählich aus gewohnheitsmäßigen Verhaltensweisen entstehen: »Actions, which were at first voluntary, soon became habitual, and at last hereditary, and may then be performed even in opposition to the will«.[95]

Lamarckistische Elemente in der Erklärung der Entstehung der Instinkte sind in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts weit verbreitet (↑Lamarckismus). Aus ursprünglichen Gewohnheiten entstanden seien sie im Laufe der Zeit erblich geworden.[96] G.J. Romanes unterscheidet 1883 zwischen *primären Instinkten*, die durch die Natürliche Selektion entstanden seien, und *sekundären Instinkten*, die ursprünglich als Handlungen der Intelligenz aufgetreten seien.[97] Auch W. Wundt erklärt die Instinkte ausgehend von ursprünglichen »Willensakten«, die im Laufe der individuellen oder phylogenetischen Entwicklung »mechanisiert« worden seien.[98] Kritisiert wird dieser Ansatz zu Beginn des 20. Jahrhunderts mit dem Hinweis, es handele sich um eine anthropomorphistische Konzeption, die insofern irreführend sei, als viele niedere Tiere Verhaltensweisen zeigten, die weit über ihrem Einsichtsvermögen stünden und daher nicht in ursprünglichen Willensakten gründen könnten.[99] A. Weismann wendet sich schon früh eindeutig gegen eine Vererbung von Instinkten nach dem lamarckistischen Modell der Vererbung erworbener Eigenschaften. Er ist 1883 der Meinung, »dass alle Instinkte rein nur durch Selection entstehen, dass sie nicht in der Uebung des Einzellebens, sondern in Keimesvariationen ihre Wurzel haben«.[100]

Deutlich für eine evolutionäre Betrachtung und Erklärung der Instinkte plädiert 1891 auch H.E. Ziegler: »Die Principien, welche für die morphologische Betrachtung der Organe aufgestellt sind, sie gelten alle auch für die Instincte; auch hinsichtlich dieser spricht man von Homologie, Analogie und Parallelentwicklung, von individueller Variation, natürlicher Züchtung und daraus resultirender Zweckmäßigkeit«.[101] Später wird diese Auffassung systematisch von den Gründungsvätern der Vergleichenden Verhaltensforschung (↑Ethologie), von O. Heinroth, C.O. Whitman und besonders K. Lorenz, ausgearbeitet. Whitman formuliert 1899 den viel zitierten Satz: »Instinct and structure are to be studied from the common standpoint of phyletic descent«.[102] Bei Lorenz heißt es rückblickend: »Die Entdeckung der Homologisierbarkeit von Bewegungsweisen ist der archimedische Punkt, von dem aus die Ethologie oder vergleichende Verhaltensforschung ihren Ursprung genommen hat«.[103] Die Vergleichende Verhaltensforschung sei erst dadurch möglich geworden, dass Verhaltensweisen als homolog zu einander beurteilt werden können.[104]

Definitionsversuche am Ende des 19. Jh.

In den Definitionen des Instinktbegriffs am Ende des 19. Jahrhunderts wird der spontane, angeborene und arttypische Charakter der Instinkte betont. Deutlich wird dies in der Definition, die G. Romanes, ein Freund Darwins, in seinem Werk ›Animal

Intelligence‹ in den 1880er Jahren gibt. Romanes definiert einen Instinkt als »geistige Handlung«, die auf eine der individuellen Erfahrung vorausgehende adaptive Bewegung gerichtet ist, sich ohne notwendige Einsicht in das Verhältnis von Mittel und Zweck vollzieht und unter den gleichen Umweltbedingungen von allen Mitgliedern einer Art ausgeführt wird (vgl. Tab. 127).[105] In ähnlicher Weise hebt C. Lloyd Morgan um die Jahrhundertwende das Angeborene und für eine Art Charakteristische der Instinkte hervor (vgl. Tab. 127). Er bezeichnet die Instinkte als »ererbte« Verhaltensweisen, die eine »bestimmte Regelmäßigkeit des Verlaufs« zeigen und von »der individuellen Erfahrung unabhängig« seien, als »fix und fertige Dinge«, wie er sagt.[106] Eine klare Abgrenzung von Reflexen und Instinkten erscheint Lloyd Morgan nicht möglich; zwischen beiden bestehe ein Kontinuum. Die beide Enden des Kontinuums sollen aber doch voneinander abgehoben werden: Reflexe sind nach Lloyd Morgan »örtlich begrenzte Reaktionen auf spezialisierte Reize, Instinkte dagegen mehr zusammengesetzte Handlungsweisen«.[107]

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts werden einzelne Verhaltensweisen, die als Ausdruck eines Instinktes interpretiert werden, als *Instinkthandlungen* oder *Instinktbewegungen* bezeichnet (↑Verhalten). Für W. Wundt, der diese Formulierung im Deutschen verbreitet, bilden die Instinkte die »angeborenen thierischen Triebe«.[108] Als Gegenstand der Psychologie betrachtet er die »inneren Bestimmungsgründe« für die »Handlungen« der Tiere. Eine Abgrenzung von Trieb- und Instinkthandlungen schlägt G. Glogau 1880 vor: ›Triebhandlung‹ will er für eine Tätigkeit verwenden, die als Reaktion »direct auf physische Reize erfolgt«; bei einem »Instinct« schiebe sich dagegen »zwischen die physische Erregung und die Körperbewegung (vermöge der Erinnerung) eine kürzere oder längere Vorstellungskette«. Anders als im automatisch ablaufenden Trieb, bilde in einer Instinkthandlung also die »psychische Thätigkeit« einen »Regulator der Functionen des Leibes«.[109] Diese Differenzierung kann sich allerdings nicht etablieren.

Instinkt und Lernen

Betont wird in den verbreiteten Instinktdefinitionen bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts ihr angeborener Charakter (McDougall 1908/21: »inherited or innate psycho-physical disposition«[110]). Sowohl das Verhalten selbst als auch die Disposition dazu oder der auslösende Drang (McDougall: »impulse«) werden dabei als ›Instinkt‹ bezeichnet (vgl. die Definition von McDougall in Tab. 127). Der Ausschluss der Modifikation durch Lernen bei McDougall einen Teil der Definition des Instinktbegriffs: Als rein instinktiv (»purely instinctive«) werden ausdrücklich nur solche Verhaltensweisen bezeichnet, die durch Intelligenz und Gewohnheit nicht verändert werden (»unmodified by intelligence and by habits acquired under the guidance of intelligence or by imitation«).[111] Trotzdem betont McDougall aber immer wieder die mentale, nicht-mechanistische Konstitution eines Instinktes »There is every reason to believe that even the most purely instinctive action is the outcome of a distinctly mental process, one which is incapable of being described in purely mechanical terms, because it is a psycho-physical process«.[112]

Dass das als instinktiv beschriebene Verhalten aber nicht immer allein auf ererbter Grundlage beruht, sondern auch im Laufe des Lebens verändert werden kann, wird am Ende des 19. Jahrhunderts vielfach herausgestellt. W. James legt 1890 Wert darauf, unter einem Instinkt etwas zu verstehen, das weder die Modifikation durch Lernen noch die Motivation durch Vernunft ausschließt.[113] Die Modifizierbarkeit der Instinkte wird dabei nicht nur für Wirbeltiere, sondern auch für Insekten gezeigt. E. Wasmann weist in seinen Untersuchungen von Ameisen nach, dass diese zwar eine ererbte Disposition zur feindlichen Reaktion auf andere Ameisen mit einem nestfremden Geruch haben – die Identifizierung eines Geruchs als fremd ist aber nicht angeboren, sondern erlernt.[114] Durch solche und andere Versuche zum Lernen und durch die erfolgreiche Dressur von Ameisen erkennt Wasmann, dass »die Ameisen durch eigene sinnliche Erfahrung, durch Nachahmung und durch Dressur vieles wirklich zu lernen vermögen, wodurch sie die Ausübung ihrer erblichen Instinkte modificiren«.[115] Die »Instinkthandlungen« erfolgen also z.T. »durch Vermittlung der individuellen sinnlichen Erfahrung des Thieres«.[116] Allgemein definiert wird der Instinktbegriff von Wasmann, indem er formuliert, es sei »der Instinkt die spezifisch zweckmäßige Anlage des sinnlichen Erkenntnis- und Begehrungsvermögens der Tiere, die ihre organische Grundlage in der Anlage des Nervensystems hat und sich mit letzterem vererbt«.[117]

Um die beiden extremen Formen in dem Kontinuum von rein angeborenem und erlerntem Verhalten auf den Begriff zu bringen, unterscheidet F. Doflein 1916 zwischen einem *fest angepaßten Typus* und einem *regulatorischen Typus*.[118] Im ersten Fall, der für viele Insekten und allgemein wirbellose Tiere kennzeichnend sei, liegt nach Doflein eine seit der Geburt bestehende feine Abstimmung der Verhaltensausstattung des Organismus mit seiner Umwelt vor; Organismen dieses Typs nennt Doflein *Lebensspezi-*

alisten. Bei dem anderen Typus bestehe dagegen »eine Regulierbarkeit der Handlungen, eine Anpassungsfähigkeit des einzelnen Individuums von Fall zu Fall«.[119]

Instinkte des Menschen

Am Ende des 19. und zu Beginn des 20. Jahrhunderts sind die meisten Biologen und Psychologen der Auffassung, ›Instinkt‹ sei ein wesentlich auf das Verhalten der Tiere anwendbarer Begriff. Es gibt aber auch die gegenteilige Meinung, nach der gerade der Mensch durch eine Vielzahl von Instinkten beherrscht sei. Sie wird 1890 von W. James mit der These vertreten, kein anderes Säugetier habe so viele Instinkte wie der Mensch: »no other mammal, not even the monkey, shows so large an array«.[120] James gibt zur Stützung seiner These eine Liste von Instinkten des Menschen an. Spätere Psychologen in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts schließen sich dieser Sicht an und erweitern James' Liste (für McDougall ↑Gefühl: Tab. 102). So finden sich in einer Übersicht des Soziologen L.L. Bernard Hunderte von Instinkten zusammengestellt, verteilt über kulturelle Bereiche wie die des Ästhetischen, Ethischen, Ökonomischen, Intellektuellen sowie biologische wie Nahrungsaufnahme, Furcht, Spiel, Sex etc.[121]

Freuds Triebbegriff

Eine wichtige Rolle spielt der Instinkt- und Triebbegriff in der Psychoanalyse S. Freuds. Wie er selbst einräumt, kennzeichnet die Psychoanalyse aber ein eher ungewöhnlichen Triebbegriff. Für Freud ist ein Trieb ein Grenzbegriff, der die Vermittlung von biologischer und psychologischer Theorie leisten soll. Ungewöhnlich, aber von Freud doch stets betont, ist, dass er ihn als ein *Erhaltungsprinzip* auffasst. So schreibt er 1920: »Ein Trieb wäre also ein dem belebten Organischen innewohnender Drang zur Wiederherstellung eines früheren Zustandes, welchen dies Belebte unter dem Einflusse äußerer Störungskräfte aufgeben musste, eine Art von organischer Elastizität, oder wenn man will, die Äußerung der Trägheit im organischen Leben«.[122] Freud ist darum bemüht, seine Untersuchungen über die Psyche biologisch zu fundieren und operiert daher an oberster Stelle seiner Argumentation mit einer Voraussetzung, zu der er anmerkt: »Sie ist *biologischer* Natur, arbeitet mit dem Begriff der Tendenz (eventuell der Zweckmäßigkeit) und lautet: Das Nervensystem ist ein Apparat, dem die Funktion erteilt ist, die anlangenden Reize wieder zu beseitigen, auf möglichst niedriges Niveau herabzusetzen, oder der, wenn es nur möglich wäre, sich überhaupt reizlos erhalten wollte«.[123] Freud erkennt die teleologische Fundierung biologischer Sachverhalte und versucht seine Erklärungsprinzipien an diese anzuschließen. Das hier formulierte *Konstanzprinzip*, das die (Trägheits-)Tendenz der Psyche, Erregung zu vermeiden, als Erklärungsgrundsatz der Psychologie einführt, wird von Freud später auch anders tituliert: als »Nirwanaprinzip« oder als »Todestrieb«.[124] Freud betrachtet diese Triebe als besondere Fälle eines schon von G.T. Fechner 1873 auf die Psyche bezogenen Stabilitätsprinzips, dem zufolge die Arbeit der Psyche in Richtung des Abbaus von Erregungsquantitäten wirke und dieser Prozess von einem Gefühl der Lust begleitet sei.[125] Bei Freud erhält dieses Stabilitätsprinzip über seine »konservative Natur«[126] hinaus einen regredierenden Charakter: Es sei zu verstehen als Ausdruck des dem Lebenden innewohnenden Bestrebens, einen »Zustand wiederherzustellen, sobald er verlassen worden ist«.[127] Für das Leben insgesamt, entstanden aus dem Leblosen, heißt dies: Rückkehr zum anorganischen Zustand.

Kritisch kann gegen diese Übertragung der physiologischen Homöostase auf die Verhältnisse der Psyche angemerkt werden, dass sie einer gesonderten biologischen Begründung bedürfte. Biologisch bildet die Psyche, verstanden als Integrationsinstanz für den Umweltbezug eines Organismus, primär ein Organ für die physiologische Homöostase des Organismus. Sie motiviert und reguliert die Bedürfnisbefriedigung und Störungsvermeidung, die das biologische Verhältnis des Organismus zur Umwelt allgemein charakterisiert (↑Verhalten). Es liegt damit aber noch nicht selbst in der biologischen Natur der Psyche, ein eigenes Erhaltungssystem zu bilden oder über homöostatische Regulationen zu verfügen.

»Anti-Instinkt-Revolte«

Mit dem Aufstieg des Behaviorismus in den 1920er Jahren und der Betonung des Anteils des ↑Lernens im Verhalten der Organismen verliert der Instinktbegriff vorübergehend an Bedeutung. Kritisiert wird der Instinktbegriff von Seiten des Behaviorismus auch wegen seiner fehlenden Operationalisierbarkeit. Der inflationäre Gebrauch des Instinktkonzepts in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts und die Auflistung zahlreicher Instinkten zu sehr spezifischen Verhaltensweisen werden ironisch als der »Instinkt des Glaubens an Instinkte« beschrieben.[128]

Zu einem Zurücktreten des Instinktbegriffs hinter lerntheoretische Ansätze zur Erklärung von Verhaltensweisen kommt es v.a. im Zuge der Etablierung von Verhaltensexperimenten unter kontrollierten Be-

dingungen – richtungsweisend sind insbesondere die Untersuchungen E.L. Thorndikes an Katzen in einer Lernbox (↑Lernen: Abb. 280).[129] Diese lerntheoretische, gegen die instinktbasierte Verhaltensanalyse gerichtete Bewegung geht so weit, dass von einer »Anti-Instinkt-Revolte« gesprochen wurde.[130] Das Programm eines der radikalen Vertreter, Z.Y. Kuos, lautet Anfang der 1920er Jahre, eine »Psychologie ohne Vererbung« zu entwickeln.[131] Die einzigen nicht-gelernten Verhaltensweisen sollen danach aus einfachen Reflexen bestehen; alle komplexeren Bewegungen setzen sich aus einer erlernten Verbindung dieser Verhaltenselemente zusammen. Das spontane Picken des neugeborenen Hühnerkükens nach Körnern soll sich z.B. aus bereits von dem Embryo im Ei gelernten Bewegungen entwickelt haben.

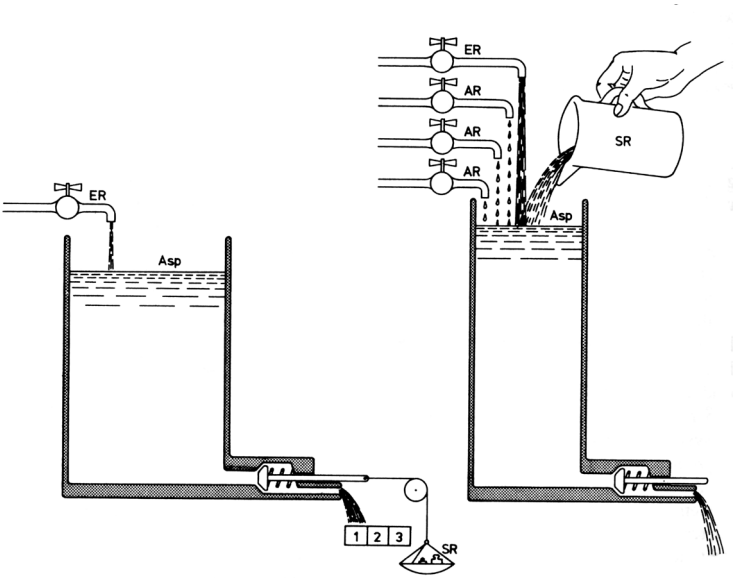


Abb. 221. Das »psychohydraulische Modell« der Verhaltensauslösung. Der Motivationszustand für ein bestimmtes Verhalten wird durch den Wasserstand in einem Gefäß repräsentiert, motivationssteigernde Faktoren, wie endogene Bedürfnisse sind durch Zuflüsse dargestellt, äußere Reize durch Gewichte, die den Abfluss erleichtern, und das Verhalten selbst durch einen Abfluss aus dem Gefäß. Links das alte Modell von 1937, in dem der Hahn »ER« für die »endogen-automatische Reizerzeugung« steht, das Flüssigkeitsniveau »ASP« für den aktuellen Spiegel des »Aktions-spezifischen Potentials« und das Gewicht »SR« für den »Schlüsselreiz«. Rechts eine überarbeitete Version des Modells, in dem »zusätzliche aufladende Reize« (»AR«) durch weitere Zuflüsse dargestellt sind und der »Schlüsselreiz« ebenfalls als ein Zufluss repräsentiert ist, weil er sich »nur in der Schnelligkeit seiner Wirkung von aufladenden Reizen unterscheidet«. Das Auslösen des Verhaltens, d.h. in dem Modell das Öffnen des Ventils, hängt nach dem neuen Modell allein vom Wasserstand in dem Gefäß ab. Das Modell soll eine Erklärung für u.a. folgende Zusammenhänge geben: Die Intensität eines Verhaltens ist umso größer, je stärker die innere Bereitschaft und der äußere Reiz ist; auch bei geringer innerer Motivation kann ein starker Schlüsselreiz ein Verhalten auslösen. Umgekehrt kann hohe innere Bereitschaft auch ohne Reiz ein Verhalten oder die Suche nach Reizen (Appetenz) auslösen. Kritisiert wird an diesem Modell insbesondere die Annahme einer für jede Verhaltensweise gesonderten, also einer »aktionsspezifischen Energie«, die experimentell nicht bestätigt werden konnte (aus Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 143).

Rehabilitierung im Rahmen der Ethologie

Eine Gegenbewegung setzt mit der experimentellen Untersuchung komplexer Verhaltensweisen[132] und mit der Entstehung der Vergleichenden Verhaltensforschung ein, die es unternimmt, das Verhalten als angeboren analog zu morphologischen Merkmalen zu betrachten.[133] Besonders die auf der Evolutionstheorie aufbauende Vergleichende Verhaltensforschung, die Ethologie, trägt viel zur Rehabilitierung des Begriffs bei. Für J.A. Bierens de Haan ist ›Instinkt‹ 1940 der zentrale Begriff zur Erklärung tierischen Verhaltens. Er definiert ihn als Zusammenwirkung der drei Komponenten des Erkennens (Wahrnehmung, Empfindung und Erinnerung), des Fühlens und des Strebens (vgl. Tab. 127).[134]

Während Bierens de Haan von einem Kontinuum und engem Zusammenwirken von angeborenen und erworbenen Komponenten im Verhalten ausgeht,[135] bemüht sich K. Lorenz darum, eine scharfe Abgrenzung der Instinkte von den individuell erworbenen Verhaltensweisen nachzuweisen.[136] Lorenz beschreibt viele stereotyp und von Außenreizen unabhängig ablaufende Verhaltensweisen[137]; bei solchen durch Lernen beeinflussten Instinkten spricht er von einer *Instinkt-Dressur-Verschränkung* (↑Lernen). Gegen behavioristische Ansätze betont Lorenz aber immer wieder die Existenz von rein instinktivem, angeborenem Verhalten, das sich z.B. in »Leerlaufreaktionen« manifestiere. Einen fließenden Übergang von erlerntem zu angeborenem Verhalten lehnt Lorenz ausdrücklich ab; für ihn bilden diese

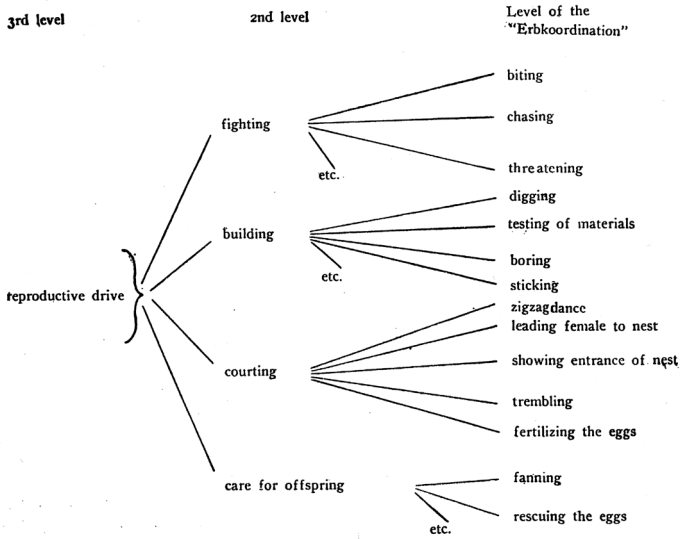


Abb. 222. Hierarchie und Gerichtetheit des Verhaltens beim Fortpflanzungsverhalten des Stichlings (aus Tinbergen, N. (1942). An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibliotheca Biotheoretica 1, 39-98: 57).

beiden Kategorien physiologisch und konzeptionell getrennte Typen von Verhaltenseinheiten. Bereits 1935 hält er fest, die »Annahme einer fundamentalen Zweiheit von Instinkthandlung auf der einen, Lern- und Intelligenzleistung auf der anderen Seite« bereite keine Schwierigkeiten und sei wissenschaftlich fruchtbar.[138] Instinkte könnten daher ebenso wie Organe in einer vergleichend-phylogenetischen Perspektive untersucht werden. Gerade die Betrachtung von Instinkten als taxonomisch wertvolle Merkmale, die gleichwertig neben morphologischen Strukturen stehen, ist dabei für Lorenz' strikte Gegenüberstellung von instinktivem und erlerntem Verhalten leitend.[139]

Die Parallele zwischen der Informationsgewinnung durch individuelles Lernen und durch Vererbung motiviert G. von Frankenberg 1955 dazu, den Instinkt als »Gedanken der Art« zu bezeichnen: »Überlegen und Sichentscheiden erzeugt eine individuelle Umstellung im Nervensystem, eine ›Modifikation‹, – stammesgeschichtliche Anpassung dagegen eine erbliche, allen Artangehörigen angeborene Schaltung. Beide Male aber wird die Ordnung des nervösen Apparats, die den Anforderungen des Daseins entspricht, durch Probieren gewonnen«.[140]

Die weite Verbreitung des Instinktbegriffs in den 1930er bis 50er Jahren kann interpretiert werden als der Versuch eines Mittelwegs zwischen einer reinen Reflextheorie, die alles Verhalten als bloßes Reiz-Reaktions-Geschehen versteht, und einer vitalistisch aufgeladenen Verhaltenstheorie, die spezifische Lebenskräfte für die komplexen Verhaltensweisen postuliert.[141]

In seiner einflussreichen ›Instinktlehre‹ versteht N. Tinbergen unter einem Instinkt einen »hierarchisch organisierten nervösen Mechanismus«, der auf bestimmte innere oder äußere Impulse reagiert und mit »lebens- und arterhaltenden Bewegungen« antwortet (vgl. Tab. 127).[142] Auffallend ist insbesondere das funktionalistische Moment dieser Definition (das sie z.B. von der Bierens de Haans unterscheidet): Instinkte sind hier durch ihre Art der Wirkung auf den Organismus definiert.

Eine explizit als Definition verstandene Bestimmung des Instinktbegriffs wird von einer Terminologiegruppe um W.H. Thorpe 1951 vorgeschlagen. Der Terminus wird dabei mittels der Begrifflichkeit der Ethologie erläutert: Ein Instinkt gilt als *ererbtes* und *angepasstes* Koordinationssystem (»inherited and adapted system of coordination«), das sich in Form eines *festen Handlungsmusters* (»fixed action pattern«; ↑Verhalten) manifestiert, sofern es *aufgeladen* (»charged«) ist und durch eine *Auslösung* (»release«) aktiviert wird (vgl. Tab. 127).[143]

Auch K. Lorenz betont in seinem Verständnis des Instinktbegriffs die funktionale Komponente in der Bestimmung von Instinkten (vgl. Tab. 127): Instinkte werden im Hinblick auf den biologischen Zweck definiert, auf den sie gerichtet sind (z.B. ›Beutefanginstinkt‹, ›Fluchtinstinkt‹ oder ›Fortpflanzungsinstinkt‹). Als Gefahr dieser »finalistischer Namen« der Instinkte sieht Lorenz einerseits die falsche Annahme eines »außernatürlichen teleologischen Faktors« in der Verursachung der Instinkte und andererseits die ebenso falsche Fiktion einer »Monokausalität« in der Auslösung von Instinkten.[144] Die erste Gefahr bringt Lorenz mit der von ihm so genannten »vitalistischen Tierpsychologie der Jahrhundertwende« in Verbindung, in der Instinkte als nicht-kausale Naturkräfte verstanden worden seien. Der zweiten Gefahr hält er entgegen, dass Instinkte aus einem komplexen Gefüge von »Instinktbewegungen« zusammengesetzt seien und jeder Instinkt daher als eine Integration dieser einzelnen Bewegungen zu

einem einheitlichen »Verhaltenssystem« verstanden werden müsse.[145]

Die Bedeutung des Instinktbegriffs in Lorenz' Verhaltenslehre wird besonders in seinem hydraulischen oder *hydrodynamischen Modell der Verhaltensauslösung* deutlich, in dem spezifische Energien für die Auslösung bestimmter Verhaltensweisen postuliert werden (vgl. Abb. 221). Lorenz ist sich des hypothetischen und groben Charakters dieser Modellvorstellung durchaus bewusst. Gerechtfertigt wird das Modell allein durch das Fehlen von Erkenntnissen zu den neurophysiologischen Grundlagen von Instinkten. In seinen Grundzügen stellt W. McDougall das Modell bereits in den 1920er Jahren vor (»Instincts as Springs of Energy«).[146] In McDougalls Modell (»mechanical analogy«) wird jeder Instinkt durch eine mit Flüssigkeit gefüllte Kammer repräsentiert; in den Kammern findet ein chemischer Prozess, z.B. eine Fermentation, statt, bei der ein Gas entsteht, das sich anreichert; jede Kammer verfügt über einen Ausgang, in den das Gas strömen kann, um von dort in ein kompliziertes Röhrensystem zu fließen, über das schließlich die ausführenden Organe erreicht werden.[147] Auch McDougall ist sich der groben Vereinfachung des Modells bewusst; er hält das Modell aber für zumindest angemessener als die Vorstellung von Instinkten als Reflexketten oder Tropismen. Vor allem die Erniedrigung der Reizschwelle zur Auslösung eines lange Zeit nicht ausgeübten Instinkts kann über dieses Modell erklärt werden (über die Anreicherung des Gases und den Druckanstieg in den Kammern) – und dieser Vorzug bildet für Lorenz das entscheidende Argument für dieses Modell.

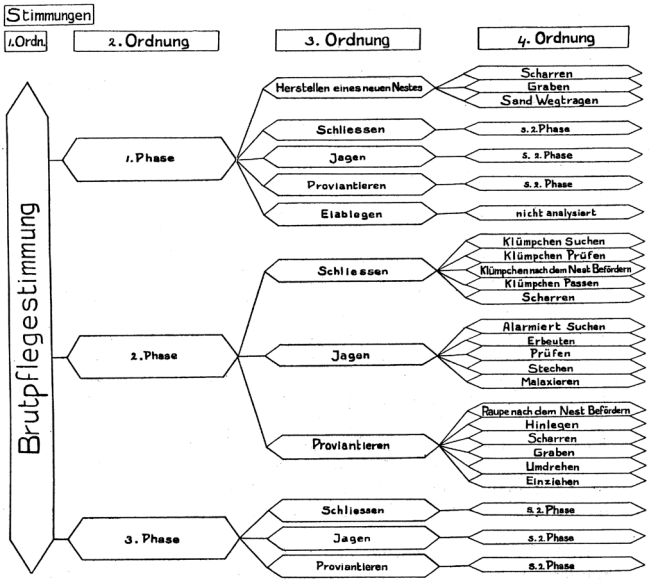


Abb. 223. Schema zur »Hierarchie der Stimmungen« im Brutpflegeverhalten der Grabwespe (aus Baerends, G.P. (1941). Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe Ammophila campestris Jur. Tijdschrift voor Entomologie 84, 68-275: 203).

Fragwürdig wird im Laufe des 20. Jahrhunderts v.a. die mit dem Modell gemachte Annahme von aktionsspezifischen Energien. Verhaltensweisen enden in der Regel nicht dann, wenn ein spezifisches Energiereservoir erschöpft ist, sondern wenn sensorische oder kognitive Vorgänge ein Ende aktiv herbeiführen.[148]

Neurophysiologie der Instinkte

Bis in die Mitte des 20. Jahrhunderts beschränkt sich die Erforschung der Instinkte im Wesentlichen auf ihre Beschreibung und Ordnung. Die Instinkte gelten als zentrale Elemente im Leben der Tiere – eine kausale Theorie ihrer physiologischen Grundlagen gibt es aber nicht. Neurophysiologische Theorien ihrer Entstehung, Steuerung und Organisation entwickeln sich erst sehr allmählich.[149] Eine wichtige Rolle in der frühen Phase dieser Entwicklung nimmt E. von Holst ein, indem er die spontane Aktivität des Zentralnervensystems herausstellt und versucht, diese experimentell zu untersuchen.[150] Seit den 1940er Jahren führt von Holst gezielte Experimente zur physiologischen Basis der Instinkte durch. Leitend ist dabei die Frage, ob es ein zentrales Motivationszentrum im Gehirn gibt, das die Auslösung der verschiedensten instinktiven Verhaltensweisen steuert, oder ob jeder Instinkt von einem eigenen Zentrum koordiniert wird. Die elektrische Reizung verschiedener Areale des Gehirns von Hühnern führt dabei zu dem Ergebnis der Steuerung von verschiedenen Instinkten durch unterschiedliche Hirnregionen, die in komplexer Weise interagieren.[151] Seine Ablehnung der Reflextheorie der Instinkte formuliert von Holst 1937 in einem anschaulichen Bild: »Das Nervensystem gleicht […] nicht so sehr einem faulen Esel, dem man einen Schlag geben muß, oder, um den Vergleich genauer zu machen, der sich jedes Mal selbst in den Schwanz beißen muß, ehe er einen Schritt tun kann, sondern eher einem temperamentvollen Pferde, das ebenso der Zügel als der Peitsche bedarf«.[152] Lorenz,

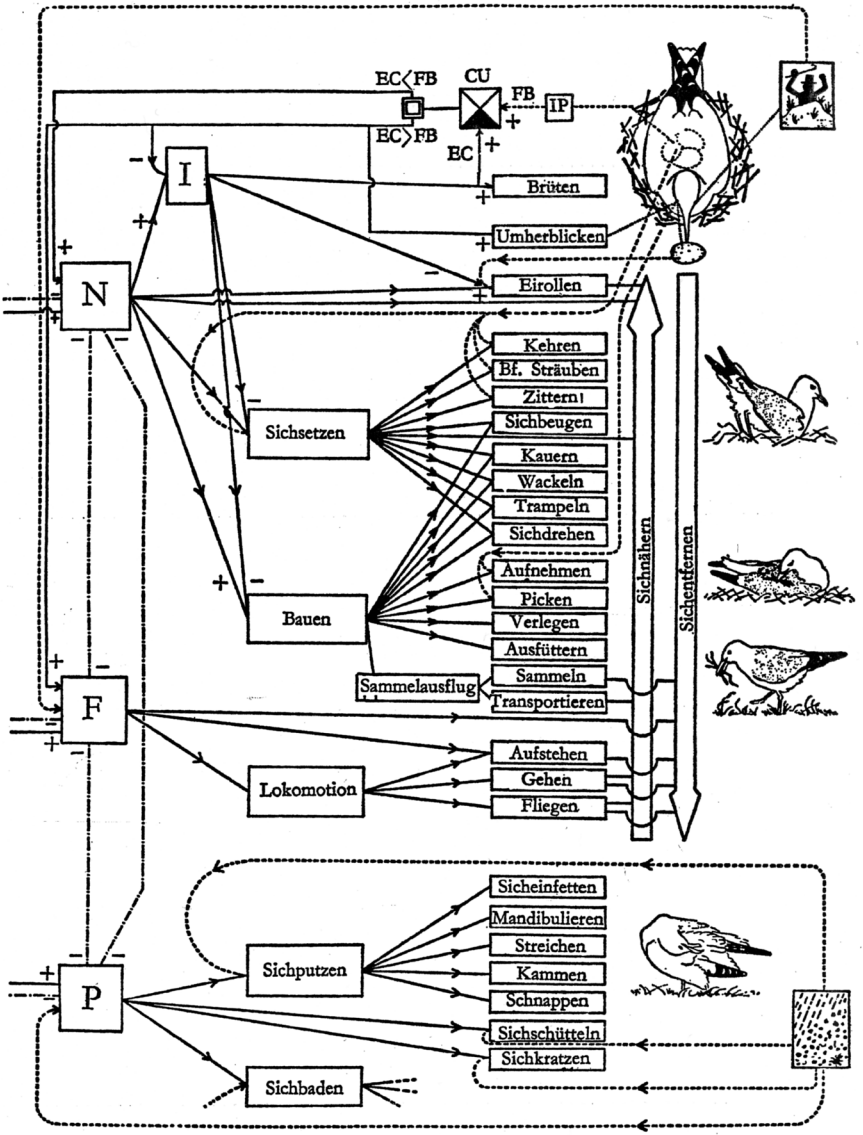


Abb. 224. Das »Wirkungsgefüge« von Verhaltensweisen, die beim Brüten der Silbermöwe beteiligt sind. In diesem Funktionsmodell mit drei Hierarchieebenen werden auf oberster Ebene drei kausale »Faktorenkomplexe« unterschieden: Der erste (N) betrifft die unmittelbar mit dem Brüten zusammenhängenden Verhaltensweisen: Brüten, Umherblicken, Eirollen, Sichsetzen und Bauen (Brutsystem), der zweite (F) die das Verlassen des Nests betreffenden Aktivitäten (Fluchtsystem) und der dritte (P) das Verhalten der Körperpflege (Putzsystem). Ein angenommener Hemmungsmechanismus (I) hemmt die das Brüten unterbrechenden Verhaltensweisen und stimuliert die Fortsetzung des Brütens. Ein wichtiger Faktor zur Fortsetzung des Brütens sind von den Eiern ausgehende taktile Reize. In einer Vergleichseinrichtung (CU) werden diese Reize zusammen mit anderen Rückmeldungen (Feedback: FB) mit einem Sollwert (Efferenzkopie: EC) verglichen; übersteigt der Totalwert der Rückmeldungen den Sollwert wird das Brüten fortgesetzt, andernfalls unterbrochen. Ermittelt wurden die Beziehungen zwischen den Verhaltenseinheiten in »über 10.000 Versuchen« im Freiland an Silbermöwen auf zwei holländischen Inseln im Wattenmeer (aus Baerends, G.P. (1972). Moderne Methoden und Ergebnisse der Verhaltensforschung bei Tieren (= Rheinisch-Westfälische Akad. Wiss., Vorträge, Bd. 218): 13; auch in: Baerends, G.P. (1976). The functional organization of behaviour. Anim. Behav. 24, 726-738; vgl. auch Eibl-Eibesfeld, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Ethologie: 36).

der anfangs der Reflextheorie nicht ablehnend gegenüberstand, berichtet später von seiner schnellen Bekehrung durch von Holst nach einem Vortrag in Berlin im Jahr 1935: »er brauchte etwa zehn Minuten, um mich für immer von der Idiotie der Reflextheorie zu überzeugen«.[153]

Ein detailliertes Modell für den Mechanismus der Auslösung des Brutverhaltens des Kanarienvogels entwickelt R. Hinde in den 1960er Jahren und zeigt hier besonders den Zusammenhang zwischen einzelnen Hormonen und der Auslösung bestimmter Verhaltensweisen auf.[154]

Die von Lorenz propagierte strikte Gegenüberstellung von Instinkt und Lernen wird u.a. durch experimentelle Befunde aus den frühen 1950er Jahren in Frage gestellt: Bei Singvögeln kann nachgewiesen werden, dass ihr arttypischer Gesang nicht rein »angeboren« ist, sondern auf einem Wechselspiel zwischen seit der Geburt vorhandenen Dispositionen und erlernten Komponenten besteht.[155] Engagierte Lorenz-Kritiker, wie J.B.S. Haldane oder D. Lehrman, bemerken im Anschluss an diese Versuche, dass eine grundsätzliche konzeptionelle Trennung von erlerntem und angeborenem Verhalten sehr fragwürdig ist.[156]

Verschwinden des Konzepts seit den 1950er Jahren

Seit den 1950er Jahren verliert der Begriff des Instinkts seine über Jahrhunderte vorhandene zentrale organisierende Funktion für die Beschreibung und Analyse des Verhaltens von Tieren. Mit der zunehmenden Kenntnis der neuronalen Mechanismen der Auslösung und Kontrolle von Verhalten schwindet die pauschalisierende Rede von »den Instinkten«. Eine Meidung des Begriffs durch Biologen stellt A. Portmann bereits 1953 fest. Versuche der Definition des Instinkts durch die vier Momente des Angeborenen, Arttypischen, Stereotypen und Arterhaltenden müssen nach Portmann nicht mehr im Detail diskutiert werden, weil eine solche Definition »als Ganzes durch die Forschung überholt worden ist und als zu einfach gelten muß«.[157] Vor diesem Hintergrund erscheint es schon nicht mehr zeitgemäß, wenn N. Tinbergen sein Grundlagenwerk der Ethologie 1951 ›The Study of Instinct‹ nennt.

Statt das Verhalten nach Instinkten zu untersuchen, dienen seit der Mitte des 20. Jahrhunderts vielmehr andere Konzepte zur Organisation der Forschungsfragen, z.B. Informationsverarbeitung, Entscheidungsregeln oder Optimalitätsmodelle. Immer deutlicher wird auch, dass die alte Gegenüberstellung von ›Instinkt‹ und ›Lernen‹ nicht haltbar ist, sondern das Verhalten der Tiere in der Regel beide Komponenten enthält. Die Verschränkung dieser Komponenten wird von G.P. Baerends 1972 als ein systemisches *Wirkungsgefüge* (↑Regulation) beschrieben und am Beispiel des Brutverhaltens der Silbermöwe detailliert analysiert (vgl. Abb. 224).

Kritisch stellt R. Hinde in einem Aufsatz von 1962 fest, dass ›Instinkt‹ und ›Trieb‹ Konzepte sind, die

1. To seek (and perhaps to store) food (food-seeking propensity).

2. To reject and avoid certain noxious substances (disgust propensity).

3. To court and mate (sex propensity).

4. To flee, to cover in response to violent impressions that inflict or threaten pain or injury (fear propensity).

5. To explore strange places and things (curiosity propensity).

6. To feed, protect and shelter the young (protective or parental propensity).

7. To remain in company with fellows and, if isolated, to seek that company (gregarious propensity).

8. To domineer, to lead, to assert oneself over, or display onself before, one's fellows (self-assertive propensity).

9. To defer, to obey, to follow, to submit in the presence of others who display superior powers (submissive propensity).

10. To resent and forcibly to break down any thwarting or resistance offered to the free exercise of any other tendency (anger propensity).

11. To cry aloud for assistance when our efforts are utterly baffled (appeal propensity).

12. To construct shelters and implements (constructive propensity).

13. To acquire, possess, and defend whatever is found useful or otherwise attractive (acquisitive propensity).

14. To laugh at the defects and failures of our fellow-creature (laughter propensity).

15. To remove, or to remove onself from, whatever produces discomfort, as by scratching or by change of position and location (comfort propensity).

16. To lie down, rest and sleep when tired (rest or sleep propensity).

17. To wander to new scenes (migratory propensity).

18. A group of very simple propensities subserving bodily needs, such as coughing, sneezing, breathing, evacuation.

Tab. 128. Einteilung der Instinkte im Sinne von Verhaltensdispositionen (»propensities«) nach funktionalen Gesichtspunkten (nach McDougall, W. (1932). The Energies of Men: 97f.).

Ziegler (1904/20)	McDougall (1908/21)	Tolman (1926)	Pawlow (1930)	Young (1936)
Ernährung	Flucht	Triebe 1. Ordnung	Individuelle Reflexe	Hunger
Schutz	Abwehr	Appetenzen	Nahrungsreflex	Ekel
Reinlichkeit	Neugier	Hunger	Aggressionsreflex	Durst
Paarung u. Begattung	Kampflust	Sex	Abwehrreflex	Sex
Eiablage u. Brutpflege	Selbsterniedrigung	Exkretion	Freiheitsreflex	Brutpflege
Geselligkeit	Selbstbehauptung	Kontaktaufnahme	Untersuchungsreflex	Urinieren
Wanderungen	Elterninstinkt	Erholung	Spielreflex	Defäkieren
	Fortpflanzungsinstinkt	Senor.-motor. Bed.	Reflexe der Arterhaltung	Hitzevermeiden
	Vergesellschaftungsinst.	Aversionen	Geschlechtsreflex	Kätevermeiden
	Beschaffungsinstinkt	Furcht	Elternreflex	Angstvermeiden
	Bauinstinkt	Kampflust		Lufthunger
		Triebe 2. Ordnung		Angst u. Furcht
		Neugier		Erholung
		Geselligkeit		Schlaf
		Dominanz		Neugier
		Unterwerfung		Sozialverhalten
		Nachahmung		Kratzen

Tab. 129. Einteilungen der Instinkte in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts.

auf sehr einfachen Energievorstellungen beruhen.[158] Die Bilder von aufzufüllenden Reservoiren in den psychohydraulischen Modellen der Verhaltensauslösung oder von überschießenden Energien hält Hinde für generell unangemessen, um das Verhalten der Tiere zu erklären.

Wenn der Instinktbegriff heute überhaupt noch verwendet wird, dann rein deskriptiv für ein Verhalten, das weitgehend artkonstant ist und im Leben eines Organismus relativ wenigen Modifikationen unterliegt oder innerhalb einer Population nur wenig variiert, das also ein stereotypes Bewegungsmuster darstellt und offenbar zumindest z.T. auf einer genetischen Grundlage beruht.[159] Im Unterschied zu einfachen Reflexen gelten nur komplexe Bewegungsmuster, die außerdem auf einen Gegenstand der Umwelt gerichtet sind, als Instinkte.[160] Grundsätzlich gilt aber, in den Worten G. Tembrocks von 1977: »niemand wird in einer modernen Verhaltensanalyse den Begriff Instinkt finden oder auch vermissen«.[161]

Einteilung der Instinkte

Seit dem 18. Jahrhundert werden verschiedene Einteilungen der Instinkte vorgeschlagen. Selten liegt diesen Einteilungen eine klare Systematik zugrunde. Verbreitet ist der Ansatz, jedem mehr oder weniger stereotypen Verhaltensablauf einen Trieb zuzuordnen. Weil die Anzahl der starren Bewegungsabläufe bei Insekten und anderen kleinen Tieren häufig größer ist als bei Wirbeltieren, werden jenen gelegentlich auch mehr Instinkte zugeschrieben. So identifizieren W. Kirby und W. Spence in ihrem Mitte des 19. Jahrhunderts verbreiteten Standardwerk zur Entomologie dreißig verschiedene Instinkte bei den Arbeiterinnen der Honigbiene, aber nur acht bis zehn bei der Ente.[162] Eine von den organischen Grundfunktionen ausgehende Einteilung der Triebe der Tiere schlägt C.G. Carus 1846 vor. Er unterscheidet auf oberster Ebene *Naturtriebe*, *Kunsttriebe* und *Wanderungstriebe*.[163] Zu den Naturtrieben gehören nach Carus »der Nahrungstrieb, der Athmungstrieb, der Fortpflanzungstrieb«; die Kunsttriebe betreffen dagegen Bewegungen, die »über die Gränzen des eignen leiblichen Lebens hinausgehen«, beziehen sich also z.B. auf den Bau von Nestern, Höhlen oder Netzen. Mehr oder wenige systematische Einteilungen beruhen auf einer Gliederung der verschiedenen Umweltbezüge eines Organismus (↑Verhalten: Tab. 300). McDougall bindet die von ihm unterschiedenen Instinkte eng an einzelne Gefühle und gelangt auf diese Weise zu einer parallelen Einteilung von motivationalen und emotionalen Aspekten des Verhaltens (↑Gefühl: Tab. 102; vgl. Tab. 129). Daneben stellt er eine Einteilung der Instinkte im Sinne von zielgerichteten Verhaltensdispositionen (»propensities«) nach funktionalen Gesichtspunkten (vgl. Tab. 128). Die methodische Grundlage der Abgrenzung der Dispositionen bleibt allerdings problematisch. Offensichtlich bestehen zahlreiche Verbindungen zwischen den Dispositionen, die in dem Ansatz der Auflistung nicht zum Ausdruck kommen.[164] Dieser Ansatz wird daher nach McDougall kaum noch verfolgt. An seine Stelle tre-

ten Versuche der Darstellung der Instinkte in einer stärker strukturierten Form, so etwa das System von E.C. Tolman von 1926, das ebenfalls auf einer funktionalistischen Grundlage steht und von ↑Bedürfnissen ausgeht, die in *primäre oder biologische* (Hunger, Durst, Schmerzvermeidung), *sekundäre oder soziale* und *tertiäre oder kulturelle* eingeteilt werden (vgl. Tab. 129).[165]

Das methodische Problem bei der Erstellung dieser Listen liegt darin, zu einem einheitlichen Kriterium der Unterscheidung zu kommen, das es ermöglicht, nur gleichrangige Bewegungsabläufe zusammenzufassen. Das Konzept des Instinktes wird in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts z.T. ins Groteske gezogen, indem Listen von über 10.000 Instinkten erstellt werden. Jedem mehr oder weniger stereotypen Bewegungsablauf wird dabei ein Trieb zugeordnet. So kennt G.H. Schneider 1880 einen »Trieb zum Ködern bei Wahrnehmung der Beute«[166] oder einen »Trieb zur Vorsicht beim Verlassen des sicheren Verstecks«[167].

Diese feinkörnige Beschreibung der Dispositionen und Motivationen zu bestimmten Verhaltensweisen erfährt im Rahmen der Evolutionären Psychologie eine gewisse Wiederbelebung, insofern auch hier die Psyche eines Organismus (engl. »mind«) in eine Vielzahl von domänenspezifische Mechanismen zergliedert wird. J. Tooby und L. Cosmides gehen 1995 von Hunderten oder gar Tausenden solcher funktionaler Module beim Menschen aus, die jeweils für spezifische Situationen durch Selektion in der Vergangenheit geformt wurden (»our cognitive architecture resembles a confederation of hundreds or thousands of functionally dedicated computers (often called modules) designed to solve adaptive problems endemic to our hunter-gatherer ancestors«).[168] Auf die Parallele zwischen Instinkten und psychischen Modulen weisen die Autoren selbst hin, wenn sie die Vorteile der schnellen Verfügbarkeit der Module betonen: »one can think of these specialized circuits as reasoning instincts. They make certain kinds of inferences just as easy, effortless, and ›natural‹ to humans, as spinning a web is to a spider«.[169] Das biologisch Besondere des Menschen liegt danach also nicht im Verlust der Instinkte, sondern in ihrer Spezifizierung und Vervielfältigung für die Anwendung in vielen unterschiedlichen Situationen. – Ob diese domänenspezifischen Module beim Menschen aber tatsächlich als angeborene Strukturen existieren, ist höchst umstritten. Die geringe Korrelation der Verhaltenskomplexität eines Organismus mit der Anzahl seiner Gene, die für die Gehirnentwicklung zuständig sind, spricht eher für die Vorstellung des Gehirns als eines allgemeinen Problemlösungsmechanismus, der durch Lernen in spezifischen Situationen geformt wird.[170]

Nachweise

1 Z.B. Cicero, Tusculanarum disputationum 1, 64; Tacitus, Annales 14, 16.
2 Vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 138.
3 Hilarius von Poitiers (4. Jh.). De trinitate 1, 7; vgl. Dierauer (1977): 138f.; Augustinus (5. Jh.). Contra Iulianum: lib. 4, col. 747; Johannes Cassian (5. Jh.). Conlationes xxiiii: collatio 8, cap. 21; ders., De institutis coenobiorum et de octo principalium uitiorum remediis: lib. 7, cap. 5; Arnobius Iunior (dubium) (5. Jh.). Praedestinatus, libri II-III: lib. 3, cap. 28.
4 Raimundus Lullus (13. Jh.) Arbor scientiae (op. 65, CM 180A): lib. 1, pars 1, pag. 17.
5 Xenophon, Kyrupaedia 2, 3, 9f.; Epicharm, Fragm. 23 B4; vgl. Dierauer (1977): 52ff.
6 Epicharm a.a.O.; Pindar, Olympia 1.11, 19f.
7 Seneca, Epistulae morales 121, 23.
8 Aristoteles, Physica 199a.
9 ebd.
10 Cicero, De finibus bonorum et malorum 3, 16; vgl. Dierauer (1977): 200f.; 209f.
11 Diogenes Laertius, De vitis et dogmatibus clarorum philosophorum 7, 85.
12 a.a.O.: 7, 86.
13 Cicero, De natura deorum 122 (II, xlvii); vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 250f., 361.
14 Cicero, De finibus bonorum et malorum 5, 24.
15 Cicero, De natura deorum 128 (II, li).
16 Cicero, De natura deorum 124 (II, xlviii); vgl. Lorenz, G. (2000). Tiere im Leben der alten Kulturen: 229.
17 Hierokles, [Ethische Elementarlehre (Papyrus 9780)] (hg. v. H. von Arnim, Berlin 1906) 3, 19-52; vgl. Dierauer (1977): 209.
18 Seneca, Ad Lucilium epistulae morales 121, 19; vgl. Platon, Leges 710a.
19 Seneca a.a.O. 121, 21.
20 a.a.O. 113, 18; vgl. 90, 44; 53, 11; 124, 14.
21 Avicenna, Liber de anima seu sextus de naturalibus (ed. S. van Riet, Louvain 1968): II, 73.
22 Vgl. Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 27ff.
23 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II, II, qu. 95, art. 7; vgl. I, qu. 83, art. 1.
24 Vgl. Maier, A. (1955). Metaphysische Hintergründe der spätscholastischen Naturphilosophie: 330.
25 Vgl. Seckler, M. (1961). Instinkt und Glaubenslehre nach Thomas von Aquin.
26 Thomas von Aquin (1266-73): I, 78, 4; 83, 1; II/I, 11, 2; 12, 5; 40, 3.
27 Vgl. auch Wilhelm von Auvergne, De universo 757f.

(3. Buch, Kap. 3).
28 Pereira, G. (1554). Antoniana Margarita; vgl. Sanhueza, G. (1997). La pensée biologique de Déscartes dans ses rapports avec la philosophie scolastique. Le cas Gomez-Péreira.
29 Descartes, R. (1646). Brief an den Marquis de Newcastle vom 23.11.1646 (Œuvres, Bd. 4, 568-577): 575f.
30 Vgl. Chevroton, D. (1976). L'instinct, objet d'une controverse, à l'époque de Descartes: Pierre Chanet et Marin Cureau de la Chambre. Hist. Nat. 3, 3-20.
31 Guibelet, J. (1631). Examen de l'examen des esprits.
32 Chanet, P. (1646). De l'instinct et de la connaissance des animaux; vgl. Piobetta, J.-B. (1937). Pierre Chanet, une psychologie de l'instinct et des fonctions de l'esprit au temps de Descartes.
33 Cureau de la Chambre, M. (1648). Traité de la connaissance des animaux.
34 Vgl. Chevroton (1976): 18; Cheung, T. (2008). Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 79ff.
35 Nachweise für Tab. 127: Hutcheson, F. (1725). An Inquiry into the Original of Our Ideas of Beauty and Virtue: 143; Boullier, D.-R. (1728/37). Essai philosophique sur l'âme des bêtes (Paris 1985): 366f. (II, 9); Condillac, E.B. de (1755). Traité des animaux (Amsterdam 1766): 109 (Teil 2, Kap. 5); Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 314; Blumenbach, J.F. (1779/1807). Handbuch der Naturgeschichte: 42f. (§35); Romanes, G. (1882/86). Animal Intelligence: 15f.; James, W. (1890). The Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 1004 (Original: vol. 2, 383); Morgan, C.L. (1895). Some definitions of instinct. Nat. Sci. 8, 321-329: 327; Whitman, C.O. (1899). Animal Behavior. Biol. Lect. Marine Biol. Lab. (Woods Hole) 6, 285-338: 311; Loeb, J. (1906). Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen: 7; McDougall, W. (1908/21). An Introduction to Social Psychology: 29; Bierens de Haan, J.A. (1940). Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung: 34; Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct: 112; Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. Bull. Anim. Behav. 9, 34-40: 36; Anonymus (1953). Instinkt. Kosmos-Lexikon der Naturwissenschaften, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie, Bd. 1, 1340-1341: 1340; Anonymus (1967). Instinkt. In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.). Brockhaus ABC Biologie: 389; Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 175; Immelmann, K. (1975). Wörterbuch der Verhaltensforschung: 63.
36 Boullier (1728/37): 368.
37 a.a.O.: 369.
38 Hume, D. (1748). An Enquiry Concerning Human Understanding (Oxford 1894/1975): 108 (IX).
39 Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, 53.
40 Altum, B. (1868/1898). Der Vogel und sein Leben: 7; vgl. Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 33.
41 Wasmann, E. S.J. (1884). Der Trichterwickler: 119; vgl. Ziegler (1904/20): 34ff.
42 Wasmann (1884): 116.
43 a.a.O.: 94.
44 a.a.O.: 116.
45 Condillac, E.B. de (1755). Traité des animaux (Paris 1987): 489 (Teil 2, Kap. 5).
46 a.a.O.: 491.
47 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe, 2 Bde.: I, 102 (§60).
48 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 314.
49 Bain, A. (1855). The Senses and the Intellect; Sechenov, I.M. (1866). Reflexes of the Brain; vgl. Clower, W.T. (1998). Early contributions to the reflex chain hypothesis. J. Hist. Neurosci. 7, 32-42.
50 Virey, J.J. (1822). Histoire des mœurs et de l'instinct des animaux, Bd. 1: 172.
51 Percival, T. (1784). Speculations on the Perceptive Power of Vegetables (Works, vol. II, London 1807, 419-434): 423f.
52 Tupper, J.P. (1811). An Essay on the Probability of Sensation in Vegetables: 16.
53 Berger, J.E. von (1821). Allgemeine Grundzüge zur Wissenschaft, Bd. 2: 460.
54 a.a.O.: 461.
55 a.a.O.: 463.
56 Dr. Anonymus (1827). Ueber das Wesen und die Grundbestandtheile alles Lebens. Arch. Anat. Physiol. 1827, 130-174: 145; Anonymus (1835). Naturerzeugnisse. Morgenblatt für gebildete Stände 29 (Nr. 50), 200; Daub, C. (1838). Philosophische und theologische Vorlesungen, Bd. 1: 91.
57 Ulrici, H. (1866). Gott und der Mensch, I. Leib und Seele: 344f.
58 Bateson, G. (1969). Metalogue: What is an instinct? (dt. in: Ökologie des Geistes, Frankfurt/M. 1985, 73-96): 76.
59 Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 138; 141.
60 Vgl. Wetz, F.J. (1998). Trieb. Hist. Wb. Philos. 10, 1483-1488.
61 Iselin I. (1764). Ueber die Geschichte der Menschheit (2 Bde., Basel 1779): I, 170; vgl. ders. (1755). Filosofische und patriotische Träume eines Menschenfreundes: 35ff.
62 Rousseau, J.J. (1755). Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes (Œuvres complètes, Bd. 3, Paris 1964, 110-223): 142; vgl. 162.
63 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe, 2 Bde.: I, 102 (§60).
64 a.a.O.: I, 160 (§ 93); vgl. Jaynes, J. & Woodward, W. (1974). In the shadow of the enlightenment, I. Reimarus against the Epicureans, II. Reimarus and his theory of drives. J. Hist. Behav. Sci. 10, 3-15; 144-159.
65 Blumenbach, J.F. (1781/91). Über den Bildungstrieb: 32.
66 Kant, I. (1793/94). Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft (AA, Bd. VI, 1-202): 26.
67 Fichte, J.G. (1800). Ueber Geist und Buchstab in der Philosophie (AA, Bd. I, 6, 313-361): 340 (2. Brief).
68 Fichte, J.G. (1794/95). Grundlage der gesammten Wis-

senschaftslehre (AA, Bd. I, 2, 173-451): 422.
69 Fichte (1800): 340.
70 Wundt, W. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 807.
71 ebd.
72 Nietzsche, F. (1883). Nachgelassene Fragmente, Frühjahr – Sommer 1883 (KSA, Bd. 10, 235-324): 304.
73 Vgl. Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 57f.
74 Scheitlin, P. (1840). Versuch einer vollständigen Thierseelenkunde, 2 Bde.: I, 364; vgl. 440.
75 Brehm, A.E. (1864). Illustrirtes Thierleben, Bd. 1: XXVII.
76 Büchner, L. (1855). Kraft und Stoff (Leipzig 1902): 464.
77 Loeb, J. (1899). Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie; ders. (1913). Die Tropismen. In: Winterstein, H. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. IV, 451-519.
78 Spencer, H. (1855). Principles of Psychology: 539; vgl. Works, vol. 4, New York 1901: 432.
79 James, W. (1890). Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 1005.
80 Ziegler (1904/20): 80.
81 Spalding, D. (1873). Instinct, with original observations on young animals. Macmillan's Mag. 27, 282-293; vgl. Gray, P.H. (1967). Spalding and his influence on developmental behaviour. J. Hist. Behav. Sci. 3, 168-179.
82 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Stuttgart & Frankfurt/M. 1960): II, 690; vgl. I, 236.
83 a.a.O.: II, 444.
84 a.a.O.: I, 224; II, 348.
85 a.a.O.: II, 688.
86 a.a.O.: II, 691.
87 a.a.O.: II, 708.
88 Kant, I. (1786). Muthmaßlicher Anfang der Menschengeschichte (AA, Bd. 8, 107-123): 115.
89 Schopenhauer (1819-44/58): II, 713.
90 Darwin, C. (1872). The Expression of Emotions in Man and Animals.
91 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 209f.
92 a.a.O.: 209.
93 a.a.O.: 227.
94 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 233.
95 Darwin (1872): 357.
96 Haeckel, E. (1868/98). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 777.
97 Romanes, G.J. (1883). Mental Evolution in Animals.
98 Wundt, W. (1862-63/1906). Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele: 468.
99 Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 70.
100 Weismann, A. (1883). Über die Vererbung: 37.
101 Ziegler, H.E. (1891). Über den Begriff des Instincts. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 2, 122-136: 133.
102 Whitman, C.O. (1899). Animal Behavior. Biol. Lect. Marine Biol. Lab. (Woods Hole) 6, 285-338: 328; vgl. Ziegler (1904/20): 83.
103 Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 3.
104 a.a.O.: 82.
105 Romanes, G. (1882/86). Animal Intelligence: 15f.
106 Lloyd Morgan, C. (1896). Habit and Instinct (dt. Leipzig 1909): 19.
107 a.a.O.: 9.
108 Wundt, W. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 809.
109 Glogau, G. (1880). Abriss der philosophischen Grund-Wissenschaften: 88.
110 McDougall, W. (1908/21). An Introduction to Social Psychology: 29.
111 a.a.O.: 24.
112 a.a.O.: 26.
113 James, W. (1890). The Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 1022ff.
114 Wasmann, E. (1899). Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Heft 28: 85.
115 a.a.O.: 113.
116 a.a.O.: 114.
117 Wasman, E. (1920). Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme: 117; ähnlich bereits: ders. (1884). Der Trichterwickler: 128.
118 Doflein, F. (1916). Der Ameisenlöwe: 134.
119 ebd.
120 James, W. (1890). The Principles of Psychology, 2 vols: II, 441 (Kap. XXIV).
121 Bernard, L.L. (1924). Instinct: 217.
122 Freud, S. (1920). Jenseits des Lustprinzips (Gesammelte Werke, Bd. XIII, Frankfurt/M. 1999, 1-69): 38.
123 Freud, S. (1915). Triebe und Triebschicksale (Gesammelte Werke, Bd. X, Frankfurt/M. 1999, 209-232): 213.
124 Vgl. z.B. Freud (1920): 60; ders. (1938). Abriss der Psychoanalyse (Gesammelte Werke, Bd. XVII, Frankfurt/M. 1999, 63-138): 71.
125 Freud (1920): 4f.
126 Freud (1938): 70.
127 ebd.
128 Ayres, C.E. (1921). Instinct and capacity, I. The instinct of belief-in-instincts. J. Philos. 18, 561-565.
129 Thorndike, E.L. (1898). Animal Intelligence. Psychol. Rev. Monogr. Suppl. 2, Nr. 4.
130 Beach, F.A. (1955). The descent of instinct. Psychol. Rev. 62, 401-410: 403.
131 Kuo, Z.Y. (1921). Giving up instincts in psychology. J. Philos. 18, 645-664; ders. (1924). A psychology without heredity. Psychol. Rev. 31, 427-451; vgl. ders. (1929). The net result of the anti-heredity movement in psychiatry. Psychol. Rev. 36, 181-199.
132 Lashley, K. (1938). Experimental analysis of instinctive behavior. Psychol. Rev. 45, 445-471.
133 Lorenz, K. (1939). Vergleichende Verhaltensforschung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 41, 69-102.
134 Bierens de Haan, J.A. (1940). Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung: 34.
135 Bierens de Haan, J.A. (1937). Über den Begriff des Instinktes in der Tierpsychologie. Folia Biotheoretica 2, 1-16: 13.

136 Vgl. Zippelius, H.-M. (1992). Die vermessene Theorie. Eine kritische Auseinandersetzung mit der Instinkttheorie von Konrad Lorenz und verhaltenskundlicher Forschungspraxis.
137 Vgl. Richards, R.J. (1974). The innate and the learned. The evolution of Konrad Lorenz' theory of instinct. Phil. Soc. Sci. 4, 111-133.
138 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, München 1965, Bd. 1, 115-282): 273.
139 Vgl. Brigandt, I. (2003). The instinct concept of the early Konrad Lorenz. J. Hist. Biol. 99, 88-99.
140 Frankenberg, G. von (1955). Der Instinkt als „Gedanke der Art". Natur u. Volk 85, 101-109: 106.
141 Vgl. Griffiths, P.E. (2004). Instinct in the '50s: The British reception of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. Biol. Philos., 19, 609-631: 610.
142 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre, Berlin 1972): 104.
143 Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. Bull. Anim. Behav. 9, 34-40: 36.
144 Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 168f.; 175.
145 a.a.O.: 176.
146 McDougall, W. (1923). An Outline of Psychology: 105; vgl. 109; Haldane, J.B.S. (1956). The sources of some ethological notions. Brit. J. Anim. Behav. 4, 162-164.
147 McDougall (1923): 109.
148 Vgl. Köck, W.K. (1993). Zur Geschichte des Instinktbegriffs. In: Florey, E. & Breidbach, O. (Hg.). Das Gehirn – Organ oder Seele. Zur Ideengeschichte der Neurobiologie, 217-258: 244.
149 Vgl. Thorpe, W.H. (1979). The Origins and Rise of Ethology: 88.
150 Holst, E. von (1940). Neue Anschauungen über die Tätigkeit des Zentralnervensystems. Naturwiss. 28, 803-813.
151 Holst, E. von & Saint Paul, U. von (1963). On the functional organization of drives. Anim. Behav. 11, 1-20.
152 Holst E. von (1937). Vom Wesen der Ordnung im Zentralnervensystem. Naturwiss. 25, 625-631: 626; vgl. Lorenz (1978): 121.
153 Lorenz (1978): 5.
154 Hinde, R.A. (1965). Interaction of internal and external factors in integration of canary reproduction In: Beach, F.A. (ed.). Sex and Behavior, 381-415.
155 Marler, P. (1952). Variation in the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. Ibis 94, 458-472; Thorpe, W.H. (1954). The process of song-learning in the chaffinch studied by means of the sound spectrograph. Nature 173, 465.
156 Lehrman, D.S. (1953). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. Quart. Rev. Biol. 28, 337-363; Haldane, J.B.S. (1955). Animal communication and the origin of human language. Curr. Sci. 63 (1992), 604-611; vgl. Griffiths (2004): 625ff.
157 Portmann, A. (1953). Das Tier als soziales Wesen: 140.
158 Hinde, R.A. (1960). Energy models of motivation. Symp. Soc. Experim. Biol. 14, 199-213.
159 Wilson, E.O. (1975). Sociobiology: 26.
160 a.a.O.: 587.
161 Tembrock, G. (1977). Grundlagen des Tierverhaltens: 259.
162 Kirby, W. & Spence, W. (1817/58). An Introduction to Entomology: 551-554.
163 Carus, C.G. (1846). Psyche. Zur Entwicklungsgeschichte der Seele: 140.
164 Vgl. Heckhausen, H. (1980/89). Motivation und Handeln: 64f.
165 Nachweisen für Tab. 129: Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 102ff.; McDougall, W. (1908/21). An Introduction to Social Psychology: 45-89; Pawlow, I.P. (1930). Kurzer Abriss der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 367-381): 369; Tolman, E.C. (1926). The nature of the fundamental drives. J. Abnormal Soc. Psychol. 20, 349-358; vgl. ders. (1932). Purposive Behavior in Animals and Men: 276ff.; Young, P.T. (1936). Motivation of Behavior: 150.
166 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 398.
167 a.a.O.: 401.
168 Tooby, J. & Cosmides, L. (1995). Foreword. In: Baron-Cohen, S., Mindblindness, xi-xviii: xiiif.
169 Cosmides, L. & Tooby, J. (1995). Beyond intuition and instinct blindness: toward an evolutionarily rigorous cognitive science. In: Mehler, J. & Franck, S. (eds.). Cognition on Cognition, 69-105: 92.
170 Vgl. Buller, D. J. (2005). Adapting Minds. Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature: 130ff.

Literatur

Flourens, P. (1851). De l'instinct et de l'intélligence des animaux.
Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt.
Köck, W.K. (1993). Zur Geschichte des Instinktbegriffs. In: Florey, E. & Breidbach, O. (Hg.). Das Gehirn – Organ oder Seele. Zur Ideengeschichte der Neurobiologie, 217-258.
Griffiths, P.E. (2004). Instinct in the '50s: The British reception of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. Biol. Philos., 19, 609-631.

Intelligenz

Das Wort ›Intelligenz‹ ist im Sinne von »geistige Fähigkeit, Klugheit« im 18. Jahrhundert aus lat. ›intelligentia‹ »Einsicht, Erkenntnisvermögen« entlehnt. Dieses wiederum stammt ab von lat. ›intelligens, intelligentis‹, dem Partizip Präsens von ›intellegere‹ (von ›inter-legere‹) mit der ursprünglichen Bedeutung »zwischen etwas wählen; beachten«.

Im klassischen Latein, z.B. bei Cicero, steht der Ausdruck ›intellegentia‹ neben dem Begriff ›ratio‹ und bezeichnet sowohl das Erkenntnisvermögen als auch den Prozess des Erkennens sowie die gewonnene Erkenntnis.[1] Wahrscheinlich ist es Cicero selbst, der zu dem Verb ›intellegere‹ das Substantiv bildet; er verwendet dieses in einem abstrakteren Sinne als das Verb und bezeichnet damit ein rein geistiges Vermögen, ja die höchste menschliche Fähigkeit zur Erkenntnis, zu Geist und Vernunft, die er den an den Körper gebundenen Vermögen gegenüberstellt.[2] Der römische Rhetor Marius Victorinus prägt durch seine Übersetzungen und Erläuterungen zu Aristoteles, Porphyrios und Plotin aus dem vierten Jahrhundert die Terminologie der Spätantike und des Mittelalters. Er übersetzt das griechische ›νοῦς‹ als ›intelligentia‹, so dass ›intelligentia‹ und ›ratio‹ ein ähnliches Begriffspaar bilden wie im Griechischen ›νοῦς‹ und ›λόγος‹.[3] Im Anschluss an Victorinus bildet ›intelligentia‹ in der Philosophie des Mittelalters das höchste Erkenntnisvermögen zur Schau Gottes. Die Kennzeichnung von Gott selbst als »Intelligentia divina« bzw. als »höchste Intelligenz« zieht sich von Thomas von Aquin bis Kant. Kant identifiziert eine Intelligenz mit einem »vernünftigen Wesen«, für das gelte, dass es zu »Handlungen nach der Vorstellung von Gesetzen fähig ist«.[4]

Antike

Im Weltbild der Antike besteht zwar generell eine große Nähe zwischen ↑Mensch und ↑Tier (in Abgrenzung von der Welt der Götter), seit dem fünften vorchristlichen Jahrhundert wird aber auch eine Grenzziehung thematisiert und diese nicht selten mit den geistigen Fähigkeiten des Menschen begründet. Als erster, der einen solchen Weg geht, gilt der Arzt Alkmaion von Kroton. Nach Alkmaion kann allein der Mensch verstehen (»ξυνίησι«), die anderen Lebewesen jedoch nur wahrnehmen und nicht verstehen.[5] Ähnlich heißt es bei Platon, die anderen Lebewesen würden nicht reflektieren und nicht bedenken, was sie gesehen haben; dies tue allein der Mensch.[6] Durch dieses Überdenken sei es dem Menschen möglich, von den sichtbaren Phänomenen auf die dahinter liegende unsichtbare Ursache zu schließen, z.B. in der Medizin von den Symptomen einer Krankheit auf die Krankheit selbst.[7] Nach antiker Vorstellung war es Prometheus, der durch die Gabe des Verstandes den Menschen aus dem Zustand der Kulturlosigkeit herausgeführt hat.[8] Es bleibt aber in der Antike umstritten, inwiefern allein dem Menschen Verstand, Sprache und ↑Kultur zukomme. So heben Platon und andere Autoren das Verstehen des Menschen manchmal allein im Komparativ oder Superlativ im Vergleich zu den Tieren hervor: Der Mensch sei den übrigen Lebewesen im Verstehen überlegen oder das verständigste Lebewesen – in niederen Graden wird damit aber implizit auch den Tieren ein Verstehen zugebilligt.[9] So schreibt Platon an einer Stelle, die Erhaltung *jedes* Lebewesens sei durch das Zusammenwirken von Verstand (»νοῦς«) und sinnlicher Wahrnehmung gewährleistet[10] – der Verstand wird hier also als ein Vermögen zur praktischen Lebensbewältigung gedeutet.

Aristoteles schreibt all denjenigen Lebewesen eine Intelligenz oder Klugheit (»φρονησις«) zu, die über die Fähigkeit zur Voraussicht verfügen; dies sind nach seiner Meinung auch manche Tiere.[11] Von diesen Tieren sagt er, sie seien intelligent (»φρόνιμα«).[12] Als Beispiele für Voraussicht bei Tieren führt Aristoteles das Sammeln von Vorräten bei Ameisen und Bienen[13] und die Wanderungen sowie das Ruhen auf der Erde bei aufziehendem schlechtem Wetter bei Kranichen an[14]. Intelligenz ist bei Aristoteles etwas, das einem Lebewesen in Abstufungen zukommt, insofern es Tiere gibt, die intelligenter als andere sind[15]; das intelligenteste Lebewesen sei der Mensch[16]. Allein der Mensch besitzt nach Aristoteles die Fähigkeit, Pläne zu machen und sich (bewusst) etwas ins Gedächtnis zurückzurufen bzw. zu überlegen.[17] Die Tiere verfügen nach Aristoteles weder über die Fähigkeit, ein geeignetes Mittel zur Erreichung eines Ziels zu suchen, noch zwischen verschiedenen Mitteln zu

Intelligenz ist die Fähigkeit zur spontanen Erfassung von Situationen und Lösung von Problemen. Sie beruht nicht auf ererbten Verhaltensmustern (Instinkten) oder vorhergehender Erfahrung (Lernen), sondern auf kreativen mentalen Operationen, die ein schnelles Einstellen auf neuartige Situationen ermöglichen.

Intelligenz (lat.) *215*
Einsicht (Lamprecht 1740) *221*
Aha-Erlebnis (Bühler 1908) *222*
Intelligenzquotient (Stern 1912) *221*
nichtbegriffliches Denken (Müller-Freienfels 1920) *225*
unbenanntes Denken (Koehler 1952) *225*
Intentionalität zweiter Ordnung (Seyfarth 1984) *224*

wählen.[18] Er erwägt es daher auch, den Begriff der Handlung allein auf das Tun des Menschen anzuwenden (↑Verhalten/Handeln; Mensch: Tab. 175). Neben der Fähigkeit zur Voraussicht bringt Aristoteles auch das Lernvermögen einiger Tiere mit der Intelligenz in Verbindung.[19] Das spezifische Wesensmerkmal der menschlichen Intelligenz sieht Aristoteles in dessen Fähigkeit, allgemeine Grundsätze zu erkennen und aus ihnen Schlussfolgerungen für das praktische Handeln zu ziehen.[20] Die Allgemeinheit und Abstraktheit dieser Grundsätze und Prinzipien rechtfertigt es für Aristoteles auch, die Beschreibung der menschlichen Intelligenz nicht vollständig in einer Naturlehre aufgehen zu lassen, denn ihre Abstraktheit bedingt, dass sie sich nicht ändern – Gegenstand einer Naturlehre seien aber nur die veränderlichen Dinge.[21] Aristoteles vertritt daher die Auffassung, die menschliche Vernunft könne nicht auf körperliche Prozesse zurückgeführt werden; er schreibt, »daß allein die Vernunft von außen eingedrungen und allein göttlich ist, da nur an ihr körperliche Betätigung wirklich unbeteiligt ist«.[22] Spätere naturalistisch eingestellte antike Autoren, wie der römische Arzt Galen, lehnen eine solche Auffassung jedoch ab und bemühen sich darum, auch die rationalen Vermögen der Seele in körperlichen Vorgängen zu verankern: »Wenn die Vernunft ein Aspekt der Seele ist, dann ist sie sterblich. Sie stellt daher eine Mischung [von Säften] im Gehirn dar«.[23]

Die Abgrenzung des menschlichen, durch Verstand und Vernunft geleiteten Handelns von dem Verhalten der Tiere wird besonders in der Stoa betont.[24] Den Tieren wird die Fähigkeit zu rationalen Schlüssen und zur Bildung von Allgemeinbegriffen abgesprochen; ihre Erkenntnisse gingen vielmehr immer nur auf den Einzelfall.[25] Die verbreitete Auffassung ist, dass den Tieren eine allgemeine, abstrakte Erfassung des Allgemeinen nicht möglich ist (Chrysipp: »universali comprehensione universorum carentes«).[26] Die Intelligenz ermögliche es dem Menschen nach stoischer Überzeugung auch erst das moralische Handeln, und dieses ist, wie Cicero es formuliert »die einzige weger ihrer eigenen Wirksamkeit und ihres Wertes wünschenswerte Sache, während keines der primären Objekte der Natur um seiner selbst willen wünschenswert ist«.[27] Seneca erklärt – im Anschluss an Chrysipp und Poseidonios[28] – das nützliche und für ihre Selbsterhaltung zweckmäßige Verhalten der Tiere durch ein von der Natur gegebenes, angeborenes Wissen, über das sie vor jeder Erfahrung verfügen. Dieses Wissen sei bei allen Vertretern einer Art gleich, so dass kein Tier gelehrter als ein anderes sei (»nullum est animal altero doctius«).[29] Im Gegensatz zur Gleichförmigkeit der Leistungen der Tiere – sowohl im Hinblick auf ihre Ziele, die stets in der Selbsterhaltung bestehen, als auch im Hinblick auf die Konstanz bei verschiedenen Individuen einer Art – zeichnet sich die Intelligenz des Menschen nach Poseidonios durch ihre Variabilität in Bezug auf Ziele und Durchführung aus (Pohlenz 1941: »der Logos des Menschen gibt der Individualität Spielraum«[30]). Aufgrund ihrer beschränkten intellektuellen Fähigkeiten gehe den Tieren auch jede Form von Kunstschaffen ab, weil dazu systematische Überlegung und ein Sinn für Zahl und Maß notwendig sei.

Die stoische These von der Vernunftlosigkeit der Tiere ruft in der Antike eine ähnlich ablehnende Kritik hervor wie im 17. und 18. Jahrhundert der Vergleich von Tieren mit Maschinen, der von den Cartesianern gezogen wird. Philon, Plutarch, Sextus, Celsus und Porphyrios argumentieren in eine ähnliche Richtung, wenn sie den Tieren die Fähigkeit zum Urteilen und Schließen zuschreiben und auf dieser Grundlage teilweise ihre ethische Berücksichtigung fordern (↑Bioethik).[31] Meist dienen dabei Geschichten von einzelnen Tieren, die in ihrem Verhalten Klugheit und Tugendhaftigkeit bewiesen hätten, als Beleg der These. Porphyrios ist der Auffassung, die geistigen Differenzen zwischen Tier und Mensch seien rein quantitativer, nicht aber qualitativer Natur.[32] Auch der Hinweis, die Tiere hätten ihre Vernunft von Natur aus und würden sie nicht individuell erwerben und damit nicht aus Einsicht handeln, wird von den Befürwortern einer Tiervernunft nicht als Einwand verstanden, sondern gerade umgekehrt als ein Beleg für ihre These.[33] Anleihen macht die spätantike Lehre von der Tiervernunft bei Elementen der platonischen Erinnerungslehre (↑Lernen). Nach Platon setzt jedes Streben (nach dem Nützlichen und Angenehmen) eine Erinnerung an das Angestrebte voraus – dieses Erinnerungsvermögen wird aber nun zusammen mit der Fähigkeit, zwischen verschiedenen Mitteln der Zielerreichung wählen zu können, als Beleg für die Vernunft der Tiere genommen.[34] Der Behauptung der Stoiker, die Tiere hätten nur ein Analogon der Erinnerung und Planung, tritt Plutarch insofern entgegen, als er mit einer seiner Dialogfiguren argumentiert, mit gleichem Recht müsse dann auch lediglich von einem Analogon der Wahrnehmung und sogar des Lebens bei Tieren gesprochen werden.[35]

Die antike Zuschreibung der Fähigkeit zum Schlussfolgern bei Tieren illustriert das vieldiskutierte Beispiel von *Chrysipps Jagdhund*: Ein Hund, der die Fährte eines Hasen verfolgt, gerät an einen Graben und springt über diesen, nachdem er die Hasenspur weder rechts noch links entlang des

Grabens habe feststellen können.[36] Die dem Hund zugeschriebene logische Schlussfolgerung lautet also: Wenn die Hasenspur weder rechts noch links zu finden ist, dann muss der Hase über den Graben gesprungen sein.

Scholastik

Die scholastischen Überlegungen zur Intelligenz der Tiere sind vielfach an den antiken Vorläufern orientiert. Intensiv diskutiert wird das Erkenntnisvermögen der Tiere im Vergleich zu dem des Menschen. Weil Wahrnehmungsinhalte für Tiere oft von großer Relevanz sind, nimmt Avicenna an, dass auch bei Tieren mit der sinnlichen Wahrnehmung noch ein verborgenes Vermögen (»vires occultae«) verbunden ist, das ein komplexes Wissen von einem Gegenstand vermittelt. Avicenna führt für dieses mit einer Wahrnehmung verknüpfte häufig evaluative Moment den Begriff der *intentio* ein und erklärt in einem viel diskutierten Beispiel die Furcht eines Schafs vor dem Anblick eines Wolfs mit dieser *intentio*.[37] Albertus Magnus differenziert in diesem Zusammenhang später explizit zwischen dem unmittelbaren Wahrnehmungsaspekt (»forma«) von Gegenständen und dem mit ihnen verbundenem Sinngehalt (»intentio«), der auf etwas nicht unmittelbar Anwesendes in der Wahrnehmung verweist (z.B. das Bedrohungspotenzial des Wolfsbildes).[38] Über die *intentio* erfolgt nach diesen Autoren eine evaluative Kategorisierung von Wahrnehmungsinhalten. Weil die Tiere sich in ihrer Kategorisierung irren können, unterliegt diese damit auch der Geltungsdifferenz von wahr und falsch und weist insgesamt eine propositionsähnliche Struktur auf (Dummet 1993: »proto-thoughts«[39]).[40] Die Kategorisierung muss allerdings noch nicht als ein Urteilen im strengen Sinne verstanden werden. Denn es fehlt die Fähigkeit zum begrifflichen Abwägen der Inhalte und der darüber erfolgenden Distanzierung von der unmittelbaren Wahrnehmung.[41] Dieser Mangel zeigt sich auch in der unmittelbaren Verbindung einer kognitiven Einstellung mit volitionalen und evaluativen Aspekten: Wahrheit, Antriebsmoment und emotionale Färbung von kognitiven Zuständen sind bei Tieren nicht voneinander differenziert.[42]

Thomas von Aquin schreibt auch den Tieren eine gewisse Kraft zur Erkenntnis zu; diese sei auf die praktischen Bedürfnisse ihres Überlebens bezogen (und nicht ein sich gegenüber den Erhaltungsfunktionen verselbständigendes Vermögen; ↑Kultur).[43] Die Erkenntniskraft der Tiere ist nach Thomas eng mit ihrer Sinnlichkeit verbunden; sie bildet eine Art sinnliche Urteilskraft oder ein »sinnliches Schätzungsvermögen«[44], und er nennt sie »vis aestimativa«[45] oder »aestimatio naturalis«[46]. Diese Vermögen unterscheidet Thomas aber prinzipiell von der menschlichen Rationalität, weil nur diese, vermittelt über das Vermögen der Sprache, die Möglichkeit der Erkenntnis eines Ziels als Ziel und des Verhältnisses von Mittel und Zweck einschließe (»quia homo inter cetera animalia rationem finis cognoscit, et proportionem operis ad finem; ideo naturalis conceptio ei indita, qua dirigatur ad operandum convenienter, lex naturalis vel jus naturale dicitur«).[47] Als Folge eines natürlichen Gesetzes ist das sinnliche Schätzungsvermögen der Tiere für Thomas nicht Ausdruck ihrer eigenen Vernunft, sondern vielmehr einer ihnen externen Vernunft, nämlich der Vernunft Gottes, der sie mit komplexen Instinkten ausgestattet hat; die Tiere sind für Thomas damit nicht Ursache ihrer Entscheidung und besitzen keine Freiheit der Entscheidung (»nec bruta iudicant de suo iudicio, sed sequuntur iudicium sibi a Deo inditum. Et sic non sunt causa sui arbitrii, nec libertatem arbitrii habent. Homo vero per virtutem rationis iudicans de agendis, potest de suo arbitrio iudicare, in quantum cognoscit rationem finis et eius quod est ad finem«).[48] Die besondere Intelligenz des Menschen bringt Thomas auch dadurch zum Ausdruck, dass er allein der voll ausgeprägten Vernunft des Menschen die Fähigkeit zuspricht, über das eigene Urteilen zu urteilen und zu *reflektieren* (»Iudicare autem de iudicio suo est solius rationis, quae super actum suum reflectitur, et cognoscit habitudines rerum de quibus iudicat, et per quas iudicat«) (↑Bewusstsein).[49]

18. Jh.: Intelligenz als praktisches Vermögen

Im 18. Jahrhundert wird die Intelligenz zwar meist als »göttliche« oder »höchste Vernunft« verstanden[50], das Verhältnis der beiden Begriffe beginnt sich aber in der Weise zu verändern, dass der Begriff der Intelligenz seine Überordnung im Verhältnis zu dem der Vernunft verliert. Die Intelligenz wird zunehmend als ein auf die Lebensbewältigung bezogenes praktisches Vermögen im Sinne einer Geschicklichkeit verstanden. In diesem Zusammenhang etabliert sich die Rede von einer »Intelligenz der Tiere«. Nicht selten ergibt sich die Zuschreibung der Intelligenz ausgehend von dem im 18. Jahrhundert verbreiteten Bild der »Kette der Wesen« (↑Hierarchie). Weil nach dem Prinzip der Kontinuität zwischen den Kettengliedern keine Lücken vorhanden sein dürfen, wird argumentiert, dass der Mensch auch hinsichtlich seiner geistigen Fähigkeiten nicht einmalig da stehe und auch den Tieren Verstandesvermögen, wenn auch in niedrigerem Grade, zukommen würden: der morphologischen Kontinuität entspreche auch eine

psychologische.[51] 1755 schreibt E.B. de Condillac den Tieren die gleichen mentalen Vermögen zu wie dem Menschen; ihr Urteilsvermögen sei umso größer, je zahlreicher ihre Bedürfnisse und Sinne seien.[52] Das Urteilsvermögen der Tiere ist nach Condillac auf praktische Kenntnisse (»connoissances pratiques«) ausgerichtet; es beinhalte kaum Abstraktionen und sei allein auf das bezogen, was für die Tiere nützlich sei (»bon pour elles«). Das Urteilen des Menschen sei dagegen nicht allein auf das gerichtet, was für uns gut ist, sondern auch auf das Wahre und Schöne.[53] C.G. Le Roy argumentiert wenig später, die Intelligenz (»intelligence«) sei bei solchen Tieren am größten, bei denen die sie umgebenden Dinge die größten Widerstände für ihr Überleben entgegenstellen, z.B. bei den Raubtieren, denen die Beute, im Gegensatz zu den Pflanzenfressern, davonläuft[54]: »Leurs lumières s'augmentent en raison des obstacles qu'elles ont à surmonter«[55]. Auch ein Abstraktionsvermögen ist nach Le Roy für das Überleben mancher Tiere notwendig. Besonders komplexe funktionale Verhaltensweisen von Tieren werden nicht der Intelligenz, sondern einem ↑Instinkt zugeschrieben. Hume stellt 1748 fest, dass der Instinkt den Tieren ein zweckmäßiges Verhalten ermöglicht, das den Grad ihrer normalerweise gezeigten Einsicht weit übersteigt (»which much exceed the share of capacity they possess on ordinary occasions«).[56]

Nicht nur einem ganzen Organismus, der zu kontrolliertem komplexen Verhalten in der Lage ist, auch der zur ↑Selbstorganisation fähigen Materie wird Mitte des 18. Jahrhunderts von einigen Autoren, z.B. von P.L.M. de Maupertuis, ein intelligentes Prinzip zugeschrieben (»supposer dans la matiere quelque degré d'intelligence«).[57] Dieses Prinzip bewirkt nach Maupertuis die gezielte Anordnung und Zuammenlagerung von Teilen zu einem organisierten Ganzen.

I. Kant bezieht das Tierhafte im Handeln (auch des Menschen) auf die Motivation einer Handlung durch solche Antriebe, die er ›sinnlich‹ nennt. Eine solche Motivation, eine tierische Willkür (»arbitrium brutum«) wie er sagt,[58] steht im Gegensatz zu den Bestimmungsgründen durch Vernunft, die einer freien Handlung zugrunde liegen. Allein in ihren Bestimmungsgründen unterschieden, können die Wirkungen von dem sinnlich bedingten Verhalten der Tiere und dem durch Vernunft geleiteten Handeln des Menschen trotzdem übereinkommen: Kant sagt, »daß der Grund des thierischen Kunstvermögens unter der Benennung eines Instincts von der Vernunft in der That specifisch unterschieden [sei], doch auf die Wirkung (der Bau der Biber mit dem der Menschen verglichen) ein ähnliches Verhältniß habe«.[59]

19. Jh.: weitere Bedeutungsausweitung

J.J. Virey bringt Intelligenz und Instinkt zu Beginn des 19. Jahrhunderts insofern in einen Zusammenhang, als er der Ansicht ist, das eine sei bei einem Tier umso ausgeprägter je weniger das andere vorliege. Beide seien also funktional äquivalent: »plus cet animal jouira des prérogatives de l'intelligence, mais moins son instinct se manifestera au-dehors«.[60] Er wendet sich damit gegen die lamarckistische Einschätzung, der zufolge die Instinkte aus der Gewohnheit entstanden seien. Instinkt und Intelligenz haben nach Virey nicht einen gemeinsamen Ursprung, sondern einen wohl unterschiedenen: Die Intelligenz wurzelt in der im individuellen Leben erworbenen Erfahrung, der Instinkt dagegen in dem von den Vorfahren Ererbten (und von Gott so Eingerichteten).

Einen weiten Begriff von Intelligenz hat J.B. de Lamarck, insofern er als oberste Kategorien in seinem System der Tiere von 1815 eine Dreiteilung in *apathische*, *sensible* (↑Empfindung) und *intelligente* Tiere vornimmt und die letzte Gruppe mit den Wirbeltieren identifiziert (»animaux apatiques«, die die Infusorien, Polypen, Radiärtiere und Würmer umfassen; »animaux sensibles« mit den Insekten, Spinnen, Krebsen, Ringelwürmern, Rankenfüßern und Weichtieren; »animaux intelligens« mit den Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren).[61] ›Intelligenz‹ erscheint in dieser Einteilung also als ein taxonomisches Kriterium, das alle Wirbeltiere (von den Fischen bis zu den Säugetieren) zu einer einheitlichen Gruppe zusammenfasst. Lamarck bringt die Intelligenz in Verbindung mit der Fähigkeit zur Kombination einfacher Vorstellungen zu komplexen[62] und dem Vermögen des Urteilens und Entscheidens (»juger et choisir«)[63].

Mitte des 19. Jahrhunderts ist es damit gut etabliert, von der ›Intelligenz‹ bei Tieren zu sprechen. So schreibt auch A. Schopenhauer zumindest einigen Tieren, nämlich den Affen und Elefanten, eine Intelligenz zu.[64] Bei L. Krahmer heißt es 1851: »Die Intelligenz des Thieres äussert sich ganz in derselben Weise wie die des Menschen. Auch das Thier beobachtet mit seinen Sinnen, bringt sich das Wahrgenommene zur Vorstellung, gewinnt Uebung, nimmt Gewohnheiten an, macht Erfahrungen und wächst an Einsicht und Bildung. […] Von einem objektiven Standpunkte aus ist also kein wesentlicher sondern nur ein gradueller Unterschied zwischen Instinkt und Vernunft erweisbar«.[65] Schopenhauer betrachtet den Intellekt als ein »bloßes Werkzeug« zum Dienst des Willens; als Werkzeug betrachtet, wird die Intelligenz zu einem graduierbaren Vermögen, das »mehr oder weniger vollkommen und kompliziert ist« wie Schopenhauer

schreibt.[66] F. Nietzsche, der den Intellekt ebenfalls als ein Werkzeug (der Triebe) ansieht, spricht 1881 von einem »Gradmesser der Intelligenz«, der seiner Meinung nach in der Furchtsamkeit gegeben ist.[67]

Worin aber genau die Intelligenz besteht, bleibt bei vielen Autoren unbestimmt. A.E. Brehm schreibt im ersten Band seines ›Illustrirten Thierlebens‹ von 1864 einigen Tieren u.a. »Erkenntniß, Wahrnehmungsgabe, Urtheil, Schlußfähigkeit« zu und spricht auf dieser Grundlage von dem »Geiste des Menschen und dem des Thieres« bzw. dem »Thiergeiste«[68]: »Das kluge Thier rechnet, bedenkt, erwägt, ehe es handelt, das gefühlvolle setzt mit Bewußtsein Freiheit und Leben ein, um seinem inneren Drange zu genügen«.[69] Von anderer Seite wird dagegen die Unterscheidung von Seele und Geist betont und die Intelligenz als ein Vermögen der Seele, aber nicht des Geistes verstanden (Wasmann 1883: »das Seelenleben der Thiere ist nie und nimmer ein Geistesleben«[70]; ↑Bewusstsein/Geist der Tiere).

Nach H. Taines Werk über die Intelligenz von 1879 ist die Intelligenz nicht nur Ausdruck mentaler Fähigkeiten. Die Intelligenz ist nach Taines Auffassung vielmehr bereits in jeder einfachen Wahrnehmung enthalten. Taine betrachtet die Intelligenz als ein sich sukzessiv in der Evolution entfaltendes Vermögen und lehnt ihre Beschränkung auf den Menschen daher kategorisch ab.[71]

Auf dieser Grundlage kann nicht nur den Wirbeltieren, sondern auch den einfacher gebauten Organismen ›Intelligenz‹ zugeschrieben werden. In den 1870er Jahren spricht z.B. L. Büchner von den »intelligenten Insekten«[72], und W.L. Lindsay setzt den Beginn der Intelligenz an der Entstehung des tierischen Lebens an (»intelligence begins at the very base of the zoological scale«[73]) (↑Bewusstsein).

Die frühen Ethologen des 19. Jahrhunderts, allen voran C. Darwin und G. Romanes, wenden den Begriff der Intelligenz selbstverständlich auf das Verhalten der Tiere, v.a. der Haustiere, an.[74] H. Spencer interpretiert sie als Ergebnis der Multiplikation und Koordination von Reflexbewegungen.[75] E. Wasmann ordnet die Intelligenz 1897 dem Instinkt unter (↑Instinkt: Abb. 220); sie sei »eine besondere Form des Intinktes«.[76] Er erkennt den Tieren zunächst zwar Intelligenz (»Thierintelligenz«[77]), nicht aber die Fähigkeit zur Bildung allgemeiner Begriffe, d.h. ein Abstraktionsvermögen zu.[78] C. Emery wendet dagegen 1893 ein, dass auch Tiere ein »beschränktes Abstraktionsvermögen« besitzen würden, das in der Fähigkeit bestehe, »aus den vielfachen Erfahrungsbildern allgemeine Erkenntnisse zu gewinnen und dieselben in Verbindung mit gegenwärtigen Sinneswahrnehmungen zu bewussten, zweckmäßigen Handlungen zu verwerten«.[79] Allein das Fehlen einer differenzierten Begriffssprache bedinge den »geringeren Grad des tierischen Verstandes«. Später revidiert Wasmann seine Auffassung insofern, als er eine Intelligenz im Sinne der Fähigkeit des »Schliessens von früheren auf neue Verhältnisse« nur noch dem Menschen zuerkennt (↑Lernen).[80]

Gemäß seiner Maxime höherstufige Vermögen nur dann zuzuschreiben, wenn das Verhalten nicht durch niederstufige Vermögen erklärt werden kann (»Morgans Kanon«; ↑Bewusstsein)[81], schlägt C. Lloyd Morgan 1900 eine Differenzierung zwischen »intelligentem« und »rationalem« Verhalten vor: Letzteres setze im Gegensatz zu ersterem ein Bewusstsein und ein Denken voraus; es folge einem vorgestellten idealen Schema oder Verhaltensplan (»guided in accordance with an ideal scheme or deliberate plan of

Erinnerung (Gedächtnis) Speicherung von gemachten Erfahrungen
Lernen Verarbeitung gespeicherter Informationen im Dienste eines verbesserten funktionalen Verhaltens in spezifischen Situationen
Denken symbolische Repräsentation der Welt
Fühlen Verarbeitung komplexer innerer und äußerer Situationen durch die Erzeugung eines Gesamtzustandes, der u.a. die Bereitschaft für bestimmte Handlungen einschließt
Planung Entwurf des zukünftigen Verhaltens durch mentale Antizipation
Konsistenz und Kohärenz der Wahrnehmungen und Schlüsse Logische Stimmigkeit und inhaltlicher Zusammenhalt der Verarbeitungen
Kombinationsvermögen (Assoziation) Verbindung von unverbundenen Erfahrungen und Gedanken
Induktives Schlussvermögen Ableitung von Verallgemeinerungen aus isolierten Wahrnehmungen und Erfahrungen
Kreativität Problemlösung durch neuartiges Denken und Handeln
Emotionale und soziale Kompetenz Einfühlungsvermögen und strategisch-rationales Verhalten in der Gruppe

Tab. 130. Aspekte des Intelligenzbegriffs.

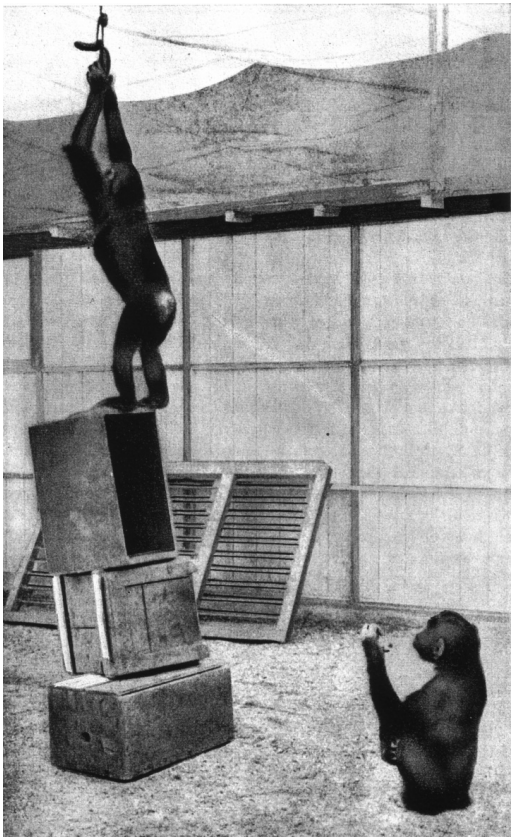


Abb. 225. Ein Schimpanse in Gefangenschaft, der ohne vorherige Dressur und Übung mehrere Kisten über einander stapelt, um an eine Banane zu gelangen. Ein Artgenosse beobachtet ihn bei diesem Verhalten und streckt dabei ebenfalls einen Arm zum Greifen aus – offensichtlich ahmt er also das Verhalten nach oder identifiziert sich sogar mit dem Artgenossen auf den Kisten (aus Köhler, W. (1917). Intelligenzprüfungen an Anthropoiden. Abh. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Phys.-math. Kl. 1917, Nr 1: Taf. III).

action«).[82] Das rationale Verhalten bestehe also nicht nur in der Zweckmäßigkeit des Verhaltens, sondern darüber hinaus in der Fähigkeit, über das gewählte Verhalten Rechenschaft ablegen, es also in einem reflektierten Denken (»reflective thought«) begründen und erklären (»to explain«) zu können.[83] F.J.J. Buytendijk schließt sich dieser Unterscheidung später an und charakterisiert die Intelligenz der Tiere als ein Verhalten »ohne Bewußtsein, ohne Wissen, Verstehen, Urteilen und Abstrahieren im menschlichen Sinne«.[84]

Ende des 19. Jahrhunderts ist es unter Biologen nicht nur üblich, den Begriff der Intelligenz auf das Verhalten der Tiere anzuwenden, sondern auch die Bewegungen der *Pflanzen* werden manchmal als ›intelligent‹ bezeichnet. Ausgehend von dem Vergleich der die Wachstumsbewegungen koordinierenden Wurzelspitze einer Pflanze mit dem Gehin eines niederen Tieres, den Darwin 1880 zieht[85], unternimmt es der Botaniker J.E. Taylor wenig später, Bewusstsein und Intelligenz auch bei Pflanzen nachzuweisen. Die Intelligenz beinhaltet nach Taylor die Fähigkeit, individuelle Erfahrungen zu sammeln und diese an die Nachkommen weiterzugeben.[86] Die Interpretation, die der Begriff der Intelligenz in diesem Zusammenhang erfährt, lässt sich am besten mit der These Nietzsches charakterisieren, »dass der ›Instinkt‹ unter allen Arten von Intelligenz, welche bisher entdeckt wurden, die intelligenteste ist«.[87]

Gegen die am Ende des Jahrhunderts verbreitete Tendenz der anthropomorphisierenden Beschreibung des Verhaltens von Tieren, selbst von Insekten, und der Zuschreibung von höheren »psychischen Qualitäten« wenden sich einige Biologen, unter ihnen der Physiologe A. Bethe.[88] Bethes Bemühungen sind auf eine »objektivierende Nomenklatur« gerichtet, die eine differenzierte Beschreibung der verschiedenen Verhaltensäußerungen ermöglicht.[89]

20. Jh.: Intelligenz als »Konstrukt«

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird die Intelligenz als ein psychologisches »Konstrukt« interpretiert, das eine hypothetische Entität in Form einer quantifizierbaren Messgröße repräsentiert. Theoretische Überlegungen zu einem Test der Intelligenz stellen A. Binet und V. Henri 1896 an.[90] Ein sinnvoller Test muss nach ihrer Auffassung gleichzeitig solche komplexen Fähigkeiten wie Gedächtnis, Auffassungsgabe, Einbildungskraft und ästhetische Sensibilität messen. Später entwickeln Binet und T. Simon einen Test, der v.a. für die Messung der Intelligenz bei mental zurückgebliebenen Kindern konzipiert ist und von altersabhängigen Normen der Intelligenz ausgeht. Auf der Grundlage einer Zunahme der geistigen Fähigkeiten in der Entwicklung wird eine metrische Skala der Intelligenz (»échelle métrique de l'intelligence«) vorgeschlagen.[91] Verbesserte Tests, die auch für Kinder mit einer normalen Entwicklung anwendbar sind, entwickeln die Autoren 1908 und 1911.[92] Ins Englische übersetzt, bilden diese Tests die Grundlage für den verbreiteten *Stanford-Binet-Test der Intelligenz*.[93] Binet hat die jeweiligen Ergebnisse eines Tests nicht in einer einzelnen, altersunabhängig gültigen Zahl zusammengefasst. Dies schlägt erst W. Stern 1912 vor, indem er die Abweichung der Intelligenz eines Kindes von der Altersnorm als einen Quotienten darstellt (durch Division des mentalen Alters (»Intel-

ligenzalters«) durch das chronologische Alter), den ***Intelligenzquotienten***.[94] Später wird dieser Quotient auch auf Erwachsene angewandt, wobei die Referenz dann der Durchschnitt der Intelligenz von Personen einer Population ist.

Kritisch wird gegen diesen quantitativen Ansatz eingewendet, dass die Intelligenzprüfung damit zu einer »Maschine« werde, die dem komplexen Phänomen der Intelligenz nicht gerecht werden könne. W. Köhler interpretiert die Intelligenz in Absetzung davon 1930 als einen »Verstehensvorgang«.[95] Der Komplexität des Vermögens der Intelligenz wird durch Definitionen gerecht zu werden versucht, die sie als die Fähigkeit der Lösung von erstmals gestellten Aufgaben und der Bewältigung von neuen Situationen deuten. Sterns Definition lautet in diesem Sinne: »Intelligenz ist die allgemeine Fähigkeit eines Individuums, sein Denken bewußt auf neue Forderungen einzustellen; sie ist allgemeine geistige Anpassungsfähigkeit an neue Aufgaben und Bedingungen des Lebens«.[96] Weil Stern besondere Betonung auf die Zweckmäßigkeit des intelligenten Verhaltens legt und es ausdrücklich in Bezug zu den Anforderungen des Lebens stellt, kann seine Definition auch auf Tiere bezogen werden.

Einsicht

Der Ausdruck ***Einsicht*** ist seit dem Mittelalter in Gebrauch, etwa in mystischen Schriften (»însehen«) zur Bezeichnung einer tief blickenden Erkenntnis, v.a. in sich selbst (Meister Eckhart 14. Jh.: »Sehet, got der vater hât ein vollekomen însehen in sich selber«[97]). Der Ausdruck erlangt aber keine terminologische Fixierung.[98] Ende des 17. Jahrhunderts erscheint das Wort in seiner heutigen sprachlichen Form in der Bedeutung einer individuell erworbenen und für eine Person gültigen Erkenntnis (Acxtelmeier 1684 »was allein auß einer gewissen Einsicht bey einem sonderlich geschihet, kan nicht unfehlbarlich als eine gevolgliche Ursach, allen andern beygemessen und zugeeignet werden«).[99] Mitte des 18. Jahrhunderts wird der Begriff in Stellung gebracht, um das besondere auf Reflexion und Vernunft beruhende Erkenntnisvermögen des Menschen im Gegensatz zu den Vorstellungen der Tiere zu benennen (Lamprecht 1740: »Die Einsicht aber der nothwendigen und ewigen Warheiten unterscheidet uns von den Thieren. Diese Einsicht kommt daher, weil wir Vernunft und Wissen haben, und sie ist es welche uns zu der Erkenntniß Gottes und unser selbst führet«).[100] Ausgebaut wird diese terminologische Schärfung durch die frühen ethologischen Schriften H.S. Reimarus, bei dem es 1760 heißt: »Der Vorstellungs-Trieb der

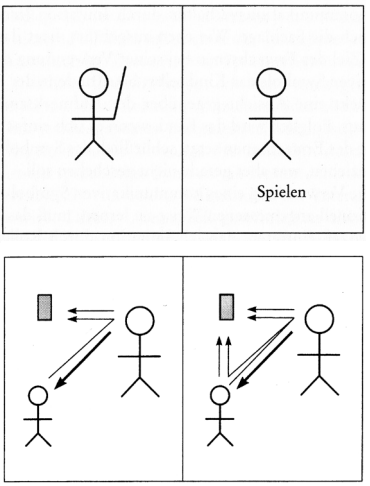


Abb. 226. Die Differenz in der mentalen Repräsentation einer Kommunikationssituation bei Schimpansen (oben) und Menschen (unten). Schimpansen repräsentieren gestische Signale eines Kommunikationspartners als Ereignisse in einer Folge von Handlungen dieses Gegenübers. Menschen repräsentieren dagegen bereits seit dem Säuglingsalter auch die eigene Rolle in der Kommunikationssituation, indem sie eine gemeinsame Aufmerksamkeit für ein Objekt entwickeln, d.h. eine Aufmerksamkeit, in der das Miteinander im Mittelpunkt steht: Beachtet werden nicht nur das Gegenüber und das Objekt, sondern gerade die Gemeinsamkeit der Bezugnahme auf das Objekt. Die mentalen Repräsentationen und die Intelligenz des Menschen konstituieren sich also in einem ausgeprägten Wir-Modus oder einer Wir-Intentionalität – angefangen von der Entwicklung gestischer Kommunikation mit Säuglingen bis hin zur sozialen Konstitution von Sprache (aus Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition, dt. Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens, Frankfurt/M. 2002: 137).

unvernünftigen Thiere gehet […] nicht auf die Erwerbung eines Erkenntnisses von Dingen, so ferne es ein Erkenntniß, eine Einsicht der Wahrheit, eine Vollkommenheit des Verstandes ist, sondern schlechterdings nur, so weit es in ihr sinnlichs Wohl und Weh einen Einfluß hat.[101] Zwei Jahre später bestätigt Reimarus diese Charakterisierung der Vorstellungen der Tiere und behauptet, dass »die Thiere in allen ihren Kunsttrieben blindlings und ohne eigene Einsicht des Endzweckes und Nutzens handeln«[102]; insbesondere hätten die Tiere keine »Einsicht in das Zukünftige«[103]. In diesem Sinne ist auch J.G. Fichte 1806 der Auffassung: »Der Instinkt ist blind, ein Bewußtseyn, ohne Einsicht der Gründe«.[104] J. von der Kolk gesteht Honigbienen 1865 zwar »ein psychisches Vermögen zu unterscheiden«, dieses könne aber nicht »als das

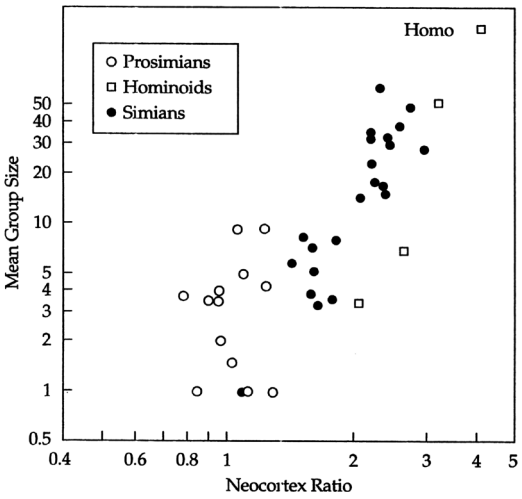


Abb. 227. Korrelation der Gruppengröße, in denen Primaten zusammenleben, mit der relativen Größe des Neocortex ihres Gehirns. Die relative Größe des Neocortex ist definiert als das Volumenverhältnis des Neocortex zum Rest des Gehirns. Ein Punkt in der Grafik repräsentiert die Verhältnisse bei einer Art; meist ist für jede Gattung nur eine Art angegeben. Es ergeben sich fast parallel verlaufende Regressionsgerade für die Halbaffen (Prosimiae), Affen (Simiae) und Menschenartigen (Hominoidea). Für den Menschen wird eine mittlere Gruppengröße von 150 Individuen angenommen – ein Wert, der aus 21 Jäger-Sammler und traditionalen Ackerbaukulturen ermittelt wurde und der auch für die Anzahl von regelmäßigen Interaktionspartnern eines Individuums in modernen Gesellschaften realistisch ist. Weil der Neocortex mit komplexen Intelligenzleistungen verbunden ist, legt die Korrelation von Gruppengröße und Neocortex auch eine (evolutionäre) Verbindung von Gruppengröße und Intelligenz nahe (aus Dunbar, R.I.M. (2001). Brains on two legs: group size and the evolution of intelligence. In: de Waal, F.B.M. (ed.). Tree of Origin. What Primate Behavior Can Tell Us About Human Social Evolution, 173-191: 180).

Ergebniss einer vernünftigen Erwägung oder einer Einsicht in die Zukunft« angesehen werden.[105]

Experimentelle Anordnungen zur Feststellung von Einsicht bei Tieren, insbesondere bei Affen, werden seit Beginn des 20. Jahrhunderts entworfen.[106] Besonders bekannt werden die »Intelligenzprüfungen an Menschenaffen« von W. Köhler (1917). Köhler überträgt hier den psychologischen Begriff der Intelligenz auf die Erforschung des Verhaltens von Affen. Er erblickt das zentrale Element der Intelligenz in »einsichtigem Verhalten« oder einfach *Einsicht*. »Einsicht« liege nicht vor, »wenn Mensch oder Tier ein Ziel auf direktem, ihrer Organisation nach gar nicht fraglichem Wege erreichen; wohl aber pflegt der Eindruck von Einsicht zu entstehen, wenn die Umstände einen solchen, uns selbstverständlich erscheinenden Weg versperren, dagegen indirekte Verfahren möglich lassen«.[107] Intelligentes oder einsichtiges Verhalten vollzieht sich danach auf einem »Umweg«, der zunächst mental antizipiert wird; es wird der Bezug zwischen mehreren Objekten mental erfasst. Ausdruck einer Intelligenz ist nach Köhler z.B. das Verhalten von Affen, die spontan und ohne vorheriges Ausprobieren Bananen, die an der Decke ihres Käfigs hängen, durch das Übereinandertürmen von Kisten erreichen (vgl. Abb. 225).

Während bei Köhler die Intelligenz in besonderer Verbindung zu Wahrnehmungsvermögen, insbesondere der Wahrnehmung von »Gestalten« gesehen wird, wird später die Verschränkung der Intelligenz mit instinktivem und gelerntem Verhalten hervorgehoben. In diesem Sinne versteht J.A. Bierens de Haan unter der Intelligenz 1931 »das Vermögen, erlebte Eindrücke als Erfahrungen aufzubewahren und in späteren Fällen als solche zu verwerten«.[108]

Im Anschluss an Köhler spricht auch K. Lorenz bereits in seinen frühen Schriften von den »Intelligenzleistungen« der Tiere. Er sieht diese Leistungen als eingeschaltete Glieder in längere Ketten von »Triebhandlungen« integriert und spricht deshalb von einer *Trieb-Intellektverschränkung* (↑Lernen).[109] Bei den Affenversuchen Köhlers liegt nach Lorenz eine »zentrale Repräsentation der Umweltobjekte« in dem Gehirn der Affen vor; diese werde so umstrukturiert, dass über ein ***Aha-Erlebnis*** (ein Ausdruck, den K. Bühler 1908 prägt[110]) eine Lösung des Problems erfolge. Der Affe erstelle in seinem zentralen Nervensystem ein Modell der gegebenen Situation und handle in dem vorgestellten Raum; es sei daher nicht falsch zu sagen, der Affe denke.[111]

›Intelligenz‹ als biologischer Begriff

Im Laufe des 20. Jahrhunderts wird der Intelligenzbegriff immer fester in biologischen Theorien verankert. Die zwei wichtigsten Dimensionen der Intelligenz sind dabei einerseits die Integration der Informationen aus verschiedenen Sinnesorganen zu einem konsistenten Bild der Umwelt und andererseits Mechanismen der Verhaltenssteuerung, die nicht auf fest etablierten Gewohnheiten oder Instinkten, sondern auf einem situativen Überlegen beruhen. Auf dem ersten Aspekt gründet H. Jerison 1973 seine Definition der »biologischen Intelligenz« als Kapazität zur Konstruktion einer Wahrnehmungswelt: »Biological intelligence may be nothing more (or less) than the capacity to construct a perceptual world«.[112] Eine weitere Komponente der Intelligenz, die darauf auf-

baut, ist nach Jerison die Fähigkeit, auf sinnliche Informationen und auf Inkonsistenzen dieser Informationen flexibel zu reagieren.[113] Die Intelligenz wächst nach diesem Modell also in dem Maße, in dem ein Organismus nicht nur ein sinnliches Bild von der Umwelt erzeugt, sondern dieses Bild außerdem nicht unmittelbar eine determinierende Wirkung für sein Verhalten hat (im Sinne eines Reiz-Reaktions-Schemas), sondern vielmehr einen Raum an Verhaltensmöglichkeiten eröffnet.

Andere Biologen verwenden ›Intelligenz‹ gleichbedeutend mit Lernvermögen von Tieren.[114] Neben dieser allgemeinen Bedeutung steht der spezifische, allein für Primaten verwendete Sinn, der sich auf Verhalten aufgrund von »Einsicht« bezieht (s.o.).[115] Am anderen Ende des Spektrums biologischer Intelligenzbegriffe steht die Rede von einer Intelligenz in physiologischen Prozessen: K.E. Rothschuh ist 1959 der Auffassung, in der ungeheuren Ordnung von physiologischen Prozessen liege eine »bewußtlose ›Intelligenz‹«, die »›Intelligenz‹ unbewußt vollzogener Organtätigkeit«.[116]

Unter dem Einfluss des Fortschritts der Verhaltensforschung geben die meisten Philosophen seit Beginn des 20. Jahrhunderts es auf, den Begriff der Intelligenz für das Handeln des Menschen reservieren zu wollen. Verbreitet ist es bis zur Jahrhundertmitte, statt der Intelligenz den »Geist« als das spezifisch Menschliche zu sehen[117] – allerdings nicht das »Mentale« (↑Bewusstsein). Aber auch dieser letzte der großen Begriffe zur Abgrenzung von Mensch und Tier verliert seine Differenzierungsfunktion: Im Zuge der aktuellen »Philosophie des Geistes« werden nicht allein die im alten Sinn »geistigen« Leistungen des Menschen (seiner überindividuellen Kultur) unter dem Begriff des Geistes verstanden, sondern in erster Linie die allen Lebewesen gemeinsamen phänomenalen Erlebnisse (z.B. Farbeindrücke, Schmerzen, Lustempfindungen) – das so verstandene Geistige bildet damit eine alle Lebewesen verbindende Sphäre.

Nur vereinzelt gibt es demgegenüber Stimmen, die die Intelligenz noch nicht in dem zweckmäßigen Verhalten der Tiere, sondern erst im einsichtigen Denken und Handeln des Menschen verwirklicht sehen. G. Siegmund argumentiert 1949 ausgehend von der Herleitung des Wortes ›Intelligenz‹ von ›intuslegere‹ »im Inneren lesen, eine Einsicht vom Inneren gewinnen«, dieses Vermögen sei wesentlich nicht mit einer »Sinneserkenntnis« verbunden, die verschiedene »An-Sichten« eines Gegenstandes liefere, sondern erst mit einem »geistigen Begreifen«, das eine »Ein-Sicht« ermögliche.[118] Das Tier sei immer durch seine vitalen Bedürfnisse geleitet und bleibe daher für sich immer »vitales Bezugszentrum«. Allein dem Menschen sei es dagegen möglich, »sich vom Vitalbegehren zu lösen«, also davon zu »abstrahieren« und damit einen Sachverhalt als »Ding an sich« zu erfassen.[119] Der Situations- und Bedürfnisgebundenheit des Tiers stellt Siegmund die »logische Intelligenz« des Menschen gegenüber, in der es zur Bildung von »Dauerstrukturen«, einer »Objektwelt« komme, in der also eine »aktive Befreiung von der Gebundenheit an Raum und Zeit, der Überschritt zu echter Allgemeinheit und Abstraktheit« erfolge.[120] Siegmund konstatiert allerdings auch, dass der Intelligenzbegriff wegen seiner vielfältigen Bedeutungen seine scharfe Kontur zu verlieren droht: Er stellt fest, es sei »der Intelligenzbegriff heute völlig zerfasert und damit fast unbrauchbar geworden«.[121]

0. System-Umwelt-Kopplung
Reaktion eines Systems auf bestimmte Ereignisse der Umwelt in unflexibler und immer gleicher Weise (z.B. die Kovarianz der Zustände eines Thermostaten mit der Umgebungstemperatur)

1. Protorepräsentation
Aufnahme von Informationen über Umweltereignisse mittels verschiedener Sinneskanäle, flexible Antwort auf verschiedene Reize durch ein Repertoire an Verhaltensweisen, minimale Lernfähigkeit (z.B. bei niederen Organismen)

2. Objektkategorisierung
Kategorisierung von Objekten aufgrund ihrer Eigenschaften und unterschiedliche Verhaltensantworten darauf (z.B. Kategorisierung der Beute im Netz durch eine Spinne)

3. Mentale Repräsentation
Speicherung von Wahrnehmungsinhalten in einem Gedächtnis und ihre Übertragung auf neue Situationen, Geltungsdifferenz der Repräsentation (Unterscheidung von wahren und falschen Repräsentatonen)

4. Symbolische Operation
Verwendung von arbiträren Zeichen, die sich von konkreten Situationen lösen und abstrakte Relationen ausdrücken können; die Zeichen können eine eigenständige, biologisch dysfunktionale Determinationskraft für das Verhalten bzw. Handeln entfalten (Kultur)

Tab. 131. Fünf Stufen des Denkens (erweitert auf der Grundlage der Einteilung von Proust, J. (2003). Les animaux, pensent-ils?, 19-33).

Evolution der Intelligenz

In der Logik der biologischen Thematisierung der Intelligenz liegt es auch, Szenarien der Evolution dieses Vermögens zu entwerfen. Nach der herrschen-

1. Mittel der Distanzierung
Im propositionalen Denken kann zwischen dem Gehalt einer Aussage und der Einstellung zu diesem Gehalt unterschieden werden. Zu einem Gehalt kann also auf Distanz gegangen werden, und ein Individuum kann eine wechselnde Meinung dazu haben. Eingeschlossen ist damit auch die Möglichkeit, einen Gehalt zu negieren.

2. Kontextunabhängigkeit
Propositionales Denken kann unabhängig von einem gerade gegenwärtigen Kontext stehen und Elemente enthalten, die eine nicht konkrete Bedeutung haben. Aufgrund dieser Unabhängigkeit können im propositionalen Denken allgemeine und abstrakte Urteile gebildet werden.

3. Sprachlicher, digitaler Code
Für jede propositionale Einstellung ist es im Prinzip möglich, diese in Form von sprachlichen Sätzen ohne Verlust des Inhalts auszudrücken. Die Möglichkeit des verlustlosen Ausdrucks beruht auf der sprachlichen Form, die einem digitalen Code folgt, d.h. einem Code aus einer begrenzten Anzahl diskreter Zeichen.

4. Allgemeinaussagen, Schlüsse, Begründungen
Propositionales Denken enthält Elemente, die in Schlüssen eingesetzt werden können. Diese bestehen in Allgemeinaussagen, unter die besondere Aussagen subsumiert werden können. Propositionales Denken bildet damit die Grundlage von Begründungen und Rechtfertigungen von Handlungen und Urteilen.

Tab. 132. Vier zentrale Merkmale des propositionalen Denkens, die dieses Denken zu einem Charakteristikum des Menschen machen (in Anlehnung an Bermúdez, J.L. (2003). Thinking Without Words: 39).

den Meinung steht die Evolution der Intelligenz im Zusammenhang mit dem sozialen Leben (vgl. Abb. 227). Im Zusammenleben mit Artgenossen ist ein Organismus in ein komplexes Feld von Verhältnissen der Kooperation und Konkurrenz eingebettet. Jedes Verhalten kann indirekte Rückwirkungen auf ihn selbst haben; eine Voraussicht der möglichen Folgen und die Fähigkeit, die eigene soziale Rolle einzuschätzen und sich in die Situation der Artgenossen mit ihren Bedürfnissen und Motiven hineinzuversetzen, sind daher von entscheidender Bedeutung für eine erfolgreiche Behauptung in der Gruppe (»Macchiavellische Intelligenz«). Die entscheidende Fähigkeit im sozialen Leben besteht in einer ***Intentionalität zweiter Ordnung*** (Seyfarth 1984: »second order intentionality«[122]), d.h. einer »sozialen Intelligenz«, die die Fähigkeit einschließt, sich in die Situation und Vorstellungen des Gegenübers hineinzuversetzen, also die Leistung der Repräsentation des mentalen Systems eines anderen. Das Sozialleben stellt somit eine größere Herausforderung für die psychischen Fähigkeiten dar als das Überleben eines einzelnen Organismus.[123]

Ein einzigartig kooperativer Stil der sozialen Intelligenz hat sich in der Evolution des Menschen entwickelt. Das Wissen um das Wissen des anderen kann der Mensch in Form von kooperativen Interaktionen einsetzen, um gemeinsam angestrebte Ziele mittels differenzierten Rollen zu erreichen. Diese für den Menschen spezifische Form der kooperativen Intelligenz nennt M. Tomasello *geteilte Intentionalität* (»shared intentionality«)[124] (↑Kommunikation).

Aufbauend auf dem Vermögen der geteilten Intentionalität ist es in der Evolution des Menschen auch möglich geworden, kollektiv neue Ziele zu setzen, also eine echte Kreativität in Bezug auf neue gemeinsame Ziele zu entfalten. In dieser Hinsicht liegt ein entscheidender Unterschied zwischen der Intelligenz des Menschen und der der Tiere darin, dass die Intelligenz der Tiere immer eine Klugheit ist, eine Zweckrationalität, ein Denken, das an die biologischen Zwecke des Überlebens und der Fortpflanzung gebunden bleibt. Neben diese natürlichen Zwecke andere Handlungsziele stellen zu können, kennzeichnet die reflektierende Intelligenz des Menschen (↑Mensch).

Vielfalt der Formen von Intelligenz

Untersuchungen der letzten Jahrzehnte haben erstaunliche kognitive Leistungen, z.B. des Lernens, nicht nur bei Affen, sondern auch bei Delphinen, Vögeln, Reptilien, Tintenfischen und anderen Tieren gefunden (Hauser: »Wilde Intelligenz«[125]). Die Leistungen lassen sich aus der jeweiligen Beziehung der Lebewesen zu ihrer natürlichen Umwelt verstehen. Weil die gezeigten Leistungen sehr unterschiedlich sind, erscheint es nicht sinnvoll, sie alle über ein Verfahren zu bestimmen und zu messen. Und auch der Begriff der Intelligenz verliert angesichts dieser Vielfalt von Vermögen seine einheitliche Bedeutung.[126] Statt der einen, ausgehend von dem Handeln des Menschen konzipierten Intelligenz ist von einer Vielzahl von *ökologischen Intelligenzen* die Rede. Der Ausdruck ›ökologische Intelligenz‹ wird allerdings in verschiedenen Kontexten gebraucht und erscheint für einen spezifischen Terminus wenig geeignet. Er spielt sowohl im Kontext der Umweltethik als auch der Psychologie im Sinne einer Fähigkeit des Umgangs mit relativen Häufigkeiten eine Rolle.[127] Innerhalb der umfassenden artspezifischen ökologischen Intelligenz kann unterschieden werden zwischen der *Umweltintelligenz* (»environmental intelligence«), die die individuelle Problemlösung betrifft, und der

sozialen Intelligenz (»social intelligence«), die das Zusammenleben des Individuums im sozialen Verband betrifft.

Für den Menschen werden neben der kognitiven Intelligenz weitere Formen identifiziert. H. Gardner unterscheidet insgesamt sieben Arten der Intelligenz: sprachliche, logisch-mathematische, musikalische, körperlich-kinästhetische, räumliche, interpersonale (»soziale Kompetenz«) und intrapersonale (»Selbstmanagement«).[128] Gardner definiert die Intelligenz allgemein als »ein bio-psychologisches Potenzial zur Verarbeitung von Information, das in einem kulturellen Umfeld aktiviert werden kann, um Probleme zu lösen oder geistige oder materielle Güter zu schaffen, die in einer Kultur hohe Wertschätzung genießen«.[129]

Nichtbegriffliches Denken

Die aktuellen Diskussionen um die Intelligenz der Tiere bemühen sich um eine Klärung des Zusammenhangs von Intelligenz oder der Fähigkeit zum Denken auf der einen Seite und dem Vorhandensein einer Sprache oder Begrifflichkeit auf der anderen Seite. Nach der klassischen Position ist die Fähigkeit zu denken an das Vermögen der Sprache gebunden. In der aktuellen Debatte wird diese Position von D. Davidson vertreten.[130] Gedanken lassen sich demnach einem Wesen nicht in isolierter Form zuschreiben, sondern nur dann, wenn sie in einem holistischen Netz von anderen Gedanken stehen. Und dieses Gedankennetz macht eine Sprache aus, so das Argument. Gedanken sind damit also stets propositional verfasst; sie haben den Charakter von Überzeugungen oder Urteilen, denen ein Wahrheitswert zukommt.

Gegen diese Auffassung steht die in letzter Zeit von vielen Philosophen vertretene Position, dass sehr wohl ein Denken ohne Sprache, ein ***nichtbegriffliches Denken*** denkbar ist. Die Formulierung ›nichtbegriffliches Denken‹ erscheint bei dem Philosophen R. Müller-Freienfels 1920 als analytisches Konzept zur Beschreibung bestimmter Aspekte des menschlichen Denkens, nämlich für »ein Denken, das erschöpfend niemals in der Sprache zu fassen ist«.[131] Nach Müller-Freienfels sind die Gedanken als »selbständige psychologische Wesenheiten« zu verstehen, deren Inhalt nicht immer »fest definierbare Begriffe, die sich mosaikartig zusammensetzen« seien, sondern »durchaus irrationale, conditionelle, persönliche Wesenheiten«. Gedanken seien »Tätigkeitsbereitschaften, die sich im Bewußtsein in der Regel nur als vage Gefühle bemerkbar machen und erst Gestalt annehmen, wenn sie sich in Tätigkeit umgesetzt haben. Sie sind Akte, Tätigkeitseinstellungen des Ich und als solche immer subjektiv«.[132]

Seit den frühen 1950er Jahren wird der Ausdruck auch von englischsprachigen Autoren übernommen (R.I. Aaron 1952: »non-conceptual thinking«[133]; S. Körner 1955: »the border-regions must be indefinite between conceptual and non-conceptual thinking on the one hand, and between thinking and doing on the other«[134]).[135] Dieses Denken soll sich in Form von *mentalen Repräsentationen* (»mental representations«) vollziehen – dies ein Ausdruck, den bereits J.S. Mill 1865 verwendet[136]. Nach F. Dretske bilden mentale Repräsentationen neuronale Strukturen, die die sensorisch-motorische Koordination leisten. Sie sind also Schaltstellen, die eine Verknüpfung von Wahrnehmung und Verhalten herstellen. Jedes Lebewesen, das seine Umwelt wahrnimmt und sein Verhalten mittels mentaler Repräsentationen dieser Umwelt steuert, vollzieht nach Dretske ein Denken.[137] Das charakteristische Merkmal des Denkens, der Irrtum, ist auch in diesem Begriff des Denkens enthalten, insofern eine Fehlrepräsentation vorliegen kann, eine Repräsentation also, die zu einer nicht funktionalen Verknüpfung von Wahrnehmung und Verhalten führt. Insgesamt sind diese Ansätze durch das Bemühen gekennzeichnet, die traditionell in der Philosophie des Geistes verankerten Begriffe, wie den des Denkens, zu naturalisieren, d.h. in die Sprache der Biologie zu übersetzen, indem sie eine Rolle in der funktionalen Beschreibung von Prozessen übernehmen.

Einen frühen Versuch in diesem Sinne macht der vergleichende Verhaltensforscher O. Koehler, der für das nicht-sprachliche Denken der Tiere 1952 den Ausdruck ***unbenanntes Denken*** einführt.[138] Ein solches besteht nach Koehler z.B. in dem individuellen Wiedererkennen von Partnern bei Vögeln und Säugetieren oder dem Vermögen mancher Tiere, auf intuitive Weise zu zählen. Viele Tiere verfügen nach Koehler über die Fähigkeit, räumliche Relationen zwischen Objekten im Sinne der Differenzen von Vorn-Hinten, Rechts-Links und Oben-Unten quasi begrifflich festzuhalten. Darüber hinaus ist das Vermögen verbreitet, Relationen zwischen quantitativen und qualitativen Größen im Sinne der Unterscheidungen von Schwerer-Leichter, Heller-Dunkler oder Größer-Kleiner zu erkennen. Koehler spricht in diesem Zusammenhang von *sensorischen Begriffen*.[139] Obwohl er »Vorbedingungen und Vorstufen unserer Sprache bei Tieren« anerkennt, grenzt Koehler die Kommunikation der Tiere aber doch von der Sprache des Menschen ab: »In Worten spricht nur der Mensch. Seine Wortsprache unterscheidet ihn von allen Tieren« (↑Kommunikation).[140]

Sehr weit in diese Richtung geht der Vorschlag von H.-J. Glock, Tieren Gedanken aufgrund von Gesichtsausdrücken, Körperhaltungen oder Verhaltensweisen zuzuschreiben.[141] In diesen Ausdrucksformen manifestierten sich gerichtete Einstellungen zu Objekten der Umwelt sowie Annahmen, Wünsche und innere Zustände, die durchaus den Charakter von Gedanken haben, auch wenn sie nicht in Form von Begriffen strukturiert sind. Gedanken müssen in dieser Sicht also nicht in ein holistisches Verweisungssystem eingebunden sein, wie dies für Begriffe kennzeichnend ist: Gedanken können als isolierte Einstellungen zugeschrieben werden, ohne damit ein Referenzsystem aus abstrakten Operatoren, eine Sprache, zu implizieren. Ein Hund kann sich z.B. in dem Glauben befinden und damit über den Gedanken verfügen, eine Katze habe sich auf einen Baum geflüchtet, auch wenn dieser Gedanke nicht in Begriffen strukturiert ist. Den Charakter eines Gedankens hat diese Einstellung nicht zuletzt deswegen, weil sie falsch sein kann: Der Hund kann sich irren.

Einen derartigen auf mentale Zustände von Tieren anwendbaren Begriff des Denkens vertritt 2008 auch M. Wild. Er verteidigt die These: »Ein Lebewesen, das Dinge in seiner Umwelt auf bestimmte Wese repräsentiert und sich infolgedessen verhält, hat Gedanken«.[142] Auch Tiere sammeln nach Wild Informationen aus ihrer Umwelt, um ihr Verhalten zu koordinieren, also würden auch sie Gedanken haben. Unklar ist in dieser Bestimmung v.a. der Begriff der Repräsentation. Um ihn näher zu erläutern, schlägt Wild vier Minimalbedingungen vor: (1) *Asymmetrie*: Die repräsentierende Entität handelt vom repräsentierten Inhalt, nicht aber umgekehrt; (2) *Gerichtetheit*: Repräsentationen richten sich auf einen Gegenstand; (3) *Aspekthaftigkeit*: Repräsentationen handeln von dem Repräsentierten unter einem bestimmten Aspekt; und (4) *Wahrheitsbedingung*: Inhalte der Repräsentation können wahr oder falsch sein.[143] Wie Wild zugibt, kann mittels dieser Minimalbedingungen aber auch einer Kompassnadel eine Repräsentation der Himmelsrichtung zugeschrieben werden. Unterschieden seien die Repräsentationen nicht-lebendiger Gegenstände von denjenigen der Lebewesen im Wesentlichen durch den Aspekt der ↑*Funktion* der Repräsentationen im Falle von Lebewesen.

Neben diesen Versuchen zur Entwicklung eines Begriffs des Denkens, der auch auf nicht sprachbegabte Tiere anwendbar ist, gibt es aber auch erhebliche Bedenken gegen die Assimilierung eines Denkens auf nichtbegrifflicher Ebene an ein Denken auf begrifflicher Ebene. Es gibt zentrale Merkmale des propositionalen Denkens, die dieses Denken zu einem Charakteristikum des Menschen machen (vgl. Tab. 132). Auf dieser Grundlage erscheint es auch als ein Fehler, Wissen, Annahmen, Wünsche, Hoffnungen und Intentionen solchen Wesen zuzusprechen, die nicht im eigentlichen Sinne über eine Sprache verfügen.[144] Den Tieren kann nach dieser Auffassung zwar – mit einer Unterscheidung, die auf G. Ryle (1949) zurückgeht – ein *Können* (»knowing how«), aber kein *Wissen* (»knowing that«) zugeschrieben werden.[145] R. Brandt urteilt 2009: »Den Tieren fehlen vor allem zwei Voraussetzungen des Urteilens und Denkens: Sie verfügen über keine geeigneten Begriffe, und sie kennen keine gemeinsame Öffentlichkeit, die durch das Zeigen geschaffen und im Urteil vertieft wird«.[146] Zum Denken geeignete Begriffe seien erst mit »Begriffssystemen« gegeben, in denen Relationen wie Definitionen vorliegen können.[147] Im Fehlen des Denkens bei Tieren sieht Brandt aber keinen Hinderungsgrund dafür, den Tieren ein ↑Bewusstsein zuzusprechen.

Andere Autoren, denen es ebenfalls um die Abgrenzung der spezifisch menschlichen Form der Intelligenz und Kommunikation von den Fähigkeiten der Tiere geht, sind allerdings durchaus bereit, auch Tieren ein Denken zuzugestehen. So meinen M. Tomasello und H. Moll 2011: »Nicht-menschliche Primaten sind mentale Akteure. Sie sind des Denkens im Sinne zweckrationaler Kalküle fähig«.[148] Ein spezifisch menschliches Vermögen ist nach den experimentellen Studien Tomasellos und seiner Mitarbeiter eine spezielle Form der Kommunikation: die *gemeinsame Bezugnahme* auf ein Objekt und die Ausbildung einer *geteilten Intentionalität* (»shared intentionality«[149]), d.h. einer Gruppenidentität, in der die individuellen Aufmerksamkeiten und Intentionen auf ein gemeinsam entwickeltes Ziel ausgerichtet sind (↑Kommunikation). Im kognitiven Prozess manifestiert sich die geteilte Intentionalität in der mentalen Repräsentation nicht nur des Kommunikationspartners, sondern auch der eigenen Rolle und ihrer Verortung in einem Netz der Interaktion (vgl. Abb. 226).

›Intelligenz‹ als Grenzbegriff

›Intelligenz‹ könnte auch als ein wesentlich theoretischer Begriff verstanden werden, auf der die Abgrenzung der psychischen Fähigkeiten des Menschen von denen der Tiere beruht. In diesem Sinne stellt M. Cartmill ihn 1990 zur Diskussion, indem er ihn nicht empirisch, sondern als theoretischen Grenzbegriff bestimmt: »What we mean by the word ›intelligence‹ is whatever distinguishes the human mind from those of beasts«.[150] Wenn also bestimmte Tiere in einem

vermeintlichen Test der Intelligenz ähnlich gut wie der Mensch abschneiden, dann sollten diejenigen Fähigkeiten, die in diesem Test ermittelt wurden, aus den Bestimmungskomponenten des Intelligenzbegriffs entfernt werden – es wäre dann also nicht die Intelligenz, sondern eine andere Fähigkeit, die in diesem Test ermittelt wurde: »If horses outperform people on a supposed test of intelligence that invalidates the test«.[151] Auch andere Konzepte könnten nach Cartmill auf diese Weise als Grenzbegriffe etabliert werden, z.B. ›Sprache‹: »what we mean by ›language‹ is whatever substantiates the judgement that nonhuman animals are unable to talk«.[152] Streitfragen werden sich auf der Grundlage der traditionellen Begriffe wie ›Intelligenz‹, ›Denken‹ oder ›Sprache‹ allerdings wohl kaum klären lassen. Die sachlichen Unterschiede müssen anders markiert werden als mit den überkommenen begrifflichen Ressourcen.

Nachweise

1 Cicero, De divinatione I, 70; ders., Tusculanarum disputationum I, 51; ders., De finibus II, 34; vgl. Piepmeier, R. (1976). Intelligenz, Intelligentsia, Intellektueller. Hist. Wb. Philos. 4, 445-447.
2 Vgl. Schulte, R. (1964). Intelligence. In: Europäische Schlüsselwörter, Bd. 2, 18-49: 19f.
3 Piepmeier (1976): 446.
4 Kant, I. (1788). Kritik der praktischen Vernunft (AA, Bd. V, 1-163): 125.
5 Alkmaion (Diels/Kranz) 24 A 5/B 1a (nach Theophrast); vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 39.
6 Platon, Kratylos 399c; vgl. ders., Politeia 441a-b; Laches 196e-197b; Protagoras 324a-b; Symposion 207a-c; Leges 710a; 963e.
7 Vgl. Diller, H. (1932). Ὅψις ἀδήλων τὰ φαινόμενα. Hermes 67, 14-42; Dierauer (1977): 42.
8 Aischylos, Prometheus 442ff.; Platon, Protagoras 320c-322d.
9 Platon, Menexenos 237d-e; Diogenes von Apollonia, Fragm. 64, 19; Xenophon, Memorabilia 1, 4, 13; Isokrates, Antidosis 293f.; vgl. Dierauer (1977): 45f.
10 Platon, Nomoi 961d.
11 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1141a24-28.
12 Aristoteles, Hist. anim. 488b15; Metaphysica 980b22; Ethica Nicomachea 1141a26-28.
13 Aristoteles, Metaphysica 980b22.
14 Aristoteles, Hist. anim. 614b18ff.
15 Aristoteles, Hist. anim. 589a1f.; De part. anim. 648a6-8; 650b24-27; De gen. anim. 753a10-13; Metaphysica 980b21f.
16 Aristoteles, De anima 421a18-23; De part. anim. 687a7-10; 16-18; De gen. anim. 744a30f.
17 Aristoteles, Hist. anim. 488b24-26; vgl. Physica 199a20f.; De an. 433a11f.; b29f.
18 Aristoteles, Physica 197b6-9; Ethica Eudemica 1226b21f.; Ethica Nicomachea 1111b8f.; 1149b31-35.
19 Aristoteles, Metaphysica 980a27-b28; Hist. anim. 589a1f.
20 Aristoteles, De memoria 453a13f.; vgl. Dierauer (1977): 147; Steiner, G. (2008). Das Tier bei Aristoteles und den Stoikern: Evolution eines kosmischen Prinzips. In: Alexandridis, A., Wild, M. & Winkler-Horaček, L. (Hg.). Mensch und Tier in der Antike. Grenzziehung und Grenzüberschreitung, 27-46: 30.
21 Aristoteles, De part. anim. 641a32-b10; vgl. Lennox, J.G. (1999). The place of mankind in Aristotle's zoology. Philos. Top. 27, 1-16: 5.
22 Aristoteles, De gen. anim. 736b28.
23 Galen, Quod animi mores corporis temperamenta sequantur (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 4, Leipzig 1822, 767-822): 774f.; vgl. Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 122; vgl 118.
24 Vgl. Dyroff, A. (1897). Zur stoischen Tierpsychologie. Blätt. Gymnasial-Schulwesen 33, 399-404; Steiner (2008): 36ff.
25 Vgl. Nemesios, De natura hominis 118, 7; Philon von Alexandrien, De animalibus 85; vgl. Pohlenz, M. (1941). Tierische und menschliche Intelligenz bei Poseidonios. Hermes 76, 1-13: 3.
26 Chrysipp, [De animalibus et plantibus] (Stoicorum veterum fragmenta, Bd. 2, 204-216): 207 (Fragm. 726).
27 Cicero, De finibus bonorum et malorum 3, 21.
28 Vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 358ff.; Pohlenz (1941).
29 Seneca, Ad Lucilium epistulae morales 121, 23.
30 Pohlenz (1941): 6.
31 Philon, De animalibus (ed. Aucher) 25; 71; Plutarch, De sollertia animalium 965E-985D; zu Celsus vgl. Origines, Contra Celsum 81ff.; Sextus Empiricus, Pyrrhonei hypotyposeis 1, 40-61; Porphyrios, De abstinentia 3, 6ff.; vgl. Dierauer (1977): 253ff.
32 Porphyrios, De abstinentia 3, 7.
33 Plutarch, Bruta ratione uti 991E f.; Porphyrios, De abstinentia 3, 10.
34 Plutarch, De sollertia animalium 960D-961D.
35 a.a.O. 961E-F.
36 Philon, De animalibus (ed. Aucher) 45f.; Sextus Empiricus, Pyrrhonei hypotyposeis 1, 69; Porphyrios, De abstinentia 3, 6 (194, 3-9); vgl. Dierauer (1977): 222; Floridi, L. (1997). Skepticism and animal rationality: the fortune of Chrysippus' dog in the history of Western thought. Arch. Gesch. Philos. 79, 27-57.
37 Avicenna, Liber de anima seu sextus de naturalibus, 2 Bde., hg. v. S. van Riet, Leiden 1968-72): I, 86; vgl. Tellkamp, J.A. (2009). Natur- und erkenntnisphilosophische Grundlagen der *passiones animae* bei Albert dem Großen. In: Schäfer, C. & Thurner, M. (Hg.). „Passiones animae". Die Leidenschaften der Seele in der mittelalterlichen Theologie und Philosophie, 133-150: 143.

38 Albertus Magnus, De anima (Opera omnia, Bd. 7, 1, Münster 1968): 102; vgl. Tellkamp (2009): 145.
39 Dummett, M.A.E. (1993). Origins of Analytical Philosophy: 122; ders. (1993). The Seas of Language: 148; vgl. Marras, A. (1972). Intentionality, Mind, and Language: 267.
40 Vgl. Michon, C. (2001). Intentionality and protothoughts. In: Perler, D. (ed.). Ancient and Medieval Theories of Intentionality, 325-342.
41 Vgl. Tellkamp (2009): 150.
42 Vgl. Michon (2001): 333f.
43 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II, II, 141, 4 ad 3.
44 Buytendijk, F.J.J. [1938]. Wege zum Verständnis der Tiere: 236; vgl. Siegmund, G. (1949). Tier und Mensch. Philos. Jahrb. 59, 65-104: 93.
45 Thomas von Aquin (1256-59). Quaestiones disputatae de veritate: qu. 25, ar. 2; ders. (1270-72). Commentarius in libros de anima II et III: II, 13, 1; ders. (1266-73). Summa theologiae: I, qu. 8, ar. 2.
46 Thomas von Aquin, Quaestiones in quattuor libros sententiarum 33, 1, 1.
47 ebd.; vgl. Michon (2001): 335.
48 Thomas von Aquin, Quaestiones disputatae de veritate 24, 1, co; vgl. Michon (2001): 335.
49 a.a.O.: 24, 2.
50 Vgl. Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion (Oxford 1993): 55 (part III).
51 Bolingbroke, H.S.-J. (ca. 1730). Fragments, or Minutes of Essays (Works, vol. VIII, 1809): 169; Pope, A. (1733). Essay on Man: I, v. 207ff.; Robinet, J.B. (1761-66). De la nature: IV, 11f.; vgl. Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985): 236; 333; auch schon Cureau de la Chambre, M. (1648). Traité de la connaissance des animaux; vgl. Chevroton, D. (1976). L'instinct, objet d'une controverse, à l'époque de Descartes: Pierre Chanet et Marin Cureau de la Chambre. Hist. Nat. 8, 3-20: 16.
52 Condillac, E.B. de (1755). Traité des animaux (Paris 1987): 488 (Teil 2, Kap. 5).
53 a.a.O.: 491f.
54 Le Roy, C.G. (1762). Lettre 2 (Lettres sur les animaux, Oxford 1994, 83-92): 83; auch in: ders. (1802). Lettres philosophiques sur l'intelligence et la perfectibilité des animaux.
55 Le Roy, C.G. (1768). Lettre 7 (Lettres sur les animaux, Oxford 1994, 134-143): 139.
56 Hume, D. (1748). An Enquiry Concerning Human Understanding (Oxford 1894/1975): 108 (IX).
57 Maupertuis, P.L.M. de (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 149 (§ XVIII).
58 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft: B 830.
59 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, V, 165-485): 465.
60 Virey, J.J. (1822). Histoire des mœurs et de l'instinct des animaux, Bd. 1: 172.
61 Lamarck, J.B. de (1815-22). Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 7 Bde.: I, 381.
62 ebd.
63 a..a.O.: I, 23.
64 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I & II, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 90.
65 Krahmer, L. (1851). Handbuch der gerichtlichen Medizin: 42; vgl. Büchner, L. (1844/56). Kraft und Stoff: 232.
66 Schopenhauer (1819-44/58): II, 264.
67 Nietzsche, F. (1881). Morgenröte (KSA, Bd. 3, 9-331): 202 (Nr. 241).
68 Brehm, A.E. (1864). Illustrirtes Thierleben, Bd. 1: XXVII.
69 a.a.O.: XXVIII.
70 Wasmann, E. S.J. (1884). Der Trichterwickler: 116.
71 Taine, H. (1870). De l'intelligence.
72 Büchner, L. (1876). Aus dem Geistesleben der Thiere oder Staaten und Thaten der Kleinen: VI.
73 Lindsay, W.L. (1879). Mind in the Lower Animals in Health and Disease: 63.
74 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 50; 59; 110; Vignoli, T. (1877). Über das Fundamentalgesetz der Intelligenz im Thierreiche (dt. 1879); Romanes, G.J. (1882). Animal Intelligence.
75 Spencer, H. (1855/70). Principles of Psychology: 418ff.
76 Wasmann, E. (1897). Instinkt und Intelligenz im Tierreich: 33.
77 Wasmann (1884): 55.
78 Wasmann, E. (1891). Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Ein Beitrag zur Biologie, Psychologie und Entwickelungsgeschichte der Ameisengesellschaften. Entomol. Zeitung (Stettin) 52, 304-351.
79 Emery, C. (1893). Intelligenz und Instinkt der Tiere. Biol. Centralbl. 13, 151-155: 154.
80 Wasmann, E. (1899). Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Heft 28: 110.
81 Lloyd Morgan, C. (1894). Introduction to Comparative Psychology: 53.
82 Lloyd Morgan, C. (1900). Animal Behaviour: 59.
83 a.a.O.: 138.
84 Buytendijk, F.J.J. [1938]. Wege zum Verständnis der Tiere: 236.
85 Darwin, C. (1880). The Power of Movement in Plants: 573.
86 Taylor, J.E. (1884). The Sagacity & Morality of Plants: 5.
87 Nietzsche, F. (1886). Jenseits von Gut und Böse (KSA, Bd. 5, 9-243): 153 (§218).
88 Bethe, A. (1898). Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflügers Arch. ges. Physiol. Menschen Thiere 70, 15-100.
89 Beer, T., Bethe, A. & Uexküll, J. von (1899). Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Biol. Centralbl. 19, 517-521.
90 Binet, A., & Henri, V. (1896). La psychologie individuelle. Ann. Psycholog. 2, 411-465.
91 Binet, A. & Simon, T. (1905). Méthodes nouvelles pour le diagnostic du niveau intellectuel des anormaux. Année

Psychol. 11, 191-244: 194; dies. (1908). Le développement de l'intelligence chez les enfants. Année Psychol. 14, 1-94; vgl. Lodemann, E. (1976). Intelligenzquotient (IQ). Hist. Wb. Philos. 4, 461-463.

92 Binet, A., & Simon, T. (1908). Le développement de l'intelligence chez les enfants. Ann. Psychol. 14, 1-94; dies. (1911). La mesure du développement de l'intelligence chez les jeunes enfants. Bull. Soc. Libre Etud. Enf. 11, 187-256.

93 Terman, L.M. & Childs, H.G. (1912). A tentative revision and extension of the Binet-Simon measuring scale of intelligence. J. Educat. Psychol. 3, 61-74, 133-143, 198-208, 277-289; Terman, L.M. (1916). The Measurement of Intelligence. An Explanation of and a Complete Guide for the Use of the Stanford Revision and Extension of the Binet-Simon Intelligence Scale.

94 Stern, W. (1912). Über die psychologischen Methoden der Intelligenzprüfung. Ber. 5. Kongr. exper. Psychol. Berlin 1-109: 28.

95 Köhler, W. (1930). Das Wesen der Intelligenz. In: Keller, A. (Hg.). Kind und Umwelt. Anlage und Erziehung, 132-146: 146.

96 Stern (1912): 3.

97 Meister Eckhart, Predigt: Diz ist Meister Eckehart. Dem Got nie niht verbarc. In: Deutsche Mystiker des vierzehnten Jahrhunderts: Meister Eckhart, hg. v. F. Pfeiffer, Bd. 2, Leipzig 1857, 3-10): 6.

98 Vgl. Halbfass, W. (1972). Einsicht, einsichtig. Hist. Wb. Philos. 2, 414-415.

99 Acxtelmeier, S.R. (1684). Das alte und neue Troja oder die immerdar verbesserte Bevestigungs-Kunst: 72.

100 Lamprecht, J.F. (1740). Leben des Freyherrn Gottfried Wilhelm von Leibnitz: 88.

101 Reimarus, H.S. (1760). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 52f.

102 Reimarus, H.S. (1762). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe, Anhang: 52.

103 a.a.O.: 53.

104 Fichte, J.G. (1806). Die Grundzüge des gegenwärtigen Zeitalters: 13.

105 Kolk, J. von der (1865). Seele und Leib in Wechselbeziehung zu einander: 89.

106 Vgl. Hobhouse, L.T. (1901). Mind in Evolution; Shepherd, W.T. (1915). Test on adaptive intelligence in dogs and cats, as compared with adaptive intelligence in rhesus monkeys. Amer. J. Psychol. 26.

107 Köhler, W. (1917). Intelligenzprüfungen an Anthropoiden. Abhandl. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Phys.-math. Kl. 1917, Nr 1: 5; vgl. ders. (1917/22). Intelligenzprüfungen an Menschenaffen: 3.

108 Bierens de Haan, J.A. (1931). Neuere Untersuchungen über die höheren Formen der tierischen Intelligenz. Verh. deutsch. Zool. Ges. 34, 39-65: 41.

109 Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 70-114): 79.

110 Bühler, K. (1908). Tatsachen und Probleme zu einer Psychologie der Denkvorgänge, II. Über Gedankenzusammenhänge. Arch. ges. Psychol. 12, 1-23: 18; ders. (1918). Die geistige Entwicklung des Kindes: 280; vgl. ders. (1907). Tatsachen und Probleme zu einer Psychologie der Denkvorgänge. Arch. ges. Psychol. 9, 297-365: 315f. (hier nicht der Ausdruck!).

111 Lorenz, K. (1954). Psychologie und Stammesgeschichte (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 201-254): 230; ders. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 192f.

112 Jerison, H. (1973). Evolution of the Brain and Intelligence: 17.

113 a.a.O.: 24.

114 Wilson, E.O. (1975). Sociobiology: 473.

115 a.a.O.: 381.

116 Rothschuh, K.E. (1959). Theorie des Organismus: 178f.

117 Vgl. z.B. Scheler, M. (1928). Die Stellung des Menschen im Kosmos (Bonn 1991): 37f.

118 Siegmund, G. (1949). Tier und Mensch. Philos. Jahrb. 59, 65-104: 98.

119 a.a.O.: 99.

120 Siegmund, G. (1958). Tier und Mensch. Beitrag zur Wesensbestimmg des Menschen: 212f.

121 Siegmund (1949): 72.

122 Seyfarth, R.M. (1984). Comment. In: Harré, R. & Reynolds, V. (eds.). The Meaning of Primate Signals, 40-42: 41; vgl. ders. (1984). What the vocalizations of monkeys mean to humans and what they mean to monkeys themselves. In: Harré, R. & Reynolds, V. (eds.). The Meaning of Primate Signals, 43-56; Sober, E. (1998). Morgan's canon. In: Cummins, D.D. & Allen, C. (eds.). The Evolution of Mind, 224-242: 238.

123 Humphrey, N.K. (1976). The social function of intellect. In: Bateson, P.P.G. & Hinde, R.A. (eds.). Growing Points in Ethology, 303-317; Byrne, R.W. & Whiten, A. (1988). Macchiavellian Intelligence. Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans; Paul, A. (1998). Von Affen und Menschen. Verhaltensbiologie der Primaten: 238ff.

124 Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: the origins of cultural cognition. Behav. Brain Sci. 28, 675-735: 676; Tomasello, M. & Carpenter, M. (2007). Shared intentionality. Developm. Sci. 10, 121-125.

125 Hauser, M.D. (2000). Wild Minds. What Animals Really Think (dt. Wilde Intelligenz. Was Tiere wirklich denken, München 2001).

126 Budiansky, S. (2003). If a Lion Could Talk. Animal Intelligence and the Evolution of Consciousness.

127 Orr, D.W. (1994). Ecological intelligence. Trends Ecol. Evol. 9(12), 500; Gigerenzer, G. (1997). Ecological intelligence: an adaptation for frequencies. Psychol. Beitr. 39, 107-125.

128 Gardner, H. (1985). Frames of Mind. The Theory of Multiple Intelligence.

129 Gardner, H. (1999). Intelligence Reframed. Multiple Intelligences for the 21st Century (dt. Intelligenzen. Die Vielfalt des menschlichen Geistes, Stuttgart 2002).

130 Davidson, D. (1975). Thought and talk. In: Guttenplan, S. (ed.). Mind and Language, 7-23; ders. (1982). Rational animals. Dialectica 36, 317-327.
131 Müller-Freienfels, R. (1920). Rationales und irrationales Erkennen. Annalen der Philosophie 2, 1-41; 163-208: 17.
132 a.a.O.: 41.
133 Aaron, R.I. (1952. The Theory of Universals: 214; O'Meara, W. (1953). Review: Aaron, R.I. (1952). The Theory of Universals. Ethics 63, 314-316: 315;
134 Körner, S. (1955). Conceptual Thinking: 3f.
135 Dretske, F. (1988). Explaining Behavior; Allen, C. & Bekoff, M. (1997). Species of Mind; Sterelny, K. (2003). Thought in a Hostile World; Bermúdez, J.L. (2003). Thinking Without Words.
136 Mill, J.S. (1865). An Examination of Sir William Hamilton's Philosophy (Collected Works, vol. 9, Toronto 1979): 313 (Kap. XVII).
137 Dretske, F. (1993). The nature of thought. Philos. Stud. 70, 185-199.
138 Koehler, O. (1952). Vom unbenannten Denken. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 46, 202-211.
139 Koehler, O. (1956). Tierische Vorstufen menschlicher Sprache. Erste Arbeitstagung über zentrale Regulation der Funktionen des Organismus, 3-15: 9.
140 Koehler, O. (1958). Zur Frage nach der Grenze zwischen Mensch und Tier. Freiburger dies universitatis 6, 97-116: 113.
141 Glock, H.-J. (2000). Animals, thoughts and concepts. Synthese 123, 35-64: 43.
142 Wild, M. (2008). Tierphilosophie zur Einführung: 106.
143 a.a.O.: 108.
144 Bermúdez (2003): 35.
145 Ryle, G. (1949). The Concept of Mind (dt. Stuttgart 1969/92): 26ff.
146 Brandt, R. (2009). Können Tiere denken? Ein Beitrag zur Tierphilosophie: 10.
147 a.a.O.: 81f.; vgl. Chater, N. & Heyes, C. (1994). Animal concepts: content and discontent. Mind & Language 9, 209-246: 222f.
148 Tomasello, M. & Moll, H. (2011). Replik auf die Kommentare. Deutsche Z. Philos. 59, 164-169: 165.
149 Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: the origins of cultural cognition. Behav. Brain Sci. 28, 675-735: 676; vgl. Tomasello, M. & Carpenter, M. (2007). Shared intentionality. Developm. Sci. 10, 121-125.
150 Cartmill, M. (1990). Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology. Intern. J. Primatol. 11, 173-192: 184.
151 ebd.
152 ebd.

Literatur

Schütt, H.-P. (Hg.) (1990). Die Vernunft der Tiere.
Hauser, M.D. (2000). Wild Minds. What Animals Really Think (dt. Wilde Intelligenz. Was Tiere wirklich denken, München 2001).
Brandt, R. (2009). Können Tiere denken? Ein Beitrag zur Tierphilosophie.

Koexistenz

Der Ausdruck ›Koexistenz‹ wird erst im 20. Jahrhundert zu einem biologischen Terminus. Zuvor wird er in allgemeiner Bedeutung in verschiedenen Kontexten gebraucht (im Sinne von einem »Nebeneinander gegensätzlicher Prinzipien«[1]). In einem erkenntnistheoretischen Zusammenhang verwendet J. Locke ihn in seinem ›Essay Concerning Human Understanding‹ (1690). Substanzen setzen sich nach Locke aus mehreren einfachen Ideen zusammen, die nebeneinander koexistieren.[2] Bei I. Kant spielt der Begriff der Koexistenz in der dritten Analogie der Erfahrung der ›Kritik der reinen Vernunft‹ (1781/87), dem »Grundsatz des Zugleichseins, nach dem Gesetze der Wechselwirkung, oder Gemeinschaft«, eine Rolle.[3] In dem Zugleichsein verschiedener Substanzen an einem Ort und ihrem wechselseitigen Einfluss aufeinander liegt für Kant eine Koexistenz, die den Zusammenhang der Erfahrungen ermöglicht.

Dieser erkenntnistheoretische Koexistenzbegriff, den in der Folge von Locke und Kant andere Philosophen aufgreifen (z.B. Schelling und Mill), wird allerdings für die Theorie der Biologie nicht unmittelbar relevant. Beeinflusst ist der biologische Begriff dagegen durch die Verwendung des Ausdrucks in der politisch-ideologischen Sprache nach dem Zweiten Weltkrieg. In diesem Zusammenhang wird er insbesondere ausgehend von der nachstalinistischen Ära der Sowjetunion zur Kennzeichnung einer Politik verbreitet, die das Nebeneinander von kommunistisch und kapitalistisch geordneten Wirtschafts- und Politiksystemen toleriert (vgl. A.A. Gromyko ›Die friedliche Koexistenz‹, 1962).

Frühe biologische Verwendungen

Im biologischen Zusammenhang ist bereits vereinzelt im 18. und 19. Jahrhundert von koexistierenden Organismen oder Arten die Rede. So bezeichnet C. de Bonnet 1764 die in der Kette der Wesen nebeneinander bestehenden Gegenstände als *koexistierende Wesen* (»Etres coexistans«).[4] In einer Diskussion der Vielfalt von Instinkten spricht C. Lyell 1832 von *koexistierenden Arten* (»co-existing species«).[5]

Der Sache nach geht das Problem der ökologischen Koexistenz von Individuen verschiedener Arten auf die Evolutionstheorie C. Darwins zurück, der zufolge Organismen um knappe Ressourcen konkurrieren und daher in ihrem Bestand konstitutionell gefährdet sind. Darwin handelt das Problem der Koexistenz unter dem Stichwort *Merkmalsverschiebung* (»Divergence of Character«) ab (s.u.).[6] Angesichts einer Situation von starker Konkurrenz (»closest competition«) gebe es einen Vorteil der Abweichung von dem häufigen Typus in einer Population (»advantage of diversification of structure, with the accompanying difference of habit and constitution«).[7] Der Gedanke, dass die bloße Verschiedenheit eines Organismus von seinen Konkurrenten für ihn einen Vorteil darstellt, findet sich allerdings an dieser Stelle bei Darwin nicht klar ausgesprochen. Darwin bringt die Diversität der Organismen an einem Ort mit ihrer strukturellen Komplexität in Zusammenhang: Stärker differenzierte Organismen haben danach in der Konkurrenz mit weniger differenzierten einen Vorteil, wie Darwin anhand der australischen Beuteltiere im Vergleich zu den höher entwickelten Säugetieren anderer Erdteile zu belegen versucht.

Im Anschluss an Darwin diskutiert E. Haeckel 1866 die »Divergenz des Charakters oder die Differenzirung der Individuen«, und er ist mit Darwin der Meinung, »dass der Kampf ums Dasein zwischen Organismen, die an einem und demselben Orte mit einander um die Lebensbedürfnisse ringen, um so heftiger ist, je gleichartiger sie selbst, je gleichartiger also auch ihre Bedürfnisse sind. Umgekehrt können an einer und derselben Stelle des Naturhaushalts um so mehr Individuen neben einander existiren, je mehr ihr Charakter und ihre Bedürfnisse verschieden sind, je mehr sie ›divergiren‹«.[8]

Trotz dieser frühen Verwendungen und theoretischen Überlegungen wird das Wort ›Koexistenz‹ aber erst Mitte der 1950er Jahre (Cain 1953) zu einem biologischen Terminus zur Bezeichnung des Zusammenlebens von Organismen verschiedener Arten an einem Ort – offenbar durch die politische Sprache der Zeit beeinflusst und durch die mathematische Fundierung der Theorie der Gemeinschaftsökologie seit den 1920er Jahren motiviert.[9]

Mathematische Modelle der Koexistenz

Mathematische Modellierungen zur Koexistenz von Organismen verschiedener Arten in einer Region werden von A. Lotka und V. Volterra seit den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts entwickelt. Die

Die Koexistenz ist das Nebeneinanderbestehen von Organismen verschiedener Arten in einer Region, das bei sehr ähnlichen Umweltansprüchen durch Konkurrenz langfristig erschwert oder sogar ausgeschlossen wird.

Koexistenz (Cain 1953) *231*
Merkmalsverschiebung (Brown & Wilson 1956) *238*
Konkurrenzausschlussprinzip (Hardin 1960) *238*
Ressourcenaufteilung (Schoener 1968) *238*

Modelle von Lotka sind anfangs sehr allgemein für sich verändernde Systeme formuliert.[10] Später, nach Kenntnis der logistischen Wachstumskurve, wie sie von R. Pearl und C.J. Reed 1920 beschrieben wird[11], (↑Population) und auf Einladung von Pearl, entwickelt er ein Modell der Koexistenz, das auf zwei miteinander konkurrierende Arten bezogen ist.[12] Lotka weist dabei insbesondere nach, dass das Populationsmodell aus zwei gekoppelten Differenzialgleichungen, das V. Volterra 1926 für die Interaktion von Organismen verschiedener Arten (z.B. Räuber-Beute-Systeme) entwickelt[13], eine einfache Erweiterung des logistischen Wachstumsmodells darstellt.

Der Grundgedanke dieser Modelle besteht darin, die Veränderung der Populationsgröße einer Art in Abhängigkeit von der Populationsgröße dieser und anderer Arten zu formulieren. In den Modellen der interspezifischen Konkurrenz wird das Wachstum der Populationen als Ergebnis der Wechselwirkung der Populationen verschiedener Arten interpretiert, und zwar in der Weise, dass das Wachstum jeder Population durch die eigene Größe und die Größe der anderen Population begrenzt wird. Das einfachste Modell der interspezifischen Konkurrenz, das den rückkoppelnden Effekt der Größe einer Population auf ihr Wachstum berücksichtigt, ist das Lotka-Volterra-Modell. Es wird meist als ein Satz gekoppelter Differenzialgleichungen dargestellt: $dN_1/dt = r_1N_1\ (K_1–N_1–\alpha_{12}N_2)/K_1$ und $dN_2/dt = r_2N_2\ (K_2–N_2–\alpha_{21}N_1)/K_2$; mit N_1, N_2 für die Populationsgrößen der Arten 1 und 2, K_1, K_2 für die Kapazität der Umwelt für sie (»carrying capacity«), α_{12}, α_{21} für ihre Konkurrenzkoeffizienten und r_1, r_2 für ihre potenziellen Wachstumsraten (»intrinsic rate of natural increase«).[14] Die beiden Gleichungen stellen einfache Erweiterungen des logistischen Wachstumsmodells dar, das die Populationswachstumsrate als Funktion allein der Größe der eigenen Population beschreibt. Die Erweiterung betrifft die Inkorporation der Komponente für die Interaktion zwischen den Arten ($\alpha_{12}N_2$ bzw. $\alpha_{21}N_1$).

Einfach ist dieses Modell, weil in ihm nur zwei konkurrierende Populationen betrachtet werden und der hemmende Einfluss der beiden Populationsgrößen auf ihr eigenes und das jeweils andere Wachstum in Form von linearen Termen ausgedrückt wird. Die Einfachheit dieses Ansatzes bedingt seine Allgemeinheit und seine Ferne von den jeweiligen Realitäten konkreter Populationen. In der Tat gibt es nicht einen empirischen Nachweis einer unter natürlichen Bedingungen lebenden Population, deren Wachstum dem logistischen Modell folgt.[15] Offensichtlich liegt der Wert dieser ökologischen Modelle also nicht allein in ihrem Vorhersagewert. Weitere Beurteilungskriterien sind die Einfachheit ihrer Voraussetzungen, die Konsistenz mit anderen als nützlich erwiesenen Modellen und ihr heuristischer Wert in der Anregung der Forschung.[16]

Für die Analyse des durch die Lotka-Volterra-Gleichungen beschriebenen Systems sind besonders die Gleichgewichtswerte der Populationsgrößen aufschlussreich. Ein Gleichgewicht hinsichtlich der Populationsgröße erreicht das System, wenn beide Populationen kein Wachstum (und kein Schrumpfen) zeigen. *Stabil* wird dieses Gleichgewicht genannt, wenn kleine Auslenkungen aus dem Gleichgewicht das System zur Rückkehr zu dem alten Gleichgewichtspunkt bewegen, d.h. die Steigung der Gesamtwachstumsrate gegen die Populationsgröße negativ ist.[17] Die Bestimmung der stabilen Gleichgewichtspunkte erfolgt entweder mithilfe einer lokalen Stabilitätsanalyse, bei der die Veränderung der Wachstumsrate in der Nähe des Gleichgewichts untersucht wird, oder über eine einfache grafische Methode (vgl. Abb. 228). Bei der grafischen Methode werden in einer Phasenebene (einem N_1/N_2-Diagramm) diejenigen Wertepaare (N_1, N_2) verbunden, für die die jeweils betrachtete Art kein Wachstum zeigt. Im Falle des Lotka-Volterra-Modells entstehen so zwei gerade »Isoklinen«, die sich aus den Parametern des Modells leicht berechnen lassen. Die Isoklinen trennen Bereiche des Wachstums mit unterschiedlichem Vorzeichen, die Veränderung der Populationsgröße einer Art bewegt sich immer in Richtung auf ihre Isokline. Einen stabilen Gleichgewichtspunkt mit dem Vorhandensein beider Arten im System (stabile Koexistenz) gibt es in dem Modell nur dann, wenn die beiden Isoklinen sich kreuzen und die zeitliche Veränderung der Populationsgrößen sich in Richtung des Kreuzungspunktes bewegen. Grafisch lässt sich leicht zeigen, dass für den Stabilitätsfall gilt: $K_1/\alpha_{12} > K_2$, $K_2/\alpha_{21} > K_1$ oder anders ausgedrückt: $\alpha_{12}/K_1 < 1/K_2$, $\alpha_{21}/K_2 < 1/K_1$, d.h. die Stärke der interspezifischen Konkurrenz (α_{12}/K_1, α_{21}/K_2) muss kleiner als die Stärke der intraspezifischen Konkurrenz ($1/K_1$, $1/K_2$) sein.[18]

Zu einer stabilen Koexistenz führt die Interaktion also nur dann, wenn der hemmende Einfluss der Individuen einer Art auf die pro-Kopf-Wachstumsrate der eigenen Art nicht kleiner ist als auf das Wachstum der Population der anderen Art. Eine empirische Deutung erfährt diese Stabilitätsbedingung, indem daraus geschlossen wird, dass sich die Individuen einer Art stärker untereinander Konkurrenz machen als mit den Individuen der anderen Art, wenn also die interspezifische Konkurrenz um weniger Ressourcen erfolgt als die intraspezifische. Denn wäre dies nicht

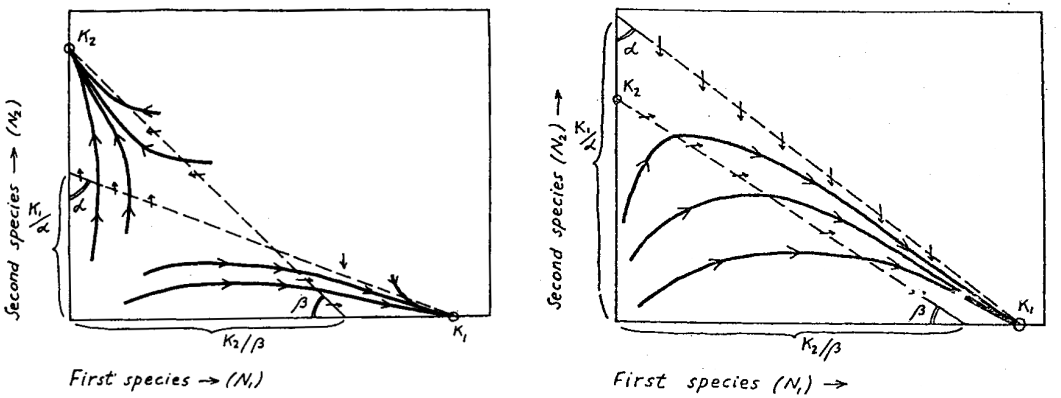


Abb. 228. Die Koexistenz von zwei Populationen (N_1, N_2) von Individuen verschiedener Arten, dargestellt im Phasenraum der Größen der beiden Populationen über die Null-Isoklinen (dN/dt=0) des Populationswachstums nach dem Lotka-Volterra-Modell.
Oben links: $K_2\ \alpha > K_1$ und $K_1\beta > K_2$: ***Instabile Interaktion****: Wenn die Individuen beider Arten den Individuen der jeweils anderen Art größere Konkurrenz machen als denjenigen der eigenen Art, dann verdrängt eine der beiden Arten die andere; der Ausgang der Interaktion hängt von den anfänglichen Zahlenverhältnissen ab.*
Oben rechts: $K_2\ \alpha < K_1$ und $K_1\ \beta > K_2$: ***Konkurrenzausschluss****: Die Individuen der einen Art (N_1) verdrängen die der anderen (N_2), unabhängig von den anfänglichen Zahlenverhältnissen.*
Unten rechts: $K_2\ \alpha < K_1$ und $K_1\ \beta < K_2$: ***Stabile Koexistenz****: Ein anhaltendes Nebeneinander der beiden Populationen ist möglich, wenn die Individuen beider Arten untereinander stärker konkurrieren als mit den Individuen der jeweils anderen Art (aus Gause, G.F. & Witt, A.A. (1935). Behavior of mixed populations and the problem of natural selection. Amer. Nat. 69, 596-609: 598-600).*

der Fall, dann würden die Individuen der konkurrenzunterlegenen Art nicht nur den Konkurrenzdruck der eigenen Artgenossen erleiden, sondern zusätzlich noch eine stärkere Konkurrenz als die Individuen der anderen, konkurrenzüberlegenen Art aus deren Anwesenheit erfahren. Dies hätte zur Folge, dass die konkurrenzunterlegene Art in dem System nicht mehr stabil existieren könnte und somit die Koexistenz beendet wäre. In der klassischen Argumentation wird demnach behauptet, dass sich die koexistierenden Arten in der Qualität der genutzten Ressourcen unterscheiden müssen, weil nur dadurch die intraspezifische Konkurrenz stärker als die interspezifische wird (↑Nische). Wenn in ihrer Qualität unterschiedene Ressourcen als verschiedene Ressourcen bezeichnet werden, ergibt sich daraus die bekannte Formulierung des Konkurrenzausschlussprinzips (s.u.): Zwei Arten, die eine homogen verteilte, begrenzte Ressource nutzen, können nicht länger als eine kurze Zeit koexistieren.[19]

Gemäß einer geläufigen ökologischen Argumentation manifestieren sich die ökologischen Unterschiede, die die Koexistenz der Arten ermöglichen, auch in ihrer morphologischen Verschiedenheit. Eine begrenzte Ähnlichkeit (»limiting similarity«[20]), z.B. fixe, nicht zu unterschreitende Größenverhältnisse, werden für die in einer Gilde konkurrierenden Arten aufgestellt.[21]

Konkurrenz als fundamentales ökologisches Prinzip
Das Konkurrenzausschlussprinzip wird vielfach als eines der wenigen Gesetze der Ökologie[22] und eines ihrer fundamentalen Prinzipien[23] verstanden. Grundlegend für die Ökologie ist dieses Prinzip zumindest insofern, als es mit der ↑*Konkurrenz* einen für ökologische Theorien – im Gegensatz zu Theorien über Organismen – zentralen Aspekt in den Vordergrund stellt. Die Konkurrenz ist der wesentliche Faktor, der ökologische Systeme von Organismen unterscheidet und insofern ein fundamentales Prinzip der ↑Ökolo-

		Systemkomponente	
		Umwelt	biolog. Gemeinschaft
Art des Systems	Gleichgewichtssysteme	*Unterteilung der Ressourcen (»patchiness«, z.B. Früchte)*	*Berücksichtigung anderer biologischer Faktoren, z.B. Räuber*
	Nichtgleichgewichtssysteme	*zyklische Schwankungen der Umweltbedingungen*	*interne Dynamik, z.B. zyklische Dominanz (A>B>C>A)*

Tab. 133. Kreuzklassifikation der Faktoren und Mechanismen, die eine Koexistenz von Organismen verschiedener Arten mit ähnlichen Umweltansprüchen erleichtern.

gie: Erst die Konkurrenz zwischen ihren Elementen, den Individuen, macht ökologische Gemeinschaften zu höherstufigen Organisationen, d.h. zu Gemeinschaften im Unterschied zu Organismen. Die Konkurrenz bildet damit auch vielfach ein Strukturierungsprinzip von Gemeinschaften. Fraglich ist aber, ob sie immer das wesentliche Strukturierungsprinzip darstellt, ob es also nicht Gemeinschaften geben kann, in denen die wesentliche gestaltende Kraft nicht vom Konkurrenzausschlussprinzip ausgeht. Neuere mathematische Modelle eröffnen zumindest die theoretische Möglichkeit dazu (s.u.).

Annahmen der klassischen Koexistenzmodelle

Neben den expliziten Annahmen enthält das Lotka-Volterra-Modell eine Reihe weiterer, impliziter Annahmen, die nicht in der Definition des modellierten Systems erscheinen, aber genau wie die expliziten Annahmen einen Teil seiner Beschreibung darstellen.[24] Denn im Rahmen der Evaluierung der im Modell behaupteten Gesetzesaussage erfahren sowohl die expliziten als auch die impliziten Annahmen eine empirische Deutung. Beide spielen bei der Beurteilung der empirischen Adäquatheit des Modells eine Rolle. In diesem Zusammenhang scheint es wenig sinnvoll, von einer ›Überprüfung‹ des Modells zu sprechen. Überprüft wird weniger das Modell als vielmehr die empirische Interpretation, die das Modell erfährt; die Überprüfung des Modells leistet die Mathematik.

P.L. Chesson und T.J. Case nennen 1986 fünf wichtige Annahmen des Lotka-Volterra-Modells: (1) Die Lebensgeschichtsparameter der Arten sind in der Populationswachstumsrate ausreichend repräsentiert; (2) das Populationswachstum kann mit deterministischen Gleichungen beschrieben, insbesondere können Umweltschwankungen vernachlässigt werden; (3) die Umwelt ist räumlich homogen und zeitlich konstant, Migration spielt keine Rolle; (4) die Konkurrenz ist die einzige relevante biologische Interaktion; und (5) die Koexistenz verlangt einen stabilen Gleichgewichtspunkt.[25]

Das Lotka-Volterra-Modell ist damit eine Formulierung der klassischen Vorstellung, der zufolge die Koexistenz von Arten ein deterministisches Gleichgewicht darstellt. Die Konkurrenz zwischen den Arten bildet den wesentlichen Faktor, der die Gemeinschaft strukturiert und die ↑Diversität begrenzt.[26] Eine Analyse der Konkurrenzverhältnisse liefert nach dem Modell die Grundlage zur Beantwortung der Frage nach der Koexistenz. Die Konkurrenz kann sich dabei entweder aus der direkten Wechselwirkung zwischen den Individuen ergeben (»Konkurrenz durch Interferenz«) oder aus der Nutzung einer gemeinsamen, erschöpfbaren Ressource (»Konkurrenz durch Ausbeutung«) (↑Konkurrenz).

Modifikationen des Lotka-Volterra-Modells

Eine Aufhebung oder Relativierung dieser Voraussetzungen führt seit den 1960er Jahren zur Formulierung abgeleiteter Modelle von Gemeinschaften, in denen die Koexistenz verschiedener Arten erleichtert wird. Einige dieser Abwandlungen sind (vgl. Tab. 133): (1) die Berücksichtigung anderer biotischer Faktoren als der Konkurrenz, z.B. des Einflusses von *Räubern* (»predator mediated coexistence«; ↑Räuber)[27]; (2) die *Unterteilung der Umwelt* in zeitweise gegeneinander isolierte Flecken (»patches«), die zu einer Erleichterung der Koexistenz führen kann, weil neben der Konkurrenzstärke an einem Ort die Ausbreitungsfähigkeit zu einer kritischen Fähigkeit der Organismen wird (so dass zeitlich begrenzte »Fluchtnischen« entstehen)[28] oder weil einfach ein Effekt der Aggregation vorliegt, der das Vorkommen der konkurrenzstärkeren Art auf bestimmte Flecken konzentriert und damit ein Freiraum für die Individuen der schwächeren Art entsteht (»Aggregationsmodelle«; s.u.)[29]; (3) die Formulierung von *Nichtgleichgewichtstheorien* der Koexistenz, die nicht mehr von einer konstanten Populationsdichte der Arten ausgehen.[30]

Nichtgleichgewichtsmodelle

In der Beschreibung durch Nichtgleichgewichtsmodelle, d.h. solche Modelle, in denen Fluktuationen der Populationsgröße einen notwendigen Bestandteil

der Theorie bilden, ist eine Koexistenz von mehreren Arten auf einer einzigen limitierten Ressource möglich, ohne dass die Ressource eine zeitliche oder räumliche Heterogenität aufweisen muss.[31] Bei den Annahmen dieser Modelle gilt das Konkurrenzausschlussprinzip nicht; seine Gültigkeit ist vielmehr auf die Konkurrenz bei fixen, nicht schwankenden Populationsdichten beschränkt.

Im weiteren Sinne zählen auch solche Modelle zu den Nichtgleichgewichtsformen, bei denen eine zeitliche oder räumliche Schwankung der Umweltbedingungen eine Variation der Populationsgrößen bewirkt und dadurch die Koexistenz ermöglicht. Frühe in diese Richtung zielende Überlegungen finden sich seit Ende der 1940er Jahre bei G.E. Hutchinson zur Koexistenz von Planktonarten auf einer qualitativ weitgehend homogenen, aber zeitlich variablen Ressource (»paradox of the plankton«).[32] Zyklische Schwankungen der Umweltbedingungen führen nach diesem Modell zu einer regelmäßigen Unterbrechung oder Umkehr der Verhältnisse der Konkurrenzüberlegenheit bei verschiedenen Arten, so dass eine Koexistenz auf der homogenen Ressource möglich wird, die aufgrund des Konkurrenzausschlussprinzips nicht bestehen kann. Indem die Umweltbedingungen verschiedene Stadien durchlaufen, in denen jeweils andere Arten ihre Vermehrungsphase haben, verhindert die Umweltvariation die Monopolisierung von Ressourcen (Comins & Noble 1985: »transiente Nischen«).[33] Es liegt in diesem Fall also eine Spezialisierung verschiedener Arten auf eine bestimmte Phase einer zeitlich inhomogenen Ressource vor (»zeitliche Einnischung«).

Andere Mechanismen zur Erleichterung der Konkurrenz werden in Form von *Lotteriemodellen* formuliert, die ebenso der zeitlichen Dimension eine wichtige Rolle bei der Koexistenz zuschreiben, weil z.B. die Erstbesiedlung eines Standortes einen jeweiligen Vorteil verschaffen kann, so dass die kompetitive Überlegenheit von Organismen verschiedener Arten zufällig und situationsabhängig wird.[34]

Schließlich kann für Gemeinschaften, in denen mehr als zwei Ressourcen die Koexistenz begrenzen, gezeigt werden, dass auch ohne Berücksichtigung äußerer Faktoren allein die innere Dynamik der Interaktion eine Koexistenz von mehr Arten ermöglicht, als Ressourcentypen vorhanden sind. So nehmen einige Koexistenzmodelle eine zyklische Populationsdynamik oder nicht-transitive, *zirkuläre Konkurrenzverhältnisse* (A>B>C>A) zwischen den Organismen der beteiligten Arten an, die eine Koexistenz von Arten ermöglichen, welche paarweise nicht miteinander koexistieren könnten.[35] Die innere

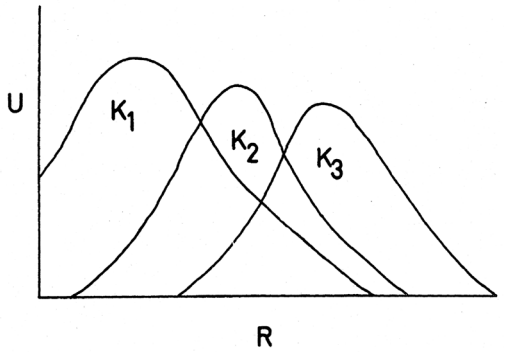


Abb. 229. Die Koexistenz von drei Arten, dargestellt über das Spektrum ihrer Ausnützung einer Ressource. Für die Ressource R ist U die Wahrscheinlichkeit ihrer Nutzung durch ein Individuum der drei Arten 1-3. Die Fläche unter jeder der drei Kurven repräsentiert daher den Gesamtressourcennutzen K_i einer Art; das Spektrum der Ressourcennutzung kann auch als deren Nische verstanden werden. Aus einfachen Modellen zur Koexistenz kann geschlossen werden, dass es einen Grenzwert der Ähnlichkeit (»limiting similarity«) in der Ressourcennutzung der Individuen verschiedener Arten gibt, der für eine stabile Koexistenz nicht unterschritten werden darf (aus MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Amer. Nat. 101, 377-385: 379).

Dynamik der Konkurrenz von Organismen in Gemeinschaften mit nur wenigen Arten und wenigen Ressourcen kann in der Beschreibung durch diese Modelle zu Nichtgleichgewichtssituationen im Sinne von selbsterzeugten Oszillationen und chaotischen Prozessen führen, die eine dauernde Koexistenz der Arten auch in einer konstanten Umwelt zulässt. Hutchinsons »Paradox des Planktons«, d.h. die Koexistenz von mehr Arten als Ressourcentypen in einer Region, gilt damit als gelöst.

Aggregationsmodelle

Eine andere Möglichkeit der Modellierung von Koexistenz ohne Spezialisierung der Konkurrenten auf verschiedene Ressourcentypen liegt in der Berücksichtigung der räumlichen Struktur der Gemeinschaft und der Unterscheidung von zwei räumlichen Maßstäben.[36] Dabei wird die Unterteilung der Gemeinschaft in nur wenig miteinander gekoppelte Subregionen oder Ressourcenflecken (»patches«) angenommen. Innerhalb der Flecken (auf lokaler Ebene) können stochastische Umweltfluktuationen oder biotische Interaktionen (wie Konkurrenzausschluss oder eine Übernutzung durch Räuber) zu Extinktionen von Arten führen. Da die Flecken zeitweise gegeneinander isoliert sind, bleiben diese Instabilitäten aber

lokalisiert und greifen nicht auf alle Flecken über. Auf regionaler Ebene wird die Stabilität durch Kolonisierungen aus anderen Flecken (in denen z.B. die konkurrenzüberlegene Art oder der Räuber fehlte) erhalten. Die Fähigkeit zur Ausbreitung (»dispersal«) der Individuen ist für diese Modelle also die kritische Eigenschaft, die den Fortbestand (»persistence«) der Metapopulationen einer Art ermöglicht, auch wenn sie in jedem einzelnen Flecken verdrängt wird.

Weil die in diesen Modellen beschriebene Konkurrenz um qualitativ gleichwertige Ressourcenflecken erfolgt, kann es keine Differenzierung der Arten hinsichtlich der Ressourcenqualität geben. Anstelle dieser klassischen Nischen, die ökologische Ansprüche widerspiegeln, können aber andere Typen von Nischen unterschieden werden: Flucht-, Prioritäts- und probabilistische Refugien. Alle drei Refugientypen ähneln sich darin, dass die konkurrenzschwächere Art aus der Vermeidung oder Verzögerung des Zusammentreffens mit der konkurrenzüberlegenen Art einen Vorteil gewinnt.[37]

Die ältesten Vorstellungen über eine Koexistenz von Arten auf regionaler Ebene basieren auf dem Modell der *Fluchtrefugien* (Konzept der *fugitiven Arten*).[38] Es besteht in diesem Modell eine Koexistenz von Arten mit hoher Konkurrenzfähigkeit, aber nur geringer Ausbreitungsfähigkeit, und Arten mit einem umgekehrten Spektrum von Eigenschaften, d.h. geringer Konkurrenzstärke, aber hoher Ausbreitungsfähigkeit.

Bei *Prioritätsrefugien* hängt der Erfolg einer Art von ihren Anfangsdichten aud einem bestimmten Flecken ab. Jede Art hat auf dem Flecken einen Vorteil, auf dem sie die erste besiedelnde Art ist. Es können auf diese Weise mehrere Arten mit ähnlichen Kolonisierungsfähigkeiten auf einem Ressourcentyp koexistieren, vorausgesetzt unbesiedelte Flecken entstehen permanent neu.

Probabilistische Refugien entstehen aus dem Muster des aggregierten Vorkommens der konkurrenzüberlegenen Art, d.h. der Konzentration ihrer Verbreitung auf bestimmte Flecken.[39] Die freien, unbesiedelten oder nur wenig besiedelten Flecken stellen damit einen für die konkurrenzunterlegene Art konkurrenzfreien oder -armen Raum dar. Nach diesem Modell muss die konkurrenzunterlegene Art keine die Konkurrenzunterlegenheit kompensierende, vorteilhafte Eigenschaft (wie eine hohe Ausbreitungsfähigkeit) haben.[40] Die Koexistenz wird allein durch die Aggregation der konkurrenzüberlegenen Art ermöglicht. Denn ihre Aggregation führt zu einer Verminderung der Gleichgewichtspopulationsgröße, wenn die Art in einzelnen Flecken an die Kapazitätsgrenze kommt. Weil es keine Populationsschwankungen voraussetzt, handelt es sich bei diesem Modell um ein Gleichgewichtsmodell der Koexistenz. Auch stochastische Elemente (wie Schwankungen der Umweltbedingungen) werden in diesem Modell nicht vorausgesetzt. Der Ausgang der Konkurrenz zwischen den Individuen in einem Fleck wird über Gleichungen ermittelt, die rein deterministische Glieder enthalten. Das Modell basiert also auf einer nur geringfügigen Modifikation der Lotka-Volterra-Gleichungen. Die interspezifische Konkurrenz ist auch nach diesem Modell der entscheidende, die Gemeinschaft strukturierende Faktor.[41]

Empirische Evidenzen für die Theorien

Dass es überhaupt die Interaktion der Organismen und dabei insbesondere die Konkurrenz ist, die für die Koexistenz von Organismen verschiedener Arten entscheidend ist und damit die Struktur einer Gemeinschaft bedingt, wird durchaus nicht in allen Fällen anerkannt. Zum Test der Hypothese der Interaktion werden Populationsmodelle, die eine Interaktion berücksichtigen, mit so genannten *Nullmodellen* verglichen, in denen der Faktor der Interaktion vernachlässigt wird. Liefern diese Modelle eine ebenso gute Erklärung der Daten wie die Interaktionsmodelle, gilt die Hypothese der Interaktion als widerlegt.[42] Dieses Verfahren des Testens von Hypothesen ist in der Gemeinschaftsökologie seit den 1950er Jahren etabliert.[43] Versuche des empirischen Nachweise der Unterschiedenheit von konkurrierenden Organismen sehen sich insgesamt allerdings mit der methodischen Schwierigkeit konfrontiert, dass die Behauptung einer Differenzierung und Einnischung eine Existenzbehauptung darstellt und diese prinzipiell nicht falsifiziert, sondern nur verifiziert werden kann.

Laborexperimente zum direkten empirischen Test der theoretischen Konkurrenzmodelle führt G.F. Gause bereits in den 1930er Jahren mit Hefen und Einzellern durch.[44] Die Ergebnisse der Versuche Gauses deuten auf einen Konkurrenzausschluss einer Art bei Vorliegen nur einer homogenen Ressource hin (↑Konkurrenz: Abb. 241). Explizit formuliert Gause seine Ergebnisse in Form der These, dass Organismen verschiedener Arten nicht gemeinsam an einem Ort existieren können, wenn sie sich nicht in ihrer ↑Nische, d.h. ihren Umweltansprüchen, unterscheiden: »the equation [of two competing species] […] does not permit of any equilibrium between the competing species occupying the same ›niche‹, and leads to the entire displacing of one of them by another«.[45] Dieses auch theoretisch gestützte Ergebnis findet weite Anerkennung in Form des später so genannten

Konkurrenzausschlussprinzips (s.u.). Allerdings wird auch Kritik am experimentellen Aufbau und der Interpretation der Ergebnisse geübt.[46]

Auch Räuber-Beute-Systeme, bestehend aus zwei Populationen von Pantoffeltierchen, untersucht Gause in Laborexperimenten. Dabei gelingt es ihm in vielen Versuchsansätzen in den frühen 1930er Jahren zunächst nicht, die periodischen Populationsschwankungen zu erreichen, die nach den theoretischen Modellen zu erwarten sind. Erst nachdem er periodisch einzelne Individuen der Beute- und Räuberpopulation zu dem Ansatz hinzufügt (ein Eingriff, der unter natürlichen Verhältnissen der Immigration entsprechen soll), erscheinen zumindest für kurze Zeit die erwarteten Zyklen.[47] Auch in anderen Laboruntersuchungen erweist es sich als nicht einfach, die Populationszyklen von Räuber-Beute-Systemen zu erzeugen (↑Räuber: Abb. 425).

In den 1940er Jahren versucht D. Lack, empirische Evidenzen dafür zu finden, dass die Koexistenz von Arten durch die Aufteilung der Ressourcen möglich wird.[48] Er untersucht diese Frage anhand der Unterschiede zwischen den Darwinfinken auf den Galapagosinseln (vgl. Abb. 231). Die Interpretation der morphologischen Unterschiede als Anpassungen schließt an eine ältere, aus dem 19. Jahrhundert stammende Debatte über die Erklärung der Unterschiede von nahe verwandten Arten an.[49] Während einige Autoren dafür argumentieren, diese Unterschiede für Anpassungen zu halten (so im 19. Jahrhundert A.R. Wallace und natürlich C. Darwin mit seinem »Divergenzprinzip«; ↑Phylogenese), argumentieren andere dagegen.[50]. (Die Unterschiede der Finken auf den Galapagosinseln erklärt Darwin allerdings nicht durch Artbildung aufgrund geografischer Isolation und Einnischung – diese verbreitete Annahme ist einer späteren Legendenbildung zuzuschreiben.[51]) E.B. Ford nimmt in dem Streit 1931 eine mittlere Position ein, insofern er die Meinung vertritt, einige Unterschiede seien zwar in der Gegenwart nicht adaptiv, sie seien aber trotzdem durch Natürliche Selektion entstanden, indem die nicht-adaptiven Merkmale mit anderen genetisch gekoppelt seien.[52] Eine entscheidende Stärkung erhält die adaptationistische Deutung von Unterschieden bei Individuen nahe verwandter Arten durch Lacks Analyse der Merkmalsverteilung bei den Galapagos-Finken. Weil er keine Unterschiede in der Nutzung der Umweltressourcen feststellt, sieht Lack die Diversität der Finken anfangs im Widerspruch zum Konkurrenzausschlussprinzip. Lack ändert aber später seine Meinung und erklärt die Unterschiede zwischen den Finken durch spezifische Einnischungen.[53] Die spezifischen Differen-

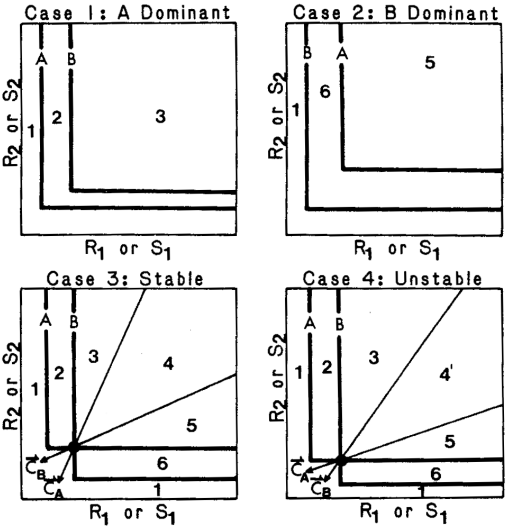


Abb. 230. Vier Fälle der Konkurrenz von zwei Arten um zwei Ressourcentypen. Dargestellt sind die Nullnettowachstumskurven (»zero net growth isoclines«, ZNGIs) der Populationen von zwei Arten (A und B) im Raum von zwei Ressourcen (R_1 und R_2). Eine ZNGI repräsentiert die Mindestmenge der beiden Ressourcen, ab der ein Wachstum einer Population erfolgt. Sie verbindet also für jede Art die Punkte des Gleichgewichts von Reproduktions- und Mortalitätsrate miteinander: Auf diesen Punkten erfolgt weder ein Wachstum noch ein Schrumpfen der Population.

Im Fall 1 verläuft die ZNGI von Art A innerhalb der von Art B, die Art A kann also beide Ressourcen bis zu einem Punkt ausnutzen, an dem die Mitglieder der Art B nicht mehr lebensfähig sind. In Habitaten mit Ressourcenversorgungspunkten (»resource supply points« S_1, S_2) in den Bereichen 2 und 3 wird die Art A also die Art B verdrängen.

Der Fall 2 zeigt den umgekehrten Verlauf von Fall 1: In Habitaten mit Ressourcenversorgungspunkten innerhalb der Bereiche 5 und 6 wird hier die Art B die Art A verdrängen.

Im Fall 3 kreuzen sich die ZNGIs an einem Gleichgewichtspunkt. Dieser Punkt ist lokal stabil, weil die Population jeder Art durch das eigene Wachstum stärker limitiert wird als durch das Wachstum der Population der anderen Art (weil die Organismen jeder Art diejenige Ressource stärker konsumieren, die das Wachstum ihrer Population begrenzt). In Habitaten mit Ressourcenversorgungspunkten innerhalb des Bereichs 4 koexistieren beide Arten miteinander; in den Bereichen 2 und 3 dominiert dagegen die Art A und in den Bereichen 5 und 6 die Art B.

Im Fall 4 liegt ein lokal instabiler Gleichgewichtspunkt vor, weil hier das Wachstum der Population jeder Art durch das Wachstum der Population der jeweils anderen Art stärker begrenzt wird als durch das eigene (weil die Organismen jeder Art diejenige Ressource stärker konsumieren, die das Wachstum der Population der anderen Art begrenzt). Im Bereich 4' wird daher, abhängig von den Ausgangsbedingungen, entweder die Art A oder B dominieren (aus Tilman, D. (1982). Resource Competition and Community Structure: 73; vgl. auch Abb. 542).

zen interpretiert Lack als Ergebnis der Vermeidung von Konkurrenz – die Unterschiede zwischen den Darwinfinken werden im Anschluss daran zu einem Musterbeispiel zur Illustration des Konkurrenzausschlussprinzips und der Einnischung von Organismen verschiedener Arten durch das Phänomen der Merkmalsverschiebung (s.u.).

Weiter ausgearbeitet wird die Theorie der Koexistenz durch Konkurrenzvermeidung im Rahmen von G.E. Hutchinsons Modell eines mehrdimensionalen Ressourcenraums, in dem die Organismen verschiedener Arten miteinander koexistieren können, weil sich ihre Umweltansprüche nur partiell überlappen.[54] Das Konzept der ***Ressourcenaufteilung*** (»resource partitioning«[55]) zwischen den Arten bildet damit die Grundlage für die Erklärung der Koexistenz. Formalisiert wird Hutchinsons Ansatz in einem Modell von R.H. MacArthur und R. Levins aus dem Jahr 1967.[56] Als entscheidendes Mittel zur Ermöglichung der Koexistenz gilt im Rahmen dieses räumlichen Modells die Begrenzung der Überlappung der Nutzenkurven von Ressourcen (»overlap in resource use«).[57]

Seit den 1970er Jahren wird viel Energie darauf verwendet, empirische Evidenzen für die Bedeutung der interspezifischen Konkurrenz in der Gestaltung von Gemeinschaften zu finden. Tatsächlich werden starke Interaktionen zwischen den Organismen einer Gemeinschaft gefunden, die sich u.a. darin äußern, dass die künstliche Entfernung von Konkurrenten oder Räuberorganismen erhebliche Effekte auf die Gestalt der Gemeinschaft haben.[58]

Merkmalsverschiebung

Ein besonderer ökologischer Mechanismus der Koexistenz wird von W.L. Brown und E.O. Wilson 1956 beschrieben und ›Merkmalsverschiebung‹ (»character displacement«) genannt.[59] Eine Merkmalsverschiebung liegt vor, wenn die Organismen von nahe verwandten Arten sich in dem gemeinsam besiedelten Areal stärker voneinander unterscheiden als in dem Gebiet, in dem jeweils nur Vertreter einer der Arten vorkommen. Zur Erklärung dieser Tatsache wird die Vermeidung von Konkurrenz angeführt bzw. das Muster als Ergebnis von Konkurrenz gedeutet (es handelt sich also um eine konkurrenzbedingte *Kontrastverstärkung* der Merkmale). Ungeachtet der intuitiven Einsichtigkeit der Theorie liegen nur wenige Beispiele zu ihrer Bestätigung vor.[60] Das klassische Beispiel stammt aus D. Lacks Untersuchung der Schnabellänge der Darwinfinken auf verschiedenen Inseln des Galapagos-Archipels (s.o.): Die Schnabellänge von Finken verschiedener Arten unterscheidet sich auf gemeinsam besiedelten Inseln signifikant stärker als auf Inseln, die nur von einer Art besiedelt sind (vgl. Abb. 231).[61]

Konkurrenzausschlussprinzip

Der Ausdruck ›Konkurrenzausschlussprinzip‹ (engl. »competitive exclusion principle«) erscheint erstmals in einem Überblicksaufsatz von G. Hardin aus dem Jahr 1960[62] und einer sich daran anschließenden Diskussion[63]. Nach Hardins Definition besagt das Konkurrenzausschlussprinzip, dass vollständige Konkurrenten nicht koexistieren können (»Complete competitors cannot coexist«[64]). Wie Hardin einräumt, sind alle vier Wörter dieser Formulierung unklar und klärungsbedürftig.

Dass Organismen verschiedener Arten sich in der Nutzung ihrer Umwelt unterscheiden müssen, damit sie zusammen leben können, ist eine Auffassung, die explizit spätestens seit Beginn des 20. Jahrhunderts vertreten wird. In Ansätzen findet sie sich bereits bei C. Darwin, der 1859 in seinem Hauptwerk argumentiert, die Konkurrenz unter den Organismen (»struggle for existence«), sei dann am größten, wenn diese sich am ähnlichsten sind. Darwin führt einige Beispiele an, bei denen die Vermehrung von Organismen einer Art mit der Abnahme der Zahl einer anderen verbunden ist. Darwin sieht hier einen kausalen Zusammenhang im Sinne einer Verdrängung, wie etwa in der Ausbreitung der Misteldrossel in Schottland auf Kosten der Singdrossel.[65] Auch M. Wagner weist in seiner Begründung des »Migrationsgesetzes« (↑Evolution/Isolation) darauf hin, dass einander sehr ähnliche, verwandte Arten meist geografisch voneinander getrennt leben.[66]

Erste explizite Formulierungen des Konkurrenzausschlussprinzips finden sich im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts, so bei dem Botaniker E. Warming, der 1895 der Auffassung ist, dass »der Wettbewerb zwischen den Pflanzenarten untereinander« von so großer Bedeutung sei, »daß viele Arten von großen Gebieten der Erdoberfläche nicht durch den unmittelbaren Eingriff der leblosen Faktoren, sondern durch ihren mittelbaren Eingriff, durch den Nahrungswettbewerb mit anderen, stärkeren Pflanzenarten, ausgeschlossen werden«.[67] Für die Zoologie stellt J.B. Steere ausgehend von Untersuchungen zur räumlichen Verteilung von Vögeln auf den Philippinen fest, dass jede Gattung an einem Ort nur durch eine Art vertreten ist, und er formuliert 1894 als Gesetz: »No two species structurally adapted to the same conditions will occupy the same area«[68]. Eine ähnliche Formulierung gibt D.S. Jordan diesem

Prinzip 1905 (»Jordan's law«[69]): »Given any species in any region, the nearest related species is not likely to be found in the same region nor in a remote region, but in a neighboring district separated from the first by a barrier of some sort«.[70]

In den meisten älteren Fassungen wird das Konkurrenzausschlussprinzip ausgehend von der nahen taxonomischen Verwandtschaft von Arten formuliert, nicht von der Ähnlichkeit ihrer ökologischen Ansprüche. Eine ökologisch fundierte Bedeutung gibt J. Grinnell dem Prinzip zu Beginn des 20. Jahrhunderts. Er leitet es aus seinen Beobachtungen des Vorkommens von Meisen in Nordamerika ab und bezieht es auf die unterschiedliche Ernährung. 1904 schreibt Grinnell, nur solche Arten könnten an einem Ort koexistieren, die sich in ihren Nahrung unterscheiden: »It is only by adaptations to different sorts of food, or modes of food getting, that more than one species can occupy the same locality«.[71] 1917 wendet Grinnell auf diese These seinen Begriff der ↑Nische an und formuliert es als einen axiomatischen Grundsatz, dass zwei Arten in einer Region nicht die gleiche Nische besetzen können: »It is [...] axiomatic that no two species regularly established in a single fauna have precisely the same niche relationships«.[72]

In diesen frühen Versionen ist das Konkurrenzausschlussprinzip nicht theoretisch im Rahmen von mathematischen Konkurrenzmodellen, sondern empirisch begründet. 1926 ist es V. Volterra, der in einer mathematischen Modellierung begründet, warum auf nur einer homogenen Ressource eine stabile Koexistenz von zwei Populationen verschiedener Arten, deren Wachstum über die Verfügbarkeit der Ressource limitiert ist, ausgeschlossen ist.[73] Die anschauliche Begründung dafür liegt darin, dass die Organismen von zwei Arten sich in der Effizienz der Nutzung der Ressource unterscheiden und daher die eine Art die andere langfristig verdrängen wird. Eine stabile Koexistenz ist nur möglich, wenn sich die Mitglieder der einen Art unter einander größere Konkurrenz machen als den Mitgliedern der anderen Art, indem sie auf eine andere Ressource spezialisiert sind, weil andernfalls die konkurrenzunterlegene Art aus dem System verschwindet (s.o.). A.J. Lotka liefert 1932 eine ähnliche mathematische Begründung.[74]

Eine experimentelle Überprüfung erfährt das Prinzip des Konkurrenzausschlusses durch Untersuchungen von G.F. Gause zur Koexistenz verschiedener Arten von Einzellern (Pantoffeltierchen) in verschiedenen Nährmedien (s.o.). Gause fasst seine Ergebnisse in der These zusammen, dass zwei miteinander konkurrierende Arten kaum die gleiche Nische besetzen können (»as a result of competition two similar species scarcely ever occupy similar niches«).[75] Im Anschluss an diese Versuche wird das Prinzip des Konkurrenzausschlusses allgemein bekannt als *Gauses Konzept* (Anonymus 1944)[76], *Gauses Prinzip* (Mayr 1947)[77], *Gauses Hypothese* (Bagenal 1951)[78], *Gauses Gesetz* (Savage 1958)[79] oder auch als *Volterra-Gause-Prinzip* (Hutchinson 1958)[80]. Weil Grinnell dieses Prinzip schon vor Gause als ein Axiom formuliert, wird auch die Bezeichnung *Grinnells Axiom* vorgeschlagen (Udvardy 1959).[81] Eine Formulierung aus dem Jahr 1944 lautet: Zwei ökologisch ähnliche Arten können nicht am selben Ort zusammen leben (»two species with similar ecology cannot live together in the same place«[82]).

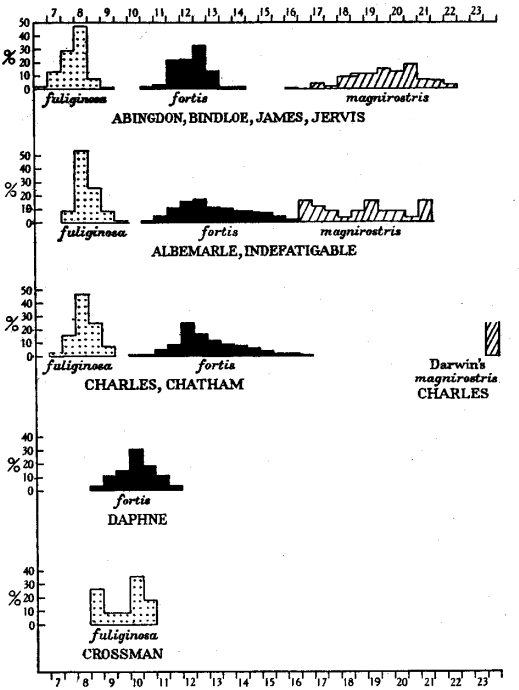


Abb. 231. Merkmalsverschiebung bei Darwinfinken (Geospiza) *auf Inseln des Galapagosarchipels. Dargestellt ist die Verteilung der Schnabellänge von Vögeln einer Art im Vergleich zu anderen Arten auf der gleichen Insel (in einer Zeile) bzw. auf verschiedenen Inseln. Bei gemeinsamem Vorkommen auf einer Insel unterscheiden sich die Schnabellängen der Vögel verschiedener Arten stärker als bei alleinigem Vorkommen (z.B. unterscheidet sich die Schnabellänge von Vögeln der Arten* G. fortis *und* G. fuliginosa *auf den Inseln Charles und Chatham, auf denen beide Arten gemeinsam vorkommen, stärker als auf den Inseln Daphne und Crossman, auf denen sie jeweils alleine vorkommen (aus Lack, D. (1947). Darwin's Finches: 82).*

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts werden an verschiedenen Untersuchungsgegenständen empirische Belege für das Konkurrenzausschlussprinzip gesucht. Ein klassisches Lehrbuchbeispiel stammt von T. Park: Er zeigt anhand von Laborexperimenten mit Mehlkäfern (*Tribolium*), dass leichte Veränderungen der Umweltbedingungen den Ausgang der Konkurrenz von Organismen verschiedener Arten entscheidend beeinflussen können.[83] Ähnliche Ergebnisse liefern die Studien von L.C. Birch zur Konkurrenz von Korn- und Getreidekäfern (*Calandra*, *Rhizoperta*) in den 1950er Jahren: Während in dem einen Bereich von Temperatur und Luftfeuchtigkeit die Käfer der einen Art einen Vorteil haben und die anderen verdrängen, ist es in anderen Bereichen genau umgekehrt.[84]

Insgesamt bildet die Anwendung des Modells des logistischen Populationswachstums auf mehrere miteinander koexistierende Arten seit den 1940er Jahren ein zentrales organisierendes Prinzip der ökologischen Forschung (Hutchinson & Deevey 1949: »the most important development in general ecology« und »one of the chief foundations of modern ecology«[85]). Denn auf der Grundlage des Modells kann eine Erklärung der Struktur und Diversität von ökologischen Gemeinschaften erfolgen (↑Biozönose).

Kritik

Allerdings wird als Reaktion auf die Formulierung des Konkurrenzausschlussprinzips in den 1930er Jahren von naturhistorisch arbeitenden Biologen auf viele Fälle hingewiesen, in denen eine Koexistenz von nahe verwandten Arten tatsächlich vorliegt, auch wenn diese teilweise die gleichen Ressourcen nutzen. Daraus wird gefolgert, dass die Koexistenz nur dann ausgeschlossen ist, wenn tatsächlich alle Ressourcen in gleicher Weise genutzt werden. Sobald sich die Organismen von zwei Arten aber in nur wenigen Aspekten ihres Lebens unterscheiden, ist eine Koexistenz nicht mehr prinzipiell ausgeschlossen.[86]

Fraglich ist auch, ob die *Konkurrenz* unter den Organismen immer der entscheidende Faktor in der Gestaltung von Gemeinschaften ist. Dass dies zumindest nicht in allen Fällen und auf allen trophischen Ebenen der Fall ist, behaupten N.G. Hairston, F.H. Smith und L.B. Slobodkin (»HSS«) in einem berühmten Aufsatz aus dem Jahr 1960.[87] Insbesondere in Bezug auf herbivore Insekten argumentieren sie, dass es ein Überangebot an Nahrung gebe (»the world is green«[88]) und eine Limitierung des Populationswachstums durch Konkurrenz um Nahrung daher unwahrscheinlich sei. Die These der Autoren provoziert eine Kontroverse, die bis in die Gegenwart anhält.[89]

Auch theoretische Überlegungen führen zu einer Aufweichung des Konkurrenzausschlussprinzips. Es werden mathematische Modelle der Koexistenz formuliert, denen zufolge eine Koexistenz auch dann möglich ist, wenn sie nach den Annahmen von Lotka und Volterra ausgeschlossen ist (s.o.). Die neuen Modellansätze berücksichtigen u.a. die Fluktuation der Populationsgrößen (Nichtgleichgewichtsmodelle), stochastische Schwankungen der Umweltbedingungen, gegenüber der Konkurrenz externe biologische Faktoren (z.B. Räuber) oder die Unterteilung der Umwelt in nur phasenweise miteinander verbundene Ressourcenflecken (»patches«). Diese Faktoren erlauben eine Koexistenz von Organismen verschiedener Arten auch ohne eine ausgeprägte Nischendifferenzierung. Das gefeierte »Gesetz« des Konkurrenzausschlusses erscheint damit wesentlich erschüttert.

Nachweise

1 Kimminich, O. (1976). Koexistenz. Hist. Wb. Philos. 4, 865-866: 865.
2 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 298 (II, 23).
3 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): B256.
4 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 7.
5 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: II, 58.
6 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 111f.; vgl. Schweber, S.S. (1980). Darwin and the political economist: divergence of character. J. Hist. Biol. 13, 195-289.
7 Darwin (1859): 114.
8 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 251.
9 Vgl. Cain, A.J. (1953). Geography, ecology and coexistence in relation to the biological definition of the species. Evolution 7, 76-83; Ross, H.H. (1957). Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations. Evolution 11, 113-129.
10 Lotka, A.J. (1912). Change of state. Discussion of a general case. Phys. Rev. 34, 235-238; ders. (1920). Contribution to the general kinetics of material transformations. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 55, 137-153; ders. (1923). Contributions to the analysis of malaria epidemiology. Amer. J. Hygiene 3 (Suppl. Jan.), 1-121.
11 Pearl, R. & Reed, C.J. (1920). On the rate of growth of the populations of the United States since 1790 and its mathematical representation. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 6, 275-288.
12 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology; ders. (1932). The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. J. Wash. Acad. Sci. 22, 461-469.

13 Volterra, V. (1926). Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113; ders. (1928). Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. J. conseil internat. l'explor. mer 3, 3-51.

14 Vgl. MacArthur, R. (1972). Geographical Ecology; Christiansen, F.B. & Fenchel, T.M. (1977). Theories of Populations in Biological Communities; Wangersky, P.J. (1978). Lotka-Volterra population models. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9, 189-218; Wissel, C. (1989). Theoretische Ökologie.

15 Kingsland, S. (1982). The refractory model: the logistic curve and the history of population ecology. Quart. Rev. Biol. 57, 29-52; Hall, C.A.S. (1988). An assessment of several of the historical most influential theoretical models used in ecology and of the data provided in their support. Ecological Modelling 43, 5-31.

16 Fagerström, T. (1987). On theory, data and mathematics in ecology. Oikos 50, 258-261; Loehle, C. (1987). Hypothesis testing in ecology: psychological aspects and the importance of theory maturation. Quart. Rev. Biol. 62, 397-409; Caswell, H. (1988). Theory and models in ecology: a different perspective. Ecol. Modell. 43, 33-44.

17 Wissel (1989).

18 a.a.O.: 67.

19 Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. Science 131, 1292-1297; Murray, B.G. Jr. (1986). The structure of theory, and the role of competition in community dynamics. Oikos 46, 145-158.

20 MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Amer. Nat. 101, 377-385.

21 Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? Amer. Nat. 93, 145-159.

22 Vandermeer, J.H. (1972). Niche theory. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3, 107-132; Murray (1986).

23 Weber, M. (1999). The aim and structure of ecological theory. Philos. Sci. 66, 71-93.

24 Lloyd, E.A. (1987). The confirmation of ecological and evolutionary models. Biol. Philos. 2, 277-293.

25 Chesson, P.L. & Case, T.J. (1986). Overview: Nonequilibrium community theories: chance variability, history and coexistence. In: Diamond, J.M. & Case, T.J. (eds.). Community Ecology, 229-239: 230.

26 Hutchinson (1959).

27 Paine, R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. Amer. Nat. 100, 65-75; Roughgarden, J. & Feldman, M. (1975). Species packing and predation pressure. Ecology 56, 489-492.

28 Levin, S.A. (1974). Dispersion and population interactions. Amer. Nat. 104, 413-423.

29 Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. J. Anim. Ecol. 50, 461-471; Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. Oikos 37, 306-312.

30 DeAngelis, D.L. & Waterhouse, J.C. (1987). Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. Ecol. Monogr. 57, 1-21.

31 Armstrong, R.A. & McGehee, R. (1980). Competitive exclusion. Amer. Nat. 115, 151-170; Chesson & Case (1986).

32 Hutchinson, G.E. (1948). Circular causal systems in ecology. Ann. New York Acad. Sci. 50, 221-246; ders. (1961). The paradox of the plankton. Amer. Nat. 95, 137-145; vgl. Armstrong & McGehee (1980).

33 Comins, H.N. & Noble, I.R. (1985). Dispersal, variability, and transient niches: species coexistence in a uniformly variable environment. Amer. Nat. 126, 706-723.

34 Sale, P.F. (1977). Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. Amer. Nat. 111, 337-359; Chesson, P.L. & Warner, R.R. (1981). Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. Amer. Nat. 117, 923-943.

35 Huisman, J. & Weissing, F.J. (1999). Biodiversity of plankton by specific oscillations and chaos. Nature 402, 407-410.

36 Vgl. Shorrocks, B., Atkinson, W. & Charlesworth, P. (1979). Competition on a divided and ephemeral resource. J. Anim Ecol. 48, 899-908; Shorrocks, B. (1990). Coexistence in a patchy environment. In: Shorrocks, B. & Swingland, I.R. (eds.). Living in a Patchy Environment, 91-106; Hanski, I. (1983). Coexistence of competitors in patchy environments. Ecology 64, 493-500; ders. (1987). Colonization of ephemeral habitats. In: Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (eds.). Colonization, Succession and Stability, 155-185; Hanski, I. & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Biol. J. Linn. Soc. 42, 3-16; Bengtsson, J. (1991). Interspecific competition in metapopulations. Biol. J. Linn. Soc. 42, 219-237.

37 Shorrocks (1990).

38 Hutchinson. G.E. (1951). Copepodology for the ornithologist. Ecology 32, 571-577; Levins, R. & Culver, D. (1971). Regional coexistence of species and competition between rare species. Proc. Nat. Acad. Sci. Am. 68, 1246-1248; Horn, H.S. & MacArthur, R.H. (1972). Competition among fugitive species in a harlequin environment. Ecology 53, 749-752; Slatkin, M. (1974). Competition and regional coexistence. Ecology 55, 128-134.

39 Atkinson & Shorrocks (1981); Hanski (1981).

40 Ives, A.R. & May, R.M. (1985). Competition within and between species in a patchy environment: relations between microscopic and macroscopic models. J. theor. Biol. 115, 65-92.

41 Chesson, P.L. (1991). A need for niches? Trends Ecol. Evol. 6, 26-28.

42 Vgl. Strong, D.R. Jr., Szyska, L.A. & Simberloff, D. (1979). Tests of community-wide character displacement against null-hypotheses. Evolution 33, 897-913; Strong, D.R. Jr. (1980). Null hypotheses in ecology. Synthese 43, 271-285.

43 MacArthur, R.H. (1957). On the relative abundance of bird species. Proc. Nat. Acad. Wash. 43, 293-295.

44 Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence.

45 a.a.O.: 48.

46 Vgl. Salt, G. (ed.) (1984). Ecology and Evolutionary Biology.
47 Gause, G.F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. Science 79, 16-17: 17.
48 Lack, D. (1944). Ecological aspects of species formation in passerine birds. Ibis 86, 260-286.
49 Vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 162ff.
50 Richards, O.W. & Robson, G.C. (1926). The species problem and evolution. Nature 117, 345-347; 382-384.
51 Vgl. Sulloway, F.J. (1982). Darwin and his finches: the evolution of a legend. J. Hist. Biol. 15, 1-53; Steinheimer, F. & Sudhaus, W. (2006). Die Speziation der Darwinfinken und der Mythos ihrer initialen Wirkung auf Charles Darwin. Naturwiss. Rundschau 59, 409-422.
52 Ford, E.B. (1931). Mendelism and Evolution.
53 Lack, D. (1947). Darwin's Finches; vgl. Kingsland (1985): 166f.
54 Hutchinson, G.E. (1958). Concluding remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415-427; Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? Amer. Nat. 93, 145-159.
55 Schoener, T.W. (1968). The anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology 49, 704-726.
56 MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Amer. Nat. 101, 377-385.
57 Colwell, R.K. & Futuyma, D.J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52, 567-576: 575.
58 Vgl. Schoener, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. Amer. Nat. 122, 240-285; Connell, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. Amer. Nat. 111, 1119-1144.
59 Brown, W.L. & Wilson, E.O. (1956). Character displacement. Systematic Zoology 5, 49-64.
60 Vgl. z.B. Fenchel, T. (1975). Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). Oecologia 20, 19-32.
61 Lack (1947): 82.
62 Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. Science 131, 1292-1297.
63 Cole, L.C. (1960). Competitive exclusion. Science 132, 348-349; Patten, B.C. (1961). Competitive exclusion. Science 134, 1599-1601.
64 Hardin (1960): 1292.
65 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 59.
66 Wagner, M. (1868). Die Darwin'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen: 9.
67 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie (Berlin 1896): 94.
68 Steere, J.B. (1894). On the distribution of genera and species of nonmigratory land-birds in the Phillipines. Ibis 411-420: 419.
69 Leavitt, R.G. (1907). The geographic distribution of closely related species. Amer. Nat. 41, 207-240: 221.
70 Jordan, D.S. (1905). The origin of species through isolation. Science 22, 545-562: 547.
71 Grinnell, J. (1904). The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. Auk 21, 364-382: 375f.
72 Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. Auk 34, 427-433: 433.
73 Volterra, V. (1926). Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113; vgl. Scudo, F.M. (1971). Vito Volterra and theoretical ecology. Theor. Pop. Ecol. 2, 1-23.
74 Lotka, A.J. (1932). The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. J. Wash. Acad. Sci. 22, 461-469.
75 Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence: 19.
76 Anonymus (1944). British Ecological Society. Easter Meeting 1944. Symposium on "The Ecology of Closely Allied Species". J. Anim. Ecol. 13, 176-177: 176.
77 Mayr, E. (1947). Ecological factors in speciation. Evolution 1, 263-288: 282.
78 Bagenal, T.B. (1951). A note on the papers of Elton and Williams on the generic relations of species in small ecological communities. J. Anim. Ecol. 20, 242-245: 244; Gilbert, O., Reynoldson, T.B. & Hobart, J. (1952). Gause's hypothesis: an examination. J. Anim. Ecol. 21, 310-312.
79 Savage, J.M. (1958). The concept of ecological niche, with reference to the theory of natural coexistence. Evolution 12, 111-112: 111.
80 Hutchinson, G.E. (1958). Concluding remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415-427: 416.
81 Udvardy, M.F.D. (1959). Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. Ecology 40, 725-728: 726.
82 Anonymus (1944): 176.
83 Park, T. (1954). Experimental studies of interspecies competitions. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. Physiol. Zool. 27, 177-238.
84 Birch, L.C. (1953). Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects, III. The relations between innate capacity for increase and survival of different species of beetles living together on the same food. Evolution 7, 136-144.
85 Hutchinson, G.E. & Deevey, E.S. Jr. (1949). Ecological studies on populations. Surv. Biol. Progr. 1, 325-359: 341f.; vgl. Kingsland, S.E. (1991). Defining ecology as a science. In: Real, L.A. & Brown, J.H. (eds.). Foundations of Ecology, 1-13: 7.
86 Gilbert, O., Reynoldson, T.B. & Hobart, J. (1952). Gause's hypothesis: an examination. J. Anim. Ecol. 21, 310-312.
87 Hairston, N.G., Smith, F.H. & Slobodkin, L.B. (1960). Community structure, population control, and competition. Amer. Nat. 94, 421-425.
88 L.B. Slobodkin nach Murdoch, W.W. (1966). "Community structure, population control, and competition" – a critique. Amer. Nat. 100, 219-226: 220.
89 Murdoch (1966); Ehrlich, P.R. & Birch, L.C. (1967). The "balance of nature" and "population control". Amer. Nat. 101, 97-107.

Literatur

McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology. Concept and Theory.
Kingsland, S. (1985). Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology.
Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie. Vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart.
Cooper, G. (2003). The Science of the Struggle for Existence.

Kommunikation

Das Substantiv ›Kommunikation‹ geht auf das lateinische Verb ›communicare‹ »gemeinschaftlich tun, mitteilen« und das entsprechende Substantiv ›communicatio‹ zurück. Letzteres wird allgemein in der Bedeutung von »Unterredung, Mitteilung« verwendet und bildet daneben einen *terminus technicus* in der Rhetorik, in der es sich auf eine solche Mitteilung bezieht, in der sich der Redner direkt an seiner Zuhörer wendet und sie zu Rate zieht.[1] Im lateinischsprachigen Mittelalter wird das Wort in verschiedenen Bedeutungen verwendet, z.B. im Sinne von »Mitteilung«, »Verbindung«, »Austausch« oder »Gemeinschaft«. Der Ausdruck findet sich seit dem 18. Jahrhundert in der deutschen Sprache. Im 20. Jahrhundert wird er zu einem zentralen Begriff vieler Forschungsfelder, von der Nachrichtentechnik bis zu den Sozialwissenschaften.

Kommunikation als Mitteilung und als Verbindung

Im biologischen Kontext wird von einer Kommunikation sowohl zwischen den Teilen innerhalb eines Organismus als auch zwischen verschiedenen Organismen gesprochen. In letzterer Bedeutung verwendet M. de Montaigne Ende des 16. Jahrhunderts den Ausdruck, wenn er von einer vollständigen Kommunikation (»une pleine et entière communication«) zwischen Tieren spricht und meint, die Tiere würden sich untereinander verstehen (»s'entr'entendent«).[2] Nach Montaigne besteht eine Kommunikation nicht nur zwischen den Mitgliedern einer Art, und nicht nur die Stimme bilde ein *Kommunikationsmittel* (»moyen de communication«[3]).

Auch M. Cureau de la Chambre bezieht den Ausdruck 1648 auf nicht-menschliche Lebewesen: Er schreibt den staatenlebenden Insekten eine Kommunikation zu, weil diese für die Aufrechterhaltung ihres sozialen Verbandes notwendig sei (»il, faut qu'ils [les fourmis] ayent communication de desseins, puisque c'est le seul lien qui arreste & qui conserue toute les societez«).[4]

Kommunikation ist das erfolgreiche Signalisieren, d.h. das intentionale (zweckgerichtete) Präsentieren von morphologischen Strukturen oder Verhaltensweisen eines Organismus, das diesem einen direkten oder indirekten Nutzen (Selektionsvorteil) bringt, wenn es durch einen anderen Organismus beantwortet wird, nachdem dieser es sinnlich aufgenommen und physiologisch verarbeitet hat. In einer Kommunikation sind sowohl die Strukturen bzw. Verhaltensweisen des Senders als auch des Empfängers für den Akt der Nachrichtenübertragung angepasst, d.h. dafür selektiert worden.

Signal (13. Jh.) *252*
Kommunikation (Montaigne 1580) *244*
Gedankensprache (Gottsched 1749) *248*
Gefühlssprache (Anonymus 1781) *248*
vorbegriffliche Urteile (Romanes 1888) *249*
Täuschung (Weismann 1913) *267*
Ritual (Huxley 1914) *269*
Denkhilfe (Funke 1927) *258*
Intentionsbewegung (Lorenz 1931) *269*
Kommenthandlung (Lorenz 1932) *269*
weltschaffend (Rothacker 1934) *258*
Symbolbewegung (Lorenz 1941) *269*
Metakommunikation (Ruesch & Bateson 1951) *261*
Biosemiotik (Rothschild 1961) *267*
Ichsprache (Jacoby 1961) *260*
Sachsprache (Jacoby 1961) *260*
Zoosemiotik (Sebeok 1963) *267*
Biokommunikation (Tembrock 1970) *245*
Endosemiotik (Sebeok 1972) *267*
Phytosemiotik (Krampen 1981) *267*
Mykosemiotik (Sebeok 1990) *267*
Ökosemiotik (Nöth 1996) *267*

Innerhalb eines Organismus bezeichnet die Kommunikation zwischen Teilen häufig nichts anderes als die physische Verbindung dieser Teile (im Sinne der »kommunizierenden Röhren« der Physik). In diesem Sinne als Verbindung zwischen verschiedenen Teilen eines lebenden Körpers erscheint der Begriff der Kommunikation im 16. Jahrhundert – so 1551 bei P. Belon und 1554 bei J. Fernel[5] – und im 17. Jahrhundert – z.B. bei R. Descartes und R. Cudworth.[6] N. Malebranche nimmt 1672 eine »Kommunikation« zwischen Mutter und Embryo an und erklärt über diese einige Phänomene der Vererbung.[7] G.E. Stahl beschreibt 1707 das Verhältnis jedes Teils im Körper eines Organismus als ein Zusammenhalten, Zusammenwirken und Kommunizieren mit den anderen Teilen (»socia, cum aliis partibus cohaerens, conspirans, atque communicans«).[8] C. Wolff ist 1725 der Auffassung, aus der Funktion der Nerven, eine »Communication« zwischen den Sinnen und Muskeln herzustellen, also den »Nerven-Saft oder die Lebens-Geister« zu transportieren, folge notwendig, dass die Nerven hohl sein müssen.[9] In der physikalischen Bedeutung von kommunizierenden Röhren spricht auch H. Milne-Edwards 1827 von der »Kommunikation« zwischen den flüssigkeitserfüllten Hohlräumen in einem Tierkörper.[10]

In der Bedeutung von »Gespräch, Unterredung, Mitteilung« erscheint der Ausdruck spätestens seit dem frühen 16. Jahrhundert. In einer englischen Übersetzung eines Briefs von Erasmus von Rotterdam gibt T. Paynell 1532 den lateinischen Ausdruck ›sermo‹ mit ›communication‹ wieder.[11] In dieser Be-

deutung einer Mitteilung von einem Lebewesen zu einem anderen verbreitet sich der Ausdruck aber nur langsam. G.L.L. de Buffon nennt 1753 die nach außen gerichteten Sinnesorgane »Organe der Kommunikation«.[12] Auch C. Darwin bezeichnet später in diesem Sinne die Stimmorgane der höheren Säugetiere als »Mittel der Kommunikation«[13].

Zur Abgrenzung vom speziellen Fall der Kommunikation unter Menschen führt G. Tembrock 1970 den Begriff der ***Biokommunikation*** im weiteren Sinne ein. Grundlage der Biokommunikation ist nach Tembrock der »Informationswechsel« zwischen Organismus und Umwelt[14] (1971: »Biokommunikation. Informationsübertragung im biologischen Bereich«[15]); die menschliche Kommunikation mittels Sprache schließt Tembrock aus der Biokommunikation ausdrücklich aus[16]. Im soziologischen Kontext wird der Ausdruck auf Englisch bereits in den 1960er Jahren verwendet (Strodtbeck & Hook 1961: »the social psychology of what is now frequently described as bio-communication«[17]; Hall 1963: »the study of microspace as a system of biocommunication«[18]).

Antike: Sprache bei Tieren?

Im Mittelpunkt der älteren Diskussion um die Kommunikation der Tiere steht v.a. der Vergleich ihrer Verständigungsart mit der Hauptkommunikationsform des Menschen, der Sprache. Als ein Charakteristikum des Menschen, das ihn von den Tieren unterscheide, wird die Sprache seit den antiken Lehrern der Rhetorik konzipiert. Isokrates bemerkt im fünften vorchristlichen Jahrhundert, dass der Mensch den Tieren in Schnelligkeit, Stärke und anderen Eigenschaften unterlegen sei. »Weil wir aber die Möglichkeit haben, einander zu überzeugen und einander gegenseitig alles, was wir wollen, mitzuteilen, haben wir uns nicht nur vom tierischen Dasein gelöst, sondern haben uns auch zusammengeschlossen, Städte gegründet, Gesetze aufgestellt und Künste und Handwerk erfunden. Überhaupt ist bei fast allem was wir Positives geleistet haben, die Redegabe [λόγος] mitbeteiligt«.[19] Bezeichnenderweise verwendet Platon gelegentlich den Ausdruck ›Sprachloser‹ (»ἄλογον«) als Synonym für ›Tier‹.[20] Vor allem im Hellenismus und der Spätantike werden die Tiere gerne als die Lebewesen bezeichnet, die keine Sprache haben (τὰ ἄλογα ζῶα).[21] Aber besonders in der Dichtung (seit Homer) wird die für den Menschen unverständliche Kommunikation unter Tieren, v.a. unter Vögeln, mit den Sprachen fremder Völker verglichen – und damit der These von der Sprachlosigkeit der Tiere widersprochen.[22]

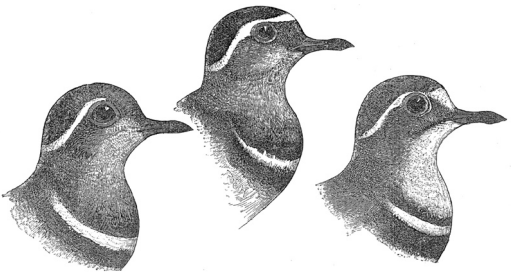


Abb. 232. Arterkennungsmerkmale (»recognition marks«) von Regenpfeifern verschiedener Arten. Die markante Kopfzeichnung der sehr ähnlichen und eng miteinander verwandten Vögel ermöglicht nach Wallace ihre gegenseitige Erkennung und die Aufrechterhaltung der Artgrenzen (aus Wallace, A.R. (1889). Darwinism: 221).

Aristoteles bemerkt, dass viele Tiere über eine Stimme (»φωνή«) und einige auch über das Vermögen des Sprechens (»διάλεκτος«) verfügen.[23] Voraussetzung für ersteres sei das Vorhandensein einer Kehle (»φάρυγξ«), für letzteres eine Zunge (»γλῶττα«).[24] Aristoteles bemüht sich um eine Abgrenzung der Stimme von einem bloßen Ton (»ψόφος«), wie er z.B. beim Fliegen der Vögel entstehen kann.[25] Funktional ordnet Aristoteles die Stimme der Tiere als nützliches Mittel der Artikulation von Lust und Schmerz ein, bei den Vögeln z.B. seien die Laute v.a. in der Brutzeit und während des Kampfes zu hören. Die Stimme ist damit Ausdruck einer Leidenschaft und von der Sprache des Menschen unterschieden, insofern diese über ein Instrument der Mitteilung hinaus ein Mittel der Erkenntnis des Guten und Bösen, des Gerechten und Ungerechten sei. In der ›Politik‹ formuliert Aristoteles: Es ist »einzig der Mensch unter allen animalischen Wesen mit der Sprache [»λόγος«] begabt. Die Stimme [»φωνή«] ist das Zeichen für Schmerz und Lust und darum auch den anderen Sinneswesen verliehen, indem ihre Natur so weit gelangt ist, daß sie Schmerz und Lust empfinden und beides einander zu erkennen geben. Das Wort aber oder die Sprache ist dafür da, das Nützliche und Schädliche und so denn auch das Gerechte und das Ungerechte anzuzeigen. Denn das ist den Menschen vor den anderen Lebewesen eigen, daß sie Sinn haben für Gut und Böse, für Gerecht und Ungerecht und was dem ähnlich sei«.[26] Im Gegensatz zu dieser scharfen Ablehnung einer Sprache bei Tieren schreibt Aristoteles in seinen zoologischen Schriften den Tieren, und zwar v.a. den Vögeln, wiederholt eine Sprache und ein gegenseitiges Verstehen zu: »die kleineren Vögel […] gebrauchen die Zunge alle auch zur Verständigung untereinander [πρὸς ἑρμηνείαν ἀλλήλοις]«.[27]

Als Reaktion auf die scharfe Gegenüberstellung von Mensch und Tier und die These von der Vernunftlosigkeit der Tiere in der Stoa (↑Intelligenz) kommt es zu einer Gegenbewegung, in deren Rahmen den Tieren allgemein eine Sprache zugeschrieben wird. Insbesondere die Verschiedenartigkeit der Laute der Tiere in unterschiedlichen Situationen wird als ein Beleg für ihre Verständigung mittels Sprache gewertet.[28] Es sei ebenso unsinnig, den Tieren eine Sprache abzusprechen, wie einem fremden Volk, dessen Sprache man nicht verstehe.[29] Außerdem wird darauf hingewiesen, dass eine Verständigung durchaus möglich sei, z.B. bei domestizierten Tieren, die auf Befehle differenziert reagieren.[30]

Frühe Neuzeit: Keine Sprache ohne Vernunft

Auf dieser antiken Grundlage wird in der Frühen Neuzeit den Tieren meist die Sprachfähigkeit abgesprochen. R. Descartes bemerkt 1637, einige Tiere hätten durchaus die Organe, um Worte hervorzubringen, wie z.B. Papageien; es mangele ihnen aber an Vernunft (»raison«), um eine Sprache zu entwickeln.[31] Die durch Vernunft ermöglichte Sprache sei daher ein sicheres Mittel, um Menschen von Tieren zu unterscheiden. Ähnlich stellt T. Hobbes 1658 fest, dass es zwar einen Zeichengebrauch (»significatio«) zwischen zwei Tieren der gleichen Art geben könne – dieser bestehe in dem Austausch von Signalen (»signa«) –, eine *Sprache* sei dies aber nicht zu nennen, weil die Tiere die Wortbedeutungen nicht erfassen könnten.[32] In die gleiche Richtung zielend und in Bezug auf das »Sprechen« von Papageien stellt N. Grew 1701 fest, dass es sich dabei nicht eigentlich um einen Sprachgebrauch handele, weil ein Papagei zwar die Worte, die er hört, spricht (»speaks«); dieses »Sprechen« sei aber nicht einmal eine Imitation, weil zur Imitation nicht nur gehöre, so wie ein anderer zu tun, sondern dies auch zu beabsichtigen oder sich vorzustellen (»to propose to do it«).[33] Zur Sprache fehlt den Tieren danach also die Intentionalität und Reflexivität.

18. Jh.: Verteidigung der »Sprache der Tiere«

Gegen diese häufig mechanistische Sicht der Tiere verbreitet sich seit Ende des 17. Jahrhunderts die Rede von einer »Sprache der Tiere«.[34] Die Sprachkompetenz der Tiere wird dabei nicht selten argumentativ gegen Descartes' Auffassung von den Tieren als Maschinen in Stellung gebracht. G.W. Leibniz z.B. hat 1704 keinen engen Begriff der Sprache mehr, wenn er einigen Tieren durchaus zugesteht, sprechen zu können, auf der anderen Seite könnten die Tiere – wie schon Locke bemerkt (s.u.) – mit ihrer Sprache aber keine Abstraktionen bilden und allgemeine Ideen ausdrücken.[35] Der Sprachbegriff wird in der Folge immer weiter gefasst. G.F. Meier ist Mitte des 18. Jahrhunderts der Meinung, die Tiere beherrschten zwar nicht die Sprache des Menschen, sie verfügten aber über ihre eigenen Sprachen, so z.B. die Ameisen, die »miteinander reden«.[36] Bei D. Hume heißt es 1779, alle Tiere hätten eine »natürliche Sprache«, die für ihre Artgenossen verständlich sei: »All brute animals have a natural speech, which, however limited, is very intelligible to their own species«.[37] Für J.G. Herder hat der Mensch die Sprache als Ausdruck der Empfindung »ursprünglich mit den Thieren gemein«[38], und er diskutiert die Möglichkeit, die Sprache des Menschen aus dieser ursprünglichen Sprache der Tiere abzuleiten. Dabei hält es Herder aber für unmöglich, die »menschliche, willkürliche Sprache« einfach als eine Weiterentwicklung des »Geschreis der Empfindungen« der Tiere anzusehen; notwendig für die Sprache sei der Vernunftgebrauch; ja Herder ist der Ansicht: »Ohne Sprache hat der Mensch keine Vernunft, und ohne Vernunft keine Sprache«.[39]

Von verschiedener Seite wird seit Mitte des 18. Jahrhunderts die besondere Verbindung von Sprache und Vernunft – und damit das exklusiv Humane der Sprache – herausgestellt. So bestimmt J.F. Blumenbach in der ersten Auflage seines ›Handbuchs der Naturgeschichte‹ von 1779 den ↑Menschen in seiner Kurzcharakterisierung gleichzeitig über seine Vernunft und Sprache (»Animal rationale, loquens«[40]). Die Sprache des Menschen setzt Blumenbach von der »Stimme« der Tiere ab und betrachtet sie als eine »directe Folge der Vernunft«.[41] J.G. Hamann behauptet 1784, »das ganze Vermögen zu denken beruht auf Sprache«.[42] In viel zitierten Sätzen betont auch W. von Humboldt den Zusammenhang von Sprache und Denken: »Die Sprache ist nichts anders, als das Complement des Denkens«[43], und er beurteilt das Vermögen zur Sprache als wesentliches Merkmals des Menschen: »Der Mensch ist nur Mensch durch Sprache; um aber die Sprache zu erfinden, müßte er schon Mensch sein«.[44]

Neben diesem vernunftzentrierten Verständnis des Sprachbegriffs stehen im 18. Jahrhundert kommunikationszentrierte Bestimmungen, die eine Sprache an das Vermögen zu einer differenzierten Kommunikation binden – ein Vermögen, das auch vielen Tieren zukommt. In diesem Sinne deutet G.I. Wenzel in seiner Abhandlung über die Sprache der Tiere aus dem Jahr 1800 die Sprache funktional als Mittel zur Befriedigung ihrer Bedürfnisse. Die Sprache der Tiere höre daher auch dann auf, wenn das Bedürfnis befriedigt sei. Wenzel versteht unter einer ›Sprache‹

die Fähigkeit von Lebewesen, »sich einander verständlich mitzutheilen, einander ihre Empfindungen und Gefühle zu offenbaren«.[45] Weil auch Tiere über entsprechende Organe verfügen, besteht für ihn kein Zweifel, »daß sie sich nach ihrer Art verständlich machen können«.[46] Wenzel spricht ausdrücklich von einer »Thiersprache«[47]: »Die Thiere haben die Fähigkeit, sich einander durch Thöne verständlich zu machen, – mithin eine Sprache«[48]. Die Sprache der Tiere sei zwar einfacher als die des Menschen, aber »der Bestimmung dieser Geschöpfe angemessen« und geeignet, »zur Befriedigung ihrer Bedürfnisse beyzutragen«.[49] Nach Wenzel richtet sich die Differenziertheit einer Sprache nach den Bedürfnissen eines Lebewesens; weil Tiere über einfachere Bedürfnisse als der Mensch verfügten, sei auch ihre Sprache einfacher: »Die Thiere drücken nur ihre Begierden aus, und ihr Ausdruck ist so einfach, als einfach ihre Begierden sind«[50].

19. Jh.: natürliche Ableitungen der Sprache

Im 19. Jahrhundert ist es unter Biologen weit verbreitet, den Tieren eine Sprache zuzuerkennen. Intensiv diskutiert wird der Ursprung der menschlichen Sprache, wobei sich grundsätzlich zwei Theorien gegenüberstehen: die Rückführung der sprachlichen Laute auf eine Nachahmung von Geräuschen (*Onomatapoiese-Theorie*) oder ihre Ableitung aus unbewussten Ausrufen (*Interjektions-Theorie*). Häufig liegen diese beiden Erklärungen auch miteinander verbunden vor, so z.B. bei C. Darwin: »I cannot doubt that language owes its origin to the imitation and modification, aided by signs and gestures, of various natural sounds, the voices of other animals, and man's own instinctive cries«[51]. Darwin behandelt die Fragen nach der Sprachentstehung und der Sprachfähigkeit der Tiere aber nur am Rande, weil er sich dafür nicht ausreichend kompetent fühlt.[52]

Im Anschluss an Darwins Evolutionstheorie ist es in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts verbreitet, die Kommunikationsformen der Tiere als *Anpassungen* zu deuten und sie aus ihrer Lebensweise und ihren Bedürfnissen zu erklären. E. Haeckel ist in diesem Sinne der Auffassung, eine Sprache sei v.a. bei sozial lebenden Tieren verbreitet und diene ihnen »notwendig zur Verständigung, zur Mitteilung ihrer Vorstellungen«.[53]

Von Darwin inspirierte Autoren unternehmen auch den Versuch der Ableitung der Sprache des Menschen aus den tierischen Lauten und betrachten die ursprüngliche Sprache der Tiere als einen Lautausdruck subjektiver Zustände. Die Wurzeln der menschlichen (objektivierenden) Worte liegen nach dieser Theorie in einem ursprünglichen Gefühlsausdruck, z.B. die Wurzel *ak* (mit der Bedeutung »scharf«) in einem ursprünglichen Schmerzschrei.[54] G. Jäger, der diese Theorie 1869 – wohl nach Anregung durch F.M. Müller – entwickelt, sieht den Beginn der Sprache mit dem Erscheinen des ersten »Empfindungslauts« gegeben, der nicht allein eine Empfindung ausdrückt, sondern dazu eingesetzt wird, eine entsprechende Empfindung bei einem anderen Organismus auszulösen. Dieser Schritt sei lange vor dem Auftreten der Menschen in der Evolution erfolgt: »Die Sprache war somit längst erfunden, ehe es Menschen gab«.[55] A. Schleicher geht so weit, die Sprachwissenschaft als Naturwissenschaft etablieren zu wollen, indem er die Sprachen des Menschen als »Naturorganismen« betrachtet, die einer natürliche Entwicklung, Alterung und einem natürlichen Tod unterliegen.[56]

Müller: Barriere zwischen Mensch und Tier

Entgegen dieser Versuche der Ableitung der menschlichen Sprache aus den natürlichen Empfindungslauten bezieht F.M. Müller 1861 entschieden Stellung, indem er ›Sprache‹ als dasjenige positioniert, das die Grenze zwischen Mensch und Tier markiert: »the one great barrier between the brute [i.e. the animal] and man is *Language*. Man speaks, and no brute has ever uttered a word. Language is our Rubicon, and no brute will dare to cross it.«[57] Die Tiere verfügen nach Müller zwar über die Vermögen der Empfindung (»sensation«), der Wahrnehmung (»perception«), der Erinnerung (»memory«), des Willens (»will«) und des Intellekts (»intellect«), aber eben nicht über Sprache.[58] Denn die Sprache steht nach Müller in engem Zusammenhang mit den spezifisch menschlichen geistigen Vermögen des Denkens und der Rationalität: »our language is really our thought and our thought our language«[59]; oder, in der Formulierung, die Müller als Motto einem seiner Bücher voranstellt: »No Reason Without Language No Language Without Reason«[60]. Sprache beginnt für Müller erst dort, wo die direkte Nachahmung und Interjektion endet und eine abstrakte Benennung von Gegenständen stattfindet. Die Elemente der eigentlichen Sprache sieht Müller in einer Menge von einigen hundert Wurzeln (»roots«), die nicht auf Interjektionen oder Imitationen zurückgehen, sondern auf elementare Akte der Benennung. Der grundlegende Prozess der Sprache, der nur beim Menschen vorliegt und nicht in einem sachlichen oder genealogischen Zusammenhang mit der Kommunikation bei Tieren steht, besteht nach Müller in der Bildung von Begriffen. Die Sprache wird von Müller geradezu mit dem Denken identifiziert (»language […] is only another name for

Indikation
Intentionaler Einsatz von Zeichen zur Kommunikation, z.B. zum Ausdruck emotionaler Zustände oder Bedürfnisse (alle Lebewesen)

Denotation
Wiedergabe und sinnvoller Einsatz von aufgenommenen Zeichen zur Bezeichnung von einzelnen, individuellen Gegenständen (Kleinkinder sobald sie sprechen können; Tiere mit Nachahmungsvermögen, z.B. Papageien)

Konnotation
Klassifizierende, assoziative und abstrahierende Anwendung eines erlernten Zeichens für Gegenstände, die mit dem ursprünglichen nur eine entfernte Ähnlichkeit aufweisen, z.B. die Ausweitung der Kategorie ›Hund‹ von einem Individuum auf alle Hunde (Kinder mit entwickelterem Sprachvermögen; manche Tiere)

Denomination
Bewusster Einsatz eines Zeichens im Sinne eines abstrakten Namens oder Klassifikators (Kinder ab dem zweiten Lebensjahr; kein Tier)

Prädikation
Propositionale Verwendung von denominativen Zeichen, in der sich ein Zeichen (Konzept) auf ein anderes bezieht

Tab. 134. Stufen der Zeichenverwendung von der indikativen Kommunikation der Tiere zur prädikativen, propositionalen Sprache des Menschen (nach Romanes, G.J. (1888). Mental Evolution in Man: 157-162).

reason«[61]). Die Begriffe, als Wesen gleichzeitig der Sprache und der Vernunft, seien in einer langen historischen Entwicklung geprägt worden und damit ein kollektives Gut, über das jeder einzelne nicht alleine verfügen könne.

Gefühlssprache versus Gedankensprache

Diese schroffe Ablehnung des Begriffs der Sprache für die Kommunikation der Tiere setzt sich allerdings nicht durch. Seit den 1860er Jahre etablieren sich vielmehr vielfache Versuche der terminologischen Differenzierung, die eine Bestimmung der »Sprache« bei Mensch und Tier auf den Begriff zu bringen versucht. So löst W. Wundt den Begriff der Sprache von der menschlichen Wortsprache und definiert allgemein: »Sprache ist jeder Ausdruck von Gefühlen, Vorstellungen oder Begriffen durch die Bewegung«.[62] Wundt differenziert weiter zwischen verschiedenen Arten der Sprache: Er unterscheidet eine »Gefühlssprache«, die dem Ausdruck momentan vorliegender Gefühle diene und den meisten Lebewesen eigen sei, und eine spezifisch menschliche »Gedankensprache«, die eine Distanzierung von der jeweiligen Situation und inneren Stimmung ermögliche: »das Thier besitzt nur eine Gefühlssprache, der Mensch aber eine Gedankensprache«.[63] Auch einigen Tieren schreibt Wundt »Allgemeinvorstellungen« zu, einem Hund z.B. die allgemeine Vorstellung von einem Stock oder Hut; die Tiere würden dafür aber keine Zeichen entwickeln. Ihnen komme allein eine »Gebärdensprache« zu; diese habe aber allein *demonstrativen*, nicht den für die menschliche Sprache typischen *prädikativen* Charakter: »Eine Gebärdensprache bleibt immer gebunden an gerade gegenwärtige Dinge und kann daher auch nie über die Beziehungen von Einzelvorstellungen hinausgehen«.[64]

Das Wort ***Gedankensprache*** erscheint seit Mitte des 18. Jahrhunderts in verschiedenen Kontexten. L.A.V. Gottsched verwendet es 1749 in einer Übersetzung eines Satzes aus T. Hobbes' ›Leviathan‹: »der allgemeine Gebrauch der Rede ist, daß wir unsere Gedankensprache [»Discursus Mentalis«] in eine Wortsprache, oder die Folge unsrer Gedanken, in eine Folge von Worten verändern«.[65] Im späteren 18. Jahrhundert erscheint das Wort v.a. im literarischen Zusammenhang (Swedenborg 1770: »was es für eine Beschaffenheit mit der Sprache derjenigen gehabt habe, die von der ältesten Kirche waren: sie war nämlich nicht vernehmlich (articulata) wie die Wörter-Sprache unserer Zeit, sondern leise, sie geschahe nicht durch das äusserliche, sondern durch das innerliche Athmen, also war es eine Gedanken-Sprache«[66]; Herder 1786: »einer fein-durchdachten, leise-geregelten Hieroglyphik der unsichtbaren Gedankensprache«[67]). Ein eher wissenschaftlicher Gebrauch tritt in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts im Kontext von Diskussionen zur Taubstummheit beim Menschen auf[68] (englisch als »the language of thought«[69]).

Auch ***Gefühlssprache*** ist im 18. Jahrhundert entstanden (Anonymus 1781: »Wenn so ein zärtliches Geschöpf nur die Terminologie der Gefühlssprache innehat, nur vom heiligen keuschen Mond, vom Westgelispel, seeleinschleichenden Nachtigalliede […] zu grimassiren weiß«[70]; Eberhard 1786: »durch ihre erhabene Gefühlssprache weiß sie [die Empfindsamkeit] die wollüstigen Aufwallungen des Temperaments und die gefährlichen Vorspiele des gänzlichen Verlustes der Unschuld so zu veredeln«[71]). Zu Beginn des 19. Jahrhunderts wird auch dieser Ausdruck auf die Ausdrucksformen Taubstummer bezogen (Hoffbauer 1809: »Gefühlssprache, in deren Besitz der Taubstumme gesetzt werden kann«[72]). Die Gefühlssprache gilt zwar vielfach als authentischer und mächtiger als die Wortsprache, aber auch als weni-

ger differenziert (von Nasse 1826: »Es wird […] die Gefühlssprache sich dadurch von der nachahmenden unterscheiden, daß jene für jede psychische Regung nur einen einzigen Ausdruck haben kann, diese aber für einen Gegenstand ihres Kreises verschiedene, sich einander mehr oder weniger nähernde, was denn jener, ohngeachtet sie einen viel weitern Umfang hat«[73]). Daneben wird der Gefühlssprache ein Mangel an Rationalität zugewiesen (Jördens 1809: »Ueberschwenglichkeit und Dunkelheit der Gefühlssprache«[74]); sie wird daher der »Poesie« zugeordnet und der Sprache der Wissenschaft entgegengesetzt[75]. Das Wort wird 1853 in Gegensatz zur »Wortsprache« gestellt[76]; 1856 werden unter der »Gefühlssprache« aber auch »die Interjectionen und andere Naturwörter« verstanden[77].

In der englischsprachigen Tradition ist es v.a. J. Locke, auf den sich viele Autoren beziehen, wenn sie eine Unterscheidung der Sprache der Tiere von der des Menschen diskutieren. Locke schreibt den Tieren zwar durchaus die Fähigkeit zu, einzelne *einfache Ideen* (»simple Ideas«) zu haben; ihnen fehle aber die Fähigkeit, diese zu *komplexen Ideen* (»complex Ideas«) zusammenzuführen (»compound«).[78] Dazu mangle es den Tieren an der Fähigkeit der Abstraktion, so dass das Haben von allgemeinen Ideen den Menschen vom Tier unterscheide: »the power of Abstracting is not at all in them [i.e. in the animals…;] the having of general Ideas, is that which puts a perfect distinction betwixt Man and Brutes«.[79]

In ähnlicher Absicht wendet G.J. Romanes in den 1880er Jahren den Ausdruck ›Sprache‹ auf Kommunikationsformen bei Tieren an und stellt die menschliche Sprache in Kontinuität mit diesen Sprachformen.[80] Ein Hund ist nach Romanes zwar zur Bildung von Ideen (»ideas«) in der Lage, insofern er Gegenstände wiedererkennt, klassifiziert und unterscheidet (z.B. einen Menschen von einer Katze) – diese blieben aber im Wesentlichen auf der Ebene von verallgemeinerten Wahrnehmungsinhalten oder Erinnerungen (»blended memories of particular percepts«).[81] Terminologisch unterscheidet Romanes zwischen einer einfachen, auf einzelne Gegenstände gerichteten Vorstellung (»Particular Idea«), einer zusammengesetzten Idee (»Complex Idea«) und einer allgemeinen, abstrakten Vorstellung (»General Idea«, »Concept«, »Notion«).[82] Diesen drei Formen der Vorstellung ordnet Romanes drei Begriffe zu: Ein *Perzept* (»percept«) liegt bei einfachen sinnlichen Eindrücken (oder deren Erinnerung) vor; ein *Rezept* (»recept«) ergibt sich aus der vorsprachlichen Wiedererkennung von zuvor erkannten Dingen; ein *Konzept* (»concept«) schließlich ist das Ergebnis einer sprachlichen und abstrakten Benennung eines Dings.[83] Gemäß dieser Unterscheidung können bereits auf der Ebene der Rezepte mittels der Einordnung und Klassifikation von Dingen Schlüsse vorliegen (»practical inferences« oder »receptual judgements«[84]). Auf dieser Ebene bewegt sich nach Romanes die Intelligenz der Tiere. Bei den komplexeren gedanklichen Operationen unterscheidet er zwischen ***vorbegrifflichen Urteilen*** (»pre-conceptual judgements«[85]), die sich bei Kindern (nicht bei Tieren) unbewusst und ohne Denken vollziehen, und *begrifflichen Urteilen*, in denen ein Wissen vom Urteilen, also eine sich selbst bewusste Einstellung vorliegt. Die Vernachlässigung dieser Unterscheidungen bildet für Romanes das Versäumnis in Müllers starker Absetzung der Menschensprache von der Kommunikation der Tiere: Wenn auch die Tiere keine echte begriffliche Benennung (»denomination«) vollziehen würden, so verfügten sie doch über Mittel des Verweisens (»indication«), der Bezeichnung (»denotation«) und der Assoziation (»receptual connotation«) – und diese Vermögen würden die Brückensteine über den Rubikon des Geistes (»the psychological stepping stones across that ›Rubicon of Mind‹«) bilden (vgl. Tab. 134).[86]

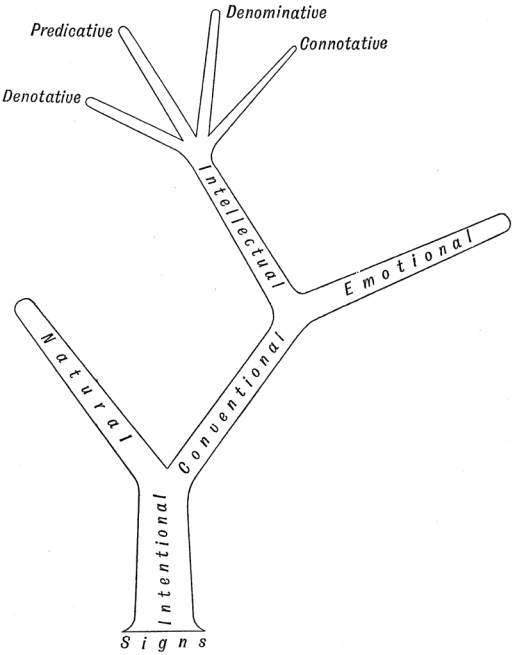


Abb. 133. Ein Baum zur Klassifizierung von Arten der Zeichenverwendung (aus Romanes, G.J. (1888). Mental Evolution in Man: 89).

»Communication between animals involves the giving off by one individual of some chemical or physical signal, that, on being received by another, influences its behaviour« (Frings & Frings 1964, 3).

»[C]ommunication among animals involves the transmission of information or some other commodity from one participant to another. That is, it is thought that something is literally made common to both signaler and recipients that would otherwise remain the private possession of the signaler. This idea is closely associated with the notion that communication occurs only when an animal, the signaler, performs some sort of action and by this action generates the signal whose reception by others comprises the information transmission« (Bastian 1968, 577).

»[C]ommuniation, *sensu strictu*, necessitates the existence of a code shared between two or more individuals […] whose use is mutually beneficial to its possessors, i.e. increases fitness« (Klopfer & Hatch 1968, 32).

»Communication is the phenomenon of one organism producing a signal that, when responded to by another organism, confers some advantage (or the statistical probability of it) to the signaler or his group« (Burghardt 1970, 16).

»Biological communication is the action on the part of one organism (or cell) that alters the probability pattern of behavior in another organism (or cell) in a fashion adaptive to either one or both of the participants« (Wilson 1975, 176).

»[T]he behavior of communicating […] is behavior that enables the sharing of information between interacting individuals as they respond to each other« (Smith 1977, 2).

»[C]ommunication is said to occur when an animal, the actor, does something which appears to be the result of selection to influence the sense organs of another animal, the reactor, so that the reactor's behavior changes to the benefit of the actor« (Dawkins & Krebs 1978, 283).

»[T]he transmission of information from one animal to another« (Green & Marler 1979, 73).

»[W]e define communication as the transmission of a signal or signals between two or more organisms where selection has favoured both the production and reception of the signal(s)« (Lewis & Gower 1980, 2).

»[T]he process in which actors use specially designed [i.e. designed by natural seelction] signals or displays to modify the behaviour of reactors« (Krebs & Davies 1981/93, 349).

»[Carrying] informational content, which can be manipulated by the sender and differentially acted on by the perceiver« (Hauser 1996, 6).

»Communication: The completion of corresponding signals and responses« (Scott-Phillips 2008, 388).

Tab. 135. Definitionen des Kommunikationsbegriffs.

Wissenschaft der Tierstimmen

Als Begründer der wissenschaftlichen Erforschung der Tierstimmen gilt H. Landois, der seit den 1860er Jahren Untersuchungen über die Lauterzeugung bei wirbellosen Tieren vornimmt.[87] Landois schließt aus anatomischen Befunden auch bereits, dass einige Tiere Laute erzeugen, die für das menschliche Ohr nicht wahrnehmbar sind. E. Wasmann und A. Forel führen Ende des 19. Jahrhunderts detaillierte Untersuchungen zum Erkennen von Artgenossen bei Insekten, v.a. Ameisen, durch.[88]

20. Jh.: Vielfalt der Definitionen

Im 20. Jahrhundert wird der Begriff der Kommunikation viel verwendet, aber in sehr verschiedener Weise definiert (vgl. Tab. 135).[89] J.P. Scott sieht es 1968 als grundlegend für Kommunikation an, dass ein Reiz von einem Organismus ausgesandt wird und ein anderer darauf reagiert (»In the most general sense, communication includes any stimulus arising from one animal and eliciting a response in another«).[90] Eingeschlossen ist in dieser Definition aber auch die Reaktion eines Räubers auf den Anblick seiner Beute – ein Verhältnis, das normalerweise nicht als Kommunikation gilt. Zum Ausschluss solcher Fällt könnte auf funktionaler Grundlage ›Kommunikation‹ definiert werden als ein Verhalten (oder morphologisches Merkmal) eines Organismus, das im Hinblick auf die Verhaltensänderung eines anderen Organismus funktional ist (d.h. dafür selektiert wurde). Kommunikation wäre demnach also z.B. der Warnruf einer Amsel, die einen Feind bemerkt hat und dies anderen Vögeln (insbesondere Verwandten) mitteilt, nicht aber ihre Flucht in das Gebüsch, die von anderen Vögeln wahrgenommen wird. Eine verbreitete Definition schränkt die Kommunikation auf innerartliche Informationsübermittlung ein (»behavior involving the apperception by a receiver of (and its response to) exteroceptive stimuli emitted by a conspecific sender«).[91] Gegen eine solche Definition spricht allerdings, dass der Signalaustausch zwischen Individuen verschiedener Arten hinsichtlich Struktur und Selektionsbedingungen häufig sehr ähnlich ist wie der innerartliche (z.B. bei Warnrufen), so dass eine Festlegung des Kommunikationsbegriffs auf innerartliche Interaktion wenig Sinn macht. Ein anderer Vorschlag besteht darin, jede Kommunikation an das Vorliegen einer wechselseitig vorteilhaften (reziproken) Interaktion zu binden.[92] Ähnlich ist die Definition E.O. Wilsons von 1975, der zufolge Kommunikation eine Verhaltensänderung eines Organismus als Reaktion auf das Verhalten eines anderen ist, und bei der das Verhalten bei mindestens einem der beiden

Partner eine Anpassung darstellt (vgl. Tab. 135). Diese Definition ist allerdings wiederum so weit, dass sie Räuber-Beute-Beziehungen einschließt.

Einige Autoren verstehen auch eine einseitige Informationsübertragung als eine Form der ›Kommunikation‹. Für die Qualifizierung eines morphologischen Merkmals oder einer Verhaltensweise als ein Mittel der Kommunikation gilt vielfach die Seite des Senders als entscheidend. G.M. Burghard ist daher 1970 der Auffassung, das ausschlaggebende Kriterium für das Vorliegen von Kommunikation liege in einer Form der Absicht (»intent«) auf Seiten des Senders.[93] Als Definition bietet er an, die Kommunikation zu bestimmen als das Phänomen der Erzeugung eines Signals durch einen Organismus, dessen Beantwortung durch einen anderen Organismus, dem Sender, einen Vorteil verschafft (vgl. Tab. 135). Ausgeschlossen sind damit Räuber-Beute-Beziehungen. Häufig sind es spezialisierte Strukturen auf Seiten des Senders (und auch des Empfängers), die der Übertragung (und dem Empfang) der Signale dienen.[94]

Es spricht allerdings viel dafür, die Kommunikation als eine Interaktion zu bestimmen, in der sowohl Sender als auch Empfänger für den Akt der Nachrichtenübertragung selektiert sind. Denn Kommunikation ist (im Gegensatz zum Signalisieren; s.u.) ein zweiseitiger Vorgang, und was als Kommunikation gewertet wird, hängt wesentlich auch von der Empfängerseite ab.[95]

Im Unterschied zu direkten physischen Auseinandersetzungen (z.B. im Kampf) liegt in der Kommunikation immer eine (neuro-)physiologisch vermittelte Verarbeitung eines Signals auf Seiten des Empfängers vor: Einem Menschen zu sagen, er solle von einer Brücke springen, ist Kommunikation; ihn herunterzustoßen dagegen nicht.[96] Auf der Senderseite muss diese physiologische Verarbeitung nicht vorliegen, weil sonst viele morphologischen Strukturen wie Warnfarben oder Lockmittel nicht als Mittel der Kommunikation beschrieben werden könnten.

Das Kriterium der physiologischen Verarbeitung auf Empfängerseite für das Vorliegen von Kommunikation kann auch so beschrieben werden, dass der Kommunikation eine besondere *Wirkökonomie* (»economy of effort«) zugeschrieben wird: J.B.S. Haldane macht die Grenze zwischen Kommunikation und anderen Formen der Interaktion 1955 daran fest, dass bei ersterer Signale beteiligt sind, die für den Sender einen geringen Energieaufwand bedeuten, die Reaktion darauf durch den Empfänger aber einen erheblichen: »the signal usually involves little expenditure of energy by X [the sender], and has a large positive or negative effect on Y's [the receiver's] energy expenditure«[97]. Die wesentliche Energie für die Ausführung des Verhaltens eines Kommunikationsempfängers stammt also von diesem selbst, und nicht von dem Sender oder dem Signal.[98] Darüberhinaus gilt es als ein weiteres Kriterium für das Vorlie-

»[B]ehavioural, physiological, or morphological characteristics fashioned or maintained by natural selection because they convey information to other organisms« (Otte 1974, 385).
»[A]ny behavior that conveys information from one individual to another, regardless of whether it serves other functions as well« (Wilson 1975, 183).
»[E]xternally visible features of animals […] – ›designed by natural selection‹ – to influence the behaviour of other animals, […] a means by which one animal (the ›actor‹) exploits another animal's (the ›reactor's‹) muscle power« (Krebs & Dawkins 1984, 380f.).
»[A] signal is a trait that is selected to manipulate an addressee […] to the advantage of the sender of this signal« (Markl 1985, 165).
»[T]raits whose effect on their bearer's F-component [i.e. basic fitness] is non-positive, and whose positive specific effect on their bearer's (signaler's) fitness stems from the fact that they change information held by other individuals (recipients). The recipient's changed information eventually results in corresponding change in their behavior« (Hasson 1994, 225).
»[A]ction or structure that increases the fitness of an individual by altering the behaviour of other organisms detecting it, and that has characteristics that have evolved because they have that effect« (Maynard Smith & Harper 1995, 306f.).
»[C]haracters that evolve because they change the recipients' knowledge, hence, their behavior« (Hasson 2000, 449).
»We define a ›signal‹ as any act or structure which alters the behaviour of other organisms, which evolved because of that effect, and which is effective because the receiver's response has evolved« (Maynard Smith & Harper 2003, 3).
»Signal: Any act or structure that (i) affects the behaviour of other organisms; (ii) evolved because of those effects; and (iii) which is effective because the effect (the response) has evolved to be affected by the act or structure« (Scott-Phillips 2008, 388).
»Animal signaling is […] the use of specialized, species-typical morphology or behavior to influence the current or future behavior of another individual« (Owren, Rendall & Ryan (2010, 771).

Tab. 136. Definitionen des Signalbegriffs.

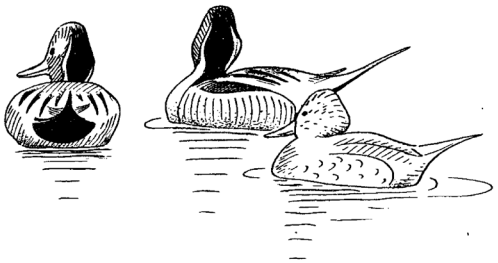


Abb. 234. Das »Hinterkopfzudrehen« des Spießentenerpels bei der Balz vor dem Weibchen. Die kontrastreiche Färbung wirkt in diesem Kontext als Signal, weil sie (1) entstanden ist, um das Verhalten eines Adressaten (eines Weibchens) zu verändern, und (2) ihre Wirksamkeit eine Konsequenz der Evolution der Reaktion auf den Reiz seitens des Empfängers darstellt (nach Lorenz 1941; aus Tinbergen, N. (1948). Social releasers and the experimental method required for their study. Wilson Bull. 60, 6-52: 26).

gen einer Kommunikation, dass das Signal ein in der Vergangenheit selektiertes Merkmal darstellt; Kommunikationssignale sind also *speziell evolviert* (»specially evolved«).[99] Eine Definition in diesem Sinne geben R. Dawkins und J.R. Krebs 1978 (vgl. Tab. 135).[100] Diese besondere Selektionsvergangenheit von Signalen wird auch daran deutlich, dass sie häufig auffällig sind und die Fitness eines Organismus in anderer Hinsicht gefährden, z.B. bunte Farben als auffällige Reize nicht nur für Artgenossen, sondern auch für Feinde, für die sie aber nicht als Signale im engeren Sinne zu verstehen sind.

Seit den 1960er Jahren wird die Kommunikation unter Tieren häufig im Rahmen von spieltheoretischen Modellen der Interaktion behandelt. Nach diesen Modellen kann die Kommunikation beschrieben

		Bezugsgegenstand	
		Selbstreport	*Fremdreport*
Grund der Zuverlässigkeit	*Minimales Signal*	Kontaktrufe	Alarmrufe
	Kostenaddiertes Signal	Vogelgesang	Kommunikation unter Zellen
	Index	Körpergröße (Rivalenkampf)	

Tab. 137. Zwei unabhängig voneinander stehende Klassifikationen von Signalen. In den Mittelfeldern Beispiele (nach Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (1995). Animal signals: models and terminology. J. theor. Biol. 177, 305-311: 309).

werden als der Versuch eines Senders, das Verhalten des Empfängers zu seinem Vorteil zu verändern (zu »manipulieren«).

Der Signalbegriff

Seit den 1970er Jahren erfolgt die Analyse der Kommunikation zwischen Organismen zunehmend mittels des Vokabulars der Semiotik. Eine Klärung erfahren dabei die grundlegenden Begriffe der Kommunikation, z.B. der des ***Signals*** (frz. ›signal‹; mittellat. (13. Jh.) ›signale‹: »bestimmt, ein Zeichen zu geben«). Auch wenn dieser Begriff in der Ethologie viel verwendet wird, ist seine genaue Bedeutung nicht klar. Nach der Definition von J.R. Krebs und R. Dawkins (1984) ist ein Signal ein Verhalten oder eine Struktur, die die Fitness eines Organismus erhöht, indem sie das Verhalten eines anderen Organismus verändert (»exploiting other animals as tools«) (vgl. Tab. 136).[101] O. Hasson ergänzt diese Definition 1994 durch die zusätzliche Forderung, dass ein Signal die Fitness seines Senders in anderen Kontexten als dem der Kommunikation absenkt (vgl. Tab. 136).[102] Durch diese Ergänzung wird z.B. die Fähigkeit eines Beutetieres, schnell laufen zu können, die zweifellos das Verhalten eines Räubers verändert, und damit nach der Definition von Krebs und Dawkins als Signal zu werten ist, nicht als Signal gefasst. Krebs und N.B. Davies fordern später in ähnlicher Absicht als zusätzliche Bedingung für die Auszeichnung von etwas als Kommunikation, dass es durch Selektion für diese Funktion gestaltet worden sei (»designed by natural selection for effective communication«; »specially designed«; vgl. Tab. 136).[103] J. Maynard Smith und D.G.C. Harper grenzen den Begriff des Signals 1995 analog dazu ein, wenn sie ihn definieren als fitnesssteigerndes Verhalten oder Strukturmerkmal eines Organismus, das das Verhalten anderer Organismen verändert und aufgrund dieser Wirkung selektiert wurde (vgl. Tab. 136). Diese Definition ist noch so weit, dass z.B. auch die Tarnfärbung vieler Tiere und alle Fälle von ↑Mimikry ein Signal beinhalten. Um diese Formen auszuschließen, schlagen die Autoren 2003 eine veränderte Definition des Signalbegriffs vor, die die zusätzliche Bedingung enthält, dass auch die Antwort des Empfängers ein Ergebnis der Evolution ist. Schließlich kann diese Definition noch insofern verbessert werden, als nicht allein eine Evolution der Empfängerstrukturen, sondern eine Evolution für eben den Akt der Kommunikation gefordert wird (Scott-Phillips 2008; vgl. Tab. 136).[104] Hasson schlägt 2000 eine ähnliche Modifikation seiner älteren Definition vor: Um solche Strukturen, die eine Verhaltensreaktion seitens des Signalempfängers

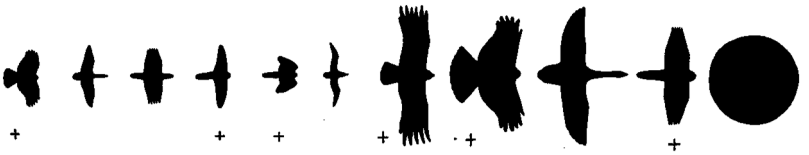


Abb. 235. Silhouetten von Attrappen, mit denen Lorenz und Tinbergen das Vorhandensein von »angeborenen Schemata« zur Auslösung einer Fluchtreaktion bei Vögeln untersuchten. Die mit einem Kreuz markierten Silhouetten, d.h. solche mit einem kurzen Kopf und langen Schwanz, lösten starke Fluchtreaktionen aus. Die Silhouetten können als Marker (»cues«) verstanden werden, weil sie von den potenziellen Beutetieren als nützliche Indizien für eine Gefahr verwendet werden; für den Träger bringen die Marker aber in diesem Kontext keinen Vorteil (aus Tinbergen, N. (1948). Social releasers and the experimental method required for their study. Wilson Bull. 60, 6-52: 7).

erzwingen, (»coercion«) aus der Definition auszuschließen, enthält Hassons verbesserte Definition einen Bezug zum Informationsstand (»knowledge«) des Empfängers; Signale werden definiert als Merkmale von Organismen, die evolvierten, weil sie den Informationsstand anderer Organismen, die sie wahrnehmen, und damit deren Verhalten veränderten (vgl. Tab. 136). Erzwungene Verhaltensweisen sind damit ausgeschlossen, weil es nach dieser Definition von einer Entscheidung des Signalempfängers abhängt, ob er auf das Signal reagiert oder nicht.

Verbreitet ist es in vielen Definitionen des Signalbegriffs, von dem Konzept der ↑›Information‹ auszugehen: Für viele Autoren ist Kommunikation einfach die Transmission von Information (vgl. Tab. 136). Begriffe des Signals und der Kommunikation, die auf das Konzept der Information zurückgreifen, bieten den Vorteil, einen Bezug zum spezifischen Inhalt der Kommunikation herzustellen; demgegenüber erscheinen die Kommunikationsbegriffe, die sich allein auf Anpassungsprozesse beziehen als unvollständig, weil sie die inhaltliche Ebene der Kommunikation nicht berücksichtigen.[105]

Kritisch wird aber gegen diese informationstheoretische Auffassung auf die Unbestimmtheit des Informationsbegriffs verwiesen. In der Nachfolge von Dawkins und Krebs (1978) sowie Maynard Smith und Harper (1995) werden daher Definitionen von ›Signal‹ vorgeschlagen, die keinen Bezug zu ›Information‹ enthalten, sondern unter ›Signal‹ stattdessen die Veränderung des Verhaltens eines Organismus unter dem Einfluss der Eigenschaften eines anderen Organismus verstehen (Owren, Rendall & Ryan 2010; vgl. Tab. 136). Ein Bezug zum spezifischen Inhalt der Kommunikation kann bei den auf Anpassungsprozessen (selektionstheoretisch) begründeten Kommunikationsbegriffen über die Betonung der Wechselseitigkeit der Kommunikation erzielt werden: Als Kommunikation gilt nur eine Interaktion, die sowohl für den Sender als auch den Empfänger funktional ist, bei der also eine spezifische Reaktion des Empfängers durch den Sender ausgelöst wurde.[106]

Sinnvoll ist es außerdem, zwischen den Prozessen des *Signalisierens* und *Kommunizierens* zu unterscheiden: Im Gegensatz zur Kommunikation setzt ein Signalisieren nicht notwendig den Empfang des Signals und eine Reaktion eines Empfängers voraus. Signalisieren kann also ein einseitiger Vorgang sein; Kommunikation ist dagegen stets ein zweiseitiger Vorgang. In der Konsequenz dieser begrifflichen Festlegung würde es eine *misslungene Kommunikation* im Sinne des Sendens eines Signals ohne Empfang nicht geben (Scott-Phillips 2008: »there is no such thing as failed communication, only failed – that is

		Verhalten des Empfängers ist im Hinblick auf eine Beeinflussung durch die Nachricht angepasst (selektiert)	
		ja	nein
Struktur des Senders ist im Hinblick auf den Empfang angepasst (selektiert)	ja	*Signal (»signal«)* beidseitige Anpassung, z.B. Kommunikation der Honigbiene	*Nötigung (»coercion«)* einseitige Anpassung des Senders, z.B. Tarnung
	nein	*Marker (»cue«)* einseitige Anpassung des Empfängers, z.B. auffällige Färbung der Beute für den Räuber	*Ignoranz*

Tab. 138. Kreuzklassifikation von Nachrichtentypen in der Interaktion zwischen Organismen, ausgehend von Prozessen der Anpassung an die Übermittlung einer Nachricht (in Anlehnung an Diggle, S.P. et al. (2007). Evolutionary theory of bacterial quorum sensing: when is a signal not a signal? Philos. Trans. Roy. Soc. B 362, 1241-1249: 1242; Scott-Phillips, T.C. (2008). Defining biological communication. J. evol. Biol. 21, 387-395: 389).

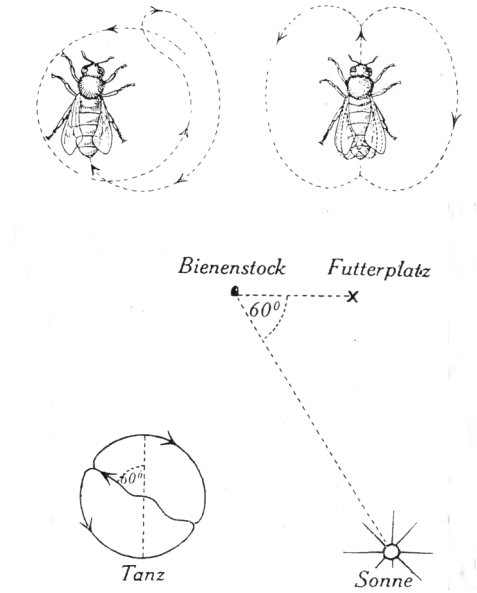


Abb. 236. Die Kommunikation der Honigbiene über Futterplätze. Oben links der »Rundtanz« zur Mitteilung über nahe gelegene Futterplätze; rechts daneben der »Schwänzeltanz«, der über entfernter gelegene Nahrungsquellen informiert. Der Schwänzeltanz wird auf vertikal stehenden Waben ausgeführt und besteht in dem Ablaufen einer geraden Strecke, auf der die Arbeiterin ihren ganzen Körper in schnelle rhythmische Schwingungen versetzt, und einer abwechselnd links und rechts durchlaufenen halbkreisförmigen Strecke, die die Tänzerin wieder an ihren Ausgangspunkt zurückführt. Der Tanz macht auf das Vorhandensein einer Futterquelle aufmerksam und vermittelt Informationen über deren Ergiebigkeit (durch die Tanzintensität), Entfernung (durch das Tanztempo) und Richtung (durch den Winkel zwischen der gerade durchlaufenen Strecke zur Schwerkraft) (vgl. die Grafik unten) (aus Frisch, K. von (1948). Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache Naturwiss. 35, 12-23, 38-43: 13; 16).

unreceived – signalling«[107]). Und auch Täuschung wäre damit nicht eigentlich eine Form der Kommunikation – »Kommunikation der Täuschung« (Berz 2008)[108] wäre also ein begrifflicher Widerspruch in sich –, weil in der Täuschung die für Kommunikation essenzielle Wechselseitigkeit des Nutzens definitionsgemäß fehlt.

Zur Klassifikation von Signalen in der Biologie schlagen Maynard Smith und Harper eine doppelte Einteilung vor: Die Signale werden einerseits danach gegliedert, ob sie Informationen über den Sender (»Selbstreport«) oder andere Gegenstände (»Fremdreport«) enthalten, und andererseits danach, ob sie neben den Kosten der Übermittlung keine zusätzlichen Kosten verursachen (»minimale Signale«) oder weitere Kosten bedingen, die entweder aufgrund ihres vergangenen Erfolgs eingesetzt werden (»Kosten-addiertes Signal«) oder mit physikalischen Eigenschaften des Senders verbunden sind (»Index«) (vgl. die Beispiele in Tab. 137).

Signale, Marker und Nötigung

Gemäß der verbreiteten Definition stellen Signale Zeichen dar, deren Vorhandensein sowohl dem Sender als auch dem Empfänger einen (durch Selektion in der Vergangenheit entstandenen) Nutzen verschaffen (auch wenn es, im Gegensatz zur Kommunikation, nicht zur Definition des Signals gehört, dass es erfolgreich wahrgenommen wird; s.o.). Durch diese doppelseitige, symmetrische Anpassung sind Signale von Strukturen unterschieden, die nur für die eine der beiden Seiten einen (selektierten) Vorteil darstellen (vgl. Tab. 138).

Von einseitigem Nutzen für den *Empfänger* sind viele Merkmale, die in jeweils anderen Kontexten als einer vorliegenden Interaktion selektiert wurden. Sie können zusammengefasst als *Marker* (»cues«) bezeichnet werden. Beispiele hierfür sind die auffällige Färbung vieler Vögel, die hinsichtlich des Verhältnisses zu ihren Fressfeinden nur für diese von Nutzen ist, oder die Größe und Gestalt eines Raubtiers, die für ein Beutetier Informationen übermittelt, ob dieses für es gefährlich ist und insofern nur für letzteres einen Mitteilungsgewinn bringt. In dem zuletzt genannten Kontext untersucht K. Lorenz 1939 Marker experimentell: Er führt Vögeln verschieden geformte Silhouetten vor und stellt dabei eine starke Reaktion auf solche Formen fest, die Greifvögeln ähneln (vgl. Abb. 235). Lorenz spricht in diesem Zusammenhang von einer *Komplexqualität*[109] und *Gestalt*, die als »angeborenes Schema« wirksam werden[110]. Maynard Smith und Harper definieren einen Marker (»cue«) 2003 allgemein als eine Eigenschaft, die einem Tier dazu dienen kann, sein zukünftiges Verhalten zu leiten (»any feature of the world, animate or inanimate, that can be used by an animal as a guide to future action«).[111] Im Gegensatz zu Signalen gelten Marker als solche Eigenschaften eines Organismus, die nicht nur in bestimmten Kontexten aktualisiert werden, sondern stets wahrnehmbar sind (Scott-Phillips 2008: »cues are always ›on‹ while signals are switched between ›off‹ and ›on‹«[112]).

Umgekehrt existieren Strukturen, die lediglich für den *Sender* einen Nutzen bringen, für den Empfänger aber nicht. Etabliert hat sich für diese Kategorie die Bezeichnung *Zwang* oder *Nötigung* (»coercion«), weil der Sender mittels seiner Nachricht ein

bestimmtes Verhalten des Empfängers erzwingt. Ein einfaches Beispiel für eine Nötigung ist die Tarnfärbung vieler Tiere: ein Merkmal, das durch Selektion auf Seiten des Senders entstanden ist, weil es diesem einen Nutzen verschafft – für den Empfänger dieses Merkmals (den potenziellen Fressfeind) aber offensichtlich einen Nachteil bringt.

Die »Sprache« der Bienen

Dass eine differenzierte Mitteilung »über ganz konkrete Dinge« (Büchner 1855)[113] auch bei relativ niedrig organisierten Tieren vorliegen kann, hat seit alters her die Kommunikation der Bienen über die Lage von Futterplätzen belegt. Bereits Aristoteles berichtet, dass den ausgeflogenen Bienen, nachdem sie von einer Futterquelle in den Stock zurückgekehrt sind, andere Stockgenossen folgen.[114] C. Butler beschreibt 1609 das Verhalten der Bienen auf den Waben des Stocks als eine Art Tanz.[115] Ende des 18. Jahrhunderts spricht T. Wildman von einem gegenseitigen »Verstehen« der Bienen.[116] Wenig später vermutet M.J.E. Spitzner, dass eine heimgekehrte Biene durch den an ihr haftenden Honiggeruch ihre Artgenossen mobilisiert. Er schreibt: »Wenn eine Biene irgendwo vielen Honigvorrath angetroffen hat, macht sie solches nach ihrer Heimkunft den andern auf eine sonderbare Art bekannt. Sie wälzt sich voller Freuden auf denen im Korbe befindlichen im Kreise herum, von oben hinunter und von unten hinauf, damit sie ohne Zweifel den an ihr befindlichen Honiggeruch vermerken sollen; denn sie folgen bald derselben in Mengen nach, wenn sie wieder ausgehet«.[117] N. Unhoch beschreibt das Verhalten der von einer Futterquelle zurückgekehrten Bienen 1823 als »einen gewissen Tanz«.[118] Diese Tänze der Bienen sind bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts allgemein bekannt und werden von verschiedenen Autoren mit einer Verständigung und Informationsübertragung in Verbindung gebracht, ohne dass der genaue Mechanismus bekannt wird.[119] M. Maeterlinck unterscheidet 1901 als erster klar zwischen einem geruchsgeleiteten Suchverhalten und einer »verbalen oder magnetischen Kommunikation«, wie er sie nennt.[120] Er kann in seinen Versuchen jedoch keinen Nachweis einer solchen Kommunikation erbringen. Die Hypothese einer geruchsgeleiteten Nahrungssuche der Bienen findet durch diese und andere Untersuchungen daher viele Anhänger.[121] Erst J. Françon bringt mit seinen Ergebnissen die Debatte um eine Kommunikation der Bienen erneut in Gang: Françon beobachtet, dass die Neuankömmlinge an einer Weidestelle diese nicht im Gefolge einer anderen Biene ansteuern, sondern selbständig finden und postuliert daher eine Informationsübermittlung.[122]

Bereits in den 1920er Jahren wird der Bienentanz von K. von Frisch[123] und von W. Park[124] als *Sprache* beschrieben[125]; von Frisch spricht allerdings meist in Anführungszeichen von der »Sprache« der Bienen[126]. Die genauen Bedeutungen der Elemente des Bienentanzes werden erst durch spätere Analysen deutlich und 1946 durch von Frisch veröffentlicht.[127] Nach von Frischs ursprünglicher Ansicht markieren die zwei Tanzformen der Bienen – der Tanz in Kreisform und der Tanz in Achterform, oder der *Rundtanz* und der *Schwänzeltanz*, wie es später heißt – die Verschiedenartigkeit der Nahrung: der Kreistanz Blütenhonig und der Achtertanz Blütenstaub.[128] Die späteren Untersuchungen schränken diese Deutung ein und machen – in von Frischs Interpretation – deutlich, dass über den Schwänzeltanz nicht die stoffliche Qualität der Nahrung, sondern ihre genaue Lage übermittelt wird, nämlich die Richtung und Entfernung der Futterquelle (vgl. Abb. 236).

Der empirische Befund der Objektivität des Informationsgehalts und der Ansätze zu einer echten Symbolik in der Kommunikation der Bienen löst in den 1950er Jahren eine bis in die Gegenwart anhaltende

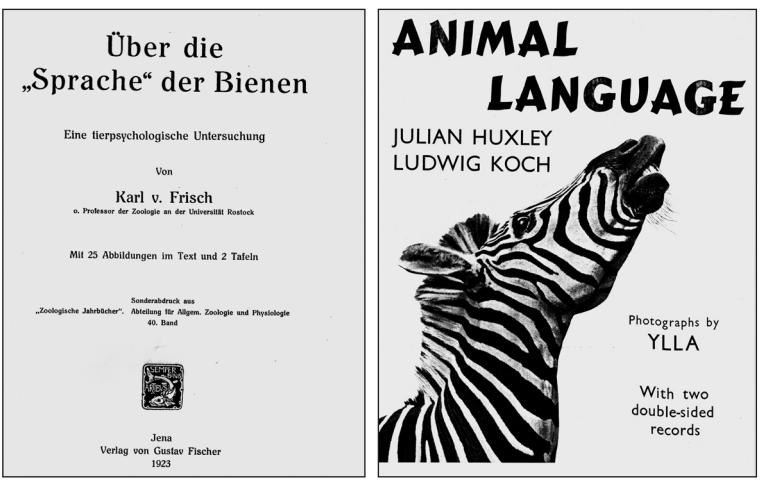


Abb. 237. Von der »Sprache« der Bienen zur Tiersprache: ein Weg der Sprache von der uneigentlichen zur eigentlichen Redeweise zwischen 1923 und 1938.

Debatte über die Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Kommunikation der Tiere und der Sprache des Menschen aus.[129] Auch von Frischs empirische Befunde über die Kommunikationsleistungen der Bienen werden in diesem Zusammenhang bezweifelt.[130] Wiederholungen der Versuche von Frischs legen nahe, dass der Geruch eine mindestens ebenso wichtige Rolle bei der Futtersuche der Bienen spielt wie die über den »Tanz« vermittelten Informationen.[131] Erschwert wird die Analyse der Orientierung der Bienen durch die offenbar vorliegende gleichzeitige Verwendung von Geruch und sprachähnlicher Kommunikation; der Nachweis der Geruchsorientierung – und die »Verführbarkeit« der Bienen durch einen aktuell wahrgenommenen Geruch – schließt daher ihre Kommunikation über echte Zeichen nicht aus.[132] Dass eine Kommunikation nach dem Modell von Frischs tatsächlich vorkommt, belegt der Einsatz eines mechanischen Modells einer tanzenden Biene, über das andere Bienen rekrutiert werden können.[133]

Die gegenwärtig vorherrschende Meinung beurteilt die durch die Tänze der Bienen erfolgende Kommunikation nicht als Sprache. Von einer Sprache unterschieden ist der Tanz der Honigbiene durch mehrere Punkte: (1) Die Signale, die in der Bienenkommunikation übermittelt werden, zeigen eine kontinuierliche Variation und bilden damit keine diskreten Einheiten, wie sie für die Sprache des Menschen kennzeichnend sind. (2) Es besteht kein arbiträrer Zusammenhang zwischen den verwendeten Zeichen und deren Bedeutung, sondern vielmehr eine Kovarianz von Zuständen, z.B. der Tanzintensität mit der Entfernung der Futterquelle. (3) Die Grammatik der Zeichenverwendung im Tanz hat eine sehr eingeschränkte Syntax, Negationen z.B. sind ausgeschlossen. (4) Die Elemente des Tanzes werden nicht individuell variiert und kreativ neu zusammengesetzt, sondern folgen einem starren Muster. (5) Die Kommunikation kann auch ohne Intentionalität und Bewusstsein vorgestellt werden und erfolgreich verlaufen.[134]

Terminologische Auseinandersetzungen

Über die Frage, ob die Kommunikation der Tiere nur im metaphorischen Sinne als ›Sprache‹ bezeichnet werden kann und der Ausdruck daher in Anführungszeichen zu setzen oder gar nicht zu verwenden ist, entbrennt in den 1940er und 1950er Jahren ein Streit. G. Révész vertritt eine radikal ablehnende Haltung, nach der kein Tier über eine Sprache verfügt, weil diese an die Vermögen des Denkens, der Abstraktion, der Begriffs- und Analogiebildung gebunden sei und diese keinem Tier zukommen würden.[135] Statt einer Sprache will Révész den Tieren lediglich eine Kommunikation und einigen von ihnen, so den Bienen in ihrer »kollektiven Arbeitsweise«, eine »Verständigungsform«[136] zuerkennen. Für das Vorliegen einer Sprache fehle »ein eindeutiger Verband zwischen Ausdruck und Bedeutung«[137] und die für die menschliche Sprache charakteristische Geschichtlichkeit.

Gegen diese Ansicht wendet K. von Frisch 1953 ein, jeder Bewegung einer Biene in ihrem »Tanz« komme eine bestimmte Bedeutung zu; auch eine geschichtliche Entwicklung der Bienen»sprache« müsse angenommen werden und sei nur nicht bekannt. Er hält daher an der Rede von der »Sprache« der Bienen fest, wenn auch in Anführungszeichen.[138] Der Unterschied zwischen der »Sprache« der Bienen und der Sprache des Menschen wird also auch von von Frisch gesehen und nur anders sprachlich wiedergegeben. Diese Auseinandersetzung wird später als »Gänsehäkchenstreit«[139] bekannt.

Von Frisch folgend wird die Differenz zwischen der Sprache des Menschen und der Kommunikation der Tiere von Biologen häufig anerkannt, aber trotzdem auf die Anführungszeichen verzichtet, weil der große Unterschied sowieso jedem klar sei, wie H. Hediger meint.[140] O. Koehler argumentiert dagegen 1954, die Definition des Begriffs ›Sprache‹ als isoliertes Phänomen, das nur dem Menschen zukomme, sei nicht sinnvoll, weil damit jede entwicklungsgeschichtliche Perspektive unmöglich gemacht werde. Es sei ein »Mißbrauch der Sprache, den Endzustand einer Entwicklung so starr zu definieren, daß sich daraus deduzieren läßt, es habe keine Entwicklung stattgefunden«.[141] Koehler ist vielmehr der Auffassung, man finde »vorsprachliche Grundvermögen als gemeinsamen Besitz von Tier und Mensch«.[142] Insofern sie Gegenstände wiedererkennen und über ein Diskriminierungsvermögen verfügen, spricht Koehler manchen nichtmenschlichen Wirbeltieren auch die Fähigkeit zur Bildung »sensorischer Begriffe« und »sensorischer Urteile«[143] oder ein nichtbegriffliches »unbenanntes Denken«[144] zu. Obwohl er aber »Vorbedingungen und Vorstufen unserer Sprache bei Tieren« anerkennt, grenzt Koehler die Kommunikation der Tiere doch von der Sprache des Menschen ab: »In Worten spricht nur der Mensch. Seine Wortsprache unterscheidet ihn von allen Tieren«[145] (↑Intelligenz).

Diese Auffassung ist unter den Hauptvertretern der Vergleichenden Verhaltensforschung in der Mitte des 20. Jahrhunderts die gängige Meinung. K. Lorenz nimmt 1949 für sich zwar in Anspruch, wie der König Salomo »mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen« »reden« zu können, schränkt aber ein: »Eine

Sprache im eigentlichen Sinne des Wortes jedoch haben die Tiere nicht«.[146] Er schreibt ihnen lediglich einen angeborenen »Signalkodex von Ausdrucksbewegungen und -lauten« zu und ist der Meinung, die »Worte« ihrer »Sprache« bestünden nur in »Interjektionen«.

Kommunikation versus Sprache

In der Kommunikation der Tiere wird also meist lediglich eine Vorform der echten Sprache gesehen. Zu diskutieren bleibt dabei aber, ob die Formen der Kommunikation der Tiere sich überhaupt auf dem Weg zu einer Sprache im eigentlichen Sinne befinden. Denn die Kommunikation bildet sicher nur eine unter vielen Funktionen der Sprache; sie steht neben der situationsunabhängigen Benennung, Abstraktion und Reflexion. Bereits Platon, der die Sprache allgemein als ein Werkzeug auffasst, unterscheidet eine Funktion der Sprache für die Mitteilung und die gegenseitige Belehrung von einer solchen für die Unterscheidung und das Benennen.[147] Novalis differenziert am Ende des 18. Jahrhunderts in diesem Sinne zwischen der Sprache als *Mitteilungskunst* und als *Besinnungskunst*.[148] Und für L. Oken ist die Sprache 1811 das wesentliche Mittel der Selbstobjektivierung und der Schöpfung der kulturellen Welt; durch sie lerne sich der Mensch selber kennen und gelange zu einem Selbstbewusstsein (»Vor der Sprache entsteht kein Selbstbewußtsein«[149]; »Mit der Sprache schafft sich der Mensch seine Welt. Ohne Sprache gibt es keine. Für die Affen gibt es keine Welt, sondern nur Baumfrüchte, Weiblein und Männlein. […] Durch die Sprache lernt er sich kennen; durch sie wird er ein selbstständiges Wesen, das Gott gleich ist, weil es selbst Welten schafft, und sich selbst erkennt – spricht«.[150] Die Kommunikation der Tiere kann somit nicht als Vorstufe, sondern gerade als *Gegenbegriff* der menschlichen Sprache interpretiert werden. Der Vergleich wirkt methodisch im Sinne einer »Kontrasterhellung«, wie es F. Kainz 1958 formuliert: »Gibt es doch nicht nur eine Erhellung durch Ähnlichkeit, sondern auch durch wesensmäßige Andersartigkeit«.[151]

Andere Autoren halten daher an einer scharfen Grenze fest und verstehen die Tierkommunikation nicht als Vorstufe zur Sprache. W. Köhler schreibt den Tieren allenfalls eine Sprache zu, die subjektive Zustände und Strebungen zum Ausdruck bringt, nicht aber eine solche, die die Bezeichnung eines Gegenstandes ermöglicht.[152] Die philosophische Tradition hat immer wieder auf die Tragweite des Begriffs der Sprache verwiesen und den Tieren zumindest die typisch menschliche »propositionale Sprache« abgesprochen. Diese Sprache im eigentlichen Sinn entfaltet sich in Aussagen und Aussagensystemen. E. Cassirer urteilt im Anschluss an Köhler 1944 dezidiert: »Die Unterscheidung zwischen aussagender, propositionaler Sprache (›propositional language‹) und emotionaler Sprache (›emotional language‹) bezeichnet die eigentliche Grenze zwischen Menschen- und Tierwelt«.[153] Nach Cassirer ist streng zu unterscheiden zwischen *Signalen* und *Symbolen*: »ein Signal ist Teil der physikalischen Seinswelt; ein Symbol ist Teil der menschlichen Bedeutungswelt. Signale sind ›Operatoren‹, Symbole sind ›Designatoren‹«.[154] Der Mensch ist nach Cassirer damit das einzige »animal symbolicum«.[155] Den Wörtern der menschlichen Sprache komme nicht allein eine biologische Wirksamkeit zu, sondern sie werden zu Werkzeugen des Geistes, zu »Denkinstrumenten«. Die Sprache der Tiere bestehe dagegen weitgehend aus Interjektionen, die über die aktuelle Wahrnehmung oder den Empfindungszustand eines Individuums Auskunft geben; diese seien aber geradezu »die Negation von Sprache«: »Interjektionen verwendet man nur, wenn man entweder nicht sprechen kann oder nicht sprechen will«[156]. Anders als die situationsgebundene Sprache der Tiere stelle die Sprache des Menschen ein »System von Verweisungen« dar; über die Prägnanz und Situationsdistanz ihrer Zeichen diene die Sprache zur Entwicklung einer eigenen (kulturellen) Sphäre von Bedeutungen, in der eine Distanzierung und Emanzipation von den biologischen Determinationen möglich wird (↑Kultur).[157]

Auch von biologischer Seite wird Mitte des 20. Jahrhunderts der große Unterschied zwischen der Sprache des Menschen und der Kommunikation der Tiere betont. F.J. Buytendijk stellt 1958 fest, dass es keinen gleitenden Übergang von den tierischen Lauten zur Sprache, das heißt von der Natur zur Kultur gebe, sondern sich hier ein Sprung vollziehe.[158] L. von Bertalanffy stellt 1956 die Reihe »leblos, lebendig, symbolisch« auf und ist der Ansicht, das Reich der Symbole – verstanden als frei geschaffene Zeichen: »signs that are freely created, represent some content, and are transmitted by tradition« – bilde ein Monopol des Menschen.[159] Der Mensch wird nicht selten sogar gerade über seine Sprachfähigkeit definiert, so dass eine definitorische, analytische Verbindung zwischen den Begriffen ›Mensch‹ und ›Sprache‹ hergestellt wird. Die Sprache gilt als das, »was den Menschen zum Menschen macht und ihn vom Tier grundsätzlich scheidet« (Révész 1946).[160]

F. Kainz ist 1961 der Meinung, Sprache komme den Tieren nur in uneigentlicher Bedeutung zu. In formaler Hinsicht fehlten ihren »Kontaktprozedu-

ren« und Kommunikationssystemen selbst der Ansatz einer Syntax oder Grammatik. Die von ihnen verwendeten Kommunikationsmittel bestünden nicht aus selbständigen bedeutungstragenden Elementen, die frei miteinander kombiniert werden könnten (und unseren Wörtern entsprechen würden). In inhaltlicher Hinsicht sei es den Tieren mittels ihrer Zeichen unmöglich, über Vergangenes, Abwesendes oder Hypothetisches Aussagen zu machen.[161] Das wesentliche Element, das den Tieren zur Bildung einer Sprache fehlt, besteht nach Kainz in Zeichen für echte Begriffe, die von einer jeweiligen Situation abgelöst verwendet werden können: »Was der Tierkommunikation fehlt, ist die für die Sprache wesentliche Fundamentalfähigkeit der reichhaltigen, differenzierten und frei verfügbaren symbolischen Repräsentation von Bewusstseinsinhalten beliebiger Art durch nennende und gegenstandsbezogene Begriffszeichen«.[162] Das Fehlen der Sprachfähigkeit stelle für die Tiere jedoch kein Manko dar, weil sie diese einfach nicht benötigten. So sei es für die Murmeltiere völlig ausreichend, mittels eines einfachen Pfiffs zu kommunizieren, denn bei einer wahrgenommenen Gefahr gebe es nur eine einzige adäquate Reaktion: schnell in dem Bau zu verschwinden; eine differenzierte Kommunikation sei daher völlig überflüssig.[163]

Gattung / Bestimmungsmerkmal	Lautsprache	trainierte Schimpansen	Gibbon- und Schimpansenrufe	Hunde: vokal und nicht vokal	Finken und Krähen	Honigbienen
1 Vokal-auditiver Kanal	+	-	+	+	+	-
2 Rundumvermittlung	+	e	+	+	+	e
3 Schnelles Verklingen	+	+	+	+	+	+
4 Austauschbarkeit	+	+	+	+	e	e
5 völlige Rückkoppelung	+	+	+	+	+	e
6 Spezialisierung	+	+	+	+	+	+
7 Diskretheit	+	+	+	-	+	-
8 Tradierung	+	+	e	-	+	e
9 Lernen	+	+	e	e	+	e
10 Semantizität	+	+	+	+	+	r
11 Arbitrarität	+	+	r	-	r	r
12 Lüge	+	+	-	+	-	-
13 Entfernungsüberbrückung	+	+	-	-	r	e
14 Produktivität	+	e	-	-	r	-
15 Reflexivität	+	r	-	-	-	-
16 Doppelte Gliederung	+	-	-	-	-	-
17 Syntax	+	r	-	-	-	-

Abb. 238. Vergleich einiger Kommunikationsformen von Tieren mit der Sprache des Menschen anhand mehrerer Merkmale. +: vorhanden, -: fehlend, r rudimentär, e eingeschränkt (aus Nöth, W. (1985/2000). Handbuch der Semiotik: 272).

Der geringe Differenzierungsgrad der der Kommunikation dienenden Zeichen hat es bei den Tieren nicht ermöglicht, dass sich diese Zeichen aus dem Kontext der Kommunikation lösen, um in anderen Funktionszusammenhängen von Bedeutung zu werden. Von den vier Funktionen der Sprache, die sich nach Kainz unterscheiden lassen – der *interjektiven* (Ausdruck, Kundgabe), der *imperativen* (Appell, Auslösung), der *indikativen* (Bericht, Information) und der *interrogativen* (Frage)[164] – seien bei den Tieren allein die ersten voll verwirklicht (vgl. Tab. 139).

Der Zeichengebrauch der Tiere bleibt in die Bedürfnisse der Kommunikation eingebunden, er gewinnt nicht wie beim Menschen eine weltbildende Rolle, in der sich die Zeichen von den biologischen Funktionen lösen. E. Rothacker bringt diese zentrale Rolle 1934 zum Ausdruck, wenn er die Sprache des Menschen ***weltschaffend*** nennt: Nach Rothacker gibt es eine »weltschaffende und prägende Kraft des Wortes«.[165] Der Ausdruck ›weltschaffend‹ wird vorher in einem theologischen Kontext verwendet, so 1775 bei C. Meiners (»der weltschaffende Gott«[166]). Daneben erscheint er aber auch im 19. Jahrhundert in Bezug auf die spezifische Rolle der Sprache (Gottes), das Gegebene der Natur zu transzendieren (Molitor 1827: »[d]ie unendliche Liebe des Weltschaffenden Wortes, die einst dem Menschen zu seinem freudenreichen Triumphe beizustehen bereit gewesen, um ihn aus seiner anerschaffenen Creatürlichkeit zu erlösen«[167]; vgl. Fischer 1872: »Die theoretische Intelligenz ist welterkennend, die praktische weltordnend, die künstlerische weltschaffend«[168]).

In ähnliche Richtung argumentiert H. Plessner, wenn er die Sprache als das Medium der »vermittelten Unmittelbarkeit« bestimmt, das sich zwischen wahrnehmendes Auge und »zupackende Hand« schiebt und dem der ↑Mensch erst seine Grundverfassung der »Weltoffenheit« verdanke.[169] Die menschlichen Einsichten in die Welt sind für Plessner nicht anders zu erreichen als durch die Sprache.

Es sind in diesem Sinne die *monologischen Sprachfunktionen*, die bei Tieren nicht vorhanden sind, etwa der Einsatz von Sprache als ***Denkhilfe***.[170] (Sprachphilosophisch wird aber umgekehrt auch argumentiert, dass die Ausdrucksmittel der Sprache »weit mehr als Denkhilfe« seien.[171]) In ihrer Funktion für den Monolog lassen sich wiederum verschiedene Funktionen der Sprache unterscheiden. Die monologische Sprache dient u.a. als Mittel des Ausdrucks, der Darstellung und des Appells (»Selbstauslösung«). Sie wird zur »Trägerin des Geisteslebens« und zum »Medium des Denkens« (Kainz 1941)[172] und gewinnt damit

fundamentale Bedeutung für die Kulturbereiche des Menschen, so für die Verpflichtung auf ein ethisches Handeln, die Herstellung ästhetischer Werke und die Entwicklung objektivierten Wissens (↑Kultur; Kulturwissenschaft). Soll die Sprache als etwas exklusiv Menschliches verstanden werden, ist es daher durchaus konsequent, die Sprache primär als ein monologisches (und in der Kulturgeschichte akkumulatives), und nicht als ein dialogisches Phänomen aufzufassen.[173] In den allermeisten Fällen wirkt der Zeichengebrauch bei Tieren dagegen allein kommunikativ im Sinne einer *Stimmungsübertragung* oder *-ansteckung*; er spielt daher nur in Ansätzen eine objektivierende Rolle.[174] Beim Menschen hat der dialogische Aspekt der Sprache dagegen häufig monologische Konsequenzen für das Denken und Handeln: Die Sprache als Medium der sozialen Interaktion enthält normative Implikationen, so dass mit einer Äußerung eine Selbstverpflichtung einhergeht. Die ganze kulturelle Welt des Menschen, die ebenso Pflichten und Rechte wie Versprechen und Lüge enthält, ist damit erst durch die Sprache möglich: »Sprachliche Strukturen werden zum Medium der kognitiven Tätigkeit, der Denk- und Planungsprozesse« (Hildebrand-Nilshon 1980).[175]

Auch D. Bickerton sieht 1995 eine Sprache wesentlich durch andere Funktionen als die der Kommunikation charakterisiert, nämlich in erster Linie durch die Funktion des Denkens, genauer des *off-line-Denkens*, das darin besteht, Probleme gedanklich zu bearbeiten, die in der gegenwärtigen Situation nicht von (biologischer) Relevanz sind.[176] Während der Mensch in seiner Sprache seine von der jeweiligen Situation losgelösten Gedanken ausdrücke, diene die Kommunikation der Tiere allein dazu, Gefühle oder Bedürfnisse anzuzeigen, nicht aber Wissen (»how the animal feels or what the animal wants, but not what the animal knows«).[177] Allein die menschliche Sprache etabliert also ein »situationsentkoppeltes System« (Jäger 2002) der Kognition und Kommunikation.[178] K. Eibl diskutiert diese Leistung der Sprache 2004 unter dem Schlagwort der *Vergegenständlichung*: Die Sprache ermögliche eine Repräsentation der Welt in einem »exosomatischen Speicher« in Form von Weltmodellen, die einerseits zum kulturellen Gedächtnis werden und andererseits den Individuen als Medium des Überlegens und der Vorstellung von Handlungsoptionen dienen.[179] Im Prinzip ist diese Funktion bereits in der gesprochenen Sprache mit ihrem Inventar an abstrakten Zeichen gegeben, besonders deutlich wird sie aber in Form der Schriftsprache. Von dieser stellt der Ägyptologe J. Assmann 1992 fest, sie fungiere als »Zwischenspeicher und Außenspeicher der Kommunikation«[180]: »Erst mit der Schrift im strengen Sinne ist die Möglichkeit einer Verselbständigung und Komplexwerdung dieses Außenbereichs der Kommunikation gegeben«.[181] Die Verwendung von Schrift bildet für Assmann damit auch den Weg, die Inhalte der Kommunikation von den situativen Erfordernissen zu entkoppeln: Es »erschließt sich mit Hilfe der Schrift und ihr vorausgehender Notationssysteme ein ›metakommunikativer‹ Raum jenseits der Kommunikation, ein Außen der Kommunikation, das als Depot für ausgelagerte Kommunikation dient«.[182]

In der gegenwärtigen interdisziplinären Debatte spielt die Unterscheidung zwischen der Kommunikations- und Vergegenständlichungsfunktion der Sprache eine wichtige Rolle. Differenziert wird dabei zwischen Sprache als kulturspezifischem Kommunikationssystem (»communication system«) und als internes mentales System (»an internal component of the mind/brain (sometimes called ›internal language‹ or ›I-language‹)«[183]).

		Ziel der Sprachhandlung	
		Selbst (autologisch)	Anderes (heterologisch)
Mittel der Sprachhandlung	deskriptiv (monologisch)	*interjektiv* *Ausdruck: Fühlen* *S: aua!.* *Sender: Symptom*	*indikativ* *Darstellung: Denken* *O: oben.* *Sache: Symbol*
	interaktiv (dialogisch)	*interrogativ* *Frage: Bilden* *S←O: wo?* *?*	*imperativ* *Appell: Wollen* *S→O: komm!* *Empfänger: Signal*

Tab. 139. Kreuzklassifikation von vier Typen von Sprachfunktionen. In den Mittelfeldern eine knappe Bezeichnung, die Zuordnung zu einem seelischen Bereich, eine Symbolisierung und ein Beispiel sowie die Zuordnung zu einem Element der Kommunikationsrelation und zu einer Zeichenklasse. Die Zuordnungen gelten nur schwerpunktmäßig, nicht streng: So können ein Ausdruck und eine Darstellung auch dialogisch eingesetzt werden und eine Frage und ein Appell auch monologisch. Die Bezeichnungen in den Mittelfeldern nach Kainz, F. (1958). Sprachtheoretisches zum Problem der Kommunikationssysteme im Tierreich. Anz. Österr. Akad. Wiss.: Phil.-hist. Kl. 1957, 355-379: 375. Für die Zuordnungen vgl. ders. (1941). Psychologie der Sprache, Bd. 1. Grundlagen der allgemeinen Sprachpsychologie: 176f.

»In biologischer Hinsicht kann man die Färbungen in vier Kategorien bringen: *Schutzfärbung*, *Trutzfärbung*, *Putzfärbung* und *Appetitfärbung*, von denen man die zwei letzteren mit der Bezeichnung *Lock*färbung zusammenfassen kann. […] Die Bezeichnung ›*Trutzfärbung*‹ schlage ich für die von Wallace aufgedeckte Thatsache vor, daß stechende, giftige, ekelhafte Thiere sehr häufig auffallende herausfordernde Farben an sich tragen […]. Ein Vorteil ist […] vorhanden, wenn das Thier durch eine auffällige Farbe dem betreffenden Raubthier schon von weitem ein *noli me tangere* zuruft. [… Unter ›*Putzfärbung*‹ verstehe ich] die durch geschlechtliche Zuchtwahl entstandene bunte Färbung der Thiere, die entweder auf ein Geschlecht beschränkt bleibt […] oder beide Geschlechter ziert. […] Die *Appetitfärbung*: Der Genuß, der bei ihr in Frage kommt, ist der welchen die Nahrungsaufnahme gewährt. Während die Putzfärbung den Geschlechtstrieb anregt, reizt die Appetitfärbung die Freßbegier, den Ernährungstrieb.
[… Ich denke], daß namentlich zwei Farben, die *rothe* und die *gelbe*, in einem biologischen Gegensatz zu einander stehen, so daß ich die erste die *Lüsternheits*- oder *Lockfarbe*, die letzte die *Trutzfarbe* oder *Ekelfarbe* nennen möchte. […] so sicher es ist, daß *Grün*, *Braun*, *Grau* u. Schutzfarben sind, ebenso sicher ist, daß reines *Gelb*, *Roth* und *Blau keine* Schutzfarben sind, sondern daß alle in diese Farben getauchten Thiere und Pflanzentheile gesehen werden wollen.«

Tab. 140. Farben der Tiere und ihre Zuordnung zu funktionalen Bezügen (aus Jaeger, G. (1877). Einiges über Farben und Farbensinn. Kosmos 1, 486-495: 486f.; 494).

Sprachelemente in der Tierkommunikation

Trotz des Mangels einer echten Sprache bei Tieren weist ihr kommunikatives Verhalten Strukturen auf, die einigen Stilmitteln der menschlichen Sprache ähneln. Einer Metapher gleicht z.B. das Verhalten eines Zwergreihers, der seinen Partner am Nest mit einer Aggressionsgeste begrüßt, die in diesem Fall aber nicht Aggression, sondern die Bereitschaft zur gemeinsamen Nestverteidigung signalisiert.[184] Auch schon in morphologischer Hinsicht kann von einer Metaphorik gesprochen werden: So kann die auffällige Färbung vieler Vogelmännchen (z.B. beim Dompfaff) als anlockender Reiz für die Weibchen interpretiert werden, weil sie der Färbung der Früchte ähnelt, die die Dompfaffe als Nahrung zu sich nehmen[185] – in der Terminologie G. Jaegers (vgl. Tab. 140): das lockende Rot der Brust als »Putzfärbung«, die aus einer »Appetitfärbung« hervorgegangen ist. Ein bei Tieren nicht selten verwendetes Stilmittel ist auch die *Synekdoche* (*pars pro toto*), z.B. das Darbieten von Nistmaterial im Balzverhalten vieler Vögel.[186]

Echte Symbolik ist bei Tieren dagegen selten, aber doch zumindest in Ansätzen vorhanden. So verwenden viele Tiere Zeichen, die in einer festen, aber arbiträren Verbindung zu einer Bedeutung stehen, z.B. Alarm- oder Lockzeichen oder Zeichen zur Mitteilung der Lage einer Futterquelle bei den Bienen. Schimpansen können in Experimenten soweit gebracht werden, dass sie ein angebotenes Plättchen von einer Farbe mit einer bestimmten Nahrungsart verbinden[187] (und schon Pawlow gelingt es ja bekanntermaßen, Hunde auf irgendein Signal zu konditionieren; ↑Lernen). Die höchsten Leistungen der Symbolverwendung erbringen die Tiere allerdings allein im Tierversuch; sie spielen in ihrem Leben in natürlicher Umwelt eine nur geringe Rolle (abgesehen von der allgemein nützlichen Fähigkeit der Assoziation durch Lernen und Konditionierung). Weil unter natürlichen Bedingungen die Analogie zwischen Symbolverwendung bei Tier und Mensch nicht sehr weit geht, gibt K. Lorenz seinen in die Diskussion gebrachten Begriff der *Symbolbewegung* später wieder auf (vgl. unten: Ritual).

G. Jacoby erkennt 1961 einigen Tieren über die Verwendung arbiträrer Zeichen hinaus auch ein Vermögen zur Abstraktion und zur Bildung von »Allgemeinbegriffen« zu, weil auch sie allgemein unterscheiden können, z.B. zwischen Beute- und Feindorganismen.[188] Was die Sprache des Menschen von der der Tiere unterscheidet, ist nach Jacoby allein ihre besondere Entwicklung: Sie habe sich von der ***Ichsprache*** der Tiere zu einer ***Sachsprache*** differenziert und dabei von den Bedingungen des Ich des Sprechenden emanzipiert und stelle etwas »Selbständiges« dar, das die Sphäre des Geistes begründe.[189] T. von Uexküll drückt dies in ähnlicher Weise aus, indem er 1980 schreibt: »Die Umwelten der Tiere haben keine Gegenstände«[190]; die Objekte, mit denen sie umgehen, sind vergangen, nachdem die Funktionskreise abgelaufen sind. Sie haben also so wenig Konstanz wie das Tier Distanz zu ihnen hat.

Um den Unterschied zwischen der Kommunikation der Tiere und der Sprache des Menschen genau zu bestimmen, werden Tabellen erarbeitet, die das Vorkommen verschiedener Merkmale bei Tieren und Menschen darstellen (vgl. Abb. 238).[191] Während Eigenschaften wie Diskretheit der Zeichen, Arbitrarität, Semantizität und Tradierung sich auch in der Kommunikation der Tiere finden, sind andere Merkmale nur rudimentär oder gar nicht vorhanden, z.B. die individuelle Produktivität des Zeichengebrauchs, die Syntax, Reflexivität und die sogenannte doppelte Gliederung der Sprache (in einerseits Phoneme bzw. Grapheme, d.h. strukturelle, bedeutungslose, aber

bedeutungsunterscheidende Einheiten, und andererseits Morpheme, d.h. bedeutungstragende Einheiten).

Trotz dieser Klärungsversuche bleibt die Frage nach der Tiersprache aber bis in die Gegenwart umstritten.[192] Besonders in populären Darstellungen ist das Thema der »Tiersprachen« ein beliebter Gegenstand.[193] Erfolgreich sind diese Publikationen nicht zuletzt deshalb, weil sie die Tiere in einem zugleich überraschenden und angesichts der begrifflichen Tradition provokanten, aber ebenso sympathischen Licht zeigen.

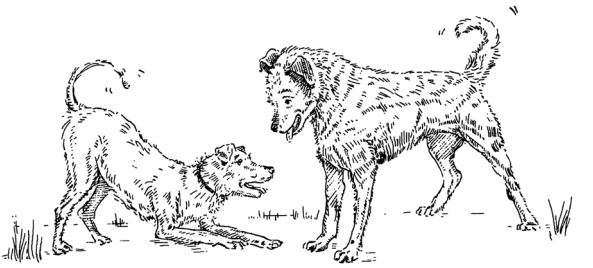


Abb. 239. Metakommunikation: Die »Bogenhaltung« des linken Hundes signalisiert eine Einladung zum Spiel und kennzeichnet alle unmittelbar folgenden eigenen Verhaltensweisen als Spielverhalten (beschrieben von Bekoff, M. (1972). The development of social interaction, play, and metacommunication in mammals. An ethological perspective. Quart. Rev. Biol. 47, 412-434; Abb. aus Maier, R.A. (1998). Comparative Animal Behavior: 285).

Semiotik der Tierkommunikation

Semiotische Ansätze versuchen den Unterschied zwischen der Kommunikation der Tiere und der Sprache des Menschen mittels der Klassifikation von Zeichen, die auf C.S. Peirce zurückgeht, zu bestimmen: Tiere bedienen sich demzufolge im Wesentlichen einer Kommunikation mittels *ikonischer* und *indexikalischer* Zeichen, d.h. ihre Zeichen stehen in einer Beziehung der Verursachung oder Ähnlichkeit zum bezeichneten Gegenstand. Die Sprache des Menschen ist dagegen weitgehend *symbolisch*; es liegt also eine arbiträre Beziehung zwischen Zeichen und Bezeichnetem vor. Außerdem ist die Kommunikation der Tiere meist rein *analog*, d.h. kontinuierlich variierend; die des Menschen ist dagegen *digital*, d.h. sie setzt sich aus diskreten Einheiten zusammen, die in unterschiedlicher Weise kombiniert werden (die Wörter der gesprochenen und geschriebenen Sprache).

Auch viele andere Konzepte der menschlichen Kommunikation werden auf die Kommunikation der Tiere angewandt.[194] So lässt sich eine *syntaktische*, *semantische* und *pragmatische* Ebene der Kommunikation bei Tieren unterscheiden. C.W. Morris' Klassifikation von Zeichen in *Identifikatoren* (z.B. zur Identifizierung eines Individuums), *Designatoren* (z.B. zur Bezeichnung eines Feindes), *Valuatoren* (z.B. zur Anzeige eines bevorzugten Verhaltens) und *Präskriptoren* (die eine Erwartung und Norm ausdrücken)[195] können ebenfalls nicht nur auf die menschlichen Symbole, sondern auch auf die Funktionen der Signale von Tieren bezogen werden. Semantisch lassen sich biologische Signale funktional differenzieren, z.B. in *artspezifische* Informationen (für den Gesang des Buchfinken: »hier befindet sich ein Individuum der Art ›Buchfink‹«), *sexuelle* Informationen (»Männchen«), *individuelle* Informationen (»ein bestimmtes Individuum«), Informationen über den *Motivationszustand* (»Paarungsbereitschaft«) und Informationen über die Umwelt (»Markierung der Reviergrenzen«).[196]

Eine besondere Form der Kommunikation bildet die ***Metakommunikation*** (Ruesch & Bateson 1951: »metacommunication«), d.h. die Kommunikation über Kommunikation (»communication about communication«).[197] Das bekannteste Beispiel bei Tieren ist die Aufforderung zum Spielen bei Hunden (vgl. Abb. 239): Über eine bestimmte Körperhaltung signalisiert ein Hund seinen Artgenossen, dass alle unmittelbar folgenden Verhaltensweisen als Spielen zu werten sind.

Kommunikation auf zellulärer Ebene

In der Biologie wird der Kommunikationsbegriff nicht nur für ein Verhalten im Verhältnis zwischen Individuen verwendet, sondern auch im Verhältnis anderer organisierter Systeme. Seit den 1950er Jahren ist es in der Molekularbiologie verbreitet, die Interaktion zwischen Zellen und Molekülen in linguistischer Begrifflichkeit mit Ausdrücken wie ›Kommunikation‹, ›Nachricht‹ oder ↑›Information‹ zu beschreiben. F. Jacob, der zu den Begründern dieser Redeweise gehört, rechtfertigt sie mit der strukturellen Ähnlichkeit der Prozesse auf der Ebene der Moleküle in der Zelle mit der menschlichen Kommunikation Es gebe ein »System der Kommunikation auf allen Stufen der Biologie«.[198] Jacob beschreibt Zellen und Organismen als hoch integrierte Systeme, in denen »ein Kommunikationssystem zwischen den verschiedenen Molekülen existiert; das bewirkt, daß die Moleküle in jedem Augenblick benachrichtigt werden, was rund um sie vorgeht, und daß sie nicht irgendwie, sondern in äußerst koordinierter Form arbeiten«.[199]

Signale der Grünen Meerkatze

Die differenziertesten und am stärksten den Sprachen des Menschen ähnelnden Kommunikationsformen finden sich bei den nächsten Verwandten des Menschen, den anderen Primaten. Viele Affen können die Mitglieder ihrer Gruppe mittels differenzierter Laute über Umweltereignisse informieren. So verfügen die Grünen Meerkatzen über drei verschiedene Alarmrufe, die je nach Art eines Feindes ausgestoßen werden, wenn eine Meerkatze den Feind wahrgenommen hat. Wie Experimente mit Tonaufnahmen belegen, verhalten sich die gewarnten Artgenossen je nach Ruf verschieden: Bei einem Warnruf vor Bodenfeinden flüchten sie auf die Bäume, bei einem Ruf, der vor Luftfeinden (Greifvögeln) warnen soll, fliehen sie ins Unterholz und bei einer Warnung vor Schlangen stellen sie sich auf die Hinterbeine und halten nach dem Feind Ausschau.[200] Ähnliche differenzierte Rufe, die Artgenossen über den Typ eines Angreifers informieren, äußern auch andere Säugetiere, z.B. das Kalifornische Ziesel.[201]

Eine Zeichenverwendung mit einer einfachen Syntax findet sich bei bestimmten Meerkatzen (*Cercopithecus nictitans*). Diese kombinieren zwei verschiedene Lautäußerungen zu unterschiedlichen Rufsequenzen, die in jeweils anderen Situationen eingesetzt werden: als Warnung vor einem Raubtier oder als Aufforderung zur Fortbewegung der Gruppe.[202] In Ansätzen liegt hier also ein dem Verhältnis von Wörtern und Sätzen der menschlichen Sprache ähnliches Verhältnis vor: die wechselnde Verbindung von einfachen Zeichen (»Wörtern«) zu komplexeren Einheiten (»Sätzen«).

Kommunikation zwischen Mensch und Tier

Zu einer sehr viel komplexeren Zeichenverwendung als in diesen Freilandbeobachtungen sind in Gefangenschaft gehaltene Tiere, insbesondere Primaten in der Lage. Die Versuche zur sprachlichen oder sprachähnlichen Kommunikation mit Tieren haben eine lange Tradition. Am erfolgreichsten verlaufen anfangs die Versuche, Vögeln mit einer ausgeprägten Fähigkeit zur Imitation von Lauten, wie einigen Papageien, das »Sprechen« menschlicher Wörter beizubringen. Auch andere Tiere, v.a. Haustiere, die über Jahrtausende mit dem Menschen in enger Gemeinschaft leben, haben erstaunliche Fähigkeiten in der Wahrnehmung von unbewusst gezeigten Signalen seitens des Menschen. Besonders Versuche mit Pferden sorgen zu Beginn des 20. Jahrhunderts für viel Aufsehen: Das Pferd »Hans« kann angeblich Rechenaufgaben lösen und das Ergebnis durch Schlagen mit den Hufen auf den Boden mitteilen, und das Pferd »Mohamed« kann mithilfe einer Tastatur angeblich Worte formen[203] – tatsächlich sind diese Tiere aber allein in der Lage, aus der Mimik und Gestik der menschlichen Beobachter Schlüsse zu ziehen (»Kluger-Hans-Effekt«), wie genaue Untersuchungen nachweisen: Wenn der anwesende Beobachter die Antwort selbst nicht wusste, wussten die Pferde sie auch nicht[204].

Am erfolgreichsten verlaufen die Versuche, mit unseren nächsten Verwandten, den Menschenaffen, in einer Zeichensprache zu kommunizieren. Anekdotische Berichte dazu finden sich seit dem 17. Jahrhundert.[205] Gut dokumentierte intensive Bemühungen werden allerdings erst seit Ende des 19. Jahrhunderts unternommen. Die frühen Lehrversuche von R.L. Garner (1892)[206], L. Witmer (1909)[207], W.H. Furness (1916)[208] und K.J. und C.H. Hayes (1951)[209] erbringen allerdings keine sehr weitreichenden Resultate: Die in Gefangenschaft aufgezogenen Affen können kaum mehr als »Mama« und »Papa« mehr oder weniger deutlich artikulieren. Außerdem zeigen die Versuche immer wieder, dass die Fähigkeit zum adäquaten Reagieren auf menschliche Worte sehr viel ausgeprägter ist als der eigene aktive Sprachgebrauch der Affen.[210]

Washoe, Sarah, Lana, Nim, Koko und Kanzi

Die Versuche, Menschenaffen eine von der menschlichen Lautsprache verschiedene Sprache beizubringen, verlaufen erfolgreicher als die direkte Kommunikation über Laute. Bekannt werden die seit Ende der 1960er Jahre durchgeführten Untersuchungen an Schimpansen, und zwar v.a. folgende: R.A. und B.T. Gardner wollen *Washoe* die amerikanische Zeichensprache (ASL) beibringen[211]; D. Premack unternimmt es, *Sarah* eine Sprache mittels kleiner Plättchen, die sich in Größe, Form, Farbe und Textur unterscheiden und als Wörter dienen, zu lehren[212]; D.M. Rumbaugh versucht *Lana* eine Symbolsprache auf einer Tastatur beizubringen[213]; und H.S. Terrace macht den Versuch, dem Schimpansen *Nim* ähnlich wie die Gardners die amerikanische Zeichensprache zu lehren[214]. Als das sprachbegabteste Tier gilt das Gorillaweibchen *Koko*, das über ein aktives Vokabular von etwa tausend Zeichen verfügen soll, mit denen es typischerweise Sätze mit drei bis sechs Wörtern bildet; darüberhinaus versteht Koko weitere tausend Wörter der englischen Sprache.[215] Als das Tier, das in der Verwendung der gesprochenen menschlichen Sprache am talentiertesten ist, gilt der Bonobo *Kanzi*, der Hunderte von englischen Wörtern versteht und auch auf neue Kombination von Zeichen in ¾ der Fälle richtig reagiert.[216]

Die Ergebnisse dieser Versuche werden kontrovers diskutiert.[217] In detaillierten Studien kann gezeigt werden, dass mit den Affen kein tatsächliches Gespräch möglich ist, und dass sie nur sehr begrenzt in der Lage sind, Symbole mit neuen Bedeutungen zu schaffen und grammatisch korrekte Sätze zu generieren, sondern dass sie vielmehr in vielen Fällen v.a. auf die Zeichen des menschlichen Versuchsleiters reagieren (nach dem »Klugen-Hans-Effekt«). Die Fähigkeit der Schimpansen scheint im Wesentlichen darauf beschränkt zu sein, wie andere Säugetiere auf isolierte Symbole differenziert zu reagieren.[218] Es wird ihnen daher – wie allen anderen Tieren – von verschiedener Seite abgesprochen, wirklich eine Sprache zu sprechen. Auch die Schimpansen setzen den ihnen antrainierten Zeichengebrauch in erster Linie zur Artikulation von Wünschen ein. Der Versuch, Affen den Unterschied zwischen dem *Benennen* und dem *Verlangen* nach Gegenständen (»name/request«-Differenz) beizubringen, stößt auf erhebliche Schwierigkeiten.[219]

Biologie der menschlichen Sprache

Auch die Sprache des Menschen wird von biologischer Seite untersucht. Seit langem stehen sich zwei grundsätzlich verschiedene Interpretationsansätze gegenüber: Die Sprache wird entweder als »angeborene« Fähigkeit verstanden, die der Mensch von Geburt an mitbringt, oder sie gilt als erlernt. Zur Klärung dieser Frage sind wiederholt Aufzuchtexperimente mit akustisch isolierten Menschen durchgeführt worden. Besonders bekannt ist der Versuch des indischen Großmoguls Akbar der Große, der 1578 in einer Villa neugeborene Kinder ohne Kontakt zu menschlicher Sprache aufziehen lässt und feststellt, dass sie aus sich heraus keine Sprache entwickeln. Für die Ausbildung der Sprache ist also zumindest die Wahrnehmung von Sprache Voraussetzung.

Die These, dass das menschliche Sprachvermögen eine biologische Grundlage hat, wird durch strukturelle Ähnlichkeiten in der Grammatik von (fast) allen Sprachen unterstützt. Dieser Befund und die Tatsache der Schnelligkeit, mit der Kleinkinder grammatische Regeln aus der Sprache der Erwachsenen extrahieren, sprechen gegen eine reine Lerntheorie der Sprachentwicklung. Seit den 1950er Jahren ist es besonders N. Chomsky, der für eine universale »generative Grammatik« argumentiert, die eine biologisch fixierte, angeborene Grundlage hat.[220] Seit 1990 wird die Häufung von Sprachstörungen in einigen Familien näher untersucht und eine Erblichkeit wahrscheinlich gemacht. 1998 wird ein für Sprachstörungen verantwortliches Gen auf dem Chromosomen 7 des Menschen eingekreist und 2001 als erstes »Grammatikgen« identifiziert[221]. S. Pinker, der schon 1994 den »Sprachinstinkt« des Menschen in die Diskussion bringt[222], sieht damit den Beginn der »Ära der kognitiven Genetik«[223] gekommen. Für einen genetischen Anteil an der Sprachkompetenz sprechen auch populationsbiologische Ergebnisse: Der genetische und der linguistische Stammbaum des Menschen weisen viele Parallelen auf.[224] Und schließlich enthält auch die gestische Kommunikation gehörloser Kinder Strukturen, die der von gesprochener Sprache ähnelt, ohne dass diese Kinder je diese Sprache gehört hätten.[225]

Funktional wird die Evolution der Sprache beim Menschen v.a. in den Zusammenhang der Kontrolle und Regulierung sozialer Beziehungen gestellt.[226] Es wird daneben eine (hypothetische) Verbindung zwischen der Ernährungsweise der frühen Menschen und der Entwicklung ihrer Kommunikation gesehen: Als Sammler von Nahrung war die Mitteilung über Fundorte von entscheidender Bedeutung für das Überleben einer Gruppe. Auffallend ist hier die Parallele zu den Honigbienen, die eines der am höchsten entwickelten symbolischen Kommunikationssysteme im Tierreich entwickelten: Auch die Bienen sind Sammler von Futter, das sie weiträumig suchen.[227] Als eine morphologische Voraussetzung für die Entstehung der Sprache des Menschen wird der Übergang zum aufrechten Gang diskutiert, weil damit eine Loslösung des Rhythmus des Atmens von dem des Gehens erfolgte (Provine 2000: »the evolution of speech and bipedal locomotion are causally related. […] The common link between both is *breath control*. The evolution of bipedalism set the stage for the emergence of speech by freeing the thorax of the mechanical demands of quadrupedal locomotion and loosening the coupling between breathing and vocalizing«).[228] Auch ein Zusammenhang der Sprachentwicklung mit dem handwerklichen Geschick der Hände wird gesehen, begründet u.a. damit, dass ein zentrales Hirnareal zur Steuerung der Sprache direkt neben einem Zentrum für die Feinmotorik der Hand liegt.[229]

Kommunikation und soziale Evolution

Zwischen Kommunikation und sozialem Verhalten besteht zunächst eine allgemeine, gleichsam analytische Verbindung: Verstanden als Mittel der Interaktion zwischen kooperierenden Individuen kommt Kommunikation überall dort vor, wo auch ↑Sozialverhalten vorliegt. Konstitutionell mit Kommunikation verbunden sind alle notwendig kooperativen Verhaltensweisen, wie z.B. die Sexualität. Die Notwen-

digkeit zur Kommunikation ist auch der Grund für die Auffälligkeit der Natur in den Bereichen, die mit Sexualität zu tun haben (die Farben und Düfte der Blumen, die Gesänge der Vögel etc.) (↑Analogie).

Darüber hinaus wird der sprachlichen Kommunikation eine zentrale Rolle bei der Bildung von großen sozialen Verbänden in der Evolution des Menschen zugeschrieben. R. Dunbar argumentiert 1993, dass der Zusammenhalt von Gruppen mit einer Größe von über hundert Individuen, wie dies für die frühe Phase der Evolution des *Homo sapiens* typisch war, nur durch ein effektives soziales Bindungsmittel wie die Sprache ermöglicht wurde.[230] Ohne direkten physischen Kontakt kann über sprachliche Kommunikation und Austausch über soziale Angelegenheiten (»gossip«) ein soziales Milieu der Verbundenheit erzeugt werden, welches die Identität und Einheit von großen sozialen Verbänden begründet. Die Funktion der sozialen Bindung bildet für Dunbar dabei die ursprüngliche Funktion und die treibende Kraft für die Etablierung der Sprache (»gossip theory of language evolution«).[231] Erst in einem zweiten Schritt habe sich die Sprache zu einem wichtigen Mittel des Zugangs und Verstehens des Fremdpsychischen (»theory of mind«) entwickelt.[232] Nach diesem Schritt fungierte die Sprache nicht nur als soziales Bindemittel, sondern ebenso als Mittel der Täuschung und Störung sozialer Gefüge, weil sie es nicht nur ermöglichte, die Intentionen eines Sozialpartners oder eines Dritten zu verstehen und nachzuvollziehen – sondern auch zu manipulieren.

Menschliche Kommunikation als Triangulation

Nach zahlreichen aufschlussreichen Experimenten zur Kommunikation mit Säuglingen und Kleinkindern durch die Arbeitsgruppe um M. Tomasello ergibt sich ein differenziertes Bild von der Kommunikation unter Menschen im Vergleich zur Kommunikation der Tiere. Kennzeichnend für die menschliche Kommunikation ist danach ihre triadische Struktur, die eine *gemeinsame Aufmerksamkeit* (»joint attention«) der Kommunikationspartner für einen Gegenstand einschließt. Ontogenetisch bildet sich diese Form der Kommunikation bei Säuglingen im Alter zwischen neun und zwölf Monaten heraus (vgl. Abb. 240). Die gemeinsame Aufmerksamkeit für eine Sache steht an der Basis der ausgeprägten Kooperationsfreudigkeit von Kleinkindern: Sie führt dazu, dass ein Kind eine Situation nicht nur aus der eigenen Rolle wahrnimmt, sondern auch aus der des Kommunikationspartners, mit dem es auch bereitwillig die Rolle tauscht, so dass auf diese Weise gemeinsame Ziele entwickelt werden können, denen sich alle Beteiligten verpflichtet fühlen. Menschenaffen und andere Tiere sind im Gegensatz dazu zu einem solchen Rollentausch nicht in der Lage; sie nehmen daher offenbar selbst Kooperationssituationen (wie die gemeinsame Jagd nach einer Beute) nicht in einem Wir-Modus, sondern lediglich in einem Ich-Modus wahr (↑Intelligenz: Abb. 226).[233] Ihnen fehlt, wie es Tomasello und seine Mitarbeiter 2005 ausdrücken, eine *geteilte Intentionalität* (»shared intentionality«): »We propose that human beings, and only human beings, are biologically adapted for participating in collaborative activities involving shared goals and socially coordinated action plans (joint intentions). Interactions of this type require not only an understanding of the goals, intentions, and perceptions of other persons, but also, in addition, a motivation to share these things in interaction with others – and perhaps special forms of dialogic cognitive representation for doing so«.[234]

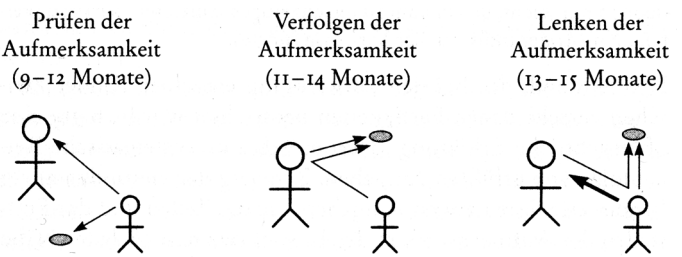


Abb. 240. Drei Haupttypen der kommunikativen Interaktion zwischen einem Erwachsenen und einem Säugling bzw. Kleinkind; alle drei Typen beinhalten gemeinsame Aufmerksamkeit (»joint attention«) gegenüber einem Objekt. Bei Menschenaffen und anderen Tieren gibt es diese Formen einer gemeinsamen Aufmerksamkeit nicht; die Aufmerksamkeit für eine Sache folgt bei ihnen immer aus einer subjektiven Perspektive, nicht aus einer mittels des Blicks des anderen hergestellten Wir-Perspektive (aus Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition, dt. Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens, Frankfurt/M. 2002: 88).

Sprechen als Probehandeln

Die Kommunikation der Tiere und besonders des Menschen steht in Verbindung mit der Beherrschung von symbolhaften Operationen. Symbolgesteuertes Verhalten erlaubt anders als ein stimulusausgelöstes eine Distanz von der jeweiligen Situation. In der symbolischen Repräsentation kann auch ohne kommunikative Komponente ein mentales Durchspielen von Verhaltensoptionen erfolgen, das es ermöglicht, nicht alle Operationen »auszuleben«, sondern »auszurechnen« und so ihr mögliches Risiko zu

kontrollieren.[235] Darin kann der entscheidende Evolutionsvorteil der (monologischen) Sprachkompetenz gesehen werden: in dem versuchsweisen Durchdenken einer Handlung und ihrer Konsequenzen im Hinblick auf die Vor- und Nachteile für die eigene Fitness. Die symbolische Repräsentation von Zuständen der Welt und des Selbst ermöglicht ein mentales Durchspielen von Situationen, ohne sie durchleben zu müssen, ein Probehandeln, wie S. Freud das Denken 1911 allgemein nennt (↑Bewusstsein).[236]

Sprache als Mittel der Distanzierung

Weil in der Sprache des Menschen dieser Aspekt des mentalen Durchspielens von vorgestellten Situationen voll entwickelt ist, kann bei ihr im Gegensatz zu den Kommunikationsmedien der Tiere das kommunikative Moment ganz zurücktreten. Ihrem Wesen nach ist die menschliche Sprache daher ein Mittel zur Distanzierung von jeweiligen Situationen und zur Rechtfertigung von Entscheidungen. Die »Sprache« der Tiere ermöglicht dagegen keine so weitgehende Abstraktion von der biologischen Determination. Sie bleibt – im Rahmen des biologischen Funktionalismus (↑Biologie) – als ein bloßes Mittel einbezogen in die biologischen Ziele des Überlebens und der Fortpflanzung.

Deutlich wird dies auch daran, dass die Sprache des Menschen nicht allein zur Anzeige von etwas Vorhandenem verwendet wird, sondern gerade auch das Nicht-Vorhandene kommuniziert. Der Mensch gilt damit als der »Erfinder des Negativen«.[237] In seiner symbolischen Sprache bezieht sich der Mensch auf das Nicht-Anwesende. Aber die menschliche Sprache ist nicht nur Medium der Befreiung vom biologischen Determinismus, sondern sie kann gleichfalls als ein neuer Determinismus gesehen werden, der die Freiheit und die das Überleben gefährdende Plastizität im Handeln durch die Setzung und Fixierung von kulturell verbindlichen Werten und Normen kompensiert: »Language is, initially and basically, a system of prohibitions. Am Anfang war das Verbot«[238], wie E. Gellner 1989 schreibt. Die Sprache kann damit als ein notwendiges Restriktionsinstrument gesehen werden, das die Grenzenlosigkeit der menschlichen Freiheit begrenzt: »speech is the necessary condition of restraining excessive plasticity«[239] (↑Kultur).

Die über die Sprache erfolgende Verortung von Handlungen in einem abstrakten Raum von normativen Bezügen unterliegt aber selbst wiederum einer gegenüber den biologischen Referenzen autonomen kulturellen Dynamik. Aufgrund der Sprache ist ein Leben nicht nur in einem Raum der Ursachen und Funktionen, sondern auch in einem *Raum der Gründe* möglich (↑Mensch). Oder, wie es J. McDowell 1994 formuliert: »In being initiated into a language, a human being is introduced into something that already embodies putatively rational linkages between concepts, putatively constitutive of the layout of the space of reasons, before she comes on the scene. [...] Human beings mature into being home in the space of reasons or, what comes to the same thing, living their lives in the world; we can make sense of that by noting that the language into which a human being is first initiated stands over against her as a priori embodiment of mindedness, of the possibility of an orientation to the world«.[240] Die Sprache ist demnach also das wesentliche Mittel, das dem Menschen seine kulturelle Existenz ermöglicht.

›Sprache‹ als Grenzbegriff

Vor diesem Hintergrund könnte das Konzept der Sprache auch als ein theoretischer Grenzbegriff etabliert werden, als ein Begriff, der die Grenze von Mensch und Tier markiert. Der Begriff wäre damit empirischen Ansätzen zur Bestimmung weitgehend entzogen. Überlegungen in dieser Richtung stammen von M. Cartmill: »what we mean by ›language‹ is whatever substantiates the judgment that nonhuman animals are unable to talk«.[241] Der Nachweis von bestimmten Kommunikationskompetenzen bei Tieren würde also dazu führen, diese Kompetenzen aus dem Bereich desjenigen, das ›Sprache‹ wesentlich definiert, auszuschließen. Auch andere Begriffe, wie z.B. ›Intelligenz‹, könnten auf diese theoretische Weise als Grenzbegriff etabliert werden: »What we mean by the word ›intelligence‹ is whatever distinguishes the human mind from those of beasts«.[242] Die tatsächliche Begriffsentwicklung geht aber eher in die andere Richtung: Nicht die Rechtfertigung und Stützung der Grenze von Mensch und Tier steht im Interesse der meisten empirisch arbeitenden Biologen, sondern ihre Auflösung und damit die Ausweitung der Begriffe (↑Mensch).

Biosemiotik

Der Ausdruck ›Biosemiotik‹ wird wohl zuerst 1961 von dem Psychologen F.S. Rothschild auf der New Yorker Konferenz ›The Psychology of the Self‹ verwendet.[243] Nach Rothschild handelt die Biosemiotik von der »psychophysischen Relation«, in der der zweifache Aspekt von Zeichen zum Ausdruck komme: »einmal Strukturen zu bilden, die man in ihren physikalischen Eigenschaften erforschen kann, und außerdem geistigen oder seelischen Intentionen als Ausdruck zu dienen«.[244] Später werden alle Ansätze

zur Beschreibung von Lebensphänomenen als Zeichenprozesse unter dem Begriff der Biosemiotik diskutiert; eine wichtige Referenz bilden dabei die Anschauungen J. von Uexkülls zum Umweltverhältnis von Organismen (↑Umwelt).[245]

Bereits die Gründungsväter der Semiotik sind der Auffassung, dass es einen engen Zusammenhang zwischen Zeichenprozessen und Lebensvorgängen gebe. So schreibt C.S. Peirce, unter Voraussetzung seines triadischen Modells eines Zeichenprozesses, die Frage, wie ein solches triadisches Verhältnis zuerst in die Welt gekommen sei, sei eine bessere Formulierung der Frage, wie das Leben entstanden sei (»the problem of how genuine triadic relationships first arose in the world is a better, because more definite, formulation of how life first came about«).[246] Andere Autoren schließen sich dem an: Ausgehend von seiner Umweltlehre, nach der die Organismen, die Welt, in die sie eingebunden sind, im Wesentlichen selbst aufbauen, kommt J. von Uexküll 1940 zu der Einschätzung, dass die Frage nach der Bedeutung eine universale Frage der Biologie sei, die sich noch vor jeder kausalen Analyse stelle.[247] Und auch moderne Semiotiker teilen diese Auffassung von der Koextension von lebenden und semiotischen Prozessen, allen voran T.A. Sebeok: »animal communication studies, and linguistics may lead to a full understanding of the dynamics of semiosis, and this may, in the last analysis, turn out to be no less than the definition of life«.[248]

Naheliegend ist es, das Modell semiotischer Vorgänge in der Kommunikation zwischen Organismen anzuwenden. Vögel signalisieren mit ihrem Gesang Artgenossen ihre Anwesenheit; höhere Säugetiere geben ihren Artgenossen durch Mimik und Gestik zu verstehen, was von ihnen zu erwarten ist.[249] Aber nicht nur die Kommunikation zwischen Organismen kann semiotisch modelliert werden, sondern auch das Verhältnis des einzelnen Organismus zu seiner Umwelt. Denn ein Tier reagiert vielfach auf ein Zeichen als Repräsentant von etwas anderem. So reagiert ein Seeigel schon auf einen Schatten, der sich über ihn legt, ein Reh reagiert auf das Knacken im Unterholz, eine Biene auf die Farben einer Blume. Aber das, worauf unmittelbar reagiert wird, ist nicht der eigentliche Adressat des Verhaltens. Beschrieben werden diese Phänomene von dem Pionier der Erforschung des Verhaltens der Einzeller, H.S. Jennings, bereits 1906: »In allen diesen Fällen kann die Reaktion auf die Veränderung nicht auf irgendeine unmittelbare schädliche oder günstige Wirkung der betreffenden Veränderung selbst zurückgeführt werden. Die tatsächliche Veränderung selbst *repräsentiert* nur eine möglicherweise dahintersteckende Veränderung, die schädlich oder nützlich ist. Der Organismus reagiert wie auf etwas anderes als die tatsächlich eintretende Veränderung; die Veränderung wirkt als ein *Zeichen*. Wir können Reize dieser Art entsprechend als *repräsentative* Reize bezeichnen«.[250] Die wahrgenommene, nicht selbst relevante Umwelteigenschaft wird von einem Organismus als Anzeichen oder als Aspekt eines relevanten Umweltzustandes interpretiert. Die Reaktion erfolgt also eigentlich im Hinblick auf diesen hinter der wahrgenommenen Umweltänderung stehenden Zustand. Das Zustandekommen dieser Assoziation erklärt sich Jennings durch Prozesse des Lernens, die er schon bei den einfachsten Organismen nachweisen kann.[251]

Ein einfacher Zeichenprozess, eine *Semiose*, liegt also bereits in vielen Umweltbezügen von Organismen vor: Ein Gegenstand der Umwelt wird von dem Organismus als ein *Objekt* perzipiert, dem ein (kontextabhängiger) *Interpretant* zugeordnet wird. Im Unterschied zu diesem einfachen Prozess besteht *Kommunikation* dagegen in einer wechselseitigen und symmetrischen Semiose von mindestens zwei organisierten Systemen, die semiotisch so aufeinander bezogen sind, dass die ausgesandten Zeichen des einen Systems zu Objekten mit eigenen Interpretanten für ein anderes System werden. In beiden Fällen ermöglicht die Beschreibung dieser Beziehungen in semiotischer Begrifflichkeit die Identifikation von Irrtümern und Täuschungen: So wie jede Semiose das Moment des Irrtums enthalten kann, kann jede Kommunikation das Moment der Lüge enthalten.

Die Betrachtung von Sinneseindrücken als *Zeichen* geht mindestens bis ins 19. Jahrhundert zurück. Bei H. von Helmholtz heißt es: »die Sinnesempfindungen sind für unser Bewußtsein Zeichen, deren Bedeutung verstehen zu lernen unserem Verstande überlassen ist«[252] (↑Wahrnehmung). Aus diesen Worten wird bereits deutlich, dass der semiotische Ansatz sich nicht allein auf die Verarbeitung sinnlicher Eindrücke im Rahmen der Wahrnehmung beschränken muss. Vielmehr können auch innere Vorgänge im Organismus biosemiotisch interpretiert werden. Die Zeicheninterpretation stellt also nicht allein einen innerorganismischen Vorgang dar, der zwischen den Sinnesorganen und dem Zentralnervensystem abläuft. Jede funktionale Beziehung zwischen Elementen innerhalb eines oder zwischen mehreren Organismen kann im Prinzip semiotisch interpretiert werden (↑Funktion).

Der Funktionsbegriff selbst kann somit semiotisch fundiert werden: Jede Wirkung, die von einem System interpretiert wird und für dieses eine Bedeutung hat, bildet eine Funktion. Zeichenprozesse werden

daher als gleichursprünglich mit funktionalen Verhältnissen verstanden (Emmeche 2002: »Ontologically, sign and function are related like the chicken and the egg: It is a bit absurd to ask which came first, the sign in nature or functions in nature: biosemiotically, both arise simultaneously in the same historical process, with the creation of the first *organisms*«).[253] Als ›Zeichen‹ können die organischen Funktionen deshalb interpretiert werden, weil sie nicht allein eine kausale Relation beschreiben, sondern auch eine Dimension der *Bedeutung* für den Organismus enthalten. Zu einer Funktion wird ein Prozess, wenn er nicht nur mittels der zwei Glieder von Ursache und Wirkung beschrieben, sondern als dreistellige Relation konzipiert wird: als eine Wirkung, die von einer Ursache ausgeht und für das System eine relevante Rolle (Bedeutung) spielt.

Seit den 1970er Jahren bildet die Biosemiotik ein eigenes Forschungsfeld, von dem aus eine semiotische Neuinterpretation aller Bereiche der Biologie erfolgt. Als ein Vorzug des zeichentheoretischen Ansatzes der Biosemiotik gegenüber dem traditionellen kausalen Ansatz wird das prinzipielle Umgehen eines physikalischen Reduktionismus gesehen: Werden biologische Vorgänge als Interpretationen von Zeichen verstanden, dann liegt keine einfache kausale Determination vor, sondern dem »Subjekt« der Interpretation (z.B. dem Organismus oder der Zelle) wird eine komplexe Leistung nach Maßgabe seiner eigenen Organisation zugeschrieben.[254] Als Träger von Zeichen interpretiert, stellen die Gene z.B. keine einfachen Determinanten der Struktur und des Verhaltens eines Organismus dar, sondern sie sind für ihre Wirksamkeit auf eine Interpretation durch den biochemischen Apparat einer Zelle angewiesen. Im Rahmen unterschiedlicher Kontexte kann das gleiche Gen daher unterschiedlich interpretiert werden und damit eine unterschiedliche Wirkung entfalten.

Neben dem umfassenden Begriff der Biosemiotik werden bereichsspezifische Termini für die verschiedenen Teildisziplinen der Biologie vorgeschlagen: Sebeok führt 1963 den Ausdruck ***Zoosemiotik*** (»zoosemiotics«) im Zusammenhang einer Diskussion der Kommunikation von Bienen und anderen Organismen ein. Er versteht darunter die Wissenschaft des Signalverhaltens bei Tieren (»scientific study of signalling behavior in and across animal species«).[255] Parallel dazu sind die Ausdrücke ***Endosemiotik*** (Sebeok 1972)[256], ***Phytosemiotik*** (Krampen 1981) [257], ***Mykosemiotik*** (Sebeok 1990)[258] und ***Ökosemiotik*** (Nöth 1996)[259] gebildet. Als ›Endosemiose‹ gilt allgemein jeder in einem Organismus ablaufende Semioseprozess.

Abiosemiotik?

Kritisch wird gegen die Biosemiotik eingewandt, dass die Ausweitung des Zeichenbegriffs auf alle Lebensvorgänge den Begriff unscharf werden lässt. Diese Unschärfe geht noch weiter, insofern auch anorganische Vorgänge semiotisch interpretiert werden. Eine derartige pansemiotische Sicht findet sich auch bereits in einigen von Peirces Sätzen: »all this universe is perfused with signs, if it is not composed exclusively of signs«.[260] Gerechtfertigt werden könnte diese Sicht, weil auch in der physischen, nichtorganischen Welt Körper nur aufgrund bestimmter Aspekte aufeinander wirken: Auf einen Stein wirkt die Gravitation aufgrund seiner schweren Masse, unabhängig davon, welche Farbe er hat.

Dass die Semiotik keine exklusiv auf die biologischen Gegenstände anwendbare Methode ist, wird explizit von manchen Semiotikern behauptet. J. Deely etwa gibt 1992 ein Beispiel für eine abiotische Semiose: Ein versteinerter Saurierknochen verweist einerseits als Zeichen auf das Objekt eines Dinosauriers, der einmal gelebt hat, und wird andererseits in einem Naturprozess zu einer Gesteinsformation, die als Interpretant des Knochens gedeutet werden kann.[261] Um die biologischen Bezüge hier ganz zu entfernen, kann das Beispiel modifiziert werden: Ein Lavagestein verweist einerseits als Zeichen auf einen Vulkanausbruch, andererseits führt es zu einer geologisch nachweisbaren Veränderung (Kontaktmetamorphose), die als Interpretant fungiert. Die Biosemiotik verwandelt sich damit in den Spezialfall einer allgemeinen *Physiosemiose*: »a process as broad as nature itself«[262] und ist damit nicht mehr das exklusive Problemfeld einer theoretischen Biologie.

Täuschung

Das Verb ›täuschen‹ geht auf mhd. ›tiuschen‹ »unwahr reden; lügnerisch versichern« zurück und hat eine unklare weitere Herkunft. Das Substantiv ist seit dem 18. Jahrhundert bekannt.

Die Frage, ob es Täuschung und Lüge bei Tieren gibt, wird seit langem kontrovers diskutiert. In Bezug auf die Lüge wird sie bis ins 20. Jahrhundert meist negativ beantwortet und mit dem fehlenden Sprachvermögen der Tiere begründet.[263] Das Phänomen der *Sinnestäuschung* zeigt, dass das Sprachvermögen weniger eine Voraussetzung für die Täuschung als für das Lügen darstellt. In der Sinnestäuschung (oder auch in der Selbsttäuschung) liegt außerdem keine Intentionalität seitens des Täuschenden vor, sie ähnelt daher mehr einem Irrtum. Die einflussreichen Überlegungen von Augustinus über die Lüge setzen

aber auch bei ihr keine Sprachfähigkeit voraus, wenn er definiert, es »lügt derjenige, der etwas anderes, als er im Herzen trägt, durch Worte oder beliebige sonstige Zeichen zum Ausdruck bringt«[264].

Nach dieser Definition könnten viele Formen des *Schutzverhaltens* von Tieren (↑Schutz), z.B. das Sich-Verbergen und Tarnen, als ›Lüge‹ oder ›Täuschung‹ bezeichnet werden. Dies erfolgt bereits im 18. Jahrhundert durch A.J. Roesel von Rosenhof: Von den Abendpfauenaugen, die tagsüber in ihrer Ruhestellung regungslos auf Ästen sitzen und so vertrockneten Blättern gleichen, schreibt Rosel, durch dieses Verhalten »betrügen sie unsere Augen«.[265] Gut einhundert Jahre später meint auch A. Rössler, der schon vor H.W. Bates die »Nachahmung« in der Zeichnung von wenig miteinander verwandten Organismen beschreibt (↑Mimikry), zur »Malerei« auf den Schmetterlingsflügeln: »Eine [...] Absicht der Malerei bezweckt die *Sicherheit*, in dem sie das Auge der Feinde zu täuschen sucht durch Aehnlichkeit mit anderen Gegenständen, Pflanzentheilen und selbst Thieren, z.B. die Sesien gleichsam als Bienen- und Wespen-Arten vermummte Schmetterlinge sind«.[266] Auch C. Darwin nennt 1862 die Einrichtungen, mit denen Orchideen Insekten zu einer Bestäubung der Blüten veranlassen, ›Täuschung‹ (»these plants exist by an organized system of deception«).[267] Im Anschluss an die Arbeiten von Bates zum Phänomen der Mimikry ist im Englischen vielfach von ›deception‹ die Rede.[268] Auch im Deutschen wird die Warnfärbung der Batesschen Mimikry[269] oder auch die bloße Tarnfärbung[270] später ausdrücklich als ›Täuschung‹ bezeichnet. Ausführlich behandelt F. Alverdes verschiedene Formen des Schutzverhaltens, die auch bei wenig komplexen Organismen auftreten, als »Täuschungen«, z.B. die Tarnfärbung (»Sympathese«), schützende Ähnlichkeit mit Einzeldingen der Umwelt (Mimese und Mimikry), Schreckstellungen (»Phobese«) und Totstellreflex (»Thanatose«).[271] Von den späteren Autoren behandelt W. Wickler die Mimikry als Form der Täuschung, wie bereits einer seiner Buchtitel deutlich macht: ›Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur‹ (1968).

Verbergen Stillsein, Verstecken, Mimen von Desinteresse, Ignorieren
Ablenken Lautäußerungen, Wegschauen, Drohen, In-die-Irre-Führen, Verwickeln in eine Interaktion
Hinlocken Lautäußerungen, Hinführen, Verwickeln in eine Interaktion
Falschen Eindruck erwecken Neutrales Verhalten, Freundlichkeit, Drohen
Ablenken auf unbeteiligten Dritten Umlenken einer Drohung, Zeichensprache (bei unterrichteten Primaten)
Soziale Werkzeugbenutzung Täuschen des Werkzeugindividuums, Täuschen des Zielindividuums
Kontern einer Täuschung Verhindern des Erfolgs einer Täuschung, Täuschung eines Täuschenden

Tab. 141. Kategorien taktischer Täuschung bei Affen (nach Byrne, R. & Whiten, A. (1990). Tactical deception in primates: the 1990 database. Primate Rep. 27, 1-101: 6-9).

Gegen die Fähigkeit zur Täuschung bei Tieren wird eingewandt, dass zur Täuschung eine individuelle Entscheidung gehört, das Täuschen der Tiere aber instinktmäßig festgelegt sei und daher eine »dem Belieben des Einzeltiers entzogene Verhaltensweise« (Kainz 1961) darstelle.[272] Allenfalls bei hoch entwickelten, sozial lebenden Säugetieren, so bei Affen und Hunden, könne ein »lügenhaftes Verhalten« identifiziert werden, das die instinktgesteuerten Verhaltensweisen durch individuelle Erfahrungen und Entscheidungen überformt.[273] Von einem angeblich echten Fall des Lügens berichtet G. Rüppell 1969 bei einer Gruppe von Eisfüchsen: Ein alter Eisfuchs verscheucht seine jungen Artgenossen wiederholt durch das Ausstoßen eines Warnlauts von der Futterstelle, auch wenn offenbar keine Gefahr und damit kein Grund für den Warnlaut besteht.[274] Fraglich ist aber, ob auch diese Täuschung als eine Lüge gelten kann. Denn es erscheint sinnvoll, einem Begriff wie ›Lügen‹ die moralische Konnotation nicht zu nehmen, von einem moralischen Vergehen kann aber nur dort gesprochen werden, wo eine Moral in Ansatz gebracht werden kann, wo also mit der kommunikativen Äußerung eine soziale Verpflichtung, eine kulturelle Verbindlichkeit eingegangen wird. Dies ist aber bei Tieren, bei denen die Sprache rein dialogisches Kommunikationsmittel ist, nicht der Fall.

Seit den 1970er Jahren werden populationsgenetische und spieltheoretische Modelle über Strategien der »Fehlinformation« entwickelt. Die Ausbreitung des »Lügenverhaltens« kann im Rahmen dieser Modelle durch Individual-, Gruppen- oder Verwandtenselektion erklärt werden.[275]

Genaue Verhaltensstudien an Primaten, die seit den 1980er Jahren durchgeführt werden, führen auch bei ihnen zur Identifikation von Verhaltensweisen, die »taktische Täuschungen« beinhalten (vgl. Tab.

141).[276] Als Konsequenz dieser Untersuchungen wird dafür plädiert, den Primaten ein Bewusstsein und die Fähigkeit zum Lügen im eigentlichen Sinne zuzuschreiben und auf die Anführungszeichen zu verzichten.[277]

Ritual

Das Wort ›Ritual‹ stellt eine Entlehnung vom lateinischen ›rituale‹ (abgeleitet von lat. ›ritus‹ »religiöser Brauch, Gewohnheit, Sitte«) dar und erscheint zu Anfang des 18. Jahrhunderts im Deutschen. In der zweiten Hälfte des Jahrhunderts nimmt es die allgemeine Bedeutung »oft wiederholtes, sich immer gleichbleibendes, regelmäßiges Vorgehen nach einer festgelegten Ordnung« an.

Von einem ›Ritual‹ im Verhalten der Tiere spricht wohl zuerst J. Huxley 1914 in Bezug auf einige Elemente des Balzverhaltens beim Haubentaucher. Er erkennt einen graduellen Wandel eines nützlichen Verhaltens zu einem Symbol und schließlich zu einem Ritual (»gradual change of a useful action into a symbol and then into a ritual«[278]). Später identifiziert Huxley auch beim Rothalstaucher einen rituellen Gebrauch von nicht-sexuellen Verhaltensweisen während der Balz (»›ritual‹ use of non-sexual actions during courtship«[279]). Er meint damit die Übernahme von ursprünglich nicht im Zusammenhang mit der Paarung stehenden Verhaltensweisen in die Balz bei diesen Vögeln (z.B. das Werben mit dem Vorzeigen von Nistmaterial).

N. Tinbergen übernimmt in den 1950er Jahren diese Bezeichnung und ordnet sie der allgemeinen Kategorie der (phylogenetisch) *abgeleiteten Aktivität* (»derived activity«) unter. In einer ritualisierten Bewegung liege eine »Befreiung« und »Emanzipation« vom funktionalen Kontext vor, in dessen Evolution ein Merkmal ursprünglich gestanden habe. Im Prozess der Ritualisierung erfahre eine Verhaltensweise eine zunehmende *Schematisierung* (»schematizing«), d.h. eine Übertreibung und Vereinfachung ihrer Struktur (»exaggeration and simplification of the movement«).[280]

Allgemein kann die Ritualisierung damit als eine Form des Funktionswechsels (↑Funktion) im Bereich des Verhaltens verstanden werden: Im Prozess der Ritualisierung werden vorher nicht im Kontext der Kommunikation stehende Verhaltensweisen (z.B. ein Lokomotions-, Ernährungs- oder Putzverhalten) als kommunikative Signale wirksam.[281] Eine Vorstellung von der evolutionären Dimension der Ritualisierung in diesem Sinne entwickelt bereits Darwin. Er bemerkt, dass viele Strukturen, die der Kommunikation v.a. bei der Balz dienen, aus Merkmalen hervorgegangen sind, die in ihrer evolutionären Geschichte vorher in andere Funktionen eingebunden waren, z.B. die lauterzeugenden Federn von Vögeln in die Funktion der Fortbewegung und die Stimmorgane der Säugetiere in das respiratorische System.[282]

Eine genaue Identifizierung von ritualisierten Verhaltenselementen bei der Balz von Vögeln unternimmt zuerst O. Heinroth 1910 aufgrund von vergleichenden Verhaltensstudien.[283] Lorenz übernimmt die Methode der vergleichenden Betrachtung und bezeichnet die in der Balz »bis zur Unkenntlichkeit ›formalisierten‹ Zeremonien« anfangs als *Signal-* oder ***Symbolbewegungen***[284], bevor er später von einer »›ritualisierenden‹ Übertreibung und Vereinfachung der Bewegung« spricht[285] und wegen der nicht sehr weitreichenden Analogie zur menschlichen Symbolverwendung dafür den Terminus *formalisierte Intentionsbewegung* vorschlägt[286]. Das Phänomen der Ritualisierung im Verhalten von Tieren wird von Lorenz wiederholt diskutiert; er unterscheidet eine phylogenetische Ritualisierung bei Tieren und eine kulturelle beim Menschen.[287]

Den Ausdruck ***Intentionsbewegung*** verwendet Lorenz bereits in seinen frühen Schriften zum sozialen Verhalten von Rabenvögeln. Er versteht darunter 1931 einen im Vergleich zum normalen Ablauf nur ansatzweise ausgeführten Bewegungsablauf, ein »Rudiment« des normalen Verhaltens, wie er sagt, der im Kontext der sozialen Kommunikation steht.[288] (Bereits Mitte des 19. Jahrhunderts erscheint das Wort ›Intentionsbewegung‹ in anderer Bedeutung, nämlich für eine bewusst und geplant ausgeführte Bewegung.[289])

In einem weiteren Sinne wird auch unabhängig vom Vorliegen eines Funktionswechsels jede Form der Vereinfachung und Verstärkung von Verhaltensweisen, die dann als Signale für andere Organismen, insbesondere Artgenossen wirken, als Ritualisierung angesehen.[290] Für ritualisiertes Verhalten ist eine »typische Intensität« kennzeichnend.[291]

Im Hinblick auf ihre Motivation können viele später ritualisierte Verhaltensweisen als Ergebnis einer Übersprungbewegung (↑Funktion) interpretiert werden. Denn die Annäherung der Partner in der Balz kann miteinander konfligierende Antriebe der Flucht und des Angriffs hervorrufen.

Eine besondere Form des Rituals stellen die so genannten ***Kommenthandlungen*** dar. Das Wort ist abgeleitet von dem seit Ende des 18. Jahrhunderts gebräuchlichen Ausdruck ›Komment‹ für einen studentischen Brauch, das wiederum auf franz. ›comment‹ »Art und Weise etwas zu tun« zurückgeht. K. Lorenz

versteht unter einem Kommentverhalten 1932 »konventionelle Handlungen, deren Ausbildung von dem Lebensraum der Tiere nicht direkt beeinflußt wird«.[292] Besonders bekannt sind die *Kommentkämpfe*, die im Gegensatz zu den Beschädigungskämpfen in einem ritualisierten Wettstreit bestehen, bei dem auf den Einsatz von verletzenden Waffen verzichtet wird.[293] Lorenz beschreibt diese Kämpfe bei verschiedenen Organismentypen und erklärt sie durch das Prinzip der ↑Arterhaltung.[294] Spätere Erklärungen verweisen auf den Nutzen des Individuums selbst, der sich aus dem Verzicht auf verletzende Waffen ergibt.

Nachweise

1 Cicero, De oratore 3, 204; Quintilian, Institutio oratoria 9, 1, 30; 9, 2, 20; 23.
2 Montaigne, M. de (1580). Essais (3 Bde., Paris 1998, hg. v. A. Tournon): II, 192 (II, 12).
3 a.a.O.: 193.
4 Cureau de la Chambre, M. (1648). Traité de la connoissance des animaux: 330f.
5 Belon, P. (1551). L'histoire naturelle des estranges poissons marins: 39 (II, vii); Fernel, J. (1554). De partium morbis et symptomatis, in: Medicina. Ad Henricum II Galliarum regem christianissimum (Lyon 1564): 544 (VI, iii).
6 Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, 1-78): 52; ders. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 352; Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe (1845, Bristol 1995, 3 vols.): I, 252.
7 Malebranche, N. (1674-75). De la recherche de la vérité (Œuvres, Bd. 1-2, Paris 1962): I, 234ff. (II, Teil I, Kap. VII, §Iff.).
8 Stahl, G.E. (1707). Demonstratio de mixti et vivi corporis vera diversitate (in: Theoria medica vera, ed. L. Choulant, Bd. 1, Leipzig 1831, 81-158): 95; vgl. Cheung, T. (2008). Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 157.
9 Wolff, C. (1725). Vernünfftige Gedanken. Von dem Gebrauche der Theile im Menschen, Thieren und Pflantzen: 61.
10 Milne-Edwards, H. (1827). Organisation. In: Dictionnaire classique d'histoire naturelle, Bd. 12, 332-344: 335.
11 Paynell, T. (Übs.) (1532). Erasmus, De contemptu mundi. The Dispisyng of the Worlde: The Eyght Chapter, p. 2; vgl. Erasmus von Rotterdam (1521). De contemptu mundi epistola (Leiden 1529): Caput VIII, p. 1.
12 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-350): 326.
13 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 58f.
14 Tembrock, G. (1970). Probleme der Biokommunikation. Biol. Rundsch. 8, 129-141: 129.
15 Tembrock, G. (1971). Biokommunikation. Informationsübertragung im biologischen Bereich, 2 Bde.; ders. (2004). Biokommunikation: Nachrichtenübertragung zwischen Lebewesen. In: Kallinich, J. & Spengler, G. (Hg.). Tierische Kommunikation, 9-27.
16 Tembrock (1970): 137.
17 Strodtbeck, F.L. & Hook, L.H. (1961). The social dimensions of a twelve-man jury table. Sociometry 24, 397-415: 414.
18 Hall, E.T. (1963). A system for the notation of proxemic behavior. American Anthropologist N.S. 65, 1003-1026: 1022.
19 Isokrates, Nicocles (oratio 3): 5f.; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 32f.
20 Platon, Protagoras 321b; vgl. Politeia 591c.
21 Zuerst bei Xenophon, Hieron 7,3; vgl. Dierauer (1977): 33.
22 Vgl. z.B. Homer, Ilias 4, 433ff.; Aischylos, Agamemnon 1050f.; Sophokles, Antigone 1001f.; Aristophanes, Aves 199f.; vgl. Dierauer (1977): 30f.
23 Aristoteles, Hist. anim. 535a28ff.
24 ebd.
25 a.a.O.: 535b25ff.
26 Aristoteles, Politica 1253a7-18 (Übers. E. Rolfes).
27 Aristoteles, De part anim. 660a35-36 (Übers. W. Kullmann, Berlin 2007); vgl. Hist. anim. 504b1; 536a20ff.; 536b11ff.; 597b27-30; 608a17ff.; Steiner, G. (2008). Das Tier bei Aristoteles und den Stoikern: Evolution eines kosmischen Prinzips. In: Alexandridis, A., Wild, M. & Winkler-Horaček, L. (Hg.). Mensch und Tier in der Antike. Grenzziehung und Grenzüberschreitungt, 27-46: 35.
28 Sextus Empiricus, Pyrrhonei hypotyposeis 1, 75; Porphyrios, De abstinentia 3, 4; vgl. Dierauer (1977): 268.
29 Sextus Empiricus, Pyrrhonei hypotyposeis 1, 74; Porphyrios, De abstinentia 3, 3; 3, 5.
30 Porphyrios, De abstinentia 3, 5; 3, 6.
31 Descartes, R. (1637). Discours de la Méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 57.
32 Hobbes, T. (1658). De homine (Opera Philosophica, vol. II, London 1839, 1-132): 88 (chap. 10).
33 Grew, N. (1701). Cosmologia sacra: 45.
34 Drechszler, J.G. (1673). Dissertatio historico-physica De sermone brutorum; Großgebaur, P. (1698). Autoschediasma de loquela brutorum Von der Sprache der Thiere.
35 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaux essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3. Frankfurt/M. 1996): I, 175 (II, 11, § 10).
36 Meier, G.F. (1749). Versuch eines neuen Lehrgebäudes von den Seelen der Thiere; ähnlich: Winkler, J.H. (1742-45). Philosophische Untersuchungen von dem Seyn und dem Wesen der Seele der Thiere. 4 Teile: II, 93.
37 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion (Philosophical Works, vol. II., London 1874, 375-468): 401 (part III).
38 Herder, J.G. (1772). Abhandlung über den Ursprung der Sprache (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. B. Suphan, Berlin 1891, 1-156): 7.
39 a.a.O.: 40.
40 Blumenbach, J.F. (1779). Handbuch der Naturgeschich-

te: 60.
41 ebd.
42 Hamann, J.G. (1784). Metakritik über den Purismus der Vernunft (Sämtliche Werke, Bd. 3, Wien 1951, 281-289): 286.
43 Humboldt, W. von [1806]. Latium und Hellas (AA, Werke, Bd. 3, hg. v. A. Leitzmann, Berlin 1904, 136-170): 168.
44 Humboldt, W. von (1820). Über das vergleichende Sprachstudium (Leipzig 1946): 12; vgl. auch Renan, E. (1859). De l'origine du langage; Steinthal, H. (1851). Der Ursprung der Sprache: 4-27; Noiré, L. (1877). Der Ursprung der Sprache: 63-84; Delacroix, H. (1924/30). Le langage et la pensée: 218ff.; Révész, G. (1946). Ursprung und Vorgeschichte der Sprache: 17f.
45 Wenzel, G.I. (1800). Neue auf Vernunft und Erfahrung gegründete Entdeckungen über die Sprache der Thiere: [4].
46 a.a.O.: [6].
47 a.a.O.: [7].
48 a.a.O.: 21.
49 a.a.O.: 52.
50 a.a.O.: 56.
51 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 56.
52 Vgl. Bosch, L. P. van den (2000). Language as the barrier between brute and man: Friedrich Max Müller and the Darwinian debate of language. Saeculum 51, 57-89: 69.
53 Haeckel. E. (1899/1919). Die Welträtsel: 190.
54 Jäger, G. (1867). Über den Ursprung der menschlichen Sprache. Das Ausland 40, 985-989; 1046-1051; 1118-1121: 1120.
55 Jäger, G. (1869). Über den Ursprung der Sprache. Das Ausland 42, 394-399: 397.
56 Schleicher, A. (1863). Die Darwinsche Theorie und die Sprachwissenschaft: 6.
57 Müller, F.M. (1861). Lectures on the Science of Language, vol. 1: 340; 3. Aufl. (1866): 392; vgl. Bosch (2000).
58 Müller (1861/66): 387.
59 Müller, F.M. (1888). My predecessors (Last Essays, London 1901, 27-62): 28.
60 Müller, F.M. (1887). The Science of Thought: Titelblatt; vgl. X.
61 a.a.O.: 114.
62 Wundt, W. (1863). Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 2 Bde.: II, 389.
63 a.a.O.: 388.
64 a.a.O.: 389f.
65 Gottsched, L.A.V. (Übers.) (1749). Betrachtungen über den Hobbesischen Stand der Natur, in einem Gespräche zwischen dem Hobbes und Timotheus. In: Gottsched, L. (Hg.) Neue Sammlung auserlesener Stücke, aus Popens, Eachards, Newtons, und andrer Schriften, 133-280: 154f.
66 Swedenborg, E. (1770). Von den Erdcörpern der Planeten und des gestirnten Himmels Einwohnern: 88f.
67 Herder, J.G. (1786). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit, Bd. 2: 359.
68 Bergmann, G.H. (1836). Ueber das Ursächliche der Taubstummheit und deren Verschiedenheit von Idiotismus und Imbecillität. Hannoversche Annalen für die gesammte Heilkunde 1, 60-82: 60.
69 Hazlitt, W. (1826). The Plain Speaker: Opinions on Books, Men, and Things, vol. 1: 55.
70 Anonymus (1781). Die Steckenpferde unsers aufgeklärten Jahrhunderts. In: Neue Miscellaneen historischen, politischen, moralischen, auch sonst verschiedenen Inhalts (hg. v. K.G. Küttner) 13, 125-144: 135; vgl. Baumgarten-Crusius, L.F.O. (1832). Lehrbuch der christlichen Dogmengeschichte, Bd. 2: 879.
71 Eberhard, J.A. (1786). Ueber den Werth der Empfindsamkeit besonders in Rücksicht auf die Romane: 134.
72 Hoffbauer, J.C. (1809). Ueber die Neigung Wahnsinniger und ähnlicher Kranken, für sich zu reden besonders in nosologisch-semiotischer Hinsicht. Mit beiläufigen Bemerkungen über die Sprache der Taubstummen. Bibliothek der practischen Heilkunde 21, 197-204: 198f.
73 Nasse, F. von (1826). Über den Ursprung der Sprache. Zeitschrift für die Anthropologie 4, 1-51: 42.
74 Jördens, K.H. (1809). Lexikon deutscher Dichter und Prosaisten, Bd. 4: Seite 327.
75 Salat, J. (1820/26). Lehrbuch der höhern Seelenkunde; oder: Psychische Anthropologie: 332.
76 Hauptmann, M. (1853). Die Natur der Harmonik und der Metrik: 364.
77 Heyse, K.W.L. (1856). System der Sprachwissenschaft: 80.
78 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 158 (II, 11, 7).
79 a.a.O.: 159 (II, 11, 10).
80 Romanes, G.J. (1883). Mental Evolution in Animals: 318-340.
81 Romanes, G.J. (1888). Mental Evolution in Man: 39.
82 a.a.O.: 34; vgl. 276; ders. (1889). The origin of the human faculty (Essays, London 1897, 86-113): 108.
83 Romanes (1888): 36.
84 a.a.O.: 191.
85 a.a.O.: 191; vgl. 185.
86 a.a.O.: 357.
87 Landois, H. (1867). Die Ton- und Stimmapparate der Insecten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung; ders. (1874). Thierstimmen.
88 Wasmann, E. (1899). Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen; Forel, A. (1901). Sensations des insectes (dt. Das Sinnesleben der Insekten, München 1910).
89 Nachweise für Tab. 135: Frings, H. & Frings, M. (1964). Animal Communication: 3; Bastian, J. (1968). Psychological perspectives. In: Sebeok, T.A. (ed.). Animal Communications, 572-591: 577; Klopfer, P. & Hatch, J.J. (1968). Experimental considerations. In: Sebeok, T.A. (ed.). Animal Communications, 31-43: 32; Burghardt, G.M. (1970). Defining "communication". In Johnston Jr, J. W., Moulton, D. G., & Turk, A. (eds.), Communication by Chemical Signals, 5-18: 16; Wilson, E.O. (1975). Sociobiology: 176; Smith, W.J. (1977). The Behavior of Communicating. An Ethological Approach: 2; Green, S. & Marler, P. (1979) The analysis of animal communication. In: Marler, P. & Vandenbergh, J.G. (eds.). Handbook of Behavioral Neurobiology, vol. 3. Social Behavior and Communication, 73-158: 73; Dawkins, R. & Krebs, J.R. (1978). Animal signals: informa-

tion or manipulation. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). Behavioural Ecology, 282-309: 283; Lewis, D.B. & Gower, D.M. (1980). Biology of Communication: 2; Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981/93). Introduction to Behavioural Ecology: 349; Hauser, M.D. (1996). The Evolution of Communication: 6; Scott-Phillips, T.C. (2008). Defining biological communication. J. evol. Biol. 21, 387-395: 388.

90 Scott, J.P. (1968). Observation. In: Sebeok, T.A. (ed.). Animal Communications, 17-30: 17.

91 Diebold, A.R. (1968). Anthropological perspectives. In: Sebeok, T.A. (ed.). Animal Communications, 525-571: 526; Frings, H. & Frings, M. (1964). Animal Communication.

92 Bastian (1968): 576f.

93 Burghardt (1970): 12.

94 Tavolga, W.N. (1968). Fishes. In: Sebeok, T.A. (ed.). Animal Communications, 271-288: 275f.

95 Vgl. Scott-Phillips (2008): 392.

96 Cherry, C. (1957). On Human Communication; Burghardt (1970): 14.

97 Haldane, J.B.S. (1955). Animal communication and the origin of human language. Science Progress 43 (171), 385-401: 385.

98 Vgl. Wilson (1975): 176; Dawkins, M.S. (1986/95). Unravelling Animal Behaviour: 73.

99 Dawkins (1986/95): 74.

100 Dawkins, R. & Krebs, J.R. (1978). Signale der Tiere: Information oder Manipulation?. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (Hg.). Behavioural Ecology (dt. Etho-Ökologie, Berlin 1981, 222-245): 223.

101 Nachweise für Tab. 136: Otte, D. (1974). Effects and function in the evolution of signaling systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5, 385-417: 385; Wilson, E.O. (1975). Sociobiology: 183; Krebs, J.R. & Dawkins, R. (1984). Animal signals: mind-reading and manipulation. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach, 2nd ed., 380-402: 380f.; Markl, H. (1985). Manipulation, modulation, information, cognition: some of the riddles of communication. In: Hölldobler, B. & Lindauer, M. (eds.). Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology (= Fortschritte der Zoologie, Bd. 31), 163-194: 165; Hasson, O. (1994). Cheating signals. J. theor. Biol. 167, 223-238: 225; Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (1995). Animal signals: models and terminology. J. theor. Biol. 177, 305-311: 306f.; Hasson, O. (2000). Knowledge, information, biases and signal assemblages. In: Espmark, Y., Amundsen, T. & Rosenqvist, G. (eds.). Animal Signals. Signalling and Signal Design in Animal Communication, 445-463: 449; Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (2003). Animal Signals: 3; Scott-Phillips, T.C. (2008). Defining biological communication. J. evol. Biol. 21, 387-395: 388; Owren, M.J., Rendall, D. & Ryan, M.J. (2010). Redifining animal signals: influence versus information in communication. Biol. Philos. 25, 755-780: 771.

102 Hasson, O. (1994). Cheating signals. J. theor. Biol. 167, 223-238.

103 Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981/93). Introduction to Behavioural Ecology: 349.

104 Scott-Phillips, T.C. (2008). Defining biological communication. J. evol. Biol. 21, 387-395: 388.

105 Vgl. Stegmann, U.E. (2005). John Maynard Smith's notion of animal signals. Biol. Philos. 20, 1011-1025.

106 Scott-Phillips (2008): 392.

107 a.a.O.: 389.

108 Berz, P. (2008). Die Kommunikation der Täuschung. Eine Medientheorie der Mimikry. In: Becker, A. et al. (Hg.). Mimikry. Gefährlicher Luxus zwischen Natur und Kultur, 27-44.

109 Lorenz, K. (1939). Vergleichende Verhaltensforschung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 41 (= Zool. Anz. Suppl. 12), 69-102: 98.

110 a.a.O.: 100.

111 Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (2003). Animal Signals: 3; vgl. Hasson (1994): 232f.

112 Scott-Phillips (2008): 393.

113 Büchner, L. (1855). Kraft und Stoff: 186.

114 Aristoteles, Hist. anim.: 624b7; vgl. Kraak, W.K. (1953). First attempts at animal ethology in Greek biology (Theophrastus). Actes VIIe Congr. Int. Hist. Sci., 411-414; Wenner, A.M. & Wells, P.H. (1990). Anatomy of a Controversy. The Question of a "Language" Among Bees: 270ff.

115 Butler, C. (1609). The Feminine Monarchie (New York 1969): Kap. 5, Sekt. 62.

116 Wildman, T. (1768). A Treatise on the Management of Bees: 30.

117 Spitzner, M.J.E. (1788). Ausführliche Beschreibung der Korbbienenzucht im Sächsischen Churkreise: 102.

118 Unhoch, N. (1823). Anleitung zur wahren Kenntnis und zweckmäßigsten Behandlung der Bienen: 118.

119 Dujardin, F. (1852). Quelques observations sur les abeilles, et particulièrement sur les actes qui, chez les insectes peuvent rapporter à l'intélligence. Ann. Sci. Nat. (B) Zool. 3. sér. 18, 231-240; Emery, J. (1875). Ants and bees. Nature 12, 25-26; Bonnier, G. (1906). Sur la division du travail chez les abeilles. Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris) 143, 941-946; Root, E.R. (1908). Gleanings in Bee Culture 36, 830; 868.

120 Maeterlinck, M. (1901). La vie des abeilles (engl. The Life of the Bee, New York 1901): 167.

121 Lineburg, B. (1924). Communication by scent in the honeybee: a theory. Amer. Nat. 58, 530-537.

122 Françon, J. (1938). L'esprit des abeilles (engl. The Mind of the Bees, London 1939): V.

123 Frisch, K. von (1920). Über die „Sprache" der Bienen. Münch. med. Wochenschr. 1920, 566-569.

124 Park, W. (1923). The "language" of bees. Amer. Bee J. 63, 227.

125 Vgl. Lindauer, M. (1985). The dance language of honeybees: the history of a discovery. Fortschr. Zool. 31, 129-140.

126 Frisch, K. von (1923). Über die „Sprache" der Bienen. Zool. Jb. (Physiol.) 40, 1-186; ders. (1965). Tanzsprache und Orientierung der Bienen.

127 Frisch, K. von (1946). Die Tänze der Bienen. Österr. Zoolog. Z. 1, 1-48; ders. (1948). Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache Naturwiss. 35, 12-23, 38-43; ders. (1950). Bees, their Vision, Chemical Senses and Language.

128 Frisch, K. von & Rosch, G.A. (1926). Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorganen und Pollenduft für die

Verständigung im Bienenvolk. Z. vergl. Physiol. 4, 1-21.

129 Vgl. Benveniste, E. (1953-54). Die menschliche Sprache und die Mitteilung der Tiere. Diogenes 1, 1-8.

130 Vgl. Gould, J.L. (1976). The dance-language controversy. Quart. Rev. Biol. 51, 211-244; Rosin, R. (1978). The honey bee "language" controversy. J. theor. Biol. 72, 589-602; Wenner, A.M. & Wells, P.H. (1990). Anatomy of a Controversy. The Question of a "Language" Among Bees; Wenner, A.M. (1998). Honey bee "dance language" controversy. In: Greenberg, C. & Hara, M. (eds.). Handbook of Comparative Psychology, 859-872; Dyer, F.C. (2002). Biology of the dance language. Ann. Rev. Entomol. 47, 917-949.

131 Wenner, A.M., Wells, P.H. & Rohlf, F.J. (1967). An analysis of the waggle dance and recruitment in honeybees. Physiol. Zool. 40, 317-344; Wenner, A.M., Wells, P.H. & Johnson, D.L. (1969). Honeybee recruitment to food sources: olfaction or language? Science 164, 84-86.

132 Dawkins, R. (1969). Bees are easily distracted. Science 165, 751.

133 Michelsen, A., Anderson, B.B., Kirchner, W.H. & Lindauer, M. (1989). Honey bees can be recruited by a mechanical model of a dancing bee. Naturwiss. 76, 277-280.

134 Vgl. Proust, J. (2003). Les animaux, pensent-ils?: 77-80.

135 Révész, G. (1946). Ursprung und Vorgeschichte der Sprache: 252; vgl. ders. (1940). Die menschlichen Kommunikationsformen und die sog. Tiersprache. Proc. Nederl. Acad. Wetenschappen 43.

136 Révész, G. (1954). Zum Artikel „Géza Révész, Der Kampf um die sogenannte Tiersprache". Psychol. Rundsch. 5, 150-152: 151.

137 Révész, G. (1953). Der Kampf um die sogenannte Tiersprache. Psychol. Rundsch. 4, 81-83: 82.

138 Frisch, K. von (1953). „Sprache" oder „Kommunikation" der Bienen? Psychol. Rundsch. 4, 235-236.

139 Hediger, H. (1967). Verstehens- und Verständigungsmöglichkeiten zwischen Mensch und Tier. Psychologie 26, 234-255: 235.

140 Vgl. z.B. Hediger (1967): 235; vgl. ders. (1970). Zur Sprache der Tiere. Der Zoolog. Garten (N.F.) 38, 171-180.

141 Koehler, O. (1954). Vorbedingungen und Vorstufen unserer Sprache bei Tieren. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1954, 327-341: 329.

142 Koehler, O. (1943). Die Aufgabe der Tierpsychologie (Darmstadt 1968): 27.

143 a.a.O.: 28; ders. (1956). Tierische Vorstufen menschlicher Sprache. Erste Arbeitstagung über zentrale Regulation der Funktionen des Organismus, 3-15: 9.

144 Koehler, O. (1952). Vom unbenannten Denken. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 46, 202-211.

145 Koehler, O. (1958). Zur Frage nach der Grenze zwischen Mensch und Tier. Freiburger dies universitatis 6, 97-116: 113.

146 Lorenz, K. (1949). Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen: 119.

147 Platon, Kratylos 388b.

148 Novalis (1797-98). Fragmente und Studien (Werke, ed. G. Schulz, München 1969/87, 375-413): 392; vgl. Kainz, F. (1938). Die Sprachpsychologie der deutschen Romantik. Z. Psychol. 143, 317-390: 328; 371; ders. (1941): 185.

149 Oken, L. (1809-11). Lehrbuch der Naturphilosophie, 3 Bde.: III, 193 (Nr. 2758).

150 a.a.O.: 194 (Nr. 2764f.); vgl. Kainz (1938): 371.

151 Kainz, F. (1958). Sprachtheoretisches zum Problem der Kommunikationssysteme im Tierreich. Anz. Österr. Akad. Wiss. Phil.-hist. Kl. 1957, 355-379: 374; vgl. ders. (1961). Die „Sprache" der Tiere: 273.

152 Köhler, W. (1921-22). Zur Psychologie der Schimpansen. Psychol. Forsch. 1, 2-46: 27.

153 Cassirer, E. (1944). An Essay on Man (dt. Versuch über den Menschen, Hamburg 1996): 56.

154 a.a.O.: 58.

155 a.a.O.: 51.

156 a.a.O.: 183.

157 Schwemmer, O. (1997). Die kulturelle Existenz des Menschen: 28f.; vgl. Tugendhat, E. (2003). Egozentrizität und Mystik: 15f.

158 Buytendijk, F.J. (1958). Mensch und Tier.

159 Bertalanffy, L. von (1956). A biologist looks at human nature. Scientific Monthly 82, 33-41: 37.

160 Révész, G. (1946). Ursprung und Vorgeschichte der Sprache: 17; vgl. Kainz (1961): 272.

161 Kainz (1961): 170f.; 254ff.

162 a.a.O.: 278.

163 a.a.O.: 172; vgl. 176.

164 a.a.O.: 175; vgl. ders. (1958). Sprachtheoretisches zum Problem der Kommunikationssysteme im Tierreich. Anz. Österr. Akad. Wiss. Phil.-hist. Kl. 1957, 355-379: 375.

165 Rothacker, E. (1934). Geschichtsphilosophie: 107.

166 Meiners, C. (1775). Versuch über die Religionsgeschichte der ältesten Völker besonders der Egyptier: 283 vgl. auch Ullmann, C. (1823). Ueber den durch Wilhelm Friedrich Rinck aus armenischer Uebersetzung bekannt gemachten dritten Brief Pauli an die Korinther: 20; Schwarz, J.L. (1844). Schelling's alte und neue Philosophie: 85; Perty, M. (1846). Allgemeine Naturgeschichte, Bd. 4: 230; Noack, L. (1853). Die Theologie als Religionsphilosophie in ihrem wissenschaftlichen Organismus: 13.

167 Molitor, F.J. (1827). Philosophie der Geschichte oder über die Tradition: 115 (§155).

168 Fischer, K. (1872). Geschichte der neueren Philosophie, Bd. 6: 699.

169 Plessner, H. (1973). Zur Anthropologie der Sprache (Gesammelte Schriften, Bd. 8, Frankfurt/M. 1983, 400-408): 405; vgl. Cheung, T. (2006). The language monopoly: Plessner on apes, humans and expressions. Language & Communication 26, 316-330.

170 Kainz, F. (1936). Zur Psychologie der Sprachfunktionen. Z. Psychol. 139, 38-97: 42; 93; ders. (1941). Psychologie der Sprache, Bd. 1. Grundlagen der allgemeinen Sprachpsychologie: 185.

171 Funke, O. (1927). Studien zur Geschichte der Sprachphilosophie: 60.

172 Kainz (1941): 187.

173 Voßler, K. (1905). Sprache als Schöpfung und Entwicklung: 98.

174 Kainz (1958): 373.

175 Hildebrand-Nilshon, M. (1980). Die Entwicklung der Sprache. Phylogenese und Ontogenese: 111; vgl. Jäger, L. (2002). Medialität und Mentalität. Die Sprache als Medium des Geistes. In: König, E. & Krämer, S. (Hg.). Gibt es eine Sprache hinter dem Sprechen?, 45-75.
176 Bickerton, D. (1995). Language and Human Behaviour: 58f.
177 a.a.O.: 12.
178 Jäger (2002): 55.
179 Eibl, K. (2004). Animal poeta. Bausteine der biologischen Kultur- und Literaturtheorie: 232.
180 Assmann, J. (1992). Das kulturelle Gedächtnis: 22.
181 a.a.O.: 23.
182 a.a.O.: 91.
183 Hauser, M.D., Chomsky, N. & Fitch, W.T. (2002). The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve? Science 298, 1569-1579: 1570.
184 Kainz, F. (1961). Die „Sprache" der Tiere: 207.
185 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: II, 1223.
186 Kainz (1961): 206; 281.
187 Wolfe, J.B. (1936). Effectiveness of token-rewards for chimpanzees. Compar. Psychol. Monogr. 12, H.5.
188 Jacoby, G. (1961). Beiträge zu der Frage nach dem Übergange von dem tierischen Bewusstsein zu dem menschlichen, von der Tiersprache zu der Menschensprache. In: Erdmann, G. & Eichstaedt, A. (1961). Worte und Werte. Bruno Markwardt zum 60. Geburtstag, 142-152: 144f.
189 Jacoby (1961): 147f.
190 Uexküll, T. von (1980). Einleitung. In: ders. (Hg.). Jakob von Uexküll. Kompositionslehre der Natur, 17-85: 75.
191 Hockett, C.F. (1960). Logical considerations in the study of animal communication. In: Lanyon, W.E. & Tavolga, W.N. (eds.) Animal Sounds and Communication, 392-430; Thorpe, W.H. (1972). The comparison of vocal communication in animals and man. In: Hinde, R.A. (ed.). Non-Verbal Communication, 27-47.
192 Vgl. Bright, M. (1984). Animal Language; Premack, D. (1986). Gavagai! or the Future of the Animal Language Controversy.
193 Vgl. Mery, F. (1973). Auch die Tiere haben ihre Sprache; Baumann, P. & Kaiser, D. (1992). Die Sprache der Tiere; Hart, S. (1997). Von der Sprache der Tiere.
194 Vgl. Marler, P. (1961). The logical analysis of animal communication. J. theor. Biol. 1, 295-317.
195 Morris, C.W. (1946). Signs, Language and Behavior: 359ff.
196 Marler (1961): 302.
197 Ruesch, J. & Bateson, G. (1951). Communication: 209.
198 Jacob, F. [1967]. [Diskussionsbeitrag in: Leben und Sprechen. Ein Gespräch zwischen François Jacob, Roman Jakobson, Claude Lévi-Strauss und Philippe L'Héritier unter der Leitung von Michel Tréguer] (dt. in: Holenstein, E. (Hg.). Roman Jakobson, Semiotik, Ausgewählte Texte, 1919-1982, Frankfurt/M. 1988, 398-423: 399.
199 a.a.O.: 400.
200 Struhsaker, T.T. (1967). The Red Colobus Monkey; Seyfarth, R.M., Cheney, D.L. & Marler, P. (1980). Monkey responses to three different alarm calls: evidence for predator classification and semantic communication. Science 210, 801-803; dies. (1980). Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. Anim. Behav. 28, 1070-1094.
201 Owings, D.H. & Leger, D.W. (1980). Chatter vocalizations of California ground squirrels: predator and social-role specifity. Z. Tierpsychol. 54, 163-184.
202 Arnold, K. & Zuberbühler, K. (2006). Semantic combinations in primate calls. Nature 441, 303.
203 Krall, K. (1912). Denkende Tiere. Beiträge zur Tierseelenkunde auf Grund eigener Versuche. Der kluge Hans und meine Pferde Muhamed und Zarif.
204 Pfungst, O. (1907). Das Pferd des Herrn von Osten „Der kluge Hans". Ein Beitrag zur experimentellen Tier- und Menschen-Psychologie; vgl. Chandland, D.K. (1993). Feral Children and Clever Animals; Ingensiep, H.W. & Baranzke, H. (2008). Das Tier: 58ff.
205 Vgl. Ward, E.F. (1983). Teaching sign language to a chimpanzee: some historical references. J. Exp. Anal. Behav. 40, 341-342.
206 Garner, R.L. (1892). The Speech of Monkeys.
207 Witmer, L. (1909). A monkey with a mind. Psychol. Clinic 3, 179-205.
208 Furness, W.H. (1916). Observations on the mentality of chimpanzees and orangutans. Proc. Amer. Philos. Soc. 55, 281-290.
209 Hayes, K.J. & Hayes, C.H. (1951). The intellectual development of a home-raised chimpanzee. Proc. Amer. Philos. Soc. 95, 105-109.
210 Kellogg, W.N. & Kellogg, L.A. (1933). The Ape and the Child.
211 Gardner, R.A. & Gardner, B.T. (1969). Teaching sign language to a chimpanzee. Science 165, 664-672.
212 Premack, D. (1971). Language in chimpanzee? Science 172, 808-822; ders. & Premack, A.J. (1983). The Mind of an Ape.
213 Rumbaugh, D.M. (ed.) (1977). Language Learning by a Chimpanzee. The Lana Project.
214 Terrace, H.S. (1979). Nim.
215 Patterson, F. (1982). The Education of Koko.
216 Savage-Rumbaugh, E.S. & Lewin, R. (1994). Kanzi. At the Brink of the Human Mind.
217 Vgl. z.B. Parker, S.T. & Gibson, K.R. (eds.) (1990). "Language" and Intelligence in Monkeys and Apes; Wallman, J. (1992). Aping Language; Kreisel-Korz, U. (1997). Affen und Sprache. Studien zur Biolinguistik.
218 Terrace, H.S., Petitto, L.A., Sanders, R.J. & Bever, T.G. (1979). Can an ape create a sentence? Science 206, 891-902: 901; vgl. Terrace, H.S. (1983). Apes who "talk": language or projetion of language by their teachers? In: de Luce, J. & Wilder, H.G. (eds.). Language in Primates, 19-42.
219 Savage-Rumbaugh, E.S. (1986). Ape Language. From Conditioned Response to Symbols.
220 Chomsky, N. (1957). Syntactic Structures; ders. (1965). Aspects of the Theory of Syntax.
221 Lai, C.S.L. et al. (2001). A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder. Nature

413, 519-523.
222 Pinker, S. (1994). The Language Instinct. The New Science of Language and Mind.
223 Pinker, S. (2001). Talk of genetics and vice versa. Nature 413, 465-466.
224 Cavalli-Sforza, L. (1999). Geni, Popoli e Lingue.
225 Goldin-Meadow, S. (1975). The Representation of Semantic Relations in a Manual Language Created by Deaf Children of Hearing Parents: a Language You Can't Dimiss Out of Hand; Iverson, J.M. & Goldin-Meadow, S. (eds.) (1998). The Nature and Functions of Gesture in Children's Communication.
226 Vogel, C. (1977). Zum biologischen Selbstverständnis des Menschen. Naturwiss. Rundsch. 30, 241-250: 247.
227 Bickerton, D. (2002). Interview. Der Spiegel 43/2002, 223-228: 225.
228 Provine, R.R. (2000). Laughter. A Scientific Investigation: 87.
229 Ambrose, S.H. (2001). Paleolithic technology and human evolution. Science 291, 1748-1754.
230 Dunbar, R.I.M. (1993). Coevolution of neocortical size, group size and language in humans (with commentary). Behav. Brain Sci. 16, 681-735
231 Dunbar, R.I.M. (1996). Grooming, Gossip, and the Evolution of Language.
232 Dunbar, R.I.M. (1998). Theory of mind and the evolution of language. In: Hurford, J.R., Studdert-Kennedy, M. & Knight, C. (eds), Approaches to the Evolution of Language: Social and Cognitive bases, 92-110: 102.
233 Moll, H., & Tomasello, M. (2007). Cooperation and human cognition: The Vygotskian intelligence hypothesis. Philos. Trans. Roy. Soc. B 362, 639-648; Tomasello, M. (2009). Why we cooperate (dt. Warum wir kooperieren, Frankfurt/M. 2010): 57.
234 Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: the origins of cultural cognition. Behav. Brain Sci. 28, 675-735: 676; vgl. Tomasello, M. & Carpenter, M. (2007). Shared intentionality. Developm. Sci. 10, 121-125.
235 Vgl. Foerster, H. von (1968). From stimulus to symbol. The economy of biological computation. In: Buckley, W. (ed.). Modern Systems Research for the Behavioral Scientist. A Sourcebook, 170-181: 180.
236 Freud, S. (1911). Formulierungen über die zwei Prinzipien des psychischen Geschehens (Gesammelte Werke, Bd. 8, 229-238): 233.
237 Burke, K.D. (1961). The Rhetoric of Religion. Studies in Logology: 40.
238 Gellner, E. (1989). Culture, constraint and community: semantic and coercive compensations for the genetic under-determination of Homo sapiens sapiens. In: Mellers, P. & Stringer, C. (eds.). The Human Revolution, 514-525: 518.
239 a.a.O.: 520.
240 McDowell, J. (1994). Mind and World: 125.
241 Cartmill, M. (1990). Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology. Intern. J. Primatol. 11, 173-192: 184.
242 ebd.
243 Vgl. Bülow, G. & Schindler, I. (1993). Schöpfung durch Kommunikation. Die Biosemiotik Friedrich S. Rothschilds: 72.
244 Rothschild, F.S. (1989). Die Biosemiotik des menschlichen Gehirns. Dynam. Psychiat. 22, 191-206: 194.
245 Stepanov, Y.S. (1971). Semiotika [russ.].
246 Peirce, C.S. (ca. 1909). Notes on metaphysics (in: Collected Papers, vol. 6, Cambridge 1935, 318-394): 322.
247 Uexküll, J. von (1940). Bedeutungslehre. In: Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Bedeutungslehre (Hamburg 1956, 103-161): 115.
248 Sebeok, T.A. (1970). Is a comparative semiotics possible? In: Pouillon, J. & Maranda, P. (eds.). Échanges et Communications. Mélanges Offerts à Claude Lévi-Strauss, Bd. 1, 614-627: 624.
249 Vgl. Sebeok, T.A. (1969). Semiotics and ethology. In: Sebeok, T.A. & Ramsay, A. (eds.). Approaches to Animal Communication, 200-231.
250 Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms (dt. Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig 1910): 466.
251 a.a.O.: 273f.
252 Helmholtz, H. von (1855-67/96). Handbuch der physiologischen Optik: 947.
253 Emmeche, C. (2002). The chicken and the Orphean egg: on the function of meaning and the meaning of function. Sign Syst. Stud. 30.1, 15-32: 20f.; vgl. 26f.
254 Vgl. Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166: 144.
255 Sebeok, T.A. (1963). Reviews. Language 39, 448-466: 465; vgl. ders. (1968). Goals and limitations of the study of animal communication. In: ders. (ed.). Animal Communications, 3-14: 12; ders. (1969). Semiotics and ethology. In: Sebeok, T.A. & Ramsay, A. (eds.). Approaches to Animal Communication, 200-231: 200; ders. (1972). Perspectives in Zoosemtiotics.
256 Sebeok (1972): 163.
257 Krampen, M. (1981). Phytosemiotics. Semiotica 36, 187-209.
258 Sebeok, T.A. (1990). Semiotics in the United States. In: Sebeok, T.A., Umiker-Sebeok, J. & Young, E.P. (eds.). The Semiotic Web 1989, 275-395: 358; ders. (1991). A Sign is just a Sign: 92.
259 Nöth, W. (1996). Ökosemiotik. Z. Semiotik 18, 7-18.
260 Peirce, C.S. (1905). Issues in pragmaticism (Collected Papers, vol. 5, Cambridge 1934, 438-463): 448 (Fußnote).
261 Deely, J. (1992). Semiotics and biosemiotics: are sign-science and life-science coextensive? In: Sebeok, T.A. & Umiker-Sebeok, J. (eds.). Biosemiotics. The Semiotic Web 1991, 45-75: 58f.
262 a.a.O.: 62.
263 Vgl. z.B. Alverdes, F. (1927). Täuschung und „Lüge" im Tierreich. In: Lipmann, O. & Plaut, P. (Hg.). Die Lüge, 332-350: 332; Kainz, F. (1961). Die „Sprache" der Tiere: 141.
264 Augustinus, De mendacio (dt. Würzburg 1953): 3 (Kap. 3).
265 Roesel von Rosenhof, A.J. (1746). Insekten-Belusti-

gungen: 1. Teil, 3. Sammlung: 1.

266 Rössler, A. (1861). Gedanken über die Bedeutung der Malerei auf den Schmetterlingsflügeln. Wiener Entomol. Monatsschr. 5, 163-166: 164.

267 Darwin, C. (1862). On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects: 45.

268 Aldrich, C. (1879). Mimicry in a snake. Amer. Nat. 13, 711-712: 712.

269 Gerstäcker (1871). [Zwei Fälle von Parasitismus]. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin im Jahre 1870, 110-123: 111.

270 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 51.

271 Alverdes (1927).

272 Kainz (1961): 144.

273 a.a.O.: 148.

274 Rüppell, G. (1969). Eine „Lüge" als gerichtete Mitteilung beim Eisfuchs (*Alopex lagopus* L.). Z. Tierpsych. 26, 371-374.

275 Vgl. Wallace, B. (1973). Misinformation, fitness, and selection. Amer. Nat. 107, 1-7; Otte, D. (1975). On the role of intraspecific deception. Amer. Nat.109, 239-242.

276 Vgl. Whiten, A. & Byrne, R. (1986). The St. Andrews catalogue of tactical deception in primates. St. Andrews Psychol. Reports 10, 1-47; dies. (1988). Tactical deception in primates. Behav. Brain Sci. 11, 233-273; dies. (eds.) (1988). Machiavellian Intelligence.

277 Mitchell, R.W. & Thompson, N.S. (eds.) (1986). Deception. Perspectives on Human and Nonhuman Deceit: 361; Sommer, V. (1992). Lob der Lüge. Täuschung und Selbstbetrug bei Tier und Mensch: 45.

278 Huxley, J.S. (1914). The courtship habits of the great crested grebe (*Podiceps cristatus*). Proc. Zool. Soc. Lond. 1914, 491-562: 506.

279 Huxley, J.S. (1923). Courtship activities in the red-throated diver. J. Linn. Soc. London 25, 253-292: 278.

280 Tinbergen, N. (1952). "Derived" activities; their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution. Quart. Rev. Biol. 27, 1-32: 24; vgl. Blest, A.D. (1961). The concept of 'ritualization'. In: Thorpe, W.H. & Zangwill, O.L. (eds.). Current Problems in Animal Behaviour, 102-124.

281 Lorenz, K. (1966). Stammes- und kulturgeschichtliche Ritenbildung. Naturw. Rundsch. 19, 361-370: 362.

282 Darwin, C. (1872). The Expression of the Emotions in Man and Animals: 94.

283 Heinroth, O. (1911). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh.V. Int. Ornithol.-Kongr. 1910, 589-702.

284 Lorenz, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 13-113): 20.

285 Lorenz, K. (1954). Psychologie und Stammesgeschichte (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 201-254): 220.

286 Lorenz, K. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 114-200): 147.

287 Lorenz, K. (1963). Das sogenannte Böse (München 1974): 62ff.; ders. (1966); ders. (1973). Die Rückseite des Spiegels (München 1977): 259ff.

288 Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I. München 1965, 13-69): 39.

289 Rothstein, H. (1857). Ueber die Gewohnheitsbewegungen. Athenaeum für rationelle Gymnastik, Bd. 4, 201-227: 212; Marie, P. (1894). Vorlesungen über die Krankheiten des Rückenmarkes: 119; Hofbauer, L. (1897). Interferenzen zwischen verschiedenen Impulsen im Centralnervensystem. Pflügers Arch. ges. Physiol. Menschen Thiere 68, 546-595: 567.

290 Wickler, W. (1992). Ritualisierung. Hist. Wb. Philos. 8, 1050-1051.

291 Morris, D. (1957). "Typical intensity" and its relation to the problem of ritualization. Behaviour 11, 1-12.

292 Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 70-114): 109.

293 Eibl-Eibesfeldt, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 437; Wickler, W. & Seibt, U. (1977). Das Prinzip Eigennutz: 55.

294 Lorenz (1963).

Literatur

Kainz, F. (1961). Die „Sprache" der Tiere.

Sebeok, T.A. (ed.). (1968). Animal Communication.

Burghardt, G.M. (1970). Defining "communication". In Johnston Jr, J. W., Moulton, D. G., & Turk, A. (eds.), Communication by Chemical Signals, 5-18.

Tembrock, G. (1971). Biokommunikation. Informationsübertragung im biologischen Bereich, 2 Bde.

Sebeok, T.A. (ed.). (1977). How Animals Communicate.

Bright, M. (1984). Animal Language.

Sommer, V. (1992). Lob der Lüge. Täuschung und Selbstbetrug bei Tier und Mensch.

Hillix, W.A. & Rumbaugh, D.M. (1998). Language in Animals. In: Greenberg, G. & Haraway, M.M. (eds.). Comparative Psychology, 837-848.

Scott-Phillips, T.C. (2008). Defining biological communication. J. evol. Biol. 21, 387-395.

Konkurrenz

Das Wort ›Konkurrenz‹ ist abgeleitet von lat. ›concurrere‹ »zusammenlaufen, zusammentreffen, aufeinanderstoßen« und wird in der Verbform mit dieser Bedeutung im 16. Jahrhundert ins Deutsche entlehnt. Erst im 18. Jahrhundert nimmt es die heutige Bedeutung »Wettbewerb« an (Herder 1787: »thätige Concurrenz mit andern Nationen«[1]).

Das englische Äquivalent ›competition‹ geht dagegen auf das lateinische Verb ›competere‹ zurück, das bereits in der römischen Antike in der Bedeutung des Strebens nach einem Gegenstand, der auch von jemand anderem angestrebt wird, verwendet wird (ähnlich auch lat. ›competitor‹ »Rivale«). Die geläufigen griechischen und lateinischen Ausdrücke für den Wettstreit im Spiel und Ernst gehen aber nicht auf diese Wurzel zurück, sondern vielmehr auf griech. ›ἀγών‹ und lat. ›agon‹ oder ›pugnax‹. Zwischen direktem Kampf und indirekter Konkurrenz wird in der Antike terminologisch meist nicht unterschieden.

Als biologischer Terminus etabliert sich der Begriff erst zu Beginn des 19. Jahrhunderts, zunächst im Kontext der Forst- und Landwirtschaft. In M.B. Borkhausens ›Handbuch der Forstbotanik‹ aus dem Jahr 1800 heißt es: »[U]nter Buchen erzieht man mit vielem Nutzen die Eichen; weil sie mit ihrer Pfahlwurzel in die Tieft gehen, aus solcher die meiste Nahrung holen, diese ihnen also nicht durch zu starke Concurrenz geraubt oder geschmälert wird«.[2] In einem von A. Thaer 1807 herausgegebenen (aber nicht übersetzten) Grundlagenwerk der Landwirtschaft, das zuerst auf Englisch erschienen ist, wird der Ausdruck auf den Wettstreit verschiedener Getreidearten bezogen: »Wo das Wachsthum und das Gedeihen einer Frucht durch die Concurrenz anderer Pflanzen [im Original: »by the occurence of other plants«[3]] gehemmt wird, wie bei dem Weizen und bei der Gerste, da erfordert der Acker einen vorzüglich feinen und lockern Zustand«[4] (vgl. auch Robertson 1808: »competition between these plants […]. In every struggle between plants of different qualities, we see that the baser gets the mastery, unless the other be rescued from his antagonist by human industry«[5]). Neben dieser Verwendung, die einen Antagonismus bezeichnet, wird das Wort ›Konkurrenz‹ um 1800 aber auch im Sinne einer kooperierenden Interaktion gebraucht (Hufeland 1800: »Das Leben entsteht durch die Konkurrenz gewisser Bedingungen, die wir daher Lebensbedingungen nennen«[6]; ↑Umwelt).

Konkurrenz ist das Verhältnis von Organismen zueinander, die eine gemeinsame Ressource nutzen, wenn diese Ressource einen begrenzenden Einfluss auf die Lebensäußerungen (insbesondere die Ernährung und Fortpflanzung) der Organismen ausübt und durch die Nutzung verbraucht wird. Aus physiologischer Perspektive ergibt sich die Konkurrenz aus der Tatsache, dass Organismen offene Systeme sind, die für ihre Erhaltung und Fortpflanzung auf Ressourcen aus der Umwelt angewiesen sind, diese Ressourcen nur in begrenzten Mengen zur Verfügung stehen, die Organismen aber durch die Natürliche Selektion auf die Maximierung ihrer Fortpflanzung und in deren Folge die Maximierung ihrer Nutzung der begrenzenden Ressourcen ausgerichtet sind.

Kampf ums Dasein (Malthus 1798) *279*
Konkurrenz (Borkhausen 1800) *277*
Kampf der Teile (Roux 1881) *282*
Allelopathie (Molisch 1937) *286*
Ausbeutungskonkurrenz (Park 1954) *284*
Gedrängekonkurrenz (Nicholson 1954) *284*
Interferenzkonkurrenz (Park 1954) *284*
Wettbewerbskonkurrenz (Nicholson 1954) *284*
apparente Konkurrenz (Holt 1977) *283*

Antike

Der Kampf unter den Lebewesen ist immer auch ein philosophisches Thema, das sich bis in die Antike zurückverfolgen lässt. Hesiod stellt die Rechtlosigkeit der Tiere, die sich gegenseitig verzehren, der geregelten Ordnung der Menschen gegenüber.[7] Eine frühe Ansicht lautet, dass der beständige Kampf der Lebewesen zu ihrer Natur gehöre, weil sie zu ihrer Selbsterhaltung auf die Zerstörung anderen Lebens angewiesen sind. Damit sich das eine Leben erhalten könne, müsse es ein anderes nehmen. Heraklit sagt, in der Übersetzung W. Jaegers: »Diese Dinge leben den Tod jener und jene sterben das Leben dieser«.[8] Ausgeweitet auf die anorganische Natur steht dahinter ein allgemeines Kontinuitätsprinzip, dem zufolge ein Gegenstand nicht aus dem Nichts entstehen kann. Bei Aristoteles heißt es, »daß das Vergehen des einen die Geburt des andern bedeutet und das Werden dieses Dinges das Vergehen eines andern«.[9] An anderer Stelle berichtet Aristoteles von einem Kampf der Organismen um Ressourcen, wenn diese knapp sind: »Kriegszustand [πόλεμος] herrscht zwischen den Tieren desselben Lebensraumes, die sich vom gleichen Futter nähren«.[10] Werde für ausreichende Nahrung gesorgt, wie dies in Zoologischen Gärten vorkomme, dann könnten auch die wildesten Tiere einträchtig nebeneinander leben, so Aristoteles. Die Konkurrenz um Nahrung bildet hier also den Grund für den Kampf unter den Tieren.

Auch unter römischen Autoren ist die Vorstellung eines Krieges in der Natur – Cicero: »bellum quasi naturale«[11] – verbreitet. Seneca bringt es auf die

knappe Formel, zu leben bedeute zu kämpfen (»Vivere [...] militare est«[12]). Plotin hält fest, dass viele Tiere andere fressen und leitet daraus ab, dass ein »dauernder Krieg« in der Natur herrsche.[13] Weil dadurch die Menge und Vielfalt des Lebens gesteigert werde, sei dies aber kein Übel. Der Tod eines Lebewesens sei vielmehr nützlich, weil er anderes Leben ermögliche. Bereits die Begrifflichkeit macht hier deutlich, wie weit die Beschreibung der Verhältnisse in der Natur aus den Verhältnissen des menschlichen Zusammenlebens entlehnt ist.

Konkurrenz und Kampf werden von der Antike bis in die Neuzeit meist im Zusammenhang dargestellt und nicht klar voneinander unterschieden. Aristoteles diskutiert zwar die Fälle der Konkurrenz und des Räubertums getrennt[14]; er entwickelt aber keine allgemeinen Begriffe dafür. Bei Plutarch findet sich die Feststellung, dass die größeren Gegner der Organismen einer Art häufig nicht ihre Fressfeinde sind, sondern ihre Konkurrenten, die die gleiche Nahrung zu sich nehmen.[15] Erst im Laufe des 19. Jahrhunderts etabliert sich aber eine klare sachliche und terminologische Unterscheidung dieser beiden Phänomene.[16]

Frühe Neuzeit: außerbiologische Bedeutungen

In seiner Beschreibung als ›natürlicher Krieg‹ ist der Begriff der Konkurrenz offensichtlich außerbiologischen Ursprungs. Es erstaunt daher nicht, wenn die Ausdrücke zur Bezeichnung der Sache in der Frühen Neuzeit primär auf den Menschen bezogen werden. Besonders deutlich wird dies bei T. Hobbes Mitte des 17. Jahrhunderts. Er sieht den Menschen gerade im Gegensatz zu den Tieren in ständiger Konkurrenz (»competition«) mit seinen Mitmenschen um Ehre und Würde.[17] Er ist der Ansicht, bei den Tieren unterscheide sich das Gemeinwohl nicht von dem Privatwohl. Beim Menschen liege dagegen ein beständiger Wettkampf vor, »because the way of one competitor, to the attaining of his desire, is to kill, subdue, supplant, or repel the other«[18]. Bei Hobbes ist der Konkurrenzbegriff demnach nicht auf eine begrenzte Ressource bezogen, die verschiedene Individuen gleichzeitig anstreben. Sie ergibt sich vielmehr aus der menschlichen Neigung, sich mit anderen zu vergleichen und sich wechselseitig Anerkennung zu verschaffen. Sie ist also ein innergesellschaftliches Phänomen, nicht eines, das die Gesellschaft in Bezug auf ihre Umwelt betrifft. Im Gegensatz zu Hobbes, der im Wesentlichen ein negatives Bild von der Konkurrenz zeichnet und deshalb die Notwendigkeit einer staatlichen Ordnung sieht, wird der Begriff bei den Klassikern der Ökonomie (z.B. bei A. Smith und D. Ricardo) zu einem Konzept, das gerade im Zusammenhang der Stabilität und der Erreichung einer für das Gemeinwohl optimalen Lösung gesehen wird. In der Preisbildung führe das Gewinnstreben des Einzelnen in der Konkurrenz mit den anderen Marktteilnehmern zu einem Konkurrenzpreis, der der langfristig niedrigste Preis ist.[19]

18. Jh.: Einbettung in die Physikotheologie

Im biologischen Kontext bezeichnet der moderne Begriff der Konkurrenz das Verhältnis einer Population zu den Ressourcen, die ihre Mitglieder am Leben erhalten. In physikotheologischen Gedanken der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird ein im Wesentlichen harmonisches Bild von der Häufigkeit der Organismen gezeichnet. Die Vermehrung einer Art wird durch die einer anderen ausgeglichen, so dass sich insgesamt ein ausbalanciertes System von mehreren miteinander koexistierenden Arten ergibt. Jeder Organismus bringt gerade so viele Nachkommen hervor, wie zur Erhaltung seiner Art notwendig ist. Schon bei C. von Linné findet sich die mathematische Überlegung, dass die ganze Erde von den Organismen einer Art bevölkert wäre, wenn die Tendenz zum exponentiellen Wachstum durch die wiederholte Fortpflanzung nicht durch andere Faktoren begrenzt wird. Als wesentlichen Grund für die Begrenzung des Populationswachstums gibt Linné die Konkurrenz um Nahrung an, wenn er behauptet, »daß nur eine gewisse und verhältnismäßige Anzahl von Thieren auf der Welt ihren Lebensunterhalt findet«.[20] Linné ist auch der Auffassung, das Populationswachstum sei der Grund für Neid, Bösartigkeit und einen »Krieg aller gegen aller«[21] – eine Formulierung, die sich später ähnlich bei D. Hume findet[22]. Als unvermeidliche und positive Kraft stellt G.L.L. Buffon 1753 die Konkurrenz und die Vernichtung des Lebens dar: »pour vivre il faut détruire, & ce n'est en effet qu'en détruisant des êtres que les animaux peuvent se nourrir & se multplier«.[23] Auch C. de Bonnet drückt den Gedanken von der lebensvernichtenden Grundlage des Lebens aus: »la destruction des uns fait la conservation des autres«.[24] Besonders bekannt und für die weitere Entwicklung der Biologie einflussreich ist die Diagnose T.H. Malthus', der 1798 ein Missverhältnis zwischen dem Wachstum einer Population in geometrischer Progression und dem der Nahrungsressourcen in nur arithmetischer Progression konstatiert. Der drohenden Nahrungsmittelknappheit müsse daher mit einer Geburtenkontrolle entgegengetreten werden.[25]

19. Jh.: Entwicklung zu einem zentralen Begriff

Zu einem wichtigen biologischen Begriff wird die

Konkurrenz erst in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Vor dieser Zeit wird zwar vereinzelt auf die Konkurrenz verwiesen, sie erscheint aber nicht als wesentlicher Faktor in der Gestaltung natürlicher Gemeinschaften von Organismen. Es ist daher eine Blindheit für das Phänomen der Konkurrenz von der Antike bis ins 19. Jahrhundert konstatiert worden (Egerton 1973: »A blindness to the existence of competition had existed among naturalists since antiquity«[26]). Vor allem der Glaube an eine (durch Gott) planvoll und harmonisch eingerichtete Welt verhindert bis ins 19. Jahrhundert eine Integration des Faktors der Konkurrenz in die Theorien der organischen Welt. Zu einem wirklich zentralen Naturfaktor wird die Konkurrenz erst mit der Evolutionstheorie C. Darwins. Darwin erwähnt als seine Vorgänger in der Betonung des Konkurrenzbegriffs für das Verständnis der Lebensphänomene den Botaniker A.P. de Candolle und den Geologen C. Lyell.[27] Auch sein Großvater Erasmus Darwin könnte in dieser Reihe stehen. Denn er gibt als erstes Gesetz der Natur an: »Eat or be eaten«, und die Natur beschreibt er an einer Stelle als ein großes Schlachthaus (»great slaughter-house, one universal scene of rapacity and injustice«).[28] De Candolle spricht 1820 von einem *permanenten Kampf* (»lutte perpétuelle«) unter den Pflanzen: »Toutes les plantes d'un pays, toutes celles d'un lieu donné, sont dans un état de guerre les unes relativement aux autres«.[29] Später heißt es bei de Candolle im Zusammenhang einer Diskussion des Parasitismus unter Pflanzen, es bestehe ein Kampf der Pflanzen, der einen großen Teil der Pflanzengeografie ausmache (»lutte des végétaux entre eux qui constitue une grande partie de la géographie botanique«).[30] Der Grund für den Kampf der Pflanzen liegt nach de Candolle in einer Konkurrenz um Raum und Nahrung. Lyell, der 1832 auf diese Passage verweist, gebraucht daran anschließend die für Darwin und seine Anhänger zentrale Formel des ***Kampfs ums Dasein***. Lyell beurteilt diesen Kampf als ein universales Prinzip des Organischen (»universal struggle for existence«).[31]

Diese Formel geht zurück auf Malthus, der sie im dritten Kapitel seines ›Essay‹ (1798) im Zusammenhang des Wettstreits von wenig zivilisierten Stämmen des Menschen miteinander verwendet.[32] Die für Darwins spätere Theorie wichtigste Form der Konkurrenz, die innerartliche zwischen Individuen, findet sich aber bei Malthus gerade nicht. Malthus konstatiert in seinem Essay allein eine Divergenz zwischen dem Wachstum einer Population und dem Wachstum der notwendigen Ressourcen, die von den Mitgliedern der Population konsumiert werden. Von einem Wettstreit unter Individuen oder Klassen – wie im späteren Marxismus – ist bei Malthus aber nicht die Rede. Er ist weit davon entfernt, die Reichen als die Sieger in einem Wettstreit mit den Armen zu konzipieren – statt tatsächlicher Fähigkeiten oder des akkumulierten Kapitals macht er vielmehr einfach den Zufall dafür verantwortlich, wer zu welcher Klasse gehört.[33] Für Malthus trifft die Ressourcenknappheit daher die Population als Ganzes – die Unterschiedenheit ihrer Mitglieder interessiert für seine These zunächst gar nicht. Es geht nicht um den Wettkampf der Individuen, sondern um den Kampf der Organismen einer Population insgesamt gegen ihre Umwelt. Die Population kann zu diesem Zweck als eine Schicksalsgemeinschaft von Gleichen verstanden werden.

Der Sache nach (aber in anderen Formulierungen) geht die Vorstellung des Kampfs eines Individuums oder einer Gemeinschaft um die Existenz weit vor Malthus zurück (↑Selektion).[34] Lyell bezieht den Kampf im Wesentlichen auf das Verhältnis zwischen Organismen verschiedener Arten und geht damit – anders als später Darwin – nicht von der individuellen Variation innerhalb einer Art aus. Aber auch für Lyell ist nicht die physische Stärke, sondern die Konkurrenzüberlegenheit hinsichtlich der Reproduktion der für den Ausgang der Konkurrenz entscheidende Aspekt: »the strength and durability of a race depends mainly on its prolificness«.[35] Lyell sieht die Konkurrenz aber als eine primär negativ wirksame Kraft und erkennt nicht ihre mögliche kreative Rolle in einer Evolution der Arten, wie sie später für Darwin zentral wird. Die Umwandlung (»conversion«) einer Art in eine andere bildet für ihn allein eine »abstrakte Möglichkeit«, über die ein »müßiger Disput« geführt werde (↑Phylogenese).[36]

Darwin: Konkurrenz als Basis der Evolution

Für Darwin wird der Konkurrenzbegriff zu einem zentralen Konzept seiner Selektionstheorie (↑Evolution; Selektion). Er übernimmt ihn von seinen Vorgängern (und aus dem durch Kapitalismus und Kolonialismus geprägten Milieu der Gesellschaft seiner Zeit[37]). Darwin kennt das Phänomen aber auch aus eigener Anschauung, insbesondere von seinen Studien zum Wachstum von Korallenriffen: Hier ist es die intensive Konkurrenz um Raum unter den Korallen, die Darwin beeindruckt.[38] In seinem Hauptwerk zur Evolution behauptet er später, alle Lebewesen würden einer starken Konkurrenz unterliegen (»all organic beings are exposed to severe competition«[39]), weil die Organismen danach strebten, sich unbegrenzt zu vermehren, die Ressourcen für ihr Leben aber begrenzt seien: »It is the doctrine of Malthus applied

with manifold force to the whole animal and vegetable kingdoms«[40]. Wesentlich für die Bedeutung des Konkurrenzbegriffs bei Darwin ist die Übertragung von einer interspezifischen auf eine intraspezifische Ebene.[41] Der Begriff wird damit in einen populationsbiologischen Kontext eingebunden. Die Tendenz zum ungebremsten exponentiellen Wachstum einer Population von sich vermehrenden Organismen führe unweigerlich zur Konkurrenz: »A struggle for existence inevitably follows from the high rate at which all organic beings tend to increase«.[42] Den Ausdruck ›struggle‹ wählt Darwin sehr bewusst und in absichtlicher Absetzung von einer Gleichgewichtsvorstellung (explizit in Absetzung von Lyells »equilibrium in the number of species«[43]), die ihm zu viel Ruhe (»quiescence«) ausdrückt; Darwin übernimmt den Ausdruck ›struggle‹ von zeitgenössischen Naturforschern, er verweist auf W. Herbert und J.D. Hooker.[44] Den »struggle« sieht Darwin auf drei Ebenen: zwischen dem einzelnen Organismus und seiner Umwelt, zwischen verschiedenen Organismen der gleichen Art und solchen verschiedener Arten. Am stärksten sieht er die Konkurrenz dort, wo die Organismen sich am ähnlichsten sind: »competition will generally be most severe between those forms which are most nearly related to each other in habits, constitution, and structure«.[45] Die Selektion werde daher die Bildung von einander verschiedenen Organismen nach sich ziehen (»divergence of character«[46]). Mit diesem Divergenzprinzip (↑Phylogenese) formuliert Darwin einen Zusammenhang zwischen Diversifizierung und Konkurrenzvermeidung – ein Zusammenhang, der ein harmonisches Nebeneinander von sich beständig diversifizierenden Arten ermöglichen könne. Darwins Denken bleibt allerdings stark von der Vorstellung eines Ausschlusses von Arten durch Konkurrenz geprägt.[47]

Die zur Divergenz der Formen führende Konkurrenz bildet in Darwins Theorie den entscheidenden Mechanismus des Fortschritts und der Höherentwicklung der Organismen (der Rationalität des kapitalistischen Wirtschaftsmodells folgend). Im Gegensatz zu den älteren auf die Harmonie und das Gleichgewicht der Natur zielenden Theorien bildet bei Darwin also die beständige Innovation und Störung des Gleichgewichts den entscheidenden Aspekt der organischen Natur.

Darwins Konzipierung der Konkurrenz geht damit in einem entscheidenden Sinne an Malthus vorbei und über ihn hinaus. Die richtungsweisende theoretische Neuerung Darwins ist es, sich die Population als heterogen, d.h. zusammengesetzt aus Konkurrenten verschiedener Typen vorzustellen. Der von Darwin beschriebene Mechanismus der Konkurrenz im Sinne einer unterschiedlichen Nachkommenzahl der Typen ist dabei gar nicht angewiesen auf den von Malthus behaupteten »struggle« im Sinne einer Nahrungsknappheit für die Population. Differenzielle Reproduktion von Organismen und damit Evolution kann es auch in Populationen geben, die unter keinem Ressourcenmangel leiden (s.u.).[48] Angesichts der Betonung, die Darwin auf den Faktor der Konkurrenz legt, stellt es eine Ironie der Evolutionstheorie dar, dass eine im weiteren Sinne darwinistische Evolution gar nicht auf das Prinzip der Konkurrenz (um Ressourcen) angewiesen ist.

Seine Vorstellung von der Konkurrenz unter den Organismen veranschaulicht Darwin anhand eines Bildes (das sich in verschiedenen Formulierungen findet; in Darwins Hauptwerk allerdings nur in der ersten Auflage[49]): Die Organismen verschiedener Arten bilden Keile, die in ein Substrat geschlagen werden und tiefer in dieses hineingleiten, wenn ein Keil an einer anderen Stelle herausrutscht, d.h. eine Art ausstirbt (»there is a force like a hundred thousand wedges trying to force every kind of structure into the gaps in the economy of nature, or rather forming gaps by thrusting out the weaker ones«).[50] Die »Lücken« in der Ökonomie der Natur stellt sich Darwin als »Plätze« in einem ökologischen System vor. Die Konkurrenz besteht wesentlich in einem Kampf der Organismen um die Besetzung dieser »Plätze« in der Ökonomie der Natur (↑Nische).

Trotz seiner Ansätze für ein Denken in Kategorien der ↑Population ist es in Darwins Argumentationen oft noch der einzelne Organismus, der als hauptsächlicher Gegenstand der Evolution erscheint. Gerade in den Metaphern des *Kampfs ums Dasein* und des *Überlebens des Angepasstesten* (»survival of the fittest«) (↑Anpassung) wird diese Fokussierung auf das einzelne Individuum deutlich. Diese Fokussierung ist in der deutschen Übersetzung *Kampf ums Dasein* noch markanter als in der englischen Formulierung, denn der Bedeutungsaspekt des Wettkampfs und der Konkurrenz, der in ›struggle‹ steckt, ist in dem deutschen ›Kampf‹ verloren gegangen. Das individualistische Verständnis der biologischen Konkurrenz mag auch ein Grund dafür sein, dass das Konzept vom Ende des 19. bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts eine vielfache Rückübertragung in den sozialen und ökonomischen Kontext erfährt – und in diesem Prozess von einem deskriptiven zu einem normativen Begriff mit weltanschaulichem Anspruch wird.[51] Nach der späteren populationszentrierten Fundierung der Evolutionstheorie bildet dagegen nicht das Überleben des einzelnen Organismus (im Kampf oder in

der Konkurrenz mit anderen Organismen), sondern seine Reproduktion, d.h. sein relativer Beitrag zur Erzeugung der Organismen seiner Population, die eigentlich evolutionstheoretisch relevante Größe. Es besteht demnach keine Konkurrenz ums Überleben, sondern um die Maximierung der Reproduktion.

Als eine schöne biografische Randnotiz der Biologiegeschichte kann es gewertet werden, dass Darwin – der eigentliche Begründer des Konkurrenzprinzips für die Natur –, in seinem intellektuellen Leben die offene Konfrontation und scharfe Debatten meidet: Nachdem er zwischen 1838 und 1842 in London die Grundzüge seiner Theorie entwickelt hat (ohne sie zu veröffentlichen), entzieht er sich der offen ausgetragenen Konkurrenz in der Großstadt, dem Kampf mit seinen Gegnern und dem Schmieden von Bündnissen mit seinen Mitstreitern, und zieht sich auf seinen Landsitz in idyllischer und harmonischer Natur zurück, um dort seine Theorie der Konkurrenz auszuarbeiten.[52]

Auch A.R. Wallace, der durch seinen Brief vom Juni 1858 Darwin zum schnellen Abschluss seiner Arbeit veranlasst, bedient sich bereits in seiner ersten Publikation zur Selektionstheorie der Rede vom ›Kampf ums Dasein‹ (»struggle for existence«).[53]

Ausweitung des Konkurrenzbegriffs

Zu einem grundlegenden Prinzip nicht nur der organischen Natur wird die Konkurrenz bei dem Physiologen W. Preyer seit Ende der 1870er Jahre. Preyer wendet sich gegen die Vorstellung einer in Eintracht und Harmonie lebenden Natur und stellt im Anschluss an Darwin dagegen das Bild eines universalen »Kampfes ums Dasein«: Es »herrscht in der belebten Natur sichtbar unsichtbar ein Kampf aller gegen alle, ein Kampf aller um alles, ein Kampf um das, was die erste Grundbedingung eines jeden Wesens ausmacht, ein Kampf um das Dasein«.[54] Später heißt es bei Preyer: »alle Thiere und Pflanzen sind Räuber, sofern sie sich gegenseitig schädigen und das Leben verkürzen«[55]; »Concurrenz ist immer und überall«[56]. Zur Stützung seiner Thesen beruft sich Preyer auch auf die Schriftsteller der deutschen Klassik, so auf F. Schiller, der dichtet: »Leicht beieinander wohnen die Gedanken./Doch hart im Raume stoßen sich die Sachen,/Wo Eines Platz nimmt, muß das Andre rücken,/Wer nicht vertrieben sein will, muß vertreiben./Da herrscht der Streit, und nur die Stärke siegt«[57], und auf Goethe, bei dem es heißt: »Alles, was entsteht, sucht sich Raum und will Dauer; deswegen verdrängt es ein anderes vom Platz und verkürzt seine Dauer«[58]. Preyer unterscheidet zwei Formen des »Kampfes um's Dasein«, die in ähnlicher Weise Mitte des 20. Jahrhunderts terminologisch fixiert werden (s.u.): »Einestheils befinden sich die Organismen im offenen Kampf miteinander, wenn einer den anderen überwältigt, wie es die Raubthiere im Grossen und Kleinen regelmässig thun, anderentheils waltet eine ruhige Concurrenz, in der ohne Fehde [...] Eines dem Anderen wegnimmt, was es selbst braucht«.[59] Preyer bezieht den Begriff der Konkurrenz nicht nur auf das Verhältnis zwischen den Organismen, sondern auch auf den »Kampf« des Lebenden »gegen die Naturgewalten«; er spricht von der »Concurrenz des Lebenden mit dem Anorganischen«[60]. Und auch die Verhältnisse der Teile innerhalb eines Organismus kennzeichnet er mit dem Begriff der Konkurrenz, eine »Concurrenz der Organe für ihre Functionen, welche die Präponderanz einzelner nur auf Kosten anderer zu Stande kommen lässt«[61] – ein Ansatz der wenig später von W. Roux zu einem »Kampf der Theile im Organismus« ausgebaut wird (s.u.). Auch auf die anorganische Natur weitet Preyer das Prinzip der Konkurrenz aus, wenn er von einer »allgemeinen chemischen Concurrenz um Beibehaltung des Zustandes« und einer »Concurrenz der Moleküle« spricht.[62] Schließlich sieht er auch die Gesellschaften des Menschen durch die Konkurrenz beherrscht. Es sei ein »Recht« der Gesellschaft, »das als unvollkommen erkannte, das Unbrauchbare und alles was ihr schädlich ist [...] auszuschliessen«.[63] In den Schriften Preyers wird der Übergang der ›Konkurrenz‹ von einem biologisch-deskriptiven zu einem sozial-normativen Konzept also besonders deutlich.

Prominente Rezeption findet die Vorstellung der Konkurrenz im Bereich des Organischen bei F. Nietzsche. Prägnant formuliert Nietzsche Mitte der 1880er Jahre: »Leben lebt immer auf Unkosten andern Lebens«[64], und er vertritt die These, dass »das Leben *essentiell*, nämlich in seinen Grundfunktionen verletzend, vergewaltigend, ausbeutend, vernichtend fungirt und gar nicht anders gedacht werden kann ohne diesen Charakter«[65]. Ausdrücklich bezeichnet Nietzsche die Ausbeutung als »organische Grundfunktion«: »sie gehört in's Wesen des Lebendigen«.[66]

Kritik an Darwin

Neben dieser biologischen und außerbiologischen Zustimmung und Anwendung des Konkurrenzbegriffs wird die Hervorhebung der Konkurrenz und des Kampfs durch Darwin und seine Nachfolger von vielen seiner Zeitgenossen aber auch als einseitig kritisiert. F. Engels urteilt in seiner ›Dialektik der Natur‹ (1873-83): »Die Wechselwirkung toter Naturkörper schließt Harmonie und Kollision, die lebender bewußtes und unbewußtes Zusammenwirken wie be-

wußten und unbewußten Kampf ein. Es ist also schon in der Natur nicht erlaubt, den einseitigen ›Kampf‹ allein auf die Fahne zu schreiben. [...] Die ganze Darwinsche Lehre vom Kampf ums Dasein ist einfach die Übertragung der Hobbesschen Lehre vom bellum omnium contra omnes und der bürgerlichen ökonomischen von der Konkurrenz, sowie der Malthusschen Bevölkerungstheorie aus der Gesellschaft in die belebte Natur«.[67] Der Biologiehistoriker E. Rádl meint zu Beginn des 20. Jahrhunderts insbesondere zu Darwins Aufsatz aus dem Jahr 1858, dieser sei »nach der Schablone der nationalökonomischen Logik geschrieben« und enthalte »fast nichts anderes als die Anwendung dieser auf die Logik der Natur«.[68] Von vielen Biologen und Philosophen der Biologie seit Ende des 19. Jahrhunderts wird bemerkt, dass die Konkurrenz nicht das letztlich fundierende Prinzip für die Biologie sein könne. Die methodische Grundlage der Biologie bilde eher der Gegenbegriff der Konkurrenz, die Kooperation und das wechselseitige Miteinander der Teile in einem Ganzen. So heißt es bei dem Neukantianer R. Kroner 1913: »Alle spezifisch organischen Prozesse haben gemeinsam, daß sie sich an oder in einem zusammenhängenden Ganzen vollziehen und zwar so, daß sie nur als Teilvorgänge, die dem Ganzen irgendwie ein- und untergeordnet sind, begriffen werden können. Die Herrschaft eines organisierten Ganzen über seine Teile – das ist das hervorstechendste Charakteristikum alles Lebens. Wenn irgendwo, so werden wir in diesem Ganzen den Faktor suchen müssen, durch den sich das Organische vom Anorganischen unterscheidet.«[69]

Roux: »Der Kampf der Theile im Organismus«

Nachdem sich das Prinzip der Natürlichen Selektion bewährt hat, um die zweckmäßigen Abwandlungen von Teilen in Organismen zu erklären, unternehmen einige Biologen den Versuch, das Prinzip auch auf die internen Verhältnissen in Organismen anzuwenden. Nicht nur das Verhältnis verschiedener Organismen, die die gleiche Ressource nutzen, sollte als Konkurrenz beschrieben werden können, sondern auch die inneren Verhältnisse der Teile in einem Organismus zueinander. Bekannt wird die These, dass der einzelne Organismus ein Ort der Konkurrenz ist, durch W. Roux' frühe Arbeit mit dem Titel ›Der Kampf der Theile im Organismus‹ (1881). Roux vertritt mit der These vom ***Kampf der Teile*** die Auffassung, jedes Gewebe und Organ in einem Organismus funktioniere im Hinblick auf seine eigene Vermehrung und seine typischen Verrichtungen, unabhängig davon, ob diese dem Ganzen des Organismus zu Gute kämen. Grundlage der Konkurrenz der Teile ist in der Vorstellung Roux' ihre Unterschiedlichkeit und ihre Tendenz zum unbegrenzten Wachstum bei aber nur begrenzten Ressourcen innerhalb des Organismus: »Die Ungleichheit der Theile wird also die Grundlage des Kampfes der Theile sein müssen; aus ihr ergiebt sich der Kampf von selber infolge des Wachsthums und, […] auch schon einfach infolge des Stoffwechsels. Denn, da alle Theile sich im Stoffwechsel verzehren, so werden sie zur Erhaltung und zur Production sich ernähren müssen, und dabei werden diejenigen Theile, welche mit der vorhandenen Nahrung oder aus sonst einem Grunde weniger gut, d.h. weniger rasch und weniger vollkommen sich zu regeneriren vermögen, bald in erheblichen Nachtheil gegen andere günstiger angelegte kommen«.[70] Weil die einzelnen Gewebe normalerweise aber doch funktional für das Ganze arbeiten, postuliert Roux ein eigenes, über den Geweben stehendes Integrationsprinzip, das für die Wachstumsbegrenzung und Aktivitätsabstimmung der Gewebe verantwortlich ist. In der Struktur des Organismus greifen demnach zwei Determinationsketten ineinander: Die erste bezieht sich auf den Aufbau des Organismus gleichsam von unten nach oben, von seinen Elementareinheiten zum Ganzen, von den Zellen über die Gewebe und Organe bis zum kompletten Organismus; die zweite, den Organismus zu einer Einheit formende Größe dagegen, die *Selbstregulation*, wie Roux sie nennt, ordnet und reguliert die Aufbauvorgänge im Organismus.[71]

Mit der Annahme eines derartigen ganzmachenden Faktors, der zu den Teilen des Organismus hinzukommt, enthält Roux' Theorie eine im Kern vitalistische Vorstellung. Entgegen diesem Modell der zentralen Steuerung der Aktivität der Organe geht die moderne Selbstorganisationstheorie davon aus, dass die Teile nicht sekundär nach ihrer Bildung einer zu ihnen hinzukommenden Ordnung bedürfen, sondern dass die organisatorische Bezogenheit der verschiedenen Gewebe und Organe aufeinander schon mit ihrer Entstehung gegeben ist. Die Einheit des Organismus wird also nicht durch etwas Drittes erzeugt, das neben den miteinander kämpfenden Teilen steht, sondern der Organismus selbst ist nichts anderes als die »Einheit des Kampfes«, wie es H. Plessner 1928 ausdrückt.[72]

Konkurrenz unter Pflanzen

Die Erfahrung, dass manche Pflanzen gut zusammen gedeihen, andere dagegen nicht, führt seit der Antike zu der Vorstellung, es gebe auch zwischen Pflanzen Freundschaften und Feindschaften, wie es G. Coseo 1578 formuliert (»Stirpium inter se amicitiae atque inimicitiae«[73]).

Aber erst der dänische Botaniker E. Warming thematisiert am Ende des 19. Jahrhunderts die Konkurrenz unter Pflanzen als den entscheidenden Faktor zur systematischen Erklärung der Zusammensetzung von Pflanzengesellschaften. Warming ist der Meinung, dass »der Wettbewerb zwischen den Pflanzenarten untereinander« von so großer Bedeutung sei, »daß viele Arten von großen Gebieten der Erdoberfläche nicht durch den unmittelbaren Eingriff der leblosen Faktoren, sondern durch ihren mittelbaren Eingriff, durch den Nahrungswettbewerb mit anderen, stärkeren Pflanzenarten, ausgeschlossen werden«.[74] Hier ist also bereits der Gedanke formuliert, dass Konkurrenz zu einem Ausschluss von Arten führen kann – das später so genannte *Konkurrenzausschlussprinzip* (↑Koexistenz).

Definition von ›Konkurrenz‹

Explizite Definitionen des Konkurrenzbegriffs werden erst im 20. Jahrhundert gegeben. Von botanischer Seite wird der Begriff Ende der 1920er Jahre knapp definiert als gemeinsamer Bedarf (an einer Ressource), der über das Angebot hinausgeht (Clements et al. 1929: »combined need in excess of the supply. […] competition exists only where two or more individuals together seek more than the space they occupy affords«[75]; Clements und Shelford 1939: »a more or less active demand in excess of the immediate supply of material or condition on the part of two or more organisms«[76]). Vielfach variiert erscheinen Definitionen dieser Art im Laufe des 20. Jahrhunderts (vgl. z.B. Crombie 1947: »Competition may be defined as the demand at the same time by more than one organism for the same resources of the environment in excess of immediate supply«[77]; Milne 1961: »Competition is the endeavour of two (or more) animals to gain the same particular thing, or to gain the measure each wants from the supply of a thing when that supply is not sufficient for both (or all)«[78]).

R.H. MacArthur, dessen Schriften für die Entwicklung der Theorien der Koexistenz von Konkurrenten sehr einflussreich sind, bezweifelt in den frühen 1970er Jahren die Möglichkeit einer präzisen Definition von ›Konkurrenz‹. Sein weitgefasster Vorschlag lautet, zwei Arten würden miteinander konkurrieren, wenn die Zunahme der einen der anderen schade (»two species are competing if an increase in either one harms the other«).[79] Als Beispiele für Konkurrenz führt MacArthur an: den direkten Kampf zwischen Organismen, die gemeinsame Nutzung einer limitierten Ressource und die gemeinsame Betroffenheit durch den gleichen Räuber. Es sind also sehr unterschiedliche Kategorien der Interaktion, die unter dem Begriff zusammengefasst werden.

Für den letzten Fall, d.h. das Vorhandensein eines gemeinsamen Räubers für Organismen verschiedener Arten, verwendet R.D. Holt 1977 den Ausdruck ***apparente Konkurrenz*** (»apparent competition«).[80] Die Konkurrenz wird hier vermittelt über den Räuber: Die Zunahme der einer Art kann zur Zunahme der Räuberart führen, die wiederum eine Verminderung der Populationsgröße der anderen Art bewirken kann.

Die bis dahin enge Verbindung, die zwischen den Prinzipien der Konkurrenz und der Selektion gezogen werden, gerät seit den 1950er Jahren in die Kritik. R.A. Fisher betont 1953, dass es in der Selektion nicht um einen Kampf unter den Organismen geht, sondern allein um ihre differenzielle Reproduktion, die auch ohne Konkurrenz vorhanden sein kann.[81] Ebenso weist L.C. Birch 1957 darauf hin, dass es eine Natürliche Selektion sehr wohl auch dann geben kann, wenn keine Konkurrenz vorliegt.[82] Denn auch ohne Ressourcenknappheit kann es eine differenzielle Vermehrung von Genen (oder Typen von Organismen) in einer Population (d.h. Selektion) geben. R. Lewontin und E. Sober tragen später zur Verbreitung und weiten Akzeptanz dieser Auffassung bei (Lewontin 1970: »[T]he element of competition between organisms for a resource in short supply is not integral to the argument. Natural selection occurs even when two bacterial strains are growing logarithmically in an excess of nutrient broth if they have different division times«[83]). Auch die von Darwin so betonte Überproduktion von Nachkommen ist für das Wirken der Selektion nicht notwendig. Selbst wenn alle Organismen überleben, kann es trotzdem eine Selektion geben. Denn entscheidend für die Selektion kann die differenzielle Reproduktion sein – es muss nicht das differenzielle Überleben sein, das bei Darwin im Vordergrund steht.

Die meisten Definitionen des Konkurrenzbegriffs beziehen sich auf die Konkurrenz als biologisches Phänomen, als ein Faktum der organischen Welt. Seit Darwin wird das Vorliegen von Konkurrenz aus Beobachtungen erschlossen. Eine positiv begründete Einführung und Einbindung des Konzepts in eine allgemeine Theorie des Organischen findet sich dagegen kaum. Zu berücksichtigen hätte eine solche systematische Einbindung, dass die Konkurrenz nicht schon aus der Fundierung des Organismus als einer Einheit der Selbstorganisation und Selbstregulation folgt, sondern erst aus seiner Konzipierung als *offenes System* (↑Bedürfnis). Weil sie nur als offene Systeme zu existieren vermögen, benötigen Organismen für ihre

Selbsterhaltung und Fortpflanzung Ressourcen aus der Umwelt. Und weil der Evolutionsprozess nicht auf die Stabilisierung von individuellen Organismen gerichtet ist, sondern auf die komparative Maximierung ihrer Vermehrung, wird auch ihr Ressourcenbedarf durch die Evolution maximiert. In einer Umwelt, die diese Ressourcen nicht unbegrenzt zur Verfügung stellt, werden diese zu knappen Gütern, so dass eine Konkurrenz um sie einsetzt. Die Konkurrenz (zumindest die Verschärfung von Konkurrenz) kann sich also in manchen Kontexten eher als Konsequenz denn als Grund der Selektion darstellen, wie Darwin dachte. Umgekehrt kann Selektion aber auch eine Verminderung der Konkurrenz bewirken (durch Diversifizierung; ↑Evolution).

Konkurrenz, Kooperation und Arterhaltung

Die von W.C. Allee et al. 1949 vertretene Anschauung, dass es auch eine »kooperative Konkurrenz« geben könne, die darin bestehen soll, dass Organismen aus der Anwesenheit anderer einen Vorteil ziehen,[84] konnte sich nicht durchsetzen. Sinnvoller erscheint es, in einem solchen Fall nicht von ›Konkurrenz‹, sondern eher einfach von ›Kooperation‹ zu sprechen. Es gibt daneben aber viele Versuche, auch die antagonistische Konkurrenz als ein biologisch nützliches Phänomen zu interpretieren. So gliedert W. Fischel 1947 die biologische Bedeutung des Kampfs bei Tieren in sechs verschiedene Bereiche: Verbesserung der Fortpflanzungsmöglichkeiten, Sicherung der Ernährungsmöglichkeiten, Herstellen einer Rangordnung, gemeinschaftsbildendes Erlebnis, geschlechtliches Stimulierungsmittel und phänotypische Auslösung psychischer Geschlechtseigenschaften (Ausbildung des geschlechtsspezifischen Verhaltens).[85] Besonders im Rahmen solcher Konzepte wie dem der ↑Arterhaltung wird von K. Lorenz und anderen für eine Sicht plädiert, welche Konkurrenz und Kampf als Mittel verstehen, die der Art nützen. So spricht Lorenz 1963 ausdrücklich vom »Arterhaltungswert des Kämpfens« und bemüht sich in seiner Monografie ›Das sogenannte Böse‹ um eine naturalistische Erklärung.[86] Mit der nachhaltigen Kritik des Arterhaltungsdenkens seit Mitte der 1960er Jahre gelten diese Versuche einer harmonischen und funktionalen Interpretation der Konkurrenz als wissenschaftlich erledigt.

Typen der Konkurrenz

Mitte der 1950er Jahre werden zwei wichtige Unterscheidungen innerhalb des Konzeptes der Konkurrenz eingeführt. T. Park differenziert zwischen Konkurrenz durch ***Interferenz*** (»interference«) und durch ***Ausbeutung*** (»exploitation«).[87] Bei der ersten besteht eine direkte Auseinandersetzung zwischen Organismen – Crombie, der bereits 1947 von Konkurrenz durch »Interferenz« spricht, beschreibt sie als eine direkte Auseinandersetzung (»direct attacks, conditioning the medium, consuming food, etc.«[88]). Die zweite Form der Konkurrenz ist dagegen allein über eine gemeinsam genutzte Ressource vermittelt. Die elementare Form der Konkurrenz durch Ausbeutung stellt der im Deutschen seit den 1880er Jahren so genannte *Raumparasitismus* dar (↑Parasitismus). Der Begriff wird ausgehend von Untersuchungen von endophytisch wachsenden Algen gebildet[89] und später auch auf Tiere übertragen[90]. Nach F. Dahl liegt ein Raumparasitismus vor, wenn bei zusammen vorkommenden Organismen einer den anderen »lediglich durch seine Gegenwart, nicht durch seine Ernährung« schädigt.[91]

Ähnlich gelagert wie Parks Differenzierung ist die Unterscheidung, die A.J. Nicholson 1954 vornimmt: Er differenziert zwischen einer ***Gedrängekonkurrenz*** (»scramble«; ungeordnete Konkurrenz) und einer ***Wettbewerbskonkurrenz*** (»contest«; geordnete Konkurrenz).[92] Erstere bezeichnet die Konkurrenz um eine Ressource, die bei ihrem Konsum verbraucht wird, z.B. Nahrung; die zweite betrifft dagegen eine Ressource, die durch ihre Verwendung nicht aufgebraucht wird, z.B. ein Nistplatz. Während bei der Gedrängekonkurrenz alle Organismen in Mitleidenschaft gezogen werden, können sich in der Wettbewerbskonkurrenz einige den Konsequenzen der Konkurrenz entziehen. Eine konstante Anzahl von Organismen (z.B. die Nistplatzbesitzer) ist hier von der Populationsdichte nicht betroffen (d.h. es liegt – bei Lebensnotwendigkeit der Ressource – eine genaue Kompensation der Reproduktionsrate durch die Mortalitätsrate vor).

Konkurrenz und Gemeinschaftsökologie

Einen ersten Versuch zur quantitativ exakten Formulierung der Konkurrenz unter Pflanzen unternimmt C. Nägeli 1874. Er untersucht dabei mehrere theoretische Fälle, u.a. denjenigen, »dass die Lebensdauer [einer Form] in gewisser Abhängigkeit stehe von der Individuenzahl der eigenen oder der concurrirenden Form«.[93] Diese Ansätze einer populationsökologischen Modellierung der Konkurrenz finden aber keine unmittelbaren Nachfolger. Erst in den 1920er und 30er Jahren wird die Theorie der Konkurrenz mit den Modellen von V. Volterra und A.J. Lotka auf eine mathematisch präzise Grundlage gestellt (↑Koexistenz). Neben den mathematischen Modellierungen erfolgen in den 1930er Jahren auch experimentelle Untersu-

chungen der Konkurrenz, zunächst meist im Labor. Am bekanntesten werden die Laborexperimente mit konkurrierenden Einzellern, die G.F. Gause 1934 veröffentlicht (vgl. Abb. 241).[94]

Seit Mitte des Jahrhunderts werden Freilandstudien durchgeführt, um den Einfluss der Konkurrenz auf die Strukturierung natürlicher Gemeinschaften zu ermitteln. Pionierhafte Studien sind die Untersuchung von Laubsängern durch R.H. MacArthur 1958[95] und von felsbewohnenden Tieren in der Brandungszone der Meere (z.B. Seepocken) durch J.H. Connell 1961[96]. Vor allem die Untersuchungen von Connell belegen durch ihre umfangreichen manipulativen Eingriffe (die experimentelle Umsetzung von Seepocken, den Ausschluss von Konkurrenten und Räubern etc.) die Bedeutung der Konkurrenz in der Strukturierung von zumindest einigen natürlichen Gemeinschaften.

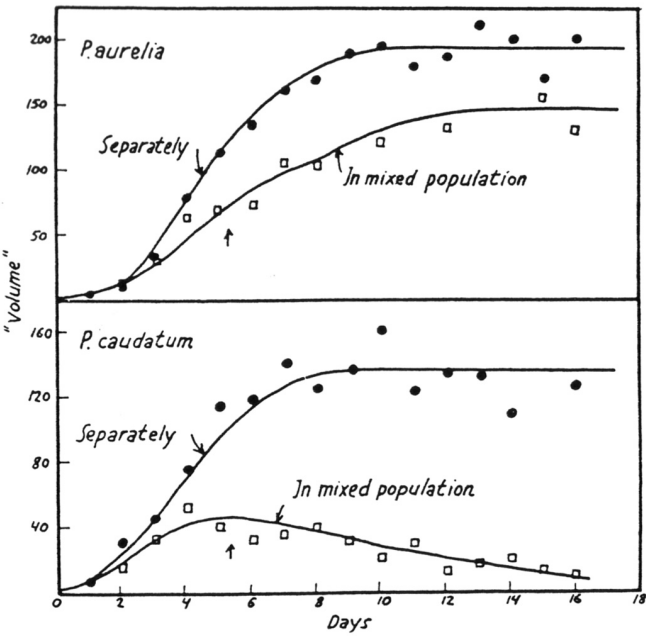


Abb. 241. Zeitlicher Verlauf der Populationsgröße von zwei Arten von Pantoffeltierchen (Paramaecium aurelia und P. caudatum) in reinen und in gemischten Kulturen (nach Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence: Fig. 25).

Nicht nur aus experimentellen, sondern v.a. aus theoretischen Gründen wird die Konkurrenz im 20. Jahrhundert allgemein als einer der wichtigsten Faktoren zur Bestimmung von Populationsgrößen und zur Gestaltung von Lebensgemeinschaften angenommen.[97] Die Konkurrenz erscheint insbesondere deshalb als eine entscheidende Größe, weil sie ein perfekt dichteabhängiger Faktor ist und über sie daher eine exakte Kompensation von Störungen und damit die langfristige Konstanz von Populationsgrößen gewährleistet werden kann (↑Gleichgewicht).[98] Die vollständige Dichteabhängigkeit unterscheidet die innerartliche Konkurrenz von anderen unvollständig dichteabhängigen Faktoren wie der Konkurrenz mit anderen Arten oder den Einfluss von Räubern (die jeweils den einen Ressourcen- bzw. Beutetyp durch andere substituieren können) (Milne 1958: »There is only one perfectly density-dependent factor, intraspecific competition«[99]). Aufgrund der perfekten Dichteabhängigkeit ist die Konkurrenz als der *ultimate Kontrollfaktor* (»ultimate controlling factor«) des Populationswachstums beschrieben worden.[100] Selbst für solche Fälle, in denen eine Kontrolle der Populationsgröße durch die Limitierung der Ressourcen nur selten gegeben ist – wie z.B. bei herbivoren Insekten, die oft einen Überfluss von Nahrung zur Verfügung haben –, wird das gelegentliche Wirken der Konkurrenz für die langfristige Konstanz der Populationsgröße verantwortlich gemacht: »If it is evoked at all, no matter how seldom, then, in the long view, it is the all-important factor in preventing extinction from multiplication to the point of collective suicide«[101].

Auch morphologische Unterschiede zwischen Organismen verschiedener Arten werden durch eine Konkurrenz bzw. Strategien der Konkurrenzvermeidung in der Vergangenheit erklärt. Es wird eine untere Grenze der Ähnlichkeit (»limiting similarity«) von Organismen verschiedener Arten angenommen, damit eine ↑Koexistenz möglich ist. In die Kritik geraten diese Auffassungen besonders seit Anfang der 1980er Jahre. Vorgeworfen wird ihnen v.a., dass sie mit einer vergangenen Konkurrenz argumentieren, ohne Belege für diese anzuführen (Connell 1980: »the ghost of competition past«).[102] Gefordert wird, die Konkurrenz in der Vergangenheit erst dann als Faktor in der Verursachung von morphologischen Unterschieden anzunehmen, wenn sich tatsächlich empirische Belege dafür finden lassen. Aufgrund seines Vergangenheitsbezugs ähnelt das Problem methodisch der Erklärung von organischen Merkmalen als Anpassungen (»Adaptationismus«; ↑Anpassung).

Bezweifelt wird im 20. Jahrhundert immer wieder, ob die Konkurrenz wirklich in allen Gemeinschaf-

ten einen entscheidenden Einfluss ausübt, oder ob in vielen Fällen nicht andere Faktoren ausschlaggebend sind. So wird insbesondere für Insektenpopulationen eine Limitierung durch Nahrungskonkurrenz für unwahrscheinlich gehalten und stattdessen klimatische Faktoren für die wichtigsten Determinanten der Populationsgröße gehalten.[103] In empirischen Studien zeigen L.C. Birch und H.G. Andrewartha 1941, dass Heuschreckenplagen in Südaustralien mit Wetterbedingungen korrelieren[104], und auch für andere Insekten wird eine dichte-unabhängige Kontrolle der Populationsgröße nachgewiesen[105]. Für herbivore Insekten wird daraufhin allgemein argumentiert, dass ihre Populationen nicht durch Nahrungskonkurrenz limitiert sind, weil ihre Nahrung, die durch die Primärproduktion erzeugte Pflanzenmasse, in unerschöpflicher Menge zur Verfügung stehe (»the world is green«).[106] Nicht synökologische Faktoren wie zwischenartliche Konkurrenz, sondern autökologische Reaktionen auf Umweltbedingungen gelten vor diesem Hintergrund als die wichtigsten strukturierenden Einflussgrößen von Gemeinschaften.

Kritische Untersuchungen der empirischen Studien weisen aber auch darauf hin, dass der Schluss auf die Irrelevanz der dichteabhängigen Faktoren nicht zwingend ist. Auch wenn die Größe der Population zu bestimmten Jahreszeiten allein von Wetterbedingungen abhängt, können die Maxima oder Minima in kritischen Phasen eines Jahres oder in kritischen Jahren insgesamt durchaus durch den Faktor der Konkurrenz bedingt sein.[107]

Allelopathie

Eine besondere Form der Konkurrenz stellt die v.a. bei Pflanzen beschriebene Abgabe von schädigenden Substanzen dar. Allgemein bestehen allelopathische Beziehungen zwischen benachbarten Organismen aufgrund von schädigenden Stoffen, die von mindestens einem der Organismen abgegeben werden. Der Terminus wird von H. Molisch 1937 eingeführt.[108] Molisch versteht unter der Allelopathie allerdings sowohl einen inhibitorischen als auch einen stimulierenden Einfluss einer Pflanze auf ihre Nachbarn. Weil der Effekt auf die Nachbarpflanze oft allein eine Frage der Konzentration eines abgegebenen Stoffes ist, wird diese weite Bedeutung des Wortes bis in die Gegenwart vertreten[109], wenn auch die engere Bedeutung, die die Allelopathie auf einen schädigenden Einfluss einengt, dem Wortstamm eher entspricht und weiter verbreitet ist.[110] Im Unterschied zur Konkurrenz um Ressourcen, die in einem Entzug von Stoffen oder Energie aus der Umgebung besteht, liegt das Wesen der Allelopathie in der Abgabe von schädigenden Stoffen in die Umwelt.[111] Bevor der Ausdruck ›Allelopathie‹ geprägt wurde, wird das Phänomen wiederholt beschrieben.[112]

Nachweise

1 Herder, J.G. (1787). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit, Bd. 3: 136 (Werke, Bd. 6, Frankfurt/M. 1989: 516).

2 Borkhausen, M.B. (1800). Theoretisch-praktisches Handbuch der Forstbotanik und Forsttechnologie, Bd. 1: 506.

3 Dickson, A.W. (1805). Practical Agriculture or a Complete System of Modern Husbandry, vol. 1: 414.

4 Dickson, A.W. (1807). Der practische Ackerbau oder vollständiges System der verbesserten neuen Landwirthschaft, Bd. 1 (hg. v. A. Thaer, Berlin 1807): 288.

5 Robertson, J. (1808). General View of the Agriculture of the County of Inverness: 138.

6 Hufeland, C.W. (1800). System der practischen Heilkunde, Bd. 1: 51.

7 Hesiod, Erga 276ff.; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 15f.

8 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B62; Übers. nach Jaeger, W. (1953). Die Theologie der milesischen Naturphilosophie (in: Gadamer, H.-G. (Hg.) (1968). Um die Begriffswelt der Vorsokratiker, 49-87): 84; vgl. Ziegler, S. (2001). Götter gegenüber Menschen: Heraklits Fragment 62. In: Schmidt, M.G. & Bisang, W. (Hg.). Philologica et linguistica. Historia, pluralitas, universitas, 512-528.

9 Aristoteles, De corruptione et generatione 318a.

10 Aristoteles, Hist. anim. 608b19.

11 Cicero, De natura deorum 125 (II, xlix).

12 Seneca, Ad Lucilium epistulae morales 96, 5.

13 Plotin, Enneaden III, 2, 15.

14 Aristoteles, Hist. anim. 608b19-609b20.

15 Plutarch, De fraterno amore 486B.

16 Vgl. Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. Quart. Rev. Biol. 48, 322-350: 329.

17 Hobbes, T. (1651). Leviathan or the Matter, Forme and Power of a Commonwealth Ecclesiastical and Civil (Oxford o.J.): 111.

18 a.a.O.: 64.

19 Smith, A. (1776). An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations; Ricardo, D. (1817). On the Principles of Political Economy and Taxation; vgl. Rammstedt, O. (1976). Konkurrenz. Hist. Wb. Philos. 4, 970-974: 971.

20 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (Abhandlungen, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56): 51.

21 Linné, C. von (1760). Politia naturae (in: Anker, J. & Dahl, S. (Hg.). Werdegang der Biologie, Leipzig 1938, 274-279): 274.

22 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Reli-

gion (Oxford 1993): 96 (pt. X).
23 Buffon, G.L.L. (1753). Le bœuf. In: Histoire naturelle générale et particulière Tome 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 358-359): 358.
24 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 284.
25 Malthus, T.H. (1798/1803). An Essay on the Principle of Population.
26 Egerton (1973): 338; vgl. ders. (1971). The concept of competition in nature before Darwin. Actes XIIe Congr. Int. Hist. Sci. Paris 1968, vol. VII, 41-46.
27 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 62.
28 Darwin, E. (1800). Phytologia, or the Philosophy of Agriculture and Gardening: 556; vgl. ders. (1803). The Temple of Nature; or, the Origin of Society: 130ff.
29 De Candolle, A.P. (1820). Géographie botanique. In: Cuvier, F. (ed.). Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 18, 359-422: 384.
30 Candolle, A.-P. de (1832). Physiologie végétale, 3 Bde.: III, 1401.
31 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: II, 56.
32 Malthus, R. (1798). An Essay on the Principle of Population: 48 (chap. 3).
33 Vgl. Bowler, P.J. (1976). Malthus, Darwin, and the concept of struggle. J. Hist. Ideas 37, 631-650: 640ff.
34 Vgl. Zirkle, C. (1941). Natural Selection before the "Origin of Species". Proc. Amer. Philos. Soc. 84, 71-123: 71; 123; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 483.
35 Lyell (1830-33): II, 56.
36 a.a.O.: II, 174f.
37 Vgl. Young, R. (1971). Darwin's metaphor: does nature select? Monist 55, 442-503; ders. (1985). Darwin's Metaphor. Nature's Place in Victorian Culture.
38 Darwin, C. (1842). The Structure and Distribution of Coral Reefs.
39 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 62.
40 a.a.O.: 63.
41 Vgl. Vorzimmer, P. (1969). Darwin, Malthus, and the theory of natural selection. J. Hist. Ideas 30, 527-542; Herbert, S. (1971). Darwin, Malthus, and selection. J. Hist. Biol. 4, 209-218; Ghiselin, M. (1971-72). The individual in the Darwinian revolution. New Lit. Hist. 3, 113-134: 123.
42 Darwin (1859): 63.
43 Lyell, C. (1830-33): II, 134.
44 Herbert, W. (1846). Local habitations and wants of plants. J. Horticult. Soc. 1, 44-59: 47; Hooker, J.D. & Thomson, T. (1855). Flora Indica: 41f.; vgl. Egerton, F.N. (1968). Studies of animal populations from Lamarck to Darwin. J. Hist. Biol. 1, 225-259: 252.
45 Darwin (1859): 121.
46 a.a.O.: 111.
47 Vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 162f.
48 Vgl. Lewontin, R. (1968). The concept of evolution. In: Sills, D.L. (ed.). International Encyclopedia of the Social Sciences, vol. 5, 202-210: 207; vgl. ders. (1970). The units of selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1, 1-18: 1; Bowler, P.J. (1976). Malthus, Darwin, and the concept of struggle. J. Hist. Ideas 37, 631-650: 634.
49 Darwin (1859): 67.
50 Darwin, C. [1838]. Notebook on Transmutation. In: De Beer, G., Rowlands, M.J. & Skramovsky, B.M. (eds.). Darwin's Notebooks on Transmutation of Species Darwin, Part IV. Bull. Brit Mus. (Nat. Hist.) Hist. Ser. 3, 135; vgl. ders. & Wallace, A. R. (1858). On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. J. Proc. Linn. Soc. (Zool.) 3, 45-62; Herbert (1971); Colp, R. Jr. (1979). Charles Darwin's vision of organic nature: "a force like a hundred thousand wedges". New York State J. Med. 79, 1622-1629.
51 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprache: 132-140; Weingart, P. (1995). "Struggle for existence": selection and retention of a mataphor. In: Maasen, S., Mendelsohn, E. & Weingart, P. (eds.). Biology as Society, Society as Biology: Metaphors, 127-151.
52 Vgl. Worster (1977/94): 167.
53 Wallace, A.R. (1859). On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type (in: Contributions to the Theory of Natural Selection. A Series of Essays, London 1870, 26-44): 32.
54 Preyer, W. (1869). Der Kampf um das Dasein: 7.
55 Preyer, W. (1879). Die Concurrenz in der Natur (Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme, Berlin 1880, 65-96): 70.
56 a.a.O.: 76.
57 Schiller, F. von (1800). Wallensteins Tod: II, 2.
58 Goethe, J.W. von (Nachlass). Maximen und Reflexionen (HA, Bd. 12, 365-547): 369.
59 Preyer (1879): 76.
60 a.a.O.: 86.
61 a.a.O.: 91.
62 a.a.O.: 83; 85.
63 Preyer (1869): 37.
64 Nietzsche, F. (1885-87). Nachgelassene Fragmente (KSA, Bd. 12): 167.
65 Nietzsche, F. (1887). Zur Genealogie der Moral. Eine Streitschrift (KSA, Bd. 5, 245-412): 312.
66 Nietzsche, F. (1886). Jenseits von Gut und Böse. Vorspiel einer Philosophie der Zukunft (KSA, Bd. 5, 9-243): 208.
67 Engels, F. (1873-83). Dialektik der Natur (MEW, Bd. 20, 307-568): 565; vgl. ders. (1875). Brief an Lawrow (MEW, Bd. 34, 169-172): 169f.
68 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 127.
69 Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 31.
70 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 69; vgl. Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie: 81ff.
71 Vgl. Weingarten (1993): 85.
72 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 195.

73 Costeo, G. (1578). De universali stirpium natura libri duo: 78f.; Zaluziansky, A. (1592). Methodi herbariae libri tres: I, XXXIII; vgl. Hoppe, B. (1976). Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit: 45.

74 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie (Berlin 1896): 94.

75 Clements, F.E., Weaver, J.E. & Hanson, H.C. (1929). Plant Competition: 317.

76 Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939). Bio-Ecology: 159.

77 Crombie, A.C. (1947). Interspecific competition. J. Anim. Ecol. 16, 44-73: 66.

78 Milne, A. (1961). Definition of competition among animals. In: Mechanisms in Biological Competition. Symp. Soc. Exper. Biol. 15, 40-61: 57.

79 MacArthur, R. (1972). Geographical Ecology: 21.

80 Holt, R.D. (1977). Predation, apparent competition and the structure of prey communities. Theor. Pop. Biol. 12, 197-229.

81 Fisher, R.A. (1953). The expansion of statistics. J. Roy. Statist. Soc., Ser. A, Part 1, 116, 1-6: 5.

82 Birch, L.C. (1957). The meanings of competition. Amer. Nat. 91, 5-18: 13.

83 Lewontin, R. (1970). The units of selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1, 1-18: 1; vgl. Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 195.

84 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 395.

85 Fischel, W. (1947). Die kämpferische Auseinandersetzung in der Tierwelt.

86 Lorenz, K. (1963). Das sogenannte Böse (München 1974): 37.

87 Park, T. (1954). Experimental studies of interspecies competitions, II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. Physiol. Zool. 27, 177-238: 179.

88 Crombie, A.C. (1947). Interspecific competition. J. Anim. Ecol. 16, 44-73: 49.

89 Klebs, G. (1881). Beiträge zur Kenntniss niederer Algenformen, Teil V. Bot. Zeitung 39, 313-319: 318; Franke, M. (1883*). Endoclonium polymorphum*. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 3, 365-376: 372.

90 Zelinka, C. (1887). Studien über Räderthiere. Der Raumparasitismus und die Anatomie von Discopus synaptae nov. gen. nov. sp. Zool. Anz. 1887, 465-468; Hertwig, R. (1910). Lehrbuch der Zoologie: 402.

91 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 39; vgl. 91f.

92 Nicholson, A.J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. Aust. J. Zool. 2, 9-65: 19f.; für die deutschen Ausdrücke vgl. Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1986/96). Ecology (dt. Ökologie, Heidelberg 1998): 150.

93 Nägeli, C. (1874). Verdrängung der Pflanzenformen durch ihre Mitbewerber. Sitzb. math.-phys. Cl. Akad. Wiss. München 4, 109-164: 132.

94 Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence; ders. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. Science 79, 16-17.

95 MacArthur, R.H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39, 599-619.

96 Connell, J.H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle, *Chthamalus stellatus*. Ecology 42, 710-723.

97 Vgl. Anonymus (1944). British Ecological Society. Easter Meeting 1944. Symposium on "The Ecology of Closely Allied Species". J. Anim. Ecol. 13, 176-177.

98 Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2, 132-178; Nicholson, A.J. & Bailey, V.A. (1935). The balance of animal populations. Proc. Zool. Soc. London 551-598; Lack, D. (1954). The Natural Regulation of Animal Numbers.

99 Milne, A. (1958). Perfect and imperfect density dependence in population dynamics. Nature 182, 1251-1252: 1251.

100 Milne, A. (1957). Theories of natural control of insect populations. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22, 253-271: 264.

101 ebd.

102 Connell, J.H. (1980). Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35, 131-138; Schoener, T.W. (1982). The controversy over interspecific competition. Amer. Sci. 70, 586-595; Simberloff, D. (1982). The status of competition theory in ecology. Ann. Zool. Fenn. 19, 241-253; Roughgarden, J. (1983). Competition and theory in community ecology. Amer. Nat. 122, 583-601; Connell, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. Amer. Nat. 111, 1119-1144; Cooper, G. (1993). The competition controversy in community ecology. Biol. Philos. 8, 359-384.

103 Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). The Distribution and Abundance of Animals.

104 Birch, L.C. & Andrewartha, H.G. (1941). The influence of weather on grasshopper plagues in South Australia. J. Dep. Agr. S. Austr. 45, 95-100.

105 Davidson, J. & Andrewartha, H.G. (1948). The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuatoins in the size of a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera). J. Anim. Ecol. 17, 200-222.

106 Hairston, N.G., Smith, F.H. & Slobodkin, L.B. (1960). Community structure, population control, and competition. Amer. Nat. 94, 421-425.

107 Varley, G.C., Gradwell, G.R. & Hassell, M.P. (1973). Insect Population Ecology; Wiens, J.A. (1977). On competition and variable environments. Amer. Sci. 65, 590-597.

108 Molisch, H. (1937). Der Einfluß einer Pflanze auf die anderen – Allelopathie.

109 Rice, E.L. (1984). Allelopathy: 1.

110 Vgl. Schumacher, W. (1962). Physiologie. In: Strasburger, E. et al., Lehrbuch der Botanik, 28. Aufl., 186-345: 300; Muller, C.H. (1966). The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. Bull. Torrey Bot. Club 93, 332-351.

111 Rice, E.L. (1974). Allelopathy; ders. (1979). Allelopathy – an update. Bot. Rev. 45, 15-109.

112 Willis, R.J. (1985). The historical basis of the concept of allelopathy. J. Hist. Biol. 18, 71-102.

Literatur

Zirkle, C. (1941). Natural Selection before the "Origin of Species". Proc. Amer. Philos. Soc. 84, 71-123.

Birch, L.C. (1957). The meanings of competition. Amer. Nat. 91, 5-18.

Milne, A. (1961). Definition of competition among animals. In: Mechanisms in Biological Competition, 40-61.

Egerton, F.N. (1971). The concept of competition in nature before Darwin. Actes XIIe Congr. Int. Hist. Sci. Paris 1968, vol. VII, 41-46.

Gale, B.C. (1972). Darwin and the concept of a struggle for existence: a study in the extrascientific origins of scientific ideas. Isis 63, 321-344.

Rammstedt, O. (1976). Konkurrenz. Hist. Wb. Philos. 4, 970-974.

Lennox, J.G. & Wilson, B.E. (1994). Natural selection and the struggle for existence. Stud. Hist. Philos. Sci. 25, 65-80.

Krankheit

Das Wort ›Krankheit‹ (mhd. ›krancheit‹ »Schwäche, Not, Leiden«) stellt eine Ableitung von dem Grundwort ›krank‹ dar (mhd. ›kranc‹ »schmal, schwach«; ahd. ›kranc‹ »hinfällig«). Das Adjektiv ›krank‹ ersetzt im Laufe der deutschen Wortgeschichte den älteren Ausdruck ›siech‹. ›Krank‹ geht wahrscheinlich auf die indogermanische Wurzel ›*ger-‹ »drehen, biegen, krümmen« zurück und bedeutet dann ursprünglich »gebeugt, gekrümmt«. Der Gegenbegriff zu ›Krankheit‹ ***Gesundheit*** (mhd. ›gesundheit‹) ist eine Ableitung von ›gesund‹ (mhd. ›gesunt‹; ahd. ›gisunt‹), das mit ›geschwind‹ verwandt ist und weiter auf indogermanisch ›*sighund-‹ und die Ausgangsbedeutung »mächtig, stark« zurückgeführt werden kann.

Antike

In den ältesten Ansätzen zur Erklärung von Krankheiten werden vielfach übernatürliche Kräfte als Ursache für das Auftreten von Krankheiten gesehen. Unterscheiden lassen sich dabei solche Auffassungen, die die Krankheit als von einem Gott verhängte Ermahnung und Sühne für begangene Sünden interpretieren (*Iatrotheologie*) und solche, die an den dämonischen Ursprung der Krankheit glauben (*Iatrodämonologie*).[1] Die frühen medizinischen Lehren differenzieren nicht klar zwischen der Krankheit und ihren Symptomen; die Krankheit wird vielmehr mit ihren Symptomen identifiziert. Außerdem werden häufig sehr verschiedene lokale Ursachen für das Erscheinen einer Krankheit angenommen.

Eine einheitliche naturalistische Theorie für alle Krankheiten wird mit der hippokratischen Säftelehre entwickelt. Nicht mehr eine übernatürliche und unerforschliche Bestrafung wird als Krankheitsursache unterstellt, sondern eine Störung der Natur des Körpers. Nach dieser Theorie, die für die Entwicklung der abendländischen Medizin bis in die Neuzeit prägend ist, liegt die Ursache einer Krankheit in der Störung des Gleichgewichts der Säfte des Körpers (»Humoralpathologie«). So wie die Gesundheit mit der Harmonie und Ordnung des Körpers in Verbindung gebracht wird, gilt die Krankheit als deren Störung.[2] Sehr unterschiedliche Krankheiten werden durch diesen einheitlichen naturalistischen Deutungsansatz zu erklären versucht. Zu einem kanonisierten Lehrgebäude wird die Humoralpathologie von dem römischen Arzt Galen entwickelt, der vier grundlegende Säfte des Körpers unterscheidet, die mit den vier Elementen in Verbindung stehen (»Vier-Säfte-Lehre«).

Nach Hippokrates kann das Phänomen der Krankheit von verschiedener Seite beleuchtet werden. Er stellt ein Beziehungsdreieck auf, in dem die drei Begriffe *Erkrankung* (»νόσημα«), *Kranker* (»νόσεον«) und *Arzt* (»ἰατρός«) in Relation zueinander stehen.[3] Terminologisch fixiert wird bei den Hippokratikern die Unterscheidung zwischen Krankheiten aus inneren Ursachen (»νούσημα«) und aus äußeren Ursachen (»πάθημα«) sowie ein beide zusammenfassender Oberbegriff (»νοῦσος«).[4] Eine allgemeine Systematik der Krankheiten entwickeln die hippokratischen Ärzte jedoch nicht; sie studieren und heilen Kranke, nicht Krankheiten.[5]

Ein anderer bereits antiker Ansatz zur Erklärung von Krankheiten geht von einer *Infektion* und einem von außen kommenden *Erreger* der Krankheit aus. Von der Möglichkeit der Ansteckung im Fall der Lepra wird bereits im Alten Testament der Bibel berichtet.[6] Im hippokratischen Korpus fehlt dagegen das Konzept des ansteckenden Erregers[7]; der erste griechische Bericht eines Erregers ist erst in der Beschreibung der Plage von Athen durch Thukydides enthalten[8]. Galen verwendet das Konzept des Erregers in einer Unterscheidung verschiedener Arten des Fiebers[9]; bei Galen und bis in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts gelten die Erreger als leblose Entitäten.

Von der »Humoral-« zur »Solidarpathologie«

Mit den Fortschritten der Naturwissenschaften wird die antike Vier-Säfte-Lehre im 16. Jahrhundert durch Paracelsus in eine Lehre von drei chemischen Prinzipien überführt (Salz, Quecksilber und Schwefel). Die Krankheiten werden damit auf chemische Eigenschaften des Körpers zurückgeführt (»Iatrochemie«).

Eine Krankheit ist eine (meist episodische) Beeinträchtigung eines Organismus in seiner funktionalen Organisation, die eine Verminderung seiner Fähigkeiten zur Selbsterhaltung oder Fortpflanzung bedingt und die zwar durch einen äußeren Einfluss verursacht sein kann, jedoch in ihrem weiteren Verlauf nicht von einer beständig wirksamen äußeren Ursache abhängt, sondern ein dem Organismus eigener Zustand ist.

Medizin (Cicero um 80 v. Chr.) *297*
Veterinärmedizin (Columella 1. Jh.) *297*
Pathologie (Galen 2. Jh.) *297*
Degeneration (Augustinus 4. Jh.) *296*
Gesundheit (mhd.) *290*
Krankheit (mhd.) *290*
Tiermedizin (Colin 1592) *298*
Tierheilkunde (Ludwig 1786) *298*
Pflanzenpathologie (Plenck 1794) *298*
Psychosomatik (Heinroth 1818) *293*
Krankheitserreger (Steinheim 1832) *293*
Hyperkrankheit (MacPhee & Marx 1997) *296*

Parallel dazu wird seit der Antike eine andere Lehre entwickelt, nach der die Erkrankungen auf Störungen in den Bewegungen fester Stoffe im Körper zurückgehen (Asklepiades), z.B. der Stoffe in den hohlen Nervenfasern (S. Santorio und A. Borelli) (»Solidarpathologie«). Spätere Deutungen der Krankheit gehen von physiologischen Störungen im Tonus der Körperfasern (»Iatrophysik«, z.B. bei Descartes) oder anatomischen Veränderungen (J. Fernel) aus. Als eigentlicher Begründer der modernen pathologischen Anatomie gilt G.B. Morgagni, der in seinem Hauptwerk von 1761 ›Über den Sitz und die Ursachen der Krankheiten, aufgespürt durch die Anatomie‹ die Krankheiten auf charakteristische Veränderungen der inneren Organe zurückzuführen versucht, indem er umfangreiche vergleichende Beobachtungen an Leichen durchführt.[10] Dieser Ansatz wird von X. Bichat am Ende des 18. Jahrhunderts weiter zu einer pathologischen Histologie ausgebaut. Bichat sieht dabei die ↑Gewebe als letzte Einheiten der Physiologie und Pathologie.[11] Auf einer organischen Hierarchieebene tiefer, nämlich der der Zellen, siedelt R. Virchow die eigentlichen Krankheitsträger an, nachdem die Zellen in der Mitte des 19. Jahrhunderts als die universalen Form- und Funktionselemente der Lebewesen identifiziert werden. »Das pathologische Wesen ist die kranke Zelle«, heißt es bei ihm, und er wird damit zum Begründer der *Zellularpathologie* (1855).[12] Mit der anatomischen Bestimmung von Teilen des Körpers als krank, seien es Organe, Gewebe oder Zellen, wird einem *lokalistischen* Prinzip in der Identifizierung der Krankheiten gefolgt: Der Organismus ist nur insofern krank, als es seine Teile sind, und nicht umgekehrt.

Seit der mittelalterlichen Scholastik wird die Krankheitslehre systematisch in verschiedene Disziplinen aufgefächert. Unterschieden werden die Lehren von den Ursachen der Krankheit (*Ätiologie*), ihrem Verlauf (*Pathogenese*), den Krankheitszeichen (*Symptomen*), der Aufnahme der Krankengeschichte (*Anamnese*), der Feststellung der Krankheit (*Diagnose*), ihrer Behandlung (*Therapie*) und der Voraussage des Krankheitsverlaufs (*Prognose*).

Eine seit der Antike bestehende Definition des Krankheitsbegriffs bestimmt die Krankheit als einen gegen die Natur des Lebewesens (»παρὰ φύσιν«; »praeter naturam«) verlaufenden gestörten Prozess (vgl. Tab. 142).[13] Fernel definiert Mitte des 16. Jahrhunderts in diesem Sinne: »Morbus est affectus corpori contra naturam insidens«[14].

Einteilung der Krankheiten

Versuche, zu einer natürlichen Systematik der

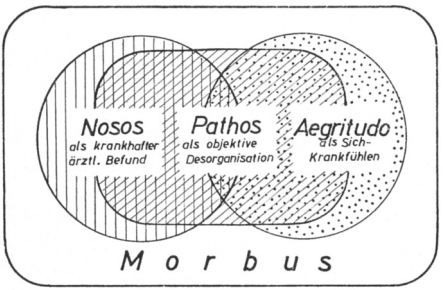


Abb. 242. Drei Aspekte der Krankheit (Morbus): die objektive physiologische oder psychologische Störung (Pathos); das klinische Krankheitsbild (Nosos) und das Krankheitserlebnis des Kranken (Aegritudo). Die einzelnen Aspekte können auch unabhängig voneinander auftreten, z.B. ein Sichkrankfühlen ohne ärztlichen Befund oder ein Krankheitsbild ohne objektive Desorganisation (aus Rothschuh, K.E. (1965). Prinzipien der Medizin: 129).

Krankheiten zu gelangen (*nosologisches System*), werden seit dem 17. Jahrhundert unternommen.[15] Voraussetzung für eine solche Systematik ist zunächst, die Krankheiten selbst als definierte Einheiten zu betrachten. Erfüllt ist diese Voraussetzung bereits in Platons Krankheitstheorie, insofern er Krankheiten als Wesen sieht, die im Hinblick auf ihre konstante Erscheinung und Dauer mit Lebewesen verglichen werden können.[16] Ausgebaut wird diese Analogie von dem englischen Arzt T. Sydenham, der Mitte des 17. Jahrhunderts den Versuch unternimmt, Krankheiten in ein ähnliches System zu bringen wie die Botaniker die Pflanzen.[17] Krankheiten stellen in dieser Sicht natürliche Arten dar, die den Tier- und Pflanzenarten ähneln. Wie diese bilden sie wohlumgrenzte Einheiten, die konstante und charakteristische Merkmale aufweisen und einen geordneten Verlauf nehmen. Später wird diese Auffassung als *ontologischer Krankheitsbegriff* bezeichnet und einem *physiologischen Krankheitsbegriff* gegenübergestellt.[18] Als Wegbereiter des ontologischen Krankheitsbegriffs in der Neuzeit gelten Paracelsus und J.B. van Helmont.[19] Im Gegensatz zur physiologischen Auffassung, der zufolge eine Krankheit in einem Ungleichgewicht der Körpersäfte besteht, geht das ontologische Krankheitsmodell von einer Krankheit als einer definierten Entität oder Substanz aus, die entweder als reales Ding in den Körper eindringt (als »Krankheitserreger«; s.u.) oder als logischer Typ eine wohldefinierte Identität aufweist.[20] Van Helmont bezeichnet eine Krankheit in diesem Sinne als ein positives, aktuales und wirkliches Wesen, das über einen Samen, eine eigene Ursache, Art und Ordnung verfügt (»Morbus est ex causa efficiente seminali,

positivo, actuali & reali, cum semine, modo specie & ordine«).[21]

Ontologischer Krankheitsbegriff

Die ontologische Anschauung der Krankheit kann so weit gehen, dass jede Krankheit selbst als ein parasitärer Organismus betrachtet (so bereits von Paracelsus)[22] oder der von der Krankheit befallene Organismus als eine niedere Lebensform gesehen wird[23]. Die Heilung besteht dann in einer erneuten Erkrankung, und zwar des kranken Organismus. Seit der Renaissance wird immer wieder vermutet, dass es kleine lebende Krankheitskeime sind, die die Ursache von Erkrankungen – besonders im Rahmen der großen Epidemien – bilden. So postuliert H. Fracastoro in der ersten Hälfte des 16. Jahrhunderts die Existenz von krankheitsauslösenden »Kontagien«, die in unsichtbaren Partikeln bestehen und »vielfache Lebenstätigkeit aufweisen«.[24] Im Gegensatz zu den Krankheiten, die durch Gifte verursacht sind, sind die »kontagiösen Krankheiten« nach Fracastoro ansteckend, können also von einem Individuum auf ein anderes übertragen werden.[25] Ebenso vertritt A. Kircher Mitte des 17. Jahrhunderts eine solche Keimtheorie der Krankheitsauslösung.[26] Auch bei W. Harvey findet sich explizit die Annahme eines ansteckenden Erregers (»contagion«) für Krankheiten und die Vorstellung von Krankheiten als autonomen Einheiten, die sich wie ein Organ in einem Körper aufgrund ihres eigenen Lebensprinzips entwickeln.[27]

Allmählich überwunden wird der ontologische Krankheitsbegriff im 19. Jahrhundert. Der Mediziner A. Röschlaub entwickelt in seiner Lehre von der Entstehung der Krankheiten (»Pathogenie«) die Vorstellung, dass auch Krankheiten, d.h. »Zustände des Uebelbefindens« als »Lebenserscheinungen am organischen Körper« zu werten sind. Röschlaubs Krankheitslehre stellt eine vom Organismus ausgehende Theorie dar. Weil sie Krankheiten in den Zusammenhang von physiologischen Lebensprozessen stellt, gibt es in ihr keine Krankheiten, die nicht »natürlich« sind[28]: Es habe »die Nosologie bloß einen Zweig der Geschichte der Natur des Organismus darzustellen«[29]. Eine ähnliche Sicht vertritt bereits in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts J. Brown: Brown interpretiert alle Krankheiten als Ausdruck gestörter Erregbarkeit, d.h. als Störung des Verhältnisses von Organismus und Umwelt (»Brownianismus«). Er wählt somit ebenfalls einen physiologischen Ausgangspunkt für die Krankheitslehre. In diesem Sinne versteht C. Bernard 1865 Krankheiten als »physiologische Phänomene« unter besonderen Bedingungen (»Les malades ne sont au fond que des phénomènes physiologiques dans des conditions nouvelles qu'il s'agit déterminer«[30]). Gegen die Identifikation der Krankheiten mit den Krankheitserregern wendet sich Ende des 19. Jahrhunderts R. Virchow. Er plädiert für eine strikte Trennung von der Krankheit als Entität (»ens morbi«) und der Ursache der Krankheit (»causa morbi«).[31] Virchow weist dabei auf die komplexe, von vielen Faktoren abhängige Verbindung von Krankheitserreger und Krankheitsauslösung hin: In einem Organismus können sich Krankheitserreger befinden, ohne dass diese tatsächlich die Krankheit auslösen.[32]

Von der Polarität zum Kontinuum

Gegen den alten ontologischen Krankheitsbegriff wirkt auch eine andere Entwicklung: Seit den 1820er Jahren erscheint eine Krankheit nicht mehr als ein absolut und qualitativ definierter Zustand, sondern als ein graduierbares Phänomen, das durch ein Mehr oder Weniger charakterisiert werden kann. Krankheitszustände gelten daher als bloß quantitative Abweichungen von der Gesundheit (dies findet seinen Ausdruck in der häufigen Rede von Krankheiten als Ausdruck einer Hypo- oder Hyperfunktion in dieser Zeit).[33] Befördert wird diese Entwicklung durch die vergleichenden Untersuchungen É. und I. Geoffroy Saint-Hilaires zur Normalität und Anomalie anatomischer Strukturen.[34] Im Gegensatz zur älteren Monsterforschung wird das Anomale im Sinne einer Unregelmäßigkeit oder Abweichung vom artspezifischen Typus verstanden. Weil dabei unter die Anomalien sowohl nicht-krankhafte Varietäten und Abarten einer Art als auch Missbildungen und Monstrositäten fallen, erfährt die polarisierende Gegenüberstellung von dem Gesunden und dem Kranken in diesen Untersuchungen ihre Schärfe.[35] ›Krankheit‹ bezeichnet in der Folge ein zunehmend unscharfes Phänomen, das besser mittels statistischer Methoden als scharfer begrifflicher Abgrenzungen dargestellt werden kann.[36]

Krankheitserreger

Die Vorstellung, dass Krankheiten auf definierte Erreger zurückgehen, die in einen gesunden Körper eindringen und ihn infizieren, hat ihre Wurzeln in dem ontologischen Krankheitsbegriff (s.o.). Im 19. Jahrhundert werden mit der tatsächlichen Entdeckung zahlreicher Mikroorganismen als Urheber von Krankheiten sowohl des Menschen als auch der Pflanzen und Tiere diese zwar nicht mehr als die Krankheit selbst betrachtet, es wird aber doch die enge und spezifische Beziehung zwischen einem bestimmten Mikroorganismus und einer Krankheit

nachgewiesen.[37] Seit den 1830er Jahren wird in diesem Zusammenhang, besonders in der Untersuchung der Cholera, die Annahme von ***Krankheitserregern*** diskutiert (Steinheim 1832: »der Krankheitserreger ist ein außerhalb des organischen Geschlechtes, in dem er herrscht, erzeugtes Agens; […] dieses Agens [ruft] durch den erregten Krankheitsproceß ein Contagium hervor«[38]). Nicht nur kleine Organismen, sondern auch anorganische oder faulende Stoffe werden dabei ›Krankheitserreger‹ genannt; so werden »bestimmte zersetzte Stoffe als Krankheitserreger für gewisse Krankheiten« diskutiert.[39] F. Hueppe schlägt 1886 vor, die Bakterien, die eine Krankheit tatsächlich auslösen, als ›Krankheitserreger‹ zu bezeichnen.[40] Näher analysiert wird der Begriff der Krankheitsursache vor dem Hintergrund, dass nicht jeder Stoff oder jeder Mikroorganismus eines Typs in jeder Situation auch eine Krankheit auslöst. Dabei gewinnen die Begriffe der *Konstitution* und *Disposition* zentrale Bedeutung. A. Gottstein unterscheidet 1897 bei Infektionskrankheiten die beiden Größen der »Virulenzstärke« des Erregers und der »Resistenz« oder »Konstitutionskraft« des befallenen Organismus. Der Quotient aus Virulenz und Konstitution bildet nach Gottstein die Disposition für die Erkrankung.[41] Diese Ansätze werden von F. Martius zu einer *Konstitutionspathologie* weiter ausgebaut. Nach Martius sollte das Konzept einer äußeren Krankheitsursache ganz fallen gelassen werden und nur von auslösenden Momenten, wie z.B. Giften und Erregern gesprochen werden.[42]

Lokalismus versus Holismus

Die Medizin des 20. Jahrhunderts ist durch eine Abwendung von lokalistischen Vorstellungen und einer *ganzheitlichen* Betrachtung des kranken Organismus charakterisiert. Die Krankheit wird als Prozess begriffen – wie dies im 19. Jahrhundert bereits 1838 von K.W. Stark erfolgt[43] –, als Ausdruck einer fehlenden Anpassung an die Lebensbedingungen.[44] In diesem Zusammenhang wird verstärkt die psychische Verursachung vieler Krankheiten hervorgehoben. Als Wegbereiter dieser Richtung der Medizin in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts gelten neben S. Freud S. Ferenczi[45] und G. Groddeck[46]. Als *terminus technicus* etabliert sich hier der Begriff der *psychosomatischen* Krankheit.[47] Das Wort ***Psychosomatik*** geht auf J.C. Heinroth zurück, der damit 1818 allgemein die Korrelation von körperlichen und seelischen Veränderungen bezeichnet.[48]

Seit den 1960er Jahren wird der Versuch unternommen, die verschiedenen Ansätze der Pathologie in einer integrierten Sicht zusammenzuführen. In Deutschland läuft diese Absicht unter dem Titel *Theoretische Pathologie*, nachdem W. Doerr Mitte der 1960er Jahre in der Heidelberger Akademie der Wissenschaften eine »Kommission für Theoretische Pathologie« gründete, in der das Ziel verfolgt wird, ein »elementares Verstehen für jegliche Krankheitsentwicklung« zu verwirklichen.[49]

Aspekte und Typen von Krankheiten

Um die verschiedenen Aspekte des Krankheitsbegriffs voneinander abzugrenzen, schlägt K.E. Rothschuh 1965 folgende Begriffe vor (vgl. Abb. 242): *Pathos* steht für die krankhafte Desorganisation des Organismus, also die objektiv vorliegende Funktionsstörung (naturwissenschaftlicher Krankheitsbegriff); *Nosos* steht für das Krankheitsbild als ärztlicher Befund (z.B. Kropf, Krebs) (klinischer Krankheitsbegriff); *Aegritudo* bezeichnet das subjektive Gefühl des Unwohlseins des Kranken (personalistischer Krankheitsbegriff); und *Morbus* soll den umfassenden Oberbegriff darstellen.[50] (Die klassische Unterscheidung von ›Pathos‹ und ›Nosos‹ wird nicht einheitlich gehandhabt. H. Ribbert ist 1909 der Ansicht, ›Pathos‹ bezeichne die subjektive Seite des ›Nosos‹, »das durch die funktionelle Störung herbeigeführte Leiden«[51]; L. Aschoff versteht dagegen im gleichen Jahr unter ›Pathos‹ den »Krankheitszustand«, ›Nosos‹ bezeichne dagegen den »Krankheitsprozeß«.[52]) Die Differenz zwischen klinischem Krankheitsbild und subjektivem Leiden wird seit langem gesehen: Es kann ein Leiden ohne klinischen Befund geben, und es kann einen klinischen Befund ohne Leiden geben.[53] Eine Definition der Gesundheit, die in ausgeprägter Weise die subjektive Seite betont, liegt in der Satzung der Weltgesundheitsorganisation vor. Dort wird die Gesundheit definiert als »Zustand völligen körperlichen, seelischen und sozialen Wohlbefindens«.[54]

Eine allgemeine Einteilung der Krankheiten kann nach der Spezifität ihrer auslösenden Ursachen und ihrer Erscheinungsformen erfolgen (mit vier Formen von spezifisch verursachten mit spezifischen Krankheitsbildern bis hin unspezifisch verursachten mit unspezifischen Krankheitsbildern).[55] Die Unterscheidung von *akuten*, d.h. unvermittelt einsetzenden und kurz anhaltenden, und *chronischen*, d.h. langwierigen Krankheiten wird bereits von römischen Ärzten getroffen (»morbus acutus« und »morbus chronicus« oder »morbus longus«).[56] In den hippokratischen Schriften ist diese Unterscheidung unscharf und steht neben anderen Einteilungen. Die langwierigen, chronischen Krankheiten werden von den Hippokratikern im Allgemeinen als unheilbar angesehen; ihre Heilungsbemühungen richten sich daher v.a. auf die

akuten Krankheiten. Eine scharfe Gegenüberstellung von akuten und chronischen Krankheiten wird von Soranos und Caelius Aurelianus am Anfang des 2. nachchristlichen Jahrhunderts entwickelt.[57] Galen gibt verschiedene Erklärungen der Unterscheidung, wobei weniger die Dauer der Krankheit als die Geschwindigkeit ihres Fortschreitens das Abgrenzungskriterium bildet.[58] Es gibt demnach sowohl langandauernde akute Krankheiten als auch kurz verlaufende, die nicht akut einsetzen. Die Differenzierung zwischen den akuten und chronischen Krankheiten wird allerdings nicht immer einheitlich verstanden. Zusätzlich zu dem plötzlichen Einsetzen gilt auch der typische, fieberhafte Verlauf als ein Charakteristikum der akuten Krankheiten.[59] Daneben wird seit der Antike auch innerhalb einer Krankheit zwischen einem akuten und einem chronischen Verlauf unterschieden. Im Gegensatz zu den alten überlieferten Einteilungen ist K. Sprengel am Ende des 18. Jahrhunderts der Meinung, dass die Dauer der Krankheit nichts Wesentliches ist, sondern allein von zufälligen Umständen und subjektiver Verschiedenheit herrührt[60] – eine Auffassung, die sich bis ins 20. Jahrhundert erhält, insofern bereits die Bestimmung der Dauer einer Krankheit als »nicht wissenschaftlich fundiert« erscheint[61].

Krankheit als soziales Konstrukt

Von juristischer und sozialwissenschaftlicher Seite wird ein Krankheitsbegriff erarbeitet, der ein wesentlich soziales Moment enthält. Im Mittelpunkt dieser Bestimmungen steht die für die Krankenversicherung relevante *Arbeitsunfähigkeit* und *Behandlungsbedürftigkeit* des kranken Menschen.[62] Mit dem Austritt aus seiner jeweiligen Arbeitswelt und dem Eintritt in die medizinische Versorgung vollzieht der kranke Mensch in der modernen Gesellschaft einen Wechsel von einem sozialen System in ein anderes. Was als Krankheit definiert wird, hängt dabei zumindest z.T. von der Relation des Kranken zu einem gesellschaftlichen System ab.[63] Deutlich wird in diesen Ansätzen die nicht naturalistische, sondern soziale Basis der Identifikation von Krankheiten: Als ›krank‹ gilt nicht ein mit naturwissenschaftlichen Methoden erfasster Zustand, sondern eine soziale Zuschreibung, die auf Wertsetzungen beruht.

Naturalistische Krankheitsdefinitionen

Neben dieser Interpretation von Krankheit als sozialem Konstrukt werden weiterhin naturalistische Krankheitsdefinitionen gegeben. Die Bestimmung des Krankheitsbegriffs soll bei diesen Ansätzen unabhängig von einer Bewertung erfolgen. Angelehnt sind diese Definitionen meist an Galens Sicht der Krankheit als naturwidrige und untypische Erscheinung. Krankheiten sind allerdings nicht nur anders als die Norm, sondern sie stellen auch eine Benachteiligung in biologischer Hinsicht dar, d.h. sie vermindern die Überlebens- und Fortpflanzungsaussichten eines Organismus.[64] Seit den 1950er Jahren wird versucht, Krankheiten im Rahmen von kybernetischen Modellen zu beschreiben. Für K.E. Rothschuh sind Krankheiten allgemein Ausdruck des Versagens der Steuerungs- und Regelungseinrichtungen eines Organismus.[65] Eine Definition, die sich auf die Störung der inneren funktionalen Struktur des Organismus bezieht, gibt auch C. Boorse 1977. Um eine Krankheit als Eigenschaft eines Organismus zu kennzeichnen, die auch ohne fortwährende äußere Ursache Bestand hat, bezeichnet Boorse sie als einen inneren Zustand (vgl. Tab. 142).[66] Ähnlich lautet die Definition im »Brockhaus« aus dem Jahr 1990, nach der Krankheiten »Störungen im Ablauf der normalen Lebensvorgänge« bilden (vgl. Tab. 142). Schwierigkeiten bereiten diesen Definitionen solche Fälle von Störungen, die weit verbreitet und nicht untypisch sind, wie z.B. Karies.

Eine wichtige Ergänzung des naturalistischen Krankheitsbegriffs nehmen C.M. Culver und B. Gert 1982 vor: Danach besteht eine Krankheit nicht allein in der Minderung der Überlebens- und Fortpflanzungsaussichten eines Organismus aufgrund eines äußeren Einflusses; vielmehr bildet die das Übel bewirkende Ursache – im Gegensatz zu einer Verletzung oder einer Unterdrückung durch äußere Faktoren – selbst einen Teil des Organismus (oder der Person). Nach der Definition der Autoren hat eine Person dann und nur dann eine Krankheit (»malady«), wenn das Übel, unter dem sie leidet, nicht eine aufrechterhaltende Ursache (»sustaining cause«) hat, die eindeutig von der Person verschieden ist (vgl. Tab. 142).[67] Eine Krankheit ist damit also als eine Eigenschaft eines Organismus zu betrachten, die durch Prozesse im Organismus selbst verursacht wird (auch wenn der ursprüngliche Auslöser außerhalb des Organismus liegen kann). Wie aus der Definition deutlich wird, weisen die Autoren ausdrücklich darauf hin, dass ihr Konzept von Krankheit (»malady«) ein normativer Begriff ist, der ein Übel bezeichnet, dem ein Organismus nicht indifferent gegenübersteht, sondern das vielmehr ein Leiden bedingt.[68]

Normative Ansätze

Um die Probleme der rein naturalistischen oder statistischen Krankheitsdefinitionen zu vermeiden, erweitern andere Ansätze die naturalistische Begriffs-

Naturwidrigkeit
»νόσος ἐστὶ διάθεσις παρὰ φύσιν« [morbus constitutio corporis est praeter naturam] (Galen, De symp. diff. 47).

»Morbus est affectus corpori contra naturam insidens« (Fernel 1542/1610, 2, 179).

Normabweichung
»Krankheit, Störungen im Ablauf der normalen Lebensvorgänge in Organen und Organsystemen durch einen Reiz, der zu einer von der Norm abweichenden vorübergehenden Beeinträchtigung der phys. Funktionen und/oder der psych. Befindlichkeit ggf. auch zu wahrnehmbaren körperl. Veränderungen, im Extremfall zum Tod führt« (Brockhaus 1990, 444).

physiologisches Phänomen
»Les malades ne sont au fond que des phénomènes physiologiques dans des conditions nouvelles qu'il s'agit déterminer« (Bernard 1865, 346).

Funktionsstörung
»A disease is a type of internal state which is either an impairment of normal functional ability, i.e. a reduction of one or more functional abilities below typical efficiency, or a limitation on functional ability caused by environmental agents« (Boorse 1977, 567).

biologische Benachteiligung
»A disease ist the sum of the abnormal phenomena displayed by a group of living organisms in association with a specified common characteristic or set of characteristics by which they differ from the norm for their species in such a way as to place them at a biolocial disadvantage« (Scadding 1967, 877).

Behandlungsbedürftigkeit und Arbeitsunfähigkeit
»Der Begriff der Krankheit im Sinne des II. Buches der Reichsversicherungsordnung ist von Rechtsprechung und Schrifttum übereinstimmend dahin festgelegt, daß man darunter einen regelwidrigen körperlichen oder geistigen Zustand versteht, der entweder Behandlungsbedürftigkeit oder Arbeitsunfähigkeit oder beides zur Folge hat« (Schweighäuser 1938, 76).

sozial zugeschriebene Behandlungsbedürftigkeit
»[T]he concept of disease may be a basically heterogenous concept standing for a set of phenomena collected together out of diverse social interests, not on the basis of the recognition of a natural type or a common conceptual structure. Disease would then be whatever physicians in a particular society treat, rendering circular the definitions of disease and medicine« (Engelhardt 1975, 127).

Leiden oder Leidensrisiko
»A person has a malady if and only if he has a condition, other than his rational beliefs and desires, such that he is suffering, or at increased risk of suffering, an evil (death, pain, disability, loss of freedom or opportunity, or loss of pleasure) in the absence of a distinct sustaining cause« (Culver & Gert 1982, 81).

Subjektiv empfundene oder objektive Veränderung
»[I].w.S. das Fehlen von Gesundheit, i.e.S. das Vorhandensein von subjektiv empfundenen und/oder objektiv feststellbaren körperl., geistigen und/oder seel. Veränderungen bzw. Störungen, die vorübergehend oder dauerhaft sein können und im Extremfall zum Tod führen« (Brockhaus 2006, 673).

Tab. 142. Definitionen des Krankheitsbegriffs.

bestimmung und machen die Zuschreibung einer Krankheit zu einer Frage der Bewertung. Dies gilt z.B. für H.T. Engelhardts Definition, der eine Krankheit 1975 als die Summe abnormer Phänomene sieht, die sich bei einer Gruppe von Organismen zeigen und die als signifikante Benachteiligung beurteilt werden (vgl. Tab. 142). Auch W. Wieland entwickelt 1986 einen Krankheitsbegriff in diesem Sinne, wenn er ihn als »praktischen normativen Begriff« versteht: »Mit Hilfe praktischer Begriffe bestimmt man, was sein soll oder nicht sein soll, nicht aber, was ist oder nicht ist«[69]. Weiter führt er aus: »Ein praktikabler Krankheitsbegriff ist in seinem Kern stets ein deontologischer Begriff. Er ist daher bestimmt, auf Zustände angewendet zu werden, die nicht sein sollen, deren Änderung deswegen gerechtfertigt werden kann. Wer einen Zustand als krank bezeichnet, will damit zugleich eine Veränderung dieses Zustandes legitimieren«.[70] In der ersten Jahrhunderthälfte formuliert K. Jaspers dies in der These, dass »in dem Worte Krankheit sich Wertbegriffe und Seinsbegriffe immer miteinander verschlingen«: »›Krank‹ ist ein allgemeiner Unwertbegriff, der alle möglichen Unwerte umfaßt«[71].

Kontextspezifische Bestimmungen
Die Schwierigkeiten einer objektiven und umfassenden Bestimmung des Krankheitsbegriffs führen inzwischen dazu, den Ansatz einer allgemeinen Definition aufzugeben und allein kontextspezifisch Krankheiten zu definieren.[72] Enthalten ist diese Sicht bereits in den Analysen G. Canguilhems, der die Bestimmung des Pathologischen und Normalen auf die Verhältnisse eines einzelnen Individuums relativiert (»individuelle Norm«; ↑Gleichgewicht/Norm): »Betrachtet man viele Personen zugleich, so ist die Grenze zwischen Normalem und Pathologischem ganz unbestimmt; beobachtet man indessen eine Zeit lang ein und dieselbe Person, so läßt sie sich sehr genau festlegen. Das unter bestimmten Bedingungen Nor-

male, weil Normative, kann in einer anderen Situation zum Pathologischen werden, obwohl es selbst gleich bleibt. Das Urteil über diese Veränderung liegt allein beim einzelnen Menschen: er nur leidet unter ihr«.[73] Auch wenn sich die individuelle Norm also nicht aus der statistischen Verteilung ableiten lässt, ist sie nach Canguilhem aber doch eine Norm im Sinne einer Normativität, eines Wertbegriffs für das Individuum, denn das Leben ist nach Canguilhem eine »normative Aktivität«, die immer eine »Wertsetzung«, die Unterscheidung von ›nützlich‹ und ›schädlich‹ enthält: »Es gibt kein Leben ohne Lebensnormen«.[74]

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird das Vorliegen einer scharfen Grenze zwischen Krankheit und Gesundheit von verschiedener Seite bezweifelt. So schreibt H. Schipperges 1993: »Gesundheit und Krankheit gehen ineinander über; sie sind Prozesse und keine Zustände«[75]; »Krankheit gilt [...] weniger als Defekt an einem Mechanismus denn als Antwort eines lebendigen Systems auf die vielfältigen Herausforderungen der Lebenswelt«.[76] »Krankheit ist somit kein bloßes Abweichen von der Norm eines Naturgefüges; sie bleibt vielmehr eingeflochten in des Menschen erlebter und erlittener Existenz. Sie gibt ihm bei allen Risiken auch die Chance zur Selbstbestimmung und Selbstverwirklichung. Unter diesem Aspekt wird der Mensch zentral von seiner fragilen Verfassung aus als ›pathische Existenz‹ gedeutet, weil er als ein Ganzes leibhaftig verwurzelt ist in der labilen Natur wie er auch in der rhythmischen Wiederkehr der Zeit sein Leben zu führen hat«[77].

Krankheit als Spezifikum von Organismen

Die »pathische Existenz« und »labile Natur« stellt ein Charakteristikum von Organismen dar. Es liegt in ihrer Daseinsform, dass sie beständig gefährdet sind, also in ihrer Existenz gestört und zerstört werden können. Dies gilt für anorganische Körper gerade nicht. Zu Beginn des 19. Jahrhunderts weist X. Bichat auf diesen Unterschied hin: »Es giebt nichts in den physischen Wissenschaften, was der Therapeutik in den physiologischen entspräche«.[78] Die Wissenschaft der Pathologie könne es daher nur in Bezug auf »vitale Erscheinungen« geben, nicht aber für die »physischen Erscheinungen«. In den 1870er Jahren formuliert F. Nietzsche: »Leben überhaupt heisst in Gefahr sein«.[79] Die Gefährdung des Lebens gehört also *analytisch* zum Begriff des Lebens. Nur ein System, das gestört und zerstört werden kann, ist ein Organismus; und er ist es nur solange, wie diese Störbarkeit besteht. Eine Welt, in der organisierte Systeme in ihrem Bestand nicht gefährdet sind (ein Paradies), kann es aus begrifflichen Gründen daher nicht geben. Denn ein in seinem Bestand nicht gefährdetes, sondern naturgesetzlich auch in Bezug auf seinen Erhalt determiniertes System ist kein organisiertes System (kein Organismus) mehr.[80] Andererseits können aber auch nur organisierte Systeme therapiert und repariert werden: »Der Begriff der Reparatur kommt in der Physik nicht vor« (Bischof 1988).[81]

Hyperkrankheit

Als ›Hyperkrankheit‹ (engl. »hyperdisease«) wird eine Krankheit bezeichnet, die eine ganze Art bedroht. R.D.E. MacPhee und P.D. Marx führen diesen Ausdruck 1997 im Zusammenhang einer Analyse des Aussterbens von Säugetierarten auf Madagaskar nach der Kolonisierung der Insel durch den Menschen ein.[82] Hyperkrankheiten können für das Aussterben nicht weniger Tierarten verantwortlich sein, nachdem diese mit Krankheitserregern des Menschen oder seiner Haustiere in Kontakt gekommen sind. Die Hypothese der Hyperkrankheit zur Erklärung von Aussterbeereignissen ist aber umstritten, weil ein Krankheitserreger mit dem Aussterben seiner Wirtsart seine Lebensgrundlage verliert (wenn er keine weiteren Wirte hat) und es daher zu einem Gleichgewicht zwischen den Populationsgrößen des Wirts und Krankheitserregers kommen sollte.

Degeneration

Seit der Spätantike erscheint das lateinische Substantiv ›degeneratio‹ vereinzelt, um Abweichungen von einem Normal- oder Gesundheitszustand zu bezeichnen (Augustinus 4. Jh.: »in nostram salutem sine ulla degeneratione manauerit«[83]; Alain de Lille 12. Jh.: »in bestias morum degeneratione transmigrant«[84]; Johannes von Ford 12-13. Jh.: »De flore et fructuum degeneratione, quae hodie in plerisque uineis cernitur«[85]). In der Renaissance wird das Wort vermehrt in medizinisch-biologischen Texten verwendet (Vives vor 1540: »in belluas degenerationem, morbos, debilitates, proclivitatem ad pessima«[86]; Marcellus Vergilius 1518: »plantam degeneratione in aliud genus«[87]). Im Französischen erscheint der Ausdruck ›dégénération‹ im 15. Jahrhundert. Er tritt ebenso wie das lateinische ›degeneratio‹ in der Bedeutung »Rückentwicklung, Verkümmerung, Ausartung« auf. Das Wort trägt bis ins 18. Jahrhundert u.a. die Bedeutung der Umwandlung der Individuen einer Art in die einer anderen, einfacher gebauten (als Synonym für ›Transmutation‹) (Chambers 1728: »Degeneration […:] the Change of a Plant of one Kind into that

of another viler Kind. Thus, […] Wheat degenerates into Tares«[88]).

Die heutige allgemeinsprachliche Bedeutung des Wortes ist eindeutig wertend; die biologische Bedeutung schwankt dagegen zwischen einem rein deskriptiven und einem evaluativen Sinn. Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts dominiert in der Biologie die deskriptive Bedeutung. So versteht J.F. Blumenbach 1779 unter einer Degeneration im Wesentlichen die »Abweichungen« der Nachkommen von den Eltern; die Degenerationen bringt er in Zusammenhang mit den Spielarten und Varietäten eines Typus.[89] Hundert Jahre später verwendet auch E. Haeckel den Begriff weitgehend neutral im Sinne des Abbaus der Differenzierung organischer Strukturen, wie er im Laufe der Evolution auftreten kann.[90] Sein Schüler E.R. Lankester definiert eine Degeneration als Anpassungserscheinung an einfache Lebensräume: »a gradual change of the structure in which the organism becomes adapted to less varied and less complex conditions of life«.[91] Lankester diskutiert zahlreiche Beispiele von Degenerationen und sieht sie vor allem bei Parasiten verwirklicht, die als Anpassung an die Physiologie ihres Wirts auf viele organische Strukturen verzichten können: »Let the parasitic life once be secured, and away go legs, jaws, eyes, and ears; the active, highly gifted crab, insect, or annelid may become a mere sac, absorbing nourishment and laying eggs«.[92] Bei aller vordergründigen Neutralität sind die biologischen Beschreibungen der Degenerationen häufig – so auch bei Lankester – durchsetzt mit Verweisen auf Degenerationen als Verfallserscheinungen in der Kulturgeschichte und Lebensführung des Menschen, z.B. den Verfall Roms.

Nach der Instrumentalisierung der biologischen Terminologie im Nationalsozialismus wird der Begriff der Degeneration seltener und z.T. nur noch in Anführungszeichen verwendet.[93] Es setzt sich auch im biologischen Sprachgebrauch eine abwertende Konnotation durch. So definiert B. Rensch 1972: »Degeneration bezeichnet eine abnorme und meist die Lebenstüchtigkeit mindernde Ausbildung von Strukturen oder Organen oder eine Schwächung der gesamten Konstitution«.[94] Nicht nur Organismen einer Art, auch ganze Arten und sogar »ganze Stammesreihen vor ihrem Aussterben« können nach Rensch degenerieren; gemeint sei damit dann aber lediglich »eine zunehmende und manchmal weitgehende Abweichung vom Gruppentypischen«. In Bezug auf die klassischen Fälle der Degenerationen bei Parasiten ist heute meist von *Rückbildungen* die Rede.[95]

Pathologie

Die Bezeichnung ›Pathologie‹ (»παθολογικὸν«) für das wissenschaftliche Studium der Krankheiten wird von Galen eingeführt.[96] Er greift damit auf das Grundwort ›πάθος‹ zurück, das ursprünglich allgemein das Übergehen in einen anderen Zustand meint und insbesondere ein geistig-seelisches Leiden bezeichnet. Galen versteht die Pathologie als eine der Subdisziplinen der Medizin und grenzt sie von der Physiologie, Ätiologie, Diätetik, Symptomatik und Therapeutik ab.[97] Zu weiterer Verbreitung kommt der Terminus allerdings erst, nachdem J. Fernel ihn Mitte des 16. Jahrhunderts erneut verwendet.[98] Mitte des 18. Jahrhunderts erscheint das Wort im Deutschen.[99]

Die Lehre der Heilung von Krankheiten, die ***Medizin***, trägt diesen Namen seit der Antike (Cicero um 80 v. Chr.: »si medicinae materiam dicamus morbos ac vulnera«[100]; vgl. ›ars medicina‹ als Lehnübersetzung von ›τέχνη ἰατρική‹ zu ›medicus‹ »Arzt« und ›mederi‹ »heilen, helfen«, das mit ›metiri‹ »messen« verwandt ist; Quintilian 1. Jh.: »erit ars medicina«[101], d.h. seine Medizin wird eine Kunst sein; Thomas von Aquin: »ars medica quae est quaedam potentia, ut dictum est, se habet ad infirmitatem et sanitatem faciendam«[102]).

Das systematische Studium von Krankheiten bezieht sich in seinen Anfängen auf den Menschen. Pflanzen und Tiere werden anfangs v.a. in Bezug auf ihre mögliche Verwendung als Heilmittel thematisiert. Eine eigenständige Pflanzen- und Tiermedizin entwickelt sich ausgehend von den menschlichen Nutzpflanzen und Haustieren. Monografische Darstellungen der Krankheiten der Tiere finden sich seit dem 16. Jahrhundert[103], Abhandlungen zur Pflanzenpathologie erscheinen dagegen erst später[104]. Der Arzt, der die Krankheiten der Tiere heilt, wird seit der Antike *Veterinär* genannt (abgeleitet von lat. ›veterinarius‹ »zum Vieh gehörig« zu lat. ›veterinus‹ »altes Pferd« und ›vetus‹ »alt«).[105] Der Ausdruck bezieht sich anfangs v.a. auf die Untersuchung von Pferden (und dabei in erster Linie der alten Pferde, die im Militär als Zugtiere verwendet wurden).[106] In den 1760er Jahren wird in Paris eine königliche Veterinärschule gegründet, an der C. Bourgelat seine Kunst der *Hippiatrie*, der Pferdeheilkunde, lehrt.[107] In dieser Zeit verbreitet sich auch die Bezeichnung ***Veterinärmedizin*** (Joubert 1579: »medecine veterinaire«[108]), die schon Columella im ersten nachchristlichen Jahrhundert gebraucht (»veterinariae medicinae«[109]) und die später in andere Sprachen übernommen wird (engl. 1790: »veterinary medicine«: »The veterinary art is a practical application of sure and scientific principles to the preservation of

health in domestic animals, and to the cure of their diseases«[110]; Hufeland 1797: »Veterinärmedicin«[111]). Im Deutschen setzt sich der Ausdruck ›Veterinärmedizin‹ im Laufe des 19. Jahrhunderts durch.[112] Zur Bezeichnung des Faches etablieren sich außerdem die Termini ***Tiermedizin*** (Colin 1592: »medecine des animaux«[113] als Übersetzung für Luis de Granada 1583: »la cura de los animales«[114]; Anonymus 1788: »Animal Medicine«[115]; Fueter 1828: »Thiermedizin, oder Veterinärkunde«)[116] und ***Tierheilkunde*** (Ludwig 1786)[117] bzw. ***Pflanzenpathologie*** (Plenck 1794)[118].

Nachweise

1 Vgl. Rothschuh, K.E. (1976). Krankheit. Hist. Wb. Philos. 4, 1184-1190: 1187.
2 Vgl. Vonessen, F. (1962). Idee und Begriff der Gesundheit im abendländischen Denken. Arzt u. Christ 8, 129-139.
3 Hippokrates, Epidemiorum libri VII: I.2, 5.
4 Vgl. Kudlein, F. (1967). Der Beginn des medizinischen Denkens bei den Griechen: 75.
5 Vgl. Grmek, M.D. (1996). Das Krankheitskonzept. In: ders. (Hg.). Die Geschichte des medizinischen Denkens. Antike und Mittelalter, 260-277: 273.
6 Levitikus 13-14; vgl. Temkin, O. (1953). An historical analysis of the concept of infection. In: Studies in Intellectual History, 123-147.
7 Vgl. Goodall, E.W. (1934). On infectious diseases and epidemiology in the Hippocratic collection. Proc. Roy. Soc. Med., Hist. Med. Sec. 27, 525-534.
8 Thukydides, Geschichte des Peloponnesischen Krieges: II, 7; vgl. Lichtenthaeler, C. (1962). Thucydide a-t-il cru à la contagiosité de la ‚peste' d'Athènes? Gesnerus 19, 83-86.
9 Galen, De febrium differentiis (Opera omnia, ed. K.G. Kühn, Bd. 7, Leipzig 1824, 273-405): 279; vgl. Greenwood, M. (1920). Galen as an epidemiologist. Proc. Roy. Soc. Med. 14, 3-16.
10 Morgagni, G.B. (1761). De sedibus et causis morborum.
11 Bichat, X. (1800). Anatomie générale, appliquée à la physiologie et à la médecine.
12 Virchow, R. (1855). Cellular-Pathologie. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 8, 3-39; ders. (1858). Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre.
13 Galen, De symptomatum differentiis liber (Opera omnia, ed. K.G. Kühn, Bd. 7, Leipzig 1824, 42-84): 47; vgl. ders., De methodo medendi (Opera omnia, ed. K.G. Kühn, Bd. 10, Leipzig 1825): 50.
14 Fernel, J. (1542/1610). Universa medicina: 2, 179.
15 Vgl. Karst, W. (1941). Zur Geschichte der »Natürlichen Krankheits-Systeme«; Diepgen, P. (1941). Die Stellung der nosologischen Systeme in der Geschichte der Medizin. Sudh. Arch. 34, 61-67.
16 Platon, Timaios 89b.
17 Sydenham, T. (1676). Observationes medicae circa morborum acutorum historiam et curationem (engl. London 1948): I, 13.
18 Vgl. Riese, W. (1953). The Conception of Disease. Its History, its Versions, its Nature: 74; Rather, L.J. (1958). Zur Philosophie des Begriffs „Krankheit". Deutsche Med. Wochenschr. 83, 2012-2018: 2015.
19 Vgl. Pagel, W. (1972). Van Helmont's concept of disease – to be or not to be. The influence of Paracelsus. Bull. Hist. Med. 46, 419-454; ders. (1982). Joan Baptista van Helmont.
20 Vgl. Engelhardt, H.T. Jr. (1975). The concepts of health and disease. In: ders. & Spicker, S.F. (eds.). Evaluation and Explanation in the Biomedical Sciences, 125-141: 127f.
21 Helmont, J.B. van [1644]. Tractatus de morbis (Introductio diagnostica) (Opera omnia, Frankfurt 1682, 502-504): 503 (§8); vgl. Pagel, W. & Winder, M. (1968). Harvey and the "modern" concept of disease. Bull. Hist. Med. 42, 496-509: 498.
22 Vgl. Stark, K.W. (1844). Allgemeine Pathologie oder allgemeine Naturlehre der Krankheit: 72; Pagel, W. (1958). Paracelsus: 137.
23 Hoffmann, K.R. von (1834). Vergleichende Idealpathologie. Ein Versuch, die Krankheiten als Rückfall der Idee des Lebens auf tiefere normale Lebensstufen darzustellen; Jahn, F. (1840). Sydenham. Ein Beitrag zur wissenschaftlichen Medicin.
24 Fracastoro, H. (1546). De contagionibus et contagiosis morbis et eorum curatione libri tres (dt. Leipzig 1910): 28 (I, 9).
25 a.a.O.: 30 (I, 11).
26 Kircher, A. (1658). Scrutinium pestis; vgl. Garrison, F.H. (1910). Fracastorius, Athanasius Kircher and the germ theory of disease. Science 31, 500-502.
27 Vgl. Pagel & Winder (1968): 502.
28 Röschlaub, A. (1798/1800). Untersuchungen über Pathogenie, oder Einleitung in die medizinische Theorie. Theil 1: 19 (§24).
29 Röschlaub, A. (1800). Von dem Zwecke und den Erfordernissen einer klinisch-medizinischen Schule: VII; vgl. Tsouyopoulos, N. (1982). Andreas Röschlaub und die Romantische Medizin. Die philosophischen Grundlagen der modernen Medizin: 212.
30 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 346.
31 Virchow, R. (1874). Die Fortschritte in der Kriegsheilkunde, besonders im Gebiete der Infectionskrankheiten (Gesammelte Abhandlungen aus dem Gebiete der öffentlichen Medicin und der Seuchenlehre, Bd. 2, Berlin 1879, 170-199: 185); ders. (1895). Hundert Jahre allgemeiner Pathologie. In: Festschrift zur 100jährigen Stiftungsfeier des medizinisch-chirurgischen Friedrich-Wilhelms-Instituts, 589-628: 608; 624.
32 Virchow (1895): 624.
33 Vgl. Canguilhem, G. (1943/72). Le normal et le pathologique (dt.: Das Normale und das Pathologische, Frankfurt/M. 1977): 21; 71f.
34 Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1832). Histoire générale et

particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux, Bd. 1: 30; vgl. Canguilhem (1943/72): 87.

35 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1822). Philosophie anatomique, Bd. 2. Des monstruosités humaines; vgl. Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1829). Propositions sur la monstruosité, considérée chez l'homme et les animaux: These Nr. XIV.

36 Vgl. Becker, T. (2007). Leben als Medium der kalten Normalisierung. In: Ahrens, J., Biermann, M. & Toepfer, G. (Hg.). Die Diffusion des Humanen. Grenzregime zwischen *Leben* und *Kulturen*, 161-176: 169.

37 Vgl. Bassi, A.M. (1835). Del mal del segno calcinaccio o moscardino Mulattia che afflige i bachi da seta e sul modo di liberarne le bigattaje anche le più infestate, p. I. Theoria, Lodi.

38 Steinheim, S.L. (1832). Beleuchtung der Ansichten des Hrn. Dr. Aug. Wilh. v. Stosch von der Natur und den Ursachen der asiatischen Cholera. Allgemeine Cholera Zeitung 4, 113-126: 113; für den Ausdruck vgl. auch Helfferich, A. (1856). Der Organismus der Wissenschaft und die Philosophie der Geschichte: 221; Steudener, F. (1872). Ueber pflanzliche Organismen als Krankheitserreger.

39 Hemmer, M. (1866). Experimentelle Studien über die Wirkung faulender Stoffe auf den thierischen Organismus: 5; vgl. Philippi, W. (1878). Sauerstoff (O_2, O_3) und Kleinschmarotzer als Krankheitserreger.

40 Hueppe, F. (1886). Die Formen der Bakterien und ihre Beziehungen zu den Gattungen und Arten: 74; vgl. ders. (1887). Über Beziehungen der Fäulnis zu den Infektionskrankheiten.

41 Gottstein, A. (1897). Allgemeine Epidemiologie.

42 Martius, F. (1898). Krankheitsursachen und Krankheitsanlagen; ders. (1914). Konstitution und Vererbung in ihren Beziehungen zur Pathologie.

43 Stark, K.W. (1838-44). Allgemeine Pathologie oder allgemeine Naturlehre der Krankheit.

44 Ribbert, H. (1909). Das Wesen der Krankheit: 165; Bieganski, W. (dt. 1909). Medizinische Logik. Kritik der ärztlichen Erkenntnis: 54-74.

45 Ferenczi, S. (1916-17). Von Krankheits- oder Pathoneurosen. Z. ärztl. Psychoanal. 4, 219-228.

46 Groddeck, G. (1917). Die psychische Bedingtheit und psychoanalytische Behandlung organischer Leiden.

47 Vgl. L'encéphale: Journal de neurologie, de psychiatrie et de médecine psychosomatique (Paris 1906-); Dunbar, F. (1948). Synopsis of Psychosomatic Diagnosis and Treatment; Weizsäcker, V. von (1949). Psychosomatische Medizin. Verh. Deutsch. Ges. inn. Med. 55, 13; Alexander, F. (1951). Psychosomatische Medizin; Uexküll, T. von (1981). Lehrbuch der Psychosomatischen Medizin.

48 Heinroth, J.C. (1818). Lehrbuch der Störungen des Seelenlebens, Bd. 2: 43 (§313); vgl. Häfner, H. (1989). Psychosomatik. Hist. Wb. Philos. 7, 1698-1702.

49 Vgl. Doerr, W. & Schipperges, H. (1979). Was ist theoretische Pathologie?; Schipperges, H. (1983). Historische Konzepte einer theoretischen Pathologie.

50 Rothschuh, K.E. (1965). Prinzipien der Medizin: 127ff.

51 Ribbert, H. (1909). Vom Wesen der Krankheit.

52 Aschoff, L. (1909). Ueber den Krankheitsbegriff und verwandte Begriffe. Deutsch. Medizin. Wochenschr. 35, 1417-1423; ders. (1910). Pathos und Nosos. Deutsch. Medizin. Wochenschr. 36, 201-204.

53 Vgl. Rössle, R. (1921). Innere Krankheitsbedingungen. In: Aschoff, L. (Hg.). Pathologische Anatomie, Bd. 1 (5. Aufl.), 1-57: 2.

54 Vgl. Deich, F. (1957). Was ist Gesundheit? Ärztl. Mitteil. 42, 493-500: 498.

55 Vgl. Uexküll, T. von & Wesiack, W. (1988). Theorie der Humanmedizin: 35.

56 Vgl. Günther, H. (1941). Geschichtliche Erläuterung der Ausdrücke „akute" und „chronische" Krankheit. Sudh. Arch. 34, 105-124.

57 Vgl. Caelius Aurelianus, De Morbis Acutis et Chronicis.

58 Galen, Definitiones medicae 138-142.

59 Henle, J. (1846). Handbuch der rationellen Pathologie, Bd. 1: 284-295.

60 Sprengel, K. (1795). Handbuch der Pathologie, Bd. 1: 67.

61 Günther (1941): 115.

62 Oldemeyer, E. (1937). Kassenarzt und Krankenversicherung; Schweighäuser, F. (1938). Krankheit im Sinne der reichsgesetzlichen Krankenversicherung. Deutsches Ärztebl. 68, 76-77: 76.

63 Vgl. Steinebrunner, B. (1987). Die Entzauberung der Krankheit. Vom Theos zum Anthropos – Über die alteuropäische Genesis moderner Medizin nach der Systemtheorie Niklas Luhmanns.

64 Vgl. Scadding, J.G. (1967). Diagnosis: the clinician and the computer. Lancet 290, 877-882: 877; ders. (1988). Health and disease: What can medicine do for philosophy? J. Med. Eth. 14, 118-124: 121; Kendell, R.E. (1975). The concept of disease and its implications for psychiatry. Br. J. Psych. 127, 305-315.

65 Rothschuh, K.E. (1958/63). Theorie des Organismus. Bios – Psyche – Pathos.

66 Nachweise für Tab. 142: Fernel, J. (1542/1610). Universa medicina: 2, 179; Brockhaus. Enzyklopädie in vierundzwanzig Bänden, Bd. 12 (1990): 444; Boorse, C. (1977). Health as a theoretical concept. Philos. Sci. 44, 542-573: 567; vgl. ders. (1997). A rebuttal on health. In: Humber, J.M. & Almeder, R.F. (eds.). What is Disease?; Scadding (1967): 877; Schweighäuser (1938): 76; Engelhardt, H.T. Jr. (1975). The concepts of health and disease. In: ders. & Spicker, S.F. (eds.). Evaluation and Explanation in the Biomedical Sciences, 125-141: 127; Culver, C.M. & Gert, B. (1982). Philosophy in Medicine: 81; Brockhaus. Enzyklopädie in 30 Bänden, Bd. 15 (21. Aufl. 2006): 673.

67 Culver & Gert (1982): 81; vgl. Clouser, K.D., Danner, C. & Gert, B. (1981). Malady: a new treatment of disease. Hastings Center Rep. 11, 29-37.

68 Culver & Gert (1982): 70.

69 Wieland, W. (1986). Strukturwandel der Medizin und ärztlichen Ethik. Philosophische Überlegungen zu Grundfragen einer praktischen Wissenschaft: 38.

70 a.a.O.: 41.

71 Jaspers, K. (1913/46). Allgemeine Psychopathologie: 655.

72 Hesslow, G. (1993). Do we need a concept of disease? Theor. Med. 14, 1-14; Worrall, J. & Worrall, J. (2001). Defining disease: much ado about nothing? In: Tymieniecka, A.-T. & Agazzi, E. (eds.). Life. Interpretation and the Sense of Illness Within the Human Condition, 32-55.
73 Canguilhem, G. (1943/72). Le normal et le pathologique (dt.: Das Normale und das Pathologische, Frankfurt/M. 1977): 122.
74 a.a.O.: 155; vgl. 82.
75 Schipperges, H. (1993). Historische Analyse der Krankheitsforschung. In: Becker, V., Doerr, W. & Schipperges, H. (Hg.). Krankheitsbegriff und Krankheitsforschung im Lichte der Präsidialansprachen der Deutschen Gesellschaft für Pathologie (1897-1992), 1-42: 1.
76 Schipperges, H. (1999). Krankheit und Kranksein im Spiegel der Geschichte: 194.
77 Schipperges (1993): 12.
78 Bichat, X. (1801). Anatomie générale appliqué à la physiologie et à la médecine, Bd. 1 (dt. Allgemeine Anatomie angewandt auf die Physiologie und Arzneywissenschaft Teil 1, Abth. 1, Leipzig 1802): 19.
79 Nietzsche, F. (1873-76). Unzeitgemäße Betrachtungen (KSA, Bd. 1, 157-510): 360.
80 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 172.
81 Bischof, N. (1988). Ordnung und Organisation als heuristisches Prinzip des reduktiven Denkens. In: Meier, H. (Hg.). Die Herausforderung der Evolutionsbiologie, 79-128: 97.
82 MacPhee, R.D.E. & Marx, P.A. (1997). The 40,000-year plague: humans, hyperdisease, and first-contact extinctions. In: Goodman, S. M. & Patterson, B.D. (eds.). Natural Change and Human Impact in Madagascar, 169-217.
83 Augustinus (4. Jh.). De ordine (ed. W.M. Green, Turnhout 1970): lib. 2, cap. 5, lin. 49f.; vgl. ders. De beata vita: cap. 4, lin. 272.
84 Alain de Lille (= Alanus ab Insulis) (12. Jh.). De planctu naturae (in: Häring, N.M. (1978). Studi Medievali, Bd. 19, 2, p. 806-879): 871 (cap. 16, lin. 197).
85 Johannes von Ford (12.-13. Jh.). Super extremam partem Cantici canticorum sermons cxx (ed. E. Mikkers & H. Costello, Turnhout 1970): sermo 90, 3; vgl. Wilhelm von Saint-Thierry (= Guillelmus de Sancto Theodorico) (um 1138). De natura corporis et animae (Opera didactica et spiritualia, ed. P. Verdeyen, Turnhout 2003, 105-146): 130 (par. 78).
86 Vives, J.L. [1540]. De veritate fidei christianæ (in: Opera in duos distincta tomos, Bd. 1, Basel 1555, 286-497): 346.
87 Marcellus Vergilius (Hg.) (1518). Pedacii Dioscoridae Anazarbei De medica materia libri sex. Interprete Marcello Virgilio: 71 (I, 142, Interpres).
88 Chambers, E. (1728). Cyclopædia, 2 vols.: I [Degeneration].
89 Blumenbach, J.F. (1779). Handbuch der Naturgeschichte, Bd. 1: 28.
90 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 23; 135.
91 Lankester, E. Ray (1879). Degeneration: a chapter in darwinism (The Advancement of Science, London 1890, 1-59): 26f.
92 a.a.O.: 27.
93 Vgl. z.B. Wurmbach, H. (1957). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1: 131.
94 Rensch, B. (1972). Degeneration. Hist. Wb. Philos. 2, 44.
95 Vgl. Siewing, R. (Hg.) (1980). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1: 651.
96 Galen, Introductio s. medicus (Galeno adscriptus) (Opera omnia, ed. K.G. Kühn, Bd. XIV, Leipzig 1827, 674-797): 689f.; vgl. Schadewaldt, H. (1952). Ein Beitrag zur Geschichte des Wortes „Pathologie“. Zentralbl. allg. Pathol. pathol. Anat. 89, 185-190.
97 ebd.
98 Fernel, J. (1565). Pathologiae libri septem; Riolan, J. (1586). Pysiologia et pathologia; Bordingus, J. (1591). Pathologia tertia medicinae pars; Liddelius, D. (1597). Disputationum pathologicarvm secvnda de cavsis morborvm in genere.
99 Krüger, J.G. (1750). Naturlehre, welche die Pathologie oder die Lehre von den Krankheiten in sich fasset.
100 Cicero (um 80 v. Chr.). De inventione 1, 7; vgl. ders. De finibus bonorum et malorum 5, 161.
101 Quintilian, Institutio oratoria lib. 2, cap. 17, par. 39.
102 Thomas von Aquin (13. Jh.). In Aristotelis libros Metaphysicorum: IX, 2.
103 Vgl. z.B. Erziehung, Gebrauch, Lernung, Artzney in zufelligen und natürlichen kranckheiten, aller zahmen, den menschen gebreuchlichen, und geheimen Thier und Viehs (Augsburg 1531); Ruellius, J. (1571). Zwey nützliche sehr gute Bücher von allerley Gebrechen und kranckheiten, damit die Roße, Maulesel und andere vierfüssige Thier [...] geplaget, darinnen eigentlich beschrieben.
104 Zallinger, J.B. (1779). Abhandlung über die Krankheiten der Pflanzen, ihrer Kenntnis und Heilung; Seithers, J. (1779). Gründlicher Unterricht zur fruchtbaren Gärtnerey: Worinn kurz, und deutlich die verschiedene Gartenanlage, Zubereitung der Erde, Pflanzung, Einpropfung und Beschneidung der Bäume, auch die Heilmittel wider alle Krankheiten der Gartengewächse angeführt, und erkläret werden; Plenk, J.J. von (1794). Physiologia et pathologia plantarum.
105 Vgl. Adams, J.N. (1992). The origin and meaning of Lat. *veterinus*, *veterinarius*. Indogerm. Forsch. 97, 70-95.
106 Vgl. Renay, P.V. (1563). Quatre livres [...] de la médicine des chevaux malades et autres vetérinaires aliénez et altérez de leur naturel; Massé, I. (1563). L’art vetérinaire, ou grande maréchalerie.
107 Bourgelat, C. (1750). Elémens d’hippiatrique, ou nouveaux principes sur la connoissance et sur la médicine des cheveaux; ders. (1765). Matiers médicale raisonnée au précis des médicamens considérées dans leurs effets, à l’usage des élèves de l’école royale vétérinaire; ders. (1769). Élémens de l’art vétérinaire; Veterinarius, oder theoretisch-praktischer Unterricht von der Behandlung, Kur und Wartung der Pferde und des Rindviehs (1779-80).
108 Joubert, L. (1579). Traité du ris: 246; vgl. Genson (1758). Discours prononcé le 17 Juin 1756, par Genson

fils, à l'Ecole Royale Militaire, à l'ouverture des premieres leçons d'osthéologie du cheval. Mercure de France (Aug. 1758) 157-160: 159; Guyot, J.N. (Hg.) (1767). Le grand vocabulaire François, Bd. 2: 345 (Analeptique).

109 Columella, De re rustica 7, 3, 16.

110 Anonymus (1790). The importance, and the neglect of veterinary medicine. The Gentleman's Magazine 60(1), 289-300: 298.

111 Hufeland, C.W. (1797). [Anmerkung des Herausgebers]. Journal der practischen Arzneykunde und Wundarzneykunst 3, 567; vgl. Anonymus (1806). [Nachrichten aus Universitäten und anderen öffentlichen Lehranstalten: Charkow. Intelligenzblatt der Jenaischen allgemeine Literatur-Zeitung 3 (Nr. 39), 323-324: 324.

112 Schmidt, J.H. (1831). Zwölf Bücher über Morphologie überhaupt und vergleichende Noso-Morphologie: 111; Correspondenzblatt, Repetitorium und Literatur-Journal für die gesammte Veterinär-Medicin (Augsburg 1843-44); Frey, J. (1852). Etymologisches Wörterbuch der Veterinär-Medicin.

113 Colin, N. (Übers.) (1592). Luis de Granada, Catechisme, ou introduction au symbole de la foy: 39; vgl. auch Bernier, J. (1689). Essais de medecine où il est traité de l'histoire de la medecine et des medecins: 112.

114 Luis de Granada (1583/85). Parte primera dela introduction del symbolo de la fe: 59 (I, xvi).

115 Anonymus (1788). [Buchanzeige]. Analytical Review, or History of Literature, Domestic and Foreign 1, 370; vgl. 2 (1788), 367: [Überschrift]; Zoophilus (1790). [Brief]. The Gentleman's Magazine 60 (1), 496-497: 496; 497.

116 Fueter, E. (1828).Versuch einer Darstellung des neuern Bestandes der Naturwissenschaften im Canton Bern: 97; Liedbeck, P.J. (1845). Ueber die Funktion des kleinen Gehirnes. Hygea 20, 481-522: 507; Deutsche Zeitschrift für Thiermedicin und vergleichende Pathologie (Leipzig 1875-97); Zeitschrift für Veterinärkunde: mit Berücksichtigung aller Zweige der Tiermedizin (Berlin 1889-1945).

117 Ludwig, C.F. (1786). Auserlesene Beyträge zur Thierarzneykunst, Bd. 1: iv (Vorrede); vgl. ders. (1794). Tabellarische Uebersicht der Geschichte der Thierheilkunde; Anonymus (1797). Lehrbuch der populären Thierheilkunde für aufgeklärte Oekonomen; d'Arboval, L.H.J.H. (1830-32). Wörterbuch der Thierheilkunde; Magazin für die gesammte Thierheilkunde (Berlin 1835-74).

118 Plenck, J.J. (1794). Physiologia et pathologia plantarum; Medikus, F.C. (1799). Beyträge zur Pflanzen-Anatomie, Pflanzen-Physiologie und einer neuen Charakteristik der Bäume und Sträucher, Viertes Heft: 297; [Römer, J.J.] (1801). [Rez. Hoffmann, G.F. (1800). Deutschlands Flora]. Archiv für die Botanik 2(3), 432-434: 433; Werneck, L.F.F. von (1807). Versuch einer Pflanzen-Pathologie und Therapie. Ein Beitrag zur höheren Forstwissenschaft; Meyen, F.J.F. (1841). Pflanzen-Pathologie. Lehre von dem kranken Leben und Bilden der Pflanzen.

Literatur

Ribbert, H. (1899). Die Lehren vom Wesen der Krankheiten in ihrer geschichtlichen Entwicklung.

Ribbert, H. (1909). Vom Wesen der Krankheit.

Berghoff, E. (1945/47). Entwicklungsgeschichte des Krankheitsbegriffes.

Riese, W. (1953). The Conception of Disease. Its History, its Versions, its Nature.

Diepgen, P., Gruber, G.B. & Schadewaldt, H. (1969). Der Krankheitsbegriff, seine Geschichte und Problematik. In: Büchner, F., Letterer, E. & Schadewaldt, H. (Hg.). Handbuch Allgemeine Pathologie 1: Prolegomena, 1-50.

Rothschuh, K.E. (Hg.) (1975). Was ist Krankheit?

Caplan, A.L., Engelhardt, T. Jr. & McCortney, J.J. (eds.) (1981). Concepts of Health and Diseases.

Leschhorn, I.-E. (1985). Der Gesundheits- und Krankheitsbegriff in der griechischen Antike von Homer bis Demokrit.

Reznek, L. (1987). The Nature of Disease.

Engelhardt, D. von (1995). Der Wandel der Vorstellungen von Gesundheit und Krankheit in der Geschichte der Medizin.

Schipperges, H. (1999). Krankheit und Kranksein im Spiegel der Geschichte.

Thagard, P. (1999). How Scientists Explain Disease.

Kreislauf

Das Wort ›Kreis‹ (mhd., ahd. ›kreiz‹ »Umkreis, Bezirk«) hat wahrscheinlich eine Verbindung zu ahd. ›krizzōn‹ »einritzen« und bezeichnet dann ursprünglich einen durch Einritzen im Boden markierten (Kampf-)Platz. Der Ausdruck ›Kreislauf‹ als davon abgeleitetes dynamisches Konzept findet sich im Deutschen seit Ende des 17. Jahrhunderts (Blankaart 1692: »Kreiß-Lauff des Geblüts«[1]; Hübner 1714: »Kreislauf«[2]; Gladow 1729: »die Circulatio, oder Kreiß-Lauff des Wassers«[3]; vorher in geometrischer Bedeutung: Sturm 1670: »Kreiß-Lauff«[4]). In der griechischen Antike gilt die Kreisbewegung (»κυκλοφορία«) aufgrund ihrer fehlenden Richtung, potenziellen Kontinuität und insofern Unendlichkeit als besonders ausgezeichnete Bewegungsform; Aristoteles bezeichnet sie als die primäre Art aller Bewegungen.[5] Die Lebewesen haben in der aristotelischen Lehre aufgrund des beständig wiederholten Wechsels von Fortpflanzung und Tod an der Ewigkeit der Kreisbewegung teil.[6]

Der Kreis als Symbol

Das dynamische Bild des Kreislaufs verweist auf das geometrische Zeichen des Kreises. Dem Kreis kommen verschiedene symbolische Bedeutungen zu. Eine zentrale Bedeutung ist die der Totalität und Vollständigkeit. Die Rundung der Kreislinie kann als Überwindung von Gegensätzen und als Einbindung von auseinanderlaufenden Kräften zu einer Einheit interpretiert werden. Auch die fortwährende Wiederkehr des Gleichen und angenommene Ewigkeit der Welt wird über den Kreis symbolisiert.[7] In zeitlicher Interpretation steht der Kreis als *Zeitkreis* im Gegensatz zum Zeitpfeil für eine Ordnung und periodische Regelmäßigkeit eines Geschehens, wie es vielfach für die kosmologische und organische Welt gleichermaßen als kennzeichnend gilt.[8] Ausgehend davon wird das Zyklische eines Prozesses als inhärente Eigenschaft der Zeit selbst verstanden und in dieser Weise auf frühe Theorien der Erdgeschichte angewendet.[9]

Ein Kreislauf ist ein Muster eines Prozessgefüges, das durch eine Rekursivität gekennzeichnet ist und in verschiedenen Typen vorliegen kann: (1) als *Stoffkreislauf*, bei dem ein Körper eine wiederholte räumliche Verlagerung erfährt, die ihn jeweils an die gleichen Orte zurückführt (z.B. die Bewegung der Blutkörperchen im Blutkreislauf), (2) als *Entwicklungskreislauf*, bei dem sich ein organisiertes System in zyklischer Weise verändert (z.B. im Aktivitätszyklus im Leben eines Organismus oder im generationenübergreifenden Lebenszyklus von Organismen einer Art), (3) als *Wirkungskreislauf*, bei dem mehrere Körper oder Teilprozesse in einem Verhältnis der wechselseitigen Beeinflussung stehen (z.B. in einem Regelkreis), oder (4) als *Bedingungskreislauf*, bei dem mehrere Körper oder Teilprozesse wechselseitig voneinander abhängen (z.B. die Organe oder physiologischen Prozesse eines Organismus oder die Organismen eines Ökosystems).

Kreislauf (Cesalpino 1571) *302*
Blutkreislauf (Cesalpino 1571) *322*
Stoffkreislauf (Whitlock 1654) *323*
Nitrifikation (Anonymus 1766) *330*
Lebenszyklus (John 1810) *314*
Entwicklungskreis (Nees von Esenbeck 1817) *315*
Zyklose (Schultz 1828) *323*
Zeugungskreis (Albers 1843) *315*
Denitrifikation (Gayon & Dupetit 1882) *330*
Zellzyklus (Conklin 1901) *320*
Populationszyklus (Commons, McCracken & Zeuch 1922) *320*
biogeochemisch (Vernardsij 1923) *323*
Kreiskausalität (Hughes 1925) *306*
Wirkungskreislauf (Boas 1937) *311*
Bedingungsgefüge (Hoffmann 1933) *312*
Bedingungskreislauf (Koschorke 1990) *312*

Vom Kreis zum Kreislauf

In der Form des *Kreislaufs* (engl. ›cycle‹) geht die Figur des Kreises (engl. ›circle‹) über die Darstellung eines statisch-geometrischen Sachverhalts hinaus und ermöglicht die Repräsentation eines *Prozesses*. Der durch einen Kreislauf beschriebene Prozess hat dabei die Besonderheit, zugleich eine Dynamik und eine Abgeschlossenheit aufzuweisen. Weil genau diese beiden Momente – die Dynamik der Einheit des Organismus – seit langem als für das Wesen von Lebewesen charakteristisch gelten, hat sich der Kreislauf als eine besonders fruchtbare Metapher im Bereich der Biologie erwiesen.

In der griechischen Antike ist die Vorstellung eines Kreislaufs einerseits mit der Annahme einer zyklischen Umwandlung der Elemente ineinander und andererseits mit dem Glauben an eine Seelenwanderung verbunden. Beide Annahmen finden sich bei Empedokles: In einem für seine Philosophie zentralen Fragment behauptet Empedokles ein zyklisches Zusammengehen und Wiederauseinandergehen der Elemente und Dinge, paradigmatisch dafür ist der Lebenszyklus der Lebewesen mit dem Wechsel von Leben und Tod: »Insofern sie [die Elemente oder Dinge] aber ihren fortwährenden Wechsel niemals aufhören, insofern existieren (sind) sie ewig, unveränderlich im Kreislauf [»κατὰ κύκλον«]«.[10]

In den hippokratischen Schriften wird die Ganzheit des Körpers und Abhängigkeit der organischen

Prozesse voneinander dargestellt, indem der Körper eines Lebewesens mit einem Kreis (»κύκλος«) verglichen wird: »Es gibt keinen Anfangspunkt im Körper, jeder Teil ist vielmehr zugleich Anfang und Ziel [πάντα ὁμοίως ἀρχὴ καὶ παντα τελευτή], ebenso wie in der Figur eines Kreises kein Anfang gefunden werden kann«[11]. Weil alles zugleich Anfang und Ziel ist, besteht eine Relation der ↑Wechselseitigkeit zwischen den Teilen des Körpers.

Physiologische »circulatio«

Von einem ›Kreislauf‹ ist im Deutschen seit dem 18. Jahrhundert die Rede, und zwar im medizinischen Kontext als Lehnübersetzung des lateinischen ›circulatio‹. Der lateinische Ausdruck erscheint seit dem Mittelalter vereinzelt im Zusammenhang von Beschreibungen der Aktivität des Herzens, z.B. Mitte des 13. Jahrhunderts bei Thomas von Aquin. Bei Thomas ist es allerdings die Bewegung des Herzens, die – analog zur Bewegung der Himmelskörper – als Kreislauf beschrieben wird, nicht die des Blutes. Die periodische Kontraktion des Herzens erscheint Thomas als Analogie zur ewigen Bewegung der Gestirne und er entwirft sie als Ursache und Ziel aller Bewegungen in einem Tier (»Unde ad hoc quod cor esset principium et finis omnium motuum qui sunt in animali, habuit quemdam motum non circularem sed similem circulari, compositum scilicet ex tractu et pulsu«).[12]

Die Analogie von Mikrokosmos des Körpers und Makrokosmos der Himmelsbewegungen ist auch schon für Platon leitend zur Beschreibung der körperlichen Prozesse. Er bezieht die Analogie auch auf die Bewegung des Blutes und nicht des Herzens: Nach Platon imitiert die Bewegung des Blutes im Körper die Bewegungen des Universums[13] – und von letzterer denkt er, sie sei kreisförmig[14]. Aus diesen Darstellungen Platons und der Hippokratiker darf aber nicht darauf geschlossen werden, sie würden über physiologische Einsichten in den Blutkreislauf verfügen.[15]

Als erster, der im physiologisch-medizinischen Zusammenhang das Wort ›circulatio‹ verwendet, gilt A. Cesalpino in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts. Was Cesalpino darunter versteht, ist jedoch nicht ganz eindeutig: Er spricht zwar wörtlich von dem *Blutkreislauf* (»sanguinis circulatio«) und beschreibt den Weg des Blutes vom rechten Ventrikel des Herzens zur Lunge und zurück zum linken Ventrikel des Herzens (also den später so genannten »kleinen Blutkreislauf«); er verwendet das Wort ›Zirkulation‹ aber vornehmlich in seiner alten, von der Alchemie übernommenen Bedeutung im Sinne eines periodischen

Abb. 243. Das Symbol einer sich in den Schwanz beißenden Schlange (Ouroboros). Das Symbol wird bereits im Alten Reich Ägyptens und in Elam seit 3.000 v. Chr. verwendet; es wird gedeutet als Sinnbild der zyklisch verlaufenden Zeit, der Ewigkeit oder des Kosmos. Das Zeichen erscheint auch als Symbol des sich periodisch erneuernden Lebens. Diese Deutung wird durch den Bezug zur Schlange als ein sich regelmäßig häutendes Tier und als Raubtier nahelegt: Das Häuten verweist auf die Rhythmen des individuellen Lebens, das Fressen anderer Tiere auf den Kreislauf des Aufbauens und Zerstörens durch Fressen und Gefressenwerden. Die obige Darstellung aus einer alchemistischen Handschrift des 10. oder 11. Jahrhunderts enthält in der Mitte die griechischen Worte ›Ἓν τὸ πᾶν‹ »Das Eine ist Alles«, die Xenophanes und dessen Schüler Parmenides zugeschrieben werden. Das Zeichen ist also nicht zuletzt ein Symbol der Einheit (aus Berthelot, M. & Ruelle, C.-E. (1888). Collection des anciens alchimistes grecs, Bd. 1: 132, Fig. 11).

Wechsels von Erwärmung und Abkühlung eines Körpers und geht davon aus, dass die Funktion der Passage des Blutes durch die Lunge in dessen Abkühlung besteht (s.u.: Blutkreislauf).[16]

Eindeutig zur Bezeichnung der Bewegung des Blutes im Körper gebraucht G. Bruno 1590 den Ausdruck (»Sanguis enim, qui in corpore animalis in circulum movetur, quia vectorem spiritum ibi sortitur«).[17] Die Funktion der Blutbewegung ist nach Bruno die Verteilung der Lebensgeister im Körper. Die These von der Kreisbewegung des Blutes ist bei Bruno aber rein spekulativ, und er bemüht sich nicht um anatomische Belege. Die These folgt vielmehr deduktiv aus der Annahme einer Analogie zwischen kosmischen und lebendigen Phänomenen und der Heiligkeit der Kreisbewegung.[18]

18. Jh.: Der Organismus als Kreislauf

Über spezifische physiologische Beschreibungsmodelle im Sinne des Blutkreislaufs hinausgehend, gewinnt das Konzept des Kreislaufs im 18. Jahrhundert den Status eines umfassenden Erklärungsprinzips für die Eigenart lebender Systeme. Im Zentrum steht dabei die Beschreibung der Prozessgestalt von ↑Organismen als Einheiten von wechselseitig voneinander

abhängigen Teilen (s.u.: Bedingungskreislauf) – parallel dazu werden aber auch andere biologische Zusammenhänge, wie der Aktivitätswechsel innerhalb des Lebens eines Organismus, der Lebenszyklus oder ökologische Zusammenhänge als Kreisläufe konzipiert (s.u.: ökologische Stoff- und Abhängigkeitskreisläufe).

Mitte des 18. Jahrhunderts erscheint die Kreislaufmetapher v.a. im Rahmen mechanistisch orientierter Analysen der Organisation lebender Körper. Über das Bild des Kreislaufs erfolgt eine Anwendung der kausalen Sprache auf die offensichtliche Einheit und Geschlossenheit der organisierten Körper der Lebewesen; es ermöglicht eine direkte kausale Beschreibung des Verhältnisses der wechselseitigen Hervorbringung und Abhängigkeit der Teile eines Organismus. In der Darstellung des menschlichen Körpers als eine »Maschine« findet sich diese Sicht in dem berühmten ›L'homme machine‹ (1747) von J.O. de La Mettrie: »l'Homme n'est qu'un Animal, ou un Assemblage de ressorts, qui tous se montent les uns par les autres, sans qu'on puisse dire par quel point du cercle humain la Nature a commencé«.[19] Die Neuerung besteht darin, nicht mehr einen zentralen, materiellen oder immateriellen Faktor auszuzeichnen, der alle Bewegungen des Organismus initiiert und koordiniert, sondern statt dessen eine Vielzahl von unabhängig wirkenden Bewegungszentren anzunehmen und auf diese Weise ein Bild des Organismus als ein dezentriertes System zu zeichnen. La Mettrie belegt seine Auffassung durch die Angabe empirischer Beobachtungen und die Ergebnisse eigener physiologischer Untersuchungen (und schließt damit an die Untersuchungen seines Lehrers H. Boerhaave und seines Kollegen A. von Haller an; ↑Organismus): Gliedmaßen und Organe wie Herzen und Eingeweide bewegen sich noch lange Zeit, nachdem sie vom Körper eines Tieres getrennt wurden, und aus den Teilen eines zerschnittenen Polypen regeneriert sich jeweils ein vollständiger neuer Polyp.[20] Weitreichende Interpretationen sehen in der Beschreibung des organischen Körpers durch La Mettrie eine Vorwegnahme des kybernetischen Organismusmodells als eines »closed self-feeding system«.[21]

Mitte des 18. Jahrhunderts findet die Darstellung der Abhängigkeiten der Organe innerhalb eines Organismus im Bild des Kreislaufs viele Anhänger. Aufgegriffen wird sie z.B. in einem Artikel zur Anatomie in der ›Encyclopédie‹ von 1754: »Les corps animés étant une espece de cercle dont chaque partie peut être regardée comme le commencement, ou être prise pour la fin, ces parties se répondent, & elles tiennent toutes les unes aux autres«.[22] Im folgenden Jahr beschreibt L. de la Caze das Miteinander (»ensemble«) der Organe im Körper als einen *Aktionskreislauf* (»cercle d'action«), in dem die Ursachen und Wirkungen wechselseitig voneinander abhängen (»à tout instant les effets y deviennent des causes, & les causes à leur tour y deviennent des effets«).[23] Und auch J.G. Herder verwendet das Bild eine Generation später, wenn er im ersten Buch seiner ›Ideen zur Geschichte der Menschheit‹ von 1784 zum Bau organischer Körper feststellt, dass »die Organisation ein vielverschlungener Kreis ist, der eigentlich nirgend Anfang und Ende findet«.[24]

Das für die nachfolgende Biologie maßgebliche Organismusmodell eines »organisirten Wesens der Natur« oder »Naturzwecks« formuliert I. Kant 1790 in seiner ›Kritik der Urteilskraft‹; als einen ›Kreislauf‹ bezeichnet Kant die Ordnung der Prozesse in Wesen dieser Art aber nicht (der Ausdruck kommt in der ›Kritik der Urteilskraft‹ überhaupt nicht vor). Kant setzt die besondere Kausalverbindung zwischen den Teilen in einem Organismus jedoch von einer bloß mechanischen Verbindung, »die eine Reihe (von Ursachen und Wirkungen) ausmacht« und die er eine Kausalverbindung der »wirkenden Ursachen (*nexus effectivus*)« nennt, ab und beschreibt sie als eine Verbindung nach »Endursachen (*nexus finalis*)«. Von dieser sagt er, dass sie, »wenn man sie als Reihe betrachtet, sowohl abwärts als aufwärts Abhängigkeit bei sich führen würde, in der das Ding, welches einmal als Wirkung bezeichnet ist, dennoch aufwärts den Namen einer Ursache desjenigen Dinges verdient, wovon es die Wirkung ist«.[25] Ausdrücklich bestimmt Kant dieses Verhältnis der Teile als ↑Wechselseitigkeit: »Zu einem Körper [...], der an sich und seiner innern Möglichkeit nach als Naturzweck beurtheilt werden soll, wird erfordert, daß die Theile desselben einander insgesammt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen«.[26] Wie in einem Kreislauf, so ließe sich ergänzen, ist in einem solchen »organisirten Product der Natur« »alles Zweck und wechselseitig auch Mittel«, wie es bei Kant heißt.[27]

Ausdrücklich als Kreislauf beschrieben werden die Organismen und mit ihnen der Lebensprozess bei Kants unmittelbaren Nachfolgern in der Philosophie des Deutschen Idealismus.[28] So schreibt Schelling 1798: »Das Leben aber besteht in einem Kreislauf, in einer Aufeinanderfolge von Processen, die continuirlich in sich selbst zurückkehren, so daß es unmöglich ist anzugeben, welcher Proceß eigentlich das Leben anfache, welcher der frühere, welcher der spätere seye? Jede Organisation ist ein in sich beschloßnes

Ganzes, in welchem alles zugleich ist«.[29] Einen solchen Kreislauf von Ursache und Wirkung bezeichnet Schelling als eine ↑Organisation. Er erweitert die kantische Vorstellung der wechselseitigen Bezogenheit, der Gleichzeitigkeit von Ursache und Wirkung auf eine kausale Kette, die in sich zurückläuft.

Auch J.W. von Goethe versteht den »Kreis des Lebens« 1795 als etwas, das durch das Verhältnis der »unmittelbarsten Wechselwirkung« zwischen den Teilen des Ganzen eines Tieres erneuert werden kann; das Ganze des Organismus selbst kennzeichnet Goethe als eine in sich abgeschlossene, »kleine Welt, die um ihrer selbst willen und durch sich selbst da ist«.[30]

An der Wende zum 19. Jahrhundert wird das Bild des Kreises auch von Biologen zur Beschreibung verschiedener organischer Phänomene verwendet. Im physiologischen Kontext gebraucht es A. Richerand, um das Verhältnis der anatomischen Teile und ihrer Funktionen zu bezeichnen: »Tout se tient, tout est lié, tout est coordonné dans l'économie animale; les fonctions s'enchaînent mutuellement, se nécessitent l'une l'autre, s'exécutent simultanément; toutes ensembles représentent un cercle auquel il est impossible d'assigner, soit un commencement, soit une terminaison«.[31] J.B. de Lamarck ist der Auffassung, im Leben und in der Natur im Allgemeinen bestehe ein ewiger Kreislauf der Bewegung und des Wandels (»un cercle éternel de mouvemens et de changemens«).[32] Lamarck bezieht diesen Kreislauf einerseits auf den Wechsel von Leben und Tod (den Lebenszyklus; s.u.) – »Ces passages de la vie à la mort, et de la mort à la vie, font évidemment partie du cercle immense de toutes les sortes de changemens auxquels, pendant le cours des temps, tous les corps physiques sont soumis«[33] –, andererseits aber auch auf seine Annahme einer langfristigen Transformation der Organismen, die von einer wiederholten sukzessiven Höherentwicklung von einfachen durch Urzeugung gebildeten Organismen ausgeht.[34] Das Nebeneinander von hochdifferenzierten und einfach gebauten Organismen kann sich Lamarck nur damit erklären, dass mehrere Akte der Urzeugung zeitlich versetzt erfolgten; aufgrund der inneren Tendenz zur Höherentwicklung müssten bei nur einer Urzeugung alle Organismen gleich hoch entwickelt sein (↑Lamarckismus: Abb. 266).

Aktivitätskreislauf

Viele in der Biologie des 19. Jahrhunderts als ›Kreislauf‹ beschriebene Prozesse weisen kein eigentliches Zirkulat auf, das eine kreisförmige räumliche Bewegung vollführt. Sie bestehen vielmehr in anderen zyklischen Vorgängen, z.B. der wechselseitigen Abhängigkeit von Teilen eines Ganzen oder der periodischen Zustandsänderung eines Gegenstandes. Für letztere ist der Lebenszyklus paradigmatisch (s.u.). Ein anderer Kreislauf dieser Art entfaltet sich in der regelmäßig sich wiederholenden Folge von Aktivitäten, die das Leben eines Tieres ausmachen. Dieser regelmäßige Aktivitätswechsel oder -kreislauf findet statt, weil das Leben der Tiere in einer Mehrzahl von charakteristischen Aktivitäten besteht (z.B. Nahrungsaufnahme, Fortbewegung, Erholung), die nicht alle gleichzeitig ausgeführt werden können. Der offensichtlichste dieser periodischen Wechsel ist der Schlaf-Wach-Rhythmus der meisten Tiere (↑Metamorphose: Abb. 310). Aber bereits D. Troxler stellt 1804 fest: »Wachen und Schlafen ist nur das alltäglichste von dem Rhytmischen im Organismus«.[35] Nach Troxler erfolgen die organischen Rhythmen – der »Kreislauf des thierischen Lebens« – aufgrund einer »Selbstbestimmung des Organismus«[36], also einer »Selbstthätigkeit«[37]; sie seien »durch sich selbst und für sich selbst bestimmt«[38]; denn »der Organismus ist autonomisch«[39]. In den beiden Phasen des Schlaf-Wach-Rhythmus zeige sich die »Doppelseitigkeit des Lebens«.[40] Dieser ethologische Kreislauf der Verhaltensweisen wird im 19. Jahrhundert wiederholt thematisiert. H. Bronn spricht 1850 vom »täglichen Kreislauf der Lebensäußerungen«, der u.a. darin bestehe, »daß kurze Perioden der Ruhe mit solchen der Thätigkeit wechseln«.[41] Wenige Jahre später nennt H. Spencer den rhythmischen Wechsel von organischen Tätigkeiten den *Kreislauf der Funktionen* (»the cycle of the functions«; ↑Gleichgewicht).[42] In den Aktivitätskreisläufen konstituiert sich nach Spencer das organische Leben (»rhythmical changes constituting organic life«).[43]

Pflanzen: Mangel eigentlicher Kreislaufsphänomene

Einen »Mangel eigentlicher Kreislaufsphänomene« konstatiert G.T. Fechner dagegen für das Leben der Pflanzen. Bei den Pflanzen liege kein Kreisen eines Stoffes vor, wie bei den Tieren (z.B. der Blutkreislauf), sondern allein ein »Kreis der Beziehungen«[44]: »Das Pflanzenleben dreht sich mehr um ein Aeußeres, und namentlich eben um die Sonne; das Thierleben mehr um sich selbst«[45]. Auch der für das Leben der Tiere typische Wechsel der Aktivitäten kommt in dieser Form bei Pflanzen nicht vor; periodische Veränderungen beziehen sich bei den Pflanzen in der Regel allein auf physiologische Prozesse und manifestieren sich nicht in einem äußerlich sichtbaren Wechsel des ↑Verhaltens.

Der Kreis als Lebenssymbol

Aufgrund seiner vielfältigen Anwendung auf Phänomene des Lebens – vom Blutkreislauf der Wirbeltiere oder den Stoffkreislauf in Ökosystemen über den Kreislauf der Funktionen, der einen Organismus ausmacht, bis zum Zyklus der Aktivitäten, Generationen und ökologischer Abhängigkeiten (vgl. Tab. 143) – wird der Kreis nicht selten als ein Symbol des Lebens interpretiert. In dieser Rolle als Lebenssymbol erscheint das Bild des Kreises ausdrücklich bei dem Physiologen C. Bernard. 1865 verwendet Bernard den Ausdruck *Lebenskreis* (»circulus vital«); er versteht darunter die wechselseitige Bestimmung der physiologischen Phänomene (»se déterminent les uns les autres en s'associant«), z.B. den Kreislauf der wechselseitigen Abhängigkeit in der Aktivität der Muskeln und Nerven auf der einen Seite und des Blutes auf der anderen Seite (»les organes musculaires et nerveux entretiennent l'activité des organes qui préparent le sang; mais le sang à son tour nourrit les organes qui le produisent«).[46] Es besteht in den Worten Bernards hier eine *organische Solidarität* (»solidarité organique«) zwischen den Teilen eines Organismus. Bernard verweist in diesem Zusammenhang auf das alte Bild einer Schlange, die sich in den Schwanz beißt, als Lebenssymbol (»L'emblème antique qui représente la vie«).[47] Das Bild einer sich in den Schwanz beißenden Schlange, der Ouroboros (vgl. Abb. 243), lässt sich bis in die Frühzeit der altägyptischen Kultur nachweisen. Der Bedeutungskern des Zeichens kreist um den Gedanken einer periodischen Erneuerung und bezieht sich in dem Symbol wohl auf die Beobachtung des Häutens der Schlange.[48] Es handelt sich dabei nicht unbedingt und immer um ein Symbol des Lebens, sondern das Zeichen kann auch als ein Sinnbild der Zeit, der Ewigkeit, der Einheit der Welt oder anders interpretiert werden. Die ägyptische Hieroglyphe für das Leben ist das Anchzeichen, ein Henkelkreuz (*crux ansata*; ↑Leben).

20. Jh.: Verwissenschaftlichung der Metapher

Im 20. Jahrhundert erfährt die Betrachtung der Organismen als Systeme, die wesentliche durch eine zyklische Verknüpfung von Kausalketten gekennzeichnet sind, eine allgemeine wissenschaftliche Etablierung und zunehmende Integration in mechanistische Forschungsprogramme. Großen Anteil an der Verwissenschaftlichung des Kreislaufdenkens hat die Systemtheorie und Kybernetik (mit dem Modell des Regelkreises; ↑Regulation). L. von Bertalanffy stellt 1968 fest, das Schema von isolierbaren Einheiten, die in linearer Kausalität aufeinander einwirken, habe sich als unzureichend für die Analyse von Organismen erwiesen (»this scheme of isolable units acting in one-way causality has proved to be insufficient«).[49] Zu ersetzen sei es durch das Schema eines Systems, das aus interaktiven Elementen bestehe (»we must think in terms of systems of elements in mutual interaction«).[50] Ein Modell für dieses Schema ist nach von Bertalanffy die Zirkularität von Kausalprozessen (»circular causal chains«) in einem System. Sie stehe an der Grundlage des Konzepts der ↑Organisation. Mit der Betonung dieser Zirkularität sei daher auch das Konzept der Organisation, das in der klassischen Mechanik unbekannt gewesen sei, eigentlich erst begründet worden.[51]

Im englischen Sprachraum ist seit den 1920er Jahren der Ausdruck *zirkuläre Kausalität* oder ***Kreiskausalität*** in Gebrauch. P. Hughes verwendet ihn 1925 zur Charakterisierung des Verhältnisses zwischen den Partnern in einem symbiotischen Verhältnis, wie der menschlichen Familie, der Symbiose zwischen Ameisen und Blattläusen oder zwischen Insekten und Pflanzen. In diesen symbiotischen Beziehungen bestehe die zirkuläre Kausalität (»circular causality«) darin, dass Merkmale der Art von der sozialen Struktur abhängen, diese aber umgekehrt auch bedingen (»essential characters of the species […] depend on the familiy organization and in turn condition them«).[52] Seit den 1940er Jahren erscheint der Ausdruck in verschiedenen Kontexten (Kroeber 1948: »circular causality [in cultural changes]«[53]; Hutchinson 1948: »circular causal systems in ecology«[54]; Varela 1981: »circular nature of the autopoietic organization«[55]). Eine Kreisförmigkeit der Kausalität liegt vor, wenn Elemente (z.B. physische Körper oder Zustandsgrößen) in einem System so aufeinander einwirken, dass sie zugleich Ursache und Wirkung von anderen Elementen des Systems sind. Im Unterschied zur kausalen *Zirkularität*, die auf die Interaktion von Elementen in einem System bezogen ist, bezeichnet die *Zyklizität* in der Regel den periodischen Wechsel des Zustands eines Systems oder einer Größe. Einer der Begründer der Kybernetik, H. Schmidt, führt 1953 im Deutschen den Begriff der *Kreiskausalität* ein (↑Regulation): Eine Kreiskausalität besteht nach Schmidt darin, »daß eine physische Ursache nicht nur eine Wirkung hat, sondern daß diese Wirkung auf die Ursache zurückwirkt«.[56]

In modernen systemtheoretischen Analysen dient das Konzept des Kreislaufs insbesondere zur Modellierung der kausalen Struktur, die die Organisation eines Organismus ausmacht. Das Muster der kausalen Zirkularität fungiert im Rahmen verschiedener Ansätze als zentrale vereinheitlichende Idee.[57] Sie erscheint u.a. in N. Rashevkys *topologischer Biologie*

(1954; ↑Wechselseitigkeit: Abb. 570)[58], R. Rosens Modellen einer *relationalen Biologie* auf der Basis von »Metabolismus-Reparatur (M,R)-Systemen« (1958; ↑Organismus: Abb. 354)[59], M. Eigens *Hyperzyklustheorie* (1971; ↑Selbstorganisation: Abb. 460)[60], H.R. Maturanas und F.J. Varelas Modellen zur *Autopoiese* (1974)[61] und S. Kauffmans Theorie *autokatalytischer Netzwerke* (1985; ↑Selbstorganisation: Abb. 461)[62]. Gemeinsam ist diesen Ansätzen, dass die Komponenten sich wechselseitig erzeugen, bzw. in einem Kreislauf der katalytischen Beziehung zueinander stehen: Jede Komponente des Systems wirkt auf andere Komponenten, die wiederum auf die erste Komponente zurückwirken. Prägnant beschreibt Maturana 1970 sein Modell der operationalen Geschlossenheit und »Selbstreferentialität« von organischen Prozessen als eine »zirkuläre Organisation«, in der die Komponenten, die die Organisation ausmachen, beständig neu synthetisiert werden. In dieser besonderen Organisation besteht nach Maturana die Lebendigkeit des Systems: »This circular organization is the living organization«.[63] Als ein besonders geeignetes Modell zur Darstellung der Konstitution der Organismen erscheint der Kreislauf vielen Autoren, weil er zugleich die Möglichkeit einer kausalen Analyse eröffnet und die autonome Abgrenzung eines Systems gegenüber der Umwelt darstellen kann. Er vereint in sich also analytische und holistische Aspekte: Ein System mit zirkulärer Organisation verfügt über identifizierbare Elemente, die miteinander interagieren und in ihrer Interaktion die funktionale Geschlossenheit des Systems bedingen. In einer thermodynamischen Perspektive bezeichnet J. Wicken den Kreislauf 1988 als Vorläufer der biologischen Organisation, der in seinem autokatalytischen Charakter thermodynamische Gradienten auszunützen vermag, um Arbeit zu verrichten (»The cycle is the precursor of biological organization. Once a cycle becomes autocatalytic, it is able to exploit thermodynamic gradients instead of being passively driven by them«).[64]

Molekularbiologische Kreisläufe

Kreisläufe biochemischer Natur werden seit Ende des 19. Jahrhunderts diskutiert, zunächst in hypothetischer Weise. So verwendet E. Montgomery 1880 das Bild des Kreislaufs und bezeichnet damit ein Modell für die Fortbewegung des Protoplasmas und für dessen funktionale Einheit trotz des Wechsels seiner Bestandteile aufgrund seines Verfalls und seiner Wiederherstellung durch Nahrungsstoffe (»restitution of the functionally disintegrated protopasm«; »the chemical or functional oscillation of the living substance«).[65] Die funktionale Einheit des Protoplasmas besteht nach Montgomery allein in der Desintegration und Reintegration auf chemischer Ebene (»the functional unity is nothing but the elementary vital activity of disintegration and reintegration now definitely regulated by means of the intussusception of nutrition«).[66] Ohne ihn auf chemischer Ebene wirklich nachweisen zu können, schreibt Montgomery die Bewegung, Gestalt und Differenzierung des Protoplasmas einem chemischen Kreislauf zu (»chemical cycle forming the protoplasm«).[67]

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts üben die organismischen Theorien des Lebens mit ihrer Betonung der Ganzheit des Organismus und der Wechselseitigkeit von Prozessen zwar einen großen Einfluss auf die Entwicklung der chemischen Theorien des Lebens aus – deutlich z.B. in L.J. Hendersons biochemischen Studien zum Blut[68] – der eigentliche Nachweis von Kreisläufen auf einer molekularbiologischen Ebene erfolgt aber erst in den 1930er Jahren. Ermöglicht wird die Aufklärung der biochemischen Stoffwechselwege durch die Etablierung zahlreicher molekularbiologischer Labormethoden, u.a. die radioaktive Markierung bestimmter Atome (↑Molekularbiologie).

Stoffkreislauf ein Körper in zyklischer Veränderung seiner räumlichen Lage, z.B. Blutkreislauf, ökologischer Stoffkreislauf
Zustandsänderungskreislauf ein Körper oder System in zyklischer Zustandsänderung, z.B. Systole/Diastole des Herzen, Aktivitätskreislauf eines Organismus, Populationszyklus
Fortpflanzungskreislauf wiederholte Umwandlung eines Körpers (oder eines Systems) in einen ähnlichen anderen, z.B. Zellzyklus, Lebenszyklus, Artbildung
Wirkungskreislauf mehrere Körper oder Prozesse in wechselseitiger kausaler Relation zueinander, z.B. Regelkreis
Organkreislauf (Bedingungskreislauf) dieselben Körper (oder Moleküle) in wechselseitiger kausaler Abhängigkeit hinsichtlich ihrer Funktionen, z.B. Moleküle in biochemischen Stoffwechselkreisläufen, Organe im Organismus, Organismen verschiedener Arten im Ökosystem
Prozesskreislauf (Bedingungskreislauf) Prozesse in wechselseitiger kausaler Abhängigkeit, z.B. physiologischer Funktionskreislauf (Absorption, Digestion, Zirkulation, Lokomotion), Produktion und Reduktion im Ökosystem

Tab. 143. Typen von Kreisläufen.

		Verhältnis zwischen den Zuständen bzw. Gliedern	
		Veränderung (Identität eines Glieds oder Zustands hängt nicht von den anderen ab)	Abhängigkeit (Identität eines Glieds oder Zustandes hängt von den anderen ab)
Anzahl der beteiligten Körper	ein Körper	*Stoffkreislauf* (ein Körper in zyklischer räumlicher Veränderung) z.B. Blutkreislauf	*Entwicklungskreislauf* (ein Körper in zyklischer zeitlicher Veränderung) z.B. Aktivitätszyklus
	mehrere Körper	*Wirkungskreislauf* (mehrere Körper in kausaler Relation zueinander) z.B. Regelkreis	*Bedingungskreislauf* (mehrere Körper in kausaler Abhängigkeit voneinander) z.B. Organe im Organismus

Tab. 144. Eine Kreuzklassifikation von vier Typen kausaler Kreisläufe.

Der basale Stoffwechselweg zur Energiegewinnung aus der Nahrung, der sich in allen Tieren und Pflanzen findet, hat als sein Herzstück den so genannten *Zitronensäurezyklus* (↑Molekularbiologie: Abb. 320). Dieser biochemische Kreislauf, der nach seinem Entdecker H.A. Krebs auch *Krebs-Zyklus* genannt wird, besteht aus einer Folge enzymatisch katalysierter chemischer Reaktionen, in deren Verlauf energiereiche Substanzen abgespalten und andere hinzugefügt werden, so dass am Ende der Ausgangsstoff wieder zur Verfügung steht. Im Prinzip sind es mehrere hintereinander geschaltete chemische Gleichgewichte, in denen der Endstoff des einen Gleichgewichts den Ausgangsstoff für das nächste Gleichgewicht bildet. Krebs ist der Auffassung, dass es in der anorganischen Natur zwar einfache Gleichgewichte zwischen Stoffen gebe (die er als »Enzymzyklen« bezeichnet) – die Hintereinanderschaltung mehrerer solcher einfacher Gleichgewichte zu einem »Stoffwechselzyklus« hält Krebs aber für ein Charakteristikum des Lebens.[69] Insofern die in ihm gebildeten Stoffe in einem materiellen Sinne voneinander wechselseitig Ursache und Wirkung sind, kann der Zitronensäurezyklus als ein organisiertes System verstanden werden. Bis in die Gegenwart gilt die Kreislaufstruktur der Stoffwechselprozesse (»metabolic circularity«) als ein zentrales Merkmal der lebendigen Organisation.[70]

Näher charakterisiert werden können die biochemischen Stoffwechselkreisläufe (neben dem Krebs-Zyklus, z.B. auch der Calvin-Zyklus der Photosynthese; ↑Ernährung/Photosynthese) als eine Form von Wirkungskreisläufen, nämlich als Abhängigkeits- oder *Bedingungskreisläufe* (vgl. Tab. 144): Eine Substanz wird unter Einfügung und Abtrennung von Atomgruppen sukzessive in andere Substanzen als Zwischenstufen umgewandelt, bis wieder eine Substanz der gleichen Stoffklasse wie die erste entsteht. Die Entstehung jeder Substanz hängt also von der

		Verhältnis zwischen den Zuständen bzw. Gliedern	
		Tokenidentität: zyklische Veränderung an demselben Körper	Typidentität: zyklische Wiederkehr des gleichen Typs von Körpern oder Prozessen
Anzahl der beteiligten Körper oder Prozesse	eine Entität: Entwicklungskreislauf: Einheit diachroner Körper oder Prozesse	*Veränderungskreislauf* (ein Körper in zyklischer Zustandsänderung) z.B. Systole/Diastole des Herzens	*Lebenskreislauf* (wiederholte Umwandlung eines Körpers in einen ähnlichen anderen) z.B. Fortpflanzungskreislauf
	mehrere Entitäten: Wirkungskreislauf: Einheit synchroner Körper oder Prozesse	*Organkreislauf* (dieselben Körper in wechselseitiger kausaler Abhängigkeit voneinander) z.B. Organe im Organismus	*Prozesskreislauf* (Prozesse in wechselseitiger kausaler Abhängigkeit voneinander) z.B. Produktion und Reduktion im Ökosystem

Tab. 145. Eine andere Kreuzklassifikation von vier Typen kausaler Kreisläufe.

Anwesenheit der anderen Substanzen im Kreislauf ab. Es handelt sich dabei nicht um einen Stoff- oder Bewegungskreislauf, weil es keinen einzelnen Körper gibt, der sich im Kreis bewegt, und auch nicht um einen Entwicklungskreislauf, weil nicht die Entwicklung einer individuellen Substanz vorliegt, sondern Moleküle verschiedener Stoffklassen (zyklisch) miteinander interagieren. Untypisch für einen biologischen Kreislauf ist es allerdings, dass die Glieder des Kreislaufs, die chemischen Substanzen, nicht *biologisch* durch ihre Wirkung (Funktion), sondern *chemisch* über ihre Struktur definiert sind.

Der Kreislauf als Konstitutionsmodell

Zentrale Bedeutung hat das Kreislaufmodell für die Konstitution von Organismen als funktional geschlossene Entitäten. Auf einfachste kausale Modelle reduziert, stellt jeder Organismus einen Kreislauf dar, insofern er aus Prozessen besteht, die sich wechselseitig bedingen, d.h. in einem kausalen Kreislauf aufeinander einwirken. Der Kreis bildet in dieser Hinsicht ein Schema für die Ausgliederung von Organismen aus dem kausalen Fluss der Prozesse. Über das Kreismodell wird das kausale Gefüge eines Organismus als eine kausal rekursive, in sich geschlossene und nach außen abgegrenzte individuelle Einheit darstellbar.

Die Figur des Kreises ermöglicht damit eine spezifische Annäherung an die Prozesse des Organischen, die unterschieden ist von anderen Annäherungen, die ebenfalls von einfachen geometrischen Figuren geleitet sein können. In einer einfachen Einteilung ließen sich vier Perspektiven abgrenzen, die durch die Figuren von *Linie*, *Baum*, *Kreis* und *Netz* als Modelle für biologische Prozesse und Gegenstände erzeugt werden.[71] Diese Figuren weisen nicht nur eine unterschiedliche Affinität zu verschiedenen biologischen Teildisziplinen auf, sie ermöglichen auch eine unterschiedliche Perspektive auf das gleiche Phänomen und haben damit unterschiedliche methodologische Funktionen für die Biologie: Die *Linie* betont die dyadische Relation und ist mit dem Konzept von Kausalität in einer basalen Weise verbunden; sie ermöglicht damit die Integration der biologischen Gegenstände in eine allgemeine kausale Naturtheorie: Über das Modell der Linie als Ursache-Wirkungsprozesse erschlossen, sind die Gegenstände der Biologie zu verstehen als kausal geordnete in die Natur integrierte Phänomene. Das Modell des *Baums* als einer Figur der sukzessiven Aufgliederung und Verzweigung legt den Schwerpunkt auf die Differenzierung und Diversifizierung einer Struktur. In zeitlicher Interpretation ist er mit der Vorstellung eines Fortschritts verbunden und liefert damit eine wesentliche Grundlage für die Betrachtung von biologischen Phänomenen als Entwicklungsprozesse, also für den Charakter der Historizität des Lebendigen (in ontogenetischer und phylogenetischer Hinsicht). Der *Kreis* bildet als biologisches Modell ein Schema für die Abgrenzung von funktional geschlossenen Systemen aus interdependenten Elementen (Organismen oder Ökosysteme). Das *Netz* schließlich eröffnet als biologisches Modell die Möglichkeit der Repräsentation von organischen Systemen als komplexe Gebilde, in denen viele Prozesse parallel und in wechselseitiger Abhängigkeit voneinander ablaufen; das Bild des Netzes legt die Betonung auf die Abwesenheit einer Hierarchie und eines Zentrums und hebt die Bedeutung der Interaktion und Symbiose für die Erzeugung von neuen Eigenschaften (Emergenz) von Phänomenen als grundlegend für die Biologie hervor. Schlagwortartig lassen sich also mit den vier Figuren Linie, Baum, Kreis und Netz in der Biologie die Aspekte von *Kausalität* (Einbindung in die Natur), *Historizität* (Entwicklung mit Differenzierung und Diversifizierung), *Individualität* (geschlossene Organisation) und *Komplexität* (Emergenz durch Interaktion) verbinden.

In den verschiedenen Phasen der historischen Entwicklung der Biologie werden diese vier Aspekte in

Autopoiesezyklus (»Selbstreproduktion«)
Der Autopoiesezyklus ist der Kreislauf kausaler Prozesse, der einen Organismus ausmacht und seinen Bestand erhält. Er besteht in der wechselseitigen Abhängigkeit der organischen Teile (Organe) und organischen Prozesse voneinander. Dieser Kreislauf kommt mit dem Tod eines Organismus an sein Ende; er kann aber einen anderen Kreislauf gleicher Art in seinen Nachkommen initiieren und damit eine Phase in einem Allopoiesezyklus bilden.

Allopoiesezylus (»Reproduktion«)
Der Allopoiesezyklus ist der Entwicklungskreislauf der Erzeugung von Organismen. Er besteht in der wiederholten Fortpflanzung von Organismen in ihren Nachkommen. Er umfasst damit verschiedene Individuen, die jeweils charakteristische Entwicklungsstadien durchlaufen.
Auch der gesamte Prozess der Phylogenese auf der Erde kann als eine Folge von Allopoiesezyklen verstanden werden, insofern Organismen mit den immer gleichen organischen Funktionen (z.B. Stoffwechsel, Schutz, Fortpflanzung, Brutpflege) einmal entstanden sind und sich in den verschiedenen Organismen mannigfaltig vervielfältigen.

Tab. 146. Autopoiesezyklus und Allopoiesezyklus, die beiden biologisch fundamentalen Kreisläufe.

Typ	Eigenschaften	Beispiel
autokatalytischer chemischer Kreislauf (»chemische Uhr«)	Selbstumwandlung und Musterbildung	Belousov-Zhabotinskij -Reaktion: Abb. 459
autopoietisches System	Selbstherstellung und Selbsterhaltung	autokatalytische Netzwerke : Abb. 461
Chemoton	Selbstabgrenzung und Selbstreproduktion	Abb. 350
Organismus	komplexe, wechselseitig voneinander abhängige Funktionen	Abb. 570

Tab. 147. Vier Typen kausaler Kreislaufsysteme mit Funktionen unterschiedlicher Komplexität.

unterschiedlichem Maße hervorgehoben, so dass die vier entsprechenden Figuren als biologische Modelle auch nicht zu allen Zeiten gleichermaßen verbreitet sind. Die zeitliche Verbindung geht so weit, dass anhand der phasenweisen Abfolge der Vorherrschaft eines dieser Modelle geradezu eine Periodisierung der Biologiegeschichte vorgenommen werden kann[72]: Die *Linie* hat eine Verbindung zum Bild der »Stufenleiter der Natur« (*scala naturae*). Die Vielfalt der Lebewesen wird in einer linearen Abfolge der nach dem Komplexitäts- oder Organisationsgrad aufsteigend angeordneten Formen abgebildet; die einzelnen »Stufen« sind dabei zwar gegeneinander isoliert, nach dem »Prinzip der Fülle« aber alle notwendig (↑Hierarchie). Dieses Modell entfaltet von der Antike bis ins 18. Jahrhundert eine grundlegende Rolle für die biologische Theoriebildung. Es wird abgelöst durch die Annahme einer Transformation und Diversifikation der Formen in der Zeit. Das statische Modell der Stufenleiter oder »Kette der Wesen« erfährt im Rahmen dieses Prozesses eine innere Strukturierung und Temporalisierung durch das Modell des *Stammbaums*. Parallel zu dieser Betrachtung der Natur als dynamisches Geschehen etabliert sich das Konzept eines Organismus als besonderes Gefüge einer kausal rekursiven und damit in sich geschlossenen Struktur im Sinne eines *Kreislaufs*. Der Ansatz der Ausgliederung von Organismen als zyklisch geschlossene kausale Gefüge kann also als korrespondierende und komplementäre Bewegung zur Dynamisierung der Natur am Ende des 18. Jahrhunderts gesehen werden. Abgelöst werden die Leitmodelle des Baums und des Kreises in der Biologie des 20. Jahrhunderts durch das Modell des *Netzes*. Angeregt ist diese Ablösung wesentlich durch einerseits die ökologische Perspektive der Einbettung der Organismen in den komplexen Raum der Interaktion und Interdependenz mit anderen Organismen und andererseits die kausale Analyse der komplexen inneren Struktur der Organismen, also den verschlungenen und doch höchst geordneten Weg der physiologischen und biochemischen Prozesse.

Das Modell des Kreislaufs dient in der Biologie also wesentlich als Einheitsprinzip zur Konstitution von Gegenständen. Dass die Kreisfigur eine methodische Funktion dieser Art hat, wird allerdings weniger in der Biologie, häufiger dagegen in der Soziologie betont. Einer der Begründer der Soziologie, G. Simmel, streicht 1908 das Grundprinzip des Kreislaufs, die Wechselwirkung, als das gegenstandskonstituierende Einheitsprinzip des Sozialen heraus: »Einheit im empirischen Sinn ist nichts anderes als Wechselwirkung von Elementen: ein organischer Körper ist eine Einheit, weil seine Organe in engerem Wechseltausch ihrer Energieen stehen, als mit irgend einem äußeren Sein«.[73] Deutlich sieht auch T. Litt 1919/26 den Kreisprozess als den einzigen sich selbst abgrenzenden Prozess in der Natur und in der Gesellschaft an: »Der geschlossene Kreis ist das elementarste Strukturverhältnis, welches innerhalb jener verfließenden Unendlichkeit von Wesensverknüpfungen gesellschaftlicher Gebilde nicht nach der Willkür des Betrachters, sondern auf Grund eines echten Aufbauprinzips abgegrenzt wird«.[74]

In der Philosophie der Biologie wird die gegenstandskonstituierende Rolle des Kreislaufmodells im Zusammenhang mit Diskussionen um den biologischen Funktionsbegriff thematisiert. In neueren Ansätzen, die an Kant anschließen, wird der biologische Begriff der ↑Funktion in seiner für die Biologie methodisch grundlegenden Rolle über das Modell eines Kreislaufs eingeführt (↑Zweckmäßigkeit: Abb. 579). So macht beispielsweise C. Emmeche im Jahr 2000 deutlich, inwiefern der biologische Grundbegriff der Funktionalität an der Geschlossenheit und damit an der Kreislaufvorstellung von Prozessen hängt: »functionality is only possible under a closure of operations [...] Only when the causal chain from one part to the next closes or feeds back in a closed loop – at once a feedback on the level of parts and an emergent function defined [...] as a part-whole relation – can we talk about a genuine function«.[75]

Kreise und Kreisläufe haben, ebenso wie die anderen Modellfiguren zur Darstellung und Analyse biologischer Prozesse, einen bemerkenswerten ontologischen Status: Sie sind selbst allein in den Gegenständen, die sie organisieren, real; sie bestehen nicht neben diesen. Und doch werden die Gegenstände, die mittels der Modellfiguren beschrieben werden, erst in dieser Modellierung zu den Gegenständen, als die sie eben konzipiert sind: Ein Ökosystem oder ein Organismus kann kaum anders als in der Figur des funktionalen Kreislaufs verstanden werden. In gewisser Weise erzeugen also die Modellfiguren erst das, was durch sie erkannt wird, auch wenn sie nur in diesem Erzeugten selbst existieren.[76] Sie sind damit auch in erster Linie für die Erschließung eines Feldes von Bedeutung, für die grundsätzliche konzeptuelle Ausrichtung, weniger für die Erforschung der Details. Als Figuren, d.h. geometrische Analogien, die ihren Gegenstand direkt visuell repräsentieren, sind die Modelle notorisch einfach und überschaubar; sie reduzieren die Komplexität des Repräsentierten bis zu maximaler Vereinfachung. Auf diese Weise können sie die wesentliche Konzipierung des Gegenstandes zur Darstellung bringen – manchmal besser als die Sprache, weil sie nicht deren Einschränkungen unterliegen: Ein Kreislauf ist auch deshalb ein geeignetes Modell für biologische Systeme, weil er die Simultaneität der Interaktion, die Gleichzeitigkeit der Teilvorgänge in einem Ganzen repräsentiert.

Allerdings kann die Anwendung des Kreislaufmodells auch überzogen werden. E. Schramm weist 1997 in seiner Monografie zur Ideengeschichte der Modelle vom ökologischen Kreislauf darauf hin, dass das Kreislaufkonzept gerade dann intensiv verwendet wird, wenn sich kein klarer Kreisprozess angeben lässt. Der Verweis auf den Kreislauf hat also etwas von einer Beschwörungsformel, die »quasi-religiös« oder gar eine »vulgärmaterialistische Vergötzung« (Schramm) genannt werden kann: Die Beschreibung eines Geschehens erfolgt »im Namen des Kreislaufs«, selbst wenn tatsächlich kein Kreislauf vorliegt.[77] Sinnvoll erscheint es aber, den Kreislauf als eine wissenschaftlich fruchtbare Metapher auch für solche Bereiche zu akzeptieren, in denen es nicht ein eindeutiges »Zirkulat« gibt, weil die Kreisförmigkeit nicht in einem sich bewegenden Körper, sondern in einer periodischen Zustandsänderung oder einer Interdependenz von Prozessen besteht.

Wirkungskreislauf

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts tritt der Ausdruck, v.a. im Englischen, in wirtschafts- und sozialwissenschaftlichen Theorien auf (als »causal circle«[78] oder »causal cycle«[79]). Systematisch kann damit eine wichtige Kategorie von Kreisläufen bezeichnet werden: Kreisläufe von Ereignissen oder Systemkomponenten, die in einem Verhältnis der gegenseitigen kausalen Beeinflussung, nicht aber der wechselseitigen Abhängigkeit stehen (im Gegensatz zu einem Bedingungskreislauf; s.u.).

Typische Wirkungskreisläufe sind die *Regelkreise* (↑Regulation). Bei ihnen liegt eine zyklische Wirkung (d.h. eine Form der Wechselwirkung) von Zustandsgrößen eines Systems vor. Im Unterschied zu einem Bedingungskreislauf wird das betreffende System durch die zyklische Wirkung seiner Komponenten aber nicht konstituiert, sondern nur stabilisiert. Die im Wirkungskreislauf aufeinander bezogenen Größen bestehen auch unabhängig von ihrem Wirkungskreislauf. Ein Wirkungskreislauf hat also im Unterschied zu einem Bedingungskreislauf keine systemkonstituierende Funktion. Ein Beispiel: Die Stabilisierung der Temperatur auf der Erdoberfläche ist nach einem einfachen Modell durch den CO_2-Gehalt der Atmosphäre und die Intensität der Verwitterung von Gesteinen vermittelt (↑Biosphäre): Hohe Temperaturen auf der Erdoberfläche führen zu einer verstärkten Verwitterung von kalzium- und magnesiumhaltigen Gesteinen, die freigesetzten Kationen reagieren in den Meeren mit dem gelösten CO_2 und binden dieses in Gesteinen, so dass der Gehalt des CO_2 in der Atmosphäre abgesenkt wird und über den reduzierten Treibhauseffekt die Temperatur vermindert und damit langfristig reguliert wird.[80] Temperatur, Verwitterungsintensität und CO_2-Gehalt der Atmosphäre stehen also in einem Verhältnis der wechselseitigen Beeinflussung. Zwar hängen die Werte dieser Größen in dem einfachen Modell wechselseitig voneinander ab – die Größen selbst und die von ihnen bestimmten physischen Gegenstände bestehen aber auch unabhängig von ihrer wechselseitigen Beeinflussung: Temperatur, Verwitterungsintensität und CO_2-Gehalt der Atmosphäre bestehen auch, wenn sie sich nicht wechselseitig beeinflussen. Es liegt also ein Wirkungskreislauf zwischen den Größen vor, der lediglich einen Bedingungskreislauf ihrer Werte, nicht aber der Größen selbst einschließt.

Im Beispiel des Regelkreises zur Regulation der Raumtemperatur durch einen Thermostaten stehen Raumtemperatur (Regelgröße), Fühlerstellung des Thermostat (Fühlgröße) und Heizintensität (Stellgröße) in einem Verhältnis der zyklischen Wirkung zueinander, und sie bedingen sich wechselseitig in ihren jeweiligen Werten – aber die Größen sind nicht wie in einem Abhängigkeitskreislauf einer Organisation

über ihren Bezug zu den anderen Größen des Systems bedingt. Die Raumtemperatur ist auch unabhängig von der Tatsache ihrer Regulation als Raumtemperatur bestimmt. Die Feststellung der Regulation eines Systems setzt also die Ausgliederung des Systems bereits voraus, sie hat mit anderen Worten keine systembegründende Funktion – anders als im Fall eines Bedingungskreislaufs, in dem die aufeinander bezogenen Größen und die von ihnen bezeichneten physischen Gegenstände erst durch diesen Bezug möglich werden (s.u.).

Im biologischen Kontext taucht das Wort ›Wirkungskreislauf‹ 1937 bei F. Boas im Rahmen seiner ›Dynamischen Botanik‹ auf und bezeichnet den Prozess der zyklischen Veränderung von chemischen Stoffen und deren Wirkung auf die Organismen in ökologischen Stoffkreisläufen. So heißt es z.B. »Von den Kohlenhydraten aus entfalten sich Ströme von ineinander verflochtenen Wirkungskreisläufen über alle Lebenskreise«.[81] Oder: »Von den […] Gruppen von Pflanzenstoffen aus [z.B. den Kohlenhydraten, Fetten, Ölen und Eiweißstoffen] verbreitet sich über alle Lebenskreise Mensch, Tier und Pflanze ein unübersehbarer Kreislauf von Wirkungen. Diese Wirkungen führen zu großen Wirkungskreisläufen im Gesamtbereich des Lebens«.[82] Nach dem Wortlaut von Boas entfalten sich die Kreisläufe allein ausgehend von den chemischen Stoffen, die Kreisläufe selbst vollziehen sich aber im Bereich der Lebewesen und bestehen offenbar in wechselseitigen ökologischen Abhängigkeiten. Im Anschluss an Boas wird das Wort gelegentlich, aber insgesamt nur wenig verwendet.[83]

An Stelle von ›Wirkungskreislauf‹ wird gelegentlich der Ausdruck *Wirkungskreis* verwendet.[84] Dieses Wort ist allerdings mehrdeutig, da darunter traditionell meist der räumliche oder ideelle kulturelle Einflussbereich eines Menschen verstanden wird (z.B. ›der Wirkungskreis Goethes‹).

Bedingungskreislauf

Der Ausdruck ›Bedingungskreislauf‹ lässt sich parallel zu ›Entwicklungskreislauf‹, ›Stoffkreislauf‹ und ›Wirkungskreislauf‹ bilden (vgl. Tab. 144). Er ist aber kaum verbreitet und taucht nur gelegentlich in einer allgemeinen Bedeutung auf (Koschorke 1990: »[Gott als] die transzendentale Bedingung, die den Bedingungskreislauf der Naturgesetze in Gang hält«[85]; Richter 1991: »wechselseitigen Bedingungskreislauf mit seinen Ein- und Ausgrenzungen [zwischen Alltag und Wissenschaft]«[86]).

Etabliert ist jedoch der bedeutungsähnliche Ausdruck ***Bedingungsgefüge***, der in verschiedenen Zusammenhängen, v.a. im psychologisch-pädagogischen Kontext verbreitet ist.[87] In der Biologie erscheint er seit den 1930er Jahren, zunächst im entwicklungs- und erbbiologischen Sinne (Hoffmann 1933: »die Ziele und das Kräftespiel menschlicher Entwicklung in einem Bedingungsgefüge«[88]; Haack et al. 1936: »Nachweis der Stetigkeit eines strukturellen Bedingungsgefüges während des persönlichen Lebens«; d.h. »einer relativ stetigen [und daher vielleicht vererbten] seelischen Struktur als Bedingung jedes seelischen Geschehens überhaupt«[89]). Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird der Ausdruck besonders in der Ökologieverwendet. Er wird dabei in zwei Bedeutungen gebraucht: einerseits für ein Gefüge von Faktoren, die organisches Leben ermöglichen (also im Sinne eines zweistelligen Prädikats von »Gefüge von Bedingungen *x* für *y*«: Ballauff 1943/44: »Die anorganische Schicht bedeutet die tragende Schicht: ein Bedingungsgefüge des Organischen, welches das Anorganische überformt und überholt«[90]; Illies & Schwabe 1959: »[das organismische Leben in einer Biozönose] in seiner kausalen und historischen Abhängigkeit vom örtlich gegebenen Bedingungsgefüge«[91]), andererseits im Sinne einer intrinsischen Eigenschaft eines Gefüges von Faktoren, die sich gegenseitig bedingen (Hiebsch 1966 »das komplizierte Beziehungsgefüge der gesamten Biozönose« eines Ökosystems als ein »Bedingungsgefüge«[92]).

Über die Verhältnisse in einem Wirkungskreislauf hinausgehend stehen in einem Bedingungs- oder auch Abhängigkeitskreislauf die aufeinander bezogenen Größen in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit voneinander. Es liegt nicht bloß eine wechselseitige kausale *Wirkung* zwischen den Größen (und damit eine Abhängigkeit ihrer Werte voneinander), sondern eine *Abhängigkeit* vor, insofern die eine Größe ohne den Einfluss der anderen Größen keinen Bestand hätte. Die durch die Größen des Kreislaufs charakterisierten Gegenstände sind in ihrer Existenz also auf die jeweils anderen angewiesen. Es liegt ein Kreislauf vor, bei dem Wirkungen jedes Glieds für die definierenden Eigenschaften der anderen Glieder notwendig sind, bei dem also der Verlust eines Glieds ein Vergehen anderer Glieder und damit die Zerstörung des ganzen Kreislaufs nach sich zieht. Paradigmatische Beispiele für diese Form des Kreislaufs sind das Verhältnis zwischen den organischen Teilen eines Organismus und das zwischen den Organismen verschiedener ökologischer Rollen in einem Ökosystem: Es existieren die Organe in einem Organismus, z.B. Herz, Lunge, Niere und Magen, nur, insofern sie in einer wechselseitigen Kausalverbindung zueinander stehen. Jedes Organ ist nur möglich, inso-

fern es in das Beziehungsnetz einbezogen ist, das aus der Gesamtheit der Organe des Organismus besteht.

In einem Bedingungskreislauf liegt also im Unterschied zu einem Wirkungskreislauf die Betonung auf der Systemperspektive: Die Elemente des Kreislaufs wirken in der Weise aufeinander ein (»wirken zusammen«), dass das System Bestand hat. Entscheidend ist dabei die Konstitution der Glieder durch die Wirkung der jeweils anderen: Sie hätten nicht ihre Identität, wenn die Wirkung der anderen Glieder nicht vorhanden wäre. In einem Bedingungs- oder Abhängigkeitskreislauf erfolgt also eine Gegenstandskonstituierung, in ihm werden Gegenstände geschaffen, die es außerhalb von ihm nicht gibt, die ihre Identität erst in ihrer Interaktion gewinnen.

Ohne direkt von einem ›Kreislauf‹ zu sprechen, charakterisiert Kant einen Organismus über das Vorliegen einer wechselseitigen Bedingung im Verhältnis seiner Teile. In der ›Kritik der Urteilskraft‹ bestimmt er seinen Begriff eines »organisirten Wesens« u.a. über die Bestimmung, es »erzeugt ein Theil dieses Geschöpfs auch sich selbst so: daß die Erhaltung des einen von der Erhaltung der andern wechselsweise abhängt«.[93] Weiter erläutert Kant, ein Organismus als Naturzweck bestehe darin, »daß die Teile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind«.[94] Die von Kant gewählte Formulierung »Ursache und Wirkung ihrer Form« kann darauf bezogen werden, dass in einem Organismus die Teile erst durch ihre Wirkungen aufeinander zu dem werden, was sie sind, dass also, in Kants Worten, »die Teile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind«.[95]

Einige der unmittelbaren Nachfolger Kants machen dies noch deutlicher: So stellt J.G. Fichte 1797 fest, dass in einem organisierten Naturprodukt sowohl die Gestalt des Ganzen als auch die Gestalt der Teile von der Wechselwirkung der Teile untereinander abhängt: Weder der ganze Organismus, noch seine Organe können bestehen, wenn der kausale Kreislauf zwischen den Organen nicht bestehen würde. Fichte schreibt: »In dem organischen Körper erhält jeder Theil immerfort das Ganze, und wird, indem er es erhält, dadurch selbst erhalten«.[96]

Spezifisch ökologische Kreislaufvorstellungen werden bereits Mitte des 18. Jahrhunderts entwickelt, indem das Miteinander der Organismen verschiedener Arten als ein harmonisches, sich im ↑Gleichgewicht befindliches Gefüge beschrieben wird. Ein Modell in diesem Sinne entwirft C. von Linné 1760, wenn er die Beziehungen der Organismen verschiedener Arten ausdrücklich als einen Kreislauf beschreibt (»circulo enim haec volvuntur omnia«).[97] An anderer Stelle führt er aus, die Verhältnisse seien so geordnet, dass alle Naturkörper sich wechselseitig hilfreich die Hand zur Erhaltung der Art reichen (»omnia Naturalia ad cujuscunque speciei conservationem auxiliatrices sibi invicem porrigerent manus«).[98] Insofern die Organismen zur Erhaltung ihrer Art jeweils auf Organismen anderer Arten angewiesen sind, besteht hier also ein Kreislauf der wechselseitigen Abhängigkeit.

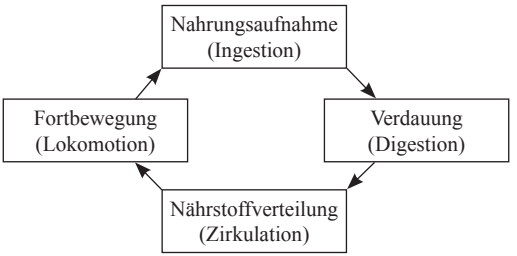


Abb. 244. Ein einfacher organischer Bedingungskreislauf: vier wechselseitig voneinander abhängige Grundfunktionen eines Tieres, die an der Ernährung beteiligt sind.

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird deutlich, dass dieses zyklische Verhältnis der wechselseitigen Bedingung und Erhaltung von Organismen verschiedener Arten die Konstitution spezifischer überorganismischer Systeme nach sich zieht. K. Möbius führt in diesem ökologischen Zusammenhang 1877 den Terminus ›Biozönose‹ ein für eine »Gemeinschaft von lebenden Wesen […], welche sich gegenseitig bedingen und durch Fortpflanzung in einem abgemessenen Gebiet dauernd erhalten« (↑Biozönose).[99] Möbius bezieht das Verhältnis der gegenseitigen Bedingung sowohl auf die interagierenden Organismen als auch auf verschiedene Arten. Analog zum homöostatischen Gleichgewicht in einem Organismus besteht nach Möbius ein »biocönotisches Gleichgewicht«[100] in einem ökologischen System, das auf der Störungen kompensierenden Interaktion der Organismen beruht.

Der amerikanische Ökologe S.A. Forbes verwendet die Kreismetapher 1880, um das Miteinander von Organismen verschiedener Arten als eine lebende Einheit (»a living unit«) zu beschreiben. Eine Einheit stellt ein solcher »organischer Komplex« nach Forbes dar, weil zwischen den Arten Verhältnisse der wechselseitigen Abhängigkeit (»interdependence«) bestehen.[101] Jede Veränderung einer Gruppe, in Anzahl, Verhalten oder Gewohnheit ziehe eine Veränderung anderer Gruppen nach sich, die wiederum in einem Kreis (»circle«) auf die erste zurückwirke.[102]

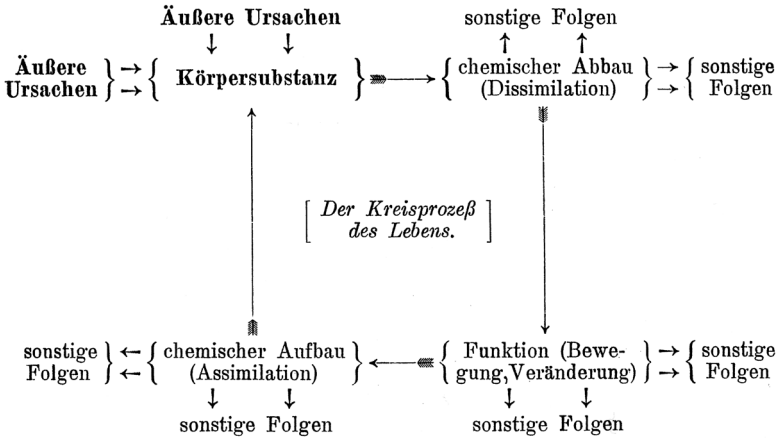


Abb. 245. »Der Kreisprozeß des Lebens«. Die organischen Funktionen (Bewegungen, Veränderungen etc.) erhalten ihre Energie aus dem chemischen Abbau des Körpers (Dissimilation) und wirken umgekehrt im Sinne eines Aufbaus dieses Körpers (Assimilation) (aus Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Z. Konstitutionslehre 12, 1-49: 43).

Nach der Unterscheidung verschiedener ökologischer Rollen in einem Ökosystem zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird der ökologische Abhängigkeitskreislauf vielfach dargestellt (z.B. 1925 durch A.J. Lotka als das »Mühlrad des Lebens«; ↑Rolle, ökologische: Abb. 439). O. Renkonen differenziert 1938 zwischen produzierenden, konsumierenden und reduzierenden »Elementen« in einer Biozönose und ist der Auffassung, eine Biozönose liege nur dann vor, wenn sich ein »vollständiger Kreislauf der organischen Elemente vollzieht«.[103] Weil die organischen Elemente hier keine Stoffe, sondern funktionale Rollen in der Biozönose bezeichnen, ist mit dem Kreislauf nicht ein Stoffkreislauf, sondern vielmehr ein funktionaler Kreislauf der Abhängigkeiten der »organischen Elemente« von einander, also ein Bedingungskreislauf, beschrieben.

Auch die biochemischen Stoffwechselkreisläufe (z.B. der Krebs- oder Calvin-Zyklus; s.o.) sind zum Typ des Bedingungskreislaufs zu rechnen. Denn auch die Moleküle, die in einem solchen Kreislauf miteinander interagieren, werden erst im Kreislauf gebildet. Und schließlich kann J.J. Piklers Darstellung des »objektiven (theoretischen) Kriteriums des Lebens« von 1926 als Beispiel für einen kausalen Bedingungskreislauf gelten. Pikler beschreibt einen »Kreisprozeß des Lebens«, bei dem »Selbstaufbau« und »Selbstabbau« der Körpersubstanz auf eine solche Weise miteinander verbunden sind, dass die eigentlichen organischen Aktivitäten (die Funktionen und Tätigkeiten eines Lebewesens) zwischen ihnen vermitteln: Die Energie aller Lebenstätigkeiten stammen nach Pikler aus dem Selbstabbau des Körpers; und umgekehrt sind diese Lebenstätigkeiten auf den Selbstaufbau eben dieses Körpers gerichtet.[104] Zwischen Körpersubstanz und Lebensfunktionen sind also Selbstaufbau und Selbstabbau (↑Selbstorganisation) im Sinne eines Kreislaufs geschaltet. Die Körpersubstanz bildet gleichzeitig Quelle (als Energiespeicher) und Resultat der Aktivitäten der Lebewesen (vgl. Abb. 245).

Das Umlaufende in diesem Typ des Kreislaufs besteht nicht in einem Stoff, und nicht allein in einer kausalen Wirkung, sondern in einer Bedingung und vielfach auch in einer begrifflichen Bestimmung (*Bestimmungskreislauf*): Jedes Glied wird durch die Wirkung der anderen Teile erzeugt und durch seine Wirkung auf die anderen Teile bestimmt (so wie die Organe eines Körpers vielfach durch ihre jeweiligen Funktionen bestimmt sind; ↑Wechselseitigkeit; Zweckmäßigkeit).

Lebenszyklus

Eine konstante Terminologie für die Vorstellung eines Kreislaufs des Lebens in Bezug auf die Transformationen im Laufe des Lebens eines Organismus oder in der Folge der Generationen entwickelt sich seit dem frühen 19. Jahrhundert. Nach der Darstellung bei G.R. Treviranus von 1802 durchläuft jeder »lebende Organismus« einen »Kreislauf« zwischen einem Zustand des *minimalen Lebens* (»vita minima«), den Treviranus mit dem Leben des Embryos verbindet[105] (↑Schlaf), und des *maximalen Lebens* (»vita maxima«), bei dem alle Funktionen voll entfaltet sind.[106]

Der Ausdruck ›Lebenszyklus‹ für diesen Kreislauf etabliert sich seit Beginn des 19. Jahrhunderts (in unklarer Bedeutung bei Kieser 1808: »Nur nach Vollendung einer gewissen Bildungsstufe und nach Schließung eines bestimmten Lebenscyklus thut sich der Geist in Worten und Thaten kund, und geht aus dem vollendeten Innern in ein Äußeres über«[107]; John 1810: »Lebencyclus [von Pflanzen]«[108]; Nüß-

lein 1818: »Lebens-Zyklus [von Tieren]«[109]; Anonymus 1818: »Lebenscyclus jedes Thieres«[110]; Troxler 1820 für den Menschen[111]; Naumann 1825 in Bezug auf Tiere: »Lebenscyclus«[112]; Nordmann 1832, bezogen auf parasitische Würmer[113]; Kammerer 1841: »menschlichen Lebenscyklus«[114]; ältester Nachweis für den englischen Sprachraum: Owen 1855[115]). H. Bronn spricht 1850 in diesem Zusammenhang allgemein vom »Kreislauf des Lebens«.[116]

Neben ›Lebenszyklus‹ etabliert sich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts der Ausdruck ***Entwicklungskreis***. Bei dem Naturforscher C.G. Nees von Esenbeck heißt es 1817: »Es kann das Gleiche in veränderter Gestalt, und doch in gleicher Bedeutung, wieder in einen neuen Entwicklungskreis treten«.[117] Der Botaniker A. Braun verwendet 1854 ›Lebenszyklus‹ und ›Entwicklungskreis‹ nebeneinander und ist der Auffassung, es ließen sich auf den beiden Ebenen des Individuums und der Art ein »Lebenscyklus« oder »Entwicklungskreis« identifizieren: »das Verhältnis des Individuums's zur Species ist das eines untergeordneten Entwicklungskreises zu einem übergeordneten, das Individuum ist ein Glied der Species«.[118] Am Ende des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck ›Entwicklungskreis‹ meist auf Einzeller bezogen (im Englischen: Anonymus 1876: »developmental cycles«).[119] Im 20. Jahrhundert wird statt ›Entwicklungskreis‹ in der Regel der Terminus *Entwicklungskreislauf* verwendet.[120]

Ein weiterer Terminus, der seit den 1840er Jahren zur Bezeichnung eines Entwicklungskreislaufs in Gebrauch ist, lautet ***Zeugungskreis***.[121] Gemeint ist damit ein Kreislauf, der von einem charakteristischen Entwicklungsstadium über den Prozess der Fortpflanzung zu dem gleichen Stadium zurückführt. Der Ausdruck wird besonders in Beschreibungen eines ↑Generationswechsels verwendet, also bei der regelmäßigen Abfolge von morphologisch verschiedenen Individuen aufeinanderfolgender Generationen (»Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnde verschiedene Generationen«[122]). Auch E. Haeckel verwendet den Ausdruck »Zeugungskreis (Cyclus generationis)« 1866 und beschreibt ihn als eine »geschlossene Entwickelungseinheit, eine ringförmige Kette von Formzuständen, deren Ausgangspunct und Ende gleich ist«.[123] Der Zeugungskreis umfasst danach also mehr als das Leben eines Individuums.

Seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts setzt sich zur Benennung des Entwicklungskreislaufs aber das Wort ›Lebenszyklus‹ durch. Es bezeichnet den normalen Entwicklungsweg zwischen den Generationen, angefangen mit dem Ursprung eines Organismus in einer Zelle über die voll differenzierte Form bis hin zur Hervorbringung einer Keimzelle, aus der ein neuer Organismus entsteht. Der Lebenszyklus bezieht sich also auf die zyklische Veränderung einer durch die Generationen durchlaufenden organischen Struktur, mit den beiden alternierenden Phasen der Kontraktion in den Keimzellen und der Expansion im entfalteten Phänotyp. Es handelt sich dabei also um einen Kreislauf der Entwicklung, nicht der Wirkung (vgl. Tab. 144). Nicht ganz korrekt ist die Rede von einem »Individualzyklus«[124] oder »Lebenszyklus des Individuums«[125] – denn für das Individuum stellt sich sein Leben gerade nicht als Zyklus dar, sondern als lineare, auf die Ausbildung der Fortpflanzungsfähigkeit gerichtete Entwicklung (s.u.). Für die Folge der Ereignisse im Leben eines Individuums sollte daher besser von dessen ↑*Lebensgeschichte* gesprochen werden.

Funktionskreis	**Phasen**	**Organ**	**Periodendauer**
Blutkreislauf	Systole, Diastole	Herz	0,8 Sekunden
Atmung	Einatmung, Ausatmung	Lunge	5 Sekunden
Ernährung	Nahrungsaufnahme	Verdauungssystem Verdauung, Ausscheidung	6-24 Stunden
Erholung	Schlaf, Bewegung	gesamter Körper	24 Stunden
Regeneration	Mitose, Interphase	Zellen	1-100 Tage
Fortpflanzung	Auf- und Abbau der Gebärmutterschleimhaut	Gebärmutter	30 Tage
Generationswechsel	Geburt, Fortpflanzung	gesamter Körper	15-30 Jahre
Evolution	Artbildung	Population	10^6 Jahre

Tab. 148. Rhythmische Prozesse (Entwicklungskreisläufe) im Leben eines Wirbeltiers (am Beispiel des Menschen).

Neben dem Lebenszyklus bestehen bei vielen Organismen andere Entwicklungskreisläufe, also periodisch wiederkehrende Phänomene am ganzen Körper oder an einzelnen Organen, z.B. der oft an den abiotisch bedingten Jahreswechsel gekoppelte Fortpflanzungsrhythmus oder die Rhythmen des Herzschlags, der Atmung, der Ernährung, der Ruhe und des Zellzyklus (vgl. Tab. 148).

Die Kreisvorstellung in der Rede vom »Kreis des Lebens« bezieht sich allerdings nicht immer auf Entwicklungsprozesse, sondern kann auch den (räumlichen) Lebensbereich eines Organismus bezeichnen. In diesem Sinne spricht im 18. Jahrhundert z.B. C. de Bonnet allgemein von einem *natürlichen Kreis* (»cercle natural«) der Organismen[126], J.G. Herder von einer »Sphäre« oder einem »Kreis« der Tiere[127] (↑Nische) und J.-J. Rousseau von einem besonderen Kreis oder Horizont eines Menschen (»Chaque homme a ainsi son Cercle particulier ou horizon dont il est le Centre«)[128]. Bei H. Plessner bezieht sich die Formulierung »Lebenskreis« 1928 auf die Einheit eines Organismus mit seiner Umwelt (im Anschluss an J. von Uexkülls Lehre der Funktionskreise; ↑Verhalten).[129]

Antike

In der ideengeschichtlichen Genese der naturphilosophischen Kreislaufvorstellungen stellt der Entwicklungskreislauf die ursprüngliche Form dar. In dem vorwissenschaftlichen Naturbild vieler Kulturen wird der periodische Wechsel der Jahreszeiten mit der Regeneration der Natur in Verbindung gebracht. Der rhythmische Lauf der Zeit liefert danach die Basis für eine periodische Erneuerung des Lebens. Unter dem Einfluss der antiken Lehren der Umwandlung der Elemente ineinander ist es v.a. eine Kombination aus Bewegungs- und Entwicklungskreislauf, die in den Vordergrund tritt.[130] Aristoteles entwickelt auf dieser Grundlage Vorstellungen eines Wasserkreislaufs, bei dem die Ortsveränderung des Wassers auf der Erde verbunden gedacht wird mit seiner Transformation in Luft (Verdunstung) und der reziproken Transformation der Luft in Wasser (Kondensation; s.u.: biogeochemischer Kreislauf).

In der vorsokratischen und klassischen griechischen Philosophie ist es der Wechsel von Leben und Tod, der als ein Kreislauf gedeutet wird. Ausdrücklich findet sich diese Deutung bei Heraklit.[131] Auch Platon ist später der Auffassung, aus dem Leben entstehe das Tote und aus dem Toten wieder das Lebende.[132] Unter atomistischen Voraussetzungen kann dieser Wechsel als ein Zusammengehen und Trennen von Atomen interpretiert werden.

Für Aristoteles bedeutet das Vorliegen eines Kreislaufs die höchste Annäherung der irdischen Dinge an die himmlischen Bewegungen, die durch Vollkommenheit und Ewigkeit ausgezeichnet sind. An einer Stelle ist er der Auffassung, die Lebewesen hätten insofern am Ewigen und Göttlichen teil, als sie sich selbst der Art nach zyklisch (durch Fortpflanzung) hervorbringen[133], an anderer Stelle lehnt Aristoteles aber ausdrücklich die Kreisfigur als inadäquat zur Beschreibung der Lebensprozesse ab, weil die Fortpflanzung ein linearer, gerichteter Prozess mit einseitiger Abhängigkeit der Nachkommen von ihren Vorfahren sei. Ausdrücklich stellt Aristoteles fest, dass »Menschen und Tiere nicht im Kreislauf in sich selber zurückkehren, so daß immer wieder derselbe« entsteht. Er begründet dies mit der Einseitigkeit genealogischer Verhältnisse: »Denn es ist nicht notwendig, daß Du da bist, wenn Dein Vater da ist, nur wenn Du da bist, muß jener dagewesen sein. Diese Entwicklung scheint doch geradeaus zu gehen«.[134] Aristoteles diskutiert auch, inwiefern die Lebewesen von den Zyklen der Gestirne, v.a. von Sonne und Mond abhängen.[135] Daneben bezieht er die Kreislaufvorstellung auf die Umwandlung der anorganischen Elemente ineinander, z.B. im Wasserkreislauf (s.u.).[136]

Im Sinne eines Kreislaufs kann ebenfalls das alttestamentarische Wort »Staub bist du, zum Staub musst du zurück«[137] gedeutet werden. Als Stoffkreislauf verstanden, bildet dieses Bild keine Schwierigkeiten. Problematisch ist es aber, wenn es als Entwicklungskreislauf gedeutet wird. Denn das Wesen, das hier mit ›du‹ angesprochen wird, bestand gerade nicht schon vorher im Staub und wird auch nicht nach Ende des Lebens im Staub fortexistieren, sondern seine Existenz beginnt und endet mit seinem Leben.

Später findet sich die Vorstellung eines Kreislaufs im Leben der Organismen bei dem Neuplatoniker Proklos im fünften nachchristlichen Jahrhundert. Bei Proklos ist es nicht, wie vielfach vorher, der Wechsel von Leben und Tod, der den Kreislauf begründet, sondern von Samen und erwachsenem Organismus. Von den Pflanzen und Tieren heißt es bei Proklos: »sie gehen aus dem Samen hervor, und der Same wieder aus ihnen; so vollzieht sich ein wechselseitiges Werden und ein Kreislauf vom Unvollkommenen zum Vollkommenen und umgekehrt«.[138]

Mittelalter

In der Naturlehre des »Sendschreibens« der arabischen Lauteren Brüder des 10. Jahrhunderts wird der biologische Kreislauf der Natur mit dem Rotieren eines Räderwerks verglichen (vgl. Tab. 149).[139]

Darüberhinaus erscheint das Bild eines Kreislaufs hier im Sinne einer ununterbrochenen Kette des Entstehens und Vergehens, die Mineralien, Pflanzen und Tiere umfasst, – also im Sinne eines ökologischen Kreislaufs: »Auch die Pflanzen, Lebewesen und Minerale bilden eine dauernde, ununterbrochene Kette des Entstehens und Vergehens«.[140] Schließlich wird auch die Bewegung einzelner Elemente, so besonders des Wassers, von den arabischen Gelehrten als ein Kreislauf beschrieben.[141]

»Lebensrad« und »Lebenstreppe«

Nicht nur der Wechsel von jung und alt zwischen den Generationen, auch die Folge der Lebensalter eines menschlichen Individuums wird seit der Antike als ein Kreislauf gedeutet. Sie geht nach der antiken Überlieferung auf die Pythagoreer zurück und steht im Zusammenhang mit der Parallelisierung des Lebenslaufs eines Menschen mit dem zyklischen Verlauf der Jahreszeiten (die schon Aristoteles vornimmt; s.o.). Diodorus Siculus, der Kompilator einer Universalgeschichte aus dem ersten vorchristlichen Jahrhundert, schreibt den Pythagoreern die Unterscheidung von vier Lebensaltern des Menschen zu (Kleinkind, Kind, junger Erwachsener, Alter), die parallel zu den vier Jahreszeiten stehen.[142] Die Viergliederung und die Analogisierung wird von anderen antiken Autoren später wiederholt[143] und in Zusammenhang mit anderen Vierteilungen (z.B. der Elemente) diskutiert[144]. Im christlichen Mittelalter entwickelt sich eine reiche Bildtradition, die die Analogie und Gleichförmigkeit verschiedener Erscheinungen grafisch darzustellen versucht. In den verbreiteten Abbildungen eines Viererschemas in Form der Vierteilung eines Kreises ist eine Darstellung des menschlichen Lebenslaufs jedoch zunächst nicht enthalten.[145] Darstellungen, die eine Vierteilung des menschlichen Lebenslaufs in Form eines Kreises enthalten, erscheinen erst im 10./11. Jahrhundert (vgl. Abb. 246).[146] Die Parallelisierung von menschlichem Lebenslauf mit dem Verlauf kosmischer und irdischer Ereignisse erfolgt gemäß dem allgemeinen Schema der Analogisierung von Mikrokosmos und Makrokosmos.

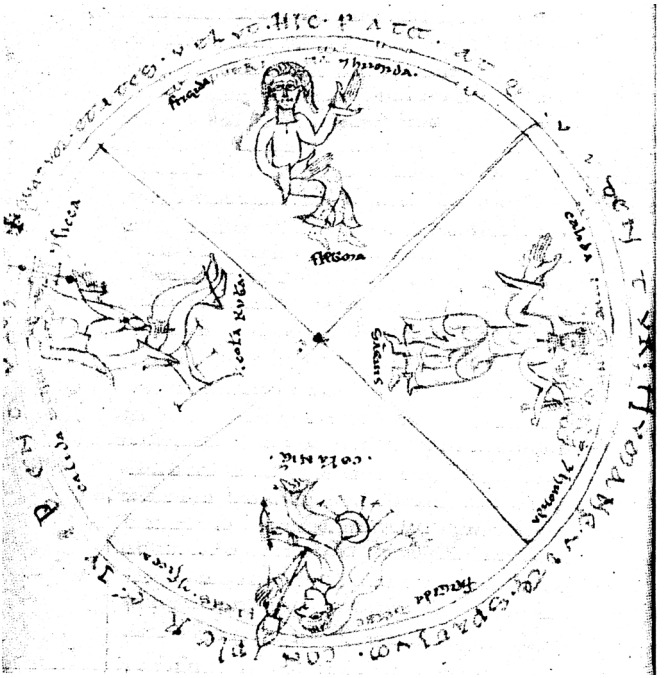


Abb. 246. Darstellung der menschlichen Lebensphasen in Form eines Kreises aus dem frühen 12. Jahrhundert. Das Leben wird in vier Phasen eingeteilt, symbolisiert über typische Körperhaltungen und parallelisiert mit einer Kombination elementarer Qualitäten sowie einem zugehörigen Körpersaft: (1) die Kindheit *(»Pueritia«; oben) in einer Figur mit gekreuzten Beinen und der Kombination* kalt *und* feucht *sowie dem Körpersaft* Schleim *(»Phlegma«); (2) das* Jugendalter *(»iuventus«; rechts) in einer Figur mit einem Ast in der Hand und der Kombination* heiß *und* feucht *sowie dem Körpersaft* Blut*; (3) das* Erwachsenenalter *(»Senectus«; links) in einer sitzenden Figur, die einen Faden (den Lebensfaden?) auf eine Spule aufrollt, mit der Kombination* heiß *und* trocken *und dem Körpersaft* rote Galle*; und (4) das* Alter *(»Decrepitas«; unten) in einer sitzenden Figur mit einer langen Kopfbedeckung bei der Tätigkeit des Spinnens und mit der Kombination* kalt *und* trocken *sowie dem Körpersaft* schwarze Galle*. Die Anordnung der Lebensalter ist zwar kreisförmig, dargestellt ist aber nicht ein Kreislauf, weil Kindheit und Alter nicht nebeneinander, sondern einander gegenüber liegen (Anonymus (frühes 12. Jh.). Tractatus de quaternario: fol. 28v; aus Sears, E. (1986). The Ages of Man. Medieval Interpretations of the Life Cycle: fig. 6).*

Wohl zunächst unabhängig von dieser Bildtradition stehen bildliche Darstellungen des Glücksrads (»rota fortunae«), in denen ein moralischer Hinweis auf die Unbeständigkeit des Lebens und Kurzfristigkeit allen Glücks symbolisch abgebildet ist.[147] In ihrer anfänglichen Form enthalten die Glücksräder keinen Bezug zu den Lebensaltern des Menschen; erst seit dem 12. Jahrhundert werden allmählich solche Bezüge hergestellt (z.B. in den Kirchenfenstern von St. Étienne in Beauvais und der Kathedrale in Amiens),

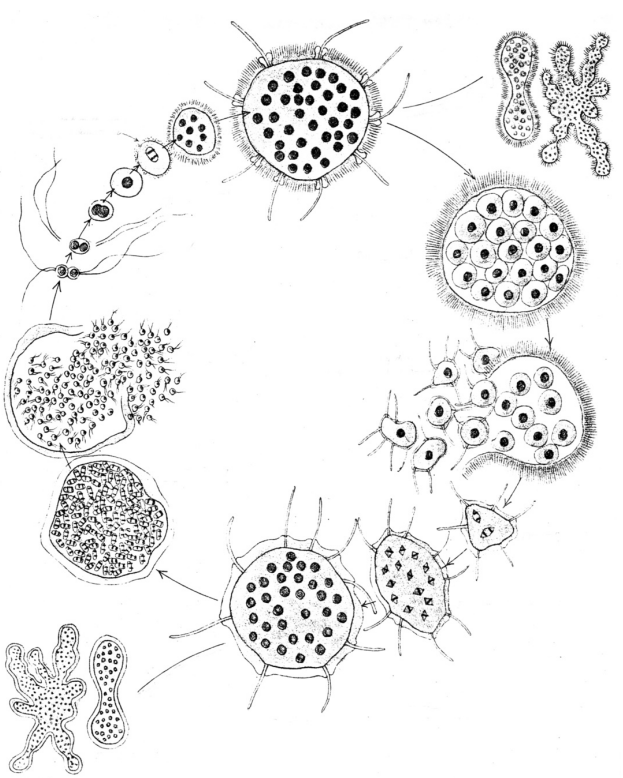


Abb. 247. Entwicklungskreislauf: Der »Zeugungskreis« von Trichosphaerium sieboldi *Schn. Die geschlechtliche Fortpflanzung erfolgt durch die Kopulation von zwei Schwärmsporen (oben links); der aus dem Verschmelzungsprodukt sich bildende »Schizont« (oben Mitte) vermehrt sich ungeschlechtlich und bildet den »Sporont« (unten Mitte), aus dem die Schwärmsporen entstehen (aus Schaudinn, F. (1899). Untersuchungen über den Generationswechsel von* Trichosphaerium sieboldi *Schn.: Taf. I).*

so dass im 13. Jahrhundert Lebensrad und Glücksrad ineinander integriert erscheinen.[148] Im Mittelalter und in der Frühen Neuzeit wird das Lebensrad ein beliebtes Motiv, das im sakralen und profanen Kontext verwendet wird.[149] Auf dem äußeren Kreis eines Lebensrades werden Menschen zu verschiedenen Zeitepochen, in verschiedenen Ländern, auf verschiedenen sozialen Ebenen oder in verschiedenen Lebensphasen abgebildet. Entsprechend den dargestellten Motiven kann das Lebensrad unterschiedlich interpretiert werden, z.B. als Vanitasmotiv, das von der Vergeblichkeit allen irdischen Strebens berichtet, als Glücksmetapher, die die Zufälligkeit und Vergänglichkeit des gegenwärtigen Daseins betont, oder als Ausdruck des zyklischen Charakters des menschlichen Lebens, das in stereotyper Weise die immer gleichen Phasen von Zeugung, Jugend, Reife, Alter und Tod durchläuft.[150]

Seit der ersten Hälfte des 16. Jahrhunderts wird das Bild des Lebensrades zunehmend von dem Bild der *Lebenstreppe* ersetzt (für ein Beispiel ↑Lebensgeschichte: Abb. 274).[151] Gemeinsam ist beiden Darstellungsformen die vertikale Schichtung in ein Oben und Unten und die Dynamik des Aufstiegs und Abfalls. Unterschieden sind sie aber darin, dass das Lebensrad eine zyklische Form bildet, die Treppe jedoch eine lineare. Als möglicher Grund für die Ablösung des einen Bildtyps durch den anderen wird die Veränderung der Messinstrumente der Zeit vom zyklischen Jahreslauf zum linearen Kalender diskutiert. Außerdem ist über die lineare Darstellung eher die Wiedergabe des persönlichen, individuellen Charakters eines Lebens möglich als über das zyklische Bild eines Lebensrads.[152] Andererseits ist das Bild der Treppe eher ein Zeichen für Stabilität und Ordnung als das Bild eines Rads. Der Wechsel vom Lebensrad zur Lebenstreppe spiegelt daher auch das zunehmende Bedürfnis nach sozialer Ordnung und Stabilität angesichts der von zahlreichen Umbrüchen gekennzeichneten sozialen Situation in der Frühen Neuzeit.

›Lebenszyklus‹ setzt Typenontologie voraus

Eine direkte Beziehung der Lebens- und Glücksräder zu den biologischen Darstellungen eines Lebenszyklus besteht offenbar nicht. Biologische Abbildungen eines Lebenszyklus finden sich erst seit Ende des 19. Jahrhunderts! Bereits seit Mitte des Jahrhunderts ist die Rede von einem ›Zyklus‹ oder ›Kreislauf‹ des Lebens aber fest in der Sprache der Biologen verankert, wenn sie auch von einigen mit Vorbehalt verwendet wird: Der Zoologe Bronn bedient sich 1850 zwar auch des Bildes vom »Kreislauf des Lebens« für die organische Entwicklung. Er distanziert sich jedoch gleichzeitig von ihm, weil er die Entwicklung der Organismen – von der »größten Lebensthätigkeit« der befruchteten Eizelle bis zur »Unbehülflichkeit« des Alters – so sieht, dass »die frühesten und spätesten Zustände nur eine negative Aehnlichkeit miteinander haben und deshalb keineswegs in einem Kreise aneinanderschließen«.[153]

Auch im 20. Jahrhundert stehen einige Autoren deshalb der Verwendung des Kreises als Symbol für das Leben skeptisch gegenüber. Das Leben der Lebewesen sei immer durch einen Anfang und ein Ende

zu charakterisieren und daher gleichursprünglich mit der linear ablaufenden Zeit: »Das Leben des Individuums bildet offenbar keinen Kreis, es führt nicht zurück zum Anfangspunkt; die gerade Linie – die Linie, die von einem Ort zu einem anderen, entfernten Orte führt – das ist das Symbol des Lebens«, heißt es 1905 bei H.S. Chamberlain.[154]

Die Geschlossenheit des Lebenszyklus besteht also nur insofern, als die Ausgangsform und Endform des Prozesses einander ähneln. Der Lebenszyklus verkörpert damit keinen Bedingungskreislauf, sondern einen Entwicklungskreislauf, so wie die Abfolge von Tag und Nacht als Kreislauf verstanden werden kann: eine Abfolge von ähnlichen Stadien in einer immer gleichen Reihenfolge. Eine kausale Geschlossenheit bzw. Rückwirkung oder Wechselseitigkeit liegt nur in dem Sinne vor, dass ein Teil auf einen anderen Teil gleichen Typs folgt oder einwirkt. Die Rede von einem ›Kreislauf‹ in diesem Zusammenhang setzt somit eine Ontologie von Typen voraus. Nicht ein individueller Körper wirkt vermittelt über andere Körper auf sich zurück, sondern die Rückwirkung besteht lediglich auf einen anderen Körper gleichen Typs (z.B. einer Keimzelle auf eine andere) (Salthe 1993: »Closure is based on types, not tokens«[155]).

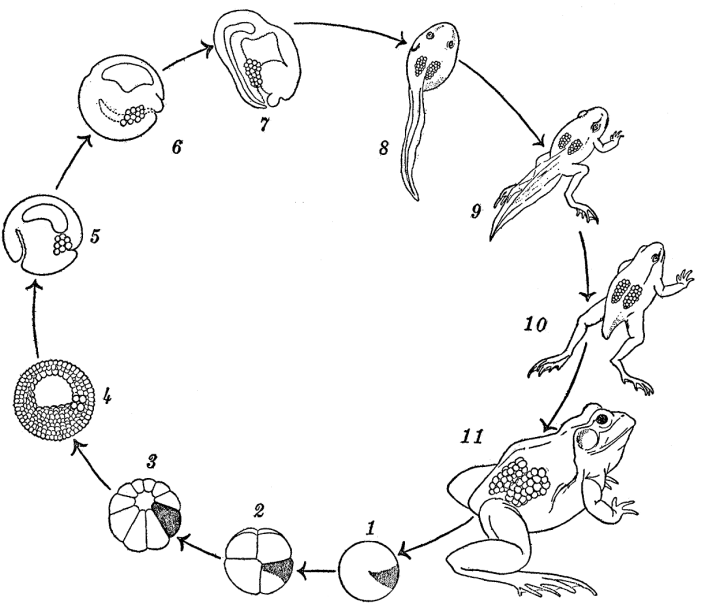


Abb. 248. Der Lebenszyklus des Frosches: 1 Ei, punktiert das Geschlechtszellenmaterial; 2-3 Eifurchung; 4 Blastula; 5-7 Embryo; 8-9 Kaulquappe; 10-11 Frosch (aus Conklin, E.G. (1919). The mechanism of evolution in the light of heredity and development. Scientific Monthly 9, 481-505: 491; auch in Goldschmidt, R. (1922). Ascaris. Eine Einführung in die Wissenschaft vom Leben für Jedermann: 284).

E. Haeckel betrachtet im Anschluss an T. Huxley den Lebenszyklus als »genealogisches Individuum«, genauer als »genealogisches Individuum erster Ordnung«.[156] Als genealogisches Individuum zweiter Ordnung gilt Haeckel die Art (Spezies) und als genealogisches Individuum dritter Ordnung der Stamm (Phylon). Diese genealogischen Einheiten höherer Ordnung bestehen allerdings nicht aus Prozessen, die sich regelmäßig wiederholen; sie stellen also keinen Kreislauf der Entwicklung wie das genealogische Individuum erster Ordnung dar. Als ›Lebenszyklus‹ will Haeckel »den geschlossenen Cyclus aufeinanderfolgender Formzustände bezeichnen, der innerhalb der Species sich in rhythmischem Wechsel vom mütterlichen Ei bis zum kindlichen Ei beständig wiederholt«.[157] Anders als bei der morphologischen Individualität handele es sich dabei nicht um eine Raumeinheit, »sondern eine Zeiteinheit, die erst durch die geschlossene Reihenfolge ihrer räumlichen Veränderungen zur Individualität wird«.[158]

Als Glied des Lebenszyklus kann der Organismus insgesamt als ein Organ für die Erzeugung anderer Organismen betrachtet werden. Deutlich wird diese Sicht z.B. an dem als Kritik an Darwin formulierten Bonmot S. Butlers: »a hen is only an egg's way of making another egg«.[159] Die Reproduktionskette kann damit als eine Art wechselseitige Abhängigkeit konzipiert werden: Ein Ei ist ein Mittel zur Produktion einer Henne und eine Henne ein Mittel zur Produktion von Eiern. Ei und Henne können in dieser Sicht als Durchgangsstadien eines zirkulären Prozesses gesehen werden.

Darstellungen des Lebenszyklus

Im Gegensatz zu den zahlreichen grafischen Darstellungen des Lebenszyklus des Menschen gibt es vor dem 20. Jahrhundert nur wenige, die sich auf andere Lebewesen beziehen. Die älteste dem Verfasser bekannte Darstellung eines »Zeugungskreises« eines nicht-menschlichen Lebewesens betrifft einen Einzeller und stammt von dem Protistenforscher F. Schaudinn aus dem Jahr 1899 (vgl. Abb. 247). Auch die ›Zoologischen Wandtafeln zum Gebrauche an Universitäten und Schulen‹ (1877-1892) von R.

Leuckart und H. Nitsche enthalten die Darstellung eines fast geschlossenen Entwicklungskreislaufs, und zwar den der Reblaus.[160] Im Gegensatz zu den mittelalterlichen grafischen Darstellungen des Lebenszyklus des Menschen, die meist – aber nicht immer[161] – als ein Rad mit Speichen präsentiert werden, sind die Lebenskreisläufe der Tiere weniger metaphorisch als ein einfacher Kreislauf abgebildet.

Zellzyklus

Neben dem Lebenszyklus als dem generationenübergreifenden Kreislauf des Lebens von Organismen steht der ***Zellzyklus*** als Kreislauf der Entwicklung von Zellen. Ende des 19. und Anfang des 20. Jahrhunderts wird unter dem Ausdruck ›Zellzyklus‹ (»cell-cycle«) Unterschiedliches verstanden. Zum einen wird mit dem Wort die Folge von Zellen von einer Generation zur nächsten bezeichnet (Anonymus 1884: »the whole series of generations of cells from a single ovum«[162]); der Zellzyklus entspricht in dieser Bedeutung also dem Lebenszyklus. Außerdem bezeichnet der Ausdruck den Wechsel verschiedener Stadien bei Einzellern (mit Zysten-, Zilien- und Amöbenphase).[163] Schließlich erscheint das Wort, um die Folge von Zustandsänderungen einer Zelle zwischen zwei Teilungen zu benennen (Conklin 1901).[164] Diese letzte Bedeutung ist im 20. Jahrhundert die dominierende.

Mittels radioaktiver Isotope (P^{32}), die während der Synthese der Chromosomen in diese integriert werden, beschreiben A. Howard und S.R. Pelc 1953 den regelmäßigen zeitlichen Rhythmus in der Teilung von Zellen. Ein Zellzyklus (»cell cycle«) reicht dabei von der Teilung einer Zelle bis zur nächsten (eine Zelle »stirbt« also nicht notwendig in einem Zellzyklus). Howard und Pelc gliedern den Zellzyklus in vier Phasen: eine Periode der Zellteilung (Mitose), eine prä-synthetische Periode (G1), eine Periode der Synthese der Chromosomen (S) und eine prä-mitotische Periode (G2). Bei dem von den Autoren untersuchten System, den Zellen des Wurzelmeristems der Bohne (*Vicia faba*), beträgt der gesamte Zellzyklus etwa 30 Stunden, dabei entfallen 4 Stunden auf die Mitose, 12 auf die G_1-, 6 auf die S- und 8 auf die G_2-Phase.[165]

Lebenszyklus und Evolution

Evolutionstheoretische Deutungen erfährt das Vorhandensein des Lebenszyklus insbesondere seit den 1980er Jahren. Herausgestellt wird dabei, dass die Organisation des Lebens in individuellen Entwicklungskreisläufen insofern einen Vorteil darstellt, als dadurch radikale Umstrukturierungen und somit Anpassungen möglich werden. Würde keine Kontraktion der Organisation auf das Einzellstadium erfolgen, dann würde sich jede Veränderung allein auf eine beschränkte Körperregion auswirken. Vollzieht sich die Reproduktion dagegen durch den Flaschenhals des Einzellstadiums, dann können evolutionär relevante Mutationen auftreten, die sich auf den gesamten Organismus auswirken (Dawkins 1982: »radical restructuring«; »a ›return back to the drawing board‹«).[166]

Populationszyklus

Als ein Entwicklungs- oder Zustandsänderungskreislauf ähnlich dem Lebenszyklus und den physiologischen Zustandsänderungen von Körperteilen kann auch das Phänomen des Populationszyklus angesehen werden. Der Terminus ›Populationszyklus‹ erscheint seit den 1920er Jahren, zuerst in Bezug auf den Menschen (Commons et al. 1922: »Malthusian population cycle«)[167], später wird er auf Tiere angewendet (Wright 1926)[168].

Als ein a priori gültiges Prinzip formuliert H. Spencer bereits in den 1860er Jahren den zyklischen Verlauf von Populationsgrößen, die unter dem Einfluss antagonistischer Kräfte stehen. Eine *rhythmische Bewegung* (»rhythmical movement«) stelle sich im Wechsel der Populationsgröße von Pflanzen und Tieren ein, weil hier die dynamischen Faktoren der Fertilität und Mortalität in entgegengesetzte Richtung wirksam seien: Die Vermehrung der Individuen einer Population über den Gleichgewichtszustand hinaus (»over-peopling of the habitat«) würde über antagonistische Kräfte, wie die Konkurrenz (»competition for places […] or for food«) oder den Einfluss von Parasiten und Feinden, zu einer ausgleichenden Verminderung der Population führen (»until there is reached the limit at which the mortality equals the reproduction«).[169] Wenn der Einfluss der begrenzenden Kräfte aber über den Gleichgewichtszustand hinausschießt, würde das Habitat zunächst unterbevölkert (»underpeopled«), die überschüssige Räuberpopulation zusammenbrechen (»its unduly numerous enemies decimated by starvation«) und anschließend der Verlust der begrenzenden Kräfte zu einer erneuten Vermehrung der Beutepopulation führen. Die Ursache dieser Zyklen beschreibt Spencer als kompensierende Anpassungen der Vermehrung an die Mortalität (»permanent compensating adjustments of multiplication to mortality among species in general«).[170]

Empirische Untersuchungen von zyklischen Veränderungen in der Größe einer Population werden

seit dem Ende des 19. Jahrhunderts bei verschiedenen Arten durchgeführt. Unabhängig voneinander beschreiben L.O. Howard in den USA und P. Marchal in Frankreich solche Populationszyklen bei parasitischen Insekten und ihren Wirten.[171] *Lebenswellen* nennt der russische Biologe S.S. Četverikov 1905 diese rhythmischen Schwankungen in der Größe einer Population unter natürlichen Bedingungen.[172] Der Entomologe W.R. Thompson sieht in den frühen 1920er Jahren in diesem Phänomen eine Regelmäßigkeit, die in einem mathematischen Modell repräsentiert werden kann, und er entwickelt einfache algebraische Gleichungen zur mathematischen Beschreibung dieses *zyklischen Parasitismus* (»parasitisme cyclique«).[173] Die Analysen Thompsons werden aber nur sehr zögerlich aufgenommen, weil viele Biologen zur damaligen Zeit die mathematische Darstellung von Populationsphänomenen zumindest als verfrüht ansehen, insofern viele der kritischen Größen, z.B. die natürlichen Reproduktionsraten, nicht bekannt waren.[174]

Mit anderen Verfahren der mathematischen Darstellung, nämlich solchen, die ursprünglich zur Beschreibung chemischer Reaktionen entwickelt wurden, nähert sich A. Lotka dem Phänomen der zyklischen Schwankung von Populationen interagierender Organismen.[175] Er modelliert die Populationsgrößen in Form von gekoppelten Differenzialgleichungen und verwendet, anders als Thompson, nicht die Generationsfolge als (diskrete) Zeiteinheit, sondern einen kontinuierlichen Zeitmaßstab. In seinem bekannten Buch von 1925 illustriert Lotka den zyklischen Verlauf der Populationsgrößen in zahlreichen Grafiken und formuliert präzise und allgemein die Bedingungen, unter denen eine kontinuierliche Oszillation vorliegt und unter welchen diese gestört wird (↑Gleichgewicht: Abb. 201).[176] Die große Allgemeinheit der mathematischen Modelle Lotkas macht ihre empirische Anwendung in den Augen vieler zeitgenössischer Biologen auf der anderen Seite aber schwierig.[177] Unabhängig von Lotka beginnt auch V. Volterra 1925 mit der mathematischen Analyse des Wachstums von Populationen von interagierenden Organismen.[178]

Frühe Versuche zur empirischen Überprüfung der mathematischen Modelle beziehen sich auf die Populationszyklen von Schneeschuhhasen und Luchsen im Norden Kanadas (↑Gleichgewicht: Abb. 203) und auf die Interaktion von Einzellern, die Gause in Laborversuchen beobachtet (↑Konkurrenz: Abb. 241; ↑Räuber: Abb. 425).

Stoffkreislauf im Organismus (Blutkreislauf)

Das auffallendste Kreislaufphänomen in der Physiologie der Wirbeltiere besteht im Kreisen des Blutes durch die Adern des Körpers. Dieses Phänomen wird nach spekulativen Ansätzen im 16. Jahrhundert endgültig von W. Harvey 1628 nachgewiesen.[179] Die lateinische Bezeichnung für dieses Phänomen (»circulatio«) erscheint bereits im 16. Jahrhundert; das deutsche Wort ›Stoffkreislauf‹ in diesem Zusammenhang wird aber erst seit Mitte des 19. Jahrhunderts verwendet.[180]

Die organischen Stoffkreisläufe in einem Organismus werden in der Neuzeit im Hinblick auf die Versorgung aller Körperteile mit Nährstoffen und die Entsorgung von Abfallstoffen gedeutet. Bei einigen Organismen werden diese Funktionen offensichtlich nicht von einem Kreislauf, sondern von einer linearen Transportkette erfüllt. Bei den höheren Pflanzen z.B. erfolgt der Strom von Nähr- und Botenstoffen sowie von Wasser in Phloem und Xylem in linearer Richtung vom Boden über die Wurzeln und den Spross zu den Blättern (eine zu den Tieren analoge Stoffzirkulation bei Pflanzen wird im 18. und 19. Jahrhundert allerdings intensiv diskutiert[181]).

Nach der Lehre des Aristoteles' erfolgt die Ernährung der inneren Organe (und auch ihre ursprüngliche Erzeugung) durch das Blut. Das Blut wird aus der Nahrung gebildet und in Magen, Leber und Milz aufbereitet. Von der Leber und Milz gelangt es über das Herz und die Blutgefäße zu den Organen, die so mit Nährstoffen versorgt werden. Die Blutbewegung stellt sich Aristoteles nicht (allein) durch das Herz angetrieben vor – das Herz wird zwar als periodisch sich zusammenziehend, aber doch nicht als Pumpe beschrieben –, sondern sie erfolgt v.a. aufgrund einer bewegenden Kraft, die sich im Blut selbst befindet. Weil die Nährstoffe in den Endorganen vollständig verbraucht werden, gibt es in Aristoteles' Vorstellung keinen Rückfluss des Blutes zum Herzen. Das »Kreislaufsystem« bei Aristoteles ist also ein Einwegsystem: Das Blut fließt vom Herzen zu den Körperteilen, die mittels des Blutes ernährt werden. Aristoteles veranschaulicht den Mechanismus durch den Vergleich mit einer Bewässerungsanlage, in der das Wasser mit den Nährstoffen von einer Quelle über Gräben zu den Pflanzen geleitet wird, ohne zur Quelle zurückzufließen.[182]

Der römische Arzt Galen stellt sich zumindest die Bewegung der Nährstoffe (wenn auch nicht des Blutes) je nach vorhandenem Bedarf als eine Hin- und Herbewegung ausgehend von der Leber vor. Von der ihm oft zugeschriebenen Blutbewegung analog den Bewegungen des Wassers bei Ebbe und Flut distanziert sich Galen allerdings ausdrücklich.[183] Es be-

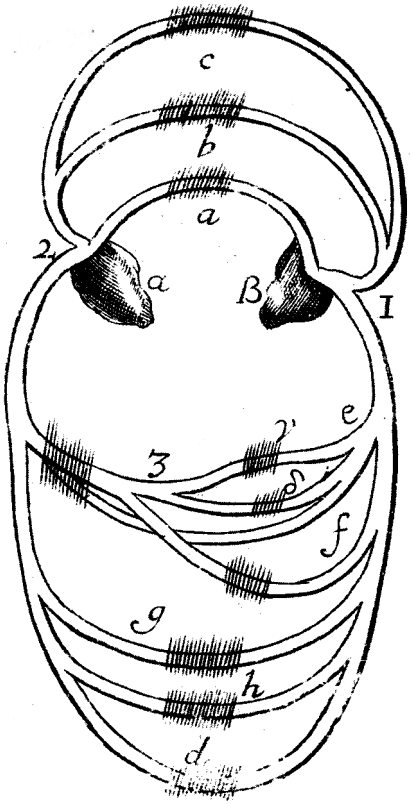


Abb. 249. Schema des großen Blutkreislaufs mit Darstellung der Kapillargefäße (»vasa capillaria«), die 1661 von M. Malpighi erstmals beschrieben werden, als vertikal schraffierte Bereiche. Legende: α rechter, β linker Herzventrikel, 1 Arterie, 2 Vene, 3 Pfortader, a, b, c, d, etc. Gefäße zur Versorgung der Körperorgane (nach Bartholin, C. (1707). De circulatione sanguinis disputatio: 9; aus Jahn, I. (Hg.) (1982/98). Geschichte der Biologie: 200).

steht für ihn eine Verbindung zwischen linker und rechter Hauptkammer des Herzens, durch die das Blut strömt.

Ohne größere Wirkung bleibt die von dem arabischen Arzt Ibn An-Nafīs im 13. Jahrhundert behauptete, aber nicht anatomisch oder experimentell begründete Existenz eines kleinen Kreislaufs des Blutes zwischen Herz und Lunge. Erst nach der Übersetzung ins Lateinische im Jahr 1547 ruft der Text ein gewisses Echo hervor.[184] Die falsche Sicht Galens erhält ihren Status als offizielle Lehrmeinung bis in die Renaissance. A. Vesal kann in seinen anatomischen Studien zwar die von Galen postulierten Poren in der Herzwand nicht finden, er weicht aber trotzdem erst in der zweiten Auflage seines Hauptwerks (1555) von der Lehrmeinung ab.[185]

Mehrere Hindernisse stehen der Durchsetzung der Lehre des Blutkreislaufs im Wege: zunächst die aristotelische Ansicht, der zufolge nur himmlische Körper sich auf einer Kreisbahn bewegen, die irdischen dagegen natürlicherweise Anfang und Ende aufweisen; außerdem die Galensche Vorstellung einer hierarchischen Stufung der physiologischen Funktionen (den drei Seelenteilen gemäß, die bereits Aristoteles unterscheidet; ↑Funktion); schließlich die empirische Schwierigkeit des Nachweises der Kapillargefäße, die für die Annahme der Kreisbewegung vorausgesetzt werden müssen.

Größere Aufmerksamkeit und eigenständige empirische Untersuchungen zur Blutbewegung erfolgen daher erst seit der Mitte des 16. Jahrhunderts. Als Ergebnis solcher Studien beschreibt M. Serveto 1553 den kleinen Blutkreislauf von der rechten in die linke Herzkammer durch die Lungen. Nach Serveto erfolgt in der Lunge eine Mischung des Blutes mit der eingeatmeten Luft, die das Blut zu einem belebenden Prinzip macht.[186] Ausgehend von den Beobachtungen Vesals zum Zusammenhang zwischen Herzaktivität und Lungenvolumen postuliert zumindest ansatzweise auch M.R. Colombo 1559 das Vorhandensein eines kleinen Blutkreislaufs; sich gegen die galenische Tradition wendend, bestreitet Colombo auch das Vorhandensein von Poren in der Herzscheidewand.[187] Colombos Schüler A. Cesalpino übernimmt ebenfalls 1571 die Theorie des kleinen Blutkreislaufs und prägt dafür den Begriff des *Kreislaufs* (»circulatio«).[188]

Aber erst W. Harvey verbindet verschiedene empirische Befunde miteinander und kann die Theorie des Blutkreislaufs experimentell bestätigen. Wesentlich für seine These des Kreisens des Blutes im Körper sind Harveys Einsicht in die Wirksamkeit des Herzens als Blutpumpe und quantitative Untersuchungen zur bewegten Blutmenge: Die vom Herzen in einer bestimmten Zeiteinheit gepumpte Menge Blut kann nach Harveys Überlegungen unmöglich allein aus der aufgenommenen Nahrung erzeugt worden sein, sondern muss aus anderen Teilen des Körpers zum Herzen gelangt sein. Die quantitativen Betrachtungen Harveys werden häufig als Beginn der quantifizierenden Biologie überhaupt gewertet – tatsächlich stellen sie aber doch eher Gedankenexperimente dar, die nicht für die Auffindung der Ergebnisse ausschlaggebend waren, sondern nur die qualitativen Argumente im Nachhinein bestätigen sollten.[189] Harvey baut außerdem auf der Beobachtung seines Lehrers in Padua, Fabricio Aquapendente, auf, dass die Klappen in den Venen den Fluss des Blutes in nur einer Richtung ermöglichen.[190] Experimentell belegt Harvey dies durch das Abbinden der Venen und deren

Anschwellung unterhalb der Stelle des Abbindens. Nach Harveys Theorie kreist das Blut im Körper auf einer 8-förmigen Bahn mit dem Herzen im Knoten der 8: Angetrieben von den Kontraktionen des Herzens fließt das Blut von der rechten Herzkammer zur Lunge und von dort zur linken Kammer und kehrt dann nach seinem Weg durch den Körper zur rechten Kammer zurück.[191]

Nach seiner Entdeckung des Blutkreislaufs bemüht sich Harvey auch in anderen Bereichen auf der Erde Kreisläufe zu finden. So verweist er auf Aristoteles' Beschreibung des Kreislaufs des Wassers auf der Erde.[192] Und er schließt sich gleichfalls der aristotelischen Beschreibung der über Fortpflanzung verbundenen zeitlichen Folge der Individuen einer Art als Kreislauf an, durch die aus den sterblichen Individuen eine »unsterbliche Art« erzeugt werde.[193]

Harvey versteht die *circulatio* des Blutes nicht allein im räumlichen Sinne, in dem sie heute selbstverständlich ist: dass eine Bluteinheit eine räumliche Strecke durchwandert und am Ende wieder an ihrem Ausgangspunkt ankommt. Neben diesem räumlichen Kreislauf vollzieht das Blut in der Darstellung Harveys auch einen Kreislauf in seiner Zustandsänderung: Es wird vom Herzen, dem »Anfang des Lebens« mit Nährstoffen und Wärme versorgt, diese verliert es während seiner Passage durch den Körper bis es wieder zum Herzen gelangt und von diesem erneut Verjüngung und Perfektion erlangt.[194]

Harvey bezeichnet das Herz zwar als »Prinzip des Lebens« und Sonne der »kleinen Welt« des Körpers (»principium vitae & sol microcosmi«)[195]; er schreibt, das ganze Lebewesen (»totum animal«) sei das Werk (»opus«) des Herzens[196] und dieses regiere wie ein Fürst im Staat überall im Körper (»ubique gubernans«)[197] (↑Regulation). Trotzdem deutet das Bild des Kreislaufs, das durch Harvey für die Beschreibung der Blutbewegung etabliert wird, gerade auf eine Enthierarchisierung der körperlichen Organisation: An die Stelle einer zentralen Regulationsinstanz tritt in einem Kreislauf gerade die wechselseitige Abhängigkeit der beteiligten Prozesse und Körper. In einem zeitgleich zur Entdeckung des Blutkreislaufs verfassten Manuskript beschreibt Harvey dann auch die Bewegung der Tiere nicht als Ergebnis einer zentralen Steuerung durch eine Seele oder das Gehirn, sondern als Interaktion vieler körperlicher Komponenten.[198] Die gute Herrschaft des Herzens zeigt sich nach Harvey gerade darin, dass die Bewegungen der Körperteile keines ständigen Eingriffs bedürfen.

Die endgültige Bestätigung des Blutkreislaufs erfolgt durch den anatomischen Nachweis der Kapillaren 1661 durch M. Malphighi[199] – nachdem deren Existenz bereits im 13. Jahrhundert durch Ibn al-Quff[200] und später durch Harvey theoretisch postuliert wurde.

Trotz der allgemeinen Anerkennung gibt es bis in die 1920er Jahre abweichende Meinungen, die das Vorhandensein eines Blutkreislaufs grundsätzlich leugnen.[201] Als Problem könnte die Frage gelten, ob es ein als individueller Körper bestehendes Zirkulat im Blutkreislauf tatsächlich gibt. Empirische Untersuchungen zur Blutbewegung in den Kapillaren, nach der sich die Blutkörperchen in den Kapillaren mit der erheblichen Geschwindigkeit von ca. 1 mm in der Sekunde bewegen (damit aber noch um ein Vielfaches langsamer als in den Arterien und Venen)[202], lassen allerdings keinen Zweifel daran, dass individuelle Blutkörperchen tatsächlich im Körper kreisen.

Ein Kreislauf von Stoffen besteht nicht allein im Körper von Wirbeltieren, bereits in vielen Zellen kann ein Stoffkreislauf festgestellt werden. M. Schultz bezeichnet die kreisförmige Säftebewegung innerhalb von Pflanzenzellen 1828 als ***Zyklose*** (»Cyklose«).[203] Später wird diese innerzelluläre Strömung auch bei Einzellern wie Wimpertierchen anhand der Bewegung der Nahrungsvakuolen beschrieben. Schultz grenzt die Zyklose als »peripherische Zirkulation des Lebenssaftes« in Pflanzenzellen von der Blutbewegung bei höheren Tieren ab. Der Terminus könnte aber auch in einem allgemeinen Sinn für jeden Prozess des zyklischen Transports von Stoffen innerhalb eines Organismus, der der Verteilung von Nahrungsstoffen oder der Entfernung von Abfallstoffen im Körper dient, verwendet werden.

Biogeochemischer Kreislauf (ökologischer Stoffkreislauf)

Den Ausdruck ***biogeochemisch*** führt der russische Biologe V.I. Vernadskij 1923 zur Bezeichnung von Aspekten des globalen Stoffflusses zwischen Lebewesen und anorganischen Depots ein.[204] Das Konzept steht damit in Verbindung zum Begriff der ↑Biosphäre als einer bio-geologischen Einheit. Das Wort ›Biogeochemie‹ ist eine Erweiterung des älteren *Geochemie*.[205] Zur Analyse der biogeochemischen Stoffflüsse betreibt Vernadskij ein »biogeochemisches Labor« (»Biogeochemical Laboratory«).[206] Erst in den 1970er Jahren verbreitet sich der Terminus allgemein und wird zu einem zentralen ökologischen Konzept zur Beschreibung der Verhältnisse auf globaler Ebene.[207] Es wird aber auch auf einzelne begrenzte Ökosysteme bezogen.[208]

Der allgemeine Terminus ***Stoffkreislauf*** (»circulation of matter« im Englischen[209], »circulation ma-

»Die Körper der Lebewesen werden alle wieder zu Staub. Sie schwinden dahin und werden zu Erde. Daraus entstehen wiederum die Pflanzen und aus den Pflanzen Lebewesen […]. Wenn man auch dies betrachtet, findet man, daß es wie ein Rad ist, das sich dreht. Wenn man über die Verhältnisse bei den Menschen nachdenkt, bemerkt man, daß sich auch hier alles in einem Kreislauf bewegt. Der Mensch wird durch einen Samentropfen zur Existenz gebracht. Dann tritt er ins Leben, wächst auf, wird vollendet und kommt so weit, daß aus ihm (wieder) der Samentropfen hervorgeht«.

Tab. 149. Beschreibung des ökologischen und des entwicklungsbiologischen Kreislaufs in der arabischen Philosophie des 10. Jahrhunderts (aus Lautere Brüder (10. Jh.). Rasā'il (»Sendschreiben«). Zit. nach: Diwald, S. (1975). Arabische Philosophie und Wissenschaft in der Enzyklopädie Kitāb Ihwān as-safā' (III). Die Lehre von Seele und Intellekt: 151 (Abh. 3, B 223).

térielle« im Französischen[210]) erscheint als regelmäßig verwendeter Ausdruck erst im 20. Jahrhundert. Bereits Mitte des 17. Jahrhunderts sieht R. Whitlock aber ausdrücklich das Gras und die Kühe oder Schafe in einen gemeinsamen Stoffkreislauf (»Circulation of matter«) einbezogen (als Teil von »Natures perpetuall Motion of Generation and Corruption«).[211] Mitte des 19. Jahrhunderts wird der deutsche Ausdruck auf den Blutkreislauf in einem Lebewesen bezogen (s.o.).[212] Bei C.H. Schultz-Schultzenstein wird das Konzept 1855 zu einem Grundprinzip des Lebens: »das ganze Leben nur ein Stoffkreislauf«.[213] Seit den 1880er Jahren etabliert sich der Ausdruck v.a. in Bezug auf den Kreislauf von Stoffen innerhalb eines Ökosystems.[214] Bei W. Wundt heißt es 1889: »Indem der Lebensprocess des Thieres und der Pflanze die Stoffe wieder erzeugt, welche die letztere bei ihrer organisirenden Function verwendet, und indem bei dieser der zur Unterhaltung der Verbrennungsvorgänge im Pflanzen- und Thierleib dienende Sauerstoff frei wird, ist im allgemeinen die Möglichkeit geboten, dass ohne Aenderung der äußeren Lebensbedingungen die Organismen einen Stoffkreislauf unterhalten, welcher die einem jeden lebenden Wesen erforderlichen Stoffe immer wieder neu schafft«.[215]

Besonders im limnologischen Zusammenhang ist seit den 1870er Jahren die Vorstellung eines Kreislaufs von Stoffen etabliert. Ohne eigene Untersuchungen dazu durchzuführen spricht A. Weismann 1876 von dem »Gesetz vom Kreislauf der organischen Substanz«, das er als ein »allgemeines Gesetz« »aus der Thiergesellschaft eines Sees herauslesen« zu können meint.[216] Das Zirkulat in diesem Kreislauf bezeichnet Weismann als »organische Substanz«, diese werde als »todte, organische Substanz« in den See geschwemmt, diene dann dem Aufbau der Tierkörper und werde nach deren »Verwesung« wieder dem See zugeführt.[217] Die Pioniere der Limnologie A. Forel und O. Zacharias nehmen die theoretische Anregung durch dieses Konzept auf und füllen es mit empirischen Studien (Forel 1888: »le cycle de la circulation de la matière organique, entre la nature morte et la nature vivante«[218]). Ausführlich schildert F.A. Forel 1901 den »Kreislauf der organischen Materie«: »Die vegetabilische Substanz bildet den Grundstock der animalischen Nahrung jeder Art. Die Wandlungen und Wanderungen, die eine Pflanze, eine Alge zum Beispiel durchmacht, sind mannigfaltig. Eine Diatomee wird durch eine Rotatore gefressen, diese durch eine Clodocere, diese durch einen insektivoren Fisch, dieser durch einen Raubfisch, der endlich einem Fischotter oder dem Fischer zum Opfer fällt. Die Kleinen und Schwachen werden von den Großen und Starken verspeist und diese werden schließlich selbst ein Raub der Allerkleinsten, der Fäulnisbakterien. Nach der Inkarnation im Tiere wird die organische Substanz entweder organisiert oder in gelöstem Zustande abgeschieden. Wie der Prozeß auch verlaufen mag, das Schlußresultat ist immer dasselbe. Die organische Substanz kehrt immer wieder in die große Vorratskammer, den See, zurück, sei es in Form von tierischen Sekretionen, wie Kohlensäure, Harnstoff und anderen Produkten der tierischen Verbrennungsvorgänge, oder nach dem Tode der Organismen als Produkte ihrer Verwesung«.[219] Mit A. Thienemanns Untersuchung zum »Stoffkreislauf im See« (1926) und seiner grafischen Darstellung dieses Kreislaufs (↑Ernährung: Abb. 118) etabliert sich der Ausdruck endgültig als ökologischer Terminus.[220]

Wasserkreislauf

Der am längsten bekannte Typ eines ökologischen Stoffkreislaufs ist der Wasserkreislauf. Älter als der Ausdruck in seiner Kompositumform ist die Simplexform, die sich im Deutschen bereits Mitte des 18. Jahrhunderts findet (von Windheim 1754: »Kreislauf des Wassers«[221]), im Englischen aber erst gut einhundert Jahre später (Young 1874: »cycle of water«[222]). Das Kompositum ›Wasserkreislauf‹ erscheint im Deutschen Mitte des 19. Jahrhunderts (Graul 1844: »der riesige Erdkörper […] mit seinem ewigen Wasserkreislauf«[223]), im Englischen erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts (von Richthofen 1904: »water-cycle«[224]).

Die Vorstellung, dass es einen Kreislauf des Wassers auf der Erde gibt, ist sehr alt. Schon Hesiod und die vorsokratischen griechischen Naturphilosophen

haben sie; sie erscheint außerdem in den hippokratischen Schriften[225], und Aristoteles beschreibt sie ausführlich: »Die Erde ruht, aber das Feuchte auf ihr verdunstet unter der Einwirkung der Sonnenstrahlen und der sonstigen von oben kommenden Wärme und steigt nach oben. Aber wenn die Wärme, die es emporsteigen ließ, es verläßt, teils sich zum oberen Ort hin zerstreuend, teils auch verlöschend, weil sie so hoch in der Luft über der Erde hinaufgeführt wurde, dann kühlt der Wasserdampf ab, kondensiert – eine Folge des Wärmeverlusts wie der hohen Region – und wird aus Luft zu Wasser; danach strebt er wieder der Erde zu. […] So kommt es zu diesem Kreis, der die Kreisbahn der Sonne nachahmt; denn wie die Sonne sich nach dieser oder jener Seite (der Ekliptik) bewegt, so steigt und fällt im Kreise das Feuchte. Wir müssen uns dies vorstellen wie einen Fluß, der, der Luft und dem Wasser gleichermaßen zugehörig, abwechselnd steigt und fällt. Ist die Sonne nahe, so steigt der Wasserdampf stromgleich auf; entfernt sie sich, so strömt der Regen nieder«.[226] Der irdische Wasserkreislauf imitiert damit nicht nur den Kreislauf der Gestirne, sondern ist auch durch ihn erzeugt. In der Weltanschauung Aristoteles' bedeutet die Feststellung eines Kreislaufs auf der Erde eine Annäherung des irdischen Geschehens an die perfekten und ewigen Prozesse, die die himmlischen Regionen kennzeichnen.

Bei Aristoteles und allgemein in der Antike wird der Kreislauf des Wassers nicht allein als ein Bewegungsprozess, sondern darüber hinaus als ein zyklischer Transformationsprozess verstanden, bei dem Wasser in Luft und dann Luft wieder in Wasser verwandelt wird. Einen kreisförmigen Transport des Wassers ohne die Annahme seiner Formveränderung findet sich in solchen Theorien, in denen davon ausgegangen wird, dass das Wasser so wie es auf der Erdoberfläche zu den Meeren fließt, unterirdisch von den Meeren zurück zu den Quellen in den Gebirgen gelangt. Eine solche Theorie wird in der Antike von Plinius mit der Annahme eines unterirdischen Systems von Adern (»venae«)[227] und in der Renaissance von Leonardo da Vinci vertreten. Bei Leonardo heißt es: »Das Wasser strömt von den Flüssen in das Meer und von dem Meer in die Flüsse und beschreibt dabei stets denselben Kreislauf«.[228] Die Einsicht, dass die Quellen und Flüsse allein aus dem in der Luft kondensierten Niederschlagswasser gespeist werden, verbreitet sich erst im Laufe des 16. Jahrhunderts durch die Überlegungen U. Zwinglis (1530), dem zufolge der Wechsel von Verdunstung und Kondensation als Symbol für einen göttlichen Kreis gelten kann, S. du Bartas' (1578), der auf die Bedeutung der Sonne bei der Verdunstung hinweist, und B. Palissys (1580), der die Speisung der Flüsse und Seen allein aus Niederschlagswasser behauptet.[229] Nicht eindeutig sind diese Autoren allerdings in Bezug auf die Natur des umlaufenden Stoffes (des so genannten ›Zirkulats‹). Es ist nicht klar, ob es sich dabei um eine einheitliche Substanz handelt oder ob die Verdunstung und Kondensation des Wassers eine Wesensveränderung bedeutet. Erst mit der Einsicht in die chemische Natur des Wassers seit A.L. de Lavoisier (s.u.) können Verdunstung und Kondensation des Wassers als Modifikationen des Zustandes gedeutete werden, die die stoffliche Natur des Wassers nicht verändern. Der Wasserkreislauf, bestehend aus dem auf der Erde erfolgenden Transport des flüssigen Wassers zum Meer (geologischer Teilkreislauf) und dem nach der Verdunstung in der Luft zurück zum Land erfolgenden Transport (meteorologischer Teilkreislauf), erscheint dann als ein Umlauf einer unveränderten Verbindung – der Wassermoleküle –, die allein ihren Aggregatzustand ändern. In diesem Sinne handelt es sich bei dem Wasserkreislauf im Wesentlichen um einen Bewegungskreislauf, der dem Blutkreislauf und dem zyklischen Weg der Planeten um die Sonne analog ist.

Wird der Wasserkreislauf aber von den rekursiven Prozessen aus beurteilt, dann bildet er auch einen Wirkungs- oder Bedingungskreislauf, also ein Gefüge von Prozessen (im Wesentlichen *Kondensation*, *Präzipitation* und *Evaporation*), die wechselseitig voneinander abhängen.[230] Aufgrund ihrer gegenseitigen Abhängigkeit – der Prozess der Kondensation wirkt vermittelt über Präzipitation und Evaporation auf sich selbst zurück und erhält sich damit selbst aufrecht – kann den einzelnen Gliedern dieses Kreis-

»Les végétaus puisent dans l'air qui les environs, dans l'eau et en général, dans le règne minéral, les matériaux nécessaires à leur organisation.
Les animaux se nourissent ou de végétaux ou d'autres animaux qui ont été eux-mêmes nourris de végétaux, en sorte que les matières qui les forment sont toujours, en dernier résultat, tirées de l'air et du règne minéral.
Enfin la fermentation, la putréfaction et la combustion rendent perpétuellement à l'air de l'atmosphère et au règne mineral les principes que les végétaux et les animaux en ont empruntés.
Par quels procédés la nature opère-t-elle cette merveleuse circulation entre les deux règnes?«

Tab. 150. Beschreibung eines ökologischen Kreislaufs durch A.L. de Lavoisier um 1789 (aus Boulaine, J. (1985). Quelques stades primitifs de la science du sol. Science du sol 1, 1-10: 9).

laufs eine ↑Funktion zugeschrieben oder sie können wechselseitig als Mittel und Zweck für einander beurteilt werden; sie könnten damit als *Organe* des Gesamtprozesses verstanden werden. Die Funktion der Wolken wäre es also, das Land zu bewässern[231]: »Die Luft wird ein Organ für die Erzeugung des Regens«, schreibt C.G. Lichtenberg 1790.[232] Von den funktional bestimmten Elementen eines Organismus sind die Glieder eines Wasserkreislaufs allerdings dadurch unterschieden, dass sie nicht in Relation zu den anderen Gliedern *bestimmt* werden. Die Identifikation eines Teilprozesses ist unabhängig vom Gesamtprozess möglich. Der Regen auf die Erde muss nicht als Teil eines Kreislaufs verstanden, sondern kann analog zu anderen physikalisch isolierten Phänomenen gesehen werden, z.B. analog zur Bestrahlung der Erde durch die Sonne. Dass die Wirkung des Regens den (zukünftigen) Regen selbst erst ermöglicht, weil er die zur Verdunstung nötigen Wasservorräte auf der Erde auffüllt, muss nicht mitbedacht sein, um ihn als Regen zu identifizieren. Dass die organische Perspektive auf den Regen nicht gewählt wird, hat seinen Grund also darin, dass er auch dann als Regen bestimmt würde, wenn er nicht Teil eines Kreislaufs wäre, wenn er also wie das Sonnenlicht von außerirdischen Quellen auf die Erde kommen würde. Kurz: Regen ist im Gegensatz zu den Organen eines Organismus durch seine immanenten Eigenschaften als isolierter Prozesstyp, nicht als funktionales Element in einem Prozessgefüge identifiziert. Trotz seiner Einbindung in ein System von Wechselabhängigkeiten wird der Regen nicht – anders als Organe wie das Herz – ausgehend von seinem Effekt auf andere Systemteile bestimmt. Die kausale *Wechselwirkung* und *Wechselabhängigkeit* findet ihren Ausdruck nicht in einer epistemischen *Wechselbestimmung* (↑Wechselseitigkeit). Trotz einer sachlichen Parallele zwischen Wasserkreislauf und Organismus liegt also doch keine parallele Beschreibung vor. In der funktionsfreien Beschreibung des Regens geht aber eine Einsicht verloren, die in der funktionalen Beschreibung des Herzens gerade aufbewahrt ist: dass er nämlich Element eines Gefüges von kausalen Abhängigkeiten ist. Die isolierte Identifikation des Regens ähnelt also der isolierten Betrachtung des Herzens als eines pochenden Körperteils. Der Grund für diese isolierte Betrachtung der Elemente des Wasserkreislaufs liegt offenbar in der globalen Dimension und Unübersichtlichkeit des Kreislaufs. Anders als im Organismus erscheinen die Elemente des Wasserkreislaufs nicht in einer morphologischen Einheit zusammengebunden, sondern zunächst als isolierte Phänomene: als Regen, See und Wolken. Wegen ihrer isolierten Erscheinung werden sie auch isoliert identifiziert, gleichsam rein physikalisch, und nicht funktional als Systemkomponenten.[233]

Die Verkörperung eines Organismus in einem durch organismuseigene Prozesse hervorgebrachten Leib hat auch Konsequenzen für die Prinzipien seiner Organisation und die Erklärung seiner Struktur: Die Prozesse der geochemischen Kreisläufen sind zwar auch voneinander abhängig; sie sind aber doch als einfache physikalische Vorgänge beschreibbar, die auch außerhalb dieser Kreisläufe vorkommen und durch elementare physikalische Gesetze bestimmt sind.[234] Der Körper eines Organismus kann im Gegensatz dazu als ein zu den physikalischen Prinzipien hinzukommender Bedingungsfaktor (»constraint«) interpretiert werden, der die Eigengesetzlichkeit und Autonomie des Organismus begründet (↑Ganzheit): »biological organisms realize a specific kind of causal regime […], i.e., a distinct level of causation, operating in addition to physical laws, generated by the action of material structures acting as constraints« (Mossio & Moreno 2010).[235]

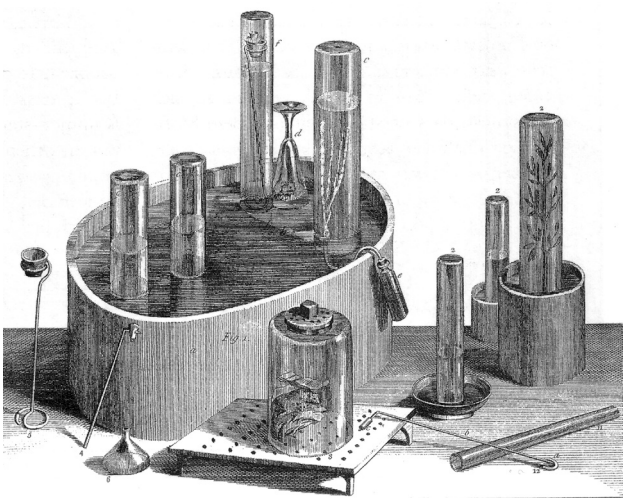


Abb. 250. Glasgefäße und Lebewesen, mit denen Priestley seine Untersuchungen zum Gaswechsel von Pflanzen und Tieren durchführt (aus Priestley, J. (1775). Experiments and Observations on Different Kinds of Air, vol. 1: Frontispiz).

Organismen und geochemische Kreisläufe wie der Wasserkreislauf kommen also darin überein, Kreisläufe von wechselseitig voneinander abhängigen Prozessen zu sein. Unterschieden sind sie aber im Vorliegen eines Körpers im Falle der Organismen und

dem Fehlen eines solchen im Falle der geochemischen Kreisläufe. Das Vorhandensein von physisch kohärenten, meist scharf begrenzten Körpern bedingt auch die unmittelbare Greifbarkeit und Überschaubarkeit der meisten Organismen. Diese steht im Kontrast zur nicht unmittelbar zu gewinnende Einsicht in die Schließung der geochemischen Kreisläufe (und Ökosysteme), z.B. der Integration des Regens in einen Kreislauf der wechselseitigen Abhängigkeit von Prozessen.

Die Organisation der interdependenten Prozesse in einem morphologisch scharf begrenzten Körper ermöglicht ihre enge Kopplung aneinander. Die lokale Verortung des Systems in einem Körper führt außerdem zur Möglichkeit des Nebeneinanderbestehens vieler solcher Körper, die im Gegensatz zur globalen Dimension der jeweils nur einmal bestehenden geochemischen Kreisläufe (und dem globalen Ökosystem der Biosphäre) steht. Dieses Nebeneinanderbestehen mehrerer Körper biologischer Organismen, verbunden mit der Fähigkeit dieser Körper, sich zu vermehren (und dabei zu variieren), ist schließlich der Grund dafür, warum die Körper der Organismen (anders als die geochemischen Kreisläufe) zu effizienten Einheiten der Selektion geworden sind, so dass es im Prozess der Evolution zu einer sukzessiven Steigerung der Integration und Komplexität der interdependenten Prozesse in ihren Körpern kommen konnte. In ihrer kausalen Grundstruktur der Interdependenz von Prozesstypen ähneln aber die anorganischen Kreislaufsysteme wie der Wasserkreislauf den biologischen Organismen.

Globale Stoffkreisläufe

Ähnliches wie zum Wasserkreislauf lässt sich zu den anderen Stoffkreisläufen auf der Erde sagen. Die ideengeschichtlichen Ursprünge ihrer Konzipierung liegen in der Antike.[236] So beschreibt beispielsweise Lukrez den Wechsel der Atome in den Dingen als einen beständigen Austausch von Stoffen, bei dem das Wachstum des Einen auf dem Niedergang des Anderen beruht (»alid ex alio reficit natura«[237]; »nec cessare haec inter se mutare«[238]). Die ersten experimentellen Nachweise der Einbindung von Pflanzen in die geochemischen Stoffflüsse ihrer Umwelt erfolgen in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts. Besonders bekannt ist J.B. van Helmonts Versuch mit einem Weidenstock in einem Blumentopf, dessen Gewicht er über Jahre bestimmt. Weil er keine Erde, sondern nur Wasser in den Topf gibt, schließt van Helmont, dass die Gewichtszunahme der Weide allein durch die Aufnahme des Wassers erfolgt sein muss.[239] Später in diesem Jahrhundert beobachtet T. Brotherton ein vermindertes Wachstum bei beschnittenen Bäumen; R. Hooke schließt daraus, dass die Pflanzen zumindest einige der Stoffe, aus denen sie ihren Körper aufbauen, aus der Luft entnehmen.[240] Diese Ansicht setzt sich bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts allmählich durch.[241] Das Modell des Stoffkreislaufs fungiert dabei zunehmend als ein vereinheitlichendes, ordnendes Konzept, das verschiedene Naturprozesse auf einen gemeinsamen Nenner zu bringen vermag.

Ausdrücklich als Kreislauf (»circle«) beschreibt F. Home 1757 die Bewegung von Nährstoffen auf der Erde: Durch die Zersetzung von Pflanzen würden Nährstoffe freigesetzt (»volatized«), die in die Luft gelangten und später wieder herunterwanderten und von neuen Pflanzen aufgenommen würden.[242]

Eine andere Kreislauftheorie entwickelt G.L.L. Buffon 1753, und zwar ausgehend von seinem Postulat »organischer Moleküle«, die die elementaren Bausteine eines Lebewesens bilden, nach dessen Tod im Universum zirkulieren, an einen anderen Körper weitergegeben und in diesen integriert werden: »ces molécules passent de corps en corps, & servent également à la vie actuelle & à la continuation de la vie, à la nutrition, à l'accroissement de chaque individu; & après la dissolution du corps, après sa destruction, sa réduction en cendres, ces molécules organiques, sur lesquelles la mort ne peut rien, survivent, circulent dans l'Univers, passent dans d'autres êtres, & y portent la nourriture & la vie«.[243]

Auch C. de Bonnet beschreibt den Übergang von Stoffen zwischen anorganischen und organischen Körpern und damit die Integration der Lebewesen in den globalen Stoffhaushalt: »Les formes changent sans cesse; la quantité de la Matiere est seule invariable. La même substance passe successivement dans les trois Regnes: le même composé devient tour-à-tour Minéral, Plante, Insecte, Reptile, Poisson, Oiseau, Quadrupede, Homme«.[244] Weil der Stoff, aus dem die Organismen einschließlich des Menschen gemacht sind, nach deren Leben wieder in das Reich der Mineralien gelangt, hat auch Bonnet die Vorstellung eines Kreislaufs (»circulation«).[245] Daneben spricht er auch von einer *Transformation* oder *Konversion* (»conversion«[246]) der Stoffe. Einen Kreislauf schreibt er außerdem dem Blut im Körper der Tiere[247] und dem Wasser zwischen Erdoberfläche und Atmosphäre zu[248].

Am Ende des 18. Jahrhunderts hat sich die Analogie von Organismus und Erde so weit verbreitet, dass von nicht wenigen Philosophen und Naturforschern die Vorstellung eines Stoffkreislaufs auf beide Sphären gleichermaßen angewandt wird. Bei D. Hume heißt es 1779: »[I]f we survey the universe, so far

as it falls under our knowledge, it bears a great resemblance to an animal or organized body, and seems actuated with a like principle of life and motion. A continual circulation of matter in it produces no disorder: a continual waste in every part is incessantly repaired: the closest sympathy is perceived throughout the entire system: and each part or member, in performing its proper offices, operates both to its own preservation and to that of the whole. The world, therefore, I infer, is an animal, and the Deity is the soul of the world, actuating it, and actuated by it«.[249]

Deutlich formuliert auch G. Forster 1781 den Kreislauf der Stoffe zwischen den Naturreichen: »Eben die Materie erscheint immerfort unter einer andern Gestalt. Das Thier, von Pflanzen genährt, die es in seine eigne Substanz verwandelte, stirbt hin, wird aufgelöst, und sein Stoff wird wieder begierig von Pflanzenwurzeln eingesogen; eben dieselben Grundstoffe sind mineralisch im Steine, vegetabilisch in der Pflanze, animalisch im Thiere«.[250] Forster bestimmt dieses Verhältnis ausdrücklich als einen »immerwährenden Cirkel«[251] – ähnlich wie J.F. Blumenbach, der zwei Jahre zuvor in seinem ›Handbuch der Naturgeschichte‹ (1779) die Formulierung »ewiger Cirkel« für dieses Verhältnis verwendet, das er mit folgenden Worten erläutert: dass »die Pflanzen ihre Nahrung aus der Erde ziehn, und nachher Menschen und Thieren, und ein Thier dem andern, zur Nahrung dienen, und da am Ende Menschen und Thiere und Pflanzen wieder zur Erde werden«[252].

Analysen auf chemischer Ebene

Genauere Analysen des Stoffkreislaufs zwischen Pflanzen, Tieren und anorganischen Depots auf chemischer Ebene beginnen mit den Untersuchungen J. Priestleys in den frühen 1770er Jahren.[253] Priestley zeigt in seinen bekannten Versuchen, dass eine Pflanze und ein Tier in einem luftdicht verschlossenen Gefäß längere Zeit lebendig existieren können als wenn sie getrennt werden: »I found that a mouse lived perfectly well in that part of the air, in which the sprig of mint had grown, but died the moment it was put into the other part of the same original quantity of air; and which I had kept in the very same exposure, but without any plant growing in it«.[254] Er interpretiert diese Ergebnisse in der Weise, dass durch die Atmung (»respiration«) der Tiere die Luft eine Verletzung erfahre, die durch die Pflanze repariert werde (»plants are capable of perfectly restoring air injured by respiration«).[255] Der reinigende Einfluss der Pflanzen auf die Luft besteht nach Priestley darin, dass sie ihr über die Blätter einen Stoff (»putrid effluvium«) entziehen, der durch Verwesung und Respiration der Tiere entstanden ist.[256] Die Wirkung der Pflanze auf die Luft besteht nach Priestley also in einer Umkehr des Einflusses der Atmung: »plants […] reverse the effects of breathing, and tend to keep the atmosphere sweet and wholesome, when it is become noxious, in consequence of animals living and breathing, or dying and putrefying in it«[257]. B. Franklin kommentiert dies in einem Brief an Priestley mit der Bemerkung, in der Wiederherstellung der Luft durch die Pflanzen liege ein vernünftiges System (»rational system«).[258]

Die Ergebnisse Priestleys erfahren am Ende des 18. Jahrhunderts eine genauere chemische Interpretation, nachdem A.L. de Lavoisier nachweist, dass die Verbrennung mit dem Verbrauch eines Stoffes (Sauerstoff) und der Erzeugung eines anderen (Kohlendioxid) verbunden ist[259] und dieser Prozess chemisch analog zur Atmung der Tiere ist[260]. In einem Manuskript aus dem Jahr 1789 findet sich bei Lavoisier auch die Formulierung eines *Kreislaufs zwischen den zwei Reichen der Natur* (»circulation entre les deux règnes«) (d.h. zwischen den Mineralien und Lebewesen; vgl. Tab. 150).[261] J. Ingenhousz und J. Senebier zeigen darauf aufbauend, dass nur grüne Pflanzen im Licht in der Lage sind, die Luft zu reinigen und Sauerstoff (bzw. phlogistonfreie Luft, wie sie genannt wird) zu erzeugen.[262] In quantitativ exakten Experimenten gelingt es N.T. de Saussure 1804 schließlich, zu belegen, dass Pflanzen den Kohlenstoff ihrer Körper aus dem Kohlendioxid der Luft gewinnen und dabei Sauerstoff freisetzen.[263] Der Sauerstoff kann dann von den Tieren bei der Atmung aufgenommen und in Kohlendioxid umgewandelt werden, so dass der Kreislauf geschlossen wird.

Naturphilosophische Interpretation

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erfahren die Ergebnisse der empirischen Untersuchungen zum Kreislauf der Stoffe eine Interpretation im Rahmen der Naturphilosophie. G.R. Treviranus unterscheidet im Anschluss an F.W.J. Schelling[264] zwischen einzelnen »lebenden Organismen« und ihrem Zusammenwirken in einem »allgemeinen Organismus«.[265] Dieser allgemeine Organismus ist für Treviranus in ähnlicher Weise durch wechselseitige Abhängigkeiten seiner Teile, der Mineralien, Pflanzen und Tiere, gekennzeichnet, wie es das Verhältnis der Organe in den »lebenden Organismen« charakterisiert: »Jedes der drey Naturreiche ist […] Mittel und zugleich Zweck, jedes ein Glied einer in sich zurückkehrenden Kette von Veränderungen, worin das mittlere immer Wirkung des vorhergehenden und zugleich Ursache des folgenden ist. [..] So wie endlich die leblose Natur dem Pflanzenreiche, und dieses dem Thierreiche sei-

ne Nahrung verschafft, so versorgen auch die Thiere wieder die Vegetabilien mit Nahrung, indem sie statt der eingeathmeten atmosphärischen Luft beständig kohlensaures Gas ausathmen, dessen Basis, die Kohlensäure, zum Unterhalte der Pflanzen dienet«.[266]

19. Jh.: Biogeochemie

Der eigentliche Beginn der Biogeochemie wird mit den Arbeiten J. Dumas' aus den frühen 1840er Jahren angesetzt. Angeregt durch die Experimente J.B. Boussingaults beschreibt Dumas den Stoffkreislauf als Weitergabe eines Stoffes aus der Luft an die Pflanzen und von dort an die Tiere, die ihn wieder an die Luft zurückgeben: »tout ce que l'air donne aux plantes, les plantes le cèdent aux animaux, les animaux le rendent à l'air; cercle eternal dans lequel la vie s'agite et se manifeste, mais où la matière ne fait que changer de place«.[267] Die Atmosphäre bildet für Dumas ein großes Stoffreservoir (»immense reservoir«), das das vermittelnde Glied zwischen Pflanzen und Tieren darstellt.[268] In diesem Kreislauf erfolgt in der Beschreibung durch Dumas eine Organisierung der rohen Materie (»matière brute«) durch die Pflanzen und eine anschließende Entorganisierung nach der Passage durch die Tiere.

Auch die Freisetzung der in den Körpern von Pflanzen und Tieren gespeicherten Stoffe durch Prozesse der Verwesung und Zersetzung wird im 19. Jahrhundert aufgeklärt.[269] Die Rolle von Mikroorganismen bei der Gärung wird dabei bereits in den 1830er Jahren von F.T. Kützing und T. Schwann nachgewiesen.[270] Unter dem Einfluss von J. Liebigs Auffassung, dass die Verwesung ein rein anorganischer Prozess der Oxidation ist, bleibt die Rolle der Mikroorganismen aber lange unklar (↑Bakterium). Den endgültigen Nachweis der Beteiligung von Bakterien bei der Milchsäure- und Essiggärung leistet L. Pasteur 1857[271]; 1864 beschreibt er die von Klützing entdeckten Essigsäurebakterien. Weitere entscheidende Beiträge zur Aufklärung der Rolle von Bakterien und Pilzen bei der Zersetzung und Freisetzung organischer Substanzen leistet F. Cohn in den frühen 1870er Jahren.[272]

J. von Liebig bezeichnet die biogeochemischen Verhältnisse wenig später als einen »Kreislauf der Materie im Thier- und Pflanzenreich«[273] und macht sie systematisch für die Analyse der Pflanzenernährung fruchtbar. Angeregt durch die Studien Liebigs verfasst J. Moleschott 1852 eine materialistisch ausgerichtete Abhandlung über den ›Kreislauf des Lebens‹, in der dem »Kreislauf des Stoffs« ein zentrales Kapitel gewidmet ist.[274] In seiner materialistischen Weltanschauung baut Moleschott auf der von J.R. Mayer begründeten Lehre von der Erhaltung der Kraft und der Synthese des organischen Harnstoffs durch F. Wöhler auf. Das Leben insgesamt stellt für Moleschott nichts als einen großen Stoffwechselprozess dar. Er sieht eine zirkuläre Beziehung einerseits im reziproken Stoffwechsel von Pflanzen und Tieren und andererseits in der Veränderung der Stoffe, die

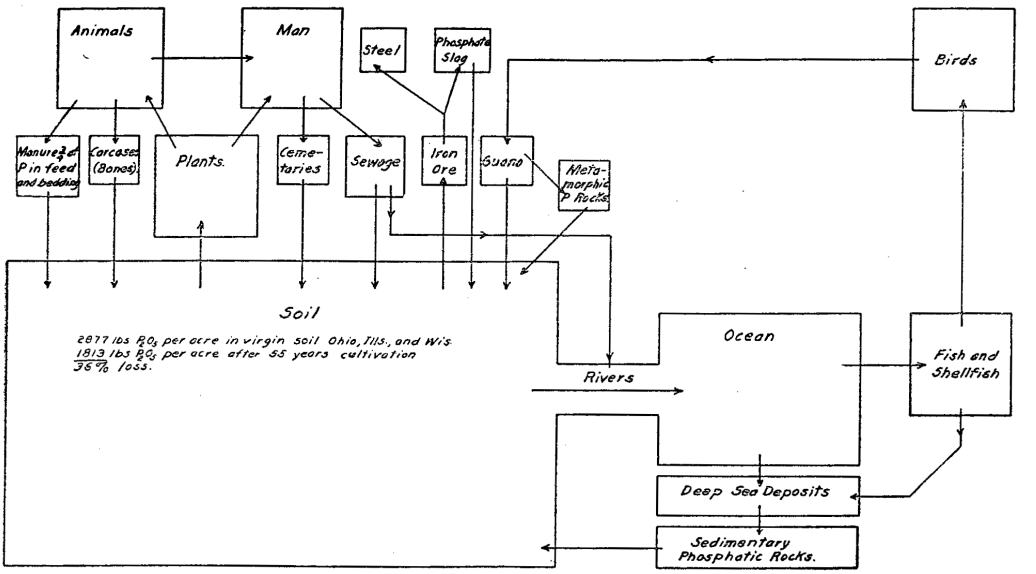


Abb. 251. Der Phosphorkreislauf (»Phosphorous Cycle«) auf der Erde (aus Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 247)

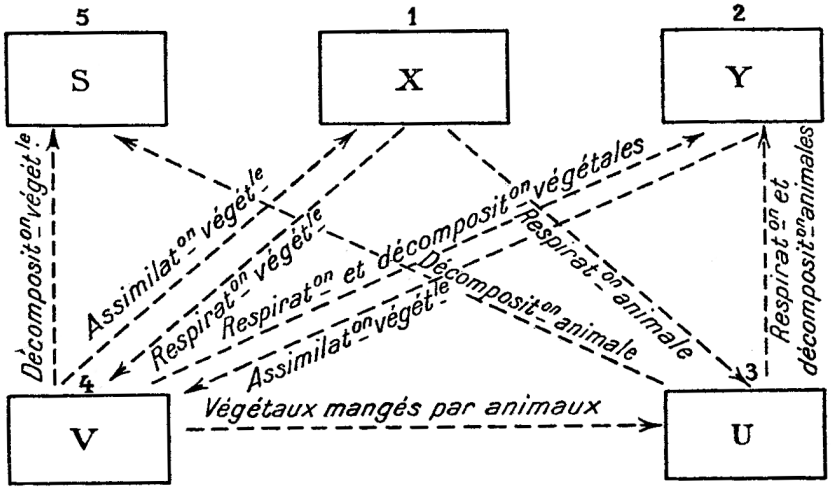


Abb. 252. Der Kohlenstoff- und Sauerstoffkreislauf auf der Erde. Große Stoffdepots: X: freier Sauerstoff in der Atmosphäre; Y: Kohlendioxid in der Atmosphäre und den Meeren; V: in Pflanzen gebundener Kohlenstoff und Sauerstoff; U: in Tieren gebundener Kohlenstoff und Sauerstoff; S: auf der Erdkruste verteilter Kohlenstoff und Sauerstoff nach der Zersetzung der lebendigen Körper (aus Kostitzin, A. (1935). Évolution de l'atmosphère, circulation organique, époques glaciaires: 12).

von den Organismen aufgenommen und wieder abgegeben werden und dabei ihre chemische Bindung ändern: »Derselbe Kohlenstoff und Stickstoff, welche die Pflanzen der Kohlensäure, der Dammsäure und dem Ammoniak entnehmen, sind nach einander Gras, Klee und Weizen, Thier und Mensch, um zuletzt wieder zu zerfallen in Kohlensäure und Wasser, in Dammsäure und Ammoniak«.[275] Es liege ein Wunder in der »Ewigkeit des Stoffs durch den Wechsel der Form, in dem Wechsel des Stoffs von Form zu Form, in dem Stoffwechsel als Urgrund des irdischen Lebens«.[276] Die Stoffwechsel der Organismen seien so miteinander verknüpft, dass der Tod des einen Organismus und die Zersetzung seines Leibes den anderen Organismen wieder zum Leben diene, dass also »der Tod selbst nichts ist als die Unsterblichkeit des Kreislaufs«.[277]

Kohlenstoff- und Stickstoffkreislauf

Die biogeochemischen Kreisläufe einzelner Elemente werden seit Mitte des 19. Jahrhunderts terminologisch benannt; zunächst der *Kohlenstoffkreislauf* (von Wedekind 1842: »Kreislauf des Kohlenstoffs«[278]; Schultz-Schultzenstein 1866: »Kohlenstoffkreislauf«[279]), danach der *Stickstoffkreislauf* (zuerst im physiologischen Kontext: Bidder & Schmidt 1852: »Kreislauf des Stickstoffs«[280]; Voit 1863: »Stickstoff-Kreislauf im thierischen Organismus«[281]; später im biogeochemischen Sinn: Johnston 1855: »Kreislauf des Stickstoffs«[282]; Plagemann 1896: »Stickstoffkreislauf«[283]; engl. Anonymus 1898: »nitrogen cycle«[284]).

Die Beschreibung des Stickstoffkreislaufs ist Mitte des 19. Jahrhunderts von der irrigen Annahme Liebigs geleitet, die meisten Pflanzen würden den Stickstoff so wie den Kohlenstoff direkt aus der Luft gewinnen.[285] J.-B. Boussingault weist durch kontrollierte Düngeversuche und genaues Abwiegen der Pflanzen und Nährstoffe die Aufnahme des Stickstoffs aus dem Boden und damit Liebigs Irrtum nach.[286] Dass Leguminosen mit symbiontischen Knöllchenbakterien in den Wurzeln tatsächlich den Luftstickstoff aufnehmen, zeigen die Untersuchungen von J.B. Lawes u.a.[287]; dass die Getreidearten aber definitiv auf den Bodenstickstoff angewiesen sind, wird erst Ende des 19. Jahrhunderts aufgeklärt[288]. Die Existenz von chemoautotroph sich ernährenden Mikroorganismen, die für ihren Stoffwechsel nicht auf Licht angewiesen sind und stattdessen die Energie aus der ***Nitrifikation*** (franz. »nitrification«[289]), d.h. der Oxidation von Stickstoff, erhalten, weist S. Winogradsky 1890 nach.[290] Nachdem R. Warington 1891 zeigt, dass die Nitrifizierung in zwei Schritten erfolgt (vom Stickstoff zum Nitrit und vom Nitrit zum Nitrat)[291], gelingt es Winogradsky später auch, die Organismen zu isolieren, die diese Transformationen bewirken[292]. Der umgekehrte Weg der Erzeugung von Stickstoff aus Nitrit und Nitrat wird seit Mitte des 19. Jahrhunderts mehrfach beschrieben[293] und von U. Gayon und G. Dupetit 1882 ***Denitrifikation*** genannt, nachdem sie

die diesen Prozess bewirkenden Bakterien isolieren[294]. – Bereits vor der Etablierung der modernen chemischen Theorie der Elemente erscheint der Ausdruck ›Nitrifikation‹ seit Mitte des 18. Jahrhunderts im Französischen. Der Prozess der Nitrifikation wird dabei auch schon als Teil eines umfassenden chemischen Kreislaufs der Stoffumwandlung verstanden (»la circulation de l'air si nécessaire à la nitrification«[295]). Eine Erklärung des großen Kreislaufs (»grand cercle«) der Umwandlung, von dem die Nitrifikation ein Teil ist, wird aber noch bis Ende der 1780er Jahre im Rahmen der Phlogistontheorie gegeben.[296]

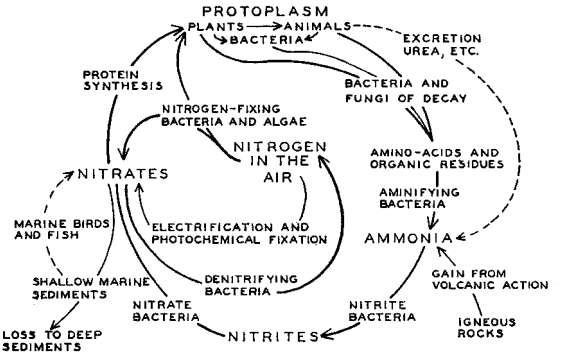


Abb. 253. Der Stickstoffkreislauf in einer Darstellung der organschen und anorganischen Depots dieses Elements und deren Verbindung (aus Odum, E.P. (1953/59). Fundamentals of Ecology: 32).

20. Jh.: zentrales Schema der Ökologie

Seit Ende des 19. Jahrhunderts wird das Modell des ökologischen Stoffkreislaufs ein zentrales vereinheitlichendes Paradigma, das die verschiedenen Bereiche der Biologie miteinander verbindet: »In the continual cycle of matter from inorganic to organic, from organic to inorganic, with the attendant alternate storing up and liberation of energy, are to be found the secrets at the basis of life«.[297]

Detaillierte Untersuchungen und quantitative Berechnungen zum Kohlenstoffkreislauf und anderen Stoffkreisläufen auf der Erde erfolgen seit den 1920er Jahren.[298] A.J. Lotka beschreibt 1925 die qualitativen Verhältnisse und liefert quantitative Schätzungen für die wichtigsten Elemente, aus denen Organismen bestehen, also für Wasserstoff, Sauerstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Eisen und andere Spurenelemente.[299] Die quantitative Bestimmung des Kreislaufs der Stoffe auf globaler Ebene setzt Schätzungen über die Höhe der Primärproduktion durch die Pflanzen und über die Größe der verschiedenen Depots voraus. H. Schroeder unternimmt 1919 einen ersten Versuch, die jährliche Gesamtproduktion der grünen Pflanzendecke zu schätzen.[300] Später folgen ihm andere, die auch die quantitativ gewichtigeren Produktionen in den Meeren berücksichtigen.[301] Vernadsky schätzt 1924 die Größe der verschiedenen Kohlenstoffdepots auf der Erde.[302] Diese Schätzungen haben sich als erstaunlich gut erwiesen. Danach ist der Großteil des Kohlenstoffs in biogenen Sedimenten gebunden.[303]

Stoff- und Nahrungskreislauf

Unterschieden werden die biogeochemischen Kreisläufe in der Regel von *Nahrungskreisläufen*, wie sie für einzelne Ökosysteme formuliert werden können (↑Ernährung/Nahrungskreislauf). G.E. Hutchinson differenziert 1948 zwischen *biogeochemischen* und *biodemografischen* Kreisläufen.[304] Auch die Nahrungskreisläufe enthalten meist ein anorganisches Reservoir an Nährstoffen (z.B. die gelösten Nährstoffe im Wasser); sie bestehen also nicht allein aus Interaktionen von Organismen, die in Ernährungsbeziehungen zueinander stehen.

Richtungsweisend für die ökologischen Analysen von Nahrungskreisläufen ist der Ansatz von R. Lindeman (1942), der den trophischen Ebenen im Nahrungskreislauf eines Sees Energieumsatzraten zuschreibt und daraus »biologische Effizienzen« der einzelnen Ernährungsgruppen errechnet.[305] Mit Lindemans Arbeiten ist die physikalische Energie zu einer wichtigen Messgröße der Ökologie geworden. Seit den 1960er Jahren ist es v.a. die *Systemökologie* (»systems ecology«), die sich der Untersuchung von Stoff- und Energieumsätzen in den Komponenten eines Ökosystems und den sich daraus ergebenden Stoffkreisläufen widmet.[306]

Nachweise

1 Blankaart, S. (1692). Accurate Abhandlung von dem Podagra und der laufenden Gicht: 60; ebenso Zwinger, T. (1695). Sicherer und geschwinder Artzt: 29; vgl. auch Muralt, J. von (1692). Hippocrates Helveticus Oder Der getreusichere- und wohl-bewährte Eydgnössische Stadt- Land- und HaußArtzt: 24; Bucholtz, A.H. (1666). Des Christlichen Teutschen Groß-Fürsten Herkules und Der Böhmischen Königlichen Fräulein Valiska Wunder-Geschichte, Bd. 1: 372.
2 Hübner, J. (1714). Curieuses und Reales Natur-, Kunst-, Berg-, Gewerck- und Handlungs-Lexicon: 378.
3 Sperander (= Gladow, F.) (1729). Christholds geistreiche Andachten: 272; nach Feldmann, W. (1906-07). Fremdwörter und Verdeutschungen des 18. Jahrhunderts. Z. deutsche Wortforsch. 8, 49-98: 58.
4 Sturm, J.C. (1670). Des unvergleichlichen Archimedis Kunst-Bücher: 386.
5 Aristoteles, Physica 223b12ff.265a13ff.; vgl. Metaphysica 1052a28.
6 Aristoteles, De an. 415a; ders., De gen. anim. 731b, 732a.
7 Vgl. Winter, J. (1998). Die Transparenz des Kreises. In: Mayer-Tasch, P.C. (Hg.). Die Zeichen der Natur, 271-308.
8 Vgl. Gould, S.J. (1987). Time's Arrow, Time's Cycle. Myth and Metaphor in the Discovery of Geological Time (dt. Die Entdeckung der Tiefenzeit, München 1990).
9 Stensen, N. (1669). De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus; vgl. Gould (1987; dt. 1990): 87.
10 Empedokles, Fragm. 17 (nach Simplikios, in Phys. 158, 1); vgl. Fragm. 26 (Lebensyzklus); Fragm. 117 (Seelenwanderung).
11 Hippokrates, De locis in homine (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 276-349): 276.
12 Thomas von Aquin, De motu cordis (hg. v. W.-U. Klünker, in: Über die Einheit des Geistes – gegen die Averroisten, Stuttgart 1987, 103-112): 109; vgl. Pagel, W. (1957). The philosophy of circles – Cesalpino – Harvey. J. Hist. Med. Allied Sci. 12, 140-157: 141f.
13 Platon, Timaios 81a-b.
14 a.a.O.: 58a; 90d; 84b; vgl. Pagel (1957): 141.
15 Vgl. Diepgen, P. (1937). Haben die Hippokratiker den Blutkreislauf gekannt? Klin. Wochenschr. 16, 1820-1823; Diller, H. (1938). Die Lehre vom Blutkreislauf, eine verschollene Entdeckung der Hippokratiker? Arch. Gesch. Med. 31, 201-218.
16 Cesalpino, A. (1571). Quaestiones peripateticarum libri quinque (1588): 528 (V, 4); vgl. Arcieri, J.P. (1945). The Circulation of the Blood and Andreas Cesalpino; Pagel, W. (1951). Wiliam Harvey and the purpose of circulation. Isis 42, 22-38: 25; ders. (1957): 145ff.; Whitteridge, G. (1971). William Harvey and the Circulation of the Blood: 66f.
17 Bruno, G. [1590]. De rerum principiis et elementis et causis (Opere latine conscripta, ed. F. Fiorentino & F. Tocco, Florenz 1891, Bd. 3): 524.
18 Vgl. Pagel, W. (1951). Giordano Bruno: the philosophy of circles and the circular movement of the blood. J. Hist. Med. 6, 116-124: 122f.
19 La Mettrie, J.O. de (1747). L'homme machine (in: Vartanian, A. (ed.). La Mettrie's L'homme machine. A Study in the Origins of an Idea, Princeton 1960): 186.
20 a.a.O.: 180f.
21 Vartanian, A. (ed.) (1960). La Mettrie's L'homme machine: 20.
22 Tarin, P. (1754). Dissection. In: Diderot, D. & d'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 4, 1046-1047: 1046.
23 Caze, L. de la (1755). Idée de l'homme physique et moral, pour servir d'introduction à un traité de médecine: 68; vgl. Wolfe, C.T. (2009). Organisation ou organisme? L'individuation organique selon le vitalisme montpellierain. Dix-huitième ciècle 41, 99-119: 109.
24 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 278.
25 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 372.
26 a.a.O.: 373.
27 a.a.O.: 376.
28 Vgl. Köchy, K. (2006). Das naturphilosophische Kreislaufmodell und seine umweltethische Bedeutung. In: Köchy, K. & Norwig, M. (Hg.). Umwelt-Handeln. Zum Zusammenhang von Naturphilosophie und Umweltethik, 207-231.
29 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 237.
30 Goethe, J.W. von (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA I, 9, 119-151): 125.
31 Richerand, A.B. (1801/17). Nouveaux élémens de physiologie, 2 Bde.: I, 149.
32 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 113; 465.
33 a.a.O.: II, 61.
34 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 113; 465; vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 59; 37.
35 Troxler, D. (1804). Kreislauf des thierischen Lebens unter Wachen und Schlafen. In: ders., Versuche in der organischen Physik, 433-498: 438.
36 a.a.O.: 440.
37 a.a.O.: 487.
38 a.a.O.: 441.
39 a.a.O.: 442.
40 a.a.O.: 445.
41 Bronn, H. (1850). Allgemeine Zoologie: 88f.
42 Spencer, H. (1862/70). First Principles: 499 (§173).
43 a.a.O.: 500 (§173).
44 Fechner, G.T. (1848/99). Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen: 237; 229.
45 a.a.O.: ca. 244.
46 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 152.
47 a.a.O.: 151.
48 Vgl. Haage, B.D. (1994). Ouroboros – und kein Ende.

In: Licht der Natur. Medizin in Fachliteratur und Dichtung. Festschrift für G. Keil zum 60. Geburtstag, 149-169; vgl. auch Barta, W. (1970). Der Königsring als Symbol zyklischer Wiederkehr. Z. ägypt. Sprache Altertumsk. 98, 5-16.

49 Bertalanffy, L. von (1968). General System Theory: 45.

50 ebd.

51 a.a.O.: 47.

52 Hughes, P. (1925). Ethics in terms of symbiotic trends. Philos. Rev. 34, 180-181: 180.

53 Kroeber, A.L. (1923/48). Anthropology: 387; 740.

54 Hutchinson, G.E. (1948). Circular causal systems in ecology. Ann. New York Acad. Sci. 50, 221-246.

55 Varela, F.J. (1981). Describing the logic of the living. In: Zeleny, M. (ed.). Autopoiesis. A Theory of the Living Organization, 36-48: 37.

56 Schmidt, H. (1953). Der Mensch in der technischen Welt. Physikalische Blätter 9, 289-300: 296; vgl. ders. (1954). Die Entwicklung der Technik als Phase der Wandlung des Menschen (Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 47-66): 61.

57 Vgl. Moreno, A., Umerez, J. & Fernandez, J. (1994). Definition of life and the research program in artificial life. Ludus Vitalis 2, 15-33: 16.

58 Rashevsky, N. (1954). Topology and life: in search of general mathematical principles in biology and sociology. Bull. Math. Biophys. 16, 317-348: 326; ders. (1955). Some remarks on topological biology. Bull. Math. Biophys. 17, 207-218.

59 Rosen, R. (1958). A relational theory of biological systems. 20, 245-260; ders. (1959). A relational theory of biological systems, II. Bull. Math. Biophys. 21, 109-128.

60 Eigen, M. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwiss. 58, 465-528; ders. & Schuster, P. (1979). The Hypercycle.

61 Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1974). Autopoiesis: The organisation of living systems, its characterization and a model. BioSystems 5, 187-196; Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1975). Autopoietic systems. A characterization of the living organization (dt. in: Maturana, H.R. (1982). Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, 170-236).

62 Kauffman, S.A. (1985). Self-organization, selective adaptation, and its limits: a new pattern of inference in evolution and development. In: Depew, D. & Weber, B. (eds.). Evolution at a Crossroads, 169-207; ders. (1993). The Origins of Order. Self-Organization and Selection in Evolution.

63 Maturana, H.R. (1970). Neurophysiology of cognition. In: Garvin, P. (ed.). Cognition – a Multiple View, 3-23: 5.

64 Wicken, J.S. (1988). Thermodynamics, evolution, and emergence: ingredients for a new synthesis. In: Weber, B.H., Depew, D.J. & Smith, J.D. (eds.). Entropy, Information and Evolution: New Perspectives on Physical and Biological Evolution, 139-169: 161.

65 Montgomery, E. (1880). The unity of the organic individual. Mind 5, 318-336; 465-489: 477.

66 a.a.O.: 478.

67 a.a.O.: 479.

68 Vgl. Parascandola, J. (1971). Organismic and holistic concepts in the thought of L.J. Henderson. J. Hist. Biol. 4, 63-118.

69 Krebs, H.A. (1946). Cyclic processes in living matter. Enzymologia 12, 88-100: 96.

70 Cornish-Bowden, A., et al. (2007). Beyond reductionism: Metabolic circularity as a guiding vision for a real biology of systems. Proteomics 7, 839-845; Letelier, J.C. et al. (2006). Organizational invariance and metabolic closure: analysis in terms of (M, R) systems. J. theor. Biol. 238, 949-961.

71 Vgl. Toepfer, G. (2006). Linien, Bäume, Kreise, Netze – und die Gegenstände der Biologie. Verh. Gesch. Theor. Biol. 12, 79-94.

72 Vgl. Kull, K. (2003). Ladder, tree, and web. Sign Systems Studies 31.2, 589-603.

73 Simmel, G. (1908). Soziologie. Untersuchungen über die Formen der Vergesellschaftung (Gesamtausgabe, Bd. 11, Frankfurt/M. 1992): 18; vgl. ders. (1917). Grundfragen der Soziologie. Individuum und Gesellschaft (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 59-149): 70.

74 Litt, T. (1919/26). Individuum und Gemeinschaft. Grundlegung der Kulturphilosophie: 239.

75 Emmeche, C. (2000). Closure, function, emergence, semiosis and life: the same idea? In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics, 187-197: 195.

76 Vgl. Böhme, H. (2004). Netzwerke. Zur Theorie und Geschichte einer Konstruktion. In: Barkhoff, J., Böhme, H. & Riou, J. (Hg.). Netzwerke. Eine Kulturtechnik der Moderne, 17-36: 27.

77 Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs. Ideengeschichte der Modelle vom ökologischen Kreislauf: 211.

78 Anderson, B.M. Jr. (1915). Schumpeter's dynamic economics. Polit. Sci. Quart. 30, 645-660: 650; Wold, H.O.A. (1958). A case study of interdependent versus causal chain systems. Rev. Inst. Int. Stat. 26, 5-25: 13.

79 Garigue, P. (1956). St. Justin: a case-study in rural French-Canadian social organization. Canad. J. Econom. Polit. Sci. 22, 301-318: 301.

80 Walker, J.C.G., Hays, P.B. & Kasting, J.F. (1981). A negative feedback mechanism for the long-term stabilization of earth's surface temperature. J. Geophys. Res. C 86, 9776-9782.

81 Boas, F. (1937). Dynamische Botanik: 10.

82 a.a.O.: 13.

83 Herzinger, F. (1940). Beiträge zum Wirkungskreislauf des Bors. Bodenk. Pflanzenernähr. 16, 141-168.

84 Vgl. z.B. Kleinmann, F. (1998). Das Problem der organismischen Teleologie. Phil. Diss. Universität Tübingen: 187.

85 Koschorke, A. (1990). Die Geschichte des Horizonts. Grenze und Grenzüberschreitung in literarischen Landschaftsbildern: 90.

86 Richter, L.G. (1991). Propädeutik der Philosophie: 95.

87 Petermann, B. (1931). Das Gestaltproblem in der Psychologie im Lichte analytischer Besinnung: 156; 159; Klimpel, P. (1969). Erziehung und Entwicklung der Persönlichkeit: 47; 97 (nach DWB Arch.); Sende, J. (1969). Zum

pädagogischen Bedingungsgefüge sexueller Verfehlungen von Kindern und Jugendlichen. Ein Beitrag zur Theorie und Praxis der Sexualpädagogik.

88 Hoffmann, A. (1933). Erbbiologie und Eugenetik im Rahmen der pädagogischen Menschenkunde. Zeitschrift für pädagogische Psychologie und experimentelle Pädagogik 34, 241-259: 242.

89 Haack, H. et al. (1936). Untersuchungen zur Erbcharakterkunde, I. Über die Konstanz der vererbten seelischen Grundfunktionen, insonderheit der Aufmerksamkeit. Zeitschrift für menschliche Vererbungs- und Konstitutionslehre 19, 323-396: 323.

90 Ballauff, T. (1943/44). Die gegenwärtige Lage der Problematik des organischen Seins. Blätter für deutsche Philosophie 17, 380-398: 383.

91 Illies, J. & Schwabe, G.H. (1959). Limnologie und Ökologie. Biologisches Zentralblatt 78, 391-396: 394.

92 Hiebsch, H. (1966). Die Heterotopenbesiedlung der Salzstelle bei Hecklingen. In: Tüxen, R. (Hg.). Biosoziologie: Bericht über das internationale Symposium in Stolzenau/Weser, 1960, 230-237: 231.

93 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 371.

94 a.a.O.: 373.

95 ebd.

96 Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): II, 19.

97 Linné, C. von (1760). Politia naturae (in: Om Undran för Naturen och Andra Latinska Skrifter, hg. V. K. Hagberg, Stockholm 1962, 61-109): 62 (§I).

98 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (in: Ammoenitates academicae, Bd. 2, 3. Aufl (1787), 2-58): 2f. (§I).

99 Möbius, K. (1877). Die Auster und die Austernwirtschaft: 76.

100 a.a.O.: 81.

101 Forbes, S.A. (1880). On some interactions of organisms. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 3-18: 3.

102 Forbes, S.A. (1880). The food of fishes. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 19-70: 19.

103 Renkonen, O. (1938). Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. Annal. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. 6, 1-226: 4.

104 Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Zeitschrift für Konstitutionslehre 12, 1-49: 39.

105 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte, Bd. 1: 73.

106 a.a.O.: 98.

107 Kieser, D.G. (1808). Aphorismen aus der Physiologie der Pflanzen: 3.

108 John, J.F. (1810). Chemische Untersuchungen mineralischer, vegetabilischer und animalischer Substanzen. Fortsetzung des chemischen Laboratoriums, Bd. 1: 5.

109 Nüßlein, F.A. (1818). Ueber die Begründung eines natürlichen Systems der Mineralogie: 42.

110 Anonymus (1818). [Rez. Greiner, G.F.C. (1817). Der Traum und das fieberhafte Irreseyn. Ein philologisch-psychologischer Versuch]. Zeitgenossen. Biographien und Charakteristiken, Bd. 2: [Literarische Anzeige I].

111 Troxler, I.P.V. (1820). Philosophische Rechtslehre der Natur und des Gesetzes: 27.

112 Naumann, M.E.A. (1825). Beobachtungen über Entzündungshaut des Bluts. Journal der praktischen Heilkunde 6, 59-105: 85.

113 Nordmann, A. von (1832). Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere, 1. Heft: 20.

114 Kammerer (1841). Typus in Ulm. Hygea 15, 1-37: 13.

115 Owen, R. (1843/55). Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals: 78.

116 Bronn, H. (1850). Allgemeine Zoologie: 88.

117 Nees von Esenbeck, C.G. (1817). Das System der Pilze und Schwämme: 92; vgl. 257; 291; ders. (1821). Handbuch der Botanik, Bd. 2: 153.

118 Braun, A. (1854). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species. Generationsfolge, Generationswechsel und Generationstheilung der Pflanze. Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin 1853, 19-122: 24; ders. (1851). Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur: 325.

119 Anonymus (1876). The nature of monads. Amer. Nat. 10, 688; Schardinger, F. (1899). Entwicklungskreis einer *Amoeba lobosa* (Gymnamoeba): *Amoeba gruberi*. Sitzungsber. Königl. Akad. Wiss. Wien 108, 713-734; Prandtl, H. (1907). Der Entwicklungskreis von *Allogromia sp.* Arch. Protistenk. 9, 1-23.

120 Heinemann, E. (1937). Über den Entwicklungskreislauf der Trematodengattung *Metorchis* sowie Bemerkungen zur Systematik dieser Gattung. Z. Parasitenk. 9, 237-260.

121 Albers (1843). Bericht über die Leistungen im Gebiete der pathologische Anatomie im Jahre 1842. Jahresbericht über die Fortschritte der gesammten Medicin 2, 71-162: 120.

122 ebd.

123 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 81.

124 Harms, J.W. (1924). Individualzyklen als Grundlage für die Erforschung des biologischen Geschehens.

125 Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939). Bio-Ecology: 33.

126 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): III, 3.

127 Herder, J.G. (1772). Abhandlung über den Ursprung der Sprache (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. B. Suphan, Berlin 1891, 1-156): 22.

128 Rousseau, J.-J., Traité de sphére (Œuvres complètes, Bd. 5, Paris 1995, 585-601): 591 (Kap. 7).

129 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 194.

130 Vgl. Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs: 20ff.

131 Heraklit (Diels/Kranz), Fragm. B 21; 36; 88, 126; vgl. Preus, A. (1997). Some ancient ecological myths and metaphors. In: Robinson, T.M. & Westra, L. (eds.). The Greeks

and the Environment, Lanham, 11-18: 14f.; King, R.A.H. (2001). Aristotle on Life and Death: 143.

132 Platon, Phaidon 71d.

133 Aristoteles, De an. 415a, b.

134 Aristoteles, De generatione et corruptione 338b; vgl. Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs: 34.

135 Aristoteles, De gen. anim. 777bf.; 784a; vgl. Solmsen, F. (1960). Aristotle's System of the Physical World: 427.

136 Aristoteles, De generatione et corruptione 338b.

137 1. Mose 3, 19.

138 Proklos Diadochus, In primum euclidis elementorum librum commentarii (dt. in Schönberger, L. & Steck, M. (Hg.). Kommentar zum ersten Buch von Euklids »Elementen«, Halle 1945): 270.

139 Lautere Brüder (10. Jh.). Rasā'il (»Sendschreiben«, dt. in Diwald, S. (1975). Arabische Philosophie und Wissenschaft in der Enzyklopädie Kitāb Ihwān as-safā' (III). Die Lehre von Seele und Intellekt): 150f. (Abh. 3, B 222f.).

140 a.a.O.: 390 (Abh. 8, B 328); vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 118.

141 Dieterici, F. (1876). Die Philosophie der Araber im X. Jh. n. Chr., Erster Theil: 196.

142 Diodorus Siculus, Bibliotheca historica (ed. C.H. Oldfather, Cambridge, Mass. 1939, vol. 4): 68f. (X, 9, 5). vgl. Sears, E. (1986). The Ages of Man. Medieval Interpretations of the Life Cycle: 10.

143 Diogenes Laertius, Vitae philosophorum VIII, 10; Ovid, Metamorphosen XV, 199-213.

144 Vgl. Sears (1986): 12ff.

145 Isidor von Sevilla, Liber de natura rerum; vgl. Sears (1986): Fig. 1.

146 Remigius, Kommentar zu Boethius, Consolatio philosophiae (Bibliotheca Apostolica Vaticana, cod. Pal. lat. 1581): fol. 35r; vgl. Sears (1986): Fig. 2.

147 Vgl. Weinhold, K. (1892). Glücksrad und Lebensrad; Doren, A. (1924). Fortuna im Mittelalter und in der Renaissance. In: Saxl, F. (Hg.). Vorträge der Bibliothek Warburg 1922-23, I. Teil, 71-144.

148 William de Brailes (ca. 1240). [Grafik]; vgl. Sears (1986): 145; Fig. 86.

149 Vgl. Sears (1986); Bringéus, N.-A. (1987-88). Das Lebensrad. Rhein.-westfäl. Z. Volkskde. 32-33, 13-37.

150 Bringéus (1987-88): 14.

151 Vgl. Schenda, R. (1983). Die Alterstreppe – Geschichte einer Popularisierung. In: Jörißen, P. & Will, C. (Hg.). Die Lebenstreppe. Bilder der menschlichen Lebensalter, 11-24: 17; Hazelzet, K. (1994). De Levenstrap.

152 Bringéus (1987-88): 31f.

153 Bronn, H. (1850). Allgemeine Zoologie: 88.

154 Chamberlain, H.S. (1905). Immanuel Kant. Die Persönlichkeit als Einführung in das Werk (München 1921): 496.

155 Salthe, S.N. (1993). Development and Evolution: 154.

156 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 28; vgl. I, 261.

157 a.a.O.: II, 29.

158 a.a.O.: II, 31.

159 Butler, S. (1878). Life and Habit: 134.

160 Redi, C.A. et al. (ed.) (2002). Visual Zoology. The Pavia Collection of Leuckart's Zoological Wall Charts (1877): 122 (Tafel 64: Arthropoda, Insecta, Rhynchota); digital über die Marine Biological Laboratory Woods Hole Oceanographic Institution; vgl. auch Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: II, 219.

161 Vgl. Bringéus (1987-88): 25.

162 Anonymus (1884). [Referat von C.S. Minot]. American Association for the Advancement of Science, Proceedings of the Section of Biology. Science 4, 339-342: 339.

163 Geddes, P. (1883). Contributions to the cell-theory. Zool. Anzeig. 6, 440-445: 442; Geddes, P. & Thomson, J.A. (1890). The Evolution of Sex: 121.

164 Conklin, E.G. (1901). The individuality of the germ nuclei during the cleavage of the egg of *Crepidula*. Biol. Bull. 2, 257-265: 263.

165 Howard, A. & Pelc, S.R. (1953). Synthesis of deoxyribonucleic acid in normal and irradiated cells and its relation to chromosome breakage. Heredity 6 (suppl.), 261-273: 264.

166 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 258f.

167 Commons, J.R., McCracken, H.L. & Zeuch, W.E. (1922). Secular trends and business cycles: a classification of theories. Rev. Econom. Stat. 4, 244-263: 244.

168 Wright, S. (1926). Review: The Biology of Population Growth, by Raymond Pearl. J. Amer. Stat. Assoc. 21, 493-497: 495; Lundberg, G.A. (1931). The biology of population cycles. Social Forces 9, 401-408; Pirie, N.W. (1969). Food Resources: Conventional and Novel: 70.

169 Spencer, H. (1867). Principles of Biology, vol. 2: 399 (§321).

170 a.a.O.: 400 (§322).

171 Howard, L.O. (1897). A study in insect parasitism. U.S. Department of Agriculture, Division of Entomology, Technical Series, No. 5; Marchal, P. (1908). The utilization of auxiliary entomophagous insects in the struggle against insects injurious to agriculture. Pop. Sci. Month. 72, 352-370; 406-419; vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 100.

172 Četverikov, S.S. (1905). [Wellen des Lebens – über Schmetterlingsbeobachtungen im Sommer 1903. Russ.] Bull. zool. Div. Imp. Soc. Natur. Anthropol. Ethnogr. 3(6), 106-111.

173 Thompson, W.R. (1922). Théorie de l'action des parasites entomophages: les formules mathématiques du parasitisme cyclique. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 174, 1201-1204.

174 Vgl. Kingsland (1985): 102.

175 Lotka, A. (1912). Quantitative studies in epidemiology. Nature 88, 497-498; ders. (1923). Contributions to the analysis of malaria epidemiology. Amer. J. Hygiene (Suppl.) 3, 1-121.

176 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology.

177 Vgl. Kingsland (1985): 106.

178 Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Reg. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113.

179 Vgl. Flourens, P. (1857). Histoire de la découverte de la circulation du sang; Dalton, J.C. (1884). Doctrines of the Circulation; Willius, F.A. & Dry, T.J. (1948). A History of the Heart and the Circulation; Singer, C. (1956). The Discovery of the Circulation of the Blood; Doby, T. (1963). Discoverers of Blood Circulation from Aristotle to the Times of da Vinci and Harvey; Fishman, A.P. & Richards, D.W. (eds.) (1964). Circulation of the Blood: Men and Ideas; Graubard, M. (1964). Circulation and Respiration. The Evolution of an Idea.

180 Bidder, F. & Schmidt, C. (1852). Die Verdauungssaefte und der Stoffwechsel: 299; 399ff.; Oppenheim, H. (1880). Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Harnstoffausscheidung. Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere 23, 446-504: 466.

181 Vgl. z.B. Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la Nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 317.

182 Aristoteles, De part. anim. 668a; vgl. Boylan, M. (1982). The digestive and "circulatory" system in Aristotle's biology. J. Hist. Biol. 15, 89-118.

183 Vgl. Fleming, D. (1955). Galen on the motion of the blood in the heart and lungs. Isis 46, 14-21.

184 Ebenefis philosophi ac medici expositio super quintum Canonem Avicennae ab Andrea Alpago Bellunensi (Venedig 1547); vgl. Meyerhof, M. (1935). Ibn an-Nafis und seine Theorie des Lungenkreislaufs. Quell. Stud. Gesch. Naturwiss. Med. 4, 37-88; Abdul-Karim Chéhadé (1955). Ibn An-Nafis et la découverte de la circulation pulmonaire; Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 291

185 Vesal, A. (1543/55). De humani corporis fabrica.

186 Serveto, M. (1553). Christianismi restitutio.

187 Colombo, R. (1559). De re anatomica libri XV: 177-179 (Buch VII); vgl. Aschoff, L. (1938). Über die Entdeckung des Blutkreislaufs.

188 Cesalpino, A. (1571). Quaestiones peripateticarum libri quinque (1588): 528.

189 Vgl. Kilgour, F.G. (1954). William Harvey's use of the quantitative method. Yale J. Biol. Med. 26, 410-421: 419; Jevons, F.R. (1962). Harvey's quantitative method. Bull. Hist. Med. 36, 462-467: 465.

190 Fabricio Aquapendente (1603). De venarum ostiolis.

191 Harvey, W. (1628). Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus; vgl. Keele, K. (1965). William Harvey: The Man, the Physician, the Scientist; Whitteridge (1971).

192 Harvey (1628; dt. Leipzig 1910): 54.

193 Harvey, W. (1651). Exercitationes de generatione animalium.

194 Vgl. Pagel, W. (1951). Wiliam Harvey and the purpose of circulation. Isis 42, 22-38.

195 Harvey, W. (1628). Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus (London 1660): 59.

196 a.a.O.: 116.

197 a.a.O.: 117.

198 Harvey, W. (1628). De motu locali animalium (Cambridge 1959); vgl. Fuchs, T. (1992). Die Mechanisierung des Herzens: 77ff.; Vogl, J. (2005). Kreisläufe. In: Lauper, A. (Hg.). Transfusionen. Blutbilder und Biopolitik in der Neuzeit, 99-117: 115.

199 Malpighi, M. (1661). De pulmonibus. Epistula I et II.

200 Vgl. Hamarneh, S.K. (1962). Thirteenth century physician interprets connection between arteries and veins. Sudh. Arch. 46, 17-26; Ullmann, M. (1970): Die Medizin im Islam: 177.

201 Jezek, F. (1927). Entdeckung im Blutleben. Eine viertel Million Beweise gegen die Irrlehre vom Blutkreislauf.

202 Tigerstedt, R. (1920). Die Strömung des Blutes in den Kapillaren und Venen. Monatsschrift Kinderheilkunde 18, 1-51: 14.

203 Schultz[-Schultzenstein], M. (1828). Ueber die verschiedenen Arten der Säftebewegungen in den Pflanzen. Flora 11, 129-142; 152-156; 196-205: 129; vgl. 17-28; ders. (1822). Über den Kreislauf des Saftes im Schöllkraute und mehreren anderen Pflanzen. Flora 5, 657-686.

204 Vernadskij, V.I. (1923). A plea for the establishment of a bio-geochemical laboratory. The Marine Biological Station at Port Erin (Isle of Man) Annual Report Trans. Liverp. Biol. Soc. 37, 38-43; ders. (1926). Biosfera (engl. The Biosphere, New York 1998): 132; 145.

205 Clarke, F.W. (1908). Data of Geochemistry; Vernadskij, V.I. (1924). La géochimie; vgl. Bischof, G. (1847-54). Lehrbuch der chemischen und physikalischen Geologie, 3 Bde.

206 Anonymus (1929). Traces of radium. Science 70, xiv.

207 Vgl. Krumbein, W.E. (ed.) (1978). Environmental Biogeochemistry and Geomicrobiology, 3 vols.; Trudinger, P.A. & Swaine, D.J. (eds.). Biochemical Cycling of Mineral-Forming Elements; Bolin, B. & Cook, R. (eds.) (1983). The Major Biogeochemical Cycles and Their Interactions; Zeitschriften: Biogeochemistry 1.1985-; Global Biogeochemical Cycles 1.1987-; vgl. Gorham, E. (1991). Biogeochemistry: its origins and development. Biogeochem. 13, 199-239.

208 Likens, G.E. et al. (1977). Biogeochemistry of a Forested Ecosystem.

209 Lotka, A.J. (1921). Notes on moving equilibria. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 7, 168-172: 171.

210 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: II, 135.

211 Whitlock, R. (1654). Zootomia: 555.

212 Bidder, P. & Schmidt, C. (1852). Die Verdauungssaefte und der Stoffwechsel.

213 Schultz-Schultzenstein, C. H. (1855). Die Bildung des menschlichen Geistes durch Kultur der Verjüngung seines Lebens: 942.

214 Pohl, J. (1881). Der wirthschaftliche Werth der marktlosen Vermögenstheile des Landwirthes. Landwirthschaftliche Jahrbücher 10, 613-669: 657.

215 Wundt, W. (1889). System der Philosophie: 503.

216 Weismann, A. (1876). Das Thierleben im Bodensee. Schr. Ver. Gesch. Bodensee 7, 132-161: 158; vgl. Schwarz, A. (2000). Frühe Ökologie im wissenschaftlichen und kulturellen Kontext. Oszillation dreier Basiskonzepte unter besonderer Berücksichtigung der aquatischen Ökologie (Diss., TU München): 208f.

217 Weismann (1876): 158f.

218 Forel, F.A. (1888). Les micro-organismes pélagiques des lacs de la région subalpine. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 3. sér. 23, 167-172: 170.
219 Forel, F.A. (1901). Handbuch der Seenkunde. Allgemeine Limnologie: 237f.
220 Thienemann, A. (1926). Limnologie: 63; Ohle, W. (1938). Die Bedeutung der Austauschvorgänge zwischen Schlamm und Wasser für den Stoffkreislauf der Gewässer. Vom Wasser 13, 87-97; Kusnezow, S.I. (1959). Die Rolle der Mikroorganismen im Stoffkreislauf der Seen; Junge, C. (1971). Der Stoffkreislauf der Atmosphäre. Jahrb. der Max-Planck-Gesellschaft 150-181.
221 Windheim, C.E. von (1754). Bemühungen der Weltweisen vom Jahr 1700 bis 1750, Bd. 4, Abth. 1: 320; Wiegleb, J.C. (1786). Handbuch der allgemeinen Chemie, Bd. 1: 64; Leonhard, K.C. von (1841). Geologie, Bd. 4: 220.
222 Young, J. (1874). Physical Geography: 100.
223 Graul, C. (1844). Exegetisch-dogmatisch-praktischer Versuch über die Versuchungsgeschichte. Zeitschrift für die gesammte lutherische Theologie und Kirche 5(2), 27-74: 66; vgl. Schöller, T. (1854). Embryologische Geologie, oder, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Erdkugel: 41; Johnston, J.F.W. (1855). The Chemistry of Common Life (dt. Chemische Bilder aus dem Alltagsleben, Leipzig 1855): 438.
224 Richthofen, F. von (1904). The impetus and direction of geography in the nineteenth century. Geograph. J. 23, 229-234: 232.
225 Hippokrates, Die Umwelt (Ausgewählte Schriften, hg. v. H. Diller, Stuttgart 1994, 125-160): 138 (Kap. 8).
226 Aristoteles, Meteorologica (Übers. H. Strohm) 346b24-32; 346b35-347a5.
227 Plinius, Naturalis historia II, 66 (166).
228 Leonardo da Vinci (1506-10). Codex Leicester (Übers. nach Merchant, C. (1980). The Death of Nature, dt. Der Tod der Natur, München 1987): 36; vgl. Séailles, G. (1892) (ed.). Leonardo da Vinci: 299ff.; Cornford, F.M. (1937). Plato's Cosmology: 330; Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs: 98.
229 Zwingli, U. (1530). De providentia; du Bartas, S. (1578). La sepmaine; Palissy, B (1580). Discours admirable; vgl. Schramm (1997): 100ff.
230 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 411f.
231 Ruse, M. (1978). Critical Notice: Andrew Woodfield, Teleology. Canad. J. Philos. 8, 191-203: 201; ders. (2003). Darwin and Design. Does Evolution have a Purpose?: 263f.; Millikan, R.G. (1989). In defense of proper functions. Philos. Sci. 56, 288-302: 294.
232 Lichtenberg, G.C. (1789-93). Sudelbücher, Heft J (Schriften und Briefe, Bd. 2, hg. v. W. Promies, Frankfurt/M.1994, 227-397): 253.
233 Vgl. Toepfer (2004): 413f.
234 Mossio, M. & Moreno, A. (2010). Organisational closure in biological organisms. Hist. Philos. Life Sci. 32, 269-288: 279.
235 a.a.O.: 269.
236 Vgl. Browne, C.A. (1944). A Source Book of Agricultural Chemistry. Chronica Botanica 8, 1-290.
237 Lukrez, De rerum natura I, 263.
238 a.a.O.: I, 787.
239 Helmont, J.B. van (1648). Ortus medicinae: 108f. (XX, 30).
240 Hooke, R. (1687). An account of several curious observations and experiments concerning the growth of trees. Philos. Trans. Roy. Soc. London 16, 307-313.
241 Hales, S. (1727). Vegetable Staticks; Home, F. (1757). The Principles of Agriculture and Vegetation.
242 Home (1757); vgl. Gorham, E. (1991). Biogeochemistry: its origins and development. Biogeochem. 13, 199-239: 213.
243 Buffon, G.L.L. (1753). Le bœuf. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 358-359): 358.
244 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la Nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 286 (V, 17).
245 a.a.O.: I, 290.
246 a.a.O.: II, 216.
247 a.a.O.: I, 114.
248 a.a.O.: II, 443.
249 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion. (Philosophical Works, vol. II, London 1874, 375-468): 416.
250 Forster, G. [1781]. Ein Blick in das Ganze der Natur (Kleine Schriften, Theil 3, Leipzig 1794, 311-354): 334.
251 Forster, G. (1781). Ein Blick in das Ganze der Natur (Werke in vier Bänden, hg. v. G. Steiner, Bd. 2, Frankfurt/M. 1969, 9-32): 21.
252 Blumenbach, J.F. (1779). Handbuch der Naturgeschichte: 14.
253 Vgl. Nash, L.K. (1957). Plants and the atmosphere. In: Conant, J.B. (ed.). Harvard Case Histories in Experimental Science, vol. 2, 325-436.
254 Priestley, J. (1772). On different kinds of air. Philos. Trans. Roy. Soc. London 62, 147-264: 193f.
255 a.a.O.: 198.
256 a.a.O.: 194.
257 a.a.O.: 193.
258 a.a.O.: 199.
259 Lavoisier, A.L. de (1778). Considérations générales sur la nature des acides et sur les principes dont ils sont composés (in: Dumas, J.B. (ed.) (1862). Œuvres de Lavoisier, Bd. 1, 248-260).
260 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). Premier mémoire sur la respiration des animaux (in: Dumas, J.B. (ed.) (1862). Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, 688-703).
261 Vgl. Lenglen, M. (1936). Lavoisier agronome; Boulaine, J. (1985). Quelques stades primitifs de la science du sol. Science du sol 1, 1-10: 9; Deléage, J.-P. (1991). Histoire de l'écologie: 51.
262 Ingenhousz, J. (1779). Experiments upon Vegetables Discovering their Great Power of Purifying the Common Air in the Sunshine and of Injuring it in the Shade and at Night; Senebier, J. (1783). Rechererches sur l'influence de la lumière solaire pour metamorphoser l'air fixe en air pure par la végétation.
263 Saussure, T. de (1804). Recherches chimiques sur la

végétation.

264 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6).

265 Treviranus, G.R. (1802). Biologie, Bd. 1: 67.

266 a.a.O.: 66f.

267 Dumas J. (1842). Essai de statique chimique des êtres organisés: 46; vgl. ders. (1841). On the chemical status of organized beings. Philos. Mag. 19 (ser. 3), 337-347; 456-469: 468; Dumas, J.-B. & Boussingault, J.-B. (1844). The chemical and physiological balance of organic nature.

268 Dumas (1841): 347; 342.

269 Vgl. Brock, T.D. (ed.) (1961). Milestones in Microbiology; Le Chevalier, H.A. & Solorotovsky, M. (1965). Three Centuries of Microbiology; Collard, P. (1976). The Development of Microbiology.

270 Schwann, T. (1837). Vorläufige Mittheilung, betreffend Versuche über die Weingährung und Fäulnis. Ann. Phys. Chem. 41, 184-193.

271 Pasteur, L. (1857). Mémoire sur la fermentation appelé lactique. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 45, 913-916.

272 Cohn, F. (1872). Ueber Bacterien, die kleinsten lebenden Wesen.

273 Liebig, J. (1844). Chemische Briefe: XI (29. Brief).

274 Moleschott, J. (1852). Der Kreislauf des Lebens. Physiologische Antworten auf Liebig's Chemische Briefe: 66.

275 a.a.O.: 83.

276 ebd.

277 a.a.O.: 84.

278 Wedekind, G.W.F. von (1842). Ueber den Einfluss der Waldungen auf die Fruchtbarkeit der Länder. Neue Bürger- und Bauern-Zeitung, 9 161-165: 164; Otto, J. (1840/44). Lehrbuch der Chemie, zum Theil auf Grundlage von Dr. Thomas Grahams ‚Elements of Chemistry', 2 Bde.: I, 100; Johnston, J.F.W. (1855). The Chemistry of Common Life (dt. Chemische Bilder aus dem Alltagsleben, Leipzig 1855): 440.

279 Schultz-Schultzenstein, C.H. (1866). Naturstudium und Kultur, oder Wahrheit und Freiheit in ihrem natürlichen Zusammenhange: 304.

280 Bidder, P. & Schmidt, C. (1852). Die Verdauungssaefte und der Stoffwechsel: 406.

281 Voit, C. (1863). Ueber den Stickstoff-Kreislauf im thierischen Organismus. Sitzungsber. Königl. Bayer. Akad. Wiss. München 1863, 69-72; vgl. ders. (1865). Die Gesetze der Zersetzungen der stickstoffhaltigen Stoffe im Thierkörper. Z. Biol. 1, 69-107: 91.

282 Johnston (1855; dt. 1855): 445.

283 Plagemann, A. (1896). Geologisches über Salpeterbildung vom Standpunkte der Gährungschemie: 6.

284 Anonymus (1898). The advances made in agricultural chemistry during the last twenty-five years. Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Gardens, Kew) 1898, 326-331: 331.

285 Liebig, J. von (1840). Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie.

286 Boussingault, J.B. (1838). Recherches chimiques sur la végétation, enterprises dans le but d'examiner si les plantes prennent de l'azote à l'atmosphère. Ann. Chim. Phys. 67, 5-54; 69, 353-367; ders. (1843-44). Économie rurale, 2 Bde.; vgl. Aulie, R.P. (1970). Boussingault and the nitrogen cycle. Proc. Amer. Philos. Soc. 114, 435-479.

287 Lawes, J.B., Gilbert, J.H. & Pugh, E. (1861). On the sources of nitrogen of vegetation; with special reference to the question whether plants assimilate free or uncombined nitrogen. Philos. Trans. Roy. Soc. London 151, 431-577.

288 Hellriegel, H. & Wilfarth, H. (1888). Untersuchungen über die Stickstoffernährung der Gramineen und Leguminosen. Z. Ver. Rübenzuckerindustrie, Beilage.

289 Schloesing, T. & Müntz, A. (1877). Sur la nitrification par les ferments organisés. Comp. Rend. Acad. Sci. 84, 301-303.

290 Winogradsky, S. (1890). Sur les organismes de la nitrification. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 110, 1013-1016.

291 Warington, R. (1891). On nitrification, part IV. J. Chem. Soc. London 59, 484-529.

292 Winogradsky, S. (1891). Recherches sur les organismes de la nitrification, part 5. Ann. Inst. Pasteur 5, 577-616.

293 Schloesing, T. (1868). Sur la decomposistion des nitrates pendant les fermentations. Comp. Rend. Sic. Nat. Paris 66, 237-239; Meusel, E. (1875). De la putréfaction produite par les bactéries, en presence des nitrates alcalins. J. Pharm. Chim. 22 (sér. 4), 430-431.

294 Gayon, U. & Dupetit, G. (1882). Sur la fermentation des nitrates. Comp. Rend. Sci. Nat. Paris 95, 644-646: 644.

295 Anonymus (1766). Mémoire sur la plantation du salpêtre. Mémoirs et observations, Chez la Societé Typographique, aux depends de la Societé Oeconomique, Bern, 4-50: 34; für »nitrification« vgl. auch: de Morveau (1783). Mémoire sur les moyens des saturer les eaux-meres du nitre. Nouveaux mémoires de l'Académie des sciences, arts et belles lettres de Dijon 1782, 1-16: 7; Anonymus (1790). Salpêtrier. Encyclopédie méthodique, Bd. 7, 166-212: 173.

296 Keir (1789). Suite de mémoire sur l'acide nitreux. Journal de physique, de chimie, d'histoire naturelle et des arts 34, 216-226: 223.

297 Field, G.W. (1898). Methods in planktology. Amer. Nat. 32, 735-745: 735.

298 Lundegårdh, H. (1924). Kreislauf der Kohlensäure in der Natur; Vernadskij, V.I. (1924). La géochimie; Einsele, W. (1936). Über die Beziehungen des Eisenkreislaufs zum Phosphatkreislauf im eutrophen See. Arch. Hydrobiol. 29, 664-686.

299 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 209-258.

300 Schroeder, H. (1919). Die jährliche Gesamtproduktion der grünen Pflanzendecke auf der Erde. Naturwiss. 7, 8-12.

301 Noddack, W. (1937). Der Kohlenstoff im Haushalt der Natur. Z. angew. Chem. 50, 505-510; Riley, G.A. (1944). Carbon metabolism and photosynthesis efficiency. Amer. Sci. 32, 132-134.

302 Vernadskij (1924).

303 Vgl. Hunt, J.M. (1972). Distribution of carbon in crust of earth. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. 56, 2273-2277; Bolin, B. et al. (1983). C, N, P, and S cycles: major reservoirs and fluxes. In: Bolin, B. & Cook, R.B. (eds.). The Major Biogeochemical Cycles and Their Interactions, 41-65.

304 Hutchinson, G.E. (1948). Circular causal systems in ecology. Ann. New York Acad. Sci. 50, 221-246: 221f.
305 Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-417.
306 Vgl. Watt, K.E.F. (1966). The nature of systems analysis. In: Watt, K.E.F. (ed.). Systems Analysis in Ecology, 1-14.; Van Dyne, G.M. (1966). Ecosystems, systems ecology, and systems ecologists. In: Shugart, H.H. & O'Neill, R.V. (eds.) (1979). Systems Ecology, 67-89.

Literatur

Fishman, A.P. & Richards, D.W. (eds.). (1964). Circulation of the Blood. Men and Ideas.
Pomeroy, L.R., (ed.) (1974). Cycles of Essential Elements. Benchmark Papers in Ecology, vol. I.
Gorham, E. (1991). Biogeochemistry: its origins and development. Biogeochem. 13, 199-239.
Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs. Ideengeschichte der Modelle vom ökologischen Kreislauf.
Köchy, K. (2006). Das naturphilosophische Kreislaufmodell und seine umweltethische Bedeutung. In: Köchy, K. & Norwig, M. (Hg.). Umwelt-Handeln. Zum Zusammenhang von Naturphilosophie und Umweltethik, 207-231.

Kultur

Das im 17. Jahrhundert ins Deutsche entlehnte Wort ›Kultur‹ geht zurück auf das lateinische ›cultura‹ »Landbau, Pflege«, das wiederum von ›colere‹ »bebauen, pflegen« abstammt. Die durchgehende lateinische Bedeutung des Wortes ist auf »Ackerbau« bezogen. Daneben erscheint das Wort aber bereits im klassischen Latein bei Cicero in der doppelten Verbindung von einerseits *Agrikultur* (»agri cultura«[1]) und andererseits *Geisteskultur* (»cultura […] animi«[2]) – der letztere Ausdruck allerdings allein an einer Stelle, an der er mit der Philosophie identifiziert wird. Bis ins 17. Jahrhundert wird mit ›cultura‹ stets ein Genitivattribut verbunden; erst S. Pufendorf verwendet das Wort absolut, und zwar erstmals 1675.[3] Während die ältere, seit der Antike geläufige Bedeutung des Wortes sich auf die Persönlichkeitsentwicklung eines einzelnen Individuums bezieht, ist der moderne, seit Pufendorf etablierte Sinn des Ausdrucks auf den gesellschaftlichen Prozess der Selbstgestaltung der menschlichen Gattung bezogen.

Antike

Einflussreich für die Bestimmung des Kulturbegriffs ist seit der Antike die Gegenüberstellung von *Kultur* und *Natur*. Implizit ist diese Unterscheidung bereits in der älteren griechischen Naturphilosophie enthalten, insofern die Unterschiedlichkeit der Sitten und Gesetze bei verschiedenen Völkern beschrieben wird[4] und eine Veränderung der menschlichen Natur (z.B. der Schädelform) durch verschiedene Sitten im Unterschied zur Regelmäßigkeit und Gleichförmigkeit der Natur beobachtet wird[5]. Zu terminologischer Reife gelangt der Gegensatz Mitte des 5. Jahrhunderts vor Christus in der Unterscheidung von *Natur* (»φύσις«) und *Gesetz* (»νόμος«).[6] Der Sophist Antiphon, der als einer der ersten den Gegensatz scharf betont, verbindet mit ihm einen Unterschied in der Verbindlichkeit: »die Gebote der Normen sind von außen auferlegt [›ἐπίθετα‹], die Gebote der Natur aber notwendig [›ἀναγκαῖα‹]«[7].

Kultur ist die Welt, die Lebewesen eines bestimmten Typs (»Menschen«) einerseits kollektiv hervorbringen, tradieren und akkumulieren und die ihnen andererseits und umgekehrt Handlungsorientierungen gibt und dabei die Möglichkeit des Setzens von eigenen individuellen Zielen einschließt, also eine Distanzierung von (natürlich) vorgegebenen Zwecken ermöglicht. Zur Kultur sind demnach solche Wesen befähigt, die in der Lage sind, ihr Handeln systematisch, bewusst und begründet nach anderen Zielen auszurichten als den biologischen Zwecken der Selbsterhaltung und Fortpflanzung.

Kultur der Tiere (Letromi 1806) *361*
kulturelle Evolution (Brinton 1893) *352*
Humanethologie (Wheeler 1926) *362*
Kulturethologie (Koenig 1970) *362*
Ratscheneffekt (Tomasello 1994) *365*

In der älteren griechischen Philosophie gilt die Kultur als eine Gabe der Götter an den Menschen. Erst in der Sophistik des 5. vorchristlichen Jahrhunderts werden naturalistische Theorien zur Entwicklung der Kultur des Menschen aufgestellt, die eine Distanzierung von der Kulturlosigkeit der Tiere enthalten.[8] Als erster, der eine solche Vorstellung entwickelt, gilt der Anaxagoras-Schüler Archelaos. Nach Archelaos haben sich die Menschen zunächst wie die Tiere von Schlamm ernährt, bevor sie sich von den übrigen Lebewesen trennten (»διεκρίθησαν«), indem sie Gesetze aufstellten, handwerkliche Fähigkeiten entwickelten und Städte gründeten.[9] Neben den Prinzipien der Rechtlichkeit als einer spezifisch menschlichen Errungenschaft – die schon Hesiod im Vergleich zur Rechtlosigkeit und Gewalt unter den Tieren hervorhebt[10] – wird immer wieder auch die *Sprache* als eine Voraussetzung der Zivilisation genannt (↑Kommunikation). Bei fast allem, was der Mensch Positives geleistet habe, sei die Sprache beteiligt gewesen, wie Isokrates bemerkt.[11]

Allerdings ist die These von der Kultur- und Sprachlosigkeit der Tiere früh umstritten. Dagegen wird angeführt, dass auch die Tiere, v.a. die Vögel ihre eigene, dem Menschen unverständliche Sprache hätten, die mit der Sprache fremder Völker vergleichbar sei (ein in der Dichtung häufiger Vergleich).[12] Und auch die Monopolstellung des Menschen im Hinblick auf seine Technik und soziale Organisation wird in Zweifel gezogen. Demokrit vertritt die Auffassung, die menschlichen Künste seien den Tieren abgeschaut worden, so die Webekunst den Spinnen und die Baukunst den Vögeln.[13] Homer vergleicht den Heerführer Agamemnon mit einem Leitstier[14]; Platon bezeichnet Ameisen, Bienen und Wespen als staatenbildende Arten (»πολιτικὸν γένος«)[15]; und Aristoteles ist der Ansicht, der Mensch sei nur in höherem Maße als diese Tiere zu einer Staatenbildung befähigt[16]. Trotzdem wird anerkannt, dass sich der Mensch mit seinen Werkzeugen – v.a. der Hand und der Sprache – seine eigene Welt geschaffen hat, die ihm zur Gewohnheit und zur *zweiten Natur* geworden ist, wie sie Aristoteles im Anschluss an Demokrit und Euenus nennt[17]; und wie sie später mit der Kunst und »freien Selbstbestimmung« des Menschen in Verbindung gebracht wird[18]. Aristoteles sieht neben Sprache und Verstand auch die sinnliche Wahrnehmung allein

um des Schönen willen, und nicht im Dienste der Lebenserhaltung als ein Spezifikum des Menschen, so z.B. die Wahrnehmung von schönen Tönen, Farben oder Gerüchen.[19]

In der Gegenüberstellung von Natur (»φύσις«) und Kunst (»τέχνη«) wird in der pseudo-aristotelischen ›Mechanik‹ die Vielfältigkeit der Ziele des Menschen als ein Charakteristikum seiner Kultur herausgestellt: »die Natur verhält sich immer in der gleichen Weise und einfach; während das, was [für den Menschen] nützlich ist, sich vielfach verändert«[20]. Das Handeln des Menschen sei daher gegen die Natur gerichtet oder zumindest über sie hinausweisend (»παρὰ φύσιν«), indem sie die Natur kultiviere und auf den Menschen hin veredle.[21]

Der Unterschied zwischen dem auf Selbsterhaltung ausgerichteten Verhalten der Tiere und dem freien, vielfältige Ziele verfolgenden Handeln des Menschen wird besonders in der Stoa herausgearbeitet (↑Mensch). Zu einer wirklichen Kunst und Kultur haben es die Tiere danach nicht gebracht, weil ihr Verhalten eben an das biologische Ziel der Selbsterhaltung gebunden bleibt und weil es bei allen Vertretern einer Gattung ohne Variation stereotyp ausgeführt wird (↑Instinkt). Erst die Fähigkeit zur Bildung abstrakter Begriffe ermögliche dem Menschen eine Lösung von den konkreten Eindrücken des Augenblicks und damit sowohl die Entwicklung systematischer Erkenntnisse als auch selbstverantwortlichen sittlichen Handelns: »Tierischer Gattungsinstinkt hätte nie eine Kultur hervorbringen können« (Pohlenz 1941)[22].

Als Erklärung für die Kultur als der vom Menschen selbst geschaffenen Welt werden in der Antike nicht allein die besonderen Fähigkeiten des Menschen angeführt, sondern auch seine Mängel gegenüber den Tieren.[23] Die Entstehung der Kultur wird geradezu als eine biologische Notwendigkeit zur Erhaltung des Menschen hingestellt. Als die wichtigsten Errungenschaften der menschlichen Kultur gelten daher diejenigen, die eine Kompensation der physischen Mängel des Menschen im Vergleich zu den Tieren ermöglichen, so die Kleidung, die Häuser und die Techniken zur Nahrungsproduktion.[24] Selbst das Leben in staatlicher Organisation und die Intelligenz des Menschen werden als Kompensationen einer ursprünglichen Unterlegenheit interpretiert: Als Einzelwesen sei der Mensch nicht lebensfähig, sondern er sei auf den Schutz der Gemeinschaft angewiesen; und der Verstand sei sekundär aus der Not geboren, etwa gemäß der Spruchweisheit »Not macht auch den Dümmsten klug« (Euripides).[25]

Terminologisch erfolgt die Abgrenzung des Kulturellen vom Natürlichen in der römischen Antike nicht durch das Wortfeld um ›cultura‹ (das mit dem Natürlichen des Ackerbaus verbunden bleibt), sondern mittels der Ausdrücke ›civilitas‹ (»das den Bürger Betreffende«), ›urbanitas‹ (»die verfeinerte Umgangsform in der Stadt im Gegensatz zur Rustizität«) und ›humanitas‹ (»das menschenwürdige Leben und Tun, Geistesbildung, Erziehung«).[26] In der christlich geprägten Spätantike und im Mittelalter vollzieht sich eine Umdeutung dieser Ausdrücke: Die Vorstellung einer Kultivierung des Geistes und einer weltlichen Bildung wird überlagert von dem alles bestimmenden Gegensatz von diesseitiger und jenseitiger Welt und dem Ideal einer demütigen Gläubigkeit. Besonders bezeichnend ist in diesem Zusammenhang der Bedeutungswechsel von ›humanitas‹, das in dem Gegensatz des menschlich Schwachen und Triebhaften zum göttlich Starken und Geistigen seine Bestimmung erfährt.[27] Eine Rückwendung zu der römischen Bedeutung erfolgt im Humanismus der Renaissance, in dem erneut die weltliche Geistigkeit als ›humanitas‹ verstanden und dabei insbesondere der Aspekt der Bildung betont wird. Über das Studium und die Lehre der Wissenschaften und Künste sei die Humanität zu erreichen.[28] Die Bezeichnung ›humanitas‹ wird damit gerechtfertigt, dass die Pflege von Wissenschaft und Lehre unter den beseelten Wesen (»ex universis animantibus«) allein dem Menschen gegeben sei.[29] – Der Ausdruck ›Zivilisation‹ (franz. »civilisation«) wird in die modernen europäischen Sprachen erst 1756/57 durch den Marquis de Mirabeau eingeführt.[30] Es stellt eine Substantivierung des vorher gebräuchlichen Verbs ›civiliser‹ »die Sitten mildern« dar. Die Entgegensetzung der Begriffe ›Zivilisation‹ und ›Kultur‹ trägt seit Ende des 18. Jahrhunderts viel zu ihrer semantischen Konturierung bei.

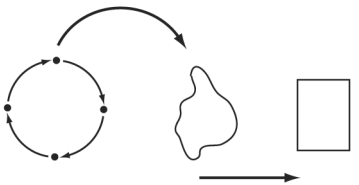


Abb. 254. Schematisches Diagramm zur Darstellung kulturellen Handelns:gezielte Veränderung eines Objekts der Umwelt eines Organismus zu einem Gegenstand, der auf den Organismus nicht notwendig zurückwirkt.

Frühe Neuzeit

S. Pufendorf verwendet als erster das Wort ›Kultur‹ ohne Genitivattribut als substanzielles Absolutum,

d.h. nicht zur Bezeichnung einer Tätigkeit, sondern eines abstrakten Zustandes und bildet es damit von einer Metapher zu einem »autonomen Begriff«.[31] Er versteht die Kultur als den Bereich, in dem der Mensch sich kraft seiner Vernunft über die Ordnung der Natur erhebt und eine autonome Sphäre der Gemeinschaft und Religiösität schafft. Er sieht in der Kultur den Inbegriff der Pflichten des Menschen, die ihm gerade über die blinde Selbsterhaltung der Tiere hinaus zukommen.[32] Mit Pufendorf wird auf diese Weise die Opposition von ›Kultur‹ und ›Natur‹ terminologisch etabliert. Parallel zur Welt der natürlichen Dinge, der *entia physica*, entwirft Pufendorf die unabhängig davon stehende Welt der Kultur, die die *entia moralia* enthält und die auf die Vollkommenheit des menschlichen Lebens gerichtet ist – und in Bezug auf die überhaupt erst die Möglichkeit der Sinnhaftigkeit und Wertbestimmtheit eines Gegenstandes (wie etwa des Lebens) gegeben ist.[33] Die Kultur ist bei Pufendorf nicht nur Mittel in Bezug auf den Zweck der Selbsterhaltung des Menschen, aber sie wird doch auch in diesem Zusammenhang diskutiert. Ähnlich wie bei den naturalistisch argumentierenden Autoren von Anaxagoras bis Gehlen (s.u.) steht auch bei Pufendorf in einigen Kontexten die (biologische) Selbsterhaltung als höchster Punkt in seiner Argumentation. So gibt er die Hinfälligkeit (»imbecillitas«) des Menschen als Grund dafür an, dass er sich zu einem sozialen (und kulturellen) Wesen entwickeln muss, weil er alleine, ohne der in der Gemeinschaft geschaffenen Kultur sich nicht erhalten könne. Weil Pufendorf daneben aber auch die Selbständigkeit der Kultur gegenüber der Ordnung der Natur betont, ist er als »erster Kulturphilosoph« bezeichnet worden.[34] Bei Pufendorf steht also nicht nur die Kultur im Dienst der Selbsterhaltung, sondern ebenso die Selbsterhaltung im Dienst der Sozialität und Kultur des Menschen. Allgemein gilt Pufendorf damit als der Begründer des modernen Kulturbegriffs.[35]

Neben Pufendorf ließen sich auch noch andere, z.T. ältere Autoren anführen, die dem Studium der natürlichen Notwendigkeiten des Lebens das der kulturellen Werthaftigkeit des Gutlebens gegenüberstellen. Zu verweisen wäre etwa auf den ›Defensor pacis‹ des Marsilius von Padua von 1324. Darin wird in einer Auseinandersetzung mit Aristoteles unterschieden zwischen einer Untersuchung der natürlichen Ursachen, die das Leben der Pflanzen und Tiere bestimmen und die als Naturwissenschaft (»sciencia naturali«) bezeichnet wird, und einer Beschäftigung mit den Künsten und der Vernunft, die dem menschlichen Leben seine Ordnung geben.[36] Dem Reich der Notwendigkeit, das das natürliche Problem des Überlebens (»existere«) betrifft, wird das Reich der Möglichkeit gegenübergestellt, das die Fragen des Gutlebens (»bene vivere«) behandelt. Beide Reiche sind somit unter unterschiedliche Prinzipien gestellt.

Erst mit Pufendorf wird diese Unterscheidung aber terminologisch mit der Differenz von ›Natur‹ und ›Kultur‹ markiert. Seit 1760 verbreitet sich der Ausdruck ›Kultur‹ in Deutschland allgemein und wird bereits Ende des 18. Jahrhunderts zu einem Modewort der Zeit.

Eine enge Verbindung zwischen dem Kulturbegriff und dem Nationalgedanken zieht Ende des 18. Jahrhunderts J.G. Herder. Dies kommt etwa in folgendem bekannten Satz Herders zum Ausdruck: »Die Cultur eines Volkes ist die Blüthe seines Daseyns, mit welcher es sich zwar angenehm, aber hinfällig offenbaret«.[37] Anders als bei Pufendorf bildet ›Kultur‹ bei Herder keinen Gegensatz zu ›Natur‹, sondern eher zu ›Barbarei‹; Herders Kulturbegriff ist also mit einer Fortschrittsvorstellung verbunden. Er spricht von der »Kette der Cultur«[38], die bis ans Ende der Erde reiche, und versteht die Kultur als einen Zustand, zu dem sich nicht nur individuell der einzelne Mensch, sondern auch kollektiv das »Menschengeschlecht« bilden könne. Die als »Kette von Bildung«[39] sich vollziehende Gestaltung einer Humanität des Menschengeschlechts sei dadurch gekennzeichnet, dass in ihr »zwar Menschengestalten verschwinden, aber der Menschengeist unsterblich und fortwirkend lebet«[40].

Ähnlich sieht es I. Kant, der die Kultur als selbstbestimmte Entfaltung der Naturanlagen und als das kollektive Ziel der Menschheitsentwicklung bestimmt. Durch die Schritte »aus der Rohigkeit zur Cultur« würden die menschlichen Talente entwickelt, der Geschmack gebildet und die Gesellschaft in ein »moralisches Ganze« verwandelt.[41] Im Gegensatz zur »Civilisirung«, die nach Kant in bloßer »gesellschaftlicher Artigkeit« und »äußerer Anständigkeit« besteht, sei die Kultur durch eine innere sittliche Bildung gekennzeichnet: »Denn die Idee der Moralität gehört noch zur Cultur«.[42] Die Kultur stellt für Kant aber keinen schroffen Gegensatz zur Natur dar, sondern wird im Gegenteil in einer naturteleologischen Sicht als der »letzte Zweck« der Natur gedeutet.[43] Auch wenn die Kultur bei Kant also in gewisser Weise in die Natur integriert wird, so bleibt sie doch als der Bereich, in dem sich die menschliche Freiheit als Ausdruck seiner Vernunft entfaltet, immer scharf unterschieden von der Welt der bloß sinnlichen Antriebskräfte. Sie bildet damit auch die exklusive Sphäre des Menschen im Gegensatz zur

rein sinnlich-körperlichen Verfasstheit der Tiere: In der Kultivierung des Menschen könne eine allmähliche »Befreiung des Willens von dem Despotism der Begierden« erreicht und eine Welt nach selbst gegebenen Gesetzen aufgebaut werden.[44] Allgemein definiert Kant den Begriff der Kultur unter Bezug auf die Fähigkeiten der *Zwecksetzung* und *Freiheit*, d.h. *Vernünftigkeit* eines Wesens: »Die Hervorbringung der Tauglichkeit eines vernünftigen Wesens zu beliebigen Zwecken überhaupt (folglich in seiner Freiheit) ist die Cultur«.[45] – Das Vorhandensein von Traditionen, das Kant auch bereits bei Tieren anerkennt, und zwar in Bezug auf den Vogelgesang,[46] spielt in seinem Kulturbegriff, im Gegensatz zu den modernen biologischen Bestimmungen (vgl. Tab. 151), dagegen keine Rolle.

In der Philosophie Kants verfestigt sich also die Gegenüberstellung von Natur und Kultur. Der Mensch wird von Kant gerade insofern vom Tier unterschieden, als er über Kultur verfüge.[47] Der Mensch wird von Kant allerdings nicht als solcher, sondern nur in einer bestimmten Hinsicht qualifiziert, über die Natur hinauszugehen. Die Grenze zwischen Natur und Kultur trennt also nicht den Menschen von den anderen Dingen der Welt, sondern sie verläuft mitten durch den Menschen selbst.[48] Nur insofern er über das übersinnliche Vermögen der Vernunft verfügt, sich selbst nach Gesetzen der Freiheit bestimmen zu können, könne er als außerhalb der Natur stehend verstanden werden. Dieses besondere Vermögen mache den Menschen nicht bloß zu einem Naturzweck wie seine lebendigen organisierten Mitgeschöpfe, sondern zu einem »Endzweck«. Während die Zwecke der organisierten Naturwesen nach Kant immer bedingt sind, weil sie Teile des Naturprozesses sind, ist die eine, die übersinnliche Seite des Menschen ein Ding, das »von keiner anderweitigen Bedingung, als bloß seiner Idee abhängig ist«.[49] In seiner Vernunft setze sich der Mensch ein Gesetz, das von ihm selbst »als unbedingt und von Naturbedingungen unabhängig, an sich aber als nothwendig vorgestellt wird«.[50] Kant hält es aber für möglich, dass nicht nur Vertreter der biologischen Art *Homo sapiens*, sondern auch andere Wesen ein moralisches Subjekt in diesem Sinne sein können. In einer Klammer fügt er hinzu, dass eben nicht nur von dem Menschen, sondern von »jedem vernünftigen Wesen in der Welt«[51] nicht weiter gefragt werden könne, wozu es existiere. Kant vertritt also alles andere als einen Anthropozentrismus oder »Speziezismus« (↑Bioethik), sondern einen Ratiozentrismus. In der Argumentation Kants bildet es lediglich ein empirisches Faktum, dass von den uns bekannten Wesen allein Vertreter der biologischen Spezies ›Mensch‹ über Vernunft und damit Kultur verfügen. Aufgrund dieses Faktums konnte die biologische Gattungsbezeichnung ›Mensch‹ aber zu einem philosophischen Titel für ein vernunftbegabtes Wesen avancieren.

Kulturskeptizismus im späten 18. Jh.

Im Gegensatz zu diesem emphatischen und positiven Begriff der Kultur als Zweck einer natürlichen und Ziel einer sozialen Entwicklung gerät der Kulturbegriff am Ende des 18. Jahrhunderts unter den Einfluss von J.J. Rousseaus zivilisationsskeptische Haltung, nach der die soziale Entwicklung alles andere als eine zunehmende Freiheit und Glückseligkeit zur Folge habe. Prägnant bringt F. Schiller 1795 diese Sicht der Kultur als Fessel, und nicht als Mittel der Befreiung zum Ausdruck: »Die Kultur, weit entfernt, uns in Freiheit zu setzen, entwickelt mit jeder Kraft, die sie in uns ausbildet, nur ein neues Bedürfniß, die Bande des physischen schnüren sich immer beängstigender zu, so daß Furcht, zu verlieren, selbst den feurigen Trieb nach Verbesserung erstickt, und die Maxime des leidenden Gehorsams für die höchste Weisheit des Lebens gilt«.[52] Unter diesem Einfluss Schillers bestimmt W. von Humboldt die Kultur als »nichts Selbstständiges, eine blosse unbestimmte Tauglichkeit zu allem Möglichen; keine Kraft, ein blosser Besitz; nichts Lebendiges, ein todter Schatz«. In einer Periodisierung der Geschichte nimmt die »Periode der blossen Cultur« bei von Humboldt eine Zwischenstellung zwischen der »Periode der blossen Natur« und der »Periode der vollendeten Bildung« ein.[53]

Mit F. Schleiermacher verschiebt sich der Akzent im Konzept der Kultur fort von einer abstrakten, auf die gesellschaftlichen und sittlichen Umgangsformen und die Bereiche Kunst und Wissenschaft gerichteten Bestimmung hin zur Betonung von Techniken und Materialisierungen des Handelns in Form von Gegenständen, die sich das Subjekt gegenüberstellt und in denen es sich erkennt. In jeder bestimmten Art des kulturellen Erkennens und Darstellens bildet sich nach Schleiermacher ein eigenes »Organsystem«, mit dem sich das erkennende Subjekt selbst formt. In der Darstellung dieser Formung erstreckt sich die Gestaltung auch auf die »Außenwelt«, die also in der Kultur verändert wird. Nach Schleiermacher besteht ein enger Zusammenhang zwischen dem Geistigen und dem Materiellen der Kultur: Der »Charakter der Eigenthümlichkeit« hefte sich an das »Beharrliche, Substantielle«, und es gehören »das Individualisiren der unmittelbaren Natur und Individualisiren der Außenwelt zusammen und beides ist durch einander

bedingt. Ein Mensch der sich kein festes Eigenthum bildet hat auch keine persönliche Individualität«.[54]

Kultur und Evolutionstheorie

Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts bleibt der Kulturbegriff fest in den Humanwissenschaften verankert. Einer seiner zentralen Bedeutungsaspekte ergibt sich gerade aus der Entgegensetzung der Daseinsweise des Menschen und der der Tiere. Eine allmähliche Öffnung des Konzepts gegenüber den Lebensformen mancher Tiere vollzieht sich mit der genealogischen Eingliederung des Menschen in eine reale Geschichte der Natur. C. Darwin, der zentrale Protagonist dieser Entwicklung, ist zwar immer bemüht, die kontinuierliche Entwicklung auch der mentalen Fähigkeiten in der Evolution nachzuweisen, er wendet in seinen Hauptwerken den Ausdruck ›Kultur‹ aber nicht auf das Verhalten der Tiere an. Trotzdem sieht er auch bei vielen Tieren, insbesondere bei den Säugetieren und einigen Vögeln, die Fähigkeiten verwirklicht, die in seinen Augen die Kultur ausmachen. Hierzu zählen v.a. die sozialen Verhaltensweisen, z.B. das gemeinsame Fischen der Pelikane oder die gemeinsame Verteidigung der Bisons.[55] Das Sozialverhalten einiger Tiere enthält nach Darwin auch die Momente der Liebe (»feeling of love for each other«[56]) und der Sympathie und des Mitgefühls für das Leid der Artgenossen (»Many animals [...] certainly sympathise with each other's distress or danger«[57]). Die altruistischen Einstellungen (»benevolent feelings«[58]) der Tiere zeige sich z.B. darin, dass sie ihre hilfsbedürftigen Artgenossen unterstützen, wie Darwin anhand des Falles eines blinden Pelikans, der von anderen gefüttert worden sei, belegen will. Auch einen Sinn für das Schöne (»taste for the beautiful«[59]) schreibt Darwin einigen Tieren, und hier v.a. den Vögeln zu, ausgedrückt etwa in dem Gesang der Singvögel oder den Bauten der Laubenvögel.

E. Haeckel schließt sich, wie in vielem anderen, auch in Fragen des Kulturbegriffs Darwin an. Auch für ihn bedeutet Kultur eine Form der Veredelung, wie sie schon bei Tieren zu finden ist. Er beabsichtigt eine Ableitung der Kultur aus der Naturgeschichte und sieht in der Behauptung einer Zäsur nichts als eine menschliche Überheblichkeit. Der der Kultur zugrunde liegende Mechanismus ist seines Erachtens nichts anderes als die das Leben insgesamt bestimmende Natürliche Selektion: »Die freie Concurrenz der Menschen, welche als Freihandel, Freizügigkeit etc. alle unsere Culturthätigkeit hebt, alle unsere Culturerzeugnisse veredelt, ist in der That nichts Anderes, als die natürliche Züchtung im Kampfe um das Dasein«.[60] In einem Vortrag im Jahr 1877 entwickelt Haeckel das Programm einer »Culturgeschichte der Thiere«, in deren Rahmen die heutigen »Culturzustände« der sozialen Tiere, z.B. der Ameisen und Bienen, historisch auf der Basis der »Entwickelungslehre« zu erklären seien.[61] Die biologische Evolutionstheorie soll auf diese Weise die wissenschaftliche Grundlage der verschiedenen Zweige der Wissenschaften vom Menschen liefern, u.a. der Religionswissenschaft und Ethik (↑Kulturwissenschaft). F. Engels erkennt in dieser Anschauung später eine Projektion der kapitalistischen Wirtschaftsform in die Natur und deren Rückprojektion auf die Kultur des Menschen.[62] Er hält dagegen, eine wahre Kultur bestehe gerade in der Überwindung des Anarchischen der Natur durch bewusste Planung und Organisation.

Haeckel ist in der Frage der Definition des Kulturbegriffs allerdings selbst nicht eindeutig. So stellt er 1904 die Kultur als ein Spezifikum des Menschen heraus – wenn auch nur einiger Menschen: »Das, was den Menschen so hoch über die Thiere, auch die nächst verwandten Säugethiere, erhebt, und was seinen Lebenswerth unendlich erhöht, ist die *Cultur*, und die höhere Entwickelung der *Vernunft*, die ihn zur Cultur befähigt. Diese ist aber größtentheils nur Eigenthum der höheren Menschenrassen und bei den niederen nur unvollkommen oder gar nicht entwickelt. Diese Naturmenschen (z.B. Weddas, Australneger) stehen in psychologischer Hinsicht näher den Säugethieren (Affen, Hunden), als dem hochcivilisirten Europäer; darum ist auch ihr individueller Lebenswerth ganz verschieden zu beurtheilen.«[63] ›Kultur‹ dient Haeckel hier also als Differenzbegriff zur chauvinistischen Degradierung einiger menschlicher Gesellschaften. Dieses Interesse hindert Haeckel offenbar daran, einen rein naturalistischen Kulturbegriff zu entwickeln.

Polarität von ›Kultur‹ und ›Leben‹

Mit dieser letzteren Auffassung steht Haeckel unter dem Einfluss der geistesgeschichtlich dominanten Tradition, nach der ›Kultur‹ und ›organisches Leben‹ zwei polare Begriffe bilden. Die Kultur gilt danach als ein Privileg des Menschen; durch seine Kultur ist der Mensch nicht mehr rein biologisch verfasst. Pointiert wird diese Position im Neukantianismus zum Ausdruck gebracht, so 1920/22 von H. Rickert in seiner Kritik der Lebensphilosophie: »Der ›Naturzustand‹, in dem nur die Lebenstriebe frei walten und das Leben sich ungehemmt auslebt, ist überall dem Kulturzustand entgegengesetzt«.[64] Für Rickert bildet die Kultur die Sphäre der Werte, die unabhängig von der Ordnung des Biologischen existiert; sie bestehe in dem »Inbegriff der Güter, die wir um ihrer Werte willen pflegen«[65] oder, in einer anderen Formulie-

rung, »die Gesamtheit der realen Objekte, an denen allgemein anerkannte Werte oder durch sie konstituierte Sinngebilde haften, und die mit Rücksicht auf diese Werte gepflegt werden«[66]. Die »Kulturwerte« sind für Rickert »Eigenwerte«, die unabhängig von dem »Wert des bloß natürlichen, d.h. vitalen Lebens« gelten (vgl. Tab. 151).[67] Die Werte, die Rickert anspricht, bestehen seiner Meinung nach noch nicht in einem psychischen oder geistigen Leben als solchem: »das bloße Vorhandensein von Psychischem macht, weil seelisches Leben als solches auch als Natur zu betrachten ist, eben noch nicht das Kulturobjekt aus, und daher ist es zur Definition des Kulturbegriffs nicht zu verwenden«.[68] Die Werte sind für Rickert vielmehr allgemeine Ideen, die an konkreten Objekten haften oder der Orientierung des Handelns dienen können. In Auseinandersetzung mit H. Paul, der 1880 »die betätigung psychischer factoren« als »das charakteristische kennzeichen der cultur« ansieht und in der Folge dessen auch eine »tierische cultur« anerkennt[69], konzentriert Rickert seinen Kulturbegriff auf die Sphäre der Werte. Und weil Werte im Sinne Rickerts bei Tieren nicht vorkämen, lehnt er die Anwendung des Kulturbegriffs auf Tiere strikt ab: »es ließe sich wohl zeigen, daß die Übertragung menschlicher Kulturbegriffe auf tierische Gemeinschaften in den meisten Fällen eine spielerische und verwirrende Analogie ist«.[70]

Aufgenommen wird das Verständnis von ›Kultur‹ und werteorientiertem Handeln von Max Weber. Er stellt 1904 knapp fest: »Der Begriff der Kultur ist ein Wertbegriff«.[71] Noch schärfer als Max Weber bringt sein Bruder Alfred die Unabhängigkeit des Kulturbegriffs von biologischen Bezügen zum Ausdruck. Er unterscheidet zwischen dem fortschreitenden Zivilisationsprozess und der Kultur. Die Zivilisation betrifft dabei die Mittel für das Überleben des Menschen, die Summe aller nützlichen und zweckmäßigen Einrichtungen (z.B. der Technik), die, weil sie den Menschen als Gattungswesen betreffen, einen allgemeinen und objektiven Charakter haben und in einem stetigen Prozess der Akkumulation weiterentwickelt werden können. Die Kultur hat für A. Weber demgegenüber nichts mit dem biologisch Nützlichen zu tun: »[S]ie beginnt erst in gewissem Sinne, [...] wo die Gestaltung unseres Daseins durch Zielsetzungen anfängt, die in biologischem Sinne über- oder unzweckmäßig sind«.[72] Wegen ihrer Enthobenheit aus dem Leben ist für Weber die Kultur das »für die Fortexistenz des Lebens Überflüssige«, das die Lebensformen zersetzen und zerbrechen kann »und dessen Existenz wir doch als höher fühlen als alles Gesunde und Lebendige, was dadurch zerstört wird«.[73]

Die von den Neukantianern angestrebten methodisch begründeten eindeutigen Grenzziehungen finden allerdings keine allgemeine Anerkennung. Im Gegensatz dazu wird es vielfach als fruchtbar angesehen, die traditionellen Grenzen der Begriffe zu überschreiten. Insbesondere die integrative Stellung des Begriffs des ↑Lebens verhindert es, ihn auf die Seite der Natur festzulegen. So etabliert sich die Kulturanthropologie, etwa mit dem Versuch E. Rothackers, Kulturen als »Lebensstile« zu definieren[74], gerade in Entgegensetzung zu Rickerts Trennung der Sphären.

Philosophische Anthropologie

Auch die Philosophische Anthropologie trägt vielfach gerade zur Auflösung eines spezifisch menschlichen Kulturbegriffs bei. Zwar sind die Definitionen, die im Rahmen der Philosophischen Anthropologie für ›Kultur‹ gegeben werden, nicht selten auf die Auszeichnung der besonderen menschlichen Welt im Gegensatz zur Umwelt der Tiere gerichtet[75] – der Mensch ist nach Gehlen »von Natur ein Kulturwesen«[76], andere sehen in der Kultur (oder genauer der Kultur*fähigkeit*) das »Artmerkmal« des Menschen[77] (vgl. außerdem die Bestimmungen von W. Sombart und F.-H. Tenbruck in Tab. 151).[78] Tatsächlich wird aber einer funktionalen Beurteilung der Kultur im Sinne ihrer Interpretation als (biologische) Anpassung der Weg gebahnt. So beschreibt A. Gehlen die Kultur als die Welt, in der der Mensch allein leben kann. Die Kultur des Menschen bestimmt er als »Inbegriff der von ihm ins Lebensdienliche umgearbeiteten Natur«.[79] Auch die Kultur steht bei Gehlen also im Dienst der Selbsterhaltung des Organismus Mensch; sie wird einerseits zu einem seiner lebensdienlichen Organe und umgibt ihn andererseits wie die Umwelt die Tiere: »An genau der Stelle, wo beim Tier die ›Umwelt‹ steht, steht [...] beim Menschen die Kulturwelt«[80].

Kultur als Kompensation

Der Grundgedanke Gehlens, die Erklärung der Kultur des Menschen als Kompensation organischer Defizite, bildet seit der Antike einen anthropologischen Allgemeinplatz. So entwirft schon Anaxagoras den Menschen ausgehend von einem körperlichen Vergleich mit den Tieren und meint, das dabei festgestellte Defizit des Menschen müsse durch Erfahrung, Gedächtnis, Klugheit und Geschicklichkeit ausgeglichen werden.[81] Der Gedanke zieht sich in verschiedenen Varianten durch die Geistesgeschichte: Marsilius von Padua ist 1324 der Auffassung, für das Leben und das gute Leben des Menschen sei es notwendig, dass er seine von der Natur nicht in jeder Hinsicht

menschenzentrierte Definitionen

»[Es] kann doch erst der, der die bloße Lebendigkeit in diesem oder jenem Sinne zurückzudrängen vermag, ein Kulturmensch genannt werden, und erst dort gibt es Kulturgüter, wo Gebilde vorhanden sind, die zur bloßen Lebendigkeit in einer Art von Gegensatz stehen. Man muß, mit anderen Worten, das Leben bis zu einem gewissen Grade ›töten‹, um zu Gütern mit Eigenwerten zu kommen« (Rickert 1911, 60).

»Der Begriff der Kultur ist ein Wertbegriff. Die empirische Wirklichkeit ist für uns ›Kultur‹, weil und sofern wir sie mit Wertideen in Beziehung setzen« (M. Weber 1904, 175).

»[Die Kultur] beginnt erst in gewissem Sinne, [...] wo die Gestaltung unseres Daseins durch Zielsetzungen anfängt, die in biologischem Sinne über- oder unzweckmäßig sind, die sich aus dem Gesichtspunkt der Fortexistenz und des besseren Versorgtseins unseres naturalen Lebens nicht ableiten lassen und aus dem biologischen Eingestelltsein der Menschen in die Umwelt nicht ergeben« (A. Weber 1912, 67).

»[W]e can approximate what culture is by saying it is that which the human species has and other social species lack« (Kroeber 1923/48, 253).

»Die menschliche Kultur – ich meine all das, worin sich das menschliche Leben über seine animalischen Bedingungen erhoben hat und worin es sich vom Leben der Tiere unterscheidet« (Freud 1927, 326).

»[A]lle spezifisch menschliche, d.h. auf Irreales gerichtete und mit künstlichen Mitteln arbeitende Tätigkeit, der letzte Grund für das *Werkzeug* und dasjenige, dem es dient: die Kultur« (Plessner 1928, 311).

»Kultur ist die Schöpfung des Menschen, die er der […] Natur entgegensetzt« (Sombart 1938, 77).

»Culture […] is a class of things and events, dependent on symboling, considered in an extrasomatic context« (White 1959, 234).

»Kultur umfaßt im Gegensatz zu Natur alles, was dem menschlichen Handeln entspringt« (Tenbruck 1989, 15).

»Culture is the ongoing product of the evolved psyches of individual humans living in groups« (Tooby & Cosmides 1989, 29).

»Die Kultur beginnt genau dort, wo der Mensch zum ersten Mal seinen Organismus überschreitet, und sich eine neue Welt zwischen den Individuen aufbaut, eine Welt der materiellen Zeichen und Geräte, die fortan die Außenwelt seines Handelns wie die Innenwelt seines Denkens und Fühlens, seines Erlebens und Strebens prägen wird« (Schwemmer 1997, 30).

tierkulturkompatible Definitionen

»Culture, or civilization [...] is that complex whole which includes knowledge, belief, art, law, morals, customs, and any other capabilities and habits acquired by man as a member of society« (Tylor 1871, 1).

»[C]ulture includes all behavior patterns acquired through social contacts, i.e., by imitation or tuition« (Hart & Pantzer 1925, 705).

»Culture comprises inherited artifacts, goods, technical processes, ideas, habits and values. […] Culture is […] an instrumental reality which has come into existence to satisfy the needs of man in a manner far surpassing any direct adaptation to the environment« (Malinowski 1930, 621; 645).

»Kultur soll uns sein: der Inbegriff der vom Menschen tätig, arbeitend bewältigten, veränderten und verwerteten Naturbedingungen, einschließlich der bedingteren, entlasteten Fertigkeiten und Künste, die auf jener Basis erst möglich werden« (Gehlen 1940/62, 39).

»[C]ulture is transmitted through a nongenetic channel. Culture is acquired through learning and teaching, so that the model and the pedagogy are necessary. […] when an experience of an individual is transmitted to the next generation, it is called a culture« (Imanishi 1952; nach Hirata, Watanabe & Kawai 2001, 488).

»[C]ulture is best seen not as complexes of concrete behavior patterns – customs, usages, traditions, habit clusters – as has, by and large, been the case up to now, but as a set of control mechanisms – plans, recipes, rules, instructions (what computer engineers call ›programs‹) – for the governing of behavior. […] man is precisely the animal most desperately dependent upon such extragenetic, outside-the-skin control mechanisms, such cultural programs, for ordering his behavior« (Geertz 1966, 44).

»[C]ultures are behavioural variants induced by social modification, creating individuals who will in turn modify the behaviour of others« (Kummer 1971, 13).

»›[C]ulture‹ [...] is a mode of life which has become behavioral trait that is acquired, shared, socially inherited, and fixed among the members belonging to the same society group« (Kawai 1975, 34).

»By culture I mean the transfer of information by behavioral means, most particularly by the process of teaching and learning« (Bonner 1980, 10).

»Culture is information capable of affecting individual's phenotypes which they acquire from other conspecifics by teaching or imitation« (Boyd & Richerson 1985, 33).

»[Culture is] an emergent phenomenon arising from sexual competition among vast numbers of individuals pursuing different mating strategies in different mating arenas« (Miller 1998, 118).

»[In kultureller Einstellung gilt:] Der Mensch nimmt seiner lebensgeschichtlichen Determination ungeachtet dieser gegenüber eine gewisse Distanz ein. Er hat neben dem Lebensdienlichen auch anderes im Auge. Er ist dazu jedenfalls imstande. Er vermag sich den Ansprüchen des Lebens gegenüber souverän zu verhalten. Die Souveränität seines souveränen Verhaltens besteht darin, daß er Interessen hat, die er selbst erst entwickeln muß, die nicht auf Lebensdienlichkeit eingeschränkt sind […]. Die Lebensbelange sind nachrangig […]; sie sinken dazu herab, Träger eines Überbaus zu sein. Rücksichtlich dieses Überbaus ist der Mensch etwas, das er als bloßes Lebewesen gerade nicht ist« (Flach 1997, 62).	»Culture is a way of life shared by the members of one group but not necessarily with the members of other groups of the same species. It covers knowledge, habits, and skills, including underlying tendencies and preferences, derived from exposure to and learning from others. Whenever systematic variation in knowledge, habits, and skills between groups cannot be attributed to genetic or ecological factors, it is probably cultural. The way individuals learn from each other is secondary, but that they learn from each other is a requirement. Thus, the ›culture‹ label does not apply to knowledge, habits, or skills that individuals readily acquire on their own« (de Waal 2001, 31).
»[Kultur ist] ein Gewebe von vergegenständlichten Begriffen im Zustand einer relativen Autonomie« (Eibl 2004, 216).	»[O]ur definition of culture […:] a set of behaviors learned from group members and not genetically transmitted, mainly independent from ecological conditions, and shared between members of some specific groups« (Boesch 2003, 89).

Tab. 151. Definitionen des Kulturbegriffs: menschenzentriert oder tierkulturkompatibel.

perfekten Einrichtungen durch die Vernunft vervollkommnet (»compleatur«).[82] J.G. Herder konstatiert 1772 »Lücken und Mängel« beim Menschen, die aber »in der Mitte dieser Mängel« mit der Sprachfähigkeit »den Keim zum Ersatze« enthielten.[83] Psychologisch gewendet bildet für A. Adler der Geist ein Surrogat für die Organe, die beim Menschen eine konstitutionelle oder individuelle Minderwertigkeit aufwiesen; die individuelle »Minderwertigkeit von Organen« könne in der psychischen Entwicklung eine »Kompensation« und »Überkompensation« des Mangels nach sich ziehen.[84] Zu besonderer Popularität bringt aber erst A. Gehlen 1940 die These vom Menschen als »Mängelwesen«: »Morphologisch ist […] der Mensch im Gegensatz zu allen höheren Säugern hauptsächlich durch Mängel bestimmt, die jeweils im exakt biologischen Sinne als Unangepaßtheiten, Unspezialisiertheiten, als Primitivismen, d.h. als Unentwickeltes zu bezeichnen sind: also wesentlich negativ«.[85] Diese Mängel werden nach Gehlen kompensiert durch die höheren (symbolischen) Bewusstseinsleistungen, die immer wieder zurückbezogen sind auf das Überleben, auf den »Funktionsablauf« des Lebens und die »vitalen Prozesse«.[86] Die Aufgabe des Bewusstseins beschränkt sich in dieser Auffassung darauf, die Störungen, die sich dem Lebewesen Mensch entgegenstellen, zu kompensieren. Gehlen vermag für den Menschen als Einzelnen und in der Gemeinschaft neben der Erhaltung des Daseins überhaupt keine anderen Aufgaben und Ziele zu erblicken.[87] Die wesentliche Aufgabe der Kultur besteht für Gehlen in ihrer Überlebensdienlichkeit, ein Heilmittel des biologisch kranken Patienten Mensch.

Selbstbezüglichkeit und Eigengesetzlichkeit

Manche Kulturphilosophen des frühen 20. Jahrhunderts sehen es dagegen genau umgekehrt: Nicht die Kultur bilde ein Instrument zur Kompensation organischer Mängel, sondern der Mensch ein Organ zur Erhaltung der Kultur. Bei aller Herkunft und Abhängigkeit vom Menschen wird der Kultur eine Eigengesetzlichkeit und eine prägende Kraft zugeschrieben: »Man kann es geradezu als die Definition des geistigen Lebens aussprechen, daß es etwas erzeugt, was eigenbedeutsam und eigengesetzlich ist«, heißt es 1918 bei G. Simmel.[88] Kultur entwickelt in dieser Sicht ihre eigene Geltung und Dynamik, die die Menschen formt und zu ihrer Fortentwicklung nutzt. Simmel ist der Auffassung, hier liege ein wechselseitiges Verhältnis zwischen Individuum und Kultur (bzw. Gesellschaft) vor, nämlich insofern »daß das Leben des Individuums ein Umweg für die Zwecke des Ganzen [der Kultur], das Leben des Ganzen aber ein Umweg für die Zwecke des Individuums sei«.[89] Daher ist es für Simmel kein einseitiges instrumentelles Verhältnis, das der Mensch zu seiner Kultur hat – sie wird gerade nicht in erster Linie durch ihren Beitrag zur Selbsterhaltung des Menschen bestimmt. Das Wechselverhältnis zwischen dem Menschen und seiner Kultur wird damit als etwas anderes bestimmt als das Verhältnis eines Organismus zu seinen Organen. Die Organe des Organismus begründen keinen eigenen Bereich, der gegenüber dem Organismus

eine Autonomie behaupten könnte. Die Bestimmung eines Organs erschöpft sich vielmehr in seiner dienenden Funktion für den Organismus; der Organismus ist aber nicht in irgendeiner Art selbst wieder Funktion für seine Organe. (Allenfalls von den organischen Grundfunktionen ließe sich Ähnliches sagen: Ein Organismus könnte etwa als ein Mittel zur Weitergabe und langfristigen Erhaltung der Funktion der Fortpflanzung angesehen werden.)

Die prinzipielle Schwäche jeder Kompensationslehre der Kultur liegt somit in der biologistischen Voreinstellung, Kultur organanalog als Mittelwert für das Überleben des Organismus zu setzen. Darauf weisen im 20. Jahrhundert zahlreiche Autoren hin. So stellt E. Spranger 1914/21 gegenüber: Während das Biologische gerade durch den universalen Bezug zur Selbsterhaltung und Fortpflanzung ausgezeichnet sei – »biologisch« nennt Spranger ausdrücklich »jede Struktur, die nur auf Selbsterhaltung des Individuums und der Gattung angelegt ist« –, gelte für den Bereich des Kulturellen: »Das Individuum erlebt Gegenstände und Leistungen als wertvoll, die mit der unmittelbaren Selbsterhaltung gar nichts zu tun haben«.[90] Für N. Hartmann ist das Verhältnis zwischen dem Individuum und der Kultur – dem »objektiven Geist«, wie er sie im Anschluss an Hegel und Simmel nennt – das eines »gegenseitigen Tragens und Getragenseins«[91], ein »Wechselverhältnis«[92], in dem die Kultur zu einer »überformenden und beherrschenden Macht«[93] gegenüber den personalen Subjekten wird, von denen sie aber gleichzeitig als ihrer einzigen Verkörperung abhängt. »Wir sind einmal Erzeuger der Kultur. Sodann aber durch Rückwirkung auch von ihr Erzeugte«, wie es M. Landmann später formuliert.[94] Entwicklungsgeschichtlich gedacht sei der Mensch also sowohl »Schöpfer« als auch »Geschöpf« der Kultur: »Wie die Kultur nichts wäre ohne den Menschen, so wäre auch der Mensch nichts ohne die Kultur«[95]; in der zweiten Perspektive erscheine der Mensch als »das ausführende Organ der Kultur«[96].

Auch unter englischsprachigen Anthropologen ist die These von der Autonomie der Kultur Mitte des 20. Jahrhunderts fest etabliert. In prägnanter Weise formuliert L.A. White 1949: »the determinants of culture lie within the stream of culture itself; […] a language, custom, belief, tool or ceremony, is the product of antecedent and concomitant cultural elements and processes. In short, […] culture may be considered, from the standpoint of scientific analysis and interpretation, as a thing sui generis, as a class of events and processes that behaves in terms of its own principles and laws and which consequently can be explained only in terms of its own elements and processes. Culture may thus be considered as a self-contained, self-determined process; one that can be explained only in terms of itself.«[97]

In jüngerer Zeit bemüht sich W. Flach um eine präzise Bestimmung des Verhältnisses der natürlichen biologischen Anlage des Menschen zu seiner kulturellen Selbstgestaltung. Flach argumentiert, dass die wertbestimmte, ideengerichtete Selbstgestaltung des Menschen neben seiner als biologisches Wesen stets erfolgenden lebensdienlichen Gestaltung stehe. In diesem Verhältnis der biologischen Bestimmtheit und der ideenbestimmten Selbstgestaltung des Menschen sieht Flach den »fundierenden Sachverhalt«, die »qualifizierende Determinante« für Kultur.[98] Er nennt dieses Verhältnis das »axiotische Grundverhältnis« und führt aus: »Der Mensch nimmt seiner lebensgeschichtlichen Determination ungeachtet dieser gegenüber eine gewisse Distanz ein. Er hat neben dem Lebensdienlichen auch anderes im Auge. Er ist dazu jedenfalls imstande. Er vermag sich den Ansprüchen des Lebens gegenüber souverän zu verhalten. […] Die Lebensbelange sind nachrangig […]; sie sinken dazu herab, Träger eines Überbaus zu sein«.[99]

Soziologie der Kultur

Der Kulturbegriff der Anthropologie, Ethnologie und Soziologie im 20. Jahrhundert schwankt insgesamt zwischen adaptationistisch-biologischen und idealistisch-soziologischen Bestimmungen.[100] Als angepasste Komplexe erscheinen Kulturen im Rahmen einer evolutionären Perspektive. Kulturen gelten hier als Systeme, die der Verbindung von menschlichen Gemeinschaften mit ihrer Umwelt dienen. Die jeweilige Lebensweise, Technologie, ökonomische und politische Organisation und andere Einrichtungen einer Gemeinschaft werden als Anpassungen an bestimmte Umweltverhältnisse interpretiert.[101] Von ideenorientierten (»ideational«) Kulturtheorien wird dieser Ansatz als reduktionistisch abgelehnt und stattdessen auf die Unabhängigkeit der kulturellen Sphäre gegenüber den jeweiligen Umweltbedingungen verwiesen. So deutet die strukturale Anthropologie C. Lévi-Strauss' die Mythologie, Kunst und Sprache einer Gemeinschaft als symbolisches System, das zwar durch die materielle Grundlage der Gemeinschaft eingeschränkt, aber nicht determiniert wird.[102] In diesem Sinne liefert jede Kultur einen Rahmen der Deutung von Welt und definiert einen Standard für akzeptables Handeln von Mitgliedern der Gemeinschaft.[103] Kultur stellt danach ein System von Regeln dar, das den Akteuren eine Interpretation ihrer Erfahrungen und eine Anweisung ihres Handelns liefert

(und auch das Überschreiten der Regeln kann als Teil der Kultur gesehen werden).

In der Vielfalt der Kulturbegriffe der Soziologie – um einen Überblick bemühen sich 1952 A.L. Kroeber und C. Kluckhohn[104] – sind insbesondere solche verbreitet, die Kulturen über universale soziale Institutionen charakterisieren. Richtungsweisend ist diesbezüglich die Definition, die E.B. Tylor 1871 gibt und die sich auf das kollektive Wissen, den Glauben, die Kunst, Rechtsprechung und Gewohnheiten einer Gemeinschaft bezieht (vgl. Tab. 151). Instrumentalistisch deutet C. Geertz diese Institutionen, indem er sie als Kontrollmechanismen versteht, die dem Menschen als Pläne, Rezepte und Regeln zur Kontrolle seines Verhaltens dienen (vgl. Tab. 151). Geertz sieht die Kultur zwar als etwas spezifisch Humanes, ihre Rolle analysiert er aber doch in biologischen Bahnen, wenn er sie als Verhaltenssteuerung zur notwendigen Vollendung des Menschen versteht: »Without men, no culture, certainly; but equally, and more significantly, without culture, no men. We are, in sum, incomplete or unfinished animals who complete or finish ourselves through culture«.[105]

Diese »Vollendung« des Menschen in der Kultur bedient sich allerdings eines Mittels, das sich in seiner Selbstbezüglichkeit verselbständigt hat. Kennzeichen der Kultur ist die Rekursivität von Techniken, der kumulative Aufbau auf dem, was andere geleistet haben. Die Kultur des Menschen bildet damit einen selbstbezüglichen, gegenüber den natürlichen Zwecken des Lebens abgegrenzten und autonomen Bereich (Lowie 1971: »Omnis cultura ex cultura«[106]). Lediglich die allgemeinen psychischen Strukturen, die kulturelle Einstellungen möglich machen, können damit im Rahmen einer *evolutionären Psychologie* (↑Kulturwissenschaft) eine Erklärung als biologische Anpassungen erhalten[107], nicht aber die kulturellen Strukturen als solche, die gerade die Emanzipation von der Natur und dem biologisch Adaptiven verkörpern.

Soziobiologie der Kultur

Während die Erklärung kultureller Phänomene auf biologischer Grundlage bis in die 1970er Jahre ein von einigen Autoren beiläufig verfolgtes Projekt bildet, entwickelt es sich mit der Etablierung der Soziobiologie zu einem selbständigen Forschungsprogramm. Die grundlegende Erklärungsmaxime bildet dabei eine dem psychoanalytischen Reduktionismus verwandte biologische Entlarvungsattitüde: Hinter einem vermeintlich kulturellen, wertgeleiteten Handeln wird ein verstecktes Fortpflanzungsinteresse identifiziert. Kulturelle Handlungsmuster werden soziobiologisch interpretiert als Mittel zur Erreichung des biologischen Zwecks der Fitnessmaximierung.

Problemlösung und Überlebenssicherung Bereitstellung besonderer Verfahren der Befriedigung biologischer Bedürfnisse und der Existenzsicherung
Konformität und Standardisierung Einheitlichkeit der Lebensäußerungen in einer Gruppe von Individuen
Soziales Erbe und Tradition Weitergabe von gruppenspezifischen Verhaltensweisen und Gewohnheiten, so dass eine Innovation über ein Individuum und dessen Generation hinaus überdauert
Identität und Exklusivität Bindung der Mitglieder durch Identifizierung nach innen und Abgrenzung nach außen
Institutionen und Organisation Aufrechterhaltung der Ordnung und Struktur über spezifische Einrichtungen
Idealität und Normativität Ausrichtung des Lebens der Individuen auf (selbstgesetzte) Ziele, die verbindlichen Charakter haben
Symbolizität und Medialität Verfügung über die Welt mittels symbolischer Repräsentation und medialer Präsentation
Artifizialität und Fragilität Künstlichkeit und Labilität der Ordnung, d.h. ihre fehlende Determination durch die Umwelt und biologische Zweckgesichtspunkte
Innovation und Kreativität beständige Weiterentwicklung der vorhandenen Mittel und Ziele der Lebensgestaltung

Tab. 152. Aspekte des Kulturbegriffs (teilweise in Anlehnung an Kroeber, A.L. & Kluckhohn, C. (1952). Culture. A Critical Review of Concepts and Definitions).

Besonders deutlich formuliert dies E.O. Wilson in seinem Buch ›On Human Nature‹ (1978). Wilson spricht darin der kulturellen Entwicklung die Möglichkeit einer autonomen, selbstbezüglichen Dynamik (»a direction and momentum of its own«) ab und sieht sie als in vollständiger Abhängigkeit biologischer Determinationen: »The genes hold culture on a leash. […] Human behavior – like the deepest capacities for emotional response which drive and guide it – is the circuitous technique by which human genetic material has been and will be kept intact. Morality has no other demonstrable ultimate function«.[108] Moral bildet in Wilsons Verständnis nichts als die Evolutionsstufe eines Instinktes, der die Genpropagation eines Organismus betrifft.[109] Um die Gründe der Moral zu untersuchen, müsse daher Evolutions-

forschung getrieben werden. Wilson sieht ausdrücklich die Kultur des Menschen als ein Epiphänomen seiner Biologie, sie sei *ein* Mittel der Gene, für ihre Verbreitung zu sorgen. Die Geistes- und Sozialwissenschaften werden auf diese Weise zu Zweigen der Biologie erklärt; die letztlich gültige Erklärung für alle Phänomene des Organischen müsse mittels der Synthetischen Theorie der Evolution gefunden werden: »It may not be too much to say that sociology and the other social sciences, as well as the humanities, are the last branches of biology waiting to be included in the Modern Synthesis«.[110]

Nicht wenige Biologen teilen diese Einschätzung Wilsons, nach der die Biologie die zentrale Wissenschaft bildet, die die letztlich gültige methodische Grundlage zum Verständnis aller kulturellen Phänomene des Menschen bereitstellt. Bei R. Rosen heißt es 1991: »biology is the way that we will find answers to most, if not all, of the deep questions which have engaged the human mind throughout our history. I have always believed that biology is the central science, in which all others converge, and which in its turn illuminates them all with new light«.[111]

In konkreten Analysen menschlichen Verhaltens wird die Tragweite der Selektionstheorie zum Verständnis menschlicher Kulturphänomene untersucht, indem die Frage gestellt wird, »inwieweit auch das kulturelle Verhalten der Menschen aus den kumulierten Effekten der natürlichen Selektion verständlich wird und im Durchschnitt zur reproduktiven Fitneßmaximierung beiträgt« (Voland 1992).[112] Gegenstand der Analyse sind in erster Linie die Beiträge kultureller Traditionen für die Maximierung des Fortpflanzungserfolgs von Menschen bzw. die Durchsetzung von bestimmten Verhaltensstrategien gegenüber anderen aufgrund ihres selektiven Vorteils. Für verschiedene, nicht industrielle Gesellschaften kann tatsächlich eine positive Korrelation zwischen soziokulturellem und reproduktivem Erfolg, d.h. zwischen Status und Fortpflanzungshäufigkeit nachgewiesen werden.[113] In diesen Untersuchungen wird die Kultur in der Kontinuität der natürlichen Evolution interpretiert. Sie wird zu einem biologischen Mittel neben anderen zur Erfüllung des »biologischen Imperativs«[114] der Maximierung des Reproduktionserfolgs von Individuen (↑Fortpflanzung).

Die durchgehende Erklärungsbasis, die die Biologie in Aussicht stellt, ist die Deutung aller organischer Phänomene als Anpassungen. In diesem Sinne bildet für H. Markl 1998 »die Kultur die wahre Natur des Menschen, seine spezifische Weise der Anpassung an die Welt, in die er sich hineinentwickelt hat, nicht Unnatur, nicht Gegennatur, sondern Eigennatur unserer Spezies«.[115]

Ausgehend von der Biologie ist dieser Panadaptationismus methodisch durchaus konsequent: Es ist eine ihrer methodischen Maximen, alle organischen Phänomene als evolutionäre Anpassungen zu deuten. Bemerkenswert ist aber doch, wie weit der Methodenmonismus und das Hegemonialstreben der Biologie in einer differenzierten Wissenschaftslandschaft Verbreitung und Gehör findet und mit welcher ratlosen bis zustimmenden Faszination viele Kulturwissenschaftler den biologischen Anspruch auf ultimate Erklärung und Bereitstellung des letztgültigen und souveränen Wissens in Bezug auf den Menschen begleiten.

Kultur als Grenzbegriff der Biologie

Unabhängig von empirischen Fragen der tatsächlichen Verwirklichung ist es zunächst durchaus denkbar, dass in der Evolution ein durch Selbstgestaltung und Kultivierung formbares Wesen entstand, das aufgrund der Plastizität seines Verhaltens und der Fähigkeit zur Überlegung und Distanzierung von seinen unmittelbaren Bedürfnissen und Zielen – also Eigenschaften, die seine hohe biologische Fitness begründeten – in der Lage ist, andere Ziele als die biologisch adaptiven systematisch zu verfolgen und zu tradieren. Die Evolution dieser (hypothetischen) Wesen, der ↑Menschen, bestand in der sukzessiven komparativen Steigerung ihrer Fitness durch die Selektion solcher Merkmale – der Verhaltensplastizität und Zielsetzungskapazität –, die letztlich zu einer Verminderung der biologischen Fitness führten. Dieser (mögliche) Evolutionsverlauf bedingte also eine Selbstaufhebung des Prinzips der Fitnessmaximierung: Der biologische Zweck der komparativen Fitnesssteigerung erfolgte durch ein Mittel, das sich so weit verselbständigte, bis es sich dem biologischen Zweck, dem es diente, nicht mehr unterordnen ließ. Die verselbständigten ursprünglich biologischen Mittel, die zu kulturellen Zwecken werden können, kulminieren in der kulturellen Selbstgestaltung, wie sie dem Menschen möglich ist. Die Flexibilität in Bezug auf die Erreichung der biologischen Zwecke, die als Mittel der Fitnessmaximierung eine fortschreitende Emanzipation von den Widrigkeiten der Umwelt bedeutete, mündete in eine *Emanzipation von der funktionalen Ordnung des Lebens selbst*, d.h. eine Emanzipation von der Universalität des Prinzips der Fitnessmaximierung.

Bereits der Soziologe G. Simmel beschreibt diese Entwicklungsverhältnisse 1916-17 mit seiner These, die Kulturentwicklung des Menschen bestehe in der

Verselbständigung solcher Formen und Mittel des Lebens, die sich dem Leben selbst nicht mehr unterordnen ließen und konstatiert entwicklungsgeschichtlich eine »große Axendrehung des Lebens«: »die Formen oder Funktionen, die das Leben um seiner selbst willen, aus seiner eigenen Dynamik hervorgetrieben hat, werden derart selbständig und definitiv, daß umgekehrt das Leben ihnen dient, seine Inhalte in sie einordnet, und daß das Gelingen dieser Einordnung als eine ebenso letzte Wert- und Sinnerfüllung gilt, wie zuvor die Einfügung dieser Formen in die Oekonomie des Lebens«.[116] Ebenso wie die Kunst ist auch die erotische Liebe für Simmel ein Signum des »transvitalen Reiches« der Ideen des Menschen; in ihm erfolge eine Befreiung von den »Ursächlichkeiten und Zweckmäßigkeiten des primären, biologisch, egoistisch, sozialreligiös, bestimmten Lebens«.[117]

H. Jonas sieht 1953 in der nicht unmittelbaren, sondern (räumlich) über Sinnesorgane und (zeitlich) über Triebstrukturen vermittelten Lebensweise der Tiere eine Verselbständigung ursprünglicher biologischer Mittel der Selbsterhaltung zu eigenen Zwecken: »Es ist eines der Paradoxe des Lebens, daß es Mittel benutzt, die den Zweck modifizieren und selbst Teil desselben werden. Das fühlende Tier strebt danach, sich als fühlendes, nicht bloß metabolisierendes Wesen zu erhalten, d.h. es strebt danach, diese Aktivität des Fühlens als solche fortzusetzen: das wahrnehmende Tier strebt danach, sich als wahrnehmendes Wesen zu erhalten – und so fort«.[118] Nach Jonas' Argumentation ist die Grundstruktur der Verselbständigung von biologischen Mitteln zu um ihrer selbst willen betriebenen Empfindungen und Einstellungen also bereits bei Tieren vorhanden. Die Kultur des Menschen stellt nur den radikalisierten Schritt dieser Entwicklung dar: In kultureller Einstellung haben Fühlen und Wahrnehmen den Wandel von einem Mittel zu biologischen Zwecken hin zu einem Selbstzweck vollständig vollzogen.

In evolutionsbiologischer Terminologie können die mentalen Kapazitäten des Menschen und deren neuronale Grundlagen als *Exaptationen* bestimmt werden (↑Anpassung). Sie stellen Eigenschaften dar, die ursprünglich den biologischen Funktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung gedient haben, die Fixierung auf diese Funktionen aber im Laufe ihrer Evolution verloren haben und für vielfältige andere Zwecke eingesetzt werden können. S.J. Gould und E.S. Vrba, die diese Terminologie einführen, schreiben 1982: »[T]he brain, though undoubtedly built by selection for some complex set of functions, can, as a result of its intricate structure, work in an unlimited number of ways quite unrelated to the selective pressure that constructed it«.[119] Kultur und Kunst können so als »Nebenprodukt« eines in der Evolution entstandenen Nervensystems erscheinen, das Mechanismen der Selbstbeobachtung und Reflexion entwickelt hat: W. Singer beschreibt dies 1984 mit der These, »daß die Fähigkeit zur kulturellen Betätigung lediglich Epiphänomen von Hirnleistungen ist, die andere Selektionsvorteile bedingen«.[120] Mechanismen, die anfangs in ihrer Entwicklung die Überlebensfähigkeit steigerten, entwickelten sich weiter mit dem Ergebnis, »daß die adaptiven Funktionen kultureller Aktivitäten hinsichtlich Lebenserwartung und Reproduktivität nicht ohne weiteres zu erkennen sind«.[121]

Aufgrund der Möglichkeit und partiellen Wirklichkeit eines solchen Bereichs der systematischen Handlungsorientierung, der jenseits biologischer Funktionsbezüge steht, erscheint es sinnvoll, für diesen Bereich einen eigenen Terminus zur Verfügung zu haben. Von den traditionellen Begriffen bietet sich der Kulturbegriff hierfür am meisten an. Vor diesem Hintergrund erscheint es nicht sinnvoll, den Kulturbegriff vollständig in eine naturalistische, adaptationistische Perspektive zu integrieren, weil mit ihm gerade das Andere dieser Perspektive bezeichnet werden soll. So verstanden steht der Kulturbegriff in methodischer Opposition zu den begrifflichen Grundlagen der Biologie. Er bezieht sich auf ein System regelmäßig ausgeführter Handlungen, die nicht mehr funktional auf Selbsterhaltung und Fortpflanzung der Akteure bezogen werden können, sondern aus anderer Perspektive erklärt werden müssen und können.

Üblich ist es, die Autonomie der Kultur als Bereich der Zwecksetzung jenseits biologischer Zwecke mit dem menschlichen Vermögen des Setzens und Verfolgens von Zielen um ihrer selbst willen in Verbindung zu bringen. Schon Aristoteles sieht neben Sprache und Verstand auch die sinnliche Wahrnehmung allein um des Schönen willen, und nicht im Dienste der Lebenserhaltung als ein Spezifikum des Menschen, so z.B. die Wahrnehmung von schönen Tönen, Farben oder Gerüchen.[122] Thomas von Aquin schließt hieran später an: Das Tier integriert nach Thomas die Sinnlichkeit in sein Begehren und stellt wahrgenommene Objekte stets in weitere funktionale Dienste, z.B. als Beute oder als Paarungspartner, letztlich sind sie damit auf Selbsterhaltung oder Fortpflanzung bezogen. Im Gegensatz dazu könne der Mensch etwas als Wert für sich betrachten; er empfinde seine Lust nicht nur mittelbar (»per accidens«) (als Mittel zum Überleben), sondern seine Lust kann ihm vielmehr zum Selbstzweck werden, wenn sie keinem anderen Zweck dient und insbesondere »nicht zur Erhaltung

der Natur« gehört.[123] Neuzeitlich wird die Autonomie des Kulturellen mit dem Konzept der Freiheit und Selbstgesetzgebung des Menschen zum Ausdruck gebracht. Kant schreibt in der ›Metaphysik der Sitten‹ (1797/98): »Das Vermögen sich überhaupt irgend einen Zweck zu setzen ist das Charakteristische der Menschheit (zum Unterschiede von der Thierheit)«.[124] Bei Fichte heißt es ähnlich: »alle Thiere sind vollendet, und fertig, der Mensch ist nur angedeutet, und entworfen […]. Die Natur hat alle ihre Werke vollendet, nur von dem Menschen zog sie die Hand ab, und übergab ihn gerade dadurch an sich selbst«.[125]

Menschliche Zwecke sind demnach nicht eingebunden in die von dem Selektionsprozess vorgegebenen Naturzwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung. Dass es einen Bereich jenseits dieser Naturzwecke gibt, sollte gerade vor dem Hintergrund der methodischen Stellung der Biologie einsichtig sein. Denn die Biologie hat sich in ihrer Geschichte in langanhaltenden Auseinandersetzungen reduktionistischer Übergriffe seitens der Physik erwehren und ihrer methodischen Autonomie versichern müssen. Es sollte vor diesem Hintergrund ein Bewusstsein dafür bestehen, dass Wissenschaften aufgrund ihres methodischen Ansatzes nicht alles-erklärend sein können, sondern über einen eingeschränkten Geltungsbereich verfügen. So wie die Physik durch die methodische Einführung der Konzepte ›Organisation‹, ›Regulation‹ und ›Evolution‹ innerhalb der ↑Biologie damit konfrontiert war, wie auf ihrer begrifflichen Grundlage, d.h. aufbauend auf einer allgemeinen Theorie der Materie, sich ein Gegenstand konstituierte, der nicht mehr selbst Physik ist, der also die Physik transzendiert, ohne sie aber außer Kraft zu setzen, genauso könnte auch die Biologie hinnehmen, dass auf ihrer begrifflichen Grundlage, d.h. aufbauend auf der Theorie von Organismen, Prinzipien im Rahmen von Wissenschaften entwickelt werden, die nicht mehr den biologischen Grundsätzen folgen – und diese sogar außer Kraft setzen, wie es im Fall der Fitnessmaximierung als biologisch universalem Erklärungsgrund von Verhalten vorliegt. Trotz der Parallelen ist das Verhältnis der Physik zur Biologie also nicht das gleiche wie das der Biologie zur Kulturwissenschaft. N. Hartmann bringt dies 1933/49 dadurch zum Ausdruck, dass er schreibt, im Organismus seien die allgemeinen Naturgesetze der Physik weiter gültig, sie seien nur »überformt«; das Seelische sei demgegenüber »etwas toto genere anderes« als das Organische, denn in ihm seien bestimmte für das Organische grundlegende Kategorien außer Kraft gesetzt: »Es hat die Eigenart des organischen Seins und seiner Formung hinter sich gelassen, abgestreift. Sein Verhältnis zu ihm beschränkt sich auf das nackte Getragensein«.[126] Einer der wesentlichen außer Kraft gesetzten Faktoren besteht darin, dass im Bereich der Kultur im Gegensatz zum Bereich der Biologie keine externe teleologische Determination vorliegt. In kultureller Orientierung können sich Wesen wie der Mensch Zwecke setzen, die in keiner Relation zu den biologischen Zwecken der Selbsterhaltung und Fortpflanzung stehen.

Es hat eine lange Tradition, die Kultur des Menschen in Verbindung zu seiner Sprache zu sehen. Die Sprache ermöglicht es dem Menschen, sich von seinem biologischen Erbe zu distanzieren und Regeln und Gesetze für das eigene Handeln aufzustellen. Die Sprache stellt also auf der einen Seite ein Mittel der Befreiung von der biologischen Determination dar; auf der anderen Seite kann sie aber auch als eine Kompensation der Plastizität und Freiheit des Menschen gesehen werden. E. Gellner, der diesen zweiten Aspekt betont, geht von der Beobachtung der Heterogenität von Werten und Normen zwischen verschiedenen Kulturen und ihrer Homogenität innerhalb einer Kultur aus. Er führt dies auf die Sprache als Mittel des Verbietens zurück: »Am Anfang war das Verbot«. Der Mensch sei nur lebensfähig, wenn er parallel zu seinem Vermögen der sich von allem distanzierenden Rationalität als Ausdruck der Freiheit einen restringierenden Faktor etabliere, der eben in der sozialen Entwicklung einer normierenden Sprache bestehe: »rationality and sociability are corollaries of volatility; without them, the plastic animal would be too unconstrained to be viable«[127]. In Bezug auf die Kulturentwicklung des Menschen hat die Sprache also eine doppelte Bedeutung: als Mittel und Medium der Befreiung und Distanzierung von den biologischen Determinationen sowie der Disziplinierung und Normierung durch je spezifische kulturelle Determinationen. Die Sprache eröffnet also den Raum für die Begründung und Bewertung – und damit für die Stabilisierung und Tradierung – von Handlungsmustern jenseits biologischer Funktionsbezüge. Kultur stellt in dieser Perspektive eine Befreiung von der rigiden Teleologie des Organischen dar und stellt gleichzeitig neue Verbindlichkeiten her.

Kulturelle Evolution

In der modernen Verhaltensforschung erscheint die Kultur zumeist als ein dynamisches System; sie wird hinsichtlich ihrer Entwicklung oder »Evolution« thematisiert. Die Formulierung ›kulturelle Evolution‹ wird in den Sozialwissenschaften seit Ende des

19. Jahrhunderts verwendet (Brinton 1893: »cultural evolution«).[128] Der Grundgedanke der kulturellen Evolution findet sich bereits bei C. Darwin und seinen unmittelbaren Nachfolgern. Darwin stellt sich 1871 kulturelle Veränderungen als einen Prozess der Innovation durch individuelle Erfindungen und deren anschließende Nachahmung durch andere Gruppenmitglieder vor.[129] Darwin verweist auch auf einen Aufsatz M. Müllers[130], der 1870 die Anwendung des Darwinismus auf die Sprache vorschlägt: »[A] struggle for life among words and grammatical forms […] is constantly going on in each language. Here the better, the shorter, the easier forms are constantly gaining the upper hand, and they really owe their success to their own inherent virtue.«[131] Im gleichen Jahr handelt auch E.D. Cope der Sache nach von einer kulturellen Evolution, wenn er der physischen Evolution (»physical evolution«) der organischen Welt die metaphysische Evolution (»metaphysical evolution«) des Menschen mit der Evolution der Moral und Intelligenz (»evolution of morality«[132]; »evolution of the intelligence«[133]) gegenüberstellt. Weiter herausgearbeitet wird diese Gegenüberstellung 1880 von W. James, der von einer bemerkenswerten Parallele (»remarkable parallel«) von s*ozialer Evolution* (»social evolution«) und z*oologischer Evolution* (»zoological evolution«) spricht.[134] Die soziale Evolution des Menschen ist für James eine Folge der Interaktion von zwei Faktoren: einerseits der Formung der Individuen durch biologische Faktoren (»physiological and infra-social forces«) und andererseits der sozialen Umwelt (»social environment«), die über Annahme oder Ablehnung der individuellen Eigenschaften entscheidet.[135]

Am Ende des 19. Jahrhunderts erfolgt die Parallelisierung von natürlicher und kultureller Evolution im Hinblick auf die Weitergabe von »Information« häufig noch ohne scharfe Abgrenzung der Vererbungskanäle. Erst mit der Etablierung der Genetik wird der Unterschied in den Mitteln der Vererbung scharf herausgearbeitet – verbunden mit der Warnung, natürliche Erblichkeit und kulturelle Tradition nicht miteinander zu verwechseln.[136] Nachdem das Konzept der *kulturellen Vererbung* aber bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts verwendet wird (Loeb 1909: »Europe's mighty cultural inheritance«)[137], wird es üblich, sowohl die kulturelle als auch die biologische Weitergabe von spezifischen Merkmalen als ↑›Vererbung‹ zu bezeichnen.

Manche Biologen bemühen sich aber auch um die Entwicklung eines Verständnisses der kulturellen Evolution, das unabhängig von den Prinzipien der biologischen Evolution steht. So macht A. Weismann 1889 »den tiefen Unterschied zwischen Mensch und Thier« in seiner »Wurzel« daran fest, dass der Mensch eine »Tradition« besitze, die Tiere aber nicht.[138] Die kulturelle Entwicklung beruht für Weismann nicht auf der Steigerung individueller Fähigkeiten, sondern »auf der Fähigkeit der Ueberlieferung der Geistesproducte einer Generation auf die andere […]; denn eine Generation baut immer wieder auf dem weiter, was die vorhergehende errungen hat«.[139] Über die kulturelle Überlieferung können nach Weismann schließlich auch »Vermögen des Menschen« ausgebildet werden, »welche nicht aus Selectionsprocessen abgeleitet werden können«.[140] Die kulturelle Entwicklung ist damit unabhängig von der biologischen Evolution geworden, baut aber doch auf ihren Voraussetzungen auf: Die Kunst ist für Weismann etwas, das durch die Prinzipien der Selektion zwar nicht erklärt werden könne – es gelte aber auch, »dass das Werkzeug mit dem wir die Kunst erfunden haben, längst vor der Kunst in aller seiner heutigen Vollendung schon da war, und dass es nicht für die Kunst, sondern für die Rettung der Existenz als Waffe im Kampf ums Dasein entstanden ist«.[141]

Selektionstheorie und Kultur

In der Anwendung der Selektionstheorie zur Erklärung kultureller Phänomene des Menschen lassen sich verschiedene Phasen unterscheiden, die einen theoretisch jeweils anderen Ausgangspunkt nehmen und sich zeitlich z.T. überlappen (vgl. Tab. 153).[142]

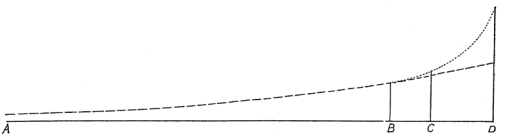


Abb. 255. Fortschritt im Bereich des Anorganischen, Organischen und Superorganischen. Die Abszisse der Grafik repräsentiert die Zeit, die Ordinate ein Maß für den Entwicklungsgrad (»degree of advancement, whether that be complexity, heterogeneity, degree of coördination, or anything else«). Die Entwicklung im Bereich des Anorganischen (A-B) ist durch eine allmähliche Zunahme an Komplexität gekennzeichnet, im Organischen (B-C) erfolgt eine Zunahme der Steigerung des Entwicklungsgrades, im Superorganischen (C-D) vollzieht sich schließlich eine sprunghafte Steigerung. Der Bereich des Superorganischen oder der Kultur ist hier als Verlängerung der organischen Entwicklung dargestellt, insofern er auf einem ähnlichen Mechanismus beruht, nämlich dem der Vererbung; die Zunahme der Fortschrittsgeschwindigkeit verweist aber auf zusätzliche Mechanismen der Entwicklung (aus Kroeber, A.L. (1917). The superorganic. Amer. Anthropol. 19, 163-213: 211).

1. 1864-1940: Kultur als Selektionsbefreiung

»Man has […] escaped ›natural selection‹« (Wallace 1864, clxviii).

»The utilitarian hypothesis (which is the theory of natural selection applied to the mind) seems inadequate to account for the development of the moral sense« (Wallace 1869/70, 352).

»[Es] befreit sich der Mensch nach und nach […] selbst von der die ganze übrige Natur beherrschenden natürlichen Zuchtwahl« (Büchner 1868, 255).

»[C]ivilisation […] checks in many ways the action of natural selection […]. With civilised nations, as far as an advanced standard of morality, and an increased number of fairly well-endowed men are concerned, natural selection apparently effects but little; though the fundamental social instincts were originally thus gained« (Darwin 1871, I, 170; 173).

»The apparatus of civilization is calculated to shield men from the action of natural selection; to interpose a bulwark between them and the physical environment […]. Whole series of factors by which natural selection operates in the non-human organic world are eliminated, at least in large degree: famine, cold, physical conflict between individuals, unrestricted birth rate, and so on. […] The effectiveness of natural selection varies inversely as the height of civilization« (Keller 1915/31, 112).

»Infra-primate evolution is characterized by passivity of the organism, which evolves through a sort of environmental determinism. In man, on the contrary, evolution has become autodirective. The balance of power has shifted from the environment to the organism. […] Natural selection has been tossed out of the saddle and is prostrate somewhere back in the muck« (Hooton 1937, 249).

2. (1871) 1940-1962: Kultur als Anpassung nach dem Modell der Gruppenselektion (zur Arterhaltung)

»It must not be forgotten that although a high standard of morality gives but a slight or no advantage to each individual man and his children over the other men of the same tribe, yet that an advancement in the standard of morality and an increase in the number of well-endowed men will certainly give an immense advantage to one tribe over another. […] and this would be natural selection« (Darwin 1871, I, 166).

»As always with social attributes, the conventions governing social competition can only have been evolved by group-selection; and any immediate advantage accruing to the individual by killing and thus disposing of his rivals for ever must in the long run be overridden by the prejudicial effect of continuous bloodshed on the survival of the group as a whole« (Wynne-Edwards 1962, 131).

3. 1963-1980: Kultur als Anpassung nach dem Modell der Genselektion (Soziobiologie)

»The evolution of society fits the Darwinian paradigm in its most individualistic form. Nothing in it cries out to be otherwise explained. The economy of nature is competitive from beginning to end. Understand that economy, and how it works, and the underlying reasons for social phenomena are manifest. They are the means by which one organism gains some advantage to the detriment of another. […] What passes for cooperation turns out to be a mixture of opportunism and exploitation. [...] Where it is in his own interest, every organism may reasonably be expected to aid his fellows. Where he has no alternative, he submits to the yoke of communal servitude. Yet given a full chance to act in his own interest, nothing but expediency will restrain him from brutalizing, from maiming, from murdering – his brother, his mate, his parent, or his child. Scratch an ›altruist‹, and watch a ›hypocrite‹ bleed« (Ghiselin 1974, 247).

»Can the cultural evolution of higher ethical values gain a direction and momentum of its own and completely replace genetic evolution? I think not. The genes hold culture on a leash. The leash is very long, but inevitably values will be constrained in accordance with their effects on the human gene pool. The brain is a product of evolution. Human behavior – like the deepest capacities for emotional response which drive and guide it – is the circuitous technique by which human genetic material has been and will be kept intact. Morality has no other demonstrable ultimate function« (Wilson 1978, 167).

A culture is »a gigantic metaphorical extension of the reproductive system«; »a vehicle of the genes«. Each culture's unique characteristics are merely the »incidental outcomes of the collective effects of generations of human individuals pursuing their personal reproductive interests« (Alexander 1979, 75; 79; 142).

4. (1915) 1980-2010: Kulturelle Selektion

»[S]ocial selection *is* selection (elimination), not merely *like* it. In the social realm, also there is a means of transmission (securing likeness) having the essential attributes of heredity in nature; and adaptation occurs in one range of phenomena as in the other« (Keller 1915/31, 18).

»[There exists] an analogy between natural selection in biological evolution and the selective propagation of cultural forms« (Campbell 1965, 26).

»[B]iological and cultural evolution are not the same process, nor is one an aspect of the other. They are independent mechanisms of change, and they explain change in fundamentally different forms of organized matter – life in one instance and culture in the other« (Mundinger 1980, 197).

Tab. 153. Vier Phasen in der Anwendung der Selektionstheorie zur Erklärung der Kultur des Menschen.

Die erste Phase ist durch eine weitgehende Entgegensetzung des Prinzips der Natürlichen Selektion und der Prinzipien, nach denen die Welt des Menschen zu erklären sind, gekennzeichnet. Diese Auffassung findet sich bei den Gründungsvätern der Selektionstheorie. So formuliert C. Darwin in seinem ›The Descent of Man‹ von 1871, die Zivilisation wirke den Effekten der Selektion entgegen (»civilisation […] checks in many ways the action of natural selection«).[143] Auf der anderen Seite finden sich in diesem Werk Darwins aber auch Erklärungen der spezifisch menschlichen Eigenschaften, z.B. seiner besonderen intellektuellen Fähigkeiten und auch seiner Moral durch Natürliche Selektion: Die Moral führt Darwin auf *soziale Instinkte* (»social instincts«) zurück, und von diesen sagt er, sie seien wahrscheinlich durch Selektion (nach dem Modell der Gruppenselektion) erworben worden: »As they are highly beneficial to the species, they have in all probability been acquired through natural selection«.[144] Darwin ist also offenbar ambivalent in dieser Frage nach den *Mechanismen*, die die besonderen intellektuellen Fähigkeiten und moralischen Dispositionen des Menschen bewirkt haben: einerseits ist der Mensch der Natürlichen Selektion entkommen, andererseits liefert gerade die Natürliche Selektion eine Erklärungsgrundlage für diese Fähigkeiten und Dispositionen.

Darwins Kollege und Freund A.R. Wallace ist in dieser Frage eindeutig: Für ihn können die Eigenschaften des Menschen nicht durch Natürliche Selektion erklärt werden: »Man has [...] escaped natural selection«.[145] Schon in den frühen 1860er Jahren äußert Wallace diese Auffassung, die er später weiter ausbaut. So verfasst er 1869 einen bekannten Aufsatz mit dem Titel ›The limits of natural selection as applied to man‹. Darin erklärt er die Nützlichkeitshypothese der Selektionstheorie als ungeeignet zur Erklärung kultureller Phänomene wie der moralischen Einstellung: »The utilitarian hypothesis (which is the theory of natural selection applied to the mind) seems inadequate to account for the development of the moral sense«.[146] Der Grund für Wallaces Auffassung, der Mensch sei der Natürlichen Selektion »entkommen«, liegt in seiner Meinung, die besonderen mentalen Fähigkeiten des Menschen seien nicht nützlich im Sinne einer biologischen Funktionalität – weder für das Individuum, noch für die Gruppe, in der es lebt. Im Rahmen der funktionalen Ordnung der Biologie, die auf Überleben und Fortpflanzung ausgerichtet ist, könnten sie nicht erklärt werden. Auch für die Entwicklung der Kultur hält Wallace die Selektion für nicht ausschlaggebend. Denn er stellt fest, dass Moralität und auch Intelligenz nicht unbedingt diejenigen Menschen auszeichnen, die im Leben am besten fortkommen und sich am schnellsten fortpflanzen – und doch sei die Kulturentwicklung auf eine Erhöhung der Moralität und Intelligenz gerichtet. Insofern sich in der sozialen Entwicklung also tatsächlich diese Tendenz einer Kultivierung und Zivilisierung abzeichnet, stellt es für Wallace ein empirisches Faktum dar, dass der Mensch der Natürlichen Selektion entkommen ist.

Diese Meinung kann als die vorherrschende Auffassung bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts gelten. Bei vielen Autoren, die sich zur Stellung des Menschen in der Evolution äußern, findet sie sich. So spricht selbst der dem Materialismus Nahestehende L. Büchner 1868 ausdrücklich von einer Befreiung des Menschen von der Selektion (vgl. Tab. 153). Eine scharfe Opposition zwischen der Natur auf der einen und dem Menschen auf der anderen Seite propagiert auch T.H. Huxley am Ende des 19. Jahrhunderts. Vor allem die Prinzipien des ethischen Handelns, die für den Menschen kennzeichnend seien, lassen sich nach Huxley in keiner Weise aus den Prinzipien der Selektion ableiten.[147]

Noch bis in die 1960er und 70er Jahre zieht sich diese Vorstellung einer Ausschaltung der Prinzipien der Selektion in der Evolution des Menschen: Nach der Analyse H. Millers von 1964 ist die Zivilisation als eine Isolierung gegen den Selektionsdruck zu verstehen. Das Sozialleben des Menschen habe um den Einzelnen eine schützende Hülle oder einen Muff erzeugt, der ihn gegenüber dem Druck der Selektion isoliert.[148]

Und schließlich findet sich diese Vorstellung auch bei Autoren, die von einer Selektion auf der Ebene der Gene ausgehen. So stellt R. Dawkins 1976 zwar wortreich dar, wie die in der Evolution geformten Organismen, und auch der Mensch, am besten als Marionetten ihrer Gene zu verstehen seien – am Ende steht aber doch die These, der Mensch könne sich aus diesem Programm befreien, ihm sei es möglich, einen interesselosen Altruismus zu kultivieren, etwas, das in der Natur nicht möglich sei: »We are built as gene machines and cultured as meme machines, but we have the power to turn against our creators. We, alone on earth, can rebel against the tyranny of the selfish replicators«.[149] Auch Dawkins operiert also mit einer Entgegensetzung von Natur und Kultur, von Natürlicher Selektion und Zivilisation.

Kultur als Ergebnis von Gruppenselektion

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts verstärkt sich das Bemühen, eine evolutionäre Erklärung für kulturelle Phänomene des Menschen zu geben. Der Evolutions-

biologe T. Dobzhansky bezeichnet ›Kultur‹ 1961 als einen adaptiven Mechanismus, der kompatibel mit biologischen Anpassungen sei (»culture is an adaptive mechanism supplemental to, but not incompatible with biological adaptation«).[150] Dies bildet später die geläufige Interpretation: Kultur, oder zumindest die Kulturfähigkeit des Menschen, gilt selbst als Evolutionsprodukt. Insbesondere auch die speziellen kommunikativen Fähigkeiten des Lehrens und des Lernens und die damit verbundenen Akkumulationseffekte (der *Ratscheneffekt*; s.u.) werden als Anpassungen gedeutet.[151]

Der meistens dafür angenommene Mechanismus ist die *Gruppenselektion*, auf die schon Darwin die intellektuellen Fähigkeiten und Moralität des Menschen zurückführt. Für die Evolution des Menschen argumentiert Darwin etwa (vgl. Tab. 153), von mehreren miteinander konkurrierenden Gruppen hätten solche einen Vorteil, bei denen ihre Mitglieder ein moralisches Handeln zeigen, das für sie zwar einen individuellen Nachteil bedeute, ihrer Gruppe aber Konkurrenzvorteile verleihe. Ähnlich argumentiert er in Bezug auf die sterilen Kasten der sozialen Insekten oder den selbstzerstörerischen Einsatz des Giftstachels der Bienen, von denen er sagt, sie seien vorteilhaft für die Gemeinschaft (»profitable to the community«[152]). Allgemein hält Darwin eine Gruppenselektion bei allen sozial lebenden Organismen für gegeben: »In social animals it [natural selection] will adapt the structure of each individual for the benefit of the whole community«[153]. Die Selektion wirkt also für das Wohl der Gemeinschaft, nicht des Individuums.

Der Klassiker zur Theorie der Gruppenselektion ist ein umfangreiches Werk von V.C. Wynne-Edwards aus dem Jahr 1962. Dort wird vor allem die Regulation der Populationsgröße bei verschiedenen Tierarten auf Mechanismen der Gruppenselektion zurückgeführt. Aber auch soziale Konventionen und Normen des Menschen erklärt Wynne-Edwards mit der Gruppenselektion (vgl. Tab. 153). Jedes für eine Gruppe nützliche, aber für ein Individuum schädliche Verhalten kann im Prinzip durch Gruppenselektion erklärt werden. Die Selektionstheorie ist also ein sehr mächtiges Instrument, das zumindest über den Weg der Gruppenselektion in der Lage ist, gerade die kulturellen und für spezifisch menschlich gehaltenen Einstellungen, etwa moralisches Verhalten der Rücksichtnahme, als biologische Anpassungen zu erklären.

Kultur als Ergebnis von Genselektion

Die weitere innerbiologische Debatte zeigt aber, dass solche Erklärung auch ohne Gruppenselektion durch eine Selektion auf der Ebene der Gene erfolgen kann. Die Wurzeln der Vorstellung einer Selektion auf der Ebene von Genen liegen in der populationsgenetischen Beschreibung von Selektionsprozessen, wie sie seit Ende des zweiten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts regelmäßig erfolgen (↑Selektion). Aber erst mit den Arbeiten G.C. Williams', W. Hamiltons und R. Dawkins' entwickelt sich der Ansatz der Genselektion zu einem mächtigen Forschungsprogramm, in dem die Erklärung komplexer sozialer Strukturen durch Strategien auf der Ebene von Genen erfolgt. Auch kulturelle Phänomene werden im Rahmen der Genselektion adaptiv erklärt: »The evolution of society fits the Darwinian paradigm in its most individualistic form«, wie es M. Ghiselin 1974 formuliert. Aus der Konkurrenz der Individuen und Gene könnten die komplexesten Phänomene des Sozialen erklärt werden: Die Ökonomie der Natur sei von Anfang bis Ende konkurrenzorientiert. E.O. Wilson führt 1978 das bekannte Bild ein, nachdem die Gene die Kultur an einer Leine führen. Und R. Alexander schreibt ein Jahr später, die Kultur sei ein »Vehikel der Gene«, eine »gigantische metaphorische Erweiterung des reproduktiven Systems« (vgl. Tab. 153).

Mit diesen Selektionserklärungen, sei es auf Gruppen- oder auf Genebene, können viele kulturelle Merkmale des Menschen in eine biologische Perspektive integriert werden. Der Mensch verliert als Ergebnis dieser Integration seine Sonderstellung. Moralisches Handeln und andere Formen der Rücksichtnahme und sozialen Einstellung sind im Prinzip nichts anderes als der Einsatz des Giftstachels bei Bienen: individuell schädlich, aber kollektiv nützlich und funktional – und damit als Ergebnis biologischer Selektion erklärbar: Kulturelle Erscheinungen werden als biologisch adaptives Selektionsprodukt gedeutet.

Kulturelle Selektion

Ein anderes Bild der Kultur entwickelt sich im Rahmen der vierten Phase der selektionstheoretischen Erklärung von Kultur, die mit dem Stichwort ›Kulturelle Selektion‹ verbunden ist. Den Ausgangspunkt dieser Phase bilden Vorstellungen von der *Autonomie* des Bereichs der Kultur. Diese Auffassungen durchziehen das ganze 20. Jahrhundert und reichen auch bereits ins 19. Jahrhundert zurück, etwa zu É. Durkheims Konzipierung des Sozialen als eines Bereichs *sui generis*, dessen Phänomene nicht durch eine individualistische Perspektive adäquat erfasst werden könnten.[154] Kultur und kultureller Wandel gelten als selbstbezügliche und selbstdeterminierende Er-

scheinungen; die Kultur wird damit als *autonom* und unabhängig gegenüber biologischen Referenzen verstanden.

Seit den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird der kulturelle Wandel von Soziologen aber auch in Analogie zur biologischen Evolution beschrieben. Ein Vorreiter in dieser Richtung ist A. Keller mit seiner Monografie über ›Societal Evolution‹ aus dem Jahr 1915. Darin schlägt Keller eine sehr weitreichende Analogisierung von biologischer und kultureller Selektion vor und versucht Analoga von Variation, Vererbung und differenzieller Reproduktion im Bereich des Sozialen zu identifizieren.[155] Wegen der unterschiedlichen Selektionsprozesse in beiden Bereichen liegen nach Keller auch unterschiedliche Anpassungen vor (vgl. Tab. 153).

Kellers Ansatz bleibt über 50 Jahre wenig beachtet. Erst D. Campbell kommt 1965 darauf zurück, indem er die Analogie von natürlicher und kultureller Evolution präzisiert. Nach Campbell sind es drei wesentliche Eigenschaften, die einen Selektionsprozess charakterisieren: Erstens das Vorliegen von *Variationen*: nämlich *Mutationen* im biologischen Fall und *exploratives* Verhalten im kulturellen Bereich; zweitens konsistente *Selektionskriterien*: differenzielles Überleben von Organismen bzw. differenzielle Verstärkung von kulturellen Einstellungen; und drittens einen *Mechanismus* für die *Bewahrung* und *Verbreitung* der selektierten Eigenschaften: den Replikationsmechanismus auf genetischer Ebene und das kulturelle Gedächtnis auf sozialer Ebene.[156]

In den 1970er Jahren wird die Vorstellung einer Evolution von kulturellen Merkmalseinheiten von verschiedener Seite aufgegriffen. Bekannt werden diese Theorien v.a. durch die verschiedenen Namen, die diesen kulturellen Einheiten gegeben werden. Der Anthropologe F.T. Cloak spricht 1975 von *kulturellen Instruktionen* (»cultural instructions«)[157], R. Dawkins 1976 von *Memen*[158] (↑Fortpflanzung), Lumsden und Wilson 1981 von *Kulturgenen* (»culturgenes«)[159], Boyd und Richerson 1985 von *kulturellen Varianten*[160] und W. Durham 1991 von *Allomemen* (»allomemes«)[161]. Seit den frühen 1980er Jahren wird die Theorie der kulturellen Evolution durch die beiden kalifornischen Anthropologen R. Boyd und P. Richerson in mathematischen Modellen präzisiert und ausgebaut.[162] Die Autoren nehmen dabei für den Bereich der Kultur ähnliche Faktoren und »evolutionäre Kräfte« an, wie die in der biologischen Evolutionstheorie enthaltenen: Zufallsvariation, Drift und Selektion.[163] Daneben postulieren sie aber weitere Faktoren, die für die kulturelle Evolution kennzeichnend seien, insbesondere den lamarckistischen Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften oder *gesteuerten Variation* (»guided variation«).[164] Als entscheidenden Übertragungskanal für die kulturelle Vererbung gilt den Autoren das *soziale Lernen* (»social learning«), d.h. eine Form des Lernens durch Imitation kultureller Vorbilder. Über dieses Lernen breiten sich nach der Modellvorstellung *kulturelle Varianten* (»cultural variants«), die entscheidenden Einheiten der kulturellen Selektion, in einer Population aus. Das soziale Lernen bildet damit die eigentliche Grundlage für die evolutionäre Beschreibbarkeit von Kultur: »The essential feature of culture is social learning, the nongenetic transfer of patterns of skill, thought, and feeling from individual to individual in a population or society. […] it is the social transmission of culture that gives it an evolutionary dynamic different from ordinary learning and its analogs« [165] Für den besonderen Fall der Ausbreitung von selbstlosem Verhalten beim Menschen nehmen Boyd und Richerson zwei miteinander verschränkte Selektionsprozesse an: zunächst eine Selektion auf kultureller Ebene, die ein solches Verhalten kulturell unterstützt, dann eine Selektion auf genetischer Ebene, durch die vermittelt über Gruppenselektion, das altruistische Verhalten auch eine genetische Grundlage erhält.

Boyd und Richerson verzichten in ihrem Ansatz ausdrücklich auf die Annahme partikulärer, diskreter Merkmalsträger, die den Genen im Bereich der Biologie entsprechen. Kulturelle Evolution, wie jede Evolution, kommt ihrer Meinung nach ohne eine solche Annahme aus: »we do not assume that culture is encoded as discrete ›particles‹ […], it is possible to construct a cogent, plausible theory of cultural evolution without assuming particulate inheritance«.[166] Tatsächliche spielt in manchen allgemeinen Charakterisierungen der Evolution, wie etwa der bekannten von R. Lewontin (↑Evolution: Tab. 67), die Unterscheidung von Replikationseinheiten keine Rolle. Entscheidend für die Wirksamkeit von Selektion ist nach diesen Beschreibungen allein die Ähnlichkeit der Nachkommen mit ihren Eltern, nicht notwendig ist dagegen die Herstellung dieser Ähnlichkeit über partikuläre Merkmalsträger (Replikatoren).[167] Die Vererbung muss also in keiner Weise in Form von separaten Teilchen erfolgen, um in der Selektion wirksam zu werden.

Seit den 1980er Jahren wird versucht, das Zusammenspiel von genetischer und kultureller Evolution in Modellen einer »dualen Vererbungstheorie« (↑Vererbung) mathematisch nachzuzeichnen.[168]

Kritik an der Analogie

Die Analogisierung von biologischer und kulturel-

ler Evolution bringt zahlreiche Schwierigkeiten mit sich.[169] So ist es fraglich, ob kulturelle Phänomene in Gen-ähnliche Merkmalseinheiten zerlegt werden können, ob die Art der Weitergabe kultureller Inhalte also dem genetischen Weg ähnelt und ob kulturelle Veränderungen sinnvoll als ›zufällig‹, also als Mutations-ähnliche Variationen zu beschreiben sind – und nicht eher als durch den Kontext gesteuerte Modifikationen: Während für den biologischen Fall von der *Blindheit* der Variation gesprochen werden kann, insofern die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer Variation nicht von ihrer späteren Selektionswahrscheinlichkeit abhängt, gilt dies für den kulturellen Fall gerade nicht. Denn jede Variation ist kulturell von vornherein kanalisiert, durch Hintergrundannahmen und -wissen beeinflusst. Aufgrund dieser Disanalogien kann bestritten werden, dass der Terminus ›kulturelle Evolution‹ wirklich sinnvoll ist. So empfiehlt selbst der Biologe C. Vogel 1983, »den Terminus Kultur-Evolution möglichst zu vermeiden und besser von ›Kulturgeschichte‹ oder ›Kulturentwicklung‹ zu sprechen«.[170] Denn Vogel ist der Meinung, die Kulturgeschichte habe einige Prinzipien der organischen Evolution »ausgeschaltet«, z.B. »die primäre wechselseitige Unabhängigkeit von Mutation und Selektion« oder »die an ein physisch-genetisches Substrat gebundene Ausbreitungsweise von Informationsinhalten«.[171]

Auch von philosophischer Seite gibt es Kritik an dieser Analogiebildung: So weist H. Schnädelbach 2003 darauf hin, dass die so genannte ›kulturelle Evolution‹ nicht einfach in einer Weitergabe von Erfahrungen und Einstellungen bestehe, sondern gerade eine distanzierende Bewertung dieser Erfahrungen vornehme und sich auf diese Weise auch gegen die Weitergabe einer Tradition entscheiden könne. Die Kultur des Menschen sei daher durch eine »Reflexivität zweiter Stufe« ausgezeichnet, d.h. durch einen Bezug auf das eigene Wissen nicht nur in der Weise, dass es an die Nachkommen weitergegeben wird, sondern auch in der Weise, dass es vorenthalten oder bewertet wird.[172]

P. Stekeler-Weithofer sieht daher in der durchgehend evolutionstheoretischen Beschreibung kultureller Prozesse eine Vernachlässigung der für *Geschichte* zentralen Dimensionen der Gründe, Absichten und wechselseitigen Anerkennung von Normen. Die universale Anwendung darwinscher Ideen enthalte die Gefahr eines »dogmatischen Monismus« mit dem Ziel von »universellen Angleichungen verschiedenster Arten von Entwicklungen an das Paradigma der Natur-Evolution«.[173]

Antagonismus: biologische vs.kulturelle Evolution

Die Analogiesierung von biologischer und kultureller Evolution ist ein geeignetes Mittel, um nicht nur die Gemeinsamkeiten, sondern auch die Unterschiede zwischen den beiden Anwendungsfällen selektionstheoretischer Modelle herauszuarbeiten. Nachgewiesen werden kann in diesem Vergleich insbesondere die Möglichkeit der *Unabhängigkeit* der Selektion auf kultureller Ebene von biologischen Hinsichten, also dem Überleben und der Reproduktion von Organismen. Kulturell tradierte »Instruktionen« oder »Meme« können die Fitness von Organismen, an denen sie erscheinen, herabsenken. Es kann also ein *Antagonismus* zwischen der kulturellen und der genetischen oder biologischen Fitness eines Verhaltens bestehen.

Schon A. Keller beschreibt die soziale Selektion 1915 als eine *Gegenselektion* (»counterselection«) im Verhältnis zur natürlichen Selektion. Die soziale Selektion beruht nach Keller auf anderen Kriterien als die natürliche Selektion, weil sie zwischen sozialen Gruppen wirksam ist. Die Eigenständigkeit der Kriterien ist auch der Grund für den möglichen Antagonismus zwischen natürlicher und sozialer Selektion: »societal selection is antagonistic to natural selection, that, if the latter is selection *par excellence*, any selection that results in the survival of […] the biologically less fit must be counteracting: counterselection, or inverse selection«.[174] In terminologischer Absicht unterscheidet Keller zwischen *organischer Fitness* (»organic fitness«) und *sozialer Fitness* (»societal fitness«) eines Merkmals.[175]

Auch die späteren Vertreter des Konzepts der kulturellen Selektion weisen auf diesen Antagonismus hin. Bei D. Campbell heißt es 1975: »Human urban social complexity is a product of social evolution and has had to counter with inhibitory moral norms the biological selfishness which genetic competition had continually selected«.[176] F.T. Cloak geht sogar so weit, kulturelle Instruktionen mit Parasiten zu vergleichen, die dem Organismus, von dem sie getragen werden, schaden können, indem sie ihre eigene Verbreitung fördern, aber für die genetische Fitness, also das Überleben und die Reproduktion ihrer Trägerorganismen, nachteilig sein können.[177] W. Durham schließt 1976 aus diesen Überlegungen, dass es ein Fehler sei, anzunehmen, alles kulturell tradierte Verhalten könne am besten im Sinne der Maximierung der biologischen Fitness erklärt werden: »while we may tend to behave in ways that maximize our fitnesses culture enables us to do other important things as well. It would therefore be a serious mistake to suggest or imply that all kinds of human behavior can

best be interpreted in terms of inclusive fitness. […] I see no reason to believe that culture can be reduced to a purely biological explanation«[178] (vgl. Abb. 256). Boyd und Richerson sprechen von den durch kulturelle Selektion bedingten *Fehlanpassungen* (»maladaptations«: »cultural transmission leads to the evolution of genetically maladaptive traits […;] the forces of genetic and cultural evolution do not always coincide«).[179] Diese Fehlanpassungen halten sie für ein notwendiges Nebenprodukt kultureller Anpassungen (»much human maladaptation is an unavoidable by-product of cumulative cultural adaptation«).[180] Die kulturellen Anpassungen sind durch Nachahmung von sozialen Vorbildern bedingt, beruhen also auf s*ozialem Lernen* – durch dieses Lernen können sich nach dem Modell von Boyd und Richerson soziale Verhaltensmuster und Lebensstile etablieren und ausbreiten, die der biologischen Fitness der Individuen entgegenlaufen.

Als das beste Beispiel für diesen Antagonismus oder die »Opposition« – wie Durham dieses Modell der Gen-Kultur-Interaktion nennt[181] – gilt der Endokannibalismus der Fore, eines Volksstamms in Papua-Neuguinea: Der rituelle Verzehr von Fleisch verstorbener Stammesangehöriger war Anfang des 20. Jahrhunderts bei den Fore mit einer hohen kulturellen Wertschätzung verbunden, er führte aber gleichzeitig zur Ausbreitung der Kuru, einer Prionenkrankheit, die eine hohe Mortalität unter den Stammesmitgliedern bedingte und damit eine starke biologische Dysfunktionalität darstellte.

Viel diskutiert ist daneben das Beispiel des Akademikers, der viele Ressourcen in seine Ausbildung steckt, aber nur wenige in seine Nachkommen. In der mathematischen Modellierung kann nachgezeichnet werden, dass die kulturelle Evolution zur Ausbreitung von Merkmalen führen kann, die in einer rein biologischen Evolution unmöglich wäre. Die Vorliebe für wenige oder gar keine Kinder, die sich in westlichen Gesellschaften ausbreitet, ist ein Merkmal, das eindeutig die biologische Fitness der Individuen nicht optimiert – in manchen Fällen aber die kulturelle.[182] Offensichtlich ist die Lebensform mit wenigen Kindern biologisch nicht adaptiv, kulturell aber dennoch sehr attraktiv. Auf den vielfältigen Wegen der kulturellen Kommunikation breitet sich eine Einstellung aufgrund ihrer hohen Attraktivität als Lebensform, d.h. hoher kultureller Fitness aus. Die kulturelle Evolution hat sich in diesem Fall also der biologischen Evolution überlagert und diese in den Hintergrund gedrängt: »Natural selection has given birth to a selection process that has floated free« (Sober 1993).[183] Das Bild von E.O. Wilson aufnehmend,

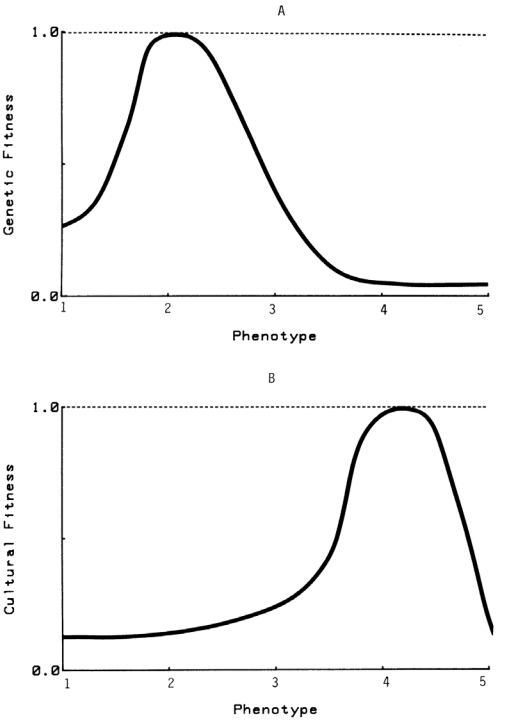


Abb. 256. Kulturelle Evolution im Modus der »Opposition« von genetischer und kultureller Evolution. Zwischen biologischer (oben) und kultureller Evolution (unten) besteht in dieser Darstellung ein direkter Antagonismus, insofern jeweils ein anderer Phänotyp (Abszisse) eine höhere Fitness (Ordinate) aufweist. Beispiele für solche Fälle bilden der Endokannibalismus der Fore auf Neuguinea oder der Zigarettenkonsum in modernen Gesellschaften: Diese Verhaltensmuster haben in bestimmten sozialen Gruppen ein hohes soziales Prestige und damit eine große kulturelle Fitness, sind aber in biologischer Hinsicht nicht adaptiv, insofern sie Überlebens- und Fortpflanzungschancen der Organismen, bei denen sie erscheinen, mindern (aus Durham, W.H. (1982). Interactions of genetic and cultural evolution: models and examples. Hum. Ecol. 10, 289-323: 311).

beschreiben Richerson und Boyd die Kultur als einen Hund am Ende der Leine der Gene, der Hund sei aber sehr groß, intelligent und unabhängig, so dass nicht immer klar sei, wer mit wem spazieren geht, der Herr mit dem Hund oder der Hund mit dem Herrn: »Better to think of genes and cultures as obligate mutualists, like two species that synergistically combine their specialized capacities to do things that neither one can do alone«.[184]

Biologische und soziale Vererbung

Die Selektionstheorie ist geeignet, sowohl Prozesse der natürlichen Evolution als auch der kulturellen

Evolution zu beschreiben und ihr Verhältnis zueinander zu analysieren. Insofern jeweils unterschiedliche Kriterien für die Fitness von Merkmalen vorliegen, kann die Selektion auf beiden Ebenen unabhängig voneinander verlaufen. Diese Unabhängigkeit kann auch am Unterschied der beiden Formen der Vererbung festgemacht werden. Die explizite Gegenüberstellung von biologischer und *kultureller Vererbung* findet sich vereinzelt seit den 1920er Jahren (↑Vererbung). Bei A.M. Tozzer heißt es 1925: »Biological and Cultural Inheritance«: »that which we inherit congenitally; and […] that which we inherit by social contact«.[185] Seit den 1930er Jahren hat sich die Parallelisierung der zwei Formen der Vererbung im soziologischen Kontext etabliert.[186] In biologischen Diskussionen wird die Differenzierung aber erst seit den 1940er Jahren einschlägig (Novikoff 1945: »biological inheritance« versus »cultural inheritance«[187]; Dobzhansky 1955: »biological heredity« versus »cultural heredity«[188]).

A.E. Emerson betrachtet 1942 die symbolvermittelte *soziale Vererbung* (»social heredity through learned symbols«[189]) als Ergänzung zur *biologischen Vererbung* (»biological heredity«[190]). Die erste Form der Vererbung gilt ihm als Grundlage für einen zusätzlichen Mechanismus der Evolution (»an additional mechanism of evolution«[191]). Eine ähnliche Auffassung vertritt C.H. Waddington 1960, indem er feststellt, die Entwicklung der Wortsprache ermögliche die »kulturelle Vererbung«: »This cultural inheritance does the same sort of thing for man that in the subhuman world is done by the genetic system, which transmits its ›information‹ from generation to generation in the form of a DNA chain. Man can similarly transmit information in the form of actual letters on the page«.[192] Durch diese neue Form der Vererbung ist für Waddington auch ein neues »System der Evolution« entstanden. Hinsichtlich der Dynamik der Veränderung würden sich natürliche und kulturelle Evolution aber wenig unterscheiden: Beide seien durch das Fehlen eines vorgegebenen Plans und die Unmöglichkeit der Steuerung gekennzeichnet.

Die Konzipierung der beiden Vererbungs- und Evolutionsebenen als unabhängig voneinander erfolgt mit nachhaltiger Wirkung erst in den 1970er Jahren. Vorher wird die kulturelle Evolution nicht selten in Kontinuität mit der biologischen Evolution vorgestellt. So heißt es 1958 bei T. Dobzhansky, die kulturelle Evolution des Menschen sei seiner biologischen Evolution *aufgesetzt*: »The cultural evolution of mankind is superimposed on its biological evolution; the causes of the former are nonbiological without being contrary to biology«.[193] I. Eibl-Eibesfeldt formuliert 1975: »Der Mensch setzt die biologische Evolution in der kulturellen Evolution fort«[194]; beide verliefen nach den gleichen »funktionellen Gesetzmäßigkeiten« (vgl. aber auch: »Dank der Entwicklung der Wortsprache konnte beim Menschen die kulturelle Evolution die biologische weitgehend ablösen«[195]). Ausgehend von der Vorstellung einer Kontinuität ist es nur konsequent, die Kultur als eine Phase der biologischen Evolution zu betrachten, eine »Spätzündung der Evolution«, wie R. Riedl 1987 formuliert.[196] Eine »Naturgeschichte der Kultur« empfiehlt Riedl daher als Heilmittel gegen eine als Erkenntnishemmnis empfundene Trennung von Natur- und Kulturwissenschaften.[197] Verbreitet ist es auch, insbesondere unter Biologen, aus der zeitlichen Abfolge eine logische Dependenz zu folgern: »Indem der Mensch der Natur angehört[,] ist Kultur somit letztendlich auch eine Leistung der Natur«[198], wie K. Richter 1999 schreibt.

Evolution versus Kultur

In den Modellen zur Kulturellen Evolution bildet die Weitergabe von Merkmalen einen der entscheidenden Aspekte. Unter ›Kultur‹ verstehen viele biologische Autoren daher oft nicht mehr als Information, die aufgrund von Tradition mittels Lehren und Lernen weitergegeben wird (vgl. die Definitionen von Bonner 1980, Boyd & Richerson 1985 und Boesch 2003 in Tab. 151). Kultur wird im Rahmen dieser Analysen also der genetischen Vererbung als einer anderen Form der Informationsweitergabe nebengeordnet. Grundsätzlich kann gegen einen solchen Kulturbegriff eingewendet werden, dass er dem Begriff der Tradition nicht entspricht, weil unter ›Kultur‹ traditionell weit mehr verstanden wird als lediglich die Weitergabe von Informationen auf bestimmten Wegen. Jede Modellierung von kultureller Evolution, die sich allein auf das Transmissionsproblem konzentriert, greift also zu kurz.[199] Die in der philosophischen Tradition des Kulturbegriffs aufbewahrten Bedeutungsmomente, die auf eine Distanzierung vom rein Biologischen verweisen, die die Kultur gerade als die Möglichkeit zur *Befreiung* oder zumindest zur reflektierten *Distanzierung* vom »biologischen Imperativ« betrachten, sind in diesem Kulturbegriff verloren gegangen. Wird unter ›Kultur‹ nur eine spezifische Form der Informationstransmission verstanden, dann kann das Spezifische der Welt des Menschen mittels des Kulturbegriffs nicht mehr zum Ausdruck gebracht werden: Menschen verhalten sich nicht so, dass sie ihre biologische Fitness maximieren, ihr Handeln erschließt sich methodisch vielfach nicht, wenn es auf die biologischen Ziele der

Selbsterhaltung und Fortpflanzung bezogen ist. Im Gegensatz zu allen anderen bekannten Arten von Organismen folgt das Handeln des Menschen also einer eigenen, biologisch nicht funktionalen Ordnung; der Gesichtspunkt der Fitnessmaximierung liefert keinen durchgängigen Maßstab, an dem sich der kulturelle Erfolg einer Handlung bemisst. Bemerkenswert ist allerdings, dass die Eigendynamik des Kulturellen und damit der mögliche Antagonismus zwischen der natürlichen und kulturellen Evolution mittels der Modelle der kulturellen Evolution scharf herausgearbeitet werden kann.

Kultur der Tiere

Aufgeweicht wird der strenge begriffliche Gegensatz zwischen Natur und Kultur bzw. zwischen natürlicher und kultureller Entwicklung durch die Rede von Vorformen der Kultur bei Affen und anderen Tieren. Die Kulturalisierung der Tiere, d.h. die Anwendung des Kulturbegriffs auf ihr Verhalten, bildet dabei eine parallel zur Naturalisierung der Kultur des Menschen verlaufende Entwicklung. Diese zweiseitige Annäherung vollzieht sich seit Ende des 19. Jahrhunderts, eingeleitet mit Haeckels Programm einer »Culturgeschichte der Thiere« und seiner Vision einer biologisch-evolutionär begründeten Kulturwissenschaft (s.o.).

Als vereinzelt verwendete Formulierung erscheint der Ausdruck ›Kultur der Tiere‹ seit Beginn des 19. Jahrhunderts. Als erster gebraucht sie wohl der Theologe F.C. Boll im Jahr 1800 als Titel eines Aufsatzes (»Cultur der Thiere«) in einem verschollenen Buch[200] – ein Aufsatz allerdings, der nach dem Urteil eines zeitgenössischen Rezensenten bloß »Empfindeleyen und nichts, woran sich der Verstand festhalten könnte«, enthält[201]. I. Letromi verbindet 1806 die Kultur des Menschen mit einer Tendenz zur »Veredlung« und ist auf der Grundlage dieses Kulturbegriffs der Meinung: »gewiß sind auch Geschöpfe aus untergeordneten Klassen einer stufenweisen […] Veredlung fähig und dazu bestimmt. Es läßt sich ja eine gewisse Kultur der Thiere für den Beobachter durchaus nicht verläugnen«.[202] Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird die Formulierung meist im Sinne der Haltung oder Züchtung von Tieren verwendet (Fabricius 1783: »die Cultur der Thiere, oder die Viehzucht«[203]; «von Buquoy 1815: »Alle Kultur der Thiere und Pflanzen ist erkünstelt; die ganze Landwirthschaft ist eine Künsteley«[204]). Erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts erscheint die andere Bedeutung mit den Tieren als Subjekten der Kultur wieder. So schreibt F. Mauthner 1901: »Als die schriftlose Menschheit so in materieller Abhängigkeit von den Greisen stand, die sehr leicht zu einer Zauberer- oder Priesterherrschaft werden konnte, hatte sie sich freilich schon bedeutend über die Kultur der Tiere emporgehoben. Denn das Gedächtnis der Tiere ist so klein, dass nicht einmal die individuelle Erfahrung wesentlich fortschreitet. [...] mit der Lautsprache fehlt den Tieren auch die Möglichkeit, die individuelle Erfahrung durch innere Zeichen zu binden«.[205] E.T. Genthe referiert die Kulturauffassung Herders 1902 mit den Worten: »Nachdem er die Natur vergeistigt hatte, konnte er ebenso gut die Sphäre der Kultur abwärts vom Menschen beliebig ausdehnen und von einer Kultur der Tiere u.s.w. sprechen«.[206]

Frühphase der Ethologie

Bei allem Gewicht, das die Gründungsväter der vergleichenden Verhaltensforschung auf die Kontinuität der menschlichen Kulturentwicklung mit der natürlichen Evolution legen, vermeiden sie es doch, den Kulturbegriff selbst auf die Tiere anzuwenden. K. Lorenz will zwar die seiner Meinung nach engen »Parallelen und Analogien phylogenetischen und kulturellen Werdens« aufzeigen und kritisiert die »irreführende disjunktive Begriffsbildung«[207], die beide gegeneinander scharf abzugrenzen versucht, behält aber trotzdem die terminologische Trennung bei und

Abb. 257. Die Kultur der Tiere – seit einigen Jahren auch auf dem deutschen Buchmarkt angekommen (Waal, F. de (2001). The Ape and the Sushi Master (dt. Der Affe und der Sushimeister, München 2002).

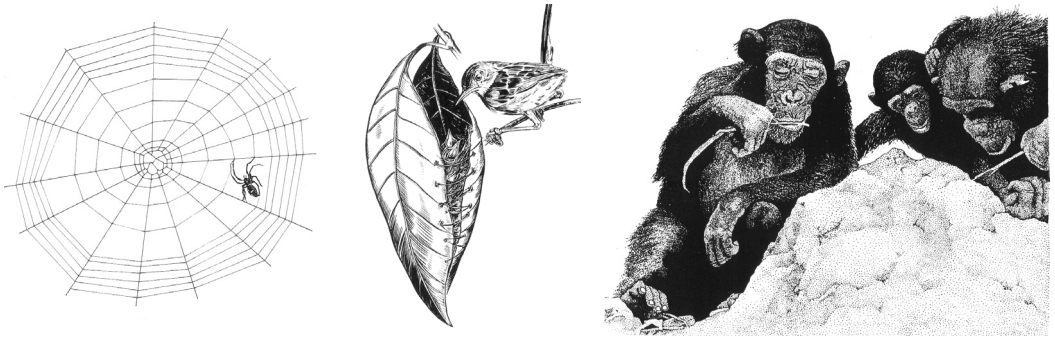


Abb. 258. Herstellung von Artefakten durch Tiere: links eine Spinne in ihrem Netz, das aus körpereigenen Stoffen hergestellt wird; in der Mitte ein Schneidervogel an seinem Nest, das er aus Materialien seiner Umwelt in artspezifischer Weise fertigt; rechts Schimpansen an einem Termitenhaufen mit kleinen Stöcken, die sie hergestellt haben, um damit Termiten zu angeln; das Verhalten der Erwachsenen wird von einem Jungen beobachtet, auf diese Weise individuell erlernt und gruppenspezifisch tradiert. In der Reihe dieser drei Formen des Herstellens von Artefakten erfolgt eine zunehmende Lösung vom unmittelbaren Metabolismus der Organismen: Das Spinnennetz ist selbst noch ein Produkt des Metabolismus (extrasomatisches Organ), das Vogelnest besteht dagegen aus körperfremden Stoffen (Werkzeuggebrauch), und die von den Schimpansen verwendeten Stöckchen sind von diesen für ihre Zwecke manuell zubereitet worden (Werkzeugherstellung). In allen drei Fällen sind die Artefakte aber unmittelbar bezogen auf die biologischen Funktionen der Tiere: Ernährung und Reproduktion (Abbildungen links und in der Mitte aus Frisch, K. von (1974). Tiere als Baumeister: 40; 235; rechts aus Bonner, J.T. (1980). The Evolution of Culture in Animals, dt. Kultur-Evolution bei Tieren, Hamburg 1983: 178; nach Fotografien von Goodall, J. (1967). My Friends the Wild Chimpanzees).

reserviert den Begriff der Kultur für die Welt des Menschen. Das typisch Kulturelle ist für Lorenz mit der »Fulguration des begrifflichen Denkens«[208] und der damit möglich gewordenen »Vererbung erworbener Eigenschaften« durch Tradition gegeben.

Kulturethologie

Deutlich wird diese anfängliche Reserviertheit auch darin, dass allein auf den Menschen bezogene Untersuchungen den Gegenstand der so genannten ›Kulturethologie‹ bilden. Der Ausdruck ***Kulturethologie*** wird 1969 ausgehend von volkskundlichen Studien nach ethologischen Gesichtspunkten gebildet.[209] Nach O. Koenig, einem der Begründer dieser Disziplin, ist es das Ziel der Kulturethologie, »die Verhaltensweisen des Menschen naturwissenschaftlich zu analysieren«.[210] Im Gegensatz zur ***Humanethologie***[211] (Wheeler 1926: »human ethology«[212] im Gegensatz zur »animal ethology«; ↑Ethologie) ist die Kulturethologie aber nicht an einer Spezies, sondern an einem »Phänomen« orientiert. Zu diesem Phänomen gehört eine Umgestaltung der Umwelt, die im Prinzip auch von Tieren vollzogen werden kann, wie Koenigs Definition der Kulturethologie deutlich macht: »Kulturethologie ist eine spezielle Arbeitsrichtung der allgemeinen Vergleichenden Verhaltensforschung (Ethologie), die sich mit den ideellen und materiellen Produkten (Kultur) des Menschen, deren Entwicklung, ökologische Bedingtheit und ihrer Abhängigkeit von angeborenen Verhaltensweisen sowie mit entsprechenden Erscheinungen bei Tieren vergleichend befaßt«[213]. Die Kontinuität zwischen ethologischen und ethnologischen Phänomenen wird von Koenig durch Untersuchungen über Signale und Muster, die sowohl in der Tierwelt als auch beim Menschen vorkommen, aufgewiesen, z.B. in Form von Augenattrappen als Schutzeinrichtungen bei Schmetterlingen und als Abwehrzauber oder Ornamente auf Schiffen.

Einen großen Beitrag zur Verankerung des Kulturbegriffs im Bereich der Ethologie leistet die Kognitive Ethologie (↑Ethologie). Vielfach wird argumentiert, wegen des Nachweises von Bewusstsein bei Tieren müssten diese in einem emphatischen Sinne als Subjekte angesehen werden, und sie seien daher in gleichem Maße wie der Mensch als Kulturträger zu verstehen.

›Tierkultur‹ in der ersten Hälfte des 20. Jh.

Untersuchung des Verhaltens von Schimpansen in Gefangenschaft, u.a. die »Intelligenzprüfungen« von W. Koehler[214] sowie Nachweise von Traditionsbildungen auch in der freien Wildbahn lösen in den 1920er Jahren eine Diskussion darüber aus, ob auch Affen über Kultur verfügen.[215] Ebenso wie Koehler sind die meisten seiner Zeitgenossen der Auffassung, dass dies nicht der Fall ist. Im Rahmen dieser Auseinandersetzungen werden Kriterien dazu angegeben,

worin eine Kultur nichtmenschlicher Lebewesen sich manifestieren könnte. Der Anthropologe A.L. Kroeber verbindet die Kultur 1928 mit der Fähigkeit zur Erfindung von neuen Verhaltensmustern, mit deren Verbreitung durch die Weitergabe an Artgenossen, der Standardisierung im Prozess der sozialen Ausbreitung und der generationenübergreifenden Erhaltung.[216] Weil diese Phänomene bei Affen nicht vorkämen, spricht Kroeber ihnen eine Kultur ab. Kroebers Kulturbegriff ist aber andererseits so offen, dass die Existenz einer Affenkultur eine empirische Möglichkeit ist. In einem Gedankenexperiment stellt sich Kroeber vor, dass in einer Gruppe von Affen ein bestimmter Tanzschritt entwickelt, durch Imitation weitergegeben würde und über soziale Prozesse eine Standardisierung erfahren hätte – von einem derart sozial tradierten und standardisierten Verhaltensmuster würde Kroeber sagen, es wäre ein Teil einer Affenkultur: »we could legitimately feel that we were on solid ground of an ape culture«.[217] Von anderer Seite werden einigen Tieren explizit zumindest Rudimente einer Kultur (Hart & Pantzer 1925: »rudiments of culture«) zugestanden, sofern sie in der Lage sind, neue Gewohnheiten zu lernen, im Laufe ihres Lebens zu akkumulieren und an andere weiterzugeben.[218] Auch in zeitkritischer Stoßrichtung wird in den 1920er Jahren bestritten, dass der Mensch das einzige Lebewesen mit Kultur sei: »Nicht er allein hat und schafft ›Kultur‹: bei richtiger Blickeinstellung wird er erkennen, daß jeder Organismus seine ›Kultur‹ hat«[219].

Kultur bei japanischen Makaken

Seit den 1950er Jahren wird der Kulturbegriff von japanischen Forschern auf das Verhalten von Tieren angewandt, insbesondere auf eine Gruppe von Makaken (die so genannte Koshima-Gruppe). K. Imanishi verwendet 1952 für das Verhalten der gruppenspezifischen Tradition der Affen den Ausdruck ›Kultur‹[220]; S. Kawamura spricht 1959 von ›Subkultur‹[221]; M. Kawai 1965 dann nur von ›präkulturellem Verhalten‹[222].[223] Die 1954 zuerst beschriebene, bekannteste Form eines subkulturellen Verhaltens betrifft die Tradition des Waschens von Süßkartoffeln, die Makaken auf einer japanischen Insel entwickeln. Die am Meer lebenden Affen wurden seit 1952 mit Kartoffeln gefüttert; 1953 ging ein Weibchen dazu über, die Kartoffeln vor dem Fressen in Meerwasser zu waschen und bis 1962 übernahmen 3/4 aller erwachsenen Tiere dieses Verhalten.[224] Auch andere Verhaltensweisen wie z.B. das Baden im Meer oder in warmen Quellen und das Wärmen am Feuer werden von den japanischen Makaken gruppenspezifisch tradiert.[225] Es wird

Abb. 259. Ein japanischer Makake wäscht eine Süßkartoffel vor dem Verzehren in Salzwasser – eine durch Nachahmung weitergegebene Tradition (nach Itani, Kawamura und Kawai; aus Czihak, G., Langer, H. & Ziegler, H. (Hg.) (1976/81). Biologie. Ein Lehrbuch: 684).

allerdings bezweifelt, dass wirklich soziales Lernen die Grundlage für die Verbreitung des Verhaltens des Kartoffelwaschens bei den Makaken der Koshima-Gruppe ist. Belege einer Belohnung des Verhaltens durch Menschen und die langsame Ausbreitung des Verhaltens deuten vielmehr darauf hin, dass bereits die Verstärkung des Verhaltens durch menschliche Beobachter (über operante Konditionierung) eine ausreichende Erklärung dafür abgibt.[226] Von anderer Seite wird diese Deutung aber bestritten, und es kann außerdem die Ausbreitung anderer Verhaltensmuster bei Makaken beobachtet werden, die nicht durch menschliche Beeinflussung gesteuert ist.[227]

Kulturen bei anderen Affen

Die Beschreibung des natürlichen Verhaltens von Affen anderer Arten erfolgt ebenfalls mittels des Kulturbegriffs. H. Kummer sieht 1971 das kulturelle Verhalten als eine Unterform des ontogenetisch er-

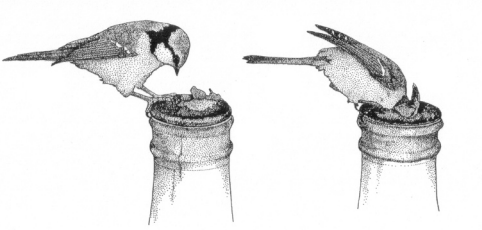


Abb. 260. Eine Blaumeise beim Aufpicken des Deckels einer Milchflasche, um dadurch an den Inhalt zu gelangen – ein Verhalten, das sich in Meisenpopulationen Englands seit den 1920er Jahren schnell ausgebreitet hat (aus Bonner, J.T. (1980). The Evolution of Culture in Animals: Frontispiz).

worbenen Verhaltens (im Gegensatz zum genetisch ererbten), nämlich jene, die nicht auf eine ökologische Anpassung an die Umweltbedingungen, sondern als »soziale Modifikation« entstanden ist, d.h. durch den Einfluss von einem Mitglied einer sozialen Gruppe auf andere Mitglieder. Kultur besteht nach Kummer damit aus Verhaltensvarianten, die durch soziale Modifikation von einer Generation zur nächsten weitergegebenen werden, ohne dass sie als eine einfache Anpassung an die Umwelt zu erklären sind.[228] J. van Lawick-Goodall gibt aus ihrer intimen Kenntnis des Verhaltens der Schimpansen eine ganze Liste von Verhaltensweisen, die nach dieser Definition als kulturell anzusehen sind, z.B. im Werkzeuggebrauch bei der Nahrungsaufnahme.[229] Detaillierte empirische Untersuchungen können in den letzten Jahren belegen, dass viele gruppentypische Verhaltensweisen, die von einem Schimpansen zum nächsten über Generationen weitergegeben werden, tatsächlich nicht mit Umweltparametern korrelieren und daher in diesem Sinne kulturell und nicht als bloße Umweltanpassung zu erklären sind.[230] Die Verhaltensweitergabe besteht dabei meist in einer Imitation des Verhaltens eines Tieres durch ein anderes; strittig bleibt, inwieweit Phänomene des *Lehrens* dabei eine Rolle spielen.[231] Unabhängig von dieser empirischen Frage gilt aber, dass auch das Lehren als ein rein biologischer Mechanismus der effizienten Fitnesssteigerung gesehen werden kann. Wird die Kultur als ein den Bereich der biologischen Funktionalität überschreitendes Phänomen verstanden, dann ist auch das Verhalten des Lehrens also noch nicht notwendig als Kultur zu werten.

Ausweitung des Kulturbegriffs

Seit den frühen 1980er Jahren verbreitet sich die Auffassung, der Kulturbegriff sei auch auf das soziale Leben der Tiere anzuwenden.[232] Es etablieren sich weite Definitionen des Kulturbegriffs, wie etwa die von J.T. Bonner, nach der Kultur in der »Weitergabe von Information durch Verhalten, insbesondere durch den Vorgang von Lehren und Lernen« besteht (vgl. Tab. 151).[233]. Es wird insbesondere von der *Kultur der Affen* gesprochen, weil bei ihnen gruppenspezifische Traditionsbildung nachgewiesen wird[234] und weil es z.T. gelingt, ihnen Ansätze einer Sprache beizubringen (↑Kommunikation)[235]. Daneben wird auch anderen Tiergruppen, so z.B. Walen und Delfinen sowie Singvögeln, Kultur im Sinne von lokalen Traditionen zugeschrieben.[236] Wenn nicht schon selbst als Kultur, so gilt die Traditionsbildung vielen Biologen doch zumindest als »Scharnier zwischen biologischer Evolution und Kulturgeschichte« (Voland 2000).[237] Als dasjenige Merkmal, das die gruppenspezifisch tradierten Verhaltensweisen tatsächlich als Kultur ausweist, wird die fehlende ökologische Korrelation interpretiert: Das entsprechende Verhalten wird von einer Gruppe gezeigt, unabhängig davon, ob es unter den speziellen ökologischen Bedingungen von Vorteil ist oder nicht. Es erscheint daher nicht als Anpassung, sondern in gewisser Weise als autonom gegenüber den Umweltbedingungen.[238]

Genauer begründet wird die Zuschreibung einer Kultur zu Affen mit dem Nachweis vieler Merkmale der Kultur des Menschen im Sozialleben der Affen, insbesondere ihrem erlernten Verhalten. W.C. McGrew und C.E.G. Tutin sind 1978 der Auffassung, die von Kroeber 1928 genannten Merkmale einer »subhumanen Kultur« (s.o.) lägen in dem Sozialleben der von ihnen untersuchten Schimpansen in Ostafrika tatsächlich vor. Die frei lebenden Affen zeigten die Fähigkeit zur Innovation, Verbreitung, Standardisierung, Erhaltung, Diffusion und Traditionsbildung von erlernten Verhaltensweisen.[239]

Der eigentliche Grund für die Ausweitung des Kulturbegriffs liegt allerdings sicher nur teilweise in empirischen Daten, die für diese Ausweitung sprechen. Die Gründe liegen daneben in dem weiteren kulturellen Kontext der Debatten. Als zwei wesentliche Motive für die Ausweitung des Kulturbegriffs auf (bestimmte) Tiere können gelten: einerseits die Bemühungen um einen effektiven Schutz von diesen häufig vom Aussterben bedrohten nichtmenschlichen Lebewesen, z.B. den Schimpansen, und andererseits die ausgeprägte Medienpräsenz der Verhaltensforschung.[240] Weil ›Kultur‹ einen starken Wertbegriff darstellt, verspricht es eine effektive Strategie für die Achtung und damit den Schutz von solchen Wesen zu sein, denen eine Kultur zugeschrieben wird. Aufgrund der starken Verankerung des Kulturbegriffs als Differenzkonzept, das den Menschen exklusiv charakterisiert, bildet die Zuschreibung der Kultur zu nichtmenschlichen Wesen – im Sinne der Schlagzeile »Schimpansen haben Kultur« – aber gleichzeitig eine medienwirksame, weil überraschende Behauptung.

Menschliche versus tierische Kultur

Neben einigen Gemeinsamkeiten gibt es eine Reihe von Unterschieden zwischen der so genannten Kultur der Tiere und der Kultur des Menschen (vgl. Tab. 154). Für D. und A.J. Premack, die den Tieren weder Geschichte noch Kultur zubilligen wollen, liegt der Unterschied zwischen Mensch und Tier darin, dass allein der Mensch seine Welt und sich selbst in einem historischen Prozess in Richtung zunehmender Unabhängigkeit von seiner natürlichen Umwelt ge-

stalte.[241] Nicht wenige Biologen und Biophilosophen stehen der Ausweitung des Kulturbegriffs skeptisch gegenüber. D. Hull bemerkt 1969 beiläufig: »Only man has developed culture«.[242]

Bezeichnend für die menschliche Kultur ist insbesondere die Art der Aufbewahrung der in der Kultur tradierten Informationen: Sie erfolgt in einem Medium, das sich leicht kopieren lässt, nämlich in dem digitalen Medium der Sprache, sei es in der gesprochenen oder der geschriebenen Variante. Für die Welt des Menschen ist damit eine ähnliche *Code-Dualität* kennzeichnend, wie sie in dem Doppelaspekt von analogem Phänotyp und digitalem Genotyp der biologischen Organismen enthalten ist (↑Genotyp/Phänotyp).[243] Für die Schimpansenkulturen gilt dies nicht. Weil ihnen ein Aufbewahrungsmittel mit einem effektiven Kopiermechanismus fehlt, muss jeder Schimpanse jeweils die kulturellen Leistungen seiner Vorfahren neu nachvollziehen; er muss jeweils »das Rad neu erfinden«. Auf diesen wichtigen Unterschied zwischen der Tradition der Affen und den Kulturen des Menschen weist bereits Lawick-Goodall 1973 hin.[244] Den Affen fehlt damit der für den Menschen so charakteristische und die eigentliche Dynamik von Kultur begründende Mechanismus der Akkumulation von Fertigkeiten und Wissen.[245] In Anlehnung an ein Kinderspielzeug, das sich nur in einer Richtung drehen lässt, oder auch einer Einrichtung, die Gegenstände auf einem Niveau festhält, damit sie weiterverarbeitet werden können, wird dieser Mechanismus der ***Ratscheneffekt*** genannt (Tomasello 1994; Boesch & Tomasello 1998: »cumulative cultural evolution or the ratchet effect«; vgl. auch »Mullers Ratsche«: ↑Geschlecht).[246] Dieses Prinzip läuft auch unter der Bezeichnung *Wagenhebereffekt* (Tomasello 2002).[247] Treffend ist auch die Bezeichnung *kumulative Tradition*, die J. Huxley seit 1923 verwendet: »Man's gregariousness, together with his power of speech, learning, and generalization, have led to the development of a new thing in the world – persistent and cumulative tradition«.[248] K. Eibl spricht 2004 von der *kaskadierenden Kultur*, um damit den Aspekt der qualitativen Steigerung auszudrücken, den er in der Rede von ›Kumulation‹ vernachlässigt sieht, weil unter einer Kumulierung eine bloß quantitative Anhäufung verstanden werden könnte.[249]

Der Sache nach wird die kumulative Tradition des Menschen von dem imitativen Lernen der Tiere seit Ende des 19. Jahrhunderts abgegrenzt. Im Deutschen wird der Traditionsbegriff allerdings später als im Englischen auf Tiere bezogen (↑Lernen/Tradition). T.L. Bischoff ist 1867 der Ansicht, den Tieren fehle im Vergleich zum Menschen »der über das leibliche und individuelle Wohl und Interesse hinausgehende Gedanke, der das Errungene als einen Fortschritt anerkennt, festhält und immer weiter entwickelt«.[250] Für A. Weismann besteht die kulturelle Entwicklung des Menschen im Gegensatz zur sozialen Vererbung bei Tieren in einer »Steigerung der geistigen Errungenschaften der Menschheit als eines Ganzen«; sie könne nicht innerhalb eines »Einzellebens« erworben werden, sondern bestehe ihrem Wesen nach darin, dass sie »gesammelt«, »erworben« und »überliefert« werde.[251] Kulturelle Leistungen beruhen nach Weismann also nicht auf der Steigerung individueller Fähigkeiten, sondern »auf der Fähigkeit der Ueberlieferung der Geistesproducte einer Generation auf die andere […]; denn eine Generation baut immer wieder auf dem weiter, was die vorhergehende errungen hat«.[252] In ähnlicher Weise sieht auch D.G. Ritchie 1895 in dem durch soziale Vererbung akkumulierten Wissen des Menschen gerade den Unterschied zwischen Tier und Mensch: »What makes the difference? It is not mere heredity. It is the accumulated social inheritance of the civilized man, who is the ›heir of all the ages‹«[253] (↑Vererbung/soziale Vererbung).

Vor allem aber wegen des unterentwickelten Sprachvermögens weist das Sozialverhalten der Affen trotz mancher Gemeinsamkeiten viele der für die menschliche Kultur typischen Eigenschaften nicht

Soziales Lernen und (vereinzelt) Lehren Übernahme von Verhaltensweisen durch Imitation von Artgenossen und (selten) durch Instruktion seitens anderer Gruppenmitglieder zum Erlernen besonderer Techniken	**Autonomie in der Zielverfolgung** Entwicklung von Zwecksetzungen und Orientierungsrahmen, die jenseits der biologischen Zwecke stehen können und für oder gegen die eine individuelle, reflektierte Entscheidung getroffen werden kann
Lokale Traditionen Ausbildung von gruppenspezifischen Verhaltensweisen und Techniken, die von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden	**Rekursive Techniken, kumulative Entwicklung** Etablierung von Verfahren und Techniken, die eine Tradition aufnehmen und weiterentwickeln und sich in dieser selbst fortbilden, so dass es insgesamt zu einer kumulativen Entwicklung kommt

Tab. 154. Wesentliche Elemente der »Kultur« der Tiere (links) und der Kultur des Menschen (rechts) im Vergleich.

auf: Es ist in starkem Maße umweltabhängig, d.h. es erhält sich nicht über wandelnde Umweltänderungen hinweg und weist nicht den für den Menschen typischen progressiven und kumulativen Charakter auf. Der in einer Generation erreichte kulturelle Stand wird also nicht von der nächsten Generation aufgenommen und kontinuierlich modifiziert.[254] Zwei der für die Entstehung der Kultur des Menschen zentralen Voraussetzungen finden sich allerdings auch schon bei den Menschenaffen, nämlich der Werkzeuggebrauch und die Verwendung von Signalen in der Kommunikation. Beide Fähigkeiten bestehen in der Ausnutzung eines äußeren Elements (Werkzeug, Signal) für biologische Ziele.[255] Die Verbreitung und der weitere Ausbau dieser Fähigkeiten erfolgt bei den Tieren aber ungesteuert und ohne ein differenziertes System der Lehre, wie es für den Menschen typisch ist.[256] W. Wickler unterscheidet 1967 daher zwischen der *objektvermittelten* Tradition der Tiere und der *symbolvermittelten* Tradition des Menschen.[257]

Die Kultur des Menschen besteht also nicht nur in der Weitergabe von Informationen auf besonderen Wegen, sondern auch in der Aufbewahrung des Wissens in einem eigenen Zeichensystem. Dieses Zeichensystem schafft erst die Bedingungen dafür, dass nicht jeder einzelne Mensch von vorne anfangen muss, sondern in der Kultur beginnen kann. In den Worten J. Assmanns fungiert die Sprache des Menschen in der Form als Schrift als »Zwischenspeicher und Außenspeicher der Kommunikation«[258]: »Erst mit der Schrift im strengen Sinne ist die Möglichkeit einer Verselbständigung und Komplexwerdung dieses Außenbereichs der Kommunikation gegeben«[259].

Die Kultur und das Geistige

Von anthropologischer Seite wird immer wieder darauf hingewiesen, dass die Kultur des Menschen wesentlich auf seiner Sprache und der Entwicklung einer symbolischen Welt beruht (vgl. Tab. 151).[260] Auch einige Biologen stellen sich vehement dagegen, Tieren eine Kultur zuzuschreiben, weil ihnen eine eigentliche Sprache fehle. H. Hediger etwa schreibt 1980 lapidar, »unter Kultur sollte man sich etwas mehr vorstellen als nur Kartoffelwaschen«.[261] Er sieht die Kultur durch das »Geistige« charakterisiert: »die Gesamtheit der geistigen Werte in Wissenschaft, Geschichte, Kunst, Religion«.[262]

Dem Geistigen wird v.a. deshalb Bedeutung für die Kultur des Menschen zugeschrieben, weil es die reflexive Ausweisung des eigenen Standpunktes ermöglicht. Die Fähigkeit zur Selbstdistanzierung kann als der eigentlich kulturbegründende Akt verstanden werden; er vollzieht sich in einem doppelten Spannungsverhältnis: in dem Bewusstsein von realen Handlungsalternativen und in der Diskrepanz zwischen der kulturellen Realität gegenüber einem vorgestellten Ideal. Kultur kann sich demnach nicht in der Immanenz einer bloßen »Lebensform« erschöpfen. Sie enthält darüber hinaus ein Moment der *reflektierenden Selbstbewertung* (Frankfurt 1971: »capacity for reflective self-evaluation«) (↑Bewusstsein).[263]

Herausgearbeitet wird dieser Zusammenhang besonders von E. Cassirer in seiner ›Philosophie der symbolischen Formen‹: »Alle Erkenntnis der Welt und alles im engeren Sinne ›geistige‹ Wirken auf die Welt erfordert, daß das Ich die Welt von sich abrückt, daß es, im Betrachten wie im Tun, eine bestimmte ›Distanz‹ zu ihr gewinnt. Das tierische Verhalten kennt diese Distanz noch nicht: das Tier lebt in seiner Umwelt, ohne sie sich in dieser Weise gegenüberzustellen und sie, kraft dieser Gegenüberstellung ›vorzustellen‹«.[264] Der für eine Kultur entscheidende Schritt, die biologischen Ziele zu transzendieren, d.h. systematisch solche Ziele verfolgen zu können, die nicht auf die Selbsterhaltung und Fortpflanzung bezogen sind, findet sich bei den Affen nicht. Sie vermögen ihre »Sprache« und »Kultur« nicht zur Distanzierung von ihrer biologischen Determination einzusetzen und können ihr Verhalten daher nicht rechtfertigen (↑Kommunikation). Die »Kulturtechniken« der Affen, Werkzeuggebrauch und soziale Kommunikation, dienen der effektiven Ausnutzung ihrer jeweiligen *Umwelt*, nicht aber der Entwicklung und Rechtfertigung einer eigenen *Welt*.

Mit Cassirer ließe sich weiter zeigen, dass es einen Zusammenhang zwischen Freiheit und Symbolisierungsfähigkeit gibt: Im Symbol liegt eine Relation zur Welt vor, die gleichzeitig ein Moment der Emanzipation von ihr enthält. In symbolischer Vermittlung ist ein Wesen nicht an seine Umwelt und vorgegebene Zweckorientierungen im Verhalten ausgeliefert, sondern kann sich seinen Bedürfnissen gegenüber souverän verhalten. Über das Symbolisierungsvermögen und die Sprache ist das kulturelle Lebewesen befähigt, Konzepte zu generieren, die sein Handeln orientieren und jenseits der biologisch-funktionalen Zwänge selbstverpflichtenden Charakter aufweisen. Als ursprüngliches Mittel der Bindung des Organismus an die Umwelt entwickelt sich das Symbol zu einem Mittel der Entzweiung. In symbolischer Vermittlung reagiert der Organismus nicht allein auf die Umwelt, sondern verfügt über sie. Mit G. Simmel lässt sich der ganze Komplex beschreiben als das »Auswachsen eines Mittels zum Zweck«[265] (↑Kommunikation/Sprache).

Ausgehend von der philosophischen Begriffstradition ist es daher wenig sinnvoll, das Verhalten der Tiere allein schon deshalb als Kultur zu begreifen, weil es das Moment der gruppenspezifischen Traditionsbildung oder des Herstellens von Bauten oder Werkzeugen oder selbst des Lehrens enthält. Kultur in einem emphatischen Sinne liegt erst dort vor, wo das Handeln über die Erfordernisse der Selbstbehauptung hinaus geht, ein Lebewesen sich also gegenüber den Ansprüchen des Lebens souverän verhält und die Fixierung auf die biologischen Funktionsbezüge der Selbsterhaltung und Fortpflanzung systematisch zu Gunsten anderer Referenzen aufgeben kann.

Die Kultur als das Menschliche

Angesichts der sukzessiven Vereinnahmung vieler traditionell auf die Welt des Menschen bezogener Begriffe durch die moderne biologische Verhaltensforschung (z.B. ↑Intelligenz, ↑Bewusstsein und Sprache, ↑Kommunikation) erscheint es als sinnvolle Möglichkeit, den Begriff der Kultur zunächst negativ zu bestimmen: Kultur bezeichnet alle diejenigen Aspekte des menschlichen Lebens, die den nicht-menschlichen Lebewesen fehlen. Sie machen die Humanität des Menschen aus; sie sind das spezifisch *Menschliche* der menschlichen Natur.[266] Das Konzept der Kultur stellt in dieser Hinsicht eine begriffliche Ressource dar, die nicht leichtfertig aufgrund der zunehmenden Einsicht in die Komplexität des tierischen Verhaltens aufgegeben werden sollte. Wenn es sich erweisen sollte, dass einige traditionelle Bestimmungsstücke des Kulturellen, z.B. Tradition aufgrund von Lernen und Lehren, nicht allein die Welt des Menschen charakterisieren, sondern auch das Leben einiger Tiere, dann ist daraus nicht sofort zu schließen, dass diese Tiere auch über Kultur verfügen. Vielmehr sollte daraus zunächst allein die Konsequenz gezogen werden, den Begriff der Kultur nicht allein über dieses Merkmal zu bestimmen. Denn die vorzeitige Aufgabe des Begriffs der Kultur als Differenzbegriff zur Abgrenzung des spezifisch menschlichen Lebens von dem der Tiere würde einen erheblichen Verlust an begrifflicher Differenzierung bedeuten.

Wie dieser kontrastive Begriff der Kultur näher zu kennzeichnen ist, bleibt dabei eine offene Aufgabe; dass es spezifische Momente des Lebens der Menschen gibt, dürfte aber kaum strittig sein. Ausgeschlossen sind mit einem solchen Ansatz lediglich diejenigen Versuche der Bestimmung des Kulturbegriffs, die ihn an einfache Verhältnisse, z.B. das Vorliegen einer Tradition oder eines sozial vermittelten Lernens, knüpfen wollen.

Die Frage nach der Kultur der Tiere sollte vor diesem Hintergrund nicht alleine und nicht in erster Linie als eine empirische Frage behandelt werden, in der die (ethisch relevante) Gleichartigkeit von Mensch und Tier »bewiesen« wird. Mit dem Kulturbegriff ist der traditionelle Versuch der Etablierung und Rechtfertigung des Unterschieds zwischen Mensch und Tier verbunden. Die Füllung des Konzeptes mit empirischem Gehalt sollte daher immer in einem Reflexionsgleichgewicht mit seiner theoretischen Aufgabe stehen. Erst wenn erwiesen wäre, dass ein solcher Unterschied nicht begründet werden kann, müsste der Begriff in seiner traditionellen Bedeutung aufgegeben werden und könnte dann auf biologischer Grundlage rekonstruiert werden.

Nachweise

1 Cicero, De senectute 54.
2 Cicero, Tusculanae disputationes 2, 13.
3 Pufendorf, S. (1675). Dissertatio academica X; vgl. ders. (1672/84). De jure naturae et gentium (Berlin 1998): 163; Rauhut, F. (1953). Die Herkunft der Worte und Begriffe »Kultur«, »Zivilisation« und »Bildung«. German.-roman. Monatsschr. N.F. 3, 81-91: 83.
4 Herodot, Historiae III, 38, 2-3.
5 Hippokrates, De aeribus 14.
6 Vgl. Heinimann, F. (1945). Nomos und Physis. Herkunft und Bedeutung einer Antithese im griechischen Denken des 5. Jahrhunderts; Deitz, L. (1989). Physis/Nomos. Hist. Wb. Philos. 9, 967-971.
7 Antiphon, Fragm. B44.
8 Vgl. Müller, R. (2003). Die Entdeckung der Kultur. Antike Theorien über Ursprung und Entwicklung der Kultur; Rantis, K. (2004). Geist und Natur. Von den Vorsokratikern zur Kritischen Theorie.
9 Archelaos (Diels/Kranz) 60, A4, 6; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 27.
10 Hesiod, Erga 276ff.
11 Isokrates, Nicocles (oratio 3): 5f.; vgl. Dierauer (1977): 32f.
12 Vgl. z.B. Homer, Ilias 4, 433ff.; Aischylos, Agamemnon 1050f.; Sophokles, Antigone 1001f.; Aristophanes, Aves 199f.; vgl. Dierauer (1977): 30f.
13 Demokrit (Diels/Kranz) 68, B154; vgl. Dierauer (1977): 34.
14 Homer, Ilias 2, 480ff.
15 Platon, Phaedon 82b.
16 Aristoteles, Politica 1253a7ff.
17 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1152; vgl. Demokrit, Fragm. B33; Cicero, De finibus bonorum et malorum 5, 74.
18 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg.

v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 176; Schelling, F.W.J. (1800). System des transzendentalen Idealismus (Hamburg 1992): 207; Gehlen, A. (1940/62). Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt: 38.

19 Aristoteles, Ethica Eudemica 1230b36-1231a15; Ethica Nicomachea 1118a16-32; De sensu 443b24-444a5.

20 [Aristoteles], Mechanica 847a14-16.

21 Schadewaldt, W. (1960). Natur – Technik – Kunst (Hellas und Hesperien. Gesammelte Schriften, 2 Bde., Stuttgart 1970, II, 497-512): 503.

22 Pohlenz, M. (1941). Tierische und menschliche Intelligenz bei Poseidonios. Hermes 76, 1-13: 10.

23 Hippokrates, De vetere medicina 3; Anonymus Iamblichi 89, 6; Platon, Politeia 369c; Politikos 274c; Aristophanes, Plutus 532ff.; vgl. Dierauer (1977): 36.

24 Platon, Protagoras 320c-322d; vgl. Dierauer (1977): 37f.

25 Euripides, Fragm. 715; Menander, Fragm. 263.

26 Vgl. Helmer, K. (2004). Kultur. In: Benner, D. & Oelkers, J. (Hg.). Historisches Wörterbuch der Pädagogik, 527-547: 527.

27 Vgl. Niedermann, J. (1941). Kultur. Werden und Wandlungen des Begriffes und seiner Ersatzbegriffe von Cicero bis Herder: 48; Helmer (2004): 528.

28 Bruni Aretino, L. (1401). Dialogus de tribus vatibus Florentinis (Prag 1889): 8; vgl. Helmer (2004): 529.

29 Vgl. Niedermann (1941): 76f.

30 Mirabeau, Marquis de (1756/57). L'ami des hommes; vgl. Rauhut, F. (1953). Die Herkunft der Worte und Begriffe »Kultur«, »Zivilisation« und »Bildung«. German.-roman. Monatsschr. N.F. 3, 81-91: 84.

31 Niedermann (1941): 117.

32 Pufendorf, S. (1672/84). De jure naturae et gentium (Berlin 1998): 163.

33 Vgl. Welzel, H. (1931). Die kulturphilosophischen Grundlagen der Naturrechtslehre Samuel Pufendorfs und ihre kulturhistorische Bedeutung. Deutsche Vierteljahrsschr. Literaturwiss.Geistesgesch. 9, 585-606: 594; 600.

34 a.a.O.: 594.

35 Vgl. Hirsch, E. (1925). Der Kulturbegriff. Deutsche Vierteljahrsschr. Literaturwiss. Geistesgesch. 3, 398-400; Niedermann (1941); Baur, I. (1951). Geschichte des Wortes „Kultur" und seiner Zusammensetzungen; Rauhut (1953).

36 Marsilius von Padua (1324). Defensor pacis (Berlin 1958): 46.

37 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): II, 147.

38 a.a.O.: II, 202.

39 a.a.O.: I, 350.

40 a.a.O.: I, 352.

41 Kant, I. (1784). Idee zu einer allgemeinen Geschichte in weltbürgerlicher Absicht (AA, Bd. VIII, 15-31): 21 (4. Satz).

42 a.a.O.: 26 (7. Satz).

43 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 431.

44 a.a.O.: 432.

45 Kant (1790/93): 431.

46 Kant, I. (1798). Anthropologie in pragmatischer Hinsicht (AA, Bd. VII, 117-333): 323; ders. (1803). Vorlesung über Pädagogik (AA, Bd. IX, 437-499): 443; vgl. auch Aristoteles, De part. anim. 660a, b.

47 Kant, I. (1803). Vorlesung über Pädagogik (AA, Bd. IX, 437-499): 466.

48 Vgl. Schmitt, A. (1997). Verhaltensforschung als Psychologie. Aristoteles zum Verhältnis von Mensch und Tier. In: Kullmann, W. & Föllinger, S. (Hg.). Aristotelische Biologie, 259-285: 261.

49 Kant (1790/93): 435.

50 ebd.

51 ebd.

52 Schiller, F. von (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen in einer Reihe von Briefen (NA, Bd. 20, 309-412): 320 (5. Brief).

53 Humboldt, W. von (1799). Aesthetische Versuche Erster Theil. Ueber Göthes Hermann und Dorothea: 333f. (Gesammelte Schriften, Bd. 2, Berlin 1904, 113-323): 304f. (Kap. XCV).

54 Schleiermacher, F. von [1805-06]. Brouillon zur Ethik (Werke, Bd. 2, hg. v. O. Braun, 1913, 79-239): 120f.; vgl. Heinze, R. (1935). Die Kulturauffassung Schleiermachers; Kopp, B. (1974). Beiträge zur Kulturphilosophie der deutschen Klassik: 71.

55 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: II, 285.

56 a.a.O.: I, 76.

57 a.a.O.: I, 77.

58 a.a.O.: II, 109.

59 a.a.O.: II, 112.

60 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 238.

61 Haeckel, E. (1877). Ueber die heutige Entwickelungslehre im Verhältnisse zur Gesammtwissenschaft. Amtl. Ber. 50. Vers. Deutsch. Naturf. Ärzte 50, 14-22: 22.

62 Engels, F. (1875). Brief an Lawrow (MEW, Bd. 34, 169-172): 170; vgl. ders. (1873-83). Dialektik der Natur (MEW, Bd. 20, 307-568): 565; Knapp, G. (1984). Naturgeschichtliche Auffassung von Kultur bei Darwin und Haeckel. In: Brackert, H. & Wefelmeyer, F. (Hg.). Naturplan und Verfallskritik, 250-288.

63 Haeckel, E. (1904). Die Lebenswunder: 449f.

64 Rickert, H. (1920/22). Die Philosophie des Lebens: 165.

65 Rickert, H. (1924). Kant als Philosoph der modernen Kultur: 7.

66 Rickert, H. (1899/1926). Kulturwissenschaft und Naturwissenschaft (Stuttgart 1986): 46.

67 Rickert (1924): 37.

68 Rickert (1899/1926): 44.

69 Paul, H. (1880). Principien der Sprachgeschichte: 7; vgl. 3. Aufl. 1898: 6.

70 Rickert (1899/1926).: 43.

71 Weber, M. (1904). Die »Objektivität« sozialwissenschaftlicher und sozialpolitischer Erkenntnis (Gesammelte Aufsätze zur Wissenschaftslehre, Tübingen 1988, 146-214): 175.

72 Weber, A. (1912). Der soziologische Kulturbegriff (Ge-

samtausgabe, Bd. 8. Schriften zur Kultur- und Geschichtssoziologie (1906-1958), Marburg 2000, 60-75): 67.
73 a.a.O.: 69.
74 Rothacker, E. (1934). Kulturen als Lebensstile. Z. deutsch. Bildung 10, 177-182; ders. (1942). Probleme der Kultur-Anthropologie. In: Hartmann, N. (Hg.). Systematische Philosophie, 55-198: 147ff.
75 Rothacker (1942).
76 Gehlen, A. (1940/62). Der Mensch: 80; vgl. der. (1958). Über Kultur, Natur und Natürlichkeit. In: ders. (1961). Anthropologische Forschung, 78-92: 78.
77 Schwidetzky, I. (1959/71). Das Menschenbild der Biologie. Ergebnisse und Probleme der naturwissenschaftlichen Anthropologie: 195.
78 Nachweise für Tab. 151: Rickert, H. (1911). Lebenswerte und Kulturwerte (Philosophische Aufsätze, hg. v. R.A. Bast, Tübingen 1999, 37-72): 60; Weber, M. (1904): 175; Weber, A. (1912): 67; Kroeber, A.L. (1923/48). Anthropology: 253; Freud, S. (1927). Die Zukunft einer Illusion (Gesammelte Werke, Bd. 14, Frankfurt/M. 1999, 323-380): 326; Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 311; Sombart, W. (1938). Vom Menschen. Versuch einer geisteswissenschaftlichen Anthropologie: 77; White, L.A. (1959). The concept of culture. Amer. Anthropol. 61, 227-251: 234; Tenbruck, F.-H. (1989). Die kulturellen Grundlagen der Gesellschaft: 15; Tooby, J. & Cosmides, L. (1989). Evolutionary psychology and the generation of culture, part 1. Ethol. Sociobiol. 10, 29-49: 29; Schwemmer, O. (1997). Die kulturelle Existenz des Menschen: 30; Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 62; Eibl, K. (2004). Animal poeta. Bausteine der biologischen Kultur- und Literaturtheorie: 216; Tylor, E.B. (1871). Primitive Culture: 1; Hart, H. & Pantzer, A. (1925). Have subhuman animals culture? Amer. J. Sociol. 30, 703-709: 705; Malinowski, B. (1930). Culture. In: Seligman, E.R.A. (ed.). Encyclopaedia of the Social Sciences, vol. 3, 621-645: 621; 645; Gehlen (1940/62): 39; Hirata, S., Watanabe, K. & Kawai, S. (2001). "Sweet-potato washing" revisited. In: Matsusawa, T. (ed.). Primate Origins of Human Cognition and Behavior, 487-508: 488; Geertz, C. (1966). The impact of the concept of culture on the concept of man (The Interpretation of Cultures, New York 1973, 33-54): 44; Kummer, H. (1971). Primate Societies: 13; Kawai, M. (1975). Precultural behavior of the Japanese monkey. In: Kurth, G. & Eibl-Eibesfeldt, I. (Hg.). Hominisation und Verhalten, 32-55: 34; Bonner, J.T. (1980). The Evolution of Culture in Animals: 10; Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). Culture and the Evolutionary Process: 33; Miller, G.F. (1998). How mate choice shaped human nature: a review of sexual selection and human evolution. In: Crawford, C.B. & Krebs, D. (eds.). Handbook of Evolutionary Psychology. Ideas, Issues, and Applications, 87-129: 118; Waal, F. de (2001). The Ape and the Sushi Master: 31; Boesch, C. (2003). Is culture a golden barrier between human and chimpanzee? Evolut. Anthropol. 12, 82-91: 89.
79 Gehlen (1940/62): 38.
80 ebd.
81 Anaxagoras, Fragm. 21b.
82 Marsilius von Padua (1324). Defensor pacis (dt. Der Verteidiger des Friedens, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 47 (I, v, §3).
83 Herder, J.G. (1772). Abhandlung über den Ursprung der Sprache (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. B. Suphan, Berlin 1891, 1-156): 26f.
84 Adler, A. (1907). Studie über Minderwertigkeit von Organen.
85 Gehlen (1940/62): 33.
86 a.a.O.: 71.
87 a.a.O.: 63.
88 Simmel, G. (1918). Lebensanschauung. Vier metaphysische Kapitel (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 232.
89 Simmel, G. (1917). Grundfragen der Soziologie. Individuum und Gesellschaft (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 59-149): 117.
90 Spranger, E. (1914/21). Lebensformen. Geisteswissenschaftliche Psychologie und Ethik der Persönlichkeit: 14.
91 Hartmann, N. (1933/49). Das Problem des geistigen Seins. Untersuchungen zur Grundlegung der Geschichtsphilosophie und der Geisteswissenschaften: 257.
92 a.a.O.: 261.
93 a.a.O.: 290.
94 Landmann, M. (1955/76). Philosophische Anthropologie. Menschliche Selbstdeutung in Geschichte und Gegenwart: 185.
95 Landmann, M. (1961). Der Mensch als Schöpfer und Geschöpf der Kultur: 20.
96 a.a.O.: 22.
97 White, L.A. (1949). The Science of Culture. A Study of Man and Civilization: xviii.
98 Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 59.
99 a.a.O.: 62.
100 Vgl. Keesing, R.M. (1974). Theories of culture. Ann. Rev. Anthropol. 3, 73-97.
101 Harris, M. (1968). The Rise of Cultural Theory: 4.
102 Lévi-Strauss, C. (1971). Mythologiques, IV: L'homme nu.
103 Goodenough, W.H. (1961). Comment on cultural evolution. Daedalus 90, 521-528: 522; Geertz, C. (1973). The Interpretation of Culture.
104 Vgl. Kroeber, A.L. & Kluckhohn, C. (1952). Culture. A Critical Review of Concepts and Definitions.
105 Geertz, C. (1966). The impact of the concept of culture on the concept of man (The Interpretation of Cultures, New York 1973, 33-54): 49.
106 Lowie, R.H. (1917). Culture and Ethnology: 66; nicht in Rivers, W.H.R. (1914). Kinship and Social Organization.
107 Tooby, J. & Cosmides, L. (1992). The psychological foundations of culture. In: Barkow, J.H., Cosmides, L. & Tooby, J. (eds.). The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture, 19-136.
108 Wilson, E.O. (1978). On Human Nature: 167.
109 a.a.O.: 5.
110 Wilson, E.O. (1975). Sociobiology. The New Synthe-

sis: 4.
111 Rosen, R. (1991). Beyond dynamical systems. Journal of Social and Biological Structures 14, 217-220: 217.
112 Voland, E. (1992). Reproduktive Konsequenzen sozialer Strategien. Das Beispiel der Krummhörner Bevölkerung im 18. und 19. Jahrhundert. In: ders. (Hg.). Fortpflanzung: Natur und Kultur im Wechselspiel, 290-305: 290.
113 Irons, W. (1979). Cultural and biological success. In: Chagnon, N.A. & Irons, W. (eds.). Evolutionary Biology and Human Social Behavior. An Anthropological Perspective, 257-272.
114 Vogel, C. & Voland, E. (1988). Evolution und Kultur. In: Immelmann, K., Scherer, K.R., Vogel, C. & Schmoock, P. (Hg.). Psychobiologie – Grundlagen des Verhaltens, 101-130: 130.
115 Markl, H. (1998). Zur fortwirkenden Naturgeschichte des Menschen. Merkur 52, 564-581: 565.
116 Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu eine Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 253.
117 Simmel, G. (1921-22). Fragment über die Liebe. Logos 10, 1-54: 29.
118 Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. Bewegung und Gefühl. Über die Tierseele, in: ders., Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 193.
119 Gould, S.J. & Vrba, E.S. (1982). Exaptation – a missing term in the science of form. Paleobiology 8, 4-15: 13.
120 Singer, W. (1984). Neurobiologische Anmerkungen zum Wesen und zur Notwendigkeit von Kunst (in: Der Beobachter im Gehirn, Frankfurt/M. 2001, 211-234): 213; vgl. 225.
121 a.a.O.: 212.
122 Aristoteles, Ethica Eudemica 1230b36-1231a15; Ethica Nicomachea 1118a16-32; De sensu 443b24-444a5.
123 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II, II, 141, 4 ad 3; vgl. ders. (1260). In decem libros Ethicorum Aristotelis ad Nicomachum expositio: III, 19, Nr. 610.
124 Kant, I. (1797/98). Metaphysik der Sitten (AA, Bd. VI, 203-493): 391.
125 Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): I, 379.
126 Hartmann, N. (1933/49). Das Problem des geistigen Seins. Untersuchungen zur Grundlegung der Geschichtsphilosophie und der Geisteswissenschaften: 67.
127 Gellner, E. (1989). Culture, constraint and community: semantic and coercive compensations for the genetic under-determination of Homo sapiens sapiens. In: Mellers, P. & Stringer, C. (eds.). The Human Revolution, 514-525.
128 Brinton, D.G. (1893). The native calendar of Central America and Mexico. A study in linguistics and symbolism. Proc. Amer. Philos. Soc. 31, 258-314: 274; Chiang Liu (1923). Isolation and contact as Factors in the Cultural Evolution of China, Korea and Japan Prior to 1842.
129 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 161.
130 a.a.O.: I, 60.
131 Müller, M. (1870). The science of language. Nature 1, 256-259: 257.
132 Cope, E.D. (1870). On the hypothesis of evolution, physical and metaphysical. Lippincott's magazine of literature, science and education, 29-41; 173-180; 310-319: 174.
133 a.a.O.: 318.
134 James, W. (1880). Great men, great thoughts, and the environment. Atlantic Monthly 46, 441-459: 441.
135 a.a.O.: 448.
136 Vgl. Weismann, A. (1889). Gedanken über Musik bei Thieren und beim Menschen (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 589-637); Johannsen, W. (1915). Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre; Variabilität, Vererbung, Kreuzung, Mutation. In: Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 597-660: 645.
137 Loeb, J. (1909). From James Loeb. School Rev. 17, 370-374: 373
138 Weismann (1889): 611.
139 a.a.O.: 636.
140 a.a.O.: 637.
141 a.a.O.: 635.
142 Nachweise für Tab. 153: Wallace, A.R. (1864). The origin of human races and the antiquity of man deduced from the theory of "natural selection". Anthropol. Rev. 2, clviii-clxxxvii: clxviii; ders. (1869/70). The limits of natural selection as applied to man (Contributions to the Theory of Natural Selection, London 1870, 332-371): 352; Büchner, L. (1868). Sechs Vorlesungen über die Darwinsche Theorie von der Verwandlung der Arten: 255; Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 170; 173; Keller, A.G. (1915/31). Societal Evolution. A Study of the Evolutionary Basis of the Science of Society: 112; Hooton, E.A. (1937). Apes, Men, and Morons: 249; Wynne-Edwards, V.C. (1962). Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour: 131; Ghiselin, M.T. (1974). The Economy of Nature and the Evolution of Sex: 247; Wilson, E.O. (1978). On Human Nature: 167; Alexander, R.D. (1979). Darwinism and Human Affairs: 75; 79; 142; Campbell, D.T. (1965). Variation and selective retention in socio-cultural evolution. In: Barringer, H.R. et al. (eds.). Social Change in Developing Areas. A Reinterpretation of Evolutionary Theory, 19-49: 26; Mundinger, P.C. (1980). Animal cultures and a general theory of cultural evolution. Ethology and Sociobiology 1, 183-223: 197.
143 Darwin (1871): I, 170.
144 a.a.O.: II, 391.
145 Wallace (1864): clxviii.
146 Wallace (1869/70): 352.
147 Huxley, T.H. (1893). Evolution and ethics (Collected Esssays, vol. IX, Hildesheim 1970, 46-116).
148 Miller, H. (1964). Progress and Decline. The Group in Evolution: 72; 79; vgl. Claessens, D. (1968). Instinkt, Psyche, Geltung. Bestimmungsfaktoren menschlichen Verhaltens. Eine soziologische Anthropologie: 94ff.; Slotderijk, P. (2001). Nicht gerettet. Versuche nach Heidegger: 176.
149 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene: 215.
150 Dobzhansky, T. (1961). Man and natural selection. Amer. Sci. 49, 285-299: 286; vgl. ders. & Montagu, M.F.A. (1947). Natural selection and the mental capacities of mankind. Science 105, 587-590: 587; ders. (1958). Evolution at

work. Science 127, 1091-1098: 1097.
151 Tomasello, M. (1999). The human adaptation for culture. Ann. Rev. Anthropol. 28, 509-529: 509.
152 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 236.
153 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 99.
154 Durkheim, É. (1893). De la division du travail social (Paris 1960): 24.
155 Keller, A.G. (1915/31). Societal Evolution. A Study of the Evolutionary Basis of the Science of Society: 18.
156 Campbell, D.T. (1965). Variation and selective retention in socio-cultural evolution. In: Barringer, H.R. et al. (eds.). Social Change in Developing Areas. A Reinterpretation of Evolutionary Theory, 19-49: 26f.
157 Cloak, F.T. (1975). Is a cultural ethology possible? Human Ecology 3, 161-182: 168.
158 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene (dt. Das egoistische Gen, Berlin 1978): 227.
159 Lumsden, C.J. & Wilson, E.O. (1981). Genes, Mind and Culture. The Coevolutionary Process: 7.
160 Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). Culture and the Evolutionary Process: 33.
161 Durham, W. (1991). Coevolution. Genes, Culture, and Human Diversity: 189.
162 Boyd, R. & Richerson, P.J. (1981). Culture, biology, and the evolution of variation between human groups. In: Collins, M., Wainer, I.W. & Bremner, T.A. (eds.). Science and the Question of Human Equality, 99-152; dies. (1982). Cultural transmission and the evolution of cooperative behavior. Human Ecology 10, 325-351; dies. (1983). Review: Why is culture adaptive? Quart. Rev. Biol. 58, 209-214; dies. (1985).
163 Boyd & Richerson (1985): 9ff.
164 a.a.O.: 9.
165 a.a.O.: 34.
166 a.a.O.: 37f.; vgl. Henrich, J. & Boyd, R. (2002). On modeling cognition and culture: Why cultural evolution does not require replication of representations. Journal of Cognition and Culture 2, 87-112; Richerson, P.J. & Boyd, R. (2005). Not by Genes Alone. How Culture Transformed Human Evolution: 90.
167 Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection: 15f.
168 Vgl. Henrich, J. & McElreath, R.M. (2003). The evolution of cultural evolution. Evolutionary Anthropology 12, 123-135.
169 Vgl. Müller, S.S.W. (2010). Theorien sozialer Evolution. Zur Plausibilität darwinistischer Erklärungen sozialen Wandels.
170 Vogel, C. (1983). Die biologische Evolution der Kultur. In: ders., Anthropologische Spuren (Stuttgart 2000), 43-74: 73.
171 ebd.
172 Schnädelbach, H. (2003). Geschichte als kulturelle Evolution. In: Rohbeck, J. & Nagl-Docekal, H. (Hg.). Geschichtsphilosophie und Kulturkritik. Historische und systematische Studien, 329-351: 343.
173 Stekeler-Weithofer, P. (2001). Evolution und Entwicklung. Zum Biologismus in den Humanwissenschaften. Deutsche Z. Philos. 49, 571-585: 585.
174 Keller (1915/31): 252.
175 a.a.O.: 265.
176 Campbell, D.T. (1975). On the conflicts between biological and social evolution and between psychology and moral tradition. Amer. Psychol. 30(12), 1103-1126: 1123.
177 Cloak (1975): 172.
178 Durham, W.H. (1976). The adaptive significance of cultural behavior. Human Ecology 4, 89-121: 105.
179 Boyd & Richerson (1985): 99; vgl. Boyd, R. & Richerson, P.J. (1981). Culture, biology and the evolution of variation between human groups. In: Collins, M., Wainer, I.W. & Bremner, T.A. (eds.). Science and the Question of Human Equality, 99-152: 121; Richerson, P.J. & Boyd, R. (1984). Natural selection and culture. BioScience 34(7), 430-434: 432; .Durham, W.H., Boyd, R. & Richerson, P.J. (1997). Models and forces of cultural evolution. In: Weingart, P., Mitchell, S.D. & Richerson, P.J. (eds.). Human by Nature, 327-353: 335.
180 Richerson, P.J. & Boyd, R. (2005). Not by Genes Alone. How Culture Transformed Human Evolution: 150.
181 Durham, W.H. (1982). Interactions of genetic and cultural evolution: models and examples. Human Ecology 10, 289-323: 319; ders. (1991) Coevolution: Genes, Culture, and Human Diversity: 368.
182 Cavalli-Sforza, L.L. & Feldman, M. (1973). Cultural versus biological inheritance: phenotypic transmission from parents to children. Amer. J. Hum. Genet. 25, 618-637; dies. (1973). Models for cultural inheritance. I: Group mean and within group variation. Theor. Popul. Biol. 4, 42-55; dies. (1981). Cultural Transmission and Evolution. A Quantitative Approach; Richerson & Boyd (2005): 173f.
183 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 215.
184 Richerson & Boyd (2005): 194; vgl. dies. (2001). Culture is part of human biology. In: Maasen, S. & Winterhager, M. (eds.). Science Studies. Probing the Dynamics of Scientific Knowledge, 147-178.
185 Tozzer, A.M. (1925). Social Origins and Social Continuities: 6.
186 Marschall, L.C. (1930). Planning for economic progress. J. Educat. Sociol. 4, 2-6: 6.
187 Novikoff, A.B. (1945). The concept of integrative levels and biology. Science 101, 209-215: 213; Huntington, E. (1945). Mainsprings of Civilization; Emerson, A.E. (1954). Dynamic homeostasis: a unifying principle in organic, social, and ethical evolution. Sci. Monthly 78, 67-85: 70.
188 Dobzhansky, T. (1955). Evolution, Genetics, and Man: 338.
189 Emerson, A.E. (1942). Basic comparison of human and insect societies. In: Redfield, R. (ed.). Levels of Integration in Biological and Social Systems (= Biological Symposia, vol. 8), 163-176: 168.
190 a.a.O.: 167.
191 a.a.O.: 167.
192 Waddington, C.H. (1960). Discussion statement. In: Tax, S. (ed.). Evolution after Darwin, vol. III. Issues in Evolution: 148f.
193 Dobzhansky, T. (1958). Evolution at work. Science 127, 1091-1098: 1097.
194 Eibl-Eibesfeldt, I. (1975). Krieg und Frieden aus der

Sicht der Verhaltensforschung: 32.
195 a.a.O.: 34.
196 Riedl, R. (1987). Kultur – Spätzündung der Evolution? Antworten auf Fragen an die Evolutions- und Erkenntnistheorie.
197 Riedl, R. (1976/84). Die Strategie der Genesis. Naturgeschichte der realen Welt: 288.
198 Richter, K. (1999). Die Herkunft des Schönen. Grundzüge der evolutionären Ästhetik: 22.
199 Vgl. Sober, E. (1992). Models of cultural evolution. In: Griffiths, P. (ed.). Trees of Life. Essays in Philosophy of Biology, 17-39: 33.
200 Boll, Franz Christian (1800). Beherzigungen einiger Wahrheiten aus dem Gebiete der Pädagogik und der Philosophie, Neustrelitz: Albanus, Oktav, 147 S.; vgl. Anonymus (1800). [Rez.]. Jenaer Allgemeine Literaturzeitung 4 (Nr. 374), 759-760: 759; Nemnich, P.A. (1801). [Rez.]. Allgemeine Literatur-Zeitung 1, 119-120: 120.
201 Anonymus (1800): 760.
202 Letromi, I. (1806). Lethe. Versuch einiger Grundlinien zur Untersuchung von der Fortdauer und dem Zustande des Menschen nach dem Tode: 109.
203 Fabricius, J.C. (1773/83). Anfangsgründe der öconomischen Wissenschaften: 21.
204 Buquoy, G. von (1815). Die Theorie der Nationalwirthschaft: 37; vgl. auch Dieterichs, J.F.C. (1828/35). Handbuch der speziellen Pathologie und Therapie für Thierärzte und Landwirthe: 669; Sanarelli (1890). [Rez. Monti, A. (1889). Influenza dei prodotti tossici dei saprofiti sulla restituzione della virulenza ai mi croparassiti attenuati. Atti della R. Accad. dei Lincei 2, No. 7]. Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde 7, 779-780: 780.
205 Mauthner, F. (1901). Beiträge zu einer Kritik der Sprache, Bd. 2 Zur Sprachwissenschaft: 594.
206 Genthe, E.T. (1902). Der Kulturbegriff bei Herder: 22.
207 Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels: 226.
208 a.a.O.: 227
209 Koenig, O. (1970). Kultur und Verhaltensforschung. Einführung in die Kulturethologie: 26.
210 a.a.O.: 27.
211 Eibl-Eibesfeldt, I. (1967). Film studies in human ethology. Current Anthropol. 8, 477-479; ders. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 547.
212 Wheeler, W.M. (1926). Review: Watson, J.B. (1926). Behaviorism. Quart. Rev. Biol. 1, 439-443: 442; vgl. Freeman, D. (1967). Anthropology, ethology and verbal behaviour. Man 2, 301-302: 302.
213 Koenig (1970): 17.
214 Koehler, W. (1921). Intelligenzprüfungen an Menschenaffen.
215 Vgl. Kroeber, A.L. (1928). Sub-human culture beginnings. Quart. Rev. Biol. 3, 325-342.
216 a.a.O.: 331.
217 ebd.; vgl. Waal, F. de (2001). The Ape and the Sushi Master (dt. Der Affe und der Sushimeister, München 2002): 224f.
218 Hart, H. & Pantzer, A. (1925). Have subhuman animals culture? Amer. J. Sociol. 30, 703-709: 709.
219 Bronsart, H. von (1924). Die Lebenslehre der Gegenwart. Einführung in die Objektive Philosophie: 75.
220 Imanishi, K. (1952). The evolution of human nature. In: ders. (ed.). Ningen. Mainichi-shinbunsha, 36-94 (japan.); Kawamura, S. (1956). Prehuman culture. Shizen 11, 28-34 (japan.); vgl. Hirata, S., Watanabe, K. & Kawai, S. (2001). "Sweet-potato washing" revisited. In: Matsusawa, T. (ed.). Primate Origins of Human Cognition and Behavior, 487-508: 488; Waal, F. de (2001). The Ape and the Sushi Master (dt. Der Affe und der Sushimeister, München 2002): 202; ders. (2003). Silent invasion: Imanishi's primatology and cultural bias in science. Anim. Cogn. 6, 293-299.
221 Kawamura, S. (1959). The process of subculture propagation among Japanese macaques. Primates 2, 43-60.
222 Kawai, M. (1965). Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese Monkeys on Koshima Islet. Primates 6, 1-30.
223 Itani, J. & Nishimura, A. (1973). The study of infrahuman culture in Japan. A Review. In: Menzel, E. (ed.). Pre-Cultural Primate Behavior, 26-50: 42.
224 Kawamura, S. (1954). On a new type of feeding habit which developed in a group of wild Japanese macaques. Seibutsu Shinka 2 (japan.); Itani, J. (1958). On the acquisition and propagation of a new food habit in the troop of Japanese Monkeys at Takasakiyama. Primates 1, 85-98.
225 Vgl. allgemein: Avital, E. & Jablonka, E. (2000). Animal Traditions. Behavioural Inheritance in Evolution.
226 Vgl. Galef, B.G. Jr. (1992). The question of animal culture. Hum. Nat. 3, 157-178; ders. (1996). Tradition in animals: field observations and laboratory analyses. In: Bekoff, M. & Jamieson, D. (eds.). Readings in Animal Cognition, 91-105; Heyes, C. (1993). Imitation, culture and cognition. Anim. Behav. 46, 999-1010.
227 Huffman, M.A. (1984). Stone play of *Macaca fuscata* in Arashiyama B troop: transmission of a non-adaptive behavior. J. Hum. Evol. 13, 725-735; vgl. de Waal (2001; dt. 2002): 196ff.
228 Kummer, H. (1971). Primate Societies: 13.
229 Lawick-Goodall, J. van (1973). Cultural elements in a chimpanzee community. In: Menzel, E. (ed.). Pre-Cultural Primate Behavior, 144-184.
230 Whiten, A. et al. (1999). Cultures in chimpanzees. Nature 399, 682-685.
231 Lethmate, J. (1991). Haben Schimpansen eine materielle Kultur? Biologie in unserer Zeit 21, 132-139.
232 Vgl. Bonner, J.T. (1980). The Evolution of Culture in Animals; Mundinger, P.C. (1980). Animal cultures and a general theory of cultural evolution. Ethol. Sociobiol. 1, 183-223.
233 Bonner (1980): 10; dt. (1983): 17.
234 van Lawick-Goodall (1973); Wrangham, R.W., McGrew, W.C., Waal, F.B.M. de & Heltne, P.G. (eds.) (1994). Chimpanzee Cultures; Whiten et al. (1999).
235 Hayes, K.J. & Hayes, C.H. (1954). The cultural capacity of chimpanzees. Human Biol. 26, 288-303.
236 Rendell, L. & Whitehead, H. (2001). Culture in whales and dolphins. Behav. Brain Sci. 24, 309-382; Marler, P. & Slabbekoorn, H. (eds.) (2004). Nature's Music. The Science of Birdsong; vgl. Plotkin, H. (2007). The power of culture.

In: Dunbar, R.I.M. & Barrett, L. (eds.). Oxford Handbook of Evolutionary Psychology, 11-19.

237 Voland, E. (2000). Natur oder Kultur? Eine Jahrhundertdebatte entspannt sich. In: Fröhlich, S. (Hg.). Kultur. Ein interdisziplinäres Kolloquium zur Begrifflichkeit, 41-53: 48.

238 Boesch, C. (2003). Is culture a golden barrier between human and chimpanzee? Evol. Anthropol. 12, 82-91: 87; 89.

239 McGrew, W.C. & Tutin, C.E.G. (1978). Evidence for a social custom in wild chimpanzees? Man 13, 234-251: 247f.

240 Vgl. Fischer, J. (2008). Kultivierte Tiere? In: Hüttemann, A. (Hg.). Zur Deutungsmacht der Biowissenschaften, 157-173: 170.

241 Premack, D. & Premack, A.J. (1994). Why animals have neither culture nor history. In: Ingold, T. (ed.). Companion Encyclopedia of Anthropology, 350-365.

242 Hull, D. (1969). What philosophy of biology is not. Synthese 20, 157-184: 163.

243 Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166: 126.

244 van Lawick-Goodall (1973): 161.

245 Galef, B.G. Jr. (1998). Comment. Curr. Anthropol. 39, 605-606.

246 Tomasello, M. (1994). The question of chimpanzee culture. In: Wrangham, R.W., McGrew, W.C., Waal, F.B.M. de & Heltne, P.G. (eds.). Chimpanzee Cultures, 301-317: 313; Boesch, C. & Tomasello, M. (1998). Chimpanzee and human cultures. Curr. Anthropol. 39, 591-604: 602; vgl. auch Tomasello, M., Kruger, A.C. & Ratner, H.H. (1993). Cultural learning. Behav. Brain Sci. 16, 495-552; Riegler, A. (2001). The cognitive ratchet. The ratchet effect as a fundamental principle in evolution and cognition. Cybern. Syst. 32, 411-427.

247 Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition (dt. Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens, Frankfurt/M. 2002): 16.

248 Huxley, J. (1923). Religion and science. Old wine in new bottles. In: ders., Essays of a Biologist, 235-304: 274; vgl. ders. (1941). Man Stands Alone: 4; ders. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 133

249 Eibl, K. (2004). Animal poeta. Bausteine der biologischen Kultur- und Literaturtheorie: 236.

250 Bischoff, T.L. (1867). Ueber die Verschiedenheit in der Schädelbildung des Gorilla, Chimpansé und Orang-Outang: 91.

251 Weismann, A. (1889). Gedanken über Musik bei Thieren und beim Menschen (in: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 589-637): 613.

252 a.a.O.: 636.

253 Ritchie, D.G. (1895). Free-will and responsibility. Int. J. Ethics 5, 409-431: 426.

254 Tomasello, M. (1990). Cultural transmission in the tool use and communicatory signaling of chimpanzees? In: Parker, S.T. & Gibson, K.R. (eds.). "Language" and Intelligence in Monkeys and Apes, 274-311: 305f.; Lethmate, J. (1991). Haben Schimpansen eine materielle Kultur? Biologie in unserer Zeit 21, 132-139: 138.

255 Bates, E. (1979). The Emergence of Signals. Cognition and Communication in Infancy; Halliman, E. (1984). Biological evolution and the emergence of a cultural being. In: Duster, T. & Garrett, K. (eds.). Cultural Perspectives on Biological Knowledge.

256 Galef, B.G. Jr. (1992). The question of animal culture. Hum. Nat. 3, 157-178; Tomasello, Kruger & Ratner (1993); Tomasello, M. & Call, J. (1997). Primate Cognition; Premack & Premack (1994): 354ff.

257 Wickler, W. (1967). Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Heberer, G. (Hg.). Die Evolution der Organismen, Bd. 1, 420-508: 441f.

258 Assmann, J. (1992). Das kulturelle Gedächtnis: 22.

259 a.a.O.: 23.

260 White, L.A. (1959). The concept of culture. Amer. Anthropol. 61, 227-251: 234; Washburn, S. & Benedict, B. (1979). Non-human primate culture. Man 14, 163-164; Bloch, M. (1991). Language, anthropology and cognitive science. Man 26, 183-198.

261 Hediger, H. (1980). Tiere verstehen. Erkenntnisse eines Tierpsychologen: 296.

262 a.a.O.: 298.

263 Frankfurt, H.G. (1971). Freedom of the will and the concept of a person. J. Philos. 68, 5-20: 7.

264 Cassirer, E. (1923-29). Philosophie der symbolischen Formen, 3 Bde. (Darmstadt 1994): III, 322f.

265 Simmel, G. (1918). Lebensanschauung. Vier metaphysische Kapitel (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 252.

266 Vgl. Eisenberg, L. (1972). The *human* nature of human nature. Science 176, 123-128.

Literatur

Bonner, J.T. (1980). The Evolution of Culture in Animals (dt. Kultur-Evolution bei Tieren, Hamburg 1983).

Mundinger, P.C. (1980). Animal cultures and a general theory of cultural evolution. Ethol. Sociobiol. 1, 183-223.

Lumsden, C.J. & Wilson, E.O. (1981). Genes, Mind and Culture. The Coevolutionary Process.

Boyd, R. & Richardson, P.J. (1985). Culture and the Evolutionary Process.

Galef, B.G. Jr. (1992). The question of animal culture. Human Nature 3, 157-178.

Wrangham, R.W., McGrew, W.C., Waal, F.B.M. de & Heltne, P.G. (eds.) (1994). Chimpanzee Cultures.

McGrew, W.C. (1998). Culture in nonhuman primates? Annu. Rev. Anthropol. 27, 301-328.

Waal, F. de (2001). The Ape and the Sushi Master (dt. Der Affe und der Sushimeister, München 2002).

Kulturwissenschaft

Die Bezeichnung ›Kulturwissenschaft‹ kommt Ende des 18. Jahrhunderts auf und bezieht sich zunächst auf die Wissenschaft der Landnutzung (Stumpf 1786).[1] Noch in den 1830er Jahren erscheint das Wort vereinzelt in dieser Bedeutung.[2] Daneben wird es aber seit Ende der 1830er Jahre in erster Linie auf die Geistes- und Sozialwissenschaften bezogen: M. von Lavergne-Peguilhen konzipiert die »Kulturwissenschaft« 1838 als eine von vier Subdisziplinen der »Gesellschaftswissenschaft«, und er stellt sie neben die »Bewegungswissenschaft«, »Productionswissenschaft« und »Staatswissenschaft«.[3] Die Aufgabe der Kulturwissenschaft besteht für den Verfasser darin, »die Gesetze festzustellen, auf welche die Vervollkommnung der Menschen und der Völker beruht«.[4] In seiner Systematik der Disziplinen steht die Kulturwissenschaft bei Lavergne-Peguilhen »in der Mitte zwischen den rein philosophischen und rein practischen Wissenschaften«.[5] Offenbar im Anschluss daran grenzt F. Schmitthenner die »Culturwissenschaft« 1839 von der Ökonomie ab, insofern es in ihr um die »Production geistiger Güter« gehe.[6] Nach der Bestimmung G. Klemms von 1854 bezieht sich die Kulturwissenschaft auf die »materiellen Grundlagen der menschlichen Cultur«.[7]

Eine Kulturwissenschaft ist eine systematische Untersuchung von kulturellen Einstellungen, Handlungen und Erzeugnissen. Die kulturelle Dimension dieser Phänomene bedingt es, dass sie nicht primär um biologischer Zwecke willen existieren, sondern einer selbstbezüglichen Dynamik folgen, also gleichsam um ihrer selbst willen hervorgebracht und gepflegt werden. Der theoretische Ansatz der Kulturwissenschaften beruht damit nicht auf biologischen Begriffen – und kann die kulturellen Phänomene auch nur in zweiter Linie als biologische Anpassungen verstehen. Die Relevanz der Biologie für die Kulturwissenschaften besteht im Wesentlichen in einer Untersuchung der evolutionären Bedingungen der Entstehung und Stabilisierung von kulturellen Einstellungen. Auch die innere Systematik der Kulturwissenschaften beruht auf kulturellen Konzepten und kann z.B. der Unterscheidung der klassischen Wertebegriffe des ›*Wahren*‹, ›*Guten*‹, ›*Schönen*‹ und ›*Nützlichen*‹ folgen. In Bezug auf den Beitrag der Biologie ergibt sich daraus eine Einteilung in *Evolutionäre Erkenntnistheorie*, *Evolutionäre Ethik*, *Evolutionäre Ästhetik* und *Evolutionäre Technik*.

Kunsttriebe (Reimarus 1760) *385*
Schönheitstrieb (Anonymus 1793) *386*
Kulturwissenschaft (Lavergne-Peguilhen 1838) *374*
Biotechnik (Booth & Morfit 1852) *392*
Evolutionäre Psychologie (Physicus 1874) *380*
Evolutionäre Ethik (Coupland 1884) *381*
Evolutionistische Ästhetik (Nordau 1885) *385*
Biomechanik (Delage 1895) *391*
Evolutionäre Ästhetik (McIlraith 1896) *385*
Biotechnologie (Anonymus 1900) *392*
Evolutionäre Technologie (Haddon 1907) *390*
Evolutionäre Erkenntnistheorie (Boodin 1910) *377*
Bionik (Steele 1958) *392*
Umwelt der evolutionären Angepasstheit (Bowlby 1969) *391*

Mit den Arbeiten H. Rickerts seit Ende des Jahrhunderts gewinnt der Begriff zentrale Bedeutung in den Bemühungen, die philosophischen Grundlagen der Wissenschaften von den werteorientierten Handlungen des Menschen und deren Produkten gegenüber den Naturwissenschaften abzugrenzen. ↑Kultur definiert Rickert als »die Gesamtheit der realen Objekte, an denen allgemein anerkannte Werte oder durch sie konstituierte Sinngebilde haften, und die mit Rücksicht auf diese Werte gepflegt werden«.[8] Die im Kulturschaffen realisierten Werte haben nach Rickert eine eigene Daseinsform in ihrer *Geltung*. Der Unterschied zwischen Kulturwissenschaft und Naturwissenschaft hängt nach Rickert nicht an der Gegenüberstellung von Psychologie und Physiologie oder Geist und Körper, weshalb er die Bezeichnung ›Geisteswissenschaften‹ ablehnt. Es sei durchaus möglich, »seelisches Leben als solches auch als Natur zu betrachten«, und es komme in der Rede von den »geistigen Werten« daher »nicht auf das Geistige, sondern die Werte an«.[9] In dieser Beziehung zu Werten bilde die Kultur »den sachlichen Gegensatz zur Natur«.[10] Eine besondere Verbindung zieht Rickert zwischen den Kulturwissenschaften und den Geschichtswissenschaften; er stellt – im Anschluss an W. Windelband – die »generalisierende Begriffsbildung« der Naturwissenschaften und die »individualisierende Begriffsbildung« der Geschichtswissenschaften einander gegenüber: »Die Wirklichkeit wird Natur, wenn wir sie betrachten mit Rücksicht auf das Allgemeine, sie wird Geschichte, wenn wir sie betrachten mit Rücksicht auf das Besondere und Individuelle«.[11] Die Kulturwissenschaften verfahren nach Rickert allerdings nicht immer nach einer individualisierenden Begriffsbildung; auch eine generalisierende Kulturwissenschaft hält er für möglich.[12] Zentral ist für Rickert allein der Bezug zu den Werten. Rickert gibt zunächst eine Aufzählung der Fel-

der, die die Themen der Kulturwissenschaften bilden und nennt hier die Religion, die Kirche, das Recht, den Staat, die Sitten, die Wissenschaft, die Sprache, die Literatur, die Kunst und die Wirtschaft.[13] Später gliedert er die Kulturwerte in die »sechs Wertgebiete« der Wissenschaft, Kunst, Mystik, Ethik, Liebe und Religion.[14]

Neben der Einteilung Rickerts wird im 20. Jahrhundert eine Vielzahl weiterer Gliederungen für die Wertebereiche vorgeschlagen.[15] Eine einfache Klassifikation der Wertgebiete besteht in einer Vierteilung in vier Sphären der »unbedingten Selbstgestaltung des Subjekts«: Neben die klassischen Trias des *Wahren* (Erkenntnistheorie), *Guten* (Ethik) und *Schönen* (Ästhetik) tritt als vierter Wert das *Nützliche*, das im ökonomisch-sozialen Handeln und der Technik verwirklicht wird (vgl. Tab. 155).[16] Nach dieser Vierteilung kann eine evolutionäre Betrachtung der Entwicklung des werteorientierten Handelns des Menschen in den vier Disziplinen der *Evolutionären Erkenntnistheorie*, *Evolutionären Ethik*, *Evolutionären Ästhetik* und *Evolutionären Technik* (oder *Biotechnik*) erfolgen. Jede dieser Disziplinen kann als »empirische Kulturwissenschaft«[17] betrachtet werden, weil der Grundbegriff, an dem sich ihre empirische Forschung orientiert, jeweils ein Wertbegriff ist. Diese Begriffe entfalten eine jenseits der biologischen Systematik liegende Ordnung von Erkenntnissen, und dennoch können sie von biologischer Seite aus erforscht werden, wenn auch nach Maßgabe nichtbiologischer Begriffe, geleitet also von einem außerbiologischen Interesse.

Evolutionäre Kulturwissenschaften

Die biologisch-evolutionstheoretischen Ansätze für Erklärungen in den verschiedenen kulturellen Bereichen stimmen darin überein, dass sie deren Autonomie und die traditionelle Annahme von irreduziblen »Werten« als den letzten Zielen der Handlungsorientierung hinterfragen und stattdessen für deren Rückführung auf Gesichtspunkte der biologischen Nützlichkeit argumentieren. Es soll der Nachweis erbracht werden, dass auch das kulturelle Handeln des Menschen biologisch adaptiv ist, insofern es zur Maximierung des reproduktiven Erfolgs eines Individuums beiträgt oder zumindest in einem Kontext geformt wurde, in dem ein solcher Beitrag für seine Stabilisierung und soziale Ausbreitung relevant war.

Die ältere Debatte bis in die 1980er Jahre verläuft zumeist entlang klarer disziplinärer Grenzen zwischen Biologie und Philosophie. Während Biologen wie K. Lorenz dafür argumentieren, die Grundlagen geisteswissenschaftlicher Theorien (z.B. Kants Kategorien oder andere Prinzipien der Erkenntnis) als Strukturen eines angeborenen und an die objektive Welt angepassten »Erkenntnisapparates« zu erklären[18] (s.u.), plädieren Philosophen vielfach für eine Trennung der Fragen von *Genese* und *Geltung*. So argumentiert H.M. Baumgartner 1981, die Vernunft könne nicht durch Evolution erklärt werden, denn die Vernunft könne grundsätzlich »aus sich selbst nicht heraustreten«[19] und durch ein anderes als sie selbst beurteilt werden: »Das Faktum der Vernunft, ihre Nichthintergehbarkeit und Absolutheit, ist grundsätzlich unerklärbar, schon gar nicht durch eine Geschichte. […] ›Die Rückseite des Spiegels‹ ist nur durch den Spiegel erkennbar: sie ist die Spiegelung seiner Vorderseite«[20].

Selbst wenn nach dieser philosophischen Argumentation nicht bestritten wird, dass Erkenntnis, Moral und Kunst durch Mittel vollzogen werden, die in der Evolution entstanden sind, folgt daraus noch keine Festlegung der kulturellen Leistungen auf die biologischen Zwecke der Nützlichkeit für Selbsterhaltung und Reproduktion. Selbst wenn also kulturelle Praktiken wie etwa künstlerisches Schaffen oder musikalische Aufführungen (von Männern) biologisch erklärt werden können als (bis in die Gegenwart recht erfolgreiche) Paarungsstrategien, die evolutionsgeschichtlich vor dem Hintergrund einer Konkurrenz um Paarungspartner entstanden sind[21], schließt dies eine (sekundäre) Bewertung und Systematisierung dieser Praktiken nach internen (kunst- oder musikwissenschaftlichen) Kriterien, die jenseits der biologischen Referenzen stehen und für die Motivation von Handlungen wirkmächtig werden können, nicht aus.

		Handlungsziel	
		Mittelzweck (Humanum)	Selbstzweck (Transhumanum)
Geltungsanspruch	subjektiv (situativ, kulturrelativ)	*das Gute (Ethik)*	*das Schöne (Kunst)*
	objektiv (Fortschritt)	*das Nützliche (Wirtschaft)*	*das Wahre (Wissenschaft)*

Tab. 155. Kreuzklassifikation von kulturellen Werten: eine Gliederung der kulturellen Werte und Gegenstände der Kulturwissenschaften (Einteilung der Wertebereiche nach Wagner, H. (1959). Philosophie und Reflexion: 299ff.; Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 137ff.).

Nach der klassischen philosophischen Position ist es für die Orientierung des menschlichen Handelns möglich, sich von diesen Zwecken zu emanzipieren und eine gegenüber den evolutionär-biologischen Referenzen autonome Ordnung zu entwickeln. Insofern gilt das evolutionäre Gewordensein für die innere Systematik, Anerkennung und Rechtfertigung kultureller Einstellungen als irrelevant – und der Bereich des Kulturellen ließe sich geradezu über diese Distanz zur biologischen Determination definieren: Kulturelle Einstellungen wären damit solche, die nicht primär um biologischer Zwecke willen betrieben werden, sondern die einer selbstbezüglichen Dynamik folgen, also gleichsam um ihrer selbst willen gepflegt werden.[22] Als kulturell wären damit solche Wesen ausgezeichnet, die in der Lage sind, ihr Handeln systematisch und begründet nach anderen Zielen auszurichten als den biologischen Zwecken der Selbsterhaltung und Fortpflanzung.

Von Vertretern der evolutionären Perspektive wird der Verzicht auf eine strikte Trennung zwischen empirischer Wissenschaft und reflektierender Philosophie als ein Vorzug ihres Ansatzes gewertet.[23] Zwischen den Prinzipien von Erkenntnis, Moral und Kunst

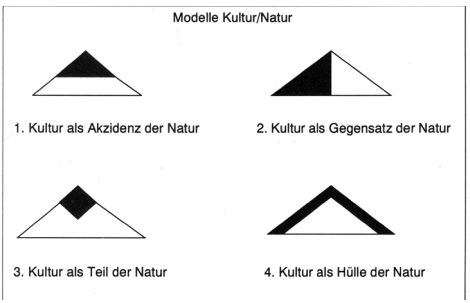


Abb. 261. Symbolische Darstellung von vier gängigen Begriffen der Kultur. 1. Kultur als Akzidenz der Natur, als etwas »Aufgesetztes«, als »Überbau«, der einer tragenden Substanz bedarf;. 2. Kultur als Gegensatz der Natur, als das von Menschen »Gemachte«, im Gegensatz zu dem von der Natur aus »Gegebenen«; 3. Kultur als Teil der Natur, der in der Evolution geworden ist und in die Natur eingebunden ist; 4. Kultur als Hülle der Natur, insofern die Natur immer nur durch eine Kultur erfasst wird. Den vier Modellen entspricht jeweils ein Verhältnis zwischen Kulturwissenschaft und Naturwissenschaft: 1. Kulturwissenschaft als Kompensation der Naturwissenschaft, 2. Kulturwissenschaft als Komplement der Naturwissenschaft, 3. Kulturwissenschaft als Spezifizierung der Naturwissenschaft, und 4. Kulturwissenschaft als Reflexionsrahmen der Naturwissenschaft (aus Gerndt, H. (2000). Zielorientierungen oder: Wieviele Kulturbegriffe braucht Volkskunde als empirische Kulturwissenschaft? In: Fröhlich, S. (Hg.). Kultur. Ein interdisziplinäres Kolloquium zur Begrifflichkeit, 215-228: 220).

auf der einen Seite und den evolutionstheoretischen Analysen auf der anderen Seite wird kein einseitiges, fundamentalistisches Begründungsverhältnis gesehen, sondern vielmehr eine wechselseitige Abhängigkeit: Alle wissenschaftlichen Aussagen, seien sie erkenntnistheoretische, ethische, ästhetische oder biologische, stehen nach Überzeugung der Anhänger evolutionärer Theorien in einem holistischen Netz, für das Beziehungen der Kohärenz und Konsistenz entscheidend sind, nicht aber hierarchische Ableitungen ausgehend von ersten, apriorischen Prinzipien, die eine Begründung von überzeitlichen kulturellen »Werten« ermöglichen.

Gegen die evolutionäre Perspektive auf die Kulturwissenschaften wird eine Reihe von Einwänden vorgebracht. Diese zielen u.a. auf die Grundannahmen und methodologischen Voraussetzungen. So wird bemängelt, dass vielfach allein auf den ersten Blick plausible, aber gänzlich hypothetische Geschichten (»just-so stories«) erzählt werden, ohne alternative Erklärungen überhaupt zu berücksichtigen. Bestritten wird außerdem, dass es ausreichend empirisches Material gibt, um die Evolution der menschlichen Kultur und Kognition zu rekonstruieren. Auch die Annahme einer nur geringen Evolution seit der Steinzeit ist angesichts der nachgewiesenermaßen sehr schnellen Evolution von Verhaltensmustern sehr fraglich.

Kritisiert werden kann in der durchgehend evolutionstheoretischen Beschreibung kultureller Prozesse daneben die Vernachlässigung der für *Geschichte* zentralen Dimensionen der Gründe, Absichten und wechselseitigen Anerkennung von Normen. Die universale Anwendung darwinscher Ideen enthält für P. Stekeler-Weithofer die Gefahr eines »dogmatischen Monismus« mit dem Ziel von »universellen Angleichungen verschiedenster Arten von Entwicklungen an das Paradigma der Natur-Evolution«.[24] A. Hüttemann kritisiert daneben, dass die pauschale Anwendung evolutionärer Erklärungen auf jedes kulturelle Phänomen ungerechtfertigt ist, weil nur solche Erscheinungen einer evolutionären Analyse zugänglich seien, die in Abhängigkeit von in der Evolutionsgeschichte relevanten Faktoren variieren.[25] Dies gelte z.B. nicht für die ästhetischen Präferenzen von Menschen bestimmter sozialer Schichten oder den Zusammenhang von Tischsitten mit der Struktur einer Gesellschaft (die es im Pleistozän noch nicht gab). Nur universale Voraussetzungen der Kultur, nicht aber die jeweiligen Merkmale spezifischer Kulturen könnten also auf evolutionstheoretischer Grundlage erklärt werden. Die Historizität und der offene Horizont der menschlichen Kulturen macht nicht nur die

Rede von einem konstanten Wesen des Menschen problematisch, sondern auch die Anwendung einfacher Erklärungsmuster für das breite Spektrum kultureller Phänomene.[26]

Es erscheint daher angemessen, die evolutionstheoretisch-biologische und die kulturwissenschaftlich-historische Analyse als zwei wissenschaftliche Ansätze anzusehen, die nebeneinander bestehen können, ohne dass einer den anderen überflüssig macht und ersetzen kann. Die evolutionäre Analyse hat insbesondere keine Mittel, die historischen Bedeutungen kultureller Phänomene, ihre Intentionen und Rezeptionen, ihre Traditionen und Transformationen angemessen zu beschreiben.[27] Den kumulativen Kontingenzen der Kulturgeschichte und den fitnesstranszendierenden Systematisierungen der Kulturwissenschaften kann ein universales Erklärungsschema, das alles auf biologische Anpassungen zurückführt, nicht gerecht werden. Angemessen sind dafür allein die partikularistische Methodologie der Kultur- und Geisteswissenschaften sowie die axiologische Systematik der Philosophie – um den Preis des Verzichts auf universale Erklärungsmodelle für kulturelle Prozesse.

Evolutionäre Erkenntnistheorie

Die Formulierung ›evolutionäre Erkenntnistheorie‹ erscheint offenbar zuerst im Englischen seit Beginn des 20. Jahrhunderts in der Form *evolutionary epistemology*. Bis zur Mitte des Jahrhunderts wird von philosophischer Seite diesem Ansatz in der Regel skeptisch begegnet: »There can be no evolutionary epistemology in the sense of biological chance« (Boodin 1910).[28] Zu einem eigenständigen Forschungsfeld entwickelt sich die Disziplin erst in den 1970er Jahren. Einflussreiche Studien sind für den englischsprachigen Raum ein Aufsatz von D. Campbell über die Philosophie K.R. Poppers mit dem Titel ›Evolutionary epistemology‹ (1974)[29] und für den deutschsprachigen Raum die Monografie ›Evolutionäre Erkenntnistheorie‹ (1975) von G. Vollmer.

Ihren ideengeschichtlichen Ursprung hat die Evolutionäre Erkenntnistheorie in materialistischen Theorien des Geistes, wie sie in prägnanter Form seit Mitte des 18. Jahrhunderts entwickelt werden, z.B. von J.O. La Mettrie und D. Diderot (↑Bewusstsein; Intelligenz). 1777 formuliert J.N. Tetens die Kernüberzeugung der Evolutionären Erkenntnistheorie in diesen Sätzen: »Das körperliche Werkzeug der Seele entwickelt sich auf dieselbige Art, wie der organisirte Körper. Und die Seele selbst entwickelt sich auf eine analoge Art«.[30]

Als der eigentliche »Vater der Evolutionären Erkenntnistheorie« (Engels 1989)[31] gilt aber C. Darwin. Darwin sieht durch seine Theorie auch die Psychologie auf eine neue Basis gestellt. Bereits in seinem Hauptwerk von 1859 betrachtet er die mentalen Fähigkeiten als stufenweise entstanden (»necessary acquirement of each mental power and capacity by gradation«).[32] In einer kurzen Bemerkung aus seinen Notizbüchern wird deutlich, dass Darwin selbst eine evolutionäre Entstehung der ewigen Ideen im Sinne Platons für möglich hält. Er deutet sie als Prinzipien, die stammesgeschichtlich über Erfahrungen erworben sind: »Plato […] says in Phaedo that our ›necessary ideas‹ arise from the preexistence of the soul, are not derivable from experience. – read monkeys for preexistence«.[33] Ähnliche Anschauungen äußert 1855 H. Spencer mit der Annahme, dass das vor jeder Erfahrung liegende Wissen von Individuen einer Generation das Ergebnis eines Lernens von Individuen älterer Generationen gewesen sein könnte. Spencer bemüht sich damit ausdrücklich um eine vermittelnde Position zwischen der klassischen Alternative von Rationalismus versus Empirismus.[34]

Im deutschsprachigen Raum entwickelt sich die Evolutionäre Erkenntnistheorie v.a. in Auseinandersetzung mit der theoretischen Philosophie I. Kants. Bereits E. Haeckel hält es für einen großen Fehler der kantischen Philosophie, »daß seiner kritischen ›Erkenntnistheorie‹ die physiologischen und phylogenetischen Grundlagen fehlten«. In kantischer Terminologie fährt er fort: »Die wunderbare Fähigkeit zu Erkenntnissen a priori ist aber ursprünglich entstanden durch Vererbung von Gehirnstrukturen, die bei den Vertebratenahnen des Menschen langsam und stufenweise durch Anpassung an synthetische Verknüpfung von Erfahrungen, von Erkenntnissen a posteriori erworben wurden«. Auch die von Kant als a priori angesehenen Urteile seien »auf stetig wiederholte Erfahrungen und darauf gegründete Schlüsse a posteriori zurückzuführen«.[35]

Für G. Simmel ist es 1895 schon keine originelle These mehr, »daß das menschlische Erkennen aus praktischen Notwendigkeiten der Lebenserhaltung und Lebensfürsorge entsprungen sei«[36]; dies sei vielmehr eine schon längst ausgesprochene Vermutung, der er sich anschließt. Er erläutert diese Theorie folgendermaßen: »unter den unzähligen psychologisch auftauchenden Vorstellungen sind einige, die durch ihre Wirkungen für das Handeln des Subjekts sich als nützlich, lebenfördernd für dieses erweisen. Diese fixiren sich auf den gewöhnlichen Wegen der Selektion und bilden in ihrer Gesamtheit die wahre Vorstellungswelt«.[37] Es liege damit eine »Begründung

der Wahrheit auf die Nützlichkeit« vor.[38] Der Vorteil einer solchen Theorie liegt nach Simmel in der Auflösung des alten Dualismus zwischen ideal angenommener Wahrheit und realer Erfahrung, »weil die Erfahrung über die Wirkung des Handelns zugleich die Wahrheit schafft«.[39]

Auch im Detail der Formulierung weist die Darstellung der These bei J. Reinke von 1899 auf die späteren Auffassungen voraus. Reinke schreibt: »Ich halte unser Gehirn für einen dem richtigen Erkennen der Dinge an sich angepassten Apparat, wie die Flossen dem Schwimmen, die Flügel dem Fliegen, die Augen dem Sehen richtig angepasst sind; doch reicht dies Erkennen über gewisse Grenzen nicht hinaus«.[40]

Auch L. Boltzmann ist 1905 der Meinung: die »Denkgesetze werden im Sinne Darwins nichts anderes sein als ererbte Denkgewohnheiten«.[41] Das Gehirn des Menschen betrachtet Boltzmann als ein »Organ zur Herstellung von Weltbildern«, das sich wie die Organe anderer Organismen durch die Selektion herausgebildet und wegen der »großen Nützlichkeit dieser Weltbilder für die Erhaltung der Art« bewährt habe.[42]

Im englischsprachigen Kontext hat insbesondere der amerikanische Pragmatismus einen erheblichen Einfluss auf die Entwicklung der Evolutionären Erkenntnistheorie. J. Dewey sieht den Geist 1910 im Wesentlichen als ein Instrument zur Kontrolle des Umweltverhältnisses eines Organismus.[43]

Ungeachtet der vielen Vorläufer gilt erst K. Lorenz' Aufsatz über ›Kants Lehre vom Apriorischen im Lichte gegenwärtiger Biologie‹ aus dem Jahr 1941 als das eigentliche Gründungsdokument der Evolutionären Erkenntnistheorie. Darin äußert Lorenz die Überzeugung, die menschlichen Erkenntnismittel seien in der Evolution entstanden und deshalb als Anpassungen an eine real existierende Welt zu verstehen: »Unsere vor jeder individuellen Erfahrung festliegenden Anschauungsformen und Kategorien passen aus ganz denselben Gründen auf die Außenwelt, aus denen der Huf des Pferdes schon vor seiner Geburt auf den Steppenboden, die Flosse des Fisches, schon ehe er dem Ei entschlüpft, ins Wasser paßt«.[44] Vom menschlichen »Erkenntnisapparat« schreibt Lorenz, dass er »auf stammesgeschichtlich gewordenen, erblichen Differenzierungen des Zentralnervensystems beruht, die eben gattungsmäßig erworben sind und die erblichen Dispositionen, in gewissen Formen zu denken, bestimmen«.[45]

Doktrinäre Form gewinnt die Evolutionäre Erkenntnistheorie mit den Schriften G. Vollmers seit Mitte der 1970er Jahre (vgl. Tab. 156). Vollmer bemüht sich um eine Einordnung der biologisch fundierten Erkenntnistheorie im Verhältnis zu Erkenntnistheorien traditionellen Typs und verteidigt vehement die Vorzüge der ersteren. Die sich daran anschließende Debatte um Status und Legitimität der Evolutionären Erkenntnistheorie bildet die erste intensive Auseinandersetzung zwischen Biologen und Philosophen im deutschsprachigen Raum.[46]

Kritik

Aufgrund der ausgeprägten idealistischen Tradition der Erkenntnistheorie in Deutschland wird ihre Fundierung auf den Ergebnissen einer empirischen Wissenschaft von vielen Philosophen entschieden abgelehnt. Schon H. Rickert bemerkt in seinem Plädoyer für eine Trennung von »Lebenswerten« und »Kulturwerten« aus dem Jahr 1911 und in seiner späteren Kritik der Lebensphilosophie: »Die biologistische Erkenntnistheorie bedeutet im Prinzip einen Rückfall in Barbarei. Sie ist auf theoretischem Gebiete die spezifisch kulturfeindliche Richtung«.[47] Als kulturfeindlich erscheint Rickert eine biologistische Erkenntnistheorie, weil sie die kulturbegründende Autonomie der Werte, insbesondere des Werts der Wahrheit, nicht anerkenne, sondern einen Reduktionismus des Wahren auf das Nützliche betreibe. Diese Kritik besteht bis in die Gegenwart als einer der Haupteinwände gegen die Evolutionäre Erkenntnistheorie.

Unbestritten bleibt dabei, dass die Erkenntnis durch solche Mittel vollzogen wird, die in der Evolution entstanden sind. Daraus folgt aber gerade nicht, dass das Erkenntnisvermögen auf die biologischen Zwecke der Nützlichkeit für Selbsterhaltung und Reproduktion festgelegt ist. Es ist im Gegenteil für die menschliche Erkenntnis möglich, sich von diesen Zwecken zu emanzipieren und eine gegenüber der evolutionär-biologischen Ordnung autonome Orientierung zu entwickeln. Insofern ist das evolutionäre Gewordensein für die innere Systematik der Erkenntnis irrelevant.

In diese Richtung argumentiert 1987 P. Bieri, wenn er den Beitrag der Evolutionstheorie auf die Rolle von »evolutionären Kommentaren« einschränken will.[48] Nach Bieri muss das Funktional-Nützliche nicht immer mit dem Wahren einhergehen. Manchmal sei gerade das Falsche das Nützliche. Die Kulturentwicklung besteht nach dieser Argumentation in weiten Teilen gerade darin, sich von der Orientierung am Biologisch-Funktionalen zu lösen. Sie orientiert sich an anderen Gesichtspunkten, z.B. der Idee des Wahren – eine Orientierung, die biologisch dysfunktional sein kann.

1. Empirische Basis
Die EE ist wie jede andere Erkenntnistheorie ein interdisziplinäres Projekt, in das unverzichtbar empirische Elemente eingehen, zumindest insofern sie Bezug auf die empirische Verfasstheit des Menschen nehmen. Diese empirischen Bezüge bilden keineswegs einen vitiösen Zirkel (weil sie mit dem empirischen Wissen das voraussetzen, was durch sie erst konstituiert werden soll), sondern es handelt sich vielmehr um eine fruchtbare selbstkorrigierende Rückkopplungsstruktur (*circulus virtuosus*), um ein System, bei dem keines seiner Teile vor aller Erfahrung vorhanden ist, also unbedingt sichere Geltung beanspruchen kann. Die EE ist damit den Einzelwissenschaften nebengeordnet, und ihre Aussagen sind aufgrund ihres Zusammenhangs mit diesen fallibel.

2. Hypothetischer Realismus
Voraussetzung jeder Wissenschaft ist die Annahme einer bewusstseinsunabhängigen, teilweise erkennbaren Welt, für die alle Aussagen hypothetischen Charakter haben. Diese Annahme und alle weiteren Postulate wissenschaftlicher Erkenntnis sind nicht beweisbar, aber durch den Erfolg ihrer Anwendung zu rechtfertigen.

3. Freiheit der wissenschaftlichen Erkenntnis
Es lassen sich drei Arten von Erkenntnis unterscheiden: Wahrnehmungs-, vorwissenschaftliche und wissenschaftliche Erkenntnis. Wahrnehmungs- und vorwissenschaftliche Erkenntnis enthalten eine selektiv-konstruktive Komponente in den Wahrnehmungs- und Erkenntnisstrukturen: Beim Erkenntnisvorgang erfolgt eine Auswahl des Vorhandenen und eine positive Mitbestimmung des Gegenstandes durch das Subjekt (z.B. in der Farb-, Raum- und Gestaltwahrnehmung). Wissenschaftliche Erkenntnis ist dagegen prinzipiell frei und nicht an apriorische Anschauungsformen und Verstandesbegriffe gebunden, so dass sie den Ergebnissen von Wahrnehmung und vorwissenschaftlicher Erkenntnis widersprechen kann.

5. Materielle Bedingtheit kognitiver Strukturen (Identitätstheorie)
Psychische Strukturen sind materiell bedingt. Deutlich wird dies bereits an der häufig vorliegenden Korrelation von psychischen und physiologischen Erscheinungen (Bewusstsein und Gehirn). Jedem Bewusstseinszustand entspricht genau ein Gehirnzustand. Dieser Sachverhalt kann auch so formuliert werden, dass eigentlich nur ein Zustand vorliegt (Identitätstheorie), der nur verschieden interpretiert wird (psychologisch bzw. physiologisch).

6. Der Erkenntnisapparat als Produkt eines phylogenetischen Anpassungsprozesses
Als Ergebnis der Evolution ist der Erkenntnisapparat in Anpassung an die reale Welt entstanden, weil nur die Übereinstimmung von Erkenntnis- und Realstrukturen Überleben ermöglichte. Der Prozess der evolutiven Anpassung des Erkenntnisapparates an die Umwelt lässt sich anhand tatsächlich vorhandener Passungen nachweisen (z.B. bei der Lichtwahrnehmung). Die Internalisierung invarianter Umweltbedingungen ist ein ökonomisch sinnvolles Prinzip, das sich nicht nur auf die physische, sondern auch auf die logische Struktur der Welt bezieht.

7. Überlegenheit der EE gegenüber traditionellen Erkenntnistheorien
Der Verzicht auf das utopische Vorhaben der Letztbegründung einer Erkenntnistheorie und der enge Zusammenhang der EE mit den Ergebnissen der empirischen Wissenschaften macht ihre Überlegenheit gegenüber traditionellen Erkenntnistheorien aus. Er verlangt nach Kriterien, nach denen eine Erkenntnistheorie geprüft und beurteilt werden kann. Diese Kriterien gleichen wiederum denen, die zur Beurteilung jeder empirischen Theorie herangezogen werden. Sie lauten (1) Widerspruchsfreiheit der Aussagen (interne Konsistenz), (2) Verträglichkeit mit Ergebnissen der Wissenschaften (externe Konsistenz), (3) empirische Widerlegbarkeit der Folgerungen (Prüfbarkeit) und (4) Erklärung von beobachteten Tatsachen (Erklärungswert).

8. Erkennbarkeit der Welt als Folgerung der EE
Neben der direkten Verbindung zwischen der realen Welt und dem Subjekt über die Sinnesorgane liefert die Evolution einen indirekten Zugang zur realen Welt (Dinge an sich) durch die Anpassung der subjektiven Erkenntnisstrukturen. Aufgrund der Kenntnis der Wahrnehmungsdaten und von Hypothesen über den Signalverarbeitungsmechanismus (subjektiver Erkenntnisapparat) kann so das Objekt der realen Welt indirekt erschlossen werden (Projektive Erkenntnistheorie).

9. Identifikation klassischer Probleme der Philosophie als Scheinprobleme
Im Gegensatz von *Rationalismus* und *Empirismus* liegt eine Scheinalternative, weil es zwar ontogenetisch erfahrungsunabhängige Aprioritäten (angeborene Erkenntnisstrukturen) gibt, diese aber durch Anpassung phylogenetisch *a posteriori* entstanden sind. Für den Menschen als Einzelwesen gibt es also, im Gegensatz zum Menschen als biologische Art, synthetische Urteile *a priori*. Auch für den Menschen als Einzelwesen sind die synthetischen Urteile *a priori* nur psychologische Notwendigkeiten, die zwar die Wahrnehmung und Erfahrung bestimmen, von denen sich aber das theoretische Denken befreien kann.

Tab. 156. Thesen und Argumente der Evolutionären Erkenntnistheorie (EE) nach G. Vollmer (in Anlehnung an Vollmer, G. (1975). Evolutionäre Erkenntnistheorie).

Für eine strikte Trennung von Fragen der Genese und Geltung plädiert seit den 1980er Jahren P. Janich. Er stellt fest, dass nicht nur alle erfolgreichen im Sinne von biologisch funktionalen Erkenntnisse auf einer evolutionär entstandenen organischen Ausstattung beruhen, sondern auch alle Täuschungen und Irrtümer. Die biologische Funktionalität liefere damit keinen Ansatz zur Begründung der Unterscheidung von ›wahr‹ und ›falsch‹. Die evolutionäre Perspektive stelle damit auch nicht wirklich eine Erkenntnistheorie bereit, über die der Begriff der Erkenntnis als eines mit Geltungsansprüchen auftretenden Wissens begründet werden könnte, sondern setze einen solchen Begriff vielmehr immer voraus.[49]

Ein unter Philosophen verbreiteter Vorwurf gegenüber der Evolutionären Erkenntnistheorie besteht in dem Einwand, sie enthalte einen argumentativen Zirkel (*circulus vitiosus*).[50] Die Erkenntnisprinzipien bilden demnach die Voraussetzung jeder empirischen Erfahrung und können daher nicht selbst wiederum durch die empirische Erfahrung begründet werden. In seiner Erwiderung auf den Vorwurf gesteht G. Vollmer 1985 diesen Zirkel ein; er beschreibt ihn aber nicht als einen vitiösen, sondern einen »virtuosen Zirkel«: »Wenn hier tatsächlich ein Zirkel vorliegt, so ist es kein vitiöser Zirkel, nicht eine fatale Sackgasse, nicht eine sterile Falle der Selbstbestätigung; es ist viel eher ein virtuoser Zirkel, ein *circulus virtuosus*, eine fruchtbare selbstkorrigierende *Rückkopplungs-Schleife*«.[51] Für Vollmer ist die fehlende strikte Trennung zwischen empirischer Wissenschaft und theoretischer Philosophie gerade ein Vorzug der Evolutionären Erkenntnistheorie. Zwischen den Prinzipien der Erkenntnis und den wissenschaftlichen Aussagen besteht nach Vollmer kein einseitiges, fundamentalistisches Begründungsverhältnis, sondern vielmehr eine wechselseitige Abhängigkeit. Alle wissenschaftlichen Aussagen, seien sie erkenntnistheoretische oder biologische, stehen nach Überzeugung der Anhänger der Evolutionären Erkenntnistheorie in einem holistischen Netz, für das die Beziehungen der Kohärenz und Konsistenz entscheidend sind, nicht aber der hierarchischen Begründung ausgehend von ersten, apriorischen Prinzipien.

Viele Philosophen halten demgegenüber an der strikten methodischen Unterscheidung zwischen der Biologie als einer empirischen Wissenschaft und der Philosophie als einer auf Reflexion beruhenden Disziplin fest. Der biologischen Interpretation wird dabei zugestanden, einen empirischen Nachvollzug, eine evolutionstheoretische Ausdeutung der in erkenntnistheoretischer Reflexion gewonnenen Begriffe zu leisten, z.B. in Evolutionsszenarien über die Entstehung der Erkenntnisvermögen – eine autochthone philosophische Reflexion über die Geltung dieser Vermögen würden sie aber nicht ersetzen. Es könne also zu einer evolutionstheoretischen oder neurowissenschaftlichen Interpretation der Wahrheitsorientierung eines Subjekts oder eines Wissenschaftsbetriebs kommen, nicht aber zu deren evolutionstheoretischer Fundierung: »Die neurowissenschaftliche Aussage ist der gnoseologischen zu korrelieren. Aber es ist die gnoseologische Aussage, die die Sache vorgibt. Die Sache ist geltungsfunktionale Bestimmtheit. Kein polysynaptisches Geschehen ist ohne diese geltungsreflexive Vorgabe als authentische Einheit und als endogene Ordnung zu verstehen« (Flach 1998).[52] Der neurowissenschaftlichen oder evolutionstheoretischen Beschreibung, die an der Funktionalität oder adaptiven Nützlichkeit eines Merkmals orientiert ist, liegt demzufolge eine andere Identifikation und Klassifikation von Prozessen zugrunde als der gnoseologischen Perspektive, die auf die abstrakte Charakterisierung aller an einem Erkenntnisakt beteiligten Subjektsvermögen gerichtet ist.

Evolutionäre Psychologie

In den 1990er Jahren verliert die Debatte um die Evolutionäre Erkenntnistheorie ihre anfängliche Heftigkeit, ohne dass in der Sache eine wirkliche Annäherung vollzogen wurde. Der Fokus des Interesses verschiebt sich von dem anspruchsvollen Unternehmen der biologischen Begründung einer Erkenntnistheorie zu spezielleren Fragen der evolutionstheoretischen Erklärung der menschlichen Wahrnehmungs- und Denkmuster. Nicht mehr primär die begriffliche Grundlage des Erkenntnisvermögens, sondern die emotionalen Mechanismen und Strukturen, die das Erkennen begleiten und steuern, werden im Rahmen der Evolutionstheorie gedeutet. Seit den frühen 1990er Jahren läuft dieser Ansatz unter dem Titel ***Evolutionäre Psychologie***. Der Ausdruck erscheint zwar bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts (Physicus 1874: »explain the origin of this instinct [of cruelty: »inflicting pain for its own sake«] by evolutionary psychology«[53]; Shields 1877: »the latest evolutionary psychology of Spencer, Maudsley and Chauncey«[54]) – zur großen Konjunktur des Feldes kommt es aber erst gut hundert Jahre später[55].

Kennzeichnend für die Evolutionäre Psychologie ist die Annahme einer Vielzahl von bereichsspezifischen »Modulen«, die als Anpassungen an spezifische Kontexte entstanden sind. J. Tooby und L. Cosmides gehen 1995 von Hunderten oder gar Tausenden solcher funktionaler Module beim Menschen aus (»our cognitive architecture resembles a confede-

ration of hundreds or thousands of functionally dedicated computers (often called modules) designed to solve adaptive problems endemic to our hunter-gatherer ancestors«).[56] Sie gehen von Modulen u.a. für Gesichtserkennung, Partnerbindung, Eifersucht, Schlangenangst etc. aus. Es ist allerdings umstritten, ob diese domänenspezifischen Module tatsächlich als angeborene Strukturen existieren. D.J. Buller verteidigt 2005 die Auffassung vom Gehirn als einem allgemeinen Problemlösungsmechanismus, der durch Lernen in spezifischen Situationen geformt wird.[57] Für die Hypothese einer Vielzahl von Modulen spricht es nach Auffassung der Verteidiger der Evolutionären Psychologie, dass schlussfolgerndes Denken, das sich auf spezifische (soziale) Kontexte bezieht, sehr viel zuverlässiger erfolgt als rein formales Denken. So soll es ein spezifisches Modul zur Enttarnung von Betrügern in sozialen Interaktionen geben, weil Probanden in Testsituationen sehr sicher Betrüger identifizieren können, auch wenn sie ein ähnliches Verhalten in anderen Kontexten nicht erkennen.[58]

Ein wichtiges Konzept der Evolutionären Psychologie ist das der ***Umwelt der evolutionären Angepasstheit*** (»Environment of Evolutionary Adaptedness«; EEA). Bezeichnet werden mit diesem Ausdruck – der auf den Bindungsforscher J. Bowlby zurückgeht (Bowlby 1969: »Man's Environment of Evolutionary Adaptedness«[59]) – die Verhältnisse der Umwelt, die zur Zeit der Entstehung von angepassten Verhaltensmustern beim Menschen herrschten.[60] Betont wird damit, dass die in der Evolutionären Psychologie untersuchten kognitiven Muster nicht als Anpassungen an die gegenwärtige, sondern eben die vergangene Umwelt zur Zeit der Steinzeit zu erklären sind. Adaptationistische Erklärungen menschlichen Handelns im Rahmen der Evolutionären Psychologie müssen also nicht die These einschließen, dass sich Menschen in der gegenwärtigen Umwelt optimal im Hinblick auf ihre Fitnessmaximierung verhalten. Die Verhaltensmuster werden vielmehr nur als an die Umwelt der Vergangenheit angepasst gedeutet. Das adaptive Design zeigt sich also eher auf der psychologischen Ebene von Verhaltensdispositionen als auf der Ebene des tatsächlichen Verhaltens.[61] Die Menschen werden damit nicht als aktuelle Fitnessmaximierer (»fitness-maximizers«) gesehen, sondern als *Anpassungsausführer* (»adaptation executers«[62]) oder wie es L. Cosmides und J. Tooby 1997 formulieren: »our modern skulls house a Stone Age mind«[63] (vgl. 1989: »evolutionary theory does not itself constitute a theory of human nature: Instead, it is a theory of how human nature came to be, and an invaluable tool in the campaign to discover what human nature actually is«[64]).

Die Evolutionäre Psychologie gibt für zahlreiche kulturelle Charakteristika des Menschen, denen eine universelle Verbreitung zugeschrieben wird, die aber häufig nur vage definiert sind, evolutionäre Erklärungen. Diese reichen von geschlechtstypischen Partnerwahlkriterien (Männer: Status; Frauen: Jugend und Gesundheit) über Präferenzen für bestimmte Landschaftstypen (Ideal des Englischen Gartens, das in gewissen Aspekten der Savanne ähnelt, indem es in Form einzeln stehender Bäume gleichzeitig Aussichts- und Rückzugsplätze bereitstellt und in Form von Bächen und kleinen Seen den Zugang zu frischem Wasser ermöglicht) bis hin zu ästhetischen Vorlieben für ein bestimmtes Maß an Realismus und Regelmäßigkeit gegenüber Abstraktheit in Gemälden (das eine Ausgewogenheit herstellt zwischen Vertrautheit und Orientierung auf der einen Seite sowie dem Geheimnis- und Verheißungsvollen auf der andern Seite). Von der Fruchtbarkeit dieser Ebene spezifischer evolutionärer Deutungen sind inzwischen nicht nur Biologen überzeugt, auch in den Geistes- und Kulturwissenschaften selbst findet sie zunehmend Aufmerksamkeit (Menninghaus 2003; Eibl 2004; 2009).[65]

Kritisch wird gegen die Erklärung vieler psychologischer Dispositionen des Menschen als Anpassungen an die pleistozäne Umwelt u.a. eingewandt, dass diese Umwelt in ihren entscheidenden sozialen Dimensionen nur wenig bekannt ist und dass auch nach Ende des Pleistozäns noch genug Zeit für die Wirksamkeit einer Selektion im Sinne der Anpassung an andere (soziale) Umwelten war. Die psychologischen Dispositionen des menschlichen Handelns erscheinen insgesamt als zu vielfältig, als dass sie alle als Anpassungen an eine bestimmte Umwelt vor einigen Tausend Jahren erklärt werden könnten.[66]

Evolutionäre Ethik

Gegen Ende des 19. Jahrhunderts werden intensive Diskussionen über die Entwicklung der Moral im Laufe der Evolution geführt. In ihrem Rahmen wird auch der Begriff ›Evolutionäre Ethik‹ geprägt. Er erscheint in verschiedenen Varianten. Im Englischen als *evolutional ethics* (Sidgwick 1876)[67], als *evolutionary ethics* (Coupland 1884)[68] oder als *evolutionist ethics* (Anonymus 1885)[69] und im Deutschen als *Entwicklungsethik* (Tille 1895)[70].

Antike: Natürliche Tugenden?

Viele Naturforscher erblicken in einigen Verhaltensformen der Tiere Vorformen oder auch bereits das Wesen des ethischen Handelns. *Natürliche Tugen-*

den (»φυσικαὶ ἀρεταί«) sprechen schon Platon und Aristoteles den Tieren und Kleinkindern zu, z.B. eine natürliche Besonnenheit und Tapferkeit.[71] Dabei handelt es sich jedoch um uneigentliche Tugenden, denn für Platon und Aristoteles zeichnet sich das wahrhaft tugendhafte Handeln dadurch aus, dass es das Gute um des Guten willen anstrebe, und nicht um des Nützlichen oder Angenehmen willen, d.h. es erfolge nicht aus Leidenschaft.[72] Ein selbstgefährdendes Verhalten von Tieren (z.B. in der Verteidigung des Nachwuchses) wird daher ausdrücklich nicht als tapfer beschrieben, weil es eben aus Leidenschaft geschehe.[73] In einem wahrhaft tugendhaften Handeln komme zu der natürlichen Leidenschaft die (durch Überlegung und Vernunft geleitete) Einsicht in das Gute hinzu – und diese würde den Tieren gerade fehlen.[74] Unterstützt wird diese Ansicht auch in der Stoa, in der allgemein die Unterschiede zwischen Mensch und Tier betont werden.[75] Als Gegenbewegung gegen die stoische These von der Unvernunft der Tiere entwickelt sich jedoch eine Ansicht, der zufolge auch den Tieren Tugenden zukämen (und in gleicher Weise auch Laster), nach Philon und anderen sogar die vier Kardinaltugenden Verstand, Mäßigkeit, Tapferkeit und Gerechtigkeit.[76] Plutarch argumentiert mit einer Figur in einem Dialog, die Tiere hätten sogar eine größere Fähigkeit zur Tugend als der Mensch, weil sie ohne Befehl und Belehrung, aus ihrer Natur heraus tugendhaft handelten.[77] Illustriert wird die Zuschreibung von Tugenden zu den Tieren durch zahlreiche mehr oder weniger phantastische Erzählungen von tugendhaftem Verhalten einzelner Tiere, z.B. den Rettungsaktionen von Menschen durch Delphine.[78]

19. Jh.: Naturgeschichte der Moral

Der Meinungsstreit um die Tugendhaftigkeit und Moral der Tiere zieht sich bis in die Neuzeit. Auf der einen Seite gilt, vielfach unter christlichem Vorzeichen, allein der Mensch als moralisches Lebewesen; auf der anderen Seite wird, oft mit pädagogischen Absichten, die Natürlichkeit der Moral durch Verweis auf die Tugendhaftigkeit der Tiere zu begründen versucht. So meint J.H. Winkler Mitte des 18. Jahrhunderts, einige Tiere bewiesen durch ihre »sittlichen Handlungen« ihre »Vortrefflichkeit im Denken«.[79]

Durch die Etablierung der Evolutionstheorie Mitte des 19. Jahrhunderts und die Begründung einer genealogischen Kontinuität zwischen Tier und Mensch verliert die These einer scharfen Zäsur zwischen den Wesen an Plausibilität, und es erscheint vielen berechtigt, den Tieren für exklusiv menschlich gehaltene Fähigkeiten zuzuschreiben. So erkennt Darwin in dem Verhalten einiger Tiere *altruistische Einstellungen* (»benevolent feelings«[80]), die sich z.B. in der Unterstützung hilfsbedürftiger Artgenossen und in der Brutpflege zeigen würden. Ebenso wie einen Schönheitssinn (s.u.) schreibt Darwin einigen Tieren auch einen moralischen Sinn zu (»a sense of right and wrong«, »conscience«[81]). Allerdings räumt er später ein, dass allein der Mensch mit Sicherheit als moralisch bezeichnet werden könne, weil allein er in der Lage sei, seine Handlungen und Motive zu bewerten (»approving or disapproving«).[82] Darwin bemerkt auch, dass nach dem Prinzip der Selektion nur solche Eigenschaften erklärt werden können, die einem Organismus (oder seiner Gruppe) einen Vorteil verschaffen: »Natural selection cannot possibly produce any modification in a species exclusively for the good of another species«.[83] Ja mehr noch, würden solche Eigenschaften regelmäßig vorkommen, dann würden sie die Selektionstheorie widerlegen: »If it could be proved that any part of the structure of any one species had been formed for the exclusive good of another species, it would annihilate my theory, for such could not have been produced through natural selection«.[84] Die Erklärung einer artübergreifenden Moral kann nach Darwin also nicht mit der Selektionstheorie erklärt werden, wohl aber das Entstehen einer gruppen- oder artspezifischen Moral (nämlich über den Mechanismus der Gruppenselektion; ↑Selektion). Insgesamt gilt für Darwin daher die Biologie nicht als »Fundamentalwissenschaft für alle Aspekte des Menschen« (Engels 2007), und gerade die Moral findet nach seiner Vorstellung eine außerbiologische Erklärung.[85]

Im Gegensatz zu dieser Auffassung Darwins knüpft E. Haeckel an die Vorstellung der evolutionären Entwicklung der Moral eine wissenschaftssystematische Forderung: Die Ethik sei keine selbständige Wissenschaft mehr, sondern ihre Grundlage beruhe auf der Entwicklungslehre, die ihr die natürlichen Gesetze der Moralität geben werde.[86] Das Pflichtgefühl und Sittengesetz sei nichts anderes als ein »socialer Instinct«, wie er sich schon bei vielen sozial lebenden Tieren in ihrer Verteidigung der Artgenossen und der Brutpflege zeige.

Einen weit ausgearbeiteten Entwurf einer »Entwicklungs-Ethik« präsentiert A. Tille 1895. Er versteht darunter eine »Ethik, die völlig auf dem Boden der Entwicklungslehre steht«.[87] Das »Ziel der Kultur« müsse nach Tille mit dem Ziel der Entwicklung der Natur übereinstimmen und dieses Ziel laute: »Hebung und Herrlichergestaltung der menschlichen Rasse«.[88] Weil jedes Ideal des Menschen nicht »ausserhalb der natürlichen Entwicklung« stehen dürfe und der »Wettbewerb um die Daseinsmittel« das »Treibende alles Fortschritts sei«[89], müsse auch der Mensch auf

dem Weg seiner kulturellen Höherentwicklung dem Prinzip der »Auslese der Leistungsfähigsten«[90] folgen. Nach Tille sollen also die Prinzipien der Ethik denen der Natur folgen; seine Argumentation hat die Form eines Schlusses auf einen präskriptiven Folgesatz ausgehend von deskriptiven Prämissen.

Grenzen der Naturalisierung

Nicht wenige Naturforscher des späten 19. Jahrhunderts wenden sich aber ausdrücklich gegen die Versuche einer Naturalisierung der Moral. Verbreitet ist die Überzeugung, das spezifisch Menschliche entstehe nicht aus den Prinzipien der Selektion, sondern gerade aus der Befreiung des Menschen von den Zwängen der Natürlichen Selektion (↑Kultur). Dieser Überzeugung sind z.B. der Mitbegründer der Evolutionstheorie, A.R. Wallace und T.H. Huxley. Letzterer betont in einer kleinen Schrift über ›Evolution und Ethik‹ von 1893, die sittliche Weltordnung sei der natürlichen entgegengesetzt und die Ethik daher etwas anderes als angewandte Naturgeschichte.[91] Auch der Biologe O. Hertwig hält an dem traditionellen Kulturbegriff als Gegenbegriff zu dem von der Biologie untersuchten Gegenstand fest. Er vertritt 1916 die Auffassung, die Naturerscheinungen dürften nicht zur Richtschnur menschlichen Kulturlebens gemacht werden. Recht und Moral hätten ihren Ursprung im Zusammenleben der Menschen, nicht aber in der Naturgeschichte.[92]

Philosophisch handelt es sich bei der Evolutionären Ethik um eine besondere Form des *ethischen Naturalismus*. Seit der Analyse dieser Positionen durch G.E. Moore Anfang des 20. Jahrhunderts werden darunter metaethische Standpunkte verstanden, die moralische Ausdrücke wie ›gut‹ über natürliche Begriffe definieren, d.h. über Begriffe, die Eigenschaften natürlicher Gegenstände bezeichnen. Moore lehnt solche Definitionen ab und diagnostiziert bei ihnen den von ihm so genannten *naturalistischen Fehlschluss* (»naturalistic fallacy«), d.h. die Definition einer nicht-natürlichen Eigenschaft wie ›gut‹ (»good«) durch natürliche Eigenschaften.[93]

In Anlehnung an J.L. Austin[94] schlägt R. Hare 1963 die Bezeichnung *deskriptiver Fehlschluss* (»descriptive fallacy«) vor: Ein solcher Fehlschluss liege vor, wenn eine Aussage als deskriptiv ausgegeben werde, die es tatsächlich aber nicht ist.[95] Allgemein liegt diesen Fehlschlüssen das so genannte *humesche Gesetz* zugrunde, dem zufolge aus deskriptiven Aussagen keine normativen Aussagen abgeleitetet werden können (»No ought from an is«). Hume schließt eine solche Ableitung (»deduction«) jedoch nicht grundsätzlich aus: Er kritisiert allein, dass der Übergang von einem Sein (»is«) zu einem Sollen (»ought«) in vielen ethischen Entwürfen seiner Zeit versteckt und unbegründet erfolge; diese Ableitung beschreibt Hume aber nicht als unmöglich, sondern sie scheine nur unvorstellbar (»inconceivable«).[96]

Widerbelebung in der zweiten Hälfte des 20. Jh.

Nachdem die Ablehnung des ethischen Naturalismus in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts fest verankert war, entwickeln sich in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts zahlreiche neue Ansätze, die für eine enge Verzahnung von deskriptiven und präskriptiven Aussagen plädieren.[97] Die Gründe für die Wiederbelebung der Versuche einer Begründung der Moral in der Natur liegen auch in dem gestiegenen Bewusstsein für die Schutzwürdigkeit und Verantwortung gegenüber der Natur, insofern die umwelt- und tierethischen Argumentationen z.T. mit einem moralisch aufgeladenen Naturbegriff operieren (↑Bioethik).

Nach M. Ruse behauptet der Evolutionäre Ethiker, die Moral sei eine natürliche Anpassung und damit »nichts weiter als eine kollektive Illusion, die uns von unseren Genen für den Zweck der Fortpflanzung angedreht wurde«. Die Verbindlichkeit der Illusion ist nach Ruse darüber hinaus dadurch gesichert, dass die Moral ihrer subjektiven Basis zum Trotz von einer »Aura der Objektivität« umgeben sei.[98]

Für R.J. Richards ist die Evolutionäre Ethik eine moralische Theorie, die auf der Annahme eines bestimmten Verlaufs der Evolution aufbaut: Die Evolution habe den Menschen so geformt, dass er im Sinne des Gemeinwohls (»community good«) handelt; ein Handeln im Sinne des Gemeinwohls sei aber genau das, was unter ›moralischem Handeln‹ verstanden werde. Also habe, so der Schluss von Richards, die Evolution den Menschen zu einem moralischen Wesen geformt.[99] Nach Richards könne damit das moralische Sollen des Menschen in gewisser Weise aus seinem (in der Evolution geformten) Sein abgeleitet werden – ohne dass ein naturalistischer Fehlschluss begangen würde.

Vordergründig plausibel sind evolutionäre Erklärungen von Moral, weil sie Interpretationen moralischer Phänomene aus funktionalistischer Perspektive bereitstellen: Sie deuten diese als Einrichtung zur Regulation des Zusammenlebens von Individuen in einem Kollektiv. Nach P. Kitcher besteht die Leistung von Ethik darin, den sozialen Zusammenhalt (»social cohesion«) von großen Gruppen von Individuen zu ermöglichen, der nicht mehr durch evolutionäre Mechanismen des Altruismus erzielt werden kann.[100] Ethik wird also verstanden als eine Sozialtechnologie, die für große Gruppen das leistet, was der biolo-

gische Altruismus für Familiengruppen ermöglicht: eine Kooperation unter Individuen.

Bereits diese funktionalistische Ausrichtung wird aber der Praxis des moralischen Argumentierens nicht gerecht; denn über inhaltliche moralische Fragen wird meist nicht im Hinblick auf ihren Nutzen diskutiert.[101] Aus der sozialen Funktionalität einer moralischen Einstellung folgt noch nicht deren Normativität, d.h. ethische Akzeptanz. Fragen der externen funktionalen Effekte von Moral liegen ebenso wenig im zentralen Fokus moralischer Diskurse wie Fragen der Entstehung und langfristigen Genese moralischer Überzeugungen.

Der Haupteinwand gegen die Versuche der Begründung einer Evolutionären Ethik lautet immer wieder, dass moralische Gründe und Rechtfertigungen etwas anderes sind als kausale Determinationen und Erklärungen: Sie verweisen nicht auf adaptive, neuronale oder andere biologisch oder physikalisch bestimmte Entitäten, sondern auf Werte und Systeme der Argumentation, die in keine eindeutige Korrelation mit physischen Prozessen gebracht werden können.[102] Skeptisch kann gegen die ethische Relevanz der evolutionären Erklärung von bestimmten ethischen Einstellungen wie den Altruismus oder die goldene Regel eingewandt werden, dass es auch gute evolutionäre Erklärungen für Verhaltensweisen gibt, die als ethisch nicht akzeptabel gelten (wie den Egoismus). Die evolutionäre Erklärung hält hier kein Kriterium der Unterscheidung des ethisch Akzeptablen vom Unakzeptablen bereit. Kurz: Ethik ist ein gegenüber evolutionären Erklärungen autonomer Diskurs. Naturalistische Erklärungen der Ethik haben daher bereits Schwierigkeiten, das Explanandum ihrer Erklärung dem Gegenstandsbereich angemessen zu bestimmen: Ethische Überzeugungen enthalten normative Urteile, die in naturalistischer Perspektive aber nur als faktische Einstellungen mit bestimmten sozialen Effekten beschrieben werden können.[103] Die Diskussion hält aber bis in die Gegenwart an.[104]

Experimentelle Ansätze

Genaue Experimente zum ethischen Verhalten von Tieren werden seit den 1930er Jahren durchgeführt. Ein Versuch, der dem Vergleich des altruistischen Verhaltens von Affen mit demjenigen menschlicher Kinder galt, ergibt eine regelmäßige kooperative und altruistische Reaktion bei Kindern (z.B. das Teilen von Essen), nicht aber bei Affen.[105]

Ausgehend von Beobachtungen einer »Tötungshemmung« und anderer Hemmungen zur Verletzung von Artgenossen spricht K. Lorenz 1956 vorsichtig von dem der »menschlichen Moral funktionell analogen Verhalten sozialer Tiere«.[106] Er sieht die Analogie in den Konsequenzen des Verhaltens, nicht in dessen Motivation. Lorenz ist sich an dieser Stelle also durchaus des Ansatzpunktes bewusst, von dem aus der systematische Unterschied zwischen dem moralischen Handeln des Menschen und dem altruistischen Verhalten der Tiere entwickelt werden kann. Insofern bei den Tieren ein zwar in den Konsequenzen moralkonformes (adaptives) Verhalten, das aber nicht aus moralischen Überzeugungen, sondern aus Anpassungsprozessen (unbewusst) motiviert ist, kann bei Tieren von einem »Altruismus ohne Moral« (Tugendhat 2000) gesprochen werden.[107]

Gerechtigkeit als Verhaltensprinzip

Ein Ansatzpunkt für moralisches Verhalten von Tieren kann darin gesehen werden, dass einige in ihrem Verhalten Prinzipien der *Gerechtigkeit* folgen. Zur Durchsetzung der Gerechtigkeit nehmen sie sogar kurzzeitig Nachteile für sich in Kauf und zeigen damit zumindest auf kurze Frist ein Verhalten, das nicht auf die Maximierung ihrer Fitness ausgerichtet ist. Einige Versuchsergebnisse legen ein Gerechtigkeitsempfinden bei hoch sozial und kooperativ lebenden Organismen, z.B. einigen Affen nahe. In einem Versuch kann gezeigt werden, dass Kapuzineraffen eine Belohnung durch Nahrung verweigern, wenn sie feststellen, dass ihre Nachbarn bei gleicher oder geringerer Leistung mehr erhalten als sie selbst.[108] Die auf Leistung und Gegenleistung beruhende Interaktion zwischen Versuchstier und Versuchsleiter ist hier anscheinend mit Erwartungen über die Art der Interaktion verbunden, die enttäuscht werden können, so dass das Tier die Kooperation abbricht. Diese Versuchsergebnisse werden von einigen Autoren als Hinweis auf eine vormenschliche evolutionäre Entwicklung der Aversion gegen Ungleichheit gedeutet. Es wird von einer *wilden Gerechtigkeit* (»wild justice«) gesprochen, die ein Konzept des fairen Verhaltens einschließt.[109]

Andere Experimente deutet allerdings eher darauf hin, dass die Ablehnung der Nahrung durch Kapuzineraffen, die weniger als ihre Nachbarn erhalten, nicht auf einem sozialen Vergleich basiert und damit nicht Ausdruck eines Gerechtigkeitsempfindens ist, sondern einfach auf einem Vergleich von unterschiedlichen Futtermengen oder -qualitäten. Die Ablehnung der Nahrung erfolgt nämlich auch dann, wenn lediglich das vorenthaltene Futter von höherer Qualität gesehen wird, auch wenn kein Artgenosse in der Nähe ist, der es dann erhält.[110] Andere Studien bestätigen diese Ergebnisse und deuten darauf hin, dass Menschenaffen nicht wie Menschen in Kommu-

nikationssituationen sozialen Fairnessregeln folgen: In Situationen des Teilens lehnen Menschen in der Regel Angebote ab, in denen sie weniger als ein Drittel der zur Verfügung stehenden Ressourcen erhalten; Schimpansen sind dagegen rationale Maximierer, die es vorziehen, überhaupt etwas von einer Ressource zu erhalten, auch wenn es deutlich weniger ist als ihr Kommunikationspartner.[111]

Der Vergleich des menschlichen Miteinanders mit der Interaktion von Tieren ist für die Entwicklung von Modellen zur Entstehung der spezifisch menschlichen Situation insgesamt sehr fruchtbar: So können beispielsweise für das beim Menschen meist im Kontext religiösen Denkens thematisierte Handeln der *Nachsicht* und des *Vergebens* biologisch-funktionale Erklärungen gegeben werden, die dieses Handeln als erfolgreiche Strategie bei sozialen Tieren beschreiben.[112] Hinsichtlich der evolutionären Entstehung des fairen Handelns wird angenommen, dass diese zunächst im Rahmen einer Gruppenselektion entstanden sein kann, weil dieses Handeln einer Gruppe einen selektiven Vorteil gegenüber anderen verschafft. In einem zweiten Schritt wird das faire Handeln aber auch durch Selektion auf der Ebene der Individuen stabilisiert, weil das unfaire Handeln über soziale Mechanismen sanktioniert wird.[113]

Evolutionäre Ästhetik

Die Bezeichnung ›Evolutionäre Ästhetik‹ erscheint im Englischen seit Ende des 19. Jahrhunderts, zuerst in einer Übersetzung des Ausdrucks ***evolutionistische Ästhetik*** aus einer Schrift M. Nordaus aus dem Jahr 1885 (s.u.)[114] (McIlraith 1896: »evolutionary æsthetics«[115]; vgl. Baird 1903: »evolutionary æsthetics«)[116]. Eine weitere Verbreitung des Ausdrucks, verbunden mit einer intensiven Diskussion des Themas, setzt aber erst Ende des 20. Jahrhunderts ein.[117]

Antike und Mittelalter

Dass die nichtmenschlichen Lebewesen einen Sinn für Schönheit und Harmonie besitzen oder sogar Kunst erzeugen, ist eine seit der Antike gelegentlich vertretene Auffassung, die aber von klassischen Autoren mehrheitlich bestritten wird[118]. Aristoteles betrachtet die sinnliche Wahrnehmung allein um des Schönen willen, und nicht im Dienste der Lebenserhaltung, als ein Spezifikum des Menschen, so z.B. die Wahrnehmung von schönen Tönen, Farben oder Gerüchen.[119] Darin folgt ihm Thomas von Aquin nach, indem er allein dem Menschen die Wahrnehmung einer Stimmigkeit des Angeschauten (»convenentia sensibilium«) zuschreibt. Im Gegensatz zum Tier, bei dem die Wahrnehmung stets als Mittel zum Zweck der Selbst- oder Arterhaltung stehe, könne der Mensch etwas als Wert für sich betrachen; er empfinde seine Lust nicht nur mittelbar (»per accidens«) (als Mittel zum Überleben), sondern seine Lust kann ihm vielmehr zum Selbstzweck werden, wenn sie keinem anderen Zweck dient und insbesondere »nicht zur Erhaltung der Natur« gehört.[120]

Natur als Subjekt und Objekt der Ästhetik

Unstrittig ist seit der Antike, dass außermenschliche Lebewesen für den Betrachter schön erscheinen können. Tiere und Pflanzen können also immer als Objekte der Schönheit empfunden werden; strittig ist allein ihre Rolle als Subjekte des Schönheitsempfindens. Naheliegend ist die Betrachtung aller Lebewesen als schön in theologischen Entwürfen, in denen die Lebewesen als ebenso gestaltet durch einen Schöpfergott erscheinen wie die Kunstwerke durch den Menschen. Die Anschauung von der *Schönheit der Natur* verbreitet sich daher besonders im Rahmen physikotheologischer Entwürfe im 18. Jahrhundert. Sie bezieht sich nicht nur auf die Lebewesen, sondern auch auf die kosmische Ordnung der Gestirne und die anorganische Natur auf der Erde. Als Grund der Schönheit werden verschiedene Aspekte der Natur genannt, von Leibniz z.B. die Übereinstimmung von Einheit und Vielheit in der Natur, von Shaftesbury die Verhältnisse von Symmetrie und Ordnung.[121] Nachdem bereits in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts die Rede von der ›Schönheit der Natur‹ zu einer festen Formel geworden ist[122], wird in der Jahrhundertmitte der Ausdruck Naturschönheit geprägt (Ehrhart 1753: »Naturschönheiten«[123]). Seit Ende der 1780er Jahre verwendet I. Kant das Wort im Singular in seinen gedruckten Schriften.[124]. Eine Naturschönheit ist für Kant dadurch gegeben, dass in einigen Gegenständen der Natur eine »Zweckmäßigkeit ohne Zweck« angetroffen werde.[125]

18. Jh.: Kunst- und Schönheitstriebe

In den Gelehrtendiskussionen um die Tierseele im 18. Jahrhundert wird von der einen Seite auch den Tieren eine »Vortrefflichkeit im Denken« attestiert, die sich u.a. in ihrer »geometrischen Kunst im Bauen« zeige.[126] Auch H.S. Reimarus bezieht 1760 den Begriff der Kunst auf die Tiere, in dem er von ihren ***Kunsttrieben*** spricht. Kunst besteht nach Reimarus in einer willentlichen und zweckmäßigen Handlung: »Eine regelmäßige Fertigkeit in willkührlichen Handlungen die zu einem gewissen Zwecke führen, und doch vielfältige Abweichungen leiden, nennet man Kunst. Da nun die Thiere, von Natur, in ihren willkührlichen

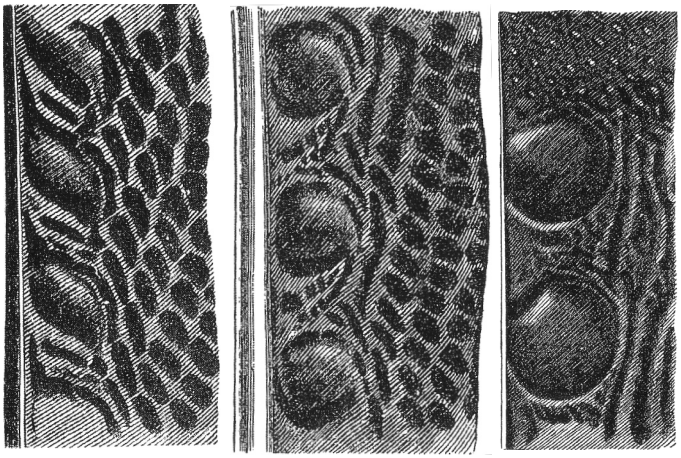


Abb. 262. Ausschnitte von drei sekundären Schwingenfedern eines Argusfasans (Federschäfte jeweils links). Die Serie wird von Darwin gedeutet im Sinne eines Belegs für die Möglichkeit der sukzessiven Bildung komplexer Strukturen (hier den Augenflecken: im rechten Bild die zwei Figuren links) ausgehend von einfachen Strukturen (hier dem relativ einfachen Ornament aus elliptischen Figuren: im linken Bild die Figuren links) (zusammengestellt aus Darwin, C. (1871). The Descent of Man: 376-378).

Handlungen solche regelmäßigen Fertigkeiten zu ihrer und ihres Geschlechtes Erhaltung und Wohlfahrt besitzen, wo an sich vielfältige Abweichungen möglich wären: so besitzen sie von Natur gewisse angeborene Künste«.[127] Also schon allein weil die Tiere ein Verhalten zeigen, das auf Selbsterhaltung und Fortpflanzung ausgerichtet ist, betreiben sie nach Reimarus' Vorstellung auch Kunst.

Auch im 18. Jahrhundert bleibt aber die Gegenüberstellung von Schönheit im Dienste praktischer Verwendungen und Schönheit um ihrer selbst willen erhalten. D. Hume betont in einer posthum 1779 erschienenen Schrift die Eigenart der Schönheit in der Musik und Harmonie als einer Befriedigung, die jenseits der biologischen Zwecke der Erhaltung der Art stehen: »Our sense for music, harmony, and indeed beauty of all kinds, gives satisfaction, without being absolutely necessary to the preservation and propagation of the species«.[128]

In diesem Zusammenhang wird am Ende des 18. Jahrhunderts auch der Begriff des ***Schönheitstriebs*** geprägt. Er geht zurück auf K.P. Moritz, bei dem es 1793 heißt, es sei »das Streben nach Verzieren ein edler Trieb der Seele, wodurch der Mensch sich von dem Thiere, das nur seine Bedürfnisse befriedigt, unterscheide«.[129] Moritz spricht in diesem Zusammenhang auch von dem »Trieb des Menschen nach Schönheit«.[130] In einem Referat dieses Werks wird im gleichen Jahr der Ausdruck *Schönheitstrieb* eingeführt (Anonymus 1793: »der Schönheitstrieb des Menschen«).[131] In den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts erscheint das Wort bei verschiedenen Autoren, z.B. in G.W.F. Hegels ›Vorlesungen über die Ästhetik‹ aus den 1820er Jahren, in denen er argumentiert, weil die Erscheinung des Schönen so allgemein verbreitet sei, könne auf »einen allgemeinen Schönheitstrieb in der menschlichen Natur« geschlossen werden.[132] Die weitere Entwicklung ist allerdings darauf gerichtet, den »Schönheitstrieb« nicht für ein Spezifikum des Menschen zu halten, sondern ihn auch Tieren oder sogar Pflanzen zuzuschreiben, wie es sich 1835 bei B. von Arnim ankündigt: »Jeder Lebenstrieb ist Schönheitstrieb, sieh die Pflanze, ihre Triebe alle sind erfüllt mit der Sehnsucht zu blühen, und die Befriedigung dieser Sehnsucht lag schon im Saamenkorn vorbereitet«.[133] In diesem Sinne spricht auch E. von Hartmann 1869 den Tieren ebenso wie den Pflanzen einen Schönheitstrieb zu. Dieser mache ein grundlegendes organisches Prinzip aus und stehe neben »organischer Bildungsthätigkeit, Naturheilkraft, Reflexbewegungen« und »Instinct«.[134]

Im Sinne der Ausweitung des Schönheitsstrebens auf die gesamte Natur versucht J.W. von Goethe 1794 die Idee »Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit« auf alle Lebewesen anzuwenden (↑Fortschritt). Eine Vollkommenheit sieht er bereits in der funktionalen Anlage der Teile der Organismen, so »daß sie ihres Daseins genießen, dasselbe erhalten und fortpflanzen können«.[135] Schönheit sieht er darüber hinaus dann gegeben, wenn die Lebewesen »zwecklose Handlungen« nach »freier Willkür« ausführen; zumindest würden die Tiere schön erscheinen, sofern bei ihnen »Notwendigkeit und Bedürfnis versteckt« werde.

19. Jh.: Schönheit als Nützlichkeit

C. Darwin schreibt in seinen Hauptwerken vielen Vögeln einen Sinn für das Schöne zu (»sense of beauty«[136] oder »taste for the beautiful«[137]). Dieser manifestiere sich etwa in ihrem Gesang oder ihren kunstvollen Bauten. Insgesamt ist Darwins Ansatz dadurch gekennzeichnet, das Schöne der Organismen durch seine Nützlichkeit zu erklären. Die Existenz einer Schönheit um ihrer selbst willen lehnt er daher ab und würde ihr regelmäßiges Vorkommen als

Widerlegung seiner Theorie verstehen: »The believe that many structures have been created for the sake of beauty, to delight man or the Creator [...] or for the sake of mere variety [...] would be absolutely fatal to my theory«.[138] Denn die Schönheit allein zum Genuss von Organismen anderer Arten würde Darwins zentralem Prinzip widersprechen, dem zufolge die Selektion keine Eigenschaften hervorbringen kann, die allein artfremden Organismen nützen. Eine wirkliche Schönheit um ihrer selbst willen (1866: »beautiful for beauty's sake«[139]) oder zum Genuss anderer gibt es nach Darwin in der Natur allein als Ergebnis der sexuellen ↑Selektion durch die Wahl der Weibchen (die aber wiederum funktional in Bezug auf die Fortpflanzung eingebunden ist).

Ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen »Geschlechtslust und Lust an Farben« wird in der Folge dessen immer wieder gesehen.[140] Eine einfache Erklärung dieses Zusammenhangs kann darauf verweisen, dass das Schöne in Gestalt des Auffälligen ein Kommunikationsmittel ist und die Organismen in nichts so sehr auf Kommunikation angewiesen sind wie in der sexuellen Fortpflanzung.

Anders als Darwin entwickelt der Mitbegründer der Selektionstheorie, A.R. Wallace, eine Theorie des Schönen in der Natur auch außerhalb des Kontextes der geschlechtlichen Fortpflanzung. Für Wallace ist das verbreitete Phänomen der größeren Schönheit der männlichen Tiere gegenüber den Weibchen ein Ausdruck ihrer größeren Lebensenergie. Im Allgemeinen gilt ihm die Buntheit der Färbung als Maßstab der Vitalität und Gesundheit eines Tieres.[141]

Andere Biologen wehren sich gegen die darwinsche Interpretation, die Schönheit als Ausdruck einer durch die Selektion entstandene Nützlichkeit zu sehen, und wollen die organische Schönheit statt auf ihre Nützlichkeit auf allgemeine ästhetische Gesetze zurückführen.[142] In diesem Sinne versucht der Wiener Entomologe C. Brunner von Wattenwyl 1873, die Zeichnung und Färbung von Käfern ästhetisch zu deuten als eine *Hypertelie*, d.h. als eine über das bloß Nützliche und Zweckmäßige hinausgehende ↑Selbstdarstellung der organischen Natur.[143]

Bemerkenswert ist die Theorie der ästhetischen Empfindungen (»æsthetic sentiments«), die H. Spencer am Ende seiner ›Principles of Psychology‹ (1870) darstellt: Spencer entwickelt das Konzept ästhetischer Empfindungen nicht ausgehend von biologischen Nützlichkeitsphänomenen, sondern stellt sie in direkte Opposition dazu: Gerade die Trennbarkeit von lebensdienlichen Funktionen bilde eine Bedingung für ästhetische Einstellungen, so Spencer: »separableness from life-serving function, is one of the *conditions* to the acquirement of the æsthetic character«.[144] Diese Überlegungen Spencers stehen im Zusammenhang mit einer Theorie des ↑Spiels bei Tieren und Menschen als Ausdruck überschüssiger Energien (»an energy somewhat in excess of immediate needs«[145]). Diese Energien erlaubten es den Organismen, Aktivitäten auszuführen, die um ihrer selbst willen erfolgten (»activities that are carried on for the sake of the immediate gratification derived, without reference to ulterior benefits«[146]). Zu diesen Aktivitäten zählt Spencer auch die ästhetischen Empfindungen: Im Gegensatz zu den (ethischen) Einstellungen, die auf das Gute abzielen, sei für die ästhetischen Empfindungen des Schönen gerade ihre Selbstbezüglichkeit (»faculties for its own sake«) und fehlende Ausrichtung auf etwas jenseits von ihnen Stehendes (»apart from anything beyond«) kennzeichnend.[147] Spencer trennt die Ästhetik damit eindeutig von den biologischen Referenzen, die an einer Analyse von Lebensdienlichkeiten orientiert sind.

Nicht im Sinne eines Spiels oder überschießender Energien, sondern direkt aus dem biologisch Nützlichen entwickelt dagegen M. Nordau 1885 sein Programm einer »evolutionistischen Ästhetik«. In diesem erklärt er das Schöne insgesamt als eine besondere Form der »Lust-Empfindung«. Die Lustempfindung des Schönen sei wie jede Lustempfindung am besten in evolutionärer Perspektive zu verstehen: Sie sei »eine Folge davon, daß das, was wir heute als schön empfinden, entweder ursprünglich auch dem Einzelwesen oder der Gattung zuträglich oder förderlich war«.[148] Nordau unterscheidet fünf Klassen des Schönen, drei die dem Einzelwesen förderlich waren, nämlich »das Erhabene, das Reizende und das Zweckmäßige«, und zwei auf die Gattung bezogene Formen, »das eigentlich Schöne im engern Sinne und das Niedliche«.[149] Das »eigentlich Schöne« hat nach Nordau seine Wurzel in der Attraktion der Geschlechter: »Als Schönheit wird jeder Eindruck empfunden, der in irgend einer Weise, sei es direkt, sei es durch Gedankenverbindungen, das höchste Geschlechtszentrum im Gehirn anregt. Der Urtypus alles Schönen ist für den Mann das im geschlechtsreifen Alter stehende und fortpflanzungstüchtige, also junge und gesunde Weib«.[150] Die Lust am »Niedlichen« führt Nordau auf den »Trieb der Kindesliebe« zurück.[151]

Besonders bekannt werden am Ende des 19. Jahrhunderts die von E. Haeckel gezeichneten und so betitelten »Kunstformen der Natur«. Sie präsentieren eine Sammlung von ästhetisch ansprechenden Lebewesen von den Einzellern und Pflanzen bis zu den Säugetieren.[152] Haeckel schreibt die schönen Formen der Tiere

einem »schöpferischen Kunsttrieb« zu, der allerdings, anders als beim Menschen, »unbewußt« und ohne »innere Absicht« verfahre; er sei allein das Ergebnis der »Anpassung des Plasmas an die Lebensbedingungen der Außenwelt«.[153] Auch die schönen Formen der einfachsten Lebewesen, z.B. der einzelligen Radiolarien, führt Haeckel auf das Zusammenwirken von Gefühl und Wille zurück[154]; sie seien Ausdruck einer allgemeinen »Kunstbegabtheit« aller Lebewesen, die von dem »Symmetriegefühl« der »Zellseelen« herrühre[155]. Die Schönheit des Organischen führt Haeckel also auf die künstlerisch motivierte Aktivität der Organismen selbst zurück, nicht auf die Beurteilung seitens des menschlichen Betrachters. Auch ein künstlerisches Schaffen im Anorganischen, z.B. im Reich der Mineralien, wird von Haeckel gesehen und im Anschluss an ihn dargestellt.[156]

Frühes 20. Jh.: Rezeptionsästhetik

Im Gegensatz zu der haeckelschen Produktionsästhetik, die eine intentional schöpferische Natur postuliert, steht die Rezeptionsästhetik einiger seiner Zeitgenossen, die die Schönheit der Organismen als menschliche Interpretation sieht. So bildet der Betrachter die entscheidende Kategorie in der Naturästhetik des Biologen K. Möbius. Für Möbius ist es das »Zusammenstimmen« der Teile des Tierkörpers und die »leicht überschaubare Einheit« des Ganzen, die die Schönheit der Tiere ausmacht.[157] Die Schönheit in Gestalt, Farbe und Bewegungen entspringe nicht einem natürlichen ästhetischen Gestaltungswillen, sondern der Beurteilung seitens des Betrachters: »Erst dadurch, daß sie gefallen, erhalten diese Eigenschaften ihren Schönheitswert«.[158] Neben dem ästhetischen Reiz der Geschlossenheit der Form – die nach Möbius dem Tier selbst als eine »sich innerlich selbst fühlende Einheit«[159] gegeben ist – beruhe der besondere ästhetische Wert der Tiere darauf, dass sich der Betrachter in das Leben der Tiere »einzufühlen« vermöge (»Einfühlungsästhetik«[160]). Die Bevorzugung bestimmter Säugetiere in der ästhetischen Beurteilung erklärt Möbius durch die seit der Kindheit erfolgende Wahrnehmung von bestimmten Tieren, die er »Musterthiere« nennt; dies sind in Europa v.a. die Haustiere Hund, Katze, Pferd etc.[161]

Auch im 20. Jahrhundert hat die Theorie, die das Schöne als das Nicht-Notwendige versteht, viele Anhänger. M. Möbius sieht – ähnlich wie Goethe und Spencer (s.o.) – den Grund der Schönheit bei Pflanzen ausdrücklich darin, dass sie über »nutzlose Eigenschaften« verfügen, wie z.B. die Herbstfärbung des Laubs oder die bunten Blüten solcher Pflanzen, die nicht von Insekten bestäubt werden.[162]

Neben den morphologischen Gestalten und Färbungen gelten die Bauten und Lautäußerungen von Tieren seit langem als schön. In Monografien zu ›Tieren als Baumeistern‹ aus der Mitte des 20. Jahrhunderts werden die Bauten der Tiere als Ausdruck von Kunst verstanden.[163] K. von Frisch bezeichnet sie als »Baukunst«, deutet sie aber doch funktional, indem er der Auffassung ist, sie dienten meist dem Schutz der Tiere oder dem ihrer Nachkommen.[164]

In Bezug auf die besonders aufwändig gestalteten Bauten der Laubenvögel wird argumentiert, dass die »Schönheit« ihrer Bauten, die im Zusammenhang mit der Balz stehen, einen »Transfer« der auffälligen Färbung von dem Gefieder der männlichen Vögel auf Objekte der Umwelt darstellen. Dieser Transfer ist v.a. für die Männchen von Vorteil, weil sie dadurch selbst weniger auffällig für Feinde sein können. Als Unterstützung für diese »Transfertheorie« wird angeführt, dass die Lauben bei denjenigen Vogelarten am aufwändigsten ausfallen, die im Vergleich zu nahe verwandten Arten selbst am unscheinbarsten gefärbt sind.[165]

Die erste detaillierte Analyse des Vogelgesangs liefert W. Craig 1943.[166] Nach Craig ist der Gesang in der Dämmerung der von ihm untersuchten Vogelart absichtslos und insofern »echte Kunst«; der Tagesgesang sei dagegen »angewandte Kunst«, die im Dienst der Revierverteidigung steht. Auch O. Koehler interpretiert den Vogelgesang später als eine »Vorstufe von Musik«[167], ebenso K. Lorenz und A. Portmann (↑*Selbstdarstellung*).

Lorenz gibt 1943 eine funktionalistische Interpretation der Schönheit. Er ist der Auffassung, das gemeinsame Merkmal aller sozialen Auslöser (↑Wahrnehmung) sei eine »generelle Unwahrscheinlichkeit« der Struktur, z.B. reine Spektralfarben, symmetrische Formen oder eine rhythmische Gliederung. Diese allgemeinen Merkmale von Auslösern, die sich bei vielen Organismen finden, würden beim Menschen die Empfindung des Schönen hervorrufen.[168] Die Evolution des Unwahrscheinlichen zur Erzielung von Aufmerksamkeit stehe also an der Wurzel des Schönheitsempfindens.

Schönheit der und Schönheit als Funktion

Das Schöne der Organismen steht in einem Verhältnis zu den Funktionen, die in den ästhetisch beurteilten Teilen liegen. Unterschieden werden kann dabei eine »Schönheit *der* Funktion« und eine »Schönheit *als* Funktion«.[169] Die erste liegt vor, wenn Strukturen als Nebenprodukt konstruktiv bedingter Merkmale von Organismen als schön erscheinen. Dies trifft z.B. auf die regelmäßig geformten Radiolarienskelette zu, die

Haeckel zeichnet (↑Einzeller: Abb. 90). Ihre Schönheit ist ohne kommunikative Komponente, insofern sie funktional nicht auf die Wahrnehmung durch andere Organismen zu beziehen ist. Demgegenüber steht die »Schönheit als Funktion« im Kontext einer Kommunikation eines Organismus mit anderen; der Schönheit kommt hier eine Ausdrucksfunktion zu, indem sie z.B. Artgenossen anlockt oder im Dienst der Balz steht.

Affenkunst

Besondere Aufmerksamkeit hat das ästhetische Empfinden von Affen gefunden. Sofern ihnen die entsprechenden Mittel zur Verfügung stehen, beginnen höhere Affen wie Schimpansen spontan Zeichnungen auf Wänden oder Papier anzufertigen. Dieses Verhalten ist schon lange bekannt und wird – zuerst seit 1913 von N. Kohts in Russland[170] – systematisch erforscht.[171] Seit den 1950er Jahren erscheinen Spezialarbeiten, die sich ausschließlich mit den Zeichnungen und Malereien von Affen befassen.[172] In experimentellen Untersuchungen lässt B. Rensch Affen zunächst zwischen gezeigten Farben und Formen auswählen und entdeckt dabei systematische Bevorzugungen regelmäßiger und symmetrischer Muster.[173] Später lässt Rensch die Affen selbst malen und findet auch hier ästhetische Prinzipien verwirklicht, wie die Zentrierung des Gemäldes auf dem zur Verfügung stehenden Platz und die Balance zwischen rechter und linker Seite.[174] Die Untersuchungen von D. Morris zeigen, dass einzelne Affen ähnliche Muster immer wieder variieren und so individuelle Stile entwickeln.[175] Eine Ausstellung der von Morris gesammelten Affengemälde findet in den 1950er Jahren viel Aufmerksamkeit.[176] Weil die Zeichnungen der Affen »kein unmittelbares biologisches Ziel haben«, schätzt Morris ihr Verhalten als »Aktivität um ihrer selbst willen« ein (↑Spiel).[177]

Ursprünge der Kunst des Menschen

Als die ältesten künstlerischen Darstellungen des Menschen galten lange Zeit die Wandmalereien und Gravierungen in Höhlen sowie kleine plastische Figuren, die von den Menschen eiszeitlicher Jägerkulturen in Europa stammen (vor ca. 30.000 – 10.000 Jahren; ↑Tier).[178] Nach Datierungen mittels der Radiokarbonmethode befinden sich die ältesten Höhlenmalereien in der nach ihrem Entdecker so genannten Chauvet-Höhle im südfranzösischen Département Ardèche (ca. 32.000 Jahre alt).[179] Ein ähnliches Alter weist die figurative Kunst aus Elfenbein auf, die auf der Schwäbischen Alb in den Fundstätten Vogelherd und Hohle Fels gefunden wurde (mit Darstellungen von u.a. Pferd, Mammut, Rind, Wasservogel und »Löwenmensch«).[180] Die älteste figurative Kunst aus diesen Fundstätten, z.B. die »Venus von Hohle Fels« (↑Mensch: Abb. 282), hat ein Alter von knapp 40.000 Jahren.[181] Bedeutend älter sind die geometrischen Strichmuster auf Steinen oder Knochen, die in den letzten Jahren in einer Höhle in Südafrika und in Ostafrika gefunden wurden und deren Alter auf etwa 70.000 Jahre geschätzt wird.[182] Regelmäßige Gravierungen finden sich auch bereits auf Knochen, die in Bilzingsleben in Thüringen gefunden wurden, einem Fundort mit Überresten des *Homo erectus*, der dort vor 250.000 bis 350.000 Jahren lebte.[183] Die Verwendung von Hämatit zur Herstellung von Ocker für Körper- und Wandbemalungen kann in Afrika für eine Zeit vor 800.000 Jahren wahrscheinlich gemacht werden.[184]

Eigentliche Evolutionäre Ästhetik

Eine Evolutionäre Ästhetik im engeren Sinn besteht in dem Programm, auch die Kunst des Menschen aus biologischer Warte zu beurteilen. K. Richter unternimmt 1999 den Versuch, die »evolutiven Wurzeln« und die »biologische Bedingtheit« des menschlichen Strebens nach Schönheit aufzuweisen.[185] Dem Schönheitsbedürfnis des Menschen komme ein »adaptiver Wert« zu, weil es dazu beigetragen habe, »den Menschen an die Lebensbedingungen seiner Umwelt und seines sozialen Zusammenlebens anzupassen«.[186]

Kritisch kann gegen die Rede von der »Wurzel« oder »Basis« des Schönen im Biologischen eingewendet werden, dass davon allein die für Selbsterhaltung und Reproduktion nützlichen Aspekte des Schönheitsempfindens betroffen sein können. Allein Schönheit als Funktion hat eine biologische Basis, nicht aber Schönheit als Begriff der Kunst. Als zweckfreie Ästhetik kann die Kunst gerade nicht (immer) aus biologischen Nützlichkeitsgesichtspunkten erklärt werden. Das Schöne bildet also gegenüber den Funktionsbezügen der Biologie eine autonome Sphäre: Schön kann gerade das biologisch Zweckwidrige sein.

Bereits M. Burckhard, der Ende des 19. Jahrhunderts als einer der ersten das Schöne aus evolutionstheoretischer Perspektive betrachtet, stellt die Verhältnisse in dieser Weise dar, wenn er schreibt, das auf »Nützlichkeitsmomente« bezogene »Schönheitsgefühl« habe sich in der Evolution zu einem »Schönheitsbedürfnis« entwickelt, das ganz frei von biologischen Nützlichkeiten »um seiner selbst willen« angestrebt werde: Die Entwicklung führte dazu, dass »die höheren Bedürfnisse den unmittelbaren Zusammenhang mit den vitalen ganz verloren

haben, ja gelegentlich mit ihnen in direkten Widerstreit geraten«.[187] Es liegt damit auch hier die von G. Simmel konstatierte »Axendrehung des Lebens«[188] in der Kultur des Menschen vor, insofern biologische Mittel zu kulturellen Zwecken werden (↑Kultur). Besonders prägnant werden diese Verhältnisse in der modernen Gesellschaft, in der die Schönheit gerade nicht mehr mit dem biologisch Funktionalen einer erhöhten Reproduktion einhergeht (allenfalls mit dem nicht eingelösten Versprechen darauf); dies lässt sich beschreiben als der »kulturell flagrant gewordener Widerspruch zwischen Schönheitsorientierung und Reproduktionsmaximierung« (Menninghaus 2003)[189]. Die ästhetischen Präferenzen haben sich verselbständigt und aus dem Bereich des biologisch Funktionalen gelöst.

Ästhetik ist gemäß dieser Argumentation etwas anderes als Attraktivität. Gerade das vordergründig Abstoßende kann ästhetische Qualitäten haben. Die Ästhetik hat sich von einer biologischen Nützlichkeit emanzipiert. Das Ästhetische kann einen Bereich jenseits des biologisch Funktionalen eröffnen, wie es M. Seel 2005 beschreibt: »Der ästhetische Sinn ist […] nicht lediglich Sinn für das vital Zuträgliche, sondern ebenso ein Sinn für bis dahin unmögliche […] Reaktions- und Lebensweisen«.[190] Der Aufmerksamkeit für das Schöne könne somit nicht nur ein funktionaler extrinsischer Wert, sondern auch ein »intrinsischer Wert« zugeschrieben werden: »eine Entfixierung und Entfunktionalisierung der Lebensvollzüge, wodurch die Individuen […] einen zur Anschaulichkeit gesteigerten Sinn für die Gegenwart ihres Lebens gewinnen«.[191]

Das Schöne als das biologisch Zweckwidrige?

Für die Biologie kann festgehalten werden, dass die häufige Kennzeichnung von »schönen« Formen und Funktionen als dysfunktional, zweckwidrig oder unnütz nur die halbe Wahrheit trifft. Das Schöne der meisten Tiere, die sich sexuell fortpflanzen, im Sinne des Auffälligen, also Bunten, Lauten und Duftenden, steht zwar häufig ihrer Tarnung und anderen Funktionen der Selbsterhaltung entgegen – es erhöht aber auf der anderen Seite ihre Reproduktionsaussichten. Eine biologische Erklärung des Ästhetischen im Sinne des für die Selbsterhaltung Unzweckmäßigen ist damit möglich. Einen viel diskutierten Ansatz für eine solche Erklärung gibt die »Handikap-Hypothese« von A. Zahavi.[192] Nach Zahavi kann die sexuelle Selektion Merkmale bei den Männchen stabilisieren (z.B. auffällige Färbungen), die für ihre eigene Erhaltung abträglich sind (weil sie durch sie leichtere Beute ihrer Feinde werden). Der Vorteil dieser Merkmale liegt allein darin, dass sie den Weibchen die »guten Gene« eines Männchens signalisieren, das trotz der Behinderung in der Lage ist zu überleben. Die »Selbstdarstellung« der Männchen ist hier zwar ihrer Selbsterhaltung abträglich, sie ist aber nichtsdestotrotz biologisch funktional, weil sie zur Maximierung ihrer Reproduktion beiträgt.

Das biologisch Schöne füllt demnach gleichsam den Bereich, in dem die beiden fundamentalen Dimensionen des Funktionalen in der Biologie, die Selbsterhaltung und die Fortpflanzung, (↑Funktion) auseinandertreten. Es könnte damit eine schöne Form oder Funktion biologisch geradezu definiert werden als ein Merkmal, das zwar die Wahrscheinlichkeit der Selbsterhaltung mindert, die der Fortpflanzung aber erhöht; es ist individuell lästig, aber reproduktiv wertvoll.

In dem Ansatz, das Schöne vollständig über das biologisch Nicht-Zweckmäßige, Dysteleologische zu definieren, liegt außerdem ein gewisses begriffliches Paradoxon für eine evolutionäre Erklärung von Kunst. Denn eine biologische, d.h. funktionalistische Deutung von Kunst ist damit definitorisch ausgeschlossen: Das Schöne, das biologisch funktional ist, d.h. im Dienst der Selbsterhaltung oder Fortpflanzung steht, wäre damit eben keine Kunst und nicht im eigentlichen Sinne schön. Die Kunst wäre immer genau das Andere der Biologie. Der Beitrag der Biologie zur Klärung der Ästhetik könnte dann allenfalls darin bestehen, die Möglichkeit der Bedingungen anzuzeigen, unter denen eine Aufhebung der Natürlichen Selektion erfolgt.

Evolutionäre Technologie und Biotechnik

Der Ausdruck ›Evolutionäre Technologie‹ (engl. »evolutionary technology«) wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts verwendet, um Untersuchungen zusammenzufassen, die die allmähliche Entwicklung von basalen kulturellen Techniken in der materiellen Kultur bei verschiedenen Völkern zum Gegenstand haben.[193] Pionierhafte Arbeit leistet auf diesem Feld A.L.-F. Pitt-Rivers, indem er die Entwicklung der Waffentechnik und der Navigationsverfahren bei verschiedenen Kulturen aufgrund des archäologischen Befunds beschreibt.[194] Der Ausdruck ›evolutionäre Technologie‹ ist insgesamt wenig verbreitet.

Von einer ›Biotechnik‹ ist seit den 1830er Jahren die Rede, anfangs in einem außerbiologischen Kontext im Sinne einer Lehre der Lebenskunst (von Vaerst 1836).[195] J.C. Booth und C. Morfit führen den Ausdruck 1852 im Englischen ein und bezeichnen damit die Lehre zur Verbesserung des Ertrags und

der Qualität landwirtschaftlicher Erzeugnisse (»the art of directing and controlling the growth of plants and animals, whence its name *Biotechnics*, [...] in order to render their products, in quantity and quality, most suitable to the demands of the arts or the more immediate wants of man«).[196]

Im Deutschen wird der Terminus ›Biotechnik‹ im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts viel verwendet, und zwar ausgehend von zoologischen Untersuchungen zum technischen Aufbau morphologischer Strukturen bei Tieren. G. Tornier führt in diesem Zusammenhang 1901 zunächst den Ausdruck *Biontotechnik* ein (angelehnt an Haeckels Terminus ›Biont‹ für einen individuellen Organismus; ↑Individuum). Tornier definiert die Biontotechnik als »die Lehre von der Art, wie sich die Organismen nach physikalisch-technischen Gesetzen aufbauen und von den Fähigkeiten, die sie im Anschluss daran entwickeln«.[197] Nach Torniers Auffassung kann die Biontotechnik sachlich der »Entwickelungsmechanik« angegliedert werden. Als Beispiele von Untersuchungen der Biontotechnik führt Tornier anfangs v.a. Studien zur Embryogenese von Wirbeltieren vor. In den folgenden Jahren weitet Tornier die Anwendung der Biontotechnik aber auch auf wirbellose Tiere aus. Außerdem ändert er 1903 die Bezeichnung des Feldes zu *Biotechnik*.[198] Besser sei der neue Ausdruck, »weil er kürzer ist« und weil durch die neue Bezeichnung die Parallele zur Biochemie deutlicher werde.[199]

Von anderen Autoren wird der Ausdruck übernommen, z.T. in Änderung seiner Bedeutung. So rückt zunehmend der Vorbildcharakter der natürlichen Strukturen für technische Konstruktionen in den Mittelpunkt der Biotechnik. Dementsprechend versteht R. Goldscheid unter der »planbewußten Biotechnik« 1911 ein Vorgehen, das die Natur der Lebewesen nicht nur nachahmt, sondern schöpferisch in sie eingreift.[200] Er hält die Biotechnik für die wichtigste Technologie des 20. Jahrhunderts.

Allgemein kann die Biotechnik als die angewandte Kulturwissenschaft interpretiert werden, die die biologischen Prozesse nach dem allgemeinen Prinzip der *Nützlichkeit* ordnet.[201] Sofern dabei die Gestaltung und der Eingriff des Menschen im Zentrum steht, geht es in der Biotechnik um die Herstellung von *Leben unter Kontrolle* (»life under control«) – so wie es H.H. Wells, J. Huxley und G.P. Wells 1939 als Ziel eines effizienten und sanften Managements der Natur formulieren.[202]

Weitere Verbreitung findet der Ausdruck seit 1919 durch die Arbeiten des Botanikers R.H. Francé.[203] Die Biotechnik behandelt in den Worten Francés die »Philosophie der Erfindungstätigkeit« in der Natur und stellt die Evolutionsgeschichte von technischen Konstruktionen dar; in der botanischen Biotechnik gehe es um die »technische Phylogenie der Pflanze«.[204] In den technischen Bauten der Pflanzen manifestiert sich in den Augen Francés eine »außermenschliche Kulturmöglichkeit«; die Darstellung der pflanzlichen Konstruktionen als Anpassungen werde so zu »ihrer Kulturgeschichte«.[205]

Eine Untersuchung der Bauprinzipien der Organismen aus technischer Perspektive setzt in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ein. Zunächst steht dabei noch der Bau der Organismen im Hinblick auf den Nutzen für sie selbst im Vordergrund. Dies zeigt sich etwa in den Untersuchungen S. Schwendeners zum Bau von Pflanzen.[206] Daneben wird eine Verbindung zwischen Technik und Biologie im Hinblick auf die Verwertung für menschliche Zwecke gesehen; die Konstruktionen der organischen Natur werden als Vorbild für menschliche Konstruktionen betrachtet und analysiert.[207] Als einer der Gründerväter dieser *technischen Biologie* oder genauer *biologisch inspirierten Technik* gilt Leonardo da Vinci, der u.a. versucht, ausgehend vom Bau der Vogelflügel Fluggeräte für den Menschen zu konstruieren. In vielerlei Hinsicht dienen die organischen Konstruktionen der menschlichen Technik als Vorbild, so z.B. der Getreidehalm und der Schaft der Vogelfeder, in denen eine erhöhte Biegefestigkeit durch periphere Materialanordnung erzielt wird, worauf bereits G. Galilei hinweist, oder die Federflugfrucht einiger Pflanzen, deren Bauprinzipien in der Konstruktion von Fallschirmen durch G. Caley in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts angewendet werden.

Im 20. Jahrhundert werden diese Bemühungen, sofern sie auf rein mechanischen Prinzipien beruhen, als ***Biomechanik*** bezeichnet. Der Ausdruck erscheint bereits seit den 1870er Jahren im Sinne des biologischen Paradigmas des Mechanismus (Preyer 1873: »Die Biomechanik unternimmt es […] keineswegs alle Mysterien des Lebens zu entschleiern«[208]; ders. 1883: »*Biomechanik*, d.i. allgemeine Bewegungslehre der Organismen (*Biokinetik*), mit den beiden Unterabteilungen *Biostatik* oder Lehre vom Gleichgewicht der Organismen, und *Biodynamik* (*Zoodynamik* und *Phytodynamik*) oder Lehre von den Bewegungen der Organismen«[209]). Im Französischen taucht der Ausdruck in der Übersetzung von Preyers Einführung in die Physiologie (1884) auf[210] und später bei Y. Delage (1895: »Descartes n'est en pas moins le promoteur de la Biomécanique«[211]). Im Englischen wird das entsprechende Wort wohl erst seit Ende der 1890er Jahre gebraucht (Anonymus 1899: »biomechanics«[212]; Stedman 1933: »Biomechanics, the sci-

ence of the action of forces, internal or external, on the living body«).[213]

Bionik

Auf einen neuen begrifflichen Nenner bringt der amerikanische Luftwaffenmajor J.E. Steele die Versuche, technische Konstruktionen an biologischen Prinzipien zu orientieren, indem er 1958 die beiden Worte ›Biologie‹ und ›Elektronik‹ zu der Bezeichnung ***Bionik*** (»bionics«) zusammenführt. Steele entwickelt diesen Begriff im Rahmen seiner Tätigkeit in einem militärischen Geheimprojekt, in dem es um die Entwicklung eines elektronisch gesteuerten Fluggeräts geht, das in einigen Punkten einem fliegenden Käfer ähneln soll. Steele organisiert 1960 eine Konferenz zum Thema der Verbindung von Technik und Biologie.[214] Auf dieser Konferenz formuliert J.E. Keto die Aufgabe der Bionik als Untersuchung von Systemen, die ähnlich wie lebende Systeme funktionieren (»study of systems which function after the manner of or in a manner characteristic of or resembling living systems«).[215]

Besonders im deutschsprachigen Raum hat sich die Gegenüberstellung von Biotechnik und Bionik etabliert. Danach besteht die *Biotechnik* (oder – um die oft assoziierte Nähe der Biotechnik zu mikrobiellen Techniken zu vermeiden – die *technische Biologie*) in der Untersuchung der Lebewesen nach physikalisch-technischen Methoden, die *Bionik* dagegen in der Anwendung biologischer Konstruktionsprinzipien in der Technik.[216] Beide betreffen komplementäre Ansätze: In dem einen Fall wird die Biologie aus physikalisch-technischer Warte betrachtet, in dem anderen die Technik ausgehend von natürlichen organischen Systemen entwickelt. Während die Biotechnik als Grundlagenforschung gilt, ist die Bionik v.a. eine anwendungsorientierte Disziplin. In letzter Zeit wird die Biotechnik insbesondere mit mikrobiologischen und genetischen Verfahren assoziiert (z.B. in der *Gentechnologie*, Davis 1970: »gene technology«[217]; ↑Künstliches Leben).

Biotechnologie

Anders als die Biotechnik untersucht die ***Biotechnologie*** nicht die technischen Aspekte im Bau der Lebewesen, sondern ihre industrielle Verwertung für den Menschen. In Bezug auf ihre Anwendungsorientierung entspricht die Biotechnologie also der Bionik; es geht in ihr allerdings nicht um den Bau von Lebewesen, sondern allein um deren direkte Ausnutzung. Der Ausdruck ›Biotechnologie‹ erscheint an der Wende zum 20. Jahrhundert in einer englischen Rezension des Werks ›Die Mikroorganismen der Gärungsindustrie‹ des dänischen Biotechnologen A. Jörgensen (Anonymus 1900: »this special branch of bacteriology [i.e. the application of micro-organisms to industrial processes] which might be called ›biotechnology‹«[218]). Jörgensen selbst verwendet die Bezeichnung ›Biotechnologie‹ in seinem Buch nicht; er spricht von *Zymotechnik* (s.u.).[219]

Programmatisch verwendet wird der Ausdruck seit 1917 von K. Ereky, dem späteren Ernährungsminister Ungarns, im Zusammenhang mit einer Kampagne zur Steigerung der Effizienz der ungarischen Landwirtschaft, insbesondere der Schweinemast.[220] Ereky beschreibt das Schwein als »biotechnologische Arbeitsmaschine«. Allgemein bezeichnet Ereky 1919 die Biotechnologie als eine Zusammenfassung für »alle die Arbeitsvorgänge, bei denen aus den Rohstoffen mit Unterstützung lebender Organismen Konsumartikel erzeugt werden«.[221]

P. Lindner, der Herausgeber der seit 1919 (bis 1925) erscheinenden ›Zeitschrift für technische Biologie‹ übernimmt Erekys Begriff und macht ihn damit einem wissenschaftlichen Publikum bekannt.[222] Weil die Biotechnologie im Wesentlichen praktische Fertigkeiten umfasst und keine wissenschaftlich fundierte Disziplin darstellt, lehnt A. Hase 1920 den Begriff ›Biotechnologie‹ im wissenschaftlichen Kontext ab und hält ›Biotechnik‹ für die angemessenere Bezeichnung.[223] Beide Begriffe werden aber bis in die Gegenwart gleichermaßen verwendet.

Eine enge Verbindung der Biotechnologie zur Nahrungsmittelerzeugung mittels Mikroorganismen wird seit den 1920er Jahren gezogen. Die Biotechnologie tritt hier die Nachfolge der seit Ende des 17. Jahrhunderts praktizierten *Zymotechnologie* an, die von Fermentationen und verwandten chemischen Prozessen handelt.[224] Im Zuge der Etablierung von Verfahren der alkoholischen Gärung zur Erzeugung von Getränken im großen Maßstab (z.B. des Bierbrauens) entwickelt sich *Zymotechnik* seit Ende des 19. Jahrhunderts zu einem Handelsnamen. E. Siebel gründet nach 1917 in Chicago ein »Bureau of Bio-Technology«, das sich mit Prozessen der Fermentation in nicht-alkoholischen Getränken befasst.[225] Die Wahl des neuen Wortes ›Biotechnologie‹ anstatt des verbreiteten ›Zymotechnik‹, das mit der alkoholischen Gärung assoziiert wurde, erfolgte wahrscheinlich, um Verfolgungen durch staatliche Behörden in Zeiten der Prohibition in Amerika zu umgehen.

Abgesehen von den seit Jahrtausenden z.B. durch Alkoholgärung und Hefewachstum biotechnologisch erzeugten Lebensmitteln (u.a. Brot, Wein und Bier) beginnt die Biotechnologie im engeren Sinne mit der Herstellung von Aceton und Milchsäure durch Fer-

mentation während des Ersten Weltkriegs. Seit Ende des Zweiten Weltkriegs entwickelt sich die Biotechnologie zu einem umfangreichen Industriezweig, der wesentlich auf die Erzeugung von Pharmazeutika und Nahrungsmitteln ausgerichtet ist. Seit Mitte der 1970er Jahre werden genetisch manipulierte Organismen verwendet, denen gezielt einzelne Gene eingesetzt wurden (z.B. zur Insulinproduktion). Wegen der damit verbundenen wirtschaftlichen Interessen werden die Fortschritte der Biotechnologie wesentlich durch private Unternehmen vorangetrieben.[226]

Nachweise

1 Stumpf, G. (1786). Physikalische Beschreibung des Rakonitzer Kreises im Königreich Böhmen. In: Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften (Hg.). (1786). Drey Abhandlungen über die physikalische Beschaffenheit einiger Distrikte und Gegenden von Böhmen, 45-100: 51; Roesler, G.F. (1790). Beyträge zur Naturgeschichte des Herzogthums Wirtemberg, Bd. 2: 46.
2 Tr. (1837). Scientifische Skizze der Gartenkunst. Allgemeine deutsche Garten-Zeitung 15, 337-340; 345-351; 353-359: 338.
3 Lavergne-Peguilhen, M. von (1838). Grundzüge der Gesellschaftswissenschaft, Erster Theil enthaltend die Bewegungs- und Productionsgesetze: 7f.
4 a.a.O.: 8.
5 Lavergne-Peguilhen, M. von (1841). Grundzüge der Gesellschaftswissenschaft, Zweiter Theil enthaltend die Kulturgesetze: 6.
6 Schmitthenner, F. (1830/39). Grundlinien der Geschichte der Staatswissenschaften, der Ethnologie, des Naturrechtes und der Nationalökonomie: 622 (§457).
7 Klemm, G. (1854-55). Allgemeine Culturwissenschaft, 2 Bde.: 1 Das Feuer, die Nahrung, Getränke, Narkotica; 2 Werkzeuge und Waffen; DuBois-Reymond, E.H. (1878). Culturgeschichte und Kulturwissenschaft.
8 Rickert, H. (1899/1926). Kulturwissenschaft und Naturwissenschaft (Stuttgart 1986): 46.
9 a.a.O.: 44f.
10 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 183.
11 Rickert (1899/1926): 77.
12 Rickert (1896-1902/1929): 29.
13 Rickert (1899/1926): 40.
14 Rickert, H. (1913). Vom System der Werte. Logos 4, 295-327: 307ff.; vgl. ders. (1922). System der Philosophie, Erster Teil: Allgemeine Grundlegung der Philosophie.
15 Vgl. u.a. Hartmann, E. von (1908). Grundriß der Axiologie oder Wertwägslehre; Münsterberg, H. (1908). Philosophie der Werte; Port, K. (1929). Das System der Werte; Kraus, O. (1937). Die Werttheorien. Geschichte und Kritik; Hessen, J. (1948). Wertlehre.
16 Wagner, H. (1959). Philosophie und Reflexion: 299ff.; Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 137ff.; vgl. auch Spranger, E. (1914/21). Lebensformen. Geisteswissenschaftliche Psychologie und Ethik der Persönlichkeit: 37; 67.
17 Rickert (1899/1926): 42.
18 Lorenz, K. (1941). Kants Lehre vom Apriorischen im Lichte gegenwärtiger Biologie (in: Das Wirkungsgefüge der Natur und das Schicksal des Menschen, München 1978, 82-109).
19 Baumgartner, H.M. (1981). Über die Widerspenstigkeit der Vernunft, sich aus Geschichte erklären zu lassen. Zur Kritik des Selbstverständnisses der evolutionären Erkenntnistheorie. In: Poser, H. (Hg.). Wandel des Vernunftbegriffs, 39-64: 57.
20 a.a.O.: 63; vgl. Baumgartner, H.M. (1984). Die innere Unmöglichkeit einer evolutionären Erklärung der menschlichen Vernunft. In: Spaemann, R., Koslowski, P. & Löw, R. (Hg.). Evolutionstheorie und menschliches Selbstverständnis, 55-71.
21 Miller, G.F. (1998). How mate choice shaped human nature: a review of sexual selection and human evolution. In: Crawford, C.B. & Krebs, D. (eds.). Handbook of Evolutionary Psychology: Ideas, Issues, and Applications, 87-129: 118.
22 Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 62.
23 Vollmer, G. (1975). Evolutionäre Erkenntnistheorie.
24 Stekeler-Weithofer, P. (2001). Evolution und Entwicklung. Zum Biologismus in den Humanwissenschaften. Deutsche Z. Philos. 49, 571-585: 585.
25 Hüttemann, A. (2008). Kann die evolutionäre Psychologie kulturelle Phänomene erklären? In: ders. (Hg.). Zur Deutungsmacht der Biowissenschaften, 129-150: 144.
26 Sarasin, P. (2009). Darwin und Foucault. Genealogie und Geschichte im Zeitalter der Biologie: 416.
27 Kelleter, F. (2007). A tale of two natures: Worried reflections on the study of literature and culture in an age of neuroscience and neo-darwinism. Journal of Literary Theory 1, 153-189: 167f.
28 Boodin, J.E. (1910). The nature of truth. Philos. Rev. 19, 395-417: 414; vgl. Lovejoy, A.O. (1911). Review: DeLaguna, T. & DeLaguna, G.A. (1910). Dogmatism and Evolution. Philos. Rev. 20, 535-545: 538.
29 Campbell, D.T. (1974). Evolutionary epistemology. In: Schilpp, P.A. (ed.). The Philosophy of Karl Popper, 413-463.
30 Tetens, J.N. (1777). Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwickelung, 2 Bde.: II, 539.
31 Engels, E.-M. (1989). Erkenntnis als Anpassung? Eine Studie zur Evolutionären Erkenntnistheorie: 64.
32 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 488.
33 Darwin, C. (1836-44). Notebook M. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844: 551.
34 Spencer, H. (1855/1901). Principles of Psychology, 2 vols.

35 Haeckel. E. (1924). Wahrheit (Gemeinverständliche Werke, Bd. IV, 8-34): 18f.
36 Simmel, G. (1895). Ueber eine Beziehung der Selectionslehre zur Erkenntnistheorie (in: ders., Zur Philosophie der Kunst, 1922, 111-125): 111.
37 a.a.O.: 116f.
38 a.a.O.: 118.
39 a.a.O.: 123.
40 Reinke, J. (1899). Gedanken über das Wesen der Organisation. Biol. Centralbl. 19, 81-94; 113-122: 91.
41 Boltzmann, L. (1905). Über eine These Schopenhauers (Populäre Schriften, Braunschweig 1979, 240-257): 252.
42 Boltzmann, L. (1897). Über die Frage nach der objektiven Existenz der Vorgänge in der unbelebten Natur (Populäre Schriften, Braunschweig 1979, 94-119): 111.
43 Dewey, J. (1910). The influence of Darwinism on philosophy (in: ders., The Influence of Darwin on Philosophy. And Other Essays in Contemporary Thought. Bloomington 1965, 1-19); vgl. Engels, E.-M. (1989). Erkenntnis als Anpassung?: 125f.
44 Lorenz, K. (1941). Kants Lehre vom Apriorischen im Lichte gegenwärtiger Biologie. Blätter für deutsche Philosophie 15, 94-125: 99 (auch in: Das Wirkungsgefüge der Natur und das Schicksal des Menschen, München 1978, 82-109: 86).
45 a.a.O.: 95 (München 1978: 83).
46 Vgl. Engels (1989).
47 Rickert, H. (1911). Lebenswerte und Kulturwerte (Philosophische Aufsätze, hg. v. R.A. Bast, Tübingen 1999, 37-72): 62; ders. (1920/22). Die Philosophie des Lebens: 158.
48 Bieri, P. (1987). Evolution, Erkenntnis und Kognition. In: Lütterfelds, W. (Hg.). Transzendentale oder Evolutionäre Erkenntnistheorie?, 117-147: 137; 146.
49 Janich, P. (2000). Was ist Erkenntnis? Eine philosophische Einführung: 85f.; 88; vgl. ders. (1987). Evolution der Erkenntnis oder Erkenntnis der Evolution? In: Lütterfelds, W. (Hg.). Transzendentale oder Evolutionäre Erkenntnistheorie?, 210-226.
50 Baumgartner, H.M. (1984). Die innere Unmöglichkeit einer evolutionären Erklärung der menschlichen Vernunft. In: Spaemann, R., Koslowski, P. & Löw, R. (Hg.). Evolutionstheorie und menschliches Selbstverständnis, 55-71: 69; Hösle, V. (1988). Tragweite und Grenzen der evolutionären Erkenntnistheorie. Z. allg. Wiss.theor. 19, 348-377: 363f.; Zimmerli, W.C. (1990). Grenzen des evolutionären Paradigmas. Metakritische Bemerkungen zu einer auslaufenden Denkmode. In: Jüdes, U., Eulefeld, G. & Kapune, T. (Hg.). Evolution der Biosphäre, 137-152: 141.
51 Vollmer, G. (1985). Was können wir wissen?, Bd. 1. Die Natur der Erkenntnis: 236.
52 Flach, W. (1998). Zur Frage der Begründetheit des gnoseologischen Anspruches der biologischen Wahrnehmungslehre. In: Beaufort, J. & Prechtl, P. (Hg.). Rationalität und Prärationalität. Festschrift für Alfred Schöpf, 47-61: 56.
53 Physicus (1874). Psychology of cruelty. Nature 11, 149.
54 Shields, C.W. (1877). The Final Philosophy, or, System of Perfectible Knowledge Issuing From the Harmony of Science and Religion: 376; vgl. Romanes, G.J. (1878). A Candid Examination of Theism: xvi; Cope, E.D. (1889). An outline of the philosophy of evolution. Proc. Amer. Philos. Soc. 26, 495-505: 499.
55 Barkow, J.H., Cosmides, L. & Tooby, J. (eds.) (1992). The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture; Cosmides, L. (1999). Evolutionary Psychology. An Introduction; Buss, D.M. (1999/2004). Evolutionary Psychology. The New Science of the Mind; Buss, D.M. (ed.) (2005). The Handbook of Evolutionary Psychology; Dunbar, R.I.M. (2005). Evolutionary Psychology. A Beginner's Guide. Human Behaviour, Evolution, and the Mind; Dunbar, Ri.I.M. & Barrett, L. (eds.) (2007). Oxford Handbook of Evolutionary Psychology; Workman, L. & Reader, L. (2008). Evolutionary Psychology. An Introduction; Crawford, C. & Krebs, D. (eds.) (2008). Foundations of Evolutionary Psychology.
56 Tooby, J. & Cosmides, L. (1995). Foreword. In: Baron-Cohen, S., Mindblindness, xi-xviii: xiiif.
57 Vgl. Buller, D. J. (2005). Adapting Minds. Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature: 130ff.
58 Cosmides, L. (1989). The logic of social exchange. Has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task. Cognition 31, 187-276; Cosmides, L. & Tooby, J. (1992). Cognitive adaptations for social exchange. In: Barkow, J.H., Cosmides, L. & Tooby, J. (eds.). The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture, 163-228.
59 Bowlby, J. (1969). Attachment and Loss, vol. 1. Attachment: 58.
60 Tooby, J. & Cosmides, L. (1990). The past explains the present: adaptations and the structure of ancestral environments. Ethol. Sociobiol. 11, 375-424: 386; Symons, D. (1990). Adaptiveness and adaptation. Ethol. Sociobiol. 11, 427-444: 429.
61 Symons, D. (1989). A critique of Darwinian anthropology. Ethol. Sociobiol. 10, 131-144.
62 Tooby & Cosmides (1990): 420: dies. (1992). The psychological foundations of culture. In: Barkow, J.H., Cosmides, L. & Tooby, J. (eds.). The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture, 19-136: 54.
63 Cosmides, L. & Tooby, J. (1997). The modular nature of human intelligence. In: Scheibel, A.B. & Schopf, J.W. (eds.). The Origin and Evolution of Intelligence, 71-101: 85; vgl. Buller, D.J. (2005). Adapting Minds. Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature: 58f.
64 Tooby, J. & Cosmides, L. (1989). Evolutionary psychology and the generation of culture, part 1. Ethol. Sociobiol. 10, 29-49: 36.
65 Menninghaus, W. (2003). Das Versprechen der Schönheit; Eibl, K. (2004). Animal poeta. Bausteine der biologischen Kultur- und Literaturtheorie; ders. (2009). Kultur als Zwischenwelt. Eine evolutionsbiologische Perspektive.
66 Vgl. Buller (2005): 94; ders. (2009). Four fallacies of pop evolutionary psychology. Sci. Amer. 300, 74-81.
67 Sidgwick, H. (1876). The theory of evolution in its application to practice. Mind 1, 52-67: 58; Williams, C.M. (1893). A Review of the Systems of Ethics Founded on the

Theory of Evolution; ders. (1893). Evolutional Ethics.
68 Coupland, W.C. (1884). Review: Schneider, H.H. (1883). Freud und Leid des Menschengeschlechts. Mind 9, 602-606: 606; Spencer, H. (1893). Evolutionary ethics. Athenæum Nr. 3432, 193-194.
69 Anonymus (1885). New Books. Mind 10, 298-315: 314; Sorley, W.H. (1885). On the Ethics of Naturalism.
70 Tille, A. (1895). Von Darwin bis Nietzsche. Ein Buch Entwicklungsethik.
71 Platon, Leges 710a; 963e; Aristoteles, Ethica Nicomachea 1144b4-9; 1151a18; Ethica Eudemica 1234a24-33.
72 Aristoteles, De anima 432b5f.; Ethica Nicomachea 1113a15-b2.
73 Platon, Laches 196e-197c; Aristoteles, Ethica Eudemica 1229a20-29; Ethica Nicomachea 1116b23-1117a9.
74 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1144b14-31; 1149b31-35.
75 Vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 199ff.
76 Philon, De animalibus (ed. Aucher) 13ff.; vgl. Plutarch, Bruta ratione uti 991E ff.; Sextus Empiricus, Pyrrhonei hypotyposeis 1, 65ff.; Porphyrios, De abstinentia 3, 7ff.
77 Plutarch, Bruta ratione uti 987B.
78 Herodot, Historiae 1, 24; Plutarch, De sollertia animalium 984A-985B.
79 Winkler, J.H. (1742-45). Philosophische Untersuchungen von dem Seyn und dem Wesen der Seele der Thiere, 4 Teile: II, 93.
80 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: II, 109.
81 a.a.O.: I, 73.
82 a.a.O.: I, 88.
83 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 162.
84 ebd.
85 Engels, E.-M. (2007). Charles Darwin: 204.
86 Haeckel, E. (1877). Ueber die heutige Entwickelungslehre im Verhältnisse zur Gesammtwissenschaft. Amtl. Ber. 50. Vers. Deutsch. Naturf. Ärzte 50, 14-22: 19f.
87 Tille, A. (1895). Von Darwin bis Nietzsche. Ein Buch Entwicklungsethik: 22.
88 a.a.O.: 23.
89 a.a.O.: 40.
90 a.a.O.: 33.
91 Huxley, T.H. (1893). Evolution and ethics (Collected Esssays, vol. IX, Hildesheim 1970, 46-116).
92 Hertwig, O. (1916). Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie.
93 Moore, G.E. (1903). Principia Ethica: 10; 38.
94 Austin, J.L. (1946). Other Minds (Philosophical Papers, Oxford 1961, 44-84): 71.
95 Hare, R. (1963). Descriptivism (Essays on the Moral Concepts, Cambridge 1972, 55-75): 55; Ausdruck auch schon bei: Frankena, W.C. (1962). Review: Wellman, C. (1961). The Language of Ethics. J. Philos. 59, 293-296: 294.
96 Hume, D. (1739-40). A Treatise of Human Nature: 469 (III, 1, i).
97 Vgl. Frankena, W.K. (1956-57). Ethical naturalism renovated. Rev. Metaphys. 10, 457-473; Flew, A.G.N. (1967). Evolutionary Ethics; Nitecki, M.H. & Nitecki, D.V. (eds.) (1993). Evolutionary Ethics; Farber, P.L. (1994). The Temptations of Evolutionary Ethics; Thompson, P. (ed.) (1995). Issues in Evolutionary Ethics; Boniolo, G. & De Anna, G. (eds.) (2006). Evolutionary Ethics and Contemporary Biology.
98 Ruse, M. (1993). Noch einmal: Die Ethik der Evolution. In: Bayertz, K. (Hg.). Evolution und Ethik, 153-167: 163; 165.
99 Richards, R.J. (1986). A defense of evolutionary ethics. Biol. Philos. 1, 265-293: 289.
100 Kitcher, P. (2008). Prospects for a naturalistic ethics. In: Beckermann, A., Tetens, H. & Walter, S. (Hg.). Philosophie. Grundlagen und Anwendungen. Hauptvorträge und ausgewählte Kolloquiumsbeiträge zu GAP 6, 13-34: 19f.
101 Schmidt, T. (2011). Evolutionäre Erklärungen von Moral und die Autonomie der Ethik. In: Schmidt, T. & Tarkian, T. (Hg.). Naturalismus in der Ethik. Perspektiven und Grenzen.
102 Vgl. z.B. Ricken, F. (2005). Warum Moral nicht naturalisiert werden kann. In: Schmidinger, H. & Sedmak, C. (Hg.). Der Mensch – ein freies Wesen?, 249-258.
103 Schmidt (2011).
104 Vgl. Lütterfelds, W. (Hg.) (1993). Evolutionäre Ethik zwischen Naturalismus und Idealismus; Gräfrath, B. (1997). Evolutionäre Ethik? Philosophische Programme, Probleme und Perspektiven der Soziobiologie; Joyce, R. (2006). The Evolution of Morality; Macedo, S. & Ober, J. (eds.) (2006). Primates and Philosophers. How Morality Evolved; Schmidt, T. & Tarkian, T. (Hg.) (2011). Naturalismus in der Ethik. Perspektiven und Grenzen.
105 Wolfle, D.L. & Wolfle, H.M. (1939). The development of cooperative behavior in monkeys and young children. J. Genet. Psychol. 55, 137.
106 Lorenz, K. (1956). Moral-analoges Verhalten geselliger Tiere. Universitas 11, 691-704: 692; vgl. ders. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1965, 114-200): 148ff.
107 Tugendhat, E. (2000). Moral in evolutionstheoretischer Sicht. In: Aufsätze 1992-2000, Frankfurt/M. 2001, 199-224: 219.
108 Brosnan, S.F. & de Waal, F.B.M. (2003). Monkeys reject unequal pay. Nature 425, 297-299; vgl. Brosnan, S.F., Schiff, H.C. & Waal, F.B.M. (2005). Tolerance for inequity may increase with social closeness in chimpanzee. Proc. Roy. Soc. B 272, 253-258.
109 Bekoff, M. (2004). Wild justice and fair play: cooperation, forgiveness, and morality in animals. Biol. Philos. 19, 489-520.
110 Vgl. Bräuer, J., Call, J. & Tomasello, M. (2006). Are apes really inequity averse? Proc. Roy. Soc. B 273, 3123-3128.
111 Jensen, K, Call, J. & Tomasello, M. (2007). Chimpanzees are rational maximizers in an ultimatum game. Science 318, 107-109; vgl. Tomasello, M. (2009). Why we cooperate (dt. Warum wir kooperieren, Frankfurt/M. 2010): 38f.
112 Wilson, D.S. (2002). Darwin's Cathedral. Evolution,

Religion, and the Nature of Society: 195.
113 Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). Unto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior: 135ff.; Bekoff (2004): 508f.
114 Nordau, M. (1885). Paradoxe: 290; vgl. auch ders. (1885). Evolutionistische Aesthetik. Probekapitel aus „Paradoxe“ von Max Nordau. Die Gesellschaft 1 (38), 711-717.
115 Nordau, M. (1896). Paradoxes (transl. by J.R. McIlraith): 259.
116 Baird, J.W. (1903). Summary: Volkelt, J.W. (1902). Die entwickelungsgeschichtliche Betrachtungsweise in der Aesthetik. Z. Psychol. Physiol. Sinne 29, 1-21. Philos. Rev. 12, 220.
117 Vgl. Kogan, N. (1994). On aesthetics and its origins: some psychobiological and evolutionary considerations. Soc. Res. 61, 139-165; Stoddart, D.M. (1997). Evolutionary aesthetics. Interdisc. Sci. Rev. 22, 217-228; Aiken, N.E. (1998). The Biological Origins of Art; Richter, K. (1999). Die Herkunft des Schönen. Grundzüge der evolutionären Ästhetik; Voland, E. & Grammer, K. (eds.) (2003). Evolutionary Aesthetics.
118 Vgl. Platon, Nomoi 653e; 673d; Cicero, De Officiis I, 14.
119 Aristoteles, Ethica Eudemica 1230b36-1231a15; Ethica Nicomachea 1118a16-32; De sensu 443b24-444a5.
120 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II, II, 141, 4 ad 3; vgl. ders. (1260). In decem libros Ethicorum Aristotelis ad Nicomachum expositio: III, 19, Nr. 610.
121 Vgl. Tonelli, G. (1984). Naturschönheit/Kunstschönheit. Hist. Wb. Philos. 6, 623-626.
122 Breitinger, J.J. (1740). Critische Dichtkunst: 269; Sulzer, J.G. (1750). Unterredungen über die Schönheiten der Natur.
123 Ehrhart, B. (1753). Oeconomische Pflanzenhistorie, Bd. 2: 141.
124 Kant, I. (1789). Erste Einleitung in die Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. XX, 193-251): 234.
125 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 301.
126 Winkler, J.H. (1742-45). Philosophische Untersuchungen von dem Seyn und dem Wesen der Seele der Thiere, 4 Teile: II, 93.
127 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 94f.
128 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion (Oxford 1993): 100f. (Part X).
129 Moritz, K.P. (1793). Vorbegriffe zu einer Theorie der Ornamente: 5.
130 ebd.
131 Anonymus (1793). Vorbegriffe zu einer Theorie der Ornamente, von Karl Philipp Moritz. Neue Bibliothek der schönen Wissenschaften und der freyen Künste 51, 218-230: 222.
132 Hegel, G.W. [1823-29]. Vorlesungen über die Ästhetik (Werke, Bd. X/1, Berlin 1835): 10.
133 Arnim, B. von (1835). Tagebuch zu Goethe’s Briefwechsel mit einem Kinde: 92.
134 Hartmann, E. von (1869/71). Philosophie des Unbewußten: 431f.
135 Goethe, J.W. von (1794). Inwiefern die Idee: Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit, auf organische Naturen angewendet werden könne (LA, Bd. I, 10, 125-127): 125.
136 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 160; 162; 414.
137 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 277; II, 39; 108; 112 und passim.
138 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 199.
139 Darwin, C. (1859/66). On the Origin of Species: 240.
140 Vgl. z.B. Kronfeld, A. (1906). Sexualität und ästhetisches Empfinden in ihrem genetischen Zusammenhange; Alsberg, P. (1922). Das Menschheitsrätsel: 254f.
141 Wallace, A. (1878). Tropical Nature and other Essays (dt. Braunschweig 1879): 163f.
142 Campbell, G.D. (Duke of Argyll) (1867). The Reign of Law.
143 Brunner von Wattenwyl, C. (1873). Ueber die Hypertelie in der Natur. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 23, 133-138.
144 Spencer, H. (1870/81). Principles of Psychology, 2 vols.: II, 633.
145 a.a.O.: 629.
146 a.a.O.: 632.
147 a.a.O.: 635.
148 Nordau, M. (1885). Paradoxe: 300.
149 a.a.O.: 301.
150 a.a.O.: 305.
151 a.a.O.: 306.
152 Haeckel, E. (1899-1904). Kunstformen der Natur; vgl. Bayertz, K. (1984). Die Desendenz des Schönen. Darwinisierende Ästhetik im Ausgang des 19. Jahrhunderts. In: Bohnen, K. (Hg.). Fin de Siècle. Zu Naturwissenschaft und Literatur der Jahrhundertwende im deutsch-skandinavischen Kontext, 88-110; Krauße, E. (1995). Haeckel: Promorphologie und »evolutionistische« ästhetische Theorie. Konzept und Wirkung. In: Engels, E.-M. (Hg.). Die Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert, 347-394; Breidbach, O. (Hg.) (2006). Bildwelten der Natur.
153 Haeckel, E. (1914). Die Natur als Künstlerin: 12.
154 Haeckel, E. (1904). Kunstformen der Natur. Supplement-Heft. Allgemeine Erläuterung und systematische Übersicht: 8.
155 Haeckel, E. (1917). Kristallseelen. Studien über das anorganische Leben: 131.
156 Haeckel (1917); Breitenbach, W. (1914). Formenschatz der Schöpfung. In: Haeckel (1914), 43-114: 51ff.
157 Möbius, K. (1908). Ästhetik der Tierwelt: 28.
158 a.a.O.: 2.
159 a.a.O.: 127.
160 Vgl. Kockerbeck, C. (1997). Die Schönheit des Lebendigen. Ästhetische Naturwahrnehmung im 19. Jahrhundert: 111.
161 Möbius, K. (1900). Über die Grundlagen der ästhethischen Beutheilung der Säugetiere. Sitzungsber. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin 1900, 163-182: 164.
162 Möbius, M. (1906). Über nutzlose Eigenschaften an

Pflanzen und das Prinzip der Schönheit. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 24, 5-12: 9f.

163 Frieling, H. [1939]. Tiere als Baumeister; Frisch, K. von (1974). Tiere als Baumeister.

164 Frisch (1974): 292.

165 Gilliard, E.T. (1956). Bower ornamentation versus plumage characters in bower-birds. Auk 73, 450-451; ders. (1969). Birds of Paradise and Bower Birds: 54f.; Diamond, J.M. (1982). Evolution of bowerbirds' bowers: animal origin of the aesthetic sense. Nature 297, 99-102: 100f.

166 Craig, W. (1943). The song of the wood pewee, *Myiochanes virens* L., a study of bird music. New York State Museum Bull. No. 334, 1-186; vgl. Koehler, O. (1951). Besprechung. Z. Tierpsychol. 8, 148-153.

167 Koehler, O. (1951). Der Vogelgesang als Vorstufe von Musik und Sprache. J. Ornithol. 93, 1-20.

168 Lorenz, K. (1943). Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. 5, 235-409: 258.

169 Lötsch, B. (1998). Gibt es Kunstformen der Natur? Radiolarien, Haeckels biologische Ästhetik und ihre Überschreitung. In: Welträtsel und Lebenswunder. Ernst Haeckel – Werk, Wirkung und Folgen, 339-372: 359.

170 Ladygina-Kohts, N.N. (1935). Ditja Šimpanze i ditja celoveka v ich instinktach, èmocijach, igrach, pribyckach i vyrazitel'nych dvizenijach.

171 Shepherd, W.T. (1915). Some observations on the intelligence of the chimpanzee. J. Anim. Behav. 5, 391-396; Sokolowsky, A. (1928). Erlebnisse mit wilden Tieren; Klüver, H. (1933). Behavior Mechanisms in Monkeys; Kellogg, W.N. & Kellogg, L.A. (1933). The Ape and the Child.

172 Vgl. z.B. Schiller, P. (1951). Figural preferences in the drawings of a chimpanzee. J. Comp. Physiol. Psychol. 44, 101-111; Goja, H. (1959). Zeichenversuche mit Menschenaffen. Z. Tierpsychol. 16, 369-373.

173 Rensch, B. (1957). Ästhetische Faktoren bei Farb- und Formbevorzugungen von Affen. Z. Tierpsychol. 14, 71-99; ders. (1958). Die Wirksamkeit ästhetischer Faktoren bei Wirbeltieren. Z. Tierpsychol. 15, 447-461.

174 Rensch, B. (1961). Malversuche mit Affen. Z. Tierpsychol. 18, 347-364.

175 Morris, D. (1959). The behavior of higher primates in captivity. Proc. XV Intern. Congr. Zool. London 1958, 94-98; ders. (1962). The Biology of Art (dt. 1963); vgl. Eibl-Eibesfeldt, I. (1988). The biological foundation of aesthetics. In: Rentschler, I., Herzberger, B. & Epstein, D. (eds.). Beauty and the Brain. Biological Aspects of Aesthetics, 29-68: 35f.

176 Morris, D. (1957). Paintings by Chimpanzees. Institute of Contemporary Arts, London (Ausstellungskatalog).

177 Morris (1962; dt. 1963): 165.

178 Vgl. Müller-Beck, H. & Albrecht, G. (Hg.) (1987). Die Anfänge der Kunst vor 30.000 Jahren.

179 Chauvet, J.-M. et al. (1995). La grotte Chauvet à Vallon-Pont-d'Arc; Clottes, J. (ed.) (2001). La grotte Chauvet; Valladas, H. et al. (2001). Evolution of prehistoric cave art. Nature 413, 479.

180 Riek, G. (1934). Die Eiszeitjäger am Vogelherd im Lonetal, Bd. 1; Conard, N. & Bolus, M. (2003). Radiocarbon dating the appearance of modern humans and timing of cultural innovations in Europe: new results and new challenges. J. hum. Evol. 44, 331-371; Conard, N.J. (2003). Palaeolithic ivory sculptures from southwestern Germany and the origin of figurative art. Nature 426, 830-832.

181 Conard, N.J. (2009). A female figurine from the basal Aurignacian of Hohle Fels Cave in southwestern Germany. Nature 459, 248-252.

182 Vgl. Henshilwood, C.S., D'errico, F., Marean, C.W., Milo, R.G. & Yates, R. (2001). An early bone tool industry from the middle stone age at Blomos cave, South Africa: implications for the origins of modern human behaviour, symbolism and language. J. Hum. Evol. 41, 631-678.

183 Mania, D. & Mania, U. (1988). Deliberate engravings on bone artefacts of Homo erectus. Rock Art Res. 5, 91-107.

184 Bednarik, R.G. (1994). The earliest known art. Acta Archaeol.65, 221-232: 226.

185 Richter, K. (1999). Die Herkunft des Schönen. Grundzüge der evolutionären Ästhetik: 11f.

186 a.a.O.: 46.

187 Burckhard, M. (1895). Aesthetik und Sozialwissenschaft. Drei Aufsätze: III. Die Kunst und die natürliche Entwicklungsgeschichte: 71; vgl. 53.

188 Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu einer Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 253.

189 Menninghaus, W. (2003). Das Versprechen der Schönheit: 197.

190 Seel, M. (2005). Vom Nutzen und Nachteil der evolutionären Ästhetik. In: Kleeberg, B., Walter, T. & Crivellari, F. (Hg.). Urmensch und Wissenschaften, 323-334: 331.

191 ebd.

192 Zahavi, A. (1975). Mate selection – a selection for a handicap. J. theor. Biol. 53, 205-214.

193 Haddon, A.C. (1907). Review: Pitt-Rivers, A.L.-F. (1906). The Evolution of Culture and Other Essays. Folklore 18, 217-220: 220.

194 Pitt-Rivers, A.L.-F. (1906). The Evolution of Culture and Other Essays.

195 [Vaerst, F. von] (1836). Cavalier-Perspective. Handbuch für angehende Verschwender: xxx.

196 Booth, J.C. & Morfit, C. (1852). On Recent Improvements in the Chemical Arts: 14.

197 Tornier, G. (1901). Ueberzählige Bildungen und die Bedeutung der Pathologie für die Biontotechnik (mit Demonstrationen). Verhandlungen des V. Internationaler Zoologen-Congresses Berlin 1901, 467-498: 497.

198 Tornier, G. (1903). Entstehn von Vorderfuss-Hyperdactylie bei Cervus-Arten. Ein Beitrag zur Biotechnik. Morphol. Jahrb. 31, 453-504; ders. (1905). Bau und Betätigung der Kopflappen und Halsluftsäcke bei Chamäleonen. Ein Beitrag zur Biotechnik. Zool. Jahrb. Abth. Anat. 21, 1-40.

199 Tornier (1903): 456.

200 Goldscheid, R. (1911). Höherentwicklung und Menschenökonomie. Grundlegung der Sozialbiologie: XXII.

201 In Anlehnung an Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 137ff.

202 Wells, H.G., Huxley, J. & Wells, G.P. (1939). The Sci-

ence of Life: 1029.
203 Francé, R.H. (1919). Die technische Leistung der Pflanzen: 266.
204 ebd.
205 a.a.O.: 8; vgl. Francé, R.H. (1920). Die Pflanze als Erfinder.
206 Schwendener, S. (1874). Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotyledonen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen.
207 Vgl. Gießler, A. (1939). Biotechnik. Eine Einführung; Kraismer, L.P. (1964). Bionik: eine neue Wissenschaft.
208 Preyer, W. (1873). Über die Erforschung des Lebens: 4; vgl. Mehnert, E. (1898). Biomechanik erschlossen aus dem Principe der Organogenese.
209 Preyer, W. (1883). Elemente der allgemeinen Physiologie, kurz und leichtfasslich dargestellt: 5.
210 Preyer, W. (1884). Éléments de physiologie générale: 5.
211 Delage, Y. (1895). La structure du protoplasme: 723.
212 Anonymus (1899). Scientific notes and news. Science 9, 301.
213 Stedman, T.L. (1933). A Practical Medical Dictionary (ed. 12): 134/1 (nach OED).
214 Steele, J. (ed.) (1960). Bionics. Proc. Nat. Aeronaut. Electronics Conference; vgl. Heynert, H. (1976). Grundlagen der Bionik: 16.
215 Keto, J.E. (1960). Proc. Nat. Aeronaut. Electronics Conference: 218 (nach OED 1989).
216 Nachtigall, W. (1982). Biotechnik und Bionik – Fachübergreifende Disziplinen der Naturwissenschaft. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh. Math.-Naturwiss. Kl. 1, 1982, 1-29: 3; ders. (1998). Bionik. Grundlagen und Beispiele für Ingenieure und Naturwissenschaftler: 5.
217 Davis, B.D. (1970). Prospects for genetic intervention in man. Science 170, 1279-1283: 1283; Böhme, W. (1980). Biologische Tabus? Über Gentechnologie.
218 Anonymus (1900). [Rez. Jörgensen, A. (1886/98). Die Mikroorganismen der Gärungsindustrie; engl. Transl.: Micro-organisms and Fermentation, London 1900]. The Lancet 156, 179.
219 Jörgensen, A. (1886/98). Die Mikroorganismen der Gärungsindustrie: v.
220 Ereky, K. (1917). Nahrungsmittelproduktion und Landwirtschaft; vgl. Bud, R. (1993). The Uses of Life. A History of Biotechnology: 1; 34.
221 Ereky, K. (1919). Biotechnologie der Fleisch-, Fett- und Milcherzeugung im landwirtschaftlichen Großbetriebe: 5.
222 Lindner, P. (1920). Allgemeines aus dem Bereich der Biotechnologie. Z. techn. Biol. 8, 54-56.
223 Hase, A. (1920). Über technische Biologie. Ihre Aufgaben und Ziele, ihre prinzipielle und wirtschaftliche Bedeutung. Z. techn. Biol. 8, 23-45.
224 Stahl, G.E. (1697). Zymotechnia fundamentalis; vgl. Bud (1993): 6ff.
225 Vgl. Arnold, J.P. & Penman, F. (1933). History of the Brewing Industry and Brewing Science in America: Prepared as a Memorial to the Pioneers of American Brewing Science, Dr. John E. Siebel and Anton Schwartz; Bud (1993): 31.
226 Vgl. Kennedy, M. (1986). Biotechnology. The University-Industrial Complex; Thackray, A. (1999). Private Science. Biotechnology and the Rise of the Molecular Science.

Literatur

Engels, E.-M. (1989). Erkenntnis als Anpassung? Eine Studie zur Evolutionären Erkenntnistheorie.
Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur.
Richter, K. (1999). Die Herkunft des Schönen. Grundzüge der evolutionären Ästhetik.
Voland, E. & Grammer, K. (eds.) (2003). Evolutionary Aesthetics.
Boniolo, G. & De Anna, G. (eds.) (2006). Evolutionary Ethics and Contemporary Biology.
Macedo, S. & Ober, J. (eds.) (2006). Primates and Philosophers. How Morality Evolved.

Künstliches Leben

Die Ursprünge des Ausdrucks ›Künstliches Leben‹ liegen mindestens in der Frühen Neuzeit und beziehen sich auf die frühen Erfahrungen mit selbstbeweglichen Maschinen (»Automaten«). Im Englischen findet sich ein erster Nachweis der Formulierung zu Beginn des 17. Jahrhunderts (1613 bei dem Dramatiker F. Beaumont: »Artificial life«).[1] R. Descartes verwendet diese Automaten, wie allgemein Einrichtungen von Maschinen, als Modell zur Erklärung von Lebensprozessen (↑Physiologie; Organismus/Mechanismus). Darüber hinausgehend stellt T. Hobbes in der Einleitung seines ›Leviathan‹ (1651) die Frage, ob die Automaten selbst ein künstliches Leben (»artificial life«) hätten, weil ihre funktionalen Teile direkt mit den Einrichtungen eines Lebewesens vergleichbar sind (»why may we not say, that all automata (engines that move themselves by springs and wheels as doth a watch) have an artificial life? For what is the heart, but a spring; and the nerves, but so many strings; and the joints, but so many wheels, giving motion to the whole body, such as was intended by the artificer«).[2] Bei Hobbes wird Descartes' Vergleich von Lebewesen mit Automaten also umgedreht: Nicht die Maschinen gelten als Modelle für die Erkenntnis der Tiere (technomorphes Verständnis von Lebewesen), sondern die Lebewesen als Modelle für Maschinen (zoomorphes Verständnis von Maschinen). In dem frühneuzeitlichen Diskurs stellt hier allerdings bereits die Annahme der Selbstbeweglichkeit ein Problem dar, weil die Materie vielfach so konzipiert ist, dass sie sich aus sich heraus nicht bewegen kann.

Seit dem 17. Jahrhundert werden mit dem Ausdruck ›Künstliches Leben‹ verschiedene Bedeutungen verbunden. Er wird einerseits bezogen auf das Leben von Pflanzen oder Tieren in der Kultivierung durch den Menschen (z.B. das Leben von Pflanzen in der Nachbarschaft des Menschen).[3] Eine weitere Bedeutung betrifft das Leben des erwachsenen zivilisierten Menschen im Gegensatz zum Leben in seiner Kindheit und dem Leben von Menschen der Naturvölker (»savage life«[4]; Hufeland 1798: »Unsre künstliche Diät wird erst durch unser künstliches Leben nothwendig«[5]). Der Zivilisation des Menschen ist im Anschluss an diese Vorstellung insgesamt ein künstliches Leben zugeschrieben worden (Anonymus 1870: »the artificial life of civilisation«).[6] Im 20. Jahrhundert rückt schließlich die technische Herstellung von Lebewesen in die Reichweite der Vorstellung und wird als wichtige technische Innovation propagiert.[7]

Künstliches Leben ist Leben, das nicht im Prozess der natürlichen Evolution entstanden ist, sondern intentional von einem Designer gestaltet wurde. Vollkommen künstliche Lebewesen sind nicht durch Fortpflanzung aus anderen entstanden, sondern durch Zusammensetzung nicht organisierter Teile gebildet worden. Teilweise künstliche Lebewesen sind solche, die zwar von anderen Organismen, ihren Eltern, abstammen, deren Eigenschaften aber bewusst und gezielt von einem planenden Wesen verändert wurden (direkt durch Manipulation oder indirekt durch Züchtung).

Künstliches Leben (Beaumont 1613) *399*
Züchtung (Anonymus 1807) *405*
Genetisches Engineering (Timoféeff-Ressovsky 1934) *406*
Gentechnologie (Davis 1970) *405*

Forschungsprogramm der Informatik

Im Sinne eines festen Begriffs und eines Forschungsprogramms erscheint der Ausdruck ›Künstliches Leben‹ erst Mitte der 1980er Jahre. C. Langton verwendet ihn 1987 in den Vorbereitungen einer Tagung, die in Santa Fe, New Mexico, stattfindet (»We propose that the notion of the ›molecular logic of the living state‹ can be captured by the interactions of virtual automata and thus that the existence of artificial life within cellular automata is a distinct possibility«).[8] Langton definiert die Forschungsrichtung als das Studium solcher menschengemachter Systeme, die ein für natürliche lebende Systeme charakteristisches Verhalten zeigen (»the study of man-made systems that exhibit behaviors characteristic of natural living systems«).[9] In der seitdem verbreiteten Bedeutung bezieht sich der Ausdruck ›Künstliches Leben‹ (abgekürzt ›KL‹, oder Englisch ›AL‹) auf künstliche Systeme wie Computerprogramme oder Roboter, in denen wesentliche Eigenschaften von natürlichen Lebewesen wie Selbstbewegung, Fortpflanzung oder Evolution verwirklicht sind.

Als gezielte Provokation kann der Begriff des Künstlichen Lebens empfunden werden, weil über Jahrtausende das Künstliche dem Lebendigen entgegengesetzt wurde, so dass ein »künstliches Leben« wie ein »hölzernes Eisen« wäre.[10] Die Momente der natürlichen, spontanen Entstehung und des Undurchsichtig-Unerklärlichen, die sich mit dem Lebensbegriff verbinden (↑Leben), werden in der Rede vom Künstlichen Leben unterwandert. Das künstliche Leben ist das gemachte und planvoll gestaltete, und damit in gewissem Sinne uneigentliche Leben.

Definitionsfragen: Mensch, Züchtung, Kunst

Künstliches Leben ist das Leben, das in der Kultur des Menschen hervorgebracht wird. Definitions-

gemäß könnte der Mensch als das erste künstliche Lebewesen auf der Erde verstanden werden, weil er sich durch seine Selbstgestaltung zum Menschen bildet. H. Plessner spricht 1928 in diesem Sinne von der »natürlichen Künstlichkeit« des Menschen.[11] Im engeren Sinne sind künstliche Lebewesen solche Wesen, die der Mensch aus nichtlebenden Stoffen synthetisiert hat. Ob es künstliche Lebewesen dieser Art bereits gibt, ist eine strittige Frage, deren Antwort von dem zugrunde gelegten Lebensbegriff abhängt (s.u.).

Neben der vollständigen Neuformung von Leben ausgehend von nicht-lebenden Ausgangsstoffen kann auch die Umformung vorhandener Lebewesen als eine Form des künstlichen Lebens gelten. Materielle, neu geformte künstliche »Lebewesen« erscheinen zuerst als Zeichnungen oder Plastiken, die aus anorganischen Stoffen geformt, aber Lebewesen nachgebildet sind. Die ältesten Zeugnisse der plastischen ikonischen Kunst sind etwa 35.000 Jahre alt (↑Mensch; Tier: Abb. 282 und Abb. 521).[12] In magischen und mythologischen Vorstellungswelten kann diesen Repräsentationen von Lebewesen selbst ein Leben zugeschrieben werden. Das aus nicht-lebendigen Stoffen gebildete künstliche Leben ist damit in gewisser Weise so alt wie die künstlerische Darstellung von Lebewesen. Die »Lebendigkeit« der künstlerischen Figuren besteht aber allein in einer Ähnlichkeit mit bestehenden Lebewesen in Bezug auf die äußere Form; es fehlt ihnen eine innere Dynamik von Prozessen, die der eigentlichen Lebendigkeit zugrunde liegt.

Antike

Künstliche Automaten, die eine Dynamik von wechselseitig aufeinander bezogenen Prozessen umfassen (↑Wechselseitigkeit; Organisation), werden in der griechischen Antike in mythischen Erzählungen entworfen und als mechanische Einrichtungen tatsächlich konstruiert. In Homers ›Ilias‹ wird Hephaistos, dem Gott der Künste und des Feuers, der Betrieb einer gut eingerichteten Werkstatt nachgesagt, in der u.a. selbstfahrende Dreifüße und ein die Insel Kreta bewachender Riese konstruiert worden sein sollen. Als Gehilfe soll Hephaistos über Jungfrauen aus Gold verfügt haben.[13] Nach dem antiken Bericht war Dädalus der erste Mensch, der ohne göttliche Hilfe Automaten gebaut hat. Darunter seien menschliche Gestalten, die gehen und die Arme bewegen konnten.[14] Aristoteles weist auf die mögliche Funktion solcher Androiden als Arbeitsgehilfen des Menschen hin.[15] Konkret diskutiert er den Fall einer künstlichen Aphrodite aus Holz, die Dädalus dadurch belebt haben soll, dass er sie mit Quecksilber ausgegossen hat; die Beweglichkeit der runden Atome hätte zu einer Bewegung des ganzen Körpers geführt.[16] Ein anderes viel diskutiertes künstliches Lebewesen ist die Taube des Archytas, die angeblich aus Holz bestand und angetrieben durch einen inneren Luftstrom fliegen konnte.[17]

Die Vision von sich selbst bewegenden künstlichen Maschinen und Menschen tritt auch in anderen Kulturkreisen auf: In taoistischer Tradition steht ein Bericht von Liu-Tzu-yüan aus dem 3. vorchristlichen Jahrhundert: Berichtet wird von einem menschlichen Automaten, der Gliedmaßen und Kopf von selbst bewegen kann und auch über sämtliche innere Organe des Menschen verfügt.[18] Die mythologischen Überlieferungen vieler Kulturen enthalten anekdotische Berichte von künstlichen Menschen, Tieren und Dämonen.

Genauere Hinweise auf die Mechanismen, die den Selbstbewegungen zugrunde liegen, finden sich in der Schrift ›Pneumatica‹ des Heron von Alexandria aus dem ersten nachchristlichen Jahrhundert. Die Bewegungen der dort beschriebenen Automaten beruhen – ebenso wie die der um 300 Jahre älteren Automaten des Philon und Ktesibios, von denen Heron berichtet – im Wesentlichen auf Luft- und Wasserdruck: Komplizierte Röhren- und Pumpensysteme in Brunnen und anderen Einrichtungen (z.B. Vorläufern der Dampfmaschine) sorgen für eine gezielte Umwandlung des Drucks in die Bewegungen von Figuren.[19]

Bis in die Renaissance- und Barockzeit hinein werden hydraulische Automaten nach den Anweisungen Herons gebaut. Mit der Entwicklung mechanischer Uhren wird neben dem Luft- und Wasserdruck die Schwerkraft als Quelle der Bewegungen der künstlichen Lebewesen eingesetzt. Seit dem Mittelalter sind öffentlich aufgestellte Uhren als Schmuck und zur Unterhaltung mit mechanischen »Lebewesen« versehen, die über ein Uhrwerk angetrieben werden, z.B. kleine Menschenfiguren, die einen Hammer schwingen und auf eine Glocke schlagen oder eine Trompete erheben (vgl. auch die sogenannten »Roraffen« z.B. über der Orgel des Straßburger Münsters aus dem 15. Jahrhundert).[20]

Alle diese mechanisch-hydraulischen Einrichtungen können eher als Simulationen denn als Realisationen von Leben gelten – und sind auch meist so gedacht. Nur selten, aber gelegentlich bereits bei antiken Autoren, die diese Auffassung vorstellen, um sie anschließend zu widerlegen, werden Automaten beschrieben, als seien sie Lebewesen, insofern sie über Eigenschaften von Lebewesen und damit über

eine Seele verfügen (↑Organismus/Mechanismus). So beschreibt Gregor von Nyssa mechanische Spielzeuge, die typische Lebenserscheinungen wie eine bestimmte Form, Bewegungen und sogar eine Stimme zeigen, die aber nicht durch eine geistige Kraft (»νοητή τις δύναμις«), sondern allein durch ein der Materie innewohnendes bewegendes Vermögen (»κινετικὴ δύναμις«) hervorgebracht würden.[21] Die durch den Handwerker in den Körper gelegte Technik (»τέχνη«) trete hier an die Stelle der Seele, wie es ausdrücklich heißt.[22]

Automaten der Frühen Neuzeit

Maschinen, denen tatsächlich Leben zugeschrieben wird, werden erst nach der Formulierung mechanistischer Lebenstheorien (z.B. durch Descartes; ↑Organismus/Mechanismus) möglich. Descartes untersucht die ihm bekannten mechanischen Automaten genau, er verwendet sie als Modell zur Analyse von Lebewesen – er schreibt ihnen aber nicht selbst Lebendigkeit zu.[23] Besonders bekannt wird eine um 1740 von J. Vaucanson konstruierte mechanische Ente. Dieses »Lebewesen« aus Kupfer kann auf dem Wasser herum schwimmen, Nahrung und Wasser aufnehmen, die Nahrung verdauen und quakende Laute von sich geben (vgl. Abb. 263).[24] Was diese Automaten jedoch nicht können, ist sich selbst erzeugen und die Stoffe ihres Körpers erneuern, wie dies die natürlichen Lebewesen kennzeichnet. Auch die Art der Kontrolle ist in beiden Systemen verschieden: Während für die natürlichen Lebewesen eine verteilte Steuerung ohne klare Hierarchien typisch ist, weisen die mechanischen Automaten meist eine zentralisierte Kontrolle auf.

Ende des 19. Jh.: Vision der Physiologie

Die Erzeugung künstlichen Lebens erscheint seit Mitte des 19. Jahrhunderts einigen Autoren auch in physiologischer Hinsicht möglich oder sogar greifbar. Hintergrund dieser Einschätzung bilden die rasanten Fortschritte der Physiologie im 19. Jahrhundert. Für den Physiologen E. Dubois-Reymond gilt die Entstehung des Lebens 1872 zwar noch als ein *Ignoramus*, aber sie bildet doch kein *Ignorabimus*, weil er sie für prinzipiell erkennbar hält (im Gegensatz zum Wesen von Materie und Kraft, dem Ursprung der Bewegung und der Entstehung des Bewusstseins, die er für ein *Ignorabimus* hält).[25] Zu Beginn des 20. Jahrhunderts steht für J. Loeb der prinzipiellen Möglichkeit der Erzeugung von Leben im Labor nichts im Wege. Er stellt 1906 fest, dass zwar vorläufig noch ein Unterschied zwischen den natürlichen Organismen und den künstlichen Maschinen bestehe. »Es spricht aber

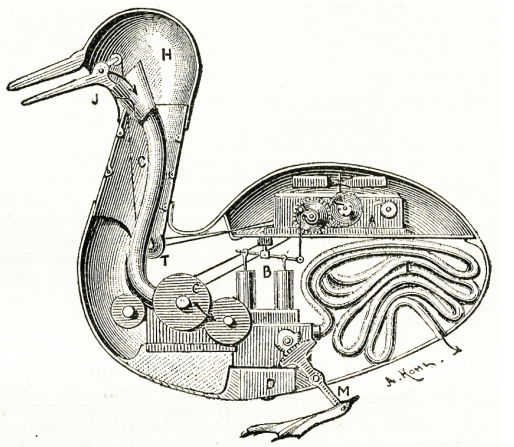


Abb. 263. Automat einer Ente mit Mechanik zur Fortbewegung und Ernährung. A: Uhrwerk (zum Antrieb der Fortbewegung und der Pumpe?); B: Pumpe (zum Transport der Nahrung?); C: Mühle zum Mahlen von Körnern; F: Darmschlauch; J: Schnabel; H: Kopf; M: Füße (aus Anonymus (1899). Some curious automata. Sci. Amer. 80 (21. Jan.), 43; leicht verändert in Bley, G. (1899). Vaucanson's mechanische Ente. Deutsche Uhrmacher-Zeitung 23(6), 136).

nichts gegen die Möglichkeit, daß den technischen oder experimentellen Naturwissenschaften auch die künstliche Herstellung lebender Maschinen gelingen wird. […] Die lebenden Organismen dürfen als chemische Maschinen angesehen werden, weil die Energiequelle für ihren Betrieb aus chemischer Energie gewonnen wird, und weil chemische Prozesse den Aufbau des Materials, aus dem die Maschine gebildet wird, besorgen«.[26] Wenig später behauptet Loeb: »Nichts spricht einstweilen dafür, daß die künstliche Herstellung lebender Organismen prinzipiell unmöglich ist«.[27] Programmatisch, aber im Detail etwas voreilig erklärt er 1911: »Das Problem des Anfangs des individuellen Lebens und des Todes ist restlos physikalisch-chemisch erklärt«.[28]

Strittig bleibt in dieser Zeit, welche physikalisch-chemischen Körper überhaupt als Organismen oder Lebewesen zu werten sind. Einige Autoren bezeichnen bereits die wachstumsfähigen Substanzen (z.B. Kristalle), die im Labor erzeugt wurden, als »künstliche Lebewesen«. Gegen diese Einschätzung wendet sich 1915 W. Roux, indem er darauf hinweist, dass diese vermeintlichen Lebewesen gerade die wesentlichen Lebenseigenschaften der Selbstbewegung, Selbstveränderung und Selbstteilung nicht aufweisen.[29]

Künstliches Leben in der Automatentheorie

Eine neue Dimension erreicht die Wissenschaft des künstlichen Lebens mit den Untersuchungen J. von

Neumanns zur abstrakten Automatentheorie.[30] Von Neumann entwickelt die logischen Grundlagen für sich selbst reproduzierende Maschinen und stellt damit das Vermögen der Fortpflanzung in den Mittelpunkt, das bis zu seiner Zeit noch von keinem Automaten erreicht wird. Die sich fortpflanzenden Einheiten existieren zunächst als wiederkehrende Strukturen in Algorithmen, die in den so genannten *zellulären Automaten* visualisiert werden können. In der Nachfolge von Neumanns werden verschiedene Varianten und Vereinfachungen seiner Modelle vorgeschlagen.[31] Eine gesamte künstliche Zelle mit ihrem Stoffwechsel und ihrer Teilungsfähigkeit wird im Zuge dieser Modellierungen entwickelt.[32] In mechanischen und elektronischen Maschinen erfahren die Modelle der Selbstreproduktion eine reale Verkörperung[33]; bekannt wird in den 1950er Jahren L.S. Penroses mechanischer Automat der Selbstreproduktion.[34]

Weitere Impulse für die Forschung zum Künstlichen Leben gehen aber nicht von den mechanischen Verkörperungen, sondern eher von den abstrakten Verkörperungen in Form von Computerprogrammen aus. Seit den späten sechziger Jahren werden Computer verwendet, nicht nur um Leben zu simulieren, sondern auch um es im Milieu des Computers als zelluläre Automaten selbst zu realisieren. Allgemein handelt es sich bei einem zellulären Automaten um einen Gegenstand (oder ein Programm, also einen Algorithmus), der aus einer Menge von Untereinheiten besteht, die sich in verschiedenen Zuständen befinden können und nach bestimmten Regeln von einem Zustand in einen anderen übergehen können. Gewöhnlich wird ein zellulärer Automat als ein rechtwinkliges Gitternetz dargestellt, dessen Zellen die Untereinheiten abgeben. Richtungsweisend werden die Figuren in dem Spiel »Life«, das der Mathematiker J. Conway entwickelt und das M. Gardner 1970 populär macht (vgl. Abb. 264).[35] In diesem Spiel lässt sich mit einfachen Regeln eine Vielzahl von Figuren kreieren, die sich erhalten und fortpflanzen, d.h. ähnliche Figuren erzeugen. Als eine Form (und nicht nur ein Modell) von Leben werden die Figuren in diesem Computerspiel angesehen, weil sie wesentliche Merkmale von Lebewesen, z.B. Stoffwechsel (die Musterbildung speist sich aus der Stromzufuhr des Computers) und Reproduktion aufweisen. Conway, der Schöpfer von »Life« und der darin enthaltenen künstlichen Lebewesen, ist jedenfalls überzeugt von der Vielfalt und Lebensnähe seiner Automaten: »On a large enough scale you would really see living configurations. Genuinely living, whatever reasonable definition you care to give to it. Evolving, reproducing, squabbling over territory. Getting cleverer and cleverer. Writing learned Ph.D. theses. On a large enough board, there's no doubt in my mind this sort of thing would happen«.[36]

Mittels Simulationen an Computern werden in der Folge viele weitere zelluläre Automaten geschaffen[37], u.a. eindimensionale Automaten von S. Wolfram[38], »Schwärme« von Entitäten, die das natürliche Schwarmverhalten von Vögeln simulieren (»boids«), von C. Reynolds[39] sowie sich selbst reproduzierende »Schleifen« und »virtuelle Ameisen« (»vants«) von C. Langton[40]. In allen diesen Ansätzen lässt sich mittels einfacher Regeln eine komplexe Welt von Strukturen und Prozessen erschaffen. Auch die Simulation von Evolutionsprozessen in Computermodellen gehört zu diesem Forschungsansatz: Die Prinzipien von Mutation und Selektion können in genetischen Algorithmen verankert werden, so dass eine Evolution von Strukturen verfolgt werden kann. In diese Richtung weisen die Computerprogramme von D. Jefferson, der Entitäten (»Ameisen«) kreiert, deren Verhalten in der Umwelt von eigenen Bestandteilen bestimmt wird, die sich vererben und variieren können, (Mutation) und deren Überlebenschancen in einem seiner Modelle davon abhängig gemacht werden, mit welchem Erfolg sie ein Labyrinth durchqueren (Selektion).[41] Ein ähnliches Evolutionsszenario, allerdings mit einem externen Selektionskriterium (einer »unnatürlichen Selektion«), entwirft R. Dawkins zur Entwicklung seiner »Biomorphe«.[42] Ein sehr komplexes Experiment entwickelt schließlich L. Yeager, indem er die Bewohner einer künstlichen Welt (»PolyWorld«) sich ernähren, fortpflanzen und miteinander kämpfen lässt und mittels neuronaler Netze auch ein Lernen zulässt; dabei entwickeln sich in dieser Welt Individuen mit abgrenzbaren Strategien heraus, die sich u.a. in ihrem Sozialverhalten unterscheiden.[43] Auf ähnliche Weise entstehen ganze künstliche Ökosysteme in virtuellen Computerwelten.[44]

Seit Mitte der 1980er Jahre strebt die Forschung zum Künstlichen Leben auf Computerbasis nicht nur nach der Herstellung künstlicher Lebewesen, sondern auch nach einer begrifflichen Klärung des Lebenskonzeptes. Langton ist der Ansicht, die neue Forschungsrichtung erlaube es, *Leben, wie wir es kennen* (»life-as-we-know-it«) in den weiteren Kontextes des *Lebens, wie es sein könnte* (»life-as-it-could-be«) zu stellen.[45] Über die Erzeugung eines Künstlichen Lebens könne so der *Kohlenstoff-Chauvinismus* eines allein auf dem natürlichen Leben der Erde begründeten Lebensbegriffs überwunden werden, wie es C. Emmeche 1991 formuliert.[46]

Starke und schwache These zum KL

Die Deutung der Algorithmen, die in Computerprogrammen bestehen und auf Bildschirmen visualisiert werden, bestimmen seit Mitte der 1980er Jahre die Debatte um Grundlagen und Formen künstlichen Lebens. Für die Lebendigkeit dieser Figuren in der Bildschirmdarstellung spricht ihre Bewegung nach eigenen Gesetzen, ihre Interaktion, Reproduktion und emergente Evolution. Eine der Auseinandersetzungen besteht in der Frage, ob es sich bei diesen Figuren um *Simulationen* oder *Realisierungen* von Lebewesen und ihren Leistungen handelt. Als Simulationen würden die künstlichen »Lebewesen« allein einzelne Aspekte der realen Lebewesen modellieren; als Realisierungen würden sie selbst leben, d.h. alle Kriterien erfüllen, die an die Lebendigkeit eines Systems gestellt werden. Je nachdem, ob hier eine bloße Simulation oder eine Realisierung des Lebens behauptet wird, können eine *schwache* und eine *starke* These des Künstlichen Lebens unterschieden werden.[47] C. Langton formuliert sein Projekt 1987 ambitioniert im Hinblick auf die starke These des Künstlichen Lebens: »We would like to build models that are so lifelike that they cease to be *models* of life and become *examples* of life themselves«.[48]

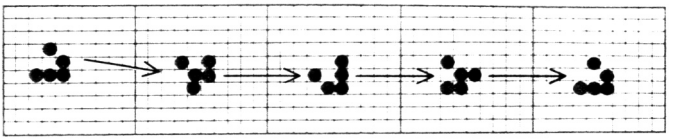


Abb. 264. »Künstliches Leben« in einem zellulären Automaten: Der »Gleiter«, eine in vier Schritten sich selbst wieder erzeugende Figur in dem Spiel »Life« von J.H. Conway. Die Belegung der Zellen (schwarze Kreise) erfolgt in dem Spiel nach zwei einfachen Regeln: Eine Zelle wird belegt, wenn drei ihrer Nachbarn in der vorhergehenden Phase belegt waren, und sie verliert ihre Belegung, wenn weniger als zwei Nachbarn belegt waren, sonst behält sie ihre Belegung (aus Gardner, M. (1970). The fantastic combination of John Conway's new solitaire game "life". Sci. Amer. 223 (4), 120-123: 123).

Kritik der starken These zum KL

Andere Autoren sind hier zurückhaltender. So ist H.H. Pattee 1989 der Auffassung, die bisherigen künstlichen »Lebewesen« würden sich auf einer rein symbolischen Ebene bewegen und damit das zentrale Problem des Lebens, das Verhältnis des Symbolischen zum Materiellen, nicht lösen können.[49] Auch E. Sober argumentiert, keine Entität, die aus Software besteht, könne im biologischen Sinne lebendig sein, weil sie sich nicht im eigentlichen Sinne ernähre, d.h. eine Verdauung von Stoffen aus der Umwelt zu körpereigenen Stoffe betreiben. Die Simulation der Verdauung durch den Computer bleibe eine Repräsentation des Prozesses und stelle keine Realisation dar.[50] Andere Autoren argumentieren dagegen, die Begriffe der Ernährung und Verdauung ließen sich so weit fassen, dass sie auch auf Software-Einheiten anwendbar werden.[51]

C.N. El-Hani und C. Emmeche kritisieren die starke These zum Künstlichen Leben im Jahr 2000 mit der Begründung, in einem Computer könne keine wirkliche Selbstreproduktion von Systemen erreicht werden, weil die Information der gebildeten Systeme immer im Computer liegen würde, nicht aber in den Systemen selbst.[52] Die Fortpflanzung künstlicher Lebewesen in Computern unterschieden sich damit von der Selbstreproduktion, wie sie bei natürlichen Organismen vorliege: Hier sei die gesamte Information für die Selbst-Reproduktion in den Organismen selbst enthalten. Abgesehen von dem nicht geklärten Begriff der ↑Information in diesem Zusammenhang kann aber kritisch gefragt werden, warum denn die zellulären Automaten nicht so verstanden werden sollen, dass sie ihre Selbstreproduktion zumindest zu einem erheblichen Teil aus eigenen Ressourcen bewerkstelligen. Es scheint eine zunächst willkürliche Attribution zu sein, die Programme der Automaten dem Rechner, auf dem sie laufen, und nicht den Automaten selbst zuzuschreiben. Der Rechner könnte in anderer Perspektive als lebensnotwendige Umwelt analog zur Umwelt natürlicher Organismen verstanden werden.

Bedeutung der Stofflichkeit des Lebens

Strittig ist bei den Debatten um das Künstliche Leben letztlich die grundsätzliche Frage, ob das Leben als ein reines Phänomen der Organisation der Materie zu verstehen ist, für das die Natur dieser Materie ohne Bedeutung ist, oder ob im Gegenteil die Art der Materie einen Teil der Definition des Lebens ausmacht. Die Verteidiger der starken Position des Künstlichen Lebens gehen davon aus, dass es irrelevant sei, auf welcher stofflichen Grundlage die Lebensprozesse realisiert würden (Langton 1989: »[Artificial Life (AL)] views life as a property of the organization of matter, rather than a property of the matter which is so organized«[53]; Rasmussen 1992: »the ontological status of a living process is independent of the hardware that carries it«[54]). Von anderer Seite wird dagegen argumentiert, die stoffliche Grundlage sei sehr wohl von Bedeutung (Mahner & Bunge 1997: »matter does matter«[55]), weil die Lebensphänomene Emergenzphänomene darstellen würden und jedes

aus organischen Ausgangsformen:

Menschen
Lebewesen mit einer Lebensform, die durch die eigene Selbstgestaltung und Möglichkeit zur Distanzierung von den biologischen Determinationen gekennzeichnet ist und in einer selbstbezüglichen kulturellen Dynamik eigene Ziele als Werte setzen kann (z.B. der Mensch, der die Venus von Hohle Fels vor etwa 35.000 Jahren gemacht hat)

gezüchtete Lebewesen
Lebewesen, die gezielt unter Ausnützung der natürlichen Variation und durch eine über viele Generationen erfolgende Bevorzugung bestimmter Eigenschaften, eine Lebensform ausgebildet haben, die sie in weitgehender Abhängigkeit von den zielsetzenden Lebewesen gebracht hat (z.B. der erste Hund, der als Ergebnis einer generationenlangen Selektion von Wölfen einen menschlichen Säugling gegenüber einem Angreifer verteidigt hat, statt ihn als Beute zu betrachten)

genetisch manipulierte Lebewesen
Lebewesen, in denen gezielt über externe genetische Regulation oder den Import von fremdem Genmaterial bestimmte Merkmale zur Ausprägung gebracht wurden (z.B. das erste Bakterium, das F. Griffiths in seinen 1928 veröffentlichten Transformations-Experimenten mit fremdem Genmaterial verändert hat)

designte Lebewesen
Lebewesen, die nicht mittels Fortpflanzung aus Eltern hervorgegangen sind, sondern aus zuvor unverbundenen (anorganischen) Stoffen gezielt zusammengesetzt wurden (z.B. der erste Vertreter der Art *Bacterium laboratorium*)

aus technischen Ausgangsformen:

Computeralgorithmen
In elektronischen Schaltkreisen verkörperte Systeme, die in bestimmten Formen der Visualisierung (auf Computerbildschirmen) Eigenschaften zeigen, welche kennzeichnend für Lebewesen sind, wie Bewegung, Fortpflanzung und Evolution (z.B. der erste Gleiter aus dem Spiel ›Life‹, der sich über den Bildschirm von J. Conways Computer bewegt hat)

Lebendige Technologie
In materiellen Bauteilen verkörperte Systeme, die nicht aus einem lebendigen Organismus stammen, aber in ihrer Interaktion solche Vermögen zeigen, welche für Lebewesen kennzeichnend sind (z.B. der erste zur Selbstreproduktion fähige Roboter)

Tab. 157. Typen künstlicher Lebewesen.

emergente Phänomen von den Komponenten des Systems abhänge.

Umstritten ist dabei nicht nur die Bindung von Leben an bestimmte chemische Elemente und Verbindungen (besonders Kohlenstoff und Proteine), sondern auch die Frage, ob Lebewesen einen morphologisch kohärenten *Körper* aufweisen müssen. Bei der Materialisierung von Computeralgorithmen, die von manchen Vertretern der KL-Forschung als Lebewesen verstanden werden, ist dies offensichtlich nicht der Fall. Sie fordern daher auch, Stoffwechsel lediglich im Sinne der Energieabhängigkeit eines Systems, nicht aber im Sinne des Aufbaus eines definierten Körpers als Kriterium der Lebendigkeit eines Systems anzusehen (↑Stoffwechsel: Tab. 267).

Künstliche Bakterien

Die Versuche zur Herstellung künstlicher Bakterien nehmen ihren Ausgang von Vertretern der natürlich vorkommenden Art *Mycoplasma genitalium*. Das bereits sehr kleine Genom dieser Bakterien wird im Labor soweit reduziert, dass gerade noch lebensfähige Formen entstehen, die über ein *Minimalgenom* (↑Organismus) aus 381 proteinkodierenden Genen für Stoffwechsel, Wachstum und Fortpflanzung verfügen.[56] J.C. Venter und den Mitarbeitern seines Instituts gelingt es, die Sequenz dieses Minimalgenoms künstlich herzustellen und in einen Bakterienkorpus einzupflanzen, dem zuvor alle Gene entnommen wurden. Auf dieses künstliche Bakterium mit einer synthetisch hergestellten Nukleotidsequenz, das den Namen *Mycoplasma laboratorium* erhält, meldet das J. Craig Venter Institute am 31. Mai 2007 beim US-Patentbüro ein Patent auf die erste vollständig synthetische Lebensform an.[57] Drei Jahre später wird dieses Verfahren noch insofern verändert, als die kodierenden Sequenzen über einen Computer zusammengesetzt werden und einem Mycoplasma-Bakterium eingesetzt werden, dem zuvor sein gesamtes eigenes Genom entfernt wurde. Nach dieser Übertragung des künstlich synthetisierten Genoms zeigte die damit ausgestatte Bakterienzelle einen normalen Stoffwechsel und die Fähigkeit zur Reproduktion, über die das künstliche Genom in andere Bakterien weitergegeben wurde.[58]

»Lebendige Technologie«

Neben dem Ansatz zur Veränderung bestehender Lebensformen existiert weiterhin der Versuch, ausgehend von anorganischen Stoffen Lebewesen herzustellen. Dieser Ansatz läuft gegenwärtig vielfach unter dem Titel *Lebendige Technologie* (»Living Technology«). Als internationales Forschungszentrum in dieser Richtung hat sich das ›European Centre for Living Technology (ECLT)‹ in Venedig etabliert. Als Ziel seiner Forschungen formuliert dieses Zentrum das Studium und die Schöpfung einer neuen

Generation von Technologien, die die wesentlichen Merkmale von Leben verkörpern, z.B. Selbstorganisation, Anpassungsfähigkeit, Evolutionsfähigkeit und Umweltsensitivität (»dedicated to the study and creation of a new generation of technologies which embody the essential properties of life, such as self-organization, adaptability, capacity to evolve and react to environmental stimula, etc.«).[59] Es werden dafür Methoden der Bionanotechnologie und der synthetischen Biologie eingesetzt. Endgültig wird damit also der Schritt von einer bloßen Simulation zur Realisierung von Lebensphänomenen in künstlichen Systemen vollzogen.

Ethik des Künstlichen Lebens

Die Erzeugung vollständig oder teilweise künstlicher Lebewesen ist mit erheblichen ethischen Problemen verbunden. Unüberschaubar und unbeherrschbar können insbesondere die langfristigen evolutionären und ökologischen Folgen sein, die mit der Veränderung des Genoms bestehender Organismen einhergehen. Selbst Forscher, die in diesem Prozess der Erzeugung künstlicher Organismen beteiligt sind, rufen daher zu einem Prozess der gesellschaftlichen Diskussion darüber auf.[60]

Mit ethischen Problemen ist insbesondere auch die Erzeugung künstlichen menschlichen Lebens verbunden. Als biologisch künstliches Leben eines Menschen kann das Leben eines Menschen gelten, dessen körperliche Ausstattung (von anderen) gezielt erzeugt wurde, z.B. durch genetisches Design. Mit Problemen ist ein solches Design u.a. verbunden, weil einem gestalteten Menschen nur noch bedingt seine Handlungen zugerechnet werden können. Nicht allein der einzelne Mensch, sondern auch seine Designer sind nach der Gestaltung für seine Handlungen verantwortlich. Durch die intentionale Gestaltung wird damit sowohl das Selbstverhältnis eines Menschen als auch seine Stellung in der Kommunikationsgemeinschaft nachhaltig gestört: »Denn mit der Entscheidung über sein genetisches Programm haben die Eltern Absichten verbunden, die sich später in Erwartungen an das Kind verwandeln, ohne jedoch dem Adressaten die Möglichkeit zu einer revidierenden Stellungnahme einzuräumen«; sie entziehen sich damit »den Reziprozitätsbedingungen der kommunikativen Verständigung. Die Eltern haben ohne Konsensunterstellung allein nach eigenen Präferenzen so entschieden, als verfügten sie über eine Sache« (Habermas 2001).[61]

Zu berücksichtigen ist im Rahmen einer solchen Argumentation aber, dass der Mensch als Kulturwesen immer schon im Spannungsfeld von Eigenverantwortung und Fremdbestimmung steht. Die genetische Veränderung treibt die Fremdbestimmung nur in ein besonderes Extrem. Im Prinzip, wenn auch noch mit einer graduell größeren Revidierbarkeit, stellt bereits jede Form der (aktiven oder passiven) Erziehung eine Fremdbestimmung dar. Die fehlende Revidierbarkeit im Falle genetischer Veränderung gewinnt allerdings eine zusätzliche Brisanz daraus, dass sie nicht nur das Individuum betrifft, sondern über die Kette der Nachkommen die ganze Spezies. Genetische Eingriffe ziehen damit vollkommen neue Probleme in den Dimensionen einer »Gattungsethik« (Habermas) nach sich.

Züchtung

Das Wort ›Züchtung‹ stellt eine Ableitung von ›Zucht‹ (mhd., ahd. ›zuht‹) dar, das ausgehend von der konkreten Bedeutung »Ziehen« schon früh die übertragene Bedeutung des abstrakten »Erziehen, Bilden« annimmt. Seit dem frühen 19. Jahrhundert wird ›Züchtung‹ zur Bezeichnung des praktischen Vorgangs der gestaltenden Veränderung von Organismen in der Generationenfolge verwendet (Anonymus 1807: bei Schafen seien »durch die Züchtung so auffallend vollkommene neue Spielarten hervorgebracht« worden[62]; ↑Selektion). Biologisch gesehen erfolgt bei der Züchtung eine allmähliche, generationenübergreifende Umgestaltung der Organismen durch die wiederholte Auswahl zur weiteren Fortpflanzung von solchen Mitgliedern einer Population, die die beste Ausprägung des angestrebten Merkmals zeigen. In Anlehnung an die Bezeichnung für die künstliche Züchtung übersetzt H.G. Bronn Darwins Begriff der natürlichen Selektion 1860 als *natürliche Zuchtwahl*.[63]

Im weiteren Sinne sind alle vom Menschen gezüchteten Lebewesen wie die Haustiere und Kulturpflanzen als künstliche Lebewesen anzusehen, weil sie nach Maßgabe kultureller Zwecke des Menschen geformt sind. Sie sind allerdings nur teilweise künstlich, weil ihre Hervorbringung auf den natürlichen Prozessen der Reproduktion und Variation beruht. Sie gehören damit auch noch zur natürlichen Evolutionsgeschichte der Lebewesen auf der Erde, zum Baum oder Netz des Lebens, das alle natürlichen Lebewesen genealogisch miteinander verbindet (↑Phylogenese).

Gentechnologie

Der Ausdruck ›Gentechnologie‹ (engl. »gene technology«) erscheint spätestens Anfang der 1970er

Jahre.[64] Die Gentechnologie kann definiert werden als die Technik der direkten Veränderung von Organismen durch die Integration von fremden Genen in ihr Genom. Bereits 1934 spricht N. Timoféeff-Ressovsky vom ***genetischen Engineering*** (»genetic engineering«) als einem Verfahren der Synthese neuer Genotypen und Rassen (»synthesis of new genotypes and races«).[65] Die diesbezügliche Methode sieht der Autor in experimentell induzierten Mutationen, z.B. mittels Röntgen- oder Gammastrahlen, und anschließender Selektion. Es handelt sich dabei also noch um kein Design im Sinne eines Ingenieurs, der sein Produkt vollständig plant.

Die ersten gentechnischen Verfahren zur direkten Manipulation von Organismen werden unter der Bezeichnung *Transformation* bekannt (↑Genetik). F. Griffiths gelingt es 1928, die vererbbaren Eigenschaften eines für Mäuse infektiösen Bakterienstammes auf einen anderen zu übertragen, wobei er die infektiösen Bakterien vorher durch Erhitzung abtötete, so dass es nur zu einer Übertragung ihrer Erbträger kommen konnte (↑Vererbung).[66] Die kontrollierte Einschleusung von Genen in das Genom eines Organismus erfolgt mit Hilfe von *Vektoren*. Als besonders geeignet erwiesen sich hierzu Viren oder Plasmide, d.h. extrachromosomale DNA-Moleküle von Bakterien. 1973 wird der erste Plasmid zur Übertragung eines Gens in das Genom eines Bakteriums konstruiert.[67] Seit den 1980er Jahren bezeichnet man solche Organismen, deren Genom sich durch menschlichen Eingriff aus den Genen von Organismen verschiedener Arten zusammensetzt, als *transgene Organismen* (»transgenic organisms«) (↑Rekombination). Der Einsatz von gentechnisch veränderten Organismen erfolgt z.B. in der Medizin. Seit 1980 wird in industriellem Maßstab Insulin von Bakterien hergestellt, in deren Genom ein insulinerzeugendes Gen integriert wurde. Die gentechnologischen Verfahren sind mit weitreichenden ethischen und ökologischen Problemen behaftet.[68]

Nachweise

1 Beaumont, F. (1613). The Masque of the Inner Temple and Grayes Inne: C2v.
2 Hobbes, T. (1651). Leviathan or the Matter, Forme and Power of a Commonwealth Ecclesiastical and Civil (The English Works, vol. 3, London 1839): ix.
3 Renouard, G.C. (1832). Review: Martius, C.F.P. (1832). Von dem Rechtszustande unter den Ureinwohnern Brasiliens. J. Roy. Geogr. Soc. London 2, 191-227: 201.
4 Anonymus (1868). Physiognomy. Anthropol. Rev. 6, 137-154: 137.
5 Hufeland, C.W. von (1796/98). Die Kunst das menschliche Leben zu verlängern, Bd. 2: 313.
6 Anonymus (1870). Review: The theory of the arts. Anthropol. Rev. 8, 145-162: 147.
7 Compton, A.H. (1934). Science and industry in the coming century. Sci. Monthly 39, 74-75: 75.
8 Langton, C.G. (1987). Studying artificial life with cellular automata. Physica 22D, 120-149: 120; vgl. ders. (ed.) (1989). Artificial Life.
9 Langton, C.G. (1989). Artificial life. In: ders. (ed.) Artificial Life, 1-47: 1.
10 Vgl. Mutschler, H.-D. (1999-2000). Die Technisierung des Lebendigen. Über „Künstliches Leben“. Scheidewege 29, 72-102: 73.
11 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 309.
12 Vgl. Bednarik, R.G. (1994). The earliest known art. Acta Archaeol. 65, 221-232: 224.
13 Homer, Ilias XVIII, 371-373; XVIII, 417-420; vgl. Heckmann, H. (1982). Die andere Schöpfung. Geschichte der frühen Automaten in Wirklichkeit und Dichtung: 18f.
14 Euripides, Hecuba: 815; vgl. Heckmann (1982): 20.
15 Aristoteles, Politica I, 3. 1253b.
16 Aristoteles, De an. 406b.
17 Aulus Gellius, Noctes Atticae: X, 12; vgl. Heckmann (1982): 25.
18 Vgl. Needham, J. (1956). Science and Civilisation in China, vol. 2: 52; Heckmann (1982): 22f.
19 Vgl. Heckmann (1982): 28ff.; Berryman, S. (2003). Ancient automata and mechanical explanation. Phronesis 48, 344-369; dies. (2007). The imitation of life in ancient Greek philosophy. In: Riskin, J. (ed.). Genesis Redux. Essays in the History and Philosophy of Artificial Life, 35-45; dies. (2009). The Mechanical Hypothesis in Ancient Greek Natural Philosophy.
20 Vgl. Heckmann (1982): 112f.; Beyer, A. (1983). Faszinierende Welt der Automaten: Uhren, Puppen, Spielereien; Richter, S. (1989). Wunderbares Menschenwerk. Aus der Geschichte der mechanischen Automaten; Langton (1989): 7.
21 Gregor von Nyssa (um 380). De anima et resurrectione (Migne, Patrologia Latina): 33D1-36A15; vgl. Meissner, H.M. (1990). Rhetorik und Theologie: 232f.
22 Gregor von Nyssa (um 380): 36B5-15.
23 Vgl. Des Chenes, D. (2001). Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes; Bogen, S. (2005). Gezeichnete Automaten: Anleitung zur List oder Analyse des

Lebendigen? In: Pfisterer, U. & Zimmermann, A. (Hg.). Transgressionen/Animationen. Das Kunstwerk als Lebewesen, 115-146: 136.
24 Vaucanson, J. (1738). Le mécanisme du fluteur automate: avec la description d'un canard artificiel; vgl. Chapuis, A. & Droz, E. (1958). Automata. A Historical and Technological Study; Heckmann (1982): 219ff.; Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen. Die Automaten für Lebendiges bei Descartes, Leibniz, LaMettrie und Kant: 139f.
25 Du Bois-Reymond, E. (1872). Über die Grenzen des Naturerkennens (Vorträge über Philosophie und Gesellschaft, Hamburg 1974, 54-77): 64f.
26 Loeb, J. (1906). Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen: 1f.
27 Loeb, J. (1911). Das Leben. Vortrag gehalten auf dem Ersten Monisten-Kongresse: 9.
28 a.a.O.: 22.
29 Roux, W. (1915). Das Wesen des Lebens. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 173-187: 184.
30 Neumann, J. von (1948). The general and logical theory of automata (Collected Works, vol. 5, Oxford 1963, 288-328); ders. (1949). Theory and organization of complicated automata (in: Burks, A.W. (ed.) (1966). John von Neumann. Theory of Self-Reproducing Automata, 31-87).
31 Vgl. Codd, E.F. (1968). Cellular Automata; Thatcher, J. (1970). Universality in the von Neumann cellular model. In: Burks, A.W. (ed.). Essays on Cellular Automata.
32 Stahl, W.R. (1965). A computer model of cellular self-reproduction. J. theor. Biol. 14, 187-205.
33 Vgl. Walter, W.G. (1950). An imitation of life. Sci. Amer. 182 (5), 42-45; Jacobson, H.J. (1958). On models of reproduction. Amer. Sci. 46, 255-284.
34 Penrose, L.S. (1959). Self-reproducing machines. Sci. Amer. 200 (6), 105-113.
35 Gardner, M. (1970). The fantastic combinations of John Conway's new solitaire game "life". Sci. Amer. 223 (4), 120-123; ders. (1971). On cellular automata, self-reproduction, the Garden of Eden and the game "life". Sci. Amer. 224 (2), 112-117.
36 Conway, J., zit. in: Rowe, G. (1994). Theoretical Models in Biology. The Origin of Life, the Immune System, and the Brain: 108.
37 Vgl. Levy, S. (1992). Artificial Life. The Quest for a New Creation.
38 Wolfram, S. (1984). Cellular automata as models of complexity. Physica 10 D, 1-35.
39 Reynolds, C. (1987). Flocks, herds, and schools: a distributed behavioral model. Comp. Graph. 21, 25-34.
40 Langton, C. (1984). Self-reproduction in cellular automata. Physica 10D, 135-144; ders. (1987). Studying artificial life with cellular automata. Physica 22D, 120-149.
41 Jefferson, D., Collins, R., Cooper, C., Dyer, M., Flowers, M., Korf, R., Taylor, C. & Wang, A. (1992). Evolution as a theme in artificial life: the Genesys/Tracker system. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). Artificial Life II, 549-578; vgl. Collins, R.J. & Jefferson, D.R. (1992). AntFarm: towards simulated evolution. In: a.a.O., 579-602.
42 Dawkins, R. (1987). The Blind Watchmaker.
43 Yaeger, L. (1994). Computational genetics, physiology, metabolism, neural systems, learning, vision, and behavior or PolyWorld: life in a new context. In: Langton, C. (ed.). Artificial Life III, 263-298.
44 Conrad, M. & Pattee, H. (1970). Evolution experiments with an artificial ecosystem. J. Theor. Biol. 28, 393-409.
45 Langton, C.G. (1989). Artificial life. In: ders. (ed.) Artificial Life, 1-47: 1.
46 Emmeche, C. (1991). Det Levende Spil: Biologisk form og Kunstigt Liv (dt. Das lebende Spiel, Reinbek 1994): 36; ders. (1992). Modeling life: a note on the semiotics of emergence and computation in artificial and natural living systems. In: Sebeok, T.A. & Umiker-Sebeok, J. (eds.). Biosemiotics. The Semiotic Web 1991, 77-99: 82.
47 Pattee, H.H. (1989). Simulations, realizations, and theories of life. In: Langton, C.G. (ed.). Artificial Life, 63-77.
48 Langton (1987): 147.
49 Pattee (1989): 69.
50 Sober, E. (1992). Learning from functionalism – prospects for strong artificial life. Zit. nach: Boden, M.A. (ed.) (1996). The Philosophy of Artificial Life, 361-378: 374f.
51 Vgl. Lange, M. (1996). Life, "artificial life", and scientific explanation. Philos. Sci. 63, 225-244: 230.
52 El-Hani, C.N. & Emmeche, C. (2000). On some theoretical grounds for an organism-centered biology: property emergence, supervenience, and downward causation. Theor. Biosci. 119, 234-275: 256f.
53 Langton (1989): 2.
54 Rasmussen, S. (1992). Aspects of information, life, reality, and physics. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). Artificial Life II, 767-773: 770.
55 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 150.
56 Glass, J.I. et al. (2006). Essential genes of a minimal bacterium. Proc. Nat. Acad. Sci. 103, 425-430.
57 J. Craig Venter Institute (2008). Scientists create first synthetic bacterial genome – largest chemically defined structure synthesized in the lab. ScienceDaily, Retrieved January 25, 2008.
58 Gbison, D.G. et al. (2010). Creation of a bacterial cell controlled by a chemically synthesized genome. Science Online-Publikation vom 20. Mai 2010.
59 http://www.ecltech.org
60 Cho, M.K. et al. (1999). Ethical considerations in synthesizing a minimal genome. Science 286, 2087-2090.
61 Habermas, J. (2001). Die Zukunft der menschlichen Natur. Auf dem Weg zu einer liberalen Eugenik?: 90.
62 a. (1807). [Rez. Lasteyrie, C.P. (1805-05). Geschichte der Einführung der feinwolligen Schaafe in die verschiedenen europäischen Länder]. Jenaische allgemeine Literatur-Zeitung 4 (Nr. 184), 257-262: 261; Anonymus (1815). Preisvertheilungen und neue Preisaufgaben der Königl. Societät der Wissenschaften zu Göttingen am 18. Nov. 1815. Journal für Chemie und Physik 15, 237-242: 242; Claus, J.H. (1832). Einige Bemerkungen über die Art und Weise der Production einer schönen und wünschenswerten Kammerwolle bei Züchtung der edelsten und verdelten Schaafherden; Hassell, W. von (1841). Über die Pferde-Züchtung.

63 Darwin, C. (1860). Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe um's Dasein (Übs. H.G. Bronn).
64 Davis, B.D. (1970). Prospects for genetic intervention in man. Science 170, 1279-1283: 1283; Böhme, W. (1980). Biologische Tabus? Über Gentechnologie.
65 Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1934). The experimental production of mutations. Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc. 9, 411-457: 451.
66 Griffiths, F. (1928). The significance of pneumococcal types. Jour. Hygiene 27, 113-159.
67 Cohen, S.N. et al. (1973). Construction of biologically functional bacterial plasmids in vitro. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 70, 3240-3244.
68 Vgl. Goodfield, J. (1977). Playing God; Wade, N. (1977). The Ultimate Experiment: Man-Made Evolution; Zilinskas, R.A. & Zimmermann, B.K. (eds.) (1986). The Gene-Splicing Wars: Reflections on the Recombinant DNA Controversy; Wilkie, T. (1993). Perilous Knowledge; Kitcher, P. (1996). Lives to Come: The Genetic Revolution and Human Possibilities; Wingerson, L. (1998). Unnatural Selection.

Literatur

Krimsky, S. (1982). Genetic Alchemy. The Social History of the Recombinant DNA Controversy.
Bud, R. (1993). The Uses of Life. A History of Biotechnology.
Parrochia, D. (1995). A historical note on »artificial life«. Acta Biotheoretica 43, 177-183.
Riskin, J. (ed.) (2007). Genesis Redux. Essays in the History and Philosophy of Artificial Life.

Lamarckismus

Das Wort ›Lamarckismus‹ erscheint in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Es wird in verschiedener Weise verstanden. Die ältere Bedeutung, die sich seit 1866 bei E. Haeckel findet, bezieht sich auf J.B. Lamarck als Begründer der biologischen Abstammungslehre. ›Lamarckismus‹ verwendet Haeckel in den 1860er Jahren also im Sinne der »Descendenz-Theorie«: »[Die] Selectious-Theorie ist es, welche man mit vollem Rechte, ihrem alleinigen Urheber zu Ehren, als Darwinismus bezeichnen kann, während es nicht richtig ist, mit diesem Namen, wie es neuerdings häufig geschieht, die gesammte Descendenz-Theorie zu belegen, die bereits von Lamarck als eine wissenschaftlich formulirte Theorie in die Biologie eingeführt worden ist, und die man daher entsprechend als Lamarckismus bezeichnen könnte«.[1]

Daneben bezieht sich der Ausdruck auf die besondere Theorie über die Ursachen der langfristigen Veränderung von Organismen, die auf Lamarck zurückgeführt wird. Im Gegensatz zum Darwinismus (↑Evolution) wird danach im Lamarckismus ein systematischer Zusammenhang zwischen der Veränderung eines Organismus im Laufe seines Lebens und den Eigenschaften seiner Nachkommen behauptet. Es wird also eine *Vererbung erworbener Eigenschaften* angenommen, wie es – nach der Etablierung eines definierten Vererbungsbegriffs – seit dem Ende des 19. Jahrhunderts heißt (zu diesem Ausdruck s.u.). Lamarck selbst verwendet weder diese Formulierung, noch gibt er ein Modell für einen Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Der Erwerb der später vererbten Eigenschaften erfolgt nach lamarckistischer Vorstellung auf zwei verschiedene Weisen: durch den direkten Einfluss der Umwelt (z.B. durch Anpassungen an das Klima) oder durch regelmäßig ausgeübte Verhaltensweisen (also durch Gebrauch und Nichtgebrauch von Organen). Der wesentliche Faktor in der Transformation der Organismen ist nach Lamarck eine organische Tendenz zur Höherentwicklung; die Vererbung erworbener Eigenschaften bildet dagegen lediglich eine sekundäre Einflussgröße, die zu Modifikationen des linearen Fortschritts führt.

Die Verwendung des Ausdrucks ›Lamarckismus‹ in Abgrenzung zu ›Darwinismus‹ und damit zur Bezeichnung eines besonderen Mechanismus der Veränderung von Organismen erscheint erst in den 1880er Jahren. E. Ray Lankester, der das Wort ›Lamarckismus‹ als einer der ersten bereits 1884 verwendet, formuliert es so, dass nach lamarckistischer Auffassung strukturelle Änderungen von Organismen durch individuelle Anpassungen erfolgten (»change of structure was transmitted from parent to offspring«).[2] Im Gegensatz dazu lässt sich der Darwinismus nach Lankester durch die Vorstellung charakterisieren, dass die Variationen ohne Bezug zu ihrer »Fitness« auftreten (»varieties arise irrelevantly – that is to say, without relation to their fitness«).[3] Lamarckismus und (Neo-)Darwinismus unterscheiden sich also wesentlich durch verschiedene Vorstellungen von den Ursachen der Variation der Nachkommen gegenüber den Vorfahren: Lamarckistisch ist die Annahme, dass die Variationen häufig zweckmäßig sind; darwinistisch ist dagegen die Ablehnung eines Zusammenhangs zwischen der Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer Variation und ihrer Nützlichkeit. Darwin selbst war trotz seiner Betonung der Bedeutung der Selektion für die langfristige Veränderung von Organismen auch, besonders in seinen späteren Schriften, ein Anhänger des Lamarckismus (s.u.).

Der Lamarckismus ist die Lehre, nach der die Eigenschaften, die ein Organismus im Laufe seines Lebens erworben hat, an seine Nachkommen vererbt werden können (»Vererbung erworbener Eigenschaften«).

Vererbung erworbener Eigenschaften (Rolle 1863) *412*
Vererbung erworbener Charaktere (Haeckel 1866) *412*
Lamarckismus (Lankester 1884) *409*
Neolamarckismus (Conn 1887) *415*
Baldwin-Effekt (Simpson 1953) *417*

Vorgeschichte bis zu Lamarck

Die Vererbung erworbener Eigenschaften stellt eine über Jahrhunderte akzeptierte und bis zum Ende des 19. Jahrhunderts die dominierende Vorstellung der Vererbung dar.[4] Aristoteles diskutiert den Fall eines Menschen, bei dem eine Wunde wiedererscheint, die seinem Vater zugefügt wurde.[5] Als Erklärung dieses Falls nehmen die Vorsokratiker Anaxagoras, Demokrit und Leukipp sowie Hippokrates[6] einen Mechanismus der Vererbung an, bei dem die Merkmale der Nachkommen von allen Teilen des Körpers ihrer Eltern bestimmt werden – eine Theorie, die später von Darwin ausgearbeitet und *Pangenesis* genannt wird (↑Vererbung). Aristoteles lehnt diese Theorie ab, u.a. mit dem Argument, die Nachkommen verfügen häufig über andere Merkmale als ihre Eltern.

Die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften steht seit der Antike im Zusammenhang mit der Vorstellung von der Entstehung und Veränderung von Organen ausgehend von *Bedürfnissen*, die Organismen haben (↑Bedürfnis). Das Problem der Vererbung wird also thematisiert im Rahmen des Verhältnisses von einem Organ als einem physischen Körper

und der durch es erzielten Bedürfnisbefriedigung als seiner Funktion. Aristoteles schreibt in seiner Auseinandersetzung mit Empedokles der Funktion ein Primat zu: Es sei die Funktion (der Zweck), um deren willen ein Organ existiert (↑Funktion; Zweckmäßigkeit).[7] Gegen solche Ansichten wendet Lukrez später ein, dass zumindest in Bezug auf die Reihenfolge der Entstehung die Glieder und Sinnesorgane der Organismen *vor* ihrem Nutzen gebildet sein müssen und erst nach der Bildung der Organe ihre Verwendung möglich wird (»quod natum id procreat usum«[8]).

Auch in den frühen Evolutionstheorien des 18. Jahrhunderts wird eine Veränderung von Organismen wiederholt als Folge ihrer Bedürfnisse gedeutet. P.L.M. Maupertuis gibt 1745 zwar als wesentlichen Grund für die Merkmale der Organismen die ↑Vererbung über die Eltern an; er erwägt aber auch den Einfluss der Umwelt (Klima und Ernährung) auf die Vererbung.[9] E.B. de Condillac erklärt 1755 alle Einrichtungen und Instinkte der Tiere als Ausdruck ihrer ↑Bedürfnisse (»besoins«).[10] D. Diderot formuliert das Verhältnis von Organen und Bedürfnissen 1769 als ein wechselseitiges: »les organes produisent les besoins, et réciproquement les besoins produisent les organes«.[11]

J.B. de Lamarck

J.B. de Lamarck bemüht sich um eine streng kausalmechanische Erklärung für die Veränderung der Organismen. Er sieht das Problem der Begründung von Vererbung und Entwicklung daher nicht primär teleologisch wie viele seiner Vorgänger. In seiner ›Philosophie zoologique‹ von 1809 entwirft Lamarck eine Determinationskette, die in drei Schritten von Änderungen der Umwelt (»circonstances«) über Änderungen der Bedürfnisse (»besoins«) und Änderungen des Verhaltens (»habitudes«) zu einer Änderung des Körperbaus der Organismen führt.[12] Die Veränderungen der Organismen ergibt sich also aus ihrer Anpassung an die Umwelt (»une diversité de circonstances qui est partout en rapport avec celle des formes et des parties des animaux«).[13] Lamarck legt Wert darauf, dass die Umwelt nicht direkt auf die Organisation der Organismen wirkt (wie von Geoffroy-Saint Hilaire behauptet; s.u.), sondern nur vermittelt über seine Bedürfnisse und sein Verhalten.[14] Das Verhalten wirkt dabei direkt auf die Veränderung der Organe, indem es durch Gebrauch oder Nichtgebrauch die Organe vergrößert oder verkleinert und schließlich verschwinden lässt, so wie es Lamarck in seinem ersten Gesetz der Veränderung beschreibt: »l'emploi plus fréquent et soutenu d'un organe quelconque, fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit, et lui donne une puissance proportionnée à la durée de cet emploi«.[15] Durch den Gebrauch seiner Organe wird demnach also die Ausprägung dieser Organe des Organismus verstärkt. Nach dem zweiten von Lamarck formulierten Gesetz können die so individuell erworbenen Eigenschaften an die Nachkommen weitergegeben werden, sofern sie (in der sexuellen Fortpflanzung) von beiden Eltern geteilt werden: »elle [d.i. die Natur] le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent«.[16] In seinem berühmten Beispiel: Die Giraffen haben lange Hälse, weil ihre Vorfahren die Gewohnheit hatten, sich von Blättern hoch oben in den Bäumen zu ernähren, weil sie sich daraufhin gestreckt haben und die Streckung an ihre Nachkommen vererbt haben.[17] Die Plausibilität des von ihm vorgeschlagenen Mechanismus versucht Lamarck durch den Verweis auf ein Sprichwort zu unterstreichen: »les habitudes forment une seconde nature«.[18]

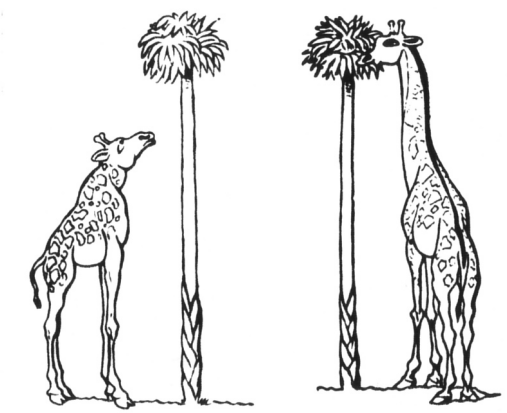


Abb. 265. Die Veränderung der Morphologie aufgrund der Bedürfnisse (nach einer Karikatur von Caran d'Ache; aus Sirks, M.J. & Zirkle, C. (1964). The Evolution of Biology: 310).

Im Rahmen der Selektionstheorie Darwins sind es wesentlich innerorganische Faktoren (wie die Konkurrenz), die die Veränderung der Lebewesen bedingen. Im Gegensatz dazu bildet in der Theorie Lamarcks die Änderung der Umwelt einen wesentlichen Grund für die organischen Transformationen: Umweltänderungen bedingen Änderungen der Bedürfnisse und des Verhaltens und damit schließlich Änderungen des Baus der Organismen. Neben der Betonung der Umwelt für die Veränderung der Organismen nimmt Lamarck allerdings auch noch einen immanenten Trieb zur Höherentwicklung an. Auch Lamarcks Theorie der Umweltabhängigkeit der organischen Veränderungen gilt also nicht ohne Einschränkungen. Auch bei Lamarck kann damit

eine gewisse Autonomie in der Entwicklung der Lebewesen konstatiert werden: Nicht allein die durch Umwelteinflüsse erzeugten Bedürfnisse bilden den Grund für die Veränderung, sondern auch die jeweilige Organisationsform eines Lebewesens gibt den Anlass für Umgestaltungen. M. Weingarten formuliert dies so: »nicht das Bedürfnis selbst und allein erzeugt ein neues Organ oder eine neue Struktur, sondern dies ereignet sich nur dann, wenn eine neue Bewegung, eine Veränderung der Beziehung der Teile untereinander, also eine schon veränderte Organisationsform erzeugt wurde«.[19] Tatsächlich ist bei Lamarck eine »neue Bewegung« die unmittelbare Ursache für die Erzeugung eines neuen Organs, und diese inneren Bewegungen sind durch die Form der Organisation selbst mit bedingt. Als Erklärung für die Entstehung neuer Organe aufgrund veränderter Bewegungen entwickelt Lamarck eine komplizierte physiologische Theorie innerer Flüssigkeiten, nach der die Veränderung der Bewegung von Flüssigkeiten die unmittelbare Ursache für die Bildung neuer Organe ist.[20]

Als eine Variante von Lamarcks Theorie der Vererbung kann die Theorie E. Geoffroy Saint-Hilaires angesehen werden, der zufolge die Veränderung der Organismen nicht vom Organismus selbst durch Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe ausgeht, sondern sich als Ergebnis der direkten Einwirkung der Umwelt ergibt (»Geoffroyismus«).[21] In beiden Fällen vollzieht sich die Veränderung im Leben eines einzelnen Organismus und wird an ihre Nachkommen weitergegeben. Es handelt sich also jeweils um eine Vererbung erworbener Eigenschaften, in der nur die Rolle der Umwelt eine andere ist.

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts führt die Beschreibung von geografischen Rassen (↑Art), die spezifische Anpassungen an ihre jeweilige Umwelt aufweisen und offensichtlich eine genetische Grundlage haben, zu einer Verfestigung der Vorstellung der Vererbung erworbener Eigenschaften. Viel diskutiert wird der Fall der menschlichen Rassen. Einerseits wird der Zusammenhang zwischen Klima und Hautfarbe als Beleg für eine Vererbung erworbener Eigenschaften gesehen, andererseits wird aber, besonders nachdrücklich von J.C. Prichard 1813, darauf hingewiesen, dass die Veränderungen der Hautfarbe, die ein Mensch im Laufe seines Lebens erfährt, nicht an seine Nachkommen weitergegeben wird.[22]

Darwin: Hypothese der Pangenesis

Auch Darwin integriert in seine Vorstellung von der Evolution der Organismen lamarckistische Elemente, und zwar in zunehmendem Maße im Laufe seiner späteren Schriften. Besonders in der Evolution des Verhaltens geht er von einem lamarckistischen Modell aus, dem zufolge zunächst durch den Willen geleitete Verhaltensweisen allmählich zu Instinkten werden können: »Actions, which were at first voluntary, soon became habitual, and at last hereditary, and may then be performed even in opposition to

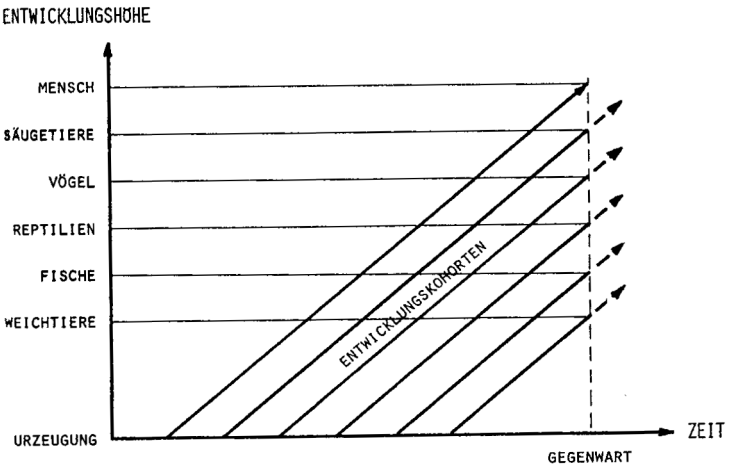


Abb. 266. Rekonstruktion von Lamarcks Modell der Entwicklung des Lebens auf der Erde als parallele Höherentwicklung von Organismen in unabhängig voneinander entstandenen Entwicklungslinien. Nach dieser Darstellung ist der Komplexitätsgrad des Bauplans eines Organismus direkt proportional zu der Länge der Kette seiner Vorfahren, also seinem phylogenetischen Alter. In der Eindeutigkeit dieser Darstellung wird diese These von Lamarck allerdings nicht behauptet. Er geht zwar von einer wiederholten Urzeugung des Lebens aus, behauptet aber nicht explizit, dass die Organismen mit einem komplexen Bauplan mehrfach in der Evolution aus Organismen mit einem einfacheren Bauplan gebildet wurden (aus Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 37; eine ähnliche Abbildung in Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 85; kritisch dazu Burkhart, R.W. Jr. (1995). Lamarck in 1995. In: The Spirit of System. Lamarck and Evolutionary Biology, xi-xl: xxii; die Abbildung bei Bowler geht wohl auf ein Diagramm zurück, das M.P. Winsor in ihrer Dissertation entwickelt hat; vgl. Wilkins, J. (2009). Species. A History of the Idea: 105).

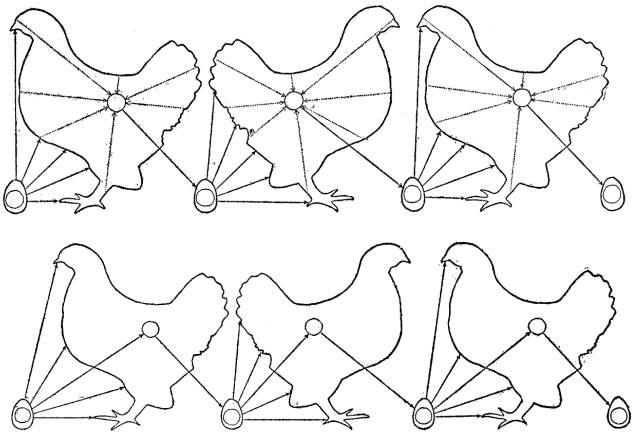


Abb. 267. Zwei Modelle der Vererbung. Oben: Formung des Eies als Erbträger durch den ganzen Organismus; unten: das Ei bildet sowohl den erwachsenen Organismus als auch das Ei der nächsten Generation. Das obere Modell enthält die Grundannahme der Vererbung erworbener Eigenschaften (aus Conklin, E.G. (1919). The mechanism of evolution in the light of heredity and development. Scientific Monthly 9, 481-505: 490).

the will«.[23] Die Streitfrage, ob sich in der Entstehung neuer Merkmale zuerst die Gewohnheiten änderten und danach der Körperbau oder ob es umgekehrt sei, hält Darwin für schwer zu entscheiden und unbedeutend für seine Theorie (»immaterial«).[24] Meist erfolge beides simultan, wie er meint. Darwin schreibt zwar dem direkten Einfluss (»direct effect«) von Umweltfaktoren (Klima, Ernährung etc.) eine gewisse Rolle in der Transformation der Arten zu, im Vergleich zur Natürlichen Selektion hält er diesen Einfluss aber anfangs für sehr klein (»quite subordinate«).[25] Erst seit Mitte der 1870er Jahre schreibt er dem Einfluss der Umwelt (»external conditions«) und des Verhaltens (»use and disuse during the life of the individual«) eine zunehmend wichtigere Rolle in der Gestaltung und Umgestaltung der Organismen zu.[26] Gegenüber dem Faktor der Selektion sind sie für Darwin aber immer von untergeordneter Bedeutung.

Eine eigene Theorie für den Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften veröffentlicht Darwin 1868 in seiner Schrift über die Variation von Tieren und Pflanzen in der Domestikation.[27] Gemäß dieser Theorie der *Pangenesis*, wie Darwin sie nennt, ist die Zusammensetzung der Keimzellen, die von einem Organismus an seine Nachkommen weitergegeben werden, eine Ansammlung von kleinen Keimen (»gemmules«). Diese Träger der vererbten Eigenschaften werden von jedem Zelltyp des erwachsenen Organismus abgesondert. Weil die vererbten Eigenschaftsträger also aus den differenzierten Geweben entstehen, ist damit für die Möglichkeit der Vererbung von Eigenschaften, die der Organismus in seinem individuellen Leben erworben hat, gesorgt

Vererbung erworbener Eigenschaften

Die Unterscheidung zwischen angeborenen und erworbenen Merkmalen ist im Denken Lamarcks und Darwins zwar implizit vorhanden, wirklich klar herausgearbeitet und terminologisch markiert wird sie aber erst von späteren Autoren. Voraussetzung für die Unterscheidung ist die Bildung eines definierten Begriffs der ↑Vererbung, die erst Mitte des 19. Jahrhunderts erfolgt. Zu einer feststehenden Formel entwickelt sich der Ausdruck ***Vererbung erworbener Eigenschaften*** seit den 1860er Jahren (Rolle 1863); anfangs wird er besonders im Kontext von Diskussionen zur Züchtung von Pflanzen und Tieren verwendet.[28] E. Haeckel unterscheidet 1866 zwischen einer »Vererbung ererbter Charaktere« und einer ***Vererbung erworbener Charaktere*** (»conservative und progressive Vererbung«).[29] Er übernimmt diese Formulierung in seiner populären Vortragsreihe[30]; daraus entwickelt sich die seit Mitte der 1870er Jahre die feste Verbindung der Formel ›Vererbung erworbener Eigenschaften‹ mit dem Lamarckismus.[31] Für Haeckel sind »erworbene Eigenschaften« solche, die ein Organismus nicht von seinen Eltern geerbt, sondern »während seiner individuellen Existenz durch Anpassung erworben hat«[32]. Er ist anfangs von der Erblichkeit auch dieser Eigenschaften überzeugt.

Nicht immer wird die Formel ›Vererbung erworbener Eigenschaften‹ allerdings mit dem Lamarckismus verbunden. Gelegentlich wird auch einfach die Selektionstheorie Darwins mittels dieser Formel beschrieben.[33] So erklärt A. Rauber die »Vererbung erworbener Eigenschaften« 1875 auf diese Weise: »Durch Anpassung an äussere Lebensbedingungen und Vererbung erworbener Eigenschaften auf den Keim haben sich nach ihr [der Transmutationstheorie] durch stufenmässigen Fortschritt allmälig alle höheren Pflanzen- und Thierformen hervorgebildet«.[34] Und F.A. Lange betont 1877: »das von Darwin so richtig nachgewiesene Princip der Vererbung erworbener Eigenschaften«.[35] In der später vorherrschenden Bedeutung verwendet aber schon G. Tschermak die Formulierung, wenn er 1876 erläutert, die »Vererbung erworbener Eigenschaften« beruhe darauf, dass eine Zelle aus »kleineren Systemen« bestehe, über die eine gewisse »Plasticität« erreicht werde,

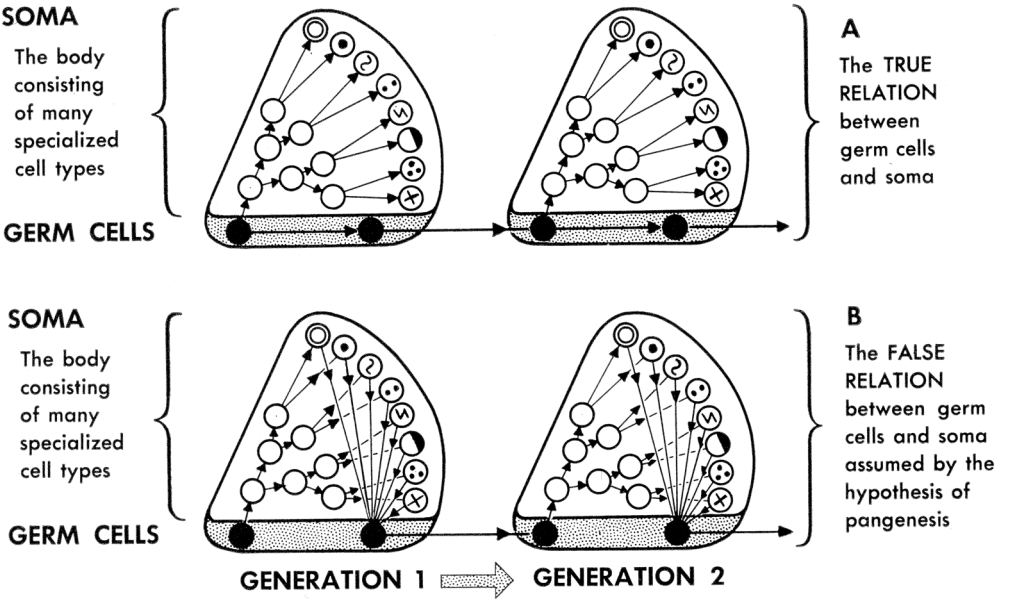


Abb. 268. Vergleich von zwei Modellen der Vererbung. Oben (»The True Relation«): Das Verhältnis der einseitigen Abhängigkeit zwischen den differenzierten Zellen des Soma und den Keimzellen bei mehrzelligen Organismen; unten (»The False Relation«): Vererbung erworbener Eigenschaften durch die Rückwirkung der somatischen Zellen auf die Keimzellen (aus Simpson, G.G., Pittendrigh, C.S. & Tiffany, L.H. (1957). Life. An Introduction to Biology: 281).

so dass äußere Einwirkungen konserviert und in die nächste Generation weitergegeben werden könnten.[36] Eine klare Ablehnung erfährt die Annahme einer Vererbung »erworbener Eigenschaften« 1874 durch W. His.[37] Auch G. Seidlitz bezweifelt 1878-79 die zu seiner Zeit verbreitete Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften und weist darauf hin, dass diese Annahme einem Lamarckismus gleich komme. Er trifft eine klare Gegenüberstellung von Darwinismus und Lamarckismus als zwei möglichen Formen der Evolution.[38] Auch C. von Nägeli ist sich bereits 1865 des grundlegenden Charakters der Unterscheidung der Vererbung von erworbenen und ererbten Eigenschaften bewusst (ohne aber eine klare Terminologie dafür zu verwenden). Er berichtet von seinen Experimenten mit alpinen Pflanzen, die ihre im Hochgebirge erworbenen Eigenschaften bereits nach einer Generation verlieren, wenn sie ins Tal versetzt werden.[39] Andere Autoren bezweifeln ausdrücklich, dass eine Unterscheidung zwischen erblichen und erworbenen (adaptiven) Eigenschaften überhaupt möglich sei. So ist K. Semper 1880 der Auffassung, »dass wohl die meisten und vielleicht alle jetzt in hohem Masse erblichen Eigenschaften entstanden sind als Modification jener ursprünglich adaptiven Organe, welche die Elemente zu lange andauernder und weitgehender allmählicher Umwandlung in sich trugen«.[40]

Eine bemerkenswerte terminologische Unterscheidung trifft E. Hering 1870: Er bezeichnet solche Eigenschaften eines Organismus, die »sich auf seine Nachkommen übertragen können«, die er aber »selbst nicht ererbt, sondern erst unter den besonderen Verhältnissen, unter denen er lebte, sich angeeignet hat«, als *kleines Erbe* und grenzt dieses von dem »großen Erbgute des ganzen Geschlechtes« ab.[41]

Für die breite Akzeptanz des Modells lamarckistischer Vererbung in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts spielt es auch eine Rolle, dass die Entstehung der hochorganisierten Systeme der Organismen allein auf dem Wege des von Darwin vorgeschlagenen Modells von Versuch und Irrtum nicht vorstellbar erschien. Es gilt einfach als nicht glaubwürdig, dass die Umwelt der Organismen nur eine negative, ausmerzende, statt einer positiven, gestaltbildenden Rolle spiele und dass die im Laufe eines individuellen Lebens erworbenen Eigenschaften nicht auch an die Nachkommen weitergegeben würden, wie es doch für die kulturelle Entwicklung des Menschen selbstverständlich ist. Von der Selbsterfahrung des Menschen geurteilt, war der Lamarckismus also das näherliegende Modell.

Ausgehend von experimentellen Befunden bemüht sich T. Eimer seit Ende der 1880er Jahre um einen Nachweis des »Vererbens erworbener Eigenschaf-

ten«. Nach seiner Auffassung ist das »organische Wachsen (Organophysis)« »von beständigen äußeren Einflüssen, Klima und Nahrung, auf das Plasma« bedingt.[42] Die »hauptsächlichste Ursache der Transmutation« der Arten sieht Eimer nicht in dem darwinschen Faktor der Selektion, sondern in der »bestimmt gerichteten Entwicklung« oder *Orthogenesis* (↑Fortschritt).[43] Ein wirklich innovativer Vorgang kann die Selektion nach Eimer schon deshalb nicht sein, weil sie nicht »die erste Entstehung neuer Eigenschaften«, sondern nur »die Steigerung und das Herrschendwerden dieser Eigenschaften« erklären könne; als ein »rein bezüglicher Begriff« könne der »Nutzen« »unmöglich das Grundprinzip der Gestaltung der organischen Welt« sein.[44] Dezidiert behauptet Eimer daher: »Die Ursachen der bestimmt gerichteten Entwicklung liegen […] in der Wirkung äußerer Einflüsse – Klima, Nahrung – auf die gegebene Konstitution des Organismus«.[45] Für einen Lamarckismus hält Eimer diese Position allerdings nicht, denn sie gibt nach seiner Auffassung nicht die Meinung Lamarcks wieder. Als empirischen Beleg für seine Position führt Eimer Untersuchungen an Schmetterlingen an, die zeigen würden, wie die experimentelle Einwirkung von Wärme und Kälte auf die Puppen Schmetterlingsformen hervorbringt, die den Arten unterschiedlicher Klimaregionen entsprechen.[46] Eimer sieht in seinen Befunden daher »experimentelle Beweise« der »Vererbung erworbener Eigenschaften«[47], und er spricht von der »Macht der unmittelbaren Einwirkung äußerer Verhältnisse«[48].

Die Gegner einer Vererbung erworbener Eigenschaften weisen andererseits auf viele Beispiele einer regelmäßigen Veränderung eines Organismus hin, die keine Konsequenzen für die Nachkommen hat, z.B. die über Jahrtausende praktizierte Beschneidung der Juden, die zu keinen erblichen Veränderungen führte.

Der biologische Diskurs mit der Alternative der Vererbung erworbener oder ererbter Eigenschaften ist außerdem wahrscheinlich nicht ganz unabhängig von der älteren juristischen Debatte um eine »Vererbung erworbener Eigentümer«. Eine solche ↑Vererbung, d.h. Weitergabe von Eigentümern an die Nachkommen, scheint im 18. Jahrhundert begrifflich ausgeschlossen zu sein, weil sich der juristische Begriff der Vererbung allein auf solche Dinge bezieht, die der Vererbende seit seiner Geburt besitzt, die er also selbst geerbt hat.[49]

Konjunktur am Ende des 19. Jh.

Der Lamarckismus wird an der Wende vom 19. zum 20. Jahrhunderts viel diskutiert.[50] Er findet seine biologische Anerkennung u.a. wegen seiner Kompatibilität mit dem allgemeinen in dieser Zeit verbreiteten lebensphilosophischen Bild der Lebewesen als autonome Wesen, die nicht nur passive Spielsteine der Selektion sind, sondern selbst aktiv an ihrer Umgestaltung beteiligt sind.[51] Der Lamarckismus wird als eine Form der Evolution verstanden, die wirklich kreativ ist – im Sinne von H. Bergsons ›Évolution créatrice‹, einem Werk, in dem auch direkt für den Lamarckismus argumentiert wird[52] –, und nicht nach dem Modell von Kampf und Destruktion ablaufen muss. Von biologischer Seite wird als Hauptargument für den Lamarckismus einerseits angeführt, dass eine Vererbung erworbener Eigenschaften eine höhere Evolutionsgeschwindigkeit ermöglichen würde: Die natürliche Evolution des Lebens könnte damit selbst in der kurzen Spanne von 100 Millionen Jahren erfolgt sein, d.h. in jenem Zeitraum, der bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts für das Alter der Erde gehalten wird (↑Phylogenese). Außerdem wird der Lamarckismus als Erklärung für die Bildung komplexer Organe angeführt, wie des Auges oder des Grabfußes des Maulwurfs, deren Entstehung allein durch Selektion für unmöglich gehalten wird: Nicht viele kleine Mutationen, deren selektiver Wert erst nach Bildung der Gesamtstruktur vorliegt, sondern die Kombination individuell erworbener Veränderungen, die sich im Laufe eines Lebens akkumuliert und ihre Nützlichkeit im Zusammenspiel erwiesen haben, soll die Grundlage der Bildung komplexer Merkmale bilden.

Auch viele paläontologisch arbeitende Biologen sind von der mit Lamarck verbundenen Orthogenesetheorie und von dem lamarckistischen Mechanismus der Vererbung überzeugt, weil der fossile Befund in manchen Fällen einen linearen Trend der Transformation zeigt und der darwinsche Mechanismus der zufälligen Mutation und Selektion als ungeeignet gilt, eine solche Linearität der Entwicklung zu bewirken. Besonders die bevorzugte Vererbung von viel benutzten und nützlichen Organen gilt als ein in der Natur verwirklichter und sinnvoller Vorgang.[53]

Ein zu seiner Zeit vielzitierter experimenteller Nachweisversuch der Vererbung erworbener Eigenschaften wird von C.E. Brown-Séquard anhand von Experimenten mit Kaninchen unternommen: Er stellt 1882 fest, dass bestimmte Verletzungen des Zentralnervensystems zu Verstümmelungen führen, die regelmäßig auf die Nachkommen vererbt werden.[54] Nicht berücksichtigt wurde bei diesen Experimenten allerdings die Möglichkeit, dass die Veränderung nicht über das Ei, sondern den Uterus weitergegeben wird und somit nicht im strengen Sinne erblich ist.

Auch an anderen Organismengruppen, v.a. Pflanzen, Algen und Pilzen, wird die Vererbung erworbe-

ner Eigenschaften am Ende des 19. Jahrhunderts experimentell nachzuweisen versucht.[55] Der experimentellen Untersuchung der Vererbung von erworbenen Eigenschaften widmet sich ein ganzes Forschungsprogramm. Besonders bekannt wird wieder ein Fall aus der Zoologie: Einflüsse der Temperatur und der Ernährung führen in der Aufzucht von Schmetterlingen zu Veränderungen, die über mehrere Generationen vererbt werden.[56] Als ein weiterer Beleg für den Mechanismus der lamarckistischen Vererbung gilt auch die Blindheit von Höhlenorganismen: A. Packard erklärt diese 1888 mit dem Nicht-Gebrauch der Augen, der unmittelbaren Einfluss auf die Vererbung habe.[57]

Manche Versuche des Nachweises der Vererbung erworbener Eigenschaften beruhen offenbar auf Fälschungen: Berühmt wird der Fall der Geburtshelferkröte, bei der die Männchen im Gegensatz zu nahe verwandten Arten normalerweise keine Paarungsschwielen zum Festhalten der Weibchen ausbilden, weil sie zum dauerhaften Leben auf dem Land übergegangen sind. P. Kammerer, dem es gelingt, die Kröte im feuchten Milieu zu züchten, will jedoch die Bildung von Paarungsschwielen unter diesen veränderten Umweltbedingungen beobachtet haben – dies stellt sich jedoch als Irrtum oder Fälschung heraus, woraufhin sich Kammerer das Leben nimmt.[58]

Weismann: Neodarwinismus

Der entschiedenste Gegner der Vorstellung einer Vererbung erworbener Eigenschaften ist Ende des 19. Jahrhunderts A. Weismann. Die Ablehnung dieser Vorstellung wird zu einem Hauptmotor für die Entwicklung von Weismanns Denken. Jede ererbte Eigenschaft eines Organismus wird nach Weismann durch eine Eigenschaft des »Keimplasmas« bewirkt. Eine Veränderung des Keimplasmas durch die im Lauf des Lebens eines Individuums gemachten Erfahrungen ist aber deswegen nicht möglich, weil das Keimplasma früh von den somatischen Zellen abgetrennt wird und unbeeinflusst von diesen an die Nachkommen weitergegeben wird (»Keimbahn«).[59] Die Verhinderung einer Vererbung erworbener Eigenschaften erfolgt in der Theorie Weismanns also aus der zytologischen Erkenntnis der ontogenetisch frühen Trennung von Soma und Keimplasma (↑Genotyp/Phänotyp). Diese Trennung wiederum ist dadurch bedingt, dass Weismann in der Nachfolge Haeckels ein Prinzip der Konservierung einem Prinzip der Anpassung gegenüberstellt und diese beiden mit unterschiedlichen Teilen des Organismus in Verbindung bringt: Das Keimplasma sorgt für die Konservierung der Struktur, das Soma für die Anpassung.[60] Auch fixe Verhaltensmuster und Instinkte betrachtet Weismann im Wesentlichen nicht als individuell geformt, sondern durch Selektion entstanden. Er behauptet 1883, »dass alle Instinkte rein nur durch Selection entstehen, dass sie nicht in der Übung des Einzellebens, sondern in Keimesvariationen ihre Wurzel haben«.[61] Trotz dieser z.T. eindeutigen Ablehnung einer Vererbung erworbener Eigenschaften ist aber auch Weismann der Auffassung, dass es eine Veränderung des Keimplasmas unter dem Einfluss der Umwelt prinzipiell geben kann. So erwägt er z.B. eine Veränderung des Keimplasmas unter dem Einfluss der Ernährung.[62]

Es wird damit die ↑Selektion der alles entscheidende Faktor in der Evolution der Organismen: Weismann wird zum Begründer des *Neodarwinismus* (↑Evolution). Empirisch versucht Weismann das Ausbleiben einer Vererbung erworbener Eigenschaften durch einen berühmten Versuch zu belegen: Er schneidet Mäusen über viele Generationen die Schwänze ab und beobachtet, ob die Schwänze der Mäuse allmählich kürzer werden. Die gleich bleibende Länge der Schwänze wertet er als Widerlegung des Lamarckismus.

Nachdem zu Beginn des 20. Jahrhunderts die Chromosomen als diskrete und gegenüber dem Zellplasma abgeschlossene Einheiten der Vererbung konzipiert werden (»Individualität der Chromosomen«; ↑Zelle/Chromosomen), wird auch dies als Argument gegen die Möglichkeit der Veränderung der Chromosomen im Laufe des Lebens eines Organismus, d.h. gegen eine Vererbung erworbener Eigenschaften, verwendet.

Neolamarckismus

Dem Neodarwinismus Weismanns wird Ende des 19. Jahrhunderts der ***Neolamarckismus*** gegenübergestellt. Die Bezeichnung ›Neolamarckismus‹ (engl. »Neo-Lamarckism«[63]) geht auf H.W. Conn zurück, der sie 1887 prägt, nachdem A. Packard bereits 1885 den Ausdruck ›Neolamarckianismus‹ (»Neo-Lamarckianism«[64]) eingeführt hat. Packard versteht unter dem Neolamarckianismus eine Ansicht, nach der die Umwelt direkt im Sinne erblicher Veränderungen von Organismen wirksam ist. Er führt diesen Umwelteinfluss insbesondere zur Erklärung der *Entstehung* von neuen Formen und Typen an; deren *Erhaltung* könne dagegen mittels des darwinistischen Modells der Selektion erklärt werden.

Ideologische Einbettung

Bemerkenswert ist, dass die Widerlegung des lamarckistischen Modells der Vererbung auf primär empi-

rischer Grundlage erfolgte. Aus rein theoretischer, logischer Sicht kann gegen den Kern einer Theorie der »Vererbung erworbener Eigenschaften« wenig eingewendet werden (vgl. aber die Diskussion zur *Code-Dualität* von ↑Genotyp und Phänotyp).

Der Streit um den Lamarckismus seit Ende des 19. Jahrhunderts bezieht sich aber nicht allein auf die Ergebnisse biologischer Experimente und allgemeine biologische Theorien, sondern ist eingebettet in einen kulturellen Kontext, in dem auch politische und pädagogische Bewegungen miteinander ringen. Für einen Lamarckismus argumentieren dabei sozialistische Theorien, die der Umwelt und Erziehung einen großen Einfluss in der Formung der Lebewesen, insbesondere des Menschen, zuschreiben. Unter ausgeprägt ideologischem Vorzeichen erlebt der Lamarckismus in der Sowjetunion eine Blüte, die bis in die 1960er Jahre reicht. Nach dem Hauptvertreter dieser Richtung, T.D. Lyssenko wird sie *Lyssenkoismus* genannt.[65] Lyssenkos Versuche, die seine lamarckistischen Anschauungen in biologischer Hinsicht begründeten, beziehen sich auf die Abhärtung von Weizensamen durch Kältebehandlung, die ein früheres Keimen im Frühling nach sich zieht (»Vernalisation«). Lyssenko meint in seinen Versuchen nachweisen zu können, dass sich dieser Effekt über mehrere Generationen erhält.

Ende durch Synthetische Theorie der Evolution

In den 1930er Jahren gerät der Lamarckismus zunehmend in die Defensive, weil empirische Evidenzen seinen Annahmen widersprechen. Viele über Generationen verfolgte Experimente, die eine Vererbung erworbener Eigenschaften nachweisen sollten, verliefen negativ.[66] Trotzdem findet auch noch in den 1930er Jahren die Theorie der Vererbung erworbener Eigenschaften ihre Anhänger. L. Plate ist z.B. noch 1931 der Meinung, es widerspreche jeder Wahrscheinlichkeit, dass die vielen Anpassungen eines Organismus durch Mutationen entstanden und insofern als »ein Spiel des Zufalls« anzusehen seien. Näher liege die Annahme, dass der Organismus »durch die jeweilige Lebensweise seine Organisation weitgehend beeinflußt hat«.[67] Das Ende der weiten Verbreitung lamarckistischen Denkens wird allgemein mit T. Dobzhanskys Hauptwerk ›Genetics and the Origin of Species‹ von 1937 verknüpft.

Auf genetischer Ebene gilt lange Zeit das von F. Crick formulierte »zentrale Dogma« der ↑Molekularbiologie als Widerlegung des Lamarckismus. Nach diesem molekulargenetischen Grundsatz kann der Fluss der »Information« in der Genetik immer nur von der DNA zu den Proteinen erfolgen – eine Rückwirkung der im Leben eines Organismus modifizierten Proteine auf seine Gene ist damit ausgeschlossen.[68]

Schattendasein trotz experimenteller Befunde

Nicht alle Experimente zum Nachweis lamarckistischer Vererbungsmechanismen verlaufen allerdings negativ. Wie Versuchsergebnisse seit den 1920er Jahren belegen, kommt die vielfach für unmöglich erklärte Vererbung erworbener Eigenschaften tatsächlich bei einigen Organismen vor.[69] Experimentell nachweisbar ist eine Vererbung erworbener Eigenschaften, indem ein Organismus oder eine Kultur von Organismen für eine begrenzte Zeit einer physischen oder chemischen Behandlung unterzogen wird. Wenn diese Organismen danach in ihre alte Umwelt zurückversetzt werden, aber die neuen Eigenschaften beibehalten und diese an ihre Nachkommen vererben, liegt eine Vererbung erworbener Eigenschaften vor.[70] Diese Form der Vererbung findet sich z.B. bei *Paramaecien* (Pantoffeltierchen) in Bezug auf ihre Empfindlichkeit für bestimmte Seren oder andere Umweltveränderungen und bei Bakterien in Bezug auf die Ausbildung einer Zellwand. V. Jollos, der die nicht-genetische Vererbung in den 1920er Jahren bei *Paramaecien* untersucht, spricht von *Dauermodifikationen* (↑Mutation; Modifikation).[71] Auch Eigenschaften des Zellkortex werden bei Pantoffeltierchen nicht auf genetischem Weg, sondern ausgehend von entsprechenden Eigenschaften der Mutterzelle vererbt.[72] Umstritten ist die Interpretation der Versuche von E.J. Steele, der Ende der 1970er Jahre beim Immunsystem von Mäusen eine Vererbung erworbener Toleranzen gegenüber bestimmten Antigenen beschreibt und als Mechanismus für diese Vererbung die Integration der erworbenen Eigenschaften in die DNA der Keimzellen durch Viren erwägt.[73]

Lamarckismus der epigenetischen Vererbung

Ein erst seit den 1990er Jahren anerkannter Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften beruht auf nachhaltigen Veränderungen der Genregulation. Eine verbreitete Form der chemischen Veränderung, die der Vererbung erworbener Eigenschaften zugrunde liegt, ist die Methylierung der DNA. Die Mechanismen der Vererbung erworbener Eigenschaften werden als *epigenetisches Vererbungssystem* (»epigenetic inheritance system«; EIS; ↑Vererbung) zusammengefasst.[74] Diesem Vererbungssystem ist u.a. zuzuschreiben, dass in der Individualentwicklung aus differenzierten Zellen eines Typs Tochterzellen des gleichen Typs hervorgehen (z.B. Muskelzellen aus Muskelzellen und Hautzellen aus Hautzellen).

Die seit Weismann verbreitete vehemente Ablehnung lamarckistischer Vererbungsmechanismen weicht damit einer differenzierten Beschreibung, die anerkennt, dass in bestimmten Kontexten durchaus eine Vererbung erworbener Eigenschaften möglich ist. Diese Form der Vererbung kann auf verschiedenen Ebenen vorliegen: neben der genetischen Ebene (z.B. durch Methylierung der DNA) insbesondere auf der Ebene des Verhaltens und der Kultur. Die nichtgenetische Weitergabe komplexer Verhaltensmuster von Eltern auf ihre Nachkommen ist in Untersuchungen mit Ratten experimentell nachgewiesen.[75] Dass die kulturelle Vererbung und Tradition (im Unterschied zur natürlichen Evolution) wesentlich nach dem Muster der Vererbung erworbener Eigenschaften verläuft, wird seit langem anerkannt. Der Gedanke findet sich bereits in G. Simmels ›Philosophie des Geldes‹ (1900)[76]; auch der Genetiker T.H. Morgan sieht 1924 in kulturellen Prozessen Raum für lamarckistische Elemente der Vererbung.[77] 1932 spricht er von der doppelten Methode der Vererbung beim Menschen (»the twofold method of human inheritance«[78]): einerseits durch die physische Kontinuität der Keimzellen und andererseits durch die Weitergabe von individuellen Erfahrungen von einer Generation zur nächsten.[79]

Wenn also auch die organische Evolution zumindest nicht immer und notwendig auf dem lamarckistischen Mechanismus der Vererbung erworbener Eigenschaften beruht, so ist dieser Mechanismus doch prägend für die Kulturentwicklung des Menschen und allgemein für jedes auf Tradition beruhende Verfahren der Weitergabe von Merkmalen von einer Generation zur nächsten: »Kumulierbare Tradition bedeutet nicht mehr und nicht weniger als die Vererbung erworbener Eigenschaften« (Lorenz 1973).[80] Auch die seit den 1980er Jahren entwickelten Theorien der kulturellen Evolution (↑Kultur) verstehen den dabei beteiligten Mechanismus ausdrücklich als lamarckistisch (Boyd & Richerson 1985: »cultural transmission makes for a kind of ›Lamarckian‹ evolution, in the sense that acquired variation is inherited«[81]). Unklar bleibt dabei aber oft, warum von einer kulturellen ›Vererbung‹ und nicht nur von einer ›Weitergabe‹ oder ›Tradition‹ gesprochen werden sollte.[82]

Baldwin Effekt

Der Ersatz von individuell erworbenen vorteilhaften Merkmalen eines Organismus (↑Modifikationen) durch die zufällige Entstehung vererbbarer ähnlicher Merkmale (↑Mutationen) wird 1896 von J.M. Baldwin »organische Selektion« genannt.[83] Parallel zu Baldwin äußern C. Lloyd Morgan und H.F. Osborn ähnliche Vorstellungen.[84] Der Effekt wird als gelungene Vereinigung von lamarckistischen mit darwinistischen Vorstellungen verstanden. Seit einem Aufsatz G.G. Simpsons von 1953 spricht man von dem ›Baldwin-Effekt‹.[85]

Nachweise

1 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 166; vgl. ders. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: Anfang 7. Vortr.
2 Ray Lankester, E. (1884). [Letter]. Athenæum Nr. 2944: 412.
3 ebd.
4 Vgl. Zirkle, C. (1946). The early history of the idea of acquired characteristics and of pangenesis. Trans. Amer. Philos. Soc. N.S. 35, 91-151; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 688.
5 Aristoteles, De gen. anim. 721b.
6 Hippokrates, De generatione (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VII): 485.
7 Aristoteles, Phys. 199aff.; De part. anim. 645b.
8 Lukrez, De rerum natura IV, 835.
9 Maupertuis, P.L.M. (1745). Vénus physique (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 1-133): 123 (II, 5); vgl. Glass, B. (1959). Maupertuis, pioneer of genetics and evolution. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 51-83.
10 Condillac, E.B. de (1755). Traité des animaux (Paris 1987): 476 (Teil 2, Kap. 2).
11 Diderot, D. (1769). Le rêve de d'Alambert (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris, 1987, 87-209): 136.
12 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 233f.
13 a.a.O.: 232.
14 a.a.O.: 221.
15 a.a.O.: 235.
16 ebd.
17 a.a.O.: 256f.
18 a.a.O.: 237.
19 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie: 14.
20 Vgl. Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 669ff.
21 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1833). Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales. Mem. Acad. Sciences 12, 1-63.
22 Prichard, J.C. (1813). Researches into the Physical History of Man, 2 vols.
23 Darwin, C. (1872). The Expression of the Emotions in Man and Animals: 357.
24 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 183.
25 a.a.O.: 158; 171; ders. (1874). [Brief an Hooker]. In: Darwin, F. (ed.) (1887-88). The Life and Letters of Charles

Darwin, 3 vols.: II, 274.
26 Vgl. Vorzimmer, B. (1970). Charles Darwin, The Years of Controversy. The Origin of Species and its Critics, 1859-1882: 264.
27 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 357ff.
28 Rolle, F. (1863). Chs. Darwin's Lehre von der Entstehung der Arten im Pflanzen- und Thierreich: 74; Settegast, H. (1868). Die Thierzucht: 154.
29 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 177f.
30 Haeckel, E. (1868/70). Natürliche Schöpfungs-Geschichte: 181 (9. Vortr.).
31 In dieser Form wohl zuerst bei Rauber, A. (1875). Ueber Variabilität der Entwicklung. Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig 1875, 40-46: 43.
32 Haeckel (1866): II, 179.
33 Buchner, L. (1868). Sechs Vorlesungen über die Darwin'sche Theorie von der Verwandlung der Arten: 63; Lange, F.A. (1866/73-75). Geschichte des Materialismus und Kritik seiner Bedeutung in der Gegenwart: 712.
34 Rauber (1875): 43.
35 Lange, F.A. (1873/77). Geschichte des Materialismus, Bd. 2: 268f.; nicht in 1. Aufl.!; vgl. Eimer, G.H.T. (1888). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens; Kollmann, J. (1888). Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl. 7, 531-534; Bonnet, R. (1888-89). Die stummelschwänzigen Hunde im Hinblick auf die Vererbung erworbener Eigenschaften. Beitr. path. Anat. allg. Path. 4, 67-92; Reh, L. (1894). Zur Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl. 14, 71-75; Retius, G. (1895). Ueber die Vererbung erworbener Eigenschaften. Biolog. Untersuch. 7, 61-71.
36 Tschermak, G. (1876). Die Einheit der Entwickelung in der Natur. Feierliche Sitzung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien am 30. Mai 1876, 121-151: 138.
37 His, W. (1874). Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung: 158.
38 Seidlitz, G. (1878-79). Zur Darwin-Literatur. Kosmos 4, 232-246: 235.
39 Nägeli, C. von (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art.
40 Semper, K. (1880). Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere: 19.
41 Hering, E. (1870). Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie (Leipzig 1905): 13.
42 Eimer, G.H.T. (1897). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens, Bd. II. Orthogenesis der Schmetterlinge: I.
43 ebd.
44 Eimer, G.H.T. (1888). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens, Bd. I: 2.
45 Eimer (1897): 15.
46 ebd.
47 a.a.O.: XV.
48 a.a.O.: 15.
49 Vgl. Zedler, J.H (1746). Vererbung. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, 64 Bde.: 47, 510-515; McLaughlin, P. (2007). Kant on heredity and adaptation. In: Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (eds.). Heredity Produced. At the Crossroad of Biology, Politics, and Culture, 1500-1870, 277-291.
50 Wettstein, R. von (1903). Der Neo-Lamarckismus. Verh. Deutsch. Naturf. Ärzte 74. Vers., 1, 77-91; Plate, L. (1905). Darwinismus und Lamarckismus; Wagner, A. (1909). Geschichte des Lamarckismus als Einführung in die psychobiologische Bewegung der Gegenwart; Semon, R. (1912). Das Problem der Vererbung »erworbener Eigenschaften«.
51 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 258.
52 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 78f.
53 Vgl. z.B. Cope, E.D. (1871). The laws of organic development. Amer. Nat. 5, 593-605; ders. (1873). The method of creation of organic forms. Proc. Amer. Philos. Soc. 12, 229-263; vgl. Pfeifer, E.J. (1965). The genesis of American neo-lamarckism. Isis 56, 156-167; Bowler, P.J. (1977). Edward Drinker Cope and the changing structure of evolutionary theory. Isis 68, 249-265.
54 Brown-Séquard, C.E. (1882). Faits nouveaux établissant l'extrême fréquence de la transmission, par hérédité, d'états organiques morbides produits accidentellement chez les ascendants. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 94, 697-700.
55 Zederbauer, E. (1908). Versuche über Vererbung erworbener Eigenschaften bei *Capsella bursa-pastoris*. Österr. Bot. Z. 58, 231-236; 285-288.
56 Vgl. Fischer, E. (1902). L'influence des changements de nourriture sur les chenilles et sur la formation du sex de leurs papillons. Comp. Rend. Soc. Phys. Genève 19; Schröder, C. (1903). Die Zeichnungsvariabilität von Abraxas grussularia L. Z. Entomol. 8; Linden, M. von (1904). Die Ergebnsse der experimentellen Lepidopterologie. Biol. Zentralbl. 24.
57 Packard, A. (1888). The cave fauna of North America. Mem. Nat. Acad. Sci. 4 (Teil 1), 1-156.
58 Kammerer, P. (1910). Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verh. naturforsch. Ver. Brünn 49, 72-110. ders. (1923). Breeding experiments on the inheritance of acquired characters. Nature 111, 637-640; ders. (1924). The Inheritance of Acquired Characters; vgl. Koestler, A. (1971). The Case of the Midwife Toad; Aronson, L.R. (1975). The case of the case of the midwife toad. Behav. Gen. 5, 115-125; Hirschmüller, A. (1991). Paul Kammerer und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Medizinhist. J. 26, 26-77.
59 Weismann, A. (1883). Ueber die Vererbung; ders. (1885). Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung.
60 Vgl. Churchill, F.B. (1986). Weismann, Hydromedusae, and the biogenetic imperative: a reconsideration. In: Horder, T.J. (ed.). A History of Embryology, 7-34: 28.
61 Weimann (1883): 37.
62 Weismann, A. (1892). Aufsätze über Vererbung und

verwandte biologische Fragen: 119; vgl. ders. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung: 544; Winther, R.G. (2001). August Weismann on germ-plasm variation. J. Hist. Biol. 34, 517-555: 525.

63 Conn, H.W. (1887). Review: Cope, E.D. (1886). The Origin of the Fittest. Amer. Nat. 21, 465-467: 465; Ward, L.F. (1892). Neo-Darwinism and neo-Lamarckism. Proc. Biol. Soc. Washington 6, 11-71: 13; 19; Packard, A. (1894). On the inheritance of acquired characters in animals with a complete metamorphosis. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 29, 331-370: 367; ders. (1901). Lamarck, the Founder of Evolution: 422.

64 Packard, A. (1885). Introduction. In: Kingsley, J.S. (ed.). Standard Natural History, vol. 6.

65 Vgl. Zirkle, C. (ed.) (1949). Death of a Science in Russia. The Fate of Genetics as Described in Pravda and Elsewhere; Huxley, J.S. (1949). Soviet Genetics and World Science. Lysenko and the Meaning of Heredity; Medvedev, Z.A. (1969). The Rise and Fall of T.D. Lysenko (engl. Übers. v. I.M. Lerner); Regelmann, J.-P. (1980). Die Geschichte des Lyssenkoismus; Krementsov, N. (1996). A "second front" in Soviet genetics: the international dimension of the Lysenko controversy, 1944-1947. J. Hist. Biol. 29, 229-250.

66 Federley, H. (1930). Weshalb lehnt die Genetik die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften ab? Z. indukt. Abstamm.- Vererbungsl. 54, 20-50; Behrendt, R. (1939). Untersuchungen über die Wirkungen erblichen und nicht erblichen Fehlens bzw. Nichtgebrauchs der Flügel und der Flugmuskulatur an Drosophila melanogaster. Z. wiss. Zool. 152, 125-158.

67 Plate, L. (1931). Warum muß der Vererbungsforscher an der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften festhalten? Z. indukt. Abstamm.- Vererbungsl. 58, 266-292: 292.

68 Crick, F.H.C. (1958). On protein synthesis. Symp. Soc. Exp. Biol. 12, 138-163: 153.

69 Vgl. Landman, O.E. (1991). The inheritance of acquired characteristics. Ann. Rev. Gen. 25, 1-20; Jablonka, E. Lachmann, L. & Lamb, M.J. (1992). Evidence, mechanisms and models for the inheritance of acquired characteristics. J. theor. Biol. 158, 245-268.

70 Landman (1991): 2.

71 Jollos, V. (1921). Experimentelle Protistenstudien, I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. Protistenk. 43, 1-222: 165.

72 Beisson, J. & Sonneborn, T.M. (1965). Cytoplasmic inheritance of the organization of the cell cortex in Paramecium aurelia. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 53, 275-282; Lwoff, A. (1990). L'organisation du cortex chez les ciliés: un exemple d'hérédité de caractère acquis. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 310, 109-111.

73 Steele, E.J. (1979). Somatic Selection and Adaptive Evolution. On the Inheritance of Acquired Characters; ders. (1981). Lamarck and immunity: a conflict resolved. New Sci. 90, 360-361.

74 Maynard Smith, J. (1990). Models of a dual inheritance system. J. theor. Biol. 143, 41-53: 41; Jablonka, E. & Lamb, M.J. (1995). Epigenetic Inheritance and Evolution.

75 Vgl. z.B. Francis, D., Diorio, J., Liu, D. & Meaney, M.J. (1999). Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat. Science 286, 1155–1158.

76 Simmel, G. (1900/07). Philosophie des Geldes (Gesamtausgabe, Bd. 6, Frankfurt/M. 1989): 627.

77 Morgan, T.H. (1924). Human Inheritance.

78 Morgan, T.H. (1932). The Scientific Basis of Evolution: 209.

79 a.a.O.: 203.

80 Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels (München 1977): 218.

81 Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). Culture and the Evolutionary Process: 8.

82 Vgl. Hull, D.L. (2001). Science and Selection: 34; Kronfeldner, M.E. (2007). Is cultural evolution Lamarckian? Biol. Philos. 22, 493-512.

83 Baldwin, J.M. (1896). A new factor in evolution. Amer. Nat. 30, 441-451; 536-553.

84 Vgl. Richards, R.J. (1987). Darwin and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior.

85 Simpson, G.G. (1953). The Baldwin effect. Evolution 7, 110-117; vgl. Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 610-612; Weber, B.H. (2003). Evolution and Learning. The Baldwin Effect Reconsidered.

Literatur

Zimmermann, W. (1938). Vererbung „erworbener Eigenschaften" und Auslese.

Zirkle, C. (1946). The early history of the idea of inheritance of acquired characters and of pangenesis. Trans. Amer. Philos. Soc. 35, 91-151.

Gillespie, C.C. (1956). The formation of Lamarck's evolutionary theory. Arch. Int. Hist. Sci. 9, 323-338.

Mayr, E. (1972). Lamarck revisited. J. Hist. Biol. 5, 55-94.

Burkhardt, R.W. Jr. (1972). The inspiration of Lamarck's belief in evolution. J. Hist. Biol. 5, 413-438.

Burkhardt, R.W. Jr. (1977). The Spirit of System. Lamarck and Evolutionary Biology.

Blacher, L. (1982). The Problem of the Inheritance of Acquired Characters. A History of A Priori and Empirical Methods Used to Find a Solution.

Bowler, P.J. (1992). Lamarckism. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 188-193.

Jablonka, E. & Lamb, M.J. (1995). Epigenetic Inheritance and Evolution.

Leben

Das germanische Verb ›leben‹ (mhd. ›leben‹; ahd. ›lebēn‹) kann im Sinne von »(übrig)bleiben, fortbestehen« auf die indogermanische Wurzel ›*[s]lei-‹ »feucht, schleimig, klebrig sein, kleben[bleiben]« zurückgeführt werden. Es gibt also eine etymologische Verbindung zwischen dem Wort ›Leben‹ und einer Wortgruppe mit der Bedeutung »Fortbestand, Erhaltung« (die noch in der lautlichen Ähnlichkeit von ›leben‹ und ›bleiben‹ ihren Ausdruck findet). Die Bedeutung von ›Leben‹ als dem »Bleibenden« hat nicht nur für den Ausdruck in seiner biologischen Bedeutung eine wichtige Rolle gespielt (↑Selbsterhaltung), sie steht anfangs v.a. im Zusammenhang mit dem christlichen Glauben und der Vorstellung des »ewigen Lebens« (»vita aeterna«).[1]

In seiner Form als substantivierter Infinitiv findet sich das Wort bereits in althochdeutschen Glossen (»Vivere daz leben«[2]) und in der Übersetzung der alttestamentarischen Psalmen durch Notker Labeo aus St. Gallen um das Jahr 1000 (»daz menniscon leben«[3]). Wegen seiner etymologischen Verbindung zu Ausdrücken, die auf ein Beharren und Fortbestehen verweisen, gilt »Leben als Zustand« als Ausgangsbedeutung des Wortes ›lif/lîp‹.[4] Bezeichnenderweise wird das altgermanische Wort – unter dem Einfluss des lateinischen ›vita‹ – für das den Tieren und Menschen gemeinsame Lebensprinzip schlechthin verwendet. Es steht damit im Gegensatz zu den altnordischen Ausdrücken für ›Seele‹, die – in verschiedenen Übersetzungen des einheitlichen ›anima‹ – differenzieren zwischen einem auf den Menschen bezogenen Wort (›sawul‹ oder ›sál‹) und einem Ausdruck für die Tiere (›andi‹).[5] Diese terminologische Differenzierung unter christlichem Vorzeichen weist also bereits auf den radikalen Schritt Descartes voraus, den Tieren eine Seele – d.h. das antike Prinzip der Lebendigkeit – ganz abzusprechen; dass den Tieren ein Leben zuzuschreiben ist, bezweifelt Descartes dagegen nicht.

Die beiden griechischen Wörter für ›Leben‹, ›ζωή‹ (mit der Grundbedeutung »Leben, Lebensunterhalt«[6]) und ›βίος‹ (»Lebenswandel, Lebenszeit«) gehen dagegen – ebenso wie das lateinische ›vita‹ – auf die indogermanische Wurzel ›*guei-‹ »leben« zurück. Aus dieser Wurzel haben sich viele auf eine Bewegung verweisende Wörter entwickelt, z.B. das deutsche ›keck‹ und das englische ›quick‹ (↑Selbstbewegung). Auch hinter dem hebräischen Wort für Leben, ›hayyīm‹ steht eine Bedeutung, die auf Beweglichkeit und Aktivität verweist (z.B. in der Verbindung mit Wasser zur Bezeichnung frischen, fließenden Wassers).[7] In der Bibel wird der Begriff des Lebens allerdings weniger im Sinne eines biologischen Phänomens verwendet als zur Bezeichnung der Lebensspanne eines Menschen und der darin sich vollziehenden existenziellen Ereignisse.[8] Die innere Bewegungskraft, die der Fähigkeit zur Selbstbewegung zugrunde liegt, wird im Alten Testament ›näfäš‹ oder ›rūªh‹ genannt – Wörter, deren Grundbedeutung »Lufthauch« oder »Atem« ist.[9] Der Atem wird mit dem Leben einerseits verbunden, weil er Tiere allgemein kennzeichnet, und andererseits, weil das Leben als etwas vorgestellt wird, das von außen dem Körper (durch Gott) hinzugefügt (»eingehaucht«) wird.[10] Aufgrund der Verbindung von Leben mit Selbstbewegung bzw. Atmen wird den Pflanzen lange Zeit ein Leben abgesprochen (aufgrund des Fehlens von Bewusstsein und mentalen Eigenschaften bei Pflanzen erfolgt dies z.T. bis in die Gegenwart[11]; ↑Pflanze).

Das Leben ist die Summe und Einheit der Aktivitäten und Fähigkeiten von besonderen organisierten Systemen, den Lebewesen. Weil einige dieser Aktivitäten, insbesondere die *Ernährung* von Stoffen aus der Umwelt und der *Schutz* vor Gefahren, für den Bestand der Lebewesen notwendig sind, stellt das Leben eine eigene Weise zu sein dar. Das Leben eines Lebewesens erhält sich nur durch dessen Aktivitäten. Die Kontinuität dieser Aktivitäten, die auch über einen Wechsel der Stoffe und Formen des Körpers hinweg erfolgt, bedingt daher ganz andere Identitätsbedingungen eines Lebewesens als eines anorganischen Körpers. Auf die materielle Grundlage der lebenden Wesen bezogen, bezeichnet der Begriff des Lebens die Struktur und den Zustand von Körpern, die diese Aktivitäten und Fähigkeiten zeigen. Darüber hinaus wird auch die ein Individuum übersteigende Dynamik, die sich aus dem Prozess der Fortpflanzung ergibt und die in der Folge der Generationen besteht, mit dem Begriff des Lebens assoziiert. Insgesamt sind es damit drei Momente, die das Phänomen des Lebens grundlegend charakterisieren: Die dynamische Struktur der lebenden Wesen stellt eine *Organisation* dar, d.h. eine Gliederung des Systems in Teile (und Prozesse), die sich in ihrer wechselseitigen Herstellung und Erhaltung gegenseitig bedingen. Insofern die in den Lebewesen ablaufenden Prozesse auf die Erhaltung des Ganzen gerichtet sind, ist ihre kausale Struktur daneben durch das Prinzip der *Regulation* bestimmt. Am nachhaltigsten sichern Lebewesen ihre eigene Organisation durch ihre Fortpflanzung. Diese schließt zugleich die Möglichkeit der Variation, der Entstehung immer wieder neuer Lebensformen ein, die in langfristigen Veränderungen zu einer sukzessiven Komplexitätssteigerung der Formen führen kann. Das dritte allgemeine Prinzip zur Charakterisierung des Lebens lautet daher *Evolution*.

Leben (ahd. 8. Jh.) *420*
Erleben (13. Jh.) *469*
Überleben (Steinhöwel 1473) *468*

In den beiden griechischen Wörtern für ›Leben‹ ist eine sachliche Differenzierung zwischen dem Leben als allgemeinem Phänomen, das gleichermaßen den Pflanzen, Tieren und Menschen zukommt (›ζωή‹), und als individueller Lebenslauf und -wandel (›βίος‹) markiert. Mit dem einzigen lateinischen Äquivalent ›vita‹ verschwindet diese Differenzierung. Ausgehend von den griechischen Grundbedeutungen der Wörter wäre es angemessener, eine allgemeine Lebenslehre als ›Zoologie‹ zu bezeichnen; ›Biologie‹ wäre eher der Name für eine Charakterkunde oder Ethik.

Sprachliches und Ontologisches

Grammatikalisch bildet das Wort ›Leben‹ ein Verbalsubstantiv (*Nomen actionis*). Bereits daran wird deutlich, dass ›Leben‹ primär ausgehend von Tätigkeiten bestimmt wird. Zwar wird das Leben immer wieder auch als ein »Zustand« verstanden[12], als wesentlich für diesen Zustand gilt jedoch die damit verbundene Aktivität. Leben ist also ein »Zustand von Thätigkeit«, wie G.R. Treviranus 1802 formuliert[13] (oder genauer: der Zustand von Tätigkeit eines Wesens oder Dings, denn, wie M. Bunge und M. Mahner 2004 knapp bemerken: »alle Zustände sind Zustände von Dingen«[14]). Das ›Leben‹ bildet eine definierte Summe und Einheit von für Lebewesen charakteristischen Aktivitäten und Vermögen – so K.F. Burdachs Definition von 1842: »Unter Leben verstehen wir die Gesammtheit der dem Organismus eignen Thätigkeiten«[15] (vgl. Tab. 160). In ähnlicher Weise bestimmt D. Wiggins das Leben 1980 als die besondere Weise der Tätigkeit (»the distinctive mode of activity«) von Lebewesen.[16] Oder, wie es M. Schark 2005 ausdrückt: ›Leben‹ ist der »Inbegriff der Fähigkeiten und Aktivitäten« der Lebewesen.[17] In dieser Hinsicht bezeichnet ›das Leben‹ also die Menge der für Lebewesen typischen Tätigkeiten (z.B. Ernährung, Stoffwechsel, Fortpflanzung). Der Ausdruck wird aber auch gebraucht, um die Gesamtheit und Einheit der Aktivitäten und Widerfahrnisse eines bestimmten Lebewesens (zusammenfassend) zu benennen (z.B. »Darwins Leben«).

Neben dieser vom Begriff des Lebewesens (↑Organismus) abgeleiteten Bedeutung ist auch noch eine allgemeinere, entifizierende Rede von ›Leben‹ verbreitet: Unter ›Leben‹ kann die *Eigenschaft* komplexer Materieeinheiten verstanden werden. Der Ausdruck kann außerdem dazu verwendet werden, mehr als ein einzelnes Individuum zu bezeichnen, weil ein wesentlicher Aspekt des Lebens in der Fortpflanzung der Lebewesen gesehen wird, also in der »Kette« oder dem »Fluss« der Wesen in der Zeit. Als

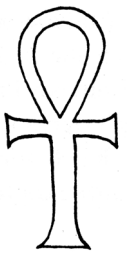


Abb. 269. Die Lebensschleife (Henkelkreuz oder Anchzeichen), das altägyptische Symbol des Lebens. Das Graphem dient in der altägyptischen Schrift als Zeichen mit der allgemeinen Bedeutung »Leben«; in der Verwendung als Symbol in bildnerischen Darstellungen wird ihm die speziellere Bedeutung »ewiges Leben im Gegensatz zum endlichen Leben und zum Tod« zugeschrieben. In dieser Bedeutung erscheint das Zeichen besonders als Attribut der Götter, in einigen Darstellungen reichen die Götter dem König die Lebensschleife oder halten sie an seine Nase, damit er das göttliche Leben einatme (aus Lurker, M. (1964/87). Lexikon der Götter und Symbole der alten Ägypter. Handbuch der mystischen und magischen Welt Ägyptens: 125).

›das Leben‹ gilt damit auch die Summe der Lebewesen an einem Ort, in einem Zeitraum oder einfach die Summe aller Lebewesen überhaupt (Mahner & Bunge 1997: »the collection of all living systems – past, present, and future«[18]). Diese reifizierende Rede vom ›Leben‹ zeigt sich auch in der Formel von der *Entwicklung des Lebens* oder vom *Weg des Lebens* in der Evolution (W. 1811: »Im Menschen erreicht diese vollkommene Entwicklung des Lebens durch die verschiedenen Thierklassen durch, ihren Gipfel«[19]; Burdach 1819: »Entwicklung des Lebens in der Reihe der organischen Wesen«[20]; von Bülow 1957: »Der Weg des Lebens, 1. Die Anfänge im Wasser«; »2. Der Schritt aufs Land«).[21]

Wie diese kleine Übersicht zeigt, sind im Lebensbegriff also sehr unterschiedliche ontologische Kategorien miteinander verbunden (vgl. Tab. 158). Die Kategorien werden meist nicht klar voneinander unterschieden, so dass mit dem Ausdruck zugleich ein *Zustand* und eine *Eigenschaft* des (organisierten) Materiellen sowie bestimmte *Tätigkeiten* eines Lebewesens zusammengefasst werden. Deutlich wird dies etwa bei C. Robin, der das Leben 1880 einerseits beschreibt als dynamische Eigenschaft einer organisierten Substanz (»un attribut dynamique de la substance organisée«) und andererseits als Ensemble von Tätigkeiten (»un ensemble de modes d'activités«).[22]

Vorwissenschaftlicher Lebensbegriff

In den Mythen und Märchen vieler Völker erscheint die Fähigkeit, sich ohne Anstoß von außen durch

Eine Weise zu sein
Leben ist nicht eine akzidentelle Eigenschaft, die bestimmten Körpern zukommt, sondern die ontologisch irreduzible Weise ihres Seins.

Inbegriff besonderer Tätigkeiten
Das Leben einer Entität besteht in ihren charakteristischen und integrierten Tätigkeiten, Vermögen und Funktionen (z.B. Ernährung, Wachstum, Fortpflanzung, Stoffwechsel, Empfindung, Denken).

Zustand von Körpern
Das Leben ist der Zustand eines Körpers mit einer besonderen Struktur (einer Organisation).

Eigenschaft komplexer Materieeinheiten
Das Leben ist eine Eigenschaft, die materiellen Einheiten, genauer dynamischen Systemen fern des thermodynamischen Gleichgewichts, ab einem bestimmten Komplexitätsniveau zukommt.

Einheit der individuellen Lebensgeschichte
Das Leben besteht in der Summe und Totalität der Ereignisse, Tätigkeiten und Widerfahrnisse eines einzelnen Lebewesens (insbesondere eines Menschen).

Summe von Lebewesen einer Region oder Zeit
Das Leben ist die Gesamtheit von Lebewesen, die in einem Raum oder in einer Zeitspanne existieren (z.B. das Leben auf der Erde als Summe aller Lebewesen auf der Erde seit der Entstehung des ersten Lebewesens).

Einzelne Körper übersteigende Dynamik
Das Leben umfasst mehr als ein einzelnes Individuum, weil sein Wesen in der Fortpflanzung der Lebewesen, also der »Kette« oder dem »Fluss« der Wesen in der Zeit besteht.

Mengenbegriff
Das Leben ist ein Maß für den Umfang und die Intensität besonderer Aktivitäten (z.B. das Ausmaß von Lebensaktivitäten in einem kranken Lebewesen oder die Menge von Lebewesen in einer Region).

Tab. 158. Syntaktische und semantische Dimensionen des Lebensbegriffs.

sich selbst zu bewegen, als die charakteristische Eigenschaft derjenigen Wesen, denen ein Leben zugeschrieben wird. Mit dieser Fähigkeit greift der vorwissenschaftliche Begriff des Lebens diejenige Eigenheit typischer Lebewesen (wie Vögel, nicht aber Bäume) heraus, die diese am auffälligsten von den leblosen Gegenständen auf der Erde unterscheidet. Ob es ein einzelner Teil ist, der für den Ursprung der Bewegung verantwortlich ist, oder ob es ein Zusammenwirken mehrerer Teile, also eine Systemleistung ist, erscheint ebenfalls als Gegenstand vorwissenschaftlicher Überlegungen. Es gibt sowohl die Vorstellung, dass das Leben einen bestimmten Ort im Organismus einnimmt – das Leben sitzt im Kopf, im Blut oder im Haar (also auch in nach heutiger Auffassung nicht lebensnotwendigen Körperteilen) – als auch die Einsicht, dass der Träger des Lebens nicht ein einzelner lokalisierter Teil des Körpers ist, sondern ›Leben‹ vielmehr die Organisationsform des lebenden Körpers als Ganzes betrifft. Nach der letzten Vorstellung ist eine »Lebenskraft« überall im Körper vorhanden und kann sogar vom Körper abgelöst werden und ein verborgenes Leben irgendwo in der Welt führen.[23] Dieses, bei vielen Völkern wiederkehrende Märchenmotiv eines nicht an den Körper gebundenen Lebens führt zum Begriff der Seele.

Antike
Die ursprüngliche Verwendung des Ausdrucks ›Leben‹ ist im Griechischen durch die Entgegensetzung von Leben und Tod geprägt. ›Leben‹ wird also als ein *Zustand* verstanden, als ein »Noch-Leben«. Weitaus häufiger als die aktivische verbale Form (›leben‹) ist in den homerischen Schriften daher auch der adjektivische oder partizipiale Gebrauch (›lebendig sein‹). In einem allgemeinen Sinne zur Bezeichnung der Lebensfunktionen oder deren Summe erscheint der Ausdruck erst später; in Bezug auf Tiere und v.a. Pflanzen wird das Wort von Homer so gut wie nie verwendet.[24]

Von der Psyche wird bei Homer an keiner Stelle gesagt, sie lebe. Eine solche Zuschreibung findet sich aber bei Pythagoras und Heraklit.[25] Die Seele rückt damit auch in die Rolle eines Lebensprinzips, insofern sie der Bewegungsursprung aller Lebewesen ist. Der Lebensbegriff bei Heraklit kann darüber hinaus im Sinne eines durch die Individuen hindurchgehenden Lebensstroms interpretiert werden: Das Leben wird von einem Individuen auf das andere mittels der Fortpflanzung (»γενεά«) übertragen, so dass das Leben in dieser Weise in der Kette der Generationen unendlich ist: »Sterbliche unsterblich«[26].

Für viele Autoren der griechischen Antike steht die ↑Selbstbewegung an zentraler Stelle bei einer Bestimmung des Lebensbegriffs. Bei Platon – und bereits seit der ältesten griechischen Philosophie und Dichtung[27] – ist es die *Seele*, die dem Körper das Leben bringt. Weil die Seele das einzige Sich-selbst-Bewegende sei, wird die Bewegung des Körpers von ihrer Anwesenheit abhängig gedacht. Die Körper leben nach Platon nur, solange sie von der Seele erfüllt sind. Die Seele ist also dasjenige, das den Körpern Leben gibt: »Die Seele also, wessen sie sich bemächtigt, zu dem kommt sie immer Leben mitbringend«.[28] Als das Leben-Bringende kann der Seele das dem Leben Entgegengesetzte, der Tod, nicht zukommen:

Die Seele ist unsterblich. Weil die Seele unsterblich ist, kommt ihr auch dann Leben zu, wenn sie nicht an Körper gebunden ist. Die von ihr nur zeitweise erfüllten Körper verlieren dagegen die von der Seele gespendete Selbstbewegung, sobald die Seele sie verlässt. Das Aufhören der Bewegung ist gleichbedeutend mit dem Aufhören des Lebens.[29] Das Leben wird von Platon allerdings nicht direkt mit der Seele identifiziert, und auch der Seele wird nicht ausdrücklich ein Leben zugeschrieben.[30] Die Seele kann vielmehr als das Prinzip des Lebens verstanden werden, das sich in Selbstbewegung manifestiert. Eine Ausnahme davon bilden die Pflanzen, die für Platon zwar »nicht von einem Lebenden verschieden, aber unbeweglich« sind.[31] Allerdings sind bei Platon nicht allein die heute als solche bezeichneten Lebewesen von einer Seele erfüllt; paradigmatisch für belebte Körper sind für ihn vielmehr die himmlischen Objekte, die Sterne und Planeten[32], die – zumindest relativ zu einem Punkt auf der Erdoberfläche – sich bewegen. Auch der Kosmos als Ganzer stellt für Platon ein lebendiges Wesen dar[33] – ein Gedanke, der in der antiken Weltanschauung, besonders in der Stoa verbreitet ist[34]. Spätere Autoren, unter ihnen Thomas von Aquin und G. Galilei, argumentieren aber, dass Sterne zumindest insofern von den irdischen Lebewesen unterschieden sind, als sie sich nicht ernähren, wachsen und fortpflanzen und über keine inneren Organe verfügen.[35]

Die Konzeption des Lebens bei Aristoteles schließt an die Auffassungen Platons an, nicht aber, ohne sie zu modifizieren. Aristoteles kritisiert den ungeklärten Zusammenhang von Seele und Körper bei Platon. Gegenüber Platon legt Aristoteles besonderes Gewicht auf die Einheit von Körper und Seele in einem lebenden Wesen: Man dürfe nicht fragen, »ob die Seele und der Körper Eines sind, wie auch nicht, ob das Wachs und die Figur (Eines sind)«.[36] Denn die Seele gilt als eine der Ursachen des Lebewesens: Die Seele müsse notwendig »ein Wesen als Form(ursache) eines natürlichen Körpers sein, der in Möglichkeit Leben hat«.[37] Für Aristoteles ist die Seele »gleichsam Prinzip der Lebewesen«.[38] Sie ist dasjenige, was die Lebewesen von den nicht lebenden Körpern unterscheidet. An verschiedenen Stellen identifiziert Aristoteles die Seele mit dem Lebewesen selbst. Bei einzelnen Organen wird ihre Leistung für das Gesamtsystem, also ihre *Funktion*, als Seele bezeichnet, z.B. in dem schönen Satz: »Wenn nämlich das Auge ein Lebewesen wäre, so wäre seine Seele die Sehkraft; denn sie ist das Wesen des Auges dem Begriffe nach«.[39] Die Seele ist damit nicht als etwas vorzustellen, das zu dem Lebewesen oder seinen Organen hinzutritt, sondern sie ist mit dem Lebewesen und seinen Organen aufs Engste verbunden und immer mit ihnen gegeben. Sie ist eben so sehr mit dem Körper eins, wie die Form des Wachses in einer Figur nicht ohne das Wachs vorhanden ist. Die Seele eines individuellen Lebewesens kann daher auch als dessen »Organisationsstruktur« oder »Funktionalität« bezeichnet werden, wie spätere Interpreten meinen.[40]

Von einem Vitalismus moderner Art, der die Seele als ein zum Körper hinzutretendes Prinzip versteht, ist Aristoteles damit weit entfernt.[41] Die Seele in erster Linie mit dem Bewusstsein und den nichtkörperlichen, mentalen Leistungen in Verbindung zu bringen, ist ein im Wesentlichen platonisch-christliches Erbe, welches seinen besonders prägnanten Ausdruck darin findet, dass R. Descartes den außermenschlichen Lebewesen eine Seele abspricht.[42] Für Aristoteles dagegen ist die Seele gerade das allen Lebewesen Gemeinsame. Seelenvermögen sind also in

Einheit und Kontinuität Die Leben aller Lebewesen sind genealogisch miteinander verbunden und bilden letztlich eine kontinuierliche Einheit.
Zyklizität und Wiederholung Viele Lebensprozesse verlaufen zyklisch, so dass die immer gleichen Ereignisse von Nahrungsaufnahme und Ruhe, Paarung und Geburt, Altern und Tod durchlaufen werden.
Kommunalität Leben gibt es nur in der Gemeinschaft. Im Leben des Einzelnen ist das Ganze des Lebens repräsentiert.
Interdependenz Die verschiedenen Lebensformen, Pflanzen, Tiere und Menschen, stehen in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit voneinander. Wohl und Schaden des einzelnen haben Auswirkungen auf die anderen Teile des Ganzen.
Potenzialität und Opazität Das Leben ist auf Steigerung und Entfaltung nicht realisierter Möglichkeiten angelegt. Das Ganze des Lebens lässt sich nicht überblicken und nicht beherrschen; die Folgen des Handelns sind vielfältig und nur begrenzt vorhersehbar.
Ambivalenz und Gefährdung Das Leben ist ein notorisch labiler und gefährdeter Zustand: Leben gibt es nur angesichts des Todes.

Tab. 159. Dimensionen des allgemeinen Lebensbegriffs ausgehend von einer kultur- und religionsgeschichtlichen Perspektive (in Anlehnung an Sundermeier, T. (1990). Leben, religionsgeschichtlich. Theologische Realenzyklopädie, Bd. 20, 514-520).

erster Linie die organischen Grundvermögen, d.h. die alle Lebewesen charakterisierenden Vermögen der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung, über die das definiert wird, was ›Leben‹ ist (vgl. Tab. 160).[43] Die eindeutige Gegenüberstellung von dem Lebenden als dem Beseelten und dem Unbelebten als dem Seelenlosen weicht Aristoteles allerdings insofern wieder auf, als er eine bis in die Gegenwart anhaltende ↑Urzeugung von Pflanzen und Tieren annimmt und in diesem Zusammenhang ausdrücklich bemerkt, auch in der Erde und im Wasser sei Pneuma und psychische Wärme, »so dass in gewisser Weise alles voller Seele ist«.[44]

Die Seele ist bei Aristoteles – wie in Ansätzen auch schon bei Platon[45] – also nicht allein Prinzip der Bewegung, sondern auch noch Grund für die elementaren organischen Prozesse und Tätigkeiten. Aristoteles unterscheidet, einer Stufung des Organischen folgend, zwischen einer »Ernährungsseele« (die der einzige Seelenteil der Pflanzen und die Ursache für das Tasten der Nahrung sowie das Wachstum ist), einer »Empfindungsseele« (über die die Tiere zusätzlich verfügen) und einer »Vernunftseele« (die den Menschen kennzeichnet). Leben kommt nach Aristoteles bereits denjenigen Wesen zu, die nur über den untersten Seelenteil verfügen, also den Pflanzen. Von ihnen sagt er ausdrücklich, sie würden zwar leben, seien aber keine Lebewesen.[46] Zu einem eigentlichen Lebewesen wird ein Wesen also erst durch das Vermögen der ↑Wahrnehmung.[47] Das Leben zeigt sich bei Pflanzen dagegen allein als »Ernährung«, »Wachstum« (einschließlich Fortpflanzung) und »Schwinden«.[48] Diese Vermögen können nach Aristoteles auch ohne die Vermögen der höheren Seelenteile (also ohne Wahrnehmung, Selbstbewegung und Denken) auftreten; die höheren aber nicht ohne die niederen.[49] Mit der Feststellung einer Pluralität von Lebensphänomenen begründet Aristoteles eine besondere Strategie der Antwort auf die Frage, was das Leben ist: die Angabe von Kriterien der Lebendigkeit. Die Kriterien, die Lebewesen identifizieren, sind bei Aristoteles komplexe *Funktionen* (wie eben Ernährung, Fortpflanzung oder Wahrnehmung), die dem ganzen Organismus und nicht einzelnen seiner Teile zukommen (vgl. Tab. 164). Die Analyse des Lebensbegriffs bei Aristoteles wird von F. Feldman daher auch als *lebensfunktionaler Ansatz* (»life-functional approach«) bezeichnet.[50] Leben besteht nach der Bestimmung des Aristoteles in der Manifestation einer Vielfalt von charakteristischen Tätigkeiten, zu der ein Lebewesen fähig ist.[51] Weil Pflanzen und Tiere über andere Lebensfunktionen verfügen, schreibt Aristoteles ihnen auch eine jeweils andere Art des Lebens zu: »Das Leben scheint […] nicht nur als eine Art verstanden zu werden, und ein anderes den Tieren, ein anderes den Pflanzen zuzukommen«.[52] Weil der gleiche Ausdruck in Bezug auf Pflanzen und Tiere Ungleiches bedeute, hält Aristoteles das Wort ›Leben‹ ausdrücklich für eine »Homonymie«.[53]

Ontologisch bilden die Lebewesen für Aristoteles eine eigenständige Kategorie; sie werden nicht als Körper verstanden, denen als akzidentelle Eigenschaft die Lebendigkeit zukommt, sondern die Lebendigkeit bezeichnet ihr Wesen: Die Lebendigkeit bildet insofern »ein einzigartiges, unableitbares Prinzip innerhalb des Kosmos des Seienden« (Hilt 2005).[54] Insbesondere stellen für Aristoteles und die gesamte Antike nicht mechanische selbstbewegende Maschinen ein Modell dar, dem zufolge Lebewesen verstanden und erklärt werden. Gerade insofern die Lebendigkeit für Aristoteles eine ontologische Grundkategorie bildet, ist sie nicht als eine Eigenschaft von einzelnem Seienden zu beschreiben, die diesem als zusätzliche Qualität zukommt. Eine materialistische Reduktion der Lebendigkeit auf ein stoffliches Substrat, einem Körper als etwas Primäres, ist damit unmöglich gemacht: *Leben ist eine Weise zu sein*, nicht eine Eigenschaft von Seiendem.[55] Anders gesagt: Die Tätigkeiten und Lebensfunktionen (das Seelische) sind auf eine ursprüngliche Weise mit dem Körperlichen (dem Materiellen) verbunden gedacht, so dass jede Frage nach dem Primat des einen vor dem anderen sich nicht stellt.

Ewiges und diesseitiges Leben

In den unter christlichem Einfluss stehenden Lebensvorstellungen der Spätantike entwickelt sich der Lebensbegriff zu einem Konzept, das durch einen ausgeprägten Doppelaspekt gekennzeichnet ist: Neben der bloßen Lebendigkeit der Tiere und ungläubigen Menschen bestehe die *wahre Lebendigkeit* in einem auf Gott orientierten Dasein. So heißt es im Neuen Testament der Bibel bei Paulus, Gott habe uns, die wir »infolge unserer Sünden tot waren, […] wieder lebendig gemacht«.[56] Erst aufgrund der göttlichen Barmherzigkeit und Liebe sei der Mensch wirklich zum Leben gekommen. Seine Lebendigkeit bestehe nur im Glauben; als Ungläubiger lebe er eigentlich nicht.

Vor diesem christlichen Hintergrund können innerhalb des Lebensbegriffs verschiedene Bedeutungen differenziert werden. Eine ausgeprägte Ambivalenz tritt mit dem neutestamentlichen Begriff des *ewigen Lebens* (»ζωή αἰώνιος«) auf.[57] Dieses Leben, das dem Christen durch den Glauben an Jesus gegeben ist, wird vom irdischen Leben abgegrenzt. Das Le-

ben im und durch den Glauben wird als das »wahre« oder »wirkliche« Leben bezeichnet[58]; das andere physische Leben dagegen als »dieses Leben«[59] oder »Leben im Fleisch«[60] als minderwertig verstanden.

Die Doppelung des Lebensbegriffs, der auf eine diesseitige und eine jenseitige Daseinsform bezogen wird, findet sich im 3. Jahrhundert auch bei Plotin. In neuplatonischer Manier wird bei Plotin das diesseitige Leben abqualifiziert: Der Weise lasse »das Leben des Menschen« hinter sich und entscheide sich »für ein anderes, für das Leben der Götter«, so Plotin.[61]

Die Abwertung des irdischen Lebens geht bei manchem christlichen Denker so weit, dass den irdischen Lebewesen das eigentliche Leben ganz abgesprochen wird. So heißt es bei Origines, dass »Leben im eigentlichen Sinne nur im Zusammenhang mit Gott allein auftritt«.[62] In eigentlicher Bedeutung wird der Lebensbegriff nur noch auf Gott bezogen: Kyrill von Jerusalem formuliert im 4. Jahrhundert, allein Gott sei das wirkliche und wahrhaftige Leben (»ὄντως ζωὴ καὶ ἀληθῶς«).[63] Ähnlicher Auffassung ist Meister Eckhart ein Jahrtausend später: »Gott allein, das letzte Ziel und das erste Bewegende, lebt und ist das Leben« (»Solus deus, utpote finis ultimus et movens primum, vivit et vita est«).[64] Die irdischen Lebewesen können nach Meister Eckhart nicht eigentlich leben, weil sie eine Wirkursache vor und über sich sowie ein Ziel außer sich haben; das eigentlich Lebendige habe aber seine Ursachen und Ziele allein in sich, es wird als selbstgenügsam vorgestellt.

Vor diesem Hintergrund kann von einer »Hypostasierung« und »Divinisierung des Lebensbegriffes« im christlichen Kontext gesprochen werden.[65] Begriffsgeschichtlich und begriffspolitisch ist diese Bedeutungsverschiebung insofern bemerkenswert, als sie deutlich macht, wie stark die evaluativen Momente des Begriffs sind und wie locker seine deskriptive Verbindung zu konkreten Gegenständen der Natur, den Lebewesen, in dieser Zeit ist. Seine enge Kopplung an das Göttliche verweist darauf, dass ›Leben‹ eher als heilige Gabe und allenfalls als erklärendes Prinzip, nicht aber als starker Beschreibungsbegriff für weltliche Verhältnisse verstanden wird. Daraus erklärt sich auch, dass die christlichen Gelehrten bis zum fünften Jahrhundert (bis zu Nemesius von Emesa) ein nur geringes Interesse an den naturwissenschaftlichen Erklärungsversuchen der Lebensphänomene, beispielsweise an der antiken Humoralpathologie in der hippokratisch-galenischen Tradition, zeigen.[66] In der Antike in gewisser Weise vorbereitet wird die christliche Divinisierung des Lebensbegriffs, insofern bereits antike Autoren nicht nur den Lebewesen als physischen Körpern, sondern auch der Seele selbst ein Leben zuschreiben: Plotin formuliert ausdrücklich, die Seele sei unsterblich und habe auch »Leben«[67]; bei Plutarch heißt es sogar, die Seele habe nicht nur Leben, sondern sei selbst das Leben[68].

Entsprechend der Unterscheidung von dem Tod der Seele (»mors animae«) und dem Tod des Körpers (»mors corporis«), die sich bei Augustinus findet[69], lässt sich auch zwischen verschiedenen Arten des Lebens unterscheiden. So spricht Hugo von St. Viktor Mitte des 12. Jahrhunderts von *zwei Leben*, einem sterblichen (»vita mortalis«) und einem unsterblichen (»vita immortalis«[70] oder »vita vivens«[71]). In analoger Weise unterscheidet der heilige Bernhard zwischen dem körperlichen *toten Leben* (»vita mortalis«) und dem ewigen *lebendigen Leben* (»vita vitalis«)[72] (↑Mensch). Dies ist eine Unterscheidung, die sich bis in die Gegenwart erhalten hat und viel zur Komplexität des Lebensbegriffs beiträgt. Der Begriff bezeichnet nicht allein eine besondere Formung der Materie, sondern auch eine mit Werten verbundene Daseinsweise (s.u.).

Christliches Mittelalter

Die in christlichen Lehren vorherrschende Konzentration auf die Heilsfrage nach dem Schicksal der menschlichen Seele bedingt einen fortschreitenden Rückgang in der Behandlung biologisch-physiologischer Fragen im christlichen Mittelalter. Den durchgängigen Schwerpunkt der Auseinandersetzung mit dem Leben der Pflanzen und Tiere bildet in dieser Zeit ihre Nützlichkeit für das Leben und Heil des Menschen. Vor diesem Hintergrund erfolgt eine ontologische Depotenzierung v.a. der Pflanzen zu einem bloßen Produkt aus Kraft und Stoff und damit einhergehend ihre ethische Neutralisierung. In der Konzeption Eriugenas unterscheidet sich das Leben der Pflanzen nicht von dem Leben der Steine und anderer natürlicher Körper, die ebenfalls an der Lebendigkeit Gottes teilhaben.[73] Der in der Antike entwickelte spezifische Begriff des organischen Lebens verflüchtigt sich in dem Konzept einer allgemeinen Weltseele. H.W. Ingensiep spricht daher von einer »Entleerung des Lebensbegriffs« im christlichen Mittelalter, die erst von der Aristotelesrezeption der Hochscholastik beendet wird.[74]

Die Bindung des Lebens an die Fähigkeit der Selbstbewegung bleibt das ganze christliche Mittelalter hindurch eine dominante Bestimmung des Begriffs. Ausgehend von der Frage, wem am ehesten Lebendigkeit zugesprochen wird, und im Anschluss an Aristoteles, stellt Thomas von Aquin fest, »daß *das* eigentlich lebendig ist, was sich selbst in irgendeiner Art Bewegung bewegt«.[75]

»Von den natürlichen Körpern haben die einen Leben, die anderen haben es nicht. Leben nennen wir sowohl Ernährung, als auch Wachstum und Schwinden. Daher ist wohl jeder natürliche Körper, der am Leben teilhat, ein Wesen (Substanz), und zwar im Sinne eines zusammengesetzten Wesens. [...] Da aber das Leben (eines Lebewesens) in mehrfacher Bedeutung verstanden wird, sagen wir, daß es lebe, wenn Leben auch nur in einer seiner Bedeutungen vorliegt: als Vernunft, Wahrnehmung, örtliche Bewegung und Stehen, ferner als Bewegung der Ernährung, dem Schwinden und dem Wachstum nach« (Aristoteles, De an. 412a; 413a).

»Das Leben ist die Ernährung und das Wachstum von etwas durch sich selbst« (Alexander von Aphrodisias (um 200 n. Chr.). De an., 118).

»Zuerst […] sagen wir von einem Tier, es lebt, wenn es beginnt, sich selbst zu bewegen, und so lange erachtet man ein Tier als lebendig, solange bei ihm eine solche Bewegung sichtbar ist« (Thomas von Aquin 1266-73, 119f.; I, qu. 18, art. 1).

»Nichts anderes ist wahrlich das Leben als ein gewisser balsamierender Stoff [mumia balsamita: »Gegengiftmittel« (Sudhoff)], der den sterblichen Körper vor den tödlichen Würmern und vor der Fäulnis beschützt, und der eine flüssige Mischung der Salze enthält« (Paracelsus 1526-27, 249).

»Das Leben der Lebewesen ist die Erhaltung aller Vermögen und Aktionen [facultatum actionumque omnium conseruatio]. Sie erfolgt durch das Herz und durch die von dort fortfließende Wärme. Der Tod ist die Vernichtung der Lebenskraft und aller Vermögen« (Fernel 1542/51, 414; V, 16).

»[Die] Erhaltung eines zur Verderbnis im höchsten Grade hinneigenden Körpers macht den Begriff des Lebens aus, und in dieser Beziehung unterscheidet sich der lebende Körper von einem blos gemischten« (Stahl 1708, 86).

»Ich verstehe hier unter dem Wort [*menschliches*] *Leben*, nichts anders als die Beschaffenheit des Körpers nach seinen festen und flüssigen Theilen, welche da erfordert wird, wenn die Gemeinschaft des Leibes und der Seele [commercium mutuum inter mentem & corpus] auch nur einiger massen dauren soll, oder doch wieder hergestellt werden kann, und nicht ganz und gar aufgehoben werden darf« (Boerhaave 1708; dt. 1754, 43).

»[C]haque corps organique d'un vivant est une Espèce de Machine divine, ou d'un Automate Naturel, qui surpasse infiniment tous les Automates artificiels. Parce qu'une Machine, faite par l'art de l'homme, n'est pas Machine dans chacune de ses parties […]. Mais les Machines de la Nature, c'est à dire les corps vivans, sont encor des machines dans leur moindres parties jusqu'à l'infini« (Leibniz 1714, 468).

»Leben, Vita, Vie, wird alles, was eine Würckung und Bewegung spühren lässet, genennet, obgleich dasselbe nach dem Unterscheide derer Dinge, an denen es sich befindet, mercklich unterschieden ist. Das Leben eines Cörpers bestehet in seiner stetigen Bewegung. Es muß aber in Cörper, der des Lebens fähig seyn soll, aus vielen und mancherley Theilen bestehen, die auf eine wundersamme Weise zusammen gesetzet ein Ganzes machen, und in demselben ein gewisses Maß mit seinem Umlauffe durch alle dessen Theile eine Wärme und Bewegung verursachen, wodurch der Cörper tüchtig wird, die Lebens-Kräfte zu äussern, welche in der Nahrung, Wachsthume und Fortpflanzung bestehen« (Zedler 1737, 1261).

»Leben ist die Summe aller Tätigkeiten, die aus der Maschine des menschlichen Körpers hervorgehen« (Boerhaave 1739, 72).

»Unter dem Leben verstehen wir diejenige Fähigkeit einer Substanz, vermöge welcher sie aus einem innerlichen Grunde auf mannigfaltig Art thätig seyn kan« (Crusius 1745, 896, §458).

»L'Action réciproque des solides & des fluides, est le fondement de la Vie terrestre« (Bonnet 1764-65, I, 46).

»[L]a vie est proprement cette disposition de l'économie animale, dans laquelle subsiste le mouvement des organs nécessaries pour la circulation du sang & pour la respiration« (Menuret 1765, 930).

»[L]ife is no other than a certain combination of organs, which are kept in a perpetual motion by mutually acting upon each other« (Bruckner 1768, 4).

»La vie est organisation avec capacité de sentir« (Voltaire 1772, 55).

»Leben heißt das Vermögen einer Substanz, sich aus einem inneren Princip zum Handeln, einer endlichen Substanz, sich zur Veränderung, und einer materiellen Substanz, sich zur Bewegung oder Ruhe als Veränderung ihres Zustandes zu bestimmen« (Kant 1786, 544).

»État particulier à une grande classe de corps dans lesquels, par des mouvement propre, inhérents et spontanés, les organes croissent dans toutes les dimensions à la fois, se nourissent et se reproduisent. Je distingue neuf caracteres qui sont particuliers aux corps vivants. [la di-gestion, la nutrition, la circulation, la respiration, les secrétions, l'ossification, la génération, l'irritabilité, la sensibilité; a.a.O., 15] Il suffit de reconnaître un de ces caracteres dans une substance pour qu'on doive la regarder comme jouissant de la vie. Les végétaux et les animaux sont des corps vivants« (Vicq-d'Azyr 1786, 122).

»The first and most simple idea of life […] is its being the principle of self-preservation« (Hunter [1786-87], 223).

»Les mots organisé & vivant sont, selon moi, des synonimes« (Girtanner 1790, 150).

»Die organischen Körper sind nicht zu jeder Zeit fähig, die aus den Gesetzen der bloß physischen Kräfte nicht zu erklärenden Erscheinungen hervorzubringen. Den Zustand, in welchem sie dazu fähig sind, bezeichnen wir mit der Benennung: *Leben*« (Roose 1797, 13).

»Belebt nenne ich denjenigen Stoff, dessen willkührlich getrennte Theile, nach der Trennung, unter den vorigen äußeren Verhältnissen ihren Mischungszustand ändern./ Das Gleichgewicht der Elemente in der belebten Materie erhält sich nur so lange und dadurch, daß dieselbe Theil

eines Ganzen ist. Ein Organ bestimmt das andere [...] Ein Metall, oder ein Stein kann zertrennt werden, und bleiben dabei die äußeren Bedingungen dieselben, so werden die zertrennten Stücke auch die Mischung beibehalten, welche sie vor der Trennung hatten. Nicht so jedes Atom der belebten Materie« (A. von Humboldt 1797, II, 433f.).

»Das Leben […] besteht in einem Kreislauf, in einer Aufeinanderfolge von Processen, die continuirlich in sich selbst zurückkehren« (Schelling 1798, 237).

»La vie est l'ensemble des fonctions qui résistent à la mort« (Bichat 1800, 43).

»Unter Leben verstehen wir die Reihe von Erscheinungen an einem von seiner Entstehung an, aus mannichfaltigen, vermöge ihrer Zusammensetzung harmonisirenden Theilen bestehenden, und seinen Zweck in sich selbst findenden (also organischen) Körper« (Burdach 1800, 10; §24).

»Das physische Leben ist [..] ein Zustand, den zufällige Einwirkungen der Aussenwelt hervorbringen und unterhalten, in welchem aber, dieser Zufälligkeit ohngeachtet, dennoch eine Gleichförmigkeit der Erscheinungen herrscht« (Treviranus 1802, 23).

»La vie, dans les parties d'un corps qui la possède, est un ordre et un état de choses qui y permettent les mouvements organiques; et ces mouvements, qui constituent la vie active, résultent de l'action d'une cause stimulante qui les excite« (Lamarck 1809, I, 403).

»Im Allgemeinen heißt leben durch sich selbst thätig seyn, und wir erkennen das Leben aus der Aeußerung einer Thätigkeit« (Augustin 1809, 59).

»Das Leben eines Wesens besteht in der Erhaltung seiner selbst, durch Verwandlung seiner selbst und der Außendinge vermittelst Kräfte und Werkzeuge, und nach Gesetzen, welche in demselben liegen. Ein lebender Körper ist derjenige, welcher sich selbst erhält, indem er sich und die Außendinge durch Kräfte, Werkzeuge und nach Gesetzen, die in ihm selbst liegen, verwandelt« (Mayer 1817, 104).

»La vie est [...] un tourbillon plus ou moins rapide, plus ou moins compliqué, dont la direction est constante, et qui entraîne toujours des molécules de mêmes sortes, mais où les molécules individuelles entrent et d'où elles sortent continuellement, de manière que la *forme* du corps vivant lui est plus essentielle que sa *matière*. Tant que ce mouvement subsiste, le corps où il s'exerce est *vivant*; il *vit*, lorsque le mouvement s'arrête sans retour, le corps *meurt*« (Cuvier 1817, I, 13).

»So sollten wir es demnach fest im Auge behalten, dass Leben seinem Wesen nach Wechselwirkung sey, und seine Erscheinung folglich nie als Attribut eines Objects allein, sondern als Product aller der Objecte zu betrachten ist, welche zu dieser Wechselwirkung beitragen« (Carus 1818, 50f.).

»Wir behaupten, dass diejenigen Wesen leben, die sich in der Zeit aus eigener Kraft stetig so verändern, dass sie selbst der Grund davon sind, dass sie diese und jene Beschaffenheit annehmen« (Krause 1828, 27).

»[L]'idée générale de vie […] suppose, en effet, non-seulement celle d'un être organisé de manière à comporter l'état vital, mais aussi celle, non moins indispensable d'un certain ensemble d'influences extérieures propres à son accomplissement. Une telle harmonie entre l'être vivant et le milieu correspondant caractérise évidemment la condition fondamentale de la vie « (Comte 1838, 225).

»Das Leben läßt sich definieren als der Zustand eines Körpers, darin er unter beständigem Wechsel der Materie seine ihm wesentliche (substantielle) Form allezeit behält« (Schopenhauer 1851, II, 191).

»[L]a vie, c'est l'organisation en action« (Broca 1860, 12).

»[O]ur conception of Life under its most abstract aspect will be – The continuous adjustment of internal relations to external relations« (Spencer 1864/98, 99).

»Der Ausdruck ›Leben‹ ist [...] nichts Anderes, als eine Collektivbezeichnung für eine Summe von complicirteren Bewegungs-Erscheinungen der Materie, welche nur den Organismen eigen sind, und den Anorganen allgemein fehlen« (Haeckel 1866, I, 141f.).

»Un organisme complexe doit être considéré comme une réunion d'êtres simples qui sont les éléments anatomiques et qui vivent dans le milieu liquide intérieur. La fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre, indépendante: le mécanisme qui la permet est celui qui assure dans le milieu intérieur le maintien de toutes les conditions nécessaires à la vie des éléments« (Bernard 1878, 113).

»Leben ist die Daseinsweise der Eiweißkörper, und diese Daseinsweise besteht wesentlich in der beständigen Selbsterneuerung der chemischen Bestandteile dieser Körper« (Engels 1878, 75).

»La vie est une propriété immanente de la matière organisée« (Littré 1879, 177).

»La vie étant un attribut dynamique de la substance organisée n'est par consequent pas une chose isolable de celle-ci […]. Le mot vie ne désigne en effet que la manifestation de l'une ou de l'ensemble des propriétés escortant l'état d'organisation« (Robin 1880, 32f.).

»[Wir finden,] dass ein ›principieller‹ Gegensatz zwischen lebendigen Organismen und anorganischen Körpern nicht besteht. Gegenüber der Gesammtheit der anorganischen Natur besteht das Charakteristicum der Organismen nur in dem ausnahmslosen Besitz gewisser hochcomplicirter chemischer Verbindungen, vor Allem der Eiweisskörper« (Verworn 1895, 130).

»Das Wesen aller Gestalt ist, ein einheitliches Ganzes zu sein; ein einheitliches Ganzes besteht aus gegenseitig sich bedingenden Teilen; gegenseitig sich bedingende Teile gibt es nur im Leben; nur Leben ist – im wahren Sinne des Wortes – Gestalt« (Chamberlain 1905, 499).

»La vie en générale est la mobilité même […] l'être vivant est surtout un lieu de passage, et […] l'essentiel de la vie tient dans le mouvement qui le transmet« (Bergson 1907, 128f.).

»Der Unterschied des Organischen vom Unorganischen liegt weder im Stoff, noch in der Form, noch in einer bestimmten Verbindung beider, noch auch in der bloßen Erhaltung der Form im Wechsel des Stoffes, sondern in der Aktivität, mit welcher der Wechsel des Stoffes zur Erhaltung der Form herbeigeführt, und in der Veränderung der Form, durch welche diese etwaigen veränderten Stoffwechselbedingungen angepaßt wird« (E. von Hartmann 1907, 121).

»Alle lebenden Körper sind spezifisch in ihrer Form, sie ›haben‹ eine spezifische Form, wie wir gewohnt sind zu sagen. Alle lebenden Körper zeigen ferner das Phänomen des Stoffwechsels, das heißt sie stehen in Materialaustausch mit dem umgebenden Medium, sie nehmen Material auf und geben Material ab, aber ihre Form kann unverändert bleiben bei diesem Austausch. Und endlich können wir sagen, daß alle lebenden Körper sich bewegen; wenn diese Eigenschaft in ihrer klarsten Ausprägung auch nur im Tierreich bekannt ist, so lehrt doch schon die elementare Wissenschaft, daß sie auch den Pflanzen zukommt« (Driesch 1909/28, 7).

»Lebewesen [...] sind Naturkörper, welche ›mindestens‹ durch eine Summe bestimmter, direkt oder indirekt der ›Selbst‹-Erhaltung dienender Elementarfunktionen [...] sowie durch Selbstregulation [...] in der Ausübung aller dieser Funktionen vor den anorganischen Naturkörpern sich auszeichnen und dadurch trotz der ›Selbstveränderung‹ und durch dieselbe, sowie trotz der zu alledem nötigen komplizierten und weichen Struktur sehr ›dauerfähig‹ werden« (Roux 1912, 241).

»Das Leben, so wie wir es kennen, ist ein physikalisch-chemischer Mechanismus und es scheint undenkbar, dass es anders sein sollte. Als solcher besitzt er einen hohen Grad an Komplexität. [...] Ausserdem sind die Lebewesen – oder vielmehr die Gesamtheit der Lebewesen – beständig. [...] Schliesslich soll ein lebendes Wesen auch tätig sein, der Stoffwechsel erfordert Materie und Energie, es muss also zwischen dem Organismus und seiner Umwelt ein beständiger Austausch von Energie und Materie stattfinden« (Henderson 1913, 15).

»Das Leben ist die Selbsterhaltung eines Individuums durch die Korrelation seiner Funktionen« (Goette 1921, 358).

»Der Organismus ist ein Naturding von einem hohen Mannigfaltigkeitsgrad der es zusammensetzenden Stoffe, ihrer Anordnung und der an ihm vor sich gehenden Veränderungen, bei dem ein großer Teil der Vorgänge so verläuft, daß sie die Erhaltung der Ganzheit dieses Naturdings bedingen oder zur Erzeugung und Erhaltung von Naturdingen derselben Art führen« (Ungerer 1922, 78).

»Das ›Leben‹ charakterisiert sich […] *subjektiv* (praktisch und zugleich anthropomorphistisch) durch ›Selbsttätigkeit‹ (›Spontaneität‹, ›Autonomie‹, usw.) und ›Eigenzielstrebigkeit‹ (›das Ziel in sich tragen‹, ›Entelechie‹, usw.) und *objektiv* […] einerseits durch die spezifische Art der Energie*quelle* (die eigene Körpersubstanz bzw. deren Dissimilation) und andererseits durch die spezifische Art des *Resultates* (ebenfalls die eigene Körpersubstanz, bzw. deren Aufbau) *der Funktionen* und, da beides mit dazugehört: durch die spezifische Art des *Kreisprozesses*, der also von der eigenen Körpersubstanz ausgeht und wieder in die eigene Körpersubstanz mündet« (Pikler 1926, 43f.)

»Die lebendigen Systeme lassen sich [...] definieren als körperliche Systeme, die aus einer bis vielen Tausenden von Zellen bestehen, an denen sich [...] drei Gruppen von Vorgängen, die stationären, der Stoff- und Energiewechsel, die physiologischen Schwankungen dieser stationären Prozesse (Reizerscheinungen) und die fortschreitenden Prozesse, der Formwechsel, abspielen« (M. Hartmann 1927/53, 19).

»Körperliche Dinge der Anschauung, an welchen eine prinzipiell divergente Außen-Innenbeziehung als zu ihrem Sein gehörig gegenständlich auftritt, heißen lebendig« (Plessner 1928, 89).

»Leben ist Organisation« (Lehmann 1935, 52).

»Erst wenn ein kleiner Gegenstand, der sich ernährt, wächst, sich fortpflanzt und eventuell bewegt, nicht ohne weiteres herstellbar ist und eine gewisse zentralisierte Komplikation der Struktur aufweist, wollen wir von Leben sprechen« (Dingler 1940, 229).

»Das Leben scheint ein geordnetes und gesetzmäßiges Verhalten der Materie zu sein, das nicht ausschließlich auf ihrer Tendenz, aus Ordnung in Unordnung überzugehen, beruht, sondern zum Teil auf einer bestehenden Ordnung, die aufrechterhalten bleibt« (Schrödinger 1944, 122).

»[T]he essential criteria of life are twofold: (1) the ability to direct chemical change by catalysis; (2) the ability to reproduce by autocatalysis« (Alexander 1948, 88).

»Ein lebender Organismus ist ein Stufenbau offener Systeme, der sich auf Grund seiner Systembedingungen im Wechsel der Bestandteile erhält« (von Bertalanffy 1949, 124).

»A living organism may be described as a compact physical system of mechanically connected parts whose states and activities are related by an integrated set of directive correlations which, over and above any proximate focal condition, have the continued existence of the system as an ultimate focal condition« (Sommerhoff 1950, 195).

»Das Leben des Organismus ist eben das Ineinandergreifen der organischen Teilprozesse. Es ist nicht, wie man lange Zeit geglaubt hat, ein dahinterstehendes Etwas, ein gesondert von ihnen verlaufender Prozeß der Tiefe, der zu den physiologisch greifbaren Funktionen noch hinzukäme – diese sind ohnehin abgründig und rätselhaft genug –, sondern das zusammengeordnete Funktionieren der auf einander abgestimmten Organprozesse selbst, ihre Einheit und gegenseitige Abhängigkeit« (N. Hartmann 1950, 517).

»With the ability to mutate and to reproduce by copying, evolution becomes inevitable, and our system is almost alive. It is necessary to add a final element, however, and that is the ability to influence the environment in such a way as to insure a supply of the materials necessary for the perpetuation of the system. I suggest that these three properties – mutability, self-duplication, and heterocataly-

sis – comprise a necessary and sufficient definition of living matter« (Horowitz 1959, 106).

»[T]he criterion for a type of thing that has life is whether or not it has the potentiality, at least under some circumstances, of evolution by Darwinian natural selection« (Muller 1966, 513).

»[A] living system is any self-reproducing and mutating system which reproduces its mutations, and which exercises some degree of environmental control« (Shklovskii & Sagan 1966, 197).

»Lebewesen sind hierarchisch geordnete, offene Systeme von vorwiegend organischen Verbindungen, die normalerweise als klar umgrenzte, zellig strukturierte Individuen von zeitlich begrenzter Konstanz in Erscheinung treten« (Rensch 1968, 54).

»An autopoietic machine is a machine organized (defined as a unity) as a network of processes of production (transformation and destruction) of components that produces the components which: (i) through their interactions and transformations continuously regenerate and realize the network of processes (relations) that produced them; and (ii) constitute it (the machine) as a concrete unity in the space in which they (the components) exist by specifying the topological domain of its realization as such a network. It follows that an autopoietic machine continuously generates and specifies its own organization through its operation as a system of production of its own components […] the notion of autopoiesis is necessary and sufficient to characterize the organization of living systems« (Maturana & Varela 1972, 78f.; 82).

»Life is that form of matter in which structural complexity is always large; hence, for any observed living object there are potentially an immense number of equivalent objects that will never be realized. And since we cannot know the precise microscopic structure of a living object short of totally dismembering and thus destroying it, we also cannot fully know the future development of the object« (Elsasser 1975, 129).

»We shall regard as alive any population of entities which has the properties of multiplication, heredity and variation« (Maynard Smith 1975, 96).

»Life, basically, is the capability of synthesizing proteins in at least sufficient quantity to replace those that are catabolized by normal processes« (Dillon 1978, 408).

»Life is that property of matter that results in the coupled cycling of bioelements in aqueous solutions, ultimately driven by radiant energy to attain maximum complexity« (Folsome 1979, 73).

»[L]ife can be most consistently regarded as having emerged as informed autocatalytic systems able to exploit thermodynamic gradients« (Wicken 1985, 378).

»Life is an autocatalytic process where the system synthesizes itself from simple building blocks« (Kaufman 1991, 309).

»[*L*]*ife* is a self-sustained chemical system capable of undergoing Darwinian evolution« (Joyce 1994, xi).

»Leben heißt Metabolismus: ständige Selbstreproduktion« (Penzlin 1994, 82).

»Living things are defined as systems simultaneously having three characteristics: (i) self maintenance, (ii) self-reproduction, and (iii) evolution in interaction with the environment« (Nakamura 1996, 167).

»The living being is an open system, cellular, self-reproducing, with self-regulated flows of matter, energy and information which run through it and control its growth and steady state. Because of its attributes such a system is capable of evolution, by adapting itself to changing environmental conditions« (Omodeo 1996, 187).

»Organisms are physical information systems, a type of nonequilibrium thermodynamic system, that are open to exchange of matter and energy but that maintain a relatively closed internal information system that functions to reproduce the system and to perpetuate lineages through time. They are able to impose themselves and their functions on their surroundings and, thus, are self-stabilizing and self-organizing« (Brooks 2000, 262).

»[A] living individual is defined within the cybernetic paradigm as a system of inferior negative feedbacks subordinated to a superior positive feedback. The full set of negative feedbacks (regulatory mechanisms), working on different hierarchical levels and representing the cybernetic aspect of the function of a living individual, has the ›purpose‹ of sustaining the identity of the individual. In turn, the only ›purpose‹ of this identity is to reproduce itself in as many copies as possible« (Korzeniewski 2001, 278).

»›[*A*] *living being*‹ *is any autonomous system with open-ended evolutionary capacities*, where (i) by *autonomous* we understand a far-from-equilibrium system that constitutes and maintains itself establishing an organizational identity of its own, a functionally integrated (homeostatic and active) unit based on a set of endergonic-exergonic couplings between internal self-constructing processes, as well as with other processes of interaction with its environment, and (ii) by *open-ended evolutionary capacity* we understand the potential of a system to reproduce its basic functional-constitutive dynamics, bringing about an unlimited variety of equivalent systems, of ways of expressing that dynamics, which are not subject to any predetermined upper bound of organizational complexity (even if they are, indeed, to the energetic-material restrictions imposed by a finite environment and by the universal physico-chemical laws)« (Ruiz-Mirazo, Peretó & Moreno 2004, 330f.).

»Leben ist das Ergebnis einer gelungenen Strategie, hohe Komplexität mit Fortbestehen zu verbinden« (Muraca 2007, 91).

»A living system is a system capable of self-production and self-maintenance through a regenerative network of processes which takes place within a boundary of its own making and regenerates itself through cognitive or adaptive interactions with the medium« (Damiano & Luisi 2010, 149).

»[D]ie Seinsform von Lebewesen (lat. vivere est viventibus esse), nach der klass., auf die Antike zurückgehenden Definition. Die heutigen Naturwissenschaften verzichten vielfach auf eine derartige Definition aufgrund ihrer metaphys. Implikationen, jedoch ist es ihnen bislang unmöglich, für das Phänomen L. eine physikalisch-chem. Definition zu geben. Möglich ist jedoch, strukturelle und dynam. Merkmale des Lebendigen zu beschreiben. Trotz aller Verschiedenheiten verbindet alle Lebewesen eine Reihe grundlegender Eigenschaften. Zu diesen Gemeinsamkeiten zählen die Notwendigkeit des Stoffwechsels (Metabolismus), die Fähigkeit zur Vermehrung (Reproduktion) und die Möglichkeit der Veränderung des Erbguts (Mutationsfähigkeit). L. ist immer mit Individualisierung verbunden, d.h., lebende Organismen sind immer von der Umwelt abgegrenzte Gebilde, deren kleinste Einheit die Zelle ist« (Brockhaus 2006, 467).

»Leben ist eine Eigenschaft, die Lebewesen von unbelebter Materie unterscheidet. Wesentliche Merkmale für Leben sind Stoff- und Energieaustausch mit der Umwelt sowie Fortpflanzung und Wachstum« (Wikipedia 2010).

Tab. 160. 80 Definitionen oder Erläuterungen des Lebensbegriffs.

Noch bei Nikolaus von Kues heißt es schlicht, das Leben sei »eine Art Bewegung«.[76] Diese Bewegung werde dem Leib durch die sich selbst bewegende Seele verliehen. Das Leben sieht Nikolaus als eine Bewegung, die dem Körper akzidentell zukommt: »von Natur aus ist er nicht lebendig«[77] und kann daher seine Lebendigkeit verlieren.

Frühe Neuzeit

In der Renaissance erfolgt eine gewisse Lösung von der klassisch-griechischen Lebensauffassung, insofern jetzt nicht mehr allein die Selbstbewegung, sondern genauer – beeinflusst von stoischen Gedanken – die Bewegung zur Erhaltung des Körpers (↑Selbsterhaltung) als das Charakteristische der Lebewesen gesehen wird. So ist für Paracelsus 1526-27 das Leben »nichts anderes« als »ein gewisser balsamierender Stoff« (*mumia balsamita*), der den sterblichen Körper vor dem Zerfall beschützt (vgl. Tab. 160).[78] Das, worauf sich die erhaltende Leistung des »Balsams« bezieht, ist bei Paracelsus nicht der einzelne Körper, sondern »das Leben«, das nur im Körper »sitzt« und »wächst« und von einem Körper zu einem anderen weitergegeben wird. Eine ähnlich lautende Definition findet sich 1542 bei J. Fernel. Er bestimmt das Leben als »die Erhaltung aller Vermögen und Aktionen«, die durch das Herz und die von dort entspringende Wärme erfolgt (»Est enim animantium vita facultatum actionumq; omnium conseruatio, à cordis facultate cuminfluente calore prefecta: viuere est facultatibus per vitalem vti & vigere, mors est vitalis roboris extinctio«; vgl. Tab. 160).[79]

Allgemein verbreitet ist im 16. Jahrhundert ein substanzialistisches Verständnis des Lebensbegriffs, dem zufolge das Leben nicht eine Eigenschaft oder eine besondere Struktur eines Körpers ist, sondern eine eigene Substanz, die als chemischer Stoff vorgestellt wird, wie z.T. bei Paracelsus. Gemäß eines Denkens in Analogien und Harmonien werden die Lebensprozesse dort vielfach in Korrespondenz zu kosmischen Vorgängen dargestellt.

Descartes' Maschinenmodell

Ein radikaler Wandel in der Konzeption des Lebensbegriffs vollzieht sich mit der mechanistischen Interpretation der Lebensprozesse im 17. Jahrhundert – besonders prominent durch R. Descartes' Maschinenmodell des Lebewesens und der damit einhergehenden Absage an eine ontologisch eigenständige Substanzialität von Leben. Ontologisch als mechanisches Räderwerk verstanden und methodologisch als solches zu analysieren, wird ein Lebewesen zu einem materiellen Körper wie andere. Ausdrücklich stellt Descartes am Ende seines postum veröffentlichten ›Traité de l'homme‹ (1632) fest, dass die organischen »Funktionen« sich ebenso aus der »Disposition« ihrer Organe ergeben wie die Bewegungen einer Uhr aus der Anordnung ihrer Gewichte und Räder (»ses fonctions suivent toutes naturellement, en cette machine, de la seule disposition de ses organes, ne plus ne moins que font les mouvements d'une horloge, ou autre automate, de celle de ses contrepoids & de ses rouës«).[80] Diese Konzeption hat zur Konsequenz, ein Lebewesen nicht mehr als einen einheitlichen Körper zu sehen, sondern als ein in sich gegliedertes System, in dem die verschiedenen Teile in komplexer Weise zusammenwirken. Insofern Lebewesen mit anorganischen Maschinen identifiziert werden, ist in dieser mechanistischen Sicht auf das Leben eine Eliminierung des Lebensbegriffs aus der Naturwissenschaft enthalten.[81] Die für Descartes grundlegende Unterscheidung ist die zwischen ausgedehnter, mechanisch zu analysierender Materie (»res extensa«) und dem mit Reflexionsvermögen und Sprache ausgestatten Bewusstsein des Menschen (»res cogitans«). Für das Leben als eigenständiger Qualität dazwischen bleibt in der cartesischen dualistischen Metaphysik kein Raum mehr. Trotzdem hat sich Descartes' Verzicht auf die Seele als ein Erklärungsprinzip des Lebendigen als immens fruchtbar für die naturwissenschaftliche Analyse der Lebensphänomene erwiesen: Sie

wirkte geradezu als eine Befreiung der Forschung von den Hemmnissen der überkommenen Seelenmetaphysik.

Eine Wiederbegründung der organischen Naturphilosophie erfolgt erst wieder Ende des 17. Jahrhunderts, u.a. mit Hilfe des Konzeptes der ↑Organisation und der systematischen Unterscheidung von Mechanismus und ↑Organismus, wie sie von G.E. Stahl und G.W. Leibniz begründet wird. Vielfach bemühen sich die nachcartesischen mechanistischen Naturforscher des späten 17. Jahrhunderts, einen Mittelweg zwischen dem mechanistischen Reduktionismus Descartes' und dem an Aristoteles anschließenden Substanzendualismus von lebenden Wesen und leblosen Dingen zu gehen. So bleiben G.A. Borelli und C. Perrault z.B. in ontologischer Hinsicht weiterhin auf traditionellem aristotelischem Boden, insofern sie für Lebewesen eigene existenzielle Prinzipien und Kräfte annehmen. In methodologischer Hinsicht folgen sie aber Descartes und zerlegen die Körper der Lebewesen in einzelne Komponenten, die sie nach mechanischen Gesetzen analysieren (↑Organismus: Tab. 215).[82] So zielt Perrault in seiner ›Mechanik der Tiere‹ (›Mécanique des animaux‹) von 1683 zwar auf eine mechanische Erklärung für alle Lebensfunktionen der Tiere, trotzdem versteht er unter einem ›Tier‹ (»animal«) aber ausdrücklich ein Wesen, das über Gefühle verfügt und in der Lage ist, mittels eines Prinzips, das ›Seele‹ genannt wird, die Lebensfunktionen auszuübe; die gesamte Maschine eines Tieres müsse notwendig durch die Seele angetrieben werden.[83]

Der Dualismus zwischen Lebewesen und leblosen Dingen ist im späten 17. Jahrhundert also höchstens auf der Ebene mechanischer Erklärungen verschwunden; der ontologische Dualismus der Substanzen wird dagegen meist nicht aufgegeben. So kann dann auch J. Ray 1691 eine dichotomische Zweiteilung aller Körper in beseelte und unbeseelte vornehmen (»Bodies are either inanimate or animate«[84]). Zu den beseelten Körpern zählen nach Ray die Pflanzen und Tiere sowie der Mensch; zu den unbeseelten Körpern gehören dagegen auch die außerirdischen Himmelskörper, denen nach antiker Vorstellung nicht selten ein Leben zugeschrieben wird.

Leben, Mechanismus und Organisation

Im 17. bis 18. Jahrhundert verbreitet sich die Vorstellung, dass es das wechselseitige Verhältnis der Teile des organischen Körpers zueinander ist, welches das eigentliche Wesen des Lebensprozesses ausmacht. Die Materie gilt als lebend, sofern sie organisiert ist. Die Erklärung der Lebensfunktionen aus der ↑Wechselseitigkeit der Teile eines Systems ergibt sich implizit bereits aus Descartes' Maschinenmodell des Lebewesens und findet bei Descartes ihren Ausdruck in der Rede von Anordnungen und Dispositionen der Teile (s.o.). In der Nachfolge Descartes' analysieren viele Naturforscher des 17. Jahrhunderts Lebewesen nach Maßgabe mechanischer Analogien. Der Vergleich von Lebewesen und Maschine ist dabei durchaus nicht (immer) als Abwertung zu verstehen; über das Maschinenmodell kann vielmehr gerade die Einheit und Harmonie im Zusammenwirken der Teile in einem Lebewesen zum Ausdruck gebracht werden. So spricht K. Digby 1644 explizit von der ›Harmonie‹ und ›Vielfalt in einem Ding‹ ebenso wie in den Lebewesen (»living creatures«), die nach der Trennung der Teile zerstört wird (»this variety should be

»Was war also das Leben? Es war Wärme, das Wärmeprodukt formerhaltender Bestandlosigkeit, ein Fieber der Materie, von welchem der Prozeß unaufhörlicher Zersetzung und Wiederherstellung unhaltbar verwikkelt, unhaltbar kunstreich aufgebauter Eiweißmolekel begleitet war. Es war das Sein des eigentlich Nichtsein-Könnenden, des nur in diesem verschränkten und fiebrigen Prozeß von Zerfall und Erneuerung mit süßschmerzlich-genauer Not auf dem Punkte des Seins Balancierenden. Es war nicht materiell, und es war nicht Geist. Es war etwas zwischen beidem, ein Phänomen, getragen von Materie, gleich dem Regenbogen auf dem Wasserfall und gleich der Flamme. Aber wiewohl nicht materiell, war es sinnlich bis zur Lust und zum Ekel, die Schamlosigkeit der selbstempfindlich-reizbar gewordenen Materie, die unzüchtige Form des Seins. Es war ein heimlich-fühlsames Sichregen in der keuschen Kälte des Alls, eine wollüstig-verstohlene Unsauberkeit von Nährsaugung und Ausscheidung, ein exkretorischer Atemhauch von Kohlensäure und üblen Stoffen verborgener Herkunft und Beschaffenheit. Es war das durch Überausgleich seiner Unbeständigkeit ermöglichte und in eingeborene Bildungsgesetze gebannte Wuchern, Sichentfalten und Gestaltbilden von etwas Gedunsenem aus Wasser, Eiweiß, Salz und Fetten, welches man Fleisch nannte, und das zur Form, zum hohen Bilde, zur Schönheit wurde, dabei jedoch der Inbegriff der Sinnlichkeit und der Begierde war. Denn diese Form und Schönheit war nicht geistgetragen, wie in den Werken der Dichtung und Musik, auch nicht getragen von einem neutralen und geistverzehrten, den Geist auf eine unschuldige Art versinnlichenden Stoff, wie die Form und Schönheit der Bildwerke. Vielmehr war sie getragen und ausgebildet von der auf unbekannte Art zur Wollust erwachten Substanz, der organischen, verwesendwesenden Materie selbst, dem riechenden Fleische ...«.

Tab. 161. »Was war also das Leben«? (aus Mann, T. (1924). Der Zauberberg, Frankfurt/M. 2002: 418f.).

in one thing; whose unity and being what it is, should depend of the harmony of the severall differing partes, and should be destroyed by their seperation«). Ausdrücklich formuliert Digby auch das Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit der Teile als eine Abhängigkeit, die die Einheit des Lebewesens begründet; er spricht von einer strengen *Korrespondenz* (»correspondence«) der Teile (»the one [part] not being able to subsist without the other, from whom he deriveth what is needefull for him; and again being so usefull unto that other and having its action and motion so fitting and necessary for it, as without it that other can not be«).[85] Die Teile müssten zusammenwirken (»conspire together«), um die komplexen Funktionen und Wirkung zu erzielen, die dem Ganzen nutzen.[86] Als unmittelbarer Vergleich für die Wirkungsweise der Teile in einem Tier und in einer Pflanze dienen Digby zwei Maschinen, die er auf einer Reise in Spanien gesehen hat (↑Organismus). Im Ergebnis kann diese Analyse auf ein zentrales Prinzip des Lebens, wie die Seele, verzichten: Nicht die hierarchische Abhängigkeit von einer höher stehenden Kraft, sondern eine auf die Komponenten des Systems verteilte Kausalität beschreibt die Wirkungsweise in der Hervorbringung der Lebensprozesse.

Allerdings reicht für die meisten Autoren des 17. Jahrhunderts die ↑Organisation als solche noch nicht aus, um einen Körper zu einem lebendigen zu machen. Ausdrücklich verankert H. More, ein Platoniker aus Cambridge, 1659 die Lebendigkeit in der Materie als solcher. Selbst das belebende Prinzip, die von ihm so genannte *plastische Kraft* (»Plastical Power«), bedarf nach More eine bereits zur Belebung disponierte Materie, um wirksam werden zu können. Die Belebung erfolgt dann durch einen organisierenden Eingriff der plastischen Kraft in die vorbereitete Materie (»organizing duly-prepared Matter into life«).[87] Die Lebendigkeit eines Lebewesens ist aber für More ausdrücklich noch nicht mit der »bloßen« Organisation seines Körpers (»mere organization of the Body«) gegeben.[88] Die Lebendigkeit bzw. Beseeltheit fällt also bei More keineswegs mit der Organisation der Körper zusammen.

Gerade umgekehrt als bei More sieht die begriffliche Situation bei dem Physiologen F. Glisson aus, der 1672 das Charakteristische und Spezifische der Pflanzen und Tiere in ihrer Organisation sieht; ›Leben‹ sei dagegen eine Eigenschaft, die allen Dingen der Natur zukomme (»Nos verò vitam naturæ omnibus corporibus promiscuè tribuimus; nec indè differentiam plantarum & animalium ab aliis corporibus, sed ab organizatione«).[89]

18. Jh.: Lebendigkeit als Organisation

Mit dem theoretischen Rahmen von Descartes' Maschinenmodell des Lebendigen und den empirischen Einblicken in den körperlichen Feinbau der Organismen, die durch die Entwicklung des Mikroskops im 17. Jahrhundert möglich werden, gelangt die innere Struktur der Lebewesen in den Fokus der Aufmerksamkeit. Es beginnt damit eine Entwicklung, im Zuge derer Lebewesen ausgehend von ihrer inneren Dynamik, der Interaktion ihrer Teile, analysiert werden. Ihre Lebendigkeit wird zunehmend weniger auf ein zentrales Prinzip, wie die »Seele«, die nach platonisch-christlichem Verständnis von außen zum Körper hinzukommt, zurückgeführt, sondern vielmehr auf ihre körperliche Organisation: Die beseelten Wesen werden zu Organismen. Einen wesentlichen Anteil an dieser Entwicklung haben frühe »vitalistische« Konzeptionen, die den Ursprung der zentralen Lebensprinzipien, z.B. einer »Lebenskraft«, nicht mehr unmittelbar in Gott sehen, sondern in den Organismus selbst verlegen (↑Organismus; Vitalismus).

Besonders deutlich wird die Rolle der inneren Gliederung der Körper für die Erklärung ihrer Eigenart in G.W. Leibniz' Philosophie des Organischen. Leibniz nennt die Lebewesen zwar auch »göttliche Maschinen«, diese Maschinen sind seiner Meinung nach aber den menschlichen Maschinen überlegen, insofern selbst ihre Teile wiederum bis ins Unendliche gegliederte Maschinen seien.[90] Nach Leibniz verfügen zwar allein die Lebewesen über die Lebensprinzipien (»les principes de Vie«), aber auch die leblose Materie sei von materiellen Lebenskeimen durchdrungen: »il n'y a point de portion de la matiere, où il n'y ait une infinité de corps organiques et animés«[91]. Der ↑Tod stelle daher eher eine Form der Umwandlung des Lebens als sein Ende dar. Mit dem Konzept der Monade entwickelt Leibniz eine Vorstellung von Lebewesen als in sich abgeschlossenen Entitäten, die in vielem auf die spätere Konzeption Kants und die Systemtheorie vorausweist. Leibniz ist auch einer der ersten, der (seit 1687) den Ausdruck ›Organismus‹ für Lebewesen verwendet – allerdings nicht zur Bezeichnung eines konkreten individuellen Lebewesens, sondern für die abstrakte Ordnung oder Organisation der Teile in einem Lebewesen. Terminologisch wird das neue, an Maschinen, Mechanismen und Strukturen orientierte Lebensverständnis in nichts so deutlich wie durch die im 18. Jahrhundert sich vollziehende Begriffsverschiebung von ›Lebewesen‹ oder ›beseelter Körper‹ zu ↑›Organismus‹.

In Zedlers Lexikon, in dem die Lebewesen 1737 als Körper beschrieben werden, die »aus vielen und mancherley Theilen bestehen, die auf eine wun-

dersamme Weise zusammen gesetzet ein Ganzes machen«, zeigt sich diese Fokussierung auf die innere Gliederung und funktionale Einheit in der Bestimmung des Begriffs eines Lebewesens besonders deutlich.[92]

Die ↑Wechselseitigkeit der Komponenten und der ↑Kreislauf ihrer Abhängigkeiten sind die für das Maschinenmodell des Lebewesens zentralen Metaphern zur Beschreibung und Analyse seiner charakteristischen Phänomene. Sie finden sich vielfach gerade bei mechanistisch orientierten Naturforschern, im frühen 18. Jahrhundert z.B. bei H. Boerhaave. In seinem verbreiteten, 1708 zuerst erschienen und danach mehrfach aufgelegten Lehrbuch der Medizin stellt Boerhaave fest, alle Teile eines lebendigen Körpers hingen auf eine solche Weise miteinander zusammen, dass zwischen ihnen eine Wechselseitigkeit von Ursache und Wirkung bestehe, als ob sie in einem Kreislauf gingen (1708: »Illa autem ipsa dum tractantur ita cohærent, ut, circulo quasi, mutuas causæ vices & effectuum gerant«[93]; 1727: »Verum omnia illa ita cohaerent inter se, […] ut, quasi in orbem eundo, mutuas causae & effectuum vices agant«[94]). Das Leben definiert Boerhaave unter Bezugnahme auf die Fähigkeit der Selbsterhaltung des lebenden Systems: »Ich verstehe hier unter dem Wort [menschliches] Leben, nichts anders als die Beschaffenheit des Körpers nach seinen festen und flüssigen Theilen, welche da erfordert wird, wenn die Gemeinschaft des Leibes und der Seele [mutuum commercium inter mentem & corpus] auch nur einiger massen dauren soll, oder doch wieder hergestellt werden kann, und nicht ganz und gar aufgehoben werden darf«.[95] In einem anderen Werk definiert Boerhaave das Leben explizit als die Summe aller Tätigkeiten, die aus der Maschine des menschlichen Körpers hervorgehen (»Vita] Collectio omnium actionum, quae ex fabrica corporis humani oriuntur«).[96]

Mitte des 18. Jahrhunderts schließen viele Definitionen des Lebensbegriffs an diese Bestimmungen an und betonen die innere Organisation oder Ordnung eines Körpers als das Merkmal, das sie zu lebendigen macht. Nach J. Needham (1750) kann das Leben als Folge der Struktur oder Organisation gedeutet werden (»résultat de la seule structure« oder »conséquence immédiate de la simple organisation«).[97] G.L.L. Buffon bestimmt 1749 in ähnlicher Weise das Lebendige und das Beseelte als eine physische Eigenschaft der Materie (»le vivant et l'animé […] est une propriété physique de la matière«).[98] Er schreibt weiter, das Leben eines Tieres oder einer Pflanze sei das Resultat aus den »kleinen Leben« ihrer Bestandteile, den organischen Molekülen: »la vie de l'animal ou du végétal ne paroît être que le résultat de toutes les actions, de toutes les petites vies particulières (s'il m'est permis de m'exprimer ainsi) de chacune de ces molécules actives«.[99] Buffon geht aber, ähnlich wie Leibniz, von der Lebendigkeit auch der anorganischen Teile der Natur aus: Das Leben wird damit zu einer Eigenschaft der Materie als solcher (s.u.). Durch ihre zahlreichen übereinstimmenden Eigenschaften und Fähigkeiten bilden die Pflanzen und Tiere für Buffon aber doch eine einheitliche Gruppe, die sich klar vom Bereich der nicht-lebendigen Körper unterscheidet.

Charakteristisch für das Verständnis des Lebenskonzepts im 18. Jahrhundert ist es, dass die Lebendigkeit nicht als ein exzeptioneller Zustand der Materie gedeutet wird, sondern als eine Struktur, die sich regelmäßig und spontan aus einem anorganischen Substrat bilden kann. Besonders deutlich wird dieses Verständnis an der weiten Verbreitung von Theorien der ↑Urzeugung vom 17. bis zum 19. Jahrhundert. Betont wird von den Vertretern der Urzeugungslehren die Regelmäßigkeit und Gesetzesmäßigkeit der Bildung von Lebewesen aus anorganischem Substrat; diese Entstehung sei daher gerade nicht »äquivok« und akzidentell, sondern ein verbreitetes natürliches Phänomen. Ihre eindrucksvollste und auch bizarrste Repräsentation findet diese Sicht in der Tabelle zum Leben auf anderen Planeten, die Buffon 1775 am Ende des zweiten Ergänzungsbandes seiner Naturgeschichte präsentiert. Hier listet Buffon detailliert auf, wie alt die Planeten und einige ihrer Monde unseres Sonnensystems sind und wie lange Leben dort existiert hat und noch existieren wird.[100] Die empirische Grundlage für Buffons genaue Zahlen bestehen allein in Versuchen zu Abkühlungsraten von erhitzten Metallkugeln verschiedener Größe, die Buffon selbst durchführt. So regelmäßig und naturgesetzlich wie die Metalle sich abkühlen, denkt Buffon, würde sich auch Leben auf den großen Kugeln des Weltalls bilden.

Trotz dieser Annahme der regelhaften spontanen Entstehung aus dem Anorganischen gelten die Lebewesen aber als eine separate Klasse von Gegenständen, die von den anorganischen Körpern aufgrund ihrer charakteristischen Aktivitäten unterschieden sind. In den im 18. Jahrhundert beliebten großen Systemen zur Klassifikation der Naturkörper sind die Lebewesen von den anorganischen Körpern getrennt. Selbst für C. de Bonnet, der sonst überall Übergänge und Verbindungen in der Stufenleiter der Natur sieht, spricht in Bezug auf die Stufe zwischen Mineralien und Pflanzen von einer Lücke (»lacune«) oder einem Sprung (»saut«). Er deutet diesen Sprung allerdings

an einigen Stellen als Ergebnis eines bisher nur unvollkommenen Wissens: »la lacune n'est que dans nos connoissances actuelles«.[101] An anderer Stelle schreibt Bonnet, dass die scheinbare Organisation der geschichteten Steine (»l'organisation apparente des pierres feuilletées«) den Sprung (»saut«) überwinden könnte und eine Verbindung zwischen den zwei Reichen darstellt. [102] Später diskutiert er auch die Polypen und Infusorien als Übergangsformen.[103] Trotz dieser Diskussion von Übergängen ist es aber doch gut etabliert, zwei Bereiche in der Natur zu unterscheiden. So heißt es 1786 bei F. Vicq d'Azyr, es gebe nur zwei Reiche in der Natur, von denen allein das eine über Leben verfüge (»Il n'y a donc que deux regnes dans la Nature, dont l'un jouit, et l'autre est privé de la vie«).[104]

Nicht über die Eigenarten der Teile für sich, sondern ihre Interaktion versucht Bonnet die Lebendigkeit zu bestimmen. Die Grundlage des Lebens definiert Bonnet als wechselseitige Aktion der festen und flüssigen Teile in einem Körper (vgl. Tab. 160). Die wechselseitige Wirkung und Abhängigkeit der Organe des Organismus avanciert seit Mitte des 18. Jahrhunderts immer häufiger zu dem entscheidenden Charakteristikum des Lebens. In einer Umschreibung der Auffassung Buffons definiert J. Bruckner das Leben 1768 als eine Kombination von Organen, die in beständiger Bewegung gehalten werden, weil sie wechselseitig aufeinander einwirken (vgl. Tab. 160).[105] Nach dieser Anschauung gründet die Einheit der Teile im Ganzen eines Lebewesens in ihrer wechselseitigen Abhängigkeit voneinander (»Their assemblage forms a complete whole, which supports itself by the reciprocal balance of its parts. By extirpating one, you hazard the interest of all«).[106] In aller Knappheit behauptet C. Girtanner 1790 die Bedeutungsgleichheit der Ausdrücke ›organisiert‹ und ›lebendig‹ – und bringt damit die Entwicklung im 18. Jahrhundert auf den Punkt: »Les mots *organisé* & *vivant* sont, selon moi, des synonimes«.[107] Später im 19. Jahrhundert wird dafür die knappe Formel geprägt, das Leben sei *Organisation in Aktion* (»la vie, c'est l'organisation en action«).[108]

Lebenskraft, Tiere und Pflanzen

Mitte des 18. Jahrhunderts werden solche Lehren einflussreich, die – ausgehend von der vitalistischen Schule in Montpellier – die Aktivitäten der Lebewesen auf eine besondere *Lebenskraft* zurückführen (↑Vitalismus/Lebenskraft). Der Philosoph C.A. Crusius identifiziert 1745 die »Lebendigkeit« mit der »Wircksamkeit einer lebendigen Kraft«.[109] Eine lebendige Kraft ist nach Crusius für die Bewegung der Körper (auch anorganischer Körper wie einer Kugel oder eines Pfeils) verantwortlich. Das *Leben* ist für Crusius von der bloßen Lebendigkeit unterschieden durch die Quelle der Kraft im Inneren des Körpers: Er definiert ›Leben‹ als »Fähigkeit einer Substanz, vermöge welcher sie aus einem innerlichen Grunde auf mannigfaltig Art thätig seyn kan«.[110] Weil ↑Pflanzen sich nach Crusius nicht bewegen und auf diese Weise nicht tätig sind, spricht er ihnen konsequenterweise ein Leben ab. In Bezug auf sie könne der Begriff des Lebens allein »tropisch« gebraucht werden. Diese Zurückhaltung in der Zuschreibung des Lebens zu Pflanzen ist am Ende des 18. Jahrhunderts nicht selten. L.H. von Jakob sieht 1791 ›Leben‹ wesentlich charakterisiert durch ein Vermögen, das er »Seele« oder »inneres Princip« nennt und das in der Verursachung von Bewegungen nach einem Begehren oder einer Vorstellung besteht: »ein Körper ist belebt, heißt, es wohnt ihm ein Vermögen bei, aus einem innern Princip oder sich selbst nach Willkühr zur Bewegung und Ruhe zu bestimmen«.[111] Weil dies aber bei Pflanzen nicht der Fall ist, ist die Anwendung des Lebensbegriffs auf sie problematisch. G.R. Treviranus erkennt aufgrund dieser Bemerkungen 1802 einen »Doppelsinn des Worts Leben«: Es bezeichne einerseits Tätigkeiten, die sowohl bei Pflanzen und Tieren vorkommen, andererseits gerade solche, die nur Tiere zeigen.[112] Für Treviranus' Begriff des Lebens ist daneben bemerkenswert, dass er einen unterschiedlichen »Grad des Lebens« in verschiedenen Lebensphasen eines Lebewesens annimmt: Jeder »lebende Organismus« durchläuft nach Treviranus einen ↑»Kreislauf« zwischen einem Zustand des *minimalen Lebens* (»vita minima«) als Embryo und des *maximalen Lebens* (»vita maxima«) als erwachsener, fortpflanzungsfähiger Organismus[113] (↑Schlaf).

Kants Lebensbegriff

Auch I. Kants Lebensbegriff ist zumindest anfangs v.a. ausgehend von den Lebenserscheinungen der Tiere definiert, wenn er ihn an das Vermögen der Bewegung und des Begehrens knüpft, das er Pflanzen nicht zuerkennt: »Leben heißt das Vermögen einer Substanz, sich aus einem inneren Princip zum Handeln, einer endlichen Substanz, sich zur Veränderung, und einer materiellen Substanz, sich zur Bewegung oder Ruhe als Veränderung ihres Zustandes zu bestimmen«.[114] Weil allein das Begehren das innere Prinzip der Veränderung des Zustandes einer Substanz ist, ist für Kant das Leben an ein Begehrungsvermögen gebunden. Dieses Vermögen gehört für Kant aber nicht zur Materie als solcher, so dass diese für ihn leblos ist. Das Leben ist also eine

Bestimmung, die zur Materie hinzutritt, die nicht schon in der Materie selbst liegt. Insofern das Begehren hier im Zentrum der Bestimmung des Lebens liegt, kann von einem »psychologischen Begriff« des Lebens gesprochen werden.[115] Zu unterscheiden ist dieser Lebensbegriff bei Kant einerseits von einem »anthropologischen Lebensbegriff«, wie er in der ›Kritik der praktischen Vernunft‹ entfaltet wird und wesentlich mit dem Vermögen eines Wesens verbunden ist, nach selbst gegebenen Gesetzen der Vernunft zu handeln, und andererseits von einem biologischen Lebensbegriff, wie er in der ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹ entwickelt wird und mit dem Konzept des Naturzwecks in enger Verbindung steht (↑Zweckmäßigkeit). Auffallend ist, dass Kant in der ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹, die doch als Theorie zur Grundlegung der Biologie gelesen werden kann, an keiner Stelle ausdrücklich den Begriff des Lebens behandelt. Der Ausdruck erscheint nur beiläufig und im Zusammenhang eines Arguments, nämlich der Widerlegung des Hylozoismus, also der Annahme einer als solcher belebten Materie. Dort stellt Kant fest, dass man »Leben [...] nicht anders als in organisierten Wesen kennt«.[116] Auch das Wort ›Lebewesen‹ kommt in diesem Werk nicht vor (und nur an wenigen Stellen der Ausdruck ›lebendes Wesen‹[117]). Kant verwendet stattdessen den Terminus »organisirtes Wesen«, den er besonders anhand von Pflanzen erläutert. Mit Kant lässt sich also eine Unterscheidung zwischen dem Begriff des Lebewesens und des Organismus machen: Während der Begriff des Lebewesens ausgehend von dem Vermögen der durch Begehren ausgelösten Bewegung (bei Tieren) bestimmt ist, geht der Begriff des Organismus von der besonderen inneren Struktur eines gegliederten Körpers aus (den auch Pflanzen haben). Das Wort ↑›Organismus‹ gebraucht Kant aber erst in seinem postum veröffentlichten Werk. Dort stellt er eine enge Verbindung zwischen den Konzepten eines ›organischen Körpers‹ und ›Leben‹ her: »Daß ein organischer Körper belebt ist, ist ein identischer Satz«.[118]

Ein organisiertes Wesen bestimmt Kant als einen Naturgegenstand, dessen Erkenntnis eines besonderen (erkenntnisregulativen) Begriffs bedarf, der ↑Zweckmäßigkeit. Als Naturzweck bestimmt ist ein Lebewesen ein Gegenstand, in dem »ein jeder Theil so, wie er nur durch alle übrige da ist, auch als um der andern und des Ganzen willen existirend, d.i. als Werkzeug (Organ) gedacht« ist.[119] Darüber hinaus wird ein solches Wesen nach Kant nicht wie ein Kunstprodukt durch einen äußeren Eingriff hervorgebracht, sondern es erzeugt sich selbst, es ist in den Worten Kants ein »organisirtes und sich selbst organisirendes Wesen«: Die Teile eines organisierten Wesens sind in Kants berühmter und einflussreicher Formulierung »voneinander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form«.[120] Im Gegensatz zu Artefakten sind im Organismus die Teile also generative Ursache von einander. Kant schließt sich damit der Tradition an, die in der ↑Wechselseitigkeit der Teile eines Systems ein wesentliches Kennzeichen von Organismen, und damit zumindest eine grundsätzliche Voraussetzung von Lebendigkeit sieht.

Die interne Doppelung des Lebensbegriffs, die von christlichen Autoren stark gemacht wird, findet sich auch bei Kant wieder: Neben dem organischen Leben kennt Kant ein Leben als intelligentes Wesen, »ein von der Thierheit und selbst von der ganzen Sinnenwelt unabhängiges Leben«, nämlich ein Leben, das »nicht auf Bedingungen und Grenzen dieses [d.h. des organischen] Lebens eingeschränkt ist, sondern ins Unendliche geht«.[121]

Deutscher Idealismus

In der Nachfolge Kants stehen viele Auffassungen der Philosophen des Deutschen Idealismus, die Organismen als Systeme aus interdependenten Teilen bestimmen und diese Systeme auch direkt mit Lebewesen identifizieren. Bei Schelling ist ausdrücklich nicht mehr nur die Organisiertheit, sondern das Leben selbst über die Momente der Wechselseitigkeit von Teilen eines Ganzen und das Bild des Kreislaufs bestimmt: »Das Leben […] besteht in einem Kreislauf, in einer Aufeinanderfolge von Processen, die continuirlich in sich selbst zurückkehren« (vgl. Tab. 160).[122] Darüber hinaus wird der Begriff des Lebens bei Schelling so umfassend, dass er weitgehend mit dem des Seins zusammenfällt: Er bezeichnet das unendliche Werden der Natur als Werden des Unendlichen (d.h. Gottes).

G.W.F. Hegel, der das Leben allgemein als unmittelbare Einheit von Begriff und Objektivität bestimmt[123], nimmt eine Dreiteilung der Phänomene des Lebens vor. Sie bildet sich ausgehend von Hegels Begriff des Organismus: »Der Organismus ist [...] zu betrachten a) als die individuelle Idee, die in ihrem Prozesse sich nur auf sich selbst bezieht und innerhalb ihrer selbst sich mit sich zusammenschließt, – die Gestalt; b) als Idee, die sich zu ihrem Anderen, ihrer unorganischen Natur verhält und sie ideell in sich setzt, – die Assimilation; c) die Idee, als sich zum Anderen, das selbst lebendiges Individuum ist, und damit im Anderen zu sich selbst verhaltend, – Gattungsprozeß«.[124] Hegels Dreiteilung findet eine Parallele in Kants Erläuterung seines Begriffs eines Naturzwecks. Am Beispiel eines Baums führt Kant

aus, dass ein Organismus in dreifacher Hinsicht als Naturzweck anzusehen ist: erstens in der Erzeugung eines anderen Baums der gleichen Art (Fortpflanzung, d.h. Gattungsprozess), zweitens in seinem Wachstum (Ernährung, d.h. Assimilation) und drittens in der wechselseitigen Abhängigkeit seiner Teile (Ganzheit, d.h. Gestalt).[125] In umgekehrter Reihenfolge sind damit die drei Bereiche angesprochen, die Hegel seiner Einteilung der Philosophie des Organischen zugrunde legt. Kants Dreiteilung spiegelt offenbar eine Einteilung, die von Blumenbach stammt, der alle »Generation, Nutrition und Reproduction« als Ausdruck eines Bildungstriebes sieht.[126] Und dahinter wiederum steht vielleicht Buffons Kapiteleinteilung seiner ›Histoire générale des animaux‹ (1749). In systemtheoretischer Interpretation kann auf dieser Dreiteilung der Lebensphänomene eine systematische Gliederung der Biologie in Subdisziplinen vorgenommen werden.[127] – Die letzte Ausrichtung erfährt der Lebensprozess nach Hegel durch die Fortpflanzung der Lebewesen, also den »Gattungsprozeß«. Dieser stelle »die Wahrheit des Lebens« oder die »Vollendung der Idee des Lebens« dar.[128] In dieser Ausrichtung ist das Über-sich-Hinausgehen der Lebewesen als eines ihrer Wesensmerkmale festgehalten. Der »Gattungsprozeß« als der »höchsten Stufe« der Natur dient nach Hegel dazu, dass sich das Leben »in der Subjektivität aufhebt«.[129]

Lamarck und Cuvier

Die an der Wende zum 19. Jahrhundert führenden vergleichenden Anatomen in Frankreich, J.B. de Lamarck und G. Cuvier, schließen in ihren Bestimmungen des Lebensbegriffs an die französische materialistische Philosophie der Mitte des 18. Jahrhunderts an. Lamarck versteht unter ›Leben‹ 1797 ein physisches Phänomen der Bewegung, das aus der Funktionsausübung der Organe eines Lebewesens folgt: »Je pense […] que la vie, dans les êtres qui en sont doués, n'est autre chose que le mouvement qui résulte, dans les parties de ces êtres, de l'exécution des fonctions de leurs organes essentiels, ou que la possibilité de jouir de ce mouvement, lorsqu'il est suspendu«.[130] Ein Lebewesen bestimmt Lamarck als einen natürlichen organisierten Körper, bestehend aus verschiedenen Teilen, die wechselseitig aufeinander einwirken und durch diese gegenseitige Einwirkung (»action réciproque«) oder äußere Einflüsse in Bewegung gehalten werden (↑Organismus).[131] Knapp zusammengefasst ist das Leben bei Lamarck nichts als eine Weise oder eine Ordnung von Dingen (»n'est qu'un mode ou un ordre de choses«) oder ein Zustand von Teilen (»un état des parties«).[132] Das Leben bildet also ein natürliches Phänomen, ein physisches Faktum, wie Lamarck es 1802 nennt (»la vie est un phénomène très naturel, un fait physique«[133]; und er wiederholt: »La vie est un ordre et un état de choses«[134]). Es sind besondere Leistungen und Funktionen, die einen natürlichen Körper für Lamarck zu einem Lebewesen machen, nämlich Ernährung, Entwicklung und Fortpflanzung (»la faculté de se nourrir, de se développer, de se reproduire«); grundsätzlich unterscheidet er die Lebewesen von den anorganischen Dingen, insofern sie dem Tod unterliegen (»nécessairement assujettis à la mort«).[135] Aufgrund dieser exklusiver Eigenschaften konstatiert Lamarck einen großen Sprung (»hiatus immense«) zwischen Lebewesen (»corps vivans«) und unbelebten Materien (»matières brutes«).[136] 1820 gibt Lamarck eine ganze Liste von Lebensmerkmalen, die Tieren und Pflanzen gleichermaßen zukommen (vgl. Tab. 162).

Cuvier, unter größerem Einfluss der deutschen Tradition seit Kant stehend, betont die wechselseitige Abhängigkeit der Teile in einem Lebewesen und seine funktionale Geschlossenheit noch stärker. Allgemein besteht das Leben für Cuvier in der Fähigkeit von stofflichen Verbindungen, sich aufgrund des Stoffwechsels mit der Umwelt in einer bestimmten Gestalt eine gewisse Zeit zu erhalten: »elle consiste dans la faculté qu'ont certaines combinaisons corporelles de durer pendant un temps et sous une forme déterminée, en attirant sans cesse dans leur composition une partie des substances environnantes, et en rendant aux éléments des portions de leur propre substance«.[137] Ein besonderes methodisches Problem für die Analyse von Lebewesen ergibt sich für Cuvier daraus, dass sie funktionale Ganzheiten bilden, jeder Teil also von der Wirkung der anderen abhängt und damit ihre Zerschneidung zu Zwecken der Analyse mit ihrer Zerstörung einhergeht und einzelne Funktionen sich außerdem nicht eindeutig bestimmten Teilen zuordnen lassen: »Toutes les parties d'un corps vivant sont liées; elles ne peuvent agir qu'autant qu'elles agissent toutes ensemble: vouloir en séparer une de la masse, c'est la reporter dans l'ordre des substances mortes, c'est en changer entièrement l'essence. Les machines qui font l'objet de nos recherches ne peuvent être démontées sans être détruites; nous ne pouvons connoître ce qui résulteroit de l'absence d'un ou de plusieurs de leur rouages, et par conséquent nous ne pouvons savoir quelle est la part que chacun de ces rouages prend à l'effet total.«[138] Bekannt ist außerdem Cuviers dynamisches Verständnis des Lebens ausgehend vom Phänomen des Stoffwechsels (s.u.) und sein Vergleich des Lebens mit einem Strudel, der sich bei wechselnden

Stoffen in seiner Gestalt erhält (vgl. Tab. 160; dieser Vergleich findet sich auch bereits 1768 bei J. Bruckner[139]).

Leben als Totalitäts- und Einheitsbegriff

Weit verbreitet ist zu Beginn des 19. Jahrhunderts die Auffassung der romantischen Naturphilosophie, nach der alles in der Natur lebendig ist. Diese Auffassung schließt an eine lange Tradition an, in der der Lebensbegriff als ein zentraler Pathos- und Integrationsbegriff fungiert, welcher immer wieder mit der Aufgabe versehen wird, disparate Aspekte des (menschlichen) Daseins zusammenzuführen. Diese Funktion zeigt sich in den ersten Sätzen des Johannes-Evangeliums, in dem das Leben als Mittler zwischen Gott und den Menschen fungiert: »Im Anfang war das Wort, und das Wort war bei Gott, und das Wort war Gott. [...] In ihm [d.i. dem Wort] war das Leben, und das Leben war das Licht des Menschen«.[140] In ähnlicher Weise avanciert in der Philosophie des Neuplatonismus der Begriff des Lebens zum zentralen vermittelnden Element zwischen dem Sein auf der einen und dem Denken auf der anderen Seite. Seit dieser Zeit wird das systematische Problem, wie das Materielle und das Geistige zusammenzubringen sind, unter dem Titel des Lebens diskutiert.

Als Folge der integrativen Funktion des Lebensbegriffs erfolgt nicht selten eine Zuschreibung von Leben zu den anorganischen Naturkörpern: J.B. van Helmont unterscheidet 1648 fünf verschiedene Stufen des Lebens, die von dem »stummen und verborgenen« Leben der Mineralien über das der Samen, Pflanzen und Tiere bis zu dem des Menschen reicht.[141] Auch in späterer Zeit wird das Lebendige nicht immer als eine Besonderung innerhalb des Bereichs der Natur verstanden, so etwa von F.W.J. Schelling, für den das primär Lebendige offenbar der »allgemeine Organismus« der Natur ist: »Das Leben ist nicht Eigenschaft oder Product der thierischen Materie, sondern umgekehrt die Materie ist Product des Lebens. Der Organismus ist nicht die Eigenschaft einzelner Naturdinge, sondern umgekehrt, die einzelnen Na-

1. Individualität der Art (»l'individualité de l'espèce«)
Lebewesen gruppieren sich in Arten mit jeweils spezifischen Verbindungen und Dispositionen der Moleküle, aus denen ihre Körper sich zusammensetzen.

2. Zelluläres Gewebe (»tissu cellulaire«)
Die Körper von Lebewesen bestehen aus zwei Typen von Bestandteilen, den festen und flüssigen; erstere setzen sich aus zellulärem Gewebe zusammen.

3. Selbstbewegung (»mouvemens internes«)
Lebewesen zeigen spontane Bewegungen der inneren Teile, die nicht durch äußere erregende Ursachen (»causes excitatrices ou stimulantes«) ausgelöst werden.

4. Ordnung (»ordre«) und Organisation
Die Ordnung und der besondere Zustand der Teile (»un ordre et un état de choses«) kennzeichnen die Körper der Lebewesen und machen deren Bewegungen möglich.

5. Alterung (»succession de changemens d'état«)
Trotz Einrichtungen zur Überwindung von Verlusten und zur Reparatur (»des pertes à subir et des réparations«) durchlaufen Lebewesen eine Sukzession von Zuständen in ihrem Leben, die von einem Jugendstadium (»jeunesse«) zu einem Altersstadium (»vieillesse«) führt.

6. Bedürfnisse (»besoins«) und Stoffwechsel
Zu ihrer Erhaltung verfügen Lebewesen über Bedürfnisse (»des besoins à satisfaire pour leur conservation«), die sie zu der Aufnahme von Stoffen (»s'approprier des matières étrangères qui les nourissent«) bewegen; diese Stoffe werden von den Lebewesen verändert und zu körpereigenen umgewandelt (»qu'ils changent et transforment en leur propre substance«).

7. Entwicklungen (»développemens«)
Über einen bestimmten Zeitraum ihrer Existenz zeigen Lebewesen eine Entwicklung, die in einem Wachstum (»accroissement«) und einer Veränderung ihres Zustandes (»état«) besteht.

8. Einheitliche Erzeugungsart (»même genre d'origine«)
Abgesehen von den Lebewesen, die durch eine spontane Erzeugung entstehen, gehen alle Lebewesen durch Fortpflanzung (»reproduction«) aus Elternorganismen hervor (»tous ensuite proviennent les uns des autres«).

9. Besondere Vermögen (»facultés«)
Lebewesen verfügen über besondere Vermögen, die ihnen gemeinsam sind (»des facultés qui leur sont généralement communes«) [z.B. Ernährung, Selbstbewegung, Empfindung, Wahrnehmung, Fortpflanzung].

10. Definierte Lebensdauer und Tod (»mort«)
Lebewesen haben eine begrenzte Lebensdauer (»durée d'existence des individus«), an deren Ende der Tod steht, der das unumkehrbare Ende der Lebensphänomene in einem Individuum darstellt (»l'instant de leur cessation, sans possibilité de retour«).

Tab. 162. Zehn Merkmale von Lebewesen (»corps vivans«) im Unterschied zu leblosen Körpern (»corps bruts«); diese Merkmale kommen Pflanzen und Tiere gleichermaßen zu (nach Lamarck, J.B. de (1820). Système analytique des connaissances positives de l'homme: 121-123; vgl. 100-102).

turdinge sind eben so viele Beschränkungen oder einzelne Anschauungsweisen des allgemeinen Organismus. [...] Die Dinge sind also nicht Principien des Organismus, sondern umgekehrt, der Organismus ist das Principium der Dinge«.[142]

Als Hylozoismus, d.h. als die Anschauung, nach der die Materie als solche belebt ist, äußert sich diese Auffassung immer wieder, besonders stimmenreich in der Naturphilosophie der Romantik des frühen 19. Jahrhunderts. Bei Treviranus heißt es 1805: »Alles, das Universum selber, besitzt Leben«.[143] Auch J.G. Fichte weitet den Begriff des Lebens 1806 so weit aus, dass jedes Sein, begriffen als ein Prozess, für ihn zum Lebendigen wird: »Das Seyn, durchaus und schlechthin als Seyn, ist lebendig und in sich tätig, und es giebt kein anderes Seyn, als das Leben«.[144] Die Natur in ihrer Dynamik wird damit insgesamt belebt. E. Bartels schreibt 1808: »In der Natur ist also Nichts, das nicht lebendig wäre; sie ist ganz Leben, weil sie das einzige Leben ist«.[145] In einer Aristoteles-Interpretation sieht Hegel die Natur insgesamt als Leben, insofern sie »Zweck in sich ist, Einheit mit sich selbst«.[146] Ähnlich versteht F.L. Augustin 1809 das Leben als autonome Tätigkeit: »Im Allgemeinen heißt leben durch sich selbst thätig seyn, und wir erkennen das Leben aus der Aeußerung einer Thätigkeit«.[147] Und er schließt daraus: »Allgemein betrachtet giebt es also nichts als Leben und nichts außer dem Leben, also auch keinen Tod, der das Leben tilgt«[148]; das Leben sei nicht von einem anderen Prinzip abgeleitet. Verbreitet ist es auch, den Kosmos als Ganzes als ein Lebewesen oder einen Organismus zu beschreiben. L. Oken ist 1810 der Ansicht, das Leben eines einzelnen Organismus sei begrenzt und ermögliche in seiner Begrenzung das Leben des »Weltorganismus«.[149] Das Leben dieses umfassenden Organismus stellt er sich als ewig vor und allein durch den Wechsel der einzelnen individuellen Organismen möglich. Ihre Zerstörung, ihr Tod sei daher kein »Vernichten«, sondern nur ein »Wechseln«: »Das Sterben ist nur ein Uebergang zu einem andern Leben, nicht zum Tode«.[150] Später formuliert Oken: »Es gibt nichts Todtes in der Welt; nur das ist todt, was nicht ist, nur das Nichts. [...] In der Welt ist alles lebendig«.[151]

Vereinzelt hält sich dieses umfassende Verständnis des Lebensbegriffs bis zum Ende des 19. und bis ins 20. Jahrhundert. Noch bei F. Nietzsche heißt es in diesem Sinne 1885-86: »Das ›Sein‹ – wir haben keine andere Vorstellung davon als ›leben‹. – Wie kann also etwas Todtes ›sein‹?«.[152] So gedacht, ist das Leben seinem Wesen nach vom Tode frei und unsterblich.[153] E. Haeckel ist 1876 der Auffassung, selbst die Atome seien beseelt: »Jedes Atom besitzt eine inhärente Summe von Kraft und ist in diesem Sinne ›beseelt‹. Ohne die Annahme einer ›Atomseele‹ sind die gewöhnlichsten und allgemeinsten Erscheinungen der Chemie unerklärlich. Lust und Unlust, Begierde und Abneigung, Anziehung und Abstoßung müssen allen Massen-Atomen gemeinsam sein: denn die Bewegungen der Atome, die bei Bildung und Auflösung einer jeden chemischen Verbindung stattfinden müssen, sind nur erklärbar, wenn wir ihnen *Empfindung* und *Willen* beilegen.«[154] Später ergänzt er in seinen ›Studien über das anorganische Leben‹: »Alle Substanz besitzt Leben, anorganische ebenso wie organische; alle Dinge sind beseelt, Kristalle so gut wie Organismen«.[155] In diesen Worten drückt sich bei Haeckel die Überzeugung von der »Einheit aller Naturerscheinungen« aus: Alle für die organischen Lebewesen kennzeichnenden Lebenserscheinungen meint Haeckel auch bei Kristallen auszumachen: vom Wachstum und der Ernährung über die Kopulation (Hybridisierung), den Stoffwechsel und die Abgrenzung gegenüber der Umwelt (»Membranation«: Hautbildung), den Polymorphismus und die Differenzierung, die Exkretion und Regeneration, bis hin zur Bewegung und Metamorphose und der »Fühlung«.[156]

Die dominante Verwendung des Lebensbegriffs ist aber natürlich sein Einsatz als ein Differenzbegriff, der eine Unterscheidung zwischen verschiedenen Körpern der Natur ermöglicht: den lebenden und den leblosen. Bemerkenswert ist dabei aber wiederum, dass der Begriff mit sehr unterschiedlichen, ja entgegengesetzten allgemeinen Begriffen verbunden wird. Die auffälligste Polarität, die sich im Lebensbegriff vereint, ist die Differenz von Selbsterhaltung und Veränderung. Es macht die innere Spannung, ja Ironie des Lebensbegriffs aus, dass er das Natürliche sowohl insofern bezeichnet, als es (angesichts äußerer Störungen) in sich beharrt als auch insofern, als es (aus sich heraus) sich verändert. Das Leben ist beides, einerseits Erhaltung, andererseits Fortentwicklung.

Leben als Selbsterhaltung

Viele der expliziten Definitionen des Lebensbegriffs sind auf das Vermögen der Selbsterhaltung bezogen (vgl. Tab. 160). Die Selbsterhaltung gilt als eine der auffälligsten Fähigkeiten von Lebewesen. Gerade weil die Körper der Lebewesen eine ihnen eigene und wesentliche Disposition zum Zerfall aufweisen, ist ihre Erhaltung aufgrund eigener Leistung eines ihrer zentralen Merkmale, wie G.E. Stahl 1708 bemerkt: »Diese Erhaltung eines zur Verderbnis im höchsten Grade hinneigenden Körpers macht den Begriff des

Lebens aus, und in dieser Beziehung unterscheidet sich der lebende Körper von einem blos gemischten«[157] (»Haec ipsa conservatio rei tam corruptibilis, ne ipso actu corrumpatur, est proprie illud, quod sub usitato vitae vocabulo intellegi debet«.[158]).

Definitionen aus dem 19. Jahrhundert, die in diese Richtung weisen, sind etwa die von A.C. Mayer 1817: »Das Leben eines Wesens besteht in der Erhaltung seiner selbst, durch Verwandlung seiner selbst und der Außendinge vermittelst Kräfte und Werkzeuge, und nach Gesetzen, welche in demselben liegen«[159] oder von Schopenhauer 1851: »Das Leben läßt sich definieren als der Zustand eines Körpers, darin er unter beständigem Wechsel der Materie seine ihm wesentliche (substantielle) Form allezeit behält«[160]. Im Gegensatz zu einem Wasserstrudel oder Wasserfall ist nach Schopenhauer bei einem Lebewesen die Form nicht Ausdruck »allgemeiner Naturgesetze« und von »äußern Umständen« abhängig und insofern »zufällig«, sondern ergibt sich aufgrund der spezifischen Gesetze des jeweiligen Systems und ist diesem »wesentlich«, d.h. die Veränderung der Form geht mit der Zerstörung des Lebewesens einher.

Leben als Veränderung und Evolution

Ebenso tief wie die Selbsterhaltung ist der gegenteilige Aspekt in dem Lebensbegriff verankert: die Wandelbarkeit. Diese Wandelbarkeit äußert sich im Formenwandel in der Entwicklung eines Individuums (↑Metamorphose), in den nicht naturgesetzlich festgelegten Bahnen eines individuellen Lebens und v.a. in dem Wandel der Formen in der Folge der Generationen. Insofern die Fortpflanzung als ein entscheidendes Kriterium für Leben gilt (↑Fortpflanzung: Tab. 78), ist mit dem Leben also auch die Veränderung der Gestalten verbunden. Ihren bildlichen Ausdruck findet dieses Verständnis in dem häufigen Vergleich des Lebens mit einem Fluss oder einer Kette von Wesen.

Nach antiker Auffassung wird die Selbstbewegung der Lebewesen über ein stoffliches Agens, das *Seele*, *Pneuma* oder *Spiritus* genannt wird, vermittelt. Dieses Agens ist selbst räumlich und strömt in den Körper ein, den es belebt. Es kann ihn aber auch wieder verlassen, so dass das eigentlich Lebendige nicht der Körper als solcher ist, sondern allein insofern er von diesem Agens erfüllt ist. Noch bei Paracelsus findet sich diese Auffassung, wenn er das Leben als eben diesen lebensspendenden Saft selbst – den sich Paracelsus als eine Mischung von Salzen vorstellt und »balsamierende Mumie« nennt – definiert (s.o.). Der bloße Körper ist für Paracelsus ein Kunstprodukt (»creatura«), und ausdrücklich kein Leben.[161] Das Leben habe allein seinen »Sitz« im Körper und »wächst« dort; der Körper verhalte sich zum Leben, wie das Holz zum Feuer: »wie das Feuer nur lebt, solange Holz da ist, so lebt auch das lange Leben, solange der Körper da ist«[162]. Paracelsus bringt es auf den Punkt: »Der Körper ist ein Lebewesen, aber nicht das Leben«[163] (»corpus enim creatura est at non vita«[164]). Das Leben ist also gerade das den einzelnen Körper Übergreifende, das ihn Erfüllende und ihn wieder Verlassende. An anderer Stelle bezeichnet Paracelsus die lebensspendende Kraft als *Archeus* (↑Vitalismus); dieser wirke wie ein Baumeister, der den Körper aus dem Keim aufbaue und die Assimilation der Nahrung dirigiere.[165] Von dieser Beschreibung zu einem genetischen Lebensbegriff, nach dem die Gene die eigentlichen Lebensträger bilden, ist es nur ein kleiner Schritt (s.u.). Zur Bezeichnung derjenigen Entität, die nicht an einen individuellen Körper gebunden ist, sondern verschiedene Lebewesen vielmehr hinsichtlich ihrer Lebendigkeit verbindet, ist seit der Antike der Begriff der *lebenden Substanz* in Gebrauch (↑Organismus).

Im 18. Jahrhundert entwickelt sich die Vorstellung des Lebens als eines Stroms von Veränderungen ausgehend von Buffons Konzipierung von biologischen ↑Arten als bloßer Fiktion; real ist nach Buffon allein die Sukzession von Individuen in der Zeit. M. Adanson bemerkt 1763, dass aus dieser Auffassung folge, dass die organische Realität in einem Strom von Körpern ohne klare Abgrenzung zwischen ihnen bestehe, so dass alle Lebewesen als integrale Teile eines umfassenden Ganzen anzusehen seien (»des parties intégrantes d'un seul tout«; »un seul être universel, dont ils seroient les parties«) und es letztlich nur ein universales Lebewesen gebe, das sich seit der Entstehung des Lebens auf der Erde modifiziert und in immer neue Formen transformiert habe. Diese Auffassung lehnt Adanson jedoch ab und hält daran fest, dass zumindest für den Menschen eine Einteilung der Lebewesen in Arten und getrennte Individuen vorliege, von denen jedes einzelne sein isoliertes Leben führe (»chacun des êtres qui le [d.i. l'être universel] composent, est isolé, & vit séparément de ses semblables«) – auch wenn sie von einem göttlichen Standpunkt alle Teile eines universalen Wesens sein könnten.[166]

Die Bewegung und Veränderung kann daher im 18. Jahrhundert als das Wesentliche des Lebens gelten (Baker 1764: »We have, I think, no Criterion or sensible Proof whereby to distinguish Life but Motion«[167]). Das Sich-Bewegende und Sich-Verändernde gilt als das Lebendige. 1798 hält F.W.J. Schelling fest, »daß das Leben in einem steten *Werden* besteht, und jedes *Product*, eben deßwegen *weil* es dieß ist,

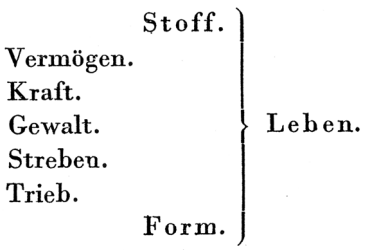


Abb. 270. Schema Goethes zur Darstellung der Bezüge des Lebensbegriffs. Der Ausdruck ›Leben‹ wird als Summe oder Resultante aus zwei Gruppen von Begriffen dargestellt: die erste Folge besteht aus Wörtern, die eine Dynamik bezeichnen und als wirkende Prinzipien verstanden werden können; die zweite aus der Polarität von Stoff und Form, die jeweils statische Verhältnisse betreffen. Die Reihe der Wirkprinzipien ist so angeordnet, dass der unspezifische Ausdruck ›Vermögen‹ dem ungestalteten »Stoff« am nächsten steht, der gerichtete ›Trieb‹ dagegen der »Form« (aus Goethe, J.W. von (1820). Bildungstrieb (LA, Bd. I, 9, 99-100): 100).

todt ist«.[168] J.W. von Goethe wendet 1807 gegen den von ihm selbst viel verwendeten Begriff der Gestalt ein: »Betrachten wir aber alle Gestalten, besonders die organischen, so finden wir, daß nirgend ein Bestehendes, nirgend ein Ruhendes, ein Abgeschlossenes vorkommt, sondern daß vielmehr alles in einer steten Bewegung schwanke«.[169] K.F. Burdach hält die innere Bewegung 1810 für das zentrale Charakteristikum eines Organismus; er sei »in steter innrer Thätigkeit begriffen, wodurch seine Theile continuirlich zerstört und wieder gebildet werden«.[170] C.G. Carus formuliert 1818, Leben bezeichne »nichts für sich bestehendes Reales, es enthält vielmehr nur den Begriff gewisser Veränderungen, gewisser stets fortschreitenden Verwandlungen bestimmter Realitäten«.[171] Später erläutert Carus ausführlicher: »Leben ist uns demnach allemal eine Reihe von Veränderungen an und in einem Dasselbe bleibenden Einigen – eine Geschichte; – ist folglich nur Leben insofern es fortschreitet; ein Leben welches nicht fortschreitet, ist schlechterdings undenkbar, – ist kein Leben«.[172] Die individuelle Entwicklung der Organismen erfolgt nach Carus in einer »Spirallinie« und bildet damit eine »Lebensspirale«[173], weil ähnliche Zustände auf einer immer »höhern Ordnung« wiederholt durchlaufen werden. Auch den Ausdruck ›Evolution‹ verwendet Carus in diesem Zusammenhang.[174] Von Biologen des 19. Jahrhunderts viel zitiert wird ein Satz aus J. Müllers ›Handbuch der Physiologie‹ (1833-40), nach dem es »das Leben« ist, das sich über den Wechsel der Lebewesen erhält: »Die organischen Körper sind vergänglich, indem sich das Leben mit einem Schein von Unsterblichkeit von einem zum andern Individuum erhält, vergehen die Individuen selbst«.[175] Im entwicklungsbiologischen Kontext ist K.E. von Baer 1866 der Auffassung, »daß in einem organischen Leben jeder einzelne Zustand nur ein momentaner Ausdruck eines Werdens ist«, oder noch prägnanter, »daß für die organischen Körper das Beharren (das Bestehen) nur ein Schein, das Werden aber das Wesen und das Bleibende ist«.[176]

Unter dem Einfluss der darwinschen Evolutionstheorie erfährt der Lebensbegriff Ende des 19. Jahrhunderts eine Verstärkung dieses Bedeutungsaspekts: Nicht mehr das Individuum in seinem Bestreben nach Selbsterhaltung, sondern die dynamische Kette der Individuen, die sich langfristig verändern, gilt als Paradigma der Lebendigkeit. So schreibt der Entwicklungsbiologe A. Weismann 1884 den Fortpflanzungszellen (Keimzellen) der mehrzelligen Organismen ein »eigentliches« Leben zu, weil sie über das Leben der Körperzellen hinaus in den Nachkommen weiter bestehen können und damit potenziell unsterblich sind: »Der Körper, das Soma, erscheint unter diesem Gesichtspunkt gewissermaßen als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen«.[177] Diese Verhältnisverschiebung zwischen individuellem Organismus und organismusübergreifenden »Keimen« als Trägern des Lebens wird naturphilosophisch vielfach bemerkt. M. Scheler ist 1913-16 der Ansicht: »objektiv erscheint der organische Träger der jeweiligen Fortpflanzungsenergien nicht als ein Teil des Individuums (z.B. die Keimzelle als *eine* Zelle unter den anderen, die den Organismus zusammensetzen), sondern das organische Individuum erscheint als ›Teil‹ jenes Trägers der Fortpflanzungsenergien insofern, als es in ihm bereits prädeterminiert ist«.[178] Es liegt also eine Umkehrung der teleologischen Verhältnisse vor: Nicht die Keimzellen bilden das Mittel für die Erzeugung und Erhaltung des Organismus, sondern der Organismus wird zu einem Mittel für seine ihn überlebenden Keimzellen. H. Jonas erscheint 1966 »das kurzlebige makroskopische Individuum als so etwas wie ein periodischer Schößling des fortdauernden Keimplasmas«, dessen Existenz lediglich in der Wahrnehmung von »Dienstfunktionen« für den Keim seinen Grund hat.[179]

Einige Biologen des 19. Jahrhunderts gehen soweit, die Kette und den sich entfaltenden Baum der Individuen in der Evolution als ein großes ↑Individuum anzusehen. So formuliert C. von Nägeli 1884: »Der gesamte Stammbaum [»von der einfachsten bis zur complicirtesten Pflanze, von dem niedersten bis

zum höchsten Thier«] ist im Grunde ein einziges aus Idioplasma bestehendes, continuierliches Individuum, welches wächst, sich vermehrt und dabei verändert, und welches mit jeder Generation ein neues Kleid anzieht, d.h. einen neuen individuellen Leib bildet«.[180] Eine Rechtfertigung für diese Betrachtung sieht Nägeli darin, dass es doch eine durchgehende Substanz ist, das »Idioplasma«, das sich in den verschiedenen Lebensformen manifestiert. Er hält daher die Rede von einem großen substanziell einheitlichen Individuum sogar für angemessener als die Beschreibung über den Prozess der ↑Vererbung »Denn statt dass die Eltern einen Theil ihrer Eigenschaften auf die Kinder vererben, ist es vielmehr das nämliche Idioplasma, welches zuerst den seinem Wesen entsprechenden elterlichen Leib und eine Generation nachher den seinem Wesen entsprechenden und daher ganz ähnlichen kindlichen Leib bildet«.[181]

Besonders energisch deutet Nietzsche den Lebensbegriff ausgehend von einer dynamisch-darwinistischen Sichtweise. Angeregt durch W.H. Rolph[182] versteht er das Leben insgesamt als einen Kampf um Erweiterung der Macht: »an allem Lebendigen ist am deutlichsten zu zeigen, daß es alles thut, um nicht sich zu erhalten, sondern um mehr zu werden«[183]; die Selbsterhaltung gilt ihm »nur als eine Folge der Selbsterweiterung«[184]. Mit diesem dynamistischen, »pleonaktischen« Lebensbegriff wird Nietzsche einer der Wegbereiter der späteren Lebensphilosophie.

Für diese Strömung zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird besonders H. Bergsons ›Évolution créatrice‹ von 1907 wegweisend. Für Bergson bildet die Zukunftsoffenheit der Entwicklung das eigentliche Charakteristikum des Lebens und die Einheit der organischen Welt: »Devant l'évolution de la vie [...] les portes de l'avenir restent grandes ouvertes. C'est une création qui se poursuit sans fin en vertu d'un mouvement initial. Ce mouvement fait l'unité du monde organisé«.[185] Wesentlich sei das Leben ein durch die Materie geschleuderter Strom.[186] Der Organismus ist daher nur Zwischenstation in dieser unendlichen Transformationskette: »La vie en générale est la mobilité même […] l'être vivant est surtout un lieu de passage, et […] l'essentiel de la vie tient dans le mouvement qui le transmet«.[187] Entscheidend ist hier das Fundierungsverhältnis: Ein Lebewesen ist nur Lebewesen, insofern es Glied einer Transformationskette, also Zwischenstation ist.

Ähnlich sieht es G. Simmel.[188] 1913 formuliert er in dem alten Bild: »das Leben ist *ein* Strom, dessen Tropfen die Wesen sind, er geht nicht durch sie hindurch, sondern ihre Existenz *ist* ganz und gar nur sein Fließen«.[189] 1918 will Simmel das Leben wesentlich durch die Gleichzeitigkeit von Begrenzung und Überschreiten der Grenze charakterisieren: »die Gegenwart des Lebens besteht darin, daß es die Gegenwart transzendiert«[190]; das »innerste Wesen« des Lebens zeige sich darin, »über sich selbst hinauszugehen«.[191] In diesem »Hinausgreifen des Lebens über sich selbst« sei ihm »die Transzendenz immanent«.[192] Dieses Verhältnis manifestiere sich in den organischen Vorgängen von Wachstum und Zeugung, die auf etwas gerichtet seien, das jenseits der aktuellen Form eines Lebewesens stehe; aber auch schon die physiologische Selbsterhaltung sei kein bloßes Beharren in einem Zustand, sondern eine »fortwährende Neuerzeugung«.[193] Selbst die Statik des Lebens ist eine Dynamik, so ließe sich sagen. Bei Simmel heißt es über das Leben, es sei das »Sich-Steigern und stetige Sich-Verlassen gerade die Art seiner Einheit, seines In-Sich-Bleibens«.[194] Er macht den Versuch, »das Leben als ein solches zu begreifen, welches die Grenze gegen sein Jenseits stetig übergreift und in diesem Übergreifen sein eigenes Wesen hat, der Versuch, an diesem Transzendieren die Definition des Lebens überhaupt zu finden, die Geschlossenheit seiner Individualitätsform zwar festzuhalten, aber nur, damit sie in kontinuierlichem Prozeß durchbrochen werde. Das Leben findet sein Wesen, seinen Prozeß darin, Mehr-Leben und Mehr-als-Leben zu sein, sein Positiv ist als solcher schon sein Komparativ«.[195] *Mehr-Leben* ist dabei das Ziel des Lebendigen auf physiologischer Stufe, *Mehr-als-Leben* sein Ziel auf kultureller Stufe.[196] »Logisch nicht recht faßbar« erscheint es Simmel, dass für das Leben »dieses Sich-Steigern und stetige Sich-Verlassen gerade die Art seiner Einheit, seines In-sich-Bleibens ist«.[197]

Für dieses paradoxe Verhältnis zur Bestimmung des Lebewesens ist H. Plessner 1928 bemüht, zugespitzte Formulierungen zu finden: »Bleiben, was es ist, *und* Übergehen sowohl in das, was es nicht ist [...] als auch in das, was es ist«; »Werden eines Beharrens, Beharren eines Werdens: die ›Momente‹ des Stehens und des Übergehens vereinigen sich«; »Synthesis aus Stehen und Übergehen«.[198] Knapp heißt es vorher: »Leben *ist* Bewegung, kann ohne Bewegung nicht stattfinden«.[199] Ist das Charakteristikum des Lebens die Bewegung und Veränderung, dann kann es also nur durch seine Bewegung und Veränderung das bleiben, was es ist. Leben ist »Sein im Werden«, »Konstanz im Wandel«, wie es H.E. Hengstenberg 1968 formuliert.[200]

Eine genauere Analyse dazu, warum nicht die Erhaltung, sondern die »Beweglichkeit« und »Neuformung« zum Wesen des Lebens gehört, liefert N. Hartmann 1950 (↑Art). Er ist der Auffassung, die

Labilität der Formen auf den Ebenen des Organismus, der Arten und der Phylogenese ermögliche eine Anpassung des Lebens an immer neue Bedingungen. So kann er resümieren: »alle Erhaltung ist Stillstand, alles Leben aber ist im Grunde Bewegung, Prozeß, Anderswerden, Formbildung, Aufstieg; es ist ein Irrtum, das Wesen des Lebens in der Erhaltung zu suchen. Erhaltung ist auf allen Stufen nur ein Moment in der Struktur des Prozesses. [...] was auf der höchsten Stufe sich ›erhält‹, ist gerade das kategoriale Gegenstück eigentlicher Erhaltung, die permanente Veränderung«.[201]

Ausgehend von der Konzipierung des Lebendigen als des sich Verändernden ist auch immer wieder Kritik an dem Verständnis des Kreises als Symbol des Lebens geübt worden. Nicht der Kreis, sondern die ins Unendliche offene Linie sei das eigentliche Symbol des Lebens, meinen z.B. H.S. Chamberlain 1905 und Plessner 1928 (↑Kreislauf).[202]

Auch die Protagonisten der Synthetischen Theorie der Evolution nehmen das Bild des Stroms und die Bedeutung der Historizität für die Bestimmung des Lebendigen auf (↑Evolution): Kein Organismus könne ohne Berücksichtigung seiner Geschichte verstanden werden, so E. Mayr 1959: »No organic being can be fully understood except by considering its history«.[203] B.Rensch schreibt 1968, die Ahnenreihe eines Lebewesens bilde einen »Lebensfaden«, und alle Lebensfäden zusammen seien letztlich »Abzweigungen eines gemeinsamen großen Lebensstromes«.[204]

Bis in die jüngste Zeit wird der Bezug zur Geschichte und Veränderung der Formen als ein wesentliches Bestimmungsstück des Lebensbegriffs verstanden. So denkt C. Rehmann-Sutter 1993-94, das »Wesen des Lebens« liege »in seinen Offenheiten«[205], und »die Würde und Identität« der Lebewesen seien »nicht ohne die naturhistorischen Interaktionen zu begreifen«[206]. H. Markl resümiert 1993: Das »wichtigste am Leben« sei nicht die identische Reduplikation in der Fortpflanzung, sondern der »unaufhörliche Wandel in der Vermehrung. Leben ist neuerungssüchtig, da es sich nur durch Wandel einer sich ständig wandelnden Welt anpassen kann«.[207] »Das Leben ändert sich in ständigem Fluß«, wie es 1964 bei dem Paläontologen E. Kuhn-Schnyder heißt.[208]

›Leben‹ bezeichnet in der Biologie also mindestens zweierlei: einerseits eine Seinsweise, einen Zustand oder eine Eigenschaft bestimmter Natureinheiten und andererseits einen Prozess, der eine Veränderung dieser Einheiten einschließt. Es gehört zum biologischen Begriff des Lebens, dass er ebenso auf einen individuellen Gegenstand und dessen Erhalt wie auf die Abfolge und den Wandel der Individuen bezogen ist. Der individuelle Organismus ist also nur eine Seite des Lebens, nur »die Hälfte des Lebens«, wie J. Hoffmeyer und C. Emmeche 1991 schreiben.[209] Wird das Leben allein von Seiten des Organismus entworfen, dann geht die historische Dimension verloren. Die andere Hälfte bildet den Autoren zufolge die »digitale Phase« des Lebens, die in den Genotypen verkörpert ist und über die der langfristige Fortbestand des Lebens gesichert wird (denn die digitale Sphäre ist gegenüber Einflüssen der Umwelt in stärkerem Maße geschützt als die »analogen« Phänotypen; ↑Genotyp/Phänotyp: Code-Dualität).

Eine »universale Definition« des Lebensbegriffs, die ausdrücklich darauf gerichtet ist, diesen Doppelaspekt von individueller Verkörperung und evolutionärem Prozess des Lebens zum Ausdruck zu bringen, schlagen K. Ruiz-Mirazo, J. Peretó und A. Moreno im Jahr 2004 vor (vgl. Tab. 160). Ein Lebewesen ist nach den Autoren einerseits ein »autonomes System«, d.h. ein funktional integriertes, aktives System, das sich selbst aufbaut, erhält und mit seiner Umwelt interagiert, und andererseits eine Einheit, die in einer Evolutionsvergangenheit entstanden ist und vermittelt durch das Vermögen zur Fortpflanzung über die Fähigkeit zur Evolution in eine offene Zukunft verfügt[210] (2010: »a complex network of self-reproducing autonomous agents whose basic organization is instructed by material records generated through the open-ended, historical process in which that collective network evolves«[211]).

Wird das Leben wesentlich in der Abfolge der Lebewesen gesehen, lässt sich mit Paul Valéry sogar ein Gegensatz zwischen ›Leben‹ und ›Lebewesen‹ behaupten: »Das Dasein jedes Lebewesens ist gegen das Leben gerichtet, und das Leben gegen die individuelle Existenz – die es hervorbringt, um zu sein, und wieder abberuft, um zu sein –, wobei es gleichzeitig das unbedingte, erbitterte Festhalten und Bewahren dessen mit hervorbringt, was bloß Durchgang sein kann – den Glauben an den unbegrenzten /individuellen/ Wert dessen, was nur ein statistisches Element sein kann. Das Individuum muß über die Maßen an dem hängen, was es unter allen Umständen verlieren muß – und es muß sich für einmalig und wesentlich halten, um seine statistische, seine unterschiedslose und fungible Rolle vollständig zu erfüllen«.[212] Analog zu der von Simmel konstatierten *Tragödie der Kultur* lässt sich also auch eine *Tragödie des Lebens* formulieren, die darin besteht, dass jede einmal gewonnene Form wieder »abberufen« und zerstört wird, um eine neue Form zu schaffen: »Das Leben wechselt das Individuum, wie ein bewegter Gegenstand die Umgebung wechselt, wie ein Reisender den

Wagen« (Valéry).[213] – Dieses letztere Bild hat antike Wurzeln: Bei Lukrez heißt es, das Leben werde von einem Körper zu einem anderen weitergegeben wie eine Fackel von einem Läufer zum nächsten (»quasi cursores vitai lampada tradunt«).[214]

Zu bedenken ist allerdings, dass ein Verständnis des Lebensbegriffs ausgehend von Evolutionsvorstellungen (und dessen definitorische Verankerung) weitreichende theoretische Verschiebungen zur Folge hätte: Nicht mehr der individuelle Organismus, sondern die sich verändernde Population würde den paradigmatischen Fall einer lebendigen Einheit bilden (und der Kreationismus wäre außerdem aus definitorischen Gründen, nicht aus empirischen, widerlegt).[215]

Leben als Anpassung

Aufbauend auf einem evolutionstheoretisch bestimmten Lebensbegriff kann das Konzept der ↑Anpassung in den Mittelpunkt der Definition des Lebensbegriffs rücken und unter der Voraussetzung einer variablen Umwelt zugleich eine Erklärung für die beständige Veränderung der Lebewesen als ein zentrales Merkmal des Lebens geben. Seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts spielt das Verhältnis zwischen Organismus und Umwelt eine wichtige Rolle in Erörterungen über den Lebensbegriff. Richtungsweisend stellt A. Comte 1838 fest, dass die allgemeine Idee des Lebens nicht nur die Vorstellung eines organisierten Wesens enthält, sondern auch die eines Gefüges von äußeren Einflüssen (»influences extérieures«), das die Lebendigkeit eines solchen Wesens ermöglicht. Die grundlegende Bedingung des Lebens sei durch eine Harmonie zwischen Lebewesen und Umwelt (»milieu«) charakterisiert (vgl. Tab. 160).[216] Veränderungen und Störungen der Lebenserscheinungen auf allen Ebenen der biologischen Hierarchie (»échelle biologique«) sind nach Comte ebenso oft durch Modifikationen des Organismus selbst wie durch Einflüsse der Umweltbedingungen (»circonstances ambiantes«) bedingt.

H. Spencer formt im Anschluss daran eine sehr allgemeine Definition des Lebensbegriffs: Leben ist für ihn eine kontinuierliche Anpassung (»adjustment«) von inneren Verhältnissen an äußere (vgl. Tab. 160).[217] Es ist allerdings fraglich, ob das Anpassungskonzept in dieser allgemeinen Form geeignet ist, Leben auszuzeichnen. Denn Anpassungen dieser allgemeinen Art gibt es offenbar doch überall in der Natur: Der Wasserlauf passt sich den geologischen Formationen an, der Kieselstein passt sich dem Bach an, indem er sich rundet etc.

Es besteht aber bis in die Gegenwart eine hohe Attraktivität darin, den Begriff des Lebens über das für die Evolutionstheorie zentrale Konzept der Anpassung zu erläutern. Für M. Bedau besteht 1996 die Natur des Lebens in einer *geschmeidigen Anpassung* (»supple adaptation«). Er versteht darunter die nicht endende Fähigkeit des Lebens, neue Lösungen für nicht antizipierte Geschehnisse hervorzubringen: »supple adaptation involves responding appropriately in an indefinite variety of ways to an unpredictable variety of contingencies«.[218] Diese Fähigkeit der Plastizität komme nicht allein den Populationen von Organismen in ihrer Geschichte zu, sondern z.B. auch dem System des menschlichen Geistes, so dass in der Konsequenz auch diesem System das Attribut *Leben* zuerkannt werden könne.[219] Bedau versucht es, die *Vitalität* eines Systems zu einer quantifizierbaren Größe zu machen, die den Grad misst, in dem ein System in der Lage ist, neue adaptive Variationen hervorzubringen.[220]

›Leben‹ zwischen Regulation und Evolution

Weil Leben die zwei Aspekte der Erhaltung und Veränderung gleichermaßen umfasst, erscheint jeder Ansatz verfehlt, der den Begriff nur von einer Seite zu bestimmen versucht. Beharrung und Wandel als Phänomene des Organischen sind auch nicht so verteilt, dass die Perspektive des Organismus nur die eine betrifft und die der Population nur die andere: Auch individuelle Organismen sind sich wandelnde Systeme (↑Metamorphose), und Populationen weisen Mechanismen der Stabilisierung auf (z.B. der Arterkennung; ↑Art), die zu Formen führen, welche über Hunderte von Jahrmillionen weitgehend konstant sind (»lebende Fossilien«, z.B. das Perlboot *Nautilus* oder der Pfeilschwanzkrebs *Limulus*).

Die Verhältnisse der Beharrung (Regulation) und des Wandels (Evolution) sind also keine Relationen, die dazu geeignet sind, ›Leben‹ in einfacher Weise zu bestimmen. Lebewesen sind stets beides: sowohl sich erhaltende als auch sich verändernde Naturgegenstände. Bei P. Valéry heißt es: »Ein Lebendes ist ein materielles System, das sich durch Umwandlungen erhält«.[221] Unterschieden werden könne an jeder Struktur eines Lebewesens jeweils ein »Transformationsaspekt« und ein »Konservationsaspekt«.[222] Auf eine einfache Formel gebracht besteht der Zustand der Lebendigkeit nach Valéry in der Veränderung und Selbstveränderung mit dem Ziel der Erhaltung: »Bios. Se transformer et transformer pour conserver«.[223] Die begriffliche Situation lässt sich auch als ein Dilemma oder ein Paradoxon formulieren (↑Fortpflanzung: Tab. 80): Voraussetzung für Evolution ist eine Einheit der Selbsterhaltung, diese erhält sich aber gerade selbst und kann daher keiner Evolution

unterliegen. Die Selbsterhaltung erfolgt umgekehrt am effektivsten durch das Mittel der Fortpflanzung, das aber gerade eine langfristige Transformation bewirkt.

Weder der Begriff der Regulation noch der der Evolution liefert einen einheitlichen Schlüssel zum Verständnis aller Lebensphänomene. Leben ist also beides: Erhaltung und Veränderung. Diese beiden Aspekte setzen außerdem ein Konzept voraus, das dasjenige System beschreibt, welches Phänomene der Konstanz oder Variation zeigt. Traditionell wird dieses Substrat der Erhaltung und Veränderung mit dem Konzept der ↑*Organisation* bezeichnet. Angemessen erscheint es daher, *Organisation*, *Regulation* und *Evolution* als die drei für den Lebensbegriff zentralen Aspekte aufzufassen (vgl. Tab. 163).

Leben: Organisation, Regulation, Evolution

Der grundlegende Begriff in dieser Reihe ist der der ↑*Organisation*. Er markiert den Grundansatz der Biologie in Annäherung an den Lebensbegriff: In der Biologie werden die Lebewesen als organisierte Systeme, als ↑*Organismen* konzipiert. Das Organisationskonzept erlaubt es, besondere Gegenstände der Natur aus dem Fluss des Geschehens als Einheiten auszugliedern, und zwar als Einheiten von sich wechselseitig bedingenden Prozessen (und Teilen), die aufgrund dieser Wechselseitigkeit zusammen ein geschlossenes System bilden. Die Wechselseitigkeit der Prozesse in einer Organisation stellt sich als eine wechselseitige Bedingung und wechselseitige Bestimmung dar: Jeder Prozess hängt in seiner Wirkung von den anderen Prozessen des Systems ab und wird im Hinblick auf seine Wirkung auf die anderen Prozesse, die aufgrund der Wechselseitigkeit auf ihn zurückwirkt, bestimmt.

Das Prinzip der ↑*Regulation* betrifft nicht den für die Biologie systematisch ersten Schritt der Konzipierung und Ausgliederung einer komplexen kausalen Struktur bestimmter Art, sondern den zweiten Schritt ihrer Stabilisierung.[224] Nicht das *Bestehen* eines organisierten Systems, sondern dessen *Erhaltung* bildet das Thema des Regulationskonzeptes. Die Regulation betrifft also nicht in erster Linie die internen Bezüge eines Systems, sondern sie handelt von der Beziehung eines organisierten Systems zu seiner Umwelt, insbesondere zu den von ihr ausgehenden störenden Einflüssen.

Im Rahmen des dritten Prinzips der ↑*Evolution* verschiebt sich das Thema fort von der Frage, wie ein Netzwerk von interdependenten kausalen Prozessen als Einheit begriffen werden kann (Organisation) und diese Einhalt erhalten werden kann (Regulation), hin zu der Frage, wie es langfristig in der Generationenfolge und in Konfrontation mit der Konkurrenz anderer Organismen verändert und komplexer werden kann.

Leben ist eine Seinsweise von (Natur-)Gegenständen, die sich durch Organisation, Regulation und Evolution auszeichnet.

Organisation bezeichnet die Gliederung eines Gegenstands in mehrere Teile (und Prozesse), die sich in ihrer wechselseitigen Herstellung und Erhaltung gegenseitig bedingen und durch die wechselseitige Bezogenheit aufeinander bestimmt werden.

Regulation bezeichnet die Ausrichtung der in einem Gegenstand ablaufenden Prozesse auf die Erhaltung dieses Gegenstands; die Regulation besteht in der Versorgung des Systems mit notwendigen Stoffen aus der Umwelt (Ernährung), der Abwehr schädigender Einwirkungen (Schutz) und der Abstimmung der Prozesse aufeinander (Koordination und Integration).

Evolution bezeichnet die Transformation von Gegenständen, die sich aus der Fähigkeit der Gegenstände zur Fortpflanzung ergibt, d. h. zur Erzeugung von selbstständigen Gegenständen, die ihren Erzeugern ähneln, aber auch Variationen aufweisen, so dass es zu einer unterschiedlichen Vermehrung der Varianten und damit einer sukzessiven Steigerung der Komplexität der Gegenstände in einem langfristigen, generationenübergreifenden Prozess kommen kann.

Tab. 163. Vorschlag zur Definition des biologischen Lebensbegriffs (in Anlehnung an Toepfer, G. (2005). Der Begriff des Lebens. In. Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 157-174: 169f.).

Materialistische Definitionen

Neben diesen allgemeinen Prinzipien zur Charakterisierung des Lebendigen wird seit dem Ende des 19. Jahrhunderts auch der Versuch unternommen, das spezifisch Lebendige an der stofflichen Natur der Lebewesen festzumachen. Am bekanntesten ist die einfache chemische Definition, die F. Engels 1878 gibt: »Leben ist die Daseinsweise der Eiweißkörper« – die allerdings meist verkürzt zitiert wird, denn Engels fährt fort: »und diese Daseinsweise besteht wesentlich in der beständigen Selbsterneuerung der chemischen Bestandteile dieser Körper«.[225] Es ist also nicht eigentlich die Chemie, die Engels seiner Lebensbestimmung zugrunde legt, sondern die Leistung zur Selbsterneuerung. Aber auch rein chemische Bestimmungen des Lebensbegriffs lassen sich finden. Der Physiologe M. Verworn meint z.B. 1895 feststellen zu können, »dass ein ›principieller‹ Gegensatz zwischen lebendigen Organismen und an-

organischen Körpern nicht besteht. Gegenüber der Gesammtheit der anorganischen Natur besteht das Charakteristicum der Organismen nur in dem ausnahmslosen Besitz gewisser hochcomplicirter chemischer Verbindungen, vor Allem der Eiweisskörper«.[226] Auch manche moderne Autoren haben einen auf Eiweißchemie eingeschränkten Lebensbegriff; bei L.S. Dillon heißt es z.B. 1978: »Life, basically, is the capability of synthesizing proteins in at least sufficient quantity to replace those that are catabolized by normal processes«.[227]

Bereits Mitte des 19. Jahrhunderts wird aber darauf hingewiesen, dass die chemischen Stoffe als solche noch nicht lebendig sind. So stellt E. von Brücke 1862 fest: »wir nehmen diejenigen Erscheinungen, welche wir als Lebenserscheinungen bezeichnen, am Eiweisse als solchem durchaus nicht wahr«.[228] P. Häberlin konstatiert 1957: »Ein Stoff ist als solcher weder organisch noch anorganisch; es kommt einzig darauf an, ob das ihn betreffende *Geschehen* organisches (lebendiges) oder anorganisches (nichtlebendiges) Geschehen sei«.[229]

Leben als Komplex von Funktionen

Weil also ausgehend von der materiellen Grundlage der Lebewesen eine Definition des Lebensbegriffs nur schwer vorstellbar ist und weil die Mechanismen zur Realisierung der Lebensphänomene sehr unterschiedlich sein können, gilt im 20. Jahrhundert meist allein eine Definition, die von den Lebensfunktionen selbst ausgeht, als gangbarer Weg. W. Roux konstatiert 1915: »nur eine funktionelle Definition des Lebens ist zurzeit möglich«.[230] Daran hat sich bis in die Gegenwart kaum etwas geändert, auch wenn die stoffliche Basis der Lebensfunktionen im Grundsätzlichen weitgehend geklärt ist. Weil es aber verschiedene Phänomene oder Funktonen sind, die mit dem Leben verbunden werden (Whewell 1840/47: »life is not one Function, but a System of Functions«[231]), fallen die Antworten im Rahmen der funktionalen Definitionen des Lebensbegriffs sehr unterschiedlich aus. Die Unterschiede beginnen damit, dass Uneinigkeit darüber besteht, welche Funktionen wesentlich mit dem Leben verbunden sind. Verschiedene Autoren geben unterschiedliche, mehr oder weniger systematisch und empirisch begründete Listen von grundlegenden Lebensfunktionen (vgl. Tab. 164).[232]

Zurückführen lässt sich der analytische Ansatz, der das Leben in verschiedene nebeneinanderstehende Aspekte zergliedert, bis in die Antike. Bereits Aristoteles beurteilt die Seele, die nach seiner Lehre exklusiv den lebenden Körpern zukommt, nicht als einheitlichen, unanalysierten Gegenstand, sondern unterscheidet eine Mehrzahl von Seelenvermögen gemäß der zu unterscheidenden Äußerungsformen des Lebens (s.o.). Er merkt an: Wir sagen von etwas, »daß es lebe, wenn Leben auch nur in einer seiner Bedeutungen vorliegt: als Vernunft, Wahrnehmung, örtliche Bewegung und Stehen, ferner als Bewegung der Ernährung, dem Schwinden und dem Wachstum nach«.[233] An anderen Stellen bezeichnet Aristoteles auch die ↑Fortpflanzung als eine Grundfunktion aller Lebewesen.[234] Auch wenn den ↑Pflanzen nicht alle Lebensmerkmale zukommen, ist Aristoteles doch der Ansicht: »Pflanzen leben, ohne an Ortsbewegung und Wahrnehmung teilzuhaben«.[235] Aristoteles schreibt den Pflanzen also zwar ein Leben zu; er nennt sie aber an keiner Stelle ›Lebewesen‹ (↑Organismus).

A. Meyer bemüht sich 1926 um eine Auswertung und Ordnung der verschiedenen Listen von Lebensmerkmalen. *Ernährung* und *Vermehrung* sind nach der Analyse Meyers die am häufigsten genannten Merkmale (↑Funktion: Tab. 91).[236] Meyer ist darum bemüht, die von verschiedenen Autoren genannten Lebensmerkmale so zu modifizieren, dass sie als Grundlage für ein axiomatisches Fundament der Biologie geeignet sind. Mit diesem Ziel will er »organische Modale« formulieren, die »qualitative Letztheiten« darstellen, also nicht auf andere Qualitäten reduziert werden können, d.h. unabhängig voneinander sind.[237] Für Modale hält er u.a. die Merkmale *Ernährung*, *Vermehrung*, *Vererbung* und *Wachstum*.

Das Verfahren der Aufzählung von allen Lebewesen gemeinsamen Merkmalen zur Bestimmung des Lebensbegriffs wird auch im pädagogischen Zusammenhang angewandt. G. Schaefer entwickelt 1990 als einen Vorschlag für die Lehrpläne zum Biologieunterricht eine Liste von zwölf »universellen Lebensprinzipien«. Diese sollen nicht nur die materielle Seite des organischen Lebens abdecken, sondern auch seelische und soziale Aspekte berücksichtigen und außerdem »die fundamentale Polarität (innere Widersprüchlichkeit), die allem Leben innewohnt« zum Ausdruck bringen.[238] Die zwölf Prinzipien von Schaefer lauten: 1. Polarität, 2. Verwandlung/Fixierung, 3. Ordnung/Unordnung, 4. Selbständigkeit/Abhängigkeit, 5. Grenzöffnung/Grenzschließung, 6. Verflechtung/Entflechtung, 7. Variabilität/Uniformität, 8. Anpassung/Beharrung, 9. Aufwertung/Abwertung, 10. Bewegung/Ruhe, 11. Bedeutungsbildung/Bedeutungsabbau und 12. Informationsspeicherung/Informationslöschung. Mit nur leichten Variationen übernimmt J. Wille die Aufzählung Schaefers.[239] Wille spielt durch, welche Einheiten auf den verschiedenen Stufen der biologischen Organisation (Zelle, Gewebe, Organismus, Population, Biozönose und

Biosphäre) nach den Lebensprinzipien als lebend anzusehen sind. Im Ergebnis erscheint vieles als eine »Frage der Auslegung« und nicht immer alles als »lernförderlich«. Die zwölf Prinzipien, die hier als Kriterien fungieren, sind nicht immer alle anwendbar. Kritisch bleibt anzumerken, dass Schaefers Lebensprinzipien nicht nur das Organische betreffen, sondern auch die anorganische Natur (z.B. die Prinzipien Verwandlung/Fixierung und Bewegung/Ruhe). Außerdem sind die Prinzipien nicht systematisch entwickelt, sondern bilden lediglich eine mehr oder weniger schlüssige Aufzählung. Zu einer präzisen Bestimmung des Lebensbegriffs sind sie daher nur begrenzt geeignet.

Kritik des Listenansatzes

Das Aufstellen einer Liste von Lebenskriterien widerspricht in seinem Ansatz bereits dem Versuch, ›Leben‹ auf nur ein Prinzip zurückzuführen. Die Bestimmung des Lebensbegriffs durch Angabe einer Liste von Merkmalen nimmt dem Phänomen also seine Einheitlichkeit.[240] Es drängt sich die Frage auf, mit welchem der aufgezählten Merkmale das Leben notwendig verknüpft ist, mit welchem hinreichend, mit welchem nur zufällig, oder ob für das Vorliegen von Leben alle Merkmale erforderlich sind. Lebt ein Körper, dem das eine Merkmal, z.B. der Stoffwechsel, zukommt, ein anderes, z.B. die Fortpflanzung, aber nicht? Oder umgekehrt? Oder sind erst beide zusammen hinreichend? Die meisten Autoren plädieren in allgemeinen Antworten für die letzte Option, in besonderen Fällen werden aber Ausnahmen gemacht: Ein Maulesel wird selbstverständlich als ein Lebewesen angesehen, auch wenn er sich nicht fortpflanzen kann. Im Allgemeinen gilt jedes einzelne Merkmal entweder als zu weit, so dass es auch herkömmlich nichtlebenden Systemen zukommt, oder als zu eng, so dass es konventionell als lebend betrachtete Gegenstände ausschließt.[241] Nur in ihrer Gesamtheit ermöglichen es die Lebenskriterien also, den Phänomenbereich des Lebendigen zu umgrenzen.[242] Wie Oparin 1924 bemerkt, ist Leben allein durch eine Kombination von Merkmalen zu charakterisieren: »Life is not characterized by any special properties but by a definite, specific combination of these properties«.[243]

Die Strategie des Auflistens von Merkmalen stellt jedenfalls eher eine Analyse als eine Definition des Lebensbegriffs dar. I. Geoffroy Saint-Hilaire bemerkt dies bereits 1859: »Dire de la vie qu'elle est la faculté de se mouvoir, de se reproduire et, pour une partie des êtres vivants, de sentir, ou encore, d'un être organisé, qu'il naît, croît, se reproduit et meurt, c'est énumérer, ce n'est pas définir. Toute définition est une synthèse, et il n'y a ici qu'une analyse de la vie«.[244]

Eine weitere Frage betrifft den Status solcher Listen: Sind sie als empirische Beobachtungen über die Formen des auf der Erde bekannten Lebens zu werten oder haben sie einen darüber hinaus gehenden theoretischen Stellenwert? Definieren sie in einer vor jeder Erfahrung stehenden Weise, was als Leben anzusehen ist?

Eine umfassende Kritik an der Strategie der Aufzählung von Merkmalen zur Bestimmung des Lebensbegriffs kommt von einer Seite, die eine »apriorische Theorie der organischen Wesensmerkmale« zu entwickeln versucht, wie es H. Plessner 1928 formuliert.[245] In einer solchen Theorie soll es nur *ein* Bestimmungsstück sein, das den Begriff des Lebens wesentlich definiert. Bei Plessner ist dies die *Selbstabgrenzung* (Positionalität) der Lebewesen. Beansprucht ist damit, die Biologie nicht ausgehend von ihrer empirischen Seite zu erschließen und auf induktiv-abstrahierendem Wege die allgemeinsten Eigenschaften der Lebewesen festzustellen, sondern mit dem theoretischen Konzept des Organismus vor jeder Empirie zu beginnen. In einer theoretischen Analyse sollen die »konstitutiven Wesensmerkmale«, d.h. die »Kategorien des Lebendigen«[246] festgestellt werden. Als konstitutive Momente werden sie als diejenigen Begriffe verstanden, die die biologische Erkenntnis überhaupt ermöglichen. Den empirischen Erscheinungen des Lebens – wie z.B. Stoffwechsel, Wachstum, Entwicklung und Vermehrung – wird gegenüber den für den Lebensbegriff konstitutiven Merkmalen allein eine indikatorische Rolle zugeschrieben: Sie zeigen an, dass ein lebendiger Gegenstand vorliegt, sie geben aber nicht den Grund für seine Lebendigkeit ab. Problematisch sind diese Ansätze, insofern der eine zugrunde gelegte Begriff, etwa die Selbstabgrenzung, unscharf und an bestimmte theoretische Vorannahmen gebunden ist.

›Leben‹ als Spiegel einer »realen Vagheit«

Eine Konsequenz aus dem Vorhandensein einer Mehrzahl von Kriterien zur Bestimmung des Lebensbegriffs ist dessen Unschärfe. Ist eine Liste von Eigenschaften die Antwort auf die Frage, was das Leben ist, dann droht das Phänomen des Lebens als einheitlicher Gegenstand zu verschwinden. Eine Menge heterogener Eigenschaften, die in unterschiedlichen Kombinationen vorkommen, wirft die Frage auf, warum gerade diese Menge zusammengefasst werden soll, um mit ihr eine Gegenstandsklasse zu definieren. Über eine Eigenschaftsklasse bestimmt, erscheint das Lebendige also als ein willkürlich ab-

Aristoteles (De an. 413a)
Vernunft, Wahrnehmung, Ortsbewegung, Ernährung, Wachstum

Bourguet (1729, 147)
Entwicklung, Wachstum, Ernährung, spontane Bewegung

Vicq-d'Azyr (1786, 15)
Verdauung, Ernährung, Kreislauf, Atmung, Sekretion, Stützgewebe (»ossification«), Fortpflanzung, Erregbarkeit (»irritabilité«), Empfindungsfähigkeit (»sensibilité«)

Kielmeyer (1793, 9f.)
Sensibilität, Irritabilität, Reproduktionskraft, Sekretionskraft, Propulsionskraft

Mayer (1817, 97ff.)
Selbstbewegung, Selbstgestaltung, Stoffassimilation, Produktions- und Reproduktionskraft, Organisation, Widerstehende Kraft und Erhaltende Kraft

Chaussier & Adelon (1819, 205f.)
Fortpflanzung, Ernährung, Entwicklung, Tod, Lebensgesetze (»lois vitales«)

Haeckel (1866, I, 112)
Bewegung, Ernährung, Wachstum, Fortpflanzung, Empfindung

Bernard (1878, I, 32)
Organisation, Fortpflanzung, Ernährung, Entwicklung, Verletzbarkeit

Engels (1878, 77)
Stoffwechsel (Ernährung und Ausscheidung), Reizbarkeit, Kontraktibilität, Wachstumsmöglichkeit, innere Bewegung

Liebmann (1899, 239f.)
Formkonstanz, Zielstrebigkeit, Selbsthervorbringung, Fortpflanzung, Wechselseitigkeit (Korrelation) der Teile, Selbsterhaltung

Ostwald (1915, 170f.)
Ernährung, Wachstum, Erhaltung, selbsttätige Bewegung, Fortpflanzung, Vererbung, Regulationen

Roux (1915, 175ff.)
Dissimilation, Stoffausscheidung, Stoffaufnahme, Assimilation, Wachstum, Bewegung, Vermehrung, Vererbung, Entwicklung

Petersen (1919, 425)
Stoffwechsel, Energiewechsel, Bewegung, Sekretion, Wachstum und Fortpflanzung, Reizbarkeit und Regulation

Plate (1922, 17f.)
Individualität, Organisation, Bewegung, Aufnahme neuer Substanz, Assimilation, Dissimilation, Exkretion, Wachstum, Reizbarkeit, Vermehrung, Vererbung, Dauerhaftigkeit

Oparin (1924)
Organisation, Metabolismus, Selbst-Reproduktion, Reizbarkeit

Woltereck (1940, 36ff.)
Komplexität, Kontinuität, Ganzheit, Erregbarkeit, Entwicklung, Aktivität, Intentionalität, Reaktivität, Rezeptivität

Ballauf (1949, 55ff.)
Hierarchie, Enkapsis, Ganzheit, Kontinuität, Totalitätsstruktur, Erhaltung im stationären Zustand, Integration, Historizität, Gerichtetheit, autonome Aktivität, Rhythmik, Polarität, Plastizität, superexistierende Ordnung

Horowitz (1959)
Mutabilität, Selbstduplikation, Heterokatalyse

Rothschuh (1959/63, 98)
Entfaltung der bionomen Organisation (Ontogenese, Wachstum), Vollzug der arttypischen Lebensleistungen (z.B. Nahrungserwerb, Stoffwechsel), Fortpflanzung der Art (z.B. Sexualverhalten), Selbsterhaltung (z.B. Regulation, Schutzverhalten), geselliges Zusammenleben

Oparin (1960, 152)
Stoffwechsel, Wachstum, Vermehrung, Selbsterzeugung, Bewegung im Raum, Reizbarkeit

Kaplan (1965, 271)
Stoffwechsel, Bewegung, Regulation (Selbsterhaltung); Wachstum, Vermehrung, Assoziation (Erweiterung); Ontogenese und Phylogenese (Wandel)

Monod (1970)
Teleonomie, autonome Morphogenese, invariante Reproduktion

Maynard Smith (1975)
Vermehrung, Vererbung, Variation

Crick (1981)
Selbstreproduktion, Genetik, Evolution, Metabolismus

Mayr (1982, 53ff.)
Komplexität und Organisation, chemische Einzigartigkeit, Qualität, Einzigartigkeit und Variabilität, Besitz eines genetischen Programms, historische Natur, Natürliche Selektion und Unbestimmtheit der Prozesse

Wolters & Mittelstraß (1984, 550)
Metabolismus, Selbstreproduktion, Mutagenität

Küppers (1985)
Metabolismus, Selbstreproduktion, Mutabilität

Farmer & Belin (1992)
Muster in Raumzeit, Selbstreproduktion, Selbstrepräsentation in einem Informationsspeicher, Metabolismus, Funktionale Interaktion mit der Umwelt, Interdependenz der Teile, Stabilität angesichts von Störungen, Evolutionsfähigkeit

Koutroufinis (2008)
Selbsterhaltung und Selbsterzeugung, Vermehrung, Beziehung zu anderen Organismen und Evolutionsfähigkeit, Irritabilität bzw. Erregbarkeit, Besondere materielle Zusammensetzung, Zeitliche Selbstbegrenzung einiger Lebewesen: Tod

Tab. 164. Eigenschaftslisten zur Bestimmung des Lebensbegriffs.

gegrenztes Phänomen, dem kein scharf umrissener Gegenstand in der Natur entspricht.[247] Die Begriffe ›Leben‹ oder ›Lebewesen‹ würden damit nicht mehr eine natürliche Sorte (»natural kind«) von Gegenständen bezeichnen, sondern sie würden künstlich gebildete Kategorien bilden.[248] Zumindest bleibt zu klären, warum gerade diese Eigenschaften in vielen Gegenständen miteinander koexistieren.

Wegen der Heterogenität seiner Bestimmungsmerkmale repräsentiert das Konzept des Lebens also offenbar kein einheitliches Naturphänomen, sondern eine Sammelbezeichnung für verschiedene Erscheinungen, die in unterschiedlichen Kombinationen vorliegen, aber kein allen gemeinsames Merkmal aufweisen. Der Begriff ›Leben‹ wäre dann ein Familienähnlichkeits-Konzept im Sinne Wittgensteins (ähnlich wie ›Spiel‹).[249]

Ein solcher, allein in seiner naturwissenschaftlichen Anwendung bereits vager Begriff des Lebens lässt sich bis in die Antike zurückverfolgen. So vertritt Aristoteles einen komparativen Begriff des Lebens, wenn er die Frage nach der Lebendigkeit von etwas von dem Vergleichsgegenstand abhängig macht: »So macht die Natur auch den Übergang von den unbelebten zu den lebendigen Dingen nur schrittweise, so daß infolge dieser Stetigkeit überall Zwischenglieder vorhanden sind, ein Mittelding, von dem man nicht weiß, zu welchem Grenznachbarn es zu rechnen ist. Auf die unbelebte Natur folgt zunächst die Gattung der Pflanzen, die auch wieder Unterschiede der Lebendigkeit im Vergleich zueinander aufweisen. Aber die ganze Gattung erscheint, verglichen mit den andern Körpern, als beseelt, verglichen mit den Tieren freilich als unbeseelt«.[250]

Zur Unschärfe des Begriffs trägt in Mittelalter und Neuzeit auch der ungeklärte Status des Konzepts zwischen einer rein naturwissenschaftlichen Betrachtung und einer religiösen oder kulturellen Wertschätzung bei. Vor diesem Hintergrund bezeichnet J. Clauberg den Lebensbegriff 1654 explizit als vage (»vaga«) und unsicher (»incerta«).[251] Der Begriff sei kritisch zu beurteilen, weil er nicht eindeutig zwischen der körperlichen und geistigen Dimension differenziere und weil er auf zu viele heterogene Gegenstände angewendet werde, so dass er nicht dem cartesischen Ideal der klaren und deutlichen Erkenntnis entsprechen könne. Zur Verfestigung der Vagheit des Lebensbegriffs trägt Clauberg aber selbst auch bei, indem er das Denken selbst als ein Leben bezeichnet (»ipsa cogitatio vita«[252]).

Aber auch innerhalb rein naturwissenschaftlicher Ansätze gilt der Begriff als vage. Für C. Emmeche (1991) impliziert die Existenz thermodynamisch offener Systeme, die aber andere für Leben zentrale Eigenschaften nicht aufweisen, ›Leben‹ als einen prinzipiell vagen Begriff zu konzipieren, »der eine reale ›Vagheit‹, ein Kontinuum in der Natur widerspiegelt«[253] (vgl. auch Morange 2010: »The demarcation between life and non-life is the product of human history, not of evolutionary history«[254]).

Ausgehend von dem Verständnis von ›Leben‹ als unscharfe Kategorie, als »fuzzy concept«, wird in den letzten Jahren dafür argumentiert, ›Leben‹ für ein graduierbares Konzept zu halten, also Grade der Lebendigkeit anzunehmen. Weil ›Leben‹ keine klar geschnittene natürliche Art (»natural kind«) darstelle, könne es einem Naturgegenstand also in verschiedenen Graden zukommen: Denjenigen Wesen, die heute als Eucarya, Archaea oder Bacteria klassifiziert werden (↑Taxonomie), könnte ein Wert von ›1‹ zugeordnet werden, den Viren dagegen ein kleinerer Wert.[255]

Als Resümee dieser Ansichten zur Vagheit und Graduierbarkeit des Lebensbegriffs hält es J. Gayon 2010 für möglich, dass ›Leben‹ als wissenschaftliche Kategorie eines Tages ganz verschwinde; es würde nur noch eine für die Praxis nützliche, aber nicht mehr eine naturwissenschaftlich abgrenzbare Kategorie bilden: »When this point will be reached, life will be no longer a concept for the natural sciences, but just a convenient word in practice, in the kind of world that we inhabit. ›Life‹ will be a folk concept. Its specialists will be no longer chemists, biologists, and roboticists; life will be a subject for psychology, cognitive science and anthropology«.[256]

Leben auf verschiedenen Ebenen der Organisation

Eine weitere Schwierigkeit des Lebensbegriffs ergibt sich aus der Gliederung der makroskopisch sichtbaren Lebewesen in Teile, denen selbst einige Lebensmerkmale zukommen (↑Hierarchie). Von vielen Autoren der Biologiegeschichte wird daher auch den Teilen eines Lebewesens ein Leben zugeschrieben. Insbesondere das Herz gilt seit der Antike als ein Träger von Leben. Für Aristoteles ist die ↑Selbstbewegung des Herzens ein Zeichen für dessen Lebendigkeit, die ontogenetisch frühe Sichtbarkeit dieser Aktivität gilt ihm außerdem als Zeichen für den Sitz der Seele im Herzen.[257] Mitte des 16. Jahrhunderts findet sich diese Auffassung auch bei M. Serveto wieder.[258] Eine zentrale Rolle spielt sie bei W. Harvey, dem Entdecker des Blutkreislaufs (↑Kreislauf). Für Harvey ist das Herz das »Prinzip des Lebens« und die »Sonne der kleinen Welt« des Körpers (»principium vitae & sol microcosmi«).[259] Dem Herzen komme neben Empfindung und Beweglichkeit auch Leben (»vita«) zu, es sei eine Art innerliches Lebewesen (»animal

quoddam internum«), und das ganze Lebewesen (»totum animal«) sei sein Werk (»opus«).[260] Wie ein Fürst im Staat regiere das Herz überall im Körper (»ubique gubernans«).[261] Am Ende des 17. Jahrhunderts ist J. Locke der Auffassung, die Teile in einem Organismus würden ein *gemeinsames Leben* (»Common Life«) führen, und das Leben werde den neuen Teilen *mitgeteilt* (»Life be communicated to new Particles of Matter«).[262]

Auch im 18. Jahrhundert ist es verbreitet, Organen eines Lebewesens ein Leben zuzuschreiben, weil sie nach ihrer Abtrennung vom lebendigen Körper oder dem Tod des Organismus noch gewisse Lebenserscheinungen, v.a. eine Reizbarkeit, zeigen. Diese Sicht findet besonders nach den Versuchen A. von Hallers und der damit einhergehenden Exponierung der Reizbarkeit als einem zentralen Lebensmerkmal weite Verbreitung (↑Selbstbewegung). Die eigene Bewegungsfähigkeit der Organe gilt als Indiz für das Vorhandensein einer eigenen Lebenskraft und damit auch eines eigenen Lebens. Den verschiedenen Ebenen der Lebendigkeit in einem Organismus korrespondieren damit auch verschiedene Grade des ↑Todes, wie explizit z.B. P.-J. Barthez 1778 bemerkt.[263] Vorbereitet wird mit dieser Konzipierung außerdem ein Verständnis, dem zufolge die Lebendigkeit eines Wesens ein *dezentriertes* Phänomen ist, das nicht von einem einzelnen »Zentralorgan« ausgeht, sondern sich aus der Interaktion verschiedener, über den Körper verteilter Organe ergibt (↑Organ; Organisation).

Neben dem Organismus als Ganzem und den Organen postuliert G.L.L. Buffon Mitte des 18. Jahrhunderts organische Moleküle als eine weitere Organisationsebene der Lebewesen. Im Anschluss daran unterscheidet D. Diderot 1774 drei Ebenen der Lebendigkeit: »Il y a certainement dans un même animal trois vies distinctes: La vie de l'animal entier. La vie de chacun de ses organes. La vie de la molécule ou de l'élément«[264]. T. Bordeu unterscheidet 1775 zwischen einem *allgemeinen Leben* (»vie générale«) des gesamten Körpers und dem *besonderen Leben* (»vie particulière«) seiner organischen Teile. Der Körper eines Lebewesens ist nach Bordeu also eine Ansammlung von selbst lebendigen Organen (wie er auch in seiner Metapher des Bienenschwarms zum Ausdruck bringt; ↑Organismus): »Le corps vivant est un assemblage de plusieurs organs qui vivent chacun à leur manière, qui sentient plus ou moins, et qui se meuvent, agissent ou se reposent dans des temps marqués«; Bordeu spricht auch von dem allgemeinen Leben als einer *Summe* der besonderen: »La vie générale […] est la somme de toutes les vies particulières«.[265]

Neben den Lebensmolekülen oder -elementen gilt vielen Physiologen des 18. Jahrhunderts bei Wirbeltieren das Blut als ein wichtiger und selbst lebendiger Körperbestandteil. J. Hunter bezeichnet das Blut ausdrücklich als den zentralen Träger des Lebensprinzips und schreibt, es sei selbst mit Leben versehen (»endowed with life«).[266]

Ende des 18. Jahrhunderts konstatiert J.F. Blumenbach für einzelne Organe ein *besonderes Leben*[267] (oder *vita propria*[268]) und versteht darunter ihre spezifische Reizbarkeit, oder genauer »diejenigen Kräfte […], die man an einzelnen, zu einzelnen Verrichtungen bestimmten Organen wahrnimmt«[269]. F.W.J. Schelling übernimmt diesen Ausdruck insofern jedes Organ »seine eigentühmliche Funktion ausübte« – weil die Ausübung der Funktion aber nur innerhalb eines »ganzen Organismus möglich wäre«, spricht er von einem *geborgten Leben*.[270]

Mit der Etablierung der Lehre von den Zellen als physiologische Einheiten aller Organismen verbreitet sich die Sicht, dass es ein Leben auf verschiedenen funktionalen Ebenen des Organismus gibt. Bei M.J. Schleiden heißt es 1838: »Jede Zelle führt [...] ein zweifaches Leben: ein ganz selbstständiges, nur ihrer eignen Entwicklung angehöriges und ein andres mittelbares, in so fern sie integrirender Theil einer Pflanze geworden«.[271] Nach C. Bernard sind die Zellen als die Elementareinheiten der Organisation eines Organismus sogar die einzigen wirklich lebendigen Teile.[272]

Erst im 20. Jahrhundert setzt sich allmählich die Auffassung durch, den Teilen eines Lebewesens ein Leben nicht zuzusprechen, weil bei ihnen nicht alle Lebensmerkmale auftreten. E. Bünning formuliert es 1943 auf diese Weise: Ein Organismus besteht aus Teilen, »von denen jedes für sich gleich wenig lebt, aber alle zusammen durch ihre Wechselwirkung das Leben ermöglichen«.[273]

Monistische Bestimmungen im 20. Jh.

Im 20. Jahrhundert sind es v.a. zwei organische Phänomene, die in den Mittelpunkt der Lebensdefinitionen rücken: der Stoffwechsel und die Fortpflanzung. Werden diese beiden Funktionen auf Zellkern und Protoplasma verteilt, wie dies bereits E. Haeckel 1866 hypothetisch vornimmt[274], dann können der nukleozentrische und der plasmazentrische Ansatz einander gegenübergestellt werden.[275] *Nukleozentrisch* sind solche Vorschläge, die den Begriff des Lebens an die Leistung der Fortpflanzung von Lebewesen knüpfen. Weil die Gene für die Fortpflanzung eine entscheidende Rolle spielen, wird diese Argumentation insbesondere von Genetikern vorgebracht. *Plas-*

mazentrisch sind dagegen Erklärungen, die von dem Metabolismus der Lebewesen ausgehen. Biochemiker favorisieren in der Regel diesen Ansatz. In eine unmittelbare Konfrontation führt die Kontroverse zwischen diesen beiden Theorien des Lebens zuerst auf dem Treffen der ›British Association of the Advancement of Science‹ in Dundee im Jahr 1912.[276] Nukleozentrisch argumentiert hier E.A. Minchin, indem er der Auffassung ist, am Anfang der Entstehung des Lebens auf der Erde stehe die Bildung des zur Replikation fähigen Chromatins. An dieses hätten sich im Laufe der Evolution die achromatischen Protoplasma-Substanzen angelagert. H.E. Armstrong hält dagegen, dass nicht mit der Replikation, sondern erst durch das Zusammenwirken der verschiedenen Teile des Protoplasmas ein Organismus gebildet sei. Die Debatte zwischen diesen beiden Lagern zieht sich durch die folgenden Jahrzehnte. Besonders prominente Vertreter sind auf nukleozentrischer Seite der Genetiker H.J. Muller[277] (vgl. Muller 1929) und auf plasmazentrischer Seite der Biochemiker A. Oparin[278] (vgl. Oparin 1938). Muller ist der Ansicht, Leben könne es nur dort geben, wo auch eine Replikationsmaschinerie vorliege (s.u.). Oparin argumentiert dagegen, die biochemischen Mechanismen der Abgrenzung des Organismus von seiner Umwelt ermöglichten erst die Entstehung der komplexen Mechanismen der Replikation.

Seit den 1940er Jahren ist es verbreitet, beide Eigenschaften, Stoffwechsel und Replikationsfähigkeit, gemeinsam zum Kriterium für Lebendigkeit zu machen. So heißt es 1948 bei J. Alexander: »the essential criteria of life are twofold: (1) the ability to direct chemical change by catalysis; (2) the ability to reproduce by autocatalysis«.[279] F. Dyson formuliert 1999 im Anschluss an J. von Neumann: »life is not one thing but two, metabolism and replication«.[280] Insofern die beiden Grundfunktionen entwicklungsgeschichtlich nicht gleichzeitig entstanden sind, kann mit Dyson von den »zwei Ursprüngen des Lebens« gesprochen werden.[281] Die Allgegenwärtigkeit von Proteinen und Nukleinsäuren in lebenden Organismen, diese »duale Struktur«, ist für Dyson der »Prima-Facie-Beweis für den doppelten Ursprung des Lebens«.[282]

Biochemisch wird heute meist die Sicht favorisiert, der zufolge das auf Nukleinsäure basierende Leben eine sekundäre Entstehung ist. Die ursprüngliche Form des Lebens beruhte allein auf Proteinen. Die zur Replikation befähigten Nukleinsäuren entwickelten die Leistung, den Stoffwechsel der Proteine auszunutzen und stellten so eine Art frühe Parasiten dar. Im Laufe der Evolution bildete sich dieser Parasitismus in eine Symbiose um.

Metabolismus

Definitionen des Lebensbegriffs über das Kriterium des Stoffwechsels gibt es seit der Antike. Für Aristoteles ist die Fähigkeit zur Ernährung die unterste Seelenfunktion, die allem Lebendigen zukommt. Alexander von Aphrodisias identifiziert das Leben direkt mit der Ernährung und dem Wachstum durch sich selbst (»ζωὴ γάρ ἐστιν ἡ διὶ αὑτοῦ τροφή τε καὶ αὔξησις«; vgl. Tab. 160).[283]

Dieses Verständnis drückt sich auch im häufigen Vergleich des Lebens mit Feuer oder Strudeln aus. Der erste Vergleich findet sich nach einem Bericht Herodots bereits bei den alten Ägyptern, insofern sie das Feuer selbst für ein lebendes Tier halten, das alles verzehrt, was es erlangen kann, und das mit dem Verzehrten zugleich stirbt.[284] Bei E. Mach heißt es zu Beginn des 20. Jahrhunderts: »Das Leben besteht aus Vorgängen, welche sich tatsächlich erhalten, fort und fort wiederholen und ausbreiten, d.h. successive größere Quantitäten von ›Materie‹ in ihr Bereich ziehen. Die Lebensvorgänge gleichen also einem Brand«.[285] Ausführlicher diskutiert W. Ostwald 1902 die Parallele zwischen der Selbsterhaltung des Lebens und der Flamme.[286]

Ausgehend von diesen Beispielen wird vielfach eingewandt, dass das Phänomen des reinen Stoffwechsels auch in der anorganischen Natur auftritt: »Stoffwechsel als solcher findet statt auch ohne Leben«, schreibt etwa F. Engels 1878.[287] Engels nennt zwei Beispiele dafür: den Schwefelkreislauf auf der Erde, bei dem Schwefel in Schwefeldioxid und Schwefelsäure umgewandelt wird, und die Diffusion von Stoffen durch eine Membran. Kerzenflamme, Strudel oder Konvektionszellen werden auch im 20. Jahrhundert immer wieder als Beispiele für Stoffwechselvorgänge im Bereich des Anorganischen angeführt.[288]

Darüber hinaus kann die Frage gestellt werden, ob das Vorhandensein eines Stoffwechsels überhaupt ein notwendiges Kriterium für Leben ist. Anhänger der Theorie, künstliche Lebewesen könnten in Form von Computerprogrammen existieren, argumentieren dafür, für Leben sei zumindest nicht der Aufbau eines eigenen kohärenten Körpers notwendig. Es könnte daher dafür argumentiert werden, diesen Aspekt des Stoffwechselbegriffs (↑Stoffwechsel: Tab. 267) aufzugeben. M.A. Boden gesteht 1999 diese Möglichkeit ein, denn der Lebensbegriff sei selbst nicht fest bestimmt (»the concept of life is negotiable«[289]); sie hält diesen Weg aber für nicht sinnvoll, denn es gebe keine von den Argumenten aus der Forschung zum künstlichen Leben unabhängigen Gründe, die für die Aufgabe des Stoffwechsels als Kriterium für die

Lebendigkeit eines Systems sprechen würden: »we should recognize it [i.e. metabolism in the sense of having a body] as a fundamental requisite of the sort of self-organization that is characteristic of life«.[290]

Dies ist die herrschende Auffassung im 20. Jahrhundert Der am weitesten verbreiteten Meinung zufolge gilt der Stoffwechsel bis in die Gegenwart als der zentrale Prozess des Lebens. R. Hesse formuliert 1910: »Der Stoffwechsel ist das wesentliche Merkmal, durch das sich das Protoplasma von toter organisierter Masse unterscheidet. Er besteht in fortwährender Zersetzung und beständiger Neubildung von Protoplasma: das Leben ist ein beständiges Werden und beständiges Vergehen«.[291] Ähnlich äußern sich 1944 E. Schrödinger[292] und 1994 H. Penzlin: »Leben heißt Metabolismus: ständige Selbstreproduktion«[293].

Fortpflanzung und Evolution: Genzentrismus

Die Fähigkeit zur ↑Fortpflanzung und in Folge dessen zur Evolution bildet den zweiten Aspekt von Lebewesen, der im 20. Jahrhundert in die Rolle eines monistischen Kriteriums der Lebendigkeit rückt.[294] In der zweiten Jahrhunderthälfte definieren viele Autoren die Lebendigkeit über die Reproduktions- und Evolutionsfähigkeit von Organismen. Horowitz sieht 1959 in der Fähigkeit zur Veränderung (Mutation), zur Teilung durch »Kopieren« (Reproduktion) und zur Erzeugung der Körperbestandteile ausgehend von Ressourcen der Umwelt (Heterokatalyse) die drei notwendigen und hinreichenden Bedingungen für das Vorliegen von Leben (vgl. Tab. 160).[295] Auch für G. Heberer bildet die »Fähigkeit zur Autoduplikation« 1960 den Prozess, der die Lebewesen wesentlich kennzeichnet.[296] An diese Fähigkeit bindet Heberer als einen weiteren »Wesenszug« des Lebendigen die *Historizität* (↑Evolution). Die Historizität hängt für Heberer an der komplexen Natur der Lebewesen, denn sie bedinge eine Irreversibilität der Prozesse: Eine einmal gebildete Form werde aufgrund ihrer Komplexität kaum ein zweites Mal entstehen können. Auch der Genetiker H.J. Muller bindet seinen Lebensbegriff in erster Linie an die Reproduktionsfähigkeit eines Systems. Er ist der Ansicht, das Genmaterial selbst verfüge über die Eigenschaften des Lebens und definiert die Lebendigkeit eines Gegenstandes über dessen Evolutionsfähigkeit (vgl. Tab. 160). Eine Variante dieser Bestimmung ist die Lebensdefinition, die von dem Exobiologie-Programm der NASA gegeben wird: »*life* is a self-sustained chemical system capable of undergoing Darwinian evolution« (Joyce 1994).[297]

Kritisch wird gegen die genzentrierten Lebensdefinitionen eingewandt, dass die Gene ihre Funktion der Weitergabe von Information allein innerhalb eines komplexen Systems wahrnehmen können. E. Bünning stellt 1947 fest, das Gen oder der Erbfaktor im Chromosomen sei »genau so wenig lebend wie ein anderes Eiweißmolekül, wie ein Zuckermolekül, wie der Sauerstoff oder das Wasser«.[298] Alle diese Stoffe seien Bestandteile des Organismus, die in ihrem Zusammenwirken den Organismus ausmachen würden. N.W. Pirie macht 1959 denselben Punkt, wenn er feststellt, ein ganzes System von Faktoren erzeuge ein anderes Gen, und nicht allein ein einzelnes Gen: »it is probably the system that makes another gene rather than the gene that makes a copy of itself«.[299] Eine Bestimmung des Lebensbegriffs könne daher nicht vom isolierten Phänomen der Reproduktion ausgehen, sondern müsse an dem System ansetzen, dass diese Reproduktion ermöglicht.

Organisation oder Regulation als Definiens?

Neben den zentralen Aktivitäten des Stoffwechsels und der Fortpflanzung treten in einigen Ansätzen die Prinzipien der Organisation oder Regulation in der Rolle eines Definiens für den Lebensbegriff auf. Bereits Voltaire definiert das Leben 1772 als »Organisation mit der Fähigkeit zu fühlen« (vgl. Tab. 160). Zu einer zugespitzten Bestimmung in diesem Sinne gelangt F.M. Lehmann 1935, indem er formuliert: »Leben ist Organisation«[300] oder etwas ausführlicher: »Leben ist Organisation oder Ordnung von ›elementaren‹ Einheiten zu einer ›ganzheitlichen‹ Übereinheit«[301] (↑Organisation). In die gleiche Richtung weisen die Versuche, ausgehend vom Vermögen der Selbstherstellung oder ↑Selbstorganisation den Zustand lebendiger Systeme exklusiv zu charakterisieren. So argumentieren H.R. Maturana und F.J. Varela 1972, die Kategorie der Autopoiese sei notwendig und hinreichend, die Organisation eines lebenden Systems zu bestimmen.[302]

Auf der anderen Seite steht seit langem die Selbsterhaltung als ein zentrales Bestimmungsstück für den Begriff des Lebens (s.o.). Der Physiologe J. Hunter sieht in dem Prinzip der Selbsterhaltung (»the principle of self-preservation«) am Ende des 18. Jahrhunderts die erste und einfachste Vorstellung des Lebens (»first, and most simple idea of life«).[303] Das Leben wird der Materie nach Hunter verliehen (»endowed«). Es könne nicht aus der bloßen Anordnung der Materie (»modification of matter«; »arrangement of parts«) entspringen, denn in Leichen könne doch die gleiche Anordnung vorliegen, ohne dass diese ein Leben hätten; das Leben werde also der besonderen Anordnung der Materie hinzugefügt (»superadded to this peculiar modification of matter«).[304] Auch im

20. Jahrhundert gibt es nicht wenige Stimmen, die in diese Richtung weisen, etwa A. Goettes Bestimmung aus dem Jahr 1921: »Das Leben ist die Selbsterhaltung eines Individuums durch die Korrelation seiner Funktionen«[305], oder die These F. von Cubes aus dem Jahr 1968: »Steuerungs- und Regelungsprozesse (zur Aufrechterhaltung bestimmter Zustände oder Erreichung von Zielen) existieren – abgesehen von den jetzt vorliegenden technischen Konstruktionen – nur im Bereich des Organischen«[306], oder schließlich B. Korzeniewskis (2001) kybernetische Definition eines lebendigen Individuums als ein System negativer Rückkopplungen, das einer höheren, den Systemerhalt betreffenden positiven Rückkopplungsschleife untergeordnet ist (vgl. Tab. 160).[307]

Weder ›Organisation‹ noch ›Regulation‹ sind allerdings ausreichend spezifische Konzepte, um auf ihrer Grundlage ›Leben‹ exklusiv zu charakterisieren. Zustände der Organisation und Prozesse der Regulation werden vielmehr auch im Bereich des Anorganischen identifiziert. Sinnvoll erscheint es daher, gerade die Verbindung von Organisation und Regulation für eine Definition des Lebensbegriffs heranzuziehen (s.o.: Tab. 163).

Doppelsinn von Leben: materiell und evaluativ

Seit der Antike bildet ›Leben‹ nicht allein eine naturwissenschaftliche Kategorie, sondern immer auch eine zentrale Begrifflichkeit zur menschlichen Selbstbeschreibung. Eine deskriptiv-evaluative Doppeldeutigkeit des Begriffs kündigt sich bereits bei Aristoteles an, wenn er in seiner ›Politik‹ bemerkt, es liege »vielleicht schon ein Teil des Guten im Leben allein an sich« (»τοῦ καλοῦ μόριον κατὰ τὸ ζῆν αὐτὸ μόνον«).[308] Der Wertaspekt des Lebens zeigt sich nach Aristoteles darin, dass Menschen in ihrem Verlangen nach Leben bereit sind, Not zu ertragen, so als gäbe es im Leben selbst ein Glückgefühl. Nicht nur der individuelle Lebenswandel (›βίος‹), sondern auch das bloße Leben (›ζωή‹) kann bei Aristoteles damit Aspekte eines Wertbegriffs aufweisen. Dieses »bloße Leben« (Benjamin 1921[309]) wird auch das *nackte Leben* genannt (Lodge 1614: »to live well and vertuously, a naked life is the least part«[310]; als Übersetzung für Seneca: »ad bene vivendum minima portio est vivere«[311]; Wieland 1760: »Was hast du mir übrig gelassen, als dieß elende nakte Leben, von allem ausgezogen was es edel und begehrens-würdig macht, das kriechende Daseyn eines Wurms, zu ewigem Gefühl der Schande verdammt!«[312]; Agamben 1995: »Politik gibt es deshalb, weil der Mensch das Lebewese ist, das in der Sprache das nackte Leben von sich abtrennt und sich entgegensetzt und zugleich in einer einschließenden Ausschließung die Beziehung zu ihm aufrechterhält«[313]; ↑Bioethik/Biopolitik).

Aufgrund dieses zumindest implizit vorhandenen Wertaspekts des Lebensbegriffs können nicht nur die Naturwissenschaften, sondern auch kulturwissenschaftliche Disziplinen den Begriff für sich beanspruchen. Zusätzlich zur naturwissenschaftlichen Komplexität des Lebensbegriffs trägt diese Stellung zwischen den etablierten Wissensbereichen einiges zu seiner Vielschichtigkeit und auch Unklarheit bei. Die verschiedenen Ansätze sind dabei für den Begriff in gleicher Weise von Bedeutung, so dass jede Annäherung vor dem methodischen und sachlichen Hintergrund einer Disziplin immer nur Teile des Konzepts erfasst. Der mit dem Begriff verbundene integrative Deutungsanspruch, der faktische und normative Fragen miteinander verschränkt, liegt damit quer zu der etablierten Differenzierung der wissenschaftlichen Disziplinen. Relativ zu den Disziplinen markiert der Begriff eine Leerstelle, die von ihnen nur umrandet, nicht aber ausgefüllt werden kann. Einzig angemessen zum Verständnis des Phänomens ist also ein »pluri-disziplinärer Zugang« (Morange 2005[314]; vgl. auch Gerhardt 2010: »Ein wissenschaftlicher und politischer Missgriff wäre es, den Biologen gar die ›Deutungshoheit‹ über das Leben zuzugestehen. Aufklärung über das Leben kann es nur im Verein verschiedener Wissenschaften geben«[315]).

Wegen seiner normativen Konnotationen kann der Lebensbegriff als Ansatzpunkt für die Verankerung einer normativen Ebene im Bereich des Faktischen der Natur in Stellung gebracht werden. Im Anschluss daran ist er immer wieder zur Rechtfertigung von solchen Werten herangezogen worden, die mit dem Natürlichen des Lebens zusammenhängen. In diesen Bezügen erscheint der Lebensbegriff als ein in den jeweils anderen Bereich projiziertes Konzept. Seiner Verwendung liegt nicht selten eine Doppelprojektion zugrunde: eine Projektion des Normativen in die Natur und des Natürlichen in das Normative. Im Medium des Lebensbegriffs werden einerseits Gegenstände und Prozesse der Natur nach Maßgabe menschlicher Verhältnisse modelliert und andererseits kulturelle Phänomene nach der Vorbildlichkeit der Natur gewertet.

Der sich daraus ergebende Doppelsinn im Wort ›Leben‹, das einerseits auf einen materiellen Gegenstand verweist und andererseits eine geistige, wertebestimmte Dimension zumindest nahe legt, ist kein zufälliges Nebeneinander, sondern lässt sich wortgeschichtlich genau nachzeichnen und begründen. Es erweist sich nämlich, dass die germanischen Sprachen zunächst über zwei Wurzeln verfügten, die

das Wortfeld ›Leben‹ abdeckten. Neben dem bis heute gültigen Stamm, der zu den verwandten Formen von deutsch ›Leben‹, englisch ›life‹, schwedisch, dänisch, norwegisch ›liv‹ und isländisch ›lif‹ führt, findet sich in einer älteren Sprachstufe noch ein anderer Stamm mit der Bedeutung von ›Leben‹, der in verschiedenen alten Sprachen seine Formen hat: altenglisch ›feorh‹, altsächsisch und althochdeutsch ›ferah‹ und mittelhochdeutsch ›verch‹. Diese Formen sind in allen modernen germanischen Sprachen (mit Ausnahme des Neuisländischen) verschwunden. Als Grund für ihr Verschwinden wird genannt, dass sie in einem konkreteren Sinne den Sitz des Lebens – seine materielle Verkörperung – und nicht den abstrakten Zustand des Lebendigseins – das Lebensprinzip – bezeichnen. Die aus dieser Wurzel gebildeten Wörter widersetzten sich daher in einem stärkeren Maße einer Öffnung auch geistiger und geistlicher Aspekte in ihrem Bedeutungsspektrum. Gerade dieser Widerstand ist aber offenbar ein wichtiger Grund für ihr Verschwinden. Als überlegen erwies sich der andere Wortstamm (der u.a. zu dem deutschen ›Leben‹ führte), der von vornherein eine abstraktere Bedeutung zuließ und damit auch den Import philosophischer und religiöser (christlicher) Theoreme erlaubte.[316] Das unter christlichem Einfluss sich vollziehende Verschwinden der an die konkrete Körperlichkeit gebundenen Wörter für »Leben« (das zunächst als Erfolg christlichen Denkens gewertet werden kann) verhindert langfristig eine terminologische Differenzierung zwischen einem biologischen, auf die allgemeinen organischen Funktionen bezogenen Lebensbegriff und einem anderen, der die spezifisch menschlichen Aspekte des Lebens bezeichnet (eine Differenzierung, die in den altnordischen Sprachen für verschiedene Übersetzungen des Ausdrucks ›anima‹ angelegt war[317]; s.o.).

Die Ambivalenz des Lebensbegriffs, einerseits Materielles, andererseits das Jenseitige des Materiellen zu bezeichnen, ist also tief in der Wortgeschichte verwurzelt. Obwohl ihnen die Option zur Verfügung stand, einen rein auf Materielles verweisenden Lebensbegriff zu konsolidieren, entfalteten die germanischen Sprachen die andere Wurzel, die den Begriff quasi in der Schwebe ließ. Vor allem der christliche Einfluss wird hierfür verantwortlich zu machen sein. Denn es ist ein aus christlicher Weltanschauung geborenes Bedürfnis, das Konzept eines jenseitigen Daseins – auf das das diesseitige zwar bezogen ist, von dem es aber doch verschieden ist – auch sprachlich an das diesseitige zu knüpfen, ohne es mit ihm zu identifizieren. Der jenseitige Zustand, das Leben nach dem Tod, gewinnt dadurch an Plausibilität, dass er unter dem Dach des gleichen Wortes, das den diesseitigen Zustand eines irdischen Lebens bezeichnet, einen Platz findet. Die wörtlich genommen paradoxen Formulierungen, wie etwa die Mahnung des Paulus: »Wenn ihr nach dem Fleisch lebt, müsst ihr sterben«[318] oder die Sentenz aus dem Matthäus-Evangelium: »Wer das Leben gewinnen will, wird es verlieren«[319], spielen mit dieser Doppeldeutigkeit des (griechischen) Wortes. Die Thesen lauten, dass es ein Fortbestehen des (jenseitigen) Lebens nach dem Ende des (diesseitigen) Lebens gibt, und dass das (vergängliche) Leben seinen Wert nicht in sich hat, sondern allein durch seine Ausrichtung auf das (ewige) Leben erhält. Das eigentliche Leben ist nach christlicher Überzeugung allein in der Orientierung auf Gott gegeben, diese zeigt sich sowohl im diesseitigen als auch im jenseitigen Leben. Auf diese Weise können faktische und normative Aussagen mit dem Lebensbegriff gleichermaßen verknüpft werden, z.B. schon in der alttestamentarischen Behauptung, »daß der Mensch nicht nur von Brot lebt, sondern daß der Mensch von allem lebt, was der Mund des Herrn spricht«[320]. Theologisch kann daher von der »Heiligkeit des Lebens« oder dem »moralischen Sinn des Lebensbegriffs«[321] gesprochen werden. Begründet wird das Gebot der Lebenserhaltung in der christlichen Argumentation damit, dass das Leben lediglich von Gott geliehen ist und daher nur er das Recht hat, es zu beenden.[322] Von Seiten der Theologie wird aber gleichzeitig darauf verwiesen, dass der (Wert-)Begriff des Lebens keinen »absoluten Wert« verkörpert, sondern lediglich einen »Grundwert« abgibt, ohne den andere (eigentliche) Werte nicht real werden könnten.[323]

Die Lehre von der Heiligkeit des Lebens ist später Bestandteil der konventionellen säkularen Moral geworden: In der medizinischen Ethik gilt das menschliche Leben als ein unbedingter Wert, und es galt lange als Pflicht, das Leben unabhängig von seiner jeweiligen Beschaffenheit und Qualität zu erhalten.[324] Erst in den letzten Jahren setzt eine intensive Diskussion über die Berechtigung der Unterlassung von Hilfe und des Sterbenlassens ein.[325] In der Rechtspraxis, in den meisten ärztlichen Verlautbarungen und sogar in der Erklärung zur Euthanasie des Vatikans wird ein Sterbenlassen von Patienten in bestimmten Fällen geduldet.[326] Verwiesen wird in diesem Zusammenhang auch auf die antike Tradition der rational begründeten Kindstötung, Abtreibung und des Selbstmordes.[327]

Es sind also letztlich die materialen Überzeugungen der christlichen Lehre – dass es ein übersinnliches Leben nach dem Tod gibt, auf das das dies-

seitige Leben auszurichten ist, bzw. dass das wahre Leben wegen seiner Bezogenheit auf Gott ein ewiges Leben ist –, die einer begrifflichen Differenzierung der materialen und mentalen Aspekte des Lebensbegriffs entgegenwirkten. Als Folge dieser Entwicklung steht heute kein neutraler Begriff mehr zur Verfügung, der nur die biologische Seite des Daseins beschreiben könnte. Ob hier tatsächlich eine ursächliche Verbindung besteht, bedürfte einer genaueren Untersuchung: Möglicherweise erfolgte die Etablierung eines unscharfen Begriffs des Lebens in den Jahrhunderten, in denen die germanischen Sprachen sich zu standardisierten Schriftsprachen entwickelten, unter erheblichem Einfluss des christlichen Denkens. Eine Rolle spielte dabei sicher auch das aus der christlichen Lehre folgende Interesse an einer begrifflichen Entdifferenzierung, die der eigenen Lehre erhöhte Plausibilität verleihen könnte. Es erscheint zumindest nicht unwahrscheinlich, dass die begriffliche Äquivokation sich als Folge der kulturellen Dominanz des christlichen Denkens eingestellt hat.

Als eine Wiederholung *in nuce* dieser langfristigen sprachgeschichtlichen Entwicklung lässt sich das Schicksal des Lebensbegriffs im 17. Jahrhundert interpretieren. Der Begriff sieht sich in dieser Zeit einer zunehmenden Säkularisierung ausgesetzt, so dass seine religiös-transzendenten Bedeutungsaspekte hinter der sich etablierenden rein naturwissenschaftlichen Bedeutung zu verschwinden drohen. Besonders deutlich werden diese Spannungen im Lebensbegriff, nachdem der Theologe F.C. Oetinger Mitte des 18. Jahrhunderts eine explizite Theorie der Erkenntnis als Gesamtschau der Welt formuliert, in der ›Leben‹ als zentraler, alles umfassender Begriff fungiert, in welchem Leib und Geist, die diesseitige Welt der Natur und das jenseitige Reich Gottes vereinigt sind. Oetinger proklamiert ›Leben‹ als systematischen Begriff, der die Ganzheit aller Erscheinungen, also sowohl die Daseinsweise Gottes als auch die Wirklichkeit des Menschen und der Natur umfasst.[328] Mit R. Piepmeier lässt sich sagen, ein solcher Lebensbegriff als Einheitskonzept, in dem die Trennung von theoretischer und praktischer Vernunft überwunden gedacht sein soll, führe in eine *Aporie*.

Die aporetische oder paradoxe Struktur des Lebensbegriffs zeigt sich in manchem Dichterwort, etwa bei F. Schiller, bei dem es 1795 heißt: »ein Mensch, wiewohl er lebt und Gestalt hat, ist darum noch lange keine lebende Gestalt«[329], oder bei H. von Hofmannsthal, der 1893 über Swinburne und die Künstlergruppe der Präraffaeliten schreibt: »Ihnen wird das Leben erst lebendig, wenn es durch irgendeine Kunst hindurchgegangen ist«[330]. Hier fungiert der Begriff des Leben einerseits als bloße Bedingung der Werte im Sinne einer eigentlichen Lebendigkeit (Subjekt) und andererseits als ihre Verkörperung (Prädikat). In gleichem Sinne spricht H. Rickert 1921 vom »lebendigen Leben«[331] und unterscheidet hierin einen »Wirklichkeitsbegriff« von einem »Sinn- und Wertbegriff« des Lebens[332]. Auch K. Lorenz schreibt 1973, es sei »keine Übertreibung zu sagen, daß das geistige Leben des Menschen eine neue Art von Leben sei«.[333] Zusammengezogen ergeben diese beiden Aspekte paradoxe Formulierungen wie den von T.W. Adorno zitierten Satz F. Kürnbergers: »Das Leben lebt nicht!« (1855).[334] Ihre Wurzel hat diese begriffliche Doppeldeutigkeit bereits in der vorchristlichen Antike: Schon Aristoteles bezieht den Begriff des Lebens nicht allein auf die besondere Erscheinungsform der Lebewesen, sondern verwendet den Begriff auch in anderem Sinne, wenn er in der ›Metaphysik‹ schreibt: »der Vernunft Wirklichkeit ist Leben«.[335] Das ewige Leben ist bereits für Aristoteles das Leben Gottes. In der christlichen Metaphysik findet diese Sicht ihren Ausdruck in der Unterscheidung von *lebendigem Leben* (»vita vitalis«) und *sterblichem Leben* (»vita mortalis«; s.o.).

Lebensphilosophie

Obwohl der Lebensbegriff seit der Antike eine integrative Rolle spielt, die Diesseitiges und Jenseitiges oder Körperliches und Geistiges zusammenbindet – in diesem Sinne etwa 1324 bei Marsilius von Padua[336] –, entwickelt sich eine breite Strömung, die sich selbst als »Lebensphilosophie« versteht und den Lebensbegriff zu einem Grundbegriff der Philosophie macht, erst seit Mitte des 18. Jahrhunderts. In der frühen (ersten) Lebensphilosophie wird der Lebensbegriff zu einem Kampfbegriff gegen die Herrschaft des Verstandes und als Mittel der Versöhnung aller Gegensätze verwendet. Die Vorstellung von ›Leben‹ verknüpft sich mit der geniehaften Befreiung vom rigiden Gesetz der Rationalität. Diesem Ansatz folgend entwirft K.P. Moritz seine ›Beiträge zur Philosophie des Lebens‹ (1781) als erweiterte, auf ein alltägliches Orientierungswissen abzielende praktische Philosophie, und F. Schlegel versucht in seinen ›Vorlesungen einer Philosophie des Lebens‹ (1827) das Erleben als eine überlegene Form des Erkennens zu verstehen und so das Gefühl gegenüber dem Verstand aufzuwerten.[337]

Von der programmatischen (zweiten) Lebensphilosophie Ende des 19. Jahrhunderts werden diese Gedanken aufgegriffen und mit dem Anspruch einer umfassenden Erneuerungsbewegung ausgebaut. Ihr Ziel ist es, körperliche und geistige Momente des

Menschen, Fühlen und Denken, unter dem Titel des ›Lebens‹ zusammenzuführen. ›Leben‹ wird so zu einem Schlüsselbegriff der Epoche. Als lebend gilt dabei die ursprüngliche, spontane Ganzheit des Daseins, die sich gegen Vereinseitigungen im Sinne des modernen, auf Spezialisierung und Technisierung beruhenden Zweckrationalismus stellt. Auch als Titel vieler literarischer Texte wird ›Leben‹ geradezu zu einem »Zauberwort«, von dem man sich die Erlösung aus den kulturellen Erstarrungen der Institutionen und der Entfremdung von der Arbeit erhofft. Den Gegenbegriff zu diesem Leben bildet damit nicht das Leblose in der Natur, sondern die Zivilisation mit ihren modernen Erscheinungen, die nicht als identitätsbildend, sondern als entfremdend empfunden werden. Mit den Ausdrücken ›lebendig‹ und ›organisch‹ drückt sich dagegen die Sehnsucht nach einem einheitlichen Grund des Lebens aus. Der mit ihnen verbundene positive Wertaspekt macht diese Wörter zu eindeutigen »Pluswörtern«.[338] Dieser Wertaspekt kann dabei so sehr in den Vordergrund treten, dass eher die positive Aura des Wortes als seine genaue Bedeutung eingesetzt wird, um dem eigenen Standpunkt eine Verbindlichkeit zu verleihen.

›Leben‹ wird in der Lebensphilosophie als systematischer Begriff verstanden, der als höchster Punkt einer neu zu gründenden Wissenschaft fungieren soll, etwa im Sinne F. Nietzsches: »das Leben ist die höhere, die herrschende Gewalt [...]. Das Erkennen setzt das Leben voraus«.[339] Insbesondere W. Dilthey ist es am Ende des 19. Jahrhunderts, der ›Leben‹ in einem erkenntnis- und wissenschaftstheoretischen Sinne versteht und den Begriff zum Aufbau eines eigenen Wissenschaftszweiges, den er die *Geisteswissenschaften* nennt, einsetzen will. Für Dilthey ist ›Leben‹ einerseits generell der Titel zur Bezeichnung von Erkenntnisvoraussetzungen: »Die fundamentalen Voraussetzungen der Erkenntnis sind im Leben gegeben, und das Denken kann nicht hinter sie greifen«[340]; »Es ist also aller Zusammenhang, den unser Wahrnehmen sieht und unser Denken setzt, der eigenen inneren Lebendigkeit entnommen«[341]. Auf der anderen Seite etabliere der Lebensbegriff eine spezielle Wissenschaft, weil die Erkenntnis des Lebens über eigene »Kategorien« erfolge. Zu diesen Kategorien gehören für Dilthey das Teil-Ganzes-Schema und der Begriff der Bedeutung. Die Erkenntnisse, die das Leben betreffen, sind nach Dilthey wesentlich dadurch gekennzeichnet, dass ein Teil auf ein Ganzes bezogen wird, dass ein Element des Lebens (ein Ereignis, eine Erinnerung, eine Vorausahnung etc.) Bedeutung gewinnt für andere Elemente. Jeder Moment hat seine Bedeutung nur durch seinen Zusammenhang mit dem Ganzen des Lebens. Das Leben besteht in nichts anderem als in der Zusammengehörigkeit und wechselseitigen Bezogenheit einzelner Momente zueinander. Eine allgemeine Lebensbestimmung kann daher lauten: »Das Leben besteht in der Wechselwirkung der Lebenseinheiten«.[342] Die Wissenschaften des Lebens, die ein (jeweilig gegebenes) Leben erforschen, bestehen darin, die Zusammenhänge dieses Lebens aufzudecken. Das dafür notwendige Mittel ist für Dilthey ein *Verstehen* und *Nachvollziehen*. Das andere, fremde Leben erschließt sich also nur durch eine Beziehung auf das eigene Leben, als das »von innen Bekannte«.[343] Aber trotz aller Bemühungen Diltheys, die Geisteswissenschaften als die Wissenschaften des (menschlichen) Lebens auf ein respektables Fundament zu stellen, um sie als derart methodisch gesichertes Unterfangen den Naturwissenschaften nebenordnen zu können, betont Dilthey doch, dass das Eigentümliche des Gegenstandes gerade in den Grenzen seiner Rationalisierbarkeit besteht: Es »ist in allem Verstehen ein Irrationales, wie das Leben selber ein solches ist; es kann durch keine Formeln logischer Leistungen repräsentiert werden«.[344] Das Leben sei ein Gegenstand, der nicht ohne Weiteres »in Begriffe eingeht«; wegen der umfassenden Wechselbezogenheit seiner Glieder, der Unteilbarkeit seines Ganzen, gilt, dass ihm gegenüber »alle Begriffe zerstäuben«.[345] Das Verstehen des Lebens wird so zu dem unabschließbaren Versuch, etwas letztlich Unergründliches erschöpfend zu bestimmen. Die Kategorien von Teil und Ganzem und der Bedeutung geben an, in welchen Dimensionen sich die Teilbestimmungen entfalten. Ihrem Gegenstand gemäß können

»[Die] Umbildung der europäischen Weltanschauung [… in eine] vom Er-leben der Wesensgehalte der Welt ausgehende Philosophie […] wird sein wie der erste Tritt eines jahrelang in einem dunklen Gefängnis Hausenden in einen blühenden Garten. Und dies Gefängnis wird unser auf einen auf das bloß Mechanische und Mechanisierbare gerichteten Verstand umgrenztes Menschenmilieu mit seiner ›Zivilisation‹ sein. Und jener Garten wird sein – die bunte Welt Gottes, die wir – wenn auch noch in der Ferne – sich uns auftun und hell uns grüßen sehen. Und jener Gefangene wird sein – der europäische Mensch von heute und gestern, der seufzend und stöhnend unter den Lasten seiner eigenen Mechanismen einherschreitet und, nur die Erde im Blick und Schwere in den Gliedern, seines Gottes und seiner Welt vergaß.«

Tab. 165. Eine enthusiastische Ankündigung der Lebensphilosophie durch M. Scheler (aus Scheler, M. (1913). Versuche einer Philosophie des Lebens. Nietzsche – Dilthey – Bergson. In: Vom Umsturz der Werte. Abhandlungen und Aufsätze, Bern 1955, 311-339: 339).

sie nicht statisch konzipiert und auf einen zeitlosen Kosmos geltender Werte bezogen sein, sondern müssen es ermöglichen, das Wesen einer Dynamik, einer zukunftsoffenen Entwicklung, die nur aus sich selbst heraus strukturiert werden kann, zu erschließen.

Hinter der kulturkritischen Stoßrichtung der Lebensphilosophie steht ein letztlich metaphysisches Wissenschaftsreformprogramm, das, getragen von einer Einheits- und Ganzheitssehnsucht, selbst die erkenntnistheoretische Subjekt-Objekt-Spaltung überwinden will und sich damit auch von den Versprechungen einer begrifflichen Analyse lossagt. Man ist auf der Suche nach einem nicht vermittelten, ursprünglichen Bezug zu den Gegenständen, und das unmittelbare *Erleben* und *Verstehen* des einen Lebens durch das andere soll dies ermöglichen. Es wird über eine Aufwertung des Status der Intuition für die Erkenntnis die identifikatorische Nähe zu den Objekten gesucht. Nicht die sezierende Analyse, sondern allein die intuitive Anschauung wird nach Überzeugung der Anhänger der Lebensphilosophie den Phänomenen gerecht. In ihrer kulturrevolutionären Stoßrichtung löst sich diese Erneuerungsbewegung daher von Tendenzen der Verwissenschaftlichung der Lebensfragen an den Universitäten und findet ihre Unterstützung weniger in Kreisen der akademischen Philosophie, von der sie meist abgelehnt wird, dafür aber umso mehr in einer breiten Jugendbewegung. In einer manifestartigen Schrift zur Lebensphilosophie kündigt M. Scheler 1913 eine »Umbildung der europäischen Weltanschauung« hin zu einem »Er-leben der Wesensgehalte der Welt« mit enthusiastischen Worten an (vgl. Tab. 165).

Simmel: »große Axendrehung« und Ambivalenz

Die Erlösungserwartung, die sich in der Lebensphilosophie mit dem Lebensbegriff verbindet, lädt dem Begriff eine bezeichnende Doppelfunktion und Doppeldeutigkeit auf. Besonders deutlich zeigt sich dies in den Schriften G. Simmels. Denn Simmel stellt den Begriff des Lebens einerseits in Kontrast zu den eigentlichen Wertbegriffen, die er für die Welt des Menschen reserviert, für »Kunst«, »Kultur« und »Ideen«. So stellt er 1916-17 fest, »daß die Kunst, allgemein: die Idee, ihren Sinn und ihr Recht gerade daraus zieht, daß sie das Andere des Lebens ist, die Erlösung aus seiner Praxis, seiner Zufälligkeit, seinem zeitlichen Verfließen, seiner endlosen Verkettung von Zwecken und Mitteln«.[346] Simmel deutet die Verselbständigung von Formen des Lebens, die sich dem Leben selbst nicht mehr unterordnen, entwicklungsgeschichtlich und konstatiert eine »große Axendrehung des Lebens«: »die Formen oder Funktionen, die das Leben um seiner selbst willen, aus seiner eigenen Dynamik hervorgetrieben hat, werden derart selbständig und definitiv, daß umgekehrt das Leben ihnen dient, seine Inhalte in sie einordnet, und daß das Gelingen dieser Einordnung als eine ebenso letzte Wert- und Sinnerfüllung gilt, wie zuvor die Einfügung dieser Formen in die Oekonomie des Lebens«.[347] Alle ideengeleiteten Aktivitäten sprengen nach Simmel die Ordnung des bloß biologischen Lebens. Dazu zählt Simmel auch die erotische Liebe; auch diese ist für ihn ein Signum des »transvitalen Reiches« der Ideen des Menschen. In ihm erfolge eine Befreiung von den »Ursächlichkeiten und Zweckmäßigkeiten des primären, biologisch, egoistisch, sozialreligiös, bestimmten Lebens«.[348]

Andererseits dient der Lebensbegriff bei Simmel nicht allein als Kontrastfolie für die Ideen und Wertbegriffe des Kulturellen. Simmel bringt vielmehr auch das Transvitale wieder mit dem Begriff des Lebens in der Rolle eines Wertbegriffs in Verbindung: »Die Liebe, die etwas ganz Selbständiges, Transvitales geworden ist, an der sich die Abkehr vom Leben und dem Dienst an ihm vollzogen hat, wird in der erotischen Natur wieder zu einem Leben, wie in dem Künstler die überteleologisch gewordene Kunst«.[349] In Simmels Lebensphilosophie wird damit deutlich, wie eng beieinander die Exponierung, Depotenzierung und Resurrektion des Lebensbegriffs als Wertkategorie liegen kann.

Untergeordneter Status der Lebenswerte

Diese evaluative Ambivalenz durchzieht die Geschichte des Lebensbegriffs seit der Antike. ›Leben‹ als Wertbegriff steht die These von der Wertfreiheit des Lebens als solchem gegenüber. Deutlich wird die letztere These in einer Aufforderung, die Platon im ›Gorgias‹ seinem Sokrates in einem Gespräch in den Mund legt: »Also, Bester, sieh zu, ob nicht das Edle und Gute etwas ganz anderes ist, als das Erhalten [σῴζειν] υnd Erhaltenwerden«.[350] Zu leben (»ζῆν«) im Sinne bloßen Überlebens sei das Edle und Gute nicht. Es geht hier um die Tugend, und da ist Sokrates der Auffassung, dass diese nicht darin bestehen könne, »sich selbst und das Seinige zu erhalten, wie einer auch sonst sein möge«.[351] Wenn die Tugend und ebenso die anderen Werte aber etwas anderes sind als die Selbsterhaltung des Lebens, dann heißt das umgekehrt, dass der Begriff des Lebens seinem Wesen nach kein Wertbegriff ist.

Aristoteles betrachtet dagegen an manchen Stellen seines Werks das Leben durchaus als einen Wert für sich: »Das Leben aber gehört zu dem an sich Guten und Genussreichen«, heißt es etwa in der Nikoma-

chischen Ethik.[352] Er schränkt dies aber gleich im Anschluss insofern ein, als die wertvolle Qualität des Lebens nur für ein von Lastern freies, tugendhaftes Leben gelte. Aristoteles kann demnach auch so interpretiert werden, dass seiner Meinung nach nicht das Leben selbst, sondern allein die Tugendhaftigkeit im Leben einen Wert darstellt.

Auch in der kirchlichen Tradition lassen sich Stimmen finden, die dem Leben selbst einen Wert beimessen. So heißt es bei Augustinus und Thomas von Aquin, ein lebendiges Wesen sei *besser* (»melior«) »als jedes beliebige nicht lebendige Wesen«.[353]

Die Auffassung, dass es höhere Güter als das pure Leben gibt, bringt F. Schiller am Ende seiner ›Braut von Messina‹ (1803) bündig auf den Begriff: »Das Leben ist der Güter höchstes *nicht*«. In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird diese These v.a. von H. Rickert vertreten (s.u.). Und W. Benjamin ist 1921 der Meinung, es sei »falsch«, »niedrig« und »unedel«, das Dasein im Sinne des »bloßen Lebens« über Glück und Gerechtigkeit eines Daseins zu stellen.[354] Denn das eigentlich Wertvolle sei nicht das Leben, sondern »der Mensch« (mit seinen Werten von Gerechtigkeit oder auch Glück): »So heilig der Mensch ist […], so wenig ist es sein leibliches, durch Mitmenschen verletzliches Leben.«[355] In diesem Sinne vermerkt selbst E. Jünger am 23. November 1941 in seinem Tagebuch: »Heiliger noch als das Leben muß uns die Würde des Menschen sein«.[356]

»Leben lebt immer auf Unkosten andern Lebens«

Die fehlende Eignung des Lebensbegriffs für einen uneingeschränkten Wertbegriff hängt auch mit dessen ungebrochener Verankerung in den Naturwissenschaften zusammen: Das Leben in der Natur wird in der Biologie nicht nur als schöpferisch (in der Evolution), sondern in gleichem Maße als destruktiv (in trophisch-ökologischen Beziehungen) beschrieben. »Leben lebt immer auf Unkosten andern Lebens«, wie es F. Nietzsche in den 1880er Jahren formuliert.[357] Nietzsche knüpft daran seine These, dass »das Leben essentiell, nämlich in seinen Grundfunktionen verletzend, vergewaltigend, ausbeutend, vernichtend fungirt und gar nicht anders gedacht werden kann ohne diesen Charakter«.[358] Die Ausbeutung bezeichnet Nietzsche folgerichtig als »organische Grundfunktion«.[359] Nietzsche wird mit seinem Konzept des Lebens als etwas ungebändigt Herausbrechendes einerseits zum Wegbereiter der Lebensphilosophie, andererseits gleichzeitig zum Vorreiter der Kritik eines emphatisch positiv besetzten Lebensbegriffs, insofern für ihn das Lebendige gerade das explizit die Werte Verneinende ist, »weil Leben etwas essentiell Unmoralisches ist«.[360] Nietzsche selbst zelebriert geradezu diese Ambivalenz, wenn er ›Leben‹ zugleich als Wert- und als Unwertbegriff exponiert. Letztlich triumphiert in dem Wettstreit von Moral und Leben als eigentlicher Wert bei Nietzsche aber das Leben, denn »die Moral selbst ist ein Spezialfall der Unmoralität«[361]; daher folge: »Man muß die Moral vernichten, um das Leben zu befreien«[362], denn »alle Moral verneint das Leben«[363]. Die eigentliche Moral ist für Nietzsche also mit den moralzersetzenden Werten des »Lebens« gegeben: »jede gesunde Moral ist von einem Instinkte des Lebens beherrscht«.[364] Auf sprachlicher Ebene stellt es ein paradoxes Projekt Nietzsches dar, den Lebensbegriff zu einem stärkeren Wertbegriff machen zu wollen als den Moral- oder Wertbegriff selbst.

Assoziationen des Lebensbegriffs mit zerstörerischen Tätigkeiten finden sich 1878 auch bei dem Physiologen C. Bernard, der der Auffassung ist, jede organische Schöpfung impliziere eine Destruktion: »[L]a création organique implique la destruction organique [...]. Les êtres vivants ne peuvent exister qu'avec les matériaux d'autres êtres morts avant eux ou détruits par eux«.[365] Wäre das Leben ein Wert, dann wäre es also konstitutiv mit der Destruktion dieses Werts verbunden. Besonders drastisch schildert dies A. Schopenhauer, der die organische Welt beschreibt als einen »Tummelplatz gequälter und geängstigter Wesen, welche nur dadurch bestehn, daß eines das andere verzehrt, wo daher jedes reißende Thier das lebendige Grab tausend anderer und seine Selbsterhaltung eine Kette von Martertoden ist«.[366]

Ideengeschichtlich lässt sich der Gedanke von der lebensvernichtenden Grundlage des Lebens selbst über das 18. Jahrhundert und die Scholastik bis in die Antike zurückverfolgen (↑Tod): C. de Bonnet konstatiert 1764, im Bereich des Organischen bedeute die Zerstörung des einen Wesens die Erhaltung eines anderen (»la destruction des uns fait la conservation des autres«).[367] Zehn Jahre zuvor äußert G.L.L. Buffon den gleichen Gedanken als Notwendigkeit: Für Leben sei Zerstörung erforderlich (»pour vivre il faut détruire, & ce n'est en effet qu'en détruisant des êtres que les animaux peuvent se nourrir & se multplier«).[368]

Im Mittelalter findet sich der Gedanke vereinzelt in der Scholastik.[369] Und in der Antike bei zahlreichen weiteren Autoren, etwa bei Aristoteles, der der Auffassung ist, »daß das Vergehen des einen die Geburt des andern bedeutet und das Werden dieses Dinges das Vergehen eines andern«[370], oder bei Heraklit, bei dem es in freier Übersetzung heißt: »Diese Dinge leben den Tod jener und jene sterben das Leben

dieser«[371]. Ausgeweitet auf die anorganische Natur steht dahinter ein allgemeines Kontinuitätsprinzip, dem zufolge ein Gegenstand nicht aus dem Nichts entstehen kann.

Leben ist in biologischer Perspektive also gleichsam analytisch mit Zerstörung und Leid verbunden. Und auch umgekehrt sind Zerstörung und Leid Kategorien, die naturwissenschaftlich erst im Rahmen der Biologie Sinn machen: Einer physikalisch-chemischen Beschreibung sind sie ebenso fremd wie die Rede von ›Fehlfunktionen‹ (↑Funktion) oder ↑›Krankheit‹. Erst in biologischer Beschreibung liegen Organismen als Systeme vor, für deren Bestand bestimmte funktionale Rollen erfüllt sein müssen, und die über Mechanismen der Regulation in ihrer Integrität stabilisiert sowie in ihrer Reproduktion optimiert werden. Als offene Systeme sind Lebewesen auf den Abbau energiereicher Nahrung, d.h. auf Zerstörung von Umweltressourcen angewiesen – und gleichzeitig stellen sie funktional organisierte Körper dar, die ihrerseits einer Störung und Zerstörung unterliegen können. Die Zerstörung wird von den Lebewesen zu vermeiden gesucht, sie erfolgt aber doch unweigerlich – und verleiht ihnen damit gleichzeitig raumzeitliche Kontur, Identität und Individualität.

Rickert: Wertindifferenz der Lebendigkeit

Eine grundsätzliche Kritik erfährt die Lebensphilosophie und die mit ihr einhergehende Interpretation des Lebens- als eines Wertbegriffs in der Schrift ›Die Philosophie des Lebens‹ (1920) des neukantianischen Philosophen H. Rickert. Rickert hält den lebensphilosophischen Intuitionismus und Antirationalismus für einen Irrationalismus, gleichwohl steht er einer rationalen Lebensphilosophie aber nicht vollkommen ablehnend gegenüber[372]. Das zentrale Anliegen Rickerts besteht in einer begrifflichen Differenzierung zwischen einem wertfreien naturwissenschaftlichen Begriff des Lebens und den in den Kulturwissenschaften grundgelegten »Kulturwerten«.

Weil der Begriff des Lebens für Rickert primär ein naturwissenschaftlicher Begriff ist, gilt seiner Meinung nach, dass »die bloße Lebendigkeit für sich betrachtet wertindifferent ist«.[373] Dies wird nach Rickert schon an der Fülle des Lebens deutlich, d.h. an der Koexistenz der unterschiedlichsten Lebensformen, die ihr Leben so vielfältig führten, dass sich daraus kein gemeinsamer Wert ergebe: »Wenn der Mensch krank ist, leben die Bazillen, und wenn die Bazillen sterben, wird der Mensch gesund«.[374] Weil der Mensch hier sein Leben als Zweck und Wert setze, müsse auch der Tod der Bazillen ein Wert sein, und damit könne nicht jedes Leben wertvoll sein. Rickert resümiert, »daß das Leben als solches noch nicht als Gut gelten kann. Es bedeutet gar nichts, wenn ich bloß lebendig bin. Der Wert meines Lebens hängt allein von der Art meines Lebens oder von der Besonderheit meiner Erlebnisse ab«.[375]

Das, was ein Leben zu einem Gut macht, sind nach Rickert die Werte. Sie stellen für ihn gerade »das *Andere* des Lebens« dar.[376] Sie lassen sich nicht in den Prinzipien empirischer Erkenntnis oder gar der empirischen Erkenntnis selbst finden, sondern ihre Erkenntnis erfordere eine Distanz von dem mannigfaltigen Material der Welt. Denn es »kann doch erst der, der die bloße Lebendigkeit in diesem oder jenem Sinne zurückzudrängen vermag, ein Kulturmensch genannt werden, und erst dort gibt es Kulturgüter, wo Gebilde vorhanden sind, die zur bloßen Lebendigkeit in einer Art von Gegensatz stehen. Man muß, mit anderen Worten, das Leben bis zu einem gewissen Grade ›töten‹, um zu Gütern mit Eigenwerten zu kommen«.[377]

Zwischen dem Leben und den Werten besteht nach Rickert allein ein Verhältnis der einseitigen Bedingung: Das Leben ist Voraussetzung und Mittel dafür, dass überhaupt Werte gebildet werden können. Als dieses Mittel ist das Leben unverzichtbar. Die Erkenntnis der Prinzipien des Lebens könne aber die Werte selbst nicht erschließen oder fundieren. Werte bleiben der Biologie äußerlich, auch wenn eine Orientierung auf sie nicht anders realisiert werden kann als an Lebendem: »Das bloße Leben bleibt stets Bedingungsgut und kann Wert nur erhalten als Voraussetzung der Verwirklichung von anderen Gütern, deren Werte um ihrer selbst willen gelten. Nicht etwa steht die Kultur im Dienste des Lebens, sondern es darf nur das Leben im Dienst der Kultur stehen. Und nicht darauf, ob die Kultur mehr oder weniger ›lebendig‹ ist, sondern allein darauf kommt es an, welche Werte durch ihre Lebendigkeit verwirklicht werden. Die Lebendigkeit selbst kann nie etwas anderes als Mittel sein, und ihr Wert hängt daher allein vom Wert der Zwecke ab, denen sie dient«.[378]

Rickerts Auffassung von der Wertfreiheit des Lebens ist letztlich methodologischen Ursprungs und schließt z.T. an Kant an, der bereits 1790 einen wertfreien Lebensbegriff vertritt, wenn er argumentiert: »bestände die Welt aus lauter leblosen, oder zwar zum Theil aus lebenden, aber vernunftlosen Wesen, so würde das Dasein einer solchen Welt gar keinen Werth haben, weil in ihr kein Wesen existirte, das von einem Werthe den mindesten Begriff hat«.[379] Der Wertbegriff steht für Rickert an der Basis der Kulturwissenschaften, die er in Bezug auf die Logik ihrer Begriffsbildung den Naturwissenschaften ge-

genüberstellt. Im Wertbegriff sieht Rickert mit dem Dualismus von Wert und Unwert ein universales Differenzschema etabliert, das dem mit dem Naturbegriff verknüpften Monismus widerspreche: »[F]ür eine einheitliche Naturauffassung enthält der Begriff eines ›natürlichen Wertes‹ geradezu einen Widerspruch«.[380]

Scheler, Hartmann: Leben als Wert

Im Gegensatz zur Position Rickerts wird in den späteren, nicht selten anthropologisierenden Varianten neukantianischer Standpunkte oftmals dem Leben ein eigener Wert zugeschrieben. So versteht M. Scheler das Leben 1913-16 als eine »echte Wesenheit« und die vitalen Werte als »eine vollständig *selbständige* Wertmodalität« und ordnet sie in seiner materialen Wertelehre neben die Wertreihe des Angenehmen und Unangenehmen, die geistigen Werte und die Werte des Heiligen und Unheiligen als eine vierte Wertmodalität ein.[381] Die Begründung für diese Einordnung liegt darin, dass Scheler in den grundsätzlichen Fragen der Biologie – er nennt: die Probleme der Individuation, der Weitergabe des Erworbenen, der Fortpflanzung und der Ontogenese und Phylogenese – jeweils eine Entsprechung in ethischen Fragen sieht. Die grundlegenden biologischen Fragen lieferten ein »Gegenbild« der ethischen Fragen, und auch andere Wertebereiche fänden in »biologischen Grundvorstellungen« ihre »Wurzel«.[382] Die Selbständigkeit der vitalen Werte wird damit bereits durch ihre Hinordnung auf die kulturellen Werte eingeschränkt; Scheler bestätigt dies durch die Behauptung, dass in Bezug auf die geistigen Werte (das Schöne, Gute und Wahre) »die klare Evidenz besteht, Lebenswerte für sie opfern zu ›sollen‹«.[383]

An anderer Stelle wird das Menschliche von Scheler durch seine Opposition zu den Prinzipien des Lebens bestimmt: Das »neue Prinzip«, das das spezifisch Menschliche bestimmt, »steht *außerhalb* alles dessen, was wir ›Leben‹ im weitesten Sinne nennen können«[384]; der Mensch sei »der Asket des Lebens«[385], gekennzeichnet durch das »konstitutionelle ›Nein‹ zum Triebe«[386]. Die dem Menschen eigene Gesetzlichkeit der Vernunft oder des Geistes sei es, die seine organische Seite der Triebe koordiniere und lenke, um sie auf Werte auszurichten: »Eben der Geist ist es, der bereits die Triebverdrängung einleitet, indem der idee- und wertgeleitete geistige ›Wille‹ den idee-wertwiderstreitenden Impulsen des Trieblebens die zu einer Triebhandlung notwendigen Vorstellungen versagt«.[387] Den Lebenswerten kommt ausdrücklich keine Unbedingheit ihrer Geltung zu – und trotzdem versteht Scheler sie als Werte. Bei Scheler hat also eine Idee, die im Widerstreit mit anderen systematisch zu opfern ist, immer noch den Status eines Wertes. In seiner Rede von einer »Rangordnung der Werte« vertritt Scheler ein hierarchisches Modell, das einige Werte systematisch über andere ordnet.[388] Nach einem unter Neukantianern verbreiteten Verständnis des Wertbegriffs würden die Lebenswerte als bloße Bedingungswerte allerdings ihren Wertcharakter verlieren. Denn im strengen neukantianischen Sinne können Werte nur einander nebengeordnet, nicht aber untergeordnet werden, weil sie andernfalls ihr bestimmendes Moment einer *unbedingten* Idee verlieren würden.[389]

Ähnlich wie Scheler spricht auch N. Hartmann 1926 von dem »Eigenwert des Lebens«[390] und führt später ebenfalls eine Wertehierarchie ein: »Wie sehr immer die Moral eine Überordnung höherer Wertgesichtspunkte und Beherrschung des Trieblebens durch sie verlangen mag, die Wahrung des Naturhaften bleibt doch ein Eigenwert«[391]. Auch bei Hartmann hat das Leben aber im Wesentlichen einen instrumentellen Wert für die Entfaltung der höherrangigen geistigen Werte: »Wir kennen ein personales Wesen schlechterdings nur auf vitaler Grundlage – gleichsam auf einem Organismus aufsitzend«.[392] Befremdlich vor neukantianischem Hintergrund ist Hartmanns Auffassung, dass das Leben genau »in diesem Sinne [...] ein Eigenwert« sein soll.[393]

Kultur als Teil des Lebens

Während bei Scheler und Hartmann der Begriff des Lebens noch in einer gewissen Ambivalenz in Bezug auf das Geistige und die Werte steht – einerseits gilt der Mensch als Asket des Lebens, andererseits verkörpern die Lebewesen doch Werte –, sind spätere Autoren eindeutig und sehen den Geist und mit ihm die Kultur als einen Teil des Lebens an. In diese Richtung bewegt sich etwa E. Cassirer, wenn er 1930 gegen Scheler behauptet: »Der Geist braucht nicht mehr als ein allem Leben fremdes oder feindliches Prinzip betrachtet, sondern er kann als eine Wendung und Umkehr des Lebens selbst verstanden werden – eine Wandlung, die es in sich selbst erfährt, in dem Maße, als es aus dem Kreise des bloß organischen Bildens und Gestaltens in den Kreis der ›Form‹, der ideellen Gestalt, eintritt«.[394] ›Leben‹ ist hier wieder als integrativer Begriff gedacht, in dem sowohl die Natur- als auch die Kulturseite des Menschen eingeschlossen ist.

In diesem Sinne will es auch der Mediziner K. Goldstein 1934 vermeiden, einen Gegensatz zwischen Geist und Leben aufkommen zu lassen. Der Geist sei zu integrieren in das Leben, das Geistige

des Menschen sei Ausdruck seines Lebens. Goldstein vermag es, mit einer Unterscheidung eine Einheit zum Ausdruck zu bringen, indem er sagt: »Leben im tierischen Sein ist aber etwas anderes als Leben im menschlichen«.[395] Tier und Mensch seien zwar voneinander verschieden, sie kämen aber darin überein, lebendig zu sein, und das spezifisch Menschliche könne nur ausgehend von dieser Gemeinsamkeit bestimmt werden.

Mit diesen Versuchen, den ↑Menschen und seine Welt der ↑Kultur in das Reich des Lebendigen zu integrieren, stellt sich das Problem, zu einem spezifischen Begriff des Menschen und seiner Welt zu gelangen, in neuer Schärfe. Für Simmel und die frühen Neukantianer liegt das spezifisch Menschliche gerade darin, dass der Mensch in seinem Handeln die Ordnung des Lebens insofern verlässt, als die organischen Funktionsbegriffe nicht mehr den primären Rahmen für ihn abgeben. Soll der Mensch von dem allgemeinen Begriff des Lebens (das er mit den anderen Organismen teilt) entworfen werden, geht dieses Spezifikum verloren. In einer Rückprojektion kann zwar das, was dem Menschen als lebenstranszendenter, unbedingter Wert gilt, auch in der organischen Natur gesehen werden: Die Pflanzen können »schön« erscheinen, die Tiere »wahrhaftig« und »gut«. Als biologische Wesen verstanden, verfolgen die nichtmenschlichen Organismen diese Werte aber nicht selbst als unbedingte Ziele. Als natürliche, der Selektion unterliegende Organismen können sie keinen organischen Zweck opfern, um damit systematisch anderen, selektionstranszendenten Prinzipien zu folgen. Genau das tut aber, Rickert und Simmel zufolge, der Mensch. Um dieses auf den Begriff zu bringen, erscheint es ihnen nicht ausreichend, das Leben des Menschen als eine gewisse Erweiterung des allgemeinen Lebens der Organismen darzustellen. Das Spezifikum des Menschen in seiner Welt wird vielmehr darin gesehen, dass er »das Andere des Lebens« pflegt, dass er, wie Scheler sagt, das Leben verneinen kann, um anderen Determinationszusammenhängen als den organischen das Primat einzuräumen.

›Leben‹ als ethisch aufgeladenes Konzept

Die neukantianischen Bemühungen um eine begriffliche Trennung der Lebens- und Wertbegriffe ist im 20. Jahrhundert aber wenig Erfolg beschieden. Stark gemacht werden im Gegenteil immer wieder die ethischen Implikationen des Lebensbegriffs, die zu wiederholten Versuchen führen, eine umfassende moralische Schutzwürdigkeit alles Lebenden zu begründen (*biozentrische Position* der ↑Bioethik). Am bekanntesten ist in dieser Hinsicht A. Schweitzers Ethik des Respekts vor dem Leben. Die umfassende »Ehrfurcht vor dem Leben« besteht nach Schweitzer darin, »daß ich die Nötigung erlebe, allem Willen zum Leben die gleiche Ehrfurcht vor dem Leben entgegenzubringen wie dem eigenen. Damit ist das denknotwendige Grundprinzip des Sittlichen gegeben. Gut ist, Leben erhalten und Leben fördern; böse ist, Leben vernichten und Leben hemmen«.[396]

Bis in die Gegenwart ist diese Auffassung stark umstritten. Kritiker weisen darauf hin, dass die Grenzziehung zwischen dem Lebenden und Leblosen unklar ist, und dass nicht in allen Fällen einem Lebewesen der größere moralische Wert gegenüber einem leblosen Körper zuzuerkennen sei.[397] Denn auch nicht lebende Gegenstände können in gewisser Weise geschädigt werden (z.B. über lange Zeiträume gewachsene mineralische Gebilde wie Stalaktiten).[398] Außerdem wird argumentiert, dass nicht die Lebendigkeit als solche den moralisch relevanten Punkt trifft, sondern vielmehr andere, durch die Lebendigkeit erst mögliche Vermögen von Lebewesen, wie z.B. ihre Empfindungsfähigkeit und ihr Bewusstsein; diese eigentlich ethisch relevanten Eigenschaften kommen aber durchaus nicht allen Lebewesen zu.[399] Umstritten ist also bis in die Gegenwart, ob der Wert des Lebens mit dem Leben selbst gegeben ist, oder ob er von der Qualität des jeweils gelebten und zu lebenden Lebens abhängt.

In den jüngsten Diskussionen um Präimplantationsdiagnostik, »Früheuthanasie« und Sterbehilfe ist diese Frage von unmittelbarer praktischer Relevanz. Es wird dabei dafür plädiert, den Begriff des »unwerten Lebens« nicht zu tabuisieren und damit aufzugeben.[400] Als ein entscheidender Punkt gilt dabei, dass der Wert eines Lebens allein aus der Innenperspektive des Lebenden beurteilt werden kann. Vielfach wird in den Diskussionen für einen graduierbaren intrinsischen Wert des Lebens argumentiert, sei es in Bezug auf Formen menschlichen Lebens oder außermenschliche Lebensformen von Pflanzen über Tiere bis zu Menschen.[401]

Ein neuer Lebensbegriff für die Biologie?

Einige Autoren der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts empfinden das biologische Verständnis des Lebensbegriffs als unzureichend, um die Tiefendimension des Begriffs zu erfassen. Der Begriff diene nicht nur zur Demarkation eines naturwissenschaftlichen Aufgabenbereiches, sondern müsse als Wertbegriff mit insbesondere ethischen Implikationen verstanden werden. Das als ›lebend‹ Bezeichnete begegne nicht nur in der empirischen Wahrnehmung als äußerer Naturgegenstand, sondern auch in der inneren Erfahrung

als subjektiv Erlebtes. Zu unterscheiden sei damit ein Außenaspekt und ein »Innenaspekt des Lebens« im Sinne eines »organischen Selbstgefühls«.[402]

E.-M. Engels konstatiert 1982 als Ergebnis ihrer ausführlichen Studie über den modernen Teleologiebegriff eine zunehmende Einengung der biologischen Theoriebildung im Sinne einer »Verobjektivierung und Mechanisierung der Finalität«[403]; das Besondere des Lebens werde letztlich zu nichts anderem als einer objektiven Systemeigenschaft. Sie erblickt in dieser Tendenz einen ontologischen Reduktionismus, der der Wissenschaft der Biologie ihren eigentlichen Gegenstand raube: »In dem Maße, wie sich die Wissenschaft vom Lebendigen als *Wissenschaft* etabliert, entschwindet ihr das Leben in seiner ontologischen Eigentümlichkeit gegenüber der unbelebten Natur«.[404] Eine ontologisch nicht verkürzte Lebensauffassung hat es nach Engels mit einem ethisch aufgeladenen Konzept zu tun, dem eine Wissenschaft davon Rechnung zu tragen habe. Statt für einen naturwissenschaftlichen, wertfreien Lebensbegriff zu argumentieren, schreibt Engels: »Ebensogut könnte man den Spieß herumdrehen und argumentieren, daß sich die heutige Biologie von ihrem Denkansatz her als fragwürdig erweist und auf Grund ihrer eigenen Voraussetzungen ihren Anspruch, eine Wissenschaft vom Lebendigen zu sein, gar nicht erfüllen kann und von daher eines neuen Lebensbegriffes bedarf«.[405] Ein Desiderat der Forschung liegt für Engels demzufolge in der »Entwicklung einer neuen Lebenskonzeption, die in der Lage wäre, Lebendiges von Leblosem im nichttrivialen Sinn zu unterscheiden«.[406]

Aufgegriffen wird dieser Aufruf in den letzten Jahren u.a. von F. Kambartel (1996) und A. Krebs (2000). Beide sind, wie Engels, der Auffassung, dass die Kriterien, die Biologen für ›Leben‹ angeben: Stoffwechsel, Mutation und Reproduktion nicht hinreichten, um zwischen natürlichen und technischen Systemen zu unterscheiden. Es sei nur noch eine Frage der Zeit, bis es künstliche Systeme geben werde, die nach den biologischen Kriterien leben. Eine ernstzunehmende Intuition stelle sich aber dagegen, die künstlich geschaffenen organisierten und regulierten Systeme, angefangen bei Thermostaten und Schachcomputern und endend bei sich selbst reproduzierenden Automaten, als Lebewesen anzuerkennen. Befürchtet wird eine Nivellierung der Grenze zwischen Lebewesen und Technik, die die Einpassung des Menschen in eine durch und durch technisch geprägte Welt vorbereitet.[407] Als Antwort auf diese Bedrohung schlagen beide Autoren einen neuen, »lebensweltlichen Lebensbegriff«[408] vor, der als Alternative zu dem biologischen Begriff verstanden wird. Dieser neue Lebensbegriff soll angesichts des zunehmend technischen Verständnisses von Lebensphänomenen den tatsächlichen qualitativen Unterschied vom Leblosen zum Lebendigen auf den Begriff bringen. Er müsse damit Abhilfe schaffen in einer Situation, in der »weder die genuin biologischen noch teleologischen Kriterien des Lebens die intendierte Unterscheidung zwischen dem Lebendigen und dem (bloß) materiellen leisten können und daher in dieser Funktion aufzugeben sind« (Kambartel[409]) bzw. in der »der biologische Lebensbegriff keinen Sprung zu etwas Neuem in der Natur markiert und dadurch in die Irre führt« (Krebs[410]).

Als zentrale Bestimmungsstücke dieses Lebensbegriffs werden folgende angegeben: leibliche Empfindungen, z.B. »Schmerzempfindungen (bohrende Kopfschmerzen etwa), Geschmacksempfindungen (des Bitteren, Scharfen, Süßen usf.), Druckempfindungen« (Kambartel[411]) bzw. »Wahrnehmung oder Empfindung [...] Denn das Auftreten von Wahrnehmung und Empfindung in der Natur stellt den ersten wesentlichen Sprung über die funktionale Organisation hinaus dar« (Krebs[412]). Wesentlich ist dabei das Zugeständnis eines privilegierten Zugangs zu sich selbst bei den im eigentlichen Sinne lebenden Organismen, ein »Leben mit Innenseite«[413].

Es stellt sich allerdings die Frage, ob die Konzepte der ↑*Wahrnehmung* und ↑*Empfindung*, auf die die beiden Autoren abheben, sich dafür eignen, den Bereich des Lebendigen von dem des Nicht-Lebendigen zu trennen. Beide Konzepte sind zunächst Begriffe, die von Biologen mit einem genuin biologischen Gehalt gefüllt werden. Als so verstandene biologische Begriffe verweisen sie auf die funktionale Organisation des Organismus und erlauben keinen Sprung aus dieser Organisation heraus. Außerdem sind ›Wahrnehmung‹ und ›Empfindung‹ keine Begriffe, die im heutigen Sprachgebrauch auf Lebewesen eingeschränkt sind. Krebs selbst gesteht ihrem Computer eine Druckempfindlichkeit zu und kann sich ohne weiteres lichtempfindliche Roboter vorstellen. ›Wahrnehmung‹ und ›Empfindung‹ müssten also zumindest näher spezifiziert werden, um mit ihnen das Lebendige in einem lebensweltlich befriedigenden Sinn auszuzeichnen. Außerdem besteht bei diesen Begriffen die Gefahr, Lebewesen allein als »psycho-physische Einheiten«, die über ein »materiell realisiertes Bewusstsein« und »mentale Eigenschaften« verfügen, zu definieren – und damit Pflanzen aus dem Bereich der Lebewesen auszuschließen, wie dies K. Akerma 2007 tatsächlich vorschlägt[414] (und wie es schon Aristoteles praktiziert; s.o.; ↑Organismus).

Möglich ist es aber auch, dass der Unterschied zwischen Lebewesen und technischen Maschinen, den Kambartel und Krebs mit dem Lebensbegriff markiert sehen wollen, nicht an besonderen strukturellen Eigenschaften oder Fähigkeiten (»Kriterien«) verankert werden kann, sondern allein in ihrer unterschiedlichen Entstehungsgeschichte: Lebewesen sind Naturgegenstände, Maschinen sind intentional gestaltete Artefakte. Auch an diesem Unterschied können beträchtliche ethische und ästhetische Differenzen hängen: In seiner selbstorganisierten Entstehung ist ein Lebewesen nicht etwas Entworfenes und nicht unserer Verfügung unterworfen, sondern besteht unabhängig von unseren Interessen und konfrontiert uns mit seiner eigenen teleologischen Struktur.

»Präreflexive Vertrautheit mit dem Leben«

Bezeichnend für den Lebensbegriff ist seine ambivalente Stellung zwischen zwei epistemologischen Extremen, für die er stehen kann: das Nie-Erkennbare und das Immer-schon-Erkannte. So formuliert J.E. Hafner 1996: »Entweder Denken erklärt ›Leben‹ zum prinzipiell Unbekannten, nur Angewandten, oder es erklärt ›Leben‹ zum prinzipiell Immerschon-Bekannten«.[415] Nach der zweiten Variante ist ›Leben‹ ein unmittelbar klarer Begriff, die uns selbstverständlichste Tatsache. Die Frage nach der Bedeutung des Begriffs kann daher schon von J. Locke als eine intellektuelle Beleidigung beschrieben werden.[416] Nach dieser Auffassung ist der primäre Zugang zum Leben in der Selbsterfahrung gegeben; es besteht eine »präreflexive Vertrautheit mit dem Leben« (Hafner 1996)[417]. Vor jeder Erkenntnis ist das Leben danach immer schon von innen her bekannt: »Am besten kennen wir das Leben von uns selber durch unsere eigene Erfahrung«, wie A. Portmann 1949/55 schreibt.[418] Das eigene Erleben des Lebens gilt damit auch als Weg zur Erkenntnis fremden Lebens. Deshalb wird für Portmann die Erkenntnis der Lebewesen immer unzugänglicher, je weiter sich ihre Organisation – und damit ihre »Innerlichkeit« – von unserer unterscheidet.[419] Die Erkenntnis des Lebens anderer Lebewesen gilt also als abgeleitet. Der Ursprung des Begriffs wird im Selbstverständnis des Menschen gesehen. Nach P. Häberlin (1957) heißen die Organismen ›Lebewesen‹, »weil der uns unmittelbar gegebene Lebensbegriff auf sie übertragen wird«[420]: »Was wissen wir denn vom ›Tier‹, d.h. von seiner Lebensform, außer dem, was wir von uns in es hinein interpretiert haben«[421]. In ähnlicher Weise argumentiert A. Brenner 2009, jeder von außen kommende Versuch zur Bestimmung des Lebens sei zum Scheitern verurteilt, denn es liege bereits im Begriff, »dass Leben nur aus sich heraus begriffen werden kann, nicht jedoch von außen her«.[422] Werde das Leben nicht als das Eigene, sondern als das »Andere«, bloß Materielle begriffen, dann werde der grundsätzliche Charakter des Lebenskonzepts und der Frage nach dem Leben als »der Frage aller Fragen« verkannt und es sei damit der Weg verbaut zu einer integrativen Theorie des Lebendigen, die Geistiges und Materielles miteinander verbinden könne[423] (vgl. Tab. 166)

In der konkreten Unmittelbarkeit des jeweils eigenen Lebens und der Abstraktheit des generellen Konzepts zeigt sich eine für den Lebensbegriff grundlegende Spannung: »Nichts ist konkreter als das Leben, und nichts abstrakter als sein allgemeiner Begriff«, lässt sich mit C. Türcke konstatieren.[424]

Erkenntnisskepsis gegenüber dem Lebenden

Seit langem steht der Lebensbegriff für das nicht vollständig Erkennbare und nicht abschließend Definierbare (vgl. Tab. 166).[425] Das lebensphilosophische Grundmotiv, das den Lebensbegriff in strenge Opposition zu dem Verstehbaren überhaupt bringt, lässt sich mindestens bis ins 18. Jahrhundert zurückverfolgen. Bei J.G. Fichte heißt es 1799 in einem Brief an K.L. Reinhold: »*Leben* ist ganz eigentlich *Nicht-Philosophieren*; *Philosophieren* ist ganz eigentlich *Nicht-Leben*; und ich kenne keine treffendere Bestimmung beider Begriffe als diese. – Es ist hier eine vollkommene Antithesis, und ein Vereinigungspunkt ist [...] unmöglich«.[426] Hinter dieser Auffassung steht bei Fichte eine skeptische Haltung in Bezug auf den Nutzen der Philosophie zur Besserung des Menschen: »Nur was aus dem Leben kommt, vermag das Leben zu bilden; aber der Idealismus ist das wahre Gegenteil des Lebens. Sein eigentlicher Zweck ist Wissen, um des Wissens willen: Sein praktischer Nutzen ist nur mittelbar«.[427] Für den Philosophen Fichte folgt aus dieser Opposition jedoch nicht ein lebensfernes, selbstgenügsames Akademikerdasein. Sein Philosophieren hat das gegenteilige Ziel: »wenn meinem gesammten Wissen nichts außer dem Wissen entspricht, so finde ich mich um mein ganzes Leben betrogen. [...] Nicht bloßes Wissen, sondern nach deinem Wissen *Thun* ist deine Bestimmung [...]. Nicht zum müßigen Beschauen und Betrachten deiner selbst, oder zum Brüten über andächtige Empfindungen, – nein, zum Handeln bist du da; dein Handeln und allein dein Handeln bestimmt deinen Werth«.[428] – Mit dem Antagonismus von ›Leben‹ und ›Philosophie‹ schließt Fichte an Platons bekanntes Bonmot an: »Philosophieren bedeutet, sterben zu lernen«.[429]

»Die organischen Körper sind nicht zu jeder Zeit fähig, die aus den Gesetzen der bloß physischen Kräfte nicht zu erklärenden Erscheinungen hervorzubringen. Den Zustand, in welchem sie dazu fähig sind, bezeichnen wir mit der Benennung: *Leben*« (Roose 1797, 13).

»Das Leben ist der zu seiner Manifestation gekommene Begriff, der deutlich gewordene, ausgelegte Begriff, dem Verstande aber zugleich am schwersten zu fassen, weil für ihn das Abstrakte, Tote, als das Einfachste am leichtesten zu fassen ist« (Hegel 1817/30, II, 37, §251).

»La plus grande, la plus difficile question que l'on puisse faire, après celle sur Dieu même, est cette demande; qu'est-ce que la vie?« (Virey 1821, 434).

»In dein Auge schaute ich jüngst, oh Leben! Und in's Unergründliche schien ich mir da zu sinken. Aber du zogst mich mit goldner Angel heraus; spöttisch lachtest du, als ich dich unergründlich nannte« (Nietzsche 1883-85, 140).

»L'intelligence est caracterisée par une incompréhension naturelle de la vie« (Bergson 1907, 166).

»[Es] ist in allem Verstehen ein Irrationales, wie das Leben selber ein solches ist; es kann durch keine Formeln logischer Leistungen repräsentiert werden« (Dilthey ca. 1910, 218).

»Das Geschehen, um welches es hier geht [d.i. das Leben], ist eben in einer Schicht heimisch, die nicht mehr Natur und noch nicht Geist ist, an die folglich das begriffliche Denken weder von außen noch von innen recht herankommen kann« (Litt 1923, 42f.).

»Die Wahrheit des Lebens scheint nirgends anders als in seiner reinen Unmittelbarkeit gegeben und ihr beschlossen zu sein – alles Begreifen und Erfassen des Lebens aber scheint eben diese Unmittelbarkeit zu bedrohen und aufzuheben. […] Nicht in irgendeiner Form der Repräsentation, sondern nur in der reinen Intuition läßt sich der ursprüngliche Gehalt des Lebens erfassen« (Cassirer 1923-29, I, 48f.).

»Der Begriff des Lebewesens hat die gleiche Unbestimmtheit wie der der Sprache« (Wittgenstein 1929-48, 356).

»Vermutlich ist für uns von allem Seienden, das ist, das Lebe-Wesen am schwersten zu denken, weil es uns einer seits in gewisser Weise am nächsten verwandt und andererseits doch zugleich durch einen Abgrund von unserem ek-sistenten Wesen geschieden ist« (Heidegger 1946, 17).

»In diesem Erlebnis [der lebendigen Gestalten der Pflanzen und Tiere] ist die Gewissheit, dass in den Oranismen uns ein Geheimnis begegnet, das dem unseres eigenen Lebens verwandt ist, dass in diesen Gestalten eine besondere Seinsweise sinnfällig vor uns ist, welche in verschiedenem Masse und verschiedener Art von ihrer Innerlichkeit kündet« (Portmann 1948, 244).

»Biologische Vorgänge lassen sich nie so bestimmt und eindeutig vorhersagen, wie kausalmechanische Prozesse« (von Uexküll 1949, 16).

»[D]ie tiefe Rätselhaftigkeit des Organischen« (Hartmann 1951, 24).

»›[D]as Leben‹ […hat] keinerlei eigentliche Struktur« (Binswanger 1956, 397).

»Es sind keine biologischen Gesetze, sondern es ist gerade im Gegenteil der Einschlag des gesetzlich nicht Faßbaren, des Unerwarteten, des Neuen, des Schöpferischen, an dem wir erkennen, ob etwas lebendig ist« (Sachsse 1971, 243).

»Die Erfahrung des Lebens bedeutet die Erfahrung eines Gegenständlichen, von dem das Subjekt sich selbst nicht abzuheben vermag und demgegenüber es in seinem Selbstbegriff als rein ›transzendentales‹ Denkvermögen scheitert« (Simon 1973, 844).

»Ich halte es für einen überaus glücklichen Umstand, daß die Multidemensionalität des Lebendigen sich einfachen oder komplizierten wissenschaftlichen Erklärungen entzieht. Man kann sie nur staunend bewundern, wenn man sie nicht in einem Geschwafel von hinkenden Modellversuchen begraben will« (Chargaff 1993-94, 5).

»Es scheint so, daß in unserer Kultur das Leben dasjenige ist, was nicht definiert werden kann, aber gerade deswegen unablässig gegliedert und geteilt werden muß« (Agamben 2002, 23).

»Das Leben ist [...] von der Art, dass es sich einem begrifflichen Zugang versperrt. Leben, dieses bewegte und nur in Bewegung zu verstehende Phänomen, stirbt gleichsam ab, wenn man es in das feste Korsett eines Begriffs presst« (Brenner 2009, 72f.).

Tab. 166. Erkenntnisskepsis gegenüber dem Lebenden: das Leben als das Gesetzlose, nicht Erkenn- oder Definierbare.

Erkenntnisskepsis gegenüber dem Lebendigen findet sich besonders prägnant auch in G.W. Hegels Philosophie des Organischen. Für Hegel ist das Lebendige als Individuum durch eine Unmittelbarkeit gekennzeichnet, die erst im »Gattungsprozeß« aufgehoben wird, in dem die besonderen Einzelheiten des stets individuellen Lebens untergehen und eine neue Bestimmtheit einer für sich seienden Allgemeinheit entsteht (s.o.): »In der Begattung erstirbt die Unmittelbarkeit der lebendigen Individualität; der Tod dieses Lebens ist das Hervorgehen des Geistes«.[430] ›Leben‹ umfasst also sowohl das konkrete Individuelle als auch das abstrakte Allgemeine, das im »Gattungsprozeß« entsteht. Hegel nennt das Leben daher den

»zu seiner Manifestation gekommenen Begriff«; er sei dem Verstand »am schwersten zu fassen, weil für ihn das Abstrakte, Tote, als das Einfache am leichtesten zu fassen ist«.[431]

Auch für viele empirisch arbeitende Naturforscher gilt die Erkenntnis der Phänomene des Lebens als ein schwieriges Problem – oder sogar als das schwierigste, wie es 1821 J.-J. Virey beschreibt (vgl. Tab. 166). Als ein Grund für die Schwierigkeit gilt die ausgeprägte Vielfältigkeit der Lebenserscheinungen. Der Physiologe X. Bichat kontrastiert Ende des 18. Jahrhunderts die Variabilität der Lebensphänomene mit der Invarianz und Statik der physikalisch-chemischen Phänomene.[432] 1824 äußert sich auch J. Müller vorsichtig, indem er schreibt, die Physiologie könne »nur die Bedingungen des Lebens erörtern, nicht aber mit dem Lebendigen selbst sich befassen«.[433]

Bemerkenswerterweise hält allerdings E. Du Bois-Reymond 1872 das Leben nicht wie das Wesen der Materie und Kraft auf der einen Seite und das Bewusstsein auf der anderen Seite für einen Gegenstand, der sich naturwissenschaftlicher Erkenntnis prinzipiell entzieht. Weil das Leben wesentlich auf Phänomenen der Bewegung beruhe, sei es ein letztlich mechanisches Problem.[434] In Du Bois-Reymonds berühmter Wortwahl gehören die Erscheinungen des Lebens zwar noch zu dem Bereich des noch nicht genau Erkannten, des *Ignoramus*, aber im Gegensatz zum Wesen von Materie, Kraft und Bewusstsein seien sie grundsätzlich erkennbar und seien daher nicht zum *Ignorabimus* zu rechnen. Die vollständige Erkenntnis der Phänomene des Lebens wird also in Aussicht gestellt.

H. Bergson: Alle begrifflichen Rahmen bersten

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird die Skepsis gegenüber der Erkennbarkeit des Gegenstandes, der ›Leben‹ genannt wird, zu einem zentralen Punkt in der Lebensphilosophie H. Bergsons. Bergson sieht das menschliche Erkenntnisvermögen (»l'intelligence«) als ein Instrument an, das im Zusammenhang mit seiner Anpassung an die Umwelt entstanden ist. Die Begriffe des Verstandes seien daher wesentlich durch ihre Leistung der Repräsentation der (materiellen) Umwelt geprägt. Die intellektuelle Erkenntnis trage somit dort am weitesten, wo es um starre, diskontinuierliche, räumlich und zeitlich fixierte – kurz: um die leblosen Gegenstände geht. Zur Erfassung des Lebendigen in seiner unüberschaubaren zeitlichen Erstreckung sei der Verstand, der selbst erst als ein Glied des Prozesses des Lebens entstanden ist, aber nur sehr begrenzt in der Lage: »notre pensée, sous sa forme purement logique, est incapable de se représenter la vrai nature de la vie, la signification profonde du mouvement évolutif. Créer par la vie, dans des circonstances déterminées, pour agir sur des choses déterminées, comment embrasserait-elle la vie, dont elle n'est qu'une émanation ou un aspect?«[435]

Für Bergson besteht das Wesentliche des Lebens in der Entwicklung – aber gerade zu ihrer Erkenntnis tauge unser Verstand am wenigsten: »L'intelligence n'est point faite pour penser l'évolution, au sens propre du mot, c'est-à-dire la continuité d'un changement qui serait mobilité pure«.[436] Alle Rahmen bersten, in die wir versuchen, das Leben zum Zweck seiner Erkenntnis zu sperren, so Bergsons Meinung. Selbst zur Erfassung der elementaren Einheit des Lebens, des individuellen Organismus, reichten unsere an mechanischen Verhältnissen geschulten Begriffe nicht aus, weil wir nicht sagen könnten, wo der Organismus beginne und wo er ende, ob er – selbst zusammengesetzt aus einer Vielzahl von Elementarorganismen, den Zellen – Eines oder Vieles sei. Bergson verwendet zur Charakterisierung der nur unzulänglichen Erkenntnis des Lebens durch den Verstand das Bild einer Kurve, die in Tangenten zerlegt wird: So wie die Tangenten den Verlauf der Kurve nur annähernd abbilden können, seien auch die physikalisch-chemischen Gesetze nur annähernd dazu in der Lage, das Wesen des Lebens zu erfassen.[437] Wesentlich für das Leben seien die schöpferischen Entwicklungsprozesse, die weder eine an Wiederholungen und Gleichförmigkeiten ausgerichtete mechanistische Interpretation noch eine um Selbsterhaltung und Stabilisierung des Gegebenen kreisende finalistische Sicht in den Blick bekämen.[438]

Als adäquate Erkenntnisform des Lebens akzeptiert Bergson allein eine auf Intuition aufbauende und nicht dem Denken, sondern dem Handeln verpflichtete künstlerische Erkenntnis. Diese schließt, im Gegensatz zur distanzierenden theoretischen Erkenntnis, Spontaneität und Verspieltheit ein. Das sich jenseits von Zweckmäßigkeiten bewegende freie Spiel der Kunst sei am ehesten geeignet, die Schöpferkraft des Lebendigen, die ständige Entstehung neuer Formen zu erkennen: »car l'art vit de création et implique une croyance latente à la spontanéité de la nature«.[439] Die Intuition ist dabei eine Erkenntnisform, die Bergson direkt als eine organische Leistung versteht; sie sei vom Leben unmittelbar selbst geformt, sie bilde den sich seiner selbst bewusst gewordenen Instinkt, ausgezeichnet durch die Fähigkeit, sich mit dem Objekt zu identifizieren, erkennbar an der sympathischen Berührung, die uns mit allen Lebewesen verbindet.[440]

Im Anschluss an Bergson findet sich die Einschätzung der Intuition als der eigentlich dem Leben an-

gemessenen Erkenntnisform bei zahlreichen Philosophen. So ist in den 1920er Jahren für E. Cassirer das Leben, gegeben in seiner »reinen Unmittelbarkeit«, ausdrücklich allein durch die Intuition erkennbar. Jede Erkenntnis durch Repräsentation mittels des Symbolischen sei auf eine Zerlegung und Aufteilung des Lebens angewiesen. Aber nur in einem ursprünglichen, intuitiven Erkennen, das jeder mittelbaren Gestaltung vorausliegt, »scheinen wir an den eigentlichen, den echten Kern des Lebens zu rühren, der aber als ein schlechthin einfacher, in sich selbst verschlossener Kern erscheint«.[441]

›Leben‹ als erkenntnistheoretische Kategorie

Erkenntnisskepsis gegenüber dem, was als ›Leben‹ bezeichnet wird, zeigt sich auch bei L. Wittgenstein. Er formuliert dies sprachkritisch: Die Probleme, die mit dem Leben verbunden sind, hätten nicht die Form eines Satzes und seien daher auch nicht wahrheitsfähig und könnten nicht in einer Wissenschaft behandelt werden; ihre Lösung zeige sich darin, dass sie »verschwinden«: »Wir fühlen, dass selbst wenn alle möglichen wissenschaftlichen Fragen beantwortet sind, unsere Lebensprobleme noch gar nicht berührt sind. Freilich bleibt dann eben keine Frage mehr; und eben dies ist die Antwort«.[442] Auch wenn sich Wittgenstein hier mehr auf das Kultur- und Gefühlsleben des Menschen als auf das organische Leben bezieht, ist es doch nicht unabhängig davon gedacht – wie sich auch in diesem Satz Wittgensteins zeigt: »Der Begriff des Lebewesens hat die gleiche Unbestimmtheit wie der der Sprache«[443].

Lebensphilosophisch wird also die Möglichkeit der Vergegenständlichung von Lebensphänomenen bestritten: Das Lebende existiert nach seinem eigenen, uns unbekannten Gesetz; es entzieht sich unserem erklärenden Zugriff. Das Lebendige ist geradezu als etwas konzipiert, das das menschliche Erkenntnisvermögen übersteigt. So verstanden ist ›Leben‹ also kein Gegenstand der Natur, sondern eine erkenntnistheoretische Kategorie. Sie bildet den zentralen Begriff einer »Semantik des Unbestimmten« (G. Gamm).[444]

›Leben‹ markiert insofern eine Stelle in der Sprache, die definitionsgemäß für das gedanklich nicht voll zu Durchdringende einsteht. Lebend ist dasjenige, in dem die Erkenntnissubjekte in einem umfassenden, über die Biologie hinausgehenden Sinne stecken. Das Leben kann damit nicht – zumindest nicht in erschöpfender Weise – zum Gegenstand einer exakten Wissenschaft werden. In wissenschaftlicher Analyse verliert es seinen Charakter des Lebens und wird zur bloßen Materie oder Organisation. In diesem Sinne ist das Leben ein Grenzbegriff, der das Ende des begrifflich klar Erkennbaren markiert. Bei J. Simon heißt es 1973: »Die Erfahrung des Lebens bedeutet die Erfahrung eines Gegenständlichen, von dem das Subjekt sich selbst nicht abzuheben vermag und demgegenüber es in seinem Selbstbegriff als rein ›transzendentales‹ Denkvermögen scheitert«.[445] Die erkenntniskritische Kategorie des Lebens bezieht sich nach Simon auf »alles, was von den allgemeinen Begriffen des Verstandes her nicht aufzulösen ist. Es *soll* nicht aufgelöst werden, weil wir ein Bedürfnis haben, es ›in seiner Art‹ als eine in empirischen Begriffen bezeichnete Einheit gegenüber dem Bedürfnis des Verstandes ›bestehen‹ zu lassen«.[446] In der Verwendung des Lebensbegriffs äußert sich damit ein expliziter oder impliziter Verzicht auf Erkenntnismöglichkeiten; dieser Verzicht ist normativ in dem Begriff verankert: »Von Leben aber sprechen wir, insofern unsere einteilenden Begriffe gerade etwas bedeuten sollen, das sich den Einteilungen durch uns in sein eigenes ›Inneres‹ entzieht«.[447]

In diesem Sinne ist auch C. Rehmann-Sutter 2000 der Auffassung, der Begriff ›Leben‹ bezeichne etwas in der »Realität« und »beyond the realm of language«[448]; Leben könne nur beschrieben, nicht aber definiert werden. Diese besondere Realität wird dem Leben deshalb zugeschrieben, weil jedes Lebewesen als ein Zentrum eines jeweils eigenen Universums angesehen werden kann: »Das Wesen des Lebewesens liegt in seiner eigenen individuellen Fülle des Daseins«.[449]

Leben als Selbstzweck und Für-sich-Seiendes

Die Konzipierung des Lebendigen als eines Gegenstandes, der sich einer vollständigen Erkenntnis entzieht, ist damit nur die negative Seite der positiven Bestimmung, nach der das Lebendige wesentlich ein Sein für Sich hat; das Lebendige gilt als *Selbstzweck* (↑Zweckmäßigkeit). Diese Bestimmung des Lebendigen ist alt und schließt an das antike Verständnis des Lebendigen als dem Sich-selbst-Bewegenden an (↑Selbstbewegung). In diesem Sinne beurteilt Meister Eckhart das Leben als das, »was von innen her aus sich selbst bewegt wird«[450]; das Leben lebe »aus seinem eigenen Grunde«[451].

Eine besondere Konjunktur erlebt diese Beschreibung des Lebens zur Zeit der Romantik. Ein Lebewesen wird verstanden als eine in sich geschlossene ↑Ganzheit, die aus harmonisch ineinandergreifenden Gliedern besteht (↑Organismus). Die angemessene Erkenntnis geht daher nicht von der isolierenden Analyse aus, sondern von einem beobachtenden Hinzutreten zur jeweils eigenen, selbstbezüglichen

Dynamik des Lebendigen, in dem dieses in seinen eigenen Gesetzen erfahren wird. Poetisch beschreibt dies Goethe in einem Fragment: »Die Art die Naturprodukte in sich selbst zu betrachten ohne Beziehung auf Nutzen oder Zweckmäßigkeit, ohne Verhältnis zu ihrem ersten Urheber, bloß als lebendiges Ganze, das eben, weil es lebendig ist, schon Ursache und Wirkung in sich schließt, an das wir also hintreten und von ihm selbst Rechenschaft fordern können, dem wir zutrauen können, daß es uns Auskunft über die Art seines Daseins geben werde«.[452] Die Eigengesetzlichkeit, Spontaneität und Unvorhersagbarkeit des Lebensgeschehens steht hier im Zentrum. Das Lebendige bezeichnet einen Gegenstand, sofern er nicht in einen Verwertungszusammenhang eingebunden ist, sondern für sich besteht, nicht genutzt und nicht dienstbar gemacht wird.

Die Darstellung der Lebensphänomene als Ergebnis der Interaktion der Teile von Lebewesen enthält eine Betonung dynamischer und autonomer Systemaspekte, die einerseits im Gegensatz zur älteren Maschinentheorie des Lebens steht und andererseits den späteren Transformations- und Evolutionstheorien des Lebens den Weg öffnet.[453] Werden Lebewesen als *Bildungen* (Goethe; ↑Morphologie) und *sich selbst organisierende Wesen* (Kant; ↑Selbstorganisation) beschrieben, dann liegt die Vorstellung von Umbildungen und Umorganisationen nicht fern. Die romantische Naturphilosophie des frühen 19. Jahrhunderts kann also als wichtige Vorbereiterin der darwinschen Evolutionstheorie gesehen werden.

Die Fähigkeit zur Veränderung nach Maßgabe eigener Bedingungen und Voraussetzungen wird dabei immer wieder als ein Charakteristikum der Lebewesen verstanden. Bei K.C.F. Krause erscheint 1828 diese Eigenschaft der Lebewesen geradezu als ihr zentrales Definitionsmerkmal: »diejenigen Wesen leben, die sich in der Zeit aus eigener Kraft stetig so verändern, dass sie selbst der Grund davon sind, dass sie diese und jene Beschaffenheit annehmen.«[454]

Im 20. Jahrhundert erscheint das Theorem der Selbstbezüglichkeit und Systemspezifität der Lebensphänomene im Rahmen verschiedener biologischer Theorien, so in der Konstruktionsmorphologie (↑Morphologie) und Wahrnehmungsphysiologie (↑Wahrnehmung). Für den Zoologen A. Portmann manifestiert sich 1948 in der »Tiergestalt« die Einheit und »Innerlichkeit« eines Lebens, die vor der Wissenschaft Momente eines »Geheimnisses« und des »Unsagbaren« bewahren (vgl. Tab. 166).[455] Deutlich wird der Aspekt der Selbstbezüglichkeit der Organismen auch in der Umwelttheorie J. von Uexkülls (↑Umwelt). Nach dieser Theorie erzeugen die Organismen jeweils ihre eigene Welt von Bedeutungen. Es wird dabei durch den Bau eines Organismus festgelegt, was er wahrnimmt und was für ihn von Relevanz ist. Ein wahres Verstehen der Organismen erschließt sich also nur aus der Innenperspektive des jeweiligen Lebewesens.

Prägnant ist die Interpretation des Lebendigen als Folge seiner Selbstbestimmung in der existenzialistisch getönten Biologie J. Monods. Dort heißt es, »die Struktur eines Lebewesens« verdanke »fast nichts der Einwirkung äußerer Kräfte, aber alles – von der allgemeinen Gestalt bis in die kleinste Einzelheit – seinen inneren, ›morphogenetischen‹ Wechselwirkungen«. Diese Struktur zeige »eine klare und uneingeschränkte Selbstbestimmung, die eine quasi totale ›Freiheit‹ gegenüber äußeren Kräften und Bedingungen einschließt«.[456] Ihre eigene Determination nach inneren Gesetzen stelle sich der Subsumtion der Lebenserscheinungen unter allgemeine Gesetze in den Weg.

Zirkularität des Lebensbegriffs

Die Beschreibung der Lebenserscheinungen als selbstbezüglich kann sich in einer besonderen teleologischen Zirkularität in der Frage und Antwort nach dem Leben manifestieren. Denn eine häufige Antwort auf die wieder geläufig gewordene Frage nach dem Sinn des Lebens lautet, dass dieses in dem Leben selbst liege: »Der Zweck des Lebens ist das Leben selbst«, formuliert J.W. von Goethe im Februar 1796 in einem Brief an H.J. Meyer[457]. Ähnlich heißt es ein Jahrhundert später: »Der Sinn des Lebens ist, das Leben zu erhalten« (mit der Einschränkung: »nur nicht für sich allein, sondern zugleich für andere, für alle«) (Schrempf 1895)[458], oder knapper: »Der Sinn des Lebens ist das Leben selbst« (Angermann 1922)[459]. G. Simmel argumentiert in seiner Nietzsche-Interpretation von 1906: Wenn das Leben auf keinen ihm gegenüber jenseitigen Endzweck entworfen gedacht werde und in sich dynamische Momente der Entwicklung enthalte, dann »kann das Leben selbst zum Zweck des Lebens werden«.[460]

Indem das Leben nach seinem Sinn und Wert befragt wird, wird es zum Mittel für den Zweck eines ihm gegenüber Jenseitigen gemacht. Das Leben wird entworfen als etwas, das eines Sinnes und Wertes bedarf; das Leben wird als Mittel für einen Zweck, der jenseits von ihm steht, verstanden (ein lange Zeit primär religiöser Topos; s.o.). Aber eine starke Intuition wehrt sich dagegen, das Leben als ein bloßes Mittel zu lebenstranszendenten Zwecken zu machen. Das Leben selbst ist doch immer wieder die Antwort auf die Frage nach dem Sinn des Lebens. Der Lebensbegriff hat also offenbar die Funktion, sowohl

ganzheitliche Fragen zu provozieren als auch sie zu beantworten. In dieser zirkulären Struktur liefert er einen Anfangs- und Endpunkt des inhaltlichen Argumentierens.

In der Tautologie der Gleichheit von Frage und Antwort nach dem Leben drückt sich auch die Offenheit und fehlende Teleologie des Lebens aus: Etwas ist lebend, sofern es nicht auf einen Zweck festgelegt ist. Seine Grundstruktur ist die Freiheit und Flexibilität seiner Organisation, die damit gerade der starren Funktionalität einer Maschine entgegengesetzt ist. Mit P. Valéry gesagt: »Wenn das Leben ein Ziel hätte, wäre es keines mehr« (»Si la vie avait un but, elle ne serait plus la vie«).[461]

Dominanz des Naturwissenschaftlichen

Der lebensphilosophische Impuls, den Ausdruck ›Leben‹ quasi im Sinne einer erkenntnistheoretischen Kategorie zur Bezeichnung des nicht vollständig Erkennbaren zu verwenden, findet mit den rasanten Fortschritten der Biologie im 20. Jahrhundert immer weniger Resonanz. Eine zunehmende Dominanz entwickelt das naturwissenschaftliche Verständnis des Begriffs, das einen kausal erklärbaren und in Komponenten zerlegbaren Gegenstand bezeichnet. Die meisten Enzyklopädien des 20. Jahrhunderts erklären den Begriff primär oder sogar ausschließlich im naturwissenschaftlichen Sinne. Bemerkenswert ist dies, weil kaum ein anderer Ausdruck so sehr geeignet ist, auch die einzigartig-individuelle, private und unmittelbare Erfahrung des eigenen Daseins auf den Begriff zu bringen.

Die Dominanz des Naturwissenschaftlichen im Lebensbegriff ist allerdings keine Errungenschaft des 20. Jahrhunderts. An dem Begriff schlägt sich seit langem der Wettstreit der Disziplinen und Einstellungen nieder. So wendet sich schon F.W.J. Schelling gegen das Verständnis des Lebens als des Unerkennbaren (bei Kant[462]) und plädiert für dessen naturwissenschaftliche Analyse: »Es ist ein alter Wahn, daß Organisation und Leben aus Naturprincipien unerklärbar seyen. – Soll damit so viel gesagt werden: der erste Ursprung der organischen Natur seye physikalisch unerforschlich, so dient diese unerwiesne Behauptung zu nichts, als den Muth des Untersuchers niederzuschlagen. Es ist wenigstens verstattet, einer dreisten Behauptung eine andre ebenso dreiste entgegen zu setzen, und so kommt die Wissenschaft nicht von der Stelle. Es wäre wenigstens Ein Schritt zu jener Erklärung gethan, wenn man zeigen könnte, daß die Stufenfolge aller organischen Wesen durch allmählige Entwicklung Einer und derselben Organisation sich gebildet habe«.[463]

In wissenschaftstheoretischen Analysen wird versucht, die spezifischen Erkenntnisbedingungen des Lebendigen möglichst präzise zu explizieren. Dabei wird auch nach Erklärungen dafür gesucht, dass das Lebendige als das Unerkennbare, Selbstbezügliche, sich der objektiven Erkenntnis Entziehende erscheint. Viele Analysen führen dabei auf die Begriffe der ↑Ganzheit und der zweckmäßigen ↑Organisation (s.o.). Nach L. von Bertalanffy ergibt sich die Begrenztheit aller Analysen des Lebendigen daraus, dass ›Leben‹ wesentlich ein »Systemzustand« ist, der nicht durch die Analyse von Einzelvorgängen erschlossen werden kann.[464] Mathematisch können Lebewesen durch Größen beschrieben werden, die in einer nicht-linearen Abhängigkeit voneinander stehen und damit eine Unvorhersagbarkeit der Entwicklung bedingen. Thermodynamisch erscheinen sie als offene Systeme, die sich fern des thermodynamischen Gleichgewichts in einem Zustand geringer Entropie erhalten, indem sie durch ihren Stoff- und Energiedurchsatz Entropie in der Umwelt erzeugen und über Bifurkationspunkte Transformationen in eine unbestimmte Richtung durchlaufen (↑Bedürfnis; Selbstorganisation).

Sprachpolitik mit dem Lebensbegriff

Ein Grund für die Dominanz des Naturwissenschaftlichen im heutigen Verständnis des Lebensbegriffs sind vermutlich auch ökonomische Interessen, die mit der Begriffsverwendung verbunden sind. ›Leben‹ bildet eines der im öffentlichen Sprachgebrauch attraktivsten Wörter, und so ist es kein Wunder, dass viele Wirtschaftsunternehmen es in einem fest mit dem Markennamen verbundenen Slogan benutzen – darunter nicht wenige Pharmaunternehmen (z.B. die Bayer AG seit 2004 mit dem Claim »Science for a better life«, entwickelt von der Werbeagentur BBDO). Aus der Perspektive der pharmazeutischen Industrie bildet ›Leben‹ ein allseits beachtetes ökonomisches Gut, das notorisch gefährdet ist und in naturwissenschaftlich kontrollierten Verfahren mit chemischen Produkten geheilt oder stabilisiert werden kann. Aber auch der Biologie selbst, die für sich den Titel ›Lebenswissenschaft‹ in Anspruch nimmt (↑Biologie), sichert der Bezug zu diesem schönen Wort öffentliche Aufmerksamkeit und Gelder. Und selbst zunächst lebensferne kostspielige Aktivitäten wie Raumfahrtmissionen werten sich vielfach dadurch auf, dass sie in Aussicht stellen, etwas zum Verständnis des Lebens (und sei es auf anderen Planeten) beizutragen.

Mit dieser fortschreitenden Integration des Lebensbegriffs in das technisch-instrumentelle Handeln

wird dieser zunehmend unbrauchbar zur Bezeichnung von Phänomenen, die jenseits der Erkenntnis oder gar Erkenntnismöglichkeit stehen. Der Lebensphilosophie hat die Biotechnologie ihr Verständnis ihres Titelbegriffs destruiert. Leben wird mehr und mehr zu der technisch beherrschbaren Funktionalität der Teilsysteme eines Organismus. Der Raum für das Geheimnisvolle, das prinzipiell dem Verstehen Entzogene, das die Lebensphilosophie mit dem Begriff verband, verschwindet zusehends. Die von M. Weber diagnostizierte Entzauberung der Welt zeigt sich daher in kaum einem Phänomen deutlicher als in dem schwindendenden Wert des modernen Lebensbegriffs für eine Lebensphilosophie.

Der »reduzierte Lebensbegriff« der Biologie

Trotz seiner starken naturwissenschaftlichen Bezüge ist der Begriff des Lebens kein genuin und spezifisch naturwissenschaftlicher Begriff. In gewisser Weise ist das Lebendige in biologischen Untersuchungen immer schon vorausgesetzt und liegt vor jeder wissenschaftlichen Analyse bereits in sehr unterschiedlichen Beschreibungskontexten vor. Einige Wissenschaftstheoretiker schließen daraus, dass »›das Leben‹ nicht der Gegenstand wissenschaftlicher, damit a fortiori biologischer Bemühung sein kann«.[465] Andere argumentieren, der ganze Ansatz der Definition »des Lebens« sei fragwürdig, weil ihm die Annahme einer besonderen Substanz oder Kraft des Lebens zugrunde liege, diese aber gerade durch die Fortschritte der Biologie widerlegt sei. Definiert werden könne zwar nicht »das Leben«, aber doch »der Prozess des Lebens«, meint etwa E. Mayr 1982.[466] ›Leben‹ ist für Mayr allein die »Reifikation« des Lebensprozesses.

Wegen der ausgeprägten außerwissenschaftlichen Bezüge ihres zentralen Konzepts ist die Biologie offenbar eine Wissenschaft, die ihren Gegenstand nicht ganz für sich hat: ›Leben‹ wird seit der Antike so konzipiert, dass es nicht allein naturwissenschaftlich verstanden werden kann. Die Biologie als naturwissenschaftliche »Lebenswissenschaft« (↑Biologie) vermag es also nicht, ihren Gegenstand erschöpfend darzustellen und zu erklären. Im 20. Jahrhundert ist dieses methodisch beschränkte Potenzial der Biologie, d.h. die die Biologie überschreitende Semantik von ›Leben‹, fest in dem Selbstverständnis der meisten Biologen verankert. So heißt es 1930 bei L. von Bertalanffy, die Aufgabe einer »Lebenswissenschaft« sei nicht allein die Vermehrung der »Kenntnisse vom Lebensgeschehen«, sondern auch »die geistige Bearbeitung dieser Ergebnisse«.[467] Das, was die Biologie an ihrem Gegenstand ›Leben‹ behandelt, gilt nicht als das Ganze des Gegenstandes. Der Biologie wird insofern ein »reduzierter Lebensbegriff« zugeschrieben (Markschies 2005).[468]

Ob es eine Wissenschaft geben kann, die sich dem Lebensbegriff in seiner unreduzierten Form annehmen kann, ist eine kaum gestellte Frage. Gegen eine Privilegierung der Biologie vertritt H. Böhme 2000 die These, »dass die Kulturwissenschaften völlig unverzichtbar sind, um den Horizont des menschlichen Lebens in seiner unreduzierten Weite offen, selbstreflexiv und entscheidbar zu halten«.[469] Es ist offenbar in erster Linie der Begriff des *menschlichen* Lebens, der das Lebenskonzept insgesamt komplex macht, zu komplex für eine einzelne Wissenschaft. Ebenso wie von ›Mensch‹ (und vielleicht noch von ›Geist‹ und ›Bewusstsein‹) kann es also auch von ›Leben‹ nur eine Pluralität von Wissenschaften geben, die erst zusammen dem Gegenstand gerecht werden. Anders gesagt: Der Biologie ist es in ihrer langen Geschichte nicht gelungen, ihren Gegenstand begrifflich so zu fassen und zu benennen, dass sie exklusiv für diesen zuständig wäre. Begriffspolitisch war es offenbar von Vorteil, den Grundbegriff so zu modellieren, dass er offen bleibt für fachexterne Semantiken.

Zugleich Irrelevanz und Zentralität

Das wohl Bezeichnendste an der aktuellen Stellung des Lebensbegriffs ist seine hohe Ambivalenz: »Das Wort ›Leben‹ ist heute gleichzeitig nichtssagend und geladen, kaum der Analyse wert und doch eine Kampfansage«, wie es B. Duden 1991 formuliert.[470] Den Charakter des Nichtssagenden hat das Wort, weil es sehr vielfältige Anwendungen hat und von Konnotationen strotzt, so dass es häufig nichts Spezifisches mehr bezeichnet, sondern lediglich eine positive Aura transportiert. Zentral ist es auf der anderen Seite aber doch, weil sich viele ethische Dilemmata um die Frage nach Anfang und Ende oder Wert und Würde des Lebens drehen.

Innerhalb der modernen Biologie ist das wohl Bemerkenswerteste des Lebensbegriffs die Irrelevanz der Frage nach seiner Definition. Selbst die Unmöglichkeit einer scharfen Abgrenzung von Lebendigem und Leblosem würde für die Biologie in ihrer wissenschaftlichen Praxis keine Schwierigkeiten aufwerfen. Die Frage nach der Definition des Lebens ist damit im Wesentlichen eine philosophische geworden, in ihrer Motivation ebenso wie in ihrer Antwort.

Überleben

Seitdem die Evolutionstheorie eine dominante Stellung in der Biologie einnimmt, ist es häufig weniger der Begriff des Lebens, der biologisch thema-

tisch ist, als vielmehr der des *Überlebens*. Das Wort (mhd., frühnhd. ›überleben‹[471]; lat. ›supervivere‹[472]) bedeutet anfangs »länger leben als ein anderer« bevor es die heute herrschende Bedeutung »lebendig bleiben« erhält (Luther: »wolt got, ich ubirlebt den morgenn«[473]).

Im unmittelbaren Anschluss an Darwins Theorie schlägt H. Spencer 1864 die Formulierung *survival of the fittest* (»Überleben des Tüchtigsten«) vor, um damit den zentralen Mechanismus der Evolutionstheorie, den Darwin mit der Metapher der *Selektion* bezeichnet, auf den Begriff zu bringen (↑Anpassung/Fitness).[474]

Darwin akzeptiert die Vorzüge von Spencers Formulierung gegenüber seiner eigenen ursprünglichen Ausdrucksweise und verwendet sie später selbst.[475] Der Vorzug der Rede vom Überleben im Rahmen einer Evolutionstheorie liegt in den stärker kompetitiven und damit komparativen Konnotationen des Begriffs: In der Evolutionstheorie werden die Eigenschaften der Organismen hinsichtlich ihres Beitrags zu einem relativen Vorteil eines Organismus gegenüber einem anderen herausgestellt. – Wegen seiner evolutionstheoretischen Einbindung bleibt das Konzept des Überlebens aber eingeschränkt und vermag es nicht, die Reichhaltigkeit des Lebensbegriffs wiederzugeben. E. Fromm bemerkt eine gewisse »Nekrophilie« in dem Ausdruck: Es komme darin in erster Linie die Angst um das Leben und die Gefahr seiner Verletzung zum Ausdruck.[476]

Erleben

Das von ›Leben‹ abgeleitete Wort ›Erleben‹ hat seine Ursprünge im Mittelhochdeutschen (in der Bedeutung »von etwas betroffen werden« um 1270 bei Konrad von Würzburg).[477] Es wird anfangs allein in Bezug auf den Menschen verwendet und bezeichnet das Erfahren besonderer Ereignisse und Widerfahrnisse im Leben, die intensiv wahrgenommen und mit einer starken Gefühlsqualität und Wertung verbunden werden (Luther 1534: »Meine tage […] haben nichts guts erlebt«[478]; Hans Sachs 1534: »Und ob du gleich lang lebest noch, Erlebest du viel Unglücks doch«[479]; Goethe 1777: »das herrlichste was ich erlebt habe«[480]; Jean Paul 1800: »Wie schön ist so etwas, gemalt – wie viel schöner, erlebt!«[481]).

Als philosophischer Terminus erscheint ›Erleben‹ seit Beginn des 19. Jahrhunderts.[482] J.G. Fichte verwendet ihn zur Bezeichnung eines reflexionslosen Zustandes der unmittelbaren Erfahrung, in dem es gelte, »das wirkliche Reelle, das, was die wahre Thatsache deines gegenwärtigen Erfahrens und Lebens ist – was du wirklich *lebst*, und *erlebst* – von dem nicht wirklichen, bloß eingebildeten, und vorgebildeten, zu unterscheiden«.[483] Bei Fichte und den ihm folgenden Philosophen »trägt das Wort den Ton der Unmittelbarkeit, mit der etwas Wirkliches erfaßt wird, die keiner fremden Beglaubigung bedarf und aller vermittelnden Deutung vorhergeht. Das Erlebte ist stets das Selbsterlebte, dessen Gehalt sich keiner Konstruktion verdankt« (Cramer 1972).[484] Eine explizite Definition des Begriffs ›Erlebnis‹ findet sich in einem philosophiehistorischen Handbuch aus dem Jahr 1838: »Erlebniß heißt alles, was man selbst erlebt (empfunden, geschaut, gedacht, gewollt, gethan oder gelassen) hat«.[485]

Im 19. Jahrhundert wird der Ausdruck in der Regel allein auf den Menschen bezogen. Dass nur Menschen zu einem Erleben in der Lage sind, behauptet C. Daub 1838 ausdrücklich: »Indem nun das menschliche Leben die Bewegung als Wahrnehmung ist, welche sie als thierisches nicht seyn kann, ist es kein bloßes Leben, sondern zugleich ein Erleben«.[486] Im folgenden Jahr heißt es bei Daub: »Das Thier lebt, aber erlebt nichts«[487]. Auch im 20. Jahrhundert ist der Begriff meist auf die menschliche Welterfahrung bezogen (Winkler 1929: »[es] gebiert die sprachlich-begriffliche Tätigkeit stetig seelisches Erleben (Erkenntnis, Vorstellen, Wollen, Fühlen)«[488]).

Erst im Rahmen der sich konstituierenden theoretischen Biologie wird auch nicht-menschlichen Lebewesen ein Erleben zugeschrieben. So analysiert R. Woltereck 1932 Organismen als »erlebende Subjekte«. Selbst in Bezug auf Zellen hält es Woltereck für nicht abwegig, ihnen ein Erleben, aber ausdrücklich noch keine Seele zuzugestehen: »Es ist zum mindesten geschmacklos, das Erleben einer Darmzelle oder einer Kartoffel als psychisch zu bezeichnen«.[489] Auch bei L. Klages findet sich 1932 die Anwendung des Erlebensbegriffs auf bewusstseinsfreie Lebensformen, z.B. auf Pflanzen: »ihr Erleben der Ferne und ihr Erleben der Nähe tragen wesentlich denselben Charakter«.[490] Programmatisch bezieht H. Jonas 1951 die Dimension des Erlebens auf alle Lebewesen (oder zumindest alle Tiere; ↑Bedürfnis). Konstitutiv für Lebendigkeit ist nach Jonas eine subjektive Bedürftigkeit, die sich aus dem Angewiesensein aller Lebewesen auf äußere Ressourcen ergibt. In dem Bedürfnis manifestiere sich eine »fundamentale Selbstbesorgtheit alles Lebens«, das sowohl die Teleologie des Organischen im Sinne seiner Bezogenheit auf seine Umwelt bedinge (»Selbsttranszendierung durch die Bedürftigkeit«[491]) als auch die »Dimension der Innerlichkeit« der Lebewesen begründe (»das absolute Interesse des Organismus an seinem eigenen

Dasein«[492]). Jonas vertritt daher die These, dass »Innerlichkeit koextensiv mit dem Leben ist«.[493]

Von philosophischer Bedeutung wird die Zuschreibung von einem Erleben zu Tieren in der Qualiadebatte im Rahmen der analytischen Philosophie des Geistes. In seinem berühmten Aufsatz ›What is it like to be a bat?‹ konstatiert T. Nagel 1974: »Wir alle glauben, daß Fledermäuse Erlebnisse haben« (»we all believe that bats have experience«).[494] Nagel wählt hier das Beispiel eines Säugetiers, und nicht »Wespen oder Flundern«, »weil man das Vertrauen darauf, daß es da Erlebnisse gibt, schrittweise verliert, wenn man den phylogenetischen Baum zu weit nach unten klettert«.[495] Nagel weist mit seinem Vergleich auf den subjektiven Charakter und die phänomenale Qualität von Erfahrungen hin und auf die Möglichkeit, »daß es Tatsachen jenseits der Reichweite menschlicher Begriffe gibt«[496], nämlich die subjektiven Erlebnisinhalte, die aus einer Ersten-Person-Perspektive unmittelbar erfahren werden.

Im Anschluss an solche Auffassungen ist es gegenwärtig nicht unüblich, ein Erleben grundsätzlich allen Lebewesen zuzuschreiben. N. Hinterberger spricht 1996 von »biologisch materiellem ›Gewahrwerden‹ plus subjektivem Erleben bei einzelligen Organismen (denn hier kann Information aus phylogenetischen Gründen wirklich selbstgerichtet, also subjektiv und objektiv genutzt und modifiziert werden)«[497]. Der Molekularbiologe J.A. Shapiro argumentiert 2007, die neueren Erkenntnisse über die komplizierten Mechanismen der Signalübermittlung und Kommunikation bei Bakterien berechtige dazu, ihnen ein ↑Empfinden zuzuschreiben: »even the smallest cells are sentient beings«.[498] Andere Autoren nehmen dagegen eine Graduierung an, die vom vollen Erleben des Menschen bis zum fehlenden Erleben der Einzeller reicht (Görnitz & Görnitz 2008: »Da unser menschliches Erleben viele unbewusste Anteile hat, fällt es leicht, auch sehr vielen Tieren ein Erleben zuzusprechen. […] Dass Einzeller noch kein Erleben haben, ist gewiss keine unzulässige Aussage«[499]).

Für eine ungewöhnlich direkte Verbindung von ›Leben‹ und ›Erleben‹ plädiert K. Akerma im Jahr 2000: Nur insofern ein Organismus über ein Erleben verfüge, solle ihm auch Leben und der Status eines Lebewesens zuerkannt werden. Erleben liegt nach Akerma aber nur bei einigen Tieren mit einem differenzierten Nervensystem und qualitativen mentalen Zuständen vor. Auch das menschliche »Leben« ende mit seinem »Erleben«, selbst wenn der Mensch als »Organismus«, nicht aber als »Lebewesen« über die Phase seines Erlebens hinaus Bestand haben kann.[500] H.W. Ingensiep kritisiert dies als eine zoozentrische Verkürzung des Lebensbegriffs auf ein nicht allen Organismen eigenes »Erleben«.[501] Er wendet sich in seiner Kritik also nicht gegen das Absprechen eines Erlebens bei Pflanzen, Pilzen und Mikroorganismen, sondern gegen das Verständnis von »Leben als Erleben«, weil damit eine »Zwei-Klassen-Gesellschaft« von Organismen etabliert würde, von denen die einen leben und die anderen nicht.[502]

Unabhängig von diesen Zuschreibungsfragen transportiert der Begriff des Erlebens Aspekte des Lebensbegriffs, die beim Begriff des Überlebens gerade verloren gegangen sind: die subjektive und unmittelbare Erfahrungsdimension. ›Erleben‹ und ›Überleben‹ können damit als zwei komplementäre Aspekte des Lebensbegriffs gelten, von denen (bisher) allein der zweite einen zentralen Gegenstand der Biologie bildet.

Ob Lebewesen, mit denen wir nicht in einem differenzierten kommunikativen Zusammenhang stehen, ein Erleben haben und wie dieses aussieht, kann nur spekulativ beurteilt werden. Weil es für ein Lebewesen konstitutiv ist, sich als eine Einheit gegenüber der Umwelt zu behaupten und zwischen nützlichen und schädlichen Einflüssen qualitativ zu unterscheiden (und sich entsprechend zu verhalten), ist es zumindest nicht prinzipiell ausgeschlossen, jedem Lebewesen ein qualitatives Erleben zuzuschreiben, das von der Analyse des Organismus als kausales System unterschieden ist.

Nachweise

1 La Farge, B. (1991). ‚Leben' und ‚Seele' in den altgermanischen Sprachen. Studien zum Einfluß christlich-lateinischer Vorstellungen auf die Volkssprachen: 395.
2 Glossae Herradinae (Die Althochdeutschen Glossen, hg. v. E. Steinmeyer & E. Sievers, Bd. 3, Berlin 1895): 417 (Nr. 26); vgl. auch Lerchner, G. (Hg.) (2009). Althochdeutsches Wörterbuch. Auf Grund der von Elias von Steinmeyer hinterlassenen Sammlungen, Bd. 5 (K und L): 708f.
3 Notker Labeo, Der Psalter (Die Werke Notkers des Deutschen, Bd. 10, hg. v. P.W. Tax, Tübingen 1975/83): 543 (Canticum Ezechiae 17); vgl. La Farge (1991): 15; Lerchner (Hg.) (2009): 709.
4 La Farge (1991): 270f.
5 a.a.O.: 394f.
6 Homer, Odyssee 14, 96; 16, 429; auch Aristoteles, Hist. anim. 608b21.
7 Vgl. Ringgren, H. (1977). hājāh. In: Botterweck, G.J. & Ringgren, H. (Hg.). Theologisches Wörterbuch zum Alten Testament, Bd. II, 874-898: 884f.
8 Genesis 25, 7; 47, 28; Deuteronomium 32, 39; vgl. Piper, O.A. (1962). Life. In: The Interpreter's Dictionary of the Bible, vol. 3, 124-130; Link, H.-G. (1969). Leben. In: Coenen, L., Beyreuther, E. & Bietenhard, H. (Hg.). Theologisches Begriffslexikon zum Neuen Testament, Bd. II, 837-847: 840.
9 Vgl. Seebass, H. (1986). näfäš. In: Botterweck, G.J., Ringgren, H. & Fabry, H.-J. (Hg.). Theologisches Wörterbuch zum Alten Testament, Bd. V, 531-555; Tengström, S. (1993). rûah. In: Fabry, H.-J. & Ringgren, H. (Hg.). Theologisches Wörterbuch zum Alten Testament, Bd. VII, 385-418.
10 Genesis 6, 17; 7, 22; vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 92; 97.
11 Akerma, K. (2007). *Wir selbst*. Der Archimedische Punkt für eine willkürfreie Definition des Wortes »Lebewesen«. www.philosophieren.de (März 2007): 9f.
12 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertzte, Bd. 1: 4.
13 a.a.O.: 16.
14 Bunge, M. & Mahner, M. (2004). Über die Natur der Dinge. Materialismus und Wissenschaft: 61.
15 Burdach, K.F. (1842). Blicke ins Leben, Bd. I. Comparative Psychologie, erster Theil: 27; vgl. ders. (1800). Propädeutik zum Studium der gesammten Heilkunst: 10 (§24).
16 Wiggins, D. (1980). Sameness and Substance: 80.
17 Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 290.
18 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 142.
19 W. (1811). [Rez. Hufeland, F. (1811). Ueber Sympathie, 1. Teil]. Asklepieion. Allgemeines medicinisch-chirurgisches Wochenblatt 1 (Nr. 79), 1249-1264: 1255.
20 Burdach, K.F. (1819). Vom Baue und Leben des Gehirns, Bd. 1: 8.
21 Bülow, K. von (1957). Der Weg des Lebens, 1. Die Anfänge im Wasser; 2. Der Schritt aufs Land. Kosmos 53, 20-25, 74-81.
22 Robin, C. (1880). Recherches historiques sur l'origine et le sens des termes organisme et organisation. Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux 16, 1-55: 32f.
23 Vgl. Boette (1933). Leben. In: Bächtold-Stäubli, H. (Hg.). Handwörterbuch des deutschen Aberglaubens, Bd. 5, 952-956: 953.
24 Vgl. Meyer, M.F. (2008). Der Wandel des Psyche-Begriffs im frühgriechischen Denken von Homer bis Heraklit. Arch. Begriffsgesch. 50, 9-28: 9f.
25 Pythagoras (Diels/Kranz): 14, 8a; Heraklit B85; vgl. Meyer (2008): 18; 22f.
26 Heraklit: B62; vgl. Held, K. (1980). Heraklit, Parmenides und der Anfang von Philosophie und Wissenschaft: 278f.; Meyer (2008): 24.
27 Vgl. Hilt, A. (2005). Ousia, Psyche, Nous. Aristoteles' Philosophie der Lebendigkeit: 22; Schwabl, H. (2005). Frühgriechische Seelenvorstellungen. In: Klein, H.-D. (Hg.). Der Begriff der Seele in der Philosophiegeschichte, 29-99.
28 Platon, Phaidon 105d.
29 Platon, Phaidros 245c
30 Vgl. Schaede, S. (2009). Grundlegungen I, Das Leben bei Platon und Aristoteles. In: Schaede, S. & Bahr, P. (Hg.). Das Leben, I. Historisch-systematische Studien zur Geschichte eines Begriffs, 3-32: 6.
31 Platon, Timaios 77c
32 Platon, Timaios 38e-40a; 41ff.; Politikos 269c-270; vgl. Aristoteles, De caelo 285a; 292.
33 Platon, Timaios 31bff.
34 Vgl. Diogenes Laertius VII, 139.
35 Vgl. Grant, E. (1994). Planets, Stars, and Orbs: 473ff.
36 Aristoteles, De an. 412b.
37 a.a.O.: 412a.
38 a.a.O.: 402a.
39 a.a.O.: 412b.
40 Hilt, A. (2005). Ousia, Psyche, Nous: 20; Quarantotto, D. (2010). Aristotle on the soul as a principle of biological unity. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 35-53; Miller, M.G. & Miller, A.E. (2010). Aristotle's dynamic conception of the Psuche as being-alive. In: ebd., 55-88.
41 Vgl. Nussbaum, M. (1978). Aristotle on teleological explanation In: dies., Aristotle's *De motu animalium*, 59-106: 72f.; Balme, D.M. (1988). Teleology and necessity. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 275-285: 278f.; Kullmann, W. (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 300.
42 Vgl. Sorabji, R. (1980). Necessity, Cause, and Blame. Perspectives on Aristotle's Theory: 168.
43 Nachweise für Tab. 160: Aristoteles, De an. 412a; 413a; Alexander von Aphrodisias (um 200). De anima (Supplementum Aristotelicum, vol. II, pars I, Berlin 1887): 1, 118; Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae (Vollständige, ungekürzte deutsch-lateinische Ausgabe der Summa Theologica, hg. v. d. Katholischen Akademikerverband,

Bd. 2, Salzburg 1934): 119f. (I, qu. 18, art. 1); Paracelsus (1526-27). De vita longa (Sämtliche Werke, I. Abt., Bd. 3, hg. v. K. Sudhoff, München 1930, 247-292): 249; Fernel, J. (1542/51). De naturali parte medicinae. In: Universa medicina: 414 (V, 16); Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera (dt. Theorie der Heilkunst, hg. v. K.W. Ideler, 3 Bde., Berlin 1831-32): I, 86; Boerhaave, H. (1708). Institutiones medicae (dt. Herman Boerhaavs Phisiologie. Uebersezt und mit Zusätzen vermehrt von J. P. Eberhard, Halle 1754): 43; Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 468; Zedler, J.H. (1737). Leben. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, Bd. 16, Sp. 1261-1265: 1261; Boerhaave, H. (1739). Praelectiones academicae, Bd. 1: 72 (§32); Crusius, C.A. (1745). Entwurf der nothwendigen Vernunft-Wahrheiten, wiefern sie den zufälligen entgegengesetzet werden: 896 (§458); Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd.7-9, Neuchâtel 1781): I, 46; Menuret, J.J. (1765). Maladie. In: Encyclopédie ou dictionnaire raisonné des sciences, des arts et des métiers, Bd. 9, 929-940: 930; Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 4; Voltaire (1772). Vie. In: Questions sur l'encyclopédie, Bd. 9, 55-58: 55; Kant, I. (1786). Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft (AA, Bd. IV, 465-565): 544; Vicq-d'Azyr, F. (1786). Traité d'anatomie et de physiologie, Bd. 1: 122; Hunter, J. [1786-87]. Lectures on the Principles of Surgery (Works, vol. 1, ed. J.F. Palmer, London 1835, 199-632): 223; Girtanner, C. (1790). Mémoires sur l'irritabilité, considérée comme principe de vie dans la nature organisée. Observ. Phys. Hist.-Nat. Arts 37, 139-154: 150; Roose, T.G.A. (1797). Grundzüge der Lehre von der Lebenskraft: 13; Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, 2 Bde.: II, 433f.; Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 237; Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genève 1962): 43; Burdach, K.F. (1800). Propädeutik zum Studium der gesammten Heilkunst: 10 (§24); Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertzte Bd. 1: 23; Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 403; Augustin, F.L. (1809). Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1. Allgemeine Physiologie und Assimilation: 59; Mayer, A.C. (1817). Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens. Deutsch. Arch. Physiol. 3, 84-104: 104; Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, 13; Carus, C.G. (1818). Ueber die verschiedenen Begriffsbestimmungen des Lebens. Deutsches Archiv für die Physiologie 4, 47-60: 50f.; Krause, K.C.F. (1828). Das System der Rechtsphilosophie (Leipzig 1874): 27; Comte, A. (1838). Biologie. Cours de philosophie positive, Bd. 3: 225; Schopenhauer, A. (1851). Parerga und Paralipomena (Sämtliche Werke, Bd. IV-V, hg. v. W. v. Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 191; Broca, P. (1860). Rapport sur la question soumise à la Société de Biologie au sujet de la réviviscence des animaux desséchés. Comp. Rend. Soc. Biol. 3me sér. 2, 1-139: 12; Spencer, H. (1864/98). The Principles of Biology, vol. 1: 99; Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 141f.; Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 113; Engels, F. (1878). Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft (MEW, Bd. 20): 75; Littré, E. (1879). L'hypothèse de la génération spontanée. La philosophie positive 22, 165-180: 177; Robin, C. (1880). Recherches historiques sur l'origine et le sens des termes organisme et organisation. Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux 16, 1-55: 32f.; Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben: 130; Chamberlain, H.S. (1905). Immanuel Kant. Die Persönlichkeit als Einführung in das Werk (München 1921): 499; Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 128f.; Hartmann, E. von (1907). Grundriß der Naturphilosophie: 121; Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen: 7; Roux, W. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 241; Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment (dt. Die Umwelt des Lebens, Wiesbaden 1914): 15; Goette, A. (1921). Die Entwicklungsgeschichte der Tiere: 358; Ungerer, E. (1922). Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie: 78; Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Zeitschrift für Konstitutionslehre 12, 1-49: 43f.; Hartmann, M. (1927/53). Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben: 19; Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 89; Lehmann, F.M. (1935). Logik und System der Lebenswissenschaften: 52; Dingler, H. (1940). Ist die Entwicklung der Lebewesen eine Idee oder eine Tatsache? Der Biologe 9, 222-232: 229; Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. Was ist Leben?, München 1989): 122; Alexander, J. (1948). Life. Its Nature and Origin: 88; Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild, Bd. 1. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 124; Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 195; Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 517; Horowitz, N. (1959). On defining 'life'. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth, 106-107: 106; Muller, H.J. (1966). The gene material as the initiator and the organizing basis of life. Amer. Nat. 100, 493-517: 513; Shklovskii, I.S. & Sagan, C. (1966). Intelligent Life in the Universe: 197; Rensch, B. (1968). Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage: 54; Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1972). De máquinas y seres vivos (engl. Autopoiesis and Cognition. The Realization of the Living, Dordrecht 1980 = Boston Studies in the Philosophy of Science, vol. 42): 76f.; 82; Elsasser, W.M. (1975). The Chief Abstractions of Biology: 129; Maynard Smith, J. (1975). The Theory of Evolution: 96 (nicht in der 1. Aufl. 1958!; wahrscheinlich aber in der 2. Aufl. 1966); Dillon, L.S. (1978). The Genetic Mechanism and the Origin of Life: 408; Folsome, C.E. (1979). The Origin of Life. A Warm Little Pond: 73; Wicken, J.S. (1985). Thermodynamics and the conceptual structure of evolutionary theory. J. theor. Bio. 117, 363-383: 378; vgl. ders. (1987). Evolution, Thermodynamics, and Information: Ex-

tending the Darwinian Paradigm: 68; Kauffman, S.A. (1991). The science of complexity and "origins of order". PSA 1990, vol. 2, 299-322: 309; Joyce, G. (1994). Foreword. In: Deamer, D.W. & Fleischaker, G.R. (eds.). Origins of Life. The Central Concepts, xi-xii: xi; Penzlin, H. (1994). „Leben" – was heißt das? Biologen in unserer Zeit 6/94 (Nr. 415), 81-86: 82; Nakamura, H. (1996). The definition of life. In: Rizzotti, M. (ed.). Defining Life. The Central Problem in Theoretical Biology, 167-186: 167; Omodeo, P. (1996). What is a living being? In: Rizzotti, M. (ed.). Defining Life. The Central Problem in Theoretical Biology, 187-198: 187; Brooks, D.R. (2000). The nature of the organism. Life has a life of its own. In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics, 257-265: 262; Korzeniewski, B. (2001). Cybernetic formulation of the definition of life. J. theor. Biol. 209, 275-286: 278; Ruiz-Mirazo, K., Peretó, J. & Moreno, A. (2004). A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution. Origins of Life and Evolution of Biospheres 34, 323-346: 330f.; Muraca, B. (2007). Teleologie der Organismen – Grenzbegriff oder ontologische Notwendigkeit? In: Koutroufinis, S.A. (Hg.). Prozesse des Lebendigen. Zur Aktualität der Naturphilosophie A. N. Whiteheads, 63-95: 91; Damiano, L. & Luisi, P.L. (2010). Towards an autopoietic redefinition of life. Origins of Life and Evolution of Biospheres 40, 145-149: 149; Anonymus (2006). Leben. In: Brockhaus. Enzyklopädie in 30 Bänden, 21. Aufl. 2006, Bd. 16, 467-471: 467; Wikipedia 2010.

44 Aristoteles, De gen. anim. 762a18ff.; vgl. Kullmann, W. (2010). Übergänge zwischen Unbeseeltheit und Leben bei Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 115-135: 134.

45 Platon, Politeia 436a.

46 Aristoteles, De part. anim. 681a12ff.; vgl. Kullmann (2010): 119.

47 Aristoteles, De gen. anim. 731b4; vgl. Hilt (2005): 173.

48 Aristoteles, De an. 412a13-15.

49 a.a.O.: 413a31-32.

50 Feldman, F. (1992). Confrontations with the Reaper. A Philosophical Study of the Nature and Value of Death: 26.

51 Vgl. Kullmann, W. (1979). Die Teleologie in der aristotelischen Biologie: 18; Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge: 245f.

52 Aristoteles, Topik (Übers. E. Rolfes, Hamburg 1995)148a30-31; vgl. Voigt, U. (2010). Von Seelen, Figuren und Seeleuten. Zur Einheit und Vielfalt des Begriffs des Lebens (ζωή) bei Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 17-33: 22f.

53 Aristoteles, Topik 148a.

54 Hilt (2005): 14.

55 Vgl. Hilt (2005): 20f.; Kloskowski, K. (1999). Is the essence of life a natural or philosophical problem? In: Tymieniecka, A.-T. (ed.). Life. Scientific Philosophy, Phenomenology of Life and the Sciences of Life, 265-275: 272.

56 Paulus, Eph. 2, 4/5.

57 Joh. 12,50; 17,2; I Tim 1,16; 6,12; Tit 1,1f.; vgl. Dautzenberg, G. (1990). Leben, Neues Testament. Theologische Realenzyklopädie, Bd. 20, 526-530.

58 I Tim. 6,19.

59 I Kor. 15,19.

60 Röm. 8,4; 8,13. Gal. 2,20; Phil. 1,22.

61 Plotin (253-270). [Die Tugenden] (Plotins Schriften, Bd. 1, hg. v. R. Harder, Hamburg 1956, 332-349): 348 (I, 2[19], 7, 24-27).

62 Origines (3. Jh.), Commentarii in evangelium Joannis (hg. v. E. Preuschen, Leipzig 1903): 74, Z. 30f. (II, 17, 123).

63 Kyrill von Jerusalem (4. Jh.). Hiersolymorum archiepiscopi opera (hg. v. J. Rupp, München 1860, Bd. 2): 332 (XVIII, 29).

64 Meister Eckhart, Expositio Sancti Evangelii secundum Iohannem (Lateinische Werke, Bd. 3, Stuttgart 1994): 51; vgl. Hübner, J. (1990). Leben, historisch/systematisch. In: Theologische Realenzyklopädie, Bd. 20, 530-561: 531f.

65 Markschies, C. (2005). Ist Theologie eine Lebenswissenschaft?: 15.

66 a.a.O.: 20.

67 Plotin (253-270). [Die Unsterblichkeit der Seele] (Plotins Schriften, Bd. 1, hg. v. R. Harder, Hamburg 1956, 26-69): 62 (IV, 7, 11 [69]).

68 Plutarch (1.-2. Jh.). Moralia [fac. an.] (hg. v. K. Ziegler, Bd. 6/3, Leipzig 1959): 53, Z. 27-30 (Nr. 5); vgl. Markschies (2005): 11f.

69 Augustinus (413-26). De civitate Dei (Patrologia Latina. Bd. 41): 378; 385f. (XIII, 2, 12).

70 Hugo von St. Viktor (ca. 1140). De sacramentis Christianae fidei (Patrologia Latina, Bd. 176, 173-618): 263 (VI, 1).

71 a.a.O.: 334 (X, 5).

72 Bernhard von Clairvaux (ca. 1150). De brevitate vitae. In: Liber de modo bene vivendi LXIX (Patrologia Latina, Bd. 184, Paris 1854, 1199-1306): 1301; vgl. Sermo XVII (Patrologia Latina, Bd. 183, 249-254): 250.

73 Johannes Scotus Eriugena, De divisione naturae (Hamburg 1984): III, 400.

74 Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 141.

75 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, q. 18, art. 1; vgl. Schröer, C. (2010). Von der antiken Seelenlehre zur empirischen Biologie. Die Rezeption des aristotelischen Lebensbegriffs bei Thomas von Aquin. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 367-384.

76 Nikolaus von Kues (1463). De ludo globi (hg. von G. von Bredow, Hamburg 1999): 24 (I, 22f.).

77 a.a.O.: 24 (I, 24).

78 Paracelsus (1526-27). De vita longa (Sämtliche Werke, I. Abt., Bd. 3, hg. v. K. Sudhoff, München 1930, 247-292): 249.

79 Fernel, J. (1542/51). De naturali parte medicinae. In: Universa medicina: 414 (V, 16).

80 Descartes, R. (1632). Traité de l'homme (Œuvres, Bd. XI, 119-202): 202; vgl. ders. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, 1-78): 45f.; 50.

81 Vgl. Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie:

388.

82 Vgl. Des Chene, D. (2005). Mechanisms of life in the seventeenth century: Borelli, Perrault, Régis. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 36, 245-260.

83 Perrault, C. (1683). Mécanique des animaux (in: Essais de physique, Bd. 2, in: Oeuvres diverses de physique et de mechanique, Leiden 1721, Bd. 1): 329.

84 Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 42.

85 Digby, K. (1644). Two Treatises in the one of which the Nature of Bodies, in the other, the Nature of Man's Soule is Looked into: 205; vgl. Cheung, T. (2008). Res vivens: 25.

86 Digby (1644): 208.

87 More, H. (1659). The Immortality of the Soul (Dordrecht 1987): 46 (Buch I, Kap. VIII, 3).

88 a.a.O.: 107 (Buch II, Kap. V, 1).

89 Glisson, F. (1672). Tractatus de natura substantiae energetica, seu de vita naturae: 226; vgl. Hartbecke, K. (2006). Metaphysik und Naturphilosophie im 17. Jahrhundert. Francis Glissons Substanztheorie in ihrem ideengeschichtlichen Kontext: 165; Cheung, T. (2008). Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 140.

90 Leibniz, G.W. (1714.2). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 468.

91 Leibniz, G.W. (1705). Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4. Frankfurt/M. 1996, 327-347): 330.

92 Zedler, J.H. (1737). Leben. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, Bd. 16, Sp. 1261-1265: 1261.

93 Boerhaave, H. (1708). Institutiones medicae: 11 (Nr. 35); ebenso 2. Aufl. 1710.

94 Boerhaave, H. (1708/27). Institutiones medicae (4. Aufl.): 15 (Nr. 47); vgl. Duchesneau, F. (1982). La physiologie des lumières. Empirisme, modèles et théorie: 111.

95 Boerhaave, H. (1708). Institutiones medicae (dt. Herman Boerhaavs Phisiologie. Uebersezt und mit Zusätzen vermehrt von J. P. Eberhard, Halle 1754); vgl. ders. (1708/10): 10 (Nr. 29); ders. (1708/27): 14 (Nr. 14).

96 Boerhaave, H. (1739). Praelectiones academicae, Bd. 1: 72 (§32).

97 Needham, J.T. (1750). Nouvelles observations microscopiques, avec des découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés: 335; 375; vgl. Barsanti, G. (1994). Lamarck and the birth of biology 1740-1810. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840, 47-74: 63.

98 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 238.

99 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 2: 340 (Kap. 10).

100 Buffon, G.L.L. (1775). Histoire naturelle, générale et particulière, Suppl. Bd. 4: 514; vgl. McLaughlin, P. (2005). Spontaneous versus equivocal generation in early modern science. Ann. Hist. Philos. Biol. 10, 79-88: 85.

101 Bonnet, C. de (1762/68). Considérations sur les corps organisés (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 5-6, Neuchâtel 1779): I, 191.

102 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd.7-9, Neuchâtel 1781): I, 54; vgl. 354.

103 Bonnet, C. (1769). Palingénésie philosophique (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 15, Neuchâtel 1783): 92; vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 37.

104 Vicq-d'Azyr, F. (1786). Traité d'anatomie et de physiologie, Bd. 1: 6.

105 Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 4.

106 a.a.O.: 133.

107 Girtanner, C. (1790). Mémoires sur l'irritabilité, considérée comme principe de vie dans la nature organisée. Observ. Phys. Hist.-Nat. Arts 37, 139-154: 150.

108 Broca, P. (1860). Rapport sur la question soumise à la Société de Biologie au sujet de la réviviscence des animaux desséchés. Comp. Rend. Soc. Biol. 3me sér. 2, 1-139: 12; auch: Béclard nach Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 30.

109 Crusius, C.A. (1745). Entwurf der nothwendigen Vernunft-Wahrheiten, wiefern sie den zufälligen entgegengesetzet werden: 901 (§458).

110 a.a.O.: 896 (§458).

111 Jakob, L.H. von (1791). Grundriß der Erfahrungs-Seelenlehre: 26 (§37).

112 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertzte, Bd. 1: 21.

113 a.a.O.: 98.

114 Kant, I. (1786). Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft (AA, Bd. IV, 465-565): 544.; vgl. ders. (1788). Kritik der praktischen Vernunft (AA, Bd. V, 1-163): 9.

115 Stadler, A. (1883). Kants Theorie der Materie: 153; Ingensiep, H.W. (2004). Organismus und Leben bei Kant. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). Kant Reader, 107-136: 119; ders. (2009). Probleme in Kants Biophilosophie. Zum Verhältnis von Transzendentalphilosophie, Teleologiemetaphysik und empirischer Bioontologie bei Kant. In: Onnasch, E.-O. (Hg.). Kants Philosophie der Natur. Ihre Entwicklung im Opus postumum und ihre Wirkung, 79-114: 101f.

116 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 394.

117 a.a.O.: 449; 466.

118 Kant, I., Opus postumum (AA, Bd. XXI-XXII): I, 66.

119 Kant (1790/93): 373.

120 a.a.O.: 373f.

121 Kant, I. (1788). Kritik der praktischen Vernunft (AA, Bd. V, 1-163): 162.

122 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 237.

123 Hegel, G.W.F. (1812-16/31). Wissenschaft der Logik (Werke, Bd. 5-6, Frankfurt/M. 1986): II, 472.

124 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 435; vgl. I, 374ff.; ders. (1812-

16/31): II, 473.
125 Kant (1790/93): 371.
126 Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte: 13.
127 Vgl. Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoßfeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen, Bd. II. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 69-95.
128 Hegel (1812-16/31): II, 484f.; vgl. Düsing, K. (1986). Die Idee des Lebens in Hegels Logik. In: Horstmann, R.-P. & Petry, M.J. (Hg.). Hegels Philosophie der Natur. Beziehungen zwischen empirischer und spekulativer Naturerkenntnis, 276-289: 286f.
129 Hegel (1812-16/31): II, 471.
130 Lamarck, J.B. (1797). Mémoires de physique et d'histoire naturelle: 255.
131 a.a.O.: 249f.
132 Lamarck, J.B. de (1801-03). Sur l'origine des êtres vivans (Inédits de Lamarck, 1795-1817, ms. 742-6, Paris 1972, 179-185): 181; vgl. ders. (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 403; Barsanti (1994): 55.
133 Lamarck, J.B. de (1802). Recherches sur l'organisation des corps vivans: 70.
134 a.a.O.: 71.
135 Lamarck (1809): I, 91.
136 Lamarck, J.B. (1800). Discours d'ouverture du cours de zoologie, an VIII. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique 40 (1906), 459-482: 461; vgl. Lamarck (1809): I, 92.
137 Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, Bd. 1: 13.
138 Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée, Bd. I: v.
139 Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 77.
140 Joh. 1, 1-4.
141 Helmont, J.B. van (1648). Vita. In: Ortus Medicinae.
142 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 189.
143 Treviranus, G.R. (1805). Biologie, Bd. 3: 40.
144 Fichte, J.G. (1806). Ueber das Wesen des Gelehrten (AA, Bd. I, 8, 37-139): 71.
145 Bartels, E. (1808). Systematischer Entwurf einer allgemeinen Biologie: 14.
146 Hegel, G.W.F. (1805-30). Vorlesungen über die Geschichte der Philosophie (Werke, Bd. 18-20, Frankfurt/M. 1986): II, 174.
147 Augustin, F.L. (1809). Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1. Allgemeine Physiologie und Assimilation: 59.
148 a.a.O.: 63.
149 Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, Bd. 2: 17 (Nr. 860).
150 a.a.O.: 18 (Nr. 865).
151 Oken, L. (1809-11/31). Lehrbuch der Naturphilosophie: 21 (§ 78).
152 Nietzsche, F. (1885-86). Fragment 2[172] (KSA, Bd. 12, 153).
153 Vgl. Heimsoeth, H. (1964). Die sechs großen Themen der abendländischen Metaphysik und des ausgehenden Mittelalters: 165.
154 Haeckel, E. (1876). Ueber die Wellenzeugung der Lebenstheilchen oder die Perigenesis der Plastidule (in: Gemeinverständliche Vorträge und Abhandlungen aus dem Gebiete der Entwickelungslehre, Bd. 2, Bonn 1902, 31-96): 60.
155 Haeckel, E. (1917). Kristallseelen. Studien über das anorganische Leben: VIII.
156 a.a.O.: 27ff.
157 Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera (dt. Theorie der Heilkunst, hg. v. K.W. Ideler, 3 Bde., Berlin 1831-32): I, 86.
158 Stahl, G.E. (1708). Medicinae dogmatico-systematicae partis theoreticae sectio I. quam constituit physiologia. In: Theoria medica vera: 200 (I, v); wörtlich so auch in Theoria medica vera (3 Bde., Leipzig 1831-33, Bd. 1, 221-491): 229 (I, 1); vgl. Ceglia, F.P. de (2000). Introduzione alla fisiologia di Georg Ernst Stahl: 33.
159 Mayer, A.C. (1817). Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens. Deutsches Archiv für die Physiologie 3, 84-104: 104.
160 Schopenhauer, A. (1851). Parerga und Paralipomena (Sämtliche Werke, Bd. IV-V, hg. v. W. v. Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 191.
161 Paracelsus (1526-27). De vita longa (Sämtliche Werke, Abt. I., Bd. 3, München 1930, 247-292): 249; vgl. Aschner, B. (Übs.). Paracelsus. Sämtliche Werke, Bd. 3, Jena 1930, 120-168): 122.
162 Aschner (Übs.) (1930): 123; 167f.
163 a.a.O.: 167.
164 Paracelsus (1526-27): 250.
165 Paracelsus, Liber meteoror (Bücher und Schriften, hg. v. J. Huser, Basel 1589, Bd. 2): 80; vgl. Pagel, W. (1958). Paracelsus. An Introduction to Philosophical Medicine in the Era of the Renaissance: 106.
166 Adanson, M. (1763). Les familles naturelles des plantes, 2 Bde.: I, I, clxiv; vgl. Stafleu, F.A. (1963). Adanson and the "Familles des plantes". In: Lawrence, G.H.M. (ed.). Adanson 1, 123-264: 183.
167 Baker, H. (1764). Employment for the Microscope: 256.
168 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 184.
169 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet (LA, Bd. I, 9, 6-10): 7.
170 Burdach, K.F. (1810). Die Physiologie: 241.
171 Carus, C.G. (1818). Ueber die verschiedenen Begriffsbestimmungen des Lebens. Deutsches Archiv für die Physiologie 4, 47-60: 47.
172 Carus, C.G. (1838-40/47-49). System der Physiologie, 2 Bde.: I, 7.
173 a.a.O.: 47.
174 a.a.O.: 51.
175 Müller, J. (1833/37). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, Bd. 1: 33.
176 Baer, K.E. von (1866). Ueber den Zweck in den Vorgängen der Natur, Erste Abtheilung. Ueber Zweckmäßigkeit oder Zielstrebigkeit überhaupt (Reden gehalten in

wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, St. Petersburg 1876, 49-105): 53.
177 Weismann, A. (1884). Über Leben und Tod (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 123-190): 165.
178 Scheler, M. (1913-16). Der Formalismus in der Ethik und die materiale Wertethik (Bern 1966): 285.
179 Jonas, H. (1966). The Phenomenon of Life. Toward a Philosophical Biology (dt. Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994): 94.
180 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 275.
181 ebd.
182 Rolph, W.H. (1882). Biologische Probleme, zugleich als Versuch einer rationalen Ethik; vgl. Müller-Lauter, W. (1978). Der Organismus als innerer Kampf. Der Einfluss von Wilhelm Roux auf Friedrich Nietzsche. Nietzsche-Studien 7, 189-235: 222f.; Pfotenhauer, H. (1985). Die Kunst als Physiologie. Nietzsches ästhetische Theorie und literarische Produktion: 73.
183 Nietzsche, F. (1888). Fragment 14[121] (KSA, Bd. 13, 301).
184 Nietzsche, F. (1885-86). Fragment 2[68] (KSA, Bd. 12, 92).
185 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 106.
186 a.a.O.: 266.
187 a.a.O.: 128f.
188 Vgl. Solies, D. (1998). Natur in der Distanz. Zur Bedeutung von Georg Simmels Kulturphilosophie für die Landschaftsästhetik: 35ff.
189 Simmel, G. (1913). Das individuelle Gesetz (in: Das individuelle Gesetz, hg. v. M. Landmann, Frankfurt/M. 1987, 174-230): 205.
190 Simmel, G. (1918). Lebensanschauung (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 220.
191 a.a.O. 224.
192 a.a.O. 223.
193 a.a.O.: 229.
194 a.a.O.: 225.
195 a.a.O.: 234f.
196 Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu einer Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 297.
197 Simmel (1918): 225.
198 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 133f.
199 a.a.O.: 132.
200 Hengstenberg, H.E. (1968). Zur Ontologie des Lebendigen. In: Das Geheimnis des Lebens. Veröff. Kathol. Akad. Erzdiöz. Freiburg 13, 9-24: 11f.
201 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 675.
202 Chamberlain, H.S. (1905). Immanuel Kant. Die Persönlichkeit als Einführung in das Werk (München 1921): 496; Plessner (1928): 139.
203 Mayr, E. (1959). Where are we? Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 1-14: 1.
204 Rensch, B. (1968). Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage: 42.
205 Rehmann-Sutter, C. (1993-94). Was ist ein Lebewesen? Zur philosophischen Herausforderung durch die Molekularbiologie. Scheidewege 23, 142-159: 156.
206 a.a.O.: 159.
207 Markl, H. (1983). Wie unfrei ist der Mensch? In: ders. (Hg.). Natur und Geschichte, 11-50: 47.
208 Kuhn-Schnyder, E. (1964). Das Leben im Strom der Zeit. In: Meyer, R.W. (Hg.). Das Zeitproblem im 20. Jahrhundert, 213-246: 213.
209 Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166: 154.
210 Ruiz-Mirazo, K., Peretó, J. & Moreno, A. (2004). A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution. Origins of Life and Evolution of Biospheres 34, 323-346: 330f.; vgl. Ruiz-Mirazo, K. & Moreno, A. (2004). Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life. Artificial Life 10, 235-259.
211 Ruiz-Mirazo, K. Peretó, J. & Moreno, A. (2010). Defining life or bringing biology to life. Origins of Life and Evolution of Biospheres 40, 203-213: 207.
212 Valéry, P. (1932-33). Θ. In: Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992): 269.
213 Valéry, P. (1900-45). Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992, 231-293): 243.
214 Lukrez, De rerum natura II, 79.
215 Vgl. Boden, M.A. (1999). Is metabolism necessary? Brit. J. Philos. Sci. 50, 231-248: 243.
216 Comte, A. (1838). Biologie. Cours de philosophie positive, Bd. 3: 225.
217 Spencer, H. (1864/98). The Principles of Biology, vol. 1: 99.
218 Bedau, M.A. (1996). The nature of life. In: Boden, M.A. (ed.). The Philosophy of Artificial Life, 332-357: 338.
219 a.a.O.: 341.
220 a.a.O.: 354.
221 Valéry (1900-45): 262.
222 a.a.O.: 271.
223 Valéry, P. (1900-45). Cahiers, Bd. XVI: 432.
224 Vgl. Heiden, U. an der, Roth, G. & Schwegler, H. (1985). Principles of self-generation and self-maintenance. Acta Biotheor. 34, 125-138; dies. (1989). Organisation von Lebewesen – Selbstherstellung und Selbsterhaltung. In: Hesch, R.D. (Hg.). Endokrinologie. Teil A. Grundlagen, 203-221.
225 Engels, F. (1878). Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft (MEW, Bd. 20): 75.
226 Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben: 130.
227 Dillon, L.S. (1978). The Genetic Mechanism and the Origin of Life: 408; vgl. auch Fox, S.W. (1996). A definition of life derived from synthesis of protolife. In: Rizzotti, M. (ed.). Defining Life. The Central Problem in Theoretical Biology, 67-75: 67.
228 Brücke, E. von (1862). Die Elementarorganismen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Cl. (2. Abt.) 44, 381-406: 386.

229 Häberlin, P. (1957). Leben und Lebensform. Prolegomena zu einer universalen Biologie: 8.
230 Roux, W. (1915). Das Wesen des Lebens. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 173-187: 175.
231 Whewell, W. (1840/47). The Philosophy of the Inductive Sciences, 2 vols.: I, 574.
232 Nachweise für Tab. 164: Aristoteles, De an. 413a; Bourguet, L. (1729). Lettres philosophiques sur la formation des sels et des crystaux et sur la génération & le méchanisme organique des plantes et des animaux: 147; Kielmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse: 9f.; Mayer, A.C. (1817). Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens. Deutsch. Arch. Physiol. 3, 84-104: 97ff.; Chaussier, F. & Adelon, N. (1819). Organisation. In: Dictionaire des Sciences Médicales Tome 38, 205-235: 205f.; Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 112; Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 32; Engels, F. (1878). Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft (MEW Bd. 20): 77; Liebmann, O. (1899). Organische Natur und Teleologie. In: Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien. Zweites Heft, 230-275: 239f.; Ostwald, W. (1915). Die allgemeinen Kennzeichen der organisierten Substanz. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 150-172: 170f.; Roux, W. (1915). Das Wesen des Lebens. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 173-187: 175ff.; Petersen, H. (1919). Über den Begriff des Lebens und die Stufen der biologischen Begriffsbildung. Arch. Entwicklungsmech. Org. 45, 423-442: 425; Plate, L.H. (1922). Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre: 17f.; Oparin, A.I. (1924). Proiskhozdenie zhizny (engl. The Origin of Life. In: Bernal, J.D. (1967). The Origin of Life, 199-234): 208; Woltereck, R. (1940). Ontologie des Lebendigen: 36ff.; Horowitz, N. (1959). On defining 'life'. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth, 106-107: 106; Rothschuh, K. (1959/63). Theorie des Organismus. Bios. Psyche. Pathos: 98 (vgl. 1. Aufl. 1959: 88); Oparin, A.I. (1960). Das Leben. Seine Natur, Herkunft und Entwicklung: 152; Kaplan, R.W. (1965). Modelle der Lebensgrundfunktionen. Stud. Gen. 18, 269-284: 271; Monod, J. (1970). Le hasard et la nécessité (dt. Zufall und Notwendigkeit, München 1975): 30; Maynard Smith, J. (1975). The Theory of Evolution: 96 (nicht in der 1. Aufl. 1958!; wahrscheinlich aber in der 2. Aufl. 1966); Crick, F. (1981). Life Itself: Its Origin and Nature; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 53ff.; Wolters, G. & Mittelstraß, J. (1984). Leben. In: Mittelstraß, J. (Hg.). Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Bd. 2, 549-552: 550; Küppers, B.-O. (1985). Molecular Theory of Evolution; Farmer, D. & Belin, A. (1992). Artificial life: the coming revolution. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). Artificial Life II, 815-840; Koutroufinis, S.A. (2008). Leben – Lebewesen – Organismus. In: Grüneberg, P. & Stache, A. (Hg.). Fahrrad – Person – Organismus. Zur Konstruktion menschlicher Körperlichkeit, 161-172: 167-169.
233 Aristoteles, De an. 413a.
234 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1162a19ff.; Hist. anim. 589a2-5.
235 Aristoteles, De an. 410b.
236 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 40.
237 a.a.O.: 30.
238 Schaefer, G. (1990). Die Entwicklung von Lehrplänen für den Biologieunterricht auf der Grundlage universeller Lebensprinzipien. Der mathematische und naturwissenschaftliche Unterricht 43, 471-480: 472.
239 Wille, J. (1992). Untersuchungen zum Lebensbegriff und Möglichkeiten der Anwendung, insbesondere im Biologieunterricht. Päd. Diss., Universität Hamburg: 337ff.
240 Maturana, H.R. (1970). Biology of cognition (dt. in: Maturana, H.R., Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, Braunschweig 1982, 32-80): 32.
241 Vgl. Farmer & Belin (1992): 818.
242 Taylor, C. (1992). "Fleshing out" artificial life II. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). Artificial Life II, 25-38: 26.
243 Oparin, A.I. (1924). Proiskhozdenie zhizny (engl. The Origin of Life. In: Bernal, J.D. (1967). The Origin of Life, 199-234): 217.
244 Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). Histoire naturelle générale des règnes organiques, 3 Bde.: II, 68.
245 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 107; ähnlich auch Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 41.
246 Plessner (1928): 114.
247 Vgl. Bedau, M.A. (1996). The nature of life. In: Boden, M.A. (ed.). The Philosophy of Artificial Life, 332-357: 335.
248 Cleland, C.E. & Chyba, C.F. (2002). Defining "life". Orig. Life Evol. Biosph. 32, 387-393: 391.
249 Feldman, F. (1995). Life. In: Kim, J. & Sosa, E. (eds.). A Companion to Metaphysics, 272-274.
250 Aristoteles, Hist. anim. 588b.
251 Clauberg, J. (1654). Logica vetus et nova (Opera omnia philosophica, Bd. II, Amsterdam 1691, 765-904): 877 (IV, 6, 47); vgl. Hammacher, K. (1975). Claubergs „Kategorien des Lebens" und Leibniz' Begriff der Spontaneität. Akten II. Int. Leibniz-Kongr. 1972, Bd. III. Metaphysik, Ethik, Ästhetik, Monadenlehre, 255-277: 265.
252 Clauberg, J. (1656). De cognitione Dei et nostri, Exercitationes centum (Opera omnia philosophica, Bd. II, Amsterdam 1691, 585-764): 679 (LIII. Exercitatio, §14).
253 Emmeche, C. (1991). Det Levende Spil: Biologisk form og Kunstigt Liv (dt. Das lebende Spiel. Wie die Natur Formen erzeugt, Reinbek 1994): 43.
254 Morange, M. (2010). The resurrection of life. Origins of Life and Evolution of Biospheres 40, 179-182: 180.
255 Bruylants, G., Bartik, K. & Reisse, J. (2010). Is it useful to have a clear-cut definition of life? On the use of fuzzy

logic in prebiotic chemistry. Origins of Life and Evolution of Biospheres 40, 137-143: 140.
256 Gayon, J. (2010). Defining life: synthesis and conclusions. Origins of Life and Evolution of Biospheres 40, 231-244: 243.
257 Aristoteles, De part. anim. 666a22; b16f.
258 Serveto, M. (1553). Christianismi restitution; vgl. Mason, S.F. (1953). A History of the Sciences (dt. Geschichte der Naturwissenschaft, Bassum 1997): 262.
259 Harvey, W. (1628). Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus (London 1660): 59.
260 a.a.O.: 116.
261 a.a.O.: 117.
262 Locke, J. (1689). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 332 (II, XXVII, § 4).
263 Barthez, P.-J. (1778). Nouveaux élémens de la science de l'homme, Bd. 1 (Paris 1806): 326; vgl. Becker, T. (2005). Mann und Weib, schwarz und weiß. Die wissenschaftliche Konstruktion von Geschlecht und Rasse 1650-1900: 212ff.
264 Diderot, D. (1774). Le manuscrit de Pétersbourg (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 213-260): 226; vgl. ders. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 310f.
265 Bordeu, T. (1775). Recherches sur les maladies chroniques (in: Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818, II, 797-929): 829.
266 Hunter, J. (1794/1828). A Treatise on the Blood, Inflammation, and Gun-Shot Wounds: 97.
267 Blumenbach, J.F. (1787). Institutiones physiologicae (dt. Anfangsgründe der Physiologie, übers. J. Eyerel, Wien 1789/95): 28 (§47).
268 Blumenbach, J.F. (1795). De vi vitali sanguini negandа, vita autem propria solidis quibusdem corporis humani partibus adferenda, curae iteratae.
269 Blumenbach (1787): 28.
270 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 115.
271 Schleiden, M.J. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med. 5, 137-176: 138.
272 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 26.
273 Bünning, E. (1943). Quantenmechanik und Biologie. Naturwiss. 31, 194-197: 197.
274 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 288.
275 Vgl. Kamminga, H. (1986). The protoplasm and the gene. In: Cairns-Smith, G. & Hartman, H. (eds.). Clay Minerals and the Origins of Life, 1-10: 2ff.
276 Vgl. Podolsky, S. (1996). The role of the virus in origin-of-life theorizing. J. Hist. Biol. 29, 79-126: 81.
277 Muller, H.J. (1929). The gene as the basis of life. Proc. 1st Int. Congr. Plant Sci., Ithaca 1926, 897-921.
278 Oparin, A.I. (1938). The Origin of Life.
279 Alexander, J. (1948). Life. Its Nature and Origin: 88; vgl. Popa, R. (2004). Between Necessity and Probability. Searching for the Definition and Origin of Life: 198.
280 Dyson, F. (1985/99). Origins of Life: 9.
281 Dyson, F. (1985). Origins of Life (dt. Die zwei Ursprünge des Lebens, Hamburg 1988): 18.
282 a.a.O.: 24.
283 Alexander von Aphrodisias (um 200). De anima (Supplementum Aristotelicum, vol. II, pars I, Berlin 1887): 1, 118.
284 Herodot, Historiae III, 16; vgl. auch Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: xiv; 6.
285 Mach, E. (1905/26). Erkenntnis und Irrtum: 50.
286 Ostwald, W. (1902). Vorlesungen über Naturphilosophie: 312f.
287 Engels, F. (1878). Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft (MEW, Bd. 20): 75
288 Vgl. Maynard Smith, J. (1986). The Problems of Biology; Bagley, R.J. & Farmer, J.D. (1992). Spontaneous emergence of a metablism. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). Artificial Life II, 93-140.
289 Boden, M.A. (1999). Is metabolism necessary? Brit. J. Philos. Sci. 50, 231-248: 242.
290 a.a.O.: 246.
291 Hesse, R. (1910). Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1: 4.
292 Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. München 1989): 123.
293 Penzlin, H. (1994). „Leben" – was heißt das? Biologen in unserer Zeit 6/94 (Nr. 415), 81-86: 82.
294 Vgl. Ray, T. (1992). An approach to the synthesis of life. In: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D. & Rasmussen, S. (eds.). Artificial Life II, 371-408.
295 Horowitz, N. (1959). On defining 'life'. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth, 106-107: 106.
296 Heberer, G. (1960). Die Historizität als Wesenszug des Lebendigen. Philos. nat. 6, 145-152: 145.
297 Joyce, G. (1994). Foreword. In: Deamer, D.W. & Fleischaker, G.R. (eds.). Origins of Life. The Central Concepts, xi-xii: xi.
298 Bünning, E. (1947). Das Experiment als Quelle für Natur- und Geisteserkenntnisse, dargestellt an der Entwicklung der physiologischen Problemstellung. Stud. Gen. 1, 10-18: 16.
299 Pirie, N.W. (1959). Discussion statement. In: Clark, F. & Synge, R.L.M. (eds.). Proceedings of the First International Symposium on the Origin of Life on the Earth, 117-118: 118.
300 Lehmann, F.M. (1935). Logik und System der Lebenswissenschaften: 52.
301 a.a.O.: 54.
302 Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1972). De máquinas y seres vivos (engl. Autopoiesis and Cognition. The Realization of the Living, Dordrecht 1980 = Boston Studies in the Philosophy of Science, vol. 42): 82; vgl. dies. (1975). Autopoietic systems. A characterization of the living organization (dt. in: Maturana, H.R., Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, Braunschweig 1982, 170-236): 188.

303 Hunter, J. [1786-87]. Lectures on the Principles of Surgery (Works, vol. 1, ed. J.F. Palmer, London 1835, 199-632): 223; vgl. ders. (1794). A Treatise on the Blood, Inflammation, and Gun-Shot Wounds (Works Vol. 3, London 1837, 1-580): 120.
304 Hunter [1786-87]: 221.
305 Goette, A. (1921). Die Entwicklungsgeschichte der Tiere: 358.
306 Cube, F. von (1968). Kybernetik als Technik des Lebendigen. Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 9, 89-91: 90.
307 Korzeniewski, B. (2001). Cybernetic formulation of the definition of life. J. theor. Biol. 209, 275-286: 278.
308 Aristoteles, Politica 1278b26.
309 Benjamin, W. (1921). Zur Kritik der Gewalt (Gesammelte Schriften, Bd. II, 1, Frankfurt/M. 1999, 179-204): 200-202.
310 Lodge, T. (1614) (Übers.). The Workes of Lucius Annæus Seneca, Both Morrall and Naturall: 58.
311 Seneca, De beneficiis III, 30.
312 Wieland, C.M. (1760). Araspes und Panthea: 239.
313 Agamben, G. (1995). Homo Sacer. Il potere sovrano e la nuda vita (dt. Homo sacer. Die Souveränität der Macht und das nackte Leben, Frankfurt/M. 2002): 18.
314 Morange, M. (2005). Les secrets du vivant. Contre la pensée unique en biologie: 187.
315 Gerhardt, V. (2010). Kulturelle Evolution. Philosophische Anmerkungen zu einem nicht erst seit Darwin aktuellen Programm. In: Gerhardt, V. & Nida-Rümelin, J. (Hg.). Evolution in Natur und Kultur, 185-204: 189.
316 La Farge, B. (1991). ‚Leben' und ‚Seele' in den altgermanischen Sprachen. Studien zum Einfluß christlich-lateinischer Vorstellungen auf die Volkssprachen: 14.
317 a.a.O.: 394f.
318 Paulus, Röm. 8, 13.
319 Matthäus 10, 39.
320 Deuteronomium 8, 3.
321 Frey, C. (1995). Zum Verständnis des Lebens in der Ethik. In: ders. (1998). Konfliktfelder des Lebens. Theologische Studien zur Bioethik, 77-100: 84.
322 Vgl. Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II, II, q. 64, art. 5.
323 Frey (1995): 100.
324 Vgl. Kadish, S.H. (1977). Respect for life and regard for rights in the criminal law. In: Barker, S.R. (ed.). Respect for Life in Medicine, Philosophy, and the Law, 63-101: 72.
325 Vgl. Callahan, D. (1969). The sanctity of life. In: Cutler, D.R. (ed.). Updating Life and Death; Kohl, M. (1974). The sanctity-of-life principle. In: Kohl, M. (ed.). The Morality of Killing: Sanctity-of-Life, Abortion and Euthanasia, 3-23; Kuhse, H. (1987). The Sanctity-of-Life Doctrine in Medicine. A Critique.
326 Vgl. Kuhse (1987).
327 Vgl. Platon, Politeia 461c; Aristoteles, Politica 1335b20 ff.; Seneca, Epistula 58, 35f.
328 Oetinger, F.C. (1759). Die güldene Zeit (Sämmtliche Schriften, hg. v. K.C.E. Ehmann, Bd. 6, Stuttgart 1864, 1-145): 11; vgl. Piepmeier, R. (1978). Aporien des Lebensbegriffs seit Oetinger: 99; 158.
329 Schiller, F. von (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen in einer Reihe von Briefen (NA, Bd. 20, 309-412): 355.
330 Hofmannsthal, H. von (1893). Algernon Charles Swinburne (Gesammelte Werke, Prosa, Bd. I, hg. v. H. Steiner, Frankfurt/M. 1950, 113-120): 114.
331 Rickert, H. (1921). System der Philosophie, Erster Teil: Allgemeine Grundlegung der Philosophie: 313.
332 a.a.O.: 316.
333 Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels. Versuch einer Naturgeschichte menschlichen Erkennens: 229.
334 Kürnberger, F. (1855). Der Amerika-Müde. Amerikanisches Kulturbild: 372; vgl. Adorno, T.W. (1951). Minima Moralia. Reflexionen aus dem beschädigten Leben (Frankfurt/M. 1986): 13.
335 Aristoteles, Metaphica 1072b.
336 Marsilius von Padua (1324). Defensor pacis (dt. Der Verteidiger des Friedens, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 44 (I, v, §2).
337 Vgl. Fellmann, F. (1993). Lebensphilosophie. Elemente einer Theorie der Selbsterfahrung: 28.
338 Hennig, J. (1968). Organisch. Sprache im technischen Zeitalter 28, 376-383.
339 Nietzsche, F. (1873-76). Unzeitgemäße Betrachtungen (KSA, Bd. 1, 157-510): 330f.
340 Dilthey, W. (1890). Beiträge zur Lösung der Frage vom Ursprung unseres Glaubens an der Realität der Außenwelt (Gesammelte Schriften, Bd. 5, Stuttgart 1982, 90-138): 136.
341 Dilthey, W. (1894). Ideen über eine beschreibende und zergliedernde Psychologie (Gesammelte Schriften, Bd. 5, Stuttgart 1982, 139-240): 194.
342 Dilthey, W. (ca. 1910). Plan der Fortsetzung zum Aufbau der geschichtlichen Welt in den Geisteswissenschaften (Gesammelte Schriften, Bd. 7, Stuttgart 1926, 189-291): 228.
343 a.a.O.: 261.
344 a.a.O.: 218.
345 Nach Hennig, J. (1933). Lebensbegriff und Lebenskategorien. Studien zur Geschichte und Theorie der geisteswissenschaftlichen Begriffsbildung mit besonderer Berücksichtigung Wilhelm Diltheys. Diss. Universität Leipzig: 106.
346 Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu eine Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 289.
347 a.a.O.: 253.
348 Simmel, G. (1921-22). Fragment über die Liebe. Logos 10, 1-54: 29.
349 a.a.O.: 39.
350 Platon, Gorgias 512d.
351 ebd.
352 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1170a.
353 Augustinus, De vera religione (Patrologia Latina, Bd. 34): 145; Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae (Vollständige, ungekürzte deutsch-lateinische Ausgabe der Summa Theologica, hg. v. d. Katholischen Akademikerverband, Bd. 2, Salzburg 1934): 131f. (I, qu. 18, ar. 2).
354 Benjamin, W. (1921). Zur Kritik der Gewalt. Archiv

für Sozialwissenschaft und Sozialpolitik 47, 809-832: 830.
355 a.a.O.: 831.
356 Jünger, E. (1949). Strahlungen (München 1988, 2 Bde.): I, 275.
357 Nietzsche, F. (1885-87). Nachgelassene Fragmente (KSA, Bd. 12): 167.
358 Nietzsche, F. (1887). Zur Genealogie der Moral. Eine Streitschrift (KSA, Bd. 5, 245-412): 312.
359 Nietzsche, F. (1886). Jenseits von Gut und Böse. Vorspiel einer Philosophie der Zukunft (KSA, Bd. 5, 9-243): 207.
360 Nietzsche, F. (1872/86). Die Geburt der Tragödie (KSA, Bd. 1, 9-156): 19.
361 Nietzsche, F. (1887-89). Nachgelassene Fragmente (KSA, Bd. 13): 321.
362 Nietzsche (1885-87): 274.
363 Nietzsche (1887-89): 319.
364 Nietzsche, F. (1889). Götzen-Dämmerung (KSA, Bd. 6, 55-160): 85.
365 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 148.
366 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, hg. v. W. v. Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 744.
367 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 284.
368 Buffon, G.L.L. (1753). Le bœuf. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 358-359): 358.
369 Anonymus (fälschlich Thomas von Aquin zugeschrieben), De natura materiae (ed. J.M. Wyss, Fribourg 1953): C 1.
370 Aristoteles, De generatione et corruptione 318a.
371 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B62; Übers. nach Jaeger, W. (1953). Die Theologie der milesischen Naturphilosophie (in: Gadamer, H.-G. (Hg.) (1968). Um die Begriffswelt der Vorsokratiker, 49-87): 84.
372 Vgl. Rickert, H. (1921). System der Philosophie, Erster Teil: Allgemeine Grundlegung der Philosophie.
373 Rickert, H. (1920/22). Die Philosophie des Lebens: 129f.
374 a.a.O.: 126.
375 a.a.O.: 129.
376 a.a.O.: 188.
377 Rickert, H. (1911). Lebenswerte und Kulturwerte (Philosophische Aufsätze, hg. v. R.A. Bast, Tübingen 1999, 37-72): 60.
378 a.a.O.: 72.
379 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 448f.
380 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 640.
381 Scheler, M. (1913-16). Der Formalismus in der Ethik und die materiale Wertethik (Bern 1966): 124.
382 Vgl. Avé-Lallemant, E. (1997). Die Lebenswerte in der Rangordnung der Werte. In: Pfafferott, G. (Hg.). Vom Umsturz der Werte in der modernen Gesellschaft. II. Internationales Kolloquium der Max-Scheler-Gesellschaft e.V., 81-99: 88.
383 Scheler (1913-16): 124.
384 Scheler, M. (1928). Die Stellung des Menschen im Kosmos (Bonn 1991): 37.
385 a.a.O.: 55.
386 a.a.O.: 56.
387 a.a.O.: 62.
388 Scheler (1913-16): 106.
389 Vgl. Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 17.
390 Hartmann, N. (1926/49). Ethik: 254.
391 a.a.O.: 342.
392 a.a.O.: 340.
393 ebd.
394 Cassirer, E. (1930). »Geist« und »Leben« in der Philosophie der Gegenwart (Schriften zu den Lebensordnungen von Natur und Kunst, Geschichte und Sprache, hg. v. E.W. Orth, Leipzig 1993, 32-60): 52f.
395 Goldstein, K. (1934). Der Aufbau des Organismus. Einführung in die Biologie unter besonderer Berücksichtigung der Erfahrungen am kranken Menschen: 300.
396 Schweitzer, A. (1923). Kultur und Ethik (München 1960): 331.
397 Paske, G. (1989). The life principle: a (metaethical) rejection. J. Appl. Philos. 6, 219-225.
398 Watson, R.A. (1983). A critique of anti-anthropocentric biocentrism. Envir. Eth. 5, 245-256; Ricken, F. (1987). Anthropozentrismus oder Biozentrismus? Theol. Philos. 62, 1-21.
399 Singer, P. (1979/93). Practical Ethics (dt. Praktische Ethik, Stuttgart 1994): 354; vgl. auch schon Sidgwick, H. (1902). Lectures on the Ethics of T.H. Green, H. Spencer, and J. Martineau: 144.
400 Merkel, R. (2001). Früheuthanasie. Rechtsethische und strafrechtliche Grundlagen ärztlicher Entscheidungen über Leben und Tod in der Neonatalmedizin.
401 Kleinig, J. (1991). Valuing Life: 179.
402 Hartmann, N. (1951). Teleologisches Denken: 90.
403 Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 242.
404 a.a.O.: 245.
405 a.a.O.: 244.
406 a.a.O.: 250.
407 Kambartel, F. (1996). Normative Bemerkungen zum Problem einer naturwissenschaftlichen Definition des Lebens. In: Barkhaus, A., Mayer, M., Roughley, N. & Thürnau, D. (Hg.). Identität, Leiblichkeit, Normativität. Neue Horizonte anthropologischen Denkens, 109-114: 114.
408 Krebs, A. (2000). Teleologie versus Funktionalität. Eine Kritik des teleologischen Argumentes in der Naturethik. Philos. Nat. 37, 45-58: 54.
409 Kambartel (1996): 110.
410 Krebs (2000): 54.
411 Kambartel (1996): 111.

412 Krebs (2000): 54f.
413 a.a.O.: 55.
414 Akerma, K. (2007). *Wir selbst*. Der Archimedische Punkt für eine willkürfreie Definition des Wortes »Lebewesen«. www.philosophieren.de (März 2007): 9f.; ders. (2009). Zur Definition des Begriffs „Lebwesen". Peter, Singer, Grenzfälle und ein metalitischer Ansatz. In: Ingensiep, H.W. & Rehbock, T. (Hg.). »Die rechten Worte finden ...« Sprache und Sinn in Grenzsituationen des Lebens, 157-175: 170; vgl. auch Wright, G.H. von (1998). In the Shadow of Descartes: 100.
415 Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 208.
416 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 503 (III, 10, 22).
417 Hafner (1996): 207.
418 Portmann, A. (1949/55). Probleme des Lebens: 9.
419 Müller, H. (1988). Philosophische Grundlagen der Anthropologie Adolf Portmanns: 9.
420 Häberlin, P. (1957). Leben und Lebensform. Prolegomena zu einer universalen Biologie: 49.
421 a.a.O.: 54.
422 Brenner, A. (2009). Leben: 45; vgl. auch Koutroufinis, S.A. (2008). Leben – Lebewesen – Organismus. In: Grüneberg, P. & Stache, A. (Hg.). Fahrrad – Person – Organismus. Zur Konstruktion menschlicher Körperlichkeit, 161-172: 162.
423 Brenner (2009): 97.
424 Türcke, C. (1992). Kassensturz. Zur Lage der Theologie: 100.
425 Nachweise für Tab. 166: Roose, T.G.A. (1797). Grundzüge der Lehre von der Lebenskraft: 13; Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 37 (§251); Virey, J.-J. (1821). Vie. In: Dictionaire des sciences médicales, Bd. 57, 434-573: 434; Nietzsche, F. (1883-85). Als sprach Zarathustra (KSA, Bd. 4): 140; Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 166; Dilthey, W. (ca. 1910). Plan der Fortsetzung zum Aufbau der geschichtlichen Welt in den Geisteswissenschaften (Gesammelte Schriften, Bd. 7, Stuttgart 1926, 189-291): 218; Litt, T. (1923). Erkenntnis und Leben: 42f.; Cassirer, E. (1923-29). Philosophie der symbolischen Formen, 3 Bde. (Darmstadt 1994): I, 48f.; Wittgenstein, L. (1929-48). Zettel (Schriften, Bd. 5, Frankfurt/M. 1970): 356 (Nr. 326); Heidegger, M. (1946). Über den Humanismus (Frankfurt/M. 1991): 17; Portmann, A. (1948). Die Tiergestalt: 244; Uexküll, T. von (1949). Der Begriff der „Funktion" und seine Bedeutung für unsere Vorstellung von der Wirklichkeit des Lebensvorganges. Stud. Gen. 2, 13-21: 16; Hartmann, N. (1951). Teleologisches Denken: 24; Binswanger, L. (1956). Drei Formen missglückten Daseins: Verstiegenheit, Verschrobenheit, Manieriertheit (Ausgewählte Werke, Bd. 1, Heidelberg 1992, 233-418): 397; Sachsse, H. (1971). Einführung in die Kybernetik: 243; Simon, J. (1973). Leben. In: Krings, H., Baumgartner, H.M. & Wild, C. (Hg.). Handbuch philosophischer Grundbegriffe (Studienausgabe, Bd. 3, 844-859): 844; Chargaff, E. (1993-94). Segen des Unerklärlichen. Scheidewege 23, 3-15: 5; Agamben, G. (2002). L'aperto. L'uomo e l'animale (dt. Das Offene. Der Mensch und das Tier, Frankfurt/M. 2003): 23; Brenner, A. (2009). Leben: 72f.
426 Fichte, J.G. (1799). Brief an K.L. Reinhold in Kiel vom 22.4.1799 (AA, Briefe, Bd. 3, 325-333): 333.
427 a.a.O.: 327.
428 Fichte, J.G. (1800). Die Bestimmung des Menschen (AA, Werkebd. 6, 145-311): 253.
429 Platon, Phaidon 67e.
430 Hegel, G.W.F. (1812-16/31). Wissenschaft der Logik (Werke, Bd. 5-6, Frankfurt/M. 1986): II, 486.
431 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 37 (§251).
432 Vgl. Bernard, C. (1875). Définition de la vie. Les théories anciennes et la science moderne. In: ders. (1878). La science expérimentale, 149-212: 179.
433 Müller, J. (1824). Von dem Bedürfnis der Physiologie nach einer philosophischen Naturbetrachtung (in: Holz, H.H. & Schickel, J. (Hg.) (1969). Vom Geist der Naturwissenschaft, 53-82): 55.
434 Du Bois-Reymond, E. (1872). Über die Grenzen des Naturerkennens (Vorträge über Philosophie und Gesellschaft, hg. v. S. Wollgast, Hamburg 1974, 54-77): 64f.
435 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): vi.
436 a.a.O.: 164.
437 a.a.O.: 31.
438 a.a.O.: 39ff.
439 a.a.O.: 45.
440 a.a.O.: 178.
441 Cassirer, E. (1923-29). Philosophie der symbolischen Formen, 3 Bde. (Darmstadt 1994): I, 49.
442 Wittgenstein, L. (1922/33). Tractatus logico-philosophicus (Werkausgabe, Bd. 1, Frankfurt/M 1984): 85 (6.52).
443 Wittgenstein, L. (1929-48). Zettel (Schriften, Bd. 5, Frankfurt/M. 1970): 356 (Nr. 326).
444 Gamm, G. (2000). Nicht nichts. Studien zu einer Semantik des Unbestimmten.
445 Simon, J. (1973). Leben. In: Krings, H., Baumgartner, H.M. & Wild, C. (Hg.). Handbuch philosophischer Grundbegriffe, Studienausgabe, Bd. 3, 844-859: 844.
446 Simon, J. (1991). Subjekt und Natur. Teleologie in der Sicht kritischer Philosophie. In: Marx, W. (Hg.). Die Struktur lebendiger Systeme, 105-132: 122.
447 a.a.O.: 128.
448 Rehmann-Sutter, C. (2000). Biological organicism and the ethics of the human-nature relationship. Theor. Biosci. 119, 334-354: 348.
449 Rehmann-Sutter, C. (1993-94). Was ist ein Lebewesen? Zur philosophischen Herausforderung durch die Molekularbiologie. Scheidewege 23, 142-159: 154.
450 Meister Eckehart, Deutsche Predigten und Traktate: Predigt 5 (hg. v. J. Quint, Zürich 1979): 176.
451 a.a.O.: 180 (Predigt 6); vgl. Heimsoeth, H. (1964). Die sechs großen Themen der abendländischen Metaphysik und des ausgehenden Mittelalters: 146ff.
452 Goethe, J.W. von (Frag.). Aphorismen und Fragmen-

te (Gedenkausgabe der Werke, Briefe und Gespräche, Bd. 17, Naturwissenschaftliche Schriften, Zweiter Teil, hg. v. E. Beutler, Zürich 1949, 687-781): 719f.

453 Richards, R.J. (2002). The Romantic Conception of Life. Science and Philosophy in the Age of Goethe: 11f.

454 Krause, K.C.F. [1828]. Das System der Rechtsphilosophie (Leipzig 1874): 27.

455 Portmann, A. (1948). Die Tiergestalt: 240.

456 Monod, J. (1970). Le hasard et la nécessité (dt. München 1975): 28.

457 Goethe, J.W. von [1796]. [Brief an H.J. Meyer vom 8. Februar 1796] (WA, IV. Abt., Bd. 11, Weimar 1892, 21-25): 22; der gleiche Satz 1906 bei E. Key, nach Hennig, J. (1933). Lebensbegriff und Lebenskategorien. Studien zur Geschichte und Theorie der geisteswissenschaftlichen Begriffsbildung mit besonderer Berücksichtigung Wilhelm Diltheys: 107.

458 Schrempf, C. (1895). Tolstois Christentum. Die Wahrheit 3, 345-358: 346.

459 Angermann, F. (1922). Religion und Volkshochschule. Die Tat 14, 271-284: 276; vgl. auch Wizenmann, K. (1923). Not und Wende. Der Türmer 25, 720-723: 720; Sauer, W. (1923). Philosophie der Zukunft. Eine Grundlegung der Kultur: 277; Hirt, E. (1923). Das Formgesetz der epischen, dramatischen und lyrischen Dichtung: 181; ähnlich lautend: Mutius, G. von (1922). Gedanke und Erlebnis. Umriss einer Philosophie des Wertes: 246; H. Königsdorf (ca. 1987) nach Fischbeck, H.-J. (2000). Zum Wesen des Lebens. Eine physikalische, aber nicht reduktionistische Betrachtung. In: Dürr, H.-P., Popp, F.-A. & Schommers, W. (Hg.). Elemente des Lebens. Naturwissenschaftliche Zugänge – philosophische Positionen, 255-278: 262.

460 Simmel, G. (1906). Schopenhauer und Nietzsche (Gesamtausgabe, Bd. 8, Frankfurt/M. 1993, 58-68): 61.

461 Valéry, P. [1910]. Cahier B 1910 (Paris 1926): 57; vgl. Canguilhem, G. (1952/80). Machine et organisme. In: La connaissance de la vie, 101-127: 117; Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen: 245.

462 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 409f.

463 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 68.

464 Bertalanffy, L. von (1929). Die Teleologie des Lebens. Biologia generalis 5, 379-394: 391.

465 Gutmann, M., Hertler, C. & Weingarten, M. (1998). Ist das Leben überhaupt ein wissenschaftlicher Gegenstand? Fragen zu einem grundlegenden biologischen Selbst(miß)verständnis. In: Was wissen Biologen schon vom Leben? Loccumer Protokolle 14/97, 111-128: 122; vgl. Weingarten, M. (1997). Was ist der Gegenstand biologischer Forschung: das Leben oder der Organismus? In: Klenner, H., Losurdo, D., Lensink, J. & Bartels, J. (Hg.). Repræsentatio Mundi, 503-526.

466 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 53; vgl. auch Roth, G. (1986). Selbstorganisation – Selbsterhaltung – Selbstreferentialität: Prinzipien der Organisation der Lebewesen und ihre Folgen für die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt. In: Dress, A., Hendrichs, H. & Küppers, G. (Hg.). Selbstorganisation. Die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft, 149-180: 151.

467 Bertalanffy, L. von (1930). Lebenswissenschaft und Bildung: 8.

468 Markschies, C. (2005). Ist Theologie eine Lebenswissenschaft?: 8; Sanides-Kohlrausch, C. (2007). Zur Reichweite des von der Soziobiologie vertretenen Evolutionsmodells für die Sozialwissenschaften. In: Asmuth, C. & Poser, H. (Hg.). Evolution, 181-205: 204.

469 Böhme, H. (2000). Wer sagt, was Leben ist? Die Provokation der Biowissenschaften und die Aufgabe der Kulturwissenschaften. Die Zeit 49/2000.

470 Duden, B. (1991). Der Frauenleib als öffentlicher Ort. Vom Mißbrauch des Begriffs Leben: 125.

471 Steinhöwel, H. (1473). Bocaccios De claris mulieribus (hg. K. Drescher): 59; 219; Eyb, A. von (1474). Spiegel der Sitten (1511): 29b (nach DWB Arch.).

472 Plinius, Epistulae 2.1.2; Apuleius, Metamorphoses 4.11.

473 Luther, M. (1522). Eine treue Vermahnung zu allen Christen, sich zu hüten vor Aufruhr und Empörung (Werke, Kritische Gesammtausgabe, Bd. 8, Weimar 1889, 676-687): 677; vgl. Alberus, E. (1540). Novum dictionarii genus: Ich leb.

474 Spencer, H. (1864). The Principles of Biology, vol. 1: 444 (§164).

475 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 108.

476 Vgl. Duden (1991): 131.

477 Konrad von Würzburg (ca. 1273-74). Engelhard; vgl. Deutsches Wörterbuch (Neubearb.) Bd. 8 (Stuttgart 1999): 1933.

478 Luther, M. (1534) (Übers.). Biblia, das ist, die gantze Heilige Schrifft Deudsch: Hiob 9, 25.

479 Hans Sachs [1534]. Kampfgespräch: Das Alter mit der Jugend (Hans Sachs, ernstliche Trauerspiele, liebliche Schauspiele, seltsame Fastnachtsspiele, kurzweilige Gesprach', sehnliche Klagreden, wunderbarliche Fabeln, sammt andern lächerlichen Schwanken und Possen, hg. v. J.G. Büsching, Nürnberg 1816, 229-264): 257f. (Vers 813f.).

480 Goethe, J.W.G. von [1777]. [Brief an C. Stein vom 14. Sept. 1777] (Weimarer Ausgabe, Abt. 4, Bd. 3): 176.

481 Jean Paul (1800). Titan, Bd. 1: 18.

482 Vgl. Cramer, K. (1972). Erleben. Hist. Wb. Philos. 2. 702-711.

483 Fichte, J.G. (1801). Sonnenklarer Bericht an das größere Publikum über das eigentliche Wesen der neuesten Philosophie (AA, Bd. I, 7, 165-268): 196.

484 Cramer (1972): 703.

485 Krug, W.T. (1827/38). Encyklopädisches Lexikon in Bezug auf die neueste Literatur und Geschichte der Philosophie: 370; noch nicht in der 1. u. 2. Aufl.

486 Daub, C. (1838). Vorlesungen über die philosophische Anthropologie: 65.

487 Daub, C. (1839). Vorlesungen über die Prolegomena zur theologischen Moral und über die Principien der Ethik: 390.

488 Winkler, E. (1929). Grundlegung der Stilistik: 10.

489 Woltereck, R. (1932). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen

und als erlebende Subjekte: 532.
490 Klages, L. (1929-32). Der Geist als Widersacher der Seele (Leipzig 1954): 1104.
491 Jonas, H. (1951/66). Is God a mathematician? (dt. in Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 160.
492 Jonas (1951/66): 161.
493 Jonas, H. (1951/66). Materialism and the theory of organism (dt. in Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 73-108): 101.
494 Nagel, T. (1974). What is it like to be a bat? Philos. Rev. 83, 435-450: 438; dt. Wie ist es, eine Fledermaus zu sein? (Übers. U. Diehl). In: Bieri, P. (Hg.) (1981/93). Analytische Philosophie des Geistes, 261-275: 263.
495 ebd.
496 a.a.O.: 265.
497 Hinterberger, N. (1996). Der Kritische Rationalismus und seine antirealistischen Gegner: 184.
498 Shapiro, J.A. (2007). Bacteria are small but not stupid: cognition, natural genetic engineering and socio-bacteriology. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 38, 807-819: 807.
499 Görnitz, B. & Görnitz, T. (2008). Die Evolution des Geistigen. Quantenphysik, Bewusstsein, Religion: 231.
500 Akerma, K. (2000). Wann beginnt ein menschliches Leben? Conceptus 33, 133-146: 140.
501 Ingensiep, H.W. (2004). Organismus und Leben bei Kant. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). Kant Reader, 107-136: 133; vgl. ders. (2009). „Vegetieren“? Anthropologische und bioethische Dimensionen der Sprache in Grenzsituationen des Lebens. In: Ingensiep, H.W. & Rehbock, T. (Hg.). »Die rechten Worte finden ...« Sprache und Sinn in Grenzsituationen des Lebens, 123-155: 151f.
502 Ingensiep (2004): 132.

Literatur

Stöhr, A. (1909). Der Begriff des Lebens.
Hesse, P.G. (1943). Der Lebensbegriff bei den Klassikern der Naturforschung. Seine Entwicklung bei 60 Denkern und Forschern bis zur Goethezeit.
Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie.
Rizzotti, M. (ed.) (1996). Defining Life. The Central Problem in Theoretical Biology.
Richards, R.J. (2002). The Romantic Conception of Life. Science and Philosophy in the Age of Goethe.
Pályi, G., Zucchi, C. & Caglioti, L. (eds.). (2002). Fundamentals of Life.
Popa, R. (2004). Between Necessity and Probability. Searching for the Definition and Origin of Life.
Bersini, H. & Reisse, J. (Hg.) (2007). Comment définir la vie? Les réponses de la biologie, de l’intelligence artificielle et de la philosophie des sciences.
Schaede, S. & Bahr, P. (Hg.) (2009). Das Leben, Bd. I. Historisch-systematische Studien zur Geschichte eines Begriffs.
Bedau, M.A. & Cleland, C.E. (eds.) (2010). The Nature of Life. Classical and Contemporary Perspectives from Philosophy and Science.
Gayon, J. et al. (eds.) (2010). Special Issue: Defining Life. Origin of Life and Evolution of Biospheres 40 (2), 119-244.

Lebensform

In terminologischer Bedeutung wird der Ausdruck ›Lebensform‹ 1895 von dem dänischen Pflanzenökologen E. Warming eingeführt (dän. 1895: »livformer«; dt. 1896: »Lebensform«). Warming definiert eine Lebensform als die gemeinsame Gestalt von Pflanzen, die »im Einklange mit denselben Lebensbedingungen denselben Habitus angenommen« haben.[1] Wie Warming weiter erläutert, werden zu derselben Lebensform »alle die Arten gerechnet, die in Ausstattung und in Physiognomie gleich oder doch sehr übereinstimmend sind, mögen sie nahe verwandt oder systematisch weit voneinander entfernt sein«.[2] Als ein Beispiel für die Übereinstimmung in den »Formenverhältnissen« führt Warming die Lebensform der Kakteen an, die in unterschiedlichen Pflanzenfamilien entwickelt wurde.

Älterer nicht-terminologischer Gebrauch

Das Wort ›Lebensform‹ wird vereinzelt bereits seit dem späten 16. Jahrhundert verwendet, so z.B. 1580 als Übersetzung des lateinischen ›Vivendi‹ (»Viuendi. Lebensform«[3]), in einer Predigt von 1679 (»einen rechten Lebens Form«[4]) oder 1784 von J.G. Herder.[5] J.W. von Goethe gebraucht 1795 in analoger Weise den Ausdruck *Lebensweise*.[6]

Auch in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts erscheint ›Lebensform‹ vereinzelt in biologischen Schriften, allerdings nicht sehr häufig und in verschiedenen Zusammenhängen.[7] Vielfach dient es im komparativen Sinn zur Angabe des Komplexitätsniveaus eines Organismus in einer Hierarchie von Organisationstypen (Roeschlaub 1804: »der niedersten oder der höhern Lebensform«[8]). Auch zur Unterscheidung von Gesundheitszuständen eines Organismus wird es gebraucht (Hecker 1805: »Die Heilung bestehet also in Verwandlung der abnormen Lebensform, die man Krankheit nennt, in die normale, die man unter der Gesundheit verstehet«[9]; 1807: »eine scharfe Grenzlinie zwischen der gesunden und kranken Lebensform«[10]). W. Butte spricht 1829 allgemein von »niedrigeren Lebens-Formen«, »der Lebens-Form des Thieres«, »der Lebens-Form der Pflanze« und »der Lebens-Form des Menschen«.[11] Bei J. Müller heißt es 1837: »Die Art ist eine durch die Individuen […] repräsentirte Lebensform, welche mit gewissen unveräußerlichen Charakteren in der Generation wiederkehrt und durch die Generation ähnlicher Individuen constant wieder erzeugt wird«.[12] Und R. Leuckart formuliert 1853, die über einen Generationswechsel miteinander verbundenen Organismen verkörpern »zwei verschiedene Lebensformen«.[13]

Eine allgemeine Verbreitung erfährt der Ausdruck durch C. Darwin: »forms of life« taucht in der sechsten Auflage des ›Origin of Species‹ von 1872 61mal auf. Besonders die organischen Anpassungen an einen bestimmten Lebensraum werden zu einer Lebensform zusammengefasst, z.B. der Komplex der Anpassungen höhlenbewohnender Tiere. E.D. Cope spricht 1872 in diesem Zusammenhang von der *Höhlenlebensform* (»cave life form«).[14] Allgemein wird seit Ende des 19. Jahrhunderts unter einer Lebensform die Gestalt eines Organismus verstanden, in der sich sein Verhältnis zur Umwelt ausdrückt.

Antike

Schon in vorwissenschaftlichen Texten werden Organismen in Lebensformen eingeteilt, so z.B. von Hippokrates, Platon und im Alten Testament der Bibel, die im Schöpfungsmythos die Gruppe der Tiere nach dem Medium ihres hauptsächlichen Aufenthaltsortes in Wasser-, Luft- und Landtiere gliedert.[15]

Eine erste systematische Übersicht über die Lebensformen der Tiere gibt Aristoteles in seiner Tiergeschichte. Die Klassifizierung der Tiere nach ihren Lebensformen steht bei Aristoteles neben ihrer Einteilung nach ihrem inneren Bau (in z.B. Bluttiere und blutlose Tiere). Hinsichtlich der Lebensformen systematisiert Aristoteles die Tiere in verschiedenen Dimensionen. Zugrundegelegt werden die Fortbewegung, und zwar v.a. das bevorzugte Medium, in dem sie sich aufhalten (Land, Wasser oder Luft)[16], die Fortpflanzung (z.B. eierlegende, lebendgebärende, larvengebärende Organismen; Zeitpunkt und Häufigkeit der Fortpflanzung)[17], die Geselligkeit[18], die Brutfürsorge[19], die Ernährung[20] und das Verhalten gegenüber äußeren Störungen wie dem Wechsel der Jahreszeiten[21] und Krankheiten[22]. In der ›Politik‹ führt Aristoteles die verschiedenen Lebensweisen der Tiere auf ihre verschiedenen Formen der Ernährung zurück[23].

Eine Lebensform ist ein ökologisch-morphologischer Typ von Organismen, der als Anpassung an bestimmte Umweltbedingungen entstanden ist. Grundlage für die Zuordnung von Organismen zu einer Lebensform ist somit nicht ihre genealogische Verwandtschaft, sondern ihre Ähnlichkeit in (äußerer) Gestalt und Lebensweise.

Lebensform (Warming 1895) *484*
Chamaephyten (Raunkiær 1905) *489*
Hemikryptophyten (Raunkiær 1905) *489*
Kryptophyten (Raunkiær 1905) *489*
Phanerophyten (Raunkiær 1905) *489*
Therophyten (Raunkiær 1905) *489*

Ausgehend von der Unterscheidung zwischen Land-, Wasser- und Lufttieren bemüht sich Aristoteles um die Formulierung von Gesetzen oder Verallgemeinerungen, z.B.: Kein Landtier verfügt nicht über die Fähigkeit zur Fortbewegung (aber manche Wassertiere); kein Tier bewegt sich nur in der Luft (aber manche nur im Wasser oder nur auf dem Land); viele Tiere bewegen sich sowohl auf dem Land als auch im Wasser fort.

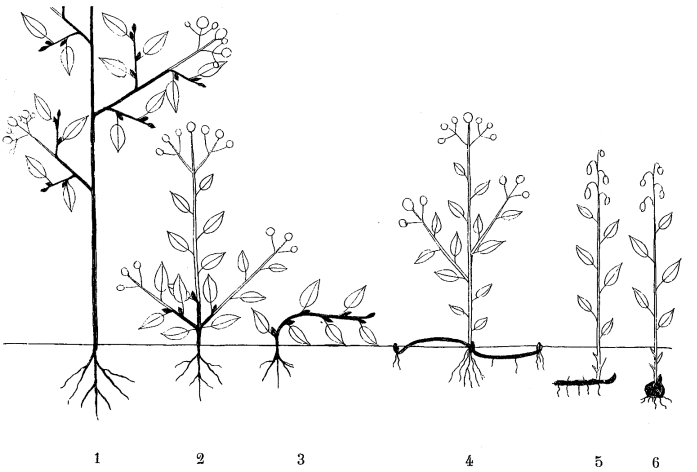


Abb. 271. Die Lebensformen von Pflanzen nach C. Raunkiær. Die schwarz ausgefüllten Pflanzenteile überdauern die ungünstige Jahreszeit (z.B. den Winter), die anderen sterben ab. 1 Phanerophyten: überdauernde Knospen an aufrechten Trieben; 2 und 3 Chamaephyten: Knospen nahe dem Erdboden (zwischen 10 und 50 cm); 4 Hemikryptophyten: Knospen am Boden, von Erde oder Pflanzenresten geschützt; 5 und 6 Kryptophyten: Überdauerungsknospen in der Erde; nicht abgebildet sind die Therophyten, die einjährigen Pflanzen, die die ungünstige Jahreszeit in Form der Samen überstehen (die Terminologie nach Raunkiær, C. (1905). Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt over Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, 1905, 347-438: 353f.; die Zeichnung aus Raunkiær, C. (1907) Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien: Vorsatz, Ausschnitt).

Reimarus: die »Lebensart« der Tiere

Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts macht die Lebensformenkunde keine wesentlichen Fortschritte. Nach der unmittelbaren Anschauung werden die Lebewesen in wenige große Formentypen eingeteilt. Eine relativ differenzierte Einteilung der Insekten in ökologische Typen findet sich zu Beginn des 18. Jahrhunderts bei A. Vallisnieri.[24]

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts beschreibt H.S. Reimarus die Vielfalt der Lebensformen in einer Lehre von der *Lebensart* der Tiere: Er stellt fest, es sei »die Art des Lebens, in so verschiedenen Thieren, ganz verschieden; ein jedes sein gewisses Element, Gegend, und Ort des Aufenthaltes, seine eigenthümliche Weise, ein Nest, Wohnung, oder Bau zu machen, seine besondere Art der Bewegung, seine bestimmt Art, die Speise zu erhalten, zu bereiten, zu bewahren, seine Lebensveränderungen zu überstehen, sich zu paaren, und die Jungen aufzubringen, seine Feinde abzuhalten«.[25] Die Verschiedenheit der »Lebensart«[26] der Tiere beruht nach Reimarus auf einer unterschiedlichen »Leibes- und Seelenbeschaffenheit« und hat jeweils spezifische Bedürfnisse und Triebe zur Befriedigung dieser Bedürfnisse zur Folge[27]. Die Gruppierung der Lebewesen in verschiedene Arten führt Reimarus auf die Differenzierung der Lebensarten zurück: Es »macht die verschiedene Möglichkeit der Arten des Lebens den wesentlichen Unterschied der verschiedenen möglichen Thierarten aus. Demnach sind so viele Arten der Thiere wirklich in der Welt, als verschiedene Arten des Lebens möglich sind«.[28] Reimarus gelangt hier also noch nicht zu einer Klassifikation der Tiere in umfangreiche Typen von Lebensformen; jeder taxonomischen Art entspricht vielmehr eine »Lebensart«. In einem späteren Werk entwickelt Reimarus aber eine Systematik für die verschiedenen Fortbewegungsarten der Tiere, die auch als eine Gliederung von Lebensformen angesehen werden kann.[29]

A. von Humboldt: »Hauptformen« von Pflanzen

In die moderne Biologie wird die Vorstellung umfangreicher Typen von Lebensformen ausgehend von der Vegetationskunde eingeführt. A. von Humboldt bemüht sich in den ersten Jahren des 19. Jahrhunderts um eine »physiognomische« Klassifikation von Pflanzen. Er unterscheidet zuerst 16, später 17 »Pflanzenformen« (vgl. Tab. 167) (die Einteilung von 1806 enthält mit den zwei Formen der »Heidekräuter« und »Lianen« zwei Typen, die in der späteren Klassifikation nicht erscheinen, so dass sich zusammen 19 Pflanzenformen ergeben).[30] Humboldt benennt die von ihm unterschiedenen »Hauptformen« von Pflanzen meist nach einer charakteristischen Gattung, z.B. ›Bananenform‹, ›Palmenform‹, ›Mimosenform‹ oder ›Cactusform‹. Aus einigen dieser Bezeichnungen entwickelt sich der Name für einen Lebensformtyp (z.B. ›Palmen‹ und ›Kakteen‹), die meisten der Be-

1. Bananenform
Ein fleischiger, hoher, krautartiger Stamm, aus zarten, silberweißen, oft schwarzgeflammten Lamellen gebildet. Breite, zarte, seidenartig glänzende, quergestreifte, fast lilienartige Blätter, von denen die jüngeren, gelblichgrün, und eingerollt, senkrecht emporwachsen, indem die älteren, vom Winde zerrissen, mit den spitzen, wie die Krone der Palmen, abwärts gebeugt sind. Goldgelbe längliche Früchte, traubenartig zusammengehäuft.

2. Palmenform
Ein hoher, ungetheilter, geringelter und gegen die Mitte oft bauchiger und stacheliger Schaft, auf dem sich eine Krone von gefiederten oder fächerartigen Blättern majestätisch erhebt. Am Ende des Stammes meist zweyklappige Blumenscheiden, aus welchen die Rispe ausbricht.

3. Form der baumartigen Farrenkräuter
Den Palmen ähnlich, aber der Schaft minder hoch und schlank, schwarzrissig, mit zarten und schiefgestreiften, hellgrünen, am Rande ziemlich gekerbten, fast kohlartigen Blättern. Keine Blumenscheiden.

4. Aloe-Form
Steife, oft bläulichgrüne, glatte, stechend-spitzige Blätter. Hohe Blüthen, Stängel, die aus der Mitte entspringen und sich bisweilen kandelaberartig theilen. Einige Arten erheben die strahlige Krone auf nackten, geringelten, oft schlangenartig gewundenen Stämmen.

5. Pothosform
Glänzende, große, oft spieß- und pfeilförmige, durchlöcherte Blätter. Lange, hellgrüne, saftige, meist rankende Stängel. Dicke, längliche Blumen. Kolben, aus weißlichen Scheiden ausbrechend.

6. Form der Nadelhölzer
Die Krone bald pyramidal, wie Lerchenbäume und Cypressen, bald schirm-, fast palmartig sich ausbreitende, wie Pinus pinea.

7. Form der Orchideen
Einfache, fleischige, hellgrüne Blätter, mit buntfarbigen, wunderbar gestalteten Blüthen, oft parasitisch, die größte Zierde der Tropenvegetation.

8. Mimosenform
Alle fein gefiederte Blätter, zwischen welchen die Bläue des Himmels angenehm durchschimmert. Weitschattige Kronen, oft schirmartig gedrückt.

9. Malvenform
Dickstämmige Bäume mit großen, weichen, meist lappigen Blättern (foliis lobatis) und prachtvollen Säulenbäumen

10. Rebenform
Rankende Gewächse mit rissigen holzigen Stämmen und vielfach zusammengesetzten Blättern. Die Blüthen meist in Doldentrauben und Rispen.

11. Lilienform
Stammlose Gewächse mit langen, einfachen, hellgrünen, zartgestreiften, oft schwertförmigen und zweyzeiligen, nicht aufrecht stehenden Blättern, und mit zarten, prachtvollen Blüthen, bald in Scheiden, bald ohne Scheiden.

12. Cactusform
Vielkantige, fleischige, blattlose, oft gestachelte, säulenförmig ansteigende, theils kronleuchterartig getheilte Gewächse, mit schöngefärbten aus der fast unbelebt scheinenden Masse ausbrechende Blumen.

13. Casuarinenform
Blattlose Gewächse, vom einfachsten äußern Baue, mit weichen, dünnen, gegliederten, in der Länge gestreiften Stängeln.

14. Gras- und Schilf-Form

15. Form der Laubmoose

16. Form der Blätterflechten

17. Form der Hutschwämme

Tab. 167. Einteilung der Pflanzen nach ihrer Physiognomie in 17 »Pflanzenformen« (nach Humboldt, A. von (1807). Ideen zu einer Geographie der Pflanzen, Leipzig 1960, 21-50: 45-47; vgl. ders. (1806). Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse: 18-25).

nennungen Humboldts behalten jedoch ihre rein taxonomische Bedeutung.

Die von ihm gegebene Liste von »einigen wenigen Grundgestalten« der Pflanzen versteht Humboldt nicht als vollständig; es werden vielmehr nur solche aufgeführt, »deren Studium dem Landschaftsmaler besonders wichtig seyn muß«.[31] Es komme darin »allein auf große Umrisse, auf das an, was den Character der Vegetation, und folglich den Eindruck bestimmt, den der Anblick der Gewächse und ihre Gruppirung auf das Gemüth des Beobachters macht. Die eigentlich botanischen Klassificationen gründen sich dagegen auf die kleinsten, dem gemeinen Sinne gar nicht auffallenden, aber beständigsten und wichtigsten Theile der Befruchtung«.[32] Die Zuordnung von Pflanzen zu Lebensformen hat bei Humboldt also auch eine ausgesprochen ästhetische Dimension.

Analogie und Affinität

Von Seiten der vergleichenden Anatomie wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine Gliederung der Organismen nach Lebensformen auf der Grundlage des Begriffspaars *Analogie* und *Affinität* vorgenommen (↑Analogie; Homologie). Übereinstimmungen im Bauplan geben eine Einteilung der Organismen nach Affinitäten; ähnliche Anpassungen an die Umwelt werden dagegen als Ausdruck einer Analogie der Formen gedeutet. So gliedert H.E. Strickland 1840 die Klasse der Vögel nach den Ansprüchen an die Umwelt, genauer gemäß den vier möglichen Typen des Aufenthaltsmediums – Luft, Boden, flaches Wasser und tiefes Wasser – in vier Ordnungen, die »Insessores«, »Rasores«, »Grallatores« und »Natatores«.[33] Die Bewohner des gleichen Lebensraums und die Konsumenten der gleichen Nahrungsart zeigen nach Strickland Ähnlichkeiten (»analogies«), die als Anpassungen an die Lebensweise (»adaptation of organic beings to their destined conditions of existence«) unabhängig von den wesentlichen Merkmalen des Bauplans (»quite independent of their natural or essential affinities«) zu erklären sind.[34]

19. Jh.: physiognomische Einteilungen

Der Ansatz Humboldts wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts von Botanikern aufgegriffen und ausgearbeitet, ohne dabei aber der botanischen Lebensformenkunde wesentliche neue theoretische Impulse zu geben.[35] Erst in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden Klassifikationen vorgeschlagen, die sich von den taxonomischen Gliederungen vollständig zu lösen versuchen. So gibt A. Kerner von Marilaun 1863 die Beschreibung einer »Pflanzenformation« nach einer Unterscheidung von zwölf »Grundformen des Pflanzenreiches«; diese sind: »Bäume, Sträucher, Stauden, Filzpflanzen, Kräuter, Blattpflanzen, Schlinggewächse, Fadenpflanzen, Rohre, Halmgewächse, Schwämme und Krustenpflanzen« (vgl. Tab. 168).[36] Andere Autoren geben dagegen sehr viel umfangreichere Listen von physiognomischen Typen. So unterscheidet H. Grisebach in seiner ›Vegetation der Erde‹ (1872) zwischen 54 »Vegetationsformen«.[37] Die Systematik baut darauf auf, dass das Erscheinungsbild der Pflanzen sich mit den Umweltbedingungen (z.B. den Höhenstufen im Gebirge) in einer regelhaften Weise ändert. Später erhöht sich die Zahl der von Grisebach unterschiedenen Typen sogar auf 60, und er differenziert zwischen sieben Hauptgruppen: »Holzgewächse, Succulente Gewächse, Schlinggewächse, Epiphyten, Kräuter, Gräser und Zellenpflanzen« (vgl. Tab. 168).[38] Eine

Kerner 1863	Grisebach 1872	Drude 1887
Bäume	Holzgewächse	I. Holzpflanzen mit Belaubung
Sträucher		Bäume und Sträucher
Schlinggewächse	Schlinggewächse	Lianen
Stauden	Epiphyten	Mangroven
		Holzparasiten
	Succulente Gewächse	II. Blattlose Holzpflanzen
		Stamm-Succulenten
		Blattlose Gesträuche
		III. Halbsträucher
Kräuter	Kräuter	IV. Den Holzgewächsen ähnliche, oberirdisch durch viele Vegetationsperioden ausdauernde Kräuter
Blattpflanzen	Gräser	
Fadenpflanzen	Zellenpflanzen	V. Hepaxanthische oder redivive Gewächse, autotroph und durch Chlorophyll führende Laubblätter assimilierend
Rohre		
Halmgewächse		VI. Autotrophe, ohne Laubblätter assimilierend: Flechten
Krustenpflanzen		VII. Parasitische und saprophytische Gewächse ohne Chlorophyll
Filzpflanzen		
Schwämme		

Tab. 168. Klassifikationen von Pflanzen auf physiognomischer Grundlage in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts (nach Kerner von Marilaun, A. (1863). Das Pflanzenleben der Donauländer: 9; Grisebach, A. (1872). Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung: 11-14; Drude, O. (1887). Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen. In: Schenk, A. (Hg.). Handbuch der Botanik, Bd. 3, 2, 175-496: 487-489).

I. Hauptgruppe. Hapaxanthische Pflanzen (»monokarpische« nach De Candolle)
- A. Monocyklische (einjährige, annuelle)
- B. Dicyklische (zweijährige, bienne)
- C. Pleio-polycyklische (mehrjährige, aber nur einmal fruchtend)

II. Hauptgruppe. Perenne Pflanzen (»polykarpische« nach De Candolle)
- A. Arten mit keinem oder äusserst geringem Wanderungsvermögen
  1. Primwurzel durch das ganze Leben der Pflanze bleibend, oder eine bleibende Stamm-Knollenbildung. Einziges Vermehrungsmittel sind die Samen
     - a. verholzte, lange lebende Sprosse. Gewöhnliche dikotyle Bäume und Sträucher
     - b. Krautartige Pflanzen
  2. Die Primwurzel schnell, d.h. nach etwa 1-2-3 Jahren absterbend. Von hinten stetig fortschreitende Auflösung des Primsprosses und des folgenden Hauptsprosses. Vermehrung auf vegetativem Wege ist möglich
     - a. Senkrechte oder etwas schräg liegende unterirdische Sprossverbände (Rhizome), dadurch entstanden, dass die unteren Theile der Sprosse mehr als ein Jahr leben
     - b. Bleibende Sprossverbände kommen nicht zu Stande, weil jeder Spross monocyklisch ist, also nur ein Jahr lebt, dann aber völlig abstirbt
- B. Arten mit einem grösseren, oft bedeutenden Wanderungsvermögen
  1. Oberirdische Wanderer
     - a. mit lange dauernder Primwurzel
     - b. mit schnell absterbender Primwurzel
  2. Unterirdische Wanderer. Primwurzel gewöhnlich schnell absterbend
     - a. Wanderung durch horizontal wachsende Sprosse, welche Sprossverbände (Grundachsen) bilden
     - b. Wanderung durch horizontal wachsende unterirdische Sprosse, die aber so schnell absterben, dass nur Sprossverbände von nur ganz kurzer Dauer gebildet werden können. Die oberidischen Sprosstheile von monocyklischem Bau und Dauer
     - c. Wurzelwanderer, d.h. Pflanzen, welche durch sprossbildende Wurzeln überwintern, wandern und sich vermehren

Tab. 169. Lebensformen von Pflanzen nach ökologischen Kriterien (vereinfacht nach Warming, E. (1884). Ueber perenne Gewächse. Bot. Centralbl. 18, 184-188).

ähnliche Einteilung findet sich 1887 bei O. Drude, der die älteren physiognomischen Entwürfe dafür kritisiert, dass in ihnen nicht klar zwischen »morphologischen« und »biologischen«, d.h. als Anpassungen an die Umwelt zu deutenden, Gliederungskriterien unterschieden wird (»jener physiognomische Wirrwarr«).[39] Allerdings liegt bei Drudes eigenem Einteilungsvorschlag auch nicht immer eine eindeutige Unterscheidung dieser beiden Aspekte vor.

Warmings System der pflanzlichen Lebensformen

Nach der Formulierung der Evolutionstheorie durch C. Darwin und A.R. Wallace Ende der 1850er Jahre erfolgt eine Umorientierung in den Vorschlägen zur systemtischen Gliederung der Vegetation nach Lebensformtypen. Die Klassifikationen orientieren sich immer weniger an rein physiognomisch-morphologischen Aspekten und legen stattdessen Gewicht auf die Bedeutung der Merkmale für Überleben und Fortpflanzung der Pflanzen. Die für die Identifikation und Einteilung der Lebensformen relevanten Merkmale werden dabei als ↑Anpassungen interpretiert. Besonders deutlich wird dieser Ansatz in den Arbeiten E. Warmings, der in diesem Zusammenhang 1895 den Begriff der ›Lebensform‹ prägt (s.o.). Bereits zuvor, im Jahr 1884 macht Warming einen Vorschlag zur Unterscheidung verschiedener Lebensformen bei Pflanzen (vgl. Tab. 169).[40] In Warmings System werden die Pflanzen in erster Linie nach folgenden Kriterien klassifiziert: ihrer Lebensdauer, der Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung, der Lebensdauer der Sprosse und außerdem der Art der vegetativen Ausbreitung (oberirdisch oder unterirdisch).[41] Ein Vorläufer Warmings in dieser Art der Klassifikation ist A.-P. de Candolle, der bereits 1818 vorschlägt, die Pflanzen nach ihrer Lebensdauer und der Höhe ihres verholzten Teils in Typen zu gliedern.[42]

Auf evolutionstheoretischer Grundlage hält es auch H. Reiter 1885 für angemessen, »zur Unterscheidung der Vegetationsformen nur diejenigen Merkmale heranzuziehen, welche […] als das Resultat nachheriger Anpassung erscheinen«.[43] Mit der Differenzierung C. von Nägelis beruhen die Lebensformen also auf »Anpassungsmerkmalen«, nicht auf den durch den Bauplan – oder nach Reiter durch die »ursprüngliche Vererbung«[44] – bedingten »Organisationsmerkmalen« (↑Analogie).[45] Reiter definiert eine »Vegetationsform« allgemein als »sämmtliche Lebewesen […], welche in Bezug auf ihre Lebensthätigkeit und die dazu gehörige Ausrüstung in allen wesentlichen Stücken untereinander übereinstimmen, mögen sie nun nahe verwandt sein oder nicht«.[46]

Raunkiær: Lage der Überdauerungsorgane

Die bis in die Gegenwart am weitesten verbreitete Einteilung der Pflanzen in Lebensformen schlägt C. Raunkiær 1905 vor. Im Gegensatz zu den meisten älteren Klassifikationen beruht das System Raunkiærs auf nur einem Kriterium: der Lage der Überdauerungsorgane (Knospen). Er unterscheidet fünf Typen: ***Chamaephyten***, ***Hemikryptophyten***, ***Kryptophyten***, ***Phanerophyten*** und ***Therophyten*** (vgl. Abb. 271).[47] Die Einteilung Raunkiærs findet in der Botanik weite Anerkennung und bildet das Standardbeispiel für eine Typisierung von Lebensformen in Lehrbüchern.

Raunkiær konzentriert sich in seinem System auf nur ein Merkmal zur Einteilung, weil er mit seinem Vorschlag die Grundlage für statistische Untersuchungen legen will. Er ist der Auffassung, dass sich im Rahmen einer »biologischen Pflanzengeographie«[48] – im Gegensatz zu einer »floristischen Pflanzengeographie« – »Pflanzenklimate« durch ein charakteristisches Spektrum an Lebensformen bestimmen lassen. So unterscheidet er nach der relativen Häufigkeit eines Lebensformtyps vier »Hauptpflanzenklimate«: »ein *Phanerophytenklima*, die tropische Zone mit nicht zu geringen Niederschlägen; ein *Therophytenklima*, das Winterregengebiet der subtropischen Zone; ein *Hemikryptophytenklima*, der größte Teil der kalten gemäßigten Zone; ein *Chamaephytenklima*, die kalte Zone«.[49]

Analog zu den Verhältnissen bei den Landpflanzen versucht J. Feldmann 1967 eine Typisierung der Lebensformen von Algen zu geben.[50]

Remane: Lebensformkomplexe der Tiere

Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts ist das Konzept der Lebensformen im Wesentlichen auf die Botanik beschränkt. Erst A. Remane überträgt den Terminus 1943 in systematischer Absicht auf Tiere und etabliert ihn damit als ein allgemeines biologisches Konzept.

19 im Medium 20
— an der Grenzfläche zweier Medien 34
20 in festen Medien 21
= in flüssigen Medien 29
— in gasförmigen Medien 32
21 in formbeständigem Substrat 22
— in fließendem Substrat 27
22 in anorganischem Substrat 23
— in organischem Substrat 25
23 in nassem Substrat . . . . . (Nereis cultrifera, Bledius)
— in trockenem Substrat 24
24 Scharrgräber . . . . . (Ammophila)
= Schwimmgräber . . . . . (Talpa)
— peristaltisch arbeitende Gräber . . . . . (Lumbricus)
25 in Holz 26
— in Aas und Kot . . . . . (Necrophorus, Aphodius)
26 in nassem Substrat . . . . . (Limnoria)
— in trockenem Substrat . . . . . (Platypus, Sirex, Cossus)
27 in anorganischem Substrat 28
— in organischem Substrat . . . . . (Aas oder Kot) (Fliegenlarven)
28 in nassem Substrat . . . . . (Schlamm) (Criodrilus, Chironomus)
— in trockenem Substrat . . . . . (Sand) (Zophosis, Scincus, Eryx)
29 Körperkraft gegenüber den Außenkräften gering (Planktonten) . . 30
— Körperkraft gegenüber den Außenkräften bedeutend (Nektonten) . . 31
30 Ruderer . . . . . (Daphnia)
— Rückstoßschwimmer . . . . . (Aurelia)
31 Torpedoförmige Schwimmer . . . . . (Delphin)
— Ruderer . . . . . (Chelone)
= schlängelnde Schwimmer . . . . . (Aal)
— Rückstoßschwimmer . . . . . (Sepia)
32 Körperkraft gegenüber den Außenkräften gering . . . . . (Thysanopteren, Trichopterygiden)
— Körperkraft gegenüber den Außenkräften bedeutend 33
33 Fallschirmflieger (Rhacophorus, Draco, Dendrophilus pictus, Chrysopelea ornata)
= Drachenflieger . . . . . (Exocoetus)
= Flatterflieger . . . . . (Fledermäuse, Kleinvögel)
— Schwirrflieger . . . . . (Kolibri)
— Segelflieger . . . . . (Diomedea, Cathartes)
34 an der Grenzfläche von festem und flüssigem Medium 35
= an der Grenzfläche von festem und gasförmigem Medium . . . . 40 (auch in Hohlräumen und Spalten)
— an der Grenzfläche von flüssigem und gasförmigem Medium . . . 51
35 am Boden 36
— im Aufwuchs . . . (Caprella, Rioluslarve, Hippocampus, Synguathus)
36 in ruhigem Wasser 37
— in bewegtem Wasser 38
37 ohne Extremitäten . . . . . (Schnecken)
— mit Extremitäten . . . . . (Aphrodite aculeata, Asellus, Triton)
38 ohne Extremitäten . . . . . (Purpura lapillus)
— mit Extremitäten 39
39 frei an der Oberfläche des Substrates . . . . . (Patella)
— in Spalten . . . . . (Porcellana, Lepadogaster, Helmislarve)
40 am Boden 41
— auf Organismen 44
41 frei an der Oberfläche des Substrates 42
— in Hohlräumen und Spalten . . . . . (Oniscus, Polydesmus, Gecko)
42 auf lockerem Substrat (Sand, Schnee, Morast, Schwimmblätter) . . (Palmatogecko, Lagopus, Tridactylus, Parra)
— auf formbeständiger Unterlage 43
43 mit Sprungvermögen . . . . . (Acrididae, Dipus)
— ohne Sprungvermögen . . . . (Arion, Carabus, Lacerta, Struthio)
44 auf Tieren 45
— auf Pflanzen 46
45 mit Sprungvermögen . . . . . (Flöhe)
— ohne Sprungvermögen . . . . . (Mallophagen und Läuse)
46 frei 47
— in Hohlräumen und Spalten . . . (Hololepta, Aradus, Pyrochroalarve)
47 am Stamm 48
— im Astwerk 50
48 Krallenkletterer . . . . . (Spechte, Marder)
— Haftkletterer 49
49 ohne Extremitäten . . . . . (Schnecken, Landplanarien)
— mit Extremitäten . . . . . (Lamia, Hyla)
50 Klammerkletterer . . . . . (Spannerraupen, Chamaeleon)
≡ Wühlkletterer . . . . . (Baumschlangen)
= Hängekletterer . . . . . (Bradypus)
— Schwingkletterer . . . . . (Gibbon)
51 am Oberflächenhäutchen hängend . (Limnaea, Scapholeberis, Montacuta)
= an der Oberfläche schwimmend . . . . . (Gyrinus, Schwimmvögel, Anableps tetrophthalmus, Histophorus gladius)
— auf dem Oberflächenhäutchen stehend . . (Podura, Gerris, Halobates)

Abb. 272. Schlüssel zur Klassifikation der Tiere nach ihrer Fortbewegungsweise (aus Kühnelt, W. (1953). Ein Beitrag zur Kenntnis tierischer Lebensformen (Lebensformen in Beziehung zur mechanischen Beschaffenheit des Aufenthaltsortes). Verh. zool.-bot. Ges. Wien 93, 57-71: 69f.).

Um den typologischen Charakter der Einteilung zu betonen, spricht Remane meist von *Lebensformtypen*. Remane schließt unmittelbar an Warming an und führt aus: »Nur unter geringer Abänderung des Wesentlichen möchte ich als Lebensformtyp definieren: *Organismen, die in Zusammenhang mit gleicher Lebensweise einen Komplex gleichartiger Strukturen aufweisen*, so daß Rückschlüsse von der Struktur auf die Lebensweise möglich sind«.[51] Remane stellt die Systematik des »Natürlichen Systems« derjenigen der Lebensformtypen gegenüber: Wie jene auf homologen Ähnlichkeiten beruhe, gründe diese sich auf analoge Ähnlichkeiten, die sich aus gleichgerichteten Anpassungen an die Lebensbedingungen ergeben würden. Er weist auch darauf hin, dass die Systematik der Lebensformtypen aus »nebeneinanderstehenden Klassifikationen nach Ernährung, Bewegung, Fortpflanzung, bei Pflanzen hierher auch Samenverbreitung usw.« bestehe.[52] Ein Organismus nehme also nicht eine einzige Stelle in diesem System ein, sondern müsse in den verschiedenen Teilsystemen jeweils separat klassifiziert werden.

Auch hinsichtlich eines Teilsystems kann ein Organismus in verschiedenen Phasen seines Lebens unterschiedlichen Typen von Lebensformen zugeordnet werden – weil sich seine Lebensform wandelt, sei es irreversibel (*Metamorphose*) oder reversibel (*Poikilomorphose*; ↑Metamorphose). W. Kühnelt stellt 1953 fest: »Ein Individuum kann [...] Merkmale zweier recht verschiedener Lebensformen tragen, die je nach dem augenblicklichen Aufenthalt entsprechend zur Geltung kommen (z.B. Tetrix [eine Heuschrecke] fliegend, schwimmend und springend)«.[53]

Koepcke: ›Die Lebensformen‹ (1971-74)

In einer umfangreichen Monografie baut H.-W. Koepcke 1971-74 den Ansatz Remanes zu einem Versuch über eine »universell gültige biologische Theorie« aus.[54] Koepckes Ziel ist es, mit seiner Systematik der Lebensformtypen die Bezüge, in denen das Leben der Organismen sich entfaltet, erschöpfend zu erfassen. Die Vollständigkeit der Systematik versucht Koepcke dadurch sicherzustellen, dass er von einem einfachen Evolutionsmodell ausgeht: Organismen, die in einem zweidimensionalen Raum verteilt sind, können sich vor der Zerstörung durch lokal auftretende »Katastrophen« auf zwei Weisen schützen: durch Lokomotion und durch Resistenz. *Lokomotion* bezeichnet die Fähigkeit eines Organismus, den Ort einer lokalen Katastrophe aktiv zu verlassen und dadurch sein Leben zu erhalten (↑Selbstbewegung). Die Flucht kann in einem Ortswechsel innerhalb des Lebensraums (Deviation) oder einem (periodischen) Verlassen des Lebensraums (Migration) bestehen. Unter *Resistenz* wird seine Fähigkeit verstanden, eine Katastrophe durch die Ausbildung von Schutzeinrichtungen zu überstehen. Die Resistenz kann in morphologischen Merkmalen (z.B. Panzerung, Tarntracht), physiologischen Eigenschaften (z.B. Thermoregulation, Dormanz) oder Bewegungsabläufen (z.B. Schlagen mit den Extremitäten, Stechen mit dem Wehrstachel) bestehen (↑Schutz). Weil ein Organismus außerdem ein konstitutionell offenes System ist, ist er für seine Selbsterhaltung auf die Zufuhr von Stoffen aus der Umwelt angewiesen. Koepcke bezeichnet dies als seine Leistung des *Substanzerwerbs* (↑Ernährung). Damit sind drei »Lebensweisetypen der Selbstbehauptung« unterschieden: Substanzerwerb, Lokomotion und Resistenz (vgl. Tab. 170).

Aus der Fähigkeit zur Fortpflanzung eines Organismus – sie gehört für Koepcke zu den Definitionsmerkmalen eines Organismus und bildet eine »axiomatische Grundannahme der Biologie«[55] – ergibt sich ein weiterer Komplex von Lebensformtypen. Der Tradition gemäß, bezeichnet Koepcke diesen als ↑*Arterhaltung* und stellt ihn als obersten funktionalen Ordnungsbegriff gleichberechtigt neben die Selbstbehauptung. In Koepckes einfachem Evolutionsmodell stellt die Fortpflanzung eine Strategie des Organismus dar, sich, d.h. seinen Typus, in Form seiner Nachkommen zu erhalten. Die »ökologischen Grundfunktionen der Arterhaltung« gliedert Koepcke in die drei Bereiche der Soziabilität, der Brutfürsorge und der Sexualität (vgl. Tab. 170; ↑Arterhaltung: Abb. 29). Zur *Soziabilität* gehören alle Verhaltensweisen, die den Zusammenschluss eines Organismus mit anderen Organismen betreffen (↑Sozialverhalten). Dieser Zusammenschluss kann bis zur Spezialisierung der Individuen in Folge einer organisierten Arbeitsteilung gehen, so dass das einzelne Individuum seine selbständige Lebensfähigkeit verliert. Erst die Soziabilität ermöglicht den Aufstieg von mikroskopischen zu makroskopischen Dimensionen der Organisation, weil die elementaren Organisationsvorgänge sich auf der Ebene chemischer Wechselwirkungen vollziehen, die eine nur (elektronen-)mikroskopische Reichweite haben. Makroskopische Organisation setzt also einen Zusammenschluss (oder Zusammenhalt) der auf mikroskopischer Ebene gebildeten Einheiten (z.B. der Zellen) voraus. Die *Brutfürsorge* umfasst die Verhaltensweisen eines (meist verwandten) Organismus, die den in der Fortpflanzung neu gebildeten Organismen nützen (↑Brutpflege). Dazu gehört das Aufsuchen einer geeigneten Lebensstätte für den Nachwuchs, die Ernährung und Verteidigung der Brut etc. Die *Sexua-*

	Die ökologischen Grundfunktionen der Selbstbehauptung
1	Die Lebensweisetypen des Substanzerwerbs
1.1	Ohne Substanzerwerb (Betriebsenergie stammt aus Reservestoffen)
1.2	Substanzerwerb durch Auswerten eines Mediums des Habitats, z.B. Strömungsfiltrieren
1.3	Substanzerwerb durch Auswerten von Strukturteilen des Habitats, z.B. Jagen
2	Die Lebensweisetypen der Lokomotion
2.1	Lokomotion in homogenen Medien, z.B. Schwimmen
2.2	Lokomotion auf der Grenzfläche zweier Medien, z.B. Rudern
2.3	Lokomotion in Mediengemischen, z.B. Klettern
3	Die Lebensweisetypen der Resistenz
3.1	Resistenz gegenüber existenzerschwerenden Eigenschaften des Habitats, z.B. Kälteresistenz
3.2	Resistenz gegenüber lebensfeindlichen Strukturteilen des Habitats, v.a. gegenüber Feinden, z.B. Bestachelung
3.3	Resistenzformen, die sowohl gegenüber speziellen existenzerschwerenden Eigenschaften als auch Strukturteilen des Habitats wirksam sein können, z.B. Stielbildung
3.4	Ökologisch bedeutsame allgemeine Funktionen, die auch der Resistenz förderlich sind, z.B. Fernwahrnehmung
	Die ökologischen Grundfunktionen der Arterhaltung
4	Die Lebensweisetypen der Soziabilität
4.1	Intraspezifische Massenbildung, z.B. Truppbildung
4.2	Interspezifische Massenbildung, z.B. Freie Symbiose
4.3	Altruismus, z.B. Soziale Verteidigungshilfe
4.4	Soziale Kommunikationsformen (Sozialsignalismus), z.B. Chemischer Sozialsignalismus
4.5	Elimination, z.B. Geschwistermord
4.6	Reduktionsformen der Soziabilität, z.B. Seltenheit
5	Die Lebensweisetypen der Brutfürsorge
5.1	Vorsorgliche Brutfürsorgehandlungen, z.B. Aufsuchen des Nachkommen-Habitats
5.2	Ernähren der Brut (Nutrition), z.B. Füttern mit erworbenen Substanzen
5.3	Schützen der Brut (Protektion), z.B. Bewachen und Verteidigen der Brut
5.4	Sonderleistungen der Eltern, die der Brutumbildung förderlich sind, z.B. Brüten
5.5	Soziale Brutfürsorge, z.B. Brutkoloniebildung
5.6	Körpereigene Brutpflege (Kontakt-Brutpflege), z.B. Äußeres Bruttragen
5,7	Reduktionsformen und Fehlen der Brutfürsorge, z.B. Direkte Selbsterzeugung
6	Die Lebensweisetypen der Sexualität
6.1	Transport der Sexualprodukte durch ein Medium des Habitats (Mechanogamie), z.B. Anemogamie
6.2	Transport der Sexualprodukte durch andere Organismen (Xenogamie oder Zoidiogamie)
6.3	Formen des Aufsuchens des Sexualhabitats, z.B. Sexuell bedingte Wanderung
6.4	Sexualsignalismus (sexuelle Erkennungszeichen, die es erleichtern, vom Partner aufgefunden zu werden), z.B. Akustischer Sexualsignalismus
6.5	Balz und Begattung, z.B. Schaubalz
6.6	Sexuelle Elimination, z.B. Revierverteidigung
6.7	Eheformen, z.B. Polygamie
6.8	Reduktionsformen und Fehlen der Sexualität, z.B. Ökologische Asexualität

Tab. 170. Typologie der Lebensformen (nach Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.).

lität schließlich betrifft alle Verhaltensweisen, die darauf gerichtet sind, eine Vermischung des genetischen Materials eines Organismus mit dem eines anderen herbeizuführen (↑Geschlecht). Wegen der Definition der Sexualität als einer Neukombination von Erbanlagen verschiedener Organismen ist sie im Gegensatz zur Fortpflanzung stets mit Sozialverhalten verbunden. Weil es Organismen gibt, die sich rein asexuell fortpflanzen, muss der Lebensformtyp der Sexualität allerdings nicht notwendig verwirklicht sein.

Die gleichen sechs Funktionskreise, die Koepcke damit zur Klassifikation von Lebensformtypen anführt, finden sich in leichter Modifikation bereits zur Kapiteleinteilung von F. Dofleins Monografie ›Das Tier als Glied des Naturganzen‹ (1914) für »Das Tier und die belebten Elemente seines Lebensraumes«.

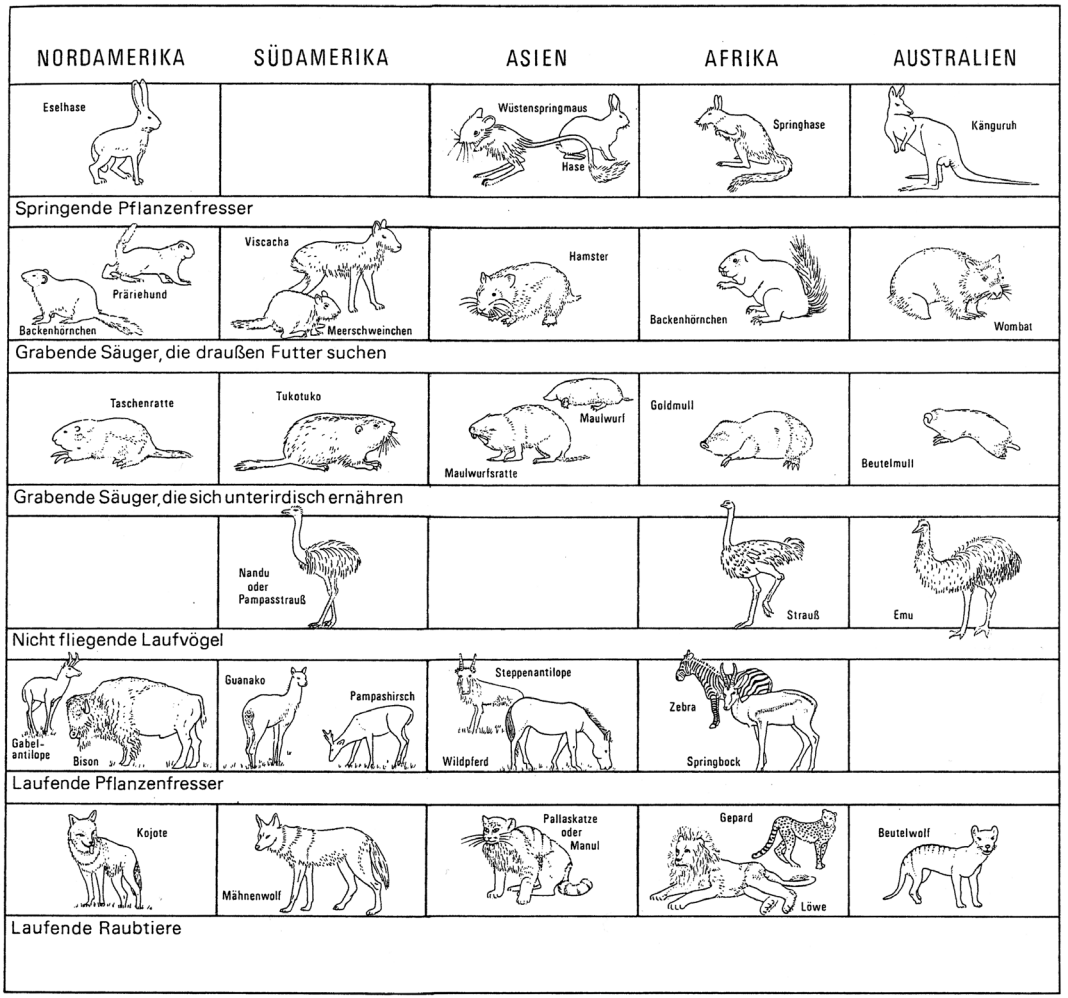


Abb. 273. Lebensformen bei Tieren in konvergenter Entwicklung auf verschiedenen Kontinenten (aus Remmert, H. (1978). Ökologie: 7; nach einer Anregung von Farb, P. (1965/79). Die Ökologie: 134).

Dort heißen sie: »Ernährungsbiologie«, »Organismen als Feinde der Tiere (Das Tier im Kampfe gegen seine Verfolger)«, »Geschlechtsleben der Tiere«, »Tierwanderung«, »Versorgung der Nachkommenschaft«, »Gesellschaftsbildung im Tierreich« und (bei Koepcke im vorigen abgehandelt) »Die staatenbildenden Insekten«.[56] Diese Abschnitte werden ebenfalls der Selbst-bzw. Arterhaltung zugeordnet, denn, so konstatiert bereits Doflein: »Selbsterhaltung und Arterhaltung, Nahrungserwerb und Fortpflanzungstrieb sind die wesentlichen Faktoren im aktiven Leben der Tiere«.[57]

Besondere Relevanz der Lokomotionsart

In den Systemen zur Klassifikation von Lebensformen der Tiere kommt der Lokomotionsart eine ausgezeichnete Stellung zu, weil sie einen besonders weitreichenden Einfluss auf die äußere Gestalt eines Lebewesens hat. H. Böker widmet 1935 den gesamten ersten Band seiner (unvollendet gebliebenen) Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, die auf eine Lebensformenlehre zielt, der Fortbewegung. Er rechtfertigt dies damit, dass das äußere Erscheinungsbild eines Organismus in erster Linie durch die Art der Fortbewegung geprägt werde. Funktional steht die Fortbewegung allerdings nicht gleichrangig neben den von Böker genannten drei primären Funktionskreisen: »Alle Lebensäußerungen der Wirbeltiere richten sich nach drei Haupttrieben, denen jedes Tier unterworfen ist: dem Trieb sich zu ernähren,

sich fortzupflanzen, und sich zu schützen. Ernährung, Fortpflanzung und Umwelteinstellung sind infolgedessen die drei größten Funktionsgruppen, die es gibt«.[58]

In Koepckes System der Lebensformen wird die Lokomotion direkt neben die organischen Grundfunktionen von Ernährung, Schutz, Fortpflanzung etc. geordnet. Sie hat allerdings insofern eine Sonderstellung, als sie vielfach als Mittel in Relation zu den anderen Funktionen fungiert: Sie dient der Ernährung (in Form des Jagens, des Sammelns, des lokomotorischen Filtrierens etc.), dem Schutz (Flucht), der Brutfürsorge (durch Aufsuchen eines Habitats der Jungen) und der Soziabilität und Sexualität (durch Zusammengehen der Partner). Durch ihre vielfältige Mittelstellung in Bezug auf andere Funktionskreise erscheint es aber fraglich, ob die Lokomotion überhaupt als eine eigenständige Grundfunktion angesehen werden sollte. Die Lokomotion als solche (ohne Bezug zu den anderen Grundfunktionen) ist eine funktionale Strategie eines Organismus, gezielt oder opportunistisch Orte günstiger Lebensbedingungen aufzusuchen – sie stellt aber keine für das Leben des Organismus notwendige Funktion dar, wie dies etwa für Ernährung und Schutz gilt.

Uniformismus und Pluriformismus

In der Regel wechseln Organismen einer Art den Lebensformtyp im Laufe ihres Lebens. Dieses Phänomen bezeichnet Koepcke 1971 als *Pluriformismus*[59] (1952: *Pluriformie*[60]). Bei Organismen, die im Laufe ihres Lebens nur einem Lebensformtyp angehören, spricht Koepcke von *Uniformismus*.[61] Uniformismus kann bei Organismen auftreten, die sich durch gleichmäßige Teilung fortpflanzen (wie viele Bakterien und Einzeller). Unter den Wirbeltieren gelten manche Haie hinsichtlich der Lebensform als uniform, weil sie sich, wie alle Fische, Zeit ihres Lebens in dem einheitlichen Medium des Wassers aufhalten, weil sie im Gegensatz zu vielen Landwirbeltieren keine eigenen Ruhe- oder Schlafphasen und dementsprechende Lebensformen ausbilden und weil die jungen Haie bereits so weit entwickelt auf die Welt kommen, dass sie einem weitgehend dem der erwachsenen Tiere gleichenden räuberischen Leben nachgehen (↑Metamorphose: Abb. 306). Allerdings liegt die Einheitlichkeit der Lebensformen nur bei den frei lebenden Organismen vor, denn in ihrer frühen Individualentwicklung, die sich vollständig innerhalb des Körpers des Mutterorganismus abspielt, haben auch diese Organismen natürlich eine andere Lebensform als in ihrem späteren Leben.

Typen des Lebensformwechsels

Im Falle des Pluriformismus bildet ein biologisches Individuum (und eine biologische Art) eine spezifische Komposition von verschiedenen Lebensformen, die in regelhafter Weise auseinander hervorgehen. Es stellt, in einer Formulierung Koepckes, eine »hauptsächlich in zeitlicher Hinsicht organisierte Lebensformkomposition« oder einen *Lebensformenkomplex* dar.[62] Wegen der komplexen Verkörperung der Lebensformen einer Art in den Organismen, kann weder ein Organismus noch eine Art – wie in der »natürlichen« (d.h. genealogischen) Ordnung ihrer Verwandtschaft – in einem einfachen hierarchischen System verortet werden, sondern jeder Organismus muss für jedes Entwicklungs- und eventuell für jedes Verhaltensstadium gesondert klassifiziert werden.

Nach Koepcke kann der Pluriformismus in fünf grundsätzliche Typen eingeteilt werden (↑Metamorphose: Abb. 302; Tab. 185)[63]:

1. *Polyözie*. Der Organismus kann seine Lebensform den Umständen gemäß (reversibel) ändern. Hierzu zählen z.B. jahreszeitlich bedingte Änderungen, wie bei Bäumen das Abwerfen der Blätter im Herbst oder der Winterschlaf bei Tieren; tageszeitlich bedingte Änderungen, wie z.B. die ausschließliche Tages- oder Nachtaktivität von Organismen; abiotisch bedingte nicht periodische Änderungen, wie Starrezustände bei ungünstigen Wetterlagen oder schließlich die »Poikilotopie«, d.h. das Vorliegen von nebeneinander bestehenden Lebensformen eines Organismus, die mit dem (kurzfristigen) Wechsel eines Habitats (eines Biozönose-Typs) geändert werden, z.B. die sowohl terrestrische als auch aquatische Lebensweise der Amphibien oder die Lebensformen der zwischen Wasser, Land und Luft sich frei bewegenden Wasservögel (↑Metamorphose: Abb. 303). Auch der bereits von G.L.L. de Buffon beschriebene alternierende Wechsel der Daseinsweise der Tiere zwischen einer Ruhe- und einer Bewegungsform (»Zykloethose«; ↑Metamorphose: Abb. 310) kann als eine Form der Polyözie gelten: »L'animal a deux manières d'être, l'état de mouvement & l'état de repos, la veille & le sommeil, qui se succèdent alternativement pendant toute la vie«.[64] In der Poikilotopie ist mit dem Wechsel des Habitats oft auch ein Wechsel der aktuellen ethologischen Grundfunktion verbunden, z.B. der Wechsel von Ernährung zum Sexualverhalten bei einem Vogel, der sich von einem festen Untergrund zum Balzflug in die Luft erhebt, oder der Wechsel von Ernährung zum Schutzverhalten bei einem Frosch, der auf der Flucht vor einem Feind vom Land ins Wasser springt. Als Form der Polyözie kann schließlich auch das Nebeneinander von verschiedenen äußeren Erscheinungs-

formen eines Organismus gelten, das sich je nach den aktuell wahrgenommenen Funktionen ändert, z.B. der Wechsel von entfalteter und zusammengelegter Stellung des Rads eines Pfaus.

2. *Metamorphose*. Der Organismus durchläuft irreversibel verschiedene Lebensformen in seinem Leben. Beispiele hierfür sind die Entwicklung der holometabolen Insekten mit den Stadien von *Ei*, *Larve*, *Puppe* und *Imago*; die Entwicklung vieler höherer Krebse über eine *Nauplius*- und eine *Zoëa*-Larve; die Entwicklung vieler Amphibien (z.B. Frösche) mit den Stadien von *Ei*, *Kaulquappe* und *Frosch*; die Entwicklung von vielen Vögeln vom *Ei* über das *Nesthockerstadium* und den *Jungvogel* zum *Erwachsenen* und der Wechsel vom (passiv) beweglichen *Samen* zu dem verwurzelten und wachsenden Individuum bei *Pflanzen* (↑Metamorphose: Abb. 300). Genaugenommen erfolgt die ontogenetische Entwicklung jedes differenzierten Organismus über die gleichförmige Abfolge charakteristischer Stadien. Im eigentlichen Sinne liegt eine Metamorphose aber nur dann vor, wenn ein Organismus im Laufe seiner Entwicklung selbständig lebende Stadien mit unterschiedlicher Lebensform durchläuft.

3. *Polymorphismus.* Verschiedene Lebensformen von Organismen treten innerhalb einer Art nebeneinander auf, wobei jedes Individuum seine Lebensform beibehält und die Individuen verschiedener Lebensformen in einem Geschwisterverhältnis zueinander stehen. Auch umweltabhängige Variationen in der Gestalt und Lebensweise von Organismen des gleichen Genotyps, die heute als *phänotypische Plastizität* oder *Polyphänismus* bekannt sind, können als Formen des Polymorphismus interpretiert werden. Das bekannteste Beispiel hierfür ist der Dimorphismus der ↑Geschlechter, ein anderes Beispiel ist mit den Kasten der sozialen Insekten gegeben (↑Polymorphismus: Abb. 417).

4. *Generationswechsel.* Organismen aufeinanderfolgender Generationen, also solche, die in einem Eltern-Kind-Verhältnis zueinander stehen, sind durch verschiedene Lebensformen, insbesondere eine verschiedene Art der Fortpflanzung, ausgezeichnet. Beispiele für diese Form des Pluriformismus sind der von C. de Bonnet 1745 beobachtete Wechsel zwischen parthenogenetischer und sexueller Fortpflanzung bei Blattläusen oder der von A. von Chamisso 1819 beschriebene Wechsel zwischen vegetativer und zweigeschlechtlicher Fortpflanzung (Metagenese) bei den im Meer lebenden Salpen (↑Generationswechsel).

5. *Ökomerie*. Die ethologischen Grundfunktionen sind auf verschiedene Körperteile eines Organismus verteilt, die über eine weitgehend autonome Umweltbeziehung ausgezeichnet sind. Oft ist die Verselbständigung des eine Grundfunktion tragenden Körperteils mit einer Vervielfältigung desselben verbunden, woraus sich der Titel *Ökomerie* rechtfertigt.[65] Das Wesentliche des mit dem Begriff bezeichneten Phänomens liegt allerdings nicht in der Vervielfältigung einer Struktur oder der Untergliederung eines Organismus in sich wiederholende autonome Untereinheiten (*Modularität*), sondern in der räumlichen Trennung der Grundfunktionen an einem organischen Körper. Ein Beispiel für Ökomerie ist der Körperbau der höheren Pflanzen (Kormophyten), etwa der Bäume, bei denen die ethologischen Funktionen schwerpunktmäßig auf verschiedene Körperteile verteilt sind: Resistenz auf den Stamm, Substanzerwerb auf die Wurzeln und Blätter, Sexualität auf die Blüten, und Lokomotion auf die Früchte. Allgemein stellt in mehrzelligen Organismen schon jede Arbeitsteilung zwischen Zellen, Geweben und Organen eine Form der Ökomerie dar.

Lebensformwechsel ermöglicht Spezialisierung

Die in den Lebensformtypen enthaltenen verschiedenen Grundfunktionen stellen unterschiedliche Anforderungen an einen Organismus, die nicht alle gleichzeitig optimal erfüllt werden können. Hohe Resistenz ist in der Regel nicht in Verbindung mit intensivem Substanzerwerb möglich; intensive Brutfürsorge schließt hohe Mobilität und intensiven Substanzerwerb aus etc. Der Vorteil des Pluriformismus kann daher darin gesehen werden, dass innerhalb einer Art durch das Vorliegen verschiedener Lebensformen eine Spezialisierung auf jeweils eine Funktion möglich wird.

In einer typologischen Einteilung können Organismen danach klassifiziert werden, ob sie die Grundfunktionen auf verschiedene Formen verteilen, die dann auf diese Funktionen spezialisiert sind (z.B. Sporen für die Resistenz, Samen für die Lokomotion, Larven für den Substanzerwerb, Imagos für die Sexualität), oder ob sie die verschiedenen Grundfunktionen in einer oder wenigen generalistischen Lebensformen miteinander vereinen (z.B. viele höhere Wirbeltiere, bei denen v.a. der fakultative Lebensformwechsel in Form der Polyözie ausgeprägt ist).

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass die Typen der Übergänge zwischen den Lebensformen in stärkerem Maße innerhalb einer taxonomischen Verwandtschaftsgruppe konserviert sind als die Lebensformen selbst. So sind für einzelne Verwandtschaftskreise vor allem die Weisen der Lebensformumwandlung kennzeichnend, z.B. der Generationswechsel für die Farne und Moose, die Metamorphose für die Insekten oder die Polyözie für

die Vögel.[66] Bemerkenswert ist außerdem, dass die Vereinigung der Grundfunktionen in einem Organismus, der seine Lebensform fakultativ und reversibel ändern kann, (Poyözie) v.a. bei solchen Organismen vorkommt, die über einen hohen Organisationsgrad verfügen. Das Nebeneinander der verschiedenen Lebensformen erfordert eine Koordination und Integration, die die Ausbildung eines Verarbeitungs- und Koordinationszentrums (Gehirn) voraussetzt.

Lebensform und Verwandtschaft

Eine Gliederung nach Lebensformen begründet eine von der genealogischen Verwandtschaft unabhängige Klassifikation von Lebewesen. Weil das Konzept der Funktionsähnlichkeit grundlegend für die Systematik ist, ordnet Koepcke die Lebensformenlehre der *Analogienbiologie* zu und stellt sie der *Homologienbiologie* gegenüber (↑Analogie; Homologie). Trotz dieser Unabhängigkeit besteht aber doch vielfach eine Korrelation von Lebensformtypen mit morphologischen Bauplänen, die über Hunderte von Jahrmillionen konstant sind. Daher liegt auch eine gewisse Korrelation der Lebensformen mit den großen taxonomischen Gruppen vor.

Die sechs häufigsten Tiergruppen, die zusammen über 97% aller Tierarten umfassen (aber nur ein 1/6 aller Tierstämme ausmachen), lassen sich grob als fünf morphologische Typen beschreiben: (1) mikroskopisch kleine, oft kugelförmige Organismen (Bakterien und Einzeller), (2) kleine oft parasitische langgestreckte Würmer (Plathelminthes und Nematoda), (3) meist flugfähige kleine Tiere mit segmentiertem Körper und Außenskelett (Arthropoda), (4) meist beschalte Tiere mittlerer Größe mit unsegmentiertem asymmetrischem Körper und nur langsamer Lokomotion (Mollusca) und (5) große Tiere mit stark differenziertem Organsystem und Innenskelett (Wirbeltiere). Diese in einer sehr einfachen Klassifikation bestimmten morphologischen Typen verkörpern jeweils einen bestimmten Symmetrietyp (↑Morphologie: Tab. 195) und können Größenklassen zugeordnet werden: Bakterien und Einzeller <0,1cm; Würmer: meist 0,1-1cm; Außenskelett-Tiere: meist 1-10cm; Weichtiere: meist 10cm-1m; Wirbeltiere: oft >1m. Auch wenn es Ausnahmen von dieser Zuordnung gibt, entfaltet jeder morphologische Typ sein Diversifizierungspotenzial offenbar v.a. in einer Körpergrößenordnung.

Grenzen der Lebensformenkunde

Anders als die phylogenetische, genealogisch begründete Systematik (↑Taxonomie) hat sich die Lebensformenkunde nie zu einem Hauptstrom biologischer Forschung entwickelt. Aktuell gibt es nur wenige Beiträge zu diesem Thema.[67] Als alternative Klassifikationsmöglichkeit ist sie in erster Linie in funktional orientierten und von der älteren Naturgeschichte abgeleiteten Disziplinen wie der Ökologie von Bedeutung. Ein grundsätzliches Problem der Lebensformenlehre besteht in der Schwierigkeit, ein kontextübergreifendes, eindeutiges System der Lebensformen zu entwickeln. Die Mannigfaltigkeit der Formen und die Optionen der Anpassung sind zu heterogen, als dass sie eine konsistente Klassifikation ermöglichen würden.

Nachweise

1 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896): 4.
2 ebd.
3 Petrus Apherdianus (1575/80). Methodus discendi formulas latinae linguae: 153.
4 Prokop (von Templin) (1671). Encæniale, das ist: Hundert Kirch-Tag-Predigen: 709 (64. Predigt).
5 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 178.
6 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 124.
7 Müller, J. (1833/38-40). Handbuch der Physiologie des Menschen, 2 Bde.: II, 768; Carus, C.G. (1834). Ueber den Begriff des latenten Lebens. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1834, 551-561: 551.
8 Roeschlaub, A. (1804). Entwurf eines Lehrbuches der allgemeinen Jaterie und ihrer Propädeutik, Bd. 1: 180f (Nr. 666).
9 Hecker, A.F. (1805). Die Kunst unsere Kinder zu gesunden Staatsbürgern zu erziehen und ihre gewöhnlichen Krankheiten zu heilen: 138.
10 Anonymus (1807). [Rez. Hecker, A.F. (1806). Kurzer Abriß der Pathologie und der Semiotik]. Medicinisch-chirurgische Zeitung 4, 68-73: 69.
11 Butte, W. (1829). Die Biotomie des Menschen oder, Die Wissenschaft der Natur-Eintheilungen: 127; 239; 220; 209.
12 Müller, J. (1837). Handbuch der Physiologie, Bd. 2: 786.
13 Leuckart, R. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4., 707-1000: 982.
14 Cope, E.D. (1872). On the Wyandotte cave and its fauna. Amer. Nat. 6, 406-422: 417.
15 Hippokrates, De diaeta 2, 46-48; Platon, Timaios 40a; Genesis 1, 20-25.
16 Aristoteles, Hist. anim. Kap. I, 1 und VIII, 2.
17 a.a.O.: I, 1; V-VII.
18 a.a.O.: I, 1.

19 a.a.O.: VIII, 1.
20 a.a.O.: VIII, 2-11.
21 a.a.O.: VIII, 12-17.
22 a.a.O.: VIII, 18-27.
23 Aristoteles, Politica 1256a.
24 Vallisnieri, A. (1713). Esperienze, ed osservazioni intorno all'origine, sviluppi, e costumi di varj insetti, con altre spettanti alla naturale, e medica storia; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 188.
25 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe, 2 Bde.: I, 88 (§52); vgl. Cheung, T. (2006). Hermann Samuel Reimarus' Theorie der „Lebensarten" und „Triebe". Sudhoffs Arch. 90, 143-160.
26 a.a.O.: 107 (§64).
27 a.a.O.: 103 (§61).
28 a.a.O.: 363 (§145).
29 Reimarus, H.S. (1773). Angefangene Betrachtungen über die besonderen Arten der thierischen Kunsttriebe: 86-90.
30 Humboldt, A. von (1806). Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse: 18-25; ders. (1807). Ideen zu einer Geographie der Pflanzen (Leipzig 1960, 21-50): 45-47.
31 von Humboldt (1807): 45.
32 a.a.O.: 47.
33 Strickland, H.E. (1840). Observations upon the affinities and analogies of organized beings. Mag. Nat. Hist. 4, 219-226: 223; vgl. Vigors, N.A. (1823). Observations on the natural affinities that connect the orders and families of birds. Trans. Linn. Soc. Lond. 14, 395-517: 509.
34 a.a.O.: 222f.
35 Vgl. z.B. Meyen, F.J.F. (1836). Grundlagen der Pflanzengeographie; Zollinger, H. (1855). Über Pflanzenphysiognomik im Allgemeinen und diejenige der Insel Java insbesondere.
36 Kerner von Marilaun, A. (1863). Das Pflanzenleben der Donauländer: 9.
37 Grisebach, A. (1872). Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung.
38 a.a.O.: 11-14; vgl. ders. (1875). Pflanzengeographie. In: Neumayer, G. (Hg.) Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen, 333-358: 336-339.
39 Drude, O. (1887). Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen. In: Schenk, A. (Hg.). Handbuch der Botanik, Bd. 3, 2, 175-496: 487-489: 489.
40 Warming, E. (1884). Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. Naturhistorisk Forenings Festskrift 1884, 3-105; ders. (1884). Ueber perenne Gewächse. Bot. Centralbl. 18, 184-188: 184; ders. (1884). Über Sprossbau, Überwinterung und Verjüngung. Bot. Jahrb. 5, 56-67.
41 Vgl. Du Rietz, G.E. (1931). Life-forms of terrestrial flowering plants. Acta Phytogeogr. Suec. 3, 1-95: 4.
42 Candolle, A.-P. de (1818). Regni vegetabilis systema naturale.
43 Reiter, H. (1885). Die Consolidation der Physiognomik: 181.
44 a.a.O.: 2.
45 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 327.
46 Reiter (1885): 5f.
47 Raunkiær, C. (1904). Om biologiske Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarstider. Bot. Tidskr 26, XIV; ders. (1905). Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt over Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, 1905, 347-438; übersetzt in ders. (1934). The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography; vgl. ders. (1907). Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien; Du Rietz (1931); Adamson, R.S. (1939). The classificaion of life-forms of plants. Bot. Rev. 5, 546-561.
48 Raunkiær, C. (1908) Livsformernes Statistik som Grundlag for biologisk Plantegeografi. Bot. Tidsskrift 29, 42-43 (dt. Übers.: Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. Beiheft zum Bot. Centralbl., 27 (2) (1910), 171-206): 172.
49 a.a.O.: 204.
50 Feldmann, J. (1967). Les types biologiques d'algues marines benthiques. Mém. Soc. Bot. France 1966 (Coll. de Morphologie), 45-60.
51 Remane, A. (1943). Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Biologia Generalis 17, 164-182: 167.
52 a.a.O.: 176.
53 Kühnelt, W. (1953). Ein Beitrag zur Kenntnis tierischer Lebensformen. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 93, 57-71: 63.
54 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zur einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.
55 a.a.O.: I, 21.
56 Doflein, F. (1914). Das Tier als Glied des Naturganzen. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 2.
57 a.a.O.: 21.
58 Böker, H. (1935-37). Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere, 2 Bde.: I, 17f.
59 Koepcke (1971-74): I, 313.
60 Koepcke, H.-W. (1956). Zur Analyse der Lebensformen. Bonn. Zool. Beitr. 7, 151-185: 171.
61 Koepcke (1971-74): I, 309.
62 a.a.O.: II, 1375.
63 a.a.O.: I, 313ff.; ders. (1975). Über die möglichen Formen des Lebens auf anderen Planeten: 99f.
64 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (in: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4, zit. nach: Œuvres philosophiques de Buffon, Paris 1954, 317-337): 318.
65 Koepcke (1971-74): II, 938.
66 a.a.O.: II, 1427.
67 Vgl. z.B. Bauer, T. (1998). Lebensformtypen: Möglichkeiten der morphometrischen Nischenprognose bei Insekten. Verhandlungen. Westdeutscher Entomologentag 1997, 1-23.

Literatur

Du Rietz, G.E. (1931). Life-forms of terrestrial flowering plants. Acta Phytogeogr. Suec. 3, 1-95.
Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.

Lebensgeschichte

Das Wort ›Lebensgeschichte‹ im Sinne der Geschichte des Lebens eines Menschen wird mindestens seit dem 17. Jahrhundert verwendet.[1] Auch im Französischen finden sich entsprechende Nachweise, so z.B. bei G.W. Leibniz, der 1704 von der »histoire de la vie d'un homme« spricht[2]. Der Gebrauch des Wortes ist angelehnt an das lateinische ›historia vitae‹, das sich vereinzelt bei klassischen Autoren findet.[3]

Im biologischen Zusammenhang erscheint der deutsche Ausdruck 1750 bei J.G. Sulzer (»Die kurze Lebensgeschichte dieses Insekts kann man bey Réaumur in dem VI. Theil s. Memoires sur les insectes lesen«[4]; bei Réaumur 1734-36 nur »histoire des insectes« oder »histoire de cette […] espece«[5]; nicht aber »histoire de la vie«; Anonymus 1775: »die Lebensgeschichte eines Insekts«[6]). G. Forster verwendet den Ausdruck 1779, indem er die »Ernährung, Ausbildung und Verrichtungen eines jeden Theils« eines Lebewesens als »Lebensgeschichte des organischen Körpers« bezeichnet.[7] Das Wort verbreitet sich in der Biologie des frühen 19. Jahrhunderts: A. Goldfuß verwendet 1826 die Formulierung »Lebensgeschichte des Thieres«[8] und meint damit die Entwicklung vom Ei bis zum Tod unter Einschluss insbesondere seiner Fortpflanzung. C.T. von Siebold erörtert 1854 die »Lebensgeschichte der Cestoden«, die einen Generationswechsel einschließen kann.[9] Im englischen Sprachraum kommt seit den 1860er Jahren der Ausdruck ›life-history‹ in Bezug auf die Lebensweise von Tieren und Pflanzen auf.[10]

Der Sache nach stellt G.L.L. Buffon in seiner umfangreichen Naturgeschichte aus der Mitte des 18. Jahrhunderts die Lebensgeschichte vieler Tierarten dar. Programmatisch formuliert er als Ziel seiner Ausführungen im ersten Band der ›Histoire naturelle‹, in seiner »Geschichte der Tiere« gehe es nicht nur um die Geschichte der Individuen, sondern der Arten insgesamt; dazu rechnet er den Zeitpunkt der Empfängnisfähigkeit, die Geburten, Anzahl der Jungen, Brutpflege etc.: »l'histoire d'un animal doit être non pas l'histoire de l'individu, mais celle de l'espèce entière de ces animaux; elle doit comprendre leur génération, le temps de la pregnation, celui de l'accouchement, le nombre des petits, les soins des pères & des mères, leur espèce d'éducation, leur instinct, les lieux de leur habitation, leur nourriture, la manière dont ils se la procurent, leurs mœurs, leurs ruses, leur chasse«.[11]

Die Lebensgeschichte ist der für eine Art typische Verlauf des Lebens eines Organismus. Wichtige Merkmale der Lebensgeschichte betreffen Zeitpunkt und Häufigkeit der Fortpflanzung, die Anzahl der Nachkommen sowie andere den typischen Lebenszyklus betreffende Ereignisse wie Metamorphose, Generations- oder Wirtswechsel.

Lebensgeschichte (Sulzer 1750) *497*
Phänologie (Morren 1853) *500*
Diplophase (Vuillemin 1907) *500*
Haplophase (Vuillemin 1907) *500*
Diplont (Hartmann 1918) *499*
Haplont (Hartmann 1918) *500*
Iteroparie (Cole 1954) *501*
Semelparie (Cole 1954) *501*
Reproduktionskosten (Williams 1966) *499*
r-/K-Strategie (MacArthur & Wilson 1967) *502*
Lebensgeschichtsstrategie (Gadgil 1969) *499*
Trade-off (Rapport 1971) *500*

Grafische Repräsentationen der Lebensgeschichte finden sich anfangs besonders in Form der Lebenstreppen und Lebensräder zur typologischen Darstellung der menschlichen Lebensphasen (vgl. Abb. 274; ↑Kreislauf: Abb. 246).[12] Im wissenschaftlichen Kontext entwickelt sich die grafische Repräsentation der Entwicklung von Lebewesen v.a. ausgehend von mikroskopischen Beobachtungen zur Teilung von Mikroorganismen seit Mitte des 18. Jahrhunderts.[13]

Biologischer Terminus im 20. Jh.

Zu einem spezifischen biologischen Terminus entwickelt sich der Ausdruck ›Lebensgeschichte‹ erst Mitte des 20. Jahrhunderts. Als biologischer Begriff betrifft die Lebensgeschichte eines Organismus die Verteilung der wesentlichen Lebensfunktionen – insbesondere die mit der Fortpflanzung zusammenhängenden – über seine Lebensspanne. Als entscheidende Parameter der Lebensgeschichte gelten die Anzahl der Fortpflanzungsperioden im Leben des Organismus, die Anzahl der Nachkommen pro Fortpflanzungsereignis (»Brut«), die Größe der Nachkommen bei der Geburt, das Alter bei der ersten Reproduktion und der Zusammenhang zwischen der Reproduktion mit der Mortalität der sich fortpflanzenden Organismen. Die Lebensgeschichtsforschung geht v.a. vergleichend vor und versucht es, allgemeine Muster der Lebensgeschichte von Organismen zu identifizieren.

Die biologische Lebensgeschichtsforschung, die diese Parameter im Zusammenhang diskutiert, beginnt in den 40er Jahren des 20. Jahrhunderts. D. Lack postuliert 1947 für die Lebensgeschichte vieler Vögel einen Konflikt zwischen der Produktion von möglichst vielen Eiern auf der einen Seite und der Maximierung der Überlebenswahrscheinlichkeit der

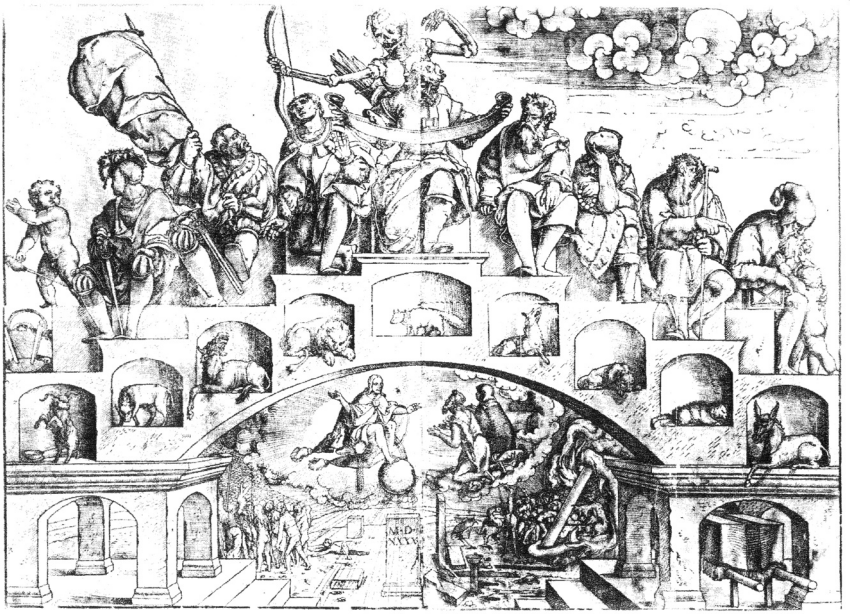


Abb. 274. Die typisierte Lebensgeschichte eines Menschen dargestellt als Aufstieg und Abstieg auf einer Stufenleiter. Im unteren Drittel zeigt dieses Bild eine Darstellung des Jüngsten Gerichts mit Christus als Weltenrichter auf einem Regenbogen über der Weltkugel thronend. In der darüber befindlichen symmetrischen Brückenbogenarchitektur sitzen auf neun von rechts nach links erst ansteigenden, dann absteigenden Stufen männliche Figuren zunehmenden Alters, mit dem Typus eines fünfzigjährigen, eine Schriftrolle lesenden Mannes in der Mitte. In den Nischen unter jeder Stufe befinden sich Tierdarstellungen zur Symbolisierung der Lebensalter. Darstellungen dieser Art tauchen in der ersten Hälfte des 16. Jahrhunderts auf , finden sich aber häufiger erst seit der Mitte des 17. Jahrhunders. Vorbild für die Konstruktion war wahrscheinlich die Triumphbogenarchitektur (Jörg Breu d.J., Die neun Lebensalter des Mannes, Augsburg 1540; aus Joerißen, P. (1983). Lebenstreppe und Lebensalterspiel im 16. Jahrhundert. In: ders. & Will, C. (Hg.). Die Lebenstreppe. Bilder der menschlichen Lebensalter, 25-38: 26).

Jungen durch die Brutpflege der Eltern auf der anderen Seite.[14] Nach der Argumentation Lacks erhöhen zu viele gelegte Eier die Fitness der Eltern nicht, weil aufgrund der damit einhergehenden verringerten Kapazität zur Brutpflege weniger Junge bis zum fortpflanzungsfähigen Alter überleben.

Neben dem Konflikt (»Trade-off«; s.u.) zwischen der Anzahl und Qualität der produzierten Nachkommen besteht ein weiterer Antagonismus zwischen der Dauer des individuellen Lebens und der Anzahl der Nachkommen eines Organismus. In einer klassischen Arbeit zeigt L.C. Cole 1954, dass ein Organismus, der sich nur einmal fortpflanzt und nur einen Nachkommen pro Fortpflanzungsepisode mehr produziert als ein anderer, unsterblicher Organismus die gleiche Fitness aufweist wie letzterer.[15] Im Allgemeinen wird die Selektion also eher in Richtung vermehrter Reproduktion als verlängertem Leben des Individuums wirken.

Coles Ergebnis wird allerdings kritisiert, weil er von der unrealistischen Annahme fehlender Mortalität des sich über mehrere Reproduktionsperioden fortpflanzenden Organismus ausgeht.[16] Besonders angesichts der Unsicherheit des Überlebens der Nachkommen bewirkt der Trade-off von eigenem Überleben und Fekundität einen selektiven Druck in Richtung mehrfacher Reproduktion im Lauf eines individuellen Lebens (*Iteroparitie*; s.u.).[17] Für den Ausgang des Wettstreits mehrerer Strategien ist insgesamt das Verhältnis der Überlebenswahrscheinlichkeit der Eltern zu dem ihrer Nachkommen entscheidend.[18] Es kann aber gezeigt werden, dass qualitativ gleiche Ergebnisse resultieren, wenn in dem Ansatz Coles die Mortalität berücksichtigt wird.[19] Die Tatsache, dass es trotz der Argumentation Coles so viele langlebige Organismen gibt, die sich mehrmals in ihrem Leben fortpflanzen, wird von S.C. Stearns 1976 als *Coles Paradox* bezeichnet.[20]

»Strategien« der Lebensgeschichte

Mit dem Ansatz, den Organismus als ein System zu beschreiben, das über verschiedene Optionen zur Allokation der ihm zur Verfügung stehenden Ressourcen verfügt, gilt Cole als Begründer des »strategischen Denkens« in den Theorien der Lebensgeschichte. Der Terminus ***Lebensgeschichtsstrategie*** (Gadgil 1969: »life history strategies«[21]), *Reproduktionsstrategie* (»reproductive strategy«[22]) oder kurz *Strategie* (»strategy«[23]) für ein besonderes Muster der Fortpflanzung im Lauf des Lebens eines Organismus setzt sich allerdings erst seit Beginn der 1970er Jahre durch. Eingeführt ist mit den Überlegungen Coles auch das wichtige Konzept des *Trade-off* (s.u.). In der Logik dieses Ansatzes ist es die Selektion, die die Organismen zu optimierten Systemen formt. Die Selektion führt zur Ausbildung einer (relativ) optimalen Strategie der Organismen im Hinblick auf ihre Fitness.

Zentrale Stellung der Reproduktion

Die zentrale Frage der Lebensgeschichtsforschung betrifft Zeitpunkt und Häufigkeit der Reproduktion im Leben eines Individuums. Der relative Beitrag einer Altersklasse oder eines Individuums zur Menge der Organismen der nächsten Generationen (also zum Populationswachstum insgesamt) wird von R.A. Fisher 1930 *reproduktiver Wert* (»reproductive value«) genannt (↑Selektion).[24] Normalerweise steigt der reproduktive Wert eines Organismus von der Geburt bis zum Zeitpunkt der Fortpflanzungsreife auf einen maximalen Wert und fällt dann wieder ab. Der reproduktive Wert zu Beginn der Fortpflanzungsreife ist höher als später, weil sich die früh gezeugten Nachkommen selbst früher als die später gezeugten fortpflanzen und damit zu einer weiteren Erhöhung des reproduktiven Wertes ihrer Eltern beitragen. Die Lage des Maximums des reproduktiven Wertes in der Lebensspanne eines durchschnittlichen Individuums ist ein Parameter der Lebensgeschichte. Weil jede Reproduktion mit *Kosten* für den sich reproduzierenden Organismus einhergeht[25], verringert sie die Überlebenswahrscheinlichkeit und damit den zu erwartenden zukünftige Reproduktionswert (»residual reproductive value«). Die negativen Auswirkungen der Reproduktion auf das Überleben eines Organismus und/oder auf seine zukünftige Reproduktion ist inzwischen in vielen Experimenten bestätigt. Theoretisch zu erwarten ist die durch Selektion bedingte Einstellung einer solchen Balance zwischen momentaner und zukünftiger Reproduktion für jede Altersklasse, dass die Gesamtanzahl der Nachkommen eines Organismus, d.h. seine Fitness, maximal wird.

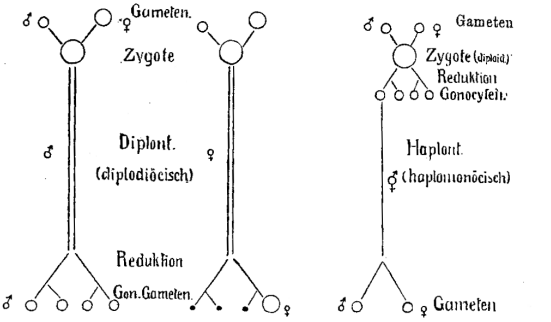


Abb. 275. Zwei verschiedene Typen des Lebenszyklus: links diplontischer (bei den höheren Tieren und Pflanzen), rechts haplontischer Lebenszyklus (bei einigen Algen, z.B. Chlamydomonas, Closterium*). Im diplontischen Lebenszyklus erfolgt die Reduktionsteilung (Meiose) erst bei der Bildung der Gameten, der mehrzellige Organismus ist also diploid; im haplontischen Lebenszyklus erfolgt die Reduktionsteilung dagegen unmittelbar nach der Bildung der Zygote, der Organismus ist also die meiste Zeit seines Lebens haploid (aus Hartmann, M. (1918). Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene). Z. indukt. Abstamm.- Vererbungsl. 20, 1-26: 5).*

Weil jedes Reproduktionsereignis die Überlebens- und damit Reproduktionswahrscheinlichkeit eines Organismus in der Zukunft mindert, wird im Rahmen von Überlegungen zu Lebensgeschichtsstrategien seit Mitte der 1960er Jahren von den Kosten der Reproduktion oder kurz den ***Reproduktionskosten*** gesprochen (Williams 1966: »costs of reproduction«).[26] Gelegentlich werden diese Kosten auch als *Überlebenskosten* (»survival costs of reproduction«) bezeichnet.[27] Die Reproduktionskosten ergeben sich aus dem direkten Verlust an Körpersubstanz und Energie durch die Reproduktion, aber auch aus indirekten Effekten, wie einer verminderten Mobilität oder erhöhten Auffälligkeit für Feinde.

Lebensgeschichte und Kernphasenwechsel

Eine grundlegende Unterscheidung bei allen sexuell sich fortpflanzenden Arten betrifft den Zeitpunkt der Reduktionsteilung: Bei den allermeisten hoch differenzierten Organismen erfolgt die Reduktionsteilung erst bei der Bildung der Keimzellen, die Organismen weisen also einen doppelten Chromosomensatz auf, sie sind *diploid* (↑Zelle/Chromosomen) und stellen, nach einer Begrifflichkeit, die M. Hartmann 1918 einführt, ***Diplonten*** dar.[28] Im Unterschied dazu erfolgt die Reduktionsteilung bei einigen Algen (z.B. *Chlamydomonas*) und Pilzen (z.B. vielen Oomyceten) unmittelbar nach der Bildung der Zygote, die Or-

ganismen sind also in der längsten Zeit ihres Lebens *haploid* oder ***Haplonten***.[29] Der Lebenszyklus dieser Organismen wird in einer späteren Terminologie als *haplontisch* (engl. »haplontic«) bezeichnet[30], der der Diplonten als *diplontisch* (»diplontic«)[31].

Die Phase mit einfachem Chromosomensatz wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts ***Haplophase*** genannt (franz. Vuillemin 1907[32]; dt. Goebel 1913[33]; engl. Wilson 1925: »Haplophase, that phase of the life-history, particularly in the antithetic alternation of generations in plants, in which the nuclei are haploid.[34]). Die andere Phase mit diploiden Zellen wird ***Diplophase*** genannt.[35] Um die Bindung der Terminologie an die Diploidie zu vermeiden, schlägt H. Winkler 1920 vor, den Ausdruck ›Haplophase‹ durch *Gamophase* zu ersetzen und statt ›Diplophase‹ das Wort *Zygophase* zu verwenden.[36] In der Gamophase liegt damit also die reduzierte Anzahl der Chromosomen vor, wie sie für die Gameten typisch ist; in der Zygophase dagegen die Chromosmenanzahl wie in der Zygote.

Regeln der komparativen Lebensgeschichtsforschung
Einige in empirischen Vergleichen und in theoretischen Simulationen bestätigten Verallgemeinerungen der Lebensgeschichtsforschung lauten[37]: (1) Bei hoher Mortalität der Jungen im Vergleich zu den Erwachsenen reproduziert sich jeder Organismus mehrmals in seinem Leben. (2) Die Anzahl der Jungen pro Brut hat einen Wert, der die Anzahl der bis zur Fortpflanzungsfähigkeit sich entwickelnden Jungen maximiert. (3) In wachsenden Populationen sinkt das Alter bei der ersten Fortpflanzung im Vergleich zu stabilen oder abnehmenden Populationen. (4) Mit erhöhtem Räuberdruck nimmt die Größe der Jungen bei der Geburt zu. (5) In stabilen Umwelten erfolgt die Reproduktion in vergleichsweise hohem Alter, der einzelne Organismus reproduziert sich mehrmals und bringt wenige, große Junge hervor, denen er eine intensive Brutpflege zukommen lässt (»K-Selektion«; s.u.). (6) Bei stärkerer Fluktuation der Mortalität der Jungen gegenüber der der Alten liegt eine Tendenz der Organismen vor, sich mehrmals fortzupflanzen und weniger Junge pro Brut hervorzubringen (»bethedging«, d.h. Risikostreuung).

Trade-off der Lebensgeschichtsparameter
Die verschiedenen Lebensgeschichtsparameter stehen nicht unabhängig voneinander, sondern hängen z.T. voneinander ab. Oft sind sie stärker untereinander korreliert als mit Merkmalen der Umwelt. Hinsichtlich der Korrelation von Größen der Lebensgeschichte mit Umweltparametern ist in der Botanik seit Mitte des 19. Jahrhunderts von der ***Phänologie*** die Rede (franz. Morren 1853[38]; dt. Fritsch 1856[39]). Verstanden wird darunter das Studium der periodisch wiederkehrenden Erscheinungen bei Pflanzen im Verhältnis zu Jahreszeit, Witterung, Standort und Geografie.

Untereinander stehen die Werte mancher der Größen der Lebensgeschichte im Verhältnis eines wechselseitigen Ausschlusses. Diese Größen können dann nicht gleichzeitig (im Hinblick auf die Fitness des Organismus) optimiert werden. Die Verbesserung der einen geht also notwendig mit der Verschlechterung der anderen einher. In der Lebensgeschichtsforschung wird ein solches Verhältnis als ***Trade-off*** bezeichnet. Der Ausdruck (manchmal übersetzt als *Abwägungsbeziehung* oder *Kompromiss*) stammt aus der Ökonomie und ist dort mit dem Konzept der Opportunitätskosten verknüpft: Die Investition in ein Gut ist mit Verlusten in Bezug auf ein anderes Gut verbunden. Zentrale ökonomische Trade-offs betreffen das Verhältnis zwischen Geschwindigkeit und Qualität in der Erzeugung von Gütern oder zwischen Inflation und Arbeitslosigkeit. Die Rede von *Trade-off* in diesem Sinne lässt sich seit den 1950er Jahren nachweisen.[40] In der Biologie taucht der Ausdruck erst zu Beginn der 70er Jahren auf.[41]

Der zentrale biologische Trade-off besteht in dem Konflikt zwischen dem Ausmaß der momentanen Reproduktion eines Organismus (bzw. dem Einsatz für Verwandte in der Brutpflege oder anderem helfenden Fortpflanzungsverhalten) und der Verlängerung des individuellen Überlebens (mit der damit verbundenen Möglichkeit späterer Fortpflanzung). Beschrieben werden diese Abhängigkeiten seit der Antike: Der Aristoteles-Schüler Theophrast beobachtet z.B. ein Trade-off zwischen dem Wachstum und der Fruchtbildung, also der Fortpflanzung bei Pflanzen.[42]

Als ein allgemeines Gesetz behandelt H. Spencer 1867 das Verhältnis zwischen der Länge eines individuellen Lebens und der Reproduktionsfähigkeit von Organismen. Er spricht von der inversen Variation der Prinzipien der Individuation und Zeugung (»inverse variation between Individuation and Genesis«[43]): »where the ability to maintain individual life is small, the ability to propagate must be great, and *vice versa*«[44]. Die Höherentwicklung zu hoch integrierten Organismen, bestehend aus vielen differenzierten Organen, ist für Spencer nur durch das Überwiegen der Selbsterhaltungskräfte gegenüber denen der Reproduktion möglich. Denn die Perfektionierung der Arbeitsteilung der Teile in einem Organismus hänge davon ab, dass die Teile in einer Einheit verbunden bleiben; Trennung der Teile ei-

nes Organismus durch schnelle Vermehrung steht dem aber entgegen. Nur durch die wechselseitige Abhängigkeit der Teile voneinander kann nach Spencer daher eine evolutionäre Entwicklung zu hochorganisierten Systemen erfolgen: »progress towards mutual dependence of parts is prevented by the parts becoming independent«[45]. Der allgemeine Fortschritt der Evolution hängt für Spencer daher an einem Zurückdrängen der Reproduktionsfähigkeit: »other things being equal, advancing evolution must be accompanied by declining fertility«[46] – eine Gedanke, der in vielen weiteren Varianten von Spencer formuliert wird.

Andere Trade-offs betreffen die Größe und Anzahl der hervorgebrachten Nachkommen oder den Kompromiss zwischen der Maximierung der Fähigkeit zur Kolonisierung neuer Habitate durch Migration und der Maximierung der Fekundität[47]. Seit Ende des 18. Jahrhunderts werden diese Trade-offs im Rahmen von Kompensations- und Korrelationsprinzipien diskutiert (↑Morphologie).

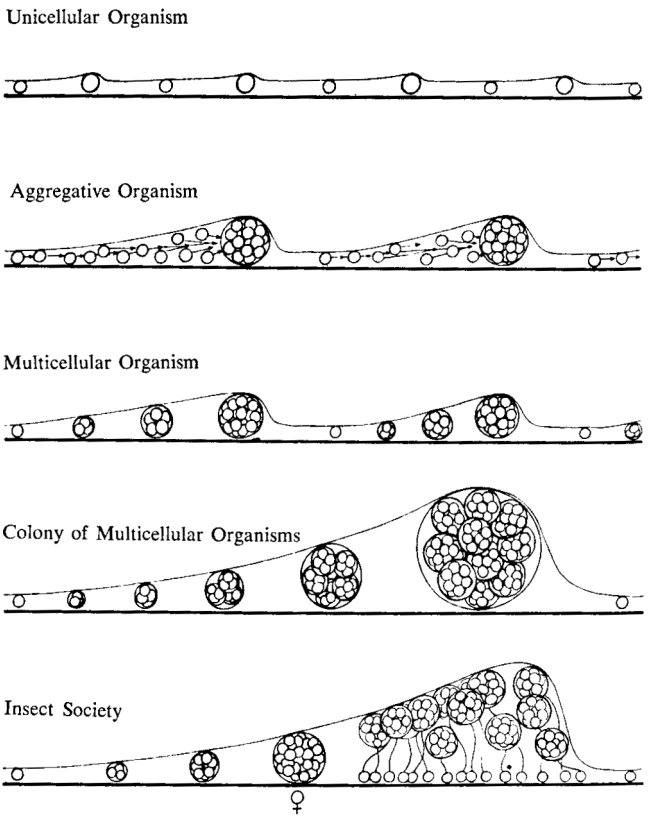


Abb. 276. Verschiedene Typen der Lebensgeschichte von Organismen (aus Bonner, J.T. (1965). Size and Cycle: 51).

Morphologie als Teil der Lebensgeschichte

Neben den mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Merkmalen eines Organismus gehören auch noch andere zu seinen Lebensgeschichtsparametern, so z.B. sein Lebenszyklus (Metamorphose, Generationswechsel) und sein morphologischer Bau, z.B. die Körpergröße oder die Gliederung in sich wiederholende und weitgehend autonome Untereinheiten (»Modularität«[48]; ↑Morphologie).

Die Bildung eines großen Körpers wird durch eine lange Entwicklungsphase, verbunden mit einer späten Reproduktion, ermöglicht. Ein großer Körper ist in der Regel mit einigen Vorteilen für den Organismus verbunden, z.B. einer Überlegenheit gegenüber Konkurrenten, einer geringeren Gefährdung durch Räuber und einer stärkeren Emanzipation von abiotischen Umweltfaktoren (wegen des geringeren Oberflächen-Volumen-Verhältnisses). Auf der anderen Seite benötigen große Organismen mehr Nahrung als kleine und sind wegen ihrer langen Entwicklungszeit zu einer späten Reproduktion gezwungen, so dass sie gegenüber kleinen, sich schnell vermehrenden Organismen Nachteile haben können.

Semelparie und Iteroparie

Eine Klassifikation von Organismen nach dem Muster ihrer Lebensgeschichte findet v.a. in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts eine terminologische Fixierung. Als wichtige Dimensionen der Lebensgeschichte werden die Anzahl der Reproduktionsereignisse im Leben eines Organismus und die Anzahl der Nachkommen, die er produziert, identifiziert. Diese beiden Dimensionen finden in der Terminologie von *Semelparie* und *Iteroparie* bzw. *r-* und *K-Strategie* ihren Ausdruck.

Die Termini ›Semelparie‹ (»semelparity«) und ›Iteroparie‹ (»iteroparity«) werden von L.C. Cole 1954 eingeführt.[49] Semelpar sind Organismen, die nur eine Reproduktionsphase in ihrem Leben aufweisen; iteropar sind solche, die sich mehrmals in ihrem Leben fortpflanzen. Cole zeigt in einer einfachen Überlegung, dass semelpare Organismen dann gegenüber iteroparen (und als unsterblich angenommenen) Organismen einen Vorteil haben, wenn sie nur mehr als einen Nachkommen mehr pro Fortpflanzungsphase zeugen (s.o.). Semelpar sind v.a. solche Organismen, bei denen der Fortpflanzungsakt mit hohen Investitionen verbunden ist, so z.B. viele Fische, die zur Ablage ihres Laichs weite Wanderungen unternehmen.

Die Ausdrücke ›semelpar‹ und ›iteropar‹ sind v.a. in der Zoologie verbreitet. In der Botanik besteht seit Beginn des 19. Jahrhunderts eine andere Terminologie: A.P. de Candolle bezeichnet 1805 solche Pflanzen, die in ihrem Leben nur einmal blühen und Früchte tragen als *monokarp* (»plantes monocarpiennes«).[50] Den Gegenbegriff dazu bildet bei de Candolle *polykarp*.[51] Die Pflanzen ersten Typs nennt A. Braun 1854 *haplobiotisch*.[52] E. Warming spricht 1884 von *hapaxanthischen* Pflanzen.[53] Von Bedeutung sind diese Unterscheidungen u.a. für die Klassifikation der Pflanzen nach ↑Lebensformen.

r- und K-Strategie

Die Parameter der logistischen Kurve (↑Population) werden von R.H. MacArthur und E.O. Wilson 1967 dazu genutzt, zwei verschiedene Strategien der Umweltnutzung von Ressourcen zu beschreiben.[54] Die beiden Strategien werden dabei Typen von Organismen zugeordnet und können somit als Lebensformtypen betrachtet werden. Die *r-Strategie* oder *r-Selektion* (MacArthur & Wilson 1967: »*r* selection«[55]) (nach dem Wachstumsparameter *r*) besteht darin, durch schnelle Reproduktion die Populationsgröße über die Umweltkapazität hinaus zu treiben, so dass die Umweltressourcen schnell ausgenutzt werden, die Population danach aber wegen Übernutzung der Ressourcen zusammenbricht. Populationen die einer *K-Strategie* (MacArthur & Wilson 1967: »*K* selec-

SOME OF THE CORRELATES OF *r*-AND *K*-SELECTION

	r-Selection	*K*-Selection
Climate	Variable and/or unpredictable: uncertain	Fairly constant and/or predictable: more certain
Mortality	Often catastrophic, nondirected, density-independent	More directed, density-dependent
Survivorship	Often Type III (Deevey 1947)	Usually Type I and II (Deevey 1947)
Population size	Variable in time, nonequilibrium; usually well below carrying capacity of environment; unsaturated communities or portions thereof; ecologic vacuums; recolonization each year	Fairly constant in time, equilibrium; at or near carrying capacity of the environment; saturated communities; no recolonization necessary
Intra- and interspecific competition	Variable, often lax	Usually keen
Relative abundance	Often does not fit MacArthur's broken stick model (King 1964)	Frequently fits the MacArthur model (King 1964)
Selection favors	1. Rapid development 2. High r_{max} 3. Early reproduction 4. Small body size 5. Semelparity: single reproduction	1. Slower development, greater competitive ability 2. Lower resource thresholds 3. Delayed reproduction 4. Larger body size 5. Iteroparity: repeated reproductions
Length of life	Short, usually less than 1 year	Longer, usually more than 1 year
Leads to	Productivity	Efficiency

Abb. 277. Korrelationen der r- und K-Selektion mit verschiedenen Parametern der Umwelt, der Populationsstruktur und der Lebensgeschichte von Organismen (aus Pianka, E.R. (1970). On r- and K-selection. Amer. Nat. 104, 592-597: 593).

tion«[56]) (nach dem Kapazitätsparameter *K*) folgen bzw. einer *K-Selektion* unterliegen, tasten sich dagegen langsam an die Kapazitätsgrenze heran und vermögen die Ressourcen langfristig optimal auszunutzen.

Eine qualitative Kontrastierung von zwei Formen der Selektion, die mit Umweltparametern korreliert sind, nimmt bereits T. Dobzhansky 1950 vor: Unter der Voraussetzung von relativ konstanten Umweltbedingungen in den Tropen nimmt Dobzhansky eine starke Dichteabhängigkeit der Mortalität von Organismen bei der »Evolution in den Tropen« an, so dass die Selektion in Richtung einer hohen individuellen Fitness und relativ niedrigen Reproduktionsraten wirkt. In gemäßigten Klimazonen würden die stark schwankenden Umweltbedingungen dagegen eine nur geringe Dichteabhängigkeit der Mortalität bewirken (weil die Organismen unabhängig von ihrem Genotyp und Phänotyp durch die Umweltereignisse getötet würden und auch die Populationsdichte eine nur geringe Rolle für die Mortalität spielt).[57] E.R. Pianka charakterisiert das Spektrum von *r*- zu *K*-Selektion aufbauend auf diesen Überlegungen 1970 allgemein durch die Dichteabhängigkeit der Mortalität: Bei *r*-Selektion liegt eine nur geringe Dichteabhängigkeit der Mortalität vor, so dass die Selektion in Richtung hoher Reproduktionsraten wirkt; bei *K*-Selektion hängt die Mortalität dagegen stark von der Populationsdichte ab, so dass die Selektion in die Richtung wirkt, die verfügbaren Energien und Ressourcen für die Stärkung der individuellen Überlebenswahrscheinlichkeit und Konkurrenzfähigkeit zu verwenden.[58]

Vielen Populationen von Insekten und anderen Organismen, die in variablen Umwelten mit einem unvorhersehbar sich änderndem Ressourcenangebot leben und sich opportunistisch auf neuen Ressourcen schnell ausbreiten und so zu Gradationen neigen, wird eine *r*-Strategie zugeschrieben, während viele große Säugetiere und Vögel, die in konstanten Umwelten leben und sich selten fortpflanzen, als *K*-Strategen angesehen werden. Viele Eigenschaften von Organismen (die sogenannten *Lebensgeschichtsparameter*) lassen sich dem Schema der *r*- und *K*-Strategie zuordnen: *K*-Strategen tendieren dazu, über einen großen Körper zu verfügen, relativ lange zu leben, sich relativ spät im Leben fortzupflanzen und dabei nicht nur einmal, sondern mehrmals, aber jedes Mal nur wenige Nachkommen zu bekommen und dem Nachwuchs eine intensive Brutpflege zukommen zu lassen (vgl. Abb. 277). Zentrale morphologische und allgemein biologische Merkmale eines Organismus können somit als direktes Resultat eines (langfristig wirksamen) populationsbiologischen Prozesses interpretiert und letztlich auf die Umweltbedingungen zurückgeführt werden: Unstabile Lebensräume, in denen der einzelne Organismus eine nur geringe Überlebenswahrscheinlichkeit hat, begünstigen Organismen mit einer geringen Körpergröße und hohen Reproduktionsraten, die zu einem schnellen Populationswachstum führen.

Beobachtungen über die Korrelationen zwischen einzelnen Parametern der Lebensgeschichte, die auch durch die Konzepte der *r*- und *K*-Strategie zum Ausdruck gebracht werden, gibt es seit langem. Sie werden in den älteren Theorien allerdings nicht durch Selektion, sondern die harmonische Einrichtung der Welt durch einen weisen Schöpfergott interpretiert. So berichtet Platon im ›Protagoras‹ von der »ausgleichenden« Verteilung der Fähigkeiten auf die verschiedenen Lebensformen: Die Starken werden mit geringer Schnelligkeit ausgestattet, und die Schnellen mit geringer Stärke; den Organismen, die sich von anderen ernähren, verlieh der demiurgische Schöpfer eine »dürftige Zeugung, dagegen den von ihn verzehrten eine vielerzeugende Kraft, dem Geschlecht zur Erhaltung«.[59] Auch Aristoteles stellt fest, dass kleine Organismen häufig mehr Nachkommen haben als große; das geringe Wachstum werde bei

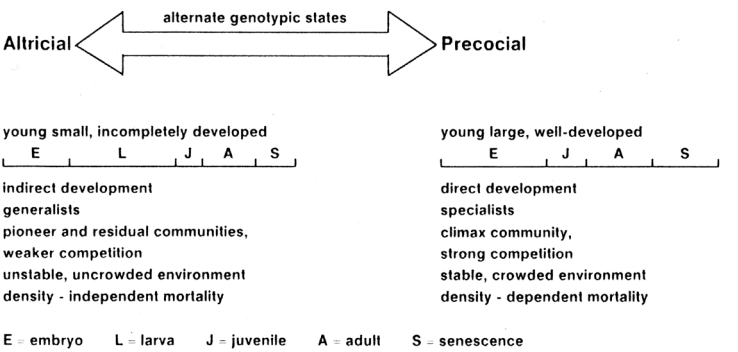


Abb. 278. Spektrum von altrizialer bis präkozialer Lebensgeschichte und damit verbundener Eigenschaften der Organismen, entwickelt ausgehend von Vergleichen bei Fischen (aus Bruton, M.N. (1989). The ecological significance of alternative life-history styles. In: Bruton, M.N. (ed.). Alternative Life-History Styles of Animals, 503-553: 514).

ihnen kompensiert durch eine starke Vermehrung.[60] Mitte des 17. Jahrhunderts weist T. Browne darauf hin, dass bei bestimmten Arten von Organismen, z.B. großen Säugetieren, eine nur geringe Fortpflanzungsrate mit einem langen Leben verbunden ist (»Others there are which make good the paucity of their breed with the length and duration of their dayes«).[61] Ähnliche Ausführungen finden sich später in physikotheologischem Gewand bei J. Ray und W. Derham. Nach Ray wird die Schwäche von Tieren entweder durch das gleichzeitige Hervorbringen zahlreicher Nachkommen (»multiparous«) oder eine wiederholte Fortpflanzung (»often breeding«) kompensiert.[62] Derham erklärt die Korrelation zwischen dem Erreichen eines hohen Alters und der geringen Reproduktion als sinnvolle Einrichtung der Welt, die verhindert, dass es zu massenhafter Ausbreitung bestimmter Arten kommt.[63]

Auch im 18. Jahrhundert finden sich Überlegungen, die auf die spätere Unterscheidung von r- und K-Strategie vorausweisen: C. von Linné schreibt 1749, die Natur habe »denjenigen Thieren, welche am kleinsten sind und vielen anderen Nutzen und Nahrung geben, die größte Fruchtbarkeit verliehen«.[64] H. Reimarus sieht 1760/62 in ähnlicher Weise eine Kompensationsbeziehung zwischen Selbsterhaltung und Fortpflanzung: »Denn da die Insekten an sich kurzes Leben haben, und durch die Witterung am leichtesten hingerafft werden, dennoch aber allen übrigen Raubthieren, zu Lande und zu Wasser, das erste Futter darreichen müssen: so mußte auch ihre Vermehrung desto stärker seyn, wenn es nicht allen übrigen Thierarten an Nahrung gebrechen sollte«.[65] Weniger physikotheologisch schreibt C.F. Kielmeyer 1793 solchen Organismentypen, die über eine geringe »Empfindungsfähigkeit« und damit Selbsterhaltungsfähigkeit verfügen, eine größere »Reproductionskraft« zu.[66] Eine weitere Station in der Geschichte dieses komparativen Konzeptes bildet der von C. Bergmann und R. Leuckart 1852/55 konstatierte erhöhte Fortpflanzungsbedarf bei solchen Organismen, die durch eine geringe »Dauerhaftigkeit«[67] ausgezeichnet sind.

Statt der Angabe eines Musters der Lebensgeschichte, wie er in den Begriffen von *r*- und *K*-Strategie zum Ausdruck kommt, wurde auch vorgeschlagen, die kausalen Mechanismen, die hinter diesen Mustern jeweils stehen, auf Begriffe zu bringen. Hier hat sich besonders die typisierende Unterscheidung von einerseits *spätreifen* oder *pflegebedürftigen* Jungen (»altrizial«; von lat. ›altrix‹ »Ernährerin, Amme«) und andererseits *frühreifen* Jungen (»präkozial«; von lat. ›praecoquis‹ »frühreif«) etabliert (↑Brutpflege). Diese Differenzierung hat eine lange Tradition v.a. in Bezug auf die Entwicklung von Vögeln, bei denen seit Beginn des 19. Jahrhunderts zwischen »Nesthockern« und »Nestflüchtern« unterschieden wird. A. Portmann weitet die Unterscheidung 1939 auf andere Organismengruppen, insbesondere die Säugetiere, aus.[68] Später wird sie auch auf Fische angewandt.[69]

Der Entwicklungsweg eines spätreifen Organismus entspricht dem Modell der *r*-Strategie: Es werden viele Nachkommen produziert, die bei ihrer Geburt unvollständig entwickelt sind, für die die Eltern wenig investieren und die auf eigene Ernährung (oder lange Versorgung durch Artgenossen) angewiesen sind. Im Gegensatz dazu kommen die frühreifen Organismen in einem weit entwickelten und mit hoher Überlebenswahrscheinlichkeit ausgestatteten Stadium auf die Welt; dies bedingt, dass ihre Eltern nur wenige von ihnen produzieren können – dieser Entwicklungsweg korrespondiert also dem Modell der *K*-Selektion. In die Rubrik der spätreifen Organismen fallen z.B. viele Insekten, bei denen die Nachkommen ein eigenes Ernährungsstadium (Larvenstadium der holometabolen Insekten) durchlaufen, das als reine Ernährungsform zu deuten ist und z.T. eine intensive Brutpflege erfährt (z.B. bei den sozialen Insekten).

Wie die Differenzierung von *r*- und *K*-Strategie kann auch die Unterscheidung von spät- und frühreifem Entwicklungsweg mit Umweltverhältnissen in Beziehung gesetzt werden. Spätreife Organismen leben tendenziell in unstabilen, stark fluktuierenden Umwelten und sind einer dichteunabhängigen Mortalität ausgesetzt; es handelt sich bei ihnen meist um Generalisten mit starkem Ausbreitungsvermögen, aber geringer Konkurrenzfähigkeit. Im Gegensatz dazu leben frühreife Organismen eher in einer stabilen, dichtbesiedelten Umwelt; sie sind Spezialisten, mit starker Konkurrenzfähigkeit, die oft einer dichteabhängigen Mortalität unterworfen sind.[70]

Nachweise

1 Vgl. Fortunatus (1667). Unglückselige Liebes- und Lebens-Geschichte des Don Franceso und Angelica; Péréfixe, H. von (1669). Lebens-Geschichte Heinrichs des großen Königes von Frankreich.
2 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaux essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): II, 668 (IV, 21).
3 Aelius Spartianus, Septimius Severus 3, 2.
4 [Sulzer, J.G.] (1750). Unterredungen über die Schönheit der Natur: 45; vgl. 2. Aufl. 1770: 44.
5 Réaumur, R.A.F. de (1734-36). Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, 2 Bde.: II, 488.
6 Anonymus (1775). Bremse. In: Krünitz, J.G. (Hg.). Oekonomische Encyklopädie, Bd. 6, 586-594: 591.
7 Forster, G. (1779). Ein Blick in das Ganze der Natur (Werke, Bd. 2. Frankfurt/M. 1969, 9-32): 12.
8 Goldfuß, A. (1826). Grundriß der Zoologie: 31.
9 Siebold, C.T. von (1854). Ueber die Band- und Blasenwürmer nebst einer Einteilung über die Entstehung der Eingeweidewürmer. Engelmann, Leipzig: 45.
10 Carpenter, W.B. (1860). Researches on Foraminifera. Fourth and concluding series. Philos. Trans. Roy. Soc. London 150, 535-594: 583.
11 Buffon, G.L.L. (1749). Premier discours. La manière d'étudier & de traiter l'Histoire Naturelle. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 1, 1-62: 30.
12 Vgl. Schenda, R. (1983). Die Alterstreppe – Geschichte einer Popularisierung. In: Joerißen, P. & Will, C. (Hg.). Die Lebenstreppe. Bilder der menschlichen Lebensalter, 11-24; Joerißen, P. (1983). Lebenstreppe und Lebensalterspiel im 16. Jahrhundert. In: ders. & Will, C. (Hg.). Die Lebenstreppe. Bilder der menschlichen Lebensalter, 25-38; Sears, E. (1986). The Ages of Man. Medieval Interpretations of the Life Cycle; Bringéus, N.-A. (1988). Pictures of the life cycle. Ethnologia Scandinavica, 5-33.
13 Vgl. Ratcliff, M.J. (1999). Temporality, sequential iconography and linearity in figures: the impact of the discovery of division in infusoria. Hist. Philos. Life Sci. 21, 255-292: 264.
14 Lack, D. (1947). The significance of clutch size. Ibis 89, 302-352.
15 Cole, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29, 103-137.
16 Gadgil, M. & Bossert, W.H. (1970). Life historical consequences of natural selection. Amer. Nat. 104, 1-24.
17 Murdoch, M.W. (1966). Population stability and life history phenomena. Amer. Nat. 100, 5-11.
18 Charnov, E.L. & Schaffer, W.M. (1973). Life-history consequences of natural selection: Cole's result revisited. Amer. Nat. 107, 791-793.
19 Bryant, E. (1971). Life-history consequences of natural selection: Cole's result. Amer. Nat. 105, 75-76.
20 Stearns, S.C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51, 3-47: 12.
21 Gadgil, M. (1969). Life History Strategies. A Theoretical Investigation (Ph. D., Harvard University); vgl. Gadgil & Bossert (1970): 1; Caswell, H. (1989). Life-history strategies. In: Cherrett, J.M. (ed.). Ecological Concepts, 285-307.
22 Harper, J.L. & Ogden, J. (1970). The reproductive strategy of higher plants, I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. J. Ecol. 58, 681-698.
23 Grime, J.P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. Nature 250, 26-31.
24 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 27.
25 Williams, G.C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. Evolution 11, 398-411; ders. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. Amer. Nat. 100, 687-690.
26 Williams (1966).
27 Shine, R. (1980). "Costs" of reproduction in reptiles. Oecologia 46, 92-100: 99.
28 Hartmann, M. (1918). Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene). Z. indukt. Abstammungs- Vererbungsl. 20, 1-26: 4.
29 ebd.
30 Priestley, J.H. & Scott, L.I. (1964). An Introduction to Botany: 499.
31 Zingmark, R.G. (1970). Sexual reproduction in the dinoflagellate *Noctiluca miliaris* Suriray. J. Phcol. 6, 122-126: 122.
32 Vuillemin, P. (1907). Les bases actuelles de la systématique en mycology. Progr. Rei Bot. 2 (1), 1-170: 85.
33 Goebel, K. (1913). Organographie der Pflanzen, 1. Teil. Allgemeine Organographie, 2. Aufl.: 415.
34 Wilson, E.B. (1925) Cell (3. ed.): 1132.
35 Vuillemin (1907): 85; Goebel (1913): 415; Wilson (1925): 1130.
36 Winkler, H. (1920). Verbreitung und Ursache der Parthenogenese im Pflanzen- und Tierreiche: 192.
37 Vgl. Stearns, S.C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51, 3-47.
38 Morren, C. (1853). Souvenirs phénologiques de l'hiver 1852-2853. Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique 20, 160-186: 160.
39 Fritsch, C. (1856). Instruction für phaenologische Beobachtungen aus dem Pflanzenreiche an den Gestaden der Donau. Verh. zool.-bot. Vereins Wien 6, 709-716; vgl. Schnelle, F. (1955). Pflanzen-Phänologie.
40 Moore, F.T. (1955). Regional economic reaction paths. Amer. Econom. Rev. 45, 133-148: 135.
41 Rapport, D.J. (1971). An optimization model of food selection. Amer. Nat. 105, 575-587: 575; Stearns (1976): 15; Solbrig, O.T. (1976). On the relative advantages of cross- and self-fertilization. Ann. Missouri Bot. Garden 63, 262-276: 262; Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. Lond. B 205, 581-598: 585; Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 175; Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 216.
42 Theophrast, De causis plantarum 1.20.5.
43 Spencer, H. (1867). The Principles of Biology, vol. 2:

473.
44 a.a.O.: 507f.
45 Spencer, H. (1867/99). The Principles of Biology, vol. 2: 427.
46 a.a.O.: 431.
47 Inglesfield, C. & Begon, M. (1983). The ontogeny and cost of migration in *Drosophila subobscura*. Biol. J. Linn. Soc. 19, 9-15.
48 Vgl. allgemein: Wilson, A.G. (1967). Morphology and modularity. In: Zwicky, F. & Wilson, A.G. (eds.). New Methods of Thought and Procedure, 298-313; speziell: Harper, J.L. & White, J. (1974). The demography of plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5, 419-463: 421; Prévost, M.-F. (1978). Modular construction and its distribution in tropical woody plants. In: Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H. (eds.). Tropical Trees as Living Systems, 223-231.
49 Cole, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29, 103-137: 118.
50 Candolle, A.-P. de (1805). Principes élémenataires de botanique. In: Lamarck, J.-B. de & Candolle, A.-P. de (Hg.). Flore Française, 3. Aufl., Bd. 1, 61-224: 222.
51 ebd.
52 Braun, A. (1854). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species. Abh. Königl. Akad. Wissensch. Berlin 1853, 19-122: 58.
53 Warming, E. (1884). Ueber perenne Gewächse. Bot. Centralbl. 18, 184-188: 184.
54 Vgl. MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). The Theory of Island Biogeography: 149.
55 ebd.
56 ebd.
57 Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the tropics. Amer. Sci. 38, 209-221.
58 Pianka, E.R. (1970). On r- and K-selection. Amer. Nat. 104, 592-597; ders. (1972). r and K selection or b and d selection? Amer. Nat. 106, 581-588.
59 Platon, Protagoras 321b.
60 Aristoteles, De gen. anim. 718b.
61 Browne, T. (1646). Pseudodoxia Epidemica (Oxford 1981): 473 (Buch 6, Kap. 6).
62 Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 102.
63 Derham, W. (1713). Physico-Theology. In: Schramm, E. (Hg.) (1984). Ökologie-Lesebuch, 29-31: 30.
64 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt. Die Oeconomie der Natur, hg. v. E.J.T. Hoepfner, in: Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56): 35.
65 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 152.
66 Kielmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse: 35.
67 Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852/55). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie: 648.
68 Portmann, A. (1939). Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern. Rev. Suisse Zool. 46, 385-390; ders. (1951). Zoologie und das neue Bild vom Menschen (Hamburg 1956): 30f.
69 Vgl. Balon, E.K. (1979). The juvenilization process in phylogeny and the altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. Environmental Biology of Fishes 4, 193-198.
70 Vgl. Bruton, M.N. (1989). The ecological significance of alternative life-history styles. In: Bruton, M.N. (ed.). Alternative Life-History Styles of Animals, 503-553: 514.

Literatur

Cole, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29, 103-137.
Stearns, S.C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51, 3-47.
Bruton, M.N. (1989). The ecological significance of alternative life-history styles. In: Bruton, M.N. (ed.). Alternative Life-History Styles of Animals, 503-553.
Stearns, S.C. (1992). The Evolution of Life Histories.
Roff, D.A. (1992). The Evolution of Life Histories. Theory and Analysis.
Korfiatis, K.J. & Stamou, G.P. (1994). Emergence of new fields in ecology: the case of life history studies. History and Philosophy of the Life Sciences 16, 97-116.

Lernen

Das Wort ›Lernen‹ (mhd. ›lernen‹, ahd. ›lernēn‹) ist mit ›lehren‹ und ›leisten‹ verwandt und hat die ursprüngliche Bedeutung »einer Spur nachgehen, etwas verfolgen«. Der individuelle Erwerb von Kenntnissen und Fähigkeiten wird auch im Griechischen mit einem besonderen Ausdruck benannt (›μάθησις‹). Weder dieser griechische noch der lateinische Ausdruck (»discere«) werden aber in terminologischer Weise verwendet. Und auch die entsprechenden Wörter der modernen Sprachen entwickeln sich erst Ende des 19. Jahrhunderts zu Fachausdrücken der psychologischen[1] und ethologischen[2] Literatur. Lange vor der Etablierung spezifischer »Lerntheorien« erscheint das Wort ›Lernen‹ seit dem frühen 16. Jahrhundert vielfach in Titeln von Werken über schulische und außerschulische Bildung und Erziehung.[3] Besonders der Erwerb der elementaren Kulturtechniken, des Rechnens, Lesens, Schreibens und Sprechens von Fremdsprachen, werden als ›Lernen‹ zusammengefasst.[4] In Bezug auf Tiere wird ›Lernen‹ nicht selten in einem Atemzug mit ›Intelligenz‹ erwähnt, oder sogar als eine Form von ↑Intelligenz verstanden (Thorndike 1899: »the process of learning or intelligent activity«[5]). In älteren Werken werden Untersuchungen zum Lernen meist unter Titeln wie ›Gedächtnis‹, ›Assoziation‹ oder ›Übung‹ abgehandelt.[6]

Antike bis 19. Jh.

Die Gelehrigkeit der Tiere ist bekannt, seitdem der Mensch sie zu seinen Zwecken abzurichten versteht, also seit der Jungsteinzeit. Explizit beschreibt Platon das Lernen bei Hunden, die gegenüber den ihnen bekannten Menschen zahm sind und nur Unbekannte anbellen, also eine Form des Lernens, die später *Gewöhnung* oder *Habituation* genannt wird (s.u.).[7] An anderer Stelle entwickelt Platon eine Theorie, nach der die Fähigkeit zur Erinnerung für alle Lebewesen notwendig sei, weil sie ohne diese ihre Bedürfnisse nicht befriedigen könnten. Denn ein Bedürfnis richte sich stets auf einen Zustand, der dem gegenwärtigen Körperzustand entgegengesetzt sei, und setze damit die Erinnerung des Entgegengesetzten voraus: Der Durst setze z.B. die Erinnerung an das Trinken voraus, um danach streben zu können.[8] Das Lernen des Menschen betrachtet Platon als eine Form des Wiedererinnerns, »das Wiederaufnehmen einer uns schon angehöriger Erkenntnis«, die lediglich bei der Geburt verlorenging.[9] Für Alkimos, einen jüngeren Zeitgenossen Platons, ermöglicht die Erinnerung überhaupt die Lebenserhaltung der Lebewesen, weil sie allein über ihre Erinnerungsfähigkeit eine konstante Einstellung zu ihrer Nahrung und ihren Artgenossen entwickeln könnten.[10] Die Frage, ob das Erinnerte angeboren oder erlernt ist, bleibt hier allerdings offen. Aristoteles stellt fest, dass einige Tiere nicht allein aufgrund angeborener Anlagen (»τῇ φύσει«), sondern auch erworbener Gewohnheiten (»τοῖς ἔθεσιν«) leben.[11] Er sieht das Vermögen zur Erinnerung und zum Lernen in Verbindung mit der ↑Intelligenz.[12] Das Lernen bei Tieren stellt Aristoteles – geleitet vom Modell des Unterrichts beim Menschen – in einen engen Zusammenhang mit der Lehre: Die Tiere, die lernen können, lassen sich gleichzeitig belehren, sei es von anderen Tieren oder vom Menschen.[13] Auch spätere Autoren der Antike weisen auf die Lernfähigkeit von Tieren hin.[14]

Im Mittelalter und der Frühen Neuzeit dominieren anekdotische Beschreibungen in der Feststellung des Lernens bei Tieren. Häufig wird diese Fähigkeit auf eine (letztlich göttliche) Intelligenz zurückgeführt. Seit langem ist bekannt, dass der Gesang der Vögel vielfältiger und schöner ausfällt, wenn die Tiere in ihrer Jugend den Gesang ihrer Eltern hören konnten. Ein Autor der Frühen Neuzeit, der dies feststellt, ist 1660 M. Cureau de la Chambre.[15] Die Frage nach dem relativen Anteil von Erbe und Erfahrung in der Herausbildung der Kenntnisse und Fertigkeiten der Tiere erfährt bereits in der Frühen Neuzeit eine erhebliche Aufmerksamkeit. Dies zeigt sich etwa an Experimenten mit isoliert aufgezogenen Tieren oder Menschen, in denen versucht wird, den Beitrag von individueller Erfahrung und ererbter Konstitution zu ermitteln.

Lernen ist die nachhaltige Modifikation von Verhalten aufgrund individueller Erfahrung. Sie beruht auf dem Erwerb von Kenntnissen oder körperlichen Fertigkeiten.

angeboren/erlernt (Seneca 1. Jh.) *513*
Tradition (lat.) *515*
Habituation (mlat.) *512*
Lernen (ahd. 9. Jh.) *507*
Plastizität des Nervensystems (Beale 1870) *513*
Bahnung (Exner 1882) *510*
Versuch und Irrtum (Lloyd Morgan 1894) *511*
Engramm (Semon 1904) *508*
Mneme (Semon 1904) *508*
Konditionierung (Watson 1916) *509*
Trieb-Dressurverschränkung (Lorenz 1932) *514*
Verhaltensplastizität (Lloyd Morgan 1898) *513*
Prägung (Lorenz 1935) *516*
operantes Verhalten (Skinner 1937) *509*
negatives Lernen (Bindra 1973) *512*

Spätes 19. Jh.: Lernen, Instinkt und Vererbung
In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird das Lernen als eine neben den Instinkten stehende und durch Einflüsse der Umwelt bedingte Form der Verhaltenssteuerung aufgefasst. Vielfach wird eine Verschränkung von Erfahrungen durch Lernen und Instinkte angenommen. Der Psychologe W. Wundt geht 1874 davon aus, dass selbst die basalen Triebe der Tiere, die auf Ernährung und Fortpflanzung gerichtet sind, »von den individuellen Erlebnissen beeinflusst werden« und somit nicht allein ein »angeborenes Besitzthum« darstellen.[16] Wundt erklärt auch die Entstehung der ↑Instinkte nach einem Modell der lamarckistischen Vererbung: Sie seien aus ursprünglichen »Willenshandlungen« hervorgegangen und durch ihre gewohnheitsmäßige Ausübung erblich geworden.

Insgesamt stehen die biologischen Theorien zum Lernen am Ende des 19. Jahrhunderts in engem Zusammenhang zu Theorien der ↑Vererbung. Der zentrale vermittelnde Begriff ist der des *Gedächtnisses*.

I Selbständiges Lernen
1. Übung
Lernen durch »instinktive Einübung angeborener Reflexmechanismen, welche durch die Muskelgefühle des Thieres ausgelöst wird«

2. Sinnliches Gedächtnis
Lernen durch »sinnliche Erfahrung, indem durch dieselbe neue Vorstellungs- und Empfindungsassociationen unmittelbar gebildet werden«

3. Intelligenz: Schließen aus der Erfahrung
Lernen durch »sinnliche Erfahrung und intelligentes Schliessen von früheren auf neue Verhältnisse«

II Lernen durch fremden Einfluss
4. Nachahmung
Lernen durch »Anregung des Nachahmungstriebes, welche von dem Beispiele Anderer ausgeht«

5. Dressur
Lernen durch »Dressur, durch welche der Mensch anderen sinnlichen Wesen neue Vorstellungs- und Empfindungsassociationen nach seinem intelligenten Plane einprägt«

6. Belehrung zur Intelligenz
Lernen durch »intelligente Belehrung (Unterricht), durch welche ein intelligentes Wesen ein anderes lehrt, nicht bloss neue Vorstellungsassociationen unmittelbar zu bilden, sondern auch neue Schlüsse zu ziehen aus früheren Erkenntnissen«

Tab. 171. Formen des Lernens (nach Wasmann, E. (1899). Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica Heft 28: 110).

Für E. Haeckel besteht das Gedächtnis nicht nur in der Speicherung individueller Erfahrungen in einem Nervensystem, sondern er wird allgemein mit einer »Reproduktion« identifiziert. Das Gedächtnis ist damit, in Haeckels Worten, »bei jedem Entwickelungs-Vorgang und namentlich bei der Fortpflanzung der Organismen wirksam«.[17] Das Gedächtnis wird als eine allgemeine Grundkraft der organischen Natur betrachtet, das die organischen Körper von den anorganischen unterscheidet. R. Semon führt in diesem Zusammenhang 1904 den Begriff ***Mnem*** als »erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens« ein.[18] Auf lamarckistischer Grundlage erklären die Mneme für Semon sowohl das Gedächtnis als Funktion der Nerven als auch die Vererbung von einer Generation in die nächste. Die Vererbung erworbener Eigenschaften wird dabei über physiologische Eindrücke (»Veränderung der organischen Substanz«) vermittelt, die Semon ***Engramme*** nennt.[19]

Von den führenden Biologen der Zeit (z.B. A. Weismann) wird die These einer physiologisch gleichen Grundlage von Gedächtnis und Vererbung allerdings bestritten.[20] Wenn auch nicht die lamarckistische Theorie, so haben doch die zentralen von Semon geprägten Begriffe bis in die Gegenwart überlebt: Als ›Engramme‹ werden später allgemein neurophysiologische Zustände bezeichnet, die Gedächtnisleistungen zugrunde liegen; und ›Meme‹ (»memes«) nennt R. Dawkins 1976 die kleinsten Gedankenelemente, die als Selektionseinheiten auf der Ebene der Kultur sich vererben, variieren, miteinander konkurrieren und sich ausbreiten (↑Kultur/Kulturelle Evolution).[21]

An der Wende zum 20. Jahrhundert wird das Lernen als ein nahezu universales organisches Phänomen verstanden. Experimentell zeigt sich, dass selbst sehr einfach gebaute wirbellose Tiere zum Lernen in der Lage sind.[22] Aufgrund des weiten Spektrums der Formen des Lernens werden verschiedene Lerntypen unterschieden. So differenziert E. Wasmann 1899 im Versuch der Abgrenzung der »psychischen Fähigkeiten« von höher organisierten Tieren (Säugetieren und Vögeln) gegenüber den niederen Tieren (Insekten) sechs verschiedene Formen des Lernens (vgl. Tab. 171). Lernen durch Übung, Gedächtnis, Nachahmung und Dressur findet Wasmann auch bei Ameisen. Allein solches Lernen, das ein Schließen beinhaltet, und das Wasmann ↑›Intelligenz‹ nennt, fehlt bei diesen Tieren (es kommt nach Wasmann allein dem Menschen zu). Die Leistungen des Lernens sind nach Wasmann bei den Ameisen eng mit instinktiven Verhaltensweisen verbunden. Durch Versuche zum Lernen und durch die erfolgreiche Dressur von Ameisen erkennt Wasmann, dass »die Ameisen durch

eigene sinnliche Erfahrung, durch Nachahmung und durch Dressur vieles wirklich zu lernen vermögen, wodurch sie die Ausübung ihrer erblichen Instinkte modificiren«.[23]

Als Grundlage einer Definition des Lernbegriffs etabliert sich die Vorstellung, Lernen sei eine relativ dauerhafte Verhaltensänderung, die sich aus einer besonderen Organismus-Umwelt-Beziehung ergibt und nicht auf innere Entwicklungsprozesse zurückzuführen ist.[24]

Pawlow: »bedingte Reflexe«

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird versucht, der weiten Verbreitung des Lernens dadurch Rechnung zu tragen, dass es ausgehend von dem einfachsten Mechanismus der Verhaltensauslösung konzipiert wird: dem Reflex. Durch Lernen veränderte Reflexe sind variable Verbindungen zwischen einem Umweltereignis und einer Organismusreaktion, die erst im Laufe des Lebens eines Organismus ausgebildet (und wieder gelöst) werden, die also das Ergebnis einer Assoziation sind und insofern durch vorhergehende Erfahrung bedingt sind. I. Pawlow nennt sie daher 1903 die *bedingten Reflexe* (↑Verhalten).[25] In den bedingten Reflexen liegt häufig eine Verbindung eines Verhaltens mit einem nicht regelmäßigen und oft entfernten (distanten) Umweltereignis vor. Die bedingten Reflexe ermöglichen also eine Anpassung des Organismus an die spezifischen, zufälligen und variablen Eigenschaften seiner Umwelt. Diese flexible Anpassung stellt nach Pawlow eine notwendige Voraussetzung für das Überleben eines Organismus in einer sich wandelnden Umwelt dar.

In einer Kritik älterer Ansätze, die alles Verhalten durch angeborene ↑Instinkte erklären will, entwickeln sich in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts weitreichende Verhaltenstheorien, die so gut wie alle Verhaltensweisen von Menschen und Tieren als Ergebnisse eines Lernens interpretieren (»Anti-Instinkt-Revolte«). Die einfachste Form des Lernens wird dabei im Anschluss an Pawlows Begriff des ›bedingten Reflexes‹ als ***Konditionierung*** bezeichnet (Watson 1916: »conditioning«).[26]

Konditionierung

Beim bedingten Reflex der *klassischen Konditionierung* erfolgt eine individuelle Umweltanpassung eines Organismus durch Herstellung einer zufälligen, aber regelmäßigen Verbindung zwischen einem neuen Reiz (z.B. einem Klingelton) und einem bekannten (unbedingten) Reizobjekt (z.B. der Präsentation von Futter). Im Unterschied dazu wird in der *operanten Konditionierung* ein zufällig ausgeführtes

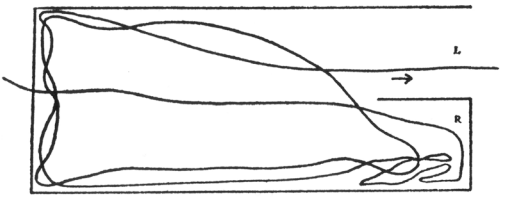


Abb. 279. Die Bewegungsbahn eines Krebses in einem Käfig. Der Krebs wurde darauf trainiert, den hier verschlossenen rechten (R; in der Abbildung den unteren) Ausgang ins Freie zu nehmen. Erst nach mehreren Anläufen findet er den offenen linken Ausgang (L) (aus Yerkes, R.M. & Huggins, G.E. (1903). Habit formation in the crawfish Cambarus affinis. Harvard Psychol. Stud. 1, 565-577: 574).

Verhalten über eine Belohnung in einer speziellen Umweltsituation verstärkt. Diese besondere Form des bedingten Verhaltens bezeichnet B.F. Skinner 1937 als ***operantes Verhalten*** (»operant behavior«[27]); seit Ende der 30er Jahre wird v.a. von *operanter Konditionierung* (Brownell 1939: »operant conditioning«[28]) gesprochen. Skinner verwendet diesen Ausdruck für spontan auftretendes Verhalten, das durch seine eigenen Konsequenzen verstärkt wird (»a kind of response which occurs spontaneously in the absence of any stimulation with which it may be specifically correlated«[29]). Wegen seiner spontanen Ausführung ohne anfängliche Bindung an einen spezifischen Reiz grenzt er es von dem Fall der klassischen (pawlowschen) Konditionierung, also einem Reflex als Antwort auf einen bestimmten Reiz, ab (»respondent type«). Eine operante Konditionierung liegt z.B. bei einer Ratte in einem Versuchskäfig vor, bei der das anfänglich zufällig ausgeführte Verhalten des Drückens eines Hebels durch die Gabe von Futter verstärkt wird (»reinforcement«). Eingesetzt werden Käfige dieser Art zur Untersuchung von Lernverhalten (»associative processes«[30]) seit Beginn des 20. Jahrhunderts (u.a. von Thorndike[31]). Verfeinert wird der Aufbau durch die Experimente Skinners, nach dem sie später meist benannt werden (»Skinner box«: Abb. 280).

Die beiden Formen des einfachen Lernens betreffen also entweder die Reflexauslösung (Assoziation eines neuen Umweltreizes mit dem bestehenden, so dass jener diesen in der Reflexauslösung ersetzen kann) oder die Reflexwirkung (Verstärkung des Reflexes durch seine positiven Konsequenzen für den Organismus). Neben diesen beiden einfachen Typen bestehen Lernformen, die komplexere Fähigkeiten eines Organismus einschließen, z.B. Lernen durch Imitation oder Lernen durch gedankliche Vorstellungen.[32]

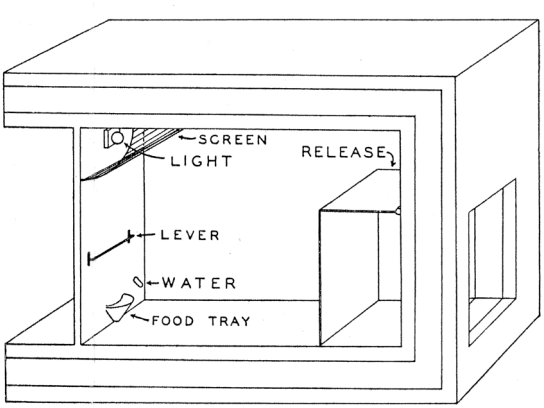


Abb. 280. Eine Experimentierbox (»Skinnerbox«) zur Untersuchung des Lernverhaltens bei Ratten. Durch Drücken des Hebels (»Lever«) kann eine Ratte die Gabe von Futter auslösen (aus Skinner, B.F. (1938). The Behavior of Organisms: 49).

Eine von W.H. Thorpe ins Leben gerufene Gruppe von Verhaltensforschern (u.a. K. Lorenz und N. Tinbergen), die sich um Klärung terminologischer Fragen in der Ethologie bemüht, definiert die Konditionierung 1951 als den Prozess des Erwerbs von Fähigkeiten zur Reaktion auf einen spezifischen Reiz mit einer Reflexantwort, die eigentlich einem anderen Reiz zugehört und sich als Folge des wiederholten gleichzeitigen Auftretens der beiden Reize einstellt (»Conditioning=The process of acquisition by an animal of the capacity to respond to a given stimulus with the reflex reaction proper to another stimulus (the reinforcement) when the two stimuli are applied concurrently for a number of times«).[33]

In wissenschaftstheoretischer Hinsicht sehen einige Autoren einen grundlegenden Zusammenhang zwischen dem Prozess der operanten Konditionierung und dem biologischen Zweckbegriff: Die operante Konditionierung kann als ein grundlegendes Modell für zweckmäßig zu beurteilende organische Prozesse gelten, weil in der operanten Konditionierung (im Gegensatz zur klassischen) die Beziehung eines Verhaltens zu seinen *Konsequenzen* im Mittelpunkt steht. Die Konzipierung eines Prozesses ausgehend von seinen Konsequenzen macht die Konditionierung also zu einem elementaren Modellfall biologischer Zweckbeurteilungen. Diesen Standpunkt vertritt etwa Skinner 1953: »Statements which use such words as ›incentive‹ or ›purpose‹ are usually reducible to statements about operant conditioning«.[34] Von anderer Seite wird daran kritisiert, dass die operante Konditionierung nicht der funktionalen Variabilität des Verhaltens gerecht wird. Organismen verhalten sich opportunistischer als das enge Modell der operanten Konditionierung vorhersagt.[35]

Lernen bei Einzellern?

Die klassischen Experimente zum Lernen erfolgten mit Tieren, die über ein differenziertes Nervensystem verfügen. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird daneben auch ein Lernen bei Einzellern und Bakterien immer wieder diskutiert.[36] Aufgrund der Ergebnisse von »Dressurversuchen« mit Pantoffeltierchen (*Paramaecium*) behauptet F. Bramstedt 1935 ein Lernvermögen bei diesen Einzellern nachgewiesen zu haben.[37] Die Untersuchungen Bramstedts sind aber umstritten und können von anderen Forschern der 1930er Jahre nicht bestätigt werden.[38] Von experimentellen Nachweisen einer Konditionierbarkeit von Pantoffeltieren und ihrem Lernvermögen wird aber seit den 1950er Jahren immer wieder berichtet.[39] Wegen methodischer Probleme der anderen Untersuchungen gilt aber nur eine Studie aus dem Jahr 1979 als gesichert, in der Pantoffeltierchen darauf trainiert wurden, über einen Vibrationsreiz als konditioniertem Signal einen elektrischen Schock zu vermeiden (Hennessey et al. 1979).[40] Der Sachverhalt bleibt also umstritten, und manche Forscher sind der Überzeugung, »daß Einzeller wahrscheinlich nicht konditionierbar sind« (Voß & Machemer 1987).[41] Von anderer Seite werden allerdings molekulare Mechanismen vorgeschlagen, die beim assoziativen Lernen der Einzeller beteiligt sein könnten.[42] Neben dem Lernen innerhalb der Lebensspanne eines Individuums wird auch ein assoziatives Lernen als Ergebnis von evolutionären Prozessen, die über mehrere Generationen laufen, diskutiert.[43]

Neurophysiologie des Lernens

Neurophysiologische Modelle des Lernens werden seit Ende des 19. Jahrhunderts entwickelt. S. Exner stellt 1894 zahlreiche neuronale Schaltkreise dar (↑Empfindung: Abb. 96) und betrachtet das Lernen als einen Prozess der Stärkung von neuronalen Kontakten innerhalb dieser Verknüpfungen. Durch eine Wiederholung der Reizabläufe soll es zu einer Erleichterung der Erregungsübertragung kommen – ein Prozess, den Exner seit 1882 ***Bahnung*** nennt.[44] Spekulationen über den physiologischen Zusammenhang von Gewohnheiten des Verhaltens und der Ausbildung von Leitungsbahnen gibt es seit Beginn des 19. Jahrhunderts. Ein Vorläufer in dieser Richtung ist J.B. de Lamarck, der sogar das Entstehen neuer Organe als Folge der Umleitung von inneren Flüssigkeiten aufgrund veränderter gewohnheitsmäßig ausgeführter Verhaltensweisen annimmt.[45]

In der Mitte des 20. Jahrhunderts versucht D. Hebb die Ergebnisse der Versuche zur Konditionierung in einem neurophysiologischen Modell des Lernens zu erklären: Die Assoziation von zwei Vorstellungen beruht in Hebbs neuronalem Modell auf der Kopplung von zwei Erregungsleitungen in einer Synapse: Die häufig gemeinsame Erregung beider Leitungen führt zur Erleichterung der postsynaptischen Erregung bei der Erregung von nur einer Leitung.[46] Zusammengefasst wird diese Argumentation in der später so genannten *Hebbschen Regel*: »what fires together, wires together« (Löwel & Singer 1992: »neurons wire together if they fire together«[47]). E. Kandel liefert seit den 1960er Jahren eine experimentelle Bestätigung für die Relevanz dieses Forms des Lernens bei der Meeresschnecke *Aplysia*.[48]

Lernen durch »Versuch und Irrtum«

Meist unterschieden vom Lernen durch Konditionierung wird das Lernen durch ***Versuch und Irrtum*** (»trial and error«) (vgl. Tab. 172). Bezeichnung und Verfahren werden zunächst für die Lösung von Aufgaben, die der Mensch sich gestellt hat, z.B. in der Mathematik, angewandt.[49] Mitte des 19. Jahrhunderts beschreibt A. Bain die Form des originellen Denkens des Menschen, das revolutionären Entdeckungen zugrunde liegt, als die von Versuch und Irrtum (»trial and error«).[50] In den 1870er Jahren wird daneben in der Psychologie ein allgemeines Prinzip des Lernens in dieser Begrifflichkeit benannt.[51] Verwendet wird der Ausdruck z.B. für den Spracherwerb bei Kindern (bei H. Taine 1876 ursprünglich »tâtonnement et selection«[52]; englisch 1877 übersetzt als »trial and error«[53]).

C. Lloyd Morgan führt dann Ende des 19. Jahrhunderts die Terminologie in die Biologie zur Beschreibung des Problemlöseverhaltens von Tieren ein: Er spricht von der *Methode des variierten Versuchs und Irrtums mit der Ausnützung des zufälligen Erfolgs* (»the method of varied trial and error with the utilization of chance success«[54]), die später wiederum knapp als *Versuch und Irrtum* (»trial and error«) zusammengefasst wird.

E.L. Thorndike formuliert diese Form des Lernens nach dem Modell von *Versuch und zufälligem Erfolg* (»learning by trial and accidental success«[55]) 1911 als ein Gesetz, das *Effektgesetz*. Es lautet: »Of several responses made to the same situation, those which are accompanied or closely followed by satisfaction to the animal will, other things being equal, be more firmly connected with the situation, so that, when it recurs, they will be more likely to recur«.[56]

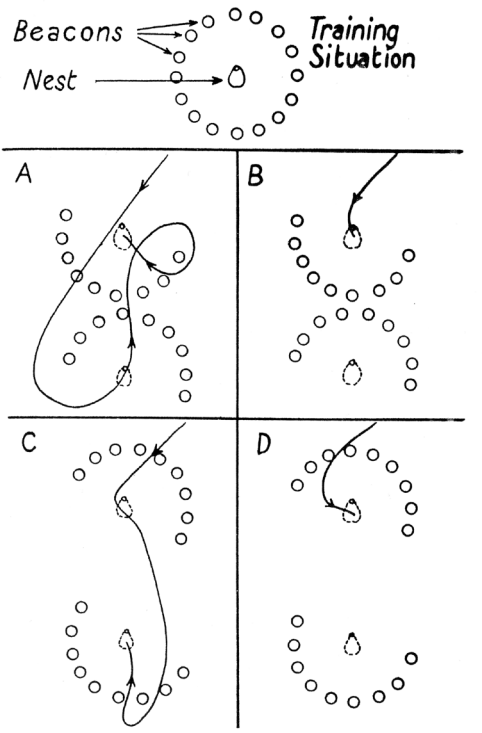


Abb. 281. Vier Flugbahnen einer Grabwespe beim Anflug ihres Neststandortes, nachdem das Nest anfangs durch einen Kreis von Tannenzapfen markiert war und dieser in verschiedener Weise verändert wurde (aus Tinbergen, N. (1938). On the orientation of the digger wasp Philanthus triangulum *Fabr. III. Selective learning of landmarks. In: ders. (1972). The Animal in its World, vol. I, 146-196: 194).*

Das Lernen durch Versuch und Irrtum zur Lösung eines definierten Problems ist charakterisiert durch die zwei Phasen des ungezielten Ausprobierens oder der blinden Variation und des Verwerfens der nicht erfolgreichen Ansätze oder Varianten, d.h. die Selektion der erfolgreichen Ansätze. Die erste Phase ist dabei »blind« oder »zufällig«, insofern die Variationen nicht in Abhängigkeit von ihren Erfolgsaussichten auftreten. Das Muster des Lernens nach diesen zwei Phasen wird nicht nur als grundlegend für viele Lernvorgänge – angefangen von den Einzellern bis zum »kreativen Denken« des Menschen – gesehen, es wird darüber hinaus mit dem Mechanismus der Evolution, wie er von Darwin durch das Zusammenspiel von Mutation und Selektion beschrieben wird, identifiziert. D.T. Campbell charakterisiert den übereinstimmenden Mechanismus 1960 als *blinde Variation und selektive Beibehaltung* (»blind variation and selective retention«).[57]

		Innovation der Mittel	
		nein	ja
symbolische Repräsentation	nein	*Konditionierung/ Habituation*	*Versuch und Irrtum*
	ja	*Nachahmung/ Verstehen*	*Einsicht*

Tab. 172. Kreuzklassifikation von Typen des Lernens.

Auch einfachen Maschinen wird seit den 1950er Jahren ein Lernen nach der Methode von Versuch und Irrtum zugeschrieben. Die Konstruktion dieser Maschinen geht von dem Prinzip zellulärer Automaten und J. von Neumanns Analysen selbstreproduzierender Maschinen aus (↑Künstliches Leben).[58] Auch in diesem Zusammenhang wird die Ähnlichkeit des Prinzips der Algorithmen dieser Maschinen mit dem Prinzip der Natürlichen Selektion betont.

Habituation

Eine weitere Form des Lernens stellt die ***Habituation*** dar. Das Wort leitet sich von dem mittellateinischen ›habituatio‹ »Gewöhnung«[59] ab (von dem älteren Verb ›habituare‹ »sich gewöhnen«) und entwickelt sich allmählich zu einem Fachterminus, der v.a. auf physiologische Prozesse bezogen wird. Der paradigmatische Fall einer Habituation liegt in der nachlassenden Wirkung von Drogen bei beständigem Konsum. Allgemein definiert werden kann die Habituation als das Schwinden einer Reaktion als Ergebnis der wiederholten Stimulation ohne folgende Belohnung (Thorpe 1951: »Habituation=The waning of a response as a result of repeated stimulation which is not followed by any kind of reinforcement. It is of relatively enduring nature and is thus regarded as distinct from fatigue and sensory adaptation«[60]). Das erste systematisch untersuchte Beispiel für Habituation bildet das Nachlassen der Rückzugsbewegung der Fühler von Schnecken nach einer mechanischen Erschütterung, wenn dieser Reiz wiederholt erfolgt.[61]

Negatives Lernen

Im Unterschied zur Herstellung einer Verknüpfung von Vorstellungen wird die aktive Entfernung einer solchen Verknüpfung als ***negatives Lernen*** (oder »reverses Lernen«, »unlearning«) bezeichnet. Der Ausdruck erscheint zunächst in der Pädagogik im Sinne eines nicht sinnvollen, die Entwicklung hemmenden Lernens durch Bestrafung statt durch Belohnung (Borgeson 1926: »Not negative learning, but positive learning through inspiration, information, and participation in the normal process of life, is a sound, reasonable, and logical process of attaining development«[62]). Später wird der Begriff zur Analyse von Entwicklungsprozessen verwendet, in denen sensible Phasen des Lernens und solche des Nicht-Lernens aufeinander folgen; es zeigt sich dabei, dass auch die (erworbene) Unfähigkeit zu lernen (»learn not to learn«) in bestimmten Phasen der Entwicklung eine wichtige Rolle spielen kann.[63] Als technischer Begriff im Sinne des Aufhebens einer bestehenden Verknüpfung auf mentaler oder neuronaler Ebene wird der Ausdruck ›negatives Lernen‹ 1973 von D. Bindra eingeführt.[64] In dieser Bedeutung wird das negative Lernen als eine Funktion des Träumens im Schlaf vorgeschlagen, weil dadurch schädliche Assoziationen abtrainiert werden können (↑Schlaf).[65] In Simulationen kann gezeigt werden, dass das negative Lernen einen stabilisierenden Effekt auf das Gedächtnis von neuronalen Netzen hat.[66]

Definitionsbemühungen

Mitte des 20. Jahrhunderts setzen verstärkt Bemühungen ein, das Konzept des Lernens umfassend und doch spezifisch zu definieren. Eine bekannte Definition stammt von W.H. Thorpe, der zufolge Lernen der Prozess ist, der sich als adaptive Veränderung von individuellem Verhalten als Ergebnis von Erfahrung manifestiert (1951: »Learning=The process which produces adaptive change in individual behaviour as the result of experience. It is regarded as distinct from fatigue, sensory adaptation, maturation and the results of surgical or other injury«[67]; 1956: »that process which manifests itself by adaptive changes in individual behaviour as a result of individual experience«[68]). Gleichbedeutend damit beschreibt Thorpe Lernen als die Organisation von Verhalten als Ergebnis individueller Erfahrung (»the organisation of behaviour as a result of individual experience«[69]).

Einige Autoren schließen einfache bedingte Reflexe und auf monotone Weise trainierte Verhaltensänderungen aus der Kategorie des Lernens aus. So bezeichnet Skinner letztere nicht als Lernen, sondern als ›Konditionierung‹ (s.o.). Hintergrund dieses Ausschlusses ist es, dass mit der Kategorisierung eines Verhaltens als Lernen eine besondere Betonung der eigenen Aktivität des Organismus vorgenommen wird; passive Reaktionen auf Reize der Umwelt gelten demgegenüber nicht als Lernen.[70]

Das Lernen tritt dabei häufig als Ergebnis wiederholter Erfahrungen auf; aber auch Verhaltensänderungen aufgrund einmaliger Wahrnehmungen können als ›Lernen‹ bestimmt werden (z.B. die »Prägung«;

s.u.). Nicht immer eindeutig ist die Abgrenzung von Lernen gegenüber der Reifung von Verhaltensweisen. Ausgehend von solchen Definitionen, die die Übung (»practice«) als zentrales Bestimmungsmoment von Lernen nehmen – vgl. z.B. Dewsbury 1978: »We shall define learning in a very broad sense as a change in behavior that occurs as the result of practice«[71] – ist eine Differenzierung zwischen Lernen und Reifung fast unmöglich. Üblich ist es aber, das Vorliegen von Lernen an äußere Einflussfaktoren zu binden und so von Entwicklungsprozessen abzugrenzen. Zur Unterscheidung von kurzfristigen Verhaltensänderungen wird außerdem die langfristige oder sogar permanente Modifikation des Verhaltens als ein Kriterium für das Vorliegen von Lernen vorgeschlagen.[72] Welche Zeitskala aber jeweils anzuwenden ist, kann für verschiedene Organismen sehr unterschiedlich sein. Einige Autoren plädieren daher dafür, die Kategorie des Lernens ganz aufzugeben und stattdessen andere Termini zu verwenden, z.B. ***Plastizität des Nervensystems*** (Beale 1870: »plasticity of the nervous system«[73]; Pikler 1900: »Plastizität des Nervensystems«)[74] oder ***Verhaltensplastizität*** (Lloyd Morgan 1898: »the growth of individual plasticity of behaviour, in race-development, would seem to be accompanied by a disintegration of the definiteness of instinctive response, natural selection favouring rather the plastic animal capable of indefinitely varied accommodation than the more rigid type whose adaptations are congenitally defined«[75]; Clark 1934: »behavioural plasticity«[76]; Cade 1952: »behavioral plasticity«[77]; »plastic changes«[78]).[79]

Angeboren/erlernt

Die Unterscheidung von angeborenem und erlerntem Verhalten wird bereits in der Antike gemacht. Wie erwähnt, berichtet Aristoteles, dass einige Tiere nicht allein aufgrund angeborener Anlagen (»τῇ φύσει«), sondern erworbener Gewohnheiten (»τοῖς ἔθεσιν«) leben.[80] Seneca schreibt – unter Verweis auf einen Gedanken von Poseidonios[81] –, dass der Selbsterhaltungstrieb und die Sorge um sich selbst jedem Lebewesen angeboren (»innascitur«) und nicht eingepflanzt (»inseritur«) sei.[82] Dass die Tiere ein nicht aus der Erfahrung gewonnenes Wissen besitzen (»scientiam non experimento collectam«), schließt Seneca daraus, dass dieses Wissen seit der Geburt vorliegt, d.h. bevor die Erfahrung gesammelt werden konnte, so z.B. die Furcht vor bestimmten Feinden (↑Intelligenz).[83] Auch an der Stereotypie bestimmter Verhaltensweisen, die von allen Mitgliedern einer Art immer gleich ausgeführt werden, wie z.B. dem Netzbau der Spinnen, zeigt sich nach Seneca, dass diese angeboren (»nascitur«) und nicht erlernt (»discitur«) seien[84]: »Nur langsam entwickelt sich und ist vielfältig, was die Erfahrung lehrt; was immer die Natur weitergibt, ist bei allen gleich und steht sofort zur Verfügung«[85]. Dass das Wissen und Können der Tiere als ›angeboren‹ bezeichnet wird, hindert einige antike Autoren, etwa Plutarch, nicht daran, den Tieren eine Vernunft zuzuschreiben; sie verstehen sogar ausdrücklich das Angeborene als Beleg der Tiervernunft (↑Intelligenz).[86]

Auch in der Gründungsphase der Ethologie als experimentelle Wissenschaft am Ende des 19. Jahrhunderts wird mit dem Begriffspaar *angeboren-erworben* (bzw. *ererbt-erlernt*) operiert. C. Lloyd Morgan betrachtet 1896 die Instinkte als »erblich und von der individuellen Erfahrung unabhängig«.[87] Sie seien durch eine »bestimmte Regelmäßigkeit des Verlaufs«

Genetisch bedingt
Ein Merkmal ist angeboren, wenn seine Ausbildung auf bestimmte Gene zurückgeht.
Kritik: An der Entwicklung aller Merkmale eines Organismus sind nicht nur Gene, sondern immer auch Faktoren der Umwelt beteiligt.

Genetisch bedingte Variation
Ein Merkmal ist angeboren, wenn seine Variation zwischen Individuen erblich aufgrund von genetischen Unterschieden ist.
Kritik: Das Kriterium ist allein für den Vergleich zwischen Individuen anwendbar.

Ererbte Information
Ein Merkmal ist angeboren, wenn seine Information nicht in dem individuellen Leben durch besondere Erfahrungen erworben ist, sondern wenn die Information aus seinem genetischen Programm stammt (z.B. die Kenntnis des Stichlingmännchens, dass seine Rivalen rot gefärbt sind).
Kritik: Die Definition ist nicht scharf, weil die Begriffe ›Information‹ und ›genetisches Programm‹ nicht klar sind.

Tiefe Verankerung in der Entwicklung
Ein Merkmal ist angeboren, wenn es tief in der Entwicklung verankert ist, d.h. wenn es früh in der Entwicklung entsteht und viele andere Merkmale in späteren Entwicklungsphasen von ihm abhängen.
Kritik: Mit dieser Definition ist die Bindung des Begriffs ›angeboren‹ an ›genetisch bedingt‹ aufgehoben, auch Umweltfaktoren, die früh in der Entwicklung wirksam werden, können nach dieser Definition angeboren sein.

Tab. 173. Verschiedene Bedeutungen von ›angeboren‹ im Gegensatz zu ›erlernt‹ (angelehnt und erweitert nach Dawkins, M.S. (1986/95). Unravelling Animal Behaviour: 62-66).

charakterisiert. Aber auch auf die enge Verbindung von Instinktivem und Erlerntem, die sich manchmal, z.B. im Vogelflug, nicht voneinander trennen lassen, weist Lloyd Morgan hin.

Die Ethologie als vergleichende Lehre legt in ihrer Gründungsphase in den 1930er Jahren den Schwerpunkt ihrer Untersuchung auf das angeborene Verhalten. K. Lorenz schreibt 1935: »Nach unserem Dafürhalten sollte das Schwergewicht der Bedeutung der gesamten Tierseelenkunde vorläufig mehr auf die Erforschung des triebmäßig Angeborenen als auf diejenige der variablen Handlungsweisen, des Erlernten und des Verstandesmäßigen, gelegt werden, vor allem [...] deshalb, weil man in Unkenntnis des triebmäßigen Verhaltens eines Tieres nie weiß, wie weit seine Lernleistung und seine Intelligenzleistung gehen«.[88] Bereits zuvor weist Lorenz aber darauf hin, dass eine enge Verbindung zwischen angeborenen und erlernten Komponenten im Verhalten vorliegen kann. Er spricht 1932 von einer ***Trieb-Dressurverschränkung*** (1961: »Instinkt-Dressur-Verschränkung«[89]) und analog von einer *Trieb-Intellektverschränkung*, wenn »in einer längeren Kette von Triebhandlungen erworbene Automatismen oder Verstandeshandlungen als eingeschaltete Glieder auftreten«[90].

Ausgehend von dem behavioristischen Ansatz, alles Verhalten als Ergebnis eines Lernens zu deuten, gerät der Begriff des Angeborenen bei Lorenz und anderen Pionieren der Ethologie in die Kritik. D.O. Hebb ist 1953 der Meinung, die Unterscheidung von ›angeboren‹ und ›erlernt‹ habe überhaupt keinen analytischen Wert und sei deshalb am besten aufzugeben.[91] In seiner bekannten Kritik an Lorenz' Lehre aus dem gleichen Jahr hält ebenso D.S. Lehrman den Begriff des Angeborenen für heuristisch wertlos, weil es immer möglich sei, dass ein als angeboren angenommenes Verhalten doch tatsächlich in der frühen Individualentwicklung eines Organismus (z.B. im Ei oder im Uterus) gelernt worden sei.[92] Lorenz gesteht als Erwiderung auf diese Kritik zu, dass der Begriff des Angeborenen ungenau ist, er will aber trotzdem an ihm festhalten und wiederholt seine Auffassung, dass eine Verschränkung zwischen Angeborenem und Erlerntem häufig vorliege.[93]

In Aufarbeitung dieser Auseinandersetzungen um die begriffliche Differenzierung zwischen ›angeboren‹ und ›erlernt‹ werden verschiedene Weisen des Verständnisses der Begriffe unterschieden (vgl. Tab. 173). Der Kern der Aussage, das Verhalten eines Organismus sei nicht ›erlernt‹, sondern ›angeboren‹, bezieht sich offensichtlich darauf, dass die Information für die Bildung dieses Merkmals nicht aus der im Laufe des Lebens erworbenen Erfahrung stammt, sondern seit dem Beginn der Existenz des Organismus (in seinen ↑Genen) enthalten ist.[94] Neben dieser Kernbedeutung existieren aber weitere Aspekte des Begriffs. P. Bateson unterscheidet 1991 insgesamt sieben Bedeutungen des Ausdrucks ›angeboren‹: (1) seit der Geburt vorhanden, (2) ein durch genetische Unterschiede bedingter Verhaltensunterschied, (3) im Verlauf der Evolution angepasst, (4) unverändert während der Entwicklung, (5) allen Mitgliedern einer Art gemeinsam, (6) nicht erlernt und (7) ein besonders organisiertes und von innen getriebenes Verhaltenssystem.[95] Manche dieser Bedeutungen gelten allerdings eher als Indikatoren des Angeborenseins, die außerdem keinen zwingenden Charakter haben, so insbesondere die fünfte Bedeutung: Dass ein Merkmal bei allen Vertretern einer Art vorhanden ist, muss nicht zwingend auf seinen angeborenen Status im Sinne der ersten Bedeutungen hinweisen.

Operationalisierbar wird v.a. das erste Kriterium durch den Vergleich von Individuen mit gleicher Lernumgebung, aber unterschiedlicher körperlicher (z.B. genetischer) Konstitution. Experimentelle Untersuchungen zu Art und Umfang des Lernens bei Tieren erfolgen seit Ende des 19. Jahrhunderts (vgl. Abb. 279). N. Tinbergen veröffentlicht 1938 seine Versuche mit Grabwespen zur Bedeutung des Lernens für die Orientierung von Insekten: Nach experimenteller Verlagerung der Landmarken am Nesteingang suchen Grabwespen ihr Nest an dem neuen Ort (vgl. Abb. 281).[96] Die einzige zuverlässige Methode zur Beantwortung der Frage, ob ein Merkmal angeboren oder erlernt ist, stellt nach Tinbergen das Verfahren der isolierten Aufzucht von Individuen unter verschiedenen Bedingungen dar.[97] Die Ähnlichkeit aller Individuen einer Population in Bezug auf ein Merkmal könne zwar ein klarer Hinweis auf die erbliche Fixierung dieses Merkmals sein[98]; weil ein Lernen unter gleichen Umweltbedingungen aber nicht ausgeschlossen werden könne, bilde die Ähnlichkeit nicht die Grundlage für einen zwingenden Schluss auf den angeborenen Charakter des Merkmals. Mit den von Tinbergen geforderten Methoden weist W.H. Thorpe 1958 nach, dass der Gesang des Buchfinken in kritischen Phasen der individuellen Entwicklung von den Jungen tatsächlich erlernt werden muss.[99]

Eine Definition von ›angeboren‹, die die Bindung an genetische Determination aufhebt, schlägt W. Wimsatt 1986 vor. Für Wimsatt bildet die tiefe *generative Verankerung* (»generative entrenchment«) eines Merkmals in der Entwicklung die Basis für seine Auszeichnung als ›angeboren‹.[100] Ein Merkmal ist tief verankert, wenn es früh in der Entwicklung entsteht und viele in späteren Entwicklungsphasen

gebildete Merkmale von ihm abhängen. Wimsatt betrachtet es als einen Vorzug dieser Definition, dass sie keine scharfe Unterscheidung zwischen den Anteilen an der Merkmalsbildung, die genetisch und durch Umwelteinflüsse bedingt sind, vornimmt.

Insgesamt bildet die Diskussion um den Anteil von angeborenen und erlernten Komponenten in bestimmten Verhaltensweisen einen Sonderfall der allgemeinen Auseinandersetzung um das Verhältnis von Erbe und Umwelt (»nature versus nurture«) in der Ausbildung eines Merkmals (↑Vererbung/Erblichkeit).

In philosophischen Auseinandersetzungen um den Begriff des Angeborenen wird diskutiert, wie das Konzept klar definiert werden kann. Ein Vorschlag lautet dabei, das Angeborene im Sinne von C.H. Waddingtons entwicklungsbiologischer Theorie der Kanalisation zu verstehen: Ein Merkmal ist danach in dem Maße ›angeboren‹, wie seine Entwicklung durch organismuseigene Faktoren kanalisiert ist, d.h. insbesondere durch Strukturen des Genotyps determiniert und daher von wechselnden Umweltbedingungen wenig oder nicht beeinflusst wird.[101]

P.E. Griffiths weist 2002 darauf hin, dass im Begriff des Angeborenen mehrere Aspekte miteinander verbunden sind, die konzeptionell getrennt werden sollten. Zu trennen seien insbesondere (1) die fehlende Beeinflussbarkeit des betreffenden Merkmals durch Umweltbedingungen (»Developmental fixity«), (2) die Einordnung des Merkmals als (essenzielles) Element der spezifischen Natur eines Organismus (»species nature«) und (3) die Wertung der Eigenschaft als Anpassung, d.h. als Produkt einer Selektion in der Vergangenheit (»Intended outcome«).[102] Die weite Anerkennung der Kategorie des Angeborenen in der frühen Ethologie erklärt Griffiths als Folge eines im Alltagsdenken fest verankerten Essenzialismus (»folk essentialism«): Im Alltagsdenken wird angenommen, dass jeder Organismus einen nicht beobachtbaren Kern hat, der seine spezifischen sichtbaren Merkmale erklärt und seine Artidentität erhält.[103]

Tradition

Das Wort ›Tradition‹ ist abgeleitet von dem lateinischen ›traditio‹ »Übergabe, Überlieferung, Bericht«. Die Grundbedeutung bezieht sich also auf die individuelle Übergabe von etwas von einer Person zu einer anderen und auf die soziale Institutionalisierung dieser Interaktionen. Nach sophistischen Lehren hängt die Möglichkeit von Tradition mit der Sprache des Menschen zusammen und kommt daher bei Tieren nicht vor.[104] Aristoteles weist dagegen auf die große stimmliche Variation bei Vögeln hin und nimmt für sie ein Lernen und sogar eine gegenseitige Belehrung durch lautliche Verständigung an.[105]

Von einer Tradition bei Tieren spricht auch I. Kant, und zwar in Bezug auf den Vogelgesang.[106] Bekannt werden in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts die Untersuchungen D. Barringtons zum Lernen und zur Weitergabe des Gesangs bei Vögeln.[107]

Ende des 19. Jahrhunderts ist es der frühe Ethologe C. Lloyd Morgan, der sich für eine Anwendung des Traditionsbegriffs in der Biologie ausspricht. Er übernimmt den Ausdruck aus W.H. Hudsons Werk ›The Naturalist in La Plata‹ (1892). Hudson erklärt darin insbesondere die Furcht vor bestimmten Feinden bei Vögeln als Ergebnis von Tradition (»fear of particular enemies is in nearly all cases – for I will not say all – the result of experience and tradition«).[108] Lloyd Morgan hält das Phänomen besonders bei Tieren, die in Gruppen leben, für sehr bedeutend. Er erklärt das Vorhandensein von Traditionen durch imitatives Lernen: »By tradition I mean this: that the animal is born into a group of animals which perform a number of activities in certain ways, and that through the imitative tendency it falls into these ways, which are thus handed on or carried down through tradition«.[109] Im Anschluss an D.G. Ritchie[110] differenziert Lloyd Morgan zwischen Tradition als »sozialer Vererbung« und Instinkt als Ausdruck einer genetischen Vererbung (↑Vererbung/soziale Vererbung). Wo in konkreten Fällen die Grenze zwischen beiden zu ziehen ist, hält Lloyd Morgan aber für offen (»What we are apt to regard as hereditary instincts may in some cases be shown to be traditional habits«[111]).

Im deutschsprachigen Raum bestehen am Ende des 19. Jahrhunderts allerding erhebliche Bedenken, den Traditionsbegriff auf nichtmenschliche Lebewesen zu beziehen. So macht A. Weismann in einem Vortrag über ›Musik bei Thieren und beim Menschen‹ von 1889 »den tiefen Unterschied zwischen Mensch und Thier« in seiner »Wurzel« daran fest, dass der Mensch eine »Tradition« besitze, die Tiere aber nicht.[112] Die kulturelle Entwicklung besteht für Weismann in einer »Steigerung der geistigen Errungenschaften der Menschheit als eines Ganzen«; sie könne nicht innerhalb eines »Einzellebens« erworben werden, sondern bestehe ihrem Wesen nach darin, dass sie »gesammelt«, »erworben« und »überliefert« werde.[113] Kulturelle Leistungen beruhen nach Weismann also nicht auf der Steigerung individueller Fähigkeiten, sondern »auf der Fähigkeit der Ueberlieferung der Geistesproducte einer Generation auf die andere […]; denn eine Generation baut immer wieder auf dem weiter, was die vorhergehende errungen hat«.[114]

In der Ethologie des 20. Jahrhunderts ist aber auch im Deutschen die Anerkennung von Traditionen bei Tieren verbreitet. O. Heinroth bemerkt 1911, dass Gänse viele Verhaltensweisen nicht durch den Instinkt, sondern durch Tradition erwerben.[115] Am Ende des Jahrhunderts wird ein ganzes Spektrum von Verhaltensmustern bei Säugetieren und Vögeln als Tradition verstanden, z.B. das Ernährungsverhalten der Darwinfinken oder das Verhalten zur Nahrungswahl bei Affen.[116] Im ethologischen Kontext wird nicht jede Form des für eine lokale Population typischen und spezifischen Verhaltens (»lokal spezifisches Verhalten«) *Tradition* genannt; für die Zuschreibung der Tradition ist vielmehr der individuelle Erwerb des Verhaltens durch *soziales Lernen* Voraussetzung.[117] Als ein Indiz für das Vorliegen einer Tradition gilt insbesondere die fehlende Korrelation des Verhaltensmusters mit ökologischen Bedingungen (↑Kultur).

In der biologischen Zuschreibung von ↑Kultur zu Tieren stellt die Tradition das zentrale Element dar. Von biologischer Seite wird Kultur nicht selten identifiziert mit dem Vorhandensein von Tradition, und die Veränderung dieser Traditionen bildet dann die Grundlage einer »kulturellen Evolution«.

Auch ein erweiterter Begriff der Tradition hat in der Theorie der Biologie eine gewisse Verbreitung. So kann der Mechanismus der Evolution, wie er durch Darwins Theorie beschreibbar ist, durch das Zusammenspiel der drei Momente von *Tradition*, *Variation* und *Selektion* bestimmt werden.[118] In diesem Kontext meint ›Tradition‹ nicht allein die Weitergabe von Erlerntem, sondern von allen Merkmalen, seien sie vererbt oder erworben, und bezieht sich damit allgemein auf das konservierende Element in der Evolution.

Prägung

Die Bezeichnung ›Prägung‹ geht zurück auf K. Lorenz, der den Begriff im Anschluss an O. Heinroths[119] Beobachtungen des Phänomens bei Gänsen im Berliner Zoologischen Garten prägt.[120] Die Prägung stellt in Lorenz' Beschreibung eine Form des Lernens im weiteren Sinne dar. Sie ist ein Vorgang, bei dem die Auslösung eines Verhaltensmusters an einen bestimmten Reiz gebunden wird. In der Prägung erfolgt also die Konstruktion eines individuell wirksamen Auslösers, auf den eine bestimmte Verhaltensweise im Anschluss daran fixiert ist. Die bekannteste Form der Prägung bildet die Nachfolgeprägung einer neugeborenen Gans auf das Bild ihrer Mutter oder eines Menschen, dem sie dementsprechend folgt. Das Phänomen der Nachfolgeprägung bei Gänsen ist seit der Antike bekannt und wird z.B. von Plinius beschrieben und als Liebe (»amor«) erklärt [121]; die erste wissenschaftliche Darstellung erfolgt 1873 durch P. Spalding[122].

Lorenz nennt drei typische Merkmale der Prägung: Sie erfolge ohne Übung innerhalb kurzer Zeit; sie sei an ein ganz bestimmtes Entwicklungsstadium eines jungen, sich entwickelnden Organismus gebunden; und sie verlaufe irreversibel; das einmal Geprägte könne nicht durch andere Ereignisse revidiert werden und werde auch nicht wieder vergessen.[123] Durch diese drei Merkmale sieht Lorenz die Prägung grundsätzlich vom Lernen unterschieden. Im Gegensatz zum Lernen ist die Prägung nach Lorenz nicht durch eine Einübung im Sinne der Methode des Versuch und Irrtums entstanden und nicht durch Dressur mittels Belohnung zu verändern.

Gegen Lorenz' Ablehnung der Lerntheorie zur Deutung der Prägung hat sich entschiedener Widerstand formiert. Die Kritik bewegt sich entweder in der Richtung, die Charakteristika der Prägung, insbesondere ihre Irreversibilität und die Bindung an eine sensible Phase zu bestreiten, oder lerntheoretische Erklärungen dafür anzubieten.[124] Die Irreversibilität etwa wird damit zu erklären versucht, dass die Prägung in einer frühen Phase der Bildung des Diskriminierungsvermögens eines Organismus erfolgt und alle weiteren Schritte des Unterscheidungsvermögens auf dieser ersten Differenzierung aufbauen.

Von Lorenz und den von ihm beeinflussten Ethologen wird dagegen vorgebracht, eine Lerntheorie könne den adaptiven Wert der Prägung nicht erkennen und betrachte den Organismus losgelöst von seinen phylogenetischen und ökologischen Bezügen.[125]

Verbreitet ist seit den 1970er Jahren ein weiter Begriff der Prägung, dem zufolge dieser sich auf viele Aspekte des Lernens in frühen Entwicklungsstadien eines Individuums bezieht. Erworbene Bindungen an Artgenossen oder Wirtstypen gehören ebenso dazu wie erlernte Präferenzen für ein Habitat oder einen Nahrungstyp.[126]

Die Terminologiegruppe um Thorpe bietet 1951 als Definition von ›Prägung‹ an: eine schnelle und meist sehr stabile Form des Lernens, die in der frühen Lebensphase von sozialen Organismen vorkommt und die, häufig ohne unmittelbare Verstärkung, allgemeine überindividuelle Merkmale als das Muster der Art erkennen und dies in der Folge als Verhaltensauslöser verwenden (»Imprinting=A rapid and usually very stable form of learning taking place in the early life of social species, whereby, often apparently without any immediate reinforcement, broad supra-

individual characteristics of the species come to be recognized as the species pattern and subsequently used as releasers«).[127]

Nachweise

1 Steffens, L. (1900). Experimenteller Beitrag zur Lehre vom ökonomischen Lernen. Z. Psychol. 22, 321-382.
2 Thorndike, E.L. (1899). A note on the psychology of fishes. Amer. Nat. 33, 923-925: 923; ders. (1911). Animal Intelligence: 173; noch nicht in: ders. (1898). Animal Intelligence. An Experimental Study of the Associative Processes in Animals (in: ders. (1911), 1-155)!
3 Cuppener, C. (1508). Ein schons buchlein czu deutsch. doraus ein itzlicher mensche, was standes er sey. lerne[n] mag. was wucher vnd wucherische he[n]del sein.
4 Köbel, J. (1514). Eynn Newe geordent Rechēbüchlein vf den linien mit Rechēpfennigen, den Jungen angenden zu heüslichem gebrauch vnd hendeln leichtlich zu lernen; Ickelsamer, V. (1534). Die rechte weis auffs kürtzist lesen zu lernen; Crudelius, M. (1541). Institvtiones grammaticae lationogermanicae […] Latinisch vnd Deutsch Grammatica daraus ein jeder fleissiger den bericht der Grammatica von ÿhm selbst leitlich lernen mag.
5 Thorndike (1899): 923.
6 Ebbinghaus, H. (1885). Über das Gedächtnis; Jost, H. (1897). Die Associationsfertigkeit in ihrer Abhängigkeit von der Verteilung der Wiederholungen. Z. Psychol. 14, 436-472; Thorndike (1898); vgl. Foppa, A. (1980). Lernen. Hist. Wb. Philos. 5, 245-247.
7 Platon, Politeia 375d-376b.
8 Platon, Philebos 34c-35d.
9 Platon, Phaidon 75e.
10 Vgl. Diogenes Laertios 3, 15; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 94f.
11 Aristoteles, Politica 1332b3-5.
12 Aristoteles, Metaphysica 980a27-b28; Hist. anim. 589a1f.
13 Aristoteles, Hist. anim. 608a17-18; vgl. De part. anim. 660b1f.
14 Vgl. Seneca, Epistulae morales 124, 16f.; Augustinus, Confessiones 10, 26.
15 Cureau de la Chambre, M. (1660). Les caractères des passions; vgl. Chevroton, D. (1976). L'instinct, objet d'une controverse, à l'époque de Descartes: Pierre Chanet et Marin Cureau de la Chambre. Hist. Nat. 3, 3-20: 17.
16 Wundt, W. (1873-74). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 809.
17 Haeckel, E. (1875). Ueber die Wellenzeugung der Lebenstheilchen oder die Perigenesis der Plastidule (in: Gemeinverständliche Vorträge und Abhandlungen aus dem Gebiete der Entwickelungslehre, Bd. 2, Bonn 1902, 31-96): 62.
18 Semon, R. (1904/08). Die Meneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens: 379.
19 a.a.O.: 22.
20 Weismann, A. (1906). Semons „Mneme" und die „Vererbung erworbener Eigenschaften". Arch. Rassen- Gesellschaftsbiol. 3, 1-27; Haecker, V. (1914). Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz; Ziegler, H.E. (1918). Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie.
21 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene (dt.: Das egoistische Gen, Berlin 1978): 227.
22 Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms; vgl. Corning, W.C., Dyal, J.A. & Willows, A.O.D. (eds.) (1973). Invertebrate Learning, 3 vols.
23 Wasmann, E. (1899). Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica Heft 28: 113.
24 Vgl. Foppa, A. (1980). Lernen. Hist. Wb. Philos. 5, 245-247: 246.
25 Pawlow, I.P. (1903). Experimentelle Psychologie und Psychopathologie bei Tieren (Sämtliche Werke, Bd. III/1, Berlin 1953, 9-21): 14.
26 Watson, J.B. (1916). Behavior and the concept of mental disease. J. Philos. Psychol. Scientif. Methods 13, 589-597: 593.
27 Skinner, B.F. (1937). Two types of conditioned reflex: a reply to Konorski and Miller. J. Gen. Psychol. 16, 272-279: 274.
28 Brownell, W.A. (1939). Theoretical aspects of learning and transfer of training. Rev. Educat. Res. 9, 255-273: 261; Skinner, B.F. (1953). Science and Human Behavior (New York 1956): 66.
29 Skinner (1937): 274; ders. (1938). The Behavior of Organisms: 20f.
30 Thorndike, E.L. (1911). Animal Intelligence. Experimental Studies (New York 1965): 20.
31 a.a.O.: 30: Abb.
32 a.a.O.: 174.
33 Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. Bull. Anim. Behav. 9, 34-40: 39.
34 Skinner (1953): 87; vgl. Ringen, J. (1976). Explanation, teleology, and operant behaviorism: a study of the experimental analysis of purposive behavior. Philos. Sci. 43, 223-253.
35 Porpora, D.V. (1980). Operant conditioning and teleology. Philos. Sci. 47, 568-582: 577.
36 Smith, S. (1908). The limits of educability of *Paramaecium*. J. Comp. Neurol. Psychol. 18, 499-510.
37 Bramstedt, H. (1935). Dressurversuche mit *Paramecium caudatum* und *Stylonychia mytilux*. Z. vergl. Physiol. 22, 490-516.
38 Grabowski, U. (1939). Experimentelle Untersuchungen über das angebliche Lernvermögen von *Paramaecium*. Z. Tierpsychol. 2, 265-282; vgl. Alverdes, F. (1939). Zur Psychologie der niederen Tiere. Z. Tierpsychol. 2, 258-264.
39 Gelber, B. (1952). Investigations of the behavior of Paramaecium Aurelia. J. comp. Physiol. 45, 58-65; ders. (1965). Studies on the behavior of the Paramaecium Aurelia. Animal Behav. 13, Suppl. 1, 21-29; Bergström, S. (1969). Amount of induced aviodance behaviour to light in the protozoan Etrahymena as a function of time after training and cell fission. Scand. J. Psychol. 10, 16-20; ders. (1970). Lernen bei Einzellern. Bild der Wissenschaft 7, 687-692.

40 Hennessey, T., Rucker, W.B. & McDiamid, C.G. (1979). Classical conditioning in paramecia. Anim. Learn. Behav. 7, 419-423; vgl. Fernando, C.T. et al. (2009). Molecular circuits for associative learning in single-celled organisms. J. Roy. Soc. Interface 6, 463-469: 463.
41 Voß, H.-J. & Machemer, H. (1987). Das Experiment: Können Einzeller lernen? Prüfung am klassischen Konditionierungsexperiment. Biologie in unserer Zeit 17, 122-127: 126.
42 Fernando et al. (2009).
43 Tagkopoulos, I., Liu, Y.-C. & Tavazoie, S. (2008). Predictive behavior within microbial genetic networks. Science 320, 1313-1317.
44 Exner, S. (1882). Zur Kenntnis von der Wechselwirkung der Erregungen im Centralnervensystem. Pflügers Arch. Physiol. 28, 487-506: 487; vgl. ders. (1894). Entwurf zu einer physiologischen Erklärung psychischer Erscheinungen.
45 Lamarck, J.B. de (1815-22). Histoire naturelle des animaux sans vertèbres: I, 246ff.
46 Hebb, D. (1949). The Organisation of Behaviour: 62.
47 Löwel, S. & Singer, W. (1992) Selection of intrinsic horizontal connections in the visual cortex by correlated neuronal activity. Science 255, 209-212: 211.
48 Kandel, E.R. & Tauc, L. (1965). Mechanism of heterosynaptic facilitation in the giant cell of the abdominal ganglion of *Aplysia depilans*. J. Physiol. 181, 28–47; Antonov, I., Antonova, I., Kandel, E.R. & Hawkins, R.D. (2003). Activity-dependent presynaptic facilitation and hebbian LTP are both required and interact during classical conditioning in Aplysia. Neuron 37, 135-147.
49 Hutton, C. (1806). A Course of Mathematics, 3 vols.: I, 256.
50 Bain, A. (1855/74). The Senses and the Intellect: 593.
51 Bain, A. (1877). Education as a science. Mind 2, 294-309: 298.
52 Taine, H. (1876). Note sur l'acquisition du langage. Revue Philosophique 1, 5-23: 13.
53 Anonymus (1877). M. Taine on the acquisition of language by children. Mind 2, 252-259: 257.
54 Lloyd Morgan, C. (1900). Animal Behaviour: 139; vgl. ders. (1894). Introduction to Comparative Psychology: 241.
55 Thorndike, E.L. (1911). Animal Intelligence. Experimental Studies (New York 1965): 174.
56 a.a.O.: 244.
57 Campbell, D.T. (1960). Blind variation and selective retention in creative thought as in other knowledge processes. Psychol. Rev. 67, 380-400.
58 Vgl. Walter, W.G. (1951). A machine that learns. Sci. Amer. 51, 60-63; Samuel, A.L. (1959). Some studies in machine learning using the game of checkers. IBM J. Res. Dev. 3, 210-229.
59 Vgl. z.B. Middleton, R.M. (ca. 1249-1308). Quaestiones in sententias, 4 Bde. (Brescia 1591): II, 95.
60 Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. Bull. Anim. Behav. 9, 34-40: 39; vgl. ders. (1956). Learning and Instinct in Animals: 54.
61 Humphrey, G. (1933). The Nature of Learning and its Relation to the Living System.
62 Borgeson, F.C. (1926). Social science in the last year of secondary education. Peabody J. Educ. 3, 205-213: 208f.
63 Scott, J.P. (1962). Critical periods in behavioral development. Science 138, 949-958: 955.
64 Bindra, D. (1973). Memory mechanisms in instrumental responding. Science 181, 684-685: 684.
65 Crick, F. & Mitchison, G. (1983). The function of dream sleep. Nature 304, 111-114.
66 Hopfield, J.J., Feinstein, D.I. & Palmer, R.G. (1983). 'Unlearning' has a stabilizing effect in collective memories. Nature 304, 158-159.
67 Thorpe (1951): 38.
68 Thorpe (1956): 49.
69 ebd.
70 a.a.O.: 50.
71 Dewsbury, D. (1978) Comparative Animal Behavior: 320.
72 Miller, N.E. (1967). Certain facts of learning relevant to the search for its physical basis. In: Quarton, G.C., Melnechuk, T. & Schmitt, F.O. (eds.). The Neurosciences, vol. 2, 643-652; vgl. Eisenstein, E.M. (1967). The use of invertebrate systems for studies on the basis of learning and memory. In: ebd., 653-665.
73 Beale, L.S. (1870). The mystery of life. The Fortnightly Review 45, 249-261: 259.
74 Pikler, J. (1900). Das Grundgesetz alles neuro-psychischen Lebens: 136; Walde, J.G. (1907). Psychologische Skizzen zur Einführung in die Psychologie: 49; Meumann, E. (1907/13). Vorlesungen zur Einführung in die experimentelle Pädagogik und ihre psychologischen Grundlagen, Bd. 2: 467; Bethe, A. (1926). Altes und Neues über die Plastizität des Nervensystems. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten 76, 81; ders. (1933). Die Plastizität (Anpassungsfähigkeit) des Nervensystems. Naturwiss. 21, 214-221.
75 Lloyd Morgan, C.L. (1898). Instinct and intelligence in animals. Nature 57, 326-330: 330.
76 Clark, W.E. Le Gros (1934). Early Forerunners of Man. A Morphological Study of the Evolutionary Origin of the Primates: 169.
77 Cade, T.J. (1952). Sub-nival feeding of the Redpoll in interior Alaska: a possible adaptation to the nothern winter. The Condor 55, 43-44: 44.
78 Konorski, J. (1948) Conditioned Reflexes and Neuron Organization: 80.
79 Corning, W.C., Dyal, J.A. & Willows, A.O.D. (1973). Invertebrate Learning, 2 vols.: I, 5.
80 Aristoteles, Politica 1332b3-5.
81 Vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 360f.; Pohlenz, M. (1941). Tierische und menschliche Intelligenz bei Poseidonios. Hermes 76, 1-13.
82 Seneca, Ad Lucilium epistulae morales 121, 17.
83 a.a.O. 121, 19; vgl. Platon, Leg. 710a.
84 a.a.O. 121, 23.
85 a.a.O. 121, 20.
86 Plutarch, Bruta ratione uti 991E f.
87 Lloyd Morgan, C. (1896). Habit and Instinct (dt. Instinkt und Gewohnheit, Leipzig 1909): 19.

88 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 129.
89 Lorenz, K. (1961). Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 301-358): 305.
90 Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 70-114): 79.
91 Hebb, D.O. (1953). Heredity and environment in mammalian behaviour. Br. J. Anim. Behav. 1, 43-47.
92 Lehrman, D.S. (1953). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. Quart. Rev. Biol. 28, 337-363.
93 Lorenz (1961): 340.
94 Vgl. Dawkins, M.S. (1986/95). Unravelling Animal Behaviour: 69.
95 Bateson, P.P.G. (1991). Are there principles of behavioural development? In: ders. (ed.). The Development and Integration of Behaviour, 19-39: 21.
96 Tinbergen, N. (1938). On the orientation of the digger wasp *Philanthus triangulum* Fabr., III. Selective learning of landmarks. In: ders. (1972). The Animal in its World, vol. I, 146-196.
97 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct: 52.
98 a.a.O.: 144.
99 Thorpe, W.H. (1958). The learning of song patterns by birds with especial reference to the song of the chaffinch, *Fringilla coelebs*. Ibis 100, 535-570.
100 Wimsatt, W.C. (1986). Developmental constraints, generative entrenchement, and the innate-acquired distinction. In: Bechtel, W. (ed.). Integrating Scientific Disciplines, 185-208.
101 Ariew, A. (1996). Innateness and canalization. Philos. Sci., Suppl. 63, S19-S27: S25; Griffiths, P.E. & Machery, E. (2008). Innateness, canalization, and 'biologicizing the mind'. Philos. Psychol. 21, 397-414.
102 Griffiths, P.E. (2002). What is innateness? The Monist 85, 70-85; vgl. ders. (1997). What Emotions Really Are. The Problem of Psychological Categories.
103 Griffiths (2002): 76f.
104 Vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 127.
105 Aristoteles, De part. anim. 660a35-b2; vgl. Metaphysica 980b21-25.
106 Kant, I. (1798). Anthropologie in pragmatischer Hinsicht (AA, Bd. VII, 117-333): 323; ders. (1803). Vorlesung über Pädagogik (AA, Bd. IX, 437-499): 443.
107 Barrington, D. (1773). Experiments and observations on the singing of birds. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 63, 249-291; vgl. Haldane, J.B.S. (1956). The argument from animals to men: an examination of its validity for anthropology. J. Roy. Anthropol. Inst. Great. Brit. Irel. 86, 1-14: 9.
108 Hudson, W.H. (1892/1903). The Naturalist in La Plata: 93.
109 Lloyd Morgan, C. (1896.1). An Introduction to Comparative Psychology: 210; vgl. ders. (1896.2). Habit and Instinct: 184.
110 Ritchie, D.G. (1895). Free-will and responsibility. Int. J. Ethics 5, 409-431: 426.
111 Lloyd Morgan (1896.2): 184.
112 Weismann, A. (1889). Gedanken über Musik bei Thieren und beim Menschen (in: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 589-637): 611.
113 a.a.O.: 613.
114 a.a.O.: 636.
115 Heinroth, O. (1911). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh.V. Int. Ornithol.-Kongr. 1910, 589-702: 616.
116 Vgl. Galef, B.G. Jr. (1990). Tradition in animals: field observations and laboratory analysis. In: Bekoff, M. & Jamieson, D. (eds.). Interpetration and Explanation in the Study of Animal Behavior, vol. 1, 74-95.
117 a.a.O.: 75.
118 Schnädelbach, H. (2003). Geschichte als kulturelle Evolution (in: Analytische und postanalytische Philosophie, Frankfurt/M. 2004, 282-307): 292.
119 Heinroth (1911): 633f.
120 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 141.
121 Plinius, Naturalis historia X, 51; vgl. Hildebrandt, H. (1989). Prägung. Hist. Wb. Philos. 7, 1250-1252.
122 Spalding, P. (1873). Instinct, with original observations on young animals. Neudruck in: Brit. J. Anim. Behav. 2 (1954), 2-11.
123 Lorenz, K. (1937). Über die Bildung des Instinktbegriffes (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 283-342): 305f.
124 Vgl. Moltz, H. (1960). Imprinting. Emprical basis and theoretical significance. Psychol. Bull. 57, 291-314; Salzen, E.A. (1962). Imprinting and fear. Zool. Soc. London Symp. 8, 193-198.
125 Vgl. Hess, E.H. (1975). Prägung; Hess, E.H. & Petrovich, S.B. (eds.) (1977). Imprinting.
126 Vgl. Immelmann, K. (1975). The evolutionary significance of early experience. In: Baerends, G., Beer, C. & Manning, A. (eds.). Function and Evolution in Behaviour, 243-253.
127 Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. Bull. Anim. Behav. 9, 34-40: 40.

Literatur

Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. Bull. Anim. Behav. 9, 34-40.
Marler, P. & Terrace, H.S. (eds.) (1984). The Biology of Learning.

Mensch

Das Wort ›Mensch‹ (mhd. ›mensch[e]‹, ahd. ›mennisco‹) stellt eine Ableitung von ›Mann‹ (mhd., ahd. ›man‹) dar. Dieses Wort geht möglicherweise auf die indogermanische Verbalwurzel ›*men[e]‹ »überlegen, denken« zurück. Das lateinische ›homo‹ »Mensch, Mann« ist mit lat. ›humus‹ »Erde, Erdboden« verwandt und bedeutet daher ursprünglich so viel wie »Irdischer« (der gleiche etymologische Zusammenhang besteht im Hebräischen zwischen den Worten ›ādām‹ »Mensch« und ›adāmā‹ »Ackererde«). Für das griechische ›ἄνθρωπος‹ sind verschiedene Herleitungen vorgeschlagen worden: Es kann eine Bedeutungsentwicklung über »mannähnlich« und »Mann« genommen haben oder von Wörtern abgeleitet werden, die die ursprüngliche Bedeutung »mit stacheligem Gesicht«, »blühendes Aussehen«, »gescheit«, »der Zögling«, »der Aufgerichtete« oder »die unten Lokalisierten« haben.[1] In anderen Sprachen verläuft die Grenzziehung des Begriffs ›Mensch‹ z.T. anders als in den indoeuropäischen. So können auch einige Tiere oder Gestirne mit dem gleichen Ausdruck wie der Mensch belegt werden.[2]

Mensch und Tier

Der Mensch wird in vielen Kulturen als eine besondere Form eines ↑Tiers gesehen. Die Nähe des Menschen zum Tier wird vor allem in solchen Gesellschaften betont, deren Existenzbasis die Jagd bildet. Dort ist die Vorstellung eines Tierahnen oder die Erscheinung des Totemismus besonders verbreitet. Nicht die Übermacht des Menschen über das Tier, sondern gerade seine Abhängigkeit von ihm beherrscht die Vorstellungswelt. So fühlt sich der Jäger nicht selten schuldig gegenüber dem Tier, das er getötet hat und fürchtet dessen Rache.[3]

In der reichen paläolithischen Kunst sind Darstellungen des Menschen relativ selten. Die ältesten bekannten Zeugnisse des *Homo sapiens* zur Abbildung seines Körpers bestehen in Venus-Statuetten mit einem Alter von knapp 40.000 Jahren (vgl. Abb. 282).

Auch im Alten Testament der Bibel wird die Nähe von Mensch und Tier betont. Dies kommt u.a. dadurch zum Ausdruck, dass Mensch und Tier zugeschrieben wird, aus dem gleichen Material, der roten Ackererde (hebr. »adāmā«), geschaffen worden zu sein, außerdem gleichermaßen aus Fleisch (»kōl bāsār«) zu bestehen und die gleiche Nahrung zu sich zu nehmen und schließlich gleichermaßen zur Vermehrung auf der Erde ermächtigt worden zu sein. Unterschieden sind Mensch und Tier dadurch, dass Gott die Tiere durch Befehl an die Erde schafft (»Wortschöpfung«); der Mensch dagegen durch Gottes Hand aus Ackererde geformt wird (»Tatschöpfung«).[4]

Ein Mensch ist ein Lebewesen, das der biologischen Spezies *Homo sapiens* angehört. Aus vergleichend-biologischer Perspektive ist diese Spezies einzigartig, weil viele ihrer Mitglieder ein Verhalten zeigen, das nicht auf die Maximierung ihrer biologischen Fitness gerichtet ist. In außerbiologischer Begrifflichkeit beschrieben, ist die Spezies dadurch ausgezeichnet, dass nur sie überlegende, sprechende und handelnde *Personen* einschließt. Ein Mensch ist also ein Lebewesen, das entweder selbst in einigen seiner Lebensphasen über die Fähigkeit der Sprache und Reflexion und in deren Folge des zweckesetzenden Handelns verfügt oder das mit einem derart befähigten Lebewesen artverwandt ist. Ihre kognitiven und insbesondere sprachlichen Kompetenzen ermöglichen den menschlichen Personen im Gegensatz zu den Tieren ein Handeln durch das Setzen von Zielen, die jenseits der universalen biologischen Zwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung stehen. Ausgezeichnet sind die menschlichen Personen somit dadurch, dass sie sich nicht nur (zweckrational) im Hinblick auf (biologisch) gegebene Zwecke *verhalten*, sondern sich selbst Ziele setzen und diese in einer (kollektiv entstandenen) normativen Ordnung bewerten, begründen und rechtfertigen, d.h. (rational) *handeln* können.

anthropomorph (griech.) *557*
animal rationale (Seneca 64-65) *523*
Homo duplex (Corpus Hermeticum 3. Jh.) *524*
animal rationabile (Chalcidius 4. Jh.) *529*
Homo loquens (Augustinus 4.-5. Jh.) *552*
Mensch (ahd. 8. Jh.) *520*
Anthropologie (Hundt 1501) *551*
Anthropomorpha (Ray 1693) *557*
Homo sapiens (Linné 1758) *552*
geräteherstellendes Tier (Boswell 1785) *538*
Menschenaffen (Cuhn 1790) *558*
Anthropomorphismus (Lewes 1858) *557*
Sonderstellung (Rokitansky 1858) *533*
Homo neanderthalensis (King 1863) *554*
Homo erectus (Cope 1895) *554*
Körperausschaltung (Alsberg 1922) *543*
Naturbefreiung (Alsberg 1922) *543*
Australopithecus (Dart 1925) *555*
Weltoffenheit (Scheler 1928) *532*
Exzentrizität (Plessner 1928) *532*
Homo sapiens sapiens (Lyon 1936) *552*
Mängelwesen (Gehlen 1940) *536*
animal symbolicum (Cassirer 1944) *541*
Instinktreduktion (Gehlen 1950) *537*
Psychozoa (Huyley 1955) *535*
Transhumanismus (Huxley 1957) *561*
Tier-Mensch-Übergangsfeld (Heberer 1958) *555*
Homo habilis (Leakey, Tobias & Napier 1964) *554*
anthropothym (Lorenz 1990) *558*

Wie sich schon in der Etymologie vieler Wörter für den Menschen widerspiegelt, wird er häufig im Vergleich zum Tier definiert. In diesem Vergleich weist der Mensch sowohl Vorzüge als auch Nachteile auf. Plinius kann sich daher nicht entscheiden, ob die Natur sich zum Menschen wie eine bessere Mutter (»parens melior«) oder eine schlechtere Stiefmutter (»tristior noverca«) verhalten hat.[5] Der Mensch wird einerseits als den anderen Organismen ähnlich, andererseits als von ihnen verschieden verstanden: er hat eine doppelte Natur (s.u). Die Verschiedenheit von den Tieren liegt nach Meinung vieler antiker Autoren in Gefühlen und Einstellungen, die eine spontane Leidenschaft überwinden, z.B. in Mäßigung, Zurückhaltung und Mitleid. Hesiod drückt zum ersten Mal die Auffassung aus, dass die Welt des Menschen durch Prinzipien geleitet sei, die dem gegenseitigen Verhältnis der Tiere genau entgegengesetzt ist: Nicht Gewalt, sondern Rechtlichkeit bestimme das Miteinander unter den Menschen.[6] Diese Rechtlichkeit ist nach Hesiod aber nicht selbstverständlich, sondern gefährdet und muss also durch rechtsgemäßes Handeln erhalten werden.

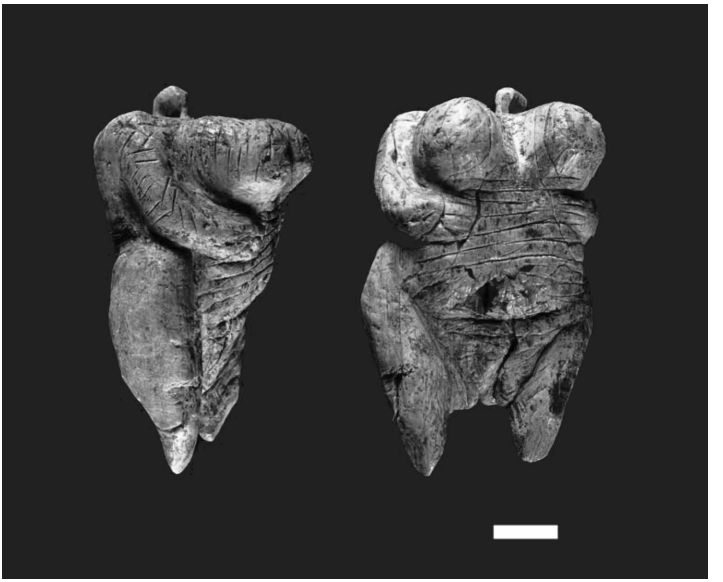


Abb. 282. Die Venus von Hohle Fels – die älteste bekannte figürliche Darstellung des Menschen und die älteste bekannte figürliche Kunst überhaupt. Die etwa 6 cm hohe Figur ist aus Mammut-Elfenbein geschnitzt und hat ein Alter von 35.000 bis 40.000 Jahren (frühes Aurignacien). Sie wurde im September 2008 in der Höhle Hohle Fels bei Schelklingen in der Schwäbischen Alb gefunden, etwa 20 m vom Höhleneingang entfernt in einer Tiefe von ca. 3 m unter der Erdoberfläche. Auffallend sind die markant dargestellten Brüste und Genitalien – also die mit der Reproduktion in Zusammenhang stehenden Körperteile. Der Kopf der Figur fehlt; an seiner Stelle befindet sich eine Öse, die einen Gebrauch der Figur als Anhänger nahelegt. Das Zusammenpressen der Brüste mit den Armen wird als eine Abwehrgeste und im Sinne einer Körperhaltung der »Kraft und Aggression« (J. Hahn 1986) gedeutet. Es wird vermutet, dass die Figur von den ersten modernen Menschen angefertigt wurde, die vor etwa 40.000 Jahren über die Flusstäler Mitteleuropa besiedelten (Foto von H. Jensen, Universität Tübingen; der weiße Balken entspricht einer Länge von 1 cm; aus Conard, N.J. (2009). A female figurine from the basal Aurignacian of Hohle Fels Cave in southwestern Germany. Nature 459, 248-252: 248).

Der Vergleich mit den Tieren bezieht sich oft nur auf einen Teil eines Menschen (vgl. das »bellende Herz« bei Homer[7]), der von anderen Teilen der Person beherrscht werden kann. In den homerischen Epen wird der Mensch in erster Linie nicht gegenüber den Tieren, sondern gegenüber den Göttern abgegrenzt. Erst in der Sophistik des 5. vorchristlichen Jahrhunderts entwickelt sich ein neues menschliches Selbstbewusstsein, das die Kulturleistungen als menschliche Errungenschaft versteht und nicht mehr als Gabe der Götter interpretiert. Die Theorien zur Entwicklung der ↑Kultur des Menschen gehen einher mit einer Distanzierung von der Kulturlosigkeit der Tiere. Als erster, der eine naturalistische Entwicklungslehre des Menschen aufstellt, gilt der Anaxagoras-Schüler Archelaos. Nach Archelaos haben sich die Menschen zunächst wie die Tiere von Schlamm ernährt, bevor sie sich von den übrigen Lebewesen trennten (»διεκρίθησαν«) und Gesetze aufstellten, handwerkliche Fähigkeiten entwickelten und Städte gründeten.[8] Die Trennung des Menschen von den Tieren wird aber durchaus nicht immer positiv beurteilt; schon Empedokles verweist auf ein goldenes Zeitalter, in dem der Mensch harmonisch und in Liebe verbunden mit den anderen Tieren eine Einheit bildete.[9] Die Monopolstellung des Menschen in Bezug auf Sprache, Technik und staatliche Organisation wird von vielen antiken Autoren in Frage gestellt: Auch die Vögel verfügen demnach über eine Sprache, die Spinnen über die Kunst des Webens und die Ameisen und Bienen über eine staatliche Organisation (↑Kultur). Als das Vermögen, das die Sonderstellung des Menschen am besten zu begründen vermag, gilt in sophistischer Zeit der Verstand (↑Intelligenz).[10] Im Zusammenhang damit werden die

Hände des Menschen gesehen[11] und sein aufrechter Gang[12].

Antike Klassik: »animal rationale«

Seit der Antike erfolgt also die Beschreibung des Menschen als integraler Bestandteil einer Beschreibung der Tiere. In der Darstellung Platons verbinden die unteren beiden Seelenteile – die für Wachstum und Fortpflanzung sowie für den Mut verantwortlich sind – den Menschen mit den Tieren.[13] Herausgehoben ist der Mensch aus der Natur, insofern er die Ideen schauen kann – es sind aber doch die Ideen, auf die es dabei ankommt, nicht der Mensch. Der Inhalt der Erkenntnis steht im Mittelpunkt, nicht das Subjekt der Erkenntnis. Im Gegensatz zu den Tieren ist der Mensch nach Platon zur Zusammenschau seiner Sinneseindrücke fähig.[14] Die Gesprächspartner in Platons Dialogen argumentieren zwar an einigen Stellen streng im Sinne einer ethischen Anthropozentrik, nämlich mittels des Rechts des Stärkeren[15], die höchste Stellung in der Ideenhierarchie Platons nimmt aber doch nicht die Idee des Menschen ein, sondern die des Guten[16]. Zunächst allein erkenntnistheoretisch, aber auch ethisch lässt sich der berühmte *Homo-mensura-Satz* des Protagoras deuten, nach dem der Mensch das Maß aller Dinge ist.[17]

Insbesondere die Fähigkeit zur Vernunft ist es, die den Menschen (und die Götter) in der antiken Auffassung zu einer Spitzenstellung verhelfen und ihn als das Ziel der Ordnung der Natur erscheinen lassen.[18] Verstand und Vernunft sind die am meisten diskutierten Spezifika des Menschen, die ihn von den Tieren unterscheiden. Als erster, der den Verstand als das Charakteristikum des Menschen nimmt, gilt Alkmaion von Kroton. Nach Alkmaion kann allein der Mensch verstehen (»ξυνίησι«), die anderen Lebewesen könnten nur wahrnehmen, aber nicht verstehen (vgl. Tab. 178).[19] Der Mensch gilt im Anschluss an Alkmaion als das mit dem »Logos«, d.h. als das zugleich mit Vernunft und Sprache begabte Lebewesen (»ζῷον λόγον ἔχων«).[20] Ähnlich heißt es bei Platon, die anderen Lebewesen würden nicht reflektieren und nicht bedenken, was sie gesehen haben; dies tue allein der Mensch.[21]

Aristoteles behandelt den Menschen sowohl in seinen politischen Schriften als auch im Rahmen seiner Tierkunde.[22] Das Charakteristikum des Menschen ist nach Aristoteles einerseits seine natürliche Befähigung zu einem Leben in einem nach Recht und Gesetz geordneten Gemeinwesen (»φύσει πολιτικὸν ζῷον«) und andererseits – im Anschluss an Alkmaion und Platon – sein Vermögen der Bildung einer Sprache und des Besitzes von Vernunft.[23] Ein soziales Leben führt nach Aristoteles nicht nur der Mensch, sondern auch manch anderes beseelte Wesen; das unterscheidende Merkmal liege darin, dass allein der Mensch einen Sinn habe für Gut und Böse, für Gerecht und Ungerecht.[24] Der Mensch wird also primär als ein Lebewesen oder Tier (»ζῷον«) bestimmt, wenn auch eines mit besonderen Eigenschaften, nämlich in erster Linie *Sprache* (↑Kommunikation) und *Vernunft* (↑Intelligenz; Bewusstsein). Durch seine Teilhabe am unvergänglichen und göttlichen Geist wird der Mensch aus dem Reich der Tiere herausgehoben, ihm wird eine Mittelstellung zwischen Tieren und Göttern zugewiesen; auch die aufrechte Körperhaltung des Menschen stellt Aristoteles in diesen Zusammenhang.[25] Die eigentlich charakteristischen Merkmale des Menschen bestimmt Aristoteles aber nicht über den Körperbau, sondern die besonderen Geistesvermögen, nämlich die Fähigkeit zur Bildung von Allgemeinurteilen[26] und Schlussfolgerungen[27], die Überlegung, d.h. die Fähigkeit, sich bewusst etwas ins Gedächtnis zurückrufen zu können[28], die damit zusammenhängende Begabung zur Entscheidung[29] und Zukunftsplanung[30], und schließlich die Fähigkeit zur systematischen Erfahrung[31] und deren Ausbau in Kunst und Wissenschaft[32].[33]

In vielen Passagen beschreibt Aristoteles den Menschen im Vergleich zu den Tieren: Der aufrechte Gang, der Gebrauch der Hände, das meiste und wärmste Blut, seine Tapferkeit und Klugheit zeichnen ihn im Vergleich zu den Tieren aus.[34] Auch der Superlativ in der Rede vom Menschen als das »vernünftigste aller Tiere« stellt ihn noch in eine Reihe mit den Tieren.[35] Der definitionslogische *genus proximum* und damit das Wesen des Menschen[36] ist für Aristoteles seine Tierheit.

Weil allein der Mensch in seinem Handeln eine Wahlfreiheit hat, kann nach Aristoteles auch nur er Tugenden und Laster haben.[37] Unterschieden von den Tieren ist der Mensch nach Aristoteles durch einen dritten Seelenteil, die »Vernunftseele«, die ihm neben Sprache und Vernunft das Leben in einer nach Gesetz und Recht geordneten Gemeinschaft ermöglicht.[38] Die Allgemeinheit und Abstraktheit der Prinzipien der Vernunft rechtfertigt es für Aristoteles auch, den Menschen zumindest zum Teil außerhalb seiner Naturlehre zu stellen, denn ihre Abstraktheit bedingt, dass sie sich nicht ändern – Gegenstand einer Naturlehre seien aber nur die veränderlichen Dinge.[39]

Weil der Mensch durch seine Vernunft in der Lage ist, sich von den Eindrücken des Augenblicks zu lösen und neben einem Bewusstsein von Vergangenheit und Zukunft auch abstrakte Begriffe zu bilden, die sein Handeln leiten, wird ihm im Gegensatz zu den

Tieren eine Verantwortung für sein Handeln und seine Lebensführung zugeschrieben. Die intellektuellen Fähigkeiten des Menschen begründen also auch das Reich der Verantwortung und der Sittlichkeit; durch seine Fähigkeit der Beherrschung der Triebe wird das Handeln des Menschen zu seiner eigenen Leistung und verliert den Status eines natürlichen Prozesses.[40]

Trotz dieser Betonung von Unterschieden weist Aristoteles auf viele Gemeinsamkeiten von Mensch und Tier hin und gesteht auch ihnen Gedächtnis, Verstand und eine praktische Intelligenz zu. Die Grenze bleibt daher fragil und an vielen Stellen durchlässig. An einer Stelle der ›Historia animalium‹ heißt es von den Tieren: »Nur im Grade unterscheiden sie sich vom Menschen und der Mensch von den andern Geschöpfen – manches ist beim Menschen, manches bei den Tieren besser entwickelt –, während für anderes wenigstens Entsprechungen vorliegen. Was nämlich dem Menschen Kunst, Weisheit und Verstand bedeutet, ersetzt manchen Tieren eine Naturanlage ähnlicher Art.«[41]

Bei Platon und Aristoteles wird der Mensch demnach auf der einen Seite von den Tieren unterschieden, beide haben auf der anderen Seite aber Gemeinsamkeiten, die sich in gemeinsamen Lebensfunktionen bzw. der Teilhabe an derselben geistigen Natur oder gemeinsamen Seelenteilen (↑Leben) manifestieren[42]. Im Gegensatz zu späteren Auffassungen, wie sie etwa in der Stoa vertreten werden, hat also der Mensch selbst auch Elemente von Tierischem in sich. Oder, wie es A. Schmitt 1997 formuliert: »Für die Stoa verläuft die Grenze zwischen Tier und Mensch eben zwischen Tier und Mensch. Der Mensch ist in allem, was er ist, in seinen Wahrnehmungen, Emotionen und seinem Denken etwas anderes als das Tier, für Platon und Aristoteles und ihre Schulen verläuft die Grenze mitten durch den Menschen selbst«.[43]

Später verbreitet sich die Formel vom Menschen als dem sprechenden bzw. denkenden Tier v.a. in der lateinischen Übersetzung als ***animal rationale***, die wohl zuerst bei Seneca in der Mitte des ersten Jahrhunderts erscheint: (Seneca 64-65: »Rationale animal es«[44]; »Rationale enim animal est homo«[45]; Quintilian um 95: »falsa est, si dicas ›animal rationale‹: nam est equus animal, sed inrationale«[46]; Tertullian 3. Jh.: »hominem facis animal rationale, sensus et scientiae capacissimum«[47]). Später wird sie viel gebraucht und findet sich u.a. bei Augustinus (»homo est animal rationale mortale«[48]) und Thomas von Aquin[49].[50] (W. Coward und I. Kant sprechen später vorsichtiger von dem Menschen als dem vernunftfähigen Tier: *animal rationabile*; s.u.)

Neben Sprache und Verstand sieht Aristoteles auch die sinnliche Wahrnehmung allein um des Schönen willen und nicht im Dienste der Lebenserhaltung als ein Spezifikum des Menschen, so z.B. die Wahrnehmung von schönen Tönen, Farben oder Gerüchen.[51] Thomas von Aquin schließt hieran später an: Er sieht die Wahrnehmung einer »convenentia sensibilium«, d.h. der Stimmigkeit des Angeschauten in sich, als eine spezifisch menschliche Fähigkeit: Das Tier integriert nach Thomas die Sinnlichkeit in sein Begehren und stellt wahrgenommene Objekte stets in weitere funktionale Dienste, z.B. als Beute oder als Paarungspartner, letztlich sind sie damit entweder auf die ↑Selbsterhaltung oder die Arterhaltung (↑Fortpflanzung) bezogen. Im Gegensatz dazu könne der Mensch etwas als Wert für sich betrachten; er empfinde seine Lust nicht nur mittelbar (»per accidens«) (als Mittel zum Überleben), sondern seine Lust kann ihm vielmehr zum Selbstzweck werden, wenn sie keinem anderen Zweck dient und insbesondere »nicht zur Erhaltung der Natur« gehört.[52]

Die Sonder- und Spitzenstellung des Menschen gegenüber den Tieren wird seit der Antike auch naturteleologisch begründet, z.B. an einer (aber auch tatsächlich nur einer) Stelle bei Aristoteles, in der er behauptet, »daß die Pflanzen der Tiere wegen, und dann, dass die anderen animalischen Wesen der Menschen wegen da sind«.[53] Diese Aussage muss allerdings nicht im Sinne einer universalen Naturteleologie interpretiert werden. Es geht Aristoteles in diesem Zusammenhang nämlich um die Vielfalt der Lebensformen, und es erscheint ihm zunächst allein als eine bloß empirische Tatsache, dass die Tiere für ihre Erhaltung auf die Ernährung durch andere angewiesen sind und dass der Mensch darüber hinaus noch Kleidung, Gerätschaften und Dienstleistungen von anderen Lebewesen beziehen muss.[54] Erst in späterer antiker (stoischer und v.a. christlicher) Deutung gelten die Pflanzen und Tiere in einer allgemeinen teleologischen Ordnung als etwas, das um des Menschen willen geschaffen worden sei.[55]

Rein sprachlich ist es bemerkenswert, dass die Formel vom Mensch als dem vernünftigen Tier in den germanischen Sprachen einen anderen Klang hat als in den romanischen. Denn im Lateinischen, Französischen und auch im Englischen stehen mehrere Ausdrücke zur Bezeichnung von Tieren zur Verfügung: das neutrale (und übergeordnete) ›animal‹ und die abwertenden ›brutum‹ und ›bestia‹.[56] In den germanischen Sprachen ist die Rede vom Menschen als einer Art von Tieren daher problematischer als in den romanischen und im Englischen (s.u.: ›Diffusion des Humanen‹).

Christliche Anthropozentrik

Christlich interpretiert wird die antike Begründung der Anthropozentrik mit dem biblischen Herrschaftsauftrag an den Menschen, sich die Natur untertan zu machen (der Schöpfungsbericht von Genesis 1 gehört zu der so genannten Priesterschrift, die um 500 v. Chr. entstand).[57] Zu einer Lehrmeinung entwickelt sie sich in der christlichen Scholastik, so heißt es bei Thomas von Aquin, es seien die Geschöpfe, die unter dem Menschen stehen, um des Menschen willen da (»creaturae quae sunt infra hominem, sunt propter hominem«).[58] Auch im Tierbuch Alberts des Großen erscheint eine Darstellung des Menschen, und zwar am Anfang der Beschreibung der vierfüßigen Tiere.[59] Albert hebt den Menschen sowohl hinsichtlich seiner intellektuellen Fähigkeiten und seiner gesellschaftlichen Einrichtungen als auch hinsichtlich seiner Anatomie, v.a. durch seine aufrechte Stellung (»corpus erectus«) von den Tieren ab.[60] Hinsichtlich der Ursachen der Bewegungen unterscheidet sich der Mensch nach scholastischer Lehre kaum von den Tieren, allein seine Ziele seien von denen der Tiere radikal unterschieden. Gemeinsam sei den Tieren und Menschen noch das Streben nach Vollkommenheit und Ewigkeit. Die Tiere würden diese aber allein durch die Erhaltung ihrer Art in der ↑Fortpflanzung zu erreichen vermögen; der Mensch könne sich dagegen von der Ausrichtung alles Organischen auf die körperliche Selbst- und Arterhaltung lösen und nach der unkörperlichen Ewigkeit streben.[61]

In der Frühen Neuzeit vertritt selbst der spätere Kritiker einer naturteleologischen Weltbetrachtung, F. Bacon, 1609 eine teleologische Weltsicht mit dem Menschen als Ziel der Natur: »Man, if we look to final causes, may be regarded as the centre of the world; insomuch that if man were taken away from the world, the rest would be seen to be all astray, without aim or purpose«.[62] Auch wenn sich diese Ansicht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts, v.a. in theologischen Kreisen hält[63], wird sie doch seit der Mitte des 17. Jahrhunderts meist abgelehnt[64]: »non omnia hominum causa fieri« – wie es G.W. Leibniz ca. 1678 formuliert[65]. Allein in regulativer Hinsicht und mit Blick auf eine Moralbegründung verstehen einige Autoren bis zum 18. Jahrhundert (und z.T. bis in die Gegenwart) den Menschen als Ziel oder als »den letzten Zweck der Natur, in Beziehung auf welchen alle übrigen Naturdinge ein System von Zwecken ausmachen« (Kant 1790).[66]

»Homo duplex«: Natur und Geist

Seit der Antike wird dem Menschen eine doppelte Natur zugeschrieben. Platon drückt diese Ambivalenz des Menschen aus, indem er einen sinnlich-begehrenden und einen vernünftig-denkenden Teil der Seele einander gegenüberstellt.[67] Die paulinische Anthropologie unterscheidet in ähnlicher Weise einen äußeren (materiellen) und einen inneren (geistigen) Menschen; die Prinzipien von Fleisch und Geist stehen sich im Menschen gegenüber.[68] In den ersten nachchristlichen Jahrhunderten findet die Konzipierung des Menschen in einer doppelten Verfasstheit, einerseits als natural-materielles und andererseits als geistig-spirituelles Wesen, ihren Ausdruck in der Formel des ***Homo duplex***.[69] Neben dem platonischen und christlichen Einfluss prägen gnostische Gedanken die dualistische Vorstellung des Menschen. Seit der Zeitenwende ist sie allgemein verbreitet (so bei Antiochos von Askalon, Philo von Alexandrien und Nemesios von Emesa).[70] Der Mensch ist dabei nicht nur das Wesen, in dem die zwei Seiten des Körperlichen und des Geistigen gemeinsam vorliegen, in ihm sind sie vielmehr auch zusammengebunden und zu einer Einheit geformt: Der Mensch wird zum »Brennpunkt der Natur«, zur »Fessel zwischen Irdischem und Himmlischem«, wie es K. Reinhardt 1921 formuliert.[71]

Im zweiten bis dritten Jahrhundert ist es die Gegenüberstellung von sterblichem und unsterblichem Teil, die nach dem ›Corpus Hermeticum‹ die doppelte Natur des Menschen ausmacht (»Homo duplex«).[72] Der Mensch gilt in seinem sterblichen Teil den Tieren gleich, in seinem unsterblichen Teil aber als gottgleich. Der heilige Bernhard unterscheidet im 11. Jahrhundert zwischen dem körperlichen *toten Leben* (»vita mortalis«) und dem ewigen *lebendigen Leben* (»vita vitalis«)[73] (↑Leben). Und bei Thomas von Aquin heißt es, der Mensch habe »gewissermaßen die Grenze der beiden Naturen inne«.[74] Der Mensch wird damit also nicht aus sich heraus definiert, sondern durch die beiden Sphären, in die er nach oben und unten hineinragt.[75]

Auch von frühen medizinisch-biologischen Schriftstellern wird dieser Dualismus übernommen. Paracelsus schreibt dem Menschen zwei Körper zu, einen sichtbaren und einen unsichtbaren.[76] Geradezu sprichwörtlich wird das dualistische Bild von Natur und Mensch bei R. Descartes, mit der Unterscheidung von der allen Gegenständen der Natur eigenen *res extensa* und der dem Menschen vorbehaltenen *res cogitans*. Viele Autoren des 17. Jahrhunderts vertreten eine dualistische Position in Bezug auf den Menschen. So heißt es 1688 bei N. Malebranche: »L'homme est composé de deux substances, esprit & core«[77] oder bei B. Pascal: »Nous sommes composés de deux natures opposées et de divers genre, d'âme et de corps«[78].

Die Doppelnatur des Menschen kann dabei als eine Auszeichnung gewertet, sie kann aber auch als seine Ortlosigkeit thematisiert werden. Als Teilnehmer zweier Welten sitzt der Mensch gleichsam zwischen den Stühlen oder, wie A. Pope 1733 dichtet: »He hangs between; in doubt to act or rest;/ In doubt to deem himself a good or beast;/ In doubt his Mind or Body to prefer; Born but to die, and reas'ning but to err; […] Created half to rise and half to fall,/ Great lord of all things, yet a prey to all«.[79]

In der Mitte des 18. Jahrhunderts wird der *Homo duplex* von G.L.L. Buffon im Rahmen seiner Tierkunde behandelt: »L'homme intérieur est double; il est composé de deux principes différents par leur nature, & contraires par leur action«.[80] Buffon unterscheidet das materielle animalische Prinzip (»principe animal«) von dem nicht materiellen, durch Erziehung gebildeten geistigen Prinzip (»principe spirituel«). Die innere Zerrissenheit des Menschen kommt nach Buffon in der beständigen Diskrepanz zwischen Tun und Wollen im Menschen zum Ausdruck. Die Doppelnatur des Menschen manifestiert sich nach Buffon auch im Auftreten einer normativen Ebene und damit dem möglichen Auseinandertreten von Wollen und Tun (Normativität und Faktizität).[81] Zu einem zentralen philosophischen Motiv wird die Doppelnatur des Menschen bei I. Kant. Nach Kant ist das Leben des Menschen einer doppelten Determination unterworfen: als Naturwesen unterliegt er den ihm von Natur mitgegebenen Antrieben und Affekten (die »Tierheit« im Menschen); als Vernunftwesen ist er auf der anderen Seite dazu in der Lage, sich von der Naturdetermination zu befreien und sein Handeln nach der Vorstellung von selbstgegebenen Gesetzen zu bestimmen. Bemerkenswert ist, dass Kant beide Formen des menschlichen Daseins als ein ↑*Leben* bestimmt. Neben dem organischen Leben kennt Kant ein Leben als intelligentes Wesen, »ein von der Thierheit und selbst von der ganzen Sinnenwelt unabhängiges Leben«.[82]

16. Jh.: Beginn der Anthropologie

In der sich etablierenden Anthropologie des 16. Jahrhunderts manifestiert sich zunehmend das Bestreben, den Menschen als eigenständigen Gegenstand unabhängig von der Theologie zu bestimmen. Der Titel ›Anthropologie‹ dient dabei geradezu als Mittel zur Emanzipation der Schulphilosophie von der metaphysischen Tradition.[83] Für Pico della Mirandola ist es die freie Wahl in der Entwicklung seiner Anlagen, die den Menschen im Gegensatz zu dem an seine Triebe gefesselten Tier kennzeichnet: Der Mensch sei derjenige, dem gar nichts Eigenes (»nihil proprium«)

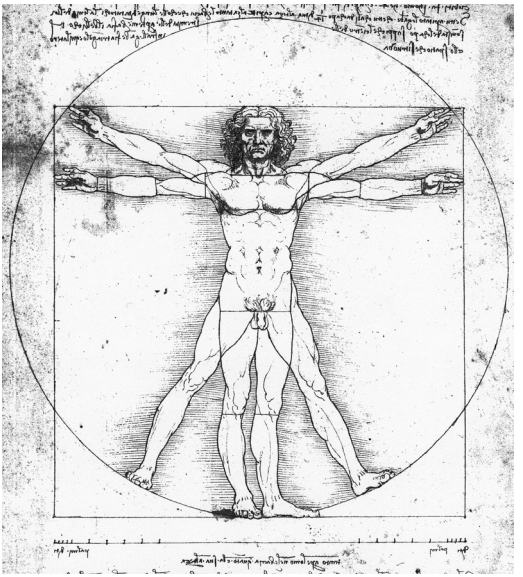


Abb. 283. Der Mensch als eine in sich zentrierte, harmonische Gestalt nach Leonardo da Vinci. Die Darstellung schließt an eine Beschreibung der vollkommenen Harmonie des menschlichen Körpers bei dem römischen Architekten Vitruv an. Im dritten Buch seines Architekturtraktats behauptet Vitruv, ein Mann mit gespreizten Armen und Beinen könne gleichermaßen in die geometrischen Figuren von Kreis und Quadrat eingepasst werden, wobei in beiden Fällen der Bauchnabel im Mittelpunkt der Figuren stünde. Leonardo fertigt seine Darstellung nach monatelangen systematischen Vermessungen mehrerer junger Männer an. Der Idee nach folgt Leonardo zwar Vitruv, in der konkreten Darstellung folgt er aber seinen Messergebnissen und verschiebt das Quadrat gegenüber dem Kreis, so dass nur noch der Mittelpunkt des »homo ad circulum« im Nabel liegt. Die Zeichnung gilt damit als bildgewordener Triumph der neuzeitlichen Empirie über die antike Überlieferung (»Der Vitruvmann«, um 1490, Venedig, Galleria dell' Accademia, Inv. 228).

gegeben werden konnte.[84] Den Menschen beschreibt Pico zwar als ein Geschöpf Gottes, Gott habe es aber als von allen Einschränkungen frei geschaffen und ihm gegenüber den Imperativ formuliert, er möge sich nach seinem freien Willen (»pro tuo arbitrio«) selbst bestimmen und seine Natur selbst festlegen (»tibi illam praefinies«).[85]

Nur geringes Interesse findet in der Renaissance die Frage nach den prinzipiellen Grenzen zwischen Mensch und Tier. Aufmerksamkeit besteht eher für die Ähnlichkeiten statt für die Unterschiede[86], wie etwa die Darstellung von Tiermenschen in den Kunst- und Wunderkammern belegen. Ausdrücklich gegen eine Hervorhebung des Menschen gegenüber den Tieren

plädiert M. de Montaigne in seinen ›Essais‹ (1580): Bloße »leere Einbildung« führe den Menschen dazu, sich von dem Haufen der übrigen Geschöpfe abzusondern und eine Sonderstellung anzumaßen (»qu'il se trie soi-même et sépare de la presse des autres créatures«).[87] Es sei für den Menschen willkürlich zu bestimmen, was den Tieren, seinen Mitbrüdern und Gefährten, an Fähigkeiten und Kräften zugebilligt werden sollte (↑Bioethik).

17. Jh.: Sprache und Vernunft

Ein verstärktes Interesse an der begrifflichen Abgrenzung von ›Mensch‹ und ›Tier‹ entsteht im 17. Jahrhundert. Im Anschluss an antike Lehrmeinungen stehen dabei die menschlichen Vermögen der Sprache (↑Kommunikation) und Vernunft (↑Intelligenz; Bewusstsein) im Mittelpunkt. Bei Descartes heißt es 1637, der Mensch verfüge im Gegensatz zu den Tieren über die Fähigkeit des vernünftigen Sprechens; die durch Vernunft ermöglichte Sprache sei daher ein sicheres Mittel, um Menschen von Tieren zu unterscheiden.[88] Allerdings kann sich eine klare begriffliche Differenzierung nicht durchsetzen, die begrifflichen Grenzen des Humanen verlaufen nicht konstant und sind unscharf. Gerade das Kriterium der Sprache bedingt immer wieder Unsicherheiten, denn auch den Tieren wird nicht selten eine Sprache zugeschrieben. Noch J. Locke berichtet Ende des 17. Jahrhunderts von einem Papageien, der in der Lage sei, eine Konversation aufrechtzuerhalten und wie ein vernünftiges (»reasonable«) Wesen auf Fragen zu antworten.[89] Locke argumentiert daher, dass im Allgemeinen nicht allein die Vorstellung eines denkenden oder rationalen Wesens (»a thinking or rational Being alone«) die Idee des Menschen (»the Idea of a Man«) liefere, sondern ebenso wichtig eine bestimmte Gestalt des Körpers (»a body so and so shaped«) sei.[90]

Die Ähnlichkeit im Körperbau zwischen Menschenaffen (s.u.), insbesondere Schimpansen, und Menschen veranlasst E. Tyson Ende des 17. Jahrhunderts dazu, Schimpansen – die er als *Homo silvestris*, also als Waldmenschen versteht – eine vermittelnde Stellung zwischen Tieren und Menschen zuzuschreiben.[91] Nach Tyson hat der Schimpanse 34 Merkmale gemeinsam mit den anderen Affen und 48 gemeinsam mit dem Menschen[92], so dass er schließt, er sei weder eigentlich Mensch noch Affe, sondern ein Tier dazwischen: »our Pygmie is no Man, nor yet the Common Ape; but a sort of Animal between both; and tho' a Biped, yet of the Quadrumanus-kind«.[93] Allerdings wird zu gleicher Zeit auch umgekehrt argumentiert: Die Ähnlichkeit im Körperbau von Menschen und Menschaffen, v.a. im Bau der für das Sprechen notwendigen Organe, sei in Verbindung mit der Beobachtung, dass allein der Mensch eine Sprache entwickelt habe, gerade ein Beleg für die herausgehobene Stellung des Menschen und die Diskontinuität zwischen Affe und Mensch.[94] Wenn selbst solche Tiere, die dem Menschen physisch stark ähneln, sich im Verhalten vom Menschen unterscheiden und offensichtlich nicht wie der Mensch über Vernunft und Sprache verfügen, dann bestehe doch eine tiefe Kluft zwischen dem Menschen und den Affen (»l'intervalle qui les sépare est immense«), räsonniert Buffon Mitte des 18. Jahrhunderts.[95] Auch Buffons Mitarbeiter Daubenton schließt sich dieser Auffassung an und spricht sich gegen eine Einordnung des Menschen in eine der Klassen des Tierreichs aus.[96] Nach Daubenton ist der Mensch das einzige Wesen mit einer Seele; neben den Unterschieden in intellektueller Hinsicht betont Daubenton aber auch die physischen Differenzen.[97]

Es ist allgemein verbreitet im Zeitalter der Aufklärung, Vernunft und Sprache als die beiden Fähigkeiten des Menschen anzusehen, die ihn von den Tieren unterscheiden. Allerdings gibt es auch immer wieder Zweifler an dieser Auffassung, die auf die Unschärfe der Begriffe oder die Verbreitung der Phänomene auch bei Tieren hinweisen. J.O. de La Mettrie meint etwa, die Sprache solle nicht als Zeichen der immateriellen Seele des Menschen angesehen werden, weil die Idee der Seele eine Einbildung sei und außerdem Personen, die nicht sprechen können, immer noch Menschen seien.[98] Gleichzeitig etabliert sich im 18. Jahrhundert eine Einschätzung von Tieren, die sich von der älteren Beurteilung der Tiere als Maschinen klar abhebt und auch das Verhalten der Tiere durch Vorstellungen und Gedanken geleitet interpretiert (↑Bedürfnis): Nach E.B. de Condillac können die Laute der Tiere analog zur Sprache des Menschen als Ausdruck dieser Gedanken gedeutet werden[99]; und auch die ältesten Sprachen des Menschen hält Condillac für natürliche Schreie, die allein durch Instinkte ausgelöst seien[100].

18. Jh.: Materialistische Theorien des Menschen

Die dualistische Differenzierung zwischen Mensch und Tier parallel zur Gegenüberstellung von Geist und Materie gerät im 18. Jahrhundert unter Druck, zunächst durch materialistische Theorien des Menschen, später auch durch die Zuschreibung von Geist zu Tieren (↑Bewusstsein). Die am meisten diskutierte materialistische Theorie des Menschen im 18. Jahrhundert formuliert La Mettrie in seinem ›L'homme machine‹ von 1747. Alle Vermögen des Menschen

werden bei La Mettrie konsequent ausgehend von körperlichen Funktionen gedeutet und auf diese reduziert. Der Körper des Menschen erscheint auf diese Weise als eine Maschine, die ihre Triebfeder selbst aufzieht (»Le corps humain est une Machine qui monte elle-même ses ressorts«).[101] Selbst die bisher so flüchtige Seele wird damit zu nichts als einem Bewegungsprinzip, einem materiellen Teil des Gehirns, einer zentralen Feder, die alle Zahnräder am Laufen hält (»l'Ame n'est qu'un principe de mouvement, ou une Partie matérielle sensible du Cerveau, […] un ressort principal de toute la Machine, qui a une influence visible sur tous les autres«).[102] Ein Mensch ist in den Augen La Mettries damit im Grunde nichts als ein Tier (»l'Homme n'est qu'un Animal, ou un Assemblage de ressorts, qui tous se montent les uns par les autres«)[103], wenn auch ein sehr komplexes. Kennzeichnend für die Position La Mettries ist es allerdings, dass er das Maschinenhafte nicht mit einem zufälligen Mechanismus gleichsetzt, sondern das geordnete Miteinander, d.h. die ↑Wechselseitigkeit und ↑Organisation des Ganzen des Körpers betont – und insofern durchaus einen Unterschied zwischen physikalischen und biologischen Gegenständen macht.

Im Anschluss an diesen Materialismus können auch die kognitiven Leistungen des Menschen mit Gehirnfunktionen gleichgesetzt werden. Diese Auffassung findet sich explizit bei P.-H.T. d'Holbach in seinem ›Système de la nature‹ von 1770. Die menschlichen Denkleistungen beschreibt d'Holbach hier als Eigenschaften und Modifikationen der Materie (»l'intelligence ou la pensée puissent être des propriétés et des modifications de la matière«).[104] Sie würden sich direkt aus der Organisation des Körpers ergeben (»les facultés que l'on nomme *intellectuelle* ne sont que des modes ou des façons d'être et d'agir, résultantes de l'organisation de notre corps«).[105] Die Seele ist damit nichts vom Körper Unterschiedenes, sondern vielmehr der Körper selbst, betrachtet relativ zu einiger seiner Funktionen (»l'âme, bien loin de devoir être distinguée du corps, n'est que ce corps lui-même, envisagé relativement à quelques-unes de ses fonctions«).[106] Aus dieser Betrachtung folgt bei d'Holbach eine Absage an jede Privilegierung des Menschen gegenüber den anderen Lebewesen. Wie jedes andere Seiende sei auch der Mensch in die Kette der notwendigen Verknüpfungen der Natur integriert: »un instrument passif entre les mains de la nécessité«.[107]

Nicht nur die strukturell-materialistische, sondern auch die genealogische Integration des Menschen in die Natur beginnt sich Mitte des 18. Jahrhunderts abzuzeichnen. Bei C. von Linné wird die Bindung des Menschen an das Reich der Tiere durch die Annahme einer Zwischenform bekräftigt. Linné verweist auf Reisende, die Menschen mit Schwänzen gesehen haben und stellt diese vermeintlich existierenden Wesen in die Art *Homo troglodytes*. Auch die menschenähnlichen Affen stellt Linné in die Gattung *Homo*; er bezeichnet den Orang-Utan 1758 – in Anlehnung an N. Tulp, der diese Bezeichnung 1641 für den Bonobo einführt (s.u.: Menschenaffen)[108] – als *Homo sylvestris*.[109] Der mit dem Menschen näher verwandte (und Linné vermutlich besser bekannte) Schimpanse erscheint bei Linné allerdings in der Gattung *Satyrus*.[110] Insgesamt ist Linné aber offensichtlich der Überzeugung, dass es kein morphologisches und auch kein anderes Merkmal gibt, das den Menschen eindeutig von den Tieren unterscheidet.[111]

Auch bei Buffon kommt die Integration des Menschen in die Natur bereits dadurch zum Ausdruck, dass er ihn als Element seiner Naturgeschichte beschreibt. In Bezug auf die körperlichen Funktionen sieht Buffon keinen großen Unterschied zwischen den Tieren und den Menschen. Allein in psychischer Hinsicht bestehe ein erheblicher Unterschied; so schreibt er den Tieren allgemein die Fähigkeit des Überlegens ab (↑Bewusstsein).[112] 1753 formuliert Buffon ausdrücklich die Möglichkeit eines genealogischen Zusammenhangs von Menschen und Affen, zumindest als eine diskussionswürdige Vorstellung (vgl. Tab. 174; ↑Phylogenese).

J.J. Rousseau behauptet 1755 sogar, dass der Mensch und die höheren Affen (Orang-Utan und Schimpansen) zur gleichen Art gehören: »Toutes ses observations sur les variétés [...] dans l'Espèce humaine, me font douter si divers animaux semblables aux hommes pris par les voyageurs pour des Bêtes […], ne seroient point en effet de véritables hommes Sauvages, dont la race dispersée anciennement dans les bois n'avoit eu occasion de développer aucune de ses facultés virtuelles, n'avoit acquis aucun degré de perféction, et se trouvoit encore dans l'état primitif de Nature«.[113] Er knüpft an diese Vermutung auch die Überlegung einer genealogischen Verwandtschaft und Abstammung des Menschen vom Orang-Utan.[114]

Bezüglich der artlichen Trennung von Mensch und Menschenaffen hat 1764 auch C. de Bonnet Zweifel, und er hält es für möglich, dass die Verschiedenheiten weniger Artunterschiede als vielmehr einfache Abweichungen seien (»moins des characteres spécifiques, que des simple variétés«) – und er sieht darin das Prinzip der Kontinuität der Formen in der Natur bestätigt.[115] Aufgrund der starken anatomischen Ähnlichkeiten von Mensch und Orang-Utan plädiert

»[O]n pourra dire également que le singe est de la famille de l'homme, que c'est un homme dégénéré, que l'homme & le singe ont eu une origine commune comme le cheval & l'âne, que chaque famille, tant dans les animaux que dans les végétaux, n'a eu qu'une seule souche, & même que tous les animaux sont venus d'un seul animal, qui, dans la succession des temps, a produit, en se perfectionnant & en dégénérant, toutes les races des autres animaux« (Buffon 1753, 355).

»Was uns Menschen selbst betrifft, so hätten wir also consequenter Weise […] unsere uralten gemeinsamen Vorfahren in affenähnlichen Säugethieren, weiterhin in känguruhartigen Beutelthieren, noch weiter hinauf […] in eidechsenartigen Reptilien, und endlich in noch früherer Zeit […] in niedrig organisirten Fischen zu suchen« (Haeckel 1863, 17).

Tab. 174. Der Mensch als Teil der Natur in genealogischer Perspektive (aus Buffon, G.L.L. (1753). L'âne. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 353-358); Haeckel, E. (1863). Ueber die Entwickelungstheorie Darwin's. Amtl. Ber. Versamml. Deutsch. Naturforsch. Ärzte 38, 17-30: 17).

Lord Monboddo, ebenso wie zuvor Rousseau, für die Menschennatur des Organ-Utans. Gegen Perrault und Buffon argumentiert Monboddo, dass die Ähnlichkeit der Lauterzeugungsorgane von Menschen und Menschenaffen nur Sinn mache vor der Annahme, dass beide Wesen auf ähnliche Weise Gebrauch davon machen können: Auch der Orang-Utan sei also ein Mensch.[116]

Auf Kritik stößt diese Zuordnung bei deutschen Anatomen, allen voran bei J.F. Blumenbach: Für Blumenbach besteht eine erhebliche anatomische Differenz zwischen Affen und Menschen, insofern erstere vierhändig (»quadruman«), und nicht wie der Mensch zweibeinig (»biped«) seien.[117] Unterstützung erhält Blumenbach von P. Camper und dessen vergleichenden Untersuchungen des Skelettbaus mit dem Nachweis der Unmöglichkeit des aufrechten Gangs bei Affen.[118] Nicht mehr die Unterschiede im Hinblick auf Verhalten und Denkvermögen, sondern allein die physische Konstitution gilt diesen vergleichenden Anatomen als Grundlage für die klare Unterscheidung des Menschen von den Affen.

Trotz dieser Absetzung des Menschen von den Affen, d.h. den Tieren, wird der Mensch aber in den verbreiteten naturhistorischen Enzyklopädien des frühen 19. Jahrhunderts weiterhin mit abgehandelt. In diesen Wörterbucheinträgen verstärkt sich auch die Hypothese der Deszendenz des Menschen von den Affen, deutlich z.B. im Eintrag ›Homme‹ von Lacépède in einem Wörterbuch aus dem Jahr 1821: Der Mensch sei zwar anders als das, von dem er komme, aber auch die Menschenaffen (»homme sauvage«) könnten allmählich ein Niveau der Wissenschaften und Künste erreichen, wie es für den Menschen typisch sei. Lacépède legt nahe, dass dies allein eine Frage der Zeit sei, und diese spiele in der Natur keine Rolle.[119] In dem anschließenden Artikel über den fossilen Menschen findet sich die Feststellung, der Mensch habe offenbar noch nicht zur Zeit der naturhistorischen Revolutionen existiert, von der so viele Fossilien überliefert sind: »Il paroît que l'espèce humaine n'existoit pas encore à l'époque des révolutions qui nous ont laissé les restes de tant d'espèces d'êtres organisés«.[120] Lange vor Darwin wird der Mensch damit in die naturhistorische Überlieferung integriert.

»Menschenrassen«

Die Debatte am Ende des 18. Jahrhunderts dreht sich zunehmend weniger um die Abgrenzung des Menschen von den Affen als vielmehr um die interne Differenzierung der Formen des Menschen in Untergruppen, die *Gattungen* (»genera«), *Varietäten* (»varietates«) oder *Rassen* genannt werden (↑Art).[121] Den Ausdruck *Menschenrassen* führt I. Kant 1785 ein. Im Anschluss an Linné und Blumenbach unterscheidet Kant nach geografischen Regionen und der Hautfarbe vier Rassen: »Wir kennen mit Gewißheit nicht mehr erbliche Unterschiede der Hautfarbe, als die: der Weißen, der gelben Indianer, der Neger und der kupferfarbig-rothen Amerikaner«.[122]

Schon vor Kant hatte Blumenbach festgestellt, dass alle Menschen zur gleichen Art gehören, und allein verschiedene Varietäten unterschieden werden können.[123] Die Variationen innerhalb der menschlichen Art können nach Blumenbach erklärt werden wie die Variationen der Rassen der Haustiere (z.B. des Schweins): Die »Menschenracen« bilden für ihn »bloße Spielarten« und nicht »verschiedene Gattungen (Species)«.[124] Ausdrücklich stellt Blumenbach 1790 die Menschen in die Gruppe der »vollkommensten aller Hausthiere«.[125] Ebenso wie den anderen Haustieren ermögliche die hohe Variationsbreite die Anpassung des Menschen an unterschiedliche klimatische Verhältnisse, so dass der biblische Auftrag zur Besiedlung der gesamten Erde erfüllt werden könne. Als die wesentlichen Kennzeichen des Menschen werden seine Vernunft, die Sprache, der aufrechte Gang und die Zweihändigkeit angeführt. In der lateinischen Kurzcharakteristik heißt es 1779 bei Blumenbach: »Animal rationale, loquens, erectum, bimanum«.[126] Der Mensch gehört in der Taxonomie Blumenbachs in die Ordnung der Unbewaffneten

(»Inermis«). Ebenso wie vierzig Jahre zuvor Linné unterscheidet Blumenbach 1775 vier Rassen (»varietates«) innerhalb der Gattung (»genus«) des Menschen und ordnet diese verschiedenen geografischen Regionen zu: »1. orbis borealis &c. [boreale Regionen Eurasiens und Amerikas] 2. Asia transganget[anae]. et infra Amur fl. sita 3. Africa. 4. Americae reliquum«.[127] 1779 nimmt Blumenbach dagegen eine Einteilung in fünf Varietäten vor: (1) »Die Europäer [...]; sodann die Asiaten, die diesseits des Obi, des Caspischen Meeres, des Gebürges Imaus und des Ganges, wohnen; ferner die Nordafrikaner; und endlich die Grönländer und Eskimos«, (2) »Die übrigen Asiaten«, (3) »Die übrigen Afrikaner«, (4) »Die übrigen Amerikaner« und (5) »Die Australasiaten und Polynesen«.[128] Diese Einteilung in fünf Varietäten übernimmt Blumenbach auch in der zweiten Auflage seines Werks über die Variationen des Menschen von 1781, indem er die Bewohner der südlichen Welt von Australien und Polynesien als eine eigene Varietät bestimmt (»nouus orbis australis«).[129] In der dritten Auflage dieses Werks von 1795 führt Blumenbach dann die Bezeichnungen ein, die später einschlägig werden: ›Kaukasier‹ (»Caucasiae«), ›Mongolen‹ (»Mongolicae«), ›Äthiopier‹ (»Aethiopicae«), ›Amerikaner‹ (»Americanae«), ›Malayen‹ (»Malaicae«).[130] Die Bezeichnung ›Kaukasier‹ für die Europäer erfolgt bei Blumenbach ausgehend von einem gut proportionierten Schädel aus dem Kaukasus, den er für typisch europäisch hält.

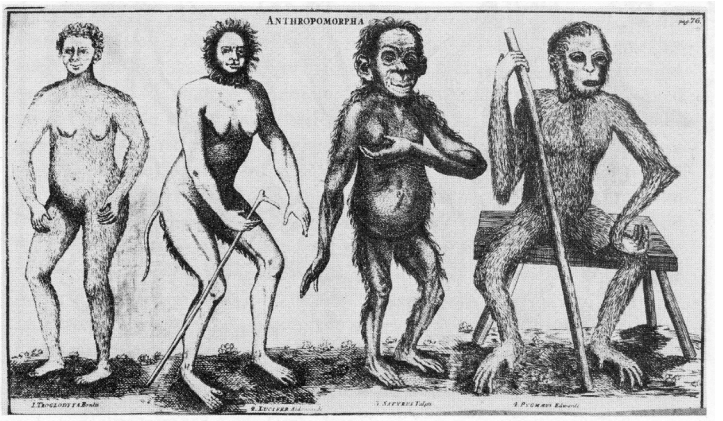


Abb. 284. Typen von menschenähnlichen Wesen nach C. von Linné. Von links nach rechts: Troglodyt, Luzifer, Satyr und Pygmäe. Die Darstellungen des Troglodyten und Luzifers (Homo caudatus) *folgen Reisebeschreibungen; Vorbild für die Darstellung des Satyr war zunächst Tulps Beschreibung des Schimpansen, später Edwards Darstellung eines Orang-Utan; die Abbildung des Pygmäen hat Ähnlichkeiten zu Beschreibungen von Hottentotten (aus Linné, C. von (1760). Anthropomorpha; auch in ders. Amoenitates academicae, Bd. 6).*

Anatomische Untersuchungen der Menschenrassen am Ende des 18. Jahrhunderts sind von dem Versuch des Nachweises des höheren Entwicklungsstandes der hellhäutigen Menschen gegenüber den dunkelhäutigen geprägt. So führen anatomische Sektionen des Gehirns S.T. Soemmerring 1784 zu der Auffassung, der durchschnittliche »Mohre« stehe in seiner Gehirnanatomie den Affen näher als der »Europäer«.[131] (Affengehirne hat Soemmerring allerdings nie untersucht.) Auch im 19. Jahrhundert hat diese Auffassung viele Anhänger.[132] Dagegen wendet sich 1836 F. Tiedemann mit einer detaillierten neuroanatomischen Untersuchung, die diese Unterschiede zwischen den »Rassen« nicht bestätigen kann.[133]

Der Gedanke der Analogie der menschlichen Rassen zu denen der Haustiere wird später von W.C. Wells aufgenommen; er formuliert darauf aufbauend eine der ersten Selektionstheorien des 19. Jahrhunderts, die auch Darwin später als einen Vorläufer seiner Theorien wahrnimmt (↑Selektion).[134] Nach der Darstellung von Wells aus dem Jahr 1813 haben sich in der Entwicklung des Menschen diejenigen Rassen in einer Region durchgesetzt, für die sie am besten angepasst sind (»fitted for the country which they inhabit«).[135]

Pathos der Selbstgesetzgebung – und Spott darüber

Kant bestimmt den Menschen philosophisch durch seine Autonomie gegenüber der Natur, d.h. durch sein Vermögen, sich selbst Gesetze zu geben und nach diesen zu leben. Von dem Menschen gelte, »daß er einen Charakter hat, den er sich selbst schafft, indem er vermögend ist, sich nach seinen von ihm selbst genommenen Zwecken zu perfectioniren; wodurch er als mit Vernunftfähigkeit begabtes Thier (*animal rationabile*) aus sich selbst ein vernünftiges Thier (*animal rationale*) machen kann«.[136] Der Mensch ist für Kant daher »das einzige Wesen auf Erden, welches Verstand, mithin ein Vermögen hat, sich selbst willkührlich Zwecke zu setzen«.[137] Die Formulierung ***animal rationabile*** findet sich vor Kant bereits seit der Spätantike in Kommentaren zu Aristoteles; zuerst erscheint sie offenbar im vierten Jahrhundert bei Chalcidius (insbesondere in Bezug auf Teufel: »Daemon est animal rationabile«[138]). Danach taucht

sie u.a. im sechsten Jahrhundert bei Cassiodor[139] und im frühen 16. Jahrhundert bei J.L. Vives auf (»homo est animal rationabile«[140]). Auch in lateinischen Übersetzungen der Renaissance zu den griechischen Texten von Alexander von Aphrodisias und Themistios erscheint die Formulierung (Alexander: »Cum animal rationabile mortale de sensibilibus etiā hominibus dicatur«[141]; Themistios: »omnem hominem esse animal rationabile«[142]).W. Coward argumentiert 1702 in einer Schrift über die menschliche Seele, der Mensch könne nur *animal rationabile* genannt werden, weil er in den Anfangsphasen seiner Existenz als Embryo und kleines Kind noch nicht über Vernunft verfüge: »if no signs of Rationality, no Acts of Reason seem to be exerted, as in Embryo's it's demonstratively plain, and in Infants, all their Operations at first are but meer Mechanism, what Grounds has any one to define such a Creature *Animal Rationale*. He may be indeed term'd *Animal Rationabile*, because by the Act of Generation, such a Body, or *Compositum seems* to be produce'd, which in process of time will become Rational, and exert all or most Acts of Reason.«[143]

Die Fähigkeit zur Selbstgesetzgebung ergibt sich für Kant und die Philosophen des Deutschen Idealismus aus der menschlichen *Freiheit*, d.h. seiner Fähigkeit zur Emanzipation von natürlichen Determinationen (insbesondere auch organisch-funktionalen Zwängen) und seinem Vermögen zu ideengeleiteter Überlegung und zu einem Handeln nach vernunftbegründeten Normen (vgl. Tab. 175).[144]. Bei J.G. Fichte heißt es 1796, im Gegensatz zum Tier verfüge der Mensch über keinen »*bestimmten Umkreis* der willkührlichen Bewegung«; »Die Natur hat alle ihre Werke vollendet, nur von dem Menschen zog sie die Hand ab, und übergab ihn gerade dadurch an sich selbst«.[145]

Die Selbstauszeichnung des Menschen als des einzigen Wesens, das zu Vernunft, Sprache und Selbstreflexion in der Lage ist, findet in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts auch manchen Kritiker. So spöttelt G.C. Lichtenberg 1774 in seinen ›Sudelbüchern‹: »Daß der Mensch das edelste Geschöpf sei läßt sich auch schon daraus abnehmen, daß es ihm noch kein anderes Geschöpf widersprochen hat«.[146]

Disziplinäre Differenzierung

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts zerfällt die Anthropologie in Einzelwissenschaften, die den Menschen mittels ihrer jeweiligen Methodik unterschiedlich bestimmen. Eine zunehmende Dominanz entwickelt dabei die naturwissenschaftliche Bestimmung des Menschen als biologische Art, die in vergleichender Perspektive erforscht wird. Die diachrone Veränderung des Anthropologie-Begriffs lässt sich durch einen Vergleich von Enzyklopädie-Einträgen untersuchen und zeigt einen steilen Anstieg des Anteils der naturwissenschaftlichen Anthropologie in der Mitte des 19. Jahrhunderts.[147]

Darwin: genealogische Verbundenheit mit den Tieren

Einen wesentlichen Einfluss auf die Veränderung des wissenschaftlichen Bildes des Menschen hat die Evolutionstheorie. Nach C. Darwin ist der Mensch als ein Teil des Tierreichs anzusehen und in seinen geistigen Fähigkeiten von den höheren Tieren nicht durch einen prinzipiellen, sondern einen bloß graduellen Unterschied getrennt: »the difference in mind between man and the higher animals, great as it is, certainly is one of degree and not of kind«.[148] Nicht nur in körperlicher, sondern auch in mentaler Hinsicht liege eine kontinuierliche Stufung zwischen allen Lebewesen vor: »we may trace a perfect gradation from the mind of an utter idiot, lower than that of an animal low in the scale, to the mind of a Newton«.[149] Als das wesentliche Kennzeichen des Menschen in physischer Hinsicht erscheint Darwin der aufrechte Gang, die Bipedie, die es ihm ermöglichte, die Hände für den Gebrauch von Steinen und anderen Waffen zur Verteidigung zu verwenden.[150] Als ein anderes zentrales Merkmal des Menschen diskutiert Darwin die Haarlosigkeit. Er interpretiert sie als Ergebnis nicht der natürlichen Selektion, weil sie seiner Meinung nach für das Individuum dysfunktional ist, sondern der sexuellen Selektion durch die Wahl der Sexualpartner. In der Präferenz für die nackte Haut manifestiere sich eine Absetzung von den haarigen Vorfahren: »The absence of hair on the body is to a certain extent a secondary sexual character; for in all parts of the world women are less hairy than men. Therefore we may reasonably suspect that this is a character which has been gained through sexual selection«.[151] W. Menninghaus wertet aufgrund dieser Erklärung die Haarlosigkeit als »das erste und basale Modephänomen des menschlichen und vorrangig des weiblichen Körpers« und interpretiert sie als »ästhetische Souveränität gegen andere Rücksichten der ›fitness‹«.[152]

Auch andere Biologen betonen die Ähnlichkeiten des Menschen mit den Affen in morphologischer und auch in psychologischer Hinsicht.[153] Schon Buffon bemerkt, der Orang-Utan unterscheide sich körperlich weniger vom Menschen als von den anderen Affen; er könne daher, wenn nur die »figure« betrachtet werde, gleichermaßen als letzter Affe oder als erster Mensch bezeichnet werden.[154] (Huxley behauptet

»[Es] ist speziell der Mensch […] Ursprung von bestimmten Handlungen, er allein unter den Lebewesen, insoferne von keinem anderen gesagt werden könnte, es handle. […] [Es] ist klar, daß sowohl Tugend wie Minderwertigkeit sich auf jenen Bereich beziehen, wo der Mensch selbst Ursprung und Ursache der Handlungen ist. Daher muß man begrifflich fassen, was das für Handlungen sind, deren Urheber und Ursprung der Mensch selber ist. Nun, da stimmen wir alle überein: was willentlich und gemäß der Entscheidung des einzelnen geschieht, davon ist er der Urheber, während er von dem was unwillentlich geschieht, nicht selber Urheber ist. […] [Es] ist bei den Tieren das Erzwungene (nur) einfach – wie beim Unbelebten –, denn bei ihnen gibt es den Gegensatz von Überlegung und Strebung nicht, sondern sie folgen der Strebung. Im Menschen aber ist beides, das heißt in einem bestimmten Alter, dem wir das Handeln wirklich zuerkennen. Wir sprechen ja nicht vom ›Handeln‹ beim Kinde, und auch nicht beim Tier, sondern erst dann wenn schon auf Grund von Überlegung gehandelt wird« (Aristoteles, Ethica Eudemica 1222b18-21 (II, 6); 1223a13-17; 1224a28-30; vgl. Ethica Nicomachea 1111b7-13).

»So traf der beste Bildner schließlich die Entscheidung, daß der, dem gar nichts Eigenes gegeben werden konnte, zugleich an allem Anteil habe, was jedem einzelnen Geschöpf nur für sich selbst zuteil geworden war. Also nahm er den Menschen hin als Schöpfung eines Gebildes ohne besondere Eigenart, stellte ihn in den Mittelpunkt der Welt und redete ihn so an: ›Keinen bestimmten Platz habe ich dir zugewiesen, auch keine bestimmte äußere Erscheinung und auch nicht irgendeine besondere Gabe habe ich dir verliehen, Adam, damit du den Platz, das Aussehen und alle die Gaben, die du dir selber wünschst, nach deinem eigenen Willen und Entschluß erhalten und besitzen kannst. Die fest umrissene Natur der übrigen Geschöpfe entfaltet sich nur innerhalb der von mir vorgeschriebenen Gesetze. Du wirst von allen Einschränkungen frei nach deinem eigenen freien Willen, dem ich dich überlassen habe, dir selbst deine Natur bestimmen […]‹« (Pico della Mirandola 1496, 7f.).

»Der Mensch ist der erste Freigelassene der Schöpfung« (Herder 1784, 146).

»[Der Mensch ist] das einzige Wesen auf Erden, welches Verstand, mithin ein Vermögen hat, sich selbst willkührlich Zwecke zu setzen« (Kant 1790/93, 431).

»[A]lle Thiere sind vollendet, und fertig, der Mensch ist nur angedeutet, und entworfen. […] Die Natur hat alle ihre Werke vollendet, nur von dem Menschen zog sie die Hand ab, und übergab ihn gerade dadurch an sich selbst. Bildsamkeit, als solche, ist der Charakter der Menschheit« (Fichte 1796, 379).

»Der Mensch kann […] mittels seines Denkvermögens die Motive, deren Einfluß auf seinen Willen er spürt, in beliebiger Ordnung abwechselnd und wiederholt sich vergegenwärtigen, um sie seinem Willen vorzuhalten, welches *überlegen* heißt: er ist deliberationsfähig und hat vermöge dieser Fähigkeit eine weit größere *Wahl*, als dem Tiere möglich ist. Hiedurch ist er allerdings *relativ frei*, nämlich frei vom unmittelbaren Zwange der *anschaulich gegenwärtigen*, auf seinen Willen als Motive wirkenden Objekte, welchem das Tier schlechthin unterworfen ist: er hingegen bestimmt sich unabhängig von den gegenwärtigen Objekten nach Gedanken, welche *seine* Motive sind« (Schopenhauer 1841, 554).

»Das Tier ist unmittelbar eins mit seiner Lebenstätigkeit. Es unterscheidet sich nicht von ihr. Es ist sie. Der Mensch macht seine Lebenstätigkeit selbst zum Gegenstand seines Wollens und seines Bewußtseins. Er hat bewußte Lebenstätigkeit« (Marx 1844, 516).

»[D]er Mensch [ist] das noch nicht festgestellte Thier« (Nietzsche 1886, 81).

»Der Mensch, weil er den größten Aktionsradius hat, weil seine Zwecksetzung sich am weitesten und unabhängigsten von dem vitalen Automatismus seines Leibes stellt, ist seiner Teleologie am wenigsten gewiß. Das ist, was man seine Freiheit nennen kann« (Simmel 1916-17, 256).

»Der Mensch ist das X, das sich in unbegrenztem Maße ›weltoffen‹ verhalten kann. Menschwerdung ist Erhebung zur Weltoffenheit kraft des Geistes« (Scheler 1928, 40).

»Weil dem Menschen durch seinen Existenztyp aufgezwungen ist, das Leben zu führen, welches er lebt, d.h. zu machen, was er ist – eben weil er nur ist, wenn er vollzieht – braucht er ein Komplement nichtnatürlicher, nichtgewachsener Art. Darum ist er von Natur, aus Gründen seiner Existenzform künstlich. Als exzentrisches Wesen nicht im Gleichgewicht, ortlos, zeitlos im Nichts stehend, konstitutiv heimatlos, muß er ›etwas werden‹ und sich das Gleichgewicht – schaffen« (Plessner 1928, 310).

»Der humanen Natur zugeordnet, für uns einzig natürlich ist die Notwendigkeit zur regelnden Entscheidung, zur konventionellen Satzung. Human ist die Freiheit zur Wahl« (Portmann 1950, 270).

Tab. 175. Die Freiheit als Wesensbestimmung des Menschen.

später das Gleiche vom Gorilla.[155]) R. Owen sieht zwar auch eine starke Ähnlichkeit der Affen mit dem Menschen; er will die taxonomische Eigenständigkeit des Menschen aber über einen besonderen Teil des menschlichen Gehirns begründen (den *Hippocampus minor*), den die Affen seiner Meinung nach nicht haben, und ordnet den Menschen daher in eine eigene Unterklasse der Säugetiere, die *Archencephala*.[156] Huxley, der Owen später widerlegt, wertet die Ähnlichkeit selbst der Hirnstrukturen von Affe und

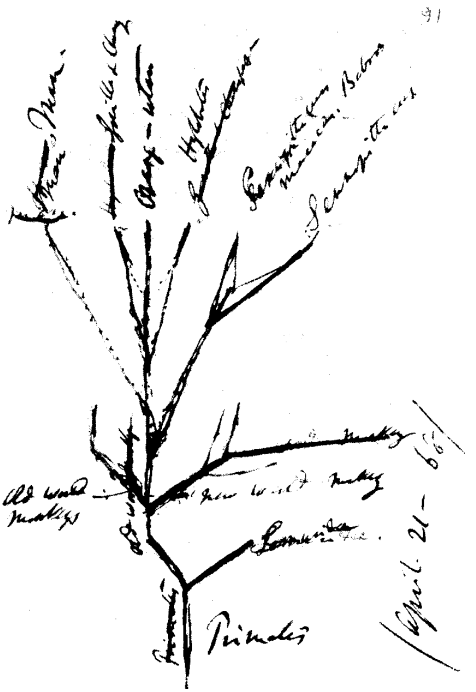


Abb. 285. Darstellung der Verwandtschaft des Menschen mit den Menschenaffen in Form eines Stammbaums (aus einem Brief Darwins an T.H. Huxley vom 21. April 1868; von Darwin selbst nicht veröffentlicht; aus Gruber, H.E. (1974). Darwin on Man: 197).

Mensch als einen Triumph der darwinistischen Evolutionstheorie.[157]

E. Haeckel betrachtet die Anthropologie 1866 als »einzelnen Special-Zweig der Zoologie« und schreibt, »die Methoden ihrer Behandlung müssen dieselben sein, wie in der übrigen Zoologie und wie in der Biologie überhaupt«.[158] Explizit ordnet Haeckel den Menschen in die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere ein, so dass der Mensch seine Vorfahren in »affenähnlichen Säugethieren«, »känguruhartigen Beutelthieren«, »eidechsenartigen Reptilien« und schließlich »niedrig organisirten Fischen« zu sehen habe (vgl. Tab. 174).[159]

Insgesamt befördert die Evolutionstheorie zwar einerseits die naturalistische Perspektive auf den Menschen, andererseits enthält der v.a. in den frühen Evolutionstheorien enthaltene Fortschrittsgedanke aber das Potenzial für die Lösung des Menschen aus der Natur. Mit der Ideologie des (evolutionären) Fortschritts wird der theologischen Doktrin von der göttlichen Vorsehung eine Absage erteilt und dem Menschen sein Schicksal quasi selbst in die Hand gegeben. Die Evolutionstheorie verbindet sich hier mit dem aufklärerischen Impetus des 18. Jahrhunderts: Wird die organische Natur mit der Evolutionsvorstellung als ein Prozess gedacht, der eine offene Zukunft hat, dann wird es möglich, die Entstehung des Menschen als ein besonderes Stadium in diesem Prozess zu deuten: das Stadium, in dem die Entwicklung reflexiv geworden ist und Lebewesen entstanden sind, die ihre (biologische) Zukunft bewusst selbst gestalten können. Die in der Evolutionsvorstellung verbundenen Aspekte der Kontinuität und Innovation (Emergenz) in der Entwicklung ermöglichen es also, den Menschen biologisch zugleich als ein Produkt der natürlichen Evolution und als etwas in der Geschichte des Lebens Besonderes zu konzipieren, das von allen anderen Lebensformen unterschieden ist.

Philosophische Anthropologie

Mit dem Kolonialismus des 19. Jahrhunderts gehen ausführliche Beschreibungen und Vermessungen von Menschen fremder Völker einher, die dem haeckelschen Programm der Integration der Anthropologie in die Zoologie entsprechen. Es bewahrt sich dabei aber immer auch die Vorstellung einer nicht-biologischen Komponente der menschlichen Kulturen. Explizit herausgestellt wird diese Komponente in der Philosophischen Anthropologie der ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts (vgl. Tab. 176).[160] Diese bemüht sich um eine Verortung der menschlichen Seinsweise ausgehend von der Seinsweise der Pflanzen und Tiere; es geht also um die »Stellung des Menschen im Kosmos« (Scheler)[161], denn: »Ohne Philosophie der Natur keine Philosophie des Menschen« (Plessner)[162]. Die spezifische Existenzweise des Menschen wird mit Begriffen wie ***Weltoffenheit*** (Scheler 1928[163]; vorher im theologischen Kontext zur Kennzeichnung einer religiösen Haltung[164]) oder seiner *exzentrischen Positionalität* oder knapp ***Exzentrizität*** (Plessner 1928)[165] zu bestimmen versucht (vgl. Tab. 176). Aufgrund seiner nur unvollständigen natürlichen Determination ist der Mensch für Plessner nach dem »Gesetz der natürlichen Künstlichkeit« auf seine Selbstgestaltung angewiesen: »Der Mensch lebt nur, indem er ein Leben führt. Mensch sein ist die ›Abhebung‹ des Lebendigseins vom Sein und der Vollzug dieser Abhebung, kraft dessen die Schicht der Lebendigkeit als quasi selbständige Sphäre erscheint, die bei Pflanze und Tier unselbständiges Moment des Seins, seine Eigenschaft bleibt«.[166] Die besondere Lebendigkeit des Menschen begründet damit also eine eigene (kulturelle) Seinssphäre, die von dem bloßen Leben der Pflanzen und Tiere unterschieden ist (↑Leben). Scheler drückt dies durch die Zuschreibung von »Welt« für den Menschen im Gegensatz zu den Tieren aus. Die Tiere

haben nach Scheler allein eine »Umwelt«, aber keine »Welt«, denn: »Das Tier hat keine ›Gegenstände‹: es lebt in seine Umwelt ekstatisch hinein, die es gleichsam wie eine Schnecke ihr Haus als Struktur überall hinträgt, wohin es geht – es vermag diese Umwelt nicht zum Gegenstand zu machen«.[167] Die »eigenartige Fernstellung, diese Distanzierung der ›Umwelt‹ zur ›Welt‹« bilde dagegen ein Spezifikum des Menschen.[168] Mit der Zuweisung einer ↑Umwelt zu den nicht-menschlichen Lebewesen schließt Scheler an die Umweltlehre J. von Uexkülls an. Dieser unterscheidet in den 1920er Jahren zwar zwischen einer »objektiven Wirklichkeit«, die er »Welt« nennt und einer »subjektiven Wirklichkeit«, die die »Umwelt« bildet[169]; er nutzt diese Unterscheidung aber nicht für die Bestimmung der Stellung des Menschen. Bei von Uexküll wird auch der Mensch als Organismus wie die anderen Lebewesen wesentlich durch seine jeweils subjektiv erfahrene Umwelt charakterisiert.[170]

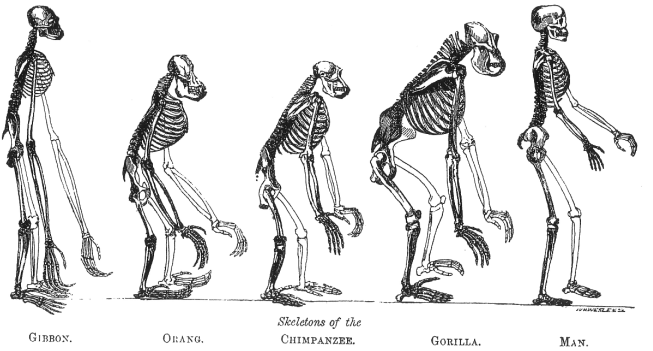


Abb. 286. Das Skelett des Menschen am Ende einer Reihe von Affenskeletten. Von links nach rechts die Skelette von Gibbon, Orang-Utan, Schimpanse, Gorilla und Mensch, alle in aufrechter Position (aus Huxley, T.H. (1863). Man's Place in Nature (Collected Essays, vol. VII, London 1894, 1-208: 76).

Interpretiert werden kann die Unterscheidung zwischen einem Leben in einer ›Welt‹ und einer ›Umwelt‹ auch in der Weise, dass ein Wesen, das in einer Welt lebt, von seinen momentan wirksamen Bedürfnissen und Sinneseindrücken abstrahieren kann, um eine Situation in ihrer Komplexität zu überblicken. Dieses Vermögen des Überblicks enthält die Lösung aus einer egozentrischen Betrachtung und erfolgt stattdessen in einer »ökozentrischen« Sicht, die die Vergegenwärtigung zukünftiger Bedürfnislagen und Umweltsituationen einschließt und somit eine vorausschauende Planung ermöglicht.[171] Insofern bei einem Leben in einer Welt eine parallele Verarbeitung von verschiedenen Sinneseindrücken und Empfindungen erfolgt und damit auch eigene Fehlrepräsentationen aufgedeckt werden können, kann hier von einem ↑Bewusstsein gesprochen werden.[172]

Die »Sonderstellung« des Menschen

Gegen die Eingliederung des Menschen in das biologisch bestimmte Reich der Tiere wird von philosophischer und theologischer Seite immer wieder auf die ***Sonderstellung*** des Menschen hingewiesen. Die Kennzeichnung des Menschen mittels dieses Begriffs kommt Mitte des 19. Jahrhunderts auf. Sie ist offenbar aus der politischen Sprache der Zeit entlehnt (Anonymus 1852: »weder Ungarn noch Kroatien werden je mehr die vormärzliche Sonderstellung erlangen«[173]). Der Wiener Arzt C. Rokitansky konstatiert 1858 eine »Sonderstellung« des Menschen im Bereich der Lebewesen, weil er durch »Verstand«, »Reflexion, »Begriffswelt« und »Sprache« von den Tieren unterschieden sei.[174] Wenig später wird jedoch die evolutionäre Verbundenheit des Menschen mit den Tieren gegen die Sonderstellung des Menschen angeführt. So argumentiert M.L. Stern 1885, die Tatsache, dass »der Mensch sich sogar aus dem Thiere entwickelt hat« spreche »gegen die Sonderstellung des Menschen«.[175] K. Snell ist in seinen ›Vorlesungen über die Abstammung des Menschen‹ der Ansicht, dem Menschen könne zwar eine »Sonderstellung« zukommen, weil er sich genealogisch auf bestimmte »Urwesen« zurückführen lasse, »aber freilich alle übrigen Geschöpfe in ihrer Art nicht weniger«.[176]

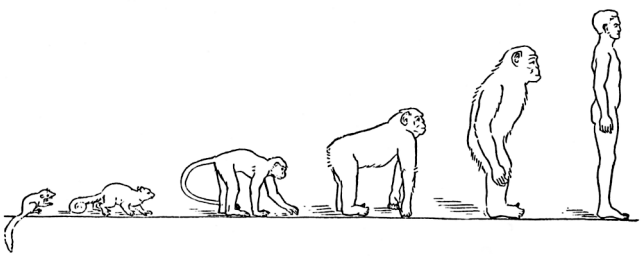


Abb. 287. Das biologische Bild des Menschen als Glied einer Kette von in der Evolution aufeinanderfolgenden Arten. Von links nach rechts sind dargestellt: Spitzhörnchen, Lemur, Meerkatze, Gorilla, aufgerichteter Gorilla und Mensch (aus Schwidetzky, I. (1959/71). Das Menschenbild der Biologie. Ergebnisse und Probleme der naturwissenschaftlichen Anthropologie: 4).

»Der Mensch als das lebendige Ding, das in die Mitte seiner Existenz gestellt ist, weiß diese Mitte, erlebt sie und ist darum über sie hinaus. Er erlebt die Bindung im absoluten Hier-Jetzt, die Totalkonvergenz des Umfeldes und des eigenen Leibes gegen das Zentrum seiner Position und ist darum nicht mehr von ihr gebunden. Er erlebt das unmittelbare Anheben seiner Aktionen, die Impulsivität seiner Regungen und Bewegungen, das radikale Urhebertum seines lebendigen Daseins, das Stehen zwischen Aktion und Aktion, die Wahl ebenso wie Hingerissenheit in Affekt und Trieb, er weiß sich frei und trotz dieser Freiheit in eine Existenz gebannt, die ihn hemmt und mit der er kämpfen muß. Ist das Leben der Tiere zentrisch, so ist das Leben des Menschen, ohne die Zentrierung durchbrechen zu können, zugleich aus ihr heraus, exzentrisch. Exzentrizität ist die für den Menschen charakteristische Form seiner frontalen Gestelltheit gegen das Umfeld« (Plessner 1928, 291f.).

»Der Mensch ist, um existenzfähig zu sein, auf Umschaffung und Bewältigung der Natur hin gebaut, und deswegen auch auf die Möglichkeit der Erfahrung der Welt hin: er ist handelndes Wesen, weil er unspezialisiert ist, und also der natürlich angepaßten Umwelt, entbehrt. Der Inbegriff der von ihm ins Lebensdienliche umgearbeiteten Natur heißt Kultur, und die Kulturwelt ist die menschliche Welt. Es gibt für ihn keine Existenzmöglichkeit in der unveränderten, in der nicht ›entgifteten‹ Natur, und es gibt keinen ›Naturmenschen‹ im strengen Sinne: d.h. keine menschliche Gesellschaft ohne Waffen, ohne Feuer, ohne präparierte und künstliche Nahrung, ohne Obdach und ohne Formen der hergestellten Kooperation. Die Kultur ist also die ›zweite Natur‹ – will sagen: die menschliche, die selbsttätig bearbeitete, innerhalb deren er allein leben kann« (Gehlen (1940/62, 38).

»Der Mensch nimmt seiner lebensgeschichtlichen Determination ungeachtet dieser gegenüber eine gewisse Distanz ein. Er hat neben dem Lebensdienlichen auch anderes im Auge. Er ist dazu jedenfalls imstande. Er vermag sich den Ansprüchen des Lebens gegenüber souverän zu verhalten. Die Souveränität seines souveränen Verhaltens besteht darin, daß er Interessen hat, die er selbst erst entwickeln muß, die nicht auf Lebensdienlichkeit eingeschränkt sind, anders und besser gesagt, die auch, wenn sie lebensdienlich sind, doch nicht stammesgeschichtlich vorgezeichnete, sondern eben spontan entwickelte Interessen sind, Interessen, die es nur gibt, weil sie vom Menschen unter Absehung von seinem oder gegen sein pures Lebensinteresse herausgebildet und festgehalten, durchgesetzt werden. Der Mensch löst sich mit ihnen aus dem puren Stoffwechselprozeß mit der ihm vorgegebenen (Um)welt. Er schafft sich mit ihnen seine eigene (je eigene) Welt. Und dieses Schaffen ist seine spezifische, seine einzigartige Aktivität« (Flach 1997, 62).

Tab. 176. Einige zentrale Aspekte des Menschen aus der Anthropologie des 20. Jahrhunderts.

Eine Konjunktur erfährt der Begriff der Sonderstellung in den 1920er Jahren[177] – wenn er auch anfangs eher polemisch verwendet wird (Klaatsch 1920)[178]. Die menschliche Sonderstellung wird u.a mit der *Instinktarmut* des Menschen begründet, mit der Gegenüberstellung des Instinkts der Tiere und der Freiheit des Menschen, also mit der menschlichen Befreiung vom »Gängelwagen des Instincts«, wie es bei Kant heißt[179]. Auch von anthropologischer Seite wird am Ende des 19. Jahrhunderts auf die Instinktarmut des Menschen hingewiesen. J.G. Vogt schreibt 1892: »Der erste Mensch war das erste vom Instinkt befreite Tier«.[180] Als »Ersatz« für die »Ausmerzung des Instinktes« ist nach Vogt beim Menschen die »sociale Emotionssphäre« entstanden, die ihm ein geselliges Leben ermöglicht, das seine individuelle Hilflosigkeit kompensiere.[181]

Eine scharfe Absetzung des Menschen von der organischen Natur, für einen Biologen ungewöhnlich, vollzieht A. Portmann Mitte des 20. Jahrhunderts. Beeinflusst von der philosophischen Anthropologie und dem Existenzialismus der ersten Jahrhunderthälfte ist für ihn die »Weltoffenheit« und »Freiheit« des Menschen das ihn aus der Natur heraushebende Merkmal: »Der humanen Natur zugeordnet, für uns einzig natürlich ist die Notwendigkeit zur regelnden Entscheidung, zur konventionellen Satzung. Human ist die Freiheit zur Wahl«.[182] Das Organ für die freie Entscheidung ist bei Portmann das ↑Bewusstsein; er bezeichnet es als »das uns naturgegebene Instrument für Einsicht und Entscheidung«.[183] Eine solche zurückhaltende Einschätzung der Rolle der Biologie für ein Verständnis des Menschen – auch im Sinne von J. Illies: »Der Mensch ist *mehr* als seine Biologie, dem Menschen wird Naturwissenschaft allein nicht gerecht«[184] – findet sich seit den 1980er Jahren von biologischer Seite immer seltener. Die allgemeine Tendenz der Auffassungen geht in die Richtung, eine Sonderstellung des Menschen grundsätzlich zu bezweifeln und auch seine Kultur unter biologisch-evolutionären Gesichtspunkten zu erklären.

Wenn dem Menschen in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts überhaupt noch eine Sonderstellung eingeräumt wird, dann in der Regel auf der Grundlage bestimmter kognitiver Fähigkeiten (wie schnelles Lernen durch Lehre) oder manueller Fertigkeiten (wie Werkzeugherstellung), die selbst wiederum als evolutionäre Anpassungen erklärbar sind (vgl. Tab. 178).[185] Der Mensch unterscheidet sich von den Tieren insofern also nur hinsichtlich der *Mittel*, mit denen er seine Anpassungen vollzieht. Der Universalität der ↑Selektion unterliegt aber auch er, selbst in seiner kulturellen Entwicklung, wenn diese als

Evolution beschrieben wird (↑Evolution/Kulturelle Evolution).

Psychozoa und die Kategorie ›Mensch‹

Die angenommene grundsätzliche Verschiedenheit von Mensch und Tier veranlasst J. Huxley 1955, für den Menschen ein eigenes Taxon zu schaffen, das er ***Psychozoa*** nennt. Dieses Taxon stellt für Huxley allerdings keine Einheit dar, die in phylogenetischer Hinsicht den anderen »Reichen« der Natur nebenzuordnen ist, sondern es soll allein die isolierte Stellung des Menschen in einer Ordnung von Organisationsstufen (»grades«; ↑Typus) zum Ausdruck bringen.[186] Das Adjektiv *psychozoisch* (»psychozoic«) wird in der Geologie bereits Ende des 19. Jahrhunderts verwendet, um die geologische Epoche zu bezeichnen, in der der Mensch aufgetreten ist.[187] Sprachlich angemessener als die Bezeichnung ›Psychozoa‹ wären allerdings die Termini ***Logozoa*** (von griech. ›λόγος‹ »Rede, Denken« und in Anlehnung an ›λογιστικόν‹ für den rationalen Seelenteil nach Platon[188]) oder ***Noetikozoa*** (von griech. ›νοῦς‹ »Vernunft, Geist« und in Anlehnung an ›ψυχὴ νοητική‹ für die Vernunftseele nach Aristoteles[189]). Denn nach klassischer Auffassung haben die Tiere zwar eine Seele (griech. ›ψυχή‹), aber im Gegensatz zum Menschen keinen Geist (↑Bewusstsein).

Eine verbreitete Äquivokation liegt in dem Begriff ›Mensch‹, weil er einerseits als *biologische* Artbezeichnung, andererseits als Bezeichnung für eine *natürliche Art* im logischen Sinne verstanden werden kann.[190] Menschsein heißt nach der zweiten Bedeutung also nicht, Mitglied einer biologischen Fortpflanzungsgemeinschaft zu sein, sondern in besonderer Weise sein Leben zu führen. Die spezifische Weise des menschlichen Lebens wird dabei (bis zum Ende des 20. Jahrhunderts) vielfach über den Begriff der ↑Kultur bestimmt. Die biologische und die kulturelle Bestimmung als Mensch – der Mensch als biologisches Taxon und als kulturelle Lebensform – müssen nicht parallel verlaufen: Andere Lebewesen als der biologische Mensch können den kulturellen Zustand des Menschseins (die *conditio humana* oder die *Humanität*) erreichen; und nicht alle biologischen Menschen müssen sich in diesem Zustand befinden. Es kann also ebenso eine *animale Humanität* wie eine *humane Animalität* geben.[191] Das Menschsein ruht also in gewisser Weise einer biologischen Struktur auf. Mit G. Agamben lässt sich die biologische Spezies *Homo sapiens* als das *anthropophore Tier* bezeichnen.[192]

Weil der Begriff des Menschen ein so starker Wertbegriff ist, tendiert der öffentliche Sprachgebrauch dazu, ihn als ein maximal inkludierendes Konzept zu verstehen: Manchen Tieren werden also ohne Bedenken die lange Zeit als exklusiv menschlich angesehenen Eigenschaften und Vermögen zugeschrieben, keinem biologisch zur Art *Homo sapiens* zählenden Organismus werden sie aber abgesprochen. Allein die Rede von einer animalen Humanität ist also politisch korrekt, nicht dagegen die von einer humanen Animalität. Vor dem Hintergrund der historischen Erfahrung von katastrophalen Ausgrenzungspraktiken, die sich mit der Kategorie ›Mensch‹ verbinden, ist diese Begriffspolitik verständlich. Sie hat zur Konsequenz, dass die kulturelle Bedeutung weitgehend an die biologische angelehnt bleibt, und damit also nicht mentale Fähigkeiten oder Dispositionen, sondern reproduktive Kapazitäten (wie für jede andere biologische Art) die Zugehörigkeit zur kulturellen Kategorie definieren.

Dynamik wird in diese Kategorisierung wohl spätestens dann kommen, wenn durch Fortschritte der Technik oder Kontakte zu außerirdischen Zivilisationen Wesen mit menschenähnlichen psychischen Kapazitäten in unserer Welt erscheinen, die mit dem *Homo sapiens* nicht in genealogischer Verbundenheit stehen. Dann wird sich die Frage stellen, ob ›Mensch‹ primär als ein genealogisches Konzept im Sinne des biologischen Artbegriffs verstanden werden soll oder als ein strukturalistischer Begriff, der die Organisationsform von Organismen mit komplexen mentalen Fähigkeiten wie der reflektierenden Selbstbewertung und des werteorientierten Handelns bezeichnet, unabhängig davon, auf welcher verwandtschaftlichen und materiellen Grundlage diese Vermögen realisiert sind.

Kultur- oder Mängelwesen?

Von Seiten der philosophischen Anthropologie ist es immer wieder die ↑Kultur, die als das spezifisch Menschliche gesehen wird; der Mensch gilt als das Kulturwesen von Natur. Seit der Antike wird dabei die These diskutiert, dass die Kultur des Menschen als Kompensation eines Mangels in der natürlichen Ausstattung zu interpretieren ist. Schon Anaximander bemerkt, dass allein der Mensch eine lange Pflege braucht, weil er hilflos auf die Welt kommt.[193] Auch Anaxagoras entwirft sein Bild des Menschen ausgehend von einem Vergleich mit den Tieren und ist der Ansicht, das dabei festgestellte Defizit des Menschen müsse durch Erfahrung, Gedächtnis, Klugheit und Geschicklichkeit ausgeglichen werden.[194] Besonders prominent wird die Mängeltheorie in der Antike durch Platons Dialog ›Protagoras‹. Dort wird berichtet, wie Prometheus den Menschen dadurch das Leben er-

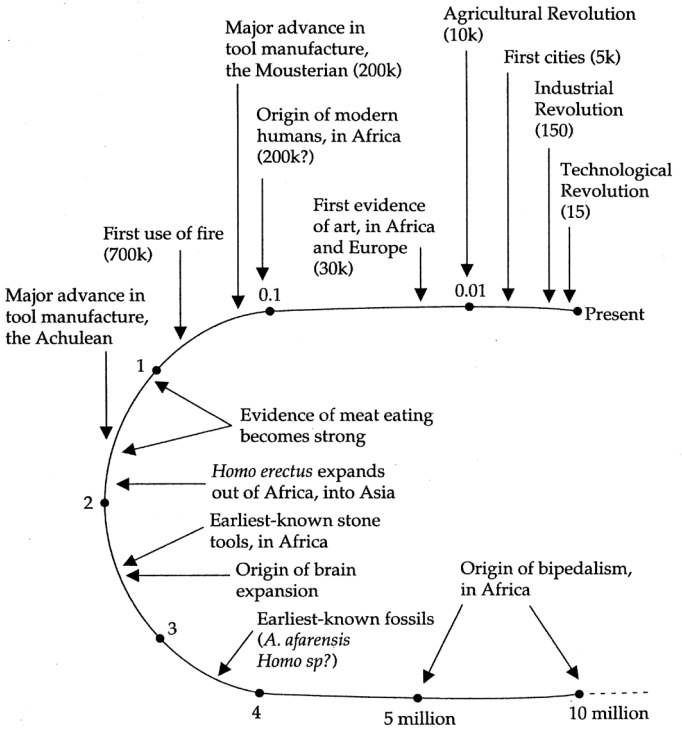


Abb. 288. Schlüsselinnovationen in der Evolution des Menschen (aus Leakey, R. (1994). The Origin of Humankind: Frontispiz).

möglichte, dass er den Göttern das technische Wissen und die Fähigkeit des Feuermachens stahl und den Menschen überbrachte. Erst die durch dieses Wissen ermöglichte Herstellung von Häusern, Kleidung und Nahrungsmitteln schaffte nach dem Mythos für den Menschen die Voraussetzung des Überlebens, indem es die natürlichen Schwächen des Menschen gegenüber den Tieren kompensierte.[195] Die Mängeltheorie findet in der Antike viele Anhänger, kritisch wird sie u.a. in der Stoa vor einem theologischen Hintergrund gesehen, insofern mit ihr die Unvollkommenheit von Gottes Vorsehung und zudem eine Leugnung der Spitzenstellung des Menschen impliziert sein könnte.[196] Als Gegenbewegung gegen die Stoa erfreut sich die Mängeltheorie aber wiederum großer Beliebtheit bei römischen Autoren.[197]

Der Grundgedanke der Mängeltheorie zeigt sich in verschiedenen Varianten innerhalb der Geistesgeschichte: H. Reimarus stellt 1760 beim Menschen einen »Mangel angeborner Künste, Wissenschaften und Tugenden«[198] fest, so dass »der Mensch, durch seinen Mangel, zur Geselligkeit und Sprache, von der Natur selbst, obwohl nur überhaupt und von ferne, bestimmt« sei[199]. In seinen »Leibes- und Gemüthskräften« sei der Mensch im Gegensatz zu den Tieren »von Natur undeterminirt«: Die Menschen »können und müssen alle übrige Kräfte und Handlungen selbst determiniren, und sich alle besondere Vollkommenheit und Geschicklichkeit durch Nachdenken, Fleiß und Uebung erwerben«.[200] Vor diesem Hintergrund erscheint es geradezu notwendig, dass Reimarus die »Kraft zu reflectiren« als ein Kennzeichen des Menschen ansieht; er versteht darunter das Vermögen, »außer einander vorgestellte Dinge mit einander in seiner Vorstellung zu vergleichen«.[201]

In analoger Weise konstatiert J.G. Herder 1772 »Lücken und Mängel« beim Menschen, die aber »in der Mitte dieser Mängel« mit der Sprachfähigkeit »den Keim zum Ersatze« enthalten würden.[202] Psychologisch gewendet bildet für A. Adler der Geist ein Surrogat der konstitutionellen Organminderwertigkeit des Menschen.[203]

In der Philosophischen Anthropologie des 20. Jahrhunderts wird es geradezu zu einem Allgemeinplatz, die Entwicklung der Kultur als Kompensation eines organischen Defizits zu beurteilen. A. Gehlen bringt diese Kompensationsauffassung von Kultur 1940 mit seinem Begriff des Menschen als ***Mängelwesen*** auf den Punkt.[204] Gehlen erläutert: »Morphologisch ist [...] der Mensch im Gegensatz zu allen höheren Säugern hauptsächlich durch Mängel bestimmt, die jeweils im exakt biologischen Sinne als Unangepaßtheiten, Unspezialisiertheiten, als Primitivismen, d.h. als Unentwickeltes zu bezeichnen sind«.[205] Diese Mängel werden nach Gehlen kompensiert durch die höheren (symbolischen) Bewusstseinsleistungen, die immer wieder zurückbezogen sind auf das Überleben, auf den »Funktionsablauf« des Lebens und die »vitalen Prozesse«.[206] Die Aufgabe des Bewusstseins konzentriert sich nach dieser Auffassung darauf, die Störungen zu kompensieren, die sich dem Lebewesen Mensch entgegenstellen. Die Erhaltung des Daseins, im Hinblick auf die ein Mangel und eine Kompensation konstatiert werden kann, stellt für Gehlen dabei überhaupt die einzige Aufgabe für den Menschen als

Einzelnen und in der Gemeinschaft dar: »Die Aufgabe des Menschen besteht in erster Linie darin, überhaupt am Leben zu bleiben – es wird dies darin deutlich, daß wir z.B. für eine menschliche Gemeinschaft, ein Volk, gar keine andere Aufgabe als die setzen können, sich im Dasein zu erhalten«.[207]

Unter Kultur versteht Gehlen die Welt, in der der Mensch allein leben kann: »An genau der Stelle, wo beim Tier die ›Umwelt‹ steht, steht [...] beim Menschen die Kulturwelt«.[208] In der Konsequenz gibt es für ihn daher keinen »Naturmenschen«: Der Mensch ist das natürlicherweise unnatürliche Wesen, er sei »von Natur ein Kulturwesen«[209].

Für das Leben in der Kultur ist nach Gehlen ein Abbau der instinktiven Verhaltensanteile und eine Zunahme des plastischen, durch Lernen geformten Verhaltens kennzeichnend. Zur Bezeichnung dieses Sachverhalts spricht Gehlen im sachlichen Anschluss an Überlegungen von K. Lorenz seit 1950 von der ***Instinktreduktion*** beim Menschen.[210] Für Gehlen ist der Mensch gerade aufgrund seiner Instinktentbundenheit der Stabilisierung bedürftig. Er entwickelt seine Theorie der Techniken zur Kompensation der Instinktarmut in seiner Institutionenlehre. Die Frage nach der Anzahl der Instinkte des Menschen ist allerdings umstritten. Der Psychologe W. James ist 1890 der Auffassung, der Mensch habe eher mehr Instinkte als die Tiere[211], und diese These hat auch unter aktuellen Vertretern der Evolutionären Psychologie manche Anhänger[212] – sofern der Begriff des ↑Instinkts überhaupt noch Verwendung findet.

»Spezialist auf Nichtspezialisiertsein«

Als ein weiteres Spezifikum des Menschen gilt das Vorhandensein universell einsetzbarer Organe in seiner körperlichen Organisation. Aristoteles weist in Abweisung der Mängeltheorie des Protagoras darauf hin, dass jede Spezialisierung eine Beschränkung bedeute und der unspezialisierte menschliche Körper eine Anpassung an die unterschiedlichsten Situationen ermögliche; so sei die Hand nicht nur *ein* Instrument, sondern verkörpere viele.[213] Der Mensch habe seine Hände und seine Vernunft erhalten, um die Nacktheit seines Körpers und die Abwesenheit von Fertigkeiten (d.h. Instinkten) in seiner Seele zu kompensieren. In ähnlichem Kontext werden diese Gedanken und Formulierungen später von Thomas von Aquin aufgenommen.[214] In Anlehnung daran heißt es bei Galen, der Mensch habe mit der Vernunft »eine Fertigkeit für Fertigkeiten«, und: »Weil der Mensch allein unter allen Lebewesen eine Fertigkeit für Fertigkeiten in seiner Seele hat, hat er sinnvollerweise am Körper ein Werkzeug für Werkzeuge erhalten«.[215]

4,4 Mio.	Erste zweibeinige Primaten
2,5 Mio.	Erste Steinwerkzeuge zur Gewinnung von Knochenmark (*Homo habilis*)
1,8 Mio.	Erste Migrationswelle von Afrika nach Asien (*Homo erectus*)
1,6 Mio.	Nutzung von Feuer (*Homo erectus*)
1,5 Mio.	Handaxt (*Homo ergaster*)
1,2 Mio.	Beginn der Erweiterung des Hirnvolumens in der *Homo*-Linie
1,0 Mio.	Wanderung der Hominiden nach Europa
600-400.000	Holzspeere und Feuerstellen (*Homo heidelbergensis*)
150-120.000	Gemeinsamer Vorfahre aller u. nur der modernen Menschen (*Homo sapiens*)
100-50.000	Zweite Auswanderungswelle aus Afrika
100.000	Begräbnisstätten (Todesbewusstsein)
50-35.000	Vielfältige Werkzeuge aus Steinen und Knochen, dekorative Kunst
40-35.000	*Homo sapiens* in Europa, erste figürliche Kunst (»Venus von Hohle Fels«)
20.000	Textilien aus Pflanzenfasern (Europa)
18.000	Keramikgefäße (China)
15.000	*Homo sapiens* auf allen Kontinenten (zuletzt Amerika), alle anderen Hominiden ausgestorben (seit ca. 30.000)
15.600	Pfeil und Bogen (Mitteleuropa)
13.000	Hund als erstes Haustier
11.000	Sesshaftigkeit: Ackerbau, Viehzucht, Hausbau (Mesopotamien)
8.000	Kulturpflanzen und Haustiere: Erbse, Linse, Gerste, Weizen, Ziege, Schaf, Schwein, Rind
6.000	Wolltextilien (Catal Hüyük)
5.500	Pflug (anfangs aus Holz, Osteuropa)
5.000	Brennofen, Kupferguss
3.700	Rad und Wagen (Mitteleuropa, Kaukasus, Mesopotamien, Indus)
3.500	Piktografische Schrift (Sumer)
3.000	Staatlichkeit, Eisenwaffen
2.300	Phonografische Schrift (Akkad)
1.750	Rechtsstaatlichkeit (Codex Hammurabi)
1.700	Lunisolarjahr (Altbabylon)
1.700	Buchstabenschrift (proto-semitisches Alphabet von der Sinai-Halbinsel)
1.370	Monotheismus (Sonnenkult in Ägypten, Echnaton)
650	Geldmünzen (Lydien)
580	Beginn der abendländischen Philosophie (Thales von Milet)

Tab. 177. Einschneidende Ereignisse und Innovationen in der Evolution und Kulturgeschichte des Menschen. Die Zahlen in der linken Spalte geben den Zeitpunkt in Jahren vor der christlichen Zeitrechnung an (zusammengestellt nach verschiedenen Autoren).

Im Kontext der Ethologie des 20. Jahrhunderts bringt K. Lorenz die Plastizität im Verhalten des Menschen auf die Formel, der Mensch gehöre mit

anderen Säugetieren zu den »unspezialisierten Neugierwesen« oder, noch allgemeiner, den »Spezialisten auf Nichtspezialisiertsein«, die durch ausgeprägte Neugier und keine starren Instinkte, sondern eine Tendenz zum »Durchprobieren« vieler Verhaltensweisen gekennzeichnet sind.[216] Nach Lorenz' Meinung ist besonders die Vergleichende Verhaltensforschung dazu geeignet, die Sonderstellung des Menschen, d.h. seine spezifischen Eigenschaften zu identifizieren. Zu diesen zählt er die Leistungen, die »durch Vernunft und verantwortliche Moral gesteuert sind« und allgemein die über Tradition weitergegebene »Welt des Geistes, der Kultur, der echten Menschlichkeit«.[217] Worin diese Welt sich aber genau von dem ethologisch erforschten Verhalten der Tiere unterscheidet, diskutiert Lorenz nicht weiter. Als ein Charakteristikum der Kultur stellt er lediglich heraus, dass sich ihre Entwicklung, im Gegensatz zur biologischen Evolution, nach dem lamarckistischen Muster der Vererbung erworbener Eigenschaften vollziehe (↑Lamarckismus).[218]

Das geräteherstellende Tier?

Eine Definition des Menschen als das werkzeug- oder ***geräteherstellende Tier*** erfolgt bereits Ende des 18. Jahrhunderts. J. Boswell schreibt diesen Ausdruck 1785 B. Franklin zu (»Dr. Franklin said, Man was ›a tool-making animal‹«) und begründet diese seiner Meinung nach gute Definition damit, dass allein der Mensch in der Lage sei, Dinge herzustellen, die zum Herstellen anderer Dinge dienen (»no animal but man makes a thing, by means of which he can make another thing«).[219] Ende des 19. Jahrhunderts wird der Mensch in diesem Sinne als zwar nicht der einzige Werkzeugnutzer (»tool-user«), aber doch der einzige *Gerätehersteller* (»tool-maker«) unter den Primaten bezeichnet (Clodd 1888).[220] Auch im 20. Jahrhundert wird der Unterschied zwischen der *Geräteherstellung* des Menschen und dem *Werkzeuggebrauch* der Tiere (z.B. der Seeotter, der Galapagosfinken oder der Affen) wiederholt betont. K.P. Oakley macht es 1949 im sachlichen Anschluss an die älteren Auffassungen zum Definitionsmerkmal des Menschen, ein *Gerätehersteller* (»tool-maker«) zu sein.[221] Ein Gerät wird von Oakley dabei als ein für einen bestimmten Zweck angefertigtes Artefakt definiert. Das Herstellen von Geräten setzt nach Oakley weitergehende mentale Fähigkeiten als deren bloßer Gebrauch voraus. Bei Affen sei allein zu beobachten, dass sie ein bereits zweckmäßig geformtes Ding als Werkzeug verwenden könnten; allein der Mensch besitze aber die Fähigkeit, aus einem Gegenstand, der dem beabsichtigten Werkzeug äußerlich nicht ähnele, ein solches Werkzeug herzustellen. Der Mensch sei also in der Lage, einen Bearbeitungsprozess ausgehend von der rein mentalen Vorstellung des Produkts zu beginnen: So vermag er es z.B., sich ein Steinwerkzeug in einem noch unbearbeiteten Stein vorzustellen und diesen zielorientiert umzugestalten. In diesem Vermögen der »mentalen Isolation« eines in einen Kontext bis zur Unkenntlichkeit eingebetteten Gegenstandes sieht Oakley den Ursprung des begrifflichen Denkens (»the dawn of conceptual thought«).[222]

Vorteile bieten alle an der materiellen Kultur des Menschen ansetzenden Definitionen aus praktischen Gesichtspunkten: Sie ermöglichen eine Datierung des Beginns der Menschheit auf der Grundlage des archäologischen Befunds.[223] G. Heberer, der im deutschsprachigen Raum die Überlegungen Oakleys aufgreift, bestimmt ein Gerät im Gegensatz zu einem Werkzeug als »ein auf einer abstrakten Idee beruhendes, zukunftsbezogenes, absichtlich zu einem bestimmten Zweck hergerichtetes Artefakt«[224]; kennzeichnend für ein Gerät sei außerdem, dass es meist wiederholt benutzt wird[225].

Die Fähigkeit zur feinen Bearbeitung von Gegenständen steht in Verbindung mit der offensichtlichsten morphologischen Differenz des Menschen gegenüber seinen nächsten Verwandten: dem *aufrechten Gang* und der dadurch bedingten Entlastung der Vorderextremitäten von Lokomotionsaufgaben. Von vielen Autoren des 20. Jahrhunderts wird dem aufrechten Gang eine entscheidende Rolle in der Menschwerdung zugeschrieben. 1949 schreibt der Anthropologe E. Straus in einer Abhandlung über ›Die aufrechte Haltung‹: »Mit der aufrechten Haltung hat der Mensch die Freiheit gewonnen, die Arme seitwärts zu richten, zu heben, zu strecken, zu greifen, zu weisen«.[226] Meist wird der aufrechte Gang vor dem Hintergrund des dadurch ermöglichten intensiven Werkzeug- und Gerätegebrauchs diskutiert, der als ein wichtiges Spezifikum des Menschen gilt.[227] E. Mayr betrachtet die zweibeinige Fortbewegung des Menschen daher 1963 als den *Schlüsselfaktor* der menschlichen Evolution (»The acquisition of upright posture and bipedal locomotion was the key element in evolution of the hominid line«[228]). Neben der Bedeutung für die Werkzeugentwicklung wird auch ein Zusammenhang zwischen dem aufrechten Gang des Menschen und seiner Sprachentwicklung diskutiert: Durch den aufrechten Gang wird der Thorax von den mechanischen Erfordernissen des vierbeinigen Gangs befreit, und es kann eine Lösung der Lautäußerungen vom Atem- und Schrittrhythmus erfolgen.[229]

Koalitionsverstärkung als Lösung des Einmaligkeitsproblems?

Wenn in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts überhaupt noch Grenzziehungen für die Kategorie ›Mensch‹ vorgenommen werden, dann meist nicht mehr auf der Grundlage einer Begrifflichkeit, die das spezifisch Menschliche mit einem exklusiven Begriff markiert (wie ›Kultur‹, ›Bewusstsein‹ oder ›Sprache‹) – denn das mit diesen Ausdrücken Bezeichnete wird auch manchen Tieren zugeschrieben. Stattdessen werden Eigenschaften angegeben und Terminologien verwendet, die auch in der Beschreibung des Verhaltens der Tiere Verwendung finden. Ein Beispiel für diesen Weg ist P.M. Binghams allgemeine Theorie der *menschlichen Einmaligkeit* (»human uniqueness«) aus dem Jahr 1999. Nach Bingham ist es die Kooperation unter den Mitgliedern einer Gruppe, die den Ansatzpunkt zur Lösung des *Einmaligkeitsproblems* (»human uniqueness problem«) liefert: Der wesentliche Schritt in der Etablierung dauerhafter Kooperation besteht in der Ausbildung höchst effektiver Mittel der *Koalitionsverstärkung* (»coalitional enforcement«), v.a. der Entwicklung von Fernwirkungswaffen (wie Steinen oder Speeren als Wurfgeschossen), die ursprünglich im Kontext der Jagd entstanden sind, später aber eingesetzt werden, um nicht-kooperierende Gruppenmitglieder zu bedrohen und sie zur Kooperation zu zwingen, ohne die Gefahr der eigenen Verletzung eingehen zu müssen: »the ability for remote killing/injury permitted a collection of self-interested individuals to effectively and simultaneously attack another conspecific individual. This capability, in turn, supported the emergence of cooperative punishment«.[230] Der Selektionsmechanismus der Bestrafung von kooperationsunwilligen, »parasitären« Individuen kann sich bei allen in Gruppen lebenden und miteinander kooperierenden Lebewesen ausbilden; in den evolutionär frühen Kleinverbänden des Menschen ist er nach Bingham aber ein besonders nachhaltig wirksamer Mechanismus gewesen. Verbunden mit der Möglichkeit der effizienten Bestrafung hätten sich auch die kognitiven Fähigkeiten zur Wahrnehmung von Betrugsversuchen in der Gruppe herausgebildet: Die soziale Überwachung stand demnach also am Anfang der nachhaltigen Kooperation in den Gruppen von nicht miteinander verwandten Individuen – und hat zugleich die Evolution der auf das Soziale gerichteten kognitiven Fähigkeiten (»soziales Gespür«) befördert (↑Intelligenz: Abb. 227). Eine Reihe von biologischen Eigenheiten des Menschen lässt sich durch die Annahme von Mechanismen der Koalitionsverstärkung in den Kleingruppen erklären. So kann die für Säugetiere ungewöhnlich fest etablierte Struktur der Monogamie des Menschen, die zu einer geringen Varianz in dem Reproduktionserfolg der Weibchen führt, als ein Ergebnis von Männerkoalitionen gedeutet werden, die die sexuelle Monopolisierung der Weibchen in einer Gruppe durch ein Männchen verhindert hat. Und die versteckte Ovulation bei Frauen kann interpretiert werden als ein Produkt der Bedrohung von Weibchen durch andere Weibchen, ihre Empfängnisbereitschaft nicht offen zur Schau zu stellen, um dadurch in den bevorzugten Genuss der von den Männchen bereitgestellten Ressourcen zu gelangen.[231] Auch die Entstehung der Sprache im Sinne eines verlässlichen, auf den Austausch ehrlicher Signale beruhenden Kommunikationssystems wird durch die Hypothese der Koalitionsverstärkung zu erklären versucht: Mit nur geringen Kosten für den Strafenden kann eine unehrliche Kommunikation, die individuelle Vorteile ermöglicht und bei Tieren daher sehr verbreitet ist (↑Mimikry; Schutz: Tab. 240), von den anderen Gruppenmitgliedern effektiv bestraft werden.[232] Mit diesem Erklärungsansatz wird also versucht, die spezifisch menschlichen Eigenschaften aus allgemein-biologischen Mechanismen der Selektion zu erklären. Der Mensch wird damit gerade durch seine Besonderheiten in die biologische Evolution integriert.

Das sich mit dem Gegenüber identifizierende Tier?

Neben diesem Versuch zur Lösung des Einmaligkeitsproblems werden viele andere diskutiert, die aus der Perspektive unterschiedlicher Disziplinen vorgeschlagen werden. Aus Sicht der vergleichenden Psychologie stellt es ein charakteristisches Merkmal des Menschen dar, sich mit anderen intentional handelnden Menschen identifizieren zu können.[233] Menschen lernen nicht nur *von* anderen, sondern *durch* andere. Dieser Fähigkeit wird besonders für die individuelle Entwicklung und die kulturelle Evolution insgesamt eine zentrale Rolle zugeschrieben. M. Tomasello, einer der Hauptvertreter dieser Sicht, argumentiert 1999: Indem ein Mensch über die Fähigkeit verfügt, sich mit einem anderen zu identifizieren und diesen als ein mentales und intentional handelndes Wesen zu verstehen, wird die Form des imitierenden Lernens ermöglicht, die an der Basis der rasanten kumulativen kulturellen Evolution des Menschen steht (vgl. Tab. 178). Tomasello vermutet, dass die »Fähigkeit zum Verstehen der Artgenossen als intentionale und geistbegabte Akteure […] das kognitive Hauptmerkmal ist, das moderne von prämodernen Menschen unterscheidet«.[234] Der sehr effektive sich mit dem Gegenüber identifizierende Lernmechanismus des

Begreifen (Vernunft)
»Der Mensch unterscheidet sich von den übrigen Geschöpfen dadurch, daß er allein begreift (»ξυνίησι«), während die übrigen zwar wahrnehmen, aber nicht begreifen« (Alkmaion B1a).

Kunst: das Schöne als Selbstzweck
»[O]ffenbar macht das bloße Sehen des Schönen oder das Hören des Harmonischen keinerlei nennenswerten Eindruck auf sie [die Tiere …;] bei den Gerüchen ist es so, daß sie (nur) Lust an denen haben, die in beiläufiger Weise, nicht dagegen an sich angenehm sind. ›An sich‹ – damit meine ich solche, an denen wir Lust haben nicht in Folge der Erwartung oder der Erinnerung, wie das z.B. bei Speisen und Getränken der Fall ist – […, sondern] z.B. den Duft der Blumen« (Aristoteles, Ethica Eudemica 1231a3-11).

Sprache
»Der Mensch ist nur Mensch durch Sprache« (W. von Humboldt 1820, 12).

Autonomie durch freie Zwecksetzung
»[Der Mensch ist] das einzige Wesen auf Erden, welches Verstand, mithin ein Vermögen hat, sich selbst willkührlich Zwecke zu setzen« (Kant 1790/93, 431).

Geräteherstellung
»no animal but man makes a thing, by means of which he can make another thing« (Boswell 1785, 25).

Lernen durch Identifizieren mit dem Anderen
»Wenn ein Mensch etwas ›durch‹ einen anderen lernt, identifiziert er sich mit diesem anderen und seinen intentionalen und geistigen Zuständen. [... Es] spricht die überwältigende Mehrzahl empirischer Befunde dafür, daß nur Menschen ihre Artgenossen als intentionale Akteure wie sich selbst verstehen, und somit nur Menschen kulturelle Lernprozesse vollziehen« (Tomasello 1999, 17f.).

Tab. 178. Alleinstellungsmerkmale des Menschen: kognitive Fähigkeiten und manuelle Fertigkeiten des Menschen, die ihn von den Tieren unterscheiden sollen.

Menschen ermöglichte die kumulative Anreicherung von kulturellen Traditionen – die sich damit vom Prozess der biologischen Evolution lösen und zur kulturellen »Geschichte« werden.[235]

Sprache als Schlüssel?
Eine der ältesten Traditionen sieht das Alleinstellungsmerkmal des Menschen in seiner Sprache (↑Kommunikation). Einmalig ist die Sprachverwendung des Menschen insbesondere insofern, als er sie nicht allein zur Kommunikation mit seinen Artgenossen gebraucht, sondern auch zur monologischen Orientierung und Organisation seines Handelns. Von Bedeutung ist dabei die Möglichkeit, mittels der Sprache ein von der aktuellen Situation losgelöstes Denken zu praktizieren (Bickerton 1995: »offline-Denken«; ↑Kommunikation).[236] In diesem Denken können Wege und Ziele des Handelns sowie Relationen zwischen abstrakten Gegenständen symbolisch dargestellt und vergegenständlicht werden. Die Sprache hat sich in dieser Hinsicht von einem ursprünglichen biologischen Werkzeug zu einem Selbstzweck entwickelt, der in biologisch nicht sinnvoller Weise, d.h. fitnessmindernd, angestrebt werden kann.

Die seit der Antike übliche Charakterisierung des Menschen über seine Sprache drückt sich seit der Renaissance in der Formel des *animal loquens* oder *Homo loquens* aus.[237] Die Humanisten, besonders prominent Erasmus von Rotterdam, sehen in der Sprache die Fähigkeit, die es dem Menschen ermöglicht, sich verschiedene Handlungsoptionen vorzustellen und zwischen diesen wählen zu können, d.h. einen freien Willen zu entfalten – und damit auch für sein Handeln verantwortlich zu sein.[238] J.F. Blumenbach verwendet den Ausdruck ›loquens‹ 1779 in seiner plurinominalen Beschreibung der biologischen Art des Menschen (»Animal rationale, loquens«).[239] Die Sprache des Menschen stellt für Blumenbach im Gegensatz zur »Stimme« der Tiere eine »directe Folge der Vernunft« dar.[240] J.G. Hamann behauptet 1784, »das ganze Vermögen zu denken beruht auf Sprache«.[241] In einem viel zitierten Satz beurteilt W. von Humboldt 1820 das Vermögen zur Sprache als wesentliches Merkmal des Menschen: »Der Mensch ist nur Mensch durch Sprache; um aber die Sprache zu erfinden, müßte er schon Mensch sein«.[242]

Ratiozentrische Bestimmungen – und deren Kritik
Eng verbunden mit der Sprache als dem Charakteristikum des Menschen wird seit der Antike seine Vernunft diskutiert (s.o.). Beide werden nicht selten unter Bezug aufeinander definiert: Echte Sprache besteht in der Ermöglichung der Vernunft, und Vernunft kann es nur geben im Medium der Sprache. Das Gemeinsame von Sprache und Vernunft ist ihre Operation in einer Welt aus Symbolen in Form von abstrakten Begriffen und Relationen. L. von Bertalanffy ist 1956 der Auffassung, die Erschaffung einer solchen symbolischen Welt sei ein Monopol des Menschen (»The monopoly of man [...] is the creation of a universe of symbols in thought and language«).[243] Möglich wird durch die Symbolverwendung die Fixierung und der wiederholte konstante Bezug auf komplexe Sachverhalte. Oder, wie es G. Siegmund 1958 in seinem ›Beitrag zur Wesensbestimmung des Menschen‹ beschreibt: Durch Sprache und Intelligenz kann der Mensch »Dauerstrukturen« in einer nicht durch sei-

ne primären Bedürfnisse gestalteten »Objektwelt« schaffen, so dass eine »aktive Befreiung von der Gebundenheit an Raum und Zeit, der Überschritt zu echter Allgemeinheit und Abstraktheit« erfolgen kann.[244] Bis in die Gegenwart wird vor dem Hintergrund solcher Überlegungen diskutiert, inwiefern der Mensch als Teil der Natur oder als ihre Überschreitung und eigentlicher Bewohner einer geistigen Welt zu bestimmen ist.[245]

Gegen die ratiozentrische Bestimmung des Menschen gibt es Einwände aus mehreren Richtungen. E. Cassirer ist 1944 der Auffassung, die Charakterisierung des Menschen als »sprechendes Tier« oder als *animal rationale* sei zu eng, um die ganze Vielfalt des Spezifischen der menschlichen Kultur auf den Begriff zu bringen. Das Konzept der Vernunft und mit ihm das der Sprache seien ungeeignet, »die Formen der Kultur in ihrer Fülle und Manigfaltigkeit zu erfassen«. Cassirer prägt daher die seiner Meinung nach angemessenere Formel vom ***animal symbolicum***.[246]

Von anderer Seite wird die Ratiozentrik kritisiert, weil sie eine Vernachlässigung der Dimension des subjektiven Erlebens und Empfindens impliziere. F. Fukuyama versucht in diesem Sinne 2002, die »menschliche Natur« ausgehend von emotionalen, und das heißt für ihn im Wesentlichen biologisch näher zu charakterisierenden Bestimmungen zu klären: »Während viele die menschliche Vernunft und die Fähigkeit, sittliche Entscheidungen zu fällen, als die wichtigsten, nur beim Menschen zu findenden Eigenschaften auflisten würden, die unserer Gattung ihre Würde verleihen, möchte ich dem entgegenhalten, daß die volle Skala der Emotionen mindestens genauso wichtig, wenn nicht wichtiger ist«.[247] Unter der besonderen menschlichen Skala von Emotionen versteht Fukuyama die menschlichen »Zwecke, Ziele, Bestrebungen, Wünsche, Notwendigkeiten, Sehnsüchte, Ängste, Abneigungen und dergleichen.«[248] Nicht unbeabsichtigt scheint es dabei zu sein, dass eine ähnlich spezifische (wenn auch vielleicht nicht so reichhaltige) Skala von Emotionen auch bei Tieren denkbar ist. Die spezifische Würde anderer Wesen steht damit gleichberechtigt neben der spezifischen Würde des Menschen.

Aus ganz anderer Richtung kommt die Kritik M. Heideggers an der Formel des *animal rationale*. Er kritisiert 1946, »daß der Mensch dadurch endgültig in den Wesensbereich der Animalitas verstoßen bleibt, auch dann, wenn man ihn nicht dem Tier gleichsetzt, sondern ihm eine spezifische Differenz zuschreibt«.[249] In der Bestimmung von der *animalitas* her sieht Heidegger einen Biologismus, den es zu überwinden gelte: »Die Verirrung des Biologismus ist dadurch noch nicht überwunden, daß man dem Leiblichen des Menschen die Seele und der Seele den Geist und dem Geist das Existentielle aufstockt und lauter als bisher die Hochschätzung des Geistes predigt, um dann doch alles in das Erleben des Lebens zurückfallen zu lassen, mit der warnenden Versicherung, das Denken zerstöre durch seine starren Begriffe den Lebensstrom und das Denken des Seins verunstalte die Existenz. [...] So wenig das Wesen des Menschen darin besteht, ein animalischer Organismus zu sein, so wenig läßt sich diese unzureichende Wesensbestimmung des Menschen dadurch beseitigen und ausgleichen, daß der Mensch mit einer unsterblichen Seele oder mit dem Vernunftvermögen oder mit dem Personcharakter ausgestattet wird«.[250] Statt den Menschen von der Nähe zum Tier her zu bestimmen, plädiert Heidegger dafür, ihn ausgehend von »dem Göttlichen« zu denken. Denn, es möchte scheinen, wie er schreibt, »als sei das Wesen des Göttlichen uns näher als das Befremdende der Lebe-Wesen«.[251] Fremd seien uns »Gewächs und Getier«, weil sie »je in ihre Umgebung verspannt, aber niemals in die Lichtung des Seins, und nur sie ist ›Welt‹, frei gestellt sind, deshalb fehlt ihnen die Sprache«.[252]

Menschliches Leben im »Raum der Gründe«

Im Anschluss an eine Formulierung W. Sellars' aus dem Jahr 1956 kann die spezifische Welt des Menschen als der *Raum der Gründe* bezeichnet werden. Sellars sieht die Eigenart des Menschen in seiner Fähigkeit zu einem *Wissen* und *Handeln*, das sich in dem logischen Raum von *Gründen* bewegt (»in characterizing an episode or a state as that of knowing, we are not giving an empirical description of that episode or state; we are placing it in the logical space of reasons, of justifying and being able to justify what one says«).[253]

Seit den 1990er Jahren wird diese Formulierung von vielen Philosophen aufgenommen. J. McDowell betont dabei 1994 die Vorgängigkeit der kollektiv erzeugten geistigen Welt der Gründe vor jedem individuellen Leben. Jeder Mensch wird in eine bereits bestehende symbolische und in sich inferenziell geordnete Welt geboren: »In being initiated into a language, a human being is introduced into something that already embodies putatively rational linkages between concepts, putatively constitutive of the layout of the space of reasons, before she comes on the scene. [...] Human beings mature into being home in the space of reasons or, what comes to the same thing, living their lives in the world; we can make sense of that by noting that the language into which a

human being is first initiated stands over against her as a priori embodiment of mindedness, of the possibility of an orientation to the world«.[254]

Die individuelle Menschwerdung vollzieht sich damit durch die sukzessive eigene Integration in den Raum der Gründe, durch die Entwicklung der Fähigkeit zur Begründung eigener Handlungen und zum Handeln aus Gründen. Nach D. Sturma manifestiert sich darin die »menschliche Grundbefähigung zum personalen Leben«.[255] Teil dieses Lebens in einem Raum von Gründen ist es auch, dass der Mensch, im Gegensatz zum Tier, ein legitimer Adressat von Vorwürfen und Anklagen ist. Aufgrund seines Selbstbewusstseins und seiner »Überlegungsfähigkeit« ist der Mensch, in den Worten E. Tugendhats, im Gegensatz zu »anderen Tieren«, »sich als Denkender in einem Spielraum von Stellungnahmen bewußt«.[256] Dieses Bewusstsein eines Spielraums mache den Menschen zu einem »Ich-Sager«; die Menschen seien damit »die Tiere, die sich selbst und gegenseitig Vorhaltungen machen können«.[257]

Befreiung von der Teleologie des Organischen

Eine Konsequenz des Lebens in dem sprachlich verfassten Raum der Gründe ist die damit verbundene Möglichkeit der Lösung des Handelns von den unmittelbaren vitalen Bedürfnissen. Möglich ist damit auch eine Distanzierung oder sogar Befreiung von der funktionalen Ordnung der Biologie, die auf eine Maximierung der Reproduktion ausgerichtet ist. Seit der Antike wird diese Möglichkeit für den Menschen bestimmt und seit der Neuzeit mit den Begriffen der *Freiheit* und *Autonomie* benannt (vgl. Tab. 175). Der Mensch gilt als das sich selbst gestaltende Lebewesen, sein Wesen wird in seiner Fähigkeit zur Distanzierung von dem Vorgegebenen, dem Vermögen, sich selbst Gesetze geben zu können, gesehen. Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts wird diese Fähigkeit in scharfer Entgegensetzung zum Leben der Tiere beschrieben. So stellt E. Rothacker 1941 polarisierend einander gegenüber: die »animalisch-eshafte Drangnähe« des Tieres und die »ichhafte objektivierende Distanz« des Menschen; er formuliert die Gleichung »Mensch : Tier = Distanz : Drang«.[258]

Herausgearbeitet wird die Befreiung des Menschen von der Teleologie des Organischen in sehr unterschiedlichen argumentativen Kontexten. Ende des 18. Jahrhunderts ist es etwa I. Kant, der in dem bewussten Setzen von Zwecken ein spezifisch menschliches Vermögen sieht (vgl. Tab. 175). In diesem Sinne bemerkt auch H.F. Autenrieth 1802, der Mensch sei dadurch bestimmt, dass seine Handlungen im Gegensatz zu den Bewegungen der Tiere nicht allein auf »körperliches Wohlseyn und Entfernung von körperlichem Uebelbefinden« gerichtet seien, sondern dass der »Zweck« menschlicher Handlungen vielfach »nichts mehr mit einem Streben nach körperlichem Wohlbefinden, seiner Natur nach, gemein hat; oft diesem Streben widerspricht«.[259]

Vor ganz anderem theoretischen Hintergrund argumentiert in den 1860er Jahren A.R. Wallace, der Mitbegründer der Evolutionstheorie, wenn er behauptet, sowohl bestimmte körperliche Merkmale des Menschen (z.B. seine Stimme und seine Hände) als auch seine mentalen Fähigkeiten (z.B. das abstrakte Denken und die Moral) hätten nicht durch Natürliche Selektion entstehen können. Wallace ist dieser Auffassung, weil er diese Merkmale des Menschen für nicht nützlich im Sinne einer biologischen Funktionalität hält – weder für das Individuum, noch für die Gruppe, in der er lebt: »The utilitarian hypothesis (which is the theory of natural selection applied to the mind) seems inadequate to account for the development of the moral sense«[260]. Nicht nur hinsichtlich der Entstehung einzelner Merkmale, auch im Hinblick auf die Mechanismen, die in der Kulturentwicklung des Menschen wirksam sind, hält Wallace die biologische Selektion für nicht ausschlaggebend. Denn er stellt fest, dass Moralität und auch Intelligenz nicht unbedingt diejenigen Menschen auszeichnet, die im Leben am besten fortkommen und sich am schnellsten fortpflanzen – und doch sei die Kulturentwicklung auf eine Erhöhung der Moralität und Intelligenz gerichtet: »it is indisputably the mediocre, if not the low, both as regards morality and intelligence, who succeed best in life and multiply fastest. Yet there is undoubtedly an advance – on the whole a steady and a permanent one – both in the influence on public opinion of a high morality, and in the general desire for intellectual elevation«[261]. Diese mentalen Fähigkeiten und sozialen Institutionen haben es nach Wallace dem Menschen ermöglicht, dem Mechanismus der natürlichen Selektion zu entkommen (»Man has […] escaped ›natural selection‹«[262]). L. Büchner spricht im Anschluss daran deutlich von einer *Befreiung des Menschen von der Selektion*: Es »befreit sich der Mensch nach und nach […] selbst von der die ganze übrige Natur beherrschenden natürlichen Zuchtwahl«.[263] Wallace sieht in der Befreiung des Menschen von der die übrige organische Natur beherrschenden Selektion eine Art Beweis für die Existenz höherer Wesen, von denen die intellektuelle und moralische Ausrichtung des Menschen herrührt (»the surest proof that there are other and higher existences than ourselves«[264]). Bereits Wallaces Zeitgenossen stellen aber auch die Selektionsbefreiung des Men-

schen in einen natürlichen Entwicklungskontext. Ohne spiritistischen Spekulationen zuzuneigen, propagiert T. H. Huxley am Ende des 19. Jahrhunderts eine scharfe Opposition zwischen der Natur auf der einen und dem Menschen auf der anderen Seite. Vor allem die Prinzipien des ethischen Handelns, die für den Menschen kennzeichnend seien, lassen sich nach Huxley in keiner Weise aus der Natur ableiten.[265]

P. Alsberg spricht 1922 in diesem Zusammenhang von dem Prinzip der ***Körperausschaltung***[266] und der ***Naturbefreiung***[267], die die *Sonderstellung*[268] des Menschen im Bereich des Organischen begründen. Während die Tiere nach Alsberg dem »Körperprinzip« unterliegen, sei es dem Menschen v.a. durch seinen Einsatz von Werkzeugen – z.B. seiner »außerkörperlichen Abwehrmethoden«[269] mittels des Werfens von Steinen – gelungen, seine biologischen Funktionen von seiner körperlichen Verfassung unabhängig zu machen: »Das Entwicklungsprinzip des Tieres ist das Prinzip der Körperanpassung (Körperfortbildung), das Entwicklungsprinzip des Menschen ist das Prinzip der Körperausschaltung vermittels künstlicher Werkzeuge«[270].

E.A. Hooton bringt einen ähnlichen Gedanken 1937 auf den Begriff, indem er es für ein Charakteristikum des Menschen hält, sich von der *Umweltdetermination* (↑Umwelt) befreit zu haben, die die Evolution der nichtmenschlichen Lebewesen beherrscht: »Infra-primate evolution is characterized by passivity of the organism, which evolves through a sort of environmental determinism. In man, on the contrary, evolution has become autodirective. The balance of power has shifted from the environment to the organism. […] Natural selection has been tossed out of the saddle and is prostrate somewhere back in the muck«.[271] In Bezug auf die Entwicklung des Menschen spricht Hooton von der *selbstgerichteten Evolution* (»autodirective evolution«).[272]

Für H. Miller ist es 1964 die durch das Leben in der Gruppe erzeugte Isolation gegenüber dem Selektionsdruck, die eine Entwicklung nach anderen Prinzipien in Gang gesetzt hat als denen der Natürlichen Selektion: »Through their efficient nurture of progeny, human populations secure their repeated regeneration not by fitting individuals to meet external conditions but by removing them from these; for here the effective environment of the group has come to be nothing else than the group itself«[273]. Nach Miller hat das Sozialleben des Menschen um den Einzelnen eine schützende Hülle oder einen Muff erzeugt, der ihn gegenüber dem Druck der Selektion isoliert. Die schützende Isolation kommt dabei v.a. den jungen, in der Entwicklung befindlichen Individuen zu Gute (»insulating the growing generations from all selective pressures«[274]). Der Prozess der Menschwerdung besteht demnach also in einer Befreiung vom Selektionsdruck (einer *Selektionsausschaltung*), die Miller als eine Domestikation beschreibt und daher statt vom *Homo sapiens* vom *Homo ultradomesticus* spricht. Durch die Veränderung seiner Umwelt schaffe der Mensch sich seine eigene Nische, der er sich anpasse. Die Selektion, der er unterliegt, kann daher als eine *Selbstselektion* (↑Selektion) beschrieben werden. (Vollständig ausgeschaltet ist die biologische Selektion auch beim Menschen nicht. Sie ist bei ihm v.a. pränatal wirksam.) Weil aber auch andere Organismen als der Mensch sich gegenüber dem direkten Einfluss der Umwelt zu isolieren versuchen – wie Miller selbst bemerkt[275] –, kann die Isolation als solche noch nicht als ein spezifisches Humanum gelten.

Homo fines-deligens?

Die Isolation gegenüber Selektionsdrücken macht allerdings eine Entwicklung möglich, an deren Ende andere Zweckorientierungen des Handelns stehen als die in der organischen Natur durchgängig angestrebten: Sie ermöglicht die Emanzipation von dem universalen biologischen Zweck der Fitnessmaximierung durch Reproduktion. Diese Emanzipation ist ein für das Leben des Menschen im Vergleich zu dem der Tiere zentrales Moment. In Bezug auf den Menschen ist die Evolution der Lebewesen damit als ein Prozess zu verstehen, der in der sukzessiven komparativen Steigerung eines Merkmals von Lebewesen – ihrer Fitness – bestand, bis diese Perfektionierung dazu führte, dass es sich selbst aufhob. Der Grund für diese Selbstaufhebung der Fitnessmaximierung besteht offenbar darin, dass der biologische Zweck der (komparativen) Fitnesssteigerung durch ein Mittel erfolgte, das sich so weit verselbständigte, bis es sich dem biologischen Zweck, dem es diente, nicht mehr unterordnen ließ. Dieses ursprüngliche biologische Mittel, das kultureller Zweck geworden ist, ist die Fähigkeit zur Flexibilität und zur Distanzierung von den unmittelbaren biologischen Bedürfnissen. Sie kulminiert in der kulturellen Selbstgestaltung, wie sie dem Menschen möglich ist. Die Flexibilität in Bezug auf die Erreichung der biologischen Zwecke, die als Mittel der Fitnessmaximierung eine fortschreitende Emanzipation von den Widrigkeiten der Umwelt bedeutete, mündete in eine *Emanzipation von der funktionalen Ordnung des Lebens selbst*, d.h. von der Universalität der Fitnessmaximierung.

Die nicht-menschlichen Lebewesen unterscheiden sich voneinander in den Mitteln, mit denen sie die

immer gleichen Ziele verfolgen; der Mensch unterscheidet sich von ihnen in der Variation nicht nur der Mittel, sondern auch der Ziele. Auf den Begriff gebracht werden diese Entwicklungsverhältnisse zu Beginn des 20. Jahrhunderts durch G. Simmel mit seiner These, in der Kulturentwicklung des Menschen liege eine »große Axendrehung des Lebens« vor.[276] Mit Simmel lässt sich daher sagen, der Mensch sei sich »seiner Teleologie am wenigsten gewiß« oder »das unzweckmäßige Wesen«: »Der Mensch hat eine Existenzstufe erlangt, die über dem Zweck steht. Es ist sein eigentlicher Wert, daß er zwecklos handeln kann« (vgl. Tab. 175).[277]

Die Achsendrehung betrifft die teleologische Orientierung des menschlichen Handelns: Worauf die Tiere funktional durchgängig als Ziele ihres Verhaltens ausgerichtet sind, ihre Selbsterhaltung und Fortpflanzung, kann für den Menschen den Status eines bloßen Mittels erhalten; und was umgekehrt den Tieren Mittel für ihre biologischen Ziele ist, kann für den Menschen zum Zweck werden. In biologischer, d.h. funktionaler Hinsicht ist der Mensch also ein umgedrehtes Tier: *Homo fines-invertens*, das sich seine Zwecke frei setzen kann: *Homo fines-deligens*.

Verbunden mit dieser Bestimmung ist auch die Beschränkung echter Kreativität auf den Bereich des Menschen. Für M. Bunge gehört es zu den Definitionsmerkmalen einer Gemeinschaft als ›menschlich‹, dass diese Mitglieder habe, die *absolut kreativ* (»absolutely creative (original)«) sind.[278] Wird auch Tieren eine Kreativität zugesprochen, so ist diese doch eine bloße Kreativität der Mittel und bleibt bezogen auf die für die Definition von ›Tier‹ essenzielle funktionale Ausrichtung auf Überleben und Fortpflanzung. Es kann vor diesem Hintergrund als ein zentrales Merkmal des Menschen gelten, eine Zweckkreativität zu entfalten, die darin besteht, neben den biologischen Zwecken des Überlebens und Fortpflanzens andere Zwecke zu setzen und systematisch zu verfolgen.[279] Der Mensch ist also insofern einzigartig, als die sozial und kulturell etablierten Zwecke für die Determination seines Verhaltens einflussreicher werden können als die biologischen (Goldschmidt 1993: »A major point of difference between mankind and other animals is the human capacity to draw its behavioural motivation from the community to supplement or even over-ride biologically driven behaviour«[280]; vgl. auch Irons 1997: »I take it as abundantly clear that, in modern societies, cultural success either lowers reproduction or has no effect on reproduction«[281]).

»das Tier auf Umwegen schlechthin«

Ihren Ausdruck findet die menschliche Zweckkreativität, d.h. seine Freiheit vom biologischen Imperativ zur Fitnessmaximierung, nicht zuletzt in der Pluralität der menschlichen Kulturen und der Individualität des Menschseins. Mit E.M. Cioran lässt sich vom Menschen sagen: »Inmitten der Unzahl seiner Attribute erscheint er als das denkbar unbestimmteste aller Wesen. Gehen die Tiere geradewegs auf ihr Ziel zu, so verliert *er* sich auf Umwegen: er ist das Tier auf Umwegen schlechthin«.[282]

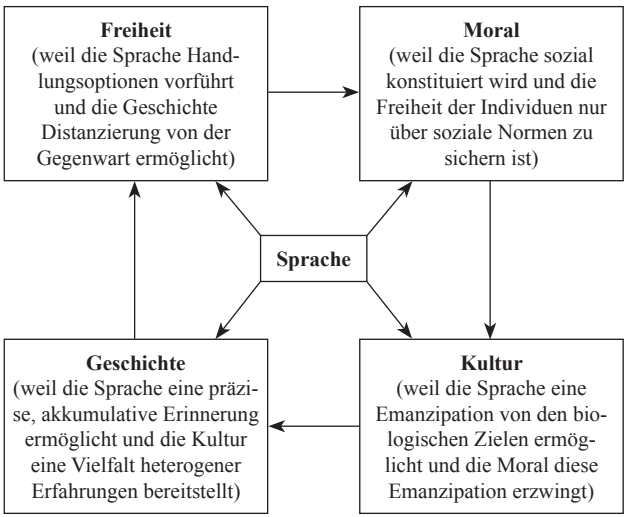


Abb. 289. Ein Bündel charakteristischer Merkmale des Menschen und deren Abhängigkeitsbeziehungen untereinander, die eine gegenseitige Stabilisierung der Merkmale bedingen.

Ende und Aktualität der Frage nach dem Wesen

Antworten auf die Frage nach dem Wesen des Menschen, die auf eine definitive Bestimmung zielen, sind in der Gegenwart allerdings selten geworden. Wie in vielen anderen Bereichen tritt auch in der wissenschaftlichen Anthropologie die Frage nach dem ›Was ist?‹ zugunsten der Frage nach dem ›Wie?‹ zurück (die von K.R. Popper 1957 diagnostizierte Ablösung des »methodologischen Essentialismus« durch den »methodologischen Nominalismus«[283]). In Publikationen, die an eine weitere Öffentlichkeit gerichtet sind, hält sich die Frage ›Was ist der Mensch?‹ aber zumindest als beliebte Titelfrage.[284] Die Antworten, die etwa im »Humanprojekt« der ›Berlin-Brandenburgischen Akademie der Wissenschaften‹ im Jahr 2008 auf diese Frage gegeben werden, zielen aber vielfach bewusst ge-

rade an der Frage vorbei: »Hinter Fragen dieser Art wittere ich mangelndes Interesse für die konkrete Vielfalt der jeweils ›lebendigen Individuen‹« (F. Cerutti); »It is widely agreed nowadays that we should not expect to find an absolute difference between humans and other animals« (J. Dupré); »Die Frage danach, was der Mensch ist, weist die Psychologie als unbeantwortbar zurück« (A. Freund).[285] Die Frage erscheint manchen bereits in ihrer knappen Form als eine Provokation; es zeige sich darin ein »herrisch auftretendes Definitionsbegehren« (J. Mittelstraß).[286] H. Schnädelbach ist 1989 der Auffassung, die Frage ›Was ist der Mensch?‹ sei keine wissenschaftliche Frage, weil sie keinen einheitlichen Forschungsgegenstand konstituiere. Weil der Mensch eine Kategorie zwischen den Disziplinen ist, konstatiert Schnädelbach, dass die wissenschaftlichen Antworten auf die Frage »bloße Anwendungen dessen sind, was die jeweiligen Leitwissenschaften (Biologie, Evolutionstheorie, Ökologie, Geschichte, Sozialwissenschaften) in ihrem jeweiligen Kernbereich viel genauer wissen«.[287] In der wissenschaftlichen Darstellung bilde der Mensch daher ein »bloßes Epiphänomen des anderweitig viel zuverlässiger Erforschten«.[288]

Es ist also offenbar nicht zeitgemäß, nach den Wesensdifferenzen zwischen Menschen und Tieren oder Menschen und Maschinen zu suchen. Dies gilt, weil die Grenzen begrifflich und sachlich unscharf werden: begrifflich v.a. hinsichtlich der Mensch-Tier-Differenz durch den Verlust der traditionsreichen Konzepte wie ›Kultur‹, ›Geist‹ und ›Sprache‹ in ihrer Rolle als Grenzbegriffe (s.u.) sowie sachlich hinsichtlich der Mensch-Maschinen-Differenz durch die zunehmende körperliche Verschmelzung dieser ehemals getrennten Welten (durch Prothesen, Schrittmacher, Neuroenhancer etc.).

Zeitgemäß ist es folglich, Visionen über »Anthropotechnik« (P. Sloterdijk 1999[289]) und eine zukünftige selbst gesteuerte Evolution des Menschen zu entwickeln. Das Zeitalter des »Posthumanismus«, in dem der Schritt vom *Homo sapiens* zum »Homo s@piens« (R. Kurzweil 1999[290]) vollzogen sein wird, soll den Abschied von der labilen, verderblichen »Wetware« der biologischen Systeme bringen. An ihre Stelle sollen alterslose und aus Sicherheitskopien jederzeit wieder belebbare digitale Menschen treten, die über eine vielfach höhere kognitive und damit auch soziale, ethische und ästhetische Kompetenz als der biologische Mensch verfügen. Vorgeschlagen wird eine solche Vision des ewigen Lebens als Ergebnis der Verschmelzung von Computer- und Biotechnologie bereits 1981 durch R. Jastrow.[291]

Bewusster Definitionsverzicht

Die diagnostizierte Undefinierbarkeit des Menschen ergibt sich damit aus der Dynamik seiner Selbstgestaltung: Weil der Mensch seine Welt beständig verändert, seine Identität aber erst in dieser Welt entsteht, verändert er auch beständig sich selbst.[292] Als Resümee aus den vielfältigen Definitionsversuchen des Menschen wird daher der Schluss gezogen, dass die Tatsache der Undefinierbarkeit des Menschen sein zentrales Definitionsmerkmal ausmacht.[293] Zu diesem Schluss gelangt M. Scheler in seiner Philosophischen Anthropologie bereits 1915: »gerade die Undefinierbarkeit gehört zum Wesen des Menschen. Er ist […] ein ewiges ›Hinaus‹ des Lebens über sich selbst«.[294] Diese Definitionslosigkeit hält Scheler für ein Kennzeichen der Moderne; 1929 schriebt er: »Wir sind in der ungefähr zehntausendjährigen Geschichte das erste Zeitalter, in dem sich der Mensch völlig und restlos ›problematisch‹ geworden ist; in dem er *nicht* mehr weiß, was er ist; zugleich aber auch *weiß*, *daß* er es nicht weiß«.[295] Als Reaktion auf die Bestimmungsversuche des Menschenbegriffs in der Philosophischen Anthropologie der 1920er Jahre zieht auch G. Anders die Konsequenz: »Das Wesen des Menschen besteht darin, daß er kein Wesen hat«[296] (1937: »l'artificialité est la nature de l'homme et son essence est l'instabilité«; »l'essence de l'homme consiste effectivement en sa non-fixité«[297]). Bis in die Gegenwart findet sich diese Auffassung in vielen Variationen formuliert. So heißt es 1940 bei J. Ortega y Gasset: »Der Mensch hat keine Natur [naturaleza]. Was er hat, ist Geschichte [historia], denn Geschichtlichkeit ist die Seinsweise eines Wesens, das ganz grundlegend und radikal Beweglichkeit und Veränderung ist«.[298] J. Habermas schreibt 1958: »›den‹ Menschen gibt es so wenig wie ›die‹ Sprache. Weil Menschen sich erst zu dem machen, was sie sind, und das, den Umständen nach, je auf eine andere Weise, gibt es sehr wohl Gesellschaften oder Kulturen, über die sich, wie über Pflanzenarten oder Tiergattungen, allgemeine Aussagen machen lassen; aber nicht über ›den‹ Menschen«.[299] Und T.W. Adorno behauptet 1966: »Was der Mensch sei, läßt sich nicht angeben«.[300] In diesem Verdikt sieht Adorno keine »besonders erhabene Anthropologie sondern ein Veto gegen jegliche«.[301]

Seit den 1960er Jahren wird die Suche nach einer Essenz des Menschen grundsätzlich kritisiert und in seiner historischen Bedingtheit als ein »Diskurs« relativiert. Nach M. Foucault besteht eine Inkompatibilität zwischen dem klassischen Diskurs, der sich um »Repräsentationen« bemüht, und der Existenzweise des Menschen.[302] »Der Mensch« bildet für Foucault

Anatomie	
Anzahl der Zelltypen	210
Anzahl der Knochen	212
Anzahl der Haare	10^5
Anzahl der Zellen	10^{13}
Anzahl der endosymbiotischen Organismen (Bakterien im Darm)	10^{14}
addierte Länge der DNA-Fäden in einer diploiden Zelle	1,8 m
Länge der Blutgefäße	1.500 km
Anzahl Nervenzellen im Gehirn	10^{10}
Anzahl Synapsen im Gehirn	10^{12}
Länge aller Nervenfasern	10^6 km
Hautoberfläche	1,5-1,8m^2
Gewichtsanteil der Elemente	O: 63%, C: 20% H: 10%, N: 3%
Physiologie	
täglicher Energiebedarf	10.000 kJ
täglich geatmete Luftmenge	10.000 l
Anzahl der pro Sekunde auf- und abgebauten Zellen	10^7
Zeitraum, in dem alle Zellmembranen des Körpers ersetzt sind	20 Tage
Anzahl unterscheidbarer Farbtöne	200
Anzahl unterscheidbarer Düfte	10.000
Anzahl der Stellen der Zahl Pi, die Akira Haraguchi aufsagen konnte	100.000
Genetik	
Anzahl der Basenpaare der DNA	$3x10^9$
Anzahl proteinkodierendender Gene	23.000
Anteil proteinkodierender Gene an DNA (Exons)	3%
Anzahl kodierter Proteine	500.000
Anteil viraler DNA im Genom	9%
genetische Übereinstimmung zweier beliebiger Menschen	99,9%
Anzahl Mutationen Eltern-Kind	60
Population	
Summe aller Individuen in der Geschichte	10^{11}
geschätzte Populationsgröße vor 2 Mio. Jahren (Individuen)	10.000
max. Wachstumsrate (1963)	2,19%
Evolution	
evolutionäres Alter (Jahre) (*Homo sapiens*)	195.000
genetischer Unterschied zum Schimpansen	0,6%
Kultur	
gegenwärtige Anzahl der Sprachen	5.000-7.000
Ethnien mit spezif. Kulturtradition	2.500-8.000
Indigene Völker (Territorialbezug)	4.000-5.000
Staaten	194
Kulturregionen, Zivilisationen	2-ca. 20

Tab. 179. Der Mensch in Zahlen (u.a. nach Kunsch, K. (1997/2007). Der Mensch in Zahlen; Antweiler, C. (2007). Was ist den Menschen gemeinsam?: 32).

nicht einen konstanten Gegenstand, sondern eine variable Größe in einem historisch kontingenten Diskurs und stellt somit eine »Erfindung« dar.[303] Dem Diskurs, der den Menschen hervorgebracht hat, schreibt Foucault ein junges Alter zu; ebenso wie der Mensch in diesem Diskurs erfunden wurde, kann er auch wieder verschwinden »wie am Meeresufer ein Gesicht aus Sand«.[304]

Gegen die Versuche, das »Wesen« oder die »Natur« des Menschen zu bestimmen, werden in den letzten Jahren auch Argumente angeführt, die aus der evolutionären Entstehung des Menschen abgeleitet werden. D. Hull argumentiert 1978, wenn biologische ↑Arten über den genealogischen Zusammenhalt von Individuen definiert werden, würde das Kriterium der Zugehörigkeit zu einer Art nicht mehr ein intrinsisches Merkmal von Individuen sein, sondern eine relationale Eigenschaft, so dass überhaupt keine intrinsische Wesensbestimmung mehr gegeben werden könne und es auch kein Wesen des Menschen gebe: »If species are interpreted as historical entities, then particular organisms belong in a particular species because they are part of that genealogical nexus, not because they possess any essential traits. No species has an essence in this sense. Hence there is no such thing as human nature«.[305] Es kann nach Hull zwar Merkmale geben, die zurzeit nur Mitgliedern der Art *Homo sapiens* zukommen; dies wäre aber ein bloß kontingentes Faktum zu einem Zeitpunkt der Evolution. Als historische Einheit könnten sich die Merkmale von Menschen ändern, ohne dass diese einer anderen Art zugerechnet werden müssten. Andere Vertreter der Auffassung, biologische Arten seien nicht als Klassen, sondern als Individuen zu verstehen, äußern ähnliche Meinungen (Ghiselin 1997: »What does evolution teach us about human nature? It tells us that human nature is a superstition«[306]). In seiner Kritik der »Evolutionären Psychologie« (↑Kulturwissenschaft) schließt sich D.J. Buller 2005 dieser Meinung an. Für Buller macht die Rede von der menschlichen Natur keinen Sinn, weil es keine universal und exklusiv den Menschen zukommenden Eigenschaften gebe (»strictly speaking, there are no characteristics that are universally distributed among all and only human beings«).[307] Die Auffassung von menschlichen Universalien sei auch grundsätzlich mit einem evolutionären Verständnis der menschlichen Art nicht vereinbar.[308]

Die evolutionäre Entstehung des Menschen muss aber andererseits nicht gegen die Anerkennung von allgemeinen Aussagen über den Menschen sprechen. Trotz der großen Variation in psychischen Eigenschaften kann es hier ebenso Gemeinsamkeiten im

Vergleich zu anderen Arten geben wie im Bereich der Anatomie und Physiologie.[309] Außerdem ist es nicht ohne weiteres klar, warum die Kategorie ›Mensch‹ als biologische Spezies verstanden werden sollte. Der Begriff könnte auch als eine Lebensform bestimmt werden, die zwar auf der Erde in nur einer biologischen Spezies vorliegt, die aber prinzipiell in verschiedenen, unabhängig voneinander verlaufenden phylogenetischen Zusammenhängen entstehen kann, nämlich als die Lebensform von Organismen, die sich auf selbstgesetzte Ziele verpflichten sowie die Entscheidungen für ihr Handeln begründen und rechtfertigen können.

Eine solche Bestimmung des Menschen über seine Fähigkeit zur Zielsetzung und Freiheit (vgl. Tab. 175) kann auch eine Begründung für die Ablehnung einer »Natur« oder eines »Wesens« des Menschen liefern: Die Festlegung des Menschen auf ein Wesen ist prinzipiell ideologieverdächtig, weil die Wandelbarkeit, Distanzierungsfähigkeit von allem Überkommenen, den Menschen auszeichnet. Darin liegt aber selbstverständlich selbst eine Bestimmung: »Das Unwandelbare am Menschen ist seine Wandelbarkeit« (Böhme, Matussek & Müller 2000).[310]

Was den Menschen gemeinsam ist

In der Ethnologie werden die Gemeinsamkeiten der Menschen unter dem Titel der menschlichen *Universalien* diskutiert. Traditionell gibt es allerdings ein Vorbehalt unter Ethnologen, das Gemeinsame zu betonen. Herausgestellt werden in der Ethnologie vielmehr die Unterschiede zwischen den Kulturen; Ethnologen verstehen sich selbst traditionell als Advokaten der Vielfalt, nicht der Einheit der Menschheit.[311] Nicht beliebt ist die Rede von Universalien unter Ethnologen, weil damit idealisierende oder verdeckt normative Ansprüche verbunden sein können. Eine kleine Gruppe von Ethnologen hat sich des Themas aber immer angenommen. Erste Listen von Universalien stellt der Ethnologe G.P. Murdock seit 1945 auf (vgl. Tab. 181). Sie sind ausgehend von einer umfangreichen Übersicht über die Kulturen des Menschen gewonnen.

Ein verstärktes Interesse finden Universalien seit Ende der 1980er Jahre ausgehend von evolutionären Ansätzen in der Psychologie, die darauf zielen, den menschlichen Geist (»the human mind«) als ein aus einer Vielzahl von adaptierten Modulen zusammengesetztes Produkt der Evolution zu beschreiben.[312] Die Einheitlichkeit der Selektionsbedingungen in der langen, den menschlichen Geist prägenden Phase der Steinzeit habe bei allen Menschen ein in seinen Grundzügen einheitlich strukturiertes mentales

performativ
Spiel
Tanz
Musik
Rituale
Totenbetrauerung
Herstellung von Schmuck und Artefakten
Geschenke
Aggressionsbereitschaft und Gewalttätigkeit bei Männern

kognitiv
Sprache
Metapherngebrauch
Denken in logischen Relationen
Religion, Aberglaube und Kosmologie
Medizin

emotional
Grundemotionen von Freude, Traurigkeit, Wut, Furcht, Überraschung und Ekel
konstanter mimischer Ausdruck der Grundemotionen
Neid

zwischenmenschlich
Geschichtenerzählen
Klatsch
Humor
Lügen
Empathie
Zuweisen intentionaler Zustände (»theory of mind«)

moralisch
moralische Bewertungen
Schuldgefühle
Reziprozität
moralische Empörung, inklusive Rache
Strafen und Gesetze, u.a. gegen Mord und Vergewaltigung

sexuell
Geschlechtsstereotypien
geschlechtstypische Arbeitsteilung mit Kinderaufzucht als primär weibliche Angelegenheit
Eifersucht
Flirtverhalten
geschlechtstypische Partnerwahlkriterien (Männer: Status; Frauen: Jugend und Gesundheit)

sozial
Besitz
Gastfreundschaft
Familien mit Mutter und Kind als Kern
Nepotismus
Inzestscheu
Großmutter als Helferin bei der Kinderbetreuung

Tab. 180. Menschliche Universalien, d.h. kulturübergreifend vorkommende Eigenschaften, Vermögen und Einstellungen (geordnet und leicht verändert nach einer Liste von Chasiotis, A. (2007). Evolutionstheoretische Ansätze im Kulturvergleich. In: Trommsdorff, G. & Kornandt, H.-J. (Hg). Theorien und Methoden der kulturvergleichenden Psychologie, 179-219: 205).

age-grading	etiquette	joking	population policy
athletic sports	faith healing	kin-groups	postnatal care
bodily adornment	family	kinship nomenclature	pregnancy usages
calendar	feasting	language	property rights
cleanliness training	fire making	law	propitiation of supernatural beings
community organization	folklore	luck superstitions	puberty customs
cooking	food taboos	magic	religious ritual
cooperative labor	funeral rites	marriage	residence rules
cosmology	games	mealtimes	sexual restrictions
courtship	gestures	medicine	soul concepts
dancing	gift giving	modesty concerning natural functions	status differentiation
decorative art	government	mourning	surgery
divination	greetings	music	tool making
division of labor	hair styles	mythology	trade
dream interpretation	hospitality	numerals	visiting
education	housing	obstetrics	weaving
eschatology	hygiene	penal sanctions	weather control
ethics	incest taboos	personal names	
ethnobotany	inheritance rules		

Tab. 181. Offene Liste von 73 Universalien menschlicher Kulturen, die aufgrund eines umfassenden Kulturvergleichs ermittelt wurde. Die Universalien sind in alphabetischer Reihenfolge angeordnet, so dass der Eindruck einer sachlichen Systematik vermieden wird (nach Murdock, G.P. (1945). The common denominator of cultures. In Linton, R. (ed.). The Science of Man in the World Crisis, 123-142: 124).

System geformt (↑Kulturwissenschaft: Evolutionäre Psychologie).

Definiert werden kulturelle Universalien von Ethnologen allerdings auf der Ebene von Gesellschaften, nicht von Individuen (Brown 2004: »Human universals – of which hundreds have been identified – consist of those features of culture, society, language, behavior, and mind that, so far as the record has been examined, are found among all peoples known to ethnography and history«[313]; Antweiler 2007: »Universalien [sind] Merkmale oder Phänomene, die in allen Gesellschaften vertreten sind«[314]). Universalien müssen also nicht in allen Individuen, sondern nur in allen Kulturen instanziiert sein. Die Existenz von sprachunfähigen menschlichen Individuen spricht also z.B. nicht gegen die Annahme von Sprache als Universalie aller menschlichen Kulturen. In ethnologischen Studien werden Universalien in der Regel in empirischen Studien komparativ gewonnen. Nur vereinzelt wird mit ihnen der Anspruch verbunden, die Kategorie ›Mensch‹ zu definieren (Brown 2000: »human universals must play a part in understanding what it is to be human«[315]). Mit diesem Ziel könnte zwischen *essenziellen* (oder notwendigen) und *akzidentellen* (oder kontingenten) Universalien unterschieden werden; letztere wären dann Universalien, die den Typus oder die Lebensform ›Mensch‹ definieren (wie Sprache), im Gegensatz zu Universalien, die kontingenterweise zurzeit allen menschlichen Kulturen zukommen (wie Religion).

›Mensch‹ als Kategorie der Zuschreibung

Die Betonung, dass die Grenzen der Kategorie ›Mensch‹ nicht allein von Seiten der Naturwissenschaften gezogen werden können, sondern sich aus vielfältigen kulturellen Praxen und Aushandlungsprozessen ergeben, findet sich inzwischen auch bei Naturwissenschaftlern. ›Mensch‹ sei ein »kulturbezogener Zuschreibungsbegriff«, so H. Markl im Jahr 2001. Auch ein nicht mehr lebendes Individuum kann nach Markl als »Mitglied der Menschengemeinschaft« angesehen und als »Mensch« behandelt werden, insofern ihm eine Würde zugeschrieben und ihm mit Achtung begegnet werden kann.[316] Nicht alle Menschen, oder zumindest nicht alle Körper, die in bestimmten Kontexten als Menschen behandelt werden, wären danach also Lebewesen.

Diffusion des Humanen: Verlust aller Grenzbegriffe

Als Gattungswesen kann der Mensch tatsächlich an ein Ende kommen, wenn sein Körper und seine Psyche in die Hände von Ingenieuren gegeben werden, die diese nach beliebigen Vorgaben zielgerichtet gestalten. Im Kontext solcher Entwicklungen wird der Begriff ›Mensch‹ von einer ehemals normativ geschützten Kategorie zu einem diffusen, in seiner Anwendung unsicheren Konzept transformiert. Er markiert eher Problemfelder und provoziert offene Fragen, als dass er klare Orientierungen zu geben vermag. So kann der Begriff des Menschen kaum noch zu einem Sicherungsdiskurs beitragen, der übli-

1. fähig zur Lautsprache mit Grammatik und Syntax sowie mit Mitteilungsfunktion
2. fähig zur Bildung dauerhafter überfamiliärer Gemeinschaften
3. fähig zu dauerhaften persönlichen Beziehungen zu Verwandten und Nichtverwandten
4. fähig zur kulturellen, außergenetischen Übertragung (*transmission*) i.e.S.
5. fähig zur Werkzeugherstellung mittels hergestellter Werkzeuge (*intentional affordances, artifacts* i.e.S.)
6. fähig zur Verdinglichung von Sachverhalten (Begriffe für Eigenschaften von Objekten)
7. fähig zur Zeitvergegenwärtigung (→ Antizipation, Bedürfnisantizipation; → Bedürfniszurückstellung; → zukunftsorientierte kulturelle Variation (*constructed virtual future reality*); Zukunftsvorsorge
8. fähig und abhängig von Lernen mit echter Instruktion und Imitation i.e.S. (statt nur Emulationslernen)
9. fähig zu außerkörperlicher Tradierung von Wissen (Schrift, Monumente)
10. fähig zur Modifikation von Innovationen und generationsübergreifenden Akkumulation durch zuverlässige Weitergabe (*cumulative cultural evolution*, »Wagenhebereffekt«, *ratchet effect*)
11. fähig zur spontanen (nicht induzierten) Kommunikation mit arbiträren Symbolen
12. fähig zur Kommunikation i.e.S., d.h. unter der bewussten Annahme, dass man selbst Informationen hat, die andere nicht haben (*truly communicative*, *intentional teaching*)
13. fähig zur Kontrolle des Verhaltens und Verarbeitung psychischer Verunsicherungen
14. fähig ab dem 9. Lebensmonat zu Aktivitäten mit geteilter Aufmerksamkeit (*joint intentional activities*)
15. Verständnis anderer Personen als intentionale Akteure (soziale Kognition, *understanding conspecifics*; *emphronesis*), nüchtern (soziale Kognition) oder gefühlsmäßig (Einfühlung, Empathie); → Intersubjektivität/Perspektivenübernahme, → Instruktion)
16. fähig zu geteilter Intentionalität (*shared intentionality*) und kollektiv geteilter Intentionalität ab dem 3. bzw. 4. Lebensjahr → Kollaboration
17. fähig zur intendierten Instruktion, d.h. der Absicht, die Psyche (nicht nur das Verhalten) von Sozialpartnern zu beeinflussen (*second order intentionality*, *narrative thought*)
18. sprachliche Repräsentation früherer, gegenwärtig nicht räumlich präsenter und/oder zukünftiger Zustände und Konzepte; Geschichtsbewusstsein
19. Vermittlung zwischen Intelligenzmodulen (*cognitive fluidity*, *metarepresentation*)
20. komplexe Technologie (→ Möglichkeit des Überschusses, → Arbeitsteilung, → Hierarchie)
21. Arbeitsteilung
22. fähig zur Bildung großer Gesellschaften (deutlich größer als Populationen anderer höherer Primaten)
23. Möglichkeit der starken Veränderung der Umwelt → Selektionsdruckänderung
24. fähig der künstlichen langfristigen Beeinflussung von Lebewesen: Domestikation
25. Expressive Kultur in Form von Kunst, Musik, Performanz (Tanz)
26. sozial konstruierte Geschlechtskonzepte, -ideale und -rollen (*gender*)
27. Heimlichkeit des Geschlechtsverkehrs
28. häufig lebenslange (oft polygyne) Paarbindung; Tendenz zur Familiarisierung des Manns, hoher väterlicher Aufwand (*male paternal investment*)
29. fähig zur Empfängnisverhütung, bewussten Nichtfortpflanzung (→ potentiell gegen Tendenz der Maximierung der genetischen Repräsentation in der Folgegeneration)
30. fähig zur bewussten Selbsttötung (→ potentiell gegen Tendenz der Maximierung der genetischen Repräsentation in der Folgegeneration)
31. fähig zu Imagination, vielfältigem Spiel und Selbsttäuschung (*self-deception*)

Tab. 182. Charakteristika des Menschen. Der Pfeil (→) verweist auf wichtige Implikationen von Fähigkeiten *(nach verschiedenen Autoren; aus Antweiler, C. (2007/09). Was ist den Menschen gemeinsam? Über Kultur und Kulturen: 171).*

cherweise die Privilegierung menschlicher Gattungsmerkmale beinhaltete. Alle stabilen Unterscheidungen, die die traditionellen Antworten auf die Frage nach den Grenzen des Menschen unterstellen (geboren/ungeboren, lebendig/tot, Tier/Mensch, Mensch/Maschine: gezeugt/gemacht), sind in den letzten Jahrzehnten fraglich geworden (vgl. Tab. 183). Bezüglich dieser Oppositionspaare schien es bis ins 20. Jahrhundert hinein möglich, klare Differenzierungen vorzunehmen und die Sonderstellung des Menschen zu begründen. Unterdessen ist der Mensch einer immer radikaleren Kontingenz ausgesetzt, zunehmend von technischen Artefakten besiedelt und in seiner biologischen Substanz manipulierbar.[317]

Deutlichen Ausdruck findet die neue Unschärfe in Bezug auf den Menschen auf begrifflicher Ebene: Alle großen Wörter, die ehemals die Funktion hatten, den Menschen als eine distinkte und einmalige Spezies auszuzeichnen, erscheinen seit Ende des 20. Jahrhunderts als unbrauchbar im Hinblick auf diese Funktion. Angefangen mit den Konzepten des *Bewusstseins* und der *Sprache*, die schon spätestens seit dem 19. Jahrhundert auch auf Tiere bezogen werden, über die Begriffe *Sozialverhalten* und *Kultur*, die seit Mitte des 20. Jahrhunderts fest in der Sprache der Biologie verankert sind, sind es seit Ende des Jahrhunderts schließlich auch die Begriffe *Geist*, *Vernunft* und *Freiheit*, die als nicht mehr geeignet

		zeitliche Dimension der Grenze	
		Anfang	Ende
Typ des Menschseins	Mensch als Individuum	*Zeugung* (Embryonen)	*Tod* (Partialtod durch Organausfall)
	Mensch als Gattungswesen	*Tier-Mensch-Übergangsfeld* (Tierkulturen)	*technische Gestaltung der Körper* (»Cyborgs«)

Tab. 183. Kreuzklassifikation von vier Grenzbereichen des Menschen (in Klammern problematische Entitäten).

erscheinen, den Menschen exklusiv zu charakterisieren. Die Konzepte werden im Rahmen dieser Entwicklung nicht vollständig aufgegeben, sondern erfahren eine interne Differenzierung und Aspektierung: Nicht mehr ohne Einschränkungen, sondern nur in jeweils spezifischer Hinsicht scheinen ›Bewusstsein‹, ›Sprache‹, ›Sozialität‹, ›Kultur‹, ›Geist‹, ›Vernunft‹ und ›Freiheit‹ den Menschen bestimmen zu können – in anderer Hinsicht werden sie aber gerade auch auf andere Lebensformen angewandt oder gänzlich abgelehnt (wie etwa ›Freiheit‹ von manchen Hirnforschern). Die zunächst noch schleichend sich vollziehenden Begriffsverschiebungen haben dabei ein Potenzial der weit reichenden Transformation kultureller Praktiken – und sind umgekehrt gerade Ausdruck einer sich vollziehenden kulturellen Transformation, die sich z.B. in den kommunikativ intensiv geführten, emotional aufgeladenen und ökonomisch zweckfreien Gemeinschaften mit Haustieren oder in Praktiken des Schutzes von Pflanzen und Tieren um ihrer selbst willen manifestiert.

Als Folge dieser Entwicklung ist es in der Gegenwart nicht wenig verbreitet, ›Mensch‹ und ›Tier‹ nicht als ein begriffliches Gegensatzpaar zu verstehen, sondern den Menschen selbst als ein Tier zu begreifen, wenn auch ein besonderes (Tinbergen 1951: »Auch der Mensch ist ein Tier. Es ist eine beachtliche und in vieler Hinsicht einzigartige Art, aber ein Tier ist er doch«[318]). Ausdruck findet dies in den selbst unter Philosophen geläufig gewordenen Redeweisen von »dem Menschen und anderen Tieren« (E. Tugendhat 2003[319]), den Menschen als »Tieren unter anderen Tieren« (M. Wild 2006[320]) oder dem »menschlichen Tier« (C. Taylor 1977[321]). Der Verlust der »anthropologischen Differenz«, d.h. der kategorialen Verschiedenheit von Mensch und Tier, wird damit ausdrücklich auch in der Disziplin begrüßt, in der es um begriffliche Differenzierung geht. Als unbedenklich erscheint die Redeweise vielleicht auch deswegen, weil sie aus dem Englischen übernommen ist, in dem ›animal‹ allerdings eine andere (umfassendere) Bedeutung hat als ›Tier‹, weil es daneben noch andere Bezeichnungen für Tiere gibt, z.B. ›beast‹ oder ›brute‹ (und ›the human beast‹ oder ›the human brute‹ hat einen deutlich anderen Klang als ›the human animal‹; s.o.: ›animal rationale‹).[322]

Der Menschenbegriff als kritische Ressource

Die gegenwärtige begriffliche Entdifferenzierung ist vielleicht nur vor einem Hintergrund denkbar, in dem die Differenzen auf anderem als begrifflichem Wege aufrecht erhalten werden. In vielen kulturellen Praktiken ist eine scharfe Abgrenzung von Mensch und Tier selbstverständlich. Die *Überwachung der Grenze* (»policing the boundary«[323]) zwischen Mensch und Tier erfolgt also inzwischen auf andere Weise als durch die großen traditionsreichen Begriffe. Wenn auch begrifflich nicht mehr klar stabilisiert, bezieht sich die Vorstellung des Menschen doch noch auf eine Einheit, die eine Perspektive der Gleichheit unter Beteiligten und die Etablierung einer Rechte- und Schutzgemeinschaft begründet. Der Begriff sollte in dieser Hinsicht auch begrifflich als eine kritische Ressource angesehen werden.

Welche Rolle dafür die traditionsreichen Grenzbegriffe spielen können, ist ungewiss. Gegenwärtig werden ›Kultur‹, ›Geist‹, ›Sprache‹ und ›Intelligenz‹ meist in der Weise zu operationalisieren versucht, dass sie auf die empirische Forschung an Tieren anwendbar sind und die mit den Begriffen bezeichneten Vermögen damit zumindest in Graduierungen auch nicht-menschlichen Lebewesen zugeschrieben werden können. Nur noch selten wird dafür argumentiert, diese Ausdrücke ausgehend von ihrer Grenzfunktion zu bestimmen und sie somit als Begriffe zu verstehen, die den Bereich des Menschlichen zu definieren vermögen. Möglich wäre ein solcher Weg: ›Kultur‹, ›Geist‹, ›Sprache‹ und ›Intelligenz‹ könnten dann genau das bezeichnen, was die Welt des Menschen gegenüber dem Verhalten der Tiere auszeichnet (M. Cartmill 1990: »What we mean by the word ›intelligence‹ is whatever distinguishes the human mind from those of beasts [; …] what we mean by ›language‹ is whatever substantiates the judgement that nonhuman animals are unable to talk«[324]). Mit dieser argumentativen Strategie hätten die großen Begriffe

einen über die Zeit wechselnden empirischen Gehalt: Nachdem bei manchen Tieren z.B. die Fähigkeit zur Werkzeugherstellung beobachtet wurde, könnte diese Tätigkeit keine wesentliche Komponente zur Bestimmung des Begriffs ›Kultur‹ mehr sein.

Anthropologie

Einen ›Anthropologen‹ (griech. »ἀνθρωπολόγος«) kennt schon Aristoteles.[325] Er versteht das Wort aber nicht im heutigen Sinn zur Bezeichnung des wissenschaftlichen Studiums des Menschen, sondern meint damit einfach einen redseligen Menschen. In der hellenistischen Epoche der griechischen Philosophie gewinnt der Ausdruck eine theologische Bedeutung, die sich bis ins 17. Jahrhundert erhält (z.B. noch 1686 bei Leibniz[326]).[327]

Von der Anthropologie als selbständiger Lehre vom Menschen kann erst seit der Neuzeit die Rede sein. Ältere Aussagen sind nur als unzusammenhängende Elemente der späteren Lehre identifizierbar. Aristoteles handelt an verschiedenen Stellen seines Werkes von dem Menschen, u.a. in der Schrift über die Seele, in der Rhetorik, in der Politik und in der Tiergeschichte. Eine für die antiken Auffassungen des Menschen besonders einflussreiche Lehre Aristoteles' betrifft seine Typisierungen von Charakteren in der Rhetorik.[328] Die Charakterlehre wird von Theophrast ausgebaut[329] und erscheint später unter dem Einfluss der hippokratischen Medizin abgewandelt bei Galen in der Lehre der vier Temperamente[330]. Ebenso wenig wie in der Antike entwickelt sich im Mittelalter eine einheitliche Anthropologie; es werden seit der Frühscholastik lediglich einzelne Traktate über den Menschen geschrieben.[331]

Seit Beginn des 16. Jahrhunderts etabliert sich eine Disziplin, die sich selbst ›Anthropologie‹ nennt, als allgemeine Lehre vom Menschen.[332] I. Kant kennt zwei Teile der Anthropologie: eine »physiologische«, die danach fragt, »was die Natur aus dem Menschen macht« und eine »pragmatische«, die auszuarbeiten er allein als philosophisches Unterfangen betrachtet, und die er sich zur Aufgabe macht. Ihr Gegenstand ist die Frage, was der Mensch »als freihandelndes Wesen aus sich selber macht oder machen kann und soll«.[333] Als eine solche Pflichtenlehre gerät die Anthropologie in eine Konkurrenzstellung zur Ethik. Sie wird in dieser Rolle, wie es O. Marquard 1971 formuliert, »subaltern«, wenn nicht »überflüssig«.[334]

Die herrschende Bedeutung von ›Anthropologie‹ wird damit im 19. Jahrhundert auch nicht die philosophische, sondern die physiologisch-biologische. 1914 definiert R. Martin: »Die Anthropologie ist die Naturgeschichte der Hominiden in ihrer zeitlichen und räumlichen Ausdehnung«; ihr Gegenstand sei lediglich die »Physis der Hominiden«.[335] Viele schließen sich solchen Definitionen an, knapp z.B. 1931 E. Fischer: »Anthropologie ist die Naturwissenschaft der Hominiden«.[336]

Besonders im deutschsprachigen Raum etabliert sich daneben in den 1920er Jahren die *Philosophische Anthropologie*, als deren Hauptvertreter M. Scheler, H. Plessner und A. Gehlen gelten. Im englischen Sprachraum wird die Anthropologie im 20. Jahrhundert zunehmend mit der Ethnologie identifiziert: Als »cultural anthropology« untersucht sie insbesondere die Kultur der schriftlosen Völker und wird damit parallel zu den »humanities« als der Kulturwissenschaft der Schriftvölker behandelt (so bereits 1908 von R.R. Merrett).[337] In einem Ländervergleich stellt I. Schwidetzky 1974 fest, dass die Anthropologie in den süd- und osteuropäischen Ländern fast ausschließlich naturwissenschaftlich verstanden wird, während in Mitteleuropa die Philosophische Anthropologie weiterhin (zumindest soweit es sich in den Lexikondefinitionen widerspiegelt) einflussreich ist.[338]

In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts nehmen »rassenkundliche« Untersuchungen einen breiten Raum in der Anthropologie ein.[339] Im Mittelpunkt des Interesses steht dabei die Variabilität des Menschen und ihre Klassifikation in diskrete Typen. Bis in die Gegenwart zeigt sich dieses Interesse in dem Verweis auf Variationsanalysen als einem wesentlichen Element der Anthropologie. 1974 geben führende deutsche Anthropologen folgende »operationale Definition«: »Als anthropologisch sollen alle Arbeiten klassifiziert werden, die sich mit der Variabilität normaler biologischer Merkmale der Hominiden befassen«.[340] Unter Berücksichtigung des für die Anthropologie stets maßgeblichen Tier-Mensch-Vergleichs definiert R. Knußmann 1980/96 in seinem verbreiteten Lehrbuch der Anthropologie: »Gegenstände der (biologischen) Anthropologie sind die Deskription und Kausalanalyse der Variabilität innerhalb der Hominiden sowie der Vergleich des Menschen mit dem Tier, soweit sich diese Aufgaben auf nicht-pathologische und mit naturwissenschaftlichen Mitteln faßbare Merkmale beziehen«.[341]

Durch ihr vorherrschendes Interesse an der Variabilität innerhalb der Spezies könnte die Anthropologie von der Humanethologie (↑Ethologie) unterschieden werden: Zwar wird der Mensch auch in der Ethologie unter vergleichender Perspektive behandelt, im Mittelpunkt stehen dabei aber die stereotypen Ausdrucksformen. So ist der vergleichende Ethologe I.

Eibl-Eibesfeldt 1967/80 der Auffassung, es »spürt die Verhaltensforschung weniger den Rassenunterschieden als den allen Menschen gemeinsamen Universalien nach. Wir dürften also gegen Vorwürfe des Rassismus gefeit sein«.[342]

Nach der Konjunktur der Anthropologie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts, besonders in den 1920er bis 40er Jahren, tritt sie in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts in den Hintergrund, nicht zuletzt wegen der ideologischen Nähe mancher Anthropologen zur Rassenideologie. Seit den 1990er Jahren erfolgt jedoch eine Renaissance der Anthropologie, für die C. Thies 2009 zwei wesentliche Gründe nennt: einerseits das schwindende Interesse an der Geschichtsphilosophie, das sich überspitzt in der Rede vom »Ende der Geschichte« ausdrückt, und andererseits den Wissenszuwachs der naturwissenschaftlichen Disziplinen, die sich mit dem Menschen beschäftigen.[343] Dieser Wissenszuwachs führt auch zu einer gewissen Rehabilitierung der Vorstellung einer ›Natur des Menschen‹, insofern neben der Vielfalt auch die Gemeinsamkeiten der Menschen im Unterschied zu den Tieren in den Blick kommen, sei es aus evolutionärer (↑Kulturwissenschaft: Evolutionäre Psychologie) oder aus psychologischer Perspektive (etwa in den Arbeiten M. Tomasellos, der 2011 selbst von der »Natur des Menschen« spricht[344]; s.o.).

Homo sapiens

In der ersten Auflage der ›Systema naturae‹ von 1735 ordnet C. von Linné den Menschen unter der Gattungsbezeichnung *Homo* zusammen mit den Affen (»Simia«) und dem Faultier (»Bradypus«) in die Ordnung *Anthropomorpha*, die die erste Ordnung der vierfüßigen Tiere (»Quadrupedia«) darstellt (↑Taxonomie: Abb. 517). Die Bezeichnung für die Ordnung übernimmt Linné von J. Ray, der 1693 die landbewohnenden vierfüßigen Tiere mit mehrfach gespaltenen Füßen (also mit Zehen) und Krallen oder Fingernägeln als »Anthropomorpha« (auf Griechisch) zusammenfasst (»Animalia pede unguiculato multifido«).[345] Statt eines Artnamens charakterisiert Linné den Menschen 1735 mittels der delphischen Formel *nosce te ipsum*.[346] Nach der Hautfarbe unterscheidet er vier Untertypen des Menschen (»Europaeus albesc., Americanus rubesc., Asiaticus fuscus., Africanus nigr.«).[347] In der zehnten Auflage der ›Systema naturae‹ von 1758, in der er die binominale Nomenklatur erstmals konsequent anwendet (↑Art), führt Linné die bis heute gültige biologische Artbezeichnung ***Homo sapiens*** ein[348] (nicht für den Menschen, sondern für eine Affenart verwendet Linné den Artnamen bereits 1753 in einer Vorlesung: *Simia sapiens*[349]). Die Weisheit oder der Verstand (»sapientia«) gilt Linné als die höchste der menschlichen Eigenschaften; die Fähigkeit zur Selbsterkenntnis ist sein differenzierendes Artkennzeichen. Die Begriffsbildung bei Linné ist angelehnt an die alte Bezeichnung des Menschen als *animal rationale*, die sich schon bei Autoren der römischen Klassik und später bei Augustinus und Thomas von Aquin findet (s.o.).[350] Auch die Ordnung, in die der Mensch zusammen mit den Affen gestellt wird, benennt Linné 1758 um; sie heißt seitdem ›Primates‹ (denn sie bildet bei Linné die *erste* Ordnung der Mammalia). Diese Ordnung umfasst nun vier Gattungen: *Homo*, *Simia*, *Lemur* und *Vespertillo* – statt des Faultiers sind es nun also die Fledermäuse, mit der sich der Mensch seine taxonomische Ordnung teilt. – Die Formulierung ›Homo sapiens‹ hat ebenso wie die Kennzeichnung des Menschen als ***Homo loquens*** und die biologische Artbezeichnung ›Homo erectus‹ (s.u.) Vorläufer in der Antike.[351] In terminologischer Verwendung erscheinen die Ausdrücke aber erst in der Neuzeit.

Dass Linné den Menschen überhaupt in das Tierreich integriert und nicht als eigenes, viertes Reich, neben die Tiere, Pflanzen und Mineralien stellt, hat möglicherweise reine Gründe der Symmetrie: Weil er die Reiche als Ausdruck eines göttlichen Schöpfungsplans versteht, ist Linné daran gelegen, die Reiche möglichst gleich groß zu gestalten.[352]

Neben den *Homo sapiens* stellt Linné in der zehnten Auflage der ›Systema naturae‹ von 1758 eine andere Menschenart, den *Homo troglodytes* (*H. nocturnus*). Wie aus der Dissertation eines seiner Schüler deutlich wird[353], handelt es sich dabei um einen behaarten Menschen ferner Länder, den Linné nach vagen Reisebeschreibungen (u.a. durch J. Bontius[354]) konstruiert. (Bereits in der Antike bei Plinius erscheint ›Trogodytae‹ [sic!] als Bezeichnung für menschenähnliche Wesen aus Afrika.[355]) In den drei letzten zu seinen Lebzeiten erschienen Auflagen der ›Systema naturae‹ bleiben diese zwei Menschenarten nebeneinander bestehen. Erst in der 13. revidierten Auflage von 1788 erscheint dagegen nur eine Art der Gattung *Homo*: Der *Homo troglodytes* wird – im Anschluss an Blumenbachs Arbeit von 1775 (s.u.) – als *Simia troglodytes* zu den Affen gestellt (bei denen er bis heute, als *Pan troglodytes*, dem Schimpansen, verblieben ist).[356]

Die Bezeichnung für die Unterart ***Homo sapiens sapiens*** wird seit den 1930er Jahren verwendet. Anfangs wird darunter allein die Gruppe der weißen Menschen (»White Man« oder »Caucasians«) verstanden. Diese wird abgegrenzt von anderen Unterar-

ten (»subspecies«), die durch die Hautfarbe definiert werden, so dem *Homo sapiens americanus* (»American Indian«) und dem *Homo sapiens afer* (»Colored Man«).[357] Noch 1946 ist diese Einteilung etabliert; es werden insgesamt fünf Unterarten unterschieden, neben den genannten drei zusätzlich der *Homo sapiens asiaticus* (»Mongolian«) und der *Homo sapiens tasmanianus* (»Australian Black«).[358] Die bis in die Gegenwart gültige Auffassung, nach der alle derzeit lebenden Menschen zu der gleichen biologischen Unterart gerechnet werden, schlägt E. Mayr 1950 vor[359] – ohne dass er aber die Bezeichnung *Homo sapiens sapiens* verwendet; in diesem Sinne erfolgt dies erst Mitte der 1950er Jahre[360]. Mayr grenzt diese Unterart von nur fossil bekannten Unterarten ab, wie dem Neanderthaler (mit dem späteren Unterartnamen *Homo sapiens neanderthaliensis*) und den Vor-Neanderthalern der Gattung *Homo*, wie dem später so genannten ›Heidelbergmenschen‹ (*Homo sapiens heidelbergensis*). Auch für die spätere Etablierung der Bezeichnung ›*Homo sapiens sapiens*‹ seit den 50er Jahren sind Abgrenzungen von fossil überlieferten anderen Unterarten des Menschen leitend (bei Dobzhansky 1955: »from the Aurignacien-Perigordian times on, Europe and probably the rest of the world as well, was inhabited by *Homo sapiens sapiens*«[361]). Zu allgemeiner Verbreitung kommt die Bezeichnung *Homo sapiens sapiens* erst in der zweiten Hälfte der 1960er Jahre.[362] Als ein Argument für die Etablierung wird angeführt, dass nach den traumatischen rassistischen Erfahrungen des Nationalsozialismus die Einheit aller Menschen von biologischer Seite betont werden sollte; bis zur untersten Ebene der biologischen Klassifikation soll die taxonomische Zusammengehörigkeit der Menschen zum Ausdruck gebracht werden.[363] – Die Bezeichnung *Homo sapiens sapiens* kann auch in ihrer wörtlichen Bedeutung als treffende Charakterisierung des Menschen verstanden werden: Im Unterschied zu den Tieren ist der Mensch das Wesen, dessen vernunftbegabte Lebendigkeit wesentlich von Reflexivität gekennzeichnet ist: Der Mensch weiß nicht nur, sondern er weiß, dass er weiß (und dass er nicht weiß).

Fossilgeschichte des Menschen

Die Entwicklungsgeschichte des Menschen wird seit dem 18. Jahrhundert anhand von fossilen Funden diskutiert. J.J. Scheuchzer beschreibt 1726 ein Skelett, das er für das Überbleibsel eines in der Sintflut ertrunkenen armen Sünders hält (»Homo diluvii testis«).[364] Erst G. Cuvier erkennt es 1811 als ein fossiles Salamanderskelett. Die wissenschaftliche Entdeckungsgeschichte der fossilen Vorgänger des modernen Menschen beginnt Mitte des 19. Jahrhunderts und führt zur Entdeckung immer älterer fossiler Formen. Die fossil dokumentierte Vorgeschichte des Menschen ist dabei ein emotional aufgeladenes

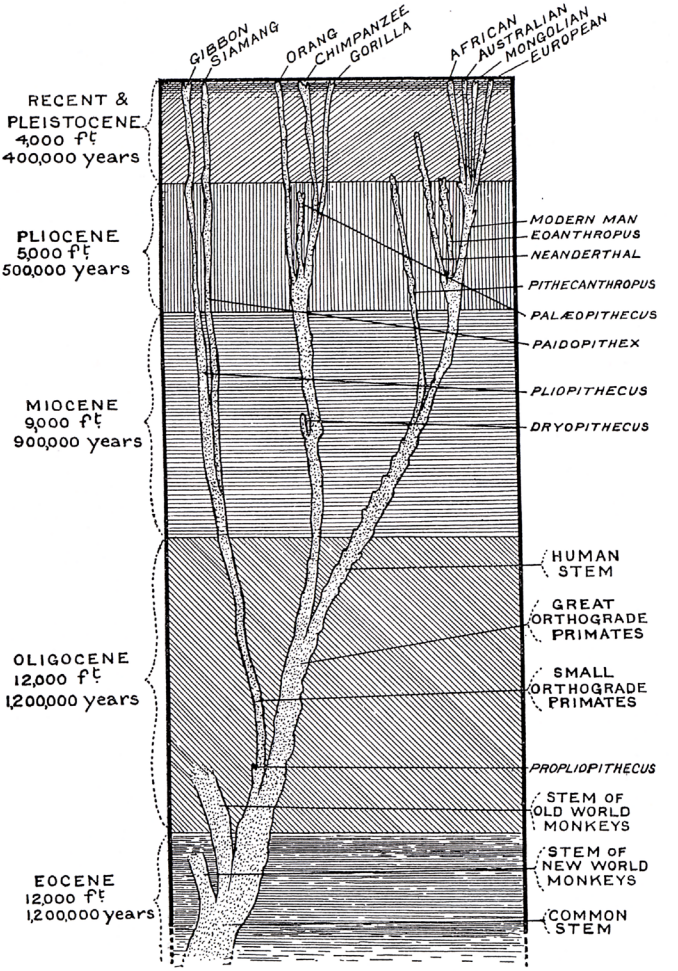


Abb. 290. Stammbaum der Primaten von 1915. Die Trennung zwischen den Stammlinien von Mensch und Tier wird in das Oligozän verlegt, das nach damaliger Auffassung allerdings auf eine sehr viel jüngere Zeit als heute datiert wurde (12 gegenüber heute 30 Millionen Jahren) (aus Keith, A. (1915). The Antiquitiy of Man: Frontispiz).

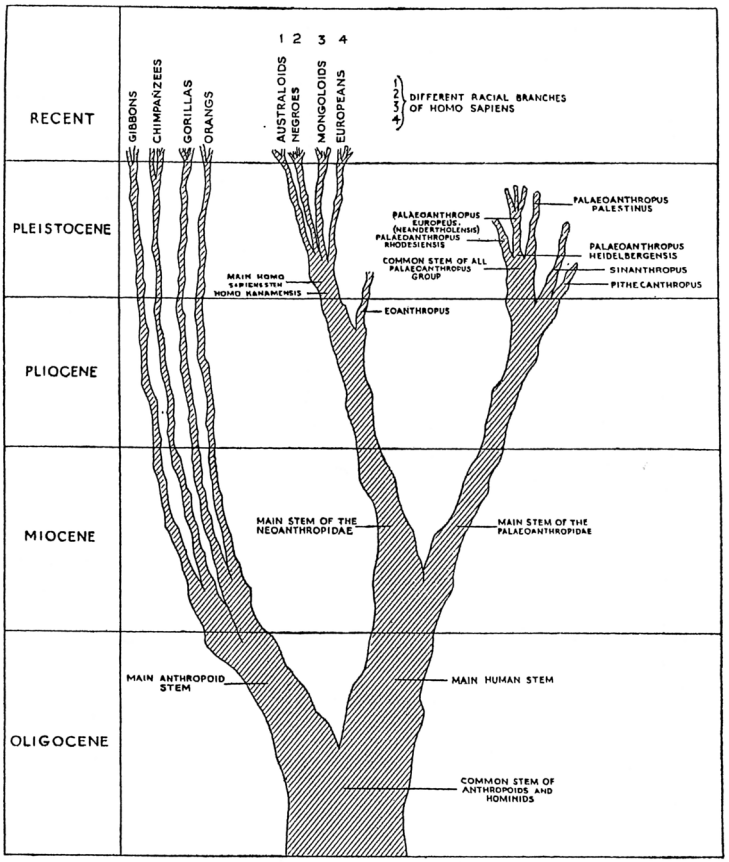


Abb. 291. Stammbaum des Menschen von 1934 (aus Leakey, L. (1934). Adam's Ancestors: 227).

Thema und die Geschichtsschreibung nicht frei von Mythenbildungen und Konstruktionen.[365]

Das älteste nicht zur Art *Homo sapiens* gerechnete fossile Skelett eines Menschen wird 1856 im Neandertal bei Düsseldorf gefunden und von J.C. Fuhlrott an H. Schaaffhausen weitergeleitet, der es 1858 beschreibt.[366] Erst später werden noch ältere Funde zur gleichen Art gerechnet, nämlich die bereits 1829 im belgischen Ort Engis und 1848 in Gibraltar gefundenen Schädel. W. King stellt für den Fund aus dem Neandertal 1863 eine neue Art auf, den ***Homo neanderthalensis***[367] (das Tal des Fundortes ist nach dem Theologen und Kirchenlieddichter J. Neumann, 1650-1680, benannt, der seinen Namen in griechischer Übersetzung verwendete). Aufgrund der Unterschiede zum modernen Menschen bezweifelt King aber bereits, dass die Neandertaler tatsächliche Vorfahren des Menschen seien. Diese Auffassung bestätigt sich im 20. Jahrhundert, so dass der Neandertaler zu einer Seitenlinie des *Homo sapiens* gerechnet und eine zeitlich sich überschneidende Existenz beider Formen angenommen wird (bis zum Aussterben des Neandertalers vor etwa 30.000 Jahren).[368] Vergleiche des Genoms von Neandertalern und modernen Menschen deuten auf sexuelle Verbindungen zwischen beiden Menschenformen hin, die bei den ursprünglich europäischen und asiatischen Nachfahren der fossilen Menschen (nicht aber den afrikanischen) Spuren von Neandertalergenen in ihrem Genom bedingt.[369]

E. Haeckel vermutet 1874, dass Übergangsformen zwischen Affen und Menschen (»Pitecanthropos«) den Gibbons ähneln und in Südostasien lebten.[370] Der niederländische Arzt E. Dubois macht sich daraufhin auf die Suche nach Überresten dieser Wesen und findet auf Java 1890/91 tatsächlich Schädeldach und Oberschenkel eines menschlichen Fossils, das er zur Art *Pitecanthropus erectus* rechnet[371] und das später in ***Homo erectus*** umbenannt wird (der Namensgeber, E.D. Cope, lehnt die Bezeichnung allerdings anfangs selbst ab, weil sie insofern »absurd« sei, als alle Arten der Gattung *Homo* aufrecht gingen[372]) (mit einem Alter von etwa 1,5 bis 0,3 Millionen Jahren).[373]

Die lange Zeit als älteste Vertreter der Gattung *Homo* geltenden Formen der Art ***Homo habilis*** werden von L.S.B. Leakey, P.V. Tobias und J.R. Napier in der Olduvai-Schlucht in Ostafrika entdeckt und 1964 beschrieben (mit einem Alter von knapp 2 Millionen Jahren).[374] Noch etwa eine halbe Million Jahre ältere Funde der Gattung *Homo* (aus der Art *Homo habilis*) werden in den 1990er Jahre in Malawi und Äthiopien gefunden.[375] Bemerkenswert ist v.a. der letztere Fund, weil er gleichzeitig eine gut etablierte Werkzeugkultur der frühen *Homo*-Formen belegt. Ein neuerer Fund eines Oberkieferknochens des *Homo habilis* vom Turkana-See in Kenia, der nur 1,44 Millionen Jahre alt ist[376], wirft die Frage auf, ob der *Homo habilis* wirklich zu den unmittelbaren Vorfahren von *Homo sapiens* zählt. Zumindest exis-

tierten nach dem jüngsten Fund Vertreter des *habilis* zugleich mit Vertretern des *Homo erectus*, der als Vorfahre des modernen Menschen gilt.

Die Gattung ***Australopithecus*** mit Vertretern, die vor bis zu vier Millionen Jahren lebten, wird nach Funden in Südafrika von R.A. Dart 1925 beschrieben.[377] D.C. Johanson, T.B. White und Y. Coppens beschreiben 1978 einen der ältesten bekannten Vertreter der Australopithecinen als *Australopithecus afarensis* (»Lucy«).[378] Die Verzweigung der Gattung *Australopithecus* in zwei Linien, von denen die eine zur Gattung *Homo* führte – ein Prozess, der vor etwa 2,8 bis 2,5 Millionen Jahren stattgefunden hat – wird mit klimatischen Veränderungen in Ostafrika in Verbindung gebracht: Die zunehmende Trockenheit bedingte eine Ausbreitung von trockenresistenten und hartfaserigen Pflanzen.[379] Die beiden Menschenlinien wählten zwei verschiedene Strategien der Bewältigung dieser Umweltveränderung: Während die eine Linie sich zu robusten Formen entwickelte, die auch harte Nahrung mit ihren Zähnen aufschließen konnte, entwickelten die grazileren Vertreter der Gattung *Homo* eine intensive Technik des Werkzeuggebrauchs.

Als ein vielleicht unmittelbarer Vorfahre der Australophithecinen gilt ein gut dokumentierter Fund eines Menschenaffen der Art *Ardipithecus ramidus*, der vor 4,4 Millionen Jahren in den Wäldern und Waldrändern Äthiopiens lebte und bereits zum aufrechten Gang über kürzere Strecken befähigt war (»Ardi«).[380]

Ein zentrales Problem der Paläoanthropologie bildet die Frage nach den Faktoren in der Evolution, die die Entstehung des Menschen ermöglicht haben. Zeitlich wird die Entstehung des Menschen in das von G. Heberer 1958 so genannte ***Tier-Mensch-Übergangsfeld*** eingeordnet, das vor etwa vier bis sechs Millionen Jahren liegt.[381] Neuere genetische Untersuchungen legen allerdings nahe, dass die Menschenlinie erst seit 2 Millionen Jahren von den Affen genetisch vollständig getrennt ist: Trotz

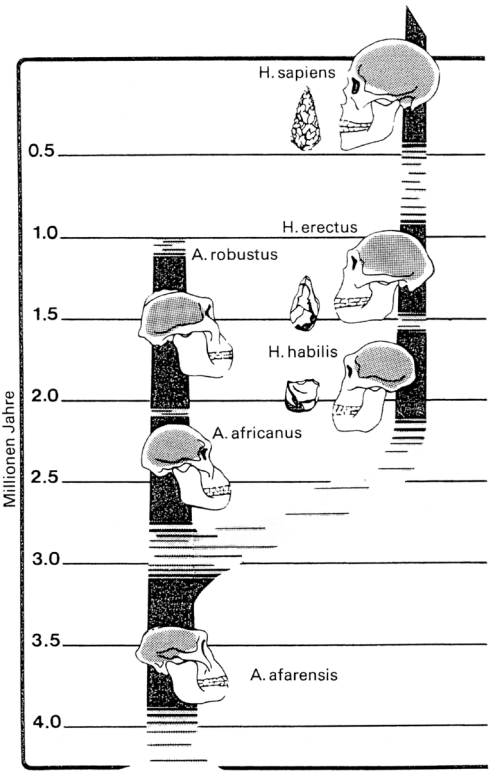


Abb. 292. Stammbaum des Menschen: In dem Zeitraum von einer bis drei Millionen Jahren vor der Gegenwart bestehen zwei Menschentypen unterschiedlicher Gattungen nebeneinander: die Vertreter der Gattung Australopithecus *(links) und die der Gattung* Homo *(rechts). Steinwerkzeuge sind eine Erfindung des* Homo*, nicht des* Australopithecus*. Die jüngeren Vertreter der Linie des* Australopithecus *werden später in die Gattung* Paranthropus *gestellt (aus Johanson, D. (1981). Lucy (dt. München 1982): 351).*

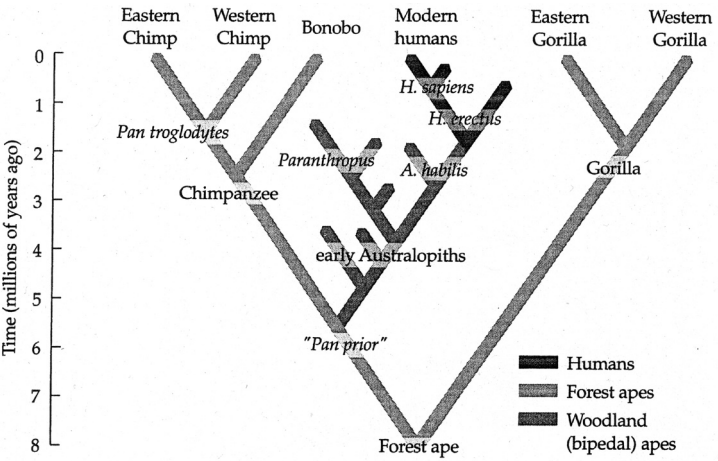


Abb. 293. Moderner Stammbaum des Menschen (aus Wrangham, R.W. (2001). Out of the Pan, into the fire: How our ancestors' evolution depended on what they ate. In: de Waal, F.B.M. (ed.) Tree of Origin. What Primate Behavior Can Tell Us About Human Social Evolution, 119-143: 125).

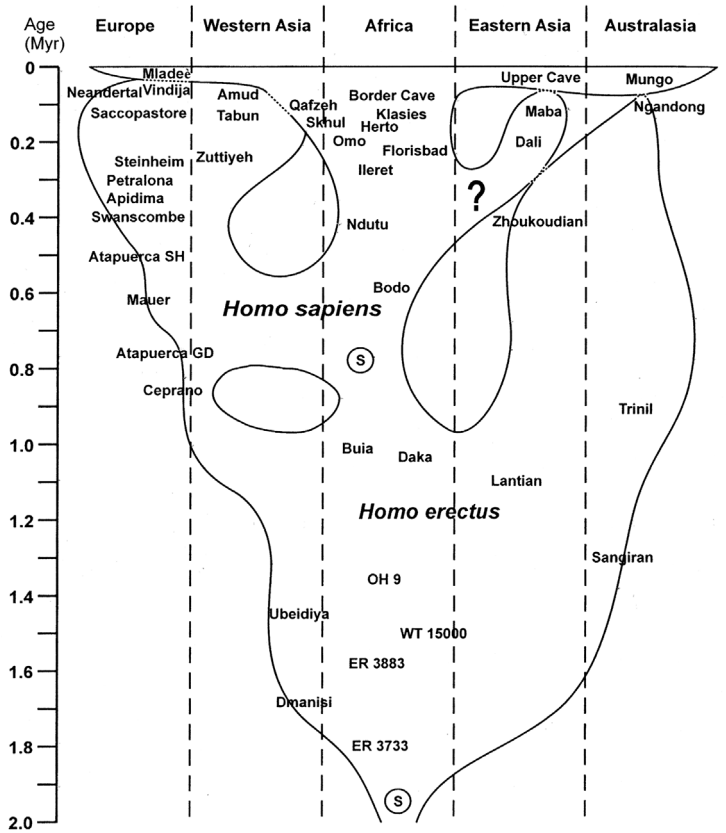


Abb. 294. Zeitliche und räumliche Einordnung der Fossilfunde des Menschen. Nach dem fossilen Befund hat die Spezies Homo sapiens *ein Alter von etwa einer Million Jahren; genetische Befunde sprechen dagegen eher für ein Alter von 150.000 Jahren (aus Bräuer, G. (2007). Origin of modern humans. In: Henke, W. & Tattersall, I. (eds.). Handbook of Paleoanthropology, vol III, Phylogeny of Hominids, 1749-1779: 1772).*

morphologischer und ethologischer Spaltung vor 6,3 Millionen Jahren kam es über lange Zeiträume immer wieder zu genetischem Austausch zwischen Affen und Menschen.[382]

Als älteste Knochenfunde von Vertretern unserer Art, des *Homo sapiens*, galten lange die Funde in der Qafzeh-Höhle in Israel[383] und an der Mündung des Klasies River in Südafrika[384], die etwa 100.000 Jahre alt sind. In jüngerer Zeit wird aber auch von Schädelfunden in der Nähe des Turkana-Sees in Kenia berichtet, die zum *Homo sapiens* gehören sollen und ein Alter von 270.000 bis 300.000 Jahren aufweisen.[385] Andere Knochenfunde sprechen für ein Alter des *Homo sapiens* von bis zu 600.000 Jahren.[386] Die Datierung und Einschätzung der Funde ist aber umstritten. In Südafrika werden Reste ähnlichen Alters, die an den Fundstätten Broken Hill und Saldanha gefunden wurden, in die Art *Homo rhodesiensis* gestellt. Zurzeit gilt ein kürzlich in Äthiopien gefundener Schädel mit einem Alter von 160.000 Jahren als ältestes Zeugnis des *Homo sapiens*[387] (s.u.). Auch genetische Befunde weisen darauf hin, dass die Art des modernen Menschen ein Alter von etwa 150.000 Jahren hat. Genetische Daten sprechen auch dafür, dass sich vor etwa 150.000 Jahren in Afrika zwei weitgehend getrennte Menschenpopulationen befanden, die erst aufgrund starker Wanderungsbewegungen vor etwa 70.000 Jahren wieder vereinigt wurden.[388]

Ausgehend von genetischen Untersuchungen wird außerdem dafür argumentiert, dass in der jüngeren Evolutionsgeschichte des *Homo sapiens* ein Flaschenhals mit einer Populationsgröße von nur wenigen Tausend Individuen vorhanden war. Nach der Toba-Katastrophen-Theorie, die S.H. Ambrose 1998 vorschlägt, ist der Vulkanausbruch des Mount Toba in Indonesien vor 72.000 Jahren und die darauf folgende erhebliche Abkühlung der Erde für einen drastischen Rückgang der Menschenpopulation verantwortlich.[389] Der starke Bevölkerungsrückgang könnte auch die danach einsetzende schnelle Differenzierung der isolierten Populationen des Menschen erklären.

Teil der aktuellen Diskussion um die Geschichte der Menschwerdung ist die Frage, ob sich diese in einem plötzlichen Schritt im Sinne eines durchbrochenen Gleichgewichts (»punctuated equilibrium«; ↑Gleichgewicht) oder sukzessive vollzogen hat. Die Vorstellung von einer *humanen Revolution*, in der verschiedene Faktoren, so die Entstehung der Sprache und die Entwicklung handwerklicher Technologien zu einer schnellen, sich wechselseitig aufschaukelnden Entwicklung führten (seit etwa 50.000 Jahren), hat die anthropologischen Auffassungen der letzten Jahre beherrscht.[390] Der mittelsteinzeitliche archäologische Befund in Afrika legt aber nahe, dass

dort schon seit mehr als 250.000 Jahren fortgeschrittene Technologien, spezialisierte Jagdmethoden, Handel über große Entfernungen und symbolischer Gebrauch von Pigmenten existieren, so dass von einer schrittweisen Zusammensetzung verschiedener Bausteine des Menschseins ausgegangen werden muss.[391]

»anthropomorph« und »anthropothym«

Die Beschreibung der Ähnlichkeit von nicht-menschlichen Wesen mit Menschen in Bezug auf ihre Gestalt erfolgt seit der Antike mittels des Ausdrucks ›anthropomorph‹. Die ältere Wortverwendung bezieht sich u.a. auf die Vermenschlichung von Göttern (Philo Judaeus 1. Jh.: »ἀνθρωπόμορφος ὁ θεὸς«[392]; 1554: »Deus anthropomorphus«[393]). Nach den im ersten Jahrhundert entstandenen ›Materia medica‹ des griechischen Arztes Dioskurides hat bereits Pythagoras die Wurzeln der Alraunpflanze (*Mandragora*) ›anthropomorph‹ genannt (nach der Übersetzung von Lusitano 1558: »Pythagoras mandragoram anthropomorphon, id est figuram hominis, appelavit«[394]; Columella 1. Jh.: »semihominis«[395]). Zwar lässt sich das Wort in einer Sammlung der als Fragment überlieferten astrologischen Schriften des Pythagoras tatsächlich nachweisen (»ἀνθρωπόμορφα«)[396]; wahrscheinlich ist es aber doch erst spätantiken Ursprungs[397]. Im 17. Jahrhundert wird das Adjektiv ›anthropomorph‹ auf alle möglichen menschenähnlichen Gegenstände bezogen (Laurenzi 1673: »Anthropomorphus, humanam formam habens«[398]); anfangs besonders, der antiken Tradition folgend, auf die Alraunen (Kiel 1642: »Mandragora, […] malus terrestris anthropomorphos«[399]; ebenso Ray 1686[400] und Tournefort 1700[401]). In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts sind es dann eine ganze Reihe von Fabelwesen, die in das Reich der anthropomorphen Monster aufgenommen werden (Schott 1667: »Centauri, Hippocentauri, Onocentauri, Satyri, Tritones, Nereides, Sirenes, aliaque similia anthropomorpha monstra«[402]). Unter den anthropomorphen Wesen finden sich aber auch so harmlose wie Orchideen (Hoffmann 1662: »Orchis militaris anthropomorphos«[403]).

In den Rang eines Titels für ein systematisches Taxon gelangt die Bezeichnung ***Anthropomorpha*** (in der griechischen Form) in der Klassifikation für die vierfüßigen Tiere, die J. Ray 1693 vorschlägt. Er fasst darin die landbewohnenden vierfüßigen Tiere mit mehrfach gespaltenen Füßen (also mit Zehen) und Krallen oder Fingernägeln (»Animalia pede unguiculato multifido«) zusammen.[404] Auch der Mensch gehört nach Rays Klassifikation in die Gruppe der Anthropomorpha. Linné übernimmt diese Bezeichnung in den ersten Auflagen seiner ›Systema naturae‹, bevor er ab der 10. Auflage von 1758 stattdessen die Ordnung der *Primates* einführt (↑Systematik; Mensch).

Seit dem späten 17. Jahrhunderts erscheint das Adjektiv ›anthropomorph‹ im Französischen und Englischen (Furetière 1690: »plante anthropomorphes«[405]; Scott 1753: »Naturalists give instances of anthropomorphous plants, anthropomorphous minerals &c.«[406]; Anonymus 1796: »anthropomorph simiae«[407]; 1763: »anthropomorphous animals«[408]).

Davon abgeleitet ist die Bildung ***Anthropomorphismus***.[409] Der Ausdruck wird im 18. Jahrhundert auf die vermenschlichende Betrachtung von Göttern bezogen (Scott 1753: »Anthropomorphism, […] the error of those who ascribe a human figure to the deity«[410]). Wohl erst im 19. Jahrhundert erscheint das Wort ›Anthropomorphismus‹ in der Bedeutung einer (zu Unrecht) vermenschlichenden Betrachtung von Pflanzen oder Tieren (Lewes 1858: »we speak with large latitude of anthropomorphism when we speak of the ›vision‹ of these animals. Molluscan vision is not human vision; nor in accurate language is it vision at all: it is not seeing, but feeling«[411]; Düsing 1884: »Hier von Barbarei und Demoralisation zu sprechen dürfte man wohl für Anthropomorphismus halten. Es ist vielmehr eine nützliche, durch natürliche Zuchtwahl erworbene Eigenschaft, dass die Bienen im Herbst die Drohnen töten«[412]).

In seiner monistischen Philosophie, die auch den Menschen als Teil der Natur thematisiert, unterscheidet E. Haeckel 1895 drei »anthropistische Dogmen«: (1) das *anthropozentrische Dogma*, dem zufolge »der Mensch der prädestinirte Mittelpunkt und Endzweck alles Erdenlebens« sei; (2) das *anthropomorphe Dogma*, das Gott nach dem Vorbild des Menschen vorstellt und ihm damit ein Handeln zuschreibt »nach vorbedachtem Schöpfungs-Plane gleich einem sinnreichen Techniker« und als »weiser Weltregent und Gesetzgeber«; sowie (3) das *anthropolatrische Dogma*, das »den Menschen selbst zum Gott« macht, etwa durch die »weitverbreiteten, durch ihr Alter geheiligten Mythen von der ›persönlichen Unsterblichkeit‹, von der absoluten ›Willensfreiheit‹, von der Doppel-Natur des Menschen, dessen ›unsterbliche Seele‹ den sterblichen Körper nur zeitweise bewohnt«.[413] Haeckel zielt damit, ähnlich wie wenig später M. Planck, auf die Begründung einer objektiven Wissenschaft im Sinne einer »Emanzipation von den anthropomorphen Elementen« (Planck 1909).[414]

Eine Auseinandersetzung um die Berechtigung anthropomorphen Argumentierens in der Biologie

erfolgt an der Wende zum 20. Jahrhundert zwischen dem Physiologen C. Richet und dem Dichter S. Prudhomme. Richet ist dabei der Auffassung, jede Beschreibung und Erklärung in der Biologie, die auf Zwecke zurückgreife, sei ein ungerechtfertigter grober Anthropomorphismus (»grossier anthropomorphisme«); bestimmt sei die organische Welt nicht durch Ziele und Zwecke, sondern durch eine Anstrengung für das Leben (»effort vers la vie«).[415] Prudhomme wendet dagegen ein, diese Anstrengung sei doch bereits nichts als eine anthropomorphe, unverzichtbare Kategorie zur Beschreibung des Organischen.[416]

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts schließen sich nicht wenige Philosophen dieser Auffassung an: H. Jonas plädiert 1966 für eine »organische Philosophie ohne Furcht vor dem Tadel des Anthropomorphismus«[417] und bezieht dies insbesondere auf das Zulassen von Zweckursachen in biologischen Erklärungen. In ähnlicher Weise denkt R. Spaemann im Jahr 2000, nicht nur den Menschen, sondern auch das außermenschliche Leben müssten wir »anthropomorph betrachten, wenn wir ihm gerecht werden wollen. Nur im Ausgang von bewußtem Leben, das wir selbst sind, können wir adäquat sprechen von nichtbewußtem Leben, von außermenschlichem Leben«.[418]

Für eine vermenschlichende Betrachtung der Tiere, die sich weniger auf die äußere Gestalt als vielmehr das Verhalten und das Gefühlsleben bezieht , schlägt G. Lorenz 1990 den Ausdruck ***anthropothym*** vor (abgeleitet von griech. ›θυμός‹ »Gemüt, Innenleben«).[419] Zu der anthropothymen Einstellung gehört ebenso der empathische Nachvollzug des Verhaltens und der Stimmung von Tieren wie deren distanzierende Ablehnung aufgrund kultureller Prägungen.

Menschenaffen

Die Bezeichnung ›Menschenaffen‹ erscheint vereinzelt seit Ende des 18. Jahrhunderts (Cuhn 1790[420]; Pestalozzi 1797[421]) und wird in der Schönen Literatur der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wiederholt verwendet[422]. In wissenschaftlichen Abhandlungen taucht der Terminus seit den 1820er Jahren auf (von Ritgen 1828[423]), als regelmäßiger Terminus aber erst seit den 1860er Jahren – offensichtlich im Zusammenhang mit der Präsentation dieser Tiere in Zoologischen Gärten (1858 Gründung des Frankfurter Zoos, 1863 Eröffnung des Hamburger Tierparks) (engl. 1860: »anthropoid ape«[424]; Jaeger 1862: »Menschenaffen (Chimpanse, Gorilla, Orang)«[425]; Schlegel 1866: »Die Anthropomorphen oder Menschenaffen«[426]; Dendy 1869: »man-ape«[427]). E. Selenka zählt 1898 in seinen Studien zur Entwicklung und Anatomie der »Menschenaffen« Orang-Utan, Gorilla, Schimpanse und Gibbon zu dieser taxonomischen Gruppe.[428] Bevor sich die deutsche Bezeichnung ›Menschenaffen‹ etabliert, ist die zusammengesetzte Form *anthropomorphe Affen* verbreitet (bei Blumenbach 1810: »in simiis quibusdam anthropomorphis (satyro v.c. et troglodyte)«[429]; in englischer Übersetzung 1817: »anthropomorphous apes«[430]).

Ohne Arten voneinander zu unterscheiden, finden sich erste oberflächliche Beschreibungen von Menschenaffen in Reisebeschreibungen und Werken der Naturgeschichte seit Ende des 15. Jahrhunderts.[431]

Die Namen für diese verschiedenen Affenarten gehen auf die Bezeichnungen derjenigen Menschen zurück, die im 17. bis 18. Jahrhundert deren Lebensraum bewohnten und Kontakt mit europäischen Reisenden hatten. Der niederländische Arzt N. Tulp führt 1641 die Bezeichnung *Orang-Outang* in die europäischen Sprachen ein – dabei handelt es sich um ein ursprünglich malaysisches Wort mit der Bedeutung »wilder Mann aus den Wäldern«. Tulp verwendet auch die dem entsprechende lateinische Bezeichnung *Homo Sylvestris* und spricht – in Anlehnung an Plinius' Beschreibung eines vierfüßigen Wesens von menschlicher Gestalt, das in den Bergen Indiens lebt – von dem *indischen Satyr*.[432] Tulp bezieht sich allerdings nicht auf Individuen, der später ›Orang-Utan‹ genannten Art, sondern auf einen Affen, der aus Angola stammt, nach neueren Untersuchungen einen Bonobo[433]. Die Bezeichnung »Orang-Outang« übernimmt E. Tyson für den jungen Schimpansen, ebenfalls aus Angola, der ihn 1698 erreicht, den er seziert und in seiner Monografie von 1699 ausführlich beschreibt.[434] Der erste, der die Menschenaffen von Borneo und Java »Orang-Outang« nennt, ist offenbar J. Bontius zu Beginn des 18. Jahrhunderts.[435] Die erste anatomisch präzise Unterscheidung von Orang-Utan und Schimpanse geht auf J.F. Blumenbach zurück; er bezieht dabei die Bezeichnungen *Satyrus* (»Satyrus s. Oranutan«) und *Troglodytes* (»Simia Troglodytes«) auf jeweils eine dieser beiden Arten (s.u.).[436] Neben Blumenbach liefert auch F. von Wurmb bereits 1780 eine ausführliche Beschreibung von dem »Groote Borneoosche Orang Outang of de Oost-Indische Pongo«. Es bleibt aber doch bis in die ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts verbreitet, den Orang-Utan nicht für einen Menschenaffen, sondern einen Verwandten des Pavians zu halten.[437] Die nahe Verwandtschaft des Orang-Utans mit den anderen Menschenaffen wird erst von R. Owen 1835 etabliert.[438] Bis Mitte des 19. Jahrhunderts bleibt ›Orang-

Utan‹ aber auch eine übergeordnete Bezeichnung für menschenähnliche Affen aus Asien oder Afrika. Der Artname für den Orang-Utan nach heutiger Nomenklatur *pygmaeus* geht auf die elfte Auflage von Linnés ›Systema naturae‹ aus dem Jahr 1760 zurück, der Gattungsname *Pongo* auf Lacépède (»*Pongo borneo*«[439]). Zusammengenommen ist die wissenschaftliche Artbezeichnung *Pongo pygmaeus* für den Orang-Utan ein gewisser Widerspruch in sich, denn ›Pongo‹ war ursprünglich der Name für einen großen Affen.[440]

Die Bezeichnung *Schimpanse* ist von dem lokalen Namen dieser Tiere ›kivili-chimpenze‹, einem Ausdruck der Bantu-Sprache Tschiluba mit der wörtlichen Bedeutung »Scheinmensch«, abgeleitet. Erste Nachweise des Ausdrucks stammen aus den 1730er Jahren, nachdem ein Individuum aus dem Urwald von Guinea nach England gebracht und als sehr menschenähnlich beschrieben wird: Es läuft aufrecht und ernährt sich mit den Händen wie der Mensch. Ein Londoner Periodikum berichtet 1738, dieses Tier werde von den Einheimischen in Angola ›chimpanze‹ oder ›the Mockman‹ genannt[441]; auch auf Französisch erscheint dieser Ausdruck wenig später[442]. Der wissenschaftliche Artname *troglodytes* geht auf J.F. Blumenbach zurück, der ihn 1775 einführt (*Simia Troglodytes*, in Übernahme der Bezeichnung von Linnés *Homo Troglodytes*; s.o.).[443] Die Unterscheidung von Gorillas und Schimpansen nimmt zuerst der englische Reisende A. Battell in seiner 1613 erschienen Monografie vor; er nennt sie »zwei Arten von Monstern« und bezeichnet sie als *Pongo* und *Engecko*.[444] Später finden sich diese Bezeichnungen bei Buffon wieder.[445] Der heutige wissenschaftliche Gattungsname *Pan* ist von dem bocksfüßigen Hirtengott der griechischen Mythologie entliehen und wird 1816 von L. Oken eingeführt[446] (denn der ältere Gattungsname *Troglodytes* erwies sich als ungültig, weil Vieillot bereits 1806 eine Vogelgattung, die des Zaunkönigs, so benannt hatte).

Der Name *Gorilla* findet sich zuerst in einem Reisebericht des karthagischen Seefahrers Hanno aus dem fünften vorchristlichen Jahrhundert. Hanno bringt von seiner Afrikareise (vielleicht in die Gegend des heutigen Kamerun) die Felle von drei weiblichen Individuen mit, die von den afrikanischen Dolmetschern – in späterer griechischer Übersetzung aus dem Punischen, in der der Text überliefert ist – als ›γοριλλαι‹ bezeichnet werden.[447] Nicht eindeutig ist allerdings, ob es sich dabei wirklich um Gorillas oder um Schimpansen oder sogar Angehörige eines Pygmäenvolkes handelt. Später findet sich der Name beiläufig in einer Reisebeschreibung aus dem

Abb. 295. Eine der ersten Abbildungen eines Menschenaffen (»Orang-Outang« oder »Homo Sylvestris«), wahrscheinlich eines Schimpansen, aus der Mitte des 17. Jahrhunderts (aus Tulp, N. (1641). Observationum medicarum).

Ende des 18. Jahrhunderts.[448] Die Bezeichnung setzt sich aber erst Mitte des 19. Jahrhunderts durch, nachdem zunächst T.S. Savage und später Savage und J. Wyman 1847 eine wissenschaftliche Beschreibung der Art unter dem Namen *Troglodytes gorilla* liefern.[449] Als wissenschaftlicher Gattungsname wird ›Gorilla‹ 1852 von I. Geoffroy Saint-Hilaire eingeführt (die Gattung *Troglodytes* war für Primaten ungültig; s.o.).[450]

Die vierte Menschenaffenart, der *Bonobo*, wird erst 1929 von dem Schimpansen unterschieden. Die Unterscheidung geht auf E. Schwarz zurück, der sie anhand eines Schädels aus einem belgischen Museum durchführt und zunächst eine neue Unterart des Schimpansen vorschlägt, der er den Namen *Pan satyrus paniscus* gibt.[451] Eine ausführliche Beschreibung gibt wenige Jahre später H.J. Coolidge, der aufgrund der erheblichen Unterschiede von den anderen Schimpansen die Bonobos in eine eigene Art stellt (»a true pedomorphic species«), für die er den wissenschaftlichen Namen *Pan paniscus* wählt.[452] Der Name ›Bonobo‹, der in den 1930er Jahren erscheint – H. Heck hat ihn nach eigener Auskunft »von Afrika mitbekommen«[453] – ist vermutlich ab-

geleitet von der falschen Wiedergabe des Namens der Stadt Bolobo am Unterlauf des Kongo, von wo die ersten Exemplare in Europa stammen. Die erste Beschreibung des Bonobo stammt von dem niederländischen Arzt N. Tulp aus dem Jahr 1641 (unter der Bezeichnung ›Orang-Outang‹).[454] Der wissenschaftliche Artname des Bonobo müsste nach den Regeln des Internationalen Codes der Nomenklatur eigentlich nicht *paniscus*, sondern *satyrus* lauten, weil dies die Bezeichnung ist, die Linné in der verbindlichen 10. Auflage der ›Systema naturae‹ von 1758 verwendet.[455] Linné orientiert sich für seine Bestimmung an Tulps Beschreibung (eines Bonobo), als Abbildung verwendet er dagegen G. Edwards' Illustration eines Orang-Utans.

Auf der Basis der starken genetischen Ähnlichkeit (99%) fordern Wissenschaftler seit einigen Jahren die taxonomische Eingliederung von Schimpansen *(Pan troglodytes)* und Bonobos *(Pan paniscus)* unter die Gattung *Homo*.[456] Nach den genetischen Daten vollzog sich die Trennung der beiden Arten von der Stammlinie des Menschen vor etwa sechs Millionen Jahren; in anderen Verwandtschaftsgruppen wird ein Taxon dieses Alters auf der Ebene der Gattung eingeordnet. Dem Prinzip der Rangäquivalenz folgend, nach dem Taxa ähnlichen Alters auf gleicher taxonomischer Rangstufe (z.B. der Stufe der Gattung) eingeordnet werden sollten, müssten demnach die beiden Schimpansenarten und der Mensch in die gleiche Gattung gestellt werden.

Übermensch

Das Wort ›Übermensch‹ wird v.a. in der Nachfolge F. Nietzsches bekannt. Für Nietzsche ist der »Mensch« etwas, »das überwunden werden soll« auf dem Weg zum »Übermenschen«.[457] Die Wortgeschichte reicht jedoch bis in die Antike zurück.[458] Ihre Ursprünge liegen offenbar im antiken Heroenkult und der sich daran anschließenden Herrscherverherrlichung. Erste Nachweise des griechischen Wortes (»ὑπεράνθρωπος«) finden sich in späthellenistischer Zeit bei Dionysios von Halikarnassos und Lukian. Bei ersterem erscheint der Ausdruck in positiver Bedeutung zur Beschreibung der göttergleichen Schönheit einer Frau.[459] Lukian verwendet das Wort dagegen in einem ironischen Sinn zur Kennzeichnung des überzogenen Selbstanspruchs der weltlichen Herrscher seiner Zeit, dessen Haltlosigkeit sich v.a. angesichts ihres Todes zeige.[460] Die positive Bedeutung des Wortes findet sich auch in frühen christlichen Dokumenten: Das Menschenbild der frühchristlichen Gemeinde ist getragen von einer Heilserwartung und Erhöhung des Menschen durch die christliche Offenbarung. Diese Hoffnung auf eine Transformation des Gläubigen hin zu einem neuen Menschen zeigt sich an manchem Wort der Bibel, das eine derartige Seinserhöhung in Aussicht stellt.[461] Im 2. Jahrhundert nach Christus verwendet Montanus in diesem christlichen Kontext auch das griechische Wort für den Übermenschen.[462] In der christlichen Überlieferung tritt jedoch die »futuristische« Orientierung hin auf den kommenden neuen Menschen zunehmend in den Hintergrund gegenüber einem »restaurativen Schema«, dem zufolge der Mensch allmählich von Gott abgefallen sei und dadurch sein anfängliches Gottesbild verloren habe.[463] Am Ende der Entwicklung steht nach dieser Auffassung also höchstens das restaurierte Alte, nicht etwas Neues, in einem vorher nicht dagewesenen Sinne Göttliches. Zwar wird bei Dionysios Aeropagita Ende des 5. Jahrhunderts Christus als ›Übermensch‹ bezeichnet, und in der mittelalterlichen christlichen Mystik wird der Begriff auch auf den erlösten Gerechten, den Charismatiker und Heiligen übertragen; das Wort erscheint aber insgesamt selten.[464] Im Deutschen tritt es erstmals im Spätmittelhochdeutschen auf, so z.B. in Form des Adjektivs bei dem Volksprediger Geiler von Kaysersberg.[465] Zur Zeit Luthers wird das Wort sowohl positiv im Sinne einer Engelsgleichheit als auch ironisierend verwendet.[466] Nicht mehr in einem dogmatisch-christlichen Sinne, sondern humanistisch gewendet und auf die höheren Geistesgaben des Menschen bezogen, verwendet Paracelsus den Ausdruck.[467] Die ironisierende Konnotation des Begriffs gewinnt in der deutschen Klassik, so bei Lessing und Goethe, wieder an Bedeutung. Ausdrücklich abgelehnt wird das Streben zum Übermenschen bei Herder, indem er die Bildung zum Menschlichen, zur Humanität als das eigentliche Ziel der Entwicklung erklärt.[468] Das Übermenschliche wird von Herder in gleicher Weise abgelehnt wie das Unmenschliche, die eigentliche Richtschnur bildet für ihn das Menschliche.[469]

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts ist die Vorstellung von einem Übermenschen eingebettet in den Kontext sozialer und politischer Utopien und einem Fortschrittsglauben, der u.a. durch die Weiterentwicklung der Naturwissenschaften motiviert ist (z.B. bei Condorcet, Saint-Simon, Comte und Spencer).

Das Entwicklungs- und Fortschrittsdenken des 19. Jahrhunderts führt abermals zu einer Wendung und zu einer erneuten Aufwertung der Vorstellung des Übermenschlichen. So ist C. Darwin der Überzeugung, der Mensch werde in ferner Zukunft ein weit vollkommeneres Geschöpf werden als er zurzeit ist (»will be a far more perfect creature than he now

is«).[470] Der vergangene Aufstieg der organischen Stufenleiter (»organic scale«) könne den Menschen zu der Hoffnung veranlassen, in seinem weiteren Aufstieg eine noch höhere Bestimmung zu erlangen (»a still higher destiny in the distant future«).[471] Strittig ist im unmittelbaren Anschluss an Darwins Theorie, welche Merkmale des Menschen von diesem Aufstieg betroffen sind, und auf welchem Wege er erreicht wird. Darwins früher Mitstreiter A.R. Wallace ist skeptisch, dass die Höherentwicklung seine organische Ausstattung betreffen werde; weiterentwickeln wird sich nach Wallace der Mensch allein in seinen geistigen Fähigkeiten. Und diese Entwicklung werde sich nicht als Ergebnis der natürlichen Selektion ergeben, sondern gerade durch die Befreiung von ihr (s.o.).[472]

Im 20. Jahrhundert erscheint die Vorstellung vom Übermenschen vielfach verbunden mit dem Begriff des ***Transhumanismus***. Den Ausdruck prägt J. Huxley 1957 für eine auf den sozialen Wohlstand gerichtete Entwicklung der Menschheit als Ganzes: »man remaining man, but transcending himself, by realizing new possibilities of and for his human nature«.[473] Nicht selten beiläufig wird von Biologen das weitere Voranschreiten der Evolution des Menschen für möglich gehalten, z.B. in K. Lorenz' Bemerkung von 1963: »Das langgesuchte Zwischenglied zwischen dem Tiere und dem wahrhaft humanen Menschen – *sind wir*!«[474]

Zu einem programmatischen Ziel wird der Transhumanismus in den Visionen der Verschmelzung des Menschen mit Maschinen, in denen auf die Ergänzungsbedürftigkeit des Menschen als defizitärer Naturgegenstand verwiesen wird: Der Mensch bildet in dieser Perspektive das technisch zu verbessernde Objekt.[475] Im 20. Jahrhundert werden verschiedene konkrete Visionen zu Mensch-Maschinen-Symbiosen und einer darauf beruhenden Zivilisation entwickelt. Als ein Schlüsseltext der Transhumanismus-Bewegung gilt D. Bernals Essay ›The World, the Flesh, and the Devil‹ von 1929.[476] Eine in den verschiedenen Ansätzen immer wieder thematisierte Vorstellung bezieht sich auf die »Entmaterialisierung« der mental-psychischen Seite eines einzelnen Menschen, d.h. die Lösung des Seelenlebens von einem Leib und seine Übertragung auf andere Körper. Auf eine solche Bewegung der »Entmaterialisierung« »vom Prä-Humanen zum Ultra-Humanen« zielt bereits P. Teilhard de Chardin in einem Essay von 1950.[477] Zu einer einflussreichen Bewegung, die auch in der Öffentlichkeit viel Aufmerksamkeit findet, wird der Transhumanismus seit Mitte der 1980er Jahre. Die Vorstellung, von der dabei für viele die größte Faszination ausgeht, ist die in Aussicht gestellte Möglichkeit der individuellen Unsterblichkeit durch die technische Reproduktion eines individuellen Bewusstseins und dessen Übertragung auf Maschinen (»mind uploading« oder »Transplantation des Geistes«).[478] In dieser Form bildet der Transhumanismus also eine technisch raffinierte Perpetuierung des bekannten Menschlichen, nicht notwendig aber eine Überhöhung oder Steigerung (»enhancement«) der menschlichen Vermögen.

Nachweise

1 Vgl. Seiler, H. (1953). Ἄνθρωποι. Glotta 32, 225-236.
2 a.a.O.: 227.
3 Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 2f.
4 Genesis 2, 7; vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 99.
5 Plinius, Naturalis historia 7, 1; vgl. Philon, De posteritate Caini 162; Plutarch, Fragmenta (ed. Bernardakis), Bd. VII, 129; Cicero, De re publica 3, 1; Laktanz, De opificio Dei 3, 2.
6 Hesiod, Erga 276ff.; vgl. Dierauer (1977): 14.
7 Homer, Odyssee 20, 13-18.
8 Archelaos (Diels/Kranz): 60 A4, 6; vgl. Dierauer (1977): 27.
9 Empedokles (Diels/Kranz): 31 B130; vgl. Dierauer (1977): 31.
10 Aischylos, Prometheus 443f.; Sophokles, Antigone 354f.; Euripides, Hiketides 203; Platon, Protagoras 321d; vgl. Dierauer (1977): 36.
11 Anaxagoras (Diels/Kranz): 59 A102.
12 Xenophon, Memorabilia 1, 4, 11f.
13 Platon, Politeia 436a.
14 Platon, Kratylos 399c.
15 Platon, Gorgias 483d-e; Politeia 337c.
16 Platon, Politeia 508e.
17 Protagoras (Diels/Kranz): 80 B1.
18 Vgl. Cicero, De natura deorum 133 (II, liii).
19 Nach Theophrast (Diels/Kranz): 24 A5/B1a; vgl. Dierauer (1977): 39.
20 Vgl. Aristoteles, De an. 428a23; De part. anim. 641b7f.; Politica 1332b3ff.; Ethica Nicomachea 1098a7ff.; vgl. Galen, In Hippocratis de natura hominis (Corpus Medicorum Graecorum V 9, 1, ed. I. Mewaldt, Leipzig 1914, 1-113): 60,5 (II, 1); ders. De sanitate tuenda (Corpus Medicorum Graecorum V 4, 2, ed. K. Koch, Leipzig 1923, 1-198): 197, 5 (VI, 14): allerdings an diesen Stellen nicht wörtlich!
21 Platon, Kratylos 399c.
22 Aristoteles, Hist. anim. Buch I, VII, X.
23 Aristoteles, Politica 1253aff.
24 a.a.O.: 1253a15-17.

25 Aristoteles De part. anim. 656a7ff.; 686a27ff.; Politica 1253a27.
26 Aristoteles, De an. 469b10ff.; Ethica Nicomachea 1147b4f.
27 Aristoteles, De memoria et reminiscentia 453a4ff.
28 Aristoteles, Hist. anim. 488b24-26.
29 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1111b4ff.
30 Aristoteles, De part. anim. 669a18ff.
31 Aristoteles, Analytica posteriora 100a3ff.
32 Aristoteles, Metaphysica 980b25ff.
33 Vgl. Höffe, O. (1976). Grundaussagen über den Menschen bei Aristoteles. Z. philos. Forsch. 30, 227-245; Föllinger, S. (2005). anthrôpos. In: Höffe, O. (Hg.). Aristoteles-Lexikon, 47-49.
34 Aristoteles, De part. anim. 648a.
35 Aristoteles, De an. 421a.
36 Aristoteles, Topik 143a.
37 Aristoteles, Politica 1253a; Ethica Nicomachea 1149b31ff.
38 Aristoteles, Politica 1253a.
39 Aristoteles, De part. anim. 641a32-b10; vgl. Lennox, J.G. (1999). The place of mankind in Aristotle's zoology. Philos. Top. 27, 1-16: 5.
40 Cicero, De officiis I, ii; 113, 18; Seneca, Ad Lucilium epistulae morales 90, 44; 53, 11; 124, 14; vgl. Pohlenz, M. (1941). Tierische und menschliche Intelligenz bei Poseidonios. Hermes 76, 1-13: 11.
41 Aristoteles, Hist. anim. 588a.
42 Vgl. z.B. Platon, Leges 782d-783a; Philebos 31d; 32e; 35c; 35e; 36e.
43 Schmitt, A. (1997). Verhaltensforschung als Psychologie. Aristoteles zum Verhältnis von Mensch und Tier. In: Kullmann, W. & Föllinger, S. (Hg.). Aristotelische Biologie, 259-285: 261.
44 Seneca (64-65). Epistulae morales ad Lucilium 124, 23; vgl. 113, 18; 19.
45 a.a.O.: 41, 8.
46 Marcus Fabius Quintilianus (ca. 95). Institutio oratoria 7, 3, 24; vgl. Cicero, De officiis I, 4; I; De natura deorum II, 34; De legibus I, 22.
47 Tertullianus (3. Jh.). De testimonio animae cap. 1; vgl. ders., De anima cap. 17.
48 Augustinus, De ordine 2, 11; vgl. ders., De dialectica 9; ders. De civitate dei 9, 13; Marius Victorinus (4. Jh.). De definitionibus; Boethius (6. Jh.). De consolatione philosophiae 5, 4.
49 Thomas von Aquin, Summa contra gentiles: II, 95; III, 39; Summa theologiae: II/II, 34, 5; vgl. I, 17, 3.
50 Vgl. Luck, G. (1964). Zur Geschichte des Begriffs »Sapientia«. Arch. Begriffsgesch. 9, 203-215; Grawe, C. (1974). Homo sapiens. Hist. Wb. Philos. 3, 1178-1179; Schmidinger, H. & Sedmak, C. (Hg.) (2004). Der Mensch – ein »animal rationale«?; nicht in: Chalcidius, Commentarius in Timaeum (Plato Latinus, Bd. IV, hg. v. J.H. Waszink, London 1962).
51 Aristoteles, Ethica Eudemica 1230b36-1231a15; Ethica Nicomachea 1118a16-32; De sensu 443b24-444a5.
52 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II, II, 141, 4 ad 3; vgl. ders. (1260). In decem libros Ethicorum Aristotelis ad Nicomachum expositio: III, 19, Nr. 610.
53 Aristoteles, Politica 1256b15-22; vgl. aber Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 155f.; Balme, D.M. (1988). Teleology and necessity. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 275-285: 279.
54 Vgl. Balme (1988): 279.
55 Vgl. Cicero, De natura deorum 2, 154-162; Stoicorum veterum fragmenta II, 1152f.; 1157; 1163; Diogenes Laertios 7, 138; Epiktet, Diatribae 1, 6, 18; 1, 16, 1-5; 2, 8, 6-8; Marc Aurel, 5, 16, 5.
56 Vgl. Broberg, G. (1983). *Homo sapiens.* Linnaeus's classification of man. In. Frängsmyr, T. (ed.). Linnaeus, the Man and his Work, 156-194: 159.
57 1. Mose 1, 26.
58 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I qu. 65a 2.
59 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: Lib. XXII, Tr. 1.
60 a.a.O.: XXII, 12.
61 Thomas von Aquin (1259-64). Summa contra Gentiles (Turin 1933): 189f. (2. Buch, Kap. 82); vgl. Nitschke, A. (1967). Verhalten und Bewegung der Tiere nach frühen christlichen Lehren. Stud. gen. 20, 235-262: 258f.
62 Bacon, F. (1609). De sapientia veterum (Works, vol. VI, London 1861, 687-764): 747.
63 Vgl. Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985): 226.
64 Vgl. z.B. Descartes, R. (1644). Principia philosophiae: III, 3; Spinoza, B. (1677). Ethica, ordine geometrico demonstrata: I, App.
65 Leibniz, G.W. (ca. 1678). Ad ethicam (Philosophische Schriften, Bd. 1, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1875): 150.
66 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 429.
67 Platon, Politeia 439b-e.; Phaidros 246b.
68 Paulus, Röm. 7, 22ff.; 2 Kor. 4, 16ff.
69 Vgl. Azouvi, F. (1985). Homo duplex. Gesnerus 42, 229-244; Grawe, C. (1972). Doppelnatur. Hist. Wb. Philos. 2, 282-285.
70 Vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 344f.
71 a.a.O.: 352.
72 Corpus Hermeticum, Pimander: 14; Asclepius: 7.
73 Bernhard von Clairvaux (ca. 1150). De brevitate vitae. In: Liber de modo bene vivendi LXIX (Patrologia Latina, Bd. 184, Paris 1854, 1199-1306): 1301; vgl. Sermo XVII (Patrologia Latina, Bd. 183, 249-254): 250.
74 Thomas von Aquin, Summa contra gentiles: IV, 55.
75 Vgl. Grawe, C. & Hügli, A. (1980). Mensch, III Die anthropologischen Hauptstränge. – 1. Die topischen Formeln. Hist. Wb. Philos. 5, 1071-1074: 1073.
76 Paracelsus (ca. 1536). Ein mantischer Entwurf (Sämtliche Werke, Bd. I, X, München 1928, 637-659): 643.
77 Malebranche, N. (1688). Entretiens sur la métaphysique et sur la religion (Œuvres complètes, 2. Aufl., Bd. 12, hg. v. A. Robinet, Paris 1967): 104 (IV, 20).
78 Pascal, B. [1654-62]. Pensées (2 Bde., hg. v. L. Brunschvicg, Paris 1904): I, 89 (Nr. 72).
79 Pope, A. (1733). Essay on Man: II, v, 7ff.

80 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (Œuvres Philosophiques, Paris 1954, 317-350): 337.
81 a.a.O.: 338.
82 Kant, I. (1788). Kritik der praktischen Vernunft (AA, Bd. V, 1-163): 162.
83 Marquard, O. (1971). Anthropologie. Hist. Wb. Philos. 1, 362-374: 363; vgl. Hodgen, M.T. (1964). Early Anthropology in the Sixteenth and Seventeenth Centuries.
84 Pico della Mirandola (1496). De hominis dignitate (Stuttgart 1997): 6f.
85 a.a.O.: 8f.
86 Vgl. Foucault, M. (1966). Les mots et les choses (dt. Die Ordnung der Dinge, Frankfurt/M. 1974): 46-77.
87 Montaigne, M. de (1580). Essais (3 Bde., hg. v. A. Tournon, Paris 1998): II, 191 (II, 12).
88 Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 57.
89 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 333 (II, XXVII, 8).
90 a.a.O.: 335.
91 Tyson, E. (1699). Orang-outang: iii; 55; vgl. Wokler, R. (1976). Tyson and Buffon on the orang-utan. Studies on Voltaire clv, 2301-2319.
92 Tyson (1699): 92-95.
93 a.a.O.: 91.
94 Perrault, C. (1676). Suite des mémoires pour servir à l'histoire naturelle des animaux: 126; vgl. Wokler, R. (1980). The ape debates in Enlightenment anthropology. Transactions of the Fifth International Congress on the Enlightenment, vol. 3, 1164-1175: 1169.
95 Buffon, G.L.L. (1766). Nomenclature des singes. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 14 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 386-393): 390.
96 Daubenton, J.-L.M. (1782). Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle de l'homme: xxiii; vgl. Barsanti, G. (1980). L'homme et les classifications: aspects du débat anthropologique dans les sciences naturelles de Buffon à Lamarck. Transactions of the Fifth International Congress on the Enlightenment, vol. 3, 1158-1164: 1158f.
97 Daubenton (1782): xixf.
98 La Mettrie, J.O. de (1747). L'Homme machine (Princeton 1960): 27; 160ff.; 213; vgl. Wokler (1980): 1170.
99 Condillac, E.B. de (1755). Traité des Animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1947-51): I, 340-365.
100 Condillac, E.B. de (1746). Essair sur l'origine des connoissance humaines (Œuvres philosophiques, Paris 1947-51): I, 19; vgl. Wokler (1980): 1170.
101 La Mettrie, J.O. de (1747). L'homme machine (Hamburg 1990): 34.
102 a.a.O.: 110.
103 ebd.; vgl 124.
104 D'Holbach, P.-H.T. (1770). Système de la nature (2 Bde., Paris 1821): II, 89.
105 a.a.O.: I, 124.
106 a.a.O.: I, 120.
107 a.a.O.: I, 90.
108 Tulp, N. (1641). Observationum medicarum: 277 (III, 56).
109 Linné, C. von (1735/58). Systema naturae, 2 Bde.: I, 24.
110 a.a.O.: 25.
111 Broberg, G. (1983). *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man. In. Frängsmyr, T. (ed.). Linnaeus, the Man and his Work, 156-194: 167.
112 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-350): 329.
113 Rousseau, J.J. (1755). Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes (Œuvres complètes, Bd. 3, Paris 1964, 110-223): 208 (FN 10); vgl. Lovejoy, A.O. (1923). The supposed primitivism of Rousseau's Discourse on Inequality. Modern Philology 21, 165-186.
114 Vgl. Wokler, R. (1978). Perfectible apes in decadent cultures: Rousseau's anthropology revisited. Daedalus 107, 107-134; ders. (1980). The ape debates in Enlightenment anthropology. Transactions of the Fifth International Congress on the Enlightenment, vol. 3, 1164-1175: 1171.
115 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 175 FN (III, 30).
116 Monboddo (= Burnet, J.) (1773). Origin and Progress of Language, 3 vols.: I, 269ff.; ders. (1774). Of the ourang outang, & whether he be of the human species (National Library of Scotland, Edinburgh, Ms. 5738/109, f.4); vgl. Wokler (1980): 1172; Barnard, A. (1993). Monboddo's orang-outang and the definition of man. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 71-85: 72.
117 Blumenbach, J.F. (1775). De generis humani varietate nativa: 35-39.
118 Camper, P. (1782) Naturkundige Verhandelbingen over den Orang-Outang; en eenige andere Aapsoorten (franz.: De l'orang-outang, et de quelques autres espèces de singes, Œuvres, Paris 1803): I, 5-196.
119 Lacépède (1821). Homme. In: Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 21, 323-409; vgl. Barsanti (1980): 1160.
120 Defrance (1821). Homme. (foss.). In: Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 21, 409-410: 410.
121 Vgl. Barsanti, G. (1983). Alle origini dell'antropologia, aspetti del dibattito sulla classificazione dell'uomo (1750-1840). Paradigmi 1, 75-108.
122 Kant, I. (1785). Bestimmung des Begriffs einer Menschenrace (AA, Bd. VIII, 89-106): 93;vgl. Malter, R. (1990). Der Rassebegriff in Kants Anthropologie. In: Mann, G. & Dumont, F. (Hg.). Die Natur des Menschen. Probleme der physischen Anthropologie und Rassenkunde (1750-1850), 113-122; Barkhaus, A. (1994). Kants Konstruktion des Begriffs der Rasse und seine Hierarchisierung der Rassen. Biol. Zentralbl. 113, 197-203; Shell, S.M. (2006). Kant's concept of a human race. In: Eigen, S. & Larrimore, M.J. (eds.). The German Invention of Race, 55-72; Zammito, J. (2006). Policing polygeneticism in Germany, 1775 (Kames,) Kant, and Blumenbach. In: Eigen, S. & Larrimore, M.J. (eds.). The German Invention of Race, 35-54.
123 Blumenbach (1775): 40; ders. (1779). Handbuch der Naturgeschichte; ders. (1804). Handbuch der vergleichenden Anatomie und Physiologie.
124 Blumenbach, J.F. (1789). Über Menschen-Racen und Schweine-Racen. Magazin für das Neueste aus der Physik und Naturgeschichte 6, 1-13: 1.

125 Blumenbach, J.F. (1790). Beyträge zur Naturgeschichte, Erster Theil: 47; vgl. Dougherty, F.W.P. (2007). Einleitung. In: The Correspondence of Johann Friedrich Blumenbach, vol. II, 1783-1785: XIX.
126 Blumenbach, J.F. (1779). Handbuch der Naturgeschichte: 60.
127 Blumenbach (1775): 97; vgl. 41.
128 Blumenbach (1779): 63.
129 Blumenbach, J.F. (1781). De generis hvmani varietate nativa: 52.
130 Blumenbach, J.F. (1795). De generis hvmani varietate nativa: 286.
131 Soemmerring, S.T. (1784). Über körperliche Verschiedenheit des Mohren vom Europäer.
132 Lawrence, W. (1819). Lectures on Comparative Anatomy, Physiology, Zoology, and the Natural History of Man: 363.
133 Tiedemann, F. (1836). On the brain of the negro, compared with that of the European and the orang-outang. Philos. Trans. Roy. Soc. 126, 497-527.
134 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 4f.
135 Wells, W.C. (1813). An account of a female of the white race of mankind, part of whose skin resembles that of a negro. In: ders. (1818). Two Essays: One on Dew and the Other on Single Vision With Two Eyes; vgl. Wells, K.D. (1973). William Charles Wells and the races of man. Isis 64, 215-225: 216.
136 Kant, I. (1798). Anthropologie in pragmatischer Hinsicht (AA, Bd. 7, 117-333): 321.
137 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 431.
138 Chalcidius, Commentarius in Timaeum (Plato Latinus, Bd. IV, hg. v. J.H. Waszink, London 1962): 175 (Nr. 135).
139 Cassiodor, F.M.A. (6. Jh.). Opera omnia, Bd. 2 (Rouen 1679): 579.
140 Vives, J.L. (1531/36). De disciplinis libri xx in tres tomos: 564: vgl. auch Alexander von Aphrodisias (3. Jh.). Commentaria in duodecim Aristotelis libros de prima philosophia, interprete Ioanne Genesio Sepulueda Cordubensi, ad Clementem VII. Pont. Max. (Rom 1527?): I, 39.
141 Alexandri Aphrodisiei Commentaria in duodecim Aristotelis libros de prima philosophia (ed. J.G. de Sepulvéda, 1527): lib. I, 39.
142 Themistios (4. Jh.). Paraphrasis in Aristotelis Posteriora (Venedig 1542): 25 (Liber I, Caput XL).
143 Coward, W. (1702). Second Thoughts Concerning Human Soul: 177 (2. Aufl. 1704: 153).
144 Nachweise für Tab. 175: Aristoteles, Ethica Eudemica (übers. F. Dirlmeier, Berlin 1962) 1222b18-21 (II, 6); Pico della Mirandola (1496). De hominis dignitate (Stuttgart 1997): 7f.; Kant (1790/93): 431; Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin, 1887-1909): I, 146; Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkeband 3-4, 311-460; 1-165): I, 379; Schopenhauer, A. (1841/60). Die beiden Grundprobleme der Ethik (Sämtliche Werke, Bd. 3, hg. v. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960, 481-815): 554 (bereits in der 1. Aufl.); Marx, K. (1844). Ökonomisch-philosophische Manuskripte aus dem Jahre 1844 (MEW, Bd. 40, 465-588): 516; Nietzsche, F. (1886). Jenseits von Gut und Böse. Vorspiel einer Philosophie der Zukunft (KSA, Bd. 5, 9-243): 81 (Nr. 62); Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu einer Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 256; Scheler, M. (1928). Die Stellung des Menschen im Kosmos (Bonn 1991): 40; Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 310; Portmann, A. (1950). Im Kampf um das Menschenbild. In: Biologie und Geist (Freiburg/B. 1963), 266-271: 270.
145 Fichte (1796-97): I, 379.
146 Lichtenberg, G.C. (1774). Sudelbuch D, Nr. 331 (Schriften und Briefe, Bd. 1, München 1968): 282.
147 Schwidetzky, I. (1974). Variationsstatistische Untersuchungen über Anthropologie-Definitionen. Homo 25, 1-10: 4.
148 Darwin, C. (1871/74). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex: 126; vgl. Gruber, H.E. (1974). Darwin on Man.
149 Darwin (1871/74): 126.
150 a.a.O.: 51f.; vgl. Bowler, P.J. (1986). Theories of Human Evolution. A Century of Debate, 1845-1945: 66f.; 157f.
151 Darwin (1871/74): 600.
152 Menninghaus, W. (2003). Das Versprechen der Schönheit: 90.
153 Tiedemann, F. (1826). Hirn des Orang-Outangs mit dem des Menschen verglichen. Z. Physiol. 2, 17-28; Vogt, C. (1863). Vorlesungen über den Menschen; Lyell, C. (1863). Geological Evidence of the Antiquity of Man.
154 Buffon, G.L.L. (1787). Nomenclature des singes. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 7, 5-46: 34.
155 Huxley, T.H. (1863). Evidence as to Man's Place in Nature.
156 Owen, R. (1858). On the characters, principles of division, and primary groups of the class Mammalia. J. Proc. Linn. Soc. 2 (Zool.), 1-37: 19f.; vgl. ders. (1859). On the Classification and Geographical Distribution of Mammalia.
157 Huxley, T.H. (1863). Evidence as to Man's Place in Nature; vgl. Desmond, A. (1982). Archetypes and Ancestors. Paleontology in Victorian London, 1850-1875; Rupke, N.A. (1994). Richard Owen: 270ff.
158 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 433f.
159 Haeckel, E. (1863). Ueber die Entwickelungstheorie Darwin's. Amtl. Ber. Versamml. Deutsch. Naturforsch. Ärzte 38, 17-30: 17.
160 Nachweise für Tab. 176: Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 291f.; Gehlen, A. (1940/62). Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt: 38; Flach, W. (1997). Grundzüge der Ideenlehre. Die Themen der Selbstgestaltung des Menschen und seiner Welt, der Kultur: 62.
161 Scheler, M. (1928). Die Stellung des Menschen im Kosmos (Bonn 1991).
162 Plessner (1928): 26.
163 Scheler (1928): 40.

164 Winter, F.J. (1883). Die Theologie des D. Luthardt: 7; Bertholet, A. (1896). Die Stellung der Israeliten und der Juden zu den Fremden: 218.
165 Plessner (1928): V; 292.
166 a.a.O.: 310.
167 Scheler (1928): 40.
168 ebd.
169 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 334.
170 Vgl. Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen (Hamburg 1956).
171 Bischof, N. (1985). Das Rätsel Ödipus: 542.
172 Vgl. Allen, C. (1997). Animal cognition and animal minds. In: Carrier, M. & Machamer, P (eds.). Mindscapes. Philosophy, Science, and the Mind, 227-244: 237.
173 Anonymus (1852). Aus Agram. Die Grenzboten. Zeitschrift für Politik und Literatur 11 (I, 2), 156-158: 156.
174 Rokitansky, C. (1858). Zur Orientirung über Medicin und deren Praxis. Zeitschrift der kaiserl. königl. Gesellschaft der Ärzte zu Wien 14 (Beilage zu Nr. 23), 1-8: 2.
175 Stern, M.L. (1885). Philosophischer und naturwissenschaftlicher Monismus. Ein Beitrag zur Seelenfrage: 264.
176 Snell, K. (1887). Vorlesungen über die Abstammung des Menschen (hg. v. R. Seydel): 152.
177 Vgl. Alsberg (1922): 427; Friedenthal, H. [1925]. Die Sonderstellung des Menschen in der Natur. Mensch und Affe; Scheler, M. (1927). Die Sonderstellung des Menschen. Der Leuchter 8, 161-254; Litt, T. (1942). Die Sonderstellung des Menschen im Reich des Lebendigen. In: Wenke, H. (Hg.). Geistige Gestalten und Probleme: Eduard Spranger zum 60. Geburtstag, 217-240; ders. (1948). Die Sonderstellung des Menschen im Reiche des Lebendigen; Rensch, B. (1957). Die stammesgeschichtliche Sonderstellung des Menschen; Hofer, H. & Altner, G. (1972). Die Sonderstellung des Menschen; Cyran, W. (Hg.) (1990). Die Sonderstellung des Menschen in der Evolution.
178 Klaatsch, H. (1920). Der Werdegang der Menschheit und die Entstehung der Kultur: 1.
179 Kant, I. (1786). Muthmaßlicher Anfang der Menschengeschichte (AA, Bd. 8, 107-123): 115.
180 Vogt, J.G. (1892). Die Menschwerdung: 281; vgl. Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (2 Bde., Stuttgart & Frankfurt/M. 1960): I, 225; II, 692.
181 Vogt (1892): 346.
182 Portmann, A. (1950). Im Kampf um das Menschenbild. In: Biologie und Geist (Freiburg/Br. 1963), 266-271: 270; vgl. ders. (1944). Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen; ders. (1951/56). Zoologie und das neue Bild des Menschen.
183 Portmann (1950): 270.
184 Illies, J. (1974). Biologie und Menschenbild (Freiburg/Br. 1977): 24.
185 Nachweise für Tab. 178: Alkmaion (Diels/Kranz): 24 A5/B1a, nach Theophrast, De sensibus 25 (A5); Aristoteles, Ethica Eudemica (übers. F. Dirlmeier, Berlin 1962) 1231a3-11; vgl. ders. Ethica Nicomachea 1118a16-32; De sensu 443b24-444a5; Humboldt, W. von (1820). Über das vergleichende Sprachstudium (Leipzig 1946): 12; Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 431; Boswell, J. (1785). Journal of a Tour to the Hebrides with Samuel Johnson: 25; Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition (dt. Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens, Frankfurt/M. 2002): 17f.
186 Huxley, J. (1955). Evolution, cultural and biological (in: ders. (1957). New Bottles for New Wine, 61-92): 91.
187 Le Conte, J. (1877). Elements of Geology (1879): 269 (nach OED 1989).
188 Platon, Politeia 439d.
189 Aristoteles, De an. 413b.
190 Vgl. Clark, S.R.L. (1988). Is humanity a natural kind? In: Ingold, T. (ed.). What is an Animal?, 17-34.
191 Ingold, T. (1994). Humanity and animality. In: Ingold, T. (ed.). Companion Encyclopedia of Anthropology. Humanity, Culture and Social Life, 14-32: 24.
192 Agamben, G. (2002). L'aperto. L'uomo e l'animale (dt. Das Offene, Frankfurt/M. 2003): 21.
193 Anaximander (Diels/Kranz): A10.
194 Anaxagoras (Diels/Kranz): 59 B21b.
195 Platon, Protagoras 320c-322d; vgl. auch Politeia 369c.
196 Vgl. Seneca, De beneficiis 2, 29, 1; Philon, De Abrahamo 266f.; Gregor von Nyssa, De hominis opificio 7; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 236.
197 Vgl. Plinius, Naturalis historia 7, 1-5; Lukrez, De rerum natura 5, 222ff.
198 Reimarus, H.S. (1760). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 394f.
199 a.a.O.: 396f.
200 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe, 2 Bde.: I, 383.
201 a.a.O.: I, 47.
202 Herder, J.G. (1772). Abhandlung über den Ursprung der Sprache (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. B. Suphan, Berlin 1891, 1-156): 26f.
203 Adler, A. (1907). Studie über Minderwertigkeit von Organen.
204 Gehlen, A. (1940). Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt (Gesamtausgabe, Bd. 3, 1, Frankfurt/M. 1993): 17; vgl. ders. (1942). Ein Bild vom Menschen (in: ders. (1961). Anthropologische Forschung, 44-54): 48; vgl. auch Pöhlmann, E. (1970). Der Mensch – das Mängelwesen? Zum Nachwirken antiker Anthropologie bei Arnold Gehlen. Arch. Kulturgesch. 52, 297-312; Karneth, R. (1991). Anthropo-Biologie und Biologie. Biologische Kategorien bei Arnold Gehlen im Licht der Biologie, insbesondere der vergleichenden Verhaltensforschung der Lorenz-Schule.
205 Gehlen, A. (1940/62). Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt: 33.
206 a.a.O.: 71.
207 a.a.O.: 63.
208 a.a.O.: 38.

209 a.a.O.: 80; vgl. ders. (1958). Über Kultur, Natur und Natürlichkeit. In: ders. (1961). Anthropologische Forschung, 78-92: 78.
210 Gehlen, A. (1950). Nichtbewusste kulturanthropologische Kategorien. Z. philos. Forsch. 4, 321-346: 321; ders. (1940/50). Der Mensch: 27; vgl. Lorenz, K. (1943). Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsych. 5, 235-409: 292.
211 James, W. (1890). The Principles of Psychology, 2 vols: II, 441 (Kap. XXIV).
212 Tooby, J. & Cosmides, L. (1995). Foreword. In: Baron-Cohen, S., Mindblindness, xi-xviii: xiiif.; vgl. Hüttemann, A. (2008). Kann die evolutionäre Psychologie kulturelle Phänomene erklären? In: ders. (Hg.). Zur Deutungsmacht der Biowissenschaften, 129-150: 141f.
213 Aristoteles, De part. anim. 687a21-b5.
214 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, 76, 5.
215 Galen, De usu partium corporis humani (engl. On the Usefulness of the Parts of the Body. 2 Vols. Ithaca, N.Y. 1968): I, 71 (I, 6).
216 Lorenz, K. (1954). Psychologie und Stammesgeschichte. In: Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1965, 201-254: 234; vgl. ders. (1950). Ganzheit und Teil der tierischen und menschlichen Gemeinschaft. Stud. Gen. 3, 455-499: 486.
217 Lorenz, K. (1971). Der Mensch, biologisch gesehen. Stud. Gen. 24, 495-515: 509; 511.
218 Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels (München 1977): 218.
219 Boswell, J. (1785). Journal of a Tour to the Hebrides with Samuel Johnson: 25.
220 Clodd, E. (1888). Story of Creation: 217.
221 Oakley, K.P. (1949). Man the Tool-Maker.
222 Oakley, K.P. (1951). A definition of man. Sci. News 20, 69-81: 74.
223 a.a.O.: 72.
224 Heberer, G. (1960). Darwins Urteil über die abstammungsgeschichtliche Herkunft des Menschen und die heutige paläoanthropologische Forschung. In: ders. & Schwanitz, F. (Hg.). Hundert Jahre Evolutionsforschung, 397-418: 410.
225 Heberer, G. (1961). Die Abstammung des Menschen. In: Handbuch der Biologie, Bd. IX, 245-328: 302.
226 Straus, E. (1949). Die aufrechte Haltung. Eine anthropologische Studie (In: Bräutigam, W. (Hg.) (1980). Medizinisch-psychologische Anthropologie, 425-439): 433.
227 Bartholomew, G.A. Jr. & Birdsell, J.B. (1953). Ecology and the protohominids. Amer. Anthropol. 55, 481-498.
228 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 633.
229 Provine, R.R. (2000). Laughter. A Scientific Investigation: 87.
230 Bingham, P.M. (1999). Human uniqueness: a general theory. Quart. Rev. Biol. 74, 133-169: 135.
231 a.a.O.: 164.
232 a.a.O.: 144.
233 Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition (dt. Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens, Frankfurt/M. 2002): 18; 254.
234 a.a.O.: 74.
235 a.a.O.: 57; vgl. Tomasello, M., Kruger, A.C. & Ratner, H.H. (1993). Cultural learning. Behav. Brain Sci. 16, 495-552: 508.
236 Bickerton, D. (1995). Language and Human Behaviour: 5; 113.
237 Vgl. Fry, D. (1978). Homo loquens: Man as a Talking Animal; Montaleone, C. (1998). Homo loquens. Persone, contesti, credenze.
238 Vgl. Read, M. (1982). The concept of man as Homo loquens in the Spanish renaissance. Rev. españ. linguist. 12, 65-84: 70.
239 Blumenbach, J.F. (1779). Handbuch der Naturgeschichte: 60.
240 ebd.
241 Hamann, J.G. (1784). Metakritik über den Purismus der Vernunft (Sämtliche Werke, Bd. 3, Wien 1951, 281-289): 286.
242 Humboldt, W. von (1820). Über das vergleichende Sprachstudium (Leipzig 1946): 12; vgl. auch Renan, E. (1859). De l'origine du langage; Steinthal, H. (1851). Der Ursprung der Sprache: 4-27; Noiré, L. (1877). Der Ursprung der Sprache: 63-84; Delacroix, H. (1924/30). Le langage et la pensée: 218ff.; Révész, G. (1946). Ursprung und Vorgeschichte der Sprache: 17f.
243 Bertalanffy, L. von (1956). A biologist looks at human nature. Scientific Monthly 82, 33-41: 37.
244 Siegmund, G. (1958). Tier und Mensch. Beitrag zur Wesensbestimmung des Menschen: 212f.
245 Vgl. Lang, C., Sober, E. & Strier, K. (2002). Are human beings part of the rest of nature? Biol. Philos. 17, 661-671; Tattersall, I. (1998). Becoming Human. Evolution and Human Uniqueness.
246 Cassirer, E. (1944). An Essay on Man (dt. Versuch über den Menschen, Hamburg 1996): 51.
247 Fukuyama, F. (2002). Our Posthuman Future (dt. Das Ende des Menschen, München 2002): 236.
248 a.a.O.: 235.
249 Heidegger, M. (1946). Brief über den »Humanismus« (in: Wegmarken, Frankfurt/M. 1978, 311-360): 321.
250 a.a.O.:322.
251 a.a.O.: 323.
252 ebd.
253 Sellars, W. (1956). Empiricism and the Philosophy of Mind (Cambridge, Mass. 1997): 76.
254 McDowell, J. (1994). Mind and World: 125.
255 Sturma, D. (2001). Person und Menschenrechte. In: ders. (Hg.). Person, 337-362: 353.
256 Tugendhat, E. (2003). Egozentrizität und Mystik. Eine anthropologische Studie: 48.
257 a.a.O.: 65.
258 Rothacker, E. (1941). Die Schichten der Persönlichkeit: 61.
259 Autenrieth, H.F. (1802). Handbuch der empirischen menschlichen Physiologie, Bd. 3: 4.
260 Wallace, A.R. (1869/70). The limits of natural selection as applied to man. In: ders. (1870). Contributions to the Theory of Natural Selection, 332-371: 352.
261 Wallace, A.R. (1870). The development of human ra-

ces under the law of natural selection. In: ders., Contributions to the Theory of Natural Selection, 303-331: 330.
262 Wallace, A.R. (1864). The origin of human races and the antiquity of man deduced from the theory of "natural selection". Anthropol. Rev. 2, clviii-clxxxvii: clxviii; vgl. Schwartz, J.S. (1984). Darwin, Wallace, and the *Descent of Man*. J. Hist. Biol. 17, 271-289: 274.
263 Büchner, L. (1868). Sechs Vorlesungen über die Darwinsche Theorie von der Verwandlung der Arten: 255.
264 Wallace (1870): 330f.
265 Huxley, T.H. (1893). Evolution and ethics (Collected Esssays, vol. IX, Hildesheim 1970, 46-116).
266 Alsberg, P. (1922). Das Menschheitsrätsel. Versuch einer prinzipiellen Lösung: 103.
267 a.a.O.: 117.
268 a.a.O.: 427.
269 a.a.O.: 378; vgl. Claessens, D. (1968). Instinkt – Psyche – Geltung: 81ff.
270 Alsberg (1922): 103.
271 Hooton, E.A. (1937). Apes, Men, and Morons: 249.
272 a.a.O.: 251.
273 Miller, H. (1964). Progress and Decline. The Group in Evolution: 72.
274 a.a.O.: 79.
275 a.a.O.: 81.
276 Simmel, G. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu einer Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 253.
277 a.a.O.: 256.
278 Bunge, M. (1980). The Mind-Body Problem: 204.
279 Vgl. Toepfer, G. (2005). Die Kreativität der Evolution – eine Kreativität der Mittel, nicht der Zwecke. In: Abel, G. (Hg.). Kreativität. XX. Deutscher Kongress für Philosophie, Sektionsbeiträge, Bd. 2, 811-822.
280 Goldschmidt, W. (1993). On the relationship between biology and anthropology. Man 28, 341-359: 341.
281 Irons, W. (1997). Looking back two decades. In: Betzig, L. (ed.) (1997). Human Nature. A Critical Reader, 46-49: 49.
282 Cioran, E.M. (1949). Précis de decomposition (dt. Lehre vom Zerfall, übers. v. P. Celan, Stuttgart 1978): 34.
283 Popper, K.R. (1957/60). The Poverty of Historicism: 28f.
284 Elsner, N. (Hg.) (2002). Was ist der Mensch?; Graf, M. et al. (Hg.) (2004). „Was ist der Mensch?" Theologische Anthropologie im interdisziplinären Kontext; Pauen, M. (2007). Was ist der Mensch? Die Entdeckung der Natur des Geistes; Ganten, D. et al. (Hg.) (2008). Was ist der Mensch? Humanprojekt, Bd. 3.
285 Ganten et al. (2008): 34; 51; 82.
286 a.a.O.: 177.
287 Schnädelbach, H. (1989). Das Gesicht im Sand. Foucault und der anthropologische Schlummer. In: ders. (1992). Zur Rehabilitierung des *animal rationale*, 277-306: 281.
288 ebd.
289 Sloterdijk, P. (1999). Regeln für den Menschenpark. In: ders., Nicht gerettet. Versuche nach Heidegger (Frankfurt/M. 2001, 302-337): 326; ders. (2009). Du musst dein Leben ändern. Über Anthropotechnik.
290 Kurzweil, R. (1999). The Age of Spiritual Machines (dt. Homo s@apiens, Köln 1999).
291 Jastrow, R. (1981). The Enchanted Loom; vgl. Örstan, A. (1990). How to define life: a hierarchical approach. Persp. Biol. Med. 33, 391-401: 400.
292 Vgl. Castoriadis, C. (1975). L'institution imaginaire de la société (dt. Gesellschaft als imaginäre Institution, Frankfurt/M. 1984): 233.
293 Vgl. Kamper, D. (1997). Mensch. In: Wulf, C. (Hg.). Vom Menschen, 85-91: 85; Assmann, A. (2004). Neuerfindungen des Menschen. In: Assmann, A., Gaier, U. & Trommsdorff, G. (Hg.). Positionen der Kulturanthropologie, 90-117: 90.
294 Scheler, M. (1915). Zur Idee des Menschen (Vom Umsturz der Werte, Bern 1955, 173-195): 186.
295 Scheler, M. (1929). Mensch und Geschichte: 8f.
296 Anders, G. (2000). Die Antiquiertheit des Menschen, Bd. 2. Über die Zerstörung des Lebens im Zeitalter der dritten industriellen Revolution (München 1992): 25.
297 Stern, G. [= Anders, G.] (1936). Pathologie de la liberté. Essai sur la non-identification. Recherches philosophiques 6, 22-54.
298 Ortega y Gasset, J. (1940). Sobre la razón histórica (dt. Historische Vernunft, in: Der Mensch ist ein Fremder. Schriften zur Metaphysik und Lebensphilosophie, hg. v. S. Rohmer, Freiburg/Br. 2008, 171-274): 273; vgl. ders. (1941). Historia como sistema y del imperio romano. In: Obras completas, Bd. VI, Madrid 1961, 11-50: 41 (dt. Geschichte als System und Über das römische Imperium, Stuttgart 1963): 68.
299 Habermas, J. (1958). Anthropologie. In: Diemer, A. & Frenzel, I. (Hg.). Fischer-Lexikon Philosophie, 18-35: 31.
300 Adorno, T.W. (1966). Negative Dialektik (Frankfurt/M. 1975): 130.
301 ebd.
302 Foucault, M. (1966). Les mots et les choses (dt. Die Ordnung der Dinge, Frankfurt/M. 1974): 407.
303 a.a.O.: 462.
304 ebd.
305 Hull, D. (1978). A matter of individuality. Philos. Sci. 45, 335-360: 358.
306 Ghiselin, M.T. (1997). Metaphysics and the Origin of Species: 1.
307 Buller, D.J. (2005). Adapting Minds. Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature: 428.
308 a.a.O.: 419.
309 Vgl. Machery, E. & Barrett, H.C. (2006). Essay review: debunking *Adapting Minds*. Philos. Sci. 73, 232-246: 244.
310 Böhme, H., Matussek, P. & Müller, L. (2000). Orientierung Kulturwissenschaft. Was sie kann, was sie will: 131f.
311 Vgl. Geertz, C. (1986). The uses of diversity. Michigan Quarterly Review 25, 105-123; Antweiler, C. (2007). Was ist den Menschen gemeinsam? Über Kultur und Kulturen: 141ff.
312 Barkow, J.H., Cosmides, L. und Tooby, J. (eds.) (1992). The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and

the Generation of Culture.
313 Brown, D.E. (2004). Human universals, human nature & human culture. Daedalus 133, 47-54: 47; vgl. ders. (1991). Human Universals: 42ff.
314 Antweiler (2007): 33.
315 Brown, D.E. (2000). Human universals and their implications. In: Roughley, N. (ed.). Being Humans. Anthropological Universality and Particularity in Transdisciplinary Perspective, 156-174: 172.
316 Markl, H. (2001). Freiheit, Verantwortung, Menschenwürde: Warum Lebenswissenschaften mehr sind als Biologie. Jahrbuch der Max-Planck-Gesellschaft 2001, 11-23: 15.
317 Vgl. Ahrens, J., Biermann, M. & Toepfer, G. (2007). Einleitung. In: dies. (Hg.). Die Diffusion des Humanen. Grenzregime zwischen *Leben* und *Kulturen*, 7-16.
318 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 195.
319 Tugendhat, E. (2003). Egozentrizität und Mystik: 7 und passim; Tietz, S. & Wild, M. (2006). Denken Tiere? Information Philosophie 34/3, 14-26: 14.
320 Wild, M. (2006). Die anthropologische Differenz. Der Geist der Tiere in der frühen Neuzeit bei Montaigne, Descartes und Hume: 297; vgl. 1.
321 Taylor, C. (1977). What is human agency? In: Mischel, T. (ed.). The Self. Psychological and Philosophical Issues, 103-135: 134.
322 Vgl. Broberg, G. (1983). *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man. In. Frängsmyr, T. (ed.). Linnaeus, the Man and his Work, 156-194: 159.
323 Roebroeks, W. (1993). 'Policing the boundary'? Continuity of discussions in 19th and 20th century palaeoanthroplogy. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 173-179.
324 Cartmill, M. (1990). Human uniqueness and theoretical content in paleoanthropology. Intern. J. Primatol. 11, 173-192: 184.
325 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1125a.
326 Leibniz, G.W. (1686). Discours de métaphysique (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 56-172): 58 (Nr. 2).
327 Vgl. Marquard, O. (1971). Anthropologie. Hist. Wb. Philos. 1, 362-374: 362f.
328 Aristoteles, Rhetorica.
329 Theophrast, Characteres (dt. Charaktere. Dreißig Charakterskizzen, übers. v. K. Steinmann, Frankfurt am Main 2000).
330 Galen, De elementis ex Hippocrate; De temperamentis.
331 Vgl. aus dem 12. Jahrhundert: Wilhelm von St. Thierry, Libri duo de natura corporis et animae; Hugo von St. Victor, De unione corporis et animae; Gottfried von St. Victor, De microcosmo.
332 Vgl. Hundt, M. (1501). Anthropologium de hominis dignitate, natura et proprietatibus; Cassmann, O. (1594). Psychologica anthropologica sive animae humanae doctrina; Buthelius, C. & Rhete, J. (1605). Anthropologia seu synopsis considerationis hominis quoad corpus et animam; Gvenius, S. (1613). Anthropologia seu de hominis secundum corpus et animam constitutione.
333 Kant, I. (1798). Anthropologie in pragmatischer Hinsicht (AA, Bd. VII, 117-333): 119.
334 Marquard (1971): 366.
335 Martin, R. (1914). Lehrbuch der Anthropologie: 1.
336 Fischer, E. (1931). Anthropologie. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 1, 355-356: 355.
337 Vgl. Marrett, R.R. (ed.) (1908). Anthropology and the Classics.
338 Schwidetzky, I. (1974). Variationsstatistische Untersuchungen über Anthropologie-Definitionen. Homo 25, 1-10: 3.
339 Schwidetzky, I. (Hg.) (1974ff.). Rassengeschichte der Menschheit; dies. (1974). Grundlagen der Rassensystematik; dies. (1979). Rassen und Rassenbildung beim Menschen.
340 Jürgens, H.W., Knußmann, R., Schaefer, U., Schwidetzky, I., Vogel, C. & Ziegelmayer, G. (1974). Eine operationale Definition von »Anthropologische Arbeit«. Homo 25, 37-38: 37.
341 Knußmann, R. (1980/96). Vergleichende Biologie des Menschen. Lehrbuch der Anthropologie und Humangenetik: 4.
342 Eibl-Eibesfeldt, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 17.
343 Thies, C. (2009). Anthropologie heute. Philos. Rundschau 56, 183-210; 296-312: 183f.
344 Tomasello, M. & Moll, H. (2011). Replik auf die Kommentare. Deutsche Z. Philos. 59, 164-169: 169; vgl. ders. (2009). Why we cooperate (dt. Warum wir kooperieren, Frankfurt/M. 2010): 84.
345 Ray, J. (1693). Synopsis methodica animalium quadrupedum: 148.
346 Linné, C. von (1735). Systema naturae: [10].
347 ebd.
348 Linné, C. von (1735/58). Systema naturae: 20; vgl. Broberg, G. (1983). *Homo sapiens.* Linnaeus's classification of man. In. Frängsmyr, T. (ed.). Linnaeus, the Man and his Work, 156-194: 175.
349 Linné, C. von [1758]. [Vorlesungsmanuskript, Universitätsbibliothek Uppsala, Ms. N 558]: 37; vgl. Broberg (1983): 176.
350 Vgl. Luck, G. (1964). Zur Geschichte des Begriffs »Sapientia«. Arch. Begriffsgesch. 9, 203-215; Grawe, C. (1974). Homo sapiens. Hist. Wb. Philos. 3, 1178-1179; nicht in: Chalcidius, Commentarius in Timaeum (Plato Latinus, Bd. IV, hg. v. J.H. Waszink, London 1962).
351 Vgl. die Textsammlungen der digitalen Teubneriana Latina und der Patrologia Latina Database (PL): *Homo sapiens*: Cicero, In M. Antonium orationes philippicae II, 31; II, 96; ders., Pro Cn. Plancio oratio 72; Arnobius Afer, Disputationes adversus gentes (PL 5): 1287; Lactantius, Divinarum institutionum liber III (PL 6): 412; 414; 416; 420; *Homo loquens*: Augustinus, Sermo 265 De ascensione domini (Sermones de tempore, PL 38): 1224; *Homo erectes*: Auctor incertis (Rufinus Aquileiensis?), Commentarius in LXXV psalmos (PL 21): 923; auch: Jomard, E. (1822). Exposition du système métrique des anciens égyptiens. In:

Panckoucke, C.L.F. (Hg.). Description de l'Égypte, Bd. 7: 119.

352 Chazan, M. (1993). The meaning of Homo sapiens. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 229-240: 231.

353 Hoppius, C. (1760). Anthropomorpha (Amoenitates Academicae, Bd. 6, Stockholm 1763).

354 Bontius, J. (1658). Historiae naturalis et medicae Indiae Orientalis.

355 Plinius, Historia naturalis V, 34; 43; 45.

356 Vgl. Chazan (1993): 229f.

357 Lyon, M.W. Jr. (1936). Mammals of Indiana. Amer. Midl. Nat. 17, 1-373: 168.

358 Hall, E.R. (1946). Zoological subspecies of man at the peace table. J. Mammal. 27, 358-364: 359.

359 Mayr, E. (1950). Taxonomic categories in fossil hominids. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 15, 109-118: 115.

360 Coon, C.S. (1955). Some problems of human variability and natural selection in climate and culture. Amer. Nat. 89, 257-279: 260.

361 Dobzhansky, T. (1955). Evolution, Genetics, and Man: 332.

362 Emiliani, C. (1968). The pleistocene epoch and the evolution of man. Current Anthropol. 9, 27-30; vgl. Chazan (1993): 234.

363 Chazan (1993): 234.

364 Scheuchzer, J.J. (1726). Homo diluvii testiset theoskopos.

365 Vgl. Landau, M. (1991). Narratives of Human Evolution; Haraway, D. (1989). Primate Visions. Gender, Race and Nature in the World of Modern Science

366 Schaaffhausen, H. (1858). Zur Kenntnis der ältesten Rassenschädel. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1858, 453-478; vgl. Fuhlrott, C. (1859). Menschliche Ueberreste aus einer Felsgrotte des Düsselthals. Ein Beitrag zur Frage über die Existenz fossiler Menschen. Verh. nat. hist. Ver. preuss. Rheinl. Westf. 16, 131-153.

367 King, W. (1863). On the Neanderthal skull, or reasons for believing it to belong to the Clydian period, and to a species different from that represented by man. Rep. Brit. Assoc. 1863 (pt. 2), 81-82: 82; ders. (1863). The Neanderthal skull. Anthropol. Rev. 1, 393-394: 394; ders. (1864). The reputed fossil man of the Neanderthal. Quart. J. Sci. 1, 88-97.

368 Keith, A. (1915). The Antiquity of Man; Boule, M. (1921). Les hommes fossiles; vgl. Hammond, M. (1982). The expulsion of the Neanderthals from human ancestry: Marcellin Boule and the social context of scientific research. Soc. Stud. Sci. 12, 1-36.

369 Green, R.E. et al. (2010). A draft sequence of the Neandertal genome. Science 328, 710-722.

370 Haeckel. E. (1874). Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen, 2 Bde.

371 Dubois, E. (1894). Pitecanthropus erectus, eine menschliche Uebergangsform aus Java.

372 Cope, E.D. (1895). The neanderthal man in Java. Amer. Nat. 29, 192-193: 193; Weidenreich, F. (1940). Some problems dealing with ancient man. Amer. Anthropol. 42, 375-383: 383; Mayr, E. (1944). On the concepts and terminology of vertical subspecies and species. Bull. Nat. Res. Counc. 2, 11-16; ders. (1950). Taxonomic categories in fossil hominids. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 15, 109-117: 113.

373 Vgl. Reader, J. (1981). Missing Link. The Hunt for Earliest Man.

374 Leakey, L.S.B., Tobias, P.V. & Napier, J.R. (1964). A new species of the genus Homo from Olduvai gorge. Nature 202, 7-9: 8.

375 Schrenk, F., Bromage, T.G., Betzler, C., Ring, U. & Juwayeyi, Y. (1993). Oldest Homo and pliocene biogeography of the Malawi rift. Nature 365, 833-836; Kimbel W. H. et al. (1996). Late pliocene Homo and Oldowan tools from the Hadar formation (Kada Hadar Member), Ethiopia. J. Hum. Evol. 31, 549-562.

376 Spoor, F. et al. (2007). Implications of new early Homo fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya. Nature 448, 688-691.

377 Dart, R. (1925). Australopithecus africanus: the man-ape of South Africa. Nature 115, 195-199.

378 Johanson, D.C., White, T.B. & Coppens, Y. (1978). A new species of the genus Australopithecus (Primates: Hominidae) from the Pliocene of eastern Africa. Kirtlandia 28, 1-14.

379 Vgl. Vrba, E.S. (1988). Late pliocene climate events and human evolution. In: Grine, F.E. (ed.). Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines, 405-426; Bromage, T. & Schrenk, F. (eds.) (1999). African Biogeography, Climate Change and Early Hominid Evolution.

380 White, T. et al. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. Science 326, 75-86.

381 Heberer, G. (1958). Das Tier-Mensch-Übergangsfeld. Stud. gen. 2, 341-352.

382 Patterson, N. et al. (2006). Genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees. Nature Online 17 May 2006.

383 Vandermeersch, B. (1981). Les hommes fossiles de Qafzeh (Israel); Bar Yosef, O & Vandermeersch, B. (1991). Premiers hommes modernes et néandertaliens au Proche-Orient: chronologie et culture. In: Hublin, J.J. & Tillier, A.M. (eds.). Aux origines d'Homo sapiens, 217-250.

384 Binford, L.R. (1984). Fossil Remains from Klasies River Mouth.

385 Bräuer, G., Yokoyama, Y., Falguères, C. & Mbua, E. (1997). Modern human origins backdated. Nature 386, 337-338.

386 Bräuer, G. (2007). Origin of modern humans. In: Henke, W. & Tattersall, I. (eds.). Handbook of Paleoanthropology, vol III, Phylogeny of Hominids, 1749-1779: 1755.

387 White, T.D. et al. (2003). Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. Nature 423, 742-747.

388 Enattah, N.S. et al. (2008). Independent introduction of two lactase-persistence alleles into human populations reflects different history of adaptation to milk culture. Amer. J. Hum. Gen. 82, 57-72.

389 Ambrose, S.H. (1998). Late Pleistocene human population bottlenecks, volcanic winter, and differentiation of modern humans. Journal of Human Evolution 34, 623-651.

390 Mellars, P. & Stringer, C. (eds.) (1989). The Human Revolution; vgl. Tattersall, I. (1991). What was the human revolution? J. Hum. Evol. 20, 77-83; Klein, R. (2000). Archeology and the evolution of human behavior. Evol. Anthropol. 9, 17-36.

391 McBrearty, S. & Brooks, A. (2000). The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. J. Hum. Evol. 39, 453-563.

392 Philo Judaeus, De opificio mundi 69; vgl. auch Becker, R. (2007-08). Anthropomorphismus (I) und (II). Archiv für Begriffsgeschichte 49, 69-98; 50, 153-185: 74.

393 Hermii Sozomeni Salamenii Ecclesiasticae historiae (in: Ecclesiasticae historiae autores, 1554, 542-716): 697 (VIII, xi); vgl. Salaminius Hermias Sozomenus, Historia ecclesiastica (in: Die griechischen christlichen Schriftsteller 50, ed. J. Bidez & G.C. Hansen, Berlin 1960): VIII, xii.

394 Lusitano, A. (1558). In Dioscoridis Anazarbei De medica materia libros quinque: 647.

395 Columella, Res rustica 10, 1; vgl. Vergil, Aeneis 8, 193.

396 Pythagoras, Fragmenta astrologica (in: Codices Hispanienses, ed. K.O. Zuretti, Brüssel 1934) (= Catalogus Codicum Astrologorum Graecorum 11.2): 139.

397 Becker (2007-08): 72.

398 Laurenzi, G. (1640/73). Amalthea onomastica, Bd. 1: 66.

399 Kiel, C. (1642). Kilianus auctus, seu dictionarium Teutonico-Latino-Gallicum: 687.

400 Ray, J. (1686). Historia plantarum, Bd. 1: 668.

401 Tournefort, J.P. (1700). Institutiones rei herbariae, Bd. 1: 76.

402 Schott, C. (1662/67). Physica curiosa: 648 (Appendix ad librum V); vgl. auch Kircher, A. (1678). Mundus subterraneus, Bd. 2: 369.

403 Hoffmann, M. (1662). Florae Altdorffinae deliciae sylvestres: [Orchis].

404 Ray, J. (1693). Synopsis methodica animalium quadrupedum: 148.

405 Furetière, A. (1690). Dictionaire universel, Bd. 2: 540.

406 Scott, G.L. (1753). A Supplement to Mr. Chambers's Cyclopaedia, or, Universal Dictionary of Arts and Sciences, vol. 1: [Anthropomorphous].

407 Anonymus (1796). [Rez. Blumenbach, J.F., On native varieties of the human species, 3. ed. To which is prefixed an Epistle to Sir Joseph Banks]. Monthly Review 1796 (Sept.-Dec.) 21, 515-523: 517.

408 Anonymus (1763). Anthropomorphous. In: A New and Complete Dictionary of Arts and Sciences, vol. 1: 161; Nicholson, W. (1809). The British Encyclopedia: 47.

409 Vgl. Becker, R. (2007-08). Anthropomorphismus (I) und (II). Archiv für Begriffsgeschichte 49, 69-98; 50, 153-185.

410 Scott (1753): [Anthropomorphism].

411 Lewes, G.H. (1858). Sea-Side Studies at Ilfracombe, Tenby, the Scilly Isles and Jersey: 341.

412 Düsing, C. (1884). Die Regulierung des Geschlechtsverhaltnisses: bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen: 119.

413 Haeckel, E. (1895). Systematische Phylogenie, Bd. 3. Systematische Phylogenie der Wirbelthiere (Vertebrata): 647f.; vgl. ders. (1899). Die Welträthsel: 14f.; Becker (2007-08): 172f.

414 Planck, M. (1909). Die Einheit des physikalischen Weltbildes. Physikalische Zeitschrift 10, 62-75: 65.

415 Richet, C. (1898). L'effort vers la vie et la théorie des causes finales. Revue scientifique 10 (4. sér.), 1-7: 1.

416 Prudhomme, S. (1899). L'anthropomorphisme et les causes finales. A. M. Charles Richet. Revue scientifique 11 (4. sér.), 257-261: 258f.; vgl. Becker (2007-08): 174f.

417 Jonas, H. (1950/66). Wahrnehmung, Kausalität und Teleologie (dt. in: Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 51-71): 64.

418 Spaemann, R. (2000). Wirklichkeit als Anthropomorphismus. In: Bayerische Akademie der Schönen Künste (Hg.). Was heißt wirklich? Unsere Erkenntnis zwischen Wahrnehmung und Wissenschaft, 13-34: 21.

419 Lorenz, G. (1990). Zwischen Vermenschlichung und Humanität: Das Tier in Alten Kulturen. Journal für Geschichte 12, 4-12: 5; vgl. ders. (2000). Tiere im Leben der alten Kulturen: 119.

420 Cuhn E.W. (1790). Sammlung merkwürdiger Reisen in das Innre von Afrika, Bd. 1: 181.

421 Pestalozzi, J.H. (1797). Die zwei Bären. In: Figuren zu meinem ABC-Buch (Sämmtliche Schriften, Bd. 10, Stuttgart 1823, 25-28): 28.

422 Ungern-Sternberg, A. Frhr. von (1832). Spaziergänge eines Menschen-Affen in die Stadt der Affen-Menschen. Spasshafter Fastnachts-Spass.

423 Ritgen, F.A. von (1828). Ueber die Aufeinanderfolge des ersten Auftretens der verschiedenen organischen Gestalten: Eintheilung der Landthiere in natürliche Familien: 58 (42. Familie).

424 du Chaillu, P.B. (1860). The geographical features and natural history of a hitherto unexplored region of Western Africa. Proc. Roy. Geograph. Soc. Lond. 5, 108-113: 111; Murchison, R.I. (1860). Address to the Royal Geographical Society of London. Proc. Roy. Geograph. Soc. Lond. 5, 146-217: 211.

425 Jaeger, G. (1862). Ueber die Sprache der Thiere. Der zoolog. Garten 3 (11), 245-248: 247.

426 Schlegel, F. (1866). Die Anthropomorphen oder Menschenaffen. Der zoolog. Garten 7, 262-264.

427 Dendy, W.C. (1869). On the primæval status of man. Anthropol. Rev. 7, 423-424: 424.

428 Selenka, E. (1898). Studien über Entwickelungsgeschichte, H. 6. Menschenaffen (Anthropomorphae). Studien über Entwickelung und Schädelbau. 1. Rassen, Schädel und Bezahnung des Orangutan.

429 Blumenbach, J.F. (1810). Institutiones Physiologicae: 165 (§189).

430 Blumenbach, J.F. (1817). The Institutions of Physiology: 111 (Nr. 189).

431 Breydenbach, Bernhard von (1486). Peregrinatio in terram sanctum; Gesner, C. (1551). Historia animalium; vgl. Corbey, R.H.A. (2005). The Metaphysics of Apes. Negotiating the Animal-Human Boundary.

432 Tulp, N. (1641). Observationum medicarum: 277 (III,

56); vgl. Nash, R. (1993). Tyson's pygmie: the orang-outang and Augustan 'Satyr'. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 51-62: 53.

433 Reynolds, V. (1968). The Apes: 43ff.

434 Tyson (1699).

435 Nash (1993): 53.

436 Blumenbach, J.F. (1775). De generis humani varietate nativa: 37; Dougherty, F. (1993). Missing link, chain of being, ape and man in the enlightenment: the argument of the naturalists. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 63-70: 66.

437 Wurmb, F. von (1780). Beschryving van de Groote Borneoosche Orang Outang of de Oost-Indische Pongo. Verhandelingen van het Bataviaasch Genootschap der Kunsten en Wetenschappen 2 (1), 245-261; vgl. Barsanti, G. (1993). Les singes de Lamarck. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 101-115: 106.

438 Owen, R. (1835). On the osteology of the chimpanzee and orang utan. Trans. Zool. Soc. London 1, 343-379.

439 Lacépède, B.G.E. de (1801-02). Mémoire sur une nouvelle table méthodique des animaux à mamelles. Mémoires de l'Institut National des Sciences et des Arts. Sciences Mathématiques et Physiques 3, 469-502: 490.

440 Barsanti (1993): 110.

441 Anonymus (1738). London Magazine Sep. 1738: 464f.

442 Gravelot, H.B. & Scotin, G. (1739). Animalis rarioris, chimpanzee dicti, ex regno Angola Londinum advecti, brevior description. Nova Acta Eruditorum 8, 564-565.

443 Blumenbach (1775): 37.

444 Battell, A. (1613). Purchas his Pilgrimes; vgl. Nash, R. (1993). Tyson's pygmie: the orang-outang and Augustan 'Satyr'. In: Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600, 51-62: 53.

445 Buffon, G.L.L. (1766). Les orang-outangs, ou le pongo et le jocko. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 14, 43-71.

446 Oken, L. (1816). Lehrbuch der Naturgeschichte, Teil 3, 2: 1230.

447 Hanno, Periplus 18.

448 The Naval Chronicle, vol. I (1799): 451 (nach OED); vgl. Groves, C. (2002). A history of gorilla taxonomy. In: Taylor, A. & Goldsmith, M. (eds.). Gorilla Biology, 15-33.

449 Wyman, J. (1847). A communication from Dr. Thomas S. Savage, describing the external character and habits of a new species of *Troglodytes* (*T. gorilla*, Savage), recently discovered by Dr. S. in Empongwe, near the river Gaboon, Africa. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 2, 245-247; Savage, T.S. & Wyman, J. (1847). Notice of the external characters and habits of Troglodytes gorilla, a new species of orang from the Gaboon River; Osteology of the same. Boston Journal of Natural History 5, 417-442.

450 Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1852) Sur le gorille. Compte rendu des séances de l'Académie des Sciences, Paris, Bd. 34, 81–84.

451 Schwarz, E. (1929). Das Vorkommen des Schimpansen auf dem linken Kongo-Ufer. Revue Zool. Bot. Afr. 16, 425-426.

452 Coolidge, H.J. (1933). *Pan paniscus*. Pigmy chimpanzee from south of the Congo River. Amer. J. Phys. Anthropol. 18, 1-57: 55f.

453 Heck, H (1939). Die Bonobos. Das Tier und Wir (Feb. 1939), 10-27: 20; Tratz, E. & Heck, H. (1954). Der afrikanische Anthropoide „Bonobo", eine neue Menschenaffengattung. Säugetierk. Mitt. 2, 97-101.

454 Tulp, N. (1641). Observationum medicarum: 277 (III, 56); vgl. Reynolds, V. (1968). The Apes: 43ff.

455 Vgl. Stiles, W. & Orleman, M.B. (1927). The Nomenclature for Man, the Chimpanzee, the Orang-utan, and the Barbary Ape; . Broberg, G. (1983). *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man. In. Frängsmyr, T. (ed.). Linnaeus, the Man and his Work, 156-194: 182.

456 Wildman, D.E., Uddin, M., Liu, G., Grossman, L.I. & Goodman, M. (2003). Implications of natural selection in shaping 99.4 % nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: enlarging genus *Homo*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 100, 7181-7188.

457 Nietzsche, F. (1883). Also sprach Zarathustra [Erster Teil] (KSA, Bd. 4): 14.

458 Vgl. Benz, E. (1961). Das Bild des Übermenschen in der europäischen Geistesgeschichte. In: ders. (Hg.). Der Übermensch, 19-161.

459 Dionysius Halicarnassensis, Antiquitates Romanarum quae supersunt, Bd. 4 (hg. v. C. Jacoby, Leipzig 1905): XI, 35.

460 Lukian, Die Hadesfahrt oder der Tyrann (Bibliotheca Teubneriana, Bd. 1, fasc. 1, hg. v. N. Nilén, Leipzig 1906): 315.

461 Psalm 81, 1-6; Matth. 13, 43; Joh. 10, 34; vgl. Benz (1961): 29ff.

462 Epiphanius von Salamis, Panarion (hg. v. K. Holl, Leipzig 1922): 233 (48, 10, 6).

463 Benz (1961): 27f.

464 Vgl. Benz (1961): 49f.

465 Geiler von Kaysersberg, Postille 2, fol. 140.

466 Vgl. Benz (1961): 52f.

467 Paracelsus (1531-32). Die Bücher von den unsichtbaren Krankheiten (Sämtliche Werke, Bd. I, 9, hg. v. K. Sudhoff, München 1925, 249-350): 341.

468 Herder, J.G. (1793). Briefe zu Beförderung der Humanität, 2. Sammlung (Sämtliche Werke, Bd. 17, hg. v. B. Suphan, Berlin 1881, 73-132): 115.

469 Vgl. Benz (1961): 71.

470 Darwin, C. [Autobiography] (The Autobiography of Charles Darwin 1809-1882, ed. N. Barlow, London 1958): 92.

471 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: II, 405.

472 Wallace, A.R. (1864). The origin of human races and the antiquity of man deduced from the theory of "natural selection". Anthropol. Rev. 2, clviii-clxxxvii: clxviii.

473 Huxley, J. (1957). Transhumanism. In: ders. (1957). New Bottles for New Wine, 13-17: 17.

474 Lorenz, K. (1963). Das sogenannte Böse (München 1980): 216 (Kap. 12).

475 Vgl. Kurzweil, R. (1999). The Age of Spiritual Machi-

nes (dt. Homo s@apiens, Köln 1999).
476 Vgl. Coenen, C. (2009). Transhumanismus. In: Bohlken, E. & Thies, C. (Hg.). Handbuch Anthropologie, 268-276: 270.
477 Teilhard de Chardin, P. (1950). Vom Prä-Humanen zum Ultra-Humanen oder die ›Phasen eines lebenden Planeten‹ (Werke, Bd. 5, München 1966, 381-390): 390.
478 Vgl. Moravecs, H. (1999). Robot.

Literatur

Sombart, W. (1938). Beiträge zur Geschichte der wissenschaftlichen Anthropologie. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss. Philos.-Hist. Kl. 1938, 96-130.
Mühlmann, W.E. (1948/68). Geschichte der Anthropologie.
Hofer, H. & Altner, G. (1972). Die Sonderstellung des Menschen.
De Waal Malefijt, A. (1974). Images of Man. A History of Anthropological Thought.
Honigman, J.J. (1976). The Development of Anthropological Ideas.
Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik.
Leaf, M.J. (1979). Man, Mind and Science. A History of Anthropology.
Evans-Pritchard, E.E. (1981). A History of Anthropological Thought.
Bowler, P.J. (1986). Theories of Human Evolution. A Century of Debate, 1845-1945.
Schwidetzky, I. (1988). Geschichte der Anthropologie. In: Knußmann, R. (Hg.). Anthropologie. Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen, Bd. 1, Teil 1, 47-126.
Corbey, R. & Theunissen, B. (eds.) (1993). Ape, Man, Apeman. Changing Views Since 1600.
Spencer, F. (ed.) (1997). History of Physical Anthropology, 2 vols.
Corbey, R.H.A. (2005). The Metaphysics of Apes. Negotiating the Animal-Human Boundary.

Metamorphose

Das Wort ›Metamorphose‹ (griech. ›μεταμόρφωσις‹ »Umgestaltung, Verwandlung«) steht ursprünglich im Kontext der antiken Vorstellung der Umwandlung von göttlichen oder menschlichen Wesen in Tiere, Pflanzen oder anorganische Stoffe. Bekannt geworden ist diese Vorstellung v.a. durch Ovids Verwandlungsgeschichten, aber auch schon vorher sind Mythen dieser Art weit verbreitet.[1] Das Wort findet sich außer in seiner lateinischen Form bei dem um 40 v. Chr. in Rom lebenden Dichter Parthenios[2] und später bei Ovid auch bei seinem Zeitgenossen Strabo[3] auf Griechisch und später bei Lukian[4].

In die Biologie führt der englische Naturkundler T. Moufet den Ausdruck 1590 zur Bezeichnung der Umwandlung von Insekten (v.a. Schmetterlingen) im Laufe ihrer Individualentwicklung ein.[5] Das Wort verbreitet sich in der Biologie seit der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts, v.a. durch die Verwendung bei W. Harvey. Harvey bezeichnet allgemein die Zeugung der Insekten, bei denen aus einem Ei zunächst ein »Wurm« (die Larve) und aus dessen »Verwandlung« das zeugungsfähige Insekt hervorgeht, als »Metamorphosis«.[6] Der Gegenbegriff zur Metamorphose ist bei Harvey die *Epigenese* (↑Entwicklung), bei der es zu einer sukzessiven Addition und nicht einer simultanen Veränderung der Teile eines Organismus, also einem plötzlichen Umschlag der Gestalt kommt.

Das entsprechende deutsche Wort ***Formwechsel*** ist als biologischer Begriff seit Beginn des 19. Jahrhunderts in dieser Bedeutung verbreitet (Wilbrand 1810: »Die Decapoden gehen […] zu Zeiten aus dem Wasser hervor, wie unserer Flußkrebs. In ihnen ist schon jener Formenwechsel angedeutet, der in den Larven der geflügelten Insecten sichtlich wird«[7]; 1834 bei C.G. Carus[8]). In einem allgemeinen naturphilosophischen Sinne erscheint das Wort ›Formenwechsel‹ bereits Ende des 18. Jahrhunderts, u.a. 1795 bei Schiller.[9] Auch J. von Görres gebraucht das Wort 1803 in einem nicht-terminologischen Sinn in allgemeiner Bedeutung: »was in Jenem [dem »dunstförmigen Seelenmuskel«] chemisch als Zersetzung erscheint, wird im Andern [dem »äußern festen Muskelsystem«] mechanisch als Formwechsel räumliche Bewegung wecken«.[10] Der Ausdruck wird auch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts verwendet: W. Preyer bezeichnet damit 1873 allgemein den Wechsel der Form, den ein Organismus in seinem individuellen Leben durchläuft und der in Beziehung zu den Wachstumsvorgängen steht.[11] Am Ende des 19. Jahrhunderts bilden ›Formwechsel‹ und ›Stoffwechsel‹ ein häufiges Begriffspaar (↑Physiologie: Tab. 229).

Eine Metamorphose ist ein für eine Art typischer, plötzlicher, radikaler und irreversibler Wandel in der Gestalt eines Organismus. Ein Individuum, das eine Metamorphose durchläuft, weist in verschiedenen Phasen seines Lebens derart unterschiedliche Eigenschaftsbündel auf, wie sie normalerweise Individuen verschiedener Arten charakterisieren.

Metamorphose (Moufet 1590) *573*
Larve (Linné 1748) *575*
Puppe (Linné 1748) *575*
Imago (Linné 1767) *575*
Formwechsel (Wilbrand 1810) *573*
Monomorphismus (Breyer 1862) *584*
Imaginalscheiben (Weismann 1864) *582*
Pleomorphie (de Bary 1864) *583*
Saison-Dimorphismus (Weismann 1875) *587*
Zyklomorphose (Woltereck 1909) *585*
diplobiontisch (Svedelius 1915) *584*
haplobiontisch (Svedelius 1915) *584*
Poikilotopie (Koepcke 1956) *585*
Polyözie (Koepcke 1956) *585*
Pluriformismus (Koepcke 1973) *584*
Uniformismus (Koepcke 1973) *584*
Ökomerie (Koepcke 1973) *585*

Ontologie der Metamorphose

In einer Metamorphose durchläuft ein Organismus eine radikale Veränderung: Ein Individuum weist in verschiedenen Phasen seines Lebens derart unterschiedliche Eigenschaftsbündel auf, wie sie normalerweise getrennte Individuen sehr verschiedener Typen charakterisieren: von einer wurmgleichen Raupe zu einem vogelartigen Schmetterling oder von einer fischähnlichen Kaulquappe zu einem reptilienartigen Frosch.

In ontologischen Kategorien ausgedrückt: Ein Individuum weist in Phasen seines Daseins verschiedene akzidentelle Eigenschaften auf, die den Eindruck machen, unterschiedliche substanzielle Eigenschaften zu sein. Aber sie sind dennoch bloße Akzidenzen, denn das Individuum kann diese Eigenschaften verlieren und doch seine Identität bewahren. Es scheint in einer Metamorphose also nur so, als seien in ihr substanziell unterschiedliche Wesen miteinander verbunden. Das Phänomen der Metamorphose macht damit für die Biologie deutlich, dass nicht konstante morphologische Eigenschaften die Grundlage der Identität eines Individuums sein müssen – und wirft die Frage auf, worin die Identität eines lebendigen ↑Individuums dann besteht.

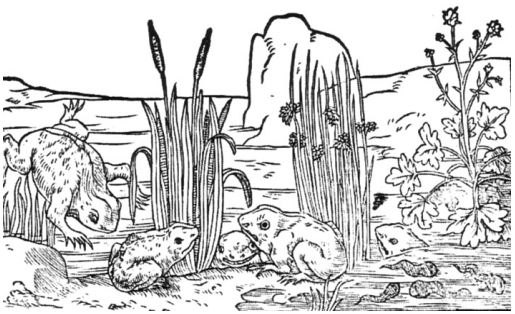


Abb. 196. Frösche an einem Teich, in dem Kaulquappen schwimmen, als Beleg für eine frühe Beobachtung der Metamorphose (nach Rondelet, G. (1555). Libri de piscibus marinis, Bd. 2: 217; aus Jahn, I. (Hg.) (1998). Geschichte der Biologie: 193).

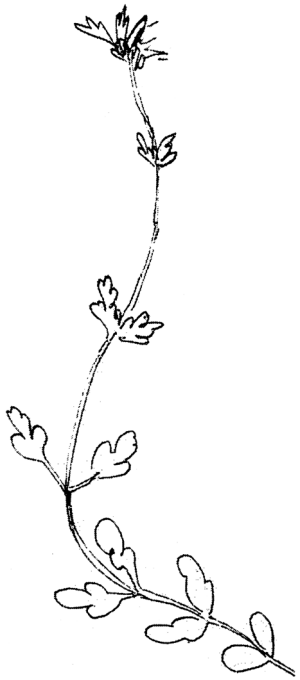


Abb. 297. Zeichnung Goethes aus der Mitte der 1790er Jahre zum Typus einer höheren Pflanze. Angedeutet ist die Metamorphose der Blätter in der Reihe von den unteren zu den oberen Stengelblättern (aus Kuhn, D. (Hg.) (1977). Goethe, Schriften zur Naturwissenschaft (LA), Bd. 9, Teil A. Zur Morphologie. Von den Anfängen bis 1795, Ergänzungen und Erläuterungen: Tafel IX).

Antike Beschreibungen

Das biologische Phänomen der Metamorphose ist seit langer Zeit bekannt. Es soll bereits in dem altägyptischen Papyrus Ebers aus der Zeit von 1550 v.Chr beschrieben worden sein[12]; dieser enthält zumindest die ausdrückliche Erwähnung von Kaulquappen[13].

Aristoteles beschreibt die Metamorphose der Insekten (nicht aber der Amphibien), ohne sie als ›Metamorphose‹ zu bezeichnen (er spricht z.B. von einer Verwandlung: »μεταβάλλουτος«[14]). Aristoteles unterscheidet allgemein zwischen Tieren, die gegenüber den Erwachsenen »gleichartige« Junge hervorbringen (z.B. die Säugetiere), und anderen, von denen er sagt, sie »bringen etwas Unentwickeltes zu Tage, das ihre eigene Gestalt noch nicht bekommen hat«[15]. Hierzu zählt er die eierlegenden Vögel und Reptilien und die Insekten, die sich aus Maden entwickeln. Nach der Einteilung von Aristoteles machen also auch die Vögel eine Metamorphose durch – eine durchaus z.T. bis in die Gegenwart vertretene Sicht.[16] Meist wird nach moderner Auffassung der Entwicklungsgang der Vögel allerdings nicht als eine Metamorphose verstanden, weil die im Zusammenhang mit der Brutfürsorge auftretenden Entwicklungsstadien (die Eier und Nestjungen) ausgeklammert werden. Schon Aristoteles zweifelt aber aufgrund seiner epigenetischen Auffassung der ↑Entwicklung der Tiere, nach der diese in einer echten Differenzierung und Organneubildung und keinem bloßen Wachstum besteht, an der Konsistenz seiner Einteilung. Denn: »In gewissem Sinne scheinen alle Tiere zuerst Maden hervorzubringen, da der noch ganz unentwickelte Keim so geartet ist«[17]. Im Sinne eines Gestaltwechsels in der Entwicklung würden demnach also alle Organismen eine Metamorphose durchmachen.

Metamorphose der Tiere

Erst im 17. Jahrhundert wird die regelmäßige einschneidende Formveränderung in der Entwicklung von Tieren und Pflanzen als ›Metamorphose‹ bezeichnet.[18] Unter einer Metamorphose wird dabei sowohl der regelmäßige Gestaltwandel in der Entwicklung einiger Tiere verstanden als auch die Umbildung nur einzelner Teile (v.a. bei Pflanzen). Genaue Untersuchungen zur Entwicklung der Fliegenmaden aus Eiern veröffentlicht der Florentiner Arzt F. Redi 1668.[19] Vor allem die künstlerischen Darstellungen der Metamorphosestadien von Insekten durch J. Goedaert[20] und M.S. Merian[21] tragen zur breiten Kenntnis des Phänomens bei. J. Swammerdam wendet sich in seiner Arbeit über die Naturgeschichte der Insekten von 1669 gegen die Vorstellung einer plötzlichen Umwandlung der Formen bei der

Metamorphose und versucht durch die Sektion von Larven nachzuweisen, dass sich die Organe bei der Metamorphose der Insekten so allmählich bilden wie beim Hühnchen im Ei.[22] In Swammerdams ›Bibel der Natur‹ findet sich eine Einteilung der Tiere gemäß des Vorkommens und der Grade der Metamorphose; die Gruppe der Insekten wird dort der Sache nach in hemi- und holometabole untergliedert.[23]

Im Zusammenhang mit seiner Präformationslehre organischer Formen (↑Entwicklung) spricht G.W. Leibniz zu Beginn des 18. Jahrhunderts von einer Metamorphose der Tiere (»metamorphose dans les animaux«). Die Tiere seien mit einer Anlage zur Umgestaltung ausgestattet, die auch den Wechsel zwischen »Arten« ermögliche (»disposé à une grande transformation pour devenir un animal d'une autre espèce«[24]). Als Beispiele führt Leibniz die Metamorphose von Würmern zu Fliegen und von Raupen zu Schmetterlingen an. Nach Leibniz bildet die Metamorphose ein bei Tieren verbreitetes Phänomen (»il y a souvent metamorphose dans les animaux«).[25] Diese Auffassung steht im Zusammenhang mit der Vorstellung, dass alles in der Natur auf einer Umwandlung beruhe, es also weder vollkommene Neuerzeugung noch eigentlichen ↑Tod gebe.

Larve, Puppe, Imago

Die Bezeichnungen für die charakteristischen Stadien in der Metamorphose der Insekten führt C. von Linné Mitte des 18. Jahrhunderts ein. In seiner traditionellen Bedeutung von »Maske« verwendet bereits J. Ray den Ausdruck ›Larve‹ am Ende des 17. Jahrhunderts (»we exclude both these [the aureliae (pupae) and caterpillars of the butterflies] from the degree of Species, making them to be the same Insect under a different larva or Habit«[26]). Nach dieser Bedeutung ist die eigentliche Artzugehörigkeit bei den Insekten, die eine Metamorphose durchmachen, in der Larve versteckt oder maskiert. In einem terminologischen Sinn führt Linné 1748 die beiden Bezeichnungen ***Larve*** (»Larva«[27]) und ***Puppe*** (»Pupa«[28]) ein. Das dritte Stadium des voll entwickelten Tiers bezeichnet er 1748 als »Insectum perfectum«.[29] In der 13. Auflage des ›Systema naturae‹ von 1767 führt Linné für dieses letzte Stadium der Metamorphose die Bezeichnung ***Imago*** ein, und zwar sowohl für Amphibien[30] als auch für Insekten[31] (engl. W.B. 1778: »the egg of the insect […] will next become a pupa, and then lastly change into the imago, or perfect state, in which the insect appears in its proper size, shape, and colours«[32]).

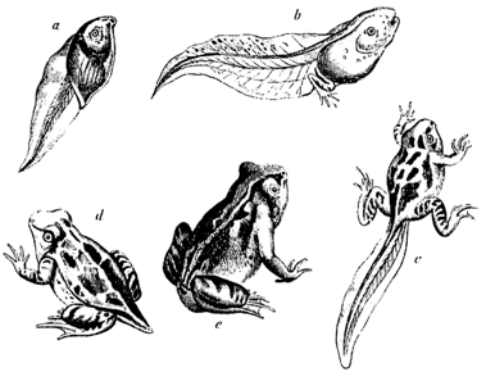


Abb.298. Spätere Entwicklungsstadien einer Kröte als ein Beispiel für Metamorphose (aus Claus, C., Grobben, K. & Kühn, A. (1880/1932). Lehrbuch der Zoologie: 950).

Metamorphose als universales Naturprinzip

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird ›Metamorphose‹ ein vielbenutzter Terminus. Dabei wird nicht allein die regelmäßige Umwandlung der Organismen in ihrer Lebensgeschichte als Metamorphose verstanden, sondern allgemein jede Umwandlung von Formen in der Natur. Voltaire formuliert ausgehend von biologischen Beispielen ausdrücklich, alles in der Natur scheine einer Metamorphose zu unterliegen (»un point presque imperceptible devient un ver, ce ver devient papillon; un gland se transforme en

Abb. 299. Die Laubblätter der Kohl-Gänsedistel (Sonchus oleraceus)*, kreisförmig im Uhrzeigersinn angeordnet von dem Keimblatt unten links bis zum Hochblatt unten rechts – ein Beispiel für die Metamorphose der Blätter nach Goethe (aus Bockemühl, J. (1964). Der Pflanzentypus als Bewegungsgestalt. Elemente der Naturwissenschaft 1, 3-11: 7).*

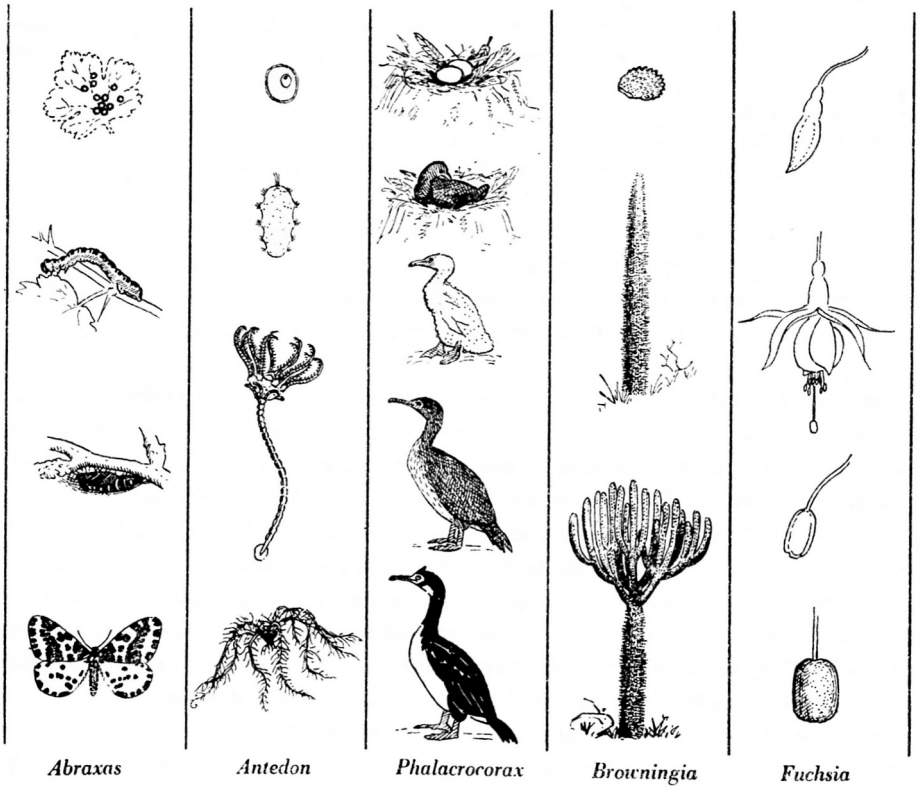


Abb. 300. Beispiele für Metamorphosen bei Pflanzen und Tieren. Von links nach rechts: Stachelbeerspanner (Abraxus)*: Eier, Raupe, Puppe, Imago; Haarstern* (Antedon)*: Ei, Tönnchenlarve, Pentacrinus-Stadium, frei bewegliches Tier; Guanokormoran* (Phalacrocorax)*: Eier, Nesthocker-Stadium, Dunenjunges, Jungvogel, Altvogel); Kandelaberkaktus* (Browningia)*: Same, völlig bestachelte, unverzweigte Jugendform, nur am Stamm bestachelte, baumförmige Erwachsenenform; Fuchsie* (Fuchsia)*: Blütenknospe, Blüte, unreife grüne Frucht, reife blauschwarze Frucht (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 331).*

chêne, un œuf en oiseau [...] tout paraît enfin métamorphosé dans la nature«).[33] Ähnlich heißt es bei Bonnet 1764: »Tout n'est que métamorphose dans le Monde physique«.[34] Als ein zumindest universal biologisches Phänomen beschreibt D.G. Kieser die Metamorphose 1807: »An jedem Lebensprocess ist beständige Metamorphose, so des Wesens, wie der Form, und ohne dieselbe giebt es kein Leben. Sie findet Statt im thierischen, wie im menschlichen, im vegetabilischen wie im animalischen Organismus und da jedes Organ eines individuellen Organismus wieder ein Individuum für sich repräsentirt, auch in jedem individuellen Organ eines lebenden Organismus«.[35]

Analog zu den Verhältnissen bei den Insekten beschreibt A.J. Roesel von Rosenhof die Metamorphose der Amphibien Mitte des 18. Jahrhunderts.[36] Eben aufgrund ihrer Metamorphose, d.h. dem Vorliegen eines freilebenden Larvenstadiums, werden die Amphibien Anfang des 19. Jahrhunderts von den Reptilien unterschieden (↑Taxonomie). Das Kriterium des Vorliegens oder Fehlens der Metamorphose dient also – ebenso wie zuvor bei der systematischen Einteilung der Insekten durch Swammerdam – auch in der Taxonomie der Vierfüßer den Zwecken der Klassifikation.

Metamorphosen der Pflanzen

Eine andere Bedeutung als in der Zoologie kommt in der Botanik dem Begriff der Metamorphose zu.[37] In der Botanik wird meist nicht die regelmäßige Umwandlung eines ganzen Organismus in seiner Individualentwicklung als ›Metamorphose‹ bezeichnet, sondern vielmehr das Entstehen von verschiedenen Formelementen aus gleichen Anlagen in einem Organismus. Der Sache nach bemerkt schon der Aristo-

teles-Schüler Theophrast, dass eine morphologische Verwandtschaft zwischen den Blättern und Blüten einer Pflanze besteht. Er ist der Auffassung, dass auch die farbigen Teile einer Blüte selbst Blätter bzw. blattartig sind.[38]

Später ist es v.a. die Ähnlichkeit von Keimblättern (Kotyledonen) des Samens und der Blätter der ausgewachsenen Pflanze, die Aufmerksamkeit findet. Als erster, der die Keimblätter als Blätter erkennt, gilt N. Highmore in seiner Abhandlung über die Fortpflanzung von 1651.[39] Später wird dies auch von N. Grew und M. Malpighi so gesehen und bildlich dargestellt. Grew stellt fest, dass auch die Blütenblätter aus den gleichen Teilen zusammengesetzt sind wie die grünen Blätter einer Pflanze.[40] Und Malpighi verwendet in diesem Zusammenhang auch das Wort ›Metamorphose‹. Er bezieht es zunächst auf die von ihm experimentell nicht bewerkstelligte Umwandlung von Pflanzen einer Art in solche einer anderen Art (»metamorphosi […] plantas in alias degenerare«).[41] Später verwendet er den Ausdruck aber auch für Veränderungen von Organen bei Pflanzen, z.B. von Knospen zu Laubblättern (»Insunt [in gemma] tamen varie Metamorphoses, in quibus Naturæ lusus elucescit«)[42] oder von Staubfäden in Blütenblätter; Malphighi gibt außerdem genaue Abbildungen von diesen Transformationen[43].

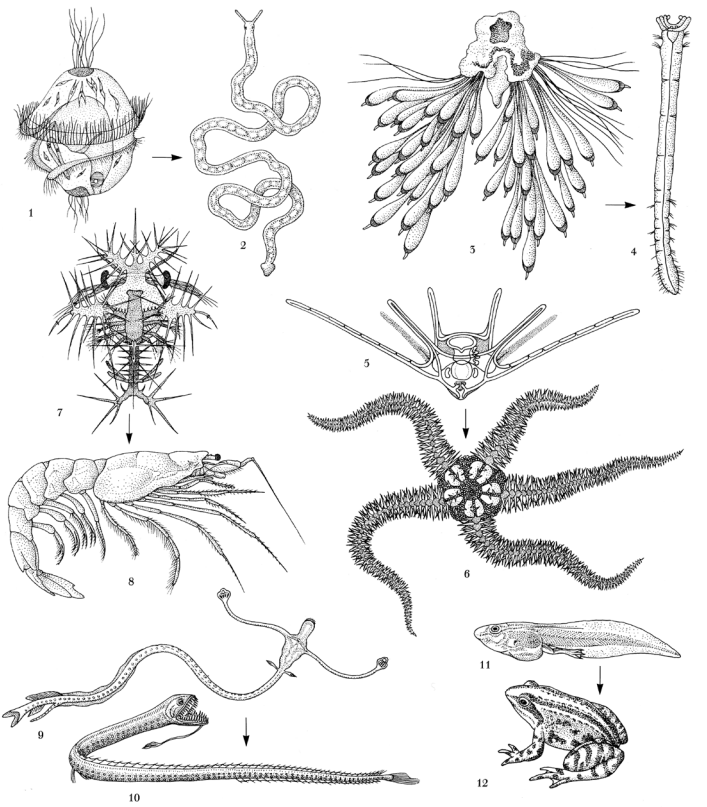


Abb. 301. Gestaltwandel im Lebenszyklus von Tieren. 1-2: Ringelwurm der Gattung Polygordius, 3-4: Ringelwurm der Familie Oweniidae, 5-6: Schlangenstern der Art Ophiotrix fragilis, 7-8: Krebs der Gattung Sergestes, 9-10: Fisch der Art Stylophthalmus paradoxus, 11-12: Frosch. Die charakteristischen Larvenformen haben spezielle Bezeichnungen erhalten: 1: Trochophora, 3: Mitraria, 5: Pluteus, 7: Zoea (aus Füller, H. (1995). Die Schönheit der Tiere: 148).

Im 17. und frühen 18. Jahrhundert findet sich das Wort ›Metamorphose‹ in der Botanik ohne in terminologischem Sinne definiert oder in eine Theorie eingebunden zu sein.[44] Als Terminus erscheint der Ausdruck Mitte des 18. Jahrhunderts bei C. von Linné und seinen Schülern. Linné behandelt die Umwandlung von Pflanzenteilen in einem eigenen Kapitel am Ende seiner ›Philosophia botanica‹ (1751), überschrieben »Metamorphosis vegetabilis«.[45] Dort stellt er fest – ähnlich wie später Goethe –, das Prinzip der (Entwicklung der) Blüten und Blätter sei das gleiche (»Principium florum & foliorum idem est«[46]). Sein Schüler P. Loefling beobachtet, dass Knospen gleichermaßen Blätter und Blüten zu bilden vermögen, weshalb ihm die Frucht als »metamorphisierte Knospe« erscheint.[47] N.E. Dahlberg, ein anderer Schüler Linnés, baut diese Gedanken weiter aus.[48] Insgesamt lassen sich bei Linné und seinen Schülern zwei Metamorphosetheorien unterscheiden[49]: Auf der einen Seite wird die Metamorphose der Pflanzen nach dem Modell der Metamorphose der Tiere verstanden: Das Verhältnis der vegetativen Pflanzenteile zur Blüte wird in Analogie zum Verhältnis der Larve zum fortpflanzungsfähigen Tier gesetzt (»inter insecta & vegetabilia, analogiam manifestete«[50]). Wie das erwachsene Tier steht nach dieser Auffassung auch die Blüte am Ende der individuellen Entwicklung und verkörpert den Höhe- und Schlusspunkt der Entwicklung, in dem das Wesen der Pflanze konzentriert vorliegt. Andererseits – und dies ist der vor und nach Linné eigentlich in der Botanik verankerte Metamorphosebegriff – be-

»I define metamorphosis, in the broadest sense, as a transition between vegetative and sexually reproductive multicellular stages of a life history« (C. Bishop).

»Metamorphosis in the strict sense describes a particular life history transition in multicellular organisms, from a larval to a juvenile (or adult) stage, accompanied by dramatic morphological, physiological, and ecological changes. Such changes typically include a major restructuring of morphology, and often involve a transition from a non-reproductive to a reproductive state, dispersal and settlement to a new habitat, and a shift in nutrition and feeding behavior« (T. Flatt).

»Metamorphosis is a life-history transition that involves radical changes in habitat, morphology, and physiology. The pre-metamorphic phase is characterized by a distinct larval stage that is often not reproductive and lives in a different habitat than does the adult. Metamorphosis is tightly regulated within an animal's life cycle by hormones and a variety of environmental signals« (A. Heyland).

»Metamorphosis is a more or less substantial morphological transformation between 2 multicellular phases in an organism's life cycle, often marking the transition from a pre-reproductive to a reproductive life stage. It usually involves major physiological changes and a shift in habitat, feeding mode, etc., and can generally be subdivided into an extended phase that involves transcriptional regulation, and a shorter phase (such as settlement in marine invertebrates, adult eclosion in insects) that does not« (J. Hodin).

»Metamorphosis is an ecological and a morphological transition that an organism undergoes as a normal part of ontogeny« (M. Jacobs).

»Metamorphosis is a characteristic event in an organism's life history, which involves a morphological transformation, more distinct than simply growth and morphogenesis« (S. Maslakova).

»To me, metamorphosis is a qualitative discontinuity in development, which results in the generation of a juvenile (sexually immature adult) body plan« (T. Pires).

»I would define metamorphosis as a dramatic, coordinated transition in an individual's life history that occurs post-embryogenesis, frequently connecting an immature stage with a reproductive stage« (A. Reitzel).

»Metamorphosis is a post-embryonic event in which a particular stage of an organism undergoes a radical morphological change, thereby accommodating the functional and ecological demands of the next stage« (K. Tanaka).

»Metamorphosis is an abrupt change in the form or the structure of an organism during post-embryonic development. It occurs at the end of a larval growth phase« (J. Youson).

Tab. 184. Definitionen des Metamorphosebegriffs (Ausschnitte der Definitionen aus Bishop, C.D. et al. (2006). What is metamorphosis? Integr. Comp. Biol. 46, 655-661).

zieht sich die Umwandlung auf einzelne Pflanzenteile, insbesondere das Blatt, das in mannigfachen Variationen in den verschiedenen Organen der Pflanze erscheint. Prägnant wird diese Sicht der pflanzlichen Organe als Differenzierungen und Umwandlungen bestehender Strukturen wenig später von dem frühen Entwicklungsbiologen C.F. Wolff formuliert, indem er feststellt, alle Teile einer Pflanze außer dem Stengel seien »modifizierte Blätter (»Si ergo omnes plantae partes praeter caulem, ad vnicum foliorum genus reductae, nihil proprie sunt quam folia modificata«).[51]

Goethes Metamorphoselehre

Einflussreich wird J.W. von Goethes ›Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären‹ (1790). Goethe erkennt eine »geheime Verwandtschaft der verschiedenen äußern Pflanzenteile«, die »sich nach einander und gleichsam aus einander entwickeln«, so dass »ein und dasselbe Organ sich uns mannigfaltig verändert sehen läßt«.[52] Prägnant formuliert Goethe seine Auffassung bereits 1787 in den Aufzeichnungen der Italienischen Reise: »Es war mir nämlich aufgegangen, daß in demjenigen Organ der Pflanze, welches wir als Blatt gewöhnlich anzusprechen pflegen, der wahre Proteus verborgen liege, der sich in allen Gestaltungen verstecken und offenbaren könne. Vorwärts und rückwärts ist die Pflanze immer nur Blatt, mit dem künftigen Keime so unzertrennlich vereint, daß man eins ohne das andere nicht denken darf«[53]. Für Goethe steht die Metamorphose anfangs im Zusammenhang mit seiner Vorstellung einer »Urpflanze«, auf die alle pflanzlichen Formen letztlich zurückgeführt werden können (und analog dazu einem »Urtier«; ↑Typus). Später löst sich Goethes Vorstellung der organischen Metamorphosen von der Suche nach der einen Urpflanze als dem Typus, nach dem alle Pflanzen geformt sind. Das Prinzip der Urform wird mit der Metamorphoselehre in die Darstellung eines Prozesses aufgelöst.

Die Vorstellung einer vom Innern der Dinge heraus erfolgenden Entwicklung bildet insgesamt eine leitende Idee in der Naturauffassung Goethes. Die Metamorphose der Pflanze ist damit Ausdruck eines allgemeinen Enwicklungsprinzips in der Natur, das auch in den Bereichen der Tiere, des Menschen und des Anorganischen wirksam ist. Gemäß universaler Harmonie- und Korrespondenzprinzipien – »Jedes Existierende ist ein Analogon alles Existierenden«[54] – zielt Goethe auf eine Deutung der Formenvielfalt durch universale Grundgesetze, »Gesetze der Umwandlung«, die in vielen Varianten formuliert werden. Die Metamorphose erscheint damit als ein zentrales wirkendes Prinzip der Natur, das sich in der

Abwandlung der Grundformen etwa durch Ausdehnung und Zusammenziehung von Teilen und anderen Transformationstypen manifestiert. Für die Pflanzen sieht Goethe allgemein das *Blatt* als die Grundform, als das pflanzliche Urorgan an, von dem alle Gestalten als Modifikationen abgeleitet werden. In Bezug auf die Tiere, genauer die Wirbeltiere, hält Goethe den *Wirbel* für ein vielfach modifiziertes Grundelement, aus dessen Transformation seiner Meinung nach auch die Entstehung des Schädels zu erklären ist – eine Anschauung, die v.a. von L. Oken aufgegriffen und ausgearbeitet wird.[55]

In der Suche nach Ähnlichkeiten und Entsprechungen, Übergängen und Wandlungsstufen ist Goethes Metamorphoselehre den alten Stufenleitervorstellungen und deren Stetigkeits- und Vollständigkeitsprinzipien verbunden (↑Phylogenese). Methodisch zeigt sich dies auch darin, dass die Naturgeschichte bei Goethe wesentlich auf dem Vergleich von Formen beruht (↑Anatomie/vergleichende Anatomie). Auch die ↑Morphologie – ein Ausdruck, der auf Goethe zurückgeht – bildet für ihn nicht eine statische Gestaltenlehre, sondern ist wesentlich *dynamische Morphologie*: »Gestaltenlehre ist Verwandlungslehre. Die Lehre der Metamorphose ist der Schlüssel zu allen Zeichen der Natur«.[56] Goethe verwendet selbst zwar nicht den Ausdruck ›Homologie‹, der Sache nach kann Goethes Lehre der Metamorphose der Blattorgane und Wirbelknochen aber als Begründung des morphologischen Begriffs der ↑Homologie verstanden werden.[57] Dementsprechend bilden für Goethe nicht nur beobachtbare Gestaltumwandlungen, also Prozesse in der Natur, sondern auch die Ergebnisse solcher Prozesse einen Ausdruck von Metamorphosen: Goethe thematisiert ausdrücklich Phänomene einer »simultanen Metamorphose«[58] (später auch »seriale Metamorphose« genannt[59]), die er in den Abwandlungen der Teile in einem Organismus verwirklicht sieht, – so ist er der Ansicht, »daß sämtliche Wirbelknochen eines Tieres einerlei Organe sind« und dass es sich dabei um »identische Teile« handele, die »verschieden umgeformt« wurden.[60] Andererseits beschreibt Goethe auch die Transformation von Organen durch eine Veränderung der Arten, insofern »die in dem Typus benannten einzelnen Teile durch alle Tiergeschlechter und Arten immerfort verändert werden« und somit »aus der Versatilität dieses Typus […] die vielen Geschlechter und Arten der vollkommneren Tiere die wir kennen, durchgängig abzuleiten sind«.[61] Die organischen Formähnlichkeiten interpretiert Goethe also als Ergebnis eines (hypothetisch angenommenen) langfristigen Prozesses der Metamorphose, und dieser offenbart sich auf den beiden Ebenen des einzelnen Organismus und der sukzessiven Änderung der Formen im Vergleich von Organismen verschiedener Arten.

Die Metamorphoselehre repräsentiert für Goethe auch ein Gegenmodell zu hierarchisch-klassifizierenden Ordnungssystemen, wie dem Linnéschen »System der Natur« (»systema naturae«) – eine Formulierung, die Goethe bezeichnenderweise ablehnt (↑Systematik). Die Metamorphoselehre bildet insofern ein Forschungsprogramm, in dem die organische Formenvielfalt als ursprüngliche Bildungen und Umbildungen interpretiert werden, ganz im Sinne einer künstlerisch produktiven Natur, einer *natura naturans*. Nicht ein Klassfikationssystem, das von der Zahl und Konfiguration der Teile ausgeht, sondern der Prozess der Veränderung der Natur offenbart nach Goethe die natürliche Ordnung. Gegenüber der Entdeckung des realen Naturprozesses der Metamorphose bildet die Darstellung eines »Systems der Natur« daher ein abgeleitetes und sekundäres Unterfangen: Das System wird erst durch die Einsichten in die Metamorphose ermöglicht.[62]

Darüber hinaus ist ›Metamorphose‹ für Goethe mehr als ein bloß biologisches Phänomen, nämlich ein umfassendes Prinzip der Entfaltung in Natur und Kultur, das ästhetische und ethische Implikationen hat, etwa in der Forderung nach freier Bildung und Selbstgestaltung des Menschen.[63] In dieser Verbindung zeigt sich ein Verständnis der Metamorphose als Steigerung und Vervollkommnung von individuellen Vermögen (auch den Ideen einer Vervollkommnung in der Natur steht Goethe nicht fern[64]). Andererseits bleibt der Metamorphosebegriff von den antiken Vorgaben geprägt, denen zufolge die Verwandlungen – etwa vom Menschen zur Pflanze – der antiken Seelenlehre entsprechend eher einen Ab- als einen Aufstieg darstellen, ein Verfall des Geistigen ins Natürliche oder nach Hegel »ein Herunterkommen und eine Strafe geistiger Existenzen«[65]. Als Ergebnis dieser verschiedenen Interpretationen erscheint die Metamorphose insgesamt meist als eine wertneutrale Veränderung, die weder eine Vervollkommnung noch eine Degeneration impliziert, sondern eben eine bloße Verwandlung benennt.

Goethes Verständnis der Metamorphose spielt in der romantischen Naturphilosophie eine prägende Rolle[66] und wird bis ins 20. Jahrhundert für die Biologie fruchtbar zu machen versucht. In der Botanik deutet W. Troll Formerscheinungen der Pflanzen als Metamorphosen im Sinne Goethes.[67] I.T. Lorenzen entwickelt, ausgehend von Goethes Vorstellungen von einem »Urtier«, für verschiedene Tierstämme ihren »Archetypus« – Lorenzen spricht auch von der

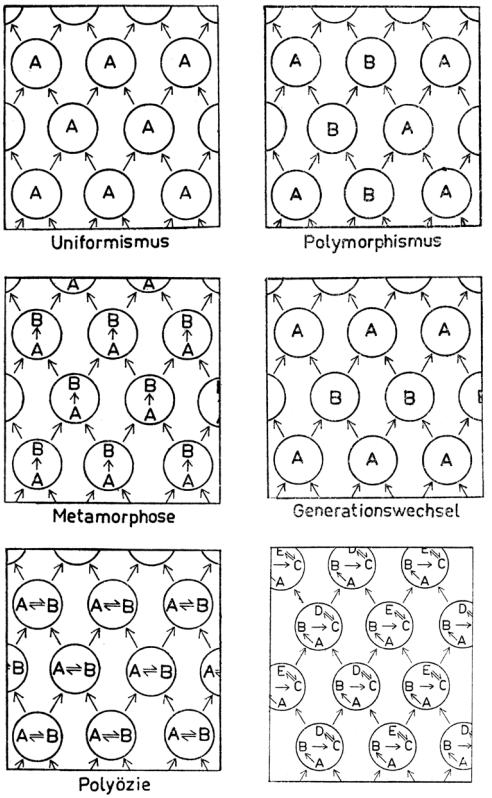


Abb. 302. Grundschemata zur Verteilung von zwei Lebensformen über die Individuen einer Art. Individuen sind durch Kreise symbolisiert; ein Pfeil steht für die Umwandlung eines Individuums von einer Lebensform in eine andere oder für die Bildung eines neuen Individuums; Doppelpfeile stehen für eine umkehrbare Umwandlung.
Rechts unten eine Kombination verschiedener Lebensformwechsel bei einer Art. Kombiniert sind Metamorphose, Polyözie und Polymorphismus. Ein realistisches Beispiel dafür wäre ein Schmetterling mit den Stadien von Ei, Larve und Imago im Leben eines Individuums (Metamorphose), einem Lebensformwechsel im Imagostadium durch Wechsel des Aufenthaltsorts (Polyözie) und die Spezialisierung verschiedener Individuen auf unterschiedliche Lebensräume in Form von ökologischen Rassen (Polymorphismus) (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 314f.).

»Gruppenseele« – und deren »Metamorphosen«, wie sie im Laufe der Evolution aufgetreten sind.[68] Diese Ansätze bleiben allerdings akademische Randerscheinungen. Im Allgemeinen wird, spätestens seit J. Sachs' historischer Darstellung von 1875, Goethes Metamorphoselehre als Ausdruck einer rein spekulativen, den Erkenntnisfortschritt behindernden idealistischen ↑Morphologie abgetan.[69]

Geologie: »metamorphe Gesteine«
Neben der terminologischen Verwendung in der Biologie wird ›Metamorphose‹ auch in der Geologie als Begriff mit spezifischer Bedeutung verwendet. Verstanden wird darunter der Prozess der Veränderung der Textur oder Zusammensetzung eines Gesteins durch äußere Einflüsse wie Druck oder Hitze, ohne dass es zu einer vollkommenen Schmelze des Steins kommt. Typisch für Gesteine, die einer Metamorphose unterlagen, ist eine Streifung oder Schichtung.

Schon J. Hutton, der Hauptvertreter des »Plutonismus« im 18. Jahrhundert, also jener Auffassung, der zufolge die Gesteine im Erdinnern entstanden sind, erklärt das besondere Aussehen von Gneis und Schiefer als Ergebnis der Umschmelzung vorhandener Gesteine.

In die Geologie wird die Bezeichnung ›metamorphisch‹ für Gesteine durch C. Lyell 1833 eingeführt: Er teilt die Tiefengesteine, d.h. die im Erdinnern geformten Steine (»hypogene rocks«), in die ungeschichteten plutonischen und die (durch Hitze und Druck im Erdinnern) veränderten geschichteten (»altered stratified«), die er *metamorphisch* (»metamorphic«) nennt und für die er Schiefer und Gneis als Beispiele anführt.[70] Unterschieden sind diese einerseits von den unveränderten plutonischen Gesteinen und andererseits von den geschichteten Sedimentgesteinen, die an der Erdoberfläche am Meeresboden entstanden sind und keine sekundäre Veränderung erfahren haben, d.h. den Gesteinen der unveränderten Sedimentschichten (»unaltered sedimentary strata«[71]). Mit der Kategorie der metamorphen Gesteine wird die alte Zweiteilung der Gesteine in Sediment- und Eruptivgesteine – mit dem vom 18. zum 19. Jahrhundert schwelenden Streit zwischen den Neptunisten und Plutonisten – durch eine Dreiteilung ersetzt.

»Metamorphose der Arten«
In der Biologie wird bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts ein weiter und oft unspezifischer Begriff der Metamorphose verwendet. K.E. von Baer unterscheidet allgemein zwischen der »individuellen Metamorphose« und der »Metamorphose des Thierreiches«[72] – von Baer distanziert sich zwar von der letzteren Vorstellung, weil er sich v.a. daran stößt, dass damit von einer bloß »einreihigen Stufenfolge der verschiedenen Thierformen« ausgegangen werden muss; die Differenzierung zwischen den zwei Formen der Metamorphose kommt aber doch E. Haeckels späterem Begriffspaar von Ontogenie und Phylogenie nahe. Allerdings ist die Metamorphose »durch die verschiedenen Thierformen« bei von Baer nicht als reale

Transformation der Arten gedacht, sondern als bloße Vorstellung der stufenweisen Ähnlichkeit.

C.H. Schultz verwendet 1832 in Bezug auf Pflanzen die Formulierungen »Metamorphose der Arten« und »Metamorphose der dazu gehörigen Gattungen«.[73] Es ist allerdings nicht ganz klar, was damit gemeint ist. Eine reale Transformation der Arten im Sinne einer Phylogenese verbindet Schultz damit nicht ausdrücklich; die Formulierung ist vielmehr bezogen auf das natürliche System der Pflanzen und deren taxonomische Verwandtschaft.

Nach Entdeckung des Phänomens des ↑Generationswechsels wird auch auf diese Erscheinung der Metamorphosebegriff übertragen. In seiner Beschreibung des Generationswechsels bringt es der norwegische Naturforscher M. Sars 1841 auf die Formel: »es ist nicht das Individuum, sondern es ist die Generation, welche sich metamorphisirt«.[74]

Später wird der Metamorphosebegriff auch auf die reale Umwandlung von Arten im Sinne von Darwins Evolutionstheorie bezogen (Grisebach 1866: »Metamorphose der Arten«[75]). Auch in der Zoologie ist von der Metamorphose in Bezug auf einzelne Strukturen die Rede (z.B. die Viszeralbögen der Wirbeltiere) – der Begriff korrespondiert in dieser Bedeutung weitgehend dem späteren Konzept der ↑Homologie.[76]

Spezifischer Metamorphosebegriff der Zoologie

Erst in den 1850er Jahren enwickelt sich innerhalb der Zoologie ein spezifischer Begriff der Metamorphose. Der Zoologe H.G. Bronn verfügt 1850 noch über ein relativ allgemeines Verständnis des Ausdrucks, wenn er schreibt: »Jedes Thier hat von seiner ersten Entwickelung im Ei an eine Reihe von Veränderungen oder Metamorphosen zu durchlaufen«[77].

Einige Jahre später bemühen sich C. Bergmann und R. Leuckart um die genauere Definition eines engeren Metamorphosebegriffs. Bergmann und Leuckart verstehen dabei ›Metamorphose‹ zunächst noch allgemein als eine organische Veränderung, der jedes Lebewesen in seiner Entwicklung unterworfen ist, insofern alle »durch einen allmäligen fortlaufenden Prozeß der Formbildung und Veränderung aus dem Dotter hervorgehen«.[78] Einen spezifischen Begriff der Metamorphose wollen die Autoren durch das Kriterium bestimmen, dass bei der Metamorphose die Veränderung »in die Zeit des freien und selbständigen Lebens fällt«. Bei den Vögeln und Säugetieren liegt demnach keine Metamorphose vor, weil

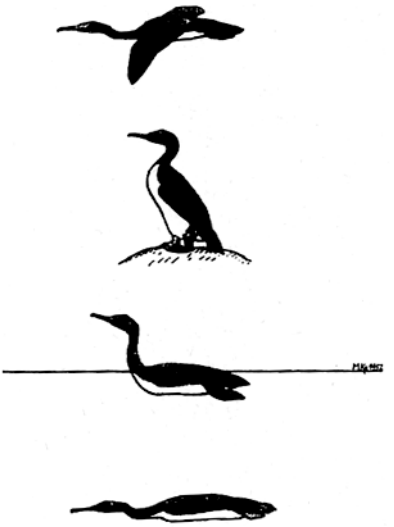


Abb. 303. Vier Aktivitätstypen eines Kormorans, die verschiedenen Lebensformen (und verschiedenen Lebensräumen) zugeordnet werden können: Fliegen, Sitzen, Schwimmen, Tauchen – ein Beispiel für Polyözie (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 326).

		Objekt der Variation	
		Einzelorganismus	Population (Generationsübergang)
Art der Variation	räumlich (parallel)	*Ökomerie* Spezialisierung von Körperteilen, z.B. in Ernährungs- und Fortpflanzungsorgane	*Polymorphismus* Spezialisierung von Individuen, z.B. Geschlechtsdimorphismus, ökologische Rassen
	zeitlich (seriell)	*Polyözie und Metamorphose* Spezialisierung von Lebensphasen, z.B. in Ernährungs- und Fortpflanzungsstadien	*Generationswechsel* Spezialisierung von Generationen, z.B. in Fortpflanzungs- und Ausbreitungsindividuen

Tab. 185. Kreuzklassifikation von Typen der Variation von Lebensformen innerhalb eines Organismus oder innerhalb der Individuen einer Art (Terminologie nach Koepcke, H.-W. (1975). Über die möglichen Formen des Lebens auf anderen Planeten: 99f.).

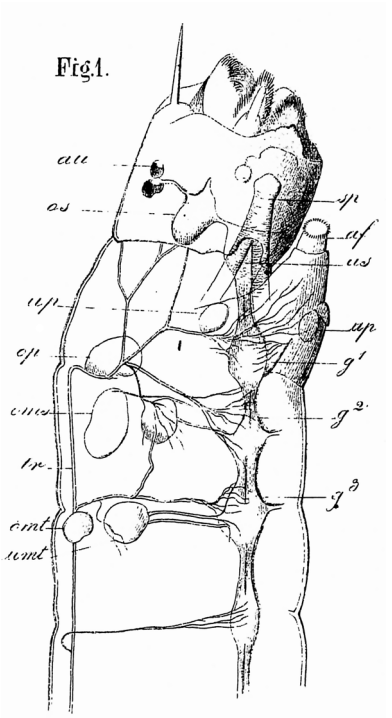


Abb. 304. Vorderende der Larve einer Kriebelmücke (Simulia sericea) mit den Imaginalscheiben, aus denen während der Metamorphose die Gliedmaßen des Thorax der ausgewachsenen Mücke gebildet werden: op und up: obere und untere Prothoracalscheibe; oms: obere Mesothoracalscheibe (untere nicht beschriftet); omt und umt: obere und untere Metathoracalscheibe (aus Weismann, A. (1863). Ueber die Entstehung des vollendeten Insekts in der Larve und Puppe. Ein Beitrag zur Metamorphose der Insekten. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 4, 227-260: Taf. I, Fig. 1).

ihre ontogenetischen Formveränderungen wesentlich innerhalb der Eier bzw. des mütterlichen Körpers vollzogen werden. Allein viele Insekten, Amphibien und andere Organismen, die über ein freilebendes Larvenstadium verfügen, machen nach der Definition von Bergmann und Leuckart in ihrem Leben eine Metamorphose durch. Funktional deuten die Autoren die Erscheinung der Metamorphose mit der These, »daß die freie Metamorphose ein Mittel ist, die Fruchtbarkeit der Arten zu erhöhen«.[79]

Im Sinne der Bestimmung durch Bergmann und Leuckart definiert auch J.V. Carus 1853: »Unter der Entwickelung mit Metamorphose verstehen wir [...] diejenige Form der einfachen continuirlichen Differenzirung thierischer Körper, bei welcher während der freien Entwickelungszeit Organe oder Theile an denselben vorhanden sind, welche sich am entwickelten Thierkörper nicht finden, daher provisorisch zu nennen sind und nach deren Verschwinden das Thier die völlig entwickelte Form annimmt«.[80]

Imaginalscheiben

Detaillierte Beschreibungen der radikalen Veränderungen, die sich im Körperbau von Schmetterlingen während der Metamorphose vollziehen, liefert M. Herold 1815, indem er die Larven und Puppen Tag für Tag in ihrer Entwicklung untersucht.[81] Im Rahmen solcher genauer anatomischer Analysen werden spezifische Strukturen identifiziert, die das Material für die erst später gebildeten Organe enthalten. Bereits Ende des 17. Jahrhunderts beschreibt J. Swammerdam das Vorhandensein der Anlagen für die späteren Körperteile der erwachsenen Insekten in der Larve.[82] Detaillierte Untersuchungen dieser Anlagen erfolgen aber erst seit Mitte des 19. Jahrhunderts. A. Weismann stellt in den 1860er Jahren bei Fliegen fest, dass die Anlagen der späteren Organe »getrennt von einander im Innern der Leibeshöhle entstehen, um erst nach der Verpuppung zu den Abschnitten des Fliegenkörpers zusammenzuwachsen«[83]. Er bezeichnet die Struktur dieser Anlagen zunächst als *Bildungsscheiben*[84], bevor er 1864 den bis heute geläufigen Ausdruck ***Imaginalscheiben*** einführt[85]. Dabei handelt es sich um abgegrenzte scheibenförmige Körper, die in dem Larvenstadium noch ohne Funktion sind, aus denen sich aber in der weiteren Entwicklung die Körperanhänge (Fühler, Beine, Flügel etc.) des erwachsenen Insekts bilden (vgl. Abb. 304). Diese Organe der Imagines entstehen nach den Beobachtungen Weismanns also nicht aus der »blossen Umwandlung entsprechender Theile der Larve«, sondern stellen eine »gänzliche Neubildung« dar.[86] Der neue Ausdruck wird im unmittelbaren Anschluss an Weismann auch auf die Metamorphose anderer Insekten angewandt, z.B. von Hautflüglern der Gattung *Platygaster*.[87]

Kennzeichen der Metamorphose

Mit der Identifizierung besonderer anatomischer Strukturen, die sich in Organismen mit einer Metamorphose finden, erfährt auch der Metamorphosebegriff eine Präzisierung. Nicht jede organische Gestaltveränderung wird seit Ende des 19. Jahrhunderts als Metamorphose verstanden, sondern nur eine solche, die einen plötzlichen, schnellen, radikalen und irreversiblen morphologischen Transformationsprozess darstellt. Damit die rasche und umfassende Umgestaltung im Rahmen der Metamorphose möglich ist, sind spezifische anatomische Strukturen notwendig (eben die Imaginalscheiben).

Neben diesem vorherrschenden engeren Metamorphosebegriff ist in der Biologie aber bis in die Gegenwart auch ein weiter Begriff geläufig, der jeden organischen Gestaltwandel, unabhängig von Geschwindigkeit und Ausmaß einschließt. In diesem Sinne definiert W. Hennig 1950 *Metamorphismen* als »Gestaltverschiedenheiten, die zwischen Semaphoronten [d.i. merkmalstragenden Individuen] bestehen, die durch ontogenetische Beziehungen miteinander verbunden sind«.[88] Sie sind damit unterschieden von den ↑*Polymorphismen*, d.h. Gestaltverschiedenheiten von Organismen der gleichen Art, die in »tokogenetischer Beziehung« zueinander stehen, also solchen, die über Fortpflanzungsereignisse miteinander verbunden sind (oder im Geschwisterverhältnis zueinander stehen).

Von vielen Biologen wird die spezifische individuelle Entwicklung von Organismen mit der ihr eigenen Flexibilität und Plastizität in Bezug auf Umwelteinflüsse als ein wichtiger Unterschied der Organismen gegenüber anorganischen Körpern gewertet und insofern als ein Kennzeichen der Lebewesen verstanden. Mit J. von Uexküll lässt sich von einem *aktiven Bauplan* der Organismen sprechen.[89] Die Fähigkeit zur weitgehenden Reorganisation des eigenen Körperbaus aus inneren Anlagen heraus ist auch ein zentrales Unterscheidungsmerkmal der Organismen von (bisherigen) menschlichen Artefakten wie Maschinen.

Funktionale Erklärungen

Eine allgemeine funktionale Deutung der Metamorphose versucht A. Portmann 1954. Er stellt fest, dass der Gestaltwandel der Metamorphose meist mit einem Umweltwechsel verbunden ist. Dies zeigt sich z.B. bei den Amphibien im Wechsel vom Leben im Wasser zu dem auf dem Land, bei den Seesternen, Seeigeln, Muscheln und Krebsen im Wechsel vom freischwebenden Leben im Wasser zu dem auf dem Meeresgrund oder bei vielen Parasiten im Wechsel von einem Wirt zu einem anderen. Häufig erscheint eine Metamorphose bei solchen Formen, die in dem sich fortpflanzenden Stadium wenig beweglich sind, z.B. den Seesternen, Seeigeln und Muscheln des Meeres. Bei den landlebenden hochdifferenzierten Lebensformen, d.h. den Reptilien, Vögeln und Säugetieren findet sich eine Metamorphose dagegen nicht: »Voller Formwechsel scheint mit den höchsten Stufen tierischen Lebens unvereinbar«[90].

Heute wird die Metamorphose in funktionaler Deutung allgemein als eine Strategie der Spezialisierung eines Lebensstadiums auf eine Funktion interpretiert, z.B. die Ernährung in der Jugend und die Fortpflanzung und Verbreitung im Alter. In der Metamorphose ist das »Prinzip der Verteilung der ökologischen Grundfunktionen auf verschiedene Altersstadien« verwirklicht, wie H.-W. Koepcke 1973 bemerkt.[91] Eine weitere verbreitete Argumentation erklärt die Unterschiedlichkeit der Altersstadien als Nischendifferenzierung, über die eine Konkurrenz zwischen den verschidenen Lebensstadien vermieden wird.

Metamorphose als Resultat larvalen Transfers

Eine vom Verlauf der Evolution ausgehende Erklärung des Phänomens der Metamorphose liefert D.I. Williamson in den letzten Jahren. Danach verfügen die Organismen mit einer Metamorphose über eine Evolutionsvergangenheit in komplett unterschiedlichen Tierstämmen, die durch sekundäre Verschmelzung zusammengeführt wurden (»retikulate Evolution«; ↑Phylogenese): Die Larven sollen also eine andere Evolutionsvergangenheit haben als die Imagos.[92] Gemäß Williamsons Hypothese des *larvalen Transfers* kam es zu einer Übertragung und Integration eines ganzen Genoms eines Organismus in das eines anderen.[93] Die empirische Grundlage für diese Hypothese liegt einerseits in der erklärungsbedürftigen Verteilung von Larvenformen bei einigen Seeigeln und anderen Stachelhäutern (Echinodermaten): Während sehr unterschiedlich geformte adulte Formen zum Teil fast identische Larvenformen aufweisen (Pluteus-Larven), entwickeln sich umgekehrt sehr ähnliche erwachsene Formen aus gänzlich verschiedenen Larven (↑Entwicklung: Abb. 105). Die Hypothese des larvalen Transfers liefert die einfache Erklärung für diese Verteilung, dass von den nahe verwandten Seeigeln einige ein Genom eines anderen Organismus integriert haben, andere dagegen nicht. Eine andere empirische Stütze für Williamsons Hypothese bilden Hybridisierungsversuche von Seeigeln (Echinodermaten) mit Seescheiden (Chordaten) – also eine Hybridisierung über getrennte Tierstämme hinweg – die immerhin über viele Tage lebensfähige Organismen hervorbrachten. Auch die Larven vieler Insekten könnten nach Williamsons Hypothese ursprünglich in einem anderen Tierstamm entstanden sein (z.B. bei den Stummelfüßern, Onychophoren).

Pleomorphismus

Als ein Überbegriff zu ›Metamorphose‹ kann das Konzept des ›Pleomorphismus‹ (oder der ›Pleomorphose‹) angesehen werden. Die Begriffsbildung geht auf die Mitte des 19. Jahrhunderts zurück: W.W. Saunders bezeichnet 1847 eine vielgestaltige Käfergattung aus Australien als *Pleomorpha*.[94] 1849 ge-

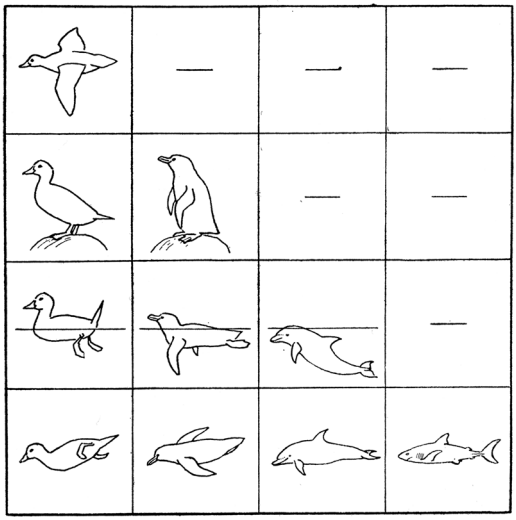


Abb. 305. Poly- und Monotopie bei Wirbeltieren. Von links nach rechts: Tetratopie (Tauchente: Oxyura*), Tritopie (Pinguin:* Spheniscus*), Bi- bis Monotopie (Delphin:* Delphinus*), Monotopie (Menschenhai:* Carcharodon*) (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 340).*

braucht A. Breithaupt den Ausdruck ›Pleomorphie‹ in Bezug auf anorganische Gegenstände.[95] Die biologische Verwendung dieses Terminus geht wohl zurück auf den französischen Botaniker L.-R. Tulasne, der ihn in den 1850er Jahren einführt, um das Vorkommen einer Vielfalt von Fortpflanzungsorganen innerhalb einer Pilzart auf den Begriff zu bringen.[96] A. de Bary spricht seit 1864 unter Berufung auf Tulasne und H.F. Bonorden von der *Pleomorphie* und dem *Pleomorphismus* einiger Pilze (1864: »Pleomorphie der Pilze«).[97]

Später wird das Wort auf die vielfältigen Erscheinungsformen von Mikroorganismen, v.a. Bakterien, angewandt. Die verschiedenen Formen gelten als Erscheinungsweisen eines Individuums oder werden als verschiedene Stadien im Entwicklungszyklus einer Art interpretiert. In extremer Weise wird unter der These des Pleomorphismus die Behauptung verstanden, dass alle Bakterien zu einer Art gehören und lediglich als Variationen dieser einen Grundform anzusehen sind. Diese Anschauung vertreten in den 1870er Jahren u.a. T. Billroth und C. von Nägeli.[98] Billroth spricht von einer »Monotonie der Formen«[99] und hält es für wahrscheinlich, dass alle untersuchten Bakterien *einer* »Pflanzengattung«, nämlich der »Algengattung« »Oscillatorien« angehören[100]. Abgesehen von der faktischen Frage, welche Bakterien als vielgestaltig anzusehen sind, bleibt auch der Begriff der Pleomorphie lange Zeit unklar. De Bary will zu den pleomorphen Formen nicht die Pflanzen zählen, die in ihrem natürlichen Entwicklungsgang die unterschiedlich geformten Stadien von Samenkorn, Keimpflanze, blühende und fruchttragende Pflanze durchlaufen, sondern nur diejenigen Organismen, die »in gleichnamigen Entwicklungsabschnitten unter sehr ungleichen Gestalten auftreten«[101]. Zur Abgrenzung von dem Konzept des ↑Polymorphismus sollte unter dem Pleomorphismus allerdings die Vielgestaltigkeit der Formen innerhalb des Lebens *eines* Organismus verstanden werden.

Als Gegenbegriff zum Pleomorphismus wird später der Terminus ***Monomorphismus*** geprägt (Breyer 1862: »monomorphisme«[102]; Walsh 1863: »monomorphism«[103]; Hildebrand 1867: »Monomorphismus«[104]). H.-W. Koepcke führt 1973 für die gleiche Unterscheidung die aus einem lateinischen Stamm abgeleiteten Begriffe ***Uniformismus*** und ***Pluriformismus*** (1956: *Pluriformie*[105]) ein.[106] Uniformismus liegt nach Koepcke vor, wenn »eine Organismenart nur eine einzige Lebensform« besitzt; es bestehen also keine Jugend- oder Altersformen. Dieser Extremfall tritt allein bei Mikroorganismen auf. Innerhalb der Wirbeltiere kommen viele Haie dem Uniformismus am nächsten, insofern bei ihnen die lebendgeborenen Jungen den Eltern weitgehend ähneln und auch ein ähnliches Leben wie diese führen (vgl. Abb. 306). Komplettiert wird der Uniformismus mancher Haie noch dadurch, dass sie Hermaphroditen sind, dass also auch zwischen den Geschlechtern kein Unterschied vorliegt. Die Organismen der allermeisten Arten sind dagegen pluriform, weil bei ihnen eine morphologische und ethologische Differenzierung zwischen Jugend- und Altersstadien besteht. Das Vorhandensein einer Mehrzahl von Lebensformtypen innerhalb einer Art von Organismen ist meist schon dadurch bedingt, dass die neu geborenen, sich entwickelnden Organismen in der Größe erheblich von den ausgewachsenen unterschieden sind. Damit verbunden ist in der Regel ein Unterschied in der Ernährung und der Bedrohung durch Feinde.

Mit einer für Pflanzen entwickelten Terminologie von N. Svedelius können die Organismen mit uniformen Lebensformen auch als ***haplobiontisch*** bezeichnet werden. Svedelius verwendet diesen Ausdruck 1915 für Pflanzen, die nur in einer Lebensform auftreten, bei denen also keine eigenen monözischen oder diözischen Geschlechtspflanzen existieren.[107] Der Gegenbegriff dazu bildet bei Svedelius ***diplobiontisch***; dieser könnte zu *polybiontisch* erweitert werden, um damit alle Organismen, die in mehr als einer Lebensform existieren, zu bezeichnen.

Neben der Metamorphose als einer einmalig und irreversibel durchlaufenen Abfolge von verschiedenen Lebensformen innerhalb des Lebens eines Organismus kann auch ein wiederholter und reversibler Wechsel verschiedener Formen vorliegen. Koepcke nennt einen solchen Typus des Pleomorphismus (bzw. des Pluriformismus) ***Polyözie***.[108] (Dieser Ausdruck wird zuvor bereits in einem anderen Kontext für das gemeinsame Vorkommen von gemischt- und getrenntgeschlechtlichen Individuen innerhalb einer Art verwendet: Linné 1753 als taxonomische Gruppe für die Feigen: »Polyoecia«[109]; Richard 1829: »Polyoecie«[110]; Warnstorf 1885: »polyoecisch«[111]; Baur 1911: »Polyözie«[112]; nach R. von Wettstein 1923 bei »Pflanzen mit Zwitterblüten und eingeschlechtigen Blüten auf demselben Individuum«[113].) Wenn die Polyözie mit einem Wechsel des Lebensraums verbunden ist, spricht Koepcke von einer ***Poikilotopie***. Sie besteht im »Habitatwechsel«[114] oder genauer der Fähigkeit, »eine Lebensgemeinschaft unter Aenderung der Lebensform nach Belieben zu verlassen und wieder zu ihr zurückkehren zu können«[115]. Im Anschluss an G. Enderlein (↑Nische) nennt 1918 A. Thienemann diesen Wechsel, sofern er einmalig und irreversibel ist, *Heterocönie*; einen wiederholten Wechsel des Lebensraumes bezeichnet Thienemann als *Heterotopie*.[116]

Ist die Gestaltänderung eines Organismus nicht mit einem Lebensraumwechsel verbunden, dann wäre statt von ›Poikilotopie‹ besser von ***Poikilomorphose*** die Rede. Diese könnte allgemein den wiederholten Wechsel der Gestalt oder Lebensform eines Organismus im Laufe seines Lebens bezeichnen. Liegt allein eine Veränderung des Verhaltens ohne Änderung der morphologischen Gestalt eines Organismus vor, dann kann der wiederholte (und reversible) Wechsel von einer Lebensform zu einer anderen entweder – parallel zu ›Poikomorphose‹ – als *Poikiloethose* oder – parallel zu ›Metamorphose‹ – als *Metaethose* bezeichnet werden. Darunter würden Phänomene wie der Wechsel von Nahrungsaufnahme und Flucht, von Wachzustand und Schlaf oder von Balzhaltung und Ruhestellung fallen.

Verbreitet ist die Poikilotopie bei denjenigen Vögeln, bei denen das Leben in der Luft mit dem Leben auf dem Boden abwechseln kann. Auch der Wechsel zwischen Wach- und Schlafform bei den Säugetieren kann als eine Form der Poikilotopie angesehen werden, zumindest sofern er mit einem Rückzug in ein anderes Habitat, z.B. eine Höhle verbunden ist. Soll die letzte Einschränkung aufgehoben werden, ist es sinnvoller, statt von Polyözie von *Poikilomorphose*, *Poikiloethose* oder *Metaethose* zu sprechen (s.u.). – Schon Aristoteles beschreibt solche Tiere, die in verschiedenen Habitaten leben, und erwägt die besonderen Probleme der Klassifikation, die sich daraus ergeben (mit der Kategorie des »ἐπαμφοτερίζειν«; ↑Phylogenese/Zwischenformen).[117] Ein Beispiel für diese Lebewesen bilden für Aristoteles die Wale, die zum Atmen auf ein anderes Medium angewiesen sind (die Luft) als zur Nahrungsaufnahme (das Wasser); andere Beispiele für eine amphibische Lebensweise sind bei Aristoteles die Seehunde und Fledermäuse.

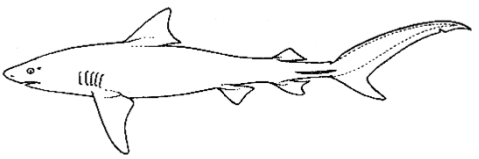


Abb. 306. Körpergestalt eines Hais (Carcharhinidae) als Beispiel für Uniformismus. Alle frei lebenden Organismen dieser Arten haben eine sehr ähnliche äußere Form und Lebensweise. Die neu geborenen Tiere unterscheiden sich allein in der Größe von den Eltern. Darüber hinaus existieren keine ausgeprägten Schlaf- oder Ruhestellungen, viele Lebensgrundfunktionen werden nicht in spezialisierten Lebensphasen, sondern simultan vollzogen (aus Fiedler, K. (1991). Fische. In: Kaestner, A. (Begr.). Lehrbuch der speziellen Zoologie, Bd. II, 2: 220).

Sind die Lebensfunktionen auf verschiedene klar separierte Teile im Körper eines Organismus verteilt, spricht Koepcke 1973 von *intraindividuellem Polymorphismus* oder ***Ökomerie***, (vgl. Tab. 185).[118]

Zyklomorphose

Zyklische Veränderungen der Körpergestalt von Organismen werden seit Beginn des 20. Jahrhunderts ›Zyklomorphosen‹ genannt. Meist werden die Veränderungen der Zykomorphose auf Organismen

		Typ der Variation	
		linear	zyklisch
Art der Variation	Formwechsel (Morphologie)	*Metamorphose* (Larve-Imago)	*Zyklomorphose* (Sommer-Winterkleid)
	Verhaltenswechsel (Ethologie)	*Metaethose* (Bienenarbeiterin)	*Zykloethose* (Wach-Schlafwechsel)

Tab. 186. Kreuzklassifikation von Typen des Lebensformwechsels eines Organismus.

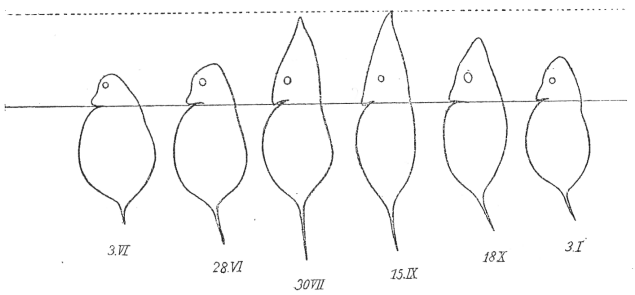


Abb. 307. Zyklomorphose bei Wasserflöhen (Hyalodaphnia). Dargestellt sind verschiedene Individuen der gleichen Art, aber unterschiedlicher Generationen, im Jahreslauf von Juni bis Januar. Die Kopfhöhe der Wasserflöhe korreliert mit der Wassertemperatur (nach Wesenberg-Lund aus Woltereck, R. (1909). Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 19, 110-172: 122).

verschiedener Generationen bezogen. Die Zyklomorphose stellt dann eine besondere Form des Generationswechsels (im weiteren Sinn) dar. Das klassische Beispiel hierfür ist die Abfolge der Generationen von Wasserflöhen in einem See. Die Formen des Sommers weisen gegenüber denen der anderen Jahreszeiten eine Verlängerung des Kopfes auf (einen »Helm«). Das Phänomen wird zuerst im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts von verschiedenen Autoren beschrieben, u.a. von E. von Daday, O. Zacharias, R. Lundberg und C. Apstein.[119] Es wird als »saisonale Variation«, »periodische Gestaltveränderung«[120] oder – 1909 von R. Woltereck – als »Cyklomorphose«[121] bezeichnet.

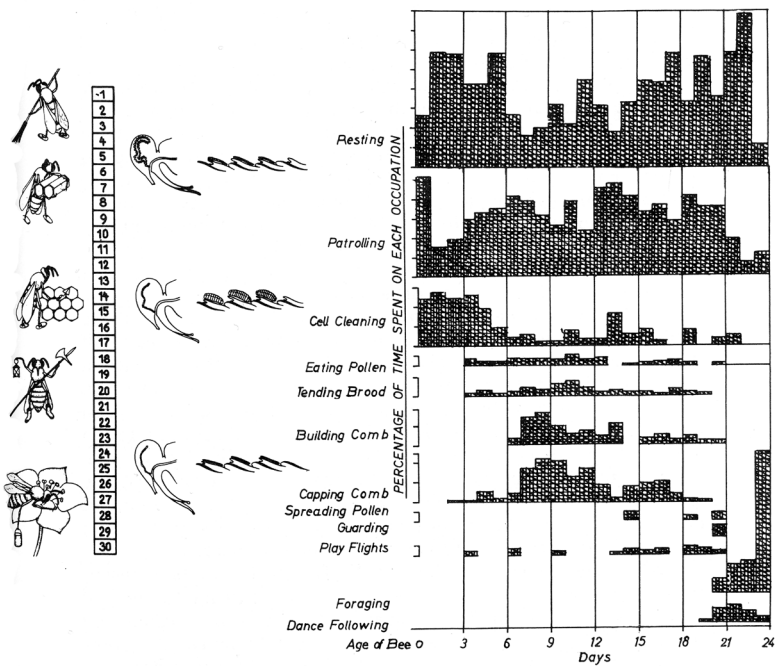


Abb. 308. Alterspolyethismus (Metaethose) der Honigbiene. Abhängig vom Alter zeigt eine Honigbiene ein unterschiedliches Verhalten: Die ersten Tage ihres erwachsenen Lebens übernimmt sie vorwiegend das Putzen der Waben und das Füttern der Larven (»Cell Cleaning«), danach bis zum 20. Lebenstag den Bau der Waben (»Building Comb«) sowie deren Abdekkung (»Capping Comb«), anschließend den Schutz des Stocks (»Guarding«) und schließlich das Sammeln des Nektars (»Foraging«). Das veränderte Verhalten geht mit einer Veränderung innerer Organe einher: Die Futterdrüse im Kopf wird nach den ersten Lebenstagen abgebaut, die Ausbildung der Wachsdrüsen am Thorax ist am größten in der Mitte des erwachsenen Lebens, bei der Sammelbiene sind beide Drüsen zurückgebildet. Links eine symbolische Darstellung, rechts eine quantitative Übersicht über den relativen Anteil der verschiedenen Aktivitäten bei einem Individuum (aus Lindauer, M. (1961). Communication among Social Bees: 15; 20).

Bezüglich der biologischen Bedeutung der Anhänge der Wasserflöhe werden verschiedene Hypothesen formuliert. Die klassische Schwebetheorie geht auf W. Ostwald zurück und interpretiert die Helme als Kompensation der verminderten inneren Reibung (Viskosität) des wärmeren Wassers im Sommer.[122] Die Kopfanhänge verhindern danach ein schnelleres Absinken der Tiere im Sommer wegen des verminderten Auftriebs durch die geringere Viskosität des warmen Wassers. Daneben stehen andere Deutungen, die den Helmen eine Rolle als Führungs- und Steuerflächen für die aktive Bewegung der Wasserflöhe[123] oder beim Gasaustausch[124] zuschreiben. Neben den funktionalen Aspekten sind auch die physiologischen und genetischen Bedingungen der Zyklomorphose eingehend untersucht worden.[125]

Als unterschiedliche Ausbildung des gleichen Genotyps bei verschiedenen Um-

weltbedingungen ist die Zyklomorphose eine Form von *phänotypischer Plastizität* (↑Polymorphismus).[126] Aufgrund ihrer zyklischen Abhängigkeit von den Jahreszeiten kann sie auch als *saisonaler Polymorphismus* oder *Polyphänismus* bezeichnet werden. Auch der »Saison-Dimorphismus« der Schmetterlinge[127] (allgemein der *Saisonpolymorphismus*) und die verschiedenen Formen des Generationswechsels können als Arten der Zyklomorphose verstanden werden, wie dies W. Hennig 1950 vornimmt.[128] Hennig interpretiert die Zyklomorphose – den »Cyclomorphismus« wie er sagt – als eine Kombination des Metamorphismus (Gestaltverschiedenheit von Stadien der Ontogenese eines Individuums) und des Polymorphismus (Gestaltverschiedenheit von Individuen der gleichen Art). Im Zyklomorphismus sind »die einander folgenden Generationen gestaltverschieden« und kehren periodisch wieder. Es handelt sich um zyklische, »über den Rahmen einzelner Individualzyklen hinausgehende Gestaltveränderungen«.[129] Der Ausdruck ***Saison-Dimorphismus*** wird in den 1860er Jahren wohl von A.R. Wallace eingeführt (Edwards 1868: »›seasonal‹ dimorphism«[130]); A. Weismann analysiert das Phänomen ausführlich 1875 bei Schmetterlingen.

Abb. 309. Zyklischer Gestaltwechsel eines Organismus im Laufe seines Lebens: eine Eiche im Winter und im Sommer (aus Morel, G. (1985). L'arbre horologer des saisons, ill. durch S. Pérols, dt.: Bäume im Jahreslauf, Ravensburg 1998).

Die Zykomorphose muss aber nicht als ein populationsbiolgisches Konzept begriffen werden, sondern kann auch analog zur Metamorphose als Prozess der Veränderung der Gestalt eines einzelnen Organismus verstanden werden. Phänomene der Zyklomorphose in diesem Sinne sind beispielsweise der saisonale Laubabwurf der Bäume, die Ausbildung von Überdauerungsformen mehrjähriger Pflanzen oder der Wechsel von Winter- und Sommerkleid bei vielen Vögeln und Säugetieren.

Die Terminologie zur Bezeichnung dieser Umwandlungsprozesse hat sich bisher noch nicht fest etabliert. Sprachlich konsequent wäre es, alle Veränderungen, die sich im Laufe des Lebens eines Organismus vollziehen, als *Morphosen* zu bezeichnen, parallel dazu die Formenvariation in einer Population als *Morphismen*. Die traditionell als Zyklomorphose beschriebene Abfolge von Generationen verschieden geformter Organismen wäre dann besser als exogen bedingter saisonaler oder zyklischer ›Polymorphismus‹ (oder Generationswechsel) zu bezeichnen.

Parallel zur Zyklomorphose lässt sich auch ein zyklischer Wechsel des Verhaltens von Organismen auf einen Begriff bringen. Dieser könnte ***Zykloethose*** genannt werden (vgl. Tab. 186). Er würde so bekannte Phänomene wie den Wechsel von Wach- und Schlafzuständen, Nahrungsaufnahme und Nahrungsverarbeitung oder Nahrungssuche und Schutzverhalten umfassen. Allgemein beschrieben wird das Phänomen 1753 von G.L.L. de Buffon: »L'animal a deux manières d'être, l'état de mouvement & l'état de repos, la veille & le sommeil, qui se succèdent alternativement pendant toute la vie«.[131]

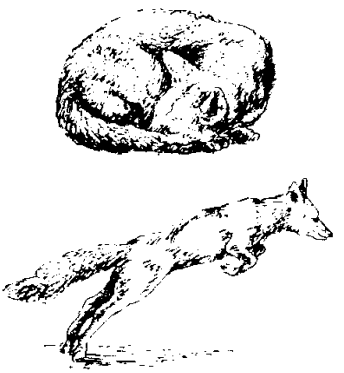


Abb. 310. Periodischer Form- und Verhaltenswechsel (»Zykloethose«) beim Fuchs: Körperhaltung im Schlaf (oben) und bei der Jagd (»Mäuselsprung«; unten) (oben nach Hassenberg; beides aus Tembrock, G. (1983). Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere, Bd. 2: 757; 749).

Nachweise

1 Vgl. Kern, O. (1930). Die Metamorphose in Religion und Dichtung der Antike. In: Walther, J. (Hg.). Goethe als Seher und Erforscher der Natur, 185-204.
2 Vgl. Hansen, A. (1907). Goethes Metamorphose der Pflanzen: 175.
3 Strabo, Geographica 1, 2, 11.
4 Lukian, Saltatio 57.
5 Moufet, T. (1590). Insectorum sive minimorum animalium theatrum (London 1634): 191 (II, 3).
6 Harvey, W. (1651). Exercitationes de generatione animalium; vgl. Bodenheimer, F.S. (1928-29). Materialien zur Geschichte der Entomologie bis Linné, 2 Bde.: I, 315ff.
7 Wilbrand. J.B. (1810). Darstellung der gesammten Organisation, Bd. 2: 163.
8 Carus, C.G. (1834). Ueber den Begriff des latenten Lebens. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1834, 551-561: 556.
9 Schiller, F. von (1795). Dante's Hölle (Fortsetzung). Die Horen 3, 31-49: 41; Görres, J. von (1805). Exposition der Physiologie. Organologie: 88.
10 Görres, J. von (1803). Aphorismen über die Organonomie, Bd. 1: 308.
11 Preyer, W. (1873). Über die allgemeinen Lebensbedingungen (in: Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme, Berlin 1880, 1-32): 18.
12 Vgl. Arnold, R. (1939). Das Tier in der Weltgeschichte: 8; Löther, R. (1998). Kenntnisse und Vorstellungen über Lebewesen und Lebensprozesse in frühen Kulturen. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 27-47: 35.
13 Ghalioungui, P. (ed.) (1987). The Ebers Papyrus: 128 (Nr. 456); 161 (Nr. 611).
14 Aristoteles, Hist. anim. 551b.
15 Aristoteles, De gen. anim. 732b; vgl. Hist. anim. 551a, b.
16 Vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 331.
17 Aristoteles, De gen. anim. 758a.
18 Neben W. Harvey vgl. z.B. Sinibaldi, J. (1676). Lectio de plantarum metamorphosibus.
19 Redi, F. (1668). Esperienze intorno alla generazione degl' insetti.
20 Goedaert, J. (1662-69). Metamorphosis naturalis insectorum, 3 Bde.
21 Merian, M.S. (1679-83). Der Raupen wunderbare Verwandlung, 2 Bde.; dies. (1705). Metamorphosis insectorum Surinamensis.
22 Swammerdam, J. (1669). Historia insectorum generalis.
23 Swammerdam, J. [1680]. Bybel der Natuure (1737-38); vgl. Bodenheimer, F.S. (1928-29). Materialien zur Geschichte der Entomologie bis Linné. 2 Bde.: I, 346f.
24 Leibniz, G.W. (1714). Les Principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 472 (§74).
25 a.a.O.: 472 (§72).
26 Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 6.
27 Linné, C. von (1735/48). Systema naturae: 64; 213.
28 a.a.O.: 213.
29 ebd.
30 Linné, C. von (1767). Systema naturae, 13. Aufl., 2 Bde.: I, 371.
31 a.a.O.: II, 797; vgl. Villers, C. de et al. (Hg.) (1789). Caroli Linnæi entomologia, faunae suecicae descriptionibus, Bd. 1: 3.
32 W.B. (1778). [Leserbrief]. The Gentleman's Magazine, and Historical Chronicle 48, 469.
33 Voltaire (1764). Métamorphose, métempsycose. In: Dictionnaire Philosophique. Zitiert nach: Kölving, U. (Hg.) (1994). The Complete Works of Voltaire, vol. 36, 370-372: 370.
34 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 285.
35 Kieser, D.G. (1807). Ueber die Metamorphose des Auges des bebrüteten Hühnchens im Eie. Beiträge zur vergleichenden Zoologie, Anatomie und Physiologie 2, 89-108: 89.
36 Roesel von Rosenhof, A.J. (1759). Historia naturalis ranarum nostratium; ders. (1758). Die natürliche Historie der Frösche.
37 Vgl. Guédès, M. (1969). La théorie de la métamorphose en morphologie végétale: Des origines à Goethe et Batsch. Rev. Hist. Sci. Appl. 22, 323-363; ders. (1972). La théorie de la métamorphose en morphologie végétale. A.-P. de Candolle et P.-J.-F. Turpin. Rev. Hist. Sci. Appl. 25, 253-270; ders. (1973). La théorie de la métamorphose en morphologie végétale. La métamorphose et l'idée d'évolution chez Alexandre Braun. Episteme 7, 32-51.
38 Theophrast, Historia plantarum: 1.13.1-2; vgl. Wigand, A. (1846). Kritik und Geschichte der Lehre von der Metamorphose der Pflanze: 22f.
39 Highmore, N. (1651). The History of Generation: 50f.
40 Grew, N. (1672). The Anatomy of Vegetables.
41 Malpighi, M., Opera posthuma (Amsterdam 1698): 92; vgl. Hansen, A. (1907). Goethes Metamorphose der Pflanzen: 180.
42 Malpighi, M. (1675). Anatome plantarum: 23; vgl. Hansen (1907): 180.
43 Malpighi (1675): 46 (Tab. XXVIII, Fig. 160).
44 Vgl. Sinibaldi, J. (1676). Lectio de plantarum metamorphosibus.
45 Vgl. Čelakovský, L. (1885). Linnés Anteil an der Lehre von der Metamorphose der Pflanzen. Englers Jahrb. System. 6, 146-186.
46 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 301.
47 Loefling, P. (1749). Gemmae arborum; vgl. Guédès (1969): 330.
48 Dahlberg, N.E. (1755). Metamorphoses plantarum.
49 Vgl. Wigand (1846): 28f.
50 Dahlberg (1755): 8.
51 Wolff, C. (1768-69). De formatione intestinorum observationes in ovis incubatis institutae. Novi comment. Acad. Petropol. 12, 403-507; 13, 478-530: 406 (§4); vgl. Wigand (1846): 38; Kirchhoff, A. (1867). Die Idee der Pflanzenmetamorphose bei Wolff und Goethe.
52 Goethe, J.W. von (1790). Die Metamorphose der

Pflanzen (LA, Bd. I, 9, 23-61): 23; vgl. Hansen, A. (1907). Goethes Metamorphose der Pflanzen; Schmid, G. (1930). Goethes Metamorphose der Pflanzen. In: Walther, J. (Hg.). Goethe als Seher und Erforscher der Natur, 205-225; Schonewille, O. (1941). Die Bedeutung von Goethes Versuch über die Metamorphose der Pflanze für den Fortgang der botanischen Morphologie. Bot. Arch. 42, 421-460; Portmann, A. (1973). Goethe und der Begriff der Metamorphose. Goethe-Jahrbuch 90, 11-21; Kuhn, D. (1988). Typus und Metamorphose. Goethe-Studien; Mann, G., Mollenhauer, D. & Peters, S. (Hg.) (1992). In der Mitte zwischen Natur und Subjekt. Johann Wolfgang von Goethes Versuch, die Metamorphose der Pflanze zu erklären, 1790-1800; Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre.

53 Goethe, J.W. von (1787-88). Zweiter Römischer Aufenthalt (Hamburger Ausgabe, Bd. 11, 350-556): 375.

54 Goethe, J.W. von, Maximen und Reflexionen (Hamburger Ausgabe, Bd. 12, Nr. 23): 368.

55 Oken, L. (1807). Über die Bedeutung der Schädelknochen.

56 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie, Paralipomena II (Weimarer Ausgabe, Bd. II, 6): 446; vgl. Breidbach (2006): 115.

57 Vgl. Lubosch, W. (1919). Was verdankt die vergleichend-anatomische Wissenschaft den Arbeiten Goethes? Jahrb. Goethe-Ges. 6, 157-191: 161; Butterfass, T. (1985). Goethe und die Wissenschaft von der Pflanze. In: Kimpel, D. & Pompetzki, J. (Hg.). Allerhand Goethe, 165-180: 167.

58 Goethe. J.W. von (1796). Vorträge über die drei ersten Kapitel des Entwurfs einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 193-209): 209; vgl. LA, Bd. II, 9B, 458.

59 Portmann (1973): 11.

60 Goethe (1796): 208.

61 a.a.O.: 208f.

62 Vgl. Breidbach (2006): 69; 87.

63 Vgl. Nicklas, P. (2002). Die Beständigkeit des Wandels. Metamorphosen in Literatur und Wissenschaft: 129.

64 Vgl. Uschmann, G. (1939). Der morphologische Vervollkommnungsbegriff bei Goethe und seine problemgeschichtlichen Zusammenhänge; Hoppe, B. (1967). Polarität, Stufung und Metamorphose in der spekulativen Biologie der Romantik. Naturwiss. Rundsch. 20, 380-383.

65 Hegel, G.W.F. (1820/29). Vorlesungen über die Ästhetik (Werke, Bd. 13-15, Frankfurt/M. 1970): I, 504.

66 Vgl. Ingensiep, H.W. (1998). Metamorphosen der Metamorphosenlehre. Zur Goethe-Rezeption in der Biologie von der Romantik bis in die Gegenwart. In: Matussek, P. (Hg.). Goethe und die Verzeitlichung der Natur, 259-275.

67 Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte; ders. (1951). Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. Stud. Gen. 4, 376-389.

68 Lorenzen, I.T. (1958). Metamorphosen in der Entwicklungsgeschichte von Mensch und Tier: 24; vgl. auch ders. (1973). Grundzüge einer Metamorphose der Tiere in Anknüpfung an Goethe.

69 Sachs, J. (1875). Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860: 184f.

70 Lyell, C. (1833). Principles of Geology, vol. 3: 375; vgl. Hölder, H. (1960). Geologie und Paläontologie: 198ff.; Oldroyd, D.R. (1996). Thinking about the Earth: 200; Bonin, B., Dubois, R. & Gohau, G. (1997). Le métamorphisme et la formation des granites. Évolution des idées et concepts actuels: 28.

71 Lyell (1833): 374.

72 Baer, K.E. von (1828). Über Entwickelungsgeschichte der Thiere, Bd. 1: 201.

73 Schultz, C.H. (1832). Natürliches System des Pflanzenreichs: 135.

74 Sars, M. (1841). Ueber die Entwickelung der *Medusa aurita* und *Cyanea capillata*. Arch. Naturgesch. 7 (1), 9-34: 29; vgl. Parnes, O. (2005). »Es ist nicht das Individuum, sondern es ist die Generation, welche sich metamorphisiert«. Generationen als biologische und soziologische Einheiten in der Epistemologie der Vererbung im 19. Jahrhundert. In: Weigel, S., Parnes, O., Vedder, U. & Willer, S. (Hg.) (2005). Generation. Zur Genealogie des Konzepts – Konzepte von Genealogie, 235-259.

75 Grisebach, A. (1866). Der gegenwärtige Standpunkt der Geographie der Pflanzen. Geogr. Jahrb. 1, 373-402: 391.

76 Reichert, C. (1837). Ueber die Visceralbögen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugethieren. Müllers Archiv 1837, 120-222.

77 Bronn, H.G. (1850). Allgemeine Zoologie: 88.

78 Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852/55). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie: 644; ähnlich auch: Bronn, H. (1850). Allgemeine Zoologie: 88.

79 Bergmann & Leuckart (1852/55): 648.

80 Carus, J.V. (1853). System der thierischen Morphologie: 266.

81 Herold, M. (1815). Entwickelungsgeschichte der Schmetterlinge.

82 Swammerdam, J. [1680]. Bibel der Natur (Leipzig 1752): 3.

83 Weismann, A. (1864). Die Entwicklung der Dipteren: VIII.

84 Weismann, A. (1863). Ueber die Entstehung des vollendeten Insekts in der Larve und Puppe. Ein Beitrag zur Metamorphose der Insekten. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 4, 227-260: 231.

85 Weismann (1864): 135; vgl. ders. (1864). Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. Z. wiss. Zool. 14, 187-336; vgl. Sander, K. (1985). August Weismanns Untersuchungen zur Insektenentwicklung 1862-1882. Freiburger Universitätsbl. 24, Heft 87/88,43-52.

86 Weismann (1864): 135.

87 Ganin, M. (1869). Beiträge zur Erkenntniss der Entwickelungsgeschichte bei den Insecten. Z. wissensch. Zool. 19, 381-451: 412; Taf. XXXII, Fig. 1.

88 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 41.

89 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 314.

90 Portmann, A. (1954). Metamorphose der Tiere. Eranos-Jahrb. 23, 419-459: 436.

91 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.:

I, 329 (2. Teil: Die Selbstbehauptung).
92 Williamson, D.I. (1992). Larvae and Evolution; ders. (2001). Larval transfer and the origin of larvae. Zool. J. Linn. Soc. 131, 111-122.
93 Vgl. Margulis, L. & Sagan, D. (2002). Acquiring Genomes: 165ff.
94 Saunders, W.W. (1847). On *Pleomorpha*, a genus of minute Chrysomelidae from Australia. Trans. Ent. Soc. Lond. 1847, 268-270.
95 Breithaupt, A. (1849). Ueber Pleomorphie der Titansäure. Annalen der Physik und Chemie78, 143-144.
96 Vgl. Tulasne, L.-R. (1851). Notes sur l'appareil reproducteur dans les lichens et les champignons. Ann. Sci. Nat. Bot. 15, 370-380 [dort das Wort noch nicht]; vgl. auch Bonorden, H.F. (1864). Abhandlungen aus dem Gebiete der Mykologie.
97 Bary A. de (1864). Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze: 75; ders. (1865). Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 5, 137-232: 211; ders. (1866). Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten: 173f.; Reess, M. (1865). Chrysomyxa Abietis Unger und die von ihr verursachte Fichtennadelkrankheit. Botanische Zeitung 23, 393-396: 395; vgl. Sugiyama, J. (ed.) (1987). Pleomorphic Fungi.
98 Billroth, T. (1874). Untersuchungen über die Vegetationsformen der *Coccobacteria septica*; Nägeli, C. von (1877). Die niederen Pilze.
99 Billroth (1874): 3.
100 a.a.O.: 4.
101 Bary, A de (1885/87). Vorlesungen über Bacterien: 21; vgl. Winogradsky, S. (1937). The doctrine of pleomorphism in bacteriology. Soil Sci. 43, 327-340.
102 Breyer, A. (1862). Des espèces monomorphes et de la parthénogénèse chez les insectes. Annales de la Société entomologique Belge 6, 89-129: 95.
103 Walsh, B. (1863). Notes [on Hagen's "Observations on certain North American Neuroptera"], with notes and descriptions of about twenty new N.A. species of Pseudoneuroptera. Proc. Entom. Soc. Philad. 2, 112-272: 223.
104 Hildebrand, F. (1867). Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung: 45.
105 Koepcke, H.-W. (1956). Zur Analyse der Lebensformen. Bonn. Zool. Beitr. 7, 151-185: 171.
106 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 309ff. (2. Teil: Die Selbstbehauptung).
107 Svedelius, N. (1915). Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*. Ein Beitrag zur Frage der Reduktionsteilung der nicht tetrasporenbildenden Florideen. Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsala 4 (4), 1-55: 42.
108 Koepcke (1956): 171; ders. (1971-74): I, 313ff.
109 Linné, C. von (1753). Species plantarum, 2 Bde.: II, 1059 (Polygamia: Ficus).
110 A.R. (=A. Richard) (1829). Systèmes. In: Dictionnaire classique d'histoire naturelle, Bd. 15: 749-752: Klapptafel.
111 Warnstorf, C. (1885). Zur Frage über die Bedeutung der bei Moosen vorkommenden zweierlei Sporen. Verhandlungen des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg 26, 181-182: 181.
112 Baur, E. (1911). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre: 291; vgl. 136.
113 Wettstein, R. von (1901/23). Handbuch der systematischen Botanik, Bd. 1: 389.
114 Koepcke (1956): 164.
115 Koepcke (1971-74): I, 325.
116 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 299.
117 Aristoteles, Hist. anim. 589a18-22; De part. anim. 697a29-b13.
118 Koepcke (1971-74): I, 334; vgl. II, 938ff.; ders. (1975). Über die möglichen Formen des Lebens auf anderen Planeten. Ein Beitrag zur Universellen Theoretischen Biologie: 100.
119 Vgl. Wesenberg-Lund, C. (1900). Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Centralbl. 20, 606-619; 644-656; ders. (1904-08). Plankton Investigations of the Danish Lakes.
120 Zacharias, O. (1894). Beobachtungen am Plankton des Gr. Plöner Sees. Forschungsber. Biol. Stat. Plön 2, 91-137: 119.
121 Woltereck, R. (1909). Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 19, 110-172: 121.
122 Vgl. Wesenberg-Lund a.a.O.; Ostwald, W. (1902). Zur Theorie des Planktons. Biol. Centralbl. 22, 596-605; 609-638: 624.
123 Woltereck (1909); ders. (1913). Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogen. „Schwebe-Fortsätze" pelagischer Cladoceren. Zoologica 26, 474-550.
124 Hebert, P.D.N. (1978). The adaptive significance of cyclomorphosis in *Daphnia*: more possibilities. Freshwater Biology 8, 313-320.
125 Coker, R.E. (1939). The problem of cyclomorphosis in *Daphnia*. Quart. Rev. Biol. 14, 137-148.
126 Vgl. Lynch, M. (1984). The limits to life history evolution in *Daphnia*. Evolution 38, 465-483.
127 Weismann, A. (1875). Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 1. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge.
128 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 55.
129 ebd.
130 Edwards, W.H. (1868-72). The Butterflies of North America, vol. 1: Papilio III (Ajax, Var. Marcellus, Boisduval): [p. 3]; unter Verweis auf Wallace.
131 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (in: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4, zit. nach Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-337): 318.

Literatur

Wigand, A. (1846). Kritik und Geschichte der Lehre von der Metamorphose der Pflanze

Boulard, M. (1996). Métamorphoses animales. In: Tort, P. (ed.). Dictionnaire de darwinisme et de l'évolution, Bd. 2, 2872-2912.

Ingensiep, H.W. (1998). Metamorphosen der Metamorphosenlehre. Zur Goethe-Rezeption in der Biologie von der Romantik bis in die Gegenwart. In: Matussek, P. (Hg.). Goethe und die Verzeitlichung der Natur, 259-275.

Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre.

Mimikry

Das Wort ›Mimikry‹ ist abgeleitet von den griechischen Grundwörtern ›μιμητής‹ »Nachahmer«, ›μιμέομαι‹ »nachahmen« und den Adjektiven ›μιμητικός‹, ›μιμικός‹. Es erscheint in der allgemeinen Bedeutung »Nachahmung, Kopie (besonders der mimischen Imitation einer Person zur Belustigung)« bereits in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts (Howard 1671).[1] Der englische Ausdruck (»Mimikry«) wird in einem Wörterbuch von 1794 erläutert als »possenhafte Nachäffung der Geberden«.[2] Im biologischen Kontext wird es vereinzelt bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts verwendet, allerdings vornehmlich für die Ähnlichkeit von Organismen mit unbeweglichen Elementen ihres Lebensraums, also im Sinne der später so genannten Mimese (so 1818 von Kirby für die Ähnlichkeit brasilianischer Stabheuschrecken der Gattung *Phasmia* mit trockenen Zweigen).[3] Die Prägung als biologischer Terminus erfolgt erst 1862 durch den englischen Insektensammler und Forschungsreisenden H.W. Bates (»mimicry«[4]; auch »mimetic analogy«[5]) Im Deutschen wird der Ausdruck bereits in den frühen 1870er Jahren in der durch Bates geprägten terminologischen Bedeutung verwendet.[6] Im Französischen hat er sich dagegen nicht etabliert; es ist stattdessen meist von dem *Mimetismus* (»mimétisme«) die Rede.[7]

Mimetische Analogien (»Mimetic analogies«) definiert Bates als Ähnlichkeiten in der äußeren Erscheinung, in der Gestalt und Färbung von Angehörigen weit entfernter (taxonomischer) Familien (»resemblances in external appearance, shape, and colours between members of widely distinct families«[8]). Die von Bates beschriebenen Fälle der Mimikry bestehen in der äußeren Ähnlichkeit von wenig miteinander verwandten Tieren in Bezug auf eine auffällige Färbung. Diese Ähnlichkeit wird von Bates als eine *Nachahmung* (»imitation«) des einen Tiers durch das andere gedeutet. In Mitteleuropa wird die Ähnlichkeit der Färbung einiger Schmetterlinge (v.a. des Hornissenschwärmers, *Aegeria apiformis* Cl.) mit der auffälligen Musterung der Bienen und Wespen schon vor Bates als eine »Nachahmung« beschrieben, z.B. 1861 von A. Rössler[9], auf den sich auch Bates beruft (↑Kommunikation). Und auch die ausgeprägte äußere Ähnlichkeit von Schmetterlingen, die nur wenig miteinander verwandt sind, wird bereits lange vor Bates 1836 von J.B. Boisduval für Schmetterlinge aus Westafrika beschrieben.[10]

> Mimikry ist eine Ähnlichkeit verschiedener Organismen (oder der Zustände eines Organismus in verschiedenen Situationen, z.B. bei Verletzung und beim Verleiten), die darauf beruht, dass (1) mindestens einer dieser Organismen (der *Nachahmer*) aus der Ähnlichkeit mit dem anderen (dem *Vorbild* oder *Modell*) einen Vorteil zieht (z.B. durch verbesserten Schutz vor Räubern, bessere Nahrungsversorgung oder vermehrte Reproduktion) und (2) dieser Vorteil dadurch bewirkt wird, dass ein weiterer Organismus (der *Signalempfänger* oder neutral nichtsemiotisch der *Ähnlichkeitsverursacher*), für den die Wahrnehmung der anderen Organismen relevant ist (z.B. als Beute oder Feinde), nicht in der Lage ist, zwischen Vorbild und Nachahmer zu unterscheiden.

Mimikry (Bates 1862) *592*
Pseudomimikry (Higgins 1882) *601*
Mimese (Puschnig 1917) *601*
Signalfälschung (Wickler 1964) *598*

Die biologische Begrifflichkeit und die biologischen Theorien, die zur Erklärung des Phänomens der Mimikry entwickelt werden, finden auch außerhalb der Biologie viel Aufmerksamkeit. Ebenso wie in Bezug auf die Erscheinungen der ↑Metamorphose ist auch die Mimikry ein Feld, in dem ein intensiver Gedanken- und Begriffstransfer zwischen der Biologie und den Kultur- und Medienwissenschaften erfolgt (»Humanmimikry«).[11]

›Mimikry‹ bei Bates

Bates untersucht das Phänomen der Mimikry anhand von Schmetterlingen am Amazonas. Dabei beobachtet er, dass Tagfalter sehr verschiedener Arten sich in ihrer auffälligen Färbung ähneln. Er interpretiert diesen Befund im Rahmen eines selektionstheoretischen Modells, dem zufolge einige der Tagfalter (Vertreter der Familie *Heliconidae*) von ihren Fressfeinden gemieden werden, weil sie diesen (aufgrund besonderer Drüsensekrete) offenbar nicht bekömmlich sind (»unpalatable«) und sie dies über ihre »Warnfärbung« den Feinden signalisieren. Schmetterlinge anderer Arten genießen nun einen Schutz vor gemeinsamen Feinden, wenn sie eine ähnliche Färbung aufweisen wie die nicht bekömmlichen Falter, auch wenn sie ihren Feinden doch tatsächlich schmecken. Denn der potenzielle Angreifer wird nach der schlechten Erfahrung mit dem schlechtschmeckenden auch den anderen meiden, sofern er beide nicht unterscheiden kann. Die mimetischen Analogien stellen nach Bates also Anpassungen (»adaptations«[12]) dar. Bates interpretiert die Ähnlichkeit damit als eine Nachahmung (»imitation«) der von den Feinden gemiedenen Arten (»objects imitated«) durch die bekömmlichen Arten (»imitators«).[13]

Allgemeine Definition

In weiterem Sinne kann unter ›Mimikry‹ jede (mor-

phologische oder ethologische) Ähnlichkeit zwischen zwei Organismen verstanden werden, die nicht durch Verwandtschaft (Homologie) oder parallele Anpassung an die anorganische Umwelt (Analogie) entstanden ist und für mindestens einen der Organismen funktional ist. Darüber hinaus kann auch die Ähnlichkeit des Verhaltens eines einzigen Organismus in einer (Modell-)Situation mit dem in einer anderen (Nachahmungs-)Situation unter die Mimikry fallen (z.B. das Vortäuschen einer Verletzung bei Vögeln, die damit einen Räuber von ihrem Gelege weglocken, also das so genannte »Verleiten« oder die »Aristotelische Mimikry«; s.u.).

»Müllersche Mimikry«

Neben dem Vorteil, den nur die Organismen einer Art aus der Ähnlichkeit zu denen einer anderen Art ziehen, weil die anderen z.B. für gemeinsame Feinde ungenießbar sind (»Batessche Mimikry«), stehen solche Fälle, in denen alle einander ähnlichen Organismen einen Vorteil aus der Ähnlichkeit ziehen, weil sie z.B. alle ungenießbar sind und gemeinsame Feinde daher nach dem Verzehr der einen Form auch den Verzehr der anderen meiden (»Müllersche Mimikry«; nach Fritz Müller, der die Ähnlichkeit von entfernt verwandten Schmetterlingen nach diesem Modell 1878 theoretisch erklärt, ohne dies allerdings zunächst experimentell zu belegen[14]). Es können sich so Organismen aus ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen zu »Mimikryringen« zusammenfinden, die durch ihre gemeinsame Warnfärbung einen Schutz genießen. In diesen Fällen liegt ein Verhältnis vor, in dem sich die Vertreter verschiedener Arten die »Last der Räubererziehung« teilen.[15] Als empirischen Beleg für seine Theorie wertet es Müller 1883, dass er bei einer als ungenießbar geltenden Schmetterlingsart einen großen Anteil von Tieren mit verletzten Flügeln nachweisen kann. Die Verletzungen deuten auf Angriffe von Vögeln hin und gelten Müller als Nachweis für den erlernten und nicht angeborenen Charakter des Wissens von der Ungenießbarkeit der Schmetterlinge seitens der Vögel.[16]

Im Gegensatz zur Batesschen Mimikry wirkt bei der Müllerschen Form auf Modell und Imitator ein Selektionsdruck zur Verstärkung der Ähnlichkeit; theoretisch sollten also monomorphe Formen entstehen. Weil diese aber häufig nicht gefunden werden und bei einem klassischen Fall von Batesscher Mimikry (den Schmetterlingen *Limenitis archippus* und *Danaus plexippus*) das Verhältnis von Modell und Imitator gerade umgekehrt zu sein scheint als ursprünglich angenommen (da der ursprünglich als Imitator angesehene Falter in Wirklichkeit der für den Feind weniger bekömmliche ist), wird die klare Abgrenzung der Müllerschen Mimikry von der Batesschen Form in letzter Zeit bezweifelt.[17] Wird die Differenzierung allerdings nicht ausgehend von der Verträglichkeit für den Räuber, sondern von dem einseitigen oder wechselseitigen Nutzen der Beute vorgenommen, dann bilden Batessche und Müllersche Mimikry zwei klar unterschiedene Kategorien.[18]

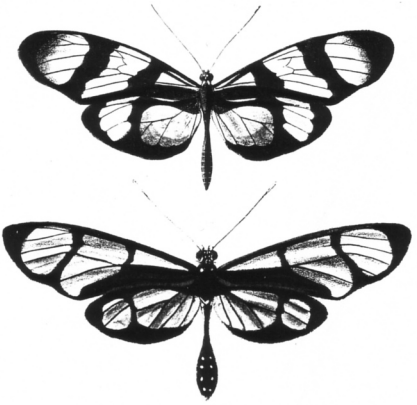


Abb. 311. Mimikry bei zwei Schmetterlingsarten. Nach Bates ist der obere Schmetterling (Leptalis orise, Fam. Pieridae) ein Imitator des unteren (Methona psidii, Fam. Heliconidae) (aus Bates, H.W. (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. Trans. Linn. Soc. Lond. 23, 495-566: Tab. 56).

Mimikry bei Pflanzen

Auch bei Pflanzen wird von Mimikry gesprochen. Phänomene der Ähnlichkeit zwischen Pflanzen oder Pflanzen und Tieren werden seit der Antike beschrieben. Die erste Monografie zu dem Thema verfasst F. Hildebrandt 1902[19] – aber erst in den folgenden Jahrzehnten wird die Erklärung von Ähnlichkeiten bei Pflanzen im Rahmen einer Theorie der Mimikry allgemein anerkannt.[20] Besonders auffällig ist die Ähnlichkeit von Blüten bestimmter Orchideen (der Gattung *Ophrys*) mit Bienen oder anderen blütenbestäubenden Insekten. J.B. de la Porta beschreibt diese Ähnlichkeit bereits zu Beginn des 17. Jahrhunderts.[21] C. von Linné drückt die Ähnlichkeit zwischen Blüte und Insekt in der Benennung der Arten aus (z.B. in den Artnamen *O. insectifera*, *O. apifera* und *O. muscifera*). Im 19. Jahrhundert wird diese Ähnlichkeit meist im Sinne des Abhaltens der Insekten von den Blüten interpretiert. Erst seit Beginn des 20. Jahrhunderts, angefangen mit den Arbeiten H. Correvons und A. Pouyannes, setzt sich die umgekehrte funktionale Deutung durch, nach der die Insektenähnlichkeit der

I. *Apatetic colours* Colours resembling some part of the environment or the appearance of another species.		II. *Sematic colours.*— Warning and signalling colours.	III. *Epigamic colours.* — Colours displayed in courtship.
A. *Cryptic colours.* — Protective and Aggressive Resemblances.	B. *Pseudosematic colours.* — False warning and signalling colours.		
1. *Procryptic colours.* — Protective Resemblances.	1. *Pseudaposematic colours.* — Protective Mimicry.	1. *Aposematic colours.* — Warning Colours.	
2. *Anticryptic colours.* —Aggressive Resemblances.	2. *Pseudepisematic colours.* — Aggressive Mimicry and Alluring Colouration.	2. *Episematic colours.* — Recognition Markings.	

Abb. 312. Klassifikation der Funktion von Farben in der organischen Natur (aus Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals, their Meaning and Use: 338).

Blüten zur Anlockung männlicher Insekten dient (die dann mit den vermeintlichen Artgenossen auf der Blüte zu kopulieren versuchen).[22]

Als eine Form der Mimikry werden die »Täuschblumen« angesehen, die den blütenbesuchenden Insekten vortäuschen, Nektar zu führen, ohne dass dies der Fall ist.[23] Solche Blumen werden schon von C.K. Sprengel 1793 beschrieben und »Scheinsaftblumen« genannt.[24] Die heutige Bezeichnung »Täuschblumen« geht auf H. Müller zurück, der sie 1878 einführt.[25] Auch A.R. Wallace beschreibt 1889 die Ähnlichkeit von einigen taxonomisch isolierten Pflanzen in Südafrika, die die Blüten von Orchideen imitieren und auf diese Weise häufiger von blütenbestäubenden Insekten besucht werden.[26]

Neben der Funktion zur Blütenbefruchtung können Phänomene der Mimikry bei Pflanzen funktional gedeutet werden im Hinblick auf die Vermeidung des Fraßes (z.B. die Ähnlichkeit von Pflanzen der Gattung *Lithops* mit Steinen, die W.J. Burchell schon 1822 beschreibt[27] oder die Ähnlichkeit von Taubnesseln mit Brennnesseln[28]) oder der eigenen Ernährung (z.B. bei einigen Kannenpflanzen, die einen fliegenanlockenden Aas- oder Exkrementgeruch ausströmen).

Theoretische Auseinandersetzungen

Mit der Batesschen und Müllerschen Mimikry liegen zwei verschiedene paradigmatische Fälle von Mimikry vor. Was genau aber als ›Mimikry‹ zu bezeichnen ist, war und ist unter Zoologen umstritten. Der Mitbegründer der Selektionstheorie, A.R. Wallace, stellt 1889 fünf Bedingungen für das Vorliegen von Mimikry auf: (1) die Organismen, die die »Nachahmer« darstellen, kommen stets in dem selben Gebiet vor wie ihr »Vorbild«; (2) die »Nachahmer« sind weniger wehrhaft als die »Vorbilder«; (3) die »Nachahmer« sind seltener; (4) sie unterscheiden sich auffällig von der Mehrheit ihrer nächsten Verwandten anderer Arten; und (5) die »Nachahmung« bezieht sich allein auf äußere Merkmale und nicht auf innere Organisationseigenschaften.[29] Die weitere Diskussion ergab, dass einige dieser Bedingungen eingeschränkt werden müssen. Der Fall der Müllerschen Mimikry macht bereits deutlich, dass ein Unterschied in der Wehrhaftigkeit bzw. Ungenießbarkeit zwischen Organismen nicht vorliegen muss, damit sie einen Vorteil aus ihrer Ähnlichkeit ziehen. Fraglich ist allein, ob dies ›Mimikry‹ genannt werden soll. Außerdem ist der Vorteil des Schutzes für die nachahmenden Organismen nicht allein dann gegeben, wenn sie im Vergleich zu ihrem »Vorbild« selten sind, sondern er ist dann nur weniger effektiv, worauf A. Seitz 1925 aufmerksam macht.[30] Fraglich ist auch, ob Mimikry auf Formen der »Täuschung« oder »Signalfälschung« eingeschränkt werden sollte, so dass die Müllersche Mimikry keine Mimikry mehr wäre (s.u.). Diesen Weg geht bereits E.B. Poulton in seinem Klassiker über ›The Colours of Animals‹ (1890), indem er für die »echte Mimikry« fordert, bei ihr liege die Vortäuschung einer unangenehmen Eigenschaft vor (»to suggest the presence of some unpleasant attribute which has no existence in fact«; vgl. Tab. 187).[31] Auf diese Weise ist es Poulton möglich, die Mimikry eindeutig von der Tarnung (Mimese) abzugrenzen.

Nicht nur die Ähnlichkeit von Organismen zu ihrem einseitigen oder gegenseitigen Schutz ist ›Mimikry‹ genannt worden, sondern auch solche Ähnlichkeiten, die im Dienst der Ernährung oder anderer Funktionen stehen. Jagende Organismen, die ihren Beutetieren ähneln, können sich diesen unbemerkt nähern und so ihre Ernährung sicherstellen. E.G. Peckham beschreibt diese Form der Mimikry erstmals bei Spinnen, die Ameisen ähneln, – W. Wickler spricht daher 1968 von »Peckhamscher Mimikry«[32] – und Poulton bezeichnet sie 1890 als »aggressive Mimikry« im Gegensatz zur »protektiven Mimikry«, wie sie durch Bates und Müller beschrieben wurde. Es besteht allerdings später zunächst die Tendenz, die Mimikry wieder auf allein dem Schutz dienende Ähnlichkeiten zwischen Organismen einzugrenzen. A. Jacobi legt 1913 fest: »Mimikry bedeutet die schützende Nachäffung gemiedener Tiere durch andere Tiere

»[I]mitative resemblances« (Bates 1862, 507).

»[In] true Mimicry […] the resemblance deceptively suggests the presence of some positively unpleasant quality« (Poulton 1890, 222).

»Mimikry bedeutet die schützende Nachäffung gemiedener Tiere durch andere Tiere desselben Wohngebietes, und nichts anderes!« (Jacobi 1913, 64).

»[D]as Wesen der Mimikry besteht in der täuschenden Ähnlichkeit zwischen verschiedenen Tieren, ganz abgesehen davon, ob die Täuschung durch Nachäffung eines Warnkleides oder eines andern Kleides bewirkt wird« (Wasmann 1925, 23).

»Mimikry ist eine Tierähnlichkeit, die einen Feind auffällig vor einem Angriff warnen soll« (Heikertinger 1954, 39).

»Mimikry = Signalfälschung« (Wickler 1964, 583).

»Mimicry […] can be defined in the following way: (1) A signal is emitted by two different signal-senders (S_1, S_2) which have at least one signal receiver (R) in common that reacts similarly to both of them. (2) One of the senders is called a model, the other the mimic […] if the signals from the two senders could be distinguished by the receiver, individual experience and/or selection would favor different reactions« (Wickler 1965, 519).

»Signalfälschung, täuschende Signalnachahmung. Die Nachahmung eines Tieres oder von Teilen eines Tieres zum Erzielen eines biologischen Vorteils« (Immelmann 1975, 79).

»Mimicry occurs when an organism or group of organisms (the *mimic*) simulates signal properties of a second living organism (the *model*), such that the mimic is able to take some advantage of the regular response of a sensitive signal-receiver (the *operator*) towards the model, through mistaken identity of the mimic for the model« (Vane-Wright 1976, 50).

»I define mimicry as the process whereby the sensory systems of one animal (operator) are unable to discriminate consistently a second organism or parts thereof (mimic) from either another organism or the physical environment (the models), thereby increasing the fitness of the mimic« (Wiens 1978, 367).

»Mimicry involves an organism (the *mimic*) which simulates signal properties of a second living organism (the *model*) which are perceived as signals of interest by a third living organism (the *operator*), such that the mimic gains in fitness as a result of the operator identifying it as an example of the model« (Vane-Wright 1980, 4).

»Mimicry involves an organism (the mimic) which simulates signal properties of another organism (the model) so that the two are confused by a third living organism and the mimic gains protection, food, a mating advantage (or whatever else we can think is testable) as a consequence of the confusion« (Robinson 1981, 19f.).

»[A] *mimicry system* is an ecological set-up that includes two or more protagonists, performing three roles: being a model, being a mimic, or being a dupe. [In] Organismic mimicry systems […] a *model* is a living or material agent emitting perceptible stimuli or signals; a *mimic* is an animal or plant that plagiarizes the model; and a *dupe* is an animal enemy or victim of the mimic whose senses are receptive to the model's signals and which is thus deceived by the mimic's similar signals« (Pasteur 1982, 169).

»We define mimicry as a type of convergent evolution in which one or more species have converged in morphology, chemistry, or behavior, on a part of itself or themselves (automimicry), another living entity, or an inanimate object as a result of selection by an animal« (Powell & Jones 1983, 312).

»In contnrast to crypsis, mimicry is a phenomenon of the relevant environment of a signal-receiver; therefore, at least the mimic endeavours to become conspicuous for one or more signal-receiver« (Zabka & Tembrock 1986, 173).

»Mimikry bedeutet […] Signalfälschung: Ein Signalsender dient als Vorbild für den Nachahmer; für den Nachahmer und Fälscher entstehen Vorteile durch die Täuschung des Signalempfängers. Mimikry begegnet uns in zwei Formen, einerseits als Schutzmimikry durch Imitation abschreckender Vorbilder, andererseits als Lockmimikry durch Nachahmung attraktiver Signale (Lunau 2002, 7).

»Mimicry is the parasitic or mutualistic exploitation of a communication channel. More plainly, the term describes the situation in which one organism gets the better of another organism (known as the dupe) by looking, smelling, sounding, or feeling like something else. Mimicry in this sense is very widespread, operating as it can through any of the senses of the dupe and involving all kinds of adaptation, from antipredator defense and predator stealth to courtship and reproduction« (Turner 2002, 732).

»[A] likeness between two animals, which is not caused by kinship or convergent evolution but is typically caused by selective pressure from predators« (Komárek 2003, 9).

Tab. 187. Definitionen des Mimikrybegriffs.

		Form- oder Färbungstyp	
		unauffällig (»Tarnung«)	auffällig (»Warnung«)
Referenzobjekt der Ähnlichkeit	bewegtes Objekt (Tiere)	*Zoomimese*	*Mimikry*
	unbewegtes Objekt (Pflanzen u. Unbelebtes)	*Mimese*	*abiot. Mimikry* z.B. Bestachelung

Tab. 188. Kreuzklassifikation von Ähnlichkeitstypen von Organismen, die sich am Referenzobjekt der Ähnlichkeit orientiert.

desselben Wohngebietes, und nichts anderes!«[33]. Sie sei ihrem Wesen nach »nur eine Weiterbildung der Warnfärbung«.[34] Während das Schutzmittel bei der Mimikry demnach also eine auffällige Färbung des Organismus ist, zählt Jacobi solche Schutzeinrichtungen, die den Organismus tarnen oder in seinem Lebensraum verbergen, nicht zur Mimikry. Der für die weiteren theoretischen Auseinandersetzungen um die Mimikry in Deutschland einflussreiche Zoologe F. Heikertinger übernimmt für die verbergenden Ähnlichkeiten eines Organismus mit Strukturteilen seines Lebensraumes den neuen Terminus *Mimese* (s.u.).[35] Bezieht sich die Mimese auf andere Tiere, liegt *Zoomimese* vor. Heikertinger unterscheidet diese von der Mimikry wie folgt: »Zoomimese ist eine Tierähnlichkeit, die ihrem Träger zum Unbeachtetbleiben, Übersehenwerden, verhelfen soll. Mimikry ist eine Tierähnlichkeit, die einen Feind auffällig vor einem Angriff warnen soll«.[36] Alle Formen der Ähnlichkeit eines Organismus mit anderen Organismen, die ihn entweder weniger sichtbar machen (»tarnen«) oder die seiner Ernährung und nicht dem Schutz dienen, sind damit nicht als Mimikry verstanden. Positiv formuliert: Mimikry ist protektive, nachgeahmte Warntracht.[37] Nach diesem Verständnis kann die Mimikry neben andere Formen der Ähnlichkeit von Organismen eingeordnet werden (vgl. Tab. 188).

Sinnvoll erscheint es allerdings, die etwas willkürliche Einteilung nach der Beweglichkeit des nachgeahmten Vorbildes (Tiere versus Pflanzen und Unbelebtes) aufzugeben. Stattdessen könnten die Ähnlichkeitsformen danach unterteilt werden, ob sie auf Prozessen der Koevolution zwischen Organismen oder auf einseitiger evolutionärer Anpassung von Organismen an die abiotische oder biotische Umwelt beruhen. Diese beiden Verhältnisse sind dadurch unterschieden, ob die Ähnlichkeit eines Organismus gegenüber dem Modell für die Evolution des Modells von Relevanz ist oder nicht. Nicht von Relevanz oder von nur geringer Relevanz ist z.B. die Tarnfärbung einer Forelle für den Bach oder eines Rehs für den Wald. Terminologisch könnte der *Biomimese* und *Biomimikry* (oder auch *Allelomimese* und *Allelomimikry*) die *Abiomimese* und *Abiomimikry* gegenübergestellt werden (vgl. Tab. 189). Als *Biomimikry* können somit nicht nur die schützenden Färbungen, sondern auch im Dienst des Nahrungserwerbs stehende Ähnlichkeitsfärbungen, z.B. die der Peckhamschen Mimikry bezeichnet werden. Eine dritte Dimension der Ähnlichkeitsklassifikation kann schließlich von dem funktionalen Kontext, in dem die Ähnlichkeit für den nachahmenden Organismus eine Rolle spielt, ausgehen: Auf dieser Grundlage kann unterschieden werden zwischen einer *Meletomimese* bzw. eine *Meletomimikry* (dem Schutz dienende unauffällige bzw. auffällige Formung und Färbung) und einer *Trophomimese* bzw. *Trophomimikry* (der Ernährung dienende unauffällige bzw. auffällige Formung und Färbung) (vgl. Tab. 189).

Heikertinger bemüht sich nicht nur um eine genaue Bestimmung des Mimikrybegriffs, sondern unterzieht diesen auch einer grundsätzlichen Kritik. Aus einer der Selektionstheorie skeptisch gegenüberstehenden Überzeugung lehnt er jede Deutung der Mimikry als »Anpassung« ab. Mimikry will er als ein deskriptives Konzept verstanden wissen, das lediglich den Zustand der Ähnlichkeit unter Organismen und den Nutzen, den einer der Organismen daraus zieht, bezeichnet. Er wendet sich damit gegen jede auf die Genese der Ähnlichkeit abzielende und im Rahmen der Evolutionstheorie sich bewegende Deutung. Er bestreitet ausdrücklich noch 1954, »daß der Nutzen das Entstehen erklärt, wie solches die Zuchtwahlhypothese vorgibt«.[38] Statt der adaptiven Hypothese zur Erklärung der Ähnlichkeit favorisiert Heikertinger als Erklärung für die »Wespenähnlichkeit von Insekten« und die »Farbzeichnungsähnlichkeit zwischen Schmetterlingen verschiedener Verwandtschaft« die Annahme eines »alten gemeinsamen Erbguts«[39] bzw., sofern es sich um eine Ähnlichkeit handelt, die auf eine bestimmte Region begrenzt ist (ein Phänomen, das er als »Genius loci« bezeichnet[40]), »bestimmte abiotische Umweltfaktoren«[41], die eben auf die ähnlichen Organismen in gleicher Weise gewirkt haben. Insgesamt hält Heikertinger dem evolutionstheoretischen »Bild eines Kampfes alles Lebenden untereinander« seine Auffassung von der Natur als einem »Bild eines stillen, ausgeglichenen Tributfriedens«[42] entgegen. Fern

davon, die Eigenschaften der Organismen adaptationistisch zu deuten, sieht er in ihnen eine »zwecklose Schönheit«. Mit der sich verfestigenden Akzeptanz der Evolutionstheorie auch im deutschen Sprachraum wird der Einfluss Heikertingers auf das Verständnis der Mimikry als nicht förderlich eingeschätzt. H.-W. Koepcke urteilt 1971 rückblickend: »Die Tätigkeit Heikertingers ist der Erforschung der Tiertrachten sehr hinderlich gewesen, weil viele wertvolle Beobachtungen aus Furcht vor seiner zerstörenden Kritik wohl leider nicht veröffentlicht worden sind«.[43]

Mimikry und Selektion

Seit der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts erfolgt die Erklärung der Phänomene der Mimikry allgemein im Rahmen der Selektionstheorie. Bereits für Darwin (1866) und seine Zeitgenossen – die Beschreibung des Phänomens durch Bates erfolgte nur drei Jahre nach dem Erscheinen von Darwins Hauptwerk – wird die Mimikry als wichtiger empirischer Beleg für das Vorhandensein einer natürlichen Selektion gewertet (↑Selektion).[44] Seit den 1930er Jahren wird die Mimikry in quantitativer Hinsicht im Rahmen von Selektionsmodellen diskutiert.[45] Auch die unbekümmerte Rede vieler Biologen von »Nachahmung« kann in diesem Kontext eine Präzisierung erfahren. Im ursprünglichen Sinne setzt Nachahmung Intentionalität voraus und bezieht sich auf Veränderungen im Laufe des Lebens eines Organismus nach dem Vorbild eines anderen Organismus. Davon ist Mimikry aber unterschieden, denn sie bezeichnet weder einen intentionalen noch einen im Laufe des Lebens eines Organismus ablaufenden Vorgang. Mimikry wird heute vielmehr als ein Phänomen der Anpassung interpretiert, das sich auf Strukturen oder Verhaltensweisen eines Organismus bezieht, die im Laufe der evolutionären Vergangenheit entstanden sind. Mimikry liegt vor, wenn die Selektion zu Ähnlichkeiten von nicht näher miteinander verwandten Organismen führt, die nicht als gleichgerichtete Umweltanpassungen (Analogien oder Konvergenzen), sondern aufgrund der Ähnlichkeit selbst entstanden sind. Nur sekundäre Ähnlichkeiten sind also als Mimikry anzusehen: In der Kette der Vorfahren von zwei Organismen, die zueinander im Verhältnis der Mimikry stehen, müssen sich Organismen von verschiedenen Arten befinden, die in Bezug auf das betrachtete Merkmal einander nicht ähnlich sind. Andernfalls handelt es sich nicht um Mimikry, sondern schlicht um Vererbung (die Heikertinger als allgemeine Grundlage der Mimikry annimmt; s.o.). Mimikry ist also eine Ähnlichkeit, die nicht auf stammesgeschichtlicher Verwandtschaft beruht, sie ist kein Phänomen der ↑Homologie. Sie ist aber auch keine ↑Analogie (vgl. Tab. 6), weil sie nicht auf gleichgerichteter Umweltanpassung beruht. Sie ist vielmehr eine Anpassung an zwei andere dynamische Systeme: an Organismen einer Art, die als Modell für den Nachahmer wirken, und an Organismen einer dritten Art, auf die die beiden einander ähnlichen Arten bezogen sind. Die Ähnlichkeit der nicht verwandten Organismen zueinander verleiht zumindest einem der Organismen einen Vorteil, sie ist für ihn funktional.

S	F	E	
u	p	e	Meletoabiomimese z.B. Umweltfärbung der Beute
u	p	k	Meletobiomimese z.B. Gruppenschutz d. Uniformen
u	a	e	Trophoabiomimese z.B. Umweltfärbung des Räubers
u	a	k	Trophobiomimese z.B. Ameisengäste
a	p	e	Meletoabiomimikry z.B. Bestachelung
a	p	k	Meletobiomimikry z.B. Müllersche Mimikry
a	a	e	Trophoabiomimikry z.B. Aasgeruch fleischfr. Pflanzen
a	a	k	Trophobiomimikry z.B. Peckhamsche Mimikry

Tab. 189. Kreuzklassifikation von Ähnlichkeitstypen von Organismen in drei Dimensionen. Die drei Dimensionen zur Gliederung der Ähnlichkeit sind: die Signalwirkung der Ähnlichkeit (S): unauffällig (Tarnung) (u) oder auffällig (Warnung oder Täuschung) (a), die hier zur Unterscheidung zwischen Mimese und Mimikry dient; der funktionale Kontext (F): Schutz (protektiv) (p) oder Ernährung (aggressiv) (a); und die Entstehung in einem Evolutionsprozess (E): durch einseitige Anpassung im Rahmen einfacher Evolution (e) oder durch wechselseitige Anpassung zwischen organischen Systemen (Koevolution) (k).

Voraussetzung für die Wirksamkeit von Mimikry ist in allen Fällen das tatsächliche Vorhandensein von Feinden von den über Mimikry geschützten Organismen und die Lernfähigkeit dieser Feinde. Dass die Schmetterlinge, für die die Mimikry zuerst beschrieben wurde, überhaupt von Fressfeinden, die ihre Färbung wahrnehmen, bedroht sind, wird seit Ende des 19. Jahrhunderts wiederholt bezweifelt.[46] Die Skepsis gegenüber dem Darwinismus in dieser Zeit führt zu einem allgemeinen Zweifel an den selektionstheoretischen Erklärungen der Mimikry. M.C. Piepers beobachtet 1903 die starke Ähnlichkeit von wenig mit-

einander verwandten Schmetterlingen nicht nur der gleichen Region, sondern ganz verschiedener Kontinente – ein Befund, für den eine selektionstheoretische Erklärung im Sinne einer Nachahmung kaum gegeben werden kann.[47] Mit der zunehmenden Akzeptanz der Selektionstheorie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts wächst aber das Vertrauen in eine Interpretation der Mimikry als Ergebnis eines Selektionsprozesses. Auch die Lernfähigkeit der Feinde wird in Versuchen zur Mimikry vielfach bewiesen. Sie stellt ihrem Wesen nach nichts anderes als eine konditionierte Reaktion dar (↑Lernen): Aufgrund der gemachten Erfahrung der Unbekömmlichkeit einer Beute mit einer bestimmten Färbung wird eine so gefärbte Beute in Zukunft gemieden (vgl. die Experimente von P.J. Darlington 1938[48] und J.V.Z. Brower 1958[49]). Die Versuche zeigen, dass selbst eine nicht sehr große Ähnlichkeit mit einem Beuteobjekt, das infolge schlechter Erfahrungen gemieden wird, bereits einen beträchtlichen Schutz verleiht. Allerdings haben die Räuberorganismen ein individuell sehr unterschiedlich ausgeprägtes Diskriminierungsvermögen in Bezug auf die verschiedenen Beuteobjekte.

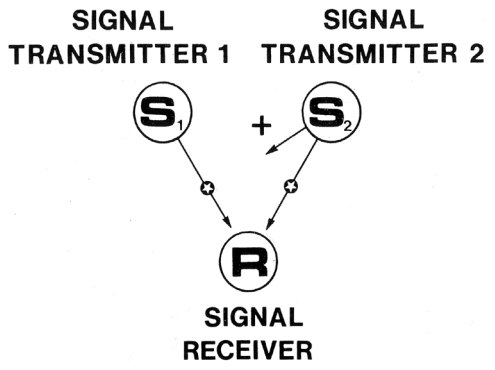


Abb. 313. Schema der Interaktion von Organismen bei der Mimikry. Im Anschluss an W. Wickler können bei der Mimikry drei Rollen von Agenten unterschieden werden (die auch auf nur zwei Organismen verteilt sein können): ein Vorbild *(engl. »Model«), ein* Nachahmer *(»Mimic«) und ein* Signalempfänger *(»Signal Receiver«). Vorbild und Nachahmer stellen Signalüberträger (»Signal Transmitter«) für den Signalempfänger dar. Die Relation der Mimikry besteht, wenn der Signalempfänger nicht in der Lage ist, zwischen den Signalen der unterschiedlichen Sender zu unterscheiden und wenn der Nachahmer aus der normalen Reaktion des Empfängers auf das Vorbild (z.B. dem Verzicht, es zu fressen) einen Vorteil zieht. Der Signalempfänger bildet also den Agenten, durch den die Ähnlichkeit von Vorbild und Nachahmer vermittelt und verursacht ist (aus Vane-Wright, R.I. (1976). A unified classification of mimetic resemblances. Biol. J. Linn. Soc. 8, 25-56: 29).*

Erweiterung des Mimikrybegriffs

Der enge Mimikrybegriff im Sinne einer nachahmenden auffälligen Schutztracht, wie er etwa von Jacobi und Heikertinger vertreten wird, hat sich nicht durchgesetzt. In den 1960er Jahren löst W. Wickler sein Verständnis der Mimikry von der Bindung an einen bestimmten Funktionskreis des Organismus (den Schutz) und von der Bedingung der Auffälligkeit des nachgeahmten Merkmals. Im Gegensatz zu den früheren Ansätzen, legt er ein semiotisches Modell dem Begriff der Mimikry zugrunde. Das entscheidende Moment der Mimikry wird die Beziehung des »Nachahmers« zu einem dritten Organismus, dem »Signalempfänger«, in Bezug auf den das mimetische Verhalten funktional ist, z.B. als Schutz vor einem Räuber, als Tarnung oder als Lockmittel für eine Beute. Jede Form der ***Signalfälschung*** durch Organismen wird von Wickler als Mimikry verstanden. Für alle späteren Definitionen der Mimikry sind Wicklers Bestimmungen von zentraler Bedeutung (vgl. Tab. 187).[50]

Den Ausdruck ›Signalfälschung‹ führt Wickler 1964 ein (»Mimikry = Signalfälschung?«[51]), und er wird von seinen ethologischen Kollegen in der Folge zur Definition des Ausdrucks verwendet (Eibl-Eibesfeldt 1967[52]; Immelmann 1975: Tab. 187). In seiner Monografie von 1968 verwendet Wickler den Ausdruck allerdings nicht. Sachlich hält er aber an seiner Ansicht fest: »Mimikry dient zur Täuschung eines Signalempfängers«.[53] Nicht nur die Ähnlichkeit von Organismen untereinander durch einseitige oder beidseitige »Nachahmung«, sondern auch der Einsatz »natürlicher Attrappen« (Wickler) für andere Zwecke als den eigenen Schutz gilt als Mimikry. Dazu gehören z.B. Nahrungsattrappen, die von einigen räuberischen Organismen (den sogenannten »Anglern«) eingesetzt werden, um ihre Beute zu fangen.[54] Bekannt ist auch die Putzermimikry, bei der die Organismen einer Fischart, die sich parasitisch von großen Fischen ernähren, indem sie ihnen Fleischstücke herausbeißen, dadurch an ihre Opfer gelangen, dass sie den Putzerfischen ähneln, die mit den großen Fischen in Symbiose leben, weil sie diese von Parasiten befreien. Auch hier ist die Mimikry nicht ein Mittel zum Schutz, sondern zur Ernährung. Nach dem gleichen Muster entwickeln manche insektenfressenden Pflanzen ein Aussehen oder einen Geruch, der Insekten anzieht, weil er z.B. die Anwesenheit von Aas simuliert, so dass sie zum Opfer der Pflanze werden.

Wickler selbst löst den Mimikrybegriff von seinem ursprünglichen Modell, in dem drei verschiedene Organismen an einem Mimikry-System beteiligt sind (»Vorbild«, »Nachahmer«, und »Signalempfänger«),

und bezieht auch solche Fälle in das Konzept mit ein, bei denen nur zwei Organismen miteinander interagieren: ein »Sender« und ein »Empfänger« eines »falschen Signals«. Beispiele für Mimikry werden damit auch der bekannte Brutparasitismus des Kuckucks oder die Anlockung von männlichen Insekten (z.B. Bienen) bei Orchideen durch deren Ähnlichkeit mit den weiblichen Insekten (die schon Darwin genau beschrieben hat). Die paarungsbereiten Insekten des einen Geschlechts übernehmen die Bestäubung der Orchideen und erfüllen damit eine Funktion für die Pflanze. Wird die Täuschung des Signalempfängers zur Definitionsbedingung der Mimikry erklärt, dann kann die Müllersche Mimikry nicht mehr als Mimikry verstanden werden, weil hier keine »Signalfälschung« vorliegt, sondern nur eine »Normierung von Signalen mit gleicher Bedeutung«, wie Wickler es ausdrückt[55].

Von der *Tarnung* wird die Mimikry in der Regel abgegrenzt, auch wenn das Tarnen als eine »Täuschung« eines potenziellen Feindes verstanden wird, insofern die Tarnung die funktionale Bedeutung hat, die Anwesenheit des Organismus zu verbergen und stattdessen seine Abwesenheit zu suggerieren. Sie stellt aber keine »Signalfälschung« dar, weil die Tarnfarbe nicht als ›Signal‹ gewertet wird. Die Tarnfärbung gilt nicht als ein Merkmal der relevanten Umwelt eines Signalempfängers.[56]

Kritisch kann gegen das semiotische Modell Wicklers und seine Bindung des Mimikybegriffs an das Vorliegen einer Signaltäuschung eingewendet werden, dass es Phänomene der organischen Ähnlichkeit gibt, bei denen keine »Täuschung« diagnostiziert werden kann, die aber doch auf ähnlichen Selektionsprozessen beruhen. Dazu zählen alle Ähnlichkeiten zwischen verschiedenen Organismen, die nicht auf Täuschung (und auch nicht auf Homologie und Analogie) beruhen, sondern im Gegenteil zu gegenseitigem Nutzen erfolgen. So kann z.B. argumentiert werden, die rote Farbe des Dompfaff-Männchens stelle für sein Weibchen einen Superreiz dar, weil es den roten Früchten ähnelt, die die Dompfaffe als Nahrung zu sich nehmen.[57] Wickler selbst gibt andere Beispiele für Mimikry im Zusammenhang der Paa-

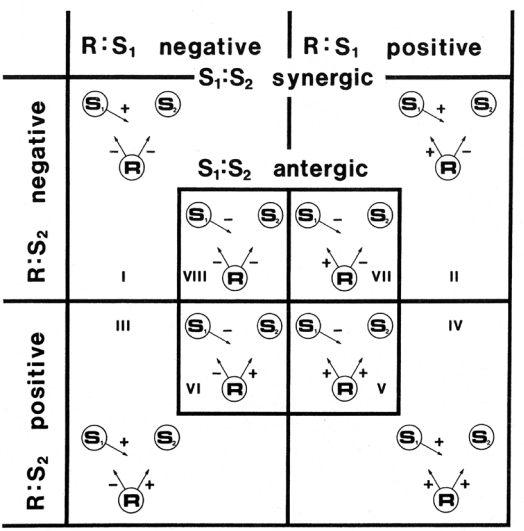


Abb. 314. Klassifikation von acht Typen der Mimikry, basierend auf drei Variablen mit jeweils zwei alternativen Zuständen. Die drei Variablen sind: (1) die biologische Rolle des Signalempfängers (R) für das Vorbild (d.h. den Signalüberträger 1, S_1, oder das »Model«) (negativ: links; positiv: rechts), (2) die biologische Rolle des Signalempfängers (R) für den Nachahmer (d.h. den Signalüberträger 2, S_2, oder den »Mimic«) (negativ: oben; positiv: unten) sowie (3) der aus der Interaktion resultierende Effekt der Existenz des Nachahmers (S_2) für das Vorbild (S_1) (positiv: »synergic«: äußeres Quadrat; negativ: »antergic«: inneres Quadrat). Die vier Felder der beiden Quadrate entsprechen folgenden Typen: (1) Bei einer negativen Rolle des Signalempfängers für Vorbild und Nachahmer (links oben) liegt ein Verhältnis des Warnens (»warning«) vor, (2) bei beidseitig positiver Rolle (rechts unten) besteht ein Verhältnis des Einladens (»inviting«), (3) bei einer nur für den Nachahmer negativen Rolle des Signalempfängers (rechts oben) liegt eine aggressive (»aggressive«) Mimikry vor und (4) bei einer nur für das Vorbild negativen Rolle des Signalempfängers (links unten) eine verteidigende (»defensive«) Mimikry. Die aus dieser Klassifikation folgenden acht Typen der Mimikry sind: Klasse I: synergische warnende Mimikry (Müllersche Mimikry, z.B. die Ähnlichkeit von giftigen Beutetieren), Klasse II: synergische aggressive Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit eines Köders mit dem Beuteobjekt eines Räubers, wie bei den Anglerfischen), Klasse III: synergische verteidigende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit eines für den Signalempfänger ungefährlichen Organismus mit einem gefährlichen, der zur gleichen Art gehört), Klasse IV: synergische einladende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit von Organismen verschiedener Arten, die einen gemeinsamen Fressfeind haben), Klasse V: antergische einladende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit von Blumen verschiedener Arten, die um bestäubende Insekten konkurrieren), Klasse VI: antergische verteidigende Mimikry (Batessche Mimikry, z.B. die Ähnlichkeit einer ungiftigen Beuteart mit einer giftigen), Klasse VII: antergische aggressive Mimikry (Peckhamsche Mimikry, z.B. die Ähnlichkeit zu Putzerfischen von parasitären Fischen, die ihren Wirten Körperstücke abbeißen, statt sie von auf der Haut sitzenden Parasiten zu befreien) und Klasse VIII: antergische warnende Mimikry (z.B. die Ähnlichkeit einer Raubmöwe mit einem Greifvogel, die für die Raubmöwe ein Vorteil ist, weil sie dadurch leichter an die ausgespiene Nahrung von fliehenden Möwen kommt, die für den Greifvogel aber einen Nachteil darstellt) (aus Vane-Wright, R.I. (1976). A unified classification of mimetic resemblances. Biol. J. Linn. Soc. 8, 25-56: 32).

Abb. 315. Aggressive Mimikry bei den Wundernasenblümchen (Cephalanthus = Corbulonasus)*. Diese ausgestorbenen, ursprünglich auf dem inzwischen untergegangenen Südseearchipel Heieiei heimischen Vertreter der Naslinge (Rhinogradentia) ahmen mit ihren Nasen Blüten nach und ernähren sich räuberisch von den dadurch angelockten Insekten. In der Originalbeschreibung heißt es, die Vertreter dieser Gattung seien dadurch gekennzeichnet, »daß die Nasen kurz und breit und blumenblattartig um den Mund herumstehen und nur mit einer sehr einfachen epi- und hyponasalen Muskulatur versehen sind, welche es den Tieren ermöglicht, die tonisch gespreizten Nasen sehr schnell zusammenklappen zu lassen, wenn ein Insekt sich auf das Mundfeld gesetzt hat«. Die Tiere kamen kolonieweise auf Blumenwiesen der höheren Bergregionen vor. Für den Entdecker der Inselgruppe, E. Pettersson-Skämtvist, waren diese Wiesen das Schönste, was er auf Heieiei gesehen habe: »Die Stärke der Farben und der Glanz der Nasen sei ganz außerordentlich; und der eigenartige Anblick, welche die in der frischen Seebrise auf ihren Schwänzen sich wiegenden Tierchen bieten, sei bezaubernd« (aus Stümpke, H. (1961). Bau und Leben der Rhinogradentia: 69, Tafel XIV).*

rung von Organismen, die auf der Verwendung von nahrungsähnlichen Reizen durch das eine Geschlecht beruhen. Von einer »Täuschung« kann hier kaum die Rede sein, denn es ist auch für den angelockten Organismus funktional, dass er auf die von dem anderen ausgesandten Reize reagiert. Auch solche Fälle können als ›Mimikry‹ bezeichnet werden, wenn nicht die »Signalfälschung« zu dem Definiens des Begriffs gemacht wird. Als das entscheidende Kriterium für das Vorliegen von Mimikry könnte angenommen werden, dass die Evolution einer Ähnlichkeit allein aufgrund dieser Ähnlichkeit selbst erfolgte – und nicht aufgrund von Verwandtschaft, Entwicklungszwängen, gleichgerichteten Umweltanpassungen oder »Täuschung« (↑Analogie: Tab. 6). Mimikry wäre danach also das Ergebnis der Selektion einer Ähnlichkeit um der Ähnlichkeit willen, genauer gesagt das Ergebnis eines Selektionsprozesses, bei dem die Ähnlichkeit nicht ein bloßes Nebenprodukt ist (wie im Falle von Homologien und Analogien), sondern selbst das Ziel der Selektion, weil die Ähnlichkeit selbst funktional ist (im Hinblick auf Schutz, Ernährung oder andere fitnessrelevante Kontexte). Sowohl eine Tarnung als auch eine (täuschende oder ehrliche) Warnung lassen sich somit als parallele Formen einer Selektion für Ähnlichkeit verstehen.

Typen der Mimikry

Im Gegensatz zur ursprünglichen Definition der Mimikry und ihre Einschränkung auf den Kontext der auffälligen »Warnung« hat sich heute ein weiter Mimikrybegriff durchgesetzt, der sehr unterschiedliche Phänomene der Nachahmung zusammenfasst. Mimikry liegt in vielen Fällen vor, bei denen ein Organismus in einer Situation ein Aussehen (*Morphomimikry*) oder ein Verhalten (*Ethomimikry*) zeigt, das einem Aussehen oder Verhalten eines anderen Organismus oder des gleichen Organismus in einer anderen Situation ähnelt. Solche Formen der Ähnlichkeit können auf verschiedene Weise klassifiziert werden.

G. Pasteur schlägt 1982 eine Klassifikation nach drei Dimensionen vor.[58] Die erste Dimension betrifft die *Funktion* der Mimikry und enthält als Typen z.B. die aggressive Mimikry (die der eigenen Ernährung oder der der Nachkommen dient), die protektive Mimikry (die dem Schutz vor Feinden dient) oder die mutualistische und kommensalische Mimikry (die wiederum meist auf die Ernährung bezogen ist). Die zweite Dimension betrifft die Typen der *Zusammensetzung der Arten*, die an der Mimikry beteiligt sind: Wenn alle drei beteiligten Organismen (Modell, Nachahmer und Signalempfänger) zu verschiedenen Arten gehören, spricht Pasteur von einem *disjunkten* Mimikrysystem; gehören alle drei zur gleichen Art, liegt ein *konjunktes* System vor; wenn nur zwei der Protagonisten zur gleichen Art gehören, besteht schließlich ein *bipolares* System. Je nachdem, welche zwei Rollen von Organismen der gleichen Art wahrgenommen werden, lassen sich wiederum drei Typen des bipolaren Systems unterscheiden. Die

dritte Dimension schließlich teilt die *Bedeutung des Modells für den Signalempfänger* danach ein, ob es schädlich oder nützlich ist.

Nach der Klassifikation der Mimikrytypen durch Pasteur lassen sich die bekannten Fälle der Mimikry präzise bestimmen, z.B.: die *Batessche Mimikry* ist eine protektive Mimikry mit einer disjunkten Artenzusammensetzung und einem für den Signalempfänger schädlichen Modell; die *Wickler-Eisnersche Mimikry* ist eine aggressive Mimikry mit disjunkter Zusammensetzung und einem für den Signalempfänger nützlichen Modell (z.B. die aggressiven Nachahmer der Putzerfische); die *Wasmannsche Mimikry* ist eine mutualistische oder kommensalische Mimikry mit bipolarer Artenzusammensetzung (Modell und Signalempfänger gehören zur gleichen Art) und einem nützlichen Modell (z.B. die Insekten, die Ameisen nachahmen und deren Nester reinigen)[59]; die *Aristotelische Mimikry* ist eine protektive Mimikry mit bipolarer Artenzusammensetzung (Modell und Nachahmer gehören zur gleichen Art und sogar zum gleichen Individuum) und einem für den Signalempfänger nützlichen Modell (z.B. das »Verleiten« der Vögel, bei dem ein Vogel einem Räuber eine Verletzung vortäuscht, um diesen von seinem Nest wegzulocken)[60]; und schließlich die *Wicklersche Mimikry*, die eine protektive Mimikry mit konjunkter Artenzusammensetzung und nützlichem Modell darstellt (z.B. das Nachahmen von Weibchen durch untergeordnete Paviane zu ihrem Schutz vor den ranghöheren Männchen).

Neben dieser Klassifikation der Mimikry bestehen andere Einteilungen, z.B. die auf Wicklers semiotischem Modell aufbauende Typisierung R.I. Vane-Wrights (Abb. 314; vgl. auch Tab. 187).

Pseudomimikry

Den Ausdruck ***Pseudomimikry*** (»pseudo-mimicry«) führt H.H. Higgins 1882 ein, um damit die große Ähnlichkeiten von Weichtieren sehr weit voneinander entfernter geografischer Regionen zu bezeichnen.[61] Aufgrund der großen räumlichen Entfernung kann die Ähnlichkeit nicht zu einem Vorteil einer der Partner führen.

In ähnlicher Bedeutung verwendet E. Wasmann 1896 das Wort (»Pseudomimicry«) und bezeichnet damit morphologische Ähnlichkeiten zwischen Organismen entfernt verwandter Arten, die »ohne irgend welche nachweisbare biologische Bedeutung« sei.[62] Wasmann beurteilt insbesondere die Ähnlichkeit von Insekten (wie Kurzflügelkäfern) mit Ameisen, die zusammen mit den Ameisen leben ohne daraus einen Vorteil zu ziehen, als Pseudomimikry. Er erklärt diese Ähnlichkeit als »morphologisches Familienerbstück«, d.h. wohl als ↑Homologie.

Meist wird der Begriff der Pseudomimikry aber auf einander sehr ähnliche, aber wenig miteinander verwandte Organismen bezogen, die in weit voneinander entfernten Regionen der Erde leben, also keinen Vorteil aus der Ähnlichkeit ziehen können. Bis Mitte des 20. Jahrhunderts werten viele Autoren das Phänomen der Pseudomimikry als ein Argument gegen selektionstheoretische Erklärungen der Mimikry. So heißt es 1897 bei T. Eimer: »Die Pseudomimicry zerstört alle Schlußfolgerungen, welche bis dahin aus scheinbar nachahmenden Ähnlichkeiten für die Zuchtwahllehre gezogen wurden«.[63] F. Heikertinger behauptet 1925, Mimikry und Pseudomimikry »stammen zuverlässig aus derselben Naturwerkstätte«.[64] 1954 heißt es bei ihm, Mimikry und Pseudomimikry seien ein »grundsätzlich einheitlicher Erscheinungskomplex« und: »Mimikry sind bloß jene Fälle von Pseudomimikry, in denen beide Partner zufällig gleiche Gebiete bewohnen«.[65]

Eine mögliche Erklärung für Ähnlichkeiten zwischen Organismen aufgrund von Pseudomimikry wird später in entwicklungsbiologischen »Zwängen« gesehen.[66]

Mimese

In einer weiteren Bedeutung, die auch Formen der später so genannten Mimikry einschließt, nämlich als äußere Ähnlichkeit zwischen nicht näher miteinander verwandten Organismen, prägt H.E. Strickland Mitte des 19. Jahrhunderts den Ausdruck ›Mimesis‹.[67] Strickland gibt diesen Ausdruck allerdings später zugunsten des von Ingram eingeführten Terminus *Iconism* wieder auf.[68] Eine Mimese oder ein Ikonismus ist für Strickland einer von drei grundlegenden Typen der Ähnlichkeit zwischen Organismen. Diese Ähnlichkeit steht neben Ähnlichkeiten in wesentlichen Merkmalen, die Strickland *Affinität* nennt (»Affinity consists in an essential and physiological agreement in the corresponding parts of organic beings, resulting from a uniformity of plan«[69]; ↑Homologie), und den durch gleiche Funktionen bedingten Ähnlichkeiten, den ↑Analogien (»a similarity of external form and of function connected with it, but without that agreement of essence which constitutes Affinity«[70]). Die Mimese ist für Strickland eine dritte Form der Ähnlichkeit, die weder durch Wesensverwandtschaft noch durch Funktionsgleichheit verursacht ist (»a resemblance in form or configuration exists, but without any perceptible identity either of essence or of function«[71]). Als Beispiele für diese »zufällige« Ähn-

Abb. 316. Blattmimese des indischen Schmetterlings Kallima inachis*. Links oben ein fliegendes Exemplar, schräg rechts darunter ein anderes, an einem Zweig sitzend: »By far the most singular and most perfect disguise I have ever met with in a Lepidopterous insect is that of a common Indian butterfly, Kallima inachis, and its Malayan ally Kallima paralekta. I had the satisfaction of observing the habits of the latter in Sumatra, where it is rather plentiful at the end of the dry season. It is a large and showy insect when on the wing, the upper surface being glossed with blue and purple, and the fore wings crossed obliquely by a broad band of rich orange. The under surface of the wings is totally different, and is seen at a glance to resemble a dead leaf. The hind wings terminate in a little tail, which forms the stalk of the leaf, and from this to the apex is a slightly curved dark brown line representing the midrib. The transverse striæ which cross the discoidal cell in many butterflies are here continued so as to form lateral veins, and the usual submarginal striæ on the hind wings, slightly modified, represent others towards the base of the wing. But it is only when the habits of the insect are observed that the disguise becomes manifested in all its perfection« (Wallace, A.R. (1867). The disguises of insects. Hardwicke's Science Gossip 3 (Sept. 1867), 193-198: 196; eine andere Abb. in vol. 11 (1875), 63 (Fig. 38).*

lichkeit führt Strickland Parallelen in der Färbung von nicht miteinander verwandten Vögeln an.

Später wird der Ausdruck in erster Linie auf die Ähnlichkeit von Tieren mit unbeweglichen Objekten ihrer Umwelt bezogen. Für diese Ähnlichkeit verwendet G. Jäger 1868 die Bezeichnung *Mimesie*.[72] Die gestreckte Körpergestalt von Stabheuschrecken und Spannerraupen stellt für Jäger eine Mimesie dar, weil sie den Ästen ihrer Umwelt ähnelt. Den Vorteil dieser Ähnlichkeit sieht Jäger im Schutz durch Tarnung. In der zweiten Auflage dieses Werks von 1906 setzt Jäger statt ›Mimesie‹ an genau dieser Stelle den Ausdruck ›Mimikry‹.[73]

In engerer Bedeutung und in Abgrenzung zu ›Mimikry‹ verwendet R. Puschnig das Wort ›Mimese‹ 1917.[74] Er versteht sie im Sinne der Tarnung eines Organismus, d.h. seiner farblichen oder strukturellen Ähnlichkeit mit Gegenständen seiner Umwelt, die zuvor von Jacobi »schützende Ähnlichkeit«[75] genannt wird. Im Gegensatz zu einer allgemeinen »Schutzfärbung« besteht eine Mimese nach Puschnig in einer »weitgehenden Übereinstimmung [eines Tieres] in Färbung oder in Gestalt und Färbung mit bestimmten, unbeweglichen oder wenig beweglichen Gegenständen der Umgebung, meist mit Pflanzen oder Pflanzenteilen (selten auch mit anderen Tieren)«.[76] Je nachdem, ob sich die Ähnlichkeit auf die Gestalt, die Färbung oder beides bezieht, spricht Puschnig von einer *Morphomimese*, *Chromomimese* oder *Morphochromomimese*.

In Puschnigs Bedeutung wird das Wort ›Mimese‹ 1919 von F. Heikertinger übernommen und verbreitet.[77] In Anlehnung an eine Einteilung von Schutzähnlichkeiten, die Poulton 1890 vornimmt (vgl. Abb. 312)[78], ordnet Heikertinger die Mimese unter die »unauffälligen Trachten« und erläutert sie als: »Ähnlichkeit mit von Feinden unbeachtet bleibenden Einzeldingen der Umgebung: a) mit Tieren: Zoomimese; b) mit Pflanzen: Phytomimese; c) mit Gegenständen: Allomimese«[79]. Im Unterschied zur Mimikry ist die Zoomimese nach Heikertinger als eine »Tarnung« und nicht als eine »Warnung« zu deuten. In ähnlicher Weise unterscheidet Wickler 1968 Mimikry und Mimese im Hinblick auf den Signalempfänger: Bei der Mimikry werde »ein ihn interessierendes Signal nachgeahmt«, bei der Mimese dagegen »der ihn nicht interessierende ›Hintergrund‹«.[80]

Andere Autoren, z.B. E. Wasmann machen die terminologische Unterscheidung von Mimese und Mimikry allerdings nicht mit und fassen auch die Erscheinungen der Mimese als eine Form der Mimikry auf.[81] Hintergrund dieses Widerstands ist bei Wasmann sein eigener Untersuchungsgegenstand: die »Ameisengäste«, die Ameisen ähneln und in deren Kolonien leben, um von ihnen zu profitieren (»Ameisenmimikry«). Die Ähnlichkeit der Ameisengäste mit den Ameisen bildet für Wasmann geradezu den paradigmatischen Fall der Mimikry – bei den Ameisengästen liegt aber gerade keine Warn-, sondern eine Tarngestalt vor, weshalb Heikertinger sie nicht als eine Mimikry verstehen will. Wasmann hat demgegenüber einen weiten Mimikrybegriff und definiert die Mimikry 1925 als »täuschende Ähnlichkeit zwischen verschiedenen Tieren, ganz abgesehen davon, ob die Täuschung durch Nachäffung eines Warnkleides oder eines andern Kleides bewirkt wird«.[82]

Kommunikationstheoretisch könnte die mimetische Ähnlichkeit zwischen einem Organismus und

einem Objekt, das für einen anderen Organismus (z.B. einen Räuber) von Relevanz ist, als ein Signal verstanden werden (Edmunds 1976: »Mimetic animals, by contrast [to cryptic animals], are detected by predators, but the signals they produce cause the predators to refrain from attacking them«[83]). Die mimetische Ähnlichkeit ist damit von der kryptischen Ähnlichkeit unterschieden (↑Schutz: Tab. 241). Die Mimese könnte aber auch, in der Abgrenzung zur Mimikry, so beschrieben werden, dass in ihr überhaupt nicht signalisiert, sondern im Gegenteil ein anderer Organismus daran gehindert wird, etwas für ihn Relevantes wahrzunehmen; Mimese wäre dann also eine Unterkategorie der Krypsis (Edmunds 1981)[84] (»coercion«; ↑Kommunikation: Tab. 138). Übereinstimmend ist bei Mimikry und Mimese aber die Ähnlichkeit der Organismen einer Art mit bestimmten Gegenständen eines Typs verursacht durch das Unvermögen von Organismen einer anderen Art, zwischen den Organismen und dem Gegenstand zu differenzieren. Und übereinstimmend ist dies in beiden Fällen für den Ähnlichkeitsträger von Vorteil, für den Organismus mit dem fehlenden Differenzierungsvermögen dagegen nicht.

Nachweise

1 Howard, E. (1671) The Six Days Adventure: A3 (Preface).
2 Ebers, J. (Bearb.) (1794). Vollständiges Wörterbuch der Englischen Sprache für die Deutschen, Bd. 2: 160.
3 Kirby, W. & Spence, W. (1817/18). An Introduction to Entomology, vol. 2: 220 (Kap. 21, das allein von W. Kirby geschrieben ist); vgl. Komárek, S. (2003). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena. Mimetism in Nature and the History of its Study: 9; 24.
4 Bates, H.W. (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. Trans. Linn. Soc. Lond. 23, 495-566: 507; 510.
5 a.a.O.: 507; 508.
6 Koch, G. (1871). Ueber Darwins Descendenz-Theorie und Mimikry bei den Schmetterlingen. Ausland Nr. 28f.
7 Boulard, M. (1996). Mimétisme. In: Tort, P. (Hg.). Dictionnaire du Darwinisme et de l'évolution, Bd. 2, 2961-2986.
8 Bates (1862): 502.
9 Rössler, A. (1861). Gedanken über die Bedeutung der Malerei auf den Schmetterlingsflügeln. Wiener Entomol. Monatsschr. 5, 163-166: 166.
10 Boisduval, J.B. (1836). Histoire naturelle des insectes. Spécies général des Lépidoptères, Bd. 1: 372f.; auch in Waterhouse, G.R. (1839). Description of some new species of exotic insects. Trans. Ent. Soc. Lond. 1839, 188-196; vgl. Komárek (2003): 27.
11 Vgl. Berz, P. (2008). Die Kommunikation der Täuschung. Eine Medientheorie der Mimikry. In: Becker, A. et al. (Hg.). Mimikry. Gefährlicher Luxus zwischen Natur und Kultur, 27-44; Cha, K. (2010). Humanmimikry. Poetik der Evolution.
12 Bates (1862): 508.
13 a.a.O.: 502.
14 Müller, F. (1878). Ueber die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. Zool. Anz. 1, 54-55; ders. (1879). Ituna und Thyrdia. Ein merkwürdiges Beispiel von Mimikry bei Schmetterlingen. Kosmos 3, 100-108.
15 Speed, M.P. (1993). Müllerian mimicry and the psychology of predation. Anim. Behav. 45, 571-580.
16 Müller, F. (1883). Angebissene Flügel von *Acraea thalia*. Kosmos 13, 197-201; vgl. West, D.A. (2003). Fritz Müller. A Naturalist in Brazil: 238f.
17 Vgl. Speed (1993).
18 MacDougall, A. & Dawkins, M.S. (1998). Predator discrimiation error and the benefits of Müllerian mimicry. Anim. Behav. 55, 1281-1288; Edmunds, M. & Golding, Y.C. (1999). Diversity in mimicry. Trends. Ecol. Evol. 14, 150; vgl. Joron, M. & Mallet, J.L.B. (1998). Diversity in mimicry: paradox or paradigm? Trends Ecol. Evol. 13, 461-466.
19 Hildebrandt, F. (1902). Über Ähnlichkeiten im Pflanzenreich, eine morphologisch-biologische Betrachtung.
20 Wiens, D. (1978). Mimicry in plants. Evol. Biol. 11, 365-403; Müller, D. (1979). Mimikry bei Pflanzen – Aspekte der Bestäubung, Verbreitung und des Frassschutzes. Staatsexamensarbeit, Freiburg/Br.; Dafni, A. (1984). Mimicry and deception in pollination. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15, 259-278.
21 Porta, J.B. de la (1608). Physiognomica libri VIII.
22 Correvon, H. & Pouyanne, A. (1916). Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées. J. Soc. Nat. Hort. France 17, 29-31; Pouyanne, A. (1917). La fécondation des Ophrys par les insectes. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord 8, 6-7.
23 Vgl. Vogel, S. (1993). Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh. Math.-Naturwiss. Kl. 1993, Nr. 1, 1-48.
24 Sprengel, C.K. (1793). Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen: 403.
25 Müller, H. (1878). Die Insekten als unbewußte Blumenzüchter. Kosmos 3, 314-337; 403-426; 476-499: 335; ders. (1879). Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. In: Schenk, A. (Hg.). Handbuch der Botanik 1, 1-112: 70.
26 Vgl. Komárek, S. (2003). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena: 120f.
27 Burchell, W.J. (1822). Travels in the Interior of Southern Africa, vol. 1; vgl. Komárek (2003): 118.
28 Lubbock, J. (1886). Flowers, Fruits and Leaves: 128.
29 Wallace, A.R. (1889). Darwinism. An Exposition of the Theory of Natural Selection with some of its Applications (London 1905): 264f.; vgl. ders. (1867). Mimicry and other protective resemblances among animals. Westminster For. Quart. Rev. N.S. 32, 1-43; Komárek (2003): 60.
30 Seitz, A. (1925). Das System der Schmetterlinge (Forts.). Ent. Rundsch. 42, 38-40: 39.

31 Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals, their Meaning and Use: 223.
32 Wickler, W. (1968). Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur: 120.
33 Jacobi, A. (1913). Mimikry und verwandte Erscheinungen: 64.
34 ebd.
35 Heikertinger, F. (1919). Die metöke Myrmekoidie. Tatsachenmaterial zur Lösung des Mimikryproblems. Biol. Zentrbl. 39, 65-102: 67f.; vgl. ders. (1925). Über die Begriffe „Mimikry" und „Mimese" mit besonderer Berücksichtigung der Myrmekoidie. Biol. Zentrbl. 45, 272-289.
36 Heikertinger, F. (1954). Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung: 39.
37 a.a.O.: 88f.
38 a.a.O.: 29.
39 a.a.O.: 23.
40 a.a.O.: 187.
41 a.a.O.: 191.
42 a.a.O.: 199.
43 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.: I, 769.
44 Darwin (1859/66). On the Origin of Species: 503ff.
45 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 146ff.
46 Eimer, T. (1889). Orthogenesis der Schmetterlinge; Piepers, M.C. (1903). Mimikry, Selektion, Darwinismus.
47 Piepers (1903).
48 Darlington, P.J. (1938). Experiments on mimicry in Cuba, with suggestions for future study. Trans. Roy. Entomol. Soc. London 87, 681-695.
49 Brower, J.V.Z. (1958). Experimental studies of mimicry in some North American butterflies, I. Evolution 12, 32-47.
50 Nachweise für Tab. 187: Bates, H.W. (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. Trans. Linn. Soc. Lond. 23, 495-566: 507; Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals, their Meaning and Use: 222; Jacobi, A. (1913). Mimikry und verwandte Erscheinungen: 64; Wasmann, E. (1925). Die Ameisenmimikry: 23; Heikertinger, F. (1954). Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung: 39; Wickler, W. (1964). Signalfälschung, natürliche Attrappen und Mimikry. Umschau 64, 581-585: 583; Wickler, W. (1965). Mimicry and the evolution of animal communication. Nature 208, 519-521: 519; Immelmann, K. (1975). Wörterbuch der Verhaltensforschung: 79; Vane-Wright, R.I. (1976). A unified classification of mimetic resemblances. Biol. J. Linn. Soc. 8, 25-56: 50; Wiens, D. (1978). Mimicry in plants. Evol. Biol. 11, 365-403: 367; Vane-Wright, R.I. (1980). On the definition of mimicry. Biol. J. Linn. Soc. 13, 1-6: 4; Robinson, M.H. (1981). A stick is a stick and not worth eating: on the definition of mimicry. Biol. J. Linn. Soc. 16, 15-20: 19f.; Pasteur, G. (1982). A classificatory review of mimicry systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 169-199: 169; Powell, E.A. & Jones, C.E. (1983). Floral mutualism in *Lupinus bethamii* (Fabaceae) and *Delphinium parryi* (Ranunculaceae). In: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds.). Handbook of Experimental Pollination Biology, 310-337: 312; Zabka, H. & Tembrock, G. (1986). Mimicry and crypsis: a behavioral approach to classification. Behav. Processes 13, 159-176: 173; Lunau, K. (2002). Warnen, Tarnen, Täuschen. Mimikry und andere Überlebensstrategien in der Natur: 7; Turner, J.R.G. (2002). Mimicry. In: Pagel, M. (ed.). Encyclopedia of Evolution, vol. 2, 732-736: 732; Komárek, S. (2003). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena: 9.
51 Wickler, W. (1964). Signalfälschung, natürliche Attrappen und Mimikry. Umschau 64, 581-585: 584.
52 Eibl-Eibesfeldt, I. (1967). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 159; ders. (1970). Vom Verhalten der Tiere. In: Grzimek, B. (Hg.). Grzimeks Tierleben, Bd. 1 Niedere Tiere (München 1979), 57-79: 64.
53 Wickler, W. (1968). Mimikry: 236.
54 Vgl. Eibl-Eibesfeldt, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 231f.
55 Wickler (1968): 86; vgl. ders. (1964): 583.
56 Wickler (1968): 238f.; Zabka & Tembrock (1986): 173.
57 Vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: II, 1223.
58 Pasteur, G. (1982). A classificatory review of mimicry systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 169-199.
59 Wasmann, E. (1925). Die Ameisenmimikry.
60 Aristoteles, Hist. Anim. 613b.
61 Higgins, H.H. (1882). On fresh-water mollusca from Lake Tanganyika. Proceedings of the Literary & Philosophical Society of Liverpool 36, xliii-xlix: xlix.
62 Wasmann, E. (1896). Die Myrmekophilen und Termitophilen. Compt. rend. seances 3. Congr. intern. Zool. Leyden 1895, 411-440: 428; vgl. 424; ders. . (1896). Die Ameisen- und Termitengäste von Brasilien, Teil 1. Verh. k.k. zool.-bot. Ges. Wien 45, 137-179: 150.
63 Eimer, T. (1897). Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens, Bd. 1. Orthogenesis der Schmetterlinge: 271; vgl. 242.
64 Heikertinger, F. (1925). Kann Mimikry durch Selection entstehen? Eine prinzipielle Untersuchung. Z. Morphol. Ökol. Tiere 4, 598-614: 605.
65 Heikertinger, F. (1954). Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung: 154.
66 Ho, M.-W., Saunders, P. & Fox, S. (1986). A new paradigm for evolution. New Scientist 27. Febr. 1986, 41-43: 42; Nijhout, F. 1991). The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns.
67 Strickland, H.E. (1846). On the structural relations of organized beings. Philos. Mag. 28, 354-364: 356.
68 ebd.
69 ebd.
70 a.a.O.: 360.
71 a.a.O.: 362.
72 Jäger, G. (1868). Das Leben im Wasser und das Aquarium: 258 (Ein Wort über die Eingeweidewürmer).
73 Jäger, G. [1906]. Das Leben im Wasser und das Aquarium, 2. Aufl.: 231.
74 Puschnig, R. (1917). Schutzfärbung, Warnfärbung, Mimikry. Carinthia II. Mitt. Verein. Naturhist. Landesmus. Kärnt. 106-107, 48-57: 50.

75 Jacobi, A. (1913). Mimikry und verwandte Erscheinungen: 66.
76 Puschnig (1917): 50.
77 Heikertinger, F. (1919). Die metöke Myrmekoidie. Tatsachenmaterial zur Lösung des Mimikryproblems. Biol. Zentralbl. 39, 65-102: 67f.
78 Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals, their Meaning and Use.
79 Heikertinger, F. (1954). Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung: 26; vgl. ders. (1925). Über die Begriffe „Mimikry" und „Mimese" mit besonderer Berücksichtigung der Myrmekoide. Biol. Zentralbl. 45, 272-289; ders. (1925-26). Die Ameisenmimese. Biol. Zentralbl. 45, 705-727; 46, 351-382; 385-405; 593-625.
80 Wickler, W. (1968). Mimikry: 238.
81 Wasmann, E. (1925). Die Ameisenmimikry; vgl. Heikertinger (1925-26).
82 Wasmann (1925): 9; vgl. Cha, K. (2010). Humanmimikry. Poetik der Evolution: 74f.
83 Edmunds, M. (1976). The defensive behaviour Ghanian praying mantids with a discussion of territoriality. Zool. J. Linn. Soc. 58, 1-37: 4; vgl. Robinson, M.H. (1981). A stick is a stick and not worth eating: on the definition of mimicry. Biol. J. Linn. Soc. 16, 15-20: 16.
84 Edmunds, M. (1981). On defining 'mimicry'. Biol. J. Linn. Soc. 16, 9-10: 9; ebenso Vane-Wright, R.I. (1981). Only connect. Biol. J. Linn. Soc. 16, 33-40: 34; Endler, J.A. (1981). An overview of the relationships between mimicry and crypsis. Biol. J. Linn. Soc. 16, 25-31: 28.

Literatur

Jacobi, A. (1913). Mimikry und verwandte Erscheinungen.
Heikertinger, F. (1954). Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung.
Evans, M.A. (1965). Mimicry and the Darwinian heritage. J. Hist. Ideas 26, 211-220.
Wickler, W. (1968). Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur.
Pasteur, G. (1982). A classificatory review of mimicry systems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 169-199.
Boulard, M. (1996). Mimétisme. In: Tort, P. (Hg.). Dictionnaire du Darwinisme et de l'évolution, Bd. 2, 2961-2986.
Komárek, S. (1998). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena in Animals and Plants. Bibliography 1800-1990.
Lunau, K. (2002). Warnen, Tarnen, Täuschen. Mimikry und andere Überlebensstrategien in der Natur.
Komárek, S. (2003). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena. Mimetism in Nature and the History of its Study.

Modifikation

Der Ausdruck kommt gelegentlich bereits im klassischen Latein als Substantiv mit der Bedeutung »Ordnen, Regulieren« vor.[1] In seiner heutigen biologischen Bedeutung zur Bezeichnung einer Eigenschaft eines Organismus, die durch seine Umwelt bedingt ist und nicht an seine Nachkommen weitergegeben wird, geht der Ausdruck auf C. von Nägeli zurück, der ihn 1884 prägt. Vorher wird das Wort in einer weiteren Bedeutung verwendet, in der auch die erblichen Veränderungen von Organismen eingeschlossen sind. So bezeichnet J.W. von Goethe die Umwandlung von Blättern einer Pflanze, die nach seiner Auffassung Ausdruck einer Metamorphose sind, als »Modifikation«[2] und C. Darwin kennt später vererbte Modifikationen (»inherited modifications«)[3].

Die Unterscheidung zwischen vererbten und durch Umwelteinflüsse erworbenen Eigenschaften hat eine lange Tradition, die bis in die Antike zurückreicht (↑Lernen/angeboren-erlernt). In seinen zoologischen Schriften führt Aristoteles zahlreiche Variationen auf Einflüsse der Umwelt zurück. Dazu zählen u.a. die Körpergröße, äußere Gestalt und Farbe[4], die Gestalt innerer Organe[5] und Verhaltenseigenheiten[6,7] Aristoteles geht dabei offenbar von einem direkten Einfluss der Umweltbedingungen auf einen Organismus aus, und nicht von einem über Selektionsvorgänge vermittelten Prozess.[8]

J. Ray bezeichnet 1686 eine Eigenschaft einer Pflanze, die nicht an ihre Nachkommen weitergegeben wird, und die er im Gegensatz zu den Arteigenschaften als »accidentell« ansieht, als *Varietät* (»varietas«) (↑Art).[9] C. von Linné unterscheidet zwischen den Eigenschaften einer Pflanze, die ererbt sind und denen, die durch Umwelteinflüsse zu Stande gekommen sind. Letztere bezeichnet er als *Varietät*.[10] Bei I. Kant ist es das Begriffspaar *Rasse* und *Varietät* (↑Art), das diesen Unterschied markiert.[11] Für die Begriffsbildung im 19. Jahrhundert, v.a. in der Botanik, sind die Schriften A.-P. de Candolles von Bedeutung. Er unterscheidet 1813 verschiedene Formen der Varietät, von denen einige standortabhängig sind oder sich lediglich in einem Individuum zeigen, andere dagegen erblich sind; erstere nennt er *Variationen* (↑Mutation).[12] Später charakterisiert de Candolle diese Veränderungen durch ihren vorübergehenden Charakter in einer Art (»Ces différences ne paraissent pas altèrer l'espèce d'une manière permanente«); sie könnten verloren gehen, wenn die Pflanze an einen anderen Ort transportiert würde. Sowohl die erblichen als auch die vorübergehenden, umweltabhängigen Veränderungen bezeichnet de Candolle als ›Modifikationen‹ (»modifications«).[13]

Eine präzise Abgrenzung der Modifikationen von den Varietäten und Rassen nimmt Nägeli 1884 vor (die Unterscheidung vollzieht Nägeli implizit bereits 1865[14]). Die Varietät bezieht sich danach auf alle erblichen Eigenschaften eines Organismus, die von den typischen Arteigenschaften abweicht. Von den Modifikationen dagegen sagt Nägeli: »Die Modificationen werden durch verschiedene äussere Einflüsse, durch Nahrung, Klima, Reize hervorgebracht und sind vorzüglich Standorts-, Ernährungs- und krankhafte Modificationen. Sie bestehen in Erscheinungen, die am Individuum entstehen und wieder vergehen, oder, wenn sie ihm bis zu seinem Ende anhaften, doch nicht auf die Kinder übertragen werden. Kommen sie auch den Kindern zu, so ist dies nicht die Folge der Vererbung, sondern weil sie in ihnen durch die nämlichen Ursachen wie in den Eltern erzeugt werden«.[15]

L. Plate schlägt 1904 vor, die nicht erblichen Variationen als ***Somationen*** zu bezeichnen und sie von den »Fluctuationen«, die eine geringe Erblichkeit aufweisen und den »Mutationen« mit einer hohen Erblichkeit abzugrenzen.[16] Diese Terminologie setzt sich allerdings nicht allgemein durch. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts etabliert sich in der Genetik, v.a. ausgehend von botanischen Untersuchungen, allein der Begriff der Modifikation.[17] Ob diese als eine Form der Variation anzusehen sind, bleibt dabei umstritten. A. Lang spricht sich 1909 dagegen aus und will die Variationen auf erbliche Veränderungen einschränken.[18]

Trotz der schon im 19. Jahrhundert getroffenen terminologischen Unterscheidung zwischen Mutationen, die auf den Genotyp bezogen sind, und Modifikationen, die den Phänotyp betreffen, erfolgt selbst

Eine Modifikation ist eine durch Umwelteinflüsse bedingte besondere Erscheinungsform eines Organismus, die zwar für das Individuum dauerhaft ist, aber nicht vererbt wird. Modifikationen können in standorttypischen Phänotypen bestehen, z.B. Kleinwüchsigkeit im Gebirge.

Plastizität (Switzer 1727) *607*
Modifikation (Nägeli 1884) *606*
Somation (Plate 1904) *606*
Dauermodifikation (Jollos 1913) *607*
phänotypische Plastizität (Brierley 1921) *608*
Ökophän (Turesson 1922) *607*
Ökotyp (Turesson 1922) *607*
Phänokopie (Goldschmidt 1935) *607*
genetische Assimilation (Waddington 1953) *608*
phänotypische Flexibilität (Thoday 1953) *609*
phänotypische Akkommodation
(Stanier, Doudoroff & Adelberg 1957) *608*

in den 1930er Jahren noch eine Vermischung beider Aspekte.

Der gesamte umweltbedingte Merkmalskomplex eines einzelnen Organismus wird von G. Turesson 1922 als ***Ökophän*** (»ecophene«) bezeichnet (↑Art: Abb. 22).[19] Den für einen bestimmten Genotyp und einen bestimmten Umwelttyp charakteristischen Typ von Organismen bezeichnet Turesson als ***Ökotyp*** (»ecotype«). Der Ökotyp ist in den Worten Turessons das Resultat der Interaktion von Genotyp und Umwelt: »the product arising as a result of the genotypical response of an ecospecies to a particular habitat«.[20] Ökotypen beinhalten also charakteristische Merkmale, die als Reaktion auf bestimmte ökologische Faktoren ausgebildet werden. Der Begriff des Ökotyps wird später in erster Linie von Botanikern aufgegriffen. Dabei wird betont, dass jede Unterart, Rasse oder Varietät Eigenschaften eines Ökotyps aufweist.[21] Auch von zoologischer Seite wird ein enger Zusammenhang zwischen ökologisch bedingten und taxonomisch bestimmten Einheiten gesehen: E. Mayr behauptet 1947, jede Rasse (↑Art) sei gleichzeitig eine geografische Rasse und eine *ökologische Rasse* (»ecological race«).[22]

Manche Umwelteinflüsse führen bei Organismen zu Formen, die einer genetischen Mutation stark ähneln (z.B. Zwergformen). R. Goldschmidt untersucht dieses Phänomen in den 1930er Jahren genauer, anfangs an Schmetterlingen, später an der Fruchtfliege. Er prägt dafür 1935 die Bezeichnung ***Phänokopie***[23] (engl. 1938: »phenocopies«[24]).

Für eine besonders nachhaltig wirksame Form der Modifikation schlägt V. Jollos 1913 den Terminus ***Dauermodifikation*** vor.[25] Er beobachtet bei Pantoffeltierchen (*Paramaecium*) eine durch Umwelteinflüsse erworbene Resistenz gegenüber Giften, die viele (z.T. einige hundert) Generationen erhalten bleibt, aber schließlich doch wieder zurückgebildet wird. Es handelt sich nach Jollos also um eine »Modifikation« und keine »Mutation«, d.h. »Veränderung der genotypischen Grundlage«.[26] Später charakterisiert Jollos die Dauermodifikationen dadurch, dass er feststellt, es handele sich bei ihnen »um keine Veränderungen der Erbanlagen im strengen Sinne, um keine Mutationen, sondern um auf höchste gesteigerte Nachwirkungserscheinungen«.[27] Jollos untersucht die Dauermodifikationen an Pantoffeltierchen und beobachtet eine durch Außenfaktoren ausgelöste Veränderung, die sich über Generationen erhält, dann aber vollständig verschwindet (↑Lamarckismus). Jollos deutet die Vererbung der Dauermodifikationen über nur einen begrenzten Zeitraum als Ausdruck einer sich allmählich durchsetzenden Dominanz der Gene in den Zellkernen gegenüber den an der Vererbung beteiligten zytoplasmatischen Faktoren. T.M. Sonneborn gibt ab den 1940er Jahren verschiedene andere mögliche Mechanismen an, die das Phänomen der Dauermodifikation erklären können, so die Änderung der Konzentration von sich selbst-replizierenden Faktoren im Zytoplasma.[28]

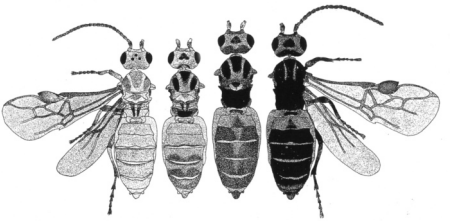


Abb. 317. Modifikation der Pigmentierung bei der Schlupfwespe Habrobracon juglandis*. Von links nach rechts erfolgte die Aufzucht bei 35, 30, 20 und 16°C (aus Schlottke, E. (1926). Über die Variabilität der schwarzen Pigmentierung und ihre Beeinflussbarkeit durch Temperaturen bei Habrobracon juglandis Ashmead. Z. vergl. Physiol. 3, 692-736: 701).*

Experimentelle Untersuchungen von Modifikationen werden seit dem 19. Jahrhundert durchgeführt. Untersuchungsmaterial bilden meist Pflanzen, die an verschiedenen Standorten unterschiedliche Wuchsformen zeigen. Indem eine Pflanze von einem Standort entnommen wird und an einem anderen eingepflanzt wird (oder ihre Samen dort ausgesät werden), kann das Ausmaß der relativen Einflüsse von Umweltbedingungen und genetischen Faktoren ermittelt werden. Die bekanntesten Untersuchungen dieser Art sind neben den Studien von Turesson die Experimente des Umpflanzens von Schafgarben (*Achillea lanulosa*) in verschiedenen Höhenlagen, die in den 1940er Jahren durchgeführt werden.[29] Weil das Aussehen der Pflanzen weitgehend von ihrer Herkunft und nicht von ihrem aktuellen Standort abhängt, schließen J. Clausen, D.D. Keck und W.M. Heisey, dass die unterschiedlichen Wuchsformen genetisch bedingt sind, also keine Modifikationen darstellen.

Plastizität

Im Englischen hat sich die terminologische Verwendung des Ausdrucks ›Modifikation‹ weniger etabliert als im Deutschen. Zur Bezeichnung der Fähigkeit der Anpassung eines individuellen Organismus an seine jeweiligen Umweltbedingungen wird häufiger der Begriff ›Plastizität‹ verwendet. In der allgemeinen Bedeutung der Veränderlichkeit eines Gegenstades in seiner Form erscheint der Ausdruck seit dem frü-

hen 18. Jahrhundert (Switzer 1727: »It [sc. peppermint] is well known to be very easily propagated by its own stringy roots, which, hydra-like, will spring, cut it off or to pieces ever so much; such a plasticity there is in its nature, that nothing but balm can pretend to the like«[30]). Im Deutschen wird das Wort seit den 1790er Jahren in erster Linie auf Flüssigkeiten in den Körpern von Tieren bezogen (Mezler 1798: »die Plastizität der flüßigen, und die Lebenskraft der festen Theile«[31]; »die Plastizität der Säfte«[32]); daneben erscheint es auch im Sinne von »thierischer Bildungsfähigkeit«[33] oder als »die Fähigkeit [einiger Stoffe tierischer Körper] zu verhärten (Concrescibilität) und dabey gewisse Formen anzunehmen (Plasticität der thierischen Substanzen)« (Schmid 1799)[34] (vgl. Reich 1828: »Bildungstrieb (Plasticität)«[35]).

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck nicht nur auf Organismen, sondern auch auf Populationen und Arten bezogen. Dies geschieht besonders in der Folge von Darwins Selektionstheorie (Huxley 1859: »the extreme modifiability or plasticity of those kinds of animals and plants which have been subjected to such artificial conditions as are imposed by domestication«[36]; Clifford 1869: »The race must at a certain time have a definite amount of plasticity, that is, a definite power of adapting itself to altered circumstances by changing in accordance with them«[37]).

Mit Beginn des 20. Jahrhunderts wird das Wort vornehmlich auf Anpassungen im Bereich des Nervensystems und Verhaltens bezogen (Lloyd Morgan 1898: »individual plasticity of behaviour«[38]; Beale 1870: »plasticity of the nervous system«[39]; Pikler 1900: »Plastizität des Nervensystems«[40]; ↑Lernen).

Im Kontext der Evolutionstheorie wird argumentiert, dass Plastizität im Sinne einer phänotypischen Veränderung von Organismen in vielen Fällen einer genotypischen Veränderung vorausgeht (West Eberhard 2005: »genes are probably more often followers than leaders in evolutionary change«[41]). Dieser Mechanismus kann über die *Entwicklungsplastizität* (»developmental plasticity«) von Organismen vermittelt werden: Entwicklungsprozesse können untereinander verschieden, aber über Generationen stabil sein, ohne dass dies auf der genetischen Ebene sichtbar wird.

Die Anpassung eines individuellen Organismus an seine besonderen Umweltbedingungen wird seit den 1950er Jahren ***phänotypische Akkommodation*** genannt (oder »phänotypische Flexibilität«; s.u.). Der Ausdruck wird zunächst in Bezug auf Einzeller gebraucht (Stanier, Doudoroff & Adelberg 1957: »Nongenetic or physiological adaptation […] involves direct phenotypic accommodation: the cell undergoes a nonheritable, physiological change in direct response to a change in the environment, thereby becoming better able to survive«[42]). M.B. West Eberhard versteht die phänotypische Akkommodation in den 2000er Jahren als den ersten Schritt in Evolutionsprozessen, in denen die genetischen Veränderungen den phänotypischen nachfolgen: Erst nach den phänotypischen Anpassungen und der Realisierung dieses Phänotyps durch verschiedene Entwicklungswege (»developmental recombination«) folgt in dem Modell West Eberhards die genetische Veränderung (»genetic accommodation«).[43]

Ein extremer Fall der genetischen Akkomodation, bei der eine phänotypische Anpassung an die Umwelt genotypisch fixiert wird, ist die seit den 1950er Jahren so genannte ***genetische Assimilation***. Die Begriffsprägung geht auf C.H. Waddington zurück, der den Ausdruck seit 1953 gebraucht (»genetic assimilation of an environmental effect«).[44] Nach Einschätzung von West-Eberhard geht die Evolution der Mehrheit aller Merkmale auf den Prozess der genetischen Assimilation zurück.[45] Die Mechanismen des Prozesses sind aber noch wenig verstanden.

Phänotypische Plastizität

Das Konzept der ›phänotypischen Plastizität‹ wird in den 1920er Jahren eingeführt (Brierley 1921: »phenotypic plasticity«[46]; später auch: »adaptive plasticity of the phenotype«[47]).

Das Grundmuster der phänotypischen Plastizität besteht in der Variation des Phänotyps von Organismen des gleichen Genotyps, die durch verschiedene Umweltbedingungen verursacht ist. Unterschiedliche Formen der phänotypischen Plastizität werden unterschieden, wobei

		Gegenstand der Variation	
		Individuum	Population
zeitliche Dimension	kurzfristig (zyklisch/reversibel)	*Verhaltensflexibilität, Zyklomorphose*	*Saison-polyethismus/ polymorphismus*
	langfristig (linear/irreversibel)	*Entwicklung (Prägung, Wuchsform)*	*Tradition, Evolution*

Tab. 190. Kreuzklassifikation von Typen der phänotypischen Plastizität (in Bezug auf Verhalten und Körperbau von Organismen).

drei wesentliche Unterscheidungsgesichtspunkte herangezogen werden[48]: (1) die zeitliche Dimension: Variation innerhalb einer Generation oder über mehrere Generationen, (2) das Objekt der Variation: Variation zwischen verschiedenen Populationen oder von Individuen in einer Population und (3) die Relation zu Umweltänderungen: kontinuierliche versus diskrete und reversible versus irreversible Variation (vgl. Tab. 190 für eine an diese Gliederung z.T. angelehnte Einteilung). Das übereinstimmende Merkmal besteht in einer Anpassung des Phänotyps eines Organismus an eine bestimmte Umweltbedingung. Die einfachste Form der phänotypischen Plastizität bildet damit das situationsspezifische Verhalten eines Organismus. Allein das Vorhandensein verschiedener Verhaltensweisen in unterschiedlichen Umweltbedingungen (Verhaltenspluralität) bedingt also eine Art der phänotypischen Plastizität von Organismen.[49] In den meisten Kontexten bezieht sich der Begriff allerdings auf die irreversible Variation von verschiedenen Individuen einer Population aufgrund unterschiedlicher Umwelteinflüsse.[50] In genetischen Modellen ist mit ›phänotypischer Plastizität‹ dagegen meist die Variation zwischen verschiedenen Generationen gemeint.[51]

Weitgehend synonym mit ›phänotypischer Plastizität‹ wird der Ausdruck ***phänotypische Flexibilität*** (»phenotypic flexibility«[52]) verwendet. J.M. Thoday versteht darunter 1953 eine Komponente der Variabilität zwischen Individuen, die unabhängig von genetischen Unterschieden ist (»a component of variability which is independent of genetic flexibility«).[53] Ein Vorschlag zur Differenzierung zwischen Plastizität und Flexibilität, der sich aber nicht allgemein durchgesetzt hat, erfolgt aufgrund des Kriteriums der Reversibilität: Die Plastizität bezieht sich danach auf irreversible Änderungen des Phänotyps, die Flexibilität dagegen auf reversible (vgl. Tab. 190).[54]

In der Regel wird die phänotypische Plastizität – ebenso wie, auf Populationsebene, der ↑Polymorphismus – als eine Anpassung an räumlich heterogene und zeitlich variable Umweltbedingungen interpretiert. In einer polymorphen Population steht eine Vielzahl unterschiedlicher Typen bereit, die für jeweils andere Umweltbedingungen gut angepasst sind. Die phänotypische Plastizität kann daher besonders bei solchen Organismen als funktional interpretiert werden, die eine geringe Fähigkeit zur individuellen Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen und zum Ausgleich von Störungen (also zur Homöostase) aufweisen. Phänotypische Plastizität und Polymorphismus auf der einen Seite und Homöostasefähigkeit auf der anderen Seite können geradezu als funktional äquivalent gedeutet werden.[55] Mathematische Modellierungen zeigen, dass eine genetisch flexible Strategie gegenüber spezialisierten und fixen Strategien überlegen und stabil sein kann.[56]

Wegen der Bereitstellung von Varianten, die einer anschließenden Selektion unterworfen werden können, stellt die phänotypische Plastizität ein Phänomen dar, das die Evolution beschleunigen kann. Andererseits kann das Vorliegen einer Plastizität in manchen Kontexten auch als Ausdruck eines nicht abgeschlossenen Selektionsprozesses gesehen werden. Wenn aus einer Reihe von Merkmalen nur eines optimal ist, dann ist die phänotypische Plastizität ein Phänomen, das der Evolution dieses gut angepassten Merkmals im Wege steht.[57]

Nachweise

1 Vgl. z.B. Seneca, Epistulae 88, 3.
2 Goethe, J.W. von (ca. 1788). Gesetze der Pflanzenbildung (LA, Bd. I, 10, 55-63): 59.
3 Darwin, C. 1859). On the Origin of Species: 95.
4 Aristoteles, Hist. anim. 606a13ff.; 607a9ff.; De part. anim. 655a7ff.; De gen. anim. 785b23ff.
5 Aristoteles, Hist anim. 496b24ff.; De part. anim. 669b32ff.
6 Aristoteles, Hist. anim. 606b17ff.; 607a9ff.
7 Cho, D.-H. (2010). Beständigkeit und Veränderlichkeit der Spezies in der Biologie des Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 299-313: 310.
8 Vgl. Cho (2010): 311.
9 Ray, J. (1686). Historia generalis plantarum, Bd. 1; vgl. ders. (1674). A discourse on the specific differences in plants (in: Gunther, R.W.T. (ed.). Further Correspondence of John Ray, London 1928, 77-83).
10 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 100.
11 Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 165.
12 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 202ff. (§166ff.)
13 Candolle, A.-P. de (1832). Physiologie végétale, 3 Bde.: II, 690f.
14 Nägeli, C. (1865). Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 2, 228-284: 231.
15 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 263.
16 Plate, L. (1905). Die Mutationstheorie im Lichte zoologischer Tatsachen. Comp. Rend. 6. Congr. Int. Zool. 1904, 203-212: 206.
17 Vgl. Baur, E. (1911). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre: 5f.
18 Lang, A. (1909). Über Vererbungsversuche. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1909, 17-84: 18; vgl. Schinz, H.R.

(1910). [Besprechung von Lang, Arnold. Ueber Vererbungsversuche. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1909]. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 19, 23-28: 26.

19 Turesson, G. (1922.2). The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas 3, 211-350: 344.

20 Turesson, G. (1922.1). The species and the variety as ecological units. Hereditas 3, 100-113: 112; vgl. ders. (1922.2): 345.

21 Gregor, J.W. (1944). The ecotype. Biol. Rev. 19, 20-30; ders. (1946). Ecotypic differentiation. New Phytol. 45, 254-270; Turrill, W.B. (1946). The ecotype concept. New Phytol. 45, 34-43.

22 Mayr, E. (1947). Ecological factors in speciation. Evolution 1, 263-288; ders. (1963). Animal Species and Evolution: 455.

23 Goldschmidt, R. (1935). Gen und Außeneigenschaft (Untersuchungen an *Drosophila*). Z. indukt. Abst. Vererbungsl. 59, 38-69: 46.

24 Goldschmidt, R. (1838). Physiological Genetics: 14.

25 Jollos, V. (1913). Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Centralbl. 33, 222-236: 233.

26 a.a.O.: 231.

27 Jollos, V. (1921). Experimentelle Protistenstudien, I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. Protistenk. 43, 1-222: 165; vgl. ders. (1934). Inherited changes produced by heat-treatment in *Drosophila melanogaster*. Genetica 16, 476-494; vgl. Plough, H.H. & Ives, P.T. (1935). Induction of mutations by high temperature in Drosophila. Genetics 20, 42-69.

28 Sonneborn, T.M. (1951). The role of the genes in cytoplasmic inheritance. In: Dunn, L.C. (ed.). Genetics in the 20th century, 291-314: 303f.

29 Clausen, J., Keck, D.D. & Heisey, W.M. (1948). Experimental studies on the nature of species, III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. Carnegie Inst. Publ. no. 581, 1-129.

30 Switzer, S. (1727). The Practical Kitchen Gardiner: 304.

31 Mezler, F.X. (1798). Bemerkungen über die Viehpest: 33.

32 a.a.O.: 57; vgl. Kilian, C.-J. (1802). Entwurf eines Systems der gesammten Medizin, Bd. 2: 11.

33 Mezler (1798): 76.

34 Schmid, C.C.E. (1799). Physiologie philosophisch bearbeitet, Bd. 2: 161.

35 Reich, G.C. (1828). Die Grundlage der Heilkunde: 182.

36 Huxley, T.H. (1859). Time and life: Mr Darwin's "Origin of species". Macmillan's Magazine 1, 142-148: 146.

37 Clifford, W.K. (1869). On some of the conditions of mental development. Notices of the Proceedings at the Meetings of the Members of the Royal Institution of Great Britain 5, 311-328: 326 (= Lectures and Essays, vol. 1, London 1879: 102).

38 Lloyd Morgan, C.L. (1898). Instinct and intelligence in animals. Nature 57, 326-330: 330.

39 Beale, L.S. (1870). The mystery of life. The Fortnightly Review 45, 249-261: 259.

40 Pikler, J. (1900). Das Grundgesetz alles neuro-psychischen Lebens: 136; Walde, J.G. (1907). Psychologische Skizzen zur Einführung in die Psychologie: 49; Meumann, E. (1907/13). Vorlesungen zur Einführung in die experimentelle Pädagogik und ihre psychologischen Grundlagen, Bd. 2: 467; Bethe, A. (1926). Altes und Neues über die Plastizität des Nervensystems. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten 76, 81; ders. (1933). Die Plastizität (Anpassungsfähigkeit) des Nervensystems. Naturwiss. 21, 214-221.

41 West Eberhard, M.J. (2005). Developmental plasticity and the origin of species differences. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 102, 6543-6549: 6543; vgl. dies. (2003). Developmental Plasticity and Evolution.

42 Stanier, R.Y., Doudoroff, M. & Adelberg, E.A. (1957). The Microbial World: 410.

43 West Eberhard (2003); dies. (2005).

44 Waddington, C.H. (1953). The evolution of adaptations. Endeavour 12, 134-139: 139; vgl. ders. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. Evolution 7, 118-126; ders. (1953). The "Baldwin effect", "genetic assimilation" and "homeostasis". Evolution 7, 386-387.

45 West-Eberhard (2005): 415.

46 Brierley, W.B. (1921). On a form of Botrytis cinerea, with colourless scerotia. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B 210, 83-114: 92; Dobzhansky, T. (1944). Review: E.I. Lukin, Darwinism and Geographic Regularities in Variation of Organisms Science 99, 127-128: 128.

47 Dobzhansky, T. (1956). The Biological Basis of Human Freedom: 68.

48 Gordon, D.M. (1992). Phenotypic plasticity. In. Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 255-262.

49 Vgl. Gordon, D.M. (1991). Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. Amer. Nat. 138, 379-411.

50 Meyer, A. (1987). Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense* (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes. Evolution 41(6), 1357-1369; Stearns, C.S. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity. Bioscience 39, 436-445.

51 Via, S. & Lande, R. (1985). Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. Evolution 39, 505-522.

52 Thoday, J.M. (1953). Components of fitness. Symposia of the Society for Experimental Biology 7, 96-113: 99.

53 ebd.

54 Bradshaw, A.D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Adv. Genet. 13, 115-156; Smith-Gil, S.J. (1983). Developmental plasticity: developmental conversion versus phenotypic modulation. Amer. Zool. 23, 47-55.

55 Marshall, D.R. & Jain, S.K. (1968). Phenotypic plasticity of *Avena fatua* and *A. barbata*. Amer. Nat. 102, 457-466.

56 Maynard Smith, J. (1988). Can a mixed strategy be stable in a finite population? J. theor. Biol. 130, 247-251.

57 Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. Genetics 16, 97-159: 145; Anstey, R.L. (1987). Astogeny and phylogeny: evolutionary heterochrony in paleozoic bryozoans. Paleobiol. 13, 20-43; vgl. Gordon (1992): 262.

Molekularbiologie

Die Molekularbiologie ist eine im 20. Jahrhundert entstandene Teildisziplin der Biologie, die biologische Prozesse auf molekularer Ebene untersucht. Der erste, der die Bezeichnung verwendet, ist wohl W. Weaver, der Direktor der ›Natural Sciences Section‹ der ›Rockefeller Foundation‹, die in der Mitte des Jahrhunderts Forschungsprogramme aus diesem Feld der Biologie mit erheblichen Forschungsgeldern fördert. 1938 prognostiziert Weaver, die »neue Biologie« oder »Molekularbiologie« werde sich als ebenso revolutionär erweisen wie die Entdeckung der lebenden Zelle.[1] Der neue Terminus wird rasch aufgegriffen und verbreitet sich schnell.[2]

Der Gegenstandsbereich der Molekularbiologie wird unterschiedlich bestimmt. Nach einem weiten Verständnis, das an dem Wortlaut des Ausdrucks orientiert ist, umfasst sie alle Untersuchungen biologischer Phänomene auf molekularer Ebene. Nach dem engen Verständnis ist sie dagegen auf die Erforschung genetischer Vorgänge auf molekularer Ebene festgelegt (und wird dann von der umfassenderen *Biochemie* abgegrenzt; s.u.).[3] Auch wenn dies mehr von den Begriffen als der tatsächlichen Forschungspraxis ausgeht, könnten Biochemie und Molekularbiologie insofern unterschieden werden, als erstere als Teildisziplin der Chemie verstanden wird, die sich mit den chemischen Reaktionen in Lebewesen befasst, zweitere dagegen als Teildisziplin der Biologie, in der es um die Integration dieser Reaktionen in das System des Organismus, also die funktionalen Aspekte der Reaktionen geht.

Die Natur ihres Gegenstandes bedingt es, dass die Molekularbiologie auf eine Vielzahl apparativ aufwändiger Techniken angewiesen ist. Diese werden seit den 1930er Jahren entwickelt, z.B. die Elektronenmikroskopie, Ultrazentrifugation, Röntgenstrukturanalyse und UV-Spektroskopie. Wegen des großen apparativen Aufwands ruht die Organisation der Forschung in der Molekularbiologie häufig weniger auf umfassenden Theorien als auf besonderen experimentellen Techniken und »Experimentalsystemen«.[4] Sie ist als eine »hybride Wissenschaft« anzusehen, die »mindestens Experimentalsysteme aus der Biophysik, der Biochemie und der Genetik miteinander kombiniert« (Rheinberger 1999).[5] Der hybride Charakter bezieht sich dabei auf alle Aspekte der Disziplin, nicht nur auf die Natur der Experimentalsysteme, sondern auch auf die in ihr entwickelten Konzepte und beschriebenen Objekte, die erst über die Techniken zugänglich werden. Aufgrund des hohen technologischen Aufwands ist die Praxis der molekularbiologischen Forschung durch eine ausgeprägt arbeitsteilig organisierte Zusammenarbeit verschiedener Teams gekennzeichnet.

In der Molekularbiologie werden die Lebensprozesse durch eine »Batterie von Techniken« (Burian 1996[6]) erschlossen; das Leben erscheint damit in einer neuen »technologischen Landschaft« (Kay 1993[7]). Der Organismus nimmt damit, wie es H.-J. Rheinberger 1998 ausdrückt, in den apparativ geprägten Analysen der Molekularbiologie »den Status eines technischen Objekts« an und wird auf diese Wese selbst »in ein Labor verwandelt«.[8]

Weil es das Programm der Molekularbiologie darstellt, die biologischen Prozesse auf der *chemischen* Ebene der Moleküle zu beschreiben, steht ihr Ansatz in besonderem Verdacht, eine *reduktionistische* Strategie zu verfolgen. Insofern die Molekularbiologie aber als Teilgebiet der Biologie verstanden wird und von der *Biochemie* unterschieden ist, werden in ihr auch die Prozesse auf molekularer Ebene stets funktional gedeutet und in das System des Organismus integriert. Die Analyse und Erklärung der Lebensprozesse auf molekularer Ebene muss also nicht not-

Die Molekularbiologie ist die Teildisziplin der Biologie, die Lebensprozesse auf molekularer Ebene untersucht.

Ferment (lat.) *618*
Fette (14. Jh.) *617*
Eiweiß (Krünitz 1773) *618*
physiologische Chemie (Weigel 1777) *616*
Pflanzenchemie (Fourcroy 1782) *616*
Tierchemie (Fourcroy 1782) *616*
Phytochemie (Naumburg 1799) *616*
Zoochemie (Juch 1800) *616*
Zoophysik (Anonymus 1801) *619*
Biochemie (Lenhossék 1824) *615*
Biophysik (Henschel 1828) *619*
Protein (Mulder 1838) *617*
Kohlenhydrate (Meinecke 1817) *618*
Kolloid (Graham 1860) *617*
Enzym (Kühne 1877) *618*
Micell (Nägeli 1877) *612*
Glykolyse (Lépine & Barral 1891) *615*
Makromolekül (Staudinger 1924) *617*
Molekularbiologie (Weaver 1938) *611*
ATP (Stephenson 1939) *615*
Zitronensäurezyklus (Dixon 1939) *615*
reduktiver Pentosephosphatzyklus (Racker 1957) *615*
zentrales Dogma (Crick 1958) *613*
Transkription (Jacob & Monod 1961) *613*
Translation (Ames & Hartman 1963) *613*
Proteom (Wilkins 1995) *614*
Proteomik (James 1997) *614*
Organom (Rheinberger 2002) *614*

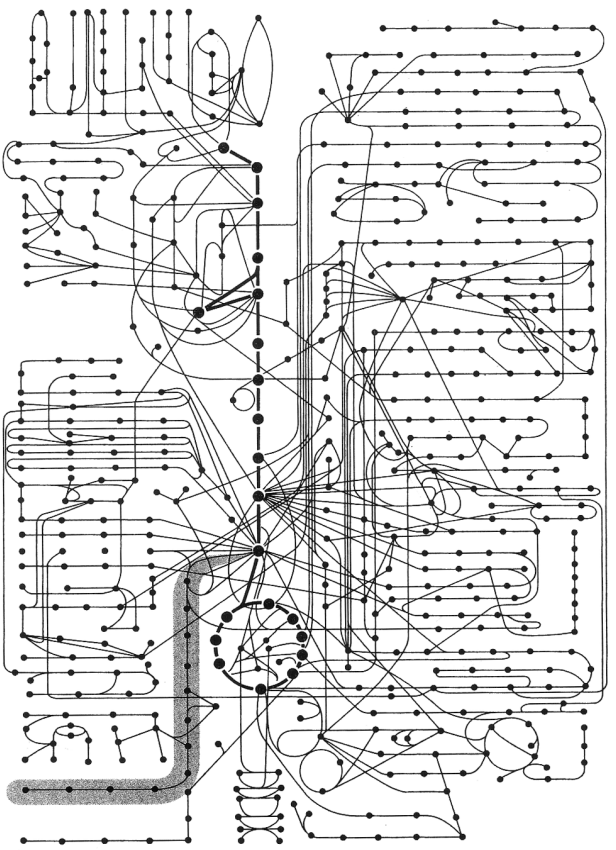


Abb. 318. Schema des zentralen Netzes von chemischen Reaktionen im Stoffwechsel eukaryoter aerober Zellen (aus Alberts, B. et al. (1983). Molecular Biology of the Cell: 83).

wendig einen Reduktionismus enthalten, und es lässt sich auch zeigen, dass Fragen des Reduktionismus für die Forschung der Molekularbiologen weitgehend irrelevant sind[9].

Nach A. Rosenberg enthält die Molekularbiologie als einzige biologische Disziplin neben der Evolutionsbiologie einen universalen theoretischen Kern, der für alle Lebensformen (auf der Erde) Gültigkeit hat.[10] Vorstellbar ist allerdings, dass außerirdische Lebewesen auf einer ganz anderen molekularbiologischen Basis ihre Organisation entfalten. Eher als die Molekularbiologie sollte daher eine Theorie der Organisation oder Selbstorganisation als zweite theoretische Basis der Biologie neben der Evolutionstheorie angesehen werden.

Ursprünge im späten 19. Jh.

Frühe Theorien der Molekularbiologie befassen sich mit dem molekularen Bau der Zellen. C. von Nägeli nimmt 1877 aufgrund der Doppelbrechung der Stärkekörner und Zellwände einen Aufbau der Zellen aus kristallisierten, länglichen Teilchen an, die in der Zelle hydratisiert vorliegen und die er ***Micellen*** (von lat. mica »Krume«) nennt.[11] Nachdem physikalische Theorien über die optische Anisotropie von Mischkörpern entwickelt werden, wird die Micellartheorie Nägelis zu Beginn des 20. Jahrhunderts zunächst optisch durch H. Ambronn[12] und später röntgenografisch durch P. Scherrer[13] bestätigt. Aus Viskositätsmessungen an Zellulose- und Stärkelösungen entwickelt H. Staudinger 1932 die Überzeugung, in den Zellen müssten lange Fadenmoleküle vorliegen.[14] Staudingers Vorstellungen schienen jedoch anfangs den Röntgenanalysen zu widersprechen und konnten sich nur langsam durchsetzen.[15]

Molekulare Prozesse der Vererbung

Eines der Hauptprojekte in der Frühphase der Molekularbiologie besteht in der Aufklärung der molekularen Mechanismen der ↑Vererbung. Als wahrscheinlichste stoffliche Grundlage des Erbmaterials gelten bis in die 1940er Jahre die Proteine, weil den Nukleinsäuren, in denen nur vier Basen nachgewiesen wurden, (↑Gen/DNA) eine zu geringe Spezifität zugeschrieben wird. Es herrscht die Annahme vor, die Sequenzen der Nukleinsäuren bestünden aus immer gleichen Wiederholungen der Basen und seien daher zu unspezifisch, um als Träger der Erbinformation fungieren zu können (»Tetranukleotid-Hypothese«). In den ersten Modellen der genetisch wirksamen Moleküle haben die Nukleinsäuren allein eine Stützfunktion; der Teil, der die Spezifität des Moleküls bedingt, wird in den Proteinen gesehen. Aufgrund von Röntgenstrukturanalysen stellen T. Caspersson und J. Schultz Ende der 1930er Jahre das Modell eines Nukleoproteins auf, das die Form einer einsträngigen Helix hat. Die wesentliche Rolle der Nukleinsäuren sehen Caspersson und Schultz in der Streckung der Proteine, um dadurch die Stabilität und Replikation des Moleküls zu ermöglichen; sie vermuten aber auch bereits, dass die Fähigkeit zur Selbstreproduktion (»self-reproduction«) der Moleküle (»self-reproducing molecules«) an der Nukleinsäure-Komponente des Moleküls hängt.[16]

Aufgrund experimenteller Befunde zur »Transformation« von Bakterien allein durch die Übertragung von DNA[17] (↑Vererbung) sowie die Infektion von Bakterien mit radioaktiv markierter DNA von Bakteriophagen[18] tritt ab Mitte der 1940er Jahre das Protein-Paradigma des Gens in den Hintergrund, und es beginnt sich die Ansicht zu verfestigen, dass die DNA (↑Gen) der wesentliche Träger der genetischen ↑»Information« ist. Die DNA wird also als das Molekül identifiziert, in dem das von einer Generation zur nächsten weitergegebene genetische Material enthalten ist. Bekanntermaßen gelingt es J. Watson und F. Crick 1953 durch Verbindung einer Reihe von Befunden, u.a. dem von E. Chargaff ermittelten konstanten quantitativen Verhältnis der vier Basen in den Nukleinsäuren und den Röntgenstrukturbildern, die R. Gosling, R. Franklin und M. Wilkins von der DNA erstellen, das bis heute gültige Modell der Doppelhelix für die Struktur der DNA aufzustellen (↑Gen: Abb. 183).[19]

Die alte Annahme, die Sequenz der Basen in der DNA und der Aminosäuren in den Proteinen bestehe aus den immer gleichen Wiederholungen, sei also unspezifisch und damit irrelevant für die Genetik, gilt durch die Aufklärung der Sequenz der Aminosäuren (der Primärstruktur) des ersten Proteins, des Insulins, Anfang der 50er Jahre in Cambridge[20] als widerlegt. Es zeigte sich vielmehr, dass die Sequenz der Aminosäuren für die Struktur des Moleküls von großer Bedeutung ist.

Der nächste Schritt der Analyse besteht in der Herstellung einer Beziehung zwischen der Sequenz der organischen Basen der DNA mit der Sequenz der Aminosäuren der Proteine. Die Frage ist, auf welche Weise die spezifische Struktur der DNA auf die Proteine übertragen wird. Anfang der 50er Jahre werden Modelle der direkten Wechselwirkung zwischen den Aminosäuren und der Oberfläche der DNA vorgeschlagen.[21] Wesentlich getragen durch den »RNA-Tie-Club«, dem u.a. Watson und Crick angehören, setzt sich später die Vorstellung durch, zwischen der Sequenz der DNA und der Proteine sei ein vermittelnder Schritt der Bildung von RNA zwischengeschaltet. Watson vermutet bereits 1952 einen einseitigen Weg der Informationsweitergabe von der DNA über die RNA zum Protein (vgl. Abb. 319).[22] Crick formuliert es dann 1958 als das ***Zentrale Dogma*** der Molekularbiologie, dass der Informationsfluss einseitig von den Nukleinsäuren zu den Proteinen verläuft und nicht umgekehrt werden kann (»once ›information‹ has passed into protein it cannot get out again […] transfer from protein to protein, or from protein to nucleic acid is impossible«).[23] Der erste Schritt dieses Prozesses, der Übergang der DNA zur RNA wird 1961 von Jacob und Monod ***Transkription*** genannt[24]; zwei Jahre später wird der zweite Schritt, die Bildung der Proteine nach der Basensequenz der RNA, ***Translation*** genannt[25] (auch zuvor ist in der Genetik die linguistische Metapher der Translation bereits verbreitet, z.B. bei Gamow 1954[26], jedoch nicht in der späteren spezifischen Bedeutung). Bemerkenswert ist dabei, dass die informationstheoretischen Metaphern in zwei sehr unterschiedlichen Kontexten eingeführt werden: einerseits im Zusammenhang einer Analyse von Gen- und Enzymregulationen, also in einer Betrachtung der Wechselwirkung von Zellbestandteilen (u.a. durch Jacob und Monod), andererseits in der Untersuchung der als linearer Weg vorgestellten »Übersetzung« der DNA in Proteine. Offenbar unabhängig voneinander wird in beiden Fällen das Konzept des *Boten* (engl. »messenger«) verwendet, einerseits für eine chemisch nicht identifizierte spezielle Substanz, die eine regulierende Funktion ausübt (den anfangs so genannten Repressor, frz. »répresseur«[27]), andererseits für die zwischen DNA und Protein vermittelnde RNA, die später so genannte *messenger RNA*[28] (↑Gen).[29] Das zentrale Projekt der Molekularbiologie in den 1960er Jahren besteht in der Aufklärung des genetischen Codes, d.h. der Übersetzungsregel der Basensequenz der DNA in die Aminosäuresequenz der Proteine (↑Gen).

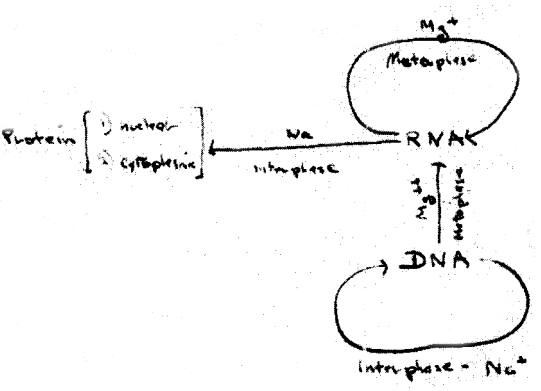


Abb.319. Frühe Darstellung des funktionalen Verhältnisses von DNA, RNA und Protein, d.h. des »Zentralen Dogmas der Molekularbiologie«: Die DNA (unten) ist zur Selbstreplikation in der Lage, außerdem geht von ihr die Bildung der RNA (oben rechts) aus, von der wiederum die Proteine (oben links) gebildet werden. Skizze J. Watsons aus den frühen 1950er Jahren (aus Watson, J. (1968). The Double Helix: 154).

Postgenomik und Proteomik

Seit den 1970er Jahren erfolgt eine verstärkte Aus-

Fokus auf dem Gemeinsamen aller Lebewesen
Die Molekularbiologie betont die Gemeinsamkeiten der basalen Lebensphänomene aller Lebewesen auf der molekularen Ebene.

Konzentration auf die einfachsten Organismen
Weil es besonders um die allen Lebewesen gemeinsamen Phänomene geht, kann sich die Forschung aus pragmatischen Gründen auf die einfachsten Organismen konzentrieren, die Bakterien und Viren.

***Bottom up*-Ansatz**
Erklärt werden die Lebensphänomene ausgehend von der physikalisch-chemischen Ebene der Moleküle und physikalischen Kräfte. Weitgehend ausgeblendet werden damit Phänomene und Prozesse, die sich aus der Interaktion der Teile bei komplexen Organismen ergeben oder die die Interaktion zwischen Organismen (wie z.B. die Symbiose) oder die Interaktion von Organismen und ihrer Umwelt betreffen.

Interdisziplinarität
Die Einheit der Molekularbiologie wird nicht durch eine Methode geleistet, sondern einen Forschungsgegenstand: die molekulare Ebene als Ursache der Lebensphänomene. Zur Erforschung dieses Gegenstandes finden sich verschiedene außer- und innerbiologische Disziplinen zusammen, darunter die Physik, Chemie, Mathematik, Genetik, Embryologie, Physiologie, Immunologie und Mikrobiologie.

Protein-Paradigma
Gegenstand der Untersuchung sind bevorzugt einige wenige Stoffklassen, insbesondere die Proteine, über deren Struktur und Funktion viele biologische Phänomene, wie Fortpflanzung, Wachstum, Nervenfunktionen und Immunität, erklärt werden.

Das Submikroskopische als Ort des Lebens
Als Ursprungsort der Lebensphänomene gilt der submikroskopische Bereich zwischen 10^{-6} und 10^{-7} cm.

Technologische Landschaft
Untersucht werden kann dieser Bereich allein durch den Einsatz aufwändiger technischer Apparate, wie z.B. Elektronenmikroskopen, Ultrazentrifugen, Elektrophoresen, Spektroskopen und Röntgendiffraktometern.

Arbeit im Teamwork
Der interdisziplinäre Ansatz und der hohe apparative Aufwand bedingt die soziale Organisation der Forschung in Form von Teamwork.

Tab. 191. Charakteristika der Molekularbiologie, die diese als einen grundsätzlich neuen Ansatz der Biologie ausweisen (nach Kay, L.E. (1993). The Molecular Vision of Life. Caltech, the Rockefeller Foundation, and the Rise of the New Biology: 4f.).

richtung der Molekularbiologie fort von der Untersuchung von Bakterien hin zurAnalyse des Genoms höherer Organismen. Entscheidende Fortschritte in der Sequenzierung der DNA werden mittels der Technik der *Polymerase-Kettenreaktion* (PCR) erzielt.[30] Der Erfolg zeigt sich u.a. in der vollständigen Sequenzierung des Genoms von Pflanzen, Mäusen und schließlich im Jahr 2000 des Menschen. Mit diesen Fortschritten verschiebt sich der Fokus der molekularbiologischen Forschungen von dem Gen als Analyseeinheit zur Interaktion von Genen untereinander und mit Proteinen. Es beginnt damit die neue Epoche der *Postgenomik* (»postgenomics«[31]; ↑Gen).

Die im zentralen Dogma der Molekularbiologie liegende Privilegierung der DNA als kausales Agens wird schon früh problematisiert. So weist B. Commoner 1964 darauf hin, dass für das »Ablesen« der DNA ein ganzer Apparat von Enzymen notwendig ist, es also eine Rückwirkung von Genprodukten und anderen Zellkomponenten auf die Expression von DNA-Abschnitten gibt. Die Spezifität der Struktur der DNA hat nach Commoner einen »multi-molekularen Ursprung«; die DNA könne daher weder als ein »selbstverdoppelndes Molekül« noch als Master-Molekül der Zelle angesehen werden. Alle DNA-Funktionen seien vielmehr eingebettet in eine komplexe Zellumwelt: »the unique properties of life are possessed by no constituent less complex than the living cell«.[32] In dieser Hinsicht muss das zentrale Dogma also eingeschränkt werden: In einigen Fällen läuft der Informationsfluss auch von den Proteinen zur DNA, insofern letztere die Expression von ersterer regulieren.

In Anlehnung an den Begriff ›Genom‹ (↑Gen) führt M. Wilkins auf einer Tagung im Jahr 1994 den Terminus ***Proteom*** ein, um die Gesamtheit der Proteine eines Organismus (die sich im Laufe seines Lebens ändern kann) zu bezeichnen.[33] Die einseitige Fixierung der Analyse molekularbiologischer Prozesse auf die Gene, die quasi disziplinären Status erreicht (»Genomik«), wird in den 1990er Jahren um die Analyse der Wechselwirkung von Genen mit Proteinen ergänzt. Es wird damit das Zeitalter der ***Proteomik*** (»proteomics«)[34] und der Wiederkehr einer *holistischen Biologie*[35] (↑Ganzheit) propagiert. Bei der Proteomik handelt es sich um ein rasant expandierendes Forschungsfeld.

Um die Einheit und das Zusammenwirken von Genom und Proteom eines Organismus auf den Begriff zu bringen, schlägt H.-J. Rheinberger 2002 den Ausdruck ***Organom*** vor: »das Genom und Proteom aus der Sicht des Zusammenwirkens aller bekannten Gen- und Proteinstrukturen«[36].

Molekulare Wege des Stoffwechsels
Durch neuartige Verfahren, u.a. der Markierung von

Stoffen mit radioaktiven Isotopen, gelingt im 20. Jahrhundert die Aufklärung zentraler Stoffwechselwege von Pflanzen und Tieren. Diese zentralen Wege stellen sich z.T. als ↑Kreisläufe heraus, so z.B. der 1937 entschlüsselte *Zitrat-* oder ***Zitronensäurezyklus*** (engl. Dixon 1939: »citric acid cycle«[37]), nach seinem Entdecker auch *Krebszyklus* genannt, der eine wichtige Bedeutung bei der Energiegewinnung im Rahmen des Abbaus von Kohlenhydraten spielt[38] (↑Ernährung/Atmung), und der zentrale Stoffwechselweg der Photosynthese, der 1956 aufgeklärte ***reduktive Pentosephosphatzyklus*** (engl. Racker 1957: »reductive pentose phosphate cycle«[39]) oder *Calvinzyklus*[40] (↑Ernährung/Photosynthese). Ein wichtiger linearer Prozess des Primärstoffwechsels ist die ***Glykolyse***. Der Ausdruck wird seit Ende des 19. Jahrhunderts auf einen biochemisch nicht geklärten Vorgang der Auflösung von Glukosezucker im Blut bezogen (franz. Lépine & Baural 1891: »gycolyse«[41]; engl. Tate 1892: »glycolysis«[42]). Die biochemische Beschreibung der Intermediärprodukte der Glykolyse erfolgt in den 1930er Jahren durch u.a. G. Embden, O.F. Meyerhof und J.K. Parnas.[43] Dass bei der Energiegewinnung aus der Nahrung eine Phosphatübertragung eine entscheidende Rolle spielt, weist V.A. Engelhardt Anfang der 1930er Jahre nach.[44] Das zentrale Molekül für den Energiestoffwechsel, das ***ATP*** (Adenosintriphosphat) beschreibt K. Lohmann schon 1929 (»Adenylpyrophosphorsäure«).[45] Die später geläufige Abkürzung ›ATP‹ erscheint aber erst Ende der 1930er Jahre (engl. Stephenson 1939: »A.T.P.«[46]). Ein wichtiges Enzym im Stoffwechsel der Kohlenhydrate und Fette, das *Acetyl-Coenzym A* wird von F. Lynen und E. Reichert 1951 beschrieben (zunächst unter der Bezeichnung »acetyliertes Coferment A«[47]; später als »S-acetyl coenzyme A« und »acetyl CoA«[48]). Ein anderer linearer Stoffwechselweg, die *β-Oxidation* der Fettsäuren, wird 1904 von F. Knoop entdeckt[49]; die molekularen Prozesse werden aber erst Jahrzehnte später aufgeklärt[50]. Nach Vorarbeiten von Knoop wird die zentrale Reaktion im Stoffwechsel der Aminosäuren, die *Transaminierungsreaktion*, 1937 von A.E. Braunstein und M.G. Kritzmann beschrieben.[51] F. Lipmann formuliert 1941 eine allgemeine Hypothese über den Energietransfer mittels ATP in den lebenden Zellen.[52]

Einheitlichkeit der Zellbausteine
Zellen bestehen aus Verbindungen typischer Stoffklassen, von denen die häufigsten Kohlenhydrate, Proteine, Fette und Nukleinsäuren sind.

Universalität der Enzyme als Katalysatoren
Der Zellstoffwechsel wird von fast universal verbreiteten Enzymen als chemischen Katalysatoren reguliert.

Glucose als allgemeines Stoffwechselsubstrat
Das für den Energiestoffwechsel zentrale und allgemein verbreitete Molekül ist Glucose.

Universalität der zentralen Stoffwechselwege
Die zentralen Stoffwechselprozesse, wie der Abbau der Glucose, vollziehen sich bei fast allen Lebewesen auf gleichen Wegen.

ATP als Elementarquantum der Energie
Das einfache Molekül ATP bildet den universal verbreiteten Speicher der Energie in biologischen Prozessen.

Membrangebundene Phosphorylierungen
Der Aufbau des ATP erfolgt auf einheitlichem Weg über membrangebundene Elektronentransportketten.

Einheitsmembranen als Zellgrenzen
Zellen werden durch in ihrer Grundstruktur einfach aufgebaute Doppellipidschichten begrenzt.

Universalität des genetischen Codes
Genetische Informationen werden über ein fast universales einfaches System von nur vier organischen Basen und deren Übersetzung in 20 Aminosäuren weitergegeben.

Tab. 192. Die Einheitlichkeit der Lebewesen in biochemischer Hinsicht (verändert und erweitert nach Höxtermann, E. (1994). Berliner Botaniker in der Geschichte der Biochemie: 135f.).

Biochemie

Der Ausdruck ›Biochemie‹ erscheint vereinzelt bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. So verwendet ihn L. Lenhossék 1824 in Überlegungen zur Wirksamkeit von Naturstoffen als Arzneimittel: »die Biochemie müßte, wenn sie als solche zu Stande kommen sollte, aus der Naturlehre des lebendigen Organismus und aus der Pathologie hervorgehen, nicht aber aus dem chemischen Laboratorium in selbe übertragen werden: denn es fragt sich nicht, wie sich gewisse Stoffe, als zerstörte Überreste des Organischen, unter gewissen Umständen verhalten, sondern darum, wie sich der Organismus in seinem biochemischen Prozeß überhaupt, und gegen gewisse, mit ihm in Conflict tretende ponderable und imponderable Stoffe verhalte«.[53] Bis zur Mitte des Jahrhunderts taucht das Wort an verschiedenen Stellen vereinzelt auf.[54] An exponierter Stelle gebraucht V. Kletzinsky den Ausdruck in seinem ›Compendium der Biochemie‹ aus dem Jahr 1858. Er definiert diese Teildisziplin eingangs als den »Theil der Biologie oder Lehre vom Leben, welcher das materielle Substrat der Organe und Funktionen erforscht«.[55] Nach

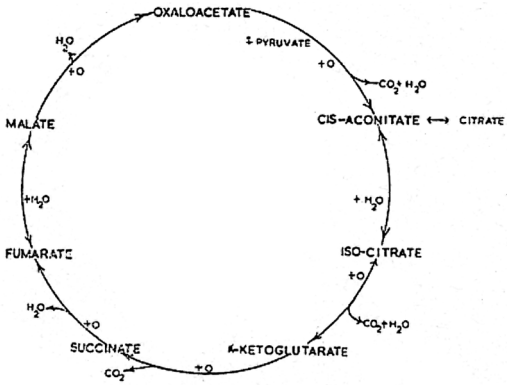


Abb. 320. Zitratzyklus (aus Krebs, H.A. (1946). Cyclic processes in living matter. Enzymologia 12, 88-100: 88).

außen grenzt Kletzinsky die Biochemie von der *Biophysik* und der *Biomorphologie* ab, intern gliedert er sie in »analytische Biochemie oder die Chemie der Elemente und organischen Molecule« und einen »synthetischen Theil, oder die Lehre von den biochemischen Processen, die Chemie der organischen Funktionen«.[56] Beide werden auch unterschieden als »Lehre vom Stoffe des Lebens« und »Lehre vom Leben des Stoffes«.[57]

Zu allgemeiner Verbreitung gelangt der Ausdruck, nachdem F. Hoppe-Seyler ihn seit 1877 gebraucht.[58] Als ›chemische Werkstatt‹ (»officina chemica«) wird der Pflanzenkörper bereits in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts bezeichnet.[59] Vorgängerkonzepte zu ›Biochemie‹ sind seit Ende des 18. Jahrhunderts ***Zoochemie*** (Juch 1800)[60] oder ***Tierchemie*** (Fourcroy 1782: »Chimie animale«[61]; Anonymus 1782: »animal chemistry«[62]; dt. 1803: »Thierchemie«[63]) und die ***Phytochemie*** (Naumburg 1799: »Botanische Chemie oder Phytochemie, welche die chemische Analyse der Pflanzenkörper und ihrer Theile enthält«[64]) oder ***Pflanzenchemie*** (Fourcroy 1782: »Chimie végétale«[65]; Ecker 1799: »Pflanzenchemie«[66]) sowie die ***physiologische Chemie***[67] (Weigel 1777: »physiologische Chemie«[68]; Thouvenel 1780: »chimie physiologique«[69]). X. Bichat bezieht den Titel ›Tierchemie‹ (»chimie animale«) im Jahr 1800 auf die chemische Analyse des Urins, des Speichels und anderer Körpersäfte. Nach der Auffassung Bichats bilden diese Untersuchungen nicht einen Teil der physiologischen Chemie (»chimie physiologique«), sondern vielmehr einer Chemie des toten Körpers (»l'anatomie cadavérique des fluides«).[70]

Seit ihrer Prägung ist mit diesen Worten ein reduktionistisches Forschungsprogramm zur Untersuchung der Lebensvorgänge verbunden. J.J. Berzelius wendet sich mit seinem Begriff der Tierchemie zu Beginn des 19. Jahrhunderts gegen jeden vitalistischen Ansatz und konstatiert 1806: »Das Leben liegt nicht in einem fremden, im organischen oder lebenden Körper befindlichen Wesen, sein Ursprung ist in den allgemeinen Grundkräften der Urstoffe zu suchen, und es ist die notwendige Folge der Verhältnisse, unter denen die Grundstoffe des lebenden Körpers vereinigt sind«.[71]

Die ältere statische Chemie der Lebewesen gewinnt viele ihrer Erkenntnisse aus einer Analyse der Verdauungsprozesse (↑Ernährung). Wichtige Fortschritte in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts bringen die Untersuchungen F. Magendies[72], W. Prouts[73] und die Zusammenarbeit von F. Tiedemann und L. Gmelin[74]. Im Rahmen dieser Untersuchungen werden als Grundstoffe der Lebewesen die Stoffklassen der *Kohlenhydrate*, *Fette* und *Eiweiße* identifiziert. Während ältere Autoren davon ausgehen, dass diese Stoffe allein von Lebewesen hergestellt werden können, ist mit der gelungenen Harnstoffsynthese durch F. Wöhler im Jahr 1828 der Nachweis erbracht, dass auch auf chemisch-synthetischem Weg eine Erzeugung von Stoffen möglich ist, die unter natürlichen Bedingungen allein in Lebewesen zu finden sind.[75]

Während die ältere Chemie der Lebewesen wesentlich in einer Untersuchung ihrer stofflichen Zusammensetzung besteht, ist der Ansatz der Biochemie auf eine Analyse der *Dynamik* der Stoffumwandlung ausgerichtet – eine Gegenüberstellung von statischer und dynamischer Betrachtung, die sich schon bei K.B. Hofmann 1879 findet.[76] Für die Etablierung der neuen Disziplin der Biochemie ist darüber hinaus kennzeichnend, dass sie seit den 1870er Jahren ein neues Gefüge von Begriffen entwickelt, mit Hilfe dessen sie sich aus ihren älteren Wurzeln in der Physiologie, besonders der Ernährungslehre und Zellphysiologie, lösen kann. Ein entscheidender Schritt besteht dabei in der Verschiebung der Analyseebene von dem Protoplasma der Zelle auf die Ebene einzelner chemischer Stoffe – v.a. mittels des Konzepts des *Enzyms* (s.u.).[77] Dieses Konzept ermöglicht neue Erklärungen von Prozessen des Stoffwechsels, der Atmung und anderer Stoffumsätze im Organismus und liefert darüber hinaus die Basis für die Vereinigung sehr unterschiedlicher Ansätze in einem gemeinsamen Forschungsprogramm, das der Biochemie spezifische, von Chemie und Physiologie unterschiedene Fragestellungen zuweist und damit bei aller Vielfalt der Methoden eine disziplinäre Ordnung verleiht.[78] Der sich im letzten Viertel des 19. Jahrhunderts verbreitende Ausdruck ›Biochemie‹ wird damit nicht

nur eine Bezeichnung für eine alte Sache, sondern mit dem Wort ist seit der Jahrhundertwende auch ein neues Programm verknüpft.

Zu einem rapiden Aufschwung der Biochemie und einer raschen Verbreitung der Bezeichnung kommt es im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts. Eine ganze Reihe von biochemischen Zeitschriften beginnt in dieser Zeit ihr Erscheinen[79]; der erste Lehrstuhl für Biochemie wird 1902 an der Universität Liverpool eingerichtet[80].

Den eigentlichen Durchbruch erreicht die Biochemie der Enzyme mit den neuen experimentellen Techniken der Ultrazentrifugation und der Röntgenstrukturanalyse, die sich seit den 1920er Jahren etablieren und den Nachweis ermöglichen, dass Enzyme und Proteine große Moleküle mit einer jeweils charakteristischen Struktur darstellen.

Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts erweist es sich, dass die zentralen Stoffwechselwege eine erstaunliche Homogenität in den verschiedensten Gruppen von Organismen aufweisen und die Biochemie damit durch eine – angesichts der morphologischen Vielfalt der Organismen – überraschende Einheitlichkeit gekennzeichnet ist (vgl. Tab. 192).

Kolloidchemie

In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts entwickelt sich die neue Enzymbiochemie parallel zu einem Ansatz, der auf dem Konzept des ***Kolloids*** aufbaut.[81] Dieser Terminus wird 1860 von T. Graham eingeführt (»colloids«[82]) und beschreibt – im Gegensatz zu ›Kristalloid‹ und in Ableitung von dem griechischen Ausdruck ›κόλλα‹ für »Leim« – eine besondere gelartige Erscheinungsform von Materie im festen Aggregatzustand, nämlich Stoffe, die nicht schnell mit anderen Stoffen reagieren, die nicht zur Kristallisation neigen und die nicht durch organische Membranen diffundieren. Mit diesem Konzept verknüpft sich einerseits ein stark an der Teilchenphysik orientiertes Programm, das eine bessere Anbindung der Biochemie an die Physik und Chemie in Aussicht stellt, als dies auf der Basis des anfangs vagen Enzymbegriffs möglich wäre. Andererseits wird am Vorhandensein der Kolloide die Eigenart der Lebewesen festgemacht und der Begriff damit in spekulativer Weise auszunutzen versucht, um mit ihm die spezifischen Unterschiede von lebender und toter Materie zu begründen.[83]

Im Zusammenhang der Untersuchung von kolloidalen Stoffen, insbesondere des Kautschuks, etabliert sich das Konzept des ***Makromoleküls*** (engl. »macromolecule«) für große Moleküle, die aus sehr vielen Atomen bestehen. H. Staudinger führt den Ausdruck

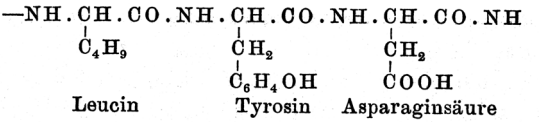


Abb. 331. Lineare Verknüpfung von Aminosäuren zu einer Kette in Proteinen (aus Hofmeister, F. (1902). Ueber den Bau des Eiweißmoleküls. Naturwiss. Rundsch. 17, 529-533; 545-549: 547).

1924 ein: »Für solche Kolloidteilchen, bei denen das Molekül mit dem Primärteilchen identisch ist, bei dem also die einzelnen Atome des Kolloidmoleküls durch normale Valenzbetätigung gebunden sind, schlagen wir [...] die Bezeichnung Makromolekül vor«.[84] Später wird der Ausdruck v.a. für Polymere aus Zuckern, Aminosäuren oder Nukleinsäuren verwendet. In einem älteren chemischen Kontext ist das Wort bereits Ende des 19. Jahrhunderts für postulierte große Moleküle in Kristallen in Gebrauch.[85] Ohne Einfluss auf die spätere Begriffsbildung ist auch die Verwendung des Ausdrucks »Riesenmolecüle« durch E. Pflüger in den 1870er Jahren.[86] Mit Hilfe des Begriffs des Makromoleküls gelingt es, eine eigenständige, zwischen Chemie und morphologisch orientierter Biologie stehende Analyseebene zu begründen.[87]

Die Grundstoffe der Lebewesen

Mittels der Methoden der analytischen Chemie wird die Natur der Stoffe, aus denen die Lebewesen sich zusammensetzen, seit dem frühen 19. Jahrhundert untersucht. Die Namen solcher Stoffe, die makroskopisch abgegrenzte Strukturen bilden, werden z.T. seit der Antike tradiert, z.B. die Bezeichnung für ***Fett***. Dieses deutsche Wort ist abgeleitet von dem ursprünglich niederdeutschen Adjektiv ›fett‹, das wiederum von dem untergegangenen mittelhochdeutschen Verb ›veizen‹ (vgl. altenglisch ›fætan‹) »fett machen« abstammt. Sachlich entsprechende Substantivbildungen anderer Sprachen sind: italienisch ›grasso‹; lateinisch ›pingue‹, ›adeps‹, ›omentum‹ und ›crassus‹ (Adj.) sowie griechisch ›λίπος‹[88]. Die ersten systematischen Untersuchungen der Fette leistet M.E. Chevreul im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts.[89] Er bestimmt die Fette als eine Zusammensetzung von Glycerin und Fettsäuren und gelangt zur Unterscheidung von sieben verschiedenen Fettsäuren.

Als Bezeichnung für den Grundstoff der Organismen führt G.J. Mulder 1838 – vielleicht nach Anregung durch Berzelius[90] – das Wort ***Protein*** ein.[91] Er versteht darunter die organische Materie als allgemeines Prinzip aller Bestandteile eines Lebewesens (»la matière organique, étant un principe général de

toutes les parties constituantes du corps animal«).[92] Die Proteine stellt Mulder sich als phosphor- und schwefelhaltige Verbindungen vor, die mit einem Grundkörper aus Stickstoff, Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff verbunden sind. Sie sollen die Ausgangsstoffe für die Herstellung aller anderen Verbindungen im Tierkörper bilden. J. Liebig, der die Bezeichnung von Mulder übernimmt, ist der Auffassung, die Proteine würden in Pflanzen aus anorganischen Ausgangsstoffen gebildet und alle stickstoffhaltigen Bestandteile des Tierkörpers stammten von den Proteinen ab.[93] Dass die Proteine Polypeptide sind, ist seit den Untersuchungen E. Fischers und F. Hofmeisters zu Beginn des 20. Jahrhunderts bekannt (vgl. Abb. 321).[94] Fischer macht den Vorschlag, die Ketten von Aminosäuren nach der Anzahl der aneinander gebundenen Aminosäuren als »Dipeptide«, »Tripeptide«, »Tetrapeptide« etc. zu benennen.[95] Später werden die Proteine häufig als *Proteinstoffe* oder *Proteide* bezeichnet. Auf dem Internationalen Physiologie-Kongress in Heidelberg 1907 wird empfohlen, nur noch den Ausdruck *Proteine* zu verwenden.[96] Die ältere Bezeichnung für die Proteine im Deutschen lautet ***Eiweiß*** (abgeleitet von frühneuhochdeutsch ›eier-weiß‹). Sie erscheint seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts, wird aber erst in den 1850er Jahren zu einem im physiologischen Kontext regelmäßig verwendeten Terminus.[97]

Die neben Fetten und Proteinen dritte wichtige Stoffklasse der Lebewesen sind die ***Kohlenhydrate***. Der Ausdruck erscheint im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts für Hydrate des Kohlenstoffs, d.h. quantitativ unspezifische Verbindungen von Kohlenstoff mit Wasser (Meinecke 1817: »man […] kann die Holzfaser für ein Kohlenhydrat ansehen, das aus Kohle und Wasser in dem Verhältnisse von 4 zu 3, oder vielleicht richtiger von 2 zu 1 besteht«[98]). Regelmäßig verwendet wird der Ausdruck erst seit den 1840er Jahren. C. Schmidt bestimmt die Stoffklasse 1844 ausgehend von der Summenformel $C_n(H_2O)_m$ ein (»Stoffe […], die Kohlenstoff plus Wasserstoff und Sauerstoff im Verhältniß wie im Wasser enthalten«).[99] Im Englischen verwendet W. Prout 1831 die Formulierung (»Saccharine group […:] they are essentially composed of carbon and water, or in other words, […] they may be considered as hydrates of carbon«).[100] Nach der Aufklärung der chemischen Struktur der Kohlenhydrate als Polymere von Monosachariden (Glukose) werden diese seit Ende des 19. Jahrhunderts auch als *Polysaccharide* bezeichnet (von Richter 1891[101]; 1880: »Polysaccharate«[102]).

Eine vierte Stoffklasse, die *Nukleinsäuren*, werden zuerst Ende der 1860er Jahren von J. Miescher aus Zellkernen extrahiert und als »Nuclein« bezeichnet (↑Gen).[103] Seit Ende der 1880er Jahre ist von den ›Nukleinsäuren‹ die Rede (Altmann 1889: »Nucleïnsäuren«).[104] Die zentrale Rolle dieser Stoffklasse bei den Prozessen der Vererbung wird seit den 1940er Jahren geklärt.

Fermente und Enzyme

Die physiologisch besonders wichtige Klasse von Proteinen, die biochemische Reaktionen katalysieren, wird 1877 von W. Kühne ***Enzyme*** genannt.[105] Der bis ins 20. Jahrhundert parallel dazu verwendete Ausdruck ***Ferment*** (abgeleitet von lat. ›fervere‹ »kochen, wogen«) wird bereits in der römischen Antike für aufquellende Stoffe und für den Prozess der Gärung zur Herstellung von Brot, alkoholischen Getränken oder anderer Nahrungsmittel verwendet (»fermentum« u.a. bei Vergil, Celsus, Columella und Plinius[106]). J.B. van Helmont gebraucht diesen Ausdruck Mitte des 17. Jahrhunderts für ein immaterielles Naturprinzip, das direkt von dem zentralen lenkenden Prinzip der organischen Körper, dem »Archeus«, beeinflusst wird, um auf die Materie in gerichteter Weise einzuwirken.[107] Im Prozess der Alkoholgärung betrachtet van Helmont besonders die Ausscheidung der Kohlensäure und erklärt sie analog zum Aufgehen einer Saat (»imago fermenti impregnat massam semine«).[108] Im 19. Jahrhundert spielt der Begriff ›Ferment‹ im Zusammenhang mit Theorien der Gärung eine Rolle: Der Bodensatz in gärenden Flüssigkeiten wird mit diesem Ausdruck belegt.[109] Nachdem man diesem Bodensatz eine wichtige kausale Rolle im Gärungsprozess zuerkennt, wird die Bezeichnung auch auf chemische Agentien von Lebewesen in anderen Zusammenhängen übertragen. M. Traube, der anders als sein Lehrer J. Liebig die (richtige) Theorie vertritt, dass der Gärungsprozess sich unter Beteiligung von Lebewesen (Pilzen) vollzieht, (»vegetative Gährungstheorie«) behauptet 1877: »Die Fermente sind nicht, wie Liebig annahm, in Zersetzung begriffene Körper […], sondern es sind den Eiweisskörpern nahestehende chemische Verbindungen, die […] eine bestimmte chemische Zusammensetzung besitzen und durch Aeusserung bestimmter chemischer Affinitäten Veränderungen in anderen Körpern hervorrufen. […] Fermente sind Ursachen der wichtigsten vital-chemischen Processe und zwar nicht nur in den niederen, sondern auch in den höheren Organismen«.[110]

Nach Kühne sind die Enzyme im Gegensatz zu den Fermenten im engeren Sinne an die lebende biologische Zelle gebunden. Diese Unterscheidung zwi-

schen Enzymen und Fermenten wird jedoch hinfällig, nachdem E. Buchner 1897 nachweist, dass auch ein zellfreier Hefepresssaft eine Gärung bewirken kann und dass dafür ein bestimmtes Protein, die *Zymase*, verantwortlich ist.[111] Diese Entdeckung wird als die Lösung des Enzymbegriffs aus der Zellbiologie und als wesentlicher Beitrag zur Begründung der Biochemie gewertet.

G. Bertrand stellt 1897 fest, dass einige Enzyme für ihre Aktivität auf die Anwesenheit von Metallen angewiesen sind; er nennt die Eisenanteile in den Enzymen *Ko-Fermente* (»co-ferments«).[112] Später, u.a. unter dem Einfluss der Entdeckung von A. Harden, dass zellfreie Fermentationen auf Phosphat und einen organischen Kofaktor angewiesen sind, verbreitet sich der Ausdruck *Ko-Enzym*.[113]

Biophysik

Der Ausdruck ›Biophysik‹ erscheint vereinzelt in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, so 1828 bei A. Henschel zur Kennzeichnung der »materialistischen Lebensansicht« des Physiologen J.C. Reil.[114] In einem Fremdwörterbuch wird das Wort 1870 allgemein als »Lebensorganismenlehre« erläutert.[115] Diese letzte Verwendung ist wahrscheinlich durch E. Haeckel beeinflusst, der 1866 als alternative Bezeichnung für die Physiologie die Formulierung »organische oder biologische Physik (Biodynamik)« verwendet.[116] Vereinzelt ist seit Beginn des 19. Jahrhunderts auch von der ***Zoophysik*** die Rede (Anonymus 1801).[117] Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck ›Biophysik‹ nur gelegentlich, meist zusammen mit ›Biochemie‹.[118]

In zunehmend terminologischer Verwendung wird das Wort an der Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert gebräuchlich. K. Pearson schlägt die Bezeichnung 1892 für einen Wissenschaftszweig vor, der sich um den Nachweis bemüht, dass auch die Tatsachen der Biologie auf besonderen physikalischen Gesetzen beruhen (»branch of science which endeavours to show that the facts of Biology [...] constitute particular cases of general physical laws«).[119] Erste Veröffentlichungen zur Biophysik erscheinen in den ersten Jahren des neuen Jahrhunderts.[120]

Institutionelle Etablierung erfährt das Fach in den 1930er Jahren. In Frankfurt am Main wird 1937 das ›Kaiser-Wilhelm-Institut für Biophysik‹ gegründet (seit 1948 ›Max-Planck-Institut für Biophysik‹). Der Vorgänger dieser Einrichtung ist das 1921 von F. Dessauer gegründete ›Institut für medizinische Physik‹. B. Rajewsky, einer der Schüler Dessauers, der sich wie dieser v.a. mit der Anwendung der Strahlenphysik in der Biologie und Physik beschäftigt, wird der erste Präsident des Biophysik-Instituts in Frankfurt.[121] Die Forschungen des Instituts konzentrieren sich bis nach dem Zweiten Weltkrieg auf die Auswirkungen von Strahlungen auf biologische Objekte. Zur Ausrüstung des Instituts zählen ein Elektronenbeschleuniger und eines der ersten Elektronenmikroskope. Seit den 1960er Jahren verlagert sich der Forschungsschwerpunkt auf die Untersuchung des Stofftransports über natürliche und künstliche Membranen.

Die Biophysik ist weniger durch die Einheitlichkeit ihres Gegenstandes ausgezeichnet als durch die Verwendung bestimmter Verfahren und Techniken. Sie kann daher eher als eine Hilfswissenschaft der Biologie denn als eigene Subdisziplin angesehen werden.[122]

Nachweise

1 Weaver, W. (1938). The natural sciences. Rep. Rockefeller Found. 1938, 203-225; vgl. ders. (1970). Molecular biology: origin of the term. Science 170, 591-592; Kay, L.E. (1993). The Molecular Vision of Life. Caltech, the Rockefeller Foundation, and the Rise of the New Biology: 48f.
2 Astbury, W.T. (1940). Protein and virus studies in relation to the problem of the gene. Int. Conf. Genet. 7, 49-51.
3 Vgl. Olby, R. (1990). The molecular revolution in biology. In: Olby, R. et al. (eds.). Companion to the History of Modern Science, 503-520.
4 Rheinberger, H.-J. (1992). Experiment, Differenz, Schrift. Zur Geschichte epistemischer Dinge; ders. (1997). Toward a History of Epistemic Things: 31.
5 Rheinberger, H.-J. (1999). Die Evolution des Genbegriffs: Fragmente aus der Perspektive der Molekularbiologie. In: Junker, T. & Engels, E.-M. (Hg.). Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie 1930-1950, 323-341: 327.
6 Burian, R.M. (1996). Underappreciated pathways toward molecular genetics as illustrated by Jean Brachet's cytochemical embryology. In: Sarkar, S. (ed.). The Philosophy and History of Molecular Biology. New Perspectives, 67-85: 67.
7 Kay (1993): 5.
8 Rheinberger, H.-J. (1998). Kurze Geschichte der Molekularbiologie. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 642-663: 661.
9 Vgl. Schaffner, K. (1974). The peripherality of reductionism in the development of molecular biology. J. Hist. Biol. 7, 111-139.
10 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 219f.
11 Nägeli, C. & Schwendener, S. (1865/77). Das Mikroskop: 424.
12 Ambronn, H. (1910). Über das optische Verhalten und

die Struktur der Tonerdefasern. Kolloid-Z. 6, 1.
13 Scherrer, P. (1920). Bestimmung der inneren Struktur und der Größe von Kolloidteilchen mittels Röntgenstrahlen. In: Zsigmondy, R. (Hg.). Kolloidchemie, 387-409.
14 Staudinger, H. (1932). Die hochmolekularen organischen Verbindungen: Kautschuk und Zellulose.
15 Vgl. Frey-Wyssling, A. (1964). Frühgeschichte und Ergebnisse der submikroskopischen Morphologie. Mikroskopie 19, 2-12.
16 Caspersson, T. & Schultz, J. (1938). Nucleic acid metabolism of the chromosomes in relation to gene reproduction. Nature 142, 294-295: 295.
17 Vgl. z.B. Avery, D.T., MacLeod, C.M. & McCarty, M. (1944). Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. Jour. Exp. Med. 79, 137-158.
18 Hershey, A.D. & Chase, M. (1952). Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. J. gen. Physiol. 36, 39-56.
19 Watson, J.D. & Crick, F. (1953). Molecular structure for deoxyribonucleic acids. Nature 171, 737-738; vgl. Watson, J.D. & Tooze, J. (1981). The DNA Story. A Documentary History of Gene Cloning; Tiley, N. (1983). Discovering DNA. Meditations on Genetics and a History of the Science; Kay, L.E. (2000). Who wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code.
20 Sanger, F. (1952). The arrangement of amino acids in proteins. Adv. Prot. Chem. 7, 1-67.
21 Dounce, A.L. (1952). Duplicating mechanisms for peptide chain and nucleic acid synthesis. Enzymologia 15, 251-258; Gamow, G. (1954). Possible relation between deoxyribonucleic acid and protein structure. Nature 173, 318.
22 Vgl. Watson, J. (1980). The Double Helix: 90.
23 Crick, F.H.C. (1958). On protein synthesis. Symp. Soc. Exp. Biol. 12, 138-163: 153; vgl. auch Dawkins, R. (2004). Extended phenotype – but not too extended. A reply to Laland, Turner and Jablonka. Biol. Philos. 19, 377-396.
24 Jacob, F. & Monod, J. (1961). On the regulation of gene activity. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 26, 193-211: 193.
25 Ames, B.N. & Hartman, P.E. (1963). The histidine operon. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 28, 349-356: 352.
26 Vgl. Gamow (1954): 318.
27 Pardee, A.B., Jacob, F. & Monod, J. (1958). Sur l'expression et le rôle des allèles 'inductible' et 'constitutif' dans la synthèse de la β-galactosidase chez les zygotes d'*Escherichia coli*. Comp. Rend. Acad. Sci. 246, 3125-3128: 3127.
28 Brenner, S., Jacob, F. & Meselson, M. (1961). An unstable intermediate carrying information from genes to ribosomes for protein synthesis. Nature 190, 576-581: 577.
29 Vgl. Judson, H.F. (1979). The Eighth Day of Creation: 473; Rheinberger, H.-J. (1998). Kurze Geschichte der Molekularbiologie. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 642-663: 657-659.
30 Mullis, K.F., Faloona, F., Scharf, S., Saiki, R., Horn, G. & Ehrlich, H. (1986). Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 51, 263-273.
31 Gershon, D. (1997). Bioinformatics in a post-genomics age. Nature 389, 417; Abbott, A. (1999). A post-genomic challenge: learning to read patterns of protein synthesis. Nature 402, 715-720; Rheinberger, H.-J. (ed.) (1999). Post-genomics? Historical, techno-epistemic and cultural aspects of genomic projects (Preprint).
32 Commoner, B. (1964). Roles of deoxyribonucleic acid in inheritance. Nature 202, 960-968: 968; vgl. Anonymus (1968). Central dogma, right or wrong? Nature 218, 317.
33 Wilkins, M.R. et al. (1995). Progress with proteome projects: why all proteins expressed by a genome should be identified and how to do it. Biotech. Gen. Eng. Rev. 13, 19-50; vgl. Wasinger, V.C. et al (1995). Progress with gene product mapping of the Mollicutes: *Mycoplasma genitalium*. Electrophores. 16, 1090-1094: 1090; Kahn, P. (1995). From genome to proteome: looking at a cell's proteins. Science 270, 369-370.
34 James, P. (1997). Protein identification in the post-genome era: The rapid rise of proteomics. Quart. Rev. Biophys. 30, 279-332.
35 Gierer, A. (2002). Holistic biology – back on stage? Comments on post-genomics in historical perspective. Philos. nat. 39, 25-44.
36 Rheinberger, H.-J. (2002). Nachwort. In: Jacob, F., Die Logik des Lebendigen (Frankfurt/M. 2002), 345-354: 353.
37 Dixon, M. (1939). Biological oxidations and reductions. Ann. Rev. Biochem. 8, 1-36: 27; Krebs, H.A. (1940). The citric acid cycle. Biochem. J. 34, 460-463; Foster, J.W. et al. (1941). Radioactive carbon as an indicator of carbon dioxide utilization. VII. The assimilation of carbon dioxide by molds. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 27, 590-596: 595.
38 Krebs, H.A. & Johnson, W.A. (1937). The role of citric acid in intermediate metabolism in animal tissue. Enzymologia 4, 148-156; vgl. Krebs, H.A. (1946). Cyclic processes in living matter. Enzymologia 12, 88-100.
39 Racker, E. (1957). The reductive pentose phosphate cycle, I. Phosphoribulokinase and ribulose diphosphate carboxylase. Arch Biochem Biophys. 69, 300-310.
40 Calvin, M. (1956). The photosynthetic carbon cycle. J. Amer. Chem. Soc. 78, 1895-1915; vgl. Wilson, A.T. & Calvin, M. (1955). The photosynthetic cycle. CO_2 dependent transients. J. Amer. Chem. Soc. 77, 5948-5957; Bassham, J.A. et al. (1956). Intermediates in the photosynthetic cycle. Biochim. Biophys. Acta 21, 376-378.
41 Lépine, R. & Barral (1891). De la glycolyse hématique apparente et réelle, et sur une méthode rapide et exacte de la dosage du glycogène du sang. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 112, 1414-1416; vgl. dies. (1891). Sur la destruction du sucre dans le sang in vitro. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 112, 146-148: 147: »ferment glycolytique«.
42 Tate, W. (1892). Hematic glycolysis. Estimation of glycogen in the blood [Abstract von Lépine & Barral]. J. Chem. Soc. 62(1), 89.
43 Embden, G., Deuticke, H.J. & Kraft, G. (1933). Über die intermediären Vorgänge bei der Glykolyse in der Muskulatur. Klin. Wochenschr. 12, 213-215; Parnas, J.K. (1938). Über die enzymatischen Phosphorylierungen in der alkoholischen Gärung und in der Muskelglykogenolyse. Enzymol.

5, 166-184.
44 Engelhardt, V.A. (1930). Ortho- und Pyrophosphat im aeroben und anaeroben Stoffwechsel der Blutzellen. Biochem. Z. 227, 16-38; ders. (1932). Die Beziehungen zwischen Atmung und Pyrophosphatumsatz in Vogelerythrocyten. Biochem. Z. 251, 343-368.
45 Lohmann, K. (1929). Über die Pyrophosphatfraktion im Muskel. Naturwiss. 17, 624-625: 624.
46 Stephenson, M. (1930/39). Bacterial Metabolism: 80.
47 Lynen, F. & Reichert, E. (1951). Zur chemischen Struktur der „aktivierten Essigsäure". Angew. Chemie 63, 47-48: 47.
48 Lynen, F. & Ochoa, S. (1953). Enzymes of fatty acid metabolism. Biochim. Biophys. Acta 12, 299-314: 299.
49 Knoop, F. (1904). Der Abbau aromatischer Fettsäuren im Tierkörper. Beitr. Chem. Physiol. Pathol. 6, 150-162.
50 Leloir, L.F. & Muñoz, J.M. (1939). Fatty acid oxidation in liver. Biochem. J. 33, 734-746.
51 Braunstein, A.E. & Kritzmann, M.G. (1937). Über den Ab- und Aufbau von Aminosäuren durch Umaminierung. Enzymologia 2,129-140.
52 Lipmann, F. (1941). Metabolic generation and utilization of phosphate bond energy. Adv. Enzymol. 1, 99-162.
53 Lenhossék, J. (1824). Praktische Bemerkungen über die ausgezeichnete Wirkung der Atropa Belladonna in dynamischen Krankheiten des Ganglien-Systems und seiner Halbleiter, vorzüglich in den Affectionen der Zwerchfell- und Lungen- Magen-Nerven. Beobachtungen und Abhandlungen aus dem Gebiete der gesammten praktischen Heilkunde 4, 349-410: 355.
54 Henschel, A.W.E. (1828). Georg Ernst Stahl und Friedrich Hoffmann, von ihrem wissenschaftlich medizinischen Standpunkte aus verglichen und gewürdigt (Eine Vorlesung, gehalten in der medizinischen Section der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur am 7. März 1823). Zeitschrift für Natur- und Heilkunde 5, 251-293: 291; Tott, C.A. (1834). Morbus. In: Encyklopädie der gesammten medicinischen und chirurgischen Praxis, Bd. 2, 243-250: 246.
55 Kletzinsky, V. (1858). Compendium der Biochemie: 1.
56 a.a.O.: 2.
57 a.a.O.: V; 2.
58 Hoppe-Seyler, F. (1877). Vorwort. Z. physiol. Chem. 1: 1.
59 Feldmann, B. (1732). Dissertatio physico-medico inauguralis sistens comparationem plantarum et animalium: 24 (§30).
60 Juch, C.W. (1800). Ideen zu einer Zoochemie; angekündigt in: Allgemeines Journal der Chemie 3 (1799): 460; Allgemeine Literatur-Zeitung 4 (1799): 787f.; Runge, F.F. (1824). Der Todesprozeß im Blute: ein einleitender Grundriß in die Vorlesungen über Physiologie und Zoochemie; Simon, J.F. (1842). Physiologische und pathologische Anthropochemie mit besonderer Berücksichtigung der eigentlichen Zoochemie; Heintz, W.H. (1853). Lehrbuch der Zoochemie.
61 Fourcroy, A.F. de (1782). Leçons élémentaires d'histoire naturelle et de chimie: xxi; 7.
62 Anonymus (1782). Prospectus d'une Encyclopedie methodique. The Monthly Review 66, 514-518: 515; Anonymus (1799). Remarks on the practical ulitity of galvanism. Medical and Physical Journal 1, 53-54: 53; Johnson, W.B. (1803). History of the Progress and Present State of Animal Chemistry.
63 Anonymus (1803). Einige Nachricht von andern Arbeiten Proust's aus der Pflanzen- und Thierchemie. Annalen der Physik 15, 296-297; Berzelius, J.J. (1806-08). Föreläsningar i djurkemien [Vorlesungen über Thierchemie]. 2 Bde.; ders. (1831). Lehrbuch der Thier-Chemie; Liebig, J. von (1842). Die Thierchemie oder die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie; vgl. auch Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, nebst Vermuthungen über den chemischen Process des Lebens in der Thier- und Pflanzenwelt.
64 Naumburg, J.S. (1799). Ankündigung zwey neuer botanischer Journale, zu deren Unterstützung durch Mitarbeitung der Herausgeber zugleich alle Naturforscher und wahre Botaniker auffordert. Medicinisch-chirurgische Zeitung 1, 77-80: 80; auch in: Ökonomisch-botanisches Gartenjournal 2, 154-158: 157; Martini (1804). [Rez. Pallas, P.S. (1803). Illustrationes Plantarum]. Intelligenzblatt der Jenaischen allgemeinen Literatur-Zeitung 1 (Nr. 77), 638-639: 638; Carus, C.G. (1811). Specimen biologiae generalis: 17; Runge, F. (1820-21). Neuere phytochemische Entdeckungen zur Begründung einer wissenschaftlichen Phytochemie; Döbereiner, J.W. (1822). Zur pneumatischen Phytochemie; Claus, K. (1837). Grundzüge der analytischen Phytochemie; Rochleder, F. (1847). Beiträge zur Phytochemie.
65 Fourcroy (1782): xii; Hassenfratz (1791). [Rez. Gmelin, J.-F. (1789). Grundriss der allgemeinen Chemie]. Annales de chimie 9, 102-103: 102; Senebier, J. (1800). Physiologie végétale: 219.
66 Ecker, J.A. (Übers.) (1799). Pinel, P., Philosophische Nosographie oder Anwendung der analytischen Methode in der Arzneikunde, Bd. 2: 346; Anonymus (1804). [Sach- und Namensregister]. Annalen der Physik 18, 511; J.A. (1815). [Rez. Davy, H. (1814). Elemente des chemischen Theils der Naturwissenschaft (Übers.)]. Jenaische allgemeine Literatur-Zeitung 1, 433-452: 434; Meißner, W. (1819). Ueber ein neues Pflanzenalkali (Alkaloid). Journal für Chemie und Physik 25, 377-381: 381; Grabner, L. (1838). Physik, unorganische Chemie, Pflanzenchemie; Weinlig, C.A. (1839). Die Pflanzenchemie. Ein Handbuch für Aerzte und Apotheker; auch schon Gmelin, J.-F. (1789). Grundriss der allgemeinen Chemie?
67 Huenefeld, F.L. (1826-27). Physiologische Chemie des menschlichen Organismus; Geubel, H.K. (1845). Die physiologische Chemie der Pflanzen mit Rücksicht auf Agricultur; Hoppe-Seyler, E.F. (1877). Physiologische Chemie; ders. (Hg.). Zeitschrift für physiologische Chemie (Straßburg) 1.1877-
68 Weigel, C.E. (1777). Grundriß der reinen und angewandten Chemie, Bd. 1: 393.
69 Thouvenel, P. (1780). Mémoire chimique et medicale sur la nature, les usages et les effets de l'air et de les aires, des alimens et des médicamens relativement a l'économie animale: 13; Baumes, J.B.T. (1798). Essai d'un système chimique de la science de l'homme: 9; Richerand, A. (1811). Nouveaux élémens de physiologie: 465.

70 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort: 95.
71 Berzelius (1806); übersetzt nach Nordenskiöld, E.N. (1921-24). Biologiens Historia (dt. Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 376f.
72 Magendie, F. (1816). Sur les propriétés nutritives des substances qui ne contiennent pas d'azote. Ann. Chim. Phys. 3, 66-77.
73 Prout, W. (1827). On the ultimate composition of simple alimentary substances, with some preliminary remarks on the analysis of organised bodies in general. Philos. Trans. Roy. Soc. 117, 355-388: 357.
74 Tiedemann, F. & Gmelin, L. (1826-27). Die Verdauung nach Versuchen.
75 Wöhler, F. (1828). Über künstliche Bildung des Harnstoffs. Ann. Physik Chemie 12, 253-256.
76 Hofmann, K.B. (1876/78). Lehrbuch der Zoochemie: viii.
77 Florkin, M. (ed.) (1972). A History of Biochemistry, vol. I, 1-17; Höxtermann, E. (1998). Physiologie und Biochemie der Pflanzen. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 499-536: 514.
78 Vgl. Kohler, R.E. Jr. (1973). The enzyme theory and the origin of biochemistry. Isis 64, 181-196.
79 Biochemisches Centralblatt (Leipzig) 1.1902-4.1906; Ergebnisse der Physiologie, Abt. Biochemie (Wiesbaden) 1.1902-3.1904; Beiträge zur chemischen Physiologie und Pathologie, Zeitschrift für die gesamte Biochemie (Braunschweig) 1.1903-11.1908; Journal of Biological Chemistry (New York) 1.1905-; Biochemical Journal (Liverpool) 1.1906-; Biochemische Zeitschrift (Berlin) 1.1906-.
80 Vgl. Kohler (1973).
81 Vgl. Loeb, J. (1924). Proteins and the Theory of Colloidal Behavior: 1-24; Mazumdar, P. (1974). The antigen-antibody reaction and the physics and chemistry of life. Bull. Hist. Med. 48, 1-21.
82 Graham, T. (1860). Liquid diffusion applied to analysis [Abstract] Proc. Roy. Soc. London 11, 243-247: 243; ders. (1861). Liquid diffusion applied to analysis Philos. Trans. Roy. Soc. London 151, 183-224: 184; Spencer, H. (1862/75). First Principles: xiii (§101).
83 Vgl. Kohler, R.E. Jr. (1975). The history of biochemistry: a survey. J. Hist. Biol. 8, 275-318: 291.
84 Staudinger, H. (1924). Über die Konstitution des Kautschuks (6. Mitteilung). Chem. Ber. 57, 1203-1208: 1206; vgl. Davis, C.C. (1924). Chem. Abstr. 18: 3490; vgl. Edsall, J.T. (1962). Proteins as macromolecules: an essay on the development of the macromolecular concept and some of its vicissitudes. Arch. Biochem. Biophys. Suppl. 1, 12-20.
85 Stoney, G.J. (1886). Rep. Brit. Assoc. Advancem. Sci. 1885: 989 (nach OED).
86 Pflüger, E. (1875). Beiträge zur Lehre von der Respiration, I. Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Arch. Physiol. 10, 251-367: 307.
87 Vgl. Kohler (1975): 292.
88 Aristoteles, De longaevitate 467a3; Problemata 935b20.
89 Chevreul, M.E. (1813). Recherches chimiques sur plusieurs corps gras, et particulièrement sur leurs combinaisons avec les alcalis. Ann. Mus. Hist. Nat. Paris 20, 313-336.
90 Vgl. Vickery, H.B. (1950). The origin of the word protein. Yale J. Biol. Med. 22, 387-393.
91 Vgl. Glas, E. (1999). The evolution of a scientific concept. J. Gen. Philos. Sci. 30, 37-58.
92 Mulder, G.J. (1838). Sur la composition de quelques substances animales. Bull. Sci. Phys. Nat. Néerl. 1838, 105-124: 111; vgl. ders. (1838). Over Proteine en hare Verbindingen en Ontledingsproducten. Natuur- en scheikundig Arch. 6, 87-162.
93 Liebig, J. von (1842). Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie: 107f.
94 Fischer, E. (1902). Über die Hydrolyse der Proteinstoffe. Chemiker-Zeitung 26, 939-940; Hofmeister, F. (1902). Über Bau und Gruppierung der Eiweisskörper. Ergeb. Physiol. 1, 759-802; ders. (1902). Ueber den Bau des Eiweißmoleküls. Naturwiss. Rundsch. 17, 529-533; 545-549; vgl. Fruton, J.S. (1985). Contrasts in scientific style. Emil Fischer and Franz Hofmeister: their research groups and their theory of protein structure. Proc. Amer. Philos. Soc. 129, 313-370.
95 Fischer (1902): 940.
96 Vgl. J. Physiol. 35 (1907): xviii.
97 Krünitz, J.G. (1773). Acer. In: Ökonomisch-technische Encyklopädie, Bd. 1, 238-254: 249; ders. (1851). Verdauung. In: Ökonomisch-technische Encyklopädie, Bd. 205, 225-400: 244ff.; Rees, G.O. (1852). Ueber Nierenkrankheiten mit eiweißhaltigem Urin. (Morbus Brightii); Piotrowski, G. von (1857). Eine neue Reaction auf Eiweisskörper und ihre näheren Abkömmlinge; Frankiewicz, F. (1875). Ueber die Bildung des Indols aus dem Eiweiss bei der Pankreasverdauung.
98 Meinecke, J.L.G. (1817). Die chemische Meßkunst, Bd. 2. Erläuterungen zur chemischen Meßkunst: 150; Geiger, P.L. (1824). Handbuch der Pharmacie, Bd. 1: 808.
99 Schmidt, C. (1844). Ueber Pflanzenschleim und Bassorin. Annalen der Chemie und Pharmacie 51, 29-62: 30.
100 Prout, W. (1831). Observations on the application of chemistry to physiology, pathology, and practice. Lond. Med. Gaz. 8, 321-327: 321; vgl. ders. (1827). On the ultimate composition of simple alimentary substances; with some preliminary remarks on the analysis of organized bodies in general. Philos. Trans. Roy. Soc. London 117: 357.
101 Richter, V. von (1876/91). Chemie der Kohlenstoffverbindungen oder Organische Chemie: 550; vgl. 532.
102 Richter, V. von (1876/80). Chemie der Kohlenstoffverbindungen oder Organische Chemie: 465.
103 Miescher, J. (1871). Über die chemische Zusammensetzung der Eiterzellen. In: Hoppe-Seyler, F. (Hg.). Medicinisch-chemische Untersuchungen, Heft 4, 441-460.
104 Altmann, R. (1889). Ueber Nucleïnsäuren. Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiologische Abteilung 1889, 524-536.
105 Kühne, W. (1878). Ueber das Trypsin (Enzym des Pankreas). Verh. Naturhist.-medicin. Ver. Heidelberg 1, 194-198.
106 Vergil (1. Jh. v. Chr.). Georgica 3, 380; Celsus (1. Jh. n. Chr.). 2, 28; Columella (1. Jh. n. Chr.). De re rustica 3, 11, 3; Plinius (1. Jh. n. Chr.). Naturalis historia 31, 112.
107 Helmont, J.B. van (1648). Ortus medicinae; vgl. Pa-

gel, W. (1944). The Religious and Philosophical Aspects of van Helmont's Science and Medicine; Ballauff, T. (1954). Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie, Bd. I: 193.

108 van Helmont (1648):112 (§7); vgl. Pagel, W. (1982). Jean Baptista van Helmont: 79-87.

109 Vgl. Höxtermann, E. (2007). Der Stoffwechsel: die Chemie des Lebens – Zur Geschichte der Biochemie. In: ders. & Hilger, H.H. (Hg.). Lebenswissen. Eine Einführung in die Geschichte der Biologie, 143-177: 153.

110 Traube, M. (1877). Die chemische Theorie der Fermentwirkungen und der Chemismus der Respiration. Ber. Deutsch. Chem. Ges. 10, 1984-1992: 1984f.

111 Buchner, E. (1897). Alkoholische Gärung ohne Hefezellen (Vorläufige Mitteilung). Ber. Deutsch. Chem. Ges. 30, 114-124; vgl. Kohler, R.E. Jr. (1971). The background of Eduard Buchner's discovery of cell-free-fermentation. J. Hist. Biol. 4, 35-61; ders. (1972). The reception of Eduard Buchner's discovery of cell-free fermentation. J. Hist. Biol. 5, 327-353.

112 Bertrand, G. (1897). Sur l'intervention du manganèse dans les oxydations provoquées par la laccase. Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 124, 1032-1035: 1035.

113 Vgl. Kohler, R.E. (1974). The background of Arthur Harden's discovery of coenzyme. Bull. Hist. Med. 48, 22-40.

114 Henschel, A. (1828). Georg Ernst Stahl und Friedrich Hoffmann, von ihrem wissenschaftlich medizinischen Standpunkte aus verglichen und gewürdigt. Zeitschrift für Natur- und Heilkunde 5, 251-293: 291.

115 Kaltschmidt, J.H. (1843/70). Neuestes und vollständigstes Fremdwörterbuch: 114.

116 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 18.

117 Anonymus (1801). [Rez. Juch, C.W. (1800). Ideen zu einer Zoochemie, systematisch dargestellt]. Litteratur-Zeitung (hg. v. J.G. Meusel) 6 (Nr. 135, Juli 1801), 1073-1077: 1077; Geiger, P.L. (1827). [Zwischenüberschrift]. Magazin für Pharmacie und die dahin einschlagenden Wissenschaften 18: 288; Bronn, H.G. (1850). Allgemeine Zoologie: 2; Schlossberger, J. (1858). [Rez. Lehmann, C.G. (1858). Handbuch der Chemie, Bd. 8. Zoochemie]. Kritische Zeitschrift für Chemie, Physik und Mathematik 1858, 273-281; 337-342: 279; Marwedel, E. (1889). Conscious Motherhood, part 2: 552: »zoophysics«; Prochnow, O. (1907). Die Lautapparate der Insekten: ein Beitrag zur Zoophysik und Deszendenz-Theorie.

118 Preyer, W. (1878). Ueber den Lebensbegriff. Kosmos 2, 204-217: 209.

119 Pearson, K. (1892). The Grammar of Science: 470.

120 Ergebnisse der Physiologie, Abt. Biophysik und Psychophysik (Wiesbaden) 1.1902-3.1904; d'Arsonval, A. (1903). Traité de physiqe biologique; Zentralblatt für Biochemie und Biophysik (Berlin) 1.1910-; Oppenheimer, C. (1919). Biophysik.

121 Vgl. Rajewsky, B. (1948-49). Biophysik, 2 Bde.

122 Vgl. auch Keller, E.F. (1990). Physics and the emergence of molecular biology: a history of cognitive and political synergy. J. Hist. Biol. 23, 389-409.

Literatur

Teich, M. (1965). On the historical foundations of modern biochemistry. Clio Medica 1, 44-57.

Cairns, J., Stent, G.S. & Watson, J.D. (eds.) (1966). Phage and the Origins of Molecular Biology.

Teich, M. & Needham, D.M. (eds.). A Documentary History of Biochemistry 1770-1940.

Needham, J. (ed.) (1970). The Chemistry of Life. Eight Lectures on the History of Biochemistry.

Fruton, J.S. (1972). Molecules and Life. Historical Essays on the Interplay of Chemistry and Biology.

Florkin, M. (ed.) (1972-86). A History of Biochemistry.

Kohler, R.E. Jr. (1973). The enzyme theory and the origin of biochemistry. Isis 64, 181-196.

Leicester, H.M. (1974). Development of Biochemical Concepts from Ancient to Modern Times.

Kohler, R.E. Jr. (1975). The history of biochemistry: a survey. J. Hist. Biol. 8, 275-318.

Hickel, E. (Hg.) (1989). Biochemische Forschung im 19. Jahrhundert.

Kay, L.E. (1993). The Molecular Vision of Life. Caltech, the Rockefeller Foundation, and the Rise of the New Biology.

Morange, M. (1994). Histoire de la biologie moléculaire.

Hausmann, R. (1995). ... und wollen versuchen, das Leben zu verstehen ... Betrachtungen zur Geschichte der Molekularbiologie.

Sarkar, S. (ed.) (1996). The Philosophy and History of Molecular Biology. New Perspectives.

Rheinberger, H.-J. (1998). Kurze Geschichte der Molekularbiologie. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 642-663.

Hunter, G.K. (2000). Vital Forces. The Discovery of the Molecular Basis of Life.

Chadarevian, S. de (2002). Designs for Life. Molecular Biology after World War II.

Brandt, C. (2004). Metapher und Experiment. Von der Virusforschung zum genetischen Code.

Ronsin, C. (2005). L'histoire de la biologie moléculaire. Pionniers et héros.

Morphologie

Der Terminus ›Morphologie‹ wird von J.W. von Goethe geprägt. In seinen Tagebüchern und Briefen verwendet er den Ausdruck seit dem September 1796.[1] Er definiert ihn als »Lehre von der Gestalt der Bildung und Umbildung der organischen Körper«.[2] Veröffentlicht wird der Text mit dieser Passage erst 1817. Wohl unabhängig von Goethe erfolgt daher die Begriffsprägung durch K.F. Burdach im Jahr 1800. Burdach versteht unter der »Morphologie des Menschen« die »Lehre von der Form des menschlichen Körpers«.[3]

Goethes Begründung der Morphologie

Goethe beschreibt die Morphologie als eine »Hülfswissenschaft der Physiologie«[4], insofern diese es allgemein mit der Analyse eines Ganzen in der Natur zu tun habe. Weil die Morphologie »nur darstellen und nicht erklären will«, sei sie von den anderen Hilfswissenschaften der Physiologie, insbesondere der Physik und der Chemie, unterschieden. Im Gegensatz zu diesen allgemeinen Lehren werde die Morphologie »durch ihre Beschränkung eigentlich nur zur besondern Lehre«[5]. In ihr soll offenbar die Anwendung der allgemeinen »Kraft- und Ortsverhältnisse« der Physik und der »Stoff- und Mischungsverhältnisse« der Chemie auf einen besonderen Körper dargestellt werden. Weil die *Erklärung* auf die Prinzipien von Physik und Chemie verweisen, ist in der Morphologie also nur eine *Beschreibung* eines besonderen, gestalteten Körpers gegeben. Goethe sieht die Morphologie auch nicht im Kontrast zu der auf Sektionen beruhenden Anatomie, sondern versteht sie als eine Lehre, die selbst auf der Anatomie und Zootomie aufbaut. Und auch der Physiologie setzt Goethe die Morphologie nicht streng entgegen, denn auch die Morphologie ist für ihn nicht allein eine Lehre der (statischen) Gestalten, sondern auch der dynamischen Verhältnisse der Metamorphose, d.h. der Umwandlung der organischen Formen (↑Metamorphose; Typus).

Goethes Sprache in seinen morphologischen Schriften weist einige Besonderheiten auf: Bemerkenswert ist einerseits sein Verzicht auf die Verwendung einer strengen Terminologie. Statt terminologischer Wendungen gebraucht er für die gleiche, seinem Verständnis nach sich ständig wandelnde Sache häufig verschiedene Worte (»Synonymvariation«). Dieser »Variationsstil« ermöglicht ihm, die Sache von verschiedener Seite zu beleuchten und zu umkreisen, und sie damit in gewisser Weise offen zu lassen, statt sie zu fixieren.[6] Außerdem ist für Goethes Sprache in diesem Zusammenhang kennzeichnend, dass er die morphologischen Dinge häufig nicht mittels intrinsischer Merkmale benennt, sondern relationale Bestimmungen vornimmt, ein morphologisches Element also unter Bezug auf andere benennt (z.B. verwendet er in seinen botanischen Studien viel die Ausdrücke ›Teil‹ und ›Organ‹).[7] In die Morphologie ist also mit Goethes beschreibender Sprache immer schon ein Bezug zu dem Ganzen des Organismus hergestellt. Die Morphologie ist ausgerichtet auf eine Analyse funktionaler Aspekte des Zusammenwirkens der Teile im Ganzen des Organismus. Abgelehnt wird in der morphologischen Perspektive also die Interpretation der Organismen als bloße Aggregate von Teilen, die frei miteinander kombiniert werden können, und betont wird die wechselseitige Abhängigkeit der Teile und die Geschlossenheit des gesamten Systems des Organismus (die »Korrelation der Teile«; s.u.).

Über die Botanik und Zoologie hinausgehend, ist das Konzept der Morphologie bei Goethe auch auf die anorganische Natur auszuweiten. Was Goethe im Auge hat, ist insgesamt eine Morphologienlehre der

Die Morphologie ist die biologische Teildisziplin, die von den Gestalten und (äußeren) Formen der Organismen handelt.

Symmetrie (Pascal ca. 1662) *642*
Korrelation (La Mettrie 1751) *639*
Formbildung (Herz 1782) *638*
Morphologie (Goethe ca. 1796) *624*
deskriptive Anatomie (Anonymus 1798) *635*
Kormus (Willdenow 1802) *647*
Morphografie (Burdach 1810) *631*
bilaterale Symmetrie (Schlegel 1827) *643*
physiologische Morphologie (Purkinje 1833) *636*
Funktionsanatomie (Anonymus 1836) *635*
Phyton (Gaudichaud 1841) *646*
Morphogenese (Lotze 1842) *638*
theoretische Morphologie (Hooker 1849) *638*
Biostatik (Walser 1850) *628*
Antimer (Haeckel 1866) *646*
Epimer (Haeckel 1866) *646*
Metamer (Haeckel 1866) *646*
Paramer (Haeckel 1866) *646*
Bilateria (Haeckel 1874) *643*
idealistische Morphologie (Goebel 1893) *632*
Funktionsmorphologie (Anonymus 1899) *634*
evolutionäre Morphologie (Anonymus 1900) *638*
dynamische Morphologie (Naef 1913) *636*
Konstruktionsmorphologie (Weber 1954) *636*
Morphometrik (Stower, Davies & Jones 1960) *639*
Modul (Harper & White 1974) *647*
Morphoraum (McGhee 1980) *639*
rationale Morphologie (Webster & Goodwin 1982) *634*
Kohärenzmorphologie (Richter 2007) *637*

Natur.[8] Auch für die Gestalt der Mineralien ließe sich daher mit Goethe eine Morphologie formulieren.[9]

Goethes »Gesetze des organischen Typus«

Obwohl Goethe in der Morphologie den Schwerpunkt auf einen beschreibenden Ansatz legt, versucht er es doch, diese Lehre als eine Gesetzeswissenschaft zu etablieren. So ist er der Auffassung, in der »Metamorphose der Pflanzen« sei die Grundlage einer Physiologie der Formbildung gegeben, von der Goethe sagt: »Sie zeigt uns die Gesetze wornach die Pflanzen gebildet werden. Sie macht uns auf ein doppeltes Gesetz aufmerksam [:] 1. Auf das Gesetz der innern Natur, wodurch die Pflanzen konstituiert werden. 2. Auf das Gesetz der äußern Umstände wodurch die Pflanzen modifiziert werden«.[10]

Goethe trennt hier die gesetzesmäßige Konstitution des ↑Typus von seiner gesetzesmäßigen Modifikation in mannigfaltige Formen. Die Gestaltbildung wird in den begrifflichen Rahmen von idealtypischen Gestalten, die die Einheit des Typus verkörpern, und modifizierenden Metamorphosen, die die Mannigfaltigkeit der Abwandlungen ermöglichen, gestellt. B. Hassenstein interpretiert die beiden Gesetze Goethes im Licht der Evolutionstheorie. Danach betrifft das erste Gesetz *Organisationsmerkmale* des Organismus, die sich aus seiner inneren Organisation ergeben und deshalb konstant erhalten bleiben. Das zweite Gesetz betrifft *Anpassungsmerkmale*, die sich aus der Beziehung des Organismus zu seiner Umwelt ergeben, und die sich daher mit den jeweiligen Umwelten, in denen verwandte Organismen leben, ändern können[11] (für diese auf C. Nägeli zurückgehende Unterscheidung ↑Analogie). Der einheitliche Typus eines Blattes zeigt sich z.B. in den äußeren Teilen einer Pflanze in bestimmten Modifikationen, die zueinander in einer »geheimen Verwandtschaft« stehen: Spross-, Kelch-, Kron- und Staubblätter einer Blütenpflanze haben sich nach Goethe in einer Reihe auseinander entwickelt und als ihnen gemeinsames Grundmuster lässt sich der Typus des Blattes angeben.

Auch für die Tiere entwickelt Goethe Vorstellungen von einem anatomischen Typus der Tiere, der einen Vorschlag enthält »zu einem allgemeinen Bilde, worin die Gestalten sämtlicher Tiere, der Möglichkeit nach, enthalten wären und wornach man jedes Tier in einer gewissen Ordnung beschriebe«.[12] Ausführlicher formuliert Goethe in der nachgelassenen Arbeit ›Versuch über die Gestalt der Tiere‹: »Wie nun aber [...] die Wissenschaft auf einmal zur Konsistenz gelangt, ein allgemeiner Leitfaden durch das Labyrinth der Gestalten gegeben ein allgemeines Fachwerk,

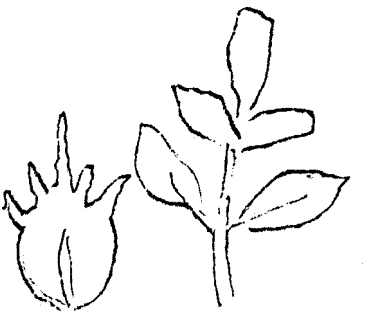


Abb. 322. Randzeichnung Goethes in seinem Manuskript ›Zu den Gesetzen der Pflanzenbildung‹ (1788) (aus: Kuhn, D. (Hg.) (1964). Goethe. Die Schriften zur Naturwissenschaft. Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Bd. I, 10, Taf. VIII, 2).

worin jede einzelne Beobachtung zum allgemeinen Gebrauch niedergelegt werden könne, aufzubauen wäre, scheint mir der Weg zu sein wenn ein allgemeiner Typus, ein allgemeines Schema ausgearbeitet und aufgestellt würde, welchem sowohl Menschen als Tiere untergeordnet blieben, mit dem die Klassen, die Geschlechter und Gattungen verglichen, wornach sie beurteilt würden«.[13]

Goethe schwebt hier das Konzept des später in der Biologie so genannten *Bauplans* vor (↑Typus): ein idealisiertes Modell für die räumliche Anordnung der Körperteile eines Organismus, ein Schema der relativen Lageverhältnisse seiner Körperteile. Goethe verbindet mit dem Konzept des Bauplanes weniger die These einer verwandtschaftlichen Abstammung der Tiere; der Bauplan hat vielmehr die Funktion, den Organismus in seiner Ganzheit und korrelativen Einheit seiner Teile darzustellen. Es geht dabei um zweierlei: die Kopplung der strukturellen Komponenten untereinander und das Verhältnis der strukturellen zur funktionalen Organisation des Organismus.

Die Grundlage für die Aufstellung eines Typus ist bei Goethe aber nicht die funktionale Einheit der Teile, sondern der strukturelle Aspekte der Konstruktion des Organismus (»ausgehend von der Osteologie«). Der Vergleich von Bauplänen zeigt eine korrelative Änderung der strukturellen Komponenten des Ganzen: Die Veränderung des einen Teils zieht eine Veränderung eines anderen nach sich. Größenzunahme des einen Körperteils geht z.B. mit der Größenabnahme eines anderen einher. Goethe formuliert diesen Zusammenhang als das »Gesetz des Etats« (s.u.).

Die konkreten von Goethe angeführten »Gesetze des organischen Typus«[14] machen den vagen Charakter dieser »Gesetze« deutlich. Es handelt sich bei

ihnen nicht um Kausalgesetze, die einen zeitlichen Verlauf bestimmen oder einen konstitutiven Zusammenhang zwischen Größen etablieren, sondern lediglich um komparative Verallgemeinerungen, die die Fülle des Materials ordnen. Die »typologischen Gesetze« bilden also nicht eigentlich Gesetze, sondern bloß mehr oder weniger gültige Prinzipien des Vergleichs. Dies wird auch daran deutlich, dass ein Typus nicht nach strengen Kriterien identifiziert wird, sondern seine Konstruktion in der Regel mit der Leistung des Gestaltsehens in Verbindung gebracht wird: Bei Goethe heißt es 1795, es erscheine »das ganze Tierreich unter einem einzigen großen Bilde«, wenn wir es »mit Augen des Geistes sehen«.[15]

Der begriffliche Rahmen der Naturwissenschaft wird hier also insofern gesprengt, als zur Explikation des Typus auf einen Grundbegriff der Ästhetik verwiesen wird. Das Verhältnis zwischen Ästhetik und Naturwissenschaft bleibt bei Goethe in einer gewissen Unschärfe. Einerseits lässt sich sagen: Die Ästhetik dient in Form einer Harmonienlehre als Hilfswissenschaft der Morphologie. Auf der anderen Seite steht im Zentrum von Goethes Bestreben weniger die Etablierung einer methodisch sauberen Zoologie als die versuchsweise Erweiterung der Ästhetik auf die Natur. So betitelt er programmatisch ein Schreiben an Schiller: »Inwiefern die Idee: Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit, auf organische Naturen angewendet werden könne« (1794).[16] Das Verhältnis ist hier das einer Anwendung: Der Wertbegriff der Ästhetik ermöglicht in seiner Anwendung auf die Biologie eine Ordnung der Organismen. Die Morphologie wäre demnach also konstitutionell auf die Ästhetik angewiesen, sie könnte sich nur nach Maßgabe ästhetischer Begriffe entfalten. Treffend charakterisiert wohl W. Benjamin die Stellung von Goethes Naturwissenschaft: »Goethes naturwissenschaftliche Studien stehen im Zusammenhang seines Schrifttums an der Stelle, die bei geringeren Künstlern oft die Ästhetik einnimmt. [...] Goethe gehört zur Familie jener großen Geister, für welche es im Grunde eine Kunst im abgezogenen Sinne nicht gab. Ihm war die Lehre von dem Urphänomen als Naturwissenschaft zugleich die wahre Kunstlehre, wie es für Dante die Philosophie der Scholastik und für Dürer die technischen Künste waren«.[17]

Ob sich die von Goethe intendierten morphologischen »Gesetze der Form« aber wirklich formulieren lassen, ist seit Goethes Zeiten sehr umstritten. Hassenstein kritisiert Goethe 1950 dafür, dass seine Materialbasis nicht dafür ausgereicht hätte, morphologische Gesetze zu formulieren[18], und er hält zusammenfassend fest: »Mehr, als daß ›etwas Wahres daran ist‹, darf der exakte Naturwissenschaftler von morphologischen Gesetzmäßigkeiten ohnehin nicht erwarten«.[19]

Vorläufer Goethes

Auch vor Goethe spielt die Morphologie eine grundlegende Rolle in der Botanik und Zoologie: Die Beschreibung der Tiere nach ihrer äußeren Gestalt (↑Form) und ihre Ordnung nach morphologischen Merkmalen (↑Systematik) bildet seit der Antike ein zentrales Thema der wissenschaftlichen Beschäftigung mit den Lebewesen. Und auch allgemeine morphologische Zusammenhänge im Sinne von Gesetzen der »Korrelation« werden bereits in der Antike formuliert (so von Aristoteles; s.u.). Von der Antike bis zur Renaissance ist die Morphologie allerdings in erster Linie eine Hilfswissenschaft der für praktische Anwendungen relevanteren ↑Physiologie.

Cuvier: Morphologie als Ganzheitslehre

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erlangen die typologischen Formgesetze eine zentrale Bedeutung für die Morphologie. Sie tragen auch dazu bei, den Begriff des ↑Organismus als ein vereinheitlichendes Konzept der Biologie zu etablieren: Ein Organismus wird als eine morphologische und physiologische Ganzheit von Teilen gesehen, die nicht beliebig verändert und miteinander kombiniert werden können, sondern in einem Verhältnis der wechselseitigen zeitlichen und räumlichen Beeinflussung stehen.

Der vergleichende Anatom G. Cuvier, der in Vielem die von Goethe beabsichtigte Typologienlehre weiter entwickelt und auf eine breite empirische Grundlage stellt, formuliert 1812 allgemeiner und damit vorsichtiger als Goethe sein *Korrelationsgesetz* (»la corrélation des formes dans les être organisés«), dem zufolge jedes Lebewesen ein Ganzes bildet, ein einheitliches und geschlossenes System, in welchem alle Teile einander gegenseitig entsprechen und sich nur unter gleichzeitiger Veränderung anderer Teile verändern können, so dass in gewisser Weise mit jedem Teil alle übrigen gegeben sind: »Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont toutes les parties se correspondent mutuellement, et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque. Aucune de ces parties ne peut changer sans que les autres changent aussi; et par conséquent chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres«.[20] Für Cuvier als praktizierenden Paläontologen ist dabei besonders wichtig, dass sein Gesetz in der Weise angewandt werden kann, dass aus einem einzelnen überlieferten Teil eines Organismus weitreichende Schlüsse auf

seinen gesamten Körperbau gezogen werden können (s.u.).[21]

Homologiebegriff
Im Rahmen einer vergleichenden Morphologie (↑Anatomie) wird die Abwandlung der Gestalten besonders mittels des sich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts etablierenden Begriffs der ↑Homologie untersucht. Dieses Konzept ermöglicht es, ausgehend von dem Verständnis des Organismus als systemisches Gefüge, die Abwandlung der Teile zu verfolgen, auch wenn diese Teile in Organismen verschiedener Arten jeweils andere Formen oder Funktionen aufweisen. Die Morphologie liefert mit diesem Ansatz entscheidende Impulse für die Vorstellung einer ↑Phylogenese und genealogischen Klassifikation (↑Systematik), in der die Gruppierung nicht nach der Kombination von einzelnen Merkmalen und nicht nach Funktionen, sondern nach der Abwandlung des gesamten »Bauplans« vorgenommen wird.[22]

Form und Funktion
Als relativ wenig veränderlich erweisen sich in der komparativen Sicht vielfach die Formen der strukturellen Einheiten der Organismen (der Körperteile) sowie deren relative Lageverhältnisse. Einer größeren Variation unterliegen dagegen die von den Teilen wahrgenommenen Funktionen. Archetypische Baupläne werden daher meist allein auf der Grundlage der Form und Lage der Körperteile konstruiert. Zu Beginn des 19. Jahrhunderts betont dies insbesondere É. Geoffroy St.-Hilaire in einer Auseinandersetzung mit Cuvier: Die vielen Beispiele von morphologisch ähnlichen Organen mit ganz anderen Funktionen weisen nach Geoffroy darauf hin, dass nicht die Funktionen, sondern die Formen und die Annahme eines gemeinsamen Bauplans den entscheidenden Schlüssel zur Interpretation der organischen Strukturen liefern.[23] Die damit begründete Strukturfixiertheit der Bauplanforschung hat aber zumindest noch insofern eine funktionale Komponente, als es doch die funktionale Organisation eines Organismus ist, die den Grund für die biologische Bedeutung der Formen enthält und die damit die Ursache für die Möglichkeit zur Formulierung typologischer Gesetze wie dem Korrelationsprinzip darstellt.

Vielfach beschrieben wird in der vergleichenden Morphologie des 19. Jahrhunderts das Phänomen des Wechsels einer Funktion bei einem morphologisch einheitlichen Teil von verwandten Organismen (Dohrn 1875: »Funktionswechsel«; ↑Funktion). Diese Erscheinung zeigt, dass die morphologische Gliederung des Organismus nicht parallel zu einer

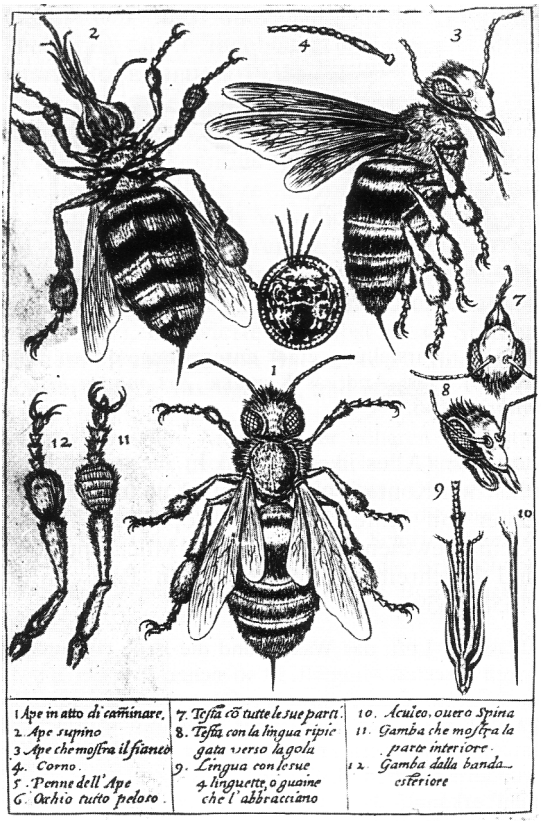


Abb. 323. Morphologie der Honigbiene und ihrer Organe. Eine der ersten mit Hilfe des Mikroskops angefertigten biologischen Darstellungen (aus Stelluti, F. (1625). Apiarium [Einblattdruck]).

funktionalen Systematik verläuft. Die Systematik der Formen und der Funktionen eines Organismus lässt sich nicht immer einfach aufeinander abbilden (Benninghoff 1935: »Funktionelle Systeme decken sich nicht vollständig mit den Bauplangliedern«[24]). So wie eine Funktion durch verschiedene Formen wahrgenommen werden kann (z.B. die Temperaturregulation durch Transpiration oder Stoffwechselaktivität), kann auch eine Form mehrere Funktionen abdecken (z.B. die Leber). Funktionelle Systeme eines Organismus müssen sogar an überhaupt keine klar räumlich umrissene Form gebunden sein, wie das Beispiel des Immunsystems zeigt.

Mitte des 19. Jh.: »disziplinärer Zusammenbruch«
Mit dem Aufblühen der Physiologie seit Mitte des 19. Jahrhunderts ist ein korrespondierender Niedergang der Morphologie verbunden, der bis in die Gegenwart anhält (↑Biologie: Abb. 65). L. Nyhart spricht

in diesem Zusammenhang von einem »disziplinären Zusammenbruch« der Morphologie.[25] Die Morphologie gerät u.a. in eine Krise, weil viele ihrer Konzepte im Rahmen einer naturphilosophischen Einstellung gewonnen wurden – diese gilt aber im Laufe des 19. Jahrhunderts zunehmend als überholt, weil nicht empirisch fundiert. Mit dem Erfolg der Zellentheorie wird außerdem eine einheitliche Basis zur Erklärung und Beschreibung der Organismen ermöglicht, die die übergeordnete Ebene der Morphologie überflüssig zu machen droht.

Einen zumindest zeitweiligen Aufschwung erlebt die Morphologie aber unter dem Einfluss der Evolutionstheorie, insofern sie entscheidend an der Rekonstruktion phylogenetischer Transformationsreihen beteiligt ist. Der vergleichende Morphologe C. Gegenbaur deklariert es 1875 zum ausdrücklichen Programm der Morphologie, die Abstammungsverhältnisse zwischen den verschiedenen Formen zu klären und damit der Anatomie, Entwicklungsbiologie und Paläontologie einen übergeordneten Rahmen zu geben.[26] Am Ende des Jahrhunderts nimmt die Entwicklung dennoch eher den umgekehrten Lauf, indem sich die Lehren von der Struktur und Genese der Organismen (z.B. die Zytologie und Entwicklungsphysiologie) von der Morphologie emanzipieren und diese zu ihrer Hilfswissenschaft machen.[27]

Morphologie als Hilfswissenschaft der Physiologie

Für die Zoologen C. Bergmann und R. Leuckart bildet es 1852 ein Programm für die Zukunft, die Morphologie »zu einem Theile der Physiologie« werden zu lassen; Ziel sei es, eine »Physiologie der Plastik« zu entwickeln.[28] Eine ausdrückliche Priorität der Physiologie gegenüber der Morphologie und Anatomie wird 1865 von dem französischen Physiologen C. Bernard behauptet. Die Physiologie ist für ihn gegenüber der Anatomie die tiefere (»plus profonde«[29]) und komplexere[30] Wissenschaft; die Anatomie sollte ihr daher als Hilfswissenschaft untergeordnet werden[31]: »l'anatomiste ne sait rien interpréter par l'anatomie seule«[32]; »l'anatomiste ne peut jamais aller au delà de ce que lui apprend la physiologie«[33]. Der einzige Wert der Anatomie bestehe darin, Gewebe und andere Teile eines Organismus identifizieren und wiedererkennen zu können.

Die Etablierung der Physiologie im 19. Jahrhundert zieht es auch nach sich, dass viele Aspekte, die anfangs als Thema der Morphologie gesehen wurden, später der Physiologie (und Entwicklungsbiologie) zugerechnet werden. Dies betrifft v.a. alle dynamischen Aspekte der Veränderung der Gestalten. Die Morphologie wird in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts damit zu einer reinen Lehre der statischen Bauverhältnisse der Organismen. So sieht es auch E. Haeckel, indem er 1866 die Morphologie als ***Biostatik*** (»organische Morphonomie«) bezeichnet und ihr die Physiologie als *Biodynamik* (»organische Phoronomie«) gegenüberstellt.[34] Beide Ausdrücke erscheinen bereits vor Haeckel in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts: Biostatik seit 1817 (Niemann 1817) und Biodynamik seit 1820 (↑Physiologie). Bis zur Jahrhundertmitte wird ›Biostatik‹ aber meist im Sinne einer statistischen Bevölkerungslehre, also einer Biostatistik verwendet (↑Population).[35] Erst seit den 1850er Jahren wird der Ausdruck in Abgrenzung von der Physiologie auf die statischen Verhältnisse eines lebendigen Körpers und seiner Bestandteile angewandt (Walser 1850: Es müsste »Aufgabe der Biostatik sein, die allgemeinen Gesetze der Mechanik auf die Lebenserscheinungen anzuwenden«[36]; Kletzinsky 1857: »Biostatik und Biodynamik des Chinins«[37]).

Sich dem Zeitgeist entgegenstellend, wehrt sich Haeckel gegen eine methodische Gegenüberstellung, in der der Physiologie der »höhere Rang« einer erklärenden Wissenschaft, der Morphologie aber lediglich die Rolle einer »untergeordneten Hülfswissenschaft« zugeschrieben wird.[38] Er behauptet dagegen eine strenge Koordination der beiden Wissenschaften: »Die Physiologie oder Biodynamik beschreibt und erklärt die Leistungen (Functionen, Bewegungen, Kräfte) der Organismen. Die Morphologie beschreibt und erklärt die Formen (äussere Gestalt und innere formelle Zusammensetzung) der Organismen«.[39] In einer gewissen Spannung steht diese Nebenordnung aber doch mit einem von Haeckel formulierten Grundsatz: »Jedes Sein wird nur durch sein Werden erkannt«.[40] Auch das Werden der organischen Gestalten ordnet Haeckel offensichtlich der Morphologie zu, so dass diese keine reine Lehre der statischen Formen bleibt: In Haeckels Systematik der biologischen Teildisziplinen wird die Morphologie zunächst in *Anatomie* und *Biogenie* geschieden, erstere dann weiter unterteilt in *Tektologie* (Strukturlehre) und *Promorphologie* (Grundformenlehre) und letztere in *Ontogenie* (Individualentwicklung) und *Phylogenie* (Stammesentwicklung) (↑Biologie: Abb. 57).

Trotz dieser Bemühungen Haeckels und anderer Morphologen findet die beherrschende Stellung der Morphologie innerhalb der biologischen Forschung am Ende des 19. Jahrhunderts ein Ende. Beschrieben wurde dieser Prozess durch eine Bewegung der »Revolte gegen die Morphologie«.[41] Nicht mehr allein die vergleichende Perspektive der Beschreibung von organischen Formen, sondern die Erklärung ihrer

Entstehung im Rahmen der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung und ihrer Weitergabe von einer Generation zur nächsten durch Mechanismen der Vererbung bilden die entscheidenden Fragen, die zur Formulierung neuer experimentell orientierter Forschungsprogramme der ↑Entwicklungsbiologie, ↑Evolutionsbiologie und ↑Genetik führen.

Der Botaniker K. Goebel erkennt der Morphologie zu Beginn des 20. Jahrhunderts keinerlei Selbständigkeit mehr zu; er hält sie für eine vorläufige, bloß beschreibende Disziplin: »Morphologisch ist das, was sich physiologisch noch nicht verstehen lässt«[42]. Und der Zoologe A. Meyer behauptet 1926, die Morphologie sei »überall da erledigt und entbehrlich, wo die von ihr beschriebenen Formverhältnisse physiologisch durchschaut sind«.[43] Die Morphologie erscheint insofern als Krücke für eine noch nicht vollendete Physiologie.

Selbst Vertreter des Faches treten im 20. Jahrhundert zurückhaltend und meist ohne weitreichende Ansprüche auf. H. Weber leitet seine Darstellung der ›Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart‹ 1955 mit der Feststellung ein: »Es ist ein Wagnis, in der Gegenwart [vor einem Auditorium von Zoologen] über Morphologie zu sprechen«; denn die Morphologie sei in der Wahrnehmung der meisten Biologen »günstigenfalls ein Mann auf verlorenem Posten – bemitleidenswert und ein wenig lächerlich«. Wohl zutreffend charakterisiert Weber die verbreitete Sicht auf die Morphologie, wenn er schreibt, sie sei »bei milder Beurteilung eine im wesentlichen abgeschlossene Disziplin mit einer unbestreitbaren Bedeutung für die zoologische Propädeutik, weniger wohlwollend betrachtet eine Pseudowissenschaft ohne die Möglichkeit exakter Problemlösungen und daher selbst im Unterricht mit Nichtachtung zu strafen«.[44]

Renaissance im Rahmen der Gestalttheorien

Parallel zu ihrem Niedergang auf breiter akademischer Front erlebt die Morphologie allerdings in einigen akademischen Nischen eine gewisse Renaissance, die u.a. von den organischen Gestalt- und Ganzheitslehren der ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts ausgeht(↑Ganzheit) und in der manche Biologen ihre Untersuchungen direkt an Goethe anzuschließen versuchen. Diese Renaissance ist aber zugleich mit der Einsicht in das Ende der Morphologie als erklärender Wissenschaft verbunden. Der Botaniker W. Troll konstatiert gleich zu Beginn seiner grundlegenden Arbeit über ›Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte‹ (1928), dass die Morphologie »als selbständige Disziplin ihrem Ende entgegenzugehen scheint«.[45] Sein Versuch der Rettung der Morphologie besteht darin, sie als Gestalttheorie zu konstituieren. Als solche sieht er sie als »immanenterweise idealistische Wissenschaft«.[46] Ihre Aufgabe sei es nicht, die Entstehung der Gestalten kausal zu erklären, sondern sie »abzuleiten«[47], d.h. ihre Arbeit bestehe darin, eine gegebene Gestalt durch eine Reihe von Transformationsschritten in andere Gestalten zu überführen. Die Morphologie als Lehre der Gestalten hat nach Troll »das Bleibende« zum Gegenstand: »der Strom von Ursache und Wirkung geht bloß durch sie hindurch […]. Die Form, als Erscheinung der Idee, besteht also zwar *in* der Ebene der Kausalität, ist aber *nicht von* dieser Ebene und kann, als außer ihr liegend, aus ihr heraus nicht begriffen werden. Morphologisch ist demnach das, was sich physiologisch, das ist kausal, überhaupt nicht verstehen läßt«.[48] Die Morphologie ist in den Augen Trolls demnach ausdrücklich keine erklärende Kausalwissenschaft, sondern eine anschauende Vergleichswissenschaft: »An die Stelle der kausalen Erklärung tritt in ihrem Bereich, wo das Auge allein regiert, die Ableitung«.[49] Die Ableitung besteht hier nicht in dem Nachweis einer entwicklungsgeschichtlichen Reihe – diese wäre ja wieder kausal –, sondern in der Anwendung einer ästhetisch-typologischen Klassifikation. Der Erfolg der Ableitung sei daher als Evidenz mit dem Charakter einer Offenbarung zu verstehen: »Es ist das Gelingen einer Ableitung, wie wenn die Sonne aufgeht«.[50] Die Morphologie ist für Troll damit keine rein auf das empirische Material bezogene Wissenschaft, sondern sie enthält stets auch idealistische Bezüge: »Die Morphologie betrachtet die Gestalt nicht als Materie, sondern als in ihr ausgedrückte Erscheinung, die sich allein dem Sinne des Auges erschließt. Gestalt ist für sie die anschaulich erfaßte Ganzheit des Organismus und als solche unanalysierbar, d.h. sie geht, wie die exakten Wissenschaften vom ›Element‹ (ob dieses nun Elektron, Atom oder Mizell heißt), aus von der Gestalt und sucht deren Wesen, ihre innere Einheit, im gegenseitigen Vergleich mit anderen Gestalten zur Anschauung zu bringen«.[51]

Verwandte Auffassungen zur Morphologie vertritt Mitte des 20. Jahrhunderts der Zoologe A. Portmann in Bezug auf die »Tiergestalt«.[52] Portmann bringt die Morphologie insbesondere in Zusammenhang mit der ↑Selbstdarstellung des Organischen: »Die Morphologie […] ist die Wissenschaft von der Selbstdarstellung der Organismen und klärt gemeinsam mit der Physiologie die besonderen Formmerkmale der Organismen, die als Anpassungen an die Umgebung, an den Stoffwechsel oder an die Arterhaltung zu verstehen sind.«[53]

In einer Zeit, in der Genetik und Entwicklungsbiologie rasante Fortschritte mit ihrer kausal-analytischen Methodik machen, hängt allerdings kaum mehr ein Biologe einer akausalen Morphologie an. Fraglich ist es v.a., ob die Morphologie es zur Aufstellung allgemeiner Gesetze der Formen und Formbildungen bringen wird.

Grundformenlehre

Ein immer wieder aufgegriffenes Programm der Morphologie besteht darin, organische »Grundformen« zu identifizieren, die als wiederkehrende Strukturelemente in Organismen erscheinen. Insbesondere ausgehend von den Symmetrieverhältnissen von Organismen sind diese Grundformen in ein System gebracht worden (s.u.). Kritisch ist gegen diese »Grundformenlehre« angeführt worden, dass die äußere Beschreibung der Organismen nach ihren Symmetrieverhältnissen die eigentlichen formgebenden Prozesse, die im Laufe der Ontogenese ablaufen, außer Acht lässt. Morphologisch interessant sind nicht allein die resultierenden äußeren Formen der Organismen, sondern vielmehr die möglichen Gesetzmäßigkeiten in den Ursachen dieser Formen. Es bleibt ein bisher nur unvollständig eingelöstes Programm der vergleichenden Morphologie, nicht nur geometrische Figuren anzugeben, die den Organismen ähneln, sondern die Gesetze der Individualentwicklung, die zu diesen Formen führen, selbst zu formulieren. Bei der Komplexität der betrachteten Prozesse kann aber auch bezweifelt werden, dass diese überhaupt sich dem Schema allgemeiner Gesetze fügen und damit eine eindeutige Systematik ergeben.

Als Leitbild für die systematische Erfassung der Gestalt der Organismen und Organe findet sich in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts im Periodensystem der chemischen Elemente. In den Worten des Pioniers M. Nowikoff ist es das Ziel, die Gestalten der Organismen als »Ausdruck allgemeiner, in der lebenden Natur liegender Gesetze der Formbildung« zu interpretieren.[54] Nowikoff präsentiert »periodische Tabellen«[55], die als Grundlage für eine Klassifikation der organischen Formen bei sehr unterschiedlichen Tieren fungieren. Nowikoff bezieht sich dabei auf die Formen von Gehäusen, Zentralnervensystemen, Augen, Leuchtorganen und Bewegungseinrichtungen. Die einzelnen Formtypen, so z.B. die Gehäuse in Form von Becher, Röhre oder Spirale oder die Nervensysteme in Form von Netz, Markstrang oder Ganglien treten in jeweils verschiedenen phylogenetischen Verwandtschaftsgruppen auf und bilden so jeweils eine Periode.

Auch in der heutigen Debatte um die Gesetze der Formbildung taucht der alte morphologische Traum eines Periodensystems der organischen Formen immer wieder auf. Im Programm der strukturalistischen Entwicklungsbiologie erscheint er z.B. bei B. Goodwin in den 1980er Jahren. Nach Goodwin soll sich eine »rationale« Systematik der Formen von dem historischen Ansatz der durch die Evolutionstheorie dominierten Biologie befreien und stattdessen die Formen nach ahistorischen »idealen Gesetzen der Formbildung« klassifizieren: »The rational taxonomy which could emerge from a logical classification of these forms would be quite independent of the actual historical sequence of appearance of species, genera and phyla, just as the periodic table of the elements is independent of their historical appearance, and is compatible with a great variety of possible sequences«.[56] Auch den Begriff der ↑Homologie will Goodwin in diesem Sinne nicht mehr als genealogisches, sondern als rein morphologisches Konzept verstehen (»homological equivalence is independent of history. […] it provides the basic tool for a logical classification of forms in terms of their generative principles«).[57]

Mit dem strukturalistischen Ansatz der Entwicklungsbiologie tritt an die Stelle des älteren Forschungsprogramms, dem zufolge die *Ergebnisse* der ontogenetischen Prozesse, d.h. die am Ende der Entwicklung stehenden Gestalten, systematisiert werden, ein neuer Ansatz, der von den *Prozessen* der Morphogenese ausgeht, um die möglichen Gesetze der Gestaltbildung zu formulieren. Auf genetischer und molekularbiologischer Ebene können dabei in der Eireifung und frühen Morphogenese spezifische Gene und konstante Mechanismen gefunden werden, die bei sehr unterschiedlichen Tierformen vorkommen. Insgesamt stecken die Versuche zur systematischen Klassifikation der organischen Formen und Formbildungsprozesse aber noch in den Anfängen.

Methodik der Morphologie

Strittig sind bis in die Gegenwart die methodische Grundlage und die Abgrenzung des Gegenstandes der Morphologie. In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird eine Diskussion darüber geführt, inwiefern die Morphologie allein an Strukturen orientiert sein soll oder auch funktionale Aspekte darzustellen habe. R.E. Snodgrass plädiert 1935 für die zweite Alternative: »Morphology [...] must be intimate with function, since it must see forms as plastic physical adaptations to the work to be performed«.[58] G.F. Ferris hält dagegen 1948 eine nicht auf die Funktion der organischen Teile bezogene Morphologie für den

methodisch saubereren Ansatz: »We postulate that it is not the business of the student of comparative morphology, to inquire into the function of a structure. It is his business merely to trace the history of a structure«[59]. Von philosophischer Seite wird darauf hingewiesen, dass viele der morphologischen Konzepte an sich bereits auf physiologischer Grundlage beruhen und daher eine funktionsfreie Morphologie kaum möglich erscheint. M. Beckner stellt daher 1959 fest, dass die morphologischen Konzepte immer schon im Hinblick auf physiologische Vorgänge entworfen würden: »[T]he morphologist chooses his concepts in order that his descriptions convey as much as possible of the workings of the organism being described. Physiology is the theory that mediates these inferences, and physiology is the theory which must inform the building of morphological concepts«.[60] ›Herz‹ ist z.B. eine morphologische Kategorie, die weitgehend unabhängig von der Gestalt des damit bezeichneten Körpers ist, sondern sich auf seine Wirkung innerhalb des Organismus bezieht. In Organismen ganz unterschiedlicher Klassen können daher einander funktional analoge, aber strukturell verschiedene Teile als ›Herzen‹ beschrieben werden.

Von einer Eigenständigkeit der Morphologie gegenüber der Physiologie kann also nicht die Rede sein. Die Bestimmung morphologischer Einheiten erfolgt nicht einfach durch die Beschreibung ihrer äußeren Form und inneren Struktur, sondern unter Bezug auf ihre Relation, die sie zu den anderen Einheiten haben. Oder, wie es A. Benninghoff 1935 formuliert: »Es gibt im Organischen keine freien autonomen Formen, sie stehen alle unter einer Art von gegenseitigem Formdruck. [...] Jede Form mit ihrer Funktion bekommt erst dann Sinn, wenn ich sie auf ein höheres System beziehe«.[61] Die Inbezugsetzung einer Form auf ein übergeordnetes System erfolgt in der Regel dadurch, dass ihr eine Funktion zugeschrieben wird: Herz, Niere, Lunge, Magen etc. sind morphologische Einheiten, die ihre Bestimmtheit in ihrer Funktion relativ zu anderen Organen eines Organismus verdanken.

Trotz dieser funktionalistischen Bezüge gilt aber die Vergleichung der Formen bis in die Gegenwart als die grundlegende Methode der Morphologie. Die Morphologie wird außerdem vielfach nicht als bloße »Formenkunde« verstanden, sondern als vergleichende »Homologienforschung«.[62] Eine rein beschreibende Formenlehre wird seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhundert ***Morphografie*** genannt (Burdach 1810: »Die Morphographie des menschlichen Körpers […] untersucht die mechanischen Eigenschaften und Verhältnisse der einzelnen Theile«[63]). Für K.F. Burdach bildet die »Morphographie« 1814 nach der »Technik der Morphologie« den zweiten Schritt der Morphologie, insofern sie nicht mehr auf das Einzelne gerichtet ist, sondern »synthesirt«, d.h. die Ergebnisse der Analysen zusammenfasst und »ein getreues Bild von den räumlichen Verhältnissen des Körpers« schafft.[64] Den letzten Schritt der Morphologie bildet nach Burdach die »Morphotheorie«, in der funktionale Beurteilungen im Zentrum stehen, insofern sie »den Grund und den Zweck von jeder Besonderheit der Form« erforscht.[65] Der Zoologe K.V. von Heusinger versteht unter der Morphografie 1822 »die Struktur-Beschreibung, die sich mit der Beschreibung der gröberen, leichter in die Augen fallenden Theile des Thierkörpers beschäftigt«.[66] Für die Morphografie der Pflanzen und Tiere schlägt von Heusinger die Ausdrücke *Phytografie* bzw. *Zoografie* vor (↑Biologie).

Als eine klassische Teildisziplin der Biologie kann die Morphologie angesehen werden, weil in ihr – anders als in der Evolutionstheorie – der individuelle Organismus den methodischen Grundbegriff bildet. In der Morphologie wird der Organismus nicht als Element in eine sich verändernde Population gestellt, sondern die Verhältnisse in dem sich bildenden und erhaltenden Organismus selbst bilden den Gegenstand der Analyse. In der Morphologie werden die Aspekte der internen Herstellung und der Erhaltung der konkreten Formen untersucht, zu denen der Transformationsprozess der Evolution geführt hat und die den Ausgangspunkt für weitere Transformationen bilden. Die Gestalt der Organismen, wie sie in der Morphologie untersucht wird, stellt damit ein die Perspektiven der Biologie vermittelndes Phänomen dar. In ihr ist enthalten: der Organismus als Einheit der Organisation und Regulation und der Organismus als historisches Produkt, als Glied einer Transformationskette, das nach Ähnlichkeiten des Baus, der Lebensweise und der Verwandtschaft klassifiziert werden kann. Insofern die Gestalt und das Verhältnis der Teile zueinander den besonderen Fokus der Morphologie bildet, kann sie als die der ↑Anatomie übergeordnete Teildisziplin der Biologie gelten: Die Morphologie betrachtet nicht nur die Form der inneren Organe eines Organismus, sondern primär den ganzen Organismus in seiner Einheit und Geschlossenheit. Ein zentrales Thema der Morphologie bilden daher auch die seit der Antike aufgestellten Prinzipien der »Korrelation« und »Konnexion« sowie der »Einheit des Plans« (s.u.).

Der organismuszentrierte Ansatz der Morphologie bedingt auch die anfängliche Distanz vieler Morphologen zur Evolutionstheorie, die sich bis zur Mitte

des 20. Jahrhunderts hält und später kritisch kommentiert wird. Besonders M. Ghiselin beschreibt diese Distanz als ein *Versagen* der Morphologie, ein Versagen sowohl hinsichtlich der Annahme der Evolutionstheorie als auch hinsichtlich eines positiven Beitrags zu ihrer Etablierung (1980: »The failure of morphology to assimilate Darwinism«[67]; 2006: »The failure of morphology to contribute to the modern synthesis«: »morphology contributed virtually nothing to the Synthesis«[68]). Gestützt wird diese Einschätzung u.a. durch die Tatsache, dass die Begründer der Synthetischen Theorie der Evolution, T. Dobzhansky, E. Mayr, G.G. Simpson und J.S. Huxley, in ihren zentralen Schriften zur Begründung der Synthese die Morphologie kaum behandeln und zu integrieren versuchen – selbst dann nicht, wenn sie selbst morphologisch gearbeitet haben.

Ghiselin versteht die Morphologie als eine bloß formale beschreibende Disziplin (»a formal, descriptive science«), die lediglich Daten für andere Disziplinen, die kausale Erklärungen liefern können, zur Verfügung stelle.[69] Viele Morphologen des 20. Jahrhunderts bemühen sich allerdings darum, die Morphologie selbst als eine Erklärungswissenschaft zu etablieren (s.u.).

Im 20. Jahrhundert zerfällt die Morphologie in verschiedene Schulen, die einen jeweils eigenen Ansatz pflegen und eine eigenständige Terminologie entwickeln. Gemeinsam ist den meisten Ansätzen die Betonung der engen Verbindung der Morphologie mit der Physiologie. Die wichtigsten Strömungen der Morphologie sind die *idealistische Morphologie*, die *Funktionsmorphologie*, die *Konstruktionsmorphologie* und die *Evolutionsmorphologie*.

Idealistische Morphologie

Eine Kennzeichnung der Morphologie (der Pflanzen) als ›idealistisch‹ nimmt der Botaniker A. Braun 1862 vor: »Die Morphologie ist ihrer Natur nach idealistisch; ohne die Idee des Lebens fehlt ihr das innere Band ihrer Anschauungen«.[70] Was genau damit gemeint ist, bleibt bei Braun etwas unscharf. Der Begriff steht bei Braun im Zusammenhang mit Überlegungen zu dem »hervorstechendsten Character aller Organisation«, nämlich der »nicht zufälligen, sondern gesetzlichen Harmonie des organischen Baus«, die einen »Plan« und dieser wiederum einen »Gedanken, der ihn erfaßt«, voraussetze, so dass die »lebendigen Geschöpfe« zu Recht als »Natur- oder Schöpfungsgedanken« bezeichnet werden könnten.[71] In der Morphologie geht es nach Braun darum, den »lebendigen Zusammenhang der Erscheinungen zu erfassen, in der Gestalt überall den Ausdruck, in der Entwicklung die Geschichte des Lebens zu erkennen«.[72]

Die Abhebung einer modernen empirischen Morphologie von einer älteren, idealistischen Morphologie geht auf den Botaniker und Botanikhistoriker J. Sachs zurück. Die ältere Strömung der Morphologie der Pflanzen nimmt nach Sachs' Meinung von 1875 ihren Ausgang von Goethes Metamorphoselehre, und zu ihr rechnet er auch C.F. Schimpers und A. Brauns Blattstellungslehre.[73] Diese ältere Morphologie sei Ausdruck einer »idealistisch platonisirenden Naturbetrachtung«.[74] Ihr stellt er die moderne »inductive Morphologie« gegenüber, die seit der Jahrhundertmitte von H. von Mohl, M.J. Schleiden, C. von Nägeli, F.A.N. Unger und F.W.B. Hofmeister getragen werde. Unterschieden seien die beiden Richtungen in ihrem methodischen Ansatz: Während die idealistische Lehre »die neuen Thatsachen einem Schema alter Begriffe einordnet«, bediene sich die induktive Morphologie einer Methode, die »aus neuen Thatsachen neue Begriffe ableitet«.[75] Das Verfahren der idealistischen Morphologie charakterisiert Sachs als dogmatisch, intolerant und konservativ. Es behindere aufgrund seines teleologischen Ansatzes den empirischen Fortschritt, weil es die Kausalität verwerfe und stattdessen die Natur aus Zweckbegriffen erklären wolle.[76] Dieser Einschätzung schließen sich im 20. Jahrhundert die meisten Botaniker an, so dass die Morphologie alten Stils nachhaltig diskreditiert bleibt.

Die Quellen der idealistischen Morphologie können in der Vorstellung konstanter Arten und der Formung jedes Individuums nach dem Modell eines Arttypus gesehen werden. Neben der platonisch-christlichen Tradition ist es die vergleichende Morphologie seit Mitte des 18. Jahrhunderts, die ein solches Bild von Arten zeichnet, im Besonderen z.B. Buffon – und zwar trotz seiner Ablehnung eines realistischen Artbegriffs (↑Typus; Art).

Die Bezeichnung ›idealistische Morphologie‹ (engl. »idealistic morphology«) erscheint 20 Jahre nach Sachs' vehementer Kritik des Ansatzes im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts.[77] Sie wird auch zu dieser Zeit meist in disqualifizierender Absicht gebraucht, um die nicht phylogenetische, sondern typologische Grundlage einer Morphologie herauszustellen.[78] So urteilt K. Goebel, der den Ausdruck wohl als erster 1893 verwendet, die »idealistische Morphologie« habe »seit 30 Jahren statt neuen Gedanken höchstens neue Namen hervorgebracht« und »die vor ihrem Auftreten schon vorhandenen Anfänge einer experimentelle Morphologie zurückgedrängt«.[79]

Von Anhängern der Evolutionstheorie, insbesondere aus dem englischsprachigen Raum, dient die Bezeichnung ›idealistische Morphologie‹ im 20. Jahrhundert allgemein zur Bestimmung einer Position, die als Gegenentwurf zu einer auf der Evolutionstheorie aufbauenden Interpretation der Morphologie verstanden wird.[80] Abgelehnt wird das idealistische Moment, das in der Bildung von Einheiten (↑Typen) besteht, die keine wirkliche Entsprechung in der Natur haben. Die objektive Geltung der Typen könne durch keine klare empirische Methodik garantiert werden. Explizit bezeichnet auch A. Naef 1919 die gesamte Morphologie vor der Durchsetzung der Evolutionstheorie als ›idealistisch‹. In ihr seien typologische Zusammenhänge erkannt, jedoch in »ideeller, d.h. mit der Annahme realer Abhängigkeit zunächst nicht verknüpfter« Weise vorgestellt worden.[81]

Vereinzelte Versuche der Begründung einer unabhängig von der Evolutionstheorie stehenden Morphologie entwickeln sich seit dem zweiten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts ausgehend von der Gestalttheorie und mathematischen Analysen der Formbildung. Im Rahmen dieser Ansätze werden nicht Anpassungen an die Umwelt als letzte Ursache der Form gesehen, sondern diese werden als Ausdruck allgemeiner organischer »Gestalten« oder physikalisch-chemischer Gesetze gesehen. Für die zweite Möglichkeit plädiert D'Arcy Thompson, insofern er der Auffassung ist, »dass die Formen vom Spiel physikalischer Kräfte abhängig und die Formvarianten eine direkte Folge einfacher quantitativer Änderungen im Bereich dieser Kräfte sind«.[82] Daher sei auch für die Biologie eine Systematik der Formen möglich, die nicht den historischen Aspekt der genealogischen Verwandtschaft als Kriterium der Einteilung verwendet, sondern die stattdessen nach einem strukturellen System verfährt, das dem ähnelt, welches der Physiker zur Ordnung der Formen von Tropfen oder der Struktur der Kristalle verwendet.[83] Ausgangspunkt der methodischen Analyse der Formen müsse dabei die Gestalt des Organismus als Ganzer sein. Das Verfahren der Genetik, einzelne »Merkmale« zu isolieren und miteinander zu vergleichen, bleibe daher immer Stückwerk. Eine Untersuchung der Transformation der organischen Formen müsse stets die Korrelation der einzelnen Merkmale, ihre wechselseitige Beziehung zueinander berücksichtigen: »[W]enn der Morphologe ein Tier Punkt um Punkt, Merkmal um Merkmal mit einem andern vergleicht, sind diese Vergleiche zu oft nur das Ergebnis künstlichen Sezierens und Analysierens. Denn der lebende Körper ist ein einheitliches und unteilbares Ganzes, bei dem wir keine scharfe Grenze selbst zwischen dem Kopf und dem Rumpf, dem Muskel, der Sehne und dem Knochen entdecken können«.[84] Zum Vergleich der Organismen in ihrer ganzen Gestalt entwickelt D'Arcy Thompson ein eigenes Verfahren, die »Koordinaten-Methode«[85], die darin besteht, die äußere Gestalt des Organismus einem kartesischen Koordinatensystem einzubeschreiben und durch Deformationen dieses Systems seine mögliche Transformation in andere, verwandte Formen nachzuzeichnen und anschaulich zu machen. Bekannt geworden sind v.a. die so entstehenden grafischen Darstellungen der Gestalt von Fischen, die aus den verschiedenen Deformationstypen einer Ausgangsform abgeleitet sind (↑Form: Abb. 132).

Einen gestalttheoretischen Hintergrund haben die Versuche des Botanikers W. Troll zur Wiederbelebung der idealistischen Morphologie. Troll will die immer wieder als Musterbeispiel für Analogien behandelte Ähnlichkeit zwischen Beuteltieren und höheren Säugetieren nicht als Anpassungsähnlichkeiten, sondern als gemeinsame *Gestalttypen* erklären. Er führt 1928 zu diesem Beispiel aus: »Es ist hier aber doch sehr die Frage, ob die Mannigfaltigkeit dieser Typen nicht größer ist als die der Lebensbedingungen und ob hier nicht etwa Gestalttypen vorliegen, so daß man sogar sagen könnte: der Marder, die Maus, der Maulwurf in der Organisation des Beuteltieres. Danach besäße die Natur gleichsam eine ›Musterkarte‹, welche sie ihren Gestaltungen zugrunde legt«.[86] Marder, Maus und Maulwurf stellen für Troll also Gestalttypen dar, die auf verschiedene Weise mehrmals in der Evolutionsgeschichte der Lebewesen entstanden sind. Die Ähnlichkeiten dieser Gestalten sind dabei nicht als Anpassungsähnlichkeiten zu deuten, weil sie nicht das Ergebnis der Anpassung an die Umwelt zu interpretieren seien, sondern als morphologische Typen, die einem jeweils eigenen Entwicklungsgesetz folgen. Der Typus ist für Troll das Ursprüngliche; er ist Idee und nicht selbst wieder Produkt einer Abbildrelation zur Umwelt.

Für eine idealistische Morphologie argumentiert 1936 auch B. Steiner. Er ist der Auffassung, der Begriff der Morphologie müsse »ganz unabhängig von der Dynamik der Lebenserscheinungen festgehalten werden«[87] und sei methodisch und sachlich klar unterschieden von der »Stammbaumbiologie«[88]. Er definiert allgemein: »Idealistische Biologie […] ist die Erforschung systematischer Zusammenhänge unter dem Begriff der Methexis, der Verkörperung einer vorbildlichen Idee, mit bewußter Ausschaltung real genetischer Theorien, d.i. dem Abstammen von einem wirklich existierenden Urtier. Systematische Beziehungen, die die Erforschung des Einen, das in

Vielem ist und von Vielem ausgesagt werden kann, sind logischer Art […]: in der Zeit erfolgt nur ihre verschiedene Realisierung«[89]. Weil die Morphologie damit auf eine reine Gestaltlehre festgelegt ist, kommt er zu folgender radikaler Einschätzung: »Morphologie läßt sich […] nur dann voraussetzungslos und unverfälscht betreiben, wenn jeglicher Gedanke an die deszendenztheoretische Phylogenese wegfällt«.[90]

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts betonen dagegen verschiedene Autoren die Vereinbarkeit von »idealistischer« und evolutionstheoretisch orientierter Morphologie. Daher empfiehlt A. Remane 1956, statt von ›idealistischer Morphologie‹, angemessener von *reiner Morphologie* zu sprechen.[91] Und auch H.A. Froebe hält 1971 die Unterscheidung von »idealistisch« und »realistisch« in diesem Zusammenhang für »unnötig«. Eine typologische »Theorie der Beziehung« und eine phylogenetische »Theorie der Abstammung« müssten sich nicht ausschließen, sondern könnten sich gegenseitig erhellen.[92]

Rationale Morphologie

Als ›rationale Morphologie‹ wird von B. Goodwin und G. Webster 1982 eine Richtung innerhalb der Morphologie bezeichnet, die den Ansatz der idealistischen Morphologie von entwicklungsbiologischer Seite verteidigt, insofern in der Entwicklung allgemeine, vom konkreten Verlauf der Evolution unabhängige »Gesetze der Transformation« angenommen werden.[93] Zu dieser Terminologie ist bemerkenswert, dass schon Goethe ein Verfahren der Morphologie als ›rationell‹ bezeichnet, bei dem nicht »empirisch« von »der besondern Bildung eines Geschöpfes« ausgegangen wird, sondern vielmehr die Betrachtung der »vollkommensten Tiere« am Anfang steht[94] (vgl. auch Canstatt 1845: »rationelle Morphologie der Hautkrankheiten«[95]).

Der programmatische Anspruch der rationalen Morphologie Goodwins und Websters besteht im Wiedergewinn des Organismus als der fundamentalen Einheit der Biologie. Sie stellen sich dem Darwinismus insofern entgegen, als dieser Organismen wesentlich als eine Sammlung von Merkmalen konzipiert, die jeweils seine Anpassung an verschiedene Umweltfaktoren sicherstellen. Das Programm der rationalen Morphologie ist demgegenüber ein Vorschlag für eine von der Einheit des Organismus ausgehende Theorie der ganzheitlichen Gestaltbildung. Eine solche Theorie erscheint den Autoren notwendig, wenn die Biologie in diesem Bereich nicht lediglich in dem Status einer historischen Erzählung und in einer Beschreibung von Einzelfällen verharren soll: »We argue that the theory of evolution provides only limited insight into the problem of form as regards both the causal explanation of form and the relations between forms. We suggest that what is required is the development of a specific causal-explanatory theory of form, a theory of morphogenesis in the most comprehensive sense, and that such a theory will be as fundamental to biology, if not more so, at least as the theory of evolution«.[96]

Hinter dem Programm der rationalen Morphologie steht die These, dass sich die Erklärung struktureller Ähnlichkeiten von Organismen nicht in der Alternative von ↑Homologie (Verwandtschaft) oder ↑Analogie (Umweltanpassung) erschöpft. Neben diesen beiden Erklärungsbegriffen tritt die Vorstellung eines *inneren Entwicklungsgesetzes*, das für die Ausbildung der Formen angenommen wird. Ähnliche Organismen können daher neben der Verwandtschaft und als Anpassung verstandener Lebensform auch aufgrund eines gleichen inneren Formgesetzes strukturelle Ähnlichkeiten aufweisen. Im Laufe des 20. Jahrhunderts werden diese Entwicklungsgesetze verschiedentlich auf einen Begriff gebracht: H. Bergson spricht 1907 von einem internen Prinzip der Entwicklungsrichtung (»principe interne de direction«[97]), das für die gleichgerichtete Ausbildung eines Auges bei Wirbeltieren und Weichtieren verantwortlich sei. Ein entwicklungsbiologisches Modell entwirft C.H. Waddington 1957 mit dem Begriff der *Creode* für stabilisierende Prozessketten, in denen sich die Entwicklung von Organismen vollzieht. Er beschreibt die Entwicklung allgemein als einen durch interne Prozesse stabilisierten Pfad (»pathway of change which is equilibrated in the sense that the system tends to return to it after disturbance«) (↑Regulation).[98] Die entwicklungsbiologische Forschung hat inzwischen zahlreiche solcher Entwicklungspfade auf molekularer und genetischer Ebene beschrieben.

Funktionsmorphologie

Der Ausdruck ›Funktionsmorphologie‹ erscheint am Ende des 19. Jahrhunderts, und zwar zuerst in der Form *funktionelle Morphologie* (Anonymus 1899: »The theory of the functional morphology of bones can be demonstrated mathematically«[99]) in einer Besprechung von J. Wolffs ›Lehre von der funktionellen Knochengestalt‹ aus demselben Jahr[100] (vgl. auch Landacre 1911: »functional morphology«[101]).

Nach L. von Bertalanffy betrachtet die funktionelle Morphologie »die organischen Formen im Zusammenhang mit ihrer Funktion als bestimmten Funktio-

nen angepaßte, einer bestimmten Umwelt angepaßte Werkzeuge«.[102] Die Funktionsmorphologie untersucht demnach also besonders Strukturen, sofern sie eine auf die Umwelt bezogene Leistung betreffen. Aber auch die Bedeutung eines Organs in Bezug auf seine Funktion im Organismus kann im Rahmen der Funktionsmorphologie analysiert werden.[103] Seit den 1970er Jahren wird der Terminus ›Funktionsmorphologie‹ weitgehend synonym mit dem verbreiteteren *Konstruktionsmorphologie* (s.u.) verwendet.[104]

Als erste systematische Untersuchungen zur Funktionsmorphologie gelten J.A. Borellis Studien aus dem 17. Jahrhundert zu den mechanischen Grundlagen der Fortbewegungsweisen der Tiere auf dem Land, im Wasser und in der Luft.[105] Borelli vergleicht die Lokomotionsorgane mit mechanischen Werkzeugen, z.B. den Schwanz der Fische mit einem Wrick- oder Steuerruder. Aufgegriffen und weiterentwickelt werden diese Ansätze seit Ende des 18. Jahrhunderts von T.J. Barthez[106] und J. Müller[107]. Eine genaue mechanische Analyse des Gehens des Menschen unternehmen die Brüder W. und E. Weber 1836.[108] Einen Überblick über die Arbeiten zur terrestrischen Lokomotion von Säugetieren gibt S. Haughton 1873.[109] Fortschritte werden am Ende des 19. Jahrhunderts durch den Einsatz der Momentfotografie als Mittel der Bewegungsanalyse erzielt.[110] Eine erste richtungweisende funktionsmorphologische Studie zu Pflanzen veröffentlicht S. Schwendener 1874.[111] Am Ende des 19. Jahrhunderts wird der funktionsmorphologische Ansatz auch auf solche Körperteile der Tiere ausgeweitet, die nicht der Lokomotion dienen, z.B. die Mundwerkzeuge, Klammer- und Haftorgane oder die Verdauungsorgane mit ihren Bewegungen. Seit dem Beginn des 20. Jahrhunderts steht die Funktionsmorphologie in besonderer Verbindung zu technischen Anwendungen (↑Kultur/Biotechnik).

Funktionsanatomie

Vor der Etablierung der Funktionsmorphologie verbreitet sich das Wort ***Funktionsanatomie***, das seit Mitte des 19. Jahrhunderts im englischen Sprachraum erscheint (Anonymus 1836: »the functional anatomy of the human body«[112]; Gardner 1856: »functional anatomy«[113]; Gowers 1885: »functional anatomy«: »the consideration of the structural arrangements that subserve special functions«[114]; dt. Übers. 1886: »functionelle Anatomie«[115]). J. Schaxel verwendet 1922 den zusammengezogenen Ausdruck ›Funktionsanatomie‹.[116] H. Böker fasst 1937 alle funktional orientierten Disziplinen der Biologie als *funktionelle Anatomie* zusammen, nämlich die Physiologie, Ethologie und Ökologie; er differenziert diese von den historischen Disziplinen, der Genetik und Deszendenzlehre, die er als *genetische Anatomie* bezeichnet, und den beschreibenden Disziplinen, die er ***deskriptive Anatomie*** (Bauplanlehre) nennt[117] (vgl. Anonymus 1798: »anatomie descriptive«[118]; Anonymus 1802: »descriptive anatomy«[119]; Anonymus 1803: »beschreibende Anatomie«[120]). Seit Ende der 1930er Jahre wird der Ansatz der Funktionsanatomie besonders von H. Weber für eine eigene Richtung der Anatomie ausgebaut (s.u.).

H. Weber führt den Begriff der *vergleichenden Funktionsanatomie* 1939 ein.[121] Er beabsichtigt mit ihm eine Überwindung der alten Trennung von morphologischen und physiologischen Fragestellungen. Nach Weber geht es in der Funktionsanatomie um eine zusammenhängende Darstellung von Formen und Funktionen, einschließlich ökologischer Gesichtspunkte. Insbesondere soll deutlich gemacht werden, inwiefern die verschiedenen Strukturen eines Organismus in einem wechselseitigen, auf »Korrelationen« (s.u.) beruhenden Verhältnis zueinander stehen. Weber zielt damit auf die Erforschung des Organismus als eine Ganzheit: »Gerade weil derartige Untersuchungen dazu zwingen, den Bau, die Physiologie und die Umweltabhängigkeiten der Untersuchungsobjekte gleichermaßen zu berücksichtigen, liefern sie die methodische Möglichkeit, dem programmatisch so oft betonten Ganzheitsgedanken auf nüchtern naturwissenschaftlichem Wege näherzukommen«.[122]

Andere Bezeichnungen

Bestrebungen, Physiologie und Anatomie möglichst eng miteinander zu verknüpfen, bestehen seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Bei A. Bethe heißt es 1917: »Die Gestalt ist das Substrat, an dem sich die Funktion abspielt; das Wesentliche ist aber die Funktion«.[123] Mit der Einsicht in die funktionalen Aspekte auch der morphologisch bestimmten Einheiten gilt die alte Gegenüberstellung von Morphologie und Physiologie vielfach als überholt. Verschiedene Autoren rufen seit Ende des 19. Jahrhunderts daher eine neue Disziplin aus, die gerade die Einheit von Morphologie und Physiologie zu ihrer Grundlage macht. Zu ihnen gehört der Haeckel-Schüler W. Haacke, der die Wissenschaft, die Statik (Morphologie) und Dynamik (Physiologie) der Organismen umfasst, *Bionomie* nennt (↑Biologie).[124] Haacke argumentiert, beide könnten nicht in Isolation voneinander studiert werden, denn »[d]ie Funktionen können nicht unabhängig von den Formen bestehen«.[125] Die Morphologie als Lehre der Statik ist für Haacke nur ein spezieller Fall der Physiologie, nämlich der, bei dem sich verschiedene Kräfte im Gleichgewicht halten.

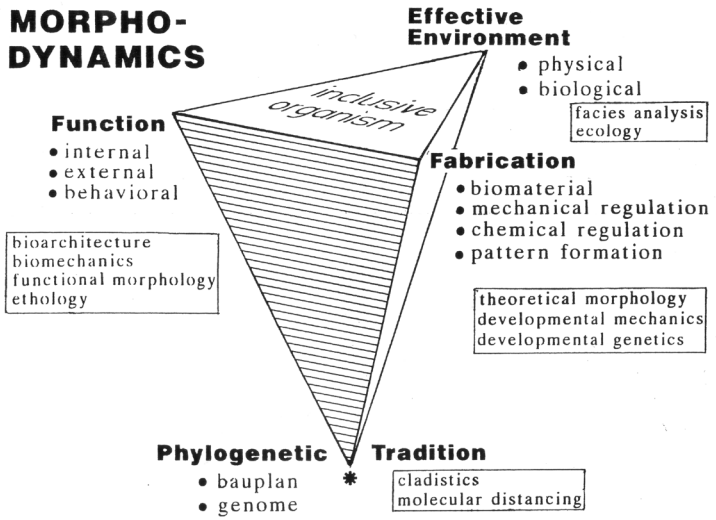


Abb. 324. Der begriffliche Rahmen der Konstruktionsmorphologie (aus Seilacher, A. (1991). Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.). Constructional Morphology and Evolution, 251-271: 252).

Explizit auf die Zusammenführung von Morphologie und Physiologie gerichtet, ist auch die Lehre der ***physiologischen Morphologie***. Der Ausdruck erscheint seit den 1830er Jahren (Purkinje 1833: »Wir stellen folgenden Cyklus der physiologischen Doktrinen auf: Naturphilosophie, oder allgemeine Physiologie, physiologische Morphologie, physiologische Physik […] physiologische Chemie, physiologische Dynamik, physiologische Psychologie«[126]; Schultz-Schultzenstein 1846: »die botanischen Systematiker müssen mehr Pflanzenphysiologie und physiologische Morphologie studiren«[127]). Der mit dem Ausdruck bezeichneten Disziplin wird anfangs aber auch mit Skepsis begegnet (Gorup 1853: »Eine physiologische Morphologie, eine physiologische Physik, eine physiologische Chemie giebt es, streng logisch genommen, nicht, denn die Gesetze des lebenden Organismus sind weder Zweck der Chemie, noch Zweck der Physik, endlich keinesfalls Hauptzweck der Morphologie«[128]). Am Ende des Jahrhunderts wird der Ansatz der physiologischen Morphologie u.a. 1888 von B. Hatschek und wenig später von J. Loeb propagiert.[129] Loeb untersucht unter diesem Titel insbesondere Entwicklungsprozesse, z.B. die Bildung von Strukturen an typischen und untypischen Orten (»Heteromorphosen«; ↑Entwicklung). Aufgegriffen wird die Bezeichnung 1942 von E. Ungerers: In der Lehre der »Physiologischen Morphologie« geht es nach Ungerer um die »Beziehung der Formteile auf den ›Leistungsplan‹ des Organismus«.[130]

Verwandt mit dem Konzept der Funktionsmorphologie ist der Begriff der ***dynamischen Morphologie***, den A. Naef seit 1913 verwendet. Die »dynamische Morphologie« unternimmt es nach Naef, das organische »Geschehen kausal zu analysieren«.[131] In den 1940er Jahren gebraucht auch L. von Bertalanffy diesen Ausdruck und stellt ihn neben die typologische, phylogenetische, funktionelle und entwicklungsgeschichtlich-entwicklungsmechanische Morphologie. In der »dynamischen Morphologie« werde der Organismus betrachtet »als Ausdruck eines geordneten Geschehensflusses, als Ausdruck eines geordneten Systems von Kräften«.[132] Kritisiert wird die Bezeichnung allerdings gerade auch, weil mit ihr die traditionelle Differenzierung zwischen Morphologie und Physiologie aufgehoben wird. So hält A. Fry-Wyssing 1938 den Ausdruck ›dynamische Morphologie‹ für »sinnstörend«, »denn definitionsgemäß kann Morphologie nach wie vor nur gegebene räumliche Beziehungen beschreiben oder erklären, und wenn man dazu übergeht, räumliche Veränderungen zu untersuchen, begibt man sich eben auf das Gebiet der Physiologie«.[133]

Konstruktionsmorphologie

Der Terminus ›Konstruktionsmorphologie‹ wird 1954 von H. Weber geprägt.[134] Weber erläutert: »Unter Konstruktion ist dabei die Einheit aus Bau und Leistung zu verstehen, mit Einschluß ihrer Dynamik, ihres Werdens und der Dynamik ihres Werdens«.[135] Weber hofft mit diesem neuen synthetischen Ansatz, die alte »unglückselige vermeintliche Antinomie Morphologie *gegen* Physiologie«[136] zu überwinden. Der neue Terminus wird von Schülern Webers aus Tübingen in den 1950er Jahren aufgegriffen.[137]

In einem einflussreichen kleinen Aufsatz aus dem Jahr 1970 konzipiert A. Seilacher die Konstruktionsmorphologie als »Zusammenschau« der drei grundlegenden Aspekte der Morphologie: des »historisch-phylogenetischen Aspekts«, des »ökologisch-adaptiven Aspekts« und des »bautechnischen Aspekts«.[138] Betont wird mit dieser Dreiteilung der

Aspekte, dass nicht alle morphologischen Merkmale als einfache funktionale »Anpassungen« zu werten sind. So weisen nach Seilacher viele Merkmale Eigenschaften auf, die allein als Nebenprodukt ihrer morphologischen Bildung oder ihrer phylogenetischen Vergangenheit, nicht aber als Funktionen zu deuten sind. Wegen dieser Betonung der morphologischen Einschränkungen (»constraints«; ↑Typus) wird der Ansatz der Konstruktionsmorphologie vielfach von den Kritikern des biologischen »Adaptationismus« (↑Anpassung) zitiert. Seilacher erweitert seine Dreiteilung der Aspekte der Konstruktionsmorphologie später um einen vierten Aspekt, in dem es um das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt geht (die *Biomorphodynamik*; vgl. Abb. 324).[139]

Seit den 1970er Jahren wird Webers Ansatz v.a. von Biologen, die am Frankfurter Senckenberg-Museum tätig sind, weiterentwickelt. Sie bedienen sich für ihr Programm des Titels der *Konstruktionsmorphologie*[140] oder *Bionomie*[141] (↑Biologie). Nach W.F. Gutmann, einem der Hauptvertreter dieser Richtung, hat es die Konstruktionsmorphologie mit der »mechanischen Kohärenz organismischer Konstruktionen« zu tun.[142] Im Mittelpunkt der Konstruktionsmorphologie steht die Betrachtung des Organismus als ein System, das mechanischen Gesetzen und Zwängen unterworfen ist. Zur Erklärung der Veränderung der Organismen in der Evolution wird aus konstruktionsmorphologischer Sicht besonderes Gewicht auf die internen Bedingungen gelegt. Anpassungen werden – sofern der Ausdruck überhaupt verwendet wird – als Ergebnis interner (mechanischer) Konstruktionsbedingungen und nicht als Reaktionen auf die Umwelt interpretiert.

Die Konstruktionsmorphologie gilt heute als wichtige biologische Disziplin im Rahmen eines evolutionstheoretischen Verständnisses der Organismen.[143] Seit 1976 erscheint ein eigenes Organ zur Publikation konstruktionsmorphologischer Arbeiten.[144] Ihr ursprünglicher synthetischer Ansatz aber, der sowohl die funktionale als auch die theoretische Morphologie in sich vereinen sollte, gilt heute nicht als realisiert. Die Konstruktionsmorphologie wird vielmehr als ein heuristisches Programm oder eine Arbeitshypothese verstanden, die gleichberechtigt neben anderen Ansätzen steht.[145] Der funktionale, bauchtechnische und historische Aspekt der Morphologie, die Seilacher in einer Disziplin zusammenführen wollte, werden auch heute noch meist getrennt voneinander untersucht.

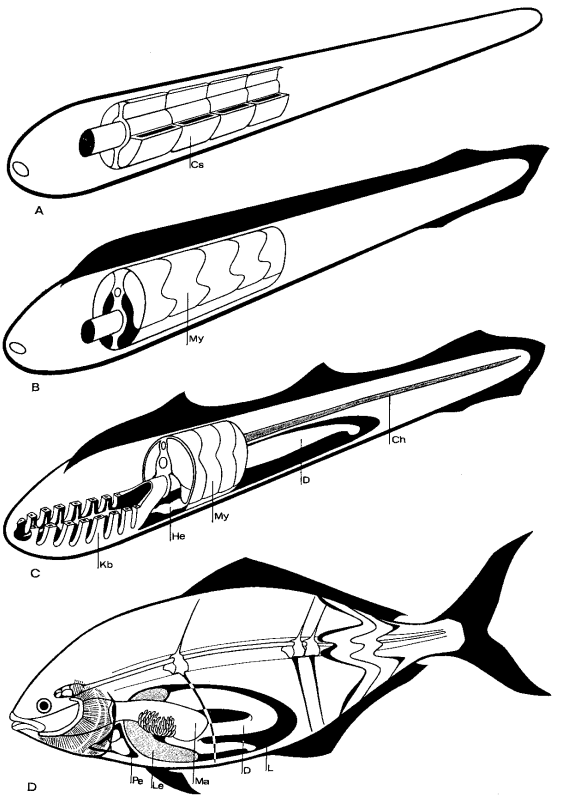


Abb. 325. Konstruktionsmorphologisches Modell der Wirbeltier-Entstehung. Den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet ein Wurm (A) mit einer Hydroskelett-Konstruktion aus einem flüssigkeitserfüllten Coelom, das in Coelom-Segmente (Cs) metamer gegliedert ist; die Bildung von Muskelblocks (My) und Chorda (Ch) als Stützskelett macht die Ringmuskulatur allmählich überflüssig und die Flüssigkeitsfüllung funktionslos (B, C), so dass ein in Organe differenzierter Körperinnenraum mit einem steif gestellten Kopfabschnitt und einer auf den Antrieb spezialisierten Schwanzflosse entstehen kann (D) (aus Gutmann, W.F. (1969). Zu Bau und Leistung von Tierkonstruktionen, 9. Die Entstehung der Wirbeltiere. Natur und Museum 99, 45-55: 53).

Teilweise in sachlicher Überschneidung mit der älteren Konstruktionsmorphologie konzipiert S. Richter 2007 eine Abteilung der Morphologie, die er ***Kohärenzmorphologie*** nennt. Diese betreffe den zur Funktionsmorphologie komplementären Aspekt der Kausalen Morphologie, der die »Kohärenzen zwischen Strukturen« innerhalb eines Organismus behandelt: Es gehe in der Konstruktionsmorphologie um die »Aufdeckung von Kohärenz, die zwischen den Elementen des strukturellen und funktionellen Netzwerks eines Organismus bestehen, und die entweder genetisch (und epigenetisch) verankert oder

		zeitliche Dimension	
		Gegenwart (Nutzen)	Vergangenheit (Herstellung)
Räumliche Dimension	Aspekte des einzelnen Organismus	*Physiologie (funktionaler Aspekt)*	*Ontogenese (bautechnischer Aspekt)*
	den einzelnen Organismus überschreitende Aspekte	*Umweltanpassung (ökologischer Aspekt)*	*Phylogenese (historischer Aspekt)*

Tab. 193. Kreuzklassifikation von vier Aspekten der Morphologie (in Anlehnung an Seilacher, A. (1970). Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. Lethaia 3, 393-396; ders. (1991). Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.). Constructional Morphology and Evolution, 251-271: 252).

historisch bzw. architektonisch bedingt sein kann«.[146] Richter verfolgt die Absicht, die Morphologie insgesamt als »Erklärungswissenschaft« zu konstituieren; die »rein deskriptive Morphologie« bezeichnet er demgegenüber als ›Anatomie‹.[147]

Evolutionäre Morphologie

Die Bezeichnung ›evolutionäre Morphologie‹ erscheint an der Wende zum 20. Jahrhundert (Anonymus 1900; Bower 1904: »evolutionary morphology«).[148] Sie wird in den 1920er und 30er Jahren v.a. von russischen Wissenschaftlern viel verwendet; in der Russischen Akademie der Wissenschaften wird in dieser Zeit ein ›Institut für Evolutionsmorphologie‹ gegründet.[149] A.N. Sewertzoff versteht unter der »Evolutionsmorphologie« 1931 die »morphologische Theorie des Ganges der Evolution«.[150] Auch in der englischen Sprache verbreitet sich der Ausdruck bereits in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts (z.B. Dobzhansky 1937: »evolutionary morphology«).[151] In einem allgemeinen Sinn wird darunter die Untersuchung der Gestaltungen der Lebewesen unter einer evolutionären Perspektive verstanden.

Die evolutionäre Morphologie ist durch eine ökologisch-selektionstheoretische Perspektive gekennzeichnet. Anstatt der Rekonstruktion von Stammbäumen in einem vergangenheitsorientierten Ansatz geht es in der evolutionären Morphologie um die Darstellung und Erklärung der Potenziale eines Bauplans für die Entwicklung in verschiedenen Lebensformen.[152]

Morphogenese

Den Ausdruck ›Morphogenese‹ verwendet H. Lotze seit 1842 (»die Morphogenese des Körpers«).[153] E. Haeckel fasst 1866 die »Entwicklungsgeschichte der Organismen« und die »Entwicklungsgeschichte der Stämme« als »Morphogenese« zusammen.[154] Wie die Morphologie ist nach Haeckel auch die Morphogenese »weit mehr eine descriptive als eine erklärende Disciplin«, auch wenn Erklärungen ihr Ziel seien.[155] Später wird der Ausdruck v.a. auf die individuelle Gestaltbildung eines Organismus im Laufe seiner Ontogenese bezogen. Vornehmlich die Entwicklung einzelner Strukturen im Laufe des individuellen Lebens eines Organismus werden als ›Morphogenese‹ beschrieben.[156] A. Naef gibt 1913 als Aufgabe der Morphologie aus, nicht allein die ausgewachsenen »terminalen« Formen zu betrachten, sondern vielmehr den ganzen Entwicklungszyklus von verschiedenen Ontogenesen, also die Morphogenese, zum Gegenstand einer vergleichenden Betrachtung zu machen.[157]

Der ältere deutsche Ausdruck für Morphogenese lautet ***Formbildung***. Das Wort erscheint seit Ende des 18. Jahrhunderts in biologischen Abhandlungen (Herz 1782: »Die zweyte Erklärungsart der Formbildung, die Entwickelung, ist leichter und einfältiger. Dieser zufolge, ist der Anfang der Frucht bereits vom Schöpfer selbst gebildet, und bedarf nur eines Mittels zur Vervollkommung und zum fernem Wachsthume«[158]; von Humboldt 1797[159]); der Ausdruck erlangt aber erst Mitte des 19. Jahrhunderts einen spezifischen entwicklungsbiologischen Sinn.[160]

Theoretische Morphologie

Die Bezeichnung ›theoretische Morphologie‹ erscheint vereinzelt und meist beiläufig bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts (Hooker 1849: »theoretical morphology«).[161] Auch E.S. Russell verwendet sie in seinem bekannten Werk ›Form and Function‹ von 1916.[162] Ein einheitliches Forschungsprogramm unter diesem Titel entwickelt sich aber erst in den 1960er Jahren. Die Ziele dieses Programms sind vor allem zweierlei: (1) die mathematische Simulation der Morphogenese lebender Organismen und (2) die Analyse des Spektrums möglicher organischer For-

men mittels der Konstruktion hypothetischer »morphologischer Räume«.[163]

Der Schwerpunkt der frühen theoretischen Morphologie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts liegt auf Versuchen zur Modellierung der Formen real existierender Organismen, ausgehend von wenigen Parametern und mittels einfacher mathematischer Ansätze. Die Absicht der Modellierung besteht darin, viele verschiedene morphologische Strukturen auf gemeinsame einfache geometrische Prinzipien zurückzuführen. Im Gegensatz zu diesen frühen Ansätzen bemüht sich die theoretische Morphologie seit den 1960er Jahren um die Rekonstruktion der tatsächlichen Prozesse der biologischen Gestaltbildung. Dabei steht anfangs das zweite Ziel der beiden oben genannten im Mittelpunkt: Es wird der Raum möglicher Formen ermittelt, indem einzelne Parameter in dem mathematischen Modell variiert werden. Eine zentrale Rolle spielt bei diesen Modellierungen das Konzept des *morphologischen Raums* oder ***Morphoraums***, das ebenfalls vereinzelt bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts verwendet wird (Parker 1877: »The morphological space traversed by a Salamander or Newt passing from the first fixation of the cartilaginous beams and bars that form its first chondroskeleton [...] to its adult state is immense«[164]; Raup & Gould 1974: »the incomplete filling of potential morphological space by related clades«[165] McGhee 1980: »morphospace«[166]). Der ausgehend von den möglichen Formen gebildete *theoretische Morphoraum* wird definiert als mehrdimensionaler geometrischer Hyperraum, der sich aus der systematischen Variation der Parameterwerte eines geometrischen Modells einer Form ergibt.[167] Die realen Formen der Natur können in der mathematischen Modellierung des Morphoraums im Verhältnis zu den möglichen, nicht realisierten Formen untersucht werden. Diesen Ansatz verfolgt seit Mitte der 1960er Jahren insbesondere D.M. Raup, der mit einem Aufsatz (verfasst zusammen mit A. Michelsen) über die Morphologie der spiraligen Windungen von Schneckenhäusern aus dem Jahr 1965 als Begründer der theoretischen Morphologie gilt.[168]

Auch wenn es meist in das Feld der Morphometrik (s.u.) gestellt wird, spielt auch in der theoretischen Morphologie die mathematische Modellierung der Morphogenese realer Organismen eine gewisse Rolle. Im Gegensatz zum theoretischen Morphoraum, der die möglichen und meist bloß hypothetischen Formen und Bildungsprozesse modelliert, wird der Raum, in dem die realen Gestalten und Prozesse dargestellt werden, *empirischer Morphoraum* (»empirical morphospace«) genannt.[169] Als letztes Ziel und ultimater Triumpf der theoretischen Morphologie wird ein Verständnis der biologischen Diversität, ausgehend von den Grenzen zwischen dem Möglichen und dem Realisierten und dem Möglichen und dem Unmöglichen, angesehen.[170]

Eine besondere Verbindung hat die theoretische Morphologie zur Funktionsmorphologie (s.o.). Denn es wird als ein allgemeines Ziel für die theoretische Morphologie angegeben, nicht nur den Raum des möglichen Designs mit dem theoretisch möglichen zu vergleichen, sondern darüber hinaus aus diesem Vergleich auch Hypothesen zur Funktion der Strukturen zu entwickeln.[171] Zu diesem Zweck ist die Methode des »Paradigmas« entwickelt worden: Über die Modellierung mittels mechanischer Analogien wird diejenige Struktur ermittelt, die das optimale Design (das Paradigma) im Hinblick auf eine bestimmte Funktion darstellt.[172]

Morphometrik

Der Ausdruck ›Morphometrik‹ (engl. »morphometrics«) erscheint als Bezeichnung für die numerischen Aspekte der Formen von Organismen seit den 1960er Jahren.[173] Die Morphometrik befasst sich im Gegensatz zur theoretischen Morphologie (s.o.) mit der Messung und Modellierung der Gestalten und Gestaltbildungen realer Organismen, und nicht ihrer Verortung in einem Raum möglicher Formen. Einen nachhaltigen Einfluss auf die Morphometrik übt W. D'Arcy Thompson mit seinen vergleichenden quantitativen Untersuchungen zum Umriss von Organismen und dessen Transformationen aus (↑Form: Abb. 132).[174]

Korrelation

Der allgemeine Begriff der Korrelation (lat. ›conreferre‹ »zusammenbringen«) wird Mitte des 18. Jahrhunderts in die Biologie eingeführt. Bezeichnet wird damit die Ganzheitlichkeit der Organismen aus morphologisch-physiologischer Perspektive: Eine vergleichende Betrachtung zeigt, dass die Veränderung eines Teils die Änderung anderer Teile eines Organismus bedingt.

Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts erscheint das Wort allerdings selten im biologischen Kontext; außerdem wird es anfangs, im Gegensatz zur später dominanten Bedeutung, weniger für die morphologische als vielmehr für die physiologische Wechselwirkung zwischen den Organen verwendet (La Mettrie 1751: »[le cœur & le cerveau] se tiennent dans une rélation & corrélation perpetuelle«[175]; de Grimaud 1791: »il

y a une corrélation bien manifestement établie entre l'organe de la peau et les organes digestifs«[176]).

Häufiger in Gebrauch ist der Ausdruck seit Beginn des 19. Jahrhunderts; er wird im ersten Jahrzehnt dieses Jahrhunderts meist auf die wechselseitige Abhängigkeit der Funktionen in einem Organismus bezogen (Tourlet 1801: »l'organisation plus parfaite est dûe à l'assemblage de molécules qui se combinent selon des fins déterminées pour chaque espèce d'organes et pour sa corrélation avec un centre unique, ou avec plusieurs foyers«[177]; Marie de Saint-Ursin 1804: »la corrélation des organes fonctionnaires«[178]; Geoffroy St. Hilaire 1805: »corrélation entre leurs principaux organes«[179]; Caille 1809: »l'idée des systèmes d'organes renfermant celle d'une correlation de fonctions entre des organes différens«).[180] Als einen Grundbegriff der Morphologie etabliert G. Cuvier 1812 das Wort (s.u.).

Antike

Seit der Antike steht die Erkenntnis morphologischer Korrelationen im Zusammenhang mit der Annahme von *Kompensationen*: Die besondere Ausprägung einer Struktur (oder einer Fähigkeit) bei einem Organismus geht einher mit dem Abbau einer anderen Struktur (oder Fähigkeit), die bei ähnlichen Organismen hervortritt.[181] Kompensationen dieser Art werden von Platon und Aristoteles beschrieben. Platon (und vor ihm Herodot) bemerkt einen Zusammenhang zwischen der physischen Schwäche der Lebewesen einer Tierart und ihrer ausgeprägten Fortpflanzungsfähigkeit, die die Art kompensatorisch vor der Vernichtung bewahrt.[182] Bei Aristoteles heißt es: »[Ü]berall stattet die Natur das eine reichlicher aus auf Kosten des andern, hat sie dem Leib ein dichtes Haarkleid gegeben, so ist es mit dem Schwanz nur dürftig bestellt, wie es den Bären gegangen ist«.[183] Oder im Vergleich von Krebsen, bei denen in der einen Gruppe eine Vermehrung der Füße durch den Abbau der Scheren ausgeglichen wird: »Diese fehlen, weil sie mehr Beine haben, für deren Vermehrung der Stoff der Scheren verbraucht ist«.[184] Auch eine funktionale Kompensation kennt Aristoteles. Er bemerkt bei den Tieren, »daß die einen eine Lunge haben, die den andern fehlt, bei denen aber die Arbeit, die für jene die Lunge verrichten, dafür ein anderes Glied tut«.[185] Die Kompensationen stehen bei Aristoteles im Kontext eines allgemeinen Harmoniegesetzes, dem zufolge ein Gleichgewicht in den Dingen angestrebt wird.[186]

Renaissance und Neuzeit

In der Renaissance ist es u.a. Paracelsus, der die geschlossene Einheit der organischen Körper heraus streicht. Er erkennt die inneren Korrelationen zwischen den Teilen eines Körpers und fasst sie als eine Sympathie auf (↑Ganzheit). Statt als kausale Verknüpfung, die sich sukzessive in der Zeit entfaltet, betrachtet er das organische Geschehen in einem Lebewesen als gleichzeitigen Zusammenhang, als geordnete Harmonie, als Mikrokosmos.[187] Vermittelt über Nikolaus von Kues und Leibniz' Konzept von in sich geschlossenen Monaden wird die Vorstellung der Lebewesen als integrierte und geschlossene Ganzheiten für die Korrelationsvorstellungen der Morphologie seit Mitte des 18. Jahrhunderts wirksam.

Zu neuer Bedeutung kommt das Prinzip der Korrelation mit dem Verständnis des Lebewesens als eines Systems von sich wechselseitig bedingenden Teilen, das seit Mitte des 18. Jahrhunderts entwickelt wird (↑Leben; Organismus). D. Diderot diskutiert die Kompensationen unter dem Stichwort der »Schönheit der Tiere«: »il est d'observation qu'aucune partie du corps ne peut excéder sa mesure, qu'aux dépens des autres«.[188] F. Vicq d'Azyr bemerkt um 1780, dass kein Teil des Körpers eines Lebewesens eine wesentliche Veränderung erfährt, ohne dass die anderen davon betroffen wären.[189] Alle Teile müssen nach Vicq d'Azyr einander und den Lebensgewohnheiten des Organismus entsprechen; die Zähne und der Verdauungsapparat z.B. der Art der aufgenommenen Nahrung.

Goethes »Gesetz des Etats«

Eine zentrale Rolle spielt das Prinzip der Korrelation in der Morphologie Goethes. Der Vergleich von Bauplänen zeigt Goethe zufolge eine korrelative Änderung der strukturellen Komponenten des Ganzen: Die Veränderung des einen Teils ziehe eine Veränderung eines anderen nach sich. Größenzunahme des einen Körperteils gehe z.B. mit der Größenabnahme eines anderen einher. Goethe hat dies als das *Gesetz des Etats* formuliert, nach dem gilt, »daß keinem Teil etwas zugelegt werden könne, ohne daß einem andern dagegen etwas abgezogen werde, und umgekehrt. [...] Der Bildungstrieb ist hier in einem zwar beschränkten, aber doch wohleingerichteten Reiche zum Beherrscher gesetzt. Die Rubriken seines Etats, in welche sein Aufwand zu verteilen ist, sind ihm vorgeschrieben, was er auf jedes wenden will, steht ihm, bis auf einen gewissen Grad, frei. Will er der einen mehr zuwenden, so ist er nicht ganz gehindert, allein er ist genötigt an einer andern sogleich etwas fehlen zu lassen; und so kann die Natur sich niemals verschulden, oder wohl gar bankrutt werden«.[190] Diese »Idee eines haushälterischen Gebens und Nehmens«[191] in der Natur – schon Aristoteles spricht in

einem ähnlichen Kontext davon, die Natur verfahre wie ein guter Hausverwalter (»οἰκονόμος ἀγαθός«[192]) – erläutert Goethe an einigen Beispielen: In der typologischen (nicht notwendig entwicklungsbiologischen) Reihe von Schlange, Eidechse und Frosch erfolgt eine zunehmende Verkürzung des Körpers, die mit einer Verlängerung der Extremitäten einhergeht. Neben dieser Formenreihe stehe der Krötentypus, der aus dem Froschtypus durch eine Verbreiterung des Körpers, verbunden mit einer kompensatorischen Verkürzung der Beine, entwickelt werden könne.

A. Meyer-Abich bezeichnet Goethes Gesetz 1949 als *Kompensationsgesetz* und sieht in ihm »das erste holistische Grundgesetz der modernen Biologie«.[193] In Bezug auf die Prioritätsfrage ist aber zu beachten, dass die methodische Auszeichnung von Organismen als Ganzheiten, bestehend aus wechselseitig aufeinander verweisenden Gliedern, vor Goethe mindestens auf C.F. Kielmeyer (1793), der bereits von sich gegenseitig kompensierenden Kräften spricht[194], und natürlich I. Kant (1790)[195] zurückgeht (↑Organismus). Vor Kant hat auch bereits J.F. Blumenbach 1786 ein holistisches, von ihm so genanntes *Gesetz der Homogenität* aufgestellt, nach dem die Variation eines Teils eines organischen Körpers eine korrelative Variation eines anderen Teils nach sich zieht. Blumenbach spricht von einer »genauen Congruenz in der Ausbildung der zu einer individuellen Gestaltung gehörigen Theile«[196]. Wie später Cuvier beansprucht auch Blumenbach für sich, aus der Kenntnis eines Knochens eines Organismus auf die Form der anderen schließen zu können. In den 1780er Jahren stellt außerdem J.G. Herder eine reziproke Entsprechung von Reproduktionsfähigkeit und Empfindung auf, die insbesondere für die Ansichten Kielmeyers von Bedeutung ist.[197]

Cuvier, Geoffroy – und Darwin

Ein ausdrücklich so genanntes Gesetz der Korrelation formuliert G. Cuvier im Jahr 1812 (»la corrélation des formes dans les être organisés«). Nach diesem Gesetz bildet ein organisiertes Wesen ein einheitliches und geschlossenes System (»un système unique et clos«), in dem alle Teile einander entsprechen (»toutes les parties se correspondent mutuellement«) und aufeinander verweisen (»chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres«).[198] Das Wort ›Korrelation‹ in diesem Zusammenhang verwendet Cuvier offenbar noch nicht in seinen Vorlesungen zur Vergleichenden Anatomie aus dem Jahr 1800, auch wenn er der Sache nach – unter dem Einfluss Kants stehend (↑Organismus) – schon die Wechselseitigkeit der Organe und Funktionen betont (»dépendance mutuelle des fonctions«; l'harmonie convenable entre les organes qui agissent les uns sur les autres«).[199]

Auch Cuviers Freund und akademischer Gegenspieler, É. Geoffroy St.-Hilaire, entwickelt die Vorstellung eines Korrelationsprinzips im Sinne einer wechselseitigen Anpassung von Organen eines Körpers aneinander und nennt dieses Prinzip *Gleichgewicht der Organe* (»balancement des organes«).[200] Nach diesem Prinzip ist die stärkere Ausprägung eines Merkmals stets begleitet von der Reduktion anderer Körpermerkmale.

C. Darwin diskutiert das Phänomen der Korrelation in seinem Hauptwerk unter Verweis auf einige wunderliche (»whimsical«) Fälle. Als Ausdruck von Korrelationsgesetzen (»mysterious laws of correlation«) versteht Darwin z.B. den Fall, dass weiße männliche Katzen mit blauen Augen taub sind.[201] Hier stehen die Korrelationsgesetze nicht mehr im Zusammenhang von Überlegungen zu den Prinzipien morphologischer Ganzheit oder Harmonie in einem Organismus, sondern repräsentieren lediglich kuriose Verknüpfungen von Merkmalen. Auch aus der züchterischen Praxis sind Darwin Fälle der Korrelation bekannt: die Veränderung eines Organs zieht hier die Veränderung anderer Organe nach sich. Bezeichnenderweise verliert das Korrelationsprinzip gerade bei Darwin seine für die Morphologie zentrale Stellung. Ist doch für Darwins Ansatz die Dekomponierung des Organismus in einzelne Merkmale, die jeweils einer Selektion unterliegen und eine eigene Anpassung an ihre Umwelt zeigen, zentral. Insbesondere in der deutschsprachigen Morphologie hält sich aber das Korrelationsprinzip als wichtiger Grundsatz bis ins 20. Jahrhundert (einen Überblick über die morphologischen Theorien der Korrelation gibt E. Rádl 1901).[202]

20. Jh.: Funktionsanatomie

Seit den 1920er Jahren wird der Begriff der Korrelation im Rahmen funktionsanatomischer Untersuchungen wiederbelebt. F. Eggers beobachtet bei Insekten eine parallele Variation von Strukturen, die ohne direkte funktionale Beziehung zueinander stehen, und er bezeichnet dieses Phänomen 1923 als *Korrelation*.[203] Später spricht er von »phyletischen, endogen geleiteten Korrelationssystemen«, die darin bestehen, dass völlig »heterogene Organe« in verschiedenen Insektenarten gemeinsam auftreten. Eggers erklärt dieses Phänomen damit, dass eine phylogenetisch zuerst auftretende »primäre Organumbildung« später »eine Kette teils nacheinander, teils nebeneinander statthabender Körperveränderungen nach sich zog«[204].

Auch Für H. Weber bildet der Begriff der Korrelation ein wichtiges Konzept für seine morphologisch-physiologischen Untersuchungen im Rahmen einer Funktionsanatomie (s.o.). Er spricht in diesem Zusammenhang von den »funktionellen und anatomischen Korrelationen der an einer einheitlichen Gesamtfunktion beteiligten Organe«.[205]

Neben den morphologischen Korrelationen werden in der Lebensgeschichtsforschung (↑Lebensgeschichte) und Ethologie auch Korrelationen zwischen Körperbau und Verhalten festgestellt. So wird die Korrelation zwischen unscheinbarer Erscheinung und komplexem Gesang bei Singvögeln als ein Verhältnis der Kompensation beschrieben.[206]

Gründe für die korrelative Einheit des Organismus

Insgesamt lassen sich drei Gründe für die korrelative Einheit der Teile eines Organismus angeben: die funktionale Organisation, Anpassungen an die Umwelt und die Entstehung im Prozess der Selbstorganisation. In Bezug auf die interne *funktionale Organisation* verweisen die Teile eines Organismus wechselseitig aufeinander, weil die essenziellen Lebensfunktionen des Organismus zwar nicht einem bestimmten Teil zugeordnet werden müssen, sondern diese einem Funktionswandel unterliegen können, aber doch von mindestens einem Teil getragen werden müssen. Ein Körperteil kann also nur in dem Maße eine (lebenswichtige) Funktion verlieren, wie diese von einem anderen Teil übernommen wird. In Bezug auf seine externe *Anpassung* an die Umwelt korrelieren die Teile eines Organismus miteinander, weil eine Änderung der Umwelt des Organismus in der Regel eine Veränderung der verschiedenen Funktionssysteme des Organismus nach sich zieht. Dies wird besonders in Extremfällen deutlich: Der Wechsel des Lebensraums einiger Säugetiere (der Vorfahren der Wale und Delphine) vom Land ins Wasser führte zu einer parallelen Veränderung vieler ihrer morphologischen Merkmale. In der Evolutionstheorie werden diese Veränderungen als gemeinsame parallele Anpassung an die Umwelt gedeutet. Schließlich korrelieren die Teile eines Organismus miteinander, weil sie durch wechselseitige Einwirkung aufeinander in einem Prozess der *Selbstorganisation* überhaupt erst gebildet werden. Anders als in einer intentional geplanten Konstruktion (einem Artefakt) ist in der Selbstorganisation eines Systems jeder einzelne Teil Glied eines genetischen Gefüges, das sich selbst organisiert, in dessen Bildung also verschiedene Prozesse an jeweils einem Teil angreifen. Die Veränderung jedes Teils bewirkt also Veränderungen der Prozesse der Selbstherstellung des Organismus an anderen Teilen, d.h. eine Korrelation.

Symmetrie

Das Wort ›Symmetrie‹ erscheint im Griechischen und Lateinischen seit der Antike (abgeleitet von griech. ›σύμμετρος‹ »abgemessen, verhältnismäßig«: ›συμμετρία‹; lat. ›symmetria‹ »Proportion«). Theophrast verwendet das Wort bereits im biologischen Kontext[207]; im klassischen Latein ist es nicht häufig (Plinius um 79: »non habet Latinum nomen symmetria«[208]). In der Renaissance taucht der Ausdruck u.a. 1532 in der Übersetzung einer Schrift von A. Dürer im Sinne von »Proportion« auf.[209] In der Antike und Renaissance bezeichnet er allgemein die Harmonie und Verhältnismäßigkeit der Teile in einem Körper.

Erst Mitte des 17. Jahrhunderts erscheint das Wort in der speziellen Bedeutung der Spiegelsymmetrie. Als einer der ersten verwendet es B. Pascal in diesem Sinn in seinen ›Pensées‹ (posthum 1670). Nach Pascal ist der Ausdruck auf der Gestalt des menschlichen Körpers gegründet und bezieht sich dabei auf die Verhältnisse in der Breite, nicht aber in der Höhe und Tiefe (»Symétrie, ce qu'on voit d'une vue, […] fondée aussi sur la figure de l'homme, d'où il arrive qu'on ne veut la symétrie qu'en largeur, non en hauteur ni profondeur«).[210] In dieser Bedeutung gebraucht C. Perrault das Wort im Kontext der Architekturtheorie in einem Kommentar seiner Vitruv-Übersetzung aus dem Jahr 1673: Das Wort bezeichne alles, was die peripheren Teile eines Gebäudes einander ähnlich mache.[211] Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts wird das Wort daneben aber auch noch oft in der alten Bedeutung zur Bezeichnung einer Verhältnismäßigkeit oder Harmonie der Anordnung von Teilen in einem Ganzen gebraucht (Chambaud & Robinet 1776: »Symmétrie, […] proportion que les parties d'un corps ont entre elles & avec leur tout«[212]).

Auch im biologischen Zusammenhang erscheint der Ausdruck Mitte des 18. Jahrhunderts, z.B. in den Schriften G.L.L. Buffons, in dieser allgemeinen Bedeutung (1764 in Bezug auf die Streifen des Zebras: »la robe rayée de rubans noirs et blancs, disposés alternativement avec tant de régularité et de symétrie, qu'il semble que la Nature ait employé la règle et le compas pour la peindre«[213]). Erst am Ende des Jahrhunderts wird er im engeren Sinne für die Bilateralsymmetrie verwendet (La Cépède 1799: »les deux yeux sont situés du même côté de la tète; mais indépendamment de ce défaut remarquable de symmétrie, relativement à l'axe longitudinal du poisson, ils en présentent fréquemment un second par une inégalité frappante dans leur volume«[214]; von Sömmering 1800: »Symmetrie des Hirnes. […] Alles ist im Hirne doppelt, und selbst diejenigen Theile, welche, weil sie in der Mitte liegen, einfach scheinen,

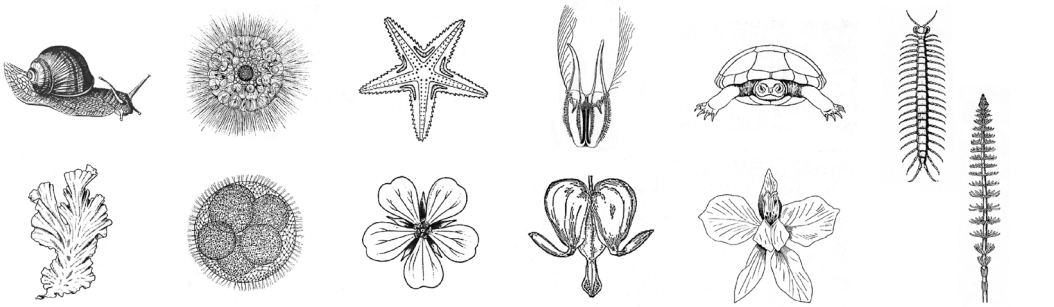


Abb. 326. Formen und Symmetrien von Organismen. Von links nach rechts sind dargestellt: Asymmetrie, Kugelsymmetrie, Radiärsymmetrie, Disymmetrie, Bilateralsymmetrie und Metamerie. In der oberen Reihe sind Tiere als Beispiele abgebildet: Schnecke (nach Férrusac), Radiolar (nach Haeckel), Seestern, Rippenqualle (nach Chun), Schildkröte und Skolopender. In der unteren Reihe sind Pflanzen oder deren Blüten dargestellt: Ulva (nach Thuret), Volvox (nach Klein), Geranium, Dicentra, Consolida und Hippuris (alle Tiere außer dem letzten aus Claus, C., Grobben, K. & Kühn, A. (1880/1932). Lehrbuch der Zoologie; alle Pflanzen außer den letzten beiden aus Strasburger et al. (1894/1939). Lehrbuch der Botanik; der Skolopender und Hippuris aus Troll, W. (1948). Allgemeine Botanik; Consolida aus Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte).

z.B. das Rückenmark, bestehen, genau betrachtet, aus zwey symmetrisch gleichen Hälften«[215]; Pittard 1852: »Symmetry is a word used to express […] the fact […] that one half of an animal is usually an exact reversed copy of the other«[216]).

Die Regelmäßigkeit im äußeren Bau der Pflanzen und Tiere ist offensichtlich und wird seit der Antike beschrieben.[217] Die Einteilung des Reichs der Pflanzen durch C. von Linné und der Tiere durch G. Cuvier orientiert sich in erheblichem Maß an den symmetrischen Lageverhältnissen der organischen Teile (↑Taxonomie). Der Botaniker A.-P. de Candolle sieht die Symmetrie (»disposition relative des parties«) zu Beginn des 19. Jahrhunderts als entscheidend für die Taxonomie der Pflanzen an. Er behauptet, es existiere ein Symmetrieplan für jede Klasse von Lebewesen (»plan symétrique de chaque classe d'êtres«).[218]

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird versucht, die Formen von Organismen auf der Grundlage ihrer Symmetrieverhältnisse in ein System zu bringen. Über die Symmetrieverhältnisse wird allgemein die Wiederholung von Strukturen in einem Körper dargestellt, es geht um die räumlichen Beziehungen von Körperteilen, die in ihrer Gestalt einander korrespondieren. Die einfachsten globalen Systematiken der Formen von Organismen orientieren sich an der Lage der Symmetrieachsen der Körper. Als die für die höheren Tiere verbreitetste Form der Symmetrie wird dabei das Vorliegen von nur einer Symmetrieebene in den drei Raumachsen, die ***Bilateralsymmetrie***, erkannt. Der Ausdruck wird in der Form ›bilaterale Symmetrie‹ offenbar zuerst von A.W. von Schlegel in seiner ›Indischen Bibliothek‹ und seinen Vorlesungen zur Bildenden Kunst von 1827 verwendet.[219] In beiden Schriften bezieht Schlegel den Ausdruck auch bereits auf die Symmetrieverhältnisse der höheren entwickelten Tiere. So heißt es in der ›Indischen Bibliothek‹: Die Architektur »wetteifert mit der großen Baumeisterin der Körperwelt, welche […] in der Thierwelt die bilaterale Symmetrie […] durch unzählige Verwandlungen als einen allgemeinen Typus hindurchführt«.[220] Auch in den 1830er Jahren erscheint das Wort im kunsthistorischen Zusammenhang.[221] In einem fachwissenschaftlichen Beitrag zur Biologie gebraucht wohl zuerst L. Agassiz die Formulierung, und zwar im Jahr 1834 (»bilateral symmetry«).[222] Im Deutschen erscheint der Ausdruck in den 1850er Jahren in biologischen Schriften, bei H. Schlegel 1852 sowie bei V. Carus und J. Müller 1853 noch in der Form ›bilaterale Symmetrie‹[223], bei C. Gegenbaur seit 1856 in der später üblichen Form als ›Bilateralsymmetrie‹.[224] E. Haeckel nennt die Tiere mit einem bilateralsymmetrischen Bau 1874 ***Bilateria***.[225] Dazu gehören nach Haeckel »sämmtliche Würmer« und die von diesen abzuleitenden »vier höchsten Thierstämme«, die Weichtiere, Stachelhäuter, Gliederfüßer und Wirbeltiere.

Klassifikationen in der Mitte des 19. Jh.

In seiner Einteilung des Tierreichs nach Kriterien der Symmetrie des Körperbaus unterscheidet H. Burmeister 1854 »reguläre Thiere« (»Polypen und Strahlthiere«), die über ein »centrales Hauptorgan« charakterisiert sind, und »irreguläre Thiere« (»Infusionsthiere«), daneben stellt er die »Gliederthiere« und die »Rückgratthiere«.[226] Das System von Burmeister ist also nicht streng an den Formen orientiert, sondern berücksichtigt auch die traditionellen morphologischen Einteilungen.

Konsequenter ist G.H. Bronn, der sich – ebenso wie M.J. Schleiden für die Botanik[227] – bemüht, die organischen Formen der Tiere auf geometrische Grundfiguren wie Kugel, Ei oder Kegel zurückzuführen. Als Grundform der Tiere sieht er den Keil und bezeichnet ihre Form daher als *Sphenoid*, die Grundform der Pflanze ist für ihn das Ei (*Ooid*) und die des Minerals das Prisma (*Prismoid*).[228] Später baut er dieses System aus und unterscheidet bei den Tieren die »Amorphozoen oder Pflanzenthiere, ohne Grund-Form«, die »Aktinozoen oder Strahlen-Thiere, mit Aktinoid-Form« und die »Höheren Thiere mit Hemisphenoid-Form«[229]. Den Terminus ›Bilateralsymmetrie‹ lehnt Bronn ab, weil dieser seiner Meinung nach nicht zum Ausdruck bringt, dass keine Symmetrie zwischen dem vorderen und hinteren sowie dem oberen und unteren Körperteil der Tiere besteht.[230]

Eine andere Klassifikation, die sich jedoch nicht an geometrischen Grundformen orientiert, entwickelt G. Jäger 1857. Den drei Raumachsen eines Körpers weist Jäger jeweils zwei Flächen zu, die entweder einander ähneln oder voneinander verschieden sind. Im ersten Fall spricht er von parallelen Flächen (Parallelpaar), im zweiten von polaren Flächen (Polpaar). Er definiert dann: »ein symmetrischer Körper ist ein solcher, der zwei Polpaare und ein Parallelenpaar hat. Ein regulärer Körper ist ein solcher, der ein Polpaar und zwei Parallelpaare hat«.[231] Ausgehend von der Anzahl der Raumachsen mit polaren Flächen nennt Jäger die radiären Körper »einaxig«, die symmetrischen dagegen »zweiaxig«. Daneben stellt er als dritte Gruppe die »axenlosen« Körper. Die Wirbeltiere, Gliedertiere und Weichtiere gehören nach Jägers Einteilung zu den symmetrischen oder zweiachsigen Körpern; die Stachelhäuter und Nesseltiere dagegen zu den radiären oder einachsigen; und die Infusorien und Wurzelfüßer schließlich zu den achsenlosen.[232] Die beiden Pole der polaren Achse der ein- und zweiachsigen Tierkörper bezeichnet Jäger als *Kopfpol* und *Steisspol*. Bei den zweiachsigen Tieren nennt er die beiden Pole der anderen Achse *animalen Pol* (z.B. die Rückenseite der Wirbeltiere) und *vegetativen Pol* (die Bauchseite der Wirbeltiere). Die Konstanz der Symmetrieverhältnisse versucht Jäger in der Embryonalentwicklung der Tiere der einzelnen Gruppen nachzuweisen. Als Erklärung für die Verteilung der Grundformen über die Tiergruppen führt Jäger u.a. ihre Lebensweise an; er ist z.B. der Ansicht, »dass das Festsitzen eines Thieres die Ursache der radiären Körperform desselben ist«[233].

Zusammenfassend werden in den morphologischen Systemen in der Mitte des 19. Jahrhunderts drei große Gruppen unterschieden: unregelmäßige Formen, die nicht symmetrisch halbierbar sind (z.B. viele Einzeller), regelmäßige strahlige Formen, bei denen die Symmetrieelemente durch Rotation an einer Symmetrieachse zur Deckung gebracht werden können (z.B. Blüten, Medusen, Seesterne), und bilateralsymmetrische Formen, die über eine Symmetrieebene verfügen (z.B. Weichtiere, Gliedertiere, Wirbeltiere). Die verschiedenen Typen der Symmetrien, Ebenen und Achsen im Körperbau werden in einer variablen Terminologie benannt. Erst Ende des 19. Jahrhunderts setzt sich allmählich eine vereinheitlichte Terminologie durch.[234]

Haeckels »Promorphologie«

E. Haeckel entwickelt 1866 eine Klassifikation der morphologischen Gestalten, die auf diesen Einteilungen in die drei großen Gruppen aufbaut. In seiner »Promorphologie als Lehre von den organischen Grundformen«[235] verwendet Haeckel als Einteilungsgesichtspunkte die stereometrischen Verhältnisse der Körperformen der Organismen: den Rahmen der Klassifikation geben die Symmetrieachsen und geometrischen Figuren, die den organischen Formen einbeschrieben werden können (vgl. Tab. 194). Die Promorphologie wird so zu einem Äquivalent der Kristallografie der anorganischen Körper.

Für viele der von Haeckel aufgestellten Gruppen finden sich allein Vertreter einfacher Organismen, wie z.B. der von Haeckel ausgiebig untersuchten formenreichen einzelligen Radiolarien. Bei den Tieren gehören alle hochentwickelten Organismen (d.h. alle Wirbeltiere und Gliederfüßer und auch viele Weichtiere und »Würmer«) zur Gruppe der »Zygopleuren« (Bilateralsymmetrie i.e.S.). Die einfachste geometrische Form, die diesem Typus entspricht, ist eine entlang der Hauptachse halbierte Pyramide von vier Seiten. Ein solcher Körper lässt sich nur durch eine Ebene in zwei symmetrisch gleiche Hälften zerlegen. Diese Symmetrieebene, die durch die Hauptachse (mit den Polen Vorne und Hinten) und die Mittellinie der Basis, d.h. die Dorsoventralachse, gelegt werden kann, ist die Median- oder Sagittalebene des Körpers. Sie teilt den Körper in die beiden symmetrisch zueinander stehenden rechten und linken Hälften. Die zu ihr senkrecht verlaufende Frontalebene (Lateralebene, auch: Transversalebene), die den Körper in eine Rücken- und Bauchseite teilt, und die zu ihr ebenfalls senkrecht liegende dritte Raumebene, die Äquatorialebene (auch: Transversalebene), die den Körper in ein Vorder- und Hinterende teilt, stellen dagegen keine Symmetrieebenen dar.

Körper mit Hohlformen (z.B. Becher und Röhre) werden in Haeckels Systematik nicht als eigene For-

1.	Lipostaura. Grundformen ohne Kreuzachsen und ohne Medianebene (Sagittalebene)
1.1	Anaxonia. Achsenlose Formen. (Klumpen)
1.2	Axonia. Achsenfeste Grundformen.
1.2.1	Homaxonia. Alle Achsen gleich. (Kugeln)
1.2.2	Heteraxonia. Eine oder mehrere konstante Achsen.
1.2.2.1	Polyaxonia. Mehrere konstante Achsen.
1.2.2.1.1	Arrythma. (Irreguläre Polyeder)
1.2.2.1.2	Rhythmica. (Reguläre Polyeder)
1.2.2.2	Protaxonia. Eine Hauptachse. Keine Kreuzachsen (Monaxonia)
1.2.2.2.1	Haplopola. Eine gleichpolige Achse. (Sphäroid oder Zylinder)
1.2.2.2.2	Diplopola. Eine ungleichpolige Achse. (Ei, Kegel, Kegelstumpf)
2	Stauraxonia. Grundformen mit einer Hauptachse und Kreuzachsen, aber ohne Medianebene (Sagittalebene)
2.1	Homostaura. Gleichpolige Hauptachse. (Doppel-Pyramiden)
2.2	Heterostaura. Ungleichpolige Hauptachse. (Pyramiden) [viele Seesterne und Medusen]
3	Zeugita (Allopola). Grundformen mit Kreuzachsen und mit Medianebene (Sagittalebene) (Bilateralsymmetrie)
3.1	Amphipleura. Schienige Formen. Hälfte einer Pyramide von 4+2n Seiten
3.2	Zygopleura. Jochpaarige Formen. Hälfte einer Pyramide von 4 Seiten [Wirbeltiere, Gliederfüßer, Weichtiere]

Tab. 194. Formen der Symmetrie von Organismen (nach Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen: Bd. 1).

men berücksichtigt. In einer späteren Einteilung versucht R. Woltereck auch diese als »biotische Grundformen« zu erfassen; er entwickelt dabei aber keine durchgängige Systematik.[236]

Symmetrie und Lebensform

Bereits Haeckel weist auf den engen Zusammenhang zwischen Symmetrieverhältnissen und Lebensformen, insbesondere die Fortbewegungsweisen der Organismen hin. Fast alle auf dem Festland sich bewegenden Organismen zeigen die Symmetrieverhältnisse einer Zygopleuren-Form. Diese ist also unabhängig von den Abstammungsverhältnissen entstanden und offensichtlich als Anpassung an die Lokomotion auf dem Land und in der Luft zu deuten (vgl. Tab. 195; ↑Form: Abb. 133). Auch die meisten der vom Menschen erfundenen Fortbewegungsmittel zeigen in ihrem äußeren Bau diese Symmetrieform (z.B. Fahrräder, Autos, Lokomotiven, Boote, Flugzeuge).[237]

Die Bilateralsymmetrie kann also gedeutet werden als eine Anpassung an die Fortbewegung in einem asymmetrischen Kraftraum, in einer Umwelt, in der mit dem Gravitationsfeld der Erde ein ausgeprägt gerichtetes Kraftfeld vorliegt. Die einzige Symmetrieebene (die Sagittalebene) liegt bei den bilateralsymmetrischen Tieren in der Regel parallel zu den Kraftlinien des Gravitationsfeldes und parallel zur Fortbewegungsrichtung, aber senkrecht zur Ebene, in der sie sich bewegen. Dies ist die einzige Ebene, in der es keine Vorzugsrichtung gibt; die beiden Körperenden, die senkrecht zu dieser Ebene liegen (rechts und links), entsprechen einander also spiegelbildlich (zumindest hinsichtlich der äußeren Form). Die Symmetrie der beiden Körperseiten ist im Hinblick auf die Fortbewegung zweckmäßig, denn bei einer ungleichen Verteilung der Fortbewegungsorgane wäre eine geradlinige Vorwärtsbewegung erschwert – weil sich an den beiden Körperseiten die Fortbewegungsorgane befinden. Das vordere und hintere Körperende (die jeweils den anterioren und posterioren Pol der Hauptachse bilden) sind durch die Bewegungsrichtung und die damit einhergehenden morphologischen Strukturen (Lage des Nahrungsaufnahmeorgans und Konzentration der Sinnesorgane am anterioren Ende) asymmetrisch. Die Ober- und Unterseite (die den dorsalen und den ventralen Pol einer Richtachse bilden) sind bedingt durch das Gravitationsfeld und die unterschiedliche Exposition gegenüber der Umwelt asymmetrisch.

Sehr viel schwächer ist die Dorsoventralität bei Tieren ausgeprägt, die sich in einem stärker symmetrischen Kraftraum bewegen, z.B. Tiere im Wasser, bei denen der Auftrieb die Gravitationskraft abschwächt (Spindelform vieler Fische, Disymmetrie der Rippenquallen). Organismen, die sich im dreidimensionalen Raum bewegen und für die die Gravitation nicht von großer Bedeutung ist, sind vielfach kugelsymmetrisch (z.B. viele einzellige Algen).

Sesshafte Lebewesen ohne Fortbewegung zeigen häufig einen radialsymmetrischen (radiären) Bau (in Haeckels Terminologie die Protaxonia). Die Ebene der Radialsymmetrie steht hier senkrecht auf der Hauptachse seines Wachstums. Erklärt werden

Symmetrietyp	Lebensform	Beispiel
Anaxonia (achsenloser Klumpen)	langsam bewegliche Landtiere	Schnecken
Homaxonia (Kugel)	kleine Organismen im Wasser	einzellige Algen
Haplopola (Zylinder)	im Boden bohrende Organismen	Fadenwürmer
Heterostaura (Pyramide)	sessile oder wenig bewegliche Organismen	Seesterne, Pflanzen
Amphipleura (Spindel)	unter Wasser schwimmende Tiere	Rippenquallen, Fische
Zygopleura (Bilateralsymmetrie)	auf dem Land laufende und fliegende Tiere	Insekten, Wirbeltiere

Tab. 195. Korrelation der Haupttypen der Symmetrieformen von Organismen (Bezeichnungen nach Haeckel) mit deren Lebensweise.

kann dies damit, dass ein sessiler Organismus symmetrische Beziehungen in den zwei Dimensionen der Ebene, auf der er festsitzt, aufweist. Denn die Raumrichtungen dieser Ebene sind gleichberechtigt im Hinblick auf ihre Versorgungs- und Entsorgungsfunktion für den Organismus. Die Nährstoffzufuhr für eine Seeanemone im Meer oder die Annäherung einer Biene an eine Blüte beispielsweise ist von jeder Richtung gleichwahrscheinlich – so argumentiert R.S. Lillie 1915.[238] Dass Organismen oder Teile von ihnen, die sich nicht fortbewegen, oft eine ausgeprägte Symmetrie aufweisen, wie z.B. die »dorsiventralen« Blüten von Lippen- und Rachenblütlern, kann auf die Symmetrie der Organismen zurückgeführt werden, mit denen sie in Beziehungen stehen (z.B. die blütenbesuchenden Insekten).

Metamerie

Eine Symmetrie muss nicht in einer Spiegelsymmetrie von Teilen eines Körpers bestehen, sondern kann auch in einer nicht-spiegelsymmetrischen Wiederholung von gleichgeformten Strukturen bestehen. Eine solche »Longitudinalsymmetrie« besteht in der Aneinanderreihung von gleich gebauten Elementen entlang der Medianachse. Die Bauelemente weisen dabei häufig jeweils einen Satz von Organen auf (z.B. ein Paar Extremitäten oder Exkretionsorgane). Auf Haeckel geht die moderne Bezeichnung ***Metamerie*** für diese Gliederung des Körpers in sich in der Längsachse wiederholende Bauelemente zurück. Ein einzelnes Segment nennt Haeckel ein ***Metamer***. Im Anschluss an Bronn betrachtet er die Metamere als zueinander homologe »Folgestücke«. Die Lehre der Metamere nennt Haeckel »Metamerologie oder Homodynamenlehre«.[239]

Neben den Metameren unterscheidet Haeckel noch ***Paramere*** (Nebenstücke) und ***Antimere*** (Gegenstücke). Er definiert: »Paramere oder Nebenstücke (homonome Theile) sind [...] entsprechende Theile, welche um eine Kreuzaxe oder Breitenaxe des Körpers (oder um die Hauptaxe eines einzelnen Körpertheils) herum neben einander liegen. Antimeren oder Gegenstücke dagegen sind entsprechende Theile, welche um die Hauptaxe (Längsaxe) des Körpers herum neben einander liegen«[240]. Zu den Parameren zählt er z.B. die Zehen der Füße der vierfüßigen Wirbeltiere oder die Blättchen der dreigliedrigen Blätter des Klees; Antimeren sind dagegen die paarigen Körperteile der Wirbeltiere, z.B. ihre Beine, Augen und Ohren. Parallel zu den Metameren als den »Segmenten der Hauptaxen« bezeichnet Haeckel die »Segmente der Kreuzaxen (oder Breitenaxen)« als ***Epimere*** oder »homonyme Theile«. Epimere sind z.B. die Abschnitte der Extremitäten der Wirbeltiere, also Oberarm, Unterarm, Carpus, Metacarpus und Phalangen (↑Homologie).[241]

Für die Botanik übernimmt J. Sachs 1882 das Wort ›Metamer‹ für sich wiederholende Elemente.[242] In der Botanik bezeichnet der Ausdruck einen von mehreren morphologisch einheitlichen Abschnitten, in die ein Trieb eingeteilt werden kann, z.B. ein ***Phyton***, d.h. ein Knoten einschließlich seines Blattes, oder ein *Modul* (s.u.).[243] Sachs führt für die Botanik 1873 auch die Einteilung der Blüten nach der Zahl ihrer Symmetrieebenen in mono-, di- und polysymmetrische ein.[244]

A. Frey unternimmt es 1926, alle Symmetrieverhältnisse durch drei Verfahren der Deckung von symmetrisch gleichwertigen Formelementen zu erfassen.[245] Diese grundlegenden »Deckoperationen« sind nach Frey die *Parallelverschiebung* (verwirklicht z.B. bei den Blättern eines Zweiges), die *Drehung* (z.B. die »wirtelige« Stellung der Blüten einer Blume) und die *Spiegelung* (z.B. die Stellung der Gliedmaßen eines Wirbeltiers). Durch Kombination dieser drei Deckoperationen entstehen drei neue Formen der Symmetrie: die Kombination aus Parallelverschiebung und Spiegelung ergibt die *Gleitspiegelung* (z.B. die Metamerie der Articulaten), die Kombination aus Parallelverschiebung und Drehung erzeugt die *Schraubung* (z.B. in der Blattstellung mancher Pflanzen) und die Kombination aus Spiegelung und Drehung resultiert schließlich in der *Drehspiegelung*, die

sich bei Organismen selten verwirklicht findet (z.B. bei der Desmediaceengattung *Staurastrum*).

Schließlich wird der Begriff der Symmetrie nicht allein auf räumliche Verhältnisse bezogen, sondern auch auf zeitliche. W. von Engelhardt definiert die Symmetrie 1949 allgemein als »die räumliche und (oder) zeitliche Wiederholung gleicher Elemente«.[246] Alle rhythmisch wiederkehrenden physiologischen und ethologischen Prozesse (Zykloethose; ↑Metamorphose), angefangen beim Herzschlag und Atemrhythmus, über den Zellzyklus und den Schlaf-Wach-Rhythmus bis hin zum Ernährungs- und Fortpflanzungszyklus können als Formen einer »zeitlichen Metamerie« gedeutet werden.[247]

Modul

Von ›Modulen‹ bei Pflanzen sprechen zuerst J.L. Harper und L. White 1974[248], und zwar als Übersetzung des französischen *article*, nachdem der Begriff *Modularität* vorher bereits in einem allgemeineren Sinn im morphologischen Zusammenhang Verwendung fand.[249] ›Article‹ wiederum ist eine Bezeichnung, die G. Chauveaud 1921 an Stelle des älteren ›Phyton‹ einführt.[250] Die von C.G. Gaudichaud 1841 vertretene *Phytontheorie* betrachtet den *Kormus* – d.h. den in Wurzel, Sproß und Blätter gegliederten Körper einer höheren Pflanze – als Zusammensetzung aus Teilstücken (Phytonen), die jeweils ein Blatt und ein Sproßstück umfassen und als Baueinheiten der Pflanzen angesehen werden (»un végétal original unique«).[251] Die Phytontheorie hat bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts viele Anhänger[252], wird dann aber, besonders nachhaltig auf dem Botanischen Kongress in Cambridge 1930 als unangemessene Vereinfachung kritisiert.[253] (Die Bezeichnung ***Kormus*** findet sich 1802 bei Willdenow (»Cormus«), wobei er darunter im Gegensatz zur heutigen Auffassung auch die Moosstengel und Blattstiele versteht.[254])

F. Hallé und R.A.A. Oldeman, die das Wort ›article‹ 1970 aufgreifen, gebrauchen den Ausdruck nicht im Sinne der alten Phytontheorie, sondern definieren ihn mit Prévost als den Spross einer Pflanze, der alle Differenzierungsphasen bis zur Ausbildung eines Fortpflanzungsstadiums umfasst: »Un article est un axe dont le méristème édificateur parcourt la totalité de la séquence de différenciations propre à l'espèce considérée, depuis son origine jusqu'à la sexualité«[255]. Ein *article* ist damit nicht allein eine räumlich-morphologische Einheit, sondern auch eine dynamisch-physiologische. In der englischen Überarbeitung ihres Werks geben die Autoren ›article‹ mit *Modul* wieder und bemerken, dass mit der *modularen Konstruktion* eines Baumes seine Zusammensetzung aus einer Reihe von äquivalenten morphologischen Einheiten, die unendlich wiederholt werden können, gemeint ist.[256]

In der Folge dieser Bestimmung werden unter den Modulen in der Botanik architektonische Einheiten von Pflanzen verstanden, die sich innerhalb einer Pflanze wiederholen. White definiert ein Modul 1979 als einen monopodialen Trieb mit einem definierten Ende, wie einer Blüte, einem Dorn, einer Ranke oder einem Meristem (»monopodial shoot terminated by an inflorescence, by a spine or tendril, or by parenchymatization of the apical meristem«[257]. Dem Modul entspricht also der *Trieb*, der schon lange als Individuum der Pflanze beschrieben wird (↑Individuum/Dividuum).

Insofern mehrzellige Organismen aus vielen sich ähnelnden Zellen aufgebaut sind, kann man bei ihnen insgesamt das Prinzip der Modularität verwirklicht sehen. Ein Vorteil der Modularität besteht in der geringeren Anfälligkeit eines nach diesem Prinzip aufgebauten Körpers gegenüber Störungen, wie H. Simon 1962 in einem bekannten Gleichnis erläutert.[258]

In den 1990er Jahren etabliert sich ein weites entwicklungsbiologisches Verständnis des morphologischen Modulbegriffs. Module gelten als integrierte und sich relativ autonom verhaltende Elemente in Entwicklungsprozessen: »Modules are building blocks of interacting elements that operate in an integrated and relatively autonomous manner« (Schlosser 2004).[259] Solche *Entwicklungsmodule* (»developmental modules«) können auf verschiedenen Organisationsebenen identifiziert werden, von der genetischen Ebene über die Ebene der Gen-Protein-Interaktion bis hin zur Ebene der Organbildung. Auch ein morphogenetisches ↑Feld kann als ein entwicklungsbiologisches Modul beschrieben werden.[260] Entwicklungsmodule sind durch ihre Stabilität und weitgehende Konstanz auch in wechselnden Entwicklungsumgebungen gekennzeichnet. Neben ihrer Eigenschaft als Einheiten der Entwicklung werden sie auch als Einheiten der Evolution diskutiert, weil sie aufgrund ihrer Kombinierbarkeit und der Möglichkeit ihrer Einbettung in neue Kontexte Mechanismen der Veränderung von Organismen bereitstellten (Schlosser 2004: »the building blocks of evolutionary transformation«[261]). Module können damit als diejenigen Strukturen verstanden werden, die gleichzeitig für die Stabilität und die Veränderbarkeit von Organismen verantwortlich sind (Walsh 2006: »The very feature that secures the robustness of organisms – their capacity to withstand perturbations by mounting compensatory change – *also* underwrites their changeability«[262]).

Nachweise

1 Goethe, J.W. von [1796]. [Tagebucheintrag vom 25. Sept. 1796]. (Tagebücher, Bd. II, 1, hg. v. E. Zehm, Stuttgart 2000): 80; ders. [1796]. [Brief an Schiller vom 12. Nov. 1796]. (Sämtliche Werke, 2. Abt., Bd. 4 (31), hg. v. V.C. Dörr & N. Oellers, Frankfurt/M. 1998, 257-258): 258.
2 Goethe, J.W. von (ca. 1796). Betrachtung über Morphologie (LA, Bd. I, 10, 137-144): 140; vgl. Schmid, G. (1935). Über die Herkunft der Ausdrücke Morphologie und Biologie. Nova Acta Leopold. N.F. 2, 597-620: 613.
3 Burdach, K.F. (1800). Propädeutik zum Studium der gesammten Heilkunst: 62 (§196).
4 Goethe (ca. 1796): 140.
5 ebd.
6 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 82ff.
7 Goethe, J.W. von (1790). Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären (LA, Bd. I, 9, 23-61); vgl. Pörksen (1986): 86.
8 Vgl. Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 105.
9 Vgl. Engelhardt, W. von (1990). Morphologie im Reich der Steine? In: Mann, G., Mollenhauer, D. & Peters, S. (Hg.) (1992). In der Mitte zwischen Natur und Subjekt. Johann Wolfgang von Goethes Versuch, die Metamorphose der Pflanze zu erklären, 1790-1800, 33-51.
10 Goethe, J.W. von (ca. 1797). Vorarbeiten zu einer Physiologie der Pflanzen (LA, Bd. I, 10, 135-136): 135.
11 Hassenstein, B. (1950). Goethes Morphologie als selbstkritische Wissenschaft und die heutige Gültigkeit ihrer Ergebnisse. Goethe. Jahrb. Goethe-Ges. N.F. 12, 333-357: 350.
12 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 121.
13 Goethe, J.W. von (ca. 1790). Versuch über die Gestalt der Tiere (LA, Bd. I, 10, 74-87): 76.
14 Goethe (1795): 127.
15 a.a.O.: 138.
16 Goethe, J.W. von (1794). Inwiefern die Idee: Schönheit sei Vollkommenheit mit Freiheit, auf organische Naturen angewendet werden könne (LA, Bd. I, 10, 125-127): 125.
17 Benjamin, W. (1928). Goethe (Gesammelte Schriften, Bd. II, 2, Frankfurt/M. 1991, 705-739): 719f.
18 Hassenstein (1950): 352.
19 a.a.O.: 346.
20 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles de quadrupèdes, 4 Bde.: I, 58.
21 Cuvier, G. (1800/35). Leçons d'anatomie comparée, Bd. 1: 58.
22 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 184.
23 Vgl. Ospovat, D. (1978). Perfect adaptation and teleological explanation: approaches to the problem of the history of life in the mid-nineteenth century. Stud. Hist. Biol. 2, 33-56; Appel, T. (1987). The Cuvier-Geoffroy Debate. French Biology in the Decades Before Darwin.
24 Benninghoff, A. (1935-36). Form und Funktion. Z. gesamte Naturwiss. 1, 149-160 & 2, 102-114: 160.
25 Nyhart, L. (1987). The disciplinary breakdown of german morphology, 1870-1900. Isis 78, 365-389.
26 Gegenbaur, C. (1876). Die Stellung und Bedeutung der Morphologie. Morphol. Jahrb. 1, 1-19: 16.
27 Vgl. Starck, D. (1966). Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere von Gegenbaur bis heute. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1965, 51-67; Nyhart, L. (1995). Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900.
28 Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie: 36.
29 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 160.
30 a.a.O.: 185.
31 a.a.O.: 186.
32 a.a.O.: 188.
33 a.a.O.: 189.
34 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 21.
35 Niemann, J.F. (1817). Ueber politische Biostatik und ihre Resultate. In: Symbiotikon für öffentliche und Privatärzte zur Erinnerung und Erholung, 200-208; Roth, S. (1821). Generalia biostaticae. Dissertatio inauguralis politico-medica, quam publicae disquisitioni; Kopp, J.H. (1830). Denkwürdigkeiten in der ärztlichen Praxis, Bd. 1: 317.
36 Walser (1850). Biostatische Studien. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 5, 225-252: 229.
37 Kletzinsky, V. (1857). Compendium der Pharmakologie: 332; vgl. Gorup-Besanez, E.F. von (1862). Lehrbuch der physiologischen Chemie: 8.
38 a.a.O.: I, 19.
39 a.a.O.: I, 20.
40 a.a.O.: I, 23.
41 Bowler, P.J. (2005). Revisiting the eclipse of Darwinism. J. Hist. Biol. 38, 19-32: 29.
42 Goebel, K. (1905). Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. Biol. Zentralbl. 25, 65-83: 82.
43 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 94.
44 Weber, H. (1955). Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. Verh. deutsch. zool. Ges. 1954 (= Zool. Anz., Suppl. 18), 137-159: 137f.
45 Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte: 1.
46 a.a.O.: 26.
47 a.a.O.: 20.
48 a.a.O.: 25f.
49 a.a.O.: 20.
50 ebd.
51 a.a.O.: 5.
52 Portmann, A. (1948/60). Die Tiergestalt.
53 Portmann, A. (1955). Das Lebendige als vorbereitete Beziehung. Eranos-Jahrbuch 24, 485-506: 502.
54 Nowikoff, M. (1930). Das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie. Eine Studie über eine Gesetzmäßigkeit in der Biologie: 11.

55 a.a.O.: 16.
56 Goodwin, B.C. (1982). Development and evolution. J. theor. Biol. 97, 43-55: 51.
57 ebd.
58 Snodgrass, R.E. (1935). Principles of Insect Morphology: 1.
59 Ferris, G.F. (1948). The princples of comparative morphology. Micorentomol. 13, 49-56.
60 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkely 1968): 115.
61 Benninghoff, A. (1935-36). Form und Funktion. Z. gesamte Naturwiss. 1, 149-160 & 2, 102-114: 155.
62 Siewing, R. (Hg.). (1985). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 2. Systematik: XXX.
63 Burdach, K.F. (1810). Die Literatur der Heilwissenschaft, Bd. 1: 378.
64 Burdach, K.F. (1814). Anatomische Untersuchungen, Heft 1: 10.
65 a.a.O.: 11.
66 Heusinger, K.F. von (1822). System der Histologie, Theil 1: 8; vgl. auch Naef, A. (1913). Studien zur generellen Morphologie der Mollusken, 2. Teil. Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. Fortschr. Ergebn. Zool. 3 (H. 4), 329-462: 333.
67 Ghiselin, M. (1980). The failure of morphology to assimilate Darwinism. In: Mayr, E. & Provine, W. (eds.). The Evolutionary Synthesis, 180-193.
68 Ghiselin, M.T. (2006). The failure of morphology to contribute to the modern synthesis. Theor. Biosci. 124, 309-316: 310.
69 ebd.
70 Braun, A. (1862). Rede zur Feier des acht und sechigsten Stiftungstages des medicinisch-chirurgischen Friedrich-Wilhelms-Instituts: 13.
71 ebd.
72 ebd.
73 Braun, A. (1835). Dr. Carl Schimpers Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung. Flora 18, 145-191; vgl. Baron, W. (1931). Die idealistische Morphologie Al. Brauns und A.P. de Candolles und ihr Verhältnis zur Deszendenztheorie. Beih. Bot. Centralbl. 48, I, 314-334; Hoppe, B. (1969). Deutscher Idealismus und Naturforschung. Werdegang und Werk von Alexander Braun (1805 bis 1877). Technikgesch. 36, 111-132.
74 Sachs, J. (1875). Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860: 184.
75 a.a.O.: 185.
76 ebd.
77 Atkinson, G.F. (1897). Experimental morphology. Science 6, 538-550: 540; Goebel, K. (1898). Julius Sachs (II). Science 7, 695-702: 701.
78 Vgl. Starck, D. (1980). Die idealistische Morphologie und ihre Nachwirkungen. Medizinhist. J. 15, 44-56.
79 Goebel, K. (1893). Zur Geschichte unserer Kenntniss der Correlationsvorgänge. Flora 77, 38-42: 38.
80 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 458.
81 Naef, A. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Zur Methodik der systematischen Morphologie: 13.
82 Thompson, D'Arcy W. (1917/42). On Growth and Form (dt. Über Wachstum und Form, Frankfurt/M. 1983): 248.
83 ebd.
84 a.a.O.: 333.
85 a.a.O.: 328.
86 Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte: 92f.
87 Steiner, B. (1936). Stilgesetzliche Morphologie. Zur Logik der organischen Form: 20.
88 a.a.O.: 29.
89 a.a.O.: 31f.
90 a.a.O.: 37.
91 Remane, A. (1952/56). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 13.
92 Froebe, H.A. (1971). Die wissenschaftstheoretische Stellung der Typologie. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 84, 119-129: 128.
93 Webster, G. & Goodwin, B.C. (1982). The origin of species: a structuralist approach. Journal of Social and Biological Structures 5, 15-47: 17.
94 Goethe, J.W. von (ca. 1790). Versuch über die Gestalt der Tiere (LA, Bd. I, 10, 74-87): 76.
95 Canstatt, C.F. (1845). Handbuch der medicinischen Klinik, Bd. 4: 1031.
96 Webster, G. & Goodwin, B. (1996). Form and Transformation. Generative and Relational Principles in Biology: ix.
97 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 77.
98 Waddington, C.H. (1957). The Strategy of the Genes: 32.
99 Anonymus (1899). [Rez. Wolff, J. (1899). The doctrine of the functional form of bones]. The Philadelphia Medical Journal 4, 650.
100 Wolff, J. (1899). Die Lehre von der funktionellen Knochengestalt. Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medicin 155, 256-315: darin nicht der Ausdruck ›functionelle Morphologie‹!
101 Landacre, F.L. (1911). The theory of nerve components and the fore brain vesicle of vertebrates. Trans. Amer. Microscop. Soc. 30, 57-66: 57.
102 Bertalanffy, L. von (1941). Probleme einer dynamischen Morphologie. (Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums, IV.) Biol. Gen. 15, 1-22: 1.
103 Koeppel, G. (1955). Ein Beitrag zur Funktionsmorphologie der normalen Thrombocyten des Menschen im Nativblut.
104 Vgl. Vogel, K. (1975). Funktionsmorphologie als Hilfsmittel paläontologischer Evolutionsforschung; Kull, U., Maier, W., Nachtigall, W. & Seilacher, A. (1996). Funktions- und Konstruktionsmorphologie. In: Teichmann, K. & Wilke, J. (Hg.). Prozess und Form »natürlicher Konstruktionen«, 34-51.
105 Borelli, J.A. (1680-81). De motu animalium; vgl. Gutmann, W.F. & Bonik, K. (1980). Borelli und die Folgen – kann man die Mechanik in Lebewesen sehen? Natur Museum 110, 263-274; Reif, W.-E. (1985). Konzepte und Geschichte der Funktionsmorphologie. Aufs. Reden senckenb.

naturf. Ges. 35, 107-131.

106 Barthez, T.J. (1798). Nouvelle méchanique des mouvements des animaux.

107 Müller, J. (1822). Dissertatio physiolgiae sistens commentarios de phoronomia animalium.

108 Weber, W. & Weber, E. (1836). Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Eine anatomisch-physiologische Untersuchung.

109 Haughton, S. (1873). Principles of Animal Mechanics.

110 Vgl. Hendricks, G. (1975). Eadweard Muybridge. The Father of Motion Picture.

111 Schwendener, S. (1874). Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen.

112 Anonymus (1836). On the functional anatomy of the human body. The Magazine of Health 1; vgl. The Literary Gazette 20 (1836), 126; The Lady's Magazine And Museum 8 (1836), 279-280: 280

113 Gardner, A.K. (1856). The Causes and Curative Treatment of Sterility. With a Preliminary Statement of the Physiology of Generation: 25; Hancock, H. (1873). On the Operative Surgery of the Foot and Ankle-Joint: 18; Hardesty, I. (1908). Review: Santee, H.E. (1907). Anatomy of the Brain and Spinal Cord. Science 27, 533-535: 534.

114 Gowers, W.R. (1885). Lectures of the Diagnosis of Diseases of the Brain: 10; ders. (1885). Diagnosis of the Brain and of the Spinal Cors: 9.

115 Gowers, W.R. (1885). Lectures on the Diagnosis of the Diseases of the Brain (dt. Vorlesungen über die Diagnostik der Gehirnkrankheiten, übers. v. J. Mommsen, Freiburg 1886): 12; vgl. Fritsch, J. (1887). [Ref. Gowers, W.R. (1886). Diagnostik der Gehirnkrankheiten]. Jahrbücher für Psychiatrie 7, 217-219: 217.

116 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 128.

117 Böker, H. (1937). Form und Funktion im Lichte der vergleichenden biologischen Anatomie. Folia Biotheor. 1, Ser. B, 27-41: 28.

118 Anonymus (1798). [Rez. Lauth, M. (1798). Elémens de myologie et de syndesmologie]. Recueil périodique de la Société de Médecine de Paris 4 (Nr. 23), 381-387: 381; Bichat, X. (1801-03). Traité d'anatomie descriptive, 5 Bde.

119 Anonymus (1802). [Obituary X. Bichat]. The London Medical and Physical Journal 8, 382; Wilson E. & Goddard, P.B. (1813). A System of Human Anatomy, General and Special: ix; Home, E. (1818). On a mal-conformation of the uterine system in women. Philos. Trans. Roy. Soc. London 108, 308-315: 309.

120 Anonymus (1803). [Rez. Walter, J.G. (1802). Museum anatomicum]. Medicinisch-chirurgische Zeitung 3 (Nr. 55), 33-43: 41.

121 Weber, H. (1939). Vergleichend-funktionsanatomische Untersuchungen an atypischen Beißmandibeln von Insekten. Biol. Zentralbl. 59, 541-566: 541.

122 Weber, H. (1939). Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Arthropoden. Fortschr. Zool. N.F. 4, 95-136: 95.

123 Bethe, A. (1917). Die Physiologie in ihrem Verhältnis zu Medizin und Naturwissenschaft. Biol. Zentralbl. 37, 325-333: 330; vgl. Stempell, W. & Koch, A. (1916). Elemente der Tierphysiologie; Braus, H. (1921). Anatomie des Menschen, Bd. 1: 1ff.

124 Haacke, W. (1886-87). Biologie, Gesammtwissenschaft und Geographie. Biol. Centralbl. 6, 705-718: 711.

125 a.a.O.: 710.

126 Purkinje, J.E. (1833). [Rez. Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Bearbeitet von Karl. Friedr. Burdach (Schluss)]. Jahrbücher für wissenschaftliche Kritik 1, 793-796: 796.

127 Schultz-Schultzenstein, C.H. (1846). Ueber den Einfluss eines natürlichen Systems der Physiologie und Morphologie der Pflanzen auf die systematische Feststellung der Gattungen und Arten. Flora, oder, Botanische Zeitung 21, 321-333: 325.

128 Gorup (1853). [Rez. Robin, C. & Veleil, F. (1853). Traité de chimie anatomique et physiologique normale et pathologique]. Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medizin 80, 363-367: 363.

129 Hatschek, B. (1888). Lehrbuch der Zoologie: 19; Loeb, J. (1891-92). Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere; ders. (1894). On some facts and principles of physiological morphology. In: Biological Lecture Delivered at the Marine Biological Laboratory of Woods Hole in the Summer Session of 1893; vgl. auch schon Schimper, A.F.W. (1888). Die epiphytische Vegetation Amerika's: 155.

130 Ungerer, E. (1942). Die Erkenntnisgrundlagen der Biologie. Ihre Geschichte und ihr gegenwärtiger Stand. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie, Bd. I, 1, 1-94: 67.

131 Naef, A. (1913). Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. Ergebn. Fortschr. Zool. 3, 329–462: 344; vgl. auch Bertalanffy, L. von (1941). Probleme einer dynamischen Morphologie. (Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums, IV.) Biol. Gen. 15, 1-22: 1.

132 Bertalanffy (1941): 3.

133 Frey-Wyssling, A. (1938). Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate: 6.

134 Weber, H. (1954). Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft 1954 (= Zoologischer Anzeiger Suppl. 18), 137-159: 155; vgl. Reif, W.-E. (1985). Konstruktionsmorphologie als biologisches Arbeitskonzept bei Hermann Weber. Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges. 35, 133-142.

135 Weber (1954): 155.

136 a.a.O.: 138.

137 Schmutz, W. (1955). Zur Konstruktionsmorphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Mallophagen. Zool. Jahrb. Abt. Anat.74, 211-316; Klier, E. (1956). Zur Konstruktionsmorphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Psocopteren. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 75, 207-286.

138 Seilacher, A. (1970). Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. Lethaia 3, 393-396; vgl. Thomas, R.D.K. (1979). Morphology, constructional. In: Fairbridge, R.W. & Jablonski, D. (eds.). Encyclopedia of Paleontology, vol. 7, 482-487.

139 Seilacher, A. (1991). Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. In: Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds.). Constructional Morphology and Evolution, 251-271.
140 Gutmann, W.F. (1972). Die Hydroskelett-Theorie. Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges. 21: 11; vgl. Hertler, C. (2000). Organism and morphology: methodological differences between functional and constructional morphology. In: Peters, D.S. & Weingarten, M. (eds.). Organisms, Genes and Evolution, 43-51.
141 Gutmann, W.F. & Bonik, K. (1981). Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen: 114.
142 Gutmann, W.F. & Weingarten, M. (1992). Grundlagen von Konstruktionsmorphologie und organismischer Evolutionstheorie. Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges. 38, 51-68: 58.
143 Vogel, K. (1991). Konstruktionsmorphologie: ein Schlüssel zum Verständnis der biologischen Evolution; Bock, W.J. (1991). Explanations in Konstruktionsmorphologie and evolutionary morphology. In: Schmidt-Kitter, N. & Vogel, K. (eds.). Constructional Morphology and Evolution, 9-29.
144 Konstruktionsmorphologie (Chicago, Ill.) 1.1976-
145 McGhee Jr., G.R. (1998). Theoretical Morphology: 8.
146 Richter, S. (2007). Aufgaben einer Evolutionären Morphologie im 21. Jahrhundert. In: Wägele, J.W. (Hg.). Höhepunkte der zoologischen Forschung im deutschen Sprachraum, 49-57: 55.
147 a.a.O.: 50.
148 Anonymus (1900). [Rez. Goebel, K. (1900). Organography of Plants, vol. 1]. Gardeners' Chronicle 28 (3rd ser.), 146; Bower, F.O. (1904). Plant morphology. Science 20, 524-536: 533; Russell, E.S. (1917). Form and Function: 312.
149 Sewertzoff, A.N. (1931). Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution: ix; vgl. Levit, G.S., Hossfeld, U. & Olsson, L. (2004). The integration of Darwinism and evolutionary morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866-1936), and the developmental basis of evolutionary change. J. Exper. Zool. (MOL DEV EVOL) 302B (4), 343-354; vgl. auch Institut evoljucionnoj morfologii i ekologii zivotnych im A. N. Severcova Spravocnik (Moskau 1973).
150 Sewertzoff (1931): x.
151 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 8.
152 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 468.
153 Lotze, H. (1842). Allgemeine Pathologie und Therapie als mechanische Naturwissenschaften: 376.
154 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 50.
155 a.a.O.: 51.
156 Vgl. z.B. Schmalhausen, J.J. (1925). Über die Beeinflussung der Morphogenese der Extremitäten vom Axolotl durch verschiedene Faktoren. Arch. Entwicklungsmech. 105.
157 Naef, A. (1913). Studien zur generellen Morphologie der Mollusken, 2. Teil. Das Cölomsystem in seinen topographischen Beziehungen. Fortschr. Ergebn. Zool. 3 (H. 4), 329-462: 352.
158 Herz, M. (1782). Grundriß aller medicinischen Wissenschaften: 214 (§277).
159 Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, Bd. 2: 148; 164.
160 Meyer, G.F.W. (1825). Nebenstunden meiner Beschäftigung im Gebiete der Pflanzenkunde, 1. Teil. Die Entwicklung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten: in Anwendung auf ihre systematische Anordnung zur Nachweisung des allgemeinen Ganges der Formbildung in den untern Ordnungen cryptogamischer Gewächse; Rauber, A. (1880). Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren.
161 Hooker, W.J. (1849). Review: Sprague, I. & Gray, A. (1849). Gernera floræ americæ boreali-orientalis illustrate, vol. 2. Hooker's Journal of Botany and Kew Garden Miscellany 1, 353-361: 358; Carpenter, W.B. (1884). On the nervous system of the Crinoidea. Proc. Roy. Soc. Lond. 37, 67-76: 74.
162 Russell, E.S. (1916). Form and Function (Chicago 1982): 33.
163 McGhee Jr., G.R. (1998). Theoretical Morphology: 2.
164 Parker, W.K. (1877). On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia, part I. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 167 529-597: 531.
165 Raup, D.M. & Gould, S.J. (1974). Stochastic simulation and evolution of morphology – towards a nomothetic paleontology. Syst. Zool. 23, 305-322: 308.
166 McGhee, G.R. Jr. (1980). Shell form in the biconvex articulate Brachiopoda: a geometric analysis. Paleobiol. 6, 57-76: 64.
167 McGhee, G.R. Jr. (1991). Theoretical morphology. The concept and its applications. In: Glinsky, N.L. & Signor, P.W. (eds.). Analytical Paleobiology, 87-102: 87.
168 Raup, D.M. & Michelsen, A. (1965). Theoretical morphology of the coiled shell. Science 147, 1294-1295; vgl. Raup, D.M. (1961). The geometry of coiling in gastropods. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 47, 602-609.
169 McGhee (1991).
170 Hickman, C.S. (1993b). Theoretical design space: a new program for the analysis of structural diversity. In: Seilacher, A. & Chinzei, K. (eds.). Progress in Constructional Morphology (=Neus Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl. 190), 169-182: 170.
171 Hickman, C.S. (1988). Analysis of form and function in fossils. Amer. Zool. 28, 775-793: 790.
172 Rudwick, M.J.S. (1964). The inference of function from structure in fossils. Br. J. Philos. Sci. 15, 27-40; vgl. Lugar, L. (1990). Morphology. In: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (eds.). Paleobiology. A Synthesis, 307-313.
173 Stower, W.J., Davies, D.E. & Jones, I.B. (1960). Morphometric studies of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). J. Anim. Ecol. 29, 309-339: 309.
174 Thompson, D'Arcy W. (1917/42). On Growth and Form; vgl. Lutz, T.M. & Boyajian, G.E. (1995). Fractal geometry of ammonoid sutures. Paleobiol. 21, 329-342.
175 La Mettrie, J.O. de (1751). Critique d'un médecin du parti des spiritualistes, sur la pièce intitulée Les animaux

plus que machines: 58.
176 Grimaud, J.C.M.G. de (1791). Cours complet de fièvres, Bd. 3: 119.
177 Tourlet (1801). Analyse de l'ouvrage ayant pour titre Principes physiologiques, par Ch. L. Dumas. Mémoires des sociétés savantes et littéraires de la République 1, 58-69: 61.
178 Marie de Saint-Ursin, P.J. (1804). L'ami des femmes: 256.
179 Geoffroy St. Hilaire, É. (1805). Mémoire sur quelques chauve-souris d'Amérique formant une petite famille sous le nom de *molossus*. Annales du muséum d'histoire naturelle 6, 150-156: 150.
180 Caille, J.M.A. (1809). Examens critique des principes de physiologie de M. Dumas. Annales clinique ou journal de médecine 18, 90-107: 102.
181 Vgl. Legée, G. (1973). Les lois de l'organisation d'Aristote à Geoffroy Saint-Hilaire. Histoire et Nature n.s. 1, 3-25.
182 Herodot, Historiae III, 108; Platon, Protagoras 320d ff.
183 Aristoteles, De part. anim. 658a.
184 a.a.O.: 684a; für ein weiteres Beispiel vgl. a.a.O.: 663a.
185 a.a.O.: 645b.
186 a.a.O.: 652a
187 Paracelsus (1570). Volumen paramirum: 105; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien., 2 Bde.: I, 77.
188 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 325.
189 Vicq d'Azyr, F. (1786). Discours sur l'anatomie (Œuvre, Bd. 4, Paris 1805): 22.
190 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9. 119-151): 124f.
191 a.a.O.: 126.
192 Aristoteles, De gen. anim. 744b16f.
193 Meyer-Abich, A. (1949). Goethes Kompensationsprinzip, das erste holistische Grundgesetz der modernen Biologie. In: Meyer-Abich, A. (Hg.). Biologie der Goethezeit, 282-302.
194 Kielmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse.
195 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): §65.
196 Blumenbach, J.F. (1786/1807). Geschichte und Beschreibung der Knochen des menschlichen Körpers: 85 (I, §108).
197 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin, 1887-1909): I, 90f.; vgl. Proß, W. (1994). Herders Konzept der organischen Kräfte und die Wirkung der ›Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit‹ auf Carl Friedrich Kielmeyer. In: Kanz, K.T. (Hg.). Philosophie des Organischen in der Goethezeit, 81-99; Bach, T. (2001). Biologie und Philosophie bei C.F. Kielmeyer und F.W.J. Schelling: 154.
198 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles de quadrupèdes, 4 Bde.: I, 58.
199 Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée: 47.
200 Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1818-22). Philosophie anatomique, Bd. 2. Des monstruosités humaines.
201 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 9; vgl. 1. Aufl. 1859: 12.
202 Rádl, E. (1901). Ueber die Bedeutung des Prinzips von der Korrelation in der Biologie. Biol. Centralbl. 21, 401-416; 490-496; 550-560; 585-591; 605-621.
203 Eggers, F. (1923). Über Korrelationen in der Ausbildung der Flügel und der Tympanalorgane bei Insekten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 28, 42-44.
204 Eggers, F. (1938). Das Prinzip der phyletischen, endogen geleiteten Korrelationssysteme. Zool. Anz. 122, 161-165.
205 Weber, H. (1939). Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Arthropoden. Fortschr. Zool. N.F. 4, 95-136: 97.
206 Kipp, F. (1942). Das Kompensationsprinzip in der Brutbiologie der Vögel. Beitr. Fortpflanzungsbiol. Vögel 18, 52-59: 57.
207 Theophrast, De sensu I, 12.
208 Plinius (um 79). Naturalis historia 34, 65.
209 Dürer, A. (1532). De symmetria partium in rectis formis humanorum corporum (Übers. J. Camerarius); dt. Original: Vier Bücher von menschlicher Proportion (1528).
210 Pascal, B. [ca. 1662]. Pensées (ed. L. Brunschvicg, Paris 1907): 330 (I, 28); vgl. Kambartel, W. (1972). Symmetrie und Schönheit. Über mögliche Voraussetzungen des neueren Kunstbewußtseins in der Architekturtheorie C. Perraults: 43f.
211 Perrault, C. (1673). Les dix livres d'architecture de Vitruve: 10 (Anm. 3); vgl. Kambartel (1972): 47ff.
212 Chambaud, L. & Robinet, J.B. (1776). Nouveau dictionnaire François-Anglois, Et Anglois-François, Bd. 1: 667.
213 Buffon, G.L.L. (1764). Histoire naturelle, générale et particulière, Bd. 12: 2.
214 La Cépède, B. (1799). Histoire naturelle des poissons, Bd. 4: 606.
215 Sömmering, S.T. von (1800). Hirn- und Nervenlehre: 18.
216 Pittard, S.R. (1852). Symmetry. In: Todd, R.B. (ed.). The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, vol. 4, 845-862: 845.
217 Theophrast, Historia plantarum 1.1.8.
218 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 89 (§58).
219 Schlegel, A.W. von (1827). Indische Bibliothek, Bd. 2: 458; ders. (1827). Vorlesungen über Theorie und Geschichte der bildenden Künste (Kritische Ausgabe der Vorlesungen, Bd. II, 1, Paderborn 2007, 289-348): 300 (3. Vorl., Punkt 2).
220 ebd.
221 Parthey, G.FC. (1838). Das alexandrinische Museum: 20; ders. (1840). Wanderungen durch Sicilien und die Levante: 313.
222 Agassiz, L. (1834). Observations on the growth and

bilateral symmetry of the Echinodermata. Philos. Mag. 3. ser., 5, 369-373.

223 Schlegel, H. (1852). Ueber die Entstehung des vollkommenen Kleides der Vögel durch Verfärben und Wechseln der Federn, unabhängig von der Mauser. Naumannia 2, 19-40: 21; Carus, V. (1853). System der thierischen Morphologie: 310; Müller, J. (1853). Ueber den Bau der Echinodermen. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1853, 175-240: 175.

224 Gegenbaur, C. (1856). Studien über Ordnung und Systematik der Ctenophoren. Arch. Naturgesch. 22, 163-205: 164; ders. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 146.

225 Haeckel. E. (1874). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jena. Z. Naturwiss. 8, 1-55: 33.

226 Burmeister, H. (1843/54). Geschichte der Schöpfung: 365ff.; vgl. ders. (1856). Zoonomische Briefe. Allgemeine Darstellung der thierischen Organisation, Teil 1: 26-36; ders. (1837). Handbuch der Naturgeschichte, 2. Abth. Zoologie: 387.

227 Schleiden, M.J. (1842-43/49-50). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde.: II, 4-16.

228 Bronn, G.H. (1850). Allgemeine Zoologie: 97.

229 Bronn, G.H. (1858). Morphologische Studien über die Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper und der organischen insbesondere: VII.

230 a.a.O.: 58

231 Jäger, G. (1857). Über Symmetrie und Regularität als Eintheilungsprincipien des Thierreichs. Sitzungsber. math.-naturwiss. Class. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien 24, 338-365: 341.

232 a.a.O.: 349f.

233 a.a.O.: 364.

234 Schulze, F.E. (1893). Über die Bezeichnung von Lage und Richtung im Thierkörper. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 3, 6-10.

235 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 377ff.

236 Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie: 121ff.

237 Haeckel (1866): I, 521.

238 Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? J. Philos. Psychol. Sci. Methods 12, 589-610: 598.

239 Haeckel (1866): I, 45.

240 a.a.O.: I, 311f.

241 a.a.O.: I, 316.

242 Sachs, J. (1882). Vorlesungen über Pflanzenphysiologie: 586.

243 Vgl. Smirnova, E.S. (1970). Morphological classification of flowering plants according to vegetative characteristics. Dokl. Akad. Nauk. SSSR 190, 1243-1245; Nozeran, R., Baneilhon, L. & Neville, P. (1971). Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. Adv. Morphol. 9, 1-66; White, J. (1979). The plant as a metapopulation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10, 109-145.

244 Sachs, J. (1868/73). Lehrbuch der Botanik: 523.

245 Frey, A. (1926). Geometrische Symmetriebetrachtung. Flora 120, 87-98.

246 Engelhardt, W. von (1949). Symmetrie. Stud. Gen. 2, 203-212: 203.

247 Sitte, P. (1984). Symmetrien bei Organismen. Biol. in unserer Zeit 14, 161-170: 162.

248 Harper, J.L. & White, J. (1974). The demography of plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5, 419-463: 421.

249 Wilson, A.G. (1967). Morphology and modularity. In: Zwicky, F. & Wilson, A.G. (eds.). New Methods of Thought and Procedure, 298-313.

250 Chauveaud, G. (1921). La constitution des plantes vasculaires relévée par leur ontogénie.

251 Gaudichaud, C.G. (1841). Recherches généralessur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux: 6; 58.

252 Vgl. z.B. Gray, A. (1849). On the composition of the plant by phytons, and some applications of phyllotaxis. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci. 1849, 438-444; Čelakovský, L. (1901). Die Gliederung der Kaulome. Bot. Zeitung 59, 79-114.

253 Brooks, F.T. & Chipp, T.F. (eds.) (1931). 5th International Botanical Congress, Cambridge 1930; vgl. Arber, A. (1930). Root and shoot in the angiosperms: a study of morphological categories. New Phytol. 29, 297-315.

254 Willdenow, C.L. (1792/1802). Grundriss der Kräuterkunde zu Vorlesungen entworfen: 27.

255 Hallé, F., Oldeman, R.A.A. (1970). Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux: 26f.; vgl. Prévost, M.-F. (1967). Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. Mém. Soc. Bot., France 114, 23-36.

256 Hallé, F., Oldeman, R.A.A. & Tomlinson, P.B. (1978). Tropcial Trees and Forests: an Architectural Analysis: 5.

257 White, J. (1979). The plant as a metapopulation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10, 109-145: 135.

258 Simon, H.A. (1962). The architecture of complexity. Proc. Amer. Philos. Soc. 106, 467-482.

259 Schlosser, G. (2004). The role of modules in development and evolution. In: Schlosser, G. & Wagner, G.P. (eds.). Modularity in Development and Evolution, 519-582: 519f.

260 Vgl. Bolker, J.A. (2000). Modularity in development and why it matters to evo-devo. Amer. Zool. 40, 770-776.

261 Schlosser (2004): 542.

262 Walsh, D. (2006). Evolutionary essentialism. Brit. J. Philos. Sci. 57, 425-448: 438.

Literatur

Russell, E.S. (1916). Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology.
Schmid, G. (1935). Über die Herkunft der Ausdrücke Morphologie und Biologie. Nova Acta Leopold. N.F. 2, 597-620.
Nyhart, L. (1995). Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900.
Larson, J.L. (1996). Interpreting Nature. The Science of Living Form from Linnaeus to Kant.
Mocek, R. (1998). Die werdende Form. Eine Geschichte der Kausalen Morphologie.
Hertler, C. (2001). Morphologische Methoden in der Evolutionsforschung.

Mutation

Entlehnt von dem lateinischen Verb ›mutare‹ »bewegen, verändern« ist das deutsche Wort ›mutieren‹ in der gleichen Bedeutung seit dem 14. Jahrhundert belegt. Die ältere auf biologische Gegenstände bezogene Begriffsgeschichte ist mit dem Terminus ***Transmutation*** verbunden. Im klassischen Latein ist eine ›transmutatio‹ eine Vertauschung von Buchstaben[1] oder, in der Verbform, allgemein ein Austausch von Gegenständen[2]. Thomas von Aquin spricht sowohl von »mutatio«[3] als auch »transmutatio«[4], um die Veränderung eines Gegenstandes zu bezeichnen. In der Alchemie des Mittelalters wird unter einer Transmutation die beabsichtigte Umwandlung eines Elements in ein anderes verstanden, um auf diese Weise z.B. Gold oder Silber zu gewinnen.

J.C. Scaliger bezieht das Wort 1557 auf die organische Welt und erklärt die vereinzelt beobachtete Transmutation (»transmutatio«) von Arten durch das Vorhandensein einer Pluralität von substanziellen Formen in einem einzelnen Organismus: Bei der Entstehung eines Organismus einer »neuen Art« aus einem anderen trete eine andere, in den Eltern bereits angelegte substanzielle Form in den Vordergrund (↑Phylogenese).[5] Auch F. Bacon hält 1627 eine Artentransformation (»Transmutation of Species«) für nicht ausgeschlossen, weil sich dafür viele Belege (»manifest Instances«) anführen ließen.[6] Im 17. Jahrhundert bezeichnet der Begriff der Mutation meist eine plötzliche und drastische Änderung eines Gegenstandes, z.B. eines Insekts in seiner Metamorphose[7]; es besteht eine semantische Verbindung von ›Mutation‹ und ›Katastrophe‹ (so bei R. Hooke).[8]

Im botanischen Kontext Mitte des 18. Jahrhunderts ändert sich jedoch diese Verbindung und gerade kleine Veränderungen werden als ›Mutationen‹ bezeichnet. So nennt C. von Linné eine Varietät 1751 eine »planta mutata«.[9] M. Adanson übernimmt diesen Wortgebrauch und versteht unter ›Mutationen‹ (»mutations«) 1769 kleine Veränderungen einer Pflanze, die keine neuen Arten, sondern allenfalls neue Varietäten hervorbringen[10] (und er lehnt dementsprechend auch einen Wandel von Arten, eine »transmutation des espèces«[11], ab). Die Mutationen sind nach Adanson aber nicht nur erblicher Natur, sondern können in manchen Fällen auf die Kultivierung, die Standortbedingungen oder das Klima zurückgeführt werden. Adanson verwendet den Ausdruck auch nicht als einen festen Terminus: Neben ›Mutationen‹ spricht

Eine Mutation ist eine erbliche Veränderung eines Organismus gegenüber seinen Eltern.

Transmutation (Scaliger 1557) *655*
Variation (Bauhin & Cherler posthum 1651) *656*
Variabilität (Poiret 1687) *657*
Saltation (Huxley 1864) *659*
Mutation (Waagen 1869) *655*
diskontinuierliche Variation (Bateson 1891) *659*
Evolutionsfähigkeit (Vesque 1891) *665*
Mutationsrate (Muller & Altenburg 1919) *662*
Mutationsdruck (Wright 1929) *662*
Selektionsdruck (Wright 1929) *662*
hoffnungsvolle Monster (Goldschmidt 1933) *663*
Makromutation (Goldschmidt 1940) *662*
Mikromutation (Goldschmidt 1940) *662*
Mutagen (Auerbach 1946) *663*

er meist von ›Veränderungen‹ (»changemens«). J.B. de Lamarck wendet den Ausdruck 1802 auch auf die Umwelt von Organismen an und versteht unter den *Mutationen der Umwelt* (»mutations de circonstances«) Veränderungen (»modifications«) der Umwelt, die den organischen Veränderungen vorausgehen.[12] Auch die Veränderungen der Lebewesen nennt Lamarck aber ›Mutationen‹.[13] Der Ausdruck hat also zu dieser Zeit noch keinen terminologischen Status. C. Darwin verwendet den Ausdruck ›transmutation‹ vereinzelt seit Ende der 1830er Jahre, um damit die Veränderung von Arten zu bezeichnen.[14]

Als terminologische Bezeichnung für die kleinsten, kaum wahrnehmbaren Schritte in der Evolution führt der Paläontologe W. Waagen 1869 das Wort ›Mutation‹ ein.[15] Die Mutationen sind für Waagen die zeitlich hintereinander auftretenden verschiedenen Formen eines Typus. Weil Waagen die Evolutionstheorie in der darwinschen Form für große Veränderungen ablehnt, beziehen sich seine Mutationen allein auf die zeitliche Veränderung von Organismenreihen innerhalb einer Sippe. Er grenzt die Mutationen als die zeitlich aufeinander folgenden Formen von den *Varietäten* als den zeitlich nebeneinander bestehenden Formen eines Typus ab (↑Art/Varietät). Bei Waagen sind die Mutationen die veränderten Organismen selbst und nicht die Veränderung; seine »Mutationen« entsprechen also den heutigen *Mutanten*.

Antike

Dass Organismen in Form und Aussehen nicht immer ihren Eltern ähneln, ist seit der Antike bekannt. Sind die Abweichungen umfangreich und mindern sie die Überlebensaussichten, werden sie meist unter dem Titel der *Missbildungen* (»τέρατα«) behandelt. Aristoteles räumt aber bereits ein, dass die Abweichung »nicht gegen alle Natur, aber doch gegen das Übliche verstößt«[16]; auch das Widernatürliche sei in gewissem Sinne der Natur gemäß. Aristoteles berichtet

in diesem Zusammenhang z.B. von rauchfarbenem Wein, der zwar einen Übergang zwischen weißem und rotem Wein darstellt, aber für Aristoteles trotzdem nicht naturwidrig ist. Ausführlicher als Aristoteles beschäftigt sich Theophrast mit den Veränderungen von Organismen. Er diskutiert sie entweder als Einfluss unterschiedlicher Umweltbedingungen oder als »Entartung« und Verwilderung bei fehlender Kultivierung; sie steht dann also im Wechselspiel von *physis* und *techne*.[17]

18. Jh.: Zufall und Notwendigkeit der Veränderung

Neuzeitliche Theorien der Mutation verstehen diese als eine plötzliche, zufällige Änderung der Eigenschaften eines Organismus gegenüber den Eigenschaften seiner Eltern. Die Bedeutung dieser Änderungen für eine mögliche Entstehung neuer Arten wird von P.L.M. de Maupertuis bereits Mitte des 18. Jahrhunderts gesehen, und er entwickelt darauf aufbauend Ansätze einer Selektionstheorie (↑Selektion) sowie einer Theorie der Transformation der Arten (↑Phylogenese).[18] Das plötzliche Auftreten von Organismen mit Eigenschaften, die ihre Eltern nicht haben (z.B. Nachkommen mit weißer Hautfarbe von Eltern mit schwarzer Hautfarbe), erklärt Maupertuis durch eine zufällige Änderung in der Anordnung von Elementarteilchen (»parties élémentaires«), die für die Vererbung verantwortlich sind: »chaque degré d'erreur auroit fait une nouvelle espece: & à force d'écarts répétés seroit venue la diversité infinie des animaux que nous voyons aujourd'hui«[19].

Abgesehen von diesen vereinzelten, modern anmutenden Konzeptionen von zufälligen Variationen ist es bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts üblich, die Veränderungen von Organismen als nützlich im Sinne einer Höherentwicklung zu beurteilen (so z.B. Lamarck; ↑Phylogenese). Wie in der Ontogenese wird auch in der Phylogenese jeder Schritt der Veränderung als ein Fortschritt angesehen. Gebrochen wird mit dieser harmonischen Vorstellung erst am Ende des ersten Drittel des 19. Jahrhunderts. Es ist der im Allgemeinen fest im typologischen Denken verankerte G. Cuvier, der am Ende seines Lebens feststellt, dass insbesondere die weniger wichtigen, an der Peripherie des Körpers befindlichen Organe einer zufälligen Variation unterliegen können: Eine Modifikation (»modification«) dieser Organe muss nach Cuvier nicht vorteilhaft sein, damit sie vorkommt (»elle n'a pas besoin d'être utile pour être réalisé«); ihr Auftreten darf nur nicht die Ordnung des Ganzen stören (»il suffit [...] qu'elle ne détruise pas l'accord de l'ensemble«).[20] Vorbereitet ist damit eine evolutionstheoretische Konzeption, die die Zufälligkeit der organischen Veränderungen ins Zentrum der Transformationslehre rückt, wie dies bei Darwins Selektionstheorie der Fall ist.

Variation, Varietät und Variabilität

Der ältere, bis zum Ende des 19. Jahrhunderts verbreitete Terminus zur Bezeichnung von Mutationen lautet ***Variation*** (abgeleitet von lat. ›variatio‹ »Verschiedenheit«). Seit dem 17. Jahrhundert erscheint das Wort, um Merkmale von Pflanzen zu bezeichnen, die nicht durch Umwelteinflüsse, sondern durch Vererbung bedingt sind (Bauhin & Cherler posthum 1651: »Pulmonaria licheni sive Hepaticæ fontanæ similis squammato foliorum incubito, ineffabili laciniarum variatione, quæ qua matri suæ hærent«[21]). Vor dem 17. Jahrhundert wird der Ausdruck in erster Linie auf anorganische Gegenstände bezogen (Giambattista della Porta 1588: »chamæleon [d.i. der Straußaflor, *Carthamus corymbosus* L.] non ex terræ variatione colores mutat, sed cum hæret alicui colorato«[22]; vgl. aber den unsicheren Nachweis von Bartholomaeus Anglicus aus dem 13. Jahrhundert: »diversitas in foliorum & florum variatione«[23]).

Im späten 17. Jahrhundert erscheint ›Variation‹ im Englischen, allerdings ohne Bezug zur Erblichkeit: R. Hooke erwägt 1668 eine Modifikation von Arten als Reaktion auf Umweltänderungen (↑Phylogenese) und nennt diese ›Variation‹ (»variety of Climate and Nourishment doth vary several accidents in their [i.e. in some animal's] shape, if these or any other animated Body be thus transplanted, 'tis not unlikely but that the like variation may follow«[24]).

Mitte des 18. Jahrhunderts bezeichnet G.L.L. Buffon eine Abweichung vom »Protoyp« (↑Typus) einer Art als ›Variation‹ (»une variation«).[25] Buffon nimmt eine dynamische Interpretation der Variationen vor, wenn er von den Bewegungen der Variation (»mouvemens de variation«) spricht, die den Bewegungen der Natur (»mouvemens de la Nature«) entsprechen (↑Phylogenese).[26] Buffon unterscheidet zwischen Variationen, die allein dem Klima und der Ernährung zuzuschreiben sind, und solchen, die unabhängig von Umwelteinflüssen von den Eltern an ihre Nachkommen weitergegeben werden, also erblich sind. Auch C. von Linné verwendet den Ausdruck gelegentlich an Stelle seines regelmäßig verwendeten Terminus ›Varietät‹ (↑Art).[27] E.J.C. Esper stellt 1781 die Variationen (»variationes (Abarten)«) den Varietäten (»Varietates (Abänderungen, Varietäten)«) und »Subspezies (Untergattungen, Raçes)« gegenüber.[28]

Zu einem festen biologischen Terminus wird der Begriff der Variation jedoch erst in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, v.a. unter dem Einfluss der

Schriften des Botanikers A.-P. de Candolle. Nach der botanischen Terminologie, wie sie de Candolle 1813 begründet und sich im Laufe des 19. Jahrhunderts allgemein verbreitet, ist eine Variation eine nicht erbliche, v.a. durch äußere Einflüsse bedingte Abweichung von den typischen Formen einer Art. De Candolle versteht unter Variationen insbesondere *lokale Varietäten* (»variétés locales«), deren abweichende Wuchsform er z.B. auf die besonderen Bodenverhältnisse zurückführt.[29] Eine zweite Form der Variation (»sorte de variation«) nennt de Candolle *permanente Varietäten* (»variétés permanentes par extension«); diese seien zwar für ein einzelnes Individuum und dessen vegetative Ableger typisch, sie vererben sich aber nicht auf die Samen (»ne se conservent point par les graines«[30]). Erst die dritte Form der Varietäten, die Rassen oder *im Samen permanenten Varietäten* (»variétés permanentes par les graines«) beruhen in der Einteilung de Candolles auf Vererbung (»variétés héréditaires«).[31] Diese letzte Form der Varietäten nennt de Candolle nicht mehr ›Variationen‹.

Einen Überblick über die Arten der Variation vor Darwin gibt 1847 P. Lucas.[32] Die Variationen umfassen danach ein breites Spektrum von Formen der organischen Veränderung: Sie können nach der Geburt durch Unterschiede in der Ernährung und andere Umwelteinflüsse erfolgen, zwischen Befruchtung und Geburt durch Einflüsse von der Mutter, bei der Befruchtung durch die Einflüsse der beiden Eltern oder weiter zurückreichende Faktoren bedingt sein.

In allgemeiner Bedeutung erscheint der Ausdruck ***Variabilität*** seit der Scholastik (Thomas von Aquin um 1265: »principium variabilitatis est potentia materiae in eo quod variatur, propter quam ab agente reducitur in aliam dispositionem«[33]). In Bezug auf biologische Gegenstände wird das Wort seit Ende des 17. Jahrhunderts verwendet (Poiret 1687: »la variabilité des hommes«[34]; von Haller 1744 in Bezug auf den Gesang der Nachtigall: »Inter aves autem variabilitate luscinia, exiguum animal, omnino excellit«[35]). Erst seit Ende des 18. Jahrhundert erscheint der Ausdruck regelmäßig (Bruguière 1789: »variabilité de leur forme [von Muscheln der Gattung *Chama*]«[36]; Steevens 1790: »variability in this species of flowers [i.e. the gillyflower, *Dianthus*]«[37]; Lyell 1832: »Variability of a species compared to that of an individual«[38]; Reil 1802: »Variabilität [der Seele] in den Individuen, durch ihre verschiedene Cultur«[39]; von Jäger 1814: »Variabilität der Zahl einzelner Blüthenorgane«[40]).

›Variabilität‹ und ›Variation‹ sind in ihrer Bedeutung selbst sehr variable Begriffe (de Vries 1901: »Nichts ist variabler als die Bedeutung des Wortes Variabilität«[41]). In seiner Grundbedeutung bezeichnet ›Variabilität‹ den Grad der Vielgestaltigkeit von Individuen oder Teilen von Individuen innerhalb eines Taxons (z.B. einer Art). Die Variabilität ist also ein Maß der ↑Diversität.

Abb. 327. Normalform (oben) und Mutation (unten) einer Erdbeerart (Fragaria alpina) (aus De Vries, H. (1901-03). Die Mutationstheorie, 2 Bde.: I, 24f.).

Darwin: Variation und Evolution

In C. Darwins Theorie der Evolution bildet der Begriff der Variation ein zentrales Konzept. Die terminologische Verwendung des Wortes hat Darwin vielleicht von de Candolle übernommen. Unter Variationen versteht Darwin (ebenso wie T.P. Matthews bereits 1831[42]) Veränderungen von Organismen, an denen die Selektion angreifen kann.[43] Im Gegensatz zur älteren Begriffstradition bezeichnet Darwin mit ›Variation‹ ausdrücklich eine *erbliche* Veränderung (»hereditary modification«[44]), wie sie aus der Züchtungspraxis bekannt sind. Sie bilden Abweichungen der Eigenschaften eines Organismus von denen eines typischen Vertreters seiner Art. Gemäß seiner anfänglichen naturtheologisch-harmonischen Vorstellung von einer »perfekten Adaptation« (↑Anpassung) geht Darwin bis in die 1840er Jahre davon aus, ohne Umweltänderung gebe es nur unwesentliche Veränderungen der Organismen (auch wenn er zugesteht: »a certain amount of variation is consequent on mere act of reproduction«[45]). Jede Veränderung der Organismen hat ihre Ursache danach also außerhalb derselben. Im natürlichen Zustand zeigen die meisten Organismen eine nur geringe Variation (»Most organic beings in a state of nature vary exceedingly little«[46]). Darwin konzipiert eine Population von Organismen außerdem noch nicht als ein Reservoir von einer Vielfalt unterschiedlicher Merkmale: Variation ist für Darwin im Wesentlichen ein individuelles, kein Populations-Phänomen, als das es später im Rahmen der Populationsgenetik behandelt wird.[47]

Die Selektion wird somit allein bei einem Wechsel der Umwelt wirksam.

Nach der später veröffentlichten Version seiner Theorie von 1859 kann es dagegen auch eine Selektion ohne Umweltänderung geben, denn Darwin hat sich nun von der Vorstellung einer perfekten Anpassung gelöst und führt einen relativen Maßstab des Vergleichs ein: Nicht das Verhältnis des einzelnen Organismus zu seiner Umwelt ist nun maßgeblich, sondern sein Verhältnis zu seinen Konkurrenten (↑Umwelt/Umweltdeterminismus).[48] Das Material der Variation, an dem die Selektion angreifen kann – die später so genannten ›Mutationen‹ –, thematisiert Darwin im Wesentlichen im Hinblick auf das Problem der Anpassung an die Umwelt, d.h. der Nützlichkeit oder Schädlichkeit für den Organismus. Niemals tritt nach Darwin eine Variation auf, weil sie für den Organismus nützlich ist und zu diesem Ziel erschaffen wurde; die Variationen gelten ihm vielmehr als Ergebnis des *Zufalls* (»due to chance«[49]), oder, genauer gesagt, die Gesetze der Variation gelten unabhängig von der Nützlichkeit der Variation (»independently of utility«[50]). Die Zufälligkeit besteht also darin, dass die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer Variation unabhängig von ihrer Zweckmäßigkeit ist; nicht gemeint ist damit, dass die Variation gar keine Ursache habe (s.u.).

Wenig beleuchtet werden bei Darwin die im Organismus liegenden Gründe der Variation und mögliche Gesetze ihrer Vererbung. Darwin lehnt damit die zu seiner Zeit verbreiteten Vorstellungen einer orthogonalen ↑Evolution, nach denen ein richtendes Prinzip in den Organismen den Lauf der Transformationen determiniert, ab. Hinsichtlich des Mechanismus der Entstehung unterscheidet er nicht scharf zwischen kleinen Veränderungen und großen Sprüngen, die zu Monstrositäten führen können. Ähnliches gilt für A.R. Wallace, der unabhängig von Darwin eine Selektionstheorie entwickelt: Ihm geht es in der Thematisierung von Variationen zunächst um das Problem der Abweichung eines Individuums von seinem Typus, und nicht um Mechanismen des Auftretens oder der Vererbung der Variationen.[51] Mit der Darstellung von Merkmalsverteilungen in einer Population weist Wallace dem späteren populationsbasierten Verständnis von Variationen den Weg (↑Population: Abb. 418).

Unter Berufung auf die alte Weisheit *Natura non facit saltum* erklärt Darwin die großen Übergänge zwischen den Arten als das Ergebnis der Akkumulation vieler kleiner Schritte, die Summe von vielen kleinen sukzessiven Variationen (»slight successive variations«).[52] Bei diesem Grundsatz der Kontinuität in der Natur handelt es sich um ein seit der Antike bekanntes und in der Frühen Neuzeit fest etabliertes Erkenntnisprinzip. Eine der Wurzeln des Prinzips findet sich bei Aristoteles, der in der Vielfalt der Formen »überall Zwischenglieder« erkennt und die Ordnung der organischen Natur daher weniger durch Diskretheit als durch »Stetigkeit« charakterisiert sieht.[53] In der Frühen Neuzeit findet das Prinzip einen Ausdruck in Form von G.W. Leibniz' 1687 formuliertem »Gesetz der Kontinuität«[54]: »il est nécessaire, que tous les ordres des Etres naturels ne forment qu'une seule chaîne, dans laquelle les différentes classes, comme autant d'anneaux tiennent si étroitement les unes aux autres, qu'il est impossible aux sens et à l'imagination de fixer précisement le point, où quelqu'une commence, ou finit«[55]. C. von Linné, der sich bei der intensiven Beschäftigung mit den von ihm aufgestellten Pflanzensippen damit konfrontiert sieht, Zwischenformen vorzufinden (↑Phylogenese), äußert 1751 den Satz »Natura non facit saltus« (sic!) (in dieser Formulierung wohl als erster).[56] Allerdings streicht Linné diesen Satz später in seiner eigenen Ausgabe seiner ›Philosophia botanica‹.[57]

Kontinuierliche und diskontinuierliche Variation

Darwin stellt sich die langfristige Veränderung von Organismen eines Typs zu einem anderen Typ also als sukzessive und kontinuierliche Akkumulation von kleinen Variationen vor (»it is the steady accumulation of beneficial differences which has given rise to all the more important modifications of structure«[58]). Kleine Unterschiede zwischen den Nachkommen der gleichen Eltern (»individual differences«) liefern nach seiner Theorie das Material für die Selektion: »These individual differences are of the highest importance for us, for they are often inherited, as must be familiar to every one; and they thus afford materials for natural selection to act on and accumulate«.[59] Bereits von Darwins Anhängern wird diese kontinuierliche Variation aber um eine andere Form der Variation, die *diskontinuierliche Variation*, ergänzt. So schreibt T.H. Huxley in seiner Rezension des ›Origin‹ von 1860: »We believe […] that nature does make jumps now and then, and a recognition of the fact is of no small importance«.[60] Die Unterscheidung dieser zwei Arten von Variationen hat ihre Ursprünge lange vor der an Darwin sich anschließenden Debatte (und wird von Darwin selbst immer wieder erwogen[61]). Allein die diskontinuierliche Variation wird in der vordarwinschen Zeit mit einer Transformation der Arten in Verbindung gebracht; die kontinuierlichen Variationen sind nach der älteren Anschauung dagegen lediglich die Ursache individu-

eller und in der Generationenfolge vorübergehender Abweichungen von einem Typus. Auch am Ende des 19. Jahrhunderts wird die in Darwins Theorie postulierte langfristige Wirksamkeit der Akkumulation kleiner Veränderungen zur Transformation der Arten meist bezweifelt. W. Bateson, der den Terminus der ***diskontinuierlichen Variation*** (»discontinuous variation«) 1891 einführt und viel benutzt[62], erklärt programmatisch am Ende seiner umfangreichen Arbeit über die organischen Diskontinuitäten die Diskontinuität der Arten aus der Diskontinuität der Variationen: »the Discontinuity of Species results from the Discontinuity of Variation«.[63] Die Diskontinuität der Variation führt Bateson nicht auf Diskontinuitäten der Umwelt, sondern auf innere Eigenschaften der Organismen (»the intrinsic nature of organisms themselves«[64]) zurück. Von der Bedeutung dieser diskontinuierlichen Variation für die Evolution sind in den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts die meisten Biologen überzeugt. Huxley führt für diese sprunghafte Variation 1864 die Bezeichnung ***Saltation*** ein (»We greatly suspect that she [i.e. nature] does make considerable jumps in the way of variation now and then, and that these saltations give rise to some of the gaps which appear to exist in the series of known forms«).[65] Im Anschluss an diesen Begriff ist später von einer *saltatorischen Evolution* die Rede (Brookds 1883: »saltatory evolution«).[66]

In einer statistischen Argumentation, die sich auf umfangreiche quantitative Erhebungen beruft, versucht F. Galton Ende des 19. Jahrhunderts zu begründen, dass eine langfristige Veränderung von Organismen diskontinuierliche Variationen voraussetzt. Denn nach seinen Messungen liegt die durchschnittliche Ausprägung der Merkmale von Nachkommen zweier Organismen stets näher am Populationsdurchschnitt als der Durchschnitt der Eigenschaften der beiden Eltern. Jede Veränderung wird somit langfristig wieder zum Populationsdurchschnitt zurückführen (»Regressionsgesetz«). Der entscheidende Evolutionsfaktor besteht nach Galton daher in diskontinuierlichen Sprüngen (»sports«).[67] Entscheidend ist in Galtons Ansatz, dass er die Variationen aus einer statistischen Perspektive als ein Phänomen auf der Ebene von Populationen beschreibt. In Galtons Analyse wird damit, ebenso wie durch A. Weismanns Arbeiten, das alte antagonistische Verständnis von Variation und Vererbung überwunden: Die Variation wird nicht als ein Versagen der Vererbungsmechanismen verstanden im Sinne eines Abweichens vom Prototyp, sondern als ein integraler Bestandteil der Vererbung selbst. Nach der neuen Konzeption leistet gerade die merkmalsgetreue Vererbung die Erhaltung der Merkmalsvielfalt und damit die Variation innerhalb einer Population.[68]

De Vries: »Mutationstheorie«

Die Sprunghaftigkeit der für die Evolution relevanten Veränderungen betont auch H. de Vries in seiner einflussreichen »Mutationstheorie« zu Beginn des 20. Jahrhunderts. De Vries führt dabei den Begriff der Mutation als einen *terminus technicus* in einer engeren Bedeutung als der später üblichen ein: Im Gegensatz zu einer Variation sei eine »Mutation« die Veränderung eines Organismus, die ihn als Angehörigen einer anderen Art ausweist als seine Eltern, also der Vorgang des »stufenweisen Fortschrittes in der Natur, bei der die neue Art plötzlich aus einer früheren hervorgeh[t]«[69]. De Vries versteht seine Mutationstheorie nicht als Ergänzung oder als Erläuterung von Darwins Theorie der Variation, sondern sieht sich im Widerspruch zu ihr, weil er der Auffassung ist, Darwins Variationen liege ein anderer Mechanismus zugrunde als seinen – neue Arten generierenden – Mutationen. Dahinter steht bei de Vries die Überzeugung, »dass die Arten nicht fliessend, sondern stufenweise aus einander hervorgegangen sind. [...] Die neue Art ist somit mit einem Male da; sie entsteht aus der früheren ohne sichtbare Vorbereitung, ohne Uebergänge«.[70] Die von Darwin thematisierte individuelle Variation kann nach de Vries dagegen nicht zur Bildung neuer Arten führen. Besonderes Gewicht legt er darauf, dass die Vererbung über isolierte Partikel erfolgt (Partikulartheorie der ↑Vererbung): »Als Mutationstheorie bezeichne ich den Satz, dass die Eigenschaften der Organismen aus scharf voneinander unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind. Diese Einheiten können zu Gruppen verbunden sein, und in verwandten Arten kehren dieselben Einheiten und Gruppen wieder«.[71] De Vries und seine Anhänger sehen eine Stützung ihrer Auffassung in den Regelmäßigkeiten der Vererbung, wie sie in den Gesetzen G. Mendels und deren Annahme diskreter Erbträger beschrieben werden. Die kontinuierliche Variation wird demgegenüber von dieser Seite nicht auf genetische Faktoren zurückgeführt. Der von de Vries behauptete Mechanismus der Evolution durch Mutation schließt außerdem den weiteren Faktor der Selektion ausdrücklich aus; die Selektion wird im Gegenteil als unwirksam für die Entstehung neuer Arten angesehen. Die empirische Basis für die Aufstellung seiner Mutationstheorie bilden für de Vries seine umfangreichen Untersuchungen an der Nachtkerze (*Oenothera*) – eine, wie sich später herausstellte, unglückliche Wahl eines Untersuchungsobjekts, denn die von de Vries beobachteten diskontinuierlichen

Veränderungen stellen nach heutigen Begriffen keine einfachen Mutationen dar, sondern sind auf ein instabiles Chromosomensystem zurückzuführen.[72]

Genetische Definition des Mutationsbegriffs

Ein Wandel dieser Auffassung von Mutationen und der Unwirksamkeit der Selektion für Prozesse der Artbildung erfolgt durch den Einfluss von zwei Seiten: Auf der einen Seite beschreiben die im Freiland arbeitenden Biologen (»Naturalisten«) überall kontinuierliche Variationen innerhalb von Populationen, selten aber sprunghafte Übergänge und lehnen deshalb eine sprunghafte Evolution ohne Selektion ab.[73] Auf der anderen Seite liefern mathematische Analysen des Selektionsmechanismus durch statistisch arbeitende Biologen (»Biometriker«) die Einsicht, dass selbst kleine Selektionsvorteile langfristig umwälzende Veränderungen bewirken können (↑Selektion)[74]. In Verbindung mit der mendelschen Annahme diskreter Merkmalsträger kann auf diese Weise auch dem Einwand begegnet werden, jede vorteilhafte Veränderung werde in der Population durch Rückkreuzung im Laufe der Generationen bis zur Unwirksamkeit verdünnt (»swamping« oder »blending«; s.u.).

Im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts kommt es daher zu einer Redefinition des Begriffs der Mutation: Im Gegensatz zu de Vries, der einen wesentlich evolutionstheoretisch fundierten (auf Prozesse der Artbildung bezogenen) Mutationsbegriff vertritt, wird dem Begriff eine rein genetische Bedeutung gegeben. Jede Änderung auf der Ebene der Gene wird als Mutation verstanden, unabhängig von ihrem Einfluss auf die Entstehung neuer Arten. Unter Voraussetzung der neuen Bedeutung erfolgt die Bildung einer Art also in der Regel nicht durch eine einzige Mutation, sondern durch die Summierung vieler Mutationen. Dieses neue Verständnis des Mutationsbegriffs zeigt sich in den Arbeiten der Genetiker L. Plate, E. Baur, W. Johannsen und T.H. Morgan.

Auch die von Darwin so genannten Variationen, selbst wenn sie keine neuen Arten erzeugen, werden von den Genetikern als *Mutationen* bezeichnet. So ist für L. Plate eine Mutation 1905 einfach eine im hohen Grade erbliche Variation. Er grenzt die Mutationen von den »Fluctuationen« und den »Somationen« ab, wobei erstere eine Erblichkeit unter 50% aufweisen und letztere überhaupt nicht erblich sind, sondern den späteren umweltbedingten ↑Modifikationen entsprechen. Alle drei Formen fasst Plate als »Variationen« zusammen.[75] E. Baur argumentiert 1911, dass die Gültigkeit der Evolutionstheorie vom Vorhandensein einer ausreichenden Anzahl von Mutationen abhängt: »Die Selektionstheorie steht und fällt also damit, ob es sich zeigt, daß die Mutationen wirklich häufig genug vorkommen, um einen wirksamen Selektionsprozeß zu ermöglichen, oder ob dies nicht der Fall ist«.[76] Ohne eine hinreichende Variabilität könne eine nachhaltige Veränderung der Organismen durch natürliche Selektion nicht gewährleistet werden. Baur versucht dies nicht theoretisch, sondern durch umfangreiche empirische Untersuchungen zu belegen. 1924 kann er zeigen, dass bei der von ihm untersuchten Pflanzenart (dem Löwenmäulchen *Antirrhinum*) tatsächlich viele Mutationen vorkommen, wenn sie auch oft rezessiv und unauffällig sind.[77] Die Mutationen liefern damit, in den Worten Baurs, »genügendes Selektionsmaterial«, und auch »Speziesunterschiede« können als »Summationen von sehr vielen kleinen Mutationsschritten« begriffen werden.[78] Ähnlich argumentiert später N.W. Timoféeff-Ressovsky.[79] Die Mutationen werden damit als relevant nicht nur für individuelle Variationen innerhalb einer Art, sondern auch für Prozesse der Artbildung eingeschätzt – im Gegensatz zur Auffassung von de Vries wird aber nicht eine einzige, sondern die Akkumulation vieler kleiner Mutationen dafür verantwortlich gemacht. Die kategoriale Unterscheidung zwischen kontinuierlichen und diskontinuierlichen Variationen wird damit insgesamt seit den 1920er Jahren aufgegeben: »The genetic basis of continuous variation is probably similar to that of discontinuous variation«, formuliert T. Dobzhansky 1937[80]. Dies bedeutet in erster Linie, dass das Auftreten von Mutationen nicht mehr als ein alternativer Mechanismus der Evolution verstanden werden muss (wie von de Vries), sondern die Mutationen mit den darwinschen erblichen Variationen identifiziert und damit in die synthetische Theorie der Evolution integriert werden können – die Spannung zwischen mendelscher Genetik und darwinscher Evolution ist überwunden.

Besonders die Ergebnisse der Forschergruppe um Morgan legen auf empirischer Grundlage nahe, dass die Mutationen keine revolutionären Veränderungen sein müssen, sondern in der Mehrzahl der Fälle kleine Variationen darstellen, die zur normalen Variabilität einer Art gehören.[81] E.M. East stellt 1910 fest, dass eine Kombination von mehreren mendelschen Faktoren Typen bilden kann, die über kontinuierliche Übergänge miteinander verbunden sind. Die Veränderung eines einzelnen Faktors kann also gering sein. East plädiert daher bereits 1910 für einen weiten Mutationsbegriff: »the word mutation may properly be applied to any inherited variation, however small«.[82] C.B. Bridges wendet sich vor diesem Hintergrund 1919 gegen eine Unterscheidung von »Saltationen«,

»Mutationen« und »Variationen« und schreibt: »To us these are all a single class, ›mutations‹, and the term carries no restrictions of degree, covering the most extreme as well as the slightest detectable inherited variation«.[83] Die Betonung liegt hier auf der Erblichkeit der Variationen: Mutationen sind, so wie es H.J. Muller 1922 formuliert, »permanente Veränderungen« eines Gens. Diese Veränderungen stellen nach Muller strukturelle Umgestaltungen dar, sie führen aber dennoch nicht zu einer Veränderung der »autokatalytischen« Fähigkeiten des Gens, d.h. seiner Replikation und Weitergabe in die nächste Generation – als erbliche Variationen liefern sie damit nach Ansicht Mullers die eigentliche Basis der evolutionären Veränderung.[84] Trotz des Nachweises der Häufigkeit von Mutationen werden diese von Morgan und seinen Schülern meist als schädliche Veränderungen angesehen, die bald nach ihrem Entstehen durch Selektion wieder eliminiert werden.

Für den Nachweis der Erblichkeit phänotypischer Unterschiede zwischen Individuen einer Art wird häufig ein bestimmter Versuchsansatz verfolgt: Phänotypisch unterschiedliche Individuen, die unter verschiedenen Umweltbedingungen leben, werden an einen Ort mit anderen Bedingungen gebracht und daraufhin die Merkmale der Nachkommen untersucht; die Kontinuität der Merkmale von einer Generation in die nächste wird dann im Sinne ihrer Erblichkeit interpretiert. Einer der ersten, der diesen Ansatz konsequent verfolgt, ist 1915 F.B. Sumner anhand der kalifornischen Springmaus (*Peromyscus maniculatus*), deren subspezifische Variation (mit rund 40 geografischen Rassen) sich als erblich erweist.[85] Dass viele der im Labor gefundenen Mutationen bei *Drosophila* tatsächlich auch in der freien Natur vorkommen, zeigt das Ehepaar Timoféeff-Ressovsky 1927.[86] In ihren Untersuchungen wird auch deutlich, dass viele der Mutationen evolutionär relevant sein können, weil sie einen erheblichen Einfluss auf die Vitalität der Fliegen haben.

»Mendelianer« versus »Biometriker«

In den frühen Arbeiten zur Biometrie im letzten Jahrzehnt des 19. und ersten des 20. Jahrhunderts spielt sich eine Debatte über die Art der in der Evolution wirksamen Variationen ab. Auf der einen Seite argumentiert W. Bateson im Sinne der Erkenntnisse Mendels für den diskontinuierlichen Charakter der Variationen, auf der anderen Seite stehen W.F.R. Weldon, K. Pearson (die »Biometriker«) und später R.A. Fisher, die im Anschluss an Galtons Vererbungsgesetz für einen kontinuierlichen Übergang zwischen den Varianten argumentieren.[87] Hintergrund der Auseinandersetzung ist u.a. die Schwierigkeit der Genetiker, im Anschluss an die von Mendel und seinen Nachfolgern (z.B. de Vries) beschriebenen diskontinuierlichen Variationen die in der Natur zu beobachtenden kontinuierlichen Übergänge innerhalb einer Population zu erklären. Die Debatte hat allerdings in erster Linie polemischen Charakter, und im Nachhinein betrachtet erscheinen die Standpunkte durchaus nicht unvereinbar miteinander.[88] Der Mathematiker G.Y. Yule bietet bereits 1902 als Vorschlag zur Überwindung der Kontroverse an, die kontinuierlichen Variationen als Überlagerung verschiedener diskontinuierlich variierender Faktoren zu erklären.[89] Auch Bateson gesteht zu, dass diskontinuierliche Variationen in kontinuierliche übergehen können, wenn verschiedene Faktoren zusammenwirken (und führt dafür, wenn auch in anderem Zusammenhang, den Terminus ›epistatische Merkmale‹ ein; ↑Gen/Epistasis).[90] Den experimentellen Nachweis für die Möglichkeit der Bestimmung eines kontinuierlich variierenden Merkmals (der Färbung der Samen vom Weizen) über einen Mechanismus der Vererbung nach den mendelschen Gesetzen führt H. Nilsson-Ehle am Ende des ersten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts.[91]

Mutation und Variation

Das Verständnis auf der Ebene der Gene wird für die Bedeutung des Mutationsbegriffs im 20. Jahrhundert leitend. Als ›Mutation‹ gilt demnach eine Veränderung des genetischen Materials eines Organismus, die während der frühesten Vorgänge seiner Erzeugung entstanden ist und an seine Nachkommen weitergegeben wird. Nicht notwendig verbunden ist damit eine äußerlich sichtbare Änderung des Organismus, weil nicht jede genotypische Veränderung sich auch phänotypisch auswirkt.

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts gilt *Variation* demgegenüber als der Oberbegriff, der alle Formen der Veränderung von Organismen umfasst: »Der Begriff der Variation bezeichnet jede beliebige organische Abweichung von der Norm«, heißt es 1914 bei L. Plate.[92] Sowohl genetisch durch Mutationen bedingte Änderungen von einer Generation zur nächsten als auch durch die Umwelt induzierte ↑Modifikationen gelten damit als Variationen (vgl. Tab. 196).

Bis in die erste Hälfte des 20. Jahrhunderts wird auch das Phänomen der Variabilität, d.h. das Vorhandensein verschieden gestalteter Organismen innerhalb einer Art (s.o.), als ›Variation‹ bezeichnet. J. Philiptschenko schlägt demgegenüber 1927 vor, allein den Vorgang der Veränderung *Variation* zu nennen.[93]

1	Nichtgenetische Variation
1.1	Individuelle Variation in der Zeit
1.1.1	Altersvariation
1.1.2	Säsonale Variation eines Individuums
1.1.3	Säsonale Variation zwischen den Generationen
1.2	Soziale Variation (z.B. soziale Kasten der Insekten)
1.3	Ökologische Variation
1.3.1	Habitatabhängige Variation (Ökophänotypen)
1.3.2	Klimatisch bedingte Variation
1.3.3	Wirtsabhängige Variation
1.3.4	Dichteabhängige Variation
1.3.5	Allometrische Variation
1.3.6	Neurogene Farbvariation (z.B. beim Chamäleon)
1.4	Traumatische Variation
1.4.1	Parasiteninduzierte Variation
1.4.2	Unfalls- und verletzungsbedingte Variation
2	Genetische Variation
2.1	Geschlechtsbedingte Variation
2.1.1	Primäre Geschlechtsunterschiede
2.1.2	Sekundäre Geschlechtsunterschiede
2.1.3	Generationswechsel
2.1.4	Gynandromorphe und Intersexe
2.2	Nichtgeschlechtsbedingte Variation
2.2.1	Kontinuierliche Variation
2.2.2	Diskontinuierliche Variation (genetischer Polymorphismus)

Tab. 196. Einteilung der Typen von Variationen von Organismen in einer Population (nach Mayr, E. (1969). Principles of Systematic Zoology: 147).

Populationsgenetik der Mutationen

In populationsgenetischer Hinsicht können die Mutationen eine nachhaltige Veränderung einer Population bewirken, die auch unabhängig von Selektion erfolgt. S. Wright unterscheidet in diesem Zusammenhang 1929 einen ***Mutationsdruck*** (»mutation pressure«) von einem ***Selektionsdruck*** (»selection pressure«).[94] Ein anhaltend hoher Mutationsdruck führt zu nicht-adaptiven Veränderungen von Organismen in einer Population, d.h. zu einer besonderen Form der genetischen Drift (↑Evolution/Drift). Der Selektionsdruck sorgt dagegen für eine Kanalisierung der Veränderungen in adaptive Bahnen.

Zur Erhaltung der genetischen Vielfalt und damit zur Ermöglichung von Evolution sind Mutationen insbesondere in Populationen von asexuell sich fortpflanzenden Organismen von Bedeutung. R.A. Fisher argumentiert 1930, dass es einen optimalen Grad der Mutabilität (»optimum degree of mutability«) gibt, der auf der einen Seite ausreichend groß ist, um »evolutionären Fortschritt« zu ermöglichen und auf der anderen Seite nicht zu groß, um die vorteilhaften Varianten nicht zu zerstören.[95] Fisher verwendet in diesem Zusammenhang den Ausdruck ***Mutationsrate*** (»mutation rate«) für die Häufigkeit von Mutationen pro Generation auf einem Genort.[96] Eingeführt wird dieser Terminus 1919 durch H.J. Muller und E. Altenburg (»the difference in mutation rate in different organisms and under different conditions«[97]). Die Autoren bemühen sich um eine Bestimmung der Mutationsrate bei *Drosophila* unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Im Laufe der 1920er Jahre gelingt es Muller, durch Röntgenstrahlung eine erhebliche Steigerung der Mutationsrate zu erreichen (1928: »The mutation rate in some treated cultures was estimated 15,000 times the normal rate«[98]).

Mit Fisher und den anderen Populationsgenetikern etabliert sich ein populationsbasiertes Verständnis von Mutationen, das diese als Ressource zur Evolution im Genpool einer Population beurteilt. Besonders deutlich stellt dies T. Dobzhansky 1937 heraus: Eine Population wird konzipiert als ein Reservoir einer Vielzahl von Variationen, die in geringer Häufigkeit vorhanden sind und sich bei einer Änderung der Umweltbedingungen aufgrund von Selektionsprozessen in der Population ausbreiten können.[99]

Mikro- und Makromutationen

Die alte Differenzierung zwischen Variationen im Sinne kleiner, reformierender Abweichungen und großer, revolutionärer, neue Arten begründender Sprünge findet bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts viele Anhänger. R. Goldschmidt unterscheidet 1940 in diesem Sinne zwischen ***Mikromutationen*** (innerhalb einer Art) und ***Makromutationen*** (von einer Art zu einer anderen)[100] und hält – entgegen den bis dahin erreichten Fortschritten in der Einebnung der Unterschiede zwischen kontinuierlichen und diskontinuierlichen Variationen (↑Evolutionsbiologie/Synthetische Theorie) – noch daran fest, dass zwischen beiden ein prinzipieller Unterschied besteht: »the facts of microevolution do not suffice for an understanding of macroevolution«.[101] Die für die Makroevolution notwendigen Makromutationen bestehen nach Goldschmidt in Veränderungen, die einen großen Einfluss auf Entwicklungsprozesse haben und plötzlich zu einer neuen stabilen Form führen (»leading at once to a new and stable form, widely diverging from the former«).[102] Goldschmidts Theorie der Makromutationen hängt eng mit seiner Ablehnung des Begriffs des ↑Gens und der Konzipierung der Chromosomen als den eigentlichen Einheiten der Vererbung zusammen. Mutationen sind nach dieser Theorie als Umorganisationen der Chromosomen zu verstehen; Mikromutationen als Änderungen kleinen Ausmaßes, Makromutationen dagegen als eine komplette Neuordnung (»complete repatterning«),

die ein neues »chemisches System« etabliert.[103] Weil diese plötzlich entstehenden neuen Strukturen Ansatzpunkt eines neuen Evolutionsweges sein können, werden sie von R. Goldschmidt ***hoffnungsvolle Monster*** (»hopeful monsters«) genannt (»monsters which would start a new evolutionary line if fitting into some empty environmental niche«).[104]

Es kann in der Folge aber nicht deutlich gemacht werden, worin dieser prinzipielle Unterschied besteht und auf welchem grundsätzlich neuen Mechanismus die Makromutationen oder *systemischen Mutationen* (»systemic mutations«[105]), wie sie von Dobzhansky und anderen auch genannt werden, beruhen. Dobzhansky wendet gegen die Möglichkeit von Makromutationen insbesondere ein, sie seien unwahrscheinlich, weil sie das »harmonische System« des Organismus durcheinander bringen würden.[106] Seit den späten 1940er Jahren – insbesondere unter dem Einfluss der Arbeiten von G.G. Simpson[107] und B. Rensch[108] – wird die Unterscheidung zwischen Mikro- und Makromutation bzw. entsprechend zwischen Mikro- und Makroevolution daher aufgegeben. Rensch stellt 1947 heraus, »daß für die Herausbildung neuer Organe und neuer Baupläne kein prinzipiell anderer Vorgang als für Rassen-, Art- und Gattungsdifferenzierung vorausgesetzt zu werden braucht, d.h. daß Mutation und Selektion auch hier die wesentlichen Evolutionsfaktoren darstellen«.[109] Als Argument gegen die Annahme einer auf zunehmende Höherentwicklung gerichteten orthogenetischen Evolution führt er u.a. an, dass eine »richtungslose Entwicklung auch bei transspezifischer Evolution« weit verbreitet sei.[110]

S.J. Gould unterscheidet 1982 zwischen »legitimen« und »illegitimen« Formen der Makromutation. Zu den illegitimen Formen rechnet er die plötzliche Entstehung einer neuen Art. Die nach Gould legitimen Formen von Makromutationen bestehen dagegen in der sprunghaften Entstehung neuer Schlüsselmerkmale oder der Veränderung von ontogenetisch frühen Entwicklungsprozessen, die einen kaskadenhaften Effekt in der Morphogenese haben.[111] Diese Makromutationen können eine Erklärung für den nicht kontinuierlichen, sondern häufig sprunghaften Verlauf in der evolutionären Transformation von Organismen liefern (nach Goulds Theorie des »durchbrochenen Gleichgewichts«; ↑Phylogenese) – auch wenn Gould seine Vorstellung von der diskontinuierlichen Evolution ausdrücklich nicht als eine Theorie der Makromutation verstanden wissen will.[112] Auch muss eine Makromutation, so wie sie Gould versteht, nicht notwendig zu einem Speziationsereignis führen, sondern kann sich auch innerhalb einer Art ereignen. Ähnlich wie vor ihm bereits G.S. Carter[113] bestimmt Gould eine Makromutation allein über die Größe des phänotypischen Effekts.

Andererseits ist es auch verbreitet, Makromutationen gerade über ihren Effekt der Artbildung zu definieren. Solche Mutationen, die eine reproduktive Isolation etablieren, sind insbesondere chromosomale Veränderungen, die die Paarung homologer Chromosomen stören.[114] In jedem Fall besteht Einigkeit darüber, eine Makromutation als eine Mutation zu definieren, die große adaptive Sprünge (»major adaptive shifts«) bewirkt und damit neue adaptive Zonen (»adaptive zones«) eröffnet.[115]

Molekularbiologie der Mutationen

Die künstliche Auslösbarkeit von Mutationen durch radioaktive Bestrahlung und Röntgenstrahlen wird in den 1920er Jahren durch E. Stein[116] und durch die besonders bekannt gewordenen Experimente H.J. Mullers[117] belegt. Neben radioaktiver Strahlung werden später auch viele chemische Substanzen als Mutagene identifiziert.[118] Die Bezeichnung ***Mutagen*** findet sich erstmals 1946 in einer Arbeit C. Auerbachs (»chemical mutagens«).[119] Muller definiert schon vor den Experimenten mit künstlichen Mutagenen eine Mutation als eine (chemische) Veränderung eines Gens.[120] Besonders prägnant formulieren N.W. Timoféef-Ressovsky, K.G. Zimmer und M. Delbrück 1935 diese chemische Auffassung der Mutation. Danach bildet ein Gen einen »Atomverband«, und eine Mutation besteht in der »Atomumlagerung oder Bindungsdissoziation«[121] – eine visionäre, zu ihrer Zeit wenig beachtete Auffassung.

Mit der Kenntnis von der Natur des genetischen Materials wächst auch die Einsicht, welche Veränderungen dieses Material aufweisen kann. Unterschieden wird zwischen Gen-, Chromosomen- und Genommutationen, je nachdem, auf welche Einheit sich die Veränderung bezieht: Bei Genmutationen wird ein einzelnes Gen verändert, bei Chromosomenmutationen werden ganze Abschnitte eines Chromosomens modifiziert, und Genommutationen betreffen das gesamte Genom eines Organismus, z.B. den Polyploidiegrad. Genmutationen werden seit den frühen 1920er Jahren auch als Faktor- oder *Punktmutationen* bezeichnet (Frost 1921: »factor (point) mutation«).[122] 1924 stellt E.B. Babcock den Punktmutationen (»point mutations«) die *Chromosomenveränderungen* (»chromosome aberrations«) gegenüber.[123] Morgan definiert eine Punkt- oder Genmutation (»point mutation« oder »gene mutation«) 1932 als Veränderung eines einzelnen Elements eines Chromosomen (»a change in only a single element

in a chromosome«).[124] 1937 findet sich die Unterscheidung von *Genmutationen* (»gene mutations«) und *Chromosomenveränderungen* (»chromosomal aberrations«) auch bei Dobzhansky. Er zählt zu letzteren u.a. »Inversionen« und »Translokationen« von Chromosomensegmenten – beide müssen seiner Meinung nach aber nicht grundsätzlich verschiedene Wirkungen haben und können sowohl innerartliche Variationen als auch Differenzen zwischen Arten ausmachen.[125] Auch für die dritte Klasse, die Genomveränderungen, führt Dobzhansky Beispiele an: Verdoppelung oder Verlust von Chromosomen oder Teilen von ihnen (»duplication and deficiency«) oder Multiplikation eines ganzen Chromosomensatzes (»polyploidy«).

Mutation und Quantentheorie

Einige physikalisch orientierte Autoren bringen die Mutationen in den 1930er und 40er Jahren mit der physikalischen Quantentheorie in Verbindung. Zu diesen gehört E. Schrödinger. Bei ihm heißt es in seiner bekannten Schrift ›What is Life?‹ (1944): »Die Mutationen sind tatsächlich durch Quantensprünge in den Genmolekülen bedingt«.[126] Schrödinger erläutert weiter: »Im Lichte heutiger Erkenntnisse steht der Vererbungsvorgang mit der eigentlichen Grundlage der Quantentheorie in enger Beziehung, ja er gründet sich auf sie«.[127]

Diese Auffassung kann sich bei Biologen jedoch nicht durchsetzen. Nach biologischer Anschauung ähneln sich Vererbungs- und Quantenvorgänge allein darin, dass sie nicht in kontinuierlichen, sondern in diskreten Veränderungen bestehen. Im *biologischen* Sinne *zufällig* wäre aber eine Mutation auch dann, wenn sie physikalisch nicht durch Quanteneffekte beeinflusst wäre, sondern mechanistisch determiniert abläuft. Der biologische Begriff des Zufalls bezieht sich nicht auf eine Indeterminiertheit, sondern eine fehlende Funktionsbezogenheit: Zufällig sind die Mutationen, weil sie in keinem gesetzmäßigen Verhältnis zu den von ihnen bewirkten Konsequenzen für den Organismus stehen. N. Hartmann spricht daher 1950 präziser vom »Finalzufälligen« der Mutationen im Gegensatz zum »Kausalzufälligen« der Quantentheorie.[128]

Zufallsprozesse als Ergebnis natürlicher Selektion

Die Populationsgenetik der 1920er bis 40er Jahre hat einen grundlegenden Wandel in der Bewertung des Faktors des Zufalls in der Evolution bewirkt. Während nach älterer Auffassung der Zufall als etwas verstanden wird, das einer Höherentwicklung entgegen gerichtet ist und diese unmöglich macht, wird in der Populationsgenetik gerade die Bedeutung des Zufalls – besonders deutlich in dem Faktor der Drift (↑Evolution) – betont. In der Konzeption S. Wrights sprengt der Faktor der Drift die traditionelle dichotome Gegenüberstellung von nichtadaptiven Zufallseffekten auf der einen Seite und der auf Anpassung gerichteten Selektion auf der anderen Seite. Drift ist ein Evolutionsfaktor, der zwar eine starke Zufallskomponente enthält, trotzdem aber zu Adaptationen beitragen und diese auch erst ermöglichen kann. Über den Faktor der Drift und andere Zufallseffekte kommt eine Population in die Lage, das Feld möglicher Anpassungen in einer Weise zu erproben, wie es aufgrund von Selektion alleine nicht möglich wäre. Der Zufall wird also zu einem positiven, selbst durch Selektion geförderten Faktor der Evolution. M.J.S. Hodge spricht 1987 von einem *durch die Natur entworfenen Zufall*: »the teleological theory of naturally probabilistic processes: the theory of chance as designed by nature«.[129]

Im Gegensatz zu den älteren Mutationstheorien, nach denen Mutationen im Wesentlichen schädliche Veränderungen eines gesunden Wildtyps sind, zeigt sich mit der Verfeinerung der populationsgenetischen Untersuchungsmethoden seit den 1960er Jahren, dass viele Populationen einen hohen Grad von Polymorphismus zeigen[130] und viele Mutationen selektiv neutral sind (↑Evolution/Neutrale Theorie der Evolution).[131] Aber nicht nur über selektive Neutralität von Mutationen, auch über Selektion kann eine hohe Variabilität in einer Population aufrechterhalten werden. Einen Mechanismus dazu bildet der Vorteil von heterozygoten Individuen gegenüber homozygoten, den schon Fisher 1930 diskutiert[132], ein anderer die frequenzabhängige ↑Selektion mit der selektiven Bevorzugung des jeweils seltenen Typs, die zu einem *balancierten Polymorphismus* führen kann (↑Polymorphismus).[133]

Mutabilität als Grundeigenschaft der Lebewesen

Seit den 1950er Jahren gilt die Mutationsfähigkeit als eine grundlegende Eigenschaft von Lebewesen und taucht als ein Merkmal in vielen Listen zur Bestimmung des Lebensbegriffs auf (↑Leben: Tab. 164). Auch als Kriterium zur Bestimmung des Konzepts der *Selbstreproduktion* wird der Mutationsbegriff diskutiert, um auf diese Weise die einfache Vermehrung von Verbindungen auf chemischer Ebene von der biologischen Selbstreproduktion abgrenzen zu können.[134] In diesem Zusammenhang wird die Mutation aber auch einfach als eine Konsequenz der strukturellen Komplexität eines sich fortpflanzenden Systems gesehen.[135]

In einem naturphilosophischen Sinn kann die Variation als eines der Grundmomente des Lebens gesehen werden. Kennzeichnend für das Leben ist seine Erscheinung in Form von Individuen, die gegeneinander isoliert sind, aber im gelegentlichen Kontakt stehen, die einander ähneln, aber jeweils verschieden sind, und die nebeneinander stehen und aufeinander folgen. Poetisch drückt dies P. Valéry in dem Gegensatz von Intelligenz und Leben aus: »Die Intelligenz ist vom Typus: *ein für alle Mal*. Sie abstrahiert, erledigt, faßt zusammen, hat immer schon gesehen, schon verbraucht. Das Leben aber *sagt es noch einmal*, rhythmisiert, sprießt und wuchert – will sich ausbreiten wie ein Gas, grenzenlos, ohne eigene Form, erkennt sich nicht einmal wieder, frißt seine eigenen Gliedmaßen«.[136] Insofern gleichzeitig die Veränderung (↑Evolution) und die Erhaltung (↑Selbsterhaltung) für die Lebewesen kennzeichnend sind, kann das Lebende mit Valéry bestimmt werden als »ein materielles System, das sich durch Umwandlungen erhält«.[137]

In ihren Wurzeln geht die Einsicht in den fundamentalen Charakter und die Tragweite der Variation und Mutation auf Darwin zurück und bildet das eigentlich Revolutionäre seines Denkens[138]: Die Variation bildet nicht eine krankhafte Störung eines Systems, sondern die Grundlage für die Strukturierung der organischen Welt in ↑Individuen, für ihre ↑Diversität und ihren evolutionären Wandel in der ↑Phylogenese. Mit Darwins Theorie wird also eine Absage erteilt an das Modell des älteren Typusdenkens, das E. Sober 1980 als *natural state model* bezeichnet: die Postulierung von einigen Vertretern einer Gruppe als ›normal‹ oder ›natürlich‹ und anderen als ›anormal‹ oder ›unnatürlich‹. Nach der populationstheoretischen Revolution der Biologie, die mit Darwin beginnt, gilt die Variation nicht mehr als Abnormaliät, sondern als grundlegendes Phänomen des Organischen, dem die ganze Dynamik der Evolution zugrundeliegt: »Variation is not thought of as a deflection from the natural state of uniformity. Rather, variation is taken to be a fundamental property in its own right« (Sober 1986).[139]

Seit Ende des 19. Jahrhundert wird die evolutionär zentrale Fähigkeit von Organismen, über ihre Fortpflanzung Variationen ihrer eigenen Organisation hervorzubringen, als ***Evolutionsfähigkeit*** oder *Evolvierbarkeit* (engl. »evolvability«) bezeichnet. Im 19. Jahrhundert wird der Ausdruck v.a. im Zusammenhang des Militärwesens und in Bezug auf die Ontogenese von Organismen verwendet; er erscheint aber auch bereits in Bezug auf das individuenübergreifende Potenzial der phylogenetischen Entwicklung (Vesque 1891: »Jede Art [der Sektion Retinostemon in der Pflanzengattung *Clusia* …] könnte sich […] in verschiedene Arten zerlegen. Alle sind noch, anders gesagt, evolutionsfähig, […] während die Arten mit ausgeprägter Epharmonie ihre Evolutionsfähigkeit eingebüsst haben«[140]). Der entsprechende englische Ausdruck ›evolvability‹ wird seit den 1930er Jahren verwendet und zur Bezeichnung eines der zentralen Merkmale des Lebens verwendet (Thomson 1931: »evolvability as one of the nine characteristics of organisms«[141]; »variability – and with it evolvability – must be ranked as one of the fundamental characteristics of living beings«[142]; Muller 1963: »What are these basic principles peculiar to the world of life as seen by the modern biologist? […] All of them center about life's characteristic of evolvability«[143]). Referenzpunkt für die Definition des Konzepts sind entweder Organismen (Kirschner & Gerhart 1998: »Evolvability is an organism's capacity to generate heritable phenotypic variation«[144]) oder die genetische Ebene (Wagner & Altenberg 1996: »Evolvability is the genome's ability to produce adaptive variants when acted upon by the genetic system«[145]).

Nachweise

1 Quintilian, Institutio Oratoria I, 5, 13; I, 5, 39; IX, 4, 89.
2 Vgl. z.B. Lukrez, De rerum natura 2, 488.
3 Thomas von Aquin, Summa theologiae: I, 45, 2.
4 Thomas von Aquin, Summa theologiae: I, II, 22, 3c.
5 Scaliger, J.C. (1557). Exotericarum exercitationum liber xv: fol. 386r; vgl. Blank, A. (2010). Biomedical Ontology and the Metaphysics of Composite Substances 1540-1670: 61ff.
6 Bacon, F. (1627). Sylva sylvarum or Natural History (Works, vol. II, London 1859, 325-680): 507 (§525); vgl. Ray, J. (1686). Historia plantarum, 3 Bde.: I, 42 (I, xxi); ders. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 91.
7 G.S. in Hartlib, S. (1655). The Reformed Common Wealth of Bees: 21 (nach OED 1989).
8 Vgl. Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 168f.
9 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 99 (§ 158).
10 Adanson, M. (1772). Examen de la question si les espèces changent parmi les plantes. Mém Acad. Roy, Paris (1772), 31-48: 47; vgl. Stafleu, F.A. (1963). Adanson and the "Familles des Plantes". In: Lawrence, G.H.M. (ed.). Adanson 1, 123-264: 168.
11 Adanson (1772): 43; 48.
12 Lamarck, J.B. de (1802). Recherches sur l'organisation des corps vivans: 143.
13 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 10 und passim.

14 Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: 227 (B 227).
15 Waagen, W. (1869). Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. Versuch einer paläontologischen Monographie. In: Benecke, E.W. (Hg.). Geognostisch-Paläontologische Beiträge, Bd. 2, 179-256: 186.
16 Aristoteles, De gen. anim: 770b; vgl. Senn, G. (1945). Konstanz und Variabilität der Spezies bei Aristoteles und Theophrast. Arch. Jul. Klaus Stift. Vererbungsforsch. Sozialanthropol. Rassenhyg., Erg.-Bd. 20, 288-299.
17 Theophrast, Historia Plantarum: 2.2.4f. und passim; vgl. Capelle, W. (1949). Theophrast über Pflanzenentartung. Mus. Helv. 6, 57-84; Wöhrle, G. (1985). Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften: 74ff.
18 Maupertuis, P.L.M. de (1750). Essai de cosmologie (Œuvres, Bd. 1, Lyon 1768, 1-78): 11; vgl. Glass, B. (1959). Maupertuis, pioneer of genetics and evolution. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 51-83.
19 Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 164 (§ XLV).
20 Cuvier, G. (1800/35). Leçons d'anatomie comparée, Bd. 1: 59; vgl. Jacob, F. (1970). La logique du vivant (dt.: Die Logik des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 169.
21 Bauhin, C. & Cherler, J.H. (1651). Historia plantarum universalis nova et absolutissima, Bd. 3: 759.
22 della Porta, G. (1588). Phytognomonica (Neapel 1589): 193 (IV, xxviii).
23 Bartholomaeus Anglicus (13. Jh.). Liber de genuinis rerum coelestium, terrestrium et inferarum proprietatibus libri XVIII (hg. v. J. Barthold, Frankfurt/M. 1601): 776.
24 Hooke, R. (1668). A Discourse of Earthquakes (The Posthumous Work, London 1705, 279-450): 328.
25 Buffon, G.L.L. (1753). Le cheval. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 352-353): 352.
26 Buffon, G.L.L. (1753.3). L'âne. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 353-358): 356.
27 Linné, C. von (1736). Fundamenta botanica: 19 (§162).
28 Esper, E.J.C. (1781). De varietatibus specierum in naturae productis, Sectio I: 19-21 (§XIV-XVI).
29 Candolle, A.-P. de (1813). Théorie élémentaire de la botanique: 168; vgl. 2. Aufl. (1819): 202f.; ders. (1832). Physiologie végétale, 3 Bde.: II, 689f.
30 de Candolle (1813/19): 203.
31 a.a.O.: 205.
32 Lucas, P. (1847). Traité philosophique et physiologique de l'hérédité, 2 Bde.
33 Thomas von Aquin (um 1265). In Dionysii De divinis nominibus: cap. 9, lectio 2.
34 Poiret, P. (1687). L'oeconomie divine, Bd. 4. L'oeconomie du rétablissement de l'homme avant l'incarnation de Jesus-Christ: 365.
35 Haller, A. von (1744). [Anmerkung]. In: Boerhaave, H., Praelectiones academicae in proprias Institvtiones rei medicae, Bd. V, 1: 202.
36 Bruguière, J.G. (1789). Came. In: Encyclopédie méthodique, Histoire naturelle des vers, 385-394: 387.
37 Steevens, G. (1790). [Note to ›The Winter's Tale]. The Plays and Poems of William Shakspeare, vol. 4: 203.
38 Lyell, C. (1832). Principles of Geology, vol. 2: 36.
39 Reil, J.C. (1802). Ueber die Erkenntniss und Cur der Fieber, Bd. 4. Besondere Fieberlehre. Fieberhafte Nervenkrankheiten: 232.
40 Jäger, G.F. von (1814). Ueber die Missbildungen der Gewächse. Ein Beytrag zur Geschichte und Theorie der Missentwicklungen organischer Körper: 86.
41 de Vries, H. (1901). Die Mutationstheorie, Bd. 1: 32; für einen Überblick vgl. Steenis, G.G.G.J. van (1957). Specific and infraspecific delimitation. In: Flora Malesiana ser. 1, 5, CLXVI-CCXXXIV: CLXXVIIff.
42 Matthew, T.P. (1831). Naval Timber and Arboriculture (In: Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859), 155-159): 158.
43 Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844 (Works, vol. 10, London 1986): 1; ders. (1859/72). On the Origin of Species: 9 und passim.
44 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 4.
45 Darwin [1842]: 15.
46 Darwin, C. [1844]. [Essay of 1844]. In: Darwin, F. (ed.) (1909). The Foundations of The Origin of Species: 81; vgl. ders. [1842]. [Sketch of 1842]. In: Darwin, F. (ed.) (1909). The Foundations of The Origin of Species: 4.
47 Vgl. Bowler, P.J. (1974). Darwin's concepts of variation. J. Hist. Med. 29, 196-212; ders. (2005). Variation from Darwin to the modern synthesis. In: Hallgrímsson, B. & Hall, B.K. (ed.). Variation. A Central Concept in Biology, 9-27: 10.
48 Vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory. Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1839-59: 85.
49 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 131.
50 a.a.O.: 144.
51 Wallace, A.R. (1858). On the tendency of varieties to depart indefinitely form the original type. J. Linn. Soc. Zool. 3, 53-62.
52 Darwin (1859): 194.
53 Aristoteles, Hist. anim. 588b.
54 Leibniz, G.W. (1687). Principium quoddam generale non in mathematicis tantum sed et physicis utile (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 227-247); ders. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3, 2 Bde., Frankfurt/M. 1996): II, 534 (IV, 16).
55 Leibniz, G.W. [1702]. [Brief an Varignon] (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 259-267): 264.
56 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: §77; vgl. Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 204.
57 Wilkins, J. (2009). Species. A History of the Idea: 73.
58 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 132.
59 a.a.O.: 34.
60 Huxley, T.H. (1860). The Origin of Species. West.

Rev. 17, 541-570; vgl. ders (1859). [Brief an Lyell vom 25.6.1859] (Life and Letters of Thomas Henry Huxley, 2 vols., New York 1900): I, 185f.

61 Vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 5ff.

62 Bateson, W. (1891). On the variation in floral symmetry of certain plants having irregular corollas (Scientific Papers of William Bateson, vol. 1, ed. R.C. Punnett, Cambridge 1928, 126-161): 159; ders. (1894). Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species: 15ff.

63 a.a.O.: 568.

64 a.a.O.: 567.

65 Huxley, T. (1864). Criticisms on the "Origin of Species". (Lay Sermons, Addresses, and Reviews, London 1870, 328-350): 342f.

66 Brooks, W.K. (1883). The Law of Heredity. A Study of the Cause of Variation and the Origin of Living Organisms: 157; 275.

67 Galton, F. (1892). Finger Prints: 20; ders. (1894). Discontinuity in evolution. Mind N.S. 3, 362-372.

68 Vgl. Bowler, P.J. (2005). Variation from Darwin to the modern synthesis. In: Hallgrímsson, B. & Hall, B.K. (ed.). Variation. A Central Concept in Biology, 9-27: 21.

69 De Vries, H. (1901-03). Die Mutationstheorie, 2 Bde.: I, 7.

70 a.a.O., 3.

71 ebd.

72 Emerson, S. (1935). The genetic nature of de Vries' mutations in *Oenothera Lamarckiana*. Amer. Nat. 69, 545-559.

73 Rothschild, W.L. & Jordan, K. (1903). Lepidoptera collected by Oscar Neumann in North-East Africa. Novit. Zool. 10, 491-542: 492; Poulton, E.B. (1908). Essays on Evolution: xviii; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 549.

74 Weldon, W.F.R. (1895). An attempt to measure the death-rate due to the selective destruction of *Carcinus moenas* with respect to a particular dimension. Proc. Roy. Soc. London 57, 360-379; Norton, H.T.J. (1915). Table. In: Punnett, R.C., Mimicry in Butterflies; vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 138.

75 Plate, L. (1905). Die Mutationstheorie im Lichte zoologischer Tatsachen. Comp. Rend. 6. Congr. Int. Zool. 1904, 203-212: 206.

76 Baur, E. (1911). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre: 265.

77 Baur, E. (1924). Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*: 143ff.

78 Baur, E. (1925). Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungsl. 37, 107-115: 115.

79 Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1939). Genetik und Evolution. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungsl. 76, 158-218.

80 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 60; vgl. Weber, M. (1998). Die Architektur der Synthese: 92; 107.

81 Vgl. Morgan, T.H. et al. (1915). The Mechanisms of Mendelian Inheritance.

82 East, E.M. (1910). A Mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. Amer. Nat. 44, 65-82: 82.

83 Bridges, C.B. (1919). Specific modifiers of eosin eye color in *Drosophila melanogaster*. J. exper. Zool. 28, 337-384: 381

84 Muller, H.J. (1922). Variations due to change in the individual gene. Amer. Nat. 56, 32-50.

85 Sumner, F.B. (1915). Genetic studies of several geographic races of California deermice. Amer. Nat. 49, 688-701.

86 Timoféeff-Ressovsky, H. & Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1927). Genetische Analysen einer freilebenden *Drosophila melanogaster*-Population. W. Roux' Arch. Entwicklungsmech. 109, 70-109.

87 Vgl. Cock, A.G. (1973). William Bateson, mendelism and biometry. J. Hist. Biol. 6, 1-36.

88 Vgl. Frogatt, P. & Nevin, N.C. (1971). The "law of ancestral heredity" and the Mendelian-ancestrian controversy in England, 1889-1906. J. Medical Gen. 8, 1-36.

89 Yule, G.Y. (1902). Mendel's laws and their probable relations to intra-racial heredity. New Phytol. 1,193-207; 222–238: 234f.; vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 81-85.

90 Bateson, W. (1902). The problems of heredity and their solution (Scientific Papers, 2 vols., Cambridge 1928, II, 4-28): 24f.; vgl. Provine (1971): 69f.; 115; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 790; Weber, M. (1998). Die Architektur der Synthese: 32.

91 Nilsson-Ehle, H. (1908). Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Bot. Notizen 257-294; ders. (1909). Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Univers. Arsskr., NF Afd. 2, Bd. 5, Nr. 2, 1-122; vgl. auch East (1910).

92 Plate, L. (1914). Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. In: Hertwig, R. & Wettstein, R. von (Hg.). Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie (=Kultur der Gegenwart, Bd. 3, 4, 4), 92-164: 124.

93 Philiptschenko, J. (1927). Variabilität und Variation: 6.

94 Wright, S. (1929). Fisher's theory of dominance. Amer. Nat. 63, 274-279: 277.

95 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 122f.; vgl. Dawson, K.J. (1998). Evolutionary stable mutation rates. J. Theor. Biol. 194, 143-157.

96 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 122.

97 Muller, H.J. & Altenburg, E. (1919). The rate of change of hereditary factors in Drosophila. Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine 17, 10-14: 14; vgl. Muller, H.J. (1922). Variations due to change in the individual gene. Amer. Nat. 56, 32-50: 45; 46.

98 Anonymus (1928). [Report of the Genetics Section of the American Society of Zoologists and the Botanical Society of America at the second Nashville Meeting]. Science 67, 124-125: 125; vgl. Muller, H.J. (1927). Artificial transmutation of the gene. Science 66, 84-87: 84.

99 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species.

100 Vgl. Dietrich, M.R. (1992). Macromutation. In Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 194-201.
101 Goldschmidt, R. (1940). The Material Basis of Evolution (New Jersey 1960): 8.
102 Goldschmidt, R. (1952). Evolution as viewed by one geneticist. Amer. Sci. 40, 84-98: 96.
103 Goldschmidt (1940): 203.
104 Goldschmidt, R. (1933). Some aspects of evolution. Science 78, 539-547: 547.
105 Dobzhansky, T. (1937/41). Genetics and the Origin of Species: 79f.
106 a.a.O.: 53.
107 Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution.
108 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution.
109 a.a.O.: 282.
110 a.a.O.: 65.
111 Gould, S.J. (1982). The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In: Milkman, R. (ed.). Perspectives on Evolution, 83-104: 88f.
112 a.a.O.: 88.
113 Carter, G.S. (1951). Animal Evolution.
114 Vgl. White, M.J.D. (1978). Modes of Speciation.
115 Bush, G. (1982). What do we really know about speciation? In: Milkman, R. (ed.). Perspectives on Evolution, 119-128: 125.
116 Stein, E. (1921). Radiumstrahlen auf Antirrhinum. Ber. Deutsch. Ges. Vererbungswiss. 1, 13.
117 Muller, H.J. (1927). Artificial transmutation of the gene. Science 66, 84-87.
118 Vgl. Auerbach, C. (1967). The chemical production of mutations. Science 158, 1141-1147; ders. (1976). Mutation Research.
119 Auerbach, C. (1946). Chemically induced mosaicism in *Drosophila melanogaster*. Proc. Royal Soc. Edinb. B. 62, 211-222: 220.
120 Muller, H.J. (1912). The bearing of the selection experiments of Castle and Philips on the variability of genes. Amer. Nat. 48, 567-576: 568; ders. (1922). Variations due to change in the individual gene. Amer. Nat. 56, 32-50.
121 Timoféef-Ressovsky, N.W., Zimmer, K.G. & Delbrück, M. (1935). Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen Fachgr. VI N.F. 1, 189-245.
122 Frost, H.B. (1921). An apparent case of somatic segregation involving two linked factors. Amer. Nat. 55, 461-464: 463.
123 Babcock, E.B. (1924). Species hybrids in *Crepis* and their bearing on evolution. Amer. Nat. 58, 296-310: 297.
124 Morgan, T.H. (1932). The Scientific Basis of Evolution: 32.
125 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 17.
126 Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. Was ist Leben?, München 1989): 74.
127 a.a.O.: 93.
128 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 655f.
129 Vgl. Hodge, M.J.S. (1987). Law, cause, chance, adaptation and species in Darwinian theory in the 1830s, with a postscript on the 1930s. In: Heidelberger, M. et al. (eds.). Probability since 1800. Interdisciplinary Studies of Scientific Development (Report Wissenschaftsforschung 25), 287-329: 326f.
130 Vgl. Lewontin, R.C. (1974). The Genetic Basis of Evolutionary Change.
131 Kimura, M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level. Nature 217, 624-626; ders. (1983). The Neutral Theory of Molecular Evolution.
132 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection.
133 Clarke, B. (1962). Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species. In: Nichols, D. (ed.). Taxonomy and Geography, 47-70.
134 Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. Physiol. Rev. 32, 403-430: 423.
135 ebd.
136 Valéry, P. (1900-45). Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992, 231-293): 263.
137 a.a.O.: 262.
138 Vgl. Lewontin, R. (1983). Darwin's revolution. New York Rev. Books 30, 21-27: 27.
139 Sober, E. (1986). Philosophical problems for environmentalism. In: Norton, B.G. (ed.). The Preservation of Species, 173-194: 183; vgl. ders. (1980). Evolution, population thinking, and essentialism. Philos. Sci. 57, 350-383.
140 Vesque, J. (1891). [Referat: Vesque, J. (1891). Les groupes nodaux et les épharmonies convergentes dans le genre *Clusia*. Comptes rendus de l'Académie des sciences 1891, 11. Mai]. Botanisches Centralblatt 47, 242-244: 243; nicht in Vesque, J. (1891). Les groupes nodaux et les épharmonies convergentes dans le genre *Clusia*. Comptes rendus de l'Académie des sciences 112, 1077-1079.
141 Thomson, J.A. (1931). Biology and human progress. In: Rose, W. (ed.). Outline of Modern Knowledge, 203-251: 231.
142 Thomson, J.A. (1931). Life. Outlines of General Biology, 2 vols.: I, 28; vgl. ders. (1932). Scientific Riddles: 33.
143 Muller, H.J. (1963). The role of biology in general education. AIBS Bulletin 13, 22-30: 24.
144 Kirschner, M. & Gerhart, J. (1998). Evolvability. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 95, 8420-8427: 8420.
145 Wagner, G.P. & Altenberg, L. (1996). Complex adaptations and the evolution of evolvability. Evolution 50, 967-976: 970; vgl. Sterelny, K. (2007). What is evolvability? In: Matthen, M. & Stephens, C. (eds.). Philosophy of Biology, 163-178.

Literatur

Bowler, P.J. (2005). Variation from Darwin to the modern synthesis. In: Hallgrímsson, B. & Hall, B.K. (eds.). Variation. A Central Concept in Biology, 9-27.

Nische

Das seit Ende des 17. Jahrhunderts im Deutschen verwendete Wort ›Nische‹ ist abgeleitet von dem französischen ›niche‹ mit der gleichen Bedeutung »Vertiefung in einer Wand«; dieses gehört zu dem altfranzösischen Verb ›nichier‹ »ein Nest bauen«, dem wiederum das lateinische Stammwort ›nidus‹ »Nest« zugrunde liegt.

Als ökologischer Begriff zur Bezeichnung der funktionalen Stellung eines Organismus in einem übergeordneten System wird der Begriff der Nische zu Beginn des 20. Jahrhunderts in die Biologie eingeführt. Im Rahmen einer evolutionstheoretischen Diskussion der Rolle der geografischen Isolation bei der Bildung von Arten verwendet R.H. Johnson den Ausdruck 1910 (»One expects the different species in a region to occupy different niches in the environment«).[1] An dieser Stelle wird die Bezeichnung jedoch nicht eindeutig in einem ökologisch-funktionalen Sinne verwendet und hat noch immer starke räumliche Konnotationen. Der Ausdruck wird von Johnson auch später nicht zu einem festen Terminus ausgebaut.

Der Nischenbegriff J. Grinnells

Als spätere Referenz des Begriffs dient meist nicht die Verwendung bei Johnson, sondern die wohl unabhängig davon erfolgende Wortprägung durch J. Grinnell. In einem Aufsatz aus dem Jahr 1913 geben Grinnell und H.S. Swarth zwar keine genaue Definition des Konzepts, stellen es aber bereits in den Kontext, in dem es später vor allem diskutiert wird: den Ansprüchen der Organismen einer Art an ihre Umwelt: »associations are often capable of subdivision; in fact such splitting may be carried logically to the point where but one species occupies each its own niche«.[2] Es wird hier also eine Korrespondenz zwischen einer biologischen Art und einer Nische hergestellt.

In späteren Arbeiten spezifiziert Grinnell das Konzept der Nische für eine Art: So bezeichnet er 1917 diejenigen Aspekte der Büsche des kalifornischen Chaparral (einer Buschformation), auf die eine Spottdrossel als Schutz und Neststandort angewiesen ist, als deren ›Nische‹ (»niche«).[3] Grinnell versteht den Begriff also im Hinblick auf die Aspekte der Umwelt, die von einem Organismus genutzt werden;

Die Nische ist die ökologische Rolle eines Organismus in einem Ökosystem; sie besteht aus seinen Ansprüchen an die Umwelt (z.B. seine Nahrung) und seinen Wirkungen auf andere Organismen (z.B. als Beute, Feinde, Konkurrenten oder Symbionten).

euryhalin (Möbius 1873) *677*
eurytherm (Möbius 1873) *677*
stenohalin (Möbius 1873) *677*
stenotherm (Möbius 1873) *677*
eurytop (Dahl 1903) *677*
stenotop (Dahl 1903) *677*
eutraphent (Weber 1907) *677*
mesotraphent (Weber 1907) *677*
oligotraphent (Weber 1907) *677*
homocön (Enderlein 1908) *677*
heterocön (Enderlein 1908) *677*
heterotop (Dahl 1908) *677*
Nische (Johnson 1910) *669*
euryök (Hesse 1924) *677*
stenök (Hesse 1924) *677*
ökologische Valenz (Hesse 1924) *677*
Fundamentalnische (Hutchinson 1958) *673*
Realnische (Hutchinson 1958) *673*
Minimalnische (Hurlbert 1981) *673*
Nischenkonstruktion (Odling-Smee 1988) *677*
Anspruchsnische (Leibold 1995) *675*
Einflussnische (Leibold 1995) *675*

er bezeichnet eine Nische gelegentlich ausdrücklich als Einheit des Habitats und spricht von der *ökologischen Nische* (»ecologic niche«) und *Umweltnische* (»environmental niche«).[4] Eine Nische ist bei Grinnell also im Wesentlichen eine Eigenschaft der Umwelt, nicht von Organismen oder Populationen.[5] An anderen Stellen verwendet er den Ausdruck allgemein für die Umweltfaktoren, die von einem Organismus genutzt werden, und damit weniger in einem räumlichen Sinne.[6] Umweltänderungen können nach Grinnell neue Nischen schaffen, und auch das Verlassen einer Art von Organismen hinterlasse eine *unbesetzte* Nische (»a niche is vacated«).[7] Die Evolution der Organismen folgt nach Grinnell den Änderungen ihrer Umwelt: »Evolution of environments came first – comes first; […] The course of organic evolution has been molded and is being molded by environmental circumstances«.[8]

Von Bedeutung für die ökologische Theorie ist das Konzept der Nische schon bei Grinnell, insofern er, dem später so genannten Konkurrenzausschlussprinzip (↑Koexistenz) gemäß, der Auffassung ist, Arten von Organismen, die sich in ihren Umweltansprüchen exakt gleichen, könnten nicht am gleichen Ort nebeneinander bestehen: »It is [...] axiomatic that no two species regularly established in a single fauna have precisely the same niche relationships«.[9]

Vorläufer im 18. und frühen 19. Jh.

Frühe Vorstellungen von einer Nische der Lebewesen finden sich in C. von Linnés Bild einer geordneten, von einem Schöpfergott eingerichteten organischen

Natur, in dem jedes Lebewesen einen ihm zugewiesenen *Platz* (»statio«[10]) einnimmt. Linné verwendet außerdem das Bild von einem Beruf oder Geschäft (»negotium«[11]), das jedem Lebewesen in der Ökonomie der Natur zukomme. Die Ordnung in spezielle Aufgaben, die den menschlichen Berufen entsprechen, führt nach Linné dazu, dass jedes Lebewesen eine besondere Rolle in der geordneten Ökonomie der Natur spielt. Auch die als überflüssig und schädlich erscheinenden Räuber und Aasfresser übernehmen in der weise eingerichteten Welt eine Funktion. Den Tieren schreibt Linné insgesamt die Rolle der Reinigung der Natur von toten und faulenden Stoffen zu; sie stünden damit im Dienst der Pflanzen und würden das allgemeine Gleichgewicht aufrechterhalten.[12] Der Theologe J. Bruckner, ein Anhänger Linnés, verwendet in seinen englischen Schriften den Ausdruck ›Platz‹ (»place«), um die spezifische Rolle einer jeweiligen Art in dem vernetzten ökologischen System der Tiere (»animal system«) zu benennen (↑Ernährung/Nahrungsnetz).[13]

Ein Vorläufer des späteren biologischen Nischenbegriffs stellt auch J.G. Herders Konzept der *Sphäre der Tiere* dar. Herder schreibt: »Jedes Thier hat seinen Kreis, in den es von der Geburt an gehört, gleich eintritt, in dem es Lebenslang bleibet, und stirbt: nun ist es aber sonderbar, daß je schärfer die Sinne der Tiere, und je wunderbarer ihre Kunstwerke sind, desto kleiner ist ihr Kreis: desto einartiger ist ihr Kunstwerk«.[14] Der »Kreis« der Tiere bezieht sich hier auf ihren festgelegten Lebensraum und ihre typischen Verhaltensweisen. Auch die Vorstellung, dass die Nische über eine Größe verfügt und somit quantifizierbar ist, ist hierin bereits enthalten: Spezialisierte Tiere verfügen über eine engere Nische als Generalisten. Das Konzept der Sphäre ist bei Herder aber nicht streng ökologisch gedacht, sondern enthält starke ethologische Bezüge, insofern damit das Inventar der Verhaltensweisen eines Tieres bezeichnet ist.

Primär ethologisch orientiert sind auch die stark auf die Umweltlehre von Uexkülls voraus weisenden Ausführungen G.W.F. Hegels zu den »Kreisen« der Tiere[15] (die Metapher des Kreises in diesem Zusammenhang verwendet bereits C. de Bonnet (1765: »cercle natural« der Organismen[16]; ↑Kreislauf). Nach Hegel betrifft ein Instinkt »das Verhältnis des Tieres zu *seiner* unorganischen, *vereinzelten* Natur«; für jedes Tier werde »nur ein beschränkter Umkreis der allgemeinen unorganischen Natur der seinige«. In einem Zusatz erläutert Hegel: »Der Trieb im besonderen Tiere ist ein ganz bestimmter Trieb; jedes Tier hat nur einen beschränkten Kreis zu seiner eigenen unorganischen Natur, die allein für es ist, und die es sich aus Vielem, und zwar vermöge des Instinkts, heraussuchen muß. […] Das Tier kann nur durch *seine* unorganische Natur erregt werden, denn das Entgegengesetzte ist nur *sein* Entgegengesetztes; nicht das Andere überhaupt soll erkannt werden, sondern eines jeden *sein* Anderes, das eben ein wesentliches Moment der eigenen Natur eines jeden ist«.[17] Angesprochen ist damit die enge Korrespondenz von Organismus und jeweiliger Umwelt, die von Uexküll als ein *kontrapunktisches Verhältnis* zu bestimmen sucht (↑Anpassung).

Darwin: Nischen als ökologische »Plätze«

Besonders die Vorläufer des Nischenkonzepts bei Linné werden für die ökologischen Überlegungen C. Darwins von Bedeutung. Deutlich wird der Einfluss des alten Denkens ausgehend von einer Ökonomie der Natur v.a. in den Manuskripten Darwins. Darwin beschreibt die Ökonomie der Natur hier als ein *Netz des Lebens* (»web of life«) (↑Ernährung/Nahrungskette; zu dem Ausdruck auch ↑Phylogenese/Stammnetz). In diesem Netz gebe es definierte *Plätze* (»places in the economy of nature«), die von verschiedenen Lebewesen ausgefüllt werden könnten. Auch das Leerbleiben dieser Plätze erwägt Darwin (»there were places open, which could be filled by other beings«; »unoccupied or not perfectly occupied places«).[18] Die Plätze bestehen in der Vorstellung Darwins also auch unabhängig von den Organismen, die sie ausfüllen. Die Natürliche Selektion ist nach Darwin im Wesentlichen ein Kampf um diese Plätze. Der Kampf entsteht aus dem Missverhältnis der begrenzten und konstanten Anzahl der Plätze und des starken Wachstums der Populationen. Die Konstanz der Plätze bedingt es andererseits aber, dass es sich um ein reguliertes System mit einer konstanten Anzahl von Arten handelt. Erst in seinen späteren Entwürfen löst sich Darwin von der Orientierung an der Konstanz und Harmonie der Natur und geht von einer Zunahme der Arten (und damit auch der »Plätze«) im Laufe der Evolution aus (↑Phylogenese).[19] Die Plätze entstehen nach der späteren Auffassung Darwins aus der Interaktion der Organismen selbst, sie sind damit nicht mehr ein von der anorganischen Natur vorgegebener Faktor, sondern werden in der Evolution selbst hervorgebracht.[20] Trotz Darwins Einsichten in den Zusammenhang von Diversifizierung und Konkurrenzvermeidung (nach dem Prinzip der Divergenz; ↑Phylogenese) ist aber auch sein späteres Denken noch stark von der Vorstellung eines Ausschlusses von Arten durch Konkurrenz geprägt.[21]

Auch außerhalb des theoretischen Rahmens der Evolutionstheorie ist das Nischenkonzept in der

zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts implizit präsent, und zwar v.a. im Kontext von Argumenten zur Erklärung der begrenzten geografischen Verbreitung von Arten trotz des großen Raums mit vorteilhaften abiotischen Lebensbedingungen.[22]

Elton: Nischen als Systemstellen

Der Tierökologe C. Elton greift in seinem einflussreichen Werk ›Animal Ecology‹ von 1927 das seit Beginn des Jahrhunderts verwendete Wort ›Nische‹ auf und bezeichnet die Nische eines Organismus als seinen Platz in der biotischen Gemeinschaft, seine Relation zu seiner Beute und seinen Feinden (»its place in the biotic environment, its relation to food and enemies«).[23] Die Nische wird von Elton also im Rahmen einer Systemvorstellung als eine Beziehung *zwischen Organismen* bestimmt. Elton verwendet später die Analogie des *Berufs*, um das Konzept der Nische zu erläutern. Er grenzt dies von der *Adresse* ab und wendet sich damit ausdrücklich gegen ein räumliches Verständnis der Nische.[24] Nach Elton ist die Nische diejenige Stelle, die ein Organismus im organischen Beziehungskreislauf eines Ökosystems einnimmt; sie ist eine *Systemstelle*. In einem System von Nahrungsbeziehungen, um die es in den Analysen Eltons in erster Linie geht – Elton verwendet als einer der ersten konsequent die Konzepte ›Nahrungskette‹ und ›Nahrungskreislauf‹ (↑Ernährung) –, bildet sie z.B. die Gesamtheit der Beziehungen eines Organismus, die sich aus seiner Eigenschaft als Räuber von anderen und als Beute für andere Organismen ergibt.

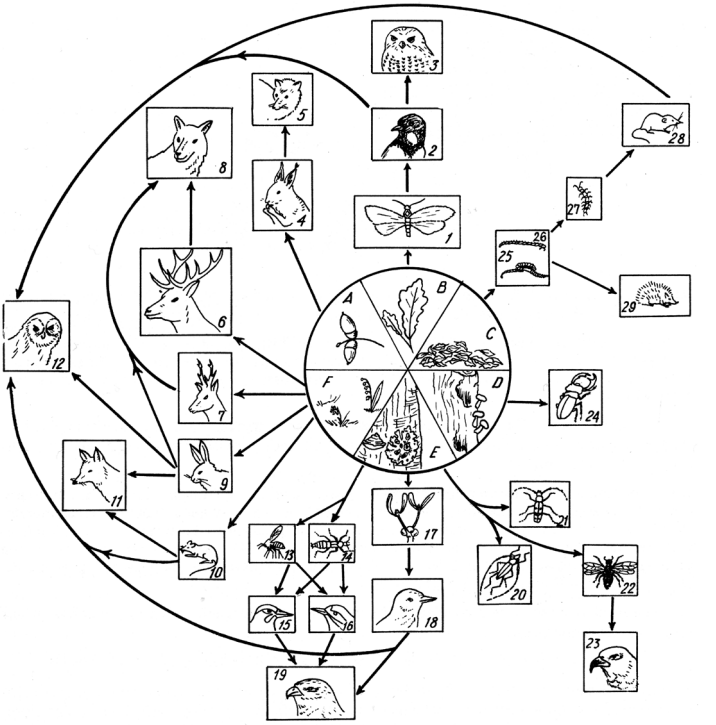


Abb. 328. Die Einflussnische der Stieleiche in der osteuropäischen Waldsteppe, dargestellt über die Ketten von Pflanzen- und Tierarten, die von ihrer Anwesenheit abhängig sind (aus Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 99).

In diesem funktionalen (und nicht räumlichen) Sinne etabliert sich der Nischenbegriff in den 1950er Jahren. Eine Nische gilt als ökologische *Position* (»ecological position«) einer Art in einem Ökosystem[25] oder als *Status* (»status«) eines Organismus in einer Gemeinschaft und einem Ökosystem, der sich aus seinen Anpassungen und seinem spezifischen Verhalten ergibt[26]. Diese Interpretation des Nischenbegriffs wird als *funktionale Nische* (»functional niche«) der Grinnellschen Habitat- oder *Platznische* (»place niche«) gegenübergestellt.[27] Im Anschluss an Elton bezeichnet W. Tischler in den 1970er Jahren die Nische als »das Wirkungsfeld einer Art als Summe aller Lebensäußerungen«.[28]

G.F. Gause: Nischen und Koexistenz

Für die theoretischen Grundlagen der Ökologie ist das Nischenkonzept von großer Wichtigkeit, weil es in Verbindung zum Konkurrenzausschlussprinzip steht (↑Koexistenz). Bereits. J.B.S. Haldane beschreibt dieses Prinzip 1924 in seiner mathematischen Modellierung von Selektionsprozessen[29]; eine weitergehende Berücksichtigung und zentrale Stellung in der ökologischen Theoriebildung erhält es aber erst seit den 1930er Jahren, beginnend mit den Arbeiten G.F. Gauses.

Implizit besteht eine Verbindung des Nischenkonzepts zu den Theorien der Koexistenz von Organismen seit Grinnells Einführung des Nischenbegriffs. Diese Verbindung wird aber bis in die 1930er Jahre nicht weiter analysiert, und sie spielt insbesondere in den Darstellungen Eltons keine zentrale Rolle. Dies ändert sich erst mit der Anwendung der Nischenthe-

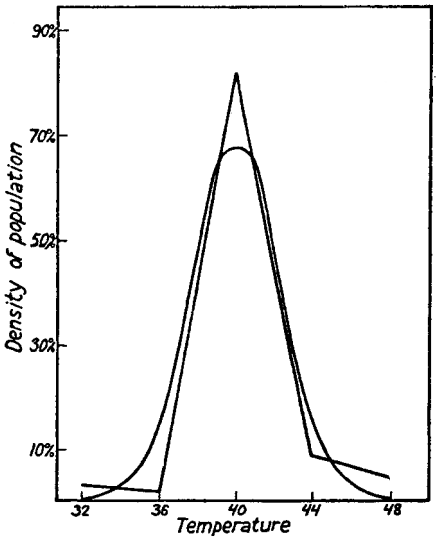


Abb. 329. Anspruchsnische: Die ökologische Nische von Heuschrecken einer Art (Acrida turrita), dargestellt als Populationsdichte entlang eines Umweltparameters (Temperatur). Die tatsächliche Verteilung (spitze Kurve) passt sich fast einer Gaußschen Normalverteilungskurve an (aus Gause, G.F. (1932). Ecology of populations. Quart. Rev. Biol. 7, 27-46: 33).

orie auf Fragen der Gemeinschaftsökologie durch G.F. Gause. 1934 definiert auch Gause eine Nische als den *Platz* (»place«), den eine Art in einer Gemeinschaft besetzt, d.h. die Gewohnheiten, Nahrung und Lebensweise der Organismen, die ihr zugerechnet werden (vgl. Tab. 197).[30] Gause behauptet weiter, zwei ähnliche Arten könnten aufgrund von Konkurrenz kaum jemals die gleiche Nische besetzen (»It is admitted that as a result of competition two similiar species scarcely ever occupy similar niches, but displace each other in such a manner that each takes possession of certain peculiar kinds of food and modes of life in which it has an advantage over its competitor«).[31] Gause diskutiert das Nischenkonzept also im Zusammenhang mit der Möglichkeit einer Koexistenz von Organismen verschiedener Arten am gleichen Ort. In der Interpretation von Gause ist ein Gleichgewicht zwischen zwei Arten, die die gleiche Nische besetzen, nach den Lotka-Volterra-Gleichungen ausgeschlossen (»the equation [of two competing species, …] does not permit of any equilibrium between the competing species occupying the same ›niche‹, and leads to the entire displacing of one of them by another«; ↑Koexistenz).[32] Umgekehrt schließt Gause später: Wenn die Organismen ähnlicher Arten in der Natur zusammen vorkommen, dann nehmen sie verschiedene Nischen ein: »if two or more nearly related species live in the field in a stable association, these species certainly possess different ecological niches«.[33]

1939 stellt Gause fest, dass nicht nur in der Interaktion von Organismen zweier Arten eine langfristige ↑Koexistenz allein durch eine Differenzierung ihrer Umweltansprüche möglich ist, sondern dass auch die Zusammensetzung komplexer biologischer Gemeinschaften durch die ökologische Differenzierung der Organismen, aus denen sie sich zusammensetzen, bestimmt wird: »only a certain definite combination between the concentration of the species living together possess the property of maintaining stability«.[34] Wenn Organismen verschiedener Arten in der gleichen ökologischen Gemeinschaft zusammenleben, dann besetzen sie unterschiedliche Nischen (»if two or more nearly related species live in the field in a stable association, these species certainly possess different ecological niches«[35]) – so formuliert Gause 1939 das Koexistenzprinzip apodiktisch. Mit diesem Prinzip als zentraler Grundlage, so hofft Gause, könne die Regulation der Zusammensetzung komplexer Gemeinschaften auf einfache Weise erklärt werden: »the central ecological problem of regulation in the composition of complex biotic communities [...] reduced to simplest terms«[36]. Aus diesem Ansatz entwickelt sich ein über Jahrzehnte wirksames Forschungsprogramm der Gemeinschaftsökologie (↑Biozönose).

Die zentrale Bedeutung des Nischenkonzepts ergibt sich dabei aus der Tatsache, dass auf seiner Grundlage eine Erklärung für die Stabilität ökologischer Gemeinschaften gegeben werden kann: Als Folge einer Nischendifferenzierung hat das Populationswachstum einer Art einen größeren hemmenden Einfluss auf das Wachstum dieser Population als das Wachstum von Populationen anderer Arten (weil durch das Populationswachstum einer Art die Ressourcenausbeutung in demjenigen Bereich am größten ist, auf den sich die Organismen dieser Art spezialisiert haben) – erfüllt wird damit die zentrale Stabilitätsbedingung des Lotka-Volterra-Modells von miteinander konkurrierenden Organismen verschiedener Arten. Die Spezialisierung von Organismen auf bestimmte Ressourcen der Umwelt erzeugt also eine Frequenzabhängigkeit des Populationswachstums, die eine stabile Koexistenz von verschiedenen Arten in einer Gemeinschaft ermöglicht.[37]

Gause argumentiert nicht nur auf theoretischer Grundlage, sondern führt selbst Laborexperimente mit Einzellern und Hefe zur empirischen Untersuchung der theoretischen Konkurrenzmodelle durch.

Die Ergebnisse seiner theoretischen und empirischen Arbeit findet weite Anerkennung, indem das Konkurrenzausschlussprinzip auch als *Gauses Hypothese* (»Gause's hypothesis«; ↑Koexistenz) bekannt wird. Kritik entzündet sich allerdings an dem experimentellen Aufbau und der Interpretation seiner Ergebnisse. Umstritten ist, ob diese wirklich als eine empirische »Überprüfung« der mathematischen Modelle gelten können oder ob sie nicht nur das bestätigen, was bereits bekannt ist (↑Population).[38]

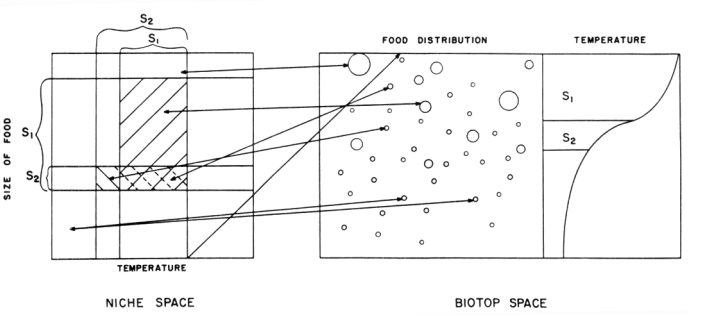


Abb. 330. Die fundamentale Nische von zwei Arten, definiert über zwei Umweltgrößen (Nahrungsgröße und Temperatur) in einem zweidimensionalen Nischenraum. Der Nischenraum (links) gibt das Vorkommen der Organismen der zwei Arten in Abhängigkeit von den Werten der betrachteten Umweltgrößen wieder; der Biotopraum (rechts) stellt die räumliche Verteilung der Umweltgrößen (d.h. der Nischendimensionen) dar. Die Pfeile verbinden äquivalente Punkte in dem Nischen- und Biotopraum miteinander (aus Hutchinson, G.E. (1958). Concluding remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415-427: 421).

Hutchinson: Nischen als Anspruchsprofile

Als abstrakte Menge von quantitativ bestimmbaren Umweltfaktoren wird die Nische seit den 1940er Jahren konzipiert. Diese Faktoren können in einem vieldimensionalen Koordinatensystem der einzelnen Umweltgrößen als mehrdimensionaler Raum dargestellt werden, wie G.E. Hutchinson dies erstmals 1944 vorschlägt (»n-dimensional hyper-space«; vgl. Abb. 330).[39] Hutchinson definiert die Nische zunächst als Summe aller Umweltfaktoren, die auf einen Organismus einwirken; später führt er den Begriff der ***Fundamentalnische*** (»fundamental niche«) ein und fasst darunter den Bereich von Umweltfaktoren, der einer Art eine unbegrenzte Existenz ermöglicht (nach Hutchinson ist es R. MacArthur, der den Begriff der Fundamentalnische prägt).[40] Er grenzt dieses Konzept ab von der ***Realnische*** (»realized niche«[41]), d.h. den tatsächlich auf einen Organismus einwirkenden relevanten Umweltfaktoren.

Bei Hutchinson ist der Nischenbegriff ausgehend von Modellen zur ↑Konkurrenz entwickelt: Die Spezialisierung auf eine Nische ermöglicht die ↑Koexistenz von mehreren Arten, die ohne Spezialisierung nicht möglich wäre. Der Nischenbegriff kann aber auch unabhängig von Konkurrenzmodellen eingeführt werden. Der Begriff macht auch Sinn für eine einzelne Art ohne Bezug zu interspezifischer Konkurrenz.[42] In diesem Sinne kann die Nische als intrinsische Eigenschaft einer Population oder Art verstanden werden. Nische als Ausdruck individueller Bedürfnisse an die Umwelt.

Im Sinn von minimalen Bedingungen, die das Überleben eines Organismus ermöglichen, verbreitet sich später der Begriff der ***Minimalnische*** (Hurlbert 1981: »minimal niche«)[43] (vgl. auch Minimalumwelt; ↑Umwelt). Auf dieser Grundlage lassen sich Größe und Überlappung der Nischen von verschiedenen Arten bestimmen, und es können in Verbindung mit dem Konkurrenzausschlussprinzip quantitative Aussagen über die Konkurrenz und Koexistenz von Arten sowie die Diversität einer Gemeinschaft gemacht werden. Die Umweltansprüche der Organismen verschiedener Arten werden dabei häufig grafisch als ein- oder mehrdimensionale Räume dargestellt[44], so dass die Weite und der Grad der Überlappung der Nischen sehr anschaulich wird[45]. In mathematischen Modellierungen wird dieser Ansatz weiter verfolgt, um eine enge Beziehung zwischen der Nischenstruktur und der Struktur einer Gemeinschaft herzustellen.[46]

Unbesetzte (leere) Nischen

Kennzeichnend für den Nischenbegriff bei Hutchinson und seinen Nachfolgern ist, dass eine Nische als eine Eigenschaft von Organismen oder einer Population verstanden wird: Unbesetzte oder leere Nischen kann es daher nicht geben. Die Nische wird damit zu einem Populationskonzept (Colwell 1992: »population niche concept«).[47] Aber selbst Hutchinson verzichtet doch nicht ganz auf die Vorstellung leerer Nischen (Looijen 2000: »a slip of the pen on Hutchinson's part«[48]). So stellt er fest, die häufig schnelle Ausbreitung von durch den Menschen eingeführten Arten sei eine Evidenz für leere Nischen (»empty niches«).[49] Es bleibt eine unter Biologen verbreitete Konzipierung der Nische als funktionaler Ort in einem Ökosystem, der unbesetzt sein kann. Bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts ist die Rede von einer

Einflussnische (Systemstelle)	**Anspruchsnische (Spektrum genutzter Ressourcen)**
»[A]ssociations are often capable of subdivision; in fact such splitting may be carried logically to the point where but one species occupies each its own niche« (Grinnell & Swarth 1913, 218).	»A niche indicates what place the given species occupies in a community, i.e., what are its habits, food and mode of life. It is admitted that as a result of competition two similiar species scarcely ever occupy similar niches, but displace each other in such a manner that each takes possession of certain peculiar kinds of food and modes of life in which it has an advantage over its competitor« (Gause 1934, 19).
»[T]he status of an animal in its community, to indicate, what it is *doing* […;] the ›niche‹ of an animal means its place in the biotic environment, its relation to food and enemies« (Elton 1927, 63f.).	»The term *niche* (in Gause's sense, rather than Elton's) is here defined as the sum of all the environmental factors acting on the organism« (Hutchinson 1944, 20).
»The ecological niche […] is the position or status of an organism within its community and ecosystem resulting from the organism's structural adaptations, physiological responses, and specific behaviour (inherited and/or learned). The ecological niche of an organism depends not only on where it lives but also on what it does« (Odum 1953, 15).	»I define the term ›niche‹ as the ecologic position that a species occupies in a particular ecosystem. The term ›niche‹ includes, therefore, a consideration of the habitat that the species concerned occupies for shelter, for breeding sites, and for other activities, the food that it eats, and all the other features of the ecosystem that it utilizes. The term does not include, except indirectly, any considerations of the functions that the species serves in the community« (Dice 1952, 227).
»The niche comprises all the bonds between the population and the community and ecosystem in which it is found« (Clapham 1973, 103).	»The niche of a population is a hypervolume in a space defined by axes representing the biotic and abiotic factors to which populations in the community respond differentially« (Colwell & Fuentes 1975, 283).
»[T]he position or role of a species within a given community […] the intracommunity role of the species« (Whittaker, Levin & Root 1973, 321; 325).	»The niche may be thought of as composed of several dimensions […], each corresponding to some requisite for a species« (Root 1967, 317).
»Die ökologische Nische ist […] ein multidimensionales (weil viele Wechselbeziehungen umfassendes) Beziehungssystem zwischen einer Tierart und ihrer Umwelt, das hergestellt (gebildet) wird« (Osche 1973, 37-39).	»The ecological niche has […] become increasingly identified with resource utilization spectra« (Pianka 1976/81, 169).
»Das Wirkungsfeld einer Art als Summe aller Lebensäußerungen wird meist ›ökologische Nische‹ genannt, die im Vergleich zum Habitat oder ›Adresse‹ gleichsam dem ›Beruf‹ entsprechen soll. Es beinhaltet aber noch mehr, nämlich die Bedeutung dieses Berufs für das ganze System. […] Das Wirkungsfeld wird nämlich in einem bestimmten Bezugssystem erst gebildet« (Tischler 1976/79, 22).	»Let *b* name an organism of kind (e.g., taxon) *B* with environment *E*. Then the ecological niche of *b* is the set of nomologically possible, i.e., *B*-specific bonding relations of *b* with the items in its environment *E* that have a positive biovalue to *b*« (Mahner & Bunge 1997, 181).
	Synthese:»[T]he joint description of the environmental conditions that allow a species to satisfy its minimum requirements so that the birth rate of a local population is equal to or greater than its death rate along with the set of per capita effects of that species on these environmental conditions« (Chase & Leibold 2003, 15).

Tab. 197. Definitionen und Erläuterungen des Nischenbegriffs.

Biozönose, die »ungesättigt«[50] oder einem Biotop, das »unbesetzt«[51] ist, nicht selten. Viele Fälle solcher unbesetzter Nischen werden – insbesondere in populären Darstellungen – angeführt; ein bekanntes und gut untersuchtes Beispiel ist das Fehlen blattminierender Insekten auf dem Adlerfarn in Neu Guinea und Neu Mexiko.[52] Ein Test der Hypothese, es liege in einem Fall eine unbesetzte Nische vor, ist allerdings schwierig, wenn auch nicht prinzipiell ausgeschlossen: Die erfolgreiche Einführung einer Art könnte die Hypothese zwar bestätigen; der fehlende Erfolg der Einführung müsste aber nicht als Widerlegung der Hypothese gelten, weil die falsche Art gewählt worden sein könnte oder die richtige Art in der

Evolution noch gar nicht entstanden ist.[53] Fraglich ist auch, ob eine eingeführte Art einfach eine freie Nische besetzt und das vorhandene Ökosystem damit wenig verändert oder ob nicht vielmehr mit jeder Nischenbesetzung eine Umstrukturierung des gesamten Systems vorgenommen wird, so dass das Bild einer freien Nische im Sinne eines freien Sitzplatzes unangemessen ist.[54]

Anspruchs- und Einflussnische

In den Nischenbegriffen von Elton auf der einen Seite sowie Gause und Hutchinson auf der anderen Seite liegen zwei sehr unterschiedliche Konzepte vor. Eltons Begriff bezieht sich auf die Integration von Organismen einer Art in ein Ökosystem, ihre ökologische Stellung und *Wirkung* im Verhältnis zu den Organismen anderer Arten; Gauses und Huchinsons Begriff bezeichnet dagegen primär nicht die ökologischen Wirkungen, sondern die *Ansprüche* und Lebenserfordernisse in Form der Nutzung von Ressourcen durch die Organismen einer Art. Die erste Bedeutung bezeichnet also eine Eigenschaft einer Lebensgemeinschaft oder eines Ökosystems, die zweite dagegen die eines Organismus oder einer Population.[55] Gemeinsam ist beiden Begriffen, dass sie das funktionale Verhältnis von Organismen zu ihrer Umwelt und dessen ökologische Konsequenzen betreffen. Weil Organismen in zweierlei Hinsicht funktional auf ihre Umwelt bezogen ist: als abhängig von ihrer Umwelt und als notwendig für andere Organismen in ihrer Umwelt, weist auch das Nischenkonzept diese zwei Seiten auf.

Seit den 1970er Jahren werden diese beiden Nischenbegriffe als die beiden zueinander komplementären Umweltverhältnisse von Organismen einander gegenübergestellt und schlagwortartig charakterisiert: von B.C. Patten 1978 als *Eingangs-Umwelt* (»input environment«) und *Ausgangs-Umwelt* (»output environment«)[56], von B.C. Patten und G.T. Auble 1980 als *Habitatnische* (»habitat niche«) und *Rollennische* (»role niche«)[57] und von M.A. Leibold 1995 als ***Anspruchsnische*** (»requirement niche«) und ***Einflussnische*** (»impact niche«)[58].

Um terminologische Missverständnisse auszuschließen, wird auch vorgeschlagen, die Ambiguität des Nischenbegriffs dadurch aufzulösen, dass für den synökologischen Begriff der Nische, also die Systemstelle eines Organismus (bzw. die komplexe Systemstelle einer Art) innerhalb eines Ökosystems, der Begriff der ökologischen ↑*Rolle* verwendet werden sollte.[59] Der Nischenbegriff sollte dann allein im autökologischen Kontext weiterverwendet werden: Er bezeichnet den Ausschnitt der Umgebung eines

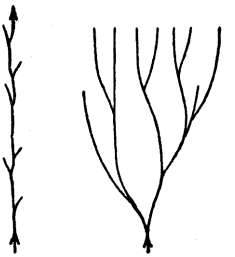


Abb. 331. Veranschaulichung der »Annidation« (Einnischung) (rechts) gegenüber der »Substitution« (links) anhand eines idealisierten Stammbaums. Die Einnischung führt zu einer Diversifizierung der Arten (aus Ludwig, W. (1948). Darwins Zuchtwahllehre in moderner Fassung (Aufs. Reden Senckenb. Naturf. Ges. 6): 29).

Organismus, der seine ↑Umwelt darstellt, also die Gesamtheit derjenigen Umgebungsfaktoren, die seine Erhaltung und seine Fortpflanzung ermöglichen und gefährden. Unklar ist hierbei, inwieweit auch die gefährdenden Faktoren (wie Räuber und Parasiten) zur Nische zu rechnen sind. Ausgehend von dem Konzept der Nische als einem Raum notwendiger Ressourcen würden sie kein Element der Nische sein.

Die Differenzierung zwischen Nischen und Rollen erlaubt eine Stellungnahme in der mit dem Nischenbegriff lange verbundenen Kontroverse, ob Nischen unabhängig von oder vor den Organismen, die sie ausfüllen, existieren oder ob sie erst mit den Organismen geschaffen werden. Letzteres gilt selbstverständlich für den autökologisch bestimmten Nischenbegriff (Gauses und Hutchinsons): Ohne Organismen mit bestimmten Ansprüchen an ihre Umwelt auch keine (Anspruchs-)Nischen. Für die synökologische Nische (die Rolle eines Organismus oder einer Art in einem Ökosystem) gilt dagegen, dass sie als Systemstelle auch dann vorhanden ist, wenn sie tatsächlich nicht ausgefüllt wird.

Komplexität des Nischenbegriffs

Der Begriff der Nische ist in der heutigen Biologie sehr komplex und wird höchst unterschiedlich definiert (Real & Levins 1991: »No concept in ecology has been more variously defined or more universally confused than ›niche‹«[60]; Trepl 2005: »Man hat den Eindruck, daß sich der Erfolg – im Sinne häufiger Verwendung – des Nischenbegriffs nicht seiner Eindeutigkeit, sondern dem Gegenteil verdankt«[61]). Die Komplexität ist durch die unterschiedlichen ethologischen, ökologischen und evolutionstheoretischen Bezüge des Begriffs bedingt: Die ethologischen Bezüge ergeben sich aus einem autökologischen Ver-

ständnis als Spektrum der genutzten Ressourcen, die ökologischen aus der Einbettung eines Organismus in ein Ökosystem und die evolutionstheoretischen aus den Konsequenzen der Ressourcennutzung auf die Dynamik einer Gemeinschaft. Das gesamte »multidimensionale Beziehungssystem« zwischen Organismen einer Art und ihrer Umwelt ist damit im Nischenbegriff zusammengefasst (Osche 1973; vgl. Tab. 197).[62] Der Begriff dient darüber hinaus nicht nur zur *Beschreibung* der Ansprüche von Organismen einer Art oder ihrer Wirkungen in einem Ökosystem, sondern auch zur *Erklärung* der Eigenschaften von Organismen. So wird die Ähnlichkeit von Organismen sehr unterschiedlicher Verwandtschaftskreise oder geografisch entfernter Orte häufig unter Verweis auf die Ähnlichkeit ihrer Nischen erklärt.[63] In der klassischen Argumentation auf der Grundlage einer *begrenzten Ähnlichkeit* (»limiting similarity«) ist es die Differenzierung der Nischen, die eine Koexistenz ermöglicht und die damit für die Erklärung der Unterschiede zwischen Organismen einer Gemeinschaft herangezogen wird.[64] In einem jüngeren terminologischen Vorschlag werden die Angehörigen verschiedener (auch taxonomisch weit entfernt voneinander stehender) Arten, die ihre Umwelt in ähnlicher Weise nutzen, also in die gleichen Nische besetzen, als eine *Gilde* zusammengefasst (Root 1967; ↑Biozönose).[65]

Komplex wird der (synökologische) Nischenbegriff auch dadurch, dass ein Organismus in sehr verschiedenen Kontexten in einem Ökosystem Funktionen wahrnehmen kann, ein Vogel z.B. in der Verbreitung von Früchten, der Dezimierung von Insekten, der Vertreibung von Konkurrenten, als Beute von Räubern, Zwischenwirt von Parasiten etc. Jede dieser einzelnen Wirkungen kann als eine getrennte Funktion (Rolle) des Organismus betrachtet werden. Die verschiedenen Mikronischen für jede Funktion können zu einer für die Organismen einer Art typischen Makronische zusammengefasst werden. Und bei Organismen verschiedener Arten können diese Rollen in jeweils anderer Weise miteinander kombiniert sein.

Die Komplexität des Begriffs wird weiter dadurch gesteigert, dass es in der Biologie üblich ist, den Nischenbegriff nicht allein auf Organismen, sondern auch auf Arten zu beziehen.[66] Weil es die einzelnen Organismen, aber nicht die Arten sind, die in den kausalen Beziehungen stehen, die das Nischenkonzept begründen, erscheint es allerdings empfehlenswert, den Nischenbegriff nur auf Organismen zu beziehen.[67]

Evolutionstheoretische Bezüge weist der Nischenbegriff auf, weil er ein zentrales Konzept im Rahmen der Koexistenz- und Diversitätsmodelle der Gemeinschaftsökologie bildet (↑Biozönose; Diversität). Die Differenzierung von Nischen wird damit als ein die Richtung von Evolutionsprozessen bestimmender Faktor konzipiert. Seit den 1950er Jahren gilt die Nische und der Prozess der *Einnischung* (Annidation) als ein zentraler Evolutionsfaktor (↑Evolution). W. Ludwig bezeichnet die Einnischung 1950 als den »fünften Evolutionsfaktor« (neben Mutation, Selektion, Abweichungen von der Panmixie durch z.B. Inzucht oder Isolation und Zufall); sie beruht in seinen Worten auf »neuartiger (= zusätzlicher) Ausnutzung eines gemeinsamen Lebensraums«[68] und verschafft den Individuen, die die neue Nische besetzen, einen Selektionsvorteil, auch wenn sie in anderer Hinsicht benachteiligt sind. K. Günther verwendet 1949 im Zusammenhang der Einnischung als Evolutionsfaktor und der Aufteilung der Umwelt in »Adaptationszonen« den Terminus *ökologische Lizenz*.[69]

Aus der Vielschichtigkeit des Nischenbegriffs ergeben sich Meinungsverschiedenheiten über seinen Wert für die ökologische Theorie. Das Spektrum der Einschätzungen reicht von seiner Anerkennung als einem zentralen Begriff der Ökologie (Pianka 1973: »The concept of the niche pervades all of ecology; indeed were it not for the fact that the ecological niche has been used in so many different ways, ecology might almost be defined as the study of niches«[70]) bis zu seiner vollständigen Ablehnung (Williams 1972: »I think it is good practice to avoid the term niche whenever possible«[71]).[72] Um die Komplexität des Begriffs zu reduzieren, werden verschiedene Vorschläge zur Entflechtung der Bedeutungskomponenten gegeben. Ein Vorschlag von R.H. Whittaker, S.A. Levin und R.B. Root aus dem Jahr 1973 sieht vor, den Nischenbegriff allein auf die Rolle einer Art innerhalb einer Gemeinschaft zu beziehen (vgl. Tab. 197), für alle räumlichen Aspekte der Verteilung den Ausdruck ›Habitat‹ zu verwenden und die komplexe Verbindung von Nische und Habitat mit dem Terminus *Ökotop* zu bezeichnen.[73]

Weil neben die klassischen Modellen zur Koexistenz von Organismen verschiedener Arten mit ähnlichen Ressourcenansprüchen inzwischen andere Modelle getreten sind, die eine Koexistenz auch ohne Nischendifferenzierung ermöglichen (z.B. aufgrund von räumlicher Aggregation, stochastischen Faktoren oder zyklischen Interaktionsformen; ↑Koexistenz: Tab. 133), ist es in der Gegenwart umstritten, ob der Nischenbegriff weiterhin eine zentrale Stellung in der Ökologie beanspruchen kann.[74]

Ökologische Valenz

Mit dem Konzept der Nische verwandt ist der Begriff der ökologischen Valenz. Er wird von R. Hesse 1924 eingeführt. »Die Weite des Spielraums (Amplitude) der Lebensbedingungen, innerhalb deren eine Tierart zu gedeihen vermag«, bildet nach Hesse die ökologischer Valenz dieser Art.[75] Arten, bei denen die beiden Grenzwerte der Valenz für möglichst viele Einzelfaktoren weit auseinanderliegen, haben eine große Valenz; die anderen eine geringe Valenz. W. Tischler bezeichnet die ökologische Valenz 1949 auch als »Reaktionsbreite« und bestimmt sie ähnlich wie Hesse als den »Schwankungsbereich der Umweltfaktoren, bei denen eine Art noch lebensfähig ist«.[76] Nicht nur Arten, sondern auch einzelnen Organismen schreibt Tischler einen solchen Wert zu, wenn er formuliert, der Begriff bezeichne die »Toleranz, die ein Tier einem Umweltfaktor gegenüber zeigt«. Die Reaktionsbreite ist nach Tischler eine Komponente der »Reaktionsnorm«. Ursprünglich wird der Ausdruck *Reaktionsnorm* allerdings nicht auf Eigenschaften der Umwelt von Organismen oder Arten bezogen, sondern auf Merkmale der Organismen selbst. R. Woltereck führt das Konzept 1909 ein, um damit die »Gesamtzahl der Reaktionszahlen« von Organismen eines Genotyps in verschiedenen Umwelten auf den Begriff zu bringen (↑Genotyp/Phänotyp).[77] Die Reaktionsnorm bezeichnet also den Variationsbereich von Organismen des gleichen Genotyps, wenn diese sich in verschiedenen Umwelten entwickeln.

Organismen mit einer großen ökologischen Valenz in Bezug auf viele Einzelfaktoren werden von Hesse ***euryök*** genannt, solche mit kleiner Valenz bei vielen Faktoren ***stenök***.[78] Diese Bezeichnungen verlaufen parallel zur Begriffsprägung von F. Dahl, der 1903 ***eurytope*** (weitverbreitete) und ***stenotope*** (für ein Biotop charakteristische) Arten einander gegenüberstellt.[79] Diese Begriffsbildung wiederum orientiert sich an den älteren, von K. Möbius 1873 eingeführten Unterscheidungen ***euryhalin-stenohalin*** und ***eurytherm-stenotherm*** für zwei Typen von Tieren des Meerwassers mit unterschiedlicher Toleranz für den Salzgehalt bzw. die Temperatur des Wassers.[80] Tischler identifiziert 1947 die eurytopen mit den euryöken Arten und bezeichnet sie mit einem Ausdruck von Hesse als *tychozöne* Arten; demgegenüber nennt er die stenotopen oder stenöken Arten *euzöne* Arten (↑Biotop).[81] Neben dieser Terminologie steht die Unterscheidung zwischen »Eurychorie (weite geographische Verbreitung)« und Stenochorie (beschränktes Verbreitungsgebiet)«, die Hennig 1949 verwendet.[82]

Tiere, die regelmäßig von einer Biozönose in eine andere übergehen, bezeichnet Enderlein 1908 als ***heterocön***; er grenzt sie von den ***homocönen*** Tieren ab, die zeitlebens in derselben Biozönose bleiben.[83] In Bezug auf die heterozönen Tiere führt Dahl im gleichen Jahr eine Differenzierung ein: Er bezeichnet nur solche Tiere als *heterocön*, deren Wechsel der Biozönose dem Jahreszyklus folgt, weil er parallel zur Veränderung des Organismus von einem Entwicklungsstadium zu einem anderen erfolgt und damit irreversibel ist (z.B. der Biozönosewechsel der Kaulquappe im Wasser zum Frosch auf dem Land). Liegt dagegen ein fortwährender (reversibler) Wechsel des Lebensraums vor, spricht Dahl von ***heterotopen*** (irrtümlich »heteropen«) Tieren (z.B. die blumenbesuchenden Insekten) (↑Metamorphose).

Für die wichtigen Umweltfaktoren der Temperatur und Feuchtigkeit schlägt A. de Candolle 1874 eine Gliederung der Pflanzen in folgende Typen vor: wärme- und feuchtigkeitsliebende (*Megatherme*), trockenheitsliebende (*Xerophile*), solche, die mittlere Grade von Wärme und Feuchtigkeit bevorzugen (*Mesotherme*), mit wenig Wärme gedeihende (*Mikrotherme*), kälteliebende (*Hekistotherme*) und die v.a. in älteren erdgeschichtlichen Epochen verbreiteten hitzetoleranten *Megistothermen*.[84] Warming unterscheidet nach dem Faktor der Feuchtigkeit in ähnlicher Absicht *Hydrophytenvereine*, *Xerophytenvereine*, *Mesophytenvereine* und *Halophytenvereine*.[85] Diese Bezeichnungen setzen sich um die Jahrhundertwende durch: Flahault spricht im Jahr 1900 von den *Hydrophyten*, *Xerophyten*, *Halophyten* und *Mesophyten*.[86]

Für den Nährstoffbedarf bei Pflanzen schlägt C.A. Weber 1907 die Unterscheidung von ***eutraphent*** (»anspruchsvolle«) ***oligotraphent*** (»anspruchslose«) und der Zwischenstufe ***mesotraphent*** vor.[87] Diese Einteilung hat sich aber kaum etabliert.

Nischenkonstruktion

Nicht alle Organismen leben in einer Umwelt, die so verbleibt, wie sie von ihnen vorgefunden wird. Einige Organismen sind vielmehr darauf angewiesen, ihren Lebensraum gezielt zu verändern: Sie betreiben ein *Biotopengineering*, und – wenn sie damit auch das Biotop für Organismen anderer Arten gestalten – ein *Ökosystemengineering* (»ecosystem engineering«; ↑Symbiose). Seit den späten 1980er Jahren ist diese umweltverändernde Aktivität als *Nischenkonstruktion* (»niche construction«) bekannt.[88] F.J. Odling-Smee, der den Terminus 1988 einführt, erörtert ihn ausgehend von Überlegungen zu einer *ökologischen*

Vererbung, die parallel zur klassischen *genetischen Vererbung* konzipiert ist: Die ökologische Vererbung besteht in der Weitergabe all der Umweltfaktoren, die ein Organismus von seinen Vorfahren »erbt«, z.B. des spezifischen Habitats, in dem er seine Entwicklung vollzieht. Unter ›Nischenkonstruktion‹ versteht Odling-Smee nun die »modifizierende Kraft«, die die ökologische Vererbung in paralleler Weise verändert, wie die Natürliche Selektion die genetische Vererbung steuert. Die Begriffsbildung ist geprägt durch R.C. Lewontins Forderung von 1982, das Verhältnis von Organismus und Umwelt nicht als ↑Anpassung, sondern als *Konstruktion* zu bestimmen.[89] Das bekannteste Beispiel einer Nischenkonstruktion bildet die Umgestaltung der Umwelt durch den Biber. Durch diese Umgestaltung verändert der Biber seine eigenen Selektionsbedingungen und ist somit nicht länger als passiv, sondern als aktiv gegenüber seiner Umwelt zu sehen. Die Nischenkonstruktion verändert also die Dynamik des Evolutionsprozesses. Das Verständnis von Organismen als aktive Gestalter ihrer Umwelt, das mit dem Konzept der Nischenkonstruktion verbunden ist, wird von manchen als ein wichtiger Paradigmenwechsel in der Ökologie und Evolutionsbiologie beurteilt, der außerdem das Potenzial zur Synthese von ökologischen und evolutionstheoretischen Fragestellungen hat.[90] Eine besondere Rolle kommt der Nischenkonstruktion in der Evolution des Menschen zu, weil keine andere Spezies eine so weitgehende Umweltveränderung betreibt.[91]

Anders als die Anhänger der Theorie des *Erweiterten Phänotyps* (»extended phenotype«; ↑Genotyp/Phänotyp) sehen die Vertreter der Theorie der Nischenkonstruktion mit diesem Konzept den Rahmen der synthetischen Theorie der Evolution gesprengt und betrachten die Nischenkonstruktion als einen neben der Selektion stehenden gleichberechtigten Faktor; es soll auf diese Weise eine *Erweiterte Evolutionstheorie* (»Extended Evolutionary Theory«) begründet werden, die die Disziplinen der Ökologie und Evolution zu einer Synthese zu führen vermag.[92] Weil in der Nischenkonstruktion die Selektionsbedingungen selbst gesetzt werden, gehe die Selektion nicht der Nischenkonstruktion voraus, sondern stehe als ein Faktor neben ihr. Die Nischenkonstruktion wird damit als eines der definierenden Merkmale von Leben angesehen.[93]

Nachweise

1 Johnson, R.H. (1910). Determinate evolution in the color pattern of the lady-beetles. Carnegie Inst. Washington Publ. 122: 87; vgl. Gaffney, P.M. (1973). Roots of the niche concept. Amer. Nat. 109, 490.
2 Grinnell, J. & Swarth, H.S. (1913). An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of southern California. Univ. Calif. Publ. Zool. 10, 197-406: 218; vgl. Grinnell, J. (1914). An account of the mammals and birds of the lower Colorado Valley. Univ. Calif. Publ. Zool. 12, 51-294; vgl. Cox, D.L. (1980). A note on the queer history of "niche". Bull. Ecol. Soc. Amer. 61, 201-202.
3 Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. Auk 34, 427-433: 433.
4 Grinnell, J. (1924). Geography and evolution. Ecology 5, 225-229: 227.
5 Vgl. Colwell, R.K. (1992). Niche: a bifurcation in the lineage. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 241-248: 241.
6 Vgl. Udvardy, M.F.D. (1959). Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. Ecology 40, 725-728: 726.
7 Grinnell (1924): 227.
8 a.a.O.: 226f.
9 Grinnell (1917): 433.
10 Linné, C. von (1754/59). Stationes plantarum (in: Ammoenitates academicae, 64-87).
11 Linné, C. von (1767). Fundamenta entomologiae (Uppsala): 4; vgl. Stauffer, R.C. (1960). Ecology in the long manuscript version of Darwin's Origin of Species and Linnaeus' Oeconomy of Nature. Proc. Amer. Philos. Soc. 104, 235-241: 240.
12 Linné, C. von (1760). Politia naturae (dt. in: Anker, J. & Dahl, S. (1934). Werdegang der Biologie, Leipzig 1938, 274-279): 279.
13 Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 133.
14 Herder, J.G. (1772). Abhandlung über den Ursprung der Sprache (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. B. Suphan, Berlin 1891, 1-156): 22; vgl. Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): III, 3.
15 Vgl. Langthaler, R. (1992). Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie: 205.
16 Bonnet (1764-65): III, 3.
17 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 474f. (§361).
18 Darwin, C. (1856-58). Manuscript 10.2 (Chap. 6 »On Natural Selection«), fol. 11; 34; vgl. Stauffer (1960): 237.
19 Darwin, C. (ca. 1856). [Manuskript im Darwin-Archiv in Cambridge]: 205.3, 167; vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory: 198; 270.
20 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 254.
21 Vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 162f.

22 Vgl. z.B. Nägeli, C. (1865). Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 2, 228-284.
23 Elton, C. (1927). Animal Ecology: 64; vgl. ders. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. Brit. J. Exp. Biol. 2, 119-163: 125.
24 Elton, C.S. (1933). The Ecology of Animals: 28; ebenso Odum, E.P. (1953). Fundamentals of Ecology: 15; Tischler, W. (1976/79). Einführung in die Ökologie: 22.
25 Dice, L.R. (1952). Natural Communities: 227.
26 Odum (1953): 15.
27 Clarke, G.L. (1954). Elements of Ecology: 468.
28 Tischler (1976/79): 22.
29 Haldane, J.B.S. (1924). A mathematical theory of natural and artificial selection, part 1. Trans. Cambr. Philos. Soc. 22, 19-41.
30 Nachweise für Tab. 197: Grinnell, J. & Swarth, H.S. (1913). An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of southern California. Univ. Calif. Publ. Zool. 10, 197-406: 218; Elton, C. (1927). Animal Ecology: 64; Odum, E.P. (1953). Fundamentals of Ecology: 15; Clapham, W.B. Jr. (1973). Natural Ecosystems: 103; Whittaker, R.H., Levin, S.A. & Root, R.B. (1973). Niche, habitat, and ecotope. Amer. Nat. 107, 321-338: 321; 325; Osche, G. (1973). Ökologie. Grundlagen, Erkenntnisse, Entwicklungen der Umweltforschung: 37-39; Tischler, W. (1976/79). Einführung in die Ökologie: 22; Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence: 19; Hutchinson, G.E. (1944). Limnological studies in Connecticut, VII. Ecology 25, 3-26: 20; Dice, L.R. (1952). Natural Communities: 227; Colwell, R.K. & Fuentes, E.R. (1975). Experimental studies of the niche Ann. Rev. Ecol. Syst. 6, 281-310: 283; Root, J.B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37, 317-350: 317; Pianka, E.R. (1976/81). Competition and niche theory. In: May, R. (ed.). Theoretical Ecology, 167-196: 169; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 181; Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003). Ecological Niches. Linking Classical and Contemporary Approaches: 15.
31 Gause (1934): 19.
32 a.a.O.: 48.
33 Gause, G.F. (1939). Discussion of the paper by Thomas Park, "Analytical population studies in relaton to general ecology". Amer. Midl. Nat. 21, 255.
34 ebd.
35 ebd.
36 ebd.
37 Arthur, W. (1987). The Niche in Competition and Evolution: 56; vgl. Wissel, C. (1989). Theoretische Ökologie: 67.
38 Vgl. Salt, G.W. (1984). A Round Table on Research in Ecology and Evolutionary Biology.
39 Hutchinson (1944): 20; ders. (1958). Concluding remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415-427: 416.
40 Hutchinson (1958): 416.
41 a.a.O.: 418; 421; vgl. auch Parker, B.C. & Turner, B.L. (1961). "Operational niches" and "community-interaction values" as determined from in vitro studies of some soil algae. Ecology 15, 228-238: 233.
42 Roughgarden, J. (1974). The fundamental and realized niche of a solitary population. Amer. Nat. 108, 232-235.
43 Hurlbert, S.H. (1981). A gentle depilation of the niche: Dicean resource sets in resource hyperspace. Evol. Theor. 5, 177-184: 183.
44 Vgl. z.B. MacArthur, R., MacArthur, J.W. & Preer, J. (1962). On bird species diversity. Amer. Nat. 96, 167-174.
45 Vgl. Levins, R. (1968). Evolution in Changing Environments: 41ff.; Colwell, R.K. & Futuyma, D.J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52, 567-576.
46 Sugihara, G. (1980). Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. Amer. Nat. 116, 770-787: 774.
47 Colwell, R.K. (1992). Niche: a bifurcation in the lineage. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 241-248: 242; vgl. Brandon, R.N. & Antonovics, J. (1995). The coevolution of organism and environment. In: Wolters, G. & Lennox, J.G. (eds.). Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences, 211-232: 211.
48 Looijen, R.C. (2000). Holism and Reductionism in Biology and Ecology: 214.
49 Hutchinson (1958): 424.
50 Herold, W. (1925). Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie einiger Landasseln. Z. Morphol. Ökol. Tiere 4, 337-415: 366.
51 Harnisch, O. (1926). Studien zur Ökologie und Tiergeographie der Moore. Zool. Jahrb. Abt. Syst. 51, 1-166: 147.
52 Lawton, J.H. (1984). Non-competitive populations, non-convergent communities, and vacant niches: the herbivores of bracken. In: Strong, D.R. et al. (eds.). Ecological Communities, 67-101.
53 Vgl. Colwell (1992): 244.
54 Herbold, B. & Moyle, P.B. (1986). Introduced species and vacant niches. Amer. Nat. 128, 751-760.
55 Vgl. MacArthur, R.H. (1968). The theory of the niche. In: Lewontin, R.C. (ed.). Population Biology and Evolution, 159-167: 160; Schoener, T. (1989). The ecological niche. In Cherrett, J. (ed.). Ecological Concepts, 79-113; Colwell (1992): 241f.; Trepl, L. (2005). Allgemeine Ökologie, Bd. 2 Organismus und Umwelt: 119.
56 Patten, B.C. (1978). Systems approach to the concept of environment. Ohio J. Sci. 78, 206-222: 209.
57 Patten, B.C. & Auble, G.T. (1980). Systems approach to the concept of niche. Synthese 43, 155-181: 155.
58 Leibold, M.A. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. Ecology 76, 1371-1382: 1380.
59 Salt, G.W. (1983). Roles: their limits and responsibilities in ecological and evolutionary research. Amer. Nat. 122, 697-705.
60 Real, L.A. & Levin, S.A. (1991). The role of theory in the rise of modern ecology. In: Real, L.A. & Brown, J.H. (eds.). Foundations of Ecology. Classic Papers with Commentaries, 177-191: 180.
61 Trepl (2005): 119.

62 Vgl. Osche, G. (1973). Ökologie. Grundlagen, Erkenntnisse, Entwicklungen der Umweltforschung: 39.
63 Price, P.W. (1984). Communities of specialists: vacant niches in ecological and evolutionary time. In: Strong, D.R. et al. (eds.). Ecological Communities, 510-524; Giller, P. (1984). Community Structure and the Niche: 19.
64 MacArthur, R. & Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 51, 1207-1210; dies. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Amer. Nat. 101, 377-385; vgl. Abrams, P. (1983). The theory of limiting similarity. Ann. Rev. Ecol. Syst. 14, 359-376.
65 Root, J.B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37, 317-350: 335.
66 Hutchinson, G.E. (1958). Concluding remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415-427: 416; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 273.
67 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 183f.
68 Ludwig, W. (1950). Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als fünfter Evolutionsfaktor. In: Herre, W. (Hg.). Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie (Klatt-Festschrift; seit 1944 im Druck), 516-537: 535; vgl. ders. (1948). Darwins Zuchtwahllehre in moderner Fassung (Aufs. Reden Senckenb. Naturf. Ges. 6): 27.
69 Günther, K. (1949). Über Evolutionsfaktoren und die Bedeutung des Begriffs der „ökologischen Lizenz“ für die Erklärung von Formenerscheinungen im Tierreich. In: Mayr, E. & Schüz, E. (Hg.). Ornithologie als Wissenschaft. Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann, 23-54: 38; 46; 48f.
70 Pianka, E.R. (1973). Evolutionary Ecology: 185.
71 Williamson, M.H. (1972). The Analysis of Biological Populations: 111.
72 Vgl. Arthur, W. (1987). The Niche in Competition and Evolution: vii; Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003). Ecological Niches. Linking Classical and Contemporary Approaches: 1.
73 Whittaker, R.H., Levin, S.A. & Root, R.B. (1973). Niche, habitat, and ecotope. Amer. Nat. 107, 321-338: 325; ähnlich auch Looijen, R.C. (2000). Holism and Reductionism in Biology and Ecology: 204; 212.
74 Vgl. Chesson, P. (1991). A need for niches? Trends Ecol. Evol. 6, 26-28.
75 Hesse, R. (1924). Tiergeographie auf ökologischer Grundlage: 16f.
76 Tischler, W. (1949). Grundzüge der terrestrischen Tierökologie: 187.
77 Woltereck, R. (1909). Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 19, 110-172: 135.
78 Hesse (1924): 17.
79 Dahl, F. (1903). Winke für ein wissenschaftliches Sammeln von Thieren. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1903, 444-475: 453.
80 Möbius, K. (1873). Die wirbellosen Thiere der Ostsee. Jahresber. Commiss. wissenschaftl. Unters. deutsch. Meere Kiel 1, 97-144: 139.
81 Tischler, W. (1947). Über die Grundbegriffe synökologischer Forschung. Biol. Zentralbl. 66, 49-56: 53.
82 Hennig, W. (1949). Zur Klärung einiger Grundbegriffe der phylogenetischen Systematik. Forsch. Fortschr. 25, 136-138: 138.
83 Enderlein, G. (1908). Biologisch-faunistische Moor- und Dünen-Studien. Ber. Westpreuß. Bot. Zool. Ver. Danzig 30, 54-238: 71.
84 de Candolle, A. (1874). Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la géographie ancienne et moderne. Arch. Sci. Biblioth. Univers. 1874, 1-19.
85 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896).
86 Flahault, C. (1900). Projet de nomenclature phytogéographique. Actes 1er Congr. Int. Botan. Paris: 427-450: 435ff.
87 Weber, C.A. (1907). Aufbau und Vegetation der Moore Norddeutschlands. Bot. Jahrb. 40, Beibl. 90, 19-34: 26f.
88 Odling-Smee, F.J. (1988). Niche constructing phenotypes. In: Plotkin, H.C. (ed.). The Role of Behaviour in Evolution, 73-132: 80; Odling-Smee, F.J. Laland, K.N. & Feldman, M.W. (1996). Niche construction. Amer. Nat. 147, 641-648.
89 Lewontin, R.C. (1982). Organism and environment. In: Plotkin, H.C. (ed.). Learning, Development, and Culture, 151-170: 163.
90 Sterelny, K. (2005). The elusive synthesis. In: Cuddington, K. & Beisner, B.E. (eds.). Ecological Paradigms Lost, 311-329: 323.
91 Laland, K.N., Odling-Smee, J. & Feldman, M.W. (2000). Niche construction, biological evolution, and cultural change. Behav. Brain Sci. 23, 131-175; dies. (2001). Cultural niche construction and human evolution. J. Evol. Biol. 14, 22-33.
92 Odling-Smee, F.J. Laland, K.N. & Feldman, M.W. (2003). Niche Construction. The Neglected Process in Evolution.
93 Laland, K. (2004). Extending the extended phenotype. Biol. Philos. 19, 313-325: 319.

Literatur

Whittaker, R.H. & Levin, S.A. (eds.) (1975). Niche. Theory and Application.
Arthur, W. (1987). The Niche in Competition and Evolution.
Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003). Ecological Niches. Linking Classical and Contemporary Approaches.

Ökologie

Der Ausdruck ›Ökologie‹, geht auf E. Haeckel zurück, der damit 1866 einen Teil der Physiologie, nämlich den zweiten Teil der »Relations-Physiologie«, die »Physiologie der Beziehungen des thierischen Organismus zur Aussenwelt«, bezeichnet (↑Biologie: Abb. 57). Haeckel gibt verschiedene Definitionen dieser Teildisziplin der Biologie (vgl. Tab. 198).[1]

Die seit 1959 kursierende Annahme, H.D. Thoreau verwende den Ausdruck in einem Brief vom 1. Januar 1858[2], erwies sich als Irrtum.[3] Im Englischen erscheint das Wort zuerst als ›oecology‹; die Form ›ecology‹ wird erst seit dem Botanischen Kongress in Madison im August 1893 verwendet, bleibt aber bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts umstritten.[4]

Ökonomie der Natur (Digby 1658) *687*
Netz des Lebens (Bruckner 1768) *688*
Umweltwissenschaft (Robin 1849) *706*
Mesologie (Bertillon 1860) *706*
Ökologie (Haeckel 1866) *681*
autökologisch (Schröter 1902) *705*
Synökologie (Schröter 1902) *705*
Humanökologie (Hayes 1908) *700*
evolutionäre Ökologie (Allee et al. 1949) *698*
funktionale Ökologie (Allee et al. 1949) *698*
Ökophysiologie (Chauvin 1949) *707*
Ökomorphologie (Homès et al. 1951) *707*
Demökologie (Schwerdtfeger 1963) *705*
Holökologie (Schwerdtfeger 1963) *701*
Systemökologie (Odum 1964) *696*
Supraorganismik (Löther 1972) *685*

Haeckels Definition der Ökologie

Die drei Definitionen, die Haeckel 1866 gibt, beziehen sich auf durchaus unterschiedliche Gegenstandsfelder: Haeckel bezeichnet die Ökologie als (1) »Wissenschaft von der Oeconomie, von der Lebensweise, von den äusseren Lebensbeziehungen der Organismen zu einander etc.«, (2) Wissenschaft »von den Wechselbeziehungen der Organismen unter einander« und (3) Wissenschaft »von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt« (vgl. Tab. 198).[5] Aus heutiger Perspektive ist an der ersten und dritten Definition problematisch, dass sie keine klare Abgrenzung der Ökologie von der ↑Ethologie ermöglichen, weil auch die Ethologie von den Beziehungen des Organismus zu seiner Umwelt handelt. Genauer ist insofern die zweite Definition, die sich auf die »Wechselbeziehungen der Organismen unter einander« bezieht. In der Rede von Wechselbeziehungen wird deutlich, dass es die Ökologie mit organisierten Systemen zu tun hat, die oberhalb der Ebene des einzelnen Organismus stehen (↑Wechselseitigkeit). Haeckel klärt den Begriff der Wechselbeziehung zwischen Organismen jedoch nicht ausdrücklich. Aus seinen Darstellungen wird aber deutlich, dass er dazu nicht nur gegenseitig förderliche, sondern auch antagonistische Beziehungen, wie Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehungen, rechnet: »Jede Organismen-Art ist abhängig von vielen anderen, welche mit ihr am gleichen Ort leben, und welche ihr entweder schädlich oder gleichgültig oder nützlich sind. Jeder Organismus hat unter den anderen Feinde und Freunde, solche die seine Existenz bedrohen und solche die sie begünstigen«.[6] Bezeichnenderweise spricht Haeckel hier einerseits von einer »Organismen-Art«, andererseits von einem »Organismus«, der mit anderen in Beziehung steht. Nach Haeckel lässt sich also in der Ökologie sowohl für Arten (im Sinne von Populationen) als auch für Organismen untereinander eine wechselseitige Abhängigkeit formulieren. Weil es nach Haeckel die »Wechselbeziehung jedes Individuums mit seiner gesammten Umgebung ist«[7], die die Anpassung des Organismus bedingt, bestehen nach Haeckel nicht nur zwischen Organismen, sondern auch zwischen einem Organismus und seiner Außenwelt Wechselbeziehungen[8].

Die Ökologie ist die biologische Teildisziplin, die sich primär mit den wechselseitigen Beziehungen zwischen Organismen und Populationen verschiedener Arten befasst (Synökologie); daneben ist auch die Dynamik von Populationen einer Art (Demökologie) und das Verhältnis eines einzelnen Organismus zu seiner Umwelt (Autökologie) Gegenstand der Ökologie.

Haeckel gibt dieser biologischen Teildisziplin zwar ihren Namen; er führt aber selbst keine ökologischen Untersuchungen durch. Die ersten systematischen Studien zur Ökologie erscheinen überhaupt erst 30 Jahre nach Haeckels Einführung des Begriffs (u.a. von Warming und Schimper; s.u). Bemerkenswerterweise sind Haeckels Definitionen trotzdem bis in die Gegenwart wirksam, werden vielfach zitiert und können weiterhin als treffende abstrakte Charakterisierungen des Forschungsfeldes gelten.[9] Haeckels neuer Begriff findet allerdings in den ersten 20 Jahren fast überhaupt keine Resonanz. Erst Mitte der 1880er Jahre erscheint ein Buch, das das Wort ›Ökologie‹ im Titel führt (Reiter 1885).[10] Bis zur Jahrhundertwende sind es fast ausschließlich Botaniker, die ihre Studien unter den Titel ›Ökologie‹ stellen; zoologische Lehrbücher, die die Ökologie als Thema enthalten oder sogar im Titel führen, erscheinen erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts (Adams 1913).[11] Bereits seit den 1880er Jahren erscheinen allerdings ökologische

Abhandlungen von Zoologen (z.B. von Semper und Forbes), ohne das Wort zu verwenden (s.u.).[12]

Wechselbeziehung Organismen und Populationen
Die einfachsten Formen der Wechselbeziehungen *zwischen Organismen* liegen in den biologischen Symbiosen vor. In einer ↑Symbiose leben Organismen verschiedener Arten eng zusammen und ziehen jeweils einen Nutzen aus der Anwesenheit des oder der anderen. Die bekanntesten Beispiele hierfür beziehen sich auf eine Wechselbeziehung, bei der jeweils der eine Partner einen Vorteil in der Ernährung durch die Anwesenheit des anderen hat und im Gegenzug dem anderen einen Vorteil in der Abwehr von Räubern und Parasiten verschafft (z.B. bei der Symbiose von Seeanemone und Einsiedlerkrebs oder der Symbiose von Tieren und Bakterien in ihrem Darmtrakt). Durch die wechselseitige Beziehung entsteht eine Organisation höherer Ordnung, die eine eigene funktionale Einheit darstellt und zu Leistungen in der Lage ist, zu der der einzelne Organismus nicht befähigt ist (wie die Flechten als Besiedler extremer Standorte).

Obwohl Symbiosen einer der Definitionen genügen, die Haeckel für den Gegenstand der Ökologie gibt, gelten sie nicht als ökologische Verhältnisse im engeren Sinne. Ökologische Relationen sind dadurch ausgezeichnet, dass zwischen *Populationen* von Organismen verschiedener Arten wechselseitige Beziehungen bestehen. Ökologische Verhältnisse sind also stets demografisch vermittelt. Explizit grenzt G.E. Hutchinson 1948 die Zirkularität ökologischer Beziehungen auf solche biodemografischer Art ein.[13] Eine ökologische Beziehung hat also über das Ende des Lebens eines einzelnen Organismus hinaus Bestand.

Im Sprachgebrauch der Ökologie kommt dies durch die Beschreibung der Wechselseitigkeit auf der Ebene von *Arten* zum Ausdruck. Kritisiert werden kann dies vor dem Hintergrund, dass nicht die Arten (verstanden als Typen) direkt interagieren, sondern stets nur Organismen.[14] Allerdings geht es in der Ökologie eben nicht um die Interaktion von Organismen als solchen, sondern um Populationen. Der einzelne Organismus, an dem die ökologische Beziehung jeweils hängt, wird lediglich als ein Repräsentant eines Typus, als Ausübender einer ökologischen ↑Rolle betrachtet und ist als solcher austauschbar (also kein Individuum im engeren Sinne).

Die Lösung vom einzelnen Organismus ermöglicht es, nicht allein gegenseitig zuträgliche Beziehungen, sondern auch antagonistische Interaktionen als Wechselseitigkeiten zu beschreiben: Auf Populationsebene beschrieben, bildet z.B. auch eine lineare Räuber-Beute-Beziehung eine Wechselseitigkeit der Abhängigkeit. Auf organismischer Ebene liegt hier ein einseitiges Abhängigkeitssystem vor, weil zwar der Räuberorganismus für sein Überleben von der Beute abhängt, der Beuteorganismus aber nicht vom Räuber. Eine funktionale Geschlossenheit der Wechselseitigkeit besteht hier allein auf Populationsebene, insofern die Populationsgrößen beider Arten sich gegenseitig kontrollieren und ein stabiles ↑Gleichgewicht ausbilden können.

Die einzelnen Organismen werden in Bezug auf die ökologischen Systeme also als (wechselseitig sich bedingende) *Mittel* betrachtet, die durch ihre Interaktion, ihr Leben und ihren Tod, das System aufrechterhalten. Die Organismen üben in einem Ökosystem demnach eine ↑Funktion aus, z.T. gerade dadurch, dass ihr Leben an ein Ende kommt, das System aber über ihr Leben hinaus Bestand hat. In der damit begründeten überorganismischen Perspektive steht die Ökologie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts nicht allein. Auch die Anfänge der Soziologie mit der Etablierung von sozialen Systemen als für sich bestehenden überindividuellen Gefügen fallen in diese Zeit. Nicht nur auf die Soziologie, sondern auch auf die Ökologie ließe sich daher beziehen, was W. Dilthey 1883 von den verschiedenen Systemen in dem »Leben der Gesellschaft« des Menschen behauptet: »Diese Systeme beharren, während die

»Wissenschaft von der Oeconomie, von der Lebensweise, von den äusseren Lebensbeziehungen der Organismen zu einander etc.« (Haeckel 1866, I, 8).

»Wissenschaft von den Wechselbeziehungen der Organismen unter einander« (Haeckel 1866, II, 236).

»Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle ›Existenz-Bedingungen‹ rechnen können. Diese sind theils organischer, theils anorganischer Natur« (Haeckel 1866, II, 286).

»[D]ie Wissenschaft von den gesammten Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt, zu den organischen und anorganischen Existenzbedingungen; die sogenannte ›Oekonomie der Natur‹, die Wechselbeziehungen aller Organismen, welche an einem und demselben Orte mit einander leben, ihre Anpassung an die Umgebung, ihre Umbildung durch den Kampf um's Dasein, insbesondere die Verhältnisse des Parasitismus u. s. w.« (Haeckel 1868/70, 645).

»[D]ie Lehre von der Oeconomie, von dem Haushalt der thierischen Organismen« (Haeckel 1870, 365).

Tab. 198. Definitionen der Ökologie durch E. Haeckel.

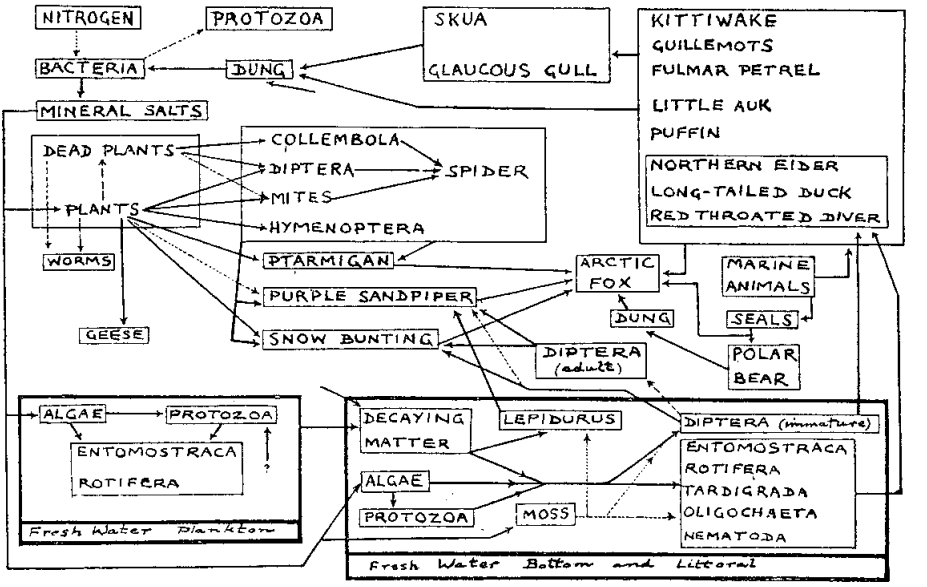


Abb. 322. Der Gegenstand der Ökologie. Das Wirkungsgefüge von sich wechselseitig beeinflussenden Organismen, dargestellt anhand der Nahrungsbeziehungen eines arktischen Ökosystems (durchgezogene Linien: Ernährungsbeziehungen, gestrichelte Linien: Transformationen, gepunktete Linien: nicht nachgewiesene, aber wahrscheinliche Ernährungsbeziehungen) (aus Summerhayes, V.S. & Elton, C.S. (1923). Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island. J. Ecol. 11, 214-286: 232).

einzelnen Individuen selber auf dem Schauplatz des Lebens erscheinen und von demselben wieder abtreten«.[15] Und ein anderer Soziologe, G. Simmel, betont wenig später, dass die Wechselwirkung die Grundlage für die Bildung von Einheiten bei räumlich nicht zusammenhängenden Systemen darstellt: »Indem alles soziale Leben Wechselwirkung ist, ist es eben damit Einheit; denn was anders heißt Einheit, als daß das Viele gegenseitig verbunden sei und das Schicksal jedes Elementes kein anderes unberührt lasse«.[16] Erst die gegenseitige Abhängigkeit der Glieder voneinander fügt sie in Simmels Augen zu einer funktionalen Einheit zusammen: »Einheit im empirischen Sinn ist nichts anderes als Wechselwirkung von Elementen: ein organischer Körper ist eine Einheit, weil seine Organe in engerem Wechselaustausch ihrer Energien stehen, als mit irgendeinem äußeren Sein«.[17] Wie in sozialen Systemen beruht auch in ökologischen Systemen ihre Einheit auf der Wechselseitigkeit der Komponenten. Die systembegründende Wechselseitigkeit in der Beziehung zwischen Organismen wird daher bis in die Gegenwart als einer der Grundgedanken der Ökologie angesehen, der in vielen Definitionen der Disziplin erscheint (vgl. Tab. 199).[18]

Welche Art der Beziehung zwischen Organismen ein ökologisches System begründet, ist für die Geschlossenheit der Organisation nicht von Bedeutung. Es können alle Funktionskreise der Organismus-Umwelt-Relation zu einem Wechselwirkungssystem organisiert sein, also z.B. Ernährungs-, Schutz- oder Lokomotionsbeziehungen (z.B. bei der Blütenbestäubung) oder auch eine Kombination von Beziehungsarten (↑Ökosystem: Tab. 211). Im Vordergrund aller ökologischen Untersuchungen stehen allerdings fast immer Ernährungsbeziehungen.

›Ökologie‹ und ›Biologie‹

Wegen des nicht einheitlichen Gebrauchs des Terminus ↑›Biologie‹ wird die Ökologie bis zum Ende des 19. Jahrhunderts manchmal mit der Biologie insgesamt identifiziert. Haeckel sieht sich daher 1890 veranlasst festzustellen, dass die Begriffe Biologie und Ökologie »nicht verwechselt werden« sollten, weil die Ökologie »nur einen Theil der Physiologie bildet«.[19] Auch die ↑Ethologie wird bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts gelegentlich, u.a. von Haeckel, mit der Ökologie identifiziert.[20] J.S. Burdon-Sanderson, der Präsident der ›British Association for the Advancement of Science‹, setzt die Ökologie 1893 als eine von drei Abteilungen der Biologie neben die Morphologie und Physiologie.[21] Er definiert die Ökologie (in Anlehnung an Haeckel) als Wissenschaft der externen Beziehungen von Pflanzen und Tieren

»Ecology is the doctrine of reciprocal biological relations and of the adaptations acquired in the struggle for space and necessitated by the existing conditions of soil and climate« (Drude 1906, 186).

»[E]cology is that branch of general physiology which deals with the organism as a whole, with its general life processes, as distinguished from the more special physiology of organs […], and which also considers the organism with particular reference to its usual environment« (Shelford 1913, 1).

»Ecology is a new name for a very old subject. It simply means scientific natural history« (Elton 1927, 1).

»[D]ie Ökologie [ist] nur eine Fortführung und Ergänzung der physiologischen Anatomie […]; es werden die Bedingungen der Umwelt mit einbezogen in die gedankliche Verknüpfung der Einzelvorgänge« (Hesse 1927, 944).

»Ecology is the science of communities. A study of the relations of a single species to the environment conceived without reference to communities and, in the end, unrelated to the natural phenomena of its habitat and community associates, is not properly included in the field of ecology« (Shelford 1929, 2).

»Allgemeine Ökologie ist uns überfachliche, verbindende Naturwissenschaft, […] die Wissenschaft vom Haushalt der Natur« (Thienemann 1939, 279).

»Ecology may be defined broadly as the science of the interrelation between living organisms and their environment, including both the physical and the biotic environments« (Allee et al. 1949, 1).

»Ich definiere […] Ökologie als die Wissenschaft von den überindividuellen Gefügen (Systemen) oder […] als die Wissenschaft von den Lebewesen als Gliedern des Naturganzen« (Friederichs 1957, 124).

»[A]nimal ecology is the scientific study of the distribution and abundance of animals« (Andrewartha 1961, 10).

»The study of the structure and function of ecosystems« (Odum 1962, 108).

»[T]he new ecology deals with the structure and function of levels of organization beyond that of the individual and species« (Odum 1964, 15).

»Ecology is the scientific study of the interactions that determine the distribution and abundance of organisms« (Krebs 1972, 4).

»[T]he study of the relations between organisms and the totality of the physical and biological factors affecting them or influenced by them« (Pianka 1973, 3).

»[T]he study of the natural environment, particularly the interrelationships between organisms and their surroundings« (Ricklefs 1973, 11).

»Ecology is the scientific study of the relationships between organisms and their environment« (McNaughton & Wolf 1973, 4).

»Ökologie ist die Wissenschaft von den Wechselbeziehungen und Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Lebewesen und ihrer Umwelt, vom Stoffhaushalt und den Energieflüssen, die das Leben auf der Erde möglich machen, und von den Anpassungen der Organismen an die Lebensbedingungen« (Larcher 1973, 5).

»Ecology is the scientific study of the processes influencing the distribution and abundance of organisms, the interactions among organisms, and the interaction between organisms the transformation and flux of energy and matter« (Likens 1992, 8).

»[T]he science of the struggle for existence« (Cooper 2003, 4).

Tab. 199. Definitionen der Ökologie.

zueinander und zur ihren Existenzbedingungen unter natürlichen Verhältnissen.

Wohl aus wissenschaftspolitischen Gründen – die neue Wissenschaft sollte als methodisch gesicherte respektable Disziplin etabliert werden – wird die Ökologie bis zu Beginn des 20. Jahrhunderts, nicht nur von Haeckel, sondern u.a. auch von amerikanischen Pflanzenökologen, als Zweig der Physiologie oder sogar als mit ihr identisch angesehen.[22] Von anderer Seite, so von den Tierökologen C.C. Adams und C. Elton, wird die Ökologie dagegen als »neue« oder »wissenschaftliche Naturgeschichte« beschrieben.[23] Als solche wird sie auch von vielen aktiven Ökologen selbst gesehen: als eine Teildisziplin der Biologie, die es mit ganzen Organismen zu tun hat, die nicht im Labor, sondern in der freien Natur untersucht werden.[24]

Die Tradition der Naturgeschichte in der Ökologie bedingt es allerdings auch, dass die Ökologie bis in die Gegenwart eine Wissenschaft eines überaus komplexen Gegenstandes ist und daher in Teilen rein beschreibend vorgeht.[25]

Definition und Bezeichnung

Übereinstimmend behandeln Physiologie und Ökologie Systeme von sich wechselseitig bedingenden Elementen: die Physiologie das Miteinander der Organe in einem Organismus, die Ökologie das Miteinander der Organismen in einem Ökosystem. Wird die Physiologie den organismuszentrierten Zweigen der Biologie, der *Organismik*, zugeordnet, dann kann die Ökologie als das Studium der überorganismischen biologischen Systeme mit einem Ausdruck R Löthers

als ***Supraorganismik*** bezeichnet werden (↑Biologie: Abb. 62).[26]

Auf systemtheoretischer Grundlage kann die Ökologie verstanden werden als die Lehre von Organisationen zweiter Ordnung, also von Organisationen organisierter (und regulierter) Systeme. Im Gegensatz zu den organisierten Systemen erster Ordnung, den Organismen, müssen die Organisationen zweiter Ordnung, die Ökosysteme, nicht auch über spezifische Regulationseinrichtungen verfügen, um als organisierte Systeme anerkannt zu werden. Zwar können die Teile des Gesamtsystems, die Populationen, durch ihre Wechselwirkung mit anderen Populationen reguliert sein, und aus dieser Regulation der Teile kann auch eine Stabilität des Ganzen folgen. In einem ökologischen System sind aber keine Regulationsmechanismen enthalten, die das Ganze auf Kosten seiner Teile erhalten (weil Ökosysteme als Ganze keiner Selektion unterliegen). Die Erhaltung des Ganzen ergibt sich allein als Resultante der Regulation der Teile. Deutlich wird diese Differenz zwischen Physiologie und Ökologie auch daran, dass die Begriffe der ↑Konkurrenz und ↑Koexistenz Grundbegriffe der Ökologie, nicht aber der Physiologie sind (s.u.: »funktionelle und biozönotische Ordnung«: Tab. 204).

In systemtheoretischer Perspektive kann die Ökologie also insofern von der Physiologie unterschieden werden, als nicht nur das Miteinander, sondern auch der *Wettbewerb* der Systemteile ein wesentliches Moment des betrachteten Systems darstellt. Wird die Physiologie also als *Allelologie* bezeichnet (↑Physiologie), dann könnte eine von der Wortbedeutung treffende Bezeichnung für die Ökologie *Agono-Allelologie* lauten (von griech. ›ἀγών‹ »Kampf; Wettbewerb« und ›ἀλλήλων‹ »wechselseitig«).

Ökologie erst seit Darwin?

In welcher Epoche die Ursprünge der Wissenschaft der Ökologie liegen, ist umstritten.[27] Einzelne Konzepte und Ideen der Ökologie lassen sich bis in die Antike zurückverfolgen. Weil diese aber nicht in einen kohärenten theoretischen Rahmen eingebettet sind, erscheint es angemessen, diese Darstellungen vor dem Ende des 19. Jahrhunderts, die ökologische Elemente enthalten, als *protoökologisch*[28] (Voorhees 1983: »protoecological«[29]) oder ihre Verfasser als *Präökologen* (Acot 1988: »préécologues«[30]) zu bezeichnen.

Verbreitet ist die Auffassung, dass es die Wissenschaft der Ökologie erst nach der Formulierung der Evolutionstheorie durch C. Darwin gibt.[31] Einerseits trifft dies insofern zu, als Haeckel in seiner Definition des von ihm eingeführten Konzeptes unmittelbar Bezug auf Darwins Selektionsprinzip nimmt: Gegenstand der Ökologie ist nach Haeckel neben den »Wechselbeziehungen aller Organismen« auch »ihre Umbildung durch den Kampf um's Dasein«.[32] Als ein Argument in der Sache kann außerdem gewertet werden, dass nicht allein die *Kooperation* von Elementen eines Systems, sondern in gleicher Weise die von Darwins Theorie betonte *Konkurrenz* ein entscheidender Faktor in der ökologischen Perspektive ist (im Gegensatz zur Physiologie). Außerdem eröffnet die Evolutionstheorie die Möglichkeit, das ökologische Miteinander der Organismen als eine wechselseitige Anpassung durch vergangene Selektion zu erklären. In den Worten von G.E. Hutchinson bildet die Evolution des Lebens das »Theaterstück«, das auf der ökologischen »Bühne« aufgeführt wird (»the ecological theatre and the evolutionary play«[33]). Schließlich kann der theoretische Kern von Darwins Selektionslehre selbst als eine ökologische Theorie angesehen werden, weil sie die langfristige Veränderung der Formen als Folge der Interaktion von Organismen in Populationen erklärt.[34]

Andererseits spielen aber die Theorien Darwins und Haeckels, auch wenn letzterer der Disziplin ihren Namen gegeben hat, in der tatsächlichen Konstitution der Ökologie eine nur geringe Rolle.[35] Ausschlaggebend für die Herausbildung eigener ökologischer Fragen und Methoden ist vielmehr die Pflanzengeografie (↑Biogeografie; Biozönose) mit dem Versuch der Bestimmung von ↑»Lebensformen« und der Abgrenzung von »Lebensgemeinschaften« auf der Grundlage der *Assoziation* von Organismen verschiedener Arten. Geradezu entgegengesetzt zu evolutionstheoretischen Erklärungsmodellen ist der ökologische Ansatz, insofern es in der Ökologie nicht um genealogisch-phylogenetische Verhältnisse geht, sondern um die Analyse der funktionalen Beziehungen zwischen Organismen in Systemen, also die Interaktion von Typen von Organismen. Viele Grundkonzepte der Ökologie, wie die Wechselseitigkeit der Beziehungen oder die Integration von Ökosystemen, sind außerdem der Betonung des Antagonismus und der Konkurrenz in evolutionstheoretischen Ansätzen entgegengesetzt.

Ökologische Gedanken seit der Antike

Vorstellungen, die Grundgedanken der Ökologie betreffen, erscheinen seit der Antike.[36] Sie schließen z.B. Konzepte des ↑Gleichgewichts in der Natur, der ↑Symbiose von Lebewesen oder der ↑Wechselseitigkeit im Verhältnis von Organismen ein. Zu einem systematisch geordneten Wissensgefüge entwickeln

sich diese Vorstellungen allerdings nicht. Die ökologischen Gedanken haben ihre Wurzeln vielmehr in einer die Vielfalt der Natur beschreibenden *Naturgeschichte*.[37] Als Quellen und erste Ansatzpunkte ökologischen Denkens gelten u.a. die Bestrebungen, ein *natürliches System* der Organismen zu entwickeln, das auf ihren realen Ähnlichkeiten beruht (dabei werden z.T. Klassifikationen der Lebewesen nach ihrer ↑Lebensform entwickelt); die *Temporalisierung* der alten Vorstellung einer Kette der Wesen, d.h. die Annahme einer Geschichte der Lebewesen und ihrer Interaktion; die Entwicklung eines *geografischen Wissens* von der Verteilung der Arten im Raum; und ein *teleologisches Denken*, das die Relation zwischen den Organismen verschiedener Arten in Kategorien des einseitigen oder wechselseitigen Nutzens interpretiert.[38] Zusammengenommen ermöglichen diese Aspekte das Verständnis der Organismen als historisch in einer bestimmten Umwelt gewordene Wesen, deren Merkmale als Anpassungen an ihre Interaktion mit Organismen anderer Arten und mit Gegenständen ihrer anorganischen Umwelt entstanden sind. Der ursprüngliche weltanschauliche Hintergrund, in dem diese Gedanken formuliert sind, ist ein theologischer: Es ist Gottes Entwurf, der das Miteinander der Lebewesen untereinander und ihre Anpassung an die Umwelt so eingerichtet hat. Nach dem Plan Gottes ist alles miteinander wechselseitig verbunden (Glacken 1967: »modern ecological theory […] owes its origin to the design argument: The wisdom of the creator is self-evident, everything in the creation is interrelated, no living thing is useless«[39]).

Eine alte Wurzel ökologischen Denkens ist daneben die Figur des ↑Kreislaufs zur Beschreibung der Interdependenz und Rekursivität organismischer Interaktionen. Allerdings haben Kreislauftheorien ihren allgemeinen Ursprung nicht in ökologischen Einsichten, sondern erscheinen in sehr unterschiedlichen Kontexten. Bereits Anaximanders Schrift ›Über die Natur‹ aus der ersten Hälfte des sechsten vorchristlichen Jahrhunderts – überhaupt die erste griechische Prosaschrift zur Erklärung der Natur, von der allerdings nur ein einziger Satz überliefert ist – enthält einen im Ansatz ökologischen Gedanken. Anaximanders Satz lautet: »Woraus aber den seienden Dingen ihr Ursprung sei, da hinein müßten sie auch wieder vergehen nach Schicksalsfügung, denn sie müßten einander Buße zahlen und Strafe für ihre Ungerechtigkeit nach dem Richtspruch der Zeit«.[40] Die Ordnung der Natur beruht nach diesem Satz auf der Beziehung, die die natürlichen Dinge zu *einander* haben, sie stellt also eine der Natur immanente Gesetzlichkeit dar. (Das entscheidende Wort ›einander‹ (griech. ἀλλήλοις) ist erst durch H. Diels' Vergleich mit alten Handschriften wieder dem Text hinzugefügt worden.)

Ein wichtiger Vertreter von Kreislauftheorien in der Antike ist Heraklit. Er behauptet einen allgemeinen Kreislauf allen Geschehens, der in einem periodischen Wechsel der Zustände der Welt besteht. Ökologisch sind die Vorstellungen Heraklits auch insofern, als er eine Einheit höherer Ordnung als das Ergebnis eines Antagonismus von selbständigen Wesen (Lebewesen) deutet: »Diese Dinge leben den Tod jener und jene sterben das Leben dieser«, wie es in der freien Übersetzung W. Jaegers heißt.[41] Heraklits komprimierte Kreislaufvorstellung findet sich in vielen Formulierungen antiker Autoren wieder, z.B. bei Seneca in den Worten: »Zwischen allen Elementen besteht ein wechselseitiger Austausch. Was eines einbüßt, kommt dem anderen zugute [»Omnium elementorum alterni recursus sunt; quicquid alteri perit, in alterum transit«]. Die Natur überwacht ihre Bestandteile, als ob sie auf einer Waage lägen, damit die Welt nicht durch Störung der inneren Verhältnisse aus dem Gleichgewicht [aequitate] kommt«[42] – Sätze, die später C. von Linné am Ende seiner ›Oeconomia naturae‹ teilweise zitiert[43].

Bei Aristoteles finden sich ökologische Ansätze weniger durch die Formulierung organischer Kreislauftheorien (diese bezieht Aristoteles in der Regel auf die Kette der Reproduktion; ↑Kreislauf) als durch die Diskussion der Lebensweise verschiedener Tiere und ihr Verhältnis der wechselseitigen Unterstützung (↑Symbiosen) oder der ↑Konkurrenz. Die ökologische Einbindung der Organismen in ihre Umwelt betont der Aristoteles-Schüler Theophrast. Er betrachtet die Pflanzen nicht in Isolation von ihrer Umwelt, sondern diskutiert die Einflüsse von Sonne, Boden, Klima und anderer Organismen. Vor diesem Hintergrund ermahnt Theophrast die Landwirte seiner Zeit, die Boden- und Klimaverhältnisse des Pflanzortes zu beachten, denn »der Standort ist wichtiger als die Kultivierung und Pflege«[44]. Weil die ökologischen Konzepte dieser Autoren aber isoliert für sich stehen und nicht in eine geschlossene Theorie integriert sind, erscheint es doch übertrieben, Aristoteles (wie 1954 von Bodenheimer[45]) oder Theophrast (wie 1979 von Hughes[46]) den »Vater der Ökologie« zu nennen.[47]

Holismus und Weltharmonie in der Frühen Neuzeit

Vorstellungen vom Kosmos als harmonisch geordnete Einheit des Miteinanders aller Teile finden sich bei nicht wenigen christlich-platonischen Autoren der Frühen Neuzeit. So heißt es z.B. in der Platoninterpretation M. Ficinos 1469: »Die Teile dieser Welt

hängen, wie die Gliedmaßen eines Lebewesens, alle von einem Urheber ab und stehen durch die Gemeinschaft ihrer Natur in Zusammenhang. Wie also in uns das Gehirn, die Lunge, das Herz, die Leber und die übrigen Körperteile voneinander etwas empfangen, sich gegenseitig fördern und untereinander in Mitleidenschaft stehen [a se invicem trahunt aliquid seque mutuo iuvant et uno illorum aliquot patiente compatiuntur], so hängen die Teile dieses großen Lebewesens (»ingentis […] animalis«), d.h. alle Weltkörper in ihrer Gesamtheit, untereinander zusammen und teilen einander ihr Wesen mit«.[48]

In ähnlicher Weise bringt B. de Spinoza den holistischen Grundgedanken der Ökologie in einem Brief an H. Oldenburg 1665 auf den Punkt, indem er feststellt, dass jeder Körper als ein Teil des gesamten Universums betrachtet werden müsse, mit seinem Ganzen zusammenstimme und mit den übrigen Körpern zusammenhänge (»ut partem totius universi, considerare debere, cum suo toto convenire, & cum reliquis cohærere«).[49]

Shaftesbury: »System of all Animals«

Weil es offenkundig beständige Nahrungsbeziehungen zwischen Organismen gibt, ist die einseitige Abhängigkeit von Organismen bestimmter Arten von denen anderer Arten nie zweifelhaft gewesen. Hasen sind auf Gras angewiesen, Frösche auf Fliegen, Füchse auf Mäuse etc. Alle Tiere ernähren sich entweder direkt von Pflanzen oder von Tieren, die wiederum entweder direkt oder vermittelt über andere Tiere Pflanzen fressen. Die Abhängigkeit der Pflanzen von den Tieren, die einen Abhängigkeitskreislauf begründet, ist allerdings weniger offensichtlich (aber schon Linné und andere Autoren des 18. Jahrhunderts weisen auf sie hin; s.u.). Offensichtlich ist aber die wechselseitige Beziehung, die in der Fortpflanzung von sich sexuell vermehrenden Organismen vorliegt: Organismen des einen Geschlechts sind auf das jeweils andere Geschlecht zu ihrer Fortpflanzung angewiesen. Ende des 17. Jahrhunderts ist Shaftesbury der Auffassung, die Organismen seien aufgrund ihres gegenseitigen Verhältnisses zueinander – als Nahrung und als Geschlechtspartner, letzteres bezeichnet er als »joint-relation« – als Teile eines übergeordneten Ganzen oder Systems anzusehen.[50] Dieses Ganze vergleicht Shaftesbury mit der Organisation eines Organismus: »[I]n the Structure of each of these Animals, there is as apparent and perfect a relation to the other, as in our own Bodys there is a relation of Limbs and Organs; or, as in the Branches or Leaves of a Tree, we see a relation of each to the other, and all, in common, to *one* Root and Trunk«.[51] Shaftesbury gebraucht zur Bezeichnung dieses auf eine Einheit hingeordneten, ganzheitlichen Verhältnisses der Organismen zueinander einen Terminus, der später einschlägig sein wird, nämlich den der *Ökonomie*. Er bemerkt: »[T]here is a System of all Animals; an Animal-Order or Oeconomy, according to which the Animal Affairs are regulated and dispos'd«.[52]

Kreislauftheorien im frühen 18. Jh.

Zu Beginn des 18. Jahrhunderts formuliert G.E. Stahl eine Kreislauftheorie auf der Grundlage der von ihm vertretenen Phlogistonlehre. Phlogiston versteht Stahl als ein Verbindungsglied, das die drei Naturreiche von Pflanzen, Tieren und Mineralien in einen Stoffkreislauf zusammenschließt.[53] Das in Verbrennungsprozessen freigesetzte Phlogiston gelangt nach dieser Vorstellung über die Luft in die Pflanzen, von dort entweder über die Tiere oder direkt über Holzkohle und Erz unter Freisetzung des Metalls in den Boden und zurück in die Luft. Wenig später spricht auch L. Bourguet von einem Stoffkreislauf in der Welt (»Circulation des Molecules de Matiere dans le Monde«): »ce que l'industrie des Hommes & le Mechanisme organique ôtent à la Terre, lui est rendu avec le tems d'une autre maniere«.[54] Es gebe auf diese Weise keine wirkliche Transformation im Innern der Dinge, sondern nur ein Aufnehmen und Abgeben der Stoffe, das einen Kreislauf bildet.

Die Darstellung des Zusammenhangs und der Einheit der verschiedensten Naturprozesse findet sich in den physikotheologischen Ansätzen seit dem Ende des 17. Jahrhunderts. Die wohlgeordnete Harmonie in der Natur wird als Ausdruck der Vorsehung (»providentia«) Gottes gedeutet. Der zu seiner Zeit populäre W. Derham kann vor diesem Hintergrund bereits von der Erhaltung des ↑Gleichgewichts in der animalischen Welt sprechen.[55] Physikotheologische Vorstellungen werden auch von einflussreichen Biologen des 18. Jahrhunderts vertreten. Vielfach wird nicht ausdrücklich für sie argumentiert, sondern sie werden als mehr oder weniger explizit gemachte Voraussetzung behandelt.

18. Jh.: »Ökonomie der Natur«

Eine erste konzeptionelle Vereinheitlichung ökologischer Gedanken erfolgt mit dem Begriff der ***Ökonomie der Natur*** (»oeconomia naturae«). Der Ausdruck wird durch C. von Linné Mitte des 18. Jahrhunderts verbreitet.[56] In zeitgenössischer Übersetzung heißt es 1749 bei Linné: »Unter der Oeconomie der Natur verstehet man des höchsten Schöpfers weise Anordnung der natürlichen Dinge, vermöge der sie zur Hervorbringung der gemeinschaftlichen Zwecke und

zur Leistung eines wechselweisen Nutzens geschickt sind«.[57] Der Ausdruck ›Ökonomie der Natur‹ lässt sich zwar mindestens bis zur Mitte des 17. Jahrhunderts zurückverfolgen (zuerst wohl 1658 bei K. Digby: »œconomy of nature«[58]), er steht aber vor Linné fast immer in einem physiologischen Kontext oder als Metapher für den »Lauf der Dinge«. Der Terminus ist parallel zu dem zeitgenössisch verbreiteten Ausdruck ›animal oeconomy‹ gebildet, der im 18. Jahrhundert synonym mit ›Tierphysiologie‹ verwendet wird (↑Physiologie).[59]

Linné steht zwar noch in der theologischen Providentia-Tradition und bekennt sich offen zur Ausrichtung der Naturprozesse auf den einen Endzweck, der mit der Existenz Gottes gegeben sei. Mit dem Begriff der »Ökonomie der Natur« bedient er sich aber andererseits eines eigenen untheologischen Titels für die Organisation der Beziehungen der Organismen. Mit dieser Säkularisierung löst Linné die frühen ökologischen Vorstellungen aus einem kreationistisch-intentionalen Kontext und legt die Grundlage für alle späteren naturwissenschaftlichen Untersuchungen. Das Miteinander der Organismen in der Natur beschreibt Linné als ein Verhältnis der Abhängigkeit und wechselseitigen Unterstützung, das analog zum Verhältnis der Organe in einem Organismus und der Menschen in einer sozialen Gemeinschaft besteht: Es sei die Natur so eingerichtet, dass die »Geschöpfe« im Verhältnis des »wechselweisen Nutzens« zueinander stehen und »daß alles in der Natur einander die Hände bietet, um jede Gattung von Geschöpfen zu erhalten, daß endlich der Untergang und die Auflösung des Einen allezeit zur Herstellung des Andern diene«.[60] Insbesondere die Vorstellung einer *wechselseitigen Verknüpfung* (»nexu inter se«) der Lebewesen verschiedener Arten enthält den Kerngedanken der späteren Ökologie.

»Die schwarze Dammerde, womit die Erde allenthalben bedeckt ist, hat ihren Ursprung meistentheils aus abgestorbenen Pflanzen. [...] Das auf solche Weise durch verfaulte Pflanzen zubereitete Erdreich theilt nunmehr wieder alles aus seinem Schoos mit, was es empfängt. Denn der in die Erde gestreute Saamen zieht mit Hülfe der Sonne, der Luft, des Thaues und Regens, die zärtere Theile des Erdreichs in sich, bildet sie nach seinen Eigenschaften und verwandelt sie zur Pflanze. Den höchsten Baum also kann man für nichts anders halten, als für Erde, welche mit Luft und Wasser wunderbarer Weise verbunden, und durch die von dem Schöpfer in ein kleines Saamenkorn gelegte Kraft, verändert worden ist. Aus diesen abgestorbenen Pflanzen, entstehet nun zwar wieder eben die Erde, welche vorher da war; jedoch mit dem Unterschied, daß nun eine größere Menge vorhanden ist, als vor der an diesem Orte geschehenen Vegetation da war. Die Pflanzen vermehren also das schwarze Erdreich und die Fruchtbarkeit bleibt, so lange die Welt stehen wird, unverändert.«

Tab. 200. Die ökologische Beziehung zwischen Pflanzen und Erde im Rahmen von Linnés Ökonomie der Natur (aus Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt. Die Oeconomie der Natur. In: Hoepfner, E.J.T. (Hg.) (1777). Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, 1-56): 26f.).

Eine wechselseitige Verknüpfung besteht für Linné u.a. in dem Verhältnis der Pflanzen zu dem Boden, auf dem sie wachsen (vgl. Tab. 200). Neben diesem Kreislauf sind in anderen Darstellungen Linnés auch die Tiere in einen organischen Kreislauf einbezogen.[61] Bezeichnend ist dabei, dass es nicht die biologische Beziehung von verschiedenen Organismen untereinander ist, die den Kreislauf begründet, sondern die Weitergabe von Stoffen (↑Kreislauf: Stoffkreislauf). Linné arbeitet die stoffliche Grundlage der weitergegebenen Substanz allerdings nicht genau heraus. In kleineren Schriften stellt er die spezifischen Ernährungsbeziehungen zwischen Pflanzen und einzelnen Arten von Tieren dar.[62]

R. Pulteney beschreibt 1781 das von Linné gezeichnete Bild des geordneten Miteinanders der Organismen verschiedener Arten als eine wechselseitige Erhaltung von Arten, über die das ganze System erhalten wird (»that perfect order and just subordination of all the several parts of nature, by which they are rendered mutually subservient to the conservation of each other, and of the whole«[63]). Linnés Begriff der Vernetzung erscheint bei seinem Anhänger, dem Theologen J. Bruckner, 1768 in der Formulierung von einem kontinuierlichen ***Netz des Lebens*** (»one continued web of life«).[64] Die wechselseitige Abhängigkeit der miteinander vernetzten Arten beschreibt Bruckner als ein System (»animal system«), in dem jede Art ein spezieller *Platz* (»place«, ↑Nische) zukomme. Die Interaktion der Arten bilde eine Ganzheit in einem Gleichgewicht: »Their assemblage forms a complete whole, which supports itself by the reciprocal balance of its parts. By extirping one, you hazard the interest of all«.[65] Die Wechselwirkung der Arten in dem ökologischen System wird also mit den gleichen Bestimmungen dargestellt wie die Wechselwirkung der Organe in einem Organismus. Analog zu Bruckner beschreibt auch C. Darwin die Ökonomie der Natur später als ein Netz des Lebens. Und auch Darwin bedient sich der räumlichen Metapher von definierten *Plätzen* (»places in the economy of nature«), die von verschiedenen Lebewesen ausgefüllt werden (↑Nische).[66]

Bonnet: »commerce réciproque«

C. de Bonnet erläutert das Verhältnis der Wechselseitigkeit zwischen den Organismen verschiedener Arten 1745 mit einer Analogie von den Beziehungen von Organismen zueinander und der Wirkung von Rädern in einer technischen Maschine: »Il y a […] une liaison entre toutes les parties de cet Univers. Le système général est formé de l'assemblage des systêmes particuliers, qui sont comme les différentes roues de la machine. Un Insecte, une Plante est un systême particulier, une petite roue qui fait mouvoir de plus grandes«.[67] Diese ökologische Vorstellung steht bei Bonnet allerdings relativ isoliert. Sie findet sich am Ende der Einleitung zu einer Abhandlung, die wesentlich den Nachweis der Parthenogenese bei Blattläusen und Untersuchungen zur Reproduktion von »Würmern« des Süßwassers zum Gegenstand hat. Im näheren Kontext entwickelt er sie im Zusammenhang mit seinen berühmten Überlegungen zu einer *Stufenleiter der Naturdinge* (»idée d'une échelle des êtres naturels«). Offensichtlich ist Bonnet bemüht, die Statik, die im Bild einer Stufenleiter mit wohlabgegrenzten Stufen liegt, zu überwinden, und er führt daher das andere, dynamische Bild ein, in dem das Verhältnis der Naturdinge zueinander als eine Wechselwirkung vorgestellt wird. 1764 erläutert Bonnet die ökologischen Beziehungen zwischen den Pflanzen, Tieren und auch dem mineralischen Reich als einen *wechselseitigen Handel*, der alle Dinge miteinander im gegenseitigen Dienst verkettet: »Un commerce réciproque lie tous les Etres terrestres [...]. Les Animaux & les Plantes s'enchaînent par des services mutuels«.[68] Vermittelt wird das statische Bild der Stufenleiter und das dynamische Bild des zirkulären Räderwerks durch Bonnets Vorstellungen von einem Stoffffluss, der von den Pflanzen über die weniger komplexen hin zu den komplexeren Tieren und schließlich zu den Menschen führt (»La même substance passe successivement dans les trois Regnes: le même composé devient tour-à-tour Minéral, Plante, Insecte, Reptile, Poisson, Oiseau, Quadrupede, Homme«).[69] Weil der Stoff, aus dem die Organismen einschließlich des Menschen gemacht sind, nach deren Leben wieder in das Reich der Mineralien gelangt, spricht Bonnet ausdrücklich von einem *Kreislauf* (»circulation«).[70] Die Natur stellt sich Bonnet also nicht nur als ein hierarchisch geordnetes Gebäude, sondern auch als ein großes Räderwerk vor, in dem jeder Organismus seine spezielle ↑Rolle einnimmt: »Il n'est donc rien d'isolé. Chaque Etre a son activité propre, dont la Sphere a été déterminée par le rang qu'il devoit tenir dans l'univers«.[71] Im Denken Bonnets kündigt sich damit ein Metaphernwechsel in der Beschreibung der Natur an: vom Gebäude zum System, von der linearen Gerichtetheit der Kausalität zum Kreislauf der Interdependenz.

Auch von philosophischer Seite lassen sich weitere Stellungnahmen zu Organisationsformen der Natur oberhalb der Ebene von Organismen im Laufe des 18. Jahrhunderts anführen. So heißt es 1779 bei D. Hume, das Zusammenwirken der lebendigen und leblosen Dinge ähnele insgesamt einem organisierten Körper, in dem die Teile so voneinander abhängen, dass sie sich nur in der Interaktion mit den anderen erhalten können: 1779: »[I]f we survey the universe, so far as it falls under our knowledge, it bears a great resemblance to an animal or organized body, and seems actuated with a like principle of life and motion. A continual circulation of matter in it produces no disorder: a continual waste in every part is incessantly repaired: the closest sympathy is perceived throughout the entire system: and each part or member, in performing its proper offices, operates both to its own preservation and to that of the whole. The world, therefore, I infer, is an animal, and the Deity is the soul of the world, actuating it, and actuated by it«.[72]

Bereits 1762 beschreibt J.-J. Rousseau das Miteinander der Lebewesen verschiedener Arten in der Natur als Harmonie und Einklang eines Ganzen (»l'harmonie et l'accord du tout«): Jedes lebende Wesen könne in irgendeiner Hinsicht als Zentrum aller anderen angesehen werden (»le centre commun de tous les autres«), um das herum alle so angeordnet seien, dass sie füreinander wechselseitig Zweck und Mittel darstellten (»qu'ils sont tous réciproquement fins et moyens les uns realtivement aux autres«).[73]

Ökonomische Modelle in der Ökologie

Bereits in der Wortwahl wird deutlich, wie weitgehend viele der frühen ökologischen Vorstellungen ausgehend von ökonomischen Modellen zur Organisation, Nutzung und Kontrolle von Ressourcen entwickelt werden: Die Ökologie der Natur folgt dem Modell der Ökonomie des Menschen; jedem Element der Natur fällt eine nützliche Rolle zu, die es im Dienst des Ganzen wahrnimmt.[74] Diese Konzipierung ist wissenschaftlich nicht zuletzt deshalb von Bedeutung, weil sie das vollständige Verständnis der ökologischen Prozesse im Sinne eines geordneten Miteinanders der Organismen in Aussicht stellt. Die ökologischen Verhältnisse können quasi als eine »kosmische Maschine« beschrieben werden.[75] Nach D. Worster bildet dieses mechanistische Verständnis der Natur die Grundlage für das *imperiale*, auf die Herrschaft des Menschen zielende Verhältnis zur Natur, das einer anderen Traditionslinie der ökologi-

schen Grundgedanken, die als *arkadisch* bezeichnet werden kann und die die Harmonie der Natur betont, gegenübersteht.[76]

Kant: »System der lebenden Körper«
Aufgrund der Analogie im Verhältnis der Organismen zueinander in ökologischer Betrachtung und der Organe zueinander in physiologischer Betrachtung stellen die ökologischen Verhältnisse in der Terminologie I. Kants ebenso eine Form der *inneren Zweckmäßigkeit* dar wie die Beziehung der Teile in einem Organismus.[77] Wie in der Physiologie die Organe, so werden in der Ökologie die Organismen verschiedener Arten in ihrer Interaktion betrachtet, und sie können in dieser Betrachtung als füreinander wechselseitig Mittel und Zweck beurteilt werden. Kant weist auf die Möglichkeit derartiger Systeme höherer Ordnung ausdrücklich hin; er bezeichnet ein solches System als »eine gewisse Organisation und ein System aller Naturreiche nach Endursachen«[78], als »Organisation eines Systems organisirten Wesens« (gemeint wohl: »organisirter Wesen«)[79], als »Organisirung der Systeme von organisirten Körpern«[80] oder als »System der lebenden Körper, in so fern einer zum Leben des andern als Glied gehört (z.B. Rennthier und Moos oder Schaaf und Wolf)«.[81] In seinen Beispielen beschreibt Kant allerdings keine wechselseitigen Abhängigkeiten oder Existenzbedingungen zwischen den Organismen, sondern nur einseitige (z.B. »der Rehe für den Wolf«).[82] Dass hier aber eine Wechselseitigkeit besteht, macht Kant im Anschluss deutlich: »Die Natur organisirt die Materie nicht blos zu Körpern sondern auch diese wiederum zu Corporationen die nun auch ihrerseits ihre wechselseitige Zweckverhältnisse haben (Eines um des Anderen willen da ist)«.[83] Es besteht nach Kant damit insgesamt eine »Organisation eines Ganzen aus verschiedenen Species für einander und zu ihrer Erhaltung dienenden organischen Wesen«.[84] Es werde darin »das Ganze der für einander geschaffenen Pflanzen- und Thierarten so organisirt daß sie mit einander als Glieder einer Kette (den Menschen nicht ausgenommen) einen Kreis bilden: nicht blos nach ihrem Nominalcharacter (der Ähnlichkeit), sondern dem Realcharacter (der Causalität) einander zum Daseyn zu bedürfen«.[85] Die Interaktionen zwischen den Pflanzen und Tieren stifteten insgesamt »ein gewisses Gleichgewicht unter den hervorbringenden und den zerstörenden Kräften der Natur«.[86] Auch die unorganischen Teile der Erde sind nach Kant in diese Organisation einbezogen. Nach Kants Auffassung kann der gesamte »Erdglob« selbst als ein »organischer Körper« konzipiert werden (↑Biosphäre/Gaia).[87]

Chemisch-biologische Kreislauflehren
Seit Mitte des 18. Jahrhunderts werden Vorstellungen des Kreislaufs von Stoffen in der Natur nicht selten als Kritik an den verbreiteten Stufenleitertheorien vorgebracht. Dies gilt etwa für J.F. Blumenbach, für den es in seinem ›Handbuch der Naturgeschichte‹ (1779) ein »ewiger Cirkel von unermeßlich weiser Einrichtung« ist, dass »die Pflanzen ihre Nahrung aus der Erde ziehn, und nachher Menschen und Thieren, und ein Thier dem andern, zur Nahrung dienen, und da am Ende Menschen und Thiere und Pflanzen wieder zur Erde werden«.[88]

Ohne den zirkulierenden Stoff genauer zu benennen beschreibt auch G. Forster den ökologischen (Nahrungs-)Kreislauf der Natur – einen »immerwährenden Cirkel« wie er 1781 schreibt[89] – knapp und konzentriert in einem Satz: »Das Thier, von Pflanzen genährt, die es in seine eigne Substanz verwandelte, stirbt hin, wird aufgelöst, und sein Stoff wird wieder begierig von Pflanzenwurzeln eingesogen«.[90] Die chemische Theorie des 18. Jahrhunderts erklärt Stoffkreisläufe durch die Phlogistonlehre. Zu einer Synthese chemischer und naturhistorischer Theorien des Kreislaufs kommt es allerdings erst durch die genauere Untersuchung der chemischen Natur der Atmungsvorgänge bei Organismen.

Einen Kreislauf von gasförmigen Stoffen zwischen Organismen weist experimentell erstmals J. Priestley nach. Priestley interessierte sich für die Umwandlung von Luft bei Prozessen wie Atmung, Verbrennung oder anderen chemischen Reaktionen. In seinen zahlreichen Experimenten mit abgeschlossenen Glasgefäßen stellt er fest, dass eine Maus in einem Glas viel länger überleben kann, wenn die Luft in ihrem Gefäß im Austausch mit der Luft in einem anderen Gefäß steht, in dem sich eine wachsende Pflanze befindet. Als Anhänger der Phlogistontheorie interpretiert Priestley diesen Sachverhalt einerseits als Anreicherung der Luft mit Phlogiston durch die Atmung der Luft und andererseits als Reinigung der Luft durch die Pflanze. Die Atmung des Tiers und der Gaswechsel der Pflanze haben somit einen einander genau entgegengesetzten Effekt: »plants, instead of affecting the air in the same manner with animal respiration, reverse the effects of breathing, and tend to keep the atmosphere sweet and wholesome«.[91] Die Beobachtung des Überlebens von Tieren durch den Einfluss der Luft, die von wachsenden Pflanzen gebildet wurde, ergibt zusammen mit der Beobachtung des Gedeihens der Pflanzen in der durch die Atmung der Tiere veränderten Luft den Nachweis eines wechselseitigen positiven Einflusses von Pflanzen und Tieren in Bezug auf den Gaswechsel. Priestley selbst

hat für diese Konsequenz aus seinen Experimenten kein großes Interesse. Sein Augenmerk gilt vor allem der Möglichkeit, die durch die Atmung verunreinigte Luft wieder zu dephlogistieren – dass auch die Pflanzen davon profitieren, scheint ihm weniger von Bedeutung zu sein. Aus heutiger Sicht kann Priestleys Versuchsaufbau als eines der ersten künstlichen Ökosysteme gelten (wenn man davon absieht, dass es sich bei seinen Studienobjekten nicht um Populationen von Organismen, sondern um einzelne Organismen handelt).

Die Vorstellung des engen Zusammenschlusses und Aufeinanderangewiesenseins der Organismen verschiedener Arten leitet auch die Forscher, die durch ihre exakten quantitativen Messungen für die weitere Entwicklung der Chemie richtungsweisend werden, allen voran A.L. de Lavoisier. Lavoisier geht wie die Anhänger der Phlogistontheorie von einer Stoffzirkulation zwischen den »drei Reichen der Natur«, d.h. den Mineralien, Pflanzen und Tieren, aus. Am ausführlichsten formuliert er diesen Gedanken in einer Preisausschreibung der Pariser Akademie der Wissenschaften: »Les végétaux puisent dans l'air qui les environne, dans l'eau et en général dans le règne minéral, les matériaux nécessaires à leur organisation./ Les animaux se nourrissent ou de végétaux, ou d'autres animaux, qui ont été eux-mêmes nourris de végétaux; en sorte que les matériaux dont ils sont formés sont toujours, en dernier résultat, tirés de l'air ou du règne minéral./ Enfin la fermentation, la putréfaction et la combustion rendent continuellement à l'air de l'atmosphère et au règne minéral les principes que les végétaux et les animaux en ont empruntés«.[92] Die Prozesse der Bildung der Pflanzen und Tiere (»la végétation et l'animalisation«[93]) stellen damit die umgekehrten Mechanismen (»opérations inverses«[94]) der Zersetzungsprozesse dar. Den Kreislauf der Stoffe zwischen den drei Reichen der Natur stellt sich Lavoisier damit nicht allein als einen Transportprozess vor, sondern auch als einen Antagonismus von Transformationsprozessen. Beschrieben ist damit also nicht nur ein Stoffkreislauf, sondern auch ein Abhängigkeitskreislauf (↑Kreislauf). Die Prozesse der Verlebendigung der Materie in der »Vegetation« und »Animalisation« und die Prozesse der Zersetzung der lebenden Körper stehen in wechselseitiger Abhängigkeit voneinander.

Im Anschluss an Lavoisier finden sich ähnliche Aussagen zur Wechselseitigkeit der chemischen Transformationen bei Pflanzen und Tieren bei anderen Wissenschaftlern der Zeit, so im Jahr 1800 bei X. Bichat. Bichat stellt den Prozess von der Seite der Zersetzung her dar: »Les molécules nutritives, tour à tour absorbées et rejetées, passent de l'animal à la plante, de celle-ci au corps brut, reviennent à l'animal et en ressortent ensuite«.[95]

Erst die Fortschritte der Chemie im Laufe des 19. Jahrhunderts, u.a. die Überwindung der von Priestley bis zuletzt verteidigten Phlogistontheorie, ermöglichen einen genauen experimentellen Nachweis der Stoffe, die die chemische Natur der Wechselbeziehung zwischen Tieren und Pflanzen ausmachen. Nachdem Lavoisier die Atmung als eine Aufnahme von Sauerstoff erkennt und J. Ingenhousz 1779 in einfachen Untersuchungen sowie N.T. de Saussure 1804 in quantitativ exakten Experimenten die Aufnahme von Kohlendioxid durch die Pflanzen nachweisen, ist es möglich, die beiden Gaswechsel von Pflanze und Tier auf chemischer Ebene als ein reziprokes Verhältnis zu bestimmen. Prägnant bringt dies der materialistisch gesinnte Physiologe J. Moleschott 1852 auf den Begriff des »Kreislaufs des Stoffs«: »Durch den Sauerstoff, den die Pflanze aushaucht, athmet das Thier; von der Kohlensäure, welche das Thier gegen Sauerstoff vertauscht, lebt die Pflanze«.[96] Angeregt wird Moleschott durch die Untersuchungen J. Liebigs zur Pflanzenernährung. Liebig erkennt dabei nicht nur den Gaswechsel von Pflanze und Tier als ein wechselseitiges Verhältnis, sondern interessiert sich besonders für die Verhältnisse im Boden. So wie sich die Tiere von den Pflanzen ernähren, benutzen nach Liebig auch die Pflanzen die Exkremente und den zersetzten Tierkörper als Nahrung. Liebig kann dabei experimentell die Bedeutung des Düngers nachweisen und stellt folgenden zyklischen Zusammenhang fest: »Die festen und flüssen Excremente eines Thieres haben als Dünger für diejenigen Gewächse den höchsten Werth, welche dem Thiere zur Nahrung gedient haben«.[97]

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts gehört die Einsicht in die »Wechselwirkung« in der Ernährung von Pflanzen und Tieren zu den wissenschaftlichen Allgemeinplätzen und wird als ein zweiseitiger Stoffwechsel beschrieben, so z.B. 1866 durch E. Haeckel: »Durch diesen ›Kreislauf der Stoffe‹ ist der beständige Gleichgewichtszustand bedingt, den die organische Natur im Grossen und Ganzen zeigt. Die Pflanzen als Reductions-Organismen produciren durch ihre progressive Stoffmetamorphose die zusammengesetzten Kohlenstoffverbindungen (Albuminate, Fette, Kohlenhydrate), welche die Thiere zu ihrer Ernährung brauchen; und indem die Thiere als Oxydations-Organismen durch ihre regressive Stoffmetamorphose die einfacheren ›anorganischen‹ Verbindungen herstellen (Wasser, Kohlensäure, Ammoniak), liefern sie wiederum das Nahrungsmaterial

für die Pflanzen«.[98] Ähnlich heißt es wenig später bei C. Bernard, die Pflanze lebe dort, wo das Tier stirbt; beide verhieleten sich in einer genau umgekehrten Weise und könnten damit ein harmonisches, im Gleichgewicht befindliches und damit dauerhaftes System begründen: »L'être végétal vit donc là où meurt l'animal; ils se comportent précisément d'une manière inverse relativement au milieu, l'un défaisant ce que l'autre a fait, et à eux deux ils constituent un état de choses harmonique, équilibré et par conséquent durable«.[99]

»Humboldtsche Wissenschaft«

Ein eigenes Forschungsfeld der Ökologie beginnt sich seit der Mitte des 18. Jahrhunderts in Konturen abzuzeichnen. Diese Formierung kann beschrieben werden als die Transformation der deskriptiven *Naturgeschichte* in eine erklärende *Geschichte der Natur*.[100] In dieser Transformation ist die Ökologie eng verbunden mit den Disziplinen, die die Verteilung der Organismen im Raum und ihre Entstehung in der Zeit untersuchen, also der ↑Biogeografie und der ↑Evolutionsbiologie. Ein eigenes Forschungsprogramm bilden diese Disziplinen insbesondere, weil sie sich explizit gegen das physikalistische Projekt der Erklärung der Organismen mittels analytischer Strategien der Quantifizierung und der Reduktion auf elementare Mechanismen wenden und stattdessen die Untersuchungen an dem ganzen Organismus und seiner holistischen Einbettung in seine Umwelt ansetzen. In diesem Forschungsprogramm spielen also die Konzepte ↑›Ganzheit‹, ↑›Wechselseitigkeit‹, ›Qualität‹ und ›Geschichte‹ eine zentrale Rolle. Weil dieser Ansatz an der Wende zum 19. Jahrhundert besonders nachhaltig von A. von Humboldt verfolgt wird, ist auch von der *Humboldtschen Wissenschaft* (Cannon 1978: »Humboldtian science«) die Rede.[101]

Bei von Humboldt stehen ökologische Gedanken zunächst in enger Verbindung mit der ↑*Biogeografie*. Zur Erklärung der Verteilung der Organismenarten auf der Erde werden Umweltfaktoren und historische Gründe angegeben. Die pflanzengeografischen Untersuchungen von Humboldts sind aber darauf gerichtet, dezidiert *ökologische* Typen zu identifizieren, die nicht genealogische Verwandtschaften wiedergeben, sondern Anpassungsformen an bestimmte Umweltbedingungen. Richtungsweisend ist dafür der Ansatz von Humboldts, Landschaften als ganzheitliche Einheiten zu betrachten, in denen sich charakteristische Pflanzentypen finden. Der Botaniker A. Grisebach nennt solche »physiognomisch« charakteristischen Gruppierungen (z.B. ›Prärie‹, ›Wald‹) 1838 *Formationen* (↑Biozönose). Häufig sind es einzelne Typen von Pflanzenformen, die eine Formation dominieren. Diese Typen werden mit der Etablierung der Geobotanik als ↑*Lebensformen* bezeichnet. Auch die Betrachtung von Pflanzenformationen als integrierte Einheiten, in denen Pflanzen verschiedener Arten miteinander vergesellschaftet sind, findet sich bereits bei von Humboldt und Grisebach. Zur Erklärung der Verbreitung von Pflanzen werden bis zum Ende des 19. Jahrhunderts allerdings meist weniger biologische, als vielmehr klimatische Faktoren angeführt. Als ›Ökologie‹ wird dieser auf der Pflanzengeografie aufbauende Teil der Botanik erstmals 1885 durch H. Reiter bezeichnet.[102]

Integration von Biogeografie und Biozönologie

Die eigentliche Geburtsstunde der Ökologie wird in der Verbindung des biogeografischen Ansatzes mit der Erklärung einer Organismengemeinschaft aus den internen Beziehungen der Gemeinschaft, also der Interaktion der Organismen, gesehen.[103] Diese Integration wird auf botanischer Seite durch das »große Triumvirat der ökologischen Pflanzengeografen«[104] geleistet: A. Schimper, O. Drude und E. Warming. Bei Drude findet sich bereits die Annahme, dass die Erklärung einer Pflanzenformation alle Bedingungen der Existenz zu berücksichtigen habe[105]; Schimper hebt die drei Faktoren Temperatur, Niederschlag und Boden besonders hervor[106]; Warming führt daneben die ↑Konkurrenz unter den Pflanzen als entscheidenden Faktor zur Erklärung der Zusammensetzung von Pflanzengesellschaften ein[107]. Mit Warmings einflussreicher Arbeit, die 1909 unter dem Titel ›Oecology of Plants‹ auf Englisch erscheint, ist der Titel ›Ökologie‹ international etabliert.[108] Warmings Darstellung enthält einen systematischen Überblick über das Forschungsfeld und eine präzise Erörterung der grundlegenden Konzepte der Pflanzenökologie.

Für die Zoologie einflussreich wird die Gliederung des Lebensraums Nordamerikas ausgehend von dem Faktor der Temperatur durch den Ornithologen Merriam im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts (↑Biogeografie).[109]

Ende des 19. Jh.: erste ökologische Monografien

Umfassende Arbeiten, die ausdrücklich ökologischen Themen gewidmet sind, erscheinen seit den 1880er Jahren. Der Zoologe K. Semper stellt 1880 in einer umfangreichen Arbeit die wechselseitigen Verhältnisse zwischen Tieren und den »Existenzbedingungen« ihrer Umwelt dar. Er zieht dabei auch die nun bereits etablierte Parallele zwischen der Beziehung der »Arten« (d.h. der Organismen verschiedener Arten) in einer Region und dem wechselseitigen Verhältnis

der Organe in einem Organismus zueinander.[110] Die Organismen können nach Semper als »Glieder eines einzigen großen Organismus« angesehen werden.[111] Das Verhältnis zwischen diesen Gliedern beschreibt Semper als eine wechselseitige Abhängigkeit: »Es liegt auf der Hand, dass alle Thiere ohne Ausnahme in gewissem Grade gleichzeitig abhängig sind von verschiedenen Thieren sowohl als auch von Pflanzen«.[112]

In den USA ist es S.A. Forbes, der mit seiner Studie zum ›See als einem Mikrokosmos‹ (1887) eine Pionierarbeit der Ökologie vorlegt.[113] Viele zentrale Konzepte der späteren Ökologie, u.a. Populationswellen, Räuber-Beute-Interaktionen und das Konkurrenzausschlussprinzip finden sich bei Forbes bereits angedeutet.[114] Vor allem aber enthält seine Darstellung die Konzipierung des Miteinanders von Organismen verschiedener Arten als eine funktionale Einheit, als ein *ökologisches System* (»ecological system«), wie er es 1908 selbst nennt[115], und er verwendet hierfür ebenso wie Semper den Vergleich mit der Einheit eines Organismus (↑Ökosystem). Forbes ist auch einer der ersten Zoologen Amerikas, der sich selbst als ›Ökologen‹ (»oecologist«) bezeichnet (1894).[116]

Spencer: »general cooperation«

Biologisch interessierte Philosophen nehmen am Ende des 19. Jahrhunderts die ökologische Perspektive auf. So diagnostiziert H. Spencer 1899 eine *allgemeine Kooperation* zwischen Pflanzen und Tieren und beschreibt diese Verbindung als ein funktionales Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit: »It is needless to do more than name the mutual dependence between these two great divisions. That, as being respectively decomposers [!] of carbon dioxide and exhalers of carbon dioxide, they act reciprocally, as also in some measure by interchange of nitrogenous matters; and that the implied general cooperation serves in an indirect way to unite their lives, and in that sense to integrate the two kingdoms; needs not to be insisted upon«.[117]

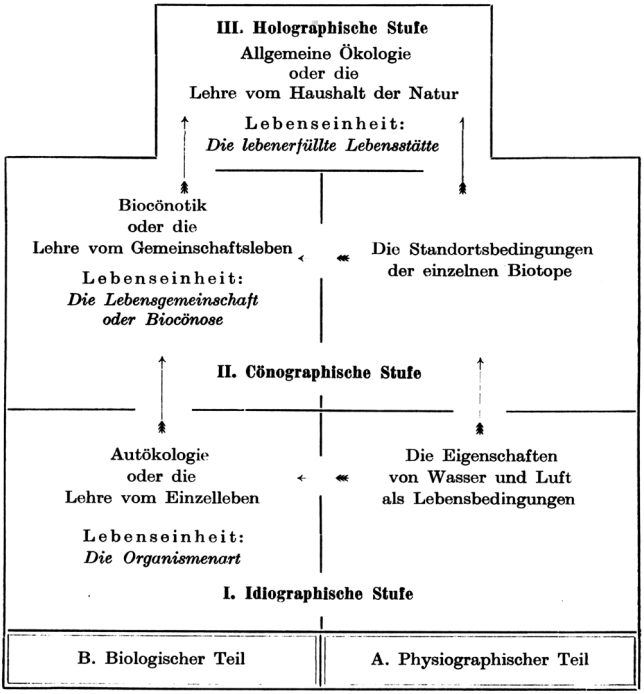
Spencer hat zwar noch Bedenken, die so zu einer funktionalen Einheit zusammengefügten Pflanzen und Tiere ein »organisiertes Ganzes« zu nennen, weil sie keine morphologische Einheit abgeben, d.h. keinen eigenen, abgegrenzten Körper bilden. Aber er will trotzdem nicht davon abgehen, die Wechselwirkungen von Pflanzen und Tieren als organische Funktionen zu interpretieren. Als Übergangsformen zwischen den organischen Funktionen, die in einem Körper integriert sind, und solchen die auf mehrere Organismen verteilt sind, erscheinen ihm dabei die ↑Symbiosen, von denen er bereits Kenntnis hat, z.B. die Flechten. Im Hinblick auf ihren funktionalen Bezug liege in Flechten das gleiche Verhältnis vor wie zwischen Pflanzen und Tieren, die nicht in einem Körper vereinigt sind: »[W]hen these vegetal elements and animal elements are seperately embodied in plants and animals, which profit by one another, we may still properly regard their respectice lives as mutually-dependent organic functions«.[118]

Spencer weist darauf hin, dass in dem darwinistisch geprägten Milieu seiner Zeit (zu dem er selbst beiträgt) die mutualistischen Beziehungen zwischen Organismen immer weniger beachtet wurden als die antagonistischen, die z.B. in Verhältnissen der ↑Konkurrenz oder von ↑Räuber und Beute bestehen. Als Beleg für die Verbreitung des Mutualismus zwischen Organismen führt Spencer eine Reihe von Beispielen an. Diese Beispiele betreffen nicht nur Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und Tieren, sondern auch zwischen Tieren (oder Pflanzen) verschiedener Arten untereinander. Die Zunahme der funktionalen (ökologischen) Verbindungen zwischen Organismen, die neben der Komplexitätszunahme der einzelnen Organismen steht, ist für Spencer das Gesetz der Evolution »under its most transcendental form«.[119]

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird die wechselseitige Abhängigkeit von Organismen untereinander zu einem Allgemeinplatz, der Eingang in die Standardwerke der Biologie findet. Einen eigenen Terminus für die Gemeinschaften von Organismen, die »sich gegenseitig bedingen«, prägt der Meeresbiologe K. Möbius mit dem Begriff der ↑*Biozönose*. Weil der Zusammenhang der Organismen untereinander als eine ganzheitliche Einheit bestimmt ist, werden analog zu den Korrelations- und Konnexionsgesetzen der ↑Morphologie (von Goethe, Geoffroy und Cuvier) auch für die Ökologie solche Gesetze postuliert. Die wechselseitige Abhängigkeit der Teile soll es in dem einen wie in dem anderen Fall ermöglichen, aus der Kenntnis eines Teils auf das Ganze zu schließen (so argumentiert zu Beginn des 20. Jahrhunderts z.B. A. Thienemann[120]).

Ökologische Systeme als Organismen?

Die ersten Systeme, die aufgrund eingehender Untersuchung als ökologische Organisationen beschrieben werden, sind Organismengemeinschaften in Binnenseen. Einen Beziehungskreislauf in diesem System formuliert – in Anlehnung an F.A. Forel (↑Ökosystem) – 1918 A. Thienemann: »Die im Wasser gelösten organischen Stoffe werden in Pflanzenleibern organisiert, die Pflanze dient dem Tier als Nahrung, und das abgestorbene Tier gibt, indem es verwest,



Die drei Stufen der Ökologie.

Abb. 333. »Die drei Stufen der Ökologie« (aus Thienemann, A. (1941). Vom Wesen der Ökologie. Biologia Generalis 15, 312-331: 325; vgl. ders. (1925). Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung: 18).

diese Stoffe dem Wasser wieder zurück; das ist das große allgemeine Schema dieses Kreislaufs: Aufbau, Wandlung, Abbau, wie im Einzelorganismus«.[121] Thienemann plädiert auch dafür, ein lokales ökologisches System – und nicht die Erde als Ganzes, wie es seit der Antike und im 19. Jahrhundert besonders von G.T. Fechner vertreten wird (↑Biosphäre) – als »Organismus« aufzufassen.

Bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts dient der Vergleich von ökologischen Systemen mit Organismen nicht nur zur Konzipierung des Gegenstandes – bei einigen Autoren erlangt die Rede von ökologischen Systemen als »Organismen höherer Ordnung« einen geradezu terminologischen Status. Eine allgemein anerkannte einheitliche Terminologie für die überorganismischen ökologischen Einheiten, die durch die gegenseitige Abhängigkeit von Organismen gegeben sind, etabliert sich aber erst in den 1930er Jahren mit dem Begriff des ↑*Ökosystems*.

Gegen Thienemanns Auffassung eines ökologischen Systems als Organismus wendet sich 1927 K. Friederichs: »es heißt zur Zeit den Begriff ›Organismus‹ ins Wesenlose auflösen, wenn man etwas anderes als den lebenden Körper darunter versteht«.[122] Nur ein *Vergleich* zwischen Organismen und ökologischen Organisationen sei heuristisch wertvoll, den Organismen kämen aber noch weitere Merkmale zu, die die ökologischen Organisationen nicht aufwiesen. Einig sind sich Thienemann und Friederichs darin, dass eine ökologische Einheit in dem gleichen Sinne eine Organisation ist wie es der Organismus ist: eine Ganzheit, die sich selbst erhält.

Quantitative Methoden

In vielen theoretischen Ansätzen schließt die Ökologie des 20. Jahrhunderts an ältere Vorstellungen der Naturgeschichte an. Eines der deutlichsten Charakteristika zur Unterscheidung der Ökologie von der älteren Naturgeschichte ist der Einsatz quantitativer Methoden. Im ›Journal of Animal Ecology‹ verwenden bereits 1932, im ersten Jahr seines Bestehens, 70% der enthaltenen Studien quantitative Methoden; bis 1970 steigt diese Zahl auf 100%.[123] Systematisch eingesetzt werden quantitative Methoden zunächst in der marinen Ökologie, und zwar in der Bestimmung der Individuendichte von Plankton durch den dänischen Biologen V. Hensen.[124] Ein anderer dänischer Biologe, C.G.J. Petersen, entwickelt Ende des 19. Jahrhunderts eine Einrichtung zum Sammeln der Fauna am Meeresboden und bestimmt auf diese Weise die quantitative Zusammensetzung einer Biozönose auf definierten Planquadraten (↑Biozönose: Abb. 71).[125] In die Botanik führen R. Pound und F.E. Clements die Quadratmethode 1898 ein.[126]

Umstritten bleibt, ob die Daten zur Assoziation bestimmter Arten es rechtfertigen, konstante »Gemeinschaften« oder ↑»Biozönosen« abzugrenzen. Weil der Wandel in der Artenzusammensetzung graduell erfolgt, äußert sich A.C. Stephen 1933 skeptisch zu den Versuchen, für die Nordsee definierte Biozönosen abzugrenzen: »Species are gradually eliminated one after another, but there is no sharp transition and no natural break which would justify a separation into communities«.[127] Mit dem Einsatz multivariater Statistik zur Analyse von Gemeinschaften seit den 1950er Jahren tritt an die Stelle der Definition diskreter Gemeinschaften zunehmend die Beschreibung von Kontinua und »Gradienten« in der Änderung der Artenzusammensetzung entlang räumlicher Transekten.[128]

Neben statistischen und wahrscheinlichkeitstheoretischen Verfahren zur Auswertung von populationsökologischen Untersuchungen spielen quantitative Methoden auch in der Theorie der Ökologie eine grundlegende Rolle. Die Konzepte der ↑Konkurrenz, ↑Koexistenz und ↑Nische werden über mathematische Modelle zu präzisieren versucht. Für G.E. Hutchinson und E.S. Deevey ist die Ökologie Mitte des 20. Jahrhunderts sogar die einzige biologische Disziplin neben der Genetik, die eine eigene quantitative Theorie unabhängig von den physikalisch-chemischen Wissenschaften entwickelt hat.[129]

Unsicherer Status und Konsolidierung

Um die Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert wird die Ökologie von einigen Biologen in einem eingeschränkteren Sinne verstanden, als Haeckel sie konzipiert. F. Dahl will mit ihr allein die Lehre vom Aufenthaltsort der Tiere bezeichnen[130], und E. Wasmann versteht sie in ähnlicher Weise als »Wohnungslehre«[131]. Trotz der zu Beginn des 20. Jahrhunderts vorliegenden vielen ökologischen Studien bleibt der wissenschaftliche Status der Ökologie unklar. Die Ökologie wird von manchen eher als eine in der Tradition der Naturgeschichte stehende, beschreibende Perspektive auf das Miteinander von Pflanzen und Tieren, denn als wissenschaftliche Teildisziplin der Biologie gesehen.[132] Seit Beginn des Jahrhunderts wird die Ökologie aber von anderer Seite als eigenständige Subdisziplin der Biologie verteidigt[133]; ihre Etablierung findet in sich verfestigenden Forschungsprogrammen und in neu gegründeten Zeitschriften ihren Ausdruck.[134]

Wichtige Impulse für die wissenschaftliche Konsolidierung der Ökologie gehen von der Erforschung aquatischer Systeme, v.a. von Seen, aus. Als gegenüber der Umwelt relativ stark abgegrenzte Einheiten ermöglichen diese eine isolierte Untersuchung. Die Ökologen sind bemüht, sich in ihren zentralen Konzepten an der allgemeinen Biologie zu orientieren. So heben sie die ↑*Organisation* und ↑*Regulation* ökologischer Systeme hervor. Seit den 1940er Jahren tritt in den ökologischen Studien die Untersuchung der biologischen Wechselwirkung hinter einer qualitativen und quantitativen Analyse von Stoff- und Energieflüssen zurück. Innerhalb dieses Ansatzes erfolgt eine Untersuchung ganzer Ökosysteme – die *Ökosystemforschung* –, die z.T. in großangelegten, langfristigen Programmen organisiert wird (↑Ökosystem).

In der Botanik wird in ökologischen Untersuchungen häufig nicht von der tatsächlichen Interaktion von Pflanzen ausgegangen, sondern vielmehr von dem Einfluss der abiotischen Bedingungen auf ihre Morphologie und Physiologie. Eine allgemeine, in diese Richtung weisende Definition der Ökologie gibt auch L. von Bertalanffy 1927, wenn er als Grundansatz der »Anpassungslehre (Ökologie)« die Frage stellt, »inwiefern der Organismus befähigt ist, sich in seiner Umwelt zu erhalten«.[135]

Elton 1927: Integrierende Konzepte

Wichtige Beiträge zur Einführung vereinheitlichender Vorstellungen und Konzepte in die Ökologie liefert seit den 1920er Jahre der Tierökologe C. Elton.[136] Den Schwerpunkt von Eltons Untersuchungen bildet die Analyse der Struktur von Tiergemeinschaften zu einem Zeitpunkt, weniger die Transformation und Entwicklung der Gemeinschaften, die die Pflanzenökologie seit Beginn des Jahrhunderts dominiert. Vor allem vier zentrale Konzepte werden auf Elton zurückgeführt[137]: (1) die *Nahrungskette* (↑Ernährung) als ein ökologisches Konzept der Abfolge von Organismen, die nicht auf einer Höherentwicklung oder Genealogie beruht, sondern auf linear hintereinander geschalteten Ernährungsbeziehungen; (2) die damit zusammenhängenden Prinzipien der zunehmenden *Nahrungsgröße* entlang der Nahrungskette und (3) der *Nahrungspyramide*, d.h. der abnehmenden Anzahl von Organismen und der Biomasse auf höheren trophischen Ebenen innerhalb eines Systems (»pyramid of numbers«[138]); sowie (4) das organisierende Prinzip der ↑*Nische*, das von Elton zwar nicht eingeführt, aber doch in besonderer Weise interpretiert wird, nämlich nicht über die Ressourcenansprüche eines Organismus, sondern seine ökologische Rolle im System.

Mitte des 20. Jh.: die »Neue Ökologie«

Mit ökonomischen und thermodynamischen Modellen etabliert sich seit Mitte des 20. Jahrhunderts die *Neue Ökologie* (»the new ecology«[139]), die zunehmenden Abstand von der alten, naturhistorisch-deskriptiv fundierten Ökologie gewinnt. Im Zentrum steht dabei der Begriff des Ökosystems, weshalb E. Odum die Neue Ökologie auch als *Systemökologie* bezeichnet (s.u.). Ziel ist es, allgemeine Prinzipien des Stoffflusses und der Struktur von Ökosystemen zu entwickeln. Quantitative Methoden werden dabei v.a. ausgehend von der Populationsbiologie (↑Population) eingeführt. Die Konkurrenz unter Artgenossen und Räuber-Beute-Beziehungen werden in mathematischen Modellen beschrieben. Vor dem Hintergrund der Aussicht, mittels dieser Modelle eine theoretisch einheitliche Basis für die Ökologie etablieren zu können, wird die Zeit zwischen 1923 und 1940 als

das »Goldene Zeitalter der theoretischen Ökologie« beschrieben (Scudo & Ziegler 1978).[140] Der 1935 eingeführte Begriff des ↑Ökosystems fungiert von Anfang an als Basis für eine physikalistisch orientierte Analyse, die nicht von Organismen und Gemeinschaften, sondern von Masse- und Energieumsätzen ausgeht. Grundsätzliche Skepsis gegenüber einerseits der Abgrenzbarkeit von Ökosystemen und andererseits dem Wert von Konkurrenzmodellen im Stile der Lotka-Volterra-Gleichungen für eine realistische Beschreibung und Analyse der Natur kommt erst später auf (↑Koexistenz).[141]

Insbesondere in ihren produktionsbiologischen Teilen (↑Ökosystem/Produktion) ist die ökologische Begrifflichkeit seit Beginn des 20. Jahrhunderts an der Ökonomie orientiert (z.B. in der Beschreibung der ökologischen ↑Rollen als Produzenten und Konsumenten). Später etablieren sich mit der produktionsbiologischen Analyse von Stoffflüssen quantitative Methoden (↑Kreislauf/biogeochemischer Kreislauf). Bereits 1919 unternimmt H. Schroeder den Versuch, die jährliche Gesamtproduktion der grünen Pflanzendecke zu schätzen.[142] Weitere Vorläufer in dieser Hinsicht sind in den 1920er Jahren A. Lotka und E. Transeau. Lotka bemüht sich 1925 um eine Berechnung zum Energieumsatz in globalem Maßstab[143]; Transeau versucht 1926, die Menge an Sonnenenergie, die von den Pflanzen eines Kornfelds in Illinois aufgenommen wird, zu berechnen.[144] Eine ähnliche Analyse führt C. Juday 1940 für einen See in Wisconsin durch.[145] Aufgrund der Dominanz von Studien zur Produktivität in Ökosystemen wird die Ökologie bereits Ende der 1930er Jahre als Ausweitung der Ökonomie auf die ganze Welt des Lebens gedeutet (Wells, Huxley & Wells 1939: »the extension of economics to the whole world of life«).[146]

Zu seiner Blüte kommt der Ansatz, den Stoff- und Energiefluss in Ökosystemen detailliert zu analysieren in den 1940er bis 60er Jahren.[147] Richtungsweisend sind insbesondere die Untersuchungen R. Lindemans an einem kleinen See in Minnesota zum Energiefluss durch die verschiedenen trophischen Ebenen und der Stabilität des Systems in einem dynamischen Gleichgewicht (↑Ernährung: Abb. 119).[148] Lindeman begründet damit die »trophisch-dynamische« Analyse von Ökosystemen. In den Worten seines akademischen Lehrers G.E. Hutchinson gelingt es Lindeman, alle biologischen Interaktionen auf energetische Terme zu reduzieren.[149] Besondere Aufmerksamkeit widmet Lindeman dem Aspekt der »ökologischen Effizienz« einer trophischen Ebene, d.h. dem Anteil der Energie, den die Organismen einer trophischen Ebene aus der zur Verfügung stehenden Energie zu nutzen vermögen. Dieser Aspekt erlangt im Hinblick auf eine praktische Verwertung des ökologischen Wissens für die landwirtschaftliche Produktion große Aufmerksamkeit.

Das zentrale vereinheitlichende Konzept in dieser Phase der Ökologie bildet der Begriff des ↑Ökosystems. In der einflussreichen Darstellung E.P. Odums ›Fundamentals of Ecology‹ (1953) fungiert der Ökosystembegriff als das organisierende Prinzip der ganzen Ökologie: Ausgehend vom Ganzen des Systems ist es das Ziel ökologischer Analysen, die Stoff- und Energieflüsse zu identifizieren.[150] In groß angelegten internationalen Programmen (›Internationales Biologisches Programm‹, IBP) werden seit den 1960er Jahren verschiedenste Ökosysteme der Erde interdisziplinär und umfassend untersucht, in Deutschland insbesondere Probeflächen im Solling.[151] In einzelnen Studien wird dabei nicht nur der vorhandene Bestand an Organismen erfasst, sondern es werden auch in großem Maßstab experimentelle Untersuchungen mit umfangreichen manipulativen Eingriffen durchgeführt, z.B. um den Einfluss der Vegetation in einem Wald auf die Regulation der biogeochemischen Kreisläufe zu ermitteln.[152] Die begleitende mathematische und modelltheoretische Analyse der organismischen Interaktionen und der Energieflüsse werden in der ***Systemökologie*** (Odum 1964: »systems ecology«) in einen einheitlichen theoretischen Rahmen gestellt.[153] In den Worten Odums untersucht die Systemökologie die Struktur und Funktion von Organisation oberhalb der Ebene des Individuums und der Art.[154] In der systemtheoretischen Perspektive erfolgt eine Analyse von ökologischen Phänomenen als Bestandteilen von Gefügen, in denen eine wechselseitige Beeinflussung der Elemente vorherrscht. K.E.F. Watt definiert 1966 in diesem Sinne für die Ökologie ein System als ein Gefüge, das nur als Ganzheit analysiert werden kann: »an interlocking complex of processes, characterized by many reciprocal cause-effect pathways«.[155]

Koexistenzmodelle und Diversitätsforschung

Seit Mitte der 1960er Jahre setzt eine Gegenbewegung in der Theorie der Ökologie ein, die nicht mehr die Ermittlung der großen Ströme von Energie und Materie in Ökosystemen untersucht, sondern vielmehr die direkte Interaktion von Organismen erneut zum Ausgangspunkt nimmt. Es wird zum dezidierten Ziel dieses Ansatzes, die Ökologie über die biologischen Interaktionen von Organismen zu einer theoretisch fundierten und ebenso erklärenden wie Voraussagen treffenden Wissenschaft zu machen. Die zentrale Figur dieser Bewegung ist R. MacArthur. Den Schwerpunkt seines Forschungs-

programms bildet die Untersuchung der demografischen Entwicklung einer Population in Raum und Zeit und ihre Beeinflussung durch interne Faktoren wie Reproduktionsrate und Ausbreitungsfähigkeit sowie externe Faktoren wie Konkurrenz, Räuber und Parasiten. Ausgehend von einfachen mathematischen Populationsmodellen formuliert MacArthur die basalen Formen der Interaktion (↑Koexistenz: Abb. 228). Mit diesem neuen thematischen Ansatz in der Ökologie ist auch eine methodische Neuerung verbunden, insofern die neuen Untersuchungen streng an der hypothetisch-deduktiven Methode orientiert sind und die vorgeschlagenen Modelle als empirisch testbare Hypothesen untersuchen (z.B. im Vergleich zu »Nullhypothesen«, nach denen die Struktur der Systeme nicht auf biotischen Interaktionen beruht, sondern Ergebnis von Zufällen ist; ↑Konkurrenz).[156] Um die empirische Testbarkeit der Modelle zu gewährleisten, beschränken sie sich auf wenige miteinander interagierende Arten (z.B. die Populationen von zwei um eine Ressource konkurrierenden Arten). Einen konkreten Anwendungsfall seiner Theorie entwickelt MacArthur zusammen mit E.O. Wilson für die Inselbiogeografie mit einem Modell zur Prognose der Artendiversität einer Insel in Abhängigkeit von der Größe der Insel und ihrer Entfernung vom Festland (↑Biogeografie: Abb. 53).[157] Die ersten Daten zur Entwicklung und zum Test des Modells stammen von der natürlichen Fauna der Inseln der Karibik. Wilson und D. Simberloff unternehmen es Ende der 1960er Jahre, kontrolliertere Bedingungen auf kleinen, künstlich entvölkerten (»defaunierten«) Inseln in den Florida Keys zu schaffen.[158]

Experimentelle Methodik

Die Methodik der ökologischen Experimente ist grundsätzlich in der Schwierigkeit gefangen, mit zunehmender Kontrolle der Variablen einen Verlust an Realität zu erkaufen. Weil die Ökologie stärker als andere biologische Teildisziplinen auf die Untersuchung der Organismen in ihrem natürlichen Kontext zielt, gerät die Technik des Experimentierens damit in besondere Kritik. Ökologische Experimente werden z.T. als »inadäquat« zur Erkenntnis der natürlichen Verhältnisse abgelehnt (Redfield 1958: »experiments are always unnatural«[159]). Um dieser pauschalen Ablehnung entgegenzuwirken, wird seit den 1920er Jahren eine Unterscheidung zwischen Feld- und Laborökologie und entsprechend zwischen natürlichen oder *Feldexperimenten* und *Laborexperimenten* (»field and laboratory experiments«) eingeführt.[160] Später etabliert sich eine Dreiteilung in *Laborexperimente*, *Feldexperimente* und *natürliche Experimente*[161]: Bei Laborexperimenten können alle abiotischen Einflussgrößen kontrolliert werden. Bei den Feldexperimenten werden nur wenige Größen verändert, v.a. diejenigen, deren Einfluss untersucht werden soll (z.B. die Populationsdichte oder die Diversität). Bei den natürlichen Experimenten wird keine Größe durch das Experiment verändert, sondern es werden allein verschiedene Standorte mit unterschiedlichen Bedingungen miteinander verglichen (sie stellen also eigentlich keine Experimente, sondern lediglich systematisch vergleichende Beobachtungen dar[162]). Um nicht lediglich Korrelationen von Größen, sondern kausale Zusammenhänge aufzuklären und konkrete Hypothesen zu testen, sind die manipulativen Experimente unerlässlich.

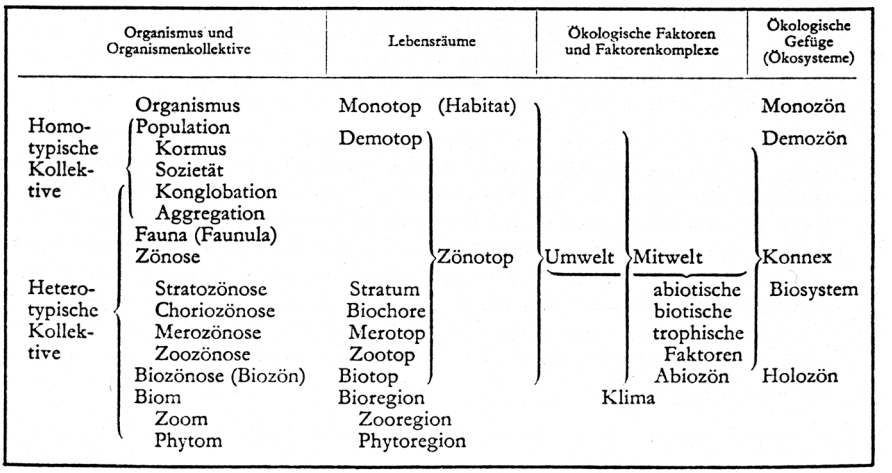


Abb. 334. Ökologische Grundbegriffe (aus Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 26).

Evolutionäre und funktionale Ökologie
Sowohl der ökosystemzentrierte Ansatz Odums als auch die demografischen Modelle MacArthurs sind an der Vorstellung eines ↑Gleichgewichts der Systeme orientiert. Diese Vorstellung gerät seit den 1970er Jahren zunehmend in die Kritik, nachdem sowohl Nichtgleichgewichtsmodelle für die Interaktion von Organismen formuliert werden als auch die reale Inkonstanz und Instabilität vieler Systeme genauer beschrieben wird. Das Ungleichgewicht der Systeme wird einerseits auf interne Dynamiken zurückgeführt, andererseits auf äußere Einflüsse. *Störung* (»disturbance«) wird als ein nicht anomaler, sondern integraler natürlicher Faktor in vielen Ökosystemen erkannt.[163] Weil es häufig Zufallseinflüsse sind, die zu einer Veränderung der Gemeinschaften führen, werden zunehmend Modelle mit probabilistischen Elementen zur Beschreibung der realen Verhältnisse verwendet. Die Ökologie wird damit zunehmend zu einer Wissenschaft, die es allein mit probabilistisch zu beschreibenden Systemen zu tun hat.[164] Weil es also häufig nicht allgemeine Gesetze, sondern vielmehr einmalige Einflüsse und Konstellationen sind, die zur Erklärung der Struktur konkreter Ökosysteme herangezogen werden müssen, wird der *historischen* Dimension eine zunehmende Bedeutung für die Ökologie zugemessen. In dieser Linie steht die Begründung einer ***evolutionären Ökologie*** (»evolutionary ecology«[165]) im Unterschied zu einer auf die Gesetze der Interaktion von Populationen zielenden und Ökosysteme nach ihren allgemeinen Prinzipien analysierenden ***funktionalen Ökologie*** (»functional ecology«[166]). In dem verbreiteten Lehrbuch der Tierökologie von W.C. Allee und Mitarbeitern aus dem Jahr 1949, in dem diese beiden Formulierungen wohl erstmals erscheinen, wird die evolutionäre Ökologie auf die Evolution und Anpassung von Populationen bezogen (»evolutionary ecology depends directly upon population systems since selection acts on populations that evolve and become adapted to their environments«[167]), die funktionale Ökologie dagegen auf die energetischen Aspekte eines Ökosystems (»All functional ecology is closely related, directly or indirectly, to the capture of radiant energy that originates in the sun«[168]). J.S. Huxley bezieht den Terminus ›evolutionäre Ökologie‹ 1954 auf den Ansatz E.T.H. Corners, der die Evolution nicht einzelner taxonomischer Gruppen, sondern ganzer Ökosysteme untersucht (»the course of evolution, not of a particular natural group of plants, but of the ecological complex represented by the tropical forest«).[169]

Nichtgleichgewichtsparadigma
Neben die traditionellen Gleichgewichtsmodelle der Koexistenz treten seit den 1970er Jahren Nichtgleichgewichtsmodelle, bei denen die Fluktuation der Populationsgrößen einen integralen Betandteil der Systembeschreibung bilden. Besonders unter dem Einfluss der Arbeiten R. Mays wird das *Chaos* als ein Faktor in die Modellierung natürlicher Systeme integriert.[170] Aus einfachen Interaktionen zwischen wenigen Komponenten eines Systems kann sich eine nichtlineare Dynamik entfalten, die eine Vorhersage der Entwicklung des Systems unmöglich macht.[171]

Seit den 1990er Jahren entwickelt sich dieser Ansatz zu einem *Nichtgleichgewichts-Paradigma* der Ökologie.[172] Im Rahmen dieses Paradigmas wird die nur begrenzte Anwendbarkeit allgemeiner Gesetze des Populationswachstums herausgestellt, und es wird die Bedeutung des Zufalls und komplexer Interaktionsformen mit einer nichtlinearen Dynamik als Einflussgrößen gegenüber deterministischen Faktoren betont. Daneben erhalten die einmaligen Bedingungen jedes einzelnen untersuchten Systems eine verstärkte Aufmerksamkeit, und es wird der Wert pluralistischer Ansätze hervorgehoben.

Eine weitere theoretische Neuerung betrifft die Berücksichtigung der räumlichen Ordnung von natürlichen Systemen: Während in älteren Modellen meist von der räumlichen Homogenität des Systems ausgegangen wird, betonen neuere Modelle die räumliche *Heterogenität*: Eine genutzte Ressource liegt oft nicht räumlich kontinuierlich vor, sondern ist in lokale *Flecken* (»patches«) gegliedert. Das Vorliegen einer in Flecken gegliederten Umwelt kann zu anderen Mustern der Interaktion von Organismen führen als in einer homogenen Umwelt. So kann die Unterteilung der Ressource z.B. eine Koexistenz von konkurrierenden Arten ermöglichen, die in homogener Umwelt nach dem Konkurrenzausschlussprinzip unmöglich ist.[173]

Gesetze der Ökologie?
Umstritten ist in der Ökologie seit ihren Anfängen, inwiefern sie Gesetze enthält. Zahlreiche potenzielle Gesetze der Ökologie werden vorgeschlagen und in Listen zusammengeführt.[174] Zu diesen gehören (vgl. Tab. 201): Liebigs Gesetz des Minimums[175], Shelfords Gesetz der Toleranz[176], Merriams Gesetz des Temperatureinflusses auf die geografische Verteilung von Organismen[177], Bergmanns Regel der Größenzunahme in kälteren Regionen[178], Verhulsts und Pearls Gesetz des Populationswachstums (↑Population)[179], Darwins Gesetz der Differenzierung von Populationen (↑Evolution; Phyogenese)[180]; Lotkas und Volter-

ras Gesetz der Populationszyklen (↑Koexistenz)[181], Sempers Gesetz der Nahrungspyramide (↑Ernährung)[182]; Thienemanns biozönotische Gesetze (↑Biozönose)[183], Gauses Gesetz des Konkurrenzausschlusses (↑Koexistenz)[184] und Hutchinsons Gesetz der begrenzenden Ähnlichkeit (1959)[185]. Ob es sich bei allen diesen Regeln aber wirklich um Gesetze handelt, wird kontrovers diskutiert. Viele Ökologen bestreiten dies, u.a. mit dem Argument, dass die für Ökologie fundamentalen Prozesse des Wachstums von Populationen keine allgemeingültigen Regelmäßigkeiten aufweisen.[186] Das Fehlen einer allgemeinen ökologischen Theorie mit klaren Gesetzen wird auf die Komplexität und Vielgestaltigkeit ökologischer Systeme zurückgeführt.[187]

Reduktionismus und Holismus

Die Auseinandersetzungen um die angemessene Methodik der Ökologie sind im 20. Jahrhundert von zwei grundsätzlich unterschiedlichen Orientierungen geprägt: einerseits ausgehend von der Seite der Systemteile, also der einzelnen Organismen und ihrer Ansprüche, anderseits von der Seite des Systemganzen, des Ökosystems, und der Erfordernisse seines Erhalts. Schlagwortartig charakterisiert stehen sich damit der Individualismus oder Reduktionismus und der Organizismus oder Holismus gegenüber.

Im Organizismus oder Holismus werden die Organismen als Organe eines übergeordneten Systems konzipiert. Dieses übergeordnete System bildet eine Funktionseinheit, in dem die Organismen verschiedener Arten jeweils unterschiedliche für den Systembestand relevante ↑Rollen oder ↑Funktionen ausüben. Die übergeordneten Systeme werden darüber hinaus als reale Einheiten der Natur betrachtet, die durch die Interaktion der Organismen konstituiert werden. Der individualistische Standpunkt sieht die Interaktion der Organismen verschiedener Arten dagegen nicht als den entscheidenden Grund für die Verteilung der Organismen, sondern interpretiert die Vereinigungen von Organismen verschiedener Arten an einem Ort als Aggregationen, die sich lediglich aus Überschneidungen der individuellen Ansprüche ergeben. Diese Aggregationen stellen nach individualistischer Überzeugung damit auch

Autökologie:

1. Liebigs Gesetz des Minimums (1855)
Das Wachstum einer Pflanze (oder allgemein: die Geschwindigkeit eines Prozesses) ist durch denjenigen Faktor bestimmt, der im Minimum vorhanden ist.

2. Shelfords Gesetz der Toleranz (1911)
Die Existenz und Fortpflanzung der Organismen einer Art ist für jeden Faktor der Umwelt allein innerhalb eines bestimmten Bereichs möglich (»law of toleration«): »the presence or absence, or success of a species or group of species, its numbers, sometimes its size, etc., are largely determined by the degree of deviation of a factor or factors from the range of optimum of the species or group of species«.

3. Merriams Gesetz des Temperatureinflusses (1894)
Der Faktor der Temperatur ist entscheidend für die geografische Verteilung von Organismen. Die Grenze zu den Polen wird durch die Jahressummentemperatur bestimmt, die Grenze zum Äquator durch die mittlere Temperatur der wärmsten Jahresperiode.

Demökologie:

4. Verhulsts und Pearls Gesetz des Populationswachstums (1838; 1920)
Das Wachstum einer Population folgt dem S-förmigen Verlauf einer logistischen Kurve, mit den höchsten Wachstumsraten bei mittlerer Populationsgröße.

5. Darwins Gesetz der Differenzierung von Populationen (1859)
Aufgrund der Konkurrenz um die gleichen Ressourcen haben die Individuen einer Population einen Vorteil, die sich in ihren Ansprüchen von den Artgenossen am meisten unterscheiden.

6. Lotkas und Volterras Gesetz der Populationszyklen (1925; 1926)
Populationen von zwei Arten, deren Wachstum voneinander abhängt, (durch Konkurrenz, Räuber-Beute-Verhältnisse oder parasitische Beziehungen) durchlaufen periodische Größenschwankungen.

Synökologie:

7. Sempers Gesetz der Nahrungspyramide (1880)
Je höher die trophische Ebene in einer Nahrungskette ist, desto geringer ist die Anzahl oder Masse der Individuen auf dieser Ebene.

8. Thienemanns biozönotische Gesetze (1918)
Eine Biozönose ist umso artenreicher, je näher ihre abiotischen Verhältnisse dem Optimum für die meisten Arten und je variabler ihre Lebensbedingungen sind.

9. Gauses Gesetz des Konkurrenzausschlusses (1934)
Die Organismen zweier Arten mit gleichen ökologischen Ansprüchen können nicht im gleichen Raum dauerhaft koexistieren.

10. Hutchinsons Gesetz der begrenzenden Ähnlichkeit (1959)
In einer Gemeinschaft von Organismen verschiedener Arten mit ähnlichen Umweltansprüchen ermöglicht eine begrenzende Ähnlichkeit zwischen den Organismen (z.B. feste Größenverhältnisse) eine Koexistenz der Arten, die andernfalls aufgrund der Konkurrenz ausgeschlossen wäre.

Tab. 201. Zehn »Regeln« und »Gesetze« der Ökologie.

keine realen Einheiten dar und können nicht mittels objektiver Kriterien abgegrenzt werden (↑Biozönose). Die Wurzeln des ökologischen Organizismus liegen in holistischen Ansätzen des 19. Jahrhunderts und finden ihren Ausdruck etwa in Thienemanns Vorstellung von Lebensgemeinschaften als überindividuelle Ganzheiten, Clements Theorie der ↑Entwicklung ökologischer Gemeinschaften zu einer stabilen Klimax oder auch noch Odums Analyse von ↑Ökosystemen als abgrenzbaren natürlichen Einheiten.

Wissenschaftlicher Status

Der wissenschaftliche Status der Ökologie wird seit den 1980er Jahren intensiv diskutiert. Vor allem wegen des weitgehenden Fehlens von Gesetzen wird der Ökologie allgemein attestiert, eine noch »unreife« oder »anomale« Wissenschaft zu sein.[188] Aufgrund ihres starken Bezugs zu Fragen des Natur- und Umweltschutzes gilt sie außerdem nicht als eine Grundlagenwissenschaft, sondern eher als eine *angewandte* Wissenschaft.[189] Der besondere Status der Ökologie wird meist darauf zurückgeführt, dass sie es mit besonders komplexen und vielfältigen Gegenständen zu tun hat, für die sich keine übergreifenden Gesetze formulieren lassen.[190] Die Komplexität bedingt einige methodische Besonderheiten (vgl. Tab. 202), insbesondere die Schwierigkeit, eine Kontrolle der Randbedingungen für Experimente unter Freilandbedingungen und damit die Wiederholung der Experimente sicherzustellen.[191] Bei Versuchen mit Modellökosystemen unter Laborbedingungen bleibt dagegen die Übertragbarkeit der Ergebnisse auf die natürlichen Verhältnisse fraglich.[192] Die Ökologie wird daher als eine Wissenschaft der Fallstudien beschrieben.[193] Viele ihrer basalen Begriffe sind notorisch unklar und werden mit wechselndem Gehalt gefüllt, z.B. ↑Biozönose, ↑Ökosystem, ↑Gleichgewicht oder ↑Nische.[194]

Viele in der Ökologie verwendete Größen (wie ›Koexistenz‹ oder ›Gleichgewicht‹) stellen aggregierende Parameter dar, d.h. ihr Wert wird von verschiedenen Faktoren gleichzeitig in unterschiedlich starkem Ausmaß bestimmt. In Bezug auf diese Größen wird deshalb von einer »multiplen Verursachung« gesprochen.[195] Eine Anwendung strengen Schließens (Platt 1964: »strong inference«[196]) ist unter dieser Voraussetzung erschwert. Denn strenges Schließen setzt immer Hypothesen voraus, die echte Alternativen sind und die Möglichkeiten der Verursachung erschöpfen. Wenn aber simultan wirkende Faktoren zu einer komplexen Größe beitragen, kann kein Schlüsselexperiment zum Ausschluss eines dieser Faktoren führen.[197] Es lässt sich vielmehr zeigen, dass die Annahme, es liege eine allein hinreichende Bedingung als Ursache vor, bei Prozessen, die durch mehrere notwendige aber allein nicht hinreichende oder mehrere hinreichende aber nicht notwendige (und sich gegenseitig nicht ausschließende) Bedingungen zustande kommen, den Erkenntnisfortschritt aufhalten kann.[198]

Trotz dieser methodischen Besonderheiten wird die Ökologie aber doch meist als eine basale Subdisziplin der Biologie mit einem eigenen Gegenstandsbereich angesehen (↑Biologie: Tab. 40). Sie beschreibt Phänomene auf der Ebene der Interaktion von Populationen, auf der emergente Eigenschaften und Gesetze auftreten, die nicht ausgehend von einer niederen Ebene beschreibbar sind.[199]

Humanökologie

Studien zu den ökologischen Verhältnissen der Spezies Mensch laufen seit Beginn des 20. Jahrhunderts unter dem Titel ***Humanökologie*** (Hayes 1908: »human ecology«: »a study of the geographic conditions of human culture«[200]). Systematische Darstellungen der Veränderungen der Erde unter dem Einfluss des Menschen werden seit Ende des 19. Jahrhunderts geschrieben.[201] Seit der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts werden einerseits von Biologen die sozialen Interaktionen des Menschen ausgehend von ökologischen Modellen beschrieben[202], und es wird andererseits von Soziologen eine ökologische Perspektive eingenommen[203]. Für manche Biologen erscheint dabei die Ökonomie des Menschen als seine Ökologie[204]; auch die Geografie wird von einigen Autoren als ›Humanökologie‹ bezeichnet (Barrow 1923: »Geography as human ecology«)[205].

Ökologie als umfassende Naturwissenschaft

Bereits seit den 1930er Jahren wird der Titel ›Ökologie‹ nicht nur für eine wissenschaftliche Teildisziplin der Biologie in Anspruch genommen, sondern auch für eine umfassende Naturwissenschaft oder Weltanschauung. K. Friederichs ist 1934 der Auffassung, in der Analyse einer Gemeinschaft von Organismen an einem Ort seien alle Naturwissenschaften beteiligt. Insofern die Ökologie auf das Ganze eines Systems abziele, bilde die Ökologie eine »vielen Wissenschaften gemeinsame Methode«.[206] Innerhalb der Naturwissenschaften sei die Ökologie als »Lehre vom Verhalten der Naturerscheinungen zueinander« die »oberste Synthese« in Form einer »Wissenschaft von der Natur«.[207] In die gleiche Richtung weisend, bezeichnet A. Thienemann die Ökologie 1941 als eine »alle Zweige der Naturkunde verbindende ›Brückenwissenschaft‹« und versteht sie einfach als »die

Lehre ›vom Haushalt der Natur‹«.[208] Später nennt Friederichs die Ökologie einen »Überbau über den verschiedenen Disziplinen« oder – im Anschluss an H. Weber – »eine Dachwissenschaft«[209]; sie bringe einen bestimmten »Gesichtspunkt«, nämlich den Aspekt der Ganzheit und Interaktion der Faktoren, zur Geltung. Als Terminus für die Ökologie in diesem Verständnis verwendet Friederichs den Ausdruck *Holografie* (»Holographie«)[210] (angelehnt an Thienemanns Begriff der *Holografischen Stufe* für die »Allgemeine Ökologie oder die Lehre vom Haushalt der Natur«[211]). F. Schwerdtfeger führt 1963 dafür den Ausdruck ***Holökologie*** (»Hol-Ökologie«) ein.[212]

Ökologie als Weltanschauung

Der holistische Ansatz der Ökologie prädestiniert diese biologische Teildisziplin für eine weltanschauliche Inanspruchnahme: Weltanschaulich gedeutet erscheint die Natur im ökologischen Denken als integriertes Gefüge von wechselseitigen Abhängigkeiten, in dem auch der Mensch seinen Platz zu finden hat. Viele moderne Schlagworte wie ›Holismus‹, ›Dezentralismus‹ und ›verteilte Kontrolle‹ lassen sich unmittelbar mit dem Ansatz der Ökologie verbinden. Mit Ökologie in diesem Sinne ist die Vorstellung eines Gleichgewichts in der Natur verknüpft, das nicht nur deskriptiv beobachtet werden kann, sondern auch normative Konsequenzen für das Handeln des Menschen haben soll. Der Ökologie wird daher schon früh das Potenzial der Integration von Natur- und Geisteswissenschaften zugeschrieben (Lindeman 1940: »Ecology: an instrument for the integration of science and philosophy«).[213]

Bezweifelt wird aber auch, dass eine einzelne Disziplin diesem Anspruch überhaupt gerecht werden kann. H.-M. Enzensberger stellt 1973 kritisch fest, dass der Ökologie »ein Totalitätsanspruch zugewachsen ist, dem sie in keiner Weise gewachsen ist«.[214] In ideologiekritischer Perspektive erscheint Enzensberger außerdem »die Beschäftigung mit der ökologischen Krise als ein reines Überbauphänomen, nämlich als Ausdruck der Dekadenz der bürgerlichen Gesellschaft. Die Bourgeoisie kann ihren eigenen bevorstehenden Untergang nur als Weltuntergang begreifen«.[215] Solche selbst ideologisch geleiteten Einschätzungen finden sich seit Mitte der 1970er Jahre aber kaum noch; denn das Thema der Ökologie wird bekanntlich bevorzugt von der politischen Linken besetzt.

Wegen der Berücksichtigung auch ethischer und ästhetischer Aspekte diskutieren J. Cramer und W.

1. Methodischer Holismus
Kennzeichnend für den methodischen Ansatz der Ökologie ist die Analyse eines Systems vor dem Hintergrund seiner inneren und äußeren Vernetzung, d.h. die Kontextualisierung seiner Komponenten.

2. Integrationsdisziplin
Die Ökologie schließt die Vernetzung und Integration des Wissens aus anderen biologischen Teildisziplinen ein.

3. Dominanz des »schwachen Schließens«
Wegen der komplexen Natur der analysierten Phänomene bestehen in der Ökologie häufig mehrere, sich wechselseitig nicht ausschließende Ursachen nebeneinander.

4. Dominanz des Deskriptiven
Für die Ökologie lassen sich kaum allgemeine Gesetze formulieren; viele Aussagen haben daher eine nur lokale Gültigkeit (»Wissenschaft der Fallstudien«).

5. »Natürliche Experimente«
Aufgrund der Untersuchung von Organismen in ihrem natürlichen Lebensraum bestehen in der Ökologie nur geringe Möglichkeiten zur Kontrolle der Randbedingungen.

6. Konzeptuelle Unschärfe
Viele zentrale Begriffe der Ökologie sind in ihrer Bedeutung unscharf und in ihrem Wert zur Bezeichnung realer Einheiten umstritten (z.B. ›Ökosystem‹, ›Biozönose‹, ›Umwelt‹). Die konzeptuelle Unschärfe manifestiert sich einerseits darin, dass viele Ausdrücke verschiedene nebeneinanderbestehende Bedeutungen haben (Polysemie, z.B. ›Gemeinschaft‹, ›Nische‹) und dass andererseits umgekehrt verschiedene Ausdrücke sich in ihrer Bedeutung ähneln (Synonymie, z.B. ›Nische‹-›Rolle‹, ›Biotop‹-›Habitat‹).

7. Enge Bindung an Nachbardisziplinen
Die Ökologie weist eine ausgesprochene Nähe und z.T. Überschneidung mit anderen biologischen Teildisziplinen auf, z.B. der Ethologie, Evolutionsbiologie und Biogeografie; auch zu außerbiologischen Disziplinen besteht nicht immer eine scharfe Abgrenzung, z.B. zur Geografie und Ökonomie.

8. Starker Anwendungsbezug
Ökologisches Wissen weist vielfach einen unmittelbaren Anwendungsbezug auf, z.B. in der (nachhaltigen) Fischerei-, Land- und Forstwirtschaft sowie in Natur- und Umweltschutz.

9. Ausgeprägte weltanschauliche Dimension
Die historischen Wurzeln der Ökologie liegen in einer ganzheitlichen Naturerfahrung (»Humboldtsche Wissenschaft«); später wird ihr Ansatz für eine Haltung des Respekts gegenüber der Natur in Anspruch genommen.

10. Normative Komponente
Für das strategische Handeln des Menschen im Sinne des langfristigen Überlebens seiner Gattung führt das ökologische Wissen unmittelbar normative Implikationen mit sich.

Tab. 202. Methodische Besonderheiten der Ökologie.

Globaler Biomassebestand	
organisch gebundene Biomasse (kg):	
Meer	$3{,}9 \times 10^{12}$
Land	$1{,}8 \times 10^{15}$
Fossil	10^{19}
davon konzentriert in Kohle, Erdöl, etc.	5×10^{15}
Biomasse pro Fläche (kg/m^2):	
Meer	0,01
Land	12
Globale Biomasseproduktion	
Nettoprimärproduktion (kg/a):	
Meer	55×10^{12}
Land	115×10^{12}
Energiespeicherung (kJ/a):	
Meer	$1{,}0 \times 10^{12}$
Land	$2{,}0 \times 10^{12}$
jährl. Nettoprimärproduktion pro Fläche (g/m^2a):	
Meer	150
Land	770
Verhältnis Biomasseproduktion zum Bestand	
Wald	0,04
Grasland	0,3
Wasser	17
Nahrungsnutzungseffizienz	
Konsumtionseffizienz	
(Verhältnis der Masse aufgenommener zur verfügbaren Nahrung):	
Herbivoren	5-25%
Karnivoren	50-100%
Assimilationseffizienz	
(Verhältnis der Masse assimilierter Stoffe zur aufgenommenen Nahrung):	
Herbivoren	30%
Karnivoren	80%
Produktionseffizienz	
(Verhältnis von produzierter Biomasse zur Masse assimilierter Stoffe)	
Wirbellose	30%
Warmblütige Wirbeltiere	1%
Nahrungsketten	
durchschnittliche Länge der meisten Nahrungsketten (in Stufen)	3-4
Anteil der Arten in den Kategorien:	
reine Konsumenten (Top-Räuber)	30%
Intermediäre (Räuber und Gejagte)	50%
reine Beute (basale Konsumenten)	20%
Diversität	
Säugetierarten in Deutschland und Peru	90
Säugetierarten in Peru	469
Sprosspflanzenarten in Deutschland u.	2.500
Sprosspflanzenarten in Peru	18.000

Tab. 203. Ökologie in Zahlen (nach Whittaker, R.H. (1975). Communities and Ecosystems; Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986). Ecology; IUCN 2006).

van den Daele die Ökologie 1980 als *alternative Wissenschaft*.[216] Der integrierende Ansatz legt daneben die Propagierung der Ökologie als *Leitwissenschaft* nahe (Amery 1977; zu diesem Begriff ↑Biologie).[217] Schließlich wird sie darüber hinaus als *säkulare Religion* aufgefasst[218] (vgl. Bolz & Bosshart 1995: »Natur ist der Götze unserer Zeit, und Ökologie ersetzt zunehmend die Theologie«[219]). In diesem Zusammenhang wird der Ökologie ein *subversives Potenzial* zugeschrieben, insofern sie gegen ein auf bedingungsloses Wachstum gerichtetes Wirtschaften opponiert und zu einer nachhaltigen Wirtschaft ermahnt.[220] Die Ursprünge dieser subversiven Tendenz der Ökologie können in der romantischen Vision einer holistischen Natur gesucht werden.[221] Im 20. Jahrhundert findet sie ihren Ausdruck in biozentrischen Ethiken und dem Ideal eines naturverbundenen Lebens, z.B. in A. Leopolds *Land-Ethik* (»Land Ethic«) von 1949.[222] Leopold ruft dort zu einem Umgang mit der Natur auf, der nicht durch Besitz und Ausbeutung, sondern durch Liebe und Respekt (»love and respect«) gekennzeichnet ist.[223] Neben diesen individuellen, auf den direkten Kontakt mit der Natur setzenden Ansätzen ist die Ökologie heute aber v.a. mit dem staatlich organisierten Management der Ressourcen verbunden.

Entgegen der weltanschaulichen Inanspruchnahme ist allerdings nicht die durchgängige »Solidarität« der Komponenten das alles beherrschende Prinzip der Ökologie. Die Instrumentalisierung der Ökologie für das holistische Bild einer durchweg auf wechselseitigem Angewiesensein und gegenseitiger Unterstützung beruhenden Natur ist daher nicht ganz berechtigt. Von der Systematik der Biologie her geurteilt, wäre es naheliegender, eine solche Weltanschauung *Physiologie* zu nennen. Denn die Physiologie ist eher als die Ökologie als eine reine Lehre der Wechselseitigkeit zu konzipieren; für sie spielen die für die Theorie der Ökologie so zentralen Konzepte der Konkurrenz und der Räuber-Beute-Beziehungen keine fundierende Rolle. Für die weltanschauliche Nutzung einer Wissenschaft scheint aber weniger das methodische Fundament als die mit ihr verbundenen pragmatischen Techniken entscheidend. Diesbezüglich ist die »grüne« Ökologie, die es mit dem Verhältnis von ganzen Organismen untereinander zu tun hat, attraktiver als die auf einem jahrhundertealten tierquälerischen Handwerk aufbauende »rote« Physiologie.

In der Definition der Ökologie als der *Wissenschaft vom Kampf ums Dasein* (Cooper 2003: »the science of the struggle for existence«[224]) kommt die begrenzte Eignung der Ökologie für die wissenschaftliche Fundierung einer harmonischen Weltanschauung

zum Ausdruck. Deutlich wird in dieser Formel die Auffassung, dass der Gegenstand der Ökologie organisierte Systeme sind, die selbst wiederum aus organisierten und auf ihr Überleben ausgerichteten Untereinheiten bestehen. Mit dieser Bezeichnung wird betont, dass nicht nur die Symbiose, sondern auch die Konkurrenz unter den Organismen konstitutive Momente von ökologischen Systemen sind (wie dies bereits Haeckel in seinen ersten Definitionen der Ökologie herausstreicht; vgl. Tab. 198). Dieser Bezug der wissenschaftlichen Ökologie zu den Konzepten ›Kampf‹ und ›Konkurrenz‹ markiert genau den Unterschied zur weltanschaulichen Inanspruchnahme der Ökologie, denn, wie L. Trepl 1987 bemerkt: »Im ›ökologischen Weltbild‹ kommt der Kampf ums Dasein eigentlich gar nicht vor«.[225]

Einiges spricht dafür, die naturhistorische Herkunft der Ökologie als Grund für ihre Inanspruchnahme als »Leitwissenschaft« anzusehen.[226] Aus ihren naturhistorischen Quellen stammt auch die stark idiografische Färbung mancher Bereiche der Ökologie, d.h. ihr Abzielen nicht auf allgemeine Gesetze, sondern individuelle Verhältnisse. Ein Grund für die Attraktivität der Ökologie liegt daneben in ihrer Wahrnehmung als einer Wissenschaft des Lebens auf globaler Ebene. Nicht die partikularen Verhältnisse einzelner Organismen, sondern ihre Wechselseitigkeit und ihr Zusammenwirken in höher geordneten Systemen, letztlich auf planetarer Ebene, bilden ihren Untersuchungsgegenstand.

Biozönotische und funktionelle Ordnung

Als eine gegenüber der Physiologie distinkte Teildisziplin der Biologie kann die Ökologie gerade deshalb angesehen werden, weil sie die Organisation von bereits organisierten und auf ihre Selbsterhaltung hin stabilisierten Einheiten untersucht. Würde sich die Ökologie in einer funktionalen Beurteilung des positiven gegenseitigen Verhältnisses von Organismen zueinander erschöpfen, dann würde sie lediglich als eine andere Physiologie verstanden, die das im Großen untersucht, was die Physiologie im Kleinen zum Gegenstand hat. Weil die Komponenten ökologischer Systeme, die Organismen, aber durch weitgehende Autonomie und interne Stabilisierung gekennzeichnet sind, ist ihre Wechselseitigkeit durch Phänomene ausgezeichnet, die über eine synergistische Wechselwirkung hinausgehen, nämlich gegenseitige Konkurrenz und Ausbeutung. Konkurrenz und Ausbeutung zwischen organisierten Systemen unterscheiden ökologische Beziehungen grundsätzlich von physiologischen. Anders als die Wechselwirkung der Organe in einem Organismus erschöpft sich die Wechselwirkung von Organismen untereinander daher nicht in ihrer gegenseitigen Organfunktion; d.h. neben dem auch vorhandenen kooperativen Verhältnis steht in der Ökologie immer ein Konkurrenzverhältnis der Organismen untereinander. Ein solches Konkurrenzverhältnis kann auch zwischen den organisierten Einheiten eines Organismus (z.B. den Zellen) bestehen (wie dies W. Roux 1881 mit seiner Übertragung des darwinschen Gedankens des »struggle for existence« auf den »Kampf der Theile im Organismus« behauptet[227]).

Wird die Frage nach Interaktion versus Konkurrenz/Ausbeutung als methodische Unterscheidung verstanden (systembegründende funktionale Beurteilung versus dekomponierende individualistische Perspektive), ließe sich aber auch argumentieren, dass das Verhältnis der Teile in einem Organismus nur soweit Gegenstand der Physiologie (oder Allelologie; ↑Physiologie) ist, als es auf Kooperation beruht. Die Unterscheidung von Physiologie und Ökologie wäre damit eine methodische und keine faktische Frage; sie würde sich an der Perspektive auf einen Gegenstand festmachen, nicht an der Klassifikation von Gegenständen.

Die zentrale Bedeutung der Verhältnisse der Konkurrenz und Ausbeutung für die Ökologie ergibt sich aus der Konstitution von Organismen als offenen Systemen, die ihre Identität nur erhalten können, indem sie *Ressourcen* aus der Umwelt verbrauchen. Bei gemeinsamer Nutzung einer begrenzten Ressource setzt also eine Konkurrenz um diese ein. Neben dem symbiotischen Verhältnis zueinander stehen Organismen in ökologischer Perspektive also immer auch in einem antagonistischen Verhältnis zueinander: Methodisch bildet die Ökologie keine reine Wechselseitigkeitslehre wie die Physiologie (Allelologie), sondern sie behandelt die Wechselseitigkeit von Systemen, die auch ein antagonistisches Verhältnis zueinander haben (und könnte daher ›Agono-Allelologie‹ genannt werden; s.o.).

Aufgrund dieses Unterschieds zwischen dem Mutualismus der Glieder in einem Organismus und dem Antagonismus der Glieder in einer Biozönose konstatiert A. Remane 1950 zwei »Ordnungsformen der lebenden Natur«: auf der einen Seite die »funktionelle Ordnung« des Organismus, der Zelle und der sozialen Organisationen innerhalb einer Organismenart, wie z.B. die Bienen-, Ameisen- und Termitenstaaten; auf der anderen Seite die »biozönotische Ordnung« der Lebensgemeinschaften verschiedener Arten, die durch den »Kampf« der Glieder untereinander bestimmt sei.[228] Die biozönotische Ordnung ist für Re-

mane durch verschiedene Eigenarten gekennzeichnet: In ihr liege keine systeminterne Bildung der Teile, sondern »eine Komposition fertiger Teile« vor[229]; die Individuen seien nicht an das einzelne System gebunden, sondern »zum Austausch innerhalb der Systeme fähig«[230], und sie stelle keine »Funktionskette«, sondern eine »Abhängigkeitskette« dar[231], weil die Teile nur jeweils im Sinne des Erhalts von sich selbst und nicht vom Gesamtsystem wirkten. Auch in der Art der Regulation unterscheiden sich nach Remane die funktionellen und biozönotischen Ordnungen. Während in dem Organismus die Regulation »an bestehende Regulationsfunktionen geknüpft« sei[232], könne in der Biozönose »nur die Quantität der Teile (Arten) reguliert werden«[233], so dass eine fortbestehende Koexistenz auf dem Prinzip des »Kampfs ums Dasein« aufbaue und allein »durch die gegenseitige Kompensation von Vermehrung und Vernichtung« ermöglicht werde[234]. In der zeitgenössischen deutschsprachigen Tierökologie werden Remanes Vorstellungen zustimmend aufgenommen[235], danach weitgehend vergessen. H.-W. Koepcke sieht die funktionelle Ordnung 1974 durch ein »Miteinander« und »Füreinander« charakterisiert, die biozönotische dagegen durch ein »Gegeneinander«, »Nebeneinander« und »Durcheinander«.[236]

Auch die Physiologie eines mehrzelligen Organismus kann als Organisationslehre zweiter Ordnung betrachtet werden, weil auch in ihr eine Organisation von schon in sich organisierten Einheiten, den Zellen, thematisch ist. Der Unterschied zwischen Mehrzeller-Physiologie und Ökologie folgt daraus, dass die Ökologie es mit räumlich zerstreuten, nicht kompakt-gestalthaften und sich nicht reproduzierenden Systemen zu tun hat, in denen aufgrund dieser fehlenden morphologischen Zusammenfassung eine weitgehende Autonomie der Komponenten besteht. Die Konkurrenz zwischen Zellen und Zelllinien im Organismus, die auch möglich ist[237], wird durch ihre ausgeprägte Interdependenz und Mechanismen der Selektion minimiert: Jede einseitige Ausbeutung des Organismus durch seine Teile wirkt unmittelbar auf die Teile selbst zurück, denn jeder Teil erleidet selbst Nachteile, weil alle gemeinsam eine Schicksalsgemeinschaft bilden. Wichtigster Faktor für die Verbindung ist die Unmöglichkeit der Teile, sich unabhängig von den anderen fortpflanzen zu können. Die nur in der Kooperation mögliche Fortpflanzung ist so das Bindeglied, das die organisierten Teile des Organismus aneinander kettet.

Eine der Fortpflanzung analoge Einrichtung findet sich in der ökologischen Beziehung der Organismen

funktionelle Ordnung	**Kriterium**	**biozönotische Ordnung**
unmittelbarer räumlicher Zusammenschluss der Teile in einer morphologischen Einheit	*räumlicher Zusammenhalt*	kein unmittelbarer räumlicher Zusammenhalt der Teile
durchgehende Kooperation	*Verhältnis der Teile zueinander*	Kooperation und Konkurrenz
kein Verlassen des Systems möglich	*Opportunismus der Teile: Systemwechsel*	Lokomotion bis zum Verlassen des Systems möglich
Reproduktion der Teile ist an die Reproduktion des Gesamtsystems gekoppelt	*Reproduktion der Teile*	aufgrund des Systemwechsels ist die Reproduktion der Teile von der Reproduktion des Gesamtsystems entkoppelt
das System verfügt über spezifische Einrichtungen der Regulation und Integration (wie ein Hormon- oder Nervensysem)	*Regulation und Integration*	Einrichtungen der zentralen Regulation und Integration liegen nicht notwendigerweise vor
Variation und differenzielle Reproduktion bedingt eine Selektion zwischen den Systemen, die zu einer Konkurrenz der Systeme um Reproduktion führt	*Selektion*	Aufgrund fehlender Reproduktionsmechanismen besteht keine Selektion zwischen Systemen

Tab. 204. Unterschiede der funktionellen und biozönotischen Ordnung der lebenden Natur.

zueinander nicht. Wegen des verbreiteten ökologischen Opportunismus können sich viele Organismen nicht nur in einem System fortpflanzen, sondern sie wandern zwischen verschiedenen Systemen. Dieses opportunistische Verhalten der Organismen, ihr systemübergreifendes Wandervermögen, verhindert eine dauerhafte Abgeschlossenheit von Ökosystemen. Für die Organismen macht es ihr Opportunismus möglich, dass es eine auch über Generationen hinweg erfolgreiche, und damit über Selektion stabilisierte Strategie sein kann, die Ressourcen eines Systems einseitig auszubeuten. Organismen sind daher nicht in dem Maße an ihr ökologisches System gebunden wie die Zellen an ihren Organismus gekettet sind. Letztlich liegt damit in der durch ihre Mobilität ermöglichten Flexibilität der Organismen der Grund dafür, dass sie in Konkurrenz zueinander stehen können und keine harmonische Ganzheit bilden müssen, wie sie im Organismus gegeben ist.

In einem Organismus wirkt jedes nicht-kooperative, ausbeuterische Verhalten eines Teils (als Typ), vermittelt über Selektion, negativ auf diesen Teil selbst zurück; in einem Ökosystem kann sich dagegen ein Organismus (als Typ), der ein ausbeuterisches, systemschädigendes Verhalten zeigt, ebenfalls über Selektion vermittelt, den negativen Rückwirkungen auf sich selbst entziehen, indem er das System verlässt.

Der Grund für die Verbreitung der bis zur Zerstörung reichenden Ausbeutung des Systems durch seine Komponenten im Falle von Ökosystemen im Gegensatz zur physiologischen Situation ist letztlich darin zu sehen, dass Ökosysteme Organisationen darstellen, die keiner Selektion unterliegen, die also nicht im Hinblick auf ihre Regulation und Reproduktion optimiert sind. Ökosysteme sind in vielen Fällen offenbar nicht wie Organismen integriert und reguliert – oder vorsichtiger formuliert: konzeptionell wird darauf verzichtet, die Regulation zu einem notwendigen Kriterium für das Vorliegen eines ↑Ökosystems zu machen. Das Fehlen dieser Regulation ist wahrscheinlich ein kontingentes Faktum des Lebens auf der Erde – das sich in erdgeschichtlichen Zeithorizonten aber noch ändern kann.

Die terminologische Konsequenz daraus könnte folgende sein: Nur organisierte Systeme, die zugleich einer solchen Selektion unterliegen, dass sie als Ganze auf ihre Selbsterhaltung hin reguliert sind und als Ganze ihre Reproduktion optimieren, werden als ›Organismen‹ bezeichnet. Ökosysteme sind dagegen Systeme, die zwar organisiert sind, zwischen denen aber keine starke Selektion etabliert ist, die eine autonome Reproduktion und einen Systemwechsel ihrer Teile verhindert. Ökosysteme können daher nicht durch ihre Regulation als Ganze bestimmt werden, sondern müssen sowohl durch die Kooperation wie die Konkurrenz zwischen ihren Teilen charakterisiert werden.

Ein älterer Versuch zur Differenzierung zwischen physiologischen und ökologischen Systemen geht davon aus, dass die Systeme, die in der Ökologie als Organisationen bestimmt werden, keine räumliche Geschlossenheit in einem lückenlosen Körper aufweisen. Im Gegensatz zum »Verbundgefüge« der Teile eines organischen Körpers können die körperlich nicht vereinigten Gefüge von Lebewesen, zwischen denen ökologische Wechselwirkungen bestehen, mit R. Wolterecks Begriff als *Verteilgefüge* bezeichnet werden.[238] Denn die Komponenten dieser Systeme, die Organismen, verfügen über eine Art von Mobilität, Flexibilität und Opportunismus, die keine strenge Bindung an einzelne Systeme voraussetzt. Die Ökologie kann demzufolge als die Organisationslehre von räumlich zerstreuten Systemen, von Systemen, deren Elemente keine dauernde Kontiguität aufweisen und die damit keine Gestalteinheiten bilden, bestimmt werden.

Hinsichtlich der Integration und Regulation könnte damit auch ein Kontinuum zwischen Organismen und Ökosystemen angenommen werden. Die Integration des Systems könnte z.B. mittels V.N. Beklemishevs Konzept des »Grads der Mutualität« gemessen werden: Ein System tendiert umso mehr zur Form eines Organismus, je stärker seine Teile ihre Individualität aufgeben und ihre Tätigkeit und Erhaltung der Erhaltung des Systems unterordnen (↑Organismus: »Organismizität«; Abb. 357).[239]

Autökologie, Synökologie und Demökologie

Die Unterscheidung von Aut- und Synökologie ist abgeleitet von der Gliederung der Pflanzengeografie in aut- und synökologische, die C. Schröter 1902 einführt.[240] Die Synökologie betrifft nach Schröter die »Oekologie der Pflanzengesellschaften«; die autökologische Pflanzengeografie hat es dagegen mit der »Oekologie der einzelnen Spezies« zu tun.[241] Schröter trennt mit seiner terminologischen Gegenüberstellung von Autökologie und Synökologie die beiden Hinsichten, die von Haeckel im Begriff der Ökologie vereint wurden: das Studium der Beziehungen des Organismus zu seiner Umwelt und der Wechselbeziehungen der Organismen verschiedener Arten zueinander (s.o.).

Zur Bezeichnung einer dritten grundlegenden ökologischen Disziplin führt F. Schwerdtfeger 1963 den

Terminus *Demökologie* ein.[242] Das Bezugsobjekt der Autökologie ist nach Schwerdtfeger der Organismus, das der Synökologie das »heterotypische Organismenkollektiv« und das der Demökologie das »homotypische Organismenkollektiv (Population)«.[243] Die Ökologie von Arten heißt auch mit einem Terminus, den G. Turesson 1923 prägt, *Genökologie* (»genecology«).[244]

Eine ähnlich gelagerte Unterscheidung führt C.C. Adams 1913 ein, indem er zwischen *Individualökologie* (»individual ecology«), *Aggregatökologie* (»aggregate ecology«) und *Assoziationsökologie* (»associate ecology«) unterscheidet.[245] Ein ökologisches Aggregat besteht nach Adams aus Organismen, die zur gleichen Verwandtschaftsgruppe gehören, z.B. den Angehörigen einer Familie; eine ökologische Assoziation setzt sich dagegen aus Organismen verschiedener taxonomischer Einheiten zusammen, die den gleichen Lebensraum bewohnen.

Das Konzept der Autökologie wird 1979 von W. Schwenke vehement abgelehnt, weil es seiner Meinung nach keine eigene Wissenschaft der Umweltbeziehung in der Biologie geben kann: »Die aus dem Zusammenhang gerissenen, den Umwelteinfluß betreffenden Fragen aus allen Disziplinen der Zoologie ergeben, nebeneinandergestellt, noch keine eigene Disziplin«.[246] Schwenke fordert daher die »Auflösung« des Begriffs ›Autökologie‹. Eine Lehre des Umweltbezugs von Organismen hat nach Schwenke keine methodische und systematische Kohärenz. Andere Autoren, wie U. Lundberg, stimmen Schwenke darin zu.[247] Es kann aber auch dafür argumentiert werden, die ↑Ethologie als die umfassende Lehre von der Beziehung des Organismus zu seiner Umwelt zu verstehen (wie dies z.B. bei G. Tembrock oder auch Lundberg der Fall ist). Dass es in der Ethologie zentral um das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt geht, machen bereits die obersten Titel deutlich, mit denen die Ethologen die Verhaltensweisen von Organismen in ein System bringen: Nahrungssuche und -aufnahme, Schutzverhalten, Partnersuche und Paarung sowie Brutpflege (↑Verhalten: Tab. 300). Aufgrund ihrer Ausrichtung auf den Umweltbezug des einzelnen Organismus weist die Autökologie also zumindest erhebliche Überschneidungen mit der Ethologie auf.

Fragwürdig ist es auch, die Demökologie als eine Teildisziplin der Ökologie aufzufassen. Denn einiges spricht dafür, die Populationsbiologie nicht vollständig der Ökologie unterzuordnen (↑Population). Im Gegensatz zur Synökologie, der eigentlichen Ökologie, beschränkt sich die Populationsbiologie auf die Thematisierung der Population nur einer Art: ihre Struktur und Dynamik, gemessen als Individuendichte, räumliche Verteilung, Merkmalsverteilung der Individuen (z.B. Alter, Geschlecht, Gesundheitszustand), Wachstum etc. Sie zielt damit nicht unmittelbar auf die Untersuchung interspezifischer Systeme von sich wechselseitig bedingenden Organismen – dem eigentlichen Gegenstand der Ökologie.[248]

Mesologie

Der Terminus ›Mesologie‹ zur Bezeichnung der Lehre vom Umweltverhältnis der Organismen wird 1860 von L.-A. Bertillon eingeführt (abgeleitet von ›μέσον‹ »Mitte, Mittelpunkt, Abstand«; Bertillon übersetzt es als »Milieu«).[249] Bertillon bestimmt die Mesologie als ›Umweltwissenschaft‹: »Science des milieux, ou science qui a pour objet la connaissance des rapports qui relient les êtres vivants aux milieux dans lesquels ils sont plongés«.[250] Den Ausdruck ***Umweltwissenschaft*** führt C. Robin 1849 ein und koordiniert die damit bezeichnete Teildisziplin der Biologie mit der Anatomie und Physiologie (»l'anatomie, la science des milieux et la physiologie«).[251]. Besonders die wechselseitigen Einflüsse (»influences réciproques«) von Organismus und Umwelt und die daraus resultierenden Modifikationen des Organismus (und der Umwelt) bilden nach Bertillon den Gegenstand der Mesologie.[252] Die Mesologie steht auch in der Einteilung Bertillons als dritte Grundlagendisziplin der Biologie neben Anatomie und Physiologie.[253] Bertillon weitet die Mesologie auch in Richtung der Soziologie und Pädagogik aus, insofern diese sich mit der Beeinflussung und Veränderung des Menschen durch seine Umwelt befassen. Im Gegensatz zur Ökologie steht im Mittelpunkt der Mesologie im Sinne Bertillons die Untersuchung des einzelnen Organismus in seiner Beeinflussung durch die Umwelt; die Organisation von Organismen verschiedener Arten zu ↑Ökosystemen spielt dagegen eine geringe Rolle.

Der Terminus ›Mesologie‹ kann sich insgesamt nicht durchsetzen und wird im 20. Jahrhundert kaum verwendet. ›Umweltwissenschaft‹ ist dagegen seit den späten 1950er Jahren ein weitgehend synonym zu ›Ökologie‹ gebrauchter Ausdruck (engl. Major 1958: »environmental science«[254]). Besonders Fragen des Managements der (vom Menschen veränderten) Umwelt und des Umweltschutzes (↑Bioethik) werden seit den 1970er Jahren unter dem Titel der Umweltwissenschaft(en) diskutiert.[255]

Als alternative Bezeichnung findet sich seit den 1940er Jahren auch der Terminus *Umweltforschung* (Eidmann 1941).[256] Der Ausdruck *Umweltlehre*, den J. von Uexküll 1937 verwendet, ist dagegen mit des-

sen spezifischem Verständnis des Umweltbegriffs verbunden (↑Umwelt).[257]

Ökophysiologie** und **Ökomorphologie

Die Behandlung physiologischer Fragestellungen vor einem ökologischen Hintergrund wird seit Mitte des 20. Jahrhunderts ›Ökophysiologie‹ genannt (franz. Chauvin 1949: »ecophysiologie«).[258] Bereits Ende des 19. Jahrhunderts erscheint die Bezeichnung *ökologische Physiologie* (MacMillan: »ecological physiology«: »that branch of biological science which treats of the adaptations of bodily or organic functions to outward forces«).[259] Botaniker verfolgen ökophysiologische Fragen seit dem 19. Jahrhundert, indem sie die Abhängigkeit des Pflanzenwachstums von den Standortbedingungen, insbesondere den Faktoren Feuchtigkeit, Temperatur und Licht untersuchen. Genaue Messungen dieser Faktoren setzen mit den Arbeiten von F.E. Clements, J. Wiesner und G. Kraus zu Beginn des 20. Jahrhunderts ein.[260] Später ist es v.a. der Wasserhaushalt, der im Zentrum ökophysiologischer Studien von Botanikern steht.[261] Von ihnen werden – ebenso wie von Ökophysiologen im Bereich der Zoologie, bei denen sich der Ausdruck allerdings erst Mitte der 1980er Jahren etabliert[262] – die spezifischen Anpassungserscheinungen der Organismen an ihren Lebensraum untersucht.

Eine ähnliche Wortgeschichte weist der Ausdruck ***Ökomorphologie*** auf. Er erscheint Mitte des 20. Jahrhunderts zuerst im Französischen, allerdings im Rahmen von botanischen Untersuchungen (Homès et al. 1951: »Ecomorphologie«).[263] Bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts ist aber die Formulierung *ökologische Morphologie* in Gebrauch (MacMillan 1898: »ecological morphology«[264]). Der Pflanzengeograf A. Engler bemerkt 1899: »Die ökologische Morphologie, Anatomie und Pflanzengeographie […] hat zu zeigen, wie die ganze Organisation einer Pflanze gewissermassen den Stempel der sie beherrschenden Faktoren zur Schau trägt«.[265] C. J. van der Klaauw sieht die Aufgabe der ökologischen Morphologie 1948 in der Untersuchung des Verhältnisses zwischen der Gestalt von Organismen und ihrer Umwelt: »Closely connecetd with functional morphology, ecological morphology occupies itself with the connection between the shape of the animal in its entirety and its surroundings, the latter to be taken in its widest sense. For the greater part these questions are connected with the animal's way of living and the function of its organs in the surroundings in which it lives«.[266]

Nachweise

1 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 238; vgl. II, 236; Uschmann, G. (1970). Opredelenie Ernstom Haeckelem ponjatija „Ekologija" [russ.]. In: Očerki po istorii ekologii.
2 Vgl. Oehser, P.H. (1959). The word "ecology". Science 129, 992.
3 Vgl. Harding, W. (1965). Thoreau and "ecology": correction. Science 149, 707; McIntosh, R.P. (1975). "Ecology": a clarification. Science 188, 1258.
4 Vgl. Bessey, C.E. et al. (1902). Science 15, 593-594; 747-749; 792-793; 971-976; 993.
5 Nachweise für Tab. 198: Haeckel (1866): I, 8; II, 236; 286; ders. (1868/70). Natürliche Schöpfungs-Geschichte: 645; ders. (1870). Ueber Entwickelungsgang und Aufgabe der Zoologie. Jenaische Z. Med. Naturwiss. 5, 353-370: 365.
6 Haeckel (1866): II, 234f.
7 a.a.O.: I, 154.
8 a.a.O.: II, 191ff.; 236.
9 Vgl. Cooper, G. (2003). The Science of the Struggle for Existence: 6.
10 Reiter, H. (1885). Die Consolidation der Physiognomik als Versuch einer Oekologie der Gewächse.
11 Adams, C.C. (1913). Guide to the Study of Animal Ecology.
12 Vgl. auch: Jordan, D.S. & Kellogg, V.L. (1901). Animal Life. A First Book of Zoology.
13 Hutchinson, G.E. (1948). Circular causal systems in ecology. Ann. New York Acad. Sci. 50, 221-246: 222.
14 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 184.
15 Dilthey, W. (1883). Einleitung in die Geisteswissenschaften. Versuch einer Grundlegung für das Studium der Gesellschaft und der Geschichte (Gesammelte Schriften, Bd. 1, Stuttgart 1979): 50.
16 Simmel, G. (1906/12). Die Religion (Gesamtausgabe, Bd. 10, Frankfurt/M., 1995, 39-118): 78.
17 Simmel, G. (1908). Soziologie. Untersuchungen über die Formen der Vergesellschaftung (Gesamtausgabe, Bd. 11, Frankfurt/M. 1992): 18; vgl. ders. (1917). Grundfragen der Soziologie. Individuum und Gesellschaft (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 59-149): 70.
18 Nachweise für Tab. 199: Drude, O. (1906). The position of ecology in modern science. In: Rogers, H.J. (ed.). [International] Congress of Arts and Science St. Louis 1904, vol 5, 179-190: 186; Shelford, V.E. (1913). Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology (Chicago 1937): 1; Elton, C. (1927). Animal Ecology: 1; Hesse, R. (1927). Die Ökologie der Tiere, ihre Wege und Ziele. Naturwiss. 15, 942-946: 944; Shelford, V.E. (1929). Laboratory and Field Ecology: 2; Thienemann, A. (1939). Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. Arch. Hydrobiol. 35, 267-285: 279; Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 1; Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. Stud. Gen. 10, 112-144: 124; Andrewartha, H.G. (1961). Introduction to

the Study of Animal Populations: 10; Odum, E.P. (1962). Relationship between structure and function in the ecosystem. Japanese Journal of Ecology 12, 108-118: 108; Odum, E.P. (1964). The new ecology. BioScience 14, 14-16: 15; Krebs, C.J. (1972). Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance: 4; Pianka, E.R. (1973). Evolutionary Ecology: 3; Ricklefs, (1973). Ecology: 11; McNaughton, S.J. & Wolf, L.L. (1973). General Ecology: 4; Larcher, W. (1973). Ökologie der Pflanzen: 5; Likens, G.E. (1992). The Ecosystem Approach. Its Use and Abuse: 8; Cooper (2003): 4.

19 Haeckel, E. (1890). Plankton-Studien. Jena. Z. Naturwiss. 25, 232-336: 250.

20 Haeckel. E. (1874/1903). Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen, 2 Bde.: I, 100 (noch nicht in der vierten Auflage von 1891!).

21 Burdon-Sanderson, J.S. (1893). Inaugural address. Nature 48, 464-472: 465.

22 Vgl. Cittadino, E. (1980). Ecology and the professionalization of botany in America, 1890-1905. Stud. Hist. Biol. 4, 171-198; McIntosh, R.P. (1983). Pioneer support for ecology. BioScience 33, 107-112.

23 Adams, C.C. (1917). The new natural history – ecology. Amer. Mus. J. 7, 491-494; Elton, C. (1927). Animal Ecology.

24 Vgl. McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 4.

25 Peters, R.H. (1980). From natural history to ecology. Persp. Biol. Med. 23, 191-203; ders. (1991). A Critique for Ecology: 53.

26 Löther, R. (1972). Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie: 49f.

27 Vgl. McIntosh (1985): 9ff.; Acot, P. (1988). Histoire de l'écologie: 9ff.

28 Schramm, E. (1983). Gleichgewicht (Ökologie). Arch. Gesch. Naturwiss. 7, 355-358: 355.

29 Voorhees, D.W. (ed.) (1983). Concise Dictionary of American History: 317.

30 Acot (1988): 48.

31 Limoges, C. (1971). Economie de la nature et idéologie juridique chez Linné. Proc. XIII. Int. Congr. Hist. Sci. 9, 25-30; Oldroyd, D.R. (1980). Darwinian Impacts.

32 Haeckel, E. (1868/70). Natürliche Schöpfungs-Geschichte: 645.

33 Hutchinson, G.E. (1965). The Ecological Theatre and the Evolutionary Play.

34 Stauffer, R.C. (1957). Haeckel, Darwin, and ecology. Quart. Rev. Biol. 32, 138-144; Mason, H.L. & Langenheim, J.H. (1961). Natural selection as an ecological concept. Ecology 42, 158-165; Harper, J.L. (1967). A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. 55, 247-270.

35 Acot (1988): 17.

36 Vgl. Preus, A. (1997). Some ancient ecological myths and metaphors. In: Robinson, T.M. & Westra, L. (eds.). The Greeks and the Environment, 11-18; McGowan Tress, D. (1997). The philosophical genesis of ecology and environmentalism. In: ebd., 33-42; Westra, L. (1997). Aristotelian roots of ecology: causality, complex systems theory, and integrity. In: ebd., 83-98; DeMarco, C.W. (1997). The greening of Aristotle. In: ebd., 99-119; Pietarinen, J. (2004). Plato on diversity and stability in nature. In: Oksanen, M. & Pietarinen, J. (eds.) Philosophy and Biodiversity, 85-100.

37 Vgl. Ross Kiester, A. (1980). Natural kinds, natural history and ecology. Synthese 43, 331-342.

38 Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie. Vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart: 72ff.

39 Glacken, C.J. (1967). Traces on the Rhodian Shore: 423.

40 Anaximander (Diels/Kranz) 12A9; nach Simplikios, zu Aristoteles' Physik 24, 17; Übers. nach: Jaeger, W. (1953). Die Theologie der milesischen Naturphilosophie (in: Gadamer, H.-G. (Hg.). Um die Begriffswelt der Vorsokratiker, Darmstadt 1968, 49-87): 82.

41 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B62; Übers. nach Jaeger (1953): 84; vgl. Meyer-Abich, K.M. (1997). Praktische Naturphilosophie. Erinnerung an einen vergessenen Traum: 220ff.; Ziegler, S. (2001). Götter gegenüber Menschen: Heraklits Fragment 62. In: Schmidt, M.G. & Bisang, W. (Hg.). Philologica et linguistica. Historia, pluralitas, universitas, 512-528.

42 Seneca, Naturales quaestiones (Darmstadt 1995): 190 (III, 10, 3).

43 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt. Die Oeconomie der Natur, in: Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, hg. v. E.J.T. Hoepfner, Leipzig 1777, Bd. 2, 1-56): 56.

44 Theophrast, Historia plantarum II, 2.8.

45 Bodenheimer, F.S. (1954). Aristotle, the father of animal ecology. In: Homenaje a Millas-Vallicrosa, vol. 1, 165-182.

46 Hughes, J.D. (1979). Ecology in ancient Greece. Inquiry 18, 115-125: 122.

47 Acot, P. (1988). Histoire de l'écologie: 12f.

48 Ficino, M. (1469). De amore (dt. Über die Liebe oder Platons Gastmahl, hg. v. P.R. Blum, Hamburg 1984): 242-244 (81r-82r).

49 Spinoza, B. (1665). [Brief an Heinrich Oldenburg vom 20. November 1665] (Opera, Bd. 4, hg. C. Gebhardt, Heidelberg 1925): 173 (32. Brief); vgl. Cheung, T. (2004). Die Ordnung des Organischen. Zur Begriffsgeschichte organismischer Einheit bei Charles Bonnet, Spinoza und Leibniz. Arch. Begriffsgesch. 46, 87-108: 97.

50 Shaftesbury, Third Earl of (A.A. Cooper) (1699/1711). An Inquiry Concerning Virtue, or Merit (Standard Edition. Complete Works, Selected Letters and Posthumous Writings, vol. II. 2, Moral and Political Philosophy, Stuttgart-Bad Cannstatt 1984): 48.

51 a.a.O.: 50.

52 ebd.

53 Vgl. Strube, I. (1960). Die Phlogistontheorie Georg Ernst Stahls (1659-1734) in ihrer historischen Bedeutung. NTM Z. Gesch. Naturwiss. Technik Medizin 1, 27-51: 44; Teich, M. (1982). Circulation, transformation, conservation of matter and the balancing of the biological world in the eighteenth century. In: Montalenti, G. & Rossi, P. (eds.). Lazzaro Spallanzani e la Biologia del Settecento, 363-380: 364; Schramm, E. (1997). Im Namen des Kreislaufs. Ideen-

geschichte der Modelle vom ökologischen Kreislauf: 164.
54 Bourguet, L. (1729). Lettres philosophiques sur la formation des sels et des crystaux et sur la génération & le méchanisme organique des plantes et des animaux: 165.
55 Vgl. Schramm, E. (Hg.) (1984). Ökologie-Lesebuch. Ausgewählte Texte zur Entwicklung ökologischen Denkens: 30; ders. (1983). Gleichgewicht (Ökologie). Arch. Gesch. Naturwiss. 7, 355-358.
56 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (lat. in: Ammoenitates academicae, Bd. 2, 3. Aufl (1787), 2-58; dt. Die Oeconomie der Natur, in: Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, hg. v. E.J.T. Hoepfner, Leipzig 1777, Bd. 2, 1-56).
57 Linné (1749; dt. 1777): 1.
58 Digby, K. (1658). A late discourse made in a solemne assembly […] touching the cure of wounds by the powder of sympathy (Übers. aus Französ. von R. White): 53; vgl. Kircher, A. (1667). Magneticum naturæ regnum: […] qua occultæ prodigiosarum quarundam motionum vires & proprietates, quæ in triplici naturæ oeconomia nonnullis in corporibus noviter detectis observantur […]; Cosmius, H. (1687). Magna naturae oeconomia; vgl. Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. Quart. Rev. Biol. 48, 322-350: 335; Schramm, E. (1985). Naturhaushalt. Arch. Gesch. Naturwiss. 13, 649-652.
59 Ménuret (1765). Oeconomie animale. In: Diderot, D. & d'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 11, 361; Flemyng, M. (1759). An Introduction to Physiology, Being a Course of Lectures upon the Most Important Parts of the Animal Oeconomy.
60 Linné (1749; dt. 1777): 1f. (1749, lat. 1787): 2f.; vgl. Egerton (1973): 336.
61 Vgl. Schramm (1997): 149.
62 Linné, C. von (1749). Pan suecicus; ders. (1758). Pandora insectorum.
63 Pulteney, R. (1781). A General View of the Writings of Linnaeus: 318.
64 Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 12f.; vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 47f.
65 Bruckner (1768): 133.
66 Darwin, C. (1856-58). [Manuscript 10.2] (Chap. 6 »On Natural Selection«), fol. 11; 34; vgl. Stauffer, R.C. (1960). Ecology in the long manuscript version of Darwin's Origin of Species and Linnaeus' Oeconomy of Nature. Proc. Amer. Philos. Soc. 104, 235-241: 237.
67 Bonnet, C. de (1745). Traité d'insectologie (Œuvres, Bd. 1, Neuchâtel 1779): xlvii.
68 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 283.
69 a.a.O.: I, 286.
70 a.a.O.: I, 290.
71 a.a.O.: I, 93 (I, 7).
72 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion. (Philosophical Works, vol. II, London 1874, 375-468): 416.
73 Rousseau, J.-J. (1762). Émile ou de l'éducation (Œuvres complètes, Bd. 4, Paris 1969, 245-877): 580.
74 Vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy: 37.
75 a.a.O.: 41.
76 a.a.O.: 30.
77 Stöhr, A. (1909). Der Begriff des Lebens: 332.
78 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. 5, 165-485): 427.
79 Kant, I., Opus postumum (AA, Bde. XXI und XXII): XXII, 505.
80 a.a.O.: XXI, 566.
81 a.a.O.: XXII, 534.
82 a.a.O.: XXII, 505; vgl. Düsing, K. (1968). Die Teleologie in Kants Weltbegriff: 158f.
83 a.a.O.: XXII, 506; vgl. XXI, 566.
84 a.a.O.: XXII, 300.
85 a.a.O.: XXII, 549; vgl. XXI, 570.
86 Kant (1790): 427.
87 Kant, Opus postumum: XXI, 196; vgl. 215; XXII, 276; Heimsoeth, H. (1940-41). Kants Philosophie des Organischen in den letzten Systementwürfen. Bl. deutsche Philos. 14, 81-108: 102ff.
88 Blumenbach, J.F. (1779). Handbuch der Naturgeschichte: 14.
89 Forster, G. (1781). Ein Blick in das Ganze der Natur (Werke in vier Bänden, hg. v. G. Steiner, Bd. 2, Frankfurt/M. 1969, 9-32): 21.
90 a.a.O.: 22.
91 Priestley, J. (1772). On different kinds of air. Philos. Trans. Roy. Soc. London 62, 147-264: 193.
92 Lavoisier, A.L. de (1792). Prix proposé par l'académie des sciences pour l'anné 1794 (Œuvres, Bd. VI, ed. É. Grimaux, Paris 1893, 33-38): 33.
93 a.a.O.: 34.
94 ebd.
95 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mor (Genève 1962): 46.
96 Moleschott, J. (1852). Der Kreislauf des Lebens. Physiologische Antworten auf Liebig's Chemische Briefe: 104.
97 Liebig, J. von (1840/43). Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie: 237.
98 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 230.
99 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 135.
100 Lyon, J. & Sloan, P.R. (ed.) (1981). From Natural History to the History of Nature. Readings from Buffon and his Critics.
101 Cannon, S.F. (1978). Science in Culture. The Early Victorian Period: 105.
102 Reiter, H. (1885). Die Consolidation der Physiognomik als Versuch einer Oekologie der Gewächse: 5.
103 Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 123.
104 Worster, D. (1977/94). Nature's Economy: 198.
105 Drude, O. (1890). Handbuch der Pflanzengeographie; vgl. Moss, C.E. (1910). The fundamental units of vegetation: historical development of the concepts of plant association and the plant formation. New Phytol. 9, 18-53: 31.
106 Schimper, O. (1898). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage.

107 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896).
108 Zur Wortform vergleiche bereits: Cowles, H.C. (1909). Review "Ecology of Plants". Bot. Gaz. 48, 149-152.
109 Merriam, C.H. (1892). The geographical distribution of life in North America, with special reference to the Mammalia. Proc. Biol. Soc. Wash. 7, 1-64.
110 Semper, K.G. (1880). Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, 2 Bde.: I, 33ff.
111 a.a.O.: I, 40.
112 a.a.O.: II, 160.
113 Forbes, S.A. (1887). The lake as a microcosm. Bull. Sci. Assoc. Peoria, Illinois, 77-87.
114 Vgl. McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 65; 74f.
115 Forbes, S.A. (1908). The mid-summer bird life of Illinois: a statistical study. Amer. Nat. 42, 505-519: 507.
116 Forbes, S.A. (1894). Illinois State Laboratory of Natural History, Semi-Annual Report for 1893-94: 24; vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 17.
117 Spencer, H. (1867/99). The Principles of Biology, vol. 2: 398f. (noch nicht in der 1. Aufl.!).
118 a.a.O.: 400f.
119 a.a.O.: 408.
120 Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. Arch. Hydrobiol. Suppl. 2, 483-553: 485; Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwissenschaftl. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 300; ders. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600: 591.
121 Thienemann (1918): 303.
122 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186: 155.
123 Taylor, L.R. & Elliott, J.M. (1981). The first fifty years of the Journal of Animal Ecology. J. Anim. Ecol. 50, 951-971.
124 Hensen, V. (1887). Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen oder Tieren. Ber. Kommiss. wiss. Unters. Deutsch. Meere Kiel 5, 1-108; vgl. Lussenhop, J. (1974). Victor Hensen and the development of sampling methods in ecology. J. Hist. Biol. 7, 319-337.
125 Petersen, C.G.J. (1913). Valuation of the sea, II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. Rep. Danish Biol. Stat. 21, 1-44; ders. (1918). The sea bottom and its production of fish-food. Rep. Danish Biol. Stat. 25, 1-62.
126 Pound, R. & Clements, F.E. (1898). A method of determining the abundance of secondary species. Minnes. Bot. Stud. 2, 19-24.
127 Stephen, A.C. (1933). Studies on the Scottish marine fauna: quantitative distribution of the Echinoderms and the natural faunistic divisions of the North Sea. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 57, 601-616; 777-787: 784.
128 Whittaker, R.H. (1967). Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev. 42, 207-264; McIntosh, R.P. (1967). The continuum concept of vegetation. Bot. Rev. 33, 130-187.
129 Hutchinson, G.E. & Deevey, E.S. Jr. (1949). Ecological studies on populations. Surv. Biol. Progr. 1, 325-359: 327.
130 Dahl, F. (1898). Experimentell-statistische Ethologie. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 8, 121-131.
131 Wasmann, E. (1901). Biologie oder Ethologie? Biol. Centralbl. 21, 391-400.
132 Adams, C. (1917). The new natural history – ecology. Amer. Mus. J. 17, 491-494.
133 Drude, O. (1906). The position of ecology in modern science. In: Rogers, H.J. (ed.). [International] Congress of Arts and Science St. Louis 1904, vol 5, 179-190.
134 Moore, B. (1920). The scope of ecology. Ecology 1, 3-5; vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy 1977/85): 203.
135 Bertalanffy, L. von (1927). Studien über theoretische Biologie. Biolog. Zentralbl. 47, 210-242: 237.
136 Vgl. Cox, D.L. (1979). Charles Elton and the Emergence of Modern Ecology (Diss. Washington Univ., Saint Louis, Missouri).
137 Vgl. Worster (1977/94): 295ff.; McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 91; Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 167.
138 Elton, C. (1927). Animal Ecology: 68.
139 Odum, E. et al. (1964). The new ecology. BioScience 14, 14-16.
140 Scudo, F.M. & Ziegler, J.R. (1978). The Golden Age of Theoretical Ecology, 1923-1940.
141 Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). The Distribution and Abundance of Animals: 411; Peters, R.H. (1991). A Critique for Ecology.
142 Schroeder, H. (1919). Die jährliche Gesamtproduktion der grünen Pflanzendecke auf der Erde. Naturwiss. 7, 8-12.
143 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology.
144 Transeau, E. (1926). The accumulation of energy by plants. Ohio J. Sci. 26, 1-10; vgl. auch schon: Becquerel, E. (1868). La lumiére.
145 Juday, C. (1940). Annual energy budget of an inland lake. Ecology 21, 438-450.
146 Wells, H.G., Huxley, J. & Wells, G.P. (1939). The Science of Life: 961.
147 Vgl. Odum, E.P. (1968). Energy flow in ecosystems: a historical review. Amer. Zool. 8, 11-18.
148 Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-417; vgl. Kozlovsky, D.G. (1968). A critical evaluation of the trophic level concept, I. Ecological efficiencies. Ecology 49, 48-60; Cook, R.E. (1977). Raymond Lindeman and the trophic-dynamic concept in ecology. Science 198, 22-26.
149 Hutchinson, G.E. (1942). Addendum. In: Lindeman (1942), 417-418: 417.
150 Odum, E.P. (1953). Fundamentals of Ecology.
151 Smith, F.E. (1967). First Annual Report of the Analysis of Ecosystems; ders. (1968). The International Biological Program and the science of ecology. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 60, 5-11; Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauermann, J. (Hg.) (1986). Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986.
152 Bormann, F.H. & Likens, G.E. (1979). Pattern and

Process in a Forested Ecosystem.

153 Odum, E. et al. (1964). The new ecology. BioScience 14, 14-16: 15; Patten, B.C. (1966). Systems ecology: a course sequence in mathematical ecology. BioScience 16, 593-598; ders. (ed.) (1971-76). Systems Analysis and Simulation in Ecology, 4 vols.; Van Dyne, G.M. (1966). Ecosystems, systems ecology, and systems ecologists (in: Shugart, H.H. & O'Neill, R.V. (eds.) (1979). Systems Ecology, 67-89); Watt, K.E.F. (ed.) (1966). Systems Analysis in Ecology; Jeffers, J.N.R. (1978). An Introduction to Systems Analysis with Ecological Applications.

154 Odum (1964): 15.

155 Watt, K.E.F. (1966). The nature of systems analysis. In: Watt, K.E.F. (ed.). Systems Analysis in Ecology, 1-14: 2.

156 Vgl. Haila, Y. (1982). Hypothetico-deductivism and the competition controversy in ecology. Ann. Zool. Fenn. 19, 255-263; Mentis, M.T. (1988). Hypothetico-deductive and inductive approaches in ecology. Functional Ecology 2, 5-14.

157 MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 17, 373-387; MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). The Theory of Island Biogeography.

158 Simberloff, D. Wilson, EO. (1969). Experimental zoogeography of islands: defaunation and monitoring techniques. Ecology 50, 267-278; Wilson, E.O. & Simberloff, D. (1969). Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. Ecology 50, 278-296.

159 Redfield, A.C. (1958). The inadequacy of experiment in marine biology. In: Buzzati-Traverso, A.A. (ed.). Perspectives in Marine Biology, 17-26: 18.

160 Shelford, V.E. (1929). Laboratory and Field Ecology: 3.

161 Vgl. Diamond, J. (1986). Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. In: Diamond, J. & Case, T.J. (eds.). Community Ecology, 3-22.

162 Vgl. Hairston, N.G. (1989). Ecological Experiments.

163 Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.) (1985). The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics; Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. & Collins, S.L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. Oikos 54, 129-136.

164 Vgl. Simberloff, D. (1980). A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. Synthese 43, 3-39: 13ff.

165 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 6; Huxley, J.S. (1954). The evolutionary process. In: Huxley, J.S., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (eds.). Evolution as a Process, 1-23: 21; Haskell, G. (1955). Man, polyploidy and fruit tree growing in Britain. Evolution 9, 291-301: 291; Orians, G.H. (1962). Natural selection and ecological theory. Amer. Nat. 96, 257-263: 262.

166 Allee et al. (1949): 87; Odum, E.P. (1958). Ecology course at Woods Hole. AIBS Bulletin 8, 36.

167 Allee et al. (1949): 6.

168 a.a.O.: 87.

169 Huxley (1954): 21.

170 May, R. (1974). Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. Science 186, 645-647; ders. (1976). Simple mathematical models with very complicated dynamics. Nature 261, 459-467; ders. (1986). When two and two do not make four: nonlinear phenomena in ecology. Proc. Roy. Soc. London Ser. B 228, 241-266.

171 Vgl. Chesson, P.L. & Case, T.J. (1986). Overview: Nonequilibrium community theories: chance variability, history and coexistence. In: Diamond, J.M. & Case, T.J. (eds.). Community Ecology, 229-239; DeAngelis, D.L. & Waterhouse, J.C. (1987). Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. Ecol. Monogr. 57, 1-21.

172 Vgl. Pickett, S.T.A., Kolasa, J. & Jones, C.G. (1994). Ecological Understanding; Capuccino, N. (1995). Novel approaches to the study of population dynamics. In: Capuccino, N. & Price, P.W. (eds.). Population Dynamics, 3-18.

173 Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. J. Anim. Ecol. 50, 461-471; Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. Oikos 37, 306-312; Hanski, I. & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Biol. J. Linn. Soc. 42, 3-16.

174 Vgl. Watt, K.E.F. (1973). Principles of Environmental Science.

175 Liebig, J. von (1855). Die Grundsätze der Agriculturchemie mit Rücksicht auf die in England angestellten Untersuchungen: 21 (33. Grundsatz).

176 Shelford, V.E. (1911). Physiological animal geography. J. Morphol. 22, 551-618: 598; vgl. ders. (1913). Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region: 303.

177 Merriam, C.H. (1894). Laws of temperature control on the geographic distribution of terrestrial plants and animals. Nat. Geogr. Mag. 6, 229-238.

178 Bergmann, C. (1847). Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. Göttinger Studien 1, 595-708; vgl. Coleman, W. (1979). Bergmann's rule. Animal heat as a biological phenomenon. Stud. Hist. Biol. 3, 67-88.

179 Verhulst, P.-F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Corresp. Math. Phys. Observ. Bruxelles 4, 113-121; Pearl, R. & Reed, C.J. (1920). On the rate of growth of the populations of the United States since 1790 and its mathematical representation. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 6, 275-288.

180 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 112.

181 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology; Volterra, V. (1926). Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113.

182 Semper, C.G. (1880). Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, 2 Tle.: I, 63f.

183 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303; ders. (1939). Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. Arch. Hydrobiol. 35, 267-285: 275.

184 Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence.

185 Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? Amer. Nat. 93, 145-159.
186 Van Valen, L. & Pitelka, F. (1974). Commentary: Intellectual censorship in ecology. Ecology 55, 925-926; vgl. Margalef, R. (1963). On certain unifying principles in ecology. Amer. Nat. 97, 357-374; Levandowsky, M. (1977). A white queen speculation. Quart. Rev. Biol. 52, 383-386.
187 Whittaker, R.H. & Levin, S.A. (1977). The role of mosaic phenomena in natural communities. Theor. Pop. Biol. 12, 117-139.
188 Hagen, J.B. (1989). Research perspectives and the anomalous status of modern ecology. Biol. Philos. 4, 433-455; Peters, R.H. (1991). A Critique for Ecology.
189 Shrader-Frechette, K.S. & McCoy, E.D. (1993). Method in Ecology: 150.
190 Odum, E.P. (1977). The emergence of ecology as a new integrative discipline. Science 195, 1289-1293; McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 4.
191 Carpenter, S.R. et al. (1995). Ecosystem experiments. Science 269, 324-327.
192 Lawton, J.H. (1995). Ecological experiments with model ecosystems. Science 269, 328-331.
193 Shrader-Frechette, K.S. & McCoy, E.D. (1994). Applied ecology and the logic of case studies. Philos. Sci. 61, 228-249.
194 Peters (1991): 81f.; 261f.
195 Hilborn, R. & Stearns, S.C. (1982). On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. Acta Biotheor. 31, 145-164.
196 Platt, J.R. (1964). Strong inference. Science 146, 347-353.
197 Quinn, J.F. & Dunham, A.E. (1983). On hypothesis testing in ecology and evolution. Amer. Nat. 122, 602-617.
198 Hilborn & Stearns (1982).
199 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 198.
200 Hayes, E.C. (1908). Sociology and psychology; sociology and geography. Amer. J. Sociol. 14, 371-407: 395; vgl. [Morris, G.]. Summer meeting, July 1914. J. Ecol. 2, 202-203: 203.
201 Marsh, G.P. (1874). The Earth as Modified by Human Action; Ritchie, J. (1920). The Influence of Man on Animal Life in Scotland.
202 Allee, W.C. (1931). Animal Aggregation. A Study in General Ecology; Adams, C.C. (1935). The relation of general ecology to human ecology. Ecology 16, 316-335.
203 McKenzie, R.D. (1925). The ecological approach to the study of the human community. In: Park, R.E., Burgess, E.W. & McKenzie, R.D. (eds.). The City, 63-79; Anderson, N. & Lindeman, E.C. (1928). Urban Sociology.
204 Wells, H.G., Huxley, J.S. & Wells, G.P. (1934). The Science of Life: 962.
205 Barrow, H.H. (1923). Geography as human ecology. Ann. Assoc. Amer. Geogr. 13, 1-14.
206 Friederichs, K. (1934). Vom Wesen der Ökologie. Sudh. Arch. Gesch. Med. Naturwiss. 27, 277-285: 282.
207 ebd.; vgl. ders. (1937). Ökologie als Wissenschaft von der Natur oder Biologischen Raumforschung.
208 Thienemann, A. (1941). Vom Wesen der Ökologie. Biologia Generalis 15, 312-331: 324; vgl. ders. (1939). Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. Arch. Hydrobiol. 35, 267-285: 279.
209 Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. Stud. Gen. 10, 112-144: 119; vgl. Weber, H. (1941). Zum gegenwärtigen Stand der Allgemeinen Ökologie. Naturwiss. 29, 756-763: 757.
210 Friederichs (1957): 118.
211 Thienemann (1941): 325.
212 Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie: 29.
213 Lindeman, E.C. (1940). Ecology: an instrument for the integration of science and philosophy. Ecol. Monogr. 10, 367-372; Odum, E.P. (1977). The emergence of ecology as a new integrative discipline. Science 195, 1289-1293.
214 Enzensberger, H.M. (1973). Zur Kritik der politischen Ökologie. Kursbuch 33, 1-42: 2.
215 a.a.O.: 21; vgl. Straubinger, J. (2009). Sehnsucht Natur. Ökologisierung des Denkens: 134ff.
216 Cramer, J. & van den Daele, W. (1980). Is ecology an 'alternative' natural science? Synthese 43, 347-375; Böhme, G. (1980). Alternativen der Wissenschaft.
217 Amery, C. (1977). Bekennen Sie sich zu den besten Traditionen des europäischen Katholizismus! An die Deutsche Bischofskonferenz in Fulda. In: Duve, F., Böll, H. & Staeck, K. (Hg.). Briefe zur Verteidigung der Republik, 11-15: 12; Trepl, L. (1983). Ökologie – eine grüne Leitwissenschaft? Über Grenzen und Perspektiven einer modischen Disziplin. Kursbuch 74, 6-27; ders. (1987) Geschichte der Ökologie: 226.
218 Westoby, M. (1997). What does 'ecology' mean? Trends Ecol. Evol. 12, 166.
219 Bolz, N. & Bosshart, D. (1995). Kult-Marketing: 35.
220 Sears, P. (1964). Ecology – a subversive subject. BioScience 14, 11-13.
221 Worster, D. (1977/94). Nature's Economy: 58ff.
222 Leopold, A. (1949). The Land Ethic. In: A Sand County Almanac.
223 Leopold, A. (1949). A Sand County Almanac: xviii.
224 Cooper, G. (2003). The Science of the Struggle for Existence: 4.
225 Trepl (1987): 192.
226 a.a.O.: 27.
227 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus.
228 Remane, A. (1950). Ordnungsformen der lebenden Natur. Stud. Gen. 3, 404-410; ders. (1954). Ordnungsformen in der lebenden Natur. Jahrb. Akad. Wiss. Lit. Mainz 1954, 195-209; vgl. auch ders. (1939). Die Gemeinschaft als Lebensform in der Natur. Kieler Blätter 2, 43-61.
229 Remane (1950): 407.
230 a.a.O.: 408.
231 ebd.
232 a.a.O.: 409.
233 ebd.
234 a.a.O.: 410.
235 Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 26;

Thienemann, A. (1956). Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur: 75f.; Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.: I, 72ff.; Schwerdtfeger, F. (1975). Ökologie der Tiere, Bd. 3. Synökologie. Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften: 196; Tischler, W. (1976/79). Einführung in die Ökologie: 2f.

236 Koepcke (1971-74): II, 1440.

237 Buss, L.W. (1987). The Evolution of Individuality.

238 Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte: 208.

239 Beklemishev, V.N. (1964). Ob ostchikh prinzipakh organisatzii zhizni. Bulletin MOIP, Otdelenije Biologii 69 (2), 22-38; vgl. Levit, G.S. & Krumbein, W.E. (2001). Eine vergessene Seite der Ökologiegeschichte: die Biosphäre als Morphoprozess in der Theorie von V.N. Beklemishev (1890-1962). Verh. Gesch. Theor. Biol. 7, 199-214: 206.

240 Schröter, C. (1902). Die Vegetation des Bodensees, Zweiter Theil: 64f.

241 Vgl. Klaauw, C.J. van der (1936). Zur Aufteilung der Ökologie in Autökologie und Synökologie, im Lichte der Ideen als Grundlage der Systematik der zoologischen Disziplinen. Acta Biotheor. 2, 195-241.

242 Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 13.

243 a.a.O.: 14.

244 Turesson, G. (1923). The scope and impact of genecology. Hereditas 3: 172; vgl. Langlet, O. (1971). Two hundred years of genecology. Taxon 20, 653-722.

245 Adams, C.C. (1913). Guide to the Study of Animal Ecology: 3ff.

246 Schwenke, W. (1979). Auflösung des Begriffes „Autökologie". Naturwiss. Rundsch. 32, 448-450: 450.

247 Lundberg, U. (1981). Ethologie in heutiger Sicht. Biol. Zentralbl. 100, 257-271.

248 Vgl. Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoßfeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen, II. Verh. Gesch. Theor. Biol. 9, 69-95.

249 Bertillon, L.-A. (1860). Revue de biologie. Presse scientifique des deux mondes. Revue universelle du mouvement des sciences pures et appliqués 1, 119-131: 125; vgl. Müller, G.H. (1988). Le terme «mésologie» comme nouvelle détermination de la science des rapports des êtres vivants avec leur milieu. In: Groult, M. (ed.). Transfert de Vocabulaire dans les Sciences, 103-112.

250 Bertillon, L.-A. (1873). Mésologie. Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales 2e série Bd. 7, 211-266: 211.

251 Robin, C. (1849). Du microscope et des injections: 155; Bertillon (1860): 125.

252 Bertillon (1873): 212.

253 a.a.O.: 214.

254 Major, J. (1958). Plant ecology as a branch of botany. Ecology 39, 352-363: 358; Odum, H.T. (1959). Review: Buzzati-Traverso, A.A. (ed.) (1958). Perspectives in Marine Biology. Ecology 40, 745-746: 745.

255 Petermanns geographische Mitteilungen. Zeitschrift für Geo- und Umweltwissenschaften (Gotha 1938-2004); Mitteilungen aus dem Ludwig-Boltzmann-Institut für Umweltwissenschaften und Naturschutz (Graz, 1975-77); Gillwald, K. (1986). Tschernobyl als Tag X. Reflexionen über Umweltwissenschaft und Umweltpolitik.

256 Eidmann, H. (1941). Lehrbuch der Entomologie: 364.

257 Uexküll, J. von (1937). Die neue Umweltlehre: Ein Bindeglied zwischen Natur- und Kulturwissenschaften. Die Erziehung 13 (5), 185-199.

258 Chauvin, R. (1949). Physiologie de l'insecte. Les grandes fonctions, le comportement, ecophysiologie; Kreeb, K. (1974). Ökophysiologie der Pflanzen; Bannister, P. (1976). Introduction to Physiological Plant Ecology.

259 MacMillan, C. (1898). Observations on the distribution of plants along shore at lake of the woods. Minnesota Bot. Stud. 1, 949-1023: 950.

260 Clements, F.E. (1905). Research Methods in Ecology; Wiesner, J. (1907). Der Lichtgenuß der Pflanzen; Kraus, G. (1911). Boden und Klima auf kleinstem Raum.

261 Fitting, H. (1911). Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Z. Bot. 3, 209-275; Maksimov, N.A. (1923). Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten. Jahrb. wiss. Bot. 62, 128-144; Stocker, O. (1923). Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Z. Bot. 15, 1-41; Walter, H. (1926). Die Anpassung der Pflanze an Wassermangel. Das Xerophytenproblem in kausal-physiologischer Betrachtung.

262 Bradshaw, S.D. (1986). Ecophysiology of Desert Reptiles; Nentwig, W. (1987). Ecophysiology of Spiders.

263 Homès, J.L., Duvigneaud, ,P., Balasse, E. & Dewit, J. (1951). Ecomorphologie de la feuille dans une série écophylétique du genre Parinari. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 84, 83-90; Kiwak, C. & Duvigneaud, P. (1952). Étude sur l'écomorphologie des graminées des formations herbeuses du Bas-Congo. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 86, 91-105.

264 MacMillan (1898): 950; vgl. Luckan, L. (1917). Ecological morphology of *Abutilon Theophrasti*. Kansas Univ. Sci. Bull. 20, 219-228.

265 Engler, A. (1899). Die Entwickelung der Pflanzengeographie in den letzten hundert Jahren und weitere Aufgaben derselben. Wissenschaftliche Beiträge zum Gedächtniss der hundertjährigen Wiederkehr des Antritts von Alexander von Humboldt's Reise nach Amerika: 172.

266 Klaauw, C.J. van der (1948). Ecological studies and reviews, IV. Ecological morphology. Bibliotheca biotheoretica 4, 27-111: 27.

Literatur

Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas.
Egerton, F.N. (1983-85). The history of ecology. Achievements and opportunities. J. Hist. Biol. 16, 259-310; 18, 103-143.
McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology. Concept and Theory.
Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie. Vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart.
Acot, P. (1988). Histoire de l'écologie.
Bramwell, A. (1989). Ecology in the 20th Century. A History.
Drouin, J.-M. (1991). Réinventer la nature. L'écologie et son histoire.
Bowler, P.J. (1992). The Fontana History of the Environmental Sciences.
Deléage, J.-P. (1991). Histoire de l'écologie. Une science de l'homme et de la nature.
Höxtermann, E., Kaasch, J. & Kaasch, M. (Hg.) (2001). Berichte zur Geschichte und Theorie der Ökologie. Verh. Gesch. Theor. Biol. Bd. 7.
Mittwollen, A. (2002). Unity in Ecology? An Investigation of Patterns, Problems, and Unifying Concepts of Population Ecology, Systems Ecology and Evolutionary Ecology. Phil. Diss, Univers. Bremen.
Cooper, G. (2003). The Science of the Struggle for Existence.
Schwarz, A. & Jax, K. (eds.) (2011). Revisiting Ecology. Reflecting on Concepts, Advancing Science.

Ökosystem

Der Ausdruck ›Ökosystem‹ wird vermutlich Anfang der 1930er Jahre von dem Botaniker A.R. Clapham aus Oxford geprägt und von dessen akademischem Lehrer A.G. Tansley bekannt gemacht. Neben ›Ökosystem‹ werden bereits seit Beginn des Jahrhunderts verschiedene andere Termini für die funktionale und räumliche Einheit von Organismenpopulationen und ihrer abiotischen Umwelt verwendet.

Claphams Wortprägung

Die erste gedruckte Verwendung des Wortes erfolgt 1935 durch Tansley, der jedoch nicht auf Clapham verweist (»Providing the word ›ecosystem‹ was a little thing a gentleman did to help another gentleman, without expecting formal recognition«[1]). Die vermutliche Wortprägung durch Clapham erfolgt auf Initiative Tansleys, weil dieser seinen 33 Jahre jüngeren Kollegen nach einem angemessenen Wort zur Bezeichnung der Einheit aus den physikalischen und biologischen Komponenten eines ökologischen Systems fragt. Dass Tansley den Ausdruck von Clapham übernommen hat, wird aber erst bekannt, nachdem dieser den Sachverhalt um 1983 in einem Gespräch mit seinem Sohn David aufklärt und David Clapham wiederum erst nach dem Tod seines Vaters (1990) dem Botaniker A.J. Willis, der einen Nachruf auf seinen Vater verfasst, von diesem Gespräch berichtet.[2] Abgesehen von der mündlichen Mitteilung des Vaters Clapham an seinen Sohn, die 50 Jahre nach dem betreffenden Ereignis erfolgte, gibt es offenbar nur noch eine andere (spätere) Quelle zu diesem Sachverhalt: die im Jahr 2000 erschienene Autobiografie des britischen Naturschützers D.A. Ratcliffe, dem gegenüber A.R. Clapham sich auch als Urheber des Wortes zu erkennen gab[3].

Ein Ökosystem ist ein Funktionsgefüge aus den Populationen von Organismen verschiedener Arten sowie den von ihnen genutzten Bedingungen und Gegenständen ihrer Umwelt. In den meisten Kontexten werden Ökosysteme durch den Wechsel der abiotischen Verhältnisse (z.B. die Grenze einer Wasserfläche zum umgebenden Land) voneinander abgegrenzt. Die Einheit eines Ökosystems kann aber auch darin bestehen, dass die Organismenpopulationen in einem Verhältnis der wechselseitigen Bedingung zueinander stehen (analog zum Verhältnis der Organe eines Organismus untereinander). Im Zentrum der Analyse stehen dabei meist die Ernährungsverhältnisse. Auf dieser Grundlage gilt die trophische Autarkie als Bedingung für das Vorliegen eines Ökosystems. Ein Ökosystem umfasst demnach mindestens eine Population von primären *Produzenten* (z.B. Pflanzen) und *Reduzenten* (z.B. Bakterien), dazwischengeschaltet sind meist Populationen von *Konsumenten* (z.B. Tiere).

Aquarium (Gosse 1853) *740*
ökologisches System (Forbes 1908) *718*
Holozön (Friederichs 1927) *720*
Ökosystem (Clapham ca. 1930) *715*
Biosystem (Thienemann 1939) *722*
Biogeozönose (Sukačev 1944) *740*
Biochore (Pallmann 1948) *720*
Ökosystemtyp (Brian 1952) *724*
Bioökosystem (Antia et al. 1963) *739*
Geoökosystem (Leser 1984) *739*

›Ökosystem‹ bei A.G. Tansley

Der englischen Botaniker A.G. Tansley gebraucht den Ausdruck erstmals in einem Aufsatz von 1935. Tansley nimmt mit dem neuen Konzept Abstand von holistischen Ansätzen, die die Systeme der Interaktion von Organismen selbst wieder als einen Organismus beurteilen. Den unmittelbaren Anlass für die Einführung des Ökosystembegriffs bildet eine Serie von Artikeln des Pflanzenökologen J. Phillips, der einen holistischen Ansatz in der Ökologie verfolgt und auf dieser Grundlage auch das Konzept einer Gemeinschaft (»biotic community«) zu begründen versucht.[4] Für Tansley stellt ein Ökosystem nicht allein die Wechselwirkung zwischen Organismen dar, sondern ausdrücklich erst die Einheit von interagierenden Organismen mit Elementen ihrer Umwelt. Gegenüber dem *Biom* als der Summe der Organismen einer Region (↑Biosphäre) hält Tansley das Ökosystem für das grundlegendere Konzept, weil es ein reales System der Interaktion bezeichnet: »the whole *system* (in the sense of physics), including not only the organism-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome – the habitat factors in the widest sense«.[5] Ohne die anorganischen Teile des Ökosystems liegt nach Tansley gar kein System vor (»certainly the inorganic ›factors‹ are also parts – there could be no systems without them«).[6] Das Ökosystem bildet in der Anschauung Tansleys eine Ebene in der ↑Hierarchie der physischen Welt, die von den Atomen zum Universum reicht.

In dieser Einführung des Ökosystembegriffs im Rahmen einer physikalischen Perspektive zeigt sich die in den 1930er Jahren beginnende Orientierung der ↑Ökologie an produktionsbiologischen Modellen des Stoffflusses und des Energieumsatzes und die Abkehr vom traditionellen organismus- und gemeinschaftszentrierten Ansatz. Die wirklichen Bindungen zwischen den Elementen eines Ökosystems bestehen

für Tansley in Stoffumsätzen, und damit nicht allein in biologischen Interaktionen.

Eine schnelle Verbreitung erlangt der neue Ausdruck, nachdem R. Lindeman ihn 1942 in seinen richtungsweisenden energetisch-trophischen Untersuchungen eines Seeökosystems verwendet (↑Ökologie).[7] Der Reiz des neuen Wortes liegt in dem von Tansley ausdrücklich hergestellten Bezug zu der für die Biologie stets als Vorbild dienenden methodisch strengen physikalischen Begriffsbildung. Das Wort hält aber paradoxerweise nicht das, was es verspricht: ›System‹ ist auch und gerade in der Physik ein höchst unspezifischer Begriff. Die holistischen Konnotationen, die der Systembegriff zu Beginn des zwanzigsten Jahrhunderts im allgemeinen Sprachgebrauch noch hat (↑Ganzheit), sind in der Physik nicht mehr dominierend. Physikalisch ist alles das ein System, was für eine jeweilige Fragestellung zu einem solchen erklärt wird. Tansley kann sich daher begriffspolitisch geschickt einer Ambivalenz des Systembegriffs bedienen: Das Wort ist für ihn einerseits Garant für methodische Strenge durch seine Anklänge an die Physik, andererseits aber ohne weitere Bestimmungen ein höchst unspezifischer Begriff. Klarer wird Tansleys Systembegriff auch nicht durch die weiteren Erläuterungen, die er gibt: Er gibt einerseits zu, dass es eine Vielzahl von Systemen zwischen dem Universum und dem Atom gebe, schränkt aber andererseits ein, dass ein isolierter Organismus für sich kein System bilde, sondern nur einen Teil davon darstelle, weil die von ihm genutzten anorganischen Umweltfaktoren zu seinem System dazugehörten (wie bereits zitiert: »there could be no systems without them«). Die Sonne müsste danach also zum System eines jeden Organismus auf der Erde dazuzählen, weil alle von ihr abhängig sind. Tansley gibt also zunächst kaum mehr als ein neues Wort für eine unklare Sache. Die Unklarheit wird durch Tansleys Auffassung verstärkt, ein Ökosystem sei keine reale Einheit, sondern eine teilweise künstliche geistige Konstruktion (»partly artificial«) zum Zwecke eines jeweiligen Forschungsprogramms.[8]

»Clements' earlier term ›biome‹ for the whole complex of organisms inhabiting a given region is unobjectionable, and for some purpose convenient. But the more fundamental conception is, as it seems to me, the whole *system* (in the sense of physics), including not only the organism-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome – the habitat factors in the widest sense. Though the organisms may claim our primary interest, when we are trying to think fundamentally we cannot separate them from their special environment, with which they form one physical system. It is the systems so formed which, from the point of view of the ecologist, are the basic units of nature on the face of the earth. Our natural human prejudices force us to consider the organisms (in the sense of the biologist) as the most important parts of these systems, but certainly the inorganic ›factors‹ are also parts – there could be no systems without them, and there is constant interchange of the most various kinds within each system, not only between the organisms but between the organic and the inorganic. These *ecosystems*, as we may call them, are of the most various kinds and sizes. They form one category of the multitudinous physical systems of the universe, which range from the universe as a whole down to the atom.«

Tab. 205. Der Begriff des Ökosystems in der Darstellung A.G. Tansleys (aus Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16, 284-307: 299).

Großer Erfolg war dem Ausdruck aber trotzdem beschieden, wohl wegen seiner Einfachheit, seines zunächst nicht sehr spezifischen integrativen Charakters und dem Bedarf nach einem allgemeinen Terminus für die postulierten überorganismischen Einheiten aus Biozönosen und anorganischen Lebensfaktoren. Der Bedarf nach einem neuen Terminus zeigt sich in der großen Zahl von parallel zu ›Ökosystem‹ geprägten Ausdrücke mit ähnlicher Bedeutung (s.u.; vgl. Tab. 207).

Viele später für den Ökosystembegriff zentralen Aspekte, so die Unterscheidung von funktionalen Rollen für Organismen oder die Identifizierung von Stoff- und Energieflüssen, sind für Tansleys Einführung des Begriffs noch nicht von Bedeutung.[9] In seiner späteren Einführung in die Pflanzenökologie von 1946 betont Tansley die Leistung der Selbsterhaltung eines Ökosystems, die sich aus der Interaktion seiner Elemente ergebe.[10]

Antike

Ein Denken in Ökosystemen ist der Antike weitgehend fremd. Allein in solchen Konzepten wie dem ↑Gleichgewicht der Natur, ökologischen ↑Nischen, individuell-mutualistischem Verhalten in ↑Symbiosen oder der allgemeinen Vorstellung des Kosmos als ein Lebewesen (↑Organismus) finden sich Ansätze eines ökologischen Denkens.[11] Meist wird aber für Phänomene, die auch auf der Ebene von Ökosystemen relevant sind, eine Erklärung gegeben, die sich auf der Ebene der individuellen Organismen bewegt. So ist es für die zoologischen Schriften des Aristoteles zwar grundlegend, teleologische Bezüge zwischen den Organen eines Organismus herzustellen (↑Zweckmäßigkeit); für die Organismen in Bezug zu anderen Organismen stellt er diesen Bezug jedoch

nur ausnahmsweise her. Vielmehr betont Aristoteles die ↑Konkurrenz um Nahrung zwischen Organismen und hält außerdem fest, dass die klimatischen Bedingungen nicht immer den Bedürfnissen der Organismen entsprechen[12]. Diese Zusammenhänge könnten die Entwicklung des Konzepts des Ökosystems als funktionale Einheit analog zu Organismen insgesamt mehr behindert als gefördert haben.[13]

»Organisirung der Systeme von organisirten Körpern«
Im 18. Jahrhundert formieren sich Ansätze eines ökologischen Denkens unter dem Titel der *Ökonomie der Natur* (↑Ökologie). C. von Linné formuliert in diesem Rahmen 1749 die Vorstellung einer *wechselseitigen Verknüpfung* (»nexu inter se«) der Lebewesen verschiedener Arten. Er hält es aufgrund göttlicher Vorsehung für gegeben, »daß alles in der Natur einander die Hände bietet, um jede Gattung von Geschöpfen zu erhalten, daß endlich der Untergang und die Auflösung des Einen allezeit zur Herstellung des Andern diene«.[14] Auf den Punkt bringt am Ende des 18. Jahrhunderts I. Kant den Grundgedanken des Ökosystems, wenn er die wechselseitige Abhängigkeit von Organismen verschiedener Arten mit dem Konzept einer überindividuellen Organisation erläutert, also einer Organisation zweiter Ordnung, in Kants Worten eine »Organisirung der Systeme von organisirten Körpern«, die sich ergibt aus dem »zweckmäßigen Verhältnis verschiedener Arten deren eine um der anderen Willen da ist«[15], also eine »Organisation eines Ganzen aus verschiedenen Species für einander und zu ihrer Erhaltung dienenden organischen Wesen«.[16] Kant spricht in diesem Zusammenhang auch von einer »Weltorganisation«[17] (↑Biosphäre; Ökologie). Angeregt sind Überlegungen dieser Art am Ende des 18. Jahrhunderts u.a. durch die aufkommende Vorstellung von ↑Kreisläufen der Stoffe in globalem Maßstab, die einerseits die Lebewesen untereinander und andererseits den Bereich des Lebendigen mit dem Anorganischen verbinden (befördert u.a. durch die Darstellungen Bonnets und die Untersuchungen Priestleys und Lavoisiers).

C.F. Kielmeyer beschreibt 1793 in seiner berühmten Rede über die ›Verhältniße der organischen Kräfte‹ nicht nur ein lebendiges Individuum als ein »System von Organen, das seinen Organismus ausmacht«[18], sondern sieht darüber hinaus auch »Wirkungen der Individuen einer Gattung mit denen so oft entgegengesetzten Wirkungen der Individuen aller andern Gattungen in ein System von Wirkungen zum Leben der großen Maschine der organischen Welt zusammenverkettet«[19]. Von dieser »großen Maschine« (also der ↑Biosphäre) denkt Kielmeyer darüber hinaus, sie habe eine Geschichte, insofern sie »in einer Entwicklungsbahn fortzuschreiten« scheine.[20]

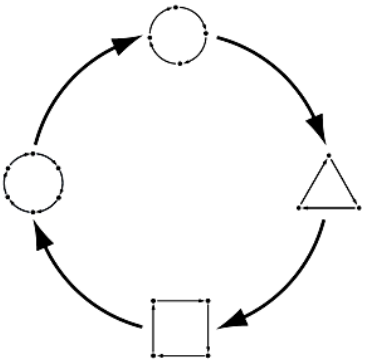


Abb. 325. Schematisches Diagramm zur Darstellung eines Ökosystems als Kreislauf von sich wechselseitig bedingenden Organismen, die verschiedenen Typen angehören.

Naturphilosophie: »allgemeiner Organismus«
In der romantischen Naturphilosophie zu Beginn des 19. Jahrhunderts werden nicht lokale Systeme der Interaktion von Organismen gegeneinander abgegrenzt, sondern es wird meist die gesamte Erde als ein organisiertes System betrachtet: F.W.J. Schelling spricht 1798 von dem »allgemeinen Organismus«[21]; G.W.F. Hegel 1817/30 von dem »geologischen Organismus der Erde«.[22]

In dieser Linie liegt es auch, wenn G.R. Treviranus 1802 zwischen den einzelnen »lebenden Organismen« und ihrem Zusammenwirken in einem »allgemeinen Organismus« unterscheidet.[23] Dieser allgemeine Organismus ist für Treviranus in ähnlicher Weise durch wechselseitige Abhängigkeiten seiner Teile, der Mineralien, Pflanzen und Tiere, gekennzeichnet, wie es das Verhältnis der Organe in den »lebenden Organismen« charakterisiert: »Jedes der drey Naturreiche ist […] Mittel und zugleich Zweck, jedes ein Glied einer in sich zurückkehrenden Kette von Veränderungen, worin das mittlere immer Wirkung des vorhergehenden und zugleich Ursache des folgenden ist. [...] So wie endlich die leblose Natur dem Pflanzenreiche, und dieses dem Thierreiche seine Nahrung verschafft, so versorgen auch die Thiere wieder die Vegetabilien mit Nahrung, indem sie statt der eingeathmeten atmosphärischen Luft beständig kohlensaures Gas ausathmen, dessen Basis, die Kohlensäure, zum Unterhalte der Pflanzen dienet«.[24]

Für die spätere Ökologie sind allerdings weniger diese globalen Organismusvorstellungen leitend als vielmehr der vegetationskundliche Ansatz A. von Humboldts, der von lokalen Assoziationen aus-

geht. Auf der Grundlage einer »Physiognomik« der Pflanzengesellschaften (↑Biozönose) beschreibt von Humboldt einzelne Organismen als Elemente in dem Ganzen einer Landschaft. So heißt es 1845 im ›Kosmos‹: »Generelle Ansichten gewöhnen uns, jeden Organismus als Theil des Ganzen zu betrachten, in der Pflanze und im Thier weniger das Individuum oder die abgeschlossene Art, als die mit der Gesammtheit der Bildungen verkettete Naturform zu erkennen«.[25]

Fechner: »Gesamtorganismus«

Mitte des 19. Jahrhunderts führen die empirischen Untersuchungen zum Stoffwechsel und Stoffkreislauf zwischen Pflanzen, Tieren und mineralischen Bestandteilen der Erde zu einer weiteren Verfestigung der Vorstellung von der natürlichen Verkettung der Körper der »drei Reiche« (↑Kreislauf). Die Konsequenzen der empirischen Ergebnisse werden sehr deutlich in der ökologischen Perspektive G.T. Fechners herausgearbeitet. Nach Fechner »ergänzen sich Pflanzen- und Thierwelt in ihren Zweckleistungen. Die Pflanze athmet die Kohlensäure ein, welche das Thier ausathmet, und das Thier athmet den Sauerstoff ein, welchen die Pflanze ausathmet«.[26] Zwischen Pflanzen und Tieren besteht nach Fechner ein Zweckverhältnis, »gegenseitige teleologische Beziehungen«[27], die diese zu einer höheren Einheit zusammenfügen: Pflanzen und Tiere bilden die Glieder eines irdischen *Gesamtorganismus*, wie ihn Fechner nennt.[28]

Vehement streicht Fechner auch die Notwendigkeit der Einbeziehung der anorganischen Elemente in die Wechselwirkung von Organismen heraus. Er gewinnt ein Argument für diese These aus einer Analyse des Organismus-Umwelt-Verhältnisses: Ebenso wie ein Organismus nur mit seiner anorganischen Umwelt als eine Einheit verstanden werden könne, weil er auf diese essenziell angewiesen sei, insofern »das Unorganische dem Organischen zur Ernährung und Unterstützung« dient[29], bilde auch das Zusammenleben der Organismen auf der Erde nur unter Einschluss der anorganischen Bestandteile der Erde eine Einheit höherer Ordnung: »Verwirft man aber eine Trennung organischer und unorganischer Kräfte in uns, weil doch alle in Zusammenhang und Wechseleingriff wirken, so ist es ganz natürlich, dieselben Verwerfungsgründe auf die Trennung des organischen und unorganischen Waltens der Erde zu erstrecken«[30].

Forbes: Der See als Mikrokosmos

Die wesentlichen unmittelbaren Anregungen für die Abgrenzung ökologischer Systeme im Sinne von Einheiten, die sich aus Organismen und anorganischen Körpern zusammensetzen, gehen von der Limnologie aus. Eine wichtige Rolle in dieser Hinsicht kommt dem amerikanischen Fischereibiologen S.A. Forbes zu. Für Forbes bildet das Miteinander von Organismen verschiedener Arten eine *lebende Einheit* (»a living unit«), insofern zwischen den Arten Verhältnisse der wechselseitigen Abhängigkeit (»interdependence«) bestehen. Jede Veränderung einer Gruppe, in Anzahl, Verhalten oder Gewohnheit ziehe eine Veränderung anderer Gruppen nach sich, die wiederum in einem Kreis (»circle«) auf die erste zurückwirke.[31] Eine isolierte Betrachtung einzelner Komponenten dieser lebenden Einheiten ist nach Forbes daher nicht möglich. Forbes verwendet für die Einheit der Organismen in einem See seit 1880 den Ausdruck *Mikrokosmos* und beschreibt die Verhältnisse als kleine abgeschlossene Welt (»a little world within itself«).[32] Er spricht hier auch bereits von dem »System der Bedingungen«, von dem jede Art abhänge. 1908 führt er dann den auf die spätere Terminologie vorausweisenden Ausdruck ***ökologisches System*** (»ecological system«) ein – er schließt darunter allerdings allein die Lebewesen ein, und nicht die abiotischen Körper und Faktoren wie im späteren Ökosystembegriff.[33]

Neben der Limnologie ist es zu Beginn des 20. Jahrhunderts die Pflanzenökologie die Impulse für die Bildung des Ökosystembegriffs gibt. Einflussreich ist dabei v.a. F.E. Clements' Vorstellung von einer Pflanzengemeinschaft als einem komplexen Organismus (»complex organism«). Das organismische Bild einer Pflanzenassoziation ist in Clements' Augen angemessen, weil jede Gemeinschaft, analog zu einem Organismus, eine charakteristische Entwicklung (»Sukzession«) hin zu einem stabilen Endstadium (»Klimax«) durchlaufe (↑Entwicklung).

Thienemann: »Organismus höherer Ordnung«

Im deutschen Sprachraum wird der enge Zusammenhang von Lebensgemeinschaft (Biozönose) und Lebensraum (Milieu oder Biotop) in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts v.a. von dem Limnologen A. Thienemann propagiert.[34] Er behauptet 1916: »Jede Lebensgemeinschaft bildet mit dem Lebensraum, den sie erfüllt, eine Einheit, und zwar eine in sich oft so geschlossene Einheit, daß man sie gleichsam als einen Organismus höherer Ordnung bezeichnen kann«.[35] Thienemann nennt diese Einheiten aus Lebensgemeinschaft und Lebensraum zunächst »Organismen zweiter Ordnung«[36], bevor er später drei Stufen der Ökologie unterscheidet: die »idiographische Stufe«, die der Autökologie entspricht (↑Ökologie), die also den Umweltbezug des einzel-

nen Organismus betrifft, die »cönographische Stufe«, deren Gegenstand die Lebensgemeinschaft ist, und schließlich die »holographische Stufe«, die die Wechselwirkung von Biotop und Biozönose bezeichnet (↑Ökologie: Abb. 333).[37] Der Zusammenschluss von Biotop und Biozönose, den Thienemann selbst nach der Einführung des Ökosystembegriffs meist nicht als ›System‹, sondern lediglich als »organische Einheit« bezeichnet, wird so zu einem »Organismus dritter Ordnung«.[38]

In der Darstellung, die Thienemann von einem Seenökosystem als einem Kreislauf der Beziehungen gibt (↑Ernährung: Abb. 118), bilden die Interaktionen der Lebensgemeinschaft für sich genommen keinen geschlossenen Kreislauf. Die Schließung des Kreislaufs erfolgt erst durch die Einbeziehung der anorganischen Bestandteile. Deshalb muss er auch konstatieren, dass es sich bei dem »Nahrungskreislauf im Wasser« nicht um ein zoologisches und »nicht einmal um ein rein biologisches Problem handelt«.[39] Erst die Beziehung zwischen Lebensgemeinschaft und Lebensraum, die Thienemann als eine *Wechselwirkung* bestimmt[40], ermöglicht die Schließung des Beziehungsnetzes zu einem Kreislauf.

Ist diese Beziehung als Wechselwirkung bestimmt, ist klar, dass der Lebensraum weniger den *Raum* bezeichnet, der von den Organismen bewohnt wird, als vielmehr einzelne Gegenstände darin (z.B. Nährstoffe) oder physikalische und chemische Größen, die diesen Raum charakterisieren (wie Temperatur, Feuchte, Strahlungsintensität etc.). Thienemann selbst spricht von den »Lebensbedingungen, den Eigenschaften des sie [d.h. die Organismen] umgebenden Milieus« (↑Umwelt/Lebensbedingungen).[41] So bestimmt, entspricht der Lebensraum genau der von Thienemann später so genannten *Umwelt* eines

Organismus	**Kriterien**	**Ökosystem**
Kontiguität: geschlossene morphologische Gestalt eines Körpers, der aus eigener Dynamik gebildet wird	1. räumliche Einheit	Verbund räumlich getrennter Individuen: unscharfe Grenzen, die meist durch abiotische Bedingungen gesetzt sind, Migrantenproblem
Lebensspanne: definierter Anfang nach einem Akt der Zeugung und definiertes Ende des Lebens durch Geburt und Tod	2. zeitliche Einheit	Unscharfe Grenzen: unregelmäßige Formen der Entstehung und des Vergehens, keine Zeugung
definierte artspezifische Gestalt	3. Gestalt	nicht immer eine klare Gestalt
aktive oder passive Bewegung zumindest in einigen Entwicklungsstadien (z.B. Samen bei Pflanzen)	4. Bewegung	in der Regel keine Selbstbewegung
Fortpflanzung durch Reproduktion	5. Fortpflanzung	kein spezifischer Mechanismus der Fortpflanzung
Entwicklungsstadien: definierte ontogenetische Entwicklungsphasen	6. Entwicklung	Sukzession: mehr oder weniger regelmäßig durchlaufene Stadien mit typischen Arten
Selbstorganisation: System aus wechselseitig einander hervorbringenden und voneinander abhängigen Teilen	7. funktionale Einheit	Organisation: System aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, den Organismen verschiedener Arten
Kooperation: durchgehende Kooperation typisch	8. Verhältnis der Teile	Konkurrenz: Wettbewerb um Ressourcen die Regel
Homöostase: Steuerungsmechanismen und Regelkreise zur Stabilisierung des Systems	9. Regulation	Homöostase möglich, aber nicht regelmäßig vorhanden, da keine Selektion des Systems vorliegt
Evolution: Transformation durch Variation und Selektion	10. Transformation	kein einheitlicher Mechanismus

Tab. 206. Eigenschaften von Ökosystemen im Vergleich zu Organismen.

Organismus, der »Gesamtheit der Lebensbedingungen für einen bestimmten Organismus«.[42] Allerdings steht ein Organismus nicht mit allen Elementen seiner Umwelt im Sinne seiner Lebensbedingungen in Wechselwirkung; einige Elemente der Umwelt sind lediglich relevante Faktoren oder eben Bedingungen, von denen ein Organismus abhängig ist, ohne sie selbst zu beeinflussen (z.B. die Sonne oder der topografische Raum, in dem er lebt).

Ökosysteme als Organismen?

Gegen Thienemanns Auffassung eines ökologischen Systems als Organismus wendet sich 1927 K. Friederichs: »es heißt zur Zeit den Begriff ›Organismus‹ ins Wesenlose auflösen, wenn man etwas anderes als den lebenden Körper darunter versteht«.[43] Nur ein *Vergleich* zwischen Organismen und ökologischen Organisationen sei heuristisch wertvoll, den Organismen kämen aber noch weitere Merkmale zu, die die ökologischen Organisationen nicht aufwiesen. Übereinstimmung haben Thienemann und Friederichs in ihrem Verständnis von ökologischen Einheiten als Organisationen oder Ganzheiten, die sich selbst erhalten.

Die Debatte um die Rechtmäßigkeit des Vergleichs von Ökosystemen mit Organismen zieht sich bis in die Gegenwart. Sie macht sich vor allem daran fest, ob die Grenzen der Ökosysteme funktional, durch Interaktion und Interdependenz, d.h. die wechselseitige Abhängigkeit seiner Elemente, oder topografisch bestimmt werden sollen. In funktionaler Perspektive können die Kreisläufe der Stoffe in einem Ökosystem und die Kreisläufe der Abhängigkeiten der Komponenten analog zu den Stoff- und Abhängigkeitskreisläufen in einem Organismus verstanden werden: Ein Ökosystem bildet dann eine integrierte Ganzheit mit der Fähigkeit zur Selbstregulation.[44] Weil nicht alle Komponenten eines Ökosystems aber fest an die anderen gebunden sind, kann häufig lediglich von einem »relativen Grad der Kopplung«[45] der Komponenten gesprochen werden und die Bestimmung der Grenze des Ökosystems ist damit ein notorisch problematischer Punkt. In struktureller Perspektive wird ein Ökosystem dagegen einfach als ein Ausschnitt aus der Biosphäre bestimmt, wobei die Art der Interaktion seiner Elemente offen bleibt.[46]

Vielfalt terminologischer Vorschläge

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts werden viele terminologische Vorschläge gemacht, um die organisierte Einheit aus der Gemeinschaft der Lebewesen eines Gebietes und den von ihr genutzten abiotischen Elementen der Umwelt zu bezeichnen (vgl. Tab. 207).[47] Einige dieser Ausdrücke werden von verschiedenen Autoren unabhängig voneinander vorgeschlagen. So verwenden neben Forbes auch J. Schaxel 1922[48] und R. Woltereck 1928[49] den Ausdruck *ökologisches System.* Andere Ausdrücke finden relativ geringe Resonanz, wie z.B. *Epigen* (Abolin 1914[50]). Gleich mehrere, einander ähnliche Formulierungen werden im Rahmen geografischer Ansätze vorgeschlagen, darunter *Elementarlandschaft* (Polynov 1925[51]), *Mikrolandschaft* als »kleinste natürliche Landschaftseinheit« oder »geographische Mikrotypen« (von Kruedener 1926[52]), *Naturraum* (Cain 1947: »natural area«)[53] oder ***Biochore*** (Pallmann 1948[54]) als Spezifizierung des geografischen Ausdrucks *Chore*, den J. Sölch 1924 für »die eigentlichen geographischen Landschaften verschiedener Art« prägt[55]. Weil das Ergebnis der ökologischen Typisierung von Landschaftsformen vielfach in der Angabe einer Gestalteinheit besteht (z.B. Wüste, Steppe, Buschland, Wald), könnte in diesem Zusammenhang von einer *morphologischen Ökologie* gesprochen werden (zu ›ökologische Morphologie‹ ↑Ökologie/Ökophysiologie).

Friederichs: Holozön

Von einem holistischen Standpunkt aus entwickelt K. Friederichs 1927 seinen Begriff ***Holozön*** (»Holocoen«).[56] Er betrachtet das Holozön als einen »lokalen Einheitsfaktor«, der dafür verantwortlich ist, dass sich die Populationen einer Lebensgemeinschaft im Gleichgewicht erhalten. Als Einheitsfaktor wird er bestimmt, weil er einerseits die Gesamtheit der Faktoren bezeichnen soll, die an einem Ort wirken.[57] Außerdem macht Friederichs den Einheitsfaktor für die Erhaltung des Beziehungskomplexes aus Lebensgemeinschaft und Lebensraum als eine Einheit verantwortlich. Aufgrund des holozönen Faktors seien die Prozesse in dem System so geartet, dass sie »für das Ganze zweckmäßig, d.h. ganzheitserhaltend« sind.[58] Kennzeichnend für ein Holozön ist in der Darstellung Friedrichs die umfassende Interdependenz der lokalen Einflussgrößen: »die einzelnen Faktoren stehen untereinander in Verknüpfung und Wechselwirkung; sie bedingen sich *alle* direkt oder indirekt gegenseitig«.[59]

Problematisch an diesem Verständnis des Holozöns als Einheitsfaktor ist sein vitalistischer Unterton: Die Vielzahl der Einflussgrößen an einem Ort wird zu einer wirkenden Totalität zusammengefasst, die der Erhaltung des Ganzen dienen soll. Es fragt sich dabei einerseits, wie eine solche Totalität als *ein* Faktor bestimmt werden kann (zumal ein Faktor doch lediglich einen Teil der Größen eines Prozesses identifizieren

soll und gerade nicht deren Einheit). Und es fragt sich andererseits, was mit der Zusammenfassung aller Faktoren zu einer Einheitsgröße gewonnen ist. Die spezifischen und partikulären Interaktionen, die der einheitsbegründenden Wechselseitigkeit der Teile zugrundeliegen, werden durch die Zusammenfassung aller Prozesse zu einem Einheitsfaktor mehr verdeckt als einer Analyse zugeführt.

Rückblickend identifiziert Friederichs seinen Begriff des Holozöns weitgehend mit dem neuen Terminus ›Ökosystem‹.[60] Die ursprüngliche Intention Friederichs war aber wohl weniger auf einen Begriff gerichtet, der sich so nahtlos in ein physikalistisches Forschungsprogramm integrieren lässt wie der des Ökosystems, sondern hatte eine stärker deskriptive, holistische und auch vitalistische Stoßrichtung (↑Ganzheit).[61] Nicht ganz zu Unrecht muss er sich daher des Vorwurfs erwehren, sein Konzept des Holozöns sei »mystisch« (Bodenheimer 1955).[62] Gegen den Begriff ›Ökosystem‹ wendet Friederichs 1957 ein, dieser sei eine »Kategorie« und kein »Terminus«, weil er auf sehr unterschiedliche Hierarchieebenen biotisch-abiotischer Komplexe bezogen werden könne, z.B. auch bereits auf »das System des Individuums mit seiner Umwelt«.[63] ›Holozön‹ sei demgegenüber der spezifischere Begriff, weil er sich eindeutig auf die Ebene der Lebensgemeinschaft beziehe und »das System dieser mit dem Biotop« bezeichne: »die durch Wirkungen und Gegenwirkungen der lokalen belebten und unbelebten Faktoren vereinheitlichte Kombination derselben«.[64]

Woltereck: N/Z-Systeme

Einen Versuch, den Begriff eines ökologischen Systems allein auf einem populationsbiologischen Gleichgewichtsbegriff aufzubauen, unternimmt R. Woltereck 1928. Inspiriert von der Gestalttheorie der frühen 1920er Jahre, wendet Woltereck den Systembegriff auf ökologische Zusammenhänge an und kommt zur Auszeichnung »ökologischer Gestalt-Systeme« oder auch »ökologischer Systeme«[65], die im Wesentlichen in Räuber-Beute-Beziehungen bestehen. Woltereck nennt die beiden Elemente eines solchen Systems *Nahrung* und *Zehrung* und ihr Zusammenwirken ein *N/Z-System* (vgl. Tab. 207).

Neben die Bedingung eines Gleichgewichts, die in einem solchen System erfüllt sein muss, stellt Woltereck die produktionsbiologische Forderung, es müsse Pflanzen als Primärproduzenten enthal-

Mikrokosmos (Forbes 1880)
»an organic complex, – expressed by the fact that whatever affects any species belonging to it, must speedily have its influence of some sort upon the whole assemblage […It is characterized by] the impossibility of studying any form successfully out of relation to the other forms, – the necessity for taking a comprehensive survey of the whole as a condition to a satisfactory understanding of any part« (Forbes 1880, 19f.).

Ökoid (Negri 1914)
»[E]coid […:] una unità […] irreducibile, comprendente tutti i momenti del fatto ecologico – ambiente, individuo e reazioni reciproche« (Negri 1914, 1104).

Organismus höherer Ordnung (Thienemann 1916)
»Jede Lebensgemeinschaft bildet mit dem Lebensraum, den sie erfüllt, eine Einheit, und zwar eine in sich oft so geschlossene Einheit, daß man sie gleichsam als einen Organismus höherer Ordnung bezeichnen kann« (Thienemann & Kieffer 1916, 485).

Naturkomplex (Markus 1926)
»Ein Naturkomplex ist die Gesamtheit der Erscheinungen und Dinge, die in einem gewissen Teil der Erdoberfläche lokalisiert und kausal miteinander verbunden ist« (Markus 1926, 79).

Holozön (Friederichs 1927)
»[D]ie einzelnen [ökologischen] Faktoren stehen untereinander in Verknüpfung und Wechselwirkung; sie bedingen sich alle direkt oder indirekt gegenseitig. Aus dieser allgemeinen Verkoppelung resultiert, daß die Einzelfaktoren neben ihrer Einzelwirkung zusammengefaßt als Einheitsfaktor wirken müssen […], den wir weniger farblos den holocönen Faktor oder das Holocön nennen können« (Friederichs 1927, 182f.).

Ökologisches Gestalt-System (Woltereck 1928)
»Unter N/Z-System [Nahrungs-/Zehrungs-System] verstehe ich die aus mindestens 2 (Pflanzen) oder mindestens 3 Komponenten (Tiere) bestehenden Populationsgruppen, die durch Nahrung und Zehrung unmittelbar voneinander abhängig sind und deshalb ein Ganzes bilden« (Woltereck 1928, 540).

Biogeozönose (Sukačev 1941)
»Teil der Erdoberfläche, wo auf der bekannten Oberfläche die Biozönose (Phytozönose, Zoozönose, Mikrozönose) und ihr entsprechenden Teile der Atmosphäre, Lithosphäre und Pedosphäre gleichartig bleiben und auch durch gleichartige Wechselwirkungen eng verbunden bleiben, und die deshalb in der Gesamtheit einen einheitlichen, innerlich wechselbedingten Komplex bilden« (Sukačec 1960; nach Gluch 1977, 174f.).

Biochore (Pallmann 1948)
»Jede Pflanzengesellschaft ist eine Lebensgemeinschaft mit ihren Ansprüchen und Fähigkeiten, voller Kampf und Wettbewerb. Jede natürliche Assoziation findet sich an *ihrem* Standort, sie verbindet sich mit ihm zur höhern Einheit, zum *Lebensraum*, zur *Biochore*« (Pallmann 1948, 14).

Tab. 207. Äquivalente des Ökosystembegriffs.

ten. Hervorgehoben werden die besonderen Eigenschaften eines solchen Systems, die sich aus seiner Gleichgewichtsregulation ergeben: Veränderungen der einen Komponente des Systems (z.B. ein Populationswachstum) wirken sich auf die anderen aus, und das System als Ganzes kann durch kompensierende Rückwirkungen erhalten werden. Das System stellt also ein Regulationssystem dar. Die Organisation dieses Systems beschränkt sich aber darauf, dass die Populationsgrößen wechselseitig voneinander abhängen, für die Organismen dieser Populationen gilt dies keineswegs (s.u.).

Thienemann: Biosystem

Erst nach der Einführung des Ausdrucks ›Ökosystem‹ durch Tansley spricht Thienemann in ähnlicher Bedeutung von einem ***Biosystem***. Ein Biosystem bildet nach Thienemann eine »Lebenseinheit höherer Ordnung«.[66] Sowohl eine ↑Biozönose alleine als auch die übergeordnete Einheit von Biozönose und Biotop bilden für Thienemann ein Biosystem – eine Biozönose eine »Lebenseinheit zweiter Ordnung« und die Einheit von Biozönose und Biotop eine »Lebenseinheit dritter Ordnung« (↑Ökologie: Abb. 333).[67] Die isolierte Betrachtung auch der Biozönose als System hat insofern ihre Berechtigung, als die abiotische Umwelt der Biozönose nicht in die Organisation von sich wechselseitig bedingenden Gliedern des Ganzen des Systems notwendig einbezogen sein muss. Auch die Umwelt des Organismus wird in der Regel nicht zu diesem als funktional geschlossenem System hinzugezählt. Die Einheit von Lebensgemeinschaft und Lebensraum betrachtet Thienemann schon 1916 als »eine in sich oft so geschlossene Einheit, daß man sie gleichsam als einen Organismus höherer Ordnung bezeichnen kann«.[68] Es bestehe nicht nur eine »engste Wechselbeziehung« zwischen den Teilen der Lebensgemeinschaft, den Organismen, sondern auch eine »Wechselwirkung« zwischen Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Weil Lebensgemeinschaft und Lebensraum gegenseitig voneinander abhängen, könne sowohl von der Kenntnis einzelner Organismen auf andere in einer Lebensgemeinschaft geschlossen werden als auch von dem Typ des Lebensraums auf die Art der Gemeinschaft – nach Thienemann bestehen hier also ähnliche Korrelationen wie die von Cuvier für die Morphologie bestimmten zwischen den Teilen eines einzelnen Organismus (↑Ökologie).

Auch in der Physiologie hat sich der Begriff des Biosystems seit Beginn des 20. Jahrhunderts etabliert. Er bezeichnet dort entweder jede vermehrungsfähige Einheit innerhalb eines Organismus (z.B. Zellen) oder auch allgemein organisierte Systeme (↑Ganzheit/System).

Lotka: gekoppelte Energietransformation

Nicht ausgehend von den Interaktionen von Organismen, sondern auf der Grundlage der Energieumsätze in einem System entwickelt A. Lotka 1925 sein Konzept eines ökologischen Systems. Lotka spricht in diesem Zusammenhang von der *gekoppelten Transformation* von Energie durch Tiere und Pflanzen beschieden (»plant and animal as coupled transformers«).[69] Lotka betrachtet Pflanzen und Tiere als so verbunden, dass sie sich wechselseitig voneinander ernähren: »the energy sink of the one ist the energy source of the other«.[70] Während die Tiere keine organische Substanz aufbauen können, sondern immer nur vorhandene abbauen und umwandeln können (»Katabiose«), sind die Pflanzen zum Aufbau der organischen Substanz (»Anabiose«) auf die Bereitstellung von Nährstoffen durch Tiere angewiesen, die das tote organische Material effizi-

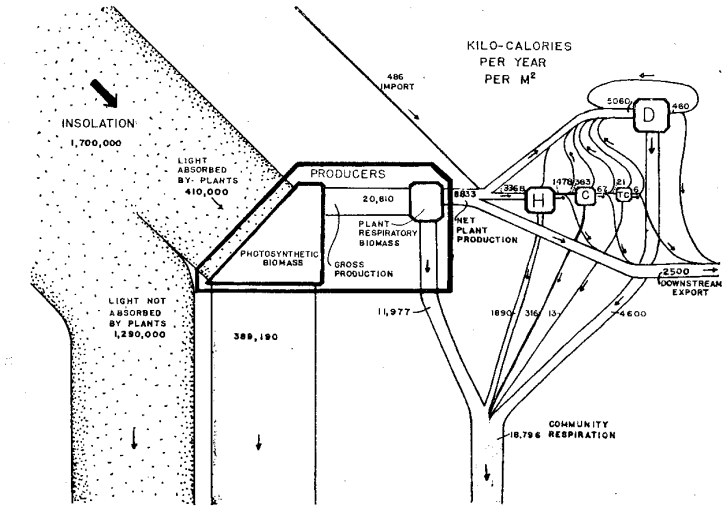


Abb. 336. Energieflusses in einem aquatischen Ökosystem. Die Zahlen bezeichnen den Energiefluss in Kilokalorien pro Quadratmeter pro Jahr in einem aquatischen Ökosystem in Florida. Abkürzungen: H: »Herbivores« (Pflanzenfresser), C: »Consumer« (Konsumenten), TC: »Top-Consumer« (Spitzenkonsumenten), D: »Decomposer« (Zersetzer) (aus Odum, H.T. (1957). Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. Ecol. Monogr. 27, 55-112: 61).

ent wieder dekomponieren. Ähnlich wie Friederichs streicht Lotka die ökologische Vernetzung von Tieren und Pflanzen zu einem vollständigen Kreislauf heraus (↑Rolle, ökologische: Abb. 439). Bei Lotka sind es allein die gekoppelten Transformationen der Ernährungsbeziehungen, die eine funktionale Beziehung von Organismen verschiedener Arten zu einer organisierten Ganzheit bewirken.

Odum: Etablierung als grundlegendes Konzept

In seinem verbreiteten Lehrbuch der Ökologie, das in erster Auflage 1953 erscheint, macht E.P. Odum den Ökosystembegriff zu einem zentralen organisierenden Prinzip der Ökologie. Odum trägt damit entscheidend zur Etablierung des Begriffs als ein grundlegendes ökologisches Konzept bei. Im Anschluss an Odum gilt das Ökosystem allgemein als die basale Einheit der Ökologie (Evans 1956: »Ecosystem as the basic unit in ecology«).[71] In seiner Definition betont Odum den Kreislauf der Stoffe in einem Ökosystem und die Interaktion der Elemente, die zu einer Stabilität des Systems führen (vgl. Tab. 208).[72]

Zusammen mit seinem Bruder legt Odum auch die Grundlage für die umfassende empirische Untersuchung des Stoffflusses in Ökosystemen und begründet damit die *Ökosystemforschung*. Die erste vollständige Analyse eines Ökosystems im Hinblick auf Stoffflüsse und Stoffaustausch mit der Umwelt liefert H.T. Odum 1957 mit der Untersuchung der Seen von Silver Springs, einer Kette subtropischer Quellseen in Florida.[73] Odum zerlegt das System in Gruppen von Organismen, die funktionell ähnliche Rollen in der Nahrungskette spielen und stellt den Umsatz in Form eines Flussdiagramms mittels hintereinandergeschalteter Kästen dar (vgl. Abb. 336). In den folgenden Jahren werden viele ähnliche Studien, die einen Vergleich verschiedener Ökosysteme ermöglichen, durchgeführt.[74] Genauen Aufschluss über die Wege des Stoffflusses und deren quantitative Ausmaße gibt seit 1950 der Einsatz von radioaktiven Markern in der Untersuchung von Ökosystemen.[75]

Im Jahrzehnt zwischen 1955 und 1965 entwickelt sich die Ökosystemanalyse zu einem stark expandierenden Forschungszweig, der v.a. in den USA intensive Förderung erhält.[76] Seit Ende der 50er Jahre werden die Grundlagen für das ›Internationale Biologische Programm‹ (IBP) entwickelt, das zwischen 1964 und 1974 sich eine weltweite Analyse der verschiedensten Typen von Ökosystemen vornimmt. Dies geschieht zunächst in Form von Konferenzen zu den methodischen Grundlagen der Ökosystemforschung und später in detaillierten empirischen Studien, so z.B. in Deutschland im *Sollingprojekt*.[77]

In Deutschland erfährt der Ökosystembegriff Mitte des 20. Jahrhunderts eine nur zögerliche Aufnahme, und auch die Entwicklung der empirischen Ökosystemforschung in Deutschland kann als verspätet bezeichnet werden. Dafür können ideologische Gründe angeführt werden: einerseits die Diskreditierung holistischer Vorstellungen durch deren Gebrauch im Nationalsozialismus[78], andererseits – und im Gegensatz dazu – die Kontinuität dieser Vorstellungen im Nachkriegsdeutschland, die sich gegen ein reduktionistisch-analytisches Verständnis des Ökosystembegriffs wehrt und stattdessen für eine synthetische, »schauende« Perspektive auf die Natur plädiert[79]. Bis in die 1970er Jahre hat sich aber auch die deutsche Ökologie den internationalen Entwicklungen angeschlossen und den Ökosystembegriff als ein zentrales, die Forschung organisierendes Konzept etabliert. So erscheint es auch in den deutschsprachigen Lehrbüchern der Ökologie aus den 1970er Jahren als wichtiges strukturierendes Konzept.[80]

Wichtigster Begriff der Ökologie

Nach einer Umfrage unter allen Mitgliedern der ›British Ecological Society‹ (mit 645 Antworten, davon gut 2/3 aus Großbritannien), die Mitte der 1980er Jahre durchgeführt wird, bildet das Konzept des Ökosystems den wichtigsten Begriff der Ökologie (gefolgt von ›Sukzession‹, ›Energiefluss‹, Ressourcenschutz‹, ›Konkurrenz‹, ›Nische‹, ›Stoffkreislauf‹, ›Gemeinschaft‹ und ›Lebensgeschichts-Strategie‹).[81] In wissenschaftlichen Aufsätzen des englischsprachigen Raums hat sich der Ausdruck bereits seit den

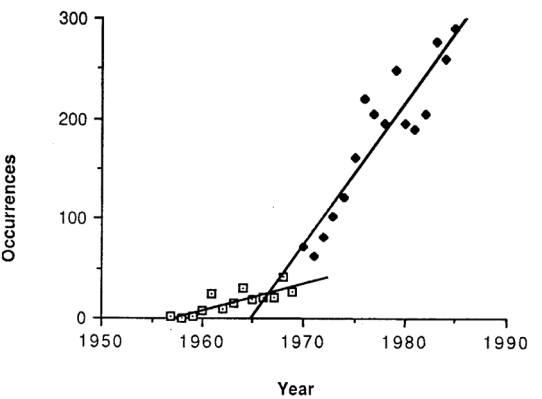


Abb. 337. Zunahme der Verwendung des Terminus ›Ökosystem‹ in der biologischen Literatur zwischen 1950 und 1990. Datengrundlage: Titel und Schlüsselworte von wissenschaftlichen Aufsätzen aus Biological Abstracts *(aus Golley, F.B. (1993). A History of the Ecosystem Concept in Ecology: 75).*

»The ecosystem may be formally defined as the system composed of physical-chemical-biological processes active within a space-time unit of any magnitude, i.e., the biotic community plus its abiotic environment« (Lindeman 1942, 400).

»Any entity or ecological unit that includes living and nonliving parts interacting to produce a stable system in which the exchange of material between the living and the nonliving parts follows circular paths is an ecological system or ecosystem« (Odum 1953, 9).

»Ökosystem = Lebensgemeinschaft + Lebensraum« (Tischler 1955, 404).

»[B]iotic community and its abiotic environment; the whole earth can be considered as one large ecosystem« (Krebs 1972, 634).

»Ein Ökosystem ist ein Wirkungsgefüge von Lebewesen und deren anorganischer Umwelt, das zwar offen, aber bis zu einem gewissen Grade zur Selbstregulation befähigt ist« (Ellenberg 1973, 1).

»[T]he ecosystem in nature is taken to consist of biotic and abiotic components that change and evolve together, and the term ›ecosystem‹ to imply a unit of co-evolution« (Patten 1975, 6).

»Ein Ökosystem ist ein biologisches System, das aus den Wechselwirkungen (aller oder einer begrenzten Zahl) biotischer und abiotischer Compartments (Elemente) untereinander und mit ihrer abiotischen und biotischen Umgebung (definierte Ausschnitte der Biosphäre) in einer diskreten Zeit gebildet wird« (Stöcker 1979, 165).

»Ecosystem – the plexus composed of abiotic entities and at least one organism, which are united by the exchange of matter and energy« (MacMahon et al. 1978, 704).

»Ökosystem: eine sich aus abiotischen und biotischen Faktoren des Ökotops bzw. von Geosystem und Biosystem aggregierende Funktionseinheit der hochkomplexen realen Umwelt, die somit einen Ausschnitt aus der Geobiosphäre bildet, der ein sich selbst regulierendes Wirkungsgefüge darstellt, dessen stets offenes stoffliches und energetisches System sich in einem dynamischen Gleichgewicht befindet« (Leser 1984, 356).

»Ein Ökosystem ist ein Wirkungsgefüge von Lebewesen und deren anorganischer Umwelt, das offen, und bis zu einem gewissen Grade zur Selbstregulierung befähigt ist« (Klötzli 1993, 288).

»Ecosystems are defined as communites in relation to their environment. […] In most instances, ecosystems are distinguished because they appear relatively homogeneous when compared with their surroundings. They may be considered as homogeneous constellations of abiotic and biotic ecosystem characteristics« (Klijn & Udo de Haes 1994, 90; 92).

»[A] unit comprising a community (or communities) of organisms and their physical and chemical environment, at any scale, desirably specified, in which there are continuous fluxes of matter and energy in an interactive open system« (Willis 1997, 270).

»[E]cosystem: an assemblage of organisms considered together with their abiotic environment« (Jax, Jones & Pickett 1998, 254).

Tab. 208. Definitionen des Ökosystembegriffs.

1940er Jahren sehr rasch verbreitet (vgl. Abb. 337). In einem gewissen Widerspruch dazu steht die Tatsache, dass in modernen Lehrbüchern der Ökologie manchmal allein die drei Ebenen der Individuen, Populationen und Gemeinschaften abgehandelt werden, die Ebene des Ökosystems aber nur am Rande erscheint: Eines der international am weitesten verbreiteten Lehrbücher, das Werk ›Ecology‹, das von M. Begon, J.L. Harper und E. Townsend herausgegeben wird, trägt in den ersten drei Auflagen zwischen 1986 und 1996 den Untertitel ›Individuals, Populations, and Communities‹; erst in der vierten Auflage von 2006 erhält es den Untertitel ›From Individuals to Ecosystems‹.[82]

Häufig verwendet wird der Begriff des Ökosystems zur Bezeichnung eines Typus, und nicht eines konkreten Systems (z.B. in der Rede von dem Ökosystem des Buchenwaldes, des Hochmoors oder des Hochgebirgssees).[83] Empfehlenswert ist allerdings die Festlegung des Begriffs zur Bezeichnung eines konkreten Systems und dessen Abgrenzung von dem abstrakten Gegenstand eines ***Ökosystemtyps*** (Brian 1952: »ecosystem type«)[84].

In theoretischer Hinsicht bemerkenswert ist, wie der Ökosystembegriff als ein seiner Grundlage nach holistisches Konzept die empirische Kausalforschung nicht behindern muss, sondern sie im Gegenteil befördern kann. Die in der Theorie und Forschungspraxis zentrale Stellung dieses Begriffs in der Ökologie enthält damit ein Lehrstück für die Wissenschaftstheorie der Biologie insgesamt.

Eine gewisse Skepsis gegenüber der empirischen Rechtfertigung des Begriffs drückt sich allerdings darin aus, dass er wiederholt als *metaphysisches Konstrukt* bezeichnet wird. E.O. Wilson fasst 1989 unter diesem Titel grundlegende Theorien der Naturwissenschaften zusammen, die mächtiger (»more powerful«) und weniger anfällig für Falsifizierungen (»less vulnerable«) sind als wissenschaftliche Theorien. In die Kategorie der metaphysischen Konst-

rukte fällt nach Wilson u.a. Darwins Selektionstheorie und, zumindest andeutungsweise, das Konzept des Ökosystems.[85] W. Haber bringt die These vom Ökosystemkonzept als metaphysischem Konstrukt 2004 mit dem methodischen Ansatz der Ökologie in Verbindung, in dem es darum gehe, integrative Konzepte zur Analyse der Organisation von Systemen zu entwickeln.[86]

Ökosysteme als Ergebnisse einer Koevolution

Ebenso wie Organismen sind auch Ökosysteme Einheiten, die in einer langen Geschichte entstanden sind. Die Anpassungen der in einem Ökosystem miteinander interagieren Organismen verschiedener Arten können damit über Selektionsprozesse in der Vergangenheit erklärt werden. Weil es sich dabei hinsichtlich der organischen Komponenten um allseitig dynamische Systeme und allseitige Anpassungen handelt, kann von einer *Koevolution* aller Organismen gesprochen werden. B.C. Patten bezeichnet auf dieser Grundlage 1975 ein Ökosystem als eine *Einheit der Koevolution* (»a unit of coevolution«; vgl. Tab. 208).[87] Aber selbstverständlich stellt nicht jede Einheit der Koevolution bereits ein Ökosystem dar. Koevolutionsprozesse laufen in Ökosystemen ab, aber sie definieren diese nicht, denn auch in Interaktionssystemen, die nur Teil von einem, aber nicht selbst ein Ökosystem darstellen, wie z.B. in Räuber-Beute-Systemen, können Prozesse der Koevolution ablaufen.

In der heutigen globalen Gestaltung der Natur durch den Menschen besteht eine enge Verflechtung von natürlichen Ökosystemen und menschlichen Wirtschaftsformen. Dies gilt besonders für Stadtökosysteme und ökonomisch genutzte Wasser-, Agrar- oder Forstökosysteme. Für diese prägen F. Zacharias und U. Kattmann 1981 den Ausdruck *mensch-organisierte Ökosysteme*.[88]

Abgrenzung von Ökosystemen

Eines der größten Probleme des Ökosystembegriffs betrifft die Abgrenzung eines Ökosystems gegenüber seiner Umwelt. Traditionell erfolgt die Abgrenzung eines Ökosystems über ein bestimmtes Erscheinungsbild oder über eine charakteristische Artenzusammensetzung. Auf dieser Grundlage wird einem Ökosystem eine eigentümliche Gestalt oder »Eigenart« zugeschrieben.[89] Vielfach erfolgt die Abgrenzung pragmatisch über abiotische Grenzen (z.B. die Land-Wasser-Grenze bei Flüssen, Seen und Meeren) oder die Grenzen eines Pflanzenformationstyps (z.B. Sommerlaubwald, Grasheide, Sandwüste) (↑Biogeografie: Abb. 49). Nach einem radikal pragmatischen und pluralistischen Vorschlag hängt die Abgrenzung eines Ökosystems gänzlich von einer jeweiligen ökologischen Fragestellung ab.[90]

K. Jax, C.G. Jones und S.T.A. Pickett unterscheiden 1998 zwei Arten von Kriterien zur Abgrenzung »ökologischer Einheiten«: *topografische* und *funktionale*.[91] Während das eine auf dem räumlichen Zusammenhang der Organismen beruhe, liege dem anderen eine Interaktion der Organismen zugrunde. Eine Entscheidung zwischen diesen beiden Kriterien hängt nach den Autoren am jeweiligen Beobachter und der Fragestellung.[92] Pragmatisch sind die Autoren auch in ihrer Definition eines Ökosystems als einer Ansammlung von Organismen, die zusammen mit ihrer abiotischen Umwelt betrachtet werden (vgl. Tab. 208).

Die *topografische* oder *geografische* Bestimmung der Einheit des Ökosystems beruht auf der räumlichen Heterogenität abiotischer Faktoren, d.h. der diskontinuierlichen Variation physikalischer und chemischer Parameter. Diese Grundlage der Bestimmung zeigt sich bereits in der Benennung mancher Systeme, die als Ökosystem gelten. Man spricht z.B. vom Ökosystem des Teiches, des Flusses, des Meeres, des Wattenmeeres, der Kiesgrube oder des Ackers. Aus dieser Praxis der Identifizierung von Ökosystemen wird deutlich, wie weit die Grenzen von Ökosystemen von den anorganischen Bedingungen der Umwelt abhängen – im Gegensatz zu Organismen, die ihre Form weitgehend nach inneren Gesetzen bestimmen. Grund für diese Dominanz des Anorganischen (und damit Räumlichen) ist die starke Abhängigkeit der Organismen von anorganischen Bedingungen und das meist geringe Potenzial, sich von diesen Bedingungen durch interspezifische Kooperation zu emanzipieren. Ökosysteme sind also in stärkerem Maße als Organismen an einen bestimmten Raum gebunden. Sie sind meist nicht selbst zur Lokomotion fähig, und ihre geografische Position wird durch die Umweltansprüche der Organismen einzelner dominanter Arten (also autökologische, nicht synökologische Verhältnisse) bestimmt. Im Zusammenhang steht die fehlende Lokomotionsfähigkeit von Ökosystemen auch mit der nur geringen Beweglichkeit von Pflanzen, die meist als integraler Bestandteil von Ökosystemen gelten (s.u.).

Die Bestimmung von Ökosystemen auf geografischer Basis ist allgemein verbreitet (Rowe 1961: »The ecosystem […] is a geographic object«[93]) und wird besonders von Pflanzenökologen betont. Aber auch die Einschätzungen von Tierökologen weisen in diese Richtung. So betont W. Tischler 1978, »wie sehr immer Grenzen der Einheiten ökologischer Ord-

nung von äußeren Bedingungen des Systems abhängen, während die Abgrenzung bei organischen Ordnungssystemen durch deren innere Anlagen gegeben ist«.[94] Klima und Boden sind nach Tischler die beiden wesentlichen externen Faktoren, die die Grenze eines Ökosystems bestimmen. Das Ökosystem eines Sees etwa vermag es nicht, sich über die Grenzen des vorhandenen Wasserbeckens zu erweitern, so wie es andererseits aber einem Organismus möglich ist, sein inneres Milieu, z.B. seinen Wasserhaushalt, weitgehend unabhängig von der Umwelt zu kontrollieren und so seinen Lebensbereich auch in solche Regionen auszuweiten, in denen aus abiotischen Quellen Wasser nicht in ausreichendem Maße vorhanden ist. Aufgrund dieser Dominanz des Räumlichen und Abiotischen in den Einflussgrößen eines Ökosystems hat die Ökologie eine besondere Affinität zur Geografie, und es besteht eine gewisse Berechtigung, Organismen aufgrund ihrer räumlichen Verteilung, ihrer gemeinsamen Anwesenheit in einem »Lebensraum« zu einheitlichen Komplexen zusammenzufassen.

Hinsichtlich der von Jax, Jones und Pickett ›funktional‹ genannten Kriterien zur Abgrenzung von Ökosystemen erscheint es sinnvoll, zwischen zwei Typen zu unterscheiden (vgl. Tab. 209): Funktional kann ein Ökosystem als eine Einheit bestimmt werden entweder (1) aufgrund räumlich diskontinuierlicher Änderungen der Zusammensetzung der Artengemeinschaften oder (2) aufgrund der funktionalen Geschlossenheit des Beziehungssystems der Organismen. Terminologisch können diese beiden Kriterien das ›zönologische‹ und das ›systemtheoretische‹ genannt werden.

Topografisches Kriterium
Die Grenzen des Ökosystems werden bestimmt durch die räumliche Heterogenität abiotischer Faktoren, d.h. die diskontinuierliche Variation physikalischer und chemischer Parameter.
Beispiel: Das Ökosystem eines Sees hat seine Grenze am Ufer des Sees, also dem Übergang vom geschlossenen Wasserkörper zum Land.

Zönologisches Kriterium
Die Grenzen des Ökosystems werden bestimmt durch die räumlich diskontinuierliche Verteilung der Gemeinschaften, d.h. eine Änderung des Arteninventars.
Beispiel: Ein Buchenwaldökosystem hat seine Grenze an der Verbreitungsgrenze des geschlossenen Buchenbestandes.

Systemtheoretisches Kriterium
Die Grenzen des Ökosystems werden bestimmt durch den Kreislauf der Beziehungen zwischen den Organismen an einem Ort.
Beispiel: Das Ökosystem in einem See wird durch einen geschlossenen Nahrungskreislauf definiert.

Tab. 209. Drei Kriterien zur Abgrenzung von Ökosystemen.

Zönologisch begründete Abgrenzungen von Ökosystemen beziehen sich auf die räumlich diskontinuierliche Verteilung der Gemeinschaften. Ein Ökosystem soll danach dort sein Ende haben, wo das Arteninventar eines räumlichen Gebietes sich sprunghaft ändert. Auch die Auszeichnung besonderer »Charakterarten« oder »Zeigerarten« ist für die zönologische Methode der Grenzziehung typisch. Vor allem in der Vegetationskunde ist die Bestimmung von Pflanzengesellschaften aufgrund der Artenzusammensetzung einer Region gängige Praxis (↑Biozönose).

Die geografische und die zönologische Methode zur Bestimmung von Ökosystemgrenzen haben ihre offensichtlichen Schwächen: Sie beruhen nicht auf einer Analyse des Beziehungsgeflechts von Organismen zueinander, sondern auf der inhomogenen Verteilung von Umweltfaktoren bzw. der Überschneidung der Umweltansprüche einzelner Arten. Die Behauptung eines »Superorganismus« auf zönologischer Grundlage wird deshalb seit den 1920er Jahren scharf kritisiert. Auf zönologischer Grundlage ist es immer möglich, das gemeinsame Vorkommen von Arten an einem Standort allein »individualistisch« als Ergebnis von sich überschneidenden artspezifischen Umweltansprüchen zu erklären.[95]

Die *systemtheoretische* Analyse macht demgegenüber ausdrücklich die Wechselwirkungen zwischen den Organismen verschiedener Arten einer »Vergesellschaftung« zum Kriterium der Abgrenzung von Ökosystemen. Die Organismen werden dabei als Glieder eines organisierten Ganzen betrachtet, die einen spezifischen Beitrag zur Aufrechterhaltung dieses Ganzen leisten. Ihnen können daher jeweils eine *Funktion* oder *Rolle* für die Arbeitsweise und Erhaltung des Systems zugeschrieben werden. Angelehnt ist das systemtheoretische Verständnis von Ökosystemen an die Methode zur Abgrenzung einer ↑Biozönose durch K. Möbius (1877), nach der solche Wesen zu einer Gemeinschaft zusammengefasst werden, »welche sich gegenseitig bedingen«.[96] Damit ist ein funktionales Kriterium der Einheit eines Ökosystems gefunden: Nicht alle räumlich in einem Gebiet vorkommenden Organismen und unbelebten Gegenstände sind Teil eines Ökosystems, sondern nur solche, die Teil des Netzes der gegenseitigen Bedingung sind. Analog zur Offenheit eines Organismus ist nach diesem Abgrenzungskriterium auch eine Biozönose und ein Ökosystem nach zwei Seiten offen: Organismen und abiotische Körper, die für die Erhaltung des

Systems von Bedeutung sind, selbst aber nicht von dem System abhängen, sind nicht Teil des Systems (wie die Nahrungsressourcen für einen Organismus oder die Sonne für ein Ökosystem). Und ebenso wenig gehören solche Organismen und abiotische Körper zu ihm, die zwar von dem Vorhandensein anderer Organismen abhängen, deren Anwesenheit aber nicht Bedingung für die Existenz anderer Organismen oder die Struktur ihrer Populationen im System ist (wie die Abfallprodukte im Falle eines Organismus oder ein opportunistisch die Ressourcen nutzender Zufallsgast im Falle eines Ökosystems).

Obwohl der systemtheoretische Ansatz sich unmittelbar als Konsequenz des Organismusmodells eines Ökosystems ergibt, wird er selten als solcher gewürdigt. Gelegentlich wird er sogar vollkommen übergangen und selbst von prominenter Seite nicht einmal als eine Möglichkeit gesehen, so z.B. 1950 von W. Tischler: »Es gibt zwei Möglichkeiten, um Biotope und ihre Biozönosen abgrenzen zu können. Entweder man geht von einem durch besondere Umweltfaktoren charakterisierten Standort aus oder von der einheitlichen Zusammensetzung der Tiergemeinschaften«.[97] Tischler sieht hier – in einem ausdrücklich methodenkritischen Beitrag, der von »Grundeinheiten und Methodik biozönotischer Forschung« handelt[98] – nur die geografische und die zönologische Methode der Bestimmung von Ökosystemen. Andere Autoren erklären den Ansatz einer funktionalsystemtheoretischen Abgrenzung von Ökosystemen aus praktischen Gründen für unmöglich – und weiten diese Absage auch auf den Begriff aus, so z.B. H. Caspers, der 1950 der Auffassung ist, dass funktionale Gesichtspunkte »nicht in ihrer vollen Reichweite für die Abgrenzung von Biozönosen herangezogen werden können: denn jede funktionelle Betrachtung führt zum Verschwinden der Einheiten. Auch das Individuum ist streng genommen ein topographischer Begriff (Remane, mündl.)«.[99]

Der verbreitete Verzicht darauf, Biozönosen und Ökosysteme durch eine Bestimmung der Relationen ihrer Komponenten auszuzeichnen, hat also letztlich pragmatische Gründe: Die frühe Praxis der Ökologen besteht im Sammeln und Bestimmen von Organismen – Wechselwirkungen zwischen ihnen werden dabei mehr aus dem gemeinsamen Vorkommen erschlossen als experimentell nachgewiesen. Empirische Studien zur tatsächlichen Wechselwirkung und gegenseitigen Bedingung von Organismen in einem Ökosystem erscheinen erst in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts. Als ein Pionier der experimentellen Ökologie in diesem Sinne kann H. Müller gelten, der seit den 1860er Jahren detaillierte Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Blüten und Insekten durchführt.[100]

Für den systemtheoretischen Ansatz zur Ausgliederung von Ökosystemen spricht seine Verankerung in der biologischen Methodik: Nur insofern ein Ökosystem funktional gedacht wird, d.h. insofern es in Komponenten zergliedert wird, die jeweils einen kausalen Beitrag zur dynamischen Organisation und Regulation des Ganzen leisten, bildet es überhaupt eine genuin biologisch bestimmte und oberhalb des Individuums stehende Einheit. Wird es dagegen allein als eine topografische oder zönologische Größe verstanden, spiegelt diese lediglich die Heterogenität der anorganischen Natur bzw. die koinzidierenden Umweltansprüche von Organismen verschiedener Arten wieder und bleibt so auf der Ebene der Geografie bzw. einer individualistischen Perspektive. Von einer überorganismischen *Organisation* und einer *Regulation* dieser Organisation durch Mechanismen der Steuerung und Rückkopplung kann dann nicht die Rede sein. Aus biologischer Sicht bildet eine Gemeinschaft von Organismen zusammen mit abiotischen Körpern allein auf systemtheoretischer Grundlage ein Ökosystem – also nicht, weil sie eine geografische Einheit oder eine konstante Zusammensetzung von Organismen verschiedener Arten darstellt, sondern allein aufgrund der funktionalen, nach dem Muster eines Kreislaufs organisierten Beziehungen der Organismen und abiotischen Körper zueinander.

Ein gewichtiges Argument gegen die ausgezeichnete Stellung rein systemtheoretisch-funktionaler Einheiten und für eine topologische Abgrenzung von Systemen stammt allerdings aus Erwägungen des Naturschutzes: Vielfach sind es die Bedingungen an einem Standort, die die Entwicklung zu einem schützenswerten System determinieren. Sollen nicht nur einzelne Organismen, sondern auch langfristige Entwicklungen in der Natur geschützt werden (»Prozessschutz«; ↑Bioethik), dann empfiehlt es sich also den Ort, an dem diese Entwicklungen stattfinden können, zu schützen. Nicht nur ein Ökosystem selbst, sondern auch die Voraussetzungen für seine Entstehungen bilden damit den Gegenstand des Schutzes. Die Voraussetzungen eines Systems stellen aber noch nicht das System selbst dar. Naturschutz kann sich damit zufrieden geben, eine Dynamik, nicht ein organisiertes System zu schützen. Für die Ökologie ist die Differenzierung zwischen topologisch und systemtheoretisch definierten Einheiten aber von Bedeutung.

Organisation und Regulation von Ökosystemen

Mit einem engen Begriff der ↑Organisation stellt ein

Ebe	*Org*	*Reg*	*Beispiel*	*interagierende Elemente*
I	O	R	Organismus	Organe
I	O	AR	kranker Organismus (Krebs)	Größen zur Regulation der Zellteilung
I	AO	R	Regulation der Körpertemperatur	Körpertemperatur; Schweißsekretion
P	O	(R)	Ökosystem im Gleichgewicht	Organismen verschiedener Arten
P	O	AR	Ökosystem in Sukzession	Organismen verschiedener Arten
P	AO	R	Räuber-Beute-System	Populationsgrößen verschiedener Arten

Tab. 210. Kreuzklassifikation von sechs Typen von Systemen in der Biologie. Die Klassifikation erfolgt nach drei Dimensionen: der Ebene der interagierenden Entitäten: Teile eines Individuums (I) oder Individuen einer Population (P); dem Vorliegen von Organisation (O) oder ihrem Fehlen (AO); sowie dem Vorliegen einer Regulation (R) oder ihrem Fehlen (AR). Unter der Organisation wird die wechselseitige Ermöglichung von individuellen Körpern in einem System verstanden, unter der Regulation die wechselseitige Kontrolle von Parametern durch Mechanismen der Steuerung oder Regelung (Rückkopplung).

Ökosystem insofern eine Organisation dar, als seine Komponenten wechselseitig voneinander abhängen. Die Einheiten, die in einem Verhältnis der systemkonstituierenden wechselseitigen Abhängigkeit zueinander stehen, können sich auf verschiedenen Ebenen befinden; und diese verschiedenen Bedingungsbeziehungen führen damit auch zur Abgrenzung verschiedener Arten von Systemen. Grundsätzlich zu unterscheiden sind dabei die Ebene der Interaktion von *Individuen* und *Populationen*. Einseitige Bedingungsverhältnisse auf Ebene der Individuen können wechselseitige Bedingungen auf der Ebene von Populationen zur Folge haben. So ist eine individuelle Räuber-Beute-Beziehung, z.B. das Fressen einer Antilope durch einen Löwen, ein einseitiges Abhängigkeitsverhältnis, insofern die Antilope mit ihrem Leben das Leben des Löwen ermöglicht – auf Populationsebene können sich aber Systemgrößen, wie die Populationsgrößen der Antilopen und Löwen, über Räuber-Beute-Beziehungen *wechselseitig* bedingen und im Gleichgewicht stabilisieren.

Zu unterscheiden sind hier also zwei Typen von Systemen: ökologische *Produktionssysteme* und demografische (oder demologische; ↑Population) *Kontrollsysteme*. Letztere sind negative Rückkopplungssysteme, in denen statistische Parameter wie Populationsgrößen wechselseitig voneinander abhängen. Ökologische Systeme sind dagegen primär durch die zyklische Organisation von Typen individueller Interaktionen ausgezeichnet, insofern die eine konkrete Interaktion einen Effekt hat, der zukünftige Interaktionen des gleichen Typs möglich macht. Indem z.B. Wasserflöhe Algen in einem See fressen und ihre Verdauungsprodukte das Gedeihen der Algen ermöglichen, wirkt das Fressen der Wasserflöhe positiv auf sich selbst zurück, weil es eine Aktivität ist, die ihre eigenen Voraussetzungen, das Gedeihen der Algen, verbessert. Es besteht hier ein wechselseitiges ökologisches System, das nicht allein ein System zur Regulation von Populationsgrößen ist, sondern das die wechselseitige Ermöglichung der Existenz individueller Algen und Wasserflöhe zu einer organisierten Einheit zusammenfasst. Anders gesagt: Organisierte Systeme der Ökologie bestehen aus populationsvermittelten Ermöglichungskreisläufen auf individueller Ebene. Sie sind aufgrund dieser Beziehungen der zyklischen Ermöglichung *organisierte*, aber nicht notwendigerweise auch *regulierte* Systeme. Denn es gehört nicht zu den Identitätsbedingungen eines solchen Systems, dass es durch Steuerungs- oder Rückkopplungsmechanismen stabilisiert wird. Umgekehrt ist ein demografisches Kontrollsystem, wie ein Räuber-Beute-System, ein reguliertes, aber nicht unbedingt auch ein organisiertes System, weil auf individueller Ebene nur einseitige Ermöglichungsbeziehungen vorliegen (vgl. Tab. 210).

In einem einfachen Räuber-Beute-System kann eine Regulation der Populationsgrößen der beiden beteiligten Arten erfolgen – aber trotzdem handelt es sich nicht um eine ökologische Wechselseitigkeit der Beziehung, sondern um eine einseitige Abhängigkeit, ein Ausbeutungsverhältnis. Die populationsbiologische Regulation, die zum Gleichgewicht von Populationsgrößen führt, begründet also noch keine ökologische Organisation, die eine Wechselbedingung der beteiligten Populationen einschließt. Eine Population von Organismen, die von den Organismen einer anderen Population als Beute genutzt werden, ist nicht durch die Population der Räuber bedingt. Reine Regulationsbeziehungen können also die wechselseitige Bedingung von Populationsgrößen beinhalten, nicht aber der Populationen selbst. Erst durch ihre gegenseitige Bedingung werden Populationen aber zu Gliedern eines organisierten Ganzen, zu Elementen eines Ökosystems.

Für Regulationssysteme ist allgemein eine Beschreibung auf der Ebene von Zustandsgrößen kennzeichnend (den Regel-, Fühl- und Stellgrößen; ↑Re-

gulation: Abb. 431 für ein ökologisches Beispiel); für organisierte Systeme dagegen die Beschreibung auf der Ebene von interagierenden Körpern (Organen und Organismen) oder Aktivitäten (Fressen und Gefressenwerden), deren Einbindung in kausale Kreisläufe einen selbstermöglichenden Charakter hat (Organe eines Organismus und Organismen eines Ökosystems gibt es nur in dem jeweiligen physiologischen bzw. ökologischen Ermöglichungskreislauf).

Eine Differenzierung dieser zwei Aspekte von ökologischen Systemen ist in der Ökologie allerdings alles andere als verbreitet. Häufig, besonders in der deutschsprachigen Ökologie, wird die Organisation ökologischer Systeme über ihre Selbstregulation erläutert, so in Bezug auf Biozönosen bereits 1918 durch A. Thienemann[101] und in den frühen 1920er Jahren durch E. Schmid[102] (↑Biozönose: Tab. 47) und R. Hesse. Letzterer schreibt 1924 von den Gliedern einer Biozönose, sie würden »durch den Zustand gegenseitiger Bedingtheit in ein biologisches Gleichgewicht gezwängt, das sich durch Selbstregulation erhält«.[103] Drei Jahre später heißt es bei K. Friederichs: »Die Definition ist: Eine Organisation ist eine biologische Ganzheit, die sich durch Selbstregulierung bei Bestand erhält«.[104] Bis in die Gegenwart zieht sich dieses Verständnis, wie etwa an den Definitionen des Ökosystembegriffs durch H. Ellenberg (1973), H. Leser (1984) oder F. Klötzli (1993) deutlich wird (vgl. Tab. 208).

Erst mit der Etablierung des Nichtgleichgewichtsparadigmas in der Ökologie seit den 1970er Jahren (↑Ökologie) beginnt sich eine Trennung der Aspekte anzukündigen, insofern die Regulation im Sinne der Erhaltung eines Gleichgewichts nicht mehr als notwendige Bedingung für das Vorliegen eines ökologischen Systems verstanden wird. Deutlich wird dabei, dass ein Gleichgewicht von Populationen kein Merkmal von Ökosystemen sein muss und dass umgekehrt Gleichgewichte von Populationen auch unabhängig von Ökosystemen bestehen können (z.B. in Räuber-Beute- oder Konkurrenz-Systemen). Die Interaktion von Organismen muss also auch dann nicht ihren Charakter eines Ökosystems verlieren, wenn dieses System sich nicht in einem Gleichgewicht befindet. Die Bestimmung des Ökosystembegriffs hängt primär an der wechselseitigen Abhängigkeit von Populationen verschiedener Arten (d.h. der Organisation des Systems), nicht an der Stabilisierung der Populationsgrößen (ihrer Regulation). Ein Ökosystem kann auch bei schwankenden Populationsgrößen Bestand haben. Indem über lange Zeit der Begriff des Ökosystems mit der Vorstellung eines harmonischen Gleichgewichts in der Natur verbunden wurde, ist diese Differenzierung verkannt worden.

Seit Ende der 1970er Jahre führen die einem Ökosystem zugeschriebenen Leistungen der Selbstregulation (↑Regulation/Selbstregulation) zu Diskussionen über die »kybernetische Natur« von Ökosystemen. Im Verlauf dieser Auseinandersetzungen schreiben einige Autoren Ökosystemen ein Informationsnetzwerk zur Steuerung und Regelung des Systems zu.[105] Von anderer Seite wird das kybernetische Vokabular in der Ökologie grundsätzlich kritisiert. So plädieren J. Engelberg und L.L. Boyarsky 1979 für die »nichtkybernetische Natur von Ökosystemen«, weil es in Ökosystemen keine eigenen Kanäle gebe, die Informationen transportieren, sondern überall gebe es nur Umsatz von Materie und Energie.[106] Dem kann entgegengehalten werden, dass kybernetische Regulationen keiner eigenen Informationswege bedürfen, sondern sich allein aus der Interaktion von Elementen des Systems ergeben können. Nicht nur in Ökosystemen, sondern auch in Organismen oder Maschinen beruht die kybernetische Regulation auf Stoff- oder Energieumsatz, der sich nicht notwendig in einem eigenen »Informations-Netzwerk« abspielt.

Es bestehen aber doch grundsätzliche Unterschiede zwischen der Regulation von Organismen und Ökosystemen. Diese hängen im Wesentlichen daran, dass Ökosysteme im Gegensatz zu Organismen keine eigenständigen Mechanismen der Reproduktion zeigen und somit keiner Selektion unterliegen. Sie weisen daher keine so weitreichende Integration und Kooperation der Elemente auf wie Organismen. Nach einer Gegenüberstellung A. Remanes von 1950 ist für die »biozönotische Ordnung« der Ökosysteme im Unterschied zur »funktionellen« Ordnung der Organismen die Konkurrenz der Komponenten ein wesentlicher Faktor (↑Ökologie/Biozönotische und funktionelle Ordnung).[107] Den Unterschied zwischen der Regulation in Organismen als »körperlich gebundenen« Gemeinschaften (von Zellen) und ökologischen Lebensgemeinschaften als »freien« Assoziationen (von Organismen) hebt Remane bereits 1939 hervor: »Allein die Massenverteilung der Einzelarten wird […] in der Lebensgemeinschaft reguliert, und dies geschieht nicht durch besondere Regulationsmechanismen oder zentrale Leitung, sondern lediglich auf Grund der Einzeleigenschaften ihrer Teile […]. Jede Handlung eines Lebewesens hat in der Lebensgemeinschaft nur direkten Bezug auf die eigene Art und ihre Erhaltung […]; die Beziehungen zur allgemeinen Lebensgemeinschaft sind ganz locker, der Verband ist sozusagen in dieser eine private Interessengemeinschaft, die natürlich in der Gesamtge-

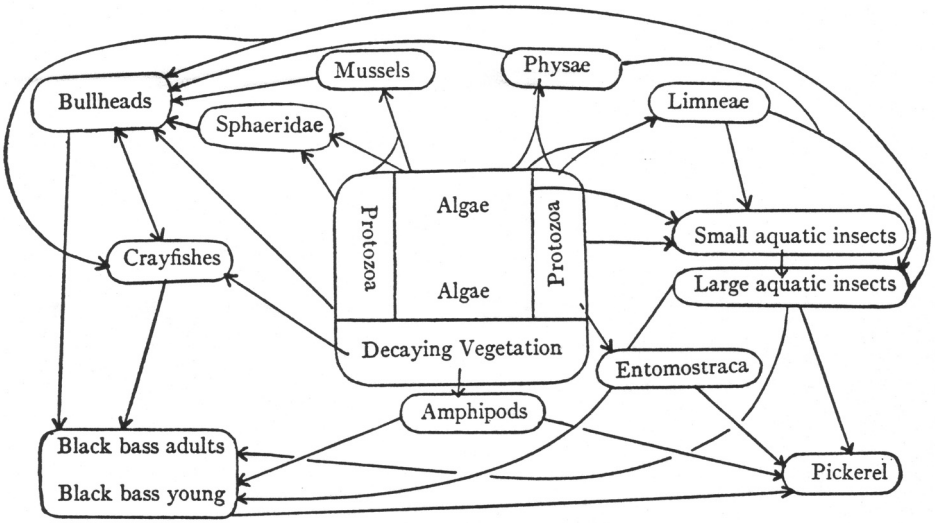


Abb. 338. Nahrungsnetz von aquatischen Organismen (aus Shelford, V.E. (1913). Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region. A Study in Animal Ecology, Chicago 1937: 70).

meinschaft ein Faktor ist, aber in ihrer Tätigkeit ganz auf das eigene Interesse eingestellt ist«.[108] Für diesen Unterschied in der Regulationsart lässt sich eine einfache evolutionstheoretische Erklärung geben: Während die Regulation zur Selbststabilisierung von Organismen ein direktes Selektionsergebnis darstellt, kann die Regulation der Ökosysteme nur zu einem geringen Teil als ein selbst durch Selektion entstandener Mechanismus verstanden werden – vielmehr stellt er einen lediglich resultierenden Faktor aus der Selektion der Organismen dar. Als Konsequenz daraus erfolgt die Regulation von Ökosystemen nicht auf eine Weise, in der die Erhaltung des Ökosystems Vorrang vor der Selbsterhaltung seiner Komponenten hat (wie dies für die Teile eines Organismus gilt). Aufgrund ihrer Beweglichkeit im Raum und ihres Opportunismus in der Ausnützung von Ressourcen sind Organismen nicht weniger Arten (im Gegensatz zu den Organen eines Organismus) Generalisten, die nicht streng an ein System gebunden sind und selbst die Zerstörung eines Systems überleben können (↑Ökologie: Tab. 204).

Dieses Fehlen eines eigenständigen Mechanismus der Regulation in Ökosystemen könnte als ein kontingentes Merkmal der Ökosysteme auf der Erde angesehen werden. Um den Unterschied der Ökologie zur Physiologie zu betonen, könnte es aber auch als ein Bestimmungsstück des Ökosystembegriffs betrachtet werden, dass Ökosysteme Momente der Regulation primär nur als Nebeneffekt einer Selektion auf der Ebene von Individuen und Populationen aufweisen. Gerade die Möglichkeit des Fehlens einer Regulation des Gesamtsystems unterscheidet ein Ökosystem von einem Organismus. Als System sollte es daher nicht aufgrund seiner Fähigkeit zur Selbstregulation bestimmt werden, sondern allein insofern, als es aus Populationen von sich wechselseitig bedingenden Organismen besteht, insofern es also eine Organisation im strengen Sinne aufweist.

Der Unterschied zwischen physiologischen und ökologischen Systemen wird auch daran festzumachen versucht, dass den Ökosystemen ein spezifisches Organisationszentrum abgesprochen wird. Remane spricht 1939 vom Fehlen einer »Zentralisierung« und eines »Organisationsplans« bei ökologischen Gemeinschaften.[109] In ähnlicher Weise argumentieren R.H. Whittaker und G.M. Woodwell 1972, in Lebensgemeinschaften gebe es kein Zentrum der Kontrolle und Organisation wie in Organismen. Und es gebe auch keine Evolution zur Entwicklung eines solchen Zentrums, denn die Struktur von Gemeinschaften werde durch die Evolution von Arten bestimmt, ergebe sich also quasi lediglich als Nebenprodukt der Evolution ihrer Komponenten: »There is in the community no center of control and organization such as there is in the organism, and no evolution toward a central control system. The organization of the community – its pattern of self-maintaining functional differentiation – is maintained by the genetics of species, by way of the competition and other population interactions of these species. Community organization is a result of species evo-

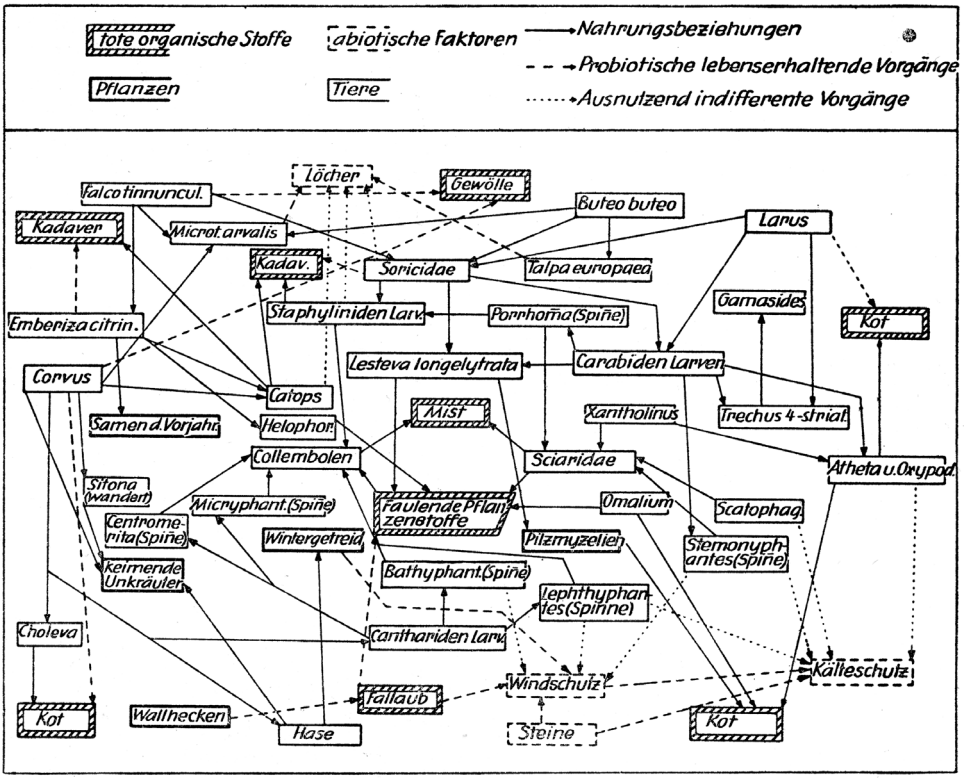


Abb. 339. Modell des Ökosystems eines Getreidesaatfeldes auf Lehmboden in Nordwestdeutschland zur Winterzeit. In das Diagramm sind taxonomische Gruppen von Organismen, tote organische Stoffe und abiotische Faktoren integriert (nach Heydemann, B. (1953). Agrarökologische Problematik, dargetan an Untersuchungen über die Tierwelt der Bodenoberfläche der Kulturfelder (Diss., Univ. Kiel); aus Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 317).

lution and species behaviour.«[110] Methodisch können Ökosysteme also gerade durch das Fehlen von zentralisierten Kontrollsystemen unterschieden werden. Nicht alle Biologen schließen sich aber der Auffassung an, Ökosysteme würden keiner eigenständigen Evolution unterliegen und kein Gegenstand von Selektion auf Ökosystemebene sein. Vielmehr nehmen einige, wie z.B. 1960 M.J. Dunbar, eine Konkurrenz und nachfolgende Evolution auch auf der Ebene von Ökosystemen an.[111]

Die Debatte um die Bestimmungsmerkmale eines Ökosystems hält bis in die Gegenwart an. Auf der einen Seite wird dafür plädiert, Ökosysteme als stabile und selbstregulierte Systeme zu beschreiben, auf der anderen Seite wird betont, dass nicht alle Ökosysteme notwendig kybernetisch reguliert sind.[112] Verbreitet ist ein pragmatisches Verhältnis zu dem Konzept, nach dem bereits eine topografisch-physiognomische Einheit wie ein Wald oder ein See als ein Ökosystem angesehen wird, auch wenn die funktionalen Beziehungen zwischen den Komponenten des Systems nicht untersucht wurden.[113] K. Jax, G.-P. Zauke und E. Vareschi schlagen 1992 vor, den Begriff nicht auf eine enge Bedeutung festzulegen und ihn in weitem Sinne zu gebrauchen; jedes einzelne System müsse aber auf eindeutige Weise abgegrenzt und spezifiziert werden.[114]

Redundanz und Opportunismus

Die Konstanz der Populationsgrößen der Arten eines Ökosystems stellt nur eine hinreichende, nicht aber eine notwendige Bedingung für das Gleichgewicht und den Erhalt eines ganzen Ökosystems bzw. einer Gemeinschaft dar. Denn die Erhaltung des Systems ist auch dann möglich, wenn die Populationsgrößen schwanken oder eine Art aus dem System ganz verschwindet. Dies ist immer dann der Fall, wenn die Funktion der Organismen einer Art durch andere in dem System übernommen werden kann. In den meisten Ökosystemen ist dies eher die Regel als die Ausnahme, weil sich die Organismen verschiedener Arten in Bezug auf die Erhaltung des Ökosystems funk-

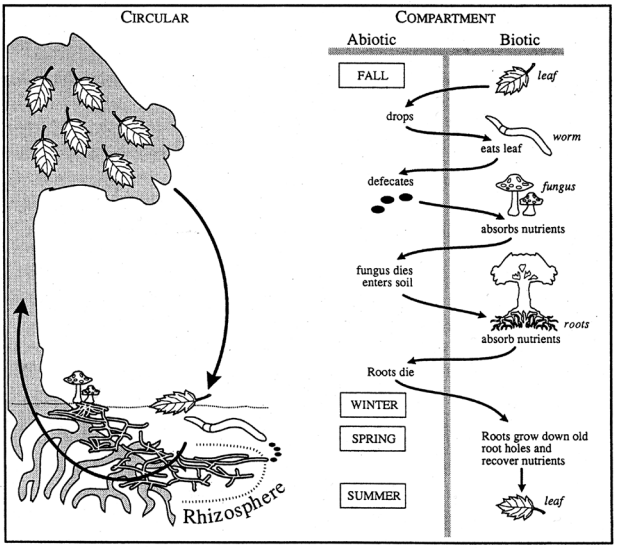


Abb. 340. Die enge Verknüpfung von abiotischen und biotischen Prozessen in einem Ökosystem. Hinsichtlich der Stoffflüsse in einem Ökosystem bilden die Lebewesen nicht ein klar abgegrenztes Kompartiment, sondern sind mit anorganischen Bestandteilen eng verflochten. Ein mineralischer Nährstoff, der einmal im Jahr den Stoffkreislauf durchläuft, muss daher mehrfach die Grenze zwischen dem Bereich des Organischen und Anorganischen passieren (aus Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1992). Toward a Unified Ecology: 46).

tional äquivalent zueinander verhalten. Es besteht in diesen Fällen eine *ökologische Redundanz*, insofern eine systemrelevante Funktion von den Organismen verschiedener Arten ausgeführt wird (↑Rolle, ökologische).

Umgekehrt können die Organismen einer Art auch Funktionsträger und integrale Bestandteile verschiedener Ökosysteme sein. Viele Organismen zeigen eine erhebliche Mobilität und einen ausgeprägten Opportunismus in der Ressourcennutzung. Sie sind damit nicht streng an einen Ökosystemtyp gebunden, sondern wechseln zwischen verschiedenen (»Poikilotopie«, ↑Metamorphose). Und auch innerhalb eines Ökosystems werden die vorhandenen Ressourcen nur episodisch und fakultativ genutzt. Eine strikte Bindung an Organismen bestimmter anderer Arten liegt vielfach nicht vor. Strikte Abhängigkeiten bestehen oft nur gegenüber abiotischen Faktoren der Umwelt (vor allem Temperatur und Feuchtigkeit). Diese schwache obligate Bindung an andere Arten zeigt schon die Tatsache, dass Organismen vieler Arten aus ihrem Ökosystem herausgelöst und mit mehr oder weniger einheitlichem Kraftfutter in Botanischen oder Zoologischen Gärten am Leben erhalten werden können. Eine scharfe Grenze der Verbreitung besteht also oft nur dort, wo eine sprunghafte Änderung eines abiotischen Faktors vorliegt, z.B. im Übergang vom Wasser zum Land. Innerhalb einer abiotisch homogenen Region macht aber die hohe Mobilität vieler Organismen in Verbindung mit ihrem Opportunismus in der Ressourcennutzung ihre exklusive Zuordnung zu abgegrenzten Biozönosen und Ökosystemen unmöglich. Eine regelmäßige Ausnahme von dem verbreiteten Opportunismus ist der Parasitismus: Organismen, die andere Organismen einseitig ausbeuten, ohne diese zu töten, sind meist auf eine Wirtsart spezialisiert.

Zusammengenommen sind Redundanz und Opportunismus zwei Faktoren, die eine Abgrenzung von Ökosystemen in vielen Fällen kaum möglich machen: Wo soll z.B. die Grenze zwischen dem Ökosystem Teich und dem Ökosystem Wiese verlaufen, wenn viele Arten, z.B. Fliegen, Frösche, Enten etc. ihre ökologischen Beziehungen, z.B. ihre trophischen Beziehungen der Ernährung und der Exkretion, sowohl in dem einen System als auch in dem anderen wahrnehmen können? Von wenigen Ausnahmen wie den Oasen in isolierten Trocken- oder Kältewüsten oder den Tiefseebiozönosen abgesehen gelten diese Schwierigkeiten der Abgrenzung für alle konventionell als Ökosysteme angesehenen Systeme der Erde: ob es sich um einen Wald, eine Wiese, ein Hochmoor oder einen Teich handelt – sie sind alle von Nachbarsystemen umgeben, mit denen es einen Austausch von Organismen gibt, die mal in dem einen, mal in dem anderen System ihrem Leben nachgehen, d.h. ökologisch gesprochen, mal in dem einen, mal in dem anderen System Ressourcen nutzen und Funktionen ausüben.

Wie oben dargestellt, begegnet die Praxis der Ökologie dieser Schwierigkeit, indem sie Ökosysteme entweder direkt über die diskrete Änderung besonders relevanter abiotischer Faktoren abgrenzt (z.B. durch die Wasser-Land-Grenze) oder über das Verbreitungsgebiet der Organismen einzelner Arten (oder höherer Taxa), die die abiotischen Verhältnisse ihrer Umwelt in starkem Maße verändern. Bei diesen Organismen handelt es sich meist um wenig mobile, weitgehend stationäre Individuen, wie Pflanzen, die durch ihre Dominanz einem Gebiet ihr Gepräge geben. So stellen klassische Beispiele für Ökosysteme dar: der Buchenwald, geprägt durch die Rotbuche (*Fagus*); die Wiese geprägt durch die Gräser (*Poaceae*); das Hochmoor, geprägt durch die Torfmoo-

1 Trophische Beziehungen (Nutrition)

1.1 Direkte Ernährung: Ein Organismus frisst einen anderen oder Teile von ihm
Beispiele: Pflanzenfraß (Herbivorie), Beutefang (Karnivorie)

1.2 Indirekte Ernährung: Ein Organismus ernährt sich von abgestoßenen oder abgestorbenen Teilen eines anderen. Beispiele: Aasfresser (Saprophagie), Kotfresser (Koprophagie)

1.3 Ernährungsunterstützung: Ein Organismus unterstützt einen anderen im Aufschluss seiner Nahrung.
Beispiel: Darmbakterien

1.4 Entsorgungsbeziehung (Ernährungssymbiose): Ein Organismus unterstützt einen anderen bei der Entsorgung von dessen Abfallstoffen. Beispiel: Gasaustausch in der globalen Pflanzen-Tier-Symbiose

2 Mitteilungsbeziehungen (Information)

2.1 Intendierte Mitteilung: Ein Organismus bezieht sich direkt auf einen anderen Organismus, um ihn auf etwas aufmerksam zu machen. Beispiele: Honiganzeiger und Honigdachs, Warnrufe

2.2 Nichtintendierte Mitteilung: Das Verhalten eines Organismus dient einem anderen Organismus als Information über die Umwelt. Beispiele: Aasgeier, die Hyänen Nahrungsorte anzeigen, Warnrufe für Artfremde

3 Schutzbeziehungen (Protektion)

3.1 Direkter Schutz: Ein Organismus gibt einem anderen durch seine räumliche Ausdehnung und strukturelle Eigenarten Schutz. Beispiele: Strauch und Vogel, Seeanemone und Krebs

3.2 Indirekter Schutz: Die Biotopumgestaltung durch einen Organismus gewährt einem anderen Schutz.
Beispiele: Kaninchenbau und Fuchs, Spechtloch und Meise

4 Transportbeziehungen (Lokomotion)

Ein Organismus transportiert einen anderen
Beispiele: Pflanzensamenverbreitung durch Tiere (Zoochorie), Transport von Fadenwürmern und Milben von einem Kothaufen zum nächsten durch Käfer (Phoresie)

5 Sexualbeziehungen (Reproduktion und Rekombination)

Ein Organismus ermöglicht die Reproduktion und/oder Rekombination anderer
Beispiel: Tierbestäubung (Zoophilie) der Blütenpflanzen

6 Biotoperzeugungsbeziehungen (Habitatproduktion)

6.1 Direkte Biotoperzeugung (Epökie und Endökie): Ein Organismus stellt den Wohnort für einen anderen dar.
Beispiele: Bakterien als Endosymbionten im Darm, Flöhe als Ektoparasiten im Fell, Epiphyten auf Pflanzen, auch temporär: ein Baum als Sitzwarte für einen Greifvogel

6.2 Indirekte Biotoperzeugung (»ecosystem engineering«): Ein Organismus erzeugt das Biotop für einen anderen.
Beispiele: Buchenwaldbiotop und Waldpilz, Rüsselkäferlarven erzeugen Löcher zu den Hohlräumen in Pflanzenstengeln, die zum Wohnraum anderer Organismen werden

Tab. 211. Klassifikation der Elemente ökologischer Beziehungskreisläufe.

se (*Sphagnum*); das Korallenriff, geprägt durch die Korallentiere (*Anthozoa*) etc. Es ist dabei aber wahrscheinlich, dass solche großräumigen Gebilde wie der Buchenwald in eine Vielzahl von Ökosystemen im Sinne von Abhängigkeitskreisläufen aufgelöst werden muss. Denn nicht in allen Kreisläufen wird die Buche ein integrales Element sein. Sie wird für einige Beziehungszyklen allein ein Umweltfaktor sein, insofern als sie auf der einen Seite, z.B. durch ihre Beschattung, ein bestimmtes Mikroklima schafft, das die Lebensverhältnisse aller dort existierenden Organismen mitbestimmt, insofern sie aber auf der anderen Seite nicht ihrerseits von allen Organismen, auf die sie wirkt, beeinflusst wird.

Ökologische Typen

Produzenten und Reduzenten (und eventuell Konsumenten; ↑Rolle, ökologische) sind bezeichnenderweise die einzigen universal verbreiteten Kandidaten für eine ökologische Typologie von Organismen. An diesen beiden Kategorien wird deutlich, dass eine ökologische Typologie von der Wirkung ausgeht, die ein Organismus auf Organismen anderer Arten ausübt. Eine ökologische Klassifikation von Organismen deckt sich also nicht mit Klassifikationen von Verhaltensweisen. Nicht die Wirkung des Umweltbezugs eines Organismus auf diesen Organismus selbst, wie in der Klassifikation ethologischer Funktionskreise (↑Verhalten: Tab. 301), sondern seine Wirkung auf andere Organismen steht in ökologischer Hinsicht im Zentrum.

Viele als ökologisch verstandene Klassifikationen von Organismen haben allerdings eine andere Grundlage: Besonders in der Pflanzenökologie ist es üblich,

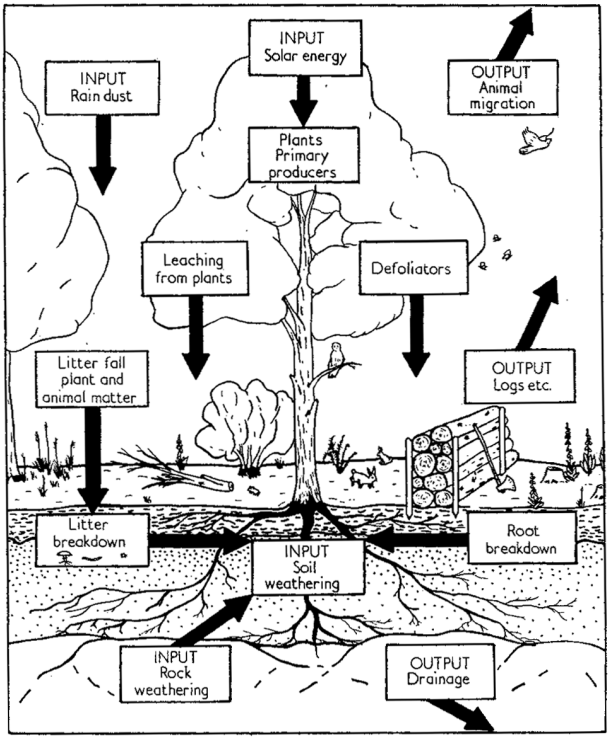


Abb. 341. Stoffflüsse in einem Waldökosystem (aus Ovington, J.D. (1962). Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. Adv. Ecol. Res. 1, 103-192: 106).

»funktionale Typen« im Sinne von (ethologischen) Lebensformtypen zu bestimmen. Der funktionale Aspekt bezieht sich hier jedoch nicht darauf, welche Rolle die Organismen in einem Ökosystem einnehmen, sondern welche Strategie in Relation zur Umwelt sie für das eigene Überleben verfolgen. Dies gilt z.B. für Raunkiærs Einteilung der Pflanzen nach der Lage ihrer Überdauerungsknospen (↑Lebensform), für die Klassifikation nach der Lebensdauer in annuelle oder perennierende Organismen (↑Lebensgeschichte) oder für besondere Anpassungsformen von Pflanzen wie Schattentoleranz, Tiefwurzler-Flachwurzler, Immergrüne-Sommergrüne, Sukkulenz, Xerophytie etc. (↑Biotop). Als ›ökologisch‹ sind diese Unterscheidungen allein vor dem Hintergrund eines weiten Ökologiebegriffs zu verstehen, der auch die Relation des einzelnen Organismus zu seiner Umwelt als ein ökologisches Verhältnis fasst (↑Ökologie).

Trophische Beziehungen – und andere

Die hauptsächlichen Wirkungen von Organismen auf einander, die in der Regel in Ökosystemen identifiziert werden, sind Ernährungsbeziehungen. Neben den trophischen funktionalen Typen von Produzenten, Konsumenten und Reduzenten haben sich in der Ökologie nur wenige andere Typisierungen funktionaler ökologischer Rollen etabliert. Im Prinzip lässt sich aber für jeden ethologischen Funktionskreis eines Organismus auch eine ökologische Beziehung formulieren – nämlich dann, wenn ein Organismus einer anderen Art in der betreffenden Umweltbeziehung dieses Organismus eine regelmäßige Rolle spielt. Ebenso wie sich auf der ethologischen Grundfunktion der Ernährung ein System der wechselseitigen Abhängigkeit von Organismen aufbauen lässt, ist dies also auch für die anderen Grundeinstellungen möglich, die ein Organismus zu seiner Umwelt hat. Die Wechselseitigkeit kann sich auf den Schutz, die Lokomotion (Verbreitung), die Fortpflanzung oder allgemeine Ansprüche an den Lebensraum beziehen (vgl. Tab. 211).

Explizite Vorschläge, wie die Typen ökologischer Wirkungen zu klassifizieren sind, gibt es bisher nur wenige. F.E. Clements und V.E. Shelford unterscheiden 1939 sechs verschiedene Typen der Koaktionen (»coactions«), d.h. der Wirkungen von Organismen aufeinander: »(1) shelter and housing, (2) food, (3) materials, (4) reproduction, (5) social grouping, and (6) attachment«.[115]

Die ökologischen Beziehungstypen sind als *Elemente* ökologischer Beziehungskreisläufe zu verstehen, d.h. sie werden zu ökologischen Beziehungen im engeren Sinne erst durch ihre Integration in einen *geschlossenen* Beziehungskreislauf. Stehen sie isoliert und sind nicht in die Organisation eines Ökosystems eingebunden, so handelt es sich lediglich um die Umweltbeziehungen eines Organismus. Genauso wenig wie alle physikalischen und organischen Einflüsse auf einen Organismus also Teil seiner Organisation sind, sind alle Umweltbeziehungen von Organismen Teil der Organisation eines Ökosystems. Das Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt ist als solches also noch kein (syn-)ökologisches Verhältnis, auch wenn es dies jederzeit werden kann und es im Einzelfall eine empirische Frage ist, ob es als ökologisch anzusehen ist oder nicht.

Ein ökologischer Beziehungskreislauf muss selbstverständlich nicht nur einen Beziehungstyp zwischen Organismen beinhalten, sondern kann sich über mehrere erstrecken.[116] So kann es etwa eine Wechselbeziehung zwischen einer Bienen- und einer Blütenpflanzenpopulation geben, bei denen die Bienen die

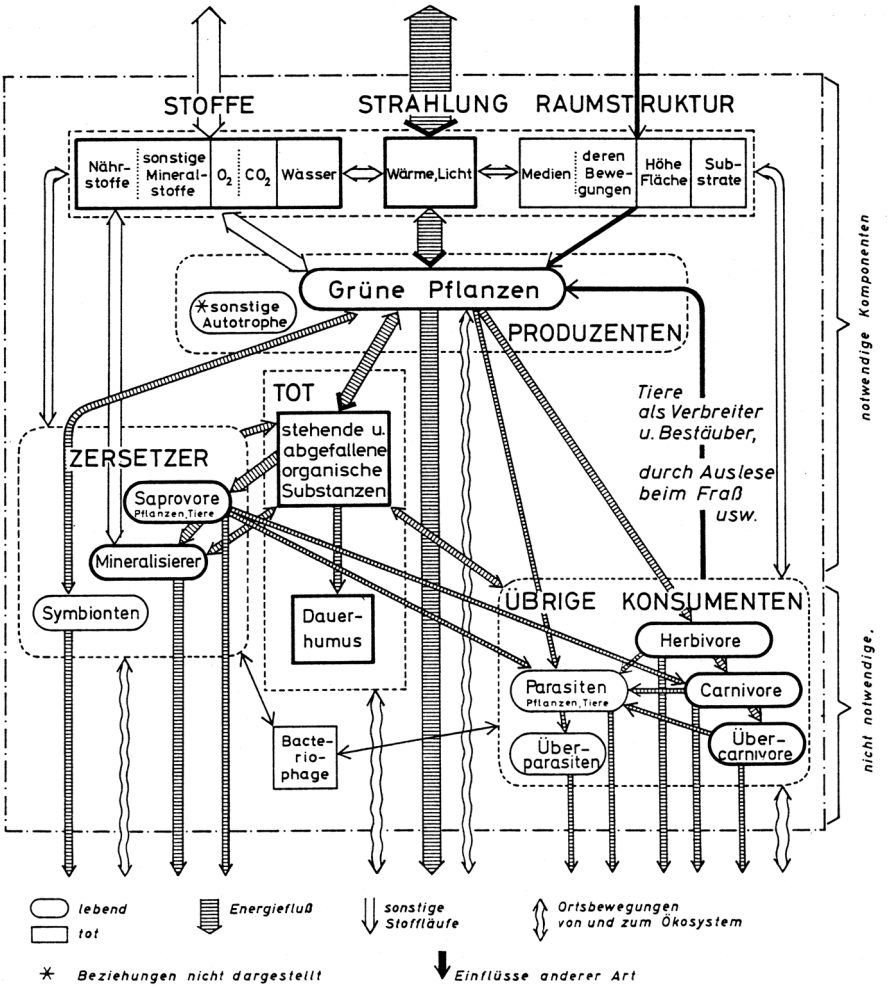


Abb. 342. Modell eines vollständigen Ökosystems (aus Ellenberg, H. (1973). Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: ders. (Hg.). Ökosystemforschung, 1-31: 3).

Verbreitung und Bestäubung der Pflanzen besorgen und die Pflanzen über den Blütennektar die Ernährung der Bienen sicherstellen.

Es geht in der Ökologie also nicht nur um die trophischen Beziehungen des Fressens und Gefressenwerdens, die von der Arbeitsteilung der chemischen Fixierung von Strahlungsenergie und der dazu komplementären Zersetzung der aufgebauten organischen Materie angetrieben werden. Weil *jede* Form der Umweltbeziehung eines Organismus sich zu einer Abhängigkeit von Organismen einer anderen Art steigern kann, muss auch jede Form der Umweltbeziehung Teil des wechselseitigen Bedingungsgefüges sein können. Die Tendenz, solche Verhältnisse, die nichts mit Nahrungsbeziehungen zu tun haben, aus der Ökologie auszulagern, ist vor dem häufig produktionsbiologischen Hintergrund der Analyse von Ökosystemen verständlich. Es sollte aber doch klar sein, dass funktional geschlossene Bedingungsgefüge zwischen Organismen oder Populationen verschiedener Arten, also überorganismische Organisationssysteme auch jenseits von Nahrungsbeziehungen bestehen können, dass also der Gegenstand der Ökologie nicht auf produktionsbiologische Analysen zu reduzieren ist.

In diesem Sinne ist es, wenn einige Ansätze der letzten Jahre ausdrücklich nicht nur die direkte trophische Beziehung der Versorgung anderer Organismen durch den Aufbau eigener organischer Körpersubstanz, sondern auch indirekte Effekte, die in der

Veränderung von »Ressourcenströmen« bestehen, in die Ökologie einbeziehen. Solche indirekten Effekte werden z.B. unter dem Schlagwort des *Ökosystemengineering* (»ecosystem engineering«) behandelt.[117] Die Beziehungen zwischen den Organismen, die gemeinsam ein Ökosystem bilden, müssen aber nicht in allen Fällen eine physische Umgestaltung ihrer Umwelt einschließen, sondern können sich auch auf direkte Interaktionen beziehen.

Ein streng funktionaler Ansatz in der Ausgliederung von Ökosystemen hat zur Konsequenz, dass ein Organismus gleichzeitig in mehrere Ökosysteme einbezogen sein kann und dass außerdem ein topografischer Ort gleichzeitig von mehreren Ökosystemen besetzt sein kann. So können in einem Buchenwald neben dem trophischen Zyklus, dem wesentlich die Buche als Produzentin und die Bakterien und Pilze als Reduzenten angehören, weitere Beziehungskreisläufe bestehen, in die die Buche nicht als Produzentin, sondern etwa als Habitatgestalterin eingeht. Der topografisch und als makroskopische Formgestalt einheitlich behandelte Buchenwald wird so aufgelöst in eine Vielzahl von nebeneinander bestehenden Beziehungskreisläufen. In vielen Zusammenhängen – v.a. in praktischen und auf den Naturschutz abzielenden Kontexten – wird diese Zergliederung nicht sinnvoll sein. Soll aber präzise geklärt werden, inwiefern das Ökosystem eine Organisation darstellt und nicht bloß eine Ansammlung von mehr oder weniger aufeinander bezogenen Organismen, ist diese Zergliederung unumgänglich.

Autarkie von Ökosystemen

In der Regel wird als Bedingung für das Vorliegen eines Ökosystems die Forderung nach der Anwesenheit von Primärproduzenten gestellt; nur öko-

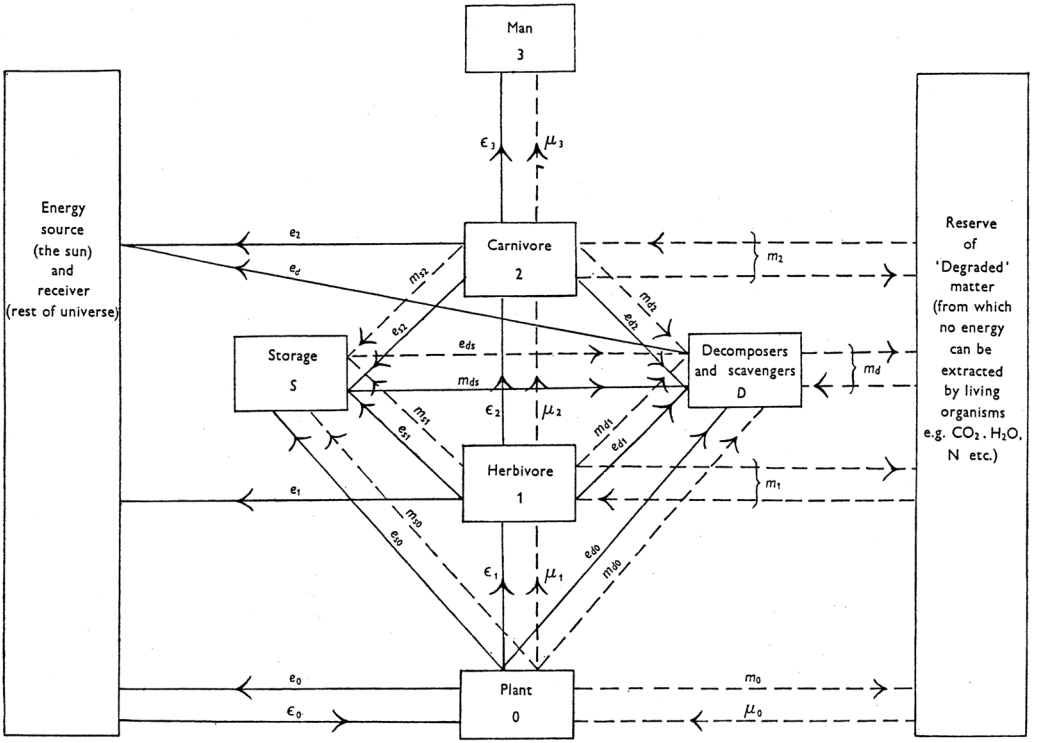


Abb. 343. Schema eines Ökosystems auf der Grundlage des Flusses der Stoffe und Energie. Unterbrochene Linien: Stofffluss; durchgezogene Linien: Energiefluss; ε: Produktion im Hinblick auf Energie; μ: Produktion im Hinblick auf Stoffe; e: Energieabgabe durch Atmung; e_d: Energieabgabe durch Zersetzung; e_s: Energieabgabe durch Speicherung; m: Abgabe zersetzter Stoffe; m_d: in Zersetzung begriffene Körper; m_s: gespeicherte Stoffe. Die Stoffkreisläufe zwischen den organismischen Komponenten des Ökosystems (den Pflanzen, Herbivoren, Karnivoren, dem Menschen und den Destruenten) sind über das Reservoir an zersetzter organischer Materie (rechts) vermittelt. Zwischen den organismischen Komponenten selbst sind keine wechselseitigen, sondern nur einseitige Beziehungen dargestellt (aus Macfadyen, A. (1948). The meaning of productivity in biological systems. J. Anim. Ecol. 17, 75-80: 78).

logische Systeme mit Organismen, die in der Lage sind, aus anorganischer Materie organische herzustellen, gelten damit als Ökosysteme. So wird gegen die Anwendung des Ökosystembegriffs auf kleinräumige Organismengemeinschaften, die innerhalb anderer Organismen leben (z.B. die Darmflora des Menschen), eingewandt, dass diese Gemeinschaften keine Primärproduzenten einschließen und daher nicht als vollständige Ökosysteme angesehen werden können.[118] Andererseits können in ökologischen Systemen, die traditionell als Ökosysteme angesehen werden, auch die Reduzenten fehlen oder eine für das System nicht zentrale Rolle spielen. So erfolgt in manchen Systemen offensichtlich eine erhebliche Akkumulation von toter Materie, ohne dass diese zersetzt wird, z.B. in Hochmooren oder Korallenriffen.

Mit der Forderung nach der Anwesenheit von Primärproduzenten und Reduzenten wird eine Verschränkung der Vorstellung von der Geschlossenheit des Ökosystems mit der Vorstellung von seiner produktionsbiologischen Autarkie vorgenommen. Der Grund für die Geschlossenheit sei die Autarkie, so ein häufiges Argument. So formuliert O. Renkonen 1938: »Soweit ich sehe, muss einer Biozönose vor allem kennzeichnend sein, dass sich innerhalb derselben ein vollständiger Kreislauf der organischen Elemente vollzieht. Sie muss sowohl produzierende, konsumierende als reduzierende Elemente enthalten, denn erst alle diese zusammen bedingen die Fähigkeit zur selbständigen Bewahrung des inneren Gleichgewichts«.[119] Bei A. Thienemann heißt es 1956: »Ein Lebensraum kann autarkisch, geschlossen, selbständig nur dann sein, wenn alle drei Organismengruppen [d.h. Produzenten, Konsumenten und Destruenten] in ihm vorhanden sind«.[120] In gleichen Sinne stellt H. Ellenberg 1973 fest: »Als ›vollständig‹ bezeichnen wir ein Ökosystem nur dann, wenn autotrophe Organismen, d.h. in der Regel grüne Pflanzen, in genügender Menge vorhanden sind, um den Großteil der im System verbrauchten Energie aus der Sonnenenergie zu gewinnen und zur Herstellung organischer Grundstoffe zu verwenden«.[121]

Die beiden Aspekte der funktionalen Geschlossenheit des Ökosystems und seiner produktionsbiologischen Autarkie sollten aber doch voneinander getrennt werden. Die funktionale Geschlossenheit bezieht sich auf die wechselseitige Abhängigkeit der Organismen voneinander, die Autarkie

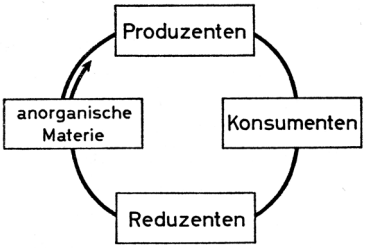


Abb. 344. Kreislauf in der Umwandlung organischer Materie in einem Ökosystem, der aus den vier Gliedern der Produzenten, Konsumenten, Reduzenten und der toten organischen Materie besteht (»Konvertentenspirale«). Die Integration der toten organischen Materie in den Kreislauf macht deutlich, dass nicht nur organismische Abhängigkeiten, sondern auch Stoffflüsse und Ernährungsbeziehungen dargestellt sind (aus Schwerdtfeger, F. (1975). Ökologie der Tiere, Bd. 3. Synökologie. Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften: 269).

betrifft dagegen das Vorhandensein einer bestimmten Gruppe von Organismen im Ökosystem, nämlich den Primärproduzenten. Auf der Grundlage dieser beiden Aspekte werden zwei unterschiedliche Typen von Systemen begründet: einerseits ein Komplex von Organismen, der aufgrund von deren Interaktion und Interdependenz eine Einheit bildet, andererseits eine Menge von Organismen, die von den primären Produzenten (einseitig) abhängen. Ein organsiertes System im Sinne eines Wirkungsgefüges von sich wechselseitig bedingenden Elementen ergibt sich allein aus dem ersten Aspekt; der zweite liefert stattdessen die Grundlage für die Ausgliederung von Nahrungsketten und Nahrungsnetzen (↑Ernährung). Unabhängig ist die funktionale Geschlossenheit des Systems von seiner produktionsbiologischen Autarkie, weil es für das Vorliegen von wechselseitigen Abhängigkeiten

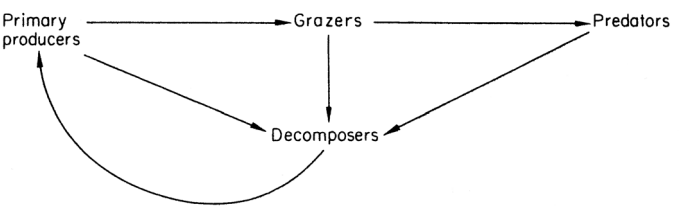


Abb. 345. Kreislauf der Beziehungen zwischen Organismen verschiedener funktionaler Gruppen in einem Ökosystem. Dargestellt sind reine Bedingungsverhältnisse zwischen Organismen verschiedener ökologischer Rollen: Ein Organismus einer Gruppe, zu der ein Pfeil zeigt, ist durch Organismen der Gruppe, von der der Pfeil ausgeht, in seiner Existenz bedingt. Durch die Schließung der Bedingungsverhältnisse zu einem Kreislauf liegt ein System der wechselseitigen Bedingung vor (aus Berrie, A.D. (1976). Detritus, micro-organisms and animals in fresh water. In: Anderson, J.M. & Macfadyen, A. (eds.). The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes, 323-338: 335).

keinen relevanten Punkt darstellt, ob die Offenheit des Systems auf dem Austausch von anorganischen oder organischen Substanzen beruht.

Trotz seiner funktionalen Geschlossenheit ist ein Ökosystem ebenso wie ein Organismus ein offenes System. Die Offenheit bezieht sich auf den Austausch von Stoffen und Energie mit der Umwelt. Die Bestimmung der Systemgrenzen kann also nicht durch Gesichtspunkte der Stoff- oder Energieerhaltung, sondern muss funktional über die Interaktion der Komponenten erfolgen: Diejenigen Elemente, die in dem System gebildet oder erhalten werden und auf die Herstellung oder Erhaltung der anderen Komponenten des Systems wirken, sind Teil des Systems, diejenigen Elemente dagegen, die entweder nicht in dem System gebildet werden, aber auf es wirken, (Input) oder in dem System gebildet werden, aber nicht weiter auf es einwirken, (Output) gehören nicht zu dem System. Aufgrund dieser Verhältnisse besteht ein Ökosystem aus mindestens zwei Gliedern, die zusammen eine funktionale Einheit ergeben. Diese Glieder werden von zwei Populationen gebildet, die für ihre Existenz auf die Anwesenheit der jeweils anderen Population angewiesen sind. Im Falle der produktionsbiologischen Autarkie des Systems besteht es im einfachsten Fall aus einerseits Organismen, die in der Lage sind, aus der Umwelt des Systems Energie und Stoffe in das System zu integrieren und aus anorganischer Materie organische aufzubauen, und andererseits aus Organismen, die die aufgebaute organische Materie wieder abbauen, so dass sie den ersten Organismen wieder zum Aufbau zur Verfügung stehen. In dem System sind also die beiden ökologischen ↑Rollen der *Produzenten* und *Reduzenten* (oder Destruenten) auf die beiden Partner verteilt. In einem unrealistisch einfachen Beispiel bildet eine Population von Bäumen einer Art zusammen mit einer Population von Pilzen ein Ökosystem: Die Bäume synthetisieren organische Substanz, die Pilze leben von dieser und stellen durch ihre remineralisierende Aktivität umgekehrt den Bäumen einige ihrer notwendigen Ressourcen zur Verfügung.

Weil das organisierte System von wechselseitig voneinander abhängigen Organismen als eine funktionale Einheit bestimmt ist, sprengt eine einseitige Abhängigkeit eines solchen Systems von außerhalb stehenden Organismen nicht seine Einheit. Ein solches System muss, mit anderen Worten, nicht autark sein; zu ihm müssen daher auch nicht notwendig solche Organismen gehören, die als Produzenten einzustufen sind, die also organische Substanz überhaupt erst aufbauen. Ob diese Systeme ›Ökosysteme‹ genannt werden sollen oder nicht, ist nichts als eine terminologische Frage. Keine rein terminologische Frage ist es aber, dass ökologische Beziehungskreisläufe als organisierte Systeme ausgegliedert werden können, die keine Primärproduzenten enthalten. Und die Ausgliederung dieser supraorganismischen Beziehungskreisläufe muss mittels eines Systembegriffs erfolgen – sollen diese Beziehungen als die Einheit bestimmt werden, die sie sind. Die Unterscheidung zwischen ökologischen Systemen mit und ohne Primärproduzenten entspricht auf organismischer Ebene der Differenzierung zwischen Pflanzen und Tieren. Ökologische Systeme ohne Primärproduzenten können also in gleicher Weise als organisierte Systeme angesehen werden wie Tiere als Organismen.

Einbindung abiotischer Komponenten

Unterschieden sind Ökosysteme von ↑Biozönosen durch die Einbindung abiotischer Körper und Faktoren in das Beziehungsgefüge. A. Thienemann macht dies auch grafisch deutlich, indem er in seiner Darstellung des »Nahrungskreislaufs im Wasser« von 1926 – eine der frühesten Modelldarstellungen eines Ökosystems überhaupt – anorganische Komponenten als Teil des Beziehungsnetzes kennzeichnet (»Nährsalze in Lösung«) (↑Ernährung: Abb. 118).[122] Erst durch die Integration dieser anorganischen Elemente kommt es zu einer funktionalen Schließung des Systems. Der Sache nach werden Nahrungskreisläufe in Seen bereits 1876 durch A. Weismann und seit 1888 durch F.A. Forel beschrieben (↑Kreislauf).[123] In Abbildungen des Stoffflusses, der Nahrungsketten und der Abhängigkeiten zwischen Organismen werden aber meist lineare Darstellungen verwendet. Erst Thienemanns Abbildung führt die zyklische Geschlossenheit des Beziehungssystems auch grafisch ein.

Die meisten Diagramme zur Darstellung von Biozönosen und Ökosystemen sind dadurch ausgezeichnet, dass nicht alle Gruppen von Organismen über wechselseitige Beziehungen in das System integriert sind. In der grafischen Darstellung zeigt sich dies in dem Vorhandensein von nur eingehenden oder nur ausgehenden Pfeilen zu einer (meist taxonomisch bestimmten) Gruppe. Dies gilt bereits für die ältesten Darstellungen dieser Art, wie etwa das Schema des Nahrungsnetzes der Tiere, die mit der Baumwollpflanze verbunden sind, von 1912 (↑Ernährung: Abb. 117), V.E. Shelfords Modell eines Nahrungsnetzes für die gemäßigten Breiten der USA von 1913 (Abb. 338) oder V.S. Summerhayes' und C.S. Eltons Modell der Interaktionen für die arktische Bäreninsel von 1923 (↑Ökologie: Abb. 332). Auch viele spätere Abbildungen folgen diesem Darstellungsprinzip: Es werden Verbindungen zwischen taxonomischen

Gruppen dargestellt, die meist Ernährungsbeziehungen repräsentieren, wobei einige Gruppen nur Pfeile aufweisen, die von ihnen ausgehen (Produzenten) oder zu ihnen hinführen (Endkonsumenten).[124] Streng genommen sind diese Organismengruppen aber nicht als Teil der Organisation des Ökosystems im Sinne eines Gefüges von sich wechselseitig bedingenden Komponenten anzusehen. Die Diagramme stellen daher eher Nahrungsnetze als Ökosysteme dar. Ein Nahrungsnetz bildet aber nur in dem Maße ein Ökosystem im Sinne einer organisierten Einheit als in ihm Kreisläufe (oder Netzkreisläufe[125]) von Beziehungen und Abhängigkeiten enthalten sind. Erst durch die Geschlossenheit in einem Beziehungskreislauf wird die Wirkung der Organismen aufeinander zu einer Wechselwirkung und die Organismen damit zu Gliedern eines Ganzen, das eine funktional geschlossene Organisation aufweist.

Diese Geschlossenheit kann als reine Interaktion von Organismen dargestellt werden, etwa in dem stark schematisierten Kreislauf von Produzenten und Reduzenten (mit dazwischengeschalteten Konsumenten erster und zweiter Stufe) (vgl. Abb. 345). Meist wird die Schließung aber durch Integration der anorganischen Komponenten des Systems dargestellt, so wie es Thienemann mit seiner Grafik von 1926 vornimmt und wie es seitdem in Darstellungen ökologischer Kreisläufe üblich geworden ist (vgl. Abb. 343 und 344).[126]

Sukzession und Ende von Ökosystemen

Wie Organismen eine Entwicklung so können auch Ökosysteme eine Sukzession durchlaufen (↑Entwicklung/ökologische Entwicklung). Im Gegensatz zu Organismen weisen Ökosysteme aber keine scharf umrissenen Grenzen in der Zeit und keine eindeutigen Identitätsbedingungen auf. Es gibt in der Regel kein scharfes Kriterium dafür, wann ein ökologisches System zusammengebrochen ist. In vielen Systemen gibt es vielmehr einen kontinuierlichen Übergang von dem Verlust einer Art bis zum Verlust aller Arten, die das System ausmachen. Das einzige scharfe Kriterium kann darin liegen, das wechselseitige Bedingungsverhältnis von Populationen verschiedener Arten zum konstituierenden Charakteristikum des Systems zu machen. Aber auch dieses Kriterium ist insofern nicht eindeutig, als in einem Ökosystem mehrere wechselseitige Bedingungsverhältnisse nebeneinander und miteinander verschränkt bestehen. Der Bestand eines Ökosystems kann also nicht an allein ein Verhältnis gebunden werden. In einem extremen Beispiel: Wenn aus einem Waldökosystem durch eine Umweltkatastrophe ein Trockenrasen wird, auf dem aber noch die Population einer Blütenpflanzenart und einer Bienenart als Überrest des ehemals komplexen Wechselbeziehungsgeflechts des Waldes gedeihen, dann wird man kaum davon sprechen wollen, dass das Ökosystem noch erhalten sei, auch dann nicht, wenn die verbliebenen Organismen der betreffenden Blütenpflanzen und Bienen in einer wechselseitigen Abhängigkeit voneinander stehen. Die Identifikation von Ökosystemen orientiert sich meist nicht primär an dem funktionalen Verhältnis von Organismen zueinander, sondern an dem Vorhandensein von einigen wenigen, besonders gestaltprägenden Organismen, z.B. den Buchen in einem Wald. Sind diese Organismen aus dem System verschwunden, dann gilt das System als zerstört, auch wenn die Populationen einiger Arten samt ihren Interaktionen mit anderen Populationen den Verlust der einen Art überlebt haben sollten.

Geoökosysteme und Bioökosysteme

Mitte der 1990er Jahre wird der Ökosystembegriff erneut Gegenstand einer Kontroverse. Wegen der Fähigkeit zur weiträumigen Fortbewegung vieler Tiere und ihres Opportunismus in der Ausnutzung von Ressourcen, können viele Tiere nicht allein *einem* Ökosystem zugeordnet werden. So bereitet es z.B. erhebliche Schwierigkeiten, das Ökosystem einer Möwe zu bestimmen.[127] Zur Lösung dieser Schwierigkeiten wird vorgeschlagen, zwischen zwei Arten von Ökosystemen zu unterscheiden: organismuszentrierten *Bioökosystemen* (Antia et al. 1963: »bio-ecosystem«[128]) und geografisch orientierten *Geoökosystemen* (Vogel 1988: »geoecosystem«[129]). Den Ausdruck *Bioökologie* verwendet U.A. Corti bereits 1925.[130]

In H. Lesers Definition von 1984 sind folgende Bestimmungen enthalten (vgl. auch Tab. 208): »Geoökosystem: die Funktionseinheit eines real vorhandenen räumlichen Ausschnitts der Geobiosphäre, des […] Geoökotops, die ein selbstregulierendes Wirkungsgefüge abiotischer und darauf eingestellter biotischer Faktoren bildet«; und »Bioökosystem: die Funktionseinheit pflanzlicher und tierischer Lebensgemeinschaften, welche im […] Bioökotop zusammenwirken, in dem sie als ein sich selbst regulierendes Wirkungsgefüge auftreten«.[131] Insofern Lesers Konzept des Bioökosystems primär auf die Interaktion zwischen Organismen bezogen ist, entspricht es weitgehend dem Begriff der ↑Biozönose. Beide Begriffe sollen eine auf einen Raum bezogene Einheit bezeichnen, die Leser *Geoökotop* bzw. *Bioökotop* nennt.

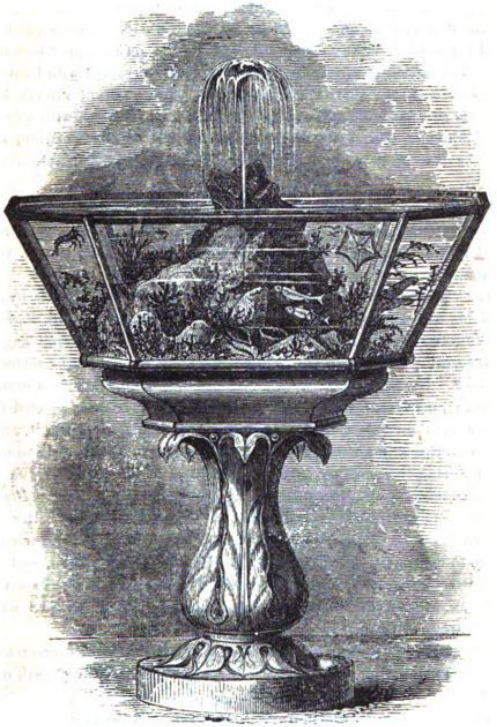


Abb. 346. Ein Meerwasseraquarium mit Pflanzen, Krebsen, Seesternen und Fischen und einer zentralen Fontäne zur Belüftung des Wassers (»to aërate the water«), wie es von P.H. Goose gestaltet wurde. Auf der Londoner Weltausstellung im Jahr 1851 stellt R. Warington zwei Aquarien mit Pflanzen und Tieren aus, die durch ihre Stoffwechselaktivität einander wechselseitig das Leben ermöglichen und einen »Kreislauf der Stoffe« in dem System aufrechterhalten. Konzeptionell bilden diese funktional und räumlich abgeschlossenen Einheiten frühe reale Modelle von Ökosystemen (nach P.H. Goose aus Woodward, S.P. (1856). A Manual of the Mollusca: Or, A Rudimentary Treatise of Recent and Fossil Shells, part 3: 443).

Andere Versuche der Unterscheidung der zwei Formen des Ökosystems konzipieren allein das Geoökosystem in räumlichen Dimensionen, das Bioökosystem dagegen wesentlich als eine nichtdimensionale begriffliche Einheit (»adimensional conceptual unity«), deren Grenzen von der jeweiligen Fragestellung einer Untersuchung abhängen.[132]

Biogeozönose

Eine ähnliche Bedeutung wie der Ökosystembegriff hat das Konzept der Biogeozönose, das V.N. Sukačev 1942 einführt[133] (er verwendet auch den Ausdruck *Geobiozönose*[134]). Im Gegensatz zu einem Ökosystem ist eine Biogeozönose allerdings v.a. geografisch-landschaftskundlich bestimmt. Nicht die Wechselwirkung der Organismen, sondern die physische Abgeschlossenheit einer Landschaftseinheit dient der Abgrenzung von Biogeozönosen. Eine Biogeozönose besteht nach Sukačev aus einer *Geozönose*, d.h. den physischen Komponenten des Systems, und einer ↑*Biozönose*; letztere setzt sich wiederum aus einer *Phytozönose* (Pflanzengesellschaft) und einer *Zoozönose* (Tiergemeinschaft) zusammen. Die belebten Komponenten des Systems treten nach Sukačev immer zusammen auf und weisen eine einheitliche Charakteristik auf.[135]

Aquarium

Aquarien, also künstliche kleine Wasserbehälter, in denen Pflanzen und Tiere zusammen leben und die meist in geschlossenen Räumen aufgestellt sind, können als frühe Modelle von Ökosystemen verstanden werden. Der Ausdruck ›Aquarium‹ erscheint Mitte des 18. Jahrhunderts in biologischen Schriften zur Bezeichnung eines feuchten Standortes (als Wuchsort von Pflanzen) (Linné 1745: »Aquarium palustre«; »Aquarium lacustre«; »Aquarium fluviatile«).[136] Verwendet wird er auch als Gattungsname für eine insektenfressende Pflanze aus Australien, die der französische Naturforscher J.B. Leschenault de la Tour zu Beginn des 19. Jahrhunderts beschreibt (*Aquarium sitiens*).[137]

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts bezeichnet ›Aquarium‹ im Englischen einen Gartenteich (1852: »Aquarium. A series of artificial appliances for the garden growth of aquatic plants«).[138] In der heutigen Bedeutung für Glasgefäße als Vivarien, die Wasserpflanzen und -tiere beinhalten, wird das Wort von dem englischen Naturforscher P.H. Gosse Anfang der 1850er Jahre eingeführt (»Mr. Robert Warington of Apothecaries' Hall has now (Dec. 1852) at his residence in London a marine aquarium, with living Algæ and Sea-anemones in a healthy condition«[139]; auch »marine vivaria«[140]) (deutsch ›Aquarium‹ seit Mitte der 1850er Jahre[141]).

Die Kulturtechnik des Haltens von Fischen in abgegrenzten Bereichen, meist zu ökonomischen Zwecken als Nahrungsmittel, ist sehr alt und geht bis auf die Sumerer zurück. Im alten Ägypten sind die Tempelgärten seit der frühdynastischen Zeit regelmäßig mit rechteckigen Wasserbecken ausgestattet. Aquarien aus durchsichtigem Glas erscheinen in Europa seit Mitte des 17. Jahrhunderts; im naturwissenschaftlichen Kontext werden sie im 18. Jahrhundert zur Untersuchung des Gaswechsels von Pflanzen und

Tieren eingesetzt (z.B. in J. Priestleys berühmten Experimenten aus den 1770er Jahren; ↑Kreislauf: Abb. 250).

Weite Verbreitung finden Aquarien nach der Londoner Weltausstellung im Jahr 1851, auf der im Glaspalast Aquarien mit Glasscheiben in einem gusseisernen Rahmen öffentlich gezeigt werden (vgl. Abb. 346). Die auf der Weltausstellung zu sehenden Aquarien sind nach der Konzeption des englischen Apothekers R. Warington entstanden. 1850 beschreibt Warington die Anlage von Aquarien in einem Glasgefäß (»a large glass receiver of about twelve gallons [ca. 55 Liter] capacity«[142]) und betont ihren Wert als harmonisch geordnete Systeme, in denen sich ein nachhaltiges und stabiles Gleichgewicht von Pflanzen und Tieren in einem geschlossenen Raum einstellt (»continued existence and stability«; »admirable balance sustained between the animal and vegetable kingdoms«).[143]

Im deutschen Sprachraum werden diese Aquarien schon bald als »Liebig's Welt in einem Glase«[144] bekannt, weil J. von Liebig in seinen ›Chemischen Briefen‹ (1844) den »ewigen Kreislauf« der Stoffe in einem solchen System beschreibt. Für die Popularisierung der Aquarien in Deutschland trägt besonders E.A. Roßmäßler bei, der in der Zeitschrift ›Die Gartenlaube‹ detailliert die Anlage von Aquarien unter den Überschriften ›Der Ocean auf dem Tische‹ und ›Der See im Glase‹ beschreibt.[145]

Nachweise

1 Clapham, D. (2010). [Mail an den Verfasser dieses Wörterbuchs vom 13. Dez. 2010].
2 Vgl. Willis, A.J. (1994). Arthur Roy Clapham, 1904-90. Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society 39, 73-90: 81; ders. (1997). The ecosystem: an evolving concept viewed historically. Functional Ecol. 11, 268-271: 268.
3 Ratcliffe, D.A. (2000). In Search of Nature: 94f.; mit Dank an David Clapham für diesen Hinweis.
4 Phillips, J. (1931). The biotic community. J. Ecol. 19, 1-24; ders. (1934-35). Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts. J. Ecol. 22, 554-571; 23, 210-243; 488-508.
5 Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16, 284-307: 299.
6 ebd.
7 Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-417: 400.
8 Tansley (1935): 300.
9 Vgl. Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 89.
10 Tansley, A.G. (1946). Introduction to Plant Ecology: 207.
11 Vgl. Preus, A. (1997). Some ancient ecological myths and metaphors. In: Robinson, T.M. & Westra, L. (eds.). The Greeks and the Environment, 11-18; McGowan Tress, D. (1997). The philosophical genesis of ecology and environmentalism. In: ebd., 33-42; Westra, L. (1997). Aristotelian roots of ecology: causality, complex systems theory, and integrity. In: ebd., 83-98; DeMarco, C.W. (1997). The greening of Aristotle. In: ebd., 99-119; Pietarinen, J. (2004). Plato on diversity and stability in nature. In: Oksanen, M. & Pietarinen, J. (eds.) Philosophy and Biodiversity, 85-100.
12 Aristoteles, Physica 198b17-33.
13 Egerton, F.N. (1968). Ancient sources for animal demography. Isis 59, 175-189: 182f.
14 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (lat. in: Ammoenitates academicae, Bd. 2, 3. Aufl (1787), 2-58; dt. Die Oeconomie der Natur, in: Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, hg. v. E.J.T. Hoepfner, Leipzig 1777, Bd. 2, 1-56): 1f. (dt.) bzw. 2f. (lat.); vgl. Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. Quart. Rev. Biol. 48, 322-350: 336.
15 Kant, I., Opus postumum (AA, Bde. XXI und XXII): XXI, 566.
16 a.a.O.: XXII, 300.
17 a.a.O.: XXI, 570.
18 Kielmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse: 4.
19 a.a.O.: 5.
20 ebd.
21 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA I, 6): 257; ders. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 117.
22 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10,

Frankfurt/M. 1986): II, 361.
23 Treviranus, G.R. (1802). Biologie, Bd. 1: 67.
24 a.a.O.: 66f.
25 Humboldt, A. von (1845). Kosmos, Bd. 1: 23.
26 Fechner, G.T. (1848). Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen: 210.
27 a.a.O: 226.
28 Fechner, G.T. (1848/99). Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen: 232.
29 Fechner, G.T. (1851). Zend-Avesta oder über die Dinge des Himmels und des Jenseits, 2 Bde. (Hamburg 1901): I, 17.
30 a.a.O.: 20.
31 Forbes, S.A. (1880). On some interactions of organisms. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 3-18: 3.
32 Forbes, S.A. (1880). The food of fishes. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 19-70: 19; ders. (1887). The lake as a microcosm. Bull. Sci. Assoc. Peoria, Illinois, 77-87.
33 Forbes, S.A. (1908). The mid-summer bird life of Illinois: a statistical study. Amer. Nat. 42, 505-519: 507.
34 Vgl. Schneller, G. (1993). Das Werk August Thienemanns. Die theoretische Begründung und Entwicklung der ökologischen Limnologie und allgemeinen Ökologie zur eigenständigen Wissenschaft.
35 Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. Arch. Hydrobiol., Suppl. 2, 483-553: 485.
36 ebd.
37 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600: 597; ders. (1941). Vom Wesen der Ökologie. Biologia Generalis 15, 312-331: 325.
38 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwissenschaftl. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 302; ders. (1925): 595.
39 Thienemann, A. (1926). Der Nahrungskreislauf im Wasser. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 31, 29-79: 30.
40 Thienemann & Kieffer (1916): 486; Thienemann (1918): 301.
41 Thienemann & Kieffer (1916): 485.
42 Thienemann (1941): 314.
43 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186: 155.
44 Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1992). Toward a Unified Ecology: 100.
45 Gluch, W. (1977). Ökosystem, Biogeozönose, Geosystem – Versuch einer Begriffsklärung. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 17, 169-180: 173.
46 Rowe, J.S. (1961). The level-of-integration concept and ecology. Ecology 42, 420-427: 422.
47 Nachweise für Tab. 207: Forbes, S.A. (1880). On some interactions of organisms. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 3-18: 9f.; Negri, G. (1914). Le unità ecologiche fondamentali in fitogeografia. Atti Accac. Sci. Torino 49, 1089-1105; 1174-1198: 1094; Thienemann & Kieffer (1916): 485; Markus, E. (1926). Naturkomplexe. Sitzungsber. Naturforsch. Ges. Univers. Tartu 32, 79-94: 79; Friederichs (1927): 182f.; Woltereck, R. (1928). Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über „ökologische Gestalt-Systeme". Biol. Zentralbl. 48, 521-551: 540; Gluch, W. (1977). Ökosystem, Biogeozönose, Geosystem – Versuch einer Begriffsklärung. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 17, 169-180: 174f.; Pallmann, H. (1948). Bodenkunde und Pflanzensoziologie (= Kultur- u. Staatswissensch. Schr. ETH Zürich 60): 14.
48 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 334.
49 Woltereck, R. (1928). Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über „ökologische Gestalt-Systeme". Biol. Zentralbl. 48, 521-551: 540.
50 Abolin, R. (1914). [Tentative epigenological classification of bogs.] Bolotovedenie 3 [Russ.]
51 Polynov, B.B. [Landscape and soil.] Priroda 1-2, 74-84 [Russ.]
52 Kruedener, A. von (1926). Waldtypen als kleinste natürliche Landschaftseinheiten bzw. Mikrolandschaftstypen. Petermann's Mitt. 72, 150-158.
53 Cain, S.A. (1947). Characteristics of natural areas and factors in their development. Ecol. Monogr. 17, 185-200.
54 Pallmann (1948): 14; vgl. Etter, H. (1954). Grundsätzliche Betrachtungen zur Beschreibung und Kennzeichnung der Biochore. Schweiz. Z. Forstwesen 105, 93-106.
55 Sölch, J. (1924). Die Auffassung der „natürlichen Grenzen" in der wissenschaftlichen Geographie: 27.
56 Friederichs (1927): 183.
57 a.a.O.: 182.
58 a.a.O.: 186.
59 a.a.O.: 182.
60 Friederichs, K. (1958). A definition of ecology and some thoughts about basic concepts. Ecology 39, 154-159: 157; vgl. ders. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. Stud. Gen. 10, 112-144: 136; Scamoni, A. (1965). Biogeozönose – Phytozönose. Ber. Int. Sympos. Int. Ver. Vegetationskunde 2, 14-22.
61 Vgl. Trepl, L. (1987). Geschichte der Ökologie: 187.
62 Bodenheimer, F.S. (1955). Précis d'écologie animale; vgl. Friederichs (1957): 136.
63 Friederichs (1957): 133; ders. (1958): 157.
64 Friederichs (1957): 136; ders. (1958): 157.
65 Woltereck, R. (1928). Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über „ökologische Gestalt-Systeme". Biol. Zentralbl. 48, 521-551: 540.
66 Thienemann, A. (1939). Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. Arch. Hydrobiol. 35, 267-285: 275.
67 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600: 591; 595.
68 Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. Arch. Hydrobiol. Suppl. 2, 483-553: 485; vgl. Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 300.
69 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 330.
70 ebd.
71 Evans, F.C. (1956). Ecosystem as the basic unit in eco-

logy. Science 123, 1127-1128.

72 Nachweise für Tab. 208: Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-417: 400; Odum, E.P. (1953). Fundamentals of Ecology: 9; Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 404; Krebs, C.J. (1972). Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance: 634; Ellenberg, H. (1973). Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: ders. (Hg.). Ökosystemforschung, 1-31: 1; Patten, B.C. (1975). Ecosystem as a coevolutionary unit: a theme for teaching systems ecology. In: Innis, G.S. (ed.). New Directions in the Analysis of Ecological Systems, part 1, 1-8: 6; Stöcker, G. (1979). Ökosystem – Begriff und Konzeption. Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung 19, 157-176: 165; MacMahon, J.A., Phillips, D.L., Robinson, J.V. & Schimpf, D.J. (1978). Levels of biological organization: an organism-centered approach. BioScience 28, 700-704: 704; Leser, H. (1984). Zum Ökologie-, Ökosystem- und Ökotopbegriff. Natur Landsch. 59, 351-357: 356; Klötzli, F. (1993). Ökosystem. In: Kuttler, W. (Hg.). Handbuch zur Ökologie, 288-295: 288; Klijn, F. & Udo de Haes, H.A. (1994). A hierarchical approach to ecosystems and its implications for ecological land classification. Landscape Ecology 9, 89-104: 90; 92; Willis, A.J. (1997). The ecosystem: an evolving concept viewed historically. Functional Ecol. 11, 268-271: 270; Jax, K., Jones, C.G. & Pickett, S.T.A. (1998). The self-identity of ecological units. Oikos 82, 253-264: 254.

73 Odum, H.T. (1957). Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. Ecol. Monogr. 27, 55-112.

74 Vgl. z.B. Teal, J.M. (1957). Community metabolism in a temperate cold spring. Ecol. Monogra. 27, 283-302.

75 Hutchinson, G.E. & Bowen, V.T. (1950). Limnological studies in Connecticut, IX. A quantitative radiochemical study of the phosphorous cycle in Linsley Pond. Ecology 31, 194-203.

76 Vgl. Golley, F.B. (1991). The ecosystem concept: a search for order. Ecol. Res. 6, 129-138; ders. (1993). A History of the Ecosystem Concept in Ecology. More than the Sum of the Parts.

77 Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauermann, J. (Hg.) (1986). Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986.

78 Golley (1993).

79 Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie: 90ff.

80 Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 76; Tischler, W. (1976/79). Einführung in die Ökologie: 88; Remmert, H. (1978/84). Ökologie. Ein Lehrbuch: 191.

81 Cherrett, J.M. (1989). Key concepts: the results of a survey of our members' opinions. In: ders. (ed.). Ecological Concepts, 1-16: 6.

82 Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986/96). Ecology. Individuals, Populations, and Communities; vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 390.

83 Vgl. Neef, E. (1970). Zu einigen Begriffen der Ökologie. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 10, 233-240; Ellenberg, H. (1973). Ökosystemforschung.

84 Brian, M.V. (1952). The structure of a dense natural ant population. J. Anim. Ecol. 21, 12-24: 15; Haase, G. (1967). Zur Methodik großmaßstäbiger landschaftsökologischer und naturräumlicher Erkundung. In: Neef, E. (Hg.). Probleme der landschaftsökologischen Erkundung und naturräumlichen Gliederung, 35-128: 73; Heydemann, B. & Müller-Karch, J. (1980). Biologischer Atlas Schleswig-Holstein: 24; Drachenfels, O. von (1988). Überlegungen zu einer Liste der gefährdeten Ökosystemtypen in Niedersachsen.

85 Wilson, E.O. (1989). Systematics ascending (in: In Search of Nature, London 1996, 149-161): 149 (Original in: Bioscience 39 (1989), 242-245).

86 Haber, W (2004). The ecosystem – power of a metaphysical construct. In: Zehlius-Eckert, W., Gnädinger, J. & Tobias, K (Hg.). Landschaftsökologie in Forschung, Planung und Anwendung. Friedrich Duhme zum Gedenken, 25-48: 41.

87 Patten, B.C. (1975). Ecosystem as a coevolutionary unit: a theme for teaching systems ecology. In: Innis, G.S. (ed.). New Directions in the Analysis of Ecological Systems. part 1, 1-8: 6.

88 Zacharias, F. & Kattmann, U. (1981). Das mensch-organisierte Ökosystem. Natur Landsch. 56, 76-79.

89 Vgl. Jax, K. (2004). Haben Ökosysteme eine Eigenart? In: Fischer, L. (Hg.). Projektionsfläche Natur. Zum Zusammenhang von Naturbildern und gesellschaftlichen Verhältnissen, 135-163.

90 Van Dyne, G.M. (1966). Ecosystems, systems ecology, and systems ecologists (in: Shugart, H.H. & O'Neill, R.V. (eds.) (1979). Systems Ecology, 67-89): 70.

91 Jax, K., Jones, C.G. & Pickett, S.T.A. (1998). The self-identity of ecological units. Oikos 82, 253-264: 256ff.; vgl. auch Schmid, E. (1922). Biozönologie und Soziologie. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 21, 518-523: 518; Caspers, H. (1950). Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. Biol. Zentralbl. 69, 43-63: 46

92 Jax, Jones & Pickett (1998): 256.

93 Rowe, J.S. (1961). The level-of-integration concept and ecology. Ecology 42, 420-427: 425.

94 Tischler, W. (1978). Ökosysteme: Strukturen und Grenzen. In: Scharf, J.-H. (Hg.). Systeme und Systemgrenzen. Nova Acta Leopoldina N.F. Nr. 226, Bd. 47, 217-226: 226.

95 Gleason, H.A. (1926). The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club 53, 7-26.

96 Möbius, K. (1877). Die Auster und die Austernwirtschaft: 76.

97 Tischler, W. (1950). Kritische Untersuchungen und Betrachtungen zur Biozönotik. Biol. Zentralbl. 69, 33-43: 35.

98 a.a.O.: 33.

99 Caspers, H. (1950). Der Biozönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie. Biol. Zentralbl. 69, 43-63: 59.

100 Müller, H. (1873). Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur; vgl. Schneckenburger, S. (2010). Hermann Müller und die Blütenbiologie. In: Münz, H. & Morkramer, M. (Hg.). Hermann Müller-Lippstadt (1829-

1883). Naturforscher und Pädagoge, 70-97.
101 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 287.
102 Schmid, E. (1922). Biozönologie und Soziologie. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 21, 518-523: 519.
103 Hesse, R. (1924). Tiergeographie auf ökologischer Grundlage: 143.
104 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186: 156.
105 Patten, B.C. (1959). An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic dynamic aspect. Ecology 40, 221-231; McNaughton, S.J. & Coughenour, M.B. (1981). The cybernetic nature of ecosystems. Amer. Nat. 117, 985-990; Knight, R.L. & Swaney, D.P. (1981). In defense of ecosystems. Amer. Nat. 117, 991-992; Jordan, C.F. (1981). Do ecosystems exist? Amer. Nat. 118, 284-287; Patten, B.C. & Odum, E.P. (1981). The cybernetic nature of ecosystems. Amer. Nat.118, 886-895; Leser, H. (1984). Zum Ökologie-, Ökosystem- und Ökotopbegriff. Natur Landsch. 59, 351-357.
106 Engelberg, J. & Boyarsky, L.L. (1979). The noncybernetic nature of ecosystems. Amer. Natur. 114, 317-324: 317.
107 Remane, A. (1950). Ordnungsformen der lebenden Natur. Stud. Gen. 3, 404-410; ders. (1954). Ordnungsformen in der lebenden Natur. Jahrb. Akad. Wiss. Lit. Mainz 1954, 195-209.
108 Remane, A. (1939). Die Gemeinschaft als Lebensform in der Natur. Kieler Blätter 2, 43-61: 57; 59.
109 a.a.O.: 59.
110 Whittaker, R.H. & Woodwell, G.M. (1972). Evolution of natural communities. In: Wiens, J.A. (ed.). Ecosystem Structure and Function, 137-159: 150.
111 Dunbar, M.J. (1960). The evolution of stability in marine environments. Natural selection at the level of the ecosystem. Amer. Nat. 94, 129-136; ders. (1972). The ecosystem as unit of natural selection. Trans. Conn. Acad. Arts Sci. 44, 113-130.
112 Klinger, L.F. (1997). The silence of the ecologist. Bull. Ecol. Soc. Amer. 78, 172-173; Fauth, J.E. (1997). Working toward operational definitions in ecology: putting the system back into ecosystem. Bull. Ecol. Soc. Amer. 78, 295-297.
113 Vgl. Jax, K. (2007). Can we define ecosystems? On the confusion between definition and description of ecological concepts. Acta Biotheoretica 55, 341-355: 349f.
114 Jax, K., Zauke, G.-P. & Vareschi, E. (1992). Remarks on terminology and the description of ecological systems. Ecological Modelling 63, 133-141: 140.
115 Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939). Bio-Ecology: 109.
116 Vgl. hierzu auch Kratochwil, A. & Schwabe, A. (2001). Ökologie der Lebensgemeinschaften. Biozönologie: 49ff.
117 Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69, 373-386.
118 Palka Santini, M. & Palka, L. (1997). Microbial ecosystems in humans and animals? Bull. Ecol. Soc. Amer. 78, 298-299.
119 Renkonen, O. (1938). Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. Annales zoologici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae Vanamo 6, 1-231: 4; vgl. Schwerdtfeger, F. (1975). Ökologie der Tiere, Bd. 3. Synökologie. Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften: 18.
120 Thienemann, A. (1956). Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur: 42.
121 Ellenberg, H. (1973). Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: ders. (Hg.). Ökosystemforschung, 1-31: 4.
122 Thienemann, A. (1926). Der Nahrungskreislauf im Wasser. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 31, 29-79: 57.
123 Weismann, A. (1876). Das Thierleben im Bodensee. Schr. Ver. Gesch. Bodensee 7, 132-161: 158; Forel, F.A. (1888). Les micro-organismes pélagiques des lacs de la région subalpine. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 3. sér. 23, 167-172: 170.
124 Vgl. Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 201ff.
125 Vgl. Toepfer, G. (2006). Linien, Bäume, Kreise, Netze – und die Gegenstände der Biologie. Verh. Gesch. Theor. Biol. 12, 79-94: 82.
126 Vgl. auch Taylor, P.J. & Blum, A.S. (1991). Ecosystems as circuits: diagrams and the limits of physical analogies. Biol. Philos. 6, 275-294.
127 Drury, W.H. (1969). Discussion on concepts of ecosystem and landscape (an example). In: Greenidge, K.N. (ed.). Essays in Plant Geography and Ecology: 78.
128 Antia, N.J. et al. (1963). Further measurement of primary production using a large-volume plastic sphere. Limnol. Oceanograph. 8, 166-183: 172.
129 Vogel, H. (1988). Impoundment-type bench terracing with underground conduits in Jibal Haraz, Yemen Arab Republic. Trans. Inst. Brit. Geograph. 13, 29-38: 29; Burrows, C.J. (1993). Review: Matthews, J.A. (1992). The Ecology of Recently Deglaciated Terrain. J. Veget. Sci. 4, 726.
130 Corti, U.A. (1925). Über ein System der Kosmologie. Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich 70, 254-262: 257.
131 Leser, H. (1984). Zum Ökologie-, Ökosystem- und Ökotopbegriff. Natur Landsch. 59, 351-357: 355; vgl. Rowe, J.S. & Barnes, B.V. (1994). Geo-ecosystems and bio-ecosystems. Bull. Ecol. Soc. Amer. 75, 40-41; Rowe, J.S. (1997). Defining the ecosystem. Bull. Ecol. Soc. Amer. 78, 95-97.
132 Márin, V.H. (1997). General system theory and the ecosystem concept. Bull. Ecol. Soc. Amer. 78, 102-104.
133 Sukačev, V.N. (1942). Ideja razvitija fytoknologii. Sovietskaja botanika 12, 399-418; ders. (1944). [On the principle of genetic classification in biocenology]. Zhur. Obshchei Biol. 5, 213-227 (russ.; engl. in Ecology 39 (1958), 364-367): 365; vgl. Gluch, W. (1977). Ökosystem, Biogeozönose, Geosystem – Versuch einer Begriffsklärung. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 17, 169-180.
134 Sukačev (1944): 364.
135 Sukačev (1944): 364f.; ders. (1947). Osnovy teorii biogeocenologii. In: Jubilejni Sbornik posvjaščennyj Veli-

koj Oktjabrskoj Socialističeskoj Revoljucii 2, 283-305; vgl. Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 76.

136 Linné, C. von (1745). Hortus upsaliensis [46]. (Explicatio Mappæ fundamentalis).

137 Barton, B.S. (1812). Desultory bbservations concerning certain vegetable Muscicapae. Philosophical Magazine 39, 107-116: 116.

138 Wilson, J.M. (ed.) (1852). The Rural Cyclopedia, vol. 1: 229; vgl. Tod, G. (1823). Plans, Elevations and Sections, of Hot-Houses, Green-Houses, an Aquarium, Conservatories, &c. Recently Built in Different Parts of England, for Various Noblemen and Gentlemen.

139 Gosse, P.H. (1853). A Naturalist's Rambles on the Devonshire Coast: 226; vgl. 441; ders. (1854). The Aquarium. An Unveiling of the Wonders of the Deep Sea; vgl. Brunner, B. (2003). Wie das Meer nach Hause kam – Die Erfindung des Aquariums.

140 Gosse (1853): 228.

141 Roßmäßler, E.A. (1856). Der See im Glase. Die Gartenlaube 4, 252-256: 252; vgl. Müller, L. (1856). Aquarium. Belehrung und Anleitung solche anzulegen und zu unterhalten.

142 Warington, R. (1851). Notice of observations on the adjustment of the relations between the animal and vegetable kingdoms, by which the vital functions of both are permanently maintained. Quart. J. Chem. Soc. London 3, 52-54: 52.

143 a.a.O.: 52; 54.

144 Mohr, [K.F.] (1852). Erinnerungen aus dem Krystallpalast und aus London. Polytechn. J. 123, 1-14: 10; vgl. auch Sachtleben, R. (1958). Liebigsche Welt im Glase: Vom Kreislauf des Lebens. Die BASF 8 (2), 47-51.

145 Roßmäßler (1856).

Literatur

Major, J. (1969). Historical development of the ecosystem concept. In: Van Dyne, G.M. (ed.). The Ecosystem Concept in Natural Resource Management, 9-22.

Schramm, E. (1983). Ökosystem. Arch. Gesch. Naturwiss. 8-9, 411-415.

Hagen, J.B. (1992). An Entangled Bank. The Origins of Ecosystem Ecology.

Golley, F.B. (1993). A History of the Ecosystem Concept in Ecology. More than the Sum of the Parts.

Jax, K. (1998). Holocoen and ecosystem – on the origin and historical consequences of two concepts. J. Hist. Biol. 31, 113-142

Jax, K. (2002). Die Einheiten der Ökologie.

Acot, P. (2009). Ecosystems. In: Bowler, P.J. & Pickstone, J.V. (eds.). The Cambridge History of Science, vol. 6. The Modern Biological and Earth Sciences, 451-466.

Organ

Das Wort ›Organ‹ geht auf lat. ›organum‹ »Werkzeug, Musikinstrument« zurück, das wiederum von griech. ›ὄργανον‹ »Werkzeug, Gerät, Instrument« abstammt. Dieses hat etymologische Ursprünge in griech. ›ἔργον‹ »Werk, Dienst«. Als ein Fremdwort (d.h. mit lateinischer Flexion) erscheint das Wort ›Organ‹ im späten 16. Jahrhundert in der deutschen Sprache. Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts verliert das Wort seinen Status als Fremdwort.[1]

Antike: Ursprünge und Aristoteles

In der älteren griechischen Sprache erscheint der Ausdruck allein in der Bedeutung von »Handwerkszeug«. Erst am Ende des 5. Jahrhunderts vor Christus erhält das Wort eine Beziehung zum Körper eines Lebewesens, und zwar in der Bedeutung von »(funktionales) Körperglied«. Nach einer Beobachtung B. Snells werden bei Homer die menschlichen Körperteile häufig als eigenständig und nicht als integrierte Glieder eines Ganzen beschrieben.[2] Im hippokratischen Schriftencorpus taucht das Wort ›ὄργανον‹ an 22 Stellen auf, bei denen es achtmal in der allgemeinen Bedeutung »Gerät«, zehnmal im Sinne von »Instrument des Arztes«, einmal für »Musikinstrument« und dreimal für »Sinnesvermögen« in Verbindung mit Funktionen der Psyche steht.[3] Später gebraucht auch Demokrit das Wort metaphorisch, wenn er den Körper als Werkzeug der Seele beschreibt.[4] Bei Platon werden ebenso Sinnesvermögen und konkrete Dinge wie Körperflüssigkeiten als ›Organ‹ bezeichnet.[5] Mit der Verwendung im Sinne von Sinnesvermögen bereitet Platon einen Organbegriff als Funktionsbegriff vor, der nicht allein auf physische Dinge verweist.[6]

Endgültig zu einem physiologischen Terminus wird ›Organ‹ bei Aristoteles. Für Aristoteles ist sowohl der Körper als Ganzer ein Organ der Seele[7] als auch einzelne seiner Teile, so z.B. die Hände[8], der Kehlkopf für die Atmung[9], die Sinnesvermögen des Gehörs und Gesichts[10], der Uterus und Penis[11], der Samen[12] etc. Auch die Pflanzen verfügen nach Aristoteles über Organe, z.B. Holz, Rinde, Blätter und Wurzeln.[13] Die Pflanzenorgane sind wie die der Tiere über ihre Funktion bestimmt, so z.B. die Wurzel durch ihre Leistung der Ernährung und die Blätter durch den Zweck des Schutzes der Frucht.

Ein Organ ist eine funktionale Komponente eines Organismus, die eine oder mehrere spezifische Funktionen in diesem ausübt. Für ihre Wirksamkeit ist sie auf die anderen Komponenten angewiesen, so wie die anderen umgekehrt von ihrer Wirkung abhängen. In der Regel sind Organe nicht nur in funktionaler, sondern auch in physischer Hinsicht gegenüber anderen Körperteilen abgegrenzte Einheiten.

Organ (Hippokrates ca. 397 v. Chr.) *746*
Organoid (Anonymus 1857) *751*
ektosomatisches Organ (Sewertzoff 1914) *751*
endosomatisches Organ (Sewertzoff 1914) *751*

Bedeutsam für den aristotelischen Organbegriff ist die teleologische Grundlage seiner Bestimmung des Organs bei Aristoteles: »Ein jedes Ding dankt nämlich die eigentümliche Bestimmtheit seiner Art den besonderen Verrichtungen und Vermögen, die es hat, und kann darum, wenn es nicht mehr die betreffende Beschaffenheit hat, auch nicht mehr als dasselbe Ding bezeichnet werden, es sei denn im Sinne bloßer Namensgleichheit«.[14] Es ist die Leistung eines Teils, und nicht etwa seine Form, die ihm seine Bestimmtheit verleiht: Die steinerne Hand einer Statue verdient es für Aristoteles daher auch nicht, im eigentlichen Sinne ›Hand‹ genannt zu werden, wie er verschiedentlich bemerkt.[15] Nur eine Hand, die ihr Werk vollbringen kann, sei wirklich eine Hand. Besonders deutlich macht Aristoteles dies am Ende seiner Meteorologie. Er stellt klar, dass Teile von Organismen, wie Fleisch, Eingeweide, Gesicht und Hand funktional bestimmt sind, denn: »All dies wird bestimmt durch seine Verrichtung, Denn nur, was seine Arbeit noch tun kann, verdient in Wahrheit seinen Namen, z.B. das Auge nur, wenn es sieht. Kann es dies nicht, dann hat es nur noch den Namen, wie ein abgestorbenes oder marmornes«.[16] Aristoteles stellt sich die begriffliche Bestimmung eines Gegenstandes durch seinen Zweck immer auch ontologisch vor: Dass es der Zweck ist, der den Begriff des Gegenstandes gibt, bedeutet auch, dass der Zweck das Wesen dieses Dinges ausmacht. Es liegt also z.B. im Wesen eines Auges zu sehen oder in der Natur einer Hand zu greifen; allein begrifflich liegt in den Organen des Körpers eine Zielgerichtetheit, eine Entelechie.

Aristoteles bezeichnet grundsätzlich allein die äußeren Körperteile, kaum aber die inneren Organe als ›organon‹.[17] Das paradigmatische Organ bildet für ihn die menschliche Hand. Unter anderem daraus wird deutlich, dass Aristoteles die Bestimmung von etwas als ›Organ‹ an das Vorliegen einer Bewegung, und zwar einer zielgerichteten Bewegung knüpft. Eine Brücke vom aristotelischen zum neuzeitlichen Organbegriff wird darin gesehen, dass Aristoteles das Pneuma mit einem Organ vergleicht.[18]

Auch für die äußeren Körperteile verwendet Aristoteles den Terminus des *organon* nicht immer systematisch an den Stellen, an denen seine allgemeine Bestimmung dies erwarten lassen würde. Er verwen-

det vielmehr häufig statt ›Organ‹ seine Begriffe der ›homoiomeren‹ (»gleichteiligen«) und ›anhomoiomeren‹ (»ungleichteiligen«) Glieder eines Organismus (↑Hierarchie). Diese nicht konsequente Anwendung des Terminus bei Aristoteles kann auch als der Grund für die spärliche Tradition des *organon*-Begriffs im Mittelalter angesehen werden.[19]

Bemerkenswert an der Werkzeugmetapher für Organe ist das passive Moment, das damit verbunden ist: Als Werkzeug verstanden, sind Organe nicht von sich aus aktiv, sondern bedürfen eines Akteurs, der sich ihrer bedient (z.B. einer Seele). Dieser Vorstellung entsprechend beschreiben Aristoteles und mit ihm viele andere antike Autoren die Organe nicht als aufeinander einwirkend und miteinander in Wechselwirkung stehend – und sie verfügen insofern nicht eigentlich über einen Begriff des ↑Organismus im Sinne einer Einheit der Selbstorganisation.

Die für die spätere Entwicklung entscheidende Bestimmung, die Aristoteles dem Begriff des Organs gibt, resultiert aus seiner vergleichenden Perspektive und seiner Bestimmung von einander funktional entsprechenden Teilen bei Organismen verschiedener Arten als analog. Federn, Haare und Schuppen beschreibt er ebenso als funktional einander entsprechende Strukturen[20] wie den Kopf der Tiere und die Wurzel der Pflanze (zur Nahrungsaufnahme)[21]. Mit diesem komparativen Ansatz gelingt es Aristoteles, eine funktionale Systematik von Teilen zu begründen, die jedem Körperglied eine bestimmte funktionale Rolle im Ganzen des Körpersystems zuweist, – es also als Funktionsträger zu bestimmen.[22]

Galen

Im unmittelbaren Anschluss an Aristoteles wird der Organbegriff im physiologischen Kontext bis zur römischen Kaiserzeit kaum noch verwendet. Er findet sich an einigen Stellen bei dem Aristoteles-Schüler Theophrast, bei dem der Ausdruck neben dem verbreiteten Wort für ›Teil‹ (griech. »μόριον«) steht[23], darüber hinaus sind aber nur sehr vereinzelte Nachweise (z.B. bei Soranus) bekannt[24]. Fünfhundert Jahre nach Aristoteles ist es erst der römische Arzt Galen, der das Wort ›Organ‹ wieder selbstverständlich in seinen physiologischen Texten gebraucht. Die Geläufigkeit und der terminologische Charakter des Ausdrucks zeigt sich bei Galen u.a. darin, dass das Wort bei ihm – anders als bei Aristoteles – häufig absolut, d.h. ohne ein weiteres Attribut erscheint. Galen entwickelt eine umfassende teleologische Perspektive auf die Teile des menschlichen Körpers (von denen er eine viel differenziertere Kenntnis hat als Aristoteles), indem er sie alle beschreibt als um des Lebewesens willen geschaffen. Bevorzugt innere Teile des Körpers nennt Galen ›Organe‹, so z.B. Leber, Milz, Nieren, Gallenblase, Magen, Uterus und Harnblase.[25] Auch die Muskeln bezeichnet er als ›Organe‹, genauer »Organe der willkürlichen Bewegung«.[26] Schließlich heißen bei Galen auch solche Körperteile ›Organe‹, die sich über den ganzen Körper erstrecken, aber eine einheitliche Gestalt aufweisen, also Venen, Arterien und Nerven.[27]

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Die terminologische Verwendung des Organbegriffs bei Galen bleibt für die gesamte Spätantike und das Mittelalter maßgeblich. Verbreiteter als der Ausdruck ›Organ‹ ist jedoch im physiologischen Zusammenhang bis in die Frühe Neuzeit die einfache Bezeichnung ›Teil‹ (»μόριον«). Bemerkenswert ist außerdem die allmähliche Herausbildung eines Bedeutungsschwerpunktes für ›Organ‹ und ›organisch‹ zur Bezeichnung von Körperteilen, die mit dem Mund und der Lauterzeugung im Zusammenhang stehen. Diese Verbindung lässt sich schon bei Theophilos Protosphatharios im 7. Jahrhundert nachweisen.[28] Sie wird im Mittelalter so ausgeprägt, dass ›organum‹ allgemein primär auf den Kontext der Musikerzeugung verweist. Die semantische Verbindung hat sich ausgehend von der Bezeichnung ›organum hydraulicum‹ für jedes Musik- und besonders Blasinstrument entwickelt. Dieser Bedeutungsaspekt wird in der Folge der dominante: Bereits in frühen Enzyklopädien des Mittelalters, so in den ›Etymologiae‹ (um 600) des Isidor von Sevilla, erscheint das Wort ›organum‹ ausschließlich im Kontext der Musik, ohne Bezug zu körperlichen Teilen.[29] Bemerkenswert, gerade für den physiologischen Zusammenhang, ist dabei, dass der Ausdruck ›organum‹ in seiner musikalischen Bedeutung häufig nicht nur für ein Instrument, sondern metonymisch auch für das von dem Instrument Hervorgebrachte steht.[30] Eine ganze musikalische Gattung, nämlich die frühe mittelalterliche Mehrstimmigkeit, wird als ›organum‹ bezeichnet. Das Wort verweist damit auf das, was ein Instrument bewirkt. Es liegt in dem Ausdruck also schon früh auch insofern eine teleologische Konnotation, als er einen Gegenstand ausgehend von seiner Wirkung konzipiert.

In mittelalterlichen anatomisch-physiologischen Abhandlungen wird das griechische Wort z.T. ins Lateinische entlehnt (als ›organum‹), z.T. aber auch übersetzt (als ›instrumentum‹). In der Scholastik entwickelt sich eine (nicht immer konsequent eingehaltene) terminologische Trennung, indem das lateinische Wort ›instrumentum‹ für technisches Werkzeug steht, dem das nicht mehr metaphorisch verstandene

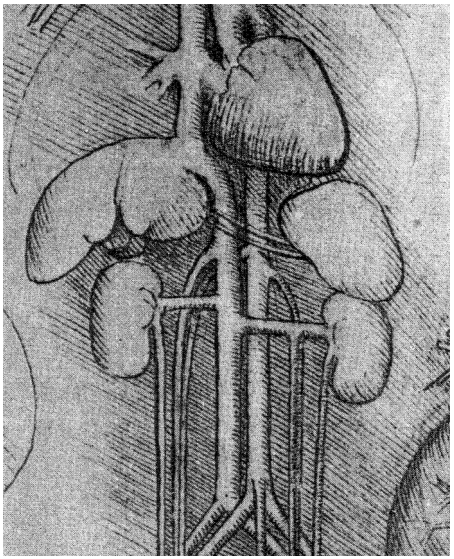


Abb. 347. Die inneren Organe des Menschen in ihrer morphologischen Verbindung untereinander (nach Leonardo da Vinci (1495-1505). Quaderni III 10v, aus Herrlinger, R. (1967-72). Geschichte der medizinischen Abbildung, 2 Bde.: I, 74).

›organum‹ für ein funktional bestimmtes Körperteil gegenübergestellt wird. Der häufigste mittelalterliche Begriff zur Bezeichnung eines Körperteils lautet jedoch für alle anatomischen Größenordnungen ›membrum‹, bei Betonung der Zugehörigkeit des Teils zur Einheit eines Körpers auch ›pars‹.[31] Wohl auch unter dem Einfluss der etablierten musikologischen Verwendung werden zu Beginn des 16. Jahrhunderts bevorzugt Sinnesorgane (u.a. der Mund) wieder als ›organum‹ bezeichnet.[32] In verschiedenen physiologischen Grundlagenwerken dieses Jahrhunderts werden die Ausdrücke ›instrumentum‹ und ›organum‹ synonym verwendet.[33] Auch die inneren Körperteile werden in diesem Zusammenhang wieder ›Organe‹ genannt.

Leonardo als »Wegbereiter«

Wegen seiner detaillierten zeichnerischen Darstellung der Einbettung von Organen in das funktionale Wirkungsgefüge des Körpers ist Leonardo da Vinci als »Wegbereiter des neuzeitlichen ›Organ‹-Begriffs« bezeichnet worden.[34] Die Kenntnisse vom inneren Bau des Menschen erwirbt Leonardo u.a. durch das eigene Sezieren von etwa 30 Leichen. Als das angemessene Mittel der Darstellung sieht Leonardo allein die Zeichnung, weil Wörter es seiner Meinung nach nicht ermöglichen, die Gliederung genau wiederzugeben.[35] In seinen Abbildungen sind die anatomisch genauen Zeichnungen offensichtlich mit physiologischen Annahmen verbunden. Nicht ein die Formen klassifizierender Blick, sondern eine Darstellung, die jeden Körperteil als integriertes Glied des Ganzen zeigt, ist für Leonardos Abbildungen kennzeichnend (vgl. Abb. 347). Die Organe werden somit in ihrer Beziehung zu den anderen Körperteilen dargestellt: In den Zeichnungen wird ein relationaler Organbegriff etabliert.

18. Jh.: Medizinischer Fachbegriff

Seit dem 17. Jahrhundert erscheint der Organbegriff regelmäßig in medizinischen Enzyklopädien.[36] Im deutschen Sprachraum wird ›Organ‹ häufig in einem verwandten, aber etwas eingeschränkten Sinn mit ›Glied‹ gleichgesetzt. So verweist in der Enzyklopädie von Zedler (1735) der Eintrag ›Organ‹ auf ›Glied, Gliedmaß‹, das definiert wird als »organischer Cörper des menschlichen Leibes, welcher aus unterschiedenen einfachen Theilen bestehet, und zu willkührlichen Verrichtungen geschaffen ist«.[37] »Eigentlich« können nach Zedler allein die durch Gelenke und Fugen mit dem Körper verbundenen Teile, also z.B. die Hände und Füße, als Glieder bezeichnet werden, in einem abgeleiteten Sinn aber auch andere Teile, wie die Augen.

Prägnant bringt C. von Linné die funktionale Definition pflanzlicher Organe zum Ausdruck. So ist er 1746 der Auffassung, dass die Blüte über die Geschlechtsorgane, die der Befruchtung dienen, zu definieren sei (»Florem definimus per organa genitalia plantæ«).[38] In einer handschriftlichen Randbemerkung zu einem seiner Bücher bemerkt er auch zu den Organen der Tiere, dass diese über ihren Gebrauch oder Nutzen zu definieren seien (»quis definiat os, nasum, aures, nisi ex usu«).[39]

Zu einem in der Medizin semantisch wirklich autonomen Begriff entwickelt sich das Wort ›Organ‹ erst Ende des 18. Jahrhunderts.[40] Gleichzeitig mit dieser Entwicklung wird der Ausdruck ›organisch‹ unabhängig von dem Begriff des Organs und wird allmählich synonym mit ›lebendig‹ und ›natürlich‹ und als Gegensatz zu ›künstlich‹ verwendet (↑Leben; Organismus). Aufgehoben wird mit der Entgegensetzung von ›organisch‹ und ›künstlich‹ die alte, für die ursprüngliche Begriffsbildung maßgebliche Parallelisierung von Werkzeugen als zu einem Zweck hergestellten Artefakten und von Teilen eines natürlichen Körpers, die eine bestimmte Funktion ausüben (also die *physis-techne*-Analogie). Ein wichtiger Beitrag zur Abhebung des Organischen vom Künstlichen geht von I. Kants Teleologie aus: Kant bestimmt ›Organe‹ als Teile eines besonderen natürlichen

Körpers, nämlich eines »organisirten Wesens«, die in einem wechselseitigen Abhängigkeitsverhältnis zueinander stehen, so dass sie gleichzeitig als Mittel und als Zweck für die anderen Teile des Körpers beurteilt werden können. Weil diese wechselseitige Abhängigkeit der Teile die »organisirten Wesen« zu »sich selbst organisirenden Wesen« macht, sind sie nach Kant unterschieden von den Produkten der Kunst, die immer auf einer Fremdorganisation (durch eine von außen kommende Gestaltung) beruhen.[41] Im Zuge dieser Entgegensetzung des Fremd- und Selbstorganisierten wird der Organbegriff mit besonderen Kräften in Verbindung gebracht, die eine Gestaltung der lebendigen Körper von innen heraus bewirken (↑Vitalismus/Lebenskraft). In einem Wörterbuch von 1798 wird in diesem Sinne definiert: »Organisation heißt derjenige Bau eines Körpers, nach welchem er durch eine gewisse innere belebte Kraft vermögend ist, willkürliche und unwillküliche Wirkungen hervorzubringen. Organe sind diejenigen Körper, durch welche diese Wirkungen hervorgebracht werden können«.[42]

Gegen Kants holistische und teleologische Konzipierung des ↑Organismus formiert sich von physiologischer Seite bereits Ende des 18. Jahrhunderts Widerstand. Aus empirischer Perspektive wird auf die Selbständigkeit der Aktivität vieler Organe und ihre nur bedingte Abhängigkeit von dem »Ganzen« hingewiesen. So schreibt J.C. Reil 1796: »Eigentlich bildet und erhält ein jeder Teil sich selbst, durch seine eigene Energie; seine Verbindung mit den übrigen Teilen ist nur äußere Bedingung, unter welcher seine Kräfte wirksam werden«.[43] Jedes Organ müsse als »selbständig« und »unabhängig von allen andern Organen als ein besonderes für sich bestehendes organisches Wesen« betrachtet werden.[44] Der tierische Körper bilde daher gleichsam eine »Republik« aus Teilen, die zwar »einzeln zur Erhaltung des Ganzen mitwirken«, aber doch ihre »eigenen Vollkommenheiten, Fehler und Gebrechen, unabhängig von den übrigen Gliedern des Körpers« hätten.[45]

Leben der Organe

Die physiologischen Untersuchungen J. Whytts Mitte des 18. Jahrhunderts ergeben eine relativ weitreichende Unabhängigkeit der Aktivität vieler Organe vom zentralen Nervensystem.[46] In die gleiche Richtung weisen die Versuche zur Reizbarkeit der Organe, die A. von Haller durchführt: Sie belegen das Vorhandensein wichtiger Lebenserscheinungen auch noch nach der Abtrennung der Organe vom lebendigen Körper oder dem Tod des Organismus (↑Selbstbewegung). Die Reizbarkeit und eigene Bewegungsfähigkeit rechtfertigt es für viele Autoren (u.a. P.-J. Barthez, dem späteren Leibarzt Napoleons), den Organen auch eine eigene Lebenskraft und damit eine eigene Lebendigkeit zuzuschreiben; entsprechend der multiplen Lebendigkeit des Körpers werden auch verschiedene Grade des Todes unterschieden.[47] Neben diesen Versuchen trägt auch das Bild vom Organismus als Bienenschwarm[48] zu der Sicht bei, den Organen selbst ein Leben zuzuschreiben (↑Leben; Hierarchie; Organismus). Schon W. Harvey verfährt auf diese Weise, indem er das Herz nicht nur als »Prinzip des Lebens« und als Sonne der »kleinen Welt« des Körpers (»principium vitae & sol microcosmi«)[49], sondern selbst als eine Art innerliches Lebewesen (»animal quoddam internum«) mit eigenem Leben (»vita«) versteht[50]. Ausgeweitet auch auf die anderen Organe heißt es 1769 explizit bei D. Diderot, alle Organe des menschlichen Körpers seien eigene Lebewesen: »Tous nos organes […] ne sont que des animaux distincts que la loi de continuité tient dans une sympathie, une unité, une identité générale«[51]. Eine moderne funktionalistische Definition des Organbegriffs gibt C. de Bonnet 1755, indem er die Organe als Gefüge fester Körper mit bestimmten Effekten definiert (»Un Organe est un assemblage de parties solides différemment construites, qui concourent ensemble à produire un certain effet«[52]).

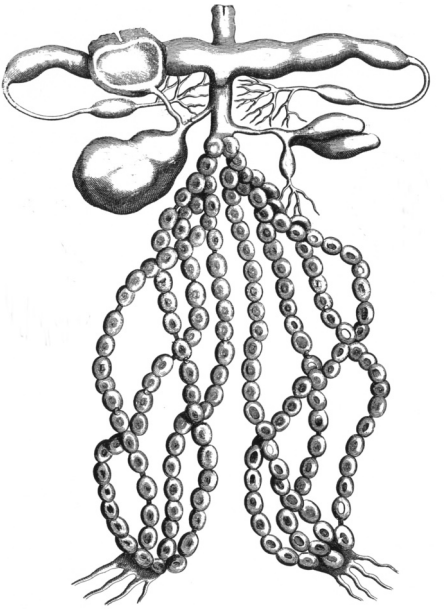


Abb. 348. Exkretionsorgane (»Malpighische Gefäße«) des Seidenspinners (aus Malpighi, M. (1669). De Bombycibus: Tab. XII).

Ihre Nachwirkung hat diese Sicht bis ins 20. Jahrhundert: A. von Tschermak spricht 1913 von der »Selbständigkeit« und »Autonomie« der Organe und konstatiert ein »Eigenleben der einzelnen Organe und Gewebe«.[53] Hintergrund dieser Vorstellung ist die Beobachtung, dass die Arbeitsweise einzelner Organe, trotz ihrer gegenseitigen Beeinflussung, in ihrem reinen Bewegungsablauf weitgehend unabhängig voneinander erfolgen kann.

Zwischen Strukturalismus und Funktionalismus

Über die Zuschreibung einer Lebenskraft zu den Organen besteht eine Tendenz der Lösung des Organbegriffs aus dem mechanistischen Paradigma. Dieses Paradigma gewinnt aber doch im 19. Jahrhundert zunehmend an Boden. Bei aller genauen Kenntnis von Kants Ansatz, kann schon G. Cuvier im Jahr 1800 ein Organ als eine Teilmaschine (»machine partielle«) definieren, die neben anderen innerhalb der ganzen Tiermaschine angeordnet ist (»coordonnée à toutes les autres machines«).[54] Im mechanistischen Paradigma bleibend, vergleicht Cuvier die Bewegungsorgane z.B. mit Rädern und Hebeln. Cuvier beschreibt die Anordnung der Organe im Körper als eine Harmonie, in der jedem Organ ein definierter Platz zukommt. Für diese innere Harmonie formuliert Cuvier Prinzipien der »Koexistenz«, »Korrelation« und »Subordination« der Teile (↑Morphologie).[55]

Der Physiologe J. Müller versteht unter Organen 1838 »qualitativ verschiedene Glieder des Ganzen, die den Grund ihrer Erhaltung in dem Ganzen haben« und die außerdem durch ihre Wechselwirkung mit anderen Organen überhaupt erst erzeugt werden.[56] In anderen Enzyklopädien der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird auf die morphologische Verschiedenheit der Organe und ihre physiologische Differenzierung im Dienste einer Arbeitsteilung hingewiesen.[57]

Weil Organe häufig vor der Kenntnis ihrer genauen Wirkungen im Körper als morphologisch charakteristische Strukturen beschrieben werden, liegt ihrer Identifizierung zunächst eine von wiederkehrenden Strukturen ausgehende morphologische Methode zugrunde. Nach Bekanntwerden ihrer Funktion werden sie aber oft über diese Funktion definiert. Dies gilt zumindest für Organe mit einer verbreiteten Funktion, die mehrfach unabhängig voneinander in der Evolution entstanden ist. So wird ein Auge nicht über seine jeweilige Struktur bei den Organismen einer Art, sondern seine Funktion identifiziert, und es können in sehr unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen morphologisch ganz anders gebaute Körperteile auch als ›Augen‹ bezeichnet werden, sofern sie die gleiche Funktion ausüben. Gleiches gilt für innere Organe wie Herz, Niere oder Lunge: Herzen gibt es z.B. bei vielen Organismen außerhalb der Wirbeltiere – nicht weil sie herzförmig gebaut sind, sondern weil sie die Funktion des Pumpens von Flüssigkeiten im Körperinneren wahrnehmen. Der Funktionalismus in der Identifizierung von Organen wird allerdings nicht konsequent angewendet. Besonders deutlich ist dies bei Körperteilen, die mehrere Funktionen gleichzeitig wahrnehmen, morphologisch aber einheitlich gebaut sind, etwa die Leber: Die Leber wird in der Regel auf struktureller Grundlage als ein einheitliches Organ angesehen, und nicht, wie es funktionalistisch angemessen wäre, in verschiedene funktionale Teile zergliedert.

Im Organbegriff vereinigen sich also strukturalistische und funktionalistische Perspektiven. Bis zu den aktuellen Definitionen ziehen sich daher Bestimmungen von ›Organ‹ als Einheit von Form und Funktion. So bestimmt R. Abderhalden 1948 ein Organ als ein »aus einem oder mehreren Geweben bestehendes Gebilde, das mit einer bestimmten Form eine bestimmte Funktion verbindet«.[58]

20. Jh.: »Finalbegriff«

Von Seiten der sich zu Beginn des 20. Jahrhunderts etablierenden Theoretischen Biologie wird besonders die funktionalistische Komponente im Organbegriff betont. So konstatiert J. Reinke 1907: »Jedes Organ des Pflanzen- und Tierkörpers ist ein Finalbegriff«.[59] Und L. von Bertalanffy ist 1928 der Auffassung: »Schon der Begriff des ›Organs‹, des Seh-, Hör-, Geschlechtsorgans, der doch auch von Mechanisten nicht vermieden werden kann, involviert bereits, daß dasselbe ›Werkzeug‹ zu etwas ist. Im Begriffe des Organs ist also die teleologische Betrachtungsweise schon voll enthalten. So wenig man den Organbegriff aus der Biologie ausmerzen kann – so wenig ist es möglich, die teleologische Betrachtungsweise in ihr zu beseitigen«.[60]

Ein Weg zur funktionalen Beschreibung von Organen besteht in ihrer Integration in einen Kreislauf von Ursachen und Wirkungen. Organe sind demnach integrale Elemente eines Kreislaufs von sich wechselseitig bedingenden Strukturen, die zusammen einen Organismus ausmachen. Sie sind damit nicht nur von einem Organismus benutzte Gegenstände, sondern bilden in ihrer Gesamtheit selbst den Organismus, oder, wie es J.E. Hafner 1996 formuliert: »Organe sind nie nur Werkzeuge des Körpers, sie sind selbst der Körper«[61].

Klassifikation der Organe

Eine erste funktionale Einteilung der Organe kann sich darauf beziehen, ob sie primär auf andere Organe des Organismus oder auf seine Umwelt bezogen sind. Bei Galen findet sich diese Unterscheidung in der Terminologie von *natürlichen Organen* (die im Abdomen sitzen und im Wesentlichen die »vegetativen« Funktionen der Verdauung und Fortpflanzung übernehmen) und *psychischen Organen* (die v.a. im Kopf ihren Sitz haben und die Sinnesorgane und den Willen betreffen).[62] Diese Differenzierung entspricht in etwa der Einteilung in *animalische* Organe (Sinnes- und Fortbewegungsorgane) und *vegetative* (organische) Organe (Organe des Blutkreislaufsystems, der Verdauung und Fortpflanzung), die sich seit Ende des 18. Jahrhunderts etabliert.[63] J.C.M.G. Grimaud unterscheidet in seinen Vorlesungsmanuskripten aus den 1780er Jahren zwischen den »fonctions intérieurs« und den »fonctions extérieurs«.[64] Eine ähnliche Einteilung nimmt F. Vicq d'Azyr vor.[65] Richerand baut diese Unterscheidung aus und entwickelt eine wegweisende neue Klassifikation der Funktionen des Lebens (»nouvelle classification des fonctions de la vie«) (↑Funktion: Tab. 87; Physiologie: Tab. 229).[66] Neben die Funktionen der Individualerhaltung (»fonctions qui servent à la conservation de l'individu«) stellt er die Funktionen der Arterhaltung (»fonctions qui servent à la conservation de l'espèce«), die er bei Bichat und Grimaud vermisst. Erstere gliedert er in die Ernährungsfunktionen (»fonctions nutritives, assimilatrices, intérieures; fonctions de nutrition«), zu denen zählen: Digestion, Absorption, Zirkulation, Respiration, Sekretion und Nutrition, und in die Funktionen, die die Beziehung zur Umwelt betreffen, (»fonctions extérieures, relatives; fonctions de relation«), zu denen die Sinneswahrnehmungen, Bewegungen und Lautäußerungen gehören.

Eine Quantifizierung der Beeinflussung eines Organs durch andere schlägt P. Schiefferdecker 1904 vor. Er nennt solche Organe, von denen ein bestimmtes Organ beeinflusst wird, die *Beeinflussungsorgane* dieses Organs.[67] Ein Organ »Ovarium B1« hätte demnach z.B. einen großen Einfluss auf das Ovar des betreffenden Organismus; ein Organ »Ovarium B3« dagegen einen geringen Einfluss. Organe, die unter starkem wechselseitigem Einfluss stehen, nennt Schiefferdecker *reziproke Organe*. Insgesamt zielt Schiefferdecker darauf, den Begriff der ↑Symbiose, der für ein Verhältnis zwischen verschiedenen Individuen etabliert ist, auch auf das wechselseitige Verhältnis der Organe eines Organismus zu beziehen.

A.N. Sewertzoff unterscheidet 1914 zwischen ***ektosomatischen*** und ***endosomatischen Organen*** oder Merkmalen.[68] Letztere erläutert er später, indem er von ihnen sagt, dass sie »keine unmittelbaren Beziehungen zur Umwelt haben, aber sowohl mit den ektosomatischen, als auch mit anderen entosomatischen Organen morphologisch und funktionell verbunden sind«.[69] Die ektosomatischen Organe (z.B. Haut, Zähne, Augen) stehen demgegenüber in direkter Beziehung zur Umwelt.

Im biologischen Sprachgebrauch werden meist nur komplexe, aus lebenden Zellen bestehende Körperteile als *Organe* bezeichnet. Organähnliche Körperteile werden seit Mitte des 19. Jahrhunderts ***Organoide*** genannt.[70] Insbesondere ist dieser Titel für die funktionalen Bestandteile einer Zelle verwendet worden, die später als *Organellen* bezeichnet werden (↑Zelle). K. Friederichs schlägt 1955 vor, unter Organoiden die funktionalen Teile eines Organismus zu verstehen, die nicht aus lebenden Zellen zusammengesetzt sind, die also nicht mehr oder nur noch in geringem Maße in den Stoffwechsel des Organismus einbezogen sind, z.B. Haare, Hufe, Klauen und Holz.[71]

Ontologie der Organe

Einen besonderen ontologischen Status haben Organe, weil sie nicht selbständig, sondern nur als Komponenten eines Systems existieren können. Darauf weist J.H. Woodger 1929 hin: »Organic parts have the peculiarity that they do not exist ›in nature‹ independently of the organism of which they are part«.[72]

Daran anschließend argumentiert M. Schark 2005, Organismen hätten eine »ontologische Priorität« gegenüber ihren Teilen: Denn von den Teilen eines Organismus, seien es Makromoleküle, Zellen, Organe oder Gewebe, gilt, dass es sie »als isolierbare konkrete Einzeldinge von Natur aus nicht anders denn als Teile (oder Produkte) der Organismen gibt, die sie jeweils enthalten«.[73] Diese Teile sind von dem Ganzen des Systems soweit abhängig, dass sie im Gegensatz zu den Teilen eines anorganischen Körpers nicht außerhalb des Ganzen existieren können. In diesem Sinne existieren sie also gar nicht als Einzeldinge, sondern stets nur als Komponenten eines Systems. Auch darin liegt eine Rechtfertigung der funktionalen Grundlage für die Bestimmung eines Organs: Es ist nicht als für sich bestehende raumzeitliche, physische Einheit bestimmbar, sondern nur durch seinen Beitrag, den es in einer Organisation leistet, in der allein es existieren kann.

Nachweise

1 DF, Bd. 2 (1942): 264f.
2 Snell, B. (1946/55). Die Entdeckung des Geistes: 22.
3 Corpus Hippocraticum: Epidemien, 6. Buch, 5: 292, 5; 322, 11; 348, 2; vgl. Wolf, J.H. (1971). Der Begriff »Organ« in der Medizin. Grundzüge der Geschichte seiner Entwicklung: 12f.
4 Demokrit (Diels/Kranz), Fragm. B159.
5 Vgl. z.B. Platon, Timaios 45b; Politeia 508b; Theaitetos 184c; 185c.
6 Vgl. Wolf (1971): 13f.
7 Vgl. z.B. Aristoteles, Ethica Eudemica 1241b; De an. 415b.
8 Aristoteles, De part.anim. 687a.
9 Aristoteles, De an. 420b.
10 Aristoteles, De gen. anim. 781a; De an. 413a.
11 Aristoteles, De gen. anim. 766a; 717b.
12 Aristoteles, De gen. anim. 730b.
13 Aristoteles, De an. 412b.
14 Aristoteles, Politica 1253a.
15 ebd. und Metaphysica 1036b; De an. 412b; 415b; De part. anim. 640b f.; De gen. anim. 726b; 734b f.
16 Aristoteles, Meteorologica 390a.
17 Wolf, J.H. (1971). Der Begriff »Organ« in der Medizin: 22.
18 Aristoteles, De motu animalium 703a20f.; vgl. Wolf (1971): 53.
19 Wolf (1971): 18.
20 Aristoteles, De part. anim. 644a16; Meteor. 387b4ff.
21 Aristoteles, De an. 416a4f.
22 Vgl. Wolf (1971): 25.
23 Theophrast, Metaphysica (in: Wimmer, F. (Hg.). Opera quae supersunt omnia, Leipzig 1854-62): Fr. 12, 14; ders. Sens. et sensib. (in: Opera quae supersunt omnia): Fr. 1, 24; vgl. Wolf (1971): 26.
24 Soranos, Gynaeciorum Liber quatuor (hg. v. J. Ilberg, Leipzig 1927): 81 (II, 38).
25 Galen, De usu partium (hg. v. G. Helmreich, 2 Bde., Leipzig 1907-1909): I, 269f., 281, 285, 295, 300; weitere Nachweise bei Wolf (1971): 55.
26 a.a.O.: I, 33.
27 a.a.O.: I, 122.
28 Theophilos Protospatharios (7. Jh.). De corporis humani fabrica (hg. v. W.A. Greenhill, Oxford 1842): III, 12.
29 Isidor von Sevilla (um 600). Etymologiae (hg. v. W.M. Lindsay, 2 Bde., Oxford 1911): III, 21, 2; III, 20; III, 19, 1.
30 Haas, M. (1997). Organum. In: Finscher, L. (Hg.). Die Musik in Geschichte und Gegenwart 2. Aufl. Sachteil, Bd. 7, 853-881: 854.
31 Wolf (1971). 33.
32 Reisch, A.G. (1508). Margarita philosophica: X, 2, 15.
33 Benedictus, A. (1528). De Hystoria corporis humani: I, 5; Fernel, J. (1542). Universa medicina (Frankfurt 1592): 51; Plater, F. (1583). De corporis humani structura et usu; vgl. Wolf (1971): 34f.
34 Wolf (1971): 36; vgl. Heydenreich, L. (1953). Leonardo da Vinci, 2 Bde.: I, 136; 139f.; 145; Esche, S. (1961). Leonardo da Vinci. Das Anatomische Werk: 75; 79f.
35 Vgl. Heydenreich (1953): I, 136.
36 Wedel, G.W. (1680). Physiologia medica: 41; Hoffmann, F. (1720). Medicina rationalis systematica, Bd. 2: 33.
37 Zedler, J.H. (1735). Glied, Gliedmaß. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, Bd. 10, 1649.
38 Linné, C. von (1746). Sponsalia plantarum (in: Amoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae, Bd. 1, Leiden 1749, 61-109): 83 (§XVIII).
39 Linné, C. von, Philosophia botanica (Annotated Copy), Linnean Society London: §88; vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 248.
40 Wolf (1971): 38.
41 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 374.
42 Fischer, J.C. (1800). Physikalisches Wörterbuch, Bd. 3: 767.
43 Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft (Leipzig 1910): 30.
44 a.a.O.: 58.
45 a.a.O.: 59.
46 Whytt, J. (1751). An Essay on the Vital and Other Involuntary Motions of Animals: 377.
47 Barthez, P.-J. (1778). Nouveaux élémens de la science de l'homme (Paris 1806), 2 Bde.: I, 326; vgl. Williams, E. (1994). The Physical and the Moral. Anthropology, Physiology, and Philosophical Medicine in France, 1750 – 1850: 48; Becker, T. (2005). Mann und Weib, schwarz und weiß. Die wissenschaftliche Konstruktion von Geschlecht und Rasse 1650 – 1900: 212ff.
48 Bordeu, T. (1751). Recherches anatomiques sur la position des glandes et sur leur action (Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818): I, 164f.; Maupertuis, P.L.M. de (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 155.
49 Harvey, W. (1628). Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus (London 1660): 59.
50 a.a.O.: 116.
51 Diderot, D. (1769). Le rêve de d'Alembert (Œuvres Complètes, Bd. 17, Paris, 1987, 87-209): 109.
52 Bonnet, C. de (1755). Principes philosophiques sur la cause primiere (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 8, Neuchâtel 1783, 163-242): 204.
53 Tschermak, A. von (1913). Physiologie. In: Sarason, D. (Hg.). Das Jahr 1913, 342-350: 346.
54 Cuvier, G. (1800-05). Leçons d'anatomie comparée, 5 Bde.: I, 18.
55 Cheung, T. (2006). The hidden order of preformation: plans, functions, and hierarchies in the organic systems of Louis Bourguet, Charles Bonnet and Georges Cuvier. Early Sci. Med. 11, 11-49: 42f.
56 Müller, J. (1833/38). Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 28.
57 Mérat, F. (1819). Organe. In: Mérat, F. & Chaumeton, F.P. (Hg.) (1812-22). Dictionnaire des sciences médicales,

60 Bde.: 38, 137-205.
58 Abderhalden, R. (1948). Medizinische Terminologie: 703.
59 Reinke, J. (1907). Die Natur und wir: 222.
60 Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 77.
61 Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 304.
62 Galen, De locis affectis: I, 7 (ed. Kühn, Bd. 8, 66-68); ders., De usu partium corporis humani (engl.: Tallamdge May, M. (ed.). 2 Vols, Ithaca, N.Y 1968): II, 620 (XIV, 1); vgl. Temkin, O. (1964). The classical roots of Glisson's doctrine of irritation. Bull. Hist. Med. 38, 297-328: 314.
63 Vgl. Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort.
64 Richerand, A.B. (1801/17). Nouveaux élémens de physiologie, 2 Bde.: I, 137.
65 Vicq d'Azyr, F. (ca. 1780). Discours sur l'anatomie comparée (Œuvre, Bd. 4, Paris 1805).
66 Richerand (1801/17): I, 152.
67 Schiefferdecker, P. (1904). Symbiose. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Natur- Heilk. Bonn, Medizin. Abt., 44-54: 47.
68 Sewertzoff, A.N. (1914). Sovremennyje zadachi evoliutzionnoj teorii: 127 (334?); vgl. Levit, G.S., Hossfeld, U. & Olsson, L. (2004). The integration of Darwinism and evolutionary morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866-1936) and the developmental basis of evolutionary change. J. Exper. Zool. (MOL DEV EVOL) 302B (4), 343-354: 346.
69 Sewertzoff, A.N. (1931). Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution: 126.
70 Vgl. Mayne Expos. Lex. (1857) (nach OED 1989).
71 Friedrichs, K. (1955). Die Selbstgestaltung des Lebendigen: 115.
72 Woodger, J.H. (1929). Biological Principles. A Critical Study (London 1967): 198.
73 Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 271.

Literatur

Wolf, J.H. (1971). Der Begriff »Organ« in der Medizin. Grundzüge der Geschichte seiner Entwicklung.

Organisation

Das Wort hängt ursprünglich mit dem griechischen Ausdruck ›ὀργάνωσις‹ mit der Bedeutung »Formung; Anordnung« zusammen, das wiederum mit der Wurzel ›ὄργανος‹ verbunden ist (↑Organ). Der griechische Ausdruck erscheint erst spät, u.a. bei Sextus Empiricus und Porphyrios.[1] Eine ursprüngliche semantische Verbindung der griechischen Ausdrücke für ›Organisation‹ und ›Organ‹ bestand offenbar nicht: Während ersteres im Sinne von »Formung« verwendet wurde, wies letzteres von Anfang an eine funktionale Bedeutung auf (↑Organ). Beide Bildungen sind daher als »semantisch autonom« bezeichnet worden.[2] Erst im Laufe ihrer späteren Entwicklung werden die beiden Ausdrücke aufeinander bezogen und semantisch vereinheitlicht. Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird ›Organisation‹ damit überwiegend als ein Charakteristikum der Lebewesen verstanden und ist zu einem »Kennwort der belebten Welt schlechthin« geworden.[3] Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts sind sowohl ›Organisation‹ als auch ›organisch‹ nur als naturwissenschaftliche Fachausdrücke bekannt; erst unter dem Einfluss der Sprache der Französischen Revolution, in der der Ausdruck ›organisches Gesetz‹ (»loi organique«) eine große Rolle spielt, werden sie seit den 1790er Jahren auch im übertragenen Sinn gebraucht.[4]

Das Wort ›Organisation‹ findet sich in der Form ›organizatio‹ Mitte des 13. Jahrhunderts bei Thomas von Aquin[5] und in den lateinischen Texten anderer Autoren[6]. Im Französischen lässt es sich seit etwa 1390 nachweisen[7]; auch in lateinischen medizinisch-naturwissenschaftlichen Abhandlungen des späten 14. Jahrhunderts findet sich der Ausdruck[8]. Ein erster Nachweis für ›organization‹ in der englischen Sprache ist von 1432, und zwar in der Übersetzung der ›Chirurgia magna‹ (1363) Guy de Chauliacs[9]. Im Deutschen erscheint es erst im späten 17. Jahrhundert.[10]

Eine vielfache Verwendung findet der Begriff bei dem spanischen Spätscholastiker F. Suárez in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts. Er steht hier besonders im Zusammenhang mit Diskussionen der ordnenden und formbildenden (»informare«) Wirkung der Seele auf den Körper (»organizatio«[11] oder »organisatio«[12]). Auch den Ausdruck *organischer Körper* (»corpus organicum«) verwendet Suárez[13], und ebenso bereits ›organisierter Körper‹ (»organizato tali corpore«; in einer Auseinandersetzung mit Thomas von Aquin)[14]. Suárez diskutiert das Konzept der Organisation besonders im Zusammenhang mit der Frage, inwiefern sich die einheitliche Seele in verschiedener Weise mit den unterschiedlichen Teilen eines lebenden Körpers verbindet, so dass diese ihrem Wesen nach differenziert sind und unterschiedliche Funktionen wahrnehmen können.[15] Auch im Zusammenhang der Verbindung der Seele mit dem Körper spielt das Konzept eine Rolle: Suárez nimmt an, die Materie der lebenden Körper müsse eine bestimmte Eignung (»aptitudo«) haben, um die Seele empfangen zu können. Er unterscheidet in diesem Zusammenhang eine Organisation auf verschiedenen Ebenen: Vor der Verbindung der Seele mit dem Körper bestehe bereits eine zufällige, bloß materielle und natürliche (»accidentalis, et quasi materialis, et physica«) Organisation; die eigentliche substanzielle und formale (»substantialis, et quasi formalis«) Organisation, die dem lebenden Körper Wesen und Einheit verleiht, kommt nach Suárez, im Anschluss an Aristoteles, aber erst von der Seele.[16]

Eine Organisation ist ein dynamisches System aus Teilen, die in ihrer Existenz wechselseitig voneinander abhängen.

Organisation (Thomas von Aquin 1254-56) *754*
Organisationsgrad (Robinet 1761) *769*
Arbeitsteilung (Milne Edwards 1827) *770*

Der Ausdruck ›organisiert‹ (franz. ›organisé‹) erscheint im Französischen bereits im ersten Drittel des 16. Jahrhunderts vereinzelt in einem Kontext, der auf die Gliederung eines lebenden (menschlichen) Körpers bezogen ist.[17] Verbreiteter ist im 16. Jahrhundert allerdings die Verwendung im musikalischen Kontext.[18] Zu einem festen Terminus wird ›organisierter Körper‹ erst im 18. Jahrhundert, beginnend mit einer Schrift L. Bourguets von 1729 (s.u.).

Antike

Ein ausgearbeitetes Konzept der Organisation fehlt in den antiken physiologischen Lehren. Die ↑Organe des Körpers werden nicht in ihrem wechselseitigen Bezug zueinander thematisiert (↑Wechselseitigkeit), sondern vielmehr als Werkzeuge verstanden, deren sich der Körper oder die Seele zu einem Zweck bedienen.

Im Sinne des späteren Organisationskonzepts lassen sich allenfalls die Vorstellungen Aristoteles' zu einem *organisierten physischen Körper* (»σώματος φυσικον ὀργανικον«[19]) interpretieren (↑Organ; Organismus). Von einem solchen Körper sagt Aristoteles, dass jeder Teil einem bestimmten Zweck diene, so dass der Körper insgesamt ein integriertes Ganzes mit einem ihm eigenen Ziel erscheint.[20] Aristoteles stellt also eine Verbindung her zwischen den Vorstellungen eines organisierten Körpers und der *Arbeitsteilung* seiner Komponenten (s.u.).

In einer weiter gehenden Interpretation kann auch die Seele selbst bei Aristoteles (und noch deutlicher bei Galen[21]) als die Organisation des Körpers gedeutet werden. Denn die Seele betrifft im physiologischen Zusammenhang der aristotelischen Argumentation die Form oder Gestalt eines Körpers, d.h. auch seine innere Struktur und die Anordnung seiner Bestandteile.[22] Weil die Seele mit den physiologischen Prozessen selbst in Verbindung steht, ist die von ihr ausgehende Organisation darüber hinaus als dynamisch zu denken: Sie ist nicht die statische Gestalt eines Lebewesens, sondern die über allen Gestalt- und Stoffwechsel gleichbleibende Substanz eines einzelnen Wesens (Quarantotto 2010: »the soul should be conceived as a dynamic organization, namely, an organization which causes not only the unity, identity and being of the living body, but also its biological processes«[23]; vgl. auch Miller & Miller 2010, in Tab. 212). Angemessen erscheint das Verständnis des aristotelischen Seelenbegriffs als Organisation, weil es zahlreiche sachliche Parallelen zwischen den beiden Konzepten gibt: (1) Wie die Seele ist auch die Organisation eines Körpers nicht selbst ein Körper, sondern gehört nur zu diesem; (2) Seele und Organisation bestehen gleichermaßen nicht unabhängig von einem jeweiligen Körper; (3) Seele und Organisation kommen darin überein, das Prinzip der Einheit und Identität eines Systems zu bezeichnen; und (4) Seele und Organisation können als Prinzip der Bewegung eines Körpers verstanden werden.[24]

17. Jh.: Organisation als Mikrostruktur

Bis ins 18. Jahrhundert bleibt ›Organisation‹ ein selten gebrauchtes Wort. Mitte des 17. Jahrhunderts findet es sich z.B. in den biologischen Schriften der Mikroskopiker R. Hooke (»the same Schematism or Organization that is common to all Vegetables«[25]) und M. Malpighi[26] sowie in den philosophischen Arbeiten von J. Locke[27] und G.W. Leibniz[28]. Auffallend ist, dass der Begriff im 17. Jahrhundert v.a. in Bezug auf den gegliederten Bau von Pflanzen, insbesondere ihre regelmäßige mikroskopische Feinstruktur, wie sie von Hooke und Malpighi beschrieben wird, Verwendung findet. Er bezeichnet also weniger die Dynamik eines Systems als die Ordnung und Statik einer Struktur.

Mit dem Verweis auf ihre Organisation spricht J. Jungius den Pflanzen 1662 eine Seele ab, weil sich ihre charakteristischen Leistungen allein aus Anordnung und Bau der Teile erklären ließen (»vero organisatio sola sufficiat«).[29] ›Organisation‹ und ›Leben‹ sind also im 17. Jahrhundert meist getrennte Konzepte: Das Vorliegen einer Organisation deutet nicht notwendig auf die Lebendigkeit eines Körpers und kann sogar als Argument gegen seine Lebendigkeit im Sinne des Vorhandenseins einer Seele genommen werden. Spätestens mit dem Ansatz des Cambridger Platonisten H. More beginnt sich allerdings eine Verbindung zu verfestigen: Für More bedarf das belebende Prinzip, die von ihm so genannte *plastische Kraft* (»Plastical Power«) eine bereits zur Belebung disponierte Materie, um wirksam werden zu können. Das belebende Prinzip soll also nicht von der Materie getrennt, sondern in ihr verankert werden. More kann daher die Leistung der plastischen Kraft so beschreiben, dass ihr Eingriff die vorbereitete Materie zu Leben organisiert (»organizing duly-prepared Matter into life«).[30] Die Lebendigkeit eines Lebewesens ist aber für More auch noch nicht mit der »bloßen« Organisation seines Körpers (»mere organization of the Body«) gegeben.[31] More spricht vielmehr von einer *mechanischen Organisation* der Materie (»Matter Mechanically organized«[32]), die er von dem Zustand der Körper, in denen eine plastische Kraft wirksam ist, unterscheidet[33]. Die Lebendigkeit bzw. Beseeltheit fällt also auch bei More keineswegs mit der Organisation der Körper zusammen. Ebenso wenig wie die frühen Verwendungen des Ausdrucks ↑›Organismus‹ gleichbedeutend mit ›Lebewesen‹ verlaufen, haben die Ausdrücke ›Organisation‹ und ›Lebendigkeit‹ im 17. Jahrhundert gleiche Bedeutungen. Es besteht aber doch ein Zusammenhang, insofern bereits bei More gerade der Prozess des Organisierens als Leistung der plastischen Kraft angesehen wird.

Bemerkenswert ist die begriffliche Konstellation, die sich 1672 bei dem Physiologen F. Glisson findet: Er verfügt über einen sehr weiten Lebensbegriff, insofern er, in Abhebung von Suárez, allen Körpern der Natur ›Leben‹ zuschreibt; die Pflanzen und Tiere würden sich aber gerade dadurch von den anderen Körpern unterscheiden, dass sie über eine Organisation verfügten (»Nos verò vitam naturæ omnibus corporibus promiscuè tribuimus; nec indè differentiam plantarum & animalium ab aliis corporibus, sed ab organizatione«).[34] In gewisser Weise ist diese begriffliche Konstellation komplementär zu der von More: Zum spezifischen Seinsprinzip der Lebewesen wird die Organisation, nicht die Lebendigkeit.

Bei Locke gewinnt das Konzept der Organisation insofern einen zentralen Stellenwert für seine biologischen Überlegungen, als er die Organisation der Teile als dasjenige bestimmt, das die Kontinuität des Lebens in einem Lebewesen bei wechselnden Teilen ermöglicht: »it continues to be the same Plant, as long as it partakes of the same Life, though that Life be communicated to new Particles of Matter vi-

tally united to the living Plant, in a like continued Organization«.[35] Das Gleichbleiben der Organisation bezeichnet hier die Identitätsbedingungen für ein Lebewesen: Trotz des Wechsels seiner Teile (↑Stoffwechsel) und auch trotz des möglichen Wechsels seiner Form (↑Metamorphose) bleibt ein lebendiges Individuum doch dasselbe. Die Organisation bildet für Locke also das bei allem Wechsel von Stoff und Form Kontinuierende eines lebenden Wesens.

Bei Leibniz ist das Konzept der Organisation zunächst strukturell bestimmt: Die Organisation (»organisation«) versteht er als eine Anordnung (»configuration«; dieser Ausdruck auch schon 1674 bei Malebranche[36]) von Teilen in einem Ganzen. Im Anschluss an Locke wird die Organisation als dasjenige beschrieben, das der Einheit (»unité«) und Identität (»identité«) eines Lebewesens zugrunde liegt. Auch bei wechselnden Teilen gewährleiste seine Organisation den Fortbestand desselben Körpers (»un seul corps qui participe à une commune vie«).[37]

Ausdrücklich ist Leibniz der Auffassung, dass Lebewesen, d.h. lebendige Organisationen, nicht allein nach mechanischen Gesetzen entstehen können (»que les loix de Mechanisme toutes seules ne sauroient former un animal, là où il n'y a rien encor d'organisé«[38]). Weil er weiter annimmt, dass alle Materie organisiert ist, und nicht nur insofern sie in Lebewesen enthalten ist (»la matiere arrangée par une sagesse divine doit estre essentiellement organisée partout«[39]; »il n'y a point de partie de la matiere qui ne soit divisée actuellement, et qui ne contienne des corps organiques«[40]), kann er die später einflussreiche These vertreten, dass die Organisation der Lebewesen immer nur aus bereits bestehenden Organisationen hervorgeht (↑Urzeugung: Tab. 289): »les animaux n'estant jamais formés naturellement d'une masse non organique«[41]. Leibniz nimmt also einen materialistischen Standpunkt ein, der gleichzeitig animistisch bzw. hylozoistisch ist. Die Organisation der Lebewesen entsteht nicht spontan, sondern ergibt sich aus der göttlichen Präformation der Materie, die über Generationen weitergegeben wird: »l'organisme est partout dans une matiere, dont la disposition vient de Dieu«[42].

Vom Ende des 17. bis zum Ende des 18. Jahrhunderts dreht sich das Verhältnis der Konzepte ›Lebendigkeit‹ und ›Organisation‹ offensichtlich um: Während im 17. Jahrhundert die Bestimmung von der Lebendigkeit ausgeht – die Lebendigkeit determiniert einen Körper mit einer Organisation zu einem lebendigen – ist es am Ende des 18. Jahrhunderts (und fortwirkend bis in die Gegenwart) umgekehrt: Nicht mehr die Lebendigkeit, sondern die Organisation bildet nun das grundlegende Konzept, von dem die Determination und folglich die Analyse ausgeht; die Lebendigkeit wird zu einem von der Organisation abgeleiteten Phänomen.[43]

18. Jh.: Organisation als Lebendigkeit

An der Wende zum 18. Jahrhundert spielt das Konzept der Organisation eine wichtige Rolle in der Auszeichnung lebendiger Körper. Es wird allerdings noch nicht, wie es später geläufig ist, einer mechanistischen Vorstellung entgegengesetzt. Das Bild von der Organisation des Körpers liefert vielmehr gerade die Grundlage für eine mechanistische Erklärung der Lebenserscheinungen. Ein wichtiger Impuls zur Konsolidierung des Organisationskonzepts geht dabei von der entwicklungsbiologischen Präformationstheorie aus (↑Entwicklung). Denn im Rahmen der Präformationstheorie werden die Prozesse der Gestaltbildung auf im Keim bereits vorhandene Mikrostrukturen zurückgeführt. Diese entwicklungsbiologische Theorie trägt daher bis zum Ende des 18. Jahrhunderts viel dazu bei, das Konzept der Organisation zu verbreiten und in eine mechanistische Interpretation zu integrieren.[44] Als problematisch und gerade in einem mechanistischen Modell nur schwer zu explizieren erweist sich dabei allein die Einschachtelungsvorstellung, der zufolge die Nachfahren eines Organismus über alle Generationen bereits in ihm enthalten sein sollen.

In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts setzt es sich zunehmend durch, den Körper der Lebewesen als *organischen Körper* (»corpus organicum«) zu bezeichnen (↑Organismus). Dieser Ausdruck wird dabei nicht nur auf Tiere, sondern gleichermaßen auch auf Pflanzen angewandt (z.B. 1727 von Boerhaave).[45] Darüber hinaus sind es nicht nur Lebewesen, sondern auch andere unter dem Mikroskop als gegliederte Strukturen sichtbare Gebilde, die als ›organische‹ erscheinen. Insbesondere die hoch geordnete Struktur von Salzkristallen ist in diesem Zusammenhang von Bedeutung. Die Feingliederung der Salzkristalle ist bekannt, seitdem diese unter dem Mikroskop beobachtet werden (z.B. zu Beginn des 18. Jahrhunderts durch van Leeuwenhoek[46]).

Weil auch nichtlebendige Kristalle als organisiert gelten, kann der Begriff der Organisation in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts nicht zur scharfen Abgrenzung von belebter und lebloser Materie dienen. Der Organisationsbegriff dient in dieser Zeit eher der Vereinheitlichung als der Unterscheidung von Bereichen der Natur. Besonders deutlich zeigt sich diese Auffassung bei L. Bourguet[47], der es, ähnlich wie zuvor Leibniz, 1729 auf den radikalen Begriff bringt, alles in der Materie (oder auch der Natur) sei orga-

nisiert (bzw. organisch) (»tout est organisé dans la matiere«[48]; »J'ai remarqué tantôt que tout étoit organique dans la Nature«[49]). Insbesondere Untersuchungen zur Struktur von Mineralien scheinen Bourguet zu dieser Auffassung gebracht zu haben. So wie die kristallinen Salze aus kleinen Bausteinen zusammengesetzt sind, die regelmäßigen geometrischen Figuren gleichen – Bourguet nennt Dreiecke, Sechsecke, Würfel, Oktaeder, Pyramiden und Rhomben –, stellt er sich auch die Organismen aus organisierten Körpern zusammengesetzt vor.

Nach Bourguets Überzeugung reichen die allgemeinen Bewegungsgesetze dafür aus, diese Figuren zu erzeugen.[50] Bourguet schreibt den natürlichen Körpern allein eine Graduierung des Ausmaßes der Organisation zu: »[I]l y a une gradation entre les Corps organisés«.[51] Die Kristalle seien in geringerem Maße organisiert als die Lebewesen. Dieser graduelle Unterschied wird von Bourguet aber doch als das Ergebnis einer prinzipiell verschiedenen Ursache gesehen: Während die Organisation der Kristalle sich aus den allgemeinen Gesetzen der Bewegung ergäben, sei die Organisation der Lebewesen das Ergebnis eines final wirkenden vitalen Prinzips (»principe actif«). Dieses die Entwicklung des Organismus ausrichtende Prinzip stellt Bourguet sich materialisiert als ein Element in einem Lebewesen vor. In seiner Lenkung der Entwicklung verkörpere es den *organischen Mechanismus* (»méchanisme organique«) der Lebewesen. Der organische Mechanismus ist für Bourguet also immer an eine schon vorhandene Organisation gebunden, er kann nicht unabhängig von ihr vorgestellt werden. Auch die Seele bildet nach Bourguet einen organisierten Körper, weil nur über das Mittel eines Organs ein anderer Körper organisiert verändert werden könne.[52] Das Vorliegen von Organisation ist also an das Vorhandensein einer organisierenden Instanz gebunden, Organisation ist für Bourguet nur als Fremdorganisation, nicht als Selbstorganisation denkbar. Als Vergleich für das Wirken der Seele wählt Bourguet das Bild eines Generals, der eine Armee befehligt: Der General sei zwar nicht die Ursache der Bewegung jedes Soldaten, aber sie seien doch alle auf ihn bezogen.[53] Der organische Mechanismus sorge für die Kommunikation (»communication«) der organisierten Körper mit der Welt.[54]

Mitte des 18. Jahrhunderts bildet sich allmählich die Auffassung heraus, die Organisation stelle das für die Lebewesen charakteristische Merkmal dar. Die Unterscheidung der Lebewesen von den leblosen Körpern wird nicht mehr auf einen besonderen Stoff oder eine besondere Kraft zurückgeführt, sondern auf die besondere *Anordnung* der Materie.

Eine Etappe auf diesem Weg nehmen die Darstellungen G.L.L. Buffons über den Aufbau der Körper der Lebewesen ein, die dieser 1749 im zweiten Band seiner umfangreichen Naturgeschichte gibt. Buffon nimmt dort zwar an, die Organismen seien organisierte Körper, die wiederum aus ähnlichen organischen Körpern bestünden und seien letztlich aus »organischen Molekülen« zusammengesetzt (»Les animaux & les plantes […] sont des corps organisez d'autres corps organiques semblables, dont les parties primitives & constituantes sont aussi organiques & semblables«[55]). Die organischen Moleküle würden aber in unendlicher Menge auch außerhalb der lebendigen Körper existieren und könnten von Lebewesen aufgenommen werden oder selbst Lebewesen bilden. Die Organisation stellt für Buffon einen Prozess dar, bei dem die äußeren organischen Moleküle gemäß einer inneren Form (»moule intérieur«) assimiliert werden.[56] Die organisierte Materie (»matière organisée«) entspricht in der Terminologie Buffons der lebenden Materie (»matière vivante«), insofern er die Unterscheidung von lebender und toter Materie an Stelle der Unterscheidung von organisierter und roher Materie (»matière brute«) setzen will.[57] Zu der rohen Materie ohne Organisation (»sans organisation«) zählen nach Buffon die Minerale.[58] In seiner Rede von einer lebenden Materie zeigt sich bereits die materialistische Lebensauffassung Buffons, nach der das Leben (und damit die Organisation) eine physische Eigenschaft der Materie ist (»le vivant & l'animé, au lieu d'être un degré métaphysique des étres, est une propriété physique de la matière«[59]). Das Leben entstehe so nicht durch einen metaphysischen Eingriff, sondern als Organisation der Materie; die Erzeugung des Lebens »koste« die Natur daher nichts, so Buffon (»leur production ne coûte rien à la Nature«).[60]

Deutlicher als Buffon hält J. Needham 1750 als Ergebnis seiner Untersuchungen zur Urzeugung fest, dass allein die Kombination (»la combinaison«) von Prinzipien und Kräften das typisch Organische sei. Das Leben könne so als Ergebnis der reinen Struktur (»résultat de la seule structure«) oder als unmittelbare Konsequenz der bloßen Organisation (»conséquence immédiate de la simple organisation«) gedeutet werden (vgl. Tab. 213).[61] P.L.M. de Maupertuis versteht unter der Organisation 1751 einfach die Anordnung der Materie (»n'est qu'un arrangement des parties«). Im Sinne des späteren Konzepts der ↑Selbstorganisation nimmt Maupertuis an, dass in der Materie selbst ein Prinzip liegt – er spricht von einem Prinzip der Intelligenz –, das die besondere Anordnung der Materie zu einem organisierten Körper bewirkt, so

»Organisation […] arrangement des parties qui constituent les corps animés« (Encyclopédie, Bd. 11, 1765, 629).

»[Z]weckmäßige und in ihrer Form beharrliche Anordnung der Theile« (Kant 1795, 33).

»Organisation ist mir überhaupt nichts anders, als der aufgehaltne Strom von Ursachen und Wirkungen. Nur wo die Natur diesen Strom nicht gehemmt hat, fließt er vorwärts (in gerader Linie). Wo sie ihn hemmt kehrt er (in einer Kreislinie) in sich selbst zurück« (Schelling 1798, 69).

»Organisation ist […] die Einrichtung eines Körpers, wo jeder Theil sich zugleich als Mittel und als Zweck zu allen übrigen verhält« (Schmid 1799, 274).

»Organization is a general expression for the processes by which an organized structure is formed, and therefore can never properly denote the possession of organs or instruments accomplishing certain purposes, but only a series of operations by which organs or instruments are formed, with a view to accomplish certain purposes. In other words, organization is the means employed in causing the structure, and not an effect produced by the structure« (Barclay 1822, 340).

»L'organisation, c'est l'association intime et harmonique de parties plus ou moins hétérogènes, se complétant par leur diversité même, pour constituer solidairement un système, un tout, une unité distincte dans le grand ensemble, en un mot, un individu« (I. Geoffroy Saint-Hilaire 1854-62, II, 57).

»Organisation ist die Daseinsweise des lebendigen Körpers, der sich differenzieren muß und in und mit der Differenzierung jene innere Teleologie herausbringt, nach der er zugleich geformt und funktionierend erscheint« (Plessner 1928, 170).

»Als ein zielgerichtetes System besteht eine Organisation aus einer beliebigen Anzahl von miteinander kommunizierenden Teilen, deren Verhalten im Hinblick auf ein Ziel einer Ordnung unterliegen muß« (Mirow 1969, 29).

»Organization is the complex of interaction and properties of structure that make the perpetuation of structure possible« (Kolasa & Pickett 1989, 8837).

»By organization, I mean that the parts have spatial (location, size, shape, and motion), temporal (order, rate, and duration), and active (for example, feedback) relations with one another by which they work together to do something. Organization is the interlevel relation between a mechanism as a whole and its components« (Craver 2007, 189).

»By ›cooperative‹ organization we mean a configuration of relations in which the subfunctional components mutually enable each other's functioning and collaboratively form a *unified* overall process that is self-maintaining. This kind of holistic interdependence of functioning of the parts makes the whole an *all-or-nothing unity* (alive or dead)« (Miller & Miller 2010, 69).

Tab. 212. Definitionen des Organisationsbegriffs.

dass der Materie selbst eine ↑Intelligenz zugeschrieben wird (»supposer dans la matiere quelque degré d'intelligence«).[62]

In ähnlicher Weise fasst D. Diderot den Körper von Organismen, von Pflanzen wie Tieren, als eine *Koordination* von materiellen Teilen und Kräften. In aller Deutlichkeit erwägt Diderot, die kausale Interaktion von Teilen und Kräften an die Stelle der Seele zu setzen: »L'organisation et la vie, voilà l'âme«.[63] Diderot hält es für möglich, dass die Seele nichts als das einheitliche Zusammenwirken der Organe darstellt: »L'animal est un tout *un*, et c'est peut-être cette unité qui constitue l'âme, le soi, la conscience à l'aide de la mémoire«.[64]

Für viele Naturforscher in der Mitte des 18. Jahrhunderts wird allerdings mit dem Konzept der Organisation keine scharfe Zäsur in der Natur markiert. Mit dem Bild der Stufenleiter der Natur und den Prinzipien der Fülle und Kontinuität werden eher Übergänge als Brüche in der »Kette der Wesen« gesucht (↑Phylogenese). So deutet denn auch C. de Bonnet 1768 die »Lücke« oder den »Sprung«, der sich zwischen dem Reich der Lebewesen und der toten Dinge auftut, primär als Ergebnis eines unvollkommenen Wissens: »la lacune n'est que dans nos connoissances actuelles«.[65] Die Natur scheint hier einen Sprung (»saut«) zu machen, wie Bonnet an anderer Stelle schreibt.[66] Bonnet unterscheidet aber immerhin in seiner Stufenleiter klar zwischen den organisierten Körpern und den unorganisierten (»Etres bruts ou inorganisés«).[67] Es ist demnach also nicht alles in der Natur organisiert. Zwar gibt es nach Bonnet eine generelle Ordnung in der Natur (»Tout est systèmatique dans l'Univers; tout y est combinaison, rapport, liaison, enchaînement«[68]), aber trotzdem existieren auch nicht organisierte Dinge. Nach Bonnets Verständnis sind die gasförmigen und flüssigen Körper sowie die meisten Steine unorganisiert. Bei den Steinen gebe es allerdings einige, nämlich die geschichteten und faserigen (»les pierres feuilletées« und »fibreuses«[69]), die an der Grenze zwischen den unorganisierten und organisierten festen Körpern stehen. Er sagt in einer geschickten Wortwahl von ihnen, sie wiesen eine »apparente« (sichtbare/scheinbare) Organisation auf. Auch die Entdeckung weiterer Zwischenglieder zwischen den Bereichen des Mineralischen und Lebendigen erwartet Bonnet von zukünftiger Forschung. Auf seinem Wissensstand kann er aber doch an exponierter Stelle zu Beginn eines Kapitels die Pflanzen und Tiere als die beiden einzigen Klassen der organisierten Körper behandeln: »Les solides organisés se divisent en deux classes générales: celle des Végétaux, & celle des Animaux«.[70] Mit dieser

These, die die Pflanzen und Tiere unter dem Konzept der organisierten Wesen zusammenfasst und sie den Mineralien gegenüberstellt, und weniger mit seiner eigentlichen Intention der Vereinheitlichung der Natur, ist Bonnet richtungsweisend.

Bei Bonnet ist in der Rede von ›Organisation‹ noch nicht notwendig ein dynamisches Verständnis enthalten, weil der Ausdruck sich allein auf die statische Anordnung von Teilen in einem Körper bezieht. Im Anschluss an Leibniz versteht Bonnet einen organischen Körper als eine ↑Ganzheit (»tout organique«[71]) und ein System, das eine Zusammenfügung (»assemblage«) von Teilen (den Fasern) darstellt, die wiederum in sich gegliedert sind.[72] Während das Ganze des Organismus als eine ›Maschine‹ (»machine entiere«) beschrieben wird, nennt Bonnet ihre gegliederten Teile ›kleine Maschinen‹ (»machinules«).[73] Das Verhältnis der Fasern zueinander bestimmt Bonnet strukturell als Gewebe oder Netzwerke: »Les corps organisés sont des tissus plus ou moins fins, des ouvrages à réseaux«.[74]

Bekanntlich nimmt auch C. von Linné in den ersten Auflagen der ›Systema naturae‹ bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts eine Dreiteilung der Gegenstände der Natur in Steine, Pflanzen und Tiere vor. Das allen drei dieser »Reiche« gemeinsame Merkmal ist nach Linné das Wachstum. In der zehnten Auflage seines Hauptwerkes (1758-59) führt Linné dagegen eine Zweiteilung in belebte und unbelebte Naturkörper ein und unterscheidet beide nach der Alternative ›zusammengesetzt‹ (»congesta«) versus ›organisiert‹ (»organisata«).[75] In einer anderen Schrift heißt es ausdrücklich, die Steine seien im Gegensatz zu Pflanzen und Tieren keine organischen Körper (»Lapides organica non esse corpora, uti Plantae & Animalia«[76]). Steine entstehen nach Linné durch bloße Zusammenlagerung der Teile, Pflanzen und Tiere würden dagegen immer aus einem organisierten Samen hervorgehen.

Besonders deutlich wird die Gegenüberstellung von nur zwei Reichen der Natur 1786 von F. Vicq-d'Azyr hervorgehoben: »Il n'y a donc que deux regnes dans la Nature, dont l'un jouit, et l'autre est privé de la vie«.[77] Der Unterschied zwischen den beiden Reichen mache sich wesentlich an dem Vorliegen oder Fehlen einer spontanen Bewegung fest. Von den leblosen Gegenständen, z.B. den Mineralien, heißt es, sie seien unmittelbar durch die Gesetze der Mechanik bestimmt, würden nicht wachsen und nur auf ihren Oberflächen agieren (»gouvernés immédiatement par les loix connues de la mécanique et des attractions électives, ne recevant d'accroissement et n'agissant qu'à leurs surfaces«).[78] Die Lebewesen sieht Vicq-Azyr dagegen durch die Fähigkeit zur Selbstbewegung und eine Liste weiterer Merkmale charakterisiert (↑Leben: Tab. 164).

Seit den 1770er Jahren verfestigt sich die semantische Verbindung von ›Lebendigkeit‹ und ›Organisa-

»[L]a division générale qu'on devroit faire de la matière, est matière vivante & matière morte, au lieu de dire matière organisée & matière brute; le brut n'est que le mort« (Buffon 1749, 245).

»Dans les générations physiques, la vitalité, la sensation, la pensée se succédent l'une l'autre réguliérement, & paroissent suivre dans le même ordre comme une conséquence immédiate de la simple organisation« (Needham 1750, 375).

»Naturalia sunt corpora cuncta Creatoris manu composita, corticem Telluris constituentia, in Regna Naturæ tria divisa […].
Lapides corpora congesta, nec viva, nec sentientia.
Vegetabilia corp. organisata & viva, non sentientia.
Animalia corp. organisata & viva & sentientia, sponteque se moventia« (Linné 1758, 6).

»La vie est organisation avec capacité de sentir« (Voltaire 1772, 55).

»Les mots *organisé* & *vivant* sont, selon moi, des synonimes« (Girtanner 1790, 150).

»Daß ein organischer Körper belebt ist, ist ein identischer Satz« (Kant, Op. p., Bd, XXI, 66).

»Organization […] conveys an idea which is utterly inseparable from that of life actually present« (Barclay 1822, 341).

»Leben ist Organisation, Selbstorganisation« (Fischer 1865, 524).

»Was ein Lebewesen und was das Leben ist, läßt sich in einer kurzen Definition kaum zum richtigen Ausdruck bringen. Nur das läßt sich sagen, daß das Leben auf einer besondern eigentümlichen Organisation des Stoffes beruht und daß mit dieser Organisation wieder besondere Verrichtungen oder Funktionen verknüpft sind, wie sie in der leblosen Natur niemals angetroffen werden« (Hertwig 1900, 4).

»Die Besonderheit des Lebens beruht nicht auf einem chemischen Mysterium, sondern auf Organisiertheit« (von Bertalanffy 1928, 68f.).

»Leben ist Organisation« (Lehmann 1935, 52).

»In einer noch zu entwickelnden Theorie des Lebendigen muss das Konzept der ›Organisation‹ im Mittelpunkt stehen« (Penzlin 2009, 242).

Tab. 213. Die Identifikation der Lebendigkeit eines Körpers mit seiner Organisiertheit seit Mitte des 18. Jahrhunderts.

tion‹. In einem französisches Wörterbuch von 1771 wird die Organisation als die Anordnung der Teile in einem lebendigen Körper definiert (vgl. Tab. 212).[79] Weil noch kein direkter Bezug auf die Aktivitäten der Lebewesen vorliegt, äußert sich darin ein im Wesentlichen auf die statischen Verhältnisse bezogenes Verständnis des Begriffs.

Die Auffassung von der Lebendigkeit als der Organisiertheit der Materie wird 1790 von C. Girtanner auf den Punkt gebracht, indem er die Wörter ›organisiert‹ und ›lebendig‹ als Synonyme ansieht (vgl. Tab. 213).[80] Angelegt ist diese Gleichsetzung schon in den Vorstellungen von Locke, Stahl und Leibniz am Ende des 17. Jahrhunderts. Noch ein Jahrhundert zuvor, im Jahr 1600, wird sogar bereits in einem Kommentar zu Aristoteles' ›De anima‹ eine Gleichsetzung des Organischen mit dem Lebendigen vorgenommen: Der Kommentator bemerkt dort im Anschluss an Aristoteles[81], ›organisch‹ und ›potenziell über Leben verfügen‹ meine das Gleiche (»organici, potentia vitam habentis, quæ duo idem valent«[82]). Eine terminologische Etablierung erfährt diese Auffassung aber erst Ende des 18. Jahrhunderts.

Daher wird der Lebensbegriff in dieser Zeit von vielen Autoren über Vorstellungen der Organisation expliziert. So sieht J.C. Reil 1796 den Grund der organischen Phänomene nicht in einem besonderen Stoff oder einer spezifischen Kraft, sondern in der Anordnung, der Organisation der an sich toten Materie: Um das Leben zu verstehen, komme es darauf an, die Materie »in einer zweckmäßigen Ordnung zusammenzufügen«[83]. Diese grundlegende Auffassung findet sich im 19. und 20. Jahrhundert in vielen Formulierungen wieder. Etwa 1838 bei A. Comte, der die Idee des Lebens für untrennbar mit der der Organisation verbunden sieht (»l'idée de vie est réellement inséparable de celle d'organisation«).[84] Das ↑Leben besteht nach Comte in einer wechselseitigen harmonischen Bezogenheit von Prozessen aufeinander, einem Konsensus oder einer organischen Solidarität der Teile.

Mit M. Foucault können die Jahre zwischen 1775 und 1795 als der Zeitraum angesehen werden, in dem die Unterscheidung zwischen Organischem und Anorganischem fundamental zur Klassifizierung der Natur wird.[85] In dieser Zeit wird der Begriff des Organischen zu einem Ordnungsbegriff, der als Methode der Charakterisierung von Naturgegenständen dient, und so den Bereich der Natur gliedert: »Das Organische wird zum Lebendigen«.[86] Zuvor war nach Foucault nicht das Leben der entscheidende Ordnungsbegriff, sondern vielmehr die einzelnen Arten der Lebewesen, die in Form einer Stufenleiter angeordnet werden konnten: »Bis zum Ende des achtzehnten Jahrhunderts existiert in der Tat das Leben nicht, sondern lediglich Lebewesen« (↑Leben).[87] In dieser Verschiebung lässt sich also ein Wandel des theoretischen Interesses in der wissenschaftlichen Auseinandersetzung mit den Lebewesen ausmachen. Das bisherige systematische Interesse an einer Ordnung der mannigfaltigen Erscheinungsformen der Lebewesen tritt zurück zugunsten von Fragen nach ihrer gemeinsamen inneren Struktur.[88]

Diese innere Struktur wird als ein Muster von Prozessen bestimmt, das die charakteristischen Aktivitäten von Lebewesen hervorbringt. Dieses Prozessmuster, die Organisation, wird damit auch derjenige Aspekt von Lebewesen, der ihre Identität festlegt. Ihre Stoffe und Formen können Organismen wechseln und doch dieselben bleiben (↑Stoffwechsel; Metamorphose), ihre Organisation bleibt aber bestehen, solange sie existieren. Der Begriff der Organisation tritt damit an die Stelle des klassischen Begriffs der Form zur Festlegung des Wesens des Gegenstandes (Spink 1960: »The Scholastic notion of form is replaced by that of organization«[89]).

›Organisation‹ in der vergleichenden Anatomie

›Organisation‹ ist dabei allerdings nicht allein ein Konzept, das dazu genutzt wird, die Einheitlichkeit aller Lebewesen und ihre Unterschiedenheit von dem Leblosen zu markieren – der Begriff wird ebenso dazu verwendet, verschiedene Typen von Lebewesen voneinander zu unterscheiden. ›Organisationstyp‹ wird daher zu einem wichtigen Konzept der vergleichenden Anatomie zu Beginn des 19. Jahrhunderts (↑Typus). G. Cuvier gliedert das Tierreich in vier Hauptgruppen, »angeordnet nach ihrer Organisation«, wie er im Titel einer umfangreichen Arbeit aus dem Jahr 1817 bemerkt (↑Taxonomie).[90] Gemeint ist mit der Organisation in diesem Zusammenhang der Bauplan, d.h. die relative Anordnung der Teile eines Organismus. Explizit bezeichnet Cuvier als Gegenstand der vergleichenden Anatomie die Gesetze der ›Organisation‹ und deren Modifikation (»des lois de l'organisation des animaux et des modifications que cette organisation éprouve dans les diverses espèces«).[91] Als das fruchtbarste Gesetz der Organisation (Schiller 1978: »la loi la plus féconde de l'organisation«[92]) wird dementsprechend das aus der vergleichenden Anatomie gewonnene morphologische Korrelationsprinzip gewertet, das bei Cuvier als Gesetz der Koordination der Organe (»loi de coordination des organes«) und bei É. Geoffroy Saint-Hilaire als Gesetz der Verbindungen (»loi des connexions«) erscheint (↑Morphologie).

Gedanken als Ergebnisse einer Organisation

Bereits Mitte des 18. Jahrhunderts werden nicht allein physiologische Lebenserscheinungen, sondern auch mentale Vermögen auf Organisationsphänomene zurückgeführt. Besonders deutlich formuliert dies 1747 J.O. de La Mettrie, für den die Seele nichts als eine Folge der Organisation des Gehirns und des Körpers ist: »toutes les facultés de l'Ame dépendent tellement de la propre Organisation du Cerveau & de tout le Corps, qu'elles ne sont visiblement que cette Organisation même; […] L'organisation suffiroit-elle donc à tout? Oui, encore une fois«.[93] Das Denken als höchstes Seelenvermögen stellt nach LaMettrie ebenso eine Eigenschaft der organisierten Materie dar wie die Undurchdringlichkeit, Elektrizität oder andere physikalische Phänomene.

Der Organisationsbegriff rückt also in eine für alles Biologische zentrale Position und bildet das Konzept, das den Schlüssel zur Erklärung vieler Lebensphänomene bereithält. Der Begriff verkörpert dabei das eigentlich begründende Konzept und löst damit die Seele als Erklärungsbegriff ab. Von dem Status einer Ursache der Phänomene wird die Seele in die Position einer Wirkung verdrängt; zur Ursache wird stattdessen die Organisation.[94]

In ähnlich radikaler Weise wie La Mettrie beschreibt auch P.-H.T. d'Holbach in seinem ›Système de la nature‹ von 1770 die Intelligenz oder das Denkvermögen als Eigenschaften und Modifikationen der Materie (»l'intelligence ou la pensée puissent être des propriétés et des modifications de la matière«).[95] Sie würden sich direkt aus der Organisation des Körpers ergeben (»les facultés que l'on nomme intellectuelle ne sont que des modes ou des façons d'être et d'agir, résultantes de l'organisation de notre corps«).[96] Die Seele ist damit nichts vom Körper Unterschiedenes, sondern vielmehr der Körper selbst, betrachtet relativ zu einigen seiner Funktionen (»l'âme, bien loin de devoir être distinguée du corps, n'est que ce corps lui-même, envisagé relativement à quelques-unes de ses fonctions«).[97]

Die Substitution der Seele durch ›Organisation‹ als letztem Erklärungsbegriff wird auch darin deutlich, dass die Seele selbst als organisiert vorgestellt und ihr ein Sitz in der Anatomie des Körpers zugeschrieben wird. Bonnet hält sogar ausdrücklich fest, dass die Funktionen der Seele von der besonderen Organisation der Nerven abhängen (»ces fonctions dépendent essentiellement de l'organisation particulière des nerfs«).[98] Die Seele wird zu einem Epiphänomen der körperlichen Organisation.

Lamarck: ›Organisation‹ als zentrales Konzept

J.B. de Lamarck verankert den Organisationsbegriff nicht mehr primär in der Anatomie, sondern gibt ihm vielmehr im Rahmen einer Analyse von Prozessen eine Bedeutung. Er macht ihn damit zu einem zentralen Konzept der Physiologie.[99] Seit 1797 erscheint der Ausdruck in den Lebensdefinitionen, die Lamarck gibt. Ein Lebewesen ist danach ein natürlicher organisierter Körper, bestehend aus verschiedenen Teilen, die aufeinander einwirken: »Un être vivant est un corps naturel, organisé, composé de diverses sortes de parties qui agissent et réagissent les unes sur les autres, sont tenues plus ou moins en mouvement, soit par les suites même de leur action réciproque, soit par une cause extérieur«.[100] Prägnant formuliert Lamarck immer wieder Sätze, in denen die enge Verbindung von Lebendigkeit und Organisation oder Ordnung zum Ausdruck gebracht wird. So heißt es 1801-03, das Leben sei nichts als eine Weise oder eine Ordnung der Dinge (»n'est qu'un mode ou un ordre de choses«) oder ein Zustand der Teile (»un état des parties«)[101] (1815: »un phénomène physique, résultant d'un ordre de choses et d'un état de parties«)[102].

Im Gegensatz zu den älteren Auffassungen von Leibniz und Buffon, nach denen auch die Elemente der toten Körper aus organisierten Teilen bestehen (s.o.), sieht Lamarck ausdrücklich die Organisation als ihr Charakteristikum. Gegen das Postulat organischer oder lebender Moleküle hebt Lamarck hervor, dass es in der Natur keine Materie gebe, die in sich die Fähigkeit des Lebens habe[103] (1820: »Les corps inorganiques ne saraient offrir le phenomène de la vie, puisqu'ils ne possèdent aucune organisation intérieure«[104]). Lamarck schließt sich auch der Auffassung des späten Linné an und gliedert die Natur in die zwei Teile der organisierten und nichtorganisierten Körper. 1809 stellt er die lebenden, organisierten Wesen (»corps organisés, vivans«) den rohen, nicht organisierten (»corps bruts et sans vie«) gegenüber. Die organisierten Wesen sieht Lamarck durch eine Reihe von Prozessen und Funktionen ausgezeichnet, auf die sie für ihren Bestand angewiesen sind und die irgendwann an ein Ende kommen; diese Wesen unterliegen, anders gesagt, notwendig dem Tod.[105] Die durch diese Fähigkeiten ausgezeichneten Körper sind nach Lamarck durch eine große Kluft (»un hiatus immense«) von der rohen Materie abgesetzt.[106] Lamarck postuliert zwar auch eine Lebenskraft (↑Vitalismus) für die organischen Körper, diese stellt aber eher eine Folge als die Ursache der Organisation dar.[107] Im Grunde sind es nach Lamarck die gleichen Kräfte der Natur, die in lebenden und leblosen Körpern wirksam sind, allein die spezifi-

schen *Randbedingungen* führten zu einer regulierten Wirkung in den organischen Körpern: »Il n'y a donc nulle différence dans les lois physiques, par lesquelles tous les corps qui existent se trouvent régis; mais il s'en trouve une considérable dans les circonstances citées où ces lois agissent«.[108]

Kant: Organisation und Zweckmäßigkeit

Für I. Kants naturphilosophische Überlegungen zu biologischen Gegenständen ist der Begriff der Organisation von großer Bedeutung. Kant entwickelt ihn im Rahmen seiner Naturzwecklehre (↑Zweckmäßigkeit). Sein zentrales Bestimmungselement eines Gegenstandes als »organisirtes Wesen« besteht in der Forderung, »daß die Teile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind«.[109] Die von Kant gewählte Formulierung »Ursache und Wirkung ihrer Form« kann darauf bezogen werden, dass in einer Organisation die Wirkungen der Teile aufeinander von der Art sind, dass durch sie die Teile erst ihre Identität erhalten, in Kants Worten, »die Teile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind«[110] (↑Kreislauf/Abhängigkeitskreislauf). In einer Organisation werden also Gegenstände gebildet, die außerhalb ihrer keinen Bestand haben (z.B. die ↑Organe von Organismen). 1795 macht Kant die Einführung des Organisationskonzepts über den Zweckbegriff besonders deutlich, wenn er eine Organisation definiert als eine »zweckmäßige und in ihrer Form beharrliche Anordnung der Theile«.[111] Eine knappe Definition, die die Mittel-Zweck-Relation der Teile in einer Organisation hervorhebt, gibt auch einer von Kants Anhängern im Jahr 1799 (vgl. Tab. 212).

Kant betont auch, dass der Bereich der Organisationen in der Natur abgeschlossen ist; Organisationen entstehen also nicht spontan aus dem Unorganisierten. Ausdrücklich hält Kant fest: »Ich meinerseits leite alle Organisation von *organischen Wesen* (durch Zeugung) ab«.[112] Man müsse daher »immer irgend eine ursprüngliche Organisation zum Grund legen, welche jenen Mechanism selbst benutzt, um andere organisirte Formen hervorzubringen«.[113]

Schelling: durch sich selbst bestehendes Objekt

Im Anschluss an Kant denkt Schelling eine Organisation dynamisch als Selbstregeneration oder ↑Selbstorganisation. Im Kern bestimmt er eine Organisation über das Bild eines kausalen ↑Kreislaufs: Über ein zyklisches Muster von Kausalprozessen gliedert sich ein Gegenstand als eine funktional geschlossene Organisation aus dem Netz der Kausalbeziehungen aus. Schelling will so den Begriff der Organisation möglichst elementar einführen. Eine Organisation ist für Schelling eine besondere Schematisierung von kausalen Verhältnissen, nämlich eine solche, in der der »Strom von Ursachen und Wirkungen« in Form einer »Kreislinie« »in sich selbst zurückfließt« (vgl. Tab. 212).[114] Ähnlich formuliert Schelling im Jahr 1800: »Die in sich selbst zurückkehrende, in Ruhe dargestellte Sukzession ist eben die Organisation«.[115] Der Kreis definiert bei Schelling die Einheit eines Wirkungsgefüges; er ist die über mehrere Glieder sich erstreckende Wechselwirkung. Die Einheit eines solchen Wirkungsgefüges ist für Schelling objektiv gegeben und nicht allein durch einen Beobachter konstruiert: »Jede Organisation ist also ein Ganzes; ihre Einheit liegt in ihr selbst, es hängt nicht von unsrer Willkühr ab, sie als Eines oder als Vieles zu denken. Ursache und Wirkung ist etwas Vorübergehendes, Vorüberschwindendes, bloße Erscheinung (im gewöhnlichen Sinne des Worts). Die Organisation aber ist nicht bloße Erscheinung, sondern selbst Objekt, und zwar ein durch sich selbst bestehendes, in sich selbst ganzes, unteilbares Objekt«.[116]

Der Organisationsbegriff hat damit die zentrale Funktion einer Ausgliederung von Einheiten aus den Ketten kausalen Geschehens der Natur. Ähnlich wie Schelling argumentiert später H. Lotze, dass die Abgrenzung der Einheit eines kausalen Komplexes vor dem Hintergrund, dass wir »bei der Verfolgung der Ursachverhältnisse überall in eine unendliche Reihe hinausgedrängt werden«[117], nur gelingen kann, wenn es möglich ist, »die Causalreihe zu schliessen«[118].

19. Jh.: Organisationen auf Hierarchieebenen

In der romantischen Naturphilosophie ist ›Organisation‹ aber mehr als nur ein Titel, der es ermöglicht, besondere Gegenstände der Natur als kausal rekursive Systeme auszugliedern. Er wird darüber hinaus zu einem grundlegenden Begriff des Denkens schlechthin. Er bezeichnet einen »systematischen Einheitspunkt der romantischen Spekulation« (E. Cassirer).[119] In den Begriffen der Organisation und des ↑Organismus werden die polaren Gegensätze des Denkens als eine Einheit gedacht: Gesetz und Freiheit sowie Natur und Kunst kommen hier zusammen. Nicht nur eine partikulare Ganzheit, sondern auch eine universale Totalität wird also im Begriff der Organisation zu denken versucht.

Daneben bleibt der Begriff aber auch in der Biologie verankert. Sein Bedeutungsspektrum ist dabei sehr weit: Es reicht von der Verwendung als technischer Terminus bis zum metaphorischen Gebrauch; inhaltlich kann der Ausdruck die morphologische

oder kausale Struktur eines Organismus, seine Komplexität oder einen Prozess der Organisierung bezeichnen.[120]

Bemerkenswert ist für das 19. Jahrhundert die zunehmende Dynamisierung der als ›Organisation‹ bezeichneten Gegenstände. Vielfach wird die Organisation selbst als ein Prozess und nicht als dessen Resultat im Sinne einer (anatomischen) Struktur gesehen. So konzipiert J. Barclay den Organisationsbegriff in einer Abhandlung über dessen Geschichte aus dem Jahr 1822 ausdrücklich als die Ursache für ein organisiertes System: »Organization is a general expression for the processes by which an organized structure is formed« (vgl. Tab. 212).[121] ›Organisation‹ ist für Barclay ein Begriff, der eng mit der Biologie verbunden ist (»an idea which is utterly inseparable from that of life actually present«); für ›Organismus‹ und ›organisierte Struktur‹ gelte dies aber nicht.[122] Die spätere Terminologie des 19. und 20. Jahrhunderts läuft allerdings gerade Barclays Vorschlag entgegen: ›Organisation‹ ist ein gängiger Begriff der Sozial- und Wirtschaftswissenschaften geworden; ›Organismus‹ blieb dagegen weitgehend der Biologie vorbehalten.

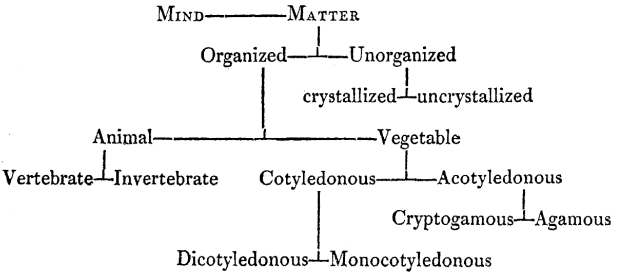


Abb. 349. Dichotome Einteilung der Bereiche der Welt (aus [Haworth, A.] (1823). A few observations on the natural distribution of animated nature, by a fellow of the Linnean Society. Philos. Mag. 62, 200-202: 202, Ausschnitt).

In den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts wird in vielen Definitionen des Organisationsbegriffs unmittelbar auf Lebensphänomene Bezug genommen. Nach F. Chaussier und N. Adelon bezeichnet die Organisation eine Art der Struktur, die allen Lebewesen gemeinsam ist und Lebewesen damit insgesamt charakterisiert (»le mode de structure qui es propre à tous les corps vivans en général«).[123] Daneben stehen, besonders seit Mitte des Jahrhunderts, Definitionen, die einen allgemeineren Charakter haben, z.B. die Bestimmung, die I. Geoffroy Saint-Hilaire dem Begriff gibt: eine intime und harmonische Assoziation von heterogenen Teilen zu einem einheitlichen Ganzen (vgl. Tab. 212).

K.E. von Baer weist 1834 darauf hin, dass die Organisation der Lebewesen nicht mit der Geburt jeweils neu entsteht, sondern vielmehr in den Prozessen der Fortpflanzung weitergegeben wird: »durch die Zeugung hindurch wiederholt sich doch dieselbe Organisation«.[124] Er erkennt damit die regulierte Umwandlung (»Umgestaltung«) einer Organisation, die (für jede Art) dieselbe bleibt, als den wesentlichen Vorgang der biologischen ↑Entwicklung.

Bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden nicht nur die Organismen, sondern auch ihre elementaren Bestandteile, die ↑Zellen, als organisierte Einheiten angesehen. Der in der Tradition der spekulativen Naturphilosophie stehende D.G. Kieser konstatiert bereits 1818, ausgehend von seinen Untersuchungen an Pflanzenzellen, »daß jede Zelle ein vollkommen organisirter und individualisirter Körper ist«, und er begründet damit eine physiologische Perspektive auf die Zelle als Organisationseinheit der Pflanzen.[125] Auch die eigentlichen Begründer der Zellenlehre, die sich auf ausführliche mikroskopische Untersuchungen stützen, schließen sich Ende der 1830er Jahre dieser Auffassung an. Der Botaniker M.J. Schleiden bezeichnet die Zelle als »eigenthümlichen kleinen Organismus«[126] oder »den einfachsten Organismus im Allgemeinen«[127]. T. Schwann sieht 1839 das Leben bis in die untersten Stufen des Körperbaus als ein Phänomen der Kombination und Anordnung von Stoffen, d.h. als Organisation zu erklären: »Da die Elementarstoffe in der organischen Natur von denen der anorganischen nicht verschieden sind, so kann der Grund der organischen Erscheinungen nur in einer andern Kombination der Stoffe liegen«.[128]

Ausgebaut wird diese Auffassung durch den rasanten Fortschritt der Physiologie seit Mitte des 19. Jahrhunderts. Für C. Bernard resultiert die Organisation der Lebewesen aus einer Mischung von komplexen Substanzen, die wechselseitig aufeinander reagieren (»un mélange des substances complexes réagissant les unes sur les autres«).[129] Er beschreibt sie 1878 als eine besondere Anordnung von Materie (»un arrangement, une sorte d'ordonnance«[130]) und hält sie für das wichtigste Merkmal der Lebewesen, das die Grenze der lebenden zur toten Materie markiere.[131] Nicht von einer geheimnisvollen Lebenskraft, sondern von dem Prinzip der Organisation sind nach Bernard alle Manifestationen des Lebens abzuleiten (»les phénomènes d'organisation, d'où dérivent toutes les manifestations vitales«[132]).

Organisation und Entwicklung

Eine ausdrückliche Thematisierung erfährt die Organisation lebender Systeme im Rahmen der sich am Ende des 19. Jahrhunderts konstituierenden experimentellen Entwicklungsbiologie. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts betont F.R. Lillie, dass die physiologische Einheit (»physiological unity«) eines Organismus nicht als Ergebnis einer sekundären Anpassung von unabhängigen Teilen entstehe, sondern die Entwicklung des Organismus vollziehe sich vielmehr durch die Weitergabe einer immer schon vorliegenden organisierten Einheit, eben einer Organisation: »The persistence of organization is a primary law of embryonic development«[133]. Die Einheit der Vererbung und Entwicklung ist für Lillie eine Einheit der Organisation (und nicht der bloßen Information).

In der Biologie der folgenden Jahre findet diese Betonung der Organisation ihren Ausdruck in den experimentellen Forschungsprogrammen der ↑Entwicklungsbiologie (wie schon bei H. Driesch; ↑Entwicklung), weniger dagegen in der ↑Genetik, die ausgehend von der Weitergabe individueller Merkmalsträger, den Genen, die Vererbungsprozesse untersucht. Der holistische Ansatz der Entwicklungsbiologie steht fast das gesamte 20. Jahrhundert dem atomistischen der Genetik gegenüber. Schon für Lillie ist dagegen klar, dass ein Organismus in jedem seiner Stadien eine Organisation bildet. Die Organisation selbst, und nicht nur die Summe ihrer Komponenten, wird nach Lillie von einer Generation zur nächsten weitergegeben (»continuous through the cycle of the generations, and do not arise anew in each«[134]). Vererbung und Entwicklung sind also eher als Prozesse der *Umorganisation* oder *Transorganisation* als der ↑Selbstorganisation zu deuten.

Biologie und Soziologie

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts steht der Organisationsbegriff nicht mehr nur im Zentrum der Biologie, sondern auch der sich als Wissenschaft konstituierenden Soziologie. Am Ende des Jahrhunderts sehen daher selbst viele Biologen eine besondere Nähe der Biologie zur Soziologie – aufgrund des für beide Wissenschaften grundlegenden Konzepts der Organisation. Ihren Ausgang nimmt diese Sichtweise besonders vom Vergleich der menschlichen Gesellschaften mit dem Körper der vielzelligen Organismen als einem »Zellenstaat«. Der frühe Verhaltensforscher C.O. Whitman ist 1893 der Auffassung, die Betrachtung der Organismen als Zellenstaat beruhe nicht auf einer oberflächlichen Ähnlichkeit, sondern offenbare die grundlegende Nähe von Biologie und Soziologie. Gegen eine einseitige Konzipierung der Entwicklung und Vererbung der Organismen ausgehend von der Zellenlehre argumentiert Whitman, die Organisation der Lebewesen sei die Ursache, nicht die Wirkung der Bildung der Zellen.[135]

Der Vergleich von Staat und Organismus ist besonders bis zur Mitte des Jahrhunderts weit verbreitet. Der Insektenforscher W.M. Wheeler betrachtet die sozialen Insekten 1927 als einen »Superorganismus« (↑Organismus), und er behauptet darüber hinaus, in jedem Organismus liege etwas fundamental Soziales, insofern jeder Organismus zumindest in Phasen seines Lebens mit anderen Organismen assoziiert und Teil einer Biozönose ist.[136] O. Hertwig bemerkt 1922, die Biologie handle ebenso wie die Soziologie vom Verhältnis der Teile »zum Ganzen«, so dass beide Disziplinen in besonderem Maße methodisch miteinander verbunden seien.[137]

Auf einem Symposium in Chicago zu »Ebenen der Integration in biologischen und sozialen Systemen« werden 1941 Organismen und Gesellschaften nicht allein als Analoga, sondern als gleiche Phänomene behandelt, als Ausdruck eines allgemeinen Evolutionsgesetzes zu zunehmender Differenzierung und Integration (im Sinne H. Spencers, der dieses Evolutionsgesetz Mitte des 19. Jahrhunderts formuliert; ↑Evolution: Tab. 68).[138] Nachhaltig erschüttert wird diese Argumentationsfigur durch ihre exzessive Verwendung im totalitären Deutschland. Belehrt durch die Erfahrungen nach dem Ersten Weltkrieg geht Wheeler schon in den 1920er Jahren auf Distanz zu einer organismischen Interpretation von Gesellschaft und warnt vor einem menschlichen Termitenstaat. Gegen die vollständige Organisation und effiziente Administration der Gesellschaft hält er das Fortbestehen von »freien« Individuen im »Wildzustand« für notwendig (»it is necessary to maintain a certain number of our activities in a primitive, unorganized condition [...] to retain portions of it in a wild state, i.e., free from the organizing mania of man«[139]). Denn, so zitiert Wheeler den Soziolgen G.D.H. Cole, jede Organisation verzerre die menschlichen Ziele (»all organization [...] necessarily carries with it an irreducible minimum of distortion of human purpose«[140]).

Holismus

Von besonderer Relevanz ist der Organisationsbegriff zu Beginn des 20. Jahrhunderts, weil er einen dritten Weg zwischen den Standpunkten des Vitalismus und Mechanismus, und damit einen Ausweg aus dem Grundlagenstreit der Biologie in Aussicht stellt. Unnötig wird mit dem Verweis auf die Organisation eines lebenden Wesens einerseits die Annahme einer

zentralen lenkenden Lebenskraft (↑Vitalismus) – denn eine Organisation ist eine dezentrale Struktur von interagierenden Teilen mit verteilter Kontrolle. Andererseits wird die rein mechanisch-atomistische Sicht mittels des Organisationskonzepts um ein Prinzip der funktionalen Integration der isolierten Kausalrelationen erweitert. In diesem Sinne plädiert O. Hertwig 1900 dafür, für die Erklärung der Lebensphänomene einerseits nicht auf mysteriöse Kräfte zurückzugreifen und andererseits auch nicht dem »mechanistischen Dogma« zu folgen, nach dem »das Leben mit allen seinen komplizierten Erscheinungen nichts anderes sei als ein chemisch-physikalisches Problem«[141], sondern stattdessen einzusehen, »daß das Leben auf einer besondern eigentümlichen Organisation des Stoffes beruht«[142] (vgl. Tab. 213). Über das Konzept der Organisation kann die Biologie also einen dritten Weg einschlagen, der sich zwischen dem Ansatz des Vitalismus und Mechanismus bewegt, der, mit anderen Worten, der Biologie sowohl ihre Wissenschaftlichkeit als auch ihre methodische Eigenständigkeit gegenüber der Physik sichert.

Weiter ausgebaut wird diese Auffassung seit den 1920er Jahren in der biologischen *Systemtheorie* (↑Ganzheit). Der Begründer dieser Richtung, L. von Bertalanffy, schreibt 1928: »Es gibt keine ›lebendige Substanz‹, weil das Merkmal des Lebens die Organisation, die Ordnung, die Planmäßigkeit (Uexküll) oder das Gefüge ist. Die Besonderheit des Lebens beruht nicht auf einem chemischen Mysterium, sondern auf Organisiertheit«.[143] Das Leben werde auf diese Weise zu einem »Formproblem«, weil es nicht mehr um Fragen spezifischer Substanzen oder Kräfte geht, die das Leben ausmachen. »Das Problem des Lebens ist das der Organisation«[144], wie von Bertalanffy 1949 feststellt. Andererseits ist ›Organisation‹ für von Bertalanffy kein exklusiv biologisches Problem. Auch die Physik habe es in den elementaren Ordnungsformen der Materie mit Organisation zu tun: »Ob man den Atombau, die Strukturformeln chemischer Verbindungen oder die Raumgitter der Kristalle untersucht – stets treten Probleme der Organisation auf«.[145]

In Aussagen dieser Art findet sich eine weite Bedeutung des Organisationsbegriffs, die im 20. Jahrhundert zunehmend an Gewicht gewinnt: ›Organisation‹ wird auf diesem Wege zu einem unscharfen Begriff, der vielfach gleichbedeutend mit ›System‹ verwendet wird.[146] Bis zur Mitte des Jahrhunderts weist der Begriff noch eine stärkere spezifische Affinität zur Biologie auf. Sie zeigt sich etwa bei dem Ökologen K. Friederichs, der den Begriff primär nicht auf Organismen, sondern auf Lebensgemeinschaften oder auf Einheiten aus Lebensgemeinschaften und ihrer Umwelt anwendet (↑Biozönose; Ökosystem): »Organisation ist also jedes Gefüge, in dem Leben vertreten ist«.[147] 1927 versteht Friederichs unter ›Organisation‹ »alle Lebenseinheiten, die über dem Organismus stehen« und definiert eine Organisation als »eine biologische Ganzheit«.[148] Eine direkte Identifikation des Lebensbegriffs mit dem Organisationskonzept findet sich 1935 bei F.M. Lehmann: »Leben ist Organisation«.[149] Die »verborgene Idee« alles Lebendigen sei nichts anderes als seine Organisation.

Durch die Betrachtung einer Organisation als integriertes System aus interagierenden Teilen besteht eine besondere Affinität des Konzepts zum Begriff der Ganzheit.[150] Über den Begriff wird angezeigt, dass es Gesetze auf einer Systemebene gibt, die für die Ebene der Komponenten nicht bestehen und dass die Komponenten des Systems durch den Bezug zum ganzen System bestimmt sind. Die Bestimmung jedes Teils einer Organisation ist also relational auf die anderen bezogen, in den Worten J. Woodgers von 1929: »In an organism a given part-event is significant of something other than itself. The characterization of a given part depends upon that of others, and other parts depend in the same way on it. All this is embraced by the concept of organization«.[151]

Aus der Perspektive des Verhältnisses der Teile zum Ganzen analysiert M. Beckner 1959 den Organisationsbegriff. Kennzeichnend für die Beschreibung eines Systems als Organisation ist die Konzipierung der Teile im Hinblick auf Eigenschaften, die ihnen nicht isoliert zukommen, sondern Phänomene bezeichnen, die allein vom Systemganzen ausgehen: »we describe the parts of organic wholes in their activities qua parts by employing concepts that are defined by reference to the higher-level phenomena exhibited by the whole«.[152] Angemessen ist nach Beckner eine solche Beschreibung, wenn eine große Diskrepanz zwischen den Eigenschaften der Teile und des Ganzen besteht, insbesondere dann, wenn die Phänomene auf der Systemebene besser bekannt sind als auf der Ebene der Teile: »organization emerges as a problem when there is too much knowledge in one direction and too little in another«.[153] Weil diese Frage nach dem Wissen epistemische Angelegenheiten betrifft, ist ›Organisation‹ für Beckner nicht allein eine ontologische, sondern auch eine methodologische Kategorie: »the ›complexity‹ of phenomena and even of the systems showing them, is not simply an ontological fact, but is relative to the theory utilized in their analysis«.[154]

Im Sinne einer holistischen Interpretation des Organisationsbegriffs bestimmt M. Schellhorn ihn 1969

über die Konzepte der *Integration* und *Koordination*. Eine Organisation besteht demnach aus Teilen, die durch zwischen ihnen stattfindende Wechselwirkungen integriert sind; die Wechselwirkungen führen gleichzeitig zu einem koordinierten Zusammenschluss der Teile zu einer Einheit. Formelhaft schreibt Schellhorn: »Die Organisation des Ganzen existiert als Gesamtheit der Wechselwirkungen der Teile«.[155] Eine Organisation liegt also nur in solchen Systemen vor, in denen Wechselwirkungen zwischen den Teilen herrschen. Über diese Forderung nach einer kausalen Binnenstruktur ist der Organisationsbegriff spezifischer gefasst als der Systembegriff.

Ein ähnliches holistisches Verständnis des Organisationsbegriffs entwickeln J. Kolasa und S.T.A. Pickett 1989 im Rahmen von Überlegungen zur Einheit ökologischer Systeme. Für sie ist ›Organisation‹ der Komplex aus der Interaktion von Teilen und Eigenschaften einer Struktur, der einen Fortbestand der Struktur ermöglicht (vgl. Tab. 212).[156] Deutlich ist darin wieder der für die ökologische Diskussion typische Bezug auf die Erhaltung des Systems. Die Autoren wenden ihre Bestimmung v.a. auf zusammengesetzte Systeme an, die einen hohen Grad an Koordination und Integration der Teile sowie eine hierarchische Ordnung aufweisen. In diesen würden die Teile funktional voneinander abhängen, so dass die Wirkung des einen auf die Wirkung der jeweils anderen angewiesen ist.

Methodisches Konzept

Der Begriff der Organisation gilt bis heute als ein grundlegendes biologisches Konzept, das lebende Systeme wesentlich charakterisiert. Weil das Konzept nicht als Bestandteil des begrifflichen Apparates der Physik erscheint, kann die Autonomie der Biologie über den Organisationsbegriff zu begründen versucht werden (Wicken 1987: »The concept of organization doesn't properly belong to the lexicon of physiscs or chemistry. Organization involves function, and the physical sciences don't deal in function«[157]). In enger Verbindung steht der Begriff zu einer funktionalen Beurteilung von kausalen Prozessen und mit der damit zusammenhängenden Abgrenzung eines Gefüges kausaler Relationen zu einer Einheit.[158] Wie bereits Beckner feststellt (s.o.), ist der Organisationsbegriff in dieser Hinsicht kein reiner Beschreibungsbegriff (»ontological category«), sondern ein methodologischer Begriff, der Systeme im Rahmen einer bestimmten Theorie ausgliedert und charakterisiert.

Vielfach sind es die funktionalen oder Zweck-Mittel-Relationen zwischen den Teilen, die als die Differenz zwischen dem Organisations- und dem System- oder Ordnungsbegriff gelten. So antwortet der Mathematiker J. von Neumann auf die Frage, worin der Unterschied von Organisation und Ordnung liege: Organisation habe einen Zweck, Ordnung dagegen nicht (»Organization has purpose; order does not«[159]). Mit dem Organisationsbegriff liegt also eine Integration des Mittel-Zweck-Schemas in das Teil-Ganzes-Schema vor. Eine Organisation hat eine innere Struktur, die eine Ausrichtung auf eine Größe, ein Ziel enthält. Viele Definitionen des Organisationsbegriffs, die von der Allgemeinen Systemtheorie oder Kybernetik ausgehen, berücksichtigen diese teleologischen Elemente des Begriffs (z.B. Mirows Bestimmung aus dem Jahr 1969; vgl. Tab. 212).

J.S. Wicken bezeichnet ›Organisation‹ 1984 im Gegensatz zu ›Ordnung‹ und ›Komplexität‹ als ein *funktionales Konzept* (»›Organization‹ is a functional rather than a structural concept. Organizations are always for something, even if this be only the perpetuation of its organizational relationships (i.e. a self-organziation)«).[160] Die »funktionalen Referenten« von ›Organisation‹ im Bereich der Biologie sind für Wicken Überleben und Fortpflanzung eines Organismus.[161] Die Entstehung von Funktionen in der Natur sei mit der Bildung der ersten autokatalytischen Zyklen erfolgt (»With the emergence of autocatalytic organization, ›function‹ became a part of nature«).[162] Organisationen bilden in diesem Sinne also kausale ↑Kreisläufe: Als Glied der Organisation gilt ein Element, das sowohl über kausale Eingänge (Ursachen) als auch kausale Ausgänge (Wirkungen) verfügt, die zu anderen Elementen der Organisation führen. Darüber hinaus kann jedes Element noch über andere Eingänge und Ausgänge verfügen, die zu Gegenständen führen, welche nicht zur Organisation gehören. Diese anderen Eingänge und Ausgänge machen die Organisation zu einem offenen System. Die Bedingung, der die Beziehungen der Teile einer Organisation genügen müssen, ist damit die der wechselseitigen Wirkung aufeinander.

Ein wesentlicher Faktor in der wechselseitigen Relation der Teile einer Organisation besteht in ihrem kontingenten, also nicht naturgesetzlich determinierten Charakter. Mit anderen Worten: Die Zerstörbarkeit gehört zu den Identitätsbedingungen einer Organisation, jede Organisation kann kaputt gehen. In einfachen physikalischen Systemen, in denen sich verschiedene Größen wechselseitig bedingen, ist dieses Bedingungsverhältnis naturgesetzlich determiniert, diese Systeme bilden daher keine Organisationen. Eines der einfachsten Systeme dieser Art ist das Pendel: Hier bedingt die Pendellänge die Schwingungsdauer und die Schwingungsdauer um-

gekehrt die Pendellänge. Zwischen beiden besteht ein naturgesetzlicher Zusammenhang der wechselseitigen Bedingung. Und deshalb stellt das Pendel kein organisiertes System im eigentlichen Sinne dar. Von ›Organisationen‹ sollte nur bei Systemen gesprochen werden, bei denen die Bedingung eines Teils durch einen anderen gestört werden kann, so dass das System zerstört wird. Diese Bestimmung macht ›Organisation‹ zu einem methodischen Begriff, der die systematische Ausgliederung von bestimmten Systemtypen in der Natur ermöglicht.

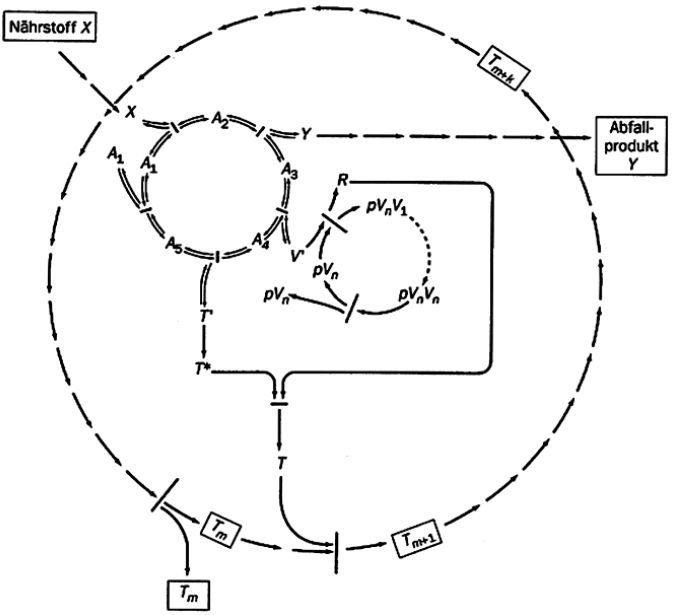


Abb. 350. Das »Chemoton« als Modell für eine lebende Organisation. Das Chemoton besteht aus einem metabolischen, einem replizierenden und einem membranbildenden Subsystem. Das metabolische Subsystem verbraucht den Nährstoff X und bildet vier Produkte: den Abfallstoff Y, das Monomer V' des genetischen Materials für das replizierende Subsystem, den Stoff T' als Vorläufer des membranbildenden Stoffes T und zwei Moleküle A_1 als Ausgangsstoffe für zwei neue metabolische Subsysteme (nach Gánti aus Maynard-Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). The Major Transitions in Evolution (dt. Evolution. Prozesse, Mechanismen, Modelle. Heidelberg 1996): 20).

Unwissenschaftlicher Begriff?

Trotz zahlreicher Ansätze ist eine einheitliche und adäquate Theorie der Organisation noch nicht entwickelt. Eine solche Theorie müsste von der besonderen Struktur lebender Systeme ausgehen und daraus eine Erklärung ihrer Fähigkeit zur spontanen Aktivität entwickeln, d.h. ihrer Eigenschaft *Agenten* zu sein, die als Zentren von Aktivitäten fungieren können.[163] Weitgehender Konsens besteht darin, dass kausale Kreislaufstrukturen ein zentrales Element dieser Erklärungsmodelle sein müssen.

Solange eine umfassende Organisationstheorie noch nicht entwickelt wird, kann auch bezweifelt werden, dass das Konzept überhaupt ein wissenschaftlicher Begriff ist. Von dem Entwicklungsbiologen C.H. Waddington wird dies 1940 bestritten: »a concept such as organisation is not truly a part of science«.[164] Denn aus der Zuschreibung von ›Organisation‹ zu einem System ließen sich keine spezifischen Eigenschaften ableiten, die eine Erklärung seines Verhaltens unter bestimmten Umständen ermöglichen würden. Wegen der Allgemeinheit der Bedeutung hält Waddington ›Organisation‹ für eine philosophische Idee, nicht aber für einen wissenschaftlichen Begriff. Eine sehr ähnliche Meinung vertritt 1959 Beckner, insofern er der Ansicht ist, über die Behauptung einer Komplexität hinaus könne dem Begriff keine Bedeutung gegeben werden: »The bare recognition that there are relations between things that obtain only in virtue of the way they are organized provides neither a science nor the foundation of one. Put another way, we can say that the concept of organization itself plays no role within science«.[165] Diese Einschätzung änderte aber nichts daran, dass der Begriff bis in die Gegenwart in allen Bereichen der Biologie eine große Verbreitung hat, wenn er auch häufig sehr weit gefasst wird.

Das Chemoton als Modell biologischer Organisation

Ein einfaches Modell einer biologischen Organisation entwickelt T. Gánti seit 1971 unter der Bezeichnung *Chemoton*.[166] Drei Funktionen sind für dieses minimale biologische System kennzeichnend: die Steuerung durch ein Programm (Genom), die Fähigkeit zur Ernährung und Reproduktion sowie die Abgrenzung von der Umwelt durch eine Schutzhülle (Membran). Gedacht ist das Chemoton als ein »abstraktes Modell«[167], das die Gliederung eines übergeordneten chemischen Supersystems in verschiedene autokatalytische Subsysteme beschreiben soll. In seiner möglichen Realisierung als chemisches System soll das Chemoton das minimale System der Biologie darstellen, das die Definition eines lebenden Sys-

tems erfüllt. In seinen Grundzügen repräsentiere es jeden Typ lebender Systeme, irdischer wie möglicher außerirdischer.[168]

Die drei Subsysteme des Chemotons lassen sich den drei organischen Grundfunktionen der Ernährung (Metabolismus), des Schutzes (Membran) und der Fortpflanzung (Reproduktion) zuordnen. Diese drei Funktionen sind im Chemoton in jeweils einem separaten Kreislauf angeordnet (vgl. Abb. 350). Die Beziehung dieser Kreisläufe zueinander ist allerdings weniger einfach. Zwar wirkt der metabolische Kreislauf direkt auf die beiden anderen, indem er für sie die Ausgangsstoffe bereitstellt, diese wirken aber nicht in dieser stofflichen Weise auf den metabolischen Kreislauf zurück. Es liegt vielmehr entweder eine nur indirekte Rückwirkung vor (im Falle der schützenden Membran) oder eine Rückwirkung nicht auf dasselbe System, sondern auf ein System gleichen Typs (Reproduktion).

Hervorzuheben an dem Chemoton als Modell der lebendigen Organisation ist insbesondere der Systemcharakter des Modells: Es geht nicht von einer zentralen determinierenden Entität (z.B. den »Genen«) aus, sondern beschreibt das minimale biologische System als ein Netzwerk von Prozessen, die wechselseitig aufeinander bezogen sind.[169] Über einfache Modelle der Autopoiese (↑Selbstorganisation) geht das Chemoton außerdem hinaus, indem es nicht nur die Wechselseitigkeit in der Herstellung der Komponenten betont, sondern außerdem auch einen Mechanismus für die Bildung der abgrenzenden Membran und des genetischen Apparates aus dem metabolischen Subsystem angibt.

Organisation und Regulation

Ausgehend von der Ökologie wird eine biologische Organisation vielfach über ihre Regulationseigenschaften definiert. So erläutert K. Friederichs 1927: »Die Definition ist: Eine Organisation ist eine biologische Ganzheit, die sich durch Selbstregulierung bei Bestand erhält«.[170] Die Verbindung von ›Organisation‹ mit ›Selbstregulation‹ etabliert sich in der Ökologie seit 1918 (↑Regulation/Selbstregulation), und sie schließt an ältere Vorstellungen von ökologischen Systemen als harmonische Gefüge im ↑Gleichgewicht an. Eine Organisation ist damit also ein ökologisches System interagierender Populationen, das sich stabilisiert, z.B. durch Rückkopplungsmechanismen, die in Modellen der ↑Konkurrenz oder ↑Räuber-Beute-Beziehungen analysiert werden können.

Problematisch ist diese unmittelbare Verbindung allerdings, weil ›Organisation‹ und ›Regulation‹ durchaus unterschiedliche Aspekte eines Systems betreffen: Die Organisation betrifft seine Konstitution aus interagierenden Elementen, die Regulation deren Zusammenwirken im Sinne der Stabilisierung des Systems (↑Leben: Tab. 163). Ideengeschichtlich ist die Verbindung von Lebensphänomenen mit Regulationsvorstellungen sogar älter als die Perspektivierung von Lebewesen als organisierte Systeme. Denn seit der Antike ist es verbreitet, Lebewesen als solche Einheiten zu definieren, die zur ↑Selbsterhaltung auch angesichts äußerer Störungen in der Lage sind.

Organisation und Organismus

›Organisation‹ bezeichnet in der Biologie zuallererst die kausale Struktur eines Organismus. Insofern sind ›Organisation‹ und ›Organismus‹ eng miteinander verbunden. Unterschieden sind sie aber durch ihre sehr verschiedenen evaluativen Konnotationen. Durch seine geläufige Verwendung in den Sozialwissenschaften (und davon abgeleitet in der Ökologie; s.o.) hat der Begriff der Organisation – ganz anders als der des Organismus – die Konnotation einer kalten, anonymen Institution und von technokratischer Machbarkeit. Die nüchterne Künstlichkeit von ›Organisation‹ steht in scharfem Kontrast zur Natürlichkeit und harmonisch gewachsenen Ganzheitlichkeit, die ›Organismus‹ umgibt.

Scharf herausgearbeitet wird der Gegensatz der beiden Begriffe 1960 von E. Jünger. Als Extremform der Organisation in der Natur sieht Jünger die Staaten der sozialen Insekten. Bei den sehr viel komplexer gebauten Individuen der hoch entwickelten Wirbeltiere, v.a. der Vögel und Säugetiere, sei eine so weitgehende Unterordnung des individuellen Organismus unter die soziale Organisation nicht mehr möglich. Als Grund für das Fehlen der Organisation bei Säugetieren und Vögeln sieht Jünger den hohen Individualisierungsgrad der Organismen und das Phänomen der individuellen Brutpflege.[171] ›Organisation‹ und ›Organismus‹ stehen also in einem kompensatorischen Verhältnis zueinander. Die hohe Komplexität einer Organisation kann entweder durch individuelle Komplexität oder durch soziale Komplexität erzielt werden; denn: »Einem allgemeinen Gesetze zufolge wachsen die Schwierigkeiten der Organisation mit der Entwicklungsstufe der Organisation; das Bauen fällt um so leichter, je einfacher die Bausteine sind«[172].

In der Kybernetik gibt H.M. Mirow diesen Zusammenhang 1969 durch die einfache Regel wieder, »daß die Vergrößerung der Freiheit einer Organisation nur auf Kosten der Freiheit der sie konstituierenden Elemente erreicht werden kann«: Durch eine »Selbstbeschränkung der einzelnen Elemente wird

die Reaktionsfähigkeit der Organisation oder die als Freiheit zu bezeichnende Vielfalt ihrer Handlungsmöglichkeiten erhöht«.[173]

Organisation im Anorganischen

Nicht nur Lebewesen und ihren sozialen Verbänden, auch anorganischen Körpern wird von manchen Autoren im 20. Jahrhundert eine Organisation zugeschrieben. So stellt für den Insektenforscher M.W. Wheeler 1927 selbst die Anordnung der Elektronen im Atom eine Organisation dar.[174] Er schließt damit an die kurz zuvor von A.N. Whitehead und C. Lloyd Morgan propagierte Auffassung an, nach der Atome und andere strukturierte Einheiten der unbelebten Natur als ↑Organismen anzusehen seien. Seit den 1920er Jahren wird insbesondere die Kristallstruktur von Salzen als eine Form der Organisation anorganischer Körper beschrieben (Woodger 1929: »the crystal has an organization above the chemical level«[175]; Braitsell 1940: »inorganic organization«[176]). Auch L. von Bertalanffy sieht 1949 nicht allein Lebensphänomene als Ergebnisse einer Organisation, sondern auch anorganische Strukturen, wie »Atombau, die Strukturformeln chemischer Verbindungen oder die Raumgitter der Kristalle« (s.o.).[177] Spätere Philosophen der Biologie schließen sich dieser Redeweise an: E. Nagel spricht 1961 von der Organisation der Atome in einem Eisenblock[178] und D. Hull 1974 von der unterschiedlichen Organisation des Kohlenstoffs in Graphit und Diamant[179].

Kritisch kann gegen diese weite Bedeutung von ›Organisation‹ im Sinne von »Anordnung« eingewendet werden, dass der Begriff damit den dynamischen Aspekt verliert, der sich auf die kausale wechselseitige Beeinflussung zwischen den Teilen eines Systems bezieht. Infolge der inzwischen aber etablierten weiten Bedeutung des Ausdrucks ist der Organisationsbegriff nicht mehr zur Differenzierung zwischen biologischen und physikalischen Körpern geeignet. Und er droht darüber hinaus, jede differenzierende Funktion zu verlieren. Denn wenn Atome Organisationen sind, dann gibt es auch im Bereich des Anorganischen keine Körper ohne Organisation.

Organisationsgrad

Der Ausdruck erscheint vereinzelt bereits Mitte des 18. Jahrhunderts im Französischen. J.B. Robinet verwendet ihn 1761 für den Vergleich von Tieren hinsichtlich ihrer morphologischen Ausstattung und der Differenziertheit ihrer Instinkte (»degré d'organisation«[180]). Es sind aber insgesamt wenige Autoren des 18. Jahrhunderts, bei denen die Formulierung erscheint (1795 bei Condorcet)[181] (zum typologischen Konzept ›Organisationsstufe‹ ↑Typus).

J.B. de Lamarck fasst 1809 die zehn von ihm unterschiedenen Klassen von Tieren zu sechs verschiedenen Organisationsgraden (»degrés d'organisation«) zusammen.[182] Die Einteilung orientiert sich im Wesentlichen an dem Vorliegen und der Struktur des Nervensystems der Organismen. Daneben spielt auch die Art der Nährstoffzirkulation und die weitere Gliederung des Körpers in differenzierte Organe für die Zuordnung zu einem Organisationsgrad eine Rolle.

Im 20. Jahrhundert ist es der russische Biologe V.N. Beklemischew (1890-1962), der den Begriff des Organisationsgrades neu einführt. Er versteht diese Größe als ein Maß dafür, wie viele Merkmale eines Systems bei Schwankungen der Umweltbedingungen konstant bleiben.[183] Der so bestimmte Organisationsgrad ist also ausgehend von Regulationsvorstellungen gebildet.[184] In der soziologischen Handlungstheorie wird seit den 1950er Jahren der Begriff des Grads der funktionalen Autonomie oder der Systeminterdependenz entwickelt.[185] A.W. Gouldner definiert den Begriff der funktionalen Autonomie 1959 als die

Urzeugung: Organisationsentstehung
Umwandlung nicht organisierter in organisierte Materie

Ernährung: Organisationserhalt
Energiezufuhr und Materiefluss, d.h. Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen und Austausch der Materie einer Organisation

Fortpflanzung: Organisationstransmission
Weitergabe der Organisation von einem Individuum zu einem anderen

Entwicklungskreislauf: Organisationskontraktion und -expansion
Alternierender Wechsel der Organisation von einer komplexen, entfalteten Form (Phänotyp) zu einer weniger komplexen, einfachen Form (Genotyp)

Metamorphose: individuelle Organisationstransformation
Wechsel der Organisationsform innerhalb des Lebens eines Individuums

Evolution: überindividuelle Organisationstransformation
Langfristiger, generationenübergreifender Wechsel der Organisationsform

Tod: Organisationsende
Auflösung einer Organisation in die unorganische Materie

Tab. 214. Erläuterung grundlegender biologischer Begriffe über das Konzept der Organisation.

Wahrscheinlichkeit, dass ein Systemteil unabhängig vom System sich erhalten kann (»the functional autonomy of a system part is the probability that it can survive separation from the system«).[186]

Fraglich ist allerdings, ob es überhaupt sinnvoll ist, den Begriff der Organisation als ein graduierbares Konzept zu entwerfen. Wird es zur Bezeichnung eines Gefüges von wechselseitig sich bedingenden Prozessen verstanden, also eines Kreislaufs der Interdependenz, dann erscheint es viel eher als ein Alles-oder-Nichts-Konzept.

Arbeitsteilung

In soziologischer Hinsicht geht der Begriff der Arbeitsteilung zurück auf die sozialen und ökonomischen Theorien des 18. Jahrhunderts, die u.a. durch A. Ferguson und A. Smith entwickelt werden. In die Biologie überträgt H. Milne Edwards den Begriff 1827. In einem Handbuchartikel zu dem Eintrag ›Organisation‹ erläutert er diesen Begriff mittels des soziologischen Konzeptes der Arbeitsteilung (»division de travail«). Die Perfektion einer Organisation zeige sich an der zunehmenden Differenzierung der Organe in ihrer Struktur und ihren Eigenschaften und der damit einhergehenden Arbeitsteilung.[187]

In dem Begriff der Arbeitsteilung wird die wechselseitige Bezogenheit und Abhängigkeit der Glieder in einem Ganzen aus der Perspektive des Ganzen betrachtet (↑Wechselseitigkeit). Die Summe der von dem Ganzen (der Gesellschaft oder dem Organismus) verrichteten Arbeit wird als eine Gesamtheit konzipiert, die an verschiedene Teile delegiert und damit geteilt wird. Die Teilung verweist auf die Einheit und den Zusammenhang der Teile: Nur durch seine Beziehung zu den anderen Teilen ist der einzelne Teil als das bestimmt, was er ist.

Seine konzeptuellen Ursprünge hat der Begriff der Arbeitsteilung in der Antike. Die beiden Sokrates-Schüler Platon und Xenophon beschreiben die Vorteile der Arbeitsteilung in politisch-sozialer Hinsicht als eine Steigerung der Effektivität.[188] Zur Begründung der sozialen Arbeitsteilung geht Platon außerdem von der Unterschiedlichkeit der Bedürfnisse und der Einseitigkeit der Begabungen verschiedener Menschen aus. Auch die besondere Art der (funktionalen) Einheit des Unterschiedenen, die aus dem Prinzip der Arbeitsteilung folgt, wird in der Antike erkannt: Nach einem Beispiel von Aristoteles können zwei Ärzte keine »Gemeinschaft« (»κοινωνία«) bilden, wohl aber ein Arzt und ein Bauer.[189] Aristoteles überträgt das Prinzip der Arbeitsteilung auch bereits auf organische Verhältnisse und weist darauf hin, dass in Organismen verschiedene Körperteile meist auch verschiedene Funktionen wahrnehmen. Die Natur bediene sich hier des Prinzips der Spezialisierung: »Wo sie nämlich zu zwei Verrichtungen auch zwei Werkzeuge verwenden kann, die eines das andere nicht behindern, da verfährt die Natur anders als die Schmiedekunst mit ihren billigen Bratspießleuchtern. Nur wo es nicht anders geht, verwendet sie dasselbe Werkzeug zu mehreren Verrichtungen«.[190]

Im 18. Jahrhundert wird die innere Differenzierung des Organismus in Zusammenhang mit seiner Vollkommenheit gebracht (↑Fortschritt). Je unterschiedlicher die Teile eines Organismus voneinander und vom Ganzen sind, desto vollkommenter sei dieser Organismus, schreibt G.L.L. Buffon 1749 (»plus y aura dans le corps organisé de parties différentes du tout, & différentes entr'elles, plus l'organisation de ce corps sera parfaite«[191]). Ähnlich bringt auch C. de Bonnet 1764 die Vollkommenheit einer Organisation mit der Ungleichartigkeit ihrer Teile in Verbindung: »L'Etre, dont les rapports au Tout sont plus variés, plus multipliés, plus féconds, possede une perfection plus relevée«.[192]

Besonders einflussreich wird der Vergleich von organischem Körper und sozialem System in den Schriften J.J. Rousseaus seit Mitte der 1750er Jahre. Den »politischen Körper« konzipiert Rousseau in genauer Analogie zum »organischen Körper«: »Le corps politique, pris individuellement, peut être considéré comme un corps organisé, vivant, et semblable à celui de l'homme«.[193] Detailliert werden die sozialen Einrichtungen mit Körperteilen verglichen: die souveräne Macht mit dem Kopf; die Gesetze und Gewohnheiten mit dem Gehirn; Handel, Industrie und Landwirtschaft mit dem Mund und Magen; die öffentlichen Finanzen mit dem Blut etc.[194] 1762 bezeichnet Rousseau Individuum und Gesellschaft parallel jeweils als eine Ganzheit (»tout«).[195]

Aus Sicht vieler früher Soziologen des 19. Jahrhunderts ist die Arbeitsteilung das Phänomen, das die organische und die soziale Welt miteinander verbindet. In methodologischer Hinsicht streicht A. Comte 1839 die Nähe von Biologie und Soziologie aufgrund des in beiden Wissenschaften grundlegenden Organisationskonzeptes heraus.[196] Comte sieht in der immer weiter fortschreitenden Arbeitsteilung zwischen den Organen eines Lebewesens ein Gesetz der organischen Entwicklung: »la perfection croissante de l'organisme animal consiste surtout dans la spécialité de plus en plus prononcée des diverses fonctions accomplies par les organes de plus en plus distincte, et néanmoins toujours exactement solidaires«.[197] Und in seiner vielgescholtenen Analogisierung der

Gesellschaft mit einem Organismus betont dies 1874 auch H. Spencer: »This division of labour, first dwelt on by political economists as a social phenomenon, and thereupon recognized by biologists as a phenomenon of living bodies, which they called the ›physiological division of labour‹, is that which in the society, as in the animal, makes it a living whole. Scarcely can I emphasize enough the truth that in respect of this fundamental trait, a social organism and an individual organism are entirely alike«.[198] Bemerkenswert ist dabei, dass Spencer der Gesellschaft und dem Organismus allein insofern ein Leben zuspricht, als sie arbeitsteilig organisiert sind. Der Begriff des Lebens selbst wird also bestimmt durch das Konzept der Arbeitsteilung: Nur ein Gegenstand, sei es ein natürlicher oder ein kulturell geprägter, der aus Teilen besteht, die wechselseitig aufeinander einwirken und in ihrem Zusammenwirken eine Einheit bilden, verfüge über Leben: »the combined actions of mutually-dependent parts constitute life of the whole«.[199]

Immer wieder ist im 19. Jahrhundert die Analogie zwischen Organismus und Gesellschaft bestimmend für das Verständnis der organischen Arbeitsteilung. So lautet die Charakterisierung des Organismus durch C. Bernard 1878: »L'organisme, comme la société, est construit de telle façon que les conditions de la vie élémentaire ou individuelle y soient respectées, ces conditions étant les mêmes pour tous; mais en même temps chaque membre dépend, dans une certaine mesure, par sa fonction et pour sa fonction, de la place qu'il occupe dans l'organisme, dans le groupe social«.[200] Der Spezialisierung und Arbeitsteilung in der Gesellschaft entspreche die Differenzierung der Organe und die physiologische Arbeitsteilung (»division du travail physiologique«).[201] Die Arbeitsteilung kann damit als ein allgemeines Phänomen der Organisation gesehen werden, das weder spezifisch biologisch noch spezifisch soziologisch ist. In diesem Sinne ist für É. Durkheim die Arbeitsteilung mit der Organisation von Materie gegeben, sie liegt, wie er sagt, in den wesentlichen Eigenschaften der organischen Materie (»dans les propriétés essentielles de la matière organisée«).[202] Die Arbeitsteilung begründet für Durkheim eine spezifische Form des Zusammenhalts der Teile, die er *organische Solidarität* nennt: Im Gegensatz zur mechanischen Solidarität, die durch Gleichartigkeit und Gleichsinnigkeit des Verhaltens der Teile charakterisiert ist, besteht nach Durkheim in der organischen Solidarität der Zusammenhalt durch die Unterschiedenheit der Teile voneinander, und diese Solidarität wachse mit der Verschiedenheit der Teile: »l'unité de l'organisme est autant plus grande que cette individuation des parties est plus marquées«.[203]

Mitte des 19. Jahrhunderts diskutiert der Zoologe R. Leuckart den Begriff der Arbeitsteilung zusammen mit dem Prinzip des ↑Polymorphismus in der Natur[204]: Die Verschiedengestaltigkeit von Formen ermögliche ein Zusammenwirken auf individueller und sozialer Ebene.

C. Darwin bezieht die Arbeitsteilung nicht allein auf die Zusammenarbeit der gleichzeitig in einem Organismus vorhandenen Organe, sondern auch auf die zeitlich nacheinander erfolgende Wahrnehmung von verschiedenen Aufgaben in der Entwicklung eines Organismus (»division of labour during the different stages of development«).[205] Bei Organismen, die eine Metamorphose durchmachen (z.B. den Insekten), führe die Spezialisierung verschiedener Entwicklungsstadien auf verschiedene Aufgaben (z.B. des Larvenstadiums auf die Ernährung und der Imagines auf die Fortpflanzung) zu verschiedengestaltigen, nacheinander erscheinenden Formen, die erst zusammen den ganzen Organismus ausmachen (*serielle* oder *diachrone Arbeitsteilung*). Auch zur Erläuterung der Wirkung der Selektion verweist Darwin auf das Prinzip der Arbeitsteilung (↑Evolution): Der Vorteil der Diversifizierung verschiedener Lebewesen durch ihre ökologische Spezialisierung in unterschiedliche Nischen entspreche demnach der physiologischen Arbeitsteilung im Körper.[206]

Gegen die Bestimmung des Organisationsbegriffs über die Arbeitsteilung der Teile spricht allerdings, dass ›Arbeitsteilung‹ selbst ein unklares Konzept ist. In seiner Kernbedeutung bezeichnet es nichts anderes als das Zusammenwirken verschiedener Faktoren in der Hervorbringung eines Effektes. In diesem Sinne könnte auch von der Arbeitsteilung von Sonne und Mond in der Hervorbringung der Gezeiten auf der Erde gesprochen werden. Durch ein solches Zusammenwirken ist es aber noch nicht gerechtfertigt, das System von Sonne, Mond und Wasserbewegung auf der Erde als eine Organisation anzusehen.

Nachweise

1 Sextus Empiricus, Adversus dogmaticos libros quinque (Adv. mathem. VII-XI) continens (hg. v. H. Mutschmann & J. Mau, Leipzig 1914): 7, 126; Porphyrios, De abstinentia (in: Opuscula selecta, hg. v. A. Nauck, Leipzig 1860/86): 3, 7.
2 Vgl. Wolf, J.H. (1971). Der Begriff »Organ« in der Medizin. Grundzüge der Geschichte seiner Entwicklung: 31.
3 a.a.O.: 45.
4 Früher deutscher Beleg für ›Organisation‹ in übertragener Bedeutung: Meyer, F.J.L. (1802). Briefe aus der Hauptstadt und dem Innern Frankreichs, Bd. 2: 38; 42; vgl. Feldmann, W. (1911-12). Die große Revolution in unserer Sprache. Z. deutsche Wortforsch. 13, 245-282: 274.
5 Thomas von Aquin (1254-56). In II Sententiarum distinctio: 18, qu. 2, art. 1, resp. ad argum. 5; 24, qu. 3, art. 1, resp. ad argum. 2; ders. (1259-64). Summa contra Gentiles: 4, 44, 5; u.ö.; vgl. Library of Latin Texts.
6 Angela de Fulginio (13. Jh.). Instructiones instructio (Spicilegium Bonaventurianum 25 (1985), ed. L. Thier & A. Calufetti, 403-742): 452; Bonaventura (13. Jh.). Breviloquium (Opera omnia, Bd. V, ed. PP. Collegii a S. Bonaventura, 1891, 201-291): pars 2, cap. 10.
7 Petrus von Padua (1396). Compilatio physionomie (Manuskript in der Bibliothèque National, Paris, 11406, Ms. lat. 16089): Fol. 102v; vgl. Wartburg, W. von (1955). Französisches etymologisches Wörterbuch, Bd. 7: 411; Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 87 (Reproduktion der Seite).
8 Dohrn-van Rossum, G. (1977). Politischer Körper, Organismus, Organisation. Zur Geschichte naturaler Metaphorik und Begrifflichkeit in der politischen Sprache: 237.
9 Guy de Chauliac [1363]. Chirurgia magna (engl. Grande Chirurgie, Manuskript, ca. 1425, New York Acad. Med.): f. 48v (nach OED).
10 Vgl. DF, Bd. 2 (1942): 265.
11 Suárez, F. (1597). Disputatio metaphysica, V (ed. R. Specht, Hamburg 1976): 225 (Sek. 6, Nr. 8).
12 Suárez, F. [1571-74]. De anima (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78): III, 473ff. (Buch III, Kap. 2, Nr. 7ff.).
13 Suárez [1571-74]: 476; vgl. Des Chene, D. (2000). Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul: 94f.
14 Suárez, F. (1597). Disputatio metaphysica: Disp. V, sec. 6, No. 5 (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78): XXV, 182a; vgl. Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. Brit. J. Hist. Sci. 39, 319-339: 324.
15 Suárez [1571-74]: 475ff.; vgl. Des Chene (2000): 94ff.
16 Suárez [1571-74]: 479; vgl. Des Chene (2000): 97f.
17 Farce nouvelle, très bonne et fort joyeuse, du Nouveau marié (vor 1530). In: Ancien théâtre François, Bd. 1 (Paris 1854, 1. Aufl. 1530): 15.
18 Vgl. Godefroy, Dictionnaire de l'ancienne langue française (online); Huguet, Dictionnaire de la langue française du XVIe siècle (online).
19 Aristoteles, De an. 412b5-6; vgl. 412a28-412b 1; 412b26 f.
20 Aristoteles, De part. anim. 645a10-15.
21 Vgl. Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 129.
22 Nussbaum, M.C. (1978) Aristotle's *De motu animalium*: 71; Schark, M. (2005). Organismus – Maschine: Analogie oder Gegensatz? In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie. Eine Einführung, 418-435: 421.
23 Quarantotto, D. (2010). Aristotle on the soul as a principle of biological unity. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 35-53: 39.
24 Vgl. ebd.
25 Hooke, R. (1665). Micrographia: 116.
26 Malpighi, M. (1675). Anatome plantarum: 64.
27 Locke, J. (1689). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 331 (II, XXVII, §4).
28 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus Essais sur l'Entendement Humain, 2 Bde. (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1965/96): I, 394 (II, XXVII, §4).
29 Jungius, J. (1662). Doxoscopiae physicae minores: Part. 2, Sect. 3, Fragm. 5 (De vita plant.): I; vgl. Hoppe, B. (1976). Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit: 76.
30 More, H. (1659). The Immortality of the Soul (Dordrecht 1987): 46 (Buch I, Kap. VIII, 3).
31 a.a.O.: 107 (Buch II, Kap. V, 1).
32 a.a.O.: 109 (Buch II, Kap. V, 6).
33 a.a.O.: 254 (Buch III, Kap. XII, 1).
34 Glisson, F. (1672). Tractatus de natura substantiae energetica, seu de vita naturae: 226; vgl. Hartbecke, K. (2006). Metaphysik und Naturphilosophie im 17. Jahrhundert. Francis Glissons Substanztheorie in ihrem ideengeschichtlichen Kontext: 165; Cheung, T. (2008). Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 140.
35 Locke (1689): 331 (II, XXVII, §4).
36 Malebranche, N. (1674-75). De la recherche de la vérité (Œuvres, Bd. 1, Paris 1991, 3-1126): 23; vgl. Des Chene, D. (2001). Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes: 124.
37 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaux essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3. Frankfurt/M. 1996): I, 394 (II, XXVII, §4).
38 Leibniz, G.W. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 340f.
39 a.a.O.: 342.
40 a.a.O.: 346; vgl. ders. (1704): I, 8.
41 Leibniz (1705): 342.
42 Leibniz, G.W. (1705). Essai de théodicée (Philosophische Schriften, Bd. 6, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1885): 40.
43 Vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 24.
44 a.a.O: 40.
45 Boerhaave, H. (1727). Historia plantarum: 3 (Prooemium).

46 Leeuwenhoeck, A. van (1722). Arcana naturae detecta.
47 Vgl. Schiller, J. (1975). La notion d'organisation dans l'œuvre de Louis Bourguet. Gesnerus 32, 87-97; Rieppel, O. (1987). "Organization" in the *Lettres Philosophiques* of Louis Bourguet compared to the writings of Charles Bonnet. Gesnerus 44, 125-132; Cheung, T. (2006). The hidden order of preformation: plans, functions, and hierarchies in the organic systems of Louis Bourguet, Charles Bonnet and Georges Cuvier. Early Science and Medicine 11, 11-49.
48 Bourguet, L. (1729). Lettres philosophiques sur la formation des sels et des crystaux et sur la génération & le méchanisme organique des plantes et des animaux: 58.
49 a.a.O.: 66.
50 a.a.O.: 41.
51 a.a.O.: 58.
52 a.a.O.: 118.
53 a.a.O.: 160.
54 ebd.
55 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 239.
56 Vgl. Cheung (2006): 24.
57 Buffon (1749): 245.
58 a.a.O.: 234.
59 a.a.O.: 238.
60 a.a.O.: 247.
61 Needham, J.T. (1750). Nouvelles observations microscopiques, avec des découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés: 335; 375; vgl. Barsanti (1994): 63.
62 Maupertuis, P.L.M. de (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 149 (§XVIII).
63 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (hg. v. P. Quintili, Paris 2004): 358; vgl. Callot, É. (1965). La philosophie de la vie au XVIIIe siècle: 291.
64 Diderot (1778): 153.
65 Bonnet, C. de (1762/68). Considérations sur les corps organisés (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 5-6, Neuchâtel 1779): I, 191.
66 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 54; vgl. 354.
67 a.a.O.: I, 42.
68 a.a.O.: I, 36.
69 a.a.O.: I, 79.
70 a.a.O.: I, 83.
71 a.a.O.: I, 337 (Kap. 8) und passim.
72 Vgl. Krüger, J. (1929). Der Organismus-Begriff bei Bonnet.
73 Bonnet (1764-65): I, 361; vgl. Cheung, T. (2004). Die Ordnung des Organischen. Zur Begriffsgeschichte organismischer Einheit bei Charles Bonnet, Spinoza und Leibniz. Arch. Begriffsgesch. 46, 87-108: 91.
74 a.a.O.: I, 359.
75 Linné, C. von (1735/58-59). Systema naturae (10. Aufl.), 2 Bde.: I, 6.
76 Linné, C. von (1749/87). Oeconomia naturae (in: Ammoenitates academicae, Bd. 2, 3. Aufl, 2-58): 9f.; nach Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 130.
77 Vicq-d'Azyr, F. (1786). Traité d'anatomie et de physiologie, Bd. 1: 6.
78 ebd.
79 Nachweise für Tab. 212: Anonymus (1765). Organisation. In: Encyclopédie, Bd. 11, 629; vgl. auch Dictionnaire de Trévoux (1771), Bd. 6: 389; noch nicht in Richelet, P. (Hg.) (1732). Dictionnaire de la langue françoise ancienne et moderne, Bd. 2: 285; entgegen Schiller, J. (1980). Physiology and Classification: 72; Kant, I. (1795). [Brief an Samuel Thomas Soemmerring vom 10.8.1795] (AA, Bd. XII, 30-35): 33; Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 69; Schmid, C.C.E. (1798-1801). Physiologie philosophisch bearbeitet, 3 Bde.: II, 274; Barclay, J. (1822). An Inquiry into the Opinions, Ancient and Modern, Concerning Life and Organization: 340; Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). Histoire naturelle générale des règnes organiques, 3 Bde.: II, 57; Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 170; Mirow, H.M. (1969). Kybernetik. Grundlage einer allgemeinen Theorie der Organisation: 29; Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (1989). Ecological systems and the concept of biological organization. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 86, 8837-8841: 8837; Craver, C. (2007). Explaining the Brain: 189; Miller, M.G. & Miller, A.E. (2010). Aristotle's dynamic conception of the *Psuchē* as being-alive. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 55-88: 68.
80 Nachweise für Tab. 213: Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 245; Needham, J.T. (1750). Nouvelles observations microscopiques, avec des découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés: 375; Linné, C. von (1735/58-59). Systema naturae (10. Aufl.), 2 Bde.: I, 6; Voltaire (1772). Vie. In: Questions sur l'encyclopédie, Bd. 9, 55-58: 55; Girtanner, C. (1790). Mémoires sur l'irritabilité, considérée comme principe de vie dans la nature organisée. Observ. Phys. Hist.-Nat. Arts 37, 139-154: 150; Kant, I. (Op. p.). Opus postumum (AA, Bd. XXI-XXII): XXI, 66; Barclay, J. (1822). An Inquiry into the Opinions, Ancient and Modern, Concerning Life and Organization: 341; Fischer, K. (1852/65). System der Logik und Metaphysik oder Wissenschaftslehre: 524 (nicht in der 1. Aufl. 1852!); Hertwig, O. (1900). Die Entwicklung der Biologie im 19. Jahrhundert: 4; Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 68f.; Lehmann, F.M. (1935). Logik und System der Lebenswissenschaften: 52; Penzlin, H. (2009). Die theoretischen Konzepte der Biologie in ihrer geschichtlichen Entwicklung. Naturwiss. Rundschau 62, 233-243: 242.
81 Aristoteles, De an. 412a28-412b1.
82 Collegium Conimbricense (1600). Commentarii Collegii Conimbricensis Societatis Iesv, in tres libros De anima Aristotelis Stagiritae Coimbra: 55 (Buch II, Kap. I, Qu. I, A. I); vgl. Des Chene, D. (2000). Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul: 94.
83 Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft (Leipzig 1910): 26.

84 Comte, A. (1838). Biologie. Cours de philosophie positive, Bd. 3: 240.
85 Foucault, M. (1966). Les mots et les choses (dt. Die Ordnung der Dinge, Frankfurt/M. 1974): 279ff.; vgl. auch schon Hennig, J. (1933). Lebensbegriff und Lebenskategorien. Studien zur Geschichte und Theorie der geisteswissenschaftlichen Begriffsbildung mit besonderer Berücksichtigung Wilhelm Diltheys: 43.
86 Foucault (1966): 286.
87 a.a.O.: 207.
88 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie: 7ff.
89 Spink, J.S. (1960). French Free-Thought from Gassendi to Voltaire: 235.
90 Cuvier, G. (1817). Le règne animal, distribué après son organisation, 4 Bde.
91 a.a.O.: I, V.
92 Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 99.
93 La Mettrie, J.O. de (1747). L'Homme machine (ed. A. Vartanian, Princeton 1960): 180.
94 Vgl. Schiller (1978): 56.
95 D'Holbach, P.-H.T. (1770). Système de la nature (Paris 1821, 2 Bde.): II, 89.
96 a.a.O.: I, 124.
97 a.a.O.: I, 120.
98 Bonnet, C. de [1790]. Mémoires autobiographiques (Paris 1948): 363; vgl. Schiller (1978): 38.
99 Vgl. Schiller (1978): 70ff.
100 Lamarck, J.B. (1797). Mémoires de physique et d'histoire naturelle: 249f.; vgl. 246.
101 Lamarck, J.B. de (1801-03). Sur l'origine des êtres vivans (Inédits de Lamarck, 1795-1817, ms. 742-6, Paris 1972, 179-185): 181; vgl. ders. (1802). Recherches sur l'organisation des corps vivans: 216; ders. (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 403; Barsanti, G. (1994). Lamarck and the birth of biology 1740-1810. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840, 47-74: 55.
102 Lamarck, J.B. de (1815). Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, Bd. 1: 60.
103 Lamarck, J.B. de (1814). Discours d'ouverture du cours de 1814 (Inédits de Lamarck, 1795-1817, ms. 742-4, Paris 1972, 226-241): 232; vgl. Barsanti (1994): 55.
104 Lamarck, J.B. de (1820). Système analytique des connaissances positives de l'homme: 100.
105 Lamarck (1809): I, 91; vgl. ders. [ca. 1812]. Biologie ou Considerations sur la nature, les facultés, les développemens et l'origine des corps vivans (Druck in: Grassé, P.-P. (1944). La biologie. Texte inédit de Lamarck. Rev. scientif. 82, 267-276): 271.
106 Lamarck (1809): I, 92.
107 a.a.O.: 91f.; vgl. Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 601f.
108 a.a.O.: 97.
109 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 373.
110 ebd.
111 Kant, I. (1795). [Brief an Samuel Thomas Soemmerring vom 10.8.1795] (AA, Bd. XII, 30-35): 33.
112 Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 179.
113 Kant (1790/93): 418.
114 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 69.
115 Schelling, F.W.J. (1800). System des transzendentalen Idealismus (Hamburg 1992): 160.
116 Schelling, F.W.J. (1797). Ideen zu einer Philosophie der Natur (AA, Bd. I, 5): 94f.
117 Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften, Bd.1, Leipzig 1885, 139-220): 148.
118 a.a.O.: 149.
119 Cassirer, E. (1923-29). Philosophie der symbolischen Formen, 3 Bde. (Darmstadt 1994): I, 97f.
120 Vgl. Figlio, K.M. (1976). The metaphor of organization: an historiographical perspective on the bio-medical sciences of the early nineteenth century. Hist. Sci.14, 17-53 : 39.
121 Barclay, J. (1822). An Inquiry into the Opinions, Ancient and Modern, Concerning Life and Organization: 340.
122 a.a.O.: 341.
123 Chaussier, F. & Adelon, N. (1819). Organisation. In: Dictionaire des sciences médicales, Bd. 38, 205-235: 205.
124 Baer, K.E. von (1834). Das allgemeinste Gesetz der Natur in aller Entwickelung (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts Erster Theil, St. Petersburg 1864, 35-74): 41.
125 Kieser, D.G. (1818). Über die ursprüngliche und eigenthümliche Form der Pflanzenzelle. Nova Acta physico-medica Acad. Caes.-Leop. Nat. Cur. 9, 57-86: 63.
126 Schleiden, M.J. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med. 5, 137-176: 138.
127 Schleiden, M.J. (1842-43/49). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde: I, 62.
128 Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Planzen: 226.
129 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 32.
130 a.a.O.: 50.
131 Vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 110ff.
132 Bernard, C. (1867). Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France: 138.
133 Lillie, F.R. (1906). Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. J. exper. Zool. 3, 153-267: 252; vgl. ders. (1901). The organization of the egg of Unio based on a study of its maturation, fertilization and cleavage. J. Morph. 17, 227-284: 275.
134 a.a.O.: 251.
135 Whitman, C.O. (1893). The inadequacy of the cell-

theory of development. J. Morphol. 8, 639-658: 649.
136 Wheeler, W.M. (1927). Emergent evolution of the social. Proc. 6th Int. Congr. Philos. 33-46: 40.
137 Hertwig, O. (1922). Der Staat als Organismus: 10ff.; vgl. Weindling, P. (1981). Theories of the cell state in imperial Germany. In: Webster, C. (ed.) Biology, Medicine, and Society, 1840-1940, 99-154: 100.
138 Redfield, R. (1942). Introduction. In: Levels of Integration in Biological and Social Systems. Biol. Symp. 8: 4; vgl. Gerard, R.W. & Emerson, A. (1945). Extrapolation from the biological to the social. Science 101, 582-585: 585.
139 Wheeler, W.M. (1921). The organization of research. Science 53, 53-67: 66; vgl. ders. (1927): 42-45
140 Cole, G.D.H. (1920). Social Theory: 185.
141 Hertwig, O. (1900). Die Entwicklung der Biologie im 19. Jahrhundert: 24.
142 a.a.O.: 4.
143 Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 68f.; vgl. ders. (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.: I, 81f.
144 Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild: 25.
145 a.a.O.: 27.
146 Vgl. Toepfer, G. (2009). ›Organisation‹ und ›Organismus‹ – von der Gliederung zur Lebendigkeit – und zurück?: Die Karriere einer Wortfamilie seit dem 17. Jahrhundert. In: Eggers, M. & Rothe, M. (Hg.). Wissenschaftsgeschichte als Begriffsgeschichte. Terminologische Umbrüche im Entstehungsprozess der modernen Wissenschaften, 83-106.
147 Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. Stud. Gen. 10, 112-144: 135.
148 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186: 156.
149 Lehmann, F.M. (1935). Logik und System der Lebenswissenschaften: 52.
150 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought: 5.
151 Woodger, J.H. (1929). Biological Principles. A Critical Study (London 1967): 437.
152 Beckner (1959): 187.
153 a.a.O.: 10.
154 ebd.; vgl. Thompson, P. (1994). Managing complexity and dynamics: is there a difference between biology and physics? In: Matthen, M. & Wase, R.X. (eds.). Biology and Society. Reflections on Methodology. Can. J.Philos. Supp. 20, 275-302: 290.
155 Schellhorn, M. (1969). Probleme der Struktur, Organisation und Evolution biologischer Systeme: 112f.
156 Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (1989). Ecological systems and the concept of biological organization. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 86, 8837-8841: 8837.
157 Wicken, J.S. (1987). Evolution, Thermodynamics, and Information: Extending the Darwinian Paradigm: 40.
158 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme.
159 Pittendrigh, C.S. (1993). Temporal organization: reflections of a Darwinian clock-watcher. Ann. Rev. Physiol. 55, 16-54: 20.
160 Wicken, J.S. (1984). On the increase in compexity in evolution. In: Ho, M.W. & Saunders, P.T. (eds.). Beyond Neodarwinism, 89-112: 93.
161 Wicken (1987): 162.
162 a.a.O.: 129.
163 Vgl. Kauffman, S.A. & Clayton, P. (2006). On emergence, agency, and organization. Biol. Philos. 21, 501-521: 520.
164 Waddington, C.H. (1940). Organisers and Genes: 146.
165 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought: 173.
166 Gánti, T. (1971). Az élet princípuma [Das Prinzip des Lebens; auf Ungarisch); ders. (1975). Organization of chemical reactions into dividing and metabolizing units: the chemotons. Biosystems 7, 15-21; ders. (2000). Levels of life and death (in: The Principles of Life, Oxford 2003, 1-10): 4.
167 Gánti (2000): 5.
168 ebd.
169 Vgl. Griesemer, J.R. (2003). The philosophical significande of Gánti's work. In: Gánti, T., The Principles of Life, 169-186: 173.
170 Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186: 156.
171 Jünger, E. (1960). Der Weltstaat. Organismus und Organisation (Sämtliche Werke, Bd. 7, Stuttgart 1980, 481-526): 507.
172 a.a.O.: 512.
173 Mirow, H.M. (1969). Kybernetik. Grundlage einer allgemeinen Theorie der Organisation: 86.
174 Wheeler, W.M. (1927). Emergent evolution of the social. Proc. 6th Int. Congr. Philos. 33-46: 41.
175 Woodger, J.H. (1929). Biological Principles. A Critical Study (London 1967): 292.
176 Baitsell, G.A. (1940). A modern concept of the cell as a structural unit. Amer. Nat. 74, 5-24: 11; Dodd, S.C. (1944). A mass-time triangle. Philos. Sci. 11, 233-244: 237.
177 Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild: 27; vgl. ders. (1967). Robots, Men and Minds (dt. 1970): 102.
178 Nagel, E. (1951/61). Mechanistic explanation and organismic biology (in: ders. The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation, New York 1961, 398-446): 437.
179 Hull, D. (1974). Philosophy of Biological Science: 133.
180 Robinet, J.B. (1761). De la nature, Bd. 1: 105; vgl. Bd. 4 (1766): 233; Formey, J.-H.-S. (1761). Choix des mémoires et abrégé de l'histoire de l'Académie de Berlin, Bd. 3: 66.
181 Condorcet, J.A.N. de (1795). Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain: 294.
182 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 277ff.
183 Vgl. Sershantow, W.F. (1972). Wwedenije w metodo-

logii sowremennoi biologii (dt. Einführung in die Methodologie der modernen Biologie, Jena 1978): 127.
184 Vgl. auch Mirow, H.M. (1969). Kybernetik. Grundlage einer allgemeinen Theorie der Organisation: 80f.; Richardson, R.C. (1982). Grades of organization and the units of selection controversy. In: Asquith, P.D. & Nickles, T. (eds.). PSA 1982, I, 324-340.
185 Vgl. Gouldner, A.W. (1959). Reciprocity and autonomy in functional theory (in ders., For Sociology, London 1973, 190-225: 218.
186 a.a.O.: 206.
187 Milne-Edwards, H. (1827). Organisation. In: Dictionnaire classique d'histoire naturelle, Bd.12, 332-344: 343.
188 Platon, Politeia 369b-c; Xenophon, Kyrupädie VIII, 2.
189 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1133a17.
190 Aristoteles, De part. anim. 683a; vgl. Politica 1299b.
191 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres Philosophiques. Paris 1954, 233-289): 248.
192 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Neuchâtel 1781): I, 43.
193 Rousseau, J.J. (1755). Économie. In: Encyclopédie ou dictionnaire raisonné des sciences, des arts et des métiers, Bd. 5, 337-348: 338.
194 ebd.; vgl. Conroy, P.V. Jr. (1979). Rousseau's organic state. South Atlantic Bulletin 44, 1-13.
195 Rousseau, J.-J. (1762). Du contract sociale (Œuvres complètes, Bd. III, Dijon 1964, 347-470): 381.
196 Comte, A. (1839). La partie dogmatique de la philosophie sociale. Cours de philosophie positive, Bd.4: 254.
197 a.a.O.: 469.
198 Spencer, H. (1874/85). The Principles of Sociology, vol. I (New York 1901): 452; vgl. ders. (1864). The classification of the sciences (in: Essays. Scientific, Political, and Specultative, vol. 2, New York 1901, 74-117): 101f.; Ambros, D. (1963). Über Wesen und Formen organischer Gesellschaftsauffassung. Soziale Welt 14, 14-32: 24f.; Ritsert, J. (1966). Organismusanalogie und politische Ökonomie. Soziale Welt 17, 55-65; Kellermann, P. (1967). Kritik einer Soziologie der Ordnung. Organismus und System bei Comte, Spencer und Parsons; Meyer, A. (1969). Mechanische und organische Metaphorik politischer Philosophie. Arch. Begriffsgesch. 13, 128-199.
199 Spencer (1874/85): 453.
200 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 357.
201 a.a.O.: I, 372.
202 Durkheim, É. (1893). De la division du travail social (Paris 1960): 4.
203 a.a.O.: 101.
204 Leuckart, R. (1851). Ueber den Polymorphismus der Individuen, oder die Erscheinung der Arbeitstheilung in der Natur; vgl. ders. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie Bd. 4., 707-1000: 986.
205 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 389.
206 a.a.O.: 89.

Literatur

Robin, C. (1880). Recherches historiques sur l'origine et le sens des termes organisme et organisation. Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux 16, 1-55.
Figlio, K.M. (1976). The metaphor of organization: an historiographical perspective on the bio-medical sciences of the early nineteenth century. Hist. Sci.14, 17-53.
Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie.
Tadeusz, R. & Tadeusz, S. (eds.) (2000). Organs, Organisms, Organisations. Organic Form in 19th-Century Discourse.
Guillo, D. (2003). Les figures de l'organisation. Sciences de la vie et sciences sociales au XIX^{e} siècle.

Organismus

Das Wort ›Organismus‹ findet sich seit Ende des 17. Jahrhunderts in biologischen Texten. Seit Beginn des 19. Jahrhunderts stellt es einen der zentralen Begriffe der Biologie dar; es bildet neben ↑›Leben‹ ein grundlegendes Kennwort der Biologie, das deren Gegenstandsfeld definiert.

Frühe Wortgeschichte

Im klassischen Latein kommt das Wort ›organismus‹ nicht vor; es erscheint erstmals in Texten des Hochmittelalters. Bis zur zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts sind allerdings nur zwei Nachweise des Wortes bekannt.[1] Der erste stammt aus einem in griechischer Sprache verfassten undatierten und titellosen Manuskript aus der Sammlung von Marcianus Graecus aus dem späten 10. oder frühen 11. Jahrhundert. Dort erscheint der Ausdruck ›Organismus‹ (»ὀργανισμός«) im alchemistischen Kontext für die Bezeichnung eines Apparats zur Destillation von Flüssigkeiten.[2] Der zweite Nachweis stammt aus einem lateinischen Text von Gerhoh von Reichersberg, der zwischen 1126 und 1132 entstanden ist. In diesem Text erscheint das Wort im Plural (»organismos«) und hat die Bedeutung »(disharmonischer) Chor von menschlichen Stimmen«.[3] Diese Bedeutung ist Teil der semantischen Seitenlinie des Wortfeldes, die auf einen musikalischen Kontext verweist und der auch mhd. ›organieren‹, nhd. ›Orgel‹ und ›Organist‹ angehören.[4] Das lateinische Verb ›organizare‹ erscheint bereits in der Vetus Latina aus dem zweiten bis vierten Jahrhundert in der Bedeutung »ein Instrument (besonders Orgel) spielen« oder »(mehrstimmig) singen«.[5] Ende des 17. Jahrhunderts ist es zuerst G.E. Stahl, der die Bezeichnung ›Organismus‹ im biologischen Zusammenhang verwendet (s.u.; und nicht der englische Botaniker J. Evelyn, wie lange geglaubt[6]). Seit Ende des 18. Jahrhunderts bildet der Ausdruck ›Organismus‹ eine beliebte Metapher, die auf viele sehr unterschiedliche Gegenstände bezogen wird (z.B. auf eine Sprache), um mit dem Wort deren gegliederte Einheit und Geschlossenheit trotz interner Dynamik zu betonen.[7]

Aus der Wortfamilie um ›Organismus‹ taucht in der deutschen Sprache zuerst das Wort ↑›Organ‹ als ein Fremdwort (d.h. mit lateinischer Flexion) im späten 16. Jahrhundert auf.[8] Das Wort verliert bis zum Ende des 18. Jahrhunderts seinen Status als Fremdwort. Erste Nachweise für ↑›Organisation‹ finden sich im Deutschen im späten 17. Jahrhundert. ›Organismus‹ erscheint schließlich als letztes Grundwort aus dieser Familie um 1740 in der deutschen Sprache. Es wird meist auf eine Entlehnung aus dem Französischen zurückgeführt.[9] Aber auch eine direkte Übernahme

Ein Organismus ist ein materielles System aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen und Prozessen, das in physischer und funktionaler Hinsicht eine integrierte Einheit bildet und charakteristische Funktionen und Aktivitäten (wie Ernährung, Schutz vor Störungen und Rezeption von Umweltereignissen) aufweist. Die physische Einheit eines Organismus besteht in seiner materiellen Verfasstheit in einem kontinuierlich bestehenden kohärenten Körper, dessen Stoffe und Form jedoch einem Wechsel unterliegen können (durch Metabolismus und Metamorphose). Die funktionale Einheit des Systems besteht in seiner Organisation, d.h. in einem Gefüge aus Prozessen, die seine materiellen Teile erzeugen und erhalten und die damit (als Prozesse eines jeweiligen Typs) wechselseitig voneinander abhängen. Dieses Zusammenspiel seiner Funktionen und Aktivitäten konstituiert die Identität des Systems über alle Stoff- und Formänderungen hinweg. Das zeitliche Ende eines Organismus (sein Tod) tritt entweder mit der Zerstörung der Einheit der Wechselseitigkeit seiner Teile ein oder mit seiner Teilung in gleich große Nachkommenorganismen (bei Organismen, die dazu in der Lage sind, wie den Einzellern). Über das in der Regel vorhandene besondere Vermögen der Fortpflanzung hat ein Organismus die Fähigkeit, (in der Interaktion mit anderen) neue Organismen der gleichen Art hervorzubringen. In selektionstheoretischer Perspektive bildet ein Organismus diejenige Ebene der Selektion, auf der die Konkurrenz unter den replikationsfähigen Teilen der Einheiten dieser Ebene (wie den Zellen und Genen eines Organismus) minimal ist, die Konkurrenz zu anderen Entitäten auf dieser Ebene (den anderen Organismen der gleichen Art) aber maximal.

organischer Körper (Aristoteles 4. Jh. v. Chr.) *783*
Corpus organicum (Chalcidius 4. Jh.) *783*
lebende Substanz (Augustinus um 400) *812*
organisierter Körper (Thomas v. Aquin 1259-64) *783*
Lebewesen (16. Jh.) *810*
Mechanismus (Stillingfleet 1662) *813*
Organismus (Stahl 1684) *777*
lebendes System (Anonymus 1774) *812*
mechanistisch (von Walther 1807) *813*
Organizismus (Caffin 1822) *822*
Pseudoorganismus (von Schubert 1830) *825*
Protozelle (Gros 1851) *823*
organismisch (H.M.G. 1859) *821*
Elementarorganismus (von Brücke 1862) *823*
Quasiorganismus (Blackman & Tansley 1905) *826*
Organismenhaftigkeit (Reinhardt 1921) *822*
Superorganismus (Wheeler 1922) *826*
Organismizität (Blanshard 1939) *822*
Organismizismus (Bartley 1941) *822*
Metaorganismus (Eisler 1949) *827*
Minimalorganismus (Schulz 1949-50) *823*
Minimalzelle (Gaffron 1957) *823*
Minimalgenom (Itaya 1994) *824*

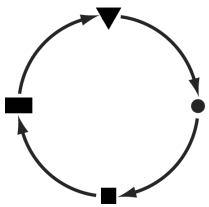


Abb. 351. Ein einfaches grafisches Modell für einen Organismus: ein Wirkungskreislauf von sich wechselseitig bedingenden Komponenten eines Systems.

aus dem Lateinischen ist denkbar (von Leibniz oder Stahl).[10] Mit der Aufgabe des Lateinischen als Sprache der Gelehrten in der Mitte des 18. Jahrhunderts entstand für das Deutsche und für das Französische etwa gleichzeitig die Aufgabe, eine Entsprechung für das Lateinische *corpus organicum* bzw. *organismus* zu finden.

Aristoteles und die antike Physiologie

Aristoteles, der den Ausdruck ↑Organ vielfach in seinen zoologischen Schriften gebraucht, verwendet zur Kennzeichnung besonderer natürlicher Körper, denen er ein Leben der Möglichkeit nach zuschreibt, den Ausdruck ›organisch‹ (»ὀργανικόν«[11]), den er vermutlich selbst prägt. Dem Wortfeld des Organischen liegt im Griechischen allerdings keine allgemeine semantische Abgrenzung von dem Unbelebten zugrunde; es bezeichnet vielmehr einfach ein instrumentelles Verhältnis, sei es in künstlichen Werkzeugen oder natürlichen Organismen. So wird auch der Ausdruck ›Organ‹ (»Werkzeug«) erst in den zoologischen Schriften des Aristoteles zu einem biologischen Terminus, der sich von seiner metaphorischen Bedeutung löst. Aber auch bei Aristoteles behält der Begriff des Organs seine doppelte Bedeutung eines technischen Werkzeugs und eines Körperteils als natürlichen Funktionsträger in einem Lebewesen.

Das Organische des Lebendigen liegt nach Aristoteles in der Gliederung des Körpers (auch der Pflanzen) in Teile, die unterschiedliche Funktionen wahrnehmen. Es ist die Funktion dieser Teile, ihre jeweilige besondere dynamische Rolle in dem Ganzen der Körperprozesse, die nach Aristoteles den Namen für die verschiedenen Teile als Organe hergibt (↑Organ). Bei Verlust seiner kausalen Wirkung auf die anderen Teile verliert ein Teil seine Rolle als Organ: Ein steinernes Auge einer Statue oder ein gezeichnetes Auge ist für Aristoteles ausdrücklich kein Organ mehr.[12] Ein organischer Körper ist für Aristoteles also ein dynamisches System von Teilen, die aufeinander einwirken – er hat für dieses System allerdings keine terminologische Bezeichnung und auch das später im Zentrum des Organismusbegriffs stehende Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit der Teile wird von ihm nicht ausdrücklich thematisiert.

Aristoteles verfügt daher nicht eigentlich über einen Organismusbegriff. Zwar nimmt das Konzept des Lebewesens eine zentrale Stellung bei ihm ein. Und über das Konzept der Seele und der Seelenteile bringt Aristoteles die Lebendigkeit und die Grundfunktionen der Lebewesen wie ↑Ernährung, ↑Wachstum und ↑Fortbewegung auf den Begriff. Erklärungsgrundlage bleibt aber das zentrale Einheitsprinzip der Seele. – Ein Organismus ist aber ein dezentriertes System, dessen Einheit allein auf dem Verhältnis der Interaktion, der Wechselseitigkeit seiner Teile beruht.

In ›De anima‹ grenzt Aristoteles seine Auffassung von der Einheit des Lebewesens von einer älteren Harmonietheorie ausdrücklich ab. Dieser Theorie zufolge besteht die Seele selbst in der Harmonie der Elemente des lebendigen Körpers. Das zentrale Argument von Aristoteles gegen die Harmonietheorie ist sein Verständnis der Seele als eines Prinzips zur Initiierung von Bewegungen – von einer Harmonie, also der bloßen geordneten Mischung und Zusammensetzung der Elemente könne aber keine Bewegung ausgelöst werden.[13] Nicht die besondere Konfiguration der Teile, sondern erst die Seele als ein eigenes »Lebens-, Einheits- und Bewegungsprinzip« (Perler 1996) macht die Lebewesen also zu dem, was sie sind.[14] Durch diese Konzeption hat sich Aristoteles aber die Möglichkeit verstellt, den Zusammenhang zwischen körperlicher Organisation und Seele näher zu untersuchen. Es bleibt bei Aristoteles daher offen, wie die Verankerung der Seele, also des Prinzips der Lebendigkeit, im Körperlichen des Lebewesens vorzustellen ist – und es gibt insbesondere keine Hinweise darauf, dass er sie sich als Interaktion der Teile vorstellt.

Die Seele als das Prinzip der Lebendigkeit hat bei Aristoteles nicht direkt etwas mit der Gliederung des Körpers in Organe zu tun, und die zentrale Textstelle, die nahezulegen scheint, dass Aristoteles die Seele versteht als Erfüllung (Entelechie) eines »natürlichen mit Organen ausgestatteten Körpers«, wie üblicherweise übersetzt wird (u.a. 1959 von W. Theiler)[15], ist wohl besser so zu verstehen, dass der Körper insgesamt als Instrument der Seele dient.[16] Denn an allen anderen 21 Stellen, an denen Aristoteles den Ausdruck ›organisch‹ (»ὀργανικόν«) verwendet, wird er nicht in der Bedeutung »ausgestattet mit Organen«, sondern einfach im Sinne von »instrumentell, als Werkzeug« gebraucht.[17] Die Auffassung, Aristoteles spreche an dieser Stelle von einem organischen

Körper (»corpus organicum«) im Sinne eines Körpers, der über Organe verfügt, wird bereits seit der Spätantike vertreten (Philoponos 6. Jh.: »ὀργανικὸν δέ ἐστι τὸ ἔχον ὄργανα«).[18] In der Scholastik heißt es bei Thomas von Aquin (in der Wiedergabe von Aristoteles): »dicitur corpus organicum, quod habet diversitatem organorum«[19] (ähnlich auch F. Suárez 1574: »Dicitur autem corpus organicum, quod ex partibus dissimilaribus componitur«[20]). Fast alle neuzeitlichen Übersetzungen schließen sich dieser Auffassung an.[21]

Erst unter dem Einfluss stoischer Lehren von der Wechselseitigkeit der Teile in einem Ganzen entwickeln sich in der Antike erste Ansätze für ein Verständnis von Organismen als Einheiten von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen. Ein wichtiges in diese Richtung weisendes Konzept wird ausgehend von der Medizin entwickelt: die *Sympathie*, also die Relation des Mitleidens (»συμπάθεια«) zwischen den Organen eines Lebewesens. Verwendung findet dieser Ausdruck bereits in den hippokratischen Schriften (↑Wechselseitigkeit), in terminologischer Bedeutung für die Physiologie erscheint er aber erst bei dem römischen Arzt Galen (»Die Teile des Körpers stehen zueinander in Sympathie, d.h. sie stehen übereinstimmend alle im Dienst eines Ergon«[22]). Neben der Sympathie beschreibt Galen das Zusammenwirken der Teile in einem Organismus auch in anderen Metaphern, die auf den Organismusbegriff vorausweisen, so spricht er z.B. von einer *Symphonie*, die durch das Zusammenwirken aller Teile erhalten wird (»συμφωνία τῶν πραττομένων ἁπάντων ἐστὶν εἰς τὴν διαμονὴν αὐτῆς«[23]). Begründet wird damit ein funktionales Modell der Seele, in dem die Seelenteile in Wechselwirkung zueinander stehen (Siegel 1973: »The ›soul‹ simply expressed the notion of the functional organization as another manifestation of the marvelous organization of nature at all levels of life«[24]).

Das Konzept eines Organismus als einer Einheit aus vielfältigen Teilen wird in der Antike daran deutlich, dass im Griechischen häufig eine Bezeichnung im Plural erscheint (›γυῖα‹ oder ›μέλεα‹ für »Glieder«), wo in modernen Sprachen ein Singular steht (z.B. ›Leib‹, ›Körper‹).[25] Auf griechischen Gefäßen der geometischen Zeit kommt dieses Verständnis in der Darstellung des menschlichen Leibs als stark gegliederter Körper zum Ausdruck (vgl. Abb. 352). Nicht die Kompaktheit, Zentriertheit und Einheit des Organismus, wie in einer modernen Kinderzeichnung, sondern die Addition und das Nebeneinander seiner Teile bilden in der frühgriechischen Abbildung das Wesentliche des Organismus.

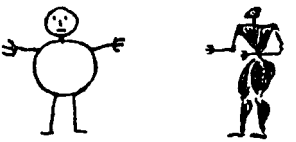


Abb. 352. Zwei unterschiedliche Konzipierungen des menschlichen Körpers: links eine Kinderzeichnung aus dem 20. Jahrhundert, in der die Mitte und Einheit des Körpers betont ist, rechts eine antike Darstellung aus der geometrischen Periode der griechischen Kunst, die die Gliederung des Körpers und Abhebung der Teile voneinander hervorhebt (aus Snell, B. (1946/55). Die Entdeckung des Geistes: 23).

Soziale Metaphorik

In der Antike ist es oft der Vergleich mit einem Staatswesen, der das Konzept des Lebewesens als organisiertes System erläutert. Ähnlich wie ein soziales System, das aus sich wechselseitig bedingenden Rollen und Prozessen besteht, kann auch ein Lebewesen, verstanden als Organismus, als eine gegliederte, aus interdependenten Teilen bestehende Einheit vorgestellt werden. Am bekanntesten ist in diesem Zusammenhang die Fabel des Menenius Agrippa, die von der Niederschlagung eines Plebejeraufstandes in Rom handelt und in das ausgehende 5. Jahrhundert datiert werden kann, aber besonders in der Überlieferung durch Livius populär wurde[26]. Der lebendige Organismus wird hier als Vorbild für den Staat empfohlen, weil sich in ihm die Gliedmaßen und inneren Organe wechselseitig wie Mittel und Zweck verhalten, insofern das eine dem anderen dient.

Weniger ausführlich, aber der Botschaft nach ähnlich beschreiben auch Platon[27] und Aristoteles[28] das Staatswesen als lebendigen Körper. Platon verwendet außer der Analogie von Organismus und Staat auch die zwischen Lebewesen und gelungener Rede, insofern diese »eine Mitte hat und Enden, die gegen einander [»ἀλλήλοις«] und gegen das Ganze [»ὅλῳ«] in einem schicklichen Verhältnis [»πρέποντα«] gearbeitet sind«[29]. Der Vergleich von Lebewesen und Staatswesen wird zu einem beliebten Topos antiker Literatur und findet sich u.a. bei Cicero, Seneca, Marc Aurel und Paulus.[30] Meist steht dabei der Modellcharakter des natürlichen Organismus für den staatlichen im Mittelpunkt. Das Verhältnis der gegenseitigen Unterstützung (die Synergie) der Organe in einem Organismus wird als Vorbild für das menschliche Miteinander empfohlen: »Sind wir doch zum Zusammenwirken geboren, wie die Füße, die Hände, die Augenbrauen, die Reihen der obern und untern Zähne« (Marc Aurel)[31].

Bei Aristoteles werden die systemtheoretisch-holistischen Komponenten in seiner Theorie der Lebewesen auch an einer Metapher deutlich, die er für die Arbeitsweise eines Lebewesens findet: Er vergleicht sie mit einer Stadt, in der es nicht eine zentrale Schaltstelle gibt, sondern lediglich ein Geflecht von miteinander in Beziehung stehenden Funktionsträgern: »Man hat aber anzunehmen, daß das Lebewesen gleichsam wie eine recht gut regierte Stadt eingerichtet ist. Denn auf der einen Seite bedarf man, wenn in der Stadt einmal die Ordnung hergestellt ist, in keiner Weise (mehr) eines besonderen Alleinherrschers, der bei jedem einzelnen Geschehnis zugegen sein muß, sondern jeder einzelne (Bürger) erfüllt seine Aufgaben, wie es angeordnet worden ist, und das eine geschieht nach dem anderen, entsprechend der Gepflogenheit; auf der anderen Seite geschieht in den Lebewesen genau dasselbe durch die Natur, und zwar dadurch, daß jeder einzelne (Teil), nachdem die Dinge so eingerichtet sind, von Natur aus imstande ist, seine Aufgabe zu erfüllen, so daß es nicht notwendig ist, daß in jedem einzelnen (Teil) Seele vorhanden ist, die übrigen Teile vielmehr, da sich die Seele im Zentrum des Körpers befindet, durch ihre natürliche Verbindung (mit ihr) leben und ihre (jeweilige) Aufgabe von Natur aus erfüllen«.[32] An anderer Stelle betrachtet Aristoteles die Analogie von der anderen Seite und erläutert ein Staatswesen durch den Vergleich mit einem Organismus.[33]

Lebewesen als dezentrierte Strukturen

Das Fehlen einer zentralen Instanz, auf die alle Funktionen bezogen sind, ist eine Konzeption des Lebewesens, die Aristoteles von Platon unterscheidet. In Platons Bild des Organismus gibt es eine Ausrichtung aller Funktionen auf eine einzige höchste Funktion, die er im Denken sieht. Aristoteles identifiziert im Gegensatz dazu verschiedene Seelenfunktionen, die er einander *nebenordnet* und durch ihren gegenseitigen Bezug zueinander charakterisiert (↑Funktion).[34] Ein Lebewesen ist für Aristoteles also in stärkerem Maße als für Platon eine dezentrierte Struktur. Er löst sich zwar nicht von der Seele als einem zentralen Prinzip der Einheit und Aktivität eines Lebewesens – durch die Betonung der Pluralität von Seelenteilen und der Interaktion von Teilen des Körpers verschiebt sich die Konzeption aber insgesamt von dem Bild einer zentralen Steuerung zu dem einer verteilten Kontrolle. Ansätze für die Vorstellung einer Wechselseitigkeit in der Beziehung der Teile eines Lebewesens zueinander zeigen sich in der Annahme von Kompensations- und Ausgleichsprinzipien. So heißt es an einer Stelle, dass in einem Organismus »die Natur für jedes Übermaß eine Abhilfe sucht durch Beigabe seines Gegensatzes, damit eins das Übergewicht des andern ausgleiche«.[35] Dieser holistische Gedanke der wechselseitigen Kontrolle der Teile im Organismus weist voraus auf die »Gesetze der Organisation«, wie sie zu Beginn des 19. Jahrhunderts von den vergleichenden Morphologen formuliert werden (↑Morphologie).[36]

In der nacharistotelischen antiken Auffassung wird den Lebewesen im Vergleich zu anderen Körpern eine besondere Form der Einheit zugeschrieben. Seit der mittleren Stoa werden drei verschiedene Arten von Körpern unterschieden: erstens zusammengesetzte Körper aus selbständigen Einheiten, wie Chöre oder Heere, zweitens Körper aus zusammengefügten Teilen, wie Schiffe oder Gebäude, und drittens Körper, die im eigentlichen Sinne eine Einheit (»unitas«) bilden und von einem einheitlichen Prinzip durchdrungen sind (z.B. einer Seele oder dem Pneuma), wie Pflanzen oder Tiere.[37] Die Anerkennung der letzten Form der Einheit, der Einheit eines Lebewesens, führt K. Reinhardt 1921 auf Poseidonios zu Beginn des ersten vorchristlichen Jahrhunderts zurück. Nach Reinhardt ist mit dieser lebendigen Einheit eine Ablehnung atomistischer Standpunkte verbunden; in der organischen Einheit komme die »Organismenhaftigkeit der Elemente« zum Ausdruck.[38] Die Elemente gelten demnach nicht mehr als das Primäre und eigentlich Seiende, sondern neben und über ihnen wird die eigenständige Seinsstufe der Lebewesen anerkannt: »der Gegensatz zur Atomistik, durch den der Begriff der Organismenhaftigkeit aktuell herausgestellt wird, steckt virtuell schon in der Dreiteilung der Körper«.[39]

Seit dem Spätmittelalter finden sich verstärkt Andeutungen einer Interpretation von Lebewesen als organisierte Systeme, deren Vermögen wesentlich auf der Interaktion der Teile beruhen. In Auseinandersetzung mit Aristoteles und in der Formulierung auf die späteren Organismuskonzepte vorausweisend beschreibt Marsilius von Padua den lebenden Körper 1324 als »zusammengesetzt aus bestimmten Teilen, die einander in einem festen Verhältnis zugeordnet sind und ihre Funktionen [opera] in wechselseitigem Austausch und in Beziehung auf das Ganze [mutuo communicantibus et ad totum] ausüben«.[40] Marsilius bezieht dies sowohl auf den lebenden Körper als auch auf die Gesellschaft.

Der gegliederte Aufbau eines Organismus wird bis in die Neuzeit aber wenig herausgearbeitet. Die Lebewesen gelten nicht selten als bloße »Klumpen« ohne innere Differenzierung.[41] Insbesondere dualistische Theorien, die das Körperlich-Materielle streng

von dem Seelischen unterscheiden, tragen zu einer Stabilisierung dieser Auffassung bei.

Mechanistische Organismustheorien

Es ist daher nicht verwunderlich, dass materialistische Ansätze einen erheblichen Anteil an der Entwicklung der frühen Organismusmodelle haben. Indem sie auf die Seele als ein zentrales Organisations- und Regulationsprinzip der Lebewesen verzichten, sind sie darauf angewiesen, die komplexen Lebensfunktionen aus der Interaktion der Teile zu begründen. Terminologisch manifestiert sich diese Veränderung in der verstärkten Verwendung von Begriffen aus dem Handwerk und der Baukunst zur Beschreibung und Analyse von Lebensprozessen. So gebraucht G. Bruno Ende des 16. Jahrhunderts Metaphern aus dem Bereich der Architektur, wenn er vom Körper eines Lebewesens spricht (»composizione d'uno animale«; »architettura«; »edificio«).[42] Eine der leitenden Metaphern wird daneben die der Uhr, die sich als Modell für Lebensvorgänge bereits 1266-73 bei Thomas von Aquin[43], 1632 bei R. Descartes[44] und 1689 bei J. Locke[45] findet (und als Modell für den Kosmos 1605 bei J. Kepler[46]).

Die einflussreichste Position zur mechanistischen Deutung der Lebensprozesse entwickelt in den 1630er Jahren bekanntermaßen R. Descartes. Er beschreibt den Organismus als eine Einheit der Wechselwirkung seiner Teile. Es ist nach Descartes die besondere Anordnung der Organe, auf der die Lebensfunktionen beruhen (»ses fonctions suivent toutes naturellement, en cette machine, de la seule disposition de ses organes«).[47] Daher sei es »in keiner Weise erforderlich, hier für diese (die Maschine) eine vegetative oder sensitive Seele oder ein anderes Bewegungs- und Lebensprinzip anzunehmen als ihr Blut und ihre Spiritus [esprits], die durch die Hitze des Feuers bewegt werden, das dauernd in ihrem Herzen brennt und das keine andere Natur besitzt als alle Feuer, die sich in unbeseelten Körpern befinden [qui n'est point d'autre nature que tous les feux qui sont dans les corps inanimez]«.[48] Ausdrücklich betont Descartes an anderer Stelle die Einheit und Korrelation der Teile in einem lebenden Körper, die dessen Funktionen ermöglichen: »il est un, & en quelques façon indivisible, à raison de la disposition de ses organes, qui se raportent tellement tous l'un à l'autre, que lors que quelcun d'eux est osté, cela rend tout le corps defectueux«[49].

In seinem Maschinenmodell des Lebens (s.u.: *Mechanismus*) hat Descartes primär eine Erklärung der Bewegung von Organismen im Auge. Er schließt sich in der Fokussierung der Problemstellung also an die antike Tradition an. Entgegen der antiken Tradition versucht er aber, die Selbstbewegung von Lebewesen nicht als Resultat der Wirkung einer Seele, sondern als Ergebnis rein mechanischer Kräfte zu interpretieren.[50] Er gewinnt seine Argumente dabei wesentlich aus dem Bezug auf die damalige Handwerkskunst, deren technische Apparate wie Uhren, Mühlen oder Springbrunnen als realistische Modelle für die Selbstbewegung von Tieren verstanden werden konnten. Der Organismus erscheint so als eine komplizierte Hydromechanik aus Quellen, Rohren, Poren, Stützbalken, Federn und Flaschenzügen. In dem bevorzugten Modell, der Uhr, ist es die spezifische *Anordnung* der Teile, die ihre wechselseitige Wirkung aufeinander zu einem Gefüge macht, das auf ein Ziel hin, das Anzeigen der Zeit, organisiert ist. Vor allem die durch Wechselwirkung von Teilen eines Ganzen hervorgerufene geordnete Bewegung scheint es zu sein, die die Uhr zu einem eingängigen Modell für die Bewegung von Organismen macht.

Dabei wird die Metapher der Uhr anfangs durchaus nicht als abwertend verstanden. Im 17. Jahrhundert erscheint die Uhr vielmehr als ein Modell für die Rationalität der Welt und wird nicht als Paradigma eines toten Dings verstanden.[51] Über das Modell der Uhr können zentrale Merkmale der Lebewesen analysiert und erklärt werden, wie z.B. das zentrale Problem der ↑Selbstbewegung.[52] Im 17. Jahrhundert entwickeln sich organisationstheoretische Modelle also gerade im Rahmen mechanistischer Ansätze; die Entgegensetzung von Organismus und Mechanismus ist dagegen erst eine Entwicklung des 18. Jahrhunderts.

Abgesehen davon, dass Descartes ausdrücklich auf eine Seele als Bewegungsursache (bei Tieren) verzichtet, ist seine Erklärung der Bewegung noch stark an den antiken Vorstellungen von Aristoteles und Galen orientiert. Denn nach der Ansicht Descartes' gibt es im lebenden Körper (des Menschen) ein zentrales – und insofern der Seele analoges – Organ, das die Bewegungen auslöst und koordiniert. Descartes schreibt der Zirbeldrüse diese Funktion zu (morphologisch ist sie dadurch ausgezeichnet, dass sie der einzige unpaarige Teil des Gehirns ist). Über sie werden nach Descartes kleine flüssige oder gasförmige materielle Körper, die so genannten *Lebensgeister* (»esprits animaux«), die, von den Sinnesorganen angeregt, über das Blut aus dem Körper in das Gehirn kommen, so im Gehirn verteilt, dass es zur Auslösung von Bewegungen kommt. Als Vermittler zwischen dem Gehirn als dem Ort der Auslösung bewusster Bewegungen und den Muskeln sieht Descartes die Nerven, die er sich als kleine Röhrchen vorstellt, in denen die Le-

bensgeister transportiert werden. Weil das Gehirn die zentrale Schaltstelle abgibt, lehnt Descartes konsequent die gehirnunabhängige Eigenbewegung von Organen, wie z.B. dem Herzen ab. Er hält an dieser Lehre fest, auch nachdem W. Harvey 1628 in seiner Beschreibung des Blutkreislaufes eine autonome Bewegungsfähigkeit des Herzen nachweist.[53]

Harveys Entdeckung ist für die weitere Entwicklung insofern von entscheidender Bedeutung, als mit ihr das strikt hierarchische Modell des Organismus, das auf der Vorstellung von einem Koordinationszentrum aller Bewegungen aufbaut, außer Kraft gesetzt wird. Mit Harveys Entdeckung des unabhängig vom Gehirn arbeitenden Systems des Blutkreislaufs ist ein entscheidender Schritt getan, der den Organismus nicht mehr durch den Bezug auf ein zentrales Organ verstehen lässt, sondern ihn vielmehr in ein Geflecht von miteinander verbundenen und funktional aufeinander bezogenen, aber trotzdem weitgehend autonom arbeitenden Untersystemen auflöst. Descartes vollzieht diesen Schritt jedoch nicht mit und beharrt auf einer zentralen Schaltstelle, die, als mechanisches Bauelement gedacht, an die Stelle der Seele tritt.

Im 17. Jahrhundert ist das Maschinenmodell der Lebewesen also nicht dem Organismusbild entgegengesetzt, sondern dient im Gegenteil nicht selten dazu, organismische Gedanken auszudrücken. Besonders deutlich wird dies bei K. Digby, der 1644 die Lebewesen (»living creatures«) ausdrücklich mit Maschinen (»engines«) vergleicht – diesen Vergleich wählt er aber, um gerade die Einheit des Heterogenen in einem Lebewesen zu formulieren: In den Lebewesen bestehe ebenso wie in Maschinen eine Verschiedenheit der Teile (»notable difference of partes«) und eine Unterordnung des einen Teils unter einen anderen (»subordinatió of one of them unto an other«). Digby spricht explizit von der ›Harmonie‹ und ›Vielfalt in einem Ding‹, die nach der Trennung der Teile zerstört wird (»this variety should be in one thing; whose unity and being what it is, should depend of the harmony of the severall differing partes, and should be destroyed by their seperation«). Ausdrücklich formuliert Digby auch das Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit der Teile als eine Abhängigkeit, die die Einheit des Lebewesens begründet; er spricht von einer strengen *Korrespondenz* (»correspondence«) der Teile (»the one [part] not being able to subsist without the other, from whom he deriveth what is needefull for him; and again being so usefull unto that other and having its action and motion so fitting and necessary for it, as without it that other can not be«).[54] Als unmittelbarer Vergleich für die Wirkungsweise der Teile in einem Tier und in einer Pflanze dienen Digby zwei Maschinen, die er auf einer Reise in Spanien gesehen hat. Bei der Maschine, die Digby an die Arbeitsweise eines Tierkörpers erinnert, handelt es sich um eine Münzprägemaschine in Segovia. Bei dieser Maschine würde wie bei einem Lebewesen das Ergebnis des Ganzen durch die geordnete Zusammenarbeit der Teile entstehen (»every one [part], requireth to be directed and putt on in its motion by an other; and they must all of them (though of very different natures and kinds of motion) conspire together to effect any thing that may be, for the use and service of the whole«).[55] Der Maschinenvergleich ermöglicht es Digby also gerade, ein Lebewesen als eine harmonische Einheit aus Teilen, die zu einem gemeinsamen Ziel zusammenwirken (»conspire«), zu beschreiben – ohne dass er ein steuerndes Zentrum annehmen muss. Durch die Interaktion der Teile folgen Maschine wie Organismus vielmehr einer Steuerung durch verteilte Kontrolle.

Die Euphorie in Bezug auf die Erklärungsmächtigkeit einer durch geschickte Anordnung bewirkten Organisation von Teilen in einem Ganzen wird nur durch ein Problem getrübt: Es bleibt ungeklärt, wie die Anordnung der Teile zu Stande gekommen ist, solange nicht ein menschlicher oder ihm analoger Designer angenommen wird.

In der sich in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts polemisch zuspitzenden Debatte zwischen den Mechanisten und Vitalisten ist die Argumentationslage insofern komplex, als die Mechanisten mit einem externen Designer argumentieren, die Vitalisten dagegen insofern ein stärker naturalistisches Programm verfolgen, als sie die besonderen Organisationskräfte in die lebenden Wesen selbst verlegen (allerdings werden die internen Formkräfte auch hier als abhängig von einem alles umfassenden Gott gedacht). Ausdrücklich zielt z.B. H. More 1659 darauf, das belebende Prinzip nicht von der Materie zu trennen, sondern es in ihr selbst zu verankern. More nimmt daher eine *plastische Kraft* (»Plastical Power«) an, die die vorbereitete Materie zu Leben organisiert (»organizing duly-prepared Matter into life«) (↑Organisation).[56] In ähnlicher Weise postuliert Mores Cambridger Kollege R. Cudworth eine *plastische Natur* (»plastic nature«), die zunächst als ein allgemeines Prinzip der Natur angenommen wird, sich in der Folge aber immer mehr zu einer Pluralität von *plastischen Naturen*, die Lebewesen als einzelnen Naturkörpern eigen sind, konkretisiert.[57] J.B. van Helmont bringt zur gleichen Zeit die Vorstellung des Organismus als eines harmonischen Systems aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen gegen eine rein mechanische Betrachtung der Lebewesen, wie sie in den Schriften

Descartes' propagiert wird, in Stellung.[58] Die ↑Regulation der organischen Prozesse erfolgt nach van Helmont durch eine zentrale interne Kraft der Lebewesen, den *Archeus*.[59] In ähnlicher Weise argumentiert am Ende des 17. Jahrhunderts auch der Vitalist G.E. Stahl – und führt im Rahmen dieser Argumentation den Terminus ›Organismus‹ ein (s.u.).

		ontologische Eigenständigkeit (Ablehnung eines universalen ontologischen Mechanizismus)	
		ja	nein
methodologische Eigenständigkeit (Ablehnung eines universalen explanativen Mechanizismus)	ja	*Aristoteles* Hylemorphismus	*Kant* methodologische Autonomie mechanische Konstitution
	nein	*Mechanovitalisten des späten 17. Jh., z.B. Borelli, Régis* vitalistische Konstitution mechanische Erklärungen	*Descartes* Tiere und Pflanzen als Maschinen

Tab. 215. Kreuzklassifikation von Standpunkten zur ontologischen und methodologischen Eigenständigkeit von Lebewesen.

Allmählich tritt seit Mitte des 17. Jahrhunderts das Konzept des Organismus an die Stelle, die bis dahin von der Vorstellung einer Seele eingenommen wird.[60] Nicht mehr der unanalysierte, aus der Antike übernommene Begriff der Seele wird für die spezifisch organischen Vermögen verantwortlich gemacht, sondern die wechselseitige Wirkung von Teilen innerhalb eines geordneten Ganzen. Ausdrücklich spricht der Botaniker J. Jungius Mitte des 17. Jahrhunderts den Pflanzen eine Seele ab, weil ihre Lebensleistung sich allein aus Anordnung und Bau der Teile erklären ließen (»vero organisatio sola sufficiat«).[61]

Bemerkenswert ist aber auch, dass viele der Forscher der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts, die Organismen untersuchen, keine reine Mechanisten in direkter Nachfolge Descartes' sind, sondern dem mechanistischen Programm nur hinsichtlich ihrer Untersuchungsmethoden und Erklärungsstrategien folgen, in ontologischer Hinsicht aber weiterhin von einer besonderen Stellung der Organismen ausgehen, indem sie ihnen eine besondere substanzielle Form im Sinne Aristoteles', eine »plastische Natur« oder einfach weiterhin eine Seele zuschreiben (vgl. Tab. 215; ↑Leben).[62]

»Organische« und »organisierte Körper«

Zur terminologischen Bezeichnung von Organismen erscheint seit der Antike der Ausdruck ***organischer Körper*** (»corpus organicum«). Er findet sich bereits im 4. Jahrhundert bei Chalcidius, und zwar in der Wiedergabe einer aristotelischen Auffassung (»Anima est prima perfectio corporis naturalis organici possibilitate vitam habentis«[63]; bei Aristoteles: »σώματος φυσικον ὀργανικον«[64]). In griechischen Schriften erscheint die Formulierung ›organischer Körper‹ (»σῶμα ὀργανικὸν«) um die Zeitenwende (bei Philon von Alexandria).[65] Zu einem festen Terminus entwickelt sich ›organischer Körper‹ (»corpus organicum«) in der Scholastik; er wird u.a. von Thomas von Aquin verwendet (wiederum in der Wiedergabe von Aristoteles: »dicitur corpus organicum, quod habet diversitatem organorum«[66]).

Thomas von Aquin gebraucht vereinzelt auch bereits die Formulierung ***organisierter Körper*** (»corpus organizatum«), die er weitgehend synonym mit ›organischer Körper‹ verwendet (»Est autem propria materia animae corpus organizatum: est enim anima entelechia corporis organici physici potentia vitam habentis«).[67] Bis ins 17. Jahrhundert wird der Ausdruck aber wenig verwendet. Er erscheint Ende des 16. Jahrhunderts vereinzelt bei dem spanischen Spätscholastiker F. Suárez (»ut, organizato tali corpore, Deus in illo talem animam creet«).[68]

Bei Suárez und auch im gesamten 17. Jahrhundert wird ein organisierter Körper noch nicht mit einem Lebewesen gleichgesetzt. Das Organisiertsein geht vielmehr der Beseelung sachlich und zeitlich voraus: Erst nach Bildung der Organisation kann ein Körper eine Beseelung, also das Leben, erhalten (Suárez ist der Ansicht, »daß Gott, wenn ein so beschaffener Körper organisiert ist, in ihm eine so beschaffene Seele erschafft«[69]).

Um die Mitte des 17. Jahrhunderts etabliert sich der Ausdruck ›organisierter Körper‹ im wissenschaftlichen Sprachgebrauch (More 1642: »Here dare I not define't, th'Entelechy/ of organized bodies. For this life,/ This centrall life, which men take souls to be,/ Is not among the beings relative«[70]; Boyle 1666-67: »Organiz'd Bodies«[71]; Anonymus 1670: »the Soul of man is something else, than the Organized Body in due motion«[72]; Leibniz 1687: »creatures [...] organisées«[73], Locke 1789: »organiz'd bodies, which are propagated by Seed«[74]). Bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts bezeichnet ›organisierter Körper‹ auch

anorganische strukturierte Gebilde wie z.B. Salze. Bevor sich der Ausdruck ›Organismus‹ Anfang des 19. Jahrhunderts allgemein durchsetzt, bildet im 18. Jahrhundert ›organisierter Körper‹ die geläufige wissenschaftliche Bezeichnung für ein Lebewesen – angefangen mit der nicht-terminologischen Verwendung bei S. Clarke (1706-08: »organized Body of a chicken«[75]) und L. Bourguet (1729: »corps organisé«[76]).

Gassendi: Seele als Organisation

Die Transformation von der Beseelung zur ↑Organisation als Leitkonzept zum Verständnis des lebendigen Körpers vollzieht sich im 17. Jahrhundert nicht immer unter expliziter Verwendung der Organisationsbegrifflichkeit. So zielt auch P. Gassendi in diese Richtung, wenn er im Anschluss an den epikureischen Atomismus der Antike die Seele der Tiere – die *anima* oder Empfindungsseele im Gegensatz zum *animus* oder der Vernunftseele des Menschen – als Prinzip ihrer Organisation versteht.[77] 1658 bestimmt Gassendi die Seele der Tiere als Prinzip ihrer Wärme und Aktivitäten (»in animali agendi principium«). Die Seele wird dabei als eine materielle Entität verstanden, die über den Körper der Lebewesen verteilt ist und die besondere Anordnung und Symmetrie zwischen den Teilen bedingt (»videri ergo […] esse Animam substantiam quandam tenuissimam, ac veluti florem materiæ, cum speciali dispositione, habitudineve, & symmetria partium intra ipsam massam crassiorum corporis degentium«).[78] Die Seele ist also unmittelbar an die körperliche Struktur der Lebewesen gebunden und wird als allgemeines Lebensprinzip bestimmt (»Anima nihil esse aliud, quàm accensa quædam intra animalis corpus flammula, quæ sit vegetationis, sensus, aliarúmque omnium vitalium actionum principium«).[79] Sie wird in der Fortpflanzung von einem Tier zu seinen Nachkommen weitergegeben. Im Gegensatz zu Descartes verzichtet Gassendi also nicht auf das Konzept der Seele für die Beschreibung der Tiere; er hat aber ein vollständig materialistisch-organisationstheoretisches Verständnis von ihr.

Stahl: Organismus als Lebensprinzip

Vom späten Mittelalter bis in die Frühe Neuzeit wird der Ausdruck ›Organismus‹ offenbar überhaupt nicht verwendet. Erst am Ende des 17. Jahrhunderts taucht er vereinzelt wieder auf, und zwar im Kontext medizinischer und biologischer Gelehrtendiskurse. Der erste, der das Wort in diesem Zusammenhang verwendet, ist der Hallenser Arzt G.E. Stahl, beginnend mit einigen Schriften aus dem Jahr 1684, so in einer Dissertation zu den Krankheiten innerer Organe (»De officio, & sine organico Intestinorum, seu Organismi eorum Formali«[80]) und einer anderen zur Physiologie von Blut und Samen (»super sanguinis in sui multiplicatione organismum stabilito«[81]). Stahl verwendet den Begriff des Organismus für die zweckmäßige Ordnung eines lebendigen Körpers. Er nennt diese Ordnung einen »formalen Organismus«. Der Organismus ist für Stahl damit ein Prinzip der Ordnung von materiellen Körpern – er wird aber nicht als Gattungsname für diese Körper selbst verwendet; diese bezeichnet Stahl der Tradition gemäß als ›organische Körper‹ (»corpora organica«).[82] In späteren Schriften gebraucht Stahl den Ausdruck ›Organismus‹ häufiger und nimmt eine systematische Abgrenzung von ›Organismus‹ und ›Mechanismus‹ vor, wobei der Organismus als das für die Lebewesen kennzeichnende Ordnungsprinzip bestimmt wird.[83]

Das Verhältnis der Teile in einem Körper als Organismus bestimmt Stahl als eine Anpassung der Formen (»aptatio configurationis«) und ein dynamisches Zusammenwirken des einen Teils mit den anderen (»cum aliis partibus cohaerens, conspirans, atque communicans«).[84] Die Teile in einem Organismus würden wechselseitig und gemeinsam (»mutua et socia«) zusammenhängen.[85] Quelle der Kraft im Körper sei eine organische oder vielmehr organisierende Kraft (»energiam simpliciter organicam (seu potius organizantem)«), die den Körper als ein Instrument benutze.[86] Also nicht nur der Körper, sondern auch die steuernde Kraft, d.h. die Seele, bildet für Stahl eine organische Einheit. Die komplexen Vermögen des Ganzen würden sich aus einem Zusammenspiel vitaler Akte (»actuum vitalium talis concursus«) ergeben.[87] Wie die Lenkung des materiellen Körpers durch die immaterielle Seele aber genau erfolgen kann, hält Stahl für eine Frage, die unlösbar (»insolubilis«) ist.[88]

Für Stahl ist ein Organismus eine auf einen Endzweck ausgerichtete Einrichtung. Nicht nur die natürlichen Lebewesen, auch die vom Menschen konstruierten Apparate bezeichnet er als Organismen. Stahl räumt ein, dass auch im lebenden Körper viele Erscheinungen auf einer mechanischen Bewegung beruhen. Den mechanischen Körpern fehle aber eine innere Ordnung und Ausrichtung der Teile auf ein gemeinsames Ziel (»destinatio«, »ordo«, »applicatio« und »directio«).[89] Diese Ordnung schreibt Stahl einem inneren Prinzip des Organismus zu, von dem er sagt, dass es die Bewegungen »dirigierte, disponierte, regierte und steuerte«.[90] Als den Endzweck der Bewegungen eines Organismus gibt Stahl die Erhaltung des Körpers an.[91]

Die Einführung des Organismusbegriffs durch Stahl ist für den Ansatz seiner Physiologie bezeichnend, insofern Stahl den lebendigen Körper als eine Einheit der Interaktion von Teilen beschreibt – und sich damit von einer Tradition löst, die einzelnen Elementen des Körpers eine für die Lebendigkeit des Ganzen zentrale Stelle zuschreibt.[92] Auch die Seele, die der vermeintliche Vitalist Stahl als Prinzip der Lebendigkeit annimmt, ist nicht als ein zur Materie hinzukommender isolierbarer Faktor zu verstehen, sondern als ein dem Körper der Lebewesen inhärentes Moment. Mittels der Beseelung werden die Körper der Lebewesen von einer passiven Materie zu integrierten und aktiven Organismen. Stahls Ablehnung eines Körper-Seele-Dualismus und seine Betonung der Einheit von beiden ist auf seine Rezeption der deutschen mystisch-spiritualischen Tradition zurückgeführt worden.[93]

Leibniz: Organismus als Ordnung

Auch G.W. Leibniz verwendet den Ausdruck ›Organismus‹ (auf Französisch und Latein) in einem physiologischen Sinne, aber ebenso wie anfangs Stahl noch nicht in Form eines konstanten Begriffs.[94] Einige Stücke, in denen bei Leibniz das Wort auftaucht, sind nicht datiert[95], der erste datierte Nachweis stammt aus einem Brief aus dem Jahr 1687 (»la machine ou l'organisme c'est à dire l'ordre leur est comme essentiel jusque dans les moindres parties«)[96]. Meist gebraucht Leibniz den Begriff des Organismus allgemein im Sinne von »Ordnung«. In einem Brief an Lady Masham, die Tochter des Cambridger Neuplatonikers R. Cudworth, aus dem Jahr 1704 beschreibt er den »Organismus« als die Ordnung und das Kunstwerk, die etwas Wesentliches der Materie seien, so wie sie von Gott eingerichtet wurde (»l'Organisme, c'est à dire l'ordre et l'artifice est quelque chose d'essential à la matière produite et arrangée par la sagesse souveraine«[97]). Auch leblose Gegenstände können nach Leibniz also offenbar Organismen sein, oder besser: einen Organismus haben, insofern sie eine Ordnung aufweisen. Später wiederholt Leibniz diese Bestimmung: Ein »lebender Organismus« ist für ihn ein »göttlicherer Mechanismus« (als ein Artefakt), der sich bis in seine unendlich kleinen Teile erstreckt (»Et nihil aliud organismus viventium est quam divinior mechanismus in infinitum subtilitate procedens«).[98] Das Wesen des Organismus besteht nach Leibniz demnach in der (durch Gott erzeugten) hierarchischen Ordnung der Teile eines Körpers. Im Unterschied zu den bloß oberflächlich geformten Körpern, wie den künstlichen Maschinen des Menschen, seien auch die kleinsten Teile des natürlichen Organismus wiederum gestaltete Maschinen.[99] An anderer Stelle heißt es, dass die organischen Teile eines Organismus selbst wieder organisiert seien und also quasi als kleine Organismen verstanden werden könnten (»corps organiques enveloppés les uns dans les autres«).[100] Eine ähnliche Ansicht hat später G.L.L. Buffon: Er bezeichnet sowohl den Organismus – zusammengesetzt aus organischen Molekülen – als auch eine Gemeinschaft von Organismen (z.B. einen Bienenstaat) als eine zusammengesetzte Einheit (»assemblage«).[101] Für Leibniz sind Organismen aber ausdrücklich Mechanismen, in denen alles nach natürlichen Gesetzen verläuft. Leibniz spezifiziert Organismen also nicht über besondere Lebenskräfte, sondern allein über ihre unendliche Komplexität und hierarchische Ordnung. Ausdrücklich setzt er sich von dem Postulat einer besonderen »plastischen Natur« der Organismen durch R. Cudworth und H. More ab (»je n'ay pas besoin de recourir avec M. Cudworth à certaines *Natures Plastiques* immaterielles«[102]). ›Organismus‹ ist für Leibniz daher kein Begriff mit metaphysischem Anspruch, sondern allein ein Konzept zur Bezeichnung komplexer natürlicher Körper[103]; ein mikrophysikalisches, nicht ein metaphysisches Konzept[104]. Rätselhaft sei nicht die besondere Formation von Organismen, sondern allein ihre Entstehung: »quant à la formation des plantes et des animaux, il n'y a rien qui tienne du miracle, excepté le commencement des ces choses. L'organisme des animaux est un mechanisme qui suppose une préformation divine: ce qui en suit, est purement naturel, et tout à fait mechanique«.[105]

Die Ausdrücke ›Organismus‹ und ›Organisation‹ verwendet Leibniz als weitgehend äquivalent und tauscht sie in einigen Texten (z.B. den zwei Versionen des Briefs an Arnauld) direkt gegeneinander aus.[106] ›Organismus‹ ist daher für Leibniz nicht die Bezeichnung für einen einzelnen konkreten Naturkörper oder der generische Name für einen Typ von Körpern, sondern eine abstrakte Ordnungsform der Materie: In diesem Sinne schreibt er, die Teile der Welt seien von *einem* Organismus erfüllt (»pleines d'organisme«[107]), und nicht von Organismen im Plural. – Weil sich Leibniz auch die Teile des Organismus als organisiert vorstellt, gibt es in seiner Konzeption keinen Tod des Organismus; der Tod stellt allein eine Auflösung des Organismus in seine Elementarorganismen dar (↑Tod).

Über die Frage der Unterscheidung von Organischem und Anorganischem entfaltet sich eine Kontroverse zwischen Leibniz und Stahl. Stahl argumentiert dabei für eine Trennung der beiden Bereiche, insofern anorganische Körper nach seiner Meinung

aus Zufälligkeit entstehen, organische aber aus einer zweckgerichteten Notwendigkeit; Leibniz entwickelt dagegen sein Verständnis der organischen Körper aus mechanistischen Prinzipien und sieht sie selbst als komplexe Gefüge von Mechanismen.[108]

Grew: Organismus als Disposition zum Leben

Die frühen Verwendungen des Ausdrucks ›Organismus‹ verlaufen nicht – ebenso wenig wie die Verwendungen von ›Organisation‹ – parallel zur Kennzeichnung von etwas als ›Lebewesen‹: N. Grew versteht unter einem ›Organismus‹ 1701 eine »natürliche Struktur« einer Masse von Fasern, die nicht mit Leben ausgestattet ist (»Endowed with Life«).[109] Der organisierte Körper für sich lebt nach Grew noch nicht (»Body cannot be Vital«).[110] Die besondere Disposition des Körpers macht lediglich den Eingriff eines Lebensprinzips (»Vital Principle«) möglich, die den »Organismus eines Körpers« zu einem Lebewesen formt und als Grund hinter den organischen Aktivitäten und Transformationen steht.[111] Neben dem Organismus eines Körpers als Ganzem (»Organism of a Body«[112]) nennt Grew auch die gegliederten Organe dieses Körpers einen Organismus (z.B. »Organism of the Eye«[113] oder »Organism of every part of the Brain«[114]). Bei Grew ist der Organismus also noch nicht die Entität, der eigentlich Leben zukommt, sondern nur die körperliche Seite der materiellen Ordnung eines Lebewesens. Zu einem Lebewesen wird diese körperliche Ordnung in der Konzeption Grews erst durch ein hinzutretendes »vitales Prinzip«. In dieser dualistischen Auffassung des Lebewesens ist Grew stark von den Cambridger Platonisten H. More und R. Cudworth beeinflusst (↑Organisation).[115]

Vereinzelter Gebrauch im 18. Jahrhundert

Zu einem regelmäßig verwendeten Terminus entwickelt sich der Ausdruck ›Organismus‹ im gesamten 18. Jahrhundert noch nicht. Er wird bis zur Jahrhundertmitte nur sehr vereinzelt gebraucht, z.B. 1729 von L. Bourguet und 1749 C. von Linné[116], und steht meist für eine Ordnungsform der Materie, die für die Lebewesen kennzeichnend ist.

Im Werk des englischen Botanikers J. Evelyn erscheint das Wort ›Organismus‹ noch nicht in der ersten Auflage von 1664 seines Buchs ›Sylva‹ über Waldbäume, die lange Zeit als erster Nachweis des Wortes galt, sondern erst (im Plural) in der erweiterten vierten Auflage aus dem Jahr 1706: »so astonishing and wonderful is the Organisms, Parts and Functions of Plants and Trees, that some have […] attributed Animal Life to them, and that they were living creatures«[117]. Das Konzept des Organismus steht bei Evelyn im Kontext einer präformistischen Vorstellung von der Entwicklung der Pflanzen: Das Wort bezeichnet eine spezifische Ordnung (»perfect order«), die in den Samen (»grains«) enthalten ist und aus der ein Baum hervorgeht (»brings forth«).[118] Insgesamt hält der für die Entwicklungsbiologie zentrale Streit des 18. Jahrhunderts über die Bildung der organischen Formen durch bloße Entfaltung eines im Keim bereits Angelegten (*Präformation*) oder durch sukzessive tatsächliche Neubildung von Strukturen (*Epigenese*) (↑Entwicklung) auch Implikationen für den Organismusbegriff. Denn in der Präformationsvorstellung wird die Einheit des Organismus betont, in der Epigenese dagegen wird er eher als eine Summe von Merkmalen entworfen, als ein *Eigenschaftsaggregat* (↑Form).[119]

Im 18. Jahrhundert bildet sich der Organismusbegriff im Zuge der Ausdifferenzierung der Naturwissenschaften und der Emanzipation einer Wissenschaft des Lebendigen, die sich seit Ende des Jahrhunderts ↑›Biologie‹ nennt. Ein wichtiger Faktor im Verständnis der Lebewesen als Organismen sind die Fortschritte der Mikroskopiertechnik, die den hochstrukturierten Feinbau der Lebewesen offenbaren. Mit den mikroskopisch gewonnenen Erkenntnissen zur inneren Differenzierung der Organismen ergibt sich die besondere Bestimmungsaufgabe, einen organischen Körper als eine Einheit zu sehen, die doch aus vielen, gegeneinander beweglichen und aufeinander funktional bezogenen Teilen besteht. Das Wort ›Organismus‹ löst dabei die ältere Terminologie von Maschine und Mechanismus ab. Im 17. Jahrhundert sind diese Konzepte noch nicht einander entgegengesetzt, sondern methodisch aufeinander bezogen: Die mechanischen Wirkungen der Teile erklären die Phänomene des Lebens eines Organismus. Die Vorstellungen Descartes' und LaMettries, aber auch von Leibniz zielen auf eine einheitliche Wissenschaft des Mechanischen, die Belebtes und Unbelebtes gleichermaßen umfasst. Die methodische Differenzierung dieser zwei Bereiche vollzieht sich erst im Laufe des 18. Jahrhunderts.

Mit der Kennzeichnung der Lebewesen als ›Organismen‹ ergibt sich auch die Notwendigkeit, die nicht-lebendigen Körper der Natur terminologisch neu zu benennen. Als Gegenbegriff zum Konzept der organisierten Wesen etabliert sich im Französischen die Rede von den *rohen Körpern* (»corps bruts«). So unterscheidet G.L.L. Buffon 1749 klar zwischen einer organisierten Materie (»matière organisée«) auf der einen Seite – dieser entspricht in der Terminologie Buffons die lebende Materie (»matière vivante«)[120] – und der rohen Materie (»matière brute«) (der Mineralien) auf der anderen Seite, die ohne Organi-

sation (»sans organisation«) bestehe (↑Organisation: Tab. 213).[121] In analoger Weise differenziert C. de Bonnet 1764 zwischen den *rohen oder unorganisierten Wesen* (»êtres bruts ou in-organisés«) und den *organisierten Wesen* (»êtres organisés«).[122] Letztere teilt er weiter in die drei Gruppen der unbeseelten, beseelten und vernünftigen, entsprechend den drei »Reichen« von Pflanzen, Tieren und Menschen.

Französische Biologen des 19. Jahrhunderts, so z.B. J.B. de Lamarck schließen sich dieser Terminologie an. Die Bezeichnungen für Lebendiges haben sich damit insgesamt verschoben, weil das Adjektiv ›brutus‹ (lat. »schwer(fällig), stumpfsinnig«) seit der Antike primär auf die Tiere im Gegensatz zu den Menschen bezogen wird (↑Tier).[123] Im Französischen ist ›brut‹ in der Verbindung mit Tieren seit dem 13. Jahrhundert belegt. Descartes bezeichnet die Tiere wiederholt als ›brutum‹ – wohl auch, um ihnen den Titel des Beseelten, des *animal*, nicht zuzugestehen. Vom 17. bis zum 18. Jahrhundert, von Descartes zu Buffon, erfolgt also eine Verschiebung des Rohen von den Tieren und Pflanzen zum Leblosen, und damit eine Ausgliederung des Rohen und Stumpfsinnigen aus dem Bereich des Lebendigen.

Der erste Nachweis im Deutschen für das Wort ›Organismus‹ stammt aus dem Jahr 1739 und erfolgt damit ein halbes Jahrhundert später als die erste Verwendung im Lateinischen, Französischen und Englischen (»Wird doch auch der Organismus vom Menschen an bis aufs verächtlichste und kleinste Gewürme, und von den Zoophytis bis auf die geringsten Pflantzen immer einfacher«).[124] Als ein Grund für die späte Einführung im Deutschen kann der starke Einfluss der Wolffschen Philosophie in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts und die Ablehnung der Stahlschen Organismuskonzeption durch Wolff gesehen werden. In dem noch unter starkem Einfluss der Philosophie Christian Wolffs geschriebenen Wörterbuch von J.H. Zedler wird ein Organismus definiert als »die Einrichtung der Theile eines organischen Cörpers« (vgl. Tab. 216).[125] Jeder Organismus sei auch ein Mechanismus, weil dieser im Allgemeinen die Einrichtung der Teile eines beliebigen Körpers (also auch eines nicht-organischen) betreffe. Organismen sind nach dem Zedler also besondere Formen von Mechanismen; unterschieden wird (im Anschluss an L. Bourguets »mécanisme organique«[126]) ein organischer Mechanismus (»Organicus Mechanismus«) von einem nicht-organischen Mechanismus (»Non-Organicus Mechanismus«). Damit wird das cartesianische Programm der Erklärung organischer Funktionen mittels mechanischer Modelle betont. Wortgeschichtlich ist für das Deutsche entweder eine Entlehnung aus dem Französischen oder eine direkte Übernahme aus dem Lateinischen denkbar (z.B. von Leibniz oder Stahl).[127] Mit der Aufgabe des Lateinischen als Sprache der Gelehrten in der Mitte des 18. Jahrhunderts entstand für das Deutsche und für das Französische etwa gleichzeitig die Aufgabe, eine Entsprechung für das lateinische ›corpus organicum‹ bzw. ›organismus‹ zu finden.

Organisation und Lebendigkeit

Verbreitet ist nach Leibniz die Auffassung von Materie als immer schon in sich organisiert. Diese Auffassung findet ihren Ausdruck in den Darstellungen L. Bourguets aus dem Jahr 1729, in der er insbesondere regelmäßig geformte Kristalle als organisierte Körper beschreibt. ↑›Organisation‹ ist hier ein Konzept, das die gesamte Natur charakterisiert und damit nicht im Sinne einer scharfen Abgrenzung von belebter und lebloser Materie fungieren kann. Nicht nur die Lebewesen, sondern selbst ihre Teile ebenso wie alle anderen Naturkörper sind nach Bourguet organisiert: »tout est organisé dans la matiere«.[128] Auch die Seele ist für Bourguet organisiert; sie bildet außerdem den zentralen Bezugspunkt aller Lebensprozesse: Nur durch ihren Bezug zur Seele würden die Lebensprozesse zu einer Einheit, ebenso wie eine Armee nur durch die Befehle eines Generals erst zu einer Einheit würde.[129] Obwohl ›Organisation‹ bei Bourguet also ein universales Prinzip ist, erscheint die Organisation der Lebewesen doch nicht als eine Selbstorganisation, sondern als eine Fremdorganisation, die ihren Ursprung nicht in der körperlichen Ordnung selbst, sondern in der Seele hat.

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts ändert sich die wissenschaftliche Beschäftigung mit den Lebewesen grundlegend. Diese Änderung betrifft an zentraler Stelle die Konzipierung von Lebewesen als organisierte und dynamische Systeme. Nicht mehr die beschreibenden Disziplinen der Biologie, etwa die *Morphologie*, *Anatomie* oder *Systematik*, sondern *physiologische* Untersuchungen, die Organismen als besondere kausale Systeme konzipieren, rücken in den Mittelpunkt der Beschäftigung mit den Lebewesen. Organismen werden nicht mehr verstanden als Ergebnis einer Formung von außen, durch Gott, eine immaterielle Seele oder eine Lebenskraft, sondern vielmehr als Körper, deren Eigenschaften aus einer internen Dynamik bedingt sind und sich auch daraus erklären lassen. Für diese interne Dynamik wird es üblich, die Bezeichnung ›Organisation‹ zu verwenden. Auf eine knappe Formel gebracht, kann man daher sagen: Das Konzept der Organisation tritt an die Stelle der Seele als dem zentralen Lebensprinzip.

»[Es besteht eine Analogie von Lebewesen und gelungener Rede, insofern diese wie jene] eine Mitte hat und Enden, die gegen einander [ἀλλήλοις] und gegen das Ganze [ὅλῳ] in einem schicklichen Verhältnis [πρέποντα] gearbeitet sind« (Platon, Phaidros 264c).

»Man hat aber anzunehmen, daß das Lebewesen gleichsam wie eine recht gut regierte Stadt eingerichtet ist. Denn auf der einen Seite bedarf man, wenn in der Stadt einmal die Ordnung hergestellt ist, in keiner Weise (mehr) eines besonderen Alleinherrschers, der bei jedem einzelnen Geschehnis zugegen sein muß, sondern jeder einzelne (Bürger) erfüllt seine Aufgaben, wie es angeordnet worden ist […]; auf der anderen Seite geschieht in den Lebewesen genau dasselbe durch die Natur« (Aristoteles, De motu animalium 703a-b).

»[Ein lebender Körper ist] zusammengesetzt aus bestimmten Teilen, die einander in einem festen Verhältnis zugeordnet sind und ihre Funktionen [opera] in wechselseitigem Austausch und in Beziehung auf das Ganze [mutuo communicantibus et ad totum] ausüben« (Marsilius von Padua 1324, 29; I, 1, §3).

»[Le corps] est un, & en quelques façon indivisible, à raison de la disposition de ses organes, qui se raportent tellement tous l'un à l'autre, que lors que quelcun d'eux est osté, cela rend tout le corps defectueux« (Descartes 1649, 351).

»Un corps organisé contient une infinité de parties qui dépendent mutuellement les unes des autres part rapport à des fins particulieres, & qui doivent être toutes actuellement formées pour pouvoir jouer toutes ensemble« (Malebranche 1674-75, II, 57 (II, 6, 4).

»[U]nder one Skin there should be such infinite variaty of Parts, variously mingled, […] that they do all Friendly conspire, all help and assist mutually one the other, all concur in one general End and Design, the good and preservation of the whole« (Ray 1691, 216).

»Erat corpus Organicum ex diversis planè partibus compositum [...] & sic harum partium actiones ab invicem dependent« (Boerhaave 1727, 3).

»Organismus, ist nichts anderes, als die Einrichtung der Theile eines organischen Cörpers. Er ist wenig oder gar nicht von dem Mechanismo unterschieden« (Zedler 1740, 1868).

»[Dans un corps vivant] toutes [les parties] concourent à former un corps assez solide, et chacune cependant a son action particulière à part […] lorsqu'elles conspireront toutes à se serrer, à s'embrasser mutuellement et dans l'ordre et les proportions requises, elles composeront un tout […]; les organes du corps sont liés les uns avec les autres; ils ont chacun leur district et leur action« (Bordeu 1751, I, 187).

»Les corps animés étant une espece de cercle dont chaque partie peut être regardée comme le commencement, ou être prise pour la fin, ces parties se répondent, & elles tiennent toutes les unes aux autres« (Tarin 1754, 1046).

»Zu einem Körper [...], der an sich und seiner innern Möglichkeit nach als Naturzweck beurtheilt werden soll, wird erfordert, daß die Theile desselben einander insgesammt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen« (Kant 1790/93, 373).

»Un être vivant est un corps naturel, organisé, composé de diverses sortes de parties qui agissent et réagissent les unes sur les autres, sont tenues plus ou moins en mouvement, soit par les suites même de leur action réciproque, soit par une| cause extérieur« (Lamarck 1797, 249f.).

»Toutes ses [d.i. des Organismus] parties ont une action réciproque les uns sur les autres, et concourent à un but commun, qui est l'entretien de la vie« (Cuvier 1798, 5).

»Organismus ist ein bestehender Kreis von Wechselwirkungen« (Wagner 1803, 472).

»Ein Organismus ist ein in sich geschloßnes Ganzes mannichfaltiger, einander gegenseitig bestimmender Bildungen und Thätigkeiten, welches in jedem seiner einzelnen Theile den Charakter des Ganzen in sich trägt, und bey stetem Wechsel der Erscheinungen seinen eigenthümlichen Charakter continuirlich behauptet« (Burdach 1810, 67).

»Ein individualer, totaler, in sich geschlossener, durch sich selbst erregter und bewegter Körper, heißt Organismus« (Oken 1810, 10).

»Den Inbegriff einer gewissen Anzahl zusammengesetzter, mit einander verknüpfter, gegenseitig auf einander wirkender, und durch ihr gemeinsames Wirken einander thätig und wirksam erhaltender Apparate, welche gerade durch ihre gegenseitige harmonische Zusammenwirkung einem allgemeinen großen Zweck, nämlich der Erhaltung des Ganzen, entgegenstreben, bezeichnet die Naturkunde durch die Benennung *Organismus*« (Lucae 1816, 1).

»Jedes lebendige Wesen, inwiefern es aus sich selbst Mittel seiner verschiedenen auszuübenden Wirkungen, d.i. Werkzeuge, Organe, erschafft, heißt Organismus« (Carus 1823, 87).

»Die organischen Körper unterscheiden sich nicht bloss von den unorganischen durch die Art ihrer Zusammensetzung aus Elementen, sondern die beständige Thätigkeit, welche in der lebenden organischen Materie wirkt, schafft auch in den Gesetzen eines vernünftigen Plans mit Zweckmäßigkeit, indem die Theile zum Zwecke eines Ganzen angeordnet werden, und dies ist gerade, was den Organismus auszeichnet. […] Im Organismus ist also eine die Zusammensetzung aus ungleichen Gliedern beherrschende Einheit des Ganzen« (Müller 1834, 18f.).

»The system is organized, when the effects which take place among the parts are *essential to our conception of the whole*; when the whole would not *be* a whole, nor the parts, parts, except these effects were produced; when the effects not only happen in fact, but are included in the idea of the object« (Whewell 1840/47, II, 619).

»Organismus ist für uns nichts Anderes, als eine bestimmte, einem Naturzweck entsprechende, Richtung und Combination rein mechanischer Processe« (Lotze 1842, 161).

»[E]in lebendiger Organismus, das heisst ein bestimmt angeordnetes System von körperlichen Theilen, in denen durch ein in regelmässiger Periodicität sich selbst erhaltendes Spiel von Kräften ein beständiger Abfluss veränderlicher Zustände bedingt wird […, ein] Complex in lebendiger Wechselwirkung begriffener Kräfte [...] und eine Verbindung auf einander wirkender Organe, die zu ihrer Erhaltung sich gegenseitig Zweck und Mittel sind« (Schleiden 1842/49, 141).

»Jeder Organismus ist ein Kreis, in welchem die einzelnen Glieder sich wechselseitig bedingen, voraussetzen und erläutern« (Schiff 1858-59, 4).

»[L]'organisme vivant est une association de cellules ou d'éléments plus ou moins modifiés et groupés en tissus, organes, appareils ou systèmes. C'est donc un vast mécanisme qui résulte de l'assemblage de mécanisme secondaires« (Bernard 1878, 357).

»Der Begriff des Organismus ist ein wesentlich teleologischer, auf den Begriff des Zwecks und der Zweckmäßigkeit gebauter, ohne den Gedanken des Zwecks unfaßbarer und undenkbarer Begriff« (Liebmann 1899, 236).

»An organism is a complex, definitely coördinated and therefore individualized system of activities, which are primarily directed to obtaining and assimilating substances from an environment, to producing other similar systems, known as offspring, and to protecting the system itself and usually also its offspring from disturbances emanating from the environment« (Wheeler 1911, 308).

»Lebewesen, ein individualisiertes Naturwesen, welches die Erscheinungen des Lebens zeigt, vor allem Stoffwechsel (Ernährung, Wachstum) und Fortpflanzung« (Schmidt 1912, 370).

»Ein Organismus ist [...] eine Einheit; die Selbsttätigkeit bei den Teilen, bei den Wirksamkeiten oder bei den Manifestationen der Einzeleigenschaften kann nur relativ sein: Alles ist koordiniert, d.h. zusammengeordnet zu einem Ganzen, welches ein gewisses Einheitsgepräge besitzt« (Johannsen 1926, 336).

»Der Organismus bedeutet ein *System*, in welchem die Elemente und Vorgänge in einer bestimmten Weise geordnet sind, und in welchem letzten Endes jeder Einzelteil, jedes Einzelgeschehnis von allen anderen Teilen, allen anderen Geschehnissen abhängt« (von Bertalanffy 1937, 12).

»The living organism may be defined, though somewhat incompletely, as a physiochemical mechanism that is self-regulating and self-perpetuating, and is in process of equilibration with its environment« (Allee et al. 1949, 1).

»A living organism may be described as a compact physical system of mechanically connected parts whose states and activities are related by an integrated set of directive correlations which, over and above any proximate focal condition, have the continued existence of the system as an ultimate focal condition« (Sommerhoff 1950, 195).

»Ein Organismus ist ein abgeschlossenes, charakteristisch geformtes, wachstums- und vermehrungsfähiges Gebilde, aufgebaut aus ›organischen‹ und ›anorganischen‹ Stoffen, begabt mit den Eigenschaften der Irritabilität, der Selbsterhaltung und des Stoffwechsels« (Bethe 1952, 1).

»Jeder O. ist ein zur Selbstreproduktion fähiges individuelles System, das die Eigenschaften des Stoffwechsels, der Regeneration, des Wachstums, der Entwicklung, der Vermehrung und der Reizbarkeit besitzt« (ABC Biologie 1967, 604).

»The organism is a physically discrete machine, usually walled off from other such machines. It has an internal organization, often of staggering complexity, and it displays to a high degree the quality […] of being sufficiently heterogenous in form to be rendered non-functional if cut in half« (Dawkins 1982, 250).

»We designate something as an organism, not because it is *n* steps up on the ladder of life, but because it is a consolidated unit of design, the focal point where lines of adaptation converge. It is where history has conspired to make between-unit selection efficacious and within-unit selection impotent. There may be a few active infra-organismal agents, relics of the old order or renegades within the new, but these seem to be remarkably rare. There may also be some supraorganismal cooperation between organisms, but it is haphazard; you cannot pick a level above the organism and expect to see all cooperation and no conflict« (Queller 1997, 187).

»[A]n organism is:
a. a living agent [..., i.e.] a physically bounded locus of causation
b. that belongs to a reproductive lineage, some of whose members have the potential to possess an intergenerational life cycle, and
c. which has minimal functional autonomy [... i.e.:]
Organisms are to some extent free from what lies beyond their boundary, and organisms *have a life of their own*, they exercise control over themselves« (Wilson 2005, 59; 50; 63).

»Organismen sind vergleichsweise stabile dynamische Systeme, die aus Materie- und aus Form-Teilen bestehen, deren Interaktion Selbsterhaltung ermöglicht und eine Voraussetzung für sie ist. Organismen sind ferner ›offene Systeme, die kontinuierlich mit ihrer Umwelt in Wechselbeziehung stehen‹ [Campbell 1997, 10], was üblicherweise so verstanden wird, daß sie Energie und Materie mit ihrer Umwelt austauschen. Organismen zeichnen sich schließlich dadurch aus, daß sie sich bei bestimmten außergewöhnlichen Situationen, wie z.B. bei bestimmten Verletzungen, selbst reparieren können oder daß sie bei normalen Störungen angemessen (z.B. ausgleichend) reagieren können« (Buddensiek 2006, 30).

Tab. 216. Definitionen und Umschreibungen des Organismusbegriffs und verwandter Begriffe.

Mitte des 18. Jahrhunderts vollzieht sich die in diesem Zusammenhang wichtige begriffliche Verschiebung mit dem Ergebnis, dass der Organisationsbegriff zunehmend dazu verwendet wird, eine innere Dynamik eines Körpers zu beschreiben. In dem Maße, in dem sich diese Entwicklung vollzieht, geht die Anwendung des Ausdrucks auf den Bereich der anorganischen Natur verloren, und es etabliert sich die terminologische Unterscheidung zwischen dem Bereich des Anorganischen und des Organischen. Buffon rechnet 1749 zu seiner Kategorie der rohen Materie – entgegen der älteren Terminologie Bourguets – auch die Mineralien.[130] ›Organisation‹ selbst stellt für Buffon primär keine Struktur dar, sondern vielmehr einen Prozess, nämlich den Prozess, bei dem die äußeren organischen Moleküle gemäß einer inneren Form (»moule intérieur«) assimiliert werden. Im Prinzip sind die begrifflichen Verhältnisse in den Schriften C. de Bonnets ähnlich, wenn auch ›Organisation‹ hier ein graduierbares Phänomen bezeichnet, das in der Stufenleiter der Wesen eine zunehmende Perfektion erfährt (↑Fortschritt), mit gewissen strukturierten Steinen (»les pierres feuilletées« und »fibreuses«[131]), die eine »apparente« Organisation aufweisen, als Zwischenstufe zwischen dem Toten und dem Lebenden (↑Organisation).

Kodifiziert wird die Gegenüberstellung von organischen und anorganischen Körpern bei dem großen Taxonomen des 18. Jahrhunderts, bei C. von Linné. Bekanntlich nimmt Linné bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts eine Dreiteilung der Gegenstände der Natur in Steine, Pflanzen und Tiere vor. Das allen drei dieser »Reiche« gemeinsame Merkmal ist nach Linné das Wachstum. In der zehnten Auflage seines Hauptwerks, der ›Systema naturae‹ von 1758, führt Linné dagegen eine Zweiteilung in belebte und unbelebte Naturkörper ein und unterscheidet beide nach der Alternative ›zusammengesetzt‹ (»congesta«) versus ›organisiert‹ (»organisata«).[132] An anderer Stelle hebt Linné ausdrücklich hervor, Steine seien keine organischen Körper (»Lapides organica non esse corpora, uti Plantae & Animalia«).[133] Im Laufe der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts bildet sich die Auffassung heraus, die Organisation stelle das für Lebewesen charakteristische Merkmal dar; ›Organisation‹ und ›Lebendigkeit‹ können dabei fast zu Synonymen werden (↑Organisation: Tab. 213). Im 19. Jahrhundert stellt die Unterscheidung zwischen den (organisierten) Wesen und den (unorganisierten) Dingen dann eine gut etablierte Gegenüberstellung dar.[134]

Organismus und Wechselseitigkeit

Als das zentrale Moment, das Organismen als eine Einheit mit einem speziellen ontologischen und methodologischen Status kennzeichnet, gilt seit Mitte des 18. Jahrhunderts die ↑Wechselseitigkeit. Auch bereits vor dieser Zeit wird eine Verbindung zwischen der Wechselseitigkeit von Prozessen und der Lebendigkeit eines Systems gezogen; diese Verbindung gewinnt aber noch keine zentrale Bedeutung. Bezeichnend ist, dass Lebewesen in der Antike und in der Frühen Neuzeit zwar als eine klar umgrenzte separate Kategorie erkannt werden, dieser Sonderstatus aber an ihre besonderen Aktivitäten wie Ernährung, Fortpflanzung, Bewegung und Sinneswahrnehmung geknüpft und aus dem Vorhandensein einer »Seele« erklärt wird, nicht aber aus ihrer inneren Organisation, der Interaktion ihrer Teile. Wie das Verhältnis zwischen der Seele und der Organisation des Körpers zu denken ist, bleibt bei Aristoteles weitgehend offen.

Im Vergleich von Lebewesen mit Gesellschaften erscheint zwar seit der Antike die Vorstellung einer Wechselseitigkeit als Aufbau- und Einheitsprinzip dieser Gefüge (aufgrund der Verhältnisse der Arbeitsteilung; ↑Organisation), die Interdependenz der Teile gewinnt aber nicht den Status eines zentralen Bestandteils der Definition von Lebewesen. Nicht die interne Organisation, sondern der Besitz der Seele (und das heißt der Besitz bestimmter komplexer Vermögen) macht Lebewesen zu dem, was sie sind.

Wenn die interne Organisation von Lebewesen bis in die Frühe Neuzeit thematisch ist, dann meist als ein Modell für die menschliche Gesellschaft oder den Kosmos. Ein Beispiel dieses Denkens findet sich 1469 bei M. Ficino: »Die Teile dieser Welt hängen, wie die Gliedmaßen eines Lebewesens, alle von einem Urheber ab und stehen durch die Gemeinschaft ihrer Natur in Zusammenhang. Wie also in uns das Gehirn, die Lunge, das Herz, die Leber und die übrigen Körperteile voneinander etwas empfangen (»a se invicem trahunt aliquid«), sich gegenseitig fördern (»seque mutuo iuvant«) und untereinander in Mitleidenschaft stehen, so hängen die Teile dieses großen Lebewesens, d.h. alle Weltkörper in ihrer Gesamtheit, untereinander zusammen und teilen einander ihr Wesen mit«.[135]

Es bildet ein zentrales Projekt des mechanistischen Denkens, das sich im frühen 17. Jahrhundert etabliert, die Vermögen von Lebewesen mittels mechanischer Gesetze und durch Reduktion auf elementare Bewegungsmuster ihrer Teile zu erklären. Ziel war es also, die Seele als ein unerklärtes und nicht in das mechanistische Programm integrierbares Prinzip durch Konzepte wie *Komposition*, *Struktur* oder *Organisation* zu ersetzen.

In Ansätzen zeigt sich diese Strategie bereits in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts bei Descartes und Digby (s.o.), später bei N. Malebranche (vgl. Tab. 216). Einer der ersten Physiologen, der eine explizite Definition des Organismus auf der Grundlage des Konzepts der Wechselseitigkeit gibt, ist zu Beginn des 18. Jahrhunderts H. Boerhaave aus Leiden. In den ›Institutiones medicae‹, die in erster Auflage 1708 erscheinen und das einflussreichste Lehrbuch der Physiologie in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts darstellen, analysiert Boerhaave einen organischen Körper auf der Grundlage der Beziehung seiner Teile zueinander. Zur Charakterisierung dieser Beziehung gebraucht er die Konzepte der kausalen Wechselseitigkeit und Kreisläufigkeit. Alle Teile eines lebendigen Körpers hingen auf eine solche Weise miteinander zusammen, dass zwischen ihnen eine Wechselseitigkeit von Ursache und Wirkung besteht, so als ob sie in einem Kreislauf gingen (1708: »Illa autem ipsa dum tractantur ita cohærent, ut, circulo quasi, mutuas causæ vices & effectuum gerant«[136]; 1727: »Verum omnia illa ita cohaerent inter se, […] ut, quasi in orbem eundo, mutuas causae & effectuum vices agant«[137]). In einer kleineren Schrift von 1715 beurteilt Boerhaave die wechselseitige Beziehung zwischen den Teilen als ein bestimmtes Gesetz (»cadet continuô illa actio, quam per illa omnia in unum opus conspirantia lege nunc certâ efficit«).[138] Und in einem anderen einführenden Text, der ›Historia plantarum‹ von 1727 betrachtet Boerhaave die Komposition aus verschiedenen Teilen als ein Charakteristikum organischer Körper, zu denen er die Pflanzen und Tiere rechnet (»Erat corpus Organicum ex diversis planè partibus compositum«).[139] Richtungsweisend für alles Spätere – besonders im Hinblick auf den Organismusbegriff Kants – ist Boerhaaves Bestimmung eines organisierten Körpers als gegliederte Einheit, deren Teile Prozesse vollführen, die wechselseitig voneinander abhängen (»harum partium actiones ab invicem dependent«).[140] Insbesondere Pflanzen definiert Boerhaave ganz im Sinne des späteren Kant als organische Körper (»Planta ergo est corpus Organicum, alteri cuidam corpori cohærens per aliquam partem sui, per quam partem (cui inhæret) Nutrimenti, Incrementi & Vitæ materiam capit & trahit«[141]). Die Bestimmung von Pflanzen und Tieren als organische Körper aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen steht am Anfang von Boerhaaves einführenden Lehrbüchern der Physiologie und Botanik – er ist sich ihres basalen Charakters für die Erkenntnis von Lebewesen und für die Vereinheitlichung von Zoologie und Botanik in einer allgemeinen naturwissenschaftlichen Lehre des Lebens also offensichtlich bewusst.

Die besondere Einheit eines Organismus aus heterogenen und z.T. selbständigen Teilen wird im 18. Jahrhundert wiederholt mit dem Bild des Bienenstaats veranschaulicht. Dieses Bild, das B. de Mandeville bereits zu Beginn des Jahrhunderts zur Erläuterung der Einheit der menschlichen Gesellschaft verwendet[142], setzt T. Bordeu 1751 zur Bestimmung seines Organismusbegriffs ein: Wie ein Bienenschwarm bestehe auch ein Organismus aus z.T. selbständigen Gliedern, die wechselseitig aufeinander bezogen sind und einen definierten Ort im Ganzen haben (vgl. Tab. 216).[143] Auf diese Weise wird der Organismus als gegliedertes System interpretiert, dessen Leistungen aus der Interaktion der Teile und nicht durch das Eingreifen einer immateriellen Seele erklärlich werden. Gleichzeitig enthält diese Beschreibung aber eine Distanzierung vom Organismus als bloßes mechanisches Aggregat. Bezeichnenderweise wird der Ausdruck ›Organismus‹ von vielen Autoren bis ins frühe 19. Jahrhundert weitgehend synonym mit ›Organisation‹ verwendet (Barthez 1806: »la conservation de la vie est attachée aux sympathies des organes; ainsi qu'à l'organisme de leurs fonctions«[144]).

Zur Erläuterung der Wechselseitigkeit der Teile in einem Organismus wird auch immer wieder das Bild des Kreises (oder genauer: des kausalen ↑Kreislaufs) herangezogen. Der Anatom P. Tarin schreibt 1754 in einem Beitrag zur ›Encylopédie‹, die lebendigen Körper bildeten eine Art von Kreis, in dem jeder Teil zugleich als Anfang und als Ende betrachtet werden könnte, weil die Teile wechselseitig voneinander abhingen (vgl. Tab. 216).[145] D. Diderot bestimmt ein Tier und eine Pflanze in diesem Sinne als die Koordination von materiellen Teilen und Kräften (»Qu'est-ce qu'une plante? Qu'est-ce qu'un animal? une coordination de molécules infiniment actives, un enchaînement de petites forces, que tout concourt à séparer«[146]). Ein solches kausales Modell der Interaktion von Teilen setzt er an die Stelle der Seele (»L'organisation et la vie, voilà l'âme«[147]). Die Seele stellt für Diderot damit nichts als das einheitliche Zusammenwirken der Organe dar (»L'animal est un tout *un*, et c'est peut-être cette unité qui constitue l'âme, le soi, la conscience à l'aide de la mémoire«).[148] In mancherlei Variationen erscheinen Formulierungen zur kausalen Zyklizität und Reziprozität der Teile in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts. Voltaire bringt es 1766 auf die griffige Formulierung, alles in meinem Körper sei Mittel und Ziel (»Tout est moyen et fins dans mon corps«).[149]

Auch im Englischen finden sich in den 1760er Jahren Bestimmungen, die die Wechselseitigkeit der Teile in einem Organismus betonen und ihn definieren

als eine geordnete Ansammlung von Teilen, die sich zu einer Einheit fügen (»assemblage of parts exquisitely finished and wonderfully combined, so as to constitute a complete whole«).[150] Die Einheit des Ganzen ergebe sich aus der wechselseitigen Wirkung und Abhängkeit der Teile voneinander, so J. Bruckner 1768 (»None of them exist independent of the rest, but they have all an intimate connection with each other, and preserve themselves in perpetual motion by maintaining their due ballance, and reciprocal action«).[151]

Kant: Organismen als »organisirte Wesen«

Eine entscheidende Synthese und naturphilosophische Einbettung finden diese Ansätze zur Bestimmung des Organismusbegriffs in der 1790 erschienen ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹ I. Kants. Kants Denken zur Konstitution von Lebewesen ist offenbar insbesondere durch Boerhaaves mechanistische Konzeption der Lebensprozesse geprägt. Denn die Lehren Boerhaaves waren durch zwei seiner Schüler, M.E. Boretius und J.C. Bohlius, in Königsberg zu Zeiten Kants sehr präsent: Anhand von Boerhaaves Lehrbuch der Physiologie unterrichten Boretius vom Sommer 1724 bis zum Sommer 1738 und Bohlius vom Sommer 1741 bis zum Winter 1785 Medizin in Königsberg.[152] Kant war mit Bohlius auch persönlich bekannt: So widmet er ihm sein allererstes Buch über die ›Gedanken von der wahren Schätzung der lebendigen Kräfte‹ von 1746.

Den Terminus ›Organismus‹ gebraucht Kant erst in seinen nicht zu Lebzeiten veröffentlichten Manuskripten.[153] Das Wort erscheint bei Kant in doppelter Bedeutung: Zunächst, nahe an der überlieferten Bedeutung, als abstrakter Ordnungsbegriff für das Netzwerk (»nexus«) der Verbindung aller Wesen; daneben bezieht Kant den Begriff aber auch auf einzelne Körper, auf Individuen; der Ausdruck erscheint bei ihm im Zusammenhang seiner Bewusstseins- und Subjektsphilosophie.[154] Auch in seinen Nachlassschriften verwendet Kant das Wort aber selten. Seit der ›Kritik der Urteilskraft‹, sind bei Kant andere Ausdrücke verbreitet, so insbesondere die Formulierungen *organische Körper*[155], *organische Naturwesen*[156], *organisierte Körper*[157], *organisierte Dinge*[158], *organisierte Produkte*[159], *organisierte Geschöpfe*[160] oder – und dies ist der geläufigste Ausdruck bei Kant – *organisierte Wesen*[161]. Diese Ausdrücke sind im Anschluss an die wissenschaftliche Diktion der Zeit gebildet, insbesondere bei den französischen Naturforschern, etwa bei Bonnet, ist vielfach von den »corps« oder »êtres organisés« die Rede.

Trotz seines Festhaltens am mechanistischen Erklärungsprogramm, dem zufolge Naturwissenschaft im Nachweis mechanischer Gesetze besteht, und trotz seines Verständnisses von Pflanzen und Tieren als »Naturzwecke«, also Naturgegenstände, konzipiert Kant die organisierten Wesen der Natur nicht als bloße Mechanismen, sondern als natürliche Einheiten, deren Erkenntnis besondere epistemische Begriffe und Vermögen, nämlich den Zweckbegriff und die reflektierende Urteilskraft, voraussetzen. Im Unterschied zum cartesianischen Ansatz und den materialistisch orientierten Auffassungen der französischen Aufklärungsphilosophie stellt Kant also die Prinzipien der Erkenntnis des Organismus denen des Mechanismus ausdrücklich entgegen. Eigentliche Erklärungen bleiben auch bei Kant auf das Aufzeigen mechanischer Verursachungen festgelegt. Angesichts von organisierten Wesen sind diese Erklärungen nach Kant aber nicht ausreichend, weil in der mechanistischen Einstellung der Gegenstand des organisierten Wesens gar nicht als Einheit erscheinen würde. Erst eine teleologische Reflexion auf das wechselseitige Zweck-Mittel-Verhältnis der Teile zueinander liefere in diesem Fall den Gegenstand der Erklärung. Der teleologischen Reflexion kommt also eine gegenstandskonstituierende oder -identifizierende Aufgabe zu.[162] Kant verknüpft in seiner Philosophie des Organischen das in der Physiologie seiner Zeit bereits etablierte Konzept der Wechselseitigkeit der Teile im Ganzen eines Organismus mit dem naturphilosophischen Begriff der Zweckmäßigkeit: Erst durch die konsequente Beurteilung aller Teile eines Organismus als Mittel und Zweck füreinander werde die Einheit und Ganzheit des Organismus als ein funktionales Gefüge der wechselseitigen Abhängigkeit der Teile erkennbar. Im Unterschied zu den intentional erzeugten, funktional zu beurteilenden Gegenständen, den Artefakten, schreibt Kant den organisierten Wesen der Natur eine innere Organisationskraft zu – er spricht im Anschluss an J.F. Blumenbach[163] von einer »bildenden Kraft«[164] und nennt die Organismen »sich selbst organisirende Wesen«[165] (↑Selbstorganisation).

Nach Kants einflussreicher Formulierung ist ein »Ding als Naturzweck« oder ein »organisirtes Wesen der Natur« durch ein solches Verhältnis seiner Teile zueinander gekennzeichnet, »daß die Theile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind« (vgl. Tab. 217).[166] Unter ›Form‹ kann hier auch die Essenz oder das Wesen der Teile verstanden werden. In Dingen als Naturzwecken hängen die Teile also bezüglich ihrer Existenz von den anderen Teilen ab; sie wären nicht das, was sie sind, wenn die anderen Teile nicht vorhanden

wären (↑Organ). Die Interaktion der Teile in dem Ganzen des Organismus weist also wichtige ontologische Implikationen auf; es handelt sich nicht nur um eine Wechselwirkung (für Kant eine allgemeine, erkenntnisermöglichende Kategorie und ein Ausdruck, den er in der Kritik der teleologischen Urteilskraft nicht verwendet), sondern eine wechselseitige Abhängigkeit, eine Interdependenz (↑Wechselseitigkeit).

Dass Organismen einerseits eine komplexe, aus wechselseitigen Abhängigkeiten bestehende Struktur aufweisen, die wir nur als das Ergebnis einer planenden Vernunft in einem Kunstprodukt kennen, sie aber andererseits als Naturprodukte nicht nach einer Idee als realer Ursache gebildet sein können, führt Kant zu der fiktionalen Redeweise, Organismen seien nur so zu verstehen, »als ob« sie durch eine planende Vernunft hervorgebracht wären und ihre Erzeugung nicht bloß einem Naturgesetz folge.[167] Die Erkenntnis eines Organismus fügt sich demnach weder dem Schema einer Erklärung nach mechanischen Gesetzen noch dem einer intentionalen Zwecksetzung, die Kunstprodukte hervorbringt. Kant bedient sich der Redeweise des »Als ob« offenbar auch deshalb, weil ihm kein plausibles technisches Modell zur Verfügung steht, anhand dessen er die Selbstorganisation erläutern kann – er kennt eben nur gegliederte Gegenstände, die das Ergebnis einer Fremdorganisation sind, wie z.B. Uhren.[168] Aber selbst wenn Kant ein solches Modell gekannt hätte, wäre die Zweckbeurteilung doch immer noch keine Erklärung, sondern lediglich eine Methode, den Gegenstand in seiner Einheit zu begründen. Die Rede des »Als ob« ist also nichts anderes als ein Ausdruck davon, dass es sich bei teleologischen Beurteilungen um Reflexionsurteile handelt, die nicht die Funktion der objektiven, auf erkenntniskonstitutiven Begriffen aufbauenden Gegenstandsbestimmung haben.

Der kritische »Teleomechanist« (T. Lenoir 1981[169]) Kant tritt auch dem überbordenden Organizismus Leibniz' entgegen, dem zufolge die Lebewesen noch bis in ihre kleinsten Teile »Maschinen« sind, d.h. noch bis zu ihren Elementen durch einen Funktionszusammenhang und einen Bezug auf das Ganze gekennzeichnet sind. Kant hält es demgegenüber für zumindest möglich, dass die organisierten

»Zu einem Dinge als Naturzwecke wird nun *erstlich* erfordert, daß die Theile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind. Denn das Ding selbst ist ein Zweck, folglich unter einem Begriffe oder einer Idee befaßt, die alles, was in ihm enthalten sein soll, *a priori* bestimmen muß. [...]
Soll aber ein Ding als Naturproduct in sich selbst und seiner innern Möglichkeit doch eine Beziehung auf Zwecke enthalten, d.i. nur als Naturzweck und ohne die Causalität der Begriffe von vernünftigen Wesen außer ihm möglich sein: so wird *zweitens* dazu erfordert: daß die Theile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind. Denn auf solche Weise ist es allein möglich, daß umgekehrt (wechselseitig) die Idee des Ganzen wiederum die Form und Verbindung aller Theile bestimme: nicht als Ursache – denn da wäre es ein Kunstproduct –, sondern als Erkenntnißgrund der systematischen Einheit der Form und Verbindung alles Mannigfaltigen, was in der gegebenen Materie enthalten ist, für den, der es beurtheilt.
Zu einem Körper also, der an sich und seiner innern Möglichkeit nach als Naturzweck beurtheilt werden soll, wird erfordert, daß die Theile desselben einander insgesammt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen […].
In einem solchen Producte der Natur wird ein jeder Theil so, wie er nur *durch* alle übrige da ist, auch als *um der andern* und des Ganzen *willen* existirend, d.i. als Werkzeug (Organ) gedacht: welches [/] aber nicht genug ist (denn er könnte auch Werkzeug der Kunst sein und so nur als Zweck überhaupt möglich vorgestellt werden); sondern als ein die andern Theile (folglich jeder den andern wechselseitig) *hervorbringendes* Organ, dergleichen kein Werkzeug der Kunst, sondern nur der allen Stoff zu Werkzeugen (selbst denen der Kunst) liefernden Natur sein kann: und nur dann und darum wird ein solches Product, als *organisirtes* und *sich selbst organisirendes Wesen*, ein *Naturzweck* genannt werden können.
In einer Uhr ist ein Theil das Werkzeug der Bewegung der andern, aber nicht ein Rad die wirkende Ursache der Hervorbringung des andern; ein Theil ist zwar um des andern willen, aber nicht durch denselben da. Daher ist auch die hervorbringende Ursache derselben und ihrer Form nicht in der Natur (dieser Materie), sondern außer ihr in einem Wesen, welches nach Ideen eines durch seine Causalität möglichen Ganzen wirken kann, enthalten. Daher bringt auch nicht ein Rad in der Uhr das andere, noch weniger eine Uhr andere Uhren hervor, so daß sie andere Materie dazu benutzte (sie organisirte); daher ersetzt sie auch nicht von selbst die ihr entwandten Theile, oder vergütet ihren Mangel in der ersten Bildung durch den Beitritt der übrigen, oder bessert sich etwa selbst aus, wenn sie in Unordnung gerathen ist: welches alles wir dagegen von der organisirten Natur erwarten können. – Ein organisirtes Wesen ist also nicht bloß Maschine: denn die hat lediglich *bewegende* Kraft; sondern es besitzt in sich *bildende* Kraft und zwar eine solche, die es den Materien mittheilt, welche sie nicht haben (sie organisirt): also eine sich fortpflanzende bildende Kraft, welche durch das Bewegungsvermögen allein (den Mechanism) nicht erklärt werden kann.«

Tab. 217. Zentrale Formulierungen I. Kants zur Bestimmung von Organismen als »organisirte Wesen der Natur« (aus Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. 5, 165-485: 373f. (§65 Dinge als Naturzwecke sind organisirte Wesen)).

Hippokrates (um 400 v. Chr.): labile lokale stoffliche Harmonie
Ein Lebewesen besteht aus einer Pluralität von Säften und Teilen, die in einem harmonischen und sympathetischen Verhältnis zueinander stehen, das aber in seinem Gleichgewicht notorisch gefährdet ist.

Aristoteles (um 340 v. Chr.): substanzielle Formen mit spezifischen Vermögen
Ein Lebewesen besteht aus einem Körper mit differenzierten Organen, der über ein spezifisches Prinzip als eine substanzielle Einheit zusammengehalten wird und zur Aktualisierung seiner spezifischen Potenzen der Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung in der Lage ist.

Descartes (um 1640): seelenlose Maschine mit besonderer Anordnung der Teile
Ein Lebewesen ist ein maschinenartiges Gefüge aus geordneten Teilen, das eine Disposition für komplexe Funktionen wie Ernährung, Wachstum und Wahrnehmung aufweist.

Borelli (um 1660): ontologisch eigenständige, komplexe Mechanismen
Ein Lebewesen ist ein komplexes, gegliedertes System, das aufgrund von spezifischen vitalen Kräften eine ontologisch eigenständige substanzielle Form darstellt.

Locke (um 1690): organisierte Körper mit spezifischen Identitätsbedingungen aufgrund der Kontinuität ihrer Existenz trotz des Wechsels ihrer Stoffe
Ein Lebewesen ist ein organisierter Körper, dessen Identität über den Wechsel seiner Stoffe als Funktionsgefüge erhalten bleibt.

Leibniz (um 1700): hierarchisch geordnete individuelle Einheit
Ein Lebewesen ist eine individuelle Einheit und ein Organismus, der eine hierarchische Struktur und Gliederung bis in seine kleinsten Teile aufweist.

Boerhaave (um 1710): Einheit der Wechselseitigkeit von materiellen Teilen eines Ganzen
Ein Lebewesen ist ein organischer Körper mit einer dezentrierten Struktur, in dem die Integration der Teile nicht durch eine zentrale Instanz, sondern ihre wechselseitige Abhängigkeit erzeugt wird.

Kant (1790): organisierte Wesen der Natur
Organisierte Wesen der Natur sind sich selbst organisierende Systeme, deren Einheit auf der wechselseitigen Erzeugung und Erhaltung ihrer Teile beruht. Als Naturgegenstände sind sie einerseits durch mechanistische Erklärungen zu analysieren; in ihrer Einheit und Geschlossenheit setzen sie aber andererseits ein besonderes Erkenntnisvermögen voraus, das ihre Teile als funktionale Glieder eines Ganzen beurteilt und sie insgesamt als eine spezifische Gegenstandsklasse ausgliedert.

Tab. 218. Wichtige Stationen in der Genese des Organismuskonzepts von Hippokrates bis Kant.

Wesen in der Natur auf einer unteren Ebene der Teilung aus anorganischer Materie bestehen: »Wie weit also die Organisirung in einem gegliederten Körper gehen möge, kann nur die Erfahrung ausmachen, und wenn sie gleich mit Gewißheit zu keinem unorganischen Theile gelangte, so müssen solche doch wenigstens in der möglichen Erfahrung liegen«.[170]

Schelling: allgemeiner und individueller Organismus
Mit den Weichenstellungen durch Kant ist es in der Philosophie des Deutschen Idealismus etabliert, das Wort ›Organismus‹ nicht mehr allein als abstrakten Ordnungsbegriff im Sinne von ›Organisation‹ zu verwenden, sondern ihn gleichzeitig auf konkrete, individuelle Naturkörper zu beziehen. F.W.J. Schelling handelt in seinen frühen Werken zunächst vom *allgemeinen Organismus*, den er auf das Ganze der Natur bezieht.[171] Daneben beschreibt er aber Organismen auch als »Subjecte« und stellt sich die Frage, wie »irgend eine individuelle Natur gegen den allgemeinen Organismus sich behaupten könne«.[172] Die individuellen Organismen sind nach Schelling durch »Gestalt«, »Receptivität« und »Thätigkeit« gekennzeichnet.[173] Sie setzen eine »Außenwelt« voraus, die »eine bestimmte, permanente Thätigkeit gegen das Organische ausübt«.[174] Der individuelle Organismus kann nach Schelling damit nur durch »Andrang« der äußeren Natur bestehen. 1804 bezeichnet er dann als die »eigentlichen Organismen« »jene Universa im kleinen«, die »einzelne Abdrücke des absoluten Universums sind«.[175] Die »eigentlichen« kleinen Organismen bilden nach Schellings Vorstellung also jeweils eine besondere abgegrenzte Einheit innerhalb des großen Gefüges des allgemeinen Organismus der Welt. Aufgrund ihrer Abgrenzung gegen die Außenwelt und ihrer spontanen Aktivität bezeichnet Schelling die individuellen Organismen zwar als »Subjecte«; dies sind sie aber nur, insofern sie von der Außenwelt nicht determiniert (»unerreichbar«) sind. Erregbar sind die Organismen nur als Objekte: »Also nur der Organismus, als Object muß durch äußre Einflüsse bestimmbar seyn, der Organismus, als Subject muß durch sie unerreichbar seyn«.[176]

Biologische Verwendungen zu Beginn des 19. Jh.
Die eigentliche Durchsetzung des Organismusbegriffs innerhalb der Biologie erfolgt erst in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts. Seine Attraktivität rührt einerseits daher, dass er geeignet erscheint, Lebensphänomene aus einer mechanistisch-systemtheoretischen Perspektive erklären zu können und damit in eine naturalistische Perspektive zu integrieren, andererseits aber auch daher, dass er als ein Einheits-

und Totalitätsbegriff fungiert, ja als ein »allgemeines spekulatives Prinzip […], das geradezu das letzte Ziel und den systematischen Einheitspunkt der romantischen Spekulation bezeichnet« (Cassirer 1923).[177]

Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck ›Organismus‹ meist für ein allgemeines Ordnungsprinzip und gleichbedeutend mit ›Organisation‹ verwendet. Einer der ersten Biologen, der den Organismusbegriff regelmäßig auf einzelne Individuen bezieht, ist der vergleichende Anatom C.F. Kielmeyer. Er beschreibt einen »Organismus« 1790/93 als etwas, das »Veränderungen« »erfährt, erleidet oder vornimmt«, und diese Veränderungen seien es, die insgesamt »sein Leben ausmachen«.[178] Kielmeyer spricht von der »materialen Individualität des Organismus«[179] und schreibt den Organismen ein »Streben« zu, das für ihre Erhaltung notwendig sei, weil sie aus »heterogenen Materien« homogenisiert seien und zu zerfallen drohten, weil sie »den Affinitäten zuwider komponiert« seien[180].

Ausdruck dieser veränderten Bedeutung ist es auch, dass das Wort ›Organismus‹ seit dem letzten Jahrzehnt des 18. Jahrhunderts im Plural erscheint. Diese Veränderung kündigt sich bei Schelling an, der 1795 von Krankheiten als »Organismen« spricht.[181] Nicht auf die Krankheiten selbst, sondern auf die individuellen Lebewesen bezieht dagegen A. Röschlaub das Wort 1798 (»kranke Organismen«[182]; vgl. auch Bertele 1803: »kranke Organismen« und »gesunden Organismen«[183]).

In Anlehnung an Schelling unterscheidet G.R. Treviranus 1802 zwischen den einzelnen »lebenden Organismen« und ihrem Zusammenwirken in einem »allgemeinen Organismus«.[184] Treviranus formuliert die Auffassung, »daß das ganze Reich der lebenden Organismen ein Glied des allgemeinen Organismus ausmacht«.[185] Dieser allgemeine Organismus ist für Treviranus in ähnlicher Weise durch wechselseitige Abhängigkeiten seiner Teile, der Mineralien, Pflanzen und Tiere, gekennzeichnet, wie es das Verhältnis der Organe in den »lebenden Organismen« charakterisiert: »Jedes der drey Naturreiche ist […] Mittel und zugleich Zweck, jedes ein Glied einer in sich zurückkehrenden Kette von Veränderungen, worin das mittlere immer Wirkung des vorhergehenden und zugleich Ursache des folgenden ist. [..] So wie endlich die leblose Natur dem Pflanzenreiche, und dieses dem Thierreiche seine Nahrung verschafft, so versorgen auch die Thiere wieder die Vegetabilien mit Nahrung, indem sie statt der eingeathmeten atmosphärischen Luft beständig kohlensaures Gas ausathmen, dessen Basis, die Kohlensäure, zum Unterhalte der Pflanzen dienet«[186] (↑Ökosystem).

Ein Organismus ist eine lokale, labile Harmonie von heterogenen Stoffen (*Hippokrates*); er besteht aus einem Körper, der über spezifische Aktivitäten und Funktionen verfügt und über ein Prinzip der Einheit zusammengehalten wird (*Aristoteles*); er ähnelt anorganischen Körpern, insofern seine Funktionen sich aus der Disposition und Interaktion seiner Teile ergeben und über Gesetze der Natur erklärt werden können, ohne auf metaphysische Formprinzipien zurückgreifen zu müssen (*Descartes*); trotz ihrer mechanistischen Erklärbarkeit sind Organismen aber substanzielle Formen, die über eine spezifische Organisation und Einheit verfügen (*Borelli*); weil ihre Identität über den Wechsel ihrer Stoffe erhalten bleibt, sind sie auch unzureichend als bloße »Körper« bestimmt, die Persistenz ihrer Identität hängt also nicht an einer bestimmten Stoffmenge, sondern an ihrer Organisation als Funktionsgefüge (*Locke*); dieses Funktionsgefüge kann als komplexer Mechanismus analysiert werden und weist eine hierarchische Struktur auf, die in einer geordneten Gliederung bis in ihre kleinsten Teile besteht (*Leibniz*); wesentlich für die Einheit des Gefüges ist nicht ein zentrales Organisationsprinzip oder eine zentrale Kraft, sondern die dezentrale kausale Struktur, für die das Verhältnis der Wechselseitigkeit zwischen den Teilen entscheidend ist (*Boerhaave*); Organismen können daher auch vollständig als mechanische Systeme analysiert und erklärt werden, ihre Einheit besteht allein insofern, als die Relation zwischen ihren Teilen als funktionale (teleologische) Beziehung beschrieben werden kann und sie auf dieser Grundlage eine methodisch ausgliederbare, besondere Gegenstandsklasse darstellen (*Kant*).

Tab. 219. Komplexe historische Definition des Organismusbegriffs auf der Grundlage der acht theoretischen Stationen von Hippokrates bis Kant.

Ebenso wie für Kielmeyer ist auch für den Naturphilosophen L. Oken die Selbstbeziehung eines Organismus sein entscheidendes Moment: der Bezug der Teile auf das Ganze und die Auslösung der Bewegung durch eigene Initiative. Oken verwendet den Ausdruck ›Organismus‹ bereits 1802.[187] In seinem ›Lehrbuch der Naturphilosophie‹ von 1810 definiert er: »Ein individualer, totaler, in sich geschlossener, durch sich selbst erregter und bewegter Körper, heißt Organismus«[188], und: »Ein Organismus ist ein Individuum«[189]. Oken nimmt zwar eine enge Bindung von Organismus- und Lebensbegriff vor: »Leben ist vom Organismus nicht verschieden«[190] – auch anorganische Körper sind für ihn aber Organismen: So kennt er einen »Weltorganismus« sowie einen »irdischen« und »solaren Organismus«.[191] Oken bezieht den Organismusbegriff also weiterhin auf das Ganze der Natur, die er sich aufgrund interaktiver Prozesse als eine Einheit vorstellt.

Die Beschränkung des Organismusbegriffs auf Gegenstände, die im engeren Sinne als lebendig gelten, d.h. auf die Pflanzen und Tiere, verfestigt sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts aber zunehmend. D. Troxler formuliert 1804: Der »Organismus ist die Hülle des Lebens«.[192]

Betont wird dabei von den romantischen Naturphilosophen besonders der ganzheitliche Charakter der Organismen. Für K.F. Burdach ist ein Organismus 1810 »ein in sich geschloßnes Ganzes mannichfaltiger, einander gegenseitig bestimmender Bildungen und Thätigkeiten« (vgl. Tab. 216).[193] Burdachs Ausgangspunkt ist, dass das Leben zwar »an der Materie sich äussernd«, aber »in seinem Wesen nicht materiell« ist.[194] Es sei dies insofern nicht, als die Teile des Organismus, seine Organe, nicht aus der Materie entstehen, sondern erst in einem Organismus sich bilden würden. Burdach ist der Auffassung, »daß die Organe nicht die Ursache, sondern das Erzeugnis des Lebens sind«.[195]

C.G. Carus, der den Begriff ›Organismus‹ allgemein mit »Gliedbau« übersetzt, schreibt auch den anorganischen Körpern zu, Organismen zu sein, sofern sie als gegliedert betrachtet werden und eine Entwicklung durchmachen. Jeder Organismus gilt ihm aber als belebt, denn ein »todter Organismus« sei »ein vollkommner Widerspruch in sich und ein absurder Ausdruck«[196]. Konsequent stellt damit auch das Sonnensystem für ihn einen Organismus dar und ist lebendig.[197] 1823 unterscheidet Carus zwischen dem »Organismus schlechthin (Makrokosmus)«, das über ein »Urleben« oder ein »allgemeines Naturleben« verfügt, und dem »Theil-Organismus« der einzelnen Lebewesen (»individueller Organismus, Mikrokosmus«).[198]

Von den einflussreichen französischen Biologen der Zeit, allen voran von G. Cuvier und J.B. de Lamarck, wird der Ausdruck, vielleicht wegen seines metaphysischen Bezugs bei den deutschen Autoren, nur ausnahmsweise verwendet (vgl. Tab. 216).[199] Cuvier ist in seiner Bestimmung des Organismusbegriffs – er spricht von *organisierten Körpern* (»corps organisés«) – offensichtlich von Kant beeinflusst. Denn er stellt das Verhältnis der Wechselseitigkeit der Teile ins Zentrum seiner Bestimmung. 1798 formuliert er, alle Teile eines Organismus würden eine wechselseitige Wirkung auf einander ausüben und auf das gemeinsame Ziel der Erhaltung des Lebens hinauslaufen: »Toutes ses [d.i. des Organismus] parties ont une action réciproque les uns sur les autres, et concourent à un but commun, qui est l'entretien de la vie«.[200] Auch Cuvier betont besonders die Ganzheit eines Organismus. Ein Organismus sei eine Einheit, von der nichts genommen werden könne, ohne sie zu zerstören: »Les machines qui font l'objet de nos recherches ne peuvent être démontées sans être détruites«[201]. Zugleich kommt dieser organischen Einheit für Cuvier etwas Geheimnisvolles zu, weil der Beitrag jedes Teils (»Rädchens«) zu dem Ganzen nicht klar sei (»nous ne pouvons savoir quelle est la part que chacun de ces rouages prend à l'effet total«[202]). Trotz dieses verbleibenden Geheimnisses bestimmt Cuvier das Prinzip der Konstitution und Einheit der Organismen aber eindeutig als Geschlossenheit eines Systems von wechselseitig voneinader abhängigen Teilen: »Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont toutes les parties se correspondent mutuellement, et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque«.[203]

Terminologische Verwendung ab den 1830er Jahren

Abgesehen von vereinzelten Vorläufern, die den Organismusbegriff zumindest teilweise auch auf einen individuellen Körper beziehen, dabei aber fast immer auch makrokosmische Ordnungen mitdiskutieren, setzt sich das Verständnis des Organismus als Individuum erst allmählich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts durch. Von einer fixierten terminologischen Bedeutung des Organismusbegriffs kann erst ab den 1830er Jahren die Rede sein. Regelmäßig bedienen sich in den 1830er Jahren so einflussreiche Biologen wie J. Müller[204], K.E. von Baer[205], R. Owen[206], D. de Blainville[207] und der frühe Soziologe A. Comte[208] des Wortes.[209] Besonders im französischen Sprachraum setzt sich der Ausdruck jedoch nur langsam durch: Viele französische Wörterbücher der Naturgeschichte der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts enthalten noch keinen Eintrag zu ›Organismus‹ (und wenn doch, dann in der alten Bedeutung als Synonym für ›Organisation‹: »un synonyme d'organisation« (1838)[210]); erst seit den 1860er Jahren erscheint ein Eintrag regelmäßig[211].[212]

Die kantische Bestimmung des Organismus als eine Einheit in teleologischer Beurteilung gewinnt im 19. Jahrhundert auch unter Naturwissenschaftlern allgemeine Anerkennung. So heißt es z.B. bei M.J. Schleiden in seinem für die Botanik grundlegenden Werk von 1842-43, der Organismus sei »ein Complex in lebendiger Wechselwirkung begriffener Kräfte [...] und eine Verbindung auf einander wirkender Organe, die zu ihrer Erhaltung sich gegenseitig Zweck und Mittel sind«.[213] Schleiden betrachtet den Organismus als einen in der Entwicklung begriffenen Gegenstand, der neben seiner gegenwärtigen Einheit aus miteinander wechselwirkenden Teilen auch aus der Perspektive seiner Vergangenheit oder seiner Zu-

kunft betrachtet werden kann. Von seiner Herkunft her gesehen stelle der Organismus einen Komplex aus »Ruinen der Vergangenheit« dar, im Hinblick auf seine Entwicklungspotenziale bestehe er aus »Keimen der Zukunft«.[214]

Soziale Metaphorik

Von zentraler Bedeutung ist der Vergleich von biologischem Organismus und sozialem System auch für die Gründungsväter der Soziologie im 19. Jahrhundert. Richtungsweisend ist der Vergleich von organischem Körper und sozialem System bereits in den Schriften J.J. Rousseaus seit Mitte der 1750er Jahre. Den »politischen Körper« konzipiert Rousseau dabei in genauer Analogie zum »organischen Körper«, indem er soziale Einrichtungen detailliert mit Körperteilen vergleicht (↑Organisation).[215]

Ende der 1830er Jahre stellt A. Comte die methodologische Nähe von Biologie und Soziologie aufgrund des in beiden Wissenschaften grundlegenden Organisationskonzeptes heraus.[216] Eine Generation später ist es für H. Spencer das Konzept der Arbeitsteilung, das Gesellschaft und Organismus zu jeweils spezifischen Gegenständen macht (↑Organisation). Erst in dem Verhältnis der Wechselseitigkeit der Teile zueinander entstehe das Leben: »the combined actions of mutually-dependent parts constitute life of the whole«.[217]

Als metaphorisch kann die Verwendung des Organismusbegriffs dabei von beiden Seiten erscheinen: So wie der Organismus als ein Modell zum Verständnis des Wesens der Gesellschaft fungiert, so kann auch die Gesellschaft als Modell zum Verständnis des Organismus dienen: »on ne sait plus, de l'organisme ou de la société, lequel est le modèle, ou du moins la métaphore, de l'autre« (Canguilhem 2000).[218]

Organismusbegriff und Evolutionstheorie

Für C. Darwins Theorie der Evolution ist der Begriff der Anpassung zentral. Neben der äußeren Anpassung der Organismen an ihre Umwelt kennt Darwin auch eine wechselseitige innere Anpassung der organischen Teile (»adaptation of one part of the organisation to another part«).[219] In späteren Auflagen des ›Origin of Species‹ wird er noch deutlicher und unterscheidet zwei Quellen der Variation des Organismus: seine Natur (»the nature of the organism«) und die der Umweltbedingungen (»the nature of the conditions«). Er stellt dabei auch klar, dass die Natur des Organismus die bedeutendere von beiden ist, weil sehr ähnliche Variationen unter sehr unterschiedlichen Umweltbedingungen entstehen können und weil umgekehrt ähnliche Umweltbedingungen

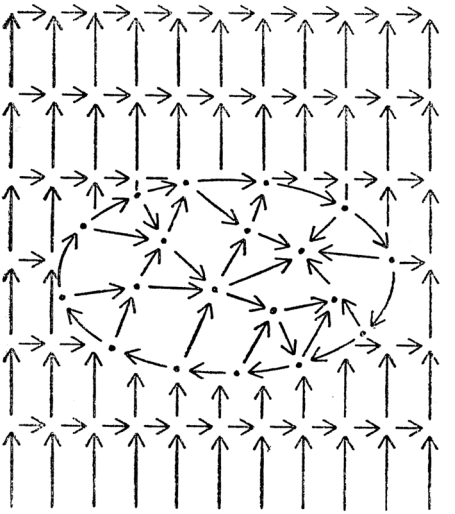


Abb. 353. Der Organismus als abgegrenztes, geschlossenes Kausalsystem. Die Kausalbeziehungen des Organismus (zentrales Oval) bilden ein Geflecht der Wechselwirkung und sind durch ihre internen Bezüge gegen die Einflüsse der Umwelt abgegrenzt und in sich stabilisiert (aus Rothschuh, K.E. (1959/63). Theorie des Organismus: 34).

zu sehr verschiedenen Formen von Organismen führen können.[220] Anpassung und Konstitution des Organismus bilden hier zwei entgegengesetzte Prinzipien in Darwins Theorie. Weil Darwin feststellt, dass ein Großteil der organischen Ähnlichkeiten nicht durch Selektion unter dem Einfluss der jeweiligen Umweltbedingungen zu erklären ist (und insofern keine ↑*Analogie* darstellt), sondern auf Vererbung beruht (also als ↑*Homologie* zu deuten ist)[221], räumt er die Schwäche der Selektion relativ zu den Kräften der Vererbung ein. Die Konzipierung des Organismus als ein ganzheitlicher, in sich funktional geordneter Gegenstand, der nicht in erster Linie aus seinem Umweltverhältnis heraus zu verstehen ist, stellt aber eher eine späte Einsicht Darwins dar. In seinen frühen Schriften aus den 1830er und 40er Jahren interpretiert Darwin die organischen Anpassungen als Reaktionen auf Bedingungen der ↑Umwelt.[222] Insgesamt kommt Darwin für seine Theorie mit einem einfachen Verständnis des Organismusbegriffs aus: Hinreichend ist es für seine Theorie, einen Organismus als einen Körper zu verstehen, der von Gesetzen der Fortpflanzung, Vererbung und Variation bestimmt wird.

Im Anschluss an Darwin sieht auch A. Weismann 1876 die Anpassung an die Umwelt als einen treibenden Faktor der Evolution. Er hält aber daneben, ebenso wie der spätere Darwin, fest, »dass der erste und vielleicht wichtigste, jedenfalls unentbehrlichs-

te Factor bei jeder Umwandlung die *physische Natur des Organismus selbst* ist«.[223] In verschiedenen theoretischen Ansätzen des 20. Jahrhunderts wird die Interpretation der Veränderung der Organismen ausgehend von ihrer eigenen Struktur, und damit die Begründung einer Art von Autonomie der Entwicklung und aktiven Rolle des Organismus in der Evolution, herausgearbeitet. In diese Richtung gehen etwa die »organismischen Evolutionstheorien« und die »Konstruktionsmorphologie«[224] (↑Evolution) sowie die Vorstellung, die Organismen seien »Subjekte« der Evolution[225] (↑Selbstorganisation/Subjekt).

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts ist dagegen die Auffassung vorherrschend, der zufolge die Organismen als bloße Zwischenstation oder Durchgangspunkt eines Prozesses konzipiert sind. Sie werden vielfach als passive Elemente dargestellt, die an die vorgegebene Umwelt angepasst werden (↑Umwelt/Umweltdeterminismus). Im evolutionären Denken liegt der Fokus der Betrachtung auf der Transformationskette, nicht auf den Kettengliedern, als die die Organismen erscheinen. Deutlich formuliert diese Sicht 1907 H. Bergson in seiner ›Évolution créatrice‹: »l'être vivant est surtout un lieu de passage«.[226] C.N. El-Hani und C. Emmeche schreiben 2000, der Organismus sei aus einer darwinistischen Warte allein als ein Treffpunkt von Kräften, die dem Organismus fremd seien, zu verstehen: »The organism becomes a passive meeting point of forces alien to the very organism«.[227]

Aus der Sicht der Evolutionstheorie erscheinen die Organismen also nicht primär als Akteure, sondern vielmehr als passives Material, das aufgrund von ihnen äußerlichen Mechanismen verändert wird. Sie können als Ansammlungen von adaptierten Eigenschaften gedeutet werden, als *Eigenschaftsaggregat*, wie dies J. Schaxel 1922 formuliert (↑Form).[228] P. McLaughlin und H.-J. Rheinberger schreiben 1982, durch die Evolutionstheorie werde der Organismus »ein Flickwerk immer nur relativer Anpassungen, ein Spiegel seiner Umweltanforderungen mit blinden Flecken«.[229] Darwin habe die Evolutionstheorie nicht ausgehend von einem Organismuskonzept, sondern auf der Grundlage naturhistorisch-ökologischer Erfahrungen begründet: »Die gestaltende Kraft des Evolutionsgeschehens ist nicht den Organismen als Materiesystemen inhärent, sondern setzt diese als variable Elemente eines supraorganismischen Vorgangs voraus«.[230] Die Organismen werden als *black boxes* mit bestimmten Eigenschaften, insbesondere als zur Variation fähige Reproduktionskörper angesehen. Der Organismusbegriff ist damit nicht physiologisch fundiert.

In der mechanistisch orientierten Physiologie des späten 19. Jahrhunderts wird der Organismus häufig als eine besondere Form der Anordnung von Materie, kurz als eine Art Mechanismus bestimmt. Deutlich ist dies z.B. in der Organismusdefinition C. Bernards aus dem Jahr 1878, der zufolge ein Organismus eine Komposition von »sekundären Mechanismen«, den Zellen, zu einem umfassenden »großen Mechanismus« darstellt (vgl. Tab. 216).

Neukantianismus: Organismus und Teleologie

Methodologische Reflexionen auf den Organismusbegriff finden sich erneut in der Philosophie des Neukantianismus an der Wende zum 20. Jahrhundert. Für O. Liebmann ist der Begriff des Organismus ein »wesentlich teleologischer, auf den Begriff des Zwecks und der Zweckmäßigkeit gebauter« (vgl. Tab. 216). Auch H. Rickert sieht in seinem Werk ›Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung‹ (1896-1902/29) aus methodologischen Gründen die Notwendigkeit der Fundierung der Biologie auf der teleologischen Beurteilung von Naturprozessen: »man muß diese Wissenschaft geradezu so definieren, daß sie von Körpern handelt, deren Teile sich zu einer teleologischen ›Einheit‹ zusammenschließen. Ein solcher Einheitsbegriff ist vom Begriff des Organismus so unabtrennbar, daß wir nur wegen des teleologischen Zusammenhanges die Lebewesen überhaupt ›Organismen‹ nennen. Die Biologie würde also, wenn sie jede Teleologie vermiede, aufhören, Wissenschaft von den Organismen als Organismen zu sein«.[231] Diese Auffassung etabliert sich als die vielfach variierte Lehrmeinung des Neukantianismus. B. Bauch interpretiert Kant 1917 in der Weise, dass gerade »die mechanische Erklärung [eines Organismus] der teleologischen Beurteilung bedarf«. Angesichts des besonderen Gegenstandes ›Organismus‹ könne die mechanische Erklärung nicht anders ansetzen als mit der teleologischen Beurteilung; oder metaphorisch gesprochen: An der »Spitze« der mechanischen Erklärung »steht ja schon im Begriffe des Organismus die Teleologie«.[232] Die teleologische Beurteilung ist also in die Erkenntnis des besonderen Gegenstandes ›Organismus‹ immer schon integriert.

Organismen im Anorganischen?

Auch im 20. Jahrhundert wird das Konzept ›Organismus‹ aber durchaus nicht allein auf Lebewesen bezogen. Die Ausweitung des Anwendungsbereichs schließt an die ältere Sicht an (z.B. von G.E. Stahl), nach der jeder Mechanismus, insbesondere jeder für einen Zweck konstruierte Apparat, auch ein Organismus ist.[233] Im 19. Jahrhundert findet dieses weite

Bedeutungsverständnis seinen Ausdruck im Zusatz ›lebendig‹ für die lebenden Organismen: Die etablierte Rede vom *lebendigen Organismus*[234] (franz. »organismes vivans«[235]) suggeriert, es gebe auch einen nicht-lebendigen Organismus.

Verstärkt seit Mitte der 1920er Jahre wird der Organismusbegriff im Rahmen naturphilosophischer Theorien, die vom weltanschaulichen Holismus (↑Ganzheit) geprägt sind, auch auf anorganische, physikalische Gegenstände angewandt. A.N. Whitehead spricht 1925 von einer »neuen Doktrin des Organismus«, die anstelle des Materialismus trete und die wechselseitige Abhängigkeit von Prozessen in allen Gegenständen betont. Als ›Organismus‹ gilt bei Whitehead jeder Körper, dessen Gestalt sich in einer individuellen Geschichte aus der kausalen Interaktion seiner Teile entwickelt hat. Neben die »Organismen der Biologie« treten nach Whitehead die »Organismen der Physik«, z.B. die Elektronen; ja die Physik wird insgesamt bestimmt als das Studium der kleineren Organismen (»study of the smaller organisms«).[236] C. Lloyd Morgan schließt sich 1926 diesem weiten Organismusbegriff an. Er will immer dann von einem ›Organismus‹ sprechen, wenn verschiedene Gegenstände zusammen eine substanzielle Einheit (»substantial unity«) bilden. Dies sei dann der Fall, wenn die Identität der Teile nicht allein für sich bestehe, sondern von ihrer Beziehung zu den anderen Teilen abhänge: »Within such an organism each part is what it is, not only in its own peculiar right, but also in virtue of its relation to all other parts within the unitary whole«.[237] Projektiert wird von Whitehead und Lloyd Morgan eine »organische Theorie der Natur«, die nicht nur einzelne physikalische Körper (z.B. Atome) als Organismen versteht, sondern die Natur insgesamt.

Auch in der Frühphase der Kybernetik, in den 1940er und 50er Jahren, wird die Bezeichnung ›Organismus‹ allgemein auf regulierte Systeme übertragen, seien sie belebt oder unbelebt. So gelten das »System der Luftverteidigung« und ein »Verkaufsautomat« als »unbelebte Organismen«.[238] Vereinzelt zieht sich ein solches Verständnis bis in die Gegenwart. R. Dawkins bezeichnet 1986 die vom Menschen gemachten Maschinen als *ehrenamtliche Lebewesen* (»honorary living things«).[239]

Im Allgemeinen hat sich diese Wortverwendung aber nicht etabliert, und als ›Organismus‹ werden zumeist allein belebte Systeme bezeichnet. Nach der überwiegenden Auffassung bildet ›Organismus‹ also ein exklusiv biologisches Konzept. Weder der Begriff des Organismus noch der des Lebewesens sind aber klar bestimmte Begriffe.[240] Wird als Kriterium für das Vorliegen eines Organismus allein die Organisation eines Systems angenommen (↑Organisation), dann können durchaus auch anorganische Systeme, wie z.B. der Wasserkreislauf auf der Erde als Organismen beurteilt werden (deren Einheit in der wechselseitigen Abhängigkeit von Prozessen besteht und die allein in teleologischer Reflexion gegeben ist[241]). Als Konsequenz daraus könnte gefordert werden, den Organismusbegriff enger zu bestimmen als über das Konzept der Organisation. Nicht allein die Selbstherstellung, auch die *Selbsterhaltung* gehöre zur Vollbestimmung eines Organismus, meinen etwa U. an der Heiden, G. Roth und H. Schwegler.[242]

Denkbar ist es auch, eine terminologische Unterscheidung einzuführen und ein organisiertes System der Natur, das kein Lebewesen ist (z.B. den globalen Wasserkreislauf oder anorganische dissipative Strukturen), als *organismusartig* oder als *Organismoid* zu bezeichnen. (In der Medizin kommt der Ausruck ›Organismoid‹ gelegentlich zur Bezeichnung von organismusähnlich geformten anatomischen Strukturen vor, z.B. wird 1916 ein Teratom »dreikeimblättrig organismoid gebaut mit einer Darmanlage« beschrieben[243]).

Thermodynamik irreversibler Systeme

Die Thermodynamik irreversibler Systeme hat seit den 1950er Jahren eine Vielzahl von organisierten und sich selbst organisierenden anorganischen Systemen beschrieben. Zu den bekanntesten zählen die Bénard-Zellen, d.h. die spontane Ausbildung eines wabenförmigen Musters bei der Erwärmung einer Flüssigkeit, nachdem ein bestimmter kritischer Temperaturwert überschritten wird. Die regelmäßige Struktur entsteht hier durch das »kooperative« Strömungsverhalten der Flüssigkeitsteilchen.[244] Diese »Kooperation« (Prigogine) kann als eine geordnete wechselseitige Beeinflussung der Teilchen und damit als Organisation gedeutet werden. Weitere Beispiele für anorganische Selbstorganisationssysteme bestehen in den wechselseitig katalytischen chemischen Reaktionen, die ein zyklisches Verhalten zeigen (»chemische Uhren«), z.B. der Belousov-Zhabotinsky-Reaktion, bei der das Element Cer (oder Eisen) abwechselnd zwei Zustände verschiedener Wertigkeit annimmt, wodurch die Farbe der Lösung periodisch zwischen zwei verschiedenen Farben oszilliert. Weil jeder Zustand die Bildung des jeweils anderen katalysiert, also eine wechselseitige Hervorbringung vorliegt, kann auch dieses System als eine Selbstorganisation beschrieben werden.

Als ›Organismen‹ werden diese anorganischen Selbstorganisationssysteme allerdings meist nicht

bezeichnet. Verschiedene Kriterien werden angegeben, die zum Vorliegen eines Organismus hinzukommen müssen: Bei Organismen, deren Teilen Funktionen zugeschrieben werden kann, wird gefordert, dass sie entweder neben der Selbstorganisation auch zur Selbstregulation befähigt sind, d.h. zur Erhaltung auch angesichts von Störungen,[245] oder dass sie insgesamt auf ein globales Ziel, wie ihre Fortpflanzung, ausgerichtet sind[246] oder schließlich, dass sie über einen Körper verfügen, der nicht durch äußere Bedingungen (wie die Grenzen des Versuchsgefäßes), sondern durch innere Organisationsprinzipien begrenzt ist, so dass sie selbst nicht den Charakter von Prozessen, sondern von »Prozess-Dingen« haben[247].

Fortpflanzung und das Paradox des Organismus

Ein komplexes Verhältnis besteht zwischen den Konzepten ›Organismus‹ und ›Fortpflanzung‹. Einerseits stellt die Fortpflanzung eine verbreitende charakteristische Aktivität von Organismen dar, die nicht selten sogar definitorischen Charakter für das Konzept des Organismus gewinnt (↑Fortpflanzung: Tab. 78), andererseits können auch Organismen existieren, ohne sich fortzupflanzen (Tab. 79). Eine Ameisenarbeiterin ist doch zweifellos ein Organismus, auch wenn sie sich nicht fortpflanzt. Weil die Quantität der Fortpflanzung das entscheidende Maß der Fitness einer organisierten Einheit ist, kann außerdem ein Konflikt der Selektion auf verschiedenen Ebenen der organischen Hierarchie bestehen. R. Dawkins bezeichnet es

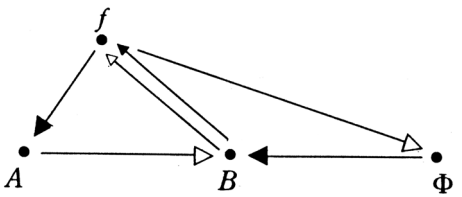


Abb. 354. Grafisches Modell eines Organismus als Metabolismus-Reparatur (M, R)-System. Dargestellt ist das geschlossene Netzwerk von Relationen zwischen den Komponenten eines Systems. Geschlossene Pfeile bedeuten, dass die Komponente (oder Größe) am Anfang des Pfeils diejenige am Ende so verändert, dass eine andere Komponente entsteht; offene Pfeile bezeichnen die Umwandlungen (Transformationen) der Komponenten am Ende eines geschlossenen Pfeils. Die Größe f (»metabolischer Prozessor«) bewirkt also eine Umwandlung von A zu B; Φ (»Reparatur«) bewirkt die Umwandlung von B zu f; B bewirkt andererseits die Umwandlung von f zu Φ. Das zentrale Merkmal dieses Systems besteht darin, dass jede Komponente auf eine andere Komponente einen Einfluss hat und andererseits von einer anderen beeinflusst (»entailed«) wird; es ist also funktional geschlossen (aus Rosen, R. (1991). Life Itself: 251).

1990 als das *Paradox des Organismus*, dass ein vielzelliger Organismus, der aus vielen fortpflanzungsfähigen Elementen besteht, nicht durch die Selektion auf der Ebene dieser Elemente, der Zellen, auseinandergerissen wird: »The paradox of the organism is that it is not torn apart by its conflicting replicators but stays together and works as a purposeful unity, apparently on behalf of all of them«[248] (↑Fortpflanzung: Tab. 80). Die Auflösung dieses Paradoxons besteht nach Dawkins darin, dass die verschiedenen »Replikatoren«, aus denen sich der Organismus zusammensetzt, über den gleichen Weg ihre Reproduktion sicherstellen, nämlich in der Erzeugung einer Keimzelle, auf der sie alle repräsentiert sind. Insofern sie über den gleichen Weg in die nächste Generation gehen, seien sie durch gleiche »Interessen« miteinander verbunden (↑Selektion/Ebenen der Selektion).

Die definitorische Schwierigkeit, dass sich offensichtlich nicht alle Organismen fortpflanzen, die Fortpflanzung aber doch eines der beiden ultimaten Funktionen der Lebewesen bildet (↑Funktion: Tab. 91), kann dadurch umgangen werden, dass als definierendes Kriterium eines Organismus nicht die Fortpflanzungsfähigkeit selbst herangezogen wird, sondern allein die Mitgliedschaft in einer reproduktiven Linie, von denen einige Mitglieder die Fähigkeit zur Fortpflanzung haben (vgl. die Definition von R.A. Wilson in Tab. 216).[249] Ausgeschlossen aus der Kategorie des Organismus sind damit alle spontan aus dem Bereich des Anorganischen entstandenen oder intentional angefertigten (technischen) organisierten Systeme. Ausgeschlossen sind außerdem alle *Teile* eines Organismus, z.B. seine Organe, die nur vermittelt über ein übergeordnetes System (eben den Organismus) repliziert (und wegen der fehlenden materiellen Überlappung gerade nicht reproduziert) werden (↑Fortpflanzung).

»Nur die Hälfte des Lebens«

Der Begriff des Organismus wird zwar vielfach als der Grundbegriff der Biologie betrachtet, ausgehend von der Evolutionstheorie als der grundlegenden biologischen Theorie stellt er aber nur die eine Seite eines zweigliedrigen Prozesses dar, der in dem beständigen Wechsel von Genotyp und Phänotyp besteht. Semiotisch lässt sich dieser Wechsel als ein Alternieren von analoger und digitaler Verkörperung des Lebendigen fassen: analog liegt das Lebendige in dem Phänotyp des Organismus vor, digital in der Abfolge diskreter Einheiten in der DNA (wenn vernachlässigt wird, dass ein Organismus in seiner »digitalen Phase« nicht nur aus DNA, sondern aus der ganzen Organisation einer Zelle besteht) (↑Genotyp/

Phänotyp). J. Hoffmeyer und C. Emmeche bringen diese Sicht 1991 auf den Punkt, indem sie schreiben, der Organismus bilde lediglich »die Hälfte des Lebens«: »The organism […] is only half of life, that of the analog sphere. As such, the historical dimension of life is lost, because that dimension requires the digital phase of the organized gene pool«.[250] Der Begriff des Organismus vermag insofern zwar das grundlegende Konzept der Biologie abzugeben; der individuenübergreifende Prozess der Veränderung, der für das ↑*Leben* kennzeichnend ist, wird von ihm aber nur unzureichend abgedeckt, so dass er nicht das Lebendige in seinem Vollbegriff bezeichnet.

Organismus und Umwelt

Nicht nur in zeitlicher Erstreckung stellt der Organismus nur einen Teil des Lebensgeschehens dar; auch in räumlicher Ausdehnung bildet er nach Auffassung vieler Autoren nicht das Ganze des Lebens. Immer wieder wird seit dem Ende des 18. Jahrhunderts, und verstärkt im 20. Jahrhundert, darauf hingewiesen, dass die spezifische Umwelt eines Organismus mit diesem eine Einheit bilde (↑Umwelt: Tab. 287). H. Lotze schreibt 1856, es bilde der »thierische Organismus« »keinen abgeschlossenen Kreislauf der Verrichtungen« und sei daher »nichts als die eine Hälfte eines Ganzen, unfähig zu leben ohne die andere, die Außenwelt und die Seele«.[251] Als Grund für die Einheit von Organismus und Umwelt wird dabei die Abhängigkeit des Organismus von der Umwelt angegeben. Das Verhältnis der beiden wird als eine ↑Wechselseitigkeit oder Reziprozität beschrieben. So formuliert J.S. Haldane 1884: »a living organism and its surroundings must be regarded as a system of parts reciprocally determining one another«.[252]

Inwiefern auch auf Seiten der Umwelt eine Abhängigkeit vom Organismus besteht, wird besonders im Umweltbegriff J. von Uexkülls deutlich, der diesen seit Beginn des 20. Jahrhunderts in spezifischer Weise deutet (↑Umwelt). Für von Uexküll ist eine Umwelt eine jeweils von einem Organismus ausgehende Konstruktion, die aufgrund dieser Abhängigkeit nicht ohne einen Organismus bestehen kann: »Die Umwelt, wie sie sich in der Gegenwelt des Tieres spiegelt, ist immer ein Teil des Tieres selbst, durch seine Organisation aufgebaut und verarbeitet zu einem unauflöslichen Ganzen mit dem Tiere selbst«.[253] Im Anschluss an von Uexkülls Umweltlehre wird die enge Verknüpfung von Organismus und Umwelt im 20. Jahrhundert vielfach betont. Der Philosoph M. Scheler schreibt 1923-24: »Was wir ›Leben‹ nennen, ist nicht räumlich ›im‹ Organismus, sondern jene Geschehenseinheit zwischen organischem Körper und Umwelt gehört dazu. Die Umwelt gehört zum Organismus wie sein Körper«.[254] Ähnlich heißt es bei H. Plessner 1928, aufgrund des »Stoff- und Energiekreislaufs und der morphologisch-funktionellen Eingespieltheit von Organismus und Umgebung«[255] müsse ein Organismus als »ergänzungsbedürftig«[256] angesehen werden: »Als Ganzer ist der Organismus daher nur die Hälfte seines Lebens. Er ist das absolut Bedürftige geworden, das nach Ergänzung verlangt, ohne die er zugrunde geht. Als Selbständiger ist er eingeschaltet in den Lebenskreis einer Gesamtfunktion zwischen ihm und dem Medium, die das Leben selbst durch ihn hindurchleitet«[257]. Im »Kreis des Lebens« ist für Plessner der Organismus nur die »eine Hälfte«, die andere bilde seine Umwelt oder sein »Positionsfeld«, wie es Plessner nennt.[258] Das ↑Leben erscheint hier also als die dem Organismus übergeordnete Einheit.

In diesem Sinne stellt J.S. Haldane 1931 fest, dass »der Begriff des Lebens die Umwelt des Organismus ebenso wie das, was innerhalb seines Körpers vor sich geht, umfaßt«.[259] Das Leben bildet danach die umfassendere Einheit, der Organismus nur einen Teil davon. Deutlich wird diese Auffassung auch bei T. von Uexküll, wenn er 1987 von »dem Organismus der Lebewesen« und von »deren Umgebung« spricht[260]: Ein »Lebewesen« bildet somit eine höhere Einheit aus »Organismus« und »Umgebung«. Nicht nur die Einheit des Lebens, auch die *Einheit des Überlebens* besteht nach T. von Uexküll aus »Organismus plus Umwelt«.[261]

Gegen alle diese Ansätze, die den Organismus als eine Einheit nur im Zusammenhang mit seiner Umwelt ansehen, muss kritisch eingewendet werden, dass die Einheit aus Organismus und Umwelt (oder Umgebung) nicht in der Weise ein organisiertes System bildet, in der es für einen Organismus gilt. Denn ein Organismus stellt eine ↑Organisation dar, d.h. ein System aus sich wechselseitig herstellenden und in ihrer Funktion wechselseitig bedingenden Teilen – dies gilt für die Einheit aus Organismus und Umwelt aber gerade nicht, zumindest nicht unter Voraussetzung des in der Biologie etablierten (nicht-uexküllschen) Begriffs der ↑Umwelt. Viele Elemente der Umwelt werden von einem Organismus, der auf sie angewiesen ist, weder hergestellt noch sind sie durch ihn bedingt: Die Einstrahlung des Sonnenlichts etwa ist auch ohne den Organismus vorhanden. Es besteht also gerade nicht ein analoges Verhältnis zwischen den Teilen eines Organismus und dem Organismus und seiner Umwelt (wie dies etwa G. Canguilhem 1947 formuliert: »il faut comprendre qu'entre l'organisme et l'environnement, il y a le même rap-

port qu'entre les parties et le tout à l'intérieur de l'organisme lui-même«[262]). Bereits ontologisch gesehen besteht hier eine Asymmetrie, weil ein Organismus ein einzelner Körper ist, seine Umwelt aber eine Menge von Körpern.

Es erscheint daher nicht sinnvoll, die eigentliche Einheit der Organisation auf das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt einzuschränken, wie dies etwa bei Plessner deutlich wird: »Der Organismus ist Einheit *nur* als durch Anderes, als er selbst ist, in ihm vermittelter Körper, Glied eines Ganzen, das über ihm hinausliegt«.[263] Ein Organismus kann *auch* als Glied einer solchen umfassenderen Einheit betrachtet werden (in ökologischer Perspektive), aber er kann auch schon in sich selbst als eine funktionale Einheit beurteilt werden.

Auf systemtheoretisch-funktionaler Grundlage müssen die Grenzen eines Organismus allerdings nicht mit den Grenzen seines Körpers übereinstimmen. Eine systemtheoretische Bestimmung des Organismusbegriffs muss sich also von einer an topologischen Verhältnissen orientierten Umweltdefinition lösen. ›Umwelt‹ kann systemtheoretisch nicht das sein, was sich räumlich außerhalb der begrenzenden Membranen oder Zellwände der Organismen befindet. Unter ›Umwelt‹ muss vielmehr das außerhalb der wechselseitigen funktionalen Bezüge der Organe sich abspielende, aber auf den Organismus einwirkende Geschehen verstanden werden. Alle für die funktionale Organisation des Organismus externen Bezüge bilden demnach seine Umwelt. Diese können sich sowohl außerhalb des Körpers befinden, wie z.B. die Nahrungsmittel, oder innerhalb, wie etwa Krankheitserreger oder parasitische DNA. Auf diese funktional gesehen organismusexternen Objekte ist ein Organismus zwar funktional bezogen, sie sind aber nicht Teil der den Organismus konstituierenden Einheit der Wechselseitigkeit. Zu seiner Nahrung hat ein Organismus ein einseitiges Abhängigkeitsverhältnis; er ist auf sie angewiesen, hat sie aber nicht selbst hervorgebracht oder gestaltet. Anders als die ↑Organe des Organismus, die durch ihren wechselseitigen Bezug definiert sind, die also erst durch ihren wechselseitigen Bezug zu den bestimmten Gegenständen werden, die sie sind, erhalten die Gegenstände der Umwelt eines Organismus ihre Bestimmung nicht dadurch, dass der Organismus sie nutzt. Das Gras der Wiese ist auch dann Gras, wenn kein Hase es frisst; das Wasser bleibt Wasser, auch wenn es nicht getrunken wird. Für diese Gegenstände gilt also nicht die wechselseitige Mittel-Zweck-Relation, die für das Verhältnis der Organe in einem Organismus charakteristisch ist (↑Zweckmäßigkeit). Die Nahrung als Teil der Umwelt des Organismus, zu dem er eine kausale und funktionale Beziehung hat, bildet somit nicht einen Teil des Organismus selbst, weil sie in einem reinen Ursache- und Mittelverhältnis zu ihm steht. Andere Teile, wie z.B. seine Exkremente, gehören ebenfalls nicht zu seiner funktionalen Einheit, weil sie nur durch ihn hervorgebracht sind, ohne notwendig auf ihn zurückzuwirken und funktional auf ihn zurückzubeziehen sind. Teil eines Organismus im Sinne eines Organs ist alles, was sich sowohl als Zweck als auch als Mittel im Hinblick auf die anderen Organe beurteilen lässt. Es kommt hier auf das Sowohl-als-auch an: Die Nahrung ist nur ein Mittel, der Kot nur eine Wirkung – und beide sind daher nicht Teile des Organismus. Sie können aber selbstverständlich Teile eines übergeordneten Systems, etwa eines Ökosystems sein.

Ein über die wechselseitige Abhängigkeit der Elemente eines Ganzen spezifiziertes Organisationsnetzwerk ergibt einen wohldefinierten Begriff des Organismus. Dieser Organismus weist auch eine funktional genau bestimmte Außengrenze auf. Das Problem liegt nur darin, dass die auf dieser Grundlage bestimmte Grenze des Organismus nicht mit seiner morphologischen Grenze übereinstimmt. Ein Spinnennetz bildet auf diese Weise ebenso einen Teil des Organismus der Spinne wie eine von einer Ameise gelegte Duftspur zu deren Organismus zu rechnen ist, oder wie viele Bauwerke von Organismen als »externe Organe« bestimmt werden können (↑Genotyp/Phänotyp: Erweiterter Phänotyp). In morphologischer Hinsicht ist die Grenze zwischen einem Organismus und seiner Umwelt also nicht eindeutig. Selbst die für Organismen zentralen Prozesse ihres Lebens können sich außerhalb ihres Körpers abspielen. So erfolgt in Korallenriffen eine wichtige Komponente der Physiologie kalkbildender Korallen außerhalb ihres Körpers (↑Umwelt: Abb. 543).[264]

Gestalteinheit und Funktionseinheit

Grundsätzlich sind zunächst zwei Organismusbegriffe zu unterscheiden: der Organismus als morphologische Herstellungseinheit und als funktionale Organisationseinheit. Im ersten Fall besteht ein Organismus in einer kohärenten Gestalt, die gegenüber ihrer Umwelt eine kontinuierliche Grenze aufweist, im zweiten Fall dagegen in einer funktionalen Einheit, die räumlich zwar nicht zusammenhängende, aber trotzdem wechselseitig voneinander abhängige Objekte umfassen kann. Organische Systeme stellen also auf zwei verschiedenen Ebenen Organismen dar: einerseits als morphologische Einheiten und andererseits unter Einschluss von Gegenständen, die nicht räum-

lich mit ihnen verbunden sind, als erweiterte Phänotypen. Einige der Körper, die für den morphologisch bestimmten Organismus zu seiner Umwelt gehören, sind für den funktional bestimmten Organismus Teil seines Systems. So gehört der Bau des Kaninchens mit gleichem Recht zu seinem funktionalen Organismus wie die Haare zu seinem morphologischen Organismus: In beiden Fällen ist eine Struktur von anderen Teilen des Organismus hervorgebracht, und sie wirkt im Sinne des Schutzes auf diese Teile zurück. Bei der Mehrzahl der Organismen fällt ihre morphologische Einheit mit der funktional zu beurteilenden Einheit zusammen. Sie verändern Teile ihrer Umwelt nicht in der Weise, dass sie zusammen mit diesen Teilen eine weitere funktionale Einheit höherer Ordnung bilden.

Effizienteste Selektionsebene

In selektionstheoretischer Betrachtung kann ein Organismus als eine besonders ausgezeichnete Ebene der Selektion angesehen werden (↑Selektion/Selektionsebenen): Er bildet diejenige Ebene, auf der die Selektion am effizientesten ist, so dass auf dieser Ebene maximal integrierte und durch umfassende Kooperation der Teile charakterisierte Systeme entstehen. Diese Systeme können einerseits aus Teilen bestehen, die selbst zur Reproduktion in der Lage sind und damit ebenfalls eine Selektionsebene bilden (z.B. Zellen oder Gene), und sie können andererseits zu Systemen höherer Ordnung zusammengefasst werden, die gleichfalls zur Reproduktion befähigt sind und eine Selektionsebene darstellen (z.B. Gruppen oder Arten). ›Organismus‹ wird damit ein relatives Konzept, das auf verschiedenen Ebenen der strukturellen Hierarchie der Biologie Anwendung finden kann. Die elementare Organisationseinheit des Lebens, die Zelle als »Minimalorganismus« (s.u.), hat sich in den »großen Transitionen des Lebens« zu höheren Organisationen zusammengeschlossen, in denen die Zellen den Status eines Organismus verlieren und zu Teilen eines neuen Organismus, des Mehrzellers, wurden. Die Zellen eines Mehrzellers stellen selbst keine Organismen mehr dar, weil sie (in der Regel) nicht auf die Maximierung ihrer eigenen Fitness organisiert sind, sondern auf die Maximierung der Fitness des Systems, von dem sie einen Teil bilden. Mehrzellige Systeme können sich außerdem zu arbeitsteiligen Gruppen zusammenschließen, in denen der einzelne Mehrzeller wiederum nicht seine eigene Fitness, sondern die Fitness der Gruppe maximiert, die dann die neue zentrale Selektionseinheit darstellt. Dies ist bei den eusozialen Insekten der Fall, in denen sterile Kasten ausgebildet sind. D.C. Queller argumentiert 1997 daher dafür, eine eusoziale Kolonie nicht als ›Superorganismus‹ (s.u.), sondern als ›Organismus‹ zu bezeichnen, weil sie ein hoch integriertes System darstellt, in dem der Konflikt unter den Mitgliedern stark reduziert ist (vgl. Tab. 216).[265] In diesem Sinne bildet ein Organismus ein System, in dem alle Teile auf die Kooperation mit den anderen Teilen selektiert wurden und Konflikte unter den Teilen (also Selektion auf der Ebene der Teile) weitgehend unterdrückt sind: »The organism is the result of a powerful history of selection at that level, and weak or no selection within that level, a pattern of selection that results from advantages in cooperation and effective control of conflicts«.[266] Kennzeichnend für Organismen ist danach die Ausrichtung aller Teile auf ein gemeinsames Ziel (die Erhaltung und Reproduktion des Ganzen); auf den Organisationsebenen oberhalb der des Organismus überlagern sich dagegen die Ausrichtungen der Teile auf verschiedene Ziele (»cross-purposes«), die nicht mehr durchgehend zu einem gemeinsamen Ziel integriert sind.[267]

Mit einer Unterscheidung A. Remanes aus dem Jahr 1950 kann die »funktionelle« Ordnung des Organismus der »biozönotischen Ordnung« der Biozönosen und Ökosysteme gegenübergestellt werden: In der funktionellen Ordnung der Organismen ist die Konkurrenz der Komponenten kein bestimmender Faktor; das Verhältnis der Teile ist vielmehr als harmonisches Miteinander gekennzeichnet, »der antagonistische Kampf der Teile ist aufgehoben« (↑Ökologie/Biozönotische und funktionelle Ordnung).[268]

Beschrieben werden kann die Entstehung eines Organismus auf einer höheren Organisationsebene auch als eine *evolutionäre Transition der Individualität* (Michod & Nedelcu 2003: »evolutionary transition in individuality«).[269] In einer solchen Transition erfolgt ein Transfer der Fitness von einer niedrigen auf eine höhere Organisationsebene (z.B. von den Zellen auf den Mehrzeller oder von den Insektenarbeiterinnen auf die Kolonie) und eine Spezialisierung der Einheiten auf den niederen Ebenen auf einzelne Komponenten der Fitness (z.B. von bestimmten Zellen oder Insekten auf Schutzfunktionen und anderen auf Reproduktionsfunktionen).[270] Die Konstituierung eines mehrzelligen Organismus kann demnach als ein Prozess der Kooperation unter Zellen durch einen Mechanismus der Gruppen- oder Verwandtenselektion verstanden werden (Michod 1999: »Organisms may be thought of as groups of cooperating cells related by common descent«[271]).

Äquifinalität durch Heterogenität einer Homogenität

Die Ebene der Organismizität, auf der sich die Orga-

Ganzheit aus interdependenten Teilen (Allelon)
Ein System aus wechselseitig voneinander abhängigen Prozessen und Teilen, die zusammen eine integrierte funktionale Einheit bilden
Ausnahme: viele für die Funktion anderer Teile nicht notwendige Teile, z.B. alle Finger, beide Nieren

Morphologische Einheit (Morphon)
Eine einheitliche und geschlossene Gestalt aus Teilen, die miteinander in direkter Verbindung stehen
Ausnahme: Organismen, die eine Metamorphose durchlaufen

Einheit der Entwicklung (Metamorphon)
Ein System, das durch die Differenzierung einfacher Ausgangskörper (z.B. einer Zygote) entstanden ist und eine kontinuierliche räumliche Einheit bildet
Ausnahme: durch Aggregation entstandene Einheiten, z.B. die zellulären Schleimpilze

Einheit der Regulation (Homöon)
Ein System aus Prozessen, die alle auf die Erhaltung seiner Integrität und Funktionalität bezogen sind
Ausnahme: alle Prozesse, die die Reproduktion auf Kosten der Selbsterhaltung fördern, z.B. die Wanderungen der Lachse zur Fortpflanzung

Einheit der Reproduktion und Selektion (Genon)
Ein System, das zur selbständigen Fortpflanzung in der Lage ist und damit eine Einheit der Selektion darstellt
Ausnahme: alle obligatorisch sexuell sowie die sich gar nicht fortpflanzenden Organismen wie die Mitglieder der sterilen Kasten der sozialen Insekten

Tab. 220. Aspekte und Dimensionen des Organismusbegriffs und einige Ausnahmen bei traditionell als Organismen angesehenen Wesen.

nismen der meisten Arten bewegen, die in der Evolution also am häufigsten realisiert ist, ist die Ebene von Individuen, die aus einem kohärenten Körper aus vielen Zellen bestehen. Für diese Organismen können drei konstitutive Momente angegeben werden, die zwar eng zusammenhängen, sich aber in einigen Aspekten auch widersprechen: Vielzellige Organismen sind Gefüge aus einer Vielzahl strukturell und genetisch ähnlicher Elemente, den Zellen, die aber hoch differenzierte Funktionen wahrnehmen und gerade durch ihre Differenzierung zu einer Arbeitsteilung in der Lage sind, über die eine teleologische Ausrichtung auf ein gemeinsames Ziel, die Erhaltung und Fortpflanzung des Gefüges, erreicht wird. Anders gesagt, in Organismen werden viele (genetisch) homogene Elemente durch ihre Differenzierung in heterogene Teile eines Ganzen funktionell und existenziell aneinander gebunden. Die drei Momente der Äquifinalität (teleologische Fokussierung), Heterogenität (funktionelle Differenzierung) und Homogenität (genetische Identität) hängen dabei unmittelbar voneinander ab: Die Äquifinalität ist nur möglich aufgrund einer arbeitsteiligen, funktionalen Differenzierung der Teile, diese Differenzierung kann aber über Selektionsmechanismen nur realisiert werden, wenn die Selektionseinheiten der unteren Ebene, die Zellen, einander sehr ähnlich, d.h. genetisch homogen sind.

Typen von Organismen
Vieldeutig ist der Begriff des Organismus in der Gegenwart v.a. deshalb, weil in ihm, als dem grundlegenden Begriff der Biologie, die verschiedenen Aspekte eines Lebewesens zusammengeführt werden müssen. Ausgehend von einer systematischen Theorie des biologischen Lebensbegriffs (↑Leben), sind Organismen als Systeme zu bestimmen, die eine *Organisation* und *Regulation* aufweisen und einer *Evolution* unterliegen. Diese Merkmale müssen nicht immer in einem Körper zusammen realisiert sein. Will man sie auch begrifflich voneinander trennen, können neue Konzepte eingeführt werden (vgl. Tab. 221): Eine organisierte Einheit, die aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen besteht, kann ***Allelon*** genannt werden (von griech. ›ἀλλήλων‹ »gegenseitig, einander«); eine regulierte Einheit, die eine Struktur gegen äußere Störungen stabil aufrecht erhält, kann als *Homöon* bezeichnet werden; und eine Einheit, die reproduziert wird und damit einer Evolution unterliegen kann, kann den Namen *Genon* erhalten (von griech. ›γεννᾶν‹ »zeugen, hervorbringen«; B.C. Patten verwendet den gleichen Ausdruck im Rahmen seines systemtheoretischen Modells des Begriffs der ↑Umwelt zur Bezeichnung eines »Output-Objekts«). Geht der Prozess von den jeweiligen Einheiten selbst aus, bieten sich die Bezeichnungen *Auto-Allelon*, *Auto-Homöon* und *Auto-Genon* an. Für Organisationsformen auf höheren Ebenen, d.h. die Organisation, Regulation und Evolution von bereits organisierten, regulierten oder evolvierenden Systemen, können die Ausdrücke *Meta-Allelon* (z.B. für ein Ökosystem), *Meta-Homöon* (z.B. für die Biosphäre als reguliertes System nach der Gaia-Hypothese) und *Meta-Genon* (z.B. für mehrzellige Individuen) verwendet werden. Die Einheit eines Organismus, in der Organisation, Regulation und die Fähigkeit zur Evolution durch Reproduktion zugleich realisiert sind, kann als *Organismon* bezeichnet werden.

Ontologie von Organismen
Ein Körper eines Lebewesens (und Organismus) bildet die statische Seite seiner materiellen Verfasst-

heit, die sich in einer bestimmten Form (Gestalt) manifestiert. Im Laufe des Lebens eines Lebewesens können sich sowohl die Bestandteile seines (jeweiligen) Körpers (durch Stoffwechsel) als auch dessen Form (durch Metamorphose) ändern, so dass er zu einem anderen Körper desselben Lebewesens wird. Der Körper stellt daher nur die eine Seite der (materiellen) Verfasstheit eines Lebewesens dar; die andere Seite, die dynamische, ist seine Einheit als ein Gefüge von Prozessen, die (1) (als Prozesse eines jeweiligen Typs) wechselseitig voneinander abhängen, die (2) seine materiellen Teile erzeugt (geformt) haben, die (3) diese umformen und damit neue Körper (des gleichen Lebewesens) erzeugen können und die (4) im Rahmen dieser Transformationen selbst Änderungen unterliegen, so dass sie zu Prozessen neuen Typs werden können, die aber wiederum (bis zum Ende des Lebens des Lebewesens) in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit voneinander stehen.

Seit Ende des 17. Jahrhunderts wird diese besondere Einheit des Lebewesens als eine Einheit im Fluss der Stoffe und Formen mit dem Begriff der ↑*Organisation* in Zusammenhang gebracht. J. Locke erläutert 1689 am Beispiel einer Pflanze, dass ihre Einheit nicht auf einer bestimmten Stoffmenge, sondern der Vereinigung in einem einheitlichen Leben beruht: »one Plant, which has such an Organization of Parts in one coherent Body, partaking of one Common Life, it continues to be the same Plant, as long as it partakes of the same Life, though that Life be communicated to new Particles of Matter vitally united to the living Plant, in a like continued Organization conformable to that sort of Plants«.[272] Das Prinzip der Identität eines Organismus ist damit die Kontinuität eines Prozessgefüges, nicht aber einer gleich bleibenden Stofflichkeit. Dies könnte so formuliert werden, dass das Leben eines Organismus selbst als ein Prozess bestimmt wird, wie dies H. Jonas 1965 im Sinn hat: »the living organism exists as a constant exchange of its own constituents, and has its permanence and identity only in the continuity of this process, not in any persistence of its material parts. This process indeed *is* its life, and in the last resort organic existence means, not to be a definite body composed of definite parts, but to be such a continuity of process with an identity sustained above and through the flux of components«.[273]

Daneben könnte auch davon gesprochen werden, Organismen würden auf mehreren Ebenen zugleich existieren, auf der Ebene ihrer Teile und auf der Ebene von deren Interaktion. M. Grene zielt 1972 auf ein solches Verständnis: »Organized systems cannot be understood in terms of their least parts alone, but only in terms of those parts *as organized* in such systems. Organized systems are *doubly determinate*; they exist on at least two levels at once«.[274] Diese Vorstellung von der doppelten Existenz der organisierten Systeme ist aber doch mehr verwirrend als erhellend. Es ist genauer, von den Organismen zu sagen, sie existierten auf der Ebene ihrer Elemente überhaupt nicht. Erst insofern die Organisation der Elemente in den Blick kommt, existieren auch die so beschriebenen Gegenstände. Die Bestimmung der Gegenstände kann nicht ohne die Vorstellung der Organisation auskommen.

Allelon
Einheit aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, z.B. das Gefüge der Organe eines Organismus

Homöon
Einheit der Erhaltung einer Struktur oder einer Größe, z.B. ein Regelkreis

Genon
Einheit der Fortpflanzung, damit gleichzeitig die Einheit, die einer Evolution unterliegen kann, z.B. ein Gen

Auto-Allelon
Sich selbst organisierende Einheit, d.h. ein sich spontan bildendes System aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, z.B. eine Bénard-Zelle

Auto-Homöon
Sich selbst regulierende Einheit, d.h. ein System, dessen eigene Erhaltung die Regelgröße bildet, z.B. die Einrichtungen der Homöostase in einem Organismus

Auto-Genon
Sich selbst reproduzierende Einheit, d.h. ein System, das zu der eigenen Fortpflanzung in der Lage ist, z.B. ein asexuell sich vermehrendes Individuum

Meta-Allelon
Einheit aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, die selbst wiederum auf diese Weise organisiert sind, z.B. ein Ökosystem

Meta-Homöon
Einheit der Erhaltung, die wiederum sich selbst erhaltende Teile enthält, z.B. ein mehrzelliges Individuum

Meta-Genon
Einheit der Fortpflanzung, die wiederum aus zur Fortpflanzung befähigten Teilen zusammengesetzt ist, z.B. ein mehrzelliges Individuum

Organismon
Einheit aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, die sich selbst erhält und zur Fortpflanzung fähig ist, z.B. ein lebendiges Individuum

Tab. 221. Begriffe zur Differenzierung zwischen den verschiedenen Aspekten des Organismusbegriffs

intrinsische Eigenschaften	*relationale Eigenschaften*
Form Aussehen, Gestalt, innere Gliederung, Bauplan	**geografischer Ort** Bioregion, klimatische und edaphische Bedingungen, Reviergröße, Wanderungen
Materie Stoffliche Zusammensetzung: Elemente, Verbindungen; Konsistenz, Aggregatzustände, Phasenwechsel	**Zeitraum der Existenz** geologische Epoche, Jahreszeit, Lebensdauer
Funktion interne Prozessmuster, Stoffwechselwege	**taxonomische Beziehungen** Variation, Art, Gattung, Familie, Ordnung, Klasse, Stamm, Reich
Verhalten Bewegungsmuster und Aktivitäten	**phylogenetische Beziehungen** Schwesterart, Vorfahrenarten, Nachfahrenarten
Lebensform Fortbewegungstyp, Ernährungstyp, Schutztyp, Fortpflanzungstyp	**tokogenetische Beziehungen** Geschwister, Vorfahren, Nachfahren
Transformationen Entwicklungsvorgänge, Metamorphosen, Schlaf- und Wachrhythmen, Winter- und Sommerformen	**ökologische Beziehungen** Nahrung, Konkurrenten, Feinde
	Lebensgeschichte Paarungen, Fortpflanzungen, Krankheiten, sozialer Status

Tab. 222. Wichtige Eigenschaftstypen von Lebewesen.

Ontologisch nicht befriedigend ist es auch, die Existenzweise von Organismen als *Prozesse* zu beschreiben. Denn Lebewesen sind, in der Terminologie W. Johnsons (1921), paradigmatische Fälle von *Kontinuanten* (»continuants«), und damit wohl unterschieden von Prozessen, die zur Kategorie der *Okkuranten* oder *Vorkommnisse* (»occurents«) zählen.[275] Organismen gehören damit zu den Entitäten, die in der Zeit *fortbestehen* (»endure«) und nicht zu solchen, die *andauern* (»perdure«).[276] Als Kontinuanten können Organismen zwar in zeitliche Stadien gegliedert werden, sie sind aber zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz ganz da und zerfallen daher nicht in echte zeitliche Teile. Selbst von einem Insekt, das eine Metamorphose durchläuft, würden Biologen in der Regel sagen, dass es auch in seiner frühen Lebensphase als Raupe ganz da war; es heißt nicht: ›Eine frühe Phase des Insekts war Raupe‹, sondern: ›Das Insekt war in einer frühen Phase seines Lebens Raupe‹. Organismen sind also zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz als Ganze vorhanden. Ein Lebewesen verfügt zwar über einen Lebens*lauf* oder eine Lebens*geschichte*, die in Phasen gegliedert werden kann (z.B. ontogenetische Entwicklungsstadien); es ist aber geläufig, ein Lebewesen als Einheit und Ganzheit anzusehen, auch wenn seine Lebensgeschichte noch nicht vollendet ist (»Endurantismus«). Prozesse, wie organische Entwicklungsprozesse, bestehen dagegen aus echten zeitlichen Teilen, die erst zusammen das Ganze der Einheit ausmachen. Aufgrund ihrer Eigenschaft der Unvollständigkeit in jedem einzelnen Moment und ihrer Ausrichtung auf einen definierten Endzustand, liegen sie erst in ihrer Vollendung als Ganze vor.[277] In ontologischer Hinsicht ist ein Organismus demnach zwar ein dynamischer Gegenstand, aber nicht selbst ein Prozess, sondern er unterliegt Prozessen.[278]

Der besondere Status von Lebewesen als Funktionsgefüge, die im Wechsel ihrer Formen bestehen können und im Wechsel ihrer Stoffe bestehen müssen, bildet für M. Schark im Jahr 2005 die Grundlage dafür, ›Lebewesen‹ zu einer eigenen ontologischen Grundkategorie zu machen. Von den leblosen Dingen sind die Lebewesen nach Schark in ontologischer Hinsicht durch ihre andere Art des Fortbestehens in der Zeit (der Persistenz) unterschieden. Sie behauptet, »daß für Lebewesen zu persistieren in etwas anderem besteht als für Dinge«.[279] Während die leblosen Dinge in Isolation von ihrer Umgebung bestehen könnten, existierten die Lebewesen nur in einem Stoff- und Energieaustausch mit ihrer Umwelt. Das Stattfinden eines Stoffwechsels im Sinne des Materieaustauschs eines Körpers mit seiner Umgebung bildet für Schark »eine notwendige und hinreichende Bedingung für das Am-Leben-Sein eines Lebewesens«.[280] Die knappste Bestimmung von Lebewesen sei daher, sie seien *Objekte im Fluss* (Simons 1987: »objects in flux«[281]), im stetigen Materiefluss befindliche Funktionsgefüge. In ihrem Besitz eines Körpers sind die Lebewesen von leblosen Entitäten mit stoffwechselartigen Prozessen, z.B. Wellen, Wirbeln

oder Flammen unterschieden. Das Stattfinden von Stoffwechselprozessen bildet nach Schark aber nicht eigentlich das Leben eines Lebewesens – dieses bestimmt sie vielmehr als Inbegriff von Aktivitäten und Fähigkeiten von Lebewesen[282] – es bestehe vielmehr lediglich eine strikte empirische Korrelation von Leben und dem Vorliegen von Stoffwechselprozessen; diese konstituierten das *physische Substrat* des Lebens.[283] Die Tätigkeiten des Lebewesens insgesamt bildeten die (für seine Identifikation notwendige) *ratio cognoscendi* seines Lebens; die in seinem organisierten Körper stattfindenden Prozesse dagegen dessen (naturwissenschaftlich analysierte) *ratio essendi*. Weil der Stoffwechsel von einem Lebewesen aktiv betrieben wird und die Abgrenzung gegen die Umgebung erst vermöge der physischen Verfasstheit und Dynamik des Lebewesens erfolgt, geht ein Lebewesen nach Schark nicht darin auf, ein Körper zu sein; zwischen dem Lebewesen und seinem Körper bestehe kein Identitäts- sondern eher ein Possessivverhältnis.[284] Die Ausdrücke ›lebendiger Körper‹ oder ›organisierter Körper‹ (›corpus organisatum‹) werden damit insgesamt problematisch: Leben und Organisation sind nicht Eigenschaften eines Körpers, sondern es sind Weisen zu sein, die die Einheit von Wesen mit ganz eigenen Identitätskriterien definieren. Schark schreibt den Lebewesen darüber hinaus eine Minimalform des Subjektseins zu: Lebewesen würden sich von sich aus abgrenzen, d.h. durch eigene Leistung von ihrer Umgebung unterscheiden. Sie würden aktiv einen Stoffwechsel mit der Umgebung aufrechterhalten und auf Reize mit *Verhalten* reagieren, d.h. durch Aktivitäten, deren Energie nicht durch den auslösenden Reiz bereitgestellt wird.

Auch von anderer Seite wird betont, dass Organismen wesentlich als *Agenten* zu verstehen sind. R.A. Wilson bestimmt einen Agenten 2005 als eine Entität an einem bestimmten Ort, die eine Quelle der Verursachung und Aktion bildet (»an agent is an individual entity that is a locus of causation or action. It is a source of differential action, a thing from which and through which causes operate«[285]). Agenten seien zeitlich und räumlich begrenzt und wiesen eine zeitliche und räumliche Kontinuität während ihres Daseins auf. Nach dieser Definition sind allerdings nicht nur Lebewesen Agenten, auch anorganische Entitäten, wie Wirbelstürme oder Steine fallen darunter.

Die Bestimmung von Organismen als Agenten weist auch darauf hin, dass es einen ›toten Organismus‹ nicht geben kann, oder wie es J.J. Pikler 1926 formuliert: »Ein Organismus ist […] bloß solange ein Organismus, als er lebt, und ein toter Organismus ist eigentlich ein gewesener Organismus«, also kein Organismus mehr[286].

Als Gegenbegriff zu ›Organismus‹ verwendet E. Haeckel 1863 den Ausdruck *Anorganismus*, und er versteht darunter die »Stammform«, aus der sich alle Organismen entwickelt haben.[287] Wenn man diesen Ausdruck überhaupt annehmen will, müsste zumindest klar gemacht werden, dass Anorganismen über ganz andere Identitätsbedingungen wie Organismen verfügen: Sie können nicht über die Wechselseitigkeit von Prozessen ausgegliedert werden, sondern über andere Kriterien, z.B. die Konstanz der Form oder des Stoffs. In diesem Sinne könnte ein Stein von einer bestimmten Form als ›Anorganismus‹ bezeichnet werden.

Definitionsfragen

Um eine präzise Definition des Organismusbegriffs wird sich in der Gegenwart meist nicht mehr bemüht. Für die meisten Fälle wird es als ausreichend erachtet, Organismen als funktional integrierte Systeme zu verstehen (vgl. Tab. 212). Die funktionale Integration und wechselseitige Bezogenheit der Teile aufeinander kann dabei über verschiedene Grade der Bindung erfolgen (↑Wechselseitigkeit: Tab. 305): von einer wechselseitigen Relevanz (Interaktion) über eine wechselseitige Herstellung (Interproduktion) und wechselseitigen Erhaltung (Interdependenz) bis zur wechselseitigen Bestimmung (Interdetermination) der Teile. Im Mittelpunkt steht traditionell das Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit der Teile voneinander. Dieses zeigt sich in solchen Definitionen des Organismus, die ihn als eine Einheit bestimmen, die zerstört wird, wenn ihr ein Teil genommen wird (Dawkins 1982: »the quality of being sufficiently heterogenous in form to be rendered non-functional if cut in half«[288]). Was ein ›Teil‹ ist, darf hier allerdings nicht physisch-morphologisch verstanden werden, denn viele Organismen bleiben funktional, wenn ihnen ein physischer Teil (z.B. eines der zwei Augen oder bei einigen Pflanzen auch die Hälfte ihres Körpers) entfernt wird. Die Teile müssen vielmehr selbst funktional spezifiziert werden: Die Systemstelle der Organe der Sinneswahrnehmung (bei Tieren) oder der Organe der Nährstoffversorgung (bei Tieren und Pflanzen) kann nicht entfernt werden, ohne dass das System als Ganzes seine Funktionalität verliert (und damit stirbt).

Nicht nur als explizite Aufzählung, sondern auch als Oberbegriff für eine offene Liste von Merkmalen kann der Organismusbegriff verstanden werden. So schlägt etwa M. Gutmann ihn 2000 als ein Element einer »Meta-Sprache« vor: »we can use the term

Morphologie	
schwerster Organismus:	
Klon »Pando« der Amerikanischen	
Zitterpappel (*Populus tremuloides*)	
in Utah: 47.000 Stämme, zusammen	6.600 t
größter Organismus:	
Honigpilz (*Armillaria ostoyae*)	900 ha
kleinster Organismus:	
Mycoplasma-Bakterien	300 nm
Physiologie	
ältester Organismus:	
Sporen von Bakterien	$250x10^6$ Jahre
ältester mehrzelliger Organismus:	
Busch der Art *Lomatia tasmanica*	44.000 Jahre
ältestes Tier:	
Schwamm (*Cinachyra antarctica*)	
im Südpolarmeer	1.550 Jahre
Reproduktionsbiologie	
kürzester Generationswechsel:	
Amoeba cristalligera	3 Minuten
späteste Geschlechtsreife:	
Nashorn; Brückenechse	20 Jahre
maximale jährl. Samenproduktion:	
Birke	$3x10^7$
Genetik	
kleinstes Genom (*Mycoplasma*)	580.000 bp
	517 Gene
Ökologie	
Anzahl Organismen auf der Erde	$4\text{-}6x10^{30}$
Anzahl Bakterien in einer	
Handvoll Waldboden	10^9
organisch gebundene Biomasse	
(Gramm Kohlenstoff)	10^{17}
Evolution und Diversität	
Alter der ältesten Lebensspuren	ca. $3,5x10^9$ Jahre
Artenanzahl in der Erdgeschichte	ca. $30x10^9$
gegenwärtige Anzahl der Arten	$3\text{-}100x10^6$

Tab. 223. Organismen in Zahlen (verschiedene Quellen).

›organism‹ as an abbreviation, listing all those properties or characters of living beings described ›as‹ organismic properties«.[289]

Vom Organismus zum »Organismus-Syndrom«

Weil es verschiedene Merkmale sind, die im Organismusbegriff zusammengefasst werden, kann bestritten werden, dass ›Organismus‹ überhaupt eine einheitliche Kategorie darstellt. Die Kennzeichen von Organismen könnten demnach in verschiedenen Kombinationen in der Natur vorkommen (Dyer 1989: »Organisms as separate, completely definable entities may not exist«[290]). Funktionale Integration, physiologische Autonomie, individuelle Einmaligkeit und genetische Homogenität sind Merkmale, die zwar häufig miteinander korreliert sind, aber nicht immer zusammen auftreten müssen. Statt sich um die eine richtige Organismusdefinition zu streiten, argumentieren einige Autoren daher dafür, das Phänomen der *Organismizität* in seiner Vielschichtigkeit in den Blick zu nehmen (zu diesem Begriff, s.u.). Weil die Merkmale des organismischen Zustands häufig zusammen auftreten, sprechen J.W. Pepper und M.D. Heron 2008 in diesem Zusammenhang von dem *Organismus-Syndrom* (»organism syndrome«).[291] Die Korrelation der Merkmale kann dabei als Ergebnis von Evolutionsprozessen analysiert werden. Selbst so elementare Phänomene wie die genetische Homogenität von Organismen bildet in dieser Perspektive ein Resultat der Evolution.

Denkbar ist es auch, innerhalb einer Art organismische Zustände auf verschiedenen Integrationsebenen zu finden: Bei den zellulären Schleimpilzen könnten z.B. sowohl phasenweise selbständig existierende einzellige Stadien als auch der durch Aggregation entstandene vielzellige Verbund des Plasmodiums als ein Organismus verstanden werden. Bei anderen Arten ist es fraglich, ob überhaupt eine Gliederung in Organismen vorliegt: Bei den durch Mycelien oder Wurzelausläufer sich über viele Hektar ausbreitenden Pilze oder Bäume (wie die Amerikanische Zitterpappel, *Populus tremuloides*; vgl. Tab. 223) ist nicht klar, welche Einheit als Organismus im Sinne eines Individuums verstanden werden sollte.[292]

Das Verschwinden des Organismuskonzepts

Dem Desinteresse an allgemeinen Definitionen korrespondiert ein weitgehendes Verschwinden des Organismusbegriffs aus modernen Theorien der Biologie. Gerade diejenigen Bereiche der Biologie, die im 20. Jahrhundert eine besondere Dynamik entfaltet haben, bewegen sich auf einer Ebene unterhalb oder oberhalb des Organismus: Für die Molekularbiologie sind es die biologischen Makromoleküle, für die Genetik die Gene, für die Ökologie und Evolutionstheorie die Populationen, die die entscheidenden theoretischen Entitäten bilden.[293] Den Fortpflanzungszellen (Keimzellen) der mehrzelligen Organismen schreibt bereits A. Weismann 1884 ein »eigentliches« Leben zu, weil sie über das Leben der Körperzellen hinaus in den Nachkommen weiter bestehen können und damit potenziell unsterblich sind: »Der Körper, das Soma, erscheint unter diesem Gesichtspunkt gewissermaßen als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen«[294] (↑Leben). Weitergetragen wird diese Sicht bis zu den soziobiologischen Theorien der 1970er Jahre, nach denen die Gene, nicht die Organismen

die eigentlichen biologischen Agenten und entscheidende Ebene der Selektion bilden (↑Selektion/Genselektion). B. Goodwin konstatiert daher 1994, in der synthetischen Theorie der Evolution sei das Gen an die Stelle des Organismus getreten: »Something very curious and interesting has happened to biology in recent years. Organisms have disappeared as the fundamental units of life. In their place we now have genes, which now have taken over all the basic properties that used to characterize living organisms«.[295] Wie Organismen würden auch die Gene sich vermehren und Variationen (Mutationen) produzieren, damit einer Evolution unterliegen, und außerdem als die eigentlichen Akteure erscheinen, für die die Organismen lediglich als Mittel zur effektiveren Reproduktion und Ausnützung der Umwelt dienten.

Am häufigsten wird von Seiten der Entwicklungsbiologie der Verlust des Organismusbegriffs für die biologische Theoriebildung beklagt, so z.B. 1996 von G. Webster und B. Goodwin.[296] In dem Maße, in dem eine Erklärung der Embryogenese als nicht reduzierbar auf die Aktivität der Gene erkannt wird, kommt es ausgehend von der Entwicklungsbiologie wieder zu einer Renaissance des Organismusbegriffs am Ende des 20. Jahrhunderts. Das erneute Interesse am Organismusbegriff hängt dabei mit dem Bemühen um Integration der verschiedenen an der Entwicklung beteiligten Faktoren zusammen. Nicht mehr einzelne Gene, sondern komplexe systemische Interaktionen werden für die Gestaltbildung verantwortlich gemacht. Das System, in dem diese Integration erfolgt, ist der Organismus (↑Biologie: Systembiologie).[297] Auch für die Evolutionsbiologie gewinnt die Ebene des Organismus erneut an Bedeutung, insofern evolutionärer Wandel als Veränderung auf der Ebene der individuellen Entwicklung von Organismen als plastischen Systemen beginnen kann, so dass sich diese Änderung erst in einem zweiten Schritt auf genetischer Ebene manifestiert (West Eberhard 2005: »genes are probably more often followers than leaders in evolutionary change«[298]). Der Neodarwinismus des beginnenden 21. Jahrhunderts wird damit zu einem *Entwicklungs-Darwinismus* (Walsh 2010: »Developmental Darwinism«[299]; ↑Evolutionsbiologie).

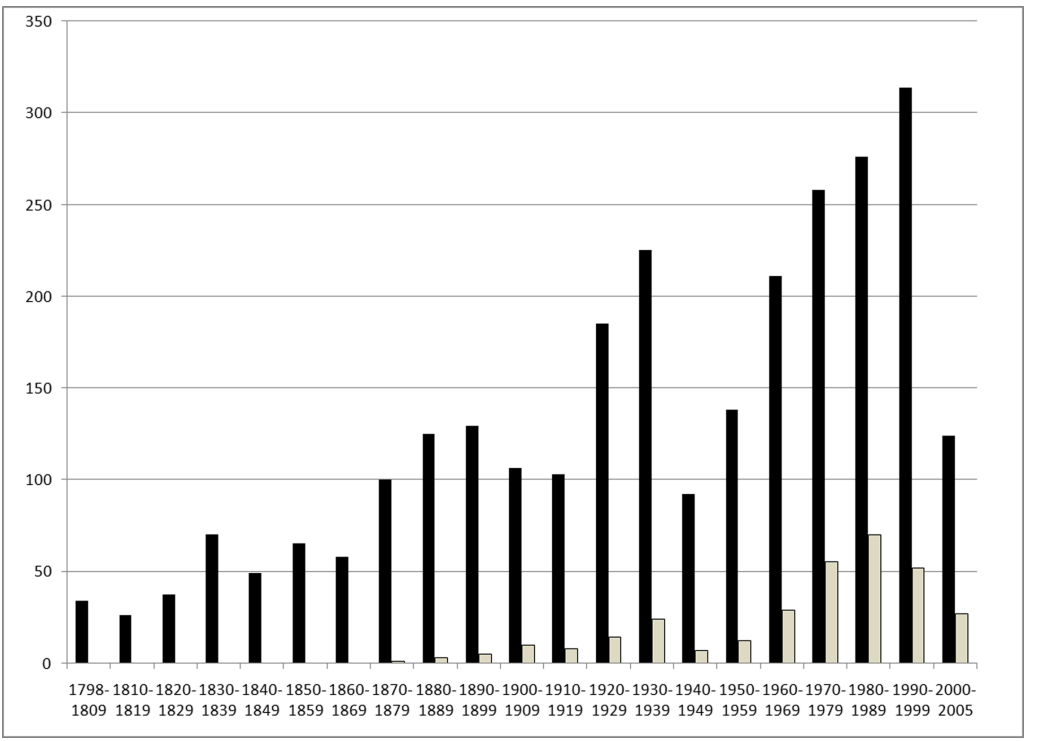


Abb. 355. Häufigkeit von Monografien, die im Titel die Wörter ›Organismus‹ oder ›Organismen‹ (schwarze Säulen) bzw. ›Lebewesen‹ (graue Säulen) enthalten. Dargestellt ist die Summe von Werktiteln in Dekaden von 1798 bis 2005. Datengrundlage: GBV Online-Katalog norddeutscher Bibliotheken im Juni 2006. Mehrfachzählungen eines Werkes sind aufgrund der mehrfachen Aufnahme des gleichen Werkes in den Katalog nicht ausgeschlossen. Es sind nicht nur biologische Werke berücksichtigt.

Wissenschaftlicher oder philosophischer Begriff?
Der für die Biologie grundlegende Charakter des Organismusbegriffs bringt es mit sich, dass er nicht immer als ein wissenschaftlicher, sondern gelegentlich auch als ein philosophischer Begriff verstanden wird. So vertritt J. Needham bereits 1928 die These, ›Organismus‹ sei kein naturwissenschaftlicher Begriff, sondern eine philosophische Betrachtungsweise, die auf jeden beliebigen Gegenstand angewandt werden könne.[300] L. von Bertalanffy wendet dagegen ein, im Sinne eines Systems, das sich in einem dynamischen Gleichgewicht befinde, sei ›Organismus‹ durchaus ein naturwissenschaftlicher Begriff.[301] Er bezeichnet ihn sogar als einen »Urbegriff« und eine »eigenartige Denkform«, die es ermögliche, den besonderen System- und Gestaltcharakter des Lebendigen auszudrücken.[302] Kausal sei der Organismus »unerklärbar«, erst in der systemtheoretischen Betrachtung erschließe sich sein eigentliches Wesen; der Begriff des Organismus sei damit eine der Biologie eigene »Beschreibungsform« und stelle den für sie grundlegenden Begriff dar: »sollte ein hypothetisch-deduktives System in der Biologie möglich sein, so wird der Begriff des Organismus dessen oberster Begriff sein müssen, weil eben das eigentliche Wesen des Lebens in der Organisation der Stoffe und Vorgänge liegt«[303].

Diesem Verständnis gemäß gibt von Bertalanffy 1932 eine komplexe Definition des Organismusbegriffs, in die viele zentrale theoretische Begriffe Eingang finden: »Ein lebender Organismus ist ein in hierarchischer Ordnung organisiertes System von einer großen Anzahl verschiedener Teile, in welchem eine große Anzahl von Prozessen so geordnet ist, daß durch deren stete gegenseitige Beziehung innerhalb weiter Grenzen bei stetem Wechsel der das System aufbauenden Stoffe und Energien selbst wie auch bei durch äußere Einflüsse bedingten Störungen das System in dem ihm eigenen Zustand gewahrt bleibt oder hergestellt wird oder diese Prozesse zur Erzeugung ähnlicher Systeme führen«.[304]

Zauber- und Pluswort
Die im Begriff des Organismus zugleich vorhandene wissenschaftliche Verankerung und holistischen Konnotationen haben ihn schon immer zu einem attraktiven Konzept gemacht. Ausdrücklich als »Zauberwort« bezeichnet J. Hennig 1968 den Ausdruck ›organisch‹.[305] In ihm drücke sich die Sehnsucht nach einem einheitlichen Grund des Lebens aus. Es stelle heute ein eindeutiges »Pluswort« dar, weil es mit einem positiven Wertaspekt verbunden sei. Offensichtlich wird in zahlreichen Diskursen mehr die positive Aura des Wortes als seine genaue Bedeutung eingesetzt. Seinen Glanz erlangt das Wort auch gerade im Gegensatz zu seinem engen etymologischen Verwandten, der kalten ›Organisation‹. Im Kontrast zu dem Technischen, Konstruierten und Zwanghaften, das in ›Organisation‹ steckt, ist ›Organismus‹ ein warmer Begriff mit einer Aura des Gewachsenen, Ganzen und Unverfügbaren. So kann dann auch der humanistische Anarchist E. Jünger 1960 seine Hoffnung auf den »Weltstaat« richten, in dem es zu einem Ende der Staaten im Plural komme und stattdessen zu einer neuen Entfaltung des »Organismus«: »Dann könnte der menschliche Organismus als der eigentlich Humane, vom Zwang der Organisation befreit, reiner hervortreten«.[306] Insgesamt präsentiert sich ›Organismus‹ damit als ein Wort der Wissenschaftssprache, das etwas vom Zauberhaften des Menschlichen und Unmittelbaren bewahrt hat.

Lebewesen
Das Wort ›Lebewesen‹ (zuerst »lebwesen«) ist seit der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts nachgewiesen.[307] Der Ausdruck hat in erster Linie eine außerwissenschaftliche Verbreitung. Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts erscheint er kaum in den Titeln biologischer Werke; und wenn doch, dann meist in populären Schriften.[308] Erst seit den 1890er Jahren wird der Begriff häufiger im Titel wissenschaftlicher Abhandlungen geführt[309]; insgesamt taucht er von 1878 bis 2005 im Titel von rund 350 Monografien auf (nach dem GBV; vgl. Abb. 355). Eine viel geringere Verbreitung hat das englische Äquivalent ›living being‹: Es taucht im Singular überhaupt nur in einer einzigen Monografie des Online-Katalogs der British Library und des Britischen Verbundkatalogs auf[310]; im Plural erscheint der Ausdruck auch nur in den Titeln von neun Werken, die aber alle Übersetzungen aus fremden Sprachen sind und bis auf einen einzigen aus dem 20. Jahrhundert stammen. Der französische Ausdruck ›être vivant‹ steht in seiner Häufigkeit als Titel von Monografien zwischen dem deutschen ›Lebewesen‹ und dem englischen ›living being‹.

Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird das Wort ›Lebewesen‹ häufig synonym mit ›Organismus‹ verwendet. Es gibt aber auch signifikante Unterschiede im Gebrauch der Wörter: Bei Kant sind die Konzepte des Lebewesens und des Organismus insofern unterschieden, als er den Begriff des ↑Lebens über das Vermögen der (durch ein inneres Begehren hervorgerufenen) Bewegung bestimmt (und daher auf Tiere beschränkt), das Konzept des Organismus aber über das wechselseitige Verhältnis der Teile in einem Sys-

tem einführt (und es damit auch auf Pflanzen beziehen kann) (s.o.).[311] Insgesamt impliziert der Terminus ›Organismus‹ stärkere Bezüge zu dem gegliederten Aufbau des damit bezeichneten Gegenstandes; bei ›Lebewesen‹ liegt die Betonung dagegen eher auf spezifischen Aktivitäten, Vermögen und Fähigkeiten des bezeichneten »Wesens«, weniger auf dessen Struktur. ›Organismus‹ verweist damit auf eine Erklärungsebene, während ›Lebewesen‹ der primäre deskriptive Begriff ist.

Extensional werden die Wörter ›Organismus‹ und ›Lebewesen‹ heute meist gleichbedeutend verwendet: Jeder als Organismus identifizierte Gegenstand gilt auch als ein Lebewesen und umgekehrt. Trotzdem sind sie intensional voneinander unterschieden. Das Wort ›Organismus‹ bezieht sich auf die geordnete Struktur und die geschlossene Einheit eines Systems; ein Lebewesen ist dagegen ein offeneres System, das einer Lebensgeschichte unterliegt, das nicht allein für sich besteht, sondern erst mit seiner ↑Umwelt eine Einheit bilden kann (s.o.) und einer Transformation in seiner individuellen und in einer generationenübergreifenden Geschichte unterliegen kann. Außerdem ist die Kennzeichnung von etwas als ›Lebewesen‹ mit einer impliziten Bewertung verbunden: Die Implikation des Wertvollen aus dem Lebendigen wird zumindest in vielen Kontexten nahe gelegt, wenn sie auch häufig im Vagen bleibt.

Ein weiterer Unterschied der Begriffe liegt darin, dass über das Konzept des Organismus eine analytische Einstellung gegenüber dem Gegenstand eingenommen wird, ›Lebewesen‹ dagegen viel mehr die Ganzheit und Unverfügbarkeit des Bezeichneten benennt. Der Begriff des Lebewesens gilt geradezu als Paradigma eines analytisch unergründlichen Gegenstandes (↑Leben: Tab. 166). So heißt es bei Heidegger: »Vermutlich ist für uns von allem Seienden, das ist, das Lebe-Wesen am schwersten zu denken, weil es uns einerseits in gewisser Weise am nächsten verwandt und andererseits doch zugleich durch einen Abgrund von unserem ek-sistenten Wesen geschieden ist«.[312] Die Schwierigkeiten einer Wissenschaft von den Lebewesen ergeben sich daraus, dass der Begriff mit Bestimmungen wie Unvorhersehbarkeit, Einzigartigkeit, Innerlichkeit und Subjekthaftigkeit in Verbindung gebracht wird.[313] Verbreitet ist es darüber hinaus, das Konzept ›Lebewesen‹ über unscharfe Kategorien wie »Selbstsein« und »Würde« zu charakterisieren.[314]

In der heutigen, von der Naturwissenschaft stark beeinflussten Sprache ist es trotzdem verbreitet, Lebewesen nicht über ihre lebensweltlich unmittelbar erfahrbaren Vermögen und Tätigkeiten, sondern über naturwissenschaftliche Konzepte, z.B. als »offene Systeme« zu definieren (↑Ganzheit). In diesem Sinne sind es nicht selten systemtheoretische oder biologische Charakterisierungen, über die der Begriff bestimmt wird. Eine Definition lautet z.B.: »The living being is an open system, cellular, self-reproducing, with self-regulated flow of matter, energy and information which run through it and control its growth and steady state. Because of its attributes such a system is capable of evolution, by adapting itself to changing environmental conditions«.[315] Auch in Theorien zur Selbstorganisation ist häufig von der »Organisation von Lebewesen« die Rede.[316] Ein Unterschied zwischen ›Lebewesen‹ und ›Organismus‹ wird hier nicht gemacht.

Trotz der größeren Nähe des Organismusbegriffs zum analytischen Ansatz der Biologie ist es bezeichnend, dass viele reduktionistische Forschungsprogramme im 20. Jahrhundert gerade an den Begriffen des Lebens und Lebewesens ansetzen, während die holistisch orientierte Biologie nicht selten vom Organismusbegriff ausgeht. Dies lässt sich etwa an einer Gegenüberstellung des reduktionistischen Programms W. Roux' und des die Ganzheit des Organismus betonenden Programms von H. Driesch zeigen.[317] Als Grund hierfür kann vermutet werden, dass über den Begriff des Lebens eine Analyse von Eigenschaften erfolgen kann; der Begriff des Organismus aber auf die integrierte Einheit eines Trägers aller Eigenschaften des Lebens verweist, der einer Analyse weniger zugänglich ist.[318]

Einen »ontologischen Sonderstatus« schreibt P. Rohs 1994 den Lebewesen zu. Dieser Sonderstatus ergebe sich aus der »Selbstbeziehung« und »Subjektivität« der Lebewesen. Diese bedingten eine echte Teleologie und nicht bloß ein funktionales Verhältnis, wie es zwischen den Organen eines Organismus bestehe. Den Organen, als rein funktional zu beurteilenden und kausal miteinander interagierenden Teilen eines Organismus komme dieser Sonderstatus nicht zu. Lebewesen seien dagegen kausal nicht vollständig zu erfassen. Der Aspekt des Teleologischen, der über das bloß Funktionale hinausgehe, bezieht sich nach Rohs auf Wertaussagen. Für die Lebewesen sei ihr eigenes Überleben der Wert, auf den alles zu beziehen sei; die Lebewesen verfügten daher über einen »Willen zum Leben«, der organisierten Maschinen gerade abgehe. Das spezifisch Teleologische und Lebendige der Lebewesen sei ihr »Selbsterhaltungstrieb«.[319]

Ausführlich argumentiert M. Schark 2005 für eine ontologisch-metaphysisch begründete Unterscheidung von ›Lebewesen‹ und ›Organismus‹. Sie hält

den Begriff des Lebewesens für einen »Grundbegriff unserer deskriptiven Metaphysik«, so dass es ein »Fehler« wäre, ihn für einen biologischen Begriff zu halten; er sei vielmehr ein ontologischer. Allein der Begriff des Organismus bilde einen Grundbegriff der Biologie.[320] Die Lebewesen gehören nach Schark zu den vertrautesten und hervorstechendsten Bestandteilen unserer Lebenswelt und stellen daher keine theoretischen Entitäten der Wissenschaften dar, sondern vorwissenschaftliche Gegenstände. Das Verhältnis zwischen dem biologischen Begriff des Organismus und dem ontologischen Begriff des Lebewesens sieht Schark als das einer Präzisierung: Die Biologie könne zu einem genaueren Verständnis der materiellen Grundlage der Lebensphänomene beitragen, vorausgesetzt sei in ihren Analysen aber immer ein lebensweltliches Vorverständnis von Lebewesen. Vor aller Theorie seien die Lebewesen durch charakteristische Fähigkeiten und Aktivitäten gekennzeichnet, allen voran durch die schon von Aristoteles genannten Vermögen der Ernährung (Selbsterhaltung), des Wachstums und der Fortpflanzung.[321] Zwischen den Begriffen ›Lebewesen‹ und ›Organismus‹ bestehe somit eine einseitige Identifikationsabhängigkeit: Etwas könne nicht wissenschaftlich als Organismus oder lebendes System beschrieben werden, wenn es nicht zuvor als Lebewesen identifiziert sei, diese Identifikation hänge aber andererseits nicht von der Beschreibung des Gegenstandes als Organismus oder lebendes System ab.[322] Schark argumentiert daher auch dafür, dass zwischen den Begriffen ›Organismus‹ und ›Lebewesen‹ keine Intensions-, sondern nur eine Extensionsgleichheit bestehe: ›Organismus‹ ist für sie der erste theorieimprägnierte Begriff zur Charakterisierung (der Körper) von Lebewesen.

Explizit wendet sich Schark gegen die cartesische Maschinentheorie des Lebendigen, nach der Lebewesen ebenso wie Maschinen nichts anderes als organisierte Körper seien. Im Unterschied zu Maschinen sieht Schark Lebewesen durch ein Moment der *Aktivität* gekennzeichnet, das unmittelbar mit Lebendigsein verknüpft sei. Die elementare Form der Aktivität bestehe im Stoffwechsel, der von einem Lebewesen aktiv betrieben werde und seine Abgrenzung gegen die Umgebung von sich aus, d.h. vermöge seiner physischen Verfasstheit, einschließe. Aufgrund dieser Bestimmung über eine Aktivität gehe ein Lebewesen auch nicht darin auf, ein Körper zu sein: Ein Lebewesen habe einen Körper, sei aber nicht bloß ein Körper. Auch Schark schreibt den Lebewesen eine Minimalform des Subjektseins zu, insofern sie diese mit Plessner und Jonas als »raumbehauptende« und »für sich seiende« Individuen beschreibt.[323]

Lebende Substanz

Seit der Antike ist der Begriff der ›lebenden Substanz‹ in Gebrauch, der gerade das nicht an einen individuellen Körper gebundene Leben bezeichnen kann. Der Ausdruck findet sich besonders häufig bei christlichen Autoren, z.B. bei Augustinus (»filius ille iunior, qui sua substantia uiuens prodige dispersa et perdita eguit«)[324] und in der jüdischen Schrift ›Pirqe de Rabbi Eliezer‹, einem Genesis-Kommentar (»exterminata est omnis substantia vivens in terra«).[325] Im biologischen Kontext erscheint der Ausdruck u.a. 1749 bei G.L.L. Buffon (»Il existe donc dans les végétaux et dans les animaux une substance vivante qui leur est commune, c'est cette substance vivante et organique qui est la matière nécessaire à la nutrition«[326]) und 1884 bei A. Weismann (»der Tod beruht nicht auf einer Ureigenschaft der lebenden Substanz«[327]). E. Korschelt argumentiert 1917, dass es trotz der Sterblichkeit der Individuen eine prinzipielle Unsterblichkeit der »lebenden Substanz« gebe (↑Tod): »Nicht die Individuen sind unsterblich, auch nicht diejenigen der Einzelligen und die Keimzellen, denn sie teilen sich und ihre Individualität geht damit verloren, wohl aber liegt eine gewisse Unsterblichkeit der lebenden Substanz in deren ununterbrochener Kontinuität von ihrem ersten Auftreten bis zu ihrer höchsten Entwicklung«.[328]

Nach diesem Verständnis überdauert die lebende Substanz die verschiedenen Gestaltungen des Lebens im Laufe der Evolution. Weil das Prädikat ›lebendig‹ üblicherweise nur auf individuelle Systeme bezogen wird, ist es aber zumindest fraglich, ob von dieser Substanz sinnvoll ausgesagt werden kann, dass sie lebt. Im Sinne eines Gefüges von Funktionen (wie Ernährung, Stoffwechsel und Fortpflanzung), das sich über seine Verkörperung in verschiedenen Individuen hinweg erhält, stellt die »lebendige Substanz« gerade nicht ein individuelles System dar. Von vielen Biologen im 20. Jahrhundert wird der Begriff abgelehnt. L. von Bertalanffy stellt 1934 dezidiert fest, eine »lebende Substanz« gebe es nicht, »sondern nur lebende Organismen«[329] und »Organisation von Substanzen«[330].

Lebendes System

Im Englischen taucht die Formulierung ›living system‹ in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts auf (Waring 1722: »a living System of Ethicks«[331]; Akenside 1742: »the living System of the Earth«[332]). Aber erst in der zweiten Jahrhunderthälfte wird sie auf Organismen im engeren Sinne bezogen (Anonymus 1774: »the influence exerted by dead parts of the

animal body when they act as stimuli to the living system«[333]; Sulivan 1794: »To a naturalist, as well as to a metaphysician, the living system is a constant miracle«[334]; Saumariez 1799: »every living system is protected and preserved from decomposition and decay«[335]). Die Formulierung erscheint im 18. und 19. Jahrhundert allerdings nicht oft.[336] Auch das deutsche ›lebendes System‹ wird bereits Ende des 18. Jahrhunderts gebraucht, so 1796 in der Übersetzung eines Werks von J. Brown (»eine genauere Kenntniß des Einflusses der unbelebten Körper auf das lebende System«[337]) und 1801 von J.G. Fichte (»lebendiges System von Trieben«[338]). Der deutsche Ausdruck entwickelt sich jedoch erst im 20. Jahrhundert zu einem biologischen Terminus (meist in der Form ›lebendes System‹).

Seit den 1920er Jahren etabliert sich die Rede von Organismen als ›lebenden Systemen‹ zu einer festen Formel. Anfangs wird der Begriff von Biologen, die durch die Gestalttheorie beeinflusst sind, verwendet; er wird dann rasch von der biologischen Systemtheorie (durch L. von Bertalanffy) aufgegriffen.[339] Betont wird mit diesem Ausdruck die Einheit und Geschlossenheit, aber auch die analog zu anderen (z.B. technischen) Systemen mögliche Analyse der Wirkungsmechanismen der Organismen.

Äquivalent zu dem Ausdruck ›lebendes System‹ wird der Begriff ›organisches System‹ verwendet, der sich schon 1802 bei G.R. Treviranus findet (v.a. im Plural für die Teilsysteme eines Organismus).[340] Mitte des 20. Jahrhunderts hat der Terminus ›lebendes System‹ eine weitere Verbreitung, v.a. auch im englischsprachigen Raum.[341] Die Komponente ›System‹ in diesem verspricht einen Anschluss an physikalische Theorien und Methoden; der Ausdruck erscheint daher besonders in solchen Kontexten, in denen dieser Anschluss entweder vorhanden ist oder als Programm formuliert wird (z.B. in der Ökologie: ↑Ökosystem).

Gegenüber ›lebender Körper‹ hat der Ausdruck ›lebendes System‹ den Vorteil, weniger auf eine Einheit des Materiellen und Stofflichen zu verweisen und stärker das Dynamische zu betonen, auf dem die spezifische Existenzweise von Lebewesen beruht. Ebenso wie ›Organismus‹ ist ›lebendes System‹ ein primär wissenschaftlich-theoretischer Begriff, kein lebensweltlicher wie ›Lebewesen‹.

Mechanismus

Das lateinische Wort ›machina‹ erscheint erst im frühen Mittelalter, zunächst in der Bedeutung »Kunststück«[342]; es stellt eine Ableitung aus dem griechischen ›μηχάνημα‹ »Maschine« dar.[343] In der griechischen Antike gilt die Mechanik als ein Teil der Kunst (»τέχνη«), die der Natur entgegengesetzt ist oder genauer über sie hinausgeht (»παρὰ φύσιν«).[344] Mittels der Kunst (auch in der Medizin) gelingt es nach dieser Auffassung dem Menschen, die Natur in der Weise zu vervollständigen (»ἐπιτελεῖ«) und zu imitieren (»μιμεῖται«), dass sie seine Bedürfnisse befriedigt.[345] Eine künstliche Einrichtung, die in diesem Sinne wirksam ist, sei sie materiell oder mental, wird ›mechanisch‹ (»μηχανή«) genannt.[346] Dabei handelt es sich nicht notwendig um eine Überschreitung oder »Überlistung der Natur« (F. Krafft), sondern eher um ein »klug ergriffenes Mittel« (W. Schadewaldt), mit dem die natürlichen Verhältnisse in besonderer (nützlicher) Weise verändert werden.

Seit Mitte des 17. Jahrhunderts wird das Wort in der Form ›mechanism‹ ins Englische entlehnt[347], seit Anfang des 18. Jahrhunderts auch ins Französische und Deutsche. In der neuzeitlichen Bedeutung bezeichnet es die Struktur einer Maschine oder eines natürlichen Gegenstandes, der aus aneinander angepassten Teilen besteht. Später wird der Ausdruck auch für abstrakte Gegenstände benutzt.

Seit dem 17. Jahrhundert steht der Ausdruck ›Mechanismus‹ besonders in Verbindung zu Auffassungen von den Lebewesen als Maschinen.[348] Während die antike Bedeutung die Mechanik als ein Werk des Menschen und damit als nicht vollständig in die Natur integriert versteht, wird das Wortverständnis seit dem späten 17. Jahrhundert von der Opposition von ›Mechanismus‹ und ›Organismus‹ beherrscht, wobei der Mechanismus dabei auf Seiten des rein Physischen und Physikalischen steht, das Konzept des Organismus dagegen auf Prinzipien verweist, die darüber hinausgehen.[349] Gerade das Mechanische ist also das Natürliche. Umstritten ist dabei, inwiefern alle Lebenserscheinungen als reine Mechanismen beschrieben werden können. Besonders für die komplexen Aktivitäten der Tiere, wie Wahrnehmungen und Verhaltensweisen, die auf kognitiven Vorgängen beruhen, wird die Annahme eines bloßen Mechanismus meist abgelehnt. Für die Lebensäußerungen von ↑Pflanzen gelten bloße Mechanismen dagegen als ausreichend. In diesem Sinne plädiert J. Locke 1689 dafür, die Bewegungen von Pflanzen im Gegensatz zu denen von Tieren als einen rein mechanischen Vorgang (»bare Mechanism«) anzusehen und ihnen jede Form von sinnlicher ↑Wahrnehmung (»sensation«) abzusprechen.[350]

Das von ›Mechanismus‹ abgeleitete Adjektiv ***mechanistisch*** wird seit Beginn des 19. Jahrhunderts verwendet. Programmatisch zur Kennzeichnung ei-

nes abzulehnenden Ansatzes in der Erklärung organischer Phänomene erscheint es bei dem Mediziner P.F. von Walther: In der Vorrede seiner ›Physiologie des Menschen‹ von 1807 hält er fest, es sei sein Bestreben, »die Lehre von dem Organischen in sich selbst zu einem organischen Ganzen zu bilden«: »In dem Organismus soll kein Tod seyn, und alles, was von diesem herstammt, alle mechanistische und hydraulische Vorstellung zu vertilgen, war sein [des Verfassers] unablässiges Bemühen«.[351] Von Walther kritisiert, dass sich die Biologen und Ärzte sowohl von den Krankheiten als auch den Heilmethoden »allzusehr mechanistische Vorstellungen« machen.[352] Nach der Verwendung bei von Walther erscheint der Ausdruck ›mechanistisch‹ in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts allerdings nicht häufig (Friedländer 1839: »[G.E. Stahl hat] den organischen Process selbst mitunter noch mechanistisch erklärt«[353]). H. Lotze gebraucht ›mechanistisch‹ seit 1842 (»Anhänger der neuen mechanistischen Physiologie«[354]), v.a. in ablehnender Haltung zur Kennzeichnung von unzureichenden Theorien zur Erklärung von Instinkten[355]. Später werden häufig Descartes' Lehren als ›mechanistisch‹ beschrieben, z.B. seine Theorie der Kosmogonie (Patru 1851: »mécanistique«)[356] oder seine Erklärung mentaler Prozesse[357]. Seit den 1870er Jahren gilt auch Darwins Theorie der Selektion als ›mechanistisch‹ (»the mechanistic system, or the negation of the organic vital force«[358]; »mechanistic explanation of the world«[359]). A. Weismann beantwortet 1876 die Frage »Sind die Principien der Selectionstheorie mechanische?« positiv, weil seiner Meinung nach innerhalb einer Naturwissenschaft die mechanische Auffassung die einzig mögliche ist.[360]

Antike

Der ausdrückliche Vergleich von Lebewesen mit Maschinen wird in der Antike selten gezogen.[361] Aristoteles entwirft das Wachstum des Embryos nach dem Modell eines handwerklichen Herstellungsprozesses und vergleicht an einer Stelle tatsächlich auch das organische Werden mit der Bewegung der ihm bekannten »wunderbaren automatischen Marionetten«, für deren Bewegung ein einmaliger Anstoß genügt, um eine Kettenreaktion in Gang zu setzen.[362] An anderer Stelle verweist Aristoteles auf die materialistische Auffassung Demokrits, der die von der Seele bewirkten Bewegungen mit den Bewegungen einer Holzfigur vergleicht, in die Quecksilber hineingegossen wurde.[363] Die Teile von Tieren vergleicht Aristoteles wiederholt mit einfachen mechanischen Instrumenten wie einem Hebel oder Blasebalg.

Im Rahmen epikureischer und stoischer Lehren werden mehrere Versuche unternommen, das Wesen der Seele materialistisch zu verankern, z.B. indem sie als Mischung von Elementen beschrieben wird (»Epicurus (animam dixit) speciem ex igne et aere et spiritu mixtam«[364]), als Ordnung und Einheit einer Komposition von Elementen gilt (»Corpus autem nostrum, ex multis compositum, extrinsecus et intrinsecus unitum est atque propria habitudine constat; superior autem habitudo conexionis istorum anima est«[365]) oder als Ausdruck körperlicher Funktionen und Säfte gedeutet wird (Siegel 1973: »Galen regarded the ›soul‹ only as an expression of bodily functions and humoral balances«[366]). Häufig werden diese Auffassungen nur vorgestellt, um sie anschließend zu widerlegen. Es gibt aber auch Überlegungen, die durch den mechanischen Vergleich auf ein naturalistisches Verständnis von Lebensprozessen zielen. So verweist der römische Arzt Galen im zweiten nachchristlichen Jahrhundert auf die Auffassung einiger Ärzte, die die Entwicklung eines Embryos mit der mechanischen Einrichtung eines Theaters vergleichen, bei der durch eine einfache Hebelbewegung eine komplizierte Sequenz von Veränderungen ausgelöst wird.[367] In diese Richtung weist auch Tertullians Vergleich der Seele mit einer Archimedischen Wasserorgel, einer Einrichtung, bei der komplexe Wirkungen durch einen in verschiedene Röhren geleiteten Wasserstrom verursacht werden.[368] Die Überlegungen gehen z.T. sehr weit, so im späten vierten nachchristlichen Jahrhundert bei Gregor von Nyssa, wenn er mechanische Spielzeuge beschreibt, die typische Lebenserscheinungen wie eine bestimmte Form, Bewegungen und sogar eine Stimme zeigen, die aber nicht durch eine geistige Kraft (»νοητή τις δύναμις«), sondern allein durch ein der Materie innewohnendes bewegendes Vermögen (»κινητικὴ δύναμις«) hervorgebracht würden (↑Künstliches Leben).[369] Auf diese Weise könne auch der Mensch als rein materielles, mechanisches Wunderwerk beschrieben werden (»μηχανικὸν τοῦτο τῆς φύσεως ἡμῶν ὄργανον«).[370] Die durch den Handwerker in den Körper gelegte Technik (»τέχνη«) trete hier an die Stelle der Seele, wie es ausdrücklich heißt.[371]

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Ein mechanistisches Lebensverständnis kann im christlichen Denken darin gesehen werden, dass die Lebewesen nach dem biblischen Schöpfungsbericht nach einem göttlichen Plan rational geschaffen wurden und damit von dem vorherigen Chaos abgehoben sind.[372] Thomas von Aquin stellt (erstmals?) den später einflussreichen Vergleich von Lebewesen mit me-

chanischen Uhren an, um zu erläutern, dass nicht alles, was von Vernunft angestoßen werde, auch selbst über Vernunft verfügen müsse (also weder die Uhren noch alle Lebewesen).[373]

Die mechanistische Beschreibung eines Lebewesens als eine Maschine, wie sie in der Frühen Neuzeit verbreitet ist, kann als ein Versuch gedeutet werden, die analytisch-reduktionistischen Ansprüche der Wissenschaften im Rahmen eines theologischen Weltbildes zu etablieren. Denn das Maschinenmodell ermöglicht einerseits die Erklärung des Organismus als einen Mechanismus und beantwortet andererseits die Frage nach der Entstehung des Mechanismus durch einen intelligenten Designer, der analog zu einem menschlichen Designer tätig ist.[374] Eine frühe Interpretation von Organismen als Automaten und Maschinen, die über keine Seele verfügen, gibt der spanische Arzt Gómez Pereira im 16. Jahrhundert.[375]

Der paradigmatische Typ einer mechanistischen Position liegt in der Auffassung der Lebewesen bei R. Descartes vor.[376] Descartes versteht die Lebewesen ausgehend von dem Modell menschlicher Maschinen. Er verkleidet seine Ausführungen über den maschinenartigen Körperautomaten in die Form eines nur hypothetisch angenommenen Modells – wohl nicht zuletzt, um Auseinandersetzungen mit der kirchlichen Autorität aus dem Weg zu gehen.[377] Inspiriert haben ihn v.a. hydraulisch betriebene Figuren der Gartenkunst, die an den Fürstenhöfen seiner Zeit verbreitet waren.[378] Wenn auch die konkreten Erklärungen Descartes' zur Wirkungsweise der körperlichen Funktionen, z.B. der Reizleitung oder Muskelbewegung, sich alle als falsch erwiesen haben, so steht doch die gesamte Physiologie in der Tradition seines mechanistischen Erklärungsansatzes. Die metaphysische Voraussetzung für eine Maschinentheorie des Lebens schafft Descartes durch die strenge methodische Trennung von *res extensa* und *res cogitans*. Pflanzen und Tiere werden dabei als Teil der *res extensa* angesehen; methodisch werden sie damit der geometrischen Physik zugeordnet, die ihre klare und deutliche Erkenntnis durch die Bestimmung ihrer materiellen Eigenschaften der Größe, Figur und Bewegung ermöglicht. Die strikte Unterscheidung Descartes' von *res extensa* und *res cogitans* befreit die Untersuchung der Lebensvorgänge von Rücksichten auf bewusstseinstheoretische und metaphysische Bezüge und ermöglicht so eine unbekümmerte mechanistische Analyse des Lebens. Insbesondere der Verzicht auf die Seele als ein Erklärungsprinzip des Organischen wirkt als eine Befreiung der Forschung von den Hemmnissen der überkommenen Seelenmetaphysik. W. Sachs bemerkt 1991-92, »die Entseelung der Natur« sei »die kognitive Voraussetzung für ihre unbegrenzte Manipulierbarkeit« gewesen.[379] Gleichzeitig entstehen aus dieser Trennung aber auch massive Folgeprobleme, die z.B. in Bezug auf den mit einer Seele ausgestatteten Menschen die Frage aufwerfen, wie – in Handlungen, die durch den Willen ausgelöst sind, – die Vermittlung zwischen immaterieller Seele und nach mechanischen Gesetzen ablaufenden Körperfunktionen vorzustellen ist, ganz zu schweigen von den fatalen Konsequenzen der Entseelung für viele Pflanzen und Tiere.

In methodischer Hinsicht hat sich insbesondere die Maxime Descartes', komplexe Probleme, die nicht als Ganze zu lösen sind, in mehrere kleine zu zerlegen[380], als fruchtbar erwiesen. Mit dieser Strategie kann Descartes als Begründer eines eigenen methodischen Ansatzes in der Erforschung des Lebendigen gelten: der *cartesischen Biologie*[381]. Der Fortschritt der Physiologie hat aber auch gezeigt, dass dieser »reduktionistische« Ansatz gerade in der Untersuchung der Organismen an seine Grenzen stößt, weil die organischen Funktionen häufig nicht aus isolierten Prozessen, sondern erst aus der Wechselwirkung (↑Wechselseitigkeit) der Teile hervorgehen.

Im späten 17. und frühen 18. Jahrhundert steht der Begriff des Mechanismus noch nicht in scharfer Opposition zu dem des Organismus. Organismen gelten vielmehr als eine besondere Form von Mechanismen. Ausdrücklich behauptet dies G.W. Leibniz (s.o.).[382]: Unterschieden seien die Organismen von den menschlichen Artefakten nur insofern, als sie bis in ihre kleinsten Teile Maschinen darstellten. Dass sie aber auch Mechanismen sind, daran besteht für Leibniz kein Zweifel: »Die Vorgänge im Körper des Menschen und jedes Lebewesens sind ebenso mechanisch wie die in einer Uhr, nur mit dem Gradunterschied, der notwendig zwischen einer Maschine von göttlicher Erfindung und dem Erzeugnis eines so beschränkten Handwerkers, wie des Menschen, bestehen muß«.[383] Leibniz bezeichnet den organischen Körper eines Lebewesens daher auch als »eine Art göttlicher Maschine«, die »in jedem ihrer Teile Maschine ist«.[384] Erst in der romantischen Naturphilosophie zu Beginn des 19. Jahrhunderts werden das Mechanische und das Organische in eine polare Opposition zueinander gebracht. Erst dort wird das Mechanische zum Paradigma des Leblosen, des vollständig Bestimm- und Berechenbaren im Gegensatz zum Lebendigen des Organischen.[385]

Ordnung und Teleologie

Offensichtlich sind es zwei Momente des Maschinenmodells, die es in der Frühen Neuzeit attraktiv für

ein Verständnis der Lebensprozesse erscheinen lassen: die interne Ordnung und die externe Teleologie von Maschinen. Zunächst wird der Organismus als Maschine also als ein geordnetes Netzwerk von kausalen Prozessen verstanden, das eine vom Verstand nachvollziehbare und voll durchschaubare Ordnung abgibt, die in natürlichen Gesetzen beschrieben werden kann: Als Maschine ist der Organismus eine mechanische Ordnung. Das Verständnis des Organismus als Mechanismus kann dabei auch als ein normatives Ordnungsprojekt gedeutet werden: Der Organismus *soll* als mechanisch geordnet gesehen werden, damit seine Erkennbarkeit garantiert ist.[386] Daneben ist eine Maschine eine von Menschen geplante und konstruierte materielle Einrichtung, die (oft selbsttätig) nutzbare Arbeit verrichtet. In der Maschine als zentrale Metapher zum Verständnis des Organismus entsteht also ein Bild des Organismus, in dem dieser auf etwas bezogen wird, das außerhalb seiner selbst liegt. Denn eine Maschine ist dadurch gekennzeichnet, dass sie entworfen ist, dass sie das Produkt einer Planung ist, dass also ihre Funktionalität auf einer Intentionalität beruht, die nicht von der Maschine selbst gesetzt ist.

Das Moment der Künstlichkeit und der externen Teleologie verliert der Begriff des Mechanismus aber zunehmend. In dem Maße, in dem die Naturwissenschaft auf die Hypothese eines Gottes als Designer verzichtet, verliert auch das Konzept des Mechanismus seine Bezüge zu einer externen Teleologie. Es können damit einfach alle natürlichen Körper zu Mechanismen oder Maschinen werden. In Zedlers Lexikon heißt es bereits 1739: »da alle Cörper zusammengesetzet sind, ihre Veränderungen auch nach gewissen Regeln der Bewegung geschehen; so ist ein jeder Cörper eine Maschine«.[387]

Dieses Verständnis zieht sich bis ins 20. Jahrhundert. Insbesondere im Umfeld der Kybernetik ist mit dem Begriff der Maschine nicht primär die Künstlichkeit eines Gegenstandes gemeint, sondern oft allein die gesetzliche Determination (häufig auch nur die Innen-Determination) von Prozessen in diesen Gegenständen. W.R. Ashby z.B. erhebt den Begriff der Maschine 1962 zu einem fundamentalen Konzept (»fundamental concept of ›machine‹«), mit dem nichts als der gesetzliche Ablauf von Geschehnissen bezeichnet werden soll (»its internal state, and the state of its surroundings, defines uniquely the next state it will go to«).[388] Bereits 1956 definiert Ashby eine Maschine allgemein als ein System, dessen Verhalten sich in Form von Gesetzen beschreiben lässt, so dass es vorhersagbar wird (»a system whose behaviour is sufficiently law-abiding or repetitive for us to be able to make some prediction about what it will do«).[389]

Kritik am Maschinenmodell des Lebendigen

Eine grundsätzliche Kritik am Maschinenmodell des Lebendigen und am Verständnis von Organismen als Mechanismus bezieht sich darauf, dass ein solcher Ansatz den Lebensbegriff ganz zu verlieren droht. Der mechanische Automat des Lebendigen droht, in den Worten A. Sutters (1988), zum »Platzhalter des verschwundenen Lebens« und die Natur insgesamt »methodisch zum Schattenbild der menschlichen Technik« zu werden.[390] Wird die ganze Natur als eine Maschine oder ein Mechanismus verstanden, dann treten die differenzierenden Begriffe, die Unterschiede in der Konstitution bestimmter Naturgegenstände markieren können, in den Hintergrund.

Ein weiteres Problem jeder Maschinentheorie des Lebendigen ist, dass jede Maschine offensichtlich einen Designer voraussetzt, der Fortschritt der neuzeitlichen Naturwissenschaft aber gerade in einer zunehmenden Befreiung von Designvorstellungen besteht. In diesem Sinne löst also jedes Maschinenmodell des Lebens nicht die Frage nach der besonderen Natur von Lebewesen, sondern verschiebt lediglich die Antwort. Als Maschine betrachtet, muss dem Organismus nur deshalb keine eigene Organisationskraft zugeschrieben werden, weil er seine zweckmäßige Einrichtung von außen durch das zielgerichtete Handeln seines Konstrukteurs erhält.

Die organismusinterne Teleologie, die bei Aristoteles mit der jedem Lebewesen eigenen Seele gegeben war, wird bei Descartes zu einer organismusexternen, die für die zweckmäßige Anordnung der Teile verantwortlich ist. Was also bei Aristoteles die Seele ist, die als ein Teil des Organismus seine zweckmäßige Bewegung erklärt, ist bei Descartes der dem Organismus äußerliche Baumeister. Die Erklärungslücke, die in einem mechanischen Modell damit entsteht, dass der Organismus als natürliche Maschine ohne eigene Gestaltungskraft, aber trotzdem zweckmäßig eingerichtet gedacht wird, lässt sich offensichtlich allein durch den Rückgriff auf einen göttlichen Baumeister lösen. C.D. Broad konstatiert daher 1925, das Komplement zu einer mechanistischen Theorie der Organismen sei das Postulat eines Gottes (»the proper complement to a completely mechanistic theory about organisms is some form of the doctrine of Deism«).[391] Es erfolgt also, mit E.-M. Engels (1982) gesprochen, eine »Verlagerung des Telos aus der Natur in die Vernunft des göttlichen Schöpfers«.[392] Oder, wie es Sutter formuliert: »In der Körperautomaten-Doktrin steckt also eine kleine Automatenbauer-Theologie«.[393] Die Maschinentheorie des Lebens mündet demnach über eine »Kryptoteleologie« direkt in eine Theologie. Die mechanische Metapher der Maschine erscheint daher

vielen als kein geeignetes Mittel, Organismen naturalistisch, d.h. ohne externe teleologische Bezüge und unabhängig vom Modell intentionalen Designs des Menschen zu erklären: »Für sich gesehen präsentieren die Maschinen ein Rätsel, keine Erklärung« (Mumford 1964).[394]

Um nicht auf eine deistische Position verwiesen zu sein, muss die Maschinentheorie also zumindest modifiziert werden. Ihre Schwäche ist ihr Unvermögen, kein Konzept der Selbstorganisation hervorgebracht zu haben, sondern auf eine Fremdorganisation angewiesen zu sein. In schlichter Klarsichtigkeit formuliert dies 1790 I. Kant und liefert damit den Theorien der ↑Selbstorganisation ihren Ausgangspunkt (vgl. Tab. 217): »Ein organisirtes Wesen ist also nicht bloß Maschine: denn die hat lediglich *bewegende* Kraft; sondern es besitzt in sich *bildende* Kraft und zwar eine solche, die es den Materien mittheilt, welche sie nicht haben (sie organisirt): also eine sich fortpflanzende bildende Kraft, welche durch das Bewegungsvermögen allein (den Mechanism) nicht erklärt werden kann«.[395]

19. Jh.: Erfolge des Maschinenparadigmas

Aber trotz des Problems der Verlagerung der Organisation und Teleologie aus dem Organismus heraus zu einem externen Agenten, zu einer Fremdgestaltung und fremddienlichen Zweckmäßigkeit, ist das Bild der Maschine doch bis in die Gegenwart für viele Zweige der Biologie heuristisch sehr fruchtbar. Besonders für die Physiologie des 19. Jahrhunderts ermöglicht der Vergleich (und die experimentelle Untersuchung) von Organismen mit Maschinen ein sehr erfolgreiches Forschungsprogramm. Nicht wenige Naturforscher und Naturphilosophen sind von dem Erfolg dieses Programms offenbar selbst überrascht. So verzeichnet es H. Lotze 1842 als »für die unbefangene Vorstellung etwas Unglaubliches«, »dass die verwickelten Lebensvorgänge aus den Beziehungen der einzelnen zusammengesetzten Theile des Körpers nach den nämlichen Gesetzen entstehen sollen, welche auch abgesehen vom Leben das Verhalten jener Stoffe gegen einander bestimmen würden«.[396] Als naturwissenschaftliches Forschungsprogramm sieht er aber doch keine Alternative zu diesem Ansatz, wie etwa in seiner Definition des Organismusbegriffs deutlich wird: »Organismus ist für uns nichts Anderes, als eine bestimmte, einem Naturzweck entsprechende, Richtung und Combination rein mechanischer Processe«.[397]

Mitte des 19. Jahrhunderts wird es von den führenden Naturwissenschaftlern als explizite Aufgabe der Biologie angesehen, die organischen Phänomene aus ihren Mechanismen zu erklären. H. von Helmholtz formuliert es 1869 als »Endziel der Naturwissenschaften«, »die allen anderen Verbindungen zugrunde liegenden Bewegungen und deren Triebkräfte zu finden, also sich in Mechanik aufzulösen«.[398] E. Haeckel erklärt es 1866 als seine Absicht, die Wissenschaft der Organismen durch eine »mechanisch-causale Begründung« auf die Ebene der Wissenschaft der anorganischen Körper zu erheben.[399] Und A. Weismann formuliert zehn Jahre später apodiktisch, »dass für den Naturforscher die mechanische Auffassung der Natur die einzig mögliche ist«.[400]

Organismen als Maschinen im 20. Jh.

Eindeutige Ablehnung erfährt das Maschinenmodell für das Organische seitens der Vertreter eines ↑Vitalismus. Die in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts einflussreiche Position H. Drieschs betrachtet eine Maschine als ein System von Körpern, die in besonderer Weise angeordnet sind und miteinander wechselwirken. Aufgrund der besonderen Leistungen der Regulation und Restitution von Teilen (↑Entwicklung) ist Driesch der Auffassung, der Organismus könne keine Maschine sein: »Denn eine Maschine […] kann nicht dieselbe bleiben, wenn man ihr Teile nimmt oder wenn man ihre Teile verlagert«.[401] Ein Organismus sei dazu aber durchaus in der Lage, wie Drieschs Versuche an Seeigeln zeigten (↑Vitalismus: Abb. 563).

Drieschs Versuch der Abgrenzung von Maschine und Organismus stößt jedoch auf wenig Anerkennung, und heute wird konzediert, es gebe »keinen physikalischen Grund, warum eine ›Maschine‹ nicht durch ihre eigenen Bestandteile, z.B. durch den Besitz eines genetischen Programms, morphogenetische Prozesse vollziehen kann«.[402] Das Programm des Mechanismus in einer weiten Interpretation ist heute die leitende Maxime der biologischen Forschung. Broad formuliert sie 1925 als die Annahme, dass ein lebender Körper allein aus Bestandteilen bestehe, die auch in leblosen Körpern vorkommen, und dass sein charakteristisches Verhalten vollständig von seiner Struktur und Zusammensetzung und den chemischen und physikalischen Gesetzen seiner Materie abgeleitet werden könne.[403]

Nicht nur hinsichtlich der gesetzlichen Mechanik der Prozesse, sondern auch ihrer wechselseitigen Bezogenheit aufeinander ist die Maschine ein heuristisch wertvolles Analogon der Organismen. Ihre jeweils besondere Struktur in der Anordnung ihrer Teile hebt sowohl Maschinen als auch Organismen von solchen Körpern ab, deren Struktur nicht spezifiziert ist. J. von Uexküll macht 1928 das Vorlie-

gen eines »Bauplans« (↑Typus) zum gemeinsamen Charakteristikum von Maschinen und Organismen, und er argumentiert, dass dieser Bauplan aus »den anorganischen Gesetzen der Physik, der Chemie und der allgemeinen Mechanik« nicht abgeleitet werden könne. Beschreibbar werde ein Organismus ebenso wie eine Maschine erst im Rahmen einer »speziellen Mechanik«.[404]

Die Anordnung der Teile in einem Bauplan kann als »Randbedingung« für die Wirksamkeit der physikalischen Gesetze gesehen werden, wie es M. Polanyi 1968 formuliert. Insofern diese Randbedingungen nicht selbst Teil der physikalischen Gesetze sind, stellen Maschinen und Organismen »irreduzible Strukturen« dar, die im Gegensatz zu unbelebten Naturgegenständen einer doppelten Kontrolle (»dual control«) unterliegen: den physikalischen Gesetzen und den Randbedingungen, die durch die Struktur des Systems vorgegeben werden.[405] Mit. A. Moreno und J. Umerez (2000) gesprochen leisten die von Organismen erzeugten Randbedingungen eine *Abwärtsverursachung* vom Ganzen des Organismus auf seine Teile (↑Ganzheit/Abwärtsverursachung). Diese Abwärtsverursachung bilde den Kern der lebendigen Organisation (»the core of living organization«), weil die jeweiligen Randbedingungen sowohl durch einen Organismus erzeugt und stabilisiert als auch seiner Identität zugrunde liegen würden (»Biological organisms generate and result from a certain kind of boundary conditions which selectively constrain those dynamical processes which constitute their identity«).[406]

Im Hinblick auf die Wirksamkeit jeweils spezifischer Randbedingungen, die für die Regelmäßigkeit der Prozesse im System maßgeblich sind, bilden Maschinen und Organismen zusammen eine Klasse von organisierten Gegenständen, die von den unbelebten Körpern der Natur unterschieden sind.[407] Nach dieser Auffassung sind Organismen also gerade wegen ihrer Maschinenhaftigkeit mechanisch nicht erklärbar (Ginsborg 2006: »organisms are mechanically inexplicable, not in virtue of what distinguishes them from machines, but rather in virtue of what they have in common with machines […]: they possess a regular structure, and display regularities in functioning, which cannot be accounted for in terms of the basic physical and chemical powers of matter alone«[408]).

Die Maschine versagt jedoch als Modell des Organismus im Hinblick auf die Hervorbringung des Ganzen, weil sie sich nicht selbst organisiert, sondern durch äußere Eingriffe gestaltet wurde. Und sie versagt auch, um das Nicht-Planvolle, Geheimnisvolle fremder Lebensformen zu bestimmen; denn als das planvoll Entworfene ist die Maschine das »Schaubild des gesicherten Ablaufs« und wird zum Paradigma für »das voll und ganz Definierte« (Baruzzi 1973).[409]

Aufgrund ihrer heuristischen Fruchtbarkeit ist die Betrachtung von Organismen als Maschinen im 20. Jahrhundert weit verbreitet. Das Spektrum der Positionen reicht von einer expliziten »Maschinentheorie des Lebens« (Schultz 1909)[410] bis hin zu beiläufigen und punktuellen Vergleichen. Bemerkenswert ist, dass gerade auch im Rahmen der Theorien zur Selbstorganisation bei H. Maturana und F. Varela Organismen als »Maschinen« beschrieben werden, wenn auch als eine besondere, vom Menschen noch nicht geschaffene Art von Maschinen, nämlich sich selbst erzeugende.[411] Der Grund für diese Wortverwendung liegt vermutlich in Maturanas Verbindungen zur amerikanischen Kybernetikszene in Urbana seit Mitte der 1960er Jahre. Besonders populär ist daneben R. Dawkins' Kennzeichnung der Phänotypen von Organismen als »Überlebensmaschinen«.[412] Die Metaphorik der Maschine muss aber nicht immer das Plädoyer für einen Mechanismus und Reduktionismus implizieren, sondern kann auch im Sinne der mechanistischen Irreduzibilität von Maschinen verstanden werden (wie explizit von Polanyi).

»Neue Mechanistische Philosophie«

Ein verstärktes wissenschaftstheoretisches Interesse richtet sich seit Mitte der 1990er Jahre auf das Konzept des Mechanismus. Es wird dabei anerkannt, dass dieses Konzept offensichtlich ein zentrales Erklärungsprinzip der Biologie bildet. Exponiert als ein Erklärungsprinzip erscheint der Mechanismusbegriff seit den 1970er Jahren. W. Wimsatt schreibt 1974, die Entdeckung von Mechanismen könne dazu dienen, Typen biologischer Phänomene zu erklären (»explaining types of phenomena by discovering mechanisms«).[413] R. Brandon identifiziert 1990 eine mechanistische Erklärung mit einer kausalen; jeder beschreibbare kausale Prozess sei ein Mechanismus (»A causal/mechanistic explanation is one that explains the phenomenon of interest in terms of the mechanisms that produced the phenomenon. […] a mechanism is any describable causal process«).[414] Ein Beispiel für kausal/mechanistische Erklärungen sind für Brandon evolutionäre Anpassungserklärungen.

Die Bemühungen, den Mechanismusbegriff wissenschaftstheoretisch zu klären, werden seit einigen Jahren unter dem Titel der *Neuen Mechanistischen Philosophie* zusammengefasst. Ein wesentliches Anliegen dieser Richtung besteht darin, einen einheitlichen Begriff des Mechanismus zu entwickeln, der kontextübergreifend Anwendung finden kann. Als

wissenschaftliches Konzept wird dem Mechanismusbegriff gerade in der Biologie eine theoretisch wichtige Rolle zugeschrieben, weil er nicht auf die Formulierung allgemeiner Naturgesetze und deren Anwendung in Erklärungen nach dem *covering law*-Modell zielt, sondern lediglich auf Prozessmuster, die nur unter bestimmten lokal gültigen Bedingungen vorliegen. Die drei einflussreichsten Vorschläge zur Explikation des Begriffs gehen davon aus, (1) dass in Mechanismen *Entitäten* und *Aktivitäten* so organisiert sind, dass sie eine regelmäßige Veränderung von Start- zu Endbedingungen durchlaufen (Machamer, Darden & Craver 2000), (2) dass Mechanismen in der *Interaktion* von Teilen in einem komplexen System bestehen, wobei diese Interaktionen direkt und invariant erfolgen und die Veränderungen des Systems über allgemeine Regeln charakterisiert werden können (Glennan 2002), oder (3) dass ein Mechanismus eine Struktur darstellt, die eine Funktion aufgrund ihrer Teile sowie deren Operationen und *Organisation* wahrnimmt (Bechtel & Abrahamsen 2005) (vgl. Tab. 224).[415] Alle drei Definitionen betonen die organisierte Natur eines Mechanismus (↑Organisation), die nicht in einer linearen kausalen Verknüpfung, sondern einer integrierten und regulierten Struktur besteht. Aufgrund dieses integrierten Charakters von biologischen Mechanismen, in denen Kausalketten eines Typs simultan und in Interaktion mit anderen Kausalketten durchlaufen werden und die beteiligten Komponenten außerdem auf verschiedene Orte verteilt sind, ist ihre Darstellung in Form von Diagrammen verbreitet (vgl. Abb. 356).[416]

Angemessen ist das Konzept des Mechanismus für die Biologie auch deshalb, weil es in biologischen – besonders molekular- und neurobiologischen – Untersuchungen stets spezifische Entitäten sind, deren Verhältnis zueinander geklärt wird (Machamer, Darden & Craver 2000: »there are no activities in neurobiology and molecular biology that are not acticitivies of entities«[417]). Die Aktivitäten der Entitäten sind aber selbstverständlich nicht immer ›mechanisch‹ im engeren Sinne; vielmehr sind es insgesamt vier Aktivitätstypen, die für molekular- und neurobiologische Analyse als elementar angesehen werden (»bottom out activities«): geometrisch-mechanische (z.B. in der Anlagerung von Molekülen aneinander), elektrochemische (z.B. im Stofftransport durch Membranen), energetische (z.B. bei der Diffusion von Stoffen) und elektromagnetische (z.B. bei der Erregungsleitung in Nervenzellen).[418]

Nicht nur die Muster physiologischer Prozesse werden in der Biologie als ›Mechanismen‹ beschrieben, auch für Vorgänge oberhalb der Ebene des Individuums wird dieser Ausdruck verwendet. Besonders verbreitet ist er in der evolutionsbiologischen Rede von der Selektion als einem Mechanismus. Diese Rede findet sich seit Ende des 19. Jahrhunderts (Allen 1885: »[Darwin] rendered conceivable the mechanism of evolution in the organic world«[419]); Darwin selbst verwendet sie noch nicht[420]. Seit den 1930er Jahren werden v.a. die Prozesse zur Hervorbringung von Anpassungen ›Mechanismen‹ genannt (so 1937 von T. Dobzhansky und 1966 von G.C. Williams).[421] Die von den »neuen mechanistischen Philosophen« gegebenen Definitionen des Mechanismusbegriffs (vgl. Tab. 224) lassen sich jedoch nicht direkt auf den »Mechanismus der Evolution« anwenden.[422] Es ist weder klar, welches die Entitäten und Aktivitäten des Evolutionsmechanismus sind, noch worin genau seine Organisation besteht oder welches seine Anfangs- und Endbedingungen sind und ob es solche überhaupt gibt, weil die Selektion ein kontinuierlicher, nicht in sich abgeschlossener Prozess ist. Mit einer Unterscheidung von S. Glennan[423] könnte der Evolutionsmechanismus als *Prozessmechanismus* im Unterschied zu einem *Systemmechanismus* bezeichnet werden. Unklar bleibt dabei aber, inwiefern die für Systeme gewonnenen Analysen auf Prozesse übertragen werden können: Nicht-lokalisierte Prozesse wie die Evolution haben keine zu den physiologischen Mechanismen analoge Struktur und Organisation, die sich in Komponenten und Aktivitäten gliedern lässt.[424] Einige Autoren ver-

»Mechanisms are entities and activities organized such that they are productive of regular changes from start or set-up to finish or termination conditions« (Machamer, Darden & Craver 2000, 3).
»[A] mechanism for a behaviour is a complex system that produces that behaviour by the interaction of a number of parts, where the interactions between parts can be characterized by direct, invariant, change-relating generalization« (Glennan 2002, S344).
»A mechanism is a structure performing a function in virtue of its component parts, component operations, and their organization. The orchestrated functioning of the mechanism is responsible for one or more phenomena« (Bechtel & Abrahamsen 2005, 423).

Tab. 224. Drei Definitionen des Mechanismusbegriffs im Rahmen der »Neuen mechanistischen Philosophie« (Machamer, P., Darden, L. & Craver, C.F. (2000). Thinking about mechanisms. Philos. Sci. 67, 1-25: 3; Glennan, S. (2002). Rethinking mechanistic explanation. Philosophy of Science 69, S342-S353: S344; Bechtel,W.B. & Abrahamsen, A. (2005). Explanation: a mechanist alternative. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 36, 421-441: 423).

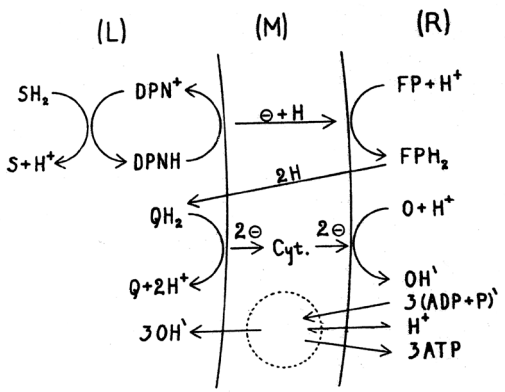


Abb. 356. Der »Mechanismus« des chemiosmotischen Systems der Phosphorylierung dargestellt in einem schematischen Diagramm. Über eine chemiosmotische Kopplung (»chemiosmotic coupling«) wird die osmotische Energie eines Protonengradienten dazu genutzt, ATP-Moleküle als Energiespeicher zu synthetisieren. Der Protonengradient wird über Protonenpumpen aufgebaut (oben); die Energie dafür stammt aus einem Oxidationsprozess eines Substrats (SH_2); der Rücktransport der Protonen entlang des Gradienten wird für die Synthese von ATP genutzt (unten). Nach der Mitchell-Hypothese vollzieht sich dieser Prozess an den Membranen der Mitochondrien und Chloroplasten. L: Innenseite der Membran; M: Membran; R: Außenseite der Membran. Die Identifizierung derartiger Mechanismen stellt ein zentrales Verfahren molekularbiologischer und neurobiologischer Forschung dar. Mechanismen sind Modelle der regelmäßigen Interaktion von Entitäten und entsprechen insofern auf lokaler Ebene den physikalischen Naturgesetzen (aus Mitchell, P. (1961). Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. Nature 191, 144-148: 147).

teidigen die Beschreibung der Selektion als Mechanismus aber ausdrücklich: D.B. Barros argumentiert 2008, die Selektion sei zwar kein Mechanismus, der allein auf der Ebene der Individuen wirke; auf der Ebene der Individuen und ihrer Population könne sie aber sehr wohl als Mechanismus beschrieben werden, indem die Population als eine (abstrakte) Entität verstanden werde, und der Selektionsdruck, der Individuen bestimmter Typen bevorzuge, dabei im Sinne einer Aktivität wirksam sei (»Natural selection […] is a two-level, multistage stochastic mechanism that explains the phenomenon of adaptation«).[425]

Unterschieden werden sollte in diesem Zusammenhang zwischen einem Mechanismus auf ontologischer Ebene im Sinne des Vorliegens einer bestimmten kausalen Struktur, die sich in der Interaktion von (mechanischen) Teilen (einer Maschine) manifestiert, und einem Mechanismus auf explanatorischer Ebene, der in der Zerlegung eines komplexen Geschehens in einzelne Schritte oder kausale Faktoren besteht. In diesem letzteren Sinn kann vom Prozess der Selektion als einem Mechanismus gesprochen werden: Über das Selektionskonzept wird das Evolutionsgeschehen in bestimmte kausale Elemente zerlegt und schematisiert (↑Selektion).

Die besondere Bedeutung von Mechanismen und mechanistischen Erklärungen für die Biologie beruht offensichtlich auf der vielfach funktionalen Identifikation und Charakterisierung von Systemen und Teilsystemen in der Biologie. Es ist also die ↑Funktion oder der Zweck (↑Zweckmäßigkeit), die in vielen Fällen der biologischen Forschung zunächst erkannt werden, so dass erst danach in einem zweiten Schritt die kausalen Wege zur Realisierung der Funktion aufgedeckt werden. So verstanden, bildet der Mechanismusbegriff geradezu das methodische Komplement des biologischen Funktionsbegriffs: Ein Mechanismus ist der jeweilige kausale Weg der Realisierung einer Funktion. Paradoxerweise erweist sich damit gerade das Konzept des Mechanismus, das einst im Zentrum der Physik stand und vielfach in explizite Opposition zum Begriff des Organismus gestellt wurde, als besonders fruchtbar für die Beschreibung und Analyse biologischer Phänomene.

Bezeichnenderweise können auch die konkreten Modelle, die zur Beschreibung der spezifischen kausalen Struktur von Organismen herangezogen werden, gerade als besondere *Mechanismen* verstanden werden: *Negative Rückkopplung* (↑Regulation) und *zyklische Organisation* (↑Kreislauf) stellen die mechanistischen Prinzipien dar, über die das Charakteristische organischer Systeme bestimmt wird. In den letzten Jahren wird daher dafür plädiert, ›Mechanismus‹ und ›Organismus‹ nicht als einander entgegengesetzte, sondern als einander korrespondierende, dialektisch miteinander verbundene Konzepte zu verstehen (Wolfe 2010: »mechanisms, organization, and organisms should be understood more dialectically as *interrelated* concepts«).[426] Auch in historischer Perspektive lässt sich zeigen, dass Mitte des 18. Jahrhunderts Vorstellungen der Organisation lebendiger Körper, die insbesondere am Bild des ↑Kreislaufs orientiert sind, mechanistischen Modellen nicht entgegengesetzt sind, sondern diese in bestimmter Weise spezifizieren (Wolfe 2009: »Le ›cercle d'action‹ n'est pas la négation de la causalité à la faveur d'un ›monarque‹, mais l'intégration de niveaux pluriels de causalité«[427]).

Kritisch kann gegen die Exponierung des Mechanismusbegriffs in wissenschaftstheoretischen Analysen allerdings eingewendet werden, dass dieser in biologischen Abhandlungen selbst gar nicht zu den

prominentesten Konzepten zählt. Häufiger als ›Mechanismus‹ wird in zellbiologischen Untersuchungen z.B. der stärker aktivische Begriff der ↑›Regulation‹ verwendet, der einem Organismus oder einer anderen biologischen Entität den Status eines Agenten einräumt.[428] Fraglich ist auch der Nutzen der philosophischen Bestimmung eines allgemeinen Mechanismusbegriffs, der in der biologischen Forschungspraxis keine Entsprechung hat. Schließlich kann der Versuch, das hoch komplexe und flexible Netzwerk von Prozessen in einer Zelle nach anschaulichen mechanischen Analogien vorzustellen, auch gänzlich in die Irre führen.[429] Nach der neueren Einsicht der molekularbiologischen »Systembiologie« liegt in der Wechselwirkung von Molekülen auf Zellebene häufig keine hohe Spezifität und Homogenität der Interaktion vor. Vielmehr stehen sehr viele Komponenten einer Zelle mit sehr vielen anderen in Kontakt (↑Ganzheit: Abb. 173) und das Muster der Interaktion weist eine hohe Kontextabhängigkeit auf.[430]

Organismische Biologie

Das Adjektiv ›organismisch‹ lässt sich seit Mitte des 19. Jahrhunderts nachweisen. Es erscheint wohl zuerst im Englischen (H.M.G. 1859-60: »particular organismic creations«[431]; Winslow 1860: »organismic evolution«[432]; Laycock 1860: »organismic whole«[433]). 1886 spricht J.C. Burnett von einem organismischen Standpunkt (»organismic standpoint«[434]). Im Deutschen wird das Wort seit den 1860er Jahren gebraucht (Schmidt 1869: »organismisch«[435]); regelmäßig erscheint es aber erst im 20. Jahrhundert.

In einem speziellen Sinn nennt L. Rhumbler »›organismisch‹ = lebend organisch« eine Entität, die selbst lebt, im Gegensatz zu »organischen« Körpern, die nur in einer genetischen Verbindung zu einem lebenden Organismus stehen, also von diesen gebildet sind, aber selbst nicht leben müssen, z.B. »organische Membran« für eine leblose Membran, die einem Organismus entnommen ist.[436]

Als Begründer einer organismischen Biologie in einem umfassenderen Sinn gilt später W.E. Ritter, der in seiner Theorie des *Organismalismus* (»organismalism«) den Organismus als Einheit begreift, so dass seine Teile nur unter Bezug auf diese Einheit erklärt werden können, wie umgekehrt auch er nur durch seine Teile erklärt werden kann.[437]

Später ist es J. Schaxel, der von einer »organismischen Grundauffassung« der Organismen spricht.[438] Im Anschluss daran nennt K. Lewin die »organismische Biologie« knapp auch *Organismik* (↑Biologie).[439] L. von Bertalanffy grenzt seine eigene

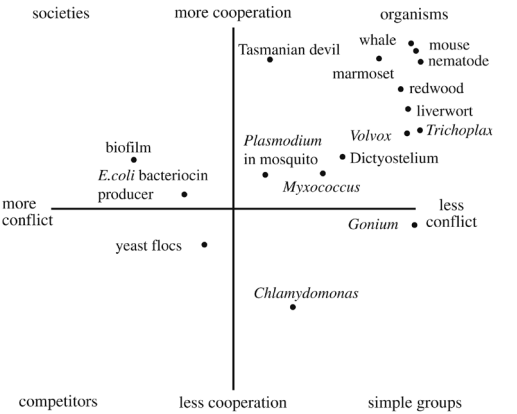


Abb. 357. Verteilung verschiedener Arten von Organismen und organismenähnlicher Zellgruppen über die beiden quantifizierten Größen des Konflikts (Abszisse) und der Kooperation (z.B. Arbeitsteilung; Ordinate). Zellassoziationen, die den größten Grad der Organismizität (»organismality«) aufweisen, die also als Organismen anzusehen sind, befinden sich in dem Quadranten rechts oben; links oben befinden sich Vergesellschaftungen (»societies«), rechts unten einfache Gruppen innerhalb derer wenig Konflikt besteht, so dass sie noch als Organismen gelten können, und links unten Konkurrenten, unter denen geringe Kooperation und hoher Konflikt besteht. Den höchsten Grad der Organismizität nehmen kleine Tiere wie Mäuse und Nematoden ein; bei größeren Tieren wie Walen besteht allein aufgrund der Vielzahl der in ihnen vorhandenen Zellen ein größeres Potenzial für Konflikt. Mit noch größeren Konflikten zwischen den Zellen ist bei Organismen zu rechnen, bei denen die Entwicklung nicht vollständig durch den Flaschenhals des Einzellstadiums der Zygote läuft, z.B. bei den Marmosetten, einer Gattung der Krallenaffen, bei denen es zu einem Austausch von Zellen zwischen den Zwillingen im Uterus kommt, oder bei dem Tasmanischen Teufel, bei dem der Gesichtskrebs von einem Tier zu einem anderen übertragen werden kann. Zwischen den Zellen von Pflanzen kann eine höhere Konkurrenz als zwischen den von Tieren bestehen, weil sich viele Pflanzen über vegetative Teile vermehren können; außerdem kann aufgrund des modularen Baus von Pflanzen die Kooperation zwischen ihren Zellen geringer und stärker lokalisiert sein als die zwischen Tierzellen. Ein noch größeres Konfliktpotenzial unter den Zellen gibt es bei Aggregationsverbänden (wie dem zellulären Schleimpilz Dictyostelium *oder dem Myxobakterium* Myxococcus*), bei denen einige Zellen vegetative Aufgaben bei der Fruchtkörperbildung übernehmen und sich daher nicht reproduzieren. Eine organismische Lebensform ohne enge Kontiguität der Zellen findet sich bei Gruppen von parasitischen Zellen, die sich innerhalb eines Wirts befinden, z.B. die Plasmodien des Malariaerregers, die dadurch kooperieren, dass sie ihren Wirtsorganismus, die Anopheles-Mücke, zum vermehrten Stechen ihrer Wirte veranlassen (aus Queller, D.C. & Strassmann, J.E. (2009). Beyond society: the evolution of organismality. Philos. Trans. Roy. Soc. B 364, 3143-3155: 3145).*

theoretische Biologie von dem Vitalismus und Mechanismus ab und bezeichnet sie 1932 ebenfalls als *organismische Biologie*.[440] Zur Charakterisierung ganzheitlicher Standpunkte im Gegensatz zu atomistischen Analysen verwendet S.H. Bartley 1941 den Ausdruck ***Organismizismus*** (»configurationism, organismicism, Gestalt theory, or field theory«[441]; vgl. Egler 1953: »Bertalanffian organismicism«).[442] Eine ausgehend von dem Organismuskonzept entworfene Biologie enthält nach von Bertalanffy die Möglichkeit zu einer wirklich eigenständigen Wissenschaft. Die anderen Grundlegungsversuche sind seiner Meinung nach dagegen von anderen Wissenschaften entlehnt: »der Mechanismus aus der Physik, der Darwinismus aus der Soziologie, der Vitalismus aus der Psychologie«.[443]

Der damit verwandte Ausdruck ***Organizismus*** erscheint im Französischen seit den frühen 1820er Jahren (»organicisme«).[444] L. Rostan verbindet mit dem Ausdruck wenig später eine bestimmte medizinische Position, der zufolge alle Funktionen als Ergebnis der Organisation der Lebewesen und alle Krankheiten als Konsequenz ihrer Desorganisation zu verstehen sind.[445] Später wird der Ausdruck ›Organizismus‹ im Sinne von »Holismus« (und dem späteren Organismizismus) als Entgegensetzung zu »Vitalismus« verwendet, so 1856 von R. Virchow (»Organicismus«).[446] Im 20. Jahrhundert dient das Wort allgemein zur Kennzeichnung holistischer Positionen.[447] Eine Variante bildet die *organismische Evolutionstheorie*, die eine Theorie der Evolution ausgehend von dem Organismusbegriff formuliert (W.F. Gutmann & Weingarten 1992).[448]

Zur Bezeichnung der besonderen Seinsweise von Organismen ist auch von der ***Organismizität*** die Rede. Im Englischen verwendet B. Blanshard das Wort 1939 (»Leave out everything into which organism differentiates itself and you will find that the identity has vanished also; pure organismicity, unsullied and uninfected by the characters of its species, is a myth«).[449] Mitte der 1970er Jahre erscheint der Ausdruck im Zusammenhang von Diskussionen um Abtreibung. J.J. Diamond ist 1975 der Auffassung, die menschliche Organismizität werde nach der Befruchtung schrittweise erreicht (»Organismicity is achieved in steps and lost in steps at death«[450]) und sei mit dem Beginn der spontanen Herzkontraktion des Embryos am 21. Tag vollständig vorhanden[451]. Im Französischen und Spanischen wird der Ausdruck vereinzelt seit Mitte der 1970er Jahre verwendet. Die französische Verwendung bezieht sich dabei auf die Reaktionsweise eines ganzen Organismus, dessen Existen als eine zyklische kausale Struktur vorgestellt wird (Roy 1975: »l'organismicité désigne précisément une réaction du organisme entier […;] l'organismicité s'oppose à la linéarité«).[452] Die spanische Verwendung stellt eine direkte Übersetzung eines Adjektivs dar, das L. von Bertalanffy verwendet (Viñas 1975: »totalidad, holístico, organismicidad, gestalt, etc.«[453]; im Original: von Bertalanffy 1955: »wholeness, holistic, organismic, gestalt, etc.«[454]). Im Deutschen erscheint das Wort seit Beginn der 1980er Jahre (Köhler 1983: »[Es] garantiert die ›Organismizität‹ allgemeingültige Gruppierungen der Elemente der Erkenntnis«[455]; »Organismizität des Menschen«[456]). W.F. Gutmann verwendet den Ausdruck 1987 zunächst polemisch (»verblasene philosophische Vorstellungen der Organismizität als einer fern von jeder Mechanik bestehenden Eigenheit der Lebewesen«[457]), bevor er ihn 1988 in einem zusammen mit M. Weingarten verfassten Aufsatz positiv besetzt: »[Es] kann Physik traditioneller Art, obgleich Organismen nie gegen Gesetze der Physik verstoßen, Organismizität nicht beschreiben«.[458] Als Grund für diese Irreduzibilität der Biologie auf die Physik streichen Gutmann und Weingarten die ↑Selbstbewegung der Organismen heraus: Eine »Bewegung aus sich heraus«, die »Wachstum, Lokomotion und Verhalten« bewirke, könne aus physikalischer Perspektive nicht erfasst werden: »Selbstbewegung […] gibt es in der Physik nicht«.[459]

Im englischen Sprachraum ist in der Bedeutung von ›Organismizität‹ auch der Ausdruck *Organismalität* (»organismality«) verbreitet. Er erscheint Mitte der 1970er Jahre, zunächst im Kontext der Debatte um Abtreibung menschlicher Embryonen (Diamond 1976: »hominal organismality« im Sinne von »biological hominality« und im Gegensatz zu »personal hominality«).[460] In den wissenschaftstheoretischen Debatten um den Organismusbegriff taucht das Wort erst in den 1990er Jahren auf (Ghiselin 1997: »Life is a class, and organismality is defining«[461]; Griesemer 2005: »standard evolutionary models cannot explain the origin of organismality«[462]; Queller & Strassmann 2009: »the evolution of organismality«[463]). Das dazu grundlegende Adjektiv ›organismal‹ ist seit Mitte des 19. Jahrhunderts in Gebrauch (Willshire 1842: »organismal life«[464]; Meigs 1848: »the reproductive apparatus, extending its organismal influence beyond its own boundaries, and into the domain of other organs with which it has no direct anatomical connection«[465]).

Das am weitesten verbreitete deutsche Äquivalent zu ›Organismizität‹ lautet ***Organismenhaftigkeit***. Es erscheint seit den 1920er Jahren, zuerst 1921 bei dem klassischen Philologen K. Reinhardt, der dem

stoischen Philosophen Poseidonios eine »Lehre von der Organismenhaftigkeit der Elemente selber« zuschreibt (s.o.).[466] Wenig später wird der Ausdruck auch im biologisch-medizinischen Kontext verwendet. So heißt es 1925 bei J. Schlesinger: »Seelisches ist […] die Organismenhaftigkeit als solche; die Quintessenz des Organismus als Ganzem«.[467]

Elementarorganismus

Die Durchsetzung der Einsicht, dass alle Pflanzen und Tiere aus gleichgearteten Grundbausteinen, den Zellen, aufgebaut sind, führt zu der Behauptung, die Zellen bildeten die elementaren Organisationseinheiten der Lebewesen. Sie werden im Anschluss daran selbst als Organismen bezeichnet. F.J.F. Meyen ist bereits 1830 der Ansicht, jede Zelle bilde »ein für sich bestehendes, abgeschlossenes Ganze; sie ernährt sich selbst; sie bildet sich selbst und verarbeitet den aufgenommenen rohen Nahrungssaft zu sehr verschiedenartigen Stoffen und Gebilden«.[468] M.J. Schleiden erscheint eine Zelle 1838 als »eigenthümlicher kleiner Organismus«.[469] E. von Brücke schlägt 1862 für die Zellen die Bezeichnung ›Elementarorganismen‹ vor.[470] Der Ausdruck erscheint im gleichen Jahr und wohl im Anschluss an von Brücke auch bei J. Moleschott.[471] In der elementaren Organisation der Zellen – und nicht etwa in dem Vorhandensein einer einzelnen Substanz wie dem Eiweiß – besteht für von Brücke das Leben: »Wir können uns keine lebende vegetirende Zelle denken mit homogenem Kern und homogener Membran und einer blossen Eiweisslösung als Inhalt, denn wir nehmen diejenigen Erscheinungen, welche wir als Lebenserscheinungen bezeichnen, am Eiweisse als solchem durchaus nicht wahr.«[472]

Mit der Erkenntnis der Entstehung der Zellen der höheren Organismen aus einer Symbiose von verschiedenen einfacher gebauten Organismen (↑Symbiose/Endosymbiose), verliert die allgemeine Einschätzung der Zellen als Elementarorganismen an Plausibilität.[473] Schon R. Altmann betrachtet 1890 nicht die Zellen, sondern die von ihm postulierten »Bioblasten«, aus denen sich das Protoplasma einer Zelle zusammensetzen soll, als die »wahren Elementarorganismen«.[474]

Minimalorganismus

Das Wort ›Minimalorganismus‹ verwendet wohl zuerst G.V. Schulz 1949-50; es bildet nach Schulz ein Ziel biochemischer Forschung, die Größe eines »Minimalorganismus« zu ermitteln.[475] Im Englischen erscheint der Ausdruck (»minimal organism«) zuerst im Jahre 1965 bei J.B.S. Haldane.[476] Er entwickelt den Begriff im Zusammenhang mit Überlegungen zur Entstehung des Lebens auf der Erde und einem *ersten Organismus* (»first organism«). Seit dieser Zeit wird der Ausdruck vereinzelt verwendet (Magnus 1999: »The minimal organism is a cell«[477]).

Ein Minimalorganismus lässt sich beschreiben als eine ***Protozelle*** – dies ein Ausdruck, der in verschiedenen, meist spekulativen Kontexten seit Mitte des 19. Jahrhunderts erscheint. Zuerst taucht der Ausdruck im Französischen auf: G. Gros bezeichnet 1851 einen hypothetischen einzelligen Organismus, der in seinen Eigenschaften zwischen Pflanzen und Tieren steht, als ›Protozelle‹ (»protocellule qui n'est pas plus animale que végétale, mais à laquelle on pourrait prêter cette double qualité«[478]); in seiner Mittelstellung zwischen Pflanzen und Tieren kennzeichnet Gros die Protozelle als die gemeinsame »Matrix« dieser differenzierten Organisationsformen (»Notre protocellule euglénienne est […] la matrice commune de tant de petits êtres qui peuplent les eaux, soit plantes, soit animaux«[479]). Als ein Modell für die Protozelle erscheint Gros das Augentierchen *Euglena*, das sich je nach Umständen in eine pflanzliche oder tierische Zelle verwandeln könne. Gros' Ausdruck etabliert sich jedoch nicht, und so kommt es Ende des Jahrhunderts zur Verwendung des Wortes in unterschiedlichen Kontexten, einerseits für eine besondere Form von Blutzellen (Pappenheim 1899: »Protozellen (granulationslos erscheinende Markzellen, grosse ›Lymphocyten‹ mit breitem Leibessaum)«[480]) und andererseits für einen phylogenetischen Vorläufer der späteren Tiere (Ferri 1900: »Ein mikroskopischer, kaum wahrnehmbarer Punkt in der grauen, einförmigen Masse einer Protozelle oder einer Molluske verwandelt sich in der aufsteigenden Serie der Organismen in das physiologische und psychische Wunder«[481]). Im Sinne der phylogenetisch ersten Zelle gebraucht A. Hrdlička 1934 den Ausdruck (»the very first living protocell«[482]). Seit den 1950er Jahren spielt das Konzept in der empirischen Forschung zur Entstehung des Lebens eine wichtige Rolle.[483]

Seit den 1950er Jahren nimmt aber der Begriff der ***Minimalzelle*** eine noch wichtigere Rolle in den Versuchen zur Rekonstruktion der frühesten biologischen Evolution ein. Erste Nachweise für diesen Ausdruck finden sich für den Beginn des 20. Jahrhunderts, allerdings in der einfachen Bedeutung von »Zelle« (Aronson 1912: »The elementary organism, the cell, which constitutes the unit of all organic life – the minimal cell […] – this cell consists not only

of the schematic protoplasm, cell membrane, nucleus with or without nucleolus, but it is a whole world in itself«[484]). In den Versuchen zur Rekonstruktion phylogenetisch früher Zellformen spielt das Konzept erst seit den 1950er Jahren eine Rolle. H. Gaffron, der den Ausdruck wohl als erster 1957 verwendet (»minimum cell«), versteht darunter den Mindestbestand an Stoffen und Reaktionen, die zur Aufrechterhaltung eines Stoffwechsels und den Aufbau einer Zelle notwendig sind; dieses System wird gleichzeitig als der Startpunkt der darwinschen Evolution vorgestellt (»the minimum number of reactions, and the simplest possible form of a metabolic mechanism sufficient to build and maintain ›the aboriginal cell‹, the starting point of Darwinian evolution«[485]). Seit den 1960er Jahren wird die Formulierung meist in der Form ›minimal cell‹ gebraucht (Green & Fleischer 1964: »All the membrane systems of the cell may be looked upon as specializations of a primitive membrane system that goes back to the time in evolutionary development when the essential equipment of the minimal cell was first perfected«[486]; Green & Goldberger 1967: »We shall invoke a ›minimal cell‹ in which this minimum of essential equipment [›without which no cell can survive‹] is contained«[487]; Morowitz 1967: »An order of magnitude separates the sizes of the smallest actual cell and the theoretical minimal cell«[488]).

In einer Minimalzelle sind die elementaren Lebensprozesse des Selbstaufbaus aus einfachen Bestandteilen, der Herstellung einer Grenzstruktur gegen die Umgebung, der Aufnahme von Energie und Stoffen aus der Umgebung und der Selbsterneuerung der Zellbestandteile verwirklicht. Als ein Modell eines Minimalorganismus kann T. Gántis *Chemoton* verstanden werden (↑Organisation: Abb. 350). P.L. Luisi und F.J. Varela konzipieren 1989 sich selbst replizierende Mizellen als minimale autopoietische Systeme.[489] Seit den 1990er Jahren wird der Versuch unternommen, durch gezielte Ausschaltung einzelner Gene eine Minimalzelle herzustellen.[490] Daneben spielt der Begriff weiterhin in den Debatten um den Ursprung des Lebens eine Rolle.[491]

Der Terminus ›Minimalorganismus‹ macht erst eine Karriere, nachdem seit Mitte der 1990er Jahre das Projekt der synthetischen Erzeugung von einfachen Organismen in die Nähe technischer Möglichkeiten rückt. In diesem Zusammenhang wird unter einem ›Minimalorganismus‹ (»minimal organism«) ein synthetisch hergestellter, mit einem minimalen biochemischen Bestand an Stoffen ausgestatteter Organismus verstanden.[492] Ausgehend von der Struktur einfacher Bakterien wird der Versuch unternommen, den minimalen Bestand von Genen, Enzymen und anderen Strukturbestandteilen eines Organismus zu ermitteln. Genetische Untersuchungen an Bakterien sollen zur Ermittlung eines ***Minimalgenoms*** führen, das für die Lebensfunktionen eines Organismus hinreichend ist.[493] Einen häufigen Ausgangspunkt für Untersuchungen eines Minimalorganismus bildet das Bakterium *Mycoplasma genitalium*.[494] Für dieses Bakterium wird ein minimales Genom mit 265 bis 350 proteinkodierenden Genen ermittelt.[495] Inzwischen sind die Fragen nach einem Minimalgenom und Minimalorganismus Gegenstand der sogenannten *Genom-Informatik*.[496]

Die Forschung zu Minimalorganismen ist begleitet von ethischen Bedenken zur künstlichen Erzeugung von Leben (↑Künstliches Leben) und von Befürchtungen des Einsatzes von Minimalorganismen als Biowaffen (»Bioterror«).[497]

Pseudoorganismus

Als ›Pseudoorganismen‹ (engl. »pseudo-organisms«) werden seit Mitte des 19. Jahrhunderts solche Naturkörper bezeichnet, die in gewissen Aspekten Organismen ähneln, ohne aber alle für sie charakteristischen Eigenschaften aufzuweisen. Seit den 1830er Jahren wird das Wort in erster Linie auf Krankheiten bezogen, entweder auf die Krankheit selbst oder konkreter auf bestimmte mit ihr verbundene Körpers. In letzter Bedeutung erscheint das Wort 1830 bei G. H. von Schubert für krankhafte Auswüchse des Körpers (»In den Aftergebilden oder Pseudoorganismen des Leibes ist auch öfters im Kleinen eine Art von schlagendem Herzen, ein Nervensystem im Kleinen, als eine Nachbildung des eigentlichen, größeren Organismus«[498]; vgl. auch Naumann 1834: »Die eigentlichen Pseudoorganismen bilden eine Reihe, welche, von der Balg - bis zur Markgeschwulst, immer höhere Entwickelungsgrade wahrnehmen lässt«[499]). Dem ontologischen Begriff von ↑Krankheiten entsprechend bezieht J.M. Leuphold das Wort 1834 direkt auf Krankheiten. Er ist der Auffassung, Krankheiten könnten »in einem dem Organismus fremdartigeren Zuviel bestehen, das sich parasitisch in ihm und schon an sich auf dessen Kosten als Pseudoorganismus zu entwickeln strebt«.[500] In diesem Sinne gilt für einige Autoren in einem abstrakteren Sinne jede Krankheit als ein Pseudoorganismus (Anonymus 1835: »die Krankheit als einen Pseudoorganismus, als einen Rückschritt auf tiefere Stufen des Lebens«[501]).

Die Begriffsbildung ist abgeleitet von dem älteren Ausdruck ›Pseudoorganisation‹, der als Synonym für ›Afterorganisation‹ verwendet wird (Anonymus

1824: »Afterorgan (Pseudoorgan), ein Gebilde, das zwar seiner Entstehung und seinem Gefüge nach dem Organismus angehört, aber im normalen Zustande desselben nicht vorhanden, sondern das Product einer krankhaften Thätigkeit ist, und die naturgemäße Verrichtung des Körpers mehr oder weniger hindert. Die Bildung eines solchen Organs heißt Afterorganisation (Pseudoorganisation)«[502]).

Später im 19. Jahrhundert werden anorganischen Kristalle, die in ihren Formen einfachen Organismen ähneln, mit diesem Ausdruck belegt (Morris 1883 unter Verweis auf Experimente von G. Fournier).[503] Seit den 1920er Jahren sind es v.a. Viren, die auf diese Weise bezeichnet werden.[504]

Superorganismus

Der Ausdruck ›Superorganismus‹ wird seit Ende des 19. Jahrhunderts in soziologischen Analysen auf die menschliche Gesellschaft bezogen (engl. Brooklyn Ethical Association 1889: »super-organism«[505]; auch »supra-organism«[506]; franz. de Greef 1889: »superorganisme social«[507] oder »superorganisme«[508]). Der erste, der diesen Ausdruck verwendet, ist offenbar W.E. Hearn in einer Abhandlung über den Haushalt als archaischen Typ der menschlichen Assoziation im Jahr 1878: »Superorganisms have their perils not less than the organisms of which they are composed«.[509]

Biologische Verwendungen im frühen 20. Jh.

In die Biologie führt der Insektenforscher W.M. Wheeler das Konzept 1922 ein. (Angeblich verwenden auch E. Marais und M. Maeterlinck zu Beginn des 20. Jahrhunderts den Ausdruck in Bezug auf soziale Insekten.[510]) Wheeler bezeichnet damit die Einheit von Organismen einer Art, die in einem »Staat« zusammenleben und durch Arbeitsteilung kooperieren.[511] Die Gruppe kooperierender Insekten bilde eine neue organische Einheit (»a new organic unit«), in der die Individuen hinsichtlich ihres Überlebens wechselseitig voneinander abhängen (»interdependent«). Bereits 1911 beschreibt Wheeler Insektenkolonien als ›Organismen‹. Er gibt als allgemeine Merkmale eines Organismus die Funktionen der Ernährung, Fortpflanzung und des Schutzes an und definiert einen Organismus als ein komplexes, individualisiertes System von Aktivitäten, das primär auf die Assimilation von Stoffen aus der Umgebung, die Produktion ähnlicher Systeme und den Schutz von sich selbst und seiner Nachkommen gegenüber störenden Umwelteinflüssen gerichtet ist (vgl. Tab. 216).[512]. Weil auch die Kolonien sozialer Insekten, wie z.B. die vieler Ameisen, diese Kriterien erfüllen, sieht sich Wheeler dazu berechtigt, den Ameisenstaat einen ›Organismus‹ zu nennen.

I. Wesentliche Merkmale

1. Reproduktionsfähigkeit
Superorganismen sind Komplexe aus mehreren Organismen, die in einem bestimmten Stadium ihrer Entwicklung zur Erzeugung von Komplexen gleicher Art in der Lage sind.

2. Individuenreichtum
Superorganismen bestehen aus vielen Mitgliedern, so dass die Selektion weniger stark auf dem Überleben des einzelnen Individuums liegt (wie bei anderen Arten von sozialen Verbänden), sondern auf dem Bestand der gesamten Kolonie.

3. Mehrjähriges Bestehen
Superorganismen haben sich von zyklischen Umweltschwankungen (Jahreszeiten) insofern emanzipiert, als sie auch widrige Perioden als Einheit überdauern, so dass der Selektionsdruck wiederum nicht allein auf dem Überleben einzelner Individuen (z.B. einer Königin), sondern der gesamten Kolonie lastet.

II. Verbreitete Zusatzmerkmale

1. Sesshaftigkeit
Superorganismen sind meist an einen festen Standort gebunden und bilden in dieser Hinsicht – bei aller Mobilität ihrer Mitglieder – räumlich lokalisierte Einheiten.

2. Innerorganismische Homöostase
Superorganismen bilden meist ein stabiles inneres Milieu aus, indem sie z.B. Nahrungsspeicher anlegen (etwa in Form von Pilzgärten bei Ameisen) oder eine strenge Nesthygiene betreiben.

3. Ausgeprägte Schutzeinrichtungen
Superorganismen sind – zur Abwehr von Feinden, denn sie bilden eine attraktive Beute für viele Räuber – meist entweder schwer erreichbar und versteckt (Termiten) oder weisen starke Wehreinrichtungen auf (spezialisierte »Soldatenkasten«).

Tab. 225. Merkmale von Superorganismen. Die meisten dieser Merkmale haben zur Folge, dass Superorganismen als Einheiten der Selektion unterliegen, und nicht allein ihre Mitglieder (nach Moritz, R.F.A. & Southwick, E.E. (1992). Bees as Superorganisms: 4-6).

Anders als in der Zoologie wird der Ausdruck ›Superorganismus‹ in der Botanik verwendet. Das Wort erscheint hier im Zusammenhang mit Diskussionen um die Einheit von Pflanzengesellschaften. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts ist es in erster Linie der amerikanische Botaniker F.E. Clements, der Pflanzengesellschaften als Organismen ansieht, weil sie einen gegliederten Aufbau zeigen und eine gesetzmäßige Entwicklung durchlaufen (↑Biozönose; Entwicklung/ökologische Entwicklung). Bei

Clements sind es Organismen verschiedener Arten, die zusammen eine regelmäßige Sukzession in einer Gemeinschaft bilden, die der Vorstellung einer über dem Individuum stehenden organisierten Einheit zugrunde liegt.[513] Im Anschluss an die Überlegungen Clements' wird eine biologische Gemeinschaft ***Quasiorganismus*** (»quasi-organism«[514]) genannt. J. Phillips spricht 1931 von dem *komplexen Organismus* (»complex-organism«).[515] W.C. Allee nennt 1934 sowohl die Einheit von Pflanzen und Tieren an einem Ort (»biotic communities«) als auch die Einheit aller Lebewesen (»the biota«) und ihrer Umwelt eine *superorganismische Einheit* (»superorganismic unity«).[516] F.E. Clements und V.E. Shelford bezeichnen eine Gemeinschaft schließlich 1939 als einen *Superorganismus* (»super-organism«).[517]

Daneben wird auch der Vorschlag gemacht, einen Superorganismus (oder auch schon die Einheit einer Schafherde oder eines Wolfsrudels[518]) als ***Metaorganismus*** (»meta-organism«) zu bezeichnen – der Übergang vom Organismus zum Metaorganismus wäre dann analog benannt zu dem vom Protozoon (Einzeller) zum Metazoon (Mehrzeller) oder von der Population zur Metapopulation[519]. – Bevor der Ausdruck ›Metaorganismus‹ in diesem biologischen Sinn verwendet wird, trägt er seit dem 19. Jahrhundert eine spiritistisch-okkultistische Bedeutung. In diesem Kontext definiert L. Hellenbach den »Meta-Organismus« 1878 als »eine uns unbekannte Organisation«, eine unsichtbare Entität, die hinter dem sinnlich wahrnehmbaren Organismus steht und sich bei dessen Tod von ihm löst.[520]

Vorgeschichte des Konzepts

Der Vergleich der »Staaten« der sozialen Insekten mit menschlichen Gesellschaften reicht bis in die Antike zurück (↑Sozialverhalten). In der Neuzeit erweist sich die »Fable of the Bees« (1705) von B. de Mandeville als besonders einflussreich. In der romantischen Naturphilosophie an der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert wird nicht nur ein einzelnes Individuum, sondern auch die Einheit aller Lebewesen als ›Organismus‹ konzipiert. So erklärt F.W.J. Schelling 1798 das Leben nicht als Eigenschaft einzelner Naturdinge, sondern sieht die Natur als Ganzes als einen »allgemeinen Organismus«.[521] Und G.W.F. Hegel spricht in ähnlicher Weise von dem »geologischen Organismus der Erde«.[522] Nachdem die Interaktion von Pflanzen und Tieren im globalen Maßstab in Form der ökologischen Stoffkreisläufe physiologisch erkannt ist (↑Kreislauf), erfahren diese zunächst noch spekulativen Vorstellungen eine naturwissenschaftliche Begründung. Vor dem etablierten naturwissenschaftlichen Hintergrund kann daher auch G.T. Fechner 1848 Pflanzen und Tiere als Glieder eines irdischen *Gesamtorganismus* (»Gesammtorganismus«) bezeichnen.[523]

Zur Auszeichnung von Interaktionseinheiten von Organismen als Organismen höherer Ordnung nicht auf einer globalen, sondern lokalen Ebene kommt es seit den 1860er Jahren in den frühen Überlegungen zur Abgrenzung ökologischer Gemeinschaften (↑Biozönose). Von botanischer Seite wird das Zusammenleben der Organismen in einem Wald als ›Organismus‹ beschrieben. E.A. Roßmäßler versteht einen Wald 1863 als eine »gewaltige Vereinigung« von unterschiedenen, aber zusammenstimmenden Gegenständen; er sei ein »formenreicher Inbegriff von Körpern und Erscheinungen«[524], für das die deutsche Sprache kein Wort habe. Er nennt den Wald »ein tausendfach zusammengesetztes Ganzes, an welchem jedes Glied seine bestimmte Stelle einnimmt«.[525] Im Anschluss an Roßmäßler entwickelt A. Möller Anfang des 20. Jahrhunderts mit dem Begriff des »Dauerwaldgedankens« eine holistische Vorstellung des »Waldorganismus«[526]: »So war also der Boden nicht das starre, unveränderliche, tote Postament, auf dem sich der Wald als etwas von ihm zu Trennendes erhob, beide waren miteinander verbunden und beeinflußten sich in lebendiger, dauernder Wirkung gegenseitig, wie die Organe eines Organismus«.[527]

Für den englischsprachigen Raum ist die Rede von *superorganisch* (»super-organic«) bei H. Spencer einflussreich. Spencer bezeichnet mit diesem Ausdruck die überindividuelle soziale Organisation, die sich aus der Interaktion mehrerer Organismen ergibt.[528] Die Wechselseitigkeit der Glieder in einer sozialen Gemeinschaft ist nach Spencer der Kooperation der Teile in einem Körper verwandt. Auch in der sozialen Kooperation spricht er daher von einer *wechselseitigen Abhängigkeit* (»mutual dependence«) der Glieder[529]. Eine superoganische Integration verschiedener Organismen zu einem sozialen Gefüge sieht Spencer schon bei einfachen Lebewesen verwirklicht, seine eigentliche Entfaltung habe das Superorganische aber beim Menschen. In der sozialen Welt des Menschen komme das Superorganische auch darin zum Ausdruck, dass hier nicht allein der einzelne Organismus transzendiert werde, sondern die Sphäre des Biologischen überhaupt, insofern nicht mehr allein die biologischen Zwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung als Ziele des Gemeinwesens fungierten. Als ›superorganisch‹ könnten daher im Besonderen das Streben nach einer besseren Welt und eine soziale Fortentwicklung, die oberhalb und jenseits der natürlichen Evolution abläuft, bezeich-

net werden. Der Begriff bezieht sich bei Spencer also primär auf einen jenseits der Biologie liegenden Gegenstand. Bis in die ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts wird der Begriff des Superorganischen in diesem spencerschen Sinn verwendet (z.B. 1917 bei A.L. Kroeber).[530] Seit den 1920er Jahren dominiert dagegen die innerbiologische Bedeutung.

Soziobiologie des Superorganismus

Im pflanzensoziologischen Kontext der Botanik kann sich das Konzept des Superorganismus im 20. Jahrhundert nicht durchsetzen. Es bleibt eine Minderheitenposition, Pflanzengesellschaften als organismusähnliche Einheiten anzusehen. Als vorherrschende Auffassung etabliert sich die alternative Sichtweise, die Phytozönosen individualistisch interpretiert als Überschneidungsbereich der Umweltansprüche von Pflanzen verschiedener Arten (↑Biozönose).

In der Zoologie wird der Begriff des Superorganismus dagegen bis in die Gegenwart verwendet. Hier bezieht er sich auf die eusozialen Verbände von Organismen einer Art (↑Sozialverhalten). Mit den Ansätzen der Soziobiologie und der Dominanz von Modellen zur Genselektion seit Mitte der 1960er Jahre wird die Entstehung dieser Verbände mittels Modellen der Verwandtenselektion erklärt. Ganz abgelehnt wird das Konzept des Superorganismus von einigen, weil es Selektion auf einer höheren Ebene als die des Individuums nahelegen könnte – und eine solche Selektionsebene für uneffektiv gehalten wird (↑Selektion/Gruppenselektion).

In den so genannten ›Staaten‹ von Bienen, Ameisen, Termiten und anderen Tieren verfügen viele der beteiligten Organismen nicht mehr über die Fähigkeit der Reproduktion. Sie sind allein Funktionsträger im Hinblick auf die Reproduktion der »Königin«, indem sie Nahrung herbeischaffen, Reinigungsaufgaben übernehmen, den Stock gegen Eindringlinge verteidigen oder anderes. Der Weg hin zu dieser arbeitsteiligen Organisation von Organismen lässt sich bei anderen Arten, die Anfänge solcher Arbeitsteilungen zeigen, nachvollziehen. In der soziobiologischen Modellierung stand am Anfang der Entwicklung der Konflikt zwischen den beiden Verhaltensstrategien, entweder in die eigene Reproduktion zu investieren oder der Reproduktion der Mutter zu helfen. Der Verzicht auf die eigene Reproduktion war evolutionär möglich, weil diese Strategie aufgrund des hohen Verwandtschaftsgrades der Arbeiterinnen mit der Königin in manchen Situationen die höhere Fitness mit sich brachte. Hat sich ein solches System aber erst einmal gebildet, ist der Rückschritt zur eigenen Reproduktion der Organismen oft nicht mehr möglich, auch wenn er im Hinblick auf die Optimierung der individuellen Fitness von Vorteil wäre. So sind in den Staaten einiger tropischer Blattschneiderameisen die Arbeiterinnen mit den Nachkommen der Königin nur noch so gering verwandt (weil diese sich nicht nur mit einem Männchen wie sonst üblich, sondern mit vielen paart), dass eine eigene Reproduktion eine höhere Fitness versprechen würde. Aber offenbar ist dieser Schritt physiologisch durch die Rückbildung der Eierstöcke und ethologisch durch die feste Etablierung bestimmter Verhaltensmuster nicht mehr möglich.

An der Grenze zwischen Organismen und Superorganismen bewegen sich in mancher Hinsicht die Bakterien. Vor dem Hintergrund des umfangreichen Austauschs von genetischem Material zwischen Bakterien wird von einigen Autoren das ganze Reich der Bakterien als ein Superorganismus angesehen (↑Bakterium).[531] ›Organismus‹ stellt aber darüber hinaus eine problematische Kategorie in Bezug auf bakterielle Systeme dar, weil diese aus genetisch heterogenen Zusammenlagerungen von Individuen bestehen können, bei denen ein lateraler Gentransfer häufig vorkommt und bei denen zwischen Kooperation und Konkurrenz fließende Übergänge bestehen.[532]

Wegen der selbständigen Lebensfähigkeit ihrer Elemente sind Superorganismen notorisch labile Gebilde. Die Einschränkung der Möglichkeit zur Verselbständigung der Teile ist bei solchen Formen am größten, bei denen die Elemente in einer räumlichen Verbindung stehen und eine Gestalteinheit bilden. Denn erst der räumliche Zusammenschluss führt zu einer so weitgehenden Spezialisierung, dass die Elemente des Superorganismus weitere ethologische Fähigkeiten verlieren. Solange die Elementarorganismen aber ein räumlich weitgehend unabhängiges Leben führen, sind bei ihnen die wesentlichen ethologischen Grundfunktionen der Ernährung, des Schutzes und der Lokomotion weiterhin vorhanden (wie bei den Insekten, die Superorganismen bilden, dabei aber im Wesentlichen nur die Funktion der selbständigen Reproduktion verlieren).

Der räumliche Zusammenschluss zu einer neuen Einheit, der zu einer sehr weitgehenden Integration der ursprünglich selbständigen Organismen führte, ist in der Evolution nur sehr selten erfolgt. Die bekanntesten Beispiele sind die Entstehung der eukaryotischen Zelle nach der Endosymbiontenhypothese (↑Symbiose) und natürlich die Entstehung der Mehrzeller durch Zusammenschluss oder Zusammenbleiben von solchen Zellen einer Art, die auch zu einem selbständigen Leben in der Lage wären. Vor dem Hintergrund des potenziell selbständigen Lebens sei-

ner Zellen stellt also jeder mehrzellige Organismus einen Superorganismus dar. Im Bereich der Mehrzeller erfolgte eine Entdifferenzierung von Organismen aufgrund ihrer Integration in ein superorganismisches neues Individuum dagegen kaum.

Die Vorstellung des Zusammenschlusses von Organismen zu einem Superorganismus von planetarem Ausmaß stellt aber eine vielfach variierte literarische Vision dar. Sie erscheint etwa bei S. Lem in seinem Roman ›Solaris‹ (1961). E. Jünger tauft 1965 in ähnlichen, aber wohl unabhängig davon entwickelten Gedanken, ein solches planetares Individuum auf den sinnigen Namen *Fechneria mirabilis*.[533]

Superorganismus und Gruppenselektion

Zu einer evolutionstheoretischen Wiederbelebung des Superorganismuskonzepts (»revival of the superorganism«) kommt es im Rahmen von Entwürfen für eine Theorie zur hierarchischen Ordnung von Selektionsebenen. D.S. Wilson und E. Sober argumentieren 1989 gegen die Privilegierung der Ebene des Individuums (und des Gens) als einziger Selektionsebene und halten auch Gruppen oder Arten für Einheiten, die einer Selektion unterliegen können (↑Selektion). Die Autoren definieren einen Superorganismus als eine Ansammlung von Individuen, die zusammen eine funktionale Organisation aufweisen, wie sie nach der formalen Definition einem Organismus zukommt (»a collection of single creatures that together possess the functional organization implicit in the formal definition of organisms«[534]). Als Kern der formalen Definition von Organismen sehen sie die Zusammensetzung eines Systems aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen (»a form of life composed of mutually dependent parts that maintain various vital processes«). Eine Kolonie sozialer Insekten ist nach Wilson und Sober in dem Maße als ein Superorganismus anzusehen, in dem die gruppeninterne Selektion auf Individuenebene unterdrückt bzw. von der Selektion auf der Ebene der Kolonie überlagert ist.[535] Weil diese Bedingung in der Natur tatsächlich verwirklicht sei, sehen Wilson und Sober Superorganismen nicht nur als theoretische Möglichkeit, sondern als Realität der Natur (»they actually exist in nature«[536]). Superorganismen sind für sie reale Einheiten der Funktion und der Selektion.

Kritisch wird gegen dieses Verständnis des Superorganismus eingewandt, dass es (aufgrund seines selektionstheoretischen Ausgangspunkts) zu stark auf das Kriterium der Reproduktion zugeschnitten ist. Das ursprüngliche Konzept des Superorganismus von Wheeler bezog sich aber nicht nur auf eine funktionale Integration im Hinblick auf Reproduktion, sondern ebenso im Hinblick auf Ernährung und Schutz.[537]

Die reproduktive Arbeitsteilung zwischen den Organismen in einer Kolonie gilt aber allgemein weiterhin als das zentrale Bestimmungsmerkmal von Superorganismen. Deutlich wird dies etwa in der Definition, die R.F.E. Moritz und E.E. Southwick 1992 dem Begriff geben: »Superorganismic units with organisms arranged in at least two non-uniform types and differentiated into sterile and reproductive organisms with different functions«.[538] Darüber hinaus geben die Autoren eine Liste von Merkmalen, die Superorganismen allgemein charakterisieren (vgl. Tab. 225).

Wird ein Organismus aus einer selektionstheoretischen Perspektive als diejenige Einheit beschrieben, in der maximale Kooperation und minimaler Konflikt unter den Teilen des Systems durch Selektion auf dieser Ebene entstanden ist (s.o.), dann spricht viel dafür, die eusozialen Kolonien der Insekten nicht als ›Superorganismen‹, sondern als ›Organismen‹ zu bezeichnen, wie dies D.C. Queller 1997 vorschlägt.[539] Diese Sicht findet zwar manche Anhänger (z.B. Martens 2010: »a superorganism is nothing more than an organism in the full sense of the word, but one whose parts are themselves multicellular organisms«[540]) – sie hat aber auch ihre Gegner, die darauf verweisen, dass Superorganismen zwar hinsichtlich der genetischen Homogenität und Kooperation ihrer Elemente sowie ihrer damit zusammenhängenden Eigenschaft, eine Ebene der Selektion darzustellen, konventionellen Organismen ähneln, in anderer Hinsicht, insbesondere der Verbindung in einem kohärenten Körper, von diesen aber doch klar unterschieden sind (Hamilton et al. 2009)[541].

B. Hölldobler und E.O. Wilson definieren einen Superorganismus in ihrer Monografie aus dem Jahr 2009 als eine Gesellschaft, die analoge Organisationseigenschaften aufweist wie die physiologischen Eigenschaften einzelner Organismen (»A society, such as a eusocial insect colony, that possesses features of organization analogous to the physiological properties of single organisms«).[542] Als wesentliches Merkmal gilt dabei die Differenzierung in reproduktive Kasten und Arbeiterkasten (die der Definition der Eusozialität zugrunde liegt; ↑Sozialverhalten). Während Wilson die Kategorie des Superorganismus für ein unscharfes Konzept hält, das ein ganzes Spektrum von Formen, einschließlich solcher, die am Beginn der Eusozialität stehen, umfassen kann, will Hölldobler den Begriff für solche weit entwickelten Formen der Eusozialität reservieren, bei denen eine Konkurrenz um Reproduktion unter den Individuen

innerhalb einer Kolonie stark reduziert oder ganz abwesend ist.[543] Die Autoren betonen den enormen Erfolg der Organisationsform des Superorganismus in quantitativer Hinsicht: Zwar würden nur 2% der bekannten 900.000 Insektenarten zu den sozialen Insekten gehören (die in Kolonien lebenden Bienen, Wespen, Ameisen und Termiten), diese würden aber doch etwa die Hälfte der Biomasse aller Insekten ausmachen – und zwar in einer Größenordnung, die der Biomasse des Menschen auf der Erde entspreche (10^{11}kg).[544]

Nachweise

1 Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. Brit. J. Hist. Sci. 39, 319-339: 320; ders. (2010). What is an "organism"? On the occurrence of a new term and its conceptual transformations 1680-1850. Hist. Philos. Life Sci. 32, 155-194: 157f.
2 Marcianus Graecus 299, M, f. 116v (Collection des anciens alchimistes grecs, 3 Bde., ed. M. Berthelot, Paris 1888): III, 242; vgl. Balan, B. (1975). Premières recherches sur l'origine et la formation du concept d'économie animale. Rev. hist. sci. 28, 289-326: 326; Mertens, M. (1995). Les alchemistes grecs. Zosime et Panoplis. Mémoires authentiques: xxii-xxiv; liii-liv; Cheung (2006): 320f.
3 Gerhoh von Reichersberg (1126-32). De edificio Dei. In: Libelli de lite imperatorum et pontificum, 3 Bde., hg. v. E. Dümmler et al., Hannover 1891-97: III, 172f.; auch in Patrologia Latina, Bd. 194, 1258c; vgl. Cheung (2006): 321.
4 Kucharczik, K. (1998). Der Organismusbegriff in der Sprachwissenschaft des 19. Jahrhunderts: 23.
5 Stotz, P. (2002). Handbuch der Altertumswissenschaft, Abt. 2, Teil 5, Bd. 1. Einleitung, Lexikologische Praxis, Wörter und Sachen, Lehnwortgut = Handbuch zur lateinischen Sprache des Mittelalters, 5 Bde.: I, 485.
6 Echelard-Dumas, M. (1976). Der Begriff des Organismus bei Leibniz: „biologische Tatsache" und Fundierung. Stud. Leibn. 8, 160-186: 160; OED (1989): X, 922.
7 Schmidt, H. (1986). Die lebendige Sprache. Zur Entstehung des Organismuskonzepts.
8 Vgl. DF, Bd. 2 (1942): 264.
9 a.a.O.: 267.
10 Kucharczik (1998): 23.
11 Aristoteles, De an. 412a28.
12 a.a.O.: 412b18f.
13 Aristoteles, De an. 407b34-408a1.
14 Vgl. Perler, D. (1996). War Aristoteles ein Funktionalist? Z. philos. Forsch. 50, 341-363: 355.
15 Aristoteles, Über die Seele (Übers. W. Theiler). In: Grumach, E. u.a. (Hg.). Aristoteles, Werke in deutscher Übersetzung, Bd. 13, Berlin 1959: 25; vgl. Bolton, R. (1978). Aristotle's definitions of the soul: *De anima* II, 1-3. Phronesis 23, 258-278: 275; Bos, A.P. (2003). The Soul and its Instrumental Body. A Reinterpretation of Aristotle's Philosophy of Living Nature: 85f.
16 Bos (2003): 92; 102.
17 Vgl. Bonitz, H. (1870). Index Aristotelicus: 521; Bos (2003): 87.
18 Philoponus, J. (6. Jh.). In Aristotelis De anima libros commentaria (ed. M. Hayduck, Berlin 1897): 217, 13: vgl. Alexander von Aphrodisias (2.-3. Jh.). De anima liber cum Mantissa (ed. I. Bruns, Berlin 1885): 16, 11; Bos (2003): 85.
19 Thomas von Aquin, Commentarius in libros de anima II et III: 2, 1, 20 (Nr. 230); vgl. Summa contra gentiles: 4, 44, 5.
20 Suárez, F. (1571-74). De anima (Opera omnia, Bd. 3, hg. v. M. André, Paris 1856): 473; vgl. Des Chene, D. (2000). Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul: 95.
21 So z.B. King, R.A.H. (2001). Aristotle on Life and Death: 41; vgl. Bos (2003): 85f.
22 Galen, De usu partium corporis humani (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 8, Leipzig 1824): 30; dt. Übers.: Richter, J. (1996). Die Theorie der Sympathie: 146.
23 Galen, De methodo medendi (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 10, Leipzig 1825): 643.
24 Vgl. Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 129.
25 Vgl. Snell, B. (1946/55). Die Entdeckung des Geistes: 22.
26 Livius, Ab urbe condita II, 32.
27 Platon, Politeia 462c, d; 464b.
28 Aristoteles, Politica 1253a.
29 Platon, Phaidros 264c.
30 Nestle, W. (1927). Die Fabel des Menenius Agrippa (Griechische Studien. Untersuchungen zur Religion, Dichtung und Philosophie der Griechen, Stuttgart 1948, 502-516); Hale, D.C. (1973). Analogy of the body politic. In: Wiener, P.P. (ed.). Dictionary of the History of Ideas, vol. I, 67-70.
31 Marc Aurel, Ad se II, 1; vgl. Galen, De usu partium corporis humani (engl. On the Usefulness of the Parts of the Body, 2 vols, ed. M. Tallamdge May, Ithaca, N.Y 1968): II, 516ff. (XI, 8).
32 Aristoteles, De motu animalium (dt. Über die Bewegung der Lebewesen, übers. v. J. Kollesch, Werke, Bd. 17, Darmstadt 1985, 7-23): 703a-b.
33 Aristoteles, Politica 1253a.
34 Vgl. Kullmann, W. (1974). Der platonische Timaios und die Methode der aristotelischen Biologie. In: Döring, K. & Kullmann, W. (Hg.). Studia Platonica. Festschrift für H. Gundert, 139-163: 159.
35 Aristoteles, De part. anim. 652a.
36 Vgl. Legée, G. (1973). Les lois de l'organisation d'Aristote à Geoffroy Saint-Hilaire. Histoire et Nature n.s. 1, 3-25: 14.
37 Seneca, Quaestiones naturales II, 2, 2; vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 346f.; ders. (1953). Poseidonios. In: Paulys Realencyclopädie der classischen Altertumswis-

senschaft, Bd. 22, 1, 558-826: 650.
38 Reinhardt (1921): 237; 323.
39 Reinhardt, K. (1926). Kosmos und Sympathie: 43.
40 Marsilius von Padua (1324). Defensor pacis (dt. Der Verteidiger des Friedens, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 29 (I, 1, §3).
41 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 127.
42 Bruno, G. (1584). Spaccio de la bestia trionfante, Epistola esplicatoria (Œuvres complètes, Bd. V/1, ed. G. Aquilecchia, Paris 1999): 23.
43 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II/I, 13, 2.
44 Descartes, R. [1632]. Traité de l'homme (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 119-202): 202.
45 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (ed. P.H. Nidditch, Oxford 1979): 331.
46 Vgl. Moscivici, S. (1968). Versuch über die menschliche Geschichte der Natur (Frankfurt/M. 1982): 314.
47 Descartes [1632]: 202; ders. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 49f.
48 Descartes, R. [1632]. Traité de l'homme (dt. Über den Menschen (1632) sowie Beschreibung des menschlichen Körpers (1648), hg. v. K.E. Rothschuh, Heidelberg 1969): 136.
49 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 291-497): 351.
50 Vgl. Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen. Die Automaten für Lebendiges bei Descartes, Leibniz, LaMettrie und Kant; Duchesneau, F. (1998). Les modèles du vivant de Descartes à Leibniz.
51 Schlanger, J. (1971). Critique des totalités organiques: 51.
52 Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 15.
53 Vgl. Jantzen, J. (1994). Physiologische Theorien. In: Baumgartner, M., Jacobs, W.G. & Krings, H. (Hg.). Friedrich Wilhelm Joseph Schelling. Historisch-Kritische Ausgabe, Erg.bd. zu Werke Bd. 5 bis 9. Wissenschaftshistorischer Bericht zu Schellings Naturphilosophischen Schriften 1797-1800, 373-668: 380.
54 Digby, K. (1644). Two Treatises in the one of which the Nature of Bodies, in the other, the Nature of Man's Soule is Looked into: 205; vgl. Cheung, T. (2008). Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 25; Blank, A. (2010). Biomedical Ontology and the Metaphysics of Composite Substances 1540-1670: 127ff.
55 Digby (1644): 208.
56 More, H. (1659). The Immortality of the Soul (Dordrecht 1987): 46 (Buch I, Kap. VIII, 3).
57 Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe, 3 vols. (1845, Bristol 1995): I, 240; vgl. Duchesneau (1998): 181.
58 Vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 200.
59 Helmont, J.B. van (1648). Ortus medicinae; vgl. Pagel, W. (1982). Joan Baptista van Helmont: 96ff.
60 Vgl. Canguilhem, G. (2000). Vie. In: Dictionnaire de la Philosophie, 1924-1941: 1935.
61 Jungius, J. (1662). Doxoscopiae physicae minores: Part. 2, Sect. 3, Fragm. 5 (De vita plant.): I; vgl. Hoppe, B. (1976). Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit: 76.
62 Vgl. Des Chene, D. (2005). Mechanisms of life in the seventeenth century: Borelli, Perrault, Régis. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 36, 245-260.
63 Chalcidius, Commentarius in Timaeum (Plato Latinus, Bd. IV, hg. v. J.H. Waszink, London 1962): 235 (CCXXII).
64 Aristoteles, De an. 412b 5-6; vgl. 412a 28-412b1; 412b26f.
65 Philon von Alexandria (Philo Judaeus), De opificio mundi (Philonis Alexandrini opera quae supersunt, Bd. 1, Berlin 1896, 1-60): 35 (Sekt. 102); ders. De sacrificiis Abelis et Caini (Philonis Alexandrini opera quae supersunt, Bd. 1, Berlin 1896, 202-257): 242 (Sekt. 98); vgl. Alexander von Ahrodisias (2.-3. Jh.). De anima libri mantissa (Commentaria in Aristotelem Graeca, Suppl. 2.1, Berlin 1887, 101-186): 120; 164.
66 Thomas von Aquin (ca. 1269). Commentarius in libros de anima II et III: 2, 1, 20 (Nr. 230); ders. (1259-64). Summa contra gentiles: 4, 44, 5.
67 Thomas von Aquin (1259-64): 4, 44, 5; vgl. 4, 44, 6.
68 Suárez, F. (1597). Disputatio metaphysica: Disp. V, sec. 6, No. 5 (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78): XXV, 182a; vgl. No. 8 (183a); ders. [1571-74]. De anima (Opera omnia): III, 473ff. (Buch III, Kap. 2, Nr. 7ff.); vgl. Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. Brit. J. Hist. Sci. 39, 319-339: 324; ders. (2008). Res vivens: 126.
69 Suárez, F. (1597). Disputatio metaphysica, V. (Über die Individualität und das Individuationsprinzip (Fünfte metaphysische Abhandlung), hg. v. R. Specht, Hamburg 1976): 219.
70 More, H. (1642). Psychōdia Platonica: F4v (Bk. 1, Cant. 2, Nr. 24).
71 Boyle, R. (1666-67). The Origin of Forms and Qualities (The Works, vol. 1, ed. by R. Boulton, London 1669): 62; vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 25; nicht in: The Works of Robert Boyle, vol. 5, ed. M. Hunter & E.B. Davis, London 1999!
72 Anonymus (1670). Review: Tenison, T. (1670). The Creed of M. Hobbes Examined. Philos Trans. 5, 2080-2081: 2081.
73 Leibniz, G.W. (1687). Brief an Antoine Arnauld vom 9. Oktober 1687 (Leibniz, Philosophischer Briefwechsel, Bd. 1: Der Briefwechsel mit Antoine Arnauld, hg. v. R. Finster, Hamburg 1997, 294-349): 306.
74 Locke, J. (1689). An Essay Concerning Human Understanding (ed. P.H. Nidditch, Oxford 1979): 456 (III, 6, 29).
75 Clarke, S. (1706-08). Letter to Mr. Dodwell [for Anthony Collins] (Works, vol. III, London 1738): 789; nach McLaughlin, P. (1989). Kants Kritik der teleologischen Urteilskraft: 9.
76 Bourguet, L. (1729). Lettres philosophiques sur la formation des sels et des crystaux et sur la génération & le méchanisme organique des plantes et des animaux: XXXV.

77 Vgl. Osler, M.J. (2003). Early modern uses of hellenistic philosophy. Gassendi's Epicurean project. In: Miller, J. & Inwood, B. (eds.). Hellenestic and Early Modern Philosophy, 30-44: 38.
78 Gassendi, P. (1658). Syntagma philosophicum (Opera omnia, Bd. 2, Lyon 1658): 250.
79 a.a.O.: 252.
80 Stahl, G.E. (1684). De intestinis, eorumque morbis ac symptomatis, eognoscendis & curandis: [9] (Titel von Sektion 1, Teil 2); vgl. Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. Brit. J. Hist. Sci. 39, 319-339: 329; ders. (2010). What is an "organism"? On the occurrence of a new term and its conceptual transformations 1680-1850. Hist. Philos. Life Sci. 32, 155-194: 166.
81 Stahl, G.E. (1684). Dissertatio physiologica-medica de sanguificatione in corpore semel formato: Cap. IV, 3, letzter Absatz.
82 Vgl. Cheung (2006): 329.
83 Stahl, G.E. (1692). De motu tonico vitali; ders. (1706). De mechanismi et organismi diversitate.
84 Stahl, G.E. (1707). Demonstratio de mixti et vivi corporis vera diversitate. In: Theoria medica vera (3 Bde., Leipzig 1831-33, Bd. 1, 81-158): 95.
85 ebd.
86 Sahl, G.E. (1708). Medicinae dogmatico-systematicae partis theoreticae sectio I. quam constituit Physiologia. In: Theoria medica vera (3 Bde., Leipzig 1831-33, Bd. 1, 221-491): 408.
87 a.a.O.: 489.
88 a.a.O.: 420.
89 Stahl, G.E. (1706). Disquisitio de mechanismi et organismi diversitate (dt. Über den Unterschied zwischen Organismus und Mechanismus, hg. v. B.J. Gottlieb, Leipzig 1961, 48-53); 52f.
90 a.a.O.: 48f.
91 a.a.O.: 49; 53.
92 Vgl. Geyer-Kordesch, J. (2000). Pietismus, Medizin und Aufklärung in Preußen im 18. Jahrhundert. Das Leben und Werk Georg Ernst Stahls: 156.
93 a.a.O.: 176.
94 Vgl. Echelard-Dumas, M. (1976). Der Begriff des Organismus bei Leibniz: „biologische Tatsache" und Fundierung. Stud. Leibn. 8, 160-186; Duchesneau, F. (1998). Les modèles du vivant de Descartes à Leibniz: 336; Nunziante, A.-M. (2002). Organismo come armonia. La genesi del concetto di organismo vivente in G.W. Leibniz; Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. Brit. J. Hist. Sci. 39, 319-339: 325f.
95 Leibniz, G.W., Antibarbarus physicus pro philosophia reali contra renovationes qualitatum scholasticarum et intelligentiarum chimaericarum (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1890, 337-344): 344; ders., Du rapport general de toutes choses (Sämtliche Schriften und Briefe, Bd. VI, 4B, Berlin 1999, 1614-1615): 1615.
96 Leibniz, G.W. (1687). Brief an Antoine Arnauld vom 9. Oktober 1687 (Leibniz, Philosophischer Briefwechsel, Bd. 1: Der Briefwechsel mit Antoine Arnauld, hg. v. R. Finster, Hamburg 1997, 294-349): 308.
97 Leibniz, G.W. (1704). [Brief an Lady Masham von Anfang Mai 1704] (Philosophische Schriften, Bd. 3, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1887, 338-343): 340; vgl. Brief vom 30.6.1704 (a.a.O.: 356).
98 Leibniz, G.W. (ca. 1705). Fragment (Opuscules et fragments inédits, ed. L. Couturat, Hildesheim 1988): 16 (§13).
99 Leibniz (1704): 340; ders., Schreiben an Clarke, §115-116 (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Hildesheim 1965): 417f.; vgl. Duchesneau (1998): 340; ders. (2004). Leibniz's model for analyzing organic phenomena. Perspectives on Science 11, 378-409; Cheung, T. (2009). System, Mikrooperator und Transformation: Leibniz' gemeinsames Ordnungsdispositiv der Monade und des Lebendigen im naturgeschichtlichen Kontext. In: Neumann, H.-P. (Hg.). Der Monadenbegriff zwischen Spätrenaissance und Aufklärung, 143-201: 150ff.
100 Leibniz, G.W. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 342.
101 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289); vgl. Canguilhem, G. (1952/80). La connaissance de la vie: 57.
102 Leibniz, G.W. (1705). Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 342.
103 Vgl. Smith, J.E.H. & Phemister, P. (2007). Leibniz and the Cambridge Platonists. The debate over plastic natures. In: Phemister, P. & Brown, S. (eds.). Leibniz and the English-Speaking World, 95-110: 100.
104 Smith, J.E.H. (2006).The Leibnizian organism between Cudworth's plastic natures and Locke's thinking matter. In: Duchesneau, F. & Griard. J. (eds.). Leibniz selon les *Nouveaux essais sur l'entendement humain*, 129-140: 132.
105 Leibniz, G.W. [1716]. [Fünftes Schreiben an Clarke]. (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1890, 389-420): 417f. (§115); vgl. ders. (1705). Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 340.
106 Leibniz (1687): 308; 344; vgl. Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. Brit. J. Hist. Sci. 39, 319-339: 325f.; Smith, J.E.H. (2009). "A mere organical body like a clock"? Organic body and the problem of idealism in the late Leibniz. Eighteenth-Century Thought 4, 87-109: 90; Duchesneau, F. (2010). Leibniz. Le vivant et l'organisme: 12; 22.
107 Leibniz, G.W., Du rapport general de toutes choses (Sämtliche Schriften und Briefe, Bd. VI, 4B, Berlin 1999, 1614-1615): 1615; vgl. Cheung (2006): 326.
108 Vgl. Rather, L. & Frerichs, J.B. (1970). The Leibniz-Stahl controversy, II. Stahl's survey of the principle points of doubt. Clio Medica 5, 53-67: 56f.; Duchesneau, F. (1995). Leibniz et Stahl: divergences sur le concept d'organisme. Stud. Leibn. 27, 185-212; Gierer, A. (1996). Organisms-

Mechanisms: Stahl, Wolff and the case against reductionist exclusion. Science in Context 9, 511-530; Hartmann, F. (2000). Die Leibniz-Stahl-Korrespondenz als Dialog zwischern monadischer und dualistisch-„psycho-somatischer" Anthropologie. Acta Historica Leopoldina 30, 97-124.

109 Grew, N. (1701). Cosmologia sacra: 32.

110 ebd.

111 a.a.O.: 35.

112 a.a.O.: 34.

113 a.a.O.: 42.

114 a.a.O.: 46.

115 Vgl. Garrett, B. (2003). Vitalism and teleology in the natural philosophy of Nehemiah Grew. Brit. J. Hist. Biol. 36, 63-81.

116 Bourguet, L. (1729). Lettres philosophiques sur la formation des sels et des crystaux et sur la génération & le méchanisme organique des plantes et des animaux: 66; Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae: 4; vgl. Cheung (2006): 327f.

117 Evelyn, J. (1664/1706). Sylva, or A Discourse of Forest-Trees and the Propagation of Timber in His Majesties Dominions (4. Aufl.): 353; vgl. die Ausgabe London 1776: 648.

118 Vgl. Chenung (2006): 323.

119 Vgl. Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 12ff.

120 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 245.

121 a.a.O.: 234.

122 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 42.

123 Vgl. z.B. Seneca, Epistulae 121, 24; Plinius, Naturalis historia 9, 86; 11, 183; 226.

124 Zedler, J.H. (1739). Moleculæ minerales. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, Bd. 21, 897-901: 898.

125 Nachweise für Tab. 216: Platon, Phaidros 264c; Aristoteles, De motu animalium (dt. Über die Bewegung der Lebewesen, übers. v. J. Kollesch, Werke, Bd. 17, Darmstadt 1985, 7-23): 703a-b; Marsilius von Padua (1324). Defensor pacis (dt. Der Verteidiger des Friedens, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 29 (I, 1, §3); Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres XI, Paris 1986, 291-497): 351 (I, 30); Malebranche, N. (1674-75). De la recherche de la vérité, 2 Bde. (Paris 1721): II, 57 (II, 6, 4); Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 216; Boerhaave, H. (1727). Historia plantarum: 3 (Prooemium); Zedler, J.H. (1740). Organismus. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, Bd. 25, 1868; Bordeu, T. (1751). Recherches anatomiques sur la position des glandes et sur leur action (Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818): I, 187; Tarin, P. (1754). Dissection. In: Diderot, D. & d'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 4, 1046-1047: 1046; Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. 5, 165-485): 373; Lamarck, J.B. (1797). Mémoires de physique et d'histoire naturelle: 249f.; vgl. 246; Cuvier, G. (1798). Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux: 5; Wagner, J.J. (1803). Von der Natur der Dinge: 472 (§474); Burdach, K.F. (1810). Die Physiologie: 67; Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, 3 Bde., Bd. 2: 10 (Nr. 817); Lucae, S.C. (1816). Entwurf eines Systems der medicinischen Anthropologie: 1; Carus, C.G. (1823). Grundzüge der allgemeinen Naturbetrachtung (Einleitung zu dem noch ungedruckten Werke über die Ur-Theile des Schalen- und Knochengerüstes). In: Goethe, J.W. von (1823). Zur Morphologie, Bd. 2, 84-95: 87; Müller, J. (1834-40). Handbuch der Physiologie des Menschen, 2 Bde.: I, 18f. (I, i); Whewell, W. (1840/47). The Philosophy of the Inductive Sciences, 2 vols.: II, 619; Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften Bd. 1, Leipzig 1885, 139-220): 161; Schleiden, M.J. (1842-43/49). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze: 141; Schiff, J.M. (1858-59). Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 4; Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 357; Liebmann, O. (1899). Organische Natur und Teleologie. In: Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien, Zweites Heft, 230-275: 236; Wheeler, W.M. (1911). The ant-colony as an organism. J. Morphol. 22, 307-325: 308; Schmidt, H. (1912). Wörterbuch der Biologie: 370; Johannsen, W. (1909/26). Elemente der exakten Erblichkeitslehre: 336; Bertalanffy, L. von (1937). Das Gefüge des Lebens: 12; vgl. ders. (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.: I, 83; Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 1; Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 195; Bethe, A. (1952). Allgemeine Physiologie: 1; Anonymus (1967). Organismus. In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.). Brockhaus ABC Biologie, 604-605: 604; Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 250; Queller, D.C. (1997). Cooperators since life began. Quart. Rev. Biol. 72, 184-188: 187; Wilson, R.A. (2005). Genes and the Agents of Life: 59; 50; 63; Buddensiek, F. (2006). Die Einheit des Individuums. Eine Studie zur Ontologie der Einzeldinge: 30.

126 Vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 33.

127 Vgl. Kucharczik, K. (1998). Der Organismusbegriff in der Sprachwissenschaft des 19. Jahrhunderts: 23.

128 Bourguet, L. (1729). Lettres philosophiques sur la formation des sels et des crystaux et sur la génération & le méchanisme organique des plantes et des animaux: 58.

129 a.a.O.: 160.

130 Buffon (1749): 234.

131 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Neuchâtel 1781, Bd. 7-9): I, 79.

132 Linné, C. von (1735/58-59). Systema naturae (10. Aufl.), 2 Bde.: I, 6.

133 Linné, C. von (1749/87). Oeconomia naturae (in: Ammoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae, Bd. 2, 3. Aufl, 2-58): 9f.; nach Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 130.

134 Jacob, F. (1970). La logique du vivant (dt. Die Logik

des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 41; 54.
135 Ficino, M. (1469). De amore (dt. Über die Liebe oder Platons Gastmahl, hg. v. P.R. Blum, Hamburg 1984): 242-244 (81r-82r).
136 Boerhaave, H. (1708). Institutiones medicae: 11 (Nr. 35); ebenso 2. Aufl. 1710.
137 Boerhaave, H. (1708/27). Institutiones medicae (4. Aufl.): 15 (Nr. 47); vgl. Duchesneau, F. (1982). La physiologie des lumières. Empirisme, modèles et théorie: 111.
138 Boerhaave, H. (1715). Sermo academicus De comparando certo in physicis: 39.
139 Boerhaave, H. (1727). Historia plantarum: 3 (Prooemium); vgl. Müller-Wille (1999): 122.
140 Boerhaave (1727): 3.
141 ebd.
142 Mandeville, B. de (1705/14). The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits, 2 vols. (Oxford 1924).
143 Bordeu, T. (1751). Recherches anatomiques sur la position des glandes et sur leur action (Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818): I, 187; vgl. Kaitaro, T. (1997). Diderot's Holism: 107f.; vgl. Cheung, T. (2008). Res vivens: 185; Wolfe, C.T. (2009). Organisation ou organisme? L'individuation organique selon le vitalisme montpellierain. Dix-huitième ciècle 41, 99-119: 107.
144 Barthez, P.J. (1778/1806). Nouveaux élémens de la science de l'homme, Bd. 2: 5; Cheung, T. (2008). Regulating agents, functional interactions, and stimulus-reaction-schemes: the concept of "organism" in the organic system theories of Stahl, Bordeu, and Barthez. Science in Context 21, 495-519: 496f.
145 Tarin, P. (1754). Dissection. In: Diderot, D. & d'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 4, 1046-1047: 1046.
146 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 297; vgl. auch Wolfe, C. (1999). Machine et organisme chez Diderot. Recherches sur Diderot et sur l'Encyclopédie 26, 213-231.
147 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (hg. v. P. Quintili, Paris 2004): 358; vgl. Callot, É. (1965). La philosophie de la vie au XVIIIe siècle: 291.
148 Diderot (1778; Paris 1978): 335 (Paris 2004: 153).
149 Voltaire (1766). Le philosophe ignorant (Complete Works, vol. 62, Oxford 1987, 25-105): 52 (Nr. XIX).
150 Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 2.
151 ebd.
152 Vgl. Selle, G. von (1944/56). Geschichte der Albertus-Universität zu Königsberg in Preußen: 159ff.; Fett, G. (1945). Die Geschichte der medizinischen Fakultät der Albertus Universität in Königsberg (1544-1744). Med. Diss. Berlin: 20f.; Kuhlenbäumer, M. (1967). Boerhaave und seine deutschen Schüler unter Berücksichtigung von Berlin, Greifswald, Königsberg und Würzburg. Med. Diss. Münster: 77f.; Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen: 87; Oberhausen, M. & Pozzo, R. (Hg.) (1999). Vorlesungsverzeichnisse der Universität Königsberg (1720-1804), 2 Bde.
153 Vgl. Düsing, K. (1968). Die Teleologie in Kants Weltbegriff: 154ff.; Debru, C. (1980). L'introduction du concept d'organisme dans la philosophie Kantienne: 1790-1803. Arch. Philos. 43, 487-514; Löw (1980): 272; Mathieu, V. (1989). Kants Opus postumum: 212-246; Huneman, P. (2000). Métaphysique et biologie. Kant et la constitution du concept d'organisme.
154 Kant, I. (Op.p.). Opus postumum (AA, Bde. XXI-XXII): XXII, 78; vgl. XXI, 187; XXII, 547.
155 Kant, I. (1775). Von den verschiedenen Racen der Menschen (AA, Bd. II, 427-443): 435.
156 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 429.
157 a.a.O.: 193f.
158 a.a.O.: 398.
159 a.a.O.: 368; 374; 398.
160 a.a.O.: 372.
161 a.a.O.: 372ff.
162 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 394ff.; Quarfood, M. (2006). Kant on biological teleology: towards a two-level interpretation. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 37, 735-747.
163 Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte; vgl. Lenoir, T. (1980). Kant, Blumenbach, and vital materialism in german biology. Isis 71, 77-108; Richards, R.J. (2000). Kant and Blumenbach on the *Bildungstrieb*: a historical misunderstanding. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 31, 11-32.
164 Kant (1790/93): 374.
165 ebd.
166 a.a.O.: 373.
167 a.a.O.: 370.
168 Vgl. Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie: 22.
169 Lenoir, T. (1981). Teleology without regrets. The transformation of physiology in Germany 1790-1847. Stud. Hist. Philos. Sci. 12, 293-354: 297; ders. (1982). The Strategy of Life. Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology: 12.
170 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): B 555.
171 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 189; 257; ders. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 117.
172 Schelling (1799): 117.
173 a.a.O.: 123; 125.
174 a.a.O.: 133.
175 Schelling, F.W.J. (1804). System der gesamten Philosophie (Werke, 2. Ergbd., München 1956): 301.
176 Schelling (1799): 172.
177 Cassirer, E. (1923-29). Philosophie der symbolischen Formen, 3 Bde. (Darmstadt 1994): I, 97f.
178 Kielmeyer, C.F. [1790/93]. Entwurf zu einer vergleichenden Zoologie (Gesammelte Schriften, Berlin 1938, 13-29): 21.
179 Kielmeyer, C.F. [1799]. Über mechanische und organische Bewegung (Gesammelte Schriften, Berlin 1938, 42-58): 53.
180 a.a.O.: 54f.
181 Schelling, F.W.J. (1795). Ueber die Möglichkeit einer

Form der Philosophie überhaupt: 298.
182 Röschlaub, A. (1798). Untersuchungen über Pathogenie oder Einleitung in die medizinische Theorie, Bd. 2: 117.
183 Bertele, G.A. (1803). Versuch einer Lebenserhaltungskunde: 9; 216; vgl. Cheung, T. (2010). What is an "organism"? On the occurrence of a new term and its conceptual transformations 1680-1850. Hist. Philos. Life Sci. 32, 155-194: 175.
184 Treviranus, G.R. (1802). Biologie, Bd. 1: 67.
185 a.a.O.: 68.
186 a.a.O.: 66f.
187 Oken, L. (1802). Uebersicht des Grundrisses des Sistems der Naturfilosofie und der damit entstehenden Theorie der Sinne: 12; vgl. ders. (1805). Die Zeugung: 1.
188 Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, 3 Bde., Bd. 2: 10 (Nr. 817).
189 a.a.O.: 12 (Nr. 831).
190 a.a.O.: 11 (Nr. 822).
191 a.a.O.: 17 (860); 37 (Nr. 976).
192 Troxler, D. (1804). Über die Sinne, und die Elemente der Sensationen, besonders die zwei höchsten. In: ders., Versuche in der organischen Physik, 5-114: 5.
193 Burdach, K.F. (1810). Die Physiologie: 67.
194 Burdach, K.F. (1837). Der Mensch nach den verschiedenen Seiten seiner Natur. Anthropologie für das gebildete Publicum: 102.
195 a.a.O.: 106.
196 Carus, C.G. (1838-40/47-49). System der Physiologie, 2 Bde.: I, 29.
197 a.a.O.: 38.
198 Carus, C.G. (1823). Grundzüge der allgemeinen Naturbetrachtung (Einleitung zu dem noch ungedrucktem Werke über die Ur-Theile des Schalen- und Knochengerüstes). In: Goethe, J.W. von (1823). Zur Morphologie, Bd. 2, 84-95: 87f.; vgl. auch Augustin, F.L. (1809). Lehrbuch der Physiologie des Menschen: 65f.; Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. Brit. J. Hist. Sci. 39, 319-339: 334.
199 Vgl. Cheung (2006): 335f.
200 Cuvier, G. (1798). Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux: 5.
201 Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée, Bd. I: v.
202 ebd.
203 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles des quadrupèdes, 4 Bde.: I, 58.
204 Müller, J. (1834-40). Handbuch der Physiologie des Menschen, 2 Bde.: I, i; I, 18f.
205 Baer, K.E. von (1828-37). Über Entwickelungsgeschichte der Thiere, 2 Bde.: II, 3 und passim; in Bd. 1 dagegen nur ausnahmsweise: I, 200; 208.
206 Owen, R. (1837). The Hunterian Lecture in Comparative Anatomy (Chicago 1992): 225; 230.
207 Blainville, D. de (1829). Cours de physiologie générale et comparée, 2 Bde.: I, 3f.
208 Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3: 289.
209 Vgl. Cheung (2006): 336f.; ders. (2010). What is an "organism"? On the occurrence of a new term and its conceptual transformations 1680-1850. Hist. Philos. Life Sci. 32, 155-194: 180f.
210 Dictionnaire pittoresque d'histoire naturelle et des phénomènes de la nature (ed. F.-E. Guérin), 9 Bde., Paris 1833-39: VI (1838): 408.
211 Dictionnaire de médecine, ed. E. Littré & C. Robin, 12. Auf. Paris 1865: 1056; Dictionnaire de l'Academie française, 2 Bde., 7. Aufl., Paris 1878: II, 316.
212 Vgl. Cheung (2006): 338f.
213 Schleiden, M.J. (1842-43/49). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze: 141.
214 ebd.
215 Rousseau, J.J. (1755). Économie. In: Encyclopédie ou dictionnaire raisonné des sciences, des arts et des métiers, Bd. 5, 337-348: 338.
216 Comte, A. (1839). La partie dogmatique de la philosophie sociale. Cours de philosophie positive, Bd. 4: 254.
217 Spencer, H. (1874/85). The Principles of Sociology, vol. I (New York 1901): 453; vgl. ders. (1864). The Principles of Biology, vol. I: 101f.; vgl. Ritsert, J. (1966). Organismusanalogie und politische Ökonomie. Soziale Welt 17, 55-65; Kellermann, P. (1967). Kritik einer Soziologie der Ordnung. Organismus und System bei Comte, Spencer und Parsons; Meyer, A. (1969). Mechanische und organische Metaphorik politischer Philosophie. Arch. Begriffsgesch. 13, 128-199; Dohrn-van Rossum, G. (1978). Organ, Organismus, Politischer Körper. In: Brunner, O., Conze, W. & Koselleck, R. (Hg.). Geschichtliche Grundbegriffe, Bd. 4, 519-560.
218 Canguilhem, G. (2000). Vie. In: Dictionnaire de la Philosophie, 1924-1941: 1937.
219 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 59.
220 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 166.
221 a.a.O.: 566.
222 Vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory. Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1839-1859; Cornell, J.F. (1986). Newton of the grassblade? Darwin and the problem of organic teleology. Isis 77, 405-421: 417f.
223 Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 2, 275-330: 303.
224 Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung.
225 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution?
226 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 129.
227 El-Hani, C.N. & Emmeche, C. (2000). On some theoretical grounds for an organism-centered biology: property emergence, supervenience, and downward causation. Theor. Biosci. 119, 234-275: 235.
228 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbil-

dung in der Biologie: 15.
229 McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1982). Darwin und das Experiment. Dialektik 5, 27-43: 40; vgl. Weingarten, M. (1992). Organismuslehre und Evolutionstheorie: 88.
230 McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1985). Darwin und der Begriff des Organismus. In: Bayertz, K. (Hg.). Organismus und Selektion – Probleme der Evolutionsbiologie, 7-22: 17.
231 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 412.
232 Bauch, B. (1917). Immanuel Kant: 451.
233 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien in der Neuzeit, 2 Bde.: I, 206.
234 Vgl. z.B. Pflüger, E. (1875). Beiträge zu der Lehre von der Respiration, 1. Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Arch. 10, 251-269; 641-644; Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 2, 275-330: 306.
235 Blainville, D. de (1833). Cours de physiologie générale et comparée, Bd. 3: 383.
236 Whitehead, A.N. (1926). Science and the Modern World: 47; 98; 129; vgl. Hampe, M. (1990). Die Wahrnehmungen der Organismen. Über die Voraussetzungen einer naturalistischen Theorie der Erfahrung in der Metaphysik Whiteheads: 175.
237 Lloyd Morgan, C. (1926). A concept of the organism, emergent and resultant. Proc. Aristot. Soc. 27, 141-176: 143; vgl. auch Needham, J. (1928). Recent developments in the philosophy of biology. Quart. Rev. Biol. 3, 77-91: 78f.; ders. (1928). Organicism in biology. J. Philos. Stud. 3, 29-40: 33.
238 Vgl. Fox Keller, E. (1995). Refiguring Life. Metaphors of Twentieth Century Biology (dt. Das Leben neu denken. Metaphern der Biologie im 20. Jahrhundert, München 1998): 117.
239 Dawkins, R. (1986). The Blind Watchmaker: 10.
240 Vgl. Weingarten, M. (1997). Was ist der Gegenstand biologischer Forschung: das Leben oder der Organismus? In: Klenner, H., Losurdo, D., Lensink, J. & Bartels, J. (Hg.). Repræsentatio Mundi. Festschrift zum 70. Geburtstag von H.H. Holz, 503-526; Gutmann, M., Hertler, C. & Weingarten, M. (1998). Ist das Leben überhaupt ein wissenschaftlicher Gegenstand? Fragen zu einem grundlegenden biologischen Selbst(miß)verständnis. In: Was wissen Biologen schon vom Leben? Loccumer Protokolle 14/97, 111-128.
241 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus: 411f.
242 Heiden, U. an der, Roth, G. & Schwegler, H. (1985). Principles of self-generation and self-maintenance. Acta Biotheor. 34, 125-138: 134; dies. (1985). Organisation von Lebewesen – Selbstherstellung und Selbsterhaltung (in: Hesch, R.D. (Hg.). Endokrinologie. Teil A. Grundlagen, München 1989, 203-221): 209; Roth, G. (1986). Selbstorganisation – Selbsterhaltung – Selbstreferentialität: Prinzipien der Organisation der Lebewesen und ihre Folgen für die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt. In: Dress, A., Hendrichs, H. & Küppers, G. (Hg.). Selbstorganisation. Die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft, 149-180: 158.
243 Meyer, R. (1916). Zur Histogenese und Einteilung der Ovarialkystome. Monatsschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie 44, 302-331: 328.
244 Vgl. Prigogine, I. (1979). Vom Sein zum Werden: 100.
245 an der Heiden, Roth & Schwegler (1985).
246 Holenstein, E. (1983). Zur Semantik der Funktionalanalyse. Z. allg. Wiss.theor. 14, 292-319: 300.
247 Vgl. Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 278f.
248 Dawkins, R. (1990). Parasites, desiderata lists and the paradox of the organism. Parasitol. Suppl. 100, S63-S73: S64.
249 Wilson, R.A. (2005). Genes and the Agents of Life: 59.
250 Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166: 154.
251 Lotze, H. (1856). Mikrokosmos. Ideen zur Naturgeschichte und Geschichte der Menschheit, Bd. 1: 148.
252 Haldane, J.S. (1884). Life and mechanism. Mind 9, 27-47: 34; vgl. ders. (1913). Mechanism, Life and Personality (London 1921): 80.
253 Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 196.
254 Scheler, M. (1923-24). Das Wesen des Todes (Schriften aus dem Nachlass, Bd. III. Philosophische Anthropologie, Gesammelte Schriften, Bd. 12, 253-327): 260.
255 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 192.
256 a.a.O.: 193.
257 a.a.O.: 194.
258 a.a.O.: 192.
259 Haldane, J.S. (1931). The Philosophical Basis of Biology (dt. Die philosophischen Grundlagen der Biologie, Berlin 1932): 8.
260 Uexküll, T. von (1987). Die Wissenschaft von dem Lebendigen. Perspekt. Philos. 13, 451-461: 457.
261 Uexküll, T. von (1989). Organismus und Umgebung. Perspektiven einer neuen ökologischen Wissenschaft. In: Altner, G. (Hg.). Ökologische Theologie, 392-408: 393.
262 Canguilhem, G. (1947). Le vivant et son milieu. In: ders. (1952/80). La connaissance de la vie, 129-154: 144.
263 Plessner (1928): 195 (meine Hervorhebung).
264 Turner, J.S. (2000). The Extended Organism. The Physiology of Animal-Built Structures: 24.
265 Queller, D.C. (1997). Cooperators since life began. Quart. Rev. Biol. 72, 184-188: 187.
266 Queller, D.C. (2000). Relatedness and the fraternal major transitions. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B 355, 1647-1655: 1653; vgl. auch Sober, E. (1991). Organisms, individuals, and units of selection. In: Tauber, A.I. (ed.). Organism and the Origins of Self, 275-296: 289; Queller, D.C. & Strassmann, J.E. (2009). Beyond society: the evolution of organismality. Philos. Trans. Roy. Soc. B 364, 3143-3155: 3144.

267 Strassmann, J.E. & Queller, D.C. (2007). Insect societies as divided organisms: The complexities of purpose and cross-purpose. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 104, 8619-8626: 8625.
268 Remane, A. (1950). Ordnungsformen der lebenden Natur. Stud. Gen. 3, 404-410: 410; vgl. ders. (1954). Ordnungsformen in der lebenden Natur. Jahrb. Akad. Wiss. Lit. Mainz 1954, 195-209.
269 Michod, R.E. & Nedelcu, A.M. (2003). On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality. Integrative and Comparative Biology 43, 64-73.
270 Michod, R.E. (2005). On the transfer of fitness from the cell to the multicellular organism. Biol. Philos. 20, 967-987: 988.
271 Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality: 64.
272 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (ed. P.H. Nidditch, Oxford 1979): 331 (II, XXVII, §4).
273 Jonas, H. (1965). Spinoza and the theory of organism. J. Hist. Philos. 3, 43-57: 47.
274 Grene, M. (1972). Aristotle and modern biology. J. Hist. Ideas 33, 395-424: 411.
275 Johnson, W. (1921). Logic, part 1: 199.
276 Lewis, D.K. (1986). On the Plurality of Worlds: 202.
277 Vgl. Runggaldier, E. & Kanzian, C. (1998). Grundprobleme der Analytischen Ontologie: 99; 155; Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 35ff.
278 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 152.
279 Schark (2005): 12.
280 a.a.O.: 277.
281 Simons, P. (1987). Parts. A Study in Ontology: 124; Schark (2005): 282.
282 Schark (2005): 242.
283 a.a.O.: 290.
284 a.a.O.: 294.
285 Wilson, R.A. (2005). Genes and the Agents of Life: 6f.
286 Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Zeitschrift für Konstitutionslehre 12, 1-49: 9.
287 Haeckel, E. (1863). Ueber die Entwickelungstheorie Darwin's. Amtl. Ber. Versamml. Deutsch. Naturforsch. Ärzte 38, 17-30: 17.
288 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 250.
289 Gutmann, M. (2000). The status of organism: towards a constructivist theory of organism. In: Peters, D.S. & Weingarten, M. (eds.). Organisms, Genes and Evolution, 17-31: 30.
290 Dyer, B.D. (1989). Symbiosis and organismal boundaries. American Zoologist 29, 1085-1093: 1087.
291 Pepper, J.W. & Herron, M.D. (2008). Does biology need an organism concept? Biological Reviews 83, 621-627: 626.
292 a.a.O.: 622.
293 Vgl. Wilson, J. (2000). Ontological butchery: organism concepts and biological generalizations. Philos. Sci. (Proc.) 67, S301-S311: S303.
294 Weismann, A. (1884). Über Leben und Tod (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 123-190): 165.
295 Goodwin, B.C. (1994). How the Leopard Changed Its Spots. The Evolution of Complexity: 1.
296 Webster, G. & Goodwin, B. (1996). Form and Transformation: 131.
297 Vgl. Laubichler, M.D. (2000). The organism is dead. Long live the organism! Perspectives on Science 8, 286-315; ders. (2000). Symposium "The organism in philosophical focus" – An introduction. Philos. Sci. 67 (Proc.), S256-S259; Walsh, D. (2006). Evolutionary essentialism. Brit. J. Philos. Sci. 57, 425-448; Goodwin, B. & Dawkins, R. (1995). What is an organism?: A discussion. In: Thompson, N.S. (ed.). Behavioral Design (= Perspectives in Ethology, vol. 11), 47-60.
298 West Eberhard, M.J. (2005). Developmental plasticity and the origin of species differences. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 102, 6543-6549: 6543; vgl. dies. (2003). Developmental Plasticity and Evolution.
299 Walsh, D.M. (2010). Two neo-Darwinisms. Hist. Philos. Life Sci. 32, 317-340: 317.
300 Needham, J. (1928). Recent developments in the philosophy of biology. Quart. Rev. Biol. 3, 77-91: 88.
301 Bertalanffy, L. von (1929). Die Teleologie des Lebens. Biologia generalis 5, 379-394: 393.
302 Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 74.
303 Bertalanffy, L. von (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.: I, 86.
304 a.a.O.: I, 83.
305 Hennig, J. (1968). Organisch. Sprache im technischen Zeitalter 28, 376-383: 376.
306 Jünger, E. (1960). Der Weltstaat. Organismus und Organisation (Sämtliche Werke, Bd. 7, Stuttgart 1980, 481-526): 526.
307 Vgl. Fischart, J. (Übs.) (1575). affenteurliche vnd vngeheurliche geschichtschrift vom leben, rhaten vnd thaten der [...] Gargantoa vnd Pantagruel: 65 (nach DWB Bd. 6, 1885).
308 Vgl. z.B. Haeckel, E. (1878). Das Protistenreich. Eine populäre Übersicht über das Formengebiet der niedersten Lebewesen.
309 Vgl. z.B. Jaeger, G. (1892). Stoffwirkung in Lebewesen. Grundgesetzliches für Lebenslehre und Lebenspraxis; Hauptmann, C. (1893). Beiträge zu einer dynamischen Theorie der Lebewesen; Roux, W. (1892). Über die Selbstregulation der Lebewesen.
310 Shute, C.W. (1942). The Psychology of Aristotle. An Analysis of the Living Being.
311 Vgl. Ingensiep, H.W. (2004). Organismus und Leben bei Kant. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). Kant Reader, 107-136; ders. (2009). Probleme in Kants Biophilosophie. Zum Verhältnis von Transzendentalphilosophie, Teleologiemetaphysik und empirischer Bioontologie bei Kant. In: Onnasch, E.-O. (Hg.). Kants Philosophie der Natur. Ihre Entwicklung im Opus postumum und ihre Wirkung, 79-114.

312 Heidegger, M. (1946). Über den Humanismus (Frankfurt/M. 1991): 17.
313 Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 197ff.
314 Rehmann-Sutter, C. (1993-94). Was ist ein Lebewesen? Zur philosophischen Herausforderung durch die Molekularbiologie. Scheidewege 23, 142-159.
315 Omodeo, P. (1996). What is a living being? In: Rizzotti, M. (ed.). Defining Life. The Central Problem in Theoretical Biology, 187-198: 187.
316 Heiden, U. an der, Roth, G. & Schwegler, H. (1985). Organisation von Lebewesen – Selbstherstellung und Selbsterhaltung (in: Hesch, R.D. (Hg.) Endokrinologie, Teil A. Grundlagen, München 1989, 203-221); Roth, G. (1986). Selbstorganisation – Selbsterhaltung – Selbstreferentialität: Prinzipien der Organisation der Lebewesen und ihre Folgen für die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt. In: Dress, A., Hendrichs, H. & Küppers, G. (Hg.). Selbstorganisation. Die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft, 149-180.
317 Roux, W. (1915). Das Wesen des Lebens. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 173-187; Driesch, H. (1931). Das Wesen des Organismus. In: Driesch, H. & Woltereck, H. (Hg.). Das Lebensproblem im Lichte der modernen Forschung, 384-450; vgl. Weingarten, M. (1997). Was ist der Gegenstand biologischer Forschung: das Leben oder der Organismus? In: Klenner, H., Losurdo, D., Lensink, J. & Bartels, J. (Hg.). Repræsentatio Mundi. Festschrift zum 70. Geburtstag von H.H. Holz, 503-526: 510.
318 Weingarten (1997): 514.
319 Rohs, P. (1994). Über die Möglichkeit einer teleologischen Deutung der Natur. In: Pleines, J.-E. (Hg.). Teleologie. Ein philosophisches Problem in Geschichte und Gegenwart, 69-84: 81f.
320 Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 1.
321 a.a.O.: 7; 246.
322 a.a.O.: 25.
323 a.a.O.: 294f.
324 Augustinus, Sermones (Patrologia Latina, 38): 1458 (Nr. 330).
325 Pirke vel capitula R. Elieser: 52 (cap. XXIII), in: Ganz, D.B.S. (1644). Chronologia sacra-profana: a mundi conditu ad annum M. 5352 vel Christi 1592 (zu Genesis 7, 23).
326 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 2: 303.
327 Weismann, A. (1884). Ueber Leben und Tod: 84.
328 Korschelt, E. (1917). Lebensdauer, Altern und Tod: 154; vgl. 2. Aufl. 1922: 282; 3. Aufl. 1924: 412.
329 Bertalanffy, L. von (1934). Wandlungen des biologischen Denkens. Neue Jahrbücher für Wissenschaft und Jugendbildung 10, 339-366: 346.
330 Bertalanffy, L. von (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.: I, 82.
331 Waring, R. (1722). The Picture of Love Unveil'd: 99.
332 [Akenside, M.] (1742). The principles of a theory of the immaterial world. The Literary Magazine: Or, The History of the Works of the Learned 12, 443-450: 446.
333 Anonymus (1774). Medical News. Medical and Philosophical Commentaries 2, 198-216: 200.
334 Sulivan, R.J. (1794). A View of Nature. In Letters to a Traveller Among the Alps, vol. 3: 465.
335 Saumariez, R. (1799). [On generation and the principle of life]. Medical and Physical Journal 2, 242-247; 321-326: 325.
336 Anonymus (1809). Index. Trans. Amer. Philos. Soc. 6, 14; Carson, J. (1820). On the elasticity of the lungs. Philos. Trans. Roy. Soc. London 110, 29-44: 30.
337 Brown, J. (1796). System der Heilkunde (übers. v. C.H. Pfaff): 367; vgl. auch Horn, E. (1800). Beiträge zur medizinischen Klinik, Bd. 2: 425.
338 Fichte, J.G. (1801). Darstellung der Wissenschaftslehre (Sämmtliche Werke, Bd. II, Berlin 1845-46, 1-163): 130 (II, §41, 4).
339 Pütter, A. (1923). Stufen des Lebens. Eine Einführung in die Physiologie: 546; vgl. Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 71; ders. (1932). Theoretische Biologie, Bd. 1: 13.
340 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte, Bd. 1: 37; Bertalanffy, L. von (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.: I, 57.
341 Lillie, R.S. (1942). Living systems and non-living systems. Philos. Sci. 9, 307-322; Miller, J.G. (1965). Living systems: structure and process. Behav. Sci. 10, 337-379; Weiss, P. A. (1969). The living system: determinism stratified. Stud. Gen. 22, 361-400; Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1974). Autopoiesis: The organisation of living systems, its characterization and a model (dt. in: Maturana, H.R. (1982). Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, 157-169).
342 Cassiodorus, Variarum: 1, 45, 10.
343 Hippokrates, περὶ ἄρθρων 42; [Aristoteles], Mechanica 848a 36.
344 [Aristoteles], Mechanica 847a12; vgl. Krafft, F. (1967). Die Anfänge einer theoretischen Mechanik und die Wandlung ihrer Stellung zur Wissenschaft von der Natur. Beiträge zur Geschichte der Wissenschaft und der Technik 9, 12-33: 27; Schneider, H. (1989). Das griechische Technikverständnis: 217ff.; Schiefsky, M.J. (2007). Art and nature in ancient mechanics. In: Bensaude-Vincent, B. & Newman, W. (eds.). The Artificial and the Natural. An Evolving Polarity, 67-108.
345 Aristoteles, Physik 199a16f.
346 [Aristoteles], Mechanica 847a19; vgl. Schadewaldt, W. (1960). Die Begriffe „Natur" und „Technik" bei den Griechen (Hellas und Hesperien. Gesammelte Schriften, 2 Bde. Stuttgart 1970, II, 512-524): 520; Schiefsky (2007).
347 Stillingfleet, E. (1662). Origines sacrae: 401 (III, §15) (nach OED 1989).
348 Burdon-Sanderson, J. (1893). The mechanistic view of the phenomenon of life. Athenaeum 16. Sept.: 379.
349 Vgl. Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen. Die Automaten für Lebendiges bei Descartes, Leibniz, LaMettrie und Kant: 24.
350 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human

Understanding (ed. P.H. Nidditch, Oxford 1975): 147f.
351 Walther, P.F. von (1807). Physiologie des Menschen mit durchgängiger Rücksicht auf die comparative Physiologie der Thiere: xi.
352 a.a.O.: 442.
353 Friedländer, L.H. (1839). Vorlesungen über die Geschichte der Heilkunde: 361.
354 Lotze, H. (1842). Allgemeine Pathologie und Therapie, als mechanische Naturwissenschaften: 107; vgl. ders. (1851). Allgemeine Physiologie des koerperlichen Lebens: 57.
355 Lotze, H. (1852). Medicinische Psychologie: 540.
356 Patru, G.A. (1851). De la méthode de Descartes: 8.
357 Ueberweg, F. (1866). Grundriss der Geschichte der Philosophie, 3. Theil: 53.
358 Schmid, R. (1883). The Theories of Darwin (Übers. G.A. Zimmermann): 209.
359 a.a.O.: 232; beide Zitate nicht im deutschen Original von 1876.
360 Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 2, 275-330: 284; 330.
361 Vgl. Espinas, A. (1903). L'organisme ou la machine vivante en Grèce, au IVe siècle avant J.C. Revue de métaphysique et de morale 11, 703-715; Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 220.
362 Aristoteles, De gen. an. 734b9ff.; vgl. Kullmann, W. (1981). Die wissenschaftliche Bedeutung der aristotelischen Biologie. In: Gedenkschrift für A. Giannarás: 62.
363 Aristoteles, De an. 406b15-22; vgl. De motu animalium 701b2-10.
364 Macrobius, Commentarii in somnium Scipionis I, 14, 20 (in: Epicurea, ed. H. Usener, Leipzig 1887): 218 (Fragm. 315); vgl. Epikur, Fragm. 314.
365 Stoicorum veterum fragmenta (ed. H. von Arnim, Bd. 2, Leipzig 1905): 221.
366 Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 18.
367 Galen, De foetuum formatione 4.688f.; vgl. Berryman, S. (2002). Galen and the mechanical philosophy. Apeiron 35, 235-253; dies. (2009). The Mechanical Hypothesis in Ancient Greek Natural Philosophy.
368 Tertullian (um 200). De anima 14; vgl. Berryman, S. (2003). Ancient automata and mechanical explanation. Phronesis 48, 344-369: 364.
369 Gregor von Nyssa (um 380). De anima et resurrectione (Migne, Patrologia latina): 33D1-36A15; vgl. Meissner, H.M. (1990). Rhetorik und Theologie. Der Dialog Gregors von Nyssa De anima et resurrectione: 232f.
370 Gregor von Nyssa (um 380): 36A8-9.
371 a.a.O.: 36B5-15.
372 Vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 29.
373 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II/I, 13, 2.
374 Abram, D. (1991). The mechanical and the organic: on the impact of metaphor in science. In: Schneider, S.H. & Boston, P.J. (eds.). Scientists on Gaia, 66-74: 67.
375 Pereira, G. (1554). Antoniana Margarita; vgl. Sanhueza, G. (1997). La pensée biologique de Déscartes dans ses rapports avec la philosophie scolastique. Le cas Gomez-Péreira.
376 Vgl. Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen: 41ff.; Fuchs, T. (1992). Die Mechanisierung des Herzens. Harvey und Descartes – der vitale und der mechanische Aspekt des Kreislaufs: 115ff.
377 Vgl. Sutter (1988): 54ff.
378 Descartes, R. (1632). Traité de l'homme (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 119-202): 130ff.; 202; ders. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 55f.
379 Sachs, W. (1991-92). Natur als System. Vorläufiges zur Kritik der Ökologie. Scheidewege 21, 83-97: 95.
380 Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78):18 (II, 8).
381 Vartanian, A. (1953). Diderot and Descartes. A Study of Scientific Naturalism in the Enlightenment: 215; 221; 232; Rheinberger, H.-J. (1987). Organismus und Organisation. Der Wunderblock. Zeitschrift für Psychoanalyse 17, 8-18: 8; McLaughlin, P. (2009). Cartesische und newtonianische Biologie. Zur Entstehung des Vitalismus. In: Schaede, S. & Bahr, P. (Hg.). Das Leben, I: Historisch-systematische Studien zur Geschichte eines Begriffs, 305-321.
382 Leibniz, G.W. [1716]. [Fünftes Schreiben an Clarke] (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1890, 389-420): 417f. (§115); vgl. ders. (1705). Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 340.
383 Leibniz, G.W. [1715-16]. [Schreiben an Clarke] (Hauptschriften zur Grundlegung der Philosophie, Bd.1, übers. v. A. Buchenau, hg. v. E. Cassirer, Hamburg 1996, 81-182): 156 (5. Schreiben, Nr. 116); vgl. Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1890: 418.
384 Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 469.
385 Schlanger, J. (1971). Les métaphores de l'organisme: 51.
386 Sutter (1988): 14f.
387 Zedler, J.H. (1739). Mechanisch. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, Bd. 20, 20-21: 21.
388 Ashby, W.R. (1962). Principles of self-organizing systems. In: Buckley, W. (ed.). Modern Systems Research for the Behavioral Scientist. A Sourcebook (Chicago 1968, 108-118): 111.
389 Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: 225.
390 Sutter (1988): 52; 51.
391 Broad, C.D. (1925). The Mind and its Place in Nature: 90.
392 Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 85.
393 Sutter (1988): 61.
394 Mumford, L. (1964). The Myth of the Machine (dt.

Mythos der Maschine, Frankfurt/M. 1977): 437.
395 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. 5, 165-485): 374.
396 Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften, Bd. 1, Leipzig 1885, 139-220): 142.
397 a.a.O.: 161.
398 Helmholtz, H. von (1869). Über die Entwicklungsgeschichte der neueren Naturwissenschaften (zit. nach: Engelhardt, D. von (Hg.) (1997). Forschung und Fortschritt, 93-115): 101.
399 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, XIVf.
400 Weismann, A. (1876). Studien zur Descendenztheorie, Bd. 2. Über die letzten Ursachen der Transmutationen: 330.
401 Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen: 120; vgl. ders. (1935). Die Maschine und der Organismus.
402 Weber, M. (1999). Hans Drieschs Argumente für den Vitalismus. Philos. Nat. 36, 263-293: 388.
403 Broad, C.D. (1925). The Mind and its Place in Nature: 46.
404 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 156.
405 Polanyi, M. (1968). Life's irreducible structure. Science 160, 1308-1312: 1309f.
406 Moreno, A. & Umerez, J. (2000). Downward causation as the core of living organization. In: Andersen, P.B. et al. (eds.). Downward Causation. Minds, Bodies and Matter, 99-117: 107; vgl. Moreno, A. (2000). Closure, identity and the emergence of formal causation. In: Chandler, J.L.R. & Vijver, G. van de (eds.). Closure. Emergent Organizations and Their Dynamics, 112-121.
407 Vgl. Polanyi (1968).
408 Ginsborg, H. (2006). Kant's biological telelology and its philosophical significance. In: Bird, G. (ed.). A Companion to Kant, 455-469: 462; vgl. dies. (2004). Two kinds of mechanical inexplicability in Kant and Aristotle. J. Hist. Philos. 42, 33-65.
409 Baruzzi, A. (1973). Mensch und Maschine. Das Denken sub specie machinae: 31; 61.
410 Schultz, J. (1909). Die Maschinen-Theorie des Lebens.
411 Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1972). De máquinas y seres vivos (engl. Autopoiesis and Cognition. The Realization of the Living, Dordrecht 1980); dies. (1975). Autopoietic systems. A characterization of the living organization (dt. in: Maturana, H.R. (1982). Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, 170-236): 184.
412 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene (dt. Das egoistische Gen, Berlin 1978): 23f.
413 Wimsatt, W. (1974). Reductive explanation. A functional account . In: Cohen, R.S. et al. (eds.). Proceedings of the Philosophy of Science Association (PSA), 671-710: 671.
414 Brandon, R. (1990). Adaptation and Environment: 185.
415 Nachweise für Tab. 224: Machamer, P., Darden, L. & Craver, C.F. (2000). Thinking about mechanisms. Philos. Sci. 67, 1-25: 3; Glennan, S. (2002). Rethinking mechanistic explanation. Philos. Sci. 69, S342-S353: S344; Bechtel, W.B. & Abrahamsen, A. (2005). Explanation: a mechanist alternative. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 36, 421-441: 423.
416 Vgl. Machamer, Darden & Craver (2000): 15ff.; Bechtel & Abrahamsen (2005): 427f.
417 Machamer, Darden & Craver (2000): 5.
418 a.a.O.: 14.
419 Allen, G. (1885). Charles Darwin: 183.
420 Ruse, M. (2005). Darwinism and mechanism: metaphor in science. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 36, 285-302: 291.
421 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 150; Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought: 9; vgl. Ruse (2005): 297f.
422 Vgl. Skipper, R.A. Jr. & Millstein, R.L. (2005). Thinking about evolutionary mechanisms: natural selection. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 36, 327-347.
423 Glennan (2002): S343.
424 Vgl. Skipper & Millstein (2005): 341.
425 Barros, D.B. (2008). Natural selection as a mechanism. Philos. Sci. 75, 306-322: 318.
426 Wolfe, C.T. (2010). Do organisms have an ontological status? Hist. Philos. Life Sci. 32, 195-232: 209; vgl. Bechtel, W. (2007). Biological mechanisms: organized to maintain autonomy. In: Boogerd, F. et al. (eds.). Systems Biology. Philosophical Foundations, 269-302: 296f.
427 Wolfe, C.T. (2009). Organisation ou organisme? L'individuation organique selon le vitalisme montpellierain. Dix-huitième ciècle 41, 99-119: 118.
428 Moss, L. [2010]. Is the philosophy of mechanism philosophy enough? [Manuskript]
429 Vgl. Mayer, B., Blinov, M. & Loew, L. (2009). Molecular machines or pleiomorphic ensembles: signaling complexes revisited. Journal of Biology 8, 81, 1-8.
430 a.a.O.: 6.
431 H.M.G. (1859). Mr. Hugh Miller's 'Geology in its Bearings upon the two Theologies, Natural and Revealed'. Journal of Sacred Literature 8, 413-427: 416.
432 Winslow, F: (1860). Dr. Laycock on mind and brain. The Journal of Psychological Medicine and Mental Pathology 13, 354-377: 373.
433 Laycock, T. (1860). Mind and Brain, vol. 2: 25; vgl. 60; 64; 73.
434 Burnett, J.C. (1886). Diseases of the Skin, from the Organismic Standpoint.
435 Schmidt, J.C. (1869). Elemente zur Begründung einer mathematisch-physikalischen Organismenlehre: 16.
436 Rhumbler, L. (1905). Aus dem Lückengebiet zwischen organismischer und anorganismischer Materie. Ergeb. Anat. Entwickelungsgesch. 15, 1-38: 1.
437 Ritter, W.E. (1919). The Unity of the Organism, or the Organismal Conception of Life; vgl. Beckner, M. (1967). Organismic Biology. In: Edwards, P. (ed.). The Encyclopedia of Philosophy, vol. 5, 549-551.
438 Schaxel, J. (1919). Über die Darstellung allgemeiner Biologie: 18; ders. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 235.
439 Lewin, K. (1922). Der Begriff der Genese in Physik,

Biologie und Entwicklungsgeschichte: 73.

440 Bertalanffy, L. von (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.: I, 80; vgl. ders. (1933). Modern Theories of Development: 46; Bendmann, A. (1967). L. von Bertalanffys organismische Auffassung des Lebens in ihren philosophischen Konsequenzen.

441 Bartley, S.H. (1941). Vision. A Study of its Basis: 8.

442 Egler, F.E. (1953). Bertalanffian organismicism. Ecology 34, 443-446.

443 von Bertalanffy (1932-42): I, 113.

444 Caffin, J.F. (1822). Inductions physiologiques; Am. D. (1824). [Rez. Caffin, J.F. (1822). Inductions physiologiques]. Bulletin des sciences médicales 1, 218-219: 219; Bérard, F.J. (1824). Notes. In: ders. (Hg.). Lettre de Cabanis: 164; vgl. auch Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 101.

445 Rostan, L. (1831). Exposition des principes de l'organicisme (Paris 1846); vgl. Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter. Studies in the History of General Physiology, 600 B.C.–1900 A.D., 2 vols.: II, 252f.; vgl. auch Dunglison, R. (1853). Medical Lexicon: Organicism (nach OED 1989).

446 Virchow, R. (1856). Alter und neuer Vitalismus. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 9, 3-55: 53.

447 Haldane, J.S. (1931). The Philosophical Basis of Biology (dt. Die philosophischen Grundlagen der Biologie, Berlin 1932): 15; von Bertalanffy (1932-42): I, 90.

448 Gutmann, W.F. & Weingarten, M. (1992). Grundlagen von Konstruktionsmorphologie und organismischer Evolutionstheorie. Aufs. Reden senckenb. naturf. Ges. 38, 51-68.

449 Blanshard, B. (1939). The Nature of Thought, vol. 2 (London 1969): 465.

450 Diamond, J.J. (1976). Abortion, animation and biological hominization. In: Abortion, part IV. Hearings before the Subcommittee on Constitutional Amendments of the Committee on the Judiciary, Ninety-forth Congress, First Session, 594-605: 602.

451 Diamond, J.J. (1976). Testimony before the Subcommittee on Constitutional Amendments, May 9, 1975. In: Abortion, part IV. Hearings before the Subcommittee on Constitutional Amendments of the Committee on the Judiciary, Ninety-forth Congress, First Session, 605-615: 611.

452 Roy, J.-Y. (1975). Médecine: crise et défi. Recherches sociographiques 16, 43-67: 51.

453 Viñas, A. (1975). La interpretación estructural en la ciencia moderna: aportaciones para una teoría de la estructura económica. Revista de economía política 71, 191-222: 196.

454 Bertalanffy, L. von (1955). The meaning of general system theory (in: General System Theory. Foundations, Development, Applications, New York 1968, 30-53): 45.

455 Köhler, J. (1983). Die Grenze von Sinn. Zur strukturalen Neubestimmung des Verhältnisses Mensch-Natur: 43.

456 a.a.O.: 189.

457 Gutmann, W.F. (1987). Organismus und Konstruktion, II. Wie die Eigenheiten der Lebewesen von Philosophie, Biophysik und Morphologie verpaßt werden. Natur und Museum 117, 288-298: 297.

458 Gutmann, W.F. & Weingarten, M. (1988). Organismen als Konstrukte. Theoreme, die eine Eigenständigkeit der Biologie gegenüber der Physik sichern. Biologische Rundschau 26, 331-345: 339.

459 ebd.

460 Diamond, J.J. (1976). Abortion, animation and biological hominization. In: Abortion, part IV. Hearings before the Subcommittee on Constitutional Amendments of the Committee on the Judiciary, Ninety-forth Congress, First Session, 594-605: 603; vgl. ders. (1976). Testimony before the Subcommittee on Constitutional Amendments, May 9, 1975, in: ebd., 605-615: 605; 606; 609.

461 Ghiselin, M.T. (1997). Metaphysics and the Origin of Species: 91.

462 Griesemer, J.R. (2005). The informational gene and the substantial body: on the generalization of evolutionary theory by abstraction. In: Jones, M.R. & Cartwright, N. (eds.). Idealization XII: Correcting the Model. Idealization and Abstraction in the Sciences, 59-115: 69.

463 Queller, D.C. & Strassmann, J.E. (2009). Beyond society: the evolution of organismality. Philos. Trans. Roy. Soc. B 364, 3143-3155.

464 Willshire, W.H. (1842). On the subjectivity of disease (continued). The Lancet 1, 746-749: 746.

465 Meigs, C.D. (1848). Females and their Diseases: 458.

466 Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 323; vgl. 237; vgl. ders. (1926). Kosmos und Sympathie: 43.

467 Schlesinger, J. (1925). Die personale Betrachtungsweise in der Medizin als Grundlage jeder psychiatrischen Problemstellung. Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie 97, 557-569: 563.

468 Meyen, F.J.F. (1830). Phytotomie: 212 (§230).

469 Schleiden, M.J. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med. 5, 137-176: 138.

470 Brücke, E. von (1862). Die Elementarorganismen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Cl. (2. Abt.) 44, 381-406.

471 Moleschott, J. (1862). Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere:512.

472 von Brücke (1862): 386.

473 Vgl. Metzner, H. (1973). Die Zelle – Elementarorganismus oder Symbiose? Naturwiss. 60, 507-515.

474 Altmann, R. (1890). Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen: 142.

475 Schulz, G.V. (1949-50). Über den makromolekularen Stoffwechsel der Organismen. Naturwiss. 37, 196-200; 223-229: 226; 227.

476 Haldane, J.B.S. (1965). Data needed for a blueprint of the first organism. In: Fox, S.W. (ed.). The Origins of Prebiological Systems and of their Molecular Matrices, 11-15: 12.

477 Magnus, M. (1999). Gods of the Word. Archetypes in the Consonants: 114.

478 Gros, G. (1851). De l'embryogénie ascendante des espèces ou génération primitive, équivoque et spontanée et métamorphoses de certains animaux et végétaux inférieurs. Bulletin de la société impériale des naturalistes de Moscou 24, 283-340: 289.

479 a.a.O.: 296; vgl. Gros, G. (1852). Note sur la génération spontanée et l'embryogénie ascendante. Annales des

sciences naturelles, Zoologie 17 (3. sér.), 193-206: 197; Nowakowski, E. (1877). Beitrag zur Kenntniss der Chytridiaceen, II. *Polyphagus euglenae*, eine Chytridiacee mit geschlechtlicher Fortpflanzung. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 2, 201-219: 201.

480 Pappenheim, A. (1899). Vergleichende Untersuchungen über die elementare Zusammensetzung des rothen Knochenmarkes einiger Säugethiere (Nebst Bemerkungen zur Frage des gegenseitigen Verhältnisses der verschiedenen Leukocyten- Formen zu einander). Arch. pathol. Anat. Physiol. klein. Med. 157, 19-76: 48.

481 Ferri, E. (1900). Das Verbrecherthum im modernen Roman (übers. v. W. Thal). Die Neue Zeit 18, 444-448: 448.

482 Hrdlička, A. (1934). Normal variation. Proc. Amer. Philos. Soc. 74, 253-261: 255.

483 Anderson, N.G. (1956). Cell division, part one. A theoretical approach to the primeval mechanism, the initiation of cell division, and chromosomal condensation. Quart. Rev. Biol. 31, 169-199: 173; Fox, S.W. (1965). Simulated natural experiments in spontaneous organization of morphological units from proteinoid. In: ders. (ed.). The Origins of Prebiological Systems and of their Molecular Matrices, 361-373: 372; Morowitz, H.J., Heinz, B. & Deamer, D.W. (1988). The chemical logic of a minimum protocell. Origins Life Evol. Biosph. 18, 281-287.

484 Aronson, M. (1912). Remarks about hormones and organotherapy. The Medico-Pharmaceutical Critic and Guide 15, 286-295: 286.

485 Gaffron, H. (1957). Photosynthesis and the origin of life. In: Rudnick, D. (ed.). Rhythmic and Synthetic Processes in Growth, 127-154: 127.

486 Green, D.E. & Fleischer, S. (1964). Role of lipid in mitochondrial function. In: Dawson, R.M.C. & Rhodes, D.N. (eds.). Metabolism and Physiological Significance of Lipids, 581-617: 612.

487 Green, D.E. & Goldberger, R.F. (1967). Molecular Insights into the Living Process: 3.

488 Morowitz, H.J. (1967). Biological self-replicating systems. In: Snell, F.M. (ed.). Progress in Theoretical Biology, vol. 1, 35-58: 55.

489 Luisi, P.L. & Varela, F.J. (1989). Self-replicating micelles – a chemical version of a minimal autopoietic system. Origins of Life and Evolution of the Biosphere 19, 633-643.

490 Bork, P. (1995). Exploring the *Mycoplasma capricolum* genome: a minimal cell reveals its physiology. Molec. Microbiol. 16, 955-968.

491 Fleischaker, G.R. (1990). Origins of life: an operational definition. Origins Life Evol. Biosph. 20, 127-137: 132.

492 Shanks, N. & Joplin, K.H. (1999). Redundant complexity: a critical analysis of intelligent design in biochemistry. Philos. Sci. 66, 268-282: 280; Cho, M.K. et al. (1999). Ethical considerations in synthesizing a minimal genome. Science 286, 2087-2090: 2087.

493 Itaya, M. (1994). Accounting for minmal genome size required for life. Nucleic Acids Sympos. Ser. 31, 231-232; Maniloff, J. (1996). The minimal cell genome "On being the right size". Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 93, 10004-10006.

494 Fraser, C.M. et al. (1995). The minimal gene complement of Mycoplasma genitalium. Science 270, 397-403.

495 Hutchison, C.A. III et al. (1999). Global transposon mutagenesis and a minimal mycoplasma genome. Science 286, 2165-2169: 2168.

496 Chandonia, J.M. et al. (2002). Computational structural genomics of a complete minimal organism. Genome Informatics 13, 390-391.

497 Cho et al. (1999).

498 Schubert, G.H. von (1830). Die Geschichte der Seele, Bd. 2: 404.

499 Naumann, M.E.A. (1834). Handbuch der medicinischen Klinik, Bd. 4, 1: 547.

500 Leupholdt, J.M. (1834). Die gesammte Anthropologie: neu begründet durch allgemeine Biosophie und als zeitgemäße Grundlage der Medicin: 124.

501 Anonymus (1835). [Rez. Jahn, F. (1835). System der Physiatrik oder der hippokratischen Medicin, Bd. 1. Physiologie der Krankheit und des Heilungsprocesses oder allgemeine Pathologie und Iatreusiologie]. Repertorisches Jahrbuch für die Leistungen der gesammten Heilkunde, Bände 3-4, 88-89: 88f.

502 Anonymus (1824). Afterorgan. In: Binzer, D.A. & Pierer, H.A. (Hg.). Encyclopädisches Wörterbuch der Wissenschaften Künste und Gewerbe, Bd. 1: 187.

503 Morris, C. (1883). The variability of protoplasm. Amer. Nat. 17, 926-931: 928.

504 Anonymus (1925). The bacteriophage. Science 61, x; MacFarlane Burnet, F. (1956). Structure of influenza virus. Science 123, 1101-1104: 1102.

505 Brooklyn Ethical Association (1889). Evolution of society. In: Evolution. Popular Lectures and Discussions, 203-230: 217; Patten, S.N. (1894). The organic concept of society. Ann. Amer. Acad. Pol. Soc. Sci. 5, 88-93: 93.

506 Ward, L.F. (1902). Contemporary sociology. Amer. J. Sociol. 7, 475-500: 488; Park, T. (1941). The laboratory population as a test of a comprehensive ecological system (concluded). Quart. Rev. Biol. 16, 440-461: 457.

507 de Greef, G. (1889). Introduction à la sociologie, Bd. 2: 8; 33.

508 Roque da Costa, C. (1889). L'évolution du système représentatif: 36; Tourtoulon, P. de (1908). Les principes philosophiques de l'histoire du droit: 82: »super-organisme«.

509 Hearn, W.E. (1878).The Aryan Household, Its Structure and Its Development: 296.

510 Vgl. Wieser, W. (1998). Die Erfindung der Individualität oder Die zwei Gesichter der Evolution: 462.

511 Wheeler, W.M. (1922). Social life among the insects. Sci. Monthly 14, 497-524: 502; vgl. ders. (1923). Social Life Among the Insects: 10.

512 Wheeler, W.M. (1911). The ant-colony as an organism. J. Morphol. 22, 307-325: 308.

513 Vgl. Weil, A. & Trepl, L. (2001). Zur Entstehung der Superorganismus-Theorie der Pflanzenökologie des frühen 20. Jahrhunderts. Verh. Gesch. Theor. Biol. 7, 19-32.

514 Blackman, F.F. & Tansley, A.G. (1905). Review: Clements, F.E. (1905). Research Methods in Ecology. New Phytologist 4, 232-253: 248; Tansley, A.G. (1920). The

classification of vegetation and the concept of development. J. Ecol. 8, 118-144: 123.
515 Phillips, J. (1931). The biotic community. J. Ecol. 19, 1-24: 20; ders. (1935). Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts, III. The complex organism: conclusions. J. Ecol. 23, 488-508.
516 Allee, W.C. (1934). Concerning the organization of marine coastal communities. Ecol. Monogr. 4, 541-554: 552.
517 Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939). Bio-Ecology: 22; vgl. Clements, F.E., Weaver, J.E. & Hanson, H.C. (1929). Plant Competition: 314.
518 Eisler, R. (1949). The empiric basis of moral obligation. Ethics 59, 77-94: 89; vgl. aber 90.
519 Moritz, R.F.A. & Southwick, E.E. (1992). Bees as Superorganisms: 4.
520 Hellenbach, L. (1878). Der Individualisms im Lichte der Biologie und Philosophie der Gegenwart: 197.
521 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 189; 257.
522 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 361.
523 Fechner, G.T. (1848). Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen: 308 (2. Aufl. Hamburg 1899: 232).
524 Roßmäßler, E.A. (1863). Der Wald: 9.
525 a.a.O.: 550.
526 Möller, A. (1922). Der Dauerwaldgedanke. Sein Sinn und seine Bedeutung (Oberteuringen 1992): 39.
527 a.a.O.: 30f.
528 Spencer, H. (1862/1901). First Principles: 289 (II, XIV).
529 a.a.O.: 300.
530 Vgl. z.B. Kroeber, A.L. (1917). The superorganic. Amer. Anthropol. 19, 163-213.
531 Ruiz-Mirazo, K., Etxeberria, A., Moreno, A. & Ibáñez, J. (2000). Organisms and their place in biology. Theor. Biosci. 119, 209-233: 224.
532 Vgl. Dupré, J. & O'Malley, M.A. (2007). Metagenomics and biological ontology. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 38, 834-846: 842.
533 Jünger, E. (1965). Grenzgänge (Sämtliche Werke, Bd. 13, Essays VII, Fassungen II, Stuttgart 1981, 175-192): 186.
534 Wilson, D.S. & Sober, E. (1989). Reviving the superorganism. J. theor. Biol. 136, 337-356: 339.
535 a.a.O.: 346.
536 a.a.O.: 338.
537 Mitchell, S.D. (1995). The superorganism metaphor: then and now. In: Maasen, S., Mendelsohn, E. & Weingart, P. (eds.). Biology as Society, Society as Biology: Metaphors, 231-247: 244.
538 Moritz, R.F.A. & Southwick, E.E. (1992). Bees as Superorganisms: 4.
539 Queller, D.C. (1997). Cooperators since life began. Quart. Rev. Biol. 72, 184-188: 187; ders. (2000). Relatedness and the fraternal major transitions. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B 355, 1647-1655: 1653.
540 Martens, J. (2010). Organisms in evolution. Hist Philos. Life Sci. 32, 373-400: 389.
541 Hamilton, A., Smith, N.R. & Haber, M.H. (2009). Social insects and the individuality thesis: cohesion and the colony as a selectable individual. In: Gadau, J. & Fewell, J. (eds.). Organization of Insect Societies. From Genome to Sociocomplexity, 570-596.
542 Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (2009). The Superorganism. The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies: 513.
543 a.a.O.: 514; vgl. Reeve, H.K. & Hölldobler, B. (2007). The emergence of a superorganism through intergroup competition. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 104(23), 9736-9740.
544 Hölldobler & Wilson (2009): 4f.

Literatur

Barnes, R.D. et al. (1989). Is the Organism Necessary? Amer. Zool. 29, 1055-1197.
Duchesneau, F. (1998). Les modèles du vivant de Descartes à Leibniz.
Cheung, T. (2006). From the organism of a body to the body of an organism: occurrence and meaning of the word 'organism' from the seventeenth to the nineteenth centuries. Brit. J. Hist. Sci. 39, 319-339.
Pepper, J. & Herron, M.D. (2008). Does biology need an organism concept? Biol. Rev. 83, 621-627.
Huneman, P. & Wolfe, C.T. (eds.) (2010). The Concept of Organism: Historical, Philosophical, Scientific Perspectives. Hist. Philos. Life Sci. 32, Nr. 2-3.

Georg Toepfer

Historisches Wörterbuch der Biologie

Geschichte und Theorie der biologischen Grundbegriffe

Band 3

Parasitismus – Zweckmäßigkeit

Inhaltsverzeichnis

Band 1

Einleitung xiii
Artikelverzeichnis il
Wortverzeichnis l
Abbildungsverzeichnis lxxv
Tabellenverzeichnis xciii

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

Band 2

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

Band 3

Parasitismus 1
Pflanze 11
Phylogenese 34
Physiologie 88
Pilz 106
Polymorphismus 111
Population 114
Räuber 136
Regeneration 142
Regulation 148
Rekombination 200
Rolle, ökologische 203
Schlaf 211
Schutz 221
Selbstbewegung 231
Selbstdarstellung 246
Selbsterhaltung 254
Selbstorganisation 271
Selektion 305
Sozialverhalten 378
Spiel 402
Stoffwechsel 410
Symbiose 426
Systematik 443
Taxonomie 469
Tier 494
Tod 510
Typus 537
Umwelt 566
Urzeugung 608
Vererbung 620
Verhalten 653
Virus 688
Vitalismus 692
Wachstum 711
Wahrnehmung 717
Wechselseitigkeit 738
Zelle 764
Zweckmäßigkeit 786

Parasitismus

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

Antike Ursprünge

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

Wortgeschichte in der Biologie

Biologisch sind zuerst Pflanzen, so die Misteln und Moose, die auf Bäumen wachsen, als ›Parasiten‹ bezeichnet worden. In Form des Adjektivs ***parasitisch*** (»parasiticam«) erscheint der Ausdruck Ende des 16. Jahrhunderts bei dem Botaniker A. Zaluziansky à Zaluzian, der ihn (unter Verweis auf Scaliger) in einem Kapitel über die Verbindungen von Pflanzen verwendet. Der Ausdruck bezeichnet hier die Eigenschaft einiger Pflanzen, in oder auf anderen zu leben, so wie die Mistel auf Bäumen (»alia in alia vivit, ut quercus & viscum«).[5] Im Englischen erscheint der Ausdruck zuerst 1646 bei T. Browne. Er beschreibt die Mistel sowie einige Farne und Moose als ›parasitisch‹ (»Parasiticall«) und charakterisiert sie durch ihre Ernährung auf Kosten anderer Lebewesen (»living upon the stock of others«).[6] Sein Landsmann, der Botaniker N. Grew, übernimmt später diese Kennzeichnung.[7] In E. Chambers' Wörterbuch aus dem Jahr 1728 erscheint statt des Adverbs das Substantiv (»parasites«), und die schmarotzenden Pflanzen werden in der ›Familie der parasitischen Pflanzen‹ (»family of parasite plants«) zusammengefasst.[8]

Wohl erst seit dem 18. Jahrhundert ist auch von Parasiten unter den Tieren die Rede, z.B. schmarotzenden Würmern oder Schlupfwespen. C. von Linné nennt den Bandwurm (der Gattung *Taenia*), der ihm aus dem Darm von Menschen und anderen Wirbeltieren bekannt ist, 1735 eine *parasitische Art* (»species parasitica«[9]); sein Schüler P.S. Pallas widmet den parasitischen Würmern 1760 eine eigene Abhandlung.[10] Am Ende des 18. Jahrhunderts tritt auch das deutsche Wort *Schmarotzer*, dessen Etymologie weitgehend ungeklärt ist (15. Jh. ›smorotzer‹: »Bettler«), in die biologische Fachsprache ein. P.A. Nemnich identifiziert in seinem Wörterbuch von 1793-95 eine ganze Reihe von Schmarotzerarten, u.a. einen »Schmarotzerkrebs«, der seine empfindlichen Körperteile durch die Schalen anderer Tiere schützt (also der später so genannte ›Einsiedlerkrebs‹), und eine »Schmarotzermöwe« (*Larus parasiticus*, wie sie schon Linné nennt[11]), die anderen Tieren die Nahrung abjagt[12] (also die heute so genannten ›Raubmöwen‹).

Wissenschaftsgeschichte

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

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

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

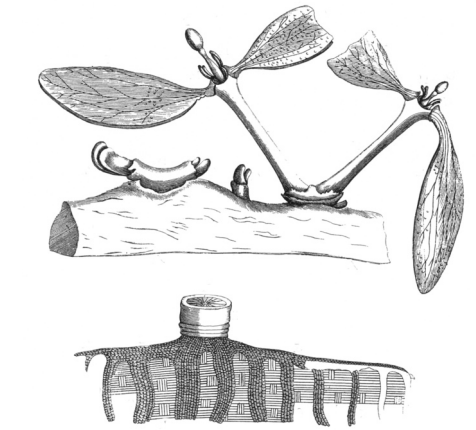


Abb. 358. Misteln, die an einem Apfelbaum parasitieren. Der Querschnitt unten zeigt, wie die Wurzeln der Mistel das Gewebe des Apfelbaumes durchdringen (aus Malpighi, M. (1679). Anatome plantarum, Bd. II: Tab. XXVI).

nissen verschiedener Kulturen beschrieben, z.B. in dem altägyptischen Papyrus Ebers aus der Mitte des zweiten vorchristlichen Jahrtausends.[13] Hippokrates unterscheidet nach der Form drei verschiedene Arten parasitischer Würmer, lange und kurze runde (*Ascaris*) sowie breite (*Taenia*).[14] Auch Aristoteles und später Galen beschreiben drei verschiedene Arten von »Eingeweidewürmern«[15], Aristoteles daneben auch Läuse, Flöhe und Wanzen, von denen er eine spontane Entstehung in geeigneten Medien annimmt[16].

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

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

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

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

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

Tab. 226. Definitionen des Parasitenbegriffs.

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

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

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

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden zahlreiche Parasiten als Krankheitserreger des Menschen beschrieben, u.a. 1876 der Erreger der Elephantiasis *Wuchereria bancrofti* durch J. Bancroft[26] und 1881 der Erreger der Malaria (*Plasmodium*) durch C.L.A. Laveran[27].

Allgemeine Definitionen

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

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

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

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

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

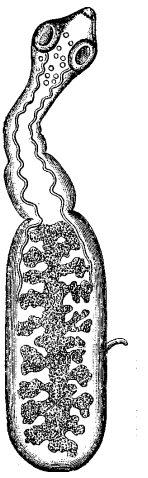


Abb. 359. Bandwurm (Taenia echinococcus)*, ein Darmparasit des Hundes (aus Beneden, P.J. van (1875). Les commensaux et les parasites dans le règne animal (dt. Die Schmarotzer des Thierreichs, Leipzig 1876): 228).*

Differenzierungen

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

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

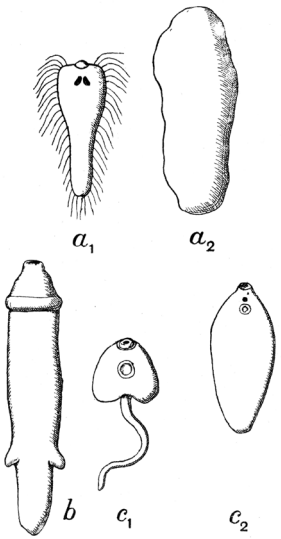


Abb. 360. Stadien aus dem Lebenszyklus eines Leberegels: Das Ei entwickelt sich zu einer frei schwimmenden Larve (a_1); diese entwickelt sich zu einer Sporozyste (a_2), wenn sie in eine Schnecke gelangt; innerhalb der Sporozyste entstehen Redien (b); die wiederum Zerkarien (c_1) hervorbringen und sich, nachdem sie von einem Schaf aufgenommen wurden, zu dem ausgewachsenen Leberegel (c_2) entwickeln (aus Huxley, J. (1912). The Individual in the Animal Kingdom: 22).

plante particulière qui, sans être établie sur ses racines, vit des excrétions de ses racines?«[42]).

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

Komplexe Lebenszyklen

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

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

Formen des Parasitismus

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

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

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

Darüber hinaus sind aus einer thermodynamischen Perspektive alle Organismen als Parasiten beschrieben worden. Denn die Entwicklung und Aufrechterhaltung der Ordnung einer dissipativen Struktur, die die Organismen thermodynamisch betrachtet sind, kann nur lokal unter Energiezufuhr von der Umwelt erfolgen. Der Energieaustausch mit der Umwelt ist also eine Voraussetzung für die Aufrechterhaltung einer dissipativen Struktur. E. Schrödinger formuliert es 1943 so, ein Organismus »ernähre« sich von »negativer Entropie«[56]; er bestehe mittels eines »Kunstgriffs«, dem »fortwährenden ›Aufsaugen‹ von Ordnung aus seiner Umwelt«[57]. Im Anschluss daran werden Organismen mit Parasiten verglichen, »die sich von der Ordnungsstruktur der Welt ernähren, selber aber nur Unordnung verbreiten« (Heuser-Keßler 1986).[58]

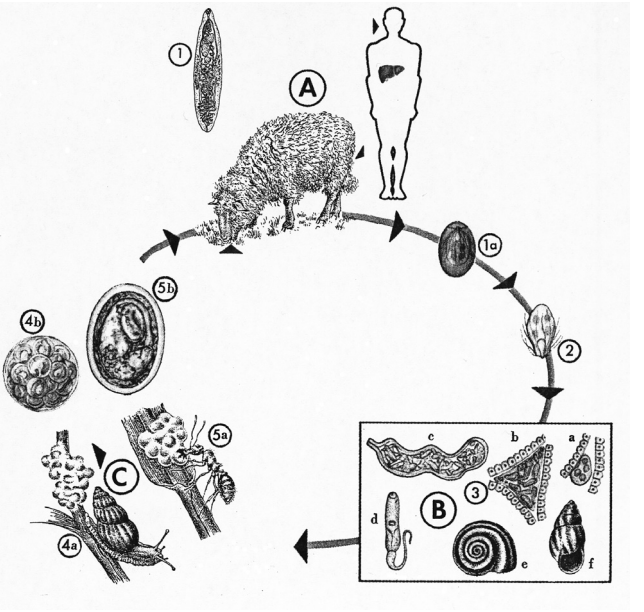


Abb. 361. Entwicklungszyklus des Kleinen Leberegels (Dicrocoelium dendriticum). *A Endwirte (in denen sich die Larven zum erwachsenen Tier entwickeln): hauptsächlich Schaf und Rind, Mensch als Nebenwirt (»Zufallswirt«); 1 Geschlechtsreifer Leberegel; 1a Ei mit ausgebildetem Miracidium (Wimpernlarve);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

Parasiten auf genetischer Ebene

Nicht nur Organismen mit einem eigenen Körper und Stoffwechsel, sondern auch Viren oder sich selbst-replizierende Elemente im Genom eines Organismus, die für diesen Organismus nicht funktional sind, können als Parasiten beschrieben werden (Orgel & Crick 1980: »Selfish DNA: the ultimate parasite«[59]). Parasiten in diesem Sinne sind also Teile eines Organismus, die die eigene Reproduktion auf Kosten der Reproduktion des Gesamtorganismus befördern. Ihre Entstehung kann erklärt werden durch eine Selektion nicht auf Ebene des Organismus, sondern seiner selbst-replizierenden Teile (der DNA-Sequenzen). S. Nee und J. Maynard Smith sprechen 1990 in einem weiten Sinne von *molekularen Parasiten* und definieren diese als Nukleinsäuren, denen es gelingt, die Genprodukte anderer Nukleinsäuren auszubeuten: »A parasite can be considered to be the device of a nucleic acid which allows it to exploit the gene products of other nucleic acids – the host organisms«[60].

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

Häufige Lebensform

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

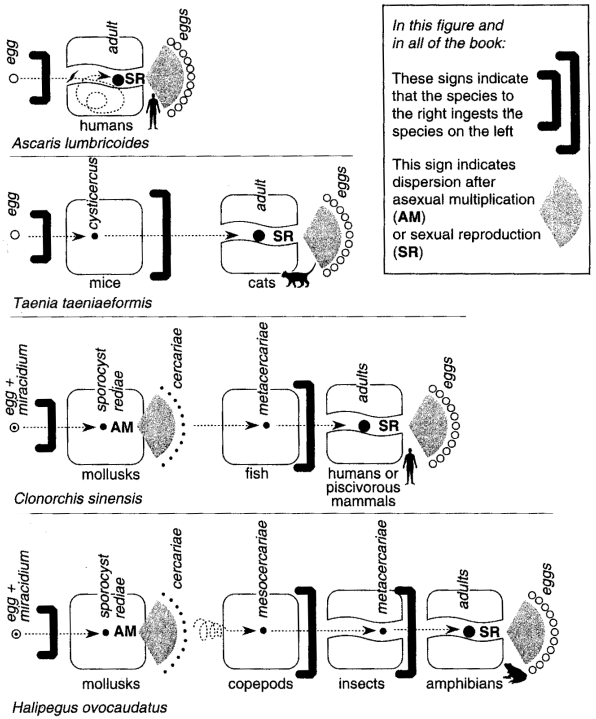


Abb. 362. Vier Modelle parasitischer Lebenszyklen, mit einer Sequenz von einem, zwei, drei oder vier verschiedenen Wirtsarten. Offene Kreise: Eier, gefüllte Kreise Larven oder Adultstadien der Parasiten (aus Combes, C. (1995). Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme, engl.: Parasitism.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

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

Die quantitativ häufigsten Parasiten auf der Erde sind wahrscheinlich Bakterien der Gattung *Wolbachia*. Diese leben in den Zellen vieler Insekten und werden über die weiblichen Eier von einer Generation zur nächsten weitergegeben. Im Dienste der eigenen Reproduktion ist es den Bakterien bei einigen Wirtsarten gelungen, das Geschlechterverhältnis der Wirtsinsekten so zu verschieben, dass fast ausschließlich Weibchen gebildet werden (denn durch die Bildung von Männchen werden sie nicht weitergegeben). In einigen Fällen können diese dann parthenogenetisch Nachkommen erzeugen; in anderen Fällen gelingt es den Bakterien sogar, durch Veränderung des Hormonhaushalts ein Männchen in ein Weibchen umzubilden. Bei einem hohen Durchseuchungsgrad in der Population kann es für ein Insektenweibchen von Vorteil sein, selbst infiziert zu sein, weil sie nach der Paarung mit einem infizierten Männchen nur bei vorliegender eigener Infektion überlebensfähige Nachkommen zeugen kann. Die eigene Infektion der Weibchen bildet also quasi ein Gegengift zur Neutralisation der Infektion des Paarungspartners. Diese Verhältnisse können als Ergebnis einer Evolutionsstrategie der Bakterien interpretiert werden.[63]

»Parasitogenetische Regeln«

Zur Beschreibung des Zusammenhangs zwischen Wirt und Parasit (Wirtsspezifität) werden in der Mtte des 20. Jahrhunderts so genannte »parasitogenetische Regeln« aufgestellt. Die drei bekanntesten Regeln lauten[64]: 1. »Bei stetigen Parasiten lässt sich aus der Verwandtschaft der Parasiten auf die Verwandtschaft der Wirte schließen« (»Fahrenholzsche Regel«); 2. »Bei stetigen Parasiten lässt sich aus der Organisationshöhe der Parasiten meist unmittelbar auf das relative Stammesalter der Wirte schließen« (d.h. »Primitive Wirte enthalten primitive Parasiten«, »Szidatsche Regel«); 3. »Wirtstiere, die einer artenreichen Gattung angehören, besitzen oft eine viel verschiedenartigere Parasitenfauna als Wirtsarten wenig artenreicher Gattungen« (»Eichlersche Entfaltungsregel«).

Evolution des Parasitismus

Eine evolutionstheoretische Deutung erfährt der Parasitismus bereits bei Darwin, indem er das Verhältnis dynamisch als einen Kampf zwischen Parasit und Wirt versteht (»a sort of struggle between the parasite and its prey«[65]). Später ist es verbreitet, hier von einem »Wettrüsten« zu sprechen und den Parasitismus als einen wesentlichen Motor der Evolution zu sehen. Die wechselseitige Bezogenheit von Wirt und Parasit aufeinander bedingt es, dass jede Veränderung eines Organismus eine Veränderung der Selektionsbedingungen für den anderen nach sich zieht. L. Van Valen hat dieser Autodynamik der Evolution 1973 den Namen *Rote-Königin-Hypothese* gegeben (nach einer Figur aus L. Carrolls ›Through the Looking-Glass‹): Um mit den Veränderungen in ihrer Umwelt Schritt zu halten, müssen sich die Organismen einer Population beständig selbst verändern.[66]

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

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

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

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

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

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

Super- oder Hyperparasitismus

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

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

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

Parasitoid

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

Die Bezeichnung wird 1923 von W.M. Wheeler übernommen[77] und verbreitet sich im Anschluss daran auch im englischen Sprachraum. In einem nicht-terminologischen Sinn kommt der Ausdruck bereits Mitte des 19. Jahrhunderts vor (Fowler 1860: »Parasitoid«: »Resembling a parasite«[78]; Macdonald 1865: »parasitoid form of foetal development«[79]) Die bekanntesten Parasitoide sind Hautflügler und Fliegen, die ihre Eier auf oder in die Wirtsorganismen ablegen, von denen sich die Larven dann ernähren. Schätzungen gehen davon aus, dass etwa 25% aller Organismenarten auf der Erde Parasitoide sind.[80]

Nachweise

1 Nitzsch, C.L. (1818). Die Familien und Gattungen der Thierinsekten (insecta epizoica). Magazin der Entomologie 3, 261-316: 270.

2 Erman, P. (1819). Wahrnehmungen über das Blut einiger Mollusken (Vorgelesen den 25. April 1816). Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften in Berlin aus den Jahren 1816-1817, 199-216: 215.

3 Guillemin, J.B.A. (1825). Gui. Dictionnaire classique d'histoire naturelle, Bd. 7, 585-586: 585; Candolle, A.P. de (1830). Collections de mémoires servir à l'histoire du règne végétal, sixième mémoire: Sur la famille des Loranthacées; ders. (1832). Physiologie végétale, Bd. 3: 1401; Decaisne, J. (1847). Sur le parasitisme des Rhinanthacées; Johnston, G. (1853). The Botany of the Eastern Borders: 258 (nach OED 1989); Frauenfeld, G. von (1864). Das Vorkommen des Parasitismus im Thier- und Pflanzenreiche.

4 Vgl. Meier, M.H.E. (1838). Parasiten. In: Ersch, F.S. & Gruber, F.G. (Hg.). Allgemeine Encyklopädie der Wissenschaften und Künste, Bd. 11, 417-423; Kruschwitz, P. & Hiepe, T. (2000). Die antiken Wurzeln des Begriffs ›Parasit‹. Nova Acta Leopold. N.F. 83, 147-158; Enzensberger, U. (2001). Die Parasiten: 13ff.

5 Zaluziansky à Zaluzian, A. (1592). Methodi herbariae libri tres (Frankfurt 1604): [85] (Cap. I, xxxii: De coniunctis plantis).

6 Browne, T. (1646). Pseudodoxia Epidemica: 98 (nach OED 1989).

7 Grew, N. (1682). The Anatomy of Plants: Preface.

8 Chambers, E. (1728). Cyclopædia or an Universal Dictionary of Arts and Science.

9 Linné, C. von (1735). Systema naturae: Observationes in regnum animale, Punkt 10.

10 Pallas, P.S. (1760). De infestis viventibus intra viventia.

11 Linné, C. von (1735/58). Systema naturae, Bd. 1: 136.

12 Nemnich, P.A. (1793-95). Allgemeines Polyglotten-Lexicon der Naturgeschichte, 4 Bde.: 4, 334.

13 Théodoridès, J. (1966). Les grandes étapes de la parasitologie. Clio Medica 1, 129-145; 185-208.

14 Hippokrates, Krankheiten: 4, 54.

15 Aristoteles, Hist. anim. 551a.; vgl. Hoeppli, R. (1959). Parasites and Parasitic Infections in Early Medicine and Science: 8; Foster, W.D. (1965). A History of Parasitology: 2.

16 a.a.O.: 556bff..

17 Vgl. Reinhard, E.G. (1957). Landmarks of parasitology, I. The discovery of the life cycle of the liver fluke. Experimental Parasitology 6, 208-232: 209; Kean, B.H., Mott, K.E. & Russell, A.J. (eds.) (1978). Tropical Medicine and Parasitology. Classic Investigations, 2 vols.: 561f.

18 Gambuccini, G. [lat.: Gabucinus, H.] (1547). De lumbricis alvum occupantibus, ac de ratione curande eos, qui ab illis infestantur, commentaries; vgl. Reinhard (1957): 209; Egerton, F.N. (2004). A history of the ecological sciences, part 12: Invertebrate zoology and parasitology during the 1500s. Bull. Ecol. Soc. Amer. 85, 27-31: 28.

19 Redi, F. (1668). Esperienze intorno alla generazione

del'insetti: 190; vgl. Reinhard (1957): 212; Egerton, F.N. (2005). A history of the ecological sciences, part 17: invertebrate zoology and parasitology during the 1600s. Bull. Ecol. Soc. Amer. 86, 133-144: 137.

20 Leeuwenhoek, A. van. (1679). [Brief vom 21. Feb. 1679] (Collected Letters, vol. 1-15, Amsterdam 1939-99): II, 417-419; vgl. Egerton, F.N. (2006). A history of the ecological sciences, part 19: Leeuwenhoek's microscopic natural history. Bull. Ecol. Soc. Amer. 87, 47-58: 53.

21 Bidloo, G. (1698). [Letter from G. Bidloo to Antony van Leeuwenhoek. About the animals which are sometimes found in the liver of sheep and other beasts] (Nieuwkoop 1972); vgl. Foster (1965): 52.

22 Rudolphi, C.A. (1808-10). Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis, 2 Bde.

23 Küchenmeister, F. (1852). Ueber die Umwandlung der Finnen (Cysticerci) in Bandwürmer (Taenien). Vierteljahrschrift für die Praktische Heilkunde (Prag) 33, 106-159; ders. (1853). Ueber Cestoden im Allgemeinen und die des Menschen insbesondere: 11ff.

24 Vgl. Reinhard (1957).

25 Burmeister, H. (1837). Handbuch der Naturgeschichte, 2. Abth. Zoologie: 388f.

26 Bancroft, J. (1876) On filaria. Trans. Intercol. Med. Congr. Melbourne, 49-54.

27 Laveran, C.L.A. (1880). Note sur un nouveau parasite trouvé dans le sang de plusieurs malades atteints de fièvre palustres. Bull. Acad. Med. 9, 1235-1236; ders. (1881). Un nouveau parasite trouvé dans le sang de plusieurs malades atteints de fièvre palustre. Bull. Mém. Soc. Médic. Hôpitaux Paris, 2e sér. 17, 158-164.

28 Siebold, C.T. von (1844). Parasiten. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 2, 641-692: 641; ähnlich: Küchenmeister, F. (1855). Die in und an dem Körper des gesunden Menschen vorkommenden Parasiten, 2 Bde.: I, 1.

29 Siebold, C.T.E. von (1854). Über die Band- und Blasenwürmer.

30 Beneden, P.J. van (1875). Les Commensaux et les Parasites dans le Règne Animal (dt. Die Schmarotzer des Thierreichs. Leipzig 1876): 94.

31 a.a.O.: 7.

32 a.a.O.: 94.

33 a.a.O.: 7f.

34 Nachweise für Tab. 226: Leuckart, (1879). Allgemeine Naturgeschichte der Parasiten: 3; Caullery, M. (1922). Le parasitisme et la symbiose: 13; Philipchenko, A.A. (1937). [Ecological concpet of parasitism]. Uchen. Zapiski Leningr. Gos. Univ. Ser. Biol. 3, 4-14; zit. nach Dogel, V.A. (1962). General Parasitology: 5; Chandler, A.C. & Read, C.P. (1961). Introduction to Parasitology: 16.

35 Vgl. Noble, E.R. & Noble, G.A. (1961/76). Parasitology. The Biology of Animal Parasites; Schmidt, G.D. & Roberts, L.S. (1977/85). Foundations of Parasitology.

36 Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1993). Parascript. Parasites and the Language of Evolution: 4.

37 Leuckart, F.S. (1827). Versuch einer naturgemäßen Eintheilung der Helminthen: 7.

38 Schmidt, J.H. (1825). De corporum heterogeneorum in plantis animalibusque genesi: 45.

39 Candolle, A.P. de (1832). Physiologie végétale, Bd. 3: 1401.

40 Diesing, C.M. (1840). Neue Gattungen von Binnewürmern nebst einem Nachtrag zur Monographie der Amphistomen. Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte 2, 219-242: 234; Siebold, C.T. von (1844). Parasiten. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 2, 641-692: 641.

41 Martius, C.F.P. von (1835). Conspectus regni vegetabilis secundum characteres morphologicos praesertim carpicos in classes ordines et familias digesti: 31; ders. (1838). Ueber die geographischen Verhältnisse der Palmen, mit besonderer Berücksichtigung der Haupt-Floren-Reiche (Forts.). Gelehrte Anzeigen der Königlich-Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München 6, 953-960: 960.

42 Mons, J.B. van (1835). Arbres fruitiers, leur culture en Belqique et leur propagation par la graine, Bd. 1: 500.

43 Frank, A.B. (1877). Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Beitr. Biol. Pflanz. 2, 123-200: 195.

44 a.a.O.: 196.

45 Wesenberg-Lund, C. (1931). Contributions to the development of the Trematoda digenea, I. The biology of *Leucochloridium paradoxum*. K. dansk. Vidensk. Selsk. Skr. 9. Ser. 4, 89-142; Holmes, J.C. & Bethel, W.M. (1972). Modification of intermediate host behaviour by parasites. In: Canning, E.U. & Wright, C.A. (eds.). Behavioural Aspects of Parasite Transmission, 123-149; vgl. Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 212f.

46 Hohorst, W. & Graefe, G. (1961). Ameisen – obligatorische Zwischenwirte des Lanzettegels (*Dicrocoelium dendriticum*). Naturwiss. 48, 229-230; Dawkins (1982): 218.

47 Klebs, G. (1881). Beiträge zur Kenntniss niederer Algenformen, Teil V. Bot. Zeitung 39, 313-319: 318; Franke, M. (1883*). Endoclonium polymorphum*. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 3, 365-376: 372.

48 Zelinka, C. (1887). Studien über Räderthiere. Der Raumparasitismus und die Anatomie von Discopus synaptae nov. gen. nov. sp. Zool. Anz. 1887, 465-468; Hertwig, R. (1910). Lehrbuch der Zoologie: 402.

49 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 39; vgl. 91f.

50 Vgl. Aristoteles, Hist. anim. 563b f.; Aelian, De nat. animal. 3, 30.

51 Schmarda, L.K. (1866). Die Thiergeographie und ihre Aufgabe. Geographisches Jahrbuch 1, 402-427: 416.

52 Davis, J.R.A. (1904). The Natural History of Animals. The Animal Life of the World in its, vol. 7: 186.

53 Wheeler, W.M. (1910). Ants. Their Structure, Development and Behavior (3rd printing 1960): 406.

54 Payne, R.B. (1977). The ecology of brood parasitism in birds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8, 1-28; ders. (1998). Brood parasitism in birds: Strangers in the nest. Bioscience 48, 377-386; May, R.M. & Robinson, S.K. (1985). Population dynamics of avian brood parasitism. Amer. Nat. 126, 475-494.

55 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 234.

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

Literatur

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

Pflanze

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

Antike und Mittelalter

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

So wie Aristoteles als Begründer der wissenschaftlichen Zoologie gilt, wird sein Schüler Theophrast vielfach als der Vater der wissenschaftlichen Botanik angesehen.[3] Bei Theophrast finden sich systematische Überlegungen zu Bau, Physiologie und Systematik der Pflanzen. Das Darstellungsverfahren Theophrasts ähnelt weitgehend dem seines Lehrers. Er versucht das Material zu sammeln und zu ordnen und gibt eine Übersicht über die verschiedenen ihm bekannten Pflanzen (etwa 550 verschiedene Arten). Theophrast teilt die Pflanzen in die vier größten Gattungen (»μέγιστα εἴδη«) der Bäume, Sträucher, Halbsträucher und Kräuter.[4] Morphologisch werden die Pflanzen in die Abschnitte Wurzel, Stamm, Ast und Zweig eingeteilt.[5] Die Blätter, Blüten und Früchte – allgemein die mit der Reproduktion zusammenhängenden Teile – zählt Theophrast nicht zu den eigentlichen Pflanzenteilen, weil sie nur vorübergehend erscheinen.[6] Im Gegensatz zu den Teilen der Tiere sind die Teile der Pflanzen nach Theophrasts Beschreibung in ihrer Anzahl unbestimmt und wechselnd. Auch pflanzliche Bewegungserscheinungen beschreibt und erklärt Theophrast. So beobachtet er bei einigen Blumen das Schließen der Blüten nachts und bei anderen die Drehung ihrer Blüten mit dem Sonnenstand. Für beide Phänomene gibt er mit der Sonne einen äußeren Faktor als Ursache an. Die Hinwendung zur Sonne erklärt er durch eine Krümmung des Stengels auf der sonnenzugewandten Seite aufgrund eines Verlustes an Flüssigkeit durch die Einwirkung der Sonne.[7] Bei einigen Pflanzen erkennt er bereits deren sexuelle Fortpflanzung und vergleicht die dortigen Befruchtungsvorgänge mit den Verhältnissen bei Tieren (↑Geschlecht).[8] Neben der Beschreibung der Funktion der Pflanzenorgane gibt Theophrast eine Darstellung von Pflanzenkrankheiten. Darüber hinaus gilt Theophrast als Begründer der Pflanzengeografie: Durch den Alexanderfeldzug gelangt er zu Kenntnissen der indischen Vegetation und kann daher allgemeine geografische und vergleichende Angaben machen (↑Biogeografie).

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

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

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

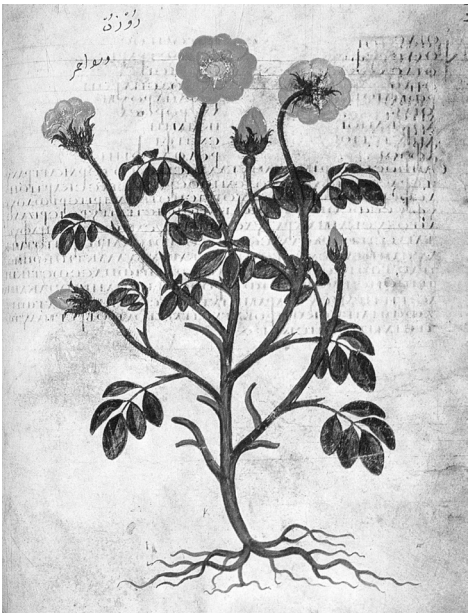


Abb. 364. Rosa centifolia. *Farbiges Original im Wiener Dioskurides aus dem Jahr 512 (Cod. Vindob. med. graec. 1) fol. 282r (aus Stückelberger, A. (1994). Bild und Wort. Das illustrierte Fachbuch in der antiken Naturwissenschaft, Medizin und Technik: Tafel 22).*

Neuzeit

Der Beginn der neuzeitlichen Botanik kann mit den Pflanzendarstellungen der drei »Väter der Botanik«, O. Brunfels, J. Bock und L. Fuchs, in den 1530er und 40er Jahren markiert werden.[11] Diese Werke und die Edition der klassischen Schriften von Dioscorides (1478) und Theophrast (1483) regen die direkte Beobachtung von Pflanzen in der Natur oder in speziell eingerichteten Gärten an. An verschiedenen Universitäten entstehen seit Mitte des 16. Jahrhunderts Lehrstühle für medizinische Botanik. Auch den Universitäten angeschlossene *botanische Gärten* werden in dieser Zeit eingerichtet, so in den 1540er Jahren in Padua und Paris, 1568 in Bologna und in den 1570er Jahren in Leiden und Leipzig. Neben den botanischen Gärten bildet das *Herbar*, also die Sammlung von getrockneten und gepressten Pflanzen, eine wichtige methodische Neuerung der Botanik des 16. Jahrhunderts. Der erste, der ein wissenschaftliches Herbar anlegt, scheint 1544 Luca Ghini, der Gründer des botanischen Gartens von Padua zu sein. Ghinis Schüler A. Cesalpino verfasst 1583 das erste wissenschaftliche Werk, das die Prinzipien der Botanik darstellt und eine Klassifikation der Pflanzen nach ihren Früchten und Samen gibt (↑Systematik; Taxonomie).[12] A. Zaluziansky betont wenig später die Stellung der Botanik als eigenständige Wissenschaft, die unabhängig von der Medizin steht.[13] Fortschritte in der Klassifikation werden im 17. Jahrhundert mit C. Bauhin erreicht, der für viele Pflanzen zwischen Gattungs- und Artnamen unterscheidet.[14] Für die Morphologie der höheren Pflanzen entwickelt J. Jungius eine präzise Terminologie; er festigt außerdem die Grundlagen der systematischen Klassifikation, indem er streng zwischen essenziellen Merkmalen (besonders der »figura«) und akzidentellen Merkmalen (z.B. Farbe, Geruch, Wuchsform, Standort) unterscheidet.[15] N. Grew und M. Malpighi liefern in den 1670er Jahren detaillierte Beschreibungen ihrer Anatomie.[16] Eine Enzyklopädie über alle bis dahin bekannten 18.000 europäischen Pflanzenarten gibt J. Ray am Ende des Jahrhunderts heraus.[17] Parallel zu dieser Enzyklopädie liefert J.P. de Tournefort viele neue Gattungsbeschreibungen.[18] Die Sexualität der höheren Pflanzen wird von R.J. Camerarius in vielen Experimenten nachgewiesen, deren Ergebnisse er 1694 veröffentlicht.[19]

Das fehlende Empfindungsvermögen der Pflanzen

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

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

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

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

Pflanzenphysiologie

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

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

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

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

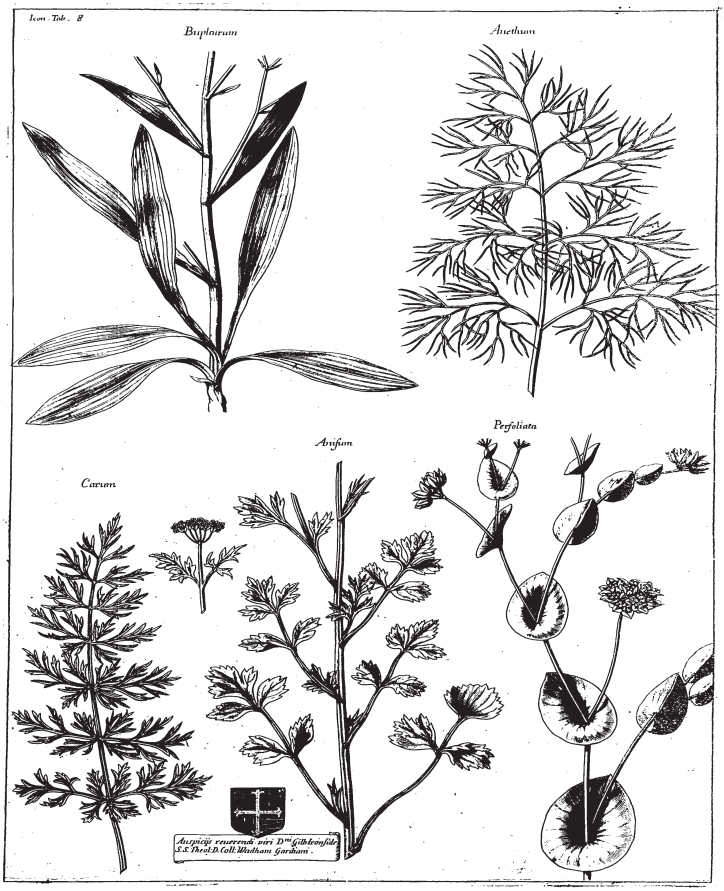


Abb. 366. Doldenblütler in einer Darstellung aus dem 17. Jahrhundert (aus Morison, R. (1672). Plantarum umbelliferarum distributio nova: Tab. 8).

Chemie des Stoffwechsels der Pflanzen liefern seit Mitte des 19. Jahrhunderts Einblicke in ihren Nährstoffhaushalt, insbesondere in die Tatsache, dass sie neben der Photosynthese eine Atmung vollziehen wie die Tiere (↑Ernährung)[35], dass sie den Stickstoff nicht aus der Luft, sondern aus dem Boden gewinnen (↑Kreislauf)[36] und dass der aus der Luft gewonnene Kohlenstoff in den Chloroplasten zunächst in Form von Stärke fixiert wird[37]. In der Entwicklung der klassischen ↑Genetik nehmen Züchtungsversuche mit Pflanzen eine zentrale Rolle ein[38]; auch die zytologischen Verhältnisse bei der Befruchtung und Zellteilung werden wesentlich durch Untersuchungen an Pflanzen aufgedeckt[39]. Die seit Beginn des 19. Jahrhunderts sich entfaltende Pflanzengeografie[40] entwickelt sich am Ende des Jahrhunderts zu einer allgemeinen Pflanzenökologie (↑Biogeografie).[41] Nach der Formulierung der Evolutionstheorie durch Darwin wird eine stammesgeschichtliche Interpretation der Entfaltung der Pflanzenformen auf der Erde versucht (↑Phylogenese).[42]

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

Definition des Begriffs

Seit dem 17. Jahrhundert werden Versuche einer allgemeinen »Definition« von Pflanzen unternommen. An exponierter Stelle steht dabei v.a. das Kriterium der *Ortsgebundenheit* der Pflanzen und die damit einhergehende Versorgung mit Nahrungsstoffen aus dem Substrat, dem sie aufsitzen.[43] Bereits Linné wendet aber gegen diese Definitionen ein, dass es auch Tiere gebe, die über keine Ortsbewegung verfügen (z.B. die Entenmuscheln) und dass andererseits manche Algen freischwimmend und offenbar zur Ortsbewegung fähig seien.[44] Linné bestimmt die Pflanzen daher über ihre besonderen Vermögen des »Wachstums« und des »Lebens«, die ihre Stellung als mittleres Reich der Natur zwischen den Steinen und den Tieren begründet. Formelhaft heißt es bei Linné 1751: »Lapides […] crescunt. Vegetabilia […] crescunt et vivunt […]. Animalia […] crescunt, vivunt, & sentiunt«.[45] Als Kriterium der Lebendigkeit der Pflanzen gilt Linné das selbsttätige Forttreiben von Säften (»vitam per propulsionem spontaneam humorum definimus«).[46] Auch kommen nach Linné die Pflanzen und Tiere im Gegensatz zu den Steinen darin überein, organisierte Körper zu sein (»Lapides organica non esse corpora, uti Plantae & Animalia«[47]) (↑Organisation; Organismus).

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

gen ernähren sich die Thiere nur aus dem Reiche der Organisation«, wie J.G. Fichte 1797 bemerkt.[48] Ähnlich heißt es bei J. Moleschott 1852: »Darin liegt der Kern des Pflanzenlebens, daß es Luft und Erde organisiert«.[49] Fichte sieht daneben auch einen Zusammenhang zwischen der Heterotrophie der Tiere und ihrer Fähigkeit zur aktiven Lokomotion. Erstaunlich spät wird der fundamentale Unterschied in der Ernährung von Pflanzen und Tieren terminologisch fixiert: Erst 1892 führt A.B. Frank im ersten Band seines ›Lehrbuchs der Botanik‹ die seitherverwendeten Ausdrücke *autotroph* und *heterotroph* ein (↑Ernährung). Trotz ihrer Ernährung von anorganischen Stoffen besteht auch unter Pflanzen eine ausgeprägte ↑Konkurrenz um Licht, Wasser und Nährstoffe. De Candolle spricht 1820 von einem *permanenten Kampf* (»lutte perpétuelle«) unter den Pflanzen: »Toutes les plantes d'un pays, toutes celles d'un lieu donné, sont dans un état de guerre les unes relativement aux autres«.[50] Auch das pflanzliche Leben entfaltet sich nach de Candolle stets auf Kosten anderen Lebens – eine Auffassung, die C. Darwin rezipiert und die für die Formulierung seiner Evolutionstheorie von Bedeutung wird.

Zwei weitere Charakteristika von Pflanzen betreffen ihre allgemeine Morphologie: Die *offene Organisationsform*, d.h. eine Form des Wachstums, das sich den jeweiligen Umweltbedingungen anpassen kann und auf der Zusammensetzung des Pflanzenkörpers aus weitgehend selbständigen Untereinheiten beruht (s.u.), sowie die Entfaltung der stoffwechselaktiven Oberflächen nicht ins Körperinnere wie bei den Tieren, sondern nach außen. Gesehen wird diese Differenz seit langem. Im 18. Jahrhundert wird sie von H. Boerhaave[51] und später von C. de Bonnet betont: »L'Animal est donc un Corps organisé qui se nourrit par des racines placées au-dedans de lui. La Plante est un Corps organisé, qui tire sa nourriture par des racines placées à son extérieur«[52]. Besonders klar herausgestellt wird die Entfaltung des Körpers nach außen in einem der grundlegenden Werke der Botanik aus dem frühen 19. Jahrhundert, der ›Théorie élémentaire de la botanique‹ (1813/19) von A.-P. de Candolle (»[D]ans les animaux le siège essentiel de la nutrition est placé à l'intérieur [...] au contraire, les vaisseaux des plantes étant dirigés en dehors, il y aura sans cesse possibilité ou de les voir s'allonger, ou d'en voir de nouveaux se développer à leur côté extérieur«).[53] Im Zusammenhang damit steht das Fehlen eines inneren Verdauungstrakts (»canal intestinal«), das H.M.D. de Blainville 1822 als eines der kennzeichnenden Merkmale der Pflanzen im Vergleich zu den Tieren hervorhebt.[54]

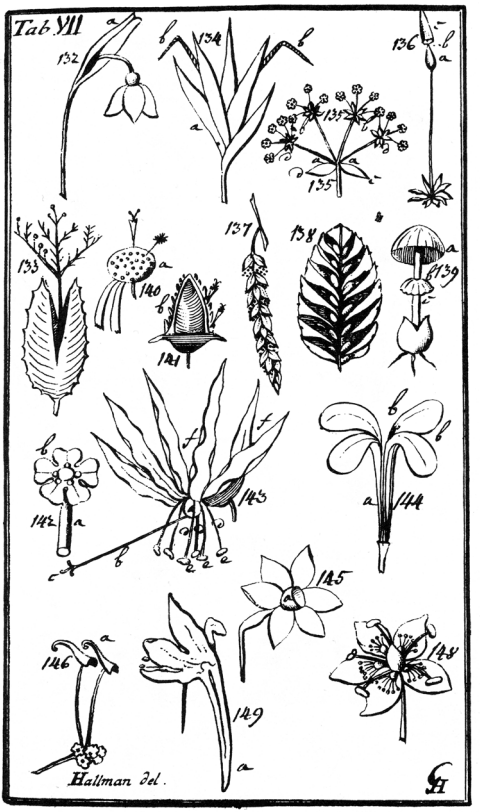


Abb. 367. Blüten von Pflanzen und ihre Teile (aus Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: Tab. VII).

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

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

Das schlafende Tier

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

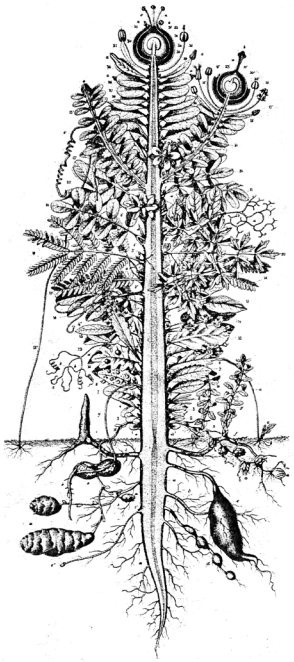


Abb. 368. Schematische Darstellung einer Pflanze durch P.J.F. Turpin (»végétal type, idéal, appendiculé«). Die Abbildung geht auf Entwürfe aus dem Jahr 1806 zurück, einer Zeit, zu der Turpin Goethes Schriften noch nicht kannte. 1837 veröffentlicht Turpin die Darstellung als Illustration einer Übersetzung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

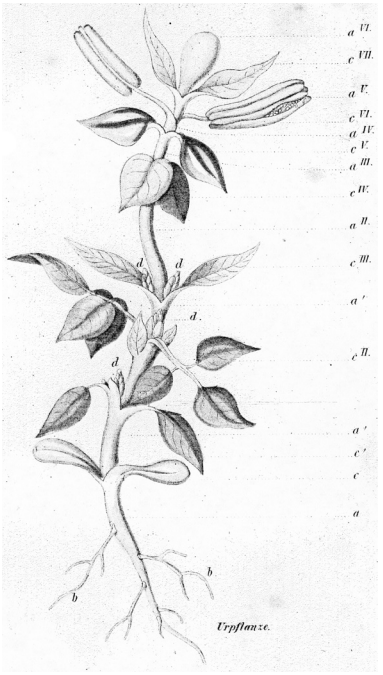


Abb. 369. Die »Urpflanze« in der Darstellung des Botanikers M.J. Schleiden. Das Bild soll »eine Abstraction von einer sehr einfachen und bekannten Pflanze, der Anagallis phoenicea« darstellen. Die Pflanze besteht aus (1) einem »durchgehenden Hauptkörper«, »Axe oder Stengelorgan« genannt, (a bis $a^{VI.}$),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

male«), einen der Aktivität und einen der Ruhe und des Schlafs (↑Physiologie). Für den ersteren sind aktive Bewegung, Wahrnehmung und Empfindung kennzeichnend, für den zweiten das Fehlen dieser Aktivitäten. Weil eine Pflanze nicht über Selbstbewegung und Empfindung verfügt, vergleicht sie Buffon mit einem schlafenden Tier (»un végétal n'est dans ce sens qu'un animal qui dort«).[56] Dieser Vergleich wird von vielen Autoren gezogen, Mitte des 20. Jahrhunderts auch von H. Jonas: Weil die Pflanzen ihre Nahrung direkt aus ihrer Umgebung beziehen können, müssten sie diese nicht aktiv aufsuchen wie die Tiere. Die Tiere haben nach Jonas ein vermitteltes Verhältnis zu ihrer Umwelt (↑Bedürfnis), insofern sie sich einer Welt gegenüberstellen müssen, von der sie »kein stabil eingefügter Teil« seien, weil sie sich ihre Ressourcen erobern müssten: »Diese prekäre und ausgesetzte Art zu sein verpflichtet zu Wachheit und Bemühen, während pflanzliches Leben schlummern kann«.[57]

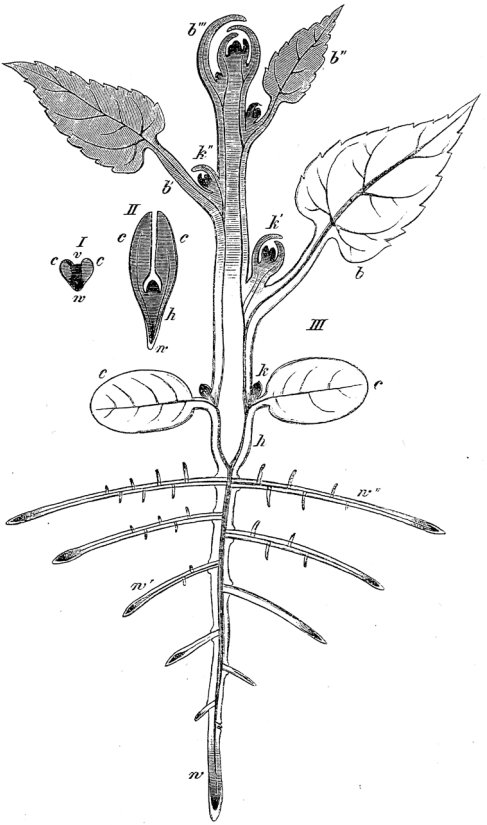


Abb. 370. »Schema einer dicotylen Pflanze«: I und II embryonale Zustände, III nach der Keimung; cc Kotyledonen (Keimblätter), w, w' Wurzeln; h hypokotyles Glied des Sprosses; b-b^{m} Blätter, k-k^{n} Knospen. Die Vegetationspunkte sind schwarz, die in Streckung begriffenen Teile grau gehalten. Auffallend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

Verbunden damit ist von der »Unschuld« der Pflanzen die Rede: Ohne Empfindung und Bewusstsein sei ihr auch jede Form von Lust fremd, so H. Conrad-Martius 1934.[58]

Die Lebendigkeit von Pflanzen

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

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

derung mehr; er nennt sie aber weiterhin Lebewesen (»ζῶον«), weil auch er ihnen die Vermögen der Wahrnehmung und des Begehrens zuschreibt (↑Bedürfnis).[60] Galen schließt sich später dieser Auffassung Platons an und gesteht ebenfalls den Pflanzen sinnliche Wahrnehmung und Leben zu, denn auch sie könnten unterscheiden zwischen dem für sie Nützlichen und Schädlichen und verfügten über autonome Bewegungen.[61] Aristoteles stellt dagegen die Pflanzen (»φυτόν«) den Tieren als den Lebewesen (»ζῶον«) gegenüber.[62] Pflanzen verfügen nach Aristoteles zwar über die niederen Seelenvermögen der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung, jedoch nicht über die Fähigkeiten der Wahrnehmung und Empfindung, die in seiner Sicht das eigentliche Wesen des Lebens ausmachen.[63] Auf das Wahrnehmungsvermögen können die Pflanzen nach Aristoteles verzichten, weil sie ihre Nahrung quasi von selbst aus dem Boden erhalten würden (↑Wahrnehmung). Aristoteles spricht den Pflanzen daher ausdrücklich den Status eines Lebewesens ab[64], auch wenn er von ihnen behauptet, sie würden leben (↑Tier): »Pflanzen leben, ohne an Ortsbewegung und Wahrnehmung teilzuhaben«.[65] Insgesamt verfügt Aristoteles über ein relatives Lebenskonzept, wenn er die Anerken-

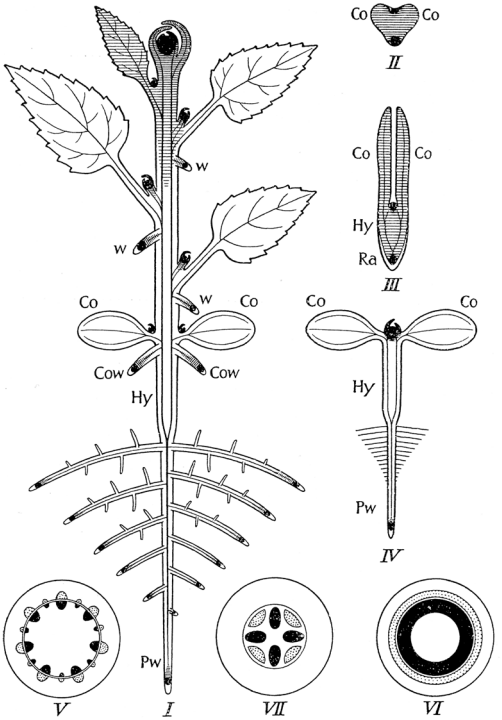


Abb. 372. »Bauplan der Samenpflanzen« als Schema für das »Urbild der Samenpflanzen«. II, III Embroy jung (II) und entwickelt (III). IV Keimpflanze. V-VI Achsenquerschnitte. VII Wurzelquerschnitt. Co Kotyledonen (Keimblätter); Hy Hypokotyl; Ra Radikula; Pw die aus dieser bei der Keimung hervorgehende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

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

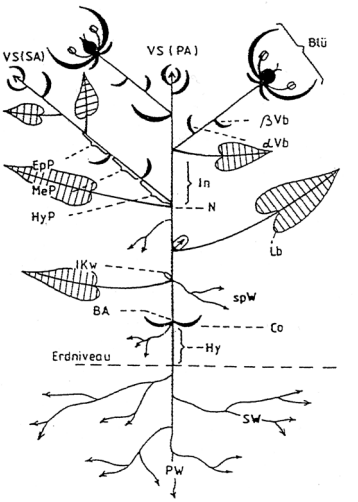


Abb. 373. »Organisationstypus« einer angiospermen Pflanze. Beschriftung: VS Vegtationsspitze, PA Primärachse, SA Sekundärachse, Blü Blüte, Vb Vorblatt, N Nodus, In Internodus, Lb Lamina des Blattes, HyP Hypopodium, Mep Mesopodium, EpP Epipodium, IKw Knospe, BA Basis, spW sproßbürtige Wurzeln, Co Kotyledonen,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

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

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

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

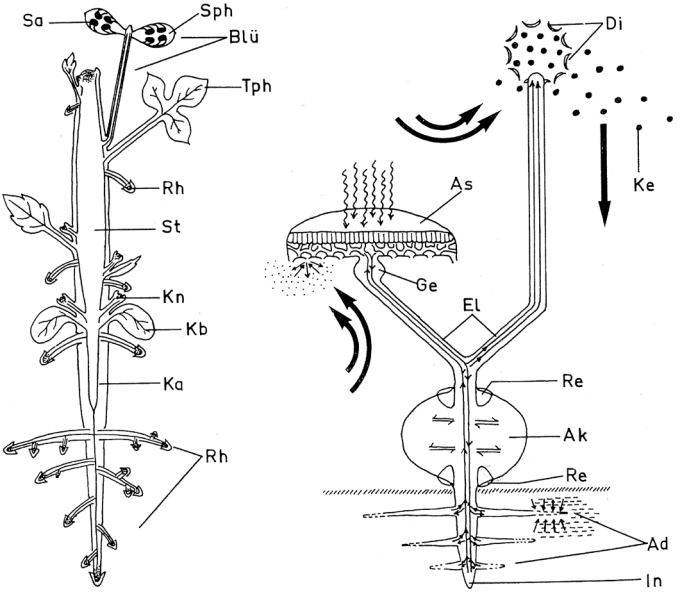


Abb. 374. Homolog- und Analogmodell einer spermatophyten und einer terrestren Pflanze. Links »Homolog-Modell« oder »Phylogenetisches Modell« nach dem »Kriterium der identischen Organisation«, d.h. dem vererbten Bauplan. Rechts: »Analog-Modell« oder »Oekologisches Modell« nach dem »Kriterium der identischen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

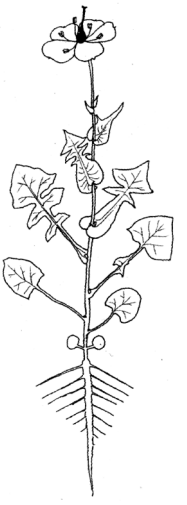


Abb. 375. »Die Gestalt der höheren Blütenpflanze, Zeichnung zur Veranschaulichung der Entsprechung der Gestaltungstendenz in der ganzen Pflanze und im einzelnen Blatt«. Dargestellt ist nicht ein Organisationstypus, sondern ein »Gestalttypus«, weil die Abbildung »die regelhafte Veränderung der Blattformen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

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

Die Auffassung des Aristoteles' zu den Pflanzen wird von den arabischen Gelehrten des Mittelalters weitgehend übernommen. Avicenna knüpft die Frage, ob Pflanzen Lebewesen sind, an die Definition des Lebensbegriffs: Zeigt sich das Leben allein in der Fähigkeit zur Nahrungsaufnahme, dann komme ihnen Leben zu; wird das Leben aber an die Wahrnehmung und freie Ortsbewegung geknüpft, dann seien sie unbelebt.[72]

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

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

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

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

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

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

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

Offene Form

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

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

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

Die Anschauung von der größeren Selbständigkeit der Teile in der Pflanze gegenüber dem Tier geht auf die Beobachtung zurück, dass bei vielen Pflanzen der ganze Organismus aus einem einzelnen Teil, z.B. einem Blatt, sich wieder regenerieren kann. Pflanzen (aber auch einige Tiere) können daher zerteilt werden, und die Teile bilden wieder einen vollständigen Organismus. Diese Organismen besitzen also nicht die In-dividualität, die den (meisten) Tieren eigen ist. Auf diesen Beobachtungen aufbauend, bemerkt A. von Humboldt 1797, dass das Verhältnis der Teile zueinander in einem solchen Lebewesen nicht das einer funktionalen Wechselbedingung ist (↑Wechselseitigkeit), sondern lediglich das einer physischen Gestalteinheit: »da giebt es mechanisch verbundene (d.h. zusammenhängende) Organe, welche sich nicht unbedingt wechselseitig wie Mittel und Zweck verhalten«[91], und diese Organismen seien daher eher ein »Aggregat von Individuen« als selbst ein Individuum[92]. Ebenso betrachtet E. Darwin einige Jahre später ausdrücklich jede Knospe eines Baums als ein im Prinzip selbständiges Individuum (»every bud of a tree is an individual vegetable being; and […] a tree therefore is a family or swarm of individual plants«).[93]

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

Im Anschluss an diese botanischen Darstellungen findet sich bei G.W.F. Hegel der Hinweis, dass bei Pflanzen, anders als bei Tieren, alle Lebensfunktionen von den Teilen wahrgenommen werden könnten. Der Prozess der Gliederung und Erhaltung des »vegetabilischen Subjekts« ist für Hegel »ein Außersichkommen und Zerfallen in mehrere Individuen […], für welche das eine ganze Individuum mehr nur der Boden als subjektive Einheit von Gliedern ist; der Teil – die Knospe, Zweig usf. – ist auch die ganze Pflanze. Ferner ist deswegen die Differenz der organischen Teile nur eine oberflächliche Metamorphose, und der eine kann ganz leicht in die Funktion des anderen übergehen«.[95] Zur Pflanze bemerkt Hegel daher, bei ihr sei »das Partikulare ganz unmittelbar identisch mit ihrer Lebendigkeit überhaupt. [...] Bei der Pflanze also sind die Glieder nur Besondere gegeneinander, nicht zum Ganzen; die Glieder sind selbst wieder Ganze«.[96] An anderer Stelle heißt es bei Hegel: »jeder Zweig ist eine neue Pflanze und nicht etwa wie im tierischen Organismus nur ein vereinzeltes Glied«.[97]

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

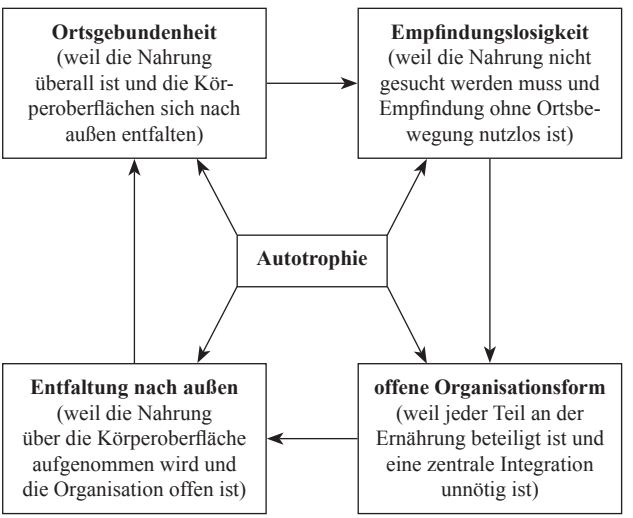


Abb. 376. Ein Bündel charakteristischer Merkmale von Pflanzen und deren Abhängigkeitsbeziehungen untereinander, die eine gegenseitige Stabilisierung der Merkmale bedingen.

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

In vielen Variationen wird im 19. Jahrhundert das besondere Verhältnis der Teile zum Ganzen des Organismus in einer Pflanze, das in dessen geringerer Integration besteht, beschrieben. Bei M.J. Schleiden heißt es 1849: »Die Pflanze will mit ihrer Formbildung dem Spiel der Mannigfaltigkeit dienen, sie ist äusserlich, ihre Individualität daher weder beabsichtigt noch geschützt. Das Thier bildet sich nach Zweckgesetzen, differenziert sich möglichst im Innern und strebt nach abgeschlossener Individualität gegen die Aussenwelt. Daher sind die Veränderungen und Umbildungen der Elementarorgane beim Thier unendlich grösser als bei den Pflanzen und die Individualität derselben fast null, während bei der Pflanze die Elementarorgane gerade am schärfsten individualisiert sind und die kaum festzuhaltende Individualität der Pflanze fast ganz in die Individualitäten der einzelnen Zellen zerfällt«.[104] Auf der untersten Ebene der Organisation, der Zellen, konstatiert Schleiden also eine größere »Selbständigkeit« bei den Pflanzen als bei den Tieren: Bei diesen sei die Zelle »ganz in der Individualität des Ganzen untergegangen und aufgelöst, jeder Theil gilt daher nur im Zusammenhange mit dem andern etwas und lebt nur um dem Ganzen zu dienen«; bei den Pflanzen sei aber im Gegenteil »die Individualität des Ganzen zurückgesetzt gegen die des Elementarorgans und die ganze Pflanze scheint nur für und durch das Elementarorgan zu leben«.[105] Pflanzen erreichen demnach also nicht die extreme Differenzierung zwischen den Organen, wie sie bei Tieren auftritt. Schleiden macht darauf aufmerksam, dass sich die Differenzierung der pflanzlichen Organe v.a. in zeitlicher Abfolge entfaltet: Die verschieden gestalteten Teile wie Blätter, Blüten und Früchte stehen bei vielen Pflanzen nicht gleichzeitig im Raum ihres Körpers nebeneinander wie bei den Tieren, sondern entwickeln sich nacheinander. Die Pflanze befinde sich daher in »beständiger Metamorphose der Gestalt«.[106] Es könnte ein Zusammenhang dieser ausgeprägten Zeitgestalt der Pflanzen mit ihrer Ortsgebundenheit und der daraus folgenden Abhängigkeit von den lokalen Bedingungen hergestellt werden; Schleiden tut dies allerdings nicht. Aus der besonderen Stellung der Zellen bei den Pflanzen leitet Schleiden auch die Berechtigung ab, die Lehre von den Pflanzenzellen zu einer eigenen botanischen Grunddisziplin zu machen. In seinem Lehrbuch steht diese gleichberechtigt neben der Morphologie und Organologie der Pflanzen.

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

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

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

Vegetation

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

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

vegetativ

Eine verschlungene Begriffsgeschichte verbirgt sich hinter dem Adjektiv ›vegetativ‹. In klassischen lateinischen Texten erscheint ›vegetativa‹ selten und wird im Sinne eines Akts der Stärkung oder Belebung verwendet.[113] Zur Bezeichnung des unteren Teils der Seele in der Zergliederung der Seele nach Aristoteles etabliert sich im Mittelalter der Ausdruck *vegetative Seele* (Beda Venerabilis?: »anima vegetativa«[114]; Albertus Magnus: »Una est anima in homine, cuius potentiae sunt vegetabilis, sensibilis, rationalis in una substantia fundatae«[115]; Thomas von Aquin: »anima vegetativa«[116]). Noch bis ins 19. Jahrhundert findet dieser Ausdruck in biologischen Argumentationen Verwendung.[117] Zu den vegetativen Vermögen der Seele gehören nach klassischer Auffassung die Funktionen der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung, also die Vermögen, die neben den Tieren auch den Pflanzen zukommen.

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

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

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

das individuelle Wachstum bezogen sind.[138] H. Karsten zählt 1847 bei Palmen »Stamm«, »Wurzel« und »Blatt« zu den »Vegetationsorganen«; diese seien die »dem Einzelwesen eigenthümlichen, dasselbe zusammensetzenden Theile«. Er unterscheidet diese (wenn auch nicht sehr deutlich) von anderen, die er als die »zur Erhaltung und Fortpflanzung der Art bestimmte Organe« bezeichnet, nämlich die »Knospen«.[139] Parallel zu ›Vegetationsorgan‹ etabliert sich die Rede von »vegetativen Zellen«, die sich u.a. 1873 bei J. Sachs findet[140]; vegetative Zellen sind nach Sachs Zellen, die normalerweise nicht auf die Funktion der Fortpflanzung spezialisiert sind – eine Fortpflanzung durch vegetative Zellen ist aber definitorisch nicht ausgeschlossen.

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

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

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

Botanik

›Botanik‹ ist ursprünglich die Bezeichnung für die Lehre der Heilkräuter. Der Wortstamm geht auf griech. ›βοτάνη‹ »Weide, Gras, Pflanze« zurück. Theophrast verwendet das Verb ›βοτανίζειν‹ für die Tätigkeit des Jätens.[147] Latinisiert wird das Wort bei Plinius in der Form ›botanismos‹ als Bezeichnung für die Tätigkeit des Gärtners[148] und bei mittelalterlichen Autoren, so bei Isidor von Sevilla, der ein »botanicum herbarium« kennt.[149] Neuzeitlich erscheint das Wort zuerst in der Form ›Botanologicon‹ (1534) als Buchtitel eines Werkes zur Medizin des Dioskurides von Euricius Cordus.[150] Wenig später kommt ein ›Botanicon‹ (1540) von T. Dorsten in Frankfurt heraus[151] – eine Überarbeitung von E. Rösslins ›Kreutterbuch von allem Erdtgewächs‹ (1533); in einer Liste gedruckter Werke aus dem Jahr 1555 erscheint es unter dem Titel ›Botanica‹ (Constantin 1555: »Dorstenii Botanica.i.de herbis«[152]). C. Bauhin verwendet spätestens seit 1590 den Ausdruck ›Botanica‹; er stellt ihn nicht selten parallel zu ›Anatomica‹ (1590: vel Anatomica, vel Botanica«[153]; 1604: »Anatomica ac Botanica & publice & privatim docemus«[154]). Seit 1620 erscheint der Ausdruck im Titel von Bauhins taxonomischen Schriften zur Einteilung der Pflanzen.[155] L. Cotgrave führt ›botanique‹ als eigenes Lemma in seinem französisch-englischen Wörterbuch von 1611 und übersetzt es mit »Hearball; of, or belonging to hearbes, or, to skill in hearbs«.[156] In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts führen viele

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

Bereits im 16. Jahrhundert erscheint auch die Bezeichnung ***Phytologie*** (Tidicaeus 1582)[160], die auch heute noch manchmal vorgezogen wird, weil sie parallel zu ›Zoologie‹ gebildet ist[161]. C.G. Selle schreibt 1787: »Derjenige Theil der Physik, welcher sich mit den Kräften und Wirkungen der Pflanzen beschäftigt, ist bald *Physiologia plantatrum*, bald Phytologie genannt worden. Der letztere Name ist der schickliste. Die Phytologie unterscheidet sich von der Botanik darinn, daß diese nicht die Kräfte und Wirkungen, sondern blos die Struktur der Pflanzen zum Gegenstande hat«.[162]

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

Phykologie

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

Das Wort ›Alge‹ (engl. ›algae‹[167]) ist abgeleitet von lat. ›alga‹ »Seegras, Tang«.[168] Es kann sich im Lateinischen also allgemein auf im Wasser lebende Pflanzen beziehen. In den Kräuterbüchern der Renaissance werden die Algen meist ignoriert. Seit Ende des 16. Jahrhunderts (beginnend mit dem Werk von Zaluziansky à Zaluzian[169]) werden die Algen meist zusammen mit den Farnen, Moosen, Flechten und Pilzen am Ende der Darstellung der Pflanzen abgehandelt.[170] Im System Linnés bilden die Algen eine Gruppe der »Kryptogamen«.

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

Zoophyt

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

Wortgeschichte

Der Ausdruck erscheint bereits vereinzelt in der Antike. Um das Jahr 50 nach Christus verwendet ihn Philon von Alexandrien, allerdings nicht zur Bezeichnung einer taxonomischen Gruppe, sondern im Sinne der Belebung (insbesondere der Fruchtbildung) von Pflanzen (»ζωοφυτέω«).[173] Als ursprüngliche Quelle kommt auch Theophrast in Frage. In einem übertragenen Sinn erscheint der Ausdruck auch bei Plutarch am Ende des ersten nachchristlichen Jahrhunderts.[174] In dem später geläufigen biologischen Sinn verwendet Sextus Empiricus das Wort im zweiten bis dritten Jahrhundert nach Christus (bei ihm »ζωύφια«).[175] Anfang des fünften Jahrhundert erscheint es bei Nemesios von Emesa[176], Anfang des siebten bei Isidor von Sevilla, bevor es sich in der Renaissance in den Schriften von Nikolaus von Kues (1444), C. Gesner (1551), P. Belon (1553), G. Rondelet (1555) und U. Aldrovandi (1606) findet.[177]

Der lateinische Ausdruck *plantanimalia* wird meist auf die 1476 posthum erschienene Interpretation der aristotelischen Schriften durch T. Gaza zurückgeführt[178] – er findet sich aber wohl nicht in diesem Werk[179], sondern erscheint offenbar erst im 16. Jahrhunderts (zuerst wohl in den 1520er Jahren bei G.

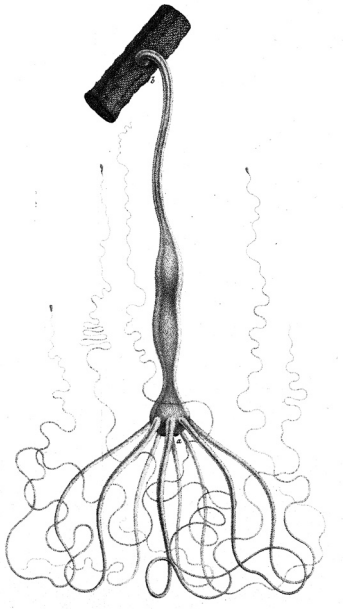


Abb. 377. Ein Süßwasserpolyp (aus Trembley, A. (1744). Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en terme de cornes: Pl. 5, Fig. 1).

Budaeus[180]; dann 1552 bei Wotton, 1553 bei Belon, 1555 bei Rondelet und 1558 bei Gesner[181]). In dem lateinischen Wort, das einen Austausch in der Reihenfolge der beiden Wortbestandteile gegenüber der antiken Überlieferung enthält, drückt sich eine neue Einordnung der Zoophyten aus: Sie werden nicht mehr als Tierpflanzen, sondern als Pflanzentiere, d.h. als Tiere angesehen, eine nach moderner (phylogenetischer) Taxonomie richtige Zuordnung.

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

Taxonomische Einordnung

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

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

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

Tierpflanzen und Pflanzentiere

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

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

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

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

Kuriosität und taxonomische Restegruppe

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

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

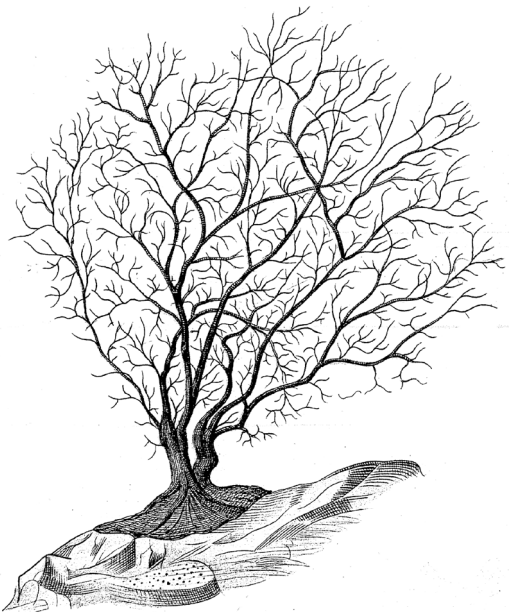


Abb. 378. Sponginskelett eines Schwammes der Art Dendrilla rosea, *var.* typica *(aus Lendenfeld, R. von (1889). A Monograph of the Horny Sponges: Pl. 45, Fig. 11; vgl. ders. (1883). Über Coelenteraten der Südsee, II. Mittheilung. Neue Aplysinidae. Z. wiss. Zool. 38(2), 234-313: Taf. X, Fig. 3).*

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

Nachweise

1 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 337 (§337).
2 Aristoteles, De part. anim. 656a1ff.
3 Theophrast, Historia plantarum; ders., De causis plantarum.
4 Theophrast, Histora plantarum 1.3.1; vgl. Wöhrle, G. (1985). Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften: 112ff.
5 Theophrast, Historia plantarum 1.1.9.
6 a.a.O.: 1.1.2.
7 Theophrast, De causis plantarum 2.19.5.
8 a.a.O.: 2.9.5-15.
9 Vgl. Riddle, J.M. (1985). Dioscorides on Pharmacy and Medicine.
10 Vgl. Stannard, J. (1980). The botany of St. Albert the Great. In: Meyer, G. & Zimmermann, A. (Hg.). Albertus Magnus Doctor Universalis 1280/1980, 345-372.
11 Vgl. Brunfels, O. (1530-36). Herbarum vivae eicones (dt. 1532-37); Bock, J. (1539). Neu Kreutterbuch; Fuchs, L. (1542). De historia stirpium (dt. 1543).
12 Cesalpino, A. (1583). De plantis.
13 Zaluziansky à Zaluzian, A. (1592). Methodi herbariae libri tres.
14 Bauhin, G. (1623). Pinax theatri botanici.
15 Jungius, J. (1678). Isagoge phytoscopia.
16 Grew, N. (1672/82). The Anatomy of Plants; Malpighi, M. (1675-79). Anatomia plantarum, 2Bde.
17 Ray, J. (1686-1704). Historia plantarum, 3 Bde.
18 Tournefort, J.P. de (1694). Élémens de botanique, 3 Bde.
19 Camerarius, R.J. (1694). Epistula [...] de sexu plantarum.
20 Lamarck, J.B. de (1803). Histoire naturelle des végétaux, 15 Bde.: I, 214.
21 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1975): 148 (II, 9); vgl. auch Singer, P. (1982). Animal Liberation (dt. Befreiung der Tiere, München 1982): 263.
22 Lamarck, J.B. de (1815-22). Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 7 Bde.: I, 23.
23 Schopenhauer, A. (1836/54). Über den Willen in der Natur (Sämmtliche Werke, Bd. 3, Stuttgart & Frankfurt/M. 1962, 299-479): 391f.
24 Tupper, J.P. (1811). An Essay on the Probability of Sensation in Vegetables: 118.
25 Aristoteles, Politica 1256b.
26 Linné, C. von (1760). Politia naturae (dt. in Anker, J. & Dahl, S. (1938). Werdegang der Biologie, 274-279): 279.
27 Schultze, F. (1897). Vergleichende Seelenkunde, Bd. 1, 2. Abt.: 178.
28 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica; ders. (1753). Species plantarum, 2 Bde.
29 Hales, S. (1727). Vegetable Staticks.
30 Ingenhousz, J. (1779). Experiments upon Vegetables Discovering their Great Power of Purifying the Common Air in the Sunshine and of Injuring it in the Shade and at Night; Senebier, J. (1783). Rechererches sur l'influence de la lumière solaire pour metamorphoser l'air fixe en air pure par la végétation.
31 Saussure, T. de (1804). Recherches chimiques sur la végétation.
32 Moldenhawer, J.J.P. (1812). Beiträge zur Anatomie der Pflanzen; Schleiden, M. (1842-43). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 2 Bde.
33 Knight, T.A. (1806). On the direction of the radicule and germen during the vegetation of the seeds. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 96, 99-108.
34 Hofmeister, F.W.B. (1851). Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farnn, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen.
35 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.
36 Boussingault, J.B. (1838). Recherches chimiques sur la végétation, entreprises dans le but d'examiner si les plantes prennent de l'azote à l'atmosphère. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 6, 102-112.
37 Sachs, J. (1865). Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen.
38 Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden (Leipzig 1901); De Vries, H. (1901-03). Die Mutationstheorie, 2 Bde.
39 Strasburger, E. (1875). Zellbildung und Zelltheilung.
40 Humboldt, A. von (1805). Essai sur la géographie des plantes; Candolle, A. de (1820). Essai élémentaire de géographie botanique.
41 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896); Schimper, A.F.W. (1898). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage.
42 Engler, A. (1879-82). Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, 2 Bde.
43 Jungius (1678): cap. I: 3; Boerhaave, H. (1727/31). Historia plantarum: Prooem. 3.
44 Linné, C. [Föreläsn. öf] Fundamenta botanica. Uppsala Universitets Bibliothek, handskriftsavdelningen: D75: d: 4; nach Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 116.
45 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: Aph. 3.
46 Linné, C. von (1746). Sponsalia plantarum (in: Amoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae, Bd. 1, Leiden 1749, 61-109): 64 (§II); vgl. Müller-Wille (1999): 120.
47 Linné, C. von (1749/87). Oeconomia naturae (in: Ammoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae, Bd. 2, 3. Aufl., 2-58): 9f.; nach Müller-Wille (1999): 130.
48 Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): II, 24.
49 Moleschott, J. (1852). Der Kreislauf des Lebens. Physiologische Antworten auf Liebig's Chemische Briefe: 100.

50 De Candolle, A.P. (1820). Géographie botanique. In: Cuvier, F. (ed.). Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 18, 359-422: 384.
51 Boerhaave (1727/31).
52 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bde. 7-9, Neuchâtel 1781): II, 485 (X, 32).
53 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 15.
54 Blainville, H.M.D. de (1822). De l'organisation des animaux ou principes d'anatomie comparée, Bd. 1: xl.
55 Aristoteles, De gen. anim. 778b20-779a4; Ethica Nicomachea 1176a34f.; Ethica Eudemica 1216a3-5; Klages, L. (1929-36). Der Geist als Widersacher der Seele (Bonn 1981): 1081.
56 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (in: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4, Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-337): 318.
57 Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. Bewegung und Gefühl. Über die Tierseele, in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 192.
58 Conrad-Martius, H. (1934). Die »Seele« der Pflanze: 83.
59 Empedokles FVS 31 A 70; 31 B 117; vgl. Anaxagoras (Diels/Kranz) 59 A 117.
60 Platon, Timaios 77b.
61 Galen, De substantia (Opera omnia, 20 Bde., ed. C.G. Kühn, Leipzig 1821-33): IV, 765f.
62 Aristoteles, De an. 416a4; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 114; Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 42.
63 Aristoteles, De an. 414af.; vgl. 410b22; 413a32-b2; De part. anim. 653b22f.
64 Aristoteles, De part. anim. 681a12-15; vgl. Kullmann, W. (2010). Übergänge zwischen Unbeseeltheit und Leben bei Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 115-135: 119.
65 Aristoteles, De an. 410b; vgl. 413a20-b4; De gen. anim. 731b4f.
66 Aristoteles, Hist. anim. 588b; vgl. De part. anim. 655b; De an. 413b
67 Theophrast, De causis plantarum 1.12.5; vgl. Regenbogen, O. (1940). Theophrastos von Eresos. Paulys Realencyclopädie der classischen Altertumswissenschaft, Suppl.-Bd. 7, 1354-1562: 1456; Wöhrle, G. (2010). „Dieselbe Seele der Art, wenn auch nicht der Zahl nach" (Arist. *de An*. I 5.411b19ff.). Aristoteles und Theophrast über pflanzliches Leben. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 161-170: 165.
68 Genesis 1, 11-25.
69 Stoicorum Veterum Fragmenta II, 530ff.; 458ff.; vgl. Stein, L. (1886). Die Psychologie der Stoa: 91.
70 Augustinus, De genesi ad litteram liber imperfectus (Migne, Patrologia Latina, Bd. 34, 219-246): 229 (V, 24); vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 101; 119.
71 Philon von Alexandrien, De plantatione 155 (§ 13); vgl. Ingensiep (2001): 110.
72 Vgl. Nabielek (1998): 119.
73 Jungius, J. (1662). Doxoscopiae physicae minores: Part. 2, Sect. 3, Fragm. 5 (De vita plant.): I; vgl. Hoppe, B. (1976). Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit: 76.
74 Vgl. Karafyllis, N.C. (2010). Das Geschlecht der Pflanzen in Antike und Früher Neuzeit: Plurale Transformationen antiker Wissensordnungen in den pflanzenanatomischen Werken von Marcello Malpighi (Bologna) und Nehemiah Grew (London). In: Toepfer, G. & Böhme, H. (Hg.). Transformationen antiker Wissenschaften, 269-311: 290.
75 Crusius, C.A. (1745/66). Entwurf der nothwendigen Vernunft-Wahrheiten, wiefern sie den zufälligen entgegengesetzet werden: 946 (§458).
76 Linné, C. von (1746). Sponsalia plantarum (in: Amoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae, Bd. 1, Leiden 1749, 61-109): 64.
77 Kant, I., Opus postumum (AA, Bd. XXI): 541; vgl. 568.
78 Kant, I. Opus postumum (AA): XXI: 196; XXII: 510; vgl. Ingensiep, H.W. (2009). Probleme in Kants Biophilosophie. Zum Verhältnis von Transzendentalphilosophie, Teleologiemetaphysik und empirischer Bioontologie bei Kant. In: Onnasch, E.-O. (Hg.). Kants Philosophie der Natur. Ihre Entwicklung im Opus postumum und ihre Wirkung, 79-114: 103.
79 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 185.
80 Akerma, K. (2000). Wann beginnt ein menschliches Leben? Conceptus 33, 133-146: 138.
81 Wright, G.H. von (1998). In the Shadow of Descartes: 100.
82 Akerma (2000): 137.
83 Akerma, K. (2007). *Wir selbst*. Der Archimedische Punkt für eine willkürfreie Definition des Wortes »Lebewesen«. www.philosophieren.de (März 2007): 9f.
84 Singer, P. (1981). The Expanding Circle. Ehics and Sociobiology: 123; vgl. Ingensiep, H.W. (2004). Organismus und Leben bei Kant. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). Kant Reader, 107-136.
85 Inagaki, K. & Hatano, G. (1996). Young children's recognition of commonalities between animals and plants. Child Developm. 67, 2823-2840.
86 Driesch, H. (1909). Philosophie des Organischen, 2 Bde.: I, 48; vgl. 2. Aufl. 1921: 40; ders. Driesch, H. (1919). Studien über Anpassung und Rhythmus. Biolog. Zentralbl. 39, 433-462: 462.
87 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 218; 220.
88 Aristoteles, De an. 424b.
89 Aristoteles, De longitudine et brevitate vitae 467a23 (VI).
90 Nicolaus Damascenus, De plantis (engl. Amsterdam 1989): 142.
91 Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte

Muskel- und Nervenfaser, 2 Bde.: II, 435.
92 a.a.O.: 436.
93 Darwin, E. (1800). Phytologia: 2.
94 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 15f.
95 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 371 (§343); vgl. Hösle, V. (1988). Hegels System. Der Idealismus der Subjektivität und das Problem der Intersubjektivität: 322; Spahn, C. (2007). Lebendiger Begriff, begriffenes Leben. Zur Grundlegung der Philosophie des Organischen bei G.W.F. Hegel: 242.
96 Hegel (1817/30): 372.
97 Hegel, G.W.F. (1820/29). Vorlesungen über die Ästhetik (Werke, Bd. 13-15, Frankfurt/M. 1970): I, 183.
98 Heusinger, C.F. (1822). System der Histologie, Erster Theil: Histographie, Erstes Heft: Einleitung oder Allgemeine Histologie: 7.
99 Schultz [-Schultzenstein], C.H. (1843). Die Anaphytose oder Verjüngung der Pflanzen: 29.
100 Carus, C.G. (1846/51). Psyche. Zur Entwicklungsgeschichte der Seele: 111.
101 Fechner, G.T. (1848). Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen: 293; vgl. 2. Aufl. 1899: 221.
102 a.a.O.: 332; 362 (2. Aufl. 1899: 249).
103 Haeckel, E. (1894-96). Systematische Phylogenie, 3 Bde.: I, 287.
104 Schleiden, M.J. (1842-43/49). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze: 64.
105 a.a.O.: 65.
106 a.a.O.: 64.
107 Buss, L.W. (1987). The Evolution of Individuality: 130f.
108 White, J. (1979). The plant as a metapopulation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10, 109-145.
109 Thomson, J. (1727). Summer. A Poem: 440 (nach OED 1989); vgl. Meyer, G.F.W. (1822). Flora des Königreichs Hannover oder Schilderung seiner Vegetation; Behlen, S. (1823). Clima, Lage und Boden in ihrer Wechselwirkung auf die Wald-Vegetation; Wildbrand, J.B. (1824). Uebersicht der Vegetation Deutschlands nach ihren natürlichen Familien.
110 Vgl. Digby, K. (1661). A Discourse Concerning the Vegetation of Plants.
111 Vgl. Thurmann, J. (1849). Essai de phytostatique, 2 Bde.: I, 22.
112 Firbas, F. (1939). Anhang. Pflanzengeographie. In: Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik, 20. Aufl., 561-585: 561.
113 Apuleius, Metamorphoses 1.2.
114 Auctor incertus (Beda?), Venerabilis Bedae Sententiae, sive axiomata philosophica ex Aristotele et aliis praestantibus collecta (Patrologia Latina, Bd. 90): 967D.
115 Albertus Magnus, Spec. nat. 23; nach Eisler, R. (1899/1904). Wörterbuch der philosophischen Begriffe, Bd. 2: 324; vgl. auch Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus (ed. H. Stadler, 2 Bde., Münster 1916-20): II, 1095; 1323.
116 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, 78; ders., De unitate intellectus: cap. 1 co.; cap. 3 co.
117 Tyndall, J. (1879). Fragments of Science, vol. II: 243 (nach OED).
118 Martin, B. (1735). The Philosophical grammar; Being a View of the Present State of Experimented Physiology, or Natural Philosophy: 255.
119 Mawe, T. & Abercrombie, J. (1778). The Universal Gardener and Botanist, or, a General Dictionary of Gardening: [Folium].
120 Chevigny, S.D.V. de & Limiers, H.P. de (1752). La science des personnes de cour d'epée et de robe, Bd. 6: 344; vgl. Maty, M. (1752). Journal britannique: 206.
121 Senebier, J. (1782). Mémoires physico-chymiques, sur l'influence de la lumière solaire pour modifier les êtres des trois règnes de la nature, & sur-tout ceux du règne végétal, Bd. 3: 358.
122 Senebier, J. (1785). Physikalisch-chemische Abhandlungen über den Einfluß des Sonnenlichts auf alle drei Reiche der Natur und auf das Pflanzenreich insonderheit, Bd. 3: 176.
123 Wezel, J.C. (1785). Versuch über die Kenntniß des Menschen, Bd. 2: 133.
124 Reil, J.C. (1802). Ueber die Erkenntniss und Cur der Fieber. Besondere Fieberlehre, Bd. 4. Fieberhafte Nervenkranhkeiten: 11.
125 Weber, F. & Mohr, D.M.H. (1805). Einige Worte über unsre bisherigen, hauptsächlich karpologisehen Zergliederungen von kryptogamischen Seegewächsen. Beiträge zur Naturkunde 1, 204-346: 257.
126 Anonymus (Übers.). (1758). Swammerdam, Sur une mert abeille dans le temps de sa ponte (Histoire des insectes, cinquième observation). In: Collection académique composée des mémoires, actes ou journaux des plus célébres académies et sociétés, Bd. 5: 317-344: 344.
127 Swammerdam, J. (1738). Bybel der Natuure, of historie der insecten, Bd. 2: 14; 390; 456; 506; u.a.
128 Anonymus (1772). [Rez. Milne, C. (1772). Institutes of Botany, part II]. The Monthly Review 47, 267-274: 272.
129 Blumenbach, J.F. (1789). Über den Bildungstrieb:103.
130 Pauw, C. de (1768). Recherches philosophiques sur les Américains, Bd. 1: 89; vgl. de Boyer Marquis d'Argens, J.-B. (1768). Histoire de l'esprit humain, Bd. 12: 327 (unter Bezug auf Pauw).
131 Anonymus (Transl.) (1783). Linné, C. von (1774). A System of Vegetables According to their Classes, Orders, Genera, Sppecies with their Characters and Differences, vol. 1: 10; vgl. auch Bertholon (1786). Analysts of a treatise concerning the influence of electricity on vegetables. The Edinburgh Magazine, or Literary Miscellany 4, 345-354: 346.
132 Linné, C. von (1774). Systema vegetabilium secundum classes ordines genra species cum characteribus et differentiis, vol. 1: 8.
133 Darwin, E. (1800). Phytologia; or The Philosophy of Agriculture and Gardening, vol. 1: 515.
134 Darwin, E. (1801). Phytonomie, Bd. 1 (übers. v. E.B.G. Hebenstreit): 170.

135 Anonymus (1786). Von den Rejangs auf Sumatra nach Marsdens Geschichte dieser Insel, 3 Theil. In: Sprengel, M.C (Hg.). Beiträge zur Völker- und Länderkunde 6, 193-296: 231.
136 Marsden, M. (1784). The History of Sumatra: 95; vgl. Marsden, M. (1785). Natürliche und bürgerliche Beschreibung der Insel Sumatra in Ostindien: 131: »Zeugungsglied«.
137 Fibig, J. (1791). Einleitung in die Naturgeschichte des Pflanzenreichs: 131.
138 Brongniart, A. (1828). Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles: 7.
139 Karsten, H. (1847). Die Vegetationsorgane der Palmen: 90.
140 Sachs, J. (1868/73). Lehrbuch der Botanik: 236 (Algen, Oedogonieen).
141 de Bary, A. (1877). Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne: 2.
142 a.a.O.: 4.
143 Coleridge, S.T. (1848). Hints Towards the Formation of a More Comprehensive Theory of Life (ed. S.B. Watson): 73; [Bennett, A.W. & Murray, G.] (1881). A reformed system of terminology in Cryptogames. Bot. Gaz. 6, 164-165: 164.
144 Reil, J.C. (1807). Über die Eigenschaften des Ganglien-Systems und sein Verhältniss zum Cerebral-Systeme. Arch. Physiol. 7, 189-254: 229; vgl. Ackerknecht, E.H. (1974). The history of the discovery of the vegetative (autonomic) nervous system. Med. Hist. 18, 1-8: 3; Clarke, E. & Jacyna, L.S. (1987). Nineteenth-Century Origins of Neuroscientific Concepts: 315; Ingensiep, H.W. (2006). Leben zwischen „Vegetativ" und „Vegetieren". Zur historischen und ethischen Bedeutung der vegetativen Terminologie in der Wissenschafts- und Alltagssprache. NTM 14, 65-76: 69.
145 Burdach, K.F. (1837). Anthropologie für das gebildete Publicum: 5; vgl. 2. Aufl. 1847: 259 (§130).
146 Jonas, H. (1974). Against the stream, dt.: Gegen den Strom. In: ders. (Hg.). Technik, Medizin und Ethik. Zur Praxis des Prinzips Verantwortung (Frankfurt/M. 1985), 224-241: 224; vgl. Ingensiep, H.W. (2004). Vom „Vegetieren" zu „Human Vegetables". Zur Herkunft und Ambivalenz der Pflanzenmetametaphorik in der Bioethik. Ethik Jahrbuch 2004, 48-55; ders. (2006); ders. (2009). „Vegetieren"? Anthropologische und bioethische Dimensionen der Sprache in Grenzsituationen des Lebens. In: Ingensiep, H.W. & Rehbock, T. (Hg.). »Die rechten Worte finden ...« Sprache und Sinn in Grenzsituationen des Lebens, 123-155: 133f.
147 Theophrast, De causis plantarum 3.20.9.
148 Plinius, Naturalis historia 18, 169.
149 Isidor, Origines: 4, 10, 4.
150 Euricius Cordus (1534). Botanologicon.
151 Dorstenius, T. (1540). Botanicon, continens herbarum, aliorumque simplicium, quorum usus in medicinis est, descriptiones, & iconas ad vivum effigiatas: ex praecipuis tam Grecis quam Latinis authoribus jam recens concinnatum. Additis etiam, quae neotericorum observationes & experientiae vel comprobarunt denuo, vel nuper invenerunt; vgl. Roth, F.W.E. (1902). Die Botaniker Eucharius Rösslin, Theodor Dorsten und Adam Lonicer 1526-1586. Zentralblatt für Bibliothekswesen 19, 271-286; 338-345.
152 Constantin, R. (1555). Nomenclator insignium scriptorum, quorum libri extant: 163.
153 Bauhin, C. (1590). De Corporis humani fabrica libri IIII: [Præfatio].
154 Bauhin, C. (1604). Institutiones anatomicae corporis virilis et muliebris historiam exhibentes: [Ad lectorem asclepiadeum]
155 Bauhin, C. (1620). Prodromus theatri botanici; ders. (1623). Pinax theatri botanici.
156 Cotgrave, L. (1611). A Dictionarie of the French and English Tongue.
157 Vgl. z.B. Parkinson (1640). Theatrum botanicum; Montalbani, O. (1657). Bibliotheca botanica; Chiflet, J.-J. (1658). Lilium Francicum, veritate, historica, botanica et heraldica illustratum; Major, J.D. (1665). Dissertatio botanica; Morison, R. (1669). Praeludia botanica; vgl. Möbius, M. (1944). Wie sind die Bezeichnungen Zoologie, Botanik und Mineralogie entstanden? Jen. Z. Med. Naturwiss. 77, 216-229: 222.
158 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 1.
159 Linné, C. von (1767). Systema naturae, Bd. 2 (12. Aufl.): 10.
160 Tidicaeus, P. (1582). Phytologia generalis; Burdach, C.F. (1800). Propädeutik zum Studium der gesammten Heilkunst: 54 (§168).
161 Vgl. Walter, H. (1946-63). Einführung in die Phytologie, 4 Bde.
162 Selle, C.G. (1787). Studium physico-medicum oder Einleitung in die Natur- und Arzeneiwissenschaft: 154.
163 Zaluziansky à Zaluzian, A. (1592). Methodi herbariae libri tres.
164 Vgl. Brunfels, O. (1532-37). Contrafayt Kreüterbuch; Bock, H. (1539/77). Kreütterbuch; Fuchs, L. (1543). New Kreuterbuch.
165 Kützing, F.T. (1843). Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange; vgl. Harvey, W.H. (1846-51). Phycologia britannica, or a History of British Sea-Weeds.
166 Mertens [1803]. [Brief an Treviranus]. In: Treviranus, G.R. (1803). Biologie, Bd. 2: 151; Anonymus (1803). [Rez. Turner, D. (1802). A Synopsis of the British Fuci, 2 vols.]. Allg. Lit. Zeit. 1803 (Nr. 328), 417-423; 425-432: 417 [in dem rezensierten Werk offenbar nicht!]; Agardh, C.A. (1829). Einige Bemerkungen über Hrn. Dr. Meyen's kritische Beiträge zum Studium der Süßwasser-Algen. Flora 14, 209-225: 209; Landsborough (1849). British Seaweeds: Pref. 3 (nach OED 1989); Dangeard, P. (1923). Traité de l'algologie. Introduction à la biologie et à la systématique des algues; Ettl, H. (1980). Grundriß der allgemeinen Algologie.
167 Turner, W. (1551). Herbal (Collen 1568): 110 (nach OED).
168 Sextus Turpilius (2. Jh. vor Chr.). Comici 23; Catull 64, 60; Vergil, Aeneis 7, 590.
169 Zaluziansky à Zaluzian (1592).
170 Ragan, M.A. (1998). On the delineation and higher-level classication of algae. Eur. J. Phycol. 33, 1-15.

171 Vgl. Prescott, G.W. (1951). History of phycology. In: Smith, G.E. (ed.). Manual of Phycology, 1-11; Papenfuss, G.F. (1955). Classification of the algae. In: A Century of Progress in the Natural Sciences, 115-224; Ragan, M.A. (1998). On the delineation and higher-level classification of algae. Europ. J. Phycol. 33, 1-16.

172 Lamouroux, J.V.F. (1813). Essai sur les genres de la famille des Thallasiophytes npon-articulées. Ann. Mus. Hist. Nat. (Paris) 20, 21-47; 115-139; 267-293; Harvey, W.H. (1836). Algae. In: Mackay, J.T. (ed.). Flora Hibenica, vol. 2, 157-256.

173 Philon von Alexandrien, De specialibus legibus (ed. L. Cohn, Berlin 1906): 127 (2, 169); 260 (4, 217); vgl. Schiller, J. (1980). Physiology and Classification: 15.

174 Plutarch, Quaetionum convivalium VII, 2.

175 Sextus Empiricus, Adversus dogmaticos libros quinque (ed. H. Mutschmann, Leipzig 1914): 14 (I, 41); vgl. Schiller (1980): 15; Ragan, M.A. (1997). A third kingdom of eukaryotic life: history of an idea. Arch. Protistenk. 148, 225-243.

176 Nemesios (5. Jh.). De natura hominis (ed. C.F. Matthaei, Halle 1802): 42, 3; vgl. Jäger, W.W. (1914). Nemesios von Emesa: 105; Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 112.

177 Schiller (1980): 15.

178 Gaza, T. (1476). Praefatio in libros de animalibus Aristotelis philosophi; vgl. Gesner, C. (1558). Historiæ animalium liber III qui est de piscium & aquatilium animantium natura: 1066; Schiller, J. (1974). Queries, answers and unsolved problems in eighteenth century biology. Hist. Sci. 12, 184-199: 185.

179 Leuckart, R. (1875). Die Zoophyten. Ein Beitrag zur Geschichte der Zoologie. Archiv für Naturgeschichte 41, 70-110: 90; die Anwendung einer Schrifterkennungssoftware auf die digitalisierte Datei des Exemplars in der Bayerischen Staatsbibliothek brachte kein positives Ergebnis.

180 Stephanus (1572). Thesauruns Graecae Linguae, Bd. 1: 1390; Leuckart (1875): 89.

181 Wotton, E. (1552). De differentiis animalium: 341?; Belon, P. (1553). De aquatilibus: 432; Rondelet, G. (1555). Libri de piscibus marinis, Ps. 2. Universae aquatilium Historiae pars altera: 107; Gesner (1558): 1066; vgl. Leuckart (1875): 88-90.

182 Anonymus (Übers.) (1717). Pomet, P., Der aufrichtige Materialist und Specerey-Händler (Original: Histoire generale des drogues, 1694): 207.

183 Ludovici, C.G. (1742). Allgemeine Schatz-Kammer der Kauffmannschafft, Bd. 3: 121.

184 Klein, J.T. (1747). Zufällige Gedancken über ein obhandenes System vor die bisherige Steinartige See-Gewächse; nebst einem Abris, wie selbige in begreifliche Ordnung zu bringen. Versuche und Abhandlungen der Naturforschende Gesellschaft in Danzig 1, 346-357: 346.

185 Anonymus (Übers.) (1753). Donati, V., Auszug seiner Natur-Geschichte des Adriatischen Meers den Boden des Meers zu untersuchen, nebst Instrumenten in solcher Tiefe zu fischen; von Classen der Meerpflantzen, der Polyparen, der Thierpflantzen und Pflantzenthiere, oder Uebergang der Natur vom Pflantzenreiche zum Thierreiche.

186 Anonymus (1754) (Übers.). Herrn Franz Palazzo Akademische Vorlesung Von der Stufenfolge aller erschaffenen Dinge, und der Verbindung, darinne sie gegen einander stehen (aus den Opere fisico-mediche del Antonio Vallisnieri, Bd. II, 284ff.). Allgemeines Magazin der Natur, Kunst und Wissenschaften 3, 250-280: 261; vgl. Halle, J.S. (1757-60). Die Naturgeschichte der Thiere in sistematischer Ordnung, 2Bde.: I, 9f.; Reimarus, J.A.H. (1773). Von der Natur und den Eigenschaften der Pflanzenthiere, oder der vielfachen Thiere. Anhang zu: Reimarus, H.S., Angefangene Betrachtungen über die besonderen Arten der thierischen Kunsttriebe.

187 Aristoteles, Hist. Anim. 588b; vgl. De part. anim. 681a.

188 Imperato, F. (1599). Dell'istoria naturale: 713; vgl. Schiller (1980): 17f.

189 Wotton, E. (1552). De differentiis animalium libri X.

190 Aldrovandi, U. (1606). De reliquis animalibus exanguibus.

191 Boccone, P. (1671). Recherches et observations […] dans l'Académie de l'Abbé Bourdelot: 1-4.

192 Vgl. Réaumur, A. (1734-42). Mémoire pour servir à l'histoire des insectes: Préface LXXIV; Schiller (1980): 18.

193 Jussieu, B. de (1742). De quelques productions marines qui ont été mises avec nombre de plantes et qui sont l'ouvrage d'un nombre d'insectes de mer. Mém. Acad. Sci. 1742, 290.

194 Vgl. Ziegra, K. (1667). De zoophytis; Pallas, P.S. (1766). Elenchus zoophytorum; ders. (1787). Charakteristik der Thierpflanzen; Maratti, G.F. (1776). De plantis zoophytis et lithophytis in mari mediterraneo viventibus; Ellis, J. (1786). The Natural History of Many Curious and Uncommon Zoophytes; Esper, E.J.C. (1791-1809). Die Pflanzenthiere, 3 Theile.

195 Leibniz, G.W. (1702). Brief an Varignon (Philosophische Schriften, Bd. 4. Frankfurt/M. 1992, 260-266): 264.

196 Fārābī, Abū Nasr (10. Jh.), Risāla fī ada al-hayawān wa-afālihā wa-quwāhā (Traité philosophiques par al-Kindī – al-Fārābi – Ibn Bajjah – Ibn Adyy, ed. A. Badawi, Benghazi 1973, 65-107): 91, 4; vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 119.

197 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 301.

198 Modeer, A. (1786). Bibliotheca helminthologica, seu enumeratio auctorum qui de vermibus scilicet cryptozois gymnodelis testaceis atque phytozoois tam vivis quam petrificatis scripserunt; Necker, N.J. de (1790). Phytozoologie philosophique; Goldfuß, G.A. (1817). Ueber die Entwicklungsstufen des Thieres. Omne vivum ex ovo: 25; Ehrenberg, C.G. & Hemprich, F.W. (1829). Symbolae physicae, Evertebrata excl. Insecta, I. Phytozoa: Tab. I et II.

199 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte, Bd. 1: 404ff.

200 Leeuwenhoek, A. van (1702). Brief vom 25.12.1702. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 23, 1304-1311; vgl. Dobell, C. (1932/58). Antoni van Leeuwenhoek and his "Little Animals": 281.

201 Trembley, A. (1743). Observations and experiments upon the freshwater polypes. Philos. Trans. 467; ders. (1744). Mémoire pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en forme de cornes; vgl. Dawson, V.P. (1987). Nature's Enigma. The Problem of the Polyp in the Letters of Bonnet, Trembley and Réaumur.

202 Linné, C. von (1735). Systema naturae: [10].

203 Linné, C. von (1767). Mundus invisibilis. In: Amoenitates Academicae seu Dissertationes variae physicae, medicae botanicae, Bd. 7 (Erlangen 1789), 385-408.

204 Münchhausen, O. von (1765-66). Bibliotheca botanico-oeconomica. Des Hausvaters Botanische, Physikalische und Oekonomische Bibliothek, Zweyter Theil; vgl. Ragan, M.A. (1997). A third kingdom of eukaryotic life: history of an idea. Arch. Protistenk. 148, 225-243.

205 Vgl. z.B. Pallas, P.S. (1766). Elenchus zoophytorum.

206 Cuvier, G. (1817/36). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, 31.

207 Leuckart, R. (1848). Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere.

Literatur

Meyer, E.H.F. (1854-57). Geschichte der Botanik.

Sachs, J. (1875). Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860.

Möbius, M. (1937). Geschichte der Botanik.

Möbius, M. (1944). Wie sind die Bezeichnungen Zoologie, Botanik und Mineralogie entstanden? Ein Beitrag zur Geschichte der Naturwissenschaft. Jenaische Z. Med. Naturwiss. 77, 216-229.

Mägdefrau, K. (1973/92). Geschichte der Botanik.

Morton, A.G. (1981). History of Botanical Science.

Greene, E. (1983). Landmarks of Botanical History, 2 vols.

Wagenitz, G. (1996/2003). Wörterbuch der Botanik. Die Termini in ihrem historischen Zusammenhang.

Ragan, M.A. (1997). A third kingdom of eukaryotic life: history of an idea. Arch. Protistenk. 148, 225-243.

Phylogenese

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

Das wissenschaftliche Studium der Phylogenese der Organismen wird seit Ende des 19. Jahrhunderts (offenbar ausgehend von der Botanik) als ***Phylogenetik*** bezeichnet (Schmitz 1878: »das Gebiet einer besonderen poetischen Disziplin der Phylogenetik« im Gegensatz zu einer »exakten Naturwissenschaft«[5]; Sachs 1894: »die richtige Auffassung des natürlichen Systems oder der Phylogenetik«[6]; engl.: Wheeler 1899: »phylogenetics«[7]; für die Zoologie: Naef 1913[8]). Aber auch der Ausdruck ›Phylogenie‹ wird nicht nur auf die Geschichte der Abstammung verschiedenartiger Organismen, sondern auch auf die Lehre dessen bezogen (Meyer 1926: »Historisch-kausale Biologie«[9]).

Antike

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

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

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

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

harmonischer Figuren kennen. Transmutationen, d.h. Übergänge von Organismen einer Art in solche einer anderen, werden in der Antike nur sehr vereinzelt diskutiert (bei Pflanzen z.B. von Theophrast[11] oder in dem pseudo-aristotelischen ›Liber de plantis‹ mit der Umwandlung von wildem Thymian in Minze[12]).

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

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

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

Stufenleiter der Wesen

Das antike Motiv, das am weitesten dem späteren Konzept der Phylogenese entspricht, ist die Vorstellung einer Stufenleiter der Lebewesen (*scala naturae*).[25] Die platonische Rede von einer Graduierung des Seienden gemäß seiner relativen Nähe zum Vollkommenen wird bei Aristoteles zu einer Stufenhierarchie vom Bereich des Leblosen zum Lebenden und innerhalb der Lebewesen selbst. In einer berühmten Passage heißt es bei Aristoteles: »So macht die Natur auch den Übergang von den unbelebten zu den lebendigen Dingen nur schrittweise, so daß infolge dieser Stetigkeit überall Zwischenglieder vorhanden sind, ein Mittelding, von dem man nicht weiß, zu welchem Grenznachbarn es zu rechnen ist. Auf die unbelebte Natur folgt zunächst die Gattung der Pflanzen, die auch wieder Unterschiede der Lebendigkeit im Vergleich zueinander aufweisen. Aber die ganze Gattung erscheint, verglichen mit den andern Körpern, als beseelt, verglichen mit den Tieren freilich als unbeseelt. Und der Übergang von ihnen zu den

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

Neuzeit: Dynamisierung des Weltbildes

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

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

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

Phylogenese und Artbegriff

Voraussetzung für eine Theorie der Phylogenese ist die Vorstellung der Gliederung der organischen Welt in diskrete Typen von Organismen, die gegeneinander isoliert sind, also das Konzept der biologischen ↑Art. Denn ohne die Anerkennung der Unterschiedenheit der Formen macht die Rede von einer Transformation keinen Sinn. Etwas paradox anmutend, lässt sich daher formulieren, dass die Evolutionstheorie ohne das Dogma von der Konstanz der Arten nicht vorstellbar ist.[29] In Antike und Mittelalter gelten die Arten aber vielfach nicht als ewige, fixe, klar umrissene Einheiten, sondern vielmehr als ephemere und variable Gebilde.[30] Deutlich ist dies etwa bei dem Aristoteles-Schüler Theophrast, der ein ganzes Buch den Variationen bei Pflanzen widmet[31], oder im 12. Jahrhundert bei Thomas von Cantimpré, der vom Erscheinen verschiedener Fischarten in solchen Gewässern berichtet, in denen anfangs nur Stichlinge vorhanden gewesen seien; er erklärt dies damit, dass diese aus den Stichlingen hervorgegangen seien.[32] Zwischen Variationen und Arten sind hier offenbar alle Übergänge möglich. Auch die mittelalterlichen Versuche zur Umwandlung von chemischen Elementen, v.a. mit dem Ziel der Herstellung von Gold bilden einen Hintergrund für die Annahme einer Variabilität der Arten im Bereich des Lebendigen.

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

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

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

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

»Temporalisierung« der »Kette der Wesen«

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

Die Idee der großen Kette der Wesen zieht sich über J. Locke[42], G.W. Leibniz[43] und C. Bonnet[44] bis zur Formulierung der Evolutionstheorie ins 19. Jahrhundert. Übereinstimmend wird von den Anhängern der Stufenleitertheorie die Stetigkeit der Übergänge betont: Es seien nur sehr kleine Gradabstufungen, die nur mit Mühe zwischen der Abfolge der Dinge ausgemacht werden könnten.

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

»Transformation der Arten« im 18. Jahrhundert

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

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

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

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

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

»Ne pouroit-on pas expliquer par là comment de deux seuls individus la multiplication des especes les plus dissemblables auroit pu s'ensuivre? Elles n'auroient dû leur premiere origine qu'à quelques productions fortuites, dans lesquelles les parties élémentaires n'auroient pas retenu l'ordre qu'elles tenoient dans les animaux peres et meres: chaque degré d'erreur auroit fait une nouvelle espece: & à force d'écarts répétés seroit venue la diversité infinie des animaux que nous voyons aujourd'hui« (Maupertuis 1751, 164).

»[O]n pourra dire également que le singe est de la famille de l'homme, que c'est un homme dégénéré, que l'homme & le singe ont eu une origine commune comme le cheval & l'âne, que chaque famille, tant dans les animaux que dans les végétaux, n'a eu qu'une seule souche, & même que tous les animaux sont venus d'un seul animal, qui, dans la succession des temps, a produit, en se perfectionnant & en dégénérant, toutes les races des autres animaux« (Buffon 1753, 355).

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

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

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

the smallest microscopic ones, formed by spontaneous vitality? and that they have by innumerable reproductions, during innumerable centuries of time, gradually acquired the size, strength, and excellence of form and faculties, which they now possess?« (E. Darwin 1803, 72).	»Dans le même climat, des situations et des expositions très-différentes, font d'abord simplement varier les individus qui s'y trouvent exposés; mais, par la suite des temps, la continuelle différence des situations des individus dont je parle, qui vivent et se reproduisent successivement dans les mêmes circonstances, amène en eux des différences qui deviennent, en quelque sorte, essentielles à leur être; de manière qu'à la suite de beaucoup de générations qui se sont succédées les unes aux autres, ces individus, qui appartenoient originairement à une autre espèce, se trouvent à la fin transformés en une espèce nouvelle, distincte de l'autre« (Lamarck 1809, I, 62f.).
»[Es] entstand eine unendliche Zahl von Thieren aus einem einzigen Urthiere; eine unendliche Zahl von Geschöpfen, die aus dem Urgeschöpfe emanirten. Die organisirte Natur beruht auf einem einzigen Acte« (Buhle 1804, 334).	
»Die Natur kann zu Allem, was sie machen will, nur in einer *Folge* gelangen. Sie macht keine Sprünge. Sie könnte z.E. kein Pferd machen, wenn nicht alle übrigen Thiere voraufgingen, auf denen sie wie auf einer *Leiter* bis zur Structur des Pferdes heransteigt« (Goethe 1807, 311).	

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

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

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

C. von Linné ist zwar bis in die 1740er Jahre von der Konstanz der Arten überzeugt und erklärt sich die Entstehung jeder Tier- und Pflanzenart durch die Schöpfung je eines Elternpaares, von dem alle anderen Individuen abstammen.[56] Später vertritt er aber eine Theorie der Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung, d.h. durch Kreuzung von Individuen verschiedener Arten. Eingeleitet wird die Wende in Linnés Denken durch die Kenntnis von einer Blütenpflanze (der Gattung *Peloria*), die in ihren vegetativen Teilen so sehr den Vertretern einer anderen Gattung gleicht, dass Linné annimmt, sie sei durch Hybridisierung entstanden (der Gattungsname ist abgeleitet von dem griechischen Wort ›πέλωρ‹ für »Ungeheuer, Monster«).[57] In einem Brief an A. von Haller berichtet Linné von dieser Pflanze und beschreibt sie als eine »neue Art«, die nicht seit Beginn der Welt vorhanden gewesen sei; es liege eine »Transmutation« von einer Pflanze in eine andere vor.[58] Später weitet Linné seine Auffassung in Bezug auf die Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung aus und nimmt an, die vielen verschiedenen Arten jeweils einer Gattung würden von einer ursprünglichen Art abstammen. Die Entstehung der Arten stellt er sich jetzt in zwei Stufen vor: In einem ersten Schritt habe Gott alle Ordnungen und Gattungen erzeugt; in einem zweiten seien dann durch natürliche Kreuzung neue Arten entstanden.[59] Die Vorstellung einer regelmäßigen Artbildung durch Hybridisierung kann sich Mitte des 18. Jahrhunderts allerdings nicht durchsetzen, v.a. unter dem Einfluss der Experimente J.G. Koelreuters, die die Sterilität und damit langfristige Instabilität der Hybriden nachweisen.[60]

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

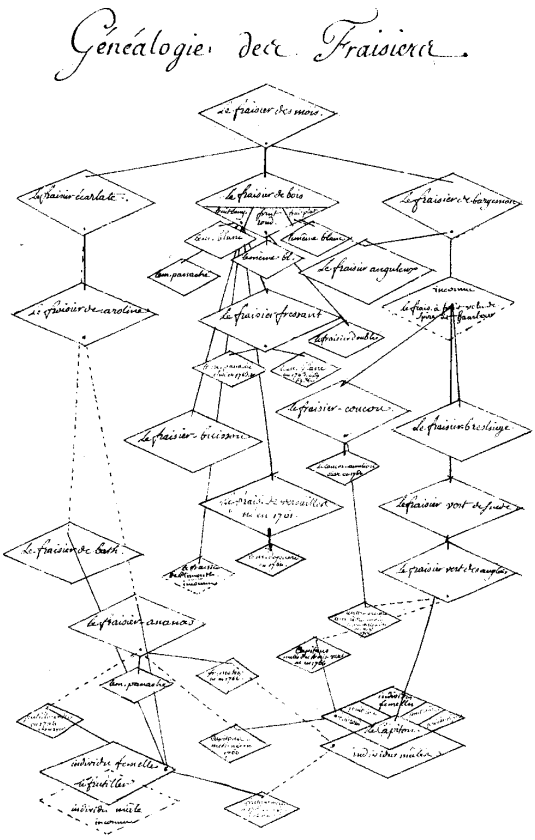


Abb. 379. Stammbaum (»Généalogie«) der Erdbeeren. Jede Raute enthält den Namen einer Erdbeerart (nach Duchesne, A.N. (1766). Histoire naturelle des Fraisiers: 228; aus Staudt, G. (2003). Les dessins d'A. N. Duchesne pour son Histoire naturelle des fraisiers: 362).

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

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

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

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

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

Als erster, der die gesamte Stufenleiter der Lebewesen als eine progressive Dynamik interpretiert, gilt J.B.R. Robinet mit einer Abhandlung aus dem Jahr 1761.[71] Nach Robinet geht die ganze Kette der Wesen auf einen Prototyp zurück und gipfelt in dem Ziel, den Menschen hervorzubringen. Die Ähnlichkeit der Formen im Bauplan bildet also auch für Robinet den Ansatzpunkt für eine Spekulation über ihre Verwandtschaft. Die verschiedenen Formen der Natur, von den Steinen (!) über die Pflanzen bis zu den Tieren seien nach einem gemeinsamen Grundplan entworfen, demgegenüber sie Variationen darstellten (»ils ont tous été concus & formés d'après un dessein unique dont ils sont des variations graduées à l'infini«).[72] Die Grundform, der gegenüber alle Dinge der Natur Abwandlungen darstellen, bezeichnet Robinet als *Modell* (»modele«), *originales Exemplar* (»exemplaire original«) oder, ebenso wie zuvor Buffon und Diderot, als *Prototyp* (»prototype«) (↑Typus).[73] Weil zwischen allen Wesen Übergangsformen existieren würden, wendet sich Robinet überhaupt gegen die Möglichkeit, Arten voneinander abzugrenzen.

Phylogenese bei Kant

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

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

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

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

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

Für Kant bilden diese Überlegungen zur Stammesgeschichte der Organismen eine Annahme, die aus einer konsequent mechanistischen Sicht folgen würde. Er erklärt es für apriorisch möglich und damit für eine empirische Frage, ob Umwandlungen einer Organismengattung vorkommen oder nicht. Für Kant gehören diese Vorstellungen allerdings zur spekulativen Philosophie, sie bilden Ideen der Vernunft und stehen damit außerhalb des Bereichs der empirischen Naturlehre. Von den späteren phylogenetischen Theorien unterschieden ist Kants Auffassung auch insofern, als er seine Vorstellung von einem möglichen Wandel der Arten als Ausdruck einer streng mechanistischen Sicht versteht und damit eine Determination der Entwicklung ausgehend von einer ersten Anlage (dem »Mutterschooß der Erde«) konzipiert, in der alle Strukturen der späteren Entwicklung bereits komprimiert vorhanden sind. In Kants Ansatz kommt damit im Gegensatz zu Darwins der Faktor der Kontingenz, der eine in die Zukunft offene Form der Veränderung ermöglichen würde, gar nicht in den Blick.[88] Unterschieden sind Kants Überlegungen von denen Darwins schließlich insofern, als sie historisch irrelevant waren: Sie wurden über Jahrzehnte, und im englischen Sprachraum über Jahrhunderte, nicht rezipiert und waren damit für die Wissenschaftsentwicklung ohne Bedeutung.[89]

Goethes Metamorphosenlehre

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

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

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

Romantische Naturphilosophie

In der romantischen Naturphilosophie zu Beginn des 19. Jahrhunderts wird die Natur insgesamt als dynamisch und produktiv entworfen; sie erscheint als ein Prozess, in dem immer neue »Bildungen« hervorgebracht werden. Analog zur Entfaltung des Individuums in seiner Ontogenese (↑Entwicklung) werden auch die Hervorbringungen der Natur nach einem Entfaltungsmodell und einer Ausrichtung auf zunehmende Komplexität und Perfektion beurteilt. F.W.J. Schelling spricht 1799 von der »Natur als Produktivität (natura naturans)«[99] und behauptet, die Natur habe »ihre Realität aus sich selbst – sie ist ihr eignes Produkt – ein aus sich selbst organisirtes und sich selbst organisirendes Ganzes«.[100] Wie vor ihm C.F. Kielmeyer (↑Entwicklung) nimmt auch Schelling für die zeitliche Entwicklung der verschiedenen Lebensformen auf der Erde ein ähnliches Prinzip wie das der Entwicklung eines einzelnen Organismus an: »Die auf den höheren Stufen stehen, haben nothwendig die niederen durchgehen müssen, um zur höheren zu gelangen«.[101] Daher denkt Schelling, der »Polyp« als »das einfachste Thier« sei »gleichsam der Stamm, aus welchem alle anderen Organisationen aufgesproßt sind«.[102] Nicht für grundsätzlich ausgeschlossen hält Schelling die Erklärung von »Organisation und Leben aus Naturprincipien« und bemerkt: »Es wäre wenigstens *Ein* Schritt zu jener Erklärung gethan, wenn man zeigen könnte, daß die Stufenfolge aller organischen Wesen durch allmählige Entwicklung Einer und derselben Organisation sich gebildet habe. Daß unsere Erfahrung keine Umgestaltung der Natur, keinen Uebergang einer Form oder Art in die andre, gelehrt hat, – (obgleich die Metamorphosen mancher Insekten, und, wenn jede Knospe ein neues Individuum ist, auch die Metamorphosen der Pflanzen als analogische Erscheinungen wenigstens angeführt werden können), – ist gegen jene Möglichkeit kein Beweis«.[103] Als möglichen Grund für das Fehlen einer direkten Beobachtung von Artübergängen gibt Schelling die »längern Perioden« der organischen Entwicklung an, für die »unsre kleinen Perioden […] kein Maaß abgeben«.[104] Auch den Ausdruck ↑›Evolution‹ verwendet Schelling schon früh für langfristige Veränderungen der Natur. Trotz dieser allgemeinen Ansichten entwickelt er aber keine ausgearbeitete Evolutionstheorie für den Bereich des Organischen.

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

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

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

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

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

Lamarck: »der wirkliche Marsch der Natur«

Eine der zentralen Figuren in der Debatte um die Entwicklung einer Theorie der Phylogenese in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts ist J.B. de Lamarck. Im Gegensatz zu den meisten seiner Vorgänger formuliert Lamarck eine Transformationslehre, die sich nicht nur auf einige Arten, sondern auf die gesamte organische Natur bezieht. Als in der Folge besonders einflussreich erweist sich die von Lamarck geäußerte Ansicht, dass die Diskontinuität in den organischen Formen nur eine scheinbare sei, weil es »verlorene Arten« (»espèces perdues«[112]) gebe, die im Laufe der Entwicklungsgeschichte die Zwischenglieder zwischen den jetzt bestehenden Arten gebildet hätten (↑Fossil). Motiviert sind die phylogenetischen Überlegungen Lamarcks, die er erstmals in seinen Vorlesungen im Jahr 1800 vorträgt[113], offenbar zumindest zum Teil durch seine Kenntnisse von Transformationsreihen fossiler Mollusken, die er nach der Übernahme der Molluskensammlung des Pariser Museums erlangt.[114] Die Veränderungen in der Natur erfolgen nach Lamarck schrittweise und allmählich: »[la nature] ne fait rien brusquement, et […] partout elle agit avec lenteur et par degrés successifs«.[115] Er spricht von einem tatsächlichen Marsch der Natur (»la marche réelle de la nature«[116]), der von den einfach gebauten Organismen ausgeht und zu den komplexeren hinführt (die Formulierung »la marche de la nature« verwendet Buffon bereits 1753[117]). Seinen Anfang nahm dieser natürliche Marsch bei den einfachsten Lamarck bekannten Organismen, den Infusorien, die seiner Meinung nach durch Urzeugung gebildet wurden; alle anderen Organismen seien als Transformationen aus ihnen entstanden. Über die Erzeugung der Infusorien habe die Natur die Mittel erworben, alle anderen Organismen indirekt hervorzubringen (»c'est par eux qu'elle a acquis les moyens de produire indirectement, à la suite d'un temps énorme, toutes les autres races d'animaux que nous connoissons«).[118]

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

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

Die nur relative Konstanz der Arten in Form ihrer Veränderung in langen Zeiträumen führt nach Lamarck zu einem *verzweigten Stammbaum* der Organismen, bei dem jede rezente Art als das Ende eines Astes zu verstehen ist: »Je ne veux pas dire pour cela que les animaux qui existent forment une série très-simple, et partout également nuancée; mais je dis qu'ils forment une série rameuse, irrégulièrement graduée, et qui n'a point de discontinuité dans ses parties«.[121] Nach Lamarcks Anschauung durchlaufen alle Entwicklungsreihen von Organismen – einem inneren Vervollkommnungstrieb folgend – eine langfristige Entwicklung von einfachen zu komplexen Formen (auch Bonnet vertritt eine solche Ansicht[122]); aus der Komplexität eines Organismus könne daher auf das Alter seiner Art geschlossen werden.[123] Lamarck bindet damit seine Theorie der Phylogenese eng an eine Theorie der Ontogenese, ja beide Theorien beschreiben einen ähnlichen Mechanismus der Veränderung aufgrund des Zusammenspiels von inneren Ursachen und äußeren Einflüssen.

Die Vielfalt der Formen entsteht nach Lamarck durch ein Nebeneinander von zwei Faktoren: einer auf linearen Fortschritt drängenden Kraft der Höherentwicklung und eines modifizierenden Einflusses, der von Faktoren der Umwelt ausgeht (↑Fortschritt).[124] Ähnliche Vorstellungen eines Nebeneinanders eines vertikalen Prinzips, das in dem alten Modell der Stufenleiter zum Ausdruck kommt, und eines horizontalen Prinzips, das für die Vervielfältigung und Vernetzung der zu einem Zeitpunkt lebenden Organismen verantwortlich ist, sind am Ende des 18. Jahrhunderts verbreitet.[125] Linné stellt schon Mitte des Jahrhunderts das Prinzip der (genealogischen) *Serie* (»serie«) neben das Prinzip der (ökologischen) wechselseitigen *Vernetzung* (»nexu inter se«).[126] Lamarck entwickelt trotz seiner Theorie der Transformation der Arten keine allgemeine Theorie der monophyletischen Deszendenz, d.h. der gemeinsamen Abstammung aller Organismen von einem Vorfahren. Er geht vielmehr von der wiederholten Urzeugung von Organismen aus, deren Nachfahren dann parallel zueinander im Laufe der Zeit komplexer werden und neue Stammbäume begründen (↑Lamarckismus: Abb. 266).[127] Lamarcks Konzeption der Phylogenese ausgehend von wiederholten Ereignissen der Urzeugung hat daher die bemerkenswerte Konsequenz, dass die am höchsten entwickelten Organismen, die Primaten, die phylogenetisch ältesten sind, die am einfachsten gebauten aber die phylogenetisch jüngsten. Damit steht seine Auffassung in dieser Hinsicht den Phylogenesetheorien der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts diametral entgegen.[128] Die These von der beständigen Neuentstehung von Organismen mit komplexen Bau-

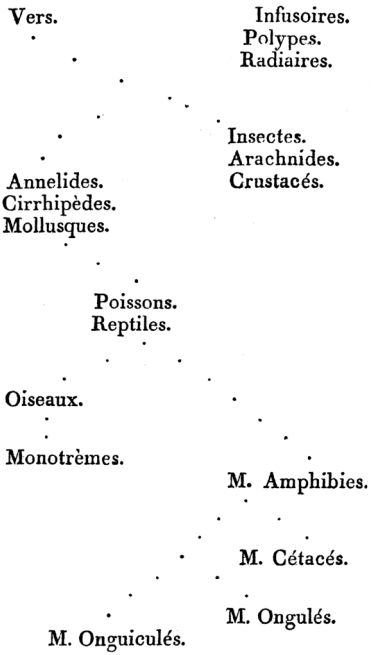


Abb. 380. Schema zur Darstellung des Ursprungs der großen taxonomischen Gruppen der Tiere (»Tableau à montrer l'origine des différens animaux«). Die Grafik wird vielfach als Stammbaum der Tiere interpretiert. Die oberen Taxa entsprechen den vierzehn von Lamarck unterschiedenen Tierklassen. M steht für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

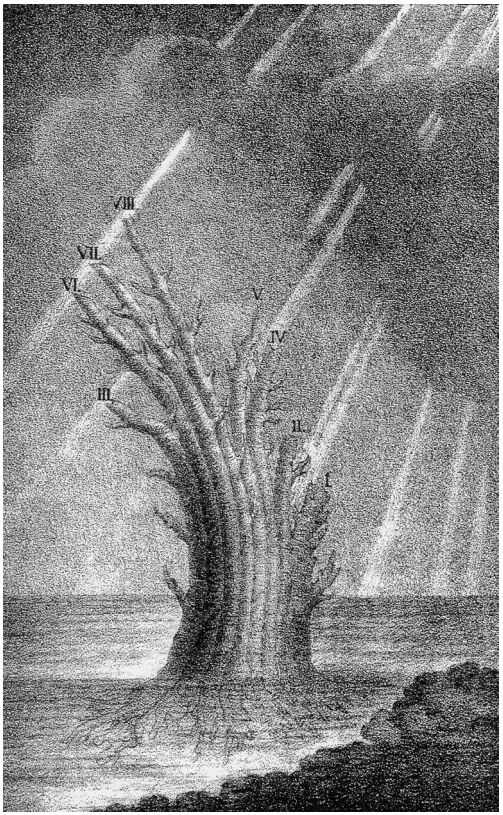


Abb. 381. Ein im Wasser stehender Stammbaum der Tiere (»Arbor vitae animalis«). Der Stamm des Baums ähnelt dem eines Drachenbaums (Dracaena), insofern er aus nebeneinander laufenden dicken Ästen besteht. In dem begleitenden Text zum Bild werden sechs Tiergruppen unterschieden, die aber nicht eindeutig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

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

Mit ausdrücklichem Bezug zu Lamarcks Theorien entwickelt E. Geoffroy Saint-Hilaire seine Vorstellungen zur Phylogenese seit Mitte der 1820er Jahre.[130] Übereinstimmend mit Lamarck beurteilt Geoffroy die Veränderung von Organismen als eine Reaktion auf Änderungen der Umwelt (»monde ambiant«); ohne diese würden sich auch die Organismen nicht ändern, so Geoffroy. Allerdings bleibt die Transformationstheorie Geoffroys auf einzelne Arten beschränkt und enthält (trotz seiner Theorie der »Einheit des Plans«; ↑Typus) nicht die These eines genealogischen Zusammenhangs aller Organismen.[131]

Cuviers ungewollter Beitrag

Entscheidende Impulse für die Begründung der Phylogenesevorstellung gehen in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts von dem führenden vergleichende Anatom aus: G. Cuvier – und zwar wider seine Intention, die auf eine Begründung der Konstanz der Arten gerichtet ist. Cuvier geht von einem göttlichen Ursprung aller Organismenarten aus (ohne aber in seinen wissenschaftlichen Arbeiten mit Gott zu argumentieren[132]) und beurteilt in Folge dessen jede Art als perfekt an ihre Umwelt angepasst. Er lehnt daher auch jede Form der Umwandlung von Arten ab und kann sich das Entstehen neuer Arten allein durch erneute Schöpfungsakte nach einer natürlichen »Katastrophe« vorstellen (»Katastrophentheorie« oder »catastrophism« – eine Bezeichnung, die auf W. Whewell zurückgeht, der 1832 die Anhänger dieser Theorie als »Catastrophists« bezeichnet und den »Uniformitarians« gegenüberstellt[133]). Trotzdem leistet Cuviers systematische Klassifikation der Fossilien und lebenden Formen entscheidende Beiträge zur allmählichen Durchsetzung eines Denkens in graduellen Unterschieden und zeitlichen Transformationen.[134] Mit Cuviers einflussreicher Einteilung der Lebewesen in vier neben einander stehende Hauptgruppen (↑Taxonomie) findet auch die alte Vorstellung einer linearen Stufenleiter aller Lebewesen ihr wissenschaftliches Ende.[135] Cuvier wendet sich vehement gegen eine lineare Anordnung der Bauformen der Lebewesen und bereitet damit den Übergang von der Linie zum Baum als Darstellungsform der Verwandtschaft vor. An die Stelle des deduktiv-schematischen Vorgehens der Anordnung der Lebensformen gemäß einer allein theoretisch begründeten »Stufenleiter« tritt bei Cuvier eine Klassifikation der Organismen, die durch eine empirische Untersuchung ihrer inneren Struktur angeleitet ist. Der Annahme einer Phylogenese aber steht bei Cuvier besonders sein Verständnis der Organismen als harmonisch geordnete Ganzheiten entgegen (nach dem Prinzip der Korrelation; ↑Morphologie): Zusammengesetzt aus wechselseitig perfekt aneinander angepassten Teilen widersetzen sich diese ganzheitlichen Gefüge jeder Veränderung, so die Anschauung Cuviers.

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

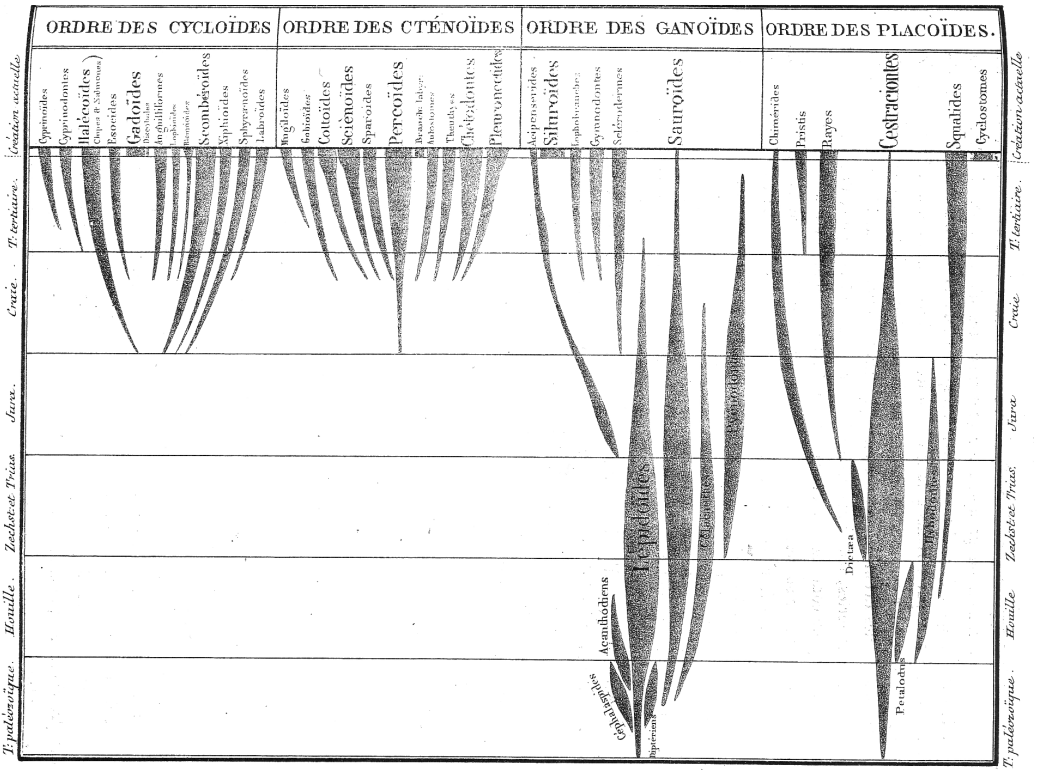


Abb. 382. Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse von Fischgruppen in Form eines »Spindeldiagramms«. Die vertikale Achse repräsentiert die Zeit und umspannt einen Zeitraum vom Paläozoikum bis zur Gegenwart (»Création actuelle«). Die horizontale Achse stellt eine Verbindung von zwei Parametern dar: die relative Verwandtschaft der Gruppen und die Diversität oder Häufigkeit einer Gruppe in einer geologischen Epoche (als die jeweilige Breite einer Spindel). Weil Agassiz von der wiederholten göttlichen Schöpfung von Arten überzeugt ist, ist das Diagramm nicht als ein Stammbaum gedacht (aus Agassiz, J.-L. R. (1833-43). Recherches sur les poissons fossiles 5 Bde.: I, 170).

tionalistische Interpretation im Sinne einer sukzessiven Umgestaltung der Formen nahelegen (↑Fossil). In seinen gemeinsam mit A. Brongniart 1811 veröffentlichten Untersuchungen der Böden in der Umgebung von Paris stellt Cuvier eine vertikale Abfolge verschiedener Böden (»sols«) fest. Jede Formation (»formation«) sei begrenzt durch eine, die ihr vorausgehe (»précède«), und eine andere, die ihr folge (»suit«).[136] Die Autoren beobachten außerdem die Ablagerung von Süßwassertieren oberhalb von Meeresorganismen. Die »natürliche Konsequenz« dieser Beoachtung ist nach Cuvier und Brongniart die Annahme einer Abfolge von verschiedenenen Ablagerungsperioden (»La conséquence naturelle de cette observation, c'est que la mer, après avoir déposé ces couches de calcaire marin, a quitté ce sol qui a été recouvert par des masses d'eaux douce«[137]).

Im Gegensatz zu Cuvier betrachtet Brongniart später die Vegetation einer Region ausdrücklich unter dem Gesichtspunkt ihrer Sukzession in der Erdgeschichte (»sous le rapport de leur succession dans les divers couches du globe«).[138] Er unterscheidet vier verschiedene Perioden (»périodes«) oder Epochen (»époques«) der Vegetation in der Geschichte der Erde (vgl. Abb. 383)[139] und stellt dabei parallele sukzessive Veränderungen bei Pflanzen und Tieren fest (»changemens successifs dans les êtres organisés«).[140]

Der sich im frühen 19. Jahrhundert allmählich bereichernde Befund der fossilen Überlieferung bildet insgesamt eine empirische Stützung für die Verbreitung phylogenetischer Vorstellungen (↑Fossil). Wenn auch selten graduelle Transformationen über Fossilien belegt werden können, sondern der Eindruck mehr der eines plötzlichen Wandels ist, wird doch offensichtlich, dass die geologisch älteren, d.h. tieferen Erdschichten insgesamt weniger komplexe fossile Formen enthalten als die jüngeren. Die fossilen Dokumente deuten also erstens auf eine Geschichtlichkeit des Lebens auf der Erde und zweitens auf einen

NOMS DES CLASSES.	1.re PÉRIODE.	2.e PÉRIODE.	3.e PÉRIODE.	4.e PÉRIODE.	PÉRIODE ACTUELLE.
1. Agames.....	4	7	3	13	7,000
2. Cryptogames cellu- leuses.....	0	0	0	2	1,500
3. Cryptogames vascu- laires.....	220	8	31	7	1,700
4. Phanérogames gym- nospermes.....	0	5	35	17	150
5. Phanérogames mo- nocotylédones...	16	5	3	25	8,000
6. Phanérogames di- cotylédones.....	0	0	0	100	32,000
	240	25	72	164	50,350

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

gewissen ↑Fortschritt der Komplexität der Formen in dieser Geschichte.

Geologischer Gradualismus

Abgelöst wird die unter dem Einfluss Cuviers verbreitete Katastrophentheorie durch gradualistische Vorstellungen, die sich ausgehend von der Geologie im 19. Jahrhundert allmählich durchsetzen und auch auf die Biologie bezogen werden. Besonders einflussreich wird C. Lyells – durch den Geologen J. Hutton angeregter – »Aktualismus«, der der Katastrophentheorie widerspricht und für die Vergangenheit keine anderen Kräfte annimmt als die in der Gegenwart wirksamen.[141] Der Prozess der Veränderung der Erdoberfläche und damit der Organismen vollzieht sich nach diesen Theorien in einem sehr viel längeren zeitlichen Rahmen als zuvor angenommen. Erst auf dieser Grundlage wird eine kontinuierliche Umwandlung der Formen ohne göttlichen Eingriff nach rein natürlichen Prinzipien vorstellbar. Lyell selbst geht allerdings auf Distanz zu dem »müßigen Streit« über die »abstrakte Möglichkeit« einer Umwandlung von Arten (»conversion of one species into another«).[142] Eine Wandelbarkeit der Arten über die Grenzen des Typus hinaus hält Lyell für unmöglich. Die ihm bekannte Unfruchtbarkeit und Seltenheit von Bastarden ist ihm ein Beleg für diese Auffassung. Auch wenn er somit traditionelle Antworten auf die gestellten Fragen gibt, liefert Lyell trotzdem mit seiner um die Entstehung von Arten zentrierten Betrachtung die entscheidenden Fragen, die Darwin und Wallace, die beide Lyells ›Principles of Geology‹ auf ihren weiten Reisen lesen, zu ihren revolutionären Antworten inspirieren.[143]

»Wandelbarkeit der Arten«

Umfassende Änderungen in der allgemeinen Einstellung gegenüber der Frage nach der so genannten Wandelbarkeit von Arten (↑Art/Artumwandlung) vollziehen sich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts. Besonders im Rahmen der Botanik wird die gleich bleibende Änderung von Organismen unter sich wandelnden Umweltbedingungen erkannt. Unter der Voraussetzung der Wandelbarkeit der Umweltverhältnisse der Erde – also der Annahme einer Erdgeschichte – erscheint damit auch eine Geschichte des Lebens wahrscheinlich. C. von Sternberg ist schon 1817 der Auffassung, man könne sich die Pflanzenwelt als eine »Kettenfolge« oder als ein »Netz« vorstellen; diese Systeme müssten aber berücksichtigen, dass »nicht alle Pflanzenformen […] zu gleicher Zeit vorhanden waren«.[144] Mit der sich allmählich durchsetzenden Überzeugung von einer langen Geschichte der Erde ist eine Reihe von Botanikern der Auffassung, es komme im Verlaufe dieser Geschichte auch zur Entstehung neuer Pflanzenarten[145]: »wie die Individuen, so haben auch die Arten einen Lebensverlauf, einen Anfang und ein (scheinbares) Ende«, schreibt beispielsweise A.F. Spring 1838.[146] Er ist daher auch der Auffassung, »daß viele Arten schon ausgestorben [sind], andere noch kommen möchten«.[147] Deutlich heißt es 1852 bei F. Unger, »eine Pflanzenart muß aus der andern hervorgehen«.[148] Der Ausdruck *Wandelbarkeit der Arten* erscheint seit Mitte der 1850er Jahre.[149]

Chambers: »succession« und »descent«

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

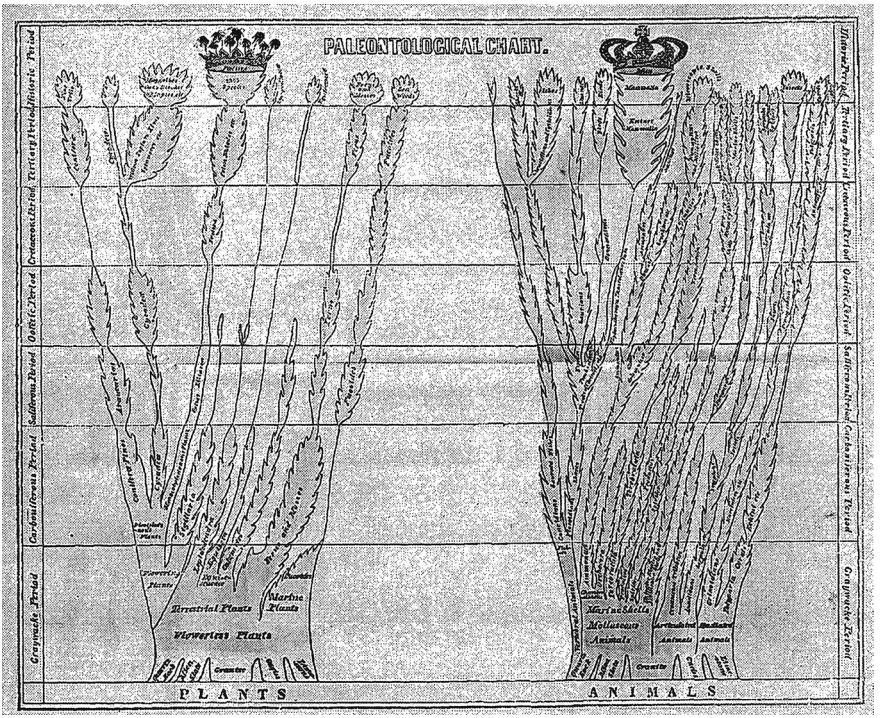


Abb. 384. Stammbaum der Pflanzen und Tiere (»Paleontological Chart«). Die Abfolge der Pflanzen- und Tiergruppen in den geologischen Epochen (vertikale Achse) ist als Verzweigung und ausgeprägte Höherentwicklung dargestellt. Die Krone der Pflanzen nehmen die Palmen ein, die der Tiere der Mensch (aus Hitchcock,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

advance in each stirps or series of animals is abundantly evident«.[150] Chambers spricht vom Verhältnis der Abstammung (»descent«[151]), das zwischen verschiedenen Gruppen von Organismen besteht. Allerdings müssen die Vertreter einer Klasse von Organismen (z.B. der Säugetiere) nach Chambers nicht notwendig miteinander verwandt sein, weil sie in seiner Konzeption (ähnlich wie in der Lamarcks) lediglich eine bestimmte Entwicklungsstufe in der Transformation unabhängig voneinander entstandener Ursprungsformen sein können.[152] Als entscheidende Evidenz für seine Anschauung führt Chambers an, dass die Fossilien in einer kontinuierlichen Serie angeordnet werden können, wobei die Fossilien den rezenten komplexen Formen umso stärker ähneln, je jünger die Schichten sind, aus denen sie stammen (eine Beobachtung, die schon Cuvier macht, ohne aber daraus auf eine Transformation der Organismen in erdgeschichtlichen Dimensionen zu schließen; ↑Fossil). Die Verhaftung in einem traditionellen Denken zeigt sich bei Chambers v.a. daran, dass er die Phylogenese der Organismen in Analogie zu der individuellen Ontogenese eines einzelnen Organismus sieht, d.h. er führt die Transformationen auf eine den Organismen immanente Tendenz der Höherentwicklung zurück – also nur in der Betrachtung der Konsequenz, nicht aber der Ursache der Evolution ist Chambers ein Vorläufer Darwins.[153]

Spencer: ›Theory of Evolution‹ (1852)

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

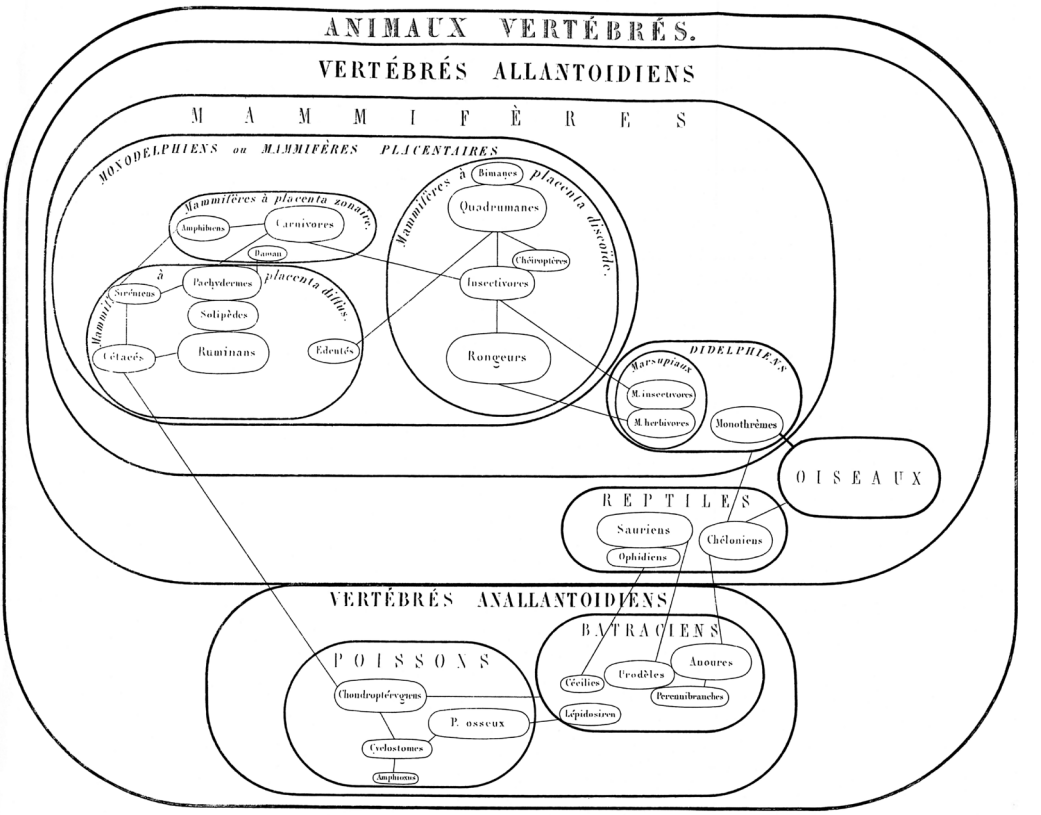


Abb. 385. Verwandschaftsverhältnisse der Wirbeltiere, dargestellt mittels ineinander geschachtelter Kreise (»Venn-Diagramm«). Die Linien zwischen einzelnen Gruppen verbinden Taxa, die analoge Formen ausgebildet haben, z.B. die Wale und Fische (aus Milne-Edwards, H. (1844). Considérations sur quelques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

Spencer interpretiert insbesondere das Verhältnis der Organismen zu ihrer Umwelt als den entscheidenden Grund für ihre Veränderung. So wie das Leben selbst als eine beständige Anpassung der inneren Verhältnisse an die äußeren anzusehen sei (»a moving equilibrium between inner and outer actions«[156]; ↑Leben), so macht Spencer auch die Veränderungen der anorganischen und organischen Umwelt dafür verantwortlich, dass es überhaupt zu Veränderungen von Organismen kommt: »The astronomic, geologic, and meteorologic changes that have been slowly but incessantly going on, and have been increasing in the complexity in their combinations, have been perpetually altering the circumstances of organisms; and organisms, becoming more numerous in their kinds and higher in their kinds, have been perpetually altering one another's circumstances. Thus, for those progressive modifications upon modifications which organic evolution implies, we find a sufficient cause«.[157]

C. Bonaparte: »La fixité absolue […] est absurde«

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

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

C. Darwin: Erklärung der Phylogenese

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

Entscheidend für die Entwicklung von Darwins Vorstellungen von einer Phylogenese sind die Erfahrungen auf seiner Weltreise von 1831 bis 1836. Verschiedene empirische Beobachtungen legen für ihn eine Abstammung der Formen voneinander nahe[162]: (1) Die Fossilien von Südamerika ähneln den gegenwärtig dort lebenden Organismen, nicht aber den Fossilien oder lebenden Organismen anderer Kontinente. (2) Die Tiere verschiedener Klimazonen in Südamerika ähneln stärker einander als sie den Tieren der gleichen Klimazonen auf anderen Kontinenten ähneln. (3) Einige Vogelarten auf den Galapogos-Inseln erscheinen als Variationen eines grundlegenden Typus, den Darwin sonst nur vom südamerikanischen Festland kennt. Beeindruckend ist für Darwin auf den Galapagos-Inseln außerdem die Tatsache, dass auf den verschiedenen Inseln trotz sehr ähnlicher Umweltbedingungen doch sehr unterschiedliche Vogelarten leben – eine rein naturtheologische Erklärung stößt hier also an ihre Grenzen. Es sind demnach fossile und biogeografische Befunde,

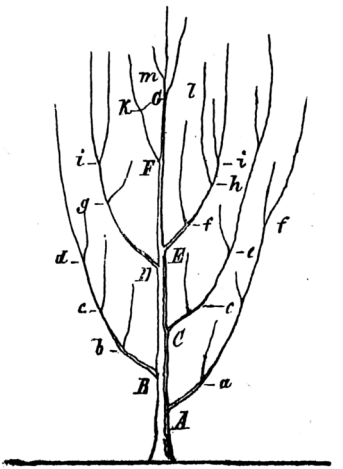


Abb. 386. Hypothetischer Stammbaum der Organismen. In diesem »Baum-förmigen Bilde des [zoologischen] Systemes« repräsentiert die vertikale Achse sowohl die Zeit als auch »die absolute Organisations-Höhe« der Tiere einer taxonomischen Gruppe. Betont wird mit dieser Darstellung nicht nur der Trend zur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

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

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

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

Auch die Anzahl der Plätze (»places«; ↑Nische) in der Ökonomie der Natur (»economy of nature«) nimmt Darwin anfangs als konstant an. Seine frühe Theorie der Phylogenese besteht daher im Wesentlichen nur in dem Mechanismus der Ersetzung einer Art durch eine andere an einem festen Platz. Erst Mitte der 1850er Jahre stellt Darwin das Verhältnis der Organismen zu ihrer Umwelt in den Hintergrund und kann damit eine tatsächliche Vermehrung von Arten für möglich halten: »Always remember how organisms are most importantly related to other organisms [...] The number of species [...] goes on increasingly in geometrical ratio – because relations get more & more complicated«.[164] In dieser neuen Phase seines Denkens ist es nicht mehr der Austausch an einem festgelegten »Platz«, sondern tatsächlich die Auseinanderentwicklung der Arten, die einen Wandel der Arten bedingt. Auch noch im ›Origin‹ finden sich allerdings Passagen, in denen Darwin von einer begrenzten Anzahl von freien Plätzen im Haushalt der Natur ausgeht (1859: »That the number of specific forms has not indefinitely increased, geology shows us plainly; and indeed we can see reason why they should not have thus increased, for the number of places in the polity of nature [3.-6. Aufl. 1861-72: »throughout the world«] is not indefinitely [1861-72: »immeasurably «] great«).[165] Erst ab der 3. Auflage von 1861 macht Darwin deutlich, dass aufgrund der inneroganischen Dynamik eine unbegrenzte Anzahl von »Plätzen« vorliegt: »the mutual relations of organic beings are more important [for species diversity than the mere inorganic conditions]; as the number of species in any country goes on increasing, the organic conditions of life will become more and more complex. Consequently there seems at first sight to be no limit to the amount of profitable diversification of structure, and therefore no limit to the number of species which might be produced«.[166]

Als Mechanismus der Differenzierung formuliert Darwin das Prinzip der ***Divergenz*** (»Divergence of Character«), das – nach der gängigen Interpretation Darwins[167] – auf dem Vorteil der Spezialisierung beruht: Diejenigen Organismen, die sich von anderen unterscheiden, genießen einen Vorteil, weil sie auf diese Weise einer geringeren ↑Konkurrenz unterliegen (»the more diversified the descendants from any one species become in structure, constitution, and habits, by so much will they be better enabled to seize on many and widely diversified places in the polity of nature, and so be enabled to increase in numbers«).[168] Mit diesem Prinzip wird die Diversifizierung der Lebewesen zu einem selbstbezüglichen Prozess, der eine eigene innere Dynamik enthält. Die Veränderungen sind damit nicht mehr durch eine »Anpassung« an die Umwelt bedingt, sondern im Wesentlichen durch den bloßen Vorteil der Verschiedenheit von dem Bestehenden. Darwin verwendet diese Argumentation bereits seit 1854[169]; als ein Prinzip in einer festen Terminologie formuliert er seine Einsichten aber erst ab 1857 (»principle of divergence«[170])[171]. Zusammen mit dem Selektionsprinzip hält er das Divergenzprin-

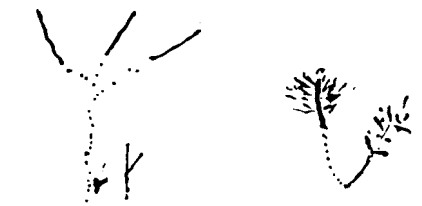


Abb. 387. Die beiden ersten Zeichnungen eines Stammbaums in den Notizbüchern Darwins aus dem Jahr 1837. Die ausgezogenen Linien stehen für rezente Spezies, die gepunkteten für ausgestorbene (aus Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844,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

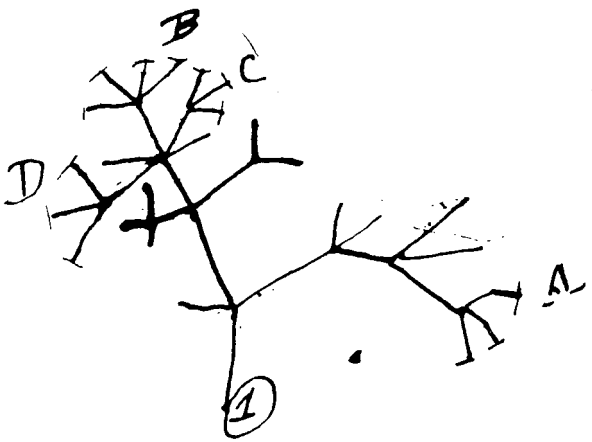


Abb. 388. Frühe Skizze eines Modells für einen Stammbaum der Lebewesen aus den Notizbüchern Darwins. Die Zeichnung ist überschrieben mit »I think«. Der Stammbaum weist eine ungeordnete, sich in verschiedene Richtungen des Raumes entfaltende Form auf (aus Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett,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

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

In seinem Hauptwerk von 1859 geht Darwin (tatsächlich als einer der ersten und anders als Lamarck, der eine wiederholte Urzeugung annimmt; s.o.) von einem monophyletischen Ursprung aller Lebewesen aus: Er postuliert, dass alle Pflanzen und Tiere von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, den er ihren *Prototyp* nennt.[174] Ausgehend von diesem Vorfahren habe eine Evolution stattgefunden, die wegen des Konkurrenzvorteils der spezialisierten Formen zu einer Divergenz und Diversifizierung der Lebewesen führte. Das Bild eines großen Baums (»a great tree«) zur Darstellung der Abstammungsverhältnisse der Organismen hält Darwin für grundsätzlich richtig (»this simile largely speaks the truth«[175]). Er selbst verwendet dieses Bild in seinen Tagebüchern seit 1837 (vgl. Abb. 387). Auch die einzige Abbildung seines Hauptwerks stellt das Schema eines Stammbaums dar, allerdings ohne reale Taxa von Organismen anzugeben.[176]

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

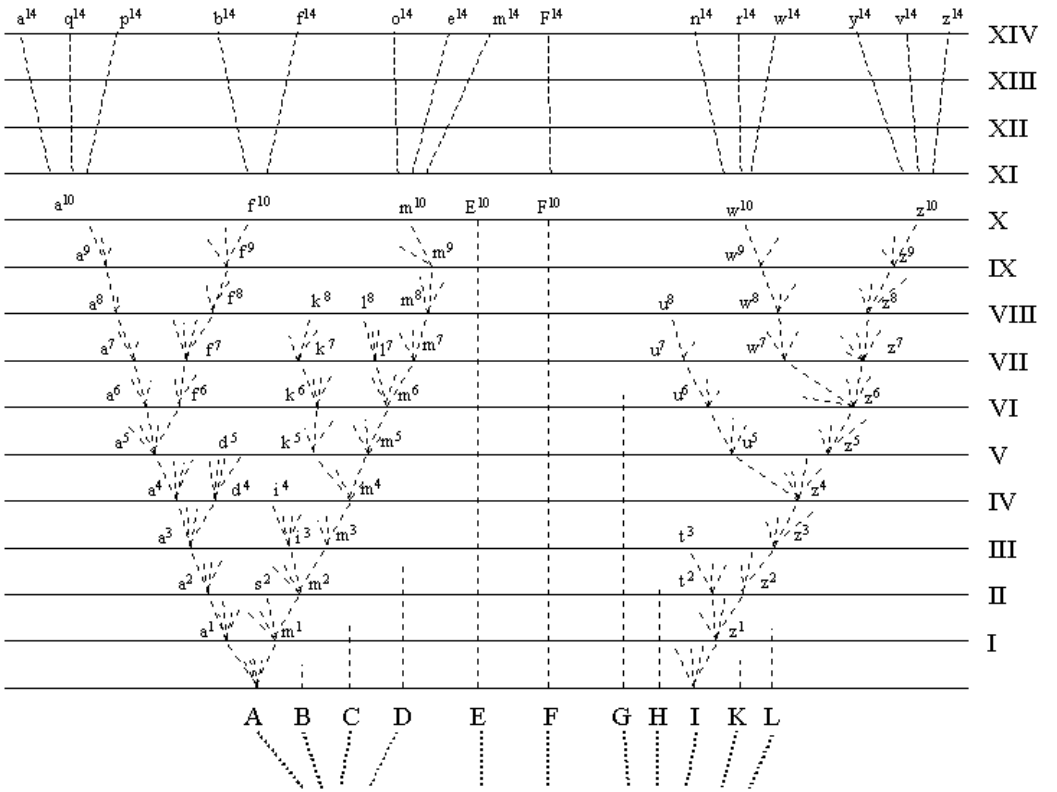


Abb. 389. Darwins Modell eines Stammbaums aus dem ›Origin of Species‹ (1859). Dies ist die einzige Abbildung in Darwins Hauptwerk. Sie stellt ein bloßes Schema der Diversifizierung der Formen dar; im Gegensatz zu den meisten anderen Stammbäumen werden keine taxonomischen Gruppen konkret benannt. Der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

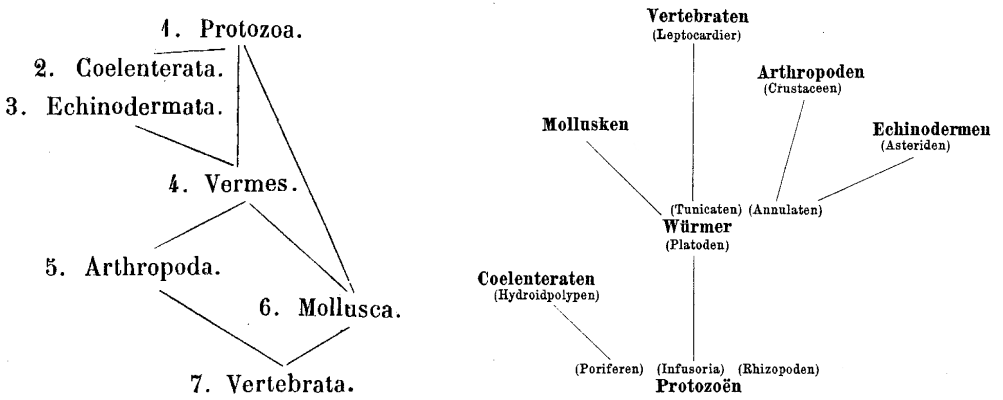


Abb. 390. Der Übergang von einer netzförmigen Darstellung der Verwandtschaft (links) zu einer Stammbaumdarstellung (rechts) in zwei aufeinander folgenden Auflagen desselben Werks mit dem dazwischen liegenden Ereignis des Erscheinens von Darwins ›Origin of Species‹ (1859). Neben dem Verzicht auf die Darstellung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

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

Rezeption Darwins

Die Annahme einer genalogischen Verwandtschaft der Organismen setzt sich mit Darwins Theorie allmählich durch. Schneller akzeptiert wird dabei der phylogenetische Teil von Darwins Theorie – und zwar, »Plancks Prinzip« widersprechend, weitgehend unabhängig vom Alter der Forscher[178] – über die Mechanismen der ↑Evolution herrscht dagegen bis ins 20. Jahrhundert Uneinigkeit (↑Selektion). Ein anfängliches Problem für die Phylogenesevorstellung bilden Kalkulationen über das Alter der Erde, die Lord Kelvin anstellt. Ausgehend von dem vorhandenen Vulkanismus auf der Erde und der Annahme einer allmählichen Abkühlung schätzt Kelvin das Alter der Erde auf nicht mehr als hundert Millionen Jahre – zu wenig Zeit für die Entstehung der vorhandenen Formenmannigfaltigkeit nach dem Mechanismus der Selektion. Darwin vermutet zwar, dass die Kalkulationen Kelvins nicht stimmen können, der Nachweis, dass die Berücksichtigung der Radioaktivität eine höhere Schätzung erzwingt, gelingt aber erst nach Darwins Tod.[179]

Haeckel: Vererbung und Anpassung

Bei E. Haeckel, dem wichtigsten deutschsprachigen

Ähnlichkeit benachbarter Faunen und Floren Die Ähnlichkeit von Formen nimmt in der Regel mit der räumlichen Entfernung zwischen den besiedelten Regionen ab.	**Abnahme der Ähnlichkeit der Fossilien gegenüber rezenten Formen mit dem Alter der Fossilien** Je älter die Schicht, aus der die Fossilien stammen, desto unähnlicher sind sie den rezenten Formen.
Verschiedenheit der Faunen und Floren gleicher Klimate, aber unterschiedlicher Herkunft Trotz ähnlicher Klimabedingungen unterscheiden sich die Faunen und Floren der verschiedenen Kontinente doch erheblich.	**Verschiedenheit der Fossilien einer Region mit den rezenten Organismen anderer Regionen** Die Fossilien in einer Region ähneln den rezenten Formen dieser Region stärker als denen anderer Regionen.

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

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

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

Monophylie oder Polyphylie?

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

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

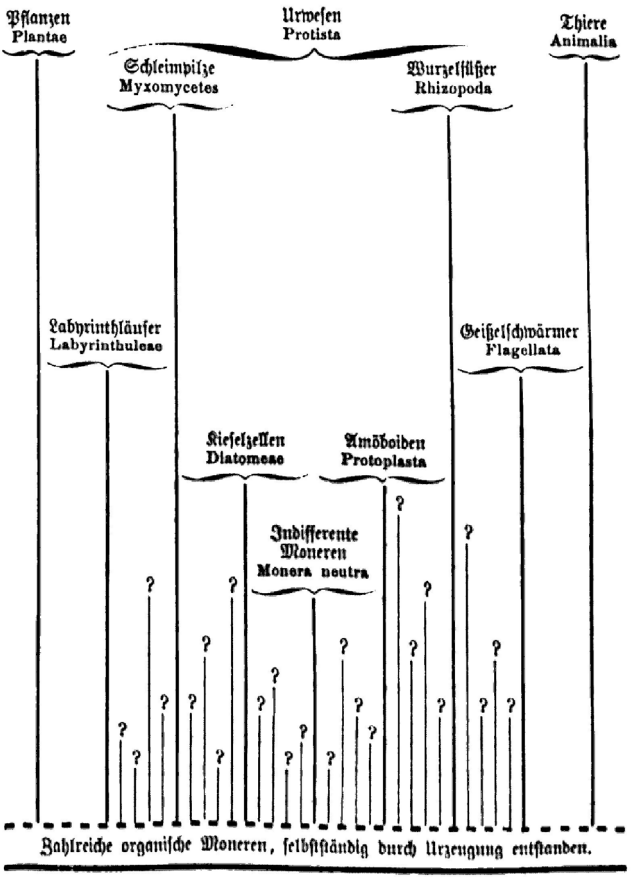


Abb. 391. Polyphyletischer Ursprung der Pflanzen und Tiere und der »Stämme« der Protisten: »Nehmen wir […] die vielheitliche oder polyphyletische Descendenzhypothese an, so würden wir uns eine mehr oder minder große Anzahl von organischen Stämmen oder Phylen vorzustellen haben, welche alle, neben und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

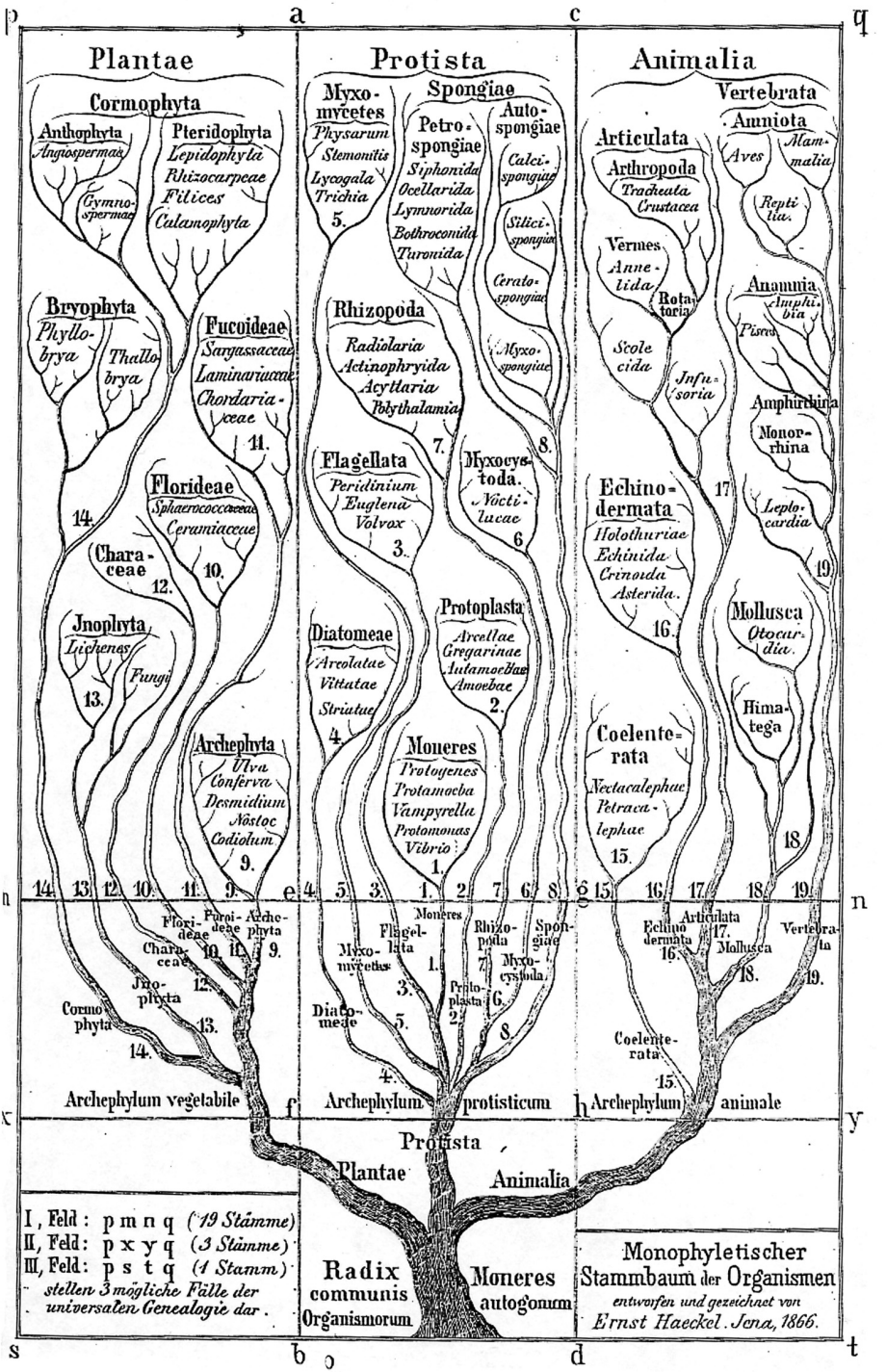


Abb. 392. »Monophyletischer Stammbaum der Organismen«. Die vertikale Achse des Stammbaums repräsentiert keine einfache Zeitachse, denn die meisten der angegebenen Taxa haben rezente Vertreter. Weil komplexe und weniger komplexe Formen in den »drei Reichen« der Pflanzen, Protisten und Tiere nebeneinander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

sprung des Lebens auf der Erde aus. Darwin favorisiert dagegen zeitweise einen monophyletischen Ursprung aller Lebewesen (s.o.). Die Annahme der genealogischen Verwandtschaft aller Lebewesen beurteilt Darwin als analogische Erweiterung seiner Erklärung der Entstehung einzelner neuer Arten durch Variation bestehender. Auf die Frage, wie viele Stammformen der Baum des Lebens hat, gibt Darwin im Laufe seines Lebens unterschiedliche Antworten. Anfangs erwägt er eine Dreiteilung des Lebensbaums gemäß den drei grundsätzlich unterschiedenen Lebensräumen der Luft, des Wassers und des Landes.[184] Später ist er der Auffassung, es seien weniger als zehn Elternformen (»less than ten parent forms«), von denen alle Organismen abstammen.[185] In seinem Hauptwerk von 1859 geht er sogar von nur einer Ursprungsform aus. In der ersten Auflage des ›Origin‹ bezeichnet er den monophyletischen Ursprung aller Lebewesen als wahrscheinlich (»probably«[186]); später wird er vorsichtiger und nennt ihn nur noch möglich. So heißt es in der fünften Auflage des ›Origin‹ von 1869: »all the organic beings which have ever lived on this earth may be descended from some one primordial form«.[187]

Haeckel nimmt zwar in einigen Passagen seiner Schriften auch für die verschiedenen Stämme der Tiere eine separate Urzeugung an: Jeden Stamm will er zurückführen auf eine Stammform, ein »autogenes Urwesen«, das vorzustellen sei als »ein vollkommen structurloses und homogenes Moner«.[188] Andererseits hält er es aber 1866 für möglich, »dass diese verschiedenen Stämme doch noch an ihrer Wurzel zusammenhängen«[189]; er zeichnet dementsprechend einen Stammbaum, in dem alle Stämme genealogisch miteinander verbunden sind und bezeichnet diesen als »Monophyletischen Stammbaum der Organismen« (Abb. 392). Die erste Auflage von Haeckels ›Natürlichen Schöpfungsgeschichte‹ aus dem Jahr 1868 enthält aber auch einen polyphyletischen Stammbaum, in dem für verschiedene Gruppen der Einzeller sowie für die Pflanzen und Tiere ein unabhängiges Ereignis der Urzeugung postuliert wird (Abb. 391).

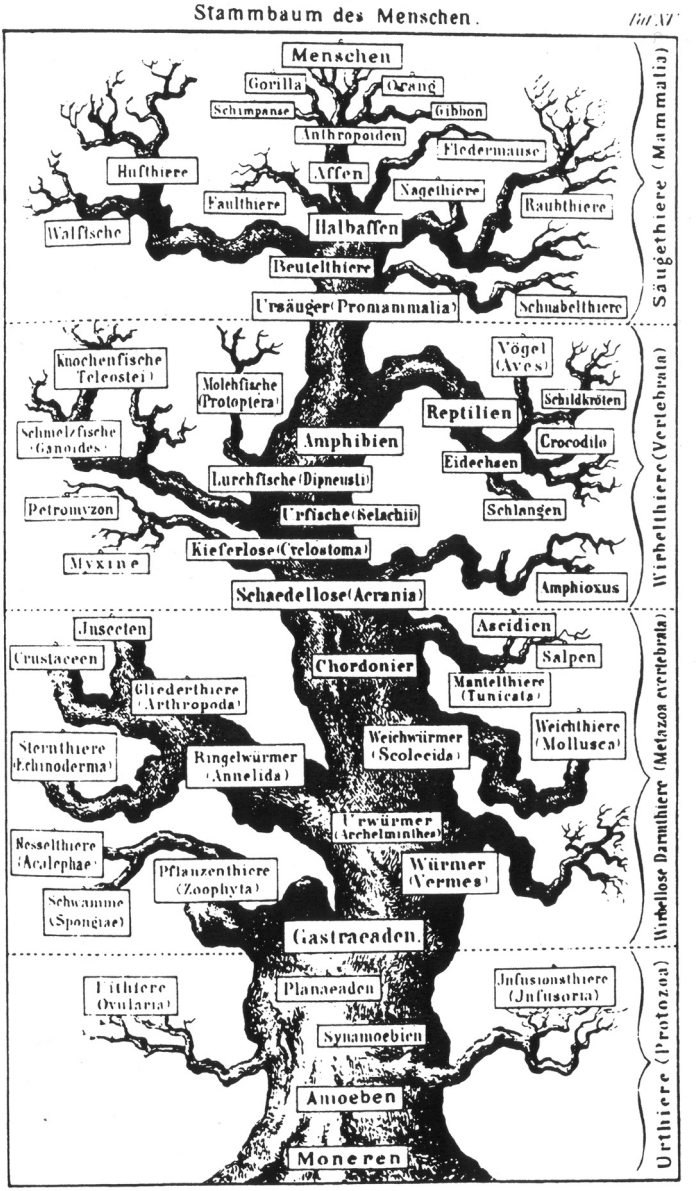


Abb. 393. »Stammbaum des Menschen«. Auf allen Höhenstufen des Baums sind rezente taxonomische Gruppen angegeben, und zwar mit zunehmender morphologischer Komplexität. Die vertikale Achse ist daher am besten als eine Abfolge von Entwicklungsstufen (»grades«) zu interpretieren (aus Haeckel. E. (1874). Anthropogonie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen: Taf. XII).

Mit der endgültigen Widerlegung der Annahme wiederholter Ereignisse einer ↑Urzeugung und der Fest-

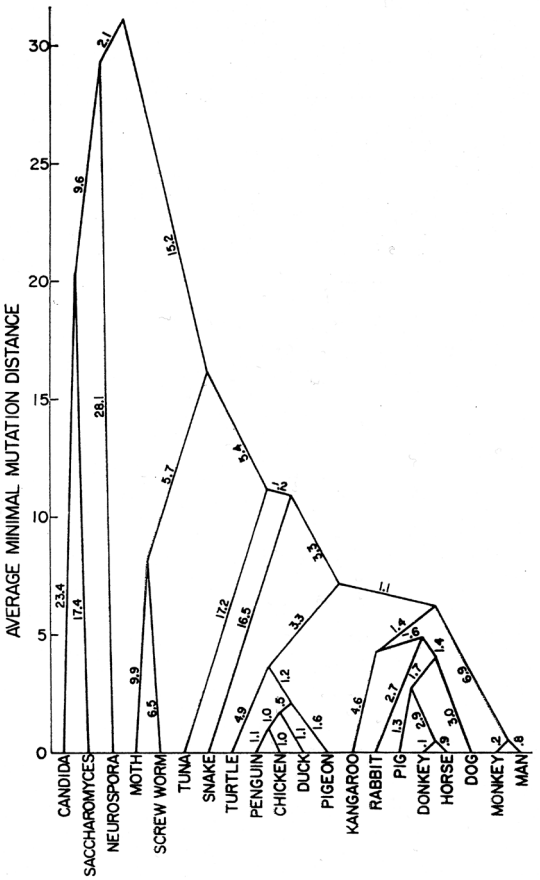


Abb. 394. Phylogenetischer Stammbaum konstruiert auf Grundlage der Sequenz von Aminosäuren des Cytochrom C-Moleküls. Die vertikale Achse stellt die mittlere minimale Mutationsdistanz dar, d.h. die minimale Anzahl von Nukleotiden, die verändert werden müssen, um von der Nukleotidsequenz der Gene zur Codierung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

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

Phylogenese und Umweltänderung

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

Gradualismus versus Saltationismus

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

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

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

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

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

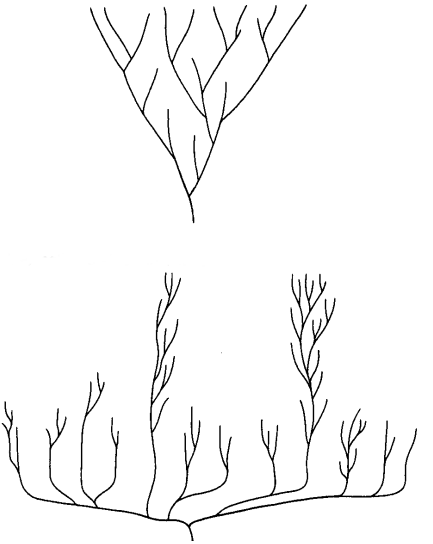


Abb. 395. Stammbaum mit progressiver (oben) und regressiver Disparität (unten). Die vertikale Achse repräsentiert die Zeit, die horizontale die morphologische Differenz der Formen. Das konventionelle Bild ist das obere: ein von einer schmalen Basis ausgehender, nach oben strebender und sich kontinuierlich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

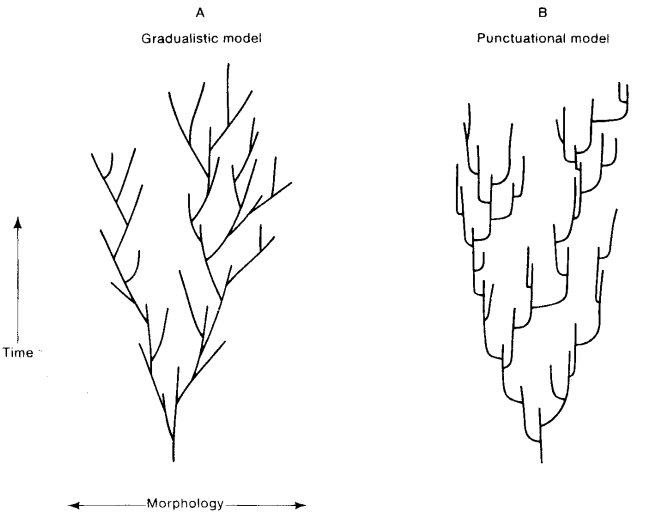


Abb. 396. Phylogenetischer Baum nach einem gradualistischen Modell der Evolution (A) und nach dem Modell des durchbrochenen Gleichgewichts (B) (aus Raup, D.M. & Stanley, S.M. (1971/78). Principles of Paleontology: 326).

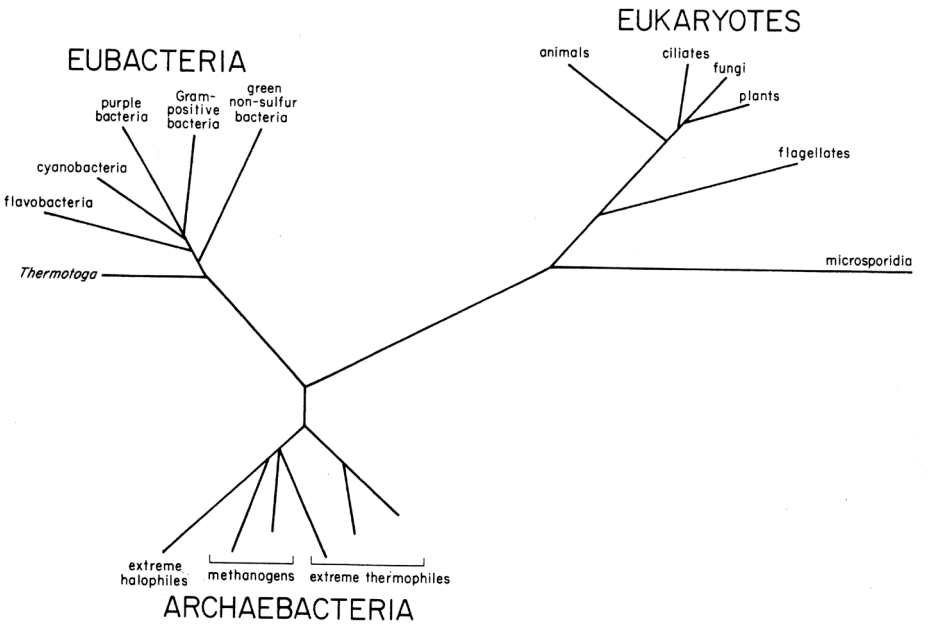


Abb. 397. Der universale phylogenetische Stammbaum der Organismen (»the universal phylogenetic tree«), der auf molekularen Daten basiert. Zugrundegelegt ist die Sequenz der Basen in der kleinen Untereinheit der ribosomalen RNA (SSU rRNA). Entgegen der bis in die 1980er Jahre üblichen Zweiteilung der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

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

Es wird argumentiert, dass vor allem die Stabilität von ontogenetischen Prozessen und die wechselseitige Abhängigkeit der Komponenten eine graduelle Veränderung eines morphologischen Systems verhindern. Nach diesem Modell werden nicht exogene Gründe der Isolation, sondern endogene Gründe der Integration des Systems für den plötzlichen Wandel angegeben. Auf genetischer Ebene können Veränderungen zwischen der Interaktion der Gene, insbesondere der Regulatorgene, für die plötzlichen Transformationen von einer Art oder einem Typus zu einem anderen verantwortlich gemacht werden.[205]

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

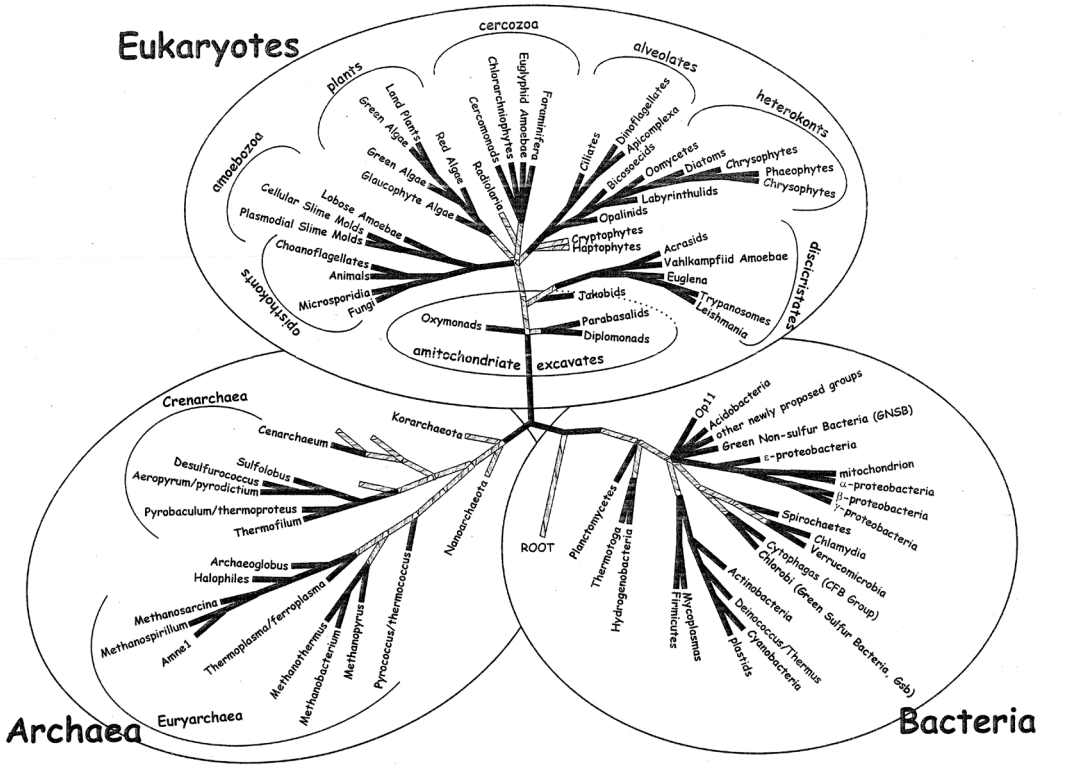


Abb. 398. Aktueller Stammbaum zur Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse der großen Gruppen von Organismen (aus Baldauf, S.L. et al. (2004). The tree of life. An overview. In: Cracraft, J. & Donoghue, M.J. (eds.). Assembling the Tree of Life, 43-75: 45).

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

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

Wissenschaftlicher Status

Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts genießt die Phylogeneseforschung kein hohes Ansehen. Ihr wird vorgeworfen, weitgehend auf Spekulationen zu beruhen. So sieht F. Schmitz sie 1878 nicht als einen Beitrag zur »exakten Forschung«, sondern vielmehr als ein »grossartiges System von willkürlichen Hypothesen« und spricht von der »poetischen Disciplin der Phylogenetik«.[211]

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

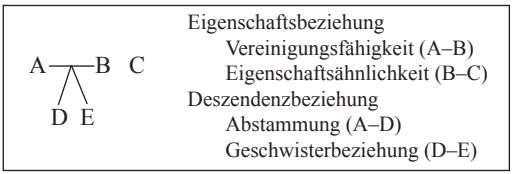


Abb. 399. Typen der Verwandtschaft (angelehnt an Lewin, K. (1920). Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik und die Darstellung vollständiger Stammbäume: 6f.)

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

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

Verwandtschaft

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

Zu einer Auseinandersetzung um den biologischen Verwandtschaftsbegriff kommt es verstärkt seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Im Laufe der Diskussionen werden neben der genealogischen Verwandtschaft andere Verwandtschaftsformen unterschieden. M. Rauther erwägt es 1912, die von der Abstammung unabhängige Fähigkeit, gemeinsame Nachkommen zu erzeugen, als Kriterium der Verwandtschaft zu verwenden.[216] K. Lewin nennt dies 1920 »Verwandtschaft als Vereinigungsfähigkeit« und fasst sie mit der »Verwandtschaft als Eigenschaftsähnlichkeit (Typenverwandtschaft)« zu der Gruppe der »Verwandtschaft als Eigenschaftsbeziehung« zusammen.[217] Demgegenüber steht nach Lewin die »Verwandtschaft als Existentialbeziehung«, die entweder das Verhältnis von Vorfahren zu Nachfahren (»Auseinanderhervorgegangensein im Nacheinander«) oder von genealogisch nebeneinander stehenden Individuen (als »Geschwisterbeziehung« oder »Gattenbeziehung«) betrifft (vgl. Abb. 399).[218]

Zwischenformen

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

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

zidien und andere festsitzende Meerestiere als eine Gruppe, die zwischen Pflanzen und Tieren steht.[225]

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

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

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

Der später als technischer Terminus etablierte Ausdruck ***missing link*** erscheint 1844 bei L. Chambers[239] und 1851 bei C. Lyell[240]. Beide gehen dabei von der Annahme eines kontinuierlichen Zusammenhangs der Formen in der fossilen Überlieferung aus.

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

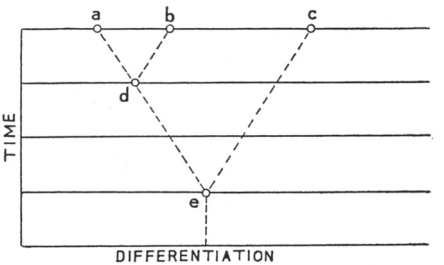


Abb. 400. Schema eines Stammbaums mit der vertikalen Achse der Zeit und der horizontalen Achse der organischen Differenzierung (aus Lam, H.J. (1936). Phylogenetic symbols, past and present. Acta Biotheor. 2, 153-194: 179).

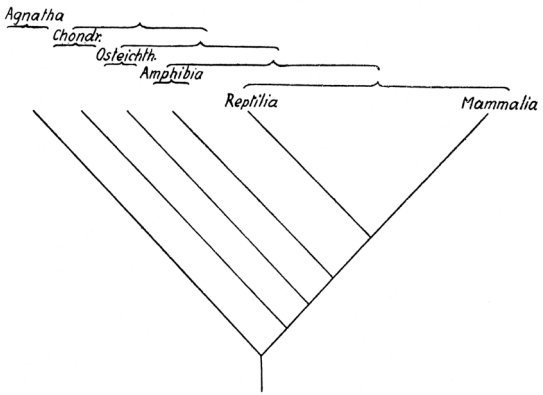


Abb. 401. Kladogramm der Wirbeltiere: In einem Kladogramm wird allein die Verzweigungsgeschichte (»Kladogenese«) einer taxonomischen Gruppe dargestellt. Die relative morphologische Entfernung der Gruppen voneinander (»Anagenese«) findet dagegen keine Berücksichtigung (anders als in einem Stammbaum oder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

Stammbaum

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

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

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

A.N. Duchesne spricht 1766 von einem *genealogischen Baum* (»arbre généalogique«) für die Gattung der Erdbeeren[252], und er gibt auch eine entsprechende Darstellung der sukzessiven Verzweigung.[253] Duchesne gilt damit als einer der ersten, der eine temporale Genealogie für eine Klassifikation von Organismen entwickelt – allerdings steht sein »Stammbaum« der Erdbeeren (»Généalogie des Fraisiers«) auf dem Kopf, d.h. an seinem oberen Ende befindet sich nur eine Art, die sich nach unten auffächert (vgl. Abb. 379) – Bezeichnung und Bild stehen hier also noch in einem Spannungsverhältnis zueinander (s.u.).[254]

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

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

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

Gezeichnet wird ein solcher Baum im Sinne einer »verzweigten Stufenleiter« (und nicht immer grafisch als Baum gekennzeichnet) u.a. 1766 von J.P. Rüling für die Pflanzen (»Tabula Phytographica Universalis Affinitates Ordinum Naturalium Plantarum Exhibens«)[258] und im 19. Jahrhundert noch vor Darwin 1801 von A. Augier[259], 1809 von Lamarck für die Tiere (»Tableau Servant à montrer l'origine des différens animaux«)[260] (vgl. die Zeichnung und die Ausführungen oben), 1815 von Seringe für verschiedene Weidenarten[261], 1816 von Barbançois für die Tiere (»Tableau De la Filiation des Animaux depuis l'Infusoire jusqu'au Singe«)[262] und 1858 von Bronn (vgl. Abb. 386)[263]. In einen paläontologischen Kontext gesetzt wird ein solcher Baum 1840 von dem Geologen E. Hitchcock: In zwei getrennten Bäumen für Pflanzen und Tiere (»Paleontological Chart«) stellt Hitchcock die Höherentwicklung und Verzweigungsgeschichte der phylogenetischen Entwicklung vor dem Hintergrund der Abfolge der geologischen Epochen dar (vgl. Abb. 384). Als Ursache hinter der Phylogenese nimmt Hitchcock einen göttlichen Einfluss an.[264] Eine grafische Darstellung eines Stammbaums, die zwar der Form nach moderne Züge aufweist, aber trotzdem ausdrücklich keine Deszendenzverhältnisse abbilden soll, gibt J.-L.R. Agassiz 1843 für die Fische. In diesem Diagramm wird neben der Repräsentation der Verzweigungspunkte das Auftreten und die Verbreitung verschiedener Fischgruppen in unterschiedlichen geologischen Epochen wiedergegeben (Abb. 382: »Généalogie de la Classe des Poissons«).[265]

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

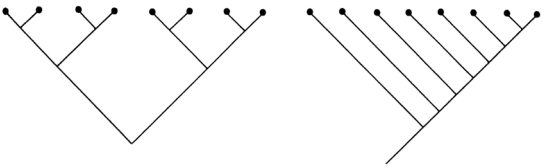


Abb. 402. Zwei Typen eines Kladogramms: Links ein »symmetrisches Kladogramm«, bei dem einige der terminalen Taxa auf gleicher taxonomischer Rangstufe stehen, wobei in dem vorliegenden Fall insgesamt vier Rangstufen unterschieden werden: ein Taxon (Monophylon) auf der untersten Ebene, zwei auf der zweiten,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

vom Grund her wachsen, sondern sich vom Wipfel her entfalten. Typisch hierfür sind die Abbildungen bei Duchesne und Lamarck, die die ältesten Gruppen mit den am einfachsten gebauten Organismen oben im Stammbaum anordnen (Abb. 379 und 380). Diese Grafiken stellen damit eigentlich Mischformen zwischen genealogischen Bäumen (als welche sie von ihren Verfassern häufig bezeichnet werden) und atemporalen hierarchischen Ordnungsschemata dar. Ikonografisch besteht wahrscheinlich ein Zusammenhang zwischen den frühen biologischen umgekehrten Stammbaumdarstellungen und den Geschlechts- oder Stammtafeln des Menschen, die als höchsten Punkt einen »Stammvater« setzen[266] – und damit die definierte Herkunft und nicht die Entwicklung in eine vielfältige, unbestimmte Zukunft betonen. Erst seit den 1840er Jahren mit den Abbildungen bei Hitchcock, Carpenter, Chambers und Agassiz (in Darwins Notizbüchern seit 1837) werden die Stammbäume konsequent so gezeichnet, dass die ältesten Formen unten stehen.[267] Neben Bäumen sind in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts Kreise die beliebteste Form zur Darstellung von Verwandtschaftsverhältnissen.[268]

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

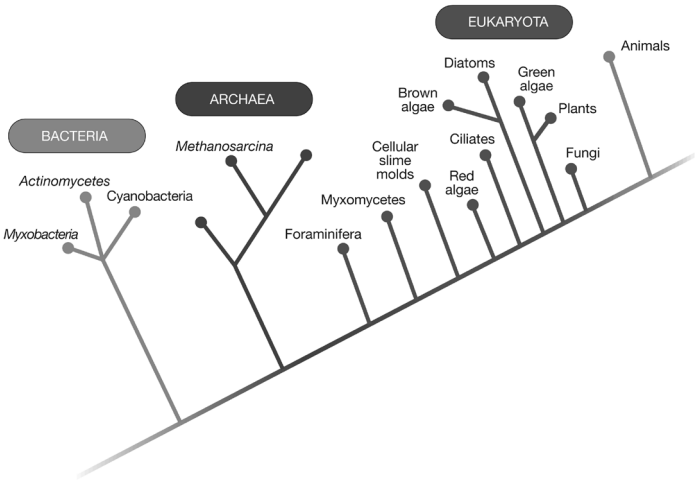


Abb 403. Phylogenetische Beziehungen zwischen den Taxa vielzelliger Organismen. Die Vielzelligkeit ist mehrmals in der Geschichte des Lebens entstanden (aus Carroll, S.B. (2001). Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. Nature 409, 1102-1109: 1104).

Die Verwendung des Ausdrucks ***Baum des Lebens*** erscheint vor dem 19. Jahrhundert in sehr unterschiedlichen Kontexten und Bedeutungen. Bezeichnet wird damit ein Bild, das bereits in den alten Kulturen Ägyptens, des Nahen Ostens und Amerikas verwendet wird und insbesondere als kosmologisches und religiöses Symbol verbreitet ist.[269] Gebraucht wird es seit langem für den Verwandtschaftszusammenhang von Individuen einer Art (insbesondere des Menschen). Bereits vor Darwin wird die Bedeutung aber auch auf den genealogischen Zusammenhang von Lebewesen verschiedener Arten ausgeweitet. So spricht F.S. Leuckart 1819 von einer »immer höher und höher strebenden Entwickelung alles Organischen«, die am besten mit einem Baum verglichen werden könne, und er behauptet: »Schon längere Zeit sammle und arbeite ich daran, einen solchen Baum des Lebens, einen Stammbaum der organischen Welt zu construiren«.[270]

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

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

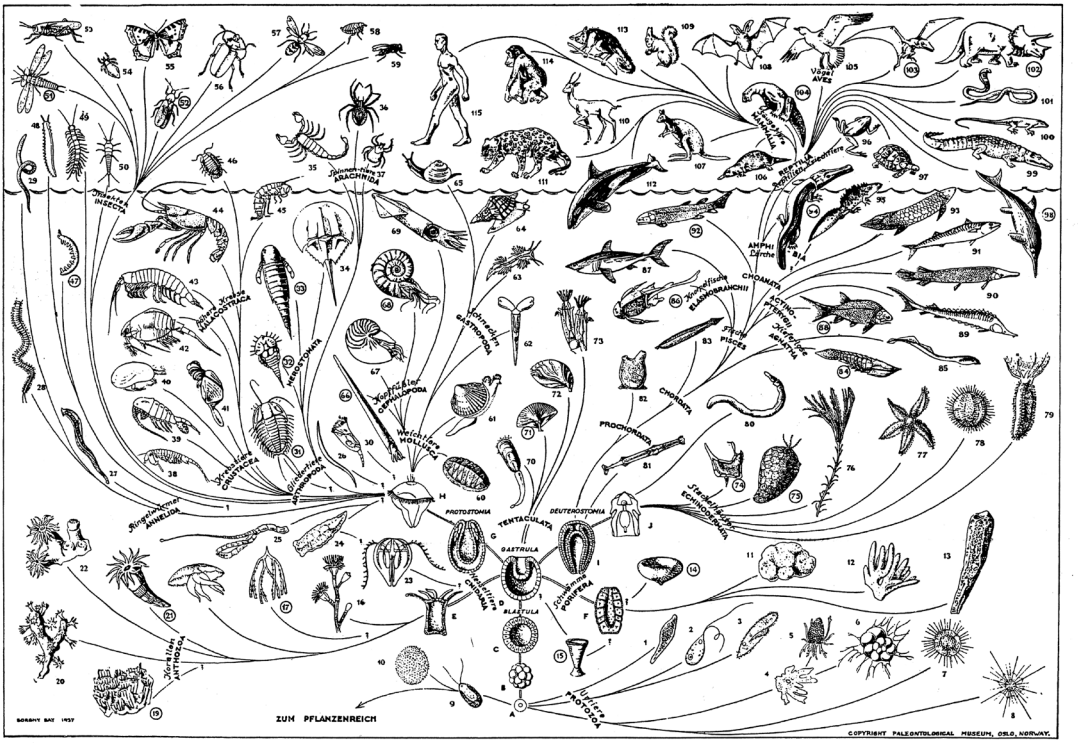


Abb. 404. »Der Stammbusch des Tierreiches«: Der Großteil der Evolution der Tiere vollzog sich unter Wasser (aus Heintz, A. (1939). Der Stammbusch des Tierreiches. Natur u. Volk 69, 524-534: 526).

In seinem Hauptwerk aus dem Jahr 1859 gibt Darwin nicht die Verwandtschaftsverhältnisse von einzelnen Organismengruppen in einem Stammbaum wieder, sondern stellt allein ein allgemeines Schema eines solchen Stammbaums auf (Abb. 389).[275] Anders dagegen Haeckel, der mittels kräftiger alter Bäume die hypothetische Abstammung der von ihm unterschiedenen Taxa wiedergibt, und als erster einen universalen Stammbaum für alle Lebewesen konstruiert (vgl. Abb. 392). Die Anregung für diese Darstellungsform hat Haeckel offenbar von seinem Jenaer Kollegen, dem Sprachforscher A. Schleicher erhalten, der zuvor bereits Stammbäume für Sprachen entwickelt hat.[276]

Kritik an den Stammbaumdarstellungen wird schon im 19. Jahrhundert geäußert. Wegen der methodischen Unsicherheit in ihrer Begründung sind sie nach E. Du Bois-Reymonds bekanntem Ausspruch von 1876 »etwa so viel werth, wie in den Augen der historischen Kritik die Stammbäume homerischer Helden«.[277] Auch der Erklärungswert eines Stammbaums gilt insbesondere unter Morphologen als gering.[278] Der Historiker O. Lorenz ist 1898 der Auffassung, die phylogenetischen Stammbäume seien im Grunde nichts als lineare Ahnentafeln – die für die Evolution entscheidenden »Kreuzungs- und Mischungsverhältnisse« von Organismen verschiedener Linien würden damit aber gerade nicht dargestellt.[279] E. Rádl konstatiert in seiner Biologiegeschichte von 1909, Stammbäume würden zu seiner Zeit »allgemein von den Biologen stillschweigend aufgegeben«.[280] Eine Wiederbelebung erfahren die Stammbaumdarstellungen offenbar erst mit der sich durchsetzenden Akzeptanz der Evolutionstheorie seit den 1920er Jahren.

Eine eindeutige Interpretation der beiden Achsen in einem zweidimensionalen Stammbaum gibt H.J. Lam 1936 (vgl. Abb. 400).[281] Die vertikale Achse repräsentiert in Lams Darstellung die zeitliche Dimension; die horizontale Achse die morphologische Differenzierung. Die beiden Aspekte von *Kladogenese* und *Anagenese* sind in der Stammbaumdarstellung damit voneinander unterschieden – und auch kombiniert, denn der Stammbaum (*Phylogramm*) stellt eine Kombination einer Ähnlichkeitsdarstellung (*Phänogramm*) und einer genealogischen Verwandtschaftsdarstellung (*Kladogramm*) dar (↑Systematik). Der Stammbaum enthält sowohl Informationen über die

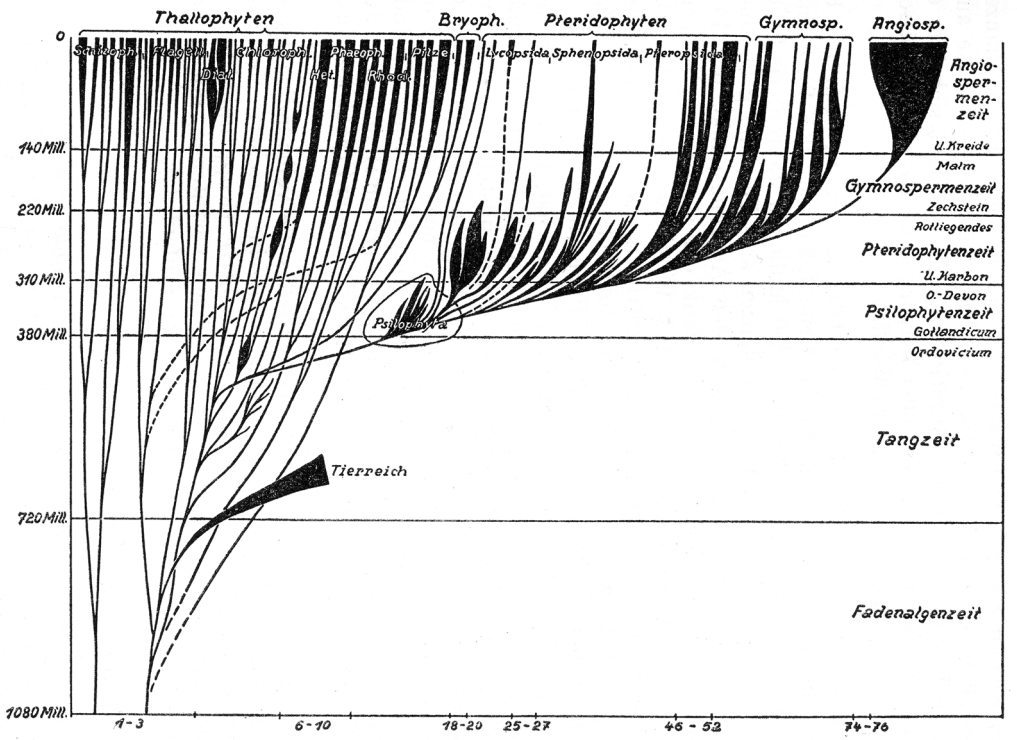


Abb. 405. »Stammbaum des Pflanzenreichs«. Die horizontale Achse repräsentiert die Anzahl der unterscheidbaren Zellsorten einer Pflanze, die vertikale das absolute Alter der taxonomischen Gruppe (aus Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 507).

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

Mit dem zunehmenden Nachweis von »horizontalem« oder »lateralem Gentransfer« von Organismen einer Stammlinie auf die einer anderen wächst die Skepsis, den einen »universalen Stammbaum des Lebens« konstruieren zu können – einfach weil aufgrund von Querverbindungen zwischen den Ästen der Stammbaum und jede hierarchische Klassifikation ein ungeeignetes Mittel der Repräsentation der Phylogenese ist.[283] Statt eines Baums bildet dann ein Netz (s.u.) das geeignete Darstellungsbild. Inwieweit ein solcher Gentransfer nicht nur unter einfach organisierten Organismen, z.B. zwischen Bakterien, sondern auch zwischen Bakterien und Wirbeltieren vorkommt, ist umstritten.[284] Bereits die seit den 1970er Jahren vertretene »Endosymbiontenhypothese«, nach der einige Zellorganellen der eukaryotischen Zellen (die Mitochondrien und Chloroplasten) aus der Einwanderung von Bakterien in diese Zellen entstanden sind (↑Symbiose/Endosymbiose), macht das Bild eines geordneten Stammbaums zunichte und hat zur Folge, dass die Eukaryonten im strengen Sinne nicht mehr als monophyletische Gruppe betrachtet werden können. Aber nicht nur abgegrenzte Zellorganellen wie die Mitochondrien sind Spuren anderer Organismen in den eukaryotischen Zellen, auch das Genom der Zellen selbst enthält Elemente, die von Bakterien und Viren stammen. Auch der Mensch weist viele solcher Gensequenzen bakteriellen Ursprungs in seinem Genom auf.[285] Durch die Verschmelzung von Organismen aus ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen wird eine eindeutige Lokalisation eines Organismus in einem Stammbaum unmöglich. Das Bild des Stammbaums wird damit insgesamt untauglich zur Darstellung der Verwandtschafsverhältnisse. Die organischen Verwandtschaftsverhältnisse ähneln nicht den Verzweigungen der Äste in einem Baum, sondern den Verflechtungen der Fäden in ei-

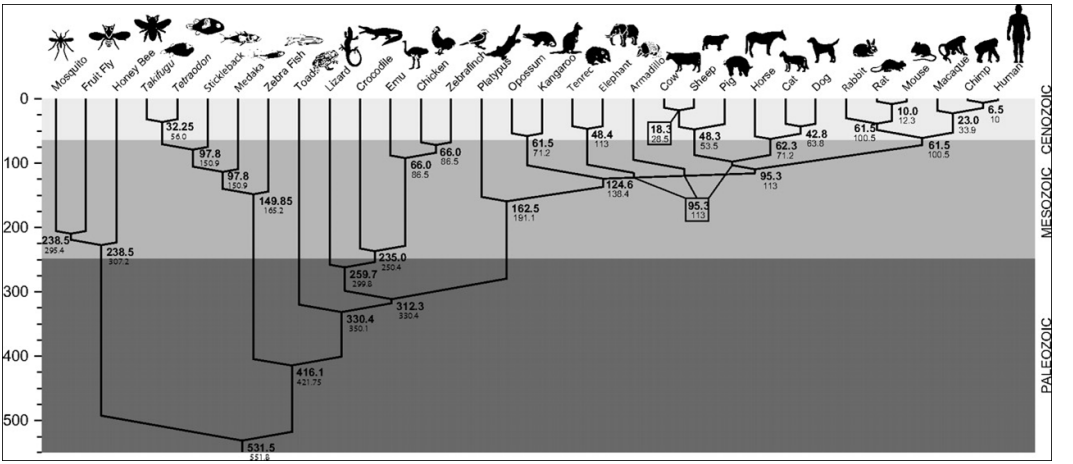


Abb. 406. Kalibrierter Stammbaum von Tieren mit Angabe des Alters desjenigen ältesten Fossils, das verlässlich zu einem der beiden Schwestergruppen gerechnet werden kann, die aus der Verzweigung des Stammbaums jeweils hervorgehen. Die fettgedruckten Zahlen bezeichnen das minimale Datum, die normalgedruckten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

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

Stammstrauch und Stammbusch

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

Im anthropologischen Zusammenhang erscheint seit dem Jahr 1900 der Ausdruck ***Stammbusch***.[292] B. Hagen verwendet das Wort in diesem Jahr, um seine Sicht auszudrücken, »daß der Mensch nicht auf den Schultern der Anthropoiden steht und nicht aus ihnen hervorgegangen ist, daß also der Mensch nicht vom Affen abstammt, sondern mit diesen gemeinsam seinen Ursprung direkt aus der Wurzel des ganzen Säugetierstammes, den Marsupialiern und Lemuren, genommen hat«.[293] Bis in die Gegenwart halten viele Anthropologen dieses Bild für angemessener als das des Stammbaums zur Beschreibung der Evolutionsgeschichte des Menschen.[294] Auch auf das Bild der Phylogenese insgesamt wird die Bezeichnung übertragen (vgl. Abb. 404).[295]

Monophyletisch

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

Eine präzise Definition des Begriffs entwickelt W. Hennig im Rahmen seines Ansatzes einer phylogenetischen Systematik (»Kladistik«; ↑Systematik). In seinem grundlegenden Werk von 1950 gibt Hennig folgende Erläuterung: »für die Gruppen des phylogenetischen Systems muß nicht nur gefordert werden, daß sie frei sind von fremden Elementen, das heißt von Arten, die nicht von der gleichen Stammart abzuleiten sind, wie die übrigen Arten der gleichen Gruppe, sondern die weitere Forderung, daß sie zugleich alle lebenden Arten umfassen müssen, die von der Stammart der betreffenden Gruppe sich herleiten lassen, ist ebenso wichtig«.[297] Eine ausdrückliche Definition des Terminus gibt Hennig erst in einem Aufsatz von 1953. Dort heißt es: »Eine monophyletische Gruppe ist jede Gruppenbildung des Systems, für die gilt, daß eine jede beliebige, zu ihr gehörende Art mit jeder beliebigen anderen, ebenfalls zu ihr gehörenden Art näher verwandt ist als mit irgendeiner Art, die nicht zu ihr gehört«.[298] Hennig schlägt hier außerdem vor, statt des umständlichen Ausdrucks ›monophyletische Gruppe‹ den Terminus ***Monophylum*** zu verwenden.[299] Dieser setzt sich aber erst mit einer Monografie von P. Ax aus dem Jahr 1984 durch (s.u.).[300] In seiner 1966 im Englischen erschienen überarbeiteten und erweiterten Fassung seines Hauptwerks definiert Hennig wie folgt: »Eine monophyletische Gruppe ist eine Gruppe von Arten, die Nachkommen einer einzigen (›Stamm‹-)Art sind und in der zugleich auch alle diejenigen Arten vereinigt sind, die Nachkommen dieser Stammart sind. Man könnte auch kürzer formulieren: Eine monophyletische Gruppe umfaßt sämtliche Nachkommen einer Individuengruppe, die zu ihrer Zeit einer Fortpflanzungsgemeinschaft, d.h. einer Art, angehört haben«.[301]

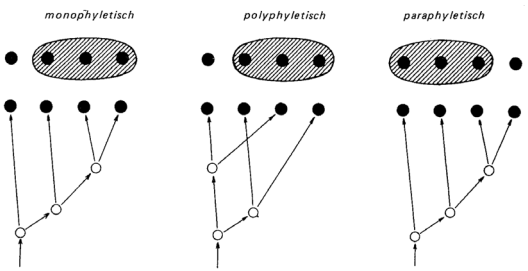


Abb. 407. Die Unterscheidung von drei Typen systematischer Gruppen. Monopyletische Gruppen werden aufgrund gemeinsamer abgeleiteter Merkmale (Synapomorphien) gebildet; polyphyletische Gruppen beruhen auf Konvergenzen; paraphyletische Gruppen werden aufgrund gemeinsamer ursprünglicher Merkmale (Symplesiomorphien)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

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

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

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

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

Zur Definition des Terminus ›monophyletische Gruppe‹ dient seit den 1960er Jahren häufig der Ausdruck ***geschlossene Abstammungsgemeinschaft***, der 1961 bei E. Möhn erscheint[309] (Hennig 1949: »Abstammungsgemeinschaft«[310]; Hennig 1979: »geschlossene Abstammungsgemeinschaft (= monophyletische Gruppe)«[311]). Der Begriff der Abstammungsgemeinschaft entstammt wohl ursprünglich den Sozialwissenschaften. Bereits 1916 verwendet M. Weber das Wort im Sinne einer Fiktion, die Identität und Zusammenhalt einer Gruppe stiftet.[312] Es wird danach sowohl zur Kennzeichnung nationenübergreifender kultureller Identitäten als auch in nationalistischem und nationalsozialistischem Sinne einer nationalen Ausgrenzungspolitik verwendet.[313] In die biologische Systematik zieht der Begriff erst mit den Schriften Hennigs ein. P. Ax erläutert 1984: »Geschlossene Abstammungsgemeinschaften entstehen durch Spaltung nur ihnen gemeinsamer Stammarten«.[314]

Polyphyletisch

Die Bezeichnung ›polyphyletisch‹ wird von Haeckel 1868 eingeführt. Für Haeckel postuliert die Hypothese der polyphyletischen Deszendenz im Gegensatz zur Hypothese der monophyletischen Deszendenz eine Abstammung verschiedener Verwandtschaftslinien von ursprünglichen Organismen, die durch eine unabhängig voneinander erfolgende Urzeugung entstanden sind (vgl. Abb. 391). Bei Haeckel heißt es in seiner ›Natürlichen Schöpfungsgeschichte‹ (1868): »Die einheitliche (einstämmige oder monophyletische) Abstammungshypothese wird bestrebt sein, den ersten Ursprung sowohl aller einzelnen Organismengruppen als auch der Gesammtheit derselben auf eine einzige gemeinsame, durch Urzeugung entstandene Monerenart zurückzuführen. Die vielheitliche (vielstämmige oder polyphyletische) Descendenzhypothese dagegen wird annehmen, daß mehrere verschiedene Monerenarten durch Urzeugung entstanden sind, und daß diese mehreren verschiedenen Hauptklassen (Stämme oder Phylen) den Ursprung gegeben haben«.[315] Zu einer endgültigen Entscheidung für eine dieser beiden Hypothesen sieht sich Haeckel nicht in der Lage.

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

Paraphyletisch

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

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

Stammart

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

verändert worden: ›Stammart‹ könnte daher auch auf die Art desjenigen Baums bezogen sein, auf dessen Stamm die Äste anderer Varietäten aufgepfropft werden.[322] Weil der Ausdruck aber Ende des 18. Jahrhunderts nicht nur in Bezug auf Obstbäume, sondern auch auf andere Bäume[323] oder Tiere (›Stammart‹ im Unterschied zu »Abart«[324] oder »Spielart«[325]) Verwendung findet, ist es doch fraglich, ob diese nichtgenealogische Bedeutung wirklich die ursprüngliche ist.

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

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

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

Stammlinie

Ähnlich wie der Ausdruck ›Stammbaum‹ steht auch das Wort ›Stammlinie‹ zunächst in einem auf den Menschen bezogenen, noch nicht evolutionstheoretisch gedachten Zusammenhang. Zur Bezeichnung der Reihe der Vorfahren eines Menschen wird das entsprechende französische Wort (›li[g]nage‹) bereits seit dem 14. Jahrhundert verwendet, der englische Ausdruck seit dem 15. Jahrhundert (›lineage‹; anfangs ›linage‹; später auch ›stem line‹, z.B. für die genealogische Verwandtschaft von Mensch und Affe[330]). Das deutsche Wort ›Stammlinie‹ erscheint spätestens Mitte des 17. Jahrhunderts (Anonymus 1654: »wenn der Hertzoge und Herren von Würtenberg Stamm Linie gantz absterben und keiner mehr seyn würde«[331]; Anonymus 1671: »des Alberti II. Stamm-Linie in- und mit demselben erloschen«[332]).

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

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

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

ving separately from others and with its own unitary evolutionry role and tendencies«.[339]

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

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

Gegen die Ansicht, Stammlinien würden die eigentlichen Entitäten der Evolution sein, wenden M. Mahner und M. Bunge 1997 allerdings ein, diese seien gar keine Systeme, weil in ihnen keine kausalen Relationen zwischen gleichzeitig existierenden Teilen vorliegen. Die Rede von einer Änderung der Stammlinien mache keinen Sinn, denn eine Stammlinie enthalte bereits eine zeitliche Dimension. Die Evolution bestehe also nicht in einem Wandel von Stammlinien, sondern in einer Änderung der Zusammensetzung von Entitäten in der Zeit.[344] Weil sie immer schon eine zeitliche Dimension aufweisen, können demnach vierdimensionale Entitäten wie Stammlinien nicht der Gegenstand sein, der einer Veränderung in der Evolution unterliegt. Die Rede von einer Evolution der Stammlinien würde die Annahme einer Meta-Zeit implizieren, in der sich die Veränderung der zeitlich ausgedehnten Entitäten vollzieht.

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

Stammnetz

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

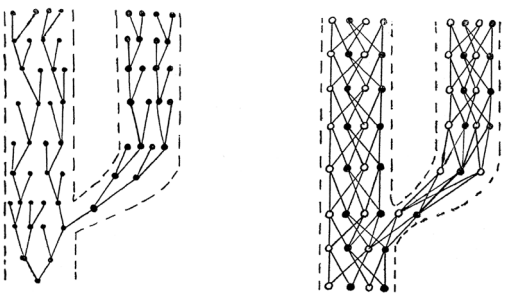


Abb. 408. Stammbaum und Stammnetz. Links Schema eines phylogenetischen »Stammbaums« bei ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Organismen; rechts »Stammnetz« bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Organismen (aus Ekman, G. (1930). Über Entwicklung und Vererbung (Eine theoretische Studie). Annales Societatis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

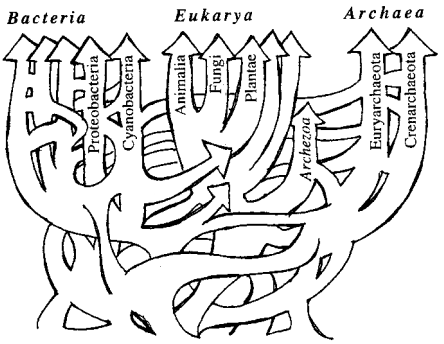


Abb. 409. Kombination aus Stammnetz und Stammbaum als Modell für die Evolution des Lebens (aus Doolittle, W.F. (1999). Phylogenetic classification and the universal tree. Science 284, 2124-2128: 2127).

die Darstellung der Abstammungsverhältnisse bei sich geschlechtlich vermehrenden Organismen gebraucht (vgl. Abb. 408).[346] Eine Netzstruktur der Abstammung liegt danach bei allen sexuell sich fortpflanzenden Organismen innerhalb einer Art vor. O. Hertwig, der diese Auffassung bereits 1916 vertritt, schlägt dafür den Titel ***genealogisches Netzwerk*** vor.[347] Eine ältere äquivalente Bezeichnung lautet ***netzartige Verwandtschaft***. Sie erscheint 1860 im entomologischen Zusammenhang und wird vereinzelt bis ins 20. Jahrhundert gebraucht[348] (vgl. auch schon Batsch 1805: »netzartiger Zusammenhang der Verwandtschaften«[349]). Diese Bezeichnung kann sich aber ebenso wenig allgemein durchsetzen wie W. Hennigs Formulierung von 1947: *Netzstruktur der Verwandtschaftsbeziehungen*.[350]

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

Terminologisch werden solche Organismen, die aus der gemeinsamen Fortpflanzung von artverschiedenen Eltern hervorgegangen sind, als ***Hybride*** bezeichnet. Dieses Wort geht auf den griechischen Ausdruck ›ὕβρις‹ »Übermut, Hochmut, Gewalttätigkeit« zurück. Die Übertragung auf den Bereich der Natur erfolgt vermutlich, weil in der Kreuzung artverschiedener Organismen eine gewaltsame Verletzung göttlicher oder natürlicher Regeln gesehen wird. Nachweisbar ist die übertragene Bedeutung erstmals bei Plinius, der aber auf namentlich ungenannte ältere Autoren verweist. Plinius nennt konkret Mischformen aus Wildebern mit Hausschweinen »Hybride« (»antiqui hybridas vocabant«).[352] In der Neuzeit erscheint der Ausdruck zuerst in Übersetzungen von Plinius in die modernen europäischen Sprachen, so zu Beginn des 17. Jahrhunderts im Englischen (Übers. Holland 1601[353]; 1623 in einem Wörterbuch: »Hibride, a Hog ingendred betweene a wilde Boare and a tame Sow«[354]). In der Botanik ist er wohl erst im 18. Jahrhundert verbreitet. C. von Linné gibt bei einigen Pflanzenarten ihre Neigung zur Hybridisierung an[355] und bezeichnet andere im Artnamen ausdrücklich als ›hybrida‹ (z.B. *Veronica hybrida*[356], *Tussilago hybrida*[357], *Vicia hybrida*[358] oder *Poterium hybrida*[359]).

Große Verbreitung hat das Konzept v.a. in der Botanik, weil viele Arten als durch Hybridisierungen entstanden gelten.[360] Dies ist auch der Grund, warum eine streng am Schema des Stammbaums orientierte Klassifikation (»Kladistik«) in der Botanik problematisch ist (↑Systematik). Auf der Basis des Biospezieskonzepts (↑Art) ist die Feststellung der Erzeugung von (fertilen) Hybriden durch zwei Individuen gleichbedeutend mit ihrer Zuordnung zu einer Art. Hybride können also definiert werden als Nachkommen von Individuen verschiedener Morphospezies, die aber zur gleichen Biospezies gehören. Vielfach werden nur die direkten Nachkommen (der F_1-Generation) von den beiden sich paarenden Organismen verschiedener Morphospezies als ›Hybride‹ bezeichnet; die Nachkommen der Hybride sind dann selbst keine Hybride mehr, sondern bilden eine Population, die von Hybriden abstammt. Daneben besteht aber auch ein weiterer Hybridbegriff, nach dem jeder morphologische Typus, der zwischen zwei bestehenden Arten existiert, als ›Hybrid‹ gilt; Hybride sind damit also auf der Ebene von Populationen definiert (Lotsy & Goddijn 1928: »hybrid population«[361]). In diesem Sinne bestimmt der Botaniker G.E. du Rietz den Hybridbegriff 1930 als eine »interspezifische Population« (»A hybrid is a population intermediate between two or several different species, supposed to

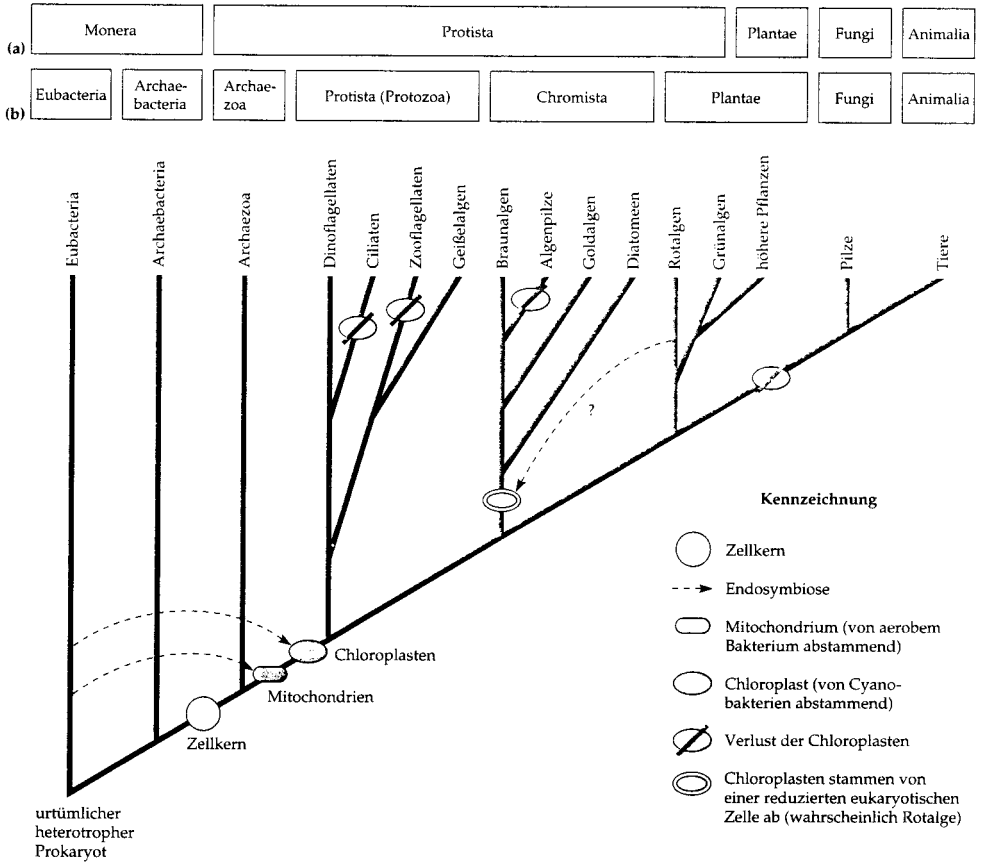


Abb. 410. Hypothetischer Stammbaum der großen taxonomischen Gruppen von Organismen. Durch die Endosymbiose von Bakterien in Zellen, die sich zu Mitochondrien und Chloroplasten entwickelt haben, weist der Stammbaum Elemente eines Netzes auf (aus Campbell, N.A. (1987/96). Biology (dt. Biologie, Heidelberg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

be originally formed by the crossing of biotypes belonging to different species«).[362]

Ein Organismus aus Zellen oder Geweben von Individuen, die verschiedenen Arten angehören, wird seit H. Winklers Wortprägung von 1908 als ***Chimäre*** bezeichnet.[363] Winkler verwendet den Ausdruck für einen Pflanzenspross, der durch Pfropfung in der Längsachse aus Geweben von Pflanzen zweier verschiedener Arten bestand (*Solanum nigrum* und *Solanum Lycopersicum*). E. Baur erweitert den Terminus wenig später zur Bezeichnung aller Pflanzen aus Geweben, die ursprünglich Teile von Organismen verschiedener Arten waren.[364] Die Herstellung von Hybriden durch die Technik des Pfropfens ist schon lange vor dem 20. Jahrhundert bekannt, und durch Pfropfung entstandene Chimäre werden daher auch schon lange vorher beschrieben, so z.B. 1675 von P. Natus ein Baum in der Nähe von Florenz, der zugleich Zitronen und Orangen trägt.[365] Für die Entwicklungsbiologie der Tiere spielt die künstliche Erzeugung von Chimären seit den Experimenten H. Spemanns eine wichtige Rolle (↑Entwicklung).[366]

Auf die Verhältnisse der Evolution werden diese Beschreibungen in den 1930er Jahren bezogen. Am weitesten verbreitet ist dabei der Ausdruck ***retikulate Evolution*** (engl. »reticulate evolution«; abgeleitet von lat. ›reticulum‹ »Netz«), der von J. Huxley 1936 eingeführt wird (»sudden convergent formation of new species as a result of hybridisation«).[367] Zuvor spricht bereits der Botaniker E. Anderson von einem *retikulaten Ursprung* höherer taxonomischer Gruppen (»the reticulate origin of groups larger than the genus«).[368] Seit den 1940er Jahren verbreitet sich der Ausdruck (Goldschmidt 1940: »reticulate evolution«: »diversification of type, without proper species formation«[369]; Elias 1942 für Pflanzen[370]; Mayr 1963 für

ein allgemeines Muster der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft[371]). W.H. Wagner beschreibt diesen Typ der Phylogenese 1954 für Farnarten, die durch Hybridisierung älterer Arten entstanden sind.[372] Die taxonomischen Gruppen, die aus einer Verschmelzung von ursprünglich reproduktiv getrennten Sippen (Gattungen, Arten oder Varietäten) hervorgegangen sind, werden von ihm 1983 ***Intertaxa*** genannt.[373] (Das Wort ist in anderem Zusammenhang bereits vorher verbreitet, z.B. in der Verbindung »intertaxa interactions«).

Netzartige Darstellungen der »Verwandtschaft« von Organismengruppen enthalten nicht immer die These einer retikulaten Evolution. Deutlich wird dies bereits an der Verbreitung solcher Darstellungen vor der Formulierung der Evolutionstheorie.[374] Die Netzdarstellung gibt in diesen nicht-phylogenetischen Kontexten allein die Ähnlichkeit (»affinitas«) zwischen den Gruppen wieder. Empfohlen wird eine solche Darstellung bereits als Reaktion auf die linearen Stufenleitern, die besonders in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts verbreitet sind. Als erster ist es wohl V. Donati, der den Übergang von einer Stufenleiter- zu einer Netzdarstellung vorschlägt, allerdings allein in seinem Text (»una rete«[375]); er gibt keine grafische Abbildung dazu. Der deutschen Ausgabe seines Werkes ist sogar eine lineare Stufenleiterabbildung im Sinne Bonnets beigefügt.[376] Linné bemüht sich anfangs vergeblich darum, eine lineare Darstellung für das natürliche System der Pflanzen zu entwickeln und ist 1751 der Auffassung, dass sich die Ähnlichkeiten zwischen Pflanzen am besten in Form einer politischen Landkarte (»Mappa geographica«) mit einer Unterscheidung von Territorien, Provinzen und Königreichen darstellen lassen[377] – von P.D. Giseke wird eine solche Karte 1792 nach den Angaben Linnés gezeichnet (»Tabula genealogico-geographica Affinitatum plantarum«), wobei Giseke in seiner Mitschrift zu Linnés Vorlesung ausdrücklich auf die genealogische Dimension der Verwandtschaft hinweist und festhält, dass es die Fortpflanzung (»Generatio«) sei, aus der die Verwandtschaft entspringe (»oritur affinitas«).[378] P.S. Pallas wiederholt 1766 die Anmerkung V. Donatis, nach der die Werke der Natur »gleich den Maschen eines Netzes zusammenhängen«.[379] Für angemessener hält Pallas jedoch die Darstellung in einem Baum (s.o.). Das Verhältnis der Rassen des Hundes wird von Buffon 1755 in Form eines Netzes präsentiert (»table de l'ordre des chiens«).[380] J. Hermann stellt 1783 die netzförmige »Verwandtschaft« (»affinitas«) der großen Gruppen der Tiere dar.[381] Und J.G.C. Batsch zeichnet 1802 eine ähnliche Landkarte zur Darstellung der Verwandtschaft der Pflanzen (↑Systematik: Abb. 502).[382] Dass eine Karte die angemessene Darstellung der Verwandtschaft von Organismen im »Natürlichen System« ist, wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wiederholt betont, u.a. von H. Strickland und A.P. de Candolle.[383] Auch netzförmige Darstellungen dieser Verwandtschaft finden sich nicht selten bis zur Formulierung der Evolutionstheorie durch Darwin. C. Gegenbaur z.B. stellt 1859 die »verwandtschaftlichen Beziehungen« der sieben von ihm unterschiedenen »Grundtypen« von Tieren zunächst in Form eines Netzes dar und geht erst nach seiner Kenntnis von Darwins Deszendenztheorie in einer späteren Auflage desselben Werks zu einer Stammbaumdarstellung über (vgl. Abb. 390).[384]

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

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

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

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

Keine Einigkeit besteht bisher darüber, wie eine retikulate Evolution in Kladogrammen (↑Systematik) dargestellt werden soll. Während auf der einen Seite dafür argumentiert wird, dies durch Verbindungslinien zwischen den getrennten Taxa darzustellen[391], wird von anderer Seite dafür plädiert, in ein Kladogramm keine Netzelemente zu integrieren und Hybridisierungen als nicht aufgelöste Dreiteilungen zu repräsentieren[392].

LUCA

Die zunehmend genaue Kenntnis der biochemischen Struktur der verschiedenen Typen von Organismen ermöglicht seit den 1990er Jahren Überlegungen zum Bauplan des *letzten gemeinsamen Vorfahrens aller zurzeit existierenden Lebewesen* (Forterre 1997: »last universal common ancestor«; LUCA[393]; 1993: »last universal ancestor«[394]). Auf der einen Seite wird dafür argumentiert, dass dieser Organismus einfach gebaut ist und dem Bauplan eines Prokaryoten entspricht. Andererseits deuten kladistische Analysen der Ähnlichkeit auch darauf hin, dass LUCA bereits relativ komplex gebaut ist und schon einige Merkmale von Eukaryoten aufweist.[395] Neuere Untersuchungen bestätigen diese letzte Hypothese: Offensichtlich war LUCA näher mit den Eukarya und Archaea verwandt als mit den Bacteria; er war komplexer gebaut als manche heutigen Bakterien, die dann durch reduktive Evolution aus LUCA hervorgegangen sind.[396] Die seit der Existenz von Luca vergangene Zeit wird auf mindestens 3,5 Milliarden Jahre geschätzt.

Nachweise

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

vgl. Plinius, Naturalis historia viii, 17, 42; Feinberg, H.M. & Solodow, J.B. (2002). Out of Africa. J. African Hist. 43, 255-261.

20 Aristoteles, Hist. anim. 607a1-2; vgl. De gen. anim. 746b10.

21 Aristoteles, De gen. anim. 746a29-31.

22 Cho, D.-H. (2010). Beständigkeit und Veränderlichkeit der Spezies in der Biologie des Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 299-313: 309.

23 Vgl. Heimsoeth, H. (1964). Die sechs großen Themen der abendländischen Metaphysik und des ausgehenden Mittelalters: 137.

24 Vgl. z.B. Augustinus, De civitate dei XV, 27.

25 Vgl. Kuntz, M.L. & Kuntz, P.G. (eds.) (1988). Jacob's Ladder and the Tree of Life. Concepts of Hierarchy and the Great Chain of Being.

26 Aristoteles, Hist. anim. (Übers. P. Gohlke, Paderborn 1949) 588b; vgl. De gen. anim. 733a, b.

27 La Preyère, I. de (1655). Praeadamitae; van der Myl, A. (1667). De origine animalium et migratione populorum; vgl. Browne, J. (1983). The Secular Ark: 13f.

28 Lovejoy, A.O. (1927). Optimism and romanticism. PMLA 42, 921-945: 931.

29 Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 22.

30 Vgl. Zirkle, C. (1959). Species before Darwin. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 636-644: 639-641.

31 Theophrast, Historia plantarum, 2. Buch.

32 Vgl. Balss, H. (1947). Albertus Magnus als Biologe: 52f.

33 Scaliger, J.C. (1557). Exotericarum exercitationum liber xv: fol. 319v; vgl. ders. (1566). Commentarii, et animadversiones, in sex libros De causis plantarum Theophrasti: 35; 288; Blank, A. (2010). Biomedical Ontology and the Metaphysics of Composite Substances 1540-1670: 66f.

34 Scaliger (1557): 386v; vgl. Blank (2010): 61; für die Wasserminze vgl. Plinius, Naturalis historia 19, 172.

35 Nachweise für Tab. 227: Bacon, F. (1627). Sylva Sylvarum or a Naturall Historie in Ten Centuries: 136 (Nr. 525); Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 45; Leibniz, G.W. [ca. 1693]. Protogaea (Göttingen 1749; dt. Stuttgart 1949): 25; 89; [Maillet, B. de] [1715]. Telliamed, ou Entretien d'un philosophe indien avec un missionaire français sur la diminution de la mer (anonyme Handschrift; Erstdruck Amsterdam 1748, 2 Bde.): II, 141f. (Sixième Journée); Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-168): 164 (§XLV); Buffon, G.L.L. (1753). L'âne. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 353-358): 355; Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, hg. v. B. Suphan, Bd. 13-14, Berlin 1887): I, 49; 70; Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 418f.; Darwin, E. (1803). The Temple of Nature, or, The Origin of Society. A Poem with Philosophical Notes (London 1825): 72 (Note VIII: Reproduction); Buhle, J.G. (1804). Geschichte der neuern Philosophie seit der Epoche der Wiederherstellung der Wissenschaften, Bd. 6: 334; Goethe, J.W. von [1807]. [Aphorismus vom 19. März 1807] (in: Riemer, F.W. (Hg.) (1846). Briefe von und an Goethe, desgleichen Aphorismen und Brocardica): 311; Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 62f.

36 Zirkle, C. (1959). Species before Darwin. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 636-644: 643.

37 Vgl. Thienemann, A. (1910). Die Stufenfolge der Dinge, der Versuch eines natürlichen Systems der Naturkörper aus dem 18. Jahrhundert. Eine historische Skizze. Zool. Annal. 3, 187-274; Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985); Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae": das Ordnen der Objekte in Naturwissenschaft und Pharmazie zwischen 1700 und 1850.

38 Vgl. Lovejoy (1936, Cambridge 1957): 242.

39 Vgl. Krafft, F. (1985). Das Werden des Kosmos. Von der Erfahrung der zeitlichen Dimension astronomischer Objekte im 18. Jahrhundert. Ber. Wissenschaftsgesch. 8, 71-85.

40 Hooke, R. (1668). A Discourse of Earthquakes (The Posthumous Work, London 1705, 279-450): 291.

41 a.a.O.: 327.

42 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 446f.

43 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3, 2 Teilbde., Frankfurt/M. 1996): II, 86ff.

44 Bonnet, C. de (1745). Traité d'insectologie (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 1, Neuchâtel 1779): xlv.

45 Leibniz, G.W. [ca. 1693]. Protogaea (Göttingen 1749; dt. Stuttgart 1949).

46 a.a.O.: 88.

47 Leibniz, G.W. (1710). Miscellanea Berolinensia: I, 111f.; nach Lovejoy (1936; dt. 1985): 309.

48 Leibniz (ca. 1693; dt. 1949): 24.

49 [Maillet, B. de] [1715]. Telliamed, ou Entretien d'un philosophe indien avec un missionaire français sur la diminution de la mer (anonyme Handschrift; Erstdruck Amsterdam 1748, 2 Bde.): II, 135 (Sixième Journée).

50 a.a.O.: 136.

51 a.a.O.: 141.

52 a.a.O.: 142.

53 a.a.O.: 142.

54 Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-168): 164 (§XLV); vgl. Lovejoy, A.O. (1904). Some eighteenth century evolutionists. Pop. Sci. Monthly 65, 238-251; 323-340; Glass, B. (1959). Maupertuis, pioneer of genetics and evolution. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 51-83.

55 Vgl. Roger, J. (1963/71). Les sciences de la vie dans la pensée Francaise du XVIIe et XVIIIe siècle: 471; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 329; Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 70f.

56 Linné, C. von (1738). Fundamenta botanica: Aph. 132; ders. (1743). Oratio de telluris habitabilis incremento (Amoenitates academicae, Bd. II, 430-472): 437f.; vgl.

Larson, J.L. (1968). The species concept of Linnaeus. Isis 59, 291-299: 292.

57 Linné, C. von (1744). Dissertatio botanica de Peloria (Amoenitates academicae, Bd. I, 55-73): 55f.; vgl. Larson (1968): 293f.; ders. (1971). Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl Linnaeus: 90-103.

58 Smith, J.E. (ed.) (1821). A Selection of the Correspondence of Linnaeus and Other Naturalists form the Original Manuscripts, vol. II: 375f.; vgl. Larson (1968): 294.

59 Linné, C. von (1756). Disquisitio de sexu plantarum; ders. (1735/88). Systema naturae: viiif.; vgl. Bowler (1984/89): 64ff.

60 Koelreuter, J.G. (1761-66). Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen.

61 Buffon, G.L.L. (1753). L'âne. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 353-358): 355.

62 Vgl. Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 230f.

63 Buffon, G.L.L. (1766). De la dégénération des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 394-413): 408.

64 Vgl. Bowler (1984/89): 77.

65 Buffon, G.L.L. (1779). Les époques de la nature (Edition critique, Paris 1962); vgl. Roger, J. (1963/71). Les sciences de la vie dans la pensée Francaise du XVIIe et XVIIIe siècle.

66 Buffon (1779): lxv; vgl. Rheinberger, H.-J. (1990). Buffon: Zeit, Veränderung und Geschichte. Hist. Philos. Life Sci. 12, 202-223: 214.

67 Buffon (1766): 399; vgl. Rheinberger (1990): 209.

68 Eddy, J.H. Jr. (1994). Buffon's *Histoire naturelle*: History? A critique of recent interpretations. Isis 85, 644-661: 652.

69 Diderot, D. (1754). Pensées sur l'interprétation de la nature (Œuvres complètes, Bd. 9, Paris, 1981, 1-111): 36 (XII); vgl. Crocker, L.G. (1959). Diderot and eighteenth century french transformism. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 114-143; Roger (1963/71): 585ff.

70 Diderot (1754): 95 (LVIII, 2).

71 Robinet, J.B.R. (1761). De la nature; vgl. Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985): 330f.; Bowler (1984/89): 63.

72 Robinet, J.B.R. (1768). Considérations philosophiques de la gradation naturelle des formes de l'être ou les essais de la nature qui apprend à faire l'homme: 2.

73 ebd.

74 Vgl. Young, E. (1742-44). The Night Thoughts: IX, V. 1951ff.

75 Vgl. Lovejoy, A.O. (1910-11). Kant and evolution. Popular Science Monthly 78, 538-553; 79, 36-51; Lehmann, G. (1961). Kant und der Evolutionismus. Kant Studien 53, 389-410; Krämer, E.-G. (1966). Kants Entwurf der Abstammungslehre und die moderne Forschung. Die pädagogische Provinz 20, 227-238; Langenbeck, W. (1969). Kant als Vorläufer Darwins. Biol. Rundsch. 7, 214-216; Ruse, M. (2006). Kant and evolution. In: Smith, J.E.H. (ed.). The Problem of Animal Generation in Early Modern Philosophy, 402-415.

76 Kant, I. (1755). Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels (AA, Bd. I, 215-368): 314.

77 Kant, I. [1771] [Handschriftlicher Nachlaß] (AA, Bd. XIV-XXIII): XVII, 544.

78 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): B696 (=A668).

79 a.a.O.: B689 (=A661).

80 ebd.

81 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 418.

82 Kant, I. (1785). Rezension zu Johann Gottfried Herders Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (AA, Bd. 8, 43-66): 54.

83 Kant (1790/93): 419.

84 Vgl. Lovejoy (1910-11).

85 Kant, I., Opus postumum (AA, Bd. XXI und XXII): XXI, 214f.

86 a.a.O.: 215.

87 a.a.O.: XXII, 241.

88 Vgl. McLaughlin, P. (2010). Actualism and the adventure of reason. Vortrag auf der 11. Int. Kant-Tagung, Pisa, 24. Mai 2010.

89 Vgl. Ruse, M. (2006). Kant and evolution. In: Smith, J.E.H. (ed.). The Problem of Animal Generation in Early Modern Philosophy, 402-415: 409.

90 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie, Paralipomena II (WA, 2. Abt., Bd. 6): 446; vgl. Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 115.

91 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet (LA, Bd. I, 9, 6-10): 7.

92 Goethe, J.W. von (1831). Der Verfasser theilt die Geschichte seiner botanischen Studien mit (WA, 2. Abt., Bd. VI, 95-127): 120.

93 Goethe, J.W. von [1807]. [Aphorismus vom 19. März 1807] (in: Riemer, F.W. (Hg.) (1846). Briefe von und an Goethe, desgleichen Aphorismen und Brocardica): 311.

94 Goethe (1831): 121.

95 Goethe, J.W. von [1831]. [Graues Conceptpatier] (WA, 1. Abt., Bd. 32): 470.

96 Vgl. Wasielewski, W. von (1903). Goethe und die Deszendenzlehre; Morris, M. (1906). Einleitung. In: Goethe, Sämtliche Werke. Jubiläums-Ausgabe, hg. u.a. v. E. von der Hellen, Bd. 39, V-LII: XXXVff.; Schad, W. (1998). Zeitgestalten der Natur. Goethe und die Evolutionsbiologie. In: Matussek, P. (Hg.). Goethe und die Verzeitlichung der Natur, 345-382: 368f.; ders. (2007). Goethe als Evolutionist. In: Pletil, D. & Schad, W. (Hg.). Naturwissenschaft heute im Ansatz Goethes. Ein Prager Symposion, 104-133.

97 Schad (1998): 370.

98 Goethe, J.W. von (1823). Problem und Erwiderung; Probleme (LA, Bd. I, 9, 295-297): 295.

99 Schelling, F.W.J. (1799). Einleitung zu dem Entwurf eines Systems der Naturphilosophie (Werke, Bd. 2, München 1927/77, 269-326): 284.

100 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 276 [Eintrag ins Handexemplar].

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

147 ebd.
148 Unger, F. (1852). Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt: 345.
149 Frauenstädt, J. (1854). Briefe über die Schopenhauer'sche Philosophie: 193; Pringsheim, N. (1858). Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. Jahrb. wiss. Bot. 1, 1-81: 3.
150 [Chambers, L.] (1844). Vestiges of the Natural History of Creation (10th ed.): 148.
151 a.a.O.: 202.
152 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). Evolution: 145.
153 Vgl. Hodge, J. (1972). The universal gestation of nature: Chambers' *Vestiges* and *Explanations*. J. Hist. Biol. 5, 127-152.
154 Spencer, H. (1852). The development hypothesis (Essays. Scientific, Political, and Specultative, vol. 1, New York 1901, 1-7): 1.
155 a.a.O.: 2.
156 Spencer, H. (1864/98). The Principles of Biology, vol. 1: 547.
157 a.a.O.: 549.
158 Bonaparte, C. (1856). Considérations sur l'espèce. Revue et magasin de zoologie pure et appliquée 2. sér. 8, 292-295: 294.
159 a.a.O.: 293.
160 a.a.O.: 294.
161 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 327; Bowler, P.J. (1988). The Non-Darwinian Revolution: 60.
162 Vgl. Sapp, J. (2003). Genesis. The Evolution of Biology: 20f.
163 Darwin, F. (ed.) (1887-88). The Life and Letters of Charles Darwin, 3 vols.: I, 276; nicht in: Darwin, C. (1836-44). Notebooks (Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, eds. Barrett, P.H. et al., Cambridge 1987).
164 Darwin, C. (ca. 1856). [Manuskript im Darwin-Archiv in Cambridge]: 205.3, 167; vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory: 198.
165 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 109; vgl. 3. Aufl. 1861: 116; 6. Aufl. 1872: 85.
166 Darwin (1859/61): 142.
167 Vgl. Tammone, W. (1995). Competition, the division of labor, and Darwin's principle of divergence. J. Hist. Biol. 28, 109-131.
168 Darwin (1859): 112; vgl. 6. Aufl. 1872: 86f.; vgl. Schweber, S.S. (1980). Darwin and the political economist: divergence of character. J. Hist. Biol. 13, 195-289; Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 245ff.; Mayr, E. (1992). Darwin's principle of divergence. J. Hist. Biol. 25, 343-359.
169 Vgl. Browne, J. (1983). The Secular Ark: 212; Kohn, D. (1985). Darwin's principle of divergence as internal dialogue. In: ders. (ed.). The Darwinian Heritage, 245-257.
170 Darwin, C. (1857). [Brief an A. Gray vom 5. Sept. 1857] (Correspondence, vol. 6, Cambridge 1991, 445-449): 448.
171 Vgl. Brown, J. (1980). Darwin's botanical arithmetic and the 'principle of divergence'. J. Hist. Biol. 13, 53-89.
172 Darwin, C. (1858). [Brief an J. Hooker vom 8. Juli 1858] (Correspondence, vol. 7, Cambridge 1991, 102-103): 102.
173 Simpson, G.G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85: 12.
174 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 484; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 507.
175 Darwin (1959): 129.
176 Vgl. Voss, J. (2007). Darwins Bilder. Ansichten der Evolutionstheorie 1837 bis 1874: 152ff.
177 Vgl. Gruber, H.E. (1974). Darwin on Man; Mayr (1982): 509.
178 Vgl. Hull, D. Tessner, P.T. & Diamond, A.M. (1978). Planck's principle: Do younger scientists accept new scientific ideas with greater alacrity than older scientists? Science 202, 717-723.
179 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). Evolution: 206f.
180 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 156; vgl. Gössler, K. (1964). Vom Wesen des Lebens: 102.
181 de Beer, G. (1954). Embryos and Ancestors: 29; vgl. Dayrat, B. (2003). The roots of phylogeny: how did Haeckel build his trees? Syst. Biol. 52, 515-527: 525.
182 Kant, I. (1775). Von den verschiedenen Racen der Menschen (AA, Bd. 2, 427-443): 434.
183 Kant, I. (1785). Rezension zu Johann Gottfried Herders Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (AA, Bd. 8, 43-66): 54.
184 Darwin (1836-44): 176 (B 23).
185 Darwin, C. [1844]. [Essay of 1844]. (The Foundations of the Origin of Species: Two Essays Written in 1842 and 1844 by Charles Darwin, ed. F. Darwin, Cambridge 1909): 252.
186 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 484.
187 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 573; vgl. 6. Aufl. 1872: 425.
188 Haeckel (1866): I, 205.
189 ebd.
190 Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. Evolutionary Theory 1, 1-30; vgl. ders. (1974). Two modes of evolution. Nature 252, 298-300; ders. (1977). The red queen. Amer. Nat. 111, 809-810; Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 44f.; Maynard Smith, J. (1976). A comment on the red queen. Amer. Nat. 110, 325-330.
191 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 616.
192 Schindewolf, O.H. (1950). Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeitmessung, Organische Stammesentwicklung, Biologische Systematik: 228f.
193 Schindewolf, O.H. (1945). Darwinismus oder Typostrophismus? Arbeiten des ungarischen biologischen Forschungsinstitutes 16, 104-177: 114.
194 Beurlen, K. (1932). Funktion und Form in der organischen Entwicklung. Naturwiss. 20, 73-80; vgl. Reif, W.-E. (1986). The search for a macroevolutionary theory in German palaeontology. J. Hist. Biol. 19, 79-130: 118.
195 Woltereck, R. (1932). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte: 561.

196 Woltereck, R. (1940). Ontologie des Lebendigen: 116; 204.
197 Heberer, G. (1943). Das Typenproblem in der Stammesgeschichte. In: ders. (Hg.). Die Evolution der Organismen, 545-585: 553.
198 a.a.O.: 552.
199 ebd.
200 Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution: 199; 206.
201 Eldredge, N. & Gould, S. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T. (ed.). Models in Paleobiology, 82-115; Gould, S. & Eldredge, N. (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. Paleobiol. 3, 115-151.
202 Eldredge, N. (1989). Macroevolutionary Dynamics. Species, Niches, and Adaptive Peaks.
203 Mayr, E. (1960). The emergence of evolutionary novelties (in: Evolution and the Diversity of Life, Cambridge, Mass. 1976, 88-113): 89 (Original in Tax, S. (ed.). The Evolution of Life, vol. 1: 350); Ghiselin, M.T. (1966). The adaptive significance of gastropod torsion. Evolution 20, 337-348: 346.
204 Huxley, J. (1957). A re-definition of progress. In: New Bottles for New Wine, 18-40: 35; Young, K. (1960). Biostratigraphy and the new paleontology. J. Paleontol. 34, 347-358: 347.
205 Carson, H.L. (1976). The unit of genetic change in adaptation and speciation. Ann. Missouri Bot. Gard. 63, 210-223.
206 Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. (1984). Periodicity of extinction in the geological past. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 81, 801-805.
207 Whitmire, D.P. & Jackson, A.A. (1985). Are periodic mass extinctions driven by a distant solar companion? Nature 308, 713-715; Davis, M., Hut, P. & Muller, R.A. (1984). Extinction of species by periodic comet showers. Nature 308, 715-717; Muller, R.A. (1988). Nemesis.
208 Sewertzoff, A.N. (1927). Über die Beziehung zwischen der Ontogenese und der Phylogenese der Tiere. Jena. Zeitschr. Naturwiss. 63, 51-180: 113.
209 a.a.O.: 149.
210 Sewertzoff, A.N. (1931). Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution: 266ff.; vgl. ders. (1912). Etudy po teorii evoliutzii; vgl. Levit, G.S., Hossfeld, U. & Olsson, L. (2004). The integration of Darwinism and evolutionary morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866-1936), and the developmental basis of evolutionary change. J. Exper. Zool. (MOL DEV EVOL) 302B (4), 343-354: 350f.
211 Schmitz, F. (1878). Die Familiendiagramme der Rhoeadinen. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der Phanerogamen (= Abh. naturforsch. Ges. Halle, Bd. 14): 78; vgl. 139.
212 Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 260.
213 a.a.O.: 252.
214 ebd.
215 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): B 418.
216 Rauther, M. (1912). Über den Begriff der Verwandtschaft. Zool. Jahrb. Suppl. III, Bd. III. Festschrift Spengel, 69-134.
217 Lewin, K. (1920). Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik und die Darstellung vollständiger Stammbäume: 6f.
218 a.a.O.: 20f.
219 Buffon, G.L.L. de (1749). Histoire naturelle, générale et particulière, Bd. 2: 379; vgl. auch Anonymus (1751). Lettres à un amériquain sur l'histoire naturelle, générale et particuliere de monsieur de Buffon, Teil 2: 54 (6. Brief).
220 [Arnaud, F. & Suard, J.B.] (1764). [Ankündigung der deutschen Übersetzung von C. de Bonnets ›Considérations sur les corps organisés‹]. Gazette littéraire de l'Europe (Suppl.) 1, 65-74: 73; der gleiche Wortlaut in dies. (1769). Considérations sur les corps organisés, à l'occasion de l'ouvrage que M. Bonnet, citoyen de Génève , a publie sous le même titre. Variétés littéraires, Bd. 4, 234-245: 244.
221 Anonymus (1807). [Rez. Lamouroux, J.V.F. (1805). Dissertations sur plusieurs espèces de Fucus peu connues ou nouvelles avec leur déscriptions en latin et en françois, Bd. 1]. Allg. Lit.-Zeitung 1807 (Nr. 173), 137-144: 140; s. (1813). [Rez. Hagen, T.A. von (1808). Kosmologische Geschichte der Natur]. Jen. Allg. Lit.-Zeitung 10 (1), 409-420: 415 (nicht in der diskutierten Passage bei von Hagen!).
222 Bernhardi, J.J. (1834). Ueber den Begriff der Pflanzenart und seine Anwendung: 21.
223 Schaaffhausen, H. (1853). Ueber Beständigkeit und Umwandlung der Arten. Verh. naturhist. Ver. Preuss. Rheinl. Westphal. 10, 420-451: 423 f.
224 Aristoteles, Hist. anim. 589a21; De part. anim. 697b2.
225 Aristoteles, Hist. anim. 588b16; De part. anim. 681a10-15.
226 Leibniz, G.W. (1702). Brief an Varignon (Philosophische Schriften, Bd. 4. Frankfurt/M. 1992, 260-266): 266.
227 Law, E. (1731/32). An Essay on the Origin of Evil by Dr. William King, translated from the Latin with Notes and a Dissertation concerning the Principle and Criterion of Virtue and the Origin of the Passions: 143 (note).
228 D'Alembert, J. (1754). Cosmologie. In: Diderot, D. & d'Alembert, J (eds.). Encyclopédie, Bd. 4, 294-297: 294.
229 Voltaire (1764). Chaîne des êtres crées. In: Dictionnaire Philosophique (Complete Works, Oxford 1994, vol. 35, 513-521).
230 Johnson, S. (1757). A Review of a Free Inquiry into the Nature and Origin of Evil; vgl. Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being (dt. Die große Kette der Wesen, Frankfurt/M. 1985): 305f.
231 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la Nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): II, 197 (VIII, Kap. 17).
232 a.a.O.: I, 7.
233 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft: B 689; auch Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 290 [Eintrag ins Handexemplar].
234 Buffon, G.L.L. (1753). L'âne. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques de Buffon, Paris 1954, 353-358): 353; 357.

235 a.a.O.: 355.
236 a.a.O.: 353.
237 a.a.O.: 357.
238 a.a.O.: 355.
239 [Chambers, L.] (1844). Vestiges of the Natural History of Creation: 87.
240 Lyell, C. (1851). Elements of Geology: 220 (nach OED 1989).
241 Haeckel, E. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 312; vgl. ders. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 339.
242 Miracelius, J. (1639). Altes Pommerland, Bd. 2: 111; vgl. Gryphius, A. (1661). Lustspiele (Verliebtes Gespenst und Die geliebte Dornrose): 339; Lohenstein, C. von (1689). Arminius, Bd. 1: 293; 1079; 1313 (nach DWB Arch.); Kramer, M. (1700-02). Das herrlich Grosse Deutsch-Italiänische Dictionarium, 2 Bde.: II, 905.
243 Jesaja 11, 1.
244 Vgl. Macho, T. (2002). Stammbäume, Freiheitsbäume und Geniereligion. Anmerkungen zur Geschichte genealogischer Systeme. In: Weigel, S. (Hg.). Genealogie und Genetik. Schnittstellen zwischen Biologie und Kulturgeschichte, 15-43.
245 Genesis 12, 6; 21; 32f.; Judicum 9, 37; vgl. Bernhardt, K.-H. (1956). Gott und Bild: 60; Frehen, H. (1969). Baum. In: Haag, H. (Hg.). Bibel-Lexikon, 173-175.
246 Genesis 2, 9.
247 Augustinus, De genesi contra Manichaeos Libri duo (Migne, Patrologia Latina, Bd. 34, 173-220: 197 (II, 1, 2); 213ff. (II, 22f.).
248 Vgl. Cook, R. (1974). The Tree of Life; Frigo, G.F. (2001). »Der stete und feste Gang der Natur zur Organisation«. Von der Naturgeschichte zur Naturphilosophie um 1800. In: Breidbach, O. & Ziehe, P. (Hg). Naturwissenschaften um 1800. Wissenschaftskultur in Jena-Weimar, 27-45: 33; Demandt, A. (2002). Über allen Wipfeln. Der Baum in der Kulturgeschichte; Weigel, S. (2006). Genea-Logik: 29ff.
249 Zur Geschichte vgl. Lam, H.J. (1936). Phylogenetic symbols, past and present (being an apology for genealogical trees). Acta Biotheor. 2, 153-194; Voss, E.G. (1952). The history of keys and phylogenetic trees in systematic biology. J. Sci. Lab. Denison Univ. 43, 1-25; Uschmann, G. (1967). Zur Geschichte der Stammbaum-Darstellungen. In: Gersch, M. (Hg.). Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslehre 2, 9-30; Barsanti, G. (1988). Le immagini della natura. Scale, mappe, alberi. 1700-1800. Nuncius 3, I, 55-125; ders. (1992). La scala, la mappa, l'albero; Tassy, P. (1991). L'arbre a remonter le temps.
250 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la Nature (Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 162.
251 Buffon, G.L.L. (1766). De la dégéneration des animaux (Œuvres complètes, Bd. IV, Paris 1868, 127-144): 136.
252 Duchesne, A.N. (1766). Histoire naturelle des Fraisiers: 214; 221.
253 a.a.O.: 228 (Taf. 1).
254 Vgl. Tassy (1991): 26; Barsanti (1992): 84; Ratcliff, M.J. (2003). Duchesne's strawberries: between grower's practice and academic knowledge. MPI Wissenschaftsgesch. Preprint 222, 43-65.
255 Pallas, P.S. (1766). Elenchus zoophytorum: 23.
256 Vgl. Mikulinskii, S.R. (1961). Razvitie Obshchikh Problem Biologii v Rossii: 315; Ragan, M.A. (2009). Trees and networks before and after Darwin. Biology Direct 4, 43: 7f.
257 Forster, G. (1786). Noch etwas über die Menschenraßen. Teutscher Merkur 1786 (4. Quart.), 57-86: 80.
258 Rüling, J.P. (1766). Commentatio Botanica de Ordinibus Naturalibus Plantarum; vgl. Barsanti (1992): Fig. 26.
259 Augier, A. (1801). Essay d'une nouvelle classification des végétaux; vgl. Stevens, P.F. (1983). Augustin Augier's 'Arbre botanique' (1801), a remarkably early botanical representation of the natural system. Taxon 32, 203-211.
260 Lamarck, J.B. (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: II, 463.
261 Seringe, N.-C. (1815). Essai d'une monographie des saules de la Suisse; vgl. Barsanti (1992): Fig. 46.
262 Barbançois, C.-H. de (1816). Observations sur la filiation des animaux, depuis le polype jusqu'au singe. J. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts 82, 444-448; vgl. Barsanti (1992): Fig. 47.
263 Bronn, G.H. (1858). Untersuchungen über die Entwickelungs-Gesetze der organischen Welt während der Bildungs-Zeit unserer Erd-Oberfläche: 481.
264 Hitchcock, E. (1840/44). Elementary Geology: Faltblatt; vgl. Archibald, J.D. (2009). Edward Hitchcock's pre-Darwinian (1840) "tree of life". J. Hist. Biol. 42, 561-592.
265 Agassiz, J.-L. R. (1833-43). Recherches sur les poissons fossiles, 5 Bde.: I, 170; vgl. Barsanti (1992): Fig. 58.
266 Vgl. Weigel, S. (2006). Genea-Logik: 44f.
267 Vgl. Barsanti (1992): Fig. 57, 58.
268 Vgl. Barsanti (1992): Fig. 49, 51-55.
269 Vgl. James, E.O. (1966). The Tree of Life. An Archaeological Study; Höhler, G. (1988). Die Bäume des Lebens. Baumsymbole in den Kulturen der Menschheit.
270 Leuckart, F.S. (1819). Zoologische Bruchstücke, Bd. 1: 7.
271 Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: 176 (B 23); 177 (B 25); vgl. ders. (1859). On the Origin of Species: 130.
272 Darwin, C. (1837-38): 176 (B 23).
273 a.a.O.: 177 (B 25); vgl. Gregorio, M.A. di (1982). In search of the natural system: problems of zoological classification in Victorian Britain. Hist. Philos. Life Sci. 4, 225-254: 247; Bredekamp, H. (2005). Darwins Korallen. Frühe Evolutionsmodelle und die Tradition der Naturgeschichte: 20.
274 Bredekamp (2005): 24; 21.
275 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 116; vgl. Gruber, H.E. (1978). Darwin's "tree of nature" and other images of wide scope. In: Wechsler, J. (ed.). On Aesthetics in Science, 121-140; Voss, J. (2003). Darwins Diagramme – Bilder von der Entdeckung der Unordnung. Preprint 249 des MPI für Wissenschaftsgeschichte, Berlin; dies. (2007). Darwins Bilder.

276 Vgl. Junker, T. (1998). Charles Darwin und die Evolutionstheorien des 19. Jahrhunderts. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 356-385: 378.
277 DuBois-Reymond, E. (1876). Darwin versus Galiani: 15.
278 His, W. (1874). Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung: 165.
279 Lorenz, O. (1898). Lehrbuch der gesamten wissenschaftlichen Genealogie: 29ff.
280 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 283.
281 Lam, H.J. (1936). Phylogenetic symbols, past and present (being an apology for genealogical trees). Acta Biotheor. 2, 153-194: 179; vgl. auch Zimmermann, W. (1931). Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 3: Methoden der Vererbungsforschung, 2. Hälfte, Heft 6, 941-1053: 1044.
282 Zimmermann (1931): 1044.
283 Doolittle, W.F. (1999). Phylogenetic classification and the universal tree. Science 284, 2124-2128.
284 Salzberg, S.L. et al. (2001). Microbial genes in the human genome: lateral transfer or gene loss? Science 292, 1903-1906; Stanhope, M.J. et al. (2001). Phylogenetic analyses do not support horizontal gene transfer from bacteria to vertebrates. Nature 411, 940-944.
285 International Human Genome Sequencing Consortium (2001). Initial sequencing and analysis of the human genome. Nature 409, 860-921: 902f.
286 Hilario, E. & Gogarten, J.P. (1993). Horizontal transfer of ATPase genes – the tree of life becomes a net of life. Biosystems 31, 111-119.
287 Fleischmann, A. (1926). Über Darwin hinaus! Münchener neueste Nachrichten Nr. 129 (10. Mai 1926): 1; vgl. Kleinschmidt, O. (1926). Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens: 103; Zimmermann (1931): 1044.
288 Kleinschmidt (1926): 103.
289 Hennig, E. (1927). Wege und Triebkräfte organischer Entfaltung. Naturwiss. 15, 260-262: 260.
290 Strickland, H.E. (1841). On the true method of discovering the natural system. Ann. Mag. Nat. Hist. 6, 184-194: 190.
291 Original im Whipple Museum for the History of Science in Cambridge; vgl. Voss, J. (2007). Darwins Bilder: Abb. 15; 16.
292 Hagen, B. (1900). Über Entwicklung und Probleme der Anthropologie. Ber. senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt 1900, 67-90: 88.
293 Hagen (1900): 88.
294 Schrenk, F. (2001). Vom Stammbaum zum Stammbusch – Neue Funde in Ostafrika zeigen, dass es in der frühen Geschichte der Menschheit viel mehr Hominiden-Typen gab, als man bisher vermutete. Berliner Zeitung vom 19. April 2001, Wissensch. S. 1-2.
295 Heintz, A. (1939). Der Stammbusch des Tierreiches. Natur u. Volk 69, 524-534.
296 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, Tafel 1.
297 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 209; vgl. 276; 280; 308; 312.
298 Hennig, W. (1953). Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Entom. 3, Sonderheft, 1-85: 9.
299 ebd.
300 Ax, P. (1984). Das phylogenetische System: 32.
301 Hennig, W. [1960]. Phylogenetische Systematik (Berlin 1982): 77.
302 Ax (1984): 32.
303 Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution: 348f.; Ashlock, P.D. (1971). Monophyly and associated terms. Syst. Zool. 20, 63-69; Colless, D.H. (1972). A note on Ashlock's definition of "monophyly". Syst. Zool. 21, 126-128; Ashlock, P.D. (1972). Monophyly again. Syst. Zool. 21, 430-438.
304 Sober, E. (1992). Monophyly. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 202-207: 205.
305 ebd.
306 Ashlock, P.D. (1971). Monophyly and associated terms. Syst. Zool. 20, 63-69: 65.
307 Mishler, B.D. & Brandon, R.N. (1987). Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. Biol. Philos. 2, 397-414: 409.
308 a.a.O.: 410.
309 Möhn, E. (1961). Gallmücken (Diptera, Itonidae) aus El Salvador, 4. Zur Phylogenie der Asphondyliidi der neotropischen und holarktischen Region. Senckenbergiana biologica 42 (3), 131-330: 315.
310 Hennig, W. (1949). Zur Klärung einiger Begriffe der phylogenetischen Systematik. Forschungen und Fortschritte 25, 136-138: 137; vgl. ders. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 203; 208.
311 Hennig, W. (1963/79). Taschenbuch der Zoologie, Bd. 2. Wirbellose I (hg. v. Wolfgang Hennig): 19; vgl. 15 (noch nicht in den ersten drei Auflagen!); (1961). Senckenbergiana biologica 42: 315; Müller, E. & Loeffler, W. (1968). Mykologie. Grundrisse für Naturwissenschaftler und Mediziner: 4; Becker, U. (1971). Das Leben (Der Neue Herder, Bd. 8): 126; Ax (1984): 14; Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 178.
312 Weber, M. (1916-20). Die Wirtschaftsethik der Weltreligionen II. Hindiusmus und Buddhismus (Gesamtausgabe, Bd. I/20, Tübingen 1996): 115; ders. (1922). Wirtschaft und Gesellschaft (Tübingen 1972): 237.
313 Vgl. Schieder, T. (1991). Nationalismus und Nationalstaat. Studien zum nationalen Problem im modernen Europa: 105; Wippermann, W. (1997). Wie die Zigeuner. Antisemitismus und Antiziganismus im Vergleich: 109; Brenner, M. (2000). Jüdische Kultur in der Weimarer Republik.
314 Ax (1984): 14.
315 Haeckel, E. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 324.
316 Hennig, W. (1962). Veränderungen am phylogenetischen System der Insekten seit 1953. Tagungsber. Deutsche Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin 45, 29-42: 35; ders. (1965). Phylogenetic systematics. Annu. Rev. Entomol. 10, 97-116: 104; vgl. Schmitt, M. (2001). Willi Hennig (1913-1976). In: Jahn, I. & Schmitt, M. (Hg.). Darwin & Co., Bd.

2, 316-343: 331.

317 Hennig, W. (1953). Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Entom. 3, Sonderheft, 1-85: 14.

318 Schuh, R.T. (2000). Biological Systematics: 223.

319 Vgl. Nelson, G.J. (1971). Paraphyly and polyphyly: redefinitions. Systematic Zoology 20, 471-472; Farris, J.S. (1974). Formal definitions of paraphyly and polyphyly. Syst. Zool. 23, 548-554; Platnick, N.I. (1977). Paraphyletic and polyphyletic groups. Syst. Zool. 26, 195-200; Oosterbroek, P. (1987). More appropriate definitions of paraphyly and polyphyly, with a comment on the Farris 1974 model. Syst. Zool. 36, 103-108.

320 Platnick (1977).

321 Münchhausen, O. von (1767). Der Hausvater. Nachricht von denen vornehmsten zur Speise dienenden Obst-Sorten, Bd. 3, 2: 258; vgl. 356f.; ebenso in (1775). Birn-Baum. In: Krünitz, J.G. (Hg). Oeconomische Encyclopädie 5, 392-494: 397.

322 Vgl. Anonymus (1801). Malus, Apfelbaum. In: Krünitz, J.G. (Hg). Ökonomisch-technologische Encyklopädie 83, 164-481: 432.

323 Burgsdorf, F.A.L. (1783). Versuch einer vollständigen Geschichte vorzüglicher Holzarten, Teil 1, Die Buche: 58.

324 Kugelann, J.G. & Illiger, J.K.W. (1798). Verzeichniß der Käfer Preußens: 57.

325 Anonymus (1804). [Rez. Coquebert, A.J. (1798-1801). Illustratio iconographica insectorum]. Allg. Lit.-Zeitung 3, 113-115: 114.

326 Braun, A. (1851). Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur: 340.

327 Haeckel, E. (1863). Über die Entwickelungstheorie Darwins (Gesammelte populäre Vorträge aus dem Gebiete der Entwickelungslehre, Heft 1, Bonn 1878, 3-28): 3; ders. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 179; vgl. auch: Hilgendorf, F. (1867). Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. Monatsber. Preuß. Akad. Wiss. 1866, 474-504: 487.

328 Haeckel, E. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 62 und passim; Waagen, W. (1869). Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. Versuch einer paläontologischen Monographie. In: Benecke, E.W. (Hg.). Geognostisch-Paläontologische Beiträge, Bd. 2, 179-256: 187.

329 Mishler, B.D. & Brandon, R.N. (1987). Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. Biol. Philos. 2, 397-414: 410.

330 Munro, R. (1914). Prehistoric Britain: 25 (nach OED).

331 Anonymus (1654). Wiederholete Summarische Deduction des Chur- und Fürstlichen Hauses Sachssen: [15] (Ablehnung des Ersten Einwurfs, Resp. 2).

332 Anonymus (1671). Gründliche Fürstell- und Erweisung, daß die Succession in- und an dem Fürstenthum Nieder-Sachsen insgemein Lauenburg genannt, auff den sich begebenden Abgang des Herrn Hertzogen zu Sachsen, Engern und Westphalen Fürstlichen Leibes-Lehens Erben, dem HochFürstl. Hause Anhalt allein von Rechtswegen gebühre: [7]; vgl. auch Kramer, M. (1700-02). Das herrlich Grosse Deutsch-Italiänische Dictionarium, 2 Bde.: II, 905.

333 H.H. [Hauff, H.] (1838). Die Menschenracen. Deutsche Vierteljahrs-Schrift 2, 170-248: 234.

334 Haeckel (1868): 445 (18. Vortrag) (gestrichen in der 8. Aufl. 1889!).

335 Wilson, E.B. (1892). The cell-lineage of Nereis. A contribution to the cytogeny of the annelid body. J. Morphol. 6, 361-480; vgl. Whitman, C.O. (1878). Embryology of Clepsine. Quart. J. Microsc. Sci. 18, 215-315.

336 Johannsen, W. (1903). Ueber Erblichkeit in Populationen und in Reinen Linien.

337 Vgl. schon: Darwin, C. (1871). The Descent of Man (dt. Die Abstammung des Menschen, 2 Bde., Stuttgart 1871-72): I, 164.

338 Robson, G.C. & Richards, O.W. (1936). The Variation of Animals in Nature.

339 Simpson, G.G. (1961). The Principles of Animal Taxonomy: 153; vgl. ders. (1951). The species concept. Evolution 5, 285-298: 289; Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies, and oakes. Taxon 25, 233-239: 233.

340 Dawkins, R. & Krebs, J.R. (1979). Arms races between and within species. Proc. Roy. Soc. London B 205, 489-511: 492; Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 61.

341 Hull, D. (1978). A matter of individuality. Philos. Sci. 45, 335-360: 347.

342 Hull, D. (1980). Individuality and selection (In: ders., The Metaphysics of Evolution, Albany 1989, 89-109): 106; vgl. ders. (1980). The units of evolution. In: Jensen, U.J. & Harré, R. (eds.). Studies in the Concept of Evolution.

343 Ax, P. (1988). Systematik in der Biologie: 95.

344 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 238; 257.

345 Bunge, M. (1981). Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve. Behav. Brain Sci. 4, 284-285.

346 Ekman, G. (1930). Über Entwicklung und Vererbung (Eine theoretische Studie). Annales Societatis Zoolog.-Botanicae Fennicae Vanamo 10, 1-141: 117.

347 Hertwig, O. (1916). Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwin's Zufallstheorie: 250; ders. (1917). Das genealogische Netzwerk und seine Bedeutung für die Frage der monophyletischen oder der polyphyletischen Abstammungshypothese. Arch. mikroskop. Anat. 89, 227-242; Zimmermann, W. (1931). Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 3, 2. Hälfte, Heft 6, 941-1053: 1044.

348 Lederer, J. (1860). Ueber Guenée's Uranides & Phalénites. Wiener entomol. Monatsschr. 4, 121-128: 123; ders. (1861). [Rez. Catalog der Lepidopteren Europas und der angrenzenden Länder (Dresden 1861)]. Wiener entomol. Monatsschr. 5, 389-400: 391; Tschulok, S. (1922). Deszendenzlehre (Entwicklungslehre). Ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage: 147; 149; 151; Alverdes, F. (1931). Allgemeine Ätiologie. In: Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E. & Lubosch, W. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1, 129-184: 166.

349 Batsch, A.J.G.C. (1805). Einleitung zum Studium der allgemeinen Naturgeschichte, Bd. 3. Thierreich: 40.

350 Hennig, W. (1947). Probleme der biologischen Syste-

matik. Forsch. Fortschr. 21/23, 276-279: 278.

351 Grant, V. (1953). The role of hybridization in the evolution of the leafty-stemmed Gilias. Evolution 7, 51-64: 58.

352 Plinius (1. Jh.). Naturalis historia 8, 213.

353 Holland, P. (1601). Pliny II: 231 (nach OED).

354 Cockeram, H. (1623). The English Dictionarie: Hibride (nach OED).

355 Linné, C. von (1753). Species plantarum, Bd. 1: 324.

356 Linné, C. von (1754). Flora Anglica (Amoenitates Academicae, Bd. 4, Erlangen 1788, 88-111): 95.

357 a.a.O.: 106.

358 Linné, C. von (1756). Flora Monspeliensis (Amoenitates Academicae, Bd. 4, Erlangen 1788, 468-495): 488.

359 a.a.O.: 492.

360 Vgl. du Rietz, G.E. (1958). The hybrid concept. In: Systematics of To-day. Uppsala Univ. Arsskr. 1958 (6), 216-223.

361 Lotsy, J.P. & Goddijn, W.A. (1928). Voyages of exploration to judge of the bearing of hybridization on evolution, I. South Africa: Hybridization in the native flora, 1-129: 29; vgl. dies. (1928). The human hybrids. Genetica 10, 131-312: 139.

362 du Rietz, G.E. (1930). The fundamental units of biological taxonomy. Svensk. Botan. Tidskr. 24, 333-428: 390; vgl. ders. (1958). The hybrid concept. In: Systematics of To-day. Uppsala Univ. Arsskr. 1958 (6), 216-223: 221.

363 Winkler, H. (1908). Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 25, 568-576: 574; vgl. ders. (1909). Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Z. indukt. Abstammungs- u. Vererbungsl. 1, 139-140.

364 Baur, E. (1909). Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort." von *Pelargonium zonale*. Z. indukt. Abstammungs- u. Vererbungsl. 1, 330-351: 342.

365 Natus, P. (1675). A phytological observation concerning oranges and limons, both separately and in one piece produced on one and the same tree at Florence. Phil. Trans. 9/10, 313-314; vgl. Strasburger, E. (1907). Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. wiss. Bot. 44, 482-555.

366 Spemann, H. (1921). Die Erzeugung tierischer Chimären durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen Triton cristatus und taeniatus. Arch. Entwicklungsmech. Org. 48, 533-570,

367 Huxley, J.S. (1936). Natural selection and evolutionary progress. Rep. Ann. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sci. 106, 81-100: 86; ders. (1938). Natural history, taxonomy and general biology. South Eastern Naturalist and Antiquary (being the Proceedings and Transactions of the South-Eastern Union of Scientific Societies) 43, 1-21.

368 Anderson, E. (1934). Origin of the Angiosperms. Nature 133, 462.

369 Goldschmidt, R. (1940). The Material Basis of Evolution: 209.

370 Elias, M.K. (1942). Tertiary prairie grasses and other herbs from the high plains. Geol. Soc. Amer. Special Papers 41, 1-176; vgl. Anonymus (1943). Review: Elias, M.K. (1942). Tertiary prairie grasses and other herbs from the high plains. Amer. Nat. 77, 561-562: 561.

371 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 135; 420.

372 Wagner, W.H. Jr. (1954). Reticulate evolution in the Appalachian Aspleniums. Evolution 8, 103-118.

373 Wagner, W.H. Jr. (1983). Reticulistics: the recognition of hybrids and their role in cladistics and classification. In: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (eds.). Advances in Cladistics, vol. 2, 63-79: 63; Wagner, W.H. Jr., Wagner, F.S. & Taylor, W.C. (1986). Detecting abortive spores in herbarium specimens of sterile hybrids. Amer. Fern J. 76, 129-140: 129.

374 Vgl. Stevens, P.F. (1984). Metaphors and typology in the development of botanical Systematics 1690-1960, or the art of putting new wine in old bottles. Taxon 33, 169-211.

375 Donati, V. (1750). Saggio della storia naturale marina dell'Adriatico: XXI.

376 Donati, V. (1753). Auszug aus seiner Naturgeschichte des Adriatischen Meeres (Halle): 70.

377 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 27 (§77).

378 Linné, C. von (1792). Praelectiones in ordines naturales plantarum: 7.

379 Pallas, P.S. (1766). Elenchus zoophytorum (dt. Charakteristik der Thierpflanzen, Nürnberg 1787): I, 48.

380 Buffon, G.L.L. (1755). Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 5: 228.

381 Hermann, J. (1783). Tabula affinitatum animalium: 35; vgl. Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae": 114.

382 Batsch, A.C.G.J. (1802). Tabula affinitatum regni vegetabilis; vgl. Diekmann (1992): 120; Barsanti, G. (1992). La scala, la mappa, l'albero: Fig. 43.

383 Strickland, H. (1840-41). On the true method of discovering the natural system in zoology and botany. Ann. Mag. Nat. Hist. 6, 184-194: 184; Candolle, A.P. de (1841). Troisième mémoire sur la famille des Myrsineacées. Ann. Sci. Nat. Bot. 15, 1-48; vgl. Gregorio, M.A. di (1982). In search of the natural system: problems of zoological classification in Victorian Britain. Hist. Philos. Life Sci. 4, 225-254: 240.

384 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 38; vgl. 2. Aufl. (1870): 77.

385 Cuvier, G. & Valenciennes, A. (1828). Histoire naturelle des poissons, Bd. 1: 420.

386 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (in: Ammoenitates academicae, Bd. 2, 3. Aufl. (1787), 2-58): 2f. (§I).

387 Bruckner, J. (1768). A Philosophical Survey of the Animal Creation: 12f. (I, iii); vgl. Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 47f.

388 Vgl. Frigo, G.F. (2001). »Der stete und feste Gang der Natur zur Organisation«. Von der Naturgeschichte zur Naturphilosophie um 1800. In: Breidbach, O. & Ziehe, P. (Hg). Naturwissenschaften um 1800. Wissenschaftskultur in Jena-Weimar, 27-45: 31.

389 Vgl. Toepfer, G. (2006). Linien, Bäume, Kreise, Netze – und die Gegenstände der Biologie. Verh. Gesch. Theor. Biol. 12, 79-94: 82.

390 Vgl. z.B. Campbell, N.A. (1987/96). Biology (dt. Biologie, Heidelberg 1997): 593.

391 Wagner, W.H. (1983). Reticulistics: the recognition

of hybrids and their role in cladistics and classification. In: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (eds.). Advances in Cladistics, vol. 2, 63-79; Wanntorp, H.-E. (1983). Reticulated cladograms and the identification of hybrid taxa. In: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (eds.). Advances in Cladistics, vol. 2, 81-88.

392 Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981). Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance.

393 Forterre, P. (1997). What can we learn from archaeal sequences? Current Opin. Genet. Dev. 7, 764-770: 767.

394 Forterre, P. et al. (1993). The nature of the last universal ancestor and the root of the tree of life, still open questions. Biosystems 28, 15-32.

395 Forterre, P. & Philippe, H. (1999). The last universal common ancestor (LUCA), simple or complex? Biol. Bull. 196, 373-377.

396 Glansdorff, N., Xu, Y. & Labedan, B. (2008). The Last Universal Common Ancestor. Emergence, constitution and genetic legacy of an elusive forerunner. Biology Direct 2008, 3:29.

Literatur

Fels, G. (1957). Wissenschaftstheoretische Untersuchungen zur Grundlagenproblematik der Phylogenetik.

Smit, D. (1961). Ontogenesis and Phylogenesis, their Interrelations and their Interpretations.

Cook, R. (1974). The Tree of Life.

Gould, S.J. (1977). Ontogeny and Phylogeny.

Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae“: das Ordnen der Objekte in Naturwissenschaft und Pharmazie zwischen 1700 und 1850.

Barsanti, G. (1992). La scala, la mappa, l’albero.

Ragan, M.A. (2009). Trees and networks before and after Darwin. Biology Direct 4, 43.

Physiologie

Das griechische Wort ›φυσιολογία‹ »Lehre der Natur« wird seit der Antike verwendet und dient seit Mitte des 16. Jahrhunderts zur Bezeichnung einer biologischen Teildisziplin.

Wortgeschichte

Bereits Aristoteles gebraucht das Wort in den überlieferten Schriften einmal und bezeichnet damit eine allgemeine Naturlehre (der Pflanzen: »φυσιολογία […] τῶν φυτῶν«).[1] Die vorsokratischen Naturphilosophen nennt Aristoteles wiederholt die *Physiologen* (»φυσιολόγοι«).[2] Auch für Epikur ist die Physiologie die Ursachenforschung in Bezug auf die Natur insgesamt.[3] Bei den hippokratischen Autoren wird das Wort dagegen in engerer Bedeutung auf die individuelle Beschaffenheit und Konstitution eines lebendigen Körpers bezogen.[4] Weiter ausgearbeitet wird ein derartiger spezieller Begriff der *physis* im Rahmen der stoischen Lehre des *Pneumas* als eines gestaltgebenden Urprinzips. Dieses Prinzip differenziert sich in verschiedene, jeweils bevorzugt in einem Naturbereich wirksame Kräfte: für den Bereich des Unorganischen in die *hexis* (deren Wirkung im organischen Bereich sich in festen und statischen Körperteilen wie den Knochen zeigt), für den Bereich des Wachsenden, z.B. der Pflanzen oder der Haare und Nägel der Tiere, in die *physis* (charakterisiert durch die Vermögen der Ernährung, der Veränderung, des Wachstums und der Fortpflanzung), für den Bereich der Wahrnehmung und bewussten Bewegung der Tiere in die *psyche* und schließlich für den Bereich des Menschen in den *logos*.[5] Im Gegensatz zu der älteren Auffassung der griechischen Klassik wird die Seele (*psyche*) also erst als Prinzip der Lebensphänomene der Tiere verstanden; die elementaren Lebensprozesse der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung, die sich auch bei Pflanzen finden, werden nicht einer Seele, sondern eben der *physis* zugeschrieben. Diese Terminologie wird aber selbst in der Stoa nicht konsequent eingesetzt: So verwendet noch Cicero den Begriff der Physiologie in einem allgemeinen Sinn zur Bezeichnung der Lehre der Natur (»ratio naturae«).[6]

Erst in Galens Schriften zur Medizin aus dem zweiten nachchristlichen Jahrhundert erfährt das Wort eine spezifisch biologische Deutung: Die Physiologie ist hier ein Teil der Lehre von der Natur des Menschen, die neben der Ätiologie, Pathologie, Diätetik, Zeichenlehre und Therapeutik steht.[7] Galen verwendet den Ausdruck aber nur an einer Stelle; als Titel für seine umfassende Abhandlung zur Physiologie wählt er die Bezeichnung ›Vom Gebrauch der Teile des menschlichen Körpers‹ (in der lateinischen Übersetzung: ›De usu partium corporis humani‹). Im Mittelalter wird der Ausdruck ›Physiologie‹ kaum mehr verwendet, wenn auch die Sache weiterhin Gegenstand von Untersuchungen ist.

Erst in der Renaissance wird der Terminus von dem Arzt J. Fernel in seiner Schrift ›De naturali parte medicinae‹ von 1542 wieder aufgegriffen. Bei Fernel ist die Physiologie einer der fünf Teile der Medizin, nämlich derjenige, der von der Natur des gesunden Menschen und allen seinen Fähigkeiten und Funktionen handelt.[8] Als Teil der Physiologie werden bei Fernel Aspekte der Anatomie, die Lehre der Elemente, Qualitäten und Säfte, die Organfunktionen, integrierte Vermögen wie Zeugung und Entwicklung und eine Seelenlehre behandelt. Betont wird von Fernel die Gegenüberstellung von Physiologie und Pathologie.

Nach dem Gebrauch bei Fernel verbreitet sich das Wort im 17. und 18. Jahrhundert in der engeren Bedeutung, die Fernel ihm gegeben hat. Es erscheint als ›Physiologia medica‹ in dem Titel grundlegender Werke der Medizin, z.B. bei T. Zwinger (1610), G.W. Wedel (1680) und J.G. von Berger (1701). Als Kompilation der lateinischen Werke verfasst G.H. Behr 1736 eine deutsche ›Physiologia medica‹, eine »Beschreibung des menschlichen Leibes«, wie es heißt. Neben der medizinischen Physiologie werden bis ins 17. Jahrhundert aber auch noch Abhandlungen über Erscheinungen und Kräfte der gesamten oder der anorganischen Natur unter dem Titel der Physiologie verfasst.[9] Vereinzelt erscheint diese weite Wortbedeutung bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts: So identifiziert E. Chambers den Ausdruck 1728 (und noch in der Auflage von 1750) mit der Naturgeschichte (»Natural History«) und verwendet ihn als Überbegriff für Meteorologie, Hydrologie, Mineralogie, Phytologie und Zoologie.[10] Seit der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts wird der Ausdruck aber meist im heutigen Sinne als eine biologische Lehre verstanden. Auch

Die Physiologie ist die Teildisziplin der Biologie, welche die wechselseitigen Verhältnisse zwischen den Organen und Prozessen innerhalb des Körpers eines Organismus untersucht.

Physiologie (Fernel 1542) *88*
tierische Ökonomie (Duret 1588) *89*
allgemeine Physiologie (Gilchrist 1744) *89*
vergleichende Physiologie (le Cat 1749) *89*
Tierphysiologie (Anonymus 1751) *89*
Pflanzenphysiologie (Jampert 1755) *89*
Biodynamik (Kraus 1820) *94*

die ↑Anatomie wird in dieser Zeit aus der Physiologie ausgegliedert oder nur insoweit dargestellt, als sie die Leistungen der Organe betrifft.[11] Die Physiologie wird damit eingeengt auf eine Lehre der Funktionen des lebendigen (zunächst meist menschlichen) Körpers im gesunden Zustand. Ein feststehender Begriff ist der Ausdruck im 17. Jahrhundert aber allein in den medizinischen Kompendien, die einen Überblick über das Fach geben; in den detaillierten physiologischen Studien von Harvey, Bartholinus, Steno und Malpighi taucht der Ausdruck dagegen nicht auf.[12]

Explizit auf die Physiologie nicht-menschlicher Lebewesen bezogene Werke, die dies in ihrem Titel ausdrücken, also Arbeiten zur *Pflanzenphysiologie* und *Tierphysiologie* erscheinen seit dem 18. Jahrhundert.[13] Der Terminus ***Pflanzenphysiologie*** taucht zuerst Mitte des 18. Jahrhunderts auf (Jampert 1755: »physiologia plantarum«[14]; Ehrhardt 1759: »Pflanzen-Physiologie«[15]; Fourcroy 1781: »physiologie des plantes«[16]; Anonymus 1781: »physiologie végétale«[17]), etwa gleichzeitig auch der Ausdruck ***Tierphysiologie*** (Anonymus 1751: »Physiologie des Animaux«[18]; Leske 1775: »Physiologia animalium«[19]; Rozier 1778: »physiologie animale«[20]; Anonymus 1769: »animal physiology«[21] als Übersetzung von Spallanzani 1768: »Fisica animale«[22]; Jung 1783: »Thierphysiologie«[23]).

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts wird eine ***vergleichende Physiologie*** im Gefolge der vergleichenden Anatomie betrieben (le Cat 1749: »Physiologie comparée«[24]; Anonymus 1782: »comparative physiology«[25]; Reuss 1783: »physiologia comparativa«[26]; Herder 1784: »vergleichende Physiologie«[27]; Blumenbach 1787: »physiologia comparata«).[28] E. Haeckel fordert 1869, die vergleichende Physiologie unter evolutionstheoretischer Perspektive zu behandeln.[29] Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird diese Forderung im Rahmen der phylogenetischen Perspektive auf die Physiologie umgesetzt.[30]

Allgemeine Physiologie

Der Ausdruck ***Allgemeine Physiologie*** erscheint vereinzelt seit dem 17. Jahrhundert, allerdings noch nicht in spezifisch biologischer Bedetung (Wendelin 1625: »physiologia generalis«[31]; Bailey 1731: »General Physiology, a science which relates to the properties and affections of matter or body in general«[32]). In biologischer Bedeutung erscheint der Ausdruck erst Mitte des 18. Jahrhunderts (Gilchrist 1744: »general Physiology [des Menschen]«[33]; Erxleben 1768: »der allgemeinen Physiologie der Thiere«[34]; Anonymus 1775: »physiologie générale de tous les corps organisés«[35]). A.F. de Fourcroy gebraucht den Terminus 1789 für eine Übersicht über die allen Tieren gemeinsame Funktionen (Zirkulation, Sekretion, Respiration, Digestion, Nutrition, Generation, Irritabilität und Sensibilität) (↑Funktion: Tab. 87).[36] Bei A. von Humboldt steht der Begriff 1798 im Zusammenhang mit einer Diskussion der Aktivierung des Wachstums von Pflanzensamen durch Sauerstoff.[37] F.L. Augustin bestimmt die »Allgemeine Physiologie« 1809 in einem Lehrbuch als »Lehre von dem Leben« und dessen »materiellen und dynamischen Aeußerungen«; sie bilde das Gegenstück der »besonderen Physiologie«, die »einzelne Lebensfunctionen« behandelt.[38] Insbesondere zur Vereinheitlichung der beiden Zweige der Pflanzen- und Tierphysiologie schlägt H.R.J. Dutrochet die Lehre der Allgemeinen Physiologie (»physiologie générale«) 1837 vor: Es gibt nach Dutrochet nicht zwei Physiologien, vielmehr sei die Lebenswissenschaft aufgrund der strukturellen und funktionellen Einheitlichkeit der Lebensprozesse bei Pflanzen und Tieren nur eine einzige (»il n'existe qu'une seule physiologie, science générale des fonctions des êtres vivans«); die Lebensfunktionen seien bei Pflanzen und Tieren grundsätzlich identisch (»fondamentalement identiques«).[39]

Eine Bedeutung kommt dem Ausdruck ›Allgemeine Physiologie‹ auch in der Übertragung biologischer Konzepte auf soziale Verhältnisse zu. So stellt bereits H.D. de Saint-Simon in ausdrücklichem Anschluss an Lehren von Vicq d'Azyr, Cabanis und Bichat seine Begründung einer wissenschaftlichen Soziallehre 1813 unter den Titel ›Allgemeine Physiologie‹ (»physiologie générale«).[40]

Tierökonomie

Ein aus dem späten 16. Jahrhundert stammender[41] und im 17. Jahrhundert im medizinischen Kontext etablierter Ausdruck ist ***tierische Ökonomie*** (1646 bei C. van Hogelande: »oeconomia corporis animalis«[42]; 1659 bei W. Charleton: »oeconomia animali«[43]).[44] Die Etablierung der Formulierung in der Mitte des 17. Jahrhunderts hängt mit dem dominanten mechanistischen Verständnis von Lebewesen nach einem Maschinenmodell zusammen.

Schon in der Antike wird das griechische ›οἰκονομία‹ auf das (haushälterische) Verhalten von Tieren bezogen.[45] Die theologische Verwendung des Begriffs ›Ökonomie‹ für das Miteinander und die Einheit der drei Entfaltungen Gottes nach der Trinitätslehre bildete vielleicht eine Präfiguration der späteren physiologischen Verwendung des Ausdrucks für die Zusammenfassung von diversen Aktivitäten eines Körpers zu einer einheitlichen Wirkung.[46]

Im physiologischen Kontext verwendet wohl als erster der alexandrinische Arzt Erasistratos im dritten vorchristlichen Jahrhundert den Ausdruck ›οἰκονομία‹.[47] Der Text, in dem Erasistratos das Wort gebraucht, enthält u.a. Überlegungen zum Stoffwechsel, insbesondere im Hinblick auf das Gleichgewicht des Gewichts von aufgenommenen und abgegebenen Stoffen.

Im 16. Jahrhundert werden mit dem Ausdruck in erster Linie Krankheiten und einzelne Lebensfunktionen beschrieben, weniger die Einheit ihres Zusammenwirkens.[48] Wohl unabhängig von diesem Wortgebrauch steht der Ausdruck im 17. Jahrhundert in einem theologischen Kontext, insofern mit ihm die planvolle Einrichtung eines einzelnen Lebewesens, die parallel zu der Einrichtung der Welt als Ganzer durch Gott erfolgt ist, auf den Begriff gebracht wird. Nach seiner Herauslösung aus diesem theologischen Kontext wird im 18. Jahrhundert dann sowohl der Gegenstand selbst, das geordnete Gefüge der vitalen Prozesse, als auch die Wissenschaft davon ›tierische Ökonomie‹ genannt. Insbesondere alle harmonisch ineinander greifenden Prozesse, die auf die Erhaltung des einzelnen lebenden Körpers gerichtet sind, werden mit dem Konzept zusammengefasst (bei G.E. Stahl mit dem Ausdruck *lebendige Ökonomie*: »œconomia vitali«).[49] Bereits im 16. Jahrhundert wird der Ausdruck ›Ökonomie‹ für das Zusammenlaufen aller Prozesse zu einer Einheit in einem Lebewesen verwendet (Severinus 1571: »in unam œconomiam conspirant«).[50] P. Severinus gebraucht in ähnlichem Kontext auch den Ausdruck *Lebensökonomie* (»vitae […] œconomia«).[51]

Im 18. Jahrhundert ist der Ausdruck weit verbreitet und wird weitgehend als Synonym zu ›Physiologie‹ verwendet – eine Bedeutung, in der er bis ins 19. Jahrhundert v.a. im Bereich der Stoffwechselphysiologie gebräuchlich ist.[52] T. Bordeu bringt 1775 die tierische Ökonomie (»économie animale«) mit der *Regularität und Ordnung der Funktionen* (»la régularité et l'ordre des fonctions«[53]) in Verbindung und analysiert diese als ein auf ↑Wechselseitigkeit der Teile beruhendes Gleichgewicht: »ces fonctions liées et enchainées reciproquement, demandent chacune pour leur marche naturelle le concours de toutes les autres. […] il n'est dans le corps vivant, aucun effort particulier qui ne soit dù à l'influence de toutes les parties mobiles et sensibles«.[54]

Vom magischen zum biomorphen Modell

In der Geschichte der Physiologie lässt sich ein Wechsel von grundlegenden Interpretationsmodellen beschreiben, die zeitlich aufeinander folgen, sich z.T. aber auch überlagern. K.E. Rothschuh unterscheidet 1968 zwischen fünf verschiedenen Modellen des Organismus in der Geschichte der Physiologie: (1) Gemäß dem *magischen Modell* besteht eine enge Korrespondenz zwischen dem Mikrokosmos eines Organismus und dem Makrokosmos der Welt als Ganzer. (2) Das in der Antike verbreitete *technomorphe Modell* erklärt die Lebenserscheinungen nach dem Vorbild handwerklichen Handelns und technischer Erzeugnisse. (3) Das besonders seit dem 17. Jahrhundert verbreitete *mechanomorphe Modell* versucht ein Verständnis der Lebewesen ausgehend von den Vorgängen der toten Natur, so wie sie in Chemie und Physik beschrieben werden, zu erlangen. (4) Das *psychomorphe Modell* als Reaktion darauf betont dagegen die Unerklärlichkeit der Lebensprozesse aus rein physikalisch-chemischen und postuliert die Existenz besonderer Vermögen (»Seele«) und Kräfte (»Lebenskraft«) der Lebewesen. (5) Schließlich stellen nach dem *biomorphen Modell* die Lebensvorgänge Phänomene dar, die allen Lebewesen gemeinsam und nach eigenen naturwissenschaftlichen Prinzipien zu erklären sind.[55]

Antike

Bis in die Neuzeit ist die Physiologie wesentlich spekulativ. Die physiologischen Prozesse werden in Analogie zu außerbiologischen Vorgängen zu verstehen versucht. So nimmt in der Physiologie des Aristoteles das »Kochen« der Nahrung in Magen und Darm eine zentrale Rolle ein. Auch die Bewegung des Herzens ist nach Aristoteles durch das Aufkochen des Blutes bedingt. Als letzten Erklärungsgrund der physiologischen Prozesse unterscheidet Aristoteles verschiedene Seelenvermögen (↑Leben; Selbstbewegung). In Mittelalter und Früher Neuzeit wird zwischen die körperlos gedachte Seele und die körperlichen Prozesse die vermittelnde Instanz der *Lebensgeister* (»spiritus animalis«) eingeschaltet (↑Vitalismus). So werden die Bewegung des Blutes in den Gefäßen und die Erregungsleitung in den Nerven auf diese Lebensgeister zurückgeführt.

Eng verbunden ist die frühe Physiologie mit anatomischen Untersuchungen. Bei Aristoteles kommt der Physiologie insofern eine Priorität gegenüber der Anatomie zu, als er dafür plädiert, die anatomischen und morphologischen Teile eines Organismus aufgrund ihrer Funktion zu benennen: Für ihn ist es der Zweck, der »den Begriff hergibt«[56]: »Ein jedes Ding dankt nämlich die eigentümliche Bestimmtheit seiner Art den besonderen Verrichtungen und Vermögen, die es hat, und kann darum, wenn es nicht mehr die betreffende Beschaffenheit hat, auch nicht mehr

als dasselbe Ding bezeichnet werden, es sei denn im Sinne bloßer Namensgleichheit«.[57] Es ist für Aristoteles die Leistung eines Teils, und nicht etwa seine Form, die ihm seine Bestimmtheit verleiht: Eine steinerne Hand verdiene daher auch nicht im eigentlichen Sinne ›Hand‹ genannt zu werden.[58] Nur eine Hand, die ihr Werk vollbringen kann, sei wirklich eine Hand. Besonders deutlich macht Aristoteles dies am Ende seiner *Meteorologie*. Er stellt klar, dass Teile von Organismen wie Fleisch, Eingeweide, Gesicht und Hand funktional bestimmt sind, denn: »All dies wird bestimmt durch seine Verrichtung. Denn nur, was seine Arbeit noch tun kann, verdient in Wahrheit seinen Namen, z.B. das Auge nur, wenn es sieht. Kann es dies nicht, dann hat es nur noch den Namen, wie ein abgestorbenes oder marmornes«.[59]

Unmittelbar nach Aristoteles kommt es im Hellenismus zu einem Niedergang der physiologischen Forschung und nahezu einem Verschwinden physiologischen Wissens.[60] Erst in der ersten Hälfte des dritten vorchristlichen Jahrhunderts vertiefen und erweitern die alexandrinischen Ärzte Herophilos und Erasistratos die physiologischen Kenntnisse. Ihre systematischen Sektionen liefern neue Einsichten v.a. in Bezug auf die Kreislauf- und Nervenphysiologie. Der Höhepunkt der antiken Medizin wird am Ende des zweiten nachchristlichen Jahrhunderts mit dem römischen Arzt Galen erreicht. Die physiologischen Schriften Galens bilden für ein Jahrtausend die autoritäre Referenz in physiologischen Fragen. Galen gewinnt seine Erkenntnisse wesentlich durch die Sektion von Affen und anderen Säugetieren. Besonders seine Untersuchungen zur Anatomie des Gehirns (↑Empfindung) führen zu neuen Einsichten. Galens Auffassung des Blutflusses als einer Hin- und Herbewegung in den gleichen Gefäßen und von der Durchlässigkeit der beiden Hauptkammern des Herzens wird erst in der Frühen Neuzeit als falsch erkannt und überwunden (↑Kreislauf).

Frühe Neuzeit: Bedeutung der Anatomie

Bis in die Neuzeit besteht eine enge und fruchtbare Verbindung der Physiologie mit der Anatomie. So kommen aufgrund anatomischer Studien A. Vesal Mitte des 16. Jahrhunderts Zweifel an der traditionellen Theorie des Blutflusses, weil er anatomisch keine Poren in der Scheidewand der Hauptkammern des Herzens feststellen kann, die nach der Theorie Galens zu erwarten wären. Er wagt es aber trotzdem nicht, die Tradition anzuzweifeln und nimmt einen Durchtritt des Blutes durch die Wand an.

Erst M. Servet und R. Colombo lehnen in den 1550er Jahren die überkommene Vorstellung ab und gehen von getrennten Wegen des Blutes in der linken und rechten Herzkammer aus. A. Cesalpin ist dann der erste, der für den Weg des Blutes von einer *Zirkulation* spricht.[61]

Aber erst W. Harvey kann mittels quantitativer Überlegungen zur Menge des transportierten Blutes die These vom Kreisen des Blutes im Körper gut begründen (↑Kreislauf). Gleichzeitig mit der Einsicht in die kreisförmige Bewegung des Blutes im Körper erfolgt eine Umdeutung der Funktion der Leber: Die seitens antiker Autoren der Leber zugeschriebene Rolle der Bildung des Blutes aus der Nahrung wird ihr abgesprochen, weil anatomische Untersuchungen ergeben, dass die Chylusgefäße überhaupt nicht zur Leber verlaufen.[62]

Emanzipation von Medizin und Anatomie

Die Herauslösung der Physiologie aus einem theologischen und medizinischen Kontext setzt im frühen 17. Jahrhundert ein. S. Santorio, ein Freund Galileis, führt erste quantitative Methoden in die Erforschung der physiologischen Prozesse im menschlichen Leib ein (↑Stoffwechsel).[63] Ein Jahrzehnt später veröffentlicht W. Harvey seine revolutionäre Entdeckung von der Zirkulation des Blutes im Körper der Tiere.[64] Bestimmend für die Physiologie des 17. Jahrhunderts ist die mechanistische Deutung der Lebensprozesse durch R. Descartes. Sie ist im Detail zwar wenig empirisch fundiert, in ihrer strengen Orientierung an der Mechanik und dem Vergleich physiologischer Prozesse mit einfachen mechanischen Einrichtungen wie Hebeln, Röhren und Pumpen gibt sie aber die Richtung für die weitere Forschung vor.[65] Zwar etabliert sich seit Beginn des 18. Jahrhunderts mit G.E. Stahl[66] und der späteren Schule von Montpellier eine vitalistische Richtung der Physiologie, aber auch im 18. Jahrhundert bleibt der mechanistische Ansatz bestimmend[67]. Dies wird etwa an den Untersuchungen A. von Hallers zur Irritabilität und Sensibilität der organischen »Faser« (↑Gewebe)[68] oder an R. Whytts Studien zur Neurophysiologie der Reflexe deutlich (↑Wahrnehmung)[69]. Mit A.L. Lavoisiers Grundlegung der Chemie auf experimenteller Basis am Ende des 18. Jahrhunderts sind auch die Weichen für die Aufklärung der Prozesse der Atmung und Photosynthese als Phänomene des Stoffwechsels im Rahmen des Energiehaushalts gestellt (↑Ernährung).[70]

Während bei Fernel und anderen Autoren des 16. Jahrhunderts noch Struktur- und Funktionslehre in gleicher Weise zur Physiologie zählen und zentrale physiologische Einsichten aufgrund von anatomischen Untersuchungen gewonnen werden, tritt in der Folgezeit die Betrachtung der Struktur in der Physio-

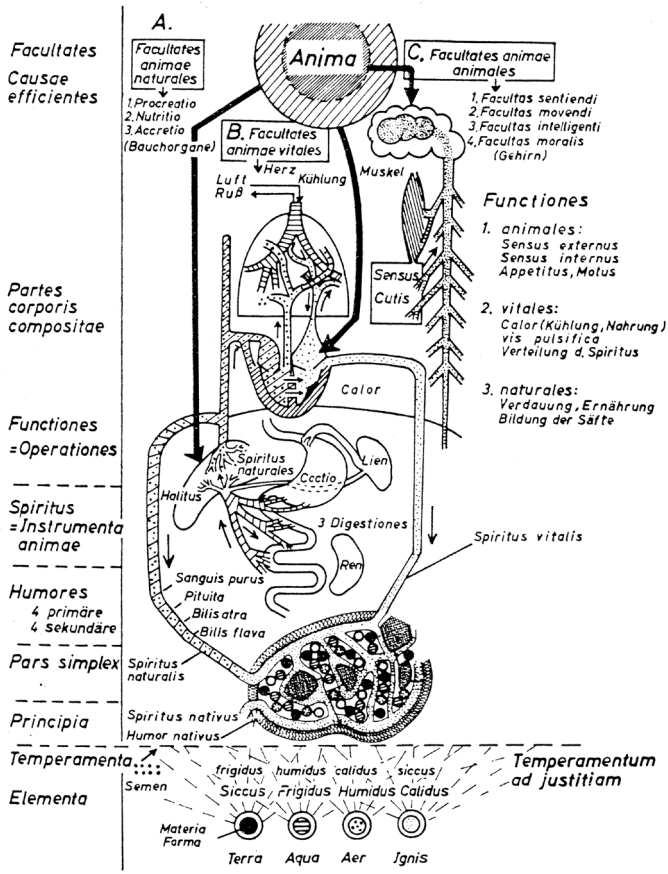


Abb. 411. Schema der Physiologie L. Fernels (1542). Die organischen Körper bauen sich, den antiken Lehren folgend, in einer hierarchischen Gliederung von materiellen Teilen und funktionalen Komponenten auf (linker Rand): ausgehend von den vier Elementen (»Elementa«) über die einfachen Teile (»Pars simplex«), die Körpersäfte (»Humores«), die Lebensgeister als Instrumente der Seele (»Spiritus«), die Funktionen (»Functiones«), die zusammengesetzten Teile (»Partes corporis compositae«) bis zu den komplexen organischen Vermögen (»Facultates«). Das höchste Prinzip der Seele (»Anima«; oben Mitte) lenkt den Organismus mithilfe der obersten Vermögen (»Facultates«) und den ihr untergeordneten Funktionen. Die Vermögen der Seele gliedern sich in drei Gruppen: natürliche Vermögen (»Facultates animae naturales«: Fortpflanzung, Ernährung und Wachstum), vitale Vermögen (»Facultates animae vitales«: Blutbewegung und Atmung) sowie die animalischen Vermögen (»Faculatates animae vitales«: Wahrnehmung, Bewegung, Vernunft und Moral). Eine parallele Dreiteilung findet sich bei den Funktionen (rechter Rand) (aus Rothschuh, K.E. (1966). Das System der Physiologie von Jean Fernel (1542) und seine Wurzeln. Verh. XIX. Kongr. Gesch. Med., 529-536: 530).

logie zurück. So bestimmt H. Boerhaave die organischen Funktionen, mit der es die Physiologie zu tun hat, 1708 als Formen der Bewegung.[71]

Mit dem Auftreten einer Lehre der besonderen organischen Gestalt an der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert, der ↑*Morphologie*, differenzierte sich die Physiologie zu einer Lehre der Prozesse und ↑Funktionen, der die Morphologie als eine Lehre der Strukturen und Gestalten gegenübergestellt wird. In diesem Sinne stellt A. Goldfuß in seinem ›Grundriß der Zoologie‹ von 1826 die Physiologie neben (1) die Morphologie als Beschreibung der äußeren Gestalt des Organismus, (2) die Anatomie, die den inneren Bau untersucht, und (3) die »Thiergeschichte«, die Entwicklung und Lebenslauf der Gattungen und Arten behandelt.[72] Gegenstand der Physiologie sind nach Goldfuß »die Functionen der thierischen Organe und Systeme«.[73]

Zu einer weitgehenden thematischen und institutionellen Lösung der Physiologie von der Anatomie kommt es allerdings erst gegen Mitte des 19. Jahrhunderts. In deren Folge wird die Nebenordnung der Physiologie neben die Anatomie und Morphologie durch deren Unterordnung abgelöst: Die experimentellen Erfolge der Physiologie machen diese zur zentralen biologischen Subdisziplin, der gegenüber die Anatomie und Morphologie in den Rang bloßer Hilfswissenschaften degradiert werden (s.u.).

Blüte im 19. Jahrhundert

Im 19. Jahrhundert entwickelt sich die Physiologie zu einer blühenden Wissenschaft, deren experimenteller Ansatz sich als ebenso fruchtbar zum Verständnis der Vorgänge der ↑Ernährung[74] und ↑Bewegung[75] wie der ↑Wahrnehmung[76] und Reizverarbeitung[77] erweist. Ein vereinheitlichendes Ziel wird durch die Formulierung allgemeiner Prinzipien verfolgt, z.B. des Energieerhaltungssatzes[78] oder des Konzeptes des »inneren Milieus«[79] (↑Regulation). Nicht nur aufgrund ihrer Erfolge, sondern auch aufgrund ihrer starken institutionellen Stellung im Dreieck von politischer Macht, universitärer Reputation und industriellen Interessen gelangt die Physiologie zu einer ausgezeichneten Position, die sie in den Augen mancher ihrer Protagonisten als »Königin der Naturwissenschaften« (DuBois-Reymond 1878[80]) erscheinen lässt.[81] Ausdruck dieser starken

Stellung ist auch die ausgeprägte gesellschaftliche Ausstrahlungskraft physiologischer Konzepte und Modelle, sei es ›Organismus‹, ›Regulation‹, ›Kreislauf‹ oder ›Zelle‹.[82]

Der Erfolg des physiologischen Forschungsprogramms beruht zu großen Teilen auf seiner streng mechanistischen Ausrichtung. Die physiologischen Prozesse werden mittels immer aufwändigerer physikalischer Messinstrumente untersucht. Vor allem viele Schüler J. Müllers (der selbst häufig noch vitalistisch argumentiert) treiben diesen Ansatz in Deutschland voran: E. DuBois-Reymond in der Elektrophysiologie, H. von Helmholtz in der Wahrnehmungsphysiologie und C. Ludwig in der Kreislauf- und Atmungsphysiologie.

So erfolgreich die physiologischen Untersuchungen waren, so brutal waren sie auch. Mit A. Sutter kann man den grausamen Tod von Tausenden von Fröschen und anderen Tieren, der für den wissenschaftlichen Fortschritt im 18. und 19. Jahrhundert in Kauf genommen wurde, ohne Übertreibung als »die Praxis einer methodisch sauberen, systematischen Tierquälerei« bezeichnen.[83] Neben dem veränderten, zunehmend instrumentellen Verhältnis zu den Tieren, der mit dieser Praxis einhergeht, bringt die technische Untersuchung der physiologischen Prozesse auch ein verändertes Verhältnis zum eigenen Körper mit sich, der distanziert wie ein wissenschaftliches Objekt betrachtet werden und damit wie eine Maschine erscheinen kann (Sarasin & Tanner 1998: »Verwissenschaftlichung des Körpers«[84]).

Im Rahmen der Etablierung der Physiologie als naturwissenschaftlicher Disziplin und der Betonung von Experiment und Gesetz im 19. Jahrhundert erfolgt eine zunehmende Konzentration auf die in der Zeit sich entfaltenden und wiederholbaren dynamischen Aspekte. So definiert J. Müller unter Hervorhebung der Gesetzlichkeit der untersuchten Phänomene: »Die Physiologie ist die Wissenschaft von den Eigenschaften und Erscheinungen der organischen Körper, der Thiere und Pflanzen, und von den Gesetzen, nach welchen ihre Wirkungen erfolgen«.[85] Das die Physiologie Kennzeichnende ist die Betonung des Prozesscharakters des Organischen und das Bemühen um die funktionale Integration der Prozesse in einem Organismus.

Ein Grundkonzept der Physiologie ist damit der Begriff der ↑Wechselseitigkeit: Die Gegenstände der Physiologie sind die in das Gefüge von wechselseitiger Erzeugung und Erhaltung integrierten Teile des Funktionsgefüges eines Organismus. In diesem Sinne definiert J.M. Schiff die Physiologie 1858 in seinem ›Lehrbuch der Physiologie des Menschen‹: »Die

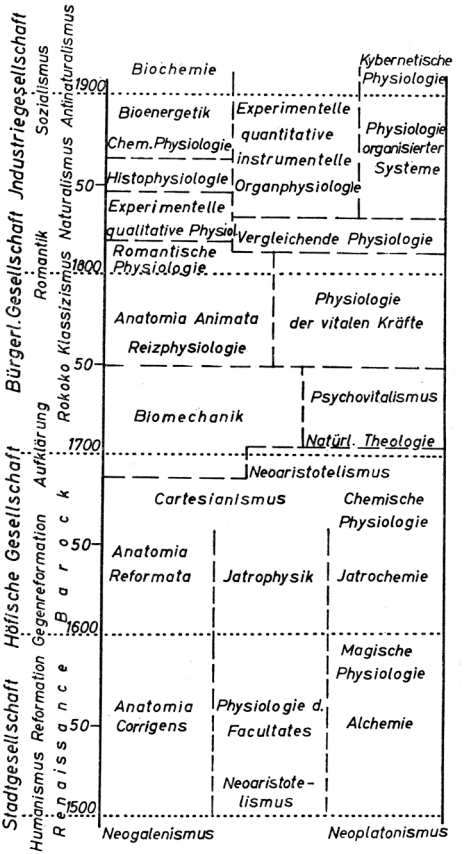


Abb. 412. Schematische Übersicht über den Wandel der Interpretationstendenzen, der dominierenden Ideen und methodischen Schwerpunkte der Physiologie (aus Rothschuh, K.E. (1968). Physiologie: 17).

Physiologie ist die Lehre von der Wechselwirkung, welche die verschiedenen Organe und Organtheile des lebenden Körpers unter verschiedenen äusseren Bedingungen auf einander ausüben«.[86] Nach Schiff umfasst die Physiologie damit also nicht alle Phänomene an einem Organismus. Es geht in der Physiologie nach Schiff ausdrücklich nicht um die Eigenschaften und Verhältnisse, »welche die thierischen Theile an und für sich darbieten, ohne Rücksicht auf ihre Wechselwirkung mit anderen Organen«.[87] In der Physiologie sei vielmehr die Wechselseitigkeit der Teile das entscheidende Moment. In einer an Kant angelehnten Formulierung (↑Organismus) drückt Schiff das Wesen der lebendigen Organisation aus: »Jeder Organismus ist ein Kreis, in welchem die einzelnen Glieder sich wechselseitig bedingen, voraussetzen und erläutern«.[88]

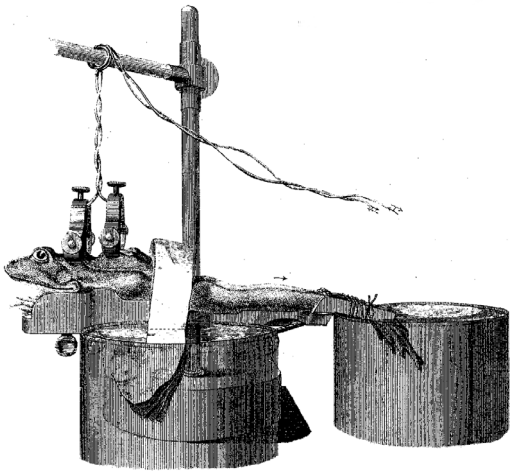


Abb. 413. Apparatur zur elektrophysiologischen Messung am lebenden Frosch. Dem Rückenmark des Frosches wird über die Klemmen an seinem Rücken Strom zugeführt: »die Qualen, denen solchergestalt die Frösche in meinen Versuchen unterlagen, mußten ungeheuer sein, und ihr Benehmen dabei, ein gräßliches Winden und Girren, legte davon ein nur zu sprechendes Zeugniß ab. Abgesehen hievon war es wünschenswerth, den Vorgang von dieser ungehörigen Nebenwirkung frei zu erhalten, und auch die Thiere, nach beendigtem Versuch, für anderweitige Zwecke in gutem Stande aufheben zu können« (aus Du Bois-Reymond, E. (1848). Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 1: 456f.; Fig. 24).

Priorität gegenüber der Anatomie

Viele Physiologen betonen im 19. Jahrhundert die Priorität der Physiologie gegenüber der Anatomie oder Morphologie. Bereits Ende des 18. Jahrhunderts ist F. Vicq d'Azyr der Auffassung, das Studium der Anatomie sei nur insoweit wichtig, als es für das Verständnis der Funktionen notwendig sei.[89] Die Physiologie kann infolge eines solchen Verständnisses mit der Biologie als der Lehre des Lebens insgesamt identifiziert werden. So heißt denn auch bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts bei dem Physiologen: »La physiologie est la science de la vie«.[90]

Verbreitet ist es allerdings auch, die Physiologie lediglich als eine biologische Subdisziplin anzusehen. A. Comte nimmt 1839 eine Gegenüberstellung von Anatomie und Physiologie vor und weist die Untersuchung der statischen Zustände eines Organismus der Anatomie und das Studium der dynamischen Verhältnisse der Physiologie zu.[91]

H. Spencer ordnet in seinen ›Principles of Biology‹ (1864/99) dagegen den Strukturbegriff dem Funktionsbegriff unter. Denn eine Struktur könne nur dort entstehen, wo bereits eine Funktion vorliege: »function takes precedence of structure«.[92] Weil jede biologische Struktur in einen funktionalen Zusammenhang eingebunden sei, verweise sie immer auf eine Funktion. Spencer wendet dies evolutionsbiologisch, insofern er argumentiert, Strukturen würden zur Erfüllung von Funktionen durch die Selektion erhalten: »the achievement of function is, throughout, that for which structure arises«.[93] Biologische Strukturen könnten also nicht vor oder unabhängig von Funktionen gebildet werden. Dies gelte auch für Strukturen, die zunächst funktionslos in einem Organismus vorliegen; sie würden nur dann im Organismus erhalten, wenn sie eine Funktion übernehmen. (Es ließe sich auch argumentieren: Strukturen werden erst durch ihre Funktionalität ein Teil des ↑Organismus, weil dieser eben über seine Funktionseinheit bestimmt ist.)

Eine ausdrückliche Priorität der Physiologie gegenüber der Anatomie wird 1865 von C. Bernard behauptet. Die Physiologie ist für ihn gegenüber der Anatomie die tiefere (»plus profonde«[94]) und komplexere[95] Wissenschaft. Die Anatomie sollte ihr daher als eine Hilfswissenschaft untergeordnet werden[96]: »l'anatomiste ne sait rien interpréter par l'anatomie seule«[97]; »l'anatomiste ne peut jamais aller au delà de ce que lui apprend la physiologie«[98]. Der einzige Wert der Anatomie bestehe darin, Gewebe und andere Teile eines Organismus identifizieren und wiedererkennen zu können.

Im deutschsprachigen Raum behält aber die Morphologie, trotz der großen Erfolge der Physiologie, weiterhin eine wichtige und methodisch eigenständige Rolle im System der biologischen Teildisziplinen (s.u.). Besonders durch die Evolutionstheorie sieht sich die Morphologie gestärkt, weil die evolutionäre Perspektive eine Fundierung zentraler morphologischer Konzepte, wie der ↑Homologie, ermöglicht. In seinem frühen Hauptwerkt zur Evolutionstheorie, der ›Generellen Morphologie der Organismen‹ von 1866, bildet die Gegenüberstellung von »thierischer Morphologie« und »thierischer Physiologie« die elementare Zweiteilung des Systems der Zoologie (↑Biologie: Abb. 57). Die Morphologie wird dabei als »Biostatik« (»organische Morphonomie«) von der Physiologie als »Biodynamik« (»organische Phoronomie«) abgegrenzt.[99] Der Ausdruck ***Biodynamik*** wird bereits 1820 im Titel einer offenbar verschollenen Schrift des Göttinger Arztes L.A. Kraus verwendet.[100] In den 1820er Jahren gibt Kraus auch Vorlesungen unter diesem Titel.[101] In einem medizinischen Lexikon definiert er die Biodynamik als »Lehre von der Lebensthätigkeit«, insbesondere »die Philosophie

oder Naturphilosophie, welche ein allgemeines Leben als ersten (geschaffenen) Grund alles Seins und Wirkens aufstellt«.[102] Auch andere Autoren als Kraus werden später mit dem Ansatz der Biodynamik in Verbindung gebracht, insofern darunter die »Lehre von der Lebenskraft im allgemeinen Sinne« verstanden wird.[103] Auch der Ausdruck *Biostatik* wird bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts verwendet, meist allerdings im Sinne einer statistischen Bevölkerungslehre, also einer Biostatistik (Niemann 1817; ↑Population).[104] Erst seit den 1850er Jahren wird er in Abgrenzung von der Physiologie auf die statischen Verhältnisse eines lebendigen Körpers und seiner Bestandteile angewandt (↑Morphologie).

Der methodische Ansatz der Physiologie, der im 19. Jahrhundert ihren Triumphzug ermöglicht, wird allerdings nicht von allen Biologen als genuin biologisch angesehen. Bis ins 20. Jahrhundert hält sich die Auffassung, die Physiologie sei im Wesentlichen »angewandte Physik«, wie es J. Schaxel 1922 formuliert. Schaxel ist weiter der Auffassung, die Biologie könne sich mit dem physiologischen Ansatz nicht zur »selbständigen Wissenschaft« entwickeln. Es bestehe vielmehr ein »Gegensatz« von Biologie und Physiologie.[105] Hinter dieser Einschätzung steht die Befürchtung, viele der methodisch für die Biologie zentralen Konzepte wie ›Organismus‹ und ›Ganzheit‹ würden im physiologischen Forschungsprogramm keinen angemessenen Platz finden können.

Einteilungen der Physiologie

Die Physiologie der Organismen wird seit der Antike nicht als ein einheitliches System konzipiert, sondern stets in eine Mehrzahl von Teilsystemen zergliedert. Auf der obersten Ebene erscheint dabei meist eine Zwei- oder Dreiteilung, die der Unterscheidung der obersten organischen ↑Funktionen entspricht (vgl. Tab. 229).

Bei Aristoteles findet sich die für die Physiologie richtungsweisende Unterscheidung zwischen Ernährungsfunktionen sowie Sinnes- und Bewegungsfunktionen.[106] Aristoteles spricht von einer »Nährseele« (»θρεπτική ψυχή«), über die neben den Tieren auch die Pflanzen verfügen, und einer nur den Tieren zukommenden »Empfindungsseele« (»αἰσθητική ψυχή«) (sowie einer »Denkseele«, die aber vielen Tieren fehlt).[107] Besondere Aufmerksamkeit widmet Aristoteles der Ernährungsphysiologie.[108] Er unterscheidet die Organe der Aufnahme, Speicherung und Abgabe der Nahrung. Neben die Ernährungsorgane stellt Aristoteles die Fortpflanzungsorgane, die er gleichfalls allen Organismen zuschreibt und als Ausdruck der Nährseele versteht.

Auf Aristoteles aufbauend, entwickelt Galen eine Gliederung der Physiologie, die eine bis in die Neuzeit prägende Rolle spielt. Galens Einteilung ist nicht streng funktional, sondern orientiert sich wesentlich an der anatomischen Abgrenzung von Einheiten. In einer seiner wichtigsten Schriften ›De usu partium

Autor	*Gliederungseinheiten*		
Aristoteles (De an.)	Nährseele	Empfindungsseele	
Fernel (1542)	anima naturalis	anima sentiens	
Buffon (1753)	État de repos	État de mouvement	
Grimaud (ca. 1785)	Fonctions intérieures	Fonctions extérieures	
Schmid (1798-1801)	Organonomie	Zoonomie	
Bichat (1800)	Vie organique	Vie animale	
Richerand (1801/17)	Fonctions nutritives	Fonctions extérieures	Fonctions reproductrices
Magendie (1816)	Fonctions nutritives	Fonctions de relations	Foctions génératrices
Carus (1818)	vegetative Sphäre der individuellen Reproduktion	animale Sphäre der individuellen Reproduktion	Reproduction der Gattung
Bergmann & Leuckart (1852)	vegetative Organe	animalisches Leben	Functionen zur Erhaltung der Arten
Haeckel (1866)	Ernährung	Lokomotion u. Beziehungen	Fortpflanzung
Preyer (1883)	Stoffwechsel	Kraftwechsel	Formenwechsel
Driesch (1893/1911)	Stoffwechsel	Bewegungen	Formwechsel
Pütter (1911)	Baustoffwechsel	Betriebsstoffwechsel	

Tab. 229. Zwei- oder Dreiteilungen der Physiologie von der Antike bis in die Neuzeit.

corporis humani‹ behandelt er nebeneinander sowohl Körperabschnitte wie die Extremitäten, Hals und Kopf als auch innere Organe wie die Ernährungs-, Atmungs- und Reproduktionsorgane oder anatomisch bestimmte innere Körperteile wie die Nerven, Arterien und Venen (vgl. Tab. 230).

Eng an Aristoteles (und Avicenna) angelehnt ist die Einteilung der Physiologie, die J. Fernel 1542 gibt.[109] Wie Aristoteles unterscheidet er drei Seelenvermögen, die er den drei Typen von Lebewesen zuordnet: den Pflanzen die natürliche Seele (»anima naturalis«), den Tieren (»brutum«) die empfindende Seele (»anima sentiens«) und den Menschen die intelligente Seele (»anima inelligens«).[110] Die empfindende Seele gliedert er weiter in zwei Vermögen (»facultates«), eine für den inneren und eine für den äußeren Sinn.

A. Vesal gliedert die Anatomie des Menschen in seinem umfangreichen Hauptwerk ›De humani corporis fabrica‹ von 1543 in sieben Kapitel (vgl. Tab. 230). Trotz seiner anatomischen Grundlage liegt damit eine Einteilung vor, die sich weitgehend an biologischen Grundfunktionen orientiert. Sie wird in der Folgezeit modifiziert, aber kaum noch grundlegend revidiert.

Weitgehend an technischen Analogien orientiert ist die Einteilung, die H. Boerhaave in seinem für das 18. Jahrhundert grundlegenden Lehrbuch der Physiologie, den ›Institutiones medicae‹ von 1708, gibt. Boerhaave unterscheidet zunächst zwischen solchen Teilen, die Feuchtigkeit in sich halten, und anderen, die der Erhaltung und dem Schutz dienen (»Stützen, Säulen, Balken, Befestigungen und Bedeckungen«), und schließlich solchen, die Bewegungen hervorbringen können. Das Vermögen, eine Bewegung zu erzeugen, bezeichnet er als »Funktion« (»Facultas exercendi hos motus Functio dicitur«) und unterscheidet zwei verschiedene Typen: solche, die feste Körperteile in ihrer Lage verändern können (»Unterlagen, Keile, Hebel, Rollen und Stricke«), und andere, die Veränderungen der flüssigen Körper verursachen (»Pressen, Siebe, Durchschläge«).[111]

Galen *2. Jh.*	*Vesal* *1543*	*Bergmann/Leuckart* *1852*	*Penzlin* *1970/2005*
	Knochen	*Zur Erhaltung des Individuums*	*Stoffaufnahme und-verteilung*
Extremitäten		*vegetative Organe*	Ernährung
Ernährungsorgane	Ernährungsorgane	Darmsystem	Atmung
	und Genitalien	Bewegung d. Ernährungsflüss.	Zirkulation
		Ausscheidungen (Drüsen)	Energiehaushalt
Atmungsorgane	Herz und Lunge	Atmung	*Homöostase*
		Wärmebildung	Säure-Basen-Regulation
		Wasseraufnahme	Osmo- und Ionenregulation
			Exkretion
		Funktionen des organ. Lebens	Temperatur: Adaptation u. Regul.
	Ligamente und	Bewegungserscheinungen	*Integration*
Hals	Muskeln		Endokrines System
Kopf			Neuronale Systeme
Gehirn	Gehirn und	Sinneswahrnehmungen	Immunsysteme
Sinne	Sinnesorgane		*Rezeption und Kommunikation*
Augen			Mechanische Sinne
Gesicht			Gehörsinn
Rückgrat			Optischer Sinn
Nerven	Nerven	Nervensystem	Elektrischer u. magnetischer Sinn
Arterien	Venen und		Chemische Sinne
Venen	Arterien		Thermischer und Infrarotsinn
		Zur Erhaltung der Arten	*Effektoren*
Reproduktions-		Entstehung (Erzeugung)	Produktion mechanischer Energie
organe		Metamorphose (Entwicklung)	Produktion akustischer Signale
			Produktion elektrischer Energie
			Produktion von Licht
			Farbwechsel
			Produktion v. Giften u. Abwehrst.

Tab. 230. Einteilungen der Anatomie und Physiologie bei Galen (2. Jh.), Vesal (1543), C. Bergmann und R. Leuckart (1852) sowie Penzlin (1970/2005).

Eine weiter differenzierte Aufzählung präsentiert C. de Bonnet 1764-65. Er unterscheidet in seiner »Tierökonomie« folgende Organsysteme und Lebensphänomene: Nerven, Muskeln, Ernährungsorgane, Zirkulationsorgane, Respirationsorgane, Sekretion, Wachstum und Fortpflanzung.[112]

Mitte des 18. Jahrhunderts bestehen neben den Versuchen zur Differenzierung aber auch Bemühungen um eine weitergehende Integration der unterschiedenen organischen Funktionen. Eine richtungsweisende begriffliche Synthese findet sich bei G.L.L. de Buffon. Er stellt zwei Daseinsweisen der Tiere einander gegenüber: Jedes Tier verfüge über eine Ruheform, in der nur einige Organsysteme aktiv sind, und eine Bewegungsform, in der neben den beständig aktiven Ruhesystemen auch noch andere organische Systeme, insbesondere die Sinnes- und Bewegungsorgane, in Betrieb sind.[113] Diese beiden Daseinsweisen der Organismen erlauben nach Buffon eine Gliederung der »tierischen Ökonomie« in verschiedene Teile. Weil die ↑Pflanzen über die Bewegungssysteme nicht verfügen, kann er von ihnen sagen, sie glichen einem schlafenden Tier.

Von C.C.E. Schmid wird diesen beiden Funktionssystemen, die allen Organismen bzw. nur den Tieren zukommen, jeweils eine eigene Wissenschaft zugeordnet. Er unterscheidet 1798 die *Organonomie*, die die »Gesetze der Bildungskraft und Reizbarkeit« untersucht, von der *Zoonomie*, die es mit den »Gesetzen der Sensibilität und der willkührlichen Bewegungskraft« zu tun hat (↑Biologie).[114]

Buffons Zweiteilung wird auch von X. Bichat aufgegriffen. Bichat sieht das organische Leben wesentlich durch Stoffwechselvorgänge gekennzeichnet. Er fasst 1800 die Funktionen der Verdauung, Zirkulation, Respiration und Ernährung als die »Ordnung der Assimilation« zusammen und stellt ihr mit den Funktionen der Absorption, Zirkulation, Exhalation und Sekretion die »Ordnung der Desassimilation« gegenüber.[115] Weil die Zirkulation in beiden Ordnungen von Bedeutung ist, sieht er in ihr ein zentrales Vermittlungssystem (»système moyen«).[116] Sinnesorgane, Nerven und Muskeln gehören für Bichat nicht zum organischen Leben im engeren Sinne, sondern bilden zusammen die Organe des »animalischen Lebens«.[117] Diese Organe, die nach Bichat allein den Tieren eigenen Lebensfunktionen angehören, haben mit der Auseinandersetzung des Organismus mit seiner Umwelt zu tun, wie er betont.

Mit der sich zunehmend etablierenden Physiologie wird zu Beginn des 19. Jahrhunderts eine ganze Reihe neuer Systematisierungsvorschläge für die organischen Funktionen entwickelt (↑Funktion: Tab. 87). Grundlegend für viele der neuen Einteilungen ist die Unterscheidung zwischen *inneren* und *äußeren Funktionen*, wobei erstere im Wesentlichen die Ernährung betreffen und letztere die Wahrnehmungen und Fortbewegung. Eingeführt wird diese Unterscheidung um das Jahr 1785 in den Vorlesungen J.C.M.G. Grimauds (»fonctions intérieures« und »fonctions extérieures«).[118] Aufgenommen wird sie u.a. 1786 von Vicq d'Azyr und zu Beginn des 19. Jahrhunderts von Bichat.[119]

A.B. Richerand baut die Unterscheidung aus und entwickelt eine neue Klassifikation der Lebensfunktionen (»nouvelle classification des fonctions de la vie«).[120] Neben die Funktionen der *Individualerhaltung* (»fonctions qui servent à la conservation de l'individu«) stellt er die Funktionen der *Arterhaltung* (»fonctions qui servent à la conservation de l'espèce«), die er bei Bichat und Grimaud vermisst. Erstere gliedert er in (1) die Ernährungsfunktionen (»fonctions nutritives, assimilatrices, intérieures; fonctions de nutrition«), zu denen zählen: Digestion, Absorption, Zirkulation, Respiration, Sekretion und Nutrition, und (2) in die Funktionen, die die Beziehung zur Umwelt betreffen, (»fonctions extérieures, relatives; fonctions de relation«), zu denen die Sinneswahrnehmungen, Bewegungen und Lautäußerungen gehören. Die dritte Funktionsgruppe der Arterhaltung gliedert er in diejenigen, die die Verbindung der Geschlechter betreffen, und in diejenigen, die der Brutpflege dienen und die Richerand allein dem Weibchen zuschreibt (Trächtigkeit, Entbindung und Säugen) (↑Funktion: Tab. 87).

Mit nur geringen Änderungen übernimmt F. Magendie 1816 die Gliederung Richerands. Er folgt einer Dreiteilung der Funktionen in Ernährungsfunktionen, Beziehungsfunktionen und Zeugungsfunktionen (vgl. Tab. 87).[121]

Im deutschen Sprachraum etablieren sich in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts ähnliche Einteilungen. So gliedert C.G. Carus in seinem ›Lehrbuch der Zootomie‹ von 1818 die Systeme der »individuellen Reproduction« in eine »animale« und eine »vegetative Sphäre«.[122] Die erste unterteilt sich in »Nervensystem«, »Sinneswerkzeuge« und »Bewegungswerkzeuge«. Zur vegetativen Sphäre gehören dagegen die »Verdauungswerkzeuge«, »Athmungs- und Absonderungswerkzeuge« und das »Gefäßsystem«. Der individuellen Reproduktion steht schließlich die »Reproduction der Gattung« gegenüber, die es mit den »Geschlechtsorganen« und der »Entwicklung« des Organismus zu tun hat.

Kaum abweichend von dieser Einteilung verläuft die Gliederung, die C. Bergmann und R. Leuck-

art 1852 ihrem Lehrbuch zugrunde legen (vgl. Tab. 230). Fundamental ist wieder die Unterscheidung der Erforschung der »Organe und Functionen der Erhaltung des einzelnen Thieres« von der Untersuchung der »Organe und Functionen zur Erhaltung der Arten der Thiere«, also aller auf die Fortpflanzung ausgerichteter Prozesse (»Entstehung« und »Metamorphose«). Ausgezeichnet ist die Arbeit von Bergmann und Leuckart v.a. durch die Berücksichtigung der Wärmebildung als vegetative Funktion.[123]

Nur drei Organsysteme in Organismen und analog dazu in Sozialsystemen unterscheidet H. Spencer in seinen ›Principles of Sociology‹ (1877/85).[124] Er nennt sie *Erhaltungssystem* (»sustaining system«), *Verteilungssystem* (»distributing system«) und *Regulationssystem* (»regulating system«). Spencer lehnt die Differenzierung dieser Systeme an die anatomische Dreiteilung der Keimblätter in der Ontogenese von höheren Organismen an, auch wenn die Funktionen sich nicht eindeutig diesen Strukturen zuordnen lassen. Das Erhaltungssystem ist nach innen gerichtet und besteht wesentlich aus den der Ernährung dienenden Organen des Organismus; das Verteilungssystem übernimmt den Transport von Stoffen im Körper und besteht z.B. aus den Blutbahnen; das Regulationssystem schließlich ist nach außen gerichtet, es kontrolliert das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt und besteht aus dem Nervensystem. Anders gesagt stellt das Erhaltungssystem die energetischen Voraussetzungen für die Erhaltung des Organismus her, das Regulationssystem übernimmt die Einstellung des Organismus zur Umwelt und das Verteilungssystem betrifft die Vermittlung der beiden anderen Systeme sowie die Herstellung eines innerorganismischen Gleichgewichts.

Eine ähnliche Einteilung schlägt Spencer in seiner ›Transzendental-Physiologie‹ (1857) vor. Dort unterscheidet er drei andere physiologische Teilsysteme, die er meint a priori deduzieren zu können: das Nutritions-, Respirations- und Vaskularsystem.[125] Ih-

I	Physiologie der Körperbinnenbeziehungen (Endophysiologie)
1	Körperstabilisierung: Statisches Erhaltungssystem, z.B. Haut- und Skelettsystem
2	Regulation: Dynamisches Erhaltungssystem (Homöostase)
2.1	Stabilisierung physikalischer Größen, z.B. Wasser-, Salz-, Wärmehaushalt Hauptorgane: Niere, Leber, u.a.
2.2	Innerkörperliche Feindabwehr, z.B. Immun- und Lymphsystem
2.3	Nährstoffversorgung und -entsorgung (Transport)
2.3.1	Verteilung von Nährstoffen (Zirkulation, z.B. Blutkreislauf, Phloem)
2.3.2	Abtransport von Abfallstoffen (Blutsystem, Exkretionssystem)
3	Stoffwechsel: Statisches Veränderungssystem (Formkonstanz bei wechselndem Stoff), z.B. Verdauungssytem
3.1	Energiestoffwechsel: Innerorganismische Energieversorgung (Nährstoffverarbeitung)
3.2	Baustoffwechsel: Innerorganismischer Stoffaustausch
4	Entwicklung: Dynamisches Veränderungssystem (Formveränderung, Reorganisation, Differenzierung)
4.1	Reversible Entwicklung, z.B. Tages- und Jahresrhythmen
4.2	Irreversible Entwicklung, z.B. Metamorphose
5	Koordination (Integration): Abstimmung der Prozesse aufeinander
5.1	Kurzfristige Koordination (Informationsleitung und -verarbeitung), z.B. Nervensystem
5.2	Langfristige Koordination, z.B. endokrines System (Hormondrüsen; Pflanzenhormone)
5.3	Koordinationseinübung und Regeneration: Ruhen, Schlafen, (Träumen), Rekeln, Gähnen, Spielen
II	Physiologie der Organismus-Umwelt-Beziehungen (Ektophysiologie)
1	Sensorik
1.1	Reizaufnahme
1.2	Reizverarbeitung
2	Motorik
2.1	Motorik zur Körperfortbewegung
2.2	Motorik zur Kommunikation (Signalproduktion), zur Ernährung (Gift) und zum Schutz (z.B. Farbwechsel)
3	Fortpflanzung (Reproduktion)
3.1	Nachkommenerzeugung
3.2	Brutpflege

Tab. 231. Vorschlag zur systematischen Ordnung der physiologischen Teilsysteme.

ren apriorischen Status erhalten diese Systeme nach Spencer daraus, dass sie für jeden lebenden Organismus notwendig sind und daher die biologische Differenzierung von Organismen in verschiedene Arten »transzendieren«.[126]

Haeckels umfassender Physiologiebegriff

In einer systematisierenden Übersicht über die verschiedenen Lebensfunktionen unterscheidet E. Haeckel 1866 nur vier Organsysteme: »I. Ernährungs-Organe (Werkzeuge der Verdauung, Circulation, Respiration), II. Fortpflanzungs-Organe (Geschlechts-Werkzeuge), III. Locomotions- oder Bewegungs-Organe (Muskeln), IV. Beziehungs-Organe oder Nerven (Organe der Sinnesempfindung, der Willensbewegung und des Denkens)«.[127] Haeckel verfügt über einen sehr umfassenden Begriff der Physiologie, insofern er auch die von ihm ↑*Ökologie* und ↑Perilogie (↑*Ethologie*) genannten Wissenschaften der Physiologie unterordnet. Er unterscheidet »drei Hauptabschnitte« der Physiologie: »I. Physiologie der Ernährung (Nutrition); II. Physiologie der Fortpflanzung (Generation); III. Physiologie der Beziehung (Relation)«.[128] Die ersten beiden Subdisziplinen fasst er weiter zu einer »Physiologie der Conservation oder Selbsterhaltung« zusammen[129], weil es jeweils um Selbsterhaltung einer Einheit gehe: des Individuums im ersten Fall, der Art oder des Stammes im zweiten. Demgegenüber stehe die »Relations-Physiologie«, die zwei Arten von Relationen betreffe: entweder zwischen den Teilen eines Organismus oder zwischen einem Organismus und seiner Umwelt (↑Biologie: Abb. 57).[130]

In seiner Jenaer Antrittsrede trifft Hackel eine andere Zuordnung. Dort versteht er unter der »Conservations-Physiologie« eine Lehre, »welche die Lebensthätigkeit des Organismus in Bezug auf ihn selbst untersucht«.[131] Dazu gehören »die Functionen der Selbsterhaltung, des Wachsthums, der Ernährung und Fortpflanzung«.[132] Die Relationsphysiologie definiert er dagegen als »die Lehre von den Beziehungen des thierischen Organismus zur Aussenwelt«.[133] Die Bewegungserscheinungen der Organismen, die vorher einen Teil der Beziehungslehre bildeten, werden von Haeckel jetzt in die Ergologie gestellt, wo sie zusammen mit den Empfindungen den Gegenstand der Physiologie der animalen Leistungen ausmachen, der gegenüber die Physiologie der vegetativen Leistungen den Stoffwechsel, die Ernährung und nun auch die Fortpflanzung behandelt.[134] Begrifflich klar ist diese Zuordnung allerdings nicht, denn auch die Ernährung ist ein Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt, und die Fortpflanzung ist eine Funktion, die den Rahmen der Selbsterhaltung eines Organismus sprengt. Haeckels Vorschlag der Unterscheidung von Konservations- und Relationsphysiologie kommt aber der späteren Unterscheidung von Physiologie (»Allelologie«; s.u.) und ↑Ethologie (»Perilogie«) nahe.

Ausführlicher gibt Haeckel später eine Einteilung der Organsysteme der Organismen und stellt deren Verbreitung bei den zehn von ihm unterschiedenen Organismenstämmen vor. Er unterscheidet: Deckensysteme (Haut), Skelettsysteme, Muskelsysteme, Nervensysteme, Darmsysteme, Blutsysteme, Coelomsysteme und Genitalsysteme. Die ersten vier fasst er als »animale Organe« zusammen, die folgenden vier als »vegetale Organe«.[135]

Stoffwechsel, Kraftwechsel, Formwechsel

Die Dreiteilung der Physiologie in vegetative, animalische und generative Funktionen findet am Ende des 19. Jahrhunderts im deutschen Sprachraum ihren Ausdruck in den Begriffen ›Stoffwechsel‹, ›Kraftwechsel‹ und ›Formwechsel‹. Diese Dreiteilung wird 1883 von dem Physiologen W. Preyer eingeführt[136] und darauf aufbauend durch die ›Allgemeine Physiologie‹ (1895) M. Verworns verbreitet. Preyer nennt die nutritiven Funktionen *Stoffwechsel* (Saftströmung, Atmung, Ernährung, Absonderung), die relativen Funktionen, d.h. die auf die Umwelt bezogenen Leistungen, *Kraftwechsel* (Wärmebildung, Elektrizitätsentwicklung, Bewegung, Sinnestätigkeit) und die generativen Funktionen *Formenwechsel* (Wachstum, Erzeugung, Entwicklung, Vererbung). Preyer bemüht sich in seiner Systematik der »Grundfunktionen«, nur solche Funktionen zu berücksichtigen, die allen lebenden Körpern zukommen und die außerdem nicht voneinander abgeleitet werden können.

Auch H. Driesch verwendet eine ähnliche Grobeinteilung, indem er die Biologie allgemein in *Stoffwechsellehre*, *Bewegungslehre* und *Formwechsellehre* gliedert.[137] Anders als bei Haeckel entspricht bei Driesch die dritte Kategorie Magendies, die Beziehungslehre, der Bewegungslehre (vgl. Tab. 229).

›Kraftwechsel‹ und ›Bewegungslehre‹ sind allerdings keine Begriffe, die sich allgemein durchsetzen. Eine weitere Verbreitung findet dagegen die Unterteilung des ↑Stoffwechsels in *Baustoffwechsel* und *Betriebsstoffwechsel* (oder *Energiestoffwechsel*). Nach dieser Differenzierung, die sich 1895 bei dem Pflanzenphysiologen W. Pfeffer[138] und 1911 bei A. Pütter findet, besteht der Baustoffwechsel in der Umwandlung der von außen aufgenommen Nahrungsstoffe zu körpereigenen Stoffen, der Betriebsstoffwechsel dagegen in den Prozessen, die die für den Unterhalt

des Organismus notwendige Energie liefern.[139] Weil die Energieversorgung die Grundlage für den Krafteinsatz und die Bewegungen des Organismus bilden, kann der Betriebsstoffwechsel weitgehend mit dem Kraftwechsel Preyers und Verworns oder der Bewegungslehre Drieschs identifiziert werden. Der Baustoffwechsel kann wenigstens zum Teil mit den Aufbauprozessen im Organismus (Anabolismus, Assimilation) identifiziert werden. Dem Betriebsstoffwechsel würde dann der Stoffabbau (Katabolismus, Dissimilation) entsprechen.

Moderne Lehrbücher der Physiologie verzichten meist auf diese allgemeinen Begriffe zur Gliederung des Stoffes und beschränken sich auf eine Aufzählung verschiedener physiologischer Systeme, die in einzelnen Kapiteln abgehandelt werden, ohne dass ihr Verhältnis zueinander geklärt wird. Ein Beispiel für eine solche Aneinanderreihung ist folgende: »Sensorische Mechanismen«, »Neurale Verarbeitung und Verhalten«, »Muskel und Bewegung«, »Chemische Botenstoffe und Regulatoren«, »Osmoregulation und Exkretion«, »Zirkulation des Blutes«, »Gasaustausch«, »Ernährung, Verdauung und Absorption« und »Energiehaushalt und Körpertemperatur« (Eckert 1983).[140]

Funktionalistische Methodologie

Physiologische Einheiten und Teilsysteme eines Organismus werden in der Regel funktionalistisch bestimmt (↑Funktion). So ist die Physiologie der Stoffzirkulation, der Wahrnehmung oder der Fortpflanzung ausgehend von einem bestimmten funktionalen Effekt für einen Organismus ausgegliedert. Nicht aufgrund einer bestimmten Struktur, sondern aufgrund einer bestimmten Leistung für den Gesamtorganismus ist ein Teil oder ein Prozess ein physiologisch bestimmtes Element eines Organismus. Die funktionalen Systeme lassen sich daher auch unabhängig von Verwandtschaftsbeziehungen bei verschiedensten Organismen nachweisen, d.h. die physiologisch benannten Organe bezeichnen analoge, nicht homologe Strukturen (↑Analogie; Homologie).

Soll dieser funktionalistische Ansatz konsequent durchgeführt werden, dann wäre für die Begriffsbildung in der Physiologie von strukturellen Ähnlichkeiten abzusehen. Fraglich wäre daher z.B., ob der Begriff »Muskelsystem« ein physiologischer Grundbegriff sein könnte. Denn Muskeln werden in der Regel nach ihrer chemischen Struktur definiert, als Bündel von Aktin- und Myosinfilamenten. Im Körper eines differenzierten Organismus wirken die Muskeln aber nicht in einem Zusammenhang, sondern sind über den Körper verteilt in die unterschiedlichsten Organsysteme eingebunden: sie erscheinen z.B. in Fortbewegungsorganen (an den Extremitäten), in Organen des innerkörperlichen Stofftransports (Herz) oder in Sinnesorganen (Ziliarmuskel des Auges). Auch wenn alle Muskeln insofern funktional verwandt sind, als sie eine aktive Bewegung ermöglichen, legt der unterschiedliche funktionale Bezug dieser Bewegungen es doch nicht nahe, alle Bewegungen des Organismus zu einem Funktionssystem zusammenzufassen.

Weil die Systeme der Physiologie generell funktional bestimmt sind und ihre strukturelle Komponente nur von sekundärer Bedeutung für die Ausgliederung ist, kann ein physiologisches Funktionssystem auf verschiedene strukturelle Einheiten eines Körpers verteilt sein. Umgekehrt kann auch eine strukturelle Einheit des Organismus mehreren Funktionssystemen zugeordnet werden (z.B. die Leber). Es besteht hier also eine komplexe Relation zwischen den anatomischen und den physiologischen Einheiten eines Organismus (↑Funktion).

Genetik und Entwicklungsbiologie

Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts bilden Fragen der Vererbung und Entwicklung einen Zweig der Physiologie. Aus forschungspragmatischen Gründen erfolgt zu Beginn des 20. Jahrhunderts eine disziplinäre Differenzierung mit der Etablierung der Genetik und Entwicklungsbiologie als eigenständigen Teildisziplinen der Biologie. Auch theoretisch lässt sich diese Differenzierung begründen: Fragen der Vererbung betreffen die kausalen Prozesse und Mechanismen in der Erzeugung eines neuen, eigenständigen Organismus, der nach der Ablösung vom Elternorganismus nicht mehr Teil von dessen physiologischer Einheit ist. Wird die Physiologie bestimmt als die Lehre der funktionalen Prozesse innerhalb eines Organismus, also innerhalb eines Systems aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, dann bilden alle Fragen zur Fortpflanzung, also zur Erzeugung eines anderen Systems, nicht mehr einen Teil dieser Lehre im engeren Sinne. Trotzdem spielt die Ebene der Gene auch in physiologischer Hinsicht zweifellos eine wichtige Rolle, weil viele physiologische Prozesse, z.B. in der Differenzierung und Interaktion von Zellen oder der Integration und Regulation des Gesamtorganismus über die Gene vermittelt sind. In der kausalen Rolle der ↑Gene können also Aspekte der Genetik und Physiologie unterschieden werden.

Die ↑Entwicklungsbiologie kann von der Physiologie insofern unterschieden werden, als ihr Gegenstand die geordnete Transformation und nicht die Stabilisierung (Homöostase; ↑Regulation; Selbsterhaltung) eines Organismus darstellt. Trotzdem

hat auch der besonders in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts verbreitete Terminus *Entwicklungsphysiologie* (↑Entwicklungsbiologie) seine Berechtigung. Denn auch die geordnete Veränderung eines Organismus in seiner Entwicklung beruht auf der wechselseitigen Beziehung seiner Teile. In einem erweiterten Entwicklungsbegriff können schließlich alle adaptiven Veränderungen eines Organismus verstanden werden, und nicht nur die auf die Erreichung der Fortpflanzungsfähigkeit gerichteten. Darunter würde z.B. die jahreszeitlich bedingten periodischen Gestaltänderungen (Laubabwurf der Bäume, Sommer- und Winterfell, Sporenbildung etc.) fallen, die einen unmittelbaren Bezug zur Selbsterhaltung und Homöostase des Organismus aufweisen.

Zentrale biologische Teildisziplin

Weil sie die wechselseitigen Beziehungen der Teile innerhalb eines Organismus zum Thema hat, also die Relationen, die den Organismus konstituieren, kann die Physiologie als die zentrale biologische Teildisziplin gelten. Die Themen der anderen Subdisziplinen betreffen im Verhältnis dazu abgeleitete Fragen: die ↑Morphologie die Gestalt und materielle Verkörperung eines Organismus, die ↑Ethologie seinen Umweltbezug, die ↑Genetik seine Reproduktion in ähnlichen Systemen, die ↑Entwicklungsbiologie die Transformation des Organismus hin zu seiner Reproduktionsfähigkeit, die ↑Evolutionsbiologie seine langfristige Entstehung in einem generationenübergreifenden Prozess, die ↑Taxonomie seine Klassifikation im Verhältnis zu anderen organisierten Systemen und die ↑Ökologie seine Analyse in dem ökologischen Beziehungsgefüge, das er zusammen mit anderen Organismen bildet.

P. Weiss schlägt 1947 aufgrund dieser zentralen Stellung der Physiologie vor, sie nicht als eine Disziplin mit einem bestimmten Gegenstand zu definieren, sondern als eine *Einstellung*, die auf die Untersuchung von ↑Funktionen gerichtet ist und sich um die Analyse von Bedeutungen biologischer Vorgänge bemüht.[141] In diesem Sinne versteht auch R. Gerard die Physiologie 1958 als ein Gesichtspunkt, der in allen Bereichen der Biologie von Bedeutung ist (»physiology is not a science or a profession but a point of view; […] physiology pervades the life sciences; it is a way of looking at life processes and understanding them«).[142] Eine Konsequenz dieser Stellung besteht in der fehlenden Kohärenz des Faches und der Streuung der Physiologen über sehr verschiedene Arbeitsfelder.[143]

Organonomie und Allelologie

An dem Ausdruck ›Physiologie‹ für diese biologisch grundlegende Teildisziplin wird seit langem Kritik geübt, weil er nach seiner ursprünglichen Bedeutung eine allgemeine Naturlehre bezeichnet. Am Ende des 18. Jahrhunderts empfiehlt C.C.E. Schmid, den Ausdruck wegen seiner fehlenden Spezifität fallen zu lassen: dem Wortsinn nach bezeichne er nicht allein den bestimmten Gegenstand einer auf das Organische beschränkten Wissenschaft. Schmid schlägt stattdessen das Wort *Zoonomie* im Sinne der »Wissenschaft der Gesetze einer thierischen Natur«[144] bzw. der *Organonomie* als »Wissenschaft der Gesetze einer organischen Natur überhaupt«[145] vor (↑Biologie).

Eine andere treffende Bezeichnung für das Gebiet der Physiologie kann davon abgeleitet werden, dass die Physiologie eine auf lebende Systeme bezogene Organisationslehre ist. Sie thematisiert die Organismen im Hinblick auf ihre Konstitution, die wechselseitigen Beziehungen ihrer Teile, sie bildet also die Lehre der natürlichen Wechselseitigkeit oder ***Allelologie*** (von griech. ›ἀλλήλων‹ »gegenseitig, einander«).[146] Wörtlich bezeichnet sie damit das Thema, das bereits Goethe der Physiologie zuweist: »Physiologie: Wechselwirkung der lebendigen Teile«.[147]

Nachweise

1 Aristoteles, De sensu et sensibilibus 442b26f.
2 Aristoteles, Metaphysica 986b; Physica 203b15; 206b23; Ethica Eudemica 1235a9; Rhetorica 1447b19.
3 Epikur, Epistula ad Herodotum: 1, 78.
4 Vgl. Eijk, P. J. van der (1999). Hippokratische Beiträge zur antiken Biologie. In: Wöhrle, G. (Hg.). Geschichte der Mathematik und der Naturwissenschaften in der Antike, Bd. 1. Biologie, 50-73: 53f.
5 Vgl. Pohlenz, M. (1948/92). Die Stoa: 83.
6 Cicero, De natura deorum: Buch 1, Kap. 20.
7 Galen, Introductio seu medicus (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 14 (1827), [ND 1965], 674-797): 689 (Kap. 7); vgl. Rothschuh, K.E. (1957). Der Begriff der »Physiologie« und sein Bedeutungswandel in der Geschichte der Wissenschaft. Arch. Int. Hist. Sci. 10, 217-225; ders. (1968). Physiologie. Der Wandel ihrer Konzepte, Probleme und Methoden vom 16. bis 19. Jahrhundert: 13.
8 Vgl. Rothschuh, K.E. (1966). Das System der Physiologie von Jean Fernel (1542) und seine Wurzeln. Verh. XIX. Kongr. Gesch. Med., 529-536; ders. (1989). Physiologie. Hist. Wb. Philos. Bd. 7, 964-967: 964f.
9 Magirus, J. [1596]. Physiologiae peripateticae libri VI (1629); Gilbert, W. (1600). De magnete, magneticisqve corporibvs et de magno magnete tellure; Physiologia noua, plurimis & argumentis, & experimentis demonstrate.
10 Chambers, E. (1728). Cyclopaedia: or, An Universal

Dictionary of Arts and Sciences, 2 Bde.: I, ii.

11 Bohn, J. (1668). Exercitationum physiologicarum prima, De appetitu; Wedel, G.W. (1680). Physiologia medica; vgl. Rothschuh (1968): 14.

12 Vgl. Rothschuh (1957): 223.

13 Rafn, C.G. (1798). Entwurf einer Pflanzenphysiologie auf der neueren Theorie der Physik und Chemie gegründet; Medicus, F.C. (1799-1801). Beyträge zur Pflanzen-Anatomie, Pflanzen-Physiologie und einer neuen Characteristik der Bäume und Sträucher; Reubel, J. (1804). Entwurf eines Systems der Pflanzenphysiologie und der Tierphysiologie.

14 Jampert, C.F. (1755). Specimen physiologiae plantarum I quo dubia contra vasorum in plantis probabilitatem proponuntur; vgl. auch Oeder, G.C. (1764). Elementa botanicae: 18.

15 Ehrhardt, B. (1759). Oekonomische Pflanzenhistorie, Bd. 7: [Inhaltsverzeichnis, §40].

16 Fourcroy, A.F. de (1781). Leçons élémentaires d'histoire naturelle & de chimie (nach Macquer (1782). Leçons élémentaires d'histoire naturelle & de chimie, &c, troisième et dernier extrait. Journal des savants 1782, 843-856: 844); M.M. (1787). Gland. In: Rozier, F. (Hg.). Cours complet d'agriculture, Bd. 5, 318-321: 319; Scherer (1797). Sur la physiologie des plantes. Annales de chimie 24, 173-174: 173.

17 Anonymus (1781). Anatomie des plantes. In: Rozier, F. (Hg.). Cours complet d'agriculture, Bd. 1, 518-523: 521; Anonymus (1785). Monstre. Monstuosité. In: Rozier, F. (Hg.). Cours complet d'agriculture, Bd. 6, 561-572: 561; M.M. (1793). Anatomie des plantes. In: Rozier, F. (Hg.). Cours complet d'agriculture, Bd. 1, 465-468: 467; Senebier, J. (1793). Mémoire sur divers phénomènes produits par des feuilles de plantes exposé sous l'eau à l'action de la pompe pneumatique. Mémoires de l'Académie Royale des Science de Turin 5, 36-56: 44; Saussure (1797). La formation de l'acide carbonique est-elle essentielle à la végétation? Annales de chimie 24, 135-149: 135.

18 Anonymus (1751). [Rez. Buffon, G.L.L. (1750). Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 1]. Bibliothèque Impartiale 3, 185-204: 204; vgl. auch Fourcroy (1781) nach Macquer (1782): 844.

19 Leske, N.G. (1775). Physiologia animalium.

20 Rozier, F. (1778). [Rez. Bochaute, C. van (1778). Dissertatio physiologico-chemica de bile]. Observations sur la physique, sur l'histoire naturelle et sur les arts, Suppl., Bd. 13, 260-281: 261; vgl. Anonymus (1785): 561; Bartholdi (1797). Lettre sur un calcul trouvé dans l'intestin rectum d'un cheval. Annales de chimie 23, 123-132: 130; Humboldt, A. von (1799). Expériences sur le galvanisme, et en général sur l'irritation des fibres: 455.

21 Spallanzani, L. (1769). An Essay on Animal Reproductions (hg. v. M. Maty): 4; vgl. auch Beddoes, T. (1793). Observations on the Nature and Cure of Calculus, Sea Scurvy, Consumption, Catarrh, and Fever Together with Conjectures upon Several other Subjects of Physiology and Pathology: 246; Anonymus (1797). [Rez. Haighton, J. (1797). An experimental inquiry concerning animal impregnation]. Monthly Rev. 24, 315-316: 315.

22 Spallanzani, L. (1768). Prodromo di un' opera da imprimersi sopra le riproduzioni animali: 9.

23 Jung, J.H. (1783). Versuch eines Lehrbuchs der Landwirthschaft der ganzen bekannten Welt: 6; 428; vgl. Anonymus (1789). Das Gefühl. In: Grosse, C. (Hg.). Magazin für die Naturgeschichte des Menschen 1 (2), 217-265: 222.

24 le Cat, C.N. (1749). [Préface de Physiologie du corps humain, considéré dans l'état de santé]. Mercure de France 1749, 55-61: 60; vgl. auch d'Aumont, A. (1778). Vitalité. In: Diderot, D. et al. (Hg.). Encyclopédie, ou dictionnaire raisonné des sciences des arts et des métiers, Nouvelle édition, Bd. 35, 604-612: 612.

25 Anonymus. (1782). [Rez. Diderot, D. et al. (1782). Encyclopédie méthodique]. The Monthly Review 66, 514-518: 515.

26 Reuss, C.F. (1783). Primæ lineæ encyclopediæ et methodologiæ universæ scientiæ medicinæ: 201.

27 Herder, J.G. (1784). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menscheit, Bd. 1: 125.

28 Blumenbach, J.F. (1787). Specimen physiologiae comparatae inter animantia calidi et frigidi sangvinis; Harwood, B. (1796). A System of comparative anatomy and physiologie (dt. System der vergleichenden Anatomie und Physiologie, Braunschweig 1798); Draparnaud, J.P. (1801-02). Discours sur la vie et les fonctions vitales, ou précis de physiologie compare; Meckel, J.F. (1806). Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie und Physiologie; Walther, P.F. von (1807-08). Physiologie des Menschen mit durchgängiger Rücksicht auf die comparative Physiologie der Thiere, 2 Bde.; Wilbrand, J.B. (1833). Allgemeine Physiologie insbesondere vergleichende Physiologie der Pflanzen und der Thiere.

29 Haeckel, E. (1870). Ueber Entwickelungsgang und Aufgabe der Zoologie. Jenaische Z. Med. Naturwiss. 5, 353-370: 366.

30 Fürth, O. von (1903). Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere; Pütter, A. (1911). Vergleichende Physiologie; Winterstein, H. (1910-25). Handbuch der vergleichenden Physiologie, 8 Bde.; Buddenbrock, W. von (1924). Vergleichende Physiologie; Zeitschrift für vergleichende Physiologie 1.1924-

31 Wendelin, M.F. (1625). Contemplationum Physicarum, Bd. 1 Quae physiologia generalis, De principiis & affectionibus corporis naturalis.

32 Bailey, N. (1721/31). The Universal Etymological English Dictionary: [Physiology]; noch nicht in den ersten vier Auflagen zwischen 1721 und 1728.

33 Gilchrist, E. (1744). Of nervous fevers, communicated by W. Cochran. Medical Essays and Observations 5, 505-573: 533.

34 Erxleben, J.C.P. (1768). Anfangsgründe der Naturgeschichte, Bd. 1 (Göttingen 1773): [Zusammengezogene Vorrede der ersten Ausgabe]; vgl. Anonymus (1775). [Rez. Erxleben, J.C.P. (1773). Anfangsgründe der Naturgeschichte]. Physikalische Bibliothek 1, 52-60: 58.

35 Anonymus (1775). Épitre dédicatoire de l'éditeur au traducteur pour servir de préface à l'édition Françoise de la Physiologie des corps organisés de M. de Necker. In: Necker, N.J. de, Physiologie des corps organisés ou examen analytique des animaux, i-ix: ii.

36 Fourcroy, A.F. de (1781/89). Élémens d'histoire naturelle et de chimie, Bd. 5: 359: »physiologie générale«; 40f.: die Liste der Funktionen.
37 Humboldt, A. von (1798). Lettre à M. Pictet. Sur l'influence de l'acide muriatique oxygène, et sur l'irritabilité de la fibre organisée. Mém. Soc. Méd. d'émulation an VI, 302-310: 302.
38 Augustin, F.L. (1809). Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1. Allgemeine Physiologie und Assimilation: 34.
39 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.: I, xxvx.
40 Saint-Simon, H.D. de (1813). De la physiologie appliqué à l'amélioration des institutions sociales [De la physiologie sociale] (Oeuvres de Saint-Simon, Bd. XXIX, Paris 1875, 175-197): 175; vgl. Haines, B. (1978). The inter-relation between social, biological and medical thought, 1750-1850: Saint-Simon and Comte. Brit. J. Hist. Sci. 11, 19-35.
41 Duret, L. (1588/1621). Hippocratis magni Coacae Praenotiones: 29, 146, 392, 440.
42 Hogelande, C. van (1646). Cogitationes, quibus Dei existentia, item animae spiritalitas et possibilis cum corpore unio, demonstrantur: nec non brevis historia oeconomiae corporis animalis proponitur atque mechanice explicatur.
43 Charleton, G. (1659). Exercitationes physico-anatomicae de œconomia animali.
44 Vgl. Balan, B. (1975). Premières recherches sur l'origine et la formation du concept d'économie animale. Rev. hist. sci. 28, 289-326.
45 Aristoteles, Hist. anim. 622a.
46 Vgl. Balan (1975): 313.
47 Erasistratos in: Jones, H.S. (1947). The Medical Writings of Anonymus Londinensis: 84 (XII, 6).
48 Vgl. Balan (1975): 301.
49 Stahl, G.E. (1708/37). Theoria medica vera: 448; vgl. Balan (1975): 296f.; für den Ausdruck vgl. schon Duret (1588/1621).
50 Severinus, P. (1571). Idea medicinae philosophicae: 13f.; nach Balan (1975): 306.
51 Severinus, P. (1572). Epistola ad Paracelsum; nach Balan (1975): 304.
52 Quesnay, F. (1736). Essai phisique sur l'œconomie animale; Boerhaave, H. (1753). Praelectiones academicae in proprias institutiones rei medicae (ed. A. Haller), Bd. 1: 48 (§33); Haller, A. (1757). Elementa physiologiae corporis humani, Bd. 1: 11 (praefatio); Buisson, B. du (1864). Einige Worte über die Milchsäure und die milchsauren Salze der Alkalien und Erden, ihre Bedeutung für die thierische Ökonomie und besonders für den Verdauungsakt.
53 Bordeu, T. (1775). Recherches sur les maladies chroniques (in: Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818, II, 797-929): 802.
54 a.a.O.: 805f.; vgl. Wolfe, C.T. & Terada, M. (2008). The animal economy as object and program in Montpellier vitalism. Science in Context 21, 537-579.
55 Rothschuh, K.E. (1968). Physiologie: 16; 18.
56 Aristoteles, De part. anim. 639b.
57 Aristoteles, Politica 1253a.
58 Aristoteles, Politica 1253a; Metaphysica 1036b; De an. 412b; 415b; De part. anim. 640bf.; De gen. anim. 726b; 734bf.
59 Aristoteles, Meteorologica 390a.
60 Vgl. Lennox, J.G. (1995). The disappearance of Aristotle's biology: a hellenistic mystery (in: Aristotle's Philosophy of Biology. Studies in the Origins of Life Science, Cambridge 2001, 110-125).
61 Cesalpino, A. (1571). Quaestiones peripateticae; vgl. Nordenskiöld, E.N. (1921-24). Biologiens Historia (dt. Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 117.
62 Bartholin, T. (1652). De lacteis thoracicis.
63 Santorio, S. (1615). De medicina statica.
64 Harvey, W. (1628). Excitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus.
65 Descartes, R. (1632). Traité de l'homme (Paris 1664); ders. (1637). Discours de la méthode.
66 Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera.
67 Boerhaave, H. (1708). Instiutiones medici; Hoffmann, F. (1718-20). Medicina rationalis sistematica, 2 Bde.
68 Haller, A. von (1752). De partibus corporis humani sensilibus et irritabilibus (dt. Von den empfindlichen und reizbaren Teilen des menschlichen Körpers, Leipzig 1922).
69 Whytt, R. (1751). On the Vital and other Involuntary Motions of Animals.
70 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). Premier mémoire sur la respiration des animaux (Œuvres de Lavoisier, Bd. II, Paris 1862, 688-703); Spallanzani, L. (1803). Mémoires sur la respiration; vgl. Holmes, F.L. (1984). Lavoisier and the Chemistry of Life.
71 Boerhaave, H. (1708). Institutiones medicae: 13 (§40).
72 Goldfuß, A. (1826). Grundriß der Zoologie: 1.
73 ebd.
74 Magendie, F. (1816-17). Précis élémentaire de physiologie.
75 Weber, E.F.W. & Weber, E.W. (1826). Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge.
76 Müller, J. (1826). Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere.
77 Hall, M. (1832). On the reflex function of the medulla oblongata medulla spinalis. Philos. Trans. Roy Soc. 1833, 635-666.
78 Mayer, J.R. (1845). Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhange mit dem Stoffwechsel. Ein Beitrag zur Naturkunde.
79 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.
80 DuBois-Reymond, E. (1878). Der physiologische Unterricht sonst und jetzt: 21.
81 Vgl. Lenoir, T. (1992). Politik im Tempel der Wissenschaft. Forschung und Machtausübung im deutschen Kaiserreich; Sarasin, P. & Tanner, J. (1998). Einleitung. In: dies. (Hg.). Physiologie und industrielle Gesellschaft. Studien zur Verwissenschaftlichung des Körpers im 19. und 20. Jahrhundert, 12-43: 25.
82 Sarasin & Tanner (1998): 30.
83 Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen. Die Automaten für Lebendiges bei Descartes, Leibniz, LaMettrie und Kant: 263.

84 Vgl. Sarasin, P. & Tanner, J. (Hg.) (1998). Physiologie und industrielle Gesellschaft. Studien zur Verwissenschaftlichung des Körpers im 19. und 20. Jahrhundert.
85 Müller, J. (1833/38-40). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, 2 Bde.: I, 1.
86 Schiff, J.M. (1858-59). Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 3.
87 a.a.O.: 31.
88 a.a.O.: 4.
89 Vicq d'Azyr, F. (1786). Discours sur l'anatomie (Œuvre, Bd. 4, Paris 1805): 21.
90 Richerand, A.B. (1801/17). Nouveaux élémens de physiologie, 2 Bde.: I, 1.
91 Comte, A. (1839). La partie dogmatique de la philosophie sociale. Cours de philosophie positive, Bd. 4: 254.
92 Spencer, H. (1864-67/98-99). The Principles of Biology, 2 vols.: I, 211.
93 ebd.
94 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 160.
95 a.a.O.: 185.
96 a.a.O.: 186.
97 a.a.O.: 188.
98 a.a.O.: 189.
99 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 21; vgl. 238.
100 Kraus, L.A. (1820). Grundriß der allgemeinen Biodynamik; vgl. Pütter, J.S. (1820). Versuch einer academischen Gelehrten-Geschichte von der Georg-Augustus-Universität, Bd. 3: 390; Türken, J. (2005). Privatdozenten im Schatten der Georgia Augusta, Bd. 2: 629.
101 Vgl. Göttingische gelehrte Anzeigen, Bd. 1 (1822): 427.
102 Kraus, L.A. (1821/26). Kritisch-etymologisches medicinisches Lexikon: 138.
103 Henschel, A.W.E. (1828). Georg Ernst Stahl und Friedrich Hoffmann, von ihrem wissenschaftlich medizinischen Standpunkte aus verglichen und gewürdigt (Eine Vorlesung, gehalten in der medizinischen Section der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur am 7. März 1823). Zeitschrift für Natur- und Heilkunde 5, 251-293: 292.
104 Niemann, J.F. (1817). Ueber politische Biostatik und ihre Resultate. In: Symbiotikon für öffentliche und Privatärzte zur Erinnerung und Erholung, 200-208.
105 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 110f.
106 Aristoteles, De an. 413a; De gen. anim. 736b.
107 Aristoteles, De an. 410b.
108 Aristoteles, Hist. anim. 488bf.; De part. anim. 655bf.
109 Fernel, J. (1542). Physiologiae libri VII. In: Universa medicina (Francofurti 1575); vgl. Rothschuh, K.E. (1966). Das System der Physiologie von Jean Fernel (1542) und seine Wurzeln. Verh. XIX. Kongr. Gesch. Med., 529-536.
110 Fernel (1542): 170 (V, 2).
111 Boerhaave, H. (1708). Institutiones medicae (Leiden 1713) (dt. Herman Boerhaavs Phisiologie. Uebersezt und mit Zusätzen vermehrt von J. P. Eberhard, Halle 1754): 13 (§40).
112 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. VII-IX, Neuchâtel 1781): VIII, 1-107.
113 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-337): 318.
114 Schmid, C.C.E. (1798-1801). Physiologie philosophisch bearbeitet, 3 Bde.: I, 69.
115 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genève 1962): 47.
116 ebd.
117 Vgl. Stahnisch, F. (2003). Ideas in Action. Der Funktionsbegriff und seine methodologische Rolle im Forschungsprogramm des Experimentalphysiologen François Magendie (1783-1855): 76.
118 Vgl. Richerand, A.B. (1801/17). Nouveaux élémens de physiologie, 2 Bde.: I, 137.
119 Vicq d'Azyr, F. (1786). Discours sur l'anatomie (Œuvre, Bd. 4, Paris 1805): 136; Bichat, X. (1800/05). Recherches physiologiques sur la vie et la mort: 143.
120 Richerand (1801/17): I, 152.
121 Magendie, F. (1816-17). Précis élémentaire de physiologie, 2 Bde.: I, 23.
122 Carus, C.G. (1818). Lehrbuch der Zootomie: 11.
123 Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie.
124 Spencer, H. (1874/85). The Principles of Sociology, vol. I (New York 1901): 495f.
125 Spencer, H. (1857). Transcendental physiology (Essays. Scientific, Political, and Specultative, vol. 1, New York 1901, 63-107): 80.
126 a.a.O.: 66.
127 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 211.
128 a.a.O.: II, 236.
129 a.a.O.: I, 237.
130 a.a.O.: I, 238.
131 Haeckel, E. (1870). Ueber Entwickelungsgang und Aufgabe der Zoologie. Jenaische Z. Med. Naturwiss. 5, 353-370: 366.
132 ebd.
133 a.a.O.: 365.
134 a.a.O.: 365f.; vgl. ders. (1904). Die Lebenswunder: 107ff.
135 Haeckel, E. (1894-96). Systematische Phylogenie, 3 Bde.: II, 38f.
136 Preyer, W. (1883). Elemente der allgemeinen Physiologie: 203ff.
137 Driesch, H. (1893/1911). Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie: 35.
138 Pfeffer, W. (1895). Ueber Election organischer Nährstoffe. Jahrb. wiss. Bot. 28, 205-268: 232; ders. (1897). Pflanzenphysiologie, Bd. 1: 538; auch Czapek, F. (1905). Biochemie der Pflanzen, Bd. 2: 188.
139 Pütter, A. (1911). Vergleichende Physiologie: 37f.
140 Eckert, R. (1978/83). Animal Physiology (dt. Tierphysiologie, Stuttgart 1986): viii-xi; vgl. Schmidt-Nielsen, K. (1964/97). Animal Physiology; Florey, E. (1966/75). Lehrbuch der Tierphysiologie; Penzlin, H. (1970/2005).

Lehrbuch der Tierphysiologie; Randall, D., Burggren, W. & French, K. (1978/2002). Animal Physiology (begr. v. R. Eckert); Hill, R.W., Wyse, G.A. & Anderson, M. (1978/2008). Animal Physiology; Müller, W.A. & Frings, S. (1998/2009). Tier- und Humanphysiologie; Heldmaier, G. & Neuweiler, G. (2003-04). Vergleichende Tierphysiologie, 2 Bde.; Moyes, C.D. & Schulte, P.M. (2006/08). Principles of Animal Physiology.

141 Weiss, P. (1947). The place of physiology in the biological sciences. Federation Proceedings 6, 523-525.

142 Gerard, R.W. (1958). Mirror to Physiology. A Self-Survey of Physiological Science: 1.

143 Vgl. Kremer, R.L. (2009). Physiology. In: Bowler, P.J. & Pickstone, J.V. (eds.). The Cambridge History of Science, vol. 6. The Modern Biological and Earth Sciences, 342-366.

144 Schmid, C.C.E. (1798-1801). Physiologie philosophisch bearbeitet, 3 Bde.: I, 2.

145 a.a.O.: 68.

146 Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoßfeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen II (= Verh. Gesch. Theor. Biol., Bd. 9), 69-95: 85.

147 Goethe, J.W. von [Fragment]. In: Beutler, E. (Hg.) (1949). Gedenkausgabe der Werke, Briefe und Gespräche, Bd. 17, Naturwissenschaftliche Schriften, 2. Teil, Aphorismen und Fragmente, 687-781: 720.

Literatur

Rothschuh, K.E. (1957). Der Begriff der »Physiologie« und sein Bedeutungswandel in der Geschichte der Wissenschaft. Arch. Inter. Hist. Sci. 10, 217-225.

Canguilhem, G. (1963). La constitution de la physiologie comme science (Études d'Histoire de Philosophie des Sciences, Paris 1968, 226-273).

Premuda, L. (1966). Storia della fisiologia.

Fulton, J.F. & Wilson, L.J. (1966). Selected Readings in the History of Physiology.

Schiller, J. (1968). Physiology's struggle for independence in the first half of the nineteenth century. Hist. Sci. 7, 64-89.

Rothschuh, K.E. (1968). Physiologie. Der Wandel ihrer Konzepte, Probleme und Methoden vom 16. bis 19. Jahrhundert.

Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter. Studies in the History of General Physiology. 600 B.C. – 1900 A.D. 2 Vols.

Blasius, W., Boylan, J.W. & Kramer, K. (eds.) (1971). Founders of Experimental Physiology.

Lesch, J. (1984). Science and Medicine in France. The Emergence of Experimental Physiology, 1790-1855.

Coleman, W. & Holmes, F.L. (eds.) (1988). The Investigative Enterprise. Experimental Physiology in Nineteenth-Century Medicine.

Bonah, C. (1995). Les sciences physiologiques en Europe. Analyses comparées du XIXe siècle.

Debru, C. (ed.) (1995). Essays in the History of the Physiological Sciences.

Sarasin, P. & Tanner, J. (Hg.) (1998). Physiologie und industrielle Gesellschaft. Studien zur Verwissenschaftlichung des Körpers im 19. und 20. Jahrhundert.

Pilz

Die taxonomische Gruppe der Pilze wird seit der Antike meist als eine Gruppe der Pflanzen behandelt. Seit der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts werden sie dagegen in ein eigenes »Reich« gestellt, das eine monophyletische Gruppe bildet und neben Pflanzen, Tieren, Einzellern und Bakterien steht.

Wortgeschichte

Das deutsche Wort ›Pilz‹ (mhd. ›bülz‹; ahd. ›buliz‹) ist aus lat. ›boletus‹ »(essbarer) Pilz« mit einer weiter ungeklärten Etymologie entlehnt. Das lateinische ›fungus‹ geht auf griech. ›σπόγγος‹ »Schwamm« zurück und bezieht sich damit auf die besondere Textur der Pilzfruchtkörper.

Zur Bezeichnung der wissenschaftlichen Lehre von den Pilzen führt C.H. Persoon 1794 den Ausdruck ***Mykologie*** ein (»Mycologie (Schwammlehre)«, abgeleitet von griech. ›μύκης‹ »Pilz«).[1] Es geht in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts auch in andere Sprachen ein (»mycology« im Englischen seit 1822[2]).

Pilze als Pflanzen

Theophrast stellt die Pilze zu den Pflanzen, und darin wird ihm bis in die Renaissance und Frühe Neuzeit gefolgt, u.a. von A. Cesalpino (1583), G. Bauhin (1650-51) und J. Ray (1686-1704).[3] Für Plinius und mittelalterliche Autoren, wie z.B. Albertus Magnus, stehen die Pilze zwischen den nichtlebenden Körpern der Natur und den Pflanzen.[4] Ihre Entstehung allein aus Feuchtigkeit oder durch Blitz und Donner wird für möglich gehalten (noch 1539 von H. Bock; vgl. Abb. 414).[5] Auch Zwischenformen zwischen Stein und Pilz werden postuliert: Vom sogenannten *Pilz-Stein* wird angenommen, dass er bei Bewässerung Pilze produziere (tatsächlich handelt es sich um harte Fruchtkörper von *Polyporus tuberaster*).[6]

In den meisten frühen botanischen Werken werden die Pilze jedoch den Pflanzen untergeordnet und auf verschiedene Pflanzensippen verteilt. Das ›Kruydtboeck‹ (1581) von M. de l'Obel stellt die Pilze erstmals in eine eigene Gruppe. Eine Einteilung der Pilze in verschiedene Klassen wird von J. Ray vorgenommen. Im ersten Buch seiner ›Historia generalis plantarum‹ (1686-1704) unterscheidet er die ihm bekannten Pilze nach ihrem Wuchsort in Boden-, Baum- und Wasserpilze, also nach ökologischen Kriterien. Außerdem unterteilt er die Bodenpilze nach dem morphologischen Kriterium des Vorkommens von Lamellen an den Fruchtkörpern. Erste Untersuchungen zur Fortpflanzung der Pilze gehen auf P.A. Micheli zurück, der damit als Begründer der Mykologie gilt.[7]

Ein Pilz ist ein Organismus, der zu dem monophyletischen Taxon der Pilze gehört. Wie Pflanzen sind Pilze durch das Fehlen eines aktiven Lokomotionsvermögens gekennzeichnet, im Unterschied zu ihnen ernähren sie sich aber nicht autotroph, sondern meist saprophag.

Pilz (ahd. 10. Jh.) *106*
Flechten (Wirsung 1588) *108*
Mykologie (Persoon 1794) *106*
Mykorrhiza (Frank 1885) *108*
Mykobiont (Scott 1957) *109*
Phycobiont (Scott 1957) *109*
Zyanobiont (Dick & Steward 1980) *109*
Photobiont (Ahmadjian 1982) *109*

Von Linné werden die Pilze zusammen mit den Farnen, Moosen und Algen in die Gruppe der blütenlosen *Cryptogamia* gestellt. An dieser Zuordnung ändert sich bis zum 20. Jahrhundert wenig. Nur vereinzelt wird ein eigenes Reich für die Pilze gefordert, z.B. 1783 von N.J. Necker.[8] Sie werden aber entweder traditionell weiterhin zu den Pflanzen gerechnet (so bei Haeckel 1866)[9] oder zusammen mit den Einzellern zu den Protisten oder Protoctisten (so bei Copeland 1938, 1956).[10]

Als Begründer der systematischen Mykologie gilt der schwedische Pilzforscher E. Fries. Seit dem Internationalen Kongress von 1910 gilt sein ›Systema mycologicum‹ (1821-32) als Startpunkt der mykologischen Systematik, d.h. nur solche Namen sind gültig, die seit dem Erscheinen dieses Werkes vergeben wurden.

Im 19. Jahrhundert werden über die heute zu den Pilzen gerechneten Organismen hinaus weitere Gruppen dazu gezählt. Der Botaniker C. von Naegeli gliedert in einer Monografie von 1877 die »Niederen Pilze« nach ihren Wuchs- und Fortpflanzungsformen in die drei Gruppen der Schimmel-, Sproß- und Spaltpilze.[11] Die Spaltpilze umfassen dabei die Gruppen, die heute als ↑Bakterien bekannt sind.

Sexuelle Prozesse bei Pilzen werden 1829 von C.G. Ehrenberg beschrieben.[12] Der Lebenszyklus und Generationswechsel vieler Pilze wird von A. de Bary seit den 1850er Jahren aufgeklärt.[13]

Pilze als eigenes »Reich«

Erst R.H. Whittaker stellt 1959 die Pilze in eine eigene Gruppe, die neben den Tieren, Pflanzen und Protisten auf gleicher Stufe steht.[14] Whittaker versteht unter den Pilzen nicht allein eine phylogenetische Einheit, sondern gleichzeitig einen Lebensformtyp, der durch eine besondere Form der Ernährung, die

Absorption, gekennzeichnet ist (↑Taxonomie: Abb. 520). Nach dem Verständnis Whittakers nehmen die Pilze zusammen mit den Bakterien außerdem die ökologische Funktion der Reduktion der organischen Substanz zu anorganischer Materie ein.

Tatsächlich gelten die Pilze nach den neueren taxonomischen Systemen als eine monophyletische Gruppe, die neben den Pflanzen und Tieren steht. Überraschenderweise sind die Pilze offenbar mit den Tieren näher verwandt als mit den Pflanzen, insofern sie zusammen mit ersteren eine monophyletische Gruppe bilden: Die Pilze haben zusammen mit den Tieren einen nur diesen beiden Gruppen gemeinsamen Vorfahren, nicht aber mit den Pflanzen (↑Phylogenese: Abb. 403; 410).

Strittig ist lange die Stellung der *Schleimpilze* (Myxomyceten), von denen E. Fries 1829 bereits 192 Arten unterscheidet.[15] Sie werden von de Bary 1859 nicht mehr den Pilzen, d.h. den Pflanzen, sondern den Tieren zugeordnet.[16] Als Grund für diese Zuordnung sieht de Bary v.a. die Ernährung der Schleimpilze durch feste Nahrungsstoffe an, wie sie sonst bei Pflanzen nicht vorkommt, bei Tieren aber allgemein verbreitet ist. Heute bilden die Schleimpilze eine eigene Gruppe, die hinsichtlich ihrer phylogenetischen Abstammung weder zu den Pflanzen, Pilzen oder Tieren gerechnet wird (↑Phylogenese: Abb. 403; 410).[17]

Pilze als Krankheitserreger

Die pathogene Wirkung mancher Pilze ist seit Ende des 17. Jahrhunderts bekannt. R. Hooke gibt 1665 die erste Darstellung eines pathogenen Pilzes, nämlich des Rosenrosts, der Flecken auf den Blättern von Rosen verursacht.[18] Systematisch erforscht werden Pilze als Krankheitserreger seit den 1830er Jahren. Als Pionier auf diesem Gebiet gilt A.M. Bassi, der den Nachweis führt, dass die Krankheiten der Seidenraupen auf einen Befall mit Pilzen zurückzuführen ist.[19] In der Humanmedizin gilt das Jahr 1839 als Geburtsjahr der medizinischen Mykologie mit zwei Beschreibungen von Krankheitserregern: Durch die mikroskopische Identifizierung der humanpathogenen Hefe *Oidium albicans* (die spätere *Candida albicans*) weist B. Langenbeck Hefezellen als Erreger von Krankheiten beim Menschen nach[20]; und J.L. Schönlein beschreibt den Favuserreger (vgl. Abb. 415)[21].

Neben ihrer Rolle als Krankheitserreger gewinnen Pilze im 20. Jahrhundert eine Bedeutung als Antibiotika in der Medizin und zur Fermentation in der Nahrungsmittelproduktion.

Abb. 414. Baum- und Bodenpilze. »Alle Schwemme seind weder Kreutter noch wurzelen/weder blümen noch samen/ sonder eyttel oberflüssige feuchtigkeyt der Erden/der Bäume/der faulen hölzer ond anderer faulen dingen« (aus Bock, H. (1539/77). Kreütterbuch (München 1964): 332).

Pilze als größte Organismen

Der größte bisher gefundene Organismus ist ein Honigpilz (*Armillaria ostoyae*), ein Verwandter des Hallimasch, der in einem Wald in Oregon ein unterirdisches Hyphengeflecht über eine fast 900 Hektar große Fläche ausbildet (mit einem Alter von geschätzten 2.400 Jahren).[22] Es kann zwar bestritten werden, dass es sich bei einem solchen durch Wachstum gewordenen Gebilde um einen einzigen Organismus in

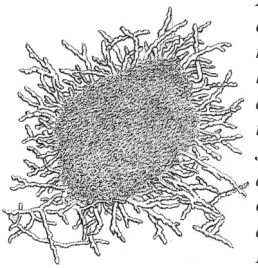


Abb. 415. Frühe Darstellung eines Pilzes als Krankheitserreger bei Pflanzen: »Versuche liessen keinen Zweifel über die Pilz-Natur der sogenannten Pusteln« (aus Schönlein, J.L. (1839). Zur Pathogenie der Impetigines. Auszug aus einer brieflichen Mitteilung an den Herausgeber. Arch. Anat. Physiol. wissensch. Med. 1839, 82, Taf. III, Fig. 5).

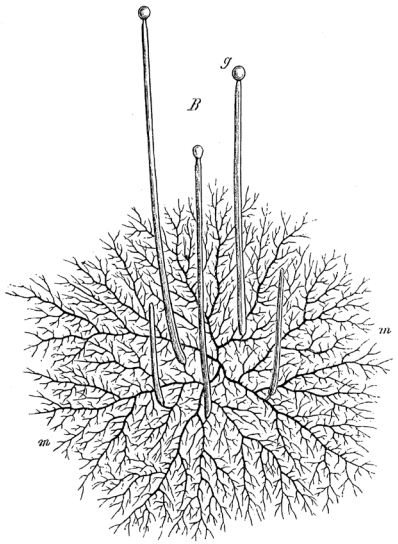


*Abb. 416. Schimmelpilz (*Phycomyces mucor*), bestehend aus einem verzweigten Mycelgeflecht (m), nach Sachs die »Wurzel« der »Pflanze«, und aus dem Geflecht hervor wachsende dickere Schläuche (B), nach Sachs die »Sprosse«, die die Fortpflanzungsorgane, die Sporangien (g), tragen (aus Sachs, J. (1882). Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie: 8).*

physiologischer Hinsicht handelt: Die physiologische Verbindung der Teile zueinander ist hier nicht notwendig – das Hyphengeflecht stellt also kein Individuum im Wortsinne dar. Auch durch Trennung der Hyphenstränge wird die Organisation des Pilzes nicht wesentlich gestört, so dass zwei physiologisch voneinander unabhängige Gebilde entstehen können. Als ontogenetische Einheit bildet ein solches Geflecht aber zweifellos ein Individuum. Gleiches gilt allerdings auch für einige Pflanzen, die sich durch unterirdische Ausläufer vermehren. Die »Individuen« mit der größten Masse sind offenbar Wälder der Amerikanischen Zitterpappel (*Populus tremuloides*); ein Exemplar in Utah im Westen der USA erstreckt sich über 43 Hektar, umfasst etwa 47.000 Stämme mit einer Masse von zusammen rund 6.600 Tonnen und ist auf den Namen ›Pando‹ (lat. »ich breite mich aus«) getauft worden[23] (↑Organismus: Tab. 223).

Mykorrhiza

Eine ökologisch bedeutende Rolle nehmen Pilze nicht nur als Reduzenten in Ökosystemen, sondern auch als Symbionten von Pflanzen ein. Besonders bekannt sind die ***Mykorrhiza***, die Symbiosen von Pilzen mit den Wurzeln höherer Pflanzen, bei denen die Pilze den Pflanzen die Nährstoffabsorption erleichtern. Vereinzelte Beobachtungen dieser Symbiosen erfolgen seit Mitte des 19. Jahrhunderts.[24] In den 1880er Jahren liefern F. Kamiénski[25] und A.B. Frank detaillierte Beschreibungen, die auf Experimenten beruhen. Frank führt 1885 auch die Bezeichnung ein (»Mycorrhiza«).[26] 1887 unterscheidet Frank zwischen *ekto-* und *endotropher Mykorrhiza*[27], eine Differenzierung, die 1969 durch die Unterscheidung von *Ekto-* und *Endomykorrhiza* ersetzt wird[28]. Den nicht bloß exzeptionellen Status der Mykorrhiza, sondern die weite Verbreitung des Phänomens stellt E. Stahl im Jahr 1900 fest.[29]

Flechten

Der seit dem 16. Jahrhundert etablierte deutsche Name dieser Organismengruppe (Wirsung 1568/88: »Baumflechten«[30]; Anonymus 1789: »Gattung der Flechten«[31]) rührt von dem engen Flechtwerk der Pilzfäden mancher Flechten. Der lateinische Name ›lichenes‹ wird ebenso wie das griechische ›λειχηνος‹ auf Grundformen mit der Bedeutung »lecken« zurückgeführt, weil die Flechten die Feuchtigkeit ihrer Umgebung einsaugen können.[32] In der Antike und im Mittelalter werden allerdings nicht die später so genannten Organismen als ›lichenes‹ bezeichnet, sondern Lebermoose. Neben der Bezeichnung dieser Pflanzen dient der Ausdruck auch der Benennung von Hautausschlägen des Menschen (und auch daher kann der Name abgeleitet werden). Seit dem Altertum finden die Flechten Verwendung in der Medizin und als Färbemittel.

Wie sich bereits an der Terminologie zeigt, werden die Flechten über lange Zeit nicht genau von den Moosen, v.a. von den Lebermoosen, abgegrenzt. Erst J.P. de Tournefort stellt sie 1700 in eine eigene taxonomische Gruppe des Pflanzenreichs[33] und P.A. Micheli folgt ihm darin 1729 nach[34]. Im System der Pflanzen von 1753 bei C. von Linné bilden die Flechten zusammen mit den Moosen und Bärlappen die Gruppe der »Musci«.[35] Die bis heute v.a. zu didaktischen Zwecken noch verbreitete Einteilung der Flechten in Strauch-, Laub- und Krustenflechten wird 1741 von J.J. Dillen eingeführt (in der Unterscheidung der drei Genera *Usnea*, *Coralloides* und *Lichenoides*).[36]

Die Doppelnatur der Flechten als Symbiose eines Pilzes mit Algen wird in den 1860er Jahren von S. Schwendener aufgrund genauer Versuche erkannt[37] und von A. de Bary in Kenntnis dieser Versuche 1866 als Hypothese formuliert[38]. Schwendener ist 1867 der Ansicht, »dass bei einer ganzen Gruppe von Flechten Gonidien und Fasern nicht in einem genetischen Zusammenhange stehen, sondern dass letztere

als Wucherungen von Pilzfäden auf Algenformen zu betrachten seien«.[39] In einer Rezension der Versuchsergebnisse J. Baranetzkis und anderen heißt es bei De Bary 1868, eine Flechte könne angesehen werden als »ein Zwitterding, eine ›Alge‹ occupirt von einem Parasiten und der Vegetation dieses dienstbar gemacht«.[40] G.D. Scott schlägt 1957 vor, den Pilzpartner der Symbiose als ***Mycobiont***, den Algenpartner als ***Phycobiont*** zu bezeichnen.[41] V. Ahmadjian will den Ausdruck ›Phycobiont‹ später allein auf die Grünalgen in Flechten beschränken und schlägt – im Anschluss an H. Dick und W.D.P. Steward (1980)[42] – vor, die Blaualgen in den Flechten als ***Zyanobiont*** (»cyanobiont«) zu bezeichnen. Zusammenfassend werden Phycobiont und Zyanobiont ***Photobiont*** genannt.[43]

Weitgehend auf Gemeinsamkeiten und Unterschieden der vegetativen Strukturen beruht die einflussreiche Systematik der Flechten, die A. Zahlbruckner seit Beginn des 20. Jahrhunderts vorschlägt.[44] In dem System Zahlbruckners werden die Flechten als einheitliche taxonomische Gruppe neben den Pilztaxa der Ascomyceten und Basidiomyceten geführt. In der späteren Taxonomie werden zunehmend generative Merkmale, insbesondere der Bau und die Entwicklung der Fruchtkörper, sowie chemische Eigenschaften herangezogen.

Seit den 1860er Jahren wird systematisch die Verteilung von Flechten in Städten dokumentiert und eine Schädigung von Flechten durch industrielle Abgase beschrieben.[45] Wegen ihrer Empfindlichkeit gegenüber Luftverunreinigungen gelten die Flechten als geeignete Indikatoren der Luftverschmutzung[46]. Vegetationssoziologische Untersuchungen der Flechten setzen 1912 ein[47] und führen zur Abgrenzung von über hundert »Flechtengesellschaften«, die versucht werden, in ein System zu bringen[48]. Wegen ihres langsamen, aber konstanten Wachstums kommt den Flechten eine besondere Rolle in der Datierung von Steinablagerungen zu. Über diese Verfahren der so genannten *Lichenometrie* wird u.a. eine Datierung der Ablagerung von Felsen durch Gletscherbewegungen vorgenommen.[49]

Nachweise

1 Persoon, C.H. (1794). Neuer Versuch einer systematischen Eintheilung der Schwämme. Neues Mag. Bot. 1, 63-80: 63.
2 Anonymus (1822). [Rez. Greville, R.K., Cryptogamia of Scotland]. Edinb. Philos. J. 7, 396-397: 397; Berkeley, M.J. (1836). Fungi: 7.
3 Vgl. Ragan, M.A. (1997). A third kingdom of eukaryotic life: history of an idea. Arch. Protistenk. 148, 225-243: 227.
4 Plinius, Naturalis historia XIX, 11; Albertus Magnus, Quaestiones super De animalibus: VII, 2.
5 Vgl. Ainsworth, G.C. (1976). Introduction to the History of Mycology: 13; 18.
6 Vgl. Ramsbottom, J. (1931-32). The fungus-stone. Proc. Linn. Soc. Lond. 144, 76-79.
7 Micheli, P.A. (1729). Nova plantarum genera.
8 Necker, N.J. de (1783). Traité sur la mycitologie ou discours historique sur les champignons en général.
9 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.
10 Copeland, H.F. (1938). The kingdoms of organisms. Quart. Rev. Biol. 13, 383-420; ders. (1956). The Classification of Lower Organisms.
11 Naegeli, C. von (1877). Die niederen Pilze in ihren Beziehungen zu den Infectionskrankheiten und der Gesundheitspflege. Oldenbourg, München: 3.
12 Ehrenberg, C.G. (1829). Szygites, eine neue Schimmelgattung, nebst Beobachtungen über sichtbare Bewegungen in Schimmeln. Verh. Ges. naturf. Freunde Berlin 1, 98-109.
13 Bary, A. de (1866). Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten.
14 Whittaker, R.H. (1959). On the broad classification of organisms. Quart. Rev. Biol. 34, 210-226; ders. (1969). New concepts of kingdoms of organisms. Science 163, 150-160.
15 Fries, E. (1821-32). Systema Mycologicum, 3 Bde.: III.
16 Bary, A de (1859). Die Mycetozoen: ein Beitrag zur Kenntnis der niedersten Thiere. Z. wissenschaftl. Zool. 10, 88-176.
17 Vgl. Bonner, J.T. (1988). The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection; ders. (1998). The origins of multicellularity. Integrative Biology 1, 27-36; Carroll, S.B. (2001). Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. Nature 409, 1102-1109: 1104.
18 Hooke, R. (1665). Micrographia: Schem. XII, Fig. 2; vgl. Ainsworth, G.C. (1969). History of plant pathology in Great Britain. Ann. Rev. Phytopathol. 7, 13-30: 15.
19 Bassi, A.M. (1835). Del mal del segno calcinaccio o moscardino Mulattia che afflige i bachi da seta e sul modo di liberarne le bigattaje anche le più infestate, p. I. Theoria, Lodi.
20 Langenbeck, B. (1839). Auffindung von Pilzen auf der Schleimhaut der Speiseröhre einer Typhus-Leiche. Neue Notiz. Gebundene Natur- u. Heilkunde 12, 145-147.
21 Schönlein, J.L. (1839). Zur Pathogenie der Impetigines. Auszug aus einer brieflichen Mitteilung an den Herausgeber. Arch Anat. Physiol. wissensch. Med. 1839, 82.
22 Smith, M., Bruhn, J. & Anderson, J. (1992). The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms. Nature 356, 428-431; Volk, T. (2002). The humongous fungus – ten years later. Newsletter of the Mycological Society of America. Mycologia (Suppl.) 53, 4-8: 6; kritisch: Brasier, C. (1992). Mycology. A champion thallus. Nature 356, 382-383.
23 Barnes, B.V. (1975). Phenotypic variation of trembling aspen of western North America. Forest Science 21,

319-328; Grant, M.C., Mitton, J.B. & Linhart, Y.B. (1992). Even larger organisms. Nature 360, 216; DeWoody, J. et al. (2008). "Pando" lives: molecular genetic evidence of a giant aspen clone in central Utah. Western North American Naturalist 68, 493-497.

24 Vgl. Kelley, A.P. (1963). Die Kenntnis der Mykorrhiza vor 1885. In: Mykorrhiza. Internationales Mikorrhizasymposium Weimar 1960, 1-13.

25 Kamiénski, F. (1882). Les organes végétatifs du *Monotropa hypopitys* L. Mémoires de la Societé Nationale des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg 24, 5-40; vgl. Berch, S.M., Massicotte, H.B. & Tackaberry, L.E. (2005). Re-publication of a translation of "The vegetative organs of *Monotropa hypopitys* L." published by F. Kamienski in 1882, with an update on Monotropa mycorrhizas. Mycorrhiza 15, 323-332.

26 Frank, A.B. (1885). Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 3, 128-145: 129.

27 Frank, A.B. (1887). Ueber neue Mycorrhiza-Formen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 5, 395-409: 398.

28 Peyronel, B. et al. (1969). Terminology of mycorrhizae. Mycologia 61, 410-411.

29 Stahl, E. (1900). Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. wiss. Bot. 34, 539-668.

30 Wirsung, C. (1568/88). Ein new Artzney Buch: [Das erste Register: Lungenkraut] (noch nicht in der 1. Aufl. 1568!); Bauhin, J. & Cherler, J.H. (1651). Historia plantarum universalis nova et absolutissima, Bd. 3: 760; Kylling, P. (1688). Viridarium danicum: 84.

31 Anonymus (1789). [Rez. Hoffmann, J.F. (1789). Plantae lichenosae delineatae et descriptae, Bd. 1]. Allg. Literaturzeitung 4, 386-388: 387.

32 Vgl. Zbuzek, H. (1982). Flechten. Arch. Gesch. Naturwiss. 5-6, 299-305.

33 Tournefort, J.P. de (1700). Institutiones rei herbariae.

34 Micheli, P.A. (1729). Nova plantarum genera iuxta Tournefortii methodum disposita.

35 Linné, C. von (1753). Species plantarum.

36 Dillen, J.J. (1741). Historia muscorum.

37 Schwendener, S. (1860-68). Untersuchugnen über den Flechtenthallus. Beitr. wiss. Bot. 2 (1860), 109-186; 3 (1863), 127-198; 4 (1868), 161-202; ders. (1869). Die Algentypen der Flechtengonidien; ders. (1868). Ueber die Beziehungen zwischen Algen und Flechtengonidien. Bot. Zeitung 26, 289-292; ders. (1869). Die Algentypen der Flechtengonidien.

38 Bary, A. de (1866). Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten: 291.

39 Schwendener, S. (1867). Ueber die wahre Natur der Flechten. Verh. schweizer. naturforsch. Ges. Rheinfelden 51, 88-90: 88; vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays, 227-284: 228.

40 Bary, A. de (1868). [Rez. Baranetzky, J., Beitrag zur Kenntniss des selbständigen Lebens der Flechtengonidien. Mélanges biol. Bull. Acad. St. Pétersbourg 6, 473]. Bot. Zeitung 26, 196-198: 197.

41 Scott, G.D. (1957). Lichen terminology. Nature 179, 486-487: 486.

42 Dick, H. & Steward, W.D.P. (1980). The occurence of fimbriae on a N2-fixing cyanobacterium which occurs in lichen symbiosis. Arch. Microbiol. 124, 107-109: 107.

43 Ahmadjian, V. (1982). Holobionts have more parts. Lichenol. Newsletter 15(2), 19.

44 Zahlbruckner, A. (1907). Lichenes (Flechten). In: Engler, A. (Hg.). Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten; ders. (1922-1940). Catalogus lichenum universalis, 10 Bde.

45 Nylander, N.W. (1866). Les lichens du Jardin du Luxembourg. Bull. Soc. Bot. France 13, 364-372; Britzelmayr, M. (1875). Die Lichenen der Flora von Augsburg. Ber. Naturhist. Ver. Augsburg 23.

46 Ferrey, B.W. et al. (eds.) (1973). Air Pollutions and Lichens.

47 Sernander, R. (1912). Studier öfver lafvarnes biologi, I. Nitrofila, Lafvar. Svenske Botanisk Tidsskrift 6, 803-863; Hayrén, E. (1914). Über die Landvegetation und Flora von Meeresfelsen von Tvärminne. Acta Soc. Fauna Flora Fennica 39, 1-139.

48 Ochsner, F. (1928). Die Epiphytenvegetation der Schweiz. Jahrb. Naturforsch. Ges. St. Gallen 63, 1-106; Klement, O. (1955). Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Feddes Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis, Beihefte 135, 5-194.

49 Beschel, R. (1950). Flechten als Altersmaßstab rezenter Moränen. Z. Gletscherkunde Glazialgeologie 2, 152-161; Beschel, R. (1954). Growth of lichens, a mathematical indicator of climate (lichenometry). 8ème Cong. Int. Bot., 7-8; Pitman, G.T.K. (1973). A lichenometrical study of snow patch variation in the Frederikshåb district, South-West Greenland, and its implications for studies of climatic and glacial fluctuations. Meddelelser om Grønland 192, 7; Lock, W.W. (1980). A Manual for Lichenometry.

Literatur

Krempelhuber, A. von (1867-72). Geschichte und Literatur der Lichenologie von den ältesten Zeiten bis zum Schlusse des Jahres 1865, 3 Bde.

Lütjeharms, W.J. (1936). Zur Geschichte der Mykologie. Das 18. Jahrhundert.

Ramsbottom, J. (1939). The expanding knowledge of mycology since Linnaeus. Proc. Linn. Soc. Lond. 151, 280-367.

Ainsworth, G.C. (1976). Introduction to the History of Mycology.

Zbuzek, H. (1982). Flechten. Arch. Gesch. Naturwiss. 5-6, 299-305.

Lorch, J. (1988). The true nature of lichens – a historical survey. In: Galun, M. (ed.). CRC Handbook of Lichenology 1, 3-32.

Dörfelt, H. & Heklau, H. (1998). Die Geschichte der Mykologie.

Polymorphismus

Vereinzelt seit Ende des 16. Jahrhunderts werden Gruppen von Organismen, die vielgestaltig sind, aber doch zu einem Gestalttyp gehören und miteinander verwandt sind, ***polymorph*** genannt. Der Ausdruck (»Polymorpha«) erscheint in einem von T. Moffett um 1589 kompilierten Werk über die Insekten, in dem das Phänomen (in Bezug auf Bienen) als ein Spiel der Natur (*ludus naturae*) erklärt wird (Verfasser dieser Passage ist vermutlich Moffet selbst).[1]

Terminologischen Status erlangt der Ausdruck Mitte des 18. Jahrhunderts, indem er auf Organismen der gleichen Art, die in verschiedenen Formen auftreten, bezogen wird. C. von Linné bezeichnet 1753 z.B. den Rauen Schneckenklee als *Medicago polymorpha*[2] (engl. 1771 »Polymorphous trefoil«[3]). A.P. de Candolle spricht 1828 allgemein von einer *polymorphen Art* (»speciem polymorpham«)[4], C. Darwin 1859 von *polymorphen Gattungen* (»polymorphic genera«), wenn die Organismen, die zu diesen Gruppen gerechnet werden, sich stark unterscheiden, ihre Merkmale also eine hohe Variabilität aufweisen[5].

Das Substantiv ›Polymorphismus‹ tritt dagegen erst in den 1830er Jahren auf. J.-B. Dumas bezieht es 1836 auf vielgestaltige Kristalle eines Typs (mit dem Spezialfall des Dimorphismus für »l'existence d'une même substance cristallisée sous deux formes distinctes et incompatibles«).[6] In der französischsprachigen Botanik erscheint dieses Wort seit den frühen 1840er Jahren und wird auf solche Pflanzen bezogen, bei denen die Umwelteinflüsse eine große Wirkung auf ihre Gestalt ausüben (Morren 1841: »La forme des plantes inférieures à laquelle les classifications attachent une si grande importance, leur polymorphisme qui déroute tant leurs cadres et leurs caractères, sont bient souvent, des suites directes des fonctions vitales des êtres, par conséquent modifiables par les agents extérieurs«).[7]

Auch Darwin verwendet den Ausdruck wenig später in seiner Korrespondenz mit J.D. Hooker (»polymorphism«).[8] Neben seinem Gebrauch in der Biologie ist das Wort auch in der Mineralogie und Chemie verbreitet.[9] R. Leuckart verfasst 1851 eine Monografie über das Phänomen und diskutiert es im Zusammenhang mit der Arbeitsteilung verschiedener Individuen einer Art.[10] Ein Polymorphismus in diesem Sinne ist also auf sozial lebende Organismen beschränkt, die wie die Zellen in einem Organismus differenzierte Funktionen ausüben (z.B. die Mitglieder der »Kasten« der sozialen Insekten).

Polymorphismus ist das Phänomen der unterschiedlichen Gestaltung von Individuen der gleichen Art, z.B. der verschiedenen Morphologie der beiden Geschlechter bei vielen sexuell sich fortpflanzenden Organismen (Geschlechtsdimorphismus).

polymorph (Moffett um 1589) *111*
Polymorphismus (Morren 1841) *111*
Polymorphose (Haeckel 1872) *111*
balancierter Polymorphismus (Ford 1940) *112*
Polyethismus (Chance 1956) *112*

Den Polymorphismus im Sinne einer Arbeitsteilung zwischen verschiedenen Organismen der gleichen Art zu sehen, ist ein Verständnis des Wortes, das sich bis in die Gegenwart besonders im deutschen Sprachraum erhalten hat. Im 19. Jahrhundert findet sich dieses Verständnis u.a. bei E. Haeckel, für den ›Polymorphismus‹ allgemeiner Ausdruck für die »organische Differenzirung (Divergentia) oder Arbeitstheilung« ist.[11] Er siedelt sie auf jeder Ebene der organischen Individuen an, die er unterscheidet. Neben der Verschiedengestaltigkeit der Organismen im engeren Sinne (»Personen« und »Cormen« bei Haeckel) fasst er auch die Differenzierung auf den unteren Ebenen (der Metameren, Antimeren, Organe und Plastiden) als Ausdruck eines Polymorphismus auf. Grundlage des organischen Polymorphismus ist für Haeckel letztlich die »Arbeitstheilung der Eiweissmoleküle des Plasma«.[12] Im Sinne der Arbeitsteilung zwischen verschiedenen Individuen findet sich der Begriff in vielen klassischen Lehrbüchern der Biologie bis in die Gegenwart.[13] Dort wird der Polymorphismus dann meist allein in Bezug auf die Verhältnisse bei sozialen Insekten diskutiert.

Einen allgemeineren Begriff des Polymorphismus, der nicht auf eine mögliche Arbeitsteilung Bezug nimmt, findet sich auch bei deutschsprachigen Autoren bereits im 19. Jahrhundert. So spricht der Botaniker A. Braun 1852 sowohl von einem »durch Arbeitstheilung bedingten Polymorphismus« als auch von »Polymorphismen der Blüthen«, der in den »Verschiedenheiten« der Blüten von Pflanzen des gleichen Geschlechts bestehe.[14] Haeckel unterscheidet 1872 den Polymorphismus als »Product der physiologischen Arbeitstheilung« von der ***Polymorphose*** (»Polymorphosis«) als »Polymorphismus ohne Arbeitstheilung«. Er entwickelt diesen Begriff aus seinen Beschreibungen der Kalkschwämme, die eine »ausserordentliche Unbeständigkeit der äusseren Körperform«, d.h. eine »Vielgestaltigkeit« aufweisen.[15]

Eine weite Bedeutung des Konzepts zeigt sich auch 1950 bei W. Hennig, dem Begründer der phylogenetischen ↑Systematik. Er bezieht den Ausdruck allgemein auf »intraspezifische Variationen«, sofern

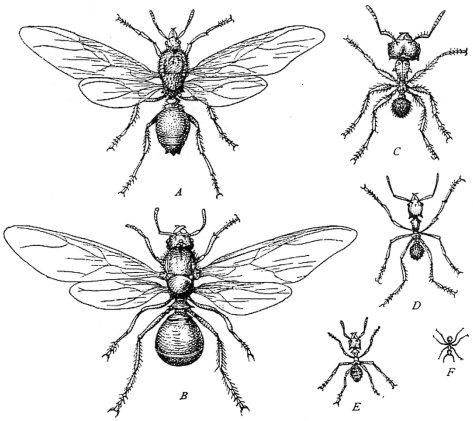


Abb. 417. Starke Unähnlichkeit von ausgewachsenen Ameisen, die zueinander im Geschwisterverhältnis stehen, als ein Beispiel für Polymorphismus. A Männchen, B-F Weibchen (nach Sharp aus Godlewski, E.Jr. (1915). Fortpflanzung im Tierreiche. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 405-478: 434).

diese nicht in der Ontogenese eines Individuums (als Metamorphose) vorliegen.[16] Ein Polymorphismus ist für Hennig eine Gestaltverschiedenheit von Organismen der gleichen Art, die in »tokogenetischer Beziehung« zueinander stehen, d.h. solchen, die über Fortpflanzung miteinander verbunden sind (oder Geschwister sind).

Balancierter Polymorphismus

E.B. Ford unterscheidet 1940 einen *vorübergehenden Polymorphismus* (»transient polymorphism«) von einem ***balancierten Polymorphismus*** (»balanced polymorphism«).[17] Ein vorübergehender Polymorphismus besteht, wenn eine Variante in einer Population durch eine andere ersetzt wird; beim balancierten Polymorphismus liegt dagegen ein stabiles Gleichgewicht von zwei oder mehr Varianten vor. Der Sache nach wird das Phänomen des balancierten Polymorphismus bereits 1927 von R.A. Fisher diskutiert.[18] In einem balancierten Polymorphismus wirken der Ausbreitung eines Merkmals Faktoren entgegen, so dass es auf einem bestimmten Häufigkeitsniveau des Merkmals zu einem Gleichgewicht zwischen den selektiven Kräften kommt, die für und gegen seine weitere Ausbreitung wirken. Ursache für einen stabilen Gleichgewichtspolymorphismus kann frequenzabhängige Selektion sein. Wenn ein Räuber mittels eines Suchbildes (»searching image«[19]) die jeweils häufigste Variante seiner Beute bevorzugt frisst, dann verschafft er den Organismen des seltenen Typs einen Vorteil und erzeugt damit einen stabilen Polymorphismus (»apostatische Selektion«; ↑Selektion).[20] Empirisch kann ein solches Räuberverhalten vielfach bestätigt werden.[21] Eine Selektion, die einen Polymorphismus erzeugt, wird auch als *disruptive Selektion* bezeichnet und kann allgemein als ein Mechanismus für sympatrische Artbildung interpretiert werden (↑Selektion).[22] Daneben kann die als *Heterosis* bekannte erhöhte Überlebensfähigkeit von heterozygoten Individuen gegenüber den jeweils homozygoten einen stabilen Polymorphismus bewirken (↑Vererbung).[23]

Als Ursachen des Polymorphismus unterscheidet Ford 1940 zwischen *genetischen* und *ökologischen* Faktoren (»A balanced polymorphism […] may be controlled either by genetic or environmental means«).[24] Wenig später etabliert sich die Formulierung *genetischer Polymorphismus* (Williams 1943: »genetic polymorphism«[25]). J.B.S. Haldane unterscheidet zwischen manifestem, zytologischem und kryptischem Polymorphismus, wobei der genetische Polymorphismus in die letzte Kategorie fällt.[26]

Seit den 1960er Jahren wird mittels molekularbiologischer Verfahren der Polymorphismus auf der Ebene der Gene und Enzyme bestimmt. Es werden dabei erstaunlich hohe Raten von Polymorphismus festgestellt.[27] Nach Schätzungen sind in natürlichen *Drosophila*-Populationen etwa 2/3 aller Gene polymorph, verfügen also über mehrere Allele.

Das Nebeneinander von Organismen der gleichen Art in einer Population, die sich im Erwachsenenstadium kaum unterscheiden, aber unterschiedliche Entwicklungen durchlaufen (Wachstumsraten, Anzahl der Häutungen etc.) wird als *Entwicklungspolymorphismus* bezeichnet (de Beer 1940: »developmental polymorphism«).[28]

Polyethismus

Das Wort ›Polyethismus‹ wird 1956 von M.R.A. Chance geprägt und bezeichnet das Nebeneinanderbestehen von Individuen gleicher Art und gleichen Alters mit verschiedenen Verhaltensmustern (»On analogy with the phenomenon of polymorphism in ants […] we may term the possession of different behavior repertoires in different members of the same species at the same stage of growth, polyethism«).[29] Chance beschreibt das Phänomen bei Mäusen. Seit Ende der 1950er Jahre findet der Terminus in erster Linie in Bezug auf soziale Insekten Verwendung. So beschreibt J. Weir 1958 mit dem Ausdruck die Arbeitsteilung zwischen verschiedenen Individuen innerhalb eines Ameisenstaates.[30] Weir spricht auch von der *Verhaltensplastizität* (»ethal plasticity«) der Individuen.[31]

Unterschieden wird ein *Alterspolyethismus* und ein *Kastenpolyethismus*, je nachdem, ob die verrichtete Arbeit im Laufe des Lebens eines Individuums wechselt oder ob sie auf Angehörige verschiedener altersunabhängiger »Kasten« verteilt ist. Die bekannteste Form des Polyethismus ist der Alterspolyethismus der Honigbiene, also die regelmäßige Abfolge der Aktivitäten im Leben einer Bienenarbeiterin mit den Stadien des Putzens der Waben und Fütterns der Larven, des Baus der Waben und schließlich der Verteidigung des Stocks und des Sammelns von Nektar (↑Metamorphose: Abb. 308). Das Phänomen ist bereits im 18. Jahrhundert bekannt[32], und auch C. Darwin beschreibt es bei Ameisen – er kennt auch bereits den Alterspolyethismus – als Analogon der Arbeitsteilung in der menschlichen Gesellschaft (↑Organisation).[33] Als funktionaler Mechanismus der Arbeitsteilung wird es auch im 20. Jahrhundert vielfach analysiert.[34]

Nachweise

1 Moffett, T. [1590]. Insectorum sive minimorum animalium theatrum (London 1634): 4; vgl. Potts, W.T.W. & Fear, L., Thomas Penny the first English entomologist. Lancaster Archaeological and Historical Society (http://www.britarch.ac.uk/lahs/PENNyart.htm).

2 Linné, C. von (1753). Species plantarum, Bd. 2: 779.

3 Hanbury, W. (1771). A Complete Body of Planting and Gardening, vol. 2: 208 (ccxv); Rousseau, J.-J. (1785). Letters on the Elements of Botany (transl. T. Martyn, London 1785): 371.

4 Candolle, A.P. de (1828). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, Bd. 3: 71.

5 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 46; 48.

6 Dumas, J.-B. (1836). Leçons sur la philosophie chimique professées au Collège de France: 317.

7 Morren, C. (1841). Recherches physiologiques sur les hydrophytes de Belgique, sixième mémoire: Histoire du genre Tessarathra d'Ehrenberg, deuxième partie: Organologie et physiologie des Hæmatococcus. Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des sciences et belles-lettres de Bruxelles 14, 10-15: 12.

8 Darwin, C. (1846). [Brief an J.D. Hooker vom 25. Feb.]. Correspondence, vol. III (Cambridge 1987), 293-294: 294.

9 Baudrimont, A. (1844).Traité de chimie générale et expériméntale, Bd. 1: 33.

10 Leuckart, R. (1851). Ueber den Polymorphismus der Individuen, oder die Erscheinung der Arbeitstheilung in der Natur. Giessen; vgl. ders. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4., 707-1000: 986.

11 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 250.

12 a.a.O., 74.

13 Vgl. z.B. Claus, C., Grobben, K. & Kühn, A. (1880/1932). Lehrbuch der Zoologie: 311f.; Hertwig, R. (1892/1922). Lehrbuch der Zoologie: 158; Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1971/94). Kurzes Lehrbuch der Zoologie: 163.

14 Braun, A. (1854). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species. Generationsfolge, Generationswechsel und Generationstheilung der Pflanze. Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin 1853, 19-122: 86; 97.

15 Haeckel, E. (1872). Biologie der Kalkschwämme: 480f.

16 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 41.

17 Ford, E.B. (1940). Polymorphism and taxonomy. In: Huxley, J. (ed.). The New Systematics, 493-513: 493f.; ders. (1945). Polymorphism. Biol. Rev. 20, 73-88: 73.

18 Fisher, R.A. (1927). On some objections to mimicry theory – statistical and genetic. Trans. Roy. Entom. Soc. Lond. 75, 269-278.

19 Tinbergen, N. (1960). The natural control of insects in pinewoods, I. Factors influencing the intensity of predation by song birds. Arch. Neerl. Zool. 13, 265-336.

20 Clarke, B. (1962). Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species. In: Nichols, D. (ed.). Taxonomy and Geography. Systematics Association, London, 47-70: 59.

21 Vgl. Tinbergen (1960).

22 Mather, K. (1955). Polymorphism as an outcome of disruptive selection. Evolution 9, 52-61; Maynard Smith, J. (1962). Disruptive selection, polymorphism, and sympatric speciation. Nature 195, 60-62.

23 Haldane, J.B.S. (1955). On the biochemistry of heterosis, and the stabilization of polymorphism. Proc. Roy. Soc. Lond. B 144, 217-220.

24 Ford (1940): 493; vgl. 502.

25 Williams, C.B. (1943). Studies of wild populations. Nature 151, 71-72: 72.

26 ebd.

27 Lewontin, R.C. & Hubby, J.L. (1966). A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics 54, 595-609.

28 de Beer, G.R. (1940). Embryology and taxonomy. In: Huxley, J. (ed.). The New Systematics, 365-393: 381; Albrecht, F.O. & Blackith, R.E. (1957). Phase and moulting polymorphism in locusts. Evolution 11, 166-177: 166.

29 Chance, M.R.A. (1956). The role of convulsions in behavior. Behavioral Science 2, 30-45: 42.

30 Weir, J. (1958). Polyethism in workers of the ant *Myrmica*. Insectes Sociaux 5, 97-128; 315-339; vgl. Wilson, E.O. (1963). The social biology of ants. Ann. Rev. Entomol. 8, 345-368.

31 Weir (1958): 121.

32 Mandeville, B. de (1705/14). The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits, 2 vols.

33 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 389.

34 Erhardt, S. (1931). Über Arbeitsteilung bei Myrmica- und Messor-Arten. Z. Morph. Ökol. Tiere 20, 755-812.

Population

Das lateinische Wort ›populatio‹ (von lat. ›populus‹ »Volk, Menge«) taucht bereits im klassischen Latein auf und bezeichnet dort den Prozess der Besiedlung eines Gebietes durch Menschen[1] oder Tiere[2]. Im Englischen erscheint das Wort zur Bezeichnung der Summe der Einwohner einer Region wohl zuerst in einem politischen Essay von F. Bacon aus dem Jahr 1612.[3] Seit dem 17. Jahrhundert wird es mit der Bedeutung »Bevölkerung einer Region« ins Deutsche entlehnt. Der Ausdruck wird damit anfangs v.a. auf den Menschen bezogen und bildet eine primär politische und ökonomische Kategorie. Erst im Rahmen der Evolutionstheorie und Populationsgenetik erfolgt eine nachhaltige Naturalisierung des Populationsdenkens, und die ursprünglich politische Kategorie kann zur Bestimmung einer naturalen Entität verwendet werden. In politischer Hinsicht erlangt das Konzept eine besondere Bedeutung im Kontext eines geografisch und nationalstaatlich orientierten Denkens, für das die »Bevölkerung« eine ökonomisch und machtpolitisch zentrale Ressource darstellt.[4] Der Ausdruck ›Bevölkerung‹ macht dabei eine ähnliche Bedeutungsverschiebung wie ›Population‹ durch: von einem Prozess oder einer Handlung (von Individuen) zu dem Zustand eines Areals oder einem numerischen Aggregat. Der zumindest ursprünglich sachlich enge Zusammenhang zwischen humanwissenschaftlicher Bevölkerungslehre und biologischer Populationstheorie macht den Bevölkerungsdiskurs zu einem Feld mit umfangreichem Konzepttransfer.[5] Bereits der Ansatzpunkt des Begriffs scheint einen Einfluss des politisch-geografischen Denkens zu zeigen, denn politisch (oder zumindest im politischen Willen) ist es häufig eindeutig, wo die Grenzen einer Population zu ziehen sind, biologisch ist dies dagegen immer fragwürdig. Weil die Mitglieder einer Art sich definitionsgemäß miteinander paaren können, sind verschiedene Populationen einer Art stets durch abiotische Barrieren getrennt. Die Grenzen einer Population sind also nicht durch biologische Faktoren bedingt, es sei denn eine Art besteht aus nur einer Population.

Eine Population ist eine Menge von Organismen einer Art, die in einer Region leben, so dass eine gegenseitige Beeinflussung oder gemeinsame Reproduktion möglich ist. In selektionstheoretischer Perspektive ist eine Population eine Menge von Selektionseinheiten, die den gleichen Selektionsbedingungen und dem gleichen Selektionsregime unterliegen, bei denen also die Fitnesszunahme der Einheiten eines Typs (aufgrund eines Merkmals) mit einer Fitnessabnahme der Einheiten der anderen Typen (mit dem Alternativmerkmal) einhergeht.

Population (Barrow 1801) *114*
Biometrie (Whewell 1831) *119*
Bevölkerungswissenschaft (Casper 1835) *128*
Demografie (Guillard 1855) *128*
Demologie (Rümelin 1863) *128*
Lebenswellen (Četverikov 1905) *123*
Populationsbiologie (Anonymus 1935) *129*
Dem (Gilmour & Gregor 1939) *126*
Gamodem (Gilmour & Gregor 1939) *127*
Ökodem (Gilmour & Gregor 1939) *127*
Topodem (Gilmour & Gregor 1939) *127*
Populationsgenetik (Sinnott & Dunn 1939) *129*
Biopopulation (Anonymus 1940) *125*
Lotka-Volterra-Gleichungen (Whittaker 1941) *124*
Populationsökologie (Johnson 1941) *129*
Hardy-Weinberg-Gesetz (Stern 1943) *120*
Populationsdenken (Mayr 1958) *118*
Metapopulation (Levins 1970) *129*
Avatar (Damuth 1985) *130*

Wortgeschichte in der Biologie

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck ›Population‹ im Französischen verwendet, um den Vorgang der Besiedlung eines Lebensraums zu bezeichnen (Buffon 1778: »On peut […] croire que la population de la mer en animaux, n'est pas plus ancienne que celle de la terre en végétaux«[6]). Wohl erst zu Beginn des 19. Jahrhunderts wird er für die Menge der Organismen in einer Region und in einer bestimmten Zeitspanne verwendet (noch uneindeutig bei Mentelle & Brun 1803: »les restes d'une ancienne végétation et d'une ancienne population d'animaux«[7]; eindeutig bei Huot 1827: »l'existence d'une population d'animaux qui habitèrent l'Océan primitif«[8]).

Theoretische Prinzipien des Populationswachstums des Menschen diskutiert T.R. Malthus in seinem berühmten Essay aus dem Jahr 1798.[9] Explizit auf nicht-menschliche Lebewesen übertragen wird der Ausdruck aber erst in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts. Malthus vollzieht diese Übertragung selbst in der zweiten Auflage seines Essays aus dem Jahr 1803 (»The population of the tribe is measured by the population of its herd«).[10] Malthus lehnt sich dabei offenbar an eine Arbeit von A. Dirom an (1796: »its [i.e. a nation depending on pasturage] population will be in proportion to its herds«[11]). Aber bereits einige Jahre zuvor wird das Wort auch auf Wildtiere bezogen, nämlich auf die Gruppe von Vögeln, die gemeinsam in einer Kolonie brüten (Barrow 1801: »Sometimes one of these clumps of nests [of a small

African bird of the *Loxia* genus] will extend a space of ten feet in diameter, and contain a population of several hundred individuals«).[12] Dieser Populationsbegriff bezeichnet also eine Fortpflanzungsgemeinschaft – er ist aber trotzdem noch weit von dem später für die Biologie zentralen Begriff entfernt, weil er noch keine biogeografische Dimension aufweist.

Als spezifische biologische Organisationsebene erscheint die Ebene von Populationen kaum vor dem Ende des 19. Jahrhunderts. In der ersten Jahrhunderthälfte bilden Individuen und taxonomische Einheiten auf der Ebene von Arten und darüber die relevanten Analyseebenen. Die Beschreibung, die der Botaniker A. de Candolle 1833 für das Verhältnis von taxonomischen Gruppen zueinander gibt, entspricht allerdings schon teilweise dem Bild, das sich spätere Biologen von der Organisation der Individuen einer Art in Populationen machen. De Candolle spricht von einem gegliederten Territorium, das aus unterschiedlich großen Provinzen mit mehr oder weniger durchlässigen Grenzen besteht: »les groupes se présentent à l'esprit comme un territoire morcelé en royaumes, provinces, districts de grandeur diverse, avec des limites plus ou moins tranchées. Ici, les espèces se touchent pour ainsi dire, comme les villes dans quelques pays; ailleurs, elles sont éloignées«.[13]

C. Darwin, dessen Denken durch die Lektüre von Malthus' Essay nachhaltig geprägt wird, verwendet das Wort ›Population‹ in den drei ersten Auflagen seines Hauptwerks nicht; auch in seinen späteren Werken taucht es selten auf, und meist bezieht er es auf den Menschen[14] (vielleicht vermeidet er es also, weil es eine vermenschlichende Betrachtung der Tiere implizieren könnte). Allerdings erscheint der Ausdruck in Bezug auf Tiere in seinen frühen Notizbüchern zur Transformation der Arten[15] und in dem kurzen Referat eines Vortrags von Darwin aus dem Jahr 1837[16]. Regelmäßig verwendet wird der Terminus dagegen von A.R. Wallace, und zwar bereits in dem Aufsatz aus dem Jahr 1858, in dem er seine Version der Selektionstheorie vorstellt (»the population of a species«).[17] Auch H. Spencer gebraucht den Ausdruck und liefert in seiner »Theorie der Population« von 1852 eine frühe Formulierung eines Prinzips der ↑Selektion und stellt ein »physiologisches Gesetz« über den umgekehrten Zusammenhang zwischen den Fähigkeiten zur Fortpflanzung und Selbsterhaltung bei Organismen auf: Je komplexer ein Organismus gebaut sei, desto größer sei seine Fähigkeit zur Selbsterhaltung, desto geringer aber seine Reproduktionskraft.[18]

Als biologischer Fachterminus etabliert sich der Ausdruck am Ende des 19. Jahrhunderts unter dem Einfluss der ersten Populationsgenetiker, F. Galton (1869) und K. Pearson (1897).[19] Eine erste Monografie, die das Wort im Titel führt und damit als zentralen Begriff exponiert, stammt von dem dänischen Botaniker W. Johannsen (›Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien‹).[20] Johannsen versteht unter einer Population »eine Bevölkerung, ein Bestand von Tieren oder von Pflanzen einer gegebenen Art (oder Rasse)«.[21] Eine Population muss für Johannsen nicht homogen sein, sondern kann sich aus verschiedenen, stark voneinander abweichenden Typen zusammensetzen. Auch außerhalb des genetischen Kontextes erscheint der Ausdruck ›Population‹ Ende des 19. Jahrhunderts, insbesondere in Untersuchungen natürlicher Ökosysteme (v.a. in der Limnologie).[22]

Antike

Überlegungen zu quantitativen Aspekten von Populationen finden sich in der Antike kaum. Allein plötzliche Massenvermehrungen von schädlichen Tieren, v.a. Heuschrecken, erfahren einige Aufmerksamkeit und werden häufig auf übernatürliche Ursachen zurückgeführt und als göttliche Strafe interpretiert.[23] Aristoteles diskutiert die starke Vermehrung von Mäusen und liefert als natürliche Erklärung ihre hohe Reproduktionsrate; Wetterverhältnisse und natürliche Feinde können nach Aristoteles eine Kontrolle der Populationsgröße leisten.[24] Auch für die Heuschreckenplagen gibt Aristoteles als natürliche Ursache ein Wetterphänomen an, nämlich das Ausbleiben von Regen im Herbst, der die Eier zerstören würde.[25] Neben Aristoteles scheint es von den antiken Autoren allein Plinius zu sein, der Populationsphänomene bei Tieren näher analysiert. Plinius folgt weitgehend den Vorgaben durch Aristoteles und erklärt die Plagen von Nagetieren als Folge ihrer Reproduktion und der Wetterbedingungen.[26]

Eigenschaften von Organismen, die Konsequenzen auf der Populationsebene haben, werden von den antiken Autoren häufig im Hinblick auf die Stabilisierung einer konstanten Populationsgröße, also im Sinne eines ↑Gleichgewichts der Natur, interpretiert. Dies gilt z.B. für die hohe Reproduktionsfähigkeit von relativ kleinen und schwachen Organismen wie den Insekten.

Der fehlende Bezug auf eine ausgeprägte Populationsebene in der antiken Analyse biologischer Probleme kann zumindest teilweise auf die verbreitete Annahme der ↑Urzeugung zurückgeführt werden.[27] Denn unter Voraussetzung der Urzeugung kann die Dynamik von Populationen nicht mehr allein als ein innerbiologisches Phänomen über Reproduktion, Konkurrenz oder Räuberdruck erklärt werden.

Renaissance: Begründung der Bevölkerungstheorie
Die eigentliche Begründung der Bevölkerungstheorie wird in der Renaissance verortet. Nach der drastischen Dezimierung der Bevölkerung und der Entvölkerung weiter Landstriche Europas während der verheerenden Katastrophen der Pest im 14. Jahrhundert wächst die Einsicht in den Zusammenhang von Bevölkerung einer Region auf der einen Seite und dem ökonomischen Wohlstand sowie der politischen Macht auf der anderen Seite. Es werden daher umfangreiche Vorschriften zur zwangsweisen Besiedelung oder Verbote der Abwanderung erlassen.[28] Spätestens seit G. Boteros Schrift über die Ursachen der Macht von Städten (1589) ist das Bewusstsein von der ökonomischen und politischen Bedeutung der Bevölkerung allgemein etabliert.[29] Sie gilt als Ausdruck des Wohlstands und der Macht einer Region und damit des lokalen Souveräns.[30] Eine quantitative Dimension erhält die Bevölkerungswissenschaft mit Versuchen zur statistischen Erfassung der Bevölkerung in den Städten in Form von Registern der Bewohner sowie der Geburten- und Todesfälle.[31]

Quantitative Demografie
Als einer der Begründer der quantitativen Populationsbiologie gilt A van Leeuwenhoek. Bei ihm finden sich erste Methoden zur Schätzung von Größen und Wachstumsraten von Populationen, sowie allgemeine Reflexionen über den Zusammenhang von Aspekten der Lebensgeschichte von Organismen und Populationsparametern.[32] Die verstreuten Anmerkungen Leeuwenhoeks haben später die Diskussion der Populationsbiologie bei Réaumur, Buffon und Bonnet angeregt.

In Bezug auf den Menschen werden Muster auf der Ebene von Populationen seit dem 17. Jahrhundert näher untersucht. J. Graunt, einer der Pioniere der Demografie, versucht aus einer Analyse Londoner Geburts- und Sterbelisten allgemeine Trends und Gesetze abzuleiten und veröffentlicht 1662 die erste Sterbetafel.[33] Genauere statistische Erhebungen ergeben für das Europa des 18. Jahrhunderts weitgehend konstante Geburten- und Todesraten; eine Konstanz wird auch für das quantitative Verhältnis von Jungen zu Mädchen bei den Geburten festgestellt. Im Geist der herrschenden Physikotheologie werden diese Regelmäßigkeiten als Ausdruck einer göttlichen Einrichtung der Welt gedeutet. So argumentiert J.P. Süßmilch 1740, der wiederholt festgestellte leichte statistische Überhang von Jungen bei den Geburten könne kein Zufall, sondern müsse Ausdruck eines göttlichen Willens sein.[34] Als allgemeine wahrscheinlichkeitstheoretische Effekte, die nicht auf eine intentionale Planung zurückgeführt werden müssen, beschreibt dagegen 1812 P.S.M. de Laplace die Regelmäßigkeiten auf der Ebene von Populationen.[35] Insgesamt offenbaren die statistischen Untersuchungen Muster auf Populationsebene, die aus der Perspektive individueller Fälle nicht sichtbar sind. Die Populationsperspektive liefert also nicht nur ein neues Untersuchungsverfahren, sondern erzeugt darüber hinaus eine Vielzahl von Phänomenen und Gegenständen, die nur aus der Perspektive dieser Methode überhaupt vorhanden sind.

Malthus: »Das Prinzip der Population«
Die Verbreitung des Populationsbegriffs in der Biologie geht auf Malthus' berühmte Arbeit von 1798 zurück. Malthus gibt in seinem Werk keine Definition des Populationsbegriffs, sondern verwendet ihn als einen impliziten, selbstverständlichen Terminus. Obwohl er das »Prinzip der Population« als ein Gesetz der Natur behandelt, das auch für Tiere und Pflanzen gilt, scheint Malthus den Populationsbegriff für die Bevölkerung des Menschen zu reservieren. Die menschlichen Populationen grenzt er über die nationalstaatlichen Territorien ab. Die zentrale biologische Aussage von Malthus lautet, dass das Wachstum einer Population naturgesetzlich durch die begrenzte Verfügbarkeit und nur lineare Vermehrung von Nahrung limitiert ist: »by that law of our nature which makes food necessary to the life of man, population can never actually increase beyond the lowest nourishment capable of supporting it; a strong check on population, from the difficulty of acquiring food, must be constantly in operation«.[36] Wie aus dieser zur Tautologie tendierenden Aussage ersichtlich ist, liegt die Originalität Malthus' sicher nicht in einer biologischen Einsicht, sondern eher in der – für seine Zeit untypischen – negativen Bewertung des Wachstums einer Population und der sich daran anschließenden Forderung nach vorausschauender Familienplanung. Die empirischen Daten für seine Untersuchungen ermittelt Malthus nicht selbst, sondern gewinnt sie aus den Beobachtungen B. Franklins, nach denen sich die Bevölkerung der englischen Kolonien in Amerika in 25 Jahren verdoppelt hat.[37] In seinen quantitativen Überlegungen ist Malthus bekanntlich der Auffassung, dass sich das Populationswachstum in einer geometrischen Progression entwickelt (also mit konstanten Wachstumsraten). Weil die Nahrungsressourcen aber nur in arithmetischer Progression wachsen könnten (also mit konstanten absoluten Zuwächsen, jedoch abnehmenden Wachstumsraten), sei eine kulturell initiierte Geburtenkontrolle unvermeidlich, wenn Hungersnöte verhindert werden sollen. Zumin-

dest für die letzten 200 Jahre hat sich diese These allerdings nicht bestätigt: Die landwirtschaftliche Produktivität zeigte (aufgrund vielfacher Innovationen wie Maschineneinsatz, Düngung und Züchtung) ein größeres Wachstum als die Weltbevölkerung des Menschen (von etwa einer Milliarde im Jahr 1800 auf etwa sechs Milliarden im Jahr 2000). Auch aktuell ist die jährliche Wachstumsrate der weltweiten Nahrungsmittelproduktion mit rund 2,1% größer als die der Weltbevölkerung mit rund 1,7%.

Für die Biologie nachhaltig wirksam wird Malthus' Exposition des Populationskonzepts durch ihre Rezeption seitens der Begründer der Evolutionstheorie, C. Darwin und A.R. Wallace. Darwins Interesse für Malthus ist dabei anfangs offenbar durch seine Lektüre der Schriften A. von Humboldts vermittelt, der einen ähnlichen populationszentrierten Ansatz wie Malthus verfolgt, aber mit Malthus nicht dessen skeptische Einschätzung zum Missverhältnis von Populationswachstum und Wachstum der Nahrungsressourcen teilt.[38]

Population und Variation

Im Bereich der Biologie hat die Betrachtung von Populationen als Gruppen von Organismen, die in der Natur miteinander interagieren, einen ihrer Ursprünge in systematisch-klassifikatorischen Bemühungen, die zur Abgrenzung unterschiedlicher Rassen und Varietäten innerhalb einer Art führen (↑Art).[39] Insbesondere die in der freien Natur (dem »Freiland«) tätigen Biologen (»Naturalisten«) entwickeln seit Anfang des 19. Jahrhunderts ein dynamisches Verständnis von solchen Gruppen von Organismen und beginnen die Abgrenzungen dieser Gruppen durch natürliche Barrieren (»Isolation«; ↑Evolution) zu thematisieren. Die Naturalisten studieren die Variationen zwischen den Organismen einer Gruppe und zwischen verschiedenen, geografisch gegeneinander abgegrenzten Gruppen. Vor dem Hintergrund dieser Entwicklung beginnt sich ein neues Denken zu etablieren, das einzelne Organismen nicht mehr typologisch als Repräsentanten einer Art, sondern als individuelle Mitglieder einer Gruppe interpretiert (↑Individuum): Jedes Individuum ist durch eine einmalige Kombination von Merkmalen ausgezeichnet und jede Population unterscheidet sich damit von einer anderen (»Populationsdenken«; s.u.). Eine zweite Quelle für die Etablierung des Denkens in Populationen stellt die Jahrtausende alte Praxis des Züchtens von Tieren und Pflanzen dar, die auf der Kenntnis der individuellen Variation von Merkmalen und deren Vererbung durch gezielte Kreuzung aufbaut.

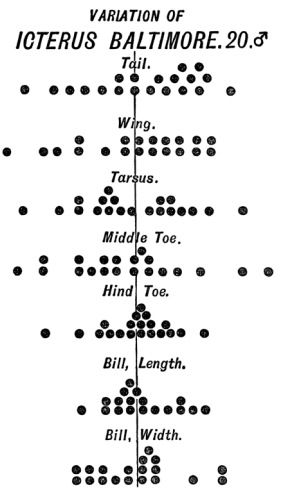


Abb. 418. Verteilung von Merkmalen bei Organismen einer Population. Dargestellt ist die Verteilung der Größe von Schwänzen, Flügeln, Beinen und Schnäbeln bei 20 Männchen einer nordamerikanischen Stär-lingsart. Mit Darstellun-gen dieser Art weist Wallace die Richtung für ein Verständnis von Variationen als Phänomen auf der Ebene von Populationen, und nicht primär als Eigenschaften von Individuen, die von einem »Typus« abweichen (aus Wallace, A.R. (1889). Darwinism: 63).

Darwin: Evolution in Populationen

Im Rahmen von C. Darwins Evolutionstheorie entwickelt sich das Konzept der Population zu einem zentralen theoretischen Element der Biologie – ohne dass er allerdings das Wort in seinem Hauptwerk verwendet (s.o.). Verschiedene Bereiche der Biologie werden durch ihren Bezug auf das Populationskonzept zueinander geführt. Die Frage nach der Natur der ↑Arten, ihrer zeitlichen Veränderung (↑Evolution) und räumlichen Verteilung (↑Biogeografie) können durch den Populationsbegriff in einer einheitlichen Wissenschaft zusammengeführt werden. Weil Darwin also nicht von dem einzelnen Organismus ausgeht, sondern vielmehr die Gruppe und ihre zeitliche Veränderung im Auge hat, kann die darwinsche Lehre als eine »Soziologie der Natur« (Rádl 1909) bezeichnet werden.[40] Seit Ende der 1950er Jahre streicht besonders E. Mayr die Bedeutung dieses Ansatzes Darwins heraus, den er neben seiner Entwicklung des Selektionsprinzips für seinen wichtigsten Beitrag zur Biologie ansieht (»His consistent thinking in terms of population has had an impact on biological theory and practice which is second only to his sponsorship of natural selection as the mechanism of evolution«).[41] Mayr spricht von Darwins *Populationsdenken* als dem Moment, das Darwin einen so nachhaltigen Einfluss verliehen hat (s.u.).[42]

Über Malthus hinaus geht der Ansatz Darwins, sich eine Population nicht homogen als Summe mehrerer Exemplare einer Art, sondern als *heterogen*, also zusammengesetzt aus ↑Individuen mit unterschiedlichen Merkmalen vorzustellen. Erst die Annahme der Verschiedenheit der Individuen in einer Population ermöglicht es Darwin, mittels der Annahme von

↑Konkurrenz das Selektionsprinzip zu formulieren. Der Begriff des Kampfes (»struggle«) gewinnt in der Theorie Darwins damit auch eine andere Bedeutung als bei Malthus, der den Ausdruck ebenfalls bereits verwendet (↑Konkurrenz). Weil Malthus nicht die Verschiedenheit der Mitglieder einer Population betrachtet, stellt eine Population für ihn eine Schicksalsgemeinschaft von Gleichen dar und ihre Anstrengung bezieht sich auf den gemeinsamen Kampf gegen die Ressourcenknappheit.

Insgesamt ist der Populationsbegriff also deshalb von besonderer Bedeutung für die Biologie, weil auf seiner Grundlage die Evolutionstheorie, d.h. die in den Augen vieler Biologen für ihre Wissenschaft zentrale Theorie, formuliert ist. In der Evolutionstheorie wird die Veränderung von Organismen auf Prozesse zurückgeführt, die sich in Populationen abspielen. Die vererbte Variation von Merkmalen sich fortpflanzender Organismen führt in Verbindung mit ihrer Konkurrenz um Ressourcen zu der allmählichen relativen Ausbreitung bestimmter Organismentypen in der Population. ↑Evolution wird daher oft kurz als die Veränderung von Merkmalshäufigkeiten (oder Genfrequenzen) in einer Population definiert.

Mayr (1958): »Populationsdenken«

Mayr führt den Terminus ***Populationsdenken*** (»population thinking«) 1958 im Rahmen einer Diskussion ein: »The older philosophies were all typological, going back to Plato's eidos, etc. – all variations were merely shadows on the cave walls of the eidos and the eidos was the proper thing. This, when translated to the natural sciences, led to establishing the norm or type, and everything else was something to be ignored. Population thinking is to assume there is no such thing as a type or a norm, only a statistical mean or a mode. You're dealing with a variable phenomenon which is variable for a good many reasons«.[43] Die Ablösung des alten typologischen Denkens durch das Populationsdenken hält Mayr für eine der größten theoretischen Revolutionen der Biologie (»one of the most profound intellectual and conceptual revolutions in biology«).[44]

1953 spricht Mayr bereits von dem *Populationskonzept* (»population concept«[45]), das er dem Typuskonzept gegenüberstellt, und 1955 von einem *Denken in Populationskategorien* (»thinking in terms of populations«[46]). Die Überlegungen Mayrs entwickeln sich im Kontext der *Neuen Systematik*, die sich von dem alten essenzialistischen Artbegriff löst und an dessen Stelle den biologischen Artbegriff stellt, der genetische, ökologische und geografische Faktoren berücksichtigt (↑Art; Systematik).[47] Als Ursprünge des Populationsdenkens und der Abkehr von essenzialistischen Konzepten sieht Mayr einerseits die praktische Kenntnis von Tierzüchtern, die sich der je besonderen Kombination von erblichen Merkmalen in jedem einzelnen Tier ihrer Herde bewusst sind, und andererseits die biologische Systematik, die im 19. Jahrhundert dazu übergeht, nicht allein einzelne »Typen«, sondern »Serien« von geringfügig sich unterscheidenden Individuen als repräsentativ für eine Art zu nehmen. Beide Strömungen laufen bei Darwin zusammen, der damit zu einem der wissenschaftlichen Begründer des Populationsdenkens wird.[48]

Zur Urgeschichte des Populationsdenkens gehört nach Mayr auch die Gegenbewegung zum Essenzialismus, der *Nominalismus*, d.h. die Ansicht, dass allein Individuen reale Einheiten der Natur und Begriffe bloße Namen sind[49] (Mayr 1991: »the replacement of essentialism by population thinking, which emphasized the uniqueness of the individual and the critical role of individuality in evolution«[50]). Allein von einem individualistischen Standpunkt entsteht allerdings noch kein Populationsdenken; dieses enthält vielmehr den Ansatz, Theorien mit Parametern auf der Ebene von Populationen zu formulieren (Sober 1980: »population thinking involves ignoring individuals: it is holistic, not atomistic«[51]). Evolutive Veränderungen werden nicht ausgehend von einer isolierten Betrachtung individueller Merkmale erklärt, sondern in Bezug auf andere Merkmale, d.h. auf Grundlage der *Variation* von Merkmalen innerhalb einer Population (»Variationserklärung«; ↑Selektion). Die Zusammensetzung der Population, d.h. der Kontext eines Individuums und eines Merkmals, wird zu einem entscheidenden Element der Erklärung.

Inwiefern Darwin aber tatsächlich mit der Tradition bricht und bei ihm bereits ein Populationsdenken im modernen Sinne vorliegt, ist umstritten. Das Vorhandensein von Variationen auf der individuellen Ebene wird auch vor Darwin allgemein anerkannt; neu ist allein seine Erklärung für diese Variation nach dem Prinzip der Divergenz (↑Konkurrenz).[52] Darwin entwirft den Mechanismus der Selektion wesentlich nach Anregung durch Malthus' Prinzip des Überlebenskampfes bei knappen Ressourcen. Er denkt dabei weiterhin in Kategorien des individuellen Vorteils und Überlebens. Er entwickelt daher kein quantitatives Modell der Evolution, und seine Theorie ist allein in der Rückschau, v.a. aus der Perspektive der Synthetischen Theorie, eine statistische Theorie.[53] Das Populationsdenken Darwins manifestiert sich nicht wie die populationsgenetischen Ansätze des 20. Jahrhunderts in einer statistischen oder probabilistischen

Grundlage der Theorie, sondern allein in dem methodischen Ansatz, komplexe Phänomene wie Anpassung, Artbildung und Aussterben von Arten auf der Ebene von Populationen zu beschreiben und als Ergebnis von (aggregierten) Effekten des differenziellen Überlebens und Fortpflanzens auf der Ebene von Individuen zu erklären.[54] Die spätere, durch Galtons statistische Theorie der Vererbung begründete und in der Synthetischen Theorie der Evolution ausgebaute populationstheoretische Betrachtung der Selektion hat dagegen einen wahrscheinlichkeitstheoretischen Ausgangspunkt: Die Fitness wird über die Wahrscheinlichkeit des Überlebens und der Fortpflanzung von Individuen eines bestimmten Typs definiert. Ein Vorläufer dieses Denkens im 19. Jahrhundert ist weniger Darwin (und auch nicht Malthus) als vielmehr A. Quetelet mit seinem Konzept eines »durchschnittlichen Menschen« (»l'homme moyen«), der eine rein statistische Größe ist. Quetelet weist audrücklich darauf hin, dass es auf der Populationsebene Phänomene und Muster geben kann, die von der individuellen Ebene aus unsichtbar sind.[55]

Ein Denken nicht in Typen, sondern in Populationen ist auch in den Vererbungsversuchen und deren Interpretation durch G. Mendel enthalten.[56] Mendel untersucht nicht allein einzelne Individuen in ihren Merkmalen, sondern die Verteilung der Merkmale über eine große Anzahl von Individuen. Damit wird die Gruppe von Individuen einer Generation, in der eine Verteilung von Merkmalen vorliegt und durch die Interaktion der Individuen eine Neuverteilung für die nächste Generation verursacht wird, zur entscheidenden Einheit der Forschung (↑Vererbung).

Mitte des 20. Jahrhunderts ist das Populationsdenken in der Biologie fest verankert. Selbst solche Autoren, die typologisch-morphologischen Vorstellungen zuneigen, erkennen an, dass der Populationsbegriff für die Erklärung von Evolutionsprozessen entscheidend ist. So bezeichnet der Paläontologe O.H. Schindewolf 1969 Populationen als »den Hort der Entwicklung«, weil »aus ihnen Rassen und Arten, wahrscheinlich aber auch die Gruppen höheren Ranges, die Gattungen, Familien, Ordnungen usw. hervorgehen«.[57]

Andererseits ist zu beachten, dass bei aller Berechtigung des Populationsdenkens für eine Analyse evolutionärer Prozesse es doch das Individuum mit seinen Eigenschaften ist, um das es auch in evolutionären Erklärungen geht. Die basale Einheit der Organisation bleibt für die Biologie das Individuum, und von ihr haben daher auch Erklärungen von Anpassungen auszugehen (Walsh 2000: »For the purpose of explaining the tendency of life to exhibit ›marvellous adaptations‹ the basic unit of organisation should not be seen as the population but the individual. Individual thinking – not population thinking – is crucial to any understanding of adaptation«[58]).

Die statistische Methode in der Biologie

Als eigentlicher Begründer der statistischen Methode in der Biologie gilt Darwins Vetter F. Galton.[59] Galton begründet seinen Begriff der Population (»population«) nicht geografisch, sondern genealogisch im Rahmen einer Vererbungswissenschaft (»science of heredity«).[60] Er führt Untersuchungen über die Verteilung von kontinuierlich variierenden Merkmalen in menschlichen Populationen durch. Daraus entwickelt Galton zwei fundamentale Gesetze der Vererbung. Das erste Gesetz, das sogenannte *Regressionsgesetz*, behauptet das allmähliche Verschwinden von neu auftretenden Varianten in einer Population, bis der ursprüngliche Typus wieder erreicht wird. Nach dem zweiten Gesetz, dem *Gesetz des Ahnenerbes*, vermindert sich die Ausprägung eines Merkmals bei der Weitergabe von einer Generation zur nächsten.[61] Die statistischen Untersuchungen zur Verteilung von Merkmalen in Populationen führt an der Jahrhundertwende zur Begründung der Lehre der Biometrie.

Der Ausdruck ***Biometrie*** tritt vereinzelt schon in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts in verschiedenen Bedeutungen auf. 1821 verwendet F.F. Runge das Wort, um damit einen Teil der Botanik (»Phytologie) zu bezeichnen: Die »Biologie« der Pflanzen (»Phyto-Biologie, Lebenslehre des Pflanzenreichs«[62]) gliedert sich nach Runge in drei Teile: (1) die »Phyto-Bioskopie«, in der es um »die Lebensäußerungen der Pflanzen, wie sie sich in der Erscheinung den Sinnen darstellen« geht, (2) die »Phyto-Biogenie«, die sich mit der »Genesis« des Pflanzenlebens beschäftigt[63], und (3) die »Phyto-Biometrie«, als »Mathematischer Theil« der Biologie, in dem alles »in dem mathematischen Formalgewande« dargestellt ist[64]. In dieser Bedeutung, die von einer statistischen Betrachtung noch weit entfernt ist und der späteren Bedeutung nur insofern nahe kommt, als es um eine Anwendung der Mathematik auf die Biologie geht, setzt sich der Ausdruck aber zunächst nicht durch. Vielmehr ist in den 1820er und 30er Jahren eine auf das Leben des Menschen bezogene Gesundheitslehre die dominante Bedeutung. T. Thon beschreibt diese 1825 als »Lebens-Meß und Rechenkunst« oder »die Kunst, durch Eintheilung und Benutzung der Zeit das menschliche Wohlbefinden zu begründen«.[65] Er schließt dabei an M.-A. Jullien an, der 1824 einen *Biometer* (»Biomètre«) entwickelt, eine Art Instrument zur Messung des Lebens (»sorte d'instrument

pour mesurer la vie«), das durch die Ermöglichung einer effektiven Zeiteinteilung ein erhöhtes Lebensglück bereiten soll.[66] Unter Verweis auf die Arbeiten Julliens und Thons erscheint der Ausdruck in vielen zeitgenössischen Enzyklopädien.[67] In einem allgemeineren Sinn entwirft W. Whewell in einem Brief aus dem Jahr 1831 eine Lehre von der Messung der Lebensdauer und -erwartung und bezeichnet diese mit dem Ausdruck ›Biometrie‹ (»biometry«).[68] Unter Bezug auf die ältere Bedeutung ist der Ausdruck ›Biometrie‹ im 19. Jahrhundert verbreitet (Kaltschmidt 1870: »Lebensberechnungskunst«[69]) und wird in den 1890er Jahren auch ins Englische übernommen (Wright 1890: »Measure of vitality«[70]; Köröse 1891: »the science of measuring the duration of human life«[71]).

Zu einer eigenständigen Wissenschaft entwickelt sich die Biometrie erst am Beginn des 20. Jahrhunderts. Der programmatische Startpunkt ist die Gründung der Zeitschrift ›Biometrika‹ im Jahr 1901. Galton betont in einem der ersten Beiträge für die neue Zeitschrift besonders den Wert der Biometrie für die Analyse von Evolutionsprozessen (»The primary object of Biometry is to afford material that shall be exact enough for the discovery of incipient changes in evolution which are too small to be otherwise apparent«).[72] Der Hauptvertreter dieser Richtung wird K. Pearson, der die Biometrie mit der »statistischen Methode« in Verbindung bringt und den Wert dieser Methode darin sieht, dass die Evolution selbst ein statistischer Prozess ist: »the whole problem of evolution is a problem in vital statistics – a problem of longevity, of fertility, of health, and of disease«.[73] – Im deutschsprachigen Raum läuft die Lehre der biostatistischen Untersuchungen einer Bevölkerung in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts unter der Bezeichnung *Biostatik* (Niemann 1817)[74]; dieser Ausdruck wird aber später (seit Haeckel) weitgehend mit der ↑Morphologie identifiziert.

Am Ende des 19. Jahrhunderts betrifft eine der Hauptfragen der Populationsgenetik die Kontinuität der in der Natur auftretenden Variationen. Während Darwin auf der einen Seite von kontinuierlich variierenden Merkmalen ausgeht, ist Galton der Überzeugung, dass die Variationen sprunghafter Natur sein müssen, d.h. diskontinuierlich auftreten, weil andernfalls nach seinem Regressionsgesetz keine nachhaltige Veränderung der Population möglich wird (↑Mutation). In der späteren Diskussion stehen sich die »Biometriker« W.F.R. Weldon und K. Pearson[75] als Anhänger Darwins und W. Bateson[76] als Vertreter einer Theorie der sprunghaften Variation gegenüber.[77] Als Beleg für seine Auffassung interpretiert Bateson die umfangreichen Untersuchungen von H. de Vries über die erblichen Veränderungen bei Nachtkerzen (*Oenothera*).[78] Aufgelöst wird diese Kontroverse erst durch die Integration der mendelschen Gesetze in die Populationsgenetik um die Jahrhundertwende und die Formulierung des aus ihnen ableitbaren Hardy-Weinberg-Gesetzes.

Das Hardy-Weinberg-Gesetz

Das ***Hardy-Weinberg-Gesetz*** – diese Bezeichnung führt C. Stern 1943 ein[79] – wird 1908 unabhängig von G.H. Hardy[80] und W. Weinberg[81] aufgestellt und zeigt, dass die genetische Variabilität in einer Population konstant sein kann, ohne durch mischende Vererbung ausgedünnt zu werden. Nach diesem »Gesetz« kommt es in einer Population von Organismen zu keiner Änderung der relativen Häufigkeit eines Allels, wenn in dieser Population keine neuen Allele entstehen (durch Mutation oder Migration) oder verloren gehen (z.B. durch Drift in kleinen Populationen), keine Allele gegenüber anderen bevorzugt sind (durch Selektion) und alle Organismen sich mit gleicher Wahrscheinlichkeit mit anderen Organismen zur Fortpflanzung paaren können (Panmixie). Kurz: In einer großen Population, in der Zufallspaarung vorliegt und in der keine Veränderung der Genfrequenzen durch Migration, Mutation oder Selektion erfolgt, verschieben sich die relativen Häufigkeiten der Allele nicht (vgl. Abb. 419). So trivial und aus einfachsten mathematischen Annahmen folgend dieses Gesetz auch sein mag, es lassen sich aus ihm doch bemerkenswerte Folgerungen ziehen, z.B. dass in einer Population, die sich im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befindet, nicht mehr als die Hälfte der Organismen heterozygot in Bezug auf das betreffende Merkmal sein kann. Auf der Grundlage dieses Prinzips kann auch die Wirksamkeit der Selektion in einer Population gezeigt werden, ohne dass eine sprunghafte Variation der Merkmale angenommen werden muss (↑Selektion).

Das Hardy-Weinberg-Gesetz kann auf verschiedene einfache Formeln gebracht werden. Eine davon lautet: Vererbung allein führt zu keiner Veränderung der Genfrequenzen in einer Population.[82] In gewisser Weise entspricht das Gesetz Newtons erstem Axiom der Mechanik, dem zufolge ein Körper in Ruhe oder in geradlinig-gleichförmiger Bewegung bleibt, wenn keine Kräfte auf ihn wirken. Das Hardy-Weinberg-Gesetz beschreibt dazu analog eine Population von Organismen, die keiner Evolution unterliegt, in der also keine Mutation, Drift (einschließlich Migration) und Selektion auftritt.[83] Im Prinzip lässt sich das Hardy-Weinberg-Gesetz allein aus Mendels erstem

Gesetz der Vererbung herleiten. Denn dieses macht Aussagen über die Verteilung der Merkmale nach dem normalen Verlauf der Meiose bei diploiden Organismen und lautet: Jedes der beiden Allele eines Genorts hat eine Wahrscheinlichkeit von 50%, dasjenige Allel zu sein, das von einem bestimmten Gameten getragen wird.[84]

Wegen seiner weiten Gültigkeit wird das Hardy-Weinberg-Gesetz von einigen Autoren als quasi apriorisch für die Biologie angesehen. So ist R. Munson 1975 der Auffassung, das Gesetz gelte für alle Lebensformen, die sich über die Weitergabe von genetischem Material fortpflanzen und sei ohne Einschränkungen gültig (»Neither implicitly nor explicitly does it contain spatio-temporal restrictions«).[85] Tatsächlich hat das Gesetz aber eine empirische Grundlage und hängt allein an der Gültigkeit von Mendels erstem Gesetz: Würden die Gameten nicht gemäß Mendels erstem Gesetz gebildet, dann wäre das Gesetz falsch.[86] Weder Mendels Gesetz, noch das Hardy-Weinberg-Gesetz sind aber Gesetze der Natur. Der normale meiotische Mechanismus, dessen Effekt das mendelsche Gesetz und als Folge davon das Hardy-Weinberg-Gesetz beschreibt, sind selbst ein Merkmal, das genetisch fixiert ist und einem evolutiven Wandel unterliegen kann.[87] Wird das Hardy-Weinberg-Gesetz also als grundlegend für die Evolutionstheorie angesehen, dann wird sich die Theorie mit einem Wandel des Gesetzes selbst wandeln: »Evolutionary theory may change as a result of evolutionary change« (Beatty 1981).[88] Tatsächlich sind regelmäßige Ausnahmen zu Mendels erstem Gesetz bekannt, z.B. Fälle von ausbleibender Trennung der homologen Chromosomen bei der Meiose (»Nondisjunktion«) oder Gene, die die Weitergabe der eigenen Chromosomen bei der Meiose erhöhen (»Segregationsverzerrung«: »meiotic drive«).

›Population‹ in der Ökologie

Parallel zur Genetik und Evolutionstheorie findet der Populationsbegriff an der Wende zum 20. Jahrhundert auch Eingang in die Ökologie. Zwischen 1910 und 1940 wird der Populationsbegriff in der Ökologie aber nur unregelmäßig verwendet. Selbst einige Ökologen, die von dem Gegenstand handeln, verwenden den Ausdruck nicht, darunter in Deutschland z.B. A. Thienemann und K. Friederichs, die Mitbegründer der Ökologie (sie verwenden stattdessen u.a. den weiteren und unschärferen Begriff der *Lebenseinheiten*[89]). Häufig wird der Begriff allein in quantitativen Zusammenhängen gebraucht, nicht aber, wenn lokale Gruppen von Individuen einer Art qualitativ beschrieben werden.

> Suppose that Aa is a pair of Mendelian characters, A being dominant, and that in any given generation the numbers of pure dominants (AA), heterozygotes (Aa), and pure recessives (aa) are as $p : 2q : r$. Finally, suppose that the numbers are fairly large, so that the mating may be regarded as random, that the sexes are evenly distributed among the three varieties, and that all are equally fertile. A little mathematics of the multiplication-table type is enough to show that in the next generation the numbers will be as
>
> $$(p + q)^2 : 2(p + q)(q + r) : (q + r)^2,$$
>
> or as $p_1 : 2q_1 : r_1$, say.

Abb. 419. Formulierung des Hardy-Weinberg-Gesetzes durch Hardy (aus Hardy, G.H. (1908). Mendelian proportions in a mixed population. Science 28, 49-50: 49).

Empirische Daten zur quantitativen Bestimmung der räumlichen Dichte und Verteilung von Populationen werden in großem Umfang seit dem Ende des 19. Jahrhunderts gewonnen. In methodischer Hinsicht führend sind dabei anfangs Studien zu marinem Plankton und zu Populationen von Organismen, die auf dem Meeresboden leben (↑Biozönose).[90] Frühe Studien zur Altersstruktur und Wachstumsrate von Populationen werden v.a. für Fische durchgeführt, weil bei ihnen eine Altersbestimmung einfach durchführbar ist.[91] In die Botanik führen R. Pound und F. Clements 1898 eine Methode zur Bestimmung der Populationsdichte auf definierten Planquadraten ein.[92]

Populationswachstum

Die Untersuchungen von Populationen können sich darin unterscheiden, ob sie die Mitglieder einer Population als gleichartig oder als verschieden betrachten. Im ersten Fall ist es v.a. die räumliche Verteilung und die zeitliche Entwicklung der Population, die den Gegenstand der Analyse bildet. Die räumliche Verteilung einer Population betrifft ihre Untergliederung in Subpopulationen, die mehr oder weniger voneinander isoliert sind (s.u.: »Metapopulation«). Die Untergliederung hat bedeutende Folgen sowohl für die Bedingungen der ↑Konkurrenz und ↑Koexistenz von Arten als auch für Aspekte des Naturschutzes.

Die zeitliche Entwicklung der Populationsgröße kann in einfachen mathematischen Modellen beschrieben werden. Eine konstante und stabile Populationsgröße kann grundsätzlich nur erreicht werden, wenn der Tendenz zur exponentiellen Vermehrung, die dem wiederholten Fortpflanzungsprozess eigen ist, dichteabhängige Faktoren der Begrenzung der Vermehrung entgegen wirken. Mathematische Über-

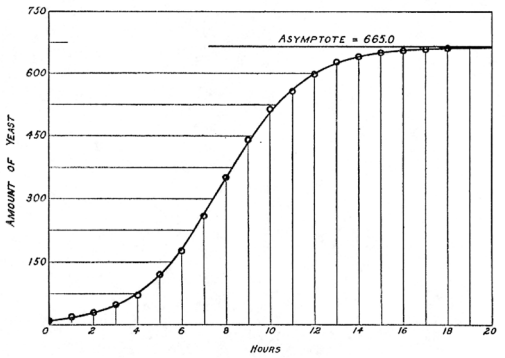


Abb. 420. Logistische Wachstumskurve einer Population von Hefe (aus Pearl, R. (1927). The growth of populations. Quart. Rev. Biol. 2, 532-548: 534).

legungen zum Wachstum von Populationen stellt P.-F. Verhulst seit Ende der 1830er Jahre an.[93] Er entwickelt dabei eine einfache Formel zur Modellierung des Populationswachstums, deren grafische Repräsentation in Form einer S-förmigen Kurve er 1845 *logistische Kurve* nennt (»logistique«).[94] Diese statistische Beschreibung des Populationswachstums wird bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts kaum rezipiert und wiederholt entdeckt.[95] Erst die 1920 unabhängig von Verhulst erfolgende Beschreibung der logistischen Kurve durch R. Pearl und C.J. Reed erzielt eine nachhaltige wissenschaftliche Verankerung (vgl. Abb. 420).[96]

Nach dem Modell der logistischen Kurve wird das Wachstum einer Population von einem Faktor begrenzt, der im Quadrat mit der Populationsgröße wächst; mathematisch ausgedrückt, ergibt sich für die Änderung der Populationsgröße N mit der Zeit t: $dN/dt = rN (1-N/K)$. Bei geringer Populationsgröße wächst die Population proportional zu dem konstanten Wachstumsfaktor r exponentiell; erreicht sie den ebenfalls konstanten Wert K, die sogenannte Umweltkapazität, dann wird das Wachstum Null und die Populationsgröße bleibt auf einem konstanten Wert. Wegen der Zunahme des begrenzenden Faktors bei wachsender Populationsgröße liegt eine *dichteabhängige Kontrolle* vor.

Die einfachste realistische Interpretation erfährt der dichteabhängige Kontrollfaktor durch die Annahme von Konkurrenz um Ressourcen, wie z.B. Nahrung unter den Mitgliedern der Population. Mit zunehmender Populationsgröße steigt die Konkurrenz aufgrund des knapper werdenden Nahrungsangebots, bis die Nahrung vollständig von den vorhandenen Individuen aufgebraucht wird, so dass jedes weitere Individuum nur überleben kann, wenn ein anderes stirbt oder abwandert (↑Gleichgewicht).

Die Parameter der logistischen Kurve werden seit den 1960er Jahren dazu genutzt, zwei verschiedene Strategien der Umweltnutzung von Ressourcen zu beschreiben (↑Lebensgeschichte: r-/K-Strategie).

Eine Modifikation erfährt die logistische Wachstumskurve in den späten 1920er Jahren durch W.C. Allee. Er stellt fest, dass die Reproduktionsrate abnimmt, wenn die Populationsgröße unter einen bestimmten kritischen Wert fällt (»Allee-Effekt«). Erst oberhalb dieses kritischen Wertes verläuft das Populationswachstum gemäß der logistischen Kurve. Eine Erklärung für dieses Phänomen wird in Reproduktionshemmnissen bei geringer Populationsdichte gesehen (z.B. der Schwierigkeit, einen Fortpflanzungspartner zu finden).[97]

Die allgemeine Anerkennung der logistischen Wachstumskurve wird nicht allein auf sachliche Gründe, sondern v.a. auch auf psychologische und soziologische Faktoren zurückgeführt, u.a. auf die regelrechte Kampagne, die R. Pearl zu ihrer Etablierung durchführt.[98]

Realismus und Heuristik der Populationsmodelle

Allgemein anerkannt ist in der Diskussion um die mathematischen Modelle zum Populationswachstum, dass die einfachen mathematischen Modelle des Populationswachstums keine realen Populationen beschreiben können.[99] Das wesentliche Argument gegen diese Modelle besteht in dem Hinweis, dass das Wachstum jeder Population von sehr vielen Faktoren bestimmt werde, die nicht in einem einfachen Modell Berücksichtigung finden könnten. Pearl und Reed betrachten das der logistischen Kurve zugrunde liegende mathematische Modell daher auch nicht als das Ergebnis einer empirischen Beobachtung, sondern als ein *Gesetz* des Populationswachstums. Ihr Modell wird in den meisten theoretischen und empirischen Untersuchungen auch weniger als ein empirisches Faktum, denn als heuristisch wertvoller Ausgangspunkt für komplexere, zusätzliche Faktoren berücksichtigende Modelle verwendet. Das Modell der logistischen Kurve kann auf diese Weise einerseits dazu beitragen, die allgemeinen kausalen Faktoren des Populationswachstums zu bestimmen, und es können auf der anderen Seite Abweichungen von dem Verlauf der logistischen Kurve helfen, die spezifischen Faktoren im Wachstum konkreter Populationen zu ermitteln.[100]

Eine konsequente Anwendung zur Erklärung des Populationswachstums als Ergebnis der Interaktion von Organismen einer und verschiedener Arten erfährt das Modell des logistischen Wachstums durch G.F. Gause zu Beginn der 1930er Jahre. Nach Gause

ist die logistische Kurve allein der quantitative Ausdruck des »Kampfes ums Dasein« von konkurrierenden Individuen.[101] Die Konkurrenz um Ressourcen stellt nach Gause einen limitierenden Faktor dar, der bei zunehmender Populationsgröße zunimmt und damit die Population auf einen Gleichgewichtswert einstellt. Das Wachstum von Populationen verschiedener Arten, die eine gemeinsame Ressource nutzen, untersucht Gause im Labor (↑Konkurrenz; Koexistenz) und beschreibt es mithilfe der gleichen gekoppelten Differenzialgleichungen, die von V. Volterra 1926 für ein Räuber- und Beutesystem entwickelt wurden (s.u.).[102] A. Lotka zeigt wenig später, dass diese Gleichungen Volterras eine einfache Erweiterung des Modells der logistischen Kurve darstellen.[103] Die Untersuchungen Gauses zum Wachstum von Populationen interagierender Organismen im Labor sind von ihm als eine experimentelle »Überprüfung« des mathematischen Modells gedacht. Weil sie aber doch nicht mehr zeigen als bekannt ist, nämlich dass es einen Effekt von Konkurrenz und Räubereinfluss gibt, beschreibt G.E. Hutchinson die Laborpopulationen Gauses später als »analoge Computer«, in denen die Organismen die beweglichen Teile bilden und die (wenn auch ungenaue) numerische Lösungen für die mathematischen Gleichungen liefern.[104] Gauses Vertrauen in die richtige Modellierung der Einflussgrößen von natürlichen Populationen wird durch die häufig fehlende Übereinstimmung von mathematischer und »natürlicher« Lösung der Gleichungen in der Folge häufig erschüttert.

Populationswellen

In einer Diskussion des allgemeinen Gleichgewichts der Natur (»balance of Nature«) argumentiert S.A. Forbes 1880 für die theoretische Notwendigkeit von periodischen Schwankungen (»oscillations«) in den Populationsgrößen einer jeden Art: Für jede Art gebe es eine oberste durchschnittliche Populationsgröße, die durch ihre Versorgung mit Nahrung begrenzt sei. Jedes Überschreiten dieser Durchschnittsgröße führe unweigerlich zu einem Populationsrückgang, jede Unterschreitung aber zu einem Populationswachstum. Weil die obere durchschnittliche Populationsgröße nicht eingehalten werden könne, seien Oszillationen der Populationsgröße die Folge (»innumerable small oscillations, due to imperfect adjustments«).[105] Forbes diskutiert diese Oszillationen auch als Ergebnis der Interaktion von zwei Arten, einer Wirts- und einer Parasitenart. Auf einen Überschuss an Parasiten folge hier immer ein Rückgang der Wirtspopulation, bis nur noch wenige Wirte befallen seien und sich zuerst die Wirtspopulation und dann die Parasitenpopulation wieder erhole: »the excessive rate of increase of the parasite will keep up an oscillation of numbers in both parasite and host, which will cross and recross a certain average line«[106]. Forbes schließt daraus auch, dass ein spezialisierter Parasit nicht in der Lage ist, seine Wirtsart auszurotten. Außerdem meint Forbes aus diesen Beobachtungen schließen zu können, dass die Größe einer Population nicht durch organische (Feinde), sondern durch anorganische Faktoren (Boden, Klima etc.) bestimmt werde.

Empirische Nachweise zu den periodischen Fluktuationen in den Populationsgrößen erfolgen in den 1920er Jahren anhand der Felle, die von der Hudson Bay Company gehandelt werden. Die Daten zeigen für Füchse und Luchse eine etwa 10-jährige Periodik, die mit den Populationszyklen der Kaninchen in Korrelation gebracht werden kann (↑Gleichgewicht: Abb. 203).[107]

Neben den theoretischen Studien stehen in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts intensive empirische Untersuchungen der Variabilität in natürlichen Populationen. Die russische Schule um S.S. Četverikov nimmt Wildpopulationen von *Drosophila* zu ihrem Gegenstand und stellt fest, dass in diesen Populationen eine ausreichende Variation vorliegt, so dass eine wirksame Selektion daran angreifen kann. Četverikov betont besonders die mögliche Wechselwirkung zwischen Genen (mit dem Konzept des »genotypischen Milieus«; ↑Umwelt) und deren Relevanz für Selektionsprozesse.[108] Die rhythmischen Schwankungen in der Größe einer Population unter natürlichen Bedingungen nennt Četverikov 1905 ***Lebenswellen***.[109] Als Terminus entwickelt sich später der Begriff des *Populationszyklus*, der zuerst auf den Menschen (Commons et al. 1922: »Malthusian population cycle«[110]), später auch auf Tiere angewandt wird (Wright 1926)[111] (↑Kreislauf). A.N. Sewertzoff spricht 1934 vom *Massenwechsel* und beschreibt die periodischen Fluktuationen in der Populationsdichte als einen Wechsel von »Massenvermehrungen« und »Massenvernichtungen«.[112]

Quantitative Darstellung erfahren diese Verhältnisse seit Mitte der 1920er Jahre in mathematischen Modellen zu Parasit-Wirt-Beziehungen und zu Räuber-Beute-Verhältnissen unabhängig voneinander durch A. Lotka[113] und V. Volterra[114]. Sie beschreiben das Wachstum von Populationen von miteinander interagierenden Organismen als gekoppelte Differenzialgleichungen, wobei sie von der logistischen Wachstumskurve als Modell des Populationswachstums für eine einzelne Art ausgehen. Beide Autoren entwickeln ihre Modelle in Anlehnung an die mathematische Beschreibung physikalischer und

$$\left\{\begin{array}{l}\text{Rate of growth of the first species in a mixed population}\end{array}\right\} = \left\{\begin{array}{l}\text{Potential increase of the population of the first species}\end{array}\right\} \times \left\{\begin{array}{l}\text{Degree of realization of the potential increase. Depends on the number of still vacant places.}\end{array}\right\}$$

$$\left\{\begin{array}{l}\text{Rate of growth of the second species in a mixed population}\end{array}\right\} = \left\{\begin{array}{l}\text{Potential increase of the population of the second species}\end{array}\right\} \times \left\{\begin{array}{l}\text{Degree of realization of the potential increase. Depends on the number of still vacant places.}\end{array}\right\} \quad \ldots(11)$$

Translating this into mathematical language we have:

$$\left.\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 \frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= b_2 N_2 \frac{K_2 - (N_2 + \beta N_1)}{K_2}\end{aligned}\right\} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots(12)$$

Abb. 421. Die Lotka-Volterra-Gleichungen in der Darstellung G.F. Gauses. Oben eine Erläuterung der Gleichungen in Worten, unten die mathematische Darstellung. Die Wachstumsrate einer Population (dN_1/dt) ist bestimmt durch das Produkt aus dem potenziellen Wachstum (b_1N_1) und dem Grad von dessen Realisierung, der von der maximalen Populationsgröße, d.h. der Kapazität der Umwelt (K_1) und der Größe der beiden Populationen (N_1, N_2) abhängt (K_1-(N_1+αN_2)/K_1), wobei der Parameter α den Konkurrenzeinfluss der Art 2 auf die Art 1 angibt (»coefficient of the struggle for existence«) (aus Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence: 47).

chemischer Phänomene (z.B. von Reaktionsgleichungen). In der Darstellung Lotkas stehen die Gleichungen darüber hinaus in Verbindung mit Analysen zu dem Energiefluss und der Energietransformation in biologischen Systemen. Wegen der Allgemeinheit seines Ansatzes, der nicht auf biologische Systeme beschränkt sein muss, sieht Lotka seine mathematischen Analysen von Populationen insgesamt eher als Beitrag zur Physik als zur Biologie.[115]

Später wird die mathematische Darstellung als ***Lotka-Volterra-Gleichungen*** (Whittaker 1941: »Lotka-Volterra equations«[116]) oder *Lotka-Volterra-Modell* (Utida 1955: »Lotka-Volterra model«[117]) bezeichnet. Das Modell wird zur Beschreibung eines Räuber-Beute-Systems oder eines Systeme konkurrierender Organismen verschiedener Arten viel verwendet, aber auch genauso oft als unrealistisch kritisiert. Anlass zur Kritik bieten v.a. die vereinfachenden Annahmen des Modells (↑Koexistenz).[118] Wichtige einschränkende Voraussetzungen sind z.B. die räumliche Homogenität der Populationen und die sofortige Wirkung der Änderung einer Populationsgröße auf die andere. Um eine größere Realitätsnähe zu erreichen, werden daher Modifikationen des Modells vorgeschlagen, angefangen mit G.E. Hutchinsons Einfügung einer Zeitverzögerung in die logistischen Gleichungen, durch die statt monotoner Annäherungen an den Gleichgewichtswert gedämpfte Oszillationen in der Populationsgröße entstehen.[119] Im Anschluss an diese mathematischen Modelle wird den Räubern eine wichtigere Rolle in der Kontrolle der Populationsgrößen ihrer Beute zugeschrieben als den abiotischen Faktoren und der Nahrungsversorgung der Beute.[120]

Gleichgewicht: Regulation von Populationen

Aus klassischer Sicht besteht das Gleichgewicht einer Population darin, dass die Population eine konstante und stabile Größe, d.h. Anzahl von Mitgliedern, aufweist. Die Konstanz kann über populationseigene Mechanismen gewährleistet werden oder sie ergibt sich als Resultat der Interaktion mit Populationen, die sich aus Organismen anderer Arten zusammensetzen. In jedem Fall beruht die Konstanz der Populationsgröße auf der Ausgewogenheit von Geburten und Zuwanderungen auf der einen Seite gegenüber Todesfällen und Abwanderungen auf der anderen Seite.

Der Mechanismus, der den Populationsdynamiken nach den Lotka-Volterra-Gleichungen zugrundeliegt, ist der einer ↑Regulation: Veränderungen der Populationsgröße einer Art gegenüber dem Gleichgewichtswert werden durch kompensatorische Mechanismen, die über die Populationen der anderen Arten in Kraft treten, ausgeglichen. Die Populationsgrößen bzw. -dichten der Arten stellen also die Regelgröße dieser populationsbiologischen Regulation dar (↑Regulation: Abb. 431).[121] Qualitativ wird diese Regulation auch bereits vor Lotka und Volterra formuliert, etwa von den deutschen Ökologen A. Thienemann (1918)[122] und R. Hesse (1924). Die Fähigkeit zur Regulation wird dabei besonders als ein Kennzeichen von Populationen in Gemeinschaften von Organismen verschiedener Arten gesehen (also in Lebensgemeinschaften oder ↑Biozönosen). So charakterisiert Hesse eine Lebensgemeinschaft über ihre Leistung der Regulation: »Die Glieder der Biocönose sind voneinander abhängig und werden durch den Zustand gegenseitiger Bedingtheit in ein biologisches Gleichgewicht gezwängt, das sich durch Selbstregulation erhält und um einen Mittelzustand schwankt«.[123]

Vom Mechanismus der Regulation lassen sich solche Prozesse unterscheiden, die das Niveau festlegen, auf dem eine Population reguliert wird (↑Gleichgewicht). Während die Regulation durch dichteabhängige Einflussgrößen der Populationsgröße bestimmt ist, wird das Niveau der Populationsdichte von dichteunabhängigen Faktoren festgelegt (z.B. durch die absolut zur Verfügung stehende Menge an Nahrung oder abiotische Faktoren wie das Klima).

Populationsbegriff

Aufgrund seiner vielfältigen Verwendung in der Theorie der Biologie wird für den Begriff der Population meist eine nur minimale Definition gegeben: Eine Population wird bestimmt als eine Gruppe von Organismen der gleichen Art, die entweder direkt oder indirekt regelmäßig miteinander interagieren (vgl. Tab. 232).[124] Die Art der Interaktion ist dabei nicht genau festgelegt. Eine häufige Interaktionsform, auf deren Grundlage eine Population sich bilden und erhalten kann, ist die geschlechtliche Fortpflanzung. Eine Fortpflanzungspopulation ist dann eine Gruppe von Organismen, deren Mitglieder miteinander (z.B. paarweise) Nachkommen zeugen. Die Fortpflanzung der Organismen schließt die Momente der Vererbung und Variation ein, so dass sich auf der Ebene der Population der für die Biologie zentrale Prozess der ↑Evolution entfaltet.

Populationen müssen aber nicht als Fortpflanzungsgemeinschaften definiert werden. Eine andere Form der Interaktion, die der Abgrenzung von Populationen zugrundeliegen kann, ist die Konkurrenz um (Nahrungs-)Ressourcen. Um den Populationsbegriff möglichst allgemein zu bestimmen, so dass er auch auf asexuelle Organismen Anwendung finden kann, ist es sinnvoll, ihn auf selektionstheoretischer Grundlage ausgehend vom Mechanismus der Selektion, der differenziellen Reproduktion, zu definieren: Eine Population ist eine Menge von Selektionseinheiten, die den gleichen Selektionsbedingungen unterliegen[125] und im Verhältnis der Konkurrenz zueinander stehen, bei denen also die Fitnesszunahme der Einheiten eines Typs mit einer Fitnessabnahme der Einheiten der anderen Typen einhergeht.

Vier Elemente können als die wesentlichen Bestimmungsstücke oder Komponenten des Populationsbegriffs gelten: (1) Homogenität der Organismen einer Gruppe (Mitglieder einer Art), (2) Fähigkeit der Kreuzung untereinander, (3) lokale Koexistenz, (4) Panmixie in der Gruppe.[126]

Biopopulation

Mit dem Ziel das spezifisch Biologische des Populationskonzepts – die Verbindung einer lokalen Gruppe von Organismen durch reproduktive Interaktion – zu betonen und den Begriff von dem allgemeinen Ausdruck abzugrenzen, wie er in Physik und Chemie im Sinne von ›Ansammlung‹ verwendet wird, führt M. Bunge 1979 den Terminus ***Biopopulation*** ein.[127] Beiläufig und nicht in terminologischer Absicht wird der Ausdruck bereits seit Mitte des 20. Jahrhunderts verwendet (Anonymus 1940: »bio-population survey« als Übersetzung von »bevölkerungsbiologische Erhebung«[128]; Horne 1970: »As the biopopulation grows, the concentration of […] nutrients in the water will be diminished«[129]; »The biopopulation of microorganisms is the food basis of larger organisms«[130]).

»A Mendelian population is a reproductive community of sexual and cross-fertilizing individuals which share in a common gene pool« (Dobzhansky 1950, 405).
»In sexually reproducing organisms [...] a population may be defined as a group of individuals among which a larger or smaller amount of interbreeding and gene exchange can occur« (Stebbins 1950, 38).
»[A] group of individual organisms standing in certain relations to each other [...]. Populations as the units of evolution« (Goudge 1961, 26).
»[A]ny group of individuals considered together at any one time because of features they have in common« (Davis & Heywood 1963, 353).
»A population of a certain species is a group of individuals of this species, which possess certain quantitative properties, and which is seperated from other groups of this species by discontinuities in the frequencies of interactions, the magnitude of these discontinuities being dependent on the nature of the group, and hence on the problem chosen for study« (Bakker 1964, 189).
»A population is defined here as a reproducing group of individuals of one species, living in a certain area or volume« (Sladen & Bang 1969, 13).
»[G]roup of individuals of a single species« (Krebs 1972, 637).
»A population is one or more individuals of the same species co-occurring in time and space« (McNaughton & Wolf 1973, 5).
»Population – a group of coevolutionary interacting demes or non-outcrossing organisms, which due to a common descent are genetically similar enough to be considered conspecific, yet do not interbreed sufficiently to be a panmictic unit [i.e., a deme]« (MacMahon et al. 1978, 704).
»A concrete aggregate, or else system, of organisms is a biopopulation if, and only if, it is composed of the same biospecies (i.e., iff its composition is unispecific)« (Mahner & Bunge 1997, 154).

Tab. 232. Definitionen des Populationsbegriffs.

Grenzen einer Population

Wegen der Vielfalt der möglichen Interaktionen und der häufig nicht genau zu bestimmenden Grenze einer Population, ist der Begriff der Population ein nicht sehr spezifisches Konzept. Bei Organismen einer Art mit einem eng umgrenzten Verbreitungsgebiet und

bei hochmobilen, kosmopolitisch verbreiteten Organismen (z.B. vielen weit wandernden Vögeln oder Meeressäugetieren, die ein eng umgrenztes Paarungsgebiet haben) können alle Angehörige der Art zu einer Population gezählt werden; diese kann aber auch wieder in mehr oder weniger abgegrenzte Teilpopulationen gegliedert werden. Bei anderen Organismen, etwa solchen, die sich asexuell vermehren und opportunistisch viele sich bietende Ressourcen nutzen, lässt sich fragen, ob sie überhaupt einer Population zuzurechnen sind. Es ist also nicht einmal geklärt, ob jeder Organismus Mitglied einer Population ist.

Viele Autoren betonen daher die Vagheit der Grenzen einer Population, und zwar sowohl in räumlicher als auch in zeitlicher Hinsicht.[131] In jedem Fall bildet eine Population (ebenso wie ein Organismus) ein »offenes System«, das durch den Wechsel seiner Elemente, d.h. durch den beständigen Austausch von Individuen über Immigration und Emigration sowie Geburt und Tod gekennzeichnet ist.[132]

Autonome Untersuchungsebene

Trotz der Vagheit der Grenzen von Populationen bildet die Populationsebene aber eine eigenständige, autonome Untersuchungsebene, auf der es zahlreiche Eigenschaften gibt, die nicht Eigenschaften eines Individuums, sondern allein eines Aggregats von Individuen sind, z.B. das räumliche Verteilungsmuster der Individuen, die Geburts- und Sterberate und die Altersstruktur der Gruppe. Zentrale Phänomene der Biologie werden auf der Populationsebene überhaupt erst beschreib- und analysierbar, darunter die Prozesse der Selektion und Evolution.[133]

Das Populationskonzept ist also nicht zuletzt deshalb von besonderer theoretischer Bedeutung für die Biologie, weil es in der Evolutionstheorie eine zentrale Stellung einnimmt. Populationen können beschrieben werden als die individuellen Kontinuanten, die sich in der Evolution verändern. Sie bilden also in diesem Sinne die Einheiten der Evolution (Goudge 1961: »populations as the units of evolution«[134]), diejenige Entität, an der sich die evolutive Veränderung vollzieht und auf deren Ebene die Mechanismen, die diese Veränderung verursachen, wirksam sind.

Population als Individuum

In der Regel wird ›Population‹ als ein Konzept verstanden, das auf einer räumlich-geografischen Ebene definiert ist.[135] Es ist darin vom Begriff einer ↑Art unterschieden, der nach einer verbreiteten Auffassung eine genealogisch (kladistisch) bestimmte Einheit bezeichnet. Zu einer Population gehört ein Organismus also durch seine Anwesenheit in einem bestimmten Areal, zu einer Art dagegen aufgrund seiner Abstammung. Die Population kann er im Laufe seines Lebens wechseln, die Art nicht. Übereinstimmend werden Populationen und Arten meist als sowohl synchron als auch diachron bestehende Einheiten oder ↑Ganzheiten bestimmt – oder sogar als *Individuen* höherer Ordnung (↑Art/Art als Individuum). Von einigen Autoren wird allerdings allein die Population als ein individueller, konkreter Gegenstand mit realen raum-zeitlichen Grenzen verstanden, die Art dagegen als abstrakte Klasse von Gegenständen: »Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve« (Bunge 1981).[136] Populationen bilden in den Augen vieler Biologen »natürliche materielle Systeme« (Wägele 2001).[137]

Population versus Individuum

Ein inhärentes Problem der mathematischen Populationstheorie besteht in der Vernachlässigung der Variation auf der Ebene der Individuen (im Sinne der Organismen). In den Modellen erfolgt in der Regel keine Berücksichtigung der phänotypischen und genotypischen Vielfalt der Organismen. Sie werden also analog zu den Molekülen eines Gases behandelt und somit ihre jeweilige genetische und phänotypische Einzigartigkeit ausgeblendet. Die Analyse von Populationen folgt damit – in der Begrifflichkeit E. Mayrs – manchmal selbst noch einem »typologischen Denken« und ist noch nicht bei einem »Populationsdenken« angekommen, das der inneren Heterogenität der Populationen Rechnung trägt.[138] Seit Beginn der 1980er Jahre wird daher (u.a. von A. Łomnicki) gefordert, die Differenzen und Variationen zwischen den Individuen auch in den mathematischen Modellierungen von Populationsphänomenen zu berücksichtigen. Denn auf Strukturierung und Regulation einer Population können die individuellen Unterschiede einen erheblichen Einfluss ausüben.[139]

Die Populationsperspektive ersetzt also keineswegs die Ebene der Individuen; die Ebenen von Population und Individuum sind vielmehr als zwei komplementäre und wechselseitig aufeinander angewiesene Analyseebenen zu verstehen.

Gilmour und Gregor (1939): Neue Terminologie

J.S.L. Gilmour und J.W. Gregor stellen 1939 eine neue Terminologie für die Populationsbiologie zur Diskussion. Nach ihrem Vorschlag soll eine Population, oder in ihren Worten jede Ansammlung von taxonomisch eng verwandten Individuen (»any assemblage of taxonomically closely related individuals«) ***Dem*** (»deme«) genannt werden. Ein mehr oder weniger isoliertes Dem aus sich untereinander kreu-

zenden Organismen nennen sie ***Gamodem***. Ein Dem einer geografisch bestimmten Region soll ***Topodem*** heißen; und ihre Bezeichnung für ein Dem eines bestimmten ökologischen Habitats ist ***Ökodem***.[140]

Der Ausdruck ›Dem‹ selbst ist älteren Ursprungs. Er wird seit der Antike auf menschliche Populationen bezogen (griech. ›δῆμος‹ »Volk«) und von E. Perrier 1881 in die Zoologie eingeführt (»dèmes«), um damit Aggregate von undifferenzierten Zellen oder Einzellern zu bezeichnen, die nach seiner Meinung eine Vorstufe der mehrzelligen Organismen darstellen.[141] In dieser Bedeutung etabliert sich der Ausdruck aber nicht.

Auch die von Gilmour und Gregor vorgeschlagene weite Bezeichnung für ›Dem‹ setzt sich im 20. Jahrhundert nicht durch (Mayr 1963: »nothing but a needless synonym of the prior term ›population‹«[142]). Sie wird aber in einer engeren Bedeutung für die lokale Population im Sinne einer Fortpflanzungsgemeinschaft und im Unterschied zu größeren Populationen, wie der Menge der Algen in einem See, verwendet.[143]

Population (Dem) und Metadem

Konzeptionell zu unterscheiden ist der Ausdruck ›Population‹ im Sinne einer lokalen Gruppe von Individuen einer Art, die in regelmäßiger Interaktion miteinander stehen, und ›Population‹ als Gruppe von Organismen, in der diese über Reproduktionsereignisse miteinander verbunden sind und die als Gruppe über Artänderungen hinweg persistiert. Soll ›Population‹ für eine Gruppe von Individuen nur *einer* Art verwendet werden, wie dies meist der Fall ist, dann erscheint es nicht sinnvoll, die diachron bestehende Einheit oder Gruppe von Individuen, in der ein Artbildungsereignis stattgefunden hat, ebenfalls ›Population‹ zu nennen.

Für diese evolutionstheoretisch elementare Gruppe von Individuen gibt es in der gegenwärtigen Biologie keinen verbreiteten Terminus. Gelegentlich verwendet werden die Ausdrücke *Evolvon* (Edström 1968)[144], *Evolver* (Williams 1989)[145] und *Evolveron* (Reydon 2005)[146] (↑Evolution). Geeignet erscheint auch der Ausdruck ***Metadem*** (oder ›Metademon‹, um konsequnt die Endung ›-on‹ für Elementareinheiten im Gegensatz zu Ganzheiten zu verwenden; ↑Ganzheit). Der Ausdruck entspricht dem Terminus *Dem* (oder ›Demon‹) für eine Population zu einem Zeitpunkt und ist parallel gebildet zu *Metamorphon* für die Entität, die über verschiedene Entwicklungsstadien in der Entwicklung eines ↑Individuums persistiert und einem *Morphon* entspricht, d.h. einem Individuum in einer bestimmten Gestalt (z.B. dem adulten Stadium) (vgl. Tab. 234). Monophyletischen Ursprung vorausgesetzt, bilden alle Organismen, die auf der Erde leben und gelebt haben, zusammen ein Metadem. Sollen innerhalb dieses einen umfassenden Metadems kleinere Einheiten unterschieden werden, dann können deren Grenzen allerdings nicht wie die eines Metamorphons objektiv festgelegt werden. Denn im Gegensatz zu einem Organismus in seiner Metamorphose hat ein Metadem keine natürlichen Grenzen: Die zeitliche

Gamodem
eine isolierte Population von untereinander kreuzbaren Individuen (»local intrabreeding community«)

Topodem
eine Population innerhalb einer spezifischen geografischen Region

Ökodem
eine Population, die ein bestimmtes ökologisches Habitat besiedelt

Tab. 233. Drei Typen von Populationen (nach Gilmour, J.S.L. & Gregor, J.W. (1939). Demes: a suggested new terminology. Nature 144, 333; vgl. auch Gilmour, J.S.L. & Heslop-Harrison, J. (1954). The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. Genetica 27, 147-161).

		Gestalt im Raum	
		räumlich kohärent (einzelner Körper)	räumlich disparat (mehrere Körper)
Gestalt in der Zeit	Zeitlich konstante Gestalt	*Morphon* ein Individuum in einem Entwicklungsstadium (z.B. als Imago)	*Dem* eine Population einer Art
	Sich verändernde Gestalt	*Metamorphon* ein sich entwickelndes Individuum (z.B. mit den Stadien Ei, Larve, Imago)	*Metadem* eine Gruppe von Organismen, in der Prozesse der Artbildung stattfinden

Tab. 234. Kreuzklassifikation von vier Typen von Kontinuanten, die über die Zeit persistieren.

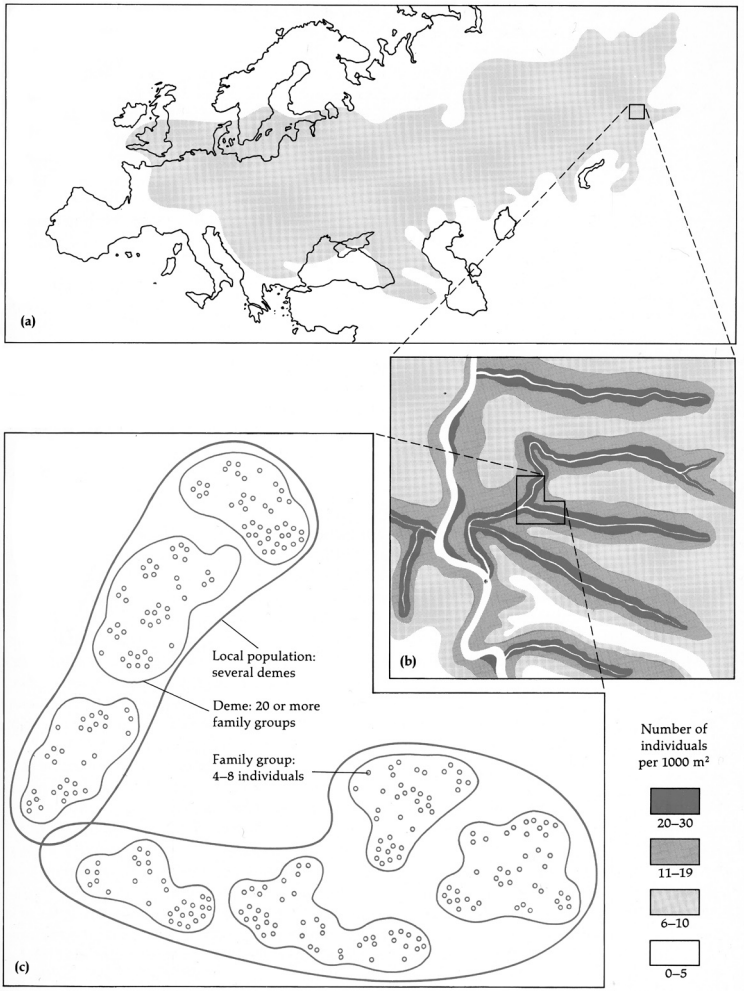


Abb. 422. Geografische Verbreitung der Zauneidechse Lacerta agilis. *Dargestellt ist das Verbreitungsgebiet in unterschiedlichen Maßstäben: (a) in globalem Maßstab als Verbreitungskarte, (b) in lokalem Maßstab mit der Angabe von Populationsdichten und (c) in kleinräumigem Maßstab mit der Unterscheidung der drei Aggregationsformen der Populationen, Deme und Familiengruppen aus 4-8 Individuen (aus Ayala, F.J. & Kiger, J.A. (1980). Modern Genetics: 599).*

Ausdehnung eines Metamorphons kann über ein Einzellstadium am Anfang und die äquale Teilung oder die Bildung einer Leiche am Ende begrenzt werden. Die Abgrenzung eines Metadems (ebenso wie die einer Population) kann allein pragmatisch für die Zwecke einzelner Untersuchungen erfolgen.

Analog zu ›Metamorphose‹ für die morphologische Umgestaltung eines einzelnen Organismus könnte die Umwandlung von Metademen als *Metademose* (d.h. Evolution) bezeichnet werden. Die gesamte Lehre der Metademosen wäre dann die *Metademologie* (d.h. Evolutionslehre).

Eine andere lexikalische Lücke in der modernen Biologie besteht in dem Fehlen eines Ausdrucks für die Gesamtheit der Populationen einer Art (die zusammen, ebenso wie jede einzelne Population für sich, einen raumzeitlich konkreten Gegenstand bilden). Diese Gesamtheit könnte *Holodem* genannt werden.

Bezeichnungen der Disziplin

Die Lehre von der Bevölkerung des Menschen entwickelt sich ausgehend von sozialstatistischen Analysen, die v.a. von A. Quételet seit den 1830er Jahren durchgeführt werden. Der deutsche Ausdruck ***Bevölkerungswissenschaft*** erscheint seit den 1830er Jahren (Casper 1835: »Bevölkerungs-Wissenschaft«).[147] Stärkere Verbreitung findet im 19. Jahrhundert aber die Bezeichnung *Bevölkerungslehre*.[148] Die Disziplin erhält Mitte des 19. Jahrhunderts die Bezeichnung ***Demografie*** (zuerst im Französischen: Guillard 1855).[149]

Ein treffender Ausdruck, der den grundlegenden Charakter der Populationslehre zum Ausdruck zu verbringen vermag, ist ***Demologie***, den G. Rümelin 1863 für eine »systematische Wissenschaft vom Volk«, die nicht bloß beschreibend ist, vorschlägt.[150] Die Bezeichnung wird in der Biologie nur sehr vereinzelt verwendet (z.B. 1925 von Lotka: »General Demology«[151]). Die Demologie kann als eine der fundamentalen biologischen Subdisziplinen verstanden werden.[152] Sie ist von der Ökologie unterschieden, insofern sie nicht (allein) die wechselseitige Abhängigkeit von Organismen (oder Populationen) verschiedener Arten zum Thema hat. Auch die basalen Prozesse der Populationsbildung und des Populationswachstums bilden einen Teil der Demologie.

Traditionell wird das Studium der Populationen in der Biologie als ein Teilbereich der Ökologie angesehen. Konsequent ist es daher, wenn in den 1940er

Jahren der Begriff der ***Populationsökologie*** gebildet wird (Johnson 1941: »population ecology«[153]; auch »ecology of populations«[154] und »population ecologists«[155]). Die Populationsökologie steht anfangs in der Tradition der Naturgeschichte, ist also in weiten Teilen deskriptiv orientiert und baut nicht notwendig auf mathematischen Modellen auf. Dies ändert sich erst seit den 1920er Jahren mit der Etablierung der mathematischen Modellierung des Wachstums und der Interaktion von Populationen. Der allgemeinere Terminus ***Populationsbiologie*** erscheint ebenfalls bereits in den 1930er Jahren (Anonymus 1935: »population biology«).[156] Zu einem eigenständigen Forschungsprogramm entwickelt sich das biologische Studium der Populationen erst seit dem Ende der 1960er Jahre.[157] Besonders die Zusammenführung von Ansätzen der Populationsgenetik mit solchen der Populationsökologie gibt für die Theoriebildung entscheidende Impulse. Zur Integration der Populationslehre in die ↑Ökologie prägt F. Schwerdtfeger 1963 den Begriff *Demökologie*.[158] Daneben wird auch der Terminus *Biodemografie* (»biodemography«) verwendet.[159]

Die Untersuchung der Populationen, die sich auf genetische Aspekte konzentriert, wird seit Mitte des 20. Jahrhunderts zur so genannten ***Populationsgenetik*** (Anonymus 1938: »population genetics«).[160]

Metapopulation

Der Begriff der Metapopulation wird 1970 von R. Levins eingeführt.[161] Er versteht unter einer Metapopulation eine »Population von Populationen«[162] und modelliert mit Hilfe des Konzepts das Aussterben von Arten, indem er diese mathematisch als Metapopulationen behandelt. Ein quantitatives Modell dazu entwickelt Levins bereits 1969.[163] Schon vor Levins ist aber ein qualitatives Verständnis von mehr oder weniger voneinander isolierten Populationen, die durch den Austausch von Individuen miteinander verbunden sind, verbreitet.[164]

Von Bedeutung ist das Konzept bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts in den Modellen der Gruppenselektion, die J.B.S. Haldane ansatzweise entwickelt (↑Selektion). E.O. Wilson definiert eine Metapopulation 1975 als ein Cluster von Populationen (»cluster of populations belonging to the same species«) und erläutert dies als eine amöbenartige Entität, die über verschiedene räumliche »Flecken« verteilt vorliegt (»an amoebalike entity spread over a fixed number of patches«).[165]

Seit seiner Entstehung ist das Konzept der Metapopulation in den Modellen zur ↑Koexistenz von miteinander konkurrierenden Organismen verschiedener Arten von Bedeutung. Zu einer Metapopulation gehören mehrere Populationen, die auf (zeitweise) voneinander isolierten Flecken (»patches«) vorkommen. Dass in einer auf diese Weise unterteilten (»heterogenen«) Umwelt eine Koexistenz von Organismen möglich ist, die in einer einheitlichen Umwelt nicht möglich wäre, wird bereits seit den 1950er Jahren erkannt. Eine heterogene Umwelt ermöglicht eine Koexistenz von Organismen verschiedener Arten, ohne dass eine Differenzierung ihrer Nischen vorliegen muss. Anstelle der klassischen Nischen, die verschiedene ökologische Ansprüche widerspiegeln, lassen

0	Populationskonstituierende Vorgänge: Populationsbildung
0.1	Populationsbildung durch Reproduktion (Fortpflanzung)
0.1.1	Bildung der Fortpflanzungseinrichtungen der Organismen, z.B. Geschlechtsorgane, Entwicklung
0.1.2	Temporäre fortpflanzungsrelevante Prozesse (Fortpflanzungsverhalten)
0.1.2.1	Fortpflanzungsrelevantes Verhalten zwischen Organismen der gleichen Generation, z.B. mutualistisches Verhalten in der Fortpflanzung (Komplementärbeziehung der Sexualität)
0.1.2.2	Brutpflege (Protektionsbeziehung zu den Nachkommen), z.B. Ernährung und Verteidigung der Brut
0.2	Populationsbildung durch Aggregation
1	Populationsinterne Vorgänge: Wachstum und Begrenzung
1.1	Mutualistische Prozesse in einer Population: Populationswachstum durch Vermehrung der Organismen
1.2	Antagonistische Prozesse in einer Population: Populationsbegrenzung durch Konkurrenz unter Organismen
2	Verhältnis der Population zu ihrer Umwelt
2.1	Einfluss der abiotischen Umwelt: Ressourcenverteilung, Ausbreitungsbarrieren, etc.
2.2	Einfluss der biotischen Umwelt
2.2.1	Fördernde Einflüsse durch Organismen anderer Populationen: Biotoperzeuger, Symbionten etc.
2.2.2	Hemmende Einflüsse durch Organismen anderer Populationen: Konkurrenten, Räuber, Parasiten
3	Generationenübergreifende Veränderung der Organismen durch die Prozesse in ihrer Population (Evolution)

Tab. 235. Vorschlag zur systematischen Ordnung der Prozesse der Populationsbiologie.

sich andere Arten von Refugien unterscheiden. Am bekanntesten sind die Flucht- und probabilistischen Refugien.

Ein Fluchtrefugium beruht auf dem Konzept der »fugitiven Art«[166]: Die Organismen einer solchen Art kompensieren die Konkurrenzunterlegenheit, die sie gegenüber den Organismen einer anderen Art in einem Flecken haben, durch eine höhere Ausbreitungsfähigkeit, so dass sie neben diesen koexistieren können. Eine Koexistenz von Arten mit gleichen Ressourcenansprüchen ist aber in einer heterogenen Umwelt auch dann möglich, wenn die Organismen der konkurrenzunterlegenen Art über keine die Unterlegenheit kompensierenden Eigenschaften verfügen. Voraussetzung für die Koexistenz ist allein, dass die Organismen der konkurrenzüberlegenen Art ein auf einzelne Flecken aggregiertes Vorkommen zeigen, so dass sie über ihre eigene Konkurrenz die Gleichgewichtspopulationsgröße der Art vermindern und den Organismen der anderen Art probabilistische Freiräume auf den nicht oder nur wenig besiedelten Flecken eröffnen (nach dem Aggregationsmodell der ↑Koexistenz).[167]

In anderer Bedeutung als in der Zoologie bezieht J. White den Terminus ›Metapopulation‹ 1979 für die Botanik auf einen einzelnen Organismus einer Pflanze. Allgemein versteht White unter Metapopulationen Aggregationen von Teilen, die zusammen ein einziges genetisches Individuum ausmachen oder von diesem abstammen (»aggregations of parts that comprise, or are derived from, a single genetical individual«).[168] Eine Pflanze bildet nach White eine Metapopulation, weil sie ein solches genetisches Individuum darstellt, d.h. aus genetisch einheitlichen Teilen besteht, die sich aber, anders als die Teile der meisten Tierindividuen, verselbständigen können.

Avatar

Im Zusammenhang der Diskussion einer Artenselektion (↑Selektion) wird der Begriff des ›Avatars‹ in die Biologie eingeführt. J. Damuth definiert einen Avatar 1985 als die Population einer Art in einer ökologischen Gemeinschaft (»the population of a species found in a particular community [… ;] the local ›embodiment‹ or ›representation‹ of the species in the local community«).[169] Durch den Prozess der Artbildung entstehen in einer Gemeinschaft verschiedene Avatars, die aufgrund ihrer Unterschiede dann als Selektionseinheiten (Interaktoren) fungieren können. Die Selektion zwischen verschiedenen Arten in einer Gemeinschaft kann dann als *Avatar-Selektion* bezeichnet werden.

Nachweise

1 Caesar, De bello gallico 1, 15, 4.
2 Columella, De re rustica 2, 19, 1; 3, 21, 5.
3 Bacon, F. (1612). Of the Greatnesse of Kingdomes (Essaies, London 1612, 231-241): 237; vgl. Lorimer, F. (1966). The development of demography. In: Hauser, P.M. & Duncan, D.O. (eds.). The Study of Population, 124-179: 125; Mackensen, R. (1982). Bevölkerungswissenschaft zwischen Forschung und Politikberatung. Z. Bevölkerungswiss. 8, 485-497: 486ff.
4 Vgl. Hummel, D. (2000). Der Bevölkerungsdiskurs: 145ff.
5 Hummel (2000): 147.
6 Buffon, G.L.L. (1778). Histoire naturelle, générale et particulière, Bd. 5: 100.
7 Mentelle, E. & Brun, M. (1803). Géographie mathématique, physique et politique de toutes les parties du monde: 34.
8 Huot (1827). Quelques considérations géologiques sur la présence des débris d'animaux vertébrés dans les différentes couches de notre globe. Ann. Sci. Nat. 10, 261-291: 272.
9 Malthus, T.R. (1798). An Essay on the Principle of Population.
10 Malthus, T.R. (1798/1803). An Essay on the Principle of Population: 100.
11 Dirom, A. (1796). An Inquiry into the Corn Laws and Corn Trade of Great Britain: 2.
12 Barrow, J. (1801). An Account of Travels into the Interior of Southern Africa: 394.
13 De Candolle, A. (1833). Introduction à l'étude de la botanique ou traité élémentaire de cette science, Bd. 1: 530.
14 Darwin, C. (1866). On the Origin of Species: 404; ders. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 5; ders. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 131 und passim.
15 Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: 230 (B 235); vgl. auch Egerton, F.N. (1968). Studies of animal populations from Lamarck to Darwin. J. Hist. Biol. 1, 225-259: 246; ders. (1970). Humboldt, Darwin, and population. J. Hist. Biol. 3, 325-360.
16 Darwin, C. (1837). On certain areas of elevation and subsidende in the pacific and Indian oceans, as deduced from the study of coral formations. Proc. Geol. Soc. London, 2 (Nr. 51), 552-554: 554.
17 Wallace, A.R. (1858). On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type (in: Contributions to the Theory of Natural Selection. A Series of Essays, London 1870, 26-44): 28.
18 Spencer, H. (1852). A theory of population. Deduced from the general law of animal fertility. Westminster Rev. 57, 468-501: 500.
19 Galton, F. (1869). Hereditary Genius: 8ff.; 340ff.; Pearson, K. (1897). The Chances of Death, and Other Studies in Evolution, 2 vols.: I, 264; II, 54.
20 Johannsen, W. (1903). Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Ein Beitrag zur Beleuchtung schwebender Selektionsfragen.

21 a.a.O.: 2.
22 Birge, E.A. (1898). Plankton studies on Lake Mendota, II. The crustacea of plankton from July 1894 to December 1896. Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts Letters 11, 274-447: 400.
23 Joël 1-2; Deuteronomium 28, 42; Rev. 9, 3-11; vgl. Thompson, J.A. (1955). Joel's locusts in the light of near eastern parallels. J. Near Eastern Stud. 14, 52-55; Egerton, F.N. (1968). Ancient sources for animal demography. Isis 59, 175-189; Brothwell, D.R. & Chiarelli, B.A. (eds.) (1973). Population Biology of the Ancient Egyptians.
24 Aristoteles, Hist. anim. 580b10-581a5.
25 a.a.O.: 556a8-13; vgl. Egerton (1968): 176.
26 Plinius, Naturalis historia 10, 85; vgl. Egerton (1968): 177f.
27 Egerton (1968): 185.
28 Kirsten, E., Buchholz, E.-W., Köllman, W. (1956). Raum und Bevölkerung in der Weltgeschichte, Bd. 2: 20.
29 Botero, G. (1589). Cause della grandezza e magnificenza della città; vgl. Pulte, P. (1972). Die Bevölkerungslehre: 59.
30 Vgl. Schmid, J. (1976). Einführung in die Bevölkerungssoziologie: 19f.; Hecht, J. (1989). The past recaptured. Population thought, science and policy throughout history. In: Mackensen, R., Thill-Thouet, L. & Stark, U. (Hg.). Bevölkerungsentwicklung und Bevölkerungstheorie in Geschichte und Gegenwart, 26-52: 33; Bähr, J., Jentsch, C. & Kuls, W. (1992). Bevölkerungsgeographie: 26; Hummel, D. (2000). Der Bevölkerungsdiskurs: 157.
31 Graunt, J. (1662). Natural and Political Observations […] Made upon the Bills of Mortality; Petty, W. (1683). Political Arithmetick; vgl. Lorimer, F. (1966). The development of demography. In: Hauser, P.M. & Duncan, D.O. (eds.). The Study of Population, 124-179: 126f.; Mackensen, R. (1982). Bevölkerungswissenschaft zwischen Forschung und Politikberatung. Z. Bevölkerungswiss. 8, 485-497: 487; Horváth, R. (1983). The rise of demography as an autonomous science. IBS-Materialien Nr. 12 (Bielefeld).
32 Vgl. Egerton, F.N. (1968). Leeuwenhoek as a founder of animal demography. J. Hist. Biol. 1, 1-22.
33 Graunt (1662).
34 Süßmilch, J.P. (1740). Die göttliche Ordnung in den Veränderungen des menschlichen Geschlechts; vgl. Dreitzel, H. (1986). J.P. Süßmilchs Beitrag zur politischen Diskussion der deutschen Aufklärung. In: Birg, H. (Hg.). Ursprünge der Demographie in Deutschland. Leben und Werk Johann Peter Süßmilchs (1707-1767), 29-141; Porter, T. (1986). The Rise of Statistical Thinking, 1820-1900: 49ff.; Hacking, I. (1990). The Taming of Chance.
35 Laplace, P.S.M. de (1812). Théorie analytique des probabilités; ders. (1814). Essai philosophique sur les probabilités.
36 Malthus, T.R. (1798/1803). An Essay on the Principle of Population (Cambridge 1992): 15.
37 Hummel (2000): 181.
38 Humboldt, A. von & Bonpland, A. (1814-19). Voyage aux régions équinoxiales de nouveau continent fait dans les années 1799 à 1804, 3 Bde.; vgl. Egerton, F.N. (1970). Humboldt, Darwin, and population. J. Hist. Biol. 3, 325-360: 332f.
39 Vgl. z.B. Linné, C. von (1739). Röm om Wäxters Plantering, Grundat Na Naturen. Svensk. Wetensk. Acad. Handl. 1; Pallas, S.P. (1811). Zoographia Rosso-Asiatica; Buch, L. von (1825). Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln: 132f.; Gloger, C.L. (1833). Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 560.
40 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 128.
41 Mayr, E. (1963). Foreword. In: De Beer, G., Charles Darwin: viii; vgl. Egerton, F.N. (1967). Observations and Studies of Animal Populations Before 1860 (Diss. Univ. Madison): 327.
42 Mayr, E. (1959). Darwin and the evolutionary theory in biology (Evolution and the Diversity of Life, Cambridge, Mass. 1997, 26-29): 27.
43 Mayr, E. (1958). [Discussion statement]. In: Condensed transcript of the conference. In: Gerard, W. (ed.). Concepts in Biology, 103-195: 164; ders. (1959): 27.
44 Mayr (1958): 165.
45 Mayr, E., Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1953). Methods and Principles of Systematic Zoology: 15f.
46 Mayr, E. (1955). Karl Jordan's contribution to current concepts in systematics and evolution (Evolution and the Diversity of Life. Cambridge, Mass. 1997, 297-306): 301.
47 Vgl. Chung, C. (2003). On the origin of the typological/population distinction in Ernst Mayr's changing views of species, 1942-1959. Sud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 34, 277-296.
48 Mayr (1982): 46.
49 a.a.O.: 308f.
50 Mayr, E. (1991). One Long Argument. Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought: 42.
51 Sober, E. (1980). Evolution, population thinking, and essentialism. Philos. Sci. 57, 350-383: 370; vgl. ders. . (1984). The Nature of Selection: 168.
52 Vgl. Sober (1980).
53 Vgl. Hodge, M.J.S. (1987). Law, cause, chance, adaptation and species in Darwinian theory in the 1830s, with a postscript on the 1930s. In: Heidelberger, M. et al. (eds.). Probability since 1800. Interdisciplinary Studies of Scientific Development. Report Wissenschaftsforschung 25, 287-329; Porter, T. (1986). The Rise of Statistical Thinking, 1820-1900: 134; Ariew, A. (2005). Rethinking Darwin's population thinking (Manuskript vom 21.2.05); ders. (2008). Population thinking. In: Ruse, M. (ed.). The Oxford Handbook of Philosophy of Biology, 64-86.
54 Ariew (2008): 72.
55 Quetelet, A. (1835). Sur l'homme et le développement de ses facultés.
56 Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. Naturf. Vereins Brünn 4, 3-47.
57 Schindewolf, O.H. (1969). Über den „Typus" in morphologischer und phylogenetischer Biologie. Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, Mathem.-naturwiss. Kl. 4, 56-131: 68.
58 Walsh, D.M. (2000). Chasing shadows: natural selection and adaptation. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.

31, 135-153: 151; vgl. ders. (2006). Evolutionary essentialism. Brit. J. Philos. Sci. 57, 425-448.
59 Porter (1986): 135.
60 Galton, F. (1889). Natural Inheritance: 35.
61 Galton, F. (1877). Typical laws of heredity. Nature 15, 492-495; ders. (1889). Natural Inheritance.
62 Runge, F.F. (1821). Materialien zur Phytologie, 2. Lieferung: 4 (Kap. 1)
63 a.a.O.: 5.
64 a.a.O.: 6.
65 Thon, T. (Hg.) (1825). Die Lebens-Meß und Rechenkunst (Biométrie) oder die Kunst, durch Eintheilung und Benutzung der Zeit das menschliche Wohlbefinden zu begründen. Nach M. A. Julliens Werken bearbeitet.
66 Jullien, M.-A. (1824). Essai sur l'emploi du tems, ou méthode qui a pour objet de bien régler sa vie, premier moyen d'être heureux: 301.
67 Krug, W.T. (1827). Allgemeines Handwörterbuch der philosophischen Wissenschaften, Bd. 1: 310; Allgemeine deutsche Real-Encyklopädie (Conversations-Lexicon), 7. Aufl., Bd. 6 (1827): 487; Encyclopædia Americana, vol. 2 (1830): 108; 594.
68 Vgl. Todhunter, I. (ed.) (1876). William Whewell […] an Account of his Writings: with Selections from his Literary and Scientific Correspondence: 135 (Brief vom 12. Nov. 1831) (nach OED 1989).
69 Kaltschmidt, J.H. (1870). Neuestes und vollständigstes Fremdwörterbuch: 114.
70 Wright, C.D. (1890). The study of statistics in Italian universities. Publications of the American Statistical Association 2, 41-49: 45.
71 Köröse, J. (1891). [Response]. Brit. Med. J. 2, 353; vgl. Anonymus (1891). The international congress of hygiene and demography. Nature 44, 344-346: 346.
72 Galton, F. (1901). Biometry. Biometrika 1, 7-10.
73 Pearson, K. (1902). On the fundamental conceptions of biology. Biometrika 1, 320-344: 320.
74 Niemann, J.F. (1817). Ueber politische Biostatik und ihre Resultate. In: Symbiotikon für öffentliche und Privatärzte zur Erinnerung und Erholung, 200-208; Roth, S. (1821). Generalia biostaticae. Dissertatio inauguralis politico-medica, quam publicae disquisitioni; Kopp, J.H. (1830). Denkwürdigkeiten in der ärztlichen Praxis, Bd. 1: 317.
75 Pearson, K. (1894). Contributions to the mathematical theory of evolution. Philos. Trans. Roy. Soc. London A 185, 70-110.
76 Bateson, W. (1894). Materials for the Study of Variation, Treated with especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species.
77 Vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 25ff.
78 De Vries, H. (1901-03). Die Mutationstheorie, 2 Bde.
79 Stern, C. (1943). The Hardy-Weinberg law. Science 97, 137-138.
80 Hardy, G.H. (1908). Mendelian proportions in a mixed population. Science 28, 49-50.
81 Weinberg, W. (1908). Ueber den Nachweis der Vererbung beim Menschen. Jahresh. Ver. Vaterländ. Naturk. Württemberg 64, 368-382.
82 Ayala, F.J. & Kiger, J.A. (1980/84). Modern Genetics: 772.
83 Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology: 37f.
84 Beatty, J. (1981). What's wrong with the received view of evolutionary biology? In: Asquith, P. & Giere, R. (eds.). Philosophy of Science Association 1980, vol. 2, 397-426: 403.
85 Munson, R. (1975). Is biology a provincial science? Philos. Sci. 42, 428-447: 436.
86 Beatty (1981): 405; Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 132.
87 Beatty (1981): 407.
88 ebd.
89 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600; Friederichs, K. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186; vgl. Jonckers, L.H.M. (1973). The concept of population in biology. Acta Biotheor. 22, 78-108: 84.
90 Hensen, V. (1887). Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen oder Tieren. Ber. Kommiss. wiss. Unters. Deutsch. Meere Kiel 5, 1-108; Petersen, C.G.J. (1913). Valuation of the sea II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. Rep. Danish Biol. Stat. 21, 1-44; vgl. Lussenhop, J. (1974). Victor Hensen and the development of sampling methods in ecology. J. Hist. Biol. 7, 319-337.
91 Murray, J. & Hjort, J. (1912). The Depths of the Ocean; vgl. Schlee, S. (1973). The Edge of an Unfamiliar World. A History of Oceanography; Ricker, W.E. (1977). The historical development. In: Gulland, J.A. (ed.). Fish Population Dynamics, 1-26.
92 Pound, R. & Clements, F.E. (1898). A method of determining the abundance of secondary species. Minnes. Bot. Stud. 2, 19-24.
93 Verhulst, P.-F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Corresp. Math. Phys. Observ. Bruxelles 4, 113-121.
94 Verhulst, P.-F. (1845). Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. Nouv. Mém. Acad. Roy. Sci. Belles-Lettr. Buxelles 18, 1-39: 8.
95 Vgl. Lloyd, P.J. (1967). American, German and British antecedents to Pearl and Reed's logistic curve. Pop. Stud. 21, 99-108.
96 Pearl, R. & Reed, C.J. (1920). On the rate of growth of the populations of the United States since 1790 and its mathematical representation. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 6, 275-288.
97 Allee, W.C. (1927). Animal aggregations. Quart. Rev. Biol. 2, 367-398; ders. (1931). Animal Aggregations.
98 Kingsland, S. (1982). The refractory model: the logistic curve and the history of population ecology. Quart. Rev. Biol. 57, 29-52; dies. (1985). Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology.
99 Vgl. z.B. Slobodkin, L.B. (1965). On the present incompleteness of mathematical ecology. Amer. Sci. 53, 347-357; McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 276ff.

100 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 304f.; vgl. Kingsland (1982): 47f.

101 Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence: 42.

102 Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113; vgl. ders. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. Nature 118, 558-560.

103 Lotka, A.J. (1932). The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. J. Wash. Acad. Sci. 22, 461-469.

104 Hutchinson, G.E. (1978). Introduction to Population Ecology: 23; vgl. Kingsland (1985): 152.

105 Forbes, S.A. (1880). On some interactions of organisms. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 3-18: 9.

106 a.a.O.: 10.

107 Hewitt, C.G. (1921). The Conservation of the Wild Life of Canada: 217; Elton, C. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. Brit. J. Exp. Biol. 2, 119-163: 135.

108 Adams, M.B. (1968). The founding of population genetics: contributions of the Chetverikov school 1924-1934. Journal of the History of Biology 1, 23-39; ders. (1970). Towards a synthesis: population concepts in Russian evolutionary thought, 1925-1935. J. Hist. Biol. 3, 107-129.

109 Četverikov, S.S. (1905). [Wellen des Lebens – über Schmetterlingsbeobachtungen im Sommer 1903. Russ.] Bull. zool. Div. Imp. Soc. Natur. Anthropol. Ethnogr. 3(6), 106-111.

110 Commons, J.R., McCracken, H.L. & Zeuch, W.E. (1922). Secular trends and business cycles: a classification of theories. Rev. Econom. Stat. 4, 244-263: 244.

111 Wright, S. (1926). [Rez. The Biology of Population Growth, by Raymond Pearl]. J. Amer. Stat. Assoc. 21, 493-497: 495; Lundberg, G.A. (1931). The biology of population cycles. Social Forces 9, 401-408; Pirie, N.W. (1969). Food Resources: Conventional and Novel: 70.

112 Sewertzoff, A.N. (1934). Vom Massenwechsel bei den Wildtieren. Biol. Zentralbl. 54, 337-364: 347.

113 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology.

114 Volterra, V. (1926). Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113; gekürzte engl. Fassung: Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In: Chapman, R.N. (ed.) (1931). Animal Ecology, 409-448; gekürzte franz. Fassung: Une théorie mathématique de la lutte pour la vie. Scientia (Suppl.) 41 (1927), 33-48; italien. Erweiterung: Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. Regio comitato Talassografico Italiano, Memoria 131 (1927), 1-142; vgl. Scudo, F.M. (1971). Vito Volterra and theoretical ecology. Theor. Pop. Ecol. 2, 1-23; Salvatore, A.G. (1972). On the Applications of Mathematics to Certain Biological Problems Considered by Alfred Lotka (1880-1949) and Vito Volterra (1860-1940). Ph.D. Diss, New York University; Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 106ff.

115 Vgl. Kingsland (1985): 126.

116 Whittaker, E.T. (1941). Vito Volterra. 1860-1940. Obit. Not. Fell. Roy. Soc. 3, 690-729: 709.

117 Utida, S. (1955). Fluctuations in the interacting populations of host and parasite in relation to the biotic potential of the host. Ecology 36, 202-206: 202.

118 Stanley, J. (1932). A mathematical theory of the growth of populations of the flour beetle Tribolium confusum, Duv. Canad. J. Res. 6, 632-671; Nice, M.M. (1937). Studies in the Life-History of the Song Sparrow: 207; vgl. McIntosh (1985): 176.

119 Hutchinson, G.E. (1947). A note on the theory of competition between two social species. Ecology 28, 319-321.

120 Elton, C. (1927). Animal Ecology: 101.

121 Vgl. z.B. Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2, 132-178; Solomon, M.E. (1949). The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18, 1-35; Wilbert, H. (1962). Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. Z. Mophol. Ökol. Tiere 50, 576-615; ders. (1970). Feind-Beute-Systeme in kybernetischer Sicht. Oecologia 5, 347-373; ders. (1970). Cybernetic concepts in population dynamics. Acta Biotheor. 19, 54-81; ders. (1971). Feedback control by competition. In: Boer, P.J. den & Gradwell, G.R. (eds.). Dynamics of Populations, 174-188.

122 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 287.

123 Hesse, R. (1924). Tiergeographie auf ökologischer Grundlage: 143.

124 Nachweise für Tab. 232: Dobzhansky, T. (1950). Mendelian populations and their evolution. Amer. Nat. 84, 401-418: 405; vgl. ders. (1937/51). Genetics and the Origin of Species: 15; Stebbins, G.L. (1950). Variation and Evolution in Plants: 38; Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life: 26; Davis, P.H. & Heywood, H. (1963). Principles of Angiosperm Taxonomy: 353; Bakker, K. (1964). Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies. Z. angew. Entomol. 53, 187-208: 189; Sladen, B.K. & Bang, F.B. (1969). Population growth and ecology. In : dies. (eds.). Biology of Populations: 13; Krebs, C. (1972). Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance: 637; McNaughton, S.J. & Wolf, L.L. (1973). General Ecology: 5; MacMahon, J.A., Phillips, D.L., Robinson, J.V. & Schimpf, D.J. (1978). Levels of biological organization: an organism-centered approach. BioScience 28, 700-704: 704; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 154.

125 Eine Formulierung, die ich von Ulrich Hentschke übernehme.

126 Jonckers, L.H.M. (1973). The concept of population in biology. Acta Biotheor. 22, 78-108: 97.

127 Bunge, M. (1979). Some topical problems in biophilosophy. J. Soc. Biol. Struc. 2, 155-172: 162; ders. (1981). Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve. Behav. Brain Sci. 4, 284-285; Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 154.

128 Anonymus (1940). Formal demography. Population Index 6, 260-268: 265; Gray, P. (1967). The Dictionary of

the Biological Sciences: 442 (Stichwort ›relict‹).
129 Horne, R.A. (1970). Sea water. Advances in Hydroscience 6, 107-140: 123.
130 a.a.O.: 123f.
131 Burma, B.H. (1949). The species concept: a semantic review. Evolution 3, 369-370; 372-373; Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life: 28.
132 Goudge (1961): 31; 34.
133 Goudge (1961): 30f.; Bakker, K. (1964). Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies. Z. angew. Entomol. 53, 187-208: 189.
134 Goudge (1961): 26; vgl. Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution; Mayr, E. (1949). The species concept: semantics versus semantics. Evolution 3, 371-373.
135 Damuth, J. (1992). Extinction. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 106-111: 109.
136 Bunge (1981); Mahner & Bunge (1997): 154.
137 Wägele, J.-W. (2000/01). Grundlagen der phylogenetischen Systematik: 51.
138 Mayr, E. (1997). This is Biology (dt. Das ist Biologie, Heidelberg 1998): 275f.; vgl. McIntosh, R.P. (1985). The Background of Ecology: 176.
139 Łomnicki, A. (1980). Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. Oikos 35, 185-193.
140 Gilmour, J.S.L. & Gregor, J.W. (1939). Demes: a suggested new terminology. Nature 144, 333; vgl. Gilmour, J.S.L. & Heslop-Harrison, J. (1954). The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. Genetica 27, 147-161.
141 Perrier, E. (1881). Les colonies animales et la formation des organismes: 717; noch nicht in ders. (1879). Rôle de l'association dans le règne animal. Revue Scientifique 17, 553-559.
142 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 137.
143 Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution; Wright, S. (1955). Classification of the factors of evolution. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20, 16-24; Mayr (1963): 137.
144 Edström, J.E. (1968). Masters, slaves and evolution. Nature 220, 1196-1198: 1198.
145 Williams, M.B. (1989). Evolvers are individuals: extension of the species as individuals claim. In: Ruse, M. (ed.). What the Philosophy of Biology Is. Essays Dedicated to David Hull, 301-308.
146 Reydon, T.A.C. (2005). Species as Units of Generalization in Biological Science. A Philosophical Analysis: 13; 45.
147 Casper, J.L. (1835). Beyträge zur medicinischen Statistik und Staatsarzneikunde, Bd. 2. Die wahrscheinliche Lebensdauer des Menschen: 4; Bernoulli, C. (1840-43). Handbuch der Populationistik oder Bevölkerungswissenschaft, 3 Bde.
148 Gerstner, L.J. (1864). Die Bevölkerungslehre.
149 Guillard, A. (1855). Éléments de statistique humaine ou démographie comparée; vgl. Schmid, J. (1984). Bevölkerung und soziale Entwicklung: 43.
150 Rümelin, G. (1863). Zur Theorie der Statistik. Z. gesamte Staatswiss. 19, 653-696: 689; vgl. auch Körösi, J. (1883). Ueber Wesen und Grenzen der Demographie (Demologie). Deutsche Vierteljahrsschrift für öffentliche Gesundheitspflege 15, 302-303.
151 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 164.
152 Vgl. Toepfer, G. (2002). Das System der biologischen Disziplinen – Geschichte und Theorie. In: Hoßfeld, U. & Junker, T. (Hg.). Die Entstehung biologischer Disziplinen, II. Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie, Bd. 9, 69-95.
153 Johnson, C.G. (1941). The ecology of the bed-bug, Cimex lectularius L., in Britain: report on research, 1935-40. J. Hygiene 41, 345-461: 406; Park, T. (1945). Ecological aspects of population biology. Sci. Monthly 60, 311-313: 311; ders. (1946). Some observations on the history and scope of population ecology. Ecol. Monogr. 16, 315-320; ders. (1948). Population ecology. Encycl. Brit.; Hutchinson, G.E. & Deevey, E.S. Jr. (1949). Ecological studies on populations. Surv. Biol. Prog. 1, 325-359: 326; Lack, D. (1951). Population ecology in birds. Proc. 10. Int. Ornith. Congr., 409-448.
154 Elton, C. (1943). The bedbug's world. J. Anim. Ecol. 12, 60-61: 60.
155 a.a.O.: 61.
156 Anonymus (1935). International Congress for the Scientific Investigation of Population Problems. Man 35, 109; Park (1945): Titel.
157 Vgl. Monographs in Population Biology (Princeton, N.J.) 1967-; Lewontin, R.C. (ed.) (1968). Population Biology and Evolution; Theoretical Population Biology (New York) 1.1970-; Wilson, E.O. (1971). A Primer of Population Biology; vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 144f.
158 Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 13.
159 Hutchinson & Deevey (1949): 326.
160 Anonymus (1938). [Werbeanzeige: Sinnott, E.W. & Dunn, L.C. (1939). Principles of Genetics]. Science 88, 9a; Sinnott, E.W. & Dunn, L.C. (1939). Principles of Genetics: vii; Cross, E.C. (1941). Colour Phases of the Red Fox (*Vulpes fulva*) in Ontario. J. Mammalogy 22, 25-39: 38; Lewis, D. (1941). Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants. New Phytol. 40, 56-63: 61; Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution: xvi; Stern, C. (1949). Principles of Human Genetics: 168; Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20 (1955): v.
161 Levins, R. (1970). Extinction. In: Some Mathematical Questions in Biology. Lectures on Mathematics in the Life Sciences, vol. 2, 77-107: 93.
162 a.a.O.: 77.
163 Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull. Entomol. Soc. Amer. 15, 237-240; vgl. Hanski, I. (1991). Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. Biol. J. Linn. Soc. 42, 17-38.
164 Vgl. Wright, S. (1940). Breeding structure of popula-

tions in relation to speciation. Amer. Nat. 74, 232-248; Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). The Distribution and Abundance of Animals; Den Boer, P.J. (1968). Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Acta Biotheor. 18, 165-194.

165 Wilson, E.O. (1975). Sociobiology: 107.

166 Hutchinson, G.E. (1951). Copepodology for the ornithologist. Ecology 32, 571-577; Skellam, J.G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. Biometrika 38, 196-218; Horn, H.S. & MacArthur, R.H. (1972). Competition among fugitive species in a harlequin environment. Ecology 53, 749-752.

167 Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. Oikos 37, 306-312; Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resoource: a simulation model. J. Anim. Ecol. 50, 461-471; vgl. Hanski, I. & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Biol. J. Linn. Soc. 42, 3-16.

168 White, J. (1979). The plant as a metapopulation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10, 109-145: 110.

169 Damuth, J. (1985). Selection among "species": A formulation in terms of natural functional units. Evolution, 39, 1132–1146: 1137.

Literatur

Egerton, F.N. (1967). Observations and Studies of Animal Populations Before 1860 (Diss. Univ. Madison).

Egerton, F.N. (1968). Ancient sources for animal demography. Isis 59, 175-189.

Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics.

Jonckers, L.H.M. (1973). The concept of population in biology. Acta Biotheor. 22, 78-108.

Kingsland, S. (1982). The refractory model: the logistic curve and the history of population ecology. Quart. Rev. Biol. 57, 29-52.

Kingsland, S. (1985). Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology.

Räuber

Das Wort ›Räuber‹ (mhd. ›roubære‹, ahd. ›roubare‹) stellt eine Ableitung von ›Raub‹ dar, das wiederum von einem Verb mit der Bedeutung »brechen, (ent-) reißen« abstammt. Im biologischen Kontext bildet das Wort eine Kurzform des mindestens seit Mitte des 17. Jahrhunderts verbreiteten Ausdrucks *Raubtier*.[1] Während als ›Räuber‹ im gegenwärtigen biologischen Sprachgebrauch eine besondere Lebensform der Ernährung beschrieben wird, ist der Ausdruck ›Raubtier‹ für eine taxonomische Untergruppe (eine »Ordnung«) der Säugetiere in Gebrauch.

Aristoteles bezeichnet die Raubtiere als *Fleischfresser* (»σαρκοφάγοι«[2]) und stellt sie den Pflanzen- oder genauer Fruchtfressern (»καρποφάγοι«[3]) und Allesfressern[4] gegenüber (↑Ernährung); er charakterisiert die fleischfressenden Tiere auch allgemein als »wild« (»ἄγρια«[5]). Bereits im klassischen Latein wird der Ausdruck für ›Räuber‹ auch auf Tiere übertragen (Vergil: »raptor«[6]; Statius: »praedator«[7]).

Definition und Terminologie

Nach heutiger biologischer Terminologie ist ein Räuber ein Organismus, der sich auf Kosten eines anderen Organismus ernährt, indem er diesem sein Leben nimmt. Im Unterschied zum Parasitismus besteht die Interaktion zwischen einem Räuber und seiner Beute nur für kurze Zeit und endet regelmäßig mit dem Tod der Beute. Es ist üblich, von einem Räuber nur dann zu sprechen, wenn er ähnlich groß oder größer als seine Beute ist und wenn diese ein Tier ist. Daher kann das biologische Räubertum auch als ***Zoophagie*** bezeichnet werden (zunächst in Bezug auf den Menschen: Morosini 1625: »Zoophagia«[8]; Roth 1807: »Zoophagie, (griech.) Fleischgenuß«[9]; später auf Tiere: Anonymus 1836: »Zoophagie, […] Voracité des animaux qui les porte à manger leur proie vivante«[10]). Das dazugehörige Adjektiv ***zoophag*** wird seit Mitte des 17. Jahrhunderts verwendet (Riccioli 1655: »Zoophagus«[11]; Gattel 1803: »Zoophage«[12]: Capuron 1806: »Zoophagus, zoophage«[13]; Anonymus 1824: »zoophag«; »zoophagique«[14]; Brookes 1828: »zoophagous«[15]; Kirby 1835 »zoophagous […] which attack and devour *living* animals«[16]). Seit Beginn des 18. Jahrhunderts laufen die zoophagen Organismen auch unter dem Namen *Zoophage* (Boisregard 1700: »Zoophages […] ceux qui dévorent l'animal«[17]; Le Clerc 1715: »carnivora, vel Zoophaga«[18]; Hanov 1768: »Zoophaga«[19]; Anonymus 1815: »Zoophage, […] a name given to those carnivorous animals that seek and feed on flesh, but especially to flies that suck animals«[20]; Whewell 1840: »zoophagans«[21]).

Ein Räuber ist ein Organismus, der sich von anderen (meist kleineren) Organismen ernährt und diese (im Unterschied zu einem Parasiten) dabei tötet.

karnivor (Plinius um 79) *136*
Räuber (ahd.) *136*
Zoophagie (Morosini 1625) *136*
zoophag (Riccioli 1655) *136*
Prädation (Farre 1840) *136*
Episit (Lotka 1925) *136*
Episitismus (Friederichs 1930) *136*
räubervermittelte Koexistenz (Caswell 1978) *139*

Verbreiteter ist im Englischen allerdings die auf eine lateinische Wurzel zurückgehende Bezeichnung ***karnivore*** *Tiere* oder einfach *Karnivore* (Plinius 1. Jh.: »carnivora«[22] (Adj.); Brown 1646: »carnivorous animals«[23]; lat. Bravo de Sobremonte 1654: »Carnivora«[24]). Die taxonomische Gruppe (»Ordnung«) der Säugetiere, die später als ›Carnivora‹ bezeichnet wird, läuft bei C. von Linné von der 1. bis 12. Auflage (1735-66) des ›Systema naturae‹ unter dem Namen ›Ferae‹. Schon im 18. Jahrhundert wird ›Carnivora‹ aber auch als Titel für eine taxonomische Einheit verwendet.[25]

Ausgehend vom lateinischen ›praedatio‹ »das Beutemachen, Plündern«[26] kann das biologische Räuber-Beute-Verhältnis als ***Prädation*** bezeichnet werden – ein Terminus, der im Englischen seit Mitte des 19. Jahrhunderts erscheint (anfangs auch bezogen auf den Parasitismus: Farre 1840: »the occupancy of living bodies by parasites presents us with a more remarkable and less understood feature in the law of predation«[27]). Im 19. Jahrhundert ist der Ausdruck in der biologischen Anwendung aber selten; er entwickelt sich erst im 20. Jahrhundert zu einem Terminus (Adams 1918: »An animal, by the process of predation runs down another animal and devours it«[28]). Bereits im 18. Jahrhundert erscheint das zunächst stärker verbreitete englische Adjektiv ›predaceous‹ (schon bei Derham 1714[29]; auch ›depredation‹ bereits im 18. Jahrhundert: Ward 1775: »tigers and cats […] are formed for a life of nocturnal depredation«[30]).

Im Anschluss an die englischsprachige Literatur findet der Ausdruck ›Prädation‹ seit Ende der 1960er Jahre auch in die deutschsprachige Biologie Eingang.[31] Als Alternativbezeichnung wird seit 1930 das aus dem Griechischen abgeleitete ***Episitismus*** (griech. ›ἐπισιτισμός‹ »Verpflegung, Verproviantierung«) verwendet (Friederichs 1930)[32] – eine Anlehnung an die von A. Lotka 1925 eingeführte Bezeichnung ***Episit*** (»episite«) für einen Räuber.[33]

Räuber in der Antike

Bis ins 19. Jahrhundert hinein wird ein Räuber nicht klar von einem Konkurrenten (↑Konkurrenz) unterschieden. Schon Aristoteles diskutiert zwar in seinen zoologischen Schriften die Fälle der Konkurrenz und des Räubertums getrennt[34]; er entwickelt aber keine allgemeinen Begriffe dafür – ein Zustand, der sich erst im 19. Jahrhundert ändert.[35]

Dass Räuber über besondere lebensgeschichtliche Merkmale charakterisiert werden können, bemerkt schon Herodot. Er stellt fest, dass räuberische Organismen weniger Junge erzeugen als solche, die sich von Pflanzen ernähren. Er interpretiert dies im Sinne eines göttlichen Plans und eines (ökologischen) Gleichgewichts in der Natur: Durch die niedrigeren Vermehrungsraten der Räuber genießen die Beuteorganismen einen Schutz und werden vor dem Aussterben bewahrt.[36] Auch dass Räuber nicht nur einen destruktiven Einfluss auf eine biologische Gemeinschaft ausüben, wird bereits in der Antike gesehen. In einem christlich inspirierten Kontext wird nach einer Erklärung für das Übel des Räubertums gesucht, die es in die Harmonie der Schöpfung integriert. Plotin bemerkt in diesem Sinne, Räuber würden die Menge und Vielfalt des Lebens vermehren; auch der gewaltsame Tod eines Lebewesens habe damit einen Sinn, weil er ein anderes Leben ermögliche.[37]

Der Räuber in der Ökonomie der Natur

Eine weniger theoretisch-ideologisch, sondern empirisch geleitete Vorstellung über die Räuber in der Natur wird in der Neuzeit entwickelt. R. Bradley weist zu Beginn des 18. Jahrhunderts auf die Bedeutung der Räuber für das Gleichgewicht der Natur hin. So beobachtet er die Populationsexplosion von Raupen auf einem Rübenfeld, nachdem die Bauern die Vögel von ihrem Feld entfernten, in der Meinung, sie würden den Schaden verursachen.[38]

C. von Linné berichtet von Beobachtungen, denen zufolge Organismen, die sich von den Vertretern einer Art ernähren, den Vertretern anderer Arten damit ein Leben an diesem Ort ermöglichen, weil sie von der Konkurrenz durch die gefressenen Organismen befreit sind. Linné deutet diese Beobachtungen im Sinne einer Ökonomie und Harmonie der Natur: »Die Grasraupe scheinet dazu erschaffen zu seyn, damit sie eine gehörige Verhältnis zwischen dem Grase und andern Pflanzen setze, ob sie gleich oft dem Wieswachse großen Schaden thut. Denn wo nicht diese Raupe zuweilen leere Plätze machte, so würde sich das im Wachsthum ungestörte Gras so sehr ausbreiten, daß es andere Pflanzen verdrengte und sie folglich ausrottete. Daher trift man immer

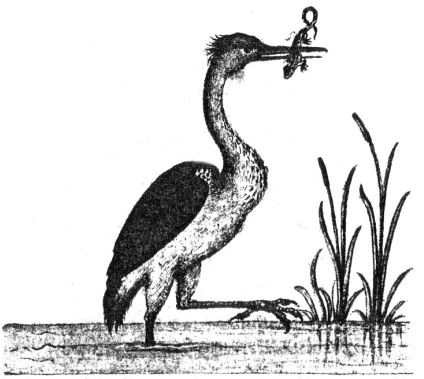


Abb. 423. Reiher mit Beute (aus Manuel Philes (14. Jh.). Peri zoon idiotetos (Kopie von Ange Vergèce 1564); aus Raalte, M. van (1993). Theophrastus Metaphysics).

weit mehrere Pflanzengattungen an solchen Oertern an, wo das Jahr vorher diese Raupen die Wiesen abgefressen haben, als anderwärts«.[39]

Im 19. Jahrhundert bezeichnet R. Chambers, in die gleiche Richtung weisend, die räuberischen Organismen als die »Polizei« der Natur und Bewahrer der Schöpfung, die ein zu großes Wachstum einer Art verhinderten.[40] W. Smellie bevorzugt 1790 einen Vergleich aus dem Gartenbau und sieht Räuber als die Schere, die das Beschneiden der einander zu nahe gekommenen Pflanzen übernimmt und damit ein vollkommenes Wachstum der anderen ermögliche.[41]

Räubertum als Ernährungsstrategie

Seit C. Darwin treten die Argumentationen, die das Vorhandensein von Räubern im Hinblick auf ihren Beitrag für die Harmonie der Natur deuten, in den Hintergrund. Die Prädation erscheint vielmehr als individuelle Ernährungsstrategie, deren stabilisierender oder diversifizierender Effekt auf die Gemeinschaft und das Ökosystem ein Nebenprodukt, nicht aber der Grund ihres Bestehens ist.

Nur dem Namen nach, nicht aber hinsichtlich des angenommenen Mechanismus der Entstehung schließt die Bezeichnung *kluger Räuber* (»prudent predator«) an die alte Vorstellung einer Harmonie und gestalteten

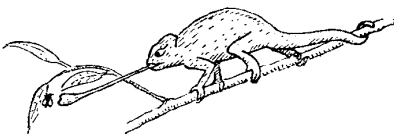


Abb. 424. Die Nahrungsaufnahme eines Chamäleons durch Jagen einer Fliege (aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen: 427).

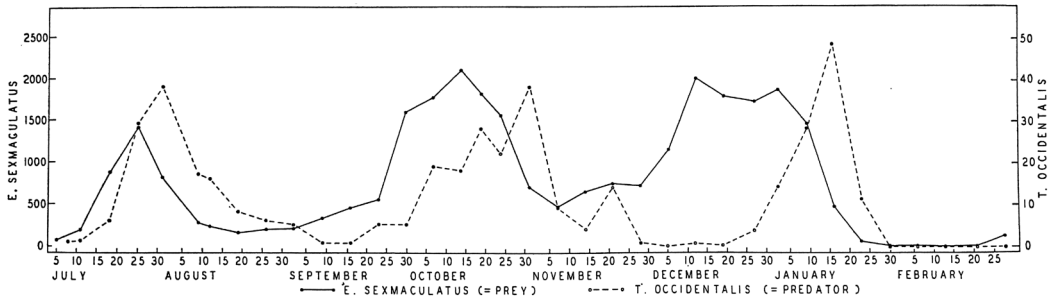


Abb. 425. Populationszyklen von Räuber und Beute in einem Laborsystem. Der zeitliche Verlauf der Populationsgrößen in dem System aus einer Population der räuberischen Milbe Typhlodromus occidentalis *(gestrichelte Linie) und ihrer Beutepopulation, der sich von Orangen ernährenden Milbe* Eotetranychus sexmaculatus *(durchgezogene Linie). Dargestellt ist die über längere Zeit stabile Situation, die vorliegt, wenn die Ressource eine starke Unterteilung in isolierte Flecken (»patches«) aufweist, so dass den Beuteorganismen temporäre Fluchträume zur Verfügung stehen, die von den Räubern später als von den Beuteorganismen besiedelt werden. Ohne diese Unterteilung kommt es schnell zu einem Zusammenbruch beider Populationen (aus Huffaker, C.B. (1958). Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. Hilgardia 27, 343-383: 370).*

Ordnung der Natur an. In der modernen ökologischen Theorie wird darunter ein Räuber verstanden, der seine Beute schont und bevorzugt nur solche Beute auswählt, die auch ohne seinen Eingriff bald sterben würde, die also nicht zu dem Erhalt und der Reproduktion seiner Beutepopulation beitragen würde und damit nur einen geringen oder gar keinen Beitrag zur Populationsgröße seiner Beute leistet.[42] Tatsächlich verhalten sich viele Tiere von Räuberarten auf diese Weise (ohne es zu intendieren oder zu planen), indem sie z.B. bevorzugt ältere Tiere zur Beute nehmen.

Eine bekannte Einteilung verschiedener quantitativer Typen des Räubertums formuliert C.S. Holling 1959. Holling unterscheidet (im Anschluss an Solomon 1949)[43] für die Prädation zunächst zwei Formen der Antwort auf Veränderungen der Beutedichte: die Veränderung der von jedem Räuber konsumierten Anzahl an Beuteorganismen, die *funktionale Antwort* (»functional response«), und die Veränderung der Populationsdichte der Räuber, die *numerische Antwort* (»numerical response«).[44] Die eine Komponente der Räuberantwort bezieht sich also auf die Ebene der Individuen, die andere auf Effekte auf der Ebene der Population. Beide Komponenten sind nach den Untersuchungen Hollings für die Räuber-Beute-Interaktionen gleich wichtig. In einfachen grafischen Modellen formuliert Holling eine Quantifizierung der Antworttypen von Räubern auf veränderte Beutehäufigkeiten (vgl. Abb. 426).

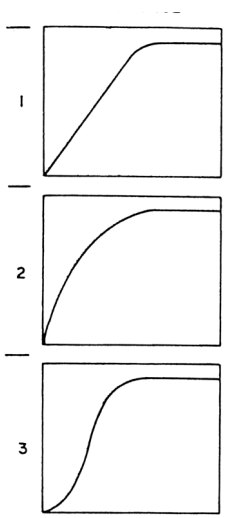


Abb. 426. Drei Typen der funktionalen Antwort eines Räubers auf seine Beute, d.h. des Verhältnisses der Nahrungsaufnahmerate eines Räubers (Ordinate) in Abhängigkeit von der Verfügbarkeit der Nahrung (Abszisse): Typ 1: Die Konsumtionsrate steigt linear mit der Verfügbarkeit der Nahrung und erreicht dann einen Maximalwert unabhängig von einer weiteren Steigerung der Nahrungsverfügbarkeit (ein eher seltener Typ, der v.a. bei Herbivoren verbreitet ist); Typ 2: Die Konsumtionsrate steigt mit der Nahrungsverfügbarkeit, die Zunahme der Steigerung nimmt aber kontinuierlich ab, bis sie ein Plateau erreicht (der häufigste Typ); Typ 3: Die größte Zunahme der Konsumtionsrate liegt bei niedriger Nahrungsverfügbarkeit vor (dieser Typ ist bei solchen Räubern verbreitet, bei denen eine anfängliche Zunahme der Nahrung eine Verbesserung der Sucheffizienz oder eine Verminderung der Verarbeitungszeit bewirkt) (Ausschnitt aus Holling, C.S. (1959). The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. Canad. Entomol. 91, 293-320: 317).

Quantitative Räuber-Beute-Modelle

Die Interaktion von Räubern mit ihrer Beute bildet einen Ansatzpunkt für die quantitative Analyse der Dynamik von Populationen (↑Population; Koexistenz). Auf der Grundlage gekoppelter Differenzialgleichungen entwickeln A. Lotka und V. Volterra in den 1920er Jahren unabhängig voneinander eine Beschreibung des Populationswachstums von interagierenden Räuber- und Beutearten.[45] Die mathematischen Modelle liefern zykli-

sche Schwankungen der beteiligten Populationen, die anschaulich leicht durch periodische Übernutzung der Beutepopulation durch die Räuber und anschließende Erholung zu deuten sind (↑Gleichgewicht: Abb. 201-203).

Kontrollierte empirische Tests für dieses Populationsverhalten setzen mit den Untersuchungen von Einzellerpopulationen durch G.F. Gause in den frühen 1930er Jahren ein. In der einfachen Gemeinschaft aus einer Population von Pantoffeltierchen (*Paramaecium*) als Beute und einer Population eines zweiten Einzellers (*Didinium*) als Räuber gelingt es Gause jedoch in vielen Versuchsansätzen nicht, die periodischen Populationsschwankungen zu erreichen. Erst nachdem Gause periodisch einzelne Individuen der Beute- und Räuberpopulation zu dem Ansatz hinzufügt (er interpretiert dies unter natürlichen Verhältnissen als Immigration), erscheinen zumindest für kurze Zeit die erwarteten Zyklen.[46]

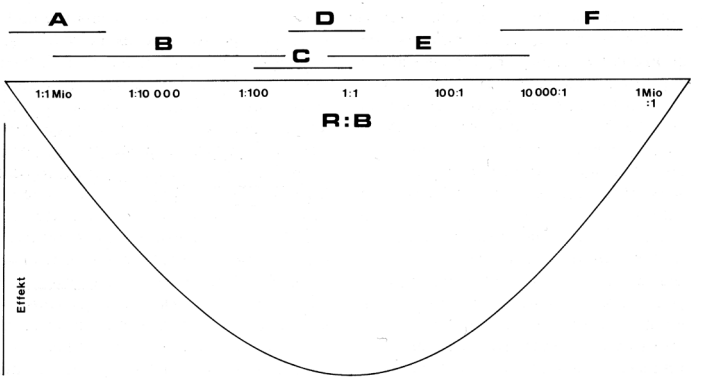


Abb. 427. Typen von Räubern in Abhängigkeit vom Größenverhältnis zwischen Räuber- und Beuteorganismen (R : B) und der Effekt dieses Verhältnisses auf die Reduktion der Beutepopulation durch die Räuber. Der größte Einfluss wird für die Fälle extremer Größendifferenz zwischen Räuber und Beute angenommen. Typen von Räubern: A: Krankheitserreger; B: Parasiten; C: Parasitoide; D: Rudeljäger; E: Jäger; F: Filtrierer (aus Remmert, H. (1978/84). Ökologie. Ein Lehrbuch: 149).

Auch in anderen Laboruntersuchungen erweist es sich als nicht einfach, die Populationszyklen zu erzeugen. In einer bekannten Studie C.B. Huffakers an einem Räuber-Beute-System von Milben auf Orangen werden die Zyklen erst dann stabil, wenn die Ressource eine starke Unterteilung in isolierte Flecken (»patches«) aufweist, so dass den Beuteorganismen temporäre Fluchträume zur Verfügung stehen, die von den Räubern später als von den Beuteorganismen besiedelt werden (vgl. Abb. 425).[47]

Das Leben-Mahlzeits-Prinzip

Die Interaktion von Beute- und Räuberarten kann in evolutionären Dimensionen als ein Wettrennen beschrieben werden, in dem jeder Fortschritt der einen Seite (z.B. Erhöhung der Fluchtgeschwindigkeit) eine korrespondierende Reaktion der anderen Seite nach sich zieht. In einem solchen evolutionären Wettrennen gelingt es einem Räuber selten, seine Beute ganz auszulöschen. Dies gilt insbesondere für in ihrer Beute spezialisierte Räuber, deren Populationsgröße direkt von der Populationsgröße der Beute abhängt.

Eine evolutionstheoretische Erklärung für den Vorsprung der Beuteorganismen kann in den unterschiedlichen Selektionsbedingungen für Beute und Räuber gesehen werden: Der Beute geht es um ihr Leben, dem Räuber nur um eine zusätzliche Mahlzeit. R. Dawkins und J.R. Krebs taufen diese asymmetrischen Selektionsbedingungen 1979 das *Leben-Mahlzeits-Prinzip* (»life-dinner principle«).[48] Der theoretische Ausgang des Wettrennens hängt allerdings sehr von den gewählten Randbedingungen ab: Wenn die Räuber unter starkem Hunger leiden, kann das Erlegen einer Beute für sie auch zu einer Frage von Leben und Tod werden. Umgekehrt kann für eine Population von Beuteorganismen der Einfluss der Räuber weitgehend irrelevant sein, wenn ihr Wachstum selbst durch andere Faktoren wie eine unzureichende Nährstoffversorgung limitiert ist.

Räubervermittelte Koexistenz von Konkurrenten

Der mögliche positive Einfluss von Räubern auf die Diversität einer Gemeinschaft ist seit langem bekannt und wird u.a. von Linné (s.o.) und C. Darwin (in seinem so genannten Experiment des Rasenmähens[49]) beschrieben. G. Varley und D. Lack argumentieren 1947, dass ein Nebeneinander von Populationen verschiedener Arten mit ähnlichen Umweltansprüchen möglich ist, selbst wenn dies nach dem Konkurrenzausschlussprinzip unrealistisch scheint – wenn die Größe dieser Populationen durch einen Räuber auf einem niedrigen Niveau gehalten wird.[50] Seit 1978 wird dieses Phänomen als ***räubervermittelte Koexistenz*** beschrieben (Caswell 1978: »predator mediated coexistence«[51]).

Die klassische experimentelle Studie dazu veröffentlicht R.T. Paine 1966 und bezieht sich auf den Einfluss eines räuberischen Seesterns auf die Gemeinschaft von Organismen, die die felsige Gezeitenzone eines Meeres besiedeln.[52] Die Ursache dieses Phänomens besteht nach Paine darin, dass die räu-

berischen Seesterne die Monopolisierung der Ressourcen durch die Organismen einer konkurrenzstarken Art verhindern: »local animal species diversity is related to the number of predators in the system and their efficiency in preventing single species from monopolizing some important, limiting, requisite«.[53] Wegen seines großen Einflusses auf die Strukturierung der Gemeinschaft bezeichnet Paine den räuberischen Seestern später als *Schlüsselart* (»keystone species«) (↑Biozönose). In vielen verschiedenen Gemeinschaften können Räuber als Schlüsselarten identifiziert werden.[54]

Nachweise

1 Ordnung Des Durchleuchtigen Hochgebornen Fürsten und Herrn Herrn Ernsten Hertzogen zu Sachsen […] Welcher gestalt sich die Unterthanen […] bey der [...] allgemeinen Verfolgung der schädlichen Raub-Thiere der Wölffe jedesmals mit der Folge zu verhalten (Gotha 1656); Goeze, J.A.E. (1791). Europäische Fauna, Bd. 1 Primaten und Raubthiere; Brehm, A. (1864). Illustrirtes Thierleben, Abth. 1, Bd. 1. Affen und Halbaffen, Flatterthiere, Raubthiere.
2 Aristoteles, Hist. anim. 594a12.
3 a.a.O.: 595b23.
4 a.a.O.: 488a15.
5 a.a.O.: 594a26.
6 Vergil, Aeneis 2, 356; vgl. Ovid, Metamorphosen 6, 518.
7 Statius (1. Jh.). Thebais 4, 316; vgl. Ovid, Metamorphosen 6, 516; 12, 306.
8 Morosini, A. (1625). Andreae Mauroceni, veneti senatoris, Opusculorum, cum ejusdem Epistolis, pars prima. Divi Thomae Aquinatis vita. De Sacris lipsanis in D. Marci Templo inventis Meditationes... De Zoophagia et anthropophagia... Elogia... De Arrogantia libellus...
9 Roth, J.F. (1791/1807). Gemeinnütziges Lexikon für Leser aller Klassen, Bd. 2: 589.
10 Supplément au Dictionnaire de l'Académie Française, Bd. 3 (1836): 860; Borring, L.S. (1845). Dictionnaire français-danois et danois-français: 683; außerbiologisch: Gleïzès, J.-A. (1840). Thalysie, ou La nouvelle existence, Bd. 1: 345; vgl. auch Iszlai, J. (1881). Ein Blick auf die Beziehung zwischen der naturgemässen Ernährungsweise und dem Gebisse des Menschen, sowie der übrigen Säugethiere (Forts.). Deutsche Vierteljahrsschrift für Zahnheilkunde 21, 109-130: 130; Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 39.
11 Riccioli, G.B. (1660). Prosodia reformata, Bd. 2: [zoophagus].
12 Gattel, C.M. (1803). Dictionnaire françois-espagnol, et espagnol-françois, Bd. 2: 696.
13 Capuron, J. (1806). Nouveau dictionnaire de médecine, de chirurgie, de physique, de chimie et d'histoire naturelle: 418.
14 Neues vollständiges Wörterbuch der deutschen und französischen Sprache, Deutscher Theil, Bd. 2 (1824): 228.
15 Brookes, J. (1828). A Prodroums of a Synopsis Animalium: 16; Stark, J. (1828). Elements of Natural History, vol. 2. Invertebrata: 24; Lyell, C. (1835). On the proofs of a gradual rising of the land in certain parts of Sweden. Philos. Trans. Roy. Soc. London 125, 1-38: 25.
16 Kirby, W. (1835). On the Power, Wisdom and Goodness of God as Manifested in the Creation of Animals and in their History, Habits and Instincts: 70.
17 Boisregard, N.A. de (1700). De la génération des vers dans le corps de l'homme: 282.
18 Le Clerc, D. (1715). Historia naturalis et medica latorum lumbricorum, intra hominem & alia animalia, nascentium: 371.
19 Hanov, M.C. (1768). Philosophia naturalis sive physica dogmatic, Bd. 4: 411.
20 Chambaud, L. (1815). A New Dictionary English and French and French and English (corrected and enlarged by JT.H. des Carrières), vol. 2, part 2: [Zoophage].
21 Whewell, W. (1840). The Philosophy of the Inductive Sciences, 2 vols.: I, cx.
22 Plinius (1. Jh.). Naturalis historia 9, 78; 10, 199.
23 Brown, T. (1646). Pseudodoxa Epidemica: IV, x.
24 Bravo de Sobremonte Ramirez, G. (1654). Resolutiones medicae. practicis pro curandis febribus. In: Operum medicinalium, Bd. 5 (Lyon 1684): 67; engl.: Bennett, (1830). The Gardens and Menagerie of the Zoological Society Delineated, vol. 1: 99.
25 Valmont-Bomare, J.C. (1791). Quadrupedes. In: Dictionnaire raisonnée universel d'histoire naturelle, Bd. 12, 3-112: 12.
26 Vgl. z.B. C. Velleius Paterculus: 2, 73; Tacitus, Annales: 3, 74.
27 Farre, A. (1840). Worms found in the human body. In: Tweedie, A. (1840). A System of Practical Medicine, vol. 5, 227-260: 227; vgl. McGee, W.J. (1896). Expedition to Seriland. Science 3, 493-505: 503; ders. (1897). The beginning of zooculture. Amer. Anthropol. 10, 215-230: 224.
28 Adams, C.C. (1918). Migration as a factor in evolution: its ecological dynamics. Amer. Nat. 52, 465-490: 469.
29 Derham, W. (1714). Physico-theology: 402; Shaw, G. (1791). Description of the Cancer stagnalis of Linnaeus. Trans Linn. Soc. 1, 103-110: 104; Dillwyn, L.W. (1815). On fossil shells. Philos. Trans. Roy. Soc. London 113, 393-399: 393; Lyell, C. (1835). On the proofs of a gradual rising of the land in certain parts of Sweden. Philos. Trans. Roy. Soc. London 125, 1-38: 25.
30 Ward, S. (1775). Natural History of Birds, vol. 5: 141f.
31 Tischler, W. (1968). [Rez. Slobodkin, L.B., Smith, F.E., & Hairston, N.G. (1967). Regulation in terrestrial ecosystems and the implied balance of nature]. Amer. Nat. 101, 109-124. Berichte über die wissenschaftliche Biologie, Abt. A 283: 432; Janetschek, H. (1969). [Rez. Hocking, B. (1968). Insect-flower association in the high Arctic. Oikos 19, 359-387]. Berichte Biochemie und Biologie 309: 177; Tischler, W. (1976). Einführung in die Ökologie: 59; Purves, W.K. et al. (1983/2004). Life. The Science of Biology (dt. Held, A. et al. (Hg.). Biologie, München 2006): 1299; Campbell,

N.A. & Reece, J.B. (1987/2009). Biology (dt. Kratochwil, A. et al. (Hg.). Biologie, München 2009): 1613.

32 Friederichs, K. (1930). Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, 2 Bde.: I, 272; Kühnelt, W. (1965). Grundriss der Ökologie: 183.

33 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 77.

34 Aristoteles, Hist. anim. 608b19-609b20.

35 Vgl. Egerton, F.N. (1973). Changing concepts of the balance of nature. Quart. Rev. Biol. 48, 322-350: 329.

36 Herodot, Historiae: III, 108; Platon, Protagoras 321b.

37 Plotin, Enneaden III, 2, 15.

38 Bradley, R. (1720). New Improvements of Planting and Gardening (ed. 3, pt. 3): 58; vgl. Egerton, F.N. (1971). The concept of competition in nature before Darwin. Actes XIIe Congr. Int. Hist. Sci. Paris 1968, VII, 41-46: 43.

39 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt. in Hoepfner, E.J.T. (Hg.). Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56): 26.

40 [Chambers, R.] (1844/47). Vestiges of the Natural History of Creation: 265f.

41 Smellie, W. (1790). Philosophy of Natural History: 224; vgl. Gale, B.C. (1972). Darwin and the concept of a struggle for existence: a study in the extrascientific origins of scientific ideas. Isis 63, 321-344: 330f.

42 Carroll, C.R. & Janzen, D.H. (1973). Ecology of foraging by ants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4 231-257: 234; vgl. Slobodkin, L.B. (1968). How to be a predator. Amer. Zool. 8, 43-51: 50; ders. (1974). Prudent predation does not require group selection. Amer. Nat. 108, 665-678; vgl. Maiorana, V.C. (1976). Reproductive value, prudent predators, and group selection. Amer. Nat. 110, 486-489; Mertz, D.B. & Wade, M.J. (1976). The prudent prey and the prudent predator. Amer. Nat. 110, 489-496.

43 Solomon, M.E. (1949. The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18, 1-35: 16.

44 Holling, C.S. (1959). The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. Canad. Entomol. 91, 293-320: 303.

45 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology; Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Accad. Nazionale Lincei (ser. 6) 2, 31-113.

46 Gause, G.F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. Science 79, 16-17: 17.

47 Huffaker, C.B. (1958). Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. Hilgardia 27, 343-383.

48 Dawkins, R. & Krebs, J.R. (1979). Arms races between and within species. Proc. Roy. Soc. Lond. B 205, 489-511: 489.

49 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species. 113f.

50 Varley, G. (1947). The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). J. Anim. Ecol. 16, 139-186; Lack, D. (1947). Darwin's Finches: 136; vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology: 168.

51 Caswell, H. (1978). Predator-mediated coexistence: A nonequilibrium model. Amer. Nat. 112, 127-154; Hastings, A. (1978). Spatial heterogeneity and the stability of predator-prey systems: predator-mediated coexistence. Theor. Popul. Biol. 14, 380-395.

52 Paine, R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. Amer. Nat. 100, 65-75.

53 a.a.O.: 73.

54 Vgl. z.B. Hall, D.J., Cooper, W.E. & Werner, E.E. (1970). An experimental approach to the production dynamics of and structure of freshwater animal communities. Limn. Ocean. 15, 839-928; Estes, J.A., Jameson, R.J. & Rhode, E.B. (1982). Activity and prey selection in the sea otter: influence of population status on community structure. Amer. Nat. 120, 242-258; Power, M.E., Matthews, W.J. & Steward, A.J. (1985). Grazing minnows, piscivorous bass stream algae: dynamics of a strong interaction. Ecology 66, 1448-1456.

Regeneration

Das Wort ›Regeneration‹ (abgeleitet von dem lateinischen Verb ›regenerare‹ »wiedererzeugen (von ererbten Merkmalen)«[1]) wird in der spätantiken und mittelalterlichen Philosophie, z.B. bei Tertullian und Augustinus, zunächst in der Bedeutung von »Wiedergeburt« verwendet.[2] Bis ins 17. und 18. Jahrhundert ist dieser theologische Sinn des Wortes der dominierende.[3] Eine biologische Bedeutung erhält das Wort in mittelalterlichen Abhandlungen zur Medizin, insbesondere zur Wundheilung, Mitte des 13. Jahrhunderts bei Theoderich von Lucca und wenig später bei Lanfrank von Mailand (»carnis regeneratio«) sowie Mitte des 14. Jahrhunderts in der ›Chirurgia magna‹ Guy de Chauliacs.[4] In Übersetzungen dieser Werke im 15. und 16. Jahrhundert erscheint der Ausdruck im Französischen und Englischen.[5]

Zu einem biologischen Terminus, der auch ins Deutsche übernommen wird, entwickelt sich der Ausdruck aber erst nach experimentellen Untersuchungen in der Mitte des 18. Jahrhunderts (Löseke 1762: »Die Regeneration des Polypi, Lumbrici, die Abschiessung der Hirschhörner und Krebsschalen überführen uns, daß auch edele Theile des animalischen Körpers regenerirt werden können«[6]; Bonnet 1770: »la Régénération entiere de la Cuisse d'un grand Animal«[7]; dt. Übers. 1770: »der gänzlichen Regeneration des Schenkels an einem grossen Thiere«[8]; Michaelis 1784: »die Regeneration der Nerven«[9]).

Die Erscheinungen der Regeneration, d.h. der Neubildung von verloren gegangenen Körperteilen eines Organismus, läuft bis ins 19. Jahrhundert meist unter dem Titel ***Reproduktion*** (↑Fortpflanzung). Unter dieser Bezeichnung wird sie 1712 von R.A.F. de Réaumur für verschiedene Organismen beschrieben.[10] Auch C. de Bonnet, der ab 1770 den Terminus ›Regeneration‹ übernimmt, spricht anfangs von der ›Reproduktion‹.[11]

Antike

Das Phänomen der Regeneration von Körperteilen ist seit der Antike bekannt und wird vielfach ökonomisch ausgenutzt, z.B. bei der Holzgewinnung oder der Gewinnung von Schafwolle. Von einer Regeneration auch komplexer Organe, wird in Mythen berichtet, z.B. im Fall der *Hydra*, einem neunköpfigen schlangenähnlichen Ungeheuer, das nach Verlust eines Kopfes zwei neue bildet. Fraglich ist, ob Naturbeobachtungen zum Regenerationsvermögen von Hohltieren als Modell für dieses mythologische Wesen dienten – bemerkenswert ist es jedenfalls, dass die Gattung von Organismen, bei der die Regeneration im 18. Jahrhundert erstmals genau beschrieben und allgemein bekannt wird, nach der mythologischen Figur den Namen *Hydra* erhalten hat (1735 von Linné[12]). Neben dem Hydra-Mythos wird eine Regeneration auch in anderen mythologischen Erzählungen der Antike beschrieben, z.B. in der Figur des Prometheus, an dessen Leber tagsüber ein Adler frisst und die nachts nachwächst (tatsächlich weist die Leber ein hohes Regenerationsvermögen auf).[13]

Für Aristoteles ist die ihm bekannte Teilbarkeit vieler Pflanzen und Insekten ein Beleg dafür, dass jeder ihrer Teile, sofern er nach der Teilung weiterlebt und über die Fähigkeit zur Ernährung (bei den Pflanzen) bzw. der Wahrnehmung und Ortsbewegung (bei den Tieren) verfügt, eine Seele enthält. Der Zerlegbarkeit der Tiere in Teile entspreche also eine Teilbarkeit ihrer Seele.[14] Einen Unterschied im Regenerationsvermögen der Tiere und Pflanzen sieht Aristoteles darin, dass die Tiere nach einer Teilung keine Organe neu zu bilden vermögen, bei Pflanzen dies aber sehr wohl möglich sei. Eine Pflanze enthält nach Aristoteles daher Wurzel und Spross potenziell in jedem ihrer Teile (»ἡ δ'ἐν τῷ φυτῷ δύναται·πανταχῇ γὰρ ἔχει καὶ ῥίζαν καὶ καυλὸν δύναται«[15]) – alle Pflanzenteile sind, in späterer Terminologie, *totipotent*. Auch die Regeneration einzelner Körperteile bei Tieren (z.B. des Schwanzes der Eidechsen) beschreibt Aristoteles.[16]

Réaumur

Seit Beginn des 18. Jahrhunderts werden Regenerationen systematisch experimentell untersucht. Als »Entdecker der Regenerationserscheinungen« (Moeschlin-Krieg 1953)[17] gilt R.A.F. de Réaumur. Er berichtet 1712 u.a. über die Regeneration von Beinen bei Krebsen (vgl. Abb. 428). Réaumur weist in seinen Versuchen nach, dass es ein bestimmtes Gelenk im Bein eines Krebses gibt, an dem dieses Bein bevorzugt abbricht und von dem aus sich auch die Regeneration am schnellsten vollzieht. Er erklärt das Regenerationsvermögen als eine funktionale Ein-

Die Regeneration ist die Wiederherstellung eines Körperteils nach dessen Verletzung oder Zerstörung, die innerhalb eines Organismus aufgrund von körpereigenen Prozessen erfolgt.

Regeneration (ca. 1267) *142*
Reproduktion (Réaumur 1712) *142*
physiologische Regeneration (Lotze 1846) *144*
Metaplasie (Virchow 1864-65) *145*
Autotomie (Frédérique 1883) *145*
reparative Regeneration (Anonymus 1893) *144*
Epimorphose (Morgan 1901) *144*
Morphallaxis (Morgan 1901) *144*

richtung, die gerade an solchen Organen vorliegt, die einer Verletzung am stärksten ausgesetzt sind.[18] Réaumur interpretiert das Regenerationsvermögen damit allgemein als Anpassung an die Verletzbarkeit von Organen.[19] Auch an anderen Organismengruppen, so an Polypen, Wasserwürmern, Blutegeln und Egelschnecken untersucht Réaumur die Regenerationsfähigkeit. Für seine präformistische Überzeugung stellen die Regenerationserscheinungen ein Problem dar, weil nicht klar ist, woher die Anlagen für die Neubildungen kommen, wenn der Organismus als präformiert in seinem Keim vorgestellt wird (↑Entwicklung).

Deutungen und Erklärungen im 18. Jh.

N. Hartsoeker wendet sich 1722 ausdrücklich gegen die Präformationstheorie und schließt aus dem Regenerationsvermögen von Krebsen auf eine »Intelligenz« im Körper dieser Tiere. Wenn diese Intelligenz dazu in der Lage sei, ein komplexes Körperteil zu regenerieren, dann könne sie auch einen ganzen Organismus bilden, so Hartsoeker.[20] In diese Richtung der Argumentation weisen auch die späteren Ausführungen Blumenbachs und seine Postulierung eines *Bildungstriebs* (»nisus formativus«; ↑Vitalismus/Lebenskraft).[21]

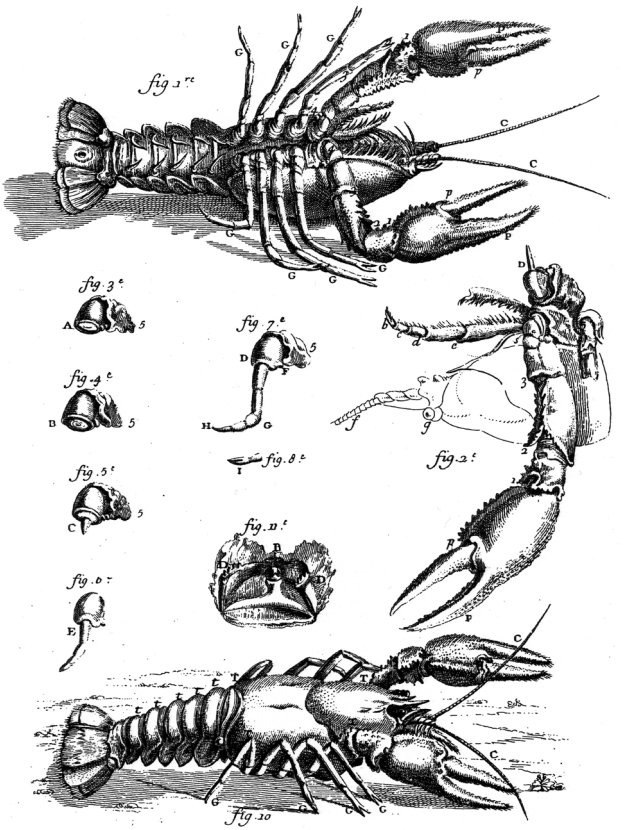


Abb. 428. Regeneration der Beine eines Krebses, nachdem diese an einer bestimmten Stelle abgebrochen sind (aus Réaumur, R.-A.F. de (1712). Sur les diverses reproductions que se font dans les écrivisses, les omars, les crabes, &c. Et entre autres sur celles de leurs jambes & de leurs écailles. Hist. Acad. Roy. Sci. 1712, 295-321: pl. 12).

Mitte des 18. Jahrhunderts ist es v.a. das Regenerationsvermögen der Süßwasserpolypen nach den Untersuchungen A. Trembleys, welches vielfaches Interesse findet.[22] Ausgangspunkt für Trembleys Beschäftigung mit den Süßwasserpolypen ist seine Überzeugung, es handle sich bei diesen Wesen um Tiere. Weil diese aber eine für Tiere ungewöhnlich variable Anzahl von Extremitäten aufweisen, studiert sie Trembley näher und trägt damit zur »Geburt der experimentellen Biologie« (Lenhoff & Lenhoff 1986) in der Mitte des 18. Jahrhunderts bei.[23]

In seinen Experimenten stellt Trembley einige grundlegende Prinzipien der Regeneration fest: (1) Die Polarität eines Körperteils bleibt bei der Regeneration erhalten: Aus dem abgeschnittenen Kopfende eines Polypen entwickelt sich also wieder ein Kopf und aus dem Fußende ein Fuß; (2) zwischen Wundheilung und der Regeneration ganzer Körperteile bestehen fließende Übergänge; (3) für eine erfolgreiche Regeneration des ganzen Tieres gibt es eine Mindestgröße eines Polypenfragments; und (4) eine von einer Knospe ausgehende beginnende Verzweigung vollzieht ihre Entwicklung unabhängig vom Rest des Körpers.[24]

Die Untersuchungen Trembleys sorgen Mitte des 18. Jahrhunderts für Aufsehen und werden rasch naturphilosophisch gedeutet. So werten materialistisch gesinnte Denker wie J.O. de La Mettrie und D. Diderot sie als Beleg für das Fehlen einer Seele bei Lebewesen und für ein Verständnis des lebenden Körpers als eines Systems, das in jedem seiner Teile organisiert sei und

Abb. 429. Regeneration der Zehen am Fuß eines Salamanders (aus Réaumur, R.A.F. de (1777). Mémoire sur les salamandres: Pl. VII).

keines zentralen Steuerorgans bedürfe (↑Organisation).[25] Auch zur Entscheidung des entwicklungsbiologischen Streits zwischen den Theorien der Präformation und Epigenese werden Trembleys Ergebnisse zu verwenden versucht. Die Ausbildung eines vollständigen neuen Organismus ausgehend von einem Körperfragment ist in den Augen der meisten Forscher ein Beleg für die Epigenese. Trembley selbst enthält sich weitgehend philosophischer Interpretationen seiner Ergebnisse; aus religiösen Gründen tendiert er aber eher zur Präformationstheorie.[26]

Neben den spektakulären Untersuchungen der Süßwasserpolypen stehen Mitte des 18. Jahrhunderts Studien zur Regeneration anderer Arten von Organismen. So wird die Regeneration von Ringelwürmern, wie z.B. der Regenwürmer, in Versuchen von P. Lyonet (1739)[27], C. de Bonnet (1745)[28] und O.F. Müller (1771)[29] studiert. Besondere Aufmerksamkeit finden schließlich die von L. Spallanzani 1768 beschriebenen Regenerationen von Extremitäten bei Wirbeltieren, wie Kaulquappen und Salamander.[30] In der Deutung seiner Ergebnisse bemüht sich Spallanzani darum, diese als eine Bestätigung der Präformationsannahme zu werten: Die Regeneration der Gliedmaßen deute auf Anlagen im Körper, die nur zu klein seien, um vor der erfolgten Regeneration sichtbar zu sein.[31]

Eine Systematik der Regenerationserscheinungen gibt J.F. Blumenbach 1781. Er unterscheidet bei den »Reproductionen« eine »natürliche oder nothwendige (Reproductio secundum naturae)« und eine »ausserordentliche oder zufällige (praeter naturam)«.[32] Zu ersterer zählt er den jährlichen Laubabwurf der Bäume, die Häutung der Insekten, Krebse und Reptilien, die Mauser der Vögel und den Wechsel der Haare, Zähne und Geweihe der Säugetiere. Die zweite unterteilt er weiter in zwei Formen: »A. Blosse Wiederherstellung der zerstörten Bildung ohne Verlust von Stoff (Reproductio formae)« und »B. Wiederherstellung des zugleich verlohrnen Stoffes (Reproductio materiei)«. Zu ersterer gehört z.B. das erneute Zusammenwachsen von künstlich getrennten Gliedern; zu letzterer die Heilung von Wunden und die Reproduktion von verlorenen Gliedmaßen. Blumenbach interpretiert die Regenerationserscheinungen als Manifestation eines allgemeinen »Bildungstriebes« und sieht ihr Vorkommen als Beleg für eine epigenetische Theorie der Formbildung (↑Entwicklung).

19. Jh.: Typen der Regeneration

Die erste der von Blumenbach unterschiedenen Hauptformen der Regeneration wird seit Mitte des 19. Jahrhunderts als ***physiologische Regeneration*** bezeichnet (deutsch zuerst 1846 bei H. Lotze für die »Theilbarkeit niederer Thiere mit selbstständiger psychischer Entwicklung der Theilstücke«[33]; 1853 in Bezug auf die Regeneration des Hornhautgewebes des Auges[34]; 1865 in Bezug auf die Neubildung von quergestreiften Muskelfasern[35]; von Rindfleisch 1872: »an excessive participation of the physiological regeneration may play a role in the inflammation«[36]; Morgan 1901: »physiological regeneration«[37]). Als typische Beispiele gelten die Erneuerung der Haut, der Federn bei Vögeln (Mauser) oder der Haare bei Säugetieren. Weil sie regelmäßig und wiederholt auftritt, kann sie auch *repetierende Regeneration* genannt werden (Korschelt & Heider 1902).[38] Die zweite Form hat verschiedene Bezeichnungen erhalten. Häufig heißt sie ***reparative Regeneration*** (Anonymus 1893: »reparative regeneration«[39]; Korschelt & Heider 1902: »der als Folge von Verletzungen oder anderen mehr gelegentlichen Substanzverlusten eintretende Ersatz […, d.h. die] occasionelle, reparative oder refektive Regeneration«[40]). Diese Form ist auch als *Organregeneration*[41] bekannt. Unterschieden sind beide Typen, insofern die physiologische Regeneration ein endogen durch den Organismus bedingter Prozess ist, die reparative Regeneration aber allein veranlasst durch äußere Störungen (z.B. Verletzungen) auftritt.

Die Untersuchungen der Regenerationen geben der experimentellen Entwicklungsbiologie seit ihrer Begründung in den 1880er Jahren entscheidende Impulse.[42] Zusammenfassend bezeichnet T.H. Morgan die Vorgänge der Wiederherstellung der ursprünglichen Organisation bei Prozessen der Regeneration 1900 als *Morpholaxis*.[43] Ein Jahr später unterscheidet er zwischen ***Epimorphose*** (»epimorphosis«) als der einfachen Bildung neuen Gewebes an der verletzten Stelle (»formation of new tissue at the exposed region«) und ***Morphallaxis*** (»morphallaxis«), die eine Umbildung des vorhandenen Gewebes in das eines anderen Typs einschließt (»transformation of the entire piece into a new form«).[44] Die Morphallaxis bezieht sich demnach also nicht auf die bloße Teilung vorhandener Zellen, sondern auf die Transformation von bestehenden, bereits zu einem Gewebetyp differenzierten Zellen.

Später im 20. Jahrhundert wird jede Regeneration eines komplexen Organs als *epimorphe Regeneration* bezeichnet (Goss 1991: »the regrowth of amputated structures from an anatomically complex stump«[45]) und von der einfachen *Geweberegeneration* (»tissue regeneration«) unterschieden.[46]

Morgan beurteilt die Erscheinungen der Regeneration als in ihrer physiologischen Natur nicht verschie-

den von den Vorgängen bei der normalen Entwicklung. Er wendet sich damit gegen die Auffassung A. Weismanns, nach der das Regenerationsvermögen eine spezielle Anpassung darstellt, die sich allein bei den verletzungsanfälligsten Körperteilen finde.[47] Die Regeneration führt Morgan daher auch nicht auf spezifische Mechanismen an einzelnen Körperteilen zurück, sondern sieht sie als einen Effekt, der durch die gesamte Organisation eines Organismus erzeugt wird: »the forming organism is of such a kind that we can better understand its action when we consider it as a whole […;] the properties of the organism are connected with its whole organization and are not simply those of its individual cells, or lower units«.[48]

Dass die Regeneration eines Gewebes nicht immer vom Gewebe des gleichen Typs ausgehen muss, stellt G. Wolff 1895 anhand der Regeneration der Augenlinse bei Lurchen fest. Die Regeneration der Linse erfolgt nicht ausgehend vom Rand der Wunde, sondern von der unverletzten Iris.[49] Es liegt hier also eine Transformation von differenzierten Zellen eines Typs in solche eines anderen Typs vor – ein Prozess, der mit Morgans Ausdruck als *Morphallaxis* bezeichnet werden kann. R. Virchow führt für einen verwandten Vorgang, nämlich die Umwandlung von gesunden Zellen in Krebszellen oder von Zellen eines Krebstyps in solche eines anderen den Ausdruck ***Metaplasie*** ein (Virchow 1864: »Uebergangsfähigkeit einer Geschwulstart in eine andere (Transformation, Metaplasie)«[50]; »Ein Fibrom kann durch Metaplasie zu einem Fibrosarkom werden«[51]).

Die besondere Fähigkeit der funktionalen Abtrennung von Körperteilen an speziell dafür vorgesehenen Stellen wird seit den 1880er Jahren als ***Autotomie*** bezeichnet. L. Frédérique, der den Ausdruck 1883 einführt, nachdem er das Phänomen bereits 1882 ausgehend von Untersuchungen zur Abtrennung von Beinen bei Krebsen als spontane Amputation (»amputation spontanée«) beschreibt[52], hält sie für eine eigenartige Form des Schutzverhaltens (»curieux moyen de défense«[53]). 1887 wird der Ausdruck ins Deutsche übernommen, zehn Jahre später ins Englische.[54]

Vitalistische Interpretation, funktionale Einordnung

Gegen Ende des 19. Jahrhunderts erlangt das Phänomen der Regeneration Bedeutung für die theoretische Biologie, weil es von H. Driesch als Element eines der schlagkräftigsten Argumente für seine vitalistischen Überzeugungen ins Feld geführt wird. Eine deterministische Maschinentheorie der Entwicklung reicht nach Driesch zur Erklärung der Regeneration nicht aus, weil keine Maschinen vorstellbar seien, die sich selbst reparieren könnten; notwendig sei daher die Annahme eines ganzmachenden Faktors (↑Vitalismus).

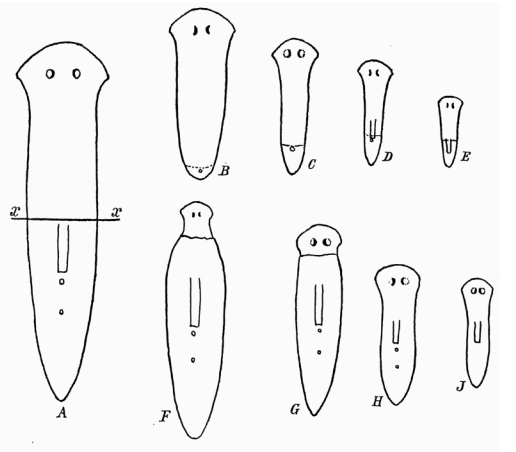


Abb. 430. Regeneration einer Planarie (Planaria spec.). *Aus der experimentellen Querteilung einer Planarie mittels eines Schnitts oberhalb des Pharynx entstehen zwei Hälften, die innerhalb weniger Wochen den jeweils fehlenden Teil ergänzen: B-E: Regeneration des hinteren Teils; F-J: Regeneration des vorderen Teils (aus Morgan, T.H. (1900). Regeneration in planarians. Arch. Entwicklungsmech. 10, 58-119: 61).*

Andere Untersuchungen des Phänomens der Regeneration am Ende des 19. Jahrhunderts weisen allerdings in die genau entgegengesetzte Richtung: Regenerationen werden nicht nur bei Lebewesen beschrieben, sondern auch bei Kristallen, insofern auch sie ihre Struktur nach äußeren Störungen wiederherstellen.[55]

Eine einheitliche funktionale Einordnung der Regeneration in das begriffliche Grundgerüst der Biologie stößt auf einige Schwierigkeiten. Driesch ordnet die Regenerationen als »Restitutionen oder Wiederherstellungsregulationen« dem Begriff der Regulation unter.[56] So verstanden, sind die Regenerationen als Kompensationen einer Störung verstanden. Dies trifft allerdings nur für die reparativen Regenerationen zu. Die physiologischen Regenerationen stellen dagegen keine Regulation im Sinne der Kompensation einer äußeren Störung dar, sondern sind vom Organismus selbst induziert. Funktional stehen sie entweder im Zusammenhang mit Schutzvorgängen (z.B. der Blattabwurf der Bäume im Herbst und die Neubildung im Frühling), mit natürlichen Verschleißerscheinungen der organischen Teile (z.B. die ständige Regeneration der Hautzellen) oder mit anderen periodisch wiederkehrenden Prozessen (z.B. die Fruchtbildung bei mehrjährigen Pflanzen oder die Geweihbildung bei Säugetieren).

Nachweise

1 Vgl. Plinius, Naturalis historia VII, 50; XII, 11.
2 Tertullianus (3. Jh.). De baptismo (Corpus christianorum, Series latina 1, ed. J.G.P. Borleffs, 1954, 277-295): cap. 5; Augustinus (5. Jh.). De civitate dei 20, 5; Vulgata: Matthäus 19, 28; Titus 3, 5.
3 Vgl. z.B. Whately, W. (1635). The New Birth, or a Treatise of Regeneration; Delivered in certain Sermons.
4 Theoderich von Lucca (= Teodorico Borgognoni oder Theodor von Cervia) (ca. 1267). [Cyrurgia]. In: Cyrurgia Guidonis de Cauliaco, Cyrurgia Bruni, Theodori, Rolandi, Rogerii, Lanfranci, Bertapalie (Venedig 1512, 97-134): 107 (II, xii); engl. Übers.: The Surgery of Theodoric ca. A.D. 1267 (transl. by E. Campbell & J. Colton, vol. 1, New York 1955): 139: »the regeneration of flesh«; The Surgery (New York 1965, 2 vols.): I, 21; Lanfrank von Mailand (1296). [Chirurgia magna] (nach Hall, J. (Übers.) (1565). Lanfrancus Mediolanensis, A Most Excellent and Learned Woorke of Chirurgerie): II. ix. 23; Guy de Chauliac (1363). Chirurgia magna (Manuskript in der New York Academy of Medicine): f. 8 (nach OED); vgl. Churchill, E.D. (1964). Healing by first intention: studies in the history of wound healing. J. Hist. Med. Allied Sci. 19, 193-214: 200.
5 Guy de Chauliac, Grande Chirurgie (Manuskript in der New York Academy of Medicine): f. 8; vgl. auch Copland, R. (1541). Guy de Chauliac's Questyonary Cyrurgyens: ii. sig. Biv^{v}; Browne, T. (1646). Pseudodoxia Epidemica: 127 (nach OED).
6 Löseke, J.L.L. (1762). Physiologie oder Lehre von dem gesunden Zustande des menschlichen Körpers: 280 (§668).
7 Bonnet, C. de (1770). La palingénésie philosophique: 101; vgl. ders. (1777). Expériences sur la régéneration de la tête du limaçon terrestre. J. Phys. (Paris) 10, 165-179; Badier, M. de (1778). Observations sur la régéneration des pattes de crabes. Observ. Physique (Paris); Chirat, P.-M. (1804). Considérations Physiologiques sur la régéneration de substance chez les animaux mammifères.
8 Bonnet, C. de (1777). Philosophische Palingenesie, Bd. 1 (Übers. J.C. Lavater): 118.
9 Michaelis, F. (1784). Ueber die Regeneration der Nerven. Chirurgische Bibliothek 7, 579-580; ders. (1785). Über die Regeneration der Nerven; Arnemann, J. (1787). Versuche über die Regeneration an lebenden Thieren, Bd. 1. Über die Regeneration der Nerven.
10 Réaumur, R.-A.F. de (1712). Observations sur les diverses reproductions que se font dans les écrivisses, les omars, les crabes, etc., et entr'autres sur celles de leurs jambes et de leurs écailles. Hist. Acad. Roy. Sci. 1712, 223-245.
11 Bonnet, C. de (1745). Observations sur quelques espèces de vers d'eau douce. In: Traité d'insectologie (Neuchâtel 1779, 167-352): 184.
12 vgl. Linné, C. von (1735). Systema naturae: Paradoxa; Pallas, P.S. (1766). Elenchus zoophytorum: 25.
13 Goss, R.J. (1991). The natural history (and mystery) of regeneration. In: Dinsmore, C.E. (ed.). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Concept, 7-23: 8.
14 Aristoteles, De an. 411b; 413b; De part. anim. 682af.
15 Aristoteles, De longitudine et brevitate vitae 467a23 (VI).
16 Aristoteles, Hist. anim. 508b7.
17 Moeschlin-Krieg, B. (1953). Zur Geschichte der Regenerationsforschung im 18. Jahrhundert: 10.
18 Réaumur (1712): 225f.
19 Vgl. Skinner, D.M. & Cook, J.S. (1991). New limbs for old: some highlights in the history of regeneration in Crustacea. In: Dinsmore, C.E. (ed.) (1991). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science, 25-45: 33.
20 Hartsoeker, N. (1722). Receuil de plusieurs pièces de physique: 193; vgl. Bodemer, C.W. (1964). Regeneration and the decline of preformationism in eighteenth century embryology. Bull. Hist. Med. 38, 20-31: 24.
21 Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte.
22 Trembley, A. (1744). Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce; vgl. Lenhoff, S.G. & Lenhoff, H.M. (1986). Hydra and the Birth of Experimental Biology, 1844. Abraham Trembley's Memoirs Concerning the Natural History of a Type of Freshwater Polyp with Arms Shaped Like Horns; Lenhoff, H.M. & Lenhoff, S.G. (1991). Abraham Trembley and the origins of research on regeneration in animals. In: Dinsmore, C.E. (ed.) (1991). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science, 47-66.
23 Lenhoff & Lenhoff (1986).
24 Vgl. Lenhoff & Lenhoff (1991): 56f.
25 Vgl. Vartanian, A. (1950). Trembley's polyp, La Mettrie, and eighteenth-century French materialism. J. Hist. Ideas 11, 259-286; Benson, K.R. (1991). Observation versus philosophical commitment in eighteenth-century ideas of regeneration and generation. In: Dinsmore, C.E. (ed.). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science, 91-100: 96.
26 Vgl. Baker, J.R. (1952). Abraham Trembley of Geneva: Scientist and Philosopher: 185; Bodemer (1964); Lenhoff & Lenhoff (1991): 62.
27 Lyonet, P. [1739]. [Sur les vers sécables]. In: Recherches sur l'anatomie et les metamorphoses de différentes espèces d'insectes, ouvrage posthume de Pierre Lyonet, hg. v. W. de Haan (Paris 1832): 203; vgl. Seters, W.H. van (1962). Pierre Lyonet, 1706-1789: 163.
28 Bonnet, C. de (1745). Traité d'insectologie; ders. (1755). Observations sur une noucelle partie proper à plusieurs chenilles. Mém. Math. Savants Étrangers Paris 2, 44-52.
29 Müller, O.F. (1771). Von Würmern des süssen und salzigen Wassers.
30 Spallanzani, L. (1768). Prodromo di un opera da imprimersi sopra la riproduzioni animali; vgl. Dinsmore, C.E. (1991). Lazzaro Spallanzani: concepts of generation and re generation. In: ders. (ed.) (1991). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science, 67-89.
31 Spallanzani, L. (1776). Opuscoli di fisica animale e vegetabile (engl. Dissertations Relative to the Natural History of Animals and Vegetables, 2 vols., London 1784-89): II, 89f.; vgl. Benson (1991): 99.

32 Blumenbach (1781): 80f.
33 Lotze, H. (1846). Seele und Seelenleben. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie mit Rücksicht auf physiologische Pathologie, Bd. 3, 1. Abth., 142-264: 263.
34 Coccius, E.A. (1853). Ueber die Anwendung des Augen-Spiegels nebst Angabe eines neuen Instrumentes: 157.
35 Uhle, P. & Wagner, E. (1865). Handbuch der allgemeinen Pathologie (3. Aufl.): 390; Arnold, J. (1872). Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung der Blutcapillaren, II. Arch. pathol. Anat. Physiol. 54, 1-29: 28; Lott, G. (1873). Ueber den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Epithelien; Bizzozero, G. & Vassale, G. (1887). Ueber die Erzeugung und die physiologische Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugethieren. Arch. pathol. Anat. Physiol. 110, 155-214; noch nicht in: von Wittich (1862). Beiträge zur Histologie der quergestreiften Muskeln. Königsberger medicinische Jahrbücher. 3, 46-51.
36 Rindfleisch, G.E. von (1872). A Text-Book of Pathological Histology (transl. by W.C. Kloman & F.T. Miles): 551.
37 Morgan, T.H. (1901). Regeneration: 19; 128.
38 Korschelt, E. & Heider, K. (1893/1902). Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Specieller Theil (2. Aufl.): 35.
39 Anonymus (1893). Adamkiewicz on the nature and treatement of cancer. Physician and Surgeon. A Professional Medical Journal 15, 231-235: 235; Anonymus (1893). The pathology and treatment of cancer in the newer light. Omaha Clinic 6, 100-102: 102; auch in: Schleich, C.L. (1899). Neue Methoden der Wundheilung: 324; nicht gefunden in: Adamkiewicz, A. (1893). Untersuchungen über den Krebs und das Princip seiner Behandlung.
40 Korschelt & Heider (1893/1902): 35; vgl. Korschelt, E. (1913). Regeneration. Handwörterb. Naturwiss., Bd. 8, 159-199: 167.
41 Moeschlin-Krieg, B. (1953). Zur Geschichte der Regenerationsforschung im 18. Jahrhundert: 5.
42 Vgl. Morgan (1901); Child, C.M. (1911). Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösungsfaktor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution. Vortr. Aufs. Entwicklungsmech. Organism. 11, 1-157; Spemann, H. (1936). Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung; vgl. dazu Churchill, F.B. (1991). Regeneration, 1885-1901. In. Dinsmore, C.E. (ed.). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science, 113-131.
43 Morgan, T.H. (1900). Regeneration in planarians. Arch. Entwicklungsmech. 10, 58-119: 101.
44 Morgan, T.H. (1901). Regeneration in the egg, embryo, and adult. Amer. Nat. 35, 949-973: 949.
45 Goss, R.J. (1991). The natural history (and mystery) of regeneration. In: Dinsmore, C.E. (ed.). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Concept, 7-23: 17.
46 Carlson, B.M. (1970). Relationship between the tissue and epimorphic regeneration of muscle. Amer. Zool. 10, 175-186; ders. (1978). Types of morphogenetic phenomena in vertebrate regenerating systems. Amer. Zool. 18, 869-882.
47 Morgan, T.H. (1898). Regeneration and the liability to injury. Zool. Bull. 1, 287-300; vgl. Maienschein, J. (1991). T.H. Morgan's regeneration, epigenesis, and (w)holism. In: Dinsmore, C.E. (ed.). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science, 133-149: 138.
48 Morgan, T.H. (1901). Regeneration: 278f.; vgl. Maienschein (1991): 144.
49 Wolff, G. (1895). Entwickelungsphysiologische Studien, I: Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. Entwickelungsmech. Org. 1, 380-390; vgl. Dumont, J.N. & Yamada, T. (1972). Dedifferentiation of iris epithelial cells. Dev. Biol. 29, 385-401.
50 Virchow, R. (1864). Die krankhaften Geschwülste, Bd. 2, 1. Hälfte: 176.
51 a.a.O.: 266.
52 Frédérique, L. (1882). Amputation des pattes par mouvement réflexe chez le crabe. Arch. biol. 3, 235-240: 235.
53 Frédérique, L. (1883). Sur l'autotomie ou mutilation par vole réflexe comme moyen de défense chez les animaux. Arch. zool. expérim., Sér. 2 1, 413-426.
54 Preyer, W. (1887). Über die Bewegungen der Seesterne. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapal, 191-234: 206; Bindley, H.H. (1897). On the regeneration of the legs in the *Blattidæ*. Proc. Zool. Soc. 1897, 903-916: 911.
55 Rauber, A. (1895). Die Regeneration der Kristalle; Lehmann, O. (1895). Über das Zusammenfliessen und Ausheilen fliessend-weicher Kristalle. Z. physikal. Chemie 18, 91-96.
56 Driesch, H. (1901). Die organischen Regulationen: 35.

Literatur

Moeschlin-Krieg, B. (1953). Zur Geschichte der Regenerationsforschung im 18. Jahrhundert.
Dinsmore, C.E. (ed.) (1991). A History of Regeneration Research. Milestones in the Evolution of a Science.
Homann, H. (1992). Regeneration. Hist. Wb. Philos. 8, 476-479.

Regulation

Das Wort ›Regulation‹ geht auf das lateinische Verb ›regere‹ »gerade richten, lenken, herrschen« zurück. Bereits im Mittel- und Spätlateinischen wird das Verb ›regulare‹, von dem sich das spätere Substantiv ableitet, in der Bedeutung »regeln, einrichten« verwendet. Im Mittelalter wird es in andere europäische Sprachen entlehnt – so wird im Deutschen das Verb ›regulieren‹ schon um 1300 gebildet. Im 17. Jahrhunderts erfolgt die dazu gehörende Substantivbildung ›Regulation‹, die sich zunächst auf die Steuerung sozialer oder psychischer Prozesse bezieht (Earl of Essex 1672: »regulation of Corporacions«[1]; Towerson 1676: »regulation of our manners«[2]). Bereits R. Hooke gebraucht es aber 1665 in Bezug auf organische Prozesse: »the regulation of the motion of the wing [of a fly]«.[3]

Im Deutschen wird das Wort in biologischer Bedeutung seit dem frühen 19. Jahrhundert gebraucht, anfangs meist im medizinischen Zusammenhang (Schmidt 1803: »kunstmäßige Regulation dieser Einflüsse [von Luft, Licht, Wärme, Bewegung u.s.w.] bei Krankheiten«[4]; Osthoff 1806: »Ein sehr wichtiges Moment zur Regulation der Anwendung vegetabilischer Nahrung ist unstreitig das Begehrungsvermögen des Kranken«[5]; Abercrombie 1830: »Regulation der Stuhlausleerungen«[6]). Einer der ersten, der den Ausdruck im Deutschen im allgemeinen physiologischen Kontext verwendet, ist H. Lotze in einem Handbuchartikel aus dem Jahr 1842. Er bestimmt den Begriff in seiner heutigen allgemeinen technischen Bedeutung, indem er damit einen Mechanismus bezeichnet, der die Aufgabe hat, einen durch Störungen bedrohten Gegenstand »im Gleichgewicht zu erhalten«.[7] Lotze schlägt den Mechanismus der Regulation als Alternative zu Lebenskraftprinzipien für die Erklärung der Eigenarten des Lebendigen vor.

Der Begriff erlangt im 19. Jahrhundert eine für die Biologie grundlegende Stellung und steht in enger Verbindung zu anderen basalen Konzepten, wie dem der ↑Selbsterhaltung. Auf den Begriff gebracht wird mit dem Ausdruck die Leistung von Organismen, aktiv ein dynamisches Gleichgewicht aufrechtzuerhalten. Sie sind dazu in der Lage, systemrelevante Größen im Rahmen einer dynamischen Stabilisierung zu kontrollieren, indem sie auf Ereignisse, die aus der Umwelt auf das System einwirken, die *Störungen*, auf eine solche Weise reagieren, dass das System (in Bezug auf den Wert dieser zentralen Größen) zum Ausgangszustand vor dem Eintreten der Störung, dem *Gleichgewicht*, zurückkehrt.

Die Regulation ist das Geschehen der Aufrechterhaltung einer Größe, eines Prozessmusters oder einer Struktur in einem Organismus oder organisierten System (auch einem ökologischen System). In ihrem Mechanismus folgt sie einem von zwei Mustern: In der *Steuerung* zieht die Veränderung von Einflussgrößen auf die zu erhaltende Größe zugleich mit der Störung eine kompensierende Gegenreaktion nach sich; in der *Regelung* wirkt jede Veränderung der zu regelnden Größe durch eine kausale Schleife der negativen Rückkopplung auf diese Größe so zurück, dass ihrer Veränderung zeitlich versetzt entgegengewirkt wird. Neben der Aufrechterhaltung von Größen kann auch die funktionale und kontrollierte Veränderung von Strukturen oder Prozessmustern als ›Regulation‹ beschrieben werden.

Regulation (Hooke 1665) *148*
innere Sekretion (Makittrick 1772) *178*
Rückwirkung (Tetens 1777) *153*
Regulator (Wilson 1780) *149*
Regulatororgan (Cuvier 1805) *155*
Selbstregulation (Gore 1827) *183*
Selbstregulierung (Löwenstein 1831) *183*
Selbstgesetzlichkeit (Bayrhoffer 1838) *187*
Eigengesetzlichkeit (Richter 1845) *187*
homöotherm (Bergmann 1847) *157*
poikilotherm (Bergmann 1847) *157*
Autonomie (Virchow 1856) *186*
inneres Milieu (Bernard 1857) *175*
Hemmung (Sečenov 1863) *160*
Äquipotenzialität (Driesch 1899) *181*
homoiosmotisch (Höber 1902) *157*
poikilosmotisch (Höber 1902) *157*
Hormon (Starling 1905) *178*
Propriozeption (Sherrington 1906) *155*
Äquifinalität (Driesch 1908) *180*
Endokrinologie (Lévi & Rotschild 1911) *178*
Endohormon (Walz 1921) *178*
Wirkungsgefüge (Süffert 1922) *165*
Rückkopplung (Wagner 1925) *171*
Homöostase (Cannon 1926) *179*
homoiohydre (Walter 1931) *157*
poikilohydre (Walter 1931) *157*
Alloiohormon (Bethe 1932) *179*
Ektohormon (Bethe 1932) *178*
Homoiohormon (Bethe 1932) *179*
Regelkreis (Schmidt 1941) *173*
Regelung (Schmidt 1941) *169*
Steuerung (Schmidt 1941) *167*
Feed-back (Rosenblueth, Wiener & Bigelow 1943) *173*
Kybernetik (Wiener 1948) *181*
Creode (Waddington 1957) *181*
Homöorhese (Waddington 1957) *181*
Repressor (Vogel 1957) *160*
Operator (Jacob & Monod 1959) *160*
Pheromon (Karlson & Lüscher 1959) *179*
Operon (Jacob et al. 1960) *160*
allosterische Inhibition (Monod & Jacob 1961) *160*
Promoter (Jacob, Ullman & Monod 1964) *160*
natürliche Autonomie (Walter 1999) *188*

In einigen Entwürfen fällt die Leistung von Lebewesen, sich trotz Störungen erhalten zu können, mit der Definition des Lebewesenbegriffs selbst zusammen (s.u.). Die Verbindung zwischen der Zuschreibung der Lebendigkeit und dem Sich-Erhalten-Können zeigt sich auch in wortgeschichtlicher Hinsicht: Es gibt einen etymologischen Zusammenhang zwischen dem deutschen Wort ›Leben‹ und einer Wortgruppe mit der Bedeutung »Erhaltung«. Das germanische Verb ›leben‹ kann nämlich im Sinne von »(übrig)bleiben, fortbestehen« auf die indogermanische Wurzel ›*[s]lei-‹ »feucht, schleimig, klebrig sein, kleben[bleiben]« zurückgeführt werden.

Ältere Wortgeschichte

Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts tauchen Ausdrücke aus dem Bereich des Wortfeldes ›Regulation‹ v.a. in Bezug auf politisch-soziale Vorgänge und Einrichtungen sowie technische Systeme auf. In der Physiologie verwendet W. Harvey um 1650 vereinzelt Ausdrücke aus diesem Bereich, und zwar in einem Kontext, in dem er das Verhältnis von Wahrnehmung und Bewegung einem regulierenden Einfluss der Natur und letztlich der Seele zuschreibt (»non […] sit causata, ab externo agente, sed ab interno principio, regulante natura«[8]; »secundum naturam ab anima regulatur«[9]). Für die Anordnung der Teile in der Entwicklung eines Lebewesens spricht K. Digby 1644 davon, die Teile müssten auf geregelte Weise zu ihrem bestimmten Platz gehen (»every part should regularly goe to a determinate place«) (↑Organismus).[10] Auch F. Glisson gebraucht das Verb 1677: Er schreibt, die Stimulation von Muskelfasern werde »reguliert« oder »kontrolliert« durch das Begehren des Tieres (»ab appetitu animali regulata«).[11]

Regulator

Auch das Wort ***Regulator*** lässt sich seit der Mitte des 17. Jahrhunderts in England nachweisen. Es wird anfangs auf eine lenkende Person[12] (oder Gott[13]) und seit dem Beginn des 18. Jahrhunderts auf technische Einrichtungen zur Kontrolle von Maschinen bezogen[14] (insbesondere auf Federn zur Kontrolle der Unruhe in Taschenuhren, so bei Harris 1704: »*Regulator* a small Spring belonging to the Ballance in the new Pocket-Watches«[15]). W. Harvey bezeichnet die Seele an einer Stelle als regulierendes Prinzip (»anima regulator«).[16] R. Hooke führt 1665 die Bewegungen von kleinen auf Rosenblättern wachsenden parasitischen Organismen (vermutlich Pilzen) auf Regulatoren zurück (»this little Vegetable […], by reason of its regulators, moves and acts«).[17]

Endgültig in den physiologischen Kontext integriert wird das Konzept in den 1780er Jahren. Es erscheint im Englischen bei verschiedenen Autoren in Bezug auf die Wasser- und Wärmeregulation des menschlichen Körpers (Wilson 1780: »[the skin seems] to act in some sort as the regulator of the whole animal system«[18]; Jefferson 1787: »the pulmonary apparatus, […] the principal regulator of animal heat«[19]). Im Zusammenhang mit experimentellen physiologischen Untersuchungen übernehmen A. Seguin und A.L. de Lavoisier 1789 den Ausdruck (»régulateurs«[20]). Sie unterscheiden für die »tierische Maschine« drei hauptsächliche Regulatoren des Stoff- und Wärmehaushalts (»la machine animale est principalement governée par trois régulateurs principaux«); diese betreffen Respiration (Gashaushalt), Transpiration (Wärme- und Wasserhaushalt) und Digestion (Verdauung für den Nahrungshaushalt).[21] Die Wirkungsweise der Regulatoren sehen die Autoren in einem Mechanismus der Kompensation (»compensations«); so sei es einem Regulator zu verdanken, dass trotz unterschiedlicher Menge an aufgenommener Nahrung das Körpergewicht eines Organismus weitgehend konstant bleibe.

In einem allgemeinen technischen Sinne wird ein Regulator 1812 in der Enzyklopädie von J.G. Krünitz definiert: »Regulator, eine Vorrichtung an einer Maschine, welche den Gang derselben langsamer und gleichförmiger macht, so daß die Absätze der wirkenden Kraft keine merkliche Verschiedenheiten im Laufe verursachen«.[22] Der Begriff ist hier noch so unspezifisch, dass so verschiedene Einrichtungen wie die Unruhe einer Uhr und ein Thermostat als Beispiele eines Regulators angeführt werden können. Ähnlich weit definiert auch J.-A. Borgnis in seinem technischen Wörterbuch von 1823 einen Regulator als eine Steuereinrichtung in sich bewegenden Maschinen: »Régulateur, s.m.: Nom générique que l'on donne aux organes qui ont pour but de régler le mouvement des machines, et de corriger les irrégularités de leur mouvement«.[23]

Antike

Lange bevor es theoretisch beschrieben wird, findet das Prinzip der Regulation praktische Anwendung in technischen Einrichtungen. Schon für die griechische Antike lassen sich zahlreiche mit Reglern ausgestattete technische Apparaturen nachweisen – eine allgemeine Beschreibung ihres Wirkungsprinzips findet sich aber erst im 19. Jahrhundert. Die ersten nachweisbaren Regulationseinrichtungen aus der Antike betreffen fast ausschließlich Flüssigkeitssysteme, mit denen ein Flüssigkeitsstand geregelt wird (He-

ron), eine Wasseruhr betrieben wird (Ktesibios) oder das Brennstoffniveau in Öllampen konstant gehalten wird (Philon).[24] Industrielle Bedeutung gewinnen technische Regulationssysteme allerdings erst nach der industriellen Revolution im 18. Jahrhundert.

Auch im Bereich des Organischen spielt die Vorstellung einer Regulation in der Antike eine wichtige Rolle. Die Selbsterhaltung der Lebewesen wird mit einem harmonischen Maßhalten in Verbindung gebracht (↑Gleichgewicht; ↑Selbsterhaltung). Ein in sich regulierter Organismus halte die Mitte zwischen einem Zuviel und einem Zuwenig einer Größe, z.B. von Wärme. In hippokratischen Texten wird dem Feuer oder dem Wind eine regulatorische Funktion zugeschrieben. Vom Feuer heißt es z.B., es ordne alles nach der Natur (»διέπον ἅπαντα κατὰ φύσιν«) oder steuere (»κυβερνᾶ«) viele organische Funktionen, z.B. Bewegung, Schlaf, Wachstum und Denken.[25] Wind und Feuer werden auch mit der Seele gleichgesetzt; als das zentrale Organ, über das ihre regulierende Wirkung vermittelt wird, gilt das Herz. Vor allem im medizinischen Kontext ist diese Regulationslehre von Bedeutung. Denn die Wirkung des Arztes wird darin gesehen, die Selbstheilungskräfte des Körpers zu stärken und seine natürliche Kompensationsfähigkeit von Störungen zu unterstützen (»natura medicatrix«).[26] Insgesamt ist die ältere Geschichte der Regulationsvorstellung bis zur Entwicklung des physiologischen Begriffs der Regulation im 19. Jahrhundert eng mit dem Konzept der ↑Selbsterhaltung verbunden.

Bei Aristoteles zeigt sich eine Konzipierung der Regulation als spezifisch organisches Vermögen darin, dass er die Begrenzung des Wachstums als Charakteristikum der Lebewesen im Unterschied zu den anorganischen Elementen, insbesondere des Feuers, ansieht. Im Gegensatz zum Feuer, dessen Wachstum ins Unendliche gehe, sei für die Lebewesen trotz ihres Wachstums eine Regulation der Größe und Gestalt ihrer Körper kennzeichnend.[27]

Eine leitende Metapher zur Beschreibung der organischen Regulation ist seit der Antike die Steuerung eines Schiffes durch einen Steuermann. In der antiken Version dieser Metapher wird die Seele mit dem Steuermann oder einem Matrosen gleichgesetzt. Mit diesem Vergleich wird das Zusammenwirken von Seele und Körper in verschiedener Hinsicht erläutert. So kann die Einheit und Trennbarkeit von Körper und Seele veranschaulicht werden oder es kann hervorgehoben werden, dass die Seele sich in einem bewegenden Körper befindet, den sie selbst lenkt und bewegt, ohne über eine eigene Selbstbewegung zu verfügen[28]. Der Vergleich der Seele mit einem Bootsmann erscheint bereits bei den vorsokratischen Philosophen und bei Platon.[29] Auch Aristoteles diskutiert sie in ›De anima‹[30] – bei Aristoteles überrascht dieses Bild allerdings insofern, als er für eine enge, substanzielle Verbindung von Körper und Seele plädiert.[31] Für Plotin stellt es dagegen einen Vorzug dieses Vergleichs dar, dass der Steuermann von einem Schiff getrennt werden kann – so wie die Seele sich vom Körper lösen und diesen überdauern könne. Andererseits sei der Vergleich aber insofern begrenzt, als der Steuermann nur als zusätzlicher Reisender auf dem Schiff und außerdem nicht im Ganzen des Schiffes präsent sei (im Gegensatz zur Seele im Körper).[32]

Frühe Neuzeit

In der Renaissance wird die Metapher insofern modifiziert, als die Seele – im Anschluss an Aristoteles und den Andeutungen Plotins folgend – stärker in ein Lebewesen integriert wird. So vergleicht M. Ficino die Seele 1482 nicht mehr mit dem Steuermann (»gubernator«), sondern mit dem Steuer (»gubernaculus«) selbst; dieses ist mit dem Schiff fest verbunden, und in seiner Konstruktion ist nach Ficino die ganze Schifffahrtskunst verkörpert (»ars gubernatoria non modo in nauta est, sed & transit in gubernaculum«).[33]

Die enge Verbindung von steuerndem Organ und Körper wird bei Descartes noch dadurch verstärkt, dass er ein Organ angibt, in dem die Seele ihren Sitz hat: die Zirbeldrüse. Descartes lehnt die Metapher des Steuermanns ausdrücklich ab, weil die Seele des Menschen (das »Ich«) mit dem Körper aufs Engste verbunden (»arctissime esse conjunctum«) und gleichsam vermischt (»quasi permixtum«) sei und mit ihm eine gewisse Einheit (»unum«) bilde.[34] Bereits in der Frühen Neuzeit und selbst bei dem strengen Dualisten Descartes ist die Entwicklung also darauf gerichtet, die Zentren und Prozesse der Regulation in den Körper zu integrieren, sie als einen Teil des Körpers zu konzipieren.

Verschiedene Interpreten sind der Auffassung, dass Descartes' Automatenmodell zur Beschreibung des menschlichen Körpers im Sinne eines kybernetischen Regelkreises zur Erhaltung einer Systemgröße interpretiert werden kann.[35] In den konkreten Darstellungen, die dazu angeboten werden[36], tauchen allerdings Begriffe auf, die Descartes fremd waren. So argumentiert er insbesondere nicht damit, dass die Körperfunktionen nach dem Mechanismus eines Regelkreises ablaufen. Descartes sieht zwar eine enge Analogie im Funktionieren von Maschine und Tier[37], aber diese Analogie bezieht sich eher auf die Mechanismen einzelner Organe, wie z.B. die Muskeln im

Sinne von Flaschenzügen oder die Nerven als Röhren, als auf die Gemeinsamkeit von Tieren und Maschinen in Bezug auf ihre Selbstregulationsfähigkeit. Descartes formuliert lediglich sehr allgemeine Kompensationsmechanismen, z.B. die Auslösung einer Durstempfindung durch die Trockenheit der Kehle, die den Körper zum Trinken bewegt und damit zu seiner Erhaltung (»conservatio«) beiträgt.[38] Auch die Beschreibung eines Antagonismus von Muskeln findet sich bei Descartes.[39] Diese Beschreibung ist auch explizit auf die Darstellung einer physiologischen Selbstregulation gerichtet; der von Descartes dargestellte Mechanismus folgt jedoch einem einfachen Überlaufprinzip und stellt daher keine Rückkopplung im engeren Sinne dar.[40]

In regulationstheoretischen Verhältnissen beschreibt auch W. Harvey das Verhältnis des Herzens zum Rest des Körpers. Für ihn ist das Herz das »Prinzip des Lebens« und die »Sonne der kleinen Welt« des Körpers (»principium vitae & sol microcosmi«).[41] Er charakterisiert das Herz als eine Art inneres Lebewesen (»animal quoddam internum«) und das ganze Lebewesen (»totum animal«) sei sein Werk (»opus«).[42] Wie ein Fürst im Staat regiere das Herz überall im Körper (»ubique gubernans«).[43] Allerdings betont Harvey daneben auch die Eigenaktivität der Muskeln und ihre Fähigkeit zur Empfindung und Kontraktion auch unabhängig vom Einfluss der Nerven (↑Selbstbewegung).[44]

Mitte des 17. Jahrhunderts ist es J.B. van Helmont, der das Konzept nicht nur in allgemeiner Bedeutung zur Bezeichnung der Ordnung und Regelmäßigkeit organischer Prozesse und Aktivitäten verwendet, sondern daneben eine genauere regulationstheoretische Vorstellung von einem bestimmten Teil des menschlichen Körpers entwickelt: dem Schließmuskel am Magenausgang (Pylorus). Dieser Muskel übt nach van Helmont eine autonome Tätigkeit in Bezug auf die Prozesse der Verdauung aus. Er stelle einen Regulator (»rector«) für den Hungerzustand und die Nahrungsversorgung der Organe dar.[45] Auch zur Beschreibung der Wirksamkeit des übergeordneten zentralen lenkenden Prinzips des Organischen, des »Archeus« verwendet van Helmont regulationstheoretische Konzepte; so spricht er von einem »Werck-Meister« und »Regent der Zeugung«.[46]

Zu einem regelmäßigen Gebrauch des Wortfeldes um ›Regulation‹ kommt es im biologischen Kontext aber erst in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts. Den Hintergrund bildet dabei der Versuch, eine Beschreibung der geordneten Aktivitäten von Lebewesen im Rahmen des dominierenden mechanistischen Verständnisses der Lebewesen zu geben. Durch den für die empirische Forschung fruchtbaren Vergleich von Lebewesen mit künstlichen Maschinen wird die mechanistische Interpretation der Lebensvorgänge in der ersten Hälfte des Jahrhunderts fest etabliert. Einspruch gegen diese Interpretation erheben u.a. die Cambridger Platoniker H. More und R. Cudworth, indem sie behaupten, dass eine rein mechanistische Konzeption von Lebewesen das regelmäßige Muster von vitalen Aktivitäten, z.B. in den Vorgängen von Entwicklung, Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung nicht erklären könne.[47] Um diese geordneten Phänomene zu erklären, ohne einen beständigen Eingriff von außen durch Gott anzunehmen, postulieren sie eine besondere, über einen bloßen Mechanismus hinausgehende Natur oder Kraft: eine *plastische Natur* (»Plastic Nature«) oder *plastische Kraft* (»Plastical Power«) (↑Vitalismus/Lebenskraft).[48] Diese Kraft operiert in der Konzeption der Platoniker zwar auf einer anderen Ebene als der reinen Körperlichkeit, sie hängt aber doch von der Konstitution der Körper ab. Das regulierende Prinzip ist in der Konzeption Cudworths zwar nicht selbst eine materielle Entität, aber es ist eng mit dem Körper und der Anordnung seiner Teile verbunden und kann nur auf der Grundlage einer bestimmten Disposition der Teile wirksam werden. Die plastische Natur ist also nicht ein der materiellen Struktur des Körpers entgegengesetztes Prinzip, sondern unmittelbar mit ihr verbunden. Ausdrücklich hält Cudworth fest, die Kunst der Natur in der Hervorbringung der Lebewesen sei in der Materie selbst verkörpert (»embodied in matter«) und steuere die Materie als ein inneres Prinzip (»commandingly upon the matter as an inward principle«).[49] Die »plastische Natur« stellt auf diese Weise eine enge Verbindung zwischen der materiellen Organisation der Körper und der leitenden Aktivität eines regulierenden Prinzips her. Cudworth erklärt die Notwendigkeit eines kontrollierenden Prinzips daraus, dass allein diese die Koordinierung aller Aktivitäten zum geordneten und einheitlichen »System« oder Gefüge (»compages«), das ein Lebewesen ist, leisten kann: »For the several parts of matter distant from one another, acting alone by themselves, without any common directrix, being not able to confer together, nor communicate with each other, could never possibly conspire to make upon one such uniform and orderly system or compages, as the body of every animal is«.[50] Wiederholt charakterisiert Cudworth die kontrollierende Kraft durch Worte aus dem Feld von ›Regulation‹: Das geordnete System des Körpers manifestiere eine Regularität (»regularity«) als Ergebnis einer Kraft, die den Körper steuert (»governs«) und ausrichtet (»directs«).[51] Im Anschluss daran postu-

liert auch J. Ray 1691 eine plastische Natur (»Plastick Nature«) bei Pflanzen, der er eine regulierende Funktion zuschreibt (»regulate the whole Oeconomy of the Plant«).[52] Diese regulierende Funktion identifiziert Ray z.B. bei der Erzeugung einer ganzen Pflanze aus einem Ableger, also der vegetativen Vermehrung von Pflanzen.

›Regulation‹ und Mechanismus

Auch wenn dieses Verständnis des regulierenden Prinzips als Teil der Natur im Sinne eines Arguments für die Inadäquatheit einer rein mechanistischen Erklärung der Lebensprozesse und letztlich eines Beweises für Gott als Designer dieser Prozesse gedacht war, erwies es sich dennoch als nützlich im Hinblick auf die naturalistische Analyse der Lebensvorgänge. So kann bereits F. Glisson 1677 sein Konzept einer »Energie« in seine Doktrin von der »Irritation« der Muskelfasern integrieren und die Aktivität dieser Energie als eine Form der Regulation näher charakterisieren.[53]

Offensichtlich ist die Semantik von ›Regulation‹ seit dem 17. Jahrhundert attraktiv für eine Anwendung auf biologische Analysen, weil sie einen mittleren Weg zwischen einem reduktionistischen, bloß mechanistischen Ansatz und einem vitalistischen, dualistischen Verständnis organischer Phänomene in Aussicht stellt. Mit dem Konzept der Regulation wird den mechanistischen Beschreibungen gleichsam eine neue Analyseebene hinzugefügt, eine Ebene, auf der die charakteristischen Lebensphänomene, wie Ernährung, Wachstum und Entwicklung, in ihrer typischen regelmäßigen Erscheinung erfasst werden können. Am Beginn des Einsatzes dieser neuen Begrifflichkeit steht noch ein Modell der externen Steuerung: Die Kontrolle der Prozesse wird einem externen Agenten (Gott) zugeschrieben. Insofern der Grund für diese Steuerung aber schon in die Ordnung der Materie selbst verlegt wird, ist bereits der Boden bereitet für eine internalistische Interpretation der Regulationskapazität. In der Ausarbeitung des Konzepts der Regulation im 18. und 19. Jahrhundert wird die Semantik dann auch zunehmend in eine rein naturalistische Beschreibung integriert – ohne aber mit der mechanistischen Beschreibung zu verschmelzen. In programmatischer Weise wurde ›Regulation‹ zu einem spezifischen Prinzip des Organischen, das zu einem nicht geringen Teil an der methodischen Differenzierung zwischen rein physikalischen und lebenden Objekten, d.h. an der Konstitution der Biologie als Wissenschaft, beteiligt war.

Im Prinzip hat der Regulationsbegriff diese Stellung bis in die Gegenwart behalten. Aufgrund seiner aktivischen Konnotation steht er in Opposition zu einer mechanistischen Beschreibung, nach der die Prozesse der Lebewesen als bloße Realisierung von Naturgesetzen erscheinen und die Lebewesen damit den Part des Handelnden, d.h. den Status von Agenten verlieren. Die Bevorzugung der mit dem Regulationsbegriff verbundenen aktivischen Beschreibung von organischen Prozessen zieht sich bemerkenswerterweise bis in die Analysen auf zellulärer und subzellulärer Ebene. So stellt nach einer Erhebung von L. Moss ›Regulation‹ überhaupt das häufigste Schlüsselwort in Aufsätzen der renommierten Zeitschrift ›Cell‹ zwischen Januar 2009 und Januar 2010 dar. Es erscheint in mehr als 10% aller Beiträge dieser Zeitschrift im Titel (rund 400 Artikel) und ist damit weit mehr als doppelt so häufig wie ›Mechanismus‹.[54]

Im Anschluss an K.E. Rothschuh (1972) ist es möglich, zwischen drei Modellen für das Verständnis der organischen Regulation zu unterscheiden: (1) Nach dem *psychomorphen Modell* ist die Regulation der Lebenserscheinungen das Ergebnis eines nicht-körperlichen, seelischen Agenten, der die geordnete Entwicklung und das Verhalten der Lebewesen lenkt und steuert; (2) das *mechanomorphe Modell* integriert das regulierende Prinzip in die Natur selbst, so dass die Regulation als Folge allgemeiner Naturgesetze erscheint und als nichts spezifisch Organisches verstanden wird; (3) das *technomorphe Modell* schließlich erklärt regulierte Prozesse als Ergebnis einer besonderen Organisation materieller Körper; Regulationseinrichtungen existieren demnach allein in bestimmten Systemen, nämlich Organismen und Maschinen, nicht aber in anorganischen Naturkörpern.[55] Das erste Modell geht also von der Steuermannmetapher aus und koordiniert damit die Erklärung organischer Regulationen mit der von intentionalen Handlungen; das zweite interpretiert sie als rein mechanische Vorgänge und koordiniert ihre Erklärung mit anderen Erklärungen aufgrund von allgemeinen Naturgesetzen; allein das dritte bestimmt Regulationen als eigenständige Phänomene, die über ein spezifisches Muster eines kausalen Geschehens charakterisiert werden können. Rothschuh nimmt neben diesen drei Modellen noch ein viertes an, das er als »kybernetisch« bezeichnet[56]; dieses fällt aber weitgehend mit dem dritten Typ zusammen.

Die Agentenzentrierung der frühen Regulationsvorstellungen zeigt sich auch in der Begriffsbildung: Die Bezeichnung ›Regulator‹ für eine steuernde Einrichtung wird früher zu einem feststehenden Ausdruck als der nicht-agentenorientierte Ausdruck ›Regulation‹. Im Englischen erscheint das Wort ›Re-

gulator‹ Mitte des 17. Jahrhunderts und bezeichnet anfangs eine lenkende Person; erst am Ende des Jahrhunderts wird es auch auf solche Einrichtungen bezogen, die ein physischer Teil des zu regulierenden Systems sind (s.o.).

18. Jh.: Spezifizierung des Konzepts

Im Rahmen eines psychomorphen Modells charakterisiert G.E. Stahl zu Beginn des 18. Jahrhunderts die Mechanismen der Erhaltung eines beständig zum Zerfall disponierten Körpers, als welcher ihm ein Organismus erscheint, in Begriffen des Herrschens und Regierens. Auch wenn er dabei den Ausdruck ›Regulation‹ nicht verwendet, kann seine Beschreibung trotzdem als ›kybernetisch‹ interpretiert werden[57]. Ähnliche Auffassungen zur Seele als einem den Körper regulierenden Agenten finden sich Mitte des 16. Jahrhunderts bereits bei J.C. Scaliger.[58]

Bereits bei Stahl erfährt das Konzept eine Spezifizierung im Verhältnis zu den älteren Verwendungen, insofern es ihm nicht allein um die Koordination und Integration der organischen Prozesse (wie Ernährung, Wachstum und Entwicklung) geht, die unter der Leitung eines besonderen Prinzips erfolgt, sondern insbesondere um die Stabilisierung des Körpers angesichts von internen und externen Gefährdungen seiner Erhaltung. In der älteren Verwendung bezieht sich das Konzept der Regulation auf die gesamte Konstitution eines lebendigen Wesens; in Stahls Verständnis, das für die spätere Entwicklung richtungsweisend wird, geht es dagegen im Wesentlichen um die Aspekte, die mit seiner Erhaltung angesichts von Störungen zusammenhängen. Die anderen Aspekte, die nicht die Stabilisierung, sondern die Konstitution eines lebendigen Körpers betreffen, werden im 18. Jahrhundert dagegen zunehmend mit dem Konzept der ↑Organisation auf einen Begriff gebracht. Regulationsbegriffe erscheinen allerdings bis in die zweite Jahrhunderthälfte immer noch in enger Verbindung mit der Vorstellung der Organisation, besonders in Form des Konzepts der ›Regularität‹ – so 1775 bei T. Bordeu, der von der *Regularität und Ordnung der Funktionen* (»la régularité et l'ordre des fonctions«[59]) spricht, die auch mit der Harmonie des Zusammenwirkens der Teile eines Organismus in Zusammenhang gebracht wird: »ces fonctions liées et enchainées reciproquement, demandent chacune pour leur marche naturelle le concours de toutes les autres«[60].

Mit der Etablierung des Organisationsbegriffs kann sich aber eine Spezifizierung des Regulationsbegriffs vollziehen. Im Rahmen dieser Spezifizierung kann eine Regulation mit einem bestimmten Mechanismus verbunden werden, nämlich mit dem Mechanismus der *Kompensation* einer Störung. Deutlich wird die Spezifizierung in dieser Richtung am Ende des Jahrhunderts in der Beschreibung der Wirkungsweise eines Regulators bei Seguin und Lavoisier, in der sie die Leistung der Kompensation (»compensation«) von Störungen ins Zentrum ihrer Analyse stellen (s.o.).[61] In dieser Spezifizierung bezieht sich der Regulationsbegriff auf das Verhältnis der Konstanz der Prozesse eines Organismus relativ zu den wechselnden Bedingungen der Umwelt: Der Zustand des Gleichgewichts eines Organismus ist durch die variablen Umwelteinflüsse bedroht und bedarf daher einer beständigen Kontrolle durch interne Mechanismen. An der Wende zum 19. Jahrhundert erhält in diesem Zusammenhang das Verhältnis des Organismus zu seiner ↑Umwelt verstärkte Aufmerksamkeit. J.B. Lamarck, der als einer der ersten Biologen überhaupt einen terminologisierten Umweltbegriff verwendet, führt die spezifisch organische Fähigkeit des Widerstands gegenüber schädigenden Umwelteinflüssen (»la faculté de résister aux lois et aux forces auxquelles tous les corps non vivans ou de matière inerte sont assujettis«) auf das besondere Verhältnis der Teile des Körpers zueinander zurück.[62]

Regulation als »Rückwirkung«

Das Verhältnis zwischen Umwelt und Organismus beschreibt J.N. Tetens 1777 in den Begriffen von »Einwirkung« und ***Rückwirkung***: »Die Rückwirkung des Körpers erfolget nur auf die Einwirkung einer äußern von dem leidenden Körper unterschiedenen Kraft, und hat diesen äußern Körper zu ihrem Gegenstand«.[63] Die Rückwirkung des Organismus beurteilt Tetens als »eine blos anders woher erregte Aktion; keine solche die aus einem innern Selbsttriebe, oder aus einer Tendenz zum Bewegen hervorkommet«.[64] Selbst das Fühlen interpretiert Tetens im Anschluss an C. de Bonnet als eine Art Rückwirkung, die eine Funktion in der Steuerung des Umweltverhältnisses durch einen Organismus spielt.

Die alte, unmittelbar ins Auge springende Beobachtung, dass Lebewesen sich auch angesichts von Umweltschwankungen in ihrer Gestalt selbst erhalten, wird bei G.R. Treviranus 1802 zu einer allgemeinen Bestimmung des Lebensbegriffs: »Leben besteht in der Gleichförmigkeit der Reaktionen bey ungleichförmigen Einwirkungen der Aussenwelt«.[65] Lebewesen werden hier durch ihre Konstanz relativ zu ihrer Umwelt bestimmt. Die dynamische Aufrechterhaltung des Organismus wird zum zentralen Merkmal des Lebens. Treviranus charakterisiert auch den Mechanismus dieser Selbsterhaltung näher, indem er ihn mit dem Vorliegen kompensie-

render Einrichtungen identifiziert. Besonders deutlich findet sich die Grundidee der Regulation in Treviranus' Beschreibung des Ausgleichs von Störungen auf ökologischer Ebene in dem »allgemeinen Organismus« der Erde, der dadurch sein allgemeines ↑Gleichgewicht erhalte: »Wir müssen annehmen, daß die Stöhrung, die aus den Reaktionen eines Theils der lebenden Individuen in dem allgemeinen Organismus entstehen würde, durch die Reaktionen der übrigen verhindert wird«.[66] Treviranus bezeichnet die eine Störung kompensierenden Reaktionen als »Rückwirkungen«[67] im Sinne von Störungskompensationen (und nicht im Sinne von Newtons Prinzip der *reactio*). Er betont auch, dass das Ausmaß der zu kompensierenden Störung eine bestimmte Grenze nicht überschreiten darf, weil sonst der Organismus stirbt.

Insgesamt liefert Treviranus eine der späteren Kybernetik nahekommende Beschreibung. Typisch für diese Beschreibung sind die Unterscheidung von zwei Analyseebenen und der Gebrauch von irrealen Konditionalsätzen: Als reguliert gilt ein System, wenn es sich tatsächlich in bestimmter Weise verhält, sich aber auch anders verhalten könnte, wenn es über keine Regulationseinrichtungen verfügen würde.[68] Diese Beschreibung in Form von Konditionalsätzen kann als ein Relikt des älteren Verständnisses gedeutet werden, nach dem eine Regulation einen externen Eingriff darstellt, der auch unterbleiben könnte, so dass das System als solches auch ohne die Regulation vorgestellt werden kann. Die Regulationseinrichtung bildet also gleichsam einen Zusatz zum System, der im Szenario des irrealen Konditionalsatzes weggedacht wird, ohne dass das System seine Identität verliert.

Ein für die organische Natur spezifisches Prinzip der Regulation ist implizit auch in X. Bichats Bestimmung des Lebens als Widerstand gegenüber dem Tod enthalten, die er im Jahr 1800 gibt: »La vie est l'ensemble des fonctions qui résistent à la mort«.[69] Bichat führt diesen Widerstand auf eine besondere Kraft zurück. Viele nachfolgende Autoren übernehmen von Bichat die Auffassung, der Widerstand gegen den Tod sei etwas spezifisch Organisches; sie folgen ihm aber nicht darin, eine besondere Kraft dafür verantwortlich zu machen. So formuliert z.B. Lamarck ein spezifisch organisches Regulationsvermögen (s.o.); er führt die organische Regulation aber auf die ↑Wechselseitigkeit der Teile und die ↑Organisation des Körpers zurück. Die vitalen Kräfte (↑Vitalismus) bei Lamarck sind selbst wiederum eine Folge, und nicht der Grund der Organisation des Körpers.[70]

Auch F.W.J. Schelling entwirft an der Wende zum 19. Jahrhundert den Begriff des Lebens unter Verwendung des Konzeptes der Störung. In einer chemischen Analyse des körperlichen Lebensprozesses äußert er die Auffassung, dass in der »continuirlichen Wiederherstellung und Störung des Gleichgewichts eigentlich allein das Leben besteht«.[71] Eine abstrakte Charakterisierung des Konzepts einer Störung liefert wenig später Herbart: »Die Wesen erhalten sich selbst, jedes in seinem eignen Innern, und nach seiner eignen Qualität, gegen die Störung, welche erfolgen *würde*, wenn das Entgegengesetzte der mehrern sich aufheben könnte. Die Störung gleicht also einem Drucke, die Selbsterhaltung einem Widerstande«.[72] Bemerkenswert ist auch hier die konditionale Definition des Störungsbegriffs: Eine Störung ist bestimmt als ein Ereignis, das den Organismus vernichtet, wenn es nicht abgewendet wird (vgl. die Etymologie von ›stören‹ aus ahd. ›stōren‹ »zerstreuen, vernichten«). Und umgekehrt ließe sich schließen: Nur ein Wesen, das gestört werden kann, ist ein Lebewesen.

H. Lotze verwendet den Begriff der Regulation 1842 explizit für störungskompensierende Aktivitäten von Lebewesen und Maschinen. Er gebraucht ihn als ein begriffliches Werkzeug, um Lebensphänomene ohne Rückgriff auf besondere Lebenskräfte zu erklären. Die Funktion von Regulationen ist es nach Lotze, einen durch Störungen bedrohten Gegenstand »im Gleichgewicht zu erhalten«[73]; die Regulationen bezeichnet Lotze auch als »heilende Rückwirkungen«[74]. Er spricht davon, in Regulationen übe ein Reiz »mit mechanischer Sicherheit« und »nach dem Plane der Organisation« »eine zweckmäßige Rückwirkung auf ihn selbst«[75] aus. Eine derartige »Compensation einer Störung« sei auch in einer Maschine möglich, in der die Teile so angeordnet sind, »dass die Effecte der Störung, indem sie auf den Gang der Maschine zurückwirken, den Theil ihres Getriebes in Bewegung setzen, welcher sie [d.i. die Störung] selbst wieder ausgleichen soll«[76]. Eine »accomodirte Reaction« werde damit »aus der Natur eines blinden Systems physischer Massen erklärlich«.[77] Lotze unterscheidet auch bereits zwei Mechanismen der Regulation: Neben die Kompensation einer Störung durch solche Wirkungen, die von der Störung selbst ausgehen, (die spätere Regelung oder Rückkopplung) stellt er die ausgleichende Wirkung von verschiedenen Prozessen eines Systems, die sich gegenseitig neutralisieren (die spätere Steuerung) (s.u.).

Nachweise von Regulationseinrichtungen

Detailliert nachgewiesen werden Regulationssysteme in Organismen erst im 19. Jahrhundert. Aufbau-

end auf den neuroanatomischen Untersuchungen C. Bells kann der französische Physiologe F. Magendie in den 1820er Jahren Rückenmarksreflexe als Reiz-Reaktions-Systeme darstellen, die von einigen Kybernetikern später als Rückkopplungssysteme anerkannt werden.[78] Ein wichtiges Element in Regulationssystemen sind Fühlereinrichtungen, die den Zustand der zu regulierenden Größe messen. In einfachen Fällen kann ein motorisches Organ selbst über Sinnesorgane verfügen. Seit Beginn des 19. Jahrhunderts existiert für diesen einfachen Fall der Begriff *Muskelsinn*. F. von Paula Gruithuisen definiert ihn 1812 auf diese Weise: »Der Muskelsinn ist der Sinn, welcher uns das eigene Thun und Lassen berichtet«.[79] Der physiologisch genaue Nachweis eines auf einem solchen Sinn basierenden Regelkreises gelingt C.S. Sherrington aber erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts, indem er Rezeptoren in Muskeln identifiziert, die die Extension des Muskels messen und in Abhängigkeit davon seine Kontraktion beeinflussen. Sherrington spricht in diesen Fällen von einer ***Propriozeption*** (»proprioception«).[80] Bereits vor der Aufklärung der genauen physiologischen Mechanismen wird dem Nervensystem aber allgemein eine regulierende Funktion zugeschrieben. So spricht M.J.P. Flourens 1823 vom Nervensystem als einem ordnenden und regelnden Prinzip (»le principe qui ordonne et qui règle ces élémens«[81]). Den Sitz dieses Prinzips verortet Flourens in übergeordneten Nervenzentren, und nicht in den motorischen Nerven selbst. Bezeichnend ist auch die Rede von ***Regulatororganen*** (»organes régulateurs«)[82] bei G. Cuvier zu Beginn des 19. Jahrhunderts – für Cuvier ist aber nicht allein das Nervensystem, sondern auch andere Organe, wie z.B. das Herz, ein Regulator (»régulateur«)[83].

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden Regulationsmechanismen für viele verschiedene physiologische Systeme beschrieben. Diese betreffen u.a. den Zuckerhaushalt der Säugetiere (Bernard 1855)[84], die »Selbststeuerung der Athmung« durch den hemmenden Einfluss des *Nervus vagus* (Hering 1868 und Breuer 1868)[85], den Blutdurchfluss durch das Herz (Cyon und Ludwig 1867)[86] und den Ionenhaushalt von Wassertieren (Fredericq 1885)[87] (für Näheres, s.u.: ›Regelung‹).

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts gibt es auch Versuche, den Mechanismus der Regulation auf allgemeine Weise zu beschreiben. Besonders bekannt ist das teleologische Gesetz F.F. Pflügers, das dieser 1877 in seiner ›Teleologischen Mechanik der lebendigen Natur‹ formuliert: »Die Ursache jeden Bedürfnisses eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses«.[88] Pflüger erläutert dieses Gesetz durch viele Beispiele, etwa die Regulation der Pupillenweite durch die Menge des eintreffenden Lichts. Die gemeinsame Ursache des Bedürfnisses und seiner Befriedigung sei hier die angemessene Intensität zur Reizung des optischen Nervs. Jede Abweichung vom angestrebten Wert werde durch den Reiz selbst ausgeglichen (vermittelt über die Pupillenweite). Das hinter diesem Mechanismus stehende kausale Muster wird Mitte des 20. Jahrhunderts *steuernde Korrelation* (Sommerhoff 1950: »directive correlation«)[89] oder einfach *Steuerung* (Schmidt 1941)[90] genannt (s.u.). Einen ähnlichen Mechanismus beschreibt S. Smith 1914 und nennt ihn *negative Regulation*: »Organisms utilize the very difficulties they encounter in order to bring about the removal of these difficulties«.[91]

Bernard: inneres Milieu

Prinzipiellen und allgemeinen Status für eine Theorie des Organischen erhalten die organischen Regulationsphänomene im Rahmen der physiologischen Theorien C. Bernards. Die Grundlage für Bernards allgemeine Einsichten bilden seine Untersuchungen des Zuckerhaushalts im Blut bei Hunden und die Identifikation der Leber als eines wichtigen regulatorischen endosekretorisch wirksamen Organs. Mit dem Begriff des *inneren Milieus* (»milieu intérieur«; s.u.) liefert Bernard ein vereinheitlichendes Konzept für die Physiologie und einen Vorläuferbegriff der später von W.B. Cannon so genannten *Homöostase* (s.u.). Der Grundidee nach ist das innere Milieu der Raum innerhalb eines Organismus, der von äußeren Einflüssen weitgehend unabhängig ist, indem Störungen seines Gleichgewichts ausgeglichen werden. Die Konstanz des inneren Milieus stellt für Bernard die Grundbedingung des freien und selbständigen Lebens dar, wie es in einem berühmten Satz heißt: »La fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre, indépendante«.[92] Vereinzelt verwendet Bernard das Verb ›regeln‹, um den Einfluss des Blutes als inneres Milieu zu beschreiben: »La composition du milieu liquide intérieur règle d'avance les réactions chimiques qui s'y accomplissent«.[93]

Leben als Fähigkeit zur Selbstregulation

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts rückt der Begriff der Regulation in die Position eines zentralen biologischen Konzepts, das als einer der obersten leitenden Begriffe zur Beschreibung und Analyse von Lebensphänomenen fungiert. In dieser Position kann es als ein Gegenbegriff zu ↑*Evolution* und zum Verständnis des Lebens als eines unbegrenzt dynamischen Geschehens herangezogen werden. Es bildet

insofern ein Prinzip, mit Hilfe dessen die Stabilität der Organismen als hochintegrierter Einheiten im Strom der ungehemmten Dynamik der Evolution erklärt werden kann. Deutlich wird dies etwa bei dem Mediziner R. Virchow, der 1856 schreibt: »Das Leben besteht im Wechsel, aber es würde aufhören, Leben zu sein, wenn dieser Wechsel nicht gewisse Grenzen hätte. Die Grenzen setzen bestimmte Moderations- und Regulations-Einrichtungen voraus, sowohl in der einfachen Zelle, als in dem zusammengesetzten Zellen-Organismus«.[94] Als Moderatoren oder Regulatoren wirken nach Virchow z.B. Membran und Kern der Zelle sowie das Blut und die Nerven.

Ende des 19. Jahrhunderts wird es üblich, den Lebensbegriff über die Konzepte der Regulation und Selbstregulation zu definieren. L. Fredericq, der die Konstanz der Blutzusammensetzung bei Organismen in verschiedenem aquatischem Milieu untersucht, formuliert als ein allgemeines Gesetz, ein Lebewesen sei so organisiert, dass jeder störende Einfluss die Aktivität einer kompensierenden Reaktion hervorrufe (»The living being is organized in such a way that each disturbing influence releases the activity of the compensatory apparatus which should neutralize and repair the damage«).[95] W . Roux, der Begründer der Entwicklungsmechanik, bezeichnet die »Selbstregulation« (s.u.) 1881 als eine der »Grundeigenschaften«[96] des Lebens oder sogar die »erste wesentliche Eigenschaft des Organischen«[97]. ›Selbstregulation‹ erscheint Roux insbesondere auch deshalb als ein fruchtbares Konzept, weil es »ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen« sei.[98] Auf der Grundlage dieses Konzepts erscheint es möglich, organische Phänomene rein mechanistisch zu analysieren, weil es nicht mehr als eine Schematisierung kausaler Prozesse nach einem bestimmten Muster enthält. Dabei erweist es sich als besonders attraktiv für mechanistisch gesinnte Physiologen, insofern es parallel zur biologischen Anwendung auch für die Beschreibung technischer Geräte, wie den Thermostaten oder Fliehkraftregler, in Gebrauch ist. Mit der Rede von ›Selbstregulation‹ kann dabei deutlich gemacht werden, dass die Regulation nicht von außerhalb des Systems kommt, sondern einen Teil von ihm bildet (s.u.: ›Selbstregulation‹).

Auch zu Beginn des 20. Jahrhunderts erscheint das Konzept der Selbstregulation nicht selten in Definitionen des Lebensbegriffs, so im Jahr 1900 bei dem französischen Physiologen C. Richet, der Leben als ständige Selbstregulation, als Anpassung an wechselnde Umweltbedingungen bestimmt (»Life is a perpetual self-regulation, an adaptation to changing external conditions«).[99] In der Tatsache der Stabilität von Lebewesen allein aufgrund ihrer Reizbarkeit und Empfänglichkeit für äußere Einflüsse sieht Richet allerdings einen gewissen Widerspruch (»[the living being is] stable only because it is modifiable«).[100] Den Status eines Definiens für den Lebensbegriff weist auch A. Stöhr dem Konzept der Selbstregulation zu, wenn er 1909 bemerkt, dass »die Selbstregulierung in den Begriff des Lebenden aufgenommen ist«.[101]

Parallele Lebewesen-Technik

Die Erfindung des Fliehkraftreglers (engl. »governor«) zur Regulation des Dampfdrucks bei Dampfmaschinen durch J. Watt (um 1785) bildete den Auslöser für eine Flut von Ingenieurpatenten zu Regelungssystemen. Von der technischen Anwendung bis zur genauen mathematischen Beschreibung dauerte es allerdings über 80 Jahre: Erst J. Maxwell analysiert 1868 den Mechanismus von Fliehkraftreglern exakt und etablierte die bis heute gültige Darstellung durch Differenzialgleichungen.

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts werden technische Reglereinrichtungen vielfach in physiologischen Labors eingesetzt. Sie dienen in erster Linie der Messung in wahrnehmungs- und stoffwechselphysiologischen Experimenten. Sie ermöglichen aber auch einen direkten Vergleich von technischen und organischen Regulationsprozessen. Ausdrücklich werden diese Vergleiche aber relativ spät angestellt: H. Lotze, der im deutschsprachigen Raum den Terminus als einer der ersten verwendet, bezieht ihn – trotz seiner Herkunft aus der Technik – in seinem Handbuchartikel von 1842 ausschließlich auf die organischen Regulationen.

Im letzten Viertel des 19. Jahrhunderts wird die naheliegende Parallele zwischen Technik und Biologie in Bezug auf Regulationseinrichtungen von verschiedener Seite beschrieben. Die Analogie wird allerdings nicht als grundlegend aufgefasst und auch nur am Rande vermerkt. So weist der Darmstädter Maschinenbau-Ingenieur F. Lincke 1879 anlässlich seiner Behandlung des »mechanischen Relais« zwar auf die Parallele von technischer und organischer Regulation hin, er hat dabei allerdings nicht die Biologie insgesamt im Blick, sondern allein »die bewusste Thätigkeit des Menschen«, insofern es dabei »um die Erhaltung bestimmter Zustände« gehe (s.u.: ›Regelung‹).[102] Auch der Biologe J. Reinke erörtert die Analogie in der zweiten Auflage seiner ›Einleitung in die theoretische Biologie‹ (1911) am Rande[103], und R.B. Perry fasst die Einrichtungen aus beiden Bereichen 1926 unter dem Titel der *kompensatorischen Anpassung* (»compensatory adjustment«) zusammen[104]. Der Vergleich erlangt aber bis zum Beginn

des 20. Jahrhunderts keine zentrale Bedeutung für die Biologie oder wird sogar aktiv bekämpft – u.a. unter dem Vorzeichen, die »Autonomie der Biologie« über die Einmaligkeit der organischen Regulationen und die Irreduzibilität der Lebewesen auf Maschinen zu begründen (bei H. Driesch; s.u.).

Die weitgehend unabhängige Entwicklung regulationstheoretischer Konzepte in Technik und Biologie führt dazu, dass ihre theoretischen und begrifflichen Gemeinsamkeiten in den 1940er Jahren als eine große Entdeckung gefeiert werden konnten. Als erster ist es wohl H. Schmidt, der die Gemeinsamkeiten klar benennt und die Prinzipien einer allgemeinen Regelungstechnik formuliert. Schmidt zeigt dabei die methodische Verwandtschaft auf zwischen dem technischen Prinzip der Regelung und dem »Grundproblem des Lebens [...], das ebenfalls Regelung heißt«.[105] Er sieht den technischen Regelkreis »als Objektivation des universellen Strukturelements des organischen Lebens«.[106] Das Geschehen der Technik mache uns »im Regelkreis das Leben zum Gegenstand der Erkenntnis«.[107]

20. Jh.: Distanz und Nähe zur Technik

In den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts steht die Exponierung des Konzeptes der Regulation in Verbindung mit der Etablierung einer *Theoretischen Biologie*.[108] Vor allem H. Driesch ist dabei bemüht, ein genuin biologisches Regulationsvermögen zu begründen und über dieses die »Eigengesetzlichkeit« der biologischen Prozesse aufzuzeigen. Anders als die spätere (und ansatzweise auch schon frühere) Konzipierung der organischen Regulation ausgehend von technischen Regulationseinrichtungen kommt es Driesch gerade darauf an, die Unerklärlichkeit der Regulationen in Entwicklungsvorgängen nach einem Maschinenmodell zu begründen. Seine Versuche zur Entwicklung von Organismen und insbesondere zur Wiederherstellung eines ganzen Organismus aus fragmentierten Embryonen begründet für Driesch die Unangemessenheit mechanistischer Modelle und die Notwendigkeit der Annahme zusätzlicher »ganzmachender« regulierender Faktoren (↑Vitalismus: Abb. 563). Die Absetzung von mechanischen Modellen, einschließlich der technischen Regulationsvorstellung, führt Driesch so zu der Annahme einer besonderen regelnden Instanz in den Lebewesen (»Entelechie«) und damit zu einem ↑Vitalismus. Während bei Driesch der Regulationsbegriff also zur Distanzierung des Organischen vom Technischen dient, transportiert er später gerade dessen Annäherung. Die Definition, die Driesch für den Begriff gibt, ist allerdings noch so allgemein gehalten, dass darunter auch anorganische und technische Prozesse subsumiert werden können (vgl. Tab. 236).[109]

»Regulation ist ein am lebenden Organismus geschehender Vorgang oder die Änderung eines solchen Vorgangs, durch welchen oder durch welche eine irgendwie gesetzte Störung seines vorher bestandenen ›normalen‹ Zustandes ganz oder theilweise, direkt oder indirekt, kompensirt und so der ›normale‹ Zustand oder wenigstens eine Annäherung an ihn wieder herbeigeführt wird« (Driesch 1901, 92).

»Die Regulationen sind automatische Bewegungen bei Organismen, die namentlich durch solche Einwirkungen ausgelöst werden, welche als Störungen oder Bedrohungen der Lebenstätigkeit gelten können. Durch sie werden Störungen kompensiert oder beseitigt. Die regulatorisch abgewehrten Störungen können dabei von außen oder von innen kommen; sie wirken als Reize, auf die der Organismus durch Reaktionsbewegungen antwortet, die für seinen Bestand vorteilhaft sind. Hunger und Durst eines Tieres sind primäre derartige Reaktionen auf eine solche Störung, die dann zur weiteren Reaktion der Nahrungsaufnahme führen. Die Wundverheilung und andere Regenerationsvorgänge gehören gleichfalls hierher« (Reinke 1911, 114f.).

»[D]ie in der Regel ›zweckmäßige‹, d.h. im Sinne der Erhaltung wirkende, selbsttätig eintretende Veränderung in den Lebensprozessen eines Organismus gemäß veränderten äußeren Bedingungen« (Schmidt 1912, 440).

»The concept of regulation in its most common biological uses refers to activities which ›aim‹ at ensuring the constancy of some environmental or internal condition« (Sommerhoff 1950, 19).

»[A]djustment of activities with reference to a purpose« (Krebs 1959, 2).

»[D]ie Erscheinung, daß ein Organismus nach Störung seines normalen Zustandes bestrebt ist, diesen wieder herzustellen oder wenigstens eine Annäherung an ihn herbeizuführen« (ABC Biologie 1967, 690).

»The classical definition of a regulated population is […] a population which tends to return to this equilibrium density after some disturbing influence has moved it away. […] Thus, regulated populations might be defined as those which show convergence following the manipulation of density« (Murdoch 1970, 498).

»[T]he coordination of units to achieve the maintenance of one or more physical or biological variables at a constant level« (Wilson 1975, 11).

»Mechanismen zur Aufrechterhaltung des morpholog. und physiolog. Gleichgewichts im Organismus« (Brockhaus 2006, 707).

Tab. 236. Definitionen des Regulationsbegriffs.

Bemerkenswert an der Verwendung des Regulationsbegriffs ist also sein Einsatz für sehr unterschiedliche, ja entgegengesetzte theoretische Ziele: Ausgehend von seinem Ursprung im antimechanistischen Denken des späten 17. Jahrhunderts ist er früh in Theorien integriert, die das Charakteristische von Lebewesen in Opposition zu rein mechanischem Geschehen zu bestimmen versuchen. Aber vor seiner Etablierung als spezifisch biologisches Konzept wird der Begriff vom mechanistischen Denken übernommen und zur Beschreibung der Wirkungsweise technischer Maschinen wie Fliehkraftreglern gebraucht. Der parallele Einsatz in der technischen und biologischen Sprache im 19. Jahrhundert legte die Ausarbeitung einer allgemeinen Regulationstheorie nahe. Tatsächlich erfolgt diese Ausarbeitung aber erst Mitte des 20. Jahrhunderts im Rahmen der Kybernetik (s.u.). Das Ausbleiben einer allgemeinen Regulationstheorie im 19. Jahrhundert ist umso erstaunlicher, als viele technische Regulatoren in den physiologischen Laboratorien präsent waren und damit nicht nur den Untersuchungsgegenstand bildeten, sondern auch zum Werkzeug der Untersuchung gehörten. Erst das Fehlen einer allgemeinen Regulationstheorie ermöglicht es Driesch zu Beginn des 20. Jahrhunderts, ›Regulation‹ als einen Begriff zu verstehen, der nicht die Integration biologischer in physikalische Theorien vorbereitet, sondern im Gegenteil deren methodologische Differenzierung und damit die »Autonomie der Biologie« festigt. Ein halbes Jahrhundert nach Driesch haben sich die Verhältnisse aber wieder umgekehrt und ›Regulation‹ dient als Vermittler zwischen den Disziplinen und als Ausgangspunkt für die Formulierung einer allgemeinen Theorie selbststeuernder Systeme. Der Regulationsbegriff wirkte also attraktiv für Positionen mit im Prinzip entgegengesetzten theoretischen Zielen.

Regulation und Organisation

Eine spezifische Bestimmung erfährt ›Regulation‹ nicht nur durch seine Beziehung auf technische Apparaturen und präzise Modelle organischer Vorgänge, sondern auch durch die Klärung des Verhältnisses zu anderen für die Biologie grundlegenden Begriffen, v.a. dem Begriff der ↑Organisation. Folgende Schwerpunktbedeutungen können dabei ausgemacht werden: Der Begriff der *Organisation* betrifft die Auszeichnung eines Komplexes von Prozessen als eine funktional geschlossene Einheit. Es geht mit diesem Begriff um die interne Gliederung dieser Einheit – im biologischen Fall eines Organismus oder eines ökologischen Systems – als einer Ganzheit, deren Teile wechselseitig aufeinander bezogen sind. Die *Regulation* als dazu komplementärer Begriff betrifft nicht die Ausgliederung und interne Gliederung, sondern die Stabilität eines Systems. Nicht das *Bestehen* des Systems, sondern seine *Erhaltung* sind das Thema. Es gilt hier zu klären, auf welche Weise das System trotz Einflüssen der Umwelt, die seine Integrität gefährden, sich als eine Einheit erhält.

Das Begriffspaar von ›Organisation‹ und ›Regulation‹ bzw. ›Organisierung‹ und ›Regulierung‹ erscheint in dieser exponierten Stellung nicht allein in der Biologie, sondern auch in anderen Systemwissenschaften, so z.B. bei W. Sombart in seiner Übersicht über die Wirtschaftswissenschaften aus den 1920er Jahren. *Organisierung* bezeichnet bei Sombart die durch die Wirtschaftssubjekte selbst geschaffene Ordnung; *Regulierung* bezieht sich dagegen auf die durch einen übergeordneten Verband geschaffene Ordnung, in die jedes Wirtschaftssubjekt sich einzufügen hat.[110] Die Organisierung betrifft also auch hier die konstitutive interne Struktur des in dieser Wissenschaft auszugliedernden Gegenstandes, während die Regulierung es mit der Relation dieser Struktur zu ihrer Umwelt zu tun hat. Allgemein kann in den Wirtschaftswissenschaften die Ordnungsbildung einer Einheit durch einen für diese Ordnung externen Faktor mit M. Weber als »Regulierungsordnung« bezeichnet werden, deren bekannteste Form die Wirtschaftspolitik des Staates ist.[111] Im Gegensatz zum ökonomischen Regulierungsbegriff, der das System vom äußeren Einfluss seiner Umwelt her konzipiert und insofern eine Fremdregulierung meint, bezeichnet der biologische Regulationsbegriff eine Leistung des Systems selbst, der Prozess ist also stets eine *Selbstregulation* (s.u.).

Neben ›Organisation‹ und ›Regulation‹ kann als drittes fundamentales Prinzip der Biologie das Konzept der ↑*Evolution* gestellt werden (↑Einleitung: Tab. 4). Ausgehend von diesem Prinzip steht nicht mehr im Mittelpunkt, wie ein kausales Gefüge funktional als Einheit zu beurteilen ist (also eine Organisation darstellt) und sich als solche erhält (durch Einrichtungen der Regulation), sondern wie es in einem langfristigen, generationenübergreifenden Prozess als differenziertes System entstanden ist. Mit dem Begriff der Evolution ist das besondere Augenmerk auf ein Phänomen gelegt, das aus seiner individuellen Organisation und Regulation heraus nicht zu begreifen ist: seine ↑Fortpflanzung. Zu begreifen ist dies insbesondere nicht aus der Perspektive der Selbstregulation des Organismus im Sinne seiner Selbsterhaltung, weil die Fortpflanzung mit der Gefährdung und oftmals auch der tatsächlichen Zerstörung der Einheit des einzelnen Organismus verbunden ist. An-

dererseits kann die Fortpflanzung aber auch als eine besondere Form (und eine besonders effektive Form) der Erhaltung verstanden werden – einer Erhaltung nicht eines individuellen Organismus, sondern seiner Organisation, die sich in der Folge der Generationen in verschiedenen Individuen verkörpern kann.

Regulation und Ethologie

Insofern Fragen der Regulation das Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt betreffen, stehen sie in enger Beziehung zum Thema der ↑Ethologie (↑Einleitung: Tab. 4). Denn das ↑Verhalten eines Organismus kann bestimmt werden als die Summe der Aktivitäten, die auf die Umwelt des Organismus gerichtet sind und seiner Stabilisierung dienen. Auf eine einfache Formel gebracht, ist Verhalten die Regulation der Relation des Organismus zu seiner Umwelt oder auch die Regulation der Wahrnehmung (Powers 1973: »Behavior: the control of perception«[112]). Besonders deutlich wird dies bezüglich der fundamentalen Kategorien des Verhaltens, der ↑Ernährung und des ↑Schutzes, die letztlich als Regulationsmechanismen beschrieben werden können: die Versorgung des Organismus mit Nährstoffen und die Abwehr von Gefahren im Dienste der Selbsterhaltung des Organismus.

Regulation in der Ökologie

Neben der Ethologie spielt das Konzept der Regulation auch in anderen biologischen Teildisziplinen eine zentrale Rolle, z.B. in der Ökologie. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts ist die Analogie zwischen der »Selbstregulation« eines einzelnen Organismus und eines ökologischen Systems leitend für die ökologische Theorie (s.u.). Nicht selten wird das Vorliegen von Mechanismen der Regulation (besonders von deutschsprachigen Autoren) sogar zum Kriterium für die Identifikation eines ökologischen Systems wie einer ↑Biozönose gemacht. Auch wenn diese definitorische Verbindung später meist aufgegeben wird, ist es doch unstrittig, dass in ökologischen Systemen Einrichtungen der Regulation vorliegen können. Der basale Mechanismus besteht dabei in der Abhängigkeit des Wachstums einer Population von so genannten *dichteabhängigen Faktoren* (↑Gleichgewicht).[113] Der Begriff der Regulation etabliert sich in diesem Zusammenhang in der Ökologie und ersetzt damit entweder das alte Konzept des Gleichgewichts[114] oder wird als der Mechanismus für die Einstellung eines Gleichgewichts verstanden[115]. A.J. Nicholson, einer der frühen Hauptvertreter der Auffassung, dass ein Gleichgewicht in der Natur über dichteabhängige Kontrollfaktoren wie die innerartliche ↑Konkurrenz

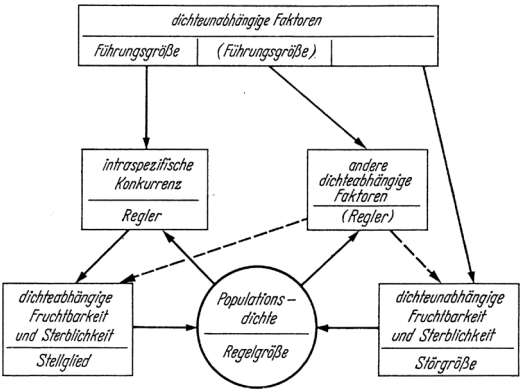


Abb. 431. Blockschaltbild der Regulation der Populationsdichte durch intraspezifische Konkurrenz und andere dichteabhängige Faktoren (aus Wilbert, H. (1962). Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. Z. Mophol. Ökol. Tiere 50, 576-615: 598).

erfolgt, vergleicht das Wirkungsprinzip dieser ökologischer Kontrollfaktoren 1937 ausdrücklich mit der Wirkung eines Fliehkraftreglers in einer Dampfmaschine.[116]

Nicht nur in der Dem- und Synökologie, auch in der Autökologie sind Elemente von Regulationsvorstellungen seit langem enthalten. Diese beziehen sich u.a. auf die Konstanz von physikalischen und chemischen Eigenschaften des Körpers eines Organismus relativ zur Variation dieser Größen in dessen Umwelt. Ein prominentes Beispiel bildet die Temperaturregulation, d.h. die Einstellung einer konstanten inneren Körpertemperatur. Anstelle der älteren Einteilung in *kaltblütige* und *warmblütige* Tiere unterscheidet C. Bergmann 1847 zwei »Abtheilungen des Thierreiches«: *wechselwarme* oder ***poikilotherme*** und *gleichwarme* oder ***homöotherme*** Tiere.[117] Parallel zu dieser Einteilung werden für andere physikalisch-chemische Größen entsprechende Unterscheidungen eingeführt. So unterscheidet R. Höber 1902 in Bezug auf den Ionenhaushalt zwischen ***poikilosmotischen*** und ***homoiosmotischen*** Tieren.[118] Für die Pflanzen, bei denen der Wasserhaushalt eine ähnliche biogeografische Bedeutung hat wie die Temperatur für die Tiere[119], unterscheidet H. Walter 1931 in ökophysiologischer Hinsicht zwischen ***poikilohydren*** (wechselfeuchten) und ***homoiohydren*** (eigenfeuchten) Pflanzen[120]. Morphologisch verläuft diese ökophysiologische Einteilung teilweise parallel mit der als taxonomischer Gliederung eingeführten Unterscheidung von ›Thallophyten‹ und ›Kormophyten‹ (↑Taxonomie). O. Stocker und W. Holdheide beschreiben

die Morphologie des Wasserhaushalts dieser beiden Typen 1937 als *Quellkörper-* und *Spaltöffnungsorganisation*.[121]

Genetische Regulation

Ein anderes Feld der Biologie, in dem der Regulationsbegriff eine wichtige Rolle spielt ist die Genetik, besonders in ihren entwicklungsbiologischen Aspekten. Vereinzelt wird von einer Regulation von Genen bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts gesprochen (Lillie 1927: »A theory of quantitative regulation of the genes, according to which each gene. […] enters into activity at a rate […] proportional to a precisely regulated initial quantity«[122]).

Eine zentrale Stellung erlangt der Regulationsbegriff in der Genetik aber erst mit der Blüte der Molekulargenetik in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts. In den frühen 1960er Jahren werden die Mechanismen der Regulation auf genetischer Ebene bei Bakterien von F. Jacob und J. Monod untersucht.[123] Eine besondere Rolle spielt dabei der Vorgang der ***Hemmung*** oder *Inhibition*. In Erklärungen zur Lockerung der Muskelspannung unter dem Einfluss von Nerven erscheint der Grundgedanke seit dem 17. Jahrhundert (Perrault 1680: »le relaschement des fibres qui se fait au moyen des esprits qui viennent du cerveau«[124]). Im neurophysiologischen Kontext führt I.M. Sečenov den Begriff der Hemmung 1863 ein, und zwar in seinen Untersuchungen des »hemmenden Einflusses des Gehirns auf die reflectorische Thätigkeit des Rückenmarks«.[125] L. Brunton definiert eine Inhibition 1883 allgemein als vorübergehende Unterdrückung der Funktion einer Struktur durch eine andere Struktur (»By inhibition we mean the arrest of the functions of a structure or organ, by the action upon it of another, while its power to execute those functions is still retained, and can be manifested as soon as the restraining power is removed«[126]).

Auf genetischer Ebene kann eine Inhibition im Sinne einer Regulation wirken, wenn z.B. das Endprodukt einer enzymatischen Stoffumwandlung einen hemmenden Einfluss auf dasjenige Enzym ausübt, das diese Umwandlung katalysiert *(Endprodukthemmung)*. Lagert sich der hemmende Stoff an einer anderen Stelle des Enzyms an als das Substrat, das von dem Enzym umgesetzt wird, dann sprechen Monod und Jacob von einer ***allosterischen Inhibition***.[127]

Für die Regulation der Transkription bei Bakterien entwickeln Jacob und Monod ein bekanntes Modell, in dem vier verschiedene Regionen auf der DNA unterschieden werden: Die *Strukturgene* (↑Gen) kodieren für die physiologisch wirksamen Proteine des Organismus; ihre Transkription wird kontrolliert durch einen ihnen jeweils vorgelagerten ***Operator*** (Jacob & Monod 1959: »opérateur«).[128] Die Ansatzstelle der RNA-Polymerase, d.h. des Enzyms, das die Transkription der Strukturgene katalysiert, wird ***Promoter*** genannt (Jacob, Ullman & Monod 1964: »promoteur«).[129] Die funktionelle Einheit aus (häufig mehreren) Strukturgenen, Operator und Promotor wird von Jacob und seinen Mitarbeitern 1960 als ***Operon*** (»opéron«) bezeichnet.[130] Dem Operon funktionell übergeordnet sind die *Regulatorgene*, die über die Erzeugung eines Botenstoffes – den ***Repressor***, der bereits vorher als eine die Enzymsynthese bremsende Substanz (Vogel 1957: »substance […] decelerating enzyme synthesis«) bestimmt wird[131] – auf den Operator wirken, indem sie dessen Aktivierung der Transkription der Strukturgene hemmen. Dieses sogenannte *Jacob-Monod-Modell der Genregulation* hat sich zur Erklärung der Kontrolle der genetischen Expression bei Bakterien als fruchtbar erwiesen; für die komplexeren Verhältnisse bei Eukaryoten stößt es jedoch an seine Grenzen.

Regulation als Charakteristikum organischer Systeme

Viele Autoren sehen in der Kybernetik ein Analyseverfahren, das in den unterschiedlichsten Disziplinen angewandt werden kann, manche halten sie aber auch für eine Methode, die eine spezifische Verbindung zur Biologie hat. In dieser Sicht bildet die Kybernetik und ihr grundlegender Begriff der Regulation den zentralen, fundierenden Ansatz, der die Biologie erst zu dem macht, was sie ist. Innerhalb der Naturwissenschaften (und unter Ausschluss der Technikwissenschaften) würde ›Regulation‹ demnach ein exklusiver und spezifischer Begriff der Biologie sein.

Die Auffassung, dass Regelkreise in der Natur den organischen, lebendigen Systemen vorbehalten sind, findet sich in den 1950er und 60er Jahren bei zahlreichen Autoren. So weist es in diese Richtung, wenn H. Schmidt 1954 den Regelkreis die »Objektivation des Lebens«[132] nennt. Für R. Wagner bildet der Regelkreis 1961 »ein Urprinzip des Lebenden«: »Nur im lebenden Organismus ist Rückkoppelung mit Regelung erstmals in Erscheinung getreten. So darf man wohl sagen, *wo die erste Rückkoppelung und der erste Regelvorgang war, war das erste Leben*«.[133] Dem umfassenden Anspruch der Kybernetik, eine allgemeine Prozesswissenschaft zu sein, hält F. von Cube 1968 entgegen, dass ihre zentralen Begriffe der Regelung und Steuerung doch nicht in allen Bereichen der Natur leitende Begriffe bilden würden. Die Kybernetik beschreibt nach von Cube »nur einen bestimmten Teilbereich der dynamischen Welt: den Bereich des originär Lebendigen«.[134] Für diesen Be-

reich schreibt er der Kybernetik eine fundamentale Funktion zu: »Tatsächlich verlaufen Regelvorgänge schon in jeder einzelnen Zelle. Ohne Regelung wäre das Leben also gar nicht möglich. Die Regelung ist eine allgemeine und fundamentale Technik des Lebendigen«.[135] Die kybernetische Organisation der menschlichen Maschinen beruht damit auf einem der Natur abgeschauten Prinzip: »Steuerung, Regelung, Information etc. sind ganz eindeutig Begriffe, die aus dem Bereich des Lebendigen stammen und zur Beschreibung organischer Prozesse dienen. Steuerungs- und Regelungsprozesse (zur Aufrechterhaltung bestimmter Zustände oder Erreichung von Zielen) existieren – abgesehen von den jetzt vorliegenden technischen Konstruktionen – nur im Bereich des Organischen«.[136] Die Technik sei somit nichts als die Simulation der »originären Prozesse des Lebendigen«.[137] In seinen populärwissenschaftlichen Schriften gibt von Cube keine ausführliche Begründung seiner These. Sein Urteil, Regelung gebe es nur im Bereich des Organischen, überprüft er weder phänomenologisch, noch liefert er eine ausgearbeitete methodologische Begründung dafür. Nicht wenige Biologen neigen aber dazu, sich dem Urteil von Cubes anzuschließen. Zu diesen gehört auch K. Lorenz, bei dem es 1978 heißt: »Der Regelkreis oder die Homöostase ist im Bereich des Lebendigen geradezu allgegenwärtig, man kann sich ein Leben ohne diese Funktion kaum vorstellen und möchte annehmen, daß sie gleichzeitig mit dem Leben in die Welt gekommen sein muß«.[138]

Unterstützung erhält die These, der Regulationsbegriff sei ein spezifisch biologischer Begriff, über die Ansätze zur Rekonstruktion biologischer Grundbegriffe ausgehend von kybernetischen Konzepten. Besonders die für die Biologie basalen Begriffe der ↑Funktion und ↑Zweckmäßigkeit erfahren seit den 1950er Jahren eine Explikation im Rahmen von Modellen der Regelung und Steuerung (↑Funktion). Im Anschluss daran sind einige Autoren der Auffassung, I. Kants Problem der »Realisierungsbedingungen der organischen Zweckmäßigkeit« sei durch das Modell des Regelkreises der Kybernetik gelöst, wie es D. Wandschneider 1988 formuliert.[139] Im Regelkreis könne deutlich gemacht werden, wie ein kausaler Mechanismus zur Zweckmäßigkeit eines Verhaltens führe. In ähnlicher Weise sieht auch F. Kleinmann 1998 die Lösung aller Schwierigkeiten, die im Zusammenhang mit einer teleologischen Deutung des Lebens auftreten, durch die »kybernetische Systemtheorie« aus dem Weg geräumt.[140]

Die Rekonstruktion biologischer Grundbegriffe auf der Grundlage der Kybernetik ist jedoch mit vielen Schwierigkeiten verbunden: Nicht in allen Regulationsvorgängen müssen biologische Funktionen involviert sein, und nicht alle biologischen Funktionszuschreibungen lassen sich im Rahmen eines Regelkreises beschreiben (↑Funktion).[141]

Anorganische Regulationen

Gegen die exklusive Inanspruchnahme des Regulationsbegriffs durch die Biologie spricht aber insbesondere, dass nicht nur bei organischen Vorgängen, sondern auch in vielen komplexen Vorgängen der anorganischen Natur Größen auftreten, deren Konstanz mittels des Modells des Regelkreises, also einer Rückkopplung, beschrieben werden kann. Dies gilt z.B. für Systeme der chemischen ↑Selbstorganisation, die von I. Prigogine und anderen seit den 1940er Jahren mathematisch beschrieben und im Labor untersucht werden.[142] Aber auch außerhalb des Labors findet solches Geschehen statt, z.B. im Wachstum von Mineralien, das zu einer regelmäßigen Musterung führt. In einem Gestein kann die Begrenzung einer Mineralschicht durch die Auslösung der Bildung eines anderen Minerals bei hoher Konzentration des ersten erfolgen. Besteht eine wechselseitige Induktion der beiden Mineralien, kann eine Bänderung das Ergebnis sein. Das Enden der Anlagerung des einen Minerals durch die Katalyse der Anlagerung des anderen fügt sich daher dem Modell der Rückkopplung.[143]

Einen besonders eindrucksvollen anorganischen Regelungsvorgang bildet das sogenannte »Oklo-Phänomen«.[144] Nahe dem Ort Oklo im westafrikanischen Gabun existierte vor etwa zwei Milliarden Jahren ein natürlicher Kernspaltungsreaktor. In der damals (wegen der noch fehlenden Pflanzen) sauerstoffarmen Atmosphäre erfolgte eine natürliche Anreicherung von Uran durch Auswaschung und durch Sickerwasser in einer Granitschicht. Als Moderator der Kernreaktion wirkte das umgebende Wasser, d.h. das Wasser bremste die beim Zerfall des Urans freiwerdenden Neutronen ab und verhinderte damit, dass sie durch Absorption dem Reaktor verloren gingen. Die Regulation der Kernreaktion wurde durch die Konzentration des Wassers übernommen: Bei zu schneller Reaktion erhitzte sich der Reaktor und das umgebende Wasser verdampfte, so dass es aufgrund des Verlusts des Moderators zu einer erhöhten Absorption der Neutronen und damit einer Verlangsamung der Reaktion kam. Umgekehrt wurde die Kernreaktion beschleunigt, wenn der Reaktor sich abkühlte, weil es dann zu einer verstärkten Kondensation von Wasser, d.h. einer Anreicherung des Moderators, kam.

Neben diesem komplexen Mechanismus sind Regelkreise auch für einfachere Systeme beschrieben worden. H. Sachsse diskutiert 1971 z.B. die Regulation des Wasserspiegels in einem See, dessen Niveau auch bei wechselndem Zufluss konstant bleibt, indem die Menge des Abflusses mit der des Zuflusses zunimmt.[145] Ein analoger Fall besteht in der Regulation der Höhe einer Kerzenflamme durch ihre eigene Verbrennung des Wachses. Auch der Quantensprung eines Elektrons zurück zu seinem Grundzustand, der einer Anregung durch die Absorption eines Photons folgt, ist als ein Regelungsvorgang zur Erhaltung des Atoms beschrieben worden.[146] In globalem Maßstab ist schließlich die Gaia-Hypothese mit der Annahme verbunden, dass geoklimatische Ausgleichsphänomene in den letzten Jahrmilliarden zu einer weitgehend konstanten Temperatur auf der Erde führten und dass dieser Mechanismus als ein Regelkreis beschrieben werden kann, der außerdem Beleg und Kriterium dafür ist, dass die Erde als Ganzes ein Organismus darstellt (↑Biosphäre/Gaia). Mit Blick auf diese zahlreichen Regelkreise in der Natur heißt es 1969 bei H.M. Mirow sogar: »Fast alle in der Natur ablaufenden Prozesse funktionieren nach dem Prinzip der Rückkopplung«.[147]

Nicht alle Konstanzphänomene der Natur lassen sich aber nach dem Modell eines Regelkreises mit Rückkopplungsschleifen interpretieren. Es gibt eine Vielzahl von komplexen Prozessen, in denen Größen auftreten, die auf einem konstanten Wert gehalten werden, ohne dass eine Rückkopplung vorliegt. Beispiele für nicht geregelte Abläufe dieser Art sind etwa atmosphärische Phänomene wie die Konvektionskühlung: Strahlung, die Luft erwärmt, etwa die Sonneneinstrahlung auf eine Insel, löst durch die Erwärmung auch Luftbewegungen aus, die den Effekt haben, dass die über die Strahlung erwärmte Fläche wieder abgekühlt wird. So trägt der Wind die über einer Insel erwärmte Luft fort und wirkt einer weiteren Erwärmung der Insel entgegen. Die Verbindung aus direkter Strahlung und Konvektionswind hält damit die Lufttemperatur über der Insel in gewissen Grenzen konstant. Ein ähnlicher Effekt erfolgt durch das Zusammenspiel von Sonneneinstrahlung und Wolkenbildung: Die Einstrahlung auf eine Wasserfläche führt zur Verdunstung und zur Bildung von Wolken, die auf die Sonneneinstrahlung zurückwirkt, indem sie diese vermindert. Vorgänge dieser Art folgen dem Muster eines Steuerungsprozesses (s.u.): Die *eine* Ursache der Sonneneinstrahlung zieht *zwei* Wirkungen nach sich, welche jeweils in entgegengesetzter Richtung eine Ausgangsgröße, z.B. die Wassertemperatur, beeinflussen. Ein Mechanismus der Rückkopplung liegt auch deshalb nicht vor, weil die Fühlerkomponente in der Windregelung mit der kontrollierenden Komponente zusammenfällt: In dem Moment, in dem die der Insel benachbarte Luft die Lufttemperatur über der Insel »fühlt«, wird sie diese Luft auch schon kühlen. Eine klare Abgrenzung der Komponenten eines Regelkreises (s.u.) ist damit nicht möglich.[148]

Theorie der Regulation

Unter Regulation, der Lexikondefinition nach »Mechanismen zur Aufrechterhaltung des morpholog. und physiolog. Gleichgewichts im Organismus« (Brockhaus 2006)[149], kann jeder Mechanismus der Erhaltung oder Stabilisierung von Größen oder Prozessen verstanden werden. ›Regulation‹ ist damit ein Konzept, das auf dynamische Systeme anwendbar ist, die über mindestens eine Größe mit einem veränderlichen Wert beschrieben werden. Damit der Wert einer Größe erhalten wird, müssen Einflüsse, die im Sinne einer Veränderung auf ihn einwirken, die sogenannten Störungen, ausgeglichen werden. Dynamische Systeme, die über diese Fähigkeit der Stabilisierung von Größen verfügen, sind *zielverfolgende* oder *zielstrebige* Systeme. Die dynamische Erhaltung von Eigenschaften dieser Systeme ist unterschieden von einer statischen Erhaltung, die ein bloßes Verharren in einem Zustand bezeichnet (↑Selbsterhaltung).

Das Grundmuster der Regulation ist die Kompensation einer Störung. Eine Störung ist damit immer im Hinblick auf eine Größe formuliert, die vorher ausgezeichnet sein muss. In Regelkreisen heißt diese Größe die *Regelgröße*; um auch Steuerungsvorgänge einzuschließen, könnte sie auch *Regulationsgröße* genannt werden. Im englischen Sprachraum ist diese Größe daneben als *Ausgangsgröße* (»output-variable«) oder *wesentliche Größe* (Ashby 1956: »essential variable«[150]) bekannt.

Weil eine Störung nicht durch einen spezifischen Effekt definiert ist, den sie auf die Regulationsgröße ausübt, wird durch sie nicht ein spezifisches Ereignis beschrieben, sondern eine ganze Klasse von Ereignissen, die Störereignisse. Entsprechend der Vielfalt dieser Störereignisse ist auch eine Vielfalt an Regulationsereignissen notwendig, um die Störung auszugleichen. R. Ashby spricht in diesem Zusammenhang von dem *Gesetz der erforderlichen Variation* (»law of requisite variety«): Um die Konstanz der Regulationsgröße zu gewährleisten, müsse die Vielfalt der Abwehrmaßnahmen mindestens der Vielfalt der Störungen entsprechen, denn nur Variation könne Variation aufheben (»only variety can destroy variety«[151]). Die Abwehrmaßnahmen des Systems haben so den

Effekt, das System von seiner Umwelt zu entkoppeln: Umweltvariationen übertragen sich höchstens insofern auf das System, als sie Abwehrreaktionen auslösen. Zentrale Systembestandteile bleiben aber unbeeinflusst. Systemtheoretiker sprechen davon, die Ausgleichseinrichtung des Systems absorbiere die Komplexität der Umwelt, indem sie ein geringes Diskriminierungsvermögen (»Sensibilität«) für Wertunterschiede ihrer Eingangsvariablen aufweisen und so ihre Ausgangsvariablen relativ ausgeglichene Werte zeigen. Insofern die Werte der Ausgangsvariablen der Regulationseinrichtungen eines Organismus eine geringere Varianz aufweisen als die ihrer Eingangsvariablen, verfügt der Organismus über eine geringere Komplexität als seine Umwelt. An der Umwelt-System-Grenze vollzieht sich also eine *Komplexitätsreduktion*.[152] Systemtheoretisch kann ein Organismus gerade dadurch gekennzeichnet und von seiner Umwelt unterschieden werden, dass er eine geringere Varianz an Werten seiner Systemgrößen aufweist als seine Umwelt. Systemtheoretisch liegt zwischen Organismus und Umwelt eine Grenze mit einem Komplexitätsgefälle. Der Grund für diese Komplexitätsreduktion sind die Mechanismen der Regulation.

Epistemische Unabhängigkeit der Größen

Eine besondere Schwierigkeit in der Bestimmung von Regulationsprozessen besteht in ihrer Abgrenzung von einfachen Vorgängen der Einstellung eines Gleichgewichts. Denn auch einfache Gleichgewichtsprozesse lassen sich zunächst als Konstanzphänomene beschreiben. Von einer Kugel, die sich in einer halbkugelförmigen Schale befindet (oder die das Ende eines Pendels bildet), und die aus dem Ruhepunkt (Gleichgewicht) in der Mitte ausgelenkt wird, lässt sich z.B. sagen, dass sie dem Ruhepunkt als ihrem Zielzustand zustrebt und hinsichtlich der Erreichung dieses Punktes reguliert ist. Es liegt hier eine Korrelation zwischen der Entfernung der Kugel von ihrem Ruhepunkt und der Größe der Kraft vor, die die Kugel zu ihrer Ruhelage zurückführt. Wegen der Reibungsverluste wird die Kugel also in abnehmender Amplitude um die Ruhelage schwingen, bis sie dort zur Ruhe kommt.

Der entscheidende Unterschied eines solchen Gleichgewichts- oder Zielsystems gegenüber einem regulierten zielverfolgenden System liegt für A. Sommerhoff (1950) in der Abhängigkeit der das Gleichgewicht einstellenden Größen voneinander im Fall des Gleichgewichtssystems. Bei der aus dem Gleichgewicht ausgelenkten Kugel stehe die rückstellende Kraft in direkter Abhängigkeit von der Größe der Auslenkung. Die rückstellende Kraft könne also nicht unabhängig von der Auslenkung variieren; sie sei vielmehr durch diese determiniert. Anders liege der Fall dagegen in einem zielverfolgenden, regulierten System. Hier bestehe eine Unabhängigkeit zwischen den relevanten Größen, die im Modell der Regulation oder Steuerung in Beziehung zueinander stehen (also der Umweltgröße als Störung und der regulierten Systemgröße). In der Temperaturregulation eines Säugetiers kann die Transpirationsrate z.B. Werte annehmen, die unabhängig von der Temperatur der Umwelt sind. Diese Unabhängigkeit ist es nach Sommerhoff, die den Unterschied zwischen einem Gleichgewichtssystem und einem zielverfolgenden (regulierten) System ausmacht. Nur ein System, das so beschrieben wird, dass es diese Unabhängigkeit enthält, könne ein zielverfolgendes System sein. Sommerhoff bezeichnet diese Unabhängigkeit der Größen als *epistemische Unabhängigkeit* (»epistemic independence«).[153]

Aufgrund der Unabhängigkeit der Systemgrößen von den Umweltgrößen besteht in regulierten Systemen – anders als in einem physikalischen Gleichgewichtssystem – immer die Möglichkeit, dass der Zielzustand nicht erreicht wird. Nur vor dem Hintergrund der Möglichkeit eines Scheiterns der Regulation, eines Verfehlens des Zielzustandes, kann überhaupt von einer Regulation oder einer Zielverfolgung gesprochen werden. Allein weil es nicht naturgesetzlich bestimmt ist – oder besser: weil es nicht als naturgesetzlich bestimmt beschrieben wird –, dass die Regulation der Körpertemperatur immer gelingt oder ein Tier immer seine Nahrung findet, kann es sich dabei um zielverfolgende und regulierte Prozesse handeln. Es ist die als möglich gedachte Variation der Regelgröße von der Umweltgröße, die *nicht* zum Ziel führt, die der Zuschreibung der Regulation oder Zielverfolgung zugrunde liegt. Im Fall des Pendels wird diese zum Scheitern der Zielerreichung führende Variation dagegen nicht als möglich gedacht; dieses System ist so spezifiziert gedacht, dass die Variation qua Naturgesetz ausgeschlossen ist.

Die Unterscheidung zwischen Abhängigkeit und Unabhängigkeit der miteinander korrelierten Größen ist somit keine absolute. Es ist vielmehr eine Frage der Spezifizierung des betreffenden Systems, ob zwischen den Größen eine naturgesetzliche Abhängigkeit besteht (wie im Fall von Auslenkung und Rückstellkraft des Pendels) oder nicht (wie im Fall der Temperaturregulation oder auch der Bahn eines fliehenden Hasen und der eines ihn verfolgenden Fuchses). Regulation und Zielverfolgung liegt also nur dort vor, wo ein System so spezifiziert ist, dass das Ziel nicht

notwendig nach Gesetzen des Systems erreicht wird. Es muss nach den Gesetzen des Systems kontingent sein (wenn auch wahrscheinlich), dass sich der angestrebte Zielzustand tatsächlich einstellt. Kurz gesagt, ist eine Regulation also eine Regelmäßigkeit eines Prozesses, die keine naturgesetzliche Determination beinhaltet. Im Gegensatz zu einer naturgesetzlichen Verknüpfung von Größen kann die in einer Regulation angestrebte Konstellation immer auch scheitern. Die in einer Regulation als Zielzustand angestrebte Struktur stellt sich nicht notwendig, sondern kontingenterweise ein; die *Fehlbarkeit* wird damit zu einem Charakteristikum jeder Regulation. In gewisser Weise liegt damit bei Regulationszuschreibungen eine doppelbödige Beschreibung vor: Es gehört sowohl zur Beschreibung einer Regulation, dass eine Größe konstant gehalten wird (oder werden soll), als auch, dass ihre Konstanthaltung scheitern kann.

›Regulation‹ (und ›Zielverfolgung‹) erweist sich damit in den Augen vieler Wissenschaftstheoretiker als eine Eigenschaft, die nicht objektiv an einem System diagnostiziert werden kann, sondern die von der Art der Konzipierung des Systems abhängt (Woodfield 1976: »the concept of directive correlation is an intrinsically relativistic concept. There is no right answer to the question ›Are these variables really epistemically independent?‹ It depends on how the observer chooses to view them«[154]). Ob die Parameter in einem Regulationsvorgang also als epistemisch unabhängig voneinander anzusehen sind, hängt von der Spezifikation des Systems ab. Es spricht nichts dagegen, die Temperaturregulation eines Organismus so zu konzipieren, dass eine gesetzmäßige Verknüpfung zwischen der auf das System einwirkenden Störung und der kompensierenden Reaktion vorliegt, dass also – wie im Beispiel des Pendels – keine epistemische Unabhängigkeit zwischen störendem und regulierendem Ereignis besteht. Wenn das System des Pendels und das der Temperaturregulation analog spezifiziert würden, dann kann der behauptete Unterschied in der Abhängigkeit der Größen voneinander nicht mehr gemacht werden.

Regulationszuschreibung als Unterspezifizierung

Dass die Zielverfolgung mittels eines Regelkreises erst durch eine bestimmte Perspektivierung des betrachteten Systems zu Stande kommt, lässt sich anhand des Paradebeispiels der Kybernetik für einen Mechanismus einer negativen Rückkopplungsstruktur, den Thermostaten, erläutern. Man sagt, die Regelungsleistung des Thermostaten bestehe darin, aus einem Bereich möglicher Aktivitäten eine auszuwählen, um die Differenz zwischen Ist- und Sollwert der Temperatur zu minimieren. Es stellt sich dabei aber die Frage, wieso überhaupt von möglichen Aktivitäten des Thermostaten die Rede sein kann, wenn doch in physikalischer Beschreibung jeweils nur ein Zustand des Thermostaten vorliegt. D.M. MacKay gibt in einem Aufsatz von 1962 eine Antwort darauf, indem er als Grund für diese Beschreibung die *Unterspezifizierung* des Systems anführt: »Only if we *under-specify* the situation, by using generic terms that allow more than one microstate to be compatible with our description, can we give meaning here to the word ›possible‹«.[155] Nach MacKay ist es die physikalische Unterspezifizierung, die die Rede von einer Wahl des Thermostaten unter verschiedenen möglichen Aktivitäten rechtfertigt. Wenn der Thermostat physikalisch voll beschrieben würde, hätte er diese Wahlfreiheit nicht, sein Verhalten wäre dann durch die Vorgeschichte des Temperaturverlaufs und die Gesetze seines Wirkens voll determiniert.

Es ist also nicht eigentlich die physikalische Situation, die einen Bereich möglicher Zustände umfasst, sondern allein ihre nicht vollständige Spezifizierung dieser Situation erlaubt diese Freiheitsgrade. Im Prinzip wird dies bereits seit Beginn der Kybernetik so gesehen (vgl. z.B. Churchman & Ackoff 1950: »the possibility of choice on the part of objects results from the way in which the scientist looks at the world; within the frame of reference of classical mechanics, there is no choice, but in the frame of reference of teleology, there is choice«).[156] Bei G. Keil heißt es 1993: »Wird eine Maschine in ihren physikalischen Mikroprozessen vollständig beschrieben, so wird sie nicht mehr als informationsverarbeitende kybernetische Maschine beschrieben, sondern als deterministisches physisches System, das sich so verhält, wie es sich gemäß seiner kausalen Einbettung in die Körperwelt eben verhält. Die Rede von Information, Zwecken und Funktionen ist seiner Struktur äußerlich und gehört ausschließlich der Sprache seines Konstrukteurs oder seines Interpreten an«.[157]

Regulation als kausales Muster

Weil es sich um die Schematisierung mehrerer auf einander bezogener kausaler Vorgänge handelt, kann die in einem Regelkreis beschriebene komplexe Verknüpfung jederzeit in einfache Ursache-Wirkungs-Relationen zergliedert werden.[158] Jedes durch einen Regelkreis beschriebene Abhängigkeitsmuster von Variablen lässt sich in seine Elemente dekomponieren. Zwar kommt das Phänomen der Regelung und damit der Konstanthaltung einer Größe dann nicht in den Blick; dennoch kann in der linear-kausalen Betrachtung eine Erklärung für den Wert einer Regel-

größe, z.B. für eine bestimmte Körpertemperatur, gegeben werden. Physikalistisch (im Sinne einer bloß paarweisen Korrelation von Variablen) ist eine über einen Regulationsmechanismus eingestellte Körpertemperatur das Ergebnis einer Wärmeleistung, die sich aus einer bestimmten Stellung des physiologischen Temperaturfühlers und -reglers ergibt, die wiederum aus einer bestimmten vorhergehenden Temperatur der Umwelt resultiert usw. Die komplexe, über die Erhaltung einer Größe definierte Struktur eines Regelkreises wird auf diese Weise in eine bestimmte Sequenz von Ursache-Wirkungs-Verknüpfungen zerlegt. Die beteiligten Kausalrelationen weisen jeweils isoliert für sich betrachtet allerdings nicht darauf hin, dass eine Regulation das Ergebnis ihres Zusammenwirkens ist. Die Eigenschaft der Regulation kann daher nicht einem isolierten Element oder einer isolierten Kausalrelation zugeschrieben werden, sondern ergibt sich erst aus dem spezifischen Zusammenwirken mehrerer Komponenten eines Systems.

Ein Thermostat wird daher nur als Regelungseinheit und ein Organismus nur als Selbstregulationssystem verständlich, wenn sie jeweils als kausales *Muster* von Prozessen betrachtet werden. Rückkopplung stellt damit eine *Systemeigenschaft* dar, die aus einer bestimmten Anordnung und Wechselwirkung von Teilen zu einem Wirkungszusammenhang folgt. Die Leistung des Regulationsbegriffs liegt also darin, eine Schematisierung kausaler Prozesse zu einem bestimmten Muster vorzunehmen. Über dieses Muster lässt sich dann eine eigene Klasse von materiellen Systemen ausgliedern. Die Zuschreibung von Rückkopplung zu einer Struktur verlangt somit eine Art Mustererkennung oder Gestaltwahrnehmung (Faber 1986: »we can obtain a characterization of a macroscopic object as a feedback device from lower-level descriptions only by exercising our ability to recognize patterns«[159]).

Die Erkenntnis eines Regelkreises als Muster kausaler Abhängigkeiten liegt bereits in seiner traditionellen Beschreibung als *Ganzheit*.[160] H. Mittelstaedt verwendet für den Regelkreis und die anderen Formen der Regulation 1954 den Ausdruck ***Wirkungsgefüge***.[161] Dieses Wort taucht zuvor seit den 1920er Jahren auf; es wird dabei meist in einem allgemeinen Sinn verwendet (Litt 1924: »das Wirkungsgefüge der räumlichen Dinge«[162]; Kiehn 1932 in Bezug auf Goethes Begriff der Bildung: »Eingliederung des Einzelnen als ›Organ‹ in das Wirkungsgefüge einer umfassenden, lebendig tätigen Ganzheit«[163]). Der Ausdruck steht daneben aber auch bereits in speziellen biologischen Kontexten: F. Süffert gebraucht ihn 1922 für den Komplex der Faktoren, die zusammen eine ↑Anpassung ausmachen (»das Wirkungsgefüge […], das wir in seiner Gesamtheit als Anpassung bezeichnen«[164]). P.A. Weiss hält 1930 für den Vorgang der Entwicklung von Organismen fest, dass zwar »selbständige Teilprozesse« unterschieden werden können, diese »ihre Selbständigkeit aber erst im Rahmen

»Das *Regeln*, die *Regelung*, ist ein Vorgang, bei dem eine Größe, die die zu regelnde Größe (Regelgröße), fortlaufend erfaßt, mit einer anderen Größe, der Führungsgröße, verglichen und im Sinne einer Angleichung an die Führungsgröße beeinflußt wird. Kennzeichen für das Regeln ist der geschlossene Wirkungsablauf, bei dem die Regelgröße im Wirkungsweg des Regelkreises fortlaufend sich selbst beeinflußt.«

»Das *Steuern*, die *Steuerung*, ist der Vorgang in einem System, bei dem eine oder mehrere Größen als Eingangsgrößen andere Größen als Ausgangsgrößen aufgrund der dem System eigentümlichen Gesetzmäßigkeiten beeinflussen. Kennzeichen für das Steuern ist der offene Wirkungsweg oder ein geschlossener Wirkungsweg, bei dem die durch die Eingangsgrößen beeinflußten Ausgangsgrößen nicht fortlaufend und nicht wieder über dieselben Eingangsgrößen auf sich selbst wirken.«

»Ein *System* [...] ist eine abgegrenzte Anordnung von Gebilden, die miteinander in Beziehung stehen.«

»*Wirkung* ist die Veränderung einer Größe, der beeinflußten Größe, durch eine oder mehrere andere Größen, die verursachenden Größen.«

»*Größe* ist die Eigenschaft eines Vorganges oder Körpers, die einer qualitativen Identifizierung und einer quantitativen Bestimmung zugänglich ist.«

»Der *Wert einer Größe* ist ihre quantitative Bestimmung, die als Produkt aus Zahlenwert und Einheit ausgedrückt werden kann.«

»Eine Größe, die auf das betrachtete System einwirkt, ohne selbst von ihm beeinflußt zu werden, heißt *Eingangsgröße*.«

»Eine beeinflußte und erfaßbare Größe eines Systems heißt *Ausgangsgröße*.«

»Der Wirkungsweg ist der Weg, längs dessen die Wirkungen in einem System verlaufen.«

»Der Wirkungsweg zwischen verursachender und beeinflußter Größe heißt *offener Wirkungsweg*, wenn von der beeinflußten Größe kein Wirkungsweg zu einer verursachenden Größe zurückführt. Ist ein solcher vorhanden, so liegt ein *geschlossener Wirkungsweg* vor.«

Tab. 237. Definitionen regelungstechnischer Begriffe durch das Deutsche Institut für Normung (aus: DIN Deutsches Institut für Normung e.V. (Hg.). (1990). Entwurf DIN 19226 Teil 1. Regelungs- und Steuerungstechnik. In: DIN Taschenbuch 241. Genormte Begriffe Maschinenbau, 130-136).

des Ganzen, in dessen Wirkungsgefüge sie gestanden waren, erworben haben«; diese Einsicht habe von der »summativen Auffassung der Entwicklung weggeführt«.[165] Seit den 1960er Jahren wird der Ausdruck besonders für die Ethologie fruchtbar gemacht (von Holst und Saint-Paul 1954: »Wirkungsgefüge der Triebe«; Baerends 1972, ↑Instinkt: Abb. 224).[166]

Mittelstaedt unterscheidet 1954 drei Grundformen des Wirkungsgefüges: die *Kette* (lineare Kausalität), die *Masche* (Steuerung) und den *Kreis* (Regelung).[167] So wie H. Sachsse später den Begriff versteht, bildet allerdings allein der Kreis ein Wirkungsgefüge: »Ein Wirkungsgefüge [...] ist ein System, dessen Elemente durch unmittelbare gegenseitige Einwirkung miteinander verbunden sind. Wenn ich ein Element eines derartigen Systems beeinflusse, werden aufgrund der Wechselwirkung die übrigen Elemente in Mitleidenschaft gezogen«.[168]

Prägnant stellt 1984 R.J. Faber den Charakter des Regelkreises als kausales *Muster* heraus: »to give a functional explanation of a system is to recommend a selective way of looking at it, a way in which some causal connections are emphasized and others ignored. It is to suggest which connections are important and which are not. It is to adopt a perspective based on a pattern – and the pattern [...] is feedback«.[169] Faber identifiziert das Muster einer Rückkopplung mit einem teleologischen, funktional zu beurteilenden System, das sich im Schema eines spezifischen »Kreises« modellieren lasse (vgl. Abb. 437): »In a functional explanation we show that the behavior of a system fits to […] a ›circular‹ pattern of causal connections, which can be represented [...] by a feedback diagram«.[170]

Unterscheidung von Steuerung und Regelung

Neben der passiven Vermeidung der Störung durch Isolation sind in einem System prinzipiell zwei Möglichkeiten der aktiven Kompensation von Störungen denkbar: Die kompensierende Regulation kann durch die Störung ausgelöst werden, bevor diese auf die konstant zu haltende Regelgröße einwirkt, oder sie ergibt sich als Reaktion auf eine Änderung der Regelgröße selbst. Gemäß dieser zwei Formen der aktiven Regulation wird in technischen Zusammenhängen die Unterscheidung von *Steuerung* und *Regelung* eingeführt, die auch für lebende Systeme übernommen wird. Wenn das Muster der Relationen der Elemente eines Systems als seine *Struktur* bezeichnet wird, dann bilden Steuerung und Regelung die beiden möglichen Strukturen eines Regulationssystems.

Die Unterscheidung zwischen Steuerung und Regelung findet sich dem mechanischen Prinzip nach bereits 1842 bei H. Lotze. Lotze sieht zwei »Hülfsmittel auch einfacherer Apparate [...,] sich im Gleichgewicht zu erhalten«: »entweder dadurch, dass die Störung selbst die widerstehende Gegenwirkung hervorruft [Regelung], oder dass die einzelnen Theile ihrer Wirkung sich wechselsweis aufheben [Steuerung]«[171].

Einen dritten Mechanismus der Regulation will Lotze mit einem »Princip immanenter Störungen« formulieren. Dieses ist das »Princip wechselnder Massen, der Stoffwechsel überhaupt«, über das durch den beständigen Materieaustausch im Organismus für eine Dynamik gesorgt sei, »die durchaus keinem mathematischen Gesetze« folge und durch »Regellosigkeit« ausgezeichnet sei: »Eine leichte Quelle der Regulation [...] bietet die fortwährende spontane Veränderung der wirkenden Massen dar, in deren Bewegung die Bewegungen der Störungen verschwinden. Der Kunstgriff der Natur ist dieser, dass sie die Abwehr künftiger Störungen durch eine continuierlich fortgehende Thätigkeit vorbereitet, und daher nicht genöthigt ist, nach deren wirklichen Eintreten mit einem ganz neuen, oft unmöglichen Anfang der Bewegung heilende Rückwirkung eintreten zu lassen«[172]. Bei diesem Prozessmuster, in dem der Stoffwechsel als Mechanismus der Regulation fungiert, wird eine äußere Störung durch »immanente Störungen«, also die innere Unordnung des Systems, unwirksam gemacht. – Möglicherweise hatte Lotze mit dem dritten Weg der Regulation einen solchen Mechanismus im Auge, wie er in der modernen Ökosystemtheorie als »Wegspülen der Störung« bezeichnet wird: In Systemen, die über eine hohe Umsatzrate von Energie verfügen, in denen also das Verhältnis von Produktion zur stehenden Biomasse sehr hoch ist, werden Störungen (d.h. Abweichungen vom Gleichgewicht) schneller ausgeglichen als in Systemen mit geringem Energiefluss.[173] Der Zusammenhang zwischen der relativen Größe des Energieflusses durch ein System und der Erholungsrate des Systems stellt aber keinen eigenen Mechanismus der Regulation dar, sondern betrifft allein die Geschwindigkeit der Gleichgewichtseinstellung.

Mit Lotzes Vorstellungen verwandt, aber nicht weniger unklar, sind P. Häberlins Anschauung von der »Labilität« des Organismus, die aus einem inneren Antagonismus von »Vollendung« und »Dissoziation« besteht[174], sowie S. Roses Prinzip der »Stabilität durch Dynamik«[175].

Die beiden Wege der Regulation, Regelung und Steuerung, werden in der Frühphase ihrer ausführlichen Thematisierung, der Mitte des 20. Jahrhunderts, meist unabhängig voneinander behandelt. So bemüht

sich der Begründer der Kybernetik, N. Wiener, ausschließlich um eine Klärung der Regelung, während Autoren, die stärker an den Regulationsphänomenen der Biologie orientiert sind, anfangs ausschließlich die Steuerung diskutieren, z.B. Sommerhoff (1950) und Nagel (1951/61).[176] Die terminologische Differenzierung findet sich 1941 bei H. Schmidt und wird später u.a. von Mittelstaedt, Ashby, Flechtner und Hassenstein betont.[177] Im englischen Sprachraum wird die Unterscheidung zwischen Steuerung und Regelung nicht immer terminologisch streng durchgehalten. Meist wird beides unter dem Begriff der Kontrolle (»control«) abgehandelt. Geläufig sind die Bezeichnungen ›Rückkopplung‹ (»feed-back«) und ›Vorwärtskopplung‹ (»feed-forward«), die manchmal den Bedeutungen von ›Regelung‹ und ›Steuerung‹ entsprechen.

Die Unterscheidung zwischen Steuerung und Regelung kann nicht an dem äußeren Verhalten eines Systems festgemacht werden (wie dies aber Rosenblueth, Wiener und Bigelow 1943 in ihrem behavioristischen Ansatz annehmen[178]). Die Ein- und Ausgänge eines Systems, das allein über Steuerungen verfügt, müssen sich nicht von einem anderen System unterscheiden, das Regelungseinheiten enthält. Steuerung und Regelung sind also keine funktionalen Konzepte, die sich auf die äußeren Wirkungen eines Systems beziehen, sondern sie sind strukturelle Konzepte, die den inneren Aufbau eines Systems betreffen.[179] Aus einer reinen Verhaltensbeschreibung eines Systems lässt sich damit nicht ermitteln, auf welchem Wege die Regulation erreicht wird. Die Unhaltbarkeit der Vorstellung von der direkten behavioristischen Beobachtbarkeit der Rückkopplung zeigt S.C. Kleene bereits 1956: Jedes Input-Output-Muster des Verhaltens eines Systems kann durch kausale Netze erzeugt werden, die keine Rückkopplungsschleifen enthalten. Aus Verhaltensbeobachtungen allein kann also nicht auf eine Rückkopplungsstruktur geschlossen werden. Der behavioristische Ansatz ist damit untauglich, zielverfolgendes Verhalten durch kybernetische Modelle zu explizieren.[180] Es bleibt damit allein der Weg offen, eine Rückkopplungsstruktur über eine Analyse der inneren Struktur des Systems zu identifizieren.

Steuerung

Das Wort ›Steuerung‹ geht über das seit dem 17. Jahrhundert verbreitete ›Steuer‹ mit der Bedeutung »Lenkvorrichtung (bei Schiffen)« auf mhd. ›stiure‹, ahd. ›stiura‹ »Stütze, stützender Pfahl« zurück. Seit Beginn des 18. Jahrhunderts wird die Lenkvorrichtung von Schiffen als ›Steuerung‹ bezeichnet.[181] Noch bis

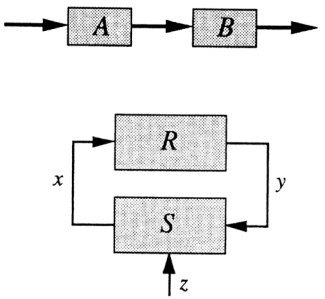


Abb. 432. Einfache Blockschaltbilder der Steuerung (oben) und Regelung (unten). Eine Steuerung kann bestimmt werden als eine gerichtete, rückwirkungsfreie Wirkung, d.h. eine gerichtete Wirkung einer Größe (A) auf eine andere (B). Eine Regelung besteht demgegenüber in einem Regelkreis, der zwei charakteristische Systemteile und drei charakteristische Größen umfasst: eine Regelstrecke (S), d.h. ein System, von dem eine Eigenschaft geregelt wird, (z.B. einen Organismus), einen Regler (R), d.h. eine regelnde Einrichtung des Systems (z.B. die Schweißdrüsen), eine Regelgröße (x), d.h. eine zu regelnde Eigenschaft der Regelstrecke (z.B. die Körpertemperatur des Organismus), eine Stellgröße (y), d.h. eine regelnde Größe (z.B. die Menge des abgegebenen Schweißes) und eine Störgröße (z), d.h. eine auf die Regelstrecke von außen wirkende Größe (z.B. die Umgebungstemperatur) (aus Bischof, N. (1995/98). Struktur und Bedeutung: 33; 156).

in die ersten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts ist dieses enge Verständnis des Begriffs verbreitet; so heißt es in einer Enzyklopädie zur Technik im Jahr 1929, Steuerungen seien »Verrichtungen, welche die Richtungen der Fahrzeugbewegung bestimmen«.[182] Erst seit Mitte des Jahrhunderts wird das Wort in seiner heutigen allgemeinen Bedeutung für eine Einrichtung zur (quantitativen) Bestimmung der Richtung und Intensität eines Vorgangs verwendet. Anfangs wird dabei zwischen den Konzepten ›Steuerung‹, ›Regelung‹ und ›Regulation‹ nicht unterschieden.[183]

Als biologischer Terminus wird der Ausdruck in den 1920er Jahren von J. von Uexküll verwendet. Von Uexküll postuliert einen »Steuerapparat«, der die Ausrichtung eines Organismus zu Gegenständen seiner Umwelt gemäß seinem Modell des Funktionskreises (↑Funktion) bewirkt. Der Steuerapparat dient allgemein der Verbindung der »Merkwelt« (d.h. der vom Organismus sinnlich wahrgenommenen Welt) mit der »Wirkwelt« (d.h. den von ihm beeinflussten Gegenständen seiner Umwelt). Die Steuerung des Verhaltens erfolgt nach von Uexküll durch die Wahrnehmung von Reizen; die Reize bilden »bestimmte Merkmale, die das Tier, wie einen Bootsmann die Seezeichen, dazu veranlassen, eine Steuerung seiner Bewegungen auszuführen«.[184] Dies könne in

einer Abfolge von sich ändernden Reizen erfolgen: »Auf den Nahrungsreiz erfolgt eine Steuerung in die Richtung auf die Nahrung zu, darauf treten bei der Berührung neue Merkmale auf, die taktiler oder chemischer Art sind, und die zur Steuerung der Freßwerkzeuge dienen«.[185]

Einen spezifisch regulationstechnischen Sinn gibt H. Schmidt 1941 dem Begriff der Steuerung, indem er ihn von der Regelung abgrenzt. Eine Steuerung sieht Schmidt dadurch charakterisiert, dass ein »Steuerglied« in einem von der »Regelstrecke« unabhängigen System angeordnet ist und damit die Geschlossenheit des Regelkreises aufgehoben ist: »das Unterscheidungsmerkmal für Regelung und Steuerung ist die Geschlossenheit des funktionalen Zusammenhangs der bezeichneten Größen [bei der Regelung]«[186]. Aufgegriffen und verbreitet wird diese Unterscheidung allerdings erst Mitte der 1960er Jahre, nachdem der deutsche Normenausschuß 1962 einen Entwurf für eine Norm mit einer begrifflichen Abgrenzung vorlegt. Vorher wird zwar sachlich – aber nicht in der späteren Terminologie – zwischen Steuerung und Regelung unterschieden. So stellt H. Mittelstaedt 1954 als zwei Grundmuster eines »Wirkungsgefüges« die *Masche* (die der Steuerung entspricht) und den *Kreis* (Regelung) einander gegenüber.[187]

Die Unterscheidung zwischen Steuerung und Regelung findet sich in der englischen Sprache kaum; beide Konzepte können als *control* bezeichnet werden. Bei R. Ashby sind beide 1956 geschieden als einerseits ›Steuerung‹ (»control«) und andererseits ›fehlergesteuerte Regulation‹ (»error-controlled regulation« oder auch »regulation by error«).[188] Der Sache nach wird die Steuerung in der englischsprachigen Literatur bereits seit Anfang des Jahrhunderts, v.a. von behavioristischer Seite diskutiert. Zur Charakterisierung der Steuerung spricht R.B. Perry 1917 treffend von einer *vorbereitenden Anpassung* (»preparatory adjustment«), bei der die Störung des Sollzustandes von vorneherein verhindert wird: »the equilibrium is not disturbed. Its disturbance is not offset or neutralized, but is *averted*. That which is reacted to is not a disturbance of equilibrium, but the prospect or threat of such disturbance«[189]. Dieser Mechanismus stellt für Perry einen Sonderfall einer *komplementären Anpassung* (»complementary adjustment«)[190] dar, d.h. eines Mechanismus zur Erhaltung eines Zustandes in einem System angesichts äußerer Störungen – also der später so genannten ›Regulation‹.

In Aufnahme der von Schmidt eingeführten Unterscheidung heißt es in der DIN 19226 im Entwurf von 1984, das Kennzeichen der Steuerung sei der »offene Wirkungsweg« (vgl. Tab. 237).[191] Im Gegensatz zur Regelung wirkt die Störung direkt auf die Kompensationseinrichtung und nicht erst über den Weg einer Veränderung der zu regelnden Größe. Die Steuereinrichtung nimmt also unter dem Einfluss der Störung (oder einem der Störung vorgelagerten Ereignis) eine Antizipation der Regelgrößenänderung vor, um letztere zu vermeiden, es liegt ein »Abfangen der Störung« (Flechtner 1966)[192] vor. Der Kompensationsmechanismus wird damit nicht erst nach der schon eingetretenen Abweichung der Regelgröße von der Führungsgröße wirksam, sondern wirkt zeitlich parallel zu dem Störereignis. Das einfachste Modell einer Steuerung ist eine Maschen- oder Parallelschaltung von zwei Größen, die sich in ihrer Wirkung auf eine dritte Größe aufheben.

Das klassische technische Beispiel einer Steuerung bildet eine Heizungssteuerung, die die Raumtemperatur dadurch konstant hält, dass die Heizanlage über einen Außenfühler reguliert wird: Veränderungen der Außentemperatur (Störungen) wirken gleichzeitig direkt und indirekt über eine Änderung der Heizintensität (steuernde Größe, Stellgröße) auf die Raumtemperatur (Steuergröße), so dass insgesamt die Raumtemperatur konstant gehalten wird.

Viele Zusammenhänge von Größen in biologischen Systemen lassen sich in diesem Sinne als Steuerungen beschreiben. Ein Beispiel stellt die Pupillenreaktion bei niederen Wirbeltieren dar: Ein Helligkeitsanstieg in der Umwelt bewirkt eine Kontraktion der Irismuskelzellen und damit eine Verkleinerung der Pupille. Die Beleuchtungsstärke auf der Netzhaut (die Steuergröße dieses Systems) wird durch diesen Zusammenhang also konstant gehalten: Der Helligkeitsanstieg der Umwelt führt zu einer Erhöhung, die Verkleinerung der Pupille zu einer kompensatorischen Erniedrigung der Beleuchtungsstärke. (Bei höheren Wirbeltieren wird die Pupillenreaktion dagegen über einen Rückkopplungsmechanismus geregelt, indem Lichtsinneszellen der Netzhaut über das Nervensystem auf die Irismuskeln wirken.) Ein anderes einfaches Beispiel für einen biologischen Steuerungsmechanismus liegt in dem jahreszeitlich bedingten Zug vieler Vögel der gemäßigten Breiten vor. Der Wegzug im Herbst (steuernde Größe) kompensiert den Nahrungsmangel (Störgröße) bei kalten Temperaturen. Er wird aber nicht erst durch die Verschlechterung des Nahrungsangebots (Steuergröße) ausgelöst, sondern durch einen Reiz, der dem eigentlichen Mangelfaktor zeitlich vorausgeht, nämlich die kürzer werdende Tageslänge.[193]

Eine detaillierte Analyse von Steuerungsprozessen in der Biologie liefert G. Sommerhoff 1950. Zent-

ral für Sommerhoffs Darstellung ist der Begriff der *steuernden Korrelation* (»directive correlation«). In der steuernden Korrelation sieht Sommerhoff die objektive Systemeigenschaft, die jedem Fall von organischer Anpassung und allgemein jeder Zweckmäßigkeit in der Natur zugrunde liegt. Sie besteht, kurz gesagt, darin, dass Zustände des Organismus parallel zu Zuständen seiner Umwelt durch eine gemeinsame Ursache, die von Sommerhoff so genannte *zönetische Variable* (»coenetic variable«), bewirkt werden, so dass diese Abhängigkeit als eine Zielerreichung des Organismus beschrieben werden kann (vgl. Abb. 433).[194] Die Korrespondenz zwischen der Umweltgröße und der Reaktionsgröße besteht ihrem Wesen nach in einer *Kompensation*, denn die Reaktionsgröße nimmt jeweils solche Werte an, die dazu führen, dass beide Größen gemeinsam auf die Zielgröße so einwirken, dass diese einen bestimmten Wert (in einem angestrebten Wertebereich) annimmt. Da beide Einflussgrößen einen Zustand beschreiben, der zum gleichen Zeitpunkt vorliegt, können sie sich nicht gegenseitig kausal beeinflussen, sondern müssen durch eine gemeinsame Verursachung einer dritten Größe, die zu einem früheren Zeitpunkt gehört, eben die zönetische Größe, in gegenseitiger Abhängigkeit voneinander stehen.

Die Abgrenzung von Steuerung und Regelung ist bis in die Gegenwart nicht immer einheitlich. Meist wird davon ausgegangen, dass beide sich wechselseitig ausschließen: Ein Prozess, der eine Regelung darstellt, ist keine Steuerung. Einige Autoren verstehen eine Regelung allerdings als eine besondere Form der Steuerung; Flechtner sieht z.B. die Regelung in der »Selbststeuerung eines Systems« gegeben.[195]

Nach Sommerhoffs Analyse kann jedes Muster kausaler Verknüpfung, bei dem eine Größe auf zwei Größen einwirkt, und diese wiederum (in entgegengesetzter Richtung) eine vierte beeinflussen, als eine Steuerung bezeichnet werden. Als eine Steuerung könnte damit auch folgender Zusammenhang gelten: Die Neigung der Erdachse zu ihrer Bahn um die Sonne zieht es nach sich, dass es im Winter früher dunkel wird als im Sommer. Gleichzeitig bedingt diese Konstellation, dass im Winter Schnee fällt. Beide Effekte beeinflussen die Helligkeit am Abend in entgegengesetzter Weise. Der Schneefall kompensiert also in gewissen Grenzen die frühe Dunkelheit. Der Kompensationsmechanismus besteht auch hier »aufgrund der dem System eigentümlichen Gesetzmäßigkeiten«, wie es in der DIN-Norm als Bedingung für das Vorliegen einer Steuerung heißt. Trotzdem werden solche einfachen Zusammenhänge in der Regel nicht als Steuerungen verstanden. Deutlich wird

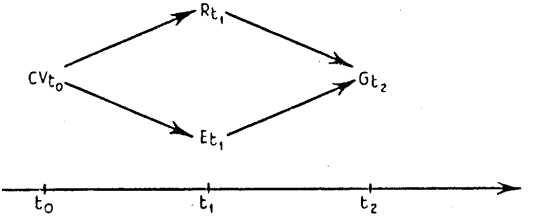


Abb. 433 Schema der Verknüpfung von Größen nach dem Modell der Steuerung. Die gemeinsame verursachende Größe CV (»coenetic variable«), die sich zum Zeitpunkt t_0 verändert, wirkt gleichzeitig auf die Systemgröße R und die Umweltgröße E, deren Veränderungen zum Zeitpunkt t_1, zusammen die Zielgröße G zum Zeitpunkt t_2 beeinflussen (aus Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 53).

damit, dass die Identifikation einer Steuerung nicht allein über ihren Mechanismus, d.h. ein bestimmtes Muster der Abhängigkeit von Größen, sondern nur unter Berücksichtigung des Kontexts erfolgen kann. In der Regel ist es ein technischer Zusammenhang, der eine Steuerung als solche definiert.

In technischen Zusammenhängen ist dann von ›Steuerung‹ die Rede, wenn die Gesetzmäßigkeiten einer Einrichtung selbst wiederum eingestellt und kontrolliert sind. Eine Heizung über Außenfühler wird nur als eine Steueranlage angesehen, wenn sie so geschaltet ist, dass sie stärker heizt, wenn es draußen kälter ist, und nicht umgekehrt (obwohl auch dies eine »dem System eigentümliche Gesetzmäßigkeit« wäre). Allein im Hinblick auf ein zuvor (durch die Intention eines Ingenieurs) ausgezeichnetes Ziel wird Steuerung damit als ein Mechanismus identifizierbar. Fraglich wird damit, inwiefern der Steuerungsbegriff überhaupt geeignet ist, besondere Prozesse (des Systemerhalts) in der Natur auszuzeichnen, weil er entweder zu allgemein ist oder auf eine Intentionalität verweist, die in ihrer naturalen Einbindung selbst wieder geklärt werden müsste.

Regelung

Das Wort ›Regelung‹ (abgeleitet von lat. ›regere‹ »gerade richten, lenken, herrschen«) wird im 19. Jahrhundert zunächst allgemein im Sinne von »Vorschrift, geordneter Ablauf« verwendet. Es erscheint insbesondere im sozialwissenschaftlichen Kontext zur Bezeichnung sozialer Ordnungsprozesse.[196]

In einem speziellen technisch-regulationstheoretischen Sinn definiert H. Schmidt 1941 den Ausdruck. Eine Regelung ist danach durch das Vorhandensein eines *Regelkreises* (s.u.) gekennzeichnet. In ihm liegt

nach Schmidt eine *Kreiskausalität* (↑Kreislauf) vor, d.h. »daß eine physische Ursache nicht nur der linearen Kausalität gemäß eine Wirkung hat, sondern daß diese Wirkung auf die Ursache zurückwirkt«.[197] In diesem Sinne legt auch der schweizerische elektrotechnische Verein 1956 fest: »Die Regelung ist eine Folge von Vorgängen zum Zwecke der Herstellung und Aufrechterhaltung bestimmter verlangter Werte einer Grösse; sie erfolgt immer auf Grund einer Messung einer Grösse […]. Die Regelung wird durch eine Reihe von Elementen verwirklicht, welche in einer bestimmten Richtung derart aufeinander einwirken, dass ein geschlossener Kreis entsteht«.[198] Und das Deutsche Institut für Normung definiert 1962 in einem Entwurf der DIN 19226: »Das Regeln – die Regelung – ist ein Vorgang, bei dem eine physikalische Größe – die zu regelnde Größe (Regelgröße) – fortlaufend erfaßt und durch Vergleich mit einer anderen Größe im Sinne einer Angleichung an diese beeinflußt wird. Bei der Regelung sind also zwei miteinander verknüpfte Vorgänge zu verwirklichen: Vergleichen und Stellen. Der hierzu notwendige Wirkungsablauf vollzieht sich in einem geschlossenen Kreis, dem Regelkreis«.[199]

Bezeichnend für die Regelung ist der Beginn der Kompensation erst *nach* dem Wirksamwerden einer Störung der Regelgröße. Nicht die Störgröße direkt, sondern erst ihre Wirkung auf die Regelgröße bildet also den Auslöser für die Regleraktivität. Die bereits eingetretene Abweichung der Regelgröße von ihrem Sollwert leistet die Kontrolle; es liegt also eine fehlergesteuerte Regulation (Ashby 1956: »error-controlled regulation«[200]) vor. Das Verhalten des Systems wird von seinen Abweichungen vom Ziel her kontrolliert, oder wie es bei A. Rosenblueth, N. Wiener und J. Bigelow 1943 heißt, durch den Fehler seiner Reaktion kontrolliert (»controlled by the error of the reaction – i.e., by the difference between the state of the behaving object at any time and the final state interpreted as the purpose«[201]). Vollständige Konstanz der Regelgrüße kann also über Regelung nicht erreicht werden. Der Vorteil gegenüber der Steuerung besteht aber darin, dass auch Störungen, zu denen keine fixe Kopplung über Steuerung hergestellt ist, kompensiert werden können. Regelung ist also auch in Systemen wirksam, in denen die Art der Störung unbekannt ist. Die *Steuerung* einer Heizung, die über einen Außenfühler kontrolliert wird, würde z.B. versagen, wenn der Raum seine Isolationseigenschaften verändert (wenn z.B. ein Fenster geöffnet wird). Die *Regelung* der Heizung über einen Innenfühler kann allerdings auch darauf reagieren, weil die veränderten Isolationseigenschaften sich in einer Veränderung der Regelgröße bemerkbar machen, die von einem Fühler gemessen wird. In einer Regelung liegt damit im Gegensatz zu einer Steuerung ein geschlossener Wirkungsweg vor: von einer durch das System beeinflussten (Ausgangs)-Größe des Systems führt ein Wirkungsweg zu einer das System beeinflussenden (Eingangs)-Größe zurück (»Rückkopplung«; s.u.). Der Mechanismus der Regelung bedingt es, dass in einer Regelung keine genaue *Erhaltung* einer Größe erfolgen kann, sondern nur eine regelmäßige *Wiederherstellung* nach erfolgter Störung, d.h. die Erhaltung der Größe nur in einem gewissen Bereich.

Für das Vorliegen einer Regelung müssen mindestens drei Größen in Form eines Kreislaufs kausal aufeinander bezogen werden. Die drei Größen werden traditionell als *Regelgröße*, *Fühlgröße* und *Stellgröße* bezeichnet. Für eine Stabilisierung der Regelgröße ist es außerdem erforderlich, dass eine der drei Wirkungen einen hemmenden Einfluss auf ihre Folgegröße ausübt. Im anderen Fall liegt zwar immer noch eine Rückkopplung vor, diese führt aber nicht zu einer Konstanz, sondern einer unbegrenzten Zu- oder Abnahme der beeinflussten Größe. Es liegt in diesen Fällen eine *positive* oder *kumulative Rückkopplung* (Mitkopplung) vor, die von der Regelung als einer stabilisierenden *negativen* oder *kompensierenden Rückkopplung* (Gegenkopplung) zu unterscheiden ist. Im elektrotechnischen Zusammenhang erscheint der Ausdruck ›negative Rückkopplung‹ bereits seit den frühen 1920er Jahren (Möller 1920).[202]

Geschichte technischer Regelungseinrichtungen

Technische Einrichtungen der Regelung werden seit der Antike konstruiert. Regelkreise liegen z.B. in Ktesebios' Wasseruhr (3. Jahrhundert v. Chr.), Philons Öllampe oder Herons Schwimmerregelungen vor.[203] Als Bauelemente von Wasseruhren sind Schwimmerregelungen bis weit in das Mittelalter verbreitet; über ein halbes Jahrtausend, vom Anfang des 13. bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts, können sie jedoch nicht nachgewiesen werden.

Das erste unabhängig von antiken Vorbildern konstruierte Regulationssystem der Neuzeit ist ein Temperaturregler für Öfen, den C. Drebbel Anfang des 17. Jahrhunderts entwickelt.[204] In verschiedenen Zusammenhängen tauchen Regulatoren in der Zeit der industriellen Revolution seit Mitte des 18. Jahrhunderts auf. Nicht immer lassen sich die Erfinder dieser Einrichtungen namhaft machen. Schon seit mindestens 1750 werden in England Regulatoren in Mühlen zur Einstellung des Abstandes der Mühlsteine in Abhängigkeit von der Drehgeschwindigkeit gebaut. 1787 und 1789 werden darauf Patente erteilt.

Einer der bekanntesten Regler der damaligen Zeit ist der *Fliehkraftregler* (engl. »governor«), der zur Regelung des Dampfdrucks in einer Dampfmaschine eingesetzt wird. Die Erfindung dieses Reglers wird J. Watt zugeschrieben, der anfangs von »whirling regulator« und später von »governor« spricht; sie erfolgte aber schon vor ihm.[205] Anhand des Fliehkraftreglers beschreibt J.C. Maxwell 1868 erstmals mathematisch exakt die Funktionsweise eines Reglers.[206] Nach Maxwell ist es die Aufgabe eines Reglers, die Geschwindigkeit einer Maschine konstant zu halten.

Physiologische Regelungseinrichtungen

Als erster postulierter physiologischer Regelkreis gilt der von E. Cyon und C. Ludwig 1866 beschriebene Mechanismus zur Regulation des Blutdurchflusses durch das Herz über einen im Herzen liegenden Rezeptor, der bei Reizung über den *Nervus depressor vagi* eine Erweiterung der peripheren Gefäße und damit eine Verminderung des Durchflusses bewirken sollte.[207] Das Vorliegen dieses Regelkreises wird von den Autoren jedoch nur vermutet.[208] Erst spätere Untersuchungen zeigen, dass ein Rezeptorfeld nicht im Herzen, sondern in der Aorta vorhanden ist.[209] Trotz der falschen physiologischen Details entspricht der von Cyon und Ludwig angenommene Mechanismus aber doch genau dem Modell der Regelung.

Einen anderen Mechanismus der Rückkopplung beschreiben E. Hering und H. Breuer in ihrer Arbeit über die »Selbststeuerung der Athmung« (1868). Nach ihren Versuchen wird die Thoraxerweiterung bei der Einatmung durch einen afferenten Nerven selbsttätig abgebremst, so dass die Lunge sich nicht über einen bestimmten Grad hinaus ausdehnt.[210]

Dass eine Rückmeldung der Bewegungen der Gliedmaßen durch eben diese Bewegungen selbst zum Gehirn erfolgt, vermutet der Ingenieur F. Lincke 1879, ohne es allerdings nachweisen zu können. Als »Organe« eines vollständigen »Regulators« identifiziert Lincke einen »Indicator«, der den Wert der zu regelnden Größe misst, einen »Modificator«, der ihren Wert verändert, einen »Uebertrager« zur Herstellung der Verbindung von Modifikator und Indikator und einen »Motor«, der die nötige Arbeit leistet.[211] Lincke sieht auch bereits die Parallelen zwischen organischen und technischen Regelungsvorgängen und versucht sich in der Darstellung des »Menschen in seiner Bedeutung als Maschine«.[212] Lincke bemerkt auch bereits, dass bei dem von ihm beschriebenen Regulationstyp eine perfekte Konstanz der Regelgröße unmöglich ist, weil erst die erfolgte Abweichung der Regelgröße von ihrem Sollwert die Ursache für den Einsatz des Korrekturmechanismus bildet.

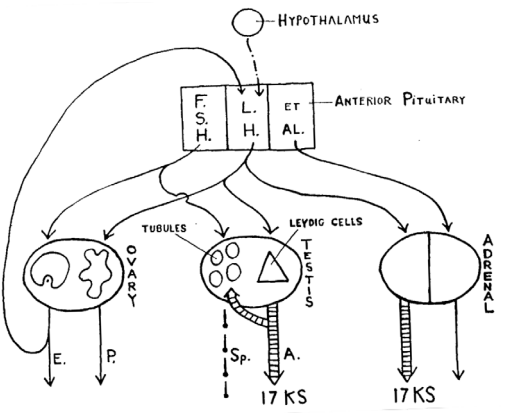


Abb. 434. Schema der Regulation der Ausschüttung von Geschlechtshormonen als eine frühe (die erste?) Darstellung eines physiologischen Regelkreises. Ein im Ovar gebildetes Östrogen (das später so genannte Östradiol, hier »E«) übt eine Rückwirkung auf seine eigene Herstellung durch einen Einfluss auf den Hypophysenvorderlappen (»Anterior Pituitary«) und die Freisetzung des luteinisierenden Hormons (»L.H.«) aus. Die Art der Rückkopplung ist von der Phase im Menstruationszyklus abhängig: Bis zur Ovulation besteht eine positive Rückkopplung zwischen Östradiol- und LH-Freisetzung (Follikel- oder proliferative Phase), danach eine negative (Gelbkörperphase mit Rückbildung des Gelbkörpers bei fehlender Einnistung) (aus Albright, F., Forbes, A.P., Fraser, R., Miller, R.B. & Reifenstein, E.C. Jr. (1941). A classification of the causes of hypoleydigism. Trans. Assoc. Amer. Physic. 56, 43-54: 44).

Unter weitgehender Vernachlässigung der älteren Einsichten wird die Parallele zwischen technischer und biologischer Regelung im 20. Jahrhundert wiederholt gezogen, u.a. 1932 von R. Wagner[213], 1941 von Schmidt[214] und – programmatisch und mit viel öffentlicher Aufmerksamkeit « 1948 von N. Wiener (mit dem Ziel, »das Gebiet [der Kybernetik] zu vereinheitlichen und die verschiedenen Fäden der Forschung miteinander zu verknüpfen«)[215].

Rückkopplung

Der Begriff der Rückkopplung entstammt ursprünglich der Elektrotechnik. Der Nachrichtentechniker A. Meißner entwickelt 1913 die erste elektronische Rückkopplungsschaltung.[216] Zum Ausgleich des unvermeidlichen Verlusts elektromagnetischer Energie bei der Schwingung von Strom und Spannung in einem Schwingkreis wird ein Teil der Schwingungsenergie zum Eingang rückgeführt, so dass ungedämpfte Schwingungen entstehen. Neben Meißner erheben auch noch andere Techniker den Anspruch, eine solche Einrichtung erfunden zu haben, u.a. L.

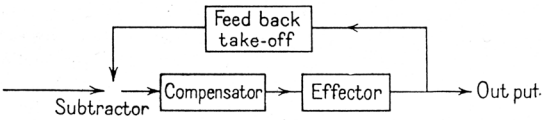


Abb. 435. Blockschaltbild eines Regelkreises (aus Wiener, N. (1948). Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine (New York 1957): 132).

DeForest, I. Langmuir und E.H. Armstrong. K. Küpfmüller beschreibt die Wirkungsweise von Reglern 1928 im Rahmen eines systemtheoretischen Ansatzes als ein »Regelsystem« mit mehreren »Systemgrößen«[217] oder als ein »rückgekoppeltes System«, das über einen »Rückkopplungsweg« verfügt.[218]

Im biologischen Zusammenhang ist es zuerst R. Wagner, der 1925 von ›Rückkopplung‹ spricht. Wagner untersuchte die Vorgänge beim Zusammenwirken antagonistischer Muskeln, die über das Rückenmark enerviert werden. Als »Rückkoppelung«[219] bezeichnet er dabei die Wirkung der motorischen Rückenmarksnerven, der sogenannten Vorderhornzellen, auf den Spannungszustand eines Muskels, weil diese Nervenzellen selbst durch einen sensiblen Endkörper, der den Spannungszustand des Muskels misst, erregt wurden. Wird der Muskel durch eine äußere Kraft gedehnt, dann führt die gleichzeitige Dehnung des sensiblen Endkörpers und deren Verarbeitung in den Vorderhornzellen zu einer Reizung des Muskels, so dass die ursprüngliche Dehnung durch eine kompensatorische Kontraktion des Muskels ausgeglichen wird. Wagner versteht die »weitgehende Autonomie«[220] dieses Mechanismus als Anpassung des Organismus an die Trägheitskräfte, die aufgrund seiner eigenen Masse auf der Erde beständig auf ihn wirken: Trotz der Dehnung der Muskeln durch die Schwerkraft des Körpers wird der Körper durch den nervös regulierten Kompensationsmechanismus aufrecht gehalten.

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts gilt der Mechanismus der Rückkopplung als ein zentrales und charakteristisches Merkmal aller Lebewesen; sie wird als »Urprinzip der Lebensvorgänge« (Gradmann 1963)[221] oder als »Technik des Lebendigen« (von Cube 1968)[222] bezeichnet und als etwas gesehen, das in der Natur exklusiv den Organismen zukommt (s.o.). Gradmann sieht in der Zunahme von Regelungsmechanismen in den Organismen einen Maßstab für die Höherentwicklung in der Evolution: »Je höher die Organismen entwickelt sind, desto mehr stehen sie unter dem Zeichen der Regelung durch Rückkoppelung«.[223]

Allgemein charakterisieren lassen sich Rückkopplungen durch das Vorliegen von Wirkungen in einem System, die einen Einfluss auf die Strukturen ausüben, von denen sie ausgelöst wurden. Eine Regulation ergibt sich, wenn Änderungen eines Vorgangs solche Wirkungen auslösen, die diesen Änderungen entgegen gerichtet sind; wenn also eine negative Rückkopplung vorliegt. Grundlegend für die Rückkopplung ist also die Zirkularität eines Prozesses, bei denen sich eine Struktur über ihre Wirkungen auf sich selbst bezieht. Es wird begrifflich etwas voneinander getrennt, die Struktur von ihren Wirkungen, das aber kausal doch doppelt zusammenhängt: Die Wirkungen sind Wirkungen der Struktur, die gleichzeitig auch bestimmte Veränderungen der Struktur verursachen.

Von einigen Autoren werden nicht allein Regulationsprozesse als ›Rückkopplung‹ bezeichnet, sondern allgemein jede Rückwirkung innerhalb eines zyklisch geschlossenen Systems. P. McLaughlin verwendet den Begriff der Rückkopplung (»feedback«) im Jahr 2001 z.B. auch, um den biologischen Funktionsbegriff zu explizieren: In sich-selbstreproduzierenden Systemen wie Organismen werden die Teile beständig ausgetauscht und jede Regeneration oder Inkorporation eines neuen Teils übt einen positiven Einfluss auf den Fortbestand des Systems aus (»nonhereditary feedback«[224] oder »intragenerational feedback«[225] im Gegensatz zu der über Selektion vermittelten generationenübergreifenden Rückkopplung einer Struktur in einem Organismus auf die gleiche Struktur in seinen Nachkommen; ↑Funktion). Die Rede von ›Rückkopplung‹ ist also nicht immer an das Konzept der Regulation gebunden, sondern kann auch zur Charakterisierung des Verhältnisses zwischen den Teilen innerhalb eines organisierten Systems dienen, z.B. in Eigens Hyperzyklusmodell (↑Kreislauf).[226]

Die Geschlossenheit des Wirkungsweges in einer Rückkopplung als Teil eines Regulationssystems ist etwas anderes als die Geschlossenheit der kausalen Prozesse, die zusammen einen Organismus ausmachen und der Abgrenzung gegenüber seiner Umwelt zugrunde liegen (↑Organisation). Im Fall der Rückkopplung beinhaltet die geschlossene Kausalfolge ein Element der Umwelt des Systems, auf das ein Element des Systems reagiert; im Fall der Organisation sind in die geschlossene Kausalfolge dagegen allein Elemente des Systems einbezogen. Zur Trennung der sachlich unterschiedlichen Situationen erscheint es daher auch sinnvoll, den Begriff der Rückkopplung allein im regulationstheoretischen Sinn zu verwenden, also in Bezug auf das Verhältnis eines Systems zu seiner Umwelt.

Hingewiesen wird auf den Unterschied in der Art der Zirkularität in Systemen der Organisation und Regulation bereits seit den 1960er Jahren. Für den Begründer der allgemeinen Systemtheorie (↑Ganz-

heit), L. von Bertalanffy, stellt das Rückkopplungsschema ein Modell von sehr besonderer Natur dar (»rather special nature«).[227] Das Modell der Rückkopplung sei nicht hinreichend allgemein, um das Wesen eines organisierten Systems zu beschreiben. Nach von Bertalanffy werden die Organismen in der Systemtheorie als Systeme aus interagierenden Elementen (»systems of dynamically interacting elements«) beschrieben[228]; die Rückkopplung betreffe dagegen allein den besonderen Aspekt der Homöostase des Organismus, der auf feststehenden strukturellen Anordnungen (»pre-established structural arrangements«) beruhe[229]. An anderer Stelle macht von Bertalanffy den Unterschied daran fest, dass der Organismus in systemtheoretischer Perspektive in seinen internen Verhältnissen beschrieben wird, in der Kybernetik dagegen in seinen externen; hier wird er als *black box* betrachtet, d.h. aufgrund eines Musters von Input und Output analysiert.[230] In eine ähnliche Richtung weist die Unterscheidung von organisatorischer Geschlossenheit und Rückkopplung, die F.J. Varela 1979 betont: »organizational closure is close to, but distinct from, feedback, to the extent that the latter requires and implies an external source of reference, which is completely absent in organizational closure. A network of feedback loops mutually interconnected is organizationally closed«.[231]

Nicht nur vom Konzept der für Organismen fundamentalen ↑Wechselseitigkeit, auch vom allgemeinen Begriff der *Wechselwirkung* kann die Rückkopplung unterschieden werden: Bei Systemen mit einer Einrichtung zur Rückkopplung ist ein »Aufschneiden« des Wirkungszusammenhangs möglich, ohne dass das System damit notwendig zerstört wird; bei diesen Systemen kann also die Beeinflussung der Regelgröße durch die regelnde Größe unterbunden werden, ohne dabei das zu regelnde System selbst aufzuheben.[232] Bei der Rückkopplung in der Temperaturregulation eines Raums ist dies z.B. durch die Isolation des Messfühlers möglich. Als ›Wechselwirkung‹ können dagegen solche Zusammenhänge bezeichnet werden, bei denen diese Operation des Aufschneidens nicht möglich ist, bei denen also die Interaktion eine systemkonstituierende Rolle spielt. Im einfachsten Fall gilt dies für die naturgesetzliche Verbindung von Größen wie Druck und Temperatur eines Gases oder Auslenkung und rückstellende Kraft eines Pendels (s.o.).

Feed-back

Das englische ›feed-back‹ erscheint im elektrotechnischen Zusammenhang zuerst 1916 (»feed-back circuit«).[233] Erst durch einen berühmten Aufsatz, in dem A. Rosenblueth, N. Wiener und J. Bigelow 1943 den Zusammenhang zwischen Verhalten und Teleologie aus kybernetischer Sicht klären, erlangt es weitere Bedeutung und einen Bezug zur Biologie. Für die Autoren besteht ein direkter Zusammenhang zwischen einer Struktur mit einer *feed-back*-Einrichtung und dem Vorliegen eines zielgerichteten Verhaltens (↑Zweckmäßigkeit; Funktion): »All purposeful behavior may be considered to require negative feedback«.[234]

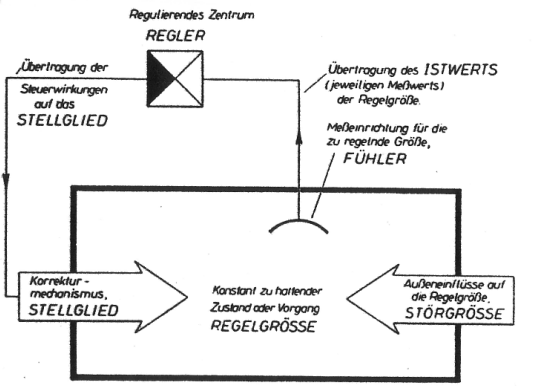


Abb. 436. Schema des Wirkungskreislaufs eines Regelkreises (aus Hassenstein, B. (1960). Die bisherige Rolle der Kybernetik in der biologischen Forschung. Naturwiss. Rundsch. 13, 349-355; 373-382; 419-424: 352).

Regelkreis

Der Begriff des Regelkreises wird 1941 von H. Schmidt in die Regelungstechnik eingeführt.[235] Nach der Darstellung bei Schmidt wirken in einem Regelkreis drei Größen aufeinander ein, die jeweils den Zustand drei physischer Einheiten charakterisieren: (1) die Stellung eines »Regelgliedes«, die die zu regelnde Größe darstellt (die »Regelgröße), (2) der »Regelunterschied«, der den Zustand des regulierenden Elements charakterisiert, und (3) der »Ausschlag des Kraftschalters«, der das Fühlelement betrifft. Der Regelkreis umfasst das zu regelnde System und den Regler. In einer anderen, später verbreiteten Terminologie umfasst ein Regelkreis folgende drei Komponenten: (1) das zu regelnde Glied oder *Regelglied* (mit der relevanten Eigenschaft, die als *Regelgröße* gemessen wird); (2) das den Zustand des Regelgliedes messende *Fühlglied* (mit der *Fühlgröße*) und (3) das das Regelglied verändernde *Steuerglied* (oder *Stellglied* mit der *Stellgröße*). Grafische Darstellungen von Regelkreisen, in denen sich diese Kompo-

nenten identifizieren lassen, gibt es in der Biologie und Biochemie seit Beginn der 1940er Jahre (vgl. Abb. 434).[236]

Genauere Untersuchungen dazu, wie ein Regelkreis identifiziert werden kann, schließen einfache Prozesse der Konstanzerhaltung als Regelungsphänomene aus. Zwei Merkmale bilden das besondere Charakteristikum einer Rückkopplungsschleife (vgl. Abb. 437)[237]: Erstens lassen sich die drei einen Regelkreis konstituierenden Einheiten physisch voneinander trennen: Die Kontrolleinheit, die Regeleinheit und die Reglereinheit sind physisch voneinander unabhängig; insbesondere die physische Unabhängigkeit der Regeleinrichtung von dem geregelten System ist entscheidend.[238] Denn mit dieser Bedingung werden einfache Konstanzphänomene und naturgesetzliche Zusammenhänge (wie z.B. das Verhalten von Gasen unter idealen Bedingungen) aus dem Bereich der Regelkreise ausgeschlossen. In einem Regelkreis kann also das regulierende Subsystem vom Rest des Systems so entfernt werden, dass ein integriertes, kontrollierbares System übrig bleibt. Die Regulationseinheit bildet, anders gesagt, einen physisch isolierbaren Zusatz zu dem regulierten System. Außerdem liegen in der Verknüpfung der Größen in einem Regelkreis nicht-symmetrische Kausalverbindungen vor: Die Kontrolleinheit wirkt auf die Regelgröße des Systems, die wiederum von der Sensor-Komponente des Reglers gefühlt wird. In umgekehrter Reihenfolge beeinflussen sich diese Größen aber nicht in signifikanter Weise, so dass die Rückkopplungsschleife nur in einer Richtung durchlaufen wird.[239]

R. Faber liefert Mitte der 1980er Jahre die detaillierteste Untersuchung zum Mechanismus des Regelkreises. Als wichtigstes Merkmal von Regulationssystemen, die über eine Rückkopplungsschleife verfügen, betont auch Faber die *physische Unabhängigkeit* dieser Schleife vom Rest des Systems: Das System kann von seiner Rückkopplungseinrichtung getrennt werden, ohne seinen Charakter als das System zu verlieren, als das es identifiziert wird; die Rückkopplungseinrichtung stellt also eine physisch kontingente Hinzufügung zum System dar.[240] Ein Thermostat kann z.B. vollständig entfernt werden, ohne damit das zu kontrollierende System, also den Raum mit seiner Heizung, in seiner Identität zu tangieren. Die Raumtemperatur wird weiterhin durch die Heizung und den Wärmeverlust über die Wände bestimmt. Neben der physischen Trennung der Regelungseinheit vom Rest des Systems lassen sich auch die Teile der Regeleinheit voneinander trennen. In der klassischen Beschreibung besteht die Regeleinheit aus zwei Untereinheiten: einer Fühleinheit und einer Kontrolleinheit (s.o.). Die Stellgröße ist in dem Mechanismus verkörpert, der die zu regelnde Größe beeinflusst; über die Fühlgröße wird diese Größe gemessen und in Abhängigkeit von ihr wird die Stellgröße verändert. In dem einfachen Fall der Temperaturregelung durch einen Bimetallstreifen ist die physische Unabhängigkeit von Fühleinheit und Kontrolleinheit durch die Möglichkeit der Unterbrechung der Verbindung des Bimetalls zum Stellmechanismus, der die Heizintensität kontrolliert, gegeben. Ist dies geschehen, funktioniert die Fühlerseite des Reglers durch die Biegung des Bimetalls bei Temperaturänderungen weiterhin, ohne dass die Steuerseite aktiviert ist. Das Kriterium der physischen Unabhängigkeit garantiert eine Abgrenzung der Struktur eines Regelkreises von anderen Mechanismen, die die Stabilisierung eines Werts ermöglichen, z.B. dem einfachen Fall eines Pendels oder Systemen, die durch die allgemeinen Gasgesetze beschrieben werden.[241]

Neben der physischen Unabhängigkeit der Regeleinheit von dem regulierten System und der Komponenten der Regeleinheit voneinander besteht eine weitere Bedingung für das Vorliegen eines Regelkreises in der Relation der *kausalen Unabhängigkeit* zwischen einigen seiner Größen. Diese Bedingung garantiert, dass die Rückkopplungsschleife nur in einer Richtung durchlaufen wird, dass also eine einsinnige Determinationsrichtung von der Fühlgröße über die Stellgröße auf die Regelgröße und nicht umgekehrt vorliegt. Dies ist dann gewährleistet, wenn die Regelgröße von zwei Größen bestimmt wird, die kausal voneinander unabhängig sind, nämlich einer von der Umwelt des Systems abhängigen *Störgröße* und der *Stellgröße* (vgl. Abb. 437). Denn in diesem Fall wirkt sich eine Umweltänderung direkt auf die Regelgröße und weiter auf die Fühl- und Stellgröße aus, eine Rückwirkung der Regelgröße auf die Störgröße liegt jedoch nicht vor. Die Rückkopplungsschleife wird also nur in einer Richtung durchlaufen.

Faber beurteilt Regelkreise als ein bestimmtes *Muster* kausaler Prozesse, das über Verfahren der Mustererkennung (»pattern recognition«)[242] erschlossen wird. Diese Verfahren seien aber nicht eigentlich Bestandteil der Physik, so dass auch das Konzept des Regelkreises nicht eigentlich ein physikalisches sei: »the concept of feedback [...] does not have a natural place in the conceptual armory of physics«.[243] Trotz ihrer Eigenständigkeit und nicht vollständigen Integrierbarkeit in die Physik hält Faber das Schematisieren von Prozessen nach dem Muster des Regelkreises aber für naturwissenschaftlich wertvoll, weil es über die rein kausale Beschreibung hinaus zusätzliche Erklärungen liefere: »Physical-chemical explanation is

incomplete; not because it misses some of the causes operating in cybernetic systems, but because there is more to explaining than merely tracing causes and effects«.[244] Nicht die Annahme zusätzlicher vitaler Kräfte erfordert eine *biologische* Beschreibung von Systemen, sondern die reflektierende Beurteilung der Einheit und Geschlossenheit eines bestimmten Systemtyps (↑Zweckmäßigkeit).

Jenseits der rein physikalischen Betrachtung steht die Identifizierung eines Regelkreises auch insofern, als Masse- und Energiebilanz für seine Analyse irrelevant sind. Die Signale und Informationseinheiten, die entlang des Regelkreises transportiert werden, können sehr unterschiedlich physikalisch realisiert werden und unterliegen in ihren Umwandlungen nicht den physikalischen Erhaltungssätzen.[245] Es gibt also in der physikalischen Betrachtung kein konstantes Korrelat für das Signal eines Regulationsprozesses; es handelt sich dabei vielmehr um eine ↑Information. Im Laufe ihrer physikalischen Umwandlung im Regulationsgeschehen wird die gleiche Information in unterschiedlicher Weise realisiert; allein insofern sie in einem abstrakten Modell, z.B. dem des Regelkreises beschrieben wird, bleibt sie über alle physikalischen Umwandlungen hinweg als identische erhalten.

Inneres Milieu

Der Ausdruck ›inneres Milieu‹ ist eng mit dem Denken des bedeutenden Physiologen C. Bernard in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts verbunden. Seine Ursprünge reichen aber vor Bernard zurück.

Vorläufer Bernards

Einen Ausgangspunkt bildet das Interesse für das Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt, das seit Lamarck und Cuvier die Biologen theoretisch beschäftigt und von ihnen experimentell analysiert wird.[246] Lamarck macht in seinem Hauptwerk von 1809 einen Unterschied zwischen einfach gebauten »perfekten« und höher organisierten »imperfekten« Organismen im Hinblick auf die Rolle der Umwelt in der Auslösung des Verhaltens: Während bei den »imperfekten« Organismen die Verhaltensauslösung (»la puissance excitatrice des mouvemens vitaux et des actions des animaux imparfaits«) durch die Umwelt (»milieux environnans«) erfolge, gehe diese bei den komplexer gebauten in das Innere des Organismus selbst über (»transporter cette puissance dans l'intérieur meme de ces êtres«).[247] Der Umwelt wird hier also eine steuernde Funktion zugeschrieben, die bei höheren Organismen in das Innere des Organismus wandert.

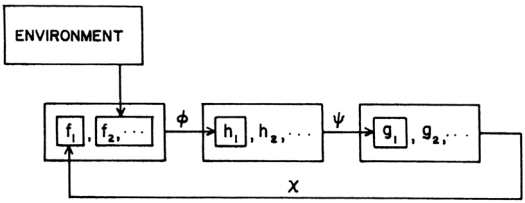


Abb. 437. Blockschaltbild eines Regelkreises. Das System wird durch die Größen f, h *und* g *beschrieben. Die Variable* h_1 *ist die Regelgröße des Systems, d.h. diejenige Größe, deren Wert im Regelkreis kontrolliert wird. Der Wert von* h_1 *wird einerseits durch den umweltsensitiven Anteil des Systems, repräsentiert durch die Größen* f_2*, ..., andererseits durch die Stellgröße, repräsentiert durch die Größe* f_1*, bestimmt. Abweichungen der Größe* h_1 *vom Sollwert wirken auf die Größe* g_1 *des Fühlers, die wiederum auf die Stellgröße* f_1 *wirkt. Der Effekt dieser Art der Kopplung von Variablen ist es also, dass eine Größe des Systems, die Regelgröße* h_1*, innerhalb eines Schwankungsbereichs unabhängig von Umweltänderungen und damit konstant gehalten werden kann.*

Damit die Relationen zwischen den Größen f, h *und* g *als Rückkopplungsschleife gelten können, müssen zwei Bedingungen erfüllt sein: Die erste Bedingung lautet, dass die Rückkopplungsschleife nur in einer Richtung durchlaufen wird, die Größen also einseitig voneinander abhängen müssen, d.h. es muss eine einsinnige Determinationsrichtung von der Umwelt zu* f_2 *über* h *zu* g *und weiter über* f_1 *zurück zu* h *vorliegen. Dies ist dann gewährleistet, wenn die Größen* f_1 *und* f_2 *kausal unabhängig voneinander sind. Denn dann wirkt sich eine Umweltänderung direkt über* f_2 *auf* h *aus, nicht jedoch über* f_1 *auf* g*. Die Rückkopplungsschleife wird also nur in einer Richtung durchlaufen. Formal wird diese Bedingung über das Konzept der* kausalen Unabhängigkeit *eingeführt. Die zweite Bedingung lautet, dass die drei Komponenten des Systems, mit den traditionellen Begriffen ›Stellglied‹, ›Regelglied‹ und ›Fühlglied‹ genannt, physisch voneinander getrennt werden können. Diese Bedingung wird mit dem Konzept der* physischen Unabhängigkeit *eingeführt und verlangt eine Mindestkomplexität in der Struktur eines Systems, damit es als Rückkopplungssystem gelten kann (aus Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. Bost. Stud. Philos. Sci. 84, 43-135: 63).*

Mitte des 19. Jahrhunderts wird der Begriff der Umwelt auch auf Komponenten eines Organismus selbst bezogen. So macht der Histologe C. Robin, der ebenso wie Bernard einer der Gründungsmitglieder der 1849 ins Leben gerufenen französischen ›Gesellschaft für Biologie‹ ist, weiten Gebrauch von dem Konzept der Umwelt (»milieu«) und entwirft den Organismus mit seiner Umwelt als eine untrennbare funktionale Einheit. Er teilt den Organismus in zwei Komponenten: auf der einen Seite die festen Teile, die aktiv sind, und auf der anderen Seite die flüssi-

gen Komponenten, die die festen Teile im Zustand der Aktivität erhalten. Für Robin haben die Flüssigkeiten, die die Aktivitätsbedingungen der festen Teile bilden, das gleiche Verhältnis zu diesen wie der gesamte Körper zu seiner externen Umwelt (im Original hier irrtümlich »milieu intérieur«).[248] Die Flüssigkeiten des Körpers bezeichnet Robin als *Umwelt des Inneren* (»›milieu‹ de l'intérieur«) und betrachtet sie als eine notwendige Bedingung für die Aktivität der festen Teile. Bei Robin bleibt das Konzept des inneren Milieus weitgehend in dem Kontext seiner ursprünglichen Einführung: der Unterscheidung von festen und flüssigen Teilen des Organismus und der alten Diskussion, welche der beiden Komponenten der eigentliche Träger der Lebensaktivität sei (»Humoralismus« versus »Solidismus«).

Bernard: Das ›Innere Milieu‹ als Prinzip

Für Bernard dagegen bildet diese Unterscheidung lediglich den Ausgangspunkt seiner Analysen und seiner Interpretation des Konzepts als eines zentralen physiologischen Prinzips. Die Ausweitung der Bedeutung vollzieht sich dabei in zwei Schritten: Zunächst entwirft er die Umwelt der organischen Moleküle nicht allein als Speicher für ihre Versorgung mit Nährstoffen, sondern auch als Schutzschild gegen Störungen, die von außerhalb des Körpers kommen; danach, gegen Ende seines Lebens, interpretiert er die innere Umwelt als einen allgemeinen Mechanismus der Regulation durch Kompensation.[249]

Den ersten Schritt vollzieht Bernard in seinen Vorlesungen vom Dezember 1857 mit der Verwendung des Ausdrucks ›innere Umwelt‹ (»milieu intérieur«) und der Beschreibung des Körperinneren als weitgehend unabhängig von den Bedingungen der Umwelt: »Cette sorte d'indépendance que possède l'organisme dans le milieu extérieur vient de ce que, chez l'être vivant, les tissus sont en réalité soustraits aux influences extérieures directes et qu'ils sont protégés par un véritable milieu intérieur qui est surtout constitué par les liquides qui circulent dans le corps. Cette indépendance devient d'ailleurs d'autant plus grande que l'être est plus élevé dans l'échelle de l'organisation, c'est-à-dire qu'il posséde un milieu intérieur plus complétement protecteur«.[250]

Physiologischer Ausgangspunkt dieser Überlegungen Bernards ist die Entdeckung der weitgehenden Unabhängigkeit der Konzentration einiger Stoffe im Blut von der Menge der aufgenommenen Nahrung. So kann Bernard Zucker im Blut der Pfortader nachweisen, selbst wenn das untersuchte Tier keinen Zucker mit der Nahrung aufgenommen hat. Die Prozesse der Ernährung begreift Bernard vor diesem Hintergrund zunehmend nicht allein als Vorgänge der Verdauung und des Transports, sondern auch der *Synthese* von Substanzen. Experimentell kann Bernard nachweisen, dass es die Leber ist, die das Blut mit Zucker versorgt. In anderen Experimenten gelingt Bernard der Nachweis der nur geringen Variation der Körpertemperatur, indem er lange Thermometer in die Venen und Arterien von Tieren einführt.[251]

Diese Experimente führen Bernard zur Deutung des Blutes als einer Art Umwelt für die festen Bestandteile des Tierkörpers. Über die genaue Natur dieser festen Bestandteile oder »organischen Moleküle« ist sich Bernard nicht im Klaren; es kann sich dabei um Zellen, Fasern oder andere elementare organische Körper handeln. Entscheidend ist für Bernard allein ihr Bedarf nach Nährstoffen, die von außen zugeführt werden müssen. Die innere Umwelt ist also notwendig, um die Nährstoffversorgung der organischen Teile im Körperinnern sicherzustellen.[252]

In dieser Phase seines Denkens bildet das innere Milieu für Bernard im Wesentlichen ein passives Reservoir für Nähr- und Abfallstoffe und ein Schutzsystem, das die empfindlichen Prozesse im Körperinneren von den störenden Einflüssen der Körperumwelt abschirmt. Aufgrund dieses Verständnisses sieht sich Bernard allerdings mit der Schwierigkeit konfrontiert, die beiden Funktionen, die er dem inneren Milieu zuschreibt, Ernährung und Schutz, miteinander zu vereinen. Denn diese beiden Funktionen stehen in einer gewissen Spannung zueinander, insofern die Belange der Ernährung ein gegenüber der Umwelt durchlässiges Medium verlangen, die Bedürfnisse des Schutzes aber eine Isolation erfordern.[253] Zu einer Lösung dieses Problems gelangt Bernard erst später mit seinen Einsichten in mögliche Mechanismen der Regulation. Vorher betont er stets die entscheidende Rolle des inneren Milieus für beide Funktionen. Mitte der 1850er Jahre lehnt Bernard sogar ausdrücklich die Vorstellung einer Kompensation auf der Ebene der Organe ab, denn diese Vorstellung setze die Annahme einer »Intelligenz« der Organe voraus und beinhalte außerdem die illegitime Annahme von finalen Ursachen. Zu dieser Zeit nimmt Bernard an, die Leber produziere eine konstante Menge von Zucker, ohne die Produktion dem Gehalt an Zucker im Blut anzupassen.[254]

Nach der Konzeption Bernards sind die Funktionen des inneren Milieus in das vollständig deterministische Geschehen eines Organismus integriert. Er gibt zwar zu, dass die Spontaneität organischer Aktivitäten und ihre Unabhängigkeit von externen Einflüssen die Annahme einer Lebenskraft attraktiv mache. Gerade seine Unterscheidung einer inneren und äußeren

Umwelt könne aber dazu dienen, das Postulat einer Lebenskraft unnötig zu machen, weil mit dem Konzept der inneren Umwelt deutlich werde, dass Reize nicht nur aus der Umwelt des Organismus stammen, sondern sich auch aus der Interaktion der Teile oder der inneren Umwelt ergeben könnten: »Les divers elements vivants jouent ainsi le rôle d'excitants les uns par rapport aux autres«.[255]

Das innere Milieu ist für Bernard sowohl ein Produkt eines Organismus als auch eine Bedingung seiner Existenz. Es bietet einen Schutz vor schädigenden Einflüssen und erzeugt Reize für die physiologischen Prozesse. Das innere Milieu ist damit nicht nur der Vermittler von äußeren Reizen ins Körperinnere, sondern auch das Medium der Interaktion der Organe. In diesem Zusammenhang bezeichnet Bernard das innere Milieu auch als *inneren Mechanismus* (»mécanisme interne«), der Verluste und Schäden durch den Verschleiß der Organe reparieren kann.[256] In seiner Unabhängigkeit von den äußeren Bedingungen sei das innere Milieu vergleichbar der Arbeit einer Dampfmaschine.

Regulation als Kompensation

Gegen Ende seines Lebens vollzieht sich in Bernards Konzeption des inneren Milieus eine Veränderung: Er postuliert mit dem Verständnis der Regulation als Kompensation genau den Mechanismus, den er zwanzig Jahre zuvor abgelehnt hat. Diese Veränderung steht in Zusammenhang mit Bernards Untersuchungen der neuronalen Kontrolle von Organaktivitäten. In einer Serie von Experimenten, die bereits in den 1840er Jahren beginnt, zeigt Bernard den Einfluss des Zentralnervensystems auf die Aktivität verschiedener Organe, z.B. auf die Intensität der Glyokogenese in der Leber. Von besonderer Bedeutung ist die Entdeckung der vasomotorischen Nerven für die Temperaturregulation, weil hier deutlich wird, wie ein physiologisches Gleichgewicht durch ein Paar antagonistisch wirksamer Nerven eingestellt werden kann.[257] Diese Einsicht bezieht Bernard auf die verschiedenen Funktionen des inneren Milieus, die er zuvor unterschieden hat. Für die Versorgung des Bluts mit Zucker durch die Leber postuliert Bernard einen Mechanismus, der die Zuckerproduktion an den Bedarf anpasst: Bei niedrigem Blutzuckerspiegel wandelt die Leber Glykogen in Glukose um, im umgekehrten Fall wird dem Blut Zucker entzogen und in der Leber zu Glykogen umgewandelt.

In der Verallgemeinerung dieser Ergebnisse behauptet Bernard in seiner berühmten Formulierung die Konstanz des inneren Milieus als die wesentliche Bedingung des unabhängigen Lebens eines Organismus: »La fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre, indépendant; le mécanisme qui la permet est celui qui assure dans le milieu inérieur le maintien de toutes les conditions nécessaires à la vie des éléments«.[258] Die »Elemente« des Körpers werden von Bernard hier als die aktiven Teile (oder sogar als die einzigen wirklich lebendigen Teile: »la seule partie réellement vivante«[259]) bezeichnet, die in ihrer Interaktion den Mechanismus der Regulation bewirken. Mit diesem Verständnis ist es Bernard möglich, vitalistische Behauptungen und die Annahme einer zentralen Lebenskraft zurückzuweisen – einem Anliegen, das allen Untersuchungen Bernards zugrunde liegt. Die innere Umwelt kann einfach als ein Medium interpretiert werden, in dem die kausalen Interaktionen physiologischer Prozesse stattfindet. In seinen letzten Publikationen kann Bernard die Konstanz des inneren Milieus daher als das Ergebnis elementarer mechanistischer Prozesse beschreiben, die dem Muster der *Kompensation* folgen: »La fixité du milieu suppose un perfectionnement de l'organisme tel que les variations externes soient à chaque instant compensées et équilibrées«.[260] Die Kompensation stellt nach Bernard einen Mechanismus innerhalb eines Organismus dar, der auf der Interaktion und wechselseitigen Anpassung der Organe an den Zustand der jeweils anderen erfolgt, der also auf wechselseitiger Abhängigkeit und *Solidarität* beruht. Bernard spricht in diesem Zusammenhang auch von einer *Rückwirkung* (»contre-coup«) der Prozesse aufeinander: »C'est par l'intermédiaire des liquides interstitiels, formant ce que j'ai appelé le milieu intérieur, que s'établit la solidarité des parties élémentaires et que chacune reçoit le contre-coup des phénomènes qui s'accomplissent dans les autres«[261]. Vor dem Hintergrund der Ergebnisse seiner physiologischen Untersuchungen zögert Bernard auch nicht mehr, die Erhaltung des inneren Milieus in teleologischen Begriffen zu beschreiben: »tous les mécanismes vitaux, quelque variés qu'ils soient, n'ont tojours qu'un but, celui de maintenir l'unité des conditions de la vie dans le milieu intérieur«.[262]

Inneres Milieu und Selbsterhaltung

Das Konzept des inneren Milieus wird von Bernard zunächst als räumliche Bezeichnung eingeführt, um den Raum, der im Inneren eines Organismus die festen Körperteile, wie die Zellen und Organe, umgibt (»enveloppe«[263]), zu kennzeichnen. Die innere Umwelt liegt damit zwar im Körperinnern – und ist unterschieden von der äußeren Umwelt des Organismus; Bernard nennt diese die *kosmische Umwelt* (»milieu cosmique«) –, für die eigentlich lebendi-

gen Einheiten des Körpers, die festen Teile, ist das innere Milieu aber äußerlich, so wie die kosmische Umwelt für den Organismus: »ce milieu, quoique profondément situé, est encore extérieur à la partie élémentaire organisée, qui est la seule partie réellement vivante«.[264] Regulationstheoretisch verstanden ist das innere Milieu aber mehr als nur die Umwelt der festen Körperteile. In dieser Hinsicht stellt es einen funktionalen Teil des Organismus dar, gleichsam eines seiner Organe, das für die Erhaltung des Körpers von entscheidender Bedeutung ist.

In diesem Sinne versteht Bernard das innere Milieu als ein universales Prinzip, über das in funktionaler Hinsicht alle organischen Phänomene erklärt werden können; alle Lebensprozesse sind nach Bernard auf das eine Ziel (»but«) gerichtet, die Einheit der Lebensbedingungen in einem Organismus aufrechtzuerhalten.[265] Er vernachlässigt dabei allerdings, dass viele organische Prozesse – in erster Linie die mit der ↑Fortpflanzung zusammenhängenden – funktional über das einzelne Individuum hinausweisen und ihr biologischer Zweck damit nicht die Stabilisierung des inneren Milieus des einen Organismus ist.

Hormon

Der Ausdruck ›Hormon‹ (abgeleitet von griech. ›ὁρμή‹ »Antrieb, Anstoß«) wird von dem Physiologen E.H. Starling 1905 geprägt.[266] Hormone sind nach Starling besondere chemische Stoffe im Körper, die für die Steuerung und Koordination der Prozesse des Stoffwechsels, des Wachstum und der Fortpflanzung verantwortlich sind. Starling spricht von ›chemischen Boten‹ (»chemical messengers«).

Bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts werden von Physiologen Untersuchungen zur inneren Sekretion von Stoffen durchgeführt, u.a. von A. Berthold anhand von Kastrationsexperimenten mit Hähnen[267] und von C.E. Brown-Séquard durch Selbstversuche mit injiziertem Hodensaft[268]. Es kommt dabei zur Identifizierung eines Kontrollsystems, das unabhängig vom Nervensystem arbeitet. Zusammengefasst werden diese Phänomene als *innere Sekretion* (zunächst bei Bernard 1855 nur als »sécrétion«[269]) und später unter dem Titel ***Endokrinologie*** (franz. Lévi & Rotschild 1911: ›endocrinologie‹[270]; engl. Dorland 1913: ›endocrinology‹[271]). Außerhalb eines regulationstheoretischen Zusammenhangs erscheint der Ausdruck ***innere Sekretion*** bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts (Makittrick 1772: »nutrition to be an internal secretion«[272]; Kessler 1807: »innere Secretion […, die] den innern Gebilden Nahrungsstoff ansetzt«[273]; Configliachi 1809: »interna secrezione«[274]; dt. Übers. 1811: »innere Sekretion [von Luftbestandteilen in die Schwimmblase bei Fischen]«[275]). C. Bernard, der den Ausdruck ›innere Sekretion‹ (»sécrétion interne«) offenbar seit 1857 verwendet[276], ist auch der erste, der einen direkten Beleg für den Vorgang der inneren Sekretion liefert, indem er den Eintritt von Zucker, der in der Leber gebildet wurde, ins Blut nachweist.[277] Bei Bernard und seinen Nachfolgern im 19. Jahrhundert bezieht sich das Konzept der inneren Sekretion noch nicht auf eine hormonale Kontrolle, sondern auf jede regulatorische oder auch nur der Ernährung dienende Abgabe von Stoffen aus Organen in das »innere Milieu« des Körpers, d.h. im Wesentlichen in das Blut.

Das erste Hormon, das 1901/02 isoliert wird, ist das Nebennierenhormon *Adrenalin*.[278] Es folgt 1922 die Beschreibung des *Insulins*[279] und seit Ende der 20er Jahre die Isolierung der Sexualhormone, die in den Keimdrüsen produziert werden (*Stereoidhormone*)[280.281] Das erste bei Insekten nachgewiesene Hormon ist das 1954 isolierte Häutungshormon *Ecdyson*.[282]

Für die Regulation von physiologischen Prozessen bei Pflanzen postuliert J. Sachs bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts chemische Signalstoffe. Die Auslösung von Knollenbildung, Blühinduktion, korrelativer Wachstumshemmung (»Apikaldominanz«) sowie Spross- und Wurzelbildung sind nach seinen Vorstellungen auf diese Weise zu erklären.[283] H. Fitting weist 1909 für die durch Pollen induzierten Veränderungen ein »wirksames Prinzip« von »chemischer Natur« nach, das auch von »getötetem Pollen« abgegeben wird.[284] Die ersten chemisch bekannten Pflanzenhormone sind die das Längenwachstum fördernden *Gibbereline*, die 1926 von japanischen Physiologen nachgewiesen und 1938 isoliert werden.[285] Das wichtigste natürliche Pflanzenhormon, der Stoff β-Indolylessigsäure, wird zunächst als *Heteroauxin* bezeichnet, und von der zuvor als *Auxin* beschriebenen Substanz[286] unterschieden.[287] Weil sich die erste Beschreibung des Auxins aber als falsch erwies, wird das Heteroauxin später in *Auxin* umbenannt.[288]

A. Bethe definiert 1932: »Hormone sind solche im Stoffwechsel eines Organismus gebildete Substanzen, welche für den Bestand des Individuums oder der Art wichtige Reizwirkungen im produzierenden Organismus selbst oder an anderen Lebewesen hervorzurufen imstande sind«.[289] Nach dem Ort der Wirkung unterscheidet Bethe zwischen ***Endohormonen***, die in dem produzierenden Organismus selbst wirksam werden, und ***Ektohormonen***, die »nach außen abgegeben auf andere Lebewesen einen für den Produzenten oder die Art nützlichen Einfluß ausüben«.[290] Den Aus-

druck ›Endohormone‹ schlägt K. Walz bereits 1921 für innerhalb einer Zelle wirksame Botenstoffe vor, genauer für solche Hormone, »die auf die einzelnen Teile der [sie produzierenden] Zelle selbst wirken, die Korrelationen zwischen Zellwand, Plasma, Kern und Granula vermitteln«.[291] Walz hat ein klares regulationstheoretisches Verständnis der Endohormone: Sie dienten dazu, »die gegenseitigen Beziehungen zwischen den einzelnen Teilen des Körpers herbeizuführen«.[292] Eine Differenzierung zwischen Endo- und Ektohormonen findet sich vor Bethe auch bereits 1928 bei L. Randoin und H. Simmonet – allerdings legen diese Autoren ihrer Differenzierung nicht den Ort der Wirkung, sondern die Herkunft des Hormons zugrunde: *Endohormone* (»endhormones«) sind nach den Autoren alle in einem Organismus produzierten Botenstoffe, *Exohormone* (»exhormones«) dagegen stoffwechselphysiologisch wichtige Substanzen, die aus der Umwelt aufgenommen werden, also die Vitamine.[293] Bethe unterscheidet für die Ektohormone (in seinem Sinne) weiter zwischen ***Homoiohormonen***, die auf Individuen der gleichen Art wirken (z.B. Art-, Familien- und Individualgerüche), und ***Alloiohormonen***, die für Individuen anderer Arten wirksam werden (z.B. die Blütendüfte). Bethes Terminologie kann sich in der Folge allerdings nicht durchsetzen. Statt seines Ausdrucks ›Homoiohormon‹ verbreitete sich zur Bezeichnung der innerartliche Kommunikation mittels chemischer Substanzen der Terminus ***Pheromon***, den P. Karlson und M. Lüscher 1959 einführen. Pheromone sind nach ihrer Definition Substanzen, die bei Artgenossen definierte Verhaltensweisen oder Entwicklungsprozesse auslösen: »substances which are secreted to the outside by an individual and received by a second individual of the same species, in which they release a specific reaction, for example, a definite behaviour or a developmental process«.[294] Durch ihre Wirkung auf andere Artgenossen grenzen die Autoren die Pheromone von anderen Stoffen ab, die zwischen Organismen verschiedener Arten wirksam sind.

Homöostase

Der Ausdruck ›Homöostase‹ wird 1926 von dem Physiologen W.B. Cannon eingeführt.[295] Er versteht darunter die Stabilität des physiologischen Zustandes eines Körpers in einem Fließgleichgewicht (»steady state«), die durch »koordinierte physiologische Reaktionen« erreicht wird.[296] Cannons Ausgangspunkt für die Einführung des Begriffs bilden seine Untersuchungen zum autonomen Nervensystem und zur Adrenalinsekretion. Er bezieht den Ausdruck später auf viele verschiedene Regulationseinrichtungen, die von der Konstanthaltung des Zucker- und Sauerstoffgehalts im Blut bis zum Temperatur- und Ionenhaushalt des Körpers reichen. In seinem späteren populären Buch bezieht Cannon den Begriff auch auf soziale Phänomene und spricht von der *sozialen Homöostase*.[297]

Vor Einführung des neuen Begriffs arbeitet Cannon zu einem breiten Spektrum physiologischer Fragen, z.B. zum Stoffwechsel und seiner hormonalen Kontrolle, zur Thermoregulation und zur neuronalen Regulation des Blutdrucks und Herzschlags. Seine wesentlichen Beiträge beziehen sich auf die Wirkungsweise des autonomen Nervensystems. Er untersucht dabei die Abhängigkeit der Verdauungsvorgänge bei Tieren von ihrem emotionalen Zustand und allgemein den Zusammenhang von Emotionen und physiologischen Vorgängen.[298] Der unmittelbare Auslöser zur Einführung des neuen Begriffs sind für Cannon seine Studien zu den neuronalen Mechanismen der Mobilisierung von Zucker im Fall eines niedrigen Blutzuckerspiegels, die er 1924 zusammen mit M.A. McIver and S.W. Bliss veröffentlicht. Die Autoren weisen dabei eine Zunahme der Adrenalinsekretion bei fallendem Blutzuckergehalt nach der Injektion von Insulin nach. Sie schreiben diese Reaktion einer Aktivität des sympathischen Nervensystems zu und interpretieren sie als eine funktionale Gegenreaktion, die auf die Mobilisierung von Zucker aus der Leber gerichtet ist. In ihrer Zusammenfassung sprechen die Autoren von der Identifikation eines komplexen Mechanismus, der der Stabilisierung des Blutzuckers dient (»a set of mechanisms, having the function of maintaining the physiological percentage of blood sugar when there is danger of sufficiency«).[299] Im folgenden Jahr verallgemeinert Cannon die Ergebnisse und bezeichnet den Zustand eines lebendigen Körpers als ein *Fließgleichgewicht* (»steady state«; ↑Gleichgewicht), das von physiologischen Agenten aufrechterhalten wird (»agencies maintaining them«).[300] Cannon führt dabei außerdem das Konzept der *Gleichgewichtsfaktoren* (»equilibrating factors«) ein, deren wissenschaftlicher Wert in der Vereinheitlichung heterogener Beobachtungsergebnisse liege (»unifying some apparently diverse and separate observations«).[301]

›Homöostase‹ bezeichnet für Cannon die Stabilität des inneren Milieus eines Organismus und die Mechanismen, die diese erzeugen (»coördinated physiological reactions which maintain most of the steady states in the body«).[302] Den Begriff der Homöostase will Cannon ausdrücklich allein für *offene Systeme* (↑Bedürfnis) verwenden; er sei unterschieden von

dem Konzept des ↑Gleichgewichts, das sich auf einfache Zustände in physikalisch-chemischen Systemen beziehe.[303]

In seiner systematischen Darstellung homöostatischer Mechanismen unterscheidet Cannon zwei grundsätzliche Typen: (1) die materielle Versorgung der Zellen mit z.B. Stoffen für Wachstum und Reparaturprozesse (Wasser, Salze, Sauerstoff, Glukose, Proteine, Fette etc.) und (2) Umweltfaktoren, die die zellulären Aktivitäten beeinflussen, z.B. der osmotische Druck, die Temperatur, der pH-Wert etc. Im Hinblick auf die »Agenten« der Homöostase differenziert Cannon zwischen ›Versorgungen‹ (»supplies«) und ›Prozessen‹ (»processes«). Die Versorgungen beziehen sich im Wesentlichen auf die Speicherung von Stoffen, für die Cannon wiederum zwischen zwei Typen unterscheidet: ›Speicherung durch Überflutung‹ (»storage by inundation«) und ›Speicherung durch Einschlüsse‹ (»storage by segregation«).[304] In der wichtigen Kategorie der ›Homöostase durch Regulationsprozesse‹ (»homeostasis by regulating processes«) behandelt Cannon die Erhaltung eines kontanten pH-Werts im Blut und die Erhaltung einer konstanten Körpertemperatur.[305] Der gemeinsame Mechanismus dieser Prozesse bestehe in der Veränderung der Geschwindigkeit eines kontinuierlichen Prozesses. Eine nähere Charakterisierung des kausalen Musters, das diesen Regulationen zugrunde liegt, liefert Cannon allerdings nicht – dies erfolgt erst in den 1940er Jahren mit der Begründung der Kybernetik und der Beschreibung des Regelkreises als eines allgemeinen kausalen Schemas der Regulation in natürlichen und künstlichen Systemen.

In seinem populären Buch von 1932 fungiert die Homöostase für Cannon als ein vereinheitlichendes Prinzip, das für die verschiedenen Bereiche der Physiologie eine durchgehende Interpretationsgrundlage bildet. Cannon diskutiert u.a. die Homöostase von Zucker, Proteinen, Fetten und Kalzium. Wiederholt verweist Cannon auf C. Bernard als einen seiner wesentlichen Vorgänger in der Erforschung von Regulationsmechanismen bei Tieren.[306]

Parallel zur physiologischen Homöostase wird Mitte der 1950er Jahre das Konzept der *genetischen Homöostase* entwickelt.[307] B. Wallace und T. Dobzhansky, die den Ausdruck 1953 verwenden, stellen in *Drosophila*-Populationen fest, dass die Zahlen der homozygoten Fliegen sehr viel stärker bei Änderungen der Umweltbedingungen schwanken als die der heterozygoten. Die relativ große Konstanz der Überlebenswahrscheinlichkeit der heterozygoten Tiere wird von den Autoren ›genetische Homöostase‹ genannt. I.M. Lerner versteht unter dem Begriff 1954 allgemein die Stabilität der Frequenzen von Genen in einer Population im Gleichgewicht, die dadurch bewirkt wird, dass Störungen des Gleichgewichts aufgrund von Mutation oder Migration durch andere Faktoren, insbesondere die Selektion, wieder ausgeglichen werden.[308]

Später wird das Konzept der Homöostase allgemein auf jedes durch Regulationsmechanismen aufrechterhaltene System, und damit z.B. auch auf Ökosysteme bezogen.[309] In der Theorie der Ökologie ist die Homöostase mit der Vorstellung eines ökologischen ↑Gleichgewichts verbunden. In vielen Theorien seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird eine zunehmende Stabilität in der »Sukzession« von Gemeinschaften eines Ökosystems postuliert (↑Entwicklung, ökologische). Der Zustand der maximalen Homöostase soll in der Schlussgemeinschaft der Entwicklung, dem »Klimax«, verwirklicht sein.

Äquifinalität und Äquipotenzialität

Verwandt mit dem Konzept der Homöostase ist der Begriff der ›Äquifinalität‹, den H. Driesch zu Beginn des 20. Jahrhunderts einführt. Ausgehend von seinen entwicklungsbiologischen Untersuchungen prägt Driesch 1908 die Formulierung »Äquifinalität von Restitutionen« (zuerst auf Englisch: »Equifinality of Restitutions«[310]) und versteht darunter die Fähigkeit von Organismen, die gleichen Strukturen auf verschiedenem Wege zu bilden. Nach Drieschs Worten sind die äquifinalen Restitutionen diejenigen, »welche von ein und demselben Ausgange ihren Ursprung nehmen, und welche zu ein und demselben Ende führen, welche sich aber verschiedener Mittel bedienen, welche verschiedene Bahnen einschlagen in den verschiedenen Individuen ein und derselben Spezies«.[311] Formelhaft charakterisiert Driesch die Äquifinalität als »*ein* Ausgangspunkt, *ein* Ende, aber […] verschiedene Wege und Mittel«.[312] Das Adjektiv ›äquifinal‹ verwendet Driesch bereits seit 1902. Er berichtet in diesem Jahr von mehreren Fällen »äquifinaler Restitutionsreguationen« und definiert: »Als äquifinal will ich solche Regulationsvorgänge bezeichnen, welche sich, von gleichem Anfangsstadium ausgehend und zu gleichem Endstadium führend, nur durch die Wege, auf denen dieses Endstadium erreicht wird, von einander unterscheiden«.[313] In Anlehnung an Driesch verwendet auch J. von Uexküll seit 1907 die Formulierung *äquifinale Regulation*[314]; später erscheint der Ausdruck auch bei vielen anderen theoretischen Biologen[315].

Aufgegriffen wird der Ausdruck in den 1930er Jahren durch L. von Bertalanffy. Er versteht unter

›Äquifinalität‹ 1937 die Fähigkeit, »dass das System aus beliebiger Anfangslage auf verschiedenen Wegen zu einem stets gleichen Endzustand überzugehen vermag«.[316] Das mit dem Konzept bezeichnete Vermögen sei geeignet, die Differenz zwischen Organismen und Maschinen auf den Begriff zu bringen: Bei Organismen könne im Gegensatz zu Maschinen das Ziel eines Prozesses (z.B. in der Embryonalentwicklung) über verschiedene Wege erreicht werden.[317] Diametral verschieden sind nur die Absichten, die Driesch und von Bertalanffy mit dem Begriff verfolgen. Während Driesch in dem so beschriebenen Phänomen einen Beweis des Vitalismus sieht, will von Bertalanffy mit dem Begriff gerade ein physikalisch bestimmbares Merkmal offener Systeme bezeichnen: »Die Äquifinalität ist nicht begründet in einer vitalistischen ›Voraussicht‹, sondern wurzelt in der dynamischen Ordnung, die für das organische Geschehen als primär aufzufassen ist«.[318] Gemeinsam ist beiden Autoren aber das Vorhaben, einen Begriff zu geben, der die allgemeine Zielgerichtetheit organischer Prozesse darstellt.

Eine ähnliche Bedeutung wie ›äquifinal‹ hat bei Driesch der Ausdruck *äquipotenziell*. »Äquipotentiell« nennt Driesch seit 1899 die Eigenschaft der Teile eines sich entwickelnden Organismus, zu einem ähnlichen Entwicklungsergebnis gelangen zu können, z.B. den ganzen Organismus bilden zu können. Weil die Schädigungen von Teilen eines sich entwickelnden Organismus von anderen Teilen ausgeglichen werden können, so dass wieder der ganze Organismus gebildet wird, weil also die Ganzheit eines Organismus dadurch ausgezeichnet ist, »daß jedes ihrer Elemente jede einzelne Rolle in der Gesamtheit dessen spielen kann, was im ganzen System geschieht«, bezeichnet Driesch den Organismus als ein *harmonisch-äquipotenzielles System*.[319] Äquipotenzielle Teile enthalten also die Fähigkeit zur Herstellung des gleichen Endprodukts, sie verfügen über die gleiche »prospektive Potenz«, wie es bei Driesch heißt. Auch das Substantiv *Äquipotenzialität* findet sich seit 1899 bei Driesch.[320]

Homöorhese

Nicht nur statische Zustände, sondern auch dynamische Prozesse können über Regulationseinrichtungen stabilisiert werden. Der Entwicklungsbiologe C.H. Waddington bezeichnet 1957 die stabilisierten Transformationsschritte in der individuellen Entwicklung eines Organismus als ›Homöorhese‹ (»homeorhesis«). Er beschreibt sie als Veränderungspfade, auf die das System nach Störungen zurückzukehren strebt (»pathway of change which is equilibrated in the sense that the system tends to return to it after disturbance«).[321] Die (grafische) Repräsentation der regulierten Sukzession von Zuständen eines Systems nennt Waddington auch eine ***Creode*** (zusammengesetzt aus griech. ›χρή‹ »notwendig« und ›ὁδός‹ »Weg«).

Ein analoger Begriff wird vereinzelt in der soziologischen Systemtheorie verwendet. Klassisch ist für soziologische Analysen die Angabe eines *Bezugspunkts*, hinsichtlich dessen eine soziale Struktur als funktional beurteilt werden kann.[322] Handelt es sich allerdings um ein dynamisches System, dann kann sich der Bezugspunkt in der Zeit wandeln, und die funktionale Methode ist damit nicht an die Voraussetzung des Bestandserhalts gekoppelt. Für sich wandelnde Systeme wird der konstante Bezugspunkt zu einem *Bezugsweg* (Ridder 1972).[323] Unter Aufgabe des Bezugs auf den Bestandserhalt und die Stabilisierung eines Systems kann die funktionale Methode mit diesem Begriff zu einem Instrument der Analyse dynamischer Systeme werden.

Kybernetik

Das Wort ›Kybernetik‹ geht auf griech. ›κυβερνήτης‹ »Steuermann« zurück und verweist insofern allein auf die Tätigkeit des Steuerns, nicht aber auf den Prozess einer Zielantizipation, die das Handeln eines Lotsen kennzeichnet.[324] Die Wortgeschichte kann »bis zu einem nicht näher bekannten Mittelmeervolk der Steinzeit« zurückverfolgt werden (Lang 1968).[325] Auch in sachlicher Hinsicht ist die Kybernetik zumindest in ihrer Anwendung sehr alt, insofern bereits seit der Antike technische Regulationseinrichtungen eingesetzt werden.[326]

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird von zwei Seiten vorgeschlagen, den Begriff der Kybernetik für eine allgemeine Lehre der Verwaltung und Regierung von menschlichen Gemeinschaften zu verwenden. Diese Vorschläge stammen von A.-M. Ampère (1834)[327] und B. Trentowski (1843)[328]. Bei Ampère fällt die Kybernetik (»cybernétique«) in seiner Klassifikation der Wissenschaften unter die eigentliche Politik (»politique proprement dite«); ihre Aufgabe bestehe in der Sicherung des Friedens.

Mit diesen älteren Ansätzen hat die von N. Wiener 1948 so genannte Kybernetik nur den Namen gemeinsam. Wiener entwickelt sein Verständnis der Kybernetik ausgehend von der Informations- und Nachrichtentechnik. Steuerung (»control«) und Regulation bilden für Wiener die beiden grundlegenden Konzepte der Kybernetik.[329] Im Anschluss an Wie-

»Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine« (Wiener 1948).
»[T]he study of systems that are open to energy but closed to information and control« (Ashby 1956, 4).
»[D]ie Wissenschaft von den Steuermechanismen« (Wieser 1959, 17).
»[D]ie Theorie des Zusammenhangs möglicher dynamischer selbstregulierender Systeme mit ihren Teilsystemen« (Klaus 1961/65, 41).
»Ich vermute, daß die Kybernetik die zukünftige Universalwissenschaft sein wird« (Steinbuch 1961, 599).
»Kybernetik ist die allgemeine, formale Wissenschaft von der Struktur, den Relationen und dem Verhalten dynamischer Systeme« (Flechtner 1966, 10).
»Wissenschaft vom Wirkungsgefüge« (Mittelstaedt 1968, 18).
»Wissenschaft vom Modell« (Zemanek 1968, 22).
»Theorie der Organisation« (Mirow 1969).
»The principal objective of cybernetical studies lies in an analysis of the relation between the performance of systems and their structure. It is important that no further assumptions are made about the origin and the nature of systems and therefore biological as well as technical systems can be the objects of investigation« (Marko, Hauske & Struppler 1988, V).

Tab. 238. Definitionen der Kybernetik.

ner werden in den 1950er und 60er Jahren zahlreiche Definitionen der Kybernetik gegeben, die meist sehr allgemein sind und sie als die Wissenschaft der dynamischen Systeme, der Wirkungsgefüge, der Modelle, der Organisation oder gar als »Universalwissenschaft« (Steinbuch 1961) bestimmen (vgl. Tab. 238).[330]

Der entscheidende Anstoß für die Begründung der Kybernetik ist die Annahme, dass sich eine übergreifende Systemwissenschaft formulieren lässt, die die Prinzipien von Systemen unabhängig von ihrer jeweiligen Verkörperung bestimmen kann. Nicht nur Mechanismen der Regulation, sondern auch Vorgänge der Kommunikation und Informationsverarbeitung werden dabei zur Kybernetik gerechnet. Mit diesem Gegenstand sollte die Kybernetik in den Augen vieler ihrer frühen Protagonisten eine neue Integrationswissenschaft darstellen, die eine neue Einheit der Wissenschaften begründet und insbesondere die Spaltung in die »zwei Kulturen« der Natur- und Geisteswissenschaften zu überwinden hilft. Der Innovationsenthusiasmus der neugegründeten Wissenschaft ist dabei so groß, dass größere Einigkeit darüber besteht, *dass* die Kybernetik die neue Einheitswissenschaft bildet, als darüber, *worin* denn diese neue Einheit besteht und auf welchen Begriffen sie zentral aufbaut.

Die umfassendste Festlegung erfährt die Kybernetik in der Bestimmung als Wissenschaft der dynamischen Abläufe. Ihr Gegenstand seien die Gegenstände, sofern sie veränderlich sind. Als diese Wissenschaft des Dynamischen, des »Heraklitschen Typs«, wird sie den klassischen, an statischen Modellen orientierten Wissenschaften des »Parmenidesschen Typs« entgegengestellt und so zum Leitbild einer modernen Wissenschaft überhaupt. Ein Plädoyer dafür hält S. Maser 1968: »Die Welt besteht nicht aus Seiendem, aus Abgeschlossenem, aus Fertigem, sondern aus Werdendem, aus sich Veränderndem, aus Offenem, aus Prozessen. Nicht wie die Welt ist, sondern wie sie funktioniert, und wie sie als Funktionierendes beherrschbar ist, das ist in den heutigen Wissenschaften von Interesse. Die kybernetischen oder dynamischen Wissenschaften versuchen eine adäquate Beschreibung einer funktionalen, prozessualen, werdenden Welt zu geben, um diese dadurch zu verstehen, nachzuahmen und zu beherrschen«.[331]

Zahlreiche Studien widmen sich in den 1960er und 70er Jahren dem wissenschaftstheoretischen Status der Kybernetik. H. Zenamek versteht sie 1968 als »Metawissenschaft« oder allgemein als »Wissenschaft vom Modell«.[332] Wegen ihrer nicht eindeutigen Zuordnung zu den klassischen wissenschaftlichen Disziplinen und der damit gerechtfertigten Analyse von Sachverhalten verschiedener Wissensgebiete durch »Kybernetiker« deutet sie H. Lenk 1971 als »intellektuelles Niemandsland, in dem nur freies Vagabundieren möglich« sei: »Der Kybernetiker scheint ein letztes Reservat intellektueller Narrenfreiheit zugestanden zu bekommen«.[333]

Nach dem rasanten Aufstieg der Kybernetik seit den 1940er Jahren kann seit dem Ende des 20. Jahrhunderts auch wieder von ihrem »Fall« gesprochen werden. Vor allem hinsichtlich des ambitionierten Projekts, die Entgegensetzung der »zwei Kulturen« zu überwinden und eine gemeinsame theoretische Grundlage sowie gemeinsame Begriffe für die Natur- und Geisteswissenschaften zu finden – z.B. ›System‹, ›Information‹, ›Kommunikation‹, ›Regelung‹ –, wird das Scheitern der Kybernetik konstatiert: »die Kybernetik als Universalwissenschaft verschwand sang- und klanglos in den Kellerräumen der Wissenschaftsgeschichte. Die Kybernetik war als marginale Kriegswissenschaft entstanden, erlebte ihren Aufstieg als Nachkriegswissenschaft und verabschiedete

sich ungefähr zu dem Zeitpunkt, da die Nachkriegszeit vorbei war« (Hagner 2008).[334]

Selbstregulation

Der Ausdruck ›Selbstregulation‹ ist seit Ende des 17. Jahrhunderts im Englischen nachweisbar, zunächst in einer lebenspraktisch-moralphilosophischen Bedeutung, seit den 1820er Jahren auch im physiologischen Kontext.

Frühe Wortgeschichte

Anfangs, bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts, wird das Konzept vorwiegend auf die individuell kontrollierte (moralische) Lebensführung des Menschen bezogen[335] (Norris 1698: »[It] is a very Considerable degree of Self-regulation for a Man to proceed thus far, not to Enjoy, but only to Use the World«[336]; Trotter 1808: »The nervous frame must […] trust to self-regulation, in a great measure, for exemption from many painful affections, over which the powers of medicine have no controul«[337]). Das Konzept ist also anfangs an die Vorstellung der Steuerung durch ein mentales System gebunden (H. More 1811: »self-regulation of mind«[338]; Rooke 1838: »the earth, which contains no mental system of self-regulation within, and thereofore no means of self-organisation«[339]; Thompson 1869: »the conscious self-regulation of the individual«[340]).

In den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts wird der Begriff aber allmählich aus dem mentalistischen Kontext gelöst und auf Prozesse übertragen, die ohne zentrale Steuerung aufgrund eines internen Kompensationsmechanismus einen Gleichgewichtszustand einhalten. Zuerst erfolgt diese Übertragung offenbar im Kontext der Ökonomie (Anonymus 1820: »the existence of a principle of self-regulation by which they [i.e. the profits in different employments] are restored to an equality«[341]). Aber auch im Bereich der Technik erscheint das Substantiv ›Selbstregulation‹ seit den 1820er Jahren im Englischen (Pasley 1825: »Under the present system of working steam engines by fire, I would propose, whether a species of self-regulation might not be introduced, so as conduct electric matter to and from the water in the boiler, or to and from the steam in the dome of the boiler, so as to maintain the power always equable«[342]).

Auch im Kontext der Physiologie wird der Ausdruck vereinzelt in den 1820er Jahren verwendet. So gebraucht ihn R.T. Gore 1827 als Übersetzung des Wortes ›Selbstbestimmung‹ in C.G. Carus' Handbuch der vergleichenden Anatomie (»the interposition of an intermediate central Nervous System […] will be accompanied by a greater degree of power of volition and self-regulation«[343]). Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts gibt es aber nur wenige Nachweise des Ausdrucks in der Physiologie. Über den engeren physiologischen Kontext hinaus wird die Selbstregulation seit der Mitte des Jahrhunderts auch als die Fähigkeit von Individuen zur Erhaltung ihrer eigenen körperlichen Integrität angesichts von störenden Einflüssen der Umwelt verstanden (Morell 1853: »the one culminating purpose to which all the lower spheres of organization perpetually tend; – that, namely, of producing an independent individual, containing in it the power of self-regulation, and capable of reacting in opposition to the outward impulses of nature«[344]).

Häufiger als das Substantiv wird zu Beginn des 19. Jahrhunderts das Adjektiv ›selbst-reguliert‹ verwendet. Es wird zunächst in übertragener Bedeutung gebraucht (Anonymus 1801: »self-regulated harmony«[345]), seit den 1820er Jahren aber auch im technischen Zusammenhang im Sinne von *selbstregulierten Maschinen* wie dem Thermostat oder dem Fliehkraftregler (Anonymus 1825: »self-regulated stream of hydrogen gas«[346]; Tredgold 1827: »a self regulated machine«[347]; Anonymus 1837: »self-regulating thermostat or heat governor«[348]). In einem frühen ökologisch-selektionstheoretischen Sinn verwendet der Botaniker T.P. Matthew 1831 den Ausdruck: »The self-regulating adaptive disposition of organized life may, in part, be traced to the extreme fecundity of Nature, who […] has, in all the varieties of her offspring a prolific power much beyond […] what is necessary to fill up the vacancies caused by senile death«[349] (↑Selektion).

Im Deutschen taucht in den 1830er Jahren ebenfalls in sehr in verschiedenen Kontexten der Ausdruck ***Selbstregulierung*** auf. Zunächst erscheint er in einem medizinischen Handbuch der Geburtshilfe (Löwenstein 1831: »Selbstregulirung der Wehenthätigkeit«[350]), dann in Abhandlungen zur Technik als direkte Übersetzung aus dem Englischen (Schmidt 1834: »Brunton's Ofen mit Selbstregulirung«[351]; Lardner & Kater 1836: »Bei den Dampfmaschinen ist die Selbstregulirung bis zu einer erstaunlichen Vollkommenheit gebracht«[352]), später in der Physiologie (Meissner 1858: »Selbstregulirung des Blutes hinsichtlich der Verhältnisse seiner Bestandtheile [insbesondere seines Eiweißgehaltes]«[353]), außerdem in der Bevölkerungswissenschaft im Sinne der Steuerung der Bevölkerungsgröße (A.S. 1844: »In gleichem Verhältnisse, wie die Bewegung der Maschine, befindet sich die Bewegung der Völker. Nur dort, wo die Naturgesetze sich ungehinderte Geltung

verschaffen können, und wo der natürlichen Entwickelung nicht entgegengetreten wird, geht die Selbstregulirung vor sich«)[354], und schließlich auch in abstrakter Bedeutung bezogen auf politisch-soziale Prozesse (Hillebrand 1842: »Der Staat, als der Organismus der objektiven Totalität der Freiheitsexistenz, fordert […] die Selbstregulirung seiner inhaltlichen Momente in ihrem Unterschiede«[355]).

18. Jh.: Alberti (1721): »sich regulirendes Wesen«

Vor der Verwendung des Substantivs wird in grundlegenden Schriften zur Biologie aber auf verwandte, meist zusammengesetzte Formen zurückgegriffen, um der Implikation der Fremdsteuerung in der Zuschreibung der Regulation zu einem organischen Prozess entgegenzuwirken. Die Rede von einer sich selbst regulierenden Einheit macht deutlich, dass die Regulation nicht von außen auferlegt ist, sondern die regelnde Instanz selbst Teil des geregelten Systems ist. Eine der historischen Ursprünge des Selbstregulationskonzepts in diesem Sinne liegt in den vitalistischen Theorien zu Beginn des 18. Jahrhunderts. In diesen Theorien wird die besondere Kraft der Organisation und Steuerung der Lebensvorgänge in die Organismen selbst verlegt, und diese Ansätze distanzieren sich damit von Theorien der Fremdorganisation der Lebewesen (z.B. durch einen beständig eingreifenden Gott).

So bezeichnet der Arzt M. Alberti jedes Lebewesen, sei es Pflanze oder Tier, als ein »sich regulirendes Wesen«: Er behauptet, »daß, gleichwie in den menschlichen Cörper ein vernünftiges, ohncörperliches (ich meyne aber nicht schlechthin *immateriale* sondern *incorporeum*) Wesen ist, welches darinnen so wol die vernüfftigen Schliessungen und Folgerungen aber *actus rationis & ratiocinationes*, als auch die übrigen Bewegungen, welche zur Erhaltung dieses Cörpers nöthig sind, oder *actus vitales* einzig und allein ohne Zuthuung eines andern Wesens, verrichtet; also auch in denen Thieren und Pflantzen, ein solches vernünfftiges, ohncörperliches doch nach der Nothwendigkeit ihrer Verrichtung auch in ihrer Vernunfft sich regulirendes Wesen, welches ich mit einem Wort die vernünfftige Seele *animam rationalem* nenne, die da theils vernünfftig schliesset, als auch vernünfftig zu schliessen vermögend ist«.[356] Alberti wendet sich damit gegen rein mechanistische Deutungen des Lebensprozesses und postuliert – wie sein Lehrer G.E. Stahl – eine Seele als eine jedem Lebewesen innewohnende vernünftige Kraft, die seine Vorgänge disponiert, regiert und erhält (↑*Vitalismus*). Ironischerweise liegen also die historischen Ursprünge des Konzepts der Selbstregulation gerade in den vitalistischen Strömungen zu Beginn des 18. Jahrhunderts, die sich als Alternative zur mechanistischen Deutung der Lebensprozesse positionieren. Überraschend ist dies, weil ›Regulator‹ und ›Regulation‹ im frühen 18. Jahrhundert vielfach in technischen Zusammenhängen verwendete Ausdrücke sind und auf diese Tradition auch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts in der mechanistisch orientierten Physiologie zurückgegriffen wird. Es kann damit auch als ein Einfluss mechanistischen Denkens verstanden werden, wenn Alberti die Wirkungsweise der Seele nach dem Modell einer technischen Regulation erklärt.

Im 18. Jahrhundert werden Organismen nicht regelmäßig als sich selbst regulierende Systeme beschrieben. Statt ›Regulation‹ tritt vielmehr ↑›Organisation‹ ins Zentrum der biologischen Begriffsbildung. Auch I. Kants Philosophie der Biologie ist vielmehr um den Begriff der Organisation zentriert als um den der Regulation (und auch wenn Bommersheim es 1919 nahe legt[357], verwendet Kant den Ausdruck ›Selbstregulation‹ überhaupt nicht). Für Kant sind organisierte Wesen der Natur funktionale Einheiten, nicht weil sie über Mechanismen der Regulation verfügen, sondern weil sie Organisationen aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen bilden.

Spätes 19. Jh.: Physiologischer Terminus

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts findet das Wortfeld um ›Selbstregulation‹ Eingang in die Sprache der physiologischen Forschung. R. Heidenhain bezieht es 1864 auf die Kontrolle der Aktivität des Herzens nach einem kausalen Mechanismus. Es bezeichnet damit einen rein physiologisch bestimmten Vorgang, und nicht mehr eine über mentale oder bewusste Prozesse vermittelte Selbstkontrolle. Einzelne Organe werden selbst zu den Orten der Selbstregulation. Heidenhain kann daher explizit den Vergleich zu mechanischen Regulationseinrichtungen ziehen: »Es findet in dem Muskel eine Selbstregulation statt, wie in einer Dampfmaschine, die eine Vorrichtung besässe, in jedem Augenblicke die Kohlenverbrennung nach der zu verrichtenden Arbeit zu reguliren«.[358] Auch das abstrakte Prinzip dieser Regulation wird von Heidenhain formuliert: »Alle [Muskeln] besitzen jene Selbstregulation, die nach dem Gesetze wirkt, dass die Summe der in lebendige Kräfte umgewandelten Spannkräfte Function der Spannung ist, in welcher sich der Muskel im Momente der Reizung befindet«.[359]

Auch in nervenphysiologischen Studien findet das Konzept in den 1860er Jahren Anwendung: Als Ergebnis seiner Untersuchungen zur Nervenphysiolo-

gie des Frosches erklärt F. Goltz 1869 »centrale Anpassungserscheinungen«, die vom Rückenmark eines geköpften Frosches geleistet werden, als »Summe von Selbstregulirungen«.[360] Das Konzept der Selbstregulierung tritt bei Goltz an die Stelle von älteren Begriffen der Seelenlehre, z.B. dem ↑ Bewusstsein oder der ↑Intelligenz. Vor Goltz war aber auch der Ausdruck ›Selbstregulierung‹ in den Kontext von mentalen Funktionen integriert (von Feuchtersleben 1845: »Selbstregulirung seiner Denkfunktionen«[361]). Nach Goltz findet sich die Selbstregulierung allein bei Lebewesen, und sie liegt bei keiner Maschine vor. Im Anschluss an Goltz spricht auch W. Wundt 1874 von einem Prinzip der »Selbstregulirung«, das er im Zusammenhang mit der vom Gehirn unabhängigen nervösen Steuerung von Bewegungen diskutiert, und er versteht darunter die Regulation, die sich aus der Wechselwirkung mehrerer Reflexe ergibt.[362] Sehr allgemein erläutert H. Spencer ›Selbstregulation‹ 1866/71 als Koordination von Aktionen (»a better co-ordination of actions«).[363]

Für den Entwicklungsbiologen W. Roux ist die »Selbstregulation« 1881 eine der »Grundeigenschaften«[364] des Lebens oder sogar die »erste wesentliche Eigenschaft des Organischen«.[365] Er bezeichnet damit die »Dauerfähigkeit« der Organismen, d.h. die Fähigkeit sich zu erhalten. Für Roux wird die Rede von Selbstregulation bedeutsam in der Abgrenzung zu dem Regulationskonzept, das H. Driesch zur Begründung seines Vitalismus besetzt. So bildet die Selbstregulation für Roux ausdrücklich ein »nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen«.[366] Für Driesch, der sich seit den 1890er Jahren des Ausdrucks ›Regulation‹ bedient (s.o.), liefert die Fähigkeit zur Regulation der Lebewesen dagegen eines der zentralen Argumente gegen mechanistische Deutungen vitaler Vorgänge.[367]

Mit W. Pfeffer findet das Konzept der Selbstregulation seit Ende des 19. Jahrhunderts auch in der Pflanzenphysiologie Anwendung.[368] Im Anschluss an Roux wird zu Beginn des 20. Jahrhunderts die Selbstregulation als ein allgemeines Kennzeichen der Lebewesen verstanden. So kann J. Huxley 1912 auch bereits dem Protoplasma die Fähigkeit zur Selbstregulation zuschreiben.[369]

›Selbstregulation‹ in der Ökologie

In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird die Selbstregulation der Größe von Populationen in Gemeinschaften von Organismen verschiedener Arten (den ↑Biozönosen) vielfach als ein Merkmal dieser Gemeinschaften herausgestellt. Der Limnologe A. Thiemenann spricht 1918 von einer Parallele der »Selbstregulation« beim Einzelorganismus und in einer Lebensgemeinschaft: »Wie es im Einzelorganismus eine ›Selbstregulation‹ gibt, so auch in der Lebensgemeinschaft; sie ist es, die sich in der Erhaltung des biologischen Gleichgewichts ausspricht«[370] In den frühen 1920er Jahren schließen sich E. Schmid[371] und R. Hesse dieser Auffassung an. So kennzeichnet Hesse die Lebensgemeinschaft über ihre Leistung der Regulation: »Die Glieder der Biocönose sind voneinander abhängig und werden durch den Zustand gegenseitiger Bedingtheit in ein biologisches Gleichgewicht gezwängt, das sich durch Selbstregulation erhält und um einen Mittelzustand schwankt«.[372] Die für die erste Hälfte des Jahrhunderts prägenden Gestalten der deutschsprachigen Ökologie, Thienemann und K. Friederichs, halten bis in die 1950er Jahre daran fest, die Biozönose über das Merkmal der Selbstregulation zu bestimmen. Für Thienemann ist die »Selbstregulation« 1956 »ebenso eine Grundeigenschaft der Lebensgemeinschaft wie des Einzelorganismus«[373]; Friederichs ist ein Jahr später der Ansicht, es sei »die Selbstregelung eine Grundeigenschaft der Biozönose wie auch der Art«[374].

Das ›Selbst‹ der Selbstregulation

Worin genau das ›Selbst‹ besteht, das in einer Selbstregulation reguliert wird, ist häufig nicht klar. Der Begriff des Selbst ist in der Biologie insgesamt ein notorisch unklares Konzept (↑Selbstorganisation/Selbst). In Bezug auf die Selbstregulation können zwei Bedeutungen unterschieden werden: Eine Selbstregulation kann einerseits darin bestehen, dass die regulierende Einheit Teil des regulierten Systems ist, und sie kann andererseits vorliegen, insofern das Selbst dieses Systems die eigentlich regulierte Größe darstellt. In vielen physiologisch-mechanistischen Analysen ist allein die erste Bedeutung gemeint, insofern z.B. ein Rückkopplungsmechanismus identifiziert wird. Naturphilosophisch ambitionierter ist die zweite Bedeutung. Sie erscheint explizit in Überlegungen einiger Autoren zur grundsätzlichen Struktur von Organismen. Ende des 16. Jahrhunderts streicht der spanische Spätscholastiker F. Suárez heraus, die Lebewesen, selbst Pflanzen, seien durch ein Selbstverhältnis ausgezeichnet, er bezeichnet sie als selbstkonstituierend und selbstoperierend (»constituti per seipsa, seu operari circa se«).[375]

R. Hönigswald versteht unter der »Selbstregulation« des Organischen die »›reflexive‹ Bestimmtheit des Organismus«, das Verhältnis des Sich-Selbst-Gegebenseins.[376] Für Hönigswald liegt in der Regulation seiner selbst eine den Gegenstand begründende

Reflexivbeziehung des Organismus. Insofern der Organismus sich selbst erhalte, sei er ein »›reflexives‹ Naturobjekt«[377]; er sei dadurch bestimmt, »sich auf sich selbst abzubilden«[378].

Nach der Etablierung der Kybernetik kann dieses Selbstverhältnis der Organismen in einem technischeren Vokabular ausgedrückt werden. R. Faber beschreibt Organismen 1984 als System von Regelkreisen, bei dem die Randbedingungen eines Regelkreises eine Regelgröße eines anderen Regelkreises darstellen. Mehrere hintereinandergeschaltete Regelkreise können damit ein sich selbst erhaltendes System bilden.[379] Faber ist der Auffassung, erst von solchen sich selbst erhaltenden Systemen, die aus regulierten Regelkreisen bestehen, könne gesagt werden, sie *überleben*: »survival is feedback ›fed back‹, feedback multiplied and involuted«.[380]

›Selbstregulation eines Organismus‹ heißt danach also: Ein Organismus ist ein Regulationssystem, bei dem der Erhalt dieses Regulationssystems die Regulationsgröße abgibt. Ein Organismus besteht also gerade in dem geregelten Erhalt der Strukturkomponenten eines Regulationssystems. In der Selbstregulation wird also nicht der Wert eines physiologischen Teilsystems des Organismus, sondern der Organismus selbst in seiner Organisation stabilisiert. Diese Konstanzleistung eines Organismus begründet erst die fortbestehende Identität des Organismus.

Ashby: Ultrastabilität

Verwandt ist der Begriff der Selbstregulation mit dem Konzept der *Ultrastabilität*, das der Kybernetiker R. Ashby in den 1950er Jahren einführt. Asbhy geht von der Beobachtung aus, dass in organischen Systemen oft nicht nur eine starre Kompensationsfähigkeit einer Störung vorliegt, sondern das System selbst bei bestimmten Änderungen seiner Verschaltungen noch zu einer Regulationsleistung in der Lage ist. Diese Stabilität betrifft also nicht die Konstanz einer einzelnen Regulationsgröße, sondern die Abstimmung der Komponenten, die an der Regulation beteiligt sind. Diese Stabilität nennt Ashby ›Ultrastabilität‹. Gegenüber der einfachen Stabilität bezeichne sie eine Stabilität höherer Ordnung (»of an order higher«)[381], weil sie die Koordination der Organe des Organismus betrifft und nicht nur die Reaktion auf eine äußere Störung. Ultrastabilität bezeichnet also die Leistung der Selbst-Reorganisation nach Störungen der Organisation, oder kurz: der Selbstregulation der Organisation. In einem Organismus wird damit nicht nur der Wert einer Größe durch Rückkopplungen kontrolliert, sondern auch die eigene Organisation, die diesen Wert kontrolliert, wird überwacht.

Augenfällige Beispiele für Ultrastabilität geben physiologische Experimente, in denen paarweise Nervenstränge (z.B. solche, die Strecker und Beuger der Armmuskulatur innervieren) miteinander vertauscht werden, so dass die Bewegungskoordination in einem starren System ohne Ultrastabilität außer Kraft gesetzt wäre. In einem ultrastabilen System erfolgt aber eine solche interne Umorganisation, dass die Koordination nach einer gewissen Zeit wieder gewonnen wird.

Zur Illustration seines Konzeptes der Ultrastabilität entwickelt Ashby ein technisches Modell: den von ihm so genannten *Homöostat*.[382] Dabei handelt es sich um ein elektrisches Regulationssystem, zusammengesetzt aus vier Teilsystemen, die aus je einem um eine Achse beweglichen Elektromagneten bestehen. Die Stabilität des Gesamtsystems wird durch die Position der vier Magneten determiniert. Ausgehend von einem Gleichgewichtszustand kann jedes Teilsystem kleinere Störungen (Veränderungen der Positionen) für sich ausgleichen; bei größeren Störungen wechselwirken die Teilsysteme miteinander, und es stellt sich eine neue stabile Kombination der Positionen der Magneten ein. Die globale Stabilität des Systems kann damit durch ein variables Arrangement der Komponenten erreicht werden.

Autonomie

Bis in die Neuzeit ist der Begriff der Autonomie (griech. ›αὐτονομία‹) im Wesentlichen eine politische und rechtliche Kategorie.[383] Sie bezeichnet die Gestaltung des Daseins einer Gemeinschaft oder eines Individuums nach eigenen (»freien«) Vorstellungen und Gesetzen ohne äußeren Zwang. Für die spätere Entwicklung und das biologische Konzept ist der Autonomiebegriff I. Kants entscheidend. Für Kant und in seiner Nachfolge bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts steht der Autonomiebegriff im Wesentlichen im Kontext einer Philosophie der freien, handelnden Person. ›Autonomie‹ versteht Kant als »oberstes Princip der Sittlichkeit«[384]; sie bildet in seinen Worten »die Beschaffenheit des Willens, dadurch derselbe ihm selbst (unabhängig von aller Beschaffenheit der Gegenstände des Wollens) ein Gesetz ist. Das Princip der Autonomie ist also: nicht anders zu wählen als so, daß die Maximen seiner Wahl in demselben Wollen zugleich als allgemeines Gesetz mit begriffen seien«.[385] Die Autonomie des Willens verweist bei Kant also auf den kategorischen Imperativ der Ethik und die Forderung der Bestimmung des Handelns nach selbstgegebenen, verallgemeinerbaren Gesetzen. Diese Autonomie des Willens steht bei Kant im Gegensatz

zu seiner *Heteronomie*, die ihm durch fremde Interessen oder reine Naturdetermination auferlegt wird. Weil sie Ausdruck des höchsten Prinzips der Sittlichkeit ist, ist die Autonomie für Kant gleichzeitig »der Grund der Würde der menschlichen und jeder vernünftigen Natur«.[386] Auch den Ausdruck *Selbstbestimmung* verwendet Kant (wenn auch selten) im Sinne einer zentralen Fähigkeit des »Willens«: »Der Wille wird als ein Vermögen gedacht, der Vorstellung gewisser Gesetze gemäß sich selbst zum Handeln zu bestimmen«.[387] Dieses Vermögen ist nach Kant allein »in vernünftigen Wesen anzutreffen« – mehr noch: die Vernünftigkeit von Lebewesen ist wesentlich durch dieses Vermögen definiert.

Auch bei den unmittelbaren Nachfolgern Kants in der Philosophie des Deutschen Idealismus bleibt ›Autonomie‹ im Wesentlichen ein auf die Vermögen vernünftiger Wesen beschränkter Begriff. Er wird nicht in die Philosophie des Organischen integriert. Diese Integration erfolgt erst Mitte des 19. Jahrhunderts.

Biologisches Konzept seit Mitte des 19. Jh.

In der Mitte des 19. Jahrhunderts wird im biologischen Kontext unter der Autonomie der Lebewesen ihre Eigenschaft verstanden, sich nach eigenen Gesetzen zu verhalten und sich damit weitgehend unabhängig von den Bedingungen der Umwelt machen zu können (↑Selbstorganisation/Selbst). Auch Teile eines Organismus können als autonom gelten, wenn sie unabhängig von anderen Teilen gedeihen oder ihre Wirkung entfalten. R. Virchow bezieht 1856 die »Autonomie« der morphologischen Untereinheiten eines Organismus, also seiner Gewebe und Zellen, auf ihre Selbständigkeit gegenüber anderen Teilen.[388] So wird auch das selbständige Wachstum und die selbständige Reproduktion von Trieben einer Pflanze als deren ›Autonomie‹ bezeichnet. Der Pflanzenphysiologe W. Pfeffer spricht 1875 auch von den »autonomen Bewegungen« bei Blattorganen.[389] H. Macmillan begründet 1871 seine Rede von der Autonomie der Teile einer Pflanze im Anschluss an die Vorstellung einer Pflanze als eines Aggregats von ↑Individuen: »each branch is a little plant in itself [...] having its own autonomy, – feeding, growing, and propagating as an individual«.[390] Auch der Physiologe C. Bernard spricht vor dem Hintergrund der Selbständigkeit der Teile 1878 von der Autonomie der anatomischen »Elemente«, die jeweils ein eigenes Leben führen würden (»le principe d'autonomie des éléments anatomiques«).[391] Schließlich wird das unabhängig von Bewusstseinsprozessen arbeitende vegetative Nervensystem des Menschen seit Ende des 19. Jahrhunderts auch »autonomes Nervensystem« genannt (Langley 1898-99; ↑Empfindung).

»Selbst-« und »Eigengesetzlichkeit« des Lebens

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird die Besonderheit biologische Phänomene dadurch zum Ausdruck gebracht, dass jedem Organismus eigene Gesetze zugeschrieben werden. Verwendet werden dafür die Ausdrücke ***Selbstgesetzlichkeit*** (Bayrhoffer 1838: »Es kommt […] darauf an, das selbstbewußte Ich in dem Organismus seines ursprünglichen Thuns, ja Selbsterzeugens, Fürsichselbstwerdens, also in seiner ursprünglichen Selbstgesetzlichkeit, zu erfassen«[392]) und ***Eigengesetzlichkeit*** (Richter 1845: »die lebendige Eigengesetzlichkeit des Organismus«[393]; ders. 1850: »Eigengesetzlichkeit gewisser Krankheitsprocesse«[394]).

Eine besondere methodologische und wissenschaftssystematische Bedeutung erhalten diese Begriffe zu Beginn des 20. Jahrhunderts in der Philosophie des Organischen H. Drieschs. Driesch bindet die Selbständigkeit der Biologie als Wissenschaft an Phänomene *vitalistischer Eigengesetzlichkeit*[395], *Selbstgesetzlichkeit der Lebensgeschehnisse*[396] und *Autonomie der Lebensvorgänge*[397] gegenüber rein physikalisch bestimmten Prozessen. Im Anschluss an Driesch spricht 1905 auch J. Reinke von der *Eigengesetzlichkeit des Lebens*.[398] Es besteht nach Driesch insbesondere eine »Autonomie der Formbildung«, insofern die Organismen »eigenen Gesetzen unterworfen« seien. Als Grund für die Autonomie des Lebens nimmt Driesch einen speziellen Naturfaktor an, den er *Entelechie* nennt (↑Entwicklung; Vitalismus).[399] Bei Driesch ist der regulationstheoretische Begriff der Autonomie eng mit dem wissenschaftstheoretischen verbunden, dem zufolge die Biologie insgesamt eine von der Physik methodologisch unterschiedene Wissenschaft ist.[400] – Vor Driesch wird der Ausdruck ›Selbstgesetzlichkeit‹ zwar bereits verwendet, er ist aber fest in einem moralphilosophischen Kontext verankert (Schwarz 1901: »die Autonomie (Selbstgesetzlichkeit) des sittlichen Willens«[401]). Nach Driesch ist er dagegen zu einem viel diskutierten naturphilosophischen Konzept geworden (Cysarz 1921: »Selbstgesetzlichkeit der lebendigen Materie«[402]).

Autonomie als Innendetermination

Ein in der Theorie der Biologie verbreitetes Verständnis von Autonomie interpretiert sie als Determination der Aktivitäten eines Systems durch innere Faktoren. Aufgrund einer solchen Determination werden Organismen vielfach auch als *Akteure* verstanden. Für

R. Harré (1977) kann ein Wesen umso eher als ein Akteur gelten, je mehr in der Erklärung seines Verhaltens auf »intrinsische Bedingungen« als Initiatoren des Verhaltens verwiesen wird; je stärker im Rahmen von Erklärungen dagegen die extrinsischen Bedingungen eine Rolle spielen, desto eher sei es ein passives, bloß reagierendes Ding.[403]

In den 1970er Jahren verbreitet sich die Rede von der ›Autonomie‹ der Organismen insbesondere im Anschluss an die Theorien der Autopoiese (↑Selbstorganisation) und F. Varelas theoretisches Werk über die Prinzipien biologischer Autonomie (›Principles of Biological Autonomy‹, 1979). In diesem Kontext hängt die »Autonomie« der Organismen unmittelbar mit ihrer Selbstorganisation zusammen: Ihre Eigenschaften und Aktivitäten ergeben sich aus der wechselseitigen Bezogenheit ihrer Komponenten, sie determinieren sich gegenseitig und sind nicht ein Produkt der Einwirkung äußerer Kräfte.

Als wesentliches Element der Autonomie der Organismen kann also ihre relative Unabhängigkeit von der Umwelt gelten, die über Regulationssysteme erzielt wird.[404] Ein Organismus ist insofern autonom, als seine internen Prozesse nicht von Ereignissen der Umwelt, sondern durch körpereigene Kontrollmechanismen gesteuert werden. Daneben kann auch die Selbsterzeugung des Organismus durch Selbstorganisation als eine Form der Autonomie beschrieben werden. Neben der konstruktiven Seite der Autonomie (in der Selbsterzeugung) und der regulatorischen Seite (in der Selbsterhaltung) gilt schließlich die energetisch-thermodynamische Seite in der Fähigkeit, Arbeit zu leisten, als dritter Aspekt der organischen Autonomie.[405]

Autonomie und Freiheit

Neben seiner Anwendung in der Analyse oder sogar Definition des Lebensbegriffs[406] (↑Leben) spielt das Konzept der Autonomie weiterhin eine wichtige Rolle in den Diskussionen der Philosophie des Geistes. Neben der biologischen Autonomie besteht also auch noch eine andere, die mentale (die der Tradition gemäß eigentliche). Sie zeigt sich in der Freiheit des Geistes von den Gesetzen des Biologischen: in den unabhängig von den funktionalen Bezügen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung stehenden, in kultureller Eigendynamik gesetzten Ziele, und in der Freiheit des Geistes von den Zwängen der Materie: in den Produkten der Imagination und Phantasie.

Eine intensiv geführte Debatte dreht sich um die Begründung der Willensfreiheit des Menschen und anderer Wesen unter dem Vorzeichen der Autonomie. Als geeignet erscheint der Begriff der Autonomie für diese Aufgabe, weil über ihn die zwei Seiten der Freiheit einer Handlung zum Ausdruck gebracht werden können: auf der einen Seite die weitgehende Unabhängigkeit der Handlung von äußeren Determinationen (Autonomie als Befreiung von externem Zwang) und auf der anderen Seite die Selbstbestimmung der Handlung, d.h. die Urheberschaft der Handlung und ihre Zurechenbarkeit zu dem handelnden Wesen (Autonomie als Selbstgesetzgebung). Die Freiheit drückt sich also nicht in einer Ursachelosigkeit oder Indeterminiertheit aus, sondern in einer Determiniertheit durch interne Eigenschaften eines Systems. Willens- und Handlungsfreiheit und Determination gelten im Rahmen dieser Standpunkte als miteinander vereinbar (*Kompatibilismus*). Freiheit ist danach die Fähigkeit zur Selbstbestimmung aufgrund personaler Eigenschaften. Die Form der Freiheit, die auf zentralen Persönlichkeitsmerkmalen beruht und die damit den authentischen Charakter von Wahlentscheidungen ermöglicht, ist auf verschiedene Begriffe gebracht worden: H. Walter spricht 1999 von der ***natürlichen Autonomie***[407] und M. Pauen führt 2001 das Konzept der *personalen Freiheit*[408] ein.

In der Linie dieser Argumentation liegt eine weitgehende Trennung der Konzepte von Autonomie und Freiheit auf der einen Seite und von Willen und ↑Bewusstsein auf der anderen Seite: Frei und autonom ist jeder Organismus, insofern er sich durch Mechanismen der Regulation von der Determination durch die Umwelt emanzipiert hat – damit verfügt er aber noch nicht notwendig über einen Willen oder ein Bewusstsein. Daher sind auch die auf den Neurophysiologen B. Libet zurückgehenden Experimente, die auf neuronaler Ebene die Determination einer Handlung nachweisen, bevor sich die handelnde Person dessen bewusst ist (↑Bewusstsein), keine Widerlegung der Freiheit im Sinne der Selbstbestimmung der Handlung. Denn die Handlung bleibt weiterhin durch interne Prozesse des neuronalen Systems determiniert: Es kann danach also eine unbewusste Freiheit geben. Neuronale Prozesse können einer Person auch dann zugeschrieben werden, wenn diese nicht ins Bewusstsein gelangen; in den Libet-Experimenten ist also auch das Vorliegen des Bereitschaftspotenzials als Teil eines persönlichen Entscheidungsprozesses zu werten, für den die Unterscheidung von Gehirn und Person keinen Sinn macht.[409]

Auch Tieren könnte in der Folge solcher Überlegungen ›Freiheit‹ zugeschrieben werden, insofern ihr Verhalten Ausdruck individueller Eigenart ist und nicht durch die äußeren Bedingungen einer Situation determiniert wird, sondern einem »eigenen Gesetz« folgt, wie es manchmal heißt. Diskutiert wird die

Freiheit im Sinne einer »initialen Aktivität«, über die Informationen über die Umwelt und die Relation des Organismus zur Umwelt eingeholt werden, bereits bei der Fruchtfliege *Drosophila*.[410] V. Gerhardt konstatiert 2007 darüber hinaus eine »Freiheit der Natur« in der Entstehung der großen Vielfalt biologischer Arten, weil sich hier zeige, wie die Natur »in der Korrespondenz zu spezifischen Umweltbedingungen ganz unterschiedlich reagieren konnte«.[411]

Kritisch kann gegen ein solches Verständnis allerdings eingewandt werden, dass es zu einem unangemessen weiten Begriff von Freiheit führen würde, wenn jede Form der internen Determination als Freiheit interpretiert würde. Vielfach wird daher dafür argumentiert, die Verbindung zwischen Freiheit und Bewusstsein zu verteidigen (gemäß B. Waldes Maxime »Determination durch unbewusste Faktoren […] schließt Freiheit aus«[412]). Frei ist eine Handlung danach erst, wenn sie vor dem Hintergrund von Gründen und alternativen Möglichkeiten beurteilt und abgewogen wurde, wenn also eine kritische Distanz und normative Bewertung gegenüber den eigenen Handlungsimpulsen vorliegt.[413] Die so verstandene besondere Freiheit eines rationalen Agenten schließt ein solches Vermögen zur Reflexion ein; er beurteilt und bewertet die gesetzten Ziele in einem sprachlich organisierten »Raum von Gründen« (W. Sellars; ↑Bewusstsein).

Das Kernkonzept der Autonomie oder Freiheit ist also weiterhin in der Regel auf Bewusstsein und sprachliche Rechtfertigung bezogen. Als ›frei‹ können nach A. Beckermann diejenigen neuronalen Prozesse bestimmt werden, die »zugleich Prozesse des Überlegens sind, die für Gründe und Argumente sensitiv sind«.[414] Dass aber auch die Komponente der Sprache in diesem Zusammenhang problematisch ist, zeigen Versuche mit Personen, deren beiden Hirnhemisphären getrennt sind (»split brain-Patienten«): Wenn einer solchen Person ein Befehl an die nicht sprachdominante Hirnhälfte (in der Regel die rechte) gegeben wird, indem der Befehl für die Versuchsperson nur über das mit dieser Hemisphäre verbundene (linke) Gesichtsfeld einsichtig ist und die Person nach Ausführung des Befehls nach den Gründen dazu befragt wird, liefert sie eine sprachliche Rationalisierung, die nicht auf den Befehl, sondern andere Gründe verweist (»Konfabulation«).[415] Der über die bewusste sprachliche Rechtfertigung gegebene Grund für das Handeln stimmt also nicht mit der neuronal in dem Gehirn des Patienten vorliegenden primären Ursache (der Verarbeitung des Befehls) überein: Die sprachliche Rechtfertigung suggeriert in diesem Fall eine Autonomie, wo eigentlich eine Heteronomie (durch den Befehl) vorliegt (»verbales Überschatten«). Sprachliche Rechtfertigung einer Handlung und das Bewusstsein von Freiheit ist also nicht in allen Fällen ein korrekter Hinweis auf die Autonomie dieser Handlung.

E. Jünger: das Verschwinden der Freiheit

Insofern in der Freiheit ein Spielraum für Optionen des Handelns gegeben ist, damit auch für Fehler und Irrtümer, kann sie vor dem Hintergrund einer perfekt geordneten, funktionalen Welt verstanden werden als Ausdruck einer Unvollkommenheit und als bloße Zwischenstation in einer umfassenden Entwicklung der Perfektionierung, die darauf gerichtet ist, die Freiheit in der Entwicklung der Kultur ebenso zu minimieren wie in der Entwicklung der Natur. Bei E. Jünger heißt es in diesem Sinne 1960: »Die Eigenart des Menschen liegt in der Willensfreiheit, das heißt: im Unvollkommenen. Sie liegt in der Möglichkeit, schuldig zu werden, Irrtümer zu begehen. Die Perfektion dagegen macht die Freiheit überflüssig; die rationale Ordnung gewinnt die Schärfe des Instinkts. Auf solche Vereinfachung strebt offensichtlich eine der großen Tendenzen des Weltplans zu. Wir können das aus der Natur wie aus einem Bilderbuch ablesen.«[416] Für Jünger manifestiert sich darin das allgemeine Prinzip der Ablösung der Freiheit des *Organismus* durch die Herrschaft der ↑*Organisation*.[417]

Nachweise

1 Earl of Essex (1672). Essex Papers (ed. O. Airy 1890): I, 27 (nach OED).
2 Towerson, G. (1676). An Explanation of the Decalogue or Ten Commandments: 501 (nach OED).
3 Hooke, R. (1665). Micrographia: 173.
4 Schmidt, G. (1803). Einige Worte über den Seelenreitz und eine neue Behandlungsart des Wahnsinns: 17.
5 Osthoff, H.C.A. (1806). Rhapsodien aus der Lehre von der assimilativen Funktion des Organischen: 248.
6 Abercrombie, J. (1828). Pathological and Practical Researches on Diseases of the Stomach, the Intestinal Canal, the Liver and other Viscera of the Abdomen (dt. Pathologische und praktische Untersuchungen ueber die Krankheiten des Magens, des Darmkanals, der Leber und anderer Organe des Unterleibes, übers. v. G. von dem Busch, Bremen 1830): 410.
7 Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften, Bd. I, Leipzig 1885, 139-220): 204.
8 Harvey, W. (1649). Exercitatio altera ad J. Riolanum (Opera omnia, London 1766, 109-141): 137; vgl. Fuchs, T. (1992). Die Mechanisierung des Herzens: 88.
9 Harvey, W. (1651). Exercitationes de generatione ani-

malium (Opera omnia, London 1766, 159-540): 391; vgl. Fuchs (1992): 88.

10 Digby, K. (1644). Two Treatises in the one of which the Nature of Bodies, in the other, the Nature of Man's Soule is Looked into: 215; vgl. Cheung, T. (2008). Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 28.

11 Glisson, F. (1677). Tractatus de ventriculo et intestinis: 147 (VII, 1); vgl. Singer, A. (1937). Der Begriff der Irritabilität bei Glisson und Haller: 12; vgl. auch Boyle, R. (1685). A Free Inquiry into the Vulgarly Receiv'd Notion of Nature (Works, vol. 2, London 1725): 146.

12 Gardiner, R. (1655). Englands Grievance Discovered: To Rdr. Aiv (nach OED).

13 Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe: 383 (nach OED).

14 Savery, T. (1702). The Miner's Friend or, an Engine to Raise Water by Fire: 15 (nach OED).

15 Harris, J. (1704). Regulator. In: Lexicon technicum.

16 Harvey (1651; in Opera, Leyden 1737): 201; nach Fuchs (1992): 88.

17 Hooke, R. (1665). Micrographia: 122.

18 Wilson, A. (1780). Rational Advice to the Military when Exposed to the Inclemency of Hot Climates and Seasons: 22.

19 Jefferson, T. (1787). Notes on the State of Virginia: 231.

20 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). Premier mémoire sur la respiration des animaux (Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, Paris 1862, 688-703): 700; dies. (1790). Premier mémoire sur la transpiration des animaux (Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, Paris 1862, 704-714): 713.

21 Seguin & Lavoisier (1789): 700; vgl. Pauley, G. & Grüner, A. (1992). Regulation. Hist. Wb. Philos. 8, 490-495: 491.

22 Krünitz, J.G. (1812). Regulator. In: Ökonomisch-technische Encyklopädie, Bd. 121, 654-655.

23 Borgnis, J.-A. (1823). Régulateur. In: Dictionnaire de Mécanique, Bd. 11.

24 Vgl. Mayr, O. (1969). Zur Frühgeschichte technischer Regelungen.

25 Hippokrates, Regime: 1. Buch (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 462-525): 486; vgl. Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 17.

26 Hippokrates, Epidemien: 6. Buch, Abschn. 5 (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. V): 315; vgl. Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. Physiol. Rev. 41, 737-770: 740.

27 Aristoteles, De an. 416a.

28 a.a.O.: 408a30-33.

29 Vgl. Tracy, T. (1979). The soul as boatsman of the body: Presocratics to Descartes. Diotima 7, 195-199; ders. (1982). The soul/boatsman analogy in Aristotle's De anima. Class. Philol. 77, 97-112.

30 Aristoteles, De an. 413a8-9.

31 Vgl. Bos, A.P. (2003). The Soul and its Instrumental Body. A Reinterpretation of Aristotle's Philosophy of Living Nature: 123f.

32 Plotin, Enneaden IV, 3, 21.

33 Ficino, M. (1482). Theologia platonica de immortalitate animarum (Paris 1559): 162 (Buch XV, Kap. V); vgl. Boenke, M. (2005). Körper, Spiritus, Geist. Psychologie vor Descartes: 39; Cheung, T. (2008). Res vivens: 45f.

34 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Œuvres, Bd. VII, 1-561): 81 (6. Meditation); vgl. Boenke (2005): 237.

35 Vgl. Adolph (1961): 744; Guéroult, M. (1965). Animaux-machines et cybernétique (In: Etudes sur Descartes, Spinoza, Malebranche et Leibniz, Hildesheim 1970, 33-40); Hammacher, K. (1984/96). Einleitung. In: ders. (Hg.). René Descartes, Die Leidenschaften der Seele, XV-XCVIII.

36 Hammacher (1984/96): XXXVI.

37 Vgl. z.B. Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, 1-78): 56.

38 Descartes (1641): 88 (VI, 22).

39 Descartes, R. (1632). Traité de l'homme (Œuvres, Bd. XI, 119-202): 134f.; Fig. 3.

40 Vgl. Des Chene, D. (2001). Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes: 24f.

41 Harvey, W. (1628). Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus (London 1660): 59.

42 a.a.O.: 116.

43 a.a.O.: 117.

44 Harvey, W. (1628). De motu locali animalium (Cambridge 1959): 108; vgl. Fuchs, T. (1992). Die Mechanisierung des Herzens: 82.

45 Helmont, J.B. van (1648). Pylorus rector: §22, in: Ortus medicinae; vgl. Pagel, W. (1944). The Religious and Philosophical Aspects of van Helmont's Science and Medicine: 36ff.

46 Helmont, J.B. van (1683). Aufgang der Artzney-Kunst (Übers. v. Ortus medicinae): 40ff.; vgl. Ballauff, T. (1954). Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie, Bd. I: 195.

47 Vgl. Cheung, T. (2005). Das Problem organischer »Regulation« in Kosmologien der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts: Henry More, Ralph Cudworth, John Ray und Nehemiah Grew. Manuskript (Dez. 2005).

48 More, H. (1659). The Immortality of the Soul (Dordrecht 1987): 254 (Buch III, Kap. XII, 1); 134f. (Buch II, Kap. X, 2); vgl. Hüttemann, A. (2001). Über den Zusammenhang zwischen plastic natures, spirit of nature und dem Naturgesetzbegriff bei Cudwort und More. In: ders. (Hg.). Kausalität und Naturgesetz in der Frühen Neuzeit, 139-153.

49 Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe, 3 vols. (1845, Bristol 1995): I, 235; vgl. Cheung (2005).

50 Cudworth (1678): I, 252f.

51 a.a.O.: 219, 226, 252.

52 Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 76.

53 Glisson, F. (1677). Tractatus de ventriculo et intestinis: 147 (VII, 1); vgl. Singer, A. (1937). Der Begriff der Irritabilität bei Glisson und Haller: 12.

54 Moss, L. [2010]. Is the philosophy of mechanism philosophy enough? [Manuskript]

55 Rothschuh, K.E. (1972). Historische Wurzeln der Vorstellung einer selbsttätigen informationsgesteuerten biologischen Regelung. Nova Acta Leopold. 37, 91-106.

56 a.a.O.: 93.
57 Vgl. Lambrecht, M. (1985). Georg Ernst Stahl als Vorläufer des biologischen Regulierungsprinzips. In: Kaiser, W. & Völker, A. (Hg.). Georg Ernst Stahl (1659-1734). Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, 193-195.
58 Scaliger, J.C. (1557). Exotericae exercitationes; vgl. Ceglia, F.P. de (2006). Soul power: Georg Ernst Stahl and the debate on generation. In: Smith, J.E.H. (ed.). The Problem of Animal Generation in Early Modern Philosophy, 262-284: 266f.
59 Bordeu, T. (1775). Recherches sur les maladies chroniques (in: Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818, II, 797-929): 802; vgl. Cheung, T. (2008). Regulating agents, functional interactions, and stimulus-reaction-schemes: the concept of "organism" in the organic system theories of Stahl, Bordeu, and Barthez. Science in Context 21, 495-519: 506.
60 Bordeu (1775): 805.
61 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). Premier mémoire sur la respiration des animaux (Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, Paris 1862, 688-703): 700; dies. (1790). Premier mémoire sur la transpiration des animaux (Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, Paris 1862, 704-714): 713.
62 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 93.
63 Tetens, J.N. (1777). Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwickelung, Bd. 1: 256.
64 ebd.
65 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertzte, Bd. 1: 83.
66 a.a.O.: 64
67 a.a.O.: 75.
68 Vgl. Mace, C.A. (1935). Mechanical and teleological causation (in: Feigl, H. & Sellars, W. (eds.) (1949). Readings in Philosophical Analysis, 534-539): 538.
69 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genf 1962): 43.
70 Lamarck (1809): I, 91f.; vgl. Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 600f.
71 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 201.
72 Herbart, J.F. (1813). Lehrbuch zur Einleitung in die Philosophie (in: Kehrbach, K. & Flügel, O. (Hg.) (1891). Sämtliche Werke, Bd. 4, Aalen 1964, 1-294): 215.
73 Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften, Bd. I, Leipzig 1885, 139-220): 204.
74 a.a.O.: 205.
75 Lotze, H. (1853). Die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere nebest einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen von Eduard Pflüger. Götting. gelehr. Anz. 1853 (174.-177. St.), 1737-1776: 1743.
76 a.a.O.: 1751f.
77 a.a.O.: 1753.
78 Klaus, G. & Liebscher, H. (1979). Wörterbuch der Kybernetik, 2 Bde.: II, 663.
79 Paula Gruithuisen, F. v. (1812). Beyträge zur Physiognosie und Eautognosie: 270; vgl. ders. (1810). Anthropologie oder von der Natur des menschlichen Lebens und Denkens: 235; Anonymus (1805). Vorwort. In: J.J. Engel's Schriften, Bd. 9, i-x: viii; Engel, J.J. (1800). Versuch über das Licht: 13.
80 Sherrington, C.S. (1906). The Integrative Action of the Nervous System: 130; 349.
81 Flourens, M.J.P. (1823). Recherches sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés. Arch. gen. Med. 2, 321-370: 348.
82 Cuvier, G. (1805). Leçons d'anatomie comparée, Bd. 1: 60.
83 a.a.O.: 15; ders. (1828). Histoire des progrès des sciences naturelles depuis 1789 jusqu'à ce jour, Bd. 3: 480.
84 Bernard, C. (1855). Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine, 2 Bde.: I, 233.
85 Hering, E. (1868). Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl. 57, II, 672-677; Breuer, H. (1868). Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl. 58, II, 909-954.
86 Cyon, E. & Ludwig, C. (1867). Die Reflexe eines der sensiblen Nerven des Herzens auf die motorischen der Blutgefäße. Arb. Physiol. Anst. Leipzig, 128-149.
87 Fredericq, L. (1885). Influence du milieu ambiant sur la composition du sang des animaux aquatiques. Arch. zool. expér. gén. 3, XXXIV-XXXVIII.
88 Pflüger, F.F. (1877). Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur: 76.
89 Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 54f.
90 Schmidt, H. (1941). Regelungstechnik. Die technische Aufgabe und ihre wirtschaftliche, sozialpolitische und kulturpolitische Auswirkung (Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 3-34): 10.
91 Smith, S. (1914). Regulation in behavior. Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 11, 320-326: 320.
92 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 113.
93 Bernard, C. (1867). Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France: 48; vgl. Grmek, M.D. (1967). Évolution des conceptions de Claude Bernard sur le milieu intérieur. In: Wolff, E. et al., Philosophie et méthodologie scientifique de Claude Bernard, 117-150: 138.
94 Virchow, R. (1856). Alter und neuer Vitalismus. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 9, 3-55: 49.
95 Fredericq (1885); zit. u. übers. nach Langley, L.L. (ed.) (1973). Homeostasis. Origins of the Concept: 166.
96 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 226.
97 a.a.O.: 228.
98 Roux, W. (1914). Die Selbstregulation, ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen (=Nova Acta Leopoldina 100).
99 Richet, C. (1900). Dictionnaire de physiologie, Bd. 4: 121; Übers. in: Langley (ed.) (1973): 171.
100 ebd.

101 Stöhr, A. (1909). Der Begriff des Lebens: 305.
102 Lincke, F. (1879). Das mechanische Relais. Zeitschrift des VDI 23, 510-523; 578-615: 589; Penzlin, H. (1998). Die vergleichende Tierphysiologie. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 461-498: 497.
103 Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 114.
104 Perry, R.B. (1926). General Theory of Value. Its Meaning and Basic Principles Construed in Terms of Interest (Cambridge, Mass. 1967): 169.
105 Schmidt, H. (1941). Denkschrift zur Gründung eines Instituts für Regelungstechnik (in: Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 2, 1961, Beiheft, 3-14): 7.
106 Schmidt, H. (1954). Die Entwicklung der Technik als Phase der Wandlung des Menschen (in: Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 47-66): 60.
107 a.a.O.: 61.
108 Vgl. die Beiträge auf der Tagung »Regulation. Historical and Current Themes in Theoretical Biology. Part I« vom 10.-12.6.2004 in Berlin (organisiert von P. Hammerstein, H.-J. Rheinberger & M. Laubichler).
109 Nachweise für Tab. 236: Driesch, H. (1901). Die organischen Regulationen: 92; Reinke, J. (1911). Einleitung in die theoretische Biologie: 114f. [noch nicht in der 1. Aufl. 1901!]; Schmidt, H. (1912). Wörterbuch der Biologie: 440; Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 19; Krebs, H. (1959). Rate-limiting factors in cell respiration. In: Wolstenholme, G.E.W. & O'Connor, C.M. (eds.). Regulation of Cell Metabolism, 1-10: 2; Anonymus (1967). Regulation. In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.) (1967). Brockhaus ABC Biologie, 690-691: 690; Murdoch, W.W. (1970). Population regulation and population inertia. Ecology 51, 497-502: 498; Wilson, E.O. (1975). Sociobiology. The New Synthesis: 11; Brockhaus. Enzyklopädie in 30 Bänden, 21. Aufl. 2006, Bd. 22: 707.
110 Sombart, W. (1925/27). Die Ordnung des Wirtschaftslebens: 2.
111 Weber, M. (1922). Wirtschaft und Gesellschaft. Grundriss der verstehenden Soziologie (Tübingen 1972): 28.
112 Powers, W.T. (1973). Behavior: The Control of Perception.
113 Slobodkin, L.B. (1961). Growth and Regulation of Animal Populations; Slobodkin, L.B., Smith, F.E. & Hairston, N.G. (1967). Regulation in terrestrial ecosystems, and the implicit balance of nature. Amer. Nat. 101, 109-124.
114 Elton, C. (1930). Animal Ecology and Evolution.
115 Gause, G.F. (1936). The principles of biocoenology. Quart. Rev. Biol. 11, 320-336: 321; Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 710.
116 Nicholson, A.J. (1937). The role of competition in determining animal populations. Journal of the Council of Scientific and Industrial Research (Australia) 10, 101-106; vgl. Kingsland, S. (1985). Modeling Nature: 119.
117 Bergmann, C. (1847). Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. Göttinger Studien 1, 595-708: 613; vgl. Coleman, W. (1979). Bergmann's rule. Animal heat as a biological phenomenon. Stud. Hist. Biol. 3, 67-88.
118 Höber, R. (1902). Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe: 26.
119 Stocker, O. (1956). Einführung. Pflanze und Wasser. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 3, 1-9.
120 Walter, H. (1931). Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung: 9.
121 Stocker, O. & Holdheide, W. (1937). Die Assimilation Helgoländer Gezeitenalgen während der Ebbezeit. Z. Bot. 32, 1-59: 46.
122 Lillie, F.R. (1927). The gene and the ontogenetic process. Science 66, 361-368: 365.
123 Vgl. Jacob, F. & Monod, J. (1961). On the regulation of gene activity. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 26, 193-211: 193; dies. (1961). Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. J. Mol. Biol. 3, 318-356.
124 Perrault, C. (1680). Essais de physique ou recueil de plusieurs traitez touchant les choses naturelles, Bd. 3: 80; vgl. Grmek, M.D. (1970). La notion de fibre vivante chez les médecins de l'école iatrophysique. Clio Medica 5, 297-318: 310; vgl. ders. (1990). La première révolution biologique. Réflexions sur la physiologie: 181.
125 Sečenov, I.M. (1863). Physiologische Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks im Gehirne des Frosches (Selected Works, Moskau 1935, 153-176): 153; vgl. ders. (1868). Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches (Selected Works, Moskau 1935, 177-211).
126 Brunton, L. (1883). On the nature of inhibition, and the action of drugs upon it. Nature 27, 415-422; 436-439; 467-468; 485-487: 419.
127 Monod, J. & Jacob, F. (1961). Teleonomic mechanism in cellular metabolism, growth, and differentiation. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 26, 389-401: 391; vgl. Monod, J., Changeux, J.-P. & Jacob, F. (1963). Allosteric proteins and cellular control systems. J. Mol. Biol. 6, 306-329.
128 Jacob, F. & Monod, J. (1959). Gènes de structure et gènes de régulation dans la biosynthèse des protéines. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 249, 1282-1284: 1284.
129 Jacob, F., Ullman, A. & Monod, J. (1964). Le promoteur, élément génétique nécessaire à l'expression d'un opéron. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 258, 3125-3128: 3128.
130 Jacob, F., Perrin, D., Sanchez, C. & Monod, J. (1960). L'opéron: groupe de gènes à expression coordonné par un opérateur. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 250, 1727-1729: 1729.
131 Vogel, H.J. (1957). Repression and induction as control mechanisms of enzyme biogenesis: the "adaptive" formation of acetyl ornithinase. In: McElroy, W.D. & Glass, B. (eds.). A Symposium on the Chemical Basis of Heredity, 276-289: 286.
132 Schmidt, H. (1954). Die Entwicklung der Technik als Phase der Wandlung des Menschen (in: Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 47-66): 61.

133 Wagner, R. (1961). Rückkoppelung und Regelung: ein Urprinzip des Lebenden. Naturwiss. 48, 235-246: 242; vgl. auch Richter, F. (1965). Einige Bemerkungen zu den Kategorien Teil und Ganzes. Deutsch. Z. Philos. 13, 1213-1225: 1217.
134 Cube, F. von (1968). Kybernetik als Technik des Lebendigen. Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 9, 89-91: 89
135 Cube, F. von (1970). Technik des Lebendigen. Sinn und Zukunft der Kybernetik: 24.
136 von Cube (1968): 90.
137 ebd.
138 Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 178.
139 Wandschneider, D. (1988). Kants Problem der Realisierungsbedingungen organischer Zweckmäßigkeit und seine systemtheoretische Auflösung. Z. allg. Wissenschaftstheor. 19, 86-102.
140 Kleinmann, F. (1998). Das Problem der organismischen Teleologie (Phil. Diss., Univ. Tübingen): 193.
141 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 144ff.
142 Prigogine, I. (1947). Étude thermodynamique des phénomènes irréversibles; vgl. Nicolis, G. & Prigogine, I. (1987). Die Erforschung des Komplexen. Auf dem Weg zu einem neuen Verständnis der Naturwissenschaften: 56.
143 Ortoleva, P., Merino, E., Moore, C. & Chadam, J. (1987). Geochemical self-organization, I: reaction-transport feedbacks and modeling approach. Amer. J. Sci. 287, 979-1007: 991.
144 Vgl. Kuroda, P.K. (1983). The Oklo phenomenon. Naturwiss. 70, 536-539; Maynard-Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). The Major Transitions in Evolution (dt. Evolution. Prozesse, Mechanismen, Modelle, Heidelberg 1996): 17f.
145 Sachsse, H. (1971). Einführung in die Kybernetik: 68.
146 Niemeyer, G. (1977). Kybernetische System- und Modelltheorie: 32.
147 Mirow, H.M. (1969). Kybernetik. Grundlage einer allgemeinen Theorie der Organisation: 99.
148 Vgl. Faber, R.J. (1986). Clockwork Garden. On the Mechanistic Reduction of Living Things: 72f.
149 Brockhaus. Enzyklopädie in 30 Bänden, 21. Aufl. 2006, Bd. 22: 707.
150 Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: 197.
151 a.a.O.: 207.
152 Wißt, H.-J. (1981). Darstellung und Beurteilung der Systemtheorie im Rahmen der Wissenschaftslehre: 234.
153 Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 86.
154 Woodfield, A. (1976). Teleology: 72; vgl. auch Collins, A.W. (1978). Teleological reasoning. J. Philos. 75, 540-550: 54,
155 MacKay, D.M. (1962). The use of behavioural language to refer to mechanical processes. Brit. J. Philos. Sci. 13, 89-103: 93.
156 Churchman, C.W. & Ackoff, R.L. (1950). Purposive behavior and cybernetics. Social Forces 29, 32-39 (in: Buckley, W. (ed.). Modern Systems Research for the Behavioral Scientist. A Sourcebook, Chicago 1968, 243-249): 245; vgl. auch Wimsatt, W.C. (1971). Some problems with the concept of "feedback". Bost. Stud. Philos. Sci. 8, 241-256: 252.
157 Keil, G. (1993). Kritik des Naturalismus: 158; vgl. 321; vgl. auch Spaemann, R. (1978). Naturteleologie und Handlung. Z. philos. Forsch. 32, 481-493: 489.
158 Vgl. Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 151.
159 Faber, R.J. (1986). Clockwork Garden. On the Mechanistic Reduction of Living Things: 75.
160 Helm, E. (1970). Ganzheit als naturphilosophisches Problem. Philos. Nat. 12, 297-344: 310f.; Düll, R. (1994). Zur Regulation der „Harmonia". Der Regelkreis als Modell ganzheitlicher Organisation unter dem Aspekt des Bewußtseins: 91.
161 Mittelstaedt, H. (1954). Regelung in der Biologie. Regelungstechnik 2, 177-181: 180.
162 Litt, T. (1919/24). Individuum und Gemeinschaft: 68; vgl. 61.
163 Kiehn, L. (1932). Goethes Begriff der Bildung: 204.
164 Süffert, F. (1922). [Rez. Knoll, F. (1921). Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren]. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 29, 202-207: 205.
165 Weiss, P.A. (1930). Entwicklungsphysiologie der Tiere: 130.
166 Holst, E. von & Saint-Paul, U. von (1960). Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss. 47, 409-422; Baerends, G.P. (1972). Moderne Methoden und Ergebnisse der Verhaltensforschung bei Tieren (= Rheinisch-Westfälische Akad. Wiss., Vorträge, Bd. 218): 8.
167 Mittelstaedt, H. (1954). Regelung in der Biologie. Regelungstech. 2, 177-181: 180.
168 Sachsse, H. (1971). Einführung in die Kybernetik: 4.
169 Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. Bost. Stud. Philos. Sci. 84, 43-135: 110.
170 a.a.O.: 110f.
171 Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften Bd. I, Leipzig 1885, 139-220): 204.
172 a.a.O.: 204f.
173 O'Neill, R.V. (1976). Ecosystem persistence and heterotrophic regulation. Ecology 57, 1244-1253.
174 Häberlin, P. (1957). Leben und Lebensform. Prolegomena zu einer universalen Biologie: 24ff.
175 Rose, S. (1997). Lifelines. Biology beyond Determinism (dt. Darwins gefährliche Erben, München 2000): 324; vgl. 184.
176 Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology; Nagel, E. (1951/61). Mechanistic explanation and organismic biology (in: The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation, New York 1961, 398-446).
177 Schmidt, H. (1941). Regelungstechnik. Die technische

Aufgabe und ihre wirtschaftliche, sozialpolitische und kulturpolitische Auswirkung (in: Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 3-34): 9f.; Mittelstaedt, H. (1954). Regelung in der Biologie. Regelungstechnik 2, 177-181: 180; Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: Kap. 11; 12; Flechtner, H.-J. (1966). Grundbegriffe der Kybernetik: 27ff.; Hassenstein, B. (1966). Kybernetik und biologische Forschung. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie, Bd. I, 2. Allgemeine Biologie, 629-719: 636f.

178 Rosenblueth, A., Wiener, N. & Bigelow, J. (1943). Behavior, purpose and teleology. Philos. Sci. 10, 18-24.

179 Vgl. Woodfield, A. (1976). Teleology: 186.

180 Vgl. Wimsatt, W.C. (1971). Some problems with the concept of "feedback". Bost. Stud. Philos. Sci. 8, 241-256: 245.

181 Vgl. DWB X, 2 (1905).

182 Herre, O. (1929). Steuerungen. In: Luegers Lexikon der gesamten Technik, Bd. 6, 396-399: 396.

183 Vgl. z.B. Francé, R.H. (1926). Harmonie in der Natur: 47.

184 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 150.

185 a.a.O.: 152.

186 Schmidt (1941): 10.

187 Mittelstaedt, H. (1954). Regelung in der Biologie. Regelungstechnik 2, 177-181: 180.

188 Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: Kap. 11-12.

189 Perry, R.B. (1917). Purpose as tendency and adaptation. Philos. Rev. 26, 477-495: 491.

190 a.a.O.: 484.

191 DIN 19226 (Entwurf März 1984); gleichlautend: Deutsches Institut für Normung e.V. (Hg.). (1992). DIN 19226 Teil 1. Regelungs- und Steuerungstechnik. In: DIN Taschenbuch 241. Genormte Begriffe Maschinenbau, 139-146: 144f.

192 Flechtner, H.-J. (1966). Grundbegriffe der Kybernetik: 33.

193 Vgl. zu diesem Beispiel schon Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 12, 589-610: 602f.

194 Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 54f.

195 Flechtner (1966): 34.

196 Vgl. z.B. Marx, K. & Engels, F. (1845-46). Die Deutsche Ideologie (MEW, Bd. 3): 35; Engels, F. (1878). Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft (MEW, Bd. 20): 261; Dilthey, W. (1883). Einleitung in die Geisteswissenschaften (Gesammelte Schriften, Bd.1, Stuttgart 1979): 62; Simmel, G. (1900/07). Philosophie des Geldes (Frankfurt/M. 1989): 89.

197 Schmidt, H. (1954). Die Entwicklung der Technik als Phase der Wandlung des Menschen (Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 47-66): 61.

198 Schweizerischer Elektrotechnischer Verein (1956). Leitsätze »Nomenklatur der Regelungstechnik«. Bull. Schweizer. Elektrotechn. Ver. 47, 372-388: 374.

199 Zitiert nach Mayr, O. (1969). Zur Frühgeschichte technischer Regelungen: 13.

200 Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: 219ff.

201 Rosenblueth, A., Wiener, N. & Bigelow, J. (1943). Behavior, purpose and teleology. Philos. Sci. 10, 18-24: 24.

202 Möller, H.G. (1920). Die Elektronenröhren und ihre technischen Anwendungen: 96 (2. Aufl. 1992: 112); Geißler, E. (1922). Die Kühnsche Schaltung zur Erzeugung hochfrequenter Schwingungen mit Glühkathodenlampen. Jahrbuch der drahtlosen Telegraphie und Telephonie 19, 383-406: 403.

203 Vgl. Mayr (1969): 18ff.

204 a.a.O.: 57ff.

205 Vgl. Henn, V. (1969). Materialien zur Vorgeschichte der Kybernetik. Stud. Gen. 22, 164-190: 167f.

206 Maxwell, J.C. (1868). On Governors (Scientific Papers, Vol. II, Cambridge 1890, 105-120).

207 Cyon, E. & Ludwig, C. (1867). Die Reflexe eines der sensiblen Nerven des Herzens auf die motorischen der Blutgefäße. Arb. Physiol. Anst. Leipzig, 128-149.

208 Vgl. Wagner, R. (1961). Zur geschichtlichen Entwicklung der Erkenntnis der biologischen Regelung. Naturwiss. Rundsch. 14, 65-68.

209 Köster, G. & Tschermak, A. (1903). Über den Nervus depressor als Reflexnerv der Aorta. Pflügers Archiv 93, 24-38; vgl. Wagner, R. (1961). Rückkoppelung und Regelung: ein Urprinzip des Lebenden. Naturwiss. 48, 235-246.

210 Hering, E. (1868). Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl. 57, II, 672-677; Breuer, H. (1868). Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl. 58, II, 909-954.

211 Lincke, F. (1879). Das mechanische Relais Zeitschrift des VDI 23, 510-523; 578-615: 589; vgl. Henn (1969): 180ff.

212 Lincke (1879): 603ff.

213 Wagner, R. (1932). Arbeitslosigkeit und Deflation im Wirtschaftskörper unter dem Gesichtspunkt biologischer Gesetzmäßigkeit: 19.

214 Schmidt, H. (1941). Regelungstechnik. Die technische Aufgabe und ihre wirtschaftliche, sozialpolitische und kulturpolitische Auswirkung (in: Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 3-34): 6.

215 Wiener, N. (1948). Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine (dt. Kybernetik. Regelung und Nachrichtenübertragung in Lebewesen und Maschine, Reinbek 1968): 46.

216 DRP Patent Nr. 291.604 für die »Rückkopplung zur Schwingungserzeugung« vom 23.6.1919; vgl. Meißner, A. (1919). Über Röhrensender. Elektrotechn. Z. 40, H. 7/8, 1-11: 1.

217 Küpfmüller, K. (1928). Über die Dynamik der selbsttätigen Verstärkungsregler. Elektr. Nachrichtentechn. 5, 459-467: 460.

218 a.a.O.: 462.

219 Wagner, R. (1925). Ueber die Zusammenarbeit der

Antagonisten bei der Willkürbewegung. Z. Biol. 83, 59-93; 120-144: 87.

220 a.a.O.: 92.

221 Gradmann, H. (1963). Die Rückkoppelung als Urprinzip der Lebensvorgänge.

222 Cube, F. von (1968). Kybernetik als Technik des Lebendigen. Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 9, 89-91.

223 Gradmann (1963): 115.

224 Vgl. z.B. McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems: 164.

225 a.a.O.: 208.

226 Eigen, M. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwiss. 58, 465-528: 504.

227 Bertalanffy, L. von (1968). General System Theory: 44.

228 Bertalanffy, L. von (1951). Towards a physical theory of organic teleology. Human Biology 23, 346-361: 352.

229 a.a.O.: 353.

230 Bertalanffy, L. von (1972). Vorläufer und Begründer der Systemtheorie. In: Kurzrock, R. (Hg.). Systemtheorie, 17-28: 26.

231 Varela, F.J. (1979). Principles of Biological Autonomy: 56.

232 Vgl. Bischof, N. (1995/98). Struktur und Bedeutung: 89.

233 Anonymus (1916). Patent 1,198,700 Control Device for Wireless Signaling. In: Official Gazette of the United States Patent Office 230, 769; vgl. Mills, J. (1917). Radio Communication. Theory and Methods: 140; Circular of the Bureau of Standards 74-75 (1918). Radio Instruments and Measurements: 210; für ›feed-back‹ vgl. auch Wireless Age 8 (1920), 27/1 (nach OED 1989); Anonymus (1926). The radio-telegraphy of the Hamilton Rice Expedition, 1924-25. Geograph. J. 67, 536-552: 550; Anonymus (1928). The National Academy of Sciences. Science 68, 596-602: 602.

234 Rosenblueth, A., Wiener, N. & Bigelow, J. (1943). Behavior, purpose and teleology. Philos. Sci. 10, 18-24: 19.

235 Schmidt, H. (1941). Regelungstechnik. Die technische Aufgabe und ihre wirtschaftliche, sozialpolitische und kulturpolitische Auswirkung (Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 6, 1965, Beiheft, 3-34): 8; vgl. ders. (1941). Denkschrift zur Gründung eines Instituts für Regelungstechnik (Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 2, 1961 Beiheft, 3-14): 8.

236 Albright, F., Forbes, A.P., Fraser, R., Miller, R.B. & Reifenstein, E.C. Jr. (1941). A classification of the causes of hypoleydigism. Transactions of the Association of American Physicians 56, 43-54.

237 Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. Bost. Stud. Philos. Sci. 84, 43-135: 51; vgl. ders. (1986). Clockwork Garden. On the Mechanistic Reduction of Living Things.

238 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968): 134; Mayr, O. (1969). Zur Frühgeschichte technischer Regelungen: 14f.; Manier, E. (1971). Functionalism and the negative feedback model in biology. Bost. Stud. Philos. Sci. 8, 225-240: 229; Wimsatt, W.C. (1971). Some problems with the concept of "feedback". Bost. Stud. Philos. Sci. 8, 241-256: 251.

239 Faber (1984): 67.

240 Faber (1984): 70ff.; ders. (1986): 95.

241 Vgl. Faber (1984): 75; ders. (1986): 70f.

242 Faber (1984): 115.

243 a.a.O.: 51.

244 a.a.O.: 113.

245 Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 149f.; 176.

246 Edwards, W.F. (1824). De l'influence des agens physiques sur la vie.

247 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, XVII.

248 Robin, C. & Verdeil, F. (1853). Traité de chimie anatomique et physiologique, 3 Bde.: I, 13f.; vgl. Holmes, F.L. (1967). Origins of the concept of the *milieu intérieur*. In: Grande, F. & Visscher, M.B. (eds.). Claude Bernard and Experimental Medicine, 179-191: 181; Langley, L.L. (ed.) (1973). Homeostasis. Origins of the Concept: 78.

249 Vgl. Holmes, F.L. (1963). Claude Bernard and the milieu intérieur. Arch. Intern. Hist. Sci. 16, 369-376; ders. (1967); ders. (1986). Claude Bernard, the milieu intérieur and regulatory physiology. Hist. Philos. Life Sci. 8, 3-25; Grmek, M.D. (1967). Évolution des conceptions de Claude Bernard sur le milieu intérieur. In: Wolff, E. et al., Philosophie et méthodologie scientifique de Claude Bernard, 117-150.

250 Bernard, C. (1859). Leçons sur les propriétés physiologiques et les alterations pathologiques des liquids de l'organisme, 2 Bde.: I, 9f.; engl. Übers. in: Langley (ed.) (1973): 87.

251 Vgl. Holmes (1967).

252 Bernard, C. (1854). Cours de physiologie générale de la Faculté des Sciences, ed. P. Lorrain. Le Moniteur des Hôpitaux 2, 409-412, 449-451, 473-474, 505-507, 572-573, 601-602, 626-626, 1089-1090, 1105-1107, 1210-1211: 450; vgl. Holmes (1967): 184.

253 Vgl. Holmes (1967).

254 Bernard, C. (1855-56). Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine, 2 Bde.: I, 155-156; vgl. Holmes (1963): 372.

255 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 135.

256 a.a.O.: 137.

257 Bernard, C. (1858). De l'influence de deux ordres de nerfs qui déterminent les variations de couleur du sang veineux dans les organes glandulaires. Comp. Rend. Hebdom. Acad. Sci. 47, 245-253.

258 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 113.

259 a.a.O.: I, 26.

260 a.a.O.: I, 113.

261 a.a.O.: I, 359

262 a.a.O.: I, 121.

263 a.a.O.: I, 112.

264 a.a.O.: I, 26.

265 a.a.O.: I, 121.
266 Starling, E.H. (1905). The Croonian lectures: On the chemical correlations of the functions of the body. Lecture I. Lancet 1905, 339-341: 340; vgl. Hill, A.V. (1969). Bayliss and Starling and the happy fellowship of physiologists. J. Physiol. 204, 1-13; Brooks, C.M. (1962). Humors, Hormones, and Neurosecretions. The Origins and Development of Man's Present Knowledge of the Humoral Control of Body Functions; Böttcher, H.M. (1963). Hormone. Die Geschichte der Hormonforschung; Beach, F.A. (1981). Historical origins of modern research on hormones and behavior. Hormones Behav. 15, 325-376; Medvei, V.C. (1982). A History of Endocrinology.
267 Berthold, A.A. (1849). Transplantation der Hoden. Arch. Anat. physiol. wiss. Med. 42-46.
268 Brown-Séquard, C.E. (1889). Des effectes produits chez l'homme par des injections souscoutanées d'un liquide retiré des testicules frais de cobaye et de chien. Compt. Rend. Soc. Biol. op. 415; 420; 430; 451.
269 Bernard, C. (1855-56). Leçons de physiologie expérimentale appliquée à la médecine, 2 Bde.: I, 96; vgl. Gley, E. (1914). Les sécrétions internes: 13.
270 Lévi, L. & Rothschild, H. de (1911). Endocrinologie. Nouvelles études sur la physio-pathologie du corps thyroïde et des autres glandes endocrines; Naamé (1913). Études d'endocrinologie.
271 Dorland, W.A.N. (1913). Medical Dictionary (nach OED).
272 Makittrick, J. (1772). Commentaries on the Principles and Practice of Physic: 238.
273 Kessler, A.E. (1807). Grundzüge zu einem System der Physiologie des Organismus: 277; vgl. auch Lucae, S.C. (1811). Anatomische Untersuchungen der Thymus in Menschen und Thieren: 13.
274 Configliachi, P. (1809). Memoria sull' analisi dell' aria contenuta nella vescica natatoria dei pesci. Giornale di fisica, chimica e storia naturale 2, 477, 347-376; 381-409: 477-497: 397.
275 Configliachi, P. (1811). Ueber die Analyse der Luft aus der Schwimmblase der Fische [Übers. R.L. Ruhland]. Beiträge zur Chemie und Physik 1, 137-163: 153.
276 Bernard, C. [1857]. Manuskript Fasc. 24c, f. 61; vgl. Grmek, M.D. (1967). Évolution des conceptions de Claude Bernard sur le milieu intérieur. In: Wolff, E. et al., Philosophie et méthodologie scientifique de Claude Bernard, 117-150: 123.
277 Vgl. Gley (1914): 16.
278 Takamine, J. (1901). The blood-pressure raising principle of the suprarenal gland. Amer. J. Pharmac. 73, 523-531; Aldrich, I.B. (1901). A preliminary report on the principle of the suprarenal gland. Amer. J. Physiol. 5, 457-461.
279 Banting, F.G. & Best, C.H. (1922). The internal secretion of the pancreas. J. Labor. Clin. Med. 7, 465-480.
280 Doisy, E.A., Thayer, S. & Veler, C.D. (1929). The preparation of the crystalline ovarian hormone from the urine of pregnant women. J. Physiol. 86, 329-330.
281 Vgl. Penzlin, H. (1998). Die vergleichende Tierphysiologie. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 461-498: 470ff.
282 Butenandt, A. & Karlson, P. (1954). Über die Isolierung eines Metamorphose-Hormones der Insekten in kristallisierter Form. Z. Naturforsch. 9b, 389-391.
283 Vgl. Hartung, W. (1984). Der Beitrag von Julius Sachs zur Entdeckung der Phytohormone. In: Gimmler, H. (Hg.). Julius Sachs und die Pflanzenphysiologie heute, 167-180; Höxtermann, E. (1998). Physiologie und Biochemie der Pflanzen. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 499-536: 524.
284 Fitting, H. (1909). Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Z. Bot. 1, 1-86: 33.
285 Vgl. Stowe, B.B. & Yamaki, T. (1957). The history and physiological action of the gibberelines. Ann. Rev. Plant Physiol. 8, 181-216; Höxtermann, E. (1994). Zur Geschichte des Hormonbegriffes in der Botanik und zur Entdeckungsgeschichte der ›Wuchsttoffe‹. Hist. Philos. Life Sci. 16, 311-337.
286 Kögl, F. & Haagen-Smit, A.J. (1931). Über die Chemie des Wuchsstoffs. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. 34, 1411-1416; Kögl, F. (1933). Die Chemie des Auxins und sein Vorkommen im Pflanzen- und Tierreich. Naturwiss. 21, 17-21.
287 Kögl, F., Haagen-Smit, A.J. & Erxleben, H. (1934). Über ein neues Auxin („Hetero-auxin") aus Harn. Hoppe-Seylers Z. Physiol. Chem. 228, 90-103.
288 Terpstra, W. (1953). Extraction and Identification of Growth Substances; vgl. Karlson, P. (1982). Ectohormones and phytohormones. Trends Biochem. Sci. 7, 382-383.
289 Bethe, A. (1932). Vernachlässigte Hormone. Naturwiss. 20, 177-181: 178.
290 ebd.
291 Walz, K. (1921). Ueber die Bedingungen der pathologischen Gewebsbildung. Münchener medizinische Wochenschrift 68 (17), 505-507: 505.
292 ebd.
293 Randoin, L. & Simmonet, H. (1928). Hormones et vitamines. A propos d'une nouvelle denomination des vitamines. Bull. de la Soc. de Chim. Biol. 10(6), 745-756: 755f.
294 Karlson, P. & Lüscher, M. (1959). 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances. Nature 183, 55-56: 55.
295 Cannon, W.B. (1926). Physiological regulation of normal states. Some tentative postulates concerning biological homeostasis. In: À Charles Richet, ses amis, ses collègues, ses élèves, 91-93 (Reprint in: Langley, L.L. (ed.) (1973). Homeostasis. Origins of the Concept, 246-249): 246; ders. (1929). Organization for physiological homeostasis. Physiol. Rev. 9, 399-431; ders. (1932). The Wisdom of the Body.
296 Cannon (1929): 400; vgl. ders. (1926): 246.
297 Vgl. Tanner, J. (1998). ›Weisheit des Körpers‹ und soziale Homöostase. Physiologie und das Konzept der Selbstregulation. In: Sarasin, P. & Tanner, J. (Hg.). Physiologie und industrielle Gesellschaft, 129-169.
298 Cannon, W.B. (1915). Bodily Changes in Pain, Hunger, Fear and Rage.
299 Cannon, W.B., McIver, M.A. & Bliss, S.W. (1924). Studies on the conditions of activity in endocrine glands.

Amer. J. Physiol. 69, 44-66: 62.

300 Cannon, W.B. (1925). Some general features of endocrine influence on metabolism. Transactions of the Congress of American Physicians and Surgeons 13, 31-53: 31.

301 a.a.O.: 33.

302 Cannon (1929): 400.

303 ebd.

304 a.a.O.: 403.

305 a.a.O.: 418.

306 a.a.O.: 399; Cannon, W.B. (1939). La sagesse du corps: Vorwort.

307 Wallace, B. & Dobzhansky, T. (1953). The genetics of homeostasis in Drosophila. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 39, 162-175.

308 Lerner, I.M. (1954). Genetic Homeostasis.

309 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 728; Odum, E.P. (1953/59). Fundamentals of Ecology: 25; ders. (1969). The strategy of ecosystem development. Science 164, 262-270: 266; Trojan, P. (1984). Ecosystem Homeostasis.

310 Driesch, H. (1908). The Science and Philosophy of the Organism, 2 vols.: I, 159.

311 Driesch, H. (1909). Philosophie des Organischen, 2 Bde.: I, 160f.; vgl. auch die 3. Aufl. 1921: 154f.

312 a.a.O.: 162.

313 Driesch, H. (1902). Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Arch. Entwicklungsmech. Org. 14, 247-287: 278.

314 Uexküll, J. von (1907). Das Problem der tierischen Formbildung. Die neue Rundschau 18, 629-632: 631.

315 Schultz, E. (1910). Prinzipien der rationellen vergleichenden Embryologie: 21; 143; 178; Wolff, G. (1927). Ganzheit und Zweckmäßigkeit. In: Schneider, H. & Schingnitz, W. (Hg.). Festschrift Hans Driesch zum 60. Geburtstag. Erster Teil. Wissen und Leben, 61-76: 73.

316 Bertalanffy, L. von (1937). Das Gefüge des Lebens: 14; vgl. ders. (1940). Der Organismus als physikalisches System betrachtet. Naturwiss. 28, 521-531: 527f.

317 von Bertalanffy (1937): 180.

318 ebd.

319 Driesch, H. (1899). Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. Entwicklungsmech. 8, 35-111: 74; ders. (1904). Naturbegriffe und Naturteile: 206; ders. (1905): 205; ders. (1909/28). Philosophie des Organischen: 98f.

320 Driesch (1899): 75; 81; ders. (1899). Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens: 52.

321 Waddington, C.H. (1957). The Strategy of the Genes: 32.

322 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 92ff.

323 Ridder, P. (1972). Historischer Funktionalismus. Z. Soziol. 1, 333-352: 342.

324 Vgl. Heyde, J.E. (1965). Kybernetes = „Lotse“? Sprache im technischen Zeitalter 15, 1274-1286.

325 Lang, E. (1968). Zur Geschichte des Wortes Kybernetik. Grundlagenstudien aus Kybernetik und Geisteswissenschaft 9, Beiheft, 1-60: 43.

326 Vgl. Ducrocq, A. (1955). Découverie de la cybernetique (dt. Die Entdeckung der Kybernetik, Frankfurt/M. 1959); Hassenstein, B. (1960). Die bisherige Rolle der Kybernetik in der biologischen Forschung. Naturwiss. Rundsch. 13, 349-355; 373-382; 419-424; Lang (1968); Henn, V. (1969). Materialien zur Vorgeschichte der Kybernetik. Stud. Gen. 22, 164-190; Mayr, O. (1969). Zur Frühgeschichte technischer Regelungen.

327 Ampère, A.-M. (1834/38). Essai sur la philosophie des sciences, Bd. 1: 276 (Tafel).

328 Trentowski, B. (1843). Stosunek Filozofii do Cybernetyki Czyli Sztuki Rzadzenia Narodem; vgl. Zeleny, M. (1979). Cybernetics and general systems – a unitary science? Kybernetes 8, 17-23.

329 Wiener, N. (1948). Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine.

330 Nachweise für Tab. 238: Wiener (1948): Titel; Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: 4; Wieser, W. (1959). Organismen, Strukturen, Maschinen. Zu einer Lehre vom Organismus: 17; Klaus, G. (1961/65). Kybernetik in philosophischer Sicht: 41; Steinbuch, K. (1961). Zwölf Fragen zur Kybernetik. Stud. Gen. 14, 592-599: 599; vgl. ders. (1961/65). Automat und Mensch: 359; Flechtner, H.-J. (1966). Grundbegriffe der Kybernetik: 10; Mittelstaedt, H. (1968). Über den Gegenstand der Kybernetik. In: Marko, H. & Färber, G. (Hg.). Kybernetik 1968, 15-19: 18; Zemanek, H. (1968). Auffassungen der Kybernetik. In: Moser, S. (Hg.). Information und Kommunikation, 21-28: 22; Mirow, H.M. (1969). Kybernetik. Grundlage einer allgemeinen Theorie der Organisation; Marko, H., Hauske, G. & Struppler, A. (Hg.) (1988). Processing Structures for Perception and Action. Final Report of the Sonderforschungsbereich „Kybernetik“ 1969-1983: v.

331 Maser, S. (1968). Wissenschaftstheoretische Grundlagen der Kybernetik. IBM-Nachrichten 188, 101-111: 109.

332 Zemanek, H. (1968). Auffassungen der Kybernetik. In: Moser, S. (Hg.). Information und Kommunikation, 21-28: 21f.

333 Lenk, H. (1971). Philosophie im technologischen Zeitalter: 72.

334 Hagner, M. (2008). Vom Aufstieg und Fall der Kybernetik. In: ders. & Hörl, E. (Hg.). Die Transformation des Humanen. Beiträge zur Kulturgeschichte der Kybernetik, 38-71: 71.

335 Norris, J. (1693). Practical Discourses upon Several Divine Subjects (London 1707, vol. 4): 196; [Spencer, H.] (1852). A theory of population deduced from the general law of animal fertility. Westminster Review N.S. 1, 468-501: 500; ders. (1867). The Principles of Biology, vol. 2: 496f.; 501.

336 Norris, J. (1698). Practical Discourses upon Several Divine Subjects, vol. IV: 330 (Concerning the Right Use of the World).

337 Trotter, T. (1808). A View of the Nervous Temperament: 295.

338 More, H. (1811). Practical Piety: 83.

339 Rooke, J. (1838). Geology as a Science: 12.

340 Thompson, G.W. (1869). Deus semper: 842.
341 Anonymus (1820). M. Simonde De Sismondi's New Principles of Political Economy (Concluded). The Monthly Review 91, 465-476: 467.
342 Pasley, T.H. (1825). On heat and steam. Mechanics' Magazine 3, 76-77: 77; vgl. ders. (1836). A Theory of Natural Philosophy on Mechanical Principles: 13.
343 Carus, C.G. (1827). An Introduction to the Comparative Anatomy of Animals, vol. 1 (transl. by R.T. Gore): 45; vgl. Carus, C.G. (1818). Lehrbuch der Zootomie, Bd. 1: 33.
344 Morell, J.D. (1853). Elements of Psychology, part 1: 51.
345 G.B. (1801). Essays after the manner of Goldsmith, Essay IV. The European Magazine 39, 86-88: 86.
346 Anonymus (1825). [Correspondence]. Mechanics Magazine 4, 368.
347 Tredgold, T. (1827). The Steam Engine. Comprising an Account of its Invention and Progressive Improvement: 11.
348 Anonymus (1837). Distillation. The Penny Cyclopædia 9, 22-27: 26.
349 Matthew, T.P. (1831). Naval Timber and Arboriculture (in: Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859), 155-159): 157.
350 Löwenstein, A.S. (1831). Der theoretische und praktische Geburtshelfer: 324.
351 Schmidt, C.H. (1834). Das gewerbsame Deutschland. Die Dampfmaschinen: 168.
352 Lardner, D. & Kater, H. (1830). A Treatise on Mechanics (dt. Lehrbuch der Mechanik, übers. v. H. Koßmann, Stuttgart 1836): 320.
353 Meissner, G. (1858). Bericht über die Fortschritte der Anotomie und Physiologie im Jahre 1857: 342.
354 A.S. (1844). Ueber die Zunahme der Bevölkerung in dem mittleren Europa und die Besorgnisse vor einer Uebervölkerung. Deutsche-Vierteljahrs Schrift 3, 98-141: 115; vgl. 125.
355 Hillebrand, J. (1835/42). Philosophie des Geistes oder Encyclopädie der gesammten Geisteslehre: 160 (nicht in der 1. Aufl.).
356 Alberti, M. (1721). Abhandlung von der Seele des Menschen, der Thiere und der Pflantzen. In: ders., Medicinische und philosophische Schrifften, 1-272: 16; vgl. Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele. Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart: 244ff.
357 Bommersheim, P. (1919). Der Begriff der organischen Selbstregulation in Kants Kritik der Urteilskraft. Kant Studien 23, 209-220.
358 Heidenhain, R. (1864). Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit: 173.
359 a.a.O.: 174.
360 Goltz, F. (1869). Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches: 87; vgl. 68.
361 Feuchtersleben, E. von (1845). Lehrbuch der ärztlichen Seelenkunde: 34.
362 Wundt, W. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 825; 830; 836.
363 Spencer, H. (1866/71). Principles of Biology, vol. 2: 500.
364 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 226.
365 a.a.O.: 228.
366 Roux, W. (1914). Die Selbstregulation, ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen (= Nova Acta Leopoldina, Bd. 100).
367 Driesch, H. (1894). Analytische Theorie der organischen Entwicklung: 150.
368 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: I, 25.
369 Huxley, J.S. (1912). The Individual in the Animal Kingdom: 18.
370 Thienemann, A. (1918). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 17, 281-290; 297-303: 287.
371 Schmid, E. (1922). Biozönologie und Soziologie. Naturwiss. Wochenschr. N.F. 21, 518-523: 519.
372 Hesse, R. (1924). Tiergeographie auf ökologischer Grundlage: 143.
373 Thienemann, A. (1956). Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur: 49.
374 Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. Stud. Gen. 10, 112-144: 128.
375 Suárez, F. [1571-74]. De anima (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78): III, 498 (II, 4; Nr. 21); vgl. Des Chene, D. (2000). Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul: 64.
376 Hönigswald, R. (ca. 1940). Die Grundlagen der allgemeinen Methodenlehre, II. Teil (Bonn 1970): 14f.
377 Hönigswald, R. [ca. 1943]. Die Systematik der Philosophie, II. Teil (Bonn 1977): 335.
378 ebd.
379 Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. Bost. Stud. Philos. Sci. 84, 43-135: 99f.
380 a.a.O.: 103.
381 Ashby, W.R. (1952/60). Design for a Brain. The Origin of Adaptive Behaviour: 108.
382 a.a.O.: 100ff.
383 Vgl. Pohlmann, R. (1971). Autonomie. Hist. Wb. Philos. 1, 701-719.
384 Kant, I. (1785). Grundlegung zur Metaphysik der Sitten (AA, Bd. IV, 385-463): 440.
385 ebd.
386 a.a.O.: 436.
387 a.a.O.: 427.
388 Virchow, R. (1856). Alter und neuer Vitalismus. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 9, 3-55: 53.
389 Pfeffer, W. (1875). Die periodischen Bewegungen der Blattorgane: 153.
390 Macmillan, H. (1871). True Vine: 79.
391 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 359.

392 Bayrhoffer, K.T. (1838). Die Idee und Geschichte der Philosophie: 359.
393 Richter, H.E. (1845). Über Ansteckung. Vierteljahrschrift für die praktische Heilkunde 5, 125-127: 126.
394 Richter, H.E. (1850). Organon der physiologischen Therapie: 66.
395 Driesch, H. (1905). Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre: 72; vgl. auch Miehe, H. (1907). Die Erscheinungen des Lebens. Grundprobleme der modernen Biologie: 2; Uexküll, J. von (1908). Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie. Scientia (Riv. di Sci.) 4, Anno II, N. VII, 72-86: 83; Tschermak, A. von (1916). Allgemeine Physiologie, Bd. 1, Teil 1: 36.
396 Driesch, H. (1901). Die organischen Regulationen, Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens: 220; vgl. ders. (1905): 132; Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 189.
397 Driesch (1901): 164.
398 Reinke, J. (1905). Philosophie der Botanik: 82; vgl. 81.
399 Driesch, H. (1905). Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre: 6; ders. (1909/28). Philosophie des Organischen: 125; vgl. von Tschermak (1916): 3f.; Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 70.
400 Driesch, H. (1893/1911). Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie.
401 Schwarz, H. (1901). Das sittliche Leben: 44.
402 Cysarz, H. (1921). Erfahrung und Idee. Probleme und Lebensformen in der deutschen Literatur: 43.
403 Harré, R. (1977). Powers. In: Tuomela, R. (ed.). Dispositions, 211-233: 217; vgl. Schark, M. (2005). Organismus – Maschine: Analogie oder Gegensatz? In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie, 418-435: 433; vgl. auch Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 84f.
404 Ruiz-Mirazo, K., Etxeberria, A., Moreno, A. & Ibáñez, J. (2000). Organisms and their place in biology. Theor. Biosci. 119, 209-233.
405 Vgl. Ruiz-Mirazo, K. & Moreno, A. (2004). Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life. Artificial Life 10, 235-259.
406 Vgl. z.B. Ruiz-Mirazo, K., Pereto, J., & Moreno, A. (2004). A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution. Origins of Life and Evolution of Biospheres 34, 323-346.
407 Walter, H. (1999). Neurophilosophie der Willensfreiheit. Von libertarischen Illusionen zum Konzept natürlicher Autonomie: 352.
408 Pauen, M. (2001). Freiheit und Verantwortung. Wille, Determinismus und der Begriff der Person. Allg. Z. Philos. 26, 23-44; ders. (2001). Grundprobleme der Philosophie des Geistes: 288.
409 Beckermann, A. (2005). Neuronale Determiniertheit und Freiheit. In: Köchy, K. & Stederoth, D. (Hg.). Willensfreiheit als interdisziplinäres Problem, 289-304: 290f.
410 Heisenberg, M. (1983). Initiale Aktivität und Willkürverhalten bei Tieren. Naturwiss. 70, 70-78: 72; vgl. auch Brembs, B. (2011). Towards a scientific concept of free will as a biological trait: spontaneous actions and decision-making in invertebrates. Proc. Roy. Soc. B 278, 930-939.
411 Gerhardt, V. (2007). Leben ist das größere Problem. Philosphische Annäherungen an eine Naturgeschichte der Freiheit. In: Heilinger, J. (Hg.). Naturgeschichte der Freiheit, 457-479: 473.
412 Walde, B. (2006). Was ist Willensfreiheit? Freiheitskonzepte zwischen Determinismus und Indeterminismus. In: Fink, H. & Rosenzweig, R. (Hg.). Freier Wille – frommer Wunsch? Gehirn und Willensfreiheit, 91-115: 103.
413 Vgl. Keil, G. (2007). Willensfreiheit: 177; Brandt, R. (2009). Können Tiere denken? Ein Beitrag zur Tierphilosophie: 128ff.
414 Beckermann, A. (2005). Biologie und Freiheit. In: Schmidinger, H. & Sedmak, C. (Hg.). Der Mensch – ein freies Wesen?, 111-124: 123.
415 Gazzaniga, M. (1989). Organization of the human brain. Science 245, 947-956; ders. (2000). Cerebral specialization and interhemispheric communication: Does the corpus callosum enable the human condition? Brain 123, 1293-1326; vgl. ders. & Sperry, R.W. (1967). Language after section of the cerebral commissures. Brain 90, 131-148.
416 Jünger, E. (1960). Der Weltstaat. Organismus und Organisation (Sämtliche Werke, Bd. 7, Stuttgart 1980, 481-526): 515 (Nr. 23).
417 a.a.O.: 522 (Nr. 28).

Literatur

Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. Physiol. Rev. 41, 737-770.

Wagner, R. (1961). Zur geschichtlichen Entwicklung der Erkenntnis der biologischen Regelung. Naturwiss. Rundsch. 14, 65-68.

Henn, V. (1969). Materialien zur Vorgeschichte der Kybernetik. Stud. Gen. 22, 164-190.

Rothschuh, K.E. (1972). Historische Wurzeln der Vorstellung einer selbsttätigen informationsgesteuerten biologischen Regelung. Nova Acta Leopold. 37, 91-106.

Langley, L.L. (ed.) (1973). Homeostasis. Origins of the Concept.

Canguilhem, G. (1974). La formation du concept de régulation biologique aux XVIII^{e} et XIX^{e} siècle (dt. in: Wissenschaftsgeschichte und Epistemologie. Gesammelte Aufsätze, Frankfurt/M. 1979, 89-109).

Rekombination

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird unter ›Rekombination‹ die (Wieder-)Vereinigung von Merkmalen in einem Organismus verstanden, die in anderen Organismen (wie den Eltern) getrennt vorkommen. Die häufigste Form der Rekombination besteht in der Neukombination von Merkmalen durch sexuelle Fortpflanzung.

Bateson (1903): Einführung des Ausdrucks

W. Bateson, der den Ausdruck 1903 einführt (»recombination«), versteht darunter die Zusammenführung (»synthesis«) von Merkmalen, die auf getrennten Gameten vorkommen, durch die Verschmelzung der Gameten bei der Befruchtung, so dass ein zusammengesetztes Merkmal (»compound character«), das in den entfernteren Vorfahren bereits bestanden hatte, wieder entsteht.[1] 1909 spricht Bateson von Neuigkeiten, die sich aus der Rekombination der Faktoren aus den reinen Typen ergeben (»novelties resulting through re-combination of the factors brought in by the original pure types«).[2] Später verwendet Bateson das Wort in einem spezielleren Sinn, indem er damit die Neukombination von Merkmalen durch den Vorgang des *Crossing-over* bezeichnet (s.u.).

Weismann (1886): »neue Kombinationen«

Mit dem Begriff der ›Kombination‹ beschreibt bereits A. Weismann 1886 den Prozess der Verschmelzung des genetischen Materials, der in der sexuellen Fortpflanzung erfolgt. Ziel der sexuellen Fortpflanzung ist nach Weismann die »Vermischung« der Elternformen: »Sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen Selection neue Arten hervorbringt«.[3] Das Mittel der sexuellen Fortpflanzung zu diesem Zweck sei die Erzeugung »immer neuer Kombinationen der individuellen Charaktere«.[4] Später nennt Weismann den Prozess der Vermischung der Keimplasmen von zwei Organismen *Amphimixis*[5] (↑Fortpflanzung). Diese Vermischung ist für Weismann allerdings nicht der letzte Grund der Variation selbst, weil sie keine Erzeugung, sondern nur den Austausch von bereits bestehenden Anlagen nach sich zieht. Trotzdem bestehe das Ergebnis in einer »steten Neuerzeugung der Individualität«.[6]

H.R. Schinz beurteilt die »Kombinationen« 1910 als dritte Ursache für die Variabilität von Organismen, die neben den Mutationen und Modifikationen steht.[7]

Die Rekombination ist der Prozess der Neukombination von genetischem Material, der bei sexuell sich fortpflanzenden Organismen durch die Verschmelzung von Ei- und Samenzelle bei der Befruchtung erfolgt.

Rekombination (Bateson 1903) *200*
Introgression (Anderson & Hubricht 1938) *201*
horizontaler Gentransfer (Broda 1975) *201*
transgen (Gordon & Ruddle 1981) *201*

Bridges & Morgan (1923): Kopplungsbruch

Ein engerer Begriff der Rekombination, der bis in die Gegenwart dominant wird, bildet sich ausgehend von den genetischen Untersuchungen T.H. Morgans und seiner Schule. Danach wird unter Rekombination die Kombinierung von Eigenschaften in einem Organismus verstanden, die normalerweise (bei den Vorfahren des Organismus) nicht zusammen auftreten, weil sie von Genen beeinflusst werden, die auf verschiedenen homologen Chromosomen liegen. Durch das *Crossing-over*[8] (↑Zelle) während der Paarung der homologen Chromosomen in der Meiose können die Kopplungen der Gene auf einem Chromosomen aufgehoben werden, so dass danach neue Kombinationen von Genen (Allelen) die Merkmale der Organismen mit diesen neuentstandenen Chromosomen beeinflussen. Morgan selbst versteht die Rekombination in diesem Sinne als eine Kurzform für eine Rekombination gekoppelter Merkmale (»recombination of linked characters«).[9]

Haldane (1932): zentraler Faktor der Evolution

Die Bedeutung der Rekombination als Evolutionsfaktor wird bis in die 1930er Jahre allgemein eher gering eingeschätzt. Dies ändert sich erst durch die Arbeiten C.D. Darlingtons und G.L. Stebbins' und die Betrachtung von Mutationen und Neukombinationen im Rahmen von »genetischen Systemen« (Darlington).[10]

Einer der Mitbegründer der Synthetischen Theorie der ↑Evolution, J.B.S. Haldane, beurteilt die Rekombination 1932 als eine der zentralen Ursachen der Evolution (»Causes of Evolution«) (»new combinations of the characters of the species or groups which hybridise«).[11] Die Rekombination oder Variation durch Hybridisierung kann nach Haldane zur Entstehung von wirklich Neuem führen (»produce something entirely fresh«) und steht neben anderen Arten der Variation: der zufälligen erblichen Variation (Mutation), der erblichen Variation durch Umwelteinflüsse (Vererbung erworbener Eigenschaften) und der nicht-zufälligen Variation aufgrund innerer Ursachen (z.B. L.S. Bergs Nomogenesis; ↑Fortschritt).

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts werden Mutation und Rekombination meist als zwei voneinander un-

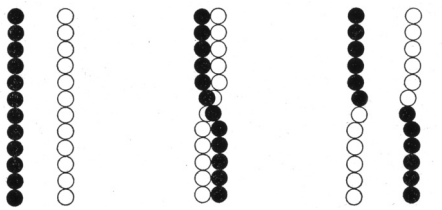


Abb. 438. Das Crossing-over der Chromosomen als ein Mechanismus der Rekombination. Die homologen Chromosomen der beiden Eltern lagern sich aneinander, brechen an entsprechenden Stellen auseinander und verwachsen mit dem jeweils anderen Teilstück. Die aneinandergereihten Kreise entsprechen den auf den Chromosomen liegenden Merkmalsträgern (Genen) (aus Morgan, T.H. (1915). Localization of the hereditary material in the germ cells. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 1, 420-429: 426).

abhängige Wege der Veränderung der Erbsubstanz und damit als zwei unabhängige Faktoren der ↑Evolution behandelt.[12]

»Horizontaler Gentransfer«

Die Eingliederung von Genen von Organismen einer Art in das Genpool einer anderen Art nennen E. Anderson und L. Hubricht 1938 ***Introgression***.[13] Später wird diese Übertragung meist unter dem Stichwort ***horizontaler Gentransfer*** (Broda 1975: »horizontal gene transfer«)[14] oder *lateraler Gentransfer* (Smith 1979: »lateral gene transfer«)[15] beschrieben. Insbesondere bei Bakterien findet ein Gentransfer zwischen verschiedenen »Arten« offenbar regelmäßig statt. Nachgewiesen wird ein horizontaler Austausch von Genen zwischen Organismen seit Ende der 1950er Jahre, zuerst durch japanische Forscher anhand der Übertragung von Antibiotikaresistenz.[16] Auch bei Eukaryoten kommen diese Formen der Rekombination vor.[17]

Mit dem zunehmenden Nachweis von Genen ursprünglich artfremder Organismen auch in dem Genom von Eukaryoten wächst die Skepsis, den einen »universalen Stammbaum des Lebens« konstruieren zu können, denn die Hybridisierung von Organismen verschiedener Stammeslinien kann in dem Schema eines Stammbaums nicht mehr adäquat dargestellt werden.[18]

Durch Gentechnologie künstlich hergestellte Rekombinanten werden seit den frühen 1980er Jahren ›***transgene*** Organismen‹ genannt (Gordon & Ruddle 1981: »genetically transformed mice«: »transgenic« mice).[19] Die *Transgenose* (Doy et al. 1973: »Transgenosis«) bildet dementsprechend den erfolgreichen künstlichen Transfer von Genen eines Organismus zu einem nicht verwandten anderen.[20]

Nachweise

1 Bateson, W. (1903). Note on the resolution of compound characters by cross-breeding. Proc. Camb. Philos. Soc. 12, 50-54: 53.
2 Bateson, W. (1909). Mendel's Principles of Heredity: 71.
3 Weismann, A. (1886). Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selections-Theorie: 29.
4 a.a.O.: 34.
5 Weismann, A. (1891). Amphimixis oder: die Vermischung der Individuen: 112; ders. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: II, 173.
6 Weismann (1902/13): II, 175.
7 Schinz, H.R. (1910). [Besprechung von Lang, Arnold. Ueber Vererbungsversuche. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1909]. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 19, 23-28: 26.
8 Morgan, T.H. & Cattell, E. (1912). Data for the study of sex-linked inheritance in *Drosophila*. J. Exp. Zool. 13, 79-101: 83.
9 Bridges, C.B. & Morgan, T.H. (1923). The third-chromosome group of mutant characters of *Drosophila melanogaster*. Publ. Carnegie Inst. Wash. 327: 9.
10 Darlington, C.D. (1932). Recent Advances in Cytology; ders. (1939). The Evolution of Genetic Systems; Stebbins, G.L. (1950). Variation and Evolution in Plants: Kap. 5.
11 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 13.
12 Winkler, U. & Kaplan, R.W. (1962). Genetik der Mikroorganismen. Phänogenetik. Fortschr. Bot. 25, 341-363: 341.
13 Anderson, E. & Hubricht, L. (1938). Hybridization in *Tradescantia*, III. The evidence for introgressive hybridization. Amer. J. Bot. 25, 396–402: 399; Anderson, E. (1949). Introgressive Hybridization.
14 Broda, E. (1975). The Evolution of the Bioenergetic Processes: 11; 12; 15; Graham, J. & Istock, C. (1981). Parasexuality and microevolution in experimental populations of *Bacillus subtilis*. Evolution 35, 954-963: 962.
15 Smith, A.J. (1979). Sun shines on photosynthetic prokaryotes. Nature 281, 254-255: 255; Dickerson, R.E. (1980). Evolution and gene transfer in purple photosynthetic bacteria. Nature 283, 210-212: 211.
16 Ochiai, K. et al. (1959). [Inheritance of drug resistance (and its transfer) between *Shigella* strains and between Shigella and *E. coli* strains]. (auf Japanisch). Hihon Iji Shimpor 1861, 34; Akiba, T. (1960). On the mechanism of the development of multiple-drug-resistant clones of *Shigella*. Jpn. J. Microbiol. 4, 219–227; vgl. Anderson, E.S. (1966). Possible importance of transfer factors in bacterial evolution. Nature 209, 637-638; Ochman, H., Lawrence, J.G. & Groisman, E.A. (2000). Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation. Nature 405, 299-304; Koonin, E.V., Makarova, K.S. & Aravind, L. (2001). Horizontal gene transfer in prokaryotes: quantification and classification. Annu. Rev. Microbiol. 55, 709-742.
17 Vgl. Keeling, P.J. & Palmer, J.D. (2008). Horizontal gene transfer in eukaryotic evolution. Nature Rev. Genetics 9, 605-618.
18 Doolittle, W.F. (1999). Phylogenetic classification and

the universal tree. Science 284, 2124-2128.
19 Gordon, J.W. & Ruddle, F.H. (1981). Integration and stable germ line transmission of genes injected into mouse pronuclei. Science 214, 1244-1246: 1244.
20 Doy, C.H., Gresshoff, P.M. & Rolfe, B.G. (1973). Biological and molecular evidence for the transgenosis of genes from bacteria to plant cells. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 70, 723-726: 723.

Rolle, ökologische

›Rolle‹ (mhd. ›rolle‹) ist ein im 14. Jahrhundert aus dem französischen ›rôle‹ »kleines Rad« (von lat. ›rotula‹) entlehntes Wort, das später die Bedeutung »zusammengerolltes Schriftstück« erhält. Seine übertragene Bedeutung »Leistung des einzelnen in einem größeren Rahmen« gewinnt das Wort seit dem 16. Jahrhundert vermittelt über den Gebrauch von Schriftrollen am Theater, bei denen allein der jeweils einem Schauspieler zugewiesene Text entrollt und damit sichtbar ist. Die Schauspielerrolle als Theatermetapher für den festgelegten Beitrag des einzelnen im sozialen Gefüge ist ein seit der Antike verbreiteter Topos.[1]

Innerhalb der Biologie ist das Wort ›Rolle‹ v.a. in der Ökologie verbreitet. Der ökologische Rollenbegriff entspricht dem physiologischen Organbegriff. Ökologische Rollen sind funktional bestimmte Erfordernisse innerhalb eines Ökosystems, die von Organismen wahrgenommen werden. Verbreitet ist die Zuschreibung von Rollen zu Organismen in ökologischen Systemen in Bezug auf die Ernährungsverhältnisse.

18. und 19. Jh.: ›Rollen‹ im ökologischen Kontext

C. von Linné, der in seiner ›Oeconomia naturae‹ von 1749 bereits frühe Vorstellungen einer ökologischen ↑Entwicklung im Sinne einer Sukzession darstellt, arbeitet auch mit der angedeuteten Unterscheidung von funktionalen Gruppen und vergleicht die von den Organismen wahrgenommenen Funktionen mit den Berufen in der menschlichen Gesellschaft (↑Nische).[2] C. de Bonnet verwendet in diesem Zusammenhang 1765 ausdrücklich das Wort ›Rolle‹.[3] Bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts etabliert sich dieser Terminus zunehmend. Der Botaniker A.P. Decandolle ist 1819 der Auffassung, die allgemeine Rolle der Pflanzen in der Natur sei die Verarbeitung der anorganischen Stoffe, so dass diese eine geeignete Nahrung für die Tiere lieferten: »Le rôle général des végétaux dans la nature, est d'élaborer des matières inorganiques, de telle sorte qu'elles deviennent propres à la nourriture des animaux«.[4]

20. Jh.: Energietransformation und andere Rollen

Angelehnt ist die ökologische Begriffsbildung zum Begriff der Rolle in Ökosystemen an ökonomischen Modellen. Unterschieden werden seit Ende des 19. Jahrhunderts *Produzenten*, *Konsumenten* und *Reduzenten* (s.u.). H. Rheinheimer formuliert 1910 allgemein, jeder Organismus sei ein »Händler« und eine »ökonomische Person« und müsse seinen Dienst für andere verrichten, durch die Produktion von Nahrung oder andere Aufgaben.[5]

Die ökologische Rolle ist die funktionale Stelle, die ein Organismus in einem Ökosystem einnimmt (z.B. als Produzent, Konsument oder Reduzent).

Rolle [ökologische] (Bonnet 1765) *203*
Konsument (Anonymus 1798) *207*
Produktion (Voigt 1823) *205*
Produzent (Dumas 1841) *208*
Produktionsbiologie (Anonymus 1914) *206*
Primärproduktion (Allen 1922) *207*
Destruktoren (Alsterberg 1924) *208*
Reduzenten (Thienemann 1925) *208*
Biomasse (Demoll 1927) *206*
Destruenten (Thienemann 1954) *208*
ökologische Redundanz (DeAngelis et al. 1989) *205*

Im Wesentlichen produktionsbiologisch ist das Verständnis der ökologischen Rollen bei den frühen Ökologen der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts. A. Lotka verwendet für produktionsbiologische Rollen 1925 den Terminus *Transformer* (»transformer«).[6] ›Transformer‹ sind für Lotka sowohl die organischen Komponenten, die eine bestimmte produktionsökologische Funktion ausüben, (wie die grünen Pflanzen als Produzenten oder die herbivoren und karnivoren Tiere als Konsumenten) als auch das große ökologische Gefüge, das aus deren Interaktion entsteht (»a great world engine or energy transformer composed of a multitude of subsidiary units, each separately, and all together as a whole, working in a cycle«[7]) (vgl. Abb. 439).

Verwandt mit Lotkas Verständnis ist die Interpretation einer Pflanze als ein »Sonnenlichttransformator«, die sich 1924 bei H. André findet. Für André ist eine Pflanze damit ein »viel geschickterer Chemiker als das Tier«.[8]

Ökologische Rollen lassen sich nicht nur in produktionsbiologischer Hinsicht formulieren. Im Prinzip kann jedes auf die Umwelt gerichtete Bedürfnis eines Organismus sich so entwickeln, dass es nur durch die Hilfe anderer Organismen erfüllt werden kann. Im Hinblick auf alle Grundfunktionen wie ↑Ernährung, ↑Schutz, Transport und ↑Fortpflanzung können daher Organismen eine unterstützende oder ermöglichende Rolle für andere ausüben (↑Ökosystem: Tab. 211).

Darüber hinaus ist die Verwendung des Rollenbegriffs selbstverständlich nicht auf die Ökologie beschränkt. In jedem System auf allen Ebenen der biologischen Hierarchie können vielmehr Rollen identifiziert werden. Einen ausgearbeiteten systemtheoretischen Rollenbegriff entwickelt die Soziologie Mitte des 20. Jahrhunderts. Für den Soziologen

T. Parsons besteht eine Rolle 1951 allgemein in der funktionalen Signifikanz eines Akteurs im Hinblick auf andere, es sei dasjenige, was ein Akteur in Bezug auf andere und die Funktion des sozialen Systems tue (»what the actor does in his relation with others seen in the context of its functional significance for the social system«).[9]

Einen ähnlich allgemeinen Rollenbegriff schlagen W. Bock und G. von Wahlert 1965 für die Biologie vor: Jedem Vermögen eines Organismus ordnen die Autoren eine Rolle zu. Im Gegensatz zu ↑Funktionen seien die Rollen aber auf die Umwelt eines Organismus bezogen: »In any sentence describing a feature of an organism, the biological roles would be that class of predicates which includes all actions or uses of the faculties (the form-function complexes) of the feature by the organism in the course of its life history, provided that these predicates include reference to the environment of the organism«.[10] Biologische Rollen stellen nach Bock und von Wahlert das verbindende Glied zwischen Organismen und ihrer Umwelt dar.

Einen weiten Begriff der Rolle führen auch M. Mahner und M. Bunge 1997 ein. Demnach besteht eine biologische Rolle in einer Menge von Bindungsrelationen, die eine Einheit zu einem übergeordneten System aufweist. Es ist z.B. die Rolle des Herzens, den Blutkreislauf aufrechtzuerhalten. Diese Aufgabe ist nach Mahners und Bunges Definitionen aber nicht dessen *Funktion*, weil eine Funktion in der *Aktivität* eines Subsystems oder eines *Prozesses*, dem ein Subsystem unterliegt, besteht (die Funktion des Herzens besteht damit also allein in der Ausführung rhythmischer Kontraktionen).[11] Meist wird dieses Verständnis des Rollenbegriffs zur Bezeichnung einer externen Relation aber auch auf den Funktionsbegriff bezogen (↑Funktion).

Funktionelle Gruppe

Äquivalent zum Begriff der ökologischen Rolle wird das Konzept der *funktionellen Gruppe* verwendet. Wie die ökologische Rolle wird die funktionelle Gruppe definiert über die Wirkungen, die die Organismen einer Art innerhalb eines Ökosystems ausüben.[12] Die Anzahl der funktionellen Gruppen in einem System kann als die *funktionale Diversität* des Systems bezeichnet werden (↑Diversität).[13]

Schlüsselrollen

Für die Aufrechterhaltung eines ökologischen Systems sind die Organismen verschiedener Arten von unterschiedlicher Bedeutung. Die essenziellen Arten, ohne die das System nicht bestehen kann, werden *Schlüsselarten* oder *Schlusssteinarten* (»keystone species«) genannt (↑Biozönose). Angelehnt ist diese Begriffsbildung am Modell eines architektonischen Bogens oder eines Gewölbes. So wie ein architektonischer Bogen auf den Schlussstein für seinen Bestand angewiesen ist, kann auch ein ökologisches System vom Vorhandensein einer Art abhängen. Dabei spielen in einigen Systemen auch indirekte Effekte eine wichtige Rolle. So kann eine Räuberart die Existenz einer anderen Art in einem System dadurch ermöglichen, dass sie eine dritte, zur Dominanz neigende Art dezimiert. Ohne dass die Organismen der Räuberart also in direkter Interaktion mit denen der konkurrenzschwachen Art stehen – sondern allein mit deren Konkurrenten – haben sie doch einen entscheidenden Einfluss auf diese (»Räuber-vermittelte Koexistenz von Konkurrenten«; ↑Räuber). Eine Gemeinschaft wird also nicht allein dadurch strukturiert, dass die Organismen einer Art eine Nahrungsressource für solche anderer Arten darstellen.

Eine Schlüsselrolle spielen in allen Ökosystemen selbstverständlich die Produzenten und Destruenten, weil allein durch ihre Aktivitäten der ökologische Kreislauf konstituiert und aufrechterhalten wird. Aber auch den Konsumenten kann eine Schlüsselrolle zukommen. So haben z.B. die pflanzenfressenden Insekten in einem Wald zwar einen nur geringen Anteil an der vorhandenen Biomasse und konsumieren daher auch nur wenig von dieser; dennoch können sie – aufgrund der Dichteabhängigkeit ihres Einflusses – die entscheidenden Regulationsfaktoren für die Menge der Pflanzenbiomasse sein.[14] Weil sie den Kreislauf von Produktion und Destruktion organischer Substanz nicht schließen, sondern lediglich vergrößern, können die Herbivoren damit einerseits für das Vorliegen dieses Kreislaufs zu den »nicht notwendigen« Komponenten (Ellenberg 1973)[15] gerechnet werden – für die Stabilität dieses Kreislaufs können sie aber andererseits doch von entscheidender Bedeutung sein.

Ökologische Redundanz

Schlüsselarten bilden das eine Extrem in einer Klassifikation der Bedeutung von Arten für das Funktionieren eines Ökosystems. Das andere Extrem bilden die redundanten Arten, also Arten, deren Funktion von anderen Arten des Systems vollständig ersetzt werden kann. Die Möglichkeit einer solchen Redundanz ist bereits im Begriff der ökologischen Rolle implizit enthalten. Denn dieser Begriff beinhaltet bereits die Vorstellung der Differenzierung zwischen einer funktionalen und einer substanziellen Perspektive: Rollen sind funktionale Systemstellen in

einem Abhängigkeitsgefüge, die unabhängig von der jeweiligen Besetzung dieser Rolle definiert werden können. Vor dem Hintergrund einer funktional definierten Rolle kann es also eine funktionale Äquivalenz oder Substituierbarkeit der Organismen einer Art durch solche einer anderen geben. Der Begriff der ***ökologischen Redundanz*** wird in diesem Sinne einer »funktionalen Redundanz« 1989 in die Ökologie eingeführt (DeAngelis, Bartell & Brenkert 1989: »ecological redundancy«).[16] (Neben der allgemeinen ökologischen Bedeutung des Ausdrucks in Bezug auf Typen von Organismen eines ökologischen Systems besteht eine andere, die sich auf die Ausnutzung von Umweltressourcen durch den Menschen bezieht.[17]) Als ökologisch redundant werden solche Organismen oder Arten in einem ökologischen System beschrieben, die die gleiche Rolle ausüben und deren Ausfall daher von anderen Elementen des Systems kompensiert werden kann.[18] Kontrovers diskutiert wird der Begriff der ökologischen Redundanz ausgehend von J.H. Lawtons und V.K. Browns These von 1993, dass der Artenreichtum in einem Ökosystem insgesamt weitgehend irrelevant für das Funktionieren des Systems ist; die für das System wichtigen Prozesse würden durch einige wenige Arten getragen.[19]

Problematisch ist die Kennzeichnung von redundanten Arten als überflüssig allerdings, weil damit eine geringere Schutzwürdigkeit impliziert sein könnte. Theoretische und praktische Untersuchungen zeigen aber, dass die Redundanz eine langfristige »Versicherung« des Systems gegen Störungen sein kann. Eine Art, die kurzfristig redundant erscheint, muss dies nicht auch in einem größeren Zeitmaßstab sein. Sie kann beim Ausfall einer Art diese ersetzen.[20] Für ein Ökosystem zu einem bestimmten Zeitpunkt macht es andererseits aber durchaus Sinn, zwischen den für das System wichtigen Arten, den *Fahrern* (»drivers«), und den für das Funktionieren des Systems weitgehend irrelevanten Profiteuren, den *Mitfahrern* (»passengers«), zu unterscheiden, wie dies B.H. Walker 1992 vorschlägt.[21]

Produktion

Ein Grundbegriff für die Analyse ökologischer Rollen ist der der Produktion und der davon abgeleitete der Produktivität. Diese Konzepte sind aus der ökonomischen Nutzung von Land- und Wasserressourcen entlehnt. Untersuchungen zur Produktivität in der Natur finden sich 1721 bei dem englischen Botaniker und Gartenbauer R. Bradley. Mit den Untersuchungen Bradleys wird der Beginn der wissenschaftlichen Produktivitätsbiologie angesetzt.[22] Bis zum Ende des

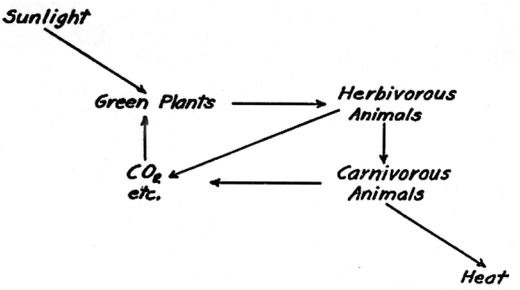


Abb. 439. Das »Mühlrad des Lebens« (aus Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology (New York 1956): 334).

19. Jahrhunderts werden die Ausdrücke ›Produktion‹ und ›Produktivität‹ vornehmlich auf die Verwertbarkeit des im Meer und in Wäldern und auf Feldern hergestellten organischen Materials für den Menschen bezogen.[23] Ohne Bezug zur menschlichen Nutzung erscheinen die französischen Ausdrücke ›natürliche‹ oder ›pflanzliche Produktion‹ aber bereits im 17. Jahrhundert (Monconys 1665: »les generations & productions vegetales & minerales«[24]).

In dieser Bedeutung, die nicht auf die Nutzung durch den Menschen verweist, etabliert sich der Begriff der Produktion als ein spezifischer ökologischer Terminus allmählich im 19. Jahrhundert. F.S. Voigt schreibt 1823: »Die Sonne und ihr Licht ist es, die sich als den unmittelbaren physikalischen Erreger des organischen Processes erkennen lässt. Überall, wo sich Erde, Luft und Wasser in gehörigem Verhältnisse zusammen befinden, entsteht, durch Anregung des Lichtes, organische Production«.[25] Stärker in ein empirisches Forschungsprogramm eingebunden ist der Gebrauch des Ausdrucks bei dem französischen Stoffwechselphysiologen J.-B. Dumas. Er verwendet ihn 1841 in seiner Vorlesung zur »chemischen Statik« der Organismen (›Leçon sur la statique chimique des êtres organisés‹): »des corps réduits, carbone ou ammonium, et de l'eau suffisent à former les matières qui nous occupent, et leur production rentre tout naturellement dans le cercle des réactions que la nature végétale semble surtout propre à produire«.[26] Dumas führt in diesem Zusammenhang auch die Termini ›Produzenten‹ und ›Konsumenten‹ ein (s.u.).

Systematische quantitative Untersuchungen der Produktion natürlicher Systeme setzen am Ende des 19. Jahrhunderts sein. Ein Pionier dieser Entwicklung ist der Meeresbiologe V. Hensen, der mittels spezieller Methoden quantitative Studien zur Erzeugung organischer Substanz im Meer durchführt (und in diesem Zusammenhang auch den Ausdruck

›Plankton‹ prägt; ↑Biotop). Hensen definiert den Begriff der Produktion nicht ausdrücklich; er bezeichnet bei ihm einfach den Prozess der Bildung organischer Substanz in einer Region und einem Zeitabschnitt. Bei Hensen erscheint der Ausdruck in verschiedenen Varianten, so 1885 als »jährliche Production«[27] und 1887 als »Planktonproduction«[28], »Meeresproduction«[29] oder einfach »Production«[30].

K. Brandt bezeichnet 1889 die Summe der Nahrungsproduzenten und -konsumenten (s.u.) als die »Gesamtproduktion« eines Meeres.[31] Auch allein von der ›Produktion‹ ist bei Brandt die Rede; er verwendet den Ausdruck äquivalent zu ›Ertrag‹.[32] Aber auch die Unterscheidung zwischen »Nahrungskonsumenten (Tieren)« und »Nahrungsproduzenten (Urnahrung)« findet sich bei Brandt (s.u.).[33]

C. Apstein, der den Begriff der Produktion wohl als erster in die Limnologie einführt, spricht 1892 davon, dass ein See Plankton »produziert«[34]; vereinzelt verwendet er in diesem Jahr auch bereits das Substantiv in diesem Zusammenhang (»Produktion an Diatomeen«[35]). Zu einem Terminus wird der Ausdruck erst in Apsteins späteren Publikationen (1894: »Planktonproduction«[36]; engl. Kofoid 1903: »Plankton Production«[37]).

In diesen anfänglichen Verwendungen bilden die pflanzlichen Organismen nicht das Subjekt, sondern das Objekt der Produktion; sie sind nicht das (organische Substanz) Produzierende, sondern das (von einem See) Produzierte. Apstein verweist zwar 1894 bereits, im Anschluss an F.A. Forel, auf die Algen als Elemente eines Nahrungskreislaufs (»Circulation der organischen Materie«)[38]; die Algen erscheinen in diesem Kreislauf aber noch nicht als die Produzenten, sondern als Produkte oder Konsumenten ebenso wie alle anderen Glieder des Kreislaufs. Bis ins 20. Jahrhundert bestehen zwei Produktionsbegriffe nebeneinander: einerseits ein umfassender Begriff, nach dem jeder Aufbau organischer Materie eine Produktion darstellt, andererseits ein spezifischer Begriff, der von der Unterscheidung verschiedener Rollen innerhalb eines Ökosystems ausgeht, wobei die *Produzenten* (meist die Pflanzen) den *Konsumenten* (Tieren und anderen Lebewesen) gegenübergestellt werden.

Gegen die Vorstellung einer Produktion in natürlichen Ökosystemen wendet A. Thienemann 1925 ein: »Für die theoretische Hydrobiologie gibt es keine Endproduktion« im Sinne der Fischereiwirtschaft.[39] Wie Thienemann anhand des Modells des *Nahrungskreislaufs* erläutert (und dies in einer Grafik darstellt: ↑Ernährung: Abb. 118), wird jede Produktion von organischem Material in einem Ökosystem dem System selbst wieder zugeführt. So gelangen z.B. die Nährstoffe der »Endproduktion« der Fischereiwirtschaft, die in den Fischen gebunden sind, durch ihre Zersetzung wieder in das System und dienen anderen Organismen als Nahrung. Thienemann analysiert allerdings noch nicht genau die trophischen Umsätze in einem Ökosystem; dieser Ansatz ist mit dem Namen R. Lindeman verbunden (s.u.).[40]

Die Untersuchungen zur Produktion innerhalb natürlicher Ökosysteme laufen seit Ende des zweiten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts unter der Bezeichnung ***Produktionsbiologie*** (Anonymus 1913: »Bei der Süßwasserbiologischen Station [in Aneboda, Südschweden] werden hauptsächlich Fragen teichbiologischen Interesses (Nutritions- und allgemeine Produktionsbiologie; Bedeutung des Nannoplanktons im Stoffhaushalt der Teichgewässer usw.) sowie betreffs der Bodenbiologie der Seen untersucht«[41]; Naumann 1918: »Produktionsbiologi«[42]). R. Demoll versteht unter der »Produktion« 1927 den »Ertrag, der dem Acker bzw. dem Teiche alljährlich entnommen werden kann«, d.h. »die Höchst-Entnahme, mit der alljährlich – gleiche Bedingungen vorausgesetzt – gerechnet werden kann«.[43] Für Demoll ist der Begriff der Produktion auf einen bestimmten Zeitraum bezogen; für die zu einem Zeitpunkt an einem Ort vorhandene Masse an organischer Substanz, d.h. die »lebende Masse […] in einem bestimmten Augenblick« prägt er den Ausdruck ***Biomasse***.[44] Demoll weist darauf hin, dass die Biomasse mit der Produktion häufig in keinem festen Verhältnis steht, der Quotient aus beiden also nicht konstant ist. Demoll interpretiert den Produktionsbegriff als ein im Wesentlichen ökonomisches Konzept, das allein den Ertrag eines von Menschen bewirtschafteten Ökosystems bezeichnen soll. Eine natürliche Produktion kann es danach also nicht geben. Um auch für natürliche Systeme, bei denen keine Stoffe entnommen werden, den Produktionsbegriff anwendbar zu machen, schlägt Thienemann 1931 folgende Definition vor: »Produktion eines Biotops an organischer Substanz innerhalb einer gegebenen Zeit ist die Gesamtmenge der während dieser Zeit innerhalb des Biotops gebildeten Organismen und ihrer Exkrete«.[45] Eine angemessene biologische Produktionsdefinition muss nach Thienemann berücksichtigen, dass »der gleiche Stoff« in immer neuen, zeitlich sich ablösenden ›Inkarnationen‹ erscheinen kann«.[46] Weil also aus dem gleichen Stoff innerhalb eines Zeitraums verschiedene Organismen gebildet werden können (über Zyklen der Erzeugung und Zersetzung), kann die Produktion die Biomasse überschreiten.

Ebenso wie die frühen Verwendungen von ›Produktion‹ wird auch der Terminus *Produktivität* an-

fangs allein auf die menschliche Verwertung von natürlichen Ressourcen bezogen. Dies gilt z.B. für A. Lotkas Ausdruck der auf eine Art bezogenen *spezifischen Produktivität* (»specific productivity«[47], z.B. »productivity of carp«). Seit Ende der 1920er Jahre wird die Produktivität aber auch als eine Messgröße innerhalb natürlicher Ökosysteme formuliert. Für G.E. Hutchinson und seinen Schüler R. Lindeman ist die Produktivität ein Maß für die Rate der Produktion (»rate of production«[48]) auf einer *trophischen Ebene* innerhalb eines Systems (Lindeman 1942: »trophic level«[49]; Hutchinson 1942: »food-cycle level«[50]; ↑Ernährung). Das Verhältnis der Produktivität einer trophischen Ebene zur Produktivität der nächst unteren Ebene bezeichnen Hutchinson und Lindeman als *Effizienz* (»efficiency«[51]) der Produktivität der höheren Ebene.

Die auf der ersten organischen Ebene, der der Pflanzen, erfolgende Produktion von organischer Substanz wird seit den 1920er Jahren ***Primärproduktion*** genannt (Allen 1922: »primary production of organic substance by the utilization of the energy of sunlight«).[52] Der Ausdruck stammt ursprünglich aus der Wirtschaftswissenschaft und bezieht sich – im Gegensatz zur industriellen Produktion – auf den Anteil der ökonomischen Produktion, der mit der Landwirtschaft zu tun hat.[53] Im biologischen Kontext definieren G.G. Windberg und L.I. Iarovitzina die Primärproduktion 1939 als Gesamtheit der in der Photosynthese erzeugten organischen Materie (»the total quantity of organic matter newly formed in the process of photosynthesis«).[54]

Ausgehend von Schätzungen zur Primärproduktion werden in den 1940er Jahren Produktivitätsberechnungen für die Erde insgesamt erstellt.[55] Während in den meisten frühen Studien die Produktivität in Einheiten der *Energie* pro Zeiteinheiten bestimmt wird, plädiert A. MacFadyen 1948 dafür, allein die pro Zeiteinheit akkumulierte *Masse* organischer Substanz als die Produktivität eines Systems anzusehen, weil jede Menge von Energie ein System nur einmal durchläuft, die Stoffe aber innerhalb eines Systems zirkulieren können.[56] Die gesamte Menge der Energie, die pro Zeiteinheit durch ein System fließt, nennt MacFadyen die *Aktivität* des Systems. In den 1960er Jahren findet die Ausrichtung der Ökologie auf das Studium der Produktion und Effizienz in Ökosystem ihren Ausdruck in zahlreichen detaillierten Untersuchungen und der Aufstellung von Flussdiagrammen.[57] Eine dominante Figur dieser ökologischen Richtung ist E. Odum (↑Ökologie).[58]

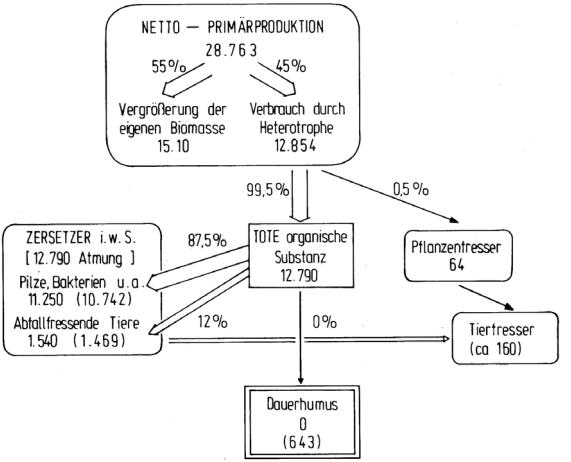


Abb. 440. Der Energiefluss durch ein mitteleuropäisches Buchenwaldökosystem. Die absoluten Zahlenangaben sind in der Einheit $KJ \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ und sind teilweise aufgrund der Atmung berechnet. Die Nettoprimärproduktion der Buche nutzt knapp 1% der eingestrahlten Energie, davon wird gut die Hälfte zur Vergrößerung der eigenen Biomasse verwendet. Von dem Rest werden 99,5% von Pilzen und Bakterien als tote organische Substanz zersetzt; nur 0,5% wird direkt von Pflanzenfressern verwertet. Die Tätigkeit der Lebendfresser fällt damit energetisch gesehen kaum ins Gewicht. Der Anteil der Zoophagen am Energieumsatz ist größer als der der Phytophagen, weil sie sich überwiegend von saprophagen Organismen ernähren. Die Angaben in Klammern gehen von der Annahme aus, dass 5% der organischen Substanz in Dauerhumus übergeht, also gespeichert wird. Von den Tierfressern wird angenommen, dass sie etwa 10% der saprophagen und phytophagen Tiere fressen (aus Ellenberg, H. (1986). Energiebilanz des Buchenwald-Ökosystems. In: Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauermann, J. (Hg.). Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986, 354-355: 354).

Produzenten, Konsumenten** und **Reduzenten

Die Unterscheidung von ›Produzenten‹ und ›Konsumenten‹ entstammt ursprünglich der Ökonomie und findet sich in diesem Kontext u.a. 1692 bei J. Locke[59], 1784 bei A. Smith (»The interest of the consumer is almost constantly sacrificed to that of the producer«)[60] und 1864 bei H. Spencer in seinen ›Principles of Biology‹[61].

Tiere werden im Englischen seit Ende des 18. Jahrhunderts als ›Konsumenten‹ bezeichnet (Anonymus 1798: »the adjustment of the quantity of food, in proportion to the consumers«[62]; in den älteren Auflagen des gleichen Werks von 1714 bis 1786: »the adjustment of the quantity of Food in proportion to the Eaters«[63]; Hunter 1804: »the quantity of food in a state of nature is kept equal to the number of the consumers«[64]).

Im Französischen erscheint der Ausdruck ›animal consommateur‹ bereits 1782, allerdings im Sinne eines vom Menschen konsumierten Tieres.[65] Die Gegenüberstellung von Produzenten und Konsumenten im biologischen Kontext geht aber andererseits vom Französischen aus und erfolgt seit den 1840er Jahren. Sie findet sich 1841 bei J.-B. Dumas (»le végétal est […] un producteur incessant; mais si par momens, si pour satisfaire à certains besoins, le végétal se fait consommateur, il réalise exactement les mêmes phénomènes que l'animal«[66]; engl. Übers. 1841: »the vegetable is an unceasing producer; but if at times, if to satisfy certain wants, the vegetable becomes a consumer, it realises exactly the same phenomena [as] the animal«[67]). In sachlicher Anlehnung daran heißt es 1846 bei M. Perty: »Beim Keimen, Knospen, Befruchten ändert die Pflanze ihre Thätigkeit: nun verbrennt sie den Kohlenstoff und Wasserstoff und entbindet Wärmestoff (gleich den Thieren) […]. In gewissen Fällen wird also die Pflanze aus einer Produzentin, zur Consumentin«.[68] In den 1870er Jahren erscheint die Unterscheidung auch bei T.H. Huxley (1878: »Like all other animals, the pigeon is a consumer, not a producer. […] The animal is in fact a machine fed by the materials it derives from the vegetable world, as a steam-engine is fed with fuel«[69]).

Zu einem systematisch verwendeten Begriffspaar der Ökologie wird die Differenzierung allerdings erst Ende des Jahrhunderts. Aufgegriffen wird sie 1889 im Rahmen einer Darstellung der Ergebnisse der großen deutschen »Plankton-Expedition« im Atlantik unter Leitung V. Hensens. K. Brandt differenziert dabei zwischen »Nahrungskonsumenten (Tieren)« und »Nahrungsproduzenten (Urnahrung)«.[70] Als »Urnahrung« des Meeres können nach Brandt »alle diejenigen chlorophyllführenden Wesen bezeichnet werden, welche ebenso wie die Pflanzen des Landes in sich selbst vermöge ihrer Chlorophyllkörper die zum Aufbau ihres Leibes nötigen organischen Stoffe zu bilden vermögen«.[71] C. Apstein übernimmt das Begriffspaar 1891 für die Limnologie.[72] In diesem Zusammenhang erscheint es 1899 auch bei K. Lampert. Lampert zählt zu den »Nahrungsproduzenten« sämtliche Pflanzen, »welche assimilieren und hierdurch [...] aus anorganischer Materie organische Verbindungen aufbauen«.[73] Demgegenüber stehen die »Nahrungskonsumenten«, zu denen Lampert die nicht zur Assimilation anorganischer Materie fähigen Pflanzen und alle Pilze und Tiere rechnet. Die Unterscheidung wird später von Thienemann aufgegriffen und verbreitet.

Für die Organismen eines Binnengewässers unterscheidet Thienemann 1925 zwischen den drei Rollen der *Produzenten*, *Konsumenten* und ***Reduzenten***.[74] Die Reduzenten, deren Leistung in der Mineralisierung der organischen Substanzen besteht, werden zuvor von G. Alsterberg als ***Destruktoren*** (»Sedimentdestruktoren« der Binnenseen) bezeichnet.[75] (Der Ausdruck erscheint Mitte des 19. Jahrhunderts zur Bezeichnung blätterfressender Insekten[76]; er ist gebildet in Anlehnung an den von G.A. Olivier 1795 eingeführten Artnamen *Scolytus destructor* für einen Borkenkäfer[77].) Lindeman führt für die gleiche Rolle 1942 den Terminus *Dekomponierer* (»decomposer«) ein.[78] Den in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts am weitesten verbreitete Ausdruck ***Destruenten*** verwendet als erster wohl A. Thienemann seit 1954.[79]

Trotz ihrer weiten Verbreitung ist die Unterscheidung zwischen Konsumenten und Reduzenten bzw. Destruenten nicht unproblematisch. Die Probleme rühren daher, dass ›Konsument‹ kein Rollenbegriff ist, der ausgehend von Funktionen eines Systems definiert ist. Es wäre also korrekter, der ökologischen Rolle der Produzenten von organischer Substanz diejenige der *Konvertenten* (oder mit Lotka der *Transformenten*: »energy transformers«[80]) gegenüberzustellen. Darunter fielen dann sowohl die Reduzenten als auch die Konsumenten. Wenig sinnvoll ist eine scharf Abgrenzung, weil jeder Konsument auch ein Destruent ist, insofern er organische Substanz zu anorganischer abbaut, und jeder Destruent auch ein Konsument ist, insofern er auf den Konsum organischer Substanz angewiesen ist. Ökologisch sind diese beiden Typen nur graduell unterschieden, nämlich dadurch, inwieweit sie die von ihnen aufgenommene organische Substanz in solche anorganische Stoffe umwandeln, die von den Produzenten wieder direkt verwertbar sind. Daneben ist es verbreitet, Konsumenten und Reduzenten danach zu unterscheiden, ob sie bevorzugt lebende oder tote organische Materie konsumieren. Für den ökologischen Stoffffluss handelt es sich dabei aber um eine unerhebliche Unterscheidung.

Korrumpenten, Sustinenten und Intercalaren

Neben den klassischen drei ökologischen Rollen der Produzenten, Konsumenten und Destruenten werden weitere Kategorien zu identifizieren versucht. So schlägt G. Szelényi 1955 vier Untergruppen der Konsumenten vor: (1) »Corrumpenten: pflanzliche und tierische Lebewesen, die sich von Produzenten ernähren und hierdurch die Existenzbasis der gesamten Biozönose angreifen«; (2) »Obstanten: pflanzliche und tierische Lebewesen, die Vertreter der vorigen Gruppe oder die der nachstehenden Gruppe angreifen«; (3) »Sustinenten: pflanzliche oder tierische

Lebewesen, die als Symbionten oder als Vermittler in der Befruchtung höherer Pflanzen zur Erhaltung einer Biozönose bzw. deren Artenspektrum beitragen« und (4) »Intercalaren: pflanzliche und tierische Lebewesen (höhere Pilze, Aasfresser, Verarbeiter der Bodenstreu usw.) welche organische Substanzen im toten Zustande übernehmen«.[81]

Nachweise

1 Vgl. Konersmann, R. (1986-87). Die Metapher der Rolle und die Rolle der Metapher. Arch. Begriffsgesch. 30, 84-137.

2 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (in: Ammoenitates academicae, Bd. 2, 1-52); vgl. Limoges, C. (1972). Introduction. In: Linné, C. von, L'équilibre de la nature, 7-25: 13.

3 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la Nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): III, 228 (XII, 16).

4 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 19.

5 Rheinheimer, H. (1910). Evolution and Cooperation. A Study in Bio-Economics.

6 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 334.

7 a.a.O.: 335.

8 André, H. (1924). Der Wesensunterschied von Pflanze, Tier und Mensch: 31.

9 Parsons, T. (1951). The Social System: 25.

10 Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269-299: 278.

11 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 156f.

12 Vitousek, P.M. & Hooper, D.U. (1993). Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (eds.). Biodiversity and Ecosystem Function, 3-13.

13 Collins, S.L. & Benning, T.L. (1996). Spatial and temporal patterns in functional diversity. In: Gaston, K.J. (ed.). Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference, 253-280: 254.

14 Vgl. O'Neill, R.V. (1976). Ecosystem persistence and heterotrophic regulation. Ecology 57, 1244-1253: 1252; Patten, B.C. & Odum, E.P. (1981). The cybernetic nature of ecosystems. Amer. Nat. 118, 886-895: 892.

15 Ellenberg, H. (1973). Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: ders. (Hg.). Ökosystemforschung, 1-31: 4.

16 DeAngelis, D.L., Bartell, S.M. & Brenkert, A.L. (1989). Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience. Amer. Nat. 134, 778-805: 800.

17 Abruzzi, W.S. (1989). Ecology, resource redistribution, and Mormon settlement in Northeastern Arizona. Amer. Anthropol. 91, 642-655: 653.

18 Walker, B.H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. Conserv. Biol. 6, 18-23; vgl. auch schon Smith, T. & Huston, M. (1989). A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. Vegetatio 83, 49-69: 55.

19 Lawton, J.H. & Brown, V.K. (1993). Redundancy in ecosystems. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (eds.). Biodiversity and Ecosystem Function, 255-270.

20 Vgl. Gindele, M. (1999). Die Funktion der Biodiversität: Zur Problematik der Redundanz von Arten in Ökologie und Naturschutz. Landschaftsentw. Umweltforsch. 112, 101-170.

21 Walker (1992): 20.

22 Bradley, R. (1721). A Philosophical Account of the Works of Nature; vgl. Egerton, F.N. (1969). Richard Bradley's understanding of biological productivity: a study of eighteenth-century ecological ideas. J. Hist. Biol. 2, 391-410.

23 Roberts, I.P. (1897). The Fertility of the Land. A Summary Sketch of the Relationship of Farm-Practice to the Maintaining and Increasing of the Productivity of the Soil; Johnstone, J. (1908). Conditions of Life in the Sea: 179; Carter, E.E. (1909). Methods of Increasing Forest Productivity.

24 Monconys, B. de (1665). Journal des voyages: Bd. 1: 34.

25 Voigt, F.S. (1823). System der Natur und ihre Geschichte: 812.

26 Dumas, J.-B. (1841). Leçon sur la statique chimique des êtres organisés. Annales des sciences naturelles, Zoologie et biologie animale 16, 33-61: 51; vgl. ders. (1842). Essai de statique chimique des êtres organisés: 31; engl. Übers. ders. (1841). On the chemical statics of organized beings (Continued). Philosophical Magazine 19, 456-469: 461.

27 Hensen, V. (1885). [Über quantitative Bestimmungen des „Auftriebs"]. Mittheilungen für den Verein schleswig-holsteinischer Aerzte 1885 (10. Heft), 141-143: 142.

28 Hensen, V. (1887). Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. Fünfter Bericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere zu Kiel, 1-108: 94.

29 a.a.O.: 96.

30 a.a.O.: 94.

31 Brandt, K. (1889). Über die biologischen Untersuchungen der Plankton-Expedition. Verhandlungen der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin 16 (10), 515-525: 516.

32 a.a.O.: 518.

33 a.a.O.: 516.

34 Apstein, C. (1892). Quantitative Planktonstudien im Süsswasser. Biolog. Centralbl. 12, 484-512: 492.

35 a.a.O.: 502.

36 Apstein, C. (1894). Vergleich der Planktonproduction in verschiedenen holsteinischen Seen. Ber. naturfor. Ges. Freiburg i. Br. 8, 70-88.

37 Kofoid, C. (1903). The Plankton of the Illinois River, 1894-1899 (New York 1977): 291; Birge, E.A. & Juday, C. (1922). The Inland Lakes of Wisconsin, the Plankton, 1. Its Quantity and Chemical Composition.

38 Apstein (1894): 73.

39 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600: 591.

40 Vgl. Kingsland, S.E. (1991). Defining ecology as a sci-

ence. In: Real, L.A. & Brown, J.H. (eds.). Foundations of Ecology, 1-13: 11.

41 Anonymus (1914). Bekanntmachung der Biologischen Station Aneboda, Südschweden. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie 6, 491 [Assistent für Hydrobiologie der Station: E. Naumann].

42 Naumann, E. (1918). Sötvattnets produktionsbiologi; ders. (1922). Über einige produktionsbiologische Fragestellungen der limnologischen Forschung. Fischerei-Zeitung 25, 357-360; 368-371: 358; Thienemann, A. (1926). Der Nahrungskreislauf im Wasser. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 31, 29-79: 34.

43 Demoll, R. (1927). Betrachtungen über Produktionsberechnungen. Arch. Hydrobiol. 18, 460-463: 460.

44 a.a.O.: 462.

45 Thienemann, A. (1931). Der Produktionsbegriff in der Biologie. Ach. Hydrobiol. 22, 616-622: 619.

46 a.a.O.: 621.

47 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 347.

48 Hutchinson, G.E. [1942]. [Recent Advances in Limnology] (Manuscript, zit. n. Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-417): 403; Lindeman (1942): 402.

49 Lindeman (1942): 407.

50 Hutchinson [1942]: 407; Lindeman (1942): 406.

51 Hutchinson [1942]: 407; Lindeman (1942): 407.

52 Allen, E.J. (1922). The progression of life in the sea. Amer. Nat. 56, 481-503: 500.

53 Anonymus (1876). Hungarian statistics. J. Statist. Soc. London 39, 734-739: 735.

54 Windberg, G.G. & Iarovitzina, L.I. (1939). [Daily changes in the quantity of dissolved oxygen as a method of measuring the primary production]. Proc. Kossino Limnol. Sta. 22, 128-143 (russ. mit engl. Zusammenfassung).

55 Hutchinson, G.E. & Riley, G.A. (1944). The carbon metabolism and photosynthetic efficiency of the earth as a whole. Amer. Sci. 32, 129-132; Hutchinson, G.E. (1944). Nitrogen in the biogeochemistry of the atmosphere. Amer. Sci. 32, 178-195.

56 MacFadyen, A. (1948). The meaning of productivity in biological systems. J. Anim. Ecol. 17, 75-80: 78f.

57 Westlake, D.F. (1963). Comparisons of plant productivity. Biol. Rev. 38, 385-425; Engelmann, M. (1966). Energetics, terrestrial field studies, and animal productivity. Adv. Ecol. Res. 3, 73-116.

58 Odum, E. (1953). Fundamentals of Ecology; Gates, D. (1962). Energy Exchange in the Biosphere; Phillipson, J. (1966). Ecological Energetics.

59 Locke, J. (1692). Some Considerations of the Consequences of Lowering the Interest, and Raising the Value of Money: 120.

60 Smith, A. (1776/84). An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations: 515.

61 Spencer, H. (1864-67). The Principles of Biology, 2 vols.: I, 373.

62 Anonymus (1798). Derham, W., Physico-Theology, 2 vols. (A New Edition): II, 3.

63 Derham, W. (1713/14). Physico-Theology: 180; abgesehen von der Groß- und Kleinschreibung ebenso in der 5. Aufl. (1720): 181, der 12. Aufl. (1754): 181 und der Neuausgabe von 1786: 257.

64 Hunter, A. (1804). Georgical Essays, vol. 6: 483; ebenso in Goldsmith, O. (1806). Animated Naure, vol. 1 (Works, vol. V): 349.

65 Anonymus (1782). Dronte. In: Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des animaux, Bd. 1, 671-672: 672.

66 Dumas, J.-B. (1841). Leçon sur la statique chimique des êtres organisés. Annales des sciences naturelles, Zoologie et biologie animale 16, 33-61: 54; vgl. ders. (1842). Essai de statique chimique des êtres organisés: 35.

67 Dumas, J.-B. (1841). On the chemical statics of organized beings (Continued). Philosophical Magazine 19, 456-469: 463.

68 Perty, M. (1846). Allgemeine Naturgeschichte als philosophische und Humanitätswissenschaft, Bd. 4: 225.

69 Huxley, T.H. (1878). Physiography. An Introduction to the Study of Nature: 227.

70 Brandt, K. (1889). Über die biologischen Untersuchungen der Plankton-Expedition. Verhandlungen der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin 16 (10), 515-525: 516.

71 a.a.O.: 516f.

72 Apstein, C. (1891). Über die quantitative Bestimmung des Plankton im Süsswasser. In: Zacharias, O. (Hg.). Das Thier- und Pflanzenlebens des Süsswassers, 2 Bde.: II, 255-294: 258.

73 Lampert, K. (1899). Das Leben der Binnengewässer: 541; vgl. Schramm, E. (Hg.) (1984). Ökologie-Lesebuch. Ausgewählte Texte zur Entwicklung ökologischen Denkens: 207.

74 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss.13, 589-600: 590; ebenso ders. (1935). Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Unterrichtsblätter für Mathematik und Naturwissenschaften 41, 337-350: 339: ders. (1941). Vom Wesen der Ökologie. Biologia Generalis 15, 312-331: 318.

75 Alsterberg, G. (1924-25). Die Nahrungszirkulation einiger Binnenseetypen. Arch. Hydrobiol. 15, 291-338: 331.

76 Kolenati, F.A. (1857). Beiträge zur Naturgeschichte der europäischen Chiroptern. Allgemeine deutsche naturhistorische Zeitung 3, 1-24; 41-68: 65.

77 Olivier, G.A. (1795). Entomologie ou Histoire naturelle des insectes, Coléoptères, Bd. 4, Nr. 78. *Scolyte*. *Scolytus*: 5.

78 Lindeman, R.L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-417: 401.

79 Thiemenann, A. (1954). Lebenseinheiten. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen 33, 303-326: 308; 311; ebenso ders. (1956). Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur: 12; 42; 118; 139; vgl. auch Strenzke, K. (1963). Ökologie der Wassertiere. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie, Bd. III/I. Allgemeine Biologie, 115-192: 187.

80 Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology: 325.

81 Szelényi, G. (1955). Versuch einer Kategorisierung der Zoozönosen. Beitr. Entomol. 6, 18-35: 20.

Schlaf

Das deutsche Wort ›Schlaf‹ (mhd., ahd. ›slāf‹) geht, ähnlich wie die entsprechenden Wörter anderer indogermanischer Sprachen, auf die Wurzel *slāb- »schlapp, schwach werden« zurück und verweist damit auf die dem Schlaf vorhergehende Erschöpfung und das Erschlaffen der Gliedmaßen.

Antike: Schlaf als Erholung

Eine physiologische Theorie des Schlafes findet sich bei Aristoteles. Aristoteles bezeichnet den Schlaf als »einen Zustand des wahrnehmenden Teils der Seele«, der in einer »Fesselung« und Aufhebung der Funktion dieses Organs bestehe.[1] Nur Lebewesen, die auch über Sinneswahrnehmungen verfügen, also nur die Tiere und nicht die Pflanzen, fallen nach Aristoteles in den Schlaf. Im Vergleich zum Leben der Tiere stellt sich das Leben der Pflanzen für Aristoteles als ein dauernder Schlaf dar: »der Zustand der Pflanzen ist dem Schlaf ähnlich ohne ein Erwachen«.[2] Der Schlaf stellt sich in der aristotelischen Theorie als Folge der natürlichen Erschöpfung eines Organs ein; wenn ein Organ über seine natürliche Zeitgrenze hinaus beansprucht werde, dann bedürfe es zu seiner Erholung des Schlafes.[3] Im Vergleich zu dem mit der Fähigkeit zur Sinneswahrnehmung verbundenen Wachzustand, der als das höchste Ziel der Lebewesen angesehen wird, nimmt der Schlaf eine untergeordnete Funktion ein. Er wird von Aristoteles als Mittel und Bedingung für den Wachzustand entworfen. Die Finalursache des Schlafes ist insgesamt die Erhaltung (»σωτηρία«) des Tieres.[4] In dieser funktionalen Rolle ist der Schlaf in die Leistungen des Organismus insgesamt integriert und wird nicht nur negativ über die Abwesenheit des Wachzustandes bestimmt.

Schlaf bei Pflanzen

Die alte, auf Aristoteles zurückgehende Meinung, dass die ↑Pflanzen sich im Vergleich zu den Tieren in einem Zustand des dauernden Schlafes befinden, hat auch in der Neuzeit manchen Anhänger, Mitte des 18. Jahrhunderts z.B. G.L.L. Buffon.[5]

Zu Buffons Zeiten werden aber auch bereits ausführliche Beschreibungen des Schlafes bei Pflanzen gegeben.[6] C. von Linné beschreibt den Pflanzenschlaf 1755 in erster Linie als Veränderung der Blattstellung bei Anbruch der Dunkelheit und klassifiziert die Pflanzen nach diesem Kriterium in verschiedene Gruppen.

Der Schlaf ist die meist periodisch dem Tag-Nacht-Rhythmus folgende Phase veränderter physiologischer Aktivität (bei Pflanzen) bzw. herabgesenkter sensorischer und lokomotorischer Aktivität (bei Tieren).

Schlaf (ahd.) *211*
Winterschlaf (Rollenhagen 1605) *214*
minimales Leben (Hollier 1708) *214*
Hibernation (Duncan 1790) *214*
latentes Leben (Hufeland 1790) *213*
Dormanz (Carlisle 1804) *215*
Hypnose (Harless 1824) *216*
Anabiose (Preyer 1873) *212*
Abiosis (von Grassi 1832) *213*
Diapause (Wheeler 1893) *215*
Anhydrobiose (Giard 1894) *216*
nyktinastisch (Pfeffer 1904) *211*
Hypobiose (Monterosso 1934) *216*
Anoxybiose (Keilin 1959) *216*
Kryobiose (Keilin 1959) *216*
Kryptobiose (Keilin 1959) *213*
Osmobiose (Keilin 1959) *216*

Weil die Pflanzen nach Linné über keine Nerven und Empfindungen verfügen, bezeichnet er ihren Schlaf als einen bloß analogischen Schlaf (»somnus analogon«).[7] Das Zusammenfalten von Blüten und Blättern zu einer »Nachtstellung« wird u.a. von H. Dutrochet 1837 beschrieben.[8] Die Bewegungen der Blätter in der Dämmerung werden anfangs als *Schlafbewegungen* oder *nyctitropische Bewegungen*[9] oder *Nyctitropismus*[10] bezeichnet (C. Darwin & F. Darwin 1880: »Nyctitropism and nyctitropic«[11]). Später lautet der verbreitete Terminus ***nyktinastische Bewegung*** oder *Nyktinastie* (Pfeffer 1904: »nyctinastisch«[12]; Francé 1907: »Nyctinastie«[13]) (↑Selbstbewegung).

Physiologische Untersuchungen

Bis zur modernen elektrophysiologischen Erforschung des Schlafes wird das Phänomen in erster Linie psychologisch charakterisiert als der periodische Zustand der Abwesenheit von Bewusstsein und der weitgehenden Absperrung gegen äußere Erregung. Funktional wird er gedeutet als »innere Notwendigkeit des Zellenstaates, Ruhepausen in die animalen Leistungen einzuschalten« (Fleisch 1933).[14] In physiologischer Hinsicht stehen sich im 19. Jahrhundert zwei Erklärungsansätze gegenüber: Der eine deutet den Schlaf als Mangel, der andere als Überfluss von Blut im Gehirn. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts entstehen Theorien von Schlaftoxinen, denen eine auslösende Funktion für den Schlaf zugeschrieben werden. H. Piéron zeigt 1913, dass die Injektion von Liquor aus dem Rückenmark eines übermüdeten Hundes in einen wachen Hund bei letztem Müdigkeit auslöst.[15] C. von Economo schlägt daraufhin vor, dass der Schlaf-Rhythmus aufgrund der periodischen Akkumulation und des Abbaus eines Hypnotoxins stamme und über ein Schlafzentrum reguliert werde.[16]

Moderne Schlafforschung: EEG und REM
Die moderne Erforschung des Schlafes setzt mit der genaueren Beschreibung und Messung des EEG (»Elektroenzephalogramm«) durch H. Berger 1929 ein (»Elektrenkephalogramm«).[17] Elektrophysiologisch lassen sich verschiedene Phasen des Schlafes beim Menschen und anderen Säugetieren voneinander unterscheiden. Die Phase, die mit intensivem Träumen verbunden ist, ist gleichzeitig durch schnelle Augenbewegungen und erhöhte Aktivität des vegetativen Nervensystems gekennzeichnet. Sie wird seit Mitte der 1950er Jahre als *REM-Phase* (»rapid eye movement«) bezeichnet.[18] Moderne Untersuchungen zum Schlaf-Wach-Rhythmus haben einen endogenen Schrittmacher für den zirkadianen Rhythmus gefunden, der durch den Tag-Nacht-Rhythmus auf der Erde trainiert wird und der über das Epiphysen-Hormon Melatonin seine Wirkung entfaltet.[19]

Gemeinsamkeiten des Schlafes bei Tieren
Eine vergleichende Sicht zeigt, dass das Schlafen bei allen Organismen durch gewisse Gemeinsamkeiten gekennzeichnet ist. Diese sind: (1) Es stellt eine längere Phase geringer körperlicher Aktivität dar; (2) es zeigt einen mit Umweltfaktoren einhergehenden Rhythmus (z.B. Tag-Nacht-Rhythmus); (3) im Schlafen liegt eine verminderte Reaktionsbereitschaft auf äußere Reize vor; (4) der Schlaf erfolgt an sicheren, immer wieder aufgesuchten Plätzen und ist gekennzeichnet durch eine arttypische Körperhaltung (vgl. Abb. 441).[20] Die Vögel und höheren Säugetiere zeigen darüber hinaus auch noch Symptome eines »aktiven Schlafes«, der sich elektrophysiologisch als Gehirnaktivität nachweisen lässt. Spezifische Reizungen von Hirnarealen können den Schlaf auslösen.[21] Wegen seiner spezifischen Erregbarkeit und weil er auch als Übersprungverhalten auftreten kann, wird der Schlaf von N. Tinbergen 1951 als ein echter Instinkt interpretiert.[22]

Funktionen des Schlafens und Träumens
Zur funktionalen Deutung des Schlafes stehen sich v.a. zwei Theorien gegenüber.[23] Auf Aristoteles geht die *Erholungstheorie* (»recuperation theory«) zurück, nach der es die wesentliche Funktion des Schlafes ist, eine Regeneration der in den Wachzuständen belasteten physiologischen Systeme zu ermöglichen. Nach der neueren *Schutztheorie* besteht die wesentliche Funktion des Schlafes dagegen darin, einen Organismus zu immobilisieren, um ihn vor Räubern zu schützen: »sleep serves the function of maintaining immobility in animals at times when immobility is an optimum behavioural survival strategem« (Meddis 1975).[24]

Auch zur Interpretation der Funktion des Träumens werden biologische Theorien entwickelt. Diese setzen sich meist von den älteren psychoanalytischen Theorien ab, denen zufolge die Träume Ausdruck unterbewusster Wünsche sind, die unter dem Einfluss einer psychischen Zensur verändert wurden.[25] Die biologischen Theorien werden in der Regel nicht ausgehend von den Inhalten der Träume entwickelt, sondern versuchen vielmehr in erster Linie die Verteilung des Träumens im Laufe des Lebens zu deuten, so z.B. die Tatsache, dass v.a. Kleinkinder (auch bereits im Mutterleib) intensiv träumen. Eine Theorie geht davon aus, dass das Träumen ein bloßes Nebenprodukt eines autoaktiven Gehirns ist und die erinnerte Verarbeitung der Versuch einer nachträglichen Sinngebung darstellt; das Träumen wird demnach initiiert durch ein Areal des Hinterhirns, nämlich die Brücke (Pons), und nicht durch solche Hirnareale, die für höhere kognitive Prozesse verantwortlich sind (den zerebralen Kortex).[26]

Eine andere (spekulative) Theorie sieht die wesentliche Funktion des Schlafes darin zu vergessen: »in REM sleep we unlearn our unconscious dreams. ›We dream in order to forget‹« (Crick & Mitchison 1983).[27] Das »negative« oder »reverse Lernen« (auch »unlearning«) bildet nach dieser Theorie einen Mechanismus, der das Nervensystem vor schädlichen Vorstellungen schützt. Diese Theorie ist besonders geeignet, die große Verbreitung des Träumens in Phasen der Entwicklung des Gehirns zu erklären, denn besonders in diesen plastischen Phasen ist es sinnvoll, dass verschiedene Vorstellungen durchgespielt werden und sich allein solche gedanklichen Verknüpfungen verfestigen, die sich als erfolgreich erweisen.

Anabiose
Das Wort ›ἀναβίωσις‹ bedeutet im klassischen Griechisch »Wiederaufleben, neues Leben«.[28] Im Anschluss daran wird bis in die Neuzeit unter einer Anabiose eine Wiederauferstehung verstanden, und zwar besonders im christlichen Kontext unter Bezug auf das neutestamentliche Motiv der Erweckung des Lazarus.[29] Neben seiner speziellen biologischen Bedeutung wird das Wort ›Anabiose‹ auch zur Bezeichnung für die nahen Todeserfahrungen des Menschen verwendet.[30]

Im Rahmen eines biologisch-medizinischen Kontexts verwendet C.H Schultz (von Schultzenstein) den Ausdruck seit Mitte der 1840er Jahre (1844: »Anabiosis«[31]; 1845: »Anabiose«[32]). Er versteht darunter den Prozess der »Genesung als Verjüngung aus

der Krankheit«: »Die Anabiosis ist ein Wiederaufleben aus dem Todesprozess der Krankheit«.[33] In dieser Bedeutung etabliert sich der Ausdruck aber nicht.

Erfolgreicher ist die Verwendung dieses Ausdrucks durch den Biologen W. Preyer, der ihn seit 1873 gebraucht für »das Wiederaufleben trockener oder erfrorener Organismen«.[34] Das Adjektiv ›anabiotisch‹, das Preyer bereits ein Jahr zuvor verwendet[35], verbindet er mit der Bedeutung »leblos aber lebensfähig« und versteht es als kontradiktorischen Gegensatz von ›lebend‹; den konträren Gegensatz von ›lebend‹ bilde dagegen ›tot‹[36]. Preyer versteht ausgehend von der Wortgeschichte unter einer Anabiose zunächst allein den Vorgang der »Wiederbelebung« eines Organismus, in dem jede Lebenserscheinung vorübergehend zum Stillstand gekommen ist. Die Anabiose besteht nach Preyer in der »Wiederbelebung vollkommen lebloser Organismen und ihrer Teile« und stelle insofern eine »totale Unterbrechung sämtlicher Lebensvorgänge«[37] dar. Die Bedeutung des Ausdrucks ist also nicht ganz eindeutig, weil er sowohl den Prozess der Wiederbelebung als auch den Zustand der vorübergehenden Leblosigkeit eines Organismus bezeichnet. Preyer definiert 1891: »1) Leblos und lebensfähig = anabiotisch. 2) Leblos und lebensunfähig = tot«[38].

Abiosis und Kryptobiosis

Weil die Anabiose aber weiterhin häufig allein mit dem Vorgang der Wiederbelebung verbunden wird, schlägt P.J. Smidt 1948 für den Zustand der vorübergehenden Leblosigkeit den Terminus ***Abiosis*** vor.[39] Dieses Wort erscheint bereits im 19. Jahrhundert in verschiedenen Bedeutungen. Einen ähnlichen Sinn wie Smidt verbindet der Arzt E. von Grossi mit dem Wort in einer kurz nach seinem Tod 1832 veröffentlichten Schrift. Darin wird die Abiosis unter dem Titel ›scheinbarer Tod‹ (»Mors apparens«) und neben der *vita minima* als eine Form der unvollständigen Manifestation des Lebens (»vitae manifestatio infracta«) beschrieben.[40] In englischsprachigen medizinischen Wörterbüchern wird das Wort seit Mitte des 19. Jahrhunderts einfach mit ›Tod‹ (»Death«) übersetzt.[41] In einer deutschen Enzyklopädie von 1885 werden die beiden Bedeutungen »Leblosigkeit« und »dem Tode nahe« für das Wort unterschieden.[42] Der Braunschweiger Arzt Frank bestimmt die Abiosis 1877 als »Scheintod« oder ausführlicher als »einen Mangel der äussern Lebenserscheinungen, während der Organismus die Fähigkeit zum Leben noch besitzt und letzteres unter günstigen Umständen wieder zur vollen Thätigkeit gelangen kann«.[43] Insgesamt kann sich der Ausdruck allerdings genauso wenig

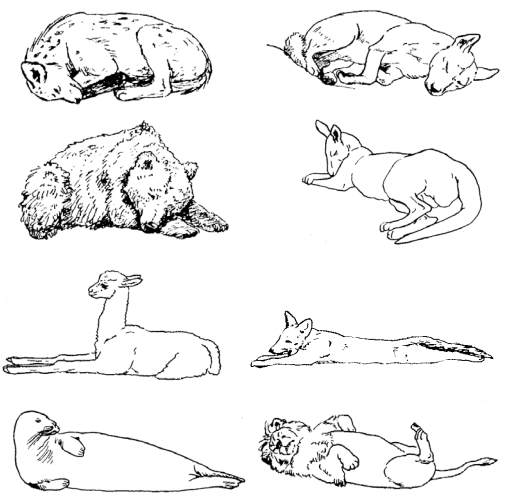


Abb. 441. Schlafstellungen bei Säugetieren. Von links oben nach rechts unten: Bilchlage; Seitenlage, eingerollt; Bauchlage, eingerollt; Bauch-Seitenlage; Kauerlage; Bauchlage, gestreckt; Seitenlage, gestreckt; Rückenlage (aus Haßenberg, L. (1965). Ruhe und Schlaf bei Säugetieren).

etablieren wie der 1959 von D. Keilin gemachte Vorschlag, an Stelle von ›Anabiose‹ den seiner Meinung nach klareren Begriff ***Kryptobiose*** (»cryptobiosis«) zu verwenden.[44]

Latentes Leben

Zur Benennung der Sache ist neben ›Anabiose‹ weiterhin allein die alte, auf C.W. Hufeland zurückgehende Bezeichnung ***latentes Leben*** verbreitet. Hufeland verwendet 1790 im Deutschen die Formulierungen *verborgenes Leben*[45] oder *gebundenes Leben*[46], diese wird im folgenden Jahr in einer Übersetzung seines Aufsatzes ins Französische als ›latentes Leben‹ (»vie latente«) wiedergegeben[47]. Hufeland versteht darunter einen Zustand eines Organismus, bei dem das sensible Leben vollständig verschwunden ist, also keine Sinneswahrnehmungen und Bewegungen mehr erfolgen, die vegetativen Körperfunktionen aber weiterhin intakt sind. In einem Bild beschreibt Hufeland das verborgene Leben als einen Zustand, in dem die »Lebensflamme« nicht mehr vorhanden ist, der »Lebensstoff« aber noch existiert.[48] Dieser Zustand sei ein »Mittelzustand zwischen Leben und Tod«, in den sehr viele Lebewesen geraten könnten, z.B. die mehrjährigen Pflanzen im Winter oder die Bären und andere Tiere, die einen Winterschlaf oder eine Winterruhe halten[49]: »Sie sterben, um ihr Leben in ihr Innerstes zu verschließen, um es auch ohne Nahrung, ohne Element erhalten zu können«.[50]

Hufeland verwendet hierfür auch den Ausdruck *Scheintod*[51], der in französischer Übersetzung mit *Asphyxie* (»asphyxie«) wiedergegeben wird.[52] Mit dem Konzept des latenten Lebens plädiert Hufeland dafür, sich den Übergang vom Leben zum Tod als ein Kontinuum vorzustellen: »Der Tod des Menschen ist keine plötzliche Verwandlung, kein Werk des Augenblicks, sondern ein stufenweiser Uebergang aus dem Zustand des wirksamen Lebens in den des gebundenen oder Scheintods, und durch diesen erst in den vollkommnen Tod, oder den totalen Verlust aller Lebenskraft«.[53]

Im 19. Jahrhundert wird der Ausdruck ›latentes Leben‹ auch von deutschsprachigen Biologen übernommen; vermehrt seit den 1820er Jahren.[54] K.F. Burdach schreibt 1826 einem Keimkörper, den er den »ungleichförmigen Keim« nennt und in dem »organische Masse und Lebendigkeit sich concentrirt, dadurch aber zu einer späteren, höheren Entfaltung sich vorbereitet« ein »latentes Leben« zu; die Bedeutung dieses latenten Lebens der Keime liege darin, »daß ihre Lebensfähigkeit unter Verhältnissen, welche keine Entwickelung gestatten, bestehen kann, oder daß ihnen ein latentes Leben als Mittel zu ihrer Erhaltung unter ungünstigen Umständen zukommt«.[55] C.G. Carus versteht unter dem latenten Leben 1834 Zustände im Pflanzen- und Tierleben, »wo alle besonderen Lebensphänomene aufgehoben und verschwunden sind, nur noch eine oft auch verkümmerte somatische Form trotz innerster Zurückgezogenheit aller Lebensregung, sich, in ihrer Integrität ruhend, auf unbestimmte Zeiträume hinaus erhält«.[56] Carus schreibt sowohl den Organismen, die in einen Sommer- oder Winterschlaf verfallen als auch den Eiern in den Ovarien der Säugetiere, die »ohne Bewegung und Stoff- und Formwechsel, ziemlich unbestimmte Zeiträume nur eben ihr Daseyn erhalten«[57], ein latentes Leben zu.

Minimales Leben

Auch als ein ***minimales Leben*** (»vita minima«) ist der Zustand der verminderten physiologischen und ethologischen Aktivität seit dem frühen 18. Jahrhundert bekannt (Hollier 1708).[58] G.R. Treviranus schreibt 1802 dem Embryo ein Leben nahe dem minimalen Leben zu; jeder »lebende Organismus« durchläuft nach Treviranus einen ↑»Kreislauf« zwischen einem Zustand des minimalen Lebens (»vita minima«) und des maximalen Lebens (»vita maxima«)[59]. Die Vorstellung eines minimalen Lebens verbindet Treviranus mit der Lehre Buffons und Needhams von bestimmten organischen Körpern (»gewisse Formen des Lebens«), die selbst nach dem Tod eines Individuums fortbestehen und die Keime eines neuen Lebens bilden.

Winterschlaf

Der ***Winterschlaf*** bei Tieren ist bereits seit der Antike bekannt. Aristoteles berichtet von dem Winterschlaf der Bären[60] und (fälschlich) einiger Vögel[61]. Plinius der Ältere beschreibt in seiner Naturgeschichte für das Eichhörnchen eine Vorratshaltung für den Winter bei einigen Tieren, einen Winterschlaf bei anderen (»in hiemes aliis provisum pabulum, aliis pro cibo somnus«).[62] Plinius gibt außerdem die Auffassung von Nigidius wieder, nach der die Eulen einen Winterschlaf von sechzig Tagen halten (»noctuas sexagenis diebus hiemis cubare«[63]; dt. Übers. Denso 1764: »daß die Eulen einen Winterschlaf von sechszig Tagen halten«[64]). Der deutsche Ausdruck ›Winterschlaf‹ ist seit Beginn des 17. Jahrhunderts nachweisbar (Rollenhagen 1603: »der Behr, wann er von seinem Winterschlaff erwacht«[65]). C. von Linné nennt 1745 die Winterruhe der Bäume einen ›Winterschlaf‹ (oder genauer einen ›Halbschlaf‹ oder ein ›Dösen‹: »Lind, Ek och Asp stodo ännu sofwande i sin winter-dwala«[66]; dt. Übers. 1764: »die Linde, Eiche und Espe noch in ihrem Winterschlaf ruheten«[67]). Seit den 1750er Jahren wird der Ausdruck im Deutschen häufiger (Halle 1757 in Bezug auf die »Schlafratte«, d.h. den Siebenschläfer[68]; H. 1757 in Bezug auf die »Gartenzikade«[69]).

Der spätere Terminus ***Hibernation*** wird in der biologischen Bedeutung erst seit Ende des 18. Jahrhundert verwendet (Duncan 1790: »During the Winter, from the absence of heat, and in a great measure light also, plants remain in a state of torpidity, analogous to the hibernation of animals«[70]; Fabricius 1791: »ces animaux [les hirondelles] ne respirent point pendant l'hybernation«[71]; Darwin 1800: »the animal during its state of hibernation«[72]; Draparnaud 1805: »L'hibernation est cet état de torpeur dans lequel se trouvent pendant l'hiver plusieurs espèces de corps organisés, et qui est manifestement le effet du frois«[73]; Kirby & Spence 1818: »On the hybernation and torpidity of insects«[74]; Buffon gebraucht weder ›hibernation‹ noch ›sommeil hibernal‹). Viel diskutiert ist am Ende des 18. Jahrhunderts die Frage der Überwinterung der Schwalben. C. von Linné und sein Schüler J.C. Fabricius (s.o.) sind der Meinung, sie würden unter Wasser in Sümpfen und Seen überwintern (Linné 1757: »aquis submersæ hibernant«[75]). Linné bezieht das Verb ›hibernare‹ auch auf das Überwintern von Zugvögeln ohne Winterschlaf an anderen Orten (»Grues in Ægypto hibernare, & in Europam vere remigrantes«).[76]

Dormanz

Im 20. Jahrhundert wird von einer ›Anabiose‹ v.a. dann gesprochen, wenn ein Organismus seinen Stoffwechsel mit der Umgebung vollständig einstellt (»Ametabolismus«[77]). Sie ist damit unterschieden von Überdauerungsstadien, in denen der Stoffwechsel allein vermindert ist (»Hypometabolismus« oder ***Dormanz***). Das Adjektiv ›dormant‹ wird seit Ende des 17. Jahrhunderts auf (im Boden) überdauernde Krankheitserreger oder Samen von Pflanzen und Tieren bezogen (Willis 1685: »the Seeds of it [the contagion of an infectious disease] have lain dormant for many Years in a Garment or Bed-Cloaths«[78]; Witty 1705: »might not the Seed [of mustard] have laid there dormant more than a Man's Age?«[79]). Von einer ›Dormanz‹ ist seit Mitte des 18. Jahrhunderts die Rede, zunächst in Bezug auf das latente Vorkommen von Krankheitserregern in einem Wirtsorganismus (Kirckpatrick 1754).[80] Seit Beginn des 19. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck insbesondere für den verringerten Aktivitätszustand von Tieren bei niedrigen Temperaturen und für den Zustand der Entwicklungsruhe von Pflanzensamen, die sich von der Mutterpflanze gelöst, aber noch nicht zu keimen begonnen haben (Carlisle 1804: »During […] dormancy, the animal may be frozen, without the destruction of the muscular irritability«[81]; Inglis 1818: »These seeds [of certain plants] must owe their incorruptibility to some self-preserving principle, and their dormancy to the debarred approach of the solar streams of light«[82]; Weaver & Clements 1929: »When a seed does not germinate immediately upon leaving the parent plant, it is said to be in a state of dormancy. Dormancy is not confined to seeds, however, but is also characteristic of many offshoots such as rhizomes, bulbs, tubers, etc.«[83]). Als Formen der Dormanz gelten daneben der Schlaf, der Winterschlaf (»Hibernation), der Sommerschlaf (»Aestivation«) und die ***Diapause*** (Wheeler 1893)[84], d.h. ein (äußerliches) Ruhestadium innerhalb einer Metamorphose.

Wissenschaftsgeschichte

Die Fähigkeit zur Eintrocknung und Wiederbelebung bei Bärtierchen (Tardigrada) und Rädertierchen (Rotatoria) beschreibt A. van Leeuwenhoek bereits 1702.[85] Die Beobachtungen van Leeuwenhoeks finden aber nur wenig Beachtung. Resistente Dauerformen anderer Organismen werden im 18. Jahrhundert wiederholt beschrieben. Am bekanntesten sind die Untersuchungen J.T. Needhams[86] und H. Bakers[87] Mitte des Jahrhunderts zu den Ruhezuständen des Weizenälchens (*Anguina tritici*), eines parasitischen Fadenwurms, der in Weizenähren lebt. Unter dem

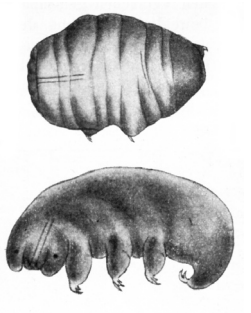


Abb. 442. Bärtierchen (Macrobiotus hufelandi) *im Trockenstadium (»Tönnchen«; oben) und im aktiven Zustand nach der Wiederbelebung (unten). Der Sauerstoffverbrauch im eingetrockneten Zustand vermindert sich gegenüber der aktiven Form um den Faktor 3000; der Wassergehalt beträgt 2%; eine Wiederbelebung aus dem Trockenstadium kann nach bis zu sechs Jahren erfolgen (aus Baumann, H. (1922). Die Anabiose der Tardigraden. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Tiere 45, 501-556: 515; 522).*

Einfluss L. Spallanzanis gibt Needham allerdings seine ursprüngliche Ansicht, es handle sich bei den eingetrockneten Körperchen im Weizen um Tiere, später auf. Erst nachdem M. Roffredi[88] und F. Fontana[89] in den 1770er Jahren die Lebensgeschichte der Weizenälchen aufdecken, gilt ihre organismische Natur als unzweifelhaft erwiesen.

Obwohl P.L.N. Doyère 1842 zeigt, dass die Dauerstadien von Bärtierchen selbst extreme Austrocknung und Erhitzung bis 125°C überleben[90], wird noch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, so insbesondere von F. Pouchet, bezweifelt, dass die Fortsetzung des Lebens möglich ist, nachdem alle Lebensprozesse (z.B. durch Austrocknung) angehalten wurden[91]. Zur Klärung der Kontroverse beruft die biologische Gesellschaft Frankreichs 1859 eine »Kommission« ein, die in ihrem Bericht die experimentelle Befunde Droyères weitgehend stützt, ihm aber nicht darin folgt, das Leben eines Organismus sei durch die Erhitzung und Eintrocknung tatsächlich zu einem (vorübergehenden) Ende gekommen.[92]

Während Preyer und später M. Verworn[93] vermuten, dass in den Trockenstadien während der Anabiose überhaupt kein Stoffwechsel mehr stattfindet und somit ein vollkommener »Stillstand des Lebens« eingetreten sei, hält W. Kochs 1890 diese Auffassung aus theoretischen Gründen für unwahrscheinlich, weil sich die komplexe Struktur eines Organismus in ihrem labilen Gleichgewicht bei wechselnder Temperatur nicht über lange Zeit erhalten könne, ohne dass ein Stoffwechsel stattfindet[94]. Experimentell wird im 20. Jahrhundert gezeigt, dass Bärtierchen in ihrem

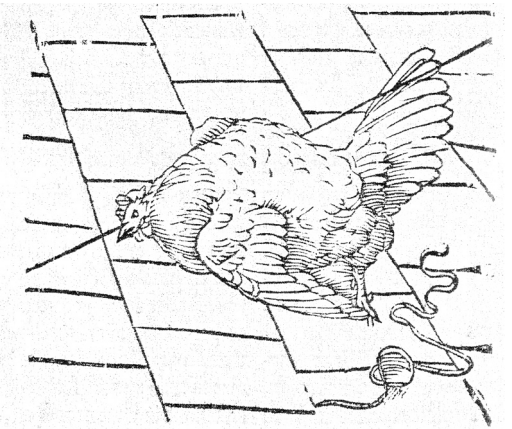


Abb. 443. Schreckstarre (Thanatose) eines Huhns: »Wilt Du eine wunderliche Kurtzweil anfangen, so nimb eine Hänne, sie sey beschaffen wie sie wolle, setze sie auf einen Tisch, halt jhr den Schnabel auff den Tisch, fahr jhr mit einer Kreyden über den Schnabel, hernach der läng hinausz, daß die Kreyde von dem Schnabel an einen starcken langen Strich auff den Tisch mache, laß die Henne also ledig, so wird sie gantz erschrocken still sitzen, den Strich mit unverenderten Augen ansehen, und wann nur die Umbstehenden sich still halten, nicht leichtlich von dannen fliegen« (Abb. aus Kircher, A. (1671). Ars magna lucis et umbrae: 112; Zitat aus Schwenter, D. (1636). Deliciae physico-mathematicae oder Mathematische und philosophische Erquickstunden: 562).

Trockenstadium tatsächlich noch Wasser enthalten und einen, wenn auch stark verminderten, Stoffwechsel aufweisen. Auch die zytologischen Umstrukturierungen, die während der Anabiose stattfinden, werden im 20. Jahrhundert näher untersucht.[95]

Umstrittene Extremfälle

Zu den am längsten überdauernden Lebensformen gehören aber nicht mehrzellige Organismen, sondern Bakterien (↑Tod). In Salzstöcken und Kohlelagerstätten können diese in Form ihrer Sporen offenbar Hunderte von Jahrmillionen überleben. Hinweise dazu finden sich bereits seit den 1920er Jahren, insbesondere durch die Untersuchungen von tiefliegenden Kohleschichten durch C.B. Lipman.[96] In Salzlagerstätten aus dem Zechstein (Oberperm) findet H.J. Dombrowski seit den frühen 1960er Jahren ebenfalls Bakterien, die sich teilweise reaktivieren ließen.[97] In späteren Untersuchungen können die Ergebnisse Dombrowskis reproduziert werden.[98] Besonderes Aufsehen erregt im Jahr 2000 die Beschreibung von angeblich 250 Millionen Jahre alten Bakterien aus einer Salzlagerstätte in New Mexico, die im Labor wieder zu normalen Lebensfunktionen erweckt werden konnten.[99] Die Ergebnisse sind allerdings umstritten, weil das Alter der Bakterien immer nur indirekt aus der Datierung der Gesteinsschicht, aus der die Funde stammen, erfolgen kann, und weil eine Kontamination der Proben nie ganz ausgeschlossen ist.

Ontologie des Latenten Lebens

In ontologischer Hinsicht wirft das vorübergehende Aussetzen der Lebensfunktionen bei Organismen in den Ruhestadien einige Probleme auf: Weil (fast) alle Aktivitäten in diesen Stadien an ein Ende kommen, sind die Entitäten in dieser Phase weder am Leben, noch handelt es sich aber bei ihnen um Leichen. Weil es sich aber nicht um Leichen handelt, kann auch die Redeweise von einer ›Wiederbelebung‹ kritisiert werden. Ein Organismus persistiert vielmehr über die vorübergehende Ruhe seiner Lebensaktivitäten; er verbleibt in diesen Phasen in einem *lebensfähigen Zustand*, auch wenn er aktuell *nicht am Leben* ist.[100]

Hypobiose

Die Anabiose und die Formen eines bloß verminderten Stoffwechsels werden als ›Hypobiose‹ zusammgefasst.[101] Je nachdem, welcher äußere Faktor die (ultimate) Ursache für den Eintritt in das Ruhestadium darstellt, unterscheidet D. Keilin 1959 zwischen ***Anhydrobiose***[102] (Wasser als Mangelfaktor), ***Kryobiose*** (Kälte), ***Anoxybiose*** (Sauerstoffmangel) und ***Osmobiose*** (hohe Salzkonzentration).[103] Ergänzt werden kann diese Aufzählung durch die Absenkung der Lebensaktivität bei Dunkelheit, wie sie für die meisten Organismen auf der Erde kennzeichnend ist (Schlaf) und die allgemein *Skotobiose* genannt werden kann. Funktional ist die Hypobiose in der Regel als ein präventives Schutzverhalten gegenüber abiotischen Umweltereignissen einzuordnen.

Hypnose

Das Wort ›Hypnose‹ ist abgeleitet von dem griechischen Ausdruck ›ὕπνος‹ »Schlaf«. Es wird seit den 1820er Jahren für künstlich induzierte Schlafzustände verwendet (Harless 1824: »der von selbst entstehende Lebensmagnetismus (*Hypnosis biomagnetica*)«[104]; Kraus 1826: »Hypnosis, […] das Einschläfern, das Schlafmachen«[105]; vgl. auch Hénin de Curvillers 1821: »hypnotie« und »hypnotisme«[106]). Beschrieben und dargestellt werden hypnotische Zustände beim Menschen bereits in den alten Kulturen Babylons, Ägyptens und Indiens. In den 1840er Jahren liefert J. Baird eine nervenphysiologische Interpretation der Hypnose als *Nervenschlaf* (»neuryp-

nology«), die als Begründung der wissenschaftlichen Hypnoseforschung gilt.[107]

Einflussreich ist die Deutung des Phänomens der Hypnose als Ausdruck einer »gravitas animalis« und später eines »tierischen Magnetismus« durch F.A. Mesmer am Ende des 18. Jahrhunderts.[108] Mesmer setzt die induzierten Trancezustände zur Therapie von Krankheiten ein und postuliert dabei eine dem Magnetismus ähnliche kosmische Energie als Heilmittel. Von diesen stark spekulativen Momenten befreit J. Braid die Hypnosetherapie; er bemüht sich um eine wissenschaftliche Fundierung der Hypnoseforschung und ihre Abgrenzung vom »Mesmerismus«, indem er die Hypnose als innerpsychisches Phänomen und nicht als Übertragung einer besonderen Energie von einer Person auf eine andere beschreibt.[109]

Dass auch Tiere durch äußere Eindrücke in einen schlafähnlichen Zustand versetzt werden können, wird seit dem 17. Jahrhundert beschrieben – und zwar anfangs v.a. in Bezug auf Haushühner (vgl. Abb. 443).[110] Genauere physiologische Theorien über die induzierte Immobilisierung von Tieren werden Ende des 19. Jahrhunderts entwickelt. C. Darwin interpretiert sie als Schutzreflex (↑Schutz).[111] Bis in die Gegenwart dominierend ist ihr Verständnis als Schreckstarre (Kataplexie), das auf J.N. Czermak, W. Preyer und M. Verworn zurückgeht.[112] Bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts wird die induzierte Immobilisierung bei einer Vielzahl von Tieren beschrieben, u.a. bei Pferden, Affen, Kaninchen, Schlangen, Fröschen und auch wirbellosen Tieren wie Krebsen, Spinnen, Käfern und Stabheuschrecken.[113] E. Mangold definiert in einer Monografie von 1914: »Die tierische Hypnose besteht in einer, durch eine gewisse Summe afferenter Erregungen hervorgerufenen, tonischen Hemmung der Ortsbewegung und Lagekorrektion, und ist ein schlafähnlicher Zustand, in dem charakteristische Veränderungen des Muskeltonus (Erschlaffung und Katalepsie) und der Sinnestätigkeit (Anästhesie, Analgesie) auftreten können«.[114] Neben der experimentellen Hypnose durch mechanische Einwirkungen beschreibt Mangold auch eine »natürliche Hypnose durch biologische Reize«, zu der er das Sich-Totstellen angesichts eines Feindes rechnet (»Thanatose«; ↑Schutz). Physiologische Untersuchungen im 20. Jahrhundert vertiefen die Erkenntnisse über die Mechanismen der »tierischen Hypnose«.[115] Es kann aber bezweifelt werden, dass das Phänomen bei Tieren Wesentliches mit der psychisch induzierten Hypnose des Menschen zu tun hat und der Begriff der »tierischen Hypnose« insofern berechtigt ist.[116]

Nachweise

1 Aristoteles, De somno et vigilia 454b.
2 Aristoteles, De gen. anim. 779a.
3 Aristoteles, De somno et vigilia 454a.
4 a.a.O.: 458a.
5 Buffon, G.L.L. (1753). Discours sur la nature des animaux (Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4, in: Œuvres philosophiques, Paris 1954, 317-337): 318; vgl. auch Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. Bewegung und Gefühl. Über die Tierseele, in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 192.
6 Hill, J. (1752). The Sleep of Plants and Cause of Motion in the Sensitive Plant; Linné, C. von (1755). Somnus plantarum; Vogel, A. (1759). De statu plantarum quo noctu dormire dicuntur; Paula Schrank, F. von (1792). Vom Pflanzenschlafe.
7 Linné (1755).
8 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.: I, 469.
9 Fischer, A. (1890). Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Bot. Zeitung 48, 673-683; 689-701; 705-718: 697.
10 Stahl, E. (1897). Ueber den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Zeitung 55, 71-109: 71.
11 Darwin, C. & Darwin, F. (1880). The Power of Movement in Plants: 281.
12 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: II, 476.
13 Francé, R.H. (1907). Das Leben der Pflanze, Bd. 2: 437.
14 Fleisch, A. (1933). Schlaf. In: Dittler, R. et al. (Hg.). Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 8, 1051-1063: 1051.
15 Pieron, H. (1913). Le problème physiologique du sommeil.
16 Economo, C. von (1929). Der Schlaf. Mitteilungen und Stellungnahmen zum derzeitigen Stande des Schlafproblems; vgl. Lavie, P. (1993). The sleep theory of Constantin von Economo. J. Sleep Res. 2,175–78.
17 Berger, H. (1929). Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. Arch. Psychiatr 87, 527-570; vgl. auch Pravdich-Neminsky, V.V. (1913). Ein Versuch der Registrierung der elektrischen Gehirnerscheinungen. Zentralbl. Physiol. 27, 951–960; Brazier, M.A. (1961). A History of the Electrical Activity of the Brain. The First Half-Century; Borck, C. (2005). Hirnströme. Eine Kulturgeschichte der Elektroenzephalographie.
18 Aserinsky, E. & Kleitman, N. (1953). Regularly occurring periods of eye motility and concomitant phenomena during sleep. Science 118, 273-274; Dement, W. & Kleitman, N. (1957). The relation of eye movements during sleep to dream activity: an objective method for the study of dreaming. J. Exp. Psychol. 53, 339-346: 340.
19 Vgl. Lavie, P. (2001). Sleep-wake as a biological rhythm. Ann. Rev. Psychol. 52, 277-303.

20 Hediger, H. (1959). Wie Tiere schlafen. Med. Clin. 20, 938-946; Meddis, R. (1975). On the function of sleep. Anim. Behav. 23, 676-691.
21 Hess, W.R. (1944). Das Schlafsyndrom als Folge dienzephaler Reizung. Helv. Physiol. Acta 2, 305-344.
22 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 107.
23 Vgl. auch Hartmann, E.L. (1973). The Functions of Sleep.
24 Meddis (1975): 676; vgl. Burks, A.W. (1988). Teleology and logical mechanism. Synthese 76, 333-370: 363.
25 Freud, S. (1900). Die Traumdeutung; vgl. Eckes-Lapp, R. (1980). Psychoanalytische Traumtheorie und Traumin-terpretation.
26 Hobson, J.A. & McCarley, R.W. (1977). The brain as a dream state generator. Amer. J. Psychiatry 134, 1335-1348.
27 Crick, F. & Mitchison, G. (1983). The function of dream sleep. Nature 304, 111-114: 112.
28 Vgl. 2 Makkabäer 7, 9; Plutarch, Lucullus 18, 1; Appian, Gallica: I, 3.
29 Vgl. z.B. Sapidus, J. (1539). Anabion, sive Lazarus Redivivus, Comoedia Nova et Sacra.
30 Anabiosis: The Journal for Near-Death Studies (Starrs, Conn.) 1.1981-5.1985/87.
31 Schultz, C.H. (1844). Lehrbuch der allgemeinen Krankheitslehre, Bd. 1: 271.
32 Schultz, C.H. (1845). Lehrbuch der allgemeinen Krankheitslehre, Bd. 2: 554.
33 Schultz (1844): 271f.
34 Preyer, W. (1873). Über die Erforschung des Lebens: 65; vgl. ders. (1880). Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme: 300.
35 Preyer, W. (1872). Über die allgemeinen Lebensbedingungen (Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme, Berlin 1880, 1-32): 28.
36 Preyer (1873): 34.
37 Preyer, W. (1891). Ueber die Anabiose. Biol. Centralbl. 11, 1-5: 1.
38 ebd.
39 Smidt, P.J. (1948). Anabioz. [russ.]
40 Grossi, E. von [1829]. Semiotice (in: Opera medica posthuma, Bd. 2, Stuttgart 1832, 39-473): 463 (Appendix. De signis mortis et phaenomenis cadaveris).
41 Dunglison, R. (1848). Medical Lexicon: 12.
42 Koch, A. (1885). Encyklopädie der gesammten Thierheilkunde und Thierzucht, Bd. 1: 16.
43 Frank (1879). Ueber die einfachste und sicherste Rettungsmethode in scheintodten Zuständen. Referat in: Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medizin 181: 182-183: 182.
44 Keilin, D. (1959). The Leeuwenhoek lecture – the problem of anabiosis or latent life: history and current concept. Proc. Roy. Soc. Lond. B 150, 149-191: 166.
45 Hufeland, C.W. (1790). Die Ungewißheit des Todes. Der neue teutsche Merkur 2, 11-39: 14.
46 a.a.O.: 15; 19.
47 Hufeland, C.W. (1791.1). Incertitude de la mort. L'esprit des journaux, françois et étrangers 375-394: 377; 378; 380; 385; ders. (1791.2). Incertitude de la mort. Journal historique et littéraire 182 (3), 491-493: 492.
48 Hufeland (1790): 13.
49 a.a.O.: 14.
50 a.a.O.: 15.
51 a.a.O.: 19.
52 Hufeland (1791.2): 492.
53 Hufeland (1790): 19.
54 Schäffer, J.U.G. von (1826). Ansichten über die Krankheiten des irritabeln und sensibeln Lebens: 84.
55 Burdach, K.F. (1826). Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, Bd. 1: 48 (§37); vgl. 50; Bd. 2 (1828): 702.
56 Carus, C.G. (1834). Ueber den Begriff des latenten Lebens. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1834, 551-561: 554.
57 a.a.O.: 556.
58 Hollier, J. (1708). Disputatio medica inauguralis de vita minima; Stevenson, J. (1757). An essay on the cause of animal heat, and on some of the effects of heat and cold on our bodies. Essays and Observations (Philosophical Society of Edinburgh) 5 (2), 806-903: 857; Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte, Bd. 1: 69; 73; Virchow, R. (1856). Alter und neuer Vitalismus. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 9, 3-55: 29.
59 Treviranus (1802): 98.
60 Aristoteles, Hist. anim. 600a29ff.
61 a.a.O.: 600a12ff.
62 Plinius (um 79). Naturalis historia VIII, lviii (138); vgl. lxxxii (223); vgl. Leitner, H. (1972). Zoologische Terminologie beim Älteren Plinius: 218.
63 Plinius (um 79): X, xix.
64 Denso, J.D. (Übers. (1764). Plinius Naturgeschichte, Bd. 1: 403 (X, xvii).
65 Rollenhagen, G. (1605). Wunderbarliche biss daher unerhörte und ungleubliche indianische Reysen durch die Lufft, Wasser, Land, Helle, Paradiss und den Himmel: 112 (nach DWB).
66 Linné, C. von (1745). Öländska och Gotländska Resa: 1.
67 Linné, C. von (1764). Reisen durch Oeland und Gothland, übers. v. J.C.D. Schreber: 3.
68 Halle, J.S. (1757). Die Naturgeschichte der Thiere in sistematischer Ordnung: 423.
69 H. (1757). Anmerkungen von der Gartrencicada und von der Bewahrung der Erdgewächse wider das Ungeziefer. Braunschweigische anzeigen 13, 1267-1272: 269.
70 Duncan, A. (1790). Medical news: Account of Mr John Gahagan's observations on the irritability of vegetables. Medical and Philosophical Commentaries 4, 375-399: 391.
71 Fabricius, J.C. (1791). Sur la coutume d'hyberner propre à certains animaux. La médecine éclairée par les sciences physiques 1, 325-327: 326; vgl. 325.
72 Darwin, E. (1800). Phytologia; or The Philosophy of Agriculture and Gardening: 215.
73 Draparnaud, J. (1805). Œuvres sur divers sujets d'histoire naturelle: 63.
74 Kirby, W. & Spence, W. (1816/18). An Introduction to Entomology, vol. 2: 430.
75 Linné, C. von (1757). Migrationes avium (Amoenitates

academicae, Bd. 4, Stockholm 1759, 565-600): 598.
76 a.a.O.: 588.
77 Keilin, D. (1959). The Leeuwenhoek lecture – the problem of anabiosis or latent life: history and current concept. Proc. Roy. Soc. Lond. B 150, 149-191: 166.
78 Willis, T. (1685). The London Practice of Physick, or The Whole Practical Part of Physic: 591.
79 Witty, J. (1705). An Essay Towards a Vindication of the Vulgar Exposition of the Mosaic History of the Creation of the World: 124.
80 Kirkpatrick, J. (1754). The Analysis of Inoculation: 45.
81 Carlisle, A. (1804). Continuation of an account of a peculiar arrangement in the arteries distributed on the muscles of slow-moving animals, & c. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 95, 17-23: 18.
82 Inglis, G. (1818). On the preservation of seeds, the use of lime in agriculture, and former state of cultivation in Scotland. The Philosophical Magazine and Journal 52, 436-440: 436.
83 Weaver, J.E. & Clements, F.E. (1929). Plant Ecology: 113.
84 Wheeler, W.M. (1893). A contribution to insect embryology. J. Morphol. 8, 1-160: 68.
85 Leeuwenhoek, A. van [1702]. [Brief vom 9.2.1702]; vgl. Dobell, C. (1932/58). Antoni van Leeuwenhoek and his "Little Animals": 266ff.
86 Needham, J.T. (1743). Concerning certain chalky concretions, called malm; with some microscopical observations on the farina of Red Lilly, and worms discovered in Smuthy Corn. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 42. 634.
87 Baker, H. (1753). Employment for the Microscope: 250ff.
88 Roffredi, M. (1775). Sur l'origine des petits vers ou Anguilles du Bled rachitique. J. Phys., l'Abbé Rozier (Paris) 5, 1; 197; ders. (1776). Mémoire pour servir de supplément et d'éclairissement aux mémoires sur les Anguilles du Bled et de la colle de farine. J. Phys., l'Abbé Rozier (Paris) 7, 369.
89 Fontana, F. (1776). Lettre à un de ses amis sur l'ergot et le Tremella. J. Phys., l'Abbé Rozier (Paris) 7, 42.
90 Doyère, P.L.N. (1842). Mémoires sur les Tardigrades. Sur la faculté que possèdent les Tardigrades, les Rotifères, les Anguillules des toits et quelques autres animalcules, de revenir à vie après avoir été complètement desséchés. Ann. Sci. Nat. (2e. Sér.) 18, 5-35.
91 Pouchet, F. (1859). Nouvelles expériences sur les animaux pseudo-ressuscitants. Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris) 49, 492-494.
92 Vgl. Broca, P. (1860). Rapport sur la question soumise à la Société de Biologie au sujet de la reviviscence des animaux desséchés. Mém. Soc. Biol. (Paris) 2, 1-140.
93 Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie: 134ff.
94 Kochs, W. (1891). Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden? Biol. Centralbl. 10, 673-686: 678.
95 Hickernell, L.M. (1917). A study of desiccation in the rotifer, *Philodina roseola*, with special reference to cytological changes accompanying desiccation. Biol. Bull. (Woods Hole) 32, 343-397; May, R.M. (1949). Cytologie de la reviviscence. Proc. 6th. Int. Congr. Exp. Cytol. Supp. 1, 390.
96 Lipman, C.B. (1928). The discovery of living microorganisms in ancient rocks. Science 68, 272-273; vgl. Kennedy, M.J., Reader, S.L. & Swierczynski, L.M. (1994). Preservation records of micro-organisms: evidence of the tenacity of life. Microbiol. 140, 2513-2529; Binder, H. (2001). Dornröschenschlaf bei Mikroorganismen? Stud. Integr. J. 8, 51-55.
97 Dombrowski, H.J. (1960). Balneologische Untersuchungen der Bad Nauheimer Quellen. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenk. Infektionskrankh. u. Hygiene 178, 83-90; ders. (1961). Bacillus circulans aus Zechsteinsalzen. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenk. Infektionskrankh. u. Hygiene 183, 173-179; ders. (1962). Lebende Bakterien – Jahrmillionen alt. Kosmos 58, 131-132; ders. (1963). Bacteria from Paleozoic salt deposits. Ann. NY Acad. Sci. 108, 453-460; ders. (1965). Das Alter des Lebens. Bild der Wissensch. 2/1965, 654-663.
98 Bibo, F.-J., Söngen, R. & Fresenius, R.E. (1983). Vermehrungsfähige Mikroorganismen in Steinsalz aus primären Lagerstätten. Kali u. Steinsalz 1983, 367-373.
99 Vreeland, R.H., Rosenzweig, W.D. & Powers, D.W. (2000). Isolation of a 250 million-year-old halotolerant bacterium from a primary salt crystal. Nature 407, 897-900; vgl. Powers, D.W., Vreeland, R.H. & Rosenzweig, W.D. (2001). How old are bacteria from the Permian age? Nature 411, 155-156.
100 Vgl. Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 235f.
101 Monterosso, B. (1934). L'anabiosi nei Cirripedi e il problema della vita latente (ipobiosi). Arch. Zool. (Napoli) 19, 17-379; vgl. Keilin, D. (1959). The Leeuwenhoek lecture – the problem of anabiosis or latent life: history and current concept. Proc. Roy. Soc. Lond. B 150, 149-191: 166.
102 Giard, A. (1894). L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux. Compt. Rend. Soc. Biol. (Paris) 46, 497.
103 Keilin (1959): 167.
104 Harless, C.F. (1824). Neues practisches System der speciellen Nosologie, Hälfte 1. Allgemeine Grundlage des Systems, die Nerven- u. Krampfkrankheiten, die Fieber u. Entzündungen; zit. nach Kritisches Repertorium für die gesammte Heilkunde 8, 323-371: 338.
105 Kraus, L.A. (1826). Kritisch-etymologisches medicinisches Lexikon, 2. Aufl.: 427.
106 Hénin de Cuvillers, É.F. (1821). Le magnétisme animal retrouvé dans l'antiquité: 33.
107 Braid, J. (1843). Neurypnology, or the Rationale of Nervous Sleep, Considered in Relation with Animal Magnetism; vgl. Schönpflug, U. (1974). Hypnose. Hist. Wb. Philos. 3, 1241-1251.
108 Mesmer, F.A. (1766). De influxu planetarum in corpus humanum; ders. (1779). Mémoire sur la découverte du magnétisme animal.
109 Vgl. Schott, H. (1984). Mesmer, Braid und Bernheim. Zur Entstehungsgeschichte des Hypnotismus. Gesnerus 41, 33-48.

110 Vgl. Schwenter, D. (1636). Deliciae physico-mathematicae: 592ff.; Kircher, A. (1646). Ars magna lucis et umbrae: lib. II, pars 1: 154f.

111 Darwin, C., A posthumous essay on instinct (in: Romanes, G. (1883/1900). Mental Evolution in Animals, 360-364).

112 Czermak, J.N. (1873). Beobachtungen und Versuche über „hypnotische" Zustände bei Thieren. Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere 7, 107-121; Preyer, W. (1873). Ueber eine Wirkung der Angst bei Thieren. Centralbl. med. Wiss. 11, 177; ders. (1878). Die Kataplexie und der thierische Hypnotismus; ders. (1890). Der Hypnotismus; Verworn, M. (1898). Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems, I. Die sogenannte Hypnose der Tiere.

113 Vgl. Mangold, E. (1914). Hypnose und Katalepsie bei Tieren; Völgyesi, F. (1938). Ember-és állat-hypnosis (dt. Menschen- und Tierhypnose, Zürich 1938).

114 Mangold (1914): 78.

115 Vgl. Gilman, T.T. & Marcuse, F.L. (1949). Animal hypnosis. Psychol. Bull. 46, 141-165; Ratner, S.C. & Thompson, R.W. (1960). Immobility reactions (fear) of domestic fowl as a function of age and prior experiences. Anim. Behav. 8, 186-191.

116 Schönpflug (1974): 1248.

Literatur

Keilin, D. (1959). The Leeuwenhoek lecture – the problem of anabiosis or latent life: history and current concept. Proc. Roy. Soc. Lond. B 150, 149-191.

Kleitman, N. (1963). Sleep and Wakefulness.

Lavie, P. (1996). The Enchanted World of Sleep.

Tirard, S. (2003). La cryptobiose et la reviviscence chez les animaux, le vivant et la structure. In: Mort biologique, mort cosmique (= Études sur la mort Thanatologie, Nr. 124), 81-89.

Tirard, S. (2010). Histoire de la vie latente. Des animaux ressuscitants du XVIIIe sciècle aux embryons congelés du XXe siècle.

Schutz

Das Substantiv ›Schutz‹ (mhd. ›schuz‹ »(Stau-)damm, Wehr«) geht auf das mittelhochdeutsche Verb ›schützen‹ »dämmen, stauen« zurück, das sich auf das Abwehren von Wasser bezieht. Die lateinische Form *Protektion* hat ihre Ursprünge bei dem Verb ›protegere‹ »bedecken, beschützen«, die eine Bildung zu ›tegere‹ »decken, verbergen, schützen« darstellt.

Antike

Die Deutung bestimmter Einrichtungen von Organismen im Hinblick auf ihren Schutz nimmt bereits Aristoteles vor. Von den Haaren auf dem Kopf des Menschen sagt er, sie seien zum einen aus Notwendigkeit da, als Folge der Feuchtigkeit des Gehirns; andererseits seien sie aber auch zum Zwecke des Schutze (»βοήτεια«) da, zur Abwehr der Kälte und Hitze der Umgebung.[1] Andere Organismen hätten andere Einrichtungen zum Schutz, z.B. Abwehrorgane wie Stacheln, Sporne, Hörner und Hauer.[2] Der Schutz ist für Aristoteles eine Zweckursache, die parallel zu den anderen Ursachen, insbesondere der effizienten Ursache steht (↑Zweckmäßigkeit). Verhaltensweisen, die auf einen Schutz hinauslaufen, erfolgen in der Sicht Aristoteles' nach einem spontanen inneren Antrieb, sie beruhen weder auf Einsicht, noch Lernen oder Ausprobieren.[3]

Auch besondere Verhaltensweisen, die dem Schutz dienen, werden in der Antike bereits beschrieben, so z.B. der Vogelzug[4] (besonders anschaulich auf den Wandgemälden der ägyptischen »Weltenkammern«[5]), Fischwanderungen[6] und der Winterschlaf der Bären[7].

In der Stoa, in der die Idee der ↑Selbsterhaltung in den Mittelpunkt der Naturphilosophie rückt, werden die Schutzeinrichtungen der Tiere immer wieder aufgezählt. Cicero erwähnt als Verteidigungseinrichtungen der Tiere u.a. Verstecke, Felle, Dornen, Hörner, Flügel, Verteidigungsbisse und Gestank.[8]

Grundfunktion aller Lebewesen

In den mit systematischer Absicht erstellen Übersichten über das Inventar der Verhaltensweisen von Tieren, die sich seit Mitte des 18. Jahrhunderts finden, bildet ›Schutz‹ regelmäßig einen der übergeordneten Ordnungsbegriffe, der neben ↑Ernährung die zweite Grundfunktion der ↑Selbsterhaltung der Organismen darstellt. Neben der Ernährung bilden die auf die Funktion des Schutzes ausgerichteten Verhaltensweisen also den zweiten Komplex von Einstellungen, die jeder Organismus zu seiner Umwelt einnimmt (↑Funktion: Abb. 167). Eine ausdrückliche Einordnung dieser Art nimmt z.B. H.S. Reimarus 1760 vor, indem er den Schutz als ein »allgemeines Mittel« für »die Wohlfahrt und Erhaltung eines jeden Thieres« bestimmt und näher erläutert als die »Abwendung des äusseren und inneren Ungemaches, 1) von leblosen Dingen, 2) von andern Thieren, oder 3) von Verletzung und Krankheiten« (↑Verhalten: Tab. 297).[9] Eine in ihren Grundzügen ähnliche Klassifikation findet sich gut hundert Jahre später bei G.H. Schneider, einem der Vorläufer der späteren ↑Ethologie. Für Schneider steht der Schutz als zweite Grundfunktion der Selbsterhaltung neben der Ernährung; der Selbsterhaltung ist die ↑Arterhaltung mit ihren beiden Grundfunktionen der Begattung und Brutfürsorge zugeordnet (↑Verhalten: Tab. 298 und 302).[10] Auch in der umfangreichen Übersicht über die Lebensformen, die H.-W. Koepcke 1971-74 liefert, stehen die Funktionen des Schutzes an exponierter Stelle (↑Lebensform: Tab. 170). Koepcke versteht den Schutz – er spricht von der »Resistenz« – allgemein als »eine gegen alle existenzerschwerenden Faktoren gerichtete Leistung«.[11] Er unterscheidet dabei zwischen »existenzerschwerenden Eigenschaften des

Der Schutz ist die funktionale Wirkung der morphologischen und physiologischen Einrichtungen (z.B. Panzer, Immunsystem) sowie ethologischen Aktivitäten (z.B. Schutzstarre, Flucht) eines Organismus, die der Vermeidung oder Abwehr von Schädigungen aus der Umwelt oder aus Nebeneffekten körpereigener Prozesse dienen (und die für diese Funktion selektiert wurden).

Schutz (mhd.) *221*
Hassen (15. Jh.) *224*
Mobbing (Knapp 1829) *224*
Schutzähnlichkeit (Wallace 1867) *222*
Schutzfärbung (Wallace 1867) *222*
Schreckbewegung (Falck 1870) *222*
Phagozyten (Metschnikoff 1883) *226*
Mimismus (Socin 1887) *222*
Aposematismus (Poulton 1890) *225*
Antikörper (Ehrlich 1897) *226*
Immunkörper (Ehrlich & Morgenroth 1899) *226*
Phobismus (Massart 1902) *222*
Somalyse (von Lucanus 1902) *222*
Antigen (Pirquet & Schick 1905) *227*
Immunologie (Rosenow 1906) *227*
Immunsystem (Meyer & Emmerich 1909) *227*
Totstellreflex (Löhner 1914) *224*
Thanatose (Mangold 1920) *224*
Heteropsie (Alverdes 1927) *222*
Phobese (Alverdes 1927) *223*
Sympathese (Alverdes 1927) *222*
Krypsis (Kettlewell 1956) *222*
deimatisches Verhalten (Maldonado 1970) *223*
Anachorese (Edmunds 1974) *225*

Habitats«, wie Temperaturextremen, Wassermangel oder chemischen Einflüssen, und »existenzerschwerenden Strukturteilen«, in erster Linie andere räuberische oder parasitische Organismen.[12]

Formen des Sich-Schützens

Sehr unterschiedliche Verhaltensweisen und morphologisch-physiologische Einrichtungen werden seit langem in der funktional einheitlichen Klasse des Schutzes zusammengefasst. Bekannte Formen sind die Flucht, das Leben in Verstecken oder besondere morphologische Eigenschaften wie Färbungen, Panzerungen oder Stacheln. A. Seitz teilt die Schutzeinrichtungen 1888 danach ein, ob sie ein Zusammentreffen mit dem Feind vermeiden (durch Tarnung oder Flucht) oder ob sie trotz der Begegnung sich einer Schädigung entziehen können (durch Abschreckung oder Verteidigung).[13]

Flucht und Schreckbewegung

Eine der elementaren Formen des Schutzes stellt die Flucht dar. Ein damit verwandter anderer grundlegender Typ besteht in einem ruckartigen Zusammenziehen des Körpers nach der überraschenden Wahrnehmung eines potenziell schädlichen Objekts. Seit den 1870er Jahren wird diese Reaktion als ***Schreckbewegung*** bezeichnet (Falck 1870 in pharmakologischen Versuchen mit Hunden).[14] Ausführlich analysiert G.H. Schneider 1879 dieses Verhalten bei Säugetieren als ein schnelles Zusammenkauern zu einer geduckten Stellung; auch Schneider verwendet für dieses Verhalten den Ausdruck ›Schreckbewegung‹[15] (↑Selbstbewegung/phobische Reaktion). Wenig später beschreibt T.W. Engelmann unter diesem Begriff das plötzliche Zurückweichen von Bakterien bei der Begegnung mit einer unangenehmen Reizquelle.[16] J. Massart führt in diesem Zusammenhang 1902 den Ausdruck ***Phobismus*** ein.[17] Im Gegensatz zur Schreckbewegung nach Schneider sind der Phobismus nach Massart und die Schreckbewegung nach Engelmann mit einer Lokomotion und einem Ausweichen vor dem schädigenden oder bedrohlichen Einfluss verbunden.

Schutzfärbung

Ein verbreiteter Schutzfaktor von Organismen ist ihre Färbung. Die Tarnfunktion der Färbung wird seit der Antike gesehen. Aristoteles erwähnt auch bereits den Farbwechsel bei Chamäleon und Tintenfischen, der im Zusammenhang mit dem Wechsel des Hintergrundes des Aufenthaltsortes erfolgt.[18] Eine derartige Fähigkeit des Farbwechsels schreibt Aristoteles auch einem ochsengroßen skythischen Wesen zu – ein in der Antike wiederholt zitiertes Tier (gemeint ist vermutlich der Elch).[19] Später finden sich auch bei Plinius Beschreibungen von der Entsprechung der Färbung von Tieren, besonders Schlangen, mit dem Untergrund ihres Lebensraums.[20]

In der Frühen Neuzeit werden diese Beobachtungen zu Schutzfärbungen auf andere Tiergruppen erweitert. Berühmt sind die Darstellungen der Schutzfärbungen bei Insekten durch M.S. von Merian Ende des 17. Jahrhunderts.[21]

Eine terminologisch verwendete Bezeichnung für die Schutzfärbungen von Tieren findet sich seit den 1860er Jahren im Englischen. A.R. Wallace spricht 1867 von den ***Schutzähnlichkeiten*** (»protective resemblances«[22]) und der ***Schutzfärbung*** (»protective colouring«[23]) in einer Diskussion über Erscheinungen der ↑Mimikry. Auch C. Darwin verwendet ähnliche Formulierungen (1871: »protective colours«[24]). Ins Deutsche wird die Bezeichnung ›Schutzfärbung‹ Mitte der 1870er Jahre übertragen (Weinland 1876; Jaeger 1877; ↑Kommunikation: Tab. 140).[25]

Vor der terminologischen Fixierung des Phänomens werden die »Tarnfarben« der Tiere, d.h. ihre farbliche Ähnlichkeit mit ihrem Lebensraum, im 19. Jahrhundert viel beschrieben und untersucht, – intensiv z.B. auch in Bezug auf Vogeleier.[26] In der zweiten Jahrhunderthälfte wird sie vereinzelt *sympathische Färbung* genannt (z.B. von Haeckel 1866).[27] Seit Beginn des 20. Jahrhunderts läuft das Phänomen teilweise unter dem Namen *sympathetische Färbung*.[28] F. Alverdes spricht 1927 von der ***Sympathese***.[29] Daneben werden andere Bezeichnungen vorgeschlagen, die weitgehend äquivalent verwendet werden, so von H.B.D. Kettlewell 1956 der Ausdruck ***Krypsis*** (engl. »crypsis«[30]) und 1887 von C. Socin[31] sowie 1971 von H.-W. Koepcke[32] das Wort ***Mimismus***. Socin fasst mit diesem Begriff drei Formen der Farb- und Gestaltähnlichkeit von Organismen zusammen, nämlich solche mit (1) ihrem Lebensraum (»mimismo topcio«), (2) anorganischen Gegenständen darin (»mimismo anorganico«) und (3) anderen Organismen (»mimismo organico«). F. Doflein ist 1908 der Auffassung, sympathetische Färbungen fänden sich v.a. bei hochentwickelten Organismen, d.h. den Arthropoden und Vertebraten.[33]

Formen der Sympathese sind auch die Musterfärbungen des Körpers durch (farbige) Flecken oder Streifen, die zu einem Verwischen der Körperkontur beitragen, (*Körperauflösung* oder ***Somalyse***[34]; später meist *Somatolyse*[35]) sowie das zeitweilige Verbergen von auffälligen Signalen (Alverdes 1927: ***Heteropsie***[36]).

Erschrecken und Abschrecken des Angreifers
Eine andere Form des Schutzes besteht in dem »Erschrecken« des Angreifers durch plötzliche Bewegungen oder das Präsentieren von abschreckenden Signalen, z.B. den Augenflecken auf den Flügeln von Schmetterlingen. Beschrieben wird dieses Verhalten angeblich bereits Mitte des 18. Jahrhunderts durch A.J. Roesel von Rosenhof.[37] G. Jaeger verwendet 1877 den Ausdruck *Trutzfärbung* und erläutert: »Die Bezeichnung ›Trutzfärbung‹ schlage ich für die von Wallace aufgedeckte Thatsache vor, daß stechende, giftige, ekelhafte Thiere sehr häufig auffallende herausfordernde Farben an sich tragen […]. Ein Vorteil ist […] vorhanden, wenn das Thier durch eine auffällige Farbe dem betreffenden Raubthier schon von weitem ein *noli me tangere* zuruft« (↑Kommunikation: Tab. 140).[38]. (Jaegers Wortwahl ist beeinflusst durch den politischen Begriff des ›Schutz- und Trutzbündnisses‹, besonders die genau so genannten Verträge, die Preußen nach dem gewonnenen Deutschen Krieg mit den süddeutschen Staaten in den Jahren 1866-67 abschloss.)

Wallace hält 1889 allgemein fest, dass eine Vielzahl von an sich harmlosen Tieren einen Vorteil aus ihrer Ähnlichkeit mit für Angreifer gefährlichen Tieren zieht: »a considerable number of quite defenceless insects obtain protection from some of their enemies by having acquired a resemblance to dangerous animals«.[39] A. Seitz verwendet 1888 in diesem Zusammenhang den Ausdruck *Scheinwaffen*.[40] Zu Beginn des 20. Jahrhunderts werden eine Reihe von Ausdrücken in diesem Zusammenhang nebeneinander verwendet, z.B. »Schreck-« oder »Trutzstellungen« (Weismann 1902/13)[41], »Trutz-, Warn-, Ekel-, Schreckfarben« (Jacobi 1904)[42] oder »Schutz- und Trutzmittel der Beutetiere« (Kraepelin 1905)[43]. Alverdes prägt für die Schreckfarben und -stellungen 1927 den Ausdruck ***Phobese***.[44] Seit den 1970er Jahren setzt sich aber v.a. die Bezeichnung ***deimatisches Verhalten*** durch (Maldonado 1970: »deimatic reaction«)[45], knapp ist vereinzelt auch von *Deimatismus* die Rede (Ratcliffe & Fullard 2005: »deimatism«)[46] (von griech. ›δεῖμα‹ »Furcht, Schrecken«).

Die Effektivität des plötzlichen Präsentierens der Augenflecken von Schmetterlingen zur Abschreckung von Vögeln weist M.R. Standfuss in Versuchen zu Beginn des 20. Jahrhunderts nach.[47] Eine Schutzfunktion wird diesen Flecken in doppelter Hinsicht zugeschrieben: einerseits durch Abschreckung potenzieller Räuber (v.a. Vögel) vor einem Angriff und andererseits durch Vortäuschen einer falschen Morphologie und Umlenken des Angriffs auf weniger empfindliche Körperteile als den Kopf[48].

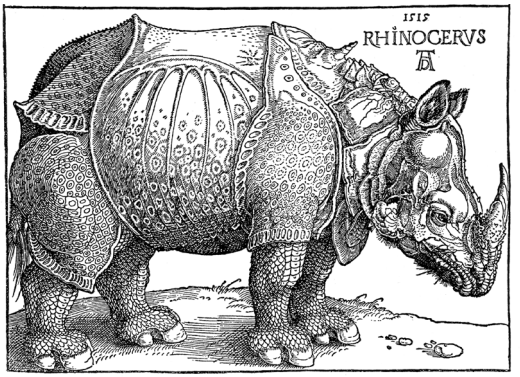


Abb. 444. Indisches Panzernashorn mit Schutzpanzerung (Holzschnitt von Albrecht Dürer (ca. (1515); aus Eisler, C. (1991). Dürer's Animals: 270).

Es gibt allerdings bis in die Gegenwart kaum Studien, die diese funktionalen Interpretationen eindeutig belegen. Schwierig ist insbesondere der Nachweis, dass die Feinde der Schmetterlinge die Flecken tatsächlich als Augen wahrnehmen.[49]

Umlenken des Angriffs
Die Hypothese, dass auffällige Färbungen dem Umlenken eines Räuberangriffs auf weniger wichtige Teile dienen, wird auch auf eine überindividuelle Ebene bezogen. So argumentiert J. Stolzmann 1885, die auffällige Färbung der Männchen vieler Vögel könne damit erklärt werden, dass die Männchen dadurch leichter zur Beute der Fressfeinde werden und die Weibchen, die auch für ihre eigene Reproduktion von größerer Bedeutung sind (wenn sie denn ein Weibchen befruchtet haben), auf diese Weise einen relativen Schutz erfahren (»la séléction naturelle […] a pour but non le bien du sexe, mais celui de l'espèce. Les mâles célibataires sont tout-a-fait inutiles pour l'espèce, ne prenant aucune part à sa propagation; au contraire, ils lui sont nuisibles en occupant inutilement les places limités dans l'économie de la nature, ce qui rend évidemment plus difficile la nutrition nécessaire du sexe femelle pendant l'époque du réproduction; il faut donc considérer les mâles célibataires comme parasites de l'espèce«).[50] Die auffällige Färbung wird also durch eine Selektion auf einer anderen Ebene als der des Individuums erklärt (z.B. der der Gene, Gruppen oder Arten; ↑Selektion/Selektionsebenen). Als ein Indiz für die Richtigkeit der Hypothese wird die auf andere Weise schwer erklärliche Tatsache gewertet, dass der Sexualdimorphismus bei solchen Vogelarten sehr ausgeprägt ist, die einem hohen Räuberdruck unterliegen.[51]

		Veränderter Gegenstand	
		Eigener Körper	Umwelt
Zeitverhältnis zwischen Gefahr und Abwendung	präventiv	*Emanzipation* z.B. Panzerung	*Devitation* z.B. Höhlenbau
	situativ	*Adaptation* z.B. Schutzstarre	*Kommutation* z.B. Flucht

Tab. 239. Kreuzklassifikation von Typen von Schutzstrategien.

Schutz durch Täuschung

Spätestens seit Mitte des 18. Jahrhunderts ist es in der Zoologie üblich, einige Formen des Schutzverhaltens bei Tieren als »Täuschungen« zu bezeichnen (↑Kommunikation). Der Insektenforscher A.J. Roesel von Rosenhof spricht 1746 davon, in der normalen Stellung der Vorderflügel der Abendpfauenaugen »betrügen sie unsere Augen«, weil die Flügelfärbung einem Blatt ähnelt (vgl. Abb. 446).[52] Auch im Zuge der durch den Darwinismus geprägten Untersuchungen der Schutzfärbungen und der Mimikry in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ist es verbreitet, von einer »Täuschung« zu sprechen.[53]

Nach Alverdes gehören zu den täuschenden Schutzformen eine ganze Reihe einfacher Strategien, die sich aus der Morphologie oder einfachen Reflexen ergeben, nämlich (1) die Tarnung durch das Vorliegen einer der Umwelt ähnlichen Färbung (*Sympathese*; s.o.), (2) das *Sich-Totstellen*[54] oder der ***Totstellreflex***[55], für den E. Mangold 1920 den Terminus ***Thanatose*** einführt[56], den auch Alverdes verwendet (Armstrong nennt dies 1949 *Thanatophanie*[57]; in älterer Bedeutung 1857: »Thanatosis, das Absterben eines Körpers«[58]), (3) die Ähnlichkeit mit Einzeldingen der Umwelt, die für einen Räuber indifferent sind (*Mimese*; ↑Mimikry), (4) die Ähnlichkeit mit anderen Organismen, die von einem Räuber gemieden werden (↑*Mimikry*), und (5) die Schreckstellungen (*Phobese*; s.o.).[59] Die Thanatose, also das Phänomen des Totstellens von Tieren zum Schutz, ist zuvor bereits unter anderen Bezeichnungen bekannt. So ist für Insekten seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts der Ausdruck *Katalepsis* verbreitet (Kidd 1825: »catalepsy«)[60] – ursprünglich ist dieses Wort ein medizinischer Fachbegriff für das starre Verbleiben eines Körperteils in einer ungewöhnlichen Haltung.

Z	V	I	
p	d	e	Schutzpanzerung
p	d	t	Tarnung (Krypsis)
p	a	e	Giftigkeit, Bestachelung
p	a	t	Batessche Mimikry
s	d	e	Flucht
s	d	t	Schutzstarre (Thanatose)
s	a	e	Gegenangriff
s	a	t	Deimatismus (Phobese)

Tab. 240. Kreuzklassifikation von Typen von Schutzstrategien in drei Dimensionen. Die drei Dimensionen zur Gliederung der Strategien sind das Zeitverhältnis zwischen der Ausführung der Strategie und der Bedrohung (Z): präventiv (p) oder situativ (s), das Verhältnis zum Angreifer (V): defensiv (d) oder aggressiv (a) und der Informationswert der Strategie (I): ehrlich (e) oder täuschend (t).

Schutz durch Gegenangriff

Die Organismen von nicht wenigen Arten, die regelmäßig von Fressfeinden bedroht werden, verfügen über morphologische Einrichtungen oder Verhaltensweisen, die einem Schutz durch Gegenangriff dienen. Dazu zählen z.B. die Hufe vieler Huftiere, die Stoßzähne der Elefanten oder auch die Stacheln vieler Pflanzen.

Eine besondere Form der aggressiven Verteidigung bei Vögeln bildet das so genannte ***Hassen*** (mhd., ahd ›haz‹; verwandt mit ›hetzen‹ »verfolgen«[61]). Es besteht in dem tatsächlichen oder scheinbaren Angriff von Kleinvögeln (häufig in Gruppen) auf Eulen, Raubvögel oder den Kuckuck. Bereits in volkstümlichen Liederbüchern des 15. Jahrhunderts wird der Ausdruck in diesem Sinne verwendet: »Die vogel hassen die eulen/Mir irem vil valschen duk«[62], oder: »die Eul in ihrer Hölen steckt/vnndt schreyet: hu, hu, hu!/der guguck manchen sehr erschreckt/mit seinem gu, gu, gu./die vögel beyde hassen, lassen ihnen nie kein ruh,/wann sie sich blicken lassen,/fligen alle sie darzu«[63]. Als ethologischer Terminus erscheint der deutsche Ausdruck in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts (Hempelmann 1926: »das ›Hassen‹ der Rabenkrähe, wenn sie sich auf einen Raubvogel stürzt«).[64] Das englische Äquivalent ***Mobbing*** erscheint im 19. Jahrhundert und steht früh sowohl im biologischen (Knapp 1829)[65] als auch im sozialwissenschaftlichen Kontext[66]. K. Lorenz spricht 1931 in diesem Zusammenhang von einem »Schutz- und Trutzbündnis zur Vertreibung von Raubtieren«.[67] Genaue Untersuchungen des Hassens werden seit Mitte der 1950er Jahre durchgeführt, z.B. von R. Hinde beim Buchfinken.[68]

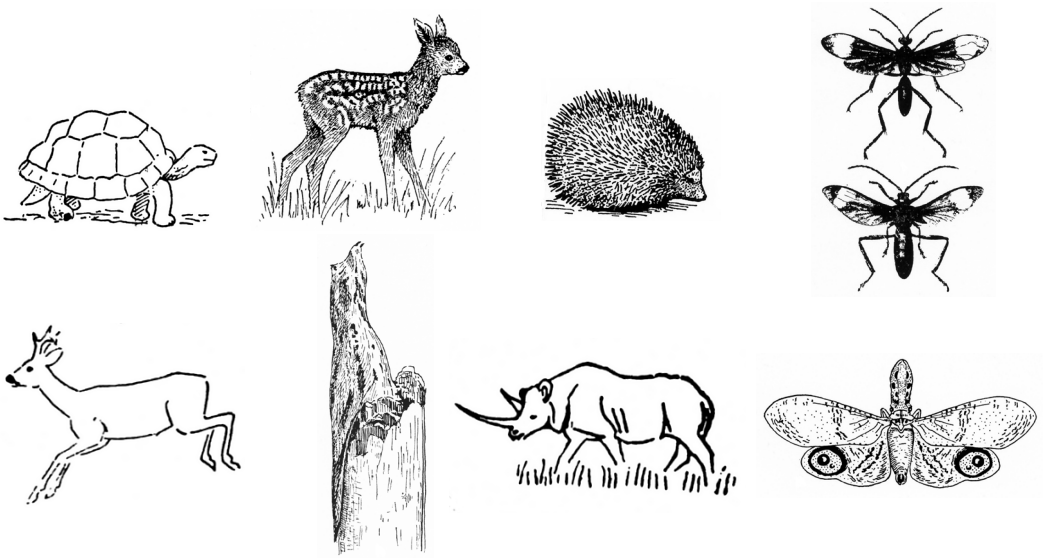


Abb. 445. Beispiele für acht verbreitete Schutzstrategien. Obere Reihe: Präventive (morphologische) Schutzstrategien: defensiv-ehrlich: Panzerung, defensiv-täuschend: Tarnung, aggressiv-ehrlich: Bestachelung, aggressiv-täuschend: Mimikry; untere Reihe: situative (ethologische) Schutzstrategien: defensiv-ehrlich: Flucht, defensiv-täuschend: Schutzstarre, aggressiv-ehrlich: Gegenangriff, aggressiv-täuschend: Deimatismus (Zeichnungen von M. Koepcke; zusammengestellt aus Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, Bd. 1).

Klassifikation von Schutzstrategien

Eine differenzierte Klassifikation von Schutzstrategien liefert M. Edmunds 1974.[69] Er teilt die Schutzeinrichtungen zunächst in primäre und sekundäre, je nachdem, ob sie dauernd vorliegen (präventiv) oder nach Veranlassung durch die Begegnung mit einem Räuber auftreten (situativ). Innerhalb der primären Einrichtungen unterscheidet Edmunds das Leben in Verstecken (***Anachoresis***; ähnlich: Schutzpanzerungen), die Tarnung, z.B. durch ähnliche Färbung wie die Umgebung (*Krypsis*; oder Alverdes' *Sympathese*), die Abschreckung durch z.B. auffällige Färbung (Poulton 1890: ***Aposematismus***[70]) und die Nachahmung von auffällig gefärbten Organismen, die für den Räuber schädlich sind (*Batessche Mimikry*). Die sekundären Schutzeinrichtungen betreffen Verhaltensweisen, die durch die Wahrnehmung eines Feindes ausgelöst werden, und bestehen u.a. in Rückzug ins Versteck, Flucht, Schreck- und Warnstellungen (*deimatisches Verhalten*), Thanatosis, Abwehr eines Angriffs und aggressive Verteidigung.

In einer dreidimensionalen Kreuztabelle lassen sich die Schutzstrategien systematisch ordnen. Die drei Dimensionen der Ordnung sind: (1) das Zeitverhältnis zwischen der Ausführung der Strategie und der Bedrohung (präventiv oder situativ), (2) das Verhältnis zum Angreifer (defensiv oder aggressiv) und

1. Schutzfärbung (Tarntracht)
   1.1. Farbanpassung an die Umwelt (Homochromatismus) (z.B. weiße Färbung der Polartiere)
   1.2. Körperkonturen auflösende Färbung (Somatolyse) (z.B. Rehkitz, Zebra)
   1.3 Gegenschattierung: helle Färbung der vor einem hellen Hintergrund sichtbaren Körperseite (Unterseite), dunkle Färbung der vor einem dunklen Hintergrund sichtbaren Körperseite (Oberseite) (z.B. viele Fische)
2. Schutzform (z.B. abgeplattete Körperform von Fischen)
3. Schutzverhalten, z.B. Schutzstarre, Scheinangriff
4. Mimese: Ähnlichkeit mit einem bewegungslosen Objekt der Umwelt (z.B. Stabheuschrecken)
5. Warnfärbung (Aposematismus): Auffallende Färbung als Warnung vor schädlichen Wirkungen (Giftigkeit) (z.B. Wespenmusterung)
6. Mimikry: Täuschende Nachahmung einer Warnfärbung (z.B. Hornissenschwärmer)

Tab. 241. Typen visueller Schutzanpassungen (in Anlehnung an Morin, H. (1895). Schutzfärbung und Schreckfarben in der Tierwelt; Steiniger, F. (1938). Warnen und Tarnen im Tierreich. Ein Bildbuch zur Schutzanpassungsfrage: 12f.; Bruns, H. (1952). Warn- und Tarntrachten im Tierreich; Meyer, P.K.-W. (1976/84). Taschenlexikon der Verhaltenskunde: 185ff.).

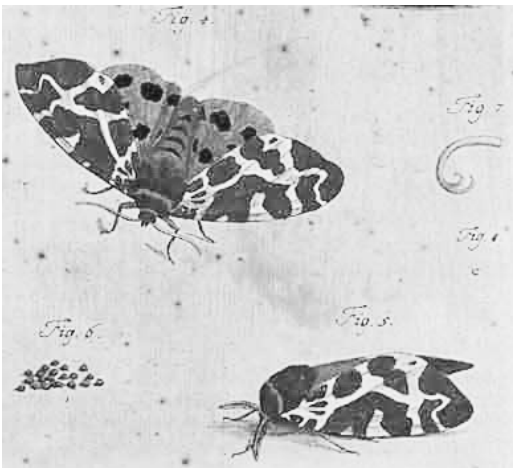


Abb. 446. Kombinierte Tarn- und Warnfärbung des Braunen Bären (Arctia caja)*. In der Ruhestellung ist nur die Tarnfärbung der Vorderflügel zu sehen (rechts unten), bei Störung dagegen auch die Warnfärbung der leuchtend orange gefärbten und schwarz gepunkteten Hinterflügel (links oben). Roesel beschreibt bei einem anderen Falter, dem Abendpfauenauge* (Smerinthus ocellatus)*, der sich aus der »Einsamen, blaugeschwänzten, dicken, grünen Raupe« entwickelt (bei Roesel ein »Nacht-Vogel der ersten Classe«), die Tarnung in diesen Worten: »Durch diese Stellung betrügen sie unsere Augen dergestalt, daß man sie bey ohngefährer Erblickung, öfter vor ein verwelcketes Blat, als vor einen Papilion, ansiehet« (S. 8). Auf die Warnfunktion der Hinterflügelfärbung geht Roesel offenbar nicht ein (im Original kolorierter Druck aus Roesel von Rosenhof, A.J. (1746). Insekten-Belustigungen, 1. Teil, 4. Sammlung, Die Nacht Papilions der zweyten Classe, Tab. 1 zu »Die schwarz-haarigte Bären-Raupe mit ihren Verwandlungen bis zum Papilion«).*

(3) der Informationswert der Strategie (ehrlich oder täuschend) (vgl. Tab. 240). Nicht alle Schutzstrategien ordnen sich allerdings einfach und direkt in die Tabelle ein. Der Aposematismus ist z.B. eine Strategie, die präventiv und ehrlich ist, sie ist aber einerseits defensiv, weil sie mit der Warnung eines Angreifers verbunden ist, andererseits aggressiv, weil von dem so geschützten Organismus doch eine schädigende Wirkung für den Angreifer ausgeht. Für die defensiven und ehrlichen Schutzstrategien gibt es neben den Schutzpanzerungen und der Flucht noch zahlreiche andere. Eine zur Flucht analoge Verhaltensweise besteht z.B. darin, dem Räuber zu signalisieren, dass er entdeckt wurde (Warnrufe der Singvögel, »Stotting«-Verhalten der Gazellen).

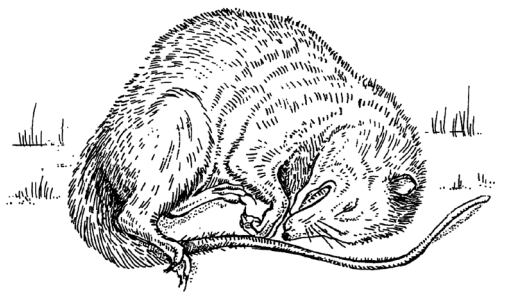


Abb. 447. Ein Opposum in der Totstellhaltung (aus Maier, R.A. (1998). Comparative Animal Behavior: 155).

Innerkörperliche Feindabwehr

Mikroskopische Untersuchungen von Zellen ermöglichen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Identifizierung von Mechanismen der innerkörperlichen Feindabwehr. Besonders bekannt wird der Prozess der *Phagocytose*, der in dem Aufnehmen (»Fressen«) von Fremdkörpern im Blut durch spezialisierte Zellen besteht. Der Vorgang wird bereits seit den 1860er Jahren von W. Preyer[71] und S. Sricker[72] beschrieben, bevor die beteiligten Zellen 1883 von E. Metschnikoff als ***Phagozyten*** (»Fresszellen (Phagocyten)«[73]) benannt werden.

Immunsystem

Das Adjektiv ›immun‹ wird im 18. Jahrhundert von lat. ›immunis‹ »frei, unberührt, rein« entlehnt und im Sinne von »unempfindlich, unempfänglich gegenüber Krankheitserregern« verwendet. Im engeren Sinne ist die Immunität eine im Laufe des Lebens eines Organismus erworbene Unempfindlichkeit gegenüber spezifischen Erregern. Die systematische wissenschaftliche Erforschung des Immunsystems beginnt im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts.[74] E. Behring und S. Kitasato weisen 1890 in Tierversuchen nach, dass Kaninchen, die eine Immunität gegen Tetanus entwickelt haben, über ein Blut mit »tetanuszerstörenden Eigenschaften« verfügen.[75] Diese »giftzerstörende Wirkung des Blutes« bezeichnen sie als *antitoxisch*.[76] Im Anschluss an diese Untersuchungen werden in den folgenden Jahren verschiedene Ausdrücke verwendet, um die Einheiten des Körpers, die zum Schutz gegenüber schädlichen Krankheitserregern entwickelt werden, zu bezeichnen. P. Ehrlich, der wichtige Beiträge zur Entwicklung der frühen immunologischen Theorie liefert, spricht 1899 von ***Immunkörpern***[77] (engl. 1900: »immune bodies«[78]), *Antitoxinen*[79] und 1897 auch bereits von dem später einschlägigen Terminus ***Antikörper***[80] (engl. Hektoen & Riesman 1901: »antibodies«[81]). Nach Ehrlichs 1898 veröffentlichter »Theorie der Immunität« besteht die Wirkung der Antikörper in einer »Giftneutralisation« in Form ei-

ner »Vereinigung von Gift und Antikörper«. Ehrlich nimmt an, dass die »Fähigkeit, Antikörper zu binden, auf Anwesenheit einer specifischen Atomgruppe des Giftkomplexes zurückzuführen ist, die zu einer bestimmten Atomgruppe des Antitoxinkomplexes eine maximale, specifische Verwandtschaft zeigt und sich an sie leicht einfügt, wie Schlüssel zu Schloss«.[82] Ehrlich verweist für diesen Vergleich auf den Chemiker E. Fischer, der die Schlüssel-Schloss-Metapher 1894 in einer Arbeit über den ›Einfluss der Configuration auf die Wirkung der Enzyme‹ einführt und dort die Vorstellung formuliert, »dass Enzym und Glucosid wie Schloss und Schlüssel zu einander passen müssen, um eine chemische Wirkung auf einander ausüben zu können«.[83] Ehrlich stellt sich die »specifisch bindende Atomgruppierung« als eine »Seitenkette« vor, die von dem Protoplasma einer Zelle ausgeht und bei Kontakt der Zelle mit dem »Gift« gebildet wird.[84] Nach der *Seitenkettentheorie* Ehrlichs neutralisiert jede dieser Seitenketten jeweils einen schädlichen Giftkörper und wird damit »physiologisch ausgeschaltet« und durch eine Neubildung derselben Gruppe ersetzt. Der »Ueberschuss von Seitenketten« führe schließlich zur vollständigen Neutralisierung des Gifts im Körper (vgl. Abb. 448). Seit den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts werden die krankheitserregenden Stoffe im Blut, z.B. Bakterien, die von den Antikörpern spezifisch gebunden werden, ***Antigene*** genannt (dt. von Pirquet & Schick 1905[85]; engl. Hektoen 1909: »antigen«[86]).

Die Bezeichnung ***Immunologie*** wird 1906 eingeführt (Rosenow 1906: »immunology«).[87] Im Deutschen wird bereits seit den 1870er Jahren der Ausdruck *Immunitätslehre* verwendet.[88] Die Entdeckung eines speziellen ***Immunsystems*** bei Wirbeltieren erfolgt im 20. Jahrhundert.[89] Der Begriff des Immunsystems wird vereinzelt bereits in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts verwendet. So berichten E. Meyer und E. Emmerich 1909 über ihre Untersuchung von »bakteriolytischem Immunsystem«[90] und H. Schade spricht 1920 von dem »hämolytischen Immunsystem, welches aus Blutkörperchen und zugehörigem Hämolysin-Ambozeptor bestand«[91]. Bis in die 1950er Jahre werden mit dem Ausdruck aber in erster Linie im Labor nachgewiesene Abwehrreaktionen bezeichnet, eben das Reaktionssystem von Antigen und Antikörper[92], – zu einem festen Begriff im Sinne eines körpereigenen Abwehrsystems wird der Ausdruck erst Mitte der 60er Jahre, zuerst unter dem Namen *Lymphsystem* (»lymphoid system«[93]), aber schon bald darauf als ›Immunsystem‹ (Anonymus 1965: »the body's own natural defense mechanisms – primarily the immune system«[94]).

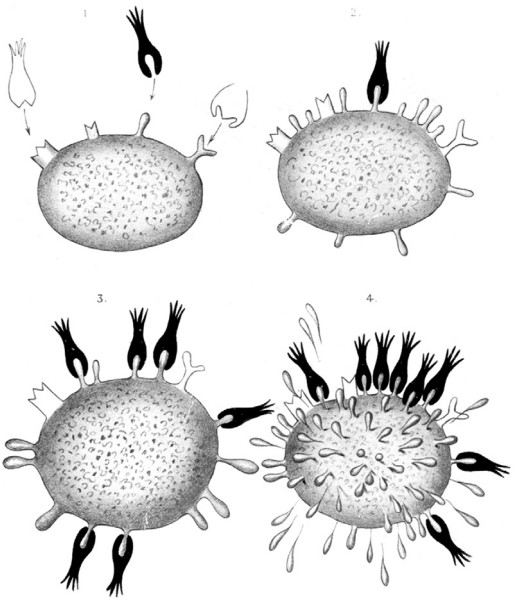


Abb. 448. Die Immunreaktion nach P. Ehrlichs »Seitenkettentheorie«. Die Giftkörper (schwarz) verfügen über spezifische Strukturen, die mit dazu komplementären spezifischen Strukturen der zelleigenen Antikörper eine Verbindung eingehen. Durch Neubildung vieler dieser Strukturen am Antikörper (»Seitenketten«) werden alle Giftkörper im Blut neutralisiert (aus Ehrlich, P. (1900). On immunity with special reference to cell-life. Proc. Roy. Soc. (London) 66, 424-448: pl. 6).

Die Theorie der Immunologie ist seit den 1940er Jahren – in der Nachfolge Ehrlichs – von der Vorstellung einer molekularen Komplementarität zwischen Antigen und Antikörper beherrscht.[95] Seit Mitte der 1950er Jahre werden Selektionstheorien der Immunantwort diskutiert.[96] F.M. Burnet entwickelt 1959 eine Theorie, die auf der Selektion von Zellen beruht, die *klonale Selektionstheorie der erworbenen Immunität*.[97] Diese Theorie wird in der Folge modifiziert, 1970 in einem ersten vollständigen Modell der Immunreaktion formuliert[98] und zu einer Theorie des autonomen, selbstregulierenden Netzwerks von Immunprozessen ausgebaut[99].

Von besonderer Relevanz für die Konzepte des Organismus und des Individuums sind die Forschungen zum Immunsystem, weil sich die Individualität eines Organismus nach der Meinung einiger Autoren über sein Immunsystem begründet.[100] So wie die Unterscheidung von Selbst und Nicht-Selbst in der Immunantwort erst im Laufe des Lebens eines Organismus gelernt werde, konstituiere sich mit der Ausbildung seines Immunsystems auch die Individualität eines Organismus erst sukzessive.

Nachweise

1 Aristoteles, De part. anim. 658b.
2 a.a.O.: 661b.
3 Aristoteles, Physica 199a.
4 Aristoteles, Hist. anim. 596b20ff.
5 Vgl. Edel, E. (1961-63). Zu den Inschriften auf den Jahreszeitenreliefs der „Weltenkammer“ aus dem Sonnenheiligtum des Niuserre, 2 Teile. Nachr. Gött. Akad. Wiss. 1961/Nr. 8; 1963/Nr. 4 und 5.
6 Aristoteles, Hist. anim. 597b32ff.
7 a.a.O.: 600a29ff.
8 Cicero, De natura deorum 121 (II, xlvii); 127 (II, l).
9 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 102.
10 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille.
11 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zur einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.: I, 543.
12 a.a.O.: I, 542,
13 Seitz, A. (1888). Betrachtungen über die Schutzvorrichtungen der Thiere. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Thiere 3, 59-96: 62.
14 Falck, C.P. (1870). Beiträge zur Kenntniss der Wirkung des Codeins. Deutsche Klinik 22, 454-456: 455; vgl. 255 (Versuchsprotokoll).
15 Schneider, G.H. (1879). Zur Entwickelung der Willensäußerungen im Thierreich. Vierteljahrsschrift für wissenschaftliche Philosophie 3, 176-205; 294-307: 203; ders. (1882). Der menschliche Wille: 296.
16 Engelmann, T.W. (1882). *Bacterium photometricum*. Pflüger’s Arch. ges. Physiol. 30, 95-124.
17 Massart, J. (1902). Versuch einer Einteilung der nichtnervösen Reize. Biol. Centralbl. 22, 9-23; 41-52; 65-79: 49.
18 Aristoteles, Mirabilibus ausculationibus 832b8 (Nr. 30).
19 ebd.; ders., Fragmenta varia 371; Theophrast, Fragmenta 172 (3); Philo Judaeus, De ebrietate 174; Aelian, De natura animalium II, 16; vgl. Komárek, S. (2003). Mimicry, Aposematism and Related Phenomena: 17; Vanotti, G. (2007). Commento al testo. In: Aristotele, Racconti meravigliosi: 150.
20 Plinius, Naturalis historia: Buch 8.
21 Merian, M.S. (1679). Der Raupen wunderbare Verwandlung und sonderbare Blumennahrung; dies. (1705). Metamorphoses insectorum Surinamensium.
22 Wallace, A.R. (1867). Mimicry, and other protective resemblances among animals (in: Contributions to the Theory of Natural Selection. A Series of Essays, London 1870, 45-129).
23 a.a.O.: 65.
24 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 414; 415; II, 224.
25 Weinland, D.F. (1876). Zur Weichthierfauna der Schwäbischen Alb. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 32, 234-358: 295; Jaeger, G. (1877). Einiges über Farben und Farbensinn. Kosmos 1, 486-495: 486; vgl. auch Lucas, R. (1895). Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen im Gebiete der Entomologie während des Jahres 1894. Archiv für Naturgeschichte 61 (2. Bd.): 30.
26 Gloger, C. (1829). Ueber die Farben der Eier der Vögel. Verh. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1, 332-347.
27 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 241; Seidlitz, G. (1871). Die Darwin’sche Theorie.
28 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 50; Doflein, F. (1908). Über Schutzanpassung und Ähnlichkeit (Schutzfärbung und Mimikry). Biol. Centralbl. 28, 243-254: 244.
29 Alverdes, F. (1927). Täuschung und „Lüge“ im Tierreich. In: Lipmann, O. & Plaut, P. (Hg.). Die Lüge, 332-350: 334.
30 Kettlewell, H.B.D. (1956). A resume of investigations on the evolution of melanism in Lepidoptera. Proc. Roy. Soc. London Ser. B 145, 297-303: 297; Edmunds, M. (1974). Defence in Animals: 7.
31 Socin, C. (1887). Il mimismo nel regno animale; vgl. Jülg, C. (1888). [Rez.]. Zeitschrift für die österreichischen Gymnasien 39, 776-779.
32 Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 657.
33 Doflein (1908): 249.
34 Lucanus, F. von (1902). Schutzfärbungen und Nutztrachten. J. Ornithol. 50, 356-361: 358.
35 Jacobi, A. (1904). Die Bedeutung der Farben im Tierreiche: 33; ders. (1913). Mimikry und verwandte Erscheinungen: 4; Puschnig, R. (1917). Schutzfärbung, Warnfärbung, Mimikry. Carinthia II. Mitt. Verein. Naturhist. Landesmus. Kärnt. 106-107, 48-57: 50.
36 Alverdes (1927): 337.
37 Roesel von Rosenhof, A.J. (1746). Insekten-Belustigungen: 1. Teil, 3. Sammlung: 1 (beim Abendpfauenauge? dort nicht gefunden).
38 Jaeger, G. (1877). Einiges über Farben und Farbensinn. Kosmos 1, 486-495: 486.
39 Wallace, A.R. (1889). Darwinism. An Exposition of the Theory of Natural Selection With Some of its Applications: 209.
40 Seitz, A. (1888). Betrachtungen über die Schutzvorrichtungen der Thiere. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Thiere 3, 59-96: 79.
41 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 58; ders. (1909). Über die Trutzstellung des Abend-Pfauenauges. Naturwiss. Wochenschr. Nr. 46; Standfuss, M.R. (1906). Beispiele von Schutz- und Trutzfärbung. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 11, 155; Japha, A. (1909). Die Trutzstellung des Abendpfauenauges (*Smerinthus ocellata* L.). Zool. Jahrb. Abt. Syst. 27, 321-328.
42 Jacobi, A. (1904). Die Bedeutung der Farben im Tierreiche: 34.
43 Kraepelin, K.M.F. (1905). Die Beziehungen der Tiere zueinander und zur Pflanzenwelt: 54.
44 Alverdes (1927): 344.
45 Maldonado, H. (1970). The deimatic reaction in the praying mantis *Stagmatoptera bicellata*. Z. vergl. Physiol.

68, 60-71.

46 Ratcliffe, J.M. & Fullard, J.H. (2005). The adaptive function of tiger moth clicks against echolocating bats: an experimental and synthetic approach. J. Exper. Biol. 208, 4689-4698: 4689.

47 Standfuss (1906); vgl. Steiniger, F. (1938). Die öklogische Bedeutung der Augenflecken bei Insekten. Verh. VII. Inter. Kongr. Entomol. Berlin 2, 1340-1346; Blest, A.D. (1957). The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. Behaviour 11, 209-256.

48 Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals, their Meaning and Use.

49 Stevens, M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. Biol. Rev. 80, 573-588.

50 Stolzmann, J. (1885). Quelques remarques sur le dimorphisme sexuel. Proc. Zool. Soc. Lond. 421-432: 429.

51 Lange, E. (1979). Die Farben der Tiere: 104.

52 Roesel von Rosenhof, A.J. (1746). Insekten-Belustigungen, 1. Teil, 4. Sammlung, Die Nacht Papilions der zweyten Classe: 8.

53 Vgl. z.B. Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 51.

54 Reisinger, L. (1915). Über das „Totstellen" der Käfer. Entomologische Blätter 11, 1-23; 43-51.

55 Löhner, L. (1914). Untersuchungen über den sogenannten Totstellreflex der Arthropoden. Z. allg. Physiol. 16, 373-417; vgl. Baglioni, S. (1910-11). Physiologie des Nervensystems. In: Winterstein, H. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 4, 1, 1-450: 310; Bohn, G. (1912). Die neue Tierpsychologie: 114.

56 Mangold, E. (1920). Die tierische Hypnose (einschliesslich tonische, tetanische und Totstell-Reflexe, Reaktions-Akinese der Protisten). Ergebnisse der Physiologie 18, 79-117: 101; vgl. auch Bleich, O.E. (1928). Thanatose und Hypnose bei Coleopteren. Z. Morph. Ökol. Tiere 10, 1-61.

57 Armstrong, E.A. (1949). Diversionary display, part 1. Connotation and terminology. Ibis 91, 88-97: 97.

58 Anonymus (1857). Herders Conversations-Lexikon, Bd. 5: 446.

59 Alverdes, F. (1927). Täuschung und „Lüge" im Tierreich. In: Lipmann, O. & Plaut, P. (Hg.). Die Lüge, 332-350.

60 Kidd, J. (1825). On the anatomy of the mole-cricket. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 115, 203-246: 208.

61 Vgl. Rübekeil, L. (2002). Zur Wortfamilie um germ. *hatis. In: Brogyanyi, B. (Hg.). Germanisches Altertum und christliches Mittelalter, 239-294.

62 Liederbuch der Clara Hätzlerin (15. Jh.) (Merseburger Kopie nach W. Wackernagel, Deutsches Lesebuch, Bd. 1, Basel 1839): 1171; zit nach Pischon, F.A. (1840). Denkmäler der deutschen Sprache von den frühesten Zeiten bis jetzt: 105.

63 Dass Geistliche Vogelgesang; nach Grieshaber, F.K. (1842). Aeltere noch ungedruckte deutsche Sprachdenkmale religiösen Inhalts, 79-87: 81.

64 Hempelmann, F. (1926). Tierpsychologie vom Standpunkte des Biologen: 378; vgl. auch Lorenz, K. (1961). Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1965, 301-358): 322.

65 Knapp, J.L. (1829). The Journal of a Naturalist: 133 (gegen Marder); Slaney, R.A. (1832/33). An Outline of Smaller British Birds: 59 (gegen Kuckuck); Warren, E.R. (1911). Some Colorado Horned Owl notes. Condor 13, 153-156: 154; Finn, F. (1919). Bird Behaviour, Psychical and Physiological: 275.

66 Needham, J.F. (1886). Excursions in the Abor Hills. Proc Roy. Geograph. Soc. 8, 313-328: 327.

67 Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 13-69): 65.

68 Hinde, R. (1954). Factors governing the changes in strength of a partially inborn response as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*), I. The nature of the response, and examination of its course. Proc. Roy. Soc. Lond. B 142, 306-331; vgl. Curio, E. (1978). The adaptive significance of avian mobbing, I. Teleonomic hypotheses and predictions. Z. Tierpsychol. 48, 175-183.

69 Edmunds, M. (1974). Defence in Animals.

70 Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals, their Meaning and Use: 237.

71 Preyer, W. (1864). Über amöboide Blutkörperchen. Virchows Arch. 30, 417-441.

72 Stricker, S. (1871). Handbuch der Lehre von den Geweben der Menschen und der Thiere, Bd. 1.

73 Metschnikoff, E. (1883). Untersuchungen über die intrazelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arb. zool. Inst. Univ. Wien 5 (2), 1-28: 24; ders. (1883-84). Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelloser. Biol. Centralbl. 3, 560-565; vgl. Herrlinger, R. (1956). Die historische Entwicklung des Begriffes Phagocytose. Erg. Anat. Entwicklungsgesch. 35, 334-357.

74 Vgl. Mazumdar, P. (1974). The antigen-antibody reaction and the physics and chemistry of life. Bull. Hist. Med. 48, 1-21; Silverstein, A.M. (1989). A History of Immunology; Bibel, D.J. (ed.) (1989). Milestones in Immunology. A Historical Exploration; Mazumdar, P.M.H. (ed.) (1989). Immunology, 1930-1980. Essays on the History of Immunology; Corbellini, G. (1990). L'evoluzione del pensiero immunologico; Moulin, A.M. (1991). Le dernier langage de la médecine. Histoire de l'immunologie de Pasteur au Sida; Gallagher, R.B. et al. (eds.) (1995). Immunology. The Making of a Modern Science.

75 Behring, E. & Kitasato, S. (1890). Ueber das Zustandekommen der Diphtherie-Immunität und der Tetanus-Immunität bei Thieren. Deutsch. Med. Wochenschr. 16, 1113-1114: 1113.

76 a.a.O.: 1114.

77 Ehrlich, P. & Morgenroth, J. (1899). Zur Theorie der Lysinwirkung. Berl. klin. Wochenschr. 1899, 6-9: 7.

78 Ehrlich, P. (1900). On immunity with special reference to cell-life. Proc. Roy. Soc. (London) 66, 424-448: 443.

79 Ehrlich, P. (1897). Zur Kenntniss der Antitoxinwirkung. Fortschr. Med. 15, 41-43; ders. (1898). Die Wertbemessung des Diphtherieheilserums und deren theoretische Grundlagen. Klin. Jahrb. 6, 299-326: 300.

80 Ehrlich (1897): 41; ders. (1898): 309.
81 Hektoen, L. & Riesman, D. (1901). A Text-Book of Pathology: 231.
82 Ehrlich (1898): 309.
83 Fischer, E. (1894). Einfluss der Configuration auf die Wirkung der Enzyme. Ber. deutsche chem. Ges. 27, 2985-2993: 2992; vgl. Lichtenthaler, F.W. (1994). Hundert Jahre Schlüssel-Schloss-Prinzip. Was führte Emil Fischer zu dieser Analogie? Angewandte Chemie 106, 2456-2467.
84 Ehrlich (1898): 311.
85 Pirquet, C. von & Schick, B. (1905). Die Serumkrankheit: 115.
86 Hektoen, L. (1909). Opsonins and other antibodies. Science 29, 241-248: 244.
87 Rosenow, E.C. (1906). The rôle of phagocytosis in the pneumococcidal action of pneumonic blood. J. Infectious Diseases 3, 683-700: 683.
88 Biermann (1874). [Rez. Lange (1874). Zur Behandlung der Lungenschwindsucht. [Deutsche] Zeitschrift für praktische Medicin 1874, Nr. 9]. Medicinisch-Chirurgische Rundschau 15, 771-772: 771; Becker, H.T. von (1879). Handbuch der Vaccinationslehre: 180; Behring, E. von (1893). Die Geschichte der Diphtherie, mit besonderer Berücksichtigung der Immunitätslehre.
89 Vgl. Moulin, A.M. (1989). The immune system: a key concept for the history of immunology. Hist. Philos. Life Sci. 11, 221-236.
90 Meyer, E. & Emmerich, E. (1909). Über paroxysmale Hämoglobinurie. Deutsches Archiv für klinische Medizin 96, 287-327: 305.
91 Schade, H. (1920). Die physikalische Chemie in der inneren Medizin: 135; vgl. 2. Aufl. (1923): 142.
92 Bier, O.G., Siqueira, M. & Osler, A.G. (1955). Studies on the mechanism of hypersensitivity phenomena 1. Internat. Arch. Allergy Appl. Immunol. 7, 1-9: 5.
93 Cooper, M.D., Peterson, R.D. & Good, R.A. (1965). Delineation of the thymic and lymphoid system in the chicken. Nature 205, 143; Cooper, M.D., Perey, D.Y., Peterson, R.D. & Good, R.A. (1968). The two components of the lymphoid system. In: Good, R.A. & Bergsma, D. (eds.). Immunologic Deficiency Diseases in Man, vol. 4, 7.
94 Anonymus (1965). New York Times 24 Oct.: IV. 8/3 (nach OED).
95 Pauling, L. (1940). A theory of the structure and process of formation of antibodies. J. Amer. Chem. Soc. 62, 2643-2657; vgl. ders. (1970). Fifty years of progress in structural chemistry and molecular biology. Daedalus 99, 988-1014.
96 Jerne, N.K. (1955). The natural selection theory of antibody formation. Proc. Acad. Sci. Paris 41, 849-857.
97 Burnet, F.M. (1959). The Clonal Selection Theory of Acquired Immunity.
98 Bell, G.I. (1970). Mathematical model of clonal selection and antibody production. Nature 228, 739-744.
99 Jerne, N.K. (1974). Toward a network theory of the immune system. Ann. Inst. Pasteur C125, 373-389.
100 Moulin, A.M. (1986). Tolérance et rejet: une étape dans la découverte du »soi« biologique. In: Barreau, H. (ed.). Le même et l'autre en biologie et en médecine: problèmes de l'individualité, 239-254; Tauber, A.I. (ed.) (1991). Organism and the Origins of Self; ders. (1996). The Immune Self. Theory or Metaphor?

Literatur

Edmunds, M. (1974). Defence in Animals.

Selbstbewegung

Das deutsche Wort ›Selbstbewegung‹ wird seit Ende des 17. Jahrhunderts zur Bezeichnung eines allgemeinen Charakteristikums der Tiere verwendet. Es wird dabei vielfach zusammen mit ↑Empfindung als eines der definierenden Merkmale der Tiere verstanden (Anonymus 1688: »die lebendigen, eine Empfindung und selbst-Bewegung habende Thiere«[1]). Im 18. Jahrhundert erscheint der Ausdruck nicht oft, meist aber in grundlegenden Passagen (Neumann 1753: »Unter dem *Regno animali* verstehet man dasjenige Natur-Reich, darinnen alles vorkommet was ein würckliches Leben hat und von der Natur dergestalt eingerichtet worden, daß es eine oder andere freywillige Selbst-Bewegung nach Beschaffenheit seines Geschlechtes erweiset«[2]). Ende des 18. Jahrhunderts gebraucht auch J.G. Herder den Ausdruck im biologischen Zusammenhang (»In lauten Pulsschlägen reget sich das Geschöpf; und tritt endlich vollkommen gebildet auf die Welt, begabt mit allen Trieben der Selbstbewegung und Empfindung, zu denen es nur in einem lebendigen Geschöpf dieser Art organisirt werden konnte«[3]).

Das Konzept geht zurück auf den spätantiken griechischen Begriff (»αὐτοκίνησις«[4]) und die antike Seelenlehre.

›Selbstbewegung‹ in der antiken Seelenlehre

Nach antiker Auffassung ist die Selbstbewegung eines Körpers unmittelbarer Ausdruck des Vorhandenseins einer Seele, d.h. des Prinzips, das der Lebendigkeit von Lebewesen zugrunde liegt (↑Leben). Schon Thales schreibt der Seele eine selbstbewegte Natur zu[5] und ist der Ansicht, alle Dinge der Natur, die anderen eine Bewegung verleihen, seien beseelt, so auch der Magnetstein, der Eisen bewegen kann[6].

Auch Platon betrachtet die Seele als das Sich-selbst-Bewegende.[7] Die Selbstbewegung steht dabei an zentraler Stelle für eine Bestimmung des Lebensbegriffs. Nur die Seele verfüge über eine Bewegung aus sich heraus, alle anderen sich bewegenden Gegenstände würden von anderem bewegt. Lebend seien die Gegenstände, sofern sie von der Seele erfüllt sind; die Seele gilt als dasjenige, das den Körpern Leben gibt: »Die Seele also, wessen sie sich bemächtigt, zu dem kommt sie immer Leben mitbringend«.[8] Das Aufhören der Bewegung ist daher gleichbedeutend mit dem Verlust der Seele und dem Ende des Lebens.[9] Die Seele ist damit das Prinzip des Lebens, das Selbstbewegung ist. Eine Ausnahme davon bilden die Pflanzen, die nach Platon zwar »nicht von einem Lebenden verschieden, aber unbeweglich« sind.[10] Es sind allerdings nicht in erster Linie die einzelnen biologischen Individuen, denen Platon Leben und damit Selbstbewegung zuspricht. Er stellt sich vielmehr den gesamten Kosmos als »das vollkommene Lebende«[11] ausgestattet mit einer einzigen Seele[12] vor. Paradigmatisch für belebte Körper sind die himmlischen Objekte, die Sterne und Planeten[13], die – zumindest relativ zur Erde – sich bewegen. Die biologischen Lebewesen sind demgegenüber von abgeleiteter Art.

Aristoteles: Skepsis gegenüber dem Konzept

Im Anschluss an Platon definiert Aristoteles die Lebewesen zunächst als die sich selbst bewegenden Wesen, wenn er hinsichtlich der Selbstbewegung die Lebewesen mit den unbelebten Gegenständen kont-

Die Selbstbewegung ist die Aktivität eines Organismus, die mittels körpereigener Energiereserven (und als Ergebnis einer Selektion für Aktivitäten dieses Typs in der Vergangenheit) Teile seines Körpers räumlich verlagert oder den ganzen Körper von einem Ort zu einem anderen befördert. Die meisten Tiere und Einzeller zeigen regelmäßig solche Aktivitäten; sie fehlt dagegen bei den meisten Pflanzen und manchen Tieren in einigen Lebensphasen (z.B. Korallen). Bei den Pflanzen bestehen häufig allein morphologische oder physiologische Einrichtungen, die eine passive Ausbreitung in frühen Lebensstadien (als Samen) ermöglichen (z.B. Flügel oder die Produktion von Lockstoffen).

Muskel (lat.) *238*
Selbstbewegung (Syrianus 5. Jh.) *231*
sessil (Anonymus 1797) *238*
Heliotropismus (de Candolle 1832) *239*
epinastisch (Schimper 1854) *241*
hyponastisch (Schimper 1854) *241*
Epinastie (Radlkofer 1859) *241*
Hyponastie (Radlkofer 1859) 241
Geotropismus (Frank 1868; Sachs 1868) *239*
Phototropie (Jaeger 1874) *239*
Phototaxis (Strasburger 1878) *240*
vagil (Haeckel 1890) *238*
Tropismus (Lukjanow 1891) *239*
Phototropismus (Luciani 1893) *239*
Zytotropismus (Roux 1894) *240*
Taxis (Czapek 1896) *240*
Zytotaxis (Roux 1896) *240*
Kinesis (Rothert 1901) *241*
anatropistisch (Massart 1902) *240*
katatropistisch (Massart 1902) *240*
Nastie (Pfeffer 1904) *241*
Phobotaxis (Pfeffer 1904) *240*
Topotaxis (Pfeffer 1904) *240*
Topotropismus (Pfeffer 1904) *240*
phobische Reaktion (Lidforss 1905) *242*
Klinokinesis (Gunn, Kennedy & Pielou 1937) *241*

rastiert. Für diese gelte: »es setzt sie je ein von ihnen verschiedenes Äußeres in Bewegung; von Lebewesen dagegen sagen wir: Es bewegt sich selbst«.[14] Im Unterschied zu Platon ist Aristoteles der Auffassung, dass die Seele sich selbst nicht bewegen kann, weil sie dann als Verändertes durch die Bewegung »aus ihrem Wesen heraustreten« würde[15] und sie damit als unbewegter Beweger zu entwerfen wäre. Eine Selbstbewegung im eigentlichen Sinne kann es nach Aristoteles überhaupt nicht geben, weil in jeder Bewegung die Momente des Bewegens und des Bewegtwerdens auseinanderzuhalten seien und keinesfalls zusammenfallen könnten.[16] Auch die Bewegungen der Lebewesen sind nach Aristoteles damit nicht im eigentlichen Sinne Selbstbewegungen, sondern letztlich durch äußere Anstöße verursacht. Auch die Selbstbewegung bildet also einen Fall, wenn auch einen Sonderfall, der Bewegung durch ein anderes.[17]

Ausführlich widmet sich Aristoteles der Bewegung der Tiere in zwei kleineren Schriften: ›De motu animalium‹ und ›De incessu animalium‹. Darin unterscheidet er zwischen dem bewegenden Organ (der Seele) und dem bewegten Organ.[18] Zwischen beiden vermittle ein Organ, das Aristoteles als *pneuma symphyton* bezeichnet. Die offensichtliche Selbstbewegung von Lebewesen kann sich Aristoteles nur dadurch vorstellen, dass es einen definierten Anstoß erhält, denn »für sein eigenes Entstehen und Vergehen kann nichts in irgendeiner Weise selbst Ursache sein. Denn das, was bewegt, muß früher vorhanden sein als das, was bewegt wird, und das, was zeugt, früher als das, was gezeugt wird; nichts aber ist früher als es selbst«.[19] In der ›Physik‹ besteht Aristoteles' Lösung dieses Problems des Bewegungsursprungs in der Annahme eines Organs, das sich in Bewegung befindet und daher die Bewegung verursachen könne, indem es zusätzlich durch eine Veränderung von außen angestoßen werde. Die erste Ursache der Bewegung (Lokomotion) ist danach also eine Veränderung in der Umwelt des Tieres: »[W]ir können beobachten, daß es in dem Tier immer irgendein Organ gibt, welches in einem Prozeß begriffen ist. Für einen solchen Prozeß ist nicht das Tier selbst der Grund, wohl aber etwa seine Umwelt«.[20]

Obwohl die Bewegung auf der einen Seite als ein fundamentales Charakteristikum der Lebewesen erklärt wird, erkennt Aristoteles auf der anderen Seite doch auch solchen Wesen, die über keine Fähigkeit zur Ortsbewegung verfügen, das Leben nicht ab. So verfügen für Aristoteles auch die ↑Pflanzen über ↑Leben. Und auch nicht alle Tiere sind nach Aristoteles zur Ortsbewegung fähig, manche Tiere (z.B. die Seescheiden und Seeanemonen) beschreibt er als ortsfest.[21] Die Fähigkeit zur Wahrnehmung wird diesen Tieren aber im Gegensatz zu den Pflanzen trotzdem zugeschrieben[22].

Auch das Vermögen der Ernährung und der Fortpflanzung sowie der Tastsinn, d.h. die Nahrungswahrnehmung, sind für Aristoteles ihrer Grundstruktur nach Bewegungen (und Ausdruck eines niederen Seelenvermögens, nämlich der »Ernährungs-« bzw. »Empfindungsseele«).[23] Ausdrücklich spricht er z.B. von der »Bewegung der Ernährung«[24], die sich auch bei den ortsfesten Pflanzen finde. Die Übertragung der Eigenschaften der Eltern auf die Nachkommen in der ↑Vererbung ist nach Aristoteles ebenfalls ein Prozess, der über Bewegungen vermittelt ist: Der männliche Beitrag erfolgt durch die tatsächliche Bewegung des Samens, der weibliche liegt zumindest latent in dem Menstruationsblut vor.[25] Als Bewegungsquelle der Bewegungen des Körpers sieht Aristoteles das Herz als den Sitz der Seele[26], als den Ursprungsort der Emotionen und psychischer Fähigkeiten[27] und allgemein als Ursache des Lebens[28]. Weil das Herz sich (scheinbar) von alleine bewegt, bezeichnet er es auch selbst als ein Lebewesen.[29]

Aristoteles' Skepsis gegenüber dem Phänomen der Selbstbewegung wird schon von seinen Zeitgenossen nicht geteilt[30], und der Begriff gewinnt so an Einfluss für eine Beschreibung der Besonderheit des Organischen.

Galens Pneumalehre und Fernels Ausarbeitung

Eine wichtige Unterscheidung zur Beschreibung von Bewegungsvorgängen findet sich bei dem römischen Arzt Galen (und geht möglicherweise auf die alexandrinischen Ärzte, insbesondere Erasistratos, zurück[31]): die Differenzierung zwischen einem *lebendigen Pneuma* (»πνεῦμα ζωτικόν«) und einem *beseelten Pneuma* (»πνεῦμα ψυχικόν«) und deren Verbindung mit unwillkürlichen Bewegungen von Organen auf der einen Seite und willkürlichen Bewegungen der Gliedmaßen auf der anderen Seite.[32] Das lebendige Pneuma wird nach der Lehre Galens aus einer Verbindung von Atemluft (↑Ernährung/Atmung) und Nahrung (vermittelt über das Blut) im Herzen gebildet. Das Gehirn formt daraus weiter das feinere beseelte Pneuma, das in die Nervenbahnen gelangt und darüber die bewussten Bewegungen und höheren Seelenfunktionen auslöst. Nach der Vorstellung Galens erfolgt der Transport des Pneumas in den – als röhrenförmig angenommenen – Nerven vom Gehirn zu den Muskeln auf ähnliche Weise wie das Wasser in einem Fluss strömt (↑Empfindung).[33] Ein besonderes Bewegungszentrum wird von Galen – der stoischen Lehrmeinung folgend – nicht angenommen.

Der organische Körper ist vielmehr insgesamt von natürlichen Vermögen (»δυνάμεις«) und Energien (»ἐνέργειαι«) durchwirkt, welche aktive Bewegungen (»κινήσεις δραστικαί«[34]) und Selbstbewegungen (»κινήσεις ἐξ ἑαυτοῦ«[35]) hervorrufen. Insbesondere existiert in Galens System nicht das Konzept eines natürlichen Geistes (»πνεῦμα φυσικόν«; spiritus naturalis).

Auf dieser galenischen Grundlage entwickelt Mitte des 16. Jahrhunderts J. Fernel eine detaillierte und differenzierte Erklärung von Bewegungen durch die Annahme verschiedener Formen von Lebensgeistern (»spiritus«). An die Stelle der galenischen Unterscheidung von zwei Formen des Pneumas tritt bei Fernel eine Differenzierung in drei *spritus*: *spiritus naturales*, *spiritus vitales* und *spiritus animales*. Erstere werden nach der Lehre Fernels aus dem Blut in der Leber hergestellt; die zweiten entstehen aus dem Blut und der Atemluft im linken Herzen; letztere schließlich werden im Gehirn gebildet.[36] Den verschiedenen *spiritus* entsprechen auch verschiedene Bewegungsformen: Die unbewussten Bewegungen der inneren Organe, die *motus naturales*, werden auf die *spiritus naturales* und *spiritus vitales* zurückgeführt; die willkürlichen Bewegungen, die *motus animales*, werden dagegen als Ergebnis der Aktivität der *spiritus animales* der Nerven angesehen.[37] Beide Bewegungen haben damit auch unterschiedliche Auslösezentren: die natürlichen Bewegungen die Leber und v.a. das Herz und die bewussten lebendigen Bewegungen das Gehirn.

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Auch im Mittelalter dient die Selbstbewegung der Lebewesen immer wieder dazu, das Wesen des Lebens zu charakterisieren (Tab. 242; ↑Leben).[38] So beurteilt Meister Eckhart das Leben als das, »[w]as von innen her aus sich selbst bewegt wird«[39] und bei Nikolaus von Kues heißt es schlicht, das Leben sei »eine Art Bewegung«[40]. Explizit rückt die Selbstbewegung auch bei dem Spätscholastiker F. Suárez an die Stelle des Definiens für den Lebensbegriff: Lebendige Wesen sind für Suárez solche, die in sich und auf intrinsischer Grundlage eine Kraft der Selbstbewegung und Perfektionierung haben (vgl. Tab. 242).[41]

Frühneuzeitliche Theorien

Bis zur detaillierten empirischen Untersuchung der organischen Bewegungserscheinungen sind es hypothetische Vorstellungen, die zu ihrer Erklärung herangezogen werden. Die Bewegungen der Gliedmaßen werden auf Bewegungen der Seele zurückgeführt; die Bewegung des Körpers erfolge durch sich selbst und die den Körper bewegende Seele, wie Nikolaus von Kues schreibt.[42] Als vermittelnde Instanz zwischen Seele und Organ werden im Anschluss an Galen und Fernel »Lebensgeister« postuliert (↑Vitalismus/Lebenskraft), die im Körper zirkulieren und zu einer Aufblähung und damit Verkürzung der Muskeln führen sollen.[43]

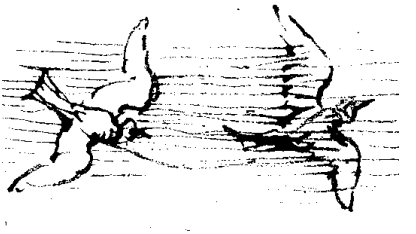


Abb. 449. Vogel in zwei Momenten seiner Flugbewegung: »Und wenn der Vogel bei Nordwind südwärts hinabfliegt, wird dieser Hinabflug über dem Wind und die Rückprallbewegung unter dem Wind geschehen« (aus Leonardo da Vinci (1505-06). Sul volo degli uccelli, München 2000: 43).

Seit dem 17. Jahrhundert wird die Erklärung der Bewegung der Lebewesen verstärkt durch mechanische Analogien geleitet. Hebel, Kurbeln und Flaschenzüge dienen als Modelle zur Interpretation des Mechanismus organischer Bewegungen. Als strukturelle Grundeinheit, die die Bewegung ermöglicht, gilt dabei die *Faser* (↑Gewebe). Bereits Ende des 16. Jahrhunderts interpretiert J. Riolan die Faser in dynamischer Hinsicht als das Grundelement von Kontraktionsprozessen.[44] In Bezug auf die Bewegungen der Tiere wird dieser Ansatz in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts von N. Stensen und A. Borelli weitergeführt. Diese Forscher entwickeln auch erste Modelle zum Mechanismus der Muskelkontraktion.[45] Die Funktionsweise wird dabei aus der beobachteten Struktur abzuleiten versucht (und nicht umgekehrt).

Eine Vereinheitlichung der organischen Bewegungstheorien vollzieht W. Harvey in seinen physiologischen Schriften. Harvey löst sich von der alten Unterscheidung von *motus naturales* und *motus animales* und führt auch die unwillkürlichen Bewegungen auf die Aktivität von Muskeln zurück. Ohne Muskel kann es nach Harvey keine Bewegung geben: »nullum motum sine musculo«.[46] Die willkürlichen Bewegungen ebenso wie die Bewegungen der inneren Organe und insbesondere die des Herzens führt Harvey auf Muskelaktivitäten zurück. Den Muskeln wird im Rahmen dieser Physiologie auch eine gewisse Sensibilität und Eigenaktivität zugeschrieben. Weil die Lebensgeister (»spiritus«) bei Harvey zu einer besonderen Qualität des Blutes werden, erfolgt eine teilweise Lösung der Fähigkeit zur Muskel-

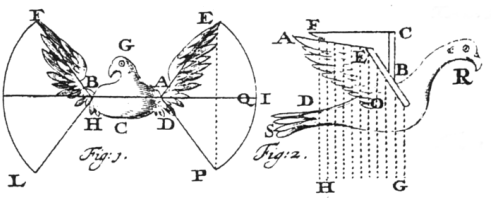


Abb. 450. Eine Analyse der Bewegungen des Vogelflugs (aus Borelli, A. (1680-81). De motu animalium (Berlin 1989): Tab. XIII).

kontraktion von dem Einfluss des Gehirns und der Nerven. Nicht jede Bewegung der inneren Organe, sondern nur bewusste, gezielte und gerichtete Bewegungen werden nach der Lehre Harveys von Nerven ausgelöst. Die Selbstbewegung wird damit zu einer inhärenten Eigenschaft bestimmter organischer Gewebe und erfolgt nicht allein unter dem Einfluss einer immateriellen Seele. Es ist damit die Richtung gewiesen für eine Entwicklung, in der die Seele ihren Status eines zentralen Lebensprinzips verliert und zu einem Faktor wird, der lediglich in modifizierender Weise auf die Lebensvollzüge einwirken kann, ohne diese aber selbst zu verursachen.

Noch weiter getrieben wird das mechanistische Verständnis der Bewegungen in den physiologischen Vorstellungen R. Descartes'. Während Harvey in den Organen und im Blut selbst noch belebte Teile des Körpers sieht (↑Leben), wird das Blut bei Descartes allein zu einem materiellen Substrat der Bewegung. Die Steuerung der Bewegungen kann damit aber nicht mehr in den – von Harvey weitgehend autonom vorgestellten – Organen liegen, sondern erfordert eine externe Kontrolle. Diese verlegt Descartes wieder in die Nerven und das Gehirn, das als zentrales Steuerungsorgan konzipiert wird. Das Resultat dieser Modellierung kann insgesamt als »Umdeutung des Organismus in ein physikalisches Regelkreissystem« beschrieben werden.[47]

In dem frühneuzeitlichen Diskurs stellt die Annahme der Selbstbeweglichkeit der Körper ein Problem dar, weil die Materie so konzipiert ist, dass sie sich aus sich heraus nicht bewegen kann. Als Ursache jeder Bewegung muss daher etwas zum Körper Hinzukommendes angenommen werden: die Seele – sofern die Seele nicht zum Körper gehört, kann also von einer Selbstbewegung des Körpers eigentlich nicht die Rede sein. Von den Cambridger Platonikern wird die Unmöglichkeit einer Selbstbewegung der Materie als Argument gegen die Maschinenmodelle der Lebewesen, wie sie das 17. Jahrhundert dominieren, ins Feld geführt: H. More sieht sich daher gezwungen, eine besondere *plastische Kraft* (»Plastical Power«) anzunehmen, die als Ausdruck einer Seele der Natur (»Spirit of Nature«) über einen bloßen Mechanismus hinausgeht und den Lebewesen ihre Organisation und Bewegung verleiht.[48] R. Cudworth stellt es so dar, dass eine unkörperliche *plastische Natur* (»plastic nature«) zu der bloßen Materie hinzukommen muss, damit der Körper ein Leben und eine *Selbst-Tätigkeit* (»self-activity«) zeigen, sich also selbst bewegen (»move itself«) kann.[49]

Experimentelle Ansätze

Ein empirisch fundierter, experimenteller Ansatz zur Analyse der Selbstbewegung als dem spezifischen Phänomen des Lebens entwickelt sich erst im 18. Jahrhundert.[50] Diese Analysen kreisen weitgehend um die seit der Antike für ein Verständnis des Lebens zentrale Frage, wie die Bewegung im Organismus zustande kommt. Die antike Auffassung, die (immaterielle) Seele sei das einzige Bewegungsprinzip für den ganzen Körper eines Lebewesens, die – in expliziter Absetzung von den beherrschenden Maschinentheorien des Lebens – noch zu Beginn des 18. Jahrhunderts von dem Hallenser Arzt G.E. Stahl vertreten wird, wird seit der Mitte des 18. Jahrhunderts unter dem Einfluss von Vivisektionsexperimenten bezweifelt. Vor allem die Beobachtung, dass Organe wie das Herz und der Darm sich noch bewegen, selbst wenn sie vom Körper und vom Kopf als dem Sitz der vermeintlichen Seele getrennt werden, führen zur Unterscheidung mehrerer für die Bewegung notwendiger Kräfte.

Irritabilität und Sensibilität

Mitte des 18. Jahrhunderts verbreitet sich besonders die Unterscheidung zwischen *Irritabilität* und *Sensibilität*, die von dem Schweizer Arzt A. von Haller nach seinen Reizversuchen an Tieren 1752 eingeführt wird. Irritabilität und Sensibilität sind für Haller zwei nebeneinander stehende Phänomene, die an jeweils verschiedene Teile eines lebenden Körpers gebunden sind. Sie bezeichnen grundsätzlich verschiedene Reaktionsweisen dieser Teile auf äußere Reize (z.B. Berührung): Irritabel (reizbar) ist ein Körperteil nach Haller, wenn er sich nach Reizung verkürzt; sensibel (empfindlich) ist er, wenn durch seine Reizung eine komplexere Lebensäußerung, wie z.B. Schmerz oder Unruhe, hervorgerufen wird. Nur die durch Sensibilität hervorgerufene Bewegungsart von Körperteilen ist nach Haller durch die Seele vermittelt: »Denjenigen Teil des menschlichen Körpers, welcher durch ein Berühren von außen kürzer wird, nenne ich reizbar [...] Empfindlich nenne ich einen solchen Teil des Körpers, dessen Berührung sich die Seele vorstellet;

und bei den Tieren, von deren Seele wir nicht so viel erkennen können, nenne ich diejenigen Teile empfindlich, bei welchen, wenn sie gereizet werden, ein Tier offenbare Zeichen eines Schmerzes oder einer Unruhe zu erkennen gibt«.[51] (Aufschlussreich für das Verständnis der Unterscheidung von Irritabilität und Sensibilität, und insbesondere für die Rezeption dieser Unterscheidung, ist das, was der Physiologe C. Bernard mehr als hundert Jahre nach Haller dazu zu sagen hat: Nach Bernard ist die Irritabilität eine (isolierte) *Eigenschaft* von Teilen des Organismus; die Sensibilität dagegen eine *Funktion*, die die Teile in das differenzierte System des Organismus integriert.[52])

Eingeräumt ist damit also eine unabhängig von der Seele und dem Gehirn als deren Sitz sich vollziehende Bewegung, wie Haller in ausdrücklicher Abhebung von der Auffassung seines Lehrers H. Boerhaave hervorhebt. Andere Versuche Hallers zeigen, dass die Herzbewegung auch unabhängig von den Schlagadern und dem fließenden Blut sich vollzieht und auch keiner Nervenverbindung nach außen bedarf. Haller weist damit die immanente Bewegungsfähigkeit des Herzens (und anderer Organe) nach und gibt der Physiologie mit dem Begriff der Irritabilität für dieses Phänomen einen neuen begrifflichen Rahmen. Die Selbstbewegung der Lebewesen, also der sie nach traditioneller Auffassung definierende Aspekt, ist zu einem abgegrenzten, an einzelnen Teilen des Organismus nachweisbaren und so empirisch zu analysierenden Gegenstand geworden. Die Seele, die nach traditioneller Ansicht den Zusammenhalt des organischen Körpers als eines einheitlichen Gegenstandes garantiert, wird für die Erklärung des zentralen organischen Merkmals der Selbstbewegung umgangen, indem sie als überflüssig nachgewiesen wird. Das Ergebnis ist die Zergliederung des Organismus in einen Komplex von weitgehend unabhängig voneinander funktionierenden Teilsystemen. Die weitere Forschung kann an Teilproblemen ansetzen, ohne dass sie unmittelbar mit Fragen ihrer Integration konfrontiert ist.

Neben der Unterscheidung von Irritabilität und Sensibilität als Reiz- und Bewegungsformen von Organen, die zwei zwar räumlich eng miteinander verbunden sind, aber physiologisch, d.h. nach ihrer Aufgabe für den lebenden Körper funktional unterschiedene Systeme von Körperteilen darstellen, steht bei Haller noch ein drittes, ebenfalls funktional definiertes Organsystem. Dieses wird mit den Sehnen in Verbindung gebracht, und ihm wird die »Schnellkraft« oder »Elastizität« des Körpers zugeschrieben. Durch die Zuweisung dieser Bewegungs- und Reaktionsweisen zu einzelnen Teilen des Körpers trifft Haller physiologisch geleitete anatomische Unterscheidungen des bisher als Einheit behandelten Komplexes von Empfindungen und Bewegungen, die in ihrer Schärfe so bis dahin nicht gemacht wurden, für alle weiteren Analysen jedoch richtungsweisend sind: »Haller trennt analytisch und anatomisch, was für den Kliniker eine Einheit darstellt« (Jantzen 1994).[53]

Am Ende des 18. Jahrhunderts beherrscht die Frage nach dem Verhältnis dieser verschiedenen Organsysteme zueinander die Debatten. So erscheint einigen Autoren die Behauptung einer Dualität von Lebenskräften, die Haller mit der Unterscheidung von Irritabilität und Sensibilität liefert, als ein Problem. An ihre Stelle treten einheitliche, monistische Lebenstheorien, bei denen entweder die Sensibilität auf die Irritabilität reduziert wird (C. Girtanner) oder umgekehrt (J.U.G. Schäffer).

Die mechanistischen Analysen der experimentell arbeitenden Physiologen des 18. Jahrhunderts veranlassen andere Autoren aber auch dazu, auf die Annahme einer spezifischen Lebenskraft als Ursache der organischen Bewegungen zu verzichten. So bezweifelt A. von Humboldt, angeregt durch seine eigenen Experimente zur Reizbarkeit und Kontraktion von Muskeln, 1797 ausdrücklich die Notwendigkeit der Annahme einer eigenen Lebenskraft. Er schreibt, er wage es nicht mehr, »eine *eigene* Kraft zu nennen, was vielleicht bloß durch Zusammenwirken der, im einzelnen längst bekannten, materiellen Kräfte bewirkt wird«.[54] F.W.J. Schelling schließt sich 1798 der

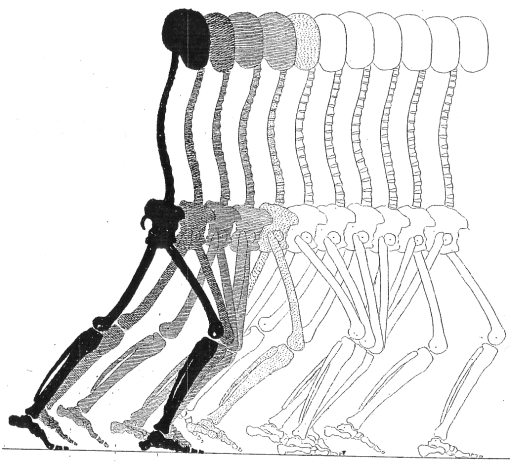


Abb. 451. Phasen im Bewegungsablauf des Menschen beim Gehen (aus Weber, W. & Weber, E. (1836). Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge: Taf. XV, Fig. 13a).

Sache nach daran an, wenn er feststellt, die Lebenskraft sei ein »völlig leerer Begriff« und: »Das Wesen des Lebens […] besteht überhaupt nicht in einer Kraft, sondern in einem freyen Spiel von Kräften [...]. Organisation und Leben drücken überhaupt nichts an sich Bestehendes, sondern nur eine bestimmte Form des Seyns, ein Gemeinsames aus mehrern zusammenwirkenden Ursachen aus«.[55]

Die Entwicklung ist also insgesamt darauf gerichtet, die Selbstbewegung des Organischen nicht mehr aus einem Prinzip, wie dem der antiken Seele oder einer »Lebenskraft« (↑Vitalismus), zu erklären, sondern sie als Resultierende eines Geflechts von lokalen Mechanismen zu deuten. Auch das Spezifische des Lebendigen wird seit Ende des 18. Jahrhunderts kaum noch an dem Phänomen der Selbstbewegung als solchem festgemacht, sondern auf die Ebene der Verursachung dieses Phänomens, der ↑Organisation des lebendigen Körpers, verschoben.

Ausgehend von einer Philosophie des Subjekts als eines Zentrums der Aktivität heißt 1810 bei L. Oken: »Der Bewegungsprozeß ist durch seine eigenen Organe begründet, nicht von außen bewirkt. Bewegendes und Bewegtes sind *ein* Leib oder ein und dasselbe Organ. […] Selbstbewegungsprozeß ist mit Lebensprozeß identisch. […] Das Wesen des Organischen beruht mithin in der Selbstbewegung. […] Die Selbstbewegung ist der *einzige* aber wesentliche und erschöpfende Unterschied zwischen dem Organischen und Unorganischen«[56]. Allerdings hat Oken ein weites Verständnis vom Organischen und Lebendigen: Auch elektrische (»galvanische«) Prozesse rechnet er dazu.

Das Lebendige als das Sich-selbst-Bewegende

Die Versuche der Bestimmung des Lebendigen als das Sich-selbst-Bewegende kann auch in einem Zusammenhang mit der Entstehung von frühen Evolutionstheorien zu Beginn des 19. Jahrhunderts gesehen werden. So ist für J.B. de Lamarck das Wesentliche des Lebens die Bewegung.[57] Er stellt sich ein Lebewesen als einen organisierten Körper aus verschiedenen Teilen vor, die wechselseitig aufeinander einwirken und durch innere und äußere Ursachen in Bewegung gehalten werden. Aufgrund ihrer Bewegung sind die Teile nach Lamarck aber auch der Veränderung unterworfen; diese Veränderungen wirken nicht nur im Leben eines Individuums, sondern übertragen sich auch auf die Nachkommen. Die Selbstbewegung der lebendigen Körper bedingt also nicht nur die innere Dynamik eines einzelnen Organismus – die sein Leben ausmacht – sondern auch die generationenübergreifende Dynamik der Veränderung der Lebewesen in der Erdgeschichte.

Aufgenommen sind diese Verbindungen von Selbstbewegung und Lebensbegriff in der Lebensphilosophie zu Beginn des 20. Jahrhunderts (so z.B. bei Bergson) und den Lebensdefinitionen, die das Leben eben als das aus sich heraus sich Verändernde bestimmen (↑Leben). So bleibt ›Selbstbewegung‹ bis ins 20. Jahrhundert zumindest ein Aspekt in den Bestimmungen der Lebendigkeit. J.J. Pikler bezeichnet die Fähigkeiten, sich von selbst zu bewegen und von selbst zu funktionieren 1926 als »das Wesen des subjektiven Begriffs des ›Lebens‹« (vgl. Tab. 242).[58] ›Selbsttätigkeit‹, ›Selbstbestimmung‹, ›innerliche Verursachtheit‹, ›Automatismus‹ und ›Autonomie‹ seien Momente der Selbstbewegung, die jeder Mensch an sich selbst kenne und die aufgrund der subjektiven Erfahrung als ein Kennzeichen des Lebens verstanden werden könnten. Die enge Verbindung von ›Leben‹ mit ›Selbstbewegung‹ hat in nicht wenigen Entwürfen eine Ausweitung des Lebensbegriffs zur Konsequenz, nach der alles Sich-selbst-Bewegende als lebendig gilt. So heißt es in P. Häberlins »Prolegomena zu einer universalen Biologie« von 1957: »Leben ist überall, wo etwas geschieht. Leben ist mit Geschehen gleichzusetzen; der Lebensbegriff ist auszudehnen auf alles Geschehen. Es gibt in der veränderlichen Welt nichts als Leben, es gibt nichts ›Totes‹«.[59] Häberlin kommt zu dieser ungewöhnlichen Auffassung durch seine Bemühung, das »gegensätzlich verschiedene Geschehen« der lebendigen und nichtlebendigen Natur einheitlich begreifen zu wollen. Als einzige Möglichkeit dazu sieht er die Ausweitung des Lebensbegriffs.

Die exponierte Stellung der Bewegung und Selbstbewegung für eine Bestimmung des Lebensbegriffs lässt sich auch in der kognitiven Entwicklung des Kindes nachzeichnen. J. Piaget unterscheidet 1926 vier Phasen in der Entwicklung des kindlichen Lebensbegriffs.[60] In ihnen werden der Reihe nach die Bedeutungen »Aktivität«, »Bewegung«, »Selbstbewegung« und »Tier oder Tier und Pflanze« dem Begriff zugrunde gelegt. Das vierte Stadium, in dem das Leben nur den Tieren oder den Tieren und Pflanzen zugeschrieben wird, wird mit elf bis zwölf Jahren von drei Vierteln der befragten Kinder erreicht. Vorher gelten ihnen auch andere sich bewegende Objekte, so die Gestirne und der Wind, als belebt. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass kein einziges Kind in den Untersuchungen Piagets den Begriff des Lebens nicht mit der Vorstellung von Aktivität und Bewegung verbunden hat.

In eine ähnliche Richtung weisen völkerkundliche Studien, die für einen vorwissenschaftlichen Lebensbegriff auf die enge Verbindung von ↑›Leben‹ mit

Selbstbewegung hinweisen: »Der natürliche Menschenverstand begreift unter Leben das, was sich durch sich selbst bewegt« (Boette 1933).[61]

Selbstbewegung der Pflanzen?
Das vielfach vollständig fehlende aktive Lokomotionsvermögen der Pflanzen bildet seit der Antike einen Grund für ihre Unterscheidung von den Tieren. Seit der Antike werden aber auch aktive Bewegungserscheinungen an einzelnen Teilen von Pflanzen beschrieben. Besonders ausführliche Beschreibungen finden sich bei dem Aristoteles-Schüler Theophrast. Er gelangt durch die Alexanderfeldzüge zur Kenntnis tropischer Arten wie der Mimose und beschreibt bei ihnen die Seismonastie[62] und bei anderen Arten die Nyktinastie[63].

Um an der Selbstbewegung als Lebenskriterium festzuhalten, aber auch den Pflanzen die Lebendigkeit nicht abzusprechen, unterschieden einige Autoren zwischen der »örtlichen Bewegung«, die in einer Verlagerung des Schwerpunktes des ganzen Körpers besteht und die nur den Tieren zukommt, und der »inneren Bewegung«, die die Bewegung von Teilen im Innern des lebendigen Körpers betrifft und sich auch bei Pflanzen findet. Diese Unterscheidung trifft 1737 D. Bernoulli.[64] Bernoulli kommen allerdings Zweifel, ob Selbstbewegung tatsächlich ein Kriterium des Lebens sein kann, denn er stellt fest, dass bei Würmern, die in Stücke geschnitten werden, die Teile sich noch bewegen, obwohl sie doch keine ganzen Lebewesen mehr sind.

Die fehlende Selbstbewegung im Sinne einer Lokomotion des ganzen Körpers bei den meisten Pflanzen bildet lange Zeit gerade den Grund dafür, ihnen auch eine Wahrnehmung und Empfindung abzusprechen. Zu einer näheren Beschreibung der Pflanzenbewegungen kommt es erst nach Kenntnis der »Sinnpflanze« (*Mimosa pudica*), die am Ende des 16. Jahrhunderts nach Europa eingeführt und im 17. Jahrhundert genauer studiert wird.[65] F. Bacon erklärt die Blattbewegung dieser Pflanze 1627 als mechanischen Vorgang des Anschwellens des Blattgrundes durch die Aufnahme von Feuchtigkeit aus der Luft. Die Bewegung sei damit nichts anderes als (»nothing else but«[66]) ein mechanischer Prozess. Die Betrachtung der Pflanzenbewegung als hydraulischer Vorgang, der in dem geregelten Fluss eines Saftes durch Kanäle und Poren besteht, findet im 17. Jahrhundert viele Anhänger.[67] Unter dem Einfluss der Philosophie Descartes' geht die Entwicklung dahin, die Bewegung der Lebewesen insgesamt nicht mehr als Ausdruck einer besonderen Bewegungskraft (»vis motrix animalium«) oder eines Seelenvermögens zu betrachten, sondern sie aus rein mechanischen Prinzipien zu erklären, nämlich aus der Größe, Struktur, Lage und Bewegung der materiellen

»Du behauptest doch, das Sich-selbst-Bewegen habe als Begriff dasselbe Wesen, welches als Name das hat, was wir als Seele bezeichnen«;
»Die Seele […], wessen sie sich bemächtigt, zu dem kommt sie immer Leben mitbringend«
(Platon, Nomoi 896a; Phaidon 105d).

»Manchmal vollziehe sich doch in uns [als organische Wesen] gar kein Prozeß, wir seien vielmehr in völliger Ruhe und dann mit einem Mal setzten wir uns in Bewegung, der Anfang dieser Bewegung entspringe aus uns selbst, ohne daß irgend etwas von außen her die Bewegung verursache. An den anorganischen Gebilden könnten wir dies freilich nicht in gleicher Form beobachten, hier sei immer etwas vorhanden, was von außen her die Bewegung verursache. Aber vom Tier sagen wir doch, es bewege sich selbst« (Aristoteles, Physica 252b18-23).

»Zuerst […] sagen wir von einem Tier, es lebt, wenn es beginnt, sich selbst zu bewegen, und so lange erachtet man ein Tier als lebendig, solange bei ihm eine solche Bewegung sichtbar ist« (Thomas von Aquin 1266-73, 119f.; I, qu. 18, art. 1).

»Was ist mein Leben? Was von innen her aus sich selbst bewegt wird. Das (aber) lebt nicht, was von außen bewegt wird« (Meister Eckhart, Predigt 5, 176).

»Lebendig machen kommt der Seele zu. Sie ist also Bewegung. […] Gewiß ist Leben eine Art Bewegung [vivere motus quidam est]« (Nikolaus von Kues 1463, 24).

»[V]iventia vero sunt, quæ hanc vim se movendi, ac perficiendi ab intrinseco habent« (Suárez 1571-74, III, 468).

»We have, I think, no Criterion or sensible Proof whereby to distinguish Life but Motion« (Baker 1764, 256).

»Im Allgemeinen heißt leben durch sich selbst thätig seyn, und wir erkennen das Leben aus der Aeußerung einer Thätigkeit« (Augustin 1809, 59).

»Selbstbewegungsprozeß ist mit Lebensprozeß identisch. […] Das Wesen des Organischen beruht mithin in der Selbstbewegung. […] Die Selbstbewegung ist der *einzige* aber wesentliche und erschöpfende Unterschied zwischen dem Organischen und Unorganischen« (Oken 1810, 23f.).

»Das ›Leben‹ charakterisiert sich […] *subjektiv* (praktisch und zugleich anthropomorphistisch) durch ›Selbsttätigkeit‹ (›Spontaneität‹, ›Autonomie‹ usw.) und ›Eigenzielstrebigkeit‹ (›das Ziel in sich tragen‹, ›Entelechie‹ usw.)« (Pikler 1926, 43).

Tab. 242. Die Verbindung von Selbstbewegung und Lebendigkeit.

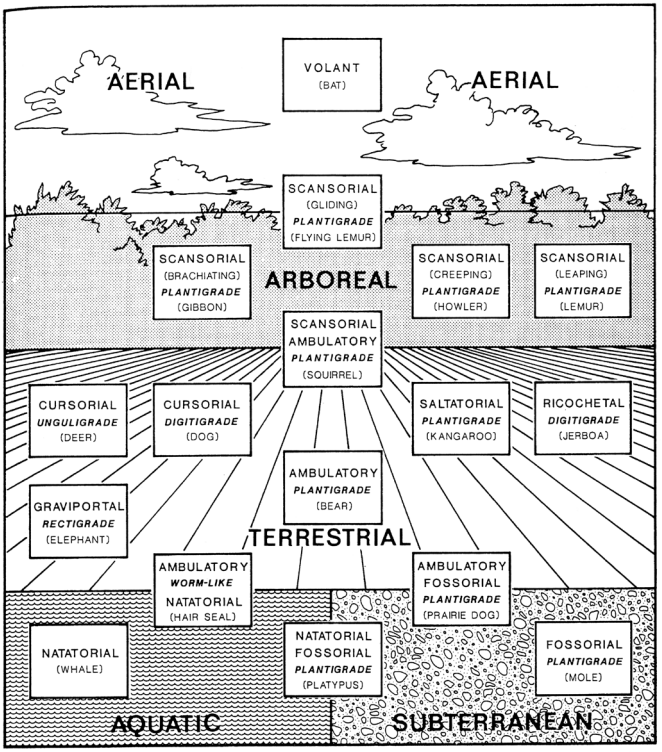


Abb. 452. Klassifikation von Fortbewegungsarten bei Säugetieren (nach T. Britt Griswold, aus Handley, C.O. Jr. (1989). Illustrating mammals. In: Hodges, E.R.S. (ed.). The Guild Handbook of Scientific Illustration, 357-376: 365).

Teile (»la grandeur, figure, situation & mouvement des diverses parties de la matiere«) (↑Organismus/Mechanismus).[68] Weil auch die im 17. Jahrhundert beliebten künstlichen Automaten sich zumindest scheinbar »von selbst« bewegen, wird das Kriterium der Selbstbewegung insgesamt ungeeignet, um Lebewesen von leblosen Körpern zu unterscheiden: Die vermeintlich naturgegebene Gegenüberstellung von Lebendigem und Mechanischem gerät »in eine surreale Konfusion« (Sutter 1988).[69]

»Radizität«, Sessilität und Vagilität

In der Gruppe der nicht aktiv zur eigenen Fortbewegung befähigten Lebewesen lassen sich zwei große Typen unterscheiden: Organismen, die wie die meisten Pflanzen fest an einem Ort im Substrat verwurzelt sind, und Organismen, bei denen eine solche Verwachsung mit dem Substrat nicht vorliegt, die also durch äußere Kräfte zu einem anderen Ort bewegt werden können, ohne in ihrer Lebendigkeit beeinträchtigt zu werden. Diese Unterscheidung findet sich der Sache nach andeutungsweise bereits bei Aristoteles, insofern er den zur passiven Ortsbewegung fähigen Tieren, wie den Seegurken, im Gegensatz zu den Pflanzen den Status eines Lebewesens zuspricht (auch wenn er ihnen die Wahrnehmungsfähigkeit abspricht) und von ihnen sagt, sie seien wie abgelöste Pflanzen (»ἐπιγείοις φυτοῖς«).[70] Die moderne Biologie trifft hier keine terminologische Unterscheidung. Es könnte im Falle der pflanzenartig im Substrat verwurzelten Organismen von einer *Radizität* gesprochen werden; die passiv beweglichen Organismen hätten dagegen lediglich eine *Sessilität*.

Der Terminus ***sessil*** (abgeleitet von lat. ›sedere‹: »sitzen«) wird seit Ende des 18. Jahrhunderts auf den Zustand der festen Ortsansässigkeit eines Organismus verwendet (Anonymus 1797: »The marine conservæ are either sessile or floating«[71]). Meist wird der Ausdruck im 18. und 19. Jahrhundert aber für den ungestielten Sitz eines Organs am Körper verwendet; erst Mitte des 19. Jahrhunderts wird das Wort häufiger auf die fehlende Fortbewegungsfähigkeit eines Organismus bezogen (van der Hoeven 1850 in Bezug auf das Trompetentierchen *Stentor*: »liberum aut ad tempus sessile«).[72] Als Gegenbegriff dazu führt E. Haeckel 1890 den Ausdruck ***vagil*** (abgeleitet von lat. ›vagare‹: »umherschweifen) für frei bewegliche Tiere ein (»Während zahlreiche Organismen ihr ganzes Leben im Meer schwebend zubringen […], ist das bei anderen nicht der Fall; vielmehr bringen diese einen Theil ihres Lebens im Benthos [d.h. in der Bodenzone] zu, entweder vagil oder sessil).[73] Seit Beginn des 20. Jahrhunderts ist auch das Substantiv *Vagilität* in Gebrauch. Der Ausdruck wird dabei nicht immer auf die Fähigkeit zur *aktiven* Fortbewegung bezogen. So definiert L. Döderlein die Vagilität 1902 als »Fähigkeit des Ortswechsels«[74] und spricht davon, es gebe eine »hohe passive Vagilität gewisser Dauerzustände (Wintereier, Ephippien, Statoblasten u. dergl.)«[75].

Muskel

Das seit dem frühen 18. Jahrhundert im Deutschen nachweisbare Wort ist wahrscheinlich aus lat. ›musculus‹ »Mäuschen, Muskel« entlehnt. Die Verbindung zu einer Maus geht vielleicht auf die huschende Bewegung der Muskeln unter der Haut zurück.[76]

Aristoteles verkennt die physiologische Bedeutung der Muskeln und betrachtet sie – ähnlich wie das Fettgewebe – als Teil der Ummantelung des Körpers. Die richtige funktionale Einordnung sowie detaillierte Beschreibungen von Muskeln und ihrer Wirkung gibt der römische Arzt Galen.[77] A. Vesal identifiziert in seiner umfangreichen Darstellung der Anatomie des menschlichen Körpers von 1543 eine Vielzahl von Muskeln[78]; seine wenig anschauliche Methode der Benennung der Muskeln über ein System der Nummerierung setzt sich aber nicht durch. Statt dessen etabliert sich die Bezeichnung von Muskeln ausgehend von den Körperteilen, an denen sie ansetzen (z.B. ›Brachialis‹, ›Tibialis‹) – die auf Anatomen des späteren 16. Jahrhunderts zurückgeht, u.a. Sylvius, Riolan, Winslow und Albinus.[79]

Bis ins 17. Jahrhundert gelten die Bewegungen der Muskeln über eine besondere Substanz verursacht: die Lebensgeister (Pneuma, Spiritus; s.o.). Descartes ist der Auffassung (im Anschluss an spätantike Lehrmeinungen), die Lebensgeister würden aus dem Gehirn über die Nerven in die Muskeln gelangen, diese ausdehnen und so die Bewegung verursachen.[80] F. Glisson widerlegt diese Theorie 1677, indem er feststellt, dass die Anspannung der Muskeln nicht mit ihrer Ausdehnung verbunden ist (↑Wahrnehmung).[81] In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird die alte Theorie, nach der die Kontraktion der Muskeln immer durch den Spiritus der Nerven vermittelt wird, aufgegeben. Die Verkürzung der Muskelfaser gilt als eine dem Muskel selbst innewohnende Eigenschaft.[82] Haller stellt die Irritabiliät der Muskelfaser der Sensibilität der Nervenfaser gegenüber.[83]

Die Unterscheidung von *gestreiften* und *glatten* Muskeln geht auf die anatomischen Untersuchungen G. Baglivis (1700) zurück.[84] Erstere werden bereits 1675 von A. van Leeuwenhoek gezeichnet.[85] J. Henle erkennt auch in den Wänden der Blutgefäße glatte Muskulatur.[86]

Ein komplexes Sinnesorgan, das Teil der Muskeln zur Stabilisierung des Körpers ist, die *Muskelspindel*, wird Ende des 19. Jahrhunderts von Weismann und Kölliker beschrieben; die Bezeichnung geht auf W. Kühne zurück, der sie 1863 einführt[87]. In den 1890er Jahren klären C.S. Sherrington und A. Ruffini die Bedeutung der Muskelspindel als Sinnesorgan auf.[88]

Tropismus

Die Prägung des Wortes ›Tropismus‹ erfolgt – in einer zusammengesetzen Form – 1832 durch A.-P. de Candolle. De Candolle bezeichnet die Bewegungen von Pflanzen, die sich an der Bewegung der Sonne orientieren, als ***Heliotropismus*** (»héliotropisme«[89]). Das Phänomen ist seit langem bekannt; dies zeigt sich z.B. darin, dass bereits in der Antike Pflanzen, die die Stellung ihrer Blüte oder Blätter nach der Sonne ausrichten, als *heliotrop* bezeichnet werden (»ἡλιοτρόπιον«[90] bzw. »heliotropium«[91], abgeleitet von ›ἥλιος‹ »Sonne« und ›τρόπος‹ »Wendung, Richtung«). Neben dem Heliotropismus wird 1868 gleichzeitig von A.B. Frank und J. Sachs der Ausdruck ***Geotropismus*** eingeführt.[92] Von einer ***Phototropie*** sprechen 1874 G. Jaeger[93] und 1892 F. Oltmanns[94]; L. Luciani wandelt dies 1893 in ***Phototropismus*** um[95]. Erst gegen Ende des Jahrhunderts ist von ***Tropismen*** alleinstehend die Rede, um das Gemeinsame der verschiedenen Formen deutlich zu machen (Lukjanow 1891: »die Erscheinungen des Tropismus«[96]).

Detaillierte Analysen zur Richtungsbewegung bei Pflanzen werden bereits in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts vorgenommen. S. Hales erklärt die Hinwendung der Blumen zur Sonne durch einseitige Transpiration: Auf der sonnenzugewandten Seite erfolge eine stärkere Wasserverdunstung, die eine Verkürzung und damit eine Ausrichtung auf die Sonne nach sich ziehe[97] – eine Erklärung, die in ähnlicher Weise bereits Theophrast gibt[98]. H.L. Duhamel du Monceau erklärt 1758 auch das gerichtete Wachstum von Wurzel und Stängel durch einseitige Austrocknung.[99]

Die ersten experimentellen Untersuchungen zum Tropismus (im weiteren Sinne) gehen auf den Beginn des 19. Jahrhunderts zurück. De Candolle gelingt es, die mit dem Tag-Nacht-Wechsel periodisch erfolgenden Schlafbewegungen der Blätter einer Pflanze umzukehren, indem er sie in der Nacht künstlichem Licht aussetzt und tagsüber abdunkelt. Daneben stellt er auch Untersuchungen über die Wachstumsrichtung des Sprosses an.[100] 1806 veröffentlicht T.A. Knight seine berühmten Versuche mit Pflanzenkeimlingen, die er außen an einem drehenden Rad befestigt, so dass sich die Wachstumsbewegungen nicht mehr an der Schwerkraft, sondern an der größeren Zentrifugalkraft orientieren: Die Wurzel wächst statt nach unten waagerecht nach außen.[101] Als Ergebnis seiner Versuche konstatiert Knight, dass die Pflanze über eine Wahrnehmungsfähigkeit (»perception«) der Schwerkraft verfügt, obwohl sie keine Empfindung (»sensation«) und keinen Verstand (»intellect«) hat. H. Dutrochet veröffentlicht 1824 die Ergebnisse ähnlicher Versuche mit Keimlingen und schließt aus seinen Ergebnissen, dass die Bewegungen der Pflanzen spontan und aus einem »inneren Prinzip« erfolgen.[102]

		Richtung in Bezug zur Reizquelle	
		gerichtet	ungerichtet
Bewegte Einheit	ganzer Körper (Tier)	*Taxis*	*Kinesis*
	Körperteile (Pflanze)	*Tropismus*	*Nastie*

Tab. 243. Kreuzklassifikation einfacher Bewegungsweisen.

Bewegungen, die von der Lichtquelle fort erfolgen, bezeichnet W. Hofmeister 1863 als *negativen* Heliotropismus.[103] C. Darwin bezeichnet Bewegungen fort von der Reizquelle später als *apheliotropisch* (»apheliotropic«[104]) bzw. *apogeotropisch* (»apogeotropic«[105]) (nicht aber allgemein als *apotropistisch*[106]). Die Gegenbegriffe *prosheliotropisch* bzw. *prosgeotropisch* (nicht aber *prostropistisch*[107]) werden 1896 von W. Rothert eingeführt.[108] J. Massart schlägt für die gleiche Unterscheidung 1902 die allgemeinen Begriffe ***katatropistisch*** und ***anatropistisch*** vor.[109]

Im 19. Jahrhundert werden unterschiedliche physiologische Erklärungen für die Tropismen entwickelt. Knight und de Candolle erklären die von ihnen beobachteten Tropismuserscheinungen durch eine unterschiedliche Stimulierung verschiedener Pflanzenteile über den eintreffenden Reiz. J. Sachs hält dagegen allein die Richtung, in der die linear sich ausbreitenden Reize (d.h. die Strahlen des Lichts und die Kraftlinien der Gravitation) auf die Pflanze treffen, für entscheidend: Die Rezeption des Winkels, mit dem sie durch das Gewebe laufen, soll die Ursache für die Bewegung sein.[110] Diese Erklärung findet aber keine allgemeine Anerkennung.

J. Loeb weitet das Konzept des Tropismus seit Ende der 1880er Jahre aus und will damit nicht nur die Bewegungen der Pflanzen, sondern auch der Tiere erklären.[111] Er folgt anfangs der Theorie Sachs' zur Erklärung der Bewegungen, wendet sich später aber von ihr ab und macht die unterschiedliche Intensität des Reizes auf entgegengesetzte Körperteile für die Bewegungsrichtung verantwortlich. In einer systematischen Darstellung aus dem Jahr 1913 definiert Loeb einen Tropismus als »zwangsmäßige Orientierung gegen resp. die zwangsmäßige Progressivbewegung zu oder von einer Energiemenge«.[112] Loeb stellt die Tropismen als physikalisch-chemisch ausgelöste »Instinkthandlungen« den »Willenshandlungen« gegenüber, die ein Bewusstsein voraussetzen. Gemäß den Reizmodalitäten, die den Tropismus auslösen, unterscheidet Loeb 1913 zwischen Heliotropismus, Galvanotropismus, Geotropismus, Rheotropismus und Anemotropismus, Chemotropismus, Stereotropismus, Thermotropismus und Zytotropismus.

Wie sich an dem letzten Ausdruck zeigt, wird der Begriff des Tropismus auch auf zytologische Mechanismen auf der Ebene von Zellen und Zellbestandteilen angewandt. Einer der ersten, der diese Übertragung vornimmt, ist der Entwicklungsbiologe W. Roux. 1894 bezeichnet Roux die Bewegungen von »Furchungszellen«, die eine Annäherung oder Abstoßung zu anderen Zellen bewirken, als ***Zytotropismus*** (»Cytotropismus«).[113] Daneben verwendet Roux den Begriff ***Zytotaxis*** (»Cytotaxis«) in ähnlicher, etwas allgemeinerer Weise (»Selbstordnung« der Zellen).[114] Auch die Bewegungen der Zellorganellen, u.a. der Centriolen und Chromosomen bei der Kern- und Zellteilung, werden mit diesem Ausdruck benannt.

In der Übersicht über die »Orientierung der Tiere im Raum«, die A. Kühn 1919 gibt, werden die Tropismen als Orientierungen von »festgewachsenen Tieren« den Taxien oder »taktischen Orientierungen frei beweglicher vielzelliger Organismen« gegenübergestellt.[115]

Der Begriff des Tropismus spielt bis in die 1930er Jahre eine zentrale Rolle in den Erklärungen der Bewegungen der Organismen.[116] Seit der Etablierung der Ethologie gerät das Konzept aber in den Hintergrund. Die Tropismenlehre Loebs wird als »unrichtige Verallgemeinerung an sich richtiger Beobachtungen auf zu enger Basis« (Tinbergen 1951)[117] empfunden, weil nicht jede orientierte Bewegung als Reflex oder Kombination von Reflexen darstellbar sei und als Reaktion auf äußere Reize interpretiert werden könne.

Taxis

Der Ausdruck ›Taxis‹ (von griech. ›τάξις‹ »Anordnung, Stellung«) geht in seiner biologischen Bedeutung auf F. Czapek zurück, der ihn 1896 einführt.[118] Zuvor ist bereits von der ***Phototaxis*** die Rede, die E. Strasburger 1878 bei den »Schwärmsporen« von Algen beobachtet und so benennt, weil der Lichteinfall einen »richtenden Einfluss« auf die Stellung ihres Körpers ausübt.[119] Im Anschluss daran wird unter einer Taxis allgemein die gerichtete Reaktion eines frei beweglichen Organismus auf einen äußeren Reiz verstanden. W. Pfeffer unterscheidet 1904 zwischen einer ***Phobotaxis*** (»Schreckbewegung«), bei der eine ungerichtete Reaktion auf einen gerichteten Reiz erfolgt, und eine ***Topotaxis*** (bzw. einen ***Topotropismus***), die eine »auf einen Ort abzielende Richtungsbewegung darstellt«.[120]

A. Kühn erläutert den Begriff der Taxis 1919 durch sein Konzept der »topischen Reaktion«: »Der topisch reagierende Organismus dreht sich in einem Reizfeld in eine bestimmte Orientierungsrichtung hinein, und seine Einstellung bleibt dauernd durch die räumliche Verteilung der Reize in diesem Felde bestimmt«.[121] Die Taxis ist bei Kühn als eine Orientierungsbewegung eines frei beweglichen Organismus bestimmt. Er unterscheidet vier Formen der Taxis: die *Tropotaxis* (Symmetrieeinstellung), *Menotaxis* (Gleicherhaltung einer zufälligen Raumlage), *Telotaxis* (Zieleinstellung) und *Mnemotaxis* (Einstellung einer erinnerten Orientierung).[122]

In der Folge werden allerdings nicht allein Orientierungsbewegungen ganzer Organismen, sondern auch bereits einiger ihrer Körperteile als ›Taxien‹ bezeichnet. So beschreiben K. Lorenz und N. Tinbergen in einer bekannten Arbeit aus dem Jahr 1938 die Eirollbewegung der Graugans, die von deren Kopf und Hals ausgeführt wird, als ›Taxis‹.[123] Nach diesem Verständnis ist eine Taxis also die Bewegung eines Organismus oder einer seiner Teile, die durch einen äußeren Reiz ausgelöst und von der Richtung des eintreffenden Reizes bestimmt wird.

Nastie

Der Ausdruck ›Nastie‹ wird 1904 von dem Pflanzenphysiologen W. Pfeffer eingeführt.[124] Der Terminus hat aber eine längere Vorgeschichte: K.F. Schimper führt 1854 die Termini ***hyponastisch***, ***epinastisch*** und *diplonastisch* zur Bezeichnung des ungleichmäßigen Dickenwachstums von Pflanzen ein (abgeleitet von griech. ›ναστός‹ »zusammengedrückt«). Er erläutert: »hyponastische, epinastische und diplonastische Gewächse werden darnach unterschieden, dass seitlich abgehende Aeste entweder unten, oder oben, oder oben und unten zugleich, excentrisch sich stärker ausbilden«.[125] L. Radlkofer bildet 1858 zu diesen Wörtern die Substantive Hyponastie und Epinastie und weitet ihre Bedeutung insoweit aus, als er sie auch auf das exzentrische Längenwachstum eines Sprosses bezieht. Wächst die Oberseite stärker als die Unterseite, spricht er von ***Epinastie***, im umgekehrten Fall von ***Hyponastie***.[126] 1872 schließt sich H. de Vries dieser Terminologie an.[127] Die Konsequenz dieser beiden ungleichmäßigen Formen des Wachstums sind *Krümmungsbewegungen*.

Später werden Nastien allgemein als Bewegungen von Pflanzenorganen angesehen, die entweder ohne äußeren Reiz (»autonom«) erfolgen (»Nutationen«) oder durch einen Reiz ausgelöst werden, aber in ihrer Richtung in keinem Verhältnis zum Reiz stehen, sondern allein durch den Bau des reagierenden Organs bestimmt sind. F. Noll versteht die Hypo- und Epinastien 1894 als »autonome Wachstumskrümmungen«, die durch unterschiedliches Wachstum von zwei zusammenhängenden Zellschichten erzeugt werden.[128] Als eine Form der Nutation sind die Nastien bei Noll von den durch Reizen ausgelösten »paratonischen Wachstumskrümmungen« unterschieden.

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wird der Begriff der Nastie im Gegensatz dazu auf die durch Reize ausgelösten Bewegungen bezogen. Eine Nastie ist danach zwar durch einen äußeren Reiz ausgelöst, in ihrer Ausführung aber nicht von der Richtung des Reizes, sondern allein vom Bau des reagierenden Organs bestimmt. Nach Pfeffer stellt eine Nastie allgemein eine Bewegung dar, die als Reaktion eines asymmetrisch gebauten Organs auf einen ungerichteten »diffusen Reiz« erfolgt.[129] Je nachdem, ob der auslösende Reiz von optischer, chemischer oder mechanischer Qualität ist, wird zwischen Nykti-, Chemo- und Seismonastien unterschieden.[130]

Kinesis

Als ›Kinesis‹ wird ein einfaches Bewegungsmuster von Organismen bezeichnet, bei der allein durch die Veränderung der Bewegungsgeschwindigkeit der Aufenthalt in einem bevorzugten Medium sichergestellt wird: Bei Verlassen der günstigen Umgebungsbedingungen erfolgt eine Beschleunigung der Fortbewegung, bei Wiedereintritt eine Verlangsamung, ohne dass dabei die Bewegungsrichtung mit den Veränderungen der Umweltbedingungen in systematischer Beziehung steht. T.W. Engelmann beschreibt diese Bewegungsform zuerst bei Bakterien. Als »photokinetische Induction« bezeichnet er allerdings allgemein jede »belebende Wirkung« von Licht, die nicht momentan, sondern nach einer gewissen Latenzzeit erfolgt.[131] In der heutigen Bedeutung verwendet zuerst W. Rothert 1901 den Ausdruck ›Kinesis‹.[132] G.S. Fraenkel und D.S. Gunn übernehmen 1940 diese Bezeichnung ins Englische.[133] Bekannt wird diese Bewegungsform insbesondere, nachdem sie K. Lorenz in seine Gliederung der Bewegungsweisen von Organismen aufnimmt.[134] – In noch unspezifischer Bedeutung erscheint der Ausdruck 1891 bei C.L. Morgan, der damit jede Bewegung von Organismen bezeichnet, die nach der monistischen Hypothese als Manifestation eines mentalen Zustandes (»metakinesis«) verstanden werden kann: »every mode of kinesis has its concomitant mode of metakinesis«.[135]

Eine Variante der Kinesis stellt die ***Klinokinesis*** dar, bei der nicht die Geschwindigkeit der Bewe-

gung, sondern die Häufigkeit der Änderung der Bewegungsrichtung in Abhängigkeit eines Reizes verändert wird.[136]

Phobische Reaktion

Als ›Phobismus‹ bezeichnet J. Massart 1902 das heftige Zurückweichen eines Organismus bei der Begegnung mit einer unangenehmen Reizquelle (↑Schutz).[137] T.W. Engelmann nennt dieses Verhalten, das er bei Bakterien nach plötzlicher Verdunkelung der Umwelt beobachtet, 1882 *Schreckbewegung*[138] (vgl. auch das von G.H. Schneider 1879 ebenso genannte Schutzverhalten des Zusammenzuckens bei Säugetieren[139]; ↑Schutz). Von einer ›phobischen Reaktion‹ spricht B. Lidforss 1905 und grenzt diese von gerichteten Bewegungen ab (»[Die geradlinige Bewegung von Spermatozoiden in einem Konzentrationsgefälle spricht dafür,] daß es sich hier um eine Richtungsbewegung und nicht um eine phobische Reaktion handelt«).[140] Lidforss und im Anschluss daran 1919 A. Kühn unterscheiden die phobische von der *topischen Reaktion*, bei der eine Richtungsorientierung vorliegt.[141] Bei Kühn heißt es zur Charakterisierung der phobischen Reaktion: »Bewegt sich ein phobisch reagierender Organismus in einem Reizfeld, so tritt beim Übergang von einer Reizintensität zu einer anderen eine ruckweise Änderung der Bewegungsrichtung ein, aber die neue Bewegungsrichtung ist nicht bestimmt orientiert«.[142] Eine phobische Reaktion ist danach also eine durch einen Reiz aus der Umwelt ausgelöste Bewegung oder Bewegungsänderung, wobei die Richtung der Reaktion in keiner Beziehung zur Richtung des wahrgenommenen Reizes steht. Nachgewiesen und genauer untersucht ist die phobische Reaktion v.a. beim Pantoffeltierchen (*Paramaecium*). Als eine Bewegung des ganzen Körpers, die ungerichtet in Bezug auf die Reizquelle ist und in einer Änderung der Bewegungsgeschwindigkeit besteht, kann die phobische Reaktion als eine Form der Kinesis angesehen werden.

Nachweise

1 Anonymus (1688). Kurtzer Vorbericht betreffende D. Johann-Daniel Majors, Der Medicin Professoris in Kiel wie auch Hoch-Fürstl. Schleßwig-Holsteinischen Leib-Medici, Museum Cimbricum, oder insgemein so-genennte Kunst-Kammer, mit darzu-gehörigem cimbrischen Conferenz-Saal: 28.
2 Neumann, C. (1753). Chymia medica dogmatico-experimentalis das ist gründliche mit Experimenten erwiesene medicinische Chymie, Bd. 3: IIIf.
3 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 80.
4 Syrianus (5. Jh.), In metaphysica commentaria (ed. W. Kroll, Berlin 1902): 45 (Zeile 26).
5 Thales, Fragment 11A22a (Diels/Kranz).
6 Vgl. Aristoteles, De an. 405a.
7 Platon, Phaidros 245c; Nomoi 896a.
8 Platon, Phaidon 105d.
9 Platon, Phaidros 245c.
10 Platon, Timaios 77c.
11 a.a.O.: 32d.
12 a.a.O.: 34b.
13 a.a.O.: 41ff.
14 Aristoteles, Physica 252b22 (übers. v. H.G. Zekl, Hamburg 1995).
15 Aristoteles, De an. 406b; vgl. 408bf.
16 Aristoteles, Physica 258a; vgl. Hoffmann, T.S. (1995). Selbstbewegung. Hist. Wb. Philos. 9, 346-350.
17 Aristoteles, Physica 253a11-20; vgl. Wieland, W. (1962). Die aristotelische Physik: 251; vgl. auch Gill, M.L. (1991). Aristotle on self-motion. In: Judson, L. (ed.). Aristotle's *Physics*, 243-265; Gill, M.L. & Lennox, J.G. (eds.). Self-Motion. From Aristotle to Newton; Schaede, S. (2009). Grundlegungen I, Das Leben bei Platon und Aristoteles. In: Schaede, S. & Bahr, P. (Hg.). Das Leben, I. Historisch-systematische Studien zur Geschichte eines Begriffs, 3-32: 19.
18 Aristoteles, De motu animalium Kap. 10.
19 a.a.O.: 700b.
20 Aristoteles, Physica 253a.
21 Aristoteles, Hist. an. 588b16-21.
22 Aristoteles, De an. 432b19ff.
23 Aristoteles, De an. 413b; 435b.
24 a.a.O.: 413a24f.
25 Aristoteles, De gen. anim. 729a; 734b; 765b; 768a.
26 Aristoteles, De somno et vigilia 456a3; De part. anim. 672b16f.
27 Aristoteles, De part. anim. 666a1-13.
28 a.a.O.: 678b1-3.
29 Aristoteles, De part. an. 666a22; b16f.
30 Platon, Nomoi 895b; Theophrast, Met. 7b – 8a.
31 Vgl. Verbeke, G. (1945). L'évolution de la doctrine du pneuma du stoïcisme à S. Augustin: 177-191.
32 Galen, De placitis Hippocratis et Platonis (ed. I. Mueller, Leipzig 1874, Bd. 1): 245; vgl. Temkin, O. (1951). On Galen's pneumatology. Gesnerus 8, 180-189: 180f.
33 Galen, De motu musculorum (Opera, ed. C.G. Kühn,

Leipzig 1821-33, Bd. 4): 371 (I, 1); vgl. Fuchs, T. (1992). Die Mechanisierung des Herzens: 81.

34 Galen, De usu partium (Opera omnia, ed. K.G. Kühn, Leipzig 1821-33, Bd. 4): 346f. (XVII, 1).

35 Galen, De placitis Hippocratis et Platonis (ed. P. de Lacy, Berlin 1978-84, Bd. 2): 360 (VI, 1); vgl. Hartbecke, K. (2005). Natur und Selbstbewegung. Die Umdeutung des galenistischen Naturbegriffs durch den Anatomen Francis Glisson. In: Leinkauf, T. (Hg.). Der Naturbegriff in der Frühen Neuzeit, 283-298: 288.

36 Fernel, J. (1542). Universa medicina: 166ff. (IV, 11); nach Fuchs (1992): 36.

37 Vgl. Fuchs (1992): 81.

38 Nachweise für Tab. 242: Platon, Nomoi 896a; Phaidon 105d; Aristoteles, Physica 252b18-23 (übers. v. H. Wagner, Berlin 1967); Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae (Vollständige, ungekürzte deutsch-lateinische Ausgabe der Summa Theologica, hg. v. d. Katholischen Akademikerverband, Bd. 2, Salzburg 1934): 119f. (I, qu. 18, art. 1); Meister Eckehart, Deutsche Predigten und Traktate: Predigt 5 (hg. v. J. Quint, Zürich 1979): 176; Nikolaus von Kues (1463). De ludo globi (hg. von G. von Bredow, Hamburg 1999): 24 (I, 22); Suárez, F. [1571-74]. De anima (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78): III, 468 (I, 1, Nr. 3); Baker, H. (1764). Employment for the Microscope: 256; Augustin, F.L. (1809). Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1. Allgemeine Physiologie und Assimilation: 59; Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, 3 Bde., Bd. 2: 23f.; Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Zeitschrift für Konstitutionslehre 12, 1-49: 43.

39 Meister Eckehart, Deutsche Predigten und Traktate: Predigt 5 (hg. v. J. Quint, Zürich 1979): 176.

40 Nikolaus von Kues (1463). De ludo globi (hg. v. G. von Bredow, Hamburg 1999): 24 (I, 22).

41 Vgl. auch Des Chene, D. (2000). Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul: 55.

42 Nikolaus von Kues (1463): 24 (I, 22f.).

43 Vgl. Duhem, P. (1909). Études sur Léonard de Vinci: II, 237; Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 151.

44 Riolan, J. (1611). Anatome (in: Riolan, J. [Vater], Opera omnia, tam hactenus edita quam, postuma): sect. III, cap. 2 De musculorum natura: 79; vgl. Berg, A. (1942). Die Lehre von der Faser als Form- und Funktionselement des Organismus. Die Geschichte des biologisch-medizinischen Grundproblems vom kleinsten Bauelement des Körpers bis zur Begründung der Zellenlehre. Virchows Arch. pathol. Anat. Physiol. 309, 333-460: 351.

45 Stensen, N. (1664). De musculis et glandulis observationum specimen (Opera philosophica, 2 Bde., Kopenhagen 1910): II, 68; 107; Borelli, A. (1685). De motu animalium: Taf. 8; vgl. Berg (1942): 358ff.

46 Harvey, W. (1628). De motu locali animalium (Cambridge 1959): 108; vgl. Fuchs (1992): 82.

47 Fuchs (1992): 142.

48 More, H. (1659). The Immortality of the Soul (Dordrecht 1987): 254 (Buch III, Kap. XII, 1).

49 Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe (1845, Bristol 1995, 3 vols.): I, 252; 273.

50 Vgl. Jantzen, J. (1994). Physiologische Theorien. In: Schelling, Historisch-Kritische Ausgabe, Erg.bd. zu Bd. 5-9, 373-668.

51 Haller, A. von (1752). De partibus corporis humani sensilibus et irritabilibus (dt. Von den empfindlichen und reizbaren Teilen des menschlichen Körpers, hg. v. K. Sudhoff, Leipzig 1922): 14.

52 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 290.

53 Jantzen (1994): 413f.

54 Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, 2 Bde.: II, 433.

55 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 254.

56 Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, 3 Bde., Bd. 2: 23f.

57 Lamarck, J.B. de (1802). Recherches sur l'organisation des corps vivants: 7ff.; 141ff.; ders. (1809). Philosophie zoologique. 2 Bde.

58 Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Zeitschrift für Konstitutionslehre 12, 1-49: 4.

59 Häberlin, P. (1957). Leben und Lebensform. Prolegomena zu einer universalen Biologie: 42.

60 Piaget, J. (1926). La représentation du monde chez l'enfant (dt. Das Weltbild des Kindes, München 1988): 178ff.

61 Boette, W. (1933). Leben. In: Bächtold-Stäubli, H. (Hg.). Handwörterbuch des deutschen Aberglaubens, Bd. 5, 952-956: 952.

62 Theophrast, Historia plantarum 4, 2, 11.

63 a.a.O.: 4, 7, 8; vgl. Herzhoff, B. (1999). Das Erwachen des biologischen Denkens bei den Griechen. In: Wöhrle, G. (Hg.). Geschichte der Mathematik und der Naturwissenschaften in der Antike, Bd. 1. Biologie, 13-49: 19.

64 Bernoulli, D. (1737). De vita (dt. Über das Leben, in: Zwei Beiträge zur Geschichte der Naturwissenschaft, hg. v. O. Spiess & F. Verzár, Basel 1941, 19-34): 19f.

65 Vgl. Layfield, J. (1619). In: Purchas, S. (ed.). Hakluytus Posthumus or Purchas His Pilgrimes (Glasgow 1906, vol. 16); vgl. Webster, C. (1966). The recognition of plant sensitivity by English botanists in the seventeenth century. Isis 57, 5-23: 8.

66 Bacon, F. (1627). Sylva sylvarum (Works, vol. II, London 1887): 496.

67 Regius, H. (1654). Philosophia naturalis; Le Grand, A. (1673). Historia naturae.

68 Descartes, R. (1644). Les principes de la philosophie (Œuvres de Descartes, Bd. 9.2): 309 (IV, 187); vgl. ders., Principia philosophiae (Œuvres de Descartes, Bd. 8.1): 314; Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele. Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart: 220.

69 Sutter, A. (1988). Göttliche Maschinen. Die Automaten für Lebendiges bei Descartes, Leibniz, LaMettrie und Kant: 43.

70 Aristoteles, De part. anim. 681a21; vgl. Zierlein, S. (2010). Anatomische und physiologische Merkmale in Aristoteles' theoretischer und praktischer Bestimmung von ‚Lebewesen'. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 137-160: 158f.
71 Anonymus (1797). Sea plants. Encyclopædia Britannica, vol. 17, part 1, 193-194: 194.
72 van der Hoeven, J. (1850). Handbuch der Zoologie, Bd. 1. Naturgeschichte der wirbellosen Thiere: 59.
73 Haeckel, E. (1890). Plankton-Studien. Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der pelagischen Fauna und Flora: 25.
74 Döderlein, L. (1902). Ueber die Beziehungen nahe verwandter „Thierformen" zu einander. Z. Morphol. Anthropol. 4, 394-442: 434.
75 a.a.O.: 435.
76 Skinner, H.A. (1949/61). The Origin of Medical Terms: 284.
77 Galen, De usu partium corporis humani: Περί μυῶν ἀνατομής.
78 Vesal, A. (1543). De humani corporis fabrica.
79 Sylvius, J. (Jacques Dubois) (1541). In Hippocratis et Galeni physiologiae partem anatomicam isagoge; vgl. Skinner (1949/61). 284.
80 Descartes, R. (1632). Traité de l'homme.
81 Glisson, F. (1677). De ventriculo et intestinis.
82 Hoffmann, F. (1718). Fundamenta physiologiae.
83 Haller, A. von (1752). De partibus corporis humani sensilibus et irritabilibus (dt. Leipzig 1922).
84 Baglivi, G. (1700). De fibra motrice, et morbosa; vgl. Skinner (1949/61): 285.
85 Skinner (1949/61): 285.
86 Henle, J. (1855). Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen.
87 Kühne, W. (1863). Die Muskelspindeln. Ein Beitrag zur Lehre von der Entwicklung der Muskeln und Nervenfasern. Virchows Arch. Pathol. Anat. Physiol. 28, 528-538.
88 Sherrington, C.S. (1894). On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles; with remarks on recurrent fibres in the ventral spinal nerve-root. J. Physiol. 17, 211-258; ders. (1900). The muscular sense. In: Schäfer, E.A. (ed.). Textbook of Physiology, vol. 3, 1003-1025; Ruffini, A. (1898). On the minute anatomy of the neuro-muscular spindle of the cat, and on their physiological significance. J. Physiol. 23, 190-208.
89 Candolle, A.-P. de (1832). Physiologie végétale, Bd. 2: 844.
90 Theophrast, Historia plantarum: 7, 3.
91 Plinius, Naturalis historia: 2, 109; 22, 57.
92 Frank, A.B. (1868). Über die Bedingungen der horizontalen Stellungen von Pflanzentheilen. Sitzungs-Berichte und Abhandlungen der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft Isis zu Dresden 1868, 149-150: 149; ders. (1868). Beiträge zur Pflanzenphysiologie: 85; Sachs, J. (1868). Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft: 518.
93 Jaeger, G. (1874). In Sachen Darwin's, insbesondere contra Wigand. Ein Beitrag zur Rechtfertigung und Fortbildung der Umwandlungslehre: 108.
94 Oltmanns, F. (1892). Ueber photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora 75, 183-280: 214.
95 Luciani, L. (1893). Vorstufen des Lebens. Biol. Centralbl. 13, 179-189; 206-223: 209.
96 Lukjanow, S.M. (1891). Grundzüge einer allgemeinen Pathologie der Zelle: 254; Sachs, J. (1893). Gesammelte Abhandlungen über Pflanzen-Physiologie: 943; Strasburger, E. et al. (1894). Lehrbuch der Botanik: 554 (Register); Czapek, F. (1898). Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. wiss. Bot. 32, 174-308: 308; Davenport, C.B. (1899). Morphology: II, 480.
97 Hales, S. (1727). Vegetable Staticks.
98 Theophrast, De causis plantarum 2.19.5.
99 Duhamel du Monceau, H.L. (1758). La physique des arbres, 2 Bde.
100 Candolle, A.-P. de (1800). Expériences relatives à l'influence de la lumière sur quelques végétaux; ders. (1809). Notes sur la cause de la direction des tiges vers la lumière.
101 Knight, T.A. (1806). On the direction of the radicule and germen during the vegetation of the seeds. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 96, 99-108.
102 Dutrochet, H. (1824). Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux et sur leur motilité.
103 Hofmeister, W. (1863). Ueber die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen. Jahrb. wiss. Bot. 3, 77-114: 86.
104 Darwin, C. (1880). The Power of Movement in Plants: 419.
105 a.a.O.: 84.
106 Roux, W. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 26.
107 a.a.O.: 323.
108 Rothert, W. (1896). Ueber Heliotropismus. In: Cohn, F. (Hg.). Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7, 1-212: 5.
109 Massart, J. (1902). Versuch einer Einteilung der nichtnervösen Reize. Biol. Centralbl. 22, 9-23; 41-52; 65-79: 70.
110 Sachs, J. (1882). Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie.
111 Loeb, J. (1888). Die Orientierung der Thiere gegen das Licht (thierischer Heliotropismus). Sitz.-ber. Würzb. physiolog. med. Ges., 1-5; ders. (1890). Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.
112 Loeb, J. (1913). Die Tropismen. In: Winterstein, H. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. IV, 451-519: 452.
113 Roux, W. (1894). Über den »Cytotropismus« der Furchungszellen des Grasfrosches (*Rana fusca*). Arch. Entwickelungsmech. Org. 1, 43-68; ders. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 86.
114 Roux, W. (1896). Ueber die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender" Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zelltrennung und Zellengeleiten.

Arch. Entwicklungsmech. 3, 381-468; ders. (1912): 84; Fulton, H.R. (1906). Chemotropism of fungi. Bot. Gaz. 41, 81-108: 100.

115 Kühn, A. (1919). Die Orientierung der Tiere im Raum: 60.

116 Vgl. Zimmermann, W. & Koehler, O. (1931). Die Orientierung von Pflanze und Tier im Raum. Biol. Zentralbl. 51, 21-58.

117 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 11; vgl. Eibl-Eibesfeldt, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 23.

118 Czapek, F. (1896). Zur Kenntnis der pflanzlichen Reizbewegungen. Sitzungsberichte des deutschen naturwissenschaftlich-medicinischen Vereines für Böhmen „Lotos“ in Prag 44, 114-115: 115; vgl. ders. (1898). Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. wiss. Bot. 32, 174-308: 308.

119 Strasburger, E. (1878). Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jenaische Z. Naturwiss. 12, 551-625: 586f.

120 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: II, 755.

121 Kühn (1919): 8.

122 a.a.O.: 60f.

123 Lorenz, K. & Tinbergen, N. (1938). Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. Z. Tierpsychol. 2 (1938), 1-29 (auch in: Lorenz, K. (1965). Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, 343-379).

124 Pfeffer (1881/97-1904): II, 83.

125 Schimper, K.F. (1854). Schriftliche Mittheilungen. Amtl. Ber. Vers. Deutsch. Naturforsch. Ärzte 31, 87-88: 87.

126 Radlkofer, L. (1859). Ueber das Dickenwachstum des Dykotyledonen-Stammes. Amtlicher Bericht über die vierunddreißigste Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Carlsruhe im September 1858, 124-128: 126.

127 de Vries, H. (1872). Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile. Arb. Botan. Inst. Würzburg 1, 223-277: 252.

128 Noll, F. (1894). Physiologie. In: Strasburger, E. et al., Lehrbuch der Botanik, 132-256: 214.

129 Pfeffer (1881/97-1904): II, 83.

130 Jost, L. (1911). Physiologie. In: Strasburger, E. et al. (1894/1911). Lehrbuch der Botanik, 152-279: 274ff.

131 Engelmann, T.W. (1882). *Bacterium photometricum*. Pflüger’s Arch. ges. Physiol. 30, 95-124: 107f.

132 Rothert, W. (1901). Beobachtungen und Betrachtungen über tactische Reizerscheinungen. Flora 88, 371-421: 374.

133 Fraenkel, G.S. & Gunn, D.S. (1940). The Orientation of Animals: 10.

134 Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels: 71; ders. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 180.

135 Morgan, C.L. (1891). Animal Life and Intelligence: 467.

136 Gunn, D.L., Kennedy, J.S. & Pielou, D.P. (1937). Classification of taxes and kineses. Nature 140, 1064.

137 Massart, J. (1902). Versuch einer Einteilung der nichtnervösen Reize. Biol. Centralbl. 22, 9-23; 41-52; 65-79: 49.

138 Engelmann (1882): 110.

139 Schneider, G.H. (1879). Zur Entwickelung der Willensäußerungen im Thierreich. Vierteljahrsschrift für wissenschaftliche Philosophie 3, 176-205; 294-307: 203; ders. (1882). Der menschliche Wille: 296.

140 Lidforss, B. (1905). Über die Reizbewegungen der Marchantia-Spermatozoiden. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 41, 65-87: 84; vgl. auch Benecke, W. (1912). Bau und Leben der Bakterien: 315; Fechner, R. (1915). Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Zeitschrift für Botanik 7, 325-364: 306; 319, 323.

141 Lidforss (1905): 86.

142 Kühn, A. (1919). Die Orientierung der Tiere im Raum: 8.

Literatur

Bastholm, E. (1950). The History of Muscle Physiology from the Natural Philsophers to A. von Haller.

Needham, D. (1971). Machina Carnis. The Biochemistry of Muscular Contraction in its Historical Development.

Gill, M.L. & Lennox, J.G. (eds.) (1991). Self-Motion. From Aristotle to Newton.

Selbstdarstellung

Die reflexive Verbform ›sich selbst darstellen‹ findet sich seit dem späten 17. Jahrhundert. Die Nominalform ›Selbstdarstellung‹, die u.a. von Fichte, Schlegel und Schleiermacher verwendet wird, steht meist im Kontext einer Theorie der Kunst und gilt als spezifisch menschliches Vermögen des zweckfreien Ausdrucks.[1]

Ohne von Selbstdarstellung zu sprechen, erkennt F. von Schiller 1795 in solchen Erscheinungen der organischen Natur, von denen er annimmt, sie stünden jenseits der Funktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung der Organismen, – z.B. dem Spiel der Tiere – eine »verschwenderische Fülle«, eine »freye Bewegung, die sich selbst Zweck und Mittel ist«.[2]

Weiter ausgearbeitet wird das Konzept der Selbstdarstellung am Ende des ersten Drittels des 19. Jahrhunderts von F. Schleiermacher. In seiner nachgelassenen ›Psychologie‹ stellt Schleiermacher den Begriff der Selbstdarstellung in die Nähe der ›Selbstmanifestation‹, die er für die Grundlage der Kunst hält. Schleiermacher stellt einen gewissen Antagonismus zwischen den Prinzipien der Selbstdarstellung und Selbstmanifestation auf der einen Seite und der ↑Selbsterhaltung auf der anderen Seite fest: Die Selbstmanifestation ist für Schleiermacher aus dem »Gattungsbewußtsein« abzuleiten, »weil der einzelne sich nur kundgiebt für andere, indem er sich ihnen gleich sezt« und sie daher »eine Thätigkeit ist, die von dem einzelnen ausgeht, insofern er andre einzelne als ihm gegenüberstehend annimmt«.[3] Die Akte der Selbsterhaltung, z.B. das »Zu-sich-nehmen der Nahrung« als das »unmittelbarste Bedürfniß«[4], gehen nach Schleiermacher dagegen »nur vom Einzelwesen aus und beziehen sich rein auf dieses«[5]. Dieser Antagonismus gehe so weit, dass die Ausrichtung auf Selbsterhaltung »die Tendenz, welche der Selbstmanifestation zum Grunde liegt, aufheben kann«.[6]

Biologischer Begriff seit Ende des 19. Jh.

Als biologischer Begriff erscheint das Konzept der Selbstdarstellung am Ende des 19. Jahrhunderts bei K. Groos in seiner Abhandlung über ›Die Spiele der Thiere‹ (1896). Groos spricht von der »Freude an der Selbstdarstellung, die sich in den Liebesspielen der Vögel zeigt«.[7] Zwar sieht Groos die Spiele der Tiere nicht als eine »zwecklose Thätigkeit« an und er erkennt als eine Funktion der Spiele in der Jugend die »Vorübung und Einübung wichtiger Instincte«[8], später betont er allerdings, die Spiele der Tiere und des Menschen seien ein Lebensausdruck, der nicht »direkt erhaltungsmäßig« sei und keinen »direkten biologischen Wert« besitze.[9] Die unter dem Begriff der Selbstdarstellung zusammengefassten Phänomene haben danach also keinen direkten, sondern allein einen indirekten Bezug zu dem universalen biologischen Prinzip der Erhaltung. Insbesondere im Balzverhalten einiger Tiere erblickt Groos ein »von den Bewerbungszwecken losgelöstes selbständiges Vergnügen an der Selbstdarstellung«.[10] Das »Vergnügen« oder die »Freude« an der Ausübung eines Verhaltens mache diese also zu einem Selbstzweck; allerdings können diese Emotionen auch als psychische Zustände interpretiert werden, die als Motivationssteigerung wirken und damit immer noch auf die »Bewerbung« oder andere biologische Funktionen zu beziehen sind.

Eine ähnliche Auffassung der Spiele wie bei Groos findet sich bei dem Verhaltensforscher C. Lloyd Morgan, der die Freude (»pleasure«), die gewisse Verhaltensweisen der Tiere begleitet, als das psychologische Äquivalent und Supplement des biologischen Ziels der Selbst- und Arterhaltung deutet: »The biological end of animal conation is racial survival; its psychological end is individual satisfaction. And the two ends are, in the main and broadly speaking, consonant«.[11]

Neuere Terminologie

Organische Phänomene, die als Selbstdarstellung gedeutet werden, stellen meist entweder außergewöhnliche oder auffällige Merkmale dar. Nach einem terminologischen Vorschlag des Ornithologen E.A. Armstrong von 1949 können die außergewöhnlichen Erscheinungsformen von Organismen als ***Dinophanie*** (»dinophany«; von griech. ›δεινός‹: »furchtbar, außerordentlich«) und die auffallenden Erscheinungsformen als ***Delophanie*** (»delophany«; von griech. ›δῆλος‹: »offenbar, deutlich«) bezeichnet werden (vgl. Tab. 244).[12] Armstrong beschreibt diese Phänomene in einem funktionalen Kontext, z.B. der

Die Selbstdarstellung ist eine Zur-Schau-Stellung des eigenen Körpers eines Organismus, die häufig im funktionalen Kontext der innerartlichen Kommunikation (Partnerwahl und Rivalenkampf) steht, von einigen Autoren aber als ein Selbstzweck beschrieben wird, der keine funktionalen Bezüge zu den biologischen Grundfunktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung aufweist.

Luxusbildung (Schultz-Schultzenstein 1852) *249*
Hypertelie (Brunner von Wattenwyl 1873) *252*
Selbstdarstellung (Groos 1896) *246*
atelische Bildung (Handlirsch 1915) *252*
Delophanie (Armstrong 1949) *246*
Dinophanie (Armstrong 1949) *246*

↑Brutpflege als Strategien zur Ablenkung eines Räubers von den Nachkommen. Die Terminologie soll eine Analyse der Erscheinungen ermöglichen, ohne eine Intentionalität seitens des beschriebenen Organismus zu unterstellen.

Selbstdarstellung versus Selbsterhaltung

Seit den Ausführungen von Groos und Lloyd Morgan wird die Selbstdarstellung immer wieder als ein Konzept eingesetzt, das für die elementare Expressionsqualität vieler Lebensphänomene und im Anschluss daran für die Unmöglichkeit ihrer Unterordnung unter die Anforderungen der Lebenserhaltung einsteht. Die Selbstdarstellung wird so – der Intention von Groos und Lloyd Morgan entgegengesetzt – zu einem Gegenbegriff zu dem der Selbsterhaltung. Dies erfolgt besonders bei solchen Biologen, die der Evolutionstheorie distanziert gegenüber stehen. Zurückverfolgen lassen sich diese begrifflichen Bemühungen bis zu C. von Nägeli, der meint, neben dem »Nützlichkeitsprincip«, das er mit Darwins Selektionstheorie verbindet, ein »Vervollkommnungsprincip« annehmen zu müssen, das für die Erklärung der morphologischen Umgestaltungen in Ansatz zu bringen sei.[13] In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts sind es u.a. der Botaniker K. Goebel und der Zoologe F.J.J. Buijtendijk, die in eine ähnliche Richtung argumentieren. Goebel behauptet, die Natur zeige in den Organismen eine »verschwenderische Gestaltung« und verfahre »wie ein Künstler, der sich vom nur Nützlichen nicht beschränken läßt.«[14] Buijtendijk schreibt 1928: »Das primär wesentlich Organische bleibt immer der rein demonstrative Seinswert«; das Organische erfülle sein Wesen »in der Demonstration seines Reichtums«.[15]

Auch von Seiten der vergleichenden Verhaltensforschung werden organische Erscheinungen im Sinne der Selbstdarstellung gedeutet. K. Lorenz konstatiert 1943 selbst bei niederen Organismen eine »Schönheit«, die »um ihrer selbst willen da ist« und insofern einen »Selbstzweck« darstellt.[16] Er hält es für ein »Vorurteil«, dass »schlechterdings jede Einzelheit durch die Forderungen arterhaltender Zweckmäßigkeit erklärbar sein müsse« und räumt die Möglichkeit von Merkmalen ein, die »für die Arterhaltung der betreffenden Wesen sicher gleichgültig, vielleicht sogar abträglich sind«. Wie beim Menschen sieht Lorenz auch bei den anderen Lebewesen die Schönheit dann am stärksten verwirklicht, wenn sie anscheinend nicht auf einen biologischen Zweck ausgerichtet ist, z.B. bei einem Vogel, der sein Lied singt, ohne ein Revier verteidigen zu müssen, d.h. wenn er »vom Ernst des Lebens gleichsam abgerückt« ist.[17]

Dinophanie
außergewöhnliches Erscheinungsbild

- **Dinodromie**
  außergewöhnliches Laufen
- **Dinonexie**
  außergewöhnliches Schwimmen
- **Dinopetie**
  außergewöhnliches Fliegen

Delophanie
auffälliges Erscheinungsbild

- **Delotropie**
  auffälliges Aussehen (und Verhalten)
- **Delophonie**
  auffällige Lautäußerung

Tab. 244. Terminologie zur Beschreibung der nicht-intentionalen Selbstdarstellung von Organismen (verändert und vereinfacht nach Armstrong, E.A. (1949). Diversionary display, part 1. Connotation and terminology. Ibis 91, 88-97: 97).

Portmann und seine Kritiker

Zentrale Bedeutung gewinnt der Begriff der Selbstdarstellung in der Philosophie des Organischen A. Portmanns.[18] »Selbstdarstellung muß als eine der Selbsterhaltung und der Arterhaltung gleichzusetzende Grundtatsache des Lebendigen aufgefaßt werden«, schreibt Portmann 1957.[19] Die Morphologie wird für Portmann allgemein zur »Wissenschaft von der Selbstdarstellung der Organismen«.[20] Als ein Beispiel für die Selbstdarstellung dient Portmann ein besonderer Gesang der Grasmücken, der »Artgesang«, von dem er behauptet, er sei »funktionslos« im Hinblick auf die Erhaltung oder Fortpflanzung des Vogels. Die Bedeutung des Gesangs sieht er allein darin, dass er dem Vogel »Freude« bereite. Der Artgesang schaffe »eine Steigerung der Selbstdarstellung und zugleich der Manifestation von Innerlichkeit: der sinnlose Ablauf ›toter Zeit‹ wird in sinnvoll erlebte Zeit, in erfüllte, gestaltete, verwandelt«.[21] Reiner Ausdruck der Selbstdarstellung des Lebendigen ist für Portmann das ↑Spiel: Das Spielen der Tiere stellt er jenseits jede biologische Funktionalität und hält es frei vom »Erhaltungszwang«: »eine Äußerung des allem höheren Leben zukommenden Bedürfnisses nach vollem Erleben, nach gestalteter Zeit«.[22] Bei Portmann ist die Selbstdarstellung der höchste Punkt auf den hin die Lebewesen organisiert sind und von dem aus ihre Gestalt und ihr Verhalten allein begriffen werden kann: »Alle Gestalten des Lebens sind in ihrer Erscheinung stets viel mehr als sich durch die elementare Notwendigkeit, durch die vom Leben geforderte Zweckmäßigkeit erklären läßt. Die Ge-

		Nutzen im Hinblick auf die Fortpflanzung (Fitnessbeitrag)	
		ja	nein
Nutzen für Überleben des Individuums (Homöostase)	ja	Übung durch Spiel, das überlebensrelevantes Verhalten trainiert	Ausdruck individueller »Funktionslust«, die aber die Fitness mindert
	nein	Fitnesssignale an die Paarungspartner oder Konkurrenten, die das Überleben gefährden	Dysfunktional, d.h. evolutionäres Rudiment oder außerbiologisch erklärlich

Tab. 245. Kreuzklassifikation zur Unterscheidung von vier Typen der Erklärung von Phänomenen der Selbstdarstellung, d.h. auffälligen Merkmalen und Verhaltensweisen, deren unmittelbarer Fitnessbeitrag nicht erkennbar ist.

stalten übersteigen an Reichtum der Erscheinung die bloße Notdurft der Erhaltung«.[23]

Von Seiten der akademisch etablierten Biologie erntet Portmann für seine theoretischen Überlegungen stirnrunzelnde Skepsis bis offene Kritik. Gegen Portmanns zentrale Begriffe der »Selbstdarstellung« und »Innerlichkeit« wendet 1963 A. Remane, der damalige erste Vorsitzende der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, ein, sie würden zu einer Verwischung der notwendigen Grenze zwischen Naturwissenschaften und Metaphysik führen und eine »anthropozentrische Biologie« aufbauen, insofern sie es unternehmen, »die Natur aus der persönlichen Eigenwelt des Menschen zu erklären«.[24] Auch Lorenz distanziert sich später von Portmanns Begriff der Selbstdarstellung, weil dieser seiner Meinung nach die Tatsache »verschleiert«, dass die von uns als schön empfundenen Farben und Formen der Lebewesen für diese durchaus von Nutzen seien.[25]

Aber trotz dieser quasi offiziellen Ablehnung und der Unvereinbarkeit seiner Auffassungen mit einer konsequent evolutionstheoretisch begründeten Biologie finden Portmanns Begriffe weite Beachtung. So bezieht auch H.-G. Gadamer im Anschluss an Portmann und im Hinblick auf die Spiele der Tiere den Begriff der Selbstdarstellung auf die Natur; er behauptet, sie sei ein »universaler Seinsaspekt der Natur«.[26] Mit dem Begriff könne treffend zum Ausdruck gebracht werden, »wie wenig biologische Zweckvorstellungen ausreichen, die Gestalt lebendiger Wesen verständlich zu machen«. Auch der Kunsthistoriker H. Bredekamp bemüht sich 2005 um eine Rehabilitierung des Prinzips der Selbstdarstellung, und zwar ausgehend von Darwins Theorie der sexuellen Selektion, in der »das auswählende Auge als zweite Komponente der Darwinschen Evolutionstheorie« etabliert werde. Das weibliche Auge werde damit zu einem »Agenten der Evolution […], der nicht nur Zwecke kennt, sondern auch die anarchische Kraft des Ornaments und des schöpferischen Überflusses«.[27] H. Schröter bemerkt 2008, Portmann liefere mit seiner Kritik an der Unzulänglichkeit des Prinzips der Selbsterhaltung und seiner Betonung der Selbstdarstellung der Organismen eine »kritische Ergänzung der darwinistischen Evolutionsbiologie«.[28]

Und auch unter Biologen ist die Ablehnung des Konzepts der Selbstdarstellung durchaus nicht einhellig. B. Hassenstein geht 1969 sogar von Aspekten der »Freiheit« im Verhalten der Tiere aus. Nach Hassenstein hat sich die Freiheit in der Natur in drei Stufen verwirklicht: Der erste Schritt bestehe in der Relativierung der »vollen Instinktgebundenheit« durch die Fähigkeit des *Lernens*; der zweite sei in Verhaltensweisen verwirklicht, in denen zwar keine unmittelbare, aber doch eine indirekte Beziehung zu biologischen Zielen vorliege, z.B. im *Spielen*; und der dritte Schritt manifestiere sich schließlich in einem Verhalten, das auf überhaupt keinen biologischen Sinn mehr bezogen werden kann, in dem also ein »Befreitsein von biologischen Notwendigkeiten« vorliegt, das somit *Selbstzweck* ist. Als ein Beispiel für den letzten Schritt führt Hassenstein – wie vor ihm Lorenz (s.o.) – den Gesang einer Nachtigall an, der im »entspannten Feld« am vielfältigsten und »schönsten« ist, d.h. dann, wenn gerade kein Rivale von der Nachtigall wahrgenommen wird, wenn der biologische Zweck des Gesangs also gerade nicht erfüllt wird.[29]

Der methodische Funktionalismus der Biologie

Es stellt eine schwierig zu beantwortende Frage dar, inwiefern die Selbstdarstellung nicht-menschlicher Lebewesen im Sinne Portmanns, d.h. als ein jenseits der biologischen Zwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung stehender Manifestationsdrang, ein verbreitetes Phänomen ist. Die Frage könnte zunächst empirisch beantwortet werden, indem in detaillierten Studien untersucht wird, ob die angeführten Fälle einer Selbstdarstellung tatsächlich mit regelmäßigen Fitnesseinbußen für die betreffenden Organismen verbunden sind. Die Frage könnte aber auch methodologisch beantwortet werden, indem die Fälle einer nachgewiesenen Selbstdarstellung als Phänomene verstanden werden, die die biologische Methodologie sprengen und damit keine (rein) biologischen Gegenstände mehr sind.

Denn wenn sich ein jenseits der ultimaten biologischen Zwecke stehendes Bedürfnis der Selbstdarstellung tatsächlich nachweisen ließe, dann würde dies die funktionale Ordnung, in die das Leben seiner durch Evolution gestalteten Natur nach gestellt ist, sprengen. Der Funktionalisierung jeder Eigenschaft im Hinblick auf eine Maximierung der Reproduktion kann sich nur ein Wesen entziehen, das in seinen Verhaltensäußerungen nicht mehr durchgängig der Natürlichen Selektion unterliegt. Ein solches Wesen, dessen morphologische Merkmale und Verhaltensweisen nicht mehr durch eine (allein) auf Fortpflanzung ausgerichtete funktionale Ordnung erklärt werden kann, kann nicht mehr (allein) als Gegenstand einer auf der Evolutionstheorie fundierten Biologie aufgefasst werden. Der Gegenstandsbereich der Biologie hat danach also dort seine Grenze, wo Organismen neben der Fortpflanzung andere, nicht auf diese bezogenen Ziele verfolgen.

Empirische Daten sprechen dafür, dass dies zurzeit allein auf den ↑Menschen zutrifft. Es ist daher offenbar ein spezifisch menschliches Merkmal, regelmäßig Verhaltensweisen zu zeigen, die vollkommen unabhängig von seiner Selbsterhaltung und Fortpflanzung stehen, die keine Rückwirkung auf ihn als Organismus einschließen müssen. Die fehlende Rückwirkung vieler Handlungen des Menschen auf ihn selbst, die im Gegensatz zum Verhalten der Tiere steht, veranlasst G. Simmel 1918 dazu, den Menschen als das »unzweckmäßige Wesen« zu bezeichnen: »Der Mensch hat eine Existenzstufe erreicht, die über dem Zweck steht. Es ist sein eigentlicher Wert, daß er zwecklos handeln kann«.[30] Dass Menschen, d.h. Vertreter der biologischen Spezies *Homo sapiens*, die einzigen Organismen sind, die sich z.T. der funktionalen Ordnung der Biologie entziehen können, ist allerdings nichts als ein empirisches Faktum.

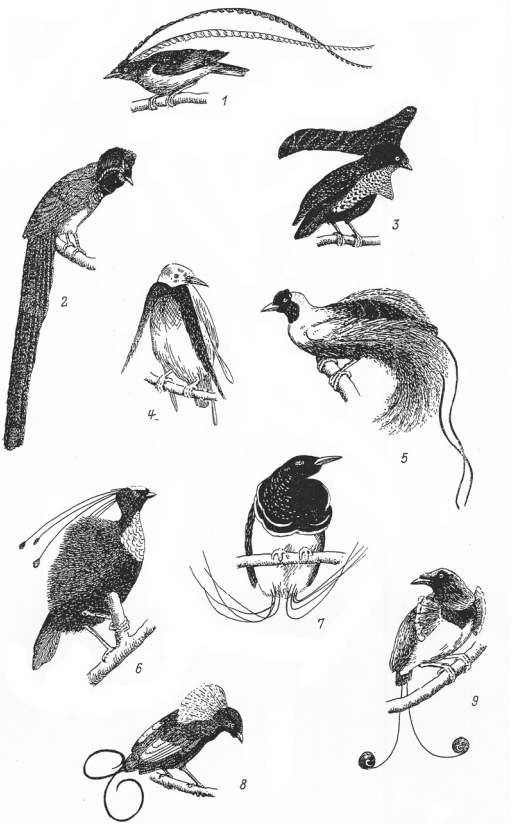


Abb. 453. Gattungen von Paradiesvögeln aus Neuguinea und benachbarten Inseln mit ausgeprägten Schmuckfedern. Die Vielfalt der Formen gilt als Beispiel »richtungsloser transspezifischer Evolution« (nach Brehm, Wallace und Friedmann; aus Rensch, B. (1954). Neue Probleme der Abstammungslehre: 59).

Luxusbildungen

Der Ausdruck ›Luxusbildung‹ wird Mitte des 19. Jahrhunderts eingeführt, um organische Phänomene zu beschreiben, denen eine biologische Funktion abgesprochen wird, die aber nicht unbedingt schädlich sein müssen. Das Wort erscheint zunächst im botanischen Kontext bei K.H. Schultz-Schultzenstein (1852: »Ueberbildungen (Luxusbildungen, Hypertrophien) der Blattvegetation«).[31] Der Mediziner R. Virchow verwendet den Ausdruck 1854 für eine Struktur, die zwar physiologisch ohne Bedeutung, aber auch nicht schädlich ist, z.B. den »guten und lobenswerten Eiter«: »Das Pus bonum et laudabile der Chirurgen ist an sich eine unnütze Production, eine reine Luxusbildung, allein sie ist meist unschädlich«.[32] Allgemein versteht Virchow unter einer »Luxusbildung« oder »Luxuration« eine Neubildung oder Wucherung im Körper, die »nutzlos und kurzlebig« ist.[33] In der Zoologie wird ›Luxusbildung‹ auch auf solche Strukturen angewandt, deren Ausfall durch andere kompensiert werden kann. So heißt es 1864 bei M. Benedikt: »Dass im Nervensystem eine grosse Luxusbildung herrsche und daher das Vikarriiren einzelner Theile für andere, pathologisch veränderte, eintreten könne, ist eine noch nicht gehörig gewürdigte Thatsache. Die grösste Luxusbildung herrscht in den Intelligenzsphären des Gehirns, da bekanntlich die eine Grosshirnhemisphäre atrophisch sein kann, ohne merkliche geistige Störungen hervorzurufen«.[34]

Abgeleitet ist der Ausdruck von dem im 16. Jahrhundert ins Deutsche entlehnten Wort ›Luxus‹ mit

Abb. 454. Der ausgestorbene Riesenhirsch, der vor 400.000 bis vor etwa 10.000 Jahren in weiten Teilen Europas lebte. Das Geweih erreichte eine Spannweite von bis zu vier Metern und ein Gewicht von 50 Kilogramm. Wie bei den anderen Hirschen wurde es jedes Jahr abgestoßen und neu gebildet. Die extreme Größe des Geweihs galt bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts als der wesentliche Grund für das Aussterben des Riesenhirsches; später wird v.a. die mit dem Ende der Eiszeit einsetzende Ausbreitung der Wälder und damit der Schwund der offenen Steppen- und Tundralandschaft aus dem Lebensraum des Riesenhirsches als entscheidender Grund angesehen (aus Lardner, D. (1856). Popular Geology (= The Museum of Science and Art, vol. 12): 145; eine ausführliche Beschreibung mit Abbildung vieler Geweihe bereits in Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles de quadrupèdes, Bd. 4: 66ff.).

der Bedeutung »üppiger Aufwand, Verschwendung, Prunk«. Es geht auf das lateinische ›luxus‹ »üppige Fruchtbarkeit« zurück, das wohl die ursprüngliche Bedeutung »Verrenkung, Verbogenheit« hat (vgl. das Adjektiv ›luxus‹ »verrenkt«). Einen »Luxus der Kräfte« macht F. Schiller in allen Verhaltensweisen eines Lebewesens aus, sofern diese nicht »zur Erhaltung seines Individuums und seiner Gattung verwendet werden«[35], z.B. im Spiel der Tiere und den überschüssigen Wuchsformen der Pflanzen.

Als ›Luxus‹ kann eine Erscheinung allein vor dem Hintergrund einer als Norm gesetzten Anforderung beurteilt werden. Für den Bereich der Kultur des Menschen ist dieser Standard manchmal (aus religiöser Sicht) mit den Bedingungen der Subsistenz gesetzt worden. Als ›luxuriös‹ können dann also alle Handlungen und Genüsse gelten, die die Anforderungen der unmittelbaren Lebenssicherung übersteigen. Auf der anderen Seite können gerade diese über die Lebensdienlichkeit hinausgehenden Handlungen als das spezifisch Menschliche und der eigentliche Bereich der Kultur bestimmt werden. Sie sind Ausdruck der Selbstgestaltung des Menschen in persönlich-individueller und in wertorientiert-normierter Hinsicht. Weil die Maßstäbe dieser Selbstgestaltungen nicht homogen sind, ist die Beurteilung eines Phänomens als Luxus nur relativ möglich. Als Kritik an der antiken und christlichen Vorstellung eines objektiv und absolut vorliegenden Luxus kann B. Mandeville zu Beginn des 18. Jahrhunderts in diesem Sinne sagen: »what is called superfluous to some degree of People, will be thought requisite to those of higher Quality«.[36] Bei Mandeville steht diese Einsicht in die Relativität des Luxus im Kontext seiner Überzeugung, dass persönliche Laster (»private vices«) ökonomisch nützlich (»publick benefits«) sein können.

Parallel zum Bereich der Kultur des Menschen stellt sich auch in der Biologie die Frage, vor welchem Hintergrund und nach welchem Maßstab ein Merkmal als überflüssiger Luxus beurteilt werden kann. In der Regel wird das Überleben des einzelnen Organismus als dieser Maßstab angesehen. Alle organischen Bildungen, die dem Überleben des einzelnen Organismus nicht dienlich sind, wären damit als Luxus anzusehen. Nicht dem Überleben dienliche Merkmale finden sich besonders augenfällig bei domestizierten Tieren. Schon C. Darwin bezeichnet diese Merkmale, z.B. die ungewöhnliche Größe einiger Körperteile von gezüchteten Tieren als *Luxurieren* (»luxuriance«).[37] Ähnliche Erscheinungen erkennt Darwin bei Hybriden, d.h. Organismen, die aus der Kreuzung sehr unterschiedlicher Eltern hervorgegangen sind (später bekannt als »Luxurieren der Bastarde«[38]). In Bezug auf Pflanzen wird schon seit dem 18. Jahrhundert von *luxurierenden* (engl. »luxuriant«) Erscheinungen gesprochen, wenn einzelne Teile der Blüte auf Kosten anderer stark vermehrt auftreten (Linné 1760: »A flower is said to be luxuriant, when some of the Parts of Fructification are augmented in Number, and others thereby excluded«).[39]

»Unzweckmäßige Einrichtungen in der lebenden Natur«[40] gibt es nach Meinung der meisten Biologen zu Beginn des 20. Jahrhunderts viele. F.A.F.C. Went nennt z.B. die auffällige Färbung von Blüten, die nicht von Insekten besucht werden.[41] Für den Botaniker K. Goebel sind viele Erscheinungen im Bereich der Blüte, besonders ausgeprägt bei Orchideen, »vom platten Nützlichkeitsstandpunkt« des Darwinismus aus als eine »Luxusanpassung« anzusehen. In Wahrheit handele es sich dabei aber nicht um einen Luxus,

weil die Formen »zwar nicht an sich (d.h. wenn man nur auf das Rücksicht nimmt, was erreicht wird), aber für eine Orchidee zweckmäßig« seien.[42]

Zur Erklärung von Strukturen, die offenbar keinen selektiven Vorteil verleihen und insofern als nicht zweckmäßig erscheinen, werden in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts immer wieder orthogenetische Vorstellungen bemüht (↑Fortschritt). O. Abel spricht 1928 von einem »biologischen Trägheitsgesetz«, das im »Beharren in einer einmal eingeschlagenen Spezialisationsrichtung« besteht, auch wenn diese zur Bildung unzweckmäßiger Einrichtungen führt.[43] Abel will dieses Prinzip rein mechanisch verstanden wissen und vergleicht es mit dem Beharren in der Bewegung bei mechanischen Prozessen. K. Beurlen gibt 1937 als Erklärung für die »exzessive Formbildung« in einzelnen Stammesreihen – er spricht von »inadaptiven Formenreihen« (die z.B. zu den großen Eckzähnen des Säbelzahntigers führten) – eine »Überspezialisierung« an: Die Spezialisierung einer Struktur habe sich hier »hinsichtlich ihres Anpassungswertes als unproduktiv erwiesen, da sie eine durchgreifende Umbildung nicht mehr zuließ«.[44] Beurlen argumentiert hier weiter dafür, »daß unabhängig vom Anpassungswert die einmal gegebene Differenzierungsrichtung beibehalten wird, daß die Entwicklung gerichtet, orthogenetisch abläuft, wobei die Richtung nicht teleologisch durch einen Zweck oder ein Ziel bestimmt wird, sondern durch die gegebene Gestaltgesetzlichkeit, aus der die weitere Entwicklung nicht herauskam, auch wenn sie sich als unzweckmäßig oder schädlich erweist«.[45]

Eine konsequente selektionstheoretische Betrachtung des Phänomens kann dieser Argumentation nicht folgen. Theoretisch plausibler ist es, wenn H. Krieg eine »Luxusbildung« 1937 deutet als »eine Eigenschaft, welche den funktionell zweckmäßigen (nicht nur den notwendigen) Ausbildungsgrad überschritten, einen schädlichen Ausbildungsgrad aber noch nicht erreicht hat«.[46] Luxusbildungen seien zwar für die Erhaltung der Arten und Individuen zwecklos, aber zumindest vorläufig »ohne Schaden tragbar«.[47] Als Erklärung für die Entstehung der Luxusbildungen gibt Krieg ein »Abreagieren von Überschüssen in der Ernährungsbilanz« an.[48]

Unter der Voraussetzung der Selektion versteht auch B. Rensch die Luxusbildungen 1947 als »tragbare Sinnlosigkeiten«[49], die nicht um ihrer selbst willen entstanden sein können. Rensch interpretiert ihr Entstehen als »allometrisch bedingte Nebenerscheinungen der Körpergrößensteigerung«.[50]

In gewisser Weise konsequent ist es, wenn W.K. Weyrauch die Vogelnester 1941 ganz allgemein als

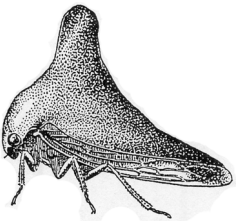


Abb. 455. Eine Buckelzirpe (Membracidae) der Art Telamona declivata *mit dem für die Familie typischen Auswuchs des Halsschilds (Pronotums). H. Weber interpretiert diese Auswüchse 1930 als »atelische Bildungen«, d.h. funktionslose Strukturen. Ähnliche bizarre Strukturen, z.B. die langen Stiele der Augen bei den Stielaugenfliegen, gelten als Produkte einer sexuellen Selektion, weil die Weibchen die extreme Bildung dieser Strukturen bei den Männchen in der Partnerwahl bevorzugen. Auch für die Pronotumfortsätze der Buckelzirpen werden verschiedene Funktionen diskutiert; sie könnten zum Schutz vor Feinden oder physiologischen Zwecken dienen (vgl. Wood, T.K. (1993). Diversity in the New World Membracidae. Ann. Rev. Entomol. 38, 409-433) (Abb. nach Osborn; aus Weber, H. (1930). Biologie der Hemipteren. Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe: 7, Abb. 4e).*

Luxusbildungen bezeichnet, weil es Vögel gibt, die auch ohne sie auskommen.[51] Werden allein die Merkmale, die das Überleben des Organismus sicherstellen, als frei von Luxus bestimmt, dann sind allgemein alle mit der Fortpflanzung und Sexualität verbundenen Phänomene als Luxuserscheinungen anzusehen. Dies trifft insbesondere auf alle sekundären Geschlechtsmerkmale, wie z.B. die auffälligen Färbungen vieler Vögel oder die Geweihe und Hörner vieler Säugetiere, zu – konsequent gilt es aber auch für die Geschlechtsorgane selbst. Für viele in diesem Sinne als Luxus bestimmte Merkmale kann ein Antagonismus zwischen der auf die Fortpflanzung (einschließlich der Sexualität) und der auf die Selbsterhaltung gerichteten Selektion konstatiert werden. H.-W. Koepcke urteilt in diesem Sinne 1974: »Die Träger von Luxusbildungen zeigen, bis zu welchem Grade die Selbstbehauptung der Individuen durch die Belange der Arterhaltung beschränkt werden kann«.[52] Seit den 1970er Jahren werden Modelle entwickelt, in denen gezeigt wird, dass es gerade die Einschränkung der Fähigkeit zur Selbsterhaltung sein kann, die der (sexuellen) Selektion eines Merkmals zugrunde liegt: Organismen, die sich trotz eines für ihr Überleben hinderlichen Merkmals (z.B. einer für Räuber auffälligen Färbung) erhalten, beweisen damit eine hohe Fitness und sind für Paarungspartner besonders attraktiv, so dass sich dieses Merkmal in der Population ausbreitet (»Handicap-Prinzip«).[53]

Aus einer evolutionstheoretischen Warte beurteilt, ruht der Begriff der Luxusbildung auf einer insgesamt sehr fragwürdigen Basis. Weil es die Maximierung der Fitness ist, die evolutionstheoretisch als die entscheidende formende Kraft für die Organismen angesehen wird, und weil die Fitness unmittelbar mit dem Fortpflanzungserfolg zusammenhängt, macht es wenig Sinn, die auf die Fortpflanzung gerichteten Merkmale als ›Luxus‹ zu beurteilen – denn dann wäre gerade das die Organismen am meisten Prägende, nämlich ihre Ausrichtung auf die Maximierung der Fortpflanzung, als das Überflüssige im Sinne des Luxus bestimmt. Evolutionstheoretisch beurteilt, liegen die Verhältnisse eher umgekehrt: Nicht die mit der Fortpflanzung zusammenhängenden organischen Bildungen und Leistungen, sondern die (allein) für die Erhaltung des Individuums zweckmäßigen Einrichtungen sind als überflüssiger Luxus anzusehen. Solange eine Population der Natürlichen Selektion unterliegt, werden solche nur dem Individuum und nicht zumindest gleichzeitig seiner Fortpflanzung dienenden Merkmale nicht entstehen können. Sie sind daher weitgehend das Privileg des Menschen.

Hypertelie

Als ›Hypertelie‹ wird das Wachstum oder die Formung eines Körperteils über das für Organismen einer Gruppe normale Maß hinaus bezeichnet. Der Begriff wird 1873 von C. Brunner von Wattenwyl geprägt.[54] Er ist folgender Ansicht: »In der ganzen Natur finden wir ausser den Manifestationen der Nothwendigkeit zum Kampfe ums Dasein das Gepräge der luxuriösen Schönheit«.[55] Brunner zählt dazu sowohl »ästhetische Tendenzen« als auch »abstossende und unsinnige Formen«. Der Begriff bezieht sich damit auf das ganze Spektrum der extremen Entwicklung von Strukturen in Größe, Form oder Färbung, die jenseits des für den Organismus Nützlichen zu sein scheint.

G.G. Simpson hält die meisten hypertelischen Merkmale 1953 für sekundäre Geschlechtsmerkmale, sie seien also im Rahmen der sexuellen Selektion entstanden[56] (z.B. das große Geweih des Riesenhirsches; vgl. Abb. 454). Aber auch besonders extreme Spezialisierungen zum Nahrungserwerb können darunter fallen (wie z.B. die mächtig entwickelten Eckzähne mancher ausgestorbener Landraubtiere).

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts werden Strukturen, die offenbar keine biologische Funktion aufweisen, auch als ***atelische Bildungen*** bezeichnet. A. Handlirsch führt den Ausdruck 1915 ein.[57] Er versteht unter einer ›atelischen Bildung‹ oder einer *Atelie* eine biologische Struktur, die »keinen bestimmten Zweck hat«[58], also »nicht durch Selektion im Sinne Darwins entstanden« ist[59]. Insbesondere für die taxonomische Gruppen niederen Ranges (Varietäten, Aberrationen, Rassen und Spezies) gilt nach Handlirsch, dass sie sich »fast immer nur durch atelische Bildungen unterscheiden«.[60] Nach der Einführung durch Handlirsch wird der Ausdruck ›atelische Bildungen‹ seit den 1930er Jahren von anderen Autoren übernommen[61]; er ist aber insgesamt umstritten[62]. In einem aktuellen biologischen Lexikon werden atelische Bildungen definiert als »Strukturen, die scheinbar für einen Organismus ohne Bedeutung sind, also keinen Anpassungscharakter zu besitzen, ja sogar in manchen Fällen (hypertelische Bildungen) zweckwidrig zu sein scheinen«.[63] Viele physiologische Einrichtungen gelten von einem Ingenieurstandpunkt aus gesehen als »unzweckmäßig«, z.B. die unvollständige Trennung von Körper- und Lungenkreislauf des Blutes bei den Amphibien und meisten Reptilien.[64]

Nachweise

1 Schlegel, F. (1800). Gespräch über die Poesie. Athenaeum 3, 58-128: 83; vgl. Kühne-Bertram, G. (1995). Selbstdarstellung. Hist. Wb. Philos. 9, 383-386.
2 Schiller, F. (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen (NA 20, 309-412): 406.
3 Schleiermacher, F., Psychologie (Sämmtliche Werke, 3. Abth. Zur Philosophie, Bd. 6, Berlin 1862): 245.
4 a.a.O.: 247.
5 a.a.O.: 248.
6 ebd.
7 Groos, K. (1896). Die Spiele der Thiere: 161.
8 a.a.O.: 296; 293.
9 Groos, K. (1896/1907). Die Spiele der Thiere: 309.
10 Groos, K. (1896/1930). Die Spiele der Tiere: 130.
11 Lloyd Morgan, C. (1900). Animal Behaviour: 316.
12 Armstrong, E.A. (1949). Diversionary display, part 1. Connotation and terminology. Ibis 91, 88-97: 97.
13 Nägeli, C. (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 30.
14 Goebel, K. (1919/24). Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen: 35.
15 Buijtendijk, F.J.J. (1927-28). Anschauliche Kennzeichen des Organischen. Philosophischer Anzeiger 2, 391-402: 401f.
16 Lorenz, K. (1943). Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. 5, 235-409: 393.
17 a.a.O.: 394.
18 Vgl. Müller, H. (1988). Philosophische Grundlagen der Anthropologie Adolf Portmanns: 70ff.; Hennen, A.M. (2000). Die Gestalt der Lebewesen: 96ff.
19 Portmann, A. (1957). Die Erscheinung der lebendigen

Gestalten im Lichtfelde. In: Ziegler, K. (Hg.). Wesen und Wirklichkeit des Menschen, 29-41: 40.
20 Portmann, A. (1955). Das Lebendige als vorbereitete Beziehung. Eranos-Jahrbuch 24, 485-506: 502.
21 Portmann, A. (1965). Aufbruch der Lebensforschung: 65; 70.
22 Portmann, A. (1975). Das Spiel als gestaltete Zeit. Z. Pädagogik 21, 335-340: 338.
23 Portmann, A. (1956). Biologie und Geist (Freiburg 1963) 140.
24 Remane, A. (1963). Begrüßungsansprache. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1964, 35-36: 36.
25 Lorenz, K. (1983). Der Abbau des Menschlichen: 129f.
26 Gadamer, H.-G. (1960/72). Wahrheit und Methode: 103.
27 Bredekamp, H. (2005). Darwins Korallen. Frühe Evolutionsmodelle und die Tradition der Naturgeschichte: 77.
28 Schröter, H. (2008). Natur als Erscheinung – Zur Bedeutung der Tiergestalt. Adolf Portmanns kritische Ergänzung der darwinistischen Evolutionsbiologie. In: ders. (Hg.). Weltentfremdung – Weltoffenheit, Alternativen der Moderne. Perspektiven aus Wissenschaft – Religion – Kunst, 271-285; vgl. ders. (1985). Verwindung der Wissenschaften. Portmanns phänomenologische Biologie. In: Hesse, H. (Hg.). Natur und Wissenschaft. Konkursbuch 14, 29-45.
29 Hassenstein, B. (1969). Aspekte der „Freiheit" im Verhalten der Tiere. Universitas 24, 1325-1330.
30 Simmel, G. (1918). Lebensanschauung. Vier metaphysische Kapitel (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425: 248; vgl. ders. (1916-17). Vorformen der Idee. Aus den Studien zu einer Metaphysik (Gesamtausgabe, Bd. 13, Frankfurt/M. 2000, 252-298): 256.
31 Schultz-Schultzenstein, K.H. (1852). Die organischen Entwicklungsstufen der Anaphytosen an den Pflanzen. Flora oder allgemeine botanische Zeitung 35, 577-585; 598-608: 579f.
32 Virchow, R. (1854). Allgemeine Störungen der Ernährung. In: ders. (Hg.). Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie, Bd. 1. Allgemeine Störungen der Ernährung und des Blutes, Krankheiten des Bewegungsapparates, 271-371: 349; vgl. auch Weber, C.O. (1858). Zur Entwicklungsgeschichte des Eiters. Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie 15, 465-530: 514.
33 Virchow (1854): 331.
34 Benedikt, M. (1864). Elektrotherapeutische und physiologische Studien über Augenmuskellähmungen. Archiv für Ophthalmologie 10, 97-122: 120.
35 Schiller, F. (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen (NA, Bd. 20, 309-412): 406.
36 Mandeville, B. de (1705/14). The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits, vols. (Oxford 1924): I, 108.
37 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 265.
38 Vgl. Wurmbach, H. (1957). Lehrbuch der Zoologie, Bd. I: 113.
39 Vgl. Linné, C. von (1760). An Introduction to Botany. Containing an Explanation of the Theory of that Science, and an Interpretation of its Technical Terms. Extracted from the works of Dr. Linnæus [by J. Lee]: 53.
40 Went, F.A.F.C. (1907). Über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur. Biol. Centrbl. 27, 257-271: 262.
41 ebd.
42 Goebel, K. (1919/24). Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen: 34f.
43 Abel, O. (1928). Das biologische Trägheitsgesetz. Biol. Gen. 4, 1-102: 94.
44 Beurlen, K. (1937). Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre: 62; 69.
45 a.a.O.: 72.
46 Krieg, H. (1937). Luxusbildungen bei Tieren unter besonderer Berücksichtigung der luftlebenden Wirbeltiere. Zool. Jahrb. (Abt. Systematik) 69, 303-318: 313.
47 a.a.O.: 309.
48 a.a.O.: 318.
49 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 64.
50 a.a.O.: 229.
51 Weyrauch, K.W. (1941). Fortschr. Zool. 5: 362; vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: II, 896.
52 Koepcke (1971-74): II, 902.
53 Zahavi, A. (1975). Mate selection – a selection for a handicap. J. theor. Biol. 53, 205-214.
54 Brunner von Wattenwyl, C. (1873). Ueber die Hypertelie in der Natur. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 23, 133-138.
55 a.a.O.: 135.
56 Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution: 287.
57 Handlirsch, A. (1915). Hypertelie und Anpassung. Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien 65 (Beil.), 119-135: 133.
58 a.a.O.: 124.
59 a.a.O.: 131.
60 a.a.O.: 134.
61 Weber, H. (1930). Biologie der Hemipteren. Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe: 12; 32; ders. (1933). Lehrbuch der Entomologie: 512; Osche, G. (1966). Grundzüge der allgemeinen Phylogenetik. In: Handbuch der Biologie, Bd. III/2, 817-906: 894.
62 Kritisch z.B. schon Abel, O. (1929). Paläobiologie und Stammesgeschichte: 171.
63 Lexikon der Biologie (1983/99): II, 68.
64 Vgl. Kramer, G. (1949). Macht die Natur Konstruktionsfehler? Wilhelmsh. Vortr. 1, 1-19: 8f.

Literatur

Kühne-Bertram, G. (1995). Selbstdarstellung. Hist. Wb. Philos. 9, 383-386.

Selbsterhaltung

Das deutsche Wort ›Selbsterhaltung‹ erscheint vereinzelt bereits im 17. und frühen 18. Jahrhundert (von Grimmelshausen 1669: »selbst-Erhaltung«[1]; von Pufendorf 1711: »Zu der einem jeden Menschen so wohl von der Natur als Vernunfft so hoch recommendirten Selbst-Erhaltung gehöret auch die sein selbst Beschützung oder die Abkehrung alles desjenigen Bösen so zu des Menschen Schaden oder Verletzung gereichen«[2]). In terminologischer Absicht und im Kontext biologischer Überlegungen wird das Wort Mitte des 18. Jahrhunderts gebraucht. J.S. Halle schreibt 1757: »Der Schmerz der Thiere ist der Stachel, der dieselben zur Selbsterhaltung anspornt, er ist der Schild, der das Leben derselben in Schuz nimt«.[3] Wenig später erscheint das Wort bei H.S. Reimarus, zunächst in einer Übersetzung Ciceros, dann in terminologischer Verwendung.[4]

Im Englischen wird der entsprechende Ausdruck schon sehr viel länger im Sinne eines universalen und charakteristischen Grundprinzips der organischen Welt verwendet (Marana 1643: »Self-Preservation being common to all Animals«[5]; Ray 1714: »instinct of Self-preservation«[6]).

Die ältere Begriffsgeschichte von ›Selbsterhaltung‹ wird traditionell in drei historische Stadien gegliedert: das Konzept der Selbsterhaltung als dynamische Eigenleistung von Gegenständen und Wesen in der Stoa, die als Abhängigkeit von Gott gedachte Selbsterhaltung in der Scholastik und die frühneuzeitliche Formulierung eines allgemeinen Beharrungsprinzips.[7] Die kybernetische Modellierung eines dynamischen Mechanismus der Selbsterhaltung, wie sie schon in den organischen Regulationsvorstellungen des 18. und 19. Jahrhunderts entworfen ist, lässt sich als eine vierte Phase anschließen.

Antike

Seit der Antike wird die Erhaltung eines Lebewesens in Abhängigkeit von bestimmten eigenen Leistungen und Bedingungen der Umwelt gedacht. Bei Hippokrates heißt es, ein Lebewesen brauche für seine Existenz Nahrung und für seine Erhaltung Kühlung. Eine besondere Funktion im Hinblick auf die Selbsterhaltung wird in den hippokratischen Texten dem Feuer oder dem Wind zugeschrieben, insofern sie viele organische Funktionen regeln (»διέπον«) oder steuern (»κυβερνᾶ «) (↑Regulation).[8] Die Erhaltung des Lebens wird auf ein harmonisches Verhältnis von Stoffen und Zustandsgrößen zurückgeführt (↑Gleichgewicht). Der heilende Eingriff des Arztes beruht nach hippokratischer Lehre auf der Aktivierung der Selbstheilungskräfte des Körpers (»natura medicatrix«): Die Natur selbst heilt die Krankheiten (»νούσων φύσιες ἰητροί«).[9] Nach antiker Lehre werden auch bestimmte Triebe für die Selbsterhaltung verantwortlich gemacht: Von einem Schöpfergott seien die Lebewesen planvoll mit einer »Begierde nach Leben« und einem »Furcht vor dem Tod« ausgestattet, bemerkt beispielsweise Xenophon.[10] Damit die Lebewesen ihre Selbsterhaltung anstreben, seien die darauf gerichteten Lebensfunktionen (wie z.B. Ernährung und Schlaf) mit einem Gefühl der Lust verbunden.[11]

Bei Aristoteles wird die Erhaltung des Organismus wesentlich als Funktion für seine Reproduktion und die Erhaltung der Art gedeutet.[12] Aristoteles argumentiert, die Erhaltung eines Lebewesens sei nur möglich, insofern es sich ernähre.[13] Über die Ernährung erhält ein Lebewesen nach Aristoteles sein Sein oder sein Wesen (»σώζει […] τὴν οὐσίαν«).[14] Daneben stellt er auch klar, dass Lebewesen Einrichtungen aufweisen, die ihrer Erhaltung dienen: So sei der Schlaf eine solche Einrichtung, denn seine Finalursache ist die Erhaltung (»σωτηρία«) des Tieres.[15] Auch ist Aristoteles sich im Klaren darüber, dass Tiere für ihren Erhalt auf Ressourcen aus der Umwelt angewiesen sind, so z.B. auf Nahrung und auf Abkühlung.[16] Schließlich kann die Seele, deren unterstes Vermögen das der Ernährung ist, insgesamt als die Aktivität der »organischen Selbsterhaltung« interpretiert werden (Hübner 1999).[17]

Von einer eigenen Theorie der Selbsterhaltung kann aber bei Aristoteles trotzdem kaum die Rede sein. Das Konzept der Selbsterhaltung nimmt in der Biologie des Aristoteles keine zentrale Stellung ein. Das Leben der Tiere und Pflanzen wird bei ihm nicht durch die Ausrichtung auf die Selbsterhaltung entworfen, sondern als Ausdruck einer Finalursache der Natur, die insgesamt auf das Gute abzielt und im Falle der Lebewesen die Entfaltung ihrer Potenzen bewirkt. Auch die Teleologie des Organischen bezieht Aristoteles weniger auf das Beharren als vielmehr die

Die Selbsterhaltung ist die Gesamtheit der Strukturen, Prozesse und Aktivitäten, die der Verlängerung der Existenz eines Organismus dienen (und dafür selektiert wurden). Diese lassen sich in die beiden obersten funktionalen Referenzen der Ernährung und des Schutzes einteilen.

Selbsterhaltung (Halle 1757) *254*
Dauerfähigkeit (von Pannewitz 1841) *266*
Erhaltungsmäßigkeit (Möbius 1878) *265*
Autosustentation (Roux 1914) *266*
Sicherhaltung (Hafner 1996) *266*

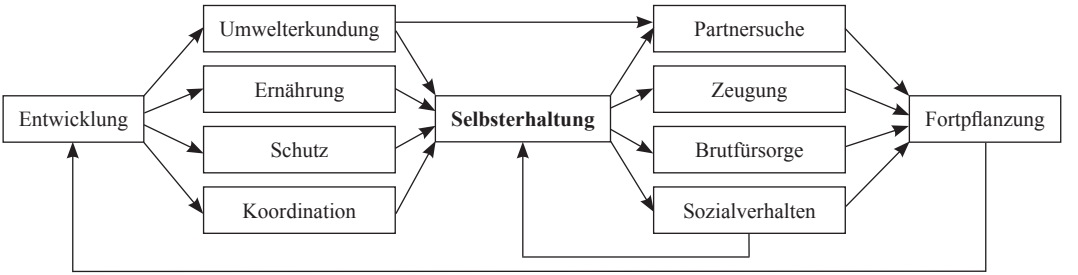


Abb. 456. Die zentrale Stellung der Selbsterhaltung im Zyklus der organischen Funktionen.

Dynamik des gerichteten Veränderns der Lebewesen. Ein Grund für dieses Fehlen einer Selbsterhaltungstheorie bei Aristoteles kann darin gesehen werden, dass er Naturforscher und Philosoph, nicht aber Arzt war – in der Antike (und später) wird der Aspekt der Selbsterhaltung des Lebendigen aber besonders von Ärzten betont.[18]

Im Unterschied dazu entwickelt die Stoa eine Theorie der Selbsterhaltung des individuellen Körpers. Chrysipp aus dem dritten vorchristlichen Jahrhundert wird von Diogenes Laertius mit den Worten wiedergegeben: »für jedes lebende Wesen sei seine erste ihm von selbst zugewiesene Angelegenheit sein eigenes Bestehen sowie das Bewußtsein davon«; der erste Trieb, der sich in einem lebenden Wesen regt, sei der der *Selbsterhaltung* (»οἰκείωσις«)[19]. Ähnlich heißt es bei Cicero: »Jedes Lebewesen liebt sich selbst und strebt von seiner Geburt an danach, sich zu erhalten [ut se conservet], weil ihm dies als erster Instinkt [appetitus] für sein ganzes Leben von der Natur gegeben ist, um sich zu erhalten und damit es in den besten seiner Natur gemäßen Bedingungen besteht«.[20] Für Cicero stellt es einen natürlichen Trieb (»appetitus«) der Tiere dar, sich gesunden Dingen anzunähern und gefährliche Dinge zu meiden (»accessum ad res salutares a pestiferis recessum«).[21] Er stellt die Selbsterhaltung dabei als ein grundlegendes Prinzip neben die ↑Arterhaltung (»conservatio […] generis«), die auf die Fortpflanzung und Brutpflege bezogen ist.[22] Bei Seneca wird der Selbsterhaltungstrieb und die Eigenliebe zu dem Rüstzeug, das die Natur den Lebewesen mitgegeben hat; die *Sorge für mich* (»cura mei«) wird als ein erster Trieb angesehen, der allen Lebewesen nicht eingepflanzt, sondern angeboren ist (»nec inseritur, sed innascitur«).[23] Sie stelle eine natürliche Sorge um das eigene Wohl dar (»naturalis amor salutis suae«[24]), und indem die Lebewesen das aufsuchen, was dem eigenen Wohl dient und das meiden, was ihnen schadet,[25] richten sie sich insgesamt auf die eigene Erhaltung (»ad permanendum«[26]) aus.

Auffallend ist, dass die Autoren der Stoa die Selbsterhaltung vorwiegend mit dem Phänomen des Lebens (aber auch mit der Welt als Ganzes gegenüber der sie umgebenden Leere) in Verbindung bringen. Die Selbsterhaltung wird als eine aktive Tätigkeit der Lebewesen verstanden. Ein durch Selbsterhaltung charakterisiertes organisches Gebilde hat »eine nicht mehr mechanisch erklärbare Rückkopplung der Teile zum Ganzen und zu einander und existiert nur auf Grund des reflexiven, vom Organismus selbst zu leistenden Prozesses« (Brandt 2003).[27] Diese spezifische Bedeutung wird in der späteren Rezeption der stoischen Selbsterhaltungstheorien aber nur unzureichend bewahrt. Dies hängt möglicherweise auch mit einem Übersetzungsproblem zusammen, denn für den griechischen Kunstausdruck ›οἰκείωσις‹ etablieren sich keine terminologischen Übersetzungen. Auch das deutsche Wort ›Selbsterhaltung‹ trifft den stoischen Begriff nicht genau, weil bei ihm die aktivische Bedeutung weniger vorherrscht und er daher auch auf physikalische Prozesse der Erhaltung von Ruhe und Bewegung bezogen werden kann.[28] Neben dem aktivischen Verständnis der Selbsterhaltung in der Stoa wird das damit bezeichnete Phänomen aber auch als ein Prozess verstanden, der in dem Kreisen eines *Pneuma* besteht, das durch seinen Kreislauf den Körper zusammenhält und ihn gegenüber der Gefahr der Auflösung in die ihn umgebende Leere erhält.[29] Dieser Zusammenhalt garantierende Kreislauf findet sich nach stoischer Vorstellung nicht nur in Organismen, sondern auch in nicht belebten Gegenständen wie Steinen.

Auch in der Physiologie des römischen Arztes Galen spielt die Selbsterhaltung eine grundlegende funktionale Rolle. So heißt es: »Die Vermögen [δύναμις] [eines Lebewesens] sind immer auf ein Ziel ausgerichtet, nämlich seine eigene Erhaltung [ἑαυτῆς φυλακή] […]. Daher bildet es ein erstes Ziel seiner Natur [οὐσία], die normalen Bedingungen des Stoffaustauschs zu erhalten«.[30] Das Leben selbst besteht für Galen im Wesentlichen in der Fä-

higkeit zur Erhaltung der organischen Kräfte (»αὐτὸ γὰρ τὸ ζῆν ἡμῖν ἐκ τῆς τούτων [δυνάμεών] ὑπάρχει φυλακῆς«).[31]

Mittelalter

In der scholastischen Lehre des christlichen Mittelalters sind es nicht mehr die Gegenstände oder Wesen selbst, die sich durch ihre eigene Aktivität erhalten, sondern sie sind für ihre Existenz und für ihren Bestand auf die ihnen von außen zukommende und von ihnen passiv empfangende Leistung Gottes angewiesen. H. Blumenberg spricht 1969 von dem »transitiven theologischen Modell der scholastischen *conservatio*«.[32] Die Vorstellung der selbstgeleisteten, reflexiven Erhaltung der Lebewesen weicht also dem theologischen Konzept, nach dem ihre Erhaltung der Gnade Gottes verdankt ist. Innertheologisch kann es dann zu Auseinandersetzungen darüber kommen, ob die Bezogenheit der Lebewesen auf Gott als ein einmaliger Schöpfungsakt mit anschließender Autonomie, also den menschlichen Kunstwerken analog, oder als eine beständige göttliche Wirkung oder sogar eine immer wieder neu zu vollziehende Schöpfung, eine *creatio continua*, zu denken ist.

Thomas von Aquin identifiziert im Anschluss an arabische Gelehrte eine besondere Kraft in der untersten Seele der Lebewesen, der Pflanzenseele, die *Ernährungskraft* (»vis nutritiva«), deren Aufgabe in der Erhaltung des Lebewesens besteht. Sie ist also auf das Lebewesen selbst ausgerichtet, während das Ziel einer anderen Kraft dieser Seele, der *Zeugungskraft* (»vis generativa«), die Erzeugung anderer Lebewesen sei (↑Vitalismus: Lebenskraft).[33] Weil der Seele in diesen Konzeptionen seit Aristoteles die Funktion der Steuerung der organischen Prozesse zugeschrieben wird, kann hier allgemein von dem »Steuermann-Modell der Seele« gesprochen werden.[34] Auch das natürliche Streben (»inclinatio«) des Menschen ist nach Thomas auf seine Selbsterhaltung ausgerichtet.[35] Thomas weitet sein Konzept der Selbsterhaltung allgemein auf alles in der Natur Seiende aus; jeder Naturgegenstand strebe nach der Erhaltung seiner selbst: »quaelibet res naturaliter conservationem sui esse appetit«.[36]

Frühe Neuzeit

In der Medizin des 16. Jahrhunderts spielt die Selbsterhaltung als ein Prinzip der Heilung eine wichtige Rolle. Nach Paracelsus ist es die Natur, die die eigentliche Heilung des Kranken bewirke. Die Kunst des Arztes bestehe allein darin, die im Körper sitzenden Kräfte der Natur zu unterstützen.[37]

In der Frühen Neuzeit avanciert die Selbsterhaltung zu einem universalen Prinzip der Erklärung des Verhaltens von Gegenständen, so dass sie bei R. Descartes und I. Newton in Form von Prinzipien der Beharrung von Gegenständen und Trägheitsgesetzen der Materie erscheinen kann. Den Ursprung dieser Entwicklung sieht R. Spaemann in der politischen Philosophie der frühen Neuzeit bei B. Telesio und T. Campanella, die – entgegen der aristotelischen Tradition – nicht mehr das Gute als das Ziel des Lebens, sondern umgekehrt das das Leben Erhaltende als das Gute definieren. Spaemann spricht in diesem Zusammenhang von einer »Inversion der Teleologie«[38], insofern das Sein nicht mehr dynamisch als ausgerichtet auf ein Ziel vorgestellt wird, sondern die Dynamik vielmehr bezogen ist auf die »Erhaltung dessen, was ohnehin schon ist«.[39] Die Selbsterhaltung wird von einem bloßen Mittel zur Erreichung von etwas anderem (z.B. des Guten oder Ewigen) selbst zum höchsten Gut, so dass selbst die Gottesliebe und das Streben nach Glück als Mittel für den Zweck der eigenen Erhaltung ausgegeben werden können. Campanella erklärt 1620 die Erhaltung insgesamt als höchstes Gut aller Dinge: »Conservatio igitur summum bonum est rerum omnium«.[40] Während hier die Selbsterhaltung zentrales Begründungselement in einer praktischen und politischen Philosophie ist, wird sie später auch für die Naturphilosophie zentral.

Besonders prominent ist die Deutung der Selbsterhaltung als politisches (Fundierungs-)Prinzip in T. Hobbes' ›Leviathan‹ (1651). Hobbes behandelt sie als ein natürliches Recht des Menschen[41], das mit der Vernunft in Verbindung steht[42] und als letzte Begründungsinstanz für die Legitimität des Staates herangezogen wird[43]. Dem Staat wird nicht mehr die Aufgabe der Ermöglichung des guten Lebens zugeschrieben, sondern zunächst nur die der Lebenssicherung überhaupt. Die Furcht vor dem eigenen Untergang, und damit das Streben nach Selbsterhaltung, ist es, das an der Wurzel des Staates stehe. Ein sozial-ökonomischer Interpretationsansatz versucht das Verständnis der Selbsterhaltung als ein Konstitutionsprinzip des Sozialen aus dem »Ordnungsschwund« der damaligen Zeit (durch den Englischen Bürgerkrieg und den 30-jährigen Krieg) sowie der historischen Situation der Konsolidierung eines individualistischen und kapitalistischen Wirtschaftssystems zu erklären.[44] Wo die Selbstbezogenheit in Form der Sicherung und Akkumulation des Privateigentums als Prinzip der Wirtschaft fungiert, ist es nicht fern, die Selbsterhaltung als Prinzip des Staates zu etablieren. In einer sich säkularisierenden Gesellschaft liefert die Selbsterhaltung auf diese Weise den durchgehenden und

»[F]ür jedes lebende Wesen sei seine erste ihm von selbst zugewiesene Angelegenheit sein eigenes Bestehen sowie das Bewußtsein davon« (Chrysipp; nach Diogenes Laertius 7, 85).

»Jedes Lebewesen liebt sich selbst und strebt von seiner Geburt an danach, sich zu erhalten, weil ihm dies als erster Instinkt für sein ganzes Leben von der Natur gegeben ist, um sich zu erhalten und damit es in den besten seiner Natur gemäßen Bedingungen besteht« (Cicero, De finibus V, 24).

»Vor allem dieses Rüstzeug hat die Natur in ihnen [d.h. den Tieren] angelegt zum Überleben, den Selbsterhaltungstrieb und die Eigenliebe« (Seneca 121, 24).

»Die Vermögen [eines Lebewesens] sind immer auf ein Ziel ausgerichtet, nämlich seine eigene Erhaltung […]. Daher bildet es ein erstes Ziel seiner Natur, die normalen Bedingungen des Stoffaustauschs zu erhalten« (Galen, De methodo medendi 642).

»Das Leben der Lebewesen ist die Erhaltung aller Vermögen und Aktionen [facultatum actionumque omnium conseruatio]. Sie erfolgt durch das Herz und durch die von dort fortfließende Wärme. Der Tod ist die Vernichtung der Lebenskraft und aller Vermögen« (Fernel 1542/51, 414; V, 16).

»Self-Preservation being common to all Animals« (Marana 1643, 171).

»[Die] Erhaltung eines zur Verderbnis im höchsten Grade hinneigenden Körpers macht den Begriff des Lebens aus, und in dieser Beziehung unterscheidet sich der lebende Körper von einem blos gemischten« (Stahl 1708, 86).

»[T]here is nothing more sincere in any Creature than his Will, Wishes, and Endeavours to preserve himself. This is the Law of Nature, by which no Creature is endued with any Appetite or Passion but what either directly or indirectly tends to the Preservation either of himself or his Species« (Mandeville 1705/14, I, 200).

»The first, and most simple idea of life […] is its being the principle of self-preservation, preventing matter of falling into dissolution, – for dissolution immediately takes place when matter is deprived of it; and the second is its being the principle of action« (Hunter [1786-87], 223).

»Das Leben eines Wesens besteht in der Erhaltung seiner selbst, durch Verwandlung seiner selbst und der Außendinge vermittelst Kräfte und Werkzeuge, und nach Gesetzen, welche in demselben liegen. Ein lebender Körper ist derjenige, welcher sich selbst erhält, indem er sich und die Außendinge durch Kräfte, Werkzeuge und nach Gesetzen, die in ihm selbst liegen, verwandelt« (Mayer 1817, 104).

»Das Organische ist das Wirkliche, das sich selbst erhält« (Hegel 1817/30, II, 368).

»Sie [die Lebewesen] haben die Fähigkeit einen gewissen Zustand zu behaupten, auch wenn die Einflüsse der Umgebung sich ändern. [...] In dieser Fähigkeit zur Selbsterhaltung werden wir die wesentlichste Eigenschaft der Lebewesen zu erkennen haben« (Ostwald 1902, 314).

»Lebewesen [...] sind Naturkörper, welche ›mindestens‹ durch eine Summe bestimmter, direkt oder indirekt der ›Selbst‹-Erhaltung dienender Elementarfunktionen [...] sowie durch Selbstregulation [...] in der Ausübung aller dieser Funktionen vor den anorganischen Naturkörpern sich auszeichnen und dadurch trotz der ›Selbstveränderung‹ und durch dieselbe, sowie trotz der zu alledem nötigen komplizierten und weichen Struktur sehr ›dauerfähig‹ werden« (Roux 1912, 241).

»[N]o finite being devoid of self-preservative behavior has been called living, and […] we are prepared to recognize as living a being, however constructed, however devoid of other purposes or natures, if only it reveal self-preservative behavior« (Singer 1914, 553).

»Biologisch nenne ich [...] jede Struktur, die nur auf Selbsterhaltung des Individuums und der Gattung angelegt ist« (Spranger 1914/21, 14).

»[T]he essential pecularities common to living organisms, as distinguished form non-living systems, may be defined quite simply. First, there is in all organisms a specific transformation of matter and energy, taken from the surroundings, into the characteristically organized and active substance of the organism; and, second, the organism, once formed, exhibits automatic and other activities of such a kind as to conserve and perpetuate its own existence and that of the species« (Lillie 1915, 591).

»Das Leben ist die Selbsterhaltung eines Individuums durch die Korrelation seiner Funktionen« (Goette 1921, 358).

»[A] living organism is a physical system whose parts and activities are connected by a complex and ramified set of directive correlations which, over and above any proximate focal condition, are united by one ultimate focal condition embracing the service of all the main structures and activities of the organism: that of self-preservation« (Sommerhoff 1950, 136).

»[W]ir [können] angesichts der zentralen Stellung der Selbsterhaltung in der neuzeitlichen Lebenslehre sagen, daß die Angemessenheit des Systembegriffs für das Verständnis des Lebendigen genau so weit wie die des Erhaltungsbegriffs reicht und die Grenze mit ihm teilt« (Jonas 1957, 121).

Tab. 246. Die Selbsterhaltung als ein zentrales Prinzip zur Beschreibung und Erklärung von Lebewesen.

einheitlichen Gesichtspunkt zur Deutung menschlicher Handlungen.

Auch für die Analyse rein körperlicher Funktionen der Lebewesen spielt das Prinzip der Selbsterhaltung in der Frühen Neuzeit eine wichtige Rolle. Das Prinzip wird dabei in Form von sehr einfachen Regulationsmechanismen veranschaulicht (↑Regulation). R. Descartes z.B. formuliert 1641 einen allgemeinen Kompensationsmechanismus, der darin besteht, dass die Trockenheit der Kehle eine Durstempfindung auslöst, die den Körper zum Trinken bewegt und damit zu seiner Erhaltung (»conservatio«) beiträgt.[45] Bei N. Malebranche heißt es 1674 ganz allgemein, die Sinne seien uns für die Erhaltung unseres Körpers gegeben.[46]

Das Erhaltungsprinzip wird aber bis zum Ende des 17. Jahrhunderts meist sehr allgemein verstanden und nicht auf die Analyse organischer Systeme beschränkt. B. Spinoza formuliert 1677 in (nicht expliziter) Anlehnung an Descartes als einen Lehrsatz, jedes Ding strebe von sich heraus danach, in seinem Sein zu beharren (»Unaquaeque res, quantum in se est, in suo esse perseverare conatur«).[47] Das Streben nach Selbsterhaltung liegt für Spinoza in dem Wesen eines Dinges; sein Begehren sei darauf ausgerichtet[48] und es bilde darüber hinaus auch die Grundlage der Tugend[49]. I. Newton integriert das universale Streben nach Erhaltung in Form des Trägheitsgesetzes als eines der Fundamentalprinzipien der Mechanik in seine ›Philosophiae naturalis principia mathematica‹ (1687). Hier erscheint die Selbsterhaltung nicht nur als eine Inversion der Teleologie, sondern als eine Befreiung von teleologischen Vorstellungen überhaupt. Als Beharrung dessen, was ist, ist die Selbsterhaltung gerade nicht auf ein Ziel ausgerichtet, sondern sie entledigt sich vielmehr der aristotelischen Tradition, die Bewegung als Ausrichtung hin zu einem »natürlichen Ort« zu interpretieren. Die Selbsterhaltung ist hier nicht ein Streben oder eine Dynamik, die bestimmte Gegenstände auszeichnet, sondern nichts als das Wesen eines Dinges selbst, wie es bei Spinoza heißt. Umstritten ist die Frage, inwiefern das in der Neuzeit formulierte reflexive Erhaltungsprinzip auf die Stoa zurückgeführt werden kann oder vielmehr einen spezifisch neuzeitlichen emanzipativen und autonomen Charakter aufweist – wie H. Blumenberg 1969 mit seiner These meint, der zufolge »intransitive Erhaltungsaussagen der Rationalität der Neuzeit zugrundeliegen«[50] oder sogar »das Prinzip der neuen Rationalität selbst« sind[51].

Selbsterhaltung als Spezifikum der Organismen

Zu einer erneuten Differenzierung des Selbsterhaltungskonzepts kommt es erst wieder im Rahmen der terminologischen Einführung des Organismusbegriffs und der Unterscheidung von Organismen und Mechanismen. So stellt G.E. Stahl die Organismen den Mechanismen insofern gegenüber, als sie auf einen Endzweck ausgerichtet seien (»destinatio ad certum effectum«, »intentio finalis«)[52] – und dieser Endzweck bestehe eben in der »Erhaltung des Leibes«[53] (»corporis conservatio«). Im Gegensatz zu den die ganze Natur umfassenden Erhaltungssätzen, dient hier das Selbsterhaltungskonzept gerade zur Begründung eines Unterschieds in der Natur, nämlich der Abgrenzung der Lebewesen von der unbelebten Materie. Für Stahl machen die Lebewesen ausdrücklich insofern eine eigene Klasse von Körpern aus, die von den leblosen, »gemischten Körpern« unterschieden ist, als sie von Mechanismen geschützt werden, die sie vor ihrer Zersetzung bewahren.[54] Das den Organismus begründende Prinzip, die Seelentätigkeit, besteht in der Erhaltung des Körpers vor seinem Zerfall. Stahl definiert so das Leben über die Fähigkeit des Organismus, sich selbst zu erhalten. Um den Organismus vor dem Zerfall zu retten, müsse ein »erhaltendes Prinzip hinzutreten, welches verhindert, daß jene Neigung zur Verderbnis in Wirksamkeit trete«[55] (»Necessariam itaque esse apparet peculiarem aliquam *conservationem*, quae impediat, ne illa dispositio in actum deducatur«[56]). Stahl schließt daran seine bekannte Formulierung zur Bestimmung des Lebensbegriffs an: »Diese Erhaltung eines zur Verderbnis im höchsten Grade hinneigenden Körpers macht den Begriff des Lebens aus, und in dieser Beziehung unterscheidet sich der lebende Körper von einem blos gemischten«[57] (»Haec ipsa conservatio rei tam corruptibilis, ne ipso actu corrumpatur, est proprie illud, quod sub usitato vitae vocabulo intellegi debet«[58]).

Weil Stahl die Mechanismen der Erhaltung des zum Zerfall disponierten Organismus in Begriffen des Herrschens und Regierens charakterisiert – wie vor ihm auch schon van Helmont und Paracelsus[59] (↑Vitalismus) –, ist seine Theorie als ein »Vorläufer des biologischen Regulierungsprinzips« bezeichnet worden[60]. Auch wenn Stahl den Ausdruck ↑›Regulation‹ dabei nicht verwendet, finden sich in seinen Gedanken regulationstheoretische Vorstellungen, die dem dynamischen Modell der Regulation der späteren Kybernetik verwandt sind. Dass die Organismen sich erhalten, wird nicht als Ausdruck eines allgemeinen Beharrungsprinzips der Materie verstanden, sondern einem besonderen Mechanismus zugeschrieben,

der in den Wirkungen der Organe verwirklicht ist. Die den Organismus erhaltenden Kräfte werden also nicht in der Materie als solcher gefunden, sondern der spezifischen Organisation des Körpers der Lebewesen zugeschrieben.

Auch G.W. Leibniz thematisiert die Selbsterhaltung als ein Prinzip zur Analyse von Lebensprozessen. Von den Organismen oder »Maschinen der Natur«, wie Leibniz sie nennt, nimmt er an, dass sie »eine wahrhaft unendliche Zahl von Organen besitzen und so wohl befestigt und allen Unfällen gegenüber beständig sind, daß es nicht möglich ist, sie zu zerstören«.[61] Leibniz wendet sich allerdings gegen die vitalistische Vorstellung von spezifischen organisierenden Kräften im lebendigen Körper. Er vertritt dagegen einen Standpunkt, dem zufolge die Lebewesen (und ihre Seelen) aus der Ordnung der Materie insgesamt entspringen, die Prinzipien der Bewegung der Lebewesen also nicht allein in ihren Körpern liegen, sondern in der allgemeinen Ordnung der Materie, wie sie von ihrem Schöpfer eingerichtet wurde: »la matiere arrangée par une sagesse divine doit estre essentiellement organisée partout«.[62]

In den Theorien des 18. Jahrhunderts konsolidiert sich das Konzept eines spezifisch organischen Selbsterhaltungsprinzips. Dies leistet einen Beitrag zu der sich etablierenden Abgrenzung des Bereichs des Organischen vom Anorganischen (↑Organisation), also der Konstituierung der Biologie. Es wird zu einer oft wiederholten Bestimmung des Lebendigen im 18. Jahrhundert, dass das Leben in der Leistung der Selbsterhaltung besteht (vgl. Tab. 246).[63]

In den physikotheologischen Systementwürfen, die in der ersten Hälfte des Jahrhunderts verbreitet sind, gilt die (Selbst-)Erhaltung als die den Lebewesen von Gott verliehene Form der Zweckmäßigkeit, die als »Mittelzweck« aber immer bezogen bleibt auf den einen »Endzweck«, der mit der Existenz Gottes gegeben ist.[64] Die »Geschöpfe« sind in diesen Systemen von zwei Seiten in einen teleologischen Kontext gestellt: Sie weisen eine interne Gliederung in Organe auf, die die Selbsterhaltung des ganzen Organismus ermöglichen, und sie haben als externe Funktion die Erhaltung Gottes, der als »Endzweck« selbst ihrer eigenen Erhaltung fungiert. C. Wolff widmet diesen beiden Themen in den 1720er Jahren jeweils eine eigene Schrift[65] – und in der säkularisierten Wissenschaft des 19. Jahrhunderts wird aus den beiden Perspektiven jeweils eine eigene biologische Subdisziplin: die Physiologie und die Ökologie.

Besonders deutlich arbeitet der Hamburger Theologe H.S. Reimarus die Beziehung der Teleologie auf die Erhaltung der Organismen in seinen ›Allgemeinen Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe‹ (1760/62) heraus. Darin entwickelt er eine einflussreiche Systematik der ↑Instinkte der Tiere (↑Verhalten: Tab. 297). Nach Reimarus werden die willkürlichen Triebe von einem »allgemeinen Grundtrieb« beherrscht, den Reimarus in Anlehnung an die Stoa »Selbstliebe« nennt.[66] Alle besonderen willkürlichen Triebe haben danach ihren Grund in der »Selbstliebe« oder – wie es in der Übersetzung Ciceros heißt – dem Streben nach »Selbsterhaltung«[67], insofern sie ein Tier dazu veranlassen, »daß ein jedes sein und seines Geschlechtes Erhaltung und Wohlfahrt zu befördern bemühet ist«[68]. Das Streben nach Selbsterhaltung schließt nach Reimarus dabei auch die Prozesse der Fortpflanzung ein, weil es in der Natur eines jeden Tieres liege, die Fortpflanzung und Brutfürsorge mit Lust zu betreiben.[69]

Die sich in der Mitte des 18. Jahrhunderts konsolidierende Theorie der Selbsterhaltung in Bezug auf individuelle Organismen kann als eine Transformation der bis in die erste Hälfte des Jahrhunderts einflussreichen physikotheologischen Vorstellung von einer Harmonie und Ordnung der Welt insgesamt interpretiert werden: Die Erfahrung von Ungleichgewichten und Umbrüchen innerhalb der großen Systeme der organischen Natur lassen Raum für die Konzepte der Ordnung und Selbsterhaltung allein in Bezug auf die kleinen Systeme der Organismen. Dem Schwinden eines allgemeinen Ordnungsschemas für die natürliche Welt als Ganzer korrespondiert somit der Aufbau besonderer Ordnungsformen für einzelne Teile der Natur, der Organismen.

Allerdings sind es nicht immer exklusiv die Lebewesen, von denen behauptet wird, sie erhielten sich. So zählt C. von Linné 1749 die Steine zwar nicht zu den Lebewesen, er diskutiert sie aber doch unter der Überschrift der Erhaltung, weil sie durch ihre Härte einer Verwitterung und Fäulnis widerstehen.[70] Ebenso geht der französische Aufklärer P.-H.T. d'Holbach in seinem streng materialistischen und atheistischen Hauptwerk ›Système de la nature‹ (1770) von einer Kontinuität des mechanischen Trägheitsprinzips zum Prinzip der organischen Selbsterhaltung aus: Es sei das gemeinschaftliche Ziel aller Dinge, sich selbst zu erhalten.[71] D'Holbach entwickelt das Selbsterhaltungsprinzip darüber hinaus weiter zu einem Prinzip der Ethik, mit dem Argument, die aufgeklärte Selbstliebe wisse von der eigenen Abhängigkeit von den anderen, so dass die konsequente Selbsterhaltung in einen Altruismus münde.[72] Einen umfassenden Begriff der Selbsterhaltung hat auch J.G. Herder, insofern es bei ihm 1791 heißt: »Selbsterhaltung ist das erste, wozu ein Wesen da ist: vom Staubkorn bis zur Son-

ne strebt jedes Ding, was es ist, zu bleiben«.[73] Trotz dieses umfassenden Begriffs stammen die von Herder diskutierten Beispiele aber meist aus dem Bereich des Organischen. Und auch explizit für diesen Bereich nimmt Herder eine fundierende Rolle des Prinzips an: »Alle Triebe eines lebendigen Wesens lassen sich auf die Erhaltung sein selbst und auf eine Theilnehmung oder Mittheilung an andre zurückführen«.[74]

Obwohl also ›Selbsterhaltung‹ auch im 18. Jahrhundert nicht immer als ein auf den Bereich des Lebendigen beschränktes Erklärungsprinzip verstanden wird, läuft die Entwicklung doch darauf hinaus, ein spezifisch organisches Prinzip der Selbsterhaltung zu formulieren.

Kant und der Deutsche Idealismus

Bei I. Kant und im Deutschen Idealismus wird die Vorstellung des Lebens als des Sich-Selbst-Erhaltenden zu einer zentralen und oft wiederholten Bestimmung. Kant diskutiert die Selbsterhaltung meist im Zusammenhang mit seinen Vorstellungen von Organisation und Selbstorganisation und führt sie nicht als ein eigenes Prinzip ein. In Kants Schrift zur Grundlegung der Biologie, der ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹, ist nur an wenigen Stellen von Erhaltung oder Selbsterhaltung die Rede. Erstmals taucht der Begriff im Zusammenhang mit der Selbsthervorbringung eines Organismus auf. Kant stellt dar, dass in der Selbstherstellung eines Organismus, z.B. eines Baums, eine dreifache Zeugung vorliegt: als Gattung, als Individuum und im Verhältnis der Teile zueinander. Zu letzterer führt er aus: »Drittens erzeugt ein Theil dieses Geschöpfes auch sich selbst so: daß die Erhaltung des einen von der Erhaltung der andern wechselsweise abhängt«.[75] Es ist hier also nicht der Beitrag eines Teils zur Erhaltung des Ganzen, den Kant im Auge hat, sondern der Beitrag zu seiner eigenen Erhaltung aufgrund seiner kausalen Wirkung auf die anderen Teile, von denen er selbst wiederum abhängt. Thematisiert wird hier die Erhaltung der Teile durch ihr wechselseitiges Verhältnis zueinander, es geht also nicht um die Stabilisierung des Organismus gegenüber Störungen aus der Umwelt. Von dem Ganzen, das durch das Zusammenwirken der Teile gebildet wird, sagt Kant, dass es von den Teilen erzeugt, d.h. hervorgebracht wird, aber nicht, dass es durch sie erhalten, d.h. stabilisiert wird. Die gegenseitige Bedingung der Teile, die durch diese Gegenseitigkeit ein Ganzes hervorbringt (↑Organisation), ist damit unterschieden von der Erhaltung dieses organisierten Ganzen gegenüber seiner Umwelt (↑Regulation).

Auch in späteren Passagen der ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹ diskutiert Kant die Erhaltung der Teile und des ganzen Organismus meist im Kontext seiner Hervorbringung, und nicht etwa seiner Stabilisierung. Neben dem dominanten Bezug auf Individuen verwendet Kant den Begriff auch in Bezug auf die Art oder Gattung (in der Rede von der »Selbsterhaltung der Art«; ↑Arterhaltung).[76] In späteren Schriften Kants erscheint das Konzept an exponierter Stelle im Sinne eines oberen Ordnungsbegriffs zur Kennzeichnung der Orientierung des Verhaltens von Tieren und Menschen. So heißt es 1793/94 in der Schrift über die ›Religion‹: »Die Anlage für die Thierheit im Menschen [...] ist dreifach: erstlich zur Erhaltung seiner selbst; zweitens zur Fortpflanzung seiner Art, durch den Trieb zum Geschlecht und zur Erhaltung dessen, was durch Vermischung mit demselben erzeugt wird; drittens zur Gemeinschaft mit andern Menschen, d.i. der Trieb zur Gesellschaft«[77]; und 1797/98 in der ›Metaphysik der Sitten‹: »Die, wenn gleich nicht vornehmste, doch erste Pflicht des Menschen gegen sich selbst in der Qualität seiner Thierheit ist die Selbsterhaltung in seiner animalischen Natur«[78]. Auch in kleineren Schriften erscheint der Begriff als zentrales Bestimmungsmoment von Organismen. So heißt es in der Anlage zu einem Brief an S.T. Sömmerring, die später als Anhang an dessen Werk ›Über das Organ der Seele‹ (1796) publiziert wird: Organisierte Materie sei zu denken als eine »Maschine, mithin als starre, dem Verrücken ihrer Theile (mithin auch der Aenderung ihrer inneren Configuration) mit einer gewissen Kraft widerstehende Materie«.[79]

Eine aufschlussreiche Trennung und Gegenüberstellung der Konzepte der ›Organisation‹ und ›Erhaltung‹ findet sich an anderer Stelle, nämlich in Kants Thematisierung des Verhältnisses der ›Menschenrassen‹ () zu ihrer Umwelt. Er bezeichnet dieses Verhältnis zwischen Organismus und Umwelt als eine ↑*Anpassung* und sieht es nicht als Folge der *inneren* zweckmäßigen Organisation, sondern als Eigenschaft des *Außenbezugs* des Organismus an: Dass »Länder« und »Keime« in zweckmäßiger Weise »zusammentreffen« (dass also z.B. die Menschen in Gegenden mit hoher Sonneneinstrahlung durch ihre schwarze Hautfarbe vor Schäden geschützt sind), sei eine Folge davon, dass »dieselbe Natur, die die Organisation der Thiere so durchgängig zweckmäßig innerlich eingerichtet hatte, [die Tiere] auch für ihre Erhaltung eben so sorgfältig ausgerüstet habe«.[80] Zumindest ansatzweise sind hier ›Organisation‹ als ein auf die internen Relationen bezogenes Konzept und ›Erhaltung‹ als ein auf die Umweltrelation bezogenes Prinzip getrennt.

Bei J.G. Fichte wird die Selbsterhaltung zu einem Trieb; er spricht vom »Naturtrieb der Selbsterhaltung«[81] und des »persönlichen Wohlseyns«. Auch

G.W.F. Hegel stellt den Aspekt der Selbsterhaltung in den Mittelpunkt seiner Gedanken zum Organischen. Er betont dabei besonders die Selbstreferenz in der Selbsterhaltung von Organismen: »Das Organische zeigt sich als ein sich selbst *Erhaltendes* und in sich *Zurückkehrendes* und *Zurückgekehrtes*«.[82] Im Organischen sind die Prozesse nach Hegel so organisiert, dass sie in sich selbst zurücklaufen: »Das Organische bringt nicht etwas hervor, sondern *erhält sich nur*, oder das, was hervorgebracht wird, ist ebenso schon vorhanden, als es hervorgebracht wird«.[83] Diese Hervorbringung durch sich selbst wendet Hegel auf die ontogenetische Entwicklung und auf die reproduktive Vermehrung an, d.h. sowohl in seiner Entwicklung als Individuum als auch in seiner Fortpflanzung erhält sich der Organismus, »als Individuum durch die Hervorbringung der einzelnen Teile seiner selbst oder als Gattung durch die Hervorbringung von Individuen«.[84]

19. Jh.: allgemeines Naturprinzip

Parallel zu der Entwicklung, die Selbsterhaltung als ein spezifisch organisches Phänomen zu behandeln, wird unter dem Begriff auch im 19. Jahrhundert weiterhin ein allgemeines Naturprinzip verstanden. Zu der Lebensdefinition A.C. Mayers, die das Leben als Selbsterhaltung bestimmt (vgl. Tab. 246), bemerkt C.G. Carus 1818 kritisch, »daß die Erhaltung seiner selbst nach in ihm liegenden Gesetzen dem Stein, dem Metall, eben so zukomme als dem lebenden Körper«.[85] Der Begriff ist für Carus darüber hinaus auch auf eine Maschine anwendbar, »denn es ist sehr wohl zu denken, daß eine Maschine so eingerichtet werde, daß sie auf gewisse Zeit sich selbst erhalte, daß sie innere und äußere Verwandlungen hervorbringe, und zwar nach bestimmten Gesetzen mittelst innerer Werkzeuge und deren Kräfte«.[86] Der Unterschied zwischen Lebewesen und Maschine besteht für Carus darin, dass letztere ein Zusammengesetztes, aus einzelnen Teilen Verbundenes darstellt, das Lebewesen dagegen ein »in sich beschlossenes Ganzes« sei, das sich als Einheit selbst gebildet und entfaltet habe.[87]

Mitte des Jahrhunderts sieht auch A. Schopenhauer die Selbsterhaltung als ein Prinzip der Mechanik, wenn er es als Ausdruck der Selbsterhaltung interpretiert, das aufeinanderstoßende Körper sich nicht durchdringen, sondern ihre Kohäsion und ihren Bestand wahren.[88] Daneben hält Schopenhauer die Leistung der Selbsterhaltung auch für etwas, das besonders den Lebewesen zukommt, wenn er sie in dieser Beziehung als ein »Ursprüngliches« und »Unbedingtes« bezeichnet.[89]

G.T. Fechner vertritt Mitte des 19. Jahrhunderts ein die ganze Natur einschließendes Selbsterhaltungsprinzip.[90] Als Ausdruck einer Selbsterhaltung sieht er z.B. die Konstanz einiger Größen im Sonnensystem, wie die Umlaufzeit der Planeten um die Sonne oder die Neigung ihrer Rotationsachse gegenüber ihrer Umlaufbahn. Allein die langfristige Konstanz von Größen, und nicht unbedingt ihre dynamische Erhaltung aufgrund besonderer Regulationsmechanismen, bildet damit die Grundlage für die Identifikation von Phänomenen der Selbsterhaltung.

Auch Biologen beurteilen das Phänomen der Selbsterhaltung in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts meist nicht als ein Spezifikum biologischer Gegenstände. E. Haeckel bemerkt 1866, die Selbsterhaltung sei »allen Naturkörpern gemeinsam«, »eine allgemeine Function der Naturkörper«.[91] Daneben bezeichnet Haeckel sie aber auch als »die allgemeine organische Fundamental-Function«.[92]

In dieser Rolle als grundlegende Funktion zur Ordnung der Aktivitäten der Lebewesen wird der Begriff der Selbsterhaltung auch im 19. Jahrhundert vielfach verwendet. So betrachtet I. Geoffroy Saint-Hilaire die Selbsterhaltung 1859 als das allgemeine Merkmal des Lebens, das die anderen organischen Phänomene zu einer Einheit zusammenführt: »la conservation de l'être organisé au milieu de circonstances extérieures qui tendraient à la détruire«.[93] In ähnlicher Weise ordnet G.H. Schneider in seiner Übersicht über das Verhalten der Tiere von 1880 die Selbsterhaltung neben die Arterhaltung und erklärt diese zu den beiden obersten Funktionsbegriffen der Biologie (↑Verhalten: Tab. 298).[94] Mit dem Ziel, den Begriff der Selbsterhaltung in seiner biologischen Anwendung zu präzisieren, schlägt der Entwicklungsbiologe W. Roux 1881 eine enge Verbindung zwischen den Konzepten der Selbsterhaltung und Selbstregulation vor. Für Roux bildet die Selbstregulation den zentralen Mechanismus der Selbsterhaltung: »Die Selbstregulation ist die Vorbedingung, ist das Wesen der Selbsterhaltung. Mit den Grenzen der Selbstregulation hat auch die Selbsterhaltung ihre Grenzen«.[95]

Selbsterhaltung und Evolution

Eine Veränderung erfährt das Konzept der Erhaltung in der Evolutionstheorie C. Darwins und seiner Nachfolger. Bei Darwin bezieht sich die Erhaltung nicht mehr wesentlich auf den einzelnen Organismus oder die Art, der er zuzurechnen ist, sondern vor allem auf die *Merkmale*, mit denen der eine Organismus im Unterschied zu anderen versehen ist und die ihm einen relativen reproduktiven Vorteil verschaffen. Der Mechanismus der Erhaltung dieser

veränderbaren Eigenschaften macht die Evolution aus. So definiert Darwin sein Prinzip der Natürlichen Selektion als die Erhaltung vorteilhafter Variationen: »This preservation of favourable individual differences and variations, and the destruction of those which are injurious, I have called Natural Selection, or the Survival of the Fittest«.[96] In der geschickten Formulierung der *Erhaltung von Variationen* (»preservation of variations«)[97] kann der Begriff der Erhaltung als eine Dynamik gedacht werden. Die Erhaltung eines Elements ist nur ein transitorisches Stadium in einem insgesamt offenen und unendlichen Prozess der Veränderung. Ein eigenständiges Prinzip der Erhaltung des Organismus wird in dieser Theorie hinfällig. Die (vorübergehende) Erhaltung des Organismus ist vielmehr bloße Folge der Erhaltung der im Vergleich mit seinen Konkurrenten erfolgreichen Merkmale.

Im Anschluss an Darwins Theorie der Evolution gerät die traditionsreiche Vorstellung, dass das entscheidende Prinzip zum Verständnis der Lebewesen die Fähigkeit der Selbsterhaltung ist, zunehmend in den Hintergrund. Statt der Ausrichtung des Lebensprozesses auf einen unveränderlich gedachten ↑Typus wird die zukunftsoffene Dynamik der ↑Evolution zu dem entscheidenden Prinzip für das Verständnis des Lebens. Einen Höhepunkt erreicht diese Interpretation des Lebensbegriffs bei den Philosophen zu Beginn des 20. Jahrhunderts, die zur Lebensphilosophie zu rechnen sind, z.B. bei H. Bergson und G. Simmel. So hält Bergson ein Lebewesen für eine bloße Durchgangsstation im Fluss des Lebens, der auf Veränderung gerichtet ist (»l'être vivant est surtout un lieu de passage«).[98] Bei Simmel heißt es 1918, »die Gegenwart des Lebens besteht darin, daß es die Gegenwart transzendiert«[99]; das »innerste Wesen« des Lebens bestehe darin, »über sich selbst hinauszugehen«[100]; vom Leben gelte, dass das »Sich-Steigern und stetige Sich-Verlassen gerade die Art seiner Einheit, seines In-Sich-Bleibens ist«.[101]

Aus einer konsequent evolutionstheoretischen Perspektive kann die Selbsterhaltung des Organismus kein ultimater Zweckgesichtspunkt mehr sein. In der Evolutionstheorie ist der einzige Zweck, auf den jeder organische Prozess funktional zu beziehen ist, die Reproduktion der Organismen. Die Selbsterhaltung wird so selbst zu einem Mittel für die Reproduktion. Trotzdem wird auch nach Darwin weiterhin eine enge Verbindung zwischen der Zweckmäßigkeit eines Teils in einem Organismus und seinem Beitrag zur Erhaltung dieses Organismus (oder seiner Art) gesehen. Es wird sogar empfohlen, die Rede von der Zweckmäßigkeit für die Biologie ganz aufzugeben, weil sie stets mit den fachfremden Assoziationen eines planenden Verstandes kontaminiert sei, und stattdessen von der *Erhaltungsmäßigkeit* zu sprechen (s.u.).

Die starke Betonung der Dynamik des Lebens in den dominierenden lebensphilosophischen Theorien ist für einige Biologen Anlass, dem auf beständige Umgestaltung gerichteten Evolutionsprinzip ein zweites Prinzip an die Seite zu stellen. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts schlägt R. Semon ein solches Prinzip unter der Bezeichnung *Mneme* als »erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens« vor (↑Lernen).[102] Erst das Zusammenspiel zwischen natürlicher Auslese und »konservierendem mnemischen Prinzip« erlaubt es nach Semon, die Zweckmäßigkeit und Anpassung der Lebewesen zu erklären.[103] Das mnemische Prinzip besteht dabei in der Wirkung der Umwelt (als Reize) auf den Organismus: Die Reize prägen sich dem Organismus ein, sie werden zu seinen »Engrammen«, die je nach Ursprung der Einschreibungen ererbt oder individuell erworben sind und insgesamt den »Engrammschatz« eines Organismus bilden.[104] Die Engramme, die sich Semon in Bestandteilen der Zellen, den »mnemischen Protomeren«[105], materiell verkörpert vorstellt, garantieren die Anpassung des Organismus an seine Umwelt, denn sie sind als Abbildung der Umwelt im Organismus gebildet worden. Die Erhaltung des Organismus ist hier also aufs Engste mit der Beziehung des Organismus auf die Umwelt verbunden. Der Organismus erhält sich, insofern seine Struktur, die als Einwirkung der Umwelt entstanden ist, seiner Umwelt korrespondiert: »die Fähigkeit der organischen Substanz, von jeder Erregung nicht nur synchron, sondern auch engraphisch beeinflußt zu werden, wirkt als *Erhalterin dieser Umgestaltung* in der Flucht der Erscheinungen«.[106] Diese Form der Erhaltung ist das genaue Gegenteil einer Autonomievorstellung von Erhaltung, wie sie später vor allem in den autopoietischen Theorien des Lebens vertreten wird (↑Selbstorganisation). Während es bei Semon die genaue Entsprechung zur Umwelt ist, die die Erhaltung des Organismus ermöglicht, beruht die Erhaltung in den späteren Theorien gerade auf der Emanzipation von den Veränderungen der Umwelt.

Kritik des Selbsterhaltungsprinzips

In weltanschaulichen Entwürfen, die den Begriff des ↑Lebens als oberstes Prinzip verstehen, das nicht einem anderen Begriff untergeordnet werden kann, – wie dies im Rahmen der Lebensphilosophie am Ende des 19. Jahrhunderts entwickelt wird – kann es zu einer Ablehnung der Selbsterhaltung als universalem Bezugspunkt organischer Prozesse kommen. Ein

solcher Standpunkt findet sich – in geisteswissenschaftlicher Perspektive – 1883 bei W. Dilthey: »Der tote und starre Begriff der Selbsterhaltung drückt den Lebensdrang nicht zureichend aus«.[107] Die Selbsterhaltung als universale Deutungsreferenz des Lebens hält Dilthey für eine einschränkende Bestimmung, die der Autonomie des Lebens nicht gerecht wird.

In diesem Sinne äußert sich in den 1880er Jahren auch – jetzt explizit in Bezug auf die Biologie – F. Nietzsche: »Die Physiologen sollten sich besinnen, den Selbsterhaltungstrieb als kardinalen Trieb eines organischen Wesens anzusetzen. Vor Allem will etwas Lebendiges seine Kraft auslassen – Leben selbst ist Wille zur Macht –: die Selbsterhaltung ist nur eine der indirekten und häufigsten Folgen davon. – Kurz, hier wie überall, Vorsicht vor überflüssigen teleologischen Prinzipien! – wie ein solches der Selbsterhaltungstrieb ist«.[108] Die Selbsterhaltung ist für Nietzsche nur »eine der Folgen der Selbsterweiterung«[109]; »an allem Lebendigen ist am deutlichsten zu zeigen, daß es alles thut, um nicht sich zu erhalten, sondern um mehr zu werden«[110]. Das, was sich erhält, ist nach Nietzsche nicht das Individuum, sondern allein die Dynamik: Es wolle »vermöge eines organischen Wesens, sich nicht ein Wesen, sondern der Kampf selbst erhalten«.[111]

Für Nietzsche ist das, was er Leben nennt, darauf angelegt, sich zu entfalten, sich fortzuentwickeln, und nicht nur, sich in der Selbsterhaltung auf sich selbst zu beziehen (↑Evolution). Was das Leben auszeichnet, sei seine Aktivität, seine Gerichtetheit von sich fort auf anderes, die Tendenz zur Expansion. Weil Nietzsche diesen Begriff des Lebens durchaus biologisch meint und Empfehlungen an die Physiologen ausspricht, ließe sich – auf physiologischer Grundlage – kritisch zurückfragen, wie denn dieses Leben, das sich spontan und aktiv auf anderes bezieht, in sich strukturiert ist und was seine Identität und Einheit ausmacht. Bei Nietzsche läuft am Ende alles auf Herrschaftsverhältnisse und einen zentralen »Willen zur Macht« hinaus, den er auch im Verhältnis der Teile im Organismus ausmacht, indem er dieses Verhältnis – im Anschluss an den Entwicklungsbiologen W. Roux[112] (↑Konkurrenz) – als einen »Kampf der Theile« interpretiert: »ein Siegen, Vorherrschen einzelner Theile, [...] ein Verkümmern, ›Organwerden‹ anderer Theile«.[113] Diese hierarchische, auf Machtbegriffen gegründete Vorstellung eines Lebewesens ist das genaue Gegenteil des organisationstheoretischen Bildes, das seit Ende des 18. Jahrhunderts die Theorie der Biologie dominiert und auf dessen Grundlage die Selbsterhaltung als Ausdruck der spezifischen Interaktion der organischen Teile beschrieben werden kann (im Rahmen von Modellen der Kompensation, Steuerung oder Regulation).

Formen der Selbsterhaltung

Seit der Antike wird der Begriff der Selbsterhaltung so weit gefasst, dass sowohl anorganische als auch organische Phänomene darunter fallen. Erst seit Beginn des 20. Jahrhunderts werden die unterschiedlichen Mechanismen, die den verschiedenen Formen der Selbsterhaltung zugrundeliegen, schärfer gegeneinander abzugrenzen versucht. Einen solchen Versuch unternimmt der Chemiker W. Ostwald in seinen ›Vorlesungen über Naturphilosophie‹ von 1902. Ostwald ist der Ansicht, in der Fähigkeit zur Selbsterhaltung im engeren Sinne liege »die wesentlichste Eigenschaft der Lebewesen« (vgl. Tab. 246).[114] Die Einstellung eines stabilen Gleichgewichtes in anorganischen Systemen bezeichnet Ostwald demgegenüber als eine »rudimentäre Form des Selbstschutzes«; sie sei dadurch von der organischen Regulation unterschieden, dass sie ein passives Verhalten sei, während die organische Selbsterhaltung aktiv von einem Organismus betrieben werde.

Die organische Selbsterhaltung setzt also ein dynamisches, in Teile gegliedertes System voraus, dem eine eigene Aktivität zugeschrieben werden kann (↑Selbstorganisation). Die Selbsterhaltung wird in diesem Fall durch die Dynamik und Variabilität des Organismus bewirkt. Demgegenüber kann die Selbsterhaltung anorganischer Körper in ihrer relativen Festigkeit und Starrheit bestehen. In diesem Fall beharrt der Gegenstand angesichts äußerer Störung in seinem Zustand. In der organischen Selbsterhaltung werden störende Veränderungen der Umwelt dagegen durch eigene Veränderungen so beantwortet, dass die essenziellen Größen des Gegenstandes konstant bleiben. Als ein Beispiel für die statische Selbsterhaltung dienen seit langem Steine, die durch ihre relative physische Härte und chemische Inertheit äußeren Kräften einen Widerstand entgegensetzen.

Auch auf soziale Systeme wird die Unterscheidung der zwei Formen der Selbsterhaltung übertragen. Im Hinblick auf die Verfahren zur Selbsterhaltung einer sozialen Gruppe differenziert G. Simmel 1908 zwischen einer Erhaltung durch »Stabilität« und durch »Labilität«.[115] Bei dem ersten Typ erfolge die Erhaltung »durch Festigkeit und Starrheit« einer Gruppe, beim zweiten »durch möglichste Variabilität ihrer Form, indem sie den Wechsel der äußeren Bedingungen durch einen solchen ihrer selbst beantwortet und sich im Fluß erhält, so daß sie sich jeder Forderung der Umstände anschmiegen kann«.[116] Gruppen, die durch Gleichartigkeit ihrer Mitglieder ausgezeichnet

sind, tendieren nach Simmel eher zum ersten Typ der konservierenden (statischen) Stabilisierung. Die elastische (dynamische) Stabilisierung sei dagegen eher in solchen Gruppen anzutreffen, die in sich eine starke Differenzierung aufweisen.[117]

Die spezifische Art der organischen Selbsterhaltung kommt dadurch zum Ausdruck, dass sie nicht im Beharren einer Stoffmenge besteht, sondern in der Konstanz eines Prozessmusters (↑Organismus). N. Hartmann bezeichnet diese Form der Erhaltung 1950 als die Konsistenz eines Prozesses: »Hier subsistiert nichts mehr, es gibt keinen Lebensstoff und keine Lebensenergie [...]. Die tragenden Elemente, dem Stoff, wie der Energie nach, wechseln ständig. Was sich erhält, ist das getragene Ganze, das Sekundäre, Abhängige, das hochkomplexe Gefüge, das ›Leben‹«.[118] Als das besonders »Merkwürdige« erscheint Hartmann dabei, »daß gerade das bedingteste, abhängigste, physisch schwächste und verletzlichste Gebilde, das organische, sich vermöge jener Selbstbehauptung als das stärkste und widerstandsfähigste erweist«.[119]

Selbsterhaltung in Psychologie und Behaviorismus

Im frühen 20. Jahrhundert wird das Prinzip der Selbsterhaltung zur Fundierung psychologischer und soziologischer Theorien verschiedentlich angewandt. So spielt für Freuds Theorie der psychischen Dynamik die Unterscheidung von zwei auf die Erhaltung eines Systems gerichteten Trieben eine zentrale Rolle: die »Ich- oder Selbsterhaltungstriebe« auf der einen Seite und die »Sexualtriebe« auf der anderen Seite.[120] Beide Triebe stimmen nach Freud darin überein, dass es sich um konservierende Triebe handelt, die im Sinne der Erhaltung eines Zustandes wirken: Die Ichtriebe sorgen für die Erhaltung der Integrität des Individuums, während die Sexualtriebe »das Leben selbst für längere Zeiten erhalten«[121], d.h. für die »Erhaltung der Art«[122] sorgen (↑Arterhaltung). 1920 setzt Freud an Stelle seiner älteren Differenzierung zwischen Ich- und Sexualtrieben die Unterscheidung von Todes- und Lebenstrieben (die »Scheidung zwischen Ichtrieben = Todestrieben und Sexualtrieben = Lebenstrieben«).[123] An seiner Grundüberzeugung, der zufolge ein Trieb allgemein durch seinen »konservativen Charakter« ausgezeichnet ist, ändert dies aber nichts. Weil das Leben aus der toten Materie entstanden ist, teilt auch der Todestrieb diesen Charakter (↑Tod). Er ist nur der radikalste Ausdruck einer Regressionstendenz alles Lebendigen: dem Streben nach einem entwicklungsgeschichtlich älteren Zustand.[124]

Auch im Rahmen der Entwicklung des Behaviorismus, der sich um objektive Kriterien für die Beschreibung von Verhalten bemüht, erlebt das Konzept der Selbsterhaltung zu Beginn des 20. Jahrhunderts eine Renaissance. E.A. Singer versteht die Selbsterhaltung als ein neues wissenschaftliches Prinzip, durch das eine Gruppe von Phänomenen einheitlich charakterisiert werden könne. Er kündigt dies 1914 in feierlichen Worten an: »A new thing has indeed appeared, a new thing that is not to be defined or studied by the methods of mechanics: this new thing is a *group*; a group which is in the nature of a *pulse*; a pulse whose behavior may be defined in terms of *purpose*; a purpose which we recognize to be that of *self-preservation* requiring adjustment and adaptation to the various mechanical situations through which in the course of its history the pulse freely passes. This new thing is *life*«.[125] Die Fähigkeit zur Selbsterhaltung wird von Singer den Lebewesen vorbehalten; sie wird zum definierenden Zweckaspekt der Lebewesen. Daneben nimmt er zwar noch weitere, nicht auf Selbsterhaltung abzielende teleologische Orientierungen von Organismen an (v.a. die Arterhaltung), essenziell für den Gegenstand sei aber allein die Ausrichtung auf Selbsterhaltung: »[W]e have taken only one of the purposes revealed in the behavior of living beings as the *defining* purpose«[126] (vgl. Tab. 246). Die teleologische Ausrichtung der Lebewesen auf ihre Selbsterhaltung rechtfertigt es für Singer, die Lebewesen in einer eigenen Wissenschaft zu behandeln, die er als die *teleologische* Wissenschaft der Biologie den *ateleologischen Wissenschaften* von Geometrie, Physik und Chemie gegenüberstellt.[127]

Kybernetik und Selbsterhaltung

Im Rahmen des kybernetischen Fundierungsversuchs der Biologie gewinnt das Prinzip der Selbsterhaltung eine dermaßen dominante Stellung, dass jedes Phänomen nur noch insofern als biologisch gilt, als es auf die Selbsterhaltung des Organismus bezogen ist. Dies ist z.B. bei Sommerhoff der Fall, der die Selbsterhaltung als den letzten Einheitsgesichtspunkt allen organischen Funktionen überordnet. Alle einzelnen organischen Prozesse sind nach Sommerhoff durch die Selbsterhaltung als der im gemeinsamen Brennpunkt stehenden, ultimaten Funktion vereinigt (»one ultimate focal condition embracing the service of all the main structures and activities of the organism«) (vgl. Tab. 246).[128]

In eine ähnliche Richtung weisend, spricht H. Jonas 1957 von der »zentralen Stellung der Selbsterhaltung in der neuzeitlichen Lebenslehre« und behauptet, »daß die Angemessenheit des Systembegriffs für das Verständnis des Lebendigen genau so weit wie

die des Erhaltungsbegriffs reicht und die Grenze mit ihm teilt«.[129]

Selbsterhaltung und Zweckmäßigkeit

Bis in die Gegenwart ist es eine weit verbreitete Auffassung von Biologen und auch Wissenschaftsphilosophen, dass die biologische ↑Zweckmäßigkeit oder ↑Funktion eines Teils mit dem Beitrag dieses Teils zur Erhaltung des Ganzen des Organismus zusammenfällt. Der Gedanke, dass die Zweckmäßigkeit eines Teils etwas mit seinem Beitrag zur Erhaltung des Organismus zu tun hat, entwickelt sich zu einem der einflussreichsten Konzepte der Teleologie im 20. Jahrhundert.[130] A.C. Purton spricht für viele, wenn er 1979 bemerkt, Fragen nach Funktionen betreffen den Beitrag, den ein Teil zur Erhaltung des Systems leistet, zu dem er gehört: »[F]unction questions are questions about what exactly the part does which contributes to a maintained state of the thing in question. [...] ›function‹ and ›part‹ go together: things which have functions are parts (sometimes characteristics) of things which have maintained states«.[131]

Organismen sind Systeme aus Teilen, die sich wechselseitig bedingen (↑Organismus; Wechselseitigkeit). Ein Teil leistet also einen Beitrag zum Bestand des Ganzen und besteht selbst auch nur aufgrund seiner Interaktion mit den anderen Teilen. Ein vom Rest des Körpers isolierter Teil verliert nicht nur seine Organfunktion für die anderen Körperteile, sondern auch seine Struktur, die es nur durch die Wirkung der anderen Teile aufrechterhalten kann. Der Erhaltungsbeitrag eines Teils besteht also in seiner Beziehung zu den anderen Teilen des Körpers, mit denen er zusammen ein interdependentes System bildet. Dieser Erhaltungsbeitrag (zum System und damit auch für den eigenen Bestand) kann als die *Funktion* eines Teils bezeichnet werden.

Selbsterhaltung und Fortpflanzung

Es besteht also ein Zusammenhang zwischen der Zuschreibung von Funktionen zu einem Körperteil und seinem Beitrag für die Erhaltung seines Systems. Problematisch ist es allerdings, den Beitrag zur Systemerhaltung als notwendig für die Funktionszuschreibung anzunehmen, also nur solche organischen Leistungen, die einen Beitrag zur Erhaltung des betreffenden Systems leisten, als funktional zu bezeichnen. Ausgeschlossen wäre damit der gesamte Komplex der Fortpflanzung, weil dieser funktional nicht auf die Selbsterhaltung eines individuellen Organismus bezogen ist. Wird nicht der individuelle Organismus als Referenz genommen, sondern das artspezifische Funktionsgefüge, das über die Kette der Generationen weitergegeben wird, dann könnte auch die Fortpflanzung als eine Form der Selbsterhaltung verstanden werden (↑Fortpflanzung). Gerechtfertigt werden könnte diese Sicht damit, dass auch die Identität eines individuellen Organismus in der Identität eines Funktionsgefüges, und nicht etwa in der bestimmten Menge eines Stoffes oder einer bestimmten Form besteht. Auch das ›Selbst‹, das sich in der Selbsterhaltung eines Individuums erhält, ist also als allein funktional bestehende Einheit von Prozessen zu bestimmen. Allerdings ist das Funktionsgefüge eines Organismus an ein einzelnes System (an einen »Körper«, wenn dieser nicht über die Konstanz von Stoffen oder eine Form definiert wird) gebunden, das über die Folge der Generationen weitergegebene Funktionsgefüge aber auf viele Systeme verteilt. Traditionell üblich ist es daher, die funktionalen Beiträge zur Fortpflanzung nicht zur Selbsterhaltung zu zählen, sondern diese als die Funktionen der ↑Arterhaltung zusammenzufassen, so dass Selbst- und Arterhaltung die beiden höchsten Funktionen organischer Aktivitäten bilden (↑Funktion: Abb. 167 und Tab. 91).

Individualerhaltung (Regulation) Erhaltung des Fließgleichgewichts eines individuellen Organismus durch Prozesse der Ernährung und des Schutzes (Homöostase, kybernetische Kontrolle etc.)
(Überindividuelle) Organisationserhaltung (Fortpflanzung) Erhaltung der Organisation eines Individuums durch seine Vermehrung in neue Individuen mit einer ähnlichen Organisation

Tab. 247. Zwei Formen der organischen Selbsterhaltung.

Es gibt aber auch Kritik gegen den Ansatz, die Ausrichtung auf die Systemerhaltung für die in allen Bereichen relevante und ausschlaggebende Erklärung biologischer Phänomene anzunehmen. Mitte des 20. Jahrhunderts wendet sich insbesondere A. Portmann gegen ein solches Verständnis. Leben bestehe in mehr als nur der »Notdurft der Erhaltung«, wie Portmann 1954 bemerkt.[132] Er schlägt daher vor, die ↑*Selbstdarstellung* als ein anderes, der Selbsterhaltung nebenzuordnendes Prinzip für die ultimate Erklärung biologischer Phänomene anzunehmen.

Erhaltungsmäßigkeit

Der Meeresbiologe und frühe Ökologe K. Möbius empfiehlt 1878, die Rede von der ↑›Zweckmäßigkeit‹ für die Biologie ganz aufzugeben, weil sie stets mit den fachfremden Assoziationen eines planenden

Verstandes kontaminiert sei, und stattdessen von der ›Erhaltungsmäßigkeit‹ zu sprechen. Zweckmäßig im biologischen Sinn sind nach Möbius solche Einrichtungen lebender Wesen, »welche augenscheinlich und nachweisbar zur Erhaltung und Steigerung ihrer individuellen Lebensthätigkeiten dienen, oder welche ihre Fortpflanzung sichern und daher für die Erhaltung ihrer Artform von Nutzen sind«.[133] Die Erhaltung des Organismus ist nach Möbius der Bedeutungsaspekt in dem Begriff der Zweckmäßigkeit, der allein wissenschaftlich zu retten ist.[134]

Zehn Jahre nach Möbius' Vorschlag erteilt ihm der Physiologe E. Du Bois-Reymond ein ausdrückliches Lob für die bewusste Wortwahl. Er lobt Möbius' Einführung des neuen Terminus »an Stelle des in der Biologie so viel Verwirrung stiftenden Wortes ›zweckmässig‹« als »Ausdruck einer streng wissenschaftlichen Auffassung des Lebensproblems«.[135] Auch wenn im Anschluss an Möbius der Begriff der Erhaltungsmäßigkeit eine gewisse Verbreitung findet[136], kann er sich trotzdem nicht durchsetzen.

Das gleiche Schicksal der Kurzlebigkeit hat das von dem Entwicklungsbiologen W. Roux vielgebrauchte Wort ***Dauerfähigkeit*** (bei Roux seit 1881)[137] und sein späterer Fachterminus ***Autosustentation*** (1914)[138]. In noch nicht fester terminologischer Bedeutung erscheint der Ausdruck ›Dauerfähigkeit‹ bereits seit den 1840er Jahren im forstwirtschaftlichen Kontext (von Pannewitz 1841: »Dauerfähigkeit dieser starken Hölzer«[139]; ders. 1847: »Die Dauerfähigkeit der verschiedenen Nadelholzsaamen ist nicht gleich«[140]) und in den 1850er Jahren in dem verbreiteten Lehrbuch der Zoologie von C. Bergmann und R. Leuckart[141].

Sicherhaltung

J.E. Hafner schlägt 1996 vor, der organischen Selbsterhaltung das Konzept der reflexiven, aber intransitiven ›Sicherhaltung‹ an die Seite zu stellen.[142] Während die Selbsterhaltung (»conservare«) auf das Selbst als ein materiales Substrat mit Erlebnissen und Bedürfnissen bezogen sei, bestehe die Sicherhaltung (»perseverare«) allein in der Referenz auf die »Erhaltungshandlung«, auf die bloße Fortsetzung eines Prozesses (↑Selbstorganisation/Selbst).

Der Ausdruck ›Sicherhaltung‹ wird bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts vereinzelt verwendet, allerdings in gleicher Bedeutung wie ›Selbsterhaltung‹ (Baglioni 1912: »Wir wissen ja, daß die Hauptzwecke jedes lebenden Organismus die Sicherhaltung und die Erhaltung seiner Art sind«[143]).

›Sicherhaltung‹ ist aber ein problematischer, weil mehrdeutiger Ausdruck, insofern er seit Ende des 17. Jahrhunderts im Sinne von »Sicher-Haltung, Absicherung (einer territorialen Grenze)« gebraucht wird (von Sickhenhausen 1689).[144]

Nachweise

1 Grimmelshausen, H.J.C. von (1669). Der abenteuerliche Simplicissimus teutsch (Halle 1938): 113 (nach DWB Arch.).
2 Pufendorf, S. von (1711). Herrn Samuels Freyherrn von Pufendorff Acht Bücher Vom Natur- und Völcker-Rechte, Bd.1 (übers. u. erläut. v. J.N. Hertius & J. Barbeyrac): 458 (II, v, §1).
3 Halle, J.S. (1757). Die Naturgeschichte der Thiere in systematischer Ordnung: 44.
4 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 65; 169.
5 Marana, G.P. (1643). [Letter XXIII to the Captain Baffa]. In: Bradshaw, W. & Midgley, R. (ed.) (1702). The Eight Volumes of Letters Writ by a Turkish Spy, vol. 2, 170-172: 171.
6 Ray, J. (1714). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 121; vgl. auch Parsons, J. (1752). Philosophical Observations on the Analogy Between the Propagation of Animals and that of Vegetables: 216; 232.
7 Vgl. Spaemann, R. (1963). Reflexion und Spontaneität. Studien über Fénelon (in: Ebeling, H. (Hg.). Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne, Frankfurt/M. 1976/96, 76-96); Blumenberg, H. (1969). Selbsterhaltung und Beharrung. Zur Konstitution der neuzeitlichen Rationalität (in: ebd., 144-207); Henrich, D. (1974). Die Grundstruktur der modernen Philosophie (in: ebd., 97-121); Mulsow, M. (1995). Selbsterhaltung. Hist. Wb. Philos., Bd. 9, 393-406.
8 Hippokrates, Regime, 1. Buch (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 462-525): 486; vgl. Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. Physiol. Rev. 41, 737-770: 741f.; Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 17.
9 Hippokrates, Epidemien, Buch 6 (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. V, 260-363): 314 (Abschn. 5, 1).
10 Xenophon, Memorabilia 1, 4, 7; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 206; 58.
11 Xenophon, Hieron 7, 3.
12 Aristoteles, De an. 416b 9ff.
13 a.a.O.: 434b.
14 a.a.O.: 416b14; vgl. Miller, M.G. & Miller, A.E. (2010). Aristotle's dynamic conception of the *Psuchē* as being-alive. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 55-88: 62; 74f.
15 Aristoteles, De somno et vigilia 458a.
16 Aristoteles, De respiratione Kap. 11.

17 Vgl. Hübner, J. (1999). Die Aristotelische Konzeption der Seele als Aktivität in de Anima II 1. Arch. Gesch. Philos. 81, 1-32: 16.
18 Vgl. Pichot (1993): 125.
19 Diogenes Laertius 7, 85; vgl. Engberg-Pedersen, T. (1990). The Stoic Theory of Oikeosis. Moral Development and Social Interaction in Early Stoic Philosophy.
20 Cicero, De finibus bonorum et malorum (London 1967): V, 24.
21 Cicero, De natura deorum II, 34; vgl. De finibus bonorum et malorum 5, 42.
22 Cicero, De natura deorum (London 1967): 122-130 (II, xlvii-lii).
23 Seneca, Ad Lucilium epistulae morales (Philosophische Schriften, Bd. 4, hg. v. M. Rosenbach, Darmstadt 1984): 808 (121, 17).
24 a.a.O.: 810 (121, 20).
25 a.a.O.: 812 (121, 21).
26 a.a.O.: 815 (121, 24).
27 Brandt, R. (2003). Selbstbewußtsein und Selbstsorge – Zur Tradition der οἰκείωσις in der Neuzeit. Arch. Gesch. Philos. 85, 179-197: 180.
28 a.a.O.: 181.
29 Vgl. Blumenberg, H. (1969). Selbsterhaltung und Beharrung. Zur Konstitution der neuzeitlichen Rationalität (in: Ebeling, H. (Hg.). Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne, Frankfurt/M. 1976/96, 144-207): 159.
30 Galen, De methodo medendi (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 10, Leipzig 1825): 642.
31 a.a.O.: 643; vgl. 644; Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 23.
32 Blumenberg (1969): 200.
33 Thomas, von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, q. 78, a. 2.
34 Vgl. Papadis, D. (1991). Die Seelenlehre bei Alexander von Aphrodisias: 206.
35 Thomas von Aquin (1266-73): II, 94, 2, co.
36 Thomas von Aquin, Quaestiones disputatae de potentia: 5,1, ag 13.
37 Paracelsus, Große Wundarznei: I, Kap. 2; vgl. Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. Physiol. Rev. 41, 737-770: 743.
38 Spaemann, R. (1963). Reflexion und Spontaneität. Studien über Fénelon (in: Ebeling, H. (Hg.). Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne, Frankfurt/M. 1976/96, 76-96): 80.
39 ebd.
40 Campanella, T. (1620). De sensu rerum et magia; vgl. Spaemann (1963): 81.
41 Hobbes, T. (1651). Leviathan or the Matter, Forme and Power of a Commonwealth Ecclesiastical and Civil (ed. M. Oakeshott, Oxford 1946): 84 (I, xiv).
42 a.a.O.: 96 (I, xv).
43 a.a.O.: 81 (I, xiii) u. passim.
44 Vgl. Fuchs, H.-J. (1977). Entfremdung und Narzißmus. Semantische Untersuchungen zur Geschichte der ‚Selbstbezogenheit' als Vorgeschichte von französisch „amour propre": 185ff.
45 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Œuvres, Bd. VII, 1-561): 88 (VI, 22).
46 Malebranche, N. (1674-75). De la recherche de la vérité: I, Kap. XII; vgl. Berkeley, G. (1713/34). Three Dialogues between Hylas and Philonous (London 1988, 115-208): 138.
47 Spinoza, B. (1677). Ethica, ordine geometrico demonstrata: III, prop. 6.
48 a.a.O.: IV, prop. 21.
49 a.a.O.: IV, prop. 22.
50 Blumenberg, H. (1969). Selbsterhaltung und Beharrung. Zur Konstitution der neuzeitlichen Rationalität (in: Ebeling, H. (Hg.). Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne, Frankfurt/M. 1976/96, 144-207): 200.
51 a.a.O.: 146.
52 Stahl, G.E. (1706). Disquisitio de mechanismi et organismi diversitate (dt. Über den Unterschied zwischen Organismus und Mechanismus, hg. v. B.J. Gottlieb, Leipzig 1961): 72 (Anm. 76).
53 a.a.O.: 49.
54 Stahl, G.E. (1707). De vera diversitate corporis mixti et vivi (dt. Über den wesentlichen Unterschied zwischen einem gemischten und einem lebenden Körper, in: Ideler, K.W. (Hg.). Georg Ernst Stahl's Theorie der Heilkunst, Bd. 1, Berlin 1831, 47-82): 52.
55 Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera (dt. in: Ideler, K.W. (Hg.). Georg Ernst Stahl's Theorie der Heilkunst, 3 Bde., Berlin 1831-32): I, 86.
56 Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera (ed. L. Choulant, 3 Bde., Leipzig 1831-33): I, 229.
57 Stahl (1708; dt.): 86.
58 Stahl, G.E. (1708). Medicinae dogmatico-systematicae partis theoreticae sectio I. quam constituit physiologia. In: Theoria medica vera: 200 (I, v); vgl. Ceglia, F.P. de (2000). Introduzione alla fisiologia di Georg Ernst Stahl: 33.
59 Vgl. Pagel, W. (1958). Paracelsus. An Introduction to Philosophical Medicine in the Era of the Renaissance: 106.
60 Lambrecht, M. (1985). Georg Ernst Stahl als Vorläufer des biologischen Regulierungsprinzips. In: Kaiser, W. & Völker, A. (Hg.). Georg Ernst Stahl (1659-1734), 193-195.
61 Leibniz, G.W. (1695). Système nouveau de la nature et de la communication des substances, aussi bien que de l'union qu'il y a entre l'âme et le corps (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 191-319): 213.
62 Leibniz, G.W. (1705). Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 342.
63 Nachweise für Tab. 246: Chrysipp nach Diogenes Laertius 7, 85; Cicero, De finibus bonorum et malorum (London 1967): V, 24; Seneca, Ad Lucilium epistulae morales (Philosophische Schriften, Bd. 4, hg. v. M. Rosenbach, Darmstadt 1984): 815 (121, 24); Galen, De methodo medendi (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 10, Leipzig 1825): 642; Fernel, J. (1542/51). De naturali parte medicinae. In: Universa medicina: 414 (V, 16); Marana, G.P. (1643). [Letter XXIII to the Captain Baffa]. In: Bradshaw, W. & Midgley, R. (ed.) (1702). The Eight Volumes of Letters Writ by a Tur-

kish Spy, vol. 2, 170-172: 171; Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera (dt. Theorie der Heilkunst, hg. v. K.W. Ideler, 3 Bde., Berlin 1831-32): I, 86; Mandeville, B. de (1705/14). The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits, 2 vols. (Oxford 1924): I, 200; Hunter, J. [1786-87]. Lectures on the Principles of Surgery (Works, vol. 1, ed. J.F. Palmer, London 1835, 199-632): 223; vgl. ders. (1794). A Treatise on the Blood, Inflammation, and Gun-Shot Wounds (Works, vol. 3, London 1837, 1-580): 120; Mayer, A.C. (1817). Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens. Deutsch. Arch. Physiol. 3, 84-104: 104; Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 368; Ostwald, W. (1902). Vorlesungen über Naturphilosophie: 314; Roux, W. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 241; Singer, E.A. (1914). The pulse of life. The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 11, 645-655: 653; Spranger, E. (1914/21). Lebensformen. Geisteswissenschaftliche Psychologie und Ethik der Persönlichkeit: 14; Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 12, 589-610: 591; Goette, A. (1921). Die Entwicklungsgeschichte der Tiere: 358; Jonas, H. (1957). Bemerkungen zum Systembegriff und seiner Anwendung auf Lebendiges (in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 109-125): 121.

64 Wolff, C. (1725). Vernünfftige Gedanken. Von dem Gebrauche der Theile im Menschen, Thieren und Pflantzen: 5; Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt. Die Oeconomie der Natur, in: Hoepfner, E.J.T. (Hg.). Des Ritters Carl von Linné Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, Leipzig 1777, 1-56): 2.

65 Wolff, C. (1724/26). Vernünfftige Gedancken. Von den Absichten der natürlichen Dinge, den Liebhabern der Wahrheit mitgetheilet; ders. (1725).

66 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 60.

67 a.a.O.: 65.

68 a.a.O.: 60.

69 a.a.O.: 68f.

70 Linné (1749): 11f.

71 d'Holbach, P.-H.T. (1770). Système de la nature, 2 Bde. (Hildesheim 1966): 58.

72 a.a.O.: 378; vgl. Meyer, A. (1969). Mechanische und organische Metaphorik politischer Philosophie. Arch. Begriffsgesch. 13, 128-199: 165f.

73 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 319.

74 a.a.O.: I, 155.

75 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 371.

76 a.a.O.: 420.

77 Kant, I. (1793/94). Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft (AA, Bd. VI, 1-202): 26.

78 Kant, I. (1797/98). Metaphysik der Sitten (AA, Bd. VI, 203-493): 421.

79 Kant, I. (1795). [Brief an Samuel Thomas Soemmerring vom 10. Aug. 1795] (AA, Bd. XII, 30-35): 33.

80 Kant, I. (1788.2). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VII, 157-184): 173.

81 Fichte, J.G. (1806). Die Grundzüge des gegenwärtigen Zeitalters: 43; der Ausdruck auch bereits in: Sammlung der besten und neuesten Reisebeschreibungen, Bd. 22 (Berlin 1782): 5 (Fortsetzung von Forsters Reise um die Welt).

82 Hegel, G.W.F. (1807/31). Phänomenologie des Geistes (Werke, Bd. 3, Frankfurt/M. 1986): 200f.

83 a.a.O.: 198.

84 a.a.O.: 204.

85 Carus, C.G. (1818). Ueber die verschiedenen Begriffsbestimmungen des Lebens. Deutsches Archiv für die Physiologie 4, 47-60: 55.

86 a.a.O.: 59.

87 a.a.O.: 60.

88 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, hg. v. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 386.

89 a.a.O.: 456.

90 Fechner, G.T. (1851). Zend-Avesta oder über die Dinge des Himmels und des Jenseits, 2 Bde. (Hamburg 1901): II, 42ff.

91 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 149.

92 a.a.O.: II, 296.

93 Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). Histoire naturelle générale des règnes organiques, 3 Bde. II, 73.

94 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille.

95 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 227f.

96 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 63.

97 a.a.O.: 85.

98 Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1948): 129.

99 Simmel, G. (1918). Lebensanschauung. Vier metaphysische Kapitel (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 220.

100 a.a.O. 224.

101 a.a.O.: 225.

102 Semon, R. (1904/08). Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens.

103 a.a.O.: 407.

104 a.a.O.: 15.

105 a.a.O.: 152.

106 a.a.O.: 402f.

107 Dilthey, W. (1883). Einleitung in die Geisteswissenschaften. Versuch einer Grundlegung für das Studium der Gesellschaft und der Geschichte (Gesammelte Schriften, Bd. 1, Stuttgart 1979): 376.

108 Nietzsche, F. (1886). Jenseits von Gut und Böse (KSA, Bd. 5, 9-234): 27f.; vgl. ders. (1885-86). Fragment 2[68] (KSA, Bd. 12, 92); ders. (1888). Fragment 14[121] (KSA, Bd. 13, 301).

109 Nietzsche, F. (1885-86). Fragment 2[68] (KSA, Bd. 12, 92).

110 Nietzsche, F. (1888). Fragment 14[121] (KSA, Bd. 13, 301).
111 Nietzsche, F. (1885-86). Fragment 1[124] (KSA, Bd. 12, 40).
112 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus.
113 Nietzsche, F. (1886-87). Fragment 7[25] (KSA, Bd. 12, 304).
114 Ostwald, W. (1902). Vorlesungen über Naturphilosophie: 314.
115 Simmel, G. (1908). Soziologie. Untersuchungen über die Formen der Vergesellschaftung (Gesamtausgabe, Bd. 11, Frankfurt/M. 1992): 645.
116 a.a.O.: 644f.
117 a.a.O.: 677.
118 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 303.
119 a.a.O.: 550; vgl. 304.
120 Freud, S. (1915). Triebe und Triebschicksale (Gesammelte Werke, Bd. X, Frankfurt/M. 1999, 209-232): 216f.
121 Freud, S. (1920). Jenseits des Lustprinzips (Gesammelte Werke, Bd. XIII, Frankfurt/M. 1999, 1-69): 43.
122 Freud (1915): 218.
123 Freud (1920): 57.
124 Freud, S. (1933). Neue Folge der Vorlesungen zur Einführung in die Psychoanalyse (Gesammelte Werke, Bd. XV, Frankfurt/M. 1999): 114f.; vgl. ders. (1938). Abriss der Psychoanalyse (Gesammelte Werke, Bd. XVII, Frankfurt/M. 1999, 63-138): 71.
125 Singer, E.A. (1914). The pulse of life. The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 11, 645-655: 650.
126 a.a.O.: 653.
127 a.a.O.: 647.
128 Sommerhoff, G. (1950). Analytical Biology: 136.
129 Jonas, H. (1957). Bemerkungen zum Systembegriff und seiner Anwendung auf Lebendiges (in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 109-125): 121.
130 Möbius, K. (1878). Die Bewegungen der fliegenden Fische durch die Luft: 35; Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 24; Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 2; Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 103; Hesse, R. (1910). Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1.: 17; Zimmermann, W. (1928). Kritische Bemerkungen zu einigen biologischen Problemen II. Zweckmäßige Eigenschaften und Phylogenie. Biolog. Zentralbl. 48, 203-229: 227; Bertalanffy, L. von (1929). Die Teleologie des Lebens. Biologia generalis 5, 379-394: 388; Ungerer, E. (1931). Kennzeichnung und Erklärung des organischen Lebens. Proceedings of the International Congress of Philosophy 7, 57-64: 58f.; Goldstein, K. (1934). Der Aufbau des Organismus. Einführung in die Biologie unter besonderer Berücksichtigung der Erfahrungen am kranken Menschen: 264; Cohen, J. (1950-51). Teleological explanation. Proc. Aristotelian Soc. 51, 255-292: 261; Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 624; ders. (1951). Teleologisches Denken: 23; Nagel, E. (1951/61). Mechanistic explanation and organismic biology (in: The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation, New York 1961, 398-446: 399f.; Brown, R. (1952). Dispositional and teleological statements. Philosoph. Stud. 3, 73-80: 79; Jeuken, M. (1958). Function in biology. Acta Biotheor. 13, 29-46: 41; Klaus, G. (1960). Das Verhältnis von Kausalität und Teleologie in kybernetischer Sicht. Deutsche Z. Philos. 8, 1266-1277: 1273; Baumanns, P. (1965). Das Problem der Organischen Zweckmäßigkeit: 10; Rensch, B. (1968). Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage: 54; Simon, M.A. (1971). The Matter of Life. Philosophical Problems of Biology: 82; 183; Simon, J. (1976). Teleologisches Reflektieren und kausales Bestimmen. Z. philos. Forsch. 30, 369-388: 383; Collins, A.W. (1978). Teleological reasoning. J. Philos. 75, 540-550: 544; Nussbaum, M. (1978). Aristotle on teleological explanation. In: dies., Aristotle's *De motu animalium*, 59-106: 76; Byerly, H. (1979). Teleology and evolutionary theory: mechanisms and meanings. Nature and System 1, 157-176: 173; Purton, A.C. (1979). Biological functions. Philos. Quart. 29, 10-24: 18; Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 24; Wuketits, F.M. (1982). Das Phänomen der Zweckmäßigkeit im Bereich lebender Systeme. Biologie in unserer Zeit 139-144: 140; Penzlin, H. (1987). Das Teleologie-Problem in der Biologie. Biologische Rundschau 25, 7-26: 12; Kleinmann, F. (1998). Das Problem der organismischen Teleologie (Phil. Diss., Univ. Tübingen): 186; für die Soziologie vgl. Radcliffe-Brown, A.R. (1935). On the concept of function in social science. Amer. Anthropol. 394-402: 396; Parsons, T. (1951). The Social System: 21f.
131 Purton (1979): 18f.
132 Portmann, A. (1956). Biologie und Geist (Freiburg 1963): 140.
133 Möbius, K. (1878). Die Bewegungen der fliegenden Fische durch die Luft: 35.
134 Vgl. Leps, G. (1986). Einführung: Karl August Möbius, ein Klassiker des ökologischen Denkens. In: ders., (Hg.). Zum Biozönose-Begriff. Kapitel aus „Die Auster und die Austernwirtschaft", 8-36: 29.
135 Du Bois-Reymond, E. (1888). Antwort an Hrn. Möbius. Sitzungsber. Königl. Preuss. Akad. Wissensch. Berlin 1888, 701-704: 702.
136 Vgl. z.B. Hesse, R. (1910). Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1: 17; Strassen, O. zur (1915). Die Zweckmässigkeit. In: Chun, C. & Johannsen, W. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie, 87-149: 94; Hartmann, M. (1925). Biologie und Philosophie (Gesammelte Vorträge und Aufsätze, II. Naturphilosophie, Stuttgart 1956, 1-26): 9; Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte: 560.
137 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 214.
138 Roux, W. (1914). Die Selbstregulation, ein charakte-

ristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen (= Nova Acta Leopoldina 100): 11.

139 Pannewitz, J. von (1841). Mittel der längeren Dauer des Bauholzes. Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung N.F. 10, 38-39: 38.

140 Pannewitz, J. von (1845/47). Kurze Anleitung zum künstlichen Holzanbau: 89.

141 Bergmann, C. & Leuckart, R. (1852/55). Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie: 648.

142 Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 302f.

143 Baglioni, S. (1912). Das Problem der Funktionen des Nervensystems: 47.

144 Sickhenausen, G. von (1689). Observationes feudales iuridico-politico-practicae selectee, das ist: Auserlesene Anmerckungen über die Lehen-Gerechtigkeit: 213.

Literatur

Adolph, E.F. (1961). Early concepts of physiological regulations. Physiol. Rev. 41, 737-770.

Rothschuh, K.E. (1972). Historische Wurzeln der Vorstellung einer selbsttätigen informationsgesteuerten biologischen Regelung. Nova Acta Leop. 37, 91-106.

Canguilhem, G. (1974). La formation du concept de régulation biologique aux XVIII^{e} et XIX^{e} siècle (dt. in: Wissenschaftsgeschichte und Epistemologie. Gesammelte Aufsätze, Frankfurt/M. 1979, 89-109).

Ebeling, H. (Hg.) (1976/96). Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne.

Mulsow, M. (1995). Frühneuzeitliche Selbsterhaltung.

Mulsow, M. (1995). Selbsterhaltung. Hist. Wb. Philos., Bd. 9, 393-406.

Selbstorganisation

Formulierungen aus dem Umfeld von ›Selbstorganisation‹ erscheinen Ende des 18. Jahrhunderts an zentraler Stelle zur Charakterisierung von Lebewesen im Unterschied zu lebloser Materie. Seit Beginn des 19. Jahrhunderts wird das Substantiv dann vereinzelt in einem theologisch-metaphysischen Kontext und für spezifische Prozesse in Organismen gebildet. Seit Mitte des 20. Jahrhunderts bezeichnet es eines der zentralen Paradigmen zur Erklärung der Entstehung und Veränderung organischer Strukturen – insbesondere im Rahmen einer thermodynamischen und chemischen Perspektive.

Frühe Wortgeschichte

Während die Verbalform ›sich selbst organisieren‹ bereits im 18. Jahrhundert, so 1790 bei I. Kant, nachzuweisen ist[1] (s.u.), wird das Substantiv ›Selbstorganisation‹ (im biologischen Kontext) erst im 19. Jahrhundert gebildet. Die Bildung erfolgt dabei offenbar mehrfach unabhängig voneinander. Es lassen sich mindestens fünf Ursprünge des Begriffs abgrenzen, die jeweils in einem anderen Zusammenhang stehen: (1) im ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts in der Interpretation von Kants Philosophie des Organischen, (2) im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts in einem theologisch-metaphysischen Kontext, (3) seit den 1830er Jahren in spezifischen medizinisch-physiologischen Verwendungen, (4) in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts im Sinne eines allgemeinen naturphilosophischen und naturwissenschaftlichen Prinzips der Entwicklung (»Selbstorganisation der Materie«) und (5) Mitte des 20. Jahrhunderts in einem allgemeinen thermodynamisch-physikalischen Kontext.

Neben seiner Anwendung auf Naturprozesse wird das Wort seit Ende des 18. Jahrhunderts für soziale Vorgänge gebraucht, zuerst offenbar von T. Jefferson, dem hauptsächlichen Verfasser der amerikanischen Unabhängigkeitserklärung und späteren dritten Präsidenten der Vereinigten Staaten (1799: »their [i.e. certain gentlemen's] self-organization, election of a committee, and publication of their manifests«[2]). Im frühen 19. Jahrhundert wird das Wort in die juristische und politische Sprache des Deutschen übernommen (Behr 1808: »die landständischen Korporationen [haben …], ganz unabhängig vom Organismus des deutschen Reichs, durch Selbstorganisation der deutschen Territorialstaaten ihr Daseyn erlangt«[3]; von Wangenheim 1815: »Recht auf Selbstorganisation [Württembergs]«[4], d.h. »das Recht [der Landesrepräsentation Württembergs], sich ihre innere Einrichtung selbst zu geben, und ihre Diener selbst zu ernennen«[5]; Hillebrand 1823: »Selbstorganisation [des Staates]«[6]).

In Erläuterung von Kants Begriff eines »Naturzwecks« heißt es bei J.G. Buhle 1804, ein Ding als Naturzweck (d.h. ein Organismus) müsse »immer als Naturprodukt gedacht werden, weil es ein Ding ist, das sich selbst organisirt, oder dessen Materie die Anlagen zur Selbstorganisation in sich hat. Bey einem Naturzwecke muß also der Begriff von dem Dinge, als die Ursache desselben vorgestellt werden, und die Causalität, sich selbst zu produciren, muß in dem Dinge selbst liegen«.[7] Buhle ist es auch, der in der gleichen Schrift den Begriff des *Urtiers* (↑Typus) prägt und sich diesen als Urahnen vorstellt, entstanden in einem einmaligen ursprünglichen »Acte« der Organisation: »[Es] entstand eine unendliche Zahl von Thieren aus einem einzigen Urthiere; eine unendliche Zahl von Geschöpfen, die aus dem Urgeschöpfe emanirten. Die organisirte Natur beruht auf einem einzigen Acte«.[8]

Im Englischen verwendet wohl als erster J. Bidlake 1811 den Ausdruck im naturphilosophischen Sinne: Er wendet sich damit gegen die Vorstellung einer Selbstgestaltung der organischen Natur und spricht sich für die Notwendigkeit der Annahme einer gött-

Die Selbstorganisation ist der Prozess der Entstehung oder Komplexitätssteigerung einer Organisation, insofern dieser Prozess nicht durch Einflüsse von außen kontrolliert wird (»Fremdorganisation«), sondern von der Struktur des Systems selbst oder seiner Vorläufersysteme abhängt.

Selbst (18. Jh.) *291*
Selbstproduktion (Jackson 1783) *274*
sich selbst organisierendes Wesen (Kant 1790) *277*
Selbstveränderung (Tiedemann 1791) *275*
Selbstbildung (von Jakob 1795) *274*
Subjekt (Schelling 1799) *295*
Selbstorganisation (Buhle 1804) *271*
Selbstaufbau (Coleridge 1817) *275*
Selbstgestaltung (Kastner 1821) *273*
Selbstherstellung (Zeller 1838) *274*
Auto-Organisation (Borginon 1882) *272*
Selbstdifferenzierung (von Hanstein 1882) *274*
Autoplastik (Liebmann 1899) *275*
Autoergasie (Roux 1907) *275*
Selbstabbau (Rommel & Fehrmann 1915) *275*
Positionalität (Plessner 1928) *293*
Autohylie (Woltereck 1932) *275*
dissipative Strukturen (Prigogine & Nicolis 1967) *283*
Hyperzyklus (Eigen 1971) *284*
Synergetik (Haken & Graham 1971) *290*
Autopoiese (Maturana, Varela & Uribe 1974) *288*
Autogenese (Csányi & Kampis 1984) *289*

lichen Schöpfung der Lebewesen aus: »Were matter capable of self-organization […] there would be great incongruity and contrariety in the several parts of the same animal or vegetable«.[9] In einem ähnlich allgemeinen, noch nicht technischen Sinn erscheint der Ausdruck im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts auch im Deutschen. F.L. Bührlen bezieht ihn 1819 auf die Fähigkeit zur Selbstgestaltung eines Menschen: »Dir ist verliehen, dein Leben durch Akte der Freyheit, durch Aneignung des dir Harmonischen zu deinem Werke zu machen, und dieses Bewußtseyn der Selbstorganisation soll dir die Freude an zufälligen Gewinnsten, an einem prekären Günstlings-Leben in Fortunens Gnade weit überwiegen«.[10]

In terminologischer Verwendung erscheint der Begriff zuerst im medizinischen Kontext in Bezug auf die spontane Bildung von organischen Strukturen. E. Carbutt spricht 1834 einem Bestandteil des Blutes, dem Fibrin, die Fähigkeit zur Selbsorganisation zu (»the effusion of coagulable lymph, that is, fibrine, in the air-cells of the lung, where it exerted its instinctive faculty of self-organisation«).[11] Bei J. Miller heißt es 1844, das Fibrin (»Plastic Fibrin«) habe die Fähigkeit, nach Verletzungen Rudimente neuer organischer Strukturen zu formen (»form the rudiments of organic structure«), und er nennt diese Fähigkeit ›Selbstorganisation‹ (»self-organization«).[12] Auch die Entstehung des Blutes selbst wird mit diesem Ausdruck belegt (»the interesting question as to whether the blood of the extravasation retained its vital properties, and had the capacity of self-organisation«[13]; auch »self-organization«[14]). Ackermann kommentiert diese Vorstellungen 1878, indem er von der »irrigen Lehre einer Selbstorganisation des Thrombus« spricht.[15]

1838 erscheint der Ausdruck in allgemeiner Bedeutung bei J. Rooke, der ihn an das Vorliegen eines planenden mentalen Systems bindet und daher den unbewussten Einheiten der Natur eine Selbstorganisation abspricht (»the earth, which contains no mental system of self-regulation within, and therefore no means of self-organisation«).[16]

Ende der 1850er Jahre wird die Entwicklung von Lebewesen im Allgemeinen als ›Selbstorganisation‹ bezeichnet (Anonymus 1859: »In nature, life always needs a definite time for self-organization, – and it is only ephemeral beings which are quickly formed«[17]; als Übersetzung zu: »Dans la nature, la vie a toujours besoin d'un temps marqué pour s'organiser«[18]). C.R. Bree stellt 1872 fest, die Selbstorganisation sei eine Kraft (»the power of healthy self-organisation«), die mit dem Leben selbst verbunden sei (»one of the attributes of life«), wenn sie auch nicht von physischer Natur sei (»cannot be of physical nature«).[19] Auch in der Rezeption des Kantianismus und Deutschen Idealismus erscheint der Ausdruck in dieser Zeit (Fischer 1860: »Unmöglich kann die Materie sich selbst organisiren; wenigstens kann der menschliche Verstand, dem die Materie blos als räumliches Dasein erscheint, eine solche Selbstorganisation [des Lebens] niemals begreifen«[20]; ders. 1865: »Leben ist Organisation, Selbstorganisation«[21]; ders. 1872: »die Selbstorganisation der Materie«[22]).

Seit den 1850er Jahren erfolgt ein verstärkter Gebrauch des Ausdrucks außerhalb des engeren biologischen Kontexts. Er wird zum einen in Politik und Soziologie verwendet: I.H. Fichte erwägt 1851 den Fall, »wenn der Schule und Kirche die völlige Autonomie und Selbstorganisation innerhalb des Staates gegönnt ist«[23], und E. Kapp spricht 1877 von der »Selbstorganisation durch Organisation der Arbeitsleistung aller Staatsangehörigen«[24]. Außerdem wird er als psychologischer Begriff eingesetzt, etwa 1855 bei C.H. Schultz-Schultzenstein: »Ueber […] Stufen seiner Selbstentwicklung und Selbstorganisation muss der Mensch zum Bewusstsein kommen, die wahre Natur seiner Bildungsstufe erkennen lernen«[25], oder 1876 bei I.H. Fichte: »Selbstorganisation des realen Ich in und mittels seines Leibes«[26].

Am Ende des 19. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck in sehr verschiedenen Bereichen, sowohl in Bezug auf die Biologie (Shaw 1898: »self-organization of life«[27]) als auch zur Beschreibung sozialer Prozesse (Anonymus 1892: » the absence of great industrial centres has hindered its [*viz.* the working class in Holland] self-organization«[28]).

Im 20. Jahrhundert wird das Wort gelegentlich in der ersten Jahrhunderthälfte verwendet (Eisler 1908: »Die Seele baut sich ihren Leib selbst, nicht durch mystische Formung des Körpers, sondern durch Selbstorganisation«[29]; von Arx 1922: »Selbstorganisation des pflanzlichen und tierischen Individuums«[30]; Kroner 1924: »Der Bildungsprozeß, in dem sich die Natur befindet, ist zugleich ein Prozeß des Lebens, der Selbstorganisation«[31]; Conrad-Martius 1934: »Selbstorganisation«[32]). Erst seit Beginn der 1960er Jahre – mit Vorläufern seit den späten 40er Jahren (in der Form »self-organizing system«[33]) – wird es aber zu einem zentralen Begriff der theoretischen Biologie (s.u.).[34]

Alternative Bezeichnungen

Eine Übersetzung ins Französische, die auch wieder ins Deutsche zurückübertragen wird und v.a. im soziologischen Kontext auftritt, ist der Ausdruck ***Auto-Organisation***. Der Ausdruck erscheint offenbar zu-

erst in der Übersetzung einer medizinischen Arbeit J. Listers von 1881, in der er die Selbstorganisation von Blutbestandteilen beschreibt (»it was the lymph substance that had the power of self-organisation, as distinguished from any influence that surrounding tissues might exert upon it«[35]; franz. Borginon 1882: »la substance de la lymphe avait un pouvoir d'auto-organisation«[36]). Auch im Englischen erscheint die Formulierung vereinzelt zu Beginn des 20. Jahrhunderts (Hermann 1917: »auto-organization of its [i.e. the human brain's] nerve centers«).[37] Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts wird der Ausdruck aber im Englischen und Französischen in Bezug auf biologische Prozesse nur wenig verwendet (Dalcq 1935: »Que sont les potentialités d'auto-organisation des territoires de la jeune gastrula?«[38]); häufiger ist er dagegen im soziologischen Kontext[39]. Die Verbalform ist auch hier älter als die substantivische Form: Sie wird bereits Mitte des 19. Jahrhunderts von L. Pasteur verwendet (1864: »s'auto-organiser«[40]; »La matière peut-elle s'organiser d'elle-même?«[41]).

In ähnlicher Bedeutung wie ›Selbstorganisation‹ wird im Deutschen das Wort ***Selbstgestaltung*** verwendet. Der Ausdruck wird seit Beginn des 19. Jahrhunderts auf die besondere Lebensweise des Menschen bezogen[42], bevor er allmählich zu einem naturphilosophischen Terminus wird. In den ersten beiden Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts steht der Begriff für den Prozess der Gestaltbildung sowohl im organischen als auch im anorganischen Bereich (Steck 1805: »Das Werden [des Kosmos] ist […] ein innerliches, eine ewige Selbstgestaltung der Materie«[43]; Scholz 1816: »Krystall wird auch als eine durch Selbstgestaltung zu einem von ebenen Flachen begränzten Körperganzen übergegangene Materie definiret«[44]). Eine Einengung der Bedeutung auf den organischen Bereich erfolgt danach: K.W.G. Kastner spricht 1821 allgemein von dem »Unterschiede zwischen organischer Bildung (Selbstgestaltung) und anorganischer Gestaltung oder Verkörperung«[45], und er bestimmt knapp: »Organisation d.i. Selbstgestaltung lebender Wesen«[46]. Daneben wird das Wort aber weiterhin auch in der weiten Bedeutung gebraucht. K. Rosenkranz differenziert 1850 zwischen drei Formen der »Selbstgestaltung des organischen Individuums« und ist der Ansicht, diese unterscheiden sich »l) nach dem abstracten Grundriß des Ganzen; 2) nach den besonderen Maaßverhältnissen der Gestalt; 3) nach der Art und Weise, wie das Leben sich in der Gestalt zur Erscheinung bringt«.[47] Für ein »organisches Individuum« hält Rosenkranz aber nicht nur die Pflanzen und Tiere, sondern auch Mineralien, diese seien ein »geologischer Organismus«[48] (vgl. auch Schaller 1850: »organische Selbstgestaltung«[49]; Noack 1854: »Der erste, noch unvollkommene Versuch der Natur zu individueller Selbstgestaltung aus dem flüssigen Element ist das Metall«[50]; Jessen 1855: »Bildung und Selbstgestaltung zu einem Organismus«[51]; Apelt 1857: ein »inneres Princip der Selbstgestaltung und

Autogonie
»Selbstzeugung«, d.h. Bildung von einfachen »Organismen« (»Moneren«) »unmittelbar aus dem Zusammentritt von Stoffen der anorganischen Natur« (Haeckel 1866, I, 179).

Autoplastik
»Der Organismus […] ist eine solche Maschine, die ihre eigenen Theile, die charakteristisch geformten Organe, durch eigene Triebkraft selber hervorbringt; er ist causa sui« (Liebmann 1899, 240).

Autotelie
»Der Organismus ist durch seine Entwicklung, sein Wachstum, seine selbsterzeugte Structur, durch die von ihm selber hervorgebrachte Form und Combination seiner Organe, sowie durch deren auf die Existenzfähigkeit des ganzen Individuums berechnete Functionen Selbstzweck, finis sui; dazu bestimmt, eine gewisse Zeit lang durch eigene Thätigkeit sich im Leben zu erhalten« (Liebmann 1899, 240f.).

Autoergie
»[D]iejenige Tätigkeit des ganzen Lebewesens oder seiner lebenstätigen Teile, welche in den betreffenden Gebilden ›determiniert‹ ist […], deren die Art […] oder Qualität des Geschehens ›bestimmende‹ Faktoren also in diesen Gebilden selber gelegen sind« (Roux 1912, 34).

Autohylie
»Eine Eigenschaft oder Einrichtung [eines Organismus] besteht in der Regel aus Substanzen und Strukturen, die der Organisms in sich (unter Verwertung der Zufuhrstoffe) selbst erzeugt: Autohylie« (Woltereck 1932, 159).

Autopoiese
»Die autopoietische Organisation wird als eine Einheit definiert durch ein Netzwerk der Produktion von Bestandteilen, die 1. rekursiv an demselben Netzwerk der Produktion von Bestandteilen mitwirken, das auch diese Bestandteile produziert, und die 2. das Netzwerk der Produktion als eine Einheit in dem Raum verwirklichen, in dem die Bestandteile sich befinden« (Maturana, Varela & Uribe 1975, 158).

Autogenie
»[T]he spontaneous emergence of replicative organization […] that] commences in a system by an organized ›small‹ subsystem […] which conveys replicative information to the system« (Csányi & Kampis 1985, 303).

Tab. 248. Termini zur Bezeichnung von Prozessen der Selbstorganisation.

Selbstentwickelung« zeige sich in lebendigen organisierten Körpern[52]).

In den 1880er Jahren trägt besonders W. Roux zu seiner Etablierung bei. Roux versteht die Selbstgestaltung als ein »regulirendes Princip«, das sich aus der Wechselwirkung der verschiedenen Körperteile, einem »Kampf der Gewebe« ergibt.[53] 1912 definiert Roux die Selbstgestaltung (»Autoformatio«) als »die Gestaltung eines Gebildes durch in ihm selber liegende, die ›Art‹ […] der Veränderung ›bestimmende‹ Faktoren«[54]. Seit den 1930er Jahren erhält das Wort eine zentrale naturphilosophische Stellung in der Deutung der Lebenserscheinungen (etwa bei H. Conrad-Martius).[55]

Parallel zu diesem Ausdruck verwendet Roux auch das Wort ***Selbstproduktion***[56] zur Bezeichnung des Phänomens, das als ein zentrales Merkmal der Organisation der Lebewesen interpretiert wird. ›Selbstproduktion‹ bildet dabei seit Ende des 18. Jahrhunderts einen Begriff, der primär mit Theorien der Urzeugung in Verbindung steht: So argumentiert W. Jackson, der 1783 den Ausdruck im Englischen verwendet (»self-production«[57]), die Lebewesen, die überall auf der Erde zu finden sind, könnten nicht überall dort auch hingebracht worden sein, sondern seien vielmehr selbst erzeugt (»self-produced«)[58], und auch die spontan in einem Gefäß mit Wasser entstehenden Lebewesen seien nicht gemacht, sondern würden sich selbst hervorbringen[59] (vgl. auch R. Dagley 1804: »the Egyptians […] imagined that the scarab possessed the faculty of self-production«[60]; und F. Unger 1836: Pflanzen seien »in ihrem Bildungsprocesse von äusseren sowohl dynamischen als materiellen Verhältnissen abhängig«, und ihre Entstehung beruhe nicht auf »Selbstproduction«[61]).

Auch der Ausdruck ***Selbstbildung*** wird im 18. Jahrhundert im Sinne von ↑Urzeugung gebraucht (Uhlich 1754: »Wer mit Avicenna eine menschliche Selbstbildung, vermöge der Gährung eines gewissen Erdklumpens, sich einbilden wollte«[62]). Meist steht das Wort aber im Kontext von Erziehungs- und Moraltheorien. Im Sinne der individuellen Herausbildung eines Organismus erscheint der Ausdruck im letzten Jahrzehnt des 18. Jahrhunderts (von Jakob 1795: »Die Selbsterhaltung, Selbstbildung des Individui und die Fortpflanzung der Gattung ist allen organischen Wesen gemein«[63]). J.J. Dömling konstatiert 1802, einem Organismus komme als »einem in nie unterbrochener Selbstbildung begriffenen Ganzen« eine »gewisse Selbstthätigkeit« zu, denn die »Wechselbestimmung aller Theile des Organismus« müsse als »immer thätig« gedacht werden.[64] Im Gegensatz zu einem »Mechanismus« habe die Aktivität eines Organismus »im Innern des Organismus selbst ihren Grund«.[65] Auch bei den Philosophen des Deutschen Idealismus findet sich ein solcher spezifisch organischer Begriff der Selbstbildung (Hegel 1807: »organische Selbstbildung des Schädels«[66]).

Später und in noch kaum terminologisierter Bedeutung erscheint im 19. Jahrhundert der Begriff der ***Selbstherstellung***. A. Zeller bezeichnet 1838 mit diesem Ausdruck »aus der Einheit des Lebens hervorgehende Thätigkeiten des gesammten Organismus«, wozu er insbesondere nicht nur die Bildung der Gestalt des gesunden Organismus rechnet, sondern auch die Entstehung von dessen Krankheiten«[67] (vgl. auch von Hartmann 1869: der unbewusste Wille ist das »Princip der Verleiblichung, der Selbsterhaltung und Selbstherstellung«[68]; an der Heiden, Roth & Schwegler 1985: »Organisation von Lebewesen – Selbstherstellung und Selbsterhaltung«[69]).

Roux sieht die ↑Entwicklung der Organismen darüber hinaus als eine tatsächliche Erhöhung der Mannigfaltigkeit, eine Epigenesis oder ***Selbstdifferenzierung***, wie er es auch nennt (1883: »Selbstdifferenzirung im Embryo«[70]). Roux erläutert, die »Selbstdifferenzirung eines Systems von Theilen« bedeute, »dass entweder die Veränderung in ihrer Totalität, oder doch die specifische Natur der vor sich gehenden Veränderung vorwiegend durch die Energien des Systemes selber bestimmt wird«.[71] Den Ausdruck ›Selbstdifferenzierung‹ verwendet vor Roux 1882 der Botaniker J. von Hanstein, um die Aktivität des Protoplasmas in der Gestaltbildung von Pflanzen zu beschreiben.[72] Außerhalb des engeren biologischen Kontexts ist ›Selbstdifferenzierung‹ bereits seit den 1830er Jahren in Gebrauch (Günther & Pabst 1834: »Eine göttliche Substanz in dieser ihrer Selbstdifferenzirung«[73]; Stallo 1848: »The cause of the corporal particularity, of the material exclusion, is the self-differentiation of the Spiritual«[74]; Schmid 1857: »Selbstdifferenzirung des Geistes«[75]). In biologiebezogenen Texten erscheint die Formulierung vor den 1880er Jahren meist entweder in spekulativer Bedeutung (Stallo 1848: »The cause of the corporal particularity, of the material exclusion, is the self-differentiation of the Spiritual«[76]) oder außerhalb des Kontexts der Ontogenese (Mulich 1871: »die Anhänger Darwins [behaupten] eine fortwährende Selbstdifferenzirung der Natur zu höheren Daseinsformen«[77]).

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts unterscheidet Roux neun verschiedene Formen der Selbsttätigkeit: Selbstveränderung (Autodissimilation), Selbstausscheidung (Autoexcretio), Selbstaufnahme (Autoreceptio), Selbstassimilation (Autoassimilatio), Selbstwachstum (Autocrescentia), Selbstbewegung

(Autokinesis), Selbstvermehrung (Autoproliferatio), Selbstübertragung der Eigenschaften (Hereditas) und Selbstentwicklung (Autophaenesis). Zusammengefasst werden die verschiedenen Aspekte der Selbstbeziehung eines Organismus von Roux als *Autoergie*, d.h. »Selbsttätigkeit der Lebewesen«: »diejenige Tätigkeit des ganzen Lebewesens oder seiner lebenstätigen Teile, welche in den betreffenden Gebilden ›determiniert‹ ist […], deren die Art […] oder Qualität des Geschehens ›bestimmende‹ Faktoren also in diesen Gebilden selber gelegen sind«.[78] Daneben verwendet Roux für diese »Selbsttätigkeit« seit 1907 auch den Ausdruck ***Autoergasie***, den er selbst für »richtiger gebildet« hält.[79]

Neben diesen Ausdrücken werden im 19. und 20. Jahrhundert eine ganze Reihe ähnlicher Wörter vorgeschlagen, um Phänomene der Selbstorganisation allgemein auf den Begriff zu bringen (vgl. Tab. 248): E. Haeckel verwendet 1866 den Ausdruck *Autogonie* für eine »Selbstzeugung«, d.h. für die Bildung von einfachsten »Organismen« (»Moneren«) aus anorganischen Stoffen (↑Urzeugung). Die Hypothese der Autogonie, die Haeckel für unentbehrlich hält, behauptet, »dass die äusserst einfachen und vollkommen homogenen, structurlosen Organismen (Moneren), welche wir uns als die Stammformen aller übrigen, durch Differenzirung daraus hervorgegangenen zu betrachten haben, unmittelbar aus dem Zusammentritt von Stoffen der anorganischen Natur in ähnlicher Weise sich in einer Flüssigkeit gebildet haben, wie es bei der Bildung von Krystallen in der Mutterlauge der Fall ist«.[80] Von O. Liebmann wird das Vermögen des einzelnen Organismus, seine Teile selbst hervorzubringen, 1899 ***Autoplastik*** genannt.[81] Und R. Woltereck nennt die materielle Selbsterzeugung der Organismen 1932 ***Autohylie***.[82]

Ein verwandter Terminus ist auch der von N. Hartmann 1950 eingeführte Begriff der *Zentraldetermination*. Hartmann bezeichnet damit die kausale Struktur eines natürlichen Gebildes, das eine von innen gewachsene und sich selbst begrenzende Ganzheit darstellt und durch ein »inneres, sich selbst aufrechterhaltendes Gleichgewicht« ausgezeichnet ist.[83]

Selbstveränderung: Selbstaufbau und -abbau

Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck ***Selbstveränderung*** auf Lebensprozesse im Allgemeinen bezogen (Tiedemann 1791: »[Platons] Bemerkung, daß die Selbstbewegung und Selbstveränderung, Leben und Empfindung im Gefolge haben und von Leben und Empfindung außer uns einzige Kennzeichen sind«).[84] Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck eingesetzt, um das Spezifische des Lebendigen auf den Begriff zu bringen. So heißt es in einem medizinischen Wörterbuch aus dem Jahr 1842, »Selbsterhaltung (Selbstständigkeit) und Selbstveränderung« seien spezifische Kennzeichen des Lebendigen, dessen »stetige Selbstveränderung steht in auffallendem Contraste zu der starren Unveränderlichkeit des Leblosen«, das sich »nicht aus eigner Macht« verändere: »das Organische […] ist in fortwährender Bildung und Selbstentwicklung begriffen, deren Grund und Zweck in ihm selber liegt, obgleich sie an das Vorhandensein äußerlicher Bedingungen und Mittel gebunden ist«.[85] Eine derartige Gegenüberstellung von Selbstveränderung der Lebewesen und von außen verursachter Veränderung der leblosen Körper wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wiederholt betont, so heißt es 1817 bei A.C. Mayer: »Das unorganische Wesen wird von dem äusseren Einfluss umgestaltet, das organische aber gestaltet sich auf Veranlassung der äussern Einflüsse selbst um. Bei dieser Reaction des organischen Wesens und bei diesem Selbstverändern seiner Verhältnisse zur Aussenwelt richtet sich das organische Wesen nach der Beschaffenheit der äusseren Objecte oft bewunderungswürdig ein«[86]). W. Roux versteht die »Selbstveränderung« 1892 als Ausdruck von einem »immanenten mechanischen Veränderungsvermögen« der Organismen.[87]

Auch A. von Tschermak charakterisiert die Daseinsweise des Lebendigen 1913 über den Begriff der autonomen »Selbstveränderung«. Er unterscheidet dabei zwei Teilprozesse und spricht von der »doppelsinnigen Selbstveränderung« mit den beiden Aspekten der *Selbstzerstörung* und der *Selbstergänzung*.[88] Der erste dieser Teilprozesse wird in den folgenden Jahren meist ***Selbstabbau*** genannt; dieser Terminus erscheint zuerst im Kontext des Abbaus von Hefezellen bei der alkoholischen Gärung (Rommel & Fehrmann 1915)[89]; wenig später wird er auch im allgemeinen stoffwechselphysiologischen Kontext gebraucht (Hartmann 1918)[90].

Der komplementäre Prozess des ***Selbstaufbaus*** wird bereits im 19. Jahrhundert so genannt. Das Wort erscheint zuerst in einem außerbiologischen Zusammenhang (Hillebrand 1850: »organischen Selbstaufbau des Platonischen Gedankens«[91]), am Ende des Jahrhunderts auch im biologischen Kontext (Hirth 1898: »Epigenesis mit ewigem ontogenetischem Selbstaufbau oder vielmehr Selbstwiederaufbau«[92]). Sehr viel länger in Gebrauch ist der entsprechende englische Ausdruck *self-construction* (Coleridge 1817: »sensation itself is but vision nascent, not the cause of intelligence, but intelligence itself revealed as an earlier power in the process of self-construc-

tion«[93]; Macvicar 1858: »[the plant's] power of direct self-construction«[94]; Beale 1863: »This power of self-construction is peculiar to matter which is alive, and there is no living thing in which it is not manifested; but there is no other force in nature which can be compared to it«[95]). Bei dem entsprechenden Ausdruck ›self-destruction‹ ist die psychologische Bedeutung seit dem 19. Jahrhundert so dominant, dass sich eine biologische daneben kaum findet.

Seit Mitte der 1920er Jahre etablieren sich im Anschluss und in Variation der Formulierung von Tschermaks die Ausdrücke *Selbstabbau* und *Selbstaufbau* als stoffwechselphysiologisches Begriffspaar Sie werden in diesem Zusammenhang 1926 von J.J. Pikler eingeführt[96] und erscheinen zwei Jahre später in H. Plessners Analyse der Positionalität des Lebendigen.[97] In Piklers Darstellung vom »Kreisprozeß des Lebens« (↑Kreislauf: Abb. 245) bilden Selbstabbau und Selbstaufbau die zwei Seiten des Lebens eines Organismus, zwischen die alle organischen Funktionen geschaltet sind: Aus dem Selbstabbau der Körpersubstanz entspringen die Lebensprozesse, die umgekehrt auf einen Selbstaufbau eben dieser Substanz gerichtet sind.

Antike: sachliche Ursprünge

Die sachlichen Ursprünge des Selbstorganisationskonzepts liegen in der Antike.[98] Für die ältere ionische Naturphilosophie ist kennzeichnend, dass sie die Entstehung der Welt ausgehend von einem Urstoff behauptet: dem Wasser (Thales), der Luft (Anaximenes), dem Feuer (Heraklit) oder einer unbestimmten, grenzenlosen Materie (»ἀπείρων«; Anaximander). Als eine Mischung und Entmischung der vier Grundstoffe (Feuer, Wasser, Erde, Luft) erklärt dagegen Empedokles die Entstehung und Ordnung des Kosmos. Die Umwandlungen werden dabei durch die beiden Urkräfte der Liebe (Anziehung) und des Hasses (Abstoßung) bewirkt.[99] Ein anderes Modell der Strukturbildung stammt von Anaxagoras. Danach bilden sich die differenzierten Körper ausgehend von qualitativ verschiedenen Samen, die ursprünglich durchmischt vorliegen und später von einem Geist geordnet wurden.[100]

Deutlich wird bei diesen Modellen bereits, dass die Entstehung der Ordnung nicht als eine Erschaffung der Materie gedacht wird, dass also die Aspekte der Materialität und Ordnung voneinander getrennt werden. Die Gestaltbildung wird einem ordnenden Eingriff von Göttern oder der mit ihnen identifizierten Natur zugeschrieben. Besonders deutlich wird dies bei Ovid, der den Eingriff der Götter als eine Teilung, Trennung und gliedernde Anordnung beschreibt (»secuit sectamque in membra redegit«[101]). Die Kraft zur Bildung der meisten Lebewesen schreibt Ovid der Erde selbst zu (»Cetera diversis tellus animalia formis/ sponte sua peperit«[102]).

Auch bei Aristoteles finden sich Überlegungen, die in Richtung der späteren Theorien der Selbstorganisation weisen. Relevant ist dabei v.a. die aristotelische Unterscheidung von technischen und natürlichen Gegenständen: Während in technischen Produkten die Ursache von außen auf den Gegenstand wirkt, liegt sie nach Aristoteles bei den natürlichen Produkten in der Materie selbst vor. »Denn ein Naturprodukt ist ein Gebilde, welches von einer bestimmten, in ihm selbst begründeten Ausgangsgegebenheit aus in einem kontinuierlichen Prozeß an ein bestimmtes Prozeßziel gelangt«.[103] Indem Aristoteles die Natur mit einem Arzt vergleicht, der sich selbst behandelt, entwickelt er den Begriff einer sich selbst organisierenden Natur: »hätte die Schiffbaukunst ihren Sitz im Bauholz, so wäre ihre Arbeitsweise wie die der Natur«.[104] Holz wird zwar nicht von selbst zu einem Schiff, aber ein Same bildet doch aus sich heraus einen Baum. Es ist also eine bestimmte innere Struktur eines Gegenstandes, die besondere Anordnung seiner Teile, die in den natürlichen Körpern ihre Ordnung und Teleologie bedingt.[105] Dabei ist nicht nur die den Prozess leitende und auf einen Zielpunkt führende finale Ursache, sondern auch die den (Entwicklungs-) Prozess auslösende *causa efficiens* (die Prozessquelle) mit den anderen beiden Ursachen des Stoffes und der Form vereint. Die Selbstbezüglichkeit in der Wirkungsweise bildet für Aristoteles ein Charakteristikum organischer Prozesse, und er stellt diese in einen Gegensatz zum technischen Handeln des Menschen: Während das technische Handeln stets auf ein externes Ziel gerichtet sei, auf die Hervorbringung eines Objekts, das nicht auf den Prozess des Handelns selbst zurückwirke, bestehe die Wirkung der organischen Prozesse gerade in der erneuten Hervorbringung des Gegenstandes, von dem der Prozess ausgeht: »Ein Mensch entsteht aus einem Menschen, nicht aber eine Liege aus einer Liege«.[106] Oder in dem Beispiel des Heilens: »davon sagt man nicht, es sei ein Weg zur Heilkunst, sondern einer zur Gesundheit; das Heilen muß ja notwendig von der Heilkunst herkommen, nicht zu ihr hinführen«.[107]

Mittelalter

Kennzeichnend für das mittelalterliche Denken ist die Interpretation der irdischen Dinge und Lebewesen im Hinblick auf Gott als deren Schöpfer und Orientierungspunkt. Trotz einer teleologischen Hinordnung aller irdischen Dinge auf Gott, ist Thomas von Aquin

aber doch auch der Ansicht, jedes Geschöpf sei um seiner eigenen Tätigkeit und Vollkommenheit willen da (»unaquaeque creatura est propter suum proprium actum et perfectionem«).[108]

Frühe Neuzeit

In der Antike wird die Organisation der Materie meist entweder als göttlicher Eingriff oder als Ergebnis zufälliger Veränderungen, die über lange Zeiträume wirksam sind, konzipiert. Im Gegensatz zu dieser Vorstellung wird in der Frühen Neuzeit die Selbstorganisation als eine in der Natur liegende gesetzmäßige Tendenz beschrieben. Eine solche Konzeption findet sich z.B. 1637 bei R. Descartes.[109] Ausgehend von einem Chaos erfolgt nach Descartes eine Bildung geordneter Strukturen (Planeten, Sterne, Berge, Meere und Lebewesen) allein aufgrund von Gesetzen der Natur (»lois de la nature«).[110] Die als materialistisch und mechanistisch verrufene Philosophie Descartes liefert also durchaus einen Ansatzpunkt moderner Selbstorganisationstheorien. Die Entstehung der Lebewesen ausgehend von anorganischen Substanzen, die Descartes nur ansatzweise in einem nicht veröffentlichen Buch ausführt[111], wird in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts in zwei anonym veröffentlichten Schriften ausführlicher thematisiert. Die Bildung organisierter Wesen wird dort allein auf chemisch-mechanische Ursachen zurückgeführt.[112] Auch die menschlichen Ideen werden ebenso wie die Empfindungen der Tiere als Ergebnis der »Organisation« der Materie interpretiert.[113] Aufgegriffen und fortgeführt wird diese Perspektive auf die Entstehung der Lebewesen von den »französischen Materialisten« Mitte des 18. Jahrhunderts. Auch sie führen die Bildung der Lebewesen und des Menschen auf die besondere Anordnung ihrer Teile zurück und nennen dies ↑»Organisation«.[114] So sieht P.L.M. de Maupertuis die Wirksamkeit eines intelligenten, organisierenden Prinzips in der Materie selbst vorliegen, das die besondere Anordnung der Materie zu einem organisierten Körper bewirkt (»supposer dans la matiere quelque degré d'intelligence«).[115]

In einem Dialog D. Humes von 1779 entwirft die Figur Philo die Möglichkeit, dass die materielle Welt – ohne Planung – das Prinzip ihrer Ordnung in sich selbst enthält (»to contain the principle of its order within itself«).[116] Die Annahme, dass ein Gott die Welt gestaltet habe, ist für Philo nicht einfacher und damit überzeugender als die Ansicht, dass die materiellen Dinge selbst mit Kräften der Ordnung und Verhältnismäßigkeit (»faculty of order and proportion«) ausgestattet seien.[117] Auch ein tierischer Körper ist nach dieser Position ursprünglich von sich selbst aus mit Ordnung und Organisation ausgestattet (»an animal body to be, originally, of itself, or from unknown causes, possessed of order and organization«).[118] Diese Vorstellungen eines inneren Organisationsprinzips der Organismen weist deutlich auf Kants Begriff der Selbstorganisation der Lebewesen voraus.

J.G. Herder nimmt in den 1780er Jahren »organische Kräfte« an, die in einem Lebewesen dessen Gestaltbildung ausgehend von den ersten Keimen bewirken: »was wir vom ersten Augenblick des Werdens eines Geschöpfs bemerken, sind wirkende organische Kräfte. Hat ein einzelnes Wesen diese in sich: so erzeugt es selbst«.[119] Aber nicht nur den organischen Körpern, auch den anorganischen Elementen schreibt Herder solche Kräfte zu, die damit aus sich heraus in der Lage sind, Lebewesen zu bilden: Es wurde »der Erde, den Wassern, dem Staube« befohlen, »daß jedes derselben organische Wesen nach seiner Art hervorbringe und sich die Schöpfung also durch eigne, diesen Elementen eingepflanzte organische Kräfte selbst belebe«.[120] Herder spricht in diesem Zusammenhang auch von einem »durch sich selbst organischen Kreise«.[121]

Unter dem Einfluss epigenetischer Theorien der organischen ↑Entwicklung verbreiten sich seit den 1780er Jahren aber v.a. Theorien zur autonomen Selbstgestaltung von Lebewesen ausgehend von ihren Keimen. Diese organische Eigenaktivität wird 1786 von J. Hunter betont: »Animals and vegetables have a power of action within themselves, are capable of increasing their own magnitude, and possess the power, as it were, of working themselves into form and higher state of existence«.[122] Für den deutschen Sprachraum ist in diesem Zusammenhang besonders J.F. Blumenbachs Begriff des *Bildungstriebs* von großem Einfluss (↑Vitalismus).[123]

Kant: »sich selbst organisirende Wesen«

Als Urheber des neuzeitlichen Begriffs der Selbstorganisation der Lebewesen gilt vielfach I. Kant.[124] In der ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹ bezeichnet Kant einen Organismus als ein *organisiertes* und ***sich selbst organisierendes Wesen*** (↑Organismus: Tab. 217).[125] Er führt den Begriff dabei in Abhebung zur Organisation technischer Gebilde ein. Während diese ihre Organisation von außen durch einen Konstrukteur verliehen bekämen, sei die Natur in ihren organisierten Produkten selbst gestaltend tätig; die natürlichen Körper enthielten in sich selbst eine »bildende Kraft«, wie Kant unter Verwendung des blumenbachschen Begriffs behauptet.

Kant ist allerdings nicht eindeutig in der Frage, was denn genau die Bildungskraft bewirkt. Offen

bleibt, ob diese nur bestehende Organisationen umbildet oder auch neue schafft. Einerseits führt Kant den Begriff in Abhebung von der Fremdgestaltung eines Artefaktes ein und legt damit nahe, dass die Natur in der Selbstorganisation tatsächlich aus einer vorher nicht organisierten Materie eine Organisation schaffe. Andererseits stellt Kant aber doch klar, er wolle alle Organisation nur aus bestehender Organisation erklären (1788: »Ich meinerseits leite alle Organisation von organischen Wesen (durch Zeugung) ab«[126]); die Selbstorganisation würde dann also nur die Umbildung einer Organisation in eine andere bezeichnen.

Schelling: die Natur als »allgemeiner Organismus«

Als eigentlicher Philosoph der Selbstorganisation gilt allerdings nicht Kant, sondern F.W.J. Schelling, einer seiner unmittelbaren Nachfolger. Ausführlich äußert sich Schelling über seine Vorstellungen von Organisation und Selbstorganisation in seinen frühen Schriften, etwa den ›Ideen zu einer Philosophie der Natur‹ (1797) und der ›Weltseele‹ (1798).[127] Für Schelling ist es der zirkuläre Verlauf von kausalen Ketten, der das Wesen einer ↑Organisation ausmacht (↑Kreislauf). Die zirkuläre Kausalität der Organisation interpretiert Schelling als eine Beziehung, die ein organischer Körper zu sich selbst hat. Die besondere Struktur des Organismus äußere sich also wesentlich in seinem Selbstbezug, der eine Selbstherstellung darstellt: »Jedes organische Produkt trägt den Grund seines Daseyns in sich selbst, denn es ist von sich selbst Ursach' und Wirkung. Kein einzelner Theil konnte entstehen als in diesem Ganzen, und dieses Ganze selbst besteht nur in der Wechselwirkung der Theile«.[128] Für Schelling fallen die Konzepte der ↑Organisation und Selbstorganisation weitgehend zusammen. Er führt aus: »Die Organisation […] producirt sich selbst, entspringt aus sich selbst […] Also schreitet keine Organisation fort, sondern kehrt ins Unendliche fort immer in sich selbst zurück«.[129] Ähnlich wie zuvor Kant bestimmt auch Schelling die Organisation der Organismen im Kontrast zu dem bloß Mechanischen der anorganischen Naturdinge: »Der Grundcharakter der Organisation ist, daß sie, aus dem Mechanismus gleichsam hinweggenommen, nicht nur als Ursache oder Wirkung, sondern weil sie beides zugleich von sich selbst ist, durch sich selbst besteht«.[130] Sie sei »mit sich selbst in Wechselwirkung, Produzierendes und Produkt zugleich«.[131] In seiner dynamischen Interpretation der Natur bildet die »Produktivität« für Schelling ein der Natur immanentes Prinzip, das zu immer neuen Gestaltungen führt.[132]

Soweit bewegt sich Schelling weitgehend in den von Kant vorgegebenen Bahnen der Begriffsbestimmung. Diese Bahnen werden verlassen, wenn Schelling als Organismen nicht allein eine besondere Klasse von konkreten Gegenständen innerhalb der Natur versteht, sondern die Natur insgesamt als »allgemeinen Organismus« (so bereits im Untertitel der ›Weltseele‹) sieht: »die Natur hat ihre Realität aus sich selbst – sie ist ihr eignes Produkt – ein aus sich selbst organisirtes und sich selbst organisirendes Ganzes«.[133] Ein einzelner Organismus ist für Schelling damit »zuletzt nichts anderes als eine Contraktion der allgemeinen Natur – des allgemeinen Organismus«.[134] Ein organisiertes Ganzes ist die Natur nach Schellings Bestimmungen, weil sie aus Teilen besteht, die durchgehend miteinander in Wechselwirkung stehen. Durch dieses Beziehungsgefüge wird jeder Teil für Schelling zu einem »Abdruck« des Ganzen. Diese Überlegungen können im Sinne späterer Theorien als ein »Selbstähnlichkeitsprinzip« verstanden werden[135] – es bleibt aber zumindest bei Schelling unklar, warum die Natur insgesamt organisiert sein soll und inwiefern tatsächlich alles in der Natur von allem anderen abhängt. Wenn die Natur als eine schaffende Natur, eine »natura naturans« wie Schelling sie nennt[136], bestimmt ist, folgt daraus noch nicht, dass sie in ihrem Schaffen organisiert ist.

Unklar bleibt auch, welchen methodischen Status Schellings Aussagen haben. Er setzt sich ausdrücklich von der Differenzierung Kants ab, nach der der Zweckmäßigkeit in der Natur allein eine regulative Bedeutung zukommt, sie aber keinen konstitutiven Status für die Naturerkenntnis hat, wie die Kategorien. Schelling sieht das Verhältnis der Prinzipien der mechanischen Naturerkenntnis zu denen der Erkenntnis der Organismen umgekehrt als Kant. Für Schelling ist der Organismus der primäre Begriff: »Mußte der Organismus nicht früher seyn, als der Mechanismus, das Positive früher als das Negative?«.[137] Und weiter: »Das Leben ist nicht Eigenschaft oder Product der thierischen Materie, sondern umgekehrt, die Materie ist Product des Lebens. Der Organismus ist nicht die Eigenschaft einzelner Naturdinge, sondern umgekehrt, die einzelnen Naturdinge sind ebenso viele Beschränkungen oder einzelne Anschauungsweisen des allgemeinen Organismus«.[138] Jede Erklärung habe daher vom Organismus auszugehen, selbst wenn es um eine Erklärung des Mechanismus gehe. Die als mechanische Verknüpfungen bestimmten Beziehungen in der Natur sind so als Verlust der Organisation begriffen. Nicht der Organismus ist also der besondere Fall in der Natur, sondern der Mechanismus. Es

liegt bei Schelling damit eine »Spiegelung der Reduktionsproblematik« vor, wie B.-O. Küppers 1992 bemerkt: »die Phänomene der unbelebten Materie erscheinen ihm als die unvollkommenen und degenerierten Phänomene der belebten Natur«.[139] Nicht die Biologie sei deshalb auf die Physik zu reduzieren, sondern umgekehrt die Physik auf die Biologie.[140]

Umstritten ist bis in die Gegenwart die Einschätzung der schellingschen Naturphilosophie im Hinblick auf ihr Verhältnis zu den späteren naturwissenschaftlichen Selbstorganisationstheorien. Auf der einen Seite wird sie als Vorläufer der modernen Theorien der Selbstorganisation angesehen: M.-L. Heuser-Keßler behauptet 1986 sogar, »eine Vorwegnahme der Idee, die dem Eigenschen ›Hyperzyklus‹ zugrundeliegt«, bei Schelling finden zu können.[141] Auf der anderen Seite wird die Philosophie Schellings aber als wenig fruchtbar abgetan: Schelling habe »keinen konstruktiven Beitrag zur theoretischen Umorientierung der Physik geleistet. Die von ihm propagierten Prinzipien und Kräfte haben nur metaphorischen Charakter und sind als nicht-mechanistische Prinzipien der empirischen Naturforschung auch nicht zugänglich«, schreibt Küppers 1992.[142] Nach dieser Auffassung trägt die spekulative Philosophie Schellings nichts zur Vorbereitung der naturwissenschaftlichen Erforschung bei, sondern steht dieser nur im Weg.

Zweifellos ist aber die auf Kants Überlegungen aufbauende Bestimmung eines Lebewesens als eines Gefüges von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen (↑Wechselseitigkeit) und zirkulär aufeinander bezogenen Prozessen (↑Kreislauf) für die Etablierung des Begriffs des ↑Organismus in der Biologie von Bedeutung. Nicht nur die Philosophie Schellings, sondern die Naturphilosophie an der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert insgesamt trägt zum Verständnis von Organismen als selbstbezüglichen und sich selbst gestaltenden Einheiten bei. So begreift auch J.W. von Goethe den Organismus 1795 als abgeschlossene Einheit, als »eine kleine Welt, die um ihrer selbst willen und durch sich selbst da ist«.[143] Und bei G.W.F. Hegel heißt es später, es »produziert das organische Individuum sich selbst: es macht sich zu dem, was es an sich ist«.[144] Im späteren 19. Jahrhundert wirkt die Naturphilosophie des Deutschen Idealismus auf einige Denker, die teilweise als Wegbereiter der Selbstorganisationstheorien gelten, darunter G.T. Fechner. Fechner formuliert 1873 ein universales »Princip der Stabilität«, nachdem jedes System nach seiner Erhaltung strebt. Die volle Stabilität eines dynamischen Systems ist erreicht, wenn die Systemzustände periodisch wiederkehren.[145]

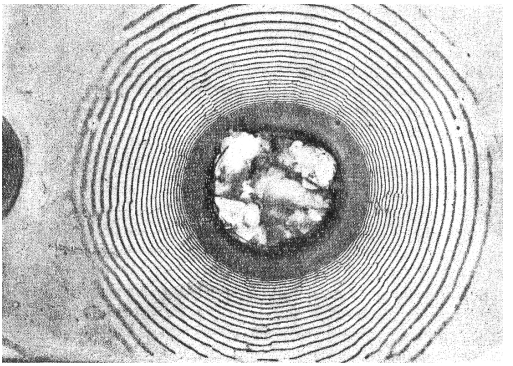


Abb. 457. R.E. Liesgangs »A-Linien« als Ergebnis einer mit der Ausbreitung einer chemischen Lösung periodisch erfolgenden Ausfällung einer Substanz (nach Liesegang, R.E. (1896). A-Linien. Liesegangs photographisches Archiv Nr. 801 (XXI. Heft); aus Kuhnert, L. & Niedersen, U. (Hg.) (1987). Selbstorganisation chemischer Strukturen, 63-67: 63).

Selbstorganisation im Anorganischen

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts liefern regelmäßige Muster als Ergebnis einfacher chemischer Reaktionen Hinweise auf chemische Prozesse der Selbstorganisation. F.F. Runge deutet die von ihm erzeugten »Musterbilder« 1850 als Resultat einer »chemischen Wechselwirkung«.[146] Bekannt werden auch die »A-Linien«, die R.E. Liesegang 1896 beschreibt: Wird auf eine Gelatineschicht, die Kaliumbichromat enthält, ein Tropfen Silbernitratlösung gebracht, dann bildet sich um den Tropfen ein »Diffusionskreis« mit einer Anzahl scharf begrenzter schmaler dunkler Ringe. Liesegang, und ähnlich auch W. Ostwald, deuten die Ringe als Ergebnis der langsamen Diffusion und des Ausfällens von Silberbichromat, die periodisch immer dann eintritt, wenn die Chromatkonzentration nach dem letzten Ereignis des Ausfällens wieder einen kritischen Wert überschreitet.[147]

Ohne auf große Resonanz zu stoßen, beschreibt R. Luther 1906 die Ausbreitung von Kristallisationen in einem homogenen Medium, die er auf »autokatalytische Vorgänge« zurückführt (z.B. die autokatalytische Reduktion von Permanganat).[148] Auch den später genauer analysierten Fall der autokatalytischen Reduktion von Bromsäure (nach dem Reaktionsschema $HBrO_3 + HBr \rightarrow HBrO_2 + HBrO$) beschreibt Luther: Die Reduktion der Bromsäure wird hier durch das Reaktionsprodukt, die Bromionen, katalysiert.

Eine mathematisch exakte Beschreibung der ungedämpften Oszillationen, die in chemischen Reaktionssystemen dieser Art auftreten, liefert der theoretische Biologe A.L. Lotka 1920.[149] In einem ähnlichen Ansatz behandelt der Mathematiker A.M. Turing

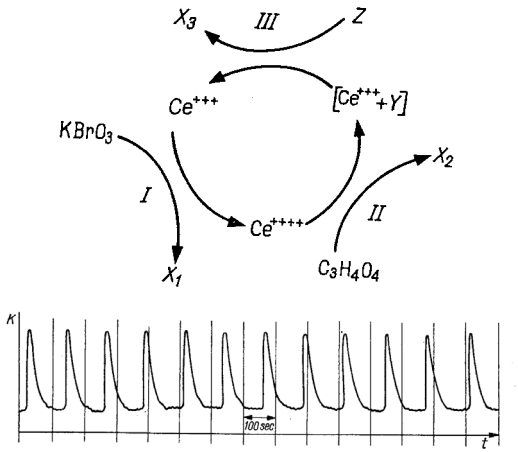


Abb. 458. Reaktionsgleichung und zyklischer Reaktionsverlauf der Belousov-Zhabotinsky-Reaktion. Oben vereinfachtes Reaktionsschema der chemischen Umsetzungen, unten der zyklische Verlauf der Bildung farbiger Reaktionsprodukte, gemessen über die Lichtabsorption der Lösung (aus Zhabotinskii, A.M. (1964). Periodic course of oxidation of malonic acid in solution (investigation of the kinetics of the reaction of Belousov). Biophysics 9, 329-335: 331; 330).

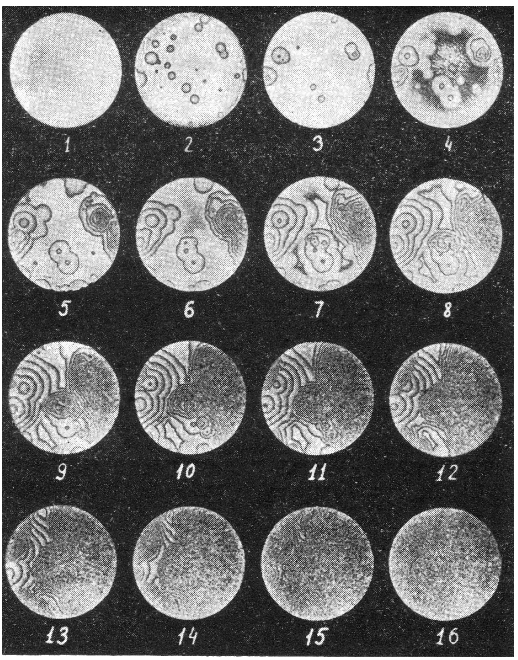


Abb. 459. Ausbreitung von Konzentrationswellen in einem oszillierenden chemischen Reaktionssystem (aus Zaikin, A.N. & Zhabotinsky, A.M. (1970). Concentration wave propagation in two-dimensional liquid-phase self-oscillating system. Nature 225, 535-537: 536).

1952 die Entstehung von einfachen morphologischen Mustern von Organismen in Reaktions-Diffusions-Systemen, in denen durch zufällige Störungen in homogenen Systemen eine Strukturbildung (z.B. die Entstehung von Fleckenmustern) beschrieben werden kann.[150]

Eine der bekanntesten Reaktionen, die als anorganische Selbstorganisation bekannt sind, ist die *Belousov-Zhabotinsky-Reaktion*. Als Oxidation von Zitronensäure durch Kaliumbromat ($KBrO_3$) und Cersulfat ($Ce(SO_4)_2$) wird sie von B.P. Belousov in den 1950er Jahren beschrieben.[151] A.M. Zhabotinskij analysiert wenige Jahre später eine ähnliche Reaktion mit Malonsäure ($CH_2(COOH)_2$) als Reaktionsteilnehmer, das durch Kaliumbromat unter Anwesenheit von Cerionen oxidiert wird (vgl. Abb. 458).[152] Bei dieser Reaktion breiten sich in einem charakteristischen Muster Reaktionsfronten kreisförmig aus. Die Reaktionsfronten können als zyklische Wellen der Oxidation interpretiert werden. Aufgrund des oszillierenden Verlaufs der Oxidationsprozesse sind diese Reaktionen auch als »chemische Uhren« bekannt. Ihr detaillierter Mechanismus wird erst in den 1970er Jahren aufgeklärt.[153]

Ausgehend von einem Begriff der Selbstorganisation als Musterbildung (»the autonomous passage of a system from an unpatterned to a patterned state«, so 1987 die Definition von Ortoleva et al.; vgl. Tab. 250), können auch geochemische Prozesse unter natürlichen Bedingungen als Selbstorganisation beschrieben werden. Ein Beispiel stellt die Bildung von regelmäßigen Strukturen und Mustern in mineralischen Gesteinen dar. Das periodische Ausfällen der Mineralien aus der Lösung mit fortschreitender Lösungsfront folgt dabei einem Rückkopplungsprozess und führt zur Bildung regelmäßiger Strukturen in den Gesteinen.[154]

Allgemein anerkannt ist es damit spätestens seit den 1970er Jahren, den Selbstorganisationsbegriff auch auf einfache chemische Prozesse anzuwenden und von einer Selbstorganisation anorganischer Materie, und folglich ebenso einer anorganischen Organisation, auszugehen.[155] Allerdings bringt diese Anerkennung eine gewisse begriffliche Spannung mit sich. Hintergrund dieser Spannung ist offenbar die Ausweitung des Selbstorganisationsbegriffs im 20. Jahrhundert: Das als ›Selbstorganisation‹ Bezeichnete wandelt sich von einem Sonderfall natürlicher Prozesse zum verbreiteten Regelfall (s.u.).

Paradigmenwechsel in den Wissenschaften

Der Begriff der Selbstorganisation ist in der heutigen Diskussion nicht nur ein isoliertes Konzept, das zur

»klassisch«		»Selbstorganisation«
analytisch definierte, zentralistisch organisierte, geschlossene Systeme mit vorgegebener Hierarchie im statistischen und thermodynamischen Gleichgewicht mit einfachen Elementen	**1. Systembegriff**	realistisch definierte, polyzentrisch organisierte, offene Systeme mit selbsterzeugter Hierarchie im dynamischen Gleichgewicht, fern ab vom thermodynamischen Gleichgewicht mit komplexen Elementen
Umwelt strukturiert Systeme, Regelung extern	**2. Umweltbegriff**	Systeme strukturieren Umwelt, Regelung intern
Randbedingungen sind beliebig, sie gehören zur Umwelt	**3. Randbedingungen**	Randbedingungen sind wichtig, sie gehören zum System
Trajektorie; thermodynamischer Gleichgewichtszustand; Reversibilität	**4. Dynamik**	Prozess; thermodynamisches Nicht-Gleichgewicht; Irreversibilität
Linearität	**5. Kausalität**	Zirkularität
skalare, universelle Zeit	**6. Zeitbegriff**	Zeitoperator, Systemzeit
Ordnung als determinierte Struktur	**7. Gesetzesbegriff**	Ordnung durch Strukturierung

Tab. 249. Epistemische Kennzeichen des Paradigmas der Selbstorganisation (nach Krohn, W., Küppers, G. & Paslack, R. (1987). Selbstorganisation – Zur Genese und Entwicklung einer wissenschaftlichen Revolution. In: Schmidt, S.J.S. (Hg.). Der Diskurs des Radikalen Konstruktivismus, 441-465: 459f.).

Beschreibung bestimmter Aspekte von Lebewesen und anorganischer Systeme herangezogen werden kann, mit ihm verbinden sich auch ein »Paradigmenwechsel« und eine »wissenschaftliche Revolution«, nämlich »die dritte große wissenschaftliche Revolution dieses [d.h. des 20.] Jahrhunderts nach der Formulierung der Relativitätstheorie und der Quantentheorie«, oder sogar »die einzige theoretische Großinnovation seit der ›kopernikanischen Wende‹«, wie R. Paslack 1991 schreibt.[156] Das Forschungsprogramm, das sich unter dem Titel der ›Selbstorganisation‹ formiert, löst sich von dem alten Paradigma der Suche nach universellen Gesetzen, die auf eine lineare Verknüpfung von Phänomenen zielen, und geht stattdessen aus von Konzepten wie der »Zyklizität« von Ereignissen (↑Kreislauf), der »operationalen Geschlossenheit« von Systemen und ihrer »Autonomie«, ihrer Historizität und Unvorhersagbarkeit der Veränderung aufgrund der internen Dynamik und Abhängigkeit von den je besonderen Randbedingungen (vgl. Tab. 249). Bereits in seinen theoretischen Grundlagen weist das Forschungsfeld einen die Disziplinengrenzen sprengenden Charakter auf und wird daher in der Theorie und Anwendung gleichermaßen von Seiten der Chemie, Biologie, Psychologie, Soziologie und Ökonomie entwickelt. Der gemeinsame Nenner aller Selbstorganisationstheorien ist die Bildung geordneter Strukturen ausgehend von einem ungeordneten Anfangszustand. In der mathematischen Modellierung dieser Prozesse sind kleine Fluktuationen und eine nicht-lineare Dynamik für die Einstellung von makroskopischen Ordnungszuständen verantwortlich.

Seit den frühen 1960er Jahren werden Theorien der Selbstorganisation ausgehend von Detailproblemen verschiedener Disziplinen entwickelt. Grundlegend sind dabei v.a. die Arbeiten aus sechs verschiedenen Ansätzen: (1) der Kybernetik mit den Arbeiten W. Ross Ashbys und H. von Foersters, (2) der Thermodynamik irreversibler Systeme I. Prigogines, (3) der Laserphysik und Synergetik H. Hakens, (4) der Hyperzyklustheorie zur Lebensentstehung M. Eigens, (5) der Autopoiesetheorie zur Organisationsform von Organismen H. Maturanas und F. Varelas und (6) der Theorie autokatalytischer Netzwerke S. Kaufmans.

Selbstorganisation und Wechselwirkung

Das gegenüber älteren Ansätzen Revolutionäre der Selbstorganisationstheorien beruht im Wesentlichen auf der Betonung der Wechselwirkung der Komponenten eines Systems und der Bedeutung der Rekursivität von Prozessen für die Strukturbildung. In der klassischen Dynamik können alle Eigenschaften eines dynamischen Systems in einer einzigen Gleichung, der Hamilton-Funktion, zusammengefasst werden. Sie legt das zukünftige Verhalten des Systems vollständig fest, wenn alle Impuls- und Ortskoordinaten der beteiligten Teilchen zu einem bestimmten Zeitpunkt gegeben sind. Die Hamilton-Funktion beschreibt damit die Summe der poten-

ziellen und der kinetischen Energie des Systems, ausgedrückt durch die kanonischen Variablen, die Koordinaten und Impulse der Teilchen des Systems. Durch die formale Eliminierung der potenziellen Energie kann die Hamilton-Funktion auf die kinetische Energie reduziert werden, so dass sie lediglich von den Impulsen der Teilchen abhängt. Durch diese Operation ist die Wechselwirkung zwischen den Teilchen eliminiert, und man erhält ein System »freier Teilchen«: Die Bewegungen der Teilchen ändern sich unabhängig von den anderen. Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts gelingt für viele Systeme aus wechselwirkenden Teilchen tatsächlich die Transformation in ein System ohne Wechselwirkung.

Erst durch die Arbeiten H. Poincarés wird deutlich, dass für die meisten Mehrkörpersysteme eine Eliminierung der Wechselwirkungskomponente prinzipiell ausgeschlossen ist.[157] Dies gilt nach Poincaré bereits für die Interaktion von nur drei Körpern. In Drei- und Mehrkörpersystemen lassen sich bei gegebenen Gesetzen und Anfangsbedingungen die Position und Geschwindigkeit der miteinander wechselwirkenden Teilchen nicht mehr genau bestimmen. Die Grundlage der klassischen Mechanik, der »Dualismus von Gesetz und Anfangsbedingungen« (Prigogine & Stengers 1981), bricht damit zusammen.[158]

Eine Voraussetzung für Prozesse der Selbstorganisation stellt die Interaktion von Komponenten eines Systems in Form von *rekursiven* Prozessen dar, von Prozessen also, die aufgrund der Wechselwirkung der Komponenten des Systems mehrfach durchlaufen werden. Die Idee der Rekursivität wird ursprünglich in der mathematischen Funktionentheorie D. Hilberts entwickelt. In ihrer Anwendung auf Kausalprozesse gilt sie heute als »der kleinste gemeinsame Nenner der verschiedenen Selbstorganisationstheorien« (Paslack 1991).[159] Die Rekursivität von Prozessen liegt zugleich der Selbstorganisation und der Unvorhersagbarkeit der Systemdynamik zugrunde. Selbst auf einfacher physikalischer Ebene in der Interaktion von wenigen Körpern allein aufgrund der Gravitation kann die wechselseitige Beeinflussung der Massen zu einer chaotischen Dynamik führen, die prinzipiell nicht mehr voraussagbar ist, weil »kleine Unterschiede in den Anfangsbedingungen große Unterschiede in den späteren Erscheinungen bedingen« – wie H. Poincaré bereits 1908 feststellt.[160] Phänomene der Selbstorganisation sind damit nicht mehr ein seltener Sonderfall unter ausgefallenen Bedingungen. Vielmehr fällt selbst das Standardbeispiel der klassischen Mechanik, die Bewegung der Himmelskörper aufgrund ihrer Gravitationskräfte, in den Bereich der Chaos- und Selbstorganisationstheorie.

Von der Biologie zur Physik – und zurück?

Aufgrund seiner zunehmenden Verankerung in der Physik und Chemie kann die Entwicklung des Konzepts der Selbstorganisation von den Ansätzen bei Kant über das 19. Jahrhundert bis in die Gegenwart als eine allmähliche Bedeutungsausweitung beschrieben werden. Der Ausdruck verliert damit insbesondere seinen exklusiven Bezug zu biologischen Phänomenen und wird mehr und mehr zu einem physikalisch-chemischen Konzept.[161] Jeder Prozess, bei dem aus einer zufälligen Anordnung von etwas eine geordnete Struktur entsteht, stellt nach heutigem Wortgebrauch eine Selbstorganisation dar. Nach den geläufigen Definitionen stellt ›Selbstorganisation‹ nichts anderes dar als die geordnete Veränderung einer Systemstruktur oder die Zunahme des Organisationsgrads eines Systems (vgl. Tab. 250).[162]

Der einheitliche konzeptionelle Rahmen der Selbstorganisationstheorien ist geeignet, den vordergründig klar geschnittenen Unterschied zwischen der Organisation der Lebewesen und der Ordnung anorganischer Körper der unbelebten Natur verschwinden zu lassen. In beiden Fällen werden Systeme beschrieben, die aus miteinander wechselwirkenden und voneinander abhängigen Teilen bestehen. Selbstorganisationstheorien ermöglichen es, für die Strukturbildung in beiden Bereichen einen einheitlichen Ansatz der Beschreibung und Erklärung bereitzustellen. Sie leisten damit einerseits zwar eine Integration biologischer Theorien in den Rahmen allgemeiner naturwissenschaftlicher Theorien. Andererseits wird damit auch deutlich, dass ausgehend von den modernen Theorien der Selbstorganisation das Spezifische des Lebendigen nicht theoretisch gefasst werden kann.

Prigogine: dissipative Strukturen

I. Prigogine beschreibt seit den 1940er Jahren in thermodynamischen Modellen für chemische Reaktionen fern des Gleichgewichts Systeme der Selbstorganisation.[163] Die Betrachtung solcher Systeme aus der Sicht der Thermodynamik nimmt ihren Ausgang von der Unterscheidung *konservativer* und *dissipativer Systeme*. Die Wortbildung ist abgeleitet vom Ausdruck ›dissipativ‹ (vgl. das englische Verb ›to dissipate‹ »zerstreuen, verteilen«). Als ›dissipative Systeme‹ (»dissipative systems«) werden seit Ende des 19. Jahrhunderts physikalisch-chemische Systeme bezeichnet, bei denen eine Energiedissipation (Zerstreuung der Energie) erfolgt, z.B. bei Bewegungen von Körpern oder Vibrationen eines Flüssigkeitsstroms unter dem Einfluss der Viskosität der Flüssigkeit.[164] Seit Mitte der 1960er Jahre werden insbesondere die von I. Prigogine untersuchten

»Self-organizing systems […] involve optimization or in general an orderly change of the systems structure« (Mesarović 1962, 9).

»Wir verstehen […] unter ›Sebstorganisation der Materie‹ nichts anderes als die aus definierten Wechselwirkungen und Verknüpfungen bei strikter Einhaltung gegebener Randbedingungen resultierende Fähigkeit spezieller Materieformen, selbstreproduktive Strukturen hervorzubringen« (Eigen & Winkler 1975, 197).

»Self-organization commonly is considered as a process leading spontaneously from lower to higher levels of organization« (Schuster & Sigmund 1980, 158).

»Unter Selbstorganisation verstehen wir […] einen irreversiblen Prozeß, der durch das kooperative Wirken von Teilsystemen zu komplexeren Strukturen des Gesamtsystems führt« (Ebeling 1982, 345).

»Selbstorganisierende Prozesse sind solche physikalisch-chemischen Prozesse, die innerhalb eines mehr oder weniger breiten Bereichs von Anfangs- und Randbedingungen einen ganz bestimmten geordneten Zustand oder eine geordnete Zustandsfolge (Grenzzyklus) einnehmen. […] Das Erreichen des bestimmten Ordungszustands wird dabei nicht oder nicht wesentlich von außen aufgezwungen, sondern resultiert aus den spezifischen Eigenschaften der an dem Prozeß beteiligten Komponenten. Der Ordnungszustand wird ›spontan‹ erreicht« (Roth 1986, 153f.).

»Selbstorganisation bedeutet […], daß das System seine Struktur von innen heraus schafft, ohne daß diese Struktur ihm von außen her, etwa durch speziellen Energietransport, aufgeprägt wird« (Haken 1987, 133).

»Self-organization is the autonomous passage of a system from an unpatterned to a patterned state whithout the intervention of an external template« (Ortoleva et al. 1987, 979).

»Die durch die dynamische Abhängigkeit zwischen den Komponenten (Größen, Variablen) eines Systems induzierten Eigenschaften und Strukturen eines Systems und seiner Komponenten nennen wir selbstorganisiert. Der hiermit bestimmte Begriff von Selbstorganisation bezieht sich also auf solche Phänomene, die an Systemen und deren Strukturen infolge von Interaktionen ihrer Komponenten auftreten« (an der Heiden 1992, 72).

»[D]uring self-organization there is an increase in agency« (Salthe 1993, 165).

»Self-organization involves the emergence (and maintenance) of order, or complexity, out of an origin that is ordered to a lesser degree« (Boden 1996, 3).

»Self-organization is a process in which pattern at the global level of a system emerges solely from numerous interactions among the lower-level components of the system. Moreover, the rules specifying interactions among the system's components are executed using only local information, without reference to the global pattern« (Camazine et al. 2001, 8).

»[S]elf-organization processes are ones in which higher-level order emerges from the simple interaction of component parts in the absence of a pre-programmed blueprint« (Mitchell 2003, 6).

»Self-organization is a process by which large scale (macro) order is formed in a system through the promotion of fluctuations at a smaller (micro) scale via processes inherent in the system dynamics, modulated by interations between the system and its surroundings« (Collier 2004, 151).

»›Selbstorganisation‹ bezeichne den Prozeß des beständigen und eigenständigen Reorganisierens und Wiederherstellens einer vorhandenen Struktur« (Buddensiek 2006, 34).

»Selbstorganisation beschreibt den Prozess der Strukturbildung in einem aus Untersystemen oder elementaren Komponenten zusammengesetzten Gesamtsystem. Die Änderung eines äußeren Systemparameters führt durch die lokale Wechselwirkung der Einzelkomponenten ohne den Einfluss einer äußeren Kraft und ohne zentrale Informationsverarbeitung von einem ungeordneten Zustand zu einem Zustand höherer Ordnung« (Hütt & Marr 2006, 106).

Tab. 250. Definitionen und Erläuterungen des Selbstorganisationsbegriffs.

Systeme fern des thermodynamischen Gleichgewichts als dissipative Systeme beschrieben.[165] Prigogine verwendet seit den 1960er Jahren meist den Ausdruck ***dissipative Strukturen*** (Prigogine & Nicolis 1967: »dissipative structures«[166]), weil es sich bei den von ihm untersuchten Systemen um Körper mit charakteristischen Strukturen handelt. Während konservative Strukturen sich ohne Zufuhr von Energie von außen in einem veränderungsfreien Zustand des Gleichgewichts halten (weil z.B. die Massenpunkte in einem Minimum der potenziellen Energie liegen), bedürfen dissipative Strukturen zu ihrer Aufrechterhaltung der Zufuhr von Energie. Diese Zufuhr ermöglicht eine Ferne des Systems von seinem thermodynamischen Gleichgewichtszustand, der – gemäß dem Zweiten Hauptsatz der Thermodynamik – einem Zustand hoher Entropie entspricht. Entfernung vom Gleichgewicht bedeutet damit auch – in der Boltzmannschen Deutung der Entropie – einen Zustand hoher Ordnung. Eine dissipative Struktur ist nach Prigogine als »Organisation im Raum«[167] bestimmt, die fern des thermodynamischen Gleichgewichts existiert und deren geordneter Zustand einer Entropieabnahme entspricht. Die dissipative

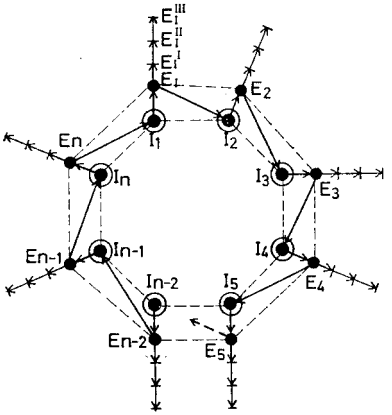


Abb. 460. Modell eines sich selbst organisierenden katalytischen »Hyperzyklus«. Die I_i repräsentieren informationstragende Moleküle (RNA-Stränge), die sich selbst kopieren können (kleine Kreise). Die E_i repräsentieren katalytisch aktive Moleküle: Sie werden von einem I_i-Molekül hergestellt und katalysieren die Replikation eines anderen I_i-Moleküls. Durch die Katalyse von I_i durch ein E_n ist der Hyperzyklus geschlossen (aus Eigen, M. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwiss. 58, 465-528: 504).

Struktur eines Systems entsteht meist über die interne Verstärkung von Fluktuationen jenseits einer Instabilitätsschwelle und ist damit Ausdruck der Selbstorganisation des Systems. Prigogine selbst bezeichnet den Prozess der Bildung dissipativer Strukturen seit 1967 als ›Selbstorganisation‹.[168] In seiner dissipativen Struktur kann das System stationär als Fließgleichgewicht bestehen oder eine periodische Ordnung aufweisen.

Ein bekanntes Beispiel für die von Prigogine beschriebenen dissipativen Strukturen stellen die *Bénard-Zellen* dar: Beim Erhitzen dünner Flüssigkeitsschichten entsteht jenseits eines kritischen Temperaturgefälles ein geordneter Wärmetransport in Form von hexagonalen Konvektionszellen. In der Beschreibung Prigogines repräsentiert die neue makroskopische Ordnung einen Zustand fern ab vom thermischen Gleichgewicht, der homogenen Wärmeverteilung. Weil der Wärmetransport nicht mehr linear zum Temperaturgradienten verläuft, sondern aufgrund der geordneten Strömung effektiver verläuft als ein diffuser Wärmefluss, liegt eine nicht-lineare Verknüpfung vor.[169] In den Bénard-Zellen kommt die Ordnung des Systems durch das regelmäßige Strömungsverhalten der Moleküle zustande. Prigogine spricht von der *Kooperation* einer großen Zahl von Molekülen (nach Nicolis und Prigogine kooperieren in der Bénard-Konvektion etwa 10^{20} Moleküle[170]).

Weil der Übergang von einem ungeordneten Anfang zu einer geordneten, komplexen Struktur mit einem bestimmten Muster abrupt und unvermittelt erfolgt, wird er als kritischer Phasenübergang beschrieben. Seit einem Aufsatz von P. Bak, C. Tang und K. Wiesenfeld aus dem Jahr 1987 wird von einer *selbst-organisierenden Kritikalität* (»self-organized criticality«) gesprochen.[171]

Eigen: Hyperzyklus

Ein Modell für einen Prozess der zyklischen Katalyse von chemischen Prozessen stellt der ***Hyperzyklus*** dar (vgl. Abb. 460). Das Konzept wird 1971 von M. Eigen eingeführt.[172] (Ohne biologischen Bezug wird das Wort seit seiner Prägung durch E.N. Laguerre im Jahr 1882 in der Mathematik verwendet.[173]) In Eigens Modellierung der »Selbstorganisation der Materie« besteht ein Hyperzyklus aus einer Folge von Molekülen, die ihre Herstellung wechselseitig katalysieren. Unterschieden werden dabei zwei Molekülarten: ein »Informationsträger« (bestehend aus einer Nukleotidkette), der die Synthese eines katalytisch aktiven Moleküls (bestehend aus einer Peptidkette) der »Information« seiner Nukleotidkette entsprechend bewirkt. In einem Hyperzyklus sind mehrere dieser »Translationsschritte« hintereinander geschaltet, wobei jedes katalytisch aktive Molekül die Synthese eines anderen katalytisch aktiven Moleküls katalysiert und diese Prozesskette dadurch zu einem Kreislauf geschlossen wird, dass es ein katalytisch aktives Molekül gibt, dass auf die Synthese des ersten katalytisch aktiven Moleküls zurückwirkt. Die nicht lineare Dynamik eines Hyperzyklus ermöglicht die schnelle Evolution des Systems und die Selektion gegen »parasitische« Zweige.[174]

Eigen versteht unter ›Selbstorganisation‹ die aus der Wechselwirkung ihrer Komponenten resultierende »Fähigkeit spezieller Materieformen, selbstreproduktive Strukturen hervorzubringen« (vgl. Tab. 250).[175] Nicht geklärt wird dabei, was genau unter ›selbstreproduktiven Strukturen‹ zu verstehen ist. Die Untersuchungen Eigens legen es nahe, darunter solche Systeme zu verstehen, die in der Lage sind, sich nach dem Muster einer biologischen Fortpflanzung zu vermehren. Viele chemische Strukturen, die traditionell als Fälle der Selbstorganisation gelten, z.B. die Bénard-Zellen, würden auf dieser Grundlage allerdings nicht als selbstorganisierend beschrieben werden können.

Hinsichtlich seiner Leistung als realistisches Modell für die Vorgänge bei der Entstehung des Lebens ist der Hyperzyklus mit zahlreichen Problemen ver-

bunden. Ein zentrales Problem besteht in der für das Modell notwendigen Annahme einer geringen Fehlerwahrscheinlichkeit bei der Replikation. Überschreitet die Fehlerrate einen bestimmten Wert, kommt es zur so genannten »Fehlerkatastrophe«, d.h. zu einer Akkumulation von Fehlern über die Generationen, die schließlich die Ähnlichkeit der Molekül-Populationen eines Hyperzyklus auflöst. Die Anfälligkeit der Komponenten des Hyperzyklus für Mutationen macht seinen langfristigen Erhalt also unwahrscheinlich. Der Erhalt des Hyperzyklus beruht auf der Affinität der katalysierenden Moleküle allein zu den ihnen im Zyklus direkt folgenden Informationsmolekülen. Wenn eine Mutation aber bewirkt, dass ein Katalysatormolekül die Bildung des übernächsten Informationsmoleküls katalysiert, würde das dazwischenliegende Informationsmolekül aus dem Zyklus herausfallen. Ebenso kann eine einfache Mutation bewirken, dass ein Informationsmolekül zwar noch empfänglich für seinen zugehörigen Katalysator ist, den nächsten Katalysator aber nicht mehr bildet. Es wäre dann zu einem Parasiten des Hyperzyklus geworden.[176]

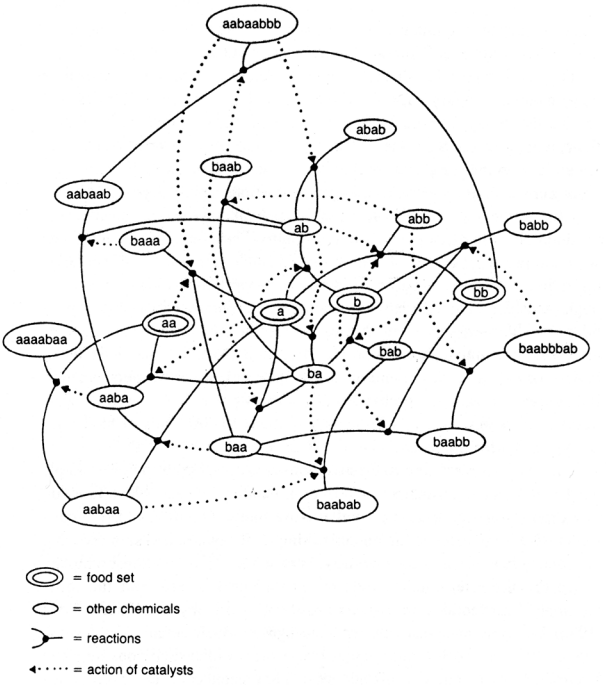


Abb. 461. Modell eines Netzwerks katalytischer Reaktionen. Ausgezogene Linien repräsentieren Syntheseschritte, gepunktete Linien bezeichnen die Einwirkung der dazu nötigen Katalysatoren. Das Netzwerk ist fast geschlossen, insofern jeder Reaktand zugleich Katalysator (Mittel) als auch Produkt einer Katalyse (Zweck) ist (aus Kauffman, S.A. (1995). At Home in the Universe: 65).

Kauffman: autokatalytische Reaktionen

Ein realistischeres und ebenso anschauliches Modell der Selbstorganisation der Lebewesen entwickelt S. Kauffman seit den 1980er Jahren ausgehend von einer Menge *autokatalytischer Reaktionen* (vgl. Abb. 461). Die Reaktionen sind in diesem Modell so konstruiert, dass sie ein *geschlossenes Netzwerk* ergeben, bei dem das Produkt einer Reaktion als Katalysator für eine andere Reaktion des Systems fungiert. Jedes Produkt ist damit zugleich Mittel (Katalysator) und Zweck (Reaktionsprodukt) des Systems (in Kauffmans konkretem Beispiel aus Abb. 461 ist diese Bedingung allerdings nicht erfüllt). Die katalytische Geschlossenheit besteht darin, dass kein Syntheseschritt durch einen anderen, nicht im Gemenge enthaltenen Stoff katalysiert wird; sie ergibt sich in dem Modell Kauffmans erst, nachdem das System eine kritische Komplexität, d.h. Vielfalt an Reaktionen überschreitet. Kauffman nutzt sein Modell für eine allgemeine Bestimmung der Natur von Lebewesen: »Living organisms are, in fact, collectively autocatalytic molecular systems«.[177]

Kauffmans (mathematische) Einsicht besteht darin, dass die katalytische Geschlossenheit des Gemenges sich nicht kontinuierlich, sondern plötzlich als ein Phasenübergang einstellt, wenn das Verhältnis der Anzahl von Reaktionen zu der Anzahl der Bestandteile des Gemenges einen kritischen Punkt überschreitet. Dieses Verhältnis wiederum hängt von der Komplexität (z.B. der Länge, der Anzahl von Monomeren) der Bestandteile des Gemenges ab: Komplexe Bestandteile können auf eine Vielzahl von Möglichkeiten gebildet werden (sie erhöhen damit das Verhältnis der Anzahl von Reaktionen zu der Anzahl von Bestandteilen), so dass es wahrscheinlicher als bei weniger komplexen Bestandteilen der Fall ist, dass eine ihrer Bildungsreaktionen durch ein Produkt des Gemenges katalysiert wird. Die katalytische Geschlossenheit eines Gemenges kann sich so spontan oberhalb eines bestimmten Komplexitätsniveaus seiner Bestandteile einstellen: »Damit sich das Leben kristallisiert, bedarf es einer kritischen Diversität von Molekülarten. Einfachere Systeme erreichen schlichtweg keine katalytische Abgeschlossenheit. Das Leben entstand in einem Stück und nicht in sukzessiven Schritten, und es hat diesen ganzheitlichen Charakter bis heute bewahrt«.[178]

Selbstorganisation und Agentenstatus
Aufbauend auf den Untersuchungen Kauffmans stellt S.N. Salthe in den 1990er Jahren einen Zusammenhang zwischen dem Grad der Selbstorganisation eines Systems und seines Status als Agenten her. Nach dem Verständnis Salthes bildet der Vorgang der Selbstorganisation einen Prozess, bei dem es zur Verstärkung von Einflüssen zwischen einigen Komponenten eines Systems kommt und zur Verminderung der Wechselwirkung zwischen anderen Komponenten. Gerichtet ist die Entwicklung dabei auf die Entstehung von Kreisläufen der Interaktion (vgl. Abb. 462). Nach der Ausbildung eines solchen Kreislaufs existieren die Komponenten des Systems nur in ihrer Interaktion; der selbstorganisierte Kreislauf insgesamt stellt also eine ↑Ganzheit dar. Weil es im Wesentlichen die Interaktionen des Systems selbst sind, die das Verhalten des Systems determinieren, kann das System als ein Agent im Sinne eines Zentrums der Aktivität (»agency«) angesehen werden: »Any self-organizing system gradually constructs its agency as it individuates«.[179]

Selbstorganisation als Organisationsentstehung
Trotz seiner allgemeinen Verbreitung ist der Begriff der Selbstorganisation überraschend unklar. Bezeichnet wird mit dem Begriff der Sachverhalt der Veränderung eines Gegenstandes oder eines Komplexes von Gegenständen aus sich selbst heraus, aus eigener, endogener Dynamik. Der Wortlaut des Begriffs könnte so verstanden werden, dass diese Dynamik von einem Zustand der fehlenden Organisation zu einem Zustand der Organisation führt. Problematisch ist bei einer solchen Konzipierung aber, wie überhaupt etwas *sich* organisieren kann, wenn es vor der Organisation überhaupt noch nicht als Einheit bestanden hat. Um *sich* zu organisieren, müsste das System schon vor der Organisation vorhanden sein, aber es wird doch erst durch den Prozess der Organisierung gebildet. Also nicht das *Selbst* organisiert *sich* in dem Vorgang der Selbstorganisation, sondern die Materie organisiert sich zu einem System (im Unterschied zur *Fremdorganisation* durch einen Designer). Die reflexive Struktur des Selbstverhältnisses ist somit erst am Ende des Prozesses der Selbstorganisation etabliert: Selbstorganisation ist der Prozess der Entstehung der Selbstbezüglichkeit oder des Selbst eines Systems. – Hingewiesen wird in diesem Zusammenhang auch auf die primär grammatische Problematik, die in Formulierungen, wie der Aussage, dass etwas sich erzeuge, liegt: Insofern das Verb ›erzeugen‹ eine zweistellige Relation darstellt, sei die Identität der beiden Relata ausgeschlossen, bemerkt H.R. Fischer 1990.[180]

Auch hinsichtlich seiner Anwendung in der Biologie ist der Ausdruck missverständlich: Wenn mit ›Selbstorganisation‹ in der Biologie der Prozess der Entstehung eines Organismus aus einem unorganisierten Etwas gemeint sein soll, dann ist die Behauptung, Lebewesen würden sich selbst organisieren, in gewisser Weise schlicht falsch. Denn jedes Lebewesen entsteht aus einem anderen Lebewesen. Es erzeugt seine Organisation also ursprünglich nicht selbst, sondern erhält sie von seinen Eltern. Am Anfang des Lebens eines Organismus steht damit nicht der Prozess der Selbstorganisation, sondern der Fremdorganisation. Das, was in der Organisation aus sich heraus geschieht, ist nicht der Prozess der Organisation, sondern der Veränderung der ererbten Organisation, also der Entwicklung.

Aus entwicklungsbiologischer Perspektive wird schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts darauf hingewiesen, dass ein Organismus in jedem seiner Stadien eine Organisation darstellt. Nach F.R. Lillie ist es die Organisation eines Organismus selbst, und nicht etwa (im Sinne einer Teilchentheorie der Vererbung) nur eine Summe von Komponenten oder Eigenschaften, die von einer Generation zur nächsten weitergegeben wird: »there are certain properties of the whole, constituting a principle of unity of organization, that are part of the original inheritance, and thus continuous through the cycle of the generations, and do not arise anew in each«[181].

Als Konsequenz daraus erscheint es naheliegend, die Selbstorganisation in der lebendigen Natur als die Entfaltung einer zuvor in nur geringerem Maße oder nur latent vorhandenen Organisation zu verstehen. Sie könnte dann in der Umgestaltung einer wenig organisierten Struktur in eine hochorganisierte bestehen, etwa einer Knospe in eine Blüte oder anderen Prozessen der organischen Differenzierung während der ontogenetischen Entwicklung. Auch ein solches Verständnis ist aber problematisch, weil zu klären wäre, worin ein Mehr oder Weniger der Organisation bestünde. Außerdem wären die Vorgänge der Entwicklung auf der Grundlage dieses Verständnisses begrifflich präziser als Prozesse der Umorganisation (*Transorganisation*) als der Selbstorganisation (*Autoorganisation*) zu bezeichnen.

Ansätze zur Quantifizierung des Ausmaßes einer Selbstorganisation bestehen tatsächlich.[182] Die Grundlage dafür bildet eine statistische Bestimmung der Menge an Information, die benötigt wird, um das zukünftige Verhalten eines Systems vorauszusagen. Naheliegend ist ein solcher Ansatz bei einem Verständnis von ›Selbstorganisation‹, das vom thermodynamischen Ordnungsbegriff ausgeht (vgl.

z.B. Colliers Definition von 2004 in Tab. 250). Eine Schwierigkeit dabei besteht allerdings in der Bestimmung desjenigen Anteils an »Ordnung« oder »Organisierung« des Systems, die vom System »selbst« kommt, und nicht von dessen Umwelt.

Begrifflich sinnvoll erscheint es, unter ›Selbstorganisation‹ den Prozess der Schließung der Interaktion von Elementen (»interaction closure«[183]) im Sinne der Entstehung eines Verhältnisses der wechselseitigen Abhängigkeit zwischen ihnen zu verstehen. Durch diese interaktive Schließung wird die Menge der Elemente zu einem System mit einer Einheit und einem distinkten »Selbst« zusammengefügt. Weil in der Veränderung biologischer Systeme das System meist bereits als funktional geschlossene Einheit vorliegt oder aus einer solchen Einheit ausgegliedert wird und die Schließung der Interaktion gerade nicht erst im Verlaufe der Entwicklung spontan erfolgt, erscheint es sinnvoll, in diesen verbreiteten biologischen Fällen, auf den Begriff der Selbstorganisation ganz zu verzichten.

Die Unmöglichkeit der Selbstorganisation

Streng genommen widerspricht die Vorstellung eines sich selbst organisierenden Systems dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik, nach dem die Entropie in einem abgeschlossenen System nur zunehmen kann. Die Abnahme der Entropie in einem System ist danach nur möglich, wenn das System in einem Energie- oder Stoffaustausch mit seiner Umgebung steht. Selbstorganisierend ist also thermodynamisch nicht das System als solches, sondern allein die Systemkomponente in einer System-Umwelt-Einheit. Oder in einer gängigeren Formel gesagt: Selbstorganisation kann es nur in offenen Systemen geben. Systeme können nicht in Isolation von einer Umwelt, aus sich heraus Ordnung schaffen: Ihr »Ordnungsgefüge wird durch Entnahme von ›Ordnung‹ aus der Umwelt aufrechterhalten«, wie es 1944 E. Schrödinger formuliert.[184] Der Bezug zu seiner Umwelt ist also für ein sich organisierendes System notwendig. Nur unter Voraussetzung seines Umweltbezuges kann es seine Ordnung erhöhen.

In diesem basalen Sinn kann die Selbstherstellung und Selbstorganisation eines Systems nie vollständig sein. Das System kann seine Aktivität nur entfalten, insofern es in eine Umwelt eingebettet ist, von der es Energie und Bausteine bezieht. H. von Foerster, einer der Begründer der Selbstorganisationstheorien, schließt aus Überlegungen dieser Art im Jahr 1960, dass es selbstorganisierende Systeme im strengen Sinne nicht gibt: »There are no such things as self-organizing systems!«.[185] Nach von Foerster kann es

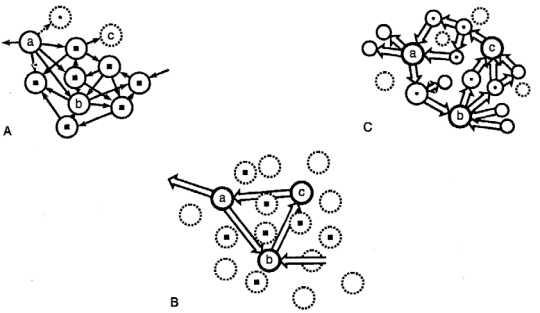


Abb. 462. Selbstorganisation durch Ausbildung stabiler Verbindungen zwischen Systemkomponenten (aus Salthe, S.N. (1993). Development and Evolution. Complexity and Change in Biology: 152).

solche Systeme als geschlossene nicht geben, weil sie dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik widersprechen. Der Begriff mache nur Sinn, wenn er ein System in enger Verbindung zu seiner Umwelt bezeichnet, wobei die Umwelt des Systems dieses mit Energie und Ordnung versorge, so dass die Ordnung des Systems auf Kosten seiner Umwelt zunehmen kann (»it somehow manages to ›live‹ on the expense of this environment«[186]).

›Selbstorganisation‹ als genetisches Konzept

Nicht jede Organisation muss durch Selbstorganisation entstanden sein. Es sind zwei organisierte Systeme vorstellbar, die im Hinblick auf ihre Organisation keine relevanten Unterschiede zeigen, die aber doch darin verschieden sind, dass das eine durch Selbstorganisation und das andere durch Fremdorganisation hervorgebracht wurde. Dies könnte etwa für Organismen gelten, die der Mensch in Zukunft einmal wird herstellen können. Das Konzept der Selbstorganisation hat also im Wesentlichen einen historischen Kern. Es enthält ein Urteil über die Entstehungsgeschichte einer Organisation. Weil die natürlichen Organismen als Naturgegenstände sich aus eigener Dynamik heraus gebildet haben, ist das Konzept entscheidend, um eine Klärung der Entstehung des Lebens zu ermöglichen – der Begriff der Organisation selbst bleibt davon aber unberührt. Die Selbstorganisationstheorien sind Entwicklungstheorien, die die Entstehungsbedingungen von Gegenständen durchleuchten, sie sind keine Konstitutionstheorien, die die Struktur eines Systems beschreiben. Gegenüber den Theorien der (lebendigen) ↑Organisation sind sie damit auch systematisch nachgeordnete Theorien.

Ein mystischer Begriff?

Seit den 1970er Jahren ist der Begriff der Selbstor-

ganisation ein in vielen Kontexten angewandter und aufgrund seiner vielfältigen Verwendung schillernder Begriff. Er wird nicht nur für die Entstehung von materiell geordneten Strukturen, sondern auch für jede andere Bildung von komplexen Gefügen ausgehend von einfachen Vorläufern verwendet. Selbst die Genese des menschlichen Bewusstseins wird von einigen Autoren durch die Selbstorganisation des Kosmos erklärt. So heißt es 1988 bei F. Cramer: »Mit der Einführung der Selbstorganisation als Grundeigenschaft der Materie ist […] auch gesagt, daß jede Materie a priori ideenträchtig ist. Sie hat die Idee ihrer Selbstorganisation, ihrer Entfaltung, aller Baupläne und Ausformungen in sich. Danach war beim Urknall die Idee des menschlichen Bewußtseins als Möglichkeit schon vorhanden«.[187]

Angesichts solcher behaupteter Erklärungsallmächtigkeit ist es nicht verwunderlich, wenn G. Roth 1990 von den Ausdrücken ›Selbstorganisation‹ und ›Autopoiese‹ feststellt, sie seien »geradezu mystische, scheinbar alles erklärende Begriffe«.[188]

Autopoiese

›Autopoiese‹ (engl. ›autopoiesis‹) bezeichnet das für die theoretische Biologie einflussreichste Modell der Selbstorganisation. H.R. Maturana, F.J. Varela und R. Uribe führen diesen Ausdruck 1974 ein.[189] Unabhängig von diesen Ansätzen plante angeblich auch H. Plessner eine Weiterführung seiner Philosophischen Anthropologie in der zweiten Hälfte der 1950er Jahre unter dem Arbeitstitel ›Autopoiesis‹.[190]

Ausgangspunkt für das Konzept bei Maturana und seinen Kollegen sind Untersuchungen aus den 1960er Jahren zur Neurophysiologie des Sehens beim Frosch. Diese Analysen ergeben eine erstaunliche Abgeschlossenheit und Selbstbezüglichkeit der Prozesse der neuronalen Verarbeitung, die die Vorstellung einer einfachen Abbildung der Außenwelt erschüttern und statt dessen konstruktivistische Interpretationen nahe legen, nach denen das Wahrnehmungsbild des Frosches zu großen Teilen auf neuronalen Konstruktionen beruht. In den Worten Maturanas und seiner Mitarbeiter belegen die Experimente, »daß die Aktivitäten der Nervenzellen keine vom Lebewesen unabhängige Umwelt spiegeln«, sondern sie »bilden lediglich einen Rahmen von Relationen, in dem das Lebewesen sich mit Bezug auf seine eigene Organisation selbst repräsentiert«.[191] Das Nervensystem stellt in Maturanas Beschreibung ein Netzwerk von weitgehend geschlossenen Operationen dar, in das Einflüsse der Umwelt nur sehr selektiv eingehen und nach Maßgabe der Struktur des Systems verarbeitet werden. 1970 weitet Maturana dieses Modell der operationalen Geschlossenheit und »Selbstreferenzialität« von Prozessen auf den gesamten Organismus aus und beschreibt die organischen Vorgänge von Metabolismus, Wachstum und Reproduktion als in einem geschlossenen kausalen Kreisprozess organisierte Vorgänge (»all organized in a closed circular process«). In dieser »zirkulären Organisation« werden die Komponenten, die die Organisation ausmachen, beständig neu synthetisiert, und eben darin bestehe die Lebendigkeit des Systems: »This circular organization is the living organization«.[192]

1974 führen Maturana, Varela und Uribe für die zirkuläre Organisation der Lebewesen den Terminus ›Autopoiese‹ (»autopoiesis«) ein und bestimmen ihn auf diese Weise: »Die autopoietische Organisation wird als eine Einheit definiert durch ein Netzwerk der Produktion von Bestandteilen, die 1. rekursiv an demselben Netzwerk der Produktion von Bestandteilen mitwirken, das auch diese Bestandteile produziert, und die 2. das Netzwerk der Produktion als eine Einheit in dem Raum verwirklichen, in dem die Bestandteile sich befinden«.[193] Die Rekursivität der Prozesse führt also zu dem Vorliegen einer besonderen Form von Einheit, in der die wechselseitig voneinander abhängigen Teile, die das System konstituieren, durch eben die Rekursivität erhalten werden. Nach Maturana und seinen Mitarbeitern bildet die Autopoiese (und nicht etwa die Fortpflanzung oder andere als abgeleitet angesehene Vermögen) das zentrale Charakteristikum von Lebewesen, das diese von den unbelebten Gegenständen unterscheidet.

Dem Begriff der Autopoiese liegt damit die Intention zugrunde, eine einheitliche Bestimmung des Begriffs ↑›Leben‹ zu erreichen. Nicht eine Liste von Merkmalen – wie Selbstbewegung, Reizbarkeit, Stoffwechsel, Fortpflanzung etc. –, die in verschiedenen Kombinationen vorliegen können, soll den Begriff definieren, sondern ein einheitliches Kriterium, das sich aus der »Organisation« des Lebendigen ergibt. ›Leben‹ wird damit auch nicht an eine bestimmte stoffliche Basis geknüpft, sondern könne auf verschiedener materieller Grundlage realisiert sein. Die lebendige Organisation besteht nach Maturana und Varela aus den Relationen, die eine Maschine als eine Einheit definieren (»relations that define a machine as a unity, and determine the dynamics of interactions and transformations which it may undergo as such a unity«).[194]

In der Leistung eines Systems, seine eigene Struktur aufzubauen und dadurch seine »Autonomie« zu begründen, sehen Maturana und Varela das allgemeine Charakteristikum eines Lebewesens. Terminolo-

gisch wenig glücklich, bezeichnen sie diese durch Selbstherstellung gekennzeichneten physischen Körper als »Maschinen« (↑Organismus/Maschine). Der Grund für diese Wortverwendung liegt vermutlich in Maturanas Verbindungen zur amerikanischen Kybernetikszene in Urbana seit Mitte der 1960er Jahre. Für die frühen Kybernetiker, wie W.R. Ashby, ist ein Organismus selbstverständlich eine Maschine, weil diese darüber definiert ist, dass ihr Verhalten mittels Gesetzen beschrieben und damit vorhergesagt werden kann.[195] Über die Maschinenanalogie kann zwar sowohl die rein physische Natur als auch das Wechselverhältnis der Teile in einem Organismus erläutert werden. Aber der von den Autoren behauptete entscheidende Aspekt des Lebens, seine Selbstherstellung, wird durch die Kennzeichnung von Organismen als Maschinen eher verdeckt.

Varela hält sein Konzept der organisatorischen Geschlossenheit für eine Verallgemeinerung des klassischen Begriffs der Stabilität eines Systems. Denn beiden Konzepten liege die Vorstellung einer Systeminvarianz zugrunde; Stabilität sei nur eine besondere Form der Invarianz.[196] Die operationale Geschlossenheit des Systems bietet nach Varela also neben der Stabilisierung noch andere Möglichkeiten des Systemerhalts. Diese Invarianz ohne Stabilität sieht vom Bezug des Systems zu seiner Umwelt ab, sie thematisiert – der Vorgabe folgend, dass ein organisatorisch geschlossenes System keine Inputs und Outputs hat, – allein die internen Bezüge des Systems. Auch ›Rückkopplung‹ ist nach Varela ein derartiger Mechanismus, der rein systeminterne Verhältnisse beschreibt, über den damit in der Konsequenz auch nur systeminterne Störungen ausgeglichen werden können: »organizational closure is close to, but distinct from, feedback, to the extent that the latter requires and implies an external source of reference, which is completely absent in organizational closure. A network of feedback loops mutually interconnected is organizationally closed«.[197]

Seit ihrer Einführung wird die Autopoiesetheorie zwar breit rezipiert und vielfach angewandt, sie bleibt aber weitgehend unformalisiert, und der Unterschied zu den älteren Konzepten auf der einfachen Beschreibungsebene wird nicht klar herausgearbeitet.[198] Die zentrale Idee der kreiskausalen Verknüpfung von Prozessen zu einer Einheit besonderer Art, dem ↑Organismus, liegt den biotheoretischen Überlegungen seit Ende des 18. Jahrhunderts zugrunde. Kritisch wird gegen die Autopoiesetheorie eingewandt, sie würde in ihrem mechanistischen Modell keinen Platz für Regelungs-, Steuerungs- und Informationsverarbeitungsprozesse lassen.[199] Auch die viel betonte

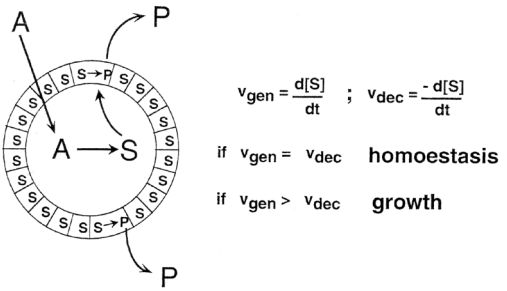


Abb. 463. Modell eines minimalen autopoietischen Systems. Das System besteht aus zwei miteinander konkurrierenden Reaktionen: Die erste bewirkt den Aufbau der Komponenten (S) der Grenzschicht des Systems aus einem Nährstoff der Umwelt (A), die zweite deren Abbau zu einem Abfallprodukt (P). Je nach der Geschwindigkeit dieser beiden Reaktionen befindet sich das System in einem Zustand des Wachstums, der Homöostase oder des Absterbens (aus Luisi, P.L. (2003). Autopoiesis: a review and a reappraisal. Naturwiss. 90, 49-59: 53).

Zirkularität der Prozesse gehe an der wesentlichen Struktur der Organismen vorbei, weil diese ein dynamisch gesteuertes Durchflusssystem darstellen, in dem die Stoffe nicht kreisen, sondern aufgenommen und abgegeben würden.[200] Die Beschreibung der Organisation von Organismen nach dem Modell einer kausalen Zirkularität darf also nicht auf das Kreisen von Stoffen in einem Körper bezogen werden, sondern auf die kausale Interdependenz der Prozesse und Teile, die zusammen einen Organismus konstituieren (↑Kreislauf). In diesem Sinne ist E. Thompson 2007 der Auffassung, der Ansatz der Autopoiese liefere eine naturalistische Interpretation von Kants Lehre der Naturzwecke (»the theory of autopoiesis offers a naturalized, biological account of Kant's notion of a natural purpose«).[201] Maturana und Varela beurteilen den Zweckbegriff allerdings nicht als Element der Konstitutionsbedingungen der Organisation von Lebewesen: »Purpose or aims […] are not features of the organization of any machine (allo- or autopoietic); these notions belong to the domain of our discourse about our actions, that is, they belong to the domain of descriptions«[202] (↑Zweckmäßigkeit).

Ein konkretes Modell der Selbstorganisation wird in den 1980er Jahren unter dem Titel ***Autogenese*** (»autogenesis«) entwickelt (die ältere biologische Verwendung des Wortes ›Autogenese‹ (engl. »autogenesis«) bezieht sich auf das Phänomen der ↑Urzeugung[203]). V. Czányi und G. Kampis entwickeln ihr Modell der Autogenese für die Evolution selbstreplikativer Systeme und gehen von einer Vorläuferstruktur (»autogenetic system-precursor (AGSP)«)

aus, die selbst bereits organisiert ist, insofern sie aus einem geschlossenen Zyklus der Produktion von Komponenten besteht. Durch die Integration dieser Vorläuferorganisation in ein System erfolgt eine Übertragung »replikativer Information« in das System, die eine Selbstreproduktion des ganzen Systems ermöglicht.[204]

Synergetik

Der Ausdruck ›Synergetik‹ (abgeleitet von griech. ›συνεργειν‹ »zusammenwirken«) wird seit Mitte des 20. Jahrhunderts in verschiedenen Kontexten verwendet: Er wird auf Prozesse in der menschlichen Entwicklung bezogen (Coulter 1955)[205]; er bildet einen Namen für ein Architekturbüro in Raleigh, North Carolina (Anonymus 1959: »Synergetics«; Präsident R. Buckminster Fuller)[206]; er wird im politischen Zusammenhang auf die Beeinflussung politischer Entscheidungen durch die Wirtschaft angewandt (Tullock 1965: »the present invasion of political theory by economists«)[207]; er erscheint im pädagogischen Kontext (Rubin 1966)[208]. Schließlich wird auch ein mathematisches Vorgehen unter der Bezeichnung ›Synergetik‹ bekannt: Als *Synergie* (»synergesis«) bezeichnet der Mathematiker S.M. Ulam 1960 ein mathematisches Verfahren, das numerische und analytische Ansätze miteinander verbindet und in der Zusammenarbeit zwischen Mathematiker und Computer besteht (»the continuing collaboration between the machine and its operator«).[209]

Für die Theorie der Biologie erweisen sich Ausdrücke, die semantisch mit dem griechischen Ausdruck ›Synergie‹ zusammenhängen, seit der Antike als fruchtbar und geeignet, um das Verhältnis der Teile in einem Organismus zueinander zu bezeichnen (↑Ganzheit; Wechselseitigkeit). »Das eigentlich Biologische ist immer die spezifische Art des Zusammenwirkens der einzelnen innersystematischen Glieder im komplizierten Ganzen«, formuliert M. Hartmann 1933.[210] »Die σύνταξις offenbart sich hier [im Biologischen] als συνέργεια«, heißt es zehn Jahre später bei R. Hönigswald.[211]

Am bekanntesten ist jedoch der Wortgebrauch, der von der Theorie selbstorganisierender Systeme ausgeht: Der Physiker H. Haken bezeichnet seit 1971 als ›Synergetik‹ eine allgemeine Lehre der Selbstorganisation, die das Entstehen von neuen Eigenschaften in komplexen Systemen beschreibt.[212] Haken definiert die Synergetik als eine »Wissenschaft vom geordneten, selbstorganisierten, kollektiven Verhalten [...], wobei dieses Verhalten allgemeinen Gesetzen unterliegt«.[213] Hakens Synergetik verfolgt ein ambitioniertes Programm, das nicht nur die Naturwissenschaften auf eine gemeinsame Basis stellen will, sondern darüber hinaus auch Relevanz für die Sozialwissenschaft beansprucht. Ziel ist eine fächerübergreifende Vereinheitlichung der Wissenschaften auf der Basis kooperative Effekte sich selbstorganisierender Prozesse.

Allgemein wird in der Synergetik ein System durch interne und externe Variable beschrieben, die so genannten *Moden* und *Kontrollparameter*. Veränderungen der Kontrollparameter (Fluktuationen) führen nach Überschreiten eines Grenzwertes zu einer Instabilität des Systems und seinen Übergang in einen neuen stabilen Zustand. Dieser neue Zustand ist dadurch charakterisiert, dass eine große Anzahl stabil bleibender interner Variablen durch eine kleine Anzahl instabiler interner Variable, der sogenannten *Ordnungsparameter*, ausgedrückt werden kann. Das Zusammenwirken vieler unabhängiger Teile eines Systems bringt eine geordnete Struktur hervor.

Die grundlegenden Konzepte der Synergetik entwickelt Haken ausgehend von der Laserphysik, einem Teilgebiet der Quantenoptik. Die einheitliche Schwingung der Lichtwellen im Laser, die so genannte *Kohärenz*, wird erklärt durch einen anfänglichen »Wettbewerb« verschiedener Lichtwellen um die Anregung weiterer Atome, der von einer bestimmten Lichtwelle »gewonnen« wird. Diese dominante Lichtwelle fungiert als *Ordner*, indem sie alle weiteren angeregten Wellen zum Mitschwingen in ihrer Phase veranlasst. Haken spricht von einer *Versklavung* der anderen Lichtwellen durch den Ordner. Es liege hier eine *zirkuläre Kausalität* vor: Der Ordner versklave einerseits die anderen Lichtwellen, der Ordner werde aber andererseits erst durch das gleichmäßige Schwingen der anderen Lichtwellen hervorgebracht.[214]

Haken weitet diese Beschreibung auf andere einschlägige Fälle von Selbstorganisationsphänomenen aus, z.B. das Strömungsverhalten von Flüssigkeiten bei der Bénard-Konvektion (s.o.). Als Ursache für das Strömen der Flüssigkeit gibt Haken die geringere gegenseitige Behinderung der strömenden Moleküle an. In einer anthropomorphen Redeweise schreibt er über die Flüssigkeit: »Bei der einen [Bewegungsform] findet die Flüssigkeit heraus, daß hier die Verhältnisse besonders günstig sind für das Aufsteigen der warmen Teile. Diese Bewegungsform wächst immer mehr an. Immer mehr Teile der Flüssigkeit werden in diese Bewegung hineingezogen, werden von ihr ›versklavt‹«.[215] Der funktionale Sinn der geordneten Strömung liege also in einer Erhöhung des Wärmeflusses in der Flüssigkeit. Welche der Bewe-

gungsformen die »günstigste« ist, lässt sich an den Wachstumsraten der verschiedenen Bewegungsformen vorherbestimmen.

In ihrem ursprünglichen Ansatz bildet die Synergetik v.a. ein mathematisches Instrumentarium zur Beschreibung und Analyse von Selbstorganisationsprozessen. In der Darstellung Hakens vollzieht sich jedoch ein schleichender Übergang von der mathematisch-deskriptiven Sprache zu einer kausaltheoretischen Ebene: Die Ordner werden nicht allein als die langsam veränderlichen Größen der Differenzialgleichungen beschrieben, sondern erhalten darüber hinaus die Rolle von kausalen Agentien, die andere Größen verändern. Das Prinzip der Versklavung stellt damit eine besondere Form der problematischen Abwärtsverursachung dar (↑Ganzheit).[216]

Kritisch kann gegen die Synergetik als Grundlagentheorie der Biologie (die sie nicht intendieren muss, zu sein) eingewandt werden, dass sie zwar ein allgemeines Modell für die Entstehung von Ordnung formuliert, nicht aber für die Entstehung von Organisation. In den Modellen Hakens ist es nicht die Beziehung zwischen den Teilen eines Ganzen, die die Ordnung generiert. Die Teile werden überhaupt nicht als Unterschiedene behandelt und können daher auch nicht ein differenziertes Ganzes bilden, das aber doch für die Biologie grundlegend ist.

Trotz des zentralen Begriffs der Synergie betont Haken in seiner Begrifflichkeit weniger die Kooperation zwischen den Komponenten eines Systems als deren Antagonismus (mit Ausdrücken wie ›Wettbewerb‹, ›Ordner‹ oder ›Versklavung‹). Die Synergetik erweist sich damit eher als eine Anwendung des Darwinismus als der Systemtheorie. Haken versteht die Synergetik sogar ausdrücklich als eine Ausweitung der Grundidee des Darwinismus: »Wir erkennen, daß der Darwinismus der Spezialfall eines noch umfassenderen Prinzips ist. Der Wettkampf findet auch schon in der unbelebten Materie statt«.[217] Grundprinzip der Biologie ist aber zumindest gleichberechtigt neben der Konkurrenz die Kooperation (↑Wechselseitigkeit).

Selbst

Das Pronomen ›selbst‹ (von mhd. ›selp‹, ahd. ›selb‹) erfährt – in Anlehnung an das englische ›self‹ – im 18. Jahrhundert eine Substantivierung zu der Form ›Selbst‹ mit der grundlegenden Bedeutung »das seiner selbst bewusste Ich«.

Eine für alles Lebendige grundlegende reflexive Struktur wird seit der Antike festgehalten. Aristoteles bestimmt das für seinen Lebensbegriff definierende Grundvermögen der Lebewesen als die *Selbst-Ernährung* (»αὐτοῦ τροφήν«).[218] Die basale Aktivität von Lebewesen ist also dadurch ausgezeichnet, dass sie auf die Entität zurückwirkt, von der sie ausgeht. Anders gesagt, die charakteristischen Tätigkeiten von Lebewesen sind Teile eines ↑Kreislaufs. Sie ermöglichen ihre eigene zukünftige Ausführung, indem sie zur Fortdauer der Existenz des Wesens, von dem sie ausgehen, beitragen.

Eine elaborierte Theorie des Selbst wird in der antiken Stoa entwickelt. Cicero referiert die stoische Lehre, nach der sich ein Lebewesen mit sich selbst befreundet, sobald es geboren sei.[219] Noch bevor es ein Verhältnis zu seiner Außenwelt eingehe, sei ein Lebewesen auf sich selbst bezogen. Über diese Selbstbezogenheit, die auf eine Selbstliebe und Selbsterhaltung gerichtet ist, seien alle weiteren Vermögen der Lebewesen vermittelt. So erfolge auch eine Wahrnehmung vermittelt über eine Selbstbeziehung, insofern das Lebewesen die Veränderungen der äußeren Einwirkungen an sich selbst feststelle.[220] Auch das Streben nach Lust erfolgt nach Seneca nicht um seiner selbst willen, sondern als Mittel für das Lebewesen; die *Sorge um sich* wird zu dessen höchstem Ziel.[221]

Ende des 16. Jahrhunderts streicht der spanische Spätscholastiker F. Suárez heraus, die Lebewesen, selbst Pflanzen, seien durch ein Selbstverhältnis ausgezeichnet; er bezeichnet sie als selbst-konstituierend und selbstoperierend (»constituti per seipsa, seu operari circa se«).[222]

Der Prozess der Substantivierung von ›Selbst‹ lässt sich besonders gut im Hauptwerk von R. Cudworth aus der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts nachzeichnen.[223] Nach Cudworth steht das Selbst als eigene Substanz neben den ausgedehnten Substanzen und bildet die Einheit der Aktivitäten, die von der Seele eines Lebewesens ausgehen. Das »I My Self« bildet nach Cudworth eine nicht ausgedehnte und unteilbare Einheit, eine Einheit, der eine Selbst-Aktivität, Leben, Energie, Substanz und ein In-sich-Sein zugeschrieben wird, die alles in einem beseelten Wesen enthält und zusammenhält: »one Self-Active, Living, Power, Substantial or Inside-Being, that Containeth, Holdeth and Connecteth all together«.[224] Eine besondere Bindung hat das Konzept des Selbst bereits bei Cudworth zu der Vorstellung des Bewusstseins (»conscious of It Self«) und der Reflexion (»Reflexive upon its whole Self«).[225]

Dieser Bezug wird zentral in der Position J. Lockes, in der ›Selbst‹ weitgehend mit dem Konzept der Person als eines einheitlichen Bewusstseins gleichgesetzt wird. Ein Selbst bestimmt Locke als ein bewusstes,

Selbstbeeinflussung
Einzelne Teile oder Zustände des Systems üben einen Einfluss auf andere Zustände oder Teile des Systems aus (z.B. die Populationsgröße von Räuber und Beute in einem ökologischen System).

Selbstregulation
Störeinflüsse der Umwelt werden durch interne Mechanismen des Systems (Steuerungen und Regelungen) kompensiert (z.B. die Temperatur in einem homöothermen Tier).

Selbsterhaltung
Notwendige Teile des Systems sind für ihre Existenz auf die Wirkung anderer Teile angewiesen, so dass das System als Ganzes nur aufgrund dieser internen Wirkungen existiert (z.B. das System der Organe eines Organismus).

Selbstherstellung
Die Teile des Systems erzeugen sich unter dem Einfluss der jeweils anderen Teile wechselseitig (z.B. die Organe in einem sich entwickelnden Organismus).

Selbstentwicklung
Ein System verändert sich in einer intern gesteuerten und nachhaltig verfolgten Weise zu einem bestimmten Zustand (z.B. die Entwicklung eines Organismus zu einem reproduktionsfähigen Stadium).

Selbstreproduktion
Ein System erzeugt ein neues System, das ihm ähnelt (z.B. asexuelle Fortpflanzung von Organismen).

Selbstwahrnehmung
Ein System verfügt über eine interne Repräsentation von eigenen zentralen Eigenschaften (z.B. in Form von symbolischen, sprachlichen Operationen).

Tab. 251. Formen des Selbstbezugs von Systemen.

denkendes Ding, das Lust und Schmerz empfinden kann und folglich für sich selbst sorgt: »*Self* is that conscious thinking thing […] which is sensible, or conscious of Pleasure and Pain, capable of Happiness or Misery, and so is concern'd for it *self*, as far as that consciousness extends«.[226] Die personale Identität einer Person hat nach Locke ihren Sitz in der Kontinuität des Bewusstseins oder des Selbst und fällt damit nicht mit einem jeweiligen Körper oder einem über die Zeit persistierenden Organismus zusammen: »personal identity can by us be placed in nothing but Consciousness (which is that alone which makes what we call self)«.[227] Mit einem sich verändernden Bewusstsein im Laufe eines Lebens kann daher auch das Selbst und damit die Person wechseln: »the same Man would at different times make different Persons […] *self* was changed; the *self* same Person was no longer in that Man«.[228]

Dieser Begriff des Selbst, der an das Konzept der Person und des Bewusstseins gebunden ist, bleibt bis in die Gegenwart der dominante. Daneben etabliert sich aber auch ein anderes Verständnis, nach dem jedem Lebewesen unabhängig von Personalität oder Bewusstsein, allein aufgrund der besonderen Beziehung seiner Teile zueinander oder aufgrund einfacher Seelenvermögen, ein Selbst zukommt. Am Anfang dieser Entwicklung steht G.W. Leibniz, insofern er erwägt, auch den Pflanzen und Tieren eine individuelle Identität (»identité individuelle«[229]) zuzuschreiben und es für nicht ausreichend erachtet, die Einheit eines Tieres oder einer Pflanze in der Organisation oder Konfiguration (»organisation ou configuration«[230]) ihrer Teile zu sehen. Darüber hinaus sei die Annahme eines in ihnen liegenden Prinzips des Lebens (»principe de vie subsistant«[231]) notwendig. Den Begriff des Selbst (»soy«) behandelt Leibniz zwar wiederum allein im Kontext des Personenbegriffs; er weist aber doch darauf hin, dass auch in der Tierseele (der im Gegensatz zu der Unsterblichkeit der Menschenseele bloß eine Unaufhörlichkeit: »incessabilité« zukomme) eine physische und wirkliche Identität (»identité physique et reelle«) vorliege.[232] Diese Identität beruht nach der Darstellung Leibniz' allerdings nicht auf einem Bewusstsein oder einer Reflexion, denn diese Vermögen spricht er den Tieren ab[233] – im Gegensatz zur Perzeption (↑Wahrnehmung) und einem Streben (↑Bedürfnis), die nach Leibniz schon Pflanzen zeigen[234].

Eine durchgehende Selbstbezüglichkeit in den Aktivitäten von Organismen konstatiert auch G.E. Stahl: Der organische Körper bildet sich, ernährt sich, pflanzt sich fort und erhält sich (»per se fiat, subsistat, se nutritat, se propagat, se tueatur«).[235]

Ende des 18. Jahrhunderts etabliert sich die Vorstellung von einem Selbst bei Lebewesen ausgehend von den einflussreichen Bestimmungen eines Organismus, die Kant mit seinem Begriff des ›sich selbst organisierenden Wesens‹ liefert oder die Schelling mit seiner Formulierung vornimmt, jedes »organische Produkt« trage »den Grund seines Daseyns in sich selbst, denn es ist von sich selbst Ursach' und Wirkung«[236] (s.o.).

Zu einem endgültig allgemein-biologischen Begriff wird das Konzept des Selbst aber erst zu Beginn des 19. Jahrhunderts. Er wird in vielen naturphilosophischen Erörterungen in den ersten Jahrzehnten des Jahrhunderts diskutiert. So betont Hegel in der ›Phänomenologie des Geistes‹ den Aspekt der Selbstreferenz in der Selbsterhaltung von Organismen: »Das Organische zeigt sich als ein sich *Erhaltendes* und in sich *Zurückkehrendes* und *Zurückgekehrtes*«.[237] Im

Organischen sind die Prozesse nach Hegel demnach so organisiert, dass sie in sich selbst zurücklaufen: »Das Organische bringt nicht etwas hervor, sondern *erhält sich nur*, oder das, was hervorgebracht wird, ist ebenso schon vorhanden, als es hervorgebracht wird«.[238] Ausdrücklich spricht Hegel in der ›Enzyklopädie‹ von einem »organischen Selbst«[239]; schreibt diesem »Selbstbewegung«[240], ein »Selbstgefühl«[241] und einen »Selbstzweck«[242] zu. Ein elementares Selbst, wenn auch noch ohne »Selbstgefühl«, sieht Hegel schon bei den Pflanzen, insofern sie im Prozess der »Assimilation« von Nährstoffen über die Grundstruktur der »Rückkehr-in-sich« verfügen.[243]

Im Anschluss an Analysen dieser Art wird es üblich, die Bedingung der Selbstbeziehung von Lebewesen in die Definition des Lebensbegriffs aufzunehmen. So heißt es bei AC. Mayer in seiner »neuen Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens« von 1817: »Das Leben eines Wesens besteht in der Erhaltung seiner selbst, durch Verwandlung seiner selbst und der Außendinge vermittelst Kräfte und Werkzeuge, und nach Gesetzen, welche in demselben liegen. Ein lebender Körper ist derjenige, welcher sich selbst erhält, indem er sich und die Außendinge durch Kräfte, Werkzeuge und nach Gesetzen, die in ihm selbst liegen, verwandelt«.[244] In eine ähnliche Richtung zielt K.C.F. Krause, wenn er 1828 eine Definition des Lebens gibt, die von der Selbstgestaltung der Lebewesen ausgeht: »diejenigen Wesen leben, die sich in der Zeit aus eigener Kraft stetig verändern, dass sie selbst der Grund davon sind, dass sie diese und jene Beschaffenheit annehmen«.[245]

Im 20. Jahrhundert finden diese Überlegungen eine Wiederaufnahme in den Versuchen zur Begründung einer Theoretischen ↑Biologie. Lebewesen weisen allgemein eine selbstbezügliche, *egozentrische Eigenschaft* (»egocentric property«) auf, behauptet 1920 R.S. Lillie: »There is an apparent quality of exclusive self-reference in all organisms, due to the specific assimilative element in their constitution«.[246] H. Plessner betrachtet es 1928 als ein Charakteristikum der Lebewesen, dass bei ihnen eine »Selbstbeziehung des Systems« vorliegt.[247] Jedes Lebewesen verfüge über eine ***Positionalität***; es sei gegen seine Umwelt gestellt und erst in dieser Abhebung bringe es sich zu sich selbst in Beziehung. Diese Beziehung weise u.a. die Momente der *autonomen Selbstveränderung*, des *Selbstabbaus* und des *Selbstaufbaus* auf.[248] R. Hönigswald bringt in den 1940er Jahren diese konstitutive Selbstbeziehung eines Organismus dadurch zum Ausdruck, dass er ihn als ein »›reflexives‹ Naturobjekt« bezeichnet; ein Organismus sei dadurch bestimmt, »sich auf sich selbst abzubilden«.[249]

1. Kontiguität
Physischer Zusammenhalt (z.B. ein Stein oder der Körper eines Organismus)

2. Kohäsion durch Fernwirkungen
Durch Kräfte oder periodischen Stoffaustausch vermittelter Zusammenhalt von Körpern, z.B. Planeten eines Sonnensystems (durch Gravitation) oder Organismen einer Art (durch sexuelle Reproduktion)

3. zyklische Organisation
Wechselseitige Abhängigkeit von Teilen eines Systems durch ihre gegenseitige Hervorbringung oder ihren gegenseitigen Erhalt (z.B. Organe eines Organismus oder Organismen in einem Ökosystem)

4. Mentalität
Repräsentation der räumlichen und zeitlichen Einheit eines Systems in einem seiner Teile (z.B. Bewusstsein)

Tab. 252. Einteilung von Formen und Stufen des Selbst in Prozessen der Selbstorganisation.

Eine Präzisierung dieser Vorstellung einer konstitutiven Selbstreferenzialität von Organismen erfolgt im Rahmen kybernetischer Modelle seit den späten 1940er Jahren. Die Fähigkeit von Organismen, sich selbst zu erhalten, wird dabei auf Mechanismen der ↑Regulation zurückgeführt. In kybernetischer Perspektive verfügen Organismen einerseits über Regulationssysteme, die einzelne ihrer Systemgrößen betreffen, etwa zur Stabilisierung der Körpertemperatur, des Blutzuckerspiegels oder der Sauerstoffversorgung; anderseits stellt ein Organismus insgesamt ein System der Regulation von sich selbst dar, das alle spezifischen Regulationssysteme integriert, so dass die Selbsterhaltung insgesamt zur Regelgröße wird. Kybernetisch beruht die reflexive kausale Struktur eines Organismus allein auf der hierarchischen Ordnung der organischen Regelkreise mit der Selbsterhaltung als der finalen Regelgröße. Mit dem Konzept der *Ultrastabilität* und dem Modell des *Homöostaten* liefert W.R. Ashby in den 1950er Jahren eine einfache Veranschaulichung dieser Verhältnisse (↑Regulation).[250]

Eine damit verwandte, aber weniger auf dem Konzept der Regulation aufbauende Interpretation der organischen Selbstreferenzialität gibt M. Polanyi 1968. Für Polanyi ist die Autonomie und Selbstbezüglichkeit von Organismen dadurch gegeben, dass ihre Struktur und ihr Verhalten nicht durch äußere Faktoren, sondern durch systeminterne Größen bestimmt werden. Die Struktur eines Organismus wird zur entscheidenden Randbedingung, die die Veränderung der Struktur und das Verhalten des Systems maßgeb-

lich bestimmt; eine Erklärung und damit Reduktion von Struktur und Verhalten auf allgemeine Gesetze ist damit ausgeschlossen: »the organism is shown to be like a machine, a system which works according to two different principles: its structure serves as a boundary condition harnessing the physical-chemical processes by which its organs perform their functions. Thus this system may be called a system under dual control«.[251] Weil ihre besonderen Eigenschaften nur aus der jeweils eigenen Struktur und den damit gegebenen Randbedingungen verständlich werden, diese aber nicht aus allgemeinen physikalisch-chemischen Gesetzen deduziert werden können, transzendieren Organismen und Maschinen nach Polanyi die Gesetze der Physik und Chemie (»transcend the laws of physics and chemistry«). Systemtheoretisch wäre ein organisches Selbst also zu bestimmen als ein kausales System, dessen Teile auf die Struktur des Systems und ihre eigenen Wirkungen reagieren und das in diesem Sinne selbstreferenziell ist.[252]

Bemerkenswert an dieser Interpretation ist die Gemeinsamkeit von Organismen und Maschinen im Hinblick auf ihre Irreduzibilität auf bloß physikalisch-chemische Gesetze. Bereits I. Kants Auffassung des besonderen Status von ↑Organismen als Gegenständen der Naturwissenschaft kann in diesem Sinne interpretiert werden, wie in der jüngeren Auseinandersetzung mit Kant herausgearbeitet wird: »organisms are mechanically inexplicable, not in virtue of what distinguishes them from machines, but rather in virtue of what they have in common with machines […]: they possess a regular structure, and display regularities in functioning, which cannot be accounted for in terms of the basic physical and chemical powers of matter alone« (Ginsborg 2006; vgl. auch von Uexküll 1928 und Polanyi 1968).[253] Eine Erklärung der Eigenschaften von Organismen und Maschinen kann nicht allein auf der Basis der allgemeinen Naturgesetze erfolgen, sondern muss die besondere Struktur ihrer Organisation berücksichtigen. In gradueller Abstufung gilt dies zwar für jeden Körper, bei Organismen und Maschinen ist die Notwendigkeit der Berücksichtigung ihrer »Eigengesetzlichkeit« nur besonders deutlich (↑Regulation).

P. Weiss bindet die Rechtfertigung der Rede von dem ›Selbst‹ eines Systems 1973 an das Vorliegern einer zyklischen Organisationsform. Nur Systeme, bei denen die Endprodukte am Aufbau oder am Erhalt des Systems beteiligt sind, hätten ein ›Selbst‹: »they require the specific cooperation of their own terminal products […] thus close the circle of interdependent component processes to a coherent integrated system. Only the integral totality of such a system could with some justification be called ›self-contained‹, ›self-perpetuating‹, and ›self-sustaining‹«.[254]

In den 1970er Jahre entzündet sich von unerwarteter Seite im deutschsprachigen Raum, nämlich zwischen J. Habermas und E. Tugendhat, eine Kontroverse über das ›Selbst‹ bei nicht-menschlichen Lebewesen. Die Diskussion dreht sich um die Frage, ob Organismen über ein Selbst verfügen, ob sie eine Identität »für sich« ausbilden, oder ob diese nur eine Zuschreibung von außen ist. Habermas ist dabei der Auffassung, dass Organismen nicht nur eine Identität »für uns« besitzen, sondern auch eine »für sich«.[255] Gegenstände, die nur eine Identität »für uns« besitzen, seien z.B. Steine, die wir als einzelne ansprechen und wieder erkennen können, die sich aber nicht selbst hervorgebracht hätten, sondern durch ihre Umwelt geformt seien, und Veränderungen von außen nicht durch Mechanismen einer dynamischen Stabilisierung entgegenwirken würden. Die »natürliche« Identität »für sich« bestehe demgegenüber im aktiven Erhalt einer Grenze des Systems gegenüber der Umwelt. Aufgrund dieser Aktivität werde die Identität dem Organismus nicht bloß zugeschrieben, sondern sie sei – in diesem basalen Punkt der Identität einer Person oder Gesellschaft verwandt – durch ihn selbst bewerkstelligt. Organismen haben für Habermas wie Personen eine Identität, indem sie sich »hervorbringen und erhalten«.[256] Nur erfolgten Selbstherstellung und Selbsterhaltung, und damit auch die Fähigkeit, in verschiedenen Kontexten und Umwelten auf sich selbst zu referieren, nicht in einem Medium der symbolischen Interaktion durch den kommunikativen Bezug auf andere Subjekte, sondern in einem naturalen Kontext durch kausale Prozessmuster der dynamischen Selbststabilisierung.

Dagegen will Tugendhat diese »Identität für sich« Organismen nicht zuerkennen, weil er sie an die Fähigkeit, sich sprachlich identifizieren zu können, bindet. Die Selbstherstellung, Selbstabgrenzung und Selbsterhaltung des Organismus ist für ihn »teleologisch und insofern anthropomorphisierend«.[257] Tugendhat erkennt also den Organismus als funktionale Einheit nur in einer metaphorischen, auf den Menschen als Vorbild rekurrierenden Weise an.

Es stellt sich angesichts dieser Position aber die Frage, ob damit der Unterschied zwischen Organismen und lebloser Materie überhaupt noch allgemein bestimmt werden kann und ob jede Teleologie in der Biologie immer anthropomorph verstanden werden muss oder ob es nicht vielmehr eine methodisch genuin biologische Teleologie geben kann (↑Funktion; Zweckmäßigkeit).

Zu unterscheiden ist aber selbstverständlich zwischen der Selbstbezüglichkeit im Sinne eines Musters von Kausalprozessen, das einen Organismus allgemein kennzeichnet, und der sprachlich vermittelten Selbstbestimmung, die die Identität eines Menschen ausmacht. Im sozialpsychologischen Kontext, besonders in der Tradition des symbolischen Interaktionismus, wird dafür argumentiert, die Ausbildung einer Identität im zweiten Sinn an die Fähigkeit zur Referenz auf sich selbst zu binden. Nur wer für sich selbst ein Objekt werden könne und insoweit in eine soziale Gruppe integriert sei, dass er die Haltungen anderer gegenüber sich selbst einnehmen könne, verfüge über eine Identität. Und dies sei mit dem bloßen Vorliegen einer Organisation und dem Verhalten von Tieren eben nicht der Fall, bemerkt 1934 G.H. Mead: »Die Übermittlung von Gesten enthält […] keinen Hinweis des Einzelnen, des Tieres, des Organismus, auf sich selbst«.[258] Aufgrund dieser sozialpsychologischen Perspektive kommt Mead zu der Auffassung, »daß der Sprachprozeß für die Entwicklung der Identität maßgebend ist«.[259]

J.E. Hafner schlägt 1996 vor, der organischen ↑Selbsterhaltung das Konzept der reflexiven, aber intransitiven *Sicherhaltung* an die Seite zu stellen.[260] Hafner parallelisiert diese Unterscheidung mit dem lateinischen Begriffspaar *conservare/perseverare*. Während die Selbsterhaltung (»conservare«) auf das Selbst als ein materiales Substrat mit Erlebnissen und Bedürfnissen bezogen sei, bestehe die Sicherhaltung (»perseverare«) allein in der Referenz auf die bloße »Erhaltungshandlung«, auf die bloße Fortsetzung eines Prozesses. Nach dieser Differenzierung besteht ein ›Selbst‹ also aus einem Körper mit spezifischen mentalen Kapazitäten (ontologisch stellt es also einen Kontinuanten dar), ein ›Sich‹ existiert dagegen bloß als etwas Prozesshaftes (und ist damit ein Okkurant). Weil die Unterscheidung zwischen ›Selbst‹ und ›Sich‹ aber nicht klar ist, ist es fraglich, ob dieser Differenzierung ein scharfer Sinn gegeben werden kann.

Subjekt

Ausgehend von Vorstellungen der Selbsterzeugung werden Organismen seit dem Deutschen Idealismus immer wieder als ›Subjekte‹ bezeichnet. Schelling entwirft den »Organismus als Subject«, insofern von ihm gesagt werden könne, er »constituirt sich selbst«. Diese Selbstkonstitution bestehe in einem »beständigen Reproducirtwerden (durch sich selbst)«, d.h. einer Regeneration. Auch die Einflüsse der Umwelt auf den Organismus sind nach Schelling immer über den Organismus vermittelt: »der Organismus (als Ganzes genommen,) muß sich selbst das Medium seyn, wodurch äußre Einflüsse auf ihn wirken«.[261] Ähnlich heißt es bei D. Troxler 1804, das »Innere«, genauer das »thätige Innere« eines Organismus, sei »ein Subjectives«.[262]

Auch Hegel denkt das Leben allgemein von einem Modell der Subjektivität her. Allgemein heißt es bei ihm: »Die organische Individualität existiert als *Subjektivität*, insofern die eigene Äußerlichkeit der Gestalt zu Gliedern *idealisiert* ist, der Organismus in seinem Prozesse nach außen die selbstische Einheit in sich erhält«[263], und er spricht von dem »animalischen Subjekt«, das in einer Beziehung auf sich selbst besteht[264]. In seiner weiteren Bestimmung ist das Leben aber nach Hegel durch die Fortpflanzung der Organismen wesentlich auf den »Gattungsprozeß« bezogen – dieser bilde die »höchste Stufe« der Natur – und führe dazu, dass sich das Leben »in der Subjektivität aufhebt«[265] (↑Leben). – Der Begriff des Subjekts unterliegt bei Hegel einem Schwanken im Wortgebrauch: Auf der einen Seite wird er – wie zuvor bei Kant ausschließlich – in transzendentalphilosophischer Bedeutung als Element einer erkenntnisermöglichenden und moralkonstituierenden Relation verstanden, auf der anderen Seite wird er aber in seiner Philosophie des Organischen im Sinne der Einheit und Selbsthervorbringung eines natürlichen Systems genommen.[266]

Im 20. Jahrhundert werden die Organismen v.a. im Rahmen der Umweltlehre J. von Uexkülls und holistischer Organismustheorien als ›Subjekte‹ bezeichnet. Von Uexküll versteht die Tiere (nicht die Pflanzen; ↑Umwelt) als Subjekte, weil sie ihre eigene Umwelt aus der Umgebung hervorbringen.[267] Er ist der Ansicht, »daß ein jedes Lebewesen ein Subjekt ist, das in einer eigenen Welt lebt, deren Mittelpunkt es bildet« und nennt die Individuen der Tiere *Tiersubjekte*.[268] Die exponierte Stellung des Subjektbegriffs in seinem Ansatz veranlasst von Uexküll dazu, seit 1907 programmatisch von der *subjektiven Biologie* zu sprechen.[269] 1928 erläutert von Uexküll: »Jedes Tier ist ein Subjekt, das dank seiner ihm eigentümlichen Bauart aus den allgemeinen Wirkungen der Außenwelt bestimmte Reize auswählt, auf die es in bestimmter Weise antwortet. Diese Antworten bestehen wiederum in bestimmten Wirkungen auf die Außenwelt, und diese beeinflussen ihrerseits die Reize. Dadurch entsteht ein in sich geschlossener Kreislauf, den man den *Funktionskreis* des Tieres nennen kann«.[270] Diese um das Individuum und dessen jeweiliger Konstitution einer Erfahrungswelt zentrierte Sicht ist für von Uexküll so sehr mit dem Begriff

des Subjekts verbunden, dass er 1931 erklären kann: »Das Subjekt ist der neue Naturfaktor, den die Biologie in die Naturwissenschaft einführt«.[271]

Nach der Exponierung durch von Uexküll erscheint der Begriff des Subjekts immer wieder in grundlegenden Texten zur theoretischen Biologie.[272] In den 1930er Jahren sieht A. Meyer-Abich Organismen als Subjekte, insofern sie sich immer wieder neu auf ihre Umwelt einstellen und sich in diesen Einstellungen gegenüber der Umwelt als Einheit behaupten.[273] E. List spricht 2001 von der Subjektivität der Lebewesen, insofern vier »Momente des Subjekt-Seins« bei ihnen verwirklicht sind: die *Spontaneität*, d.h. die Fähigkeit, aus sich selbst heraus aktiv zu sein, die *Gerichtetheit* ihrer Aktivitäten im Hinblick auf eine organische Funktionalität, die *Ordnung* ihrer Aktivitäten zu koordinierten und geschlossenen Einheiten im Sinne von organischen Leistungen, und die Gegenüberstellung der Welt als einer *Objektivität* in Abgrenzung zum Selbst.[274]

Auch in evolutionsbiologischem Zusammenhang wird der Ausdruck verwendet, um die Organismen als aktive Elemente des Evolutionsgeschehens zu kennzeichnen – und nicht als passive Spielbälle, die sich einer vorgegebenen Umwelt bloß anzupassen haben. Ein Organismus ist zugleich das Subjekt und Objekt der Evolution, wie es R.C. Lewontin 1983 formuliert.[275] Verbunden ist mit dieser Beschreibung nicht selten eine Kritik am Darwinismus: Was für einen Organismus seine Umwelt ist, werde durch seine physische Ausstattung selbst erst bestimmt; er konstituiere seine Umwelt selbst. Daher, so bemerkt M. Weingarten 1993, könne die Umwelt »als von dem jeweiligen Organismus abhängige Größe, nicht die Ursache evolutionärer Veränderungen sein«.[276]

Gerechtfertigt werden könnte die Zuschreibung eines Subjektstatus zu Lebewesen außerdem insofern, als sie nicht als bloße organische Körper oder organisierte Systeme, sondern als *Lebewesen* in einem emphatischen Sinne angesehen werden. Im Gegensatz zu einem Körper oder System könnte den Lebewesen als Subjekten das Vermögen der aktiven Initiation von Verhalten zugeschrieben werden.[277]

Von außerbiologischer Seite wird vielfach Kritik an der Verwendung des Subjektbegriffs in der Biologie geäußert. H. Schelsky wirft von Uexküll 1950 eine »unkritische Anwendung des Subjektbegriffs« vor, weil die dem Subjektbegriff zugrunde liegende Form des »Ich-Erlebens« eine »spezifisch menschliche Grunderfahrung« sei.[278] Angesichts der starken philosophischen Besetzung des Ausdrucks ›Subjekt‹ und dessen Nähe zu Konzepten wie ›Person‹ und ›Mensch‹ erscheint es insgesamt wenig sinnvoll, das Wort als ein biologisch grundlegendes Konzept einführen zu wollen. Was von Uexküll zusammenfassend als die ›Subjekthaftigkeit‹ des Organismus bezeichnet, kann problemlos als die jeweilige, sich aus der Organisation des Organismus ergebende Spontaneität seines Verhaltens interpretiert werden. Die besondere Organisation jedes Organismus zieht es nach sich, dass er ganz eigene Umweltansprüche hat und ganz eigenen Umweltbedrohungen ausgesetzt ist. Das biologisch Subjektive des Organismus besteht also offenbar in nichts anderem als seiner organisationsspezifischen Eigenart. Auch im evolutionsbiologischen Zusammenhang kann die Botschaft

Biologisches Konzept	*Philosophisches Konzept*
System-Umwelt-Differenz Aufbau einer Unterscheidung von System und Umwelt, angefangen von der funktionalen Geschlossenheit des Systems und Mechanismen seiner Stabilisierung gegenüber Störungen	**Symbolisches Handeln und Sprache** Motivation und Kontrolle des Handelns durch symbolisch vermittelte abstrakte Gründe
Spontaneität Fähigkeit, aus eigener innerer Dynamik heraus Aktivitäten zu entwickeln	**Reflexion und Handlungsbewertung** Reflektierende Selbstbewertung der Handlungen nach dem Modell von Wünschen zweiter Ordnung (»Ich wünsche mir, dieses oder jenes zu wünschen«)
Gerichtetheit der Aktivitäten Ausrichtung der Aktivitäten auf Ziele, die sich im Rahmen der organischen Funktionalitäten bewegen	**Selbstgesetzgebung und Freiheit** Fähigkeit zur Selbstverpflichtung durch Normen
Leistungsbezogene Ordnung Koordination der Aktivitäten im Hinblick auf die organischen Leistungen	**Soziale und kulturelle Einbindung** Etablierung und Modifikation der Ziele und Wünsche durch soziale und kulturelle Prozesse

Tab. 253. Gemeinsamkeiten und Unterschiede im biologischen und philosophischen Konzept der Subjektivität (die Momente des biologischen Subjektbegriffs in Anlehnung an: List, E. (2001). Grenzen der Verfügbarkeit: 65).

in der Kennzeichnung von Organismen als ›Subjekte‹ präziser durch eine andere Wortwahl zum Ausdruck gebracht werden. Ohne auf den Titel ›Subjekt‹ zurückzugreifen, kann festgehalten werden, dass die Selektionstheorie ein einseitig deterministisches Ursache-Wirkungs-Verhältnis zwischen Umwelt und Organismus nicht fordert. Die Selektionstheorie muss nicht so verstanden werden – und wird auch in der Regel nicht so verstanden –, dass Organismen allein passives Material sind, das nach Gesetzen der Umwelt verändert wird.

Nachweise

1 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. 5, 165-485): 374.
2 Jefferson, T. [1799]. [Brief an J.T. Callender vom 6. Sept. 1799]. The Balance, and Columbian Repository 4 (1805) (Nr. 18): 141; auch in: The Papers of Thomas Jefferson, vol. 31 (ed. B.B. Oberg, Princeton 2004, 179-180): 180.
3 Behr, W.J. (1808). Selbstorganisation der deutschen Territorialstaaten: 215.
4 Wangenheim, K.A. von (1815). Die Idee der Staatsverfassung in ihrer Anwendung auf Wirtembergs alte Landesverfassung und den Entwurf zu deren Erneuerung: [Inhaltsverzeichnis, letzte Seite: Titel von Abschnitt VI, B, c, 7].
5 a.a.O.: 252.
6 Hillebrand, J. (1823). Die Anthropologie als Wissenschaft, Bd. 3: 46.
7 Buhle, J.G. (1804.1). Geschichte der neuern Philosophie seit der Epoche der Wiederherstellung der Wissenschaften, Bd 6: 717; vgl. ders. (1804.2). Lehrbuch der Geschichte der Philosophie und einer kritischen Literatur derselben, Bd. 8: 648 (§2203).
8 Buhle (1804.1): 334.
9 Bidlake, J. (1811). The Truth and Consistency of Divine Revelation: 42; auch in 2. Aufl. (1813): 42.
10 Bührlen, F.L. (1819). Das Uebel. Ein Beitrag zur Lebens-Philosophie. Z. Philos. 1(2), 143-203: 173.
11 Carbutt, E. (1834). Clinical Lectures in the Manchester Royal Infirmary: 146.
12 Miller, J. (1844). The Principles of Surgery: 80.
13 Burrows, G. in: Hewett, P. (1845). On extravasations of blood into the cavity of the arachnoid membrane. London Medical Gazette 1 (Feb. 21), 684-687: 685.
14 Drake, D. & Yandell, L.P. (eds.) (1846). Gross's Elements of Pathological Anatomy. Western Journal of Medicine and Surgery 5, 28-48; 112-134: 116.
15 Ackermann (1878). Allgemeine Pathologie. Jahresbericht über die Leistungen und Fortschritte in der gesammten Medicin 12(1), 211-242: 230.
16 Rooke, J. (1838). Geology as a Science: 12.
17 Bautain, L. (1859). The Art of Extempore Speaking [Übersetzer nicht angegeben]: 178.
18 Bautain, L. (1856). Étude sur l'art de parler en public: 171.
19 Bree, C.R. (1872). An Exposition of Fallacies in the Hypothesis of Mr. Darwin: 100f.
20 Fischer, K. (1860). Immanuel Kant. Entwicklungsgeschichte und System der kritischen Philosophie, Bd. 2: 661.
21 Fischer, K. (1852/65). System der Logik und Metaphysik oder Wissenschaftslehre: 524 (nicht in der 1. Aufl. 1852!).
22 Fischer, K. (1872). Geschichte der neueren Philosophie, Bd. 6. Friedrich Wilhelm Joseph Schelling: 443.
23 Fichte, I.H. (1851). System der Ethik, 2. Theil, 1. Abth. Die allgemeinen ethischen Begriffe und die Tugend- und Pflichtenlehre: 256.
24 Kapp, E. (1877). Grundlinien einer Philosophie der Technik: 330.
25 Schultz-Schultzenstein, C.H. (1855). Die Bildung des menschlichen Geistes durch Kultur der Verjüngung seines Lebens: 758.
26 Fichte, I.H. von (1856/76). Anthropologie: Die Lehre von der menschlichen Seele: 297 (nicht in der 1. Aufl.!).
27 Shaw, G.B. (1898). The Perfect Wagnerite (Major Critical Essays, London 1948, 151-279): 174.
28 Anonymus (1892). [Rez. Pringsheim, O. (1891). Neuere Untersuchungen über die Lage der arbeitenden Klassen in Holland. Archiv für soziale Gesetzgebung und Statistik 4, 315-345]. Econ. J. 2, 205; Friters, A. (1919). Räte, Selbstorganisation und Reichsverfassung. Der Versuch einer Lösung des Räteproblems; Hillmann, G. (1970). Die Befreiung der Arbeit. Die Entwicklung kooperativer Selbstorganisation und die Auflösung bürokratisch-hierarchischer Herrschaft.
29 Eisler, R. (1908). Das Wirken der Seele. Zeitschrift für den Ausbau der Entwicklungslehre 2, 197-226: 204.
30 Arx, M. von (1922). Körperbau und Menschwerdung. Konstruktionspläne nach der Ballontheorie und dem Prinzip der statischen Gleichgewichtslage enthüllt durch eine Kausalanalyse der menschlichen Beckenform: 357; vgl. viii; 246f.; 249; 362.
31 Kroner, R. (1924). Von Kant bis Hegel, Bd. 2. Von der Naturphilosophie zur Philosophie des Geistes: 18.
32 Conrad-Martius, H. (1934). Die »Seele« der Pflanze: 61.
33 Ashby, W.R. (1947). Principles of the self-organizing dynamic system. J. gen. Psychol. 37,125-128; Farley, B.G. & Clark, W.A. (1954). Simulation of self-organizing systems by digital computer. Trans. Inst. Radio Engin. Profess. Group Inform. Theor. 4, 76-84; Yovits, M.C. & Cameron, S. (eds.) (1960). Self-Organizing Systems; Mesarović, M.D. (1962). On self organizational systems. In: Yovits, M.C., Jacobi, G.T. & Goldstein, G.D. (eds.). Self-Organizing Systems, 9-36.
34 Foerster, H. von (ed.) (1962). Principles of Self-Organization; Cimutta, J. (1968). Die Merkmale und Kriterien der Höherentwicklung als Resultat der Selbstorganisation der Materie, dargestellt am Problem der Evolution im Tierreich; Eigen, M. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwiss. 58, 465-528.
35 Lister J. (1881). President's address. Trans. Clinical Soc. Lond. 14, xliii-lxiii: lxiii.

36 Lister, J. [1881]. La ligature de catgut. In: Chirurgie antiseptique et théorie des germes (Œuvres réunis), hg. v. G. Borginon, Brüssel 1882, 599-627: 626.
37 Hermann, E. (1917). An Outline of Physical Education for Primary and Grammar Schools, Junior High Schools and High Schools: 55.
38 Dalcq, A. (1935). L'organisation de l'œuf chez les chordés: 162; Teilhard de Chardin, P. (1955). Le phénomène humain: 338.
39 Duguit, L. (1907). Manuel de droit constitutionnel: 138; 1118; LeMoigne, J.-L. (1977). Auto-organisation de l'entreprise; Dumouchel, P. (1983). L'auto-organisation: de la physique au politique; Guntern, G. (1987). Der blinde Tanz zur lautlosen Musik: die Auto-Organisation von Systemen.
40 Pasteur, L. (1864). (Œuvres complètes, Bd. VII, 215); nach: Maurel, M.-C. (1999). Génération spontanée. Dict. Hist. Philos. Sci. 449-453: 451; in Œuvres, Bd. 2 und 7 (Paris 1922) nicht gefunden!
41 Pasteur, L. (1864). Chimie appliquée a la physiologie. Des générations spontanées. Conférence faite aux »Soirées scientifiques de la Sorbonne«, le 7 avril 1864. Rev. Cours Scientif. 1, 257-265: 257; vgl. 259 (Œuvres, Bd. 7, Paris 1922, 328-346: 328; 332).
42 Vgl. Hegel, G.W.F. (1801). Differenz des Fichteschen und Schellingschen Systems der Philosophie (Werke, Bd. 2, Frankfurt/M. 1970, 7-138): 87; 93; Schelling, F.W.J. (1803). Vorlesungen über die Methode des akademischen Studiums (Werke, Bd. 3, München 1927, 229-374): 260.
43 Steck, E.G. (1805). Die Geschichte der Philosophie, Bd. 1. Die Weltweisheit der Alten: 108.
44 Scholz, B. (1816). Anfangsgründe der Physik als Vorbereitung zum Studium der Chemie: 74.
45 Kastner, K.W.G. (1810/21). Grundriß der Experimentalphysik, Bd. 2: 335.
46 Kastner, K.W.G. (1821). Vergleichende Uebersicht des Systems der Chemie, Bd. 1: 65.
47 Rosenkranz, K. (1850). System der Wissenschaft: Ein philosophisches Encheiridion: 285f. (§456).
48 a.a.O.: 297 (§468).
49 Schaller, J. (1850). Briefe über Alexander von Humboldt's Kosmos, Bd. 2: 26.
50 Noack, L. (1854). Propädeutik der Philosophie: 177.
51 Jessen, P.W. (1855). Versuch einer wissenschaftlichen Begründung der Psychologie: 59.
52 Apelt, E.F. (1857). Metaphysik: 589.
53 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 102; 216.
54 Roux, W. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 369.
55 Vgl. Conrad-Martius, H. (1934). Die »Seele« der Pflanze: 49; Bünning, E. (1947). Das Experiment als Quelle für Natur- und Geisteserkenntnisse, dargestellt an der Entwicklung der physiologischen Problemstellung. Stud. Gen. 1, 10-18: 17; Friederichs, K. (1955). Die Selbstgestaltung des Lebendigen.
56 Roux (1881): 216.
57 Jackson, W. (1783). Thirty Letters on Various Subjects, vol. 2: 56.
58 a.a.O.: 61.
59 a.a.O.: 62.
60 Dagley, R. (1804). Gems: 9.
61 Unger, F. (1836). Ueber den Einfluss des Bodens auf die Vertheilung der Gewächse: 152.
62 Uhlich, J.M. (1754). Einleitung in die Lehre der Christen von der Religion: 927.
63 Jakob, L.H. von (1791/95). Grundriß der Erfahrungs-Seelenlehre: 29.
64 Dömling, J.J. (1802). Kritik der vorzüglichsten Vorstellungsarten über Organisation und Lebensprincip: 34.
65 ebd.
66 Hegel, G.W.F. (1807). Phänomenologie des Geistes: 266 (vgl. Werke, Bd. 3, Frankfurt/M. 1986: 249); vgl. Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, Berlin, 1887-1909): I, 25; Burdach, K.F. (1842). Blicke ins Leben, I. Comparative Psychologie, erster Theil: 14; Baer, K.E. von (1876). Ueber Zielstrebigkeit in den organischen Körpern insbesondere (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, 171-234): 180; Hartmann, N. (1912). Philosophische Grundfragen der Biologie (Kleinere Schriften, Bd. 3, Berlin 1958, 78-185): 137.
67 Zeller, A. (1838). Ueber einige Hauptpunkte in der Erforschung und Heilung der Seelenstörungen. Zeitschrift für die Beurtheilung und Heilung der krankhaften Seelenzustände 1, 515-567: 560.
68 Hartmann, E. von (1869). Philosophie des Unbewussten: 194 (B III).
69 Heiden, U. an der, Roth, G. & Schwegler, H. (1985). Organisation von Lebewesen – Selbstherstellung und Selbsterhaltung. In: Hesch, R.D. (Hg.) (1989). Endokrinologie, Teil A. Grundlagen, 203-221.
70 Roux, W. (1883). Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung. Jenaische Z. Naturwiss. 16, 358-427: 363.
71 Roux, W. (1885). Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Z. Biol. 21, 411-524: 423 (=Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen, 2 Bde. (1895), II, 1-23: 15).
72 Hanstein, J. von (1882). Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen (= Botanische Abhandlungen aus dem Gebiet der Morphologie und Physiologie; Bd. 4, 3): 243.
73 Günther, A. & Pabst, J.H. (1834). Janusköpfe für Philosophie und Theologie: 147.
74 Stallo, J.B. (1848). General Principles of the Philosophy of Nature: 113.
75 Schmid, F.X. (1857). Christliche Religionsphilosophie: 119.
76 Stallo, J.B. (1848). General Principles of the Philosophy of Nature: 113.
77 Mulich, W. (1871). [Rez. Huber, J. (1871). Die Lehre Darwin's kritisch betrachtet]. Allgemeine Literatur-Zeitung zunächst für das katholische Deutschland 18, 1-2: 2.
78 Roux, W. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 34; vgl. ders. (1906). Die angebliche künstliche Erzeugung von Lebewesen. Die Umschau 10 (Nr. 8), 141-145: 141f.; ders. (1881). Der Kampf

der Theile im Organismus: 210ff.

79 Roux, W. (1907). Bemerkung zu Max Mündens Autoreferat über seinen Chtonoblast und über die angeblich gelungene Hervorbringung künstlicher Lebewesen. Arch. Entwicklungsmech. Org. 24, 684-685: 684; Münden, M. (1908). Noch einige Bemerkungen zur Chthonoblastenfrage. Arch. Entwicklungsmech. Org. 26, 178-187: 185; Roux, W. (1914). Die Selbstregulation, ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen: 10; Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 110; 171.

80 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 179.

81 Liebmann, O. (1899). Organische Natur und Teleologie. In: Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien, Zweites Heft, 230-275: 240.

82 Woltereck, R. (1932). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte: 159; weitere Nachweise für Tab. 248: Haeckel (1866): I, 179; Liebmann (1899): 240; 240f.; Roux (1912): 34; Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1975). Autopoiesis: The organisation of living systems, its characterization and a model (dt. in: Maturana, H.R. (1982). Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, 157-169): 158; Csányi, V. & Kampis, G. (1985). Autogenesis: evolution of replicative systems. J. theor. Biol. 114, 303-321: 303.

83 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 469.

84 Tiedemann, D. (1791). Geist der spekulativen Philosophie, Bd. 2. Von Sokrates bis Carneades: 99.

85 P. & Jüngken, J.C. (1842). Psychologie. Encyclopädisches Wörterbuch der medicinischen Wissenschaften, Bd. 28, 223-324: 225; genauso: Jessen, P.W. (1855). Versuch einer wissenschaftlichen Begründung der Psychologie: 60.

86 Mayer, A.C. (1817). Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens. Deutsch. Arch. Physiol. 3, 84-104: 99.

87 Roux, W. (1892). Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik. In: Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. 2 (Leipzig 1895), 55-94: 63.

88 Tschermak, A. von (1913). Physiologie. In: Sarason, D. (Hg.). Das Jahr 1913, 342-350: 342.

89 Rommel, W. & Fehrmann, K. (1915). Bier. In: Hayduck, F. (Hg.). Ergänzungswerk zu Muspratt's encyklopädischem Handbuch der technischen Chemie, Bd. 4. Chemische Technologie der Gärungsgewerbe, Nahrungs- und Genußmittel, Halbbd. 1, 209-342: 288.

90 Hartmann, O. (1918). Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhange mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe. Experimente an Amphibien. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen 44, 114-195: 185.

91 Hillebrand, J. (1842/50). Der Organismus der philosophischen Idee in wissenschaftlicher und geschichtlicher Hinsicht: 192.

92 Hirth, G. (1898). Energetische Epigenesis und epigenetische Energieformen insbesondere Merksysteme und plastische Spiegelungen: 79.

93 Coleridge, S.T. (1817). Biographia Literaria; or, Biographical Sketches of My literary Life and Opinions, vol. 1: 274f.

94 Macvicar, J.G. (1858). Vegetable morphology – its general principles. Transactions of the Botanical Society 5, 401-418: 410.

95 Beale, L.S. (1863). On nutrition. Medical Times and Gazette 1, 220-222: 221.

96 Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Zeitschrift für Konstitutionslehre 12, 1-49: 21.

97 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 197f.

98 Vgl. Paslack, R. (1996). Vom Mythos zum Logos: Chaos und Selbstorganisation bei den Griechen. In: Küppers, G. (Hg.). Chaos und Ordnung. Formen der Selbstorganisation in Natur und Gesellschaft, 28-43.

99 Empedokles (Diels/Kranz): B6; B17-21; B27-35.

100 Anaxagoras (Diels/Kranz): B3; B12.

101 Ovid, Metamorphosen I, 33; vgl. Böhme, G. & Böhme, H. (1996). Feuer, Wasser, Erde, Luft. Eine Kulturgeschichte der Elemente: 42.

102 Ovid, Metamorphosen I, 416f.

103 Aristoteles, Physica 199b; vgl. 192b.

104 a.a.O.: 199b.

105 Vgl. Ariew, A. (2002). Platonic and Aristotelian roots of teleological arguments. In: Ariew, A., Cummins, R. & Perlman, M. (eds.). Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology, 7-32: 16.

106 Aristoteles, Physica 193b.

107 ebd.

108 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I qu. 65a 2.

109 Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 41-45 (Kap. 5, 2-3).

110 a.a.O.: 45.

111 Descartes, R., Le monde (Œuvres, Bd. 11, Paris 1986, 1-118).

112 Anonymus (1713). Recherches curieuses: 363-378; 400; nach Vartanian, A. (1953). Diderot and Descartes: 277.

113 Anonymus (1738). Dissertation sur la formation du monde: 209; nach Vartanian (1953): 281.

114 Denesle (1754). Examen du matérialisme, 2 Bde.: I, 385; 389; D'Holbach, P.-H.T. (1770). Système de la nature, 2 Bde. (London 1771): I, 11; nach Vartanian (1953): 287f.; 299; 243.

115 Maupertuis, P.L.M. de (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 149 (§ XVIII).

116 Hume, D. (1779). Dialogues Concerning Natural Religion (The Philosophical Works, vol. II, ed. by T.H. Green & T.H. Grose, London 1874, 375-468): 408.

117 a.a.O.: 410.

118 a.a.O.: 417.

119 Herder, J.G. (1785). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit, Bd. 1: 295.

120 Herder, J.G. (1786). Ideen zur Philosophie der Ge-

schichte der Menschheit, Bd. 1: 386f.
121 a.a.O.: 389.
122 Hunter, J. [1786-87]. Lectures on the Principles of Surgery (Works, vol. 1, ed. J.F. Palmer, London 1835, 199-632): 214.
123 Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte.
124 Heidelberger, M. (1995). Selbstorganisation. Hist. Wb. Philos. 9, 509-514: 510.
125 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 374.
126 Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 179.
127 Vgl. Engelhardt, D. von (1985). Die organische Natur und die Lebenswissenschaften in Schellings Naturphilosophie. In: Heckmann, R., Krings, H. & Meyer, R.W. (Hg.). Natur und Subjektivität. Zur Auseinandersetzung mit Schellings Naturphilosophie, 39-57; Heuser-Keßler, M.-L. (1986). Die Produktivität der Natur. Schellings Naturphilosophie und das neue Paradigma der Selbstorganisation in den Naturwissenschaften; dies. (1989). Schellings Organismusbegriff und seine Kritik des Mechanismus und Vitalismus. Allg. Z. Philos. 14, 17-36; Rang, B. (1988). Schellings Theorie des Lebens. Z. philos. Forsch. 42, 169-197; Küppers, B.-O. (1992). Natur als Organismus. Schellings frühe Naturphilosophie und ihre Bedeutung für die moderne Biologie; Breidbach, O. (1994). Anmerkungen zu einem möglichen Dialog Schellings mit der modernen Biologie. Selbstorganisation. Jahrbuch für Komplexität in den Natur-, Sozial- und Geisteswissenschaften 5, 135-148; Wiehl, R. (1994). Schellings Naturphilosophie – eine Philosophie des Organismus? Selbstorganisation. Jahrbuch für Komplexität in den Natur-, Sozial- und Geisteswissenschaften 113-134; Warnke, C. (1998). Schellings Idee und Theorie des Organismus und der Paradigmawechsel der Biologie um die Wende zum 19. Jahrhundert. Jahrb. Gesch. Theor. Biol. 5, 187-234.
128 Schelling, F.W.J. (1797). Ideen zu einer Philosophie der Natur (AA, Bd. I, 5): 94.
129 ebd.
130 Schelling, F.W.J. (1800). System des transzendentalen Idealismus (Hamburg 1992): 261.
131 ebd.
132 Vgl. Heuser-Keßler (1986); Küppers (1992).
133 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 276 (Eintrag ins Handexemplar).
134 a.a.O.: 333 (Eintrag ins Handexemplar).
135 Küppers (1992): 109.
136 Schelling, F.W.J. (1799). Einleitung zu dem Entwurf eines Systems der Naturphilosophie (Schellings Werke, Bd. 2, hg. v. M. Schröter, München 1927, 269-326): 284.
137 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 69.
138 a.a.O.: 189.
139 Küppers (1992): 89.
140 Vgl. zu dieser These auch Meyer, A. (1934). Umwelt und Innenwelt organischer Systeme nebst Bemerkungen über ihre Simplifikation zu physischen Systemen. Sudhoffs Arch. Gesch. Med. Naturwiss. 27, 328-352; ders. (1934). Ideen und Ideale der biologischen Erkenntnis: 24ff.
141 Heuser-Keßler (1986): 51.
142 Küppers (1992): 90.
143 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 125.
144 Hegel, G.W.F. (1822-31). Vorlesungen über die Philosophie der Geschichte (Werke, Bd. 12, Frankfurt/M. 1986): 75.
145 Fechner, G.T. (1873). Einige Ideen zur Schöpfungs- und Entwickelungsgeschichte der Organismen: 27f.; vgl. Heidelberger, M. (1990). Selbstorganisation im 19. Jahrhundert. In: Krohn, W. & Küppers, G. (Hg.). Selbstorganisation. Aspekte einer wissenschaftlichen Revolution, 67-104: 69.
146 Runge, F.F. (1850). Musterbilder für Freunde des Schönen und zum Gebrauch für Zeichner, Maler, Verzierer und Zeugdrucker, dargestellt durch chemische Wechselwirkung; vgl. Kuhnert, L. & Niedersen, U. (Hg.) (1987). Selbstorganisation chemischer Strukturen, 48-57.
147 Liesegang, R.E. (1896). A-Linien. Liesegangs photographisches Archiv Nr. 801 (XXI. Heft); Ostwald, W. (1897). Liesegangs A-Linien. Z. phys. Chem. 23, 365; vgl. Kuhnert & Niedersen (Hg.) (1987), 63-67.
148 Luther, R. (1906). Räumliche Fortpflanzung chemischer Reaktionen. Z. Elektrochem. 12, 596-598: 597.
149 Lotka, A.J. (1920). Undamped oscillations derived form the law of mass action. J. Amer. Chem. Soc. 42, 1595-1599.
150 Turing, A.M. (1952). The chemical basis of morphogenesis. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B 237, 37-72.
151 Belousov, B.P. [1951]. [Eine periodische Reaktion und ihr Mechanismus]. In: Kuhnert & Niedersen (Hg.) (1987), 73-82; ders. (1959). Sborn. referat. radiats. meditsin. za 1958 [1958 Collection of Abstracts on Radiation Medicine]: 145.
152 Zhabotinskii, A.M. (1964). Periodic course of oxidation of malonic acid in solution (investigation of the kinetics of the reaction of Belousov). Biophysics 9, 329-335.
153 Field, R.J., Körös, E. & Noves, R.M. (1972). Oscillations in chemical systems, II. Thorough analysis of temporal oscillations in the bromate-cerium-malonic acid system. J. Amer. Chem. Soc. 94, 8649-8664; vgl. Winfree, A.T. (1972). Spiral waves of chemical activity. Science 175, 634-636.
154 Ortoleva, P., Merino, E., Moore, C. & Chadam, J. (1987). Geochemical self-organization, I: reaction-transport feedbacks and modeling approach. Amer. J. Sci. 287, 979-1007; Merino, E. (1992). Self-organization in stylolites. Amer. Sci. 80, 466-473.
155 Vgl. Tyson, J.J. & Kagan, M.L. (1988). Spatiotemporal organization in biological and chemical systems: historical review. In: Markus, M., Müller, S.C. & Nicolis, G. (eds.). From Chemical to Biological Organization, 14-21.
156 Paslack, R. (1991). Urgeschichte der Selbstorganisation. Zur Archäologie eines wissenschaftlichen Paradigmas:

1f.; 85.

157 Prigogine, I. & Stengers, I. (1981). Dialog mit der Natur. Neue Wege naturwissenschaftlichen Denkens: 78f.

158 a.a.O.: 82.

159 Paslack (1991). 46.

160 Poincaré, H. (1908). Science et méthode (dt. Wissenschaft und Methode, Darmstadt 1973): 56f.; vgl. Paslack (1991): 39.

161 Vgl. Keller, E.F. (2005). Ecosystems, organisms, and machines. BioScience 55, 1069-1074.

162 Nachweise für Tab. 250: Mesarović, M.D. (1962). On self organizational systems. In: Yovits, M.C., Jacobi, G.T. & Goldstein, G.D. (eds.). Self-Organizing Systems, 9-36: 9; Eigen, M. & Winkler, R. (1975). Das Spiel (München 1983): 197; Schuster, P. & Sigmund, K. (1980). Self-organization of biological macromolecules and evolutionary stable strategies. In: Haken, H. (ed.). Dynamics of Synergetic Systems, 156-169: 158; Ebeling, W. (1982). Evolution aus physikalischer Sicht. Deutsche Z. Philos. 30, 345-354: 345; vgl. ders. (1989). Chaos – Ordnung – Information: 17; Roth, G. (1986). Selbstorganisation – Selbsterhaltung – Selbstreferentialität: Prinzipien der Organisation der Lebewesen und ihre Folgen für die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt. In: Dress, A., Hendrichs, H. & Küppers, G. (Hg.). Selbstorganisation. Die Entstehung von Ordnung in Natur und Gesellschaft, 149-180: 153f.; Haken, H. (1987). Die Selbstorganisation der Information in biologischen Systemen aus der Sicht der Synergetik. In: Küppers, B.-O. (Hg.). Ordnung aus dem Chaos, 127-156: 133; Ortoleva, P., Merino, E., Moore, C. & Chadam, J. (1987). Geochemical self-organization, I: reaction-transport feedbacks and modeling approach. Amer. J. Sci. 287, 979-1007: 979; Heiden, U. an der (1992). Selbstorganisation in dynamischen Systemen. In: Küppers, G. & Krohn, W. (Hg.). Emergenz. Die Entstehung von Ordnung, Organisation und Bedeutung, 57-88: 72; Salthe, S.N. (1993). Development and Evolution: 165; Boden, M.A. (1996). Introduction. In: Boden, M.A. (ed.). The Philosophy of Artificial Life, 1-35: 3; Camazine, S. et al. (2001). Self-Organization in Biological Systems: 8; Mitchell, S.D. (2003). Biological Complexity and Integrative Pluralism: 6; Collier, J. (2004). Self-organization, individuation and identity. Rev. Intern. Philos. 59, 151-172: 151; Buddensiek, F. (2006). Die Einheit des Individuums. Eine Studie zur Ontologie der Einzeldinge: 34; Hütt, M.-T. & Marr, C. (2006). Selbstorganisation als Metatheorie. In: Vec, M., Hütt, M.-T. & Freund, A.M. (Hg.). Selbstorganisation, 106-126: 106.

163 Prigogine, I. (1947). Etude thermodynamique des phénomènes irréversibles; Nicolis, G. & Prigogine, I. (1977). Self-organization in Non-equilibrium Systems; Nicolis, G. & Prigogine, I. (1987). Die Erforschung des Komplexen. Auf dem Weg zu einem neuen Verständnis der Naturwissenschaften.

164 Larmor, J. (1894). A dynamical theory of the electric and luminiferous medium. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. A 185, 719-822: 784; Bohr, N. (1909). Determination of the surface-tension of water by the method of jet vibration. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. A 209, 281-317: 283.

165 Donnelly, R.J. (1965). Nonequilibrium thermodynamics, variational techniques, and stability. Science 149, 1119-1120: 1119; Prigogine, I., Henin, F. & George, C. (1968). Dissipative processes, quantum states, and entropy. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 59, 7-14: 7.

166 Prigogine, I. & Nicolis, J. (1967). On symmetry-breaking instabilities in dissipative systems. J. chem. Phys. 46, 3542-3550: 3550; Prigogine, I. (1969). Structure, dissipation and life. In: Marois, M. (ed.). Theoretical Physics and Biology (= Proceedings of the First International Conference on Theoretical Physics and Biology, Versailles, 26-30 June 1967), 23-52; Prigogine, I., Lefever, R., Goldbeter, A. & Herschkowitz-Kaufman, M. (1969). Symmetry breaking in biological systems. Nature 223, 913-916: 913; Nicolis, G. & Prigogine, I. (1971). Fluctuations in nonequilibrium systems. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 68, 2102-2107: 2102.

167 Prigogine & Nicolis (1967): 3550.

168 a.a.O.: 3543; vgl. Keller, E.F. (2009). Organisms, machines, and thunderstorms: a history of self-organization, two parts. Historical Studies in the Natural Sciences 39, 1-31: 10.

169 Vgl. Paslack (1991): 48.

170 Nicolis & Prigogine (1977): 5; vgl. auch Prigogine, I. (1979). Vom Sein zum Werden: 100.

171 Bak, P., Tang, C. & Wiesenfeld, K. (1987). Self-organized criticality: an explanation of 1/f noise. Phys. Rev. Lett. 59, 381-384.

172 Eigen, M. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwiss. 58, 465-528: 503; noch nicht in ders. (1970). Selbstorganisation der Materie und die Evolution biologischer Makromoleküle. Die Umschau 70, 777-779.

173 Laguerre, E.N. (1882). Sur les hypercycles. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris (in: Œuvres complètes, Bd. 2, Paris 1905, 620-635).

174 Eigen (1971): 503f.

175 Eigen, M. & Winkler, R. (1975). Das Spiel (München 1983): 197.

176 Vgl. Bresch, C., Niesert, U. & Harnasch, D. (1980). Hypercyles, parasites and packages. J. theor. Biol. 85, 399-405.

177 Kauffman, S.A. (1995.1). "What is life?": was Schrödinger right? In: Murphy, M.P. & O'Neill, L.A.J. (eds.). What is Life. The Next Fifty Years, 83-114: 112; vgl. ders. (1995.2). At Home in the Universe (dt. Der Öltropfen im Wasser, München 1996): 81.

178 Kauffman (1995.2): 108.

179 Salthe, S.N. (1993). Development and Evolution: 161.

180 Fischer, H.R. (1990). Selbstorganisation. Kritische Bemerkungen zur Begriffslogik eines neuen Paradigmas. In: Kratky, K.W. & Wallner, F. (Hg.). Grundprinzipien der Selbstorganisation, 156-181: 178.

181 Lillie, F.R. (1906). Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. J. exper. Zool. 3, 153-267: 251.

182 Shalizi, C.R., Shalizi, K.L. & Haslinger, R. (2004). Quantifying self-organization with optimal predictors. Phys. Rev. Lett. 93, 118701; Shalizi, C.R. (2001). Causal Architecture, Complexity and Self-Organization for Time

Series and Cellular Automata (Ph.D. thesis, Univers. Wisconsin-Madison).
183 Collier, J. (2004). Self-organization, individuation and identity. Rev. Intern. Philos. 59, 151-172: 166.
184 Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. Was ist Leben?, München 1989): 128.
185 Foerster, H. von (1960). On self-organizing systems and their environments. In: Yovits, M.C. & Cameron, S. (eds.). Self-Organizing Systems, 31-50: 31.
186 a.a.O.: 33.
187 Cramer, F. (1988). Chaos und Ordnung. Die komplexe Struktur des Lebendigen: 229.
188 Roth, G. (1990). Gehirn und Selbstorganisation. In: Krohn, W. & Küppers, B.-O. (Hg.). Selbstorganisation. Aspekte einer wissenschaftlichen Revolution, 167-180: 167; vgl. auch Holzhey, C. (2006). Selbstorganisation am Rande der Mystik. In: Vondung, K. & Pfeiffer, K.L. (Hg.). Jenseits der entzauberten Welt. Naturwissenschaft und Mystik in der Moderne, 121-137.
189 Maturana, H.R., Varela, F.J. & Uribe, R. (1974). Autopoiesis: The organisation of living systems, its characterization and a model. BioSystems 5, 187-196.
190 Ferber, C. von (1995). Die Soziologie – ein Werkzeug der Freiheit? In: Friedrich, J. & Westermann, B. (Hg.). Unter offenem Horizont. Anthropologie nach Helmuth Plessner, 327-335: 332.
191 Maturana, H.R., Uribe, G. & Frenk, S.G. (1968). A biological theory of relativistic colour coding in the primate retina (dt. in: Maturana, H.R. (1982). Erkennen: Die Organisation und Verkörperung von Wirklichkeit, 88-137): 136.
192 Maturana, H.R. (1970). Neurophysiology of cognition. In: Garvin, P. (ed.). Cognition – a Multiple View, 3-23: 5.
193 Maturana, Varela & Uribe (1974) (dt. in: Maturana (1982), 157-169): 158.
194 Maturana, H.R. & Varela, F.J. (1972). De máquinas y seres vivos (engl. Autopoiesis and Cognition. The Realization of the Living, Dordrecht 1980): 77.
195 Ashby, W.R. (1956). An Introduction to Cybernetics: 225; vgl. ders. (1962). Principles of self-organizing systems. In: Buckley, W. (ed.). Modern Systems Research for the Behavioral Scientist. A Sourcebook (Chicago 1968, 108-118): 111.
196 Varela, F.J. (1979). Principles of Biological Autonomy: 56.
197 ebd.
198 Vgl. Gaines, B.R. (1981). Autopoiesis: Some questions. In: Zeleny, M. (ed.). Autopoiesis. A Theory of the Living Organization, 145-154; Paslack, R. (1991). Urgeschichte der Selbstorganisation. Zur Archäologie eines wissenschaftlichen Paradigmas: 176ff.
199 Penzlin, H. (2002). Warum das Autopoiese-Konzept Maturanas die Organisation lebendiger Systeme unzutreffend beschreibt. Philos. Nat. 39, 61-87: 67.
200 a.a.O.: 69f.
201 Thompson, E. (2007). Mind in Life. Biology, Phenomenology, and the Sciences of Mind: 140.
202 Maturana & Varela (1972; engl. 1980): 85; vgl. aber Weber, A. & Varela, F.J. (2002). Life after Kant: natural purposes and the autopoietic foundations of biological individuality. Phenomenology and the Cognitive Sciences 1, 97-125.
203 Wiley, H.W. (1901). The dignity of chemistry. Science 13, 721-732: 724.
204 Csányi, V. & Kampis, G. (1984). Autogenesis: az önszervezõ rendszerek evolúciója. Biológia 32, 3-23; dies. (1985). Autogenesis: evolution of replicative systems. J. theor. Biol. 114, 303-321: 313.
205 Coulter, A. (1955). Synergetics, an Experiment in Human Development.
206 Anonymus (1959). Society for metals. Science 129, 1415.
207 Tullock, G. (1965). Entry barriers in politics. Amer. Econom. Rev. 55, 458-466: 459.
208 Rubin, L.J. (1966). Synergetics and the school. Teachers College Record 68, 127-128.
209 Ulam, S.M. (1960). A Collection of Mathematical Problems: 143; Zabusky, N.J. (1967). A synergetic approach to problems of nonlinear dispersive wave propagation and interaction. In: Ames, W. (ed.). Proceedings of the Symposion on Nonlinear Partial Differential Equations, 238-258.
210 Hartmann, M. (1933). Die methodologischen Grundlagen der Biologie (Gesammelte Vorträge und Aufsätze, Bd. 2, Stuttgart 1956, 54-72): 65.
211 Hönigswald, R. (ca. 1943). Die Systematik der Philosophie, II. Teil (Bonn 1977): 334.
212 Haken, H. & Graham, R. (1971). Synergetik – die Lehre vom Zusammenwirken. Was verbindet die Physik, Chemie und Biologie? Umschau Wiss. Tech. 6/1971, 191-195; Haken, H. (ed.) (1973). Synergetics: Cooperative Phenomena in Multi-Component Systems; ders. (1977/78). Synergetics. An Introduction. Nonequilibrium Phase Transitions and Self-Organization in Physics, Chemistry and Biology.
213 Haken, H. (1981). Synergetik. Die Lehre vom Zusammenwirken. Erfolgsgeheimnisse der Natur: 21.
214 Haken, H. & Haken-Krell, M. (1989). Entstehung von biologischer Information und Ordnung: 23; 56.
215 Haken (1981): 47.
216 Vgl. Stephan, A. (1999). Emergenz. Von der Unvorhersagbarkeit zur Selbstorganisation: 235f.
217 Haken (1981): 244.
218 Aristoteles, De an. 412a14.
219 Cicero, De finibus bonorum et malorum 3, 16; vgl. Hierokles (ed. von Arnim) 7, 48-50; Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 199ff.
220 Hierokles (ed. von Arnim) 6, 1-6; vgl. Dierauer (1977): 206.
221 Seneca, Epistulae morales 121, 17.
222 Suárez, F. [1571-74]. De anima (Opera omnia, 28 Bde., ed. C. Berton, Paris 1856-78): III, 498 (II, 4; Nr. 21); vgl. Des Chene, D. (2000). Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul: 64.
223 Vgl. Schrader, W.H. (1995). Selbst. Hist. Wb. Philos. 9, 293-305: 293f.
224 Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe: 826.

225 a.a.O.: 774.
226 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 341 (II, 27, 17).
227 a.a.O.: 343 (II, 27, 21).
228 a.a.O.: 342f. (II, 27, 20).
229 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain (Philosophische Schriften, Bd. 3.1 u. 3.2, Frankfurt/M. 1996): I, 396 (II, 27, 5).
230 a.a.O.: 394 (II, 27, 4).
231 ebd.
232 a.a.O.: 404 (II, 27, 9).
233 a.a.O.: 154 (II, 9, 3).
234 a.a.O.: 166 (II, 9, 11).
235 Stahl, G.E. (1720). Negotium otiosum: 47; vgl. Cheung, T. (2008). Res vivens. Agentenmodelle organischer Ordnung 1600-1800: 169.
236 Schelling, F.W.J. (1797). Ideen zu einer Philosophie der Natur (AA, Bd. I, 5): 94.
237 Hegel, G.W.F. (1807/31). Phänomenologie des Geistes (Werke, Bd. 3, Frankfurt/M. 1986): 200f.
238 a.a.O.: 198.
239 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 521 (§371).
240 a.a.O.: 431 (§351).
241 a.a.O.: 464 (§357).
242 a.a.O.: 473 (§360).
243 a.a.O.: 412 (§347).
244 Mayer, A.C. (1817). Ueber eine neue Begriffsbestimmung (Definition) des Lebens. Deutsches Archiv für die Physiologie 3, 84-104: 104.
245 Krause, K.C.F. [1828]. Das System der Rechtsphilosophie (Leipzig 1874): 27.
246 Lillie, R.S. (1920). The place of life in nature. J. Philos. Psychol. Scientif. Methods 17, 477-493: 488.
247 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 130.
248 a.a.O.: 197f.
249 Hönigswald, R. (ca. 1943). Die Systematik der Philosophie, II. Teil (Bonn 1977): 335.
250 Ashby, W.R. (1952/60). Design for a Brain. The Origin of Adaptive Behaviour: 100ff.
251 Polanyi, M. (1968). Life's irreducible structure. Science 160, 1308-1312: 1308; vgl. Mercer, E.H. (1981). The Foundation of Biological Theory: 53.
252 Salthe, S.N. (1993). Development and Evolution: 158.
253 Ginsborg, H. (2006). Kant's biological telelology and its philosophical significance. In: Bird, G. (ed.). A Companion to Kant, 455-469: 462; vgl. Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 156; Polanyi, M. (1968). Life's irreducible structure. Science 160, 1308-1312: 1309f.
254 Weiss, P. (1973). The Science of Life. The Living System – A System for Living: 37f.
255 Habermas, J. (1974). Können komplexe Gesellschaften eine vernünftige Identität ausbilden? (in: Zur Rekonstruktion des Historischen Materialismus, Frankfurt/M. 1976, 92-126): 94.
256 a.a.O.: 92.
257 Tugendhat, E. (1979). Selbstbewußtsein und Selbstbestimmung. Sprachanalytische Interpretationen: 287.
258 Mead, G.H. (1934). Mind, Self and Society. From the Standpoint of a Social Behaviorist (dt. Geist, Identität und Gesellschaft aus der Sicht des Sozialbehaviorismus, Frankfurt/M. 1973): 187.
259 a.a.O.: 177.
260 Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 302f.
261 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 172f.
262 Troxler, D. (1804). Über die Sinne, und die Elemente der Sensationen, besonders die zwei höchsten. In: ders., Versuche in der organischen Physik, 5-114: 10f.
263 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 430 (§350); vgl. Düsing, K. (1986). Die Idee des Lebens in Hegels Logik. In: Horstmann, R.-P. & Petry, M.J. (Hg.). Hegels Philosophie der Natur. Beziehungen zwischen empirischer und spekulativer Naturerkenntnis, 276-289: 289.
264 Hegel (1817/30): II, 436 (§353).
265 Hegel, G.W.F. (1812-16/31). Wissenschaft der Logik (Werke, Bd. 5 & 6, Frankfurt/M. 1986): 471.
266 Vgl. Heintel, E. (1981). Das fundamentalphilosophische Problem von Transzendentalphilosophie und Naturphilosophie (Gesammelte Abhandlungen, Bd. 2, Stuttgart-Bad-Cannstatt 1988, 337-355): 349; Langthaler, R. (1992). Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie: 206f.
267 Uexküll, J. von (1907). Die Umrisse einer kommenden Weltanschauung. Die neue Rundschau 18, 641-661: 649; vgl. ders. (1912). Das Subjekt als Träger des Lebens. Die neue Rundschau 23, 99-107; ders. (1931). Die Rolle des Subjekts in der Biologie. Naturwiss. 19, 385-391; ders. & Brock F. (1935). Vorschläge zu einer subjektbezogenen Nomenklatur in der Biologie. Z. ges. Naturwiss. 1, 36-47.
268 Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen (Hamburg 1956): 24; 26.
269 von Uexküll (1907): 654.
270 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 150.
271 Uexküll, J. von (1931). Die Rolle des Subjekts in der Biologie (in: Uexküll, T. von (Hg.) (1980). Jakob von Uexküll. Kompositionslehre der Natur, 343-356): 353.
272 Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte.
273 Meyer, A. (1934). Umwelt und Innenwelt organischer Systeme nebst Bemerkungen über ihre Simplifikation zu physischen Systemen. Sudhoffs Arch. Gesch. Med. Naturwiss. 27, 328-352: 331; vgl. ders. (1948). Naturphilosophie auf neuen Wegen: 39.
274 List, E. (2001). Grenzen der Verfügbarkeit: 65.
275 Lewontin, R.C. (1983). The organism as the subject and object of evolution. Scientia 118, 65-82; vgl. ders.

(1983). Gene, organism and environment. In: Bendall, D.S. (ed.). Evolution from Molecules to Men, 273-285.
276 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie: 95.
277 Vgl. Schark, M. (2005). Organismus – Maschine: Analogie oder Gegensatz? In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie. Eine Einführung, 418-435: 426.
278 Schelsky, H. (1950). Zum Begriff der tierischen Subjektivität. Stud. Gen. 3, 102-116: 109; vgl. aber Langthaler, R. (1992). Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie: 82.

Literatur

Krohn, W., Küppers, G. & Paslack, R. (1987). Selbstorganisation – Zur Genese und Entwicklung einer wissenschaftlichen Revolution. In: Schmidt, S.J.S. (Hg.). Der Diskurs des Radikalen Konstruktivismus, 441-465.
Tyson, J.J. & Kagan, M.L. (1988). Spatiotemporal organization in biological and chemical systems: historical review. In: Markus, M., Müller, S.C. & Nicolis, G. (eds.). From Chemical to Biological Organization, 14-21.
Krohn, W. & Küppers, G. (Hg.) (1990). Selbstorganisation. Aspekte einer wissenschaftlichen Revolution.
Paslack, R. (1991). Urgeschichte der Selbstorganisation. Zur Archäologie eines wissenschaftlichen Paradigmas.
Keller, E.F. (2008-09). Organisms, machines, and thunderstorms: a history of self-organization, two parts. Historical Studies in the Natural Sciences 38, 45-75; 39, 1-31.

Selektion

Das Wort ›Selektion‹ geht über das lateinische ›selectio‹ »Auswahl«, das sich bereits bei klassischen Autoren findet[1], auf das Verb ›seligere‹ »absondern, auswählen« und die Grundform ›legere‹ »auflesen, sammeln« zurück. In der allgemeinen überlieferten lateinischen Bedeutung taucht »selection« Mitte des 17. Jahrhunderts in der englischen Sprache auf.[2]

Wortgeschichte

Als spezifisch biologischer Begriff erscheint das Wort am Ende des 18. Jahrhunderts zur Bezeichnung der Handlung eines Züchters, der Individuen mit bestimmten Eigenschaften aus einer Population auswählt, um mit ihnen bevorzugt weiterzuzüchten (Young 1786: »Mr. Bakewell has gradually formed his breed [of sheep] by a selection«[3]; Anonymus 1793: »the fur of that animal might, by attention and selection, be greatly meliorated«[4]; »the last mode of improvement, that by selection only of the best individuals of the same kind, and breeding from these«[5]; Pitt 1796: »a selection of breeding stock«: »by always selecting the best for breeding and rearing, improvement will in time be effected. Great improvement in cow-stock are doubtless to be made by a proper selection of the best heifers in carcass and milk bag«[6]).[7]

Auf Verhältnisse der Natur überträgt wohl zuerst der Botaniker P. Matthew 1831 den Ausdruck (»selection by the law of nature«[8]). In C. Darwins Theorie der Evolution gewinnt das Modell der Züchtung zentrale Bedeutung; er spricht daher von der *Natürlichen Selektion* (»natural selection«).[9] Im Anschluss an Darwins Theorie erscheint das Wort ›Selektion‹

Die Selektion ist das Muster eines komplexen Prozesses, der in seiner Grundstruktur eine Korrelation enthält und sich auf der Ebene von Populationen bewegt, adäquat daher mit statistischen Mitteln zu beschreiben ist. Die Korrelation besteht zwischen den spezifischen Eigenschaften von Entitäten eines Typs, also ihrer *Konstitution*, und ihrer Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit, also der Dauer ihrer *Kontinuation* (als Entitäten eines Typs) in der Zeit. Diese Korrelation ist Ausdruck von regelmäßigen (aber nicht deterministischen, sondern nur probabilistischen) kausalen Beziehungen auf der Ebene der Individuen, die in einer Population wiederholt über viele Generationen auftreten, so dass es zu einer durch die erblichen Merkmale der Entitäten bedingten langfristigen Veränderung der Verteilung der Typen kommen kann. Knapp formuliert ist die Selektion also eine *kumulative Konstitutions-Kontinuations-Korrelation.* Die Verteilung der Merkmale (d.h. der Konstitutionstypen) in einer Population zu einem Zeitpunkt ist durch den differenziellen Erfolg (die »Anpassung«) der Entitäten mit diesen verschiedenen Merkmalen in der Vergangenheit bedingt.

Selektion (Matthew 1831) *305*
Natürliche Selektion (Darwin 1841) *310*
Selektionstheorie (Darwin 1842) *332*
sexuelle Selektion (Darwin 1859) *355*
Individualselektion (Anonymus 1861) *339*
Selbstselektion (Kirk 1867) *361*
darwinsche Selektion (Anonymus 1870) *322*
reflexive Selektion (Gulick 1888) *359*
Selektionswert (Romanes 1892) *323*
Überlebensselektion (Lankester 1892) *322*
Gruppenselektion (Pearson 1894) *339*
Intraselektion (Weismann 1894) *360*
Anpassungswert (Romanes 1895) *323*
Überlebenswert (Osborn 1895) *323*
Reproduktionsselektion (Pearson 1895) *322*
Zufallsauslese (Hilty 1896) *313*
Gruppenauslese (Münsterberg 1900) *339*
Selektionseinheit (Baldwin 1902) *333*
Anpassungsauslese (Bölsche 1903) *313*
Artenselektion (de Vries 1905) *347*
Lebensauslese (Schallmayer 1907) *322*
Fortpflanzungsauslese (Schallmayer 1907) *322*
Fruchtbarkeitsauslese (Schallmayer 1909) *323*
Autoselektion (Goldscheid 1911) *361*
reproduktiver Wert (Fisher 1930) *323*
runaway-Prozess (Fisher 1930) *356*
Genselektion (Wright 1937) *349*
epigamische Selektion (Huxley 1938) *357*
intrasexuelle Selektion (Huxley 1938) *357*
stabilisierende Selektion (Fisher 1930) *358*
Selektionsebenen (Collias 1944) *333*
Fertilitätsselektion (Dahlberg 1947) *323*
Viabilitätsselektion (Thompson & Winder 1947) *323*
differenzielle Reproduktion (Lerner & Dempster 1948) *321*
disruptive Selektion (Mather 1953) *358*
gerichtete Selektion (Mather 1953) *358*
nicht-darwinsche Selektion (Simpson 1953) *359*
frequenzabhängige Selektion (Lewontin & White 1960) *358*
Internselektion (White 1960) *360*
apostatische Selektion (Clarke 1962) *358*
Gesamtfitness (Hamilton 1964) *348*
Verwandtenselektion (Maynard Smith 1964) *348*
Mehrebenenselektion (Darlington 1972) *337*
intersexuelle Selektion (Howard 1974) *357*
Handikapselektion (Zahavi 1975) *356*
Merkmalsgruppe (Wilson 1975) *343*
Merkmalsselektion (Naroll & Divale 1976) *329*
Replikator (Dawkins 1976) *336*
Vehikel (Dawkins 1976) *336*
Biowert (Bunge 1979) *323*
Interaktor (Hull 1980) *336*
Binnenselektion (Wenzel 1982) *360*
Plurifaktion (Gould & Vrba 1982) *322*
Sortierung (Vrba & Gould 1986) *327*

seit dem späten 19. Jahrhundert auch in der deutschen Sprache.[10] Als Übersetzung der ›Natürlichen Selektion‹ im Sinne Darwins verwendet der erste Übersetzer von Darwins Hauptwerk, H.G. Bronn, 1860 die Formulierung *Natürliche Züchtung*; er führt aber auch schon den später einschlägig gebrauchten Ausdruck *Zuchtwahl* ein.[11] Die Formulierung ›Natürliche Zuchtwahl‹ übernehmen V. Carus in seinen Überarbeitungen der Übersetzung Bronns[12], G. Gärtner in seiner Übersetzung von 1892[13] und P. Seliger in seiner Übersetzung von 1901.[14] R. Böhme verwendet dagegen in seiner Übersetzung von 1901-02 den Ausdruck *Naturauslese.*[15] Alle diese deutschen Übersetzungen enthalten eine stärker intentionale, aktivische und anthropomorphe Konnotation als das englische ›selection‹.[16] Einen stärker anthropomorphen und wertenden Charakter hat auch die Formulierung ›Überleben des Tüchtigsten‹ gegenüber dem englischen Original ›survival of the fittest‹.

In der heutigen Biologie ist der Begriff der Selektion mehrdeutig, weil er einerseits einen bestimmten, neben anderen (z.B. der Mutation) stehenden Evolutionsfaktor benennt; andererseits sind in der »Theorie der Selektion« doch auch die anderen Faktoren mitgemeint (insbesondere auch die Mutation).

Antike: Empedokles, Aristoteles und Lukrez

Der zentrale Gedanke der Selektionstheorie, dass das Wechselspiel von zufälliger Variation und nachträglicher Auswahl konstruktive gestaltende Kraft entwickeln kann, lässt sich bis in die griechische Antike zurückverfolgen.[17] Das Muster eines Selektionsprozesses lässt sich nach dem allgemeinen Modell von »Versuch und Irrtum« (↑Lernen) oder weniger intentional von zufälliger Veränderung und gezielter Auswahl beschreiben. Der bekannteste Vertreter einer frühen auf das Organische bezogenen Selektionslehre dieser Art ist der Vorsokratiker Empedokles. In dem Bericht des Aristoteles von seiner spekulativen Naturphilosophie heißt es: »Alle Gebilde, bei deren Entstehen sich alles gerade so ergeben habe, wie es auch ein zweckbestimmtes Werden hervorgebracht haben würde, hätten sich nun am Leben erhalten können, da sie dank dem blinden Zufall einen lebensdienlichen Aufbau besessen hätten. Das Übrige aber sei zugrunde gegangen und gehe stets zugrunde, Gebilde also wie die, von denen Empedokles spricht: Rinder mit dem Vorderleib eines Menschen«.[18] Aristoteles schreibt diese Auffassung zwar Empedokles zu, nicht unwahrscheinlich ist es aber, dass die These erst in der Formulierung durch Aristoteles ihre Klarheit im Sinne einer Selektionshypothese erhält, weil sie in das Lehrgebäude des Empedokles nicht gut passt.[19] Mit E. Zeller kann man also der Auffassung sein, dass es Aristoteles ist, der zuerst auf klare Begriffe bringt, »was Empedokles stammelt«[20], indem er als erster den Gedanken ausspricht, »daß das Zweckmäßige entstehen könne, indem aus einer großen Anzahl zufälliger Stoffverbindungen nur die lebensfähigen sich erhalten«.[21]

Zwei Unterschiede zur Theorie Darwins sind besonders auffalend: Erstens ist es bei dem aristotelischen Bericht nicht das äußere Verhältnis zur Umwelt, in dem sich eine zufällig entstandene Variation als besonders überlebensförderlich erweist, sondern allein das Verhältnis der inneren Stimmigkeit der Teile. Und zweitens denkt der aristotelische Empedokles offenbar nur an die zufällige Rekombination schon bestehender Teile von Organismen (wie in dem Beispiel von Rind und Mensch), eine Entstehung ganz neuer Teile im Verlauf des Entwicklungsprozesses einschließlich einer graduellen Höherentwicklung der Organismen thematisiert er dagegen nicht.[22] Diese Theorie ist also eher eine »Eliminationstheorie« als eine Selektionstheorie. Allgemein kann konstatiert werden, dass die in der Antike verbreitete Vorstellung eines vollendeten, zweckmäßigen und harmonischen Kosmos ohne zeitliche Entwicklung in eine offene Zukunft der Formulierung einer Evolutions- und Selektionstheorie entgegen gerichtet ist (↑Evolution).[23]

Etwas näher an den späteren Selektionstheorien stehen die Entwürfe des römischen Dichters Lukrez aus dem ersten vorchristlichen Jahrhundert. Im fünften Buch seines Lehrgedichts über die Natur handelt er von der Entstehung der Welt im Allgemeinen und der Bildung der Organismen im Besonderen (eine Passage, auf die bereits der Mitbegründer der synthetischen Theorie der Evolution, J.B.S Haldane, 1932 hinweist[24]).[25] In Lukrez' Darstellung haben sich von den ursprünglich entstandenen Arten von Lebewesen nur einige erhalten, weil sie über bestimmte (vererbte) Eigenschaften (»List«, »Stärke», »Schnelligkeit«) verfügten (vgl. Tab. 254).[26] Über den Mechanismus der differenziellen Arterhaltung (»genus [...] reservans«[27]) erfolgt also in der Folge der Generationen eine relative Zunahme bestimmter überlebensdienlicher Eigenschaften in einer Population. Ein weiteres Element, das Lukrez' Ansatz mit modernen Selektionstheorien verbindet, liegt in der materialistischen Vorstellung von körperlichen Einheiten (»primordia«) als Grundlage der Vererbung; diese Einheiten werden von einer Generation zur nächsten weitergegeben und für die Ausbildung der Merkmale von Organismen verantwortlich gemacht. Die Selektion entsteht bei Lukrez also aus dem Nebeneinander von

Organismen, die in ihrer Fortpflanzung Merkmale an ihre Nachkommen vererben und sich in ihren (vererbten) Eigenschaften so unterscheiden, dass sie unterschiedliche Überlebens- oder Fortpflanzungsraten aufweisen. Bemerkenswert ist Lukrez' Auffassung, dass es abstrakte Merkmale sind, die den Grund für die Überlegenheit einiger Organismentypen gegenüber anderen ausmachen: Es ist nach Lukrez die List, die Stärke oder die Schnelle, die in den Organismen letztlich selektiert wird. So ist es nicht der einzelne Organismus, sondern sein durch diese Eigenschaften ausgezeichneter Typus (»genus«), der in der Selektion erhalten wird.

Von einer modernen Evolutionstheorie ist Lukrez aber v.a. dadurch weit entfernt, dass er seine Selektionstheorie nicht mit einer Theorie der Artumwandlung verbindet. An die Vorstellungen seiner materialistischen Vorgänger anschließend – Anaximander, Anaxagoras und Demokrit gingen Lukrez hierin voraus –, stellt er sich die bestehenden Arten aus der gebärenden Mutter Erde entstanden vor.[28] So wie die Pflanzen an einigen Stellen unerwartet aus der Erde sprießen, sollten auch die Tiere durch die Gebärmutter der Erde gebildet worden sein.[29] Wie bei einer älter werdenden Frau ließ Lukrez zufolge die Gebärkraft der Erde im Verlauf der Erdgeschichte nach, und die entstandenen Geschöpfe mussten dann aus eigener Kraft für ihre Erhaltung sorgen. Die von der Erde unvollkommen geschaffenen Lebewesen vermochten es nach dieser Theorie jedoch nicht, sich selbst zu ernähren und fortzupflanzen[30] und gingen daher unter. Von den überlebenden Arten schließt Lukrez ausdrücklich aus, dass sie sich verändern können[31], so dass es zu keiner Neubildung von Arten gekommen sei.

Dieses antitheologische, materialistische Weltbild bildet den Hintergrund und liefert die Erklärung für Lukrez' Selektionsvorstellung ohne Artumwandlung: Die Entstehung der Arten ist für Lukrez ein natürlicher und kein übernatürlicher Prozess. Die Lebewesen seien nach natürlicher Notwendigkeit und nicht nach planmäßiger Zweckmäßigkeit gebildet worden. Glaubwürdig wird die Annahme einer spontanen Entstehung der Lebewesen aus der Erde ohne einen göttlichen Schöpfungsakt aber nur, wenn nach der Entstehung der Lebewesen ein Prozess der Aussonderung nichtlebensfähiger Organismen erfolgt. Ähnlich wie in seiner Kritik der Teleologie (↑Zweckmäßigkeit) lehnt Lukrez auch in diesem Zusammenhang die Analogisierung natürlicher Prozesse mit der geplanten Herstellung von Artefakten durch den Menschen ab[32]: Ebenso wie die Glieder und Sinnesorgane der Lebewesen für Lukrez *vor*, aber nicht *wegen* ihrer Funktion entstanden sind, seien auch die Lebewesen aus der Erde hervorgegangen, ohne dass die Erde sie so gestaltet hätte, *damit* ihr Überleben gesichert wäre. Hinter den Lebewesen als Produkten der Natur steht nach dieser Auffassung also kein planender Verstand. Weil so komplexe Gebilde wie Organismen aber nicht spontan gebildet werden könnten, seien mehrere Versuche der Natur dafür notwendig gewesen, und einige Produkte der Erde seien als misslungene Experimente zur Erzeugung von Organismen wieder untergegangen.

Arabische Gelehrte des Mittelalters

Verschiedenen arabischen Gelehrten des Mittelalters wird eine Selektionstheorie zugeschrieben, allen voran Al-Ǧāhiz (engl. auch Al-Jahiz) und Al-Bīrūnī aus dem 9. bzw. 11. Jahrhundert.[33] Heute wird diese Zuschreibung meist kritisch gesehen, weil sie dem islamischen Weltbild, nach dem die Entstehung neuer Arten einen göttlichen Schöpfungsakt voraussetzt, widerspricht.[34] Bei Al-Ǧāhiz finden sich zwar Darstellungen der Konkurrenz unter den Individuen der gleichen oder verschiedener Arten, und auch Nahrungsketten (↑Ernährung) beschreibt er bereits – in eine eindeutig formulierte Theorie der Selektion baut er diese Vorstellungen aber nicht ein. Eine Theorie der Transformation von Arten findet sich bei Al-Ǧāhiz höchstens insofern, als er einen starken Einfluss der Umwelt auf die Gestalt der Lebewesen annimmt (↑Umwelt/Umweltdetermination).

In dem vielfach zitierten Indienbuch von Al-Bīrūnī aus dem 11. Jahrhundert findet sich zumindest angedeutet der Grundgedanke von Malthus, auf dem Darwin später aufbaut: »Die Welt gedeiht durch den Ackerbau und die Fortpflanzung, und beides nimmt im Verlauf der Zeit immer mehr zu. Diese Zunahme ist also unbegrenzt, aber die Welt ist begrenzt«.[35] Ebenso wird die Analogie zum selektierenden Eingriff des Gärtners betont (»So läßt auch der Gärtner die Zweige, die er als fruchtbringend erkannt hat, und beschneidet die anderen«[36]). Es wird dann aber betont, dass die Verhältnisse in der Natur doch anders sind: »Ebenso verfährt die Natur, nur tut sie das ohne Unterscheidung, denn ihre Wirksamkeit ist immer ein und dieselbe«.[37] Bezeichnend für die arabische Position ist gerade eine Distanzierung von der ausgeprägten sozialen Segmentierung und Hierarchisierung der hinduistischen Welt. Betont wird von Al-Bīrūnī die Einheit und Gleichheit der Menschen und eine Sicht auf die Natur, in der ein Fortschritt nicht durch Konkurrenz, sondern allein durch ein auch jenseits der Naturgesetze mögliches Lenken Gottes erfolge.[38]

Vorläufervorstellungen des 18. Jahrhunderts

Engere und weniger spekulative Parallelen zu einer Theorie der Selektion, wie sie von Darwin formuliert wird, finden sich seit der Mitte des 18. Jahrhunderts (vgl. Tab. 254).[39] Einen solchen frühen Ansatz einer Selektionstheorie formuliert P.L.M. de Maupertuis (unter Verweis auf Lukrez). Maupertuis stellt sich die Veränderung von Organismen dadurch vor, dass durch zufällige Variation der Eigenschaften der Eltern eine Mannigfaltigkeit von verschiedenen Organismen gebildet werden könnte, von denen einige wohl organisiert seien, so dass sie ihre Bedürfnisse erfüllen könnten; anderen fehlte dagegen diese Anpassung (»convenance«) und sie seien untergegangen: »Le hazard, diroit-on, avoit produit une multitude innombrable d'individus; un petit nombre se trouvait construit de maniere que les parties de l'animal pouvoient satisfaire à ses besoins; dans un autre infiniment plus grand, il n'y avoit ni convenance, ni ordre: tous ces derniers ont péri«.[40] Bei Maupertuis steht – ebenso wie in einer ähnlichen, von Diderot formulierten Theorie[41] – die innere Anpassung der Teile zueinander im Vordergrund; die Anpassung der Lebewesen an ihre Umwelt wird dagegen nicht vorrangig thematisiert. Auch das für Darwins Theorie entscheidende Moment der Konkurrenz wird von Maupertuis und Diderot nicht erörtert.[42] Dagegen baut Maupertuis seine Selektionsvorstellungen sehr wohl in Ansätze für eine Theorie der Transformation der Arten ein (↑Phylogenese) und spricht in diesem Zusammenhang von der Entstehung »neuer Arten«. Zu einer allgemeinen Theorie der Phylogenese und der Selektion entwickelt aber auch Maupertuis seine Ansätze nicht: Es fehlen dazu die Thesen eines genealogischen Zusammenhangs aller Lebewesen und einer kontinuierlichen Akkumulation von Anpassungen durch reproduktive Vorteile von Individuen in einer Population.[43]

Auch I. Kant kann nicht nur hinsichtlich seiner Vorstellungen von einem verwandtschaftlichen Verhältnis der Lebewesen zueinander (↑Phylogenese), sondern auch hinsichtlich der Annahme des Mechanismus der Selektion als ein Vorläufer Darwins interpretiert werden.[44] Kant entwirft nämlich die Entstehung der Organismen auf der Erde als eine fortschreitende Anpassung, indem er sich vorstellt, dass »anfänglich Geschöpfe von minder-zweckmäßiger Form«, später dagegen andere, »welche angemessener ihrem Zeugungsplatze und ihrem Verhältnisse unter einander sich ausbildeten«, entstanden.[45] Kant vertritt hier also – wenn auch nur in Andeutungen – nicht nur eine Theorie der Deszendenz, sondern auch der Selektion. Es ist das Verhältnis der Organismen zu ihrer Umwelt (»ihrem Zeugungsplatze«) und zu ihresgleichen, was in der Kette der Geschöpfe allmählich »angemessener« werde. Kants Bild von der Entwicklung der Organismen auf der Erde liegt also bereits eine Anpassungsvorstellung zugrunde. Auch der Gedanke, dass Organismen einer zufälligen, aber erblichen Veränderung unterliegen können – modern gesprochen: dass in ihnen Mutationen auftreten –, findet sich bei Kant. Er schreibt, dass der »zufälligerweise« veränderte Charakter eines Individuums »erblich und in die Zeugungskraft aufgenommen« werden könne. Solche Veränderungen stehen nach Kant aber im Dienst der »Selbsterhaltung der Art«.[46] Kants Evolutionstheorie ist allerdings dadurch eingeschränkt, dass er sie nur für die Vergangenheit annimmt. Nach einer fruchtbaren Phase verknöcherte nach seiner Auffassung (die offenbar an Lukrez angelehnt ist) die »Gebärmutter« der Erde, so dass sie in einer späteren Phase »ihre Geburten auf bestimmte, fernerhin nicht ausartende Species eingeschränkt hätte, und die Mannigfaltigkeit so bliebe, wie sie am Ende der Operation jener fruchtbaren Bildungskraft ausgefallen war«.[47]

Vorläufer im frühen 19. Jh.

Einen zumindest unbewussten Einfluss auf Darwin könnten die Selektionsvorstellungen des schottischen Geologen J. Hutton gehabt haben. Hutton geht von der Variation der Individuen einer Art aus und ist der Ansicht, die am wenigsten angepassten Organismen würden am ehesten aussterben (»those which depart most from the best adapted constitution, will be most liable to perish«).[48] Aber auch Hutton ist trotz dieses Gedankens der Selektion kein Vertreter einer Evolutionstheorie, sondern sieht auch in der Anpassungsfähigkeit der Arten einen Ausdruck von Gottes wohlwollendem Design. Nicht anders ist es bei dem von Darwin vielgelesenen Geologen C. Lyell, der zwar auch ein Selektionsprinzip formuliert (»the most fertile variety would always in the end, prevail over the most steril«[49]), jedoch der Veränderlichkeit der Arten ablehnend gegenüber steht.

Auf andere Vorläufer seines Grundgedankens weist Darwin später z.T. selbst hin[50]; soweit es sich in seinen Notizbüchern nachweisen lässt, haben diese aber keinen Einfluss auf die Entwicklung seiner Gedanken.[51] Dazu zählt W.C. Wells, der 1813 den Mechanismus der Selektion zumindest für die Verbreitung von Menschenrassen annimmt.[52] Allerdings verbindet auch Wells seine Selektionstheorie nicht mit einer Evolutionsvorstellung: Er betrachtet die Selektion nicht als Mittel für den Übergang von einer Art zu einer anderen, sondern allein im Rahmen

»Alle Gebilde, bei deren Entstehen sich alles gerade so ergeben habe, wie es auch ein zweckbestimmtes Werden hervorgebracht haben würde, hätten sich nun am Leben erhalten können, da sie dank dem blinden Zufall einen lebensdienlichen Aufbau besessen hätten. Das Übrige aber sei zugrunde gegangen und gehe stets zugrunde, Gebilde also wie die, von denen Empedokles spricht: Rinder mit dem Vorderleib eines Menschen« (Empedokles nach Aristoteles, Physica 198b).

»Damals hat auch die Erde versucht, in Menge zu schaffen/Ungeheuer, gebildet von seltsamem Aussehn und Gliedern/[…] Und kein Ausweg sonst: verdorben sind viel Geschlechter/damals und waren imstand nicht, Nachwuchs schaffend zu mehren./Denn was immer du siehst der Lebensluft sich erfreuen,/List hat sie oder Stärke und schließlich auch ihre Schnelle/von ihres Lebens Beginn an geschützt, die Art je erhaltend« (Lukrez, De rerum natura 837f.; 855-859).

»Le hazard, diroit-on, avoit produit une multitude innombrable d'individus; un petit nombre se trouvait construit de maniere que les parties de l'animal pouvoient satisfaire à ses besoins; dans un autre infiniment plus grand, il n'y avoit ni convenance, ni ordre: tous ces derniers ont péri« (Maupertuis 1750, 11).

»Er [d.i. der »Archäologe der Natur«] kann den Mutterschooß der Erde, die eben aus ihrem chaotischen Zustande herausging (gleichsam als ein großes Thier), anfänglich Geschöpfe von minder-zweckmäßiger Form, diese wiederum andere, welche angemessener ihrem Zeugungsplatze und ihrem Verhältnisse unter einander sich ausbildeten, gebären lassen; bis diese Gebärmutter selbst, erstarrt, sich verknöchert, ihre Geburten auf bestimmte, fernerhin nicht ausartende Species eingeschränkt hätte, und die Mannigfaltigkeit so bliebe, wie sie am Ende der Operation jener fruchtbaren Bildungskraft ausgefallen war« (Kant 1790/93, 419).

»La nature est semblable à la loi de Sparte qui livroit à la mort les enfans débiles et mal conformés« (Virey 1800, I, 53).

»[T]hose who attend to the improvement of domestic animals, when they find individuals possessing, in a greater degree than common, the qualities they desire, couple a male and female of these together, then take the best of their offspring as a new stock, and in this way proceed, till they approach as near the point in view, as the nature of things will permit. But, what is here done by art, seems to be done, with equal efficacy, though more slowly, by nature, in the formation of varieties of mankind, fitted for the country which they inhabit. Of the accidental varieties of man, which would occur among the first few and scattered inhabitants of the middle regions of Africa, some one would be better fitted than the others to bear the diseases of the country. This race would consequently multiply, while the others would decrease, not only from their inability to sustain the attacks of disease, but from their incapacity of contending with their more vigorous neighbours. The colour of this vigorous race I take for granted, from what has been already said, would be dark. But the same disposition to form varieties still existing, a darker and a darker race would in the course of time occur, and as the darkest would be the best fitted for the climate, this would at length become the most prevalent, if not the only race, in the particular country in which it had originated. In like manner, that part of the original stock of the human race, which proceeded to the colder regions of the earth, would in process of time become white, if they were not originally so, from persons of this colour being better fitted to resist the diseases of such climates, than others of a dark skin« (Wells 1813, 435f.).

»The self-regulating adaptive disposition of organized life may, in part, be traced to the extreme fecundity of Nature, who, as before stated, has, in all the varieties of her offspring, a prolific power much beyond (in many cases a thousandfold) what is necessary to fill up the vacancies caused by senile decay. As the field of existence is limited and pre-occupied, it is only the hardier, more robust, better suited to circumstance individuals, who are able to struggle forward to maturity, these inhabiting only the situations to which they have superior adaptation and greater power of occupancy than any other kind; the weaker, less circumstance-suited, being prematurely destroyed« (Matthew 1831, 384f.).

»[T]he most fertile variety would always in the end, prevail over the most steril« (Lyell 1832, 34).

»In a large herd of cattle, the strongest bull drives from him all the younger and weaker individuals of his own sex, and remains sole master of the herd; so that all the young which are produced must have had their origin from one which possessed the maximum of power and physical strength; and which, consequently, in the struggle for existence, was the best able to maintain his ground, and defend himself from every enemy. In like manner, among animals which procure their food by means of their agility, strength, or delicacy of sense, the one best organised must always obtain the greatest quantity; and must, therefore, become physically the strongest, and be thus enabled, by routing its opponents, to transmit its superior qualities to a greater number of offspring. The same law, therefore, which was intended by Providence to keep up the typical qualities of a species, can be easily converted by man into a means of raising different varieties; but it is also clear that, if man did not keep up these breeds by regulating the sexual intercourse, they would all naturally soon revert to the original type« (Blyth 1835, 46).

Tab. 254. Formulierungen des Grundgedankens des Selektionsprinzips vor Darwin und Wallace.

der Variation einer Art. Gleiches gilt für E. Blyth, der seine Ansichten in den frühen 1830er Jahren formuliert (vgl. Tab. 254).[53] Blyths Theorie der Selektion ist eher auf die Mechanismen der Stabilisierung von Typen als deren Transformation gerichtet.

Am weitesten entwickelt ist vor Darwin die Selektionstheorie des schottischen Botanikers P. Matthew (vgl. Tab. 254). Er schildert im Anhang seines Buches über Schiffsbauholz kurz das Prinzip der Selektion (und verwendet auch das Wort; s.o.), dem zufolge sich die Individuen einer Art, die die besten Einrichtungen zum Schutz und zur Ernährung aufweisen, gegenüber ihren Konkurrenten durchsetzen. Matthew integriert seine Theorie der Selektion auch in eine Evolutionstheorie, insofern er die sukzessive Entstehung neuer Arten über viele Generationen annimmt: »the progeny of the same parents, under great difference of circumstance, might, in several generations, even become distinct species, incapable of co-reproduction«.[54]

Terminologie der Züchtungspraxis

Verbreitet sind Ausdrücke um das Wortfeld ›to select‹ in der Sprache der Züchter von Haustieren in Großbritannien in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. J. Sebright definiert die »Kunst des Züchtens« (»the art of breeding«) 1809 als die Selektion von männlichen und weiblichen Tieren im Hinblick auf ihre Vorzüge und Schwächen (»the selection of males and females, intended to breed together, in reference to each other's merits and defects«).[55] Die Betonung liegt hier auf der intentionalen und bewussten Auswahl von Individuen durch den menschlichen Züchter.

Einen direkten Vergleich der künstlichen Züchtung in der Natur mit einer natürlichen Selektion nimmt A. Thomson 1839 vor: Die gezielte Selektion von Tieren durch einen menschlichen Züchter (»judicious selection of the good ones«) wird hinsichtlich ihres Effekts mit der natürlichen Partnerwahl bei Tieren verglichen: »the strongest males take precedence of the weaker, and naturally select the finest females (as occurs in the deer)«.[56]

Echte Vorläufer?

Wenn auch das Prinzip der Selektion von diesen Vorläufern Darwins formuliert wird, bauen sie es doch nicht zu einer ausgearbeiteten Theorie aus, wie dies Darwin in seinem Ansatz vollzieht. Das Denken von Darwins Vorläufern ist vielmehr meist eingebunden in die traditionelle essenzialistische und teleologische Vorstellung von biologischen Arten, nach der die Arten durch konstante wesentliche Merkmale und eine definierte Rolle in der Ordnung der Natur bestimmt sind. Was den frühen Ansätzen einer Selektionstheorie fehlt, ist das Verständnis der Selektion als ein statistisches Konzept, das nicht von der Vorstellung fixer Arten, sondern variabler Populationen ausgeht (also das von E. Mayr so genannte »Populationsdenken«; ↑Population).

C. Darwin: ›natural selection‹ seit Juni 1841

Erste Ansätze seiner späteren Selektionstheorie formuliert Darwin im September 1838 unter dem Einfluss seiner Lektüre von Malthus' Arbeit über das Wachstum von Populationen (↑Evolution: Tab. 61). Er hält in seinem Notizbuch fest, es sei die »finale Ursache« des natürlichen Populationsdrucks, eine geeignete Struktur auszuwählen und sie Veränderungen anzupassen (»to sort out proper structure & adapt it to change«).[57] Für den ursprünglichen Gedanken der Selektion bei Darwin ist also v.a. die Vorstellung eines Bevölkerungsdrucks durch Überproduktion maßgeblich, weniger die Analogie mit der künstlichen Züchtung, die er selbst im Rückblick stärker betont.[58] Darwin vergleicht die Wirkung der Selektion mit der Kraft von Keilen in einem Körper (»a force like a hundred thousand wedges«), die gegenseitig ihr weiteres Eindringen verhindern; die leichtesten Keile, die bei diesem Prozess herausspringen, entsprechen in diesem Bild den konkurrenzschwächsten Individuen.[59]

Die Analogie der Natürlichen Selektion mit der Züchtungspraxis entwickelt Darwin erst im Anschluss daran im Dezember 1838.[60] Anlass für diese Analogisierung sind Überlegungen zur Zucht von Hunden, die diese zu effektiven Raubtieren machen. In der ersten Dezemberwoche 1838 stellt Darwin fest, wenn die Natur diese Züchtung (»picking«) übernehme, könne sie leichter als der Mensch Hunde mit Schwimmhäuten für die Jagd im Wasser machen (»make«).[61]

Den Ausdruck ›Selektion‹ im Sinne menschlicher Züchtung verwendet Darwin seit Beginn des Jahres 1839.[62] Der Übergang zur Annahme einer Selektion der Natur erfolgt im Denken Darwins offenbar schleichend, so dass er im Juni 1841 in seinen Manuskripten erstmals den Terminus ***Natürliche Selektion*** (»natural selection«) verwendet, ohne dies als große Innovation zu markieren.[63] In seinem Entwurf von 1842 spricht er meist von ›Selektion‹, gelegentlich aber auch schon von der Formel ›Natürliche Selektion‹.[64] Im Essay aus dem Jahr 1844, den er für den Fall seines vorzeitigen Todes für eine Publikation vorsah, verwendet er die Formulierung *natürliche Mittel der Selektion* (»natural means of selection«)[65] und knapp auch wieder die Formel ›natürliche Selek-

tion‹[66]. Der zweite Teil von Darwins »großem Buch« über die Arten (»my big book«), an dem er seit 1856 arbeitet, sollte die Überschrift ›Natürliche Selektion‹ tragen, wie er 1857 in einem Brief an Asa Gray schreibt.[67] Durch einen Brief von A.R. Wallace vom Juni 1858, der dessen unabhängig von Darwin entwickelte Selektionstheorie ankündigt, bricht er die Arbeit an diesem Buch abrupt ab und verfasst eine kurze Version, die 1859 mit dem Titelanfang ›On the Origin of Species‹ erscheint.

In seinem Hauptwerk von 1859 spricht Darwin von dem *Prinzip* der Natürlichen Selektion und versteht darunter das Muster eines Prozesses, der in erster Linie auf der unterschiedlichen Überlebenswahrscheinlichkeit von Organismen verschiedener Typen beruht: »natural selection acts by life and death,– by the survival of the fittest, and by the destruction of the less well-fitted individuals«[68]. Er führt aber auch die unterschiedlichen Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten als Teil des Selektionsprinzips an. So haben Darwin zufolge Individuen mit einem Vorteil gegenüber anderen die größte Wahrscheinlichkeit des Überlebens und Fortpflanzens (»individuals having any advantage, however slight, over others, would have the best chance of surviving and of procreating their kind«[69]). Insgesamt besteht das Selektionsprinzip nach Darwin also in dem Erhalt vorteilhafter Variationen und dem Verschwinden der unterlegenen (»preservation of favourable individual differences and variations, and the destruction of those which are injurious«[70]). Die später vollzogene Unterscheidung zwischen einer nur negativen Selektion des Ausmerzens der Nichtlebenstauglichen und einer positiven Selektion, die zur kreativen Erzeugung neuer Lebensformen führt, findet sich bei Darwin allerdings nur angedeutet und noch nicht klar herausgearbeitet.[71]

Es ist insgesamt eine im Wesentlichen individualistische Vorstellung von der Selektion, die sich Darwin macht. Dies steht im Kontrast zu den späteren Anschauungen des Neodarwinismus, denen zufolge die differenzielle Reproduktion und nicht die Individuensterblichkeit der ausschlaggebende Faktor ist (s.u.). Entscheidend ist aber, dass Darwin mit der Formulierung des Selektionsprinzips das ↑Individuum in seiner jeweiligen Besonderheit ins Zentrum seiner Theorie (und damit ins Zentrum der Biologie) rückt: Anders als in der vom typologischen Denken geprägten Tradition, in der ein Individuum primär als Exemplar und Repräsentant einer Art und Träger von deren Eigenschaften gesehen wird, ist es für Darwin ein Träger einer je eigenen Merkmalskombination, an der die Selektion angreifen kann und die damit über die ↑Konkurrenz zwischen den Individuen ihre Wirkung für die Transformation der Arten entfaltet.[72]

Darwin unterlässt es in seinen Schriften, eine explizite Definition seines zentralen theoretischen Begriffs zu geben. Das Konzept wird vielmehr implizit eingeführt und über seine Rolle in der Theorie bestimmt: Das Prinzip der Natürlichen Selektion fungiert in der Theorie Darwins u.a. als Erklärung für die ↑Anpassung der Organismen an ihre Umwelt. Die Selektion wird als eine Kraft vorgestellt, die *nach* dem Entstehen einer Variation durch die Reproduktion eines Organismus wirkt. Die Anpassung ergibt sich damit nicht mehr – wie bei den Vorläufern Darwins in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts – als bloße Konsequenz der Reproduktion: Die Aspekte von Fortpflanzung und Fortschritt in der Entwicklung des Lebens, die vorher verbunden gedacht sind, werden in der Theorie Darwins getrennt. Er kann daher auch annehmen, dass es in einer Umwelt, die sich nicht ändert, keine Veränderung der Lebewesen gibt (↑Umwelt/Umweltdetermination).

Selektion versus Vererbung

Die Selektionstheorie und die Deszendenztheorie gelten vielfach als die beiden miteinander Hand in Hand gehenden Kernstücke von Darwins Ansatz. In theoretischer Hinsicht besteht zwischen den beiden Theorien aber nicht nur ein freundliches Miteinander, sondern durchaus auch ein Gegensatz. Denn beide Theorien können als konkurrierende Erklärungen für die Ähnlichkeit von Organismen angesehen werden: Die Selektionstheorie erklärt die Ähnlichkeiten als Anpassungen an ähnliche Umweltbedingungen, die Deszendenztheorie als Ergebnis von Prozessen der Vererbung. Darwin ist sich dieses Gegensatzes bewusst und behauptet an einer Stelle des ›Origin of Species‹, die eigentlichen Ähnlichkeiten zwischen den Organismen seien eine Folge ihrer gemeinsamen Abstammung, nicht von Anpassungsprozessen: »The real affinities of all organic beings, in contradistinction to their adaptive resemblances, are due to inheritance or community of descent«[73] (den Einschub zwischen den Kommata führt Darwin erst in der fünften Auflage von 1869 ein). Der wesentliche Teil der organischen Ähnlichkeiten beruht nach Darwin also nicht auf Selektion (Analogie), sondern auf Vererbung (Homologie). Darwin gesteht damit die Schwäche der Selektion relativ zur Vererbung ein. Denkbar wären auch die umgekehrten Verhältnisse (wie sie im menschlichen Design vorliegen, bei dem die Anpassung an die Funktion die am weitesten verbreitete Ursache für die Ähnlichkeit der Dinge darstellt).

Darwins terminologische Zweifel

Weil der Ausdruck ›Selektion‹ von vielen seiner Zeitgenossen intentionalistisch im Sinne einer bewussten Planung missverstanden wird, bedauert Darwin später seine Wortwahl. Kurz nach dem Erscheinen seines Werks ist Darwin zwar noch davon überzeugt, der Ausdruck sei gut, weil seine Bedeutung nicht zu klar sei.[74] Später ändert er aber seine Meinung und bezeichnet ›natural selection‹ in seiner wörtlichen Bedeutung als eine *Fehlbenennung* (»misnomer«), weil die Formulierung eine bewusste Wahl impliziere. Die Bezeichnung will Darwin als einen metaphorischen Ausdruck (»metaphorical expression«) verstanden wissen, der – ebenso wie der chemische Begriff der Affinität zwischen Elementen oder der physikalische Begriff der Anziehung von Massen – um der Kürze willen fast notwenig sei (»almost necessary for brevity«).[75] In einem Brief an A. Gray vom 29. November 1859 erläutert er seine Verwendung des Worts als Kurzformel für einen komplexen kausalen Faktor, der sich aus mehreren Einzelprozessen zusammensetze (»an agent, expressing the result of several combinded actions«) – er wolle den Terminus in ähnlicher Weise gebrauchen wie ein Geologe den Begriff »Denudation« (für die flächenhafte Abtragung der Erdoberfläche durch Wasser, Wind u.a.).[76]

In Briefen an C. Lyell gesteht Darwin 1860, es handle sich um einen schlechten Begriff (»bad term«): Könnte er seine Theorie noch einmal formulieren, dann würde er statt des Ausdrucks ›natürliche Selektion‹ eher die Formulierung *natürliche Erhaltung* (»Natural Preservation«) verwenden.[77] Allerdings wendet er gegen diese Formulierung ein, sie beschreibe eine leere Wahrheit (»truism«) und bringe nicht künstliche und natürliche Prozesse auf einen gemeinsamen Nenner.

Aus heutiger Perspektive wird geurteilt, dass der Ausdruck ›natürliche Erhaltung‹ gegenüber ›natürlicher Selektion‹ den Vorteil habe, weniger ein zielgerichtetes, bewusstes Handeln zu unterstellen.[78] ›Erhaltung‹ kann aber auf der anderen Seite den dynamischen, auf Veränderung gerichteten Aspekt des Evolutionsprozesses nicht zum Ausdruck bringen.

Auch die andere Alternativformulierung, das von H. Spencer geprägte ›Überleben des Angepasstesten‹ (»survival of the fittest«; ↑Anpassung), hält Darwin einerseits zwar für einen sehr guten Ausdruck (»excellent expression«) – aus grammatischen Gründen lehnt er sie aber ab, weil sie kein Substantiv bilde, das ein Verb regieren könne (»it cannot be used as a substantive governing a verb«).[79] Für Darwin scheint es damit also entscheidend zu sein, einen Ausdruck für den Prozess selbst und nicht für sein Ergebnis zu finden.

Insgesamt bemerkenswert ist es, wie die Verwendung der Metaphern des Kampfes und der Selektion es Darwin ermöglicht haben, eine Sprache für ein komplexes Phänomen zu finden, ohne die Teilprozesse zu kennen. Mit F. Fellmann lässt sich festhalten, die metaphorische Sprache bei Darwin hat »Prozesse beschreibbar gemacht, noch bevor alle ihre Faktoren kausalgesetzlich geklärt waren«.[80]

Wallace

Neben Darwin wird das Selektionsprinzip von A.R. Wallace als der dominante Faktor in der Veränderung der Organismen angesehen.[81] Das Selektionsprinzip formuliert Wallace auf ähnliche Weise wie Darwin als Tendenz zur Zunahme nützlicher Variationen und zur Abnahme schädlicher: »Useful Variations will tend to Increase, useless or hurtful Variations to Diminish«.[82] In ihrem Verständnis von Selektion weichen die beiden Gründungsväter der Selektionstheorie allerdings beträchtlich voneinander ab. Während für Darwin die Analogie zur künstlichen Züchtung von Haustieren von zentraler Bedeutung zum Verständnis (und zur Rechtfertigung) des Prinzips der Selektion ist[83] – u.a. auch deswegen, weil mit der Züchtungspraxis die Theorie der Natürlichen Selektion einer experimentellen Überprüfung zugänglich wird[84] (↑Evolution) –, lehnt Wallace gerade diese als unangemessen und irreführend ab, weil sie zu abnormen, irregulären und künstlichen Formen geführt habe.[85] Wallace vermeidet daher den Ausdruck ›Selektion‹ in seiner Formulierung der Selektionstheorie, und er empfiehlt auch Darwin in einem Brief im Juli 1866, den Ausdruck aufzugeben und die Formel Spencers vom *Überleben des Angepasstesten* (»survival of the fittest«[86]) zu übernehmen (↑Anpassung/Fitness).[87] In seinem Exemplar der ersten Ausgabe von Darwins Hauptwerk streicht Wallace an vielen Stellen die Formulierung ›natural selection‹ durch und ersetzt sie durch ›survival of the fittest‹.[88] Darwin gesteht in der Korrespondenz mit Wallace zu, dass Spencers Formulierung genauer (»more accurate«) sei und verwendet sie gleichberechtigt neben seiner.[89]

Die Unterschiede in den Selektionstheorien von Darwin und Wallace liegen daneben auch noch in anderen Punkten. So bindet Wallace stärker als Darwin die Wirksamkeit der Selektion an die Veränderung der Umweltbedingungen und sieht die Organismen wesentlich im Kampf mit diesen Bedingungen (»struggle for existence«; s.u.). Außerdem bewirkt die Selektion in Wallaces Konzeption in erster Linie das Ersetzen der einen Form durch eine andere (Transformation); er sieht sie weniger wirksam im Sinne einer Aufspaltung bestehender Linien (Diver-

sifikation).[90] Ferner entwickelt Wallace, anders als Darwin, seine Selektionstheorie nicht ausgehend von der Konkurrenz zwischen individuellen Organismen. Die eigentlich entscheidende Ebene der Selektion bildet in Wallaces Theorie die der Varietäten (↑Art/Varietät), denn der Evolutionsprozess besteht nach Wallace v.a. im Ersetzen einer bestehenden Art durch eine konkurrenzüberlegene Varietät. Im Gegensatz zu Darwin lehnt Wallace auch eine Vererbung erworbener Eigenschaften nach lamarckistischen Vorstellungen zeitlebens entschieden ab.[91] Schließlich folgt Wallace Darwin nicht in dessen Annahme einer gesonderten Kategorie der »sexuellen Selektion« (s.u.).

»Kampf ums Dasein«

Im Gegensatz zu Darwin verwendet Wallace in seiner ursprünglichen Fassung der Selektionstheorie nicht die Analogie zur Züchtung und daher auch nicht das Wort ›Selektion‹. Genau wie Darwin übernimmt er aber von Malthus (oder anderen Naturforschern wie Herbert und Hooker, die Darwin in diesem Zusammenhang erwähnt[92]) die Formel des »struggle for existence« (↑Konkurrenz).[93] Darwin wendet sich mit dieser Formulierung ausdrücklich gegen die Vorstellung eines Gleichgewichts (insbesondere gegen Lyells »equilibrium in the number of species«[94]), weil diese für ihn zu viel Ruhe (»quiescence«) ausdrückt[95].

Der Vorzug der Metapher des ›struggle‹ (»Wettkampf«) liegt darin, dass sie genau zwischen den beiden traditionellen Metaphern des Gleichgewichts und des Kriegs liegt[96]: In der Beschreibung durch diese Metapher erscheint die organische Natur also gleichzeitig als harmonisch und dynamisch; Darwin will mit dem Terminus ausdrücklich gleichzeitig die wechselseitige Abhängigkeit der Organismen voneinander und ihren Kampf gegeneinander auf den Begriff bringen.[97]

Ins Deutsche übersetzt wird Darwins und Wallaces Formel meist als *Kampf ums Dasein*.[98] Bronn verwendet in den ersten Auflagen seiner Übersetzung daneben auch die Formulierung ›Ringen um's Dasein‹[99], die in späteren Auflagen (die ab 1867 von V. Carus betreut wird) allerdings häufig durch ›Kampf um's Dasein‹ ersetzt wird.[100] In dem deutschen Ausdruck ›Kampf ums Dasein‹ ist die Ambivalenz, die in dem englischen ›struggle‹ enthalten ist, verlorengegangen und die Bedeutung auf eine feindliche Auseinandersetzung festgelegt.[101] Kritisiert wird diese Formel von deutschsprachigen Biologen schon früh. A. Wigand bemerkt 1874, »Wettkampf« oder »Concurrenz« seien angemessenere Ausdrücke zur Beschreibung der Selektionsvorgänge als »Kampf ums Dasein«, weil die Auseinandersetzung wesentlich ein »indirecter«, »unblutiger Kampf« sei, nämlich die Konkurrenz um knappe Ressourcen.[102] Bis weit ins 20. Jahrhundert hinein bildet ›Kampf ums Dasein‹ aber eine feste Formel zur Beschreibung des darwinistischen Standpunktes. Erst in der zweiten Jahrhunderthälfte wird die Formulierung endgültig als irreführend abgelehnt und durch den Begriff der ›Konkurrenz‹ ersetzt.[103]

Zufalls- und Anpassungsauslese

Im Deutschen ist als Übersetzung von ›Selektion‹ im 20. Jahrhundert nicht selten der Ausdruck ***Zufallsauslese*** in Gebrauch. Das Wort erscheint Ende des 19. Jahrhunderts, zuerst wohl bei C. Hilty, der 1896 bemerkt, der »Darwinismus« mute uns die Anschauung zu, »dass die Welt ein durch irgend eine Zufallsauslese im Kampf um das Dasein einigermassen geregeltes Chaos sei«.[104] In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts steht der Ausdruck nicht immer im Kontext des Darwinismus. So versteht der Genetiker G. Just unter der »Zufallsauslese der Probanden« 1926 ein statistisches Verfahren für eine Stichprobenwahl.[105] In Bezug auf die Biologie wird der Ausdruck teilweise direkt gegen die Selektionstheorie gerichtet: »Die Zufallsauslese durch den Kampf ums Dasein widerstreitet […] der vom Darwinismus im Grund selbst als Ergebnis angenommenen Teleologie«, schreibt G. Wunderle 1924.[106]

Auch die englische Entsprechung des deutschen Wortes findet sich in selektionstheoretischer Bedeutung seit dem letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts. Sie erscheint im Kontext einer Darstellung der Position E.D. Copes, der neben der Selektion noch andere richtende Faktoren der ↑Evolution annimmt (Gill 1897: »it may be allowable to invoke some other agency than chance selection«).[107]

Das Wort ›Zufallsauslese‹ ist allerdings nicht sehr glücklich geformt. Es kann zwar als starke Verkürzung zur Bezeichnung des zweistufigen darwinschen Mechanismus aus zufälliger Mutation und gerichteter Selektion verstanden werden – in dieser Verkürzung stellt er aber im Grunde einen Widerspruch in sich dar, denn eine Auslese ist gerade kein durch Zufall geleitetes Verfahren.

Im Sinne der darwinschen Selektion wird der Ausdruck ***Anpassungsauslese*** bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts verwendet (Bölsche 1903: »die fortschreitende Anpassungsauslese« bringe »Plusvarianten« hervor, die die »Menschheit so gut braucht wie sie in Tier und Pflanze die spontan auftauchenden zweckmäßigeren Körpervarianten unumgänglich brauchte«[108]; Kraitschek 1923: »Anpassungsausle-

se«[109]; von Lochow 1929: »natürliche Anpassungsauslese«[110]). Der Evolutionsbiologe W. Zimmermann unterscheidet seit den frühen 1940er Jahren explizit zwischen *Anpassungsauslese* und *Zufallsauslese*.[111] Unter letzterer versteht er einen Ausleseprozess, bei dem nicht die besser angepassten, d.h. nicht die zweckmäßiger organisierten Organismen überleben.[112] Die Zufallsauslese steht insofern im Zusammenhang mit Phänomenen der Drift (↑Evolution). Zur Anpassungsauslese heißt es bei Zimmermann dagegen: »Mutationen und Anpassungsauslese sind […] die einzigen bisher erkannten richtenden Faktoren, die zur Anpassung, d.h. zur Häufung zweckmäßiger Einrichtungen während der Phylogenie der Organismen geführt haben«[113]; sie sei, wie er 1953 schreibt, der »einzige bisher bekanntgewordene postmutativ richtende Faktor«.[114]

Züchtung als Modell oder Analogie der Selektion

Bis in die Gegenwart kontrovers diskutiert wird die Frage, ob der Vergleich mit dem züchterischen Handeln des Menschen lediglich eine erläuternde und veranschaulichende Bedeutung hat (Limoges 1970)[115] oder den zentralen theoretischen Kern von Darwins Theorie betrifft (Gutmann 1996)[116]. Häufig wird die züchterische Selektion des Menschen als ein »Modell« für die Natürliche Selektion interpretiert.[117] Für Darwin ist die Analogie zur künstlichen Selektion v.a. deswegen von Bedeutung, weil sie ihm als ein Ansatz zur experimentellen Überprüfung seiner Theorie erscheint. Die historische Züchtung von Haustieren beschreibt er als dieses langanhaltende gigantische Experiment zum Test seiner Theorie (»experiment on a gigantic scale«).[118] Darwin ist in seiner Ausdrucksweise vorsichtig und legt es immer nahe, bloß metaphorisch von der Selektion der Natur zu reden.[119]

Fraglich ist es, ob es sich beim Vergleich von natürlicher und künstlicher Selektion wirklich um eine Metapher (mit der Züchtung als Modell) handelt oder ob nicht in beiden Fällen im Prinzip der gleiche Mechanismus vorliegt, so dass angemessener von der Äquivalenz (oder Analogie) des kausalen Musters in beiden Fällen die Rede sein sollte.[120] Ein wesentlicher Unterschied im kausalen Mechanismus des züchterischen Handelns des Menschen auf der einen Seite und der Natürlichen Selektion auf der anderen Seite besteht allerdings in der mentalen Repräsentation des Züchtungsziels beim Menschen, die in der Natur nicht vorliegt. Nach Auffassung mancher Autoren muss diese zusätzliche Ebene der mentalen Repräsentation aber nichts daran ändern, dass die Prozesse der Natürlichen Selektion als das gleiche Muster von Ereignissen beschrieben werden können wie die kausalen Prozesse, die das züchterische Handeln des Menschen ausmachen (nämlich ein Aussortieren und Bevorzugen bestimmter Individuen).[121]

Die zentrale Bedeutung der Züchtungspraxis für sowohl die ursprüngliche Entwicklung als auch die theoretische Begründung der Evolutionstheorie wird insbesondere von konstruktivitistisch orientierten Wissenschaftstheoretikern herausgestellt. M. Gutmann ist 1996 der Auffassung, anhand der methodischen Rolle der Züchtungspraxis für die Evolutionstheorie könne allgemein die »*lebensweltliche* Grundlegung einer Wissenschaft« nachgezeichnet werden; genauer gehe es darum, »durch die Auszeichnung von lebensweltlichen Praxen Prädikatoren einzuführen, welche die Grundlage der späteren wissenschaftlichen Begriffsbildung abgeben«.[122] Das Handeln des Züchters, das für die Konstitution der biologischen Grundbegriffe als wichtigste lebensweltliche Praxis angesehen wird[123], wird damit nicht nur als Modell für die Selektionstheorie rekonstruiert, es soll darüber hinaus das Konzept des Organismus als Grundbegriff der Biologie fundieren.

Dieser konstruktivistische Ansatz ist aber mit vielen Schwierigkeiten verbunden. So stellt sich die Frage, warum ausgerechnet die Praxis der Züchtung an der Basis des Verfahrens stehen soll, das den Begriff des ↑Organismus wissenschaftlich zu dem definierten Konzept macht, der er ist. Die Funktion der Fortpflanzung, die für die Züchtung essenziell ist, muss z.B. nicht mit dem Begriff des Organismus verbunden gedacht werden (↑Fortpflanzung: Tab. 79). Außerdem widerspricht der von der lebensweltlichen Nützlichkeit ausgehende konstruktivistische Ansatz der Einführung von Begriffen gerade zentralen Aspekten des Begriffs des Organismus im Sinne eines Lebewesens. Denn ein Lebewesen (und wissenschaftlich ein Organismus) wird charakterisiert über das Vorliegen einer eigengesetzlichen Ordnung, als ein System aus Teilen, die wechselseitig aufeinander bezogen sind – und es wird damit gerade nicht ausgehend von seiner Nützlichkeit, sondern als ein Wesen mit einer primär auf sich bezogenen Ordnung, eingeführt (↑Leben). Die Fixierung auf die Züchtung verstellt damit den Blick für die Konzeption von Organismen als selbstorganisierenden Systemen, die etwas anderes sind als sich fortpflanzende und ihre Eigenschaften vererbende Merkmalsträger einer Population.

Soziokultureller Kontext

Für die ideengeschichtlichen Einflüsse, die Darwin zur Formulierung seiner revolutionären Theorie geführt haben, lassen sich wissenschaftsinterne und -externe Bedingungen unterscheiden. Zu den internen

Bedingungen zählt das sich in der Biologie etablierende Denken in der Dimension von ↑Populationen. Analysen, die externe Faktoren in den Vordergrund stellen, verweisen auf die Konkurrenzorientierung der bürgerlichen Gesellschaft, in der Darwin lebte und seine Kenntnis der nationalökonomischen Theorie, der zufolge das egoistische Streben des Einzelnen zum Wohl der Gemeinschaft führt. In prägnanten Worten interpretieren K. Marx und F. Engels die darwinsche Theorie in dieser Weise. So schreibt Marx 1862 in einem Brief an Engels: »Es ist merkwürdig, wie Darwin unter Bestien und Pflanzen seine englische Gesellschaft mit ihrer Teilung der Arbeit, Konkurrenz, Aufschluß neuer Märkte, ›Erfindungen‹ und Malthusschem ›Kampf ums Dasein‹ wiedererkennt. Es ist Hobbes' bellum omnium contra omnes, und es erinnert an Hegel in der ›Phänomenologie‹, wo die bürgerliche Gesellschaft als ›geistiges Tierreich‹, während bei Darwin das Tierreich als bürgerliche Gesellschaft figuriert«.[124] Und bei Engels heißt es 1875: »Die ganze darwinistische Lehre vom Kampf ums Dasein ist einfach die Übertragung der Hobbesschen Lehre vom bellum omnium contra omnes, und der bürgerlich-ökonomischen von der Konkurrenz, nebst der Malthusschen Bevölkerungstheorie aus der Gesellschaft in die belebte Natur«.[125] Besonders die frühen Darstellungen Darwins seien »nach der Schablone der nationalökonomischen Logik geschrieben« und enthielten »nichts anderes als die Anwendung dieser Logik auf die Natur«, behauptet der Biologiehistoriker E. Rádl 1909.[126]

Diese Deutung der Selektionstheorie ausgehend vom kulturellen Kontext des liberal-kapitalistischen Wirtschaftssystems Englands wird bis in die Gegenwart vertreten.[127] Dem Wechsel von einer primär um das bäuerliche Leben zentrierten und damit in die Ordnung der Natur integrierten Gesellschaft zu einer durch industrielle Produktion geprägten Welt entspreche der Übergang von einem harmonischen physikotheologischen zu einem durch Kontingenz und Konkurrenz geprägten Weltbild. Anstelle des alten harmonischen Bildes von der typologischen Konstanz der Arten und der festen Anpassung der Lebewesen an ihre Rolle im Haushalt der Natur setzt Darwin die Diversität und Konkurrenz der Individuen als Ausgangspunkt seiner Theorie. Darwin formuliert seine Theorie allerdings nicht explizit als Analogie zu sozialen Prozessen der Konkurrenz. Anders dagegen H. Spencer, der bereits 1852 eine Beschreibung der Selektion auf sozialer Ebene gibt: »those left behind to continue the race are those in whom the power of self-preservation is the greatest – are the select of their generation«.[128]

Rezeption im 19. Jh.

In den ersten Jahrzehnten nach der Formulierung der Selektionstheorie nimmt die der Selektion zugeschriebene Bedeutung für die Evolution eher ab.[129] Selbst Darwin führt zunehmend andere Faktoren neben der Selektion an und übernimmt dabei auch lamarckistische Vorstellungen. Am Ende der Einleitung des ›Origin‹ heißt es ab der fünften Auflage von 1869, die Natürliche Selektion sei zwar der wichtigste, aber nicht der einzige Faktor der Veränderung (»I am convinced that Natural Selection has been the most important, but not the exclusive, means of modification«).[130]

Als positive Evidenz für die Wirksamkeit der Natürlichen Selektion werden in den ersten Jahren nach der Formulierung der Theorie in erster Linie die Untersuchungen von H.W. Bates zum Phänomen der ↑Mimikry angesehen: Die erstaunliche Ähnlichkeit von Schmetterlingen ganz unterschiedlicher Verwandtschaftskreise kann mittels der Annahme der Selektion (in Richtung eines Schutzes vor Fressfeinden) auf einfache Weise erklärt werden.

Als mächtigen Faktor zur Gestaltung der Organismen verteidigen insbesondere Wallace und A. Weismann die Selektion (Weismann 1893: »Die Allmacht der Naturzüchtung«; ↑Evolution/Neodarwinismus).[131] Bei Weismann ist diese Ansicht durch seine genetische Theorie begründet, die eine strikte Trennung der vererbten Teile (»Keimplasma«) von den somatischen Teilen des Organismus postuliert und damit eine Vererbung erworbener Eigenschaften unmöglich macht (↑Gen; Genotyp/Phänotyp). Nicht nur auf der Ebene der Organismen, auch zwischen den Anlagen des Genotyps postuliert Weismann eine Selektion (»Germinalselektion«; s.u.). 1895 verteidigt A.J. Romanes in einem bekannten Aufsatz den Pluralismus Darwins gegen den Panselektionismus von Wallace und Weismann.[132]

Der allgemeinen Anerkennung der Selektion steht insbesondere der idealistische Hintergrund der Biologie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts entgegen. Nicht der Prozess der beständigen Veränderung, sondern die Ordnung von typischen Formen diente als Schlüssel zum Verständnis der organischen Natur. Selbst bei Darwins Anhängern, wie z.B. bei T.H. Huxley, zeigt sich das typologische und saltationistische Denken und ein Widerwillen, den Zufall als wichtigen Faktor zur Deutung der Naturordnung (»order of Nature«) einzuführen.[133] Aus methodologischer Warte merkt Huxley kritisch an, dass Darwin keine positiven Evidenzen für das Wirken der Natürlichen Selektion im Sinne einer Bildung neuer Arten anführen könne.[134] Darwins »Doktrin« sei daher nicht

als eine Theorie, sondern allein als eine Hypothese anzusehen.

Selektionstheorie und Genetik

Als problematisch erweist sich anfangs auch die Vereinigung der Selektionsvorstellung mit der Genetik. Darwins anfängliche Annahme einer mischenden Vererbung (»blending inheritance«; »paint-pot theory of heredity«[135]) erschwert den Erhalt vorteilhafter Varianten in einer Population, weil diese nach ihrem Auftreten durch Kreuzungen wieder ausgedünnt werden (»swamping«).[136] Darwin akzeptiert die Berechtigung dieses wiederholt vorgebrachten Einwandes[137] und verändert seine Theorie durch den Einbau lamarckistischer Elemente (»Pangenesis-Theorie«; ↑Vererbung). Die Annahme einer lamarckistischen Vererbung erworbener Eigenschaften bietet außerdem den Vorzug, eine effektivere und schnellere Selektion zu ermöglichen – Darwin reagiert damit auf Einwände (nach Berechnungen von Lord Kelvin; ↑Phylogenese), denen zufolge das Alter der Erde nicht ausreichen würde, um alle bestehenden Organismen durch Natürliche Selektion hervorzubringen.[138]

Frühes 20. Jh.: »Eklipse« des Darwinismus

In den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts wird die Wirksamkeit der Natürlichen Selektion als alleinige oder wesentliche Ursache für die großen Umgestaltungen der Organismen im Laufe der Erdgeschichte allgemein bezweifelt. Bereits im unmittelbaren Anschluss an die Formulierung der Theorie durch Darwin haben führende Anhänger der Evolutionstheorie Zweifel am Mechanismus der Selektion (z.B. Huxley in England, Haeckel in Deutschland und Gray in den USA).[139] Mit seiner eigentlichen Theorie ist Darwin also bei seinen Zeitgenossen gescheitert.[140] Die Ablehnung der darwinschen Theorie kann mit einem Ausdruck P. Bowlers von 1988 als die *nicht-darwinsche Revolution* bezeichnet werden.[141] Die Ablehnung nimmt dabei zwei Formen an: entweder wird die Theorie vollständig zurückgewiesen oder es wird für die Ergänzung der Selektionstheorie durch weitere Theorien plädiert. Zu diesen vorgeschlagenen Ergänzungen gehören v.a. drei Arten von Theorien[142] (↑Evolutionsbiologie: Tab. 72): *saltationistische Theorien*, die die Selektion allein für kontinuierlich variierende Merkmale, nicht aber für die anscheinend vorliegenden großen Sprünge in den Bauplänen der Organismen verantwortlich machen (s.u.); *neo-lamarckistische Theorien*, die eine »weiche Vererbung« (»soft inheritance«), d.h. die Veränderung der Erbträger eines Individuums im Lauf seines Lebens (z.B. durch Einflüsse der Umwelt) annehmen (↑Lamarckismus); und *orthogenetische Theorien*, die innere Faktoren in den Organismen für die langfristige Höherentwicklung im Laufe der Generationen postulieren (wie ebenfalls bereits Lamarck; ↑Fortschritt).

Die Unmöglichkeit einer Selektion für kontinuierlich variierende Merkmale versucht F. Galton in den 1870er Jahren in seinem bekannten *Regressionsgesetz* zu begründen.[143] Danach liegt die durchschnittliche Ausprägung der Merkmale von Nachkommen zweier Organismen stets näher am Populationsdurchschnitt als am Durchschnitt der Eigenschaften der beiden Eltern. Jede Veränderung wird somit langfristig wieder zum Populationsdurchschnitt zurückführen. Galton ist daher der Ansicht, diskontinuierliche Sprünge als weiteren Evolutionsfaktor einführen zu müssen.[144] Zu ähnlichen Schlussfolgerungen kommt am Ende des Jahrhunderts H. de Vries, der diese sprunghaften Veränderungen von Organismen ↑›Mutationen‹ nennt. Der von de Vries postulierte Mechanismus der Artentstehung durch Mutation kommt ganz ohne den Faktor der Selektion aus.

Zusätzlich zu diesen theoretischen Bedenken erscheint die Selektionstheorie im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts aufgrund experimenteller Befunde fragwürdig. Der Genetiker W. Johannsen geht in seinen Züchtungsversuchen an Bohnen seit 1901 von genetisch und phänotypisch sehr homogenem Material aus (seinen »reinen Linien«) und stellt daher eine nur geringe Wirksamkeit der Selektion fest. Aus dem anscheinend geringen Einfluss der Selektion schließt er, dass sie immer nur innerhalb einer Art wirksam sein könne, nicht aber zu Veränderungen führe, die die Artgrenzen überschreiten: »die Selektion innerhalb der reinen Linien hat keine Typenverschiebung hervorgerufen«.[145] Zu ähnlichen Ergebnissen kommen H.S. Jennings[146] und R. Pearl[147] bei ihren Selektionsexperimenten mit Einzellern bzw. Hühnern. Aus heutiger Sicht besteht der Fehler Johannsens darin, die Entstehung neuer Variabilität durch Mutationen innerhalb seiner reinen Linien nicht zu berücksichtigen. Außerdem haben seine Versuche nicht die Unwirksamkeit der Selektion, sondern nur ihren kleinen Effekt erwiesen (worauf bereits G.U. Yule 1903 hinweist[148]) – der langfristig durchschlagende Effekt nur kleiner Selektionsunterschiede wird aber erst ab 1915 erkannt (s.u.). Aufgrund der theoretischen Schwierigkeiten der Vereinigung der Selektionstheorie mit der Genetik und der experimentellen Schwierigkeit des Nachweises der Selektion über Artgrenzen hinaus, steht die Selektionstheorie um 1910 auf einem Tiefpunkt ihrer Akzeptanz[149] (Huxley 1942: »the eclipse of Darwinism«[150]).

Besonders unter deutschsprachigen Biologen ist es in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts verbreitet, die Selektion nicht als einen kreativen, sondern lediglich als einen destruktiven Faktor zu deuten. O. Hertwig kritisiert 1916, die Selektion stelle für das »Werden der Organismen« nur einen »rein negativen Faktor« dar, weil sie allein die Lebewesen mit geringerer Überlebens- und Fortpflanzungsfähigkeit ausmerze; der Selektion komme aber keine gestaltende Kraft zu, diese könne allein von einem »Prinzip der direkten Bewirkung« geleistet werden. Notwendig sei also eine Theorie, wie die Organismen ihre Eigenschaften allererst entwickeln, bevor sie sekundär durch die Selektion bewertet werden.[151] Die Auffassung der bloß negativen Wirkung der Selektion ist bis in die 1920er Jahre verbreitet. A.E. Parr sieht 1926 in der Selektion »nicht einmal eine entscheidende Entwicklungsbedingung«; sie wirke »höchstens beschleunigend oder verzögernd auf die phylogenetische Umformung der Organismen«, insofern sie den Bestand an Organismentypen in einem Gebiet lediglich »negativ begrenzt«, nicht aber einen Beitrag zur Entstehung neuer Typen leiste.[152] Eine derartige Sicht auf die Selektion findet sich noch 1928 bei H. Driesch. Für ihn ist die Natürliche Zuchtwahl allein der Titel für die Kraft, die dasjenige ausmerzt, »was nicht der Umgebung im weitesten Sinne zu entsprechen vermochte«. Sie sei aber nie schaffende Kraft, die der Vielfalt der organischen Verschiedenheiten zugrunde liegen könne. Deshalb habe das Konzept auch einen nur sehr begrenzten explanativen Wert: »Wenn man […] von einer ›Erklärung‹ des Ursprungs der lebenden spezifischen Form durch natürliche Zuchtwahl spricht, so vermengt man den zureichenden Grund für die Nichtexistenz dessen, was nicht da ist, mit dem zureichenden Grund für die Existenz dessen, was es wirklich gibt. Zu behaupten, daß gewisse organische Eigenschaften durch natürliche Zuchtwahl erklärt seien, ist, um die Worte Nägelis zu gebrauchen, in der Tat gerade so, als wenn jemand auf die Frage ›Warum hat dieser Baum diese Blätter?‹ antworten wollte: ›Weil der Gärtner sie nicht abgeschnitten hat‹«.[153] Driesch spricht der Natürlichen Zuchtwahl damit jeden erklärenden Wert ab; er bestreitet aber nicht ihre Wirksamkeit in der Gestaltung der organischen Formen.

Impulse durch die Populationsgenetik

Die Situation der geringen Akzeptanz der Selektionstheorie ändert sich erst mit neuen empirischen Daten und theoretischen Innovationen. Gegen die Ansicht von de Vries zeigen die Züchtungsexperimente mit Ratten von W.E. Castle und H. MacCurdy 1907, dass über Selektion sehr wohl eine Akkumulation von Veränderungen und eine Entstehung neuer Typen möglich sind.[154] Entscheidend für die Anerkennung der Selektion als wirkungsvoller Faktor in der Evolution wird aber die Durchsetzung der mendelschen Gesetze und dem aus ihnen ableitbaren *Hardy-Weinberg-Gesetz*, das 1908 unabhängig von G.H. Hardy[155] und W. Weinberg[156] aufgestellt wird. Dieses zeigt, dass die genetische Variabilität in einer Population stabil sein kann, ohne durch mischende Vererbung ausgedünnt zu werden. Empirische Untersuchungen von H. Nilsson-Ehle und E.M. East aus den Jahren 1909-10 belegen, dass auch kontinuierlich variierende Merkmale durch die Kombination mehrerer mendelscher Faktoren entstehen können (»multiple factor inheritance«) – wie dies G.U. Yule theoretisch bereits 1902 annimmt.[157] Dass die sich nach den mendelschen Gesetzen verhaltenden Faktoren sehr kleine Variationen bewirken können, offenbaren die Versuche der Arbeitsgruppe T.H. Morgans an *Drosophila*.[158]

Die Folgen der Selektion in einer Population, die sich nach den mendelschen Gesetzen verhält, wird 1915 von dem Mathematiker H.T.J. Norton nach Anregung durch R.C. Punnett ausgerechnet und in einer Tafel dargestellt (vgl. Abb. 464).[159] Diese wird später als »Nortons Tafel« bekannt und macht auf die Populationsgenetiker erheblichen Eindruck, weil sie deutlich macht, in welch kurzer Zeit die Selektion in einer mendelschen Population wirksam werden kann.

Durch die Arbeiten von R.A. Fisher, S. Wright und J.B.S. Haldane in den Jahren 1918-1931 etabliert sich die Einschätzung der Selektion als entscheidender Faktor in der gerichteten Evolution von Populationen.[160] Die erste ausgereifte Synthese zwischen der Selektionstheorie und der Genetik wird 1930 von Fisher vorgelegt.[161] Fisher erkennt, dass die Annahme diskreter Merkmalsträger seitens der mendelschen Genetik die Probleme der Selektionstheorie mit der mischenden Vererbung zu lösen vermag. In seiner mathematischen Analyse zeigt er, wie die Selektion selbst bei nur geringen Fitnessunterschieden in einer Population ein höchst wirksamer Faktor bezüglich ihrer nachhaltigen Veränderung sein kann. Indem er einzelnen Genen Fitnesswerte zuschreibt, macht Fisher die Gene zur eigentlichen Ebene der Selektion (»Genselektion«; s.u.). Außerdem weist Fisher darauf hin, dass die Selektion wesentlich auf der unterschiedlichen Reproduktion von Organismen beruht und die Metaphern des Kampfes sowie die Rede vom Überleben des Tüchtigsten daher wenig hilfreich sind.[162] Mit der populationsbiologischen Fundierung des Selektionsmechanismus verliert die

Percentage of total population formed by old variety	Percentage of total population formed by the hybrids	Percentage of total population formed by the new variety	Number of generations taken to pass from one position to another as indicated in the percentages of different individuals in left-hand column							
			A. Where the new variety is dominant				B. Where the new variety is recessive			
			$\frac{100}{50}$	$\frac{100}{75}$	$\frac{100}{90}$	$\frac{100}{99}$	$\frac{100}{50}$	$\frac{100}{75}$	$\frac{100}{90}$	$\frac{100}{99}$
99·9	·09	·000								
98·0	1·96	·008	4	10	28	300	1920	5740	17,200	189,092
90·7	9·0	·03	2	5	15	165	85	250	744	8,160
69·0	27·7	2·8	2	4	14	153	18	51	149	1,615
44·4	44·4	11·1	2	4	12	121	5	13	36	389
25·	50·	25·	2	4	12	119	2	6	16	169
11·1	44·4	44·4	4	8	18	171	2	4	11	118
2·8	27·7	69·0	10	17	40	393	2	4	11	120
·03	9·0	90·7	36	68	166	1,632	2	6	14	152
·008	1·96	98·0	170	333	827	8,243	2	6	16	165
·000	·09	99·9	3840	7653	19,111	191,002	4	10	28	299

Abb. 464. Nortons Tafel zur Quantifizierung der Geschwindigkeit der Selektion eines mendelschen Merkmals in einer Population von sich zufällig miteinander paarenden Individuen. In den drei linken Spalten ist der prozentuale Anteil von Individuen mit dem alten, einem hybriden und dem neuen, positiv selektierten Merkmal angegeben. In den rechts davon stehenden Spalten ist jeweils die Anzahl der Generationen angegeben, nach denen die relative Häufigkeit des Merkmals aus den linken Spalten erreicht ist; links für den Fall der Dominanz des neuen Merkmals, rechts für den Fall der Rezessivität des neuen Merkmals. Die jeweils vier Spalten innerhalb dieser beiden Blöcke beziehen sich auf unterschiedliche Selektionsintensitäten, d.h. den relativen Fitnessvorteil der Individuen mit dem neuen Merkmal gegenüber denen mit dem alten Merkmal (ein Wert von 100/90 bedeutet, dass die Individuen mit dem neuen Merkmal eine um 10% höhere Überlebenswahrscheinlichkeit bis zum Beginn der Fortpflanzung haben). Die Tafel belegt die hohe Geschwindigkeit von Selektionsprozessen: Die Abnahme der Häufigkeit eines rezessiven Merkmals von 44% auf 2,8% würde bei einem Selektionsnachteil von 10% 70 (12+18+40) Generationen dauern; bei einem Selektionsnachteil von nur 1% würde diese Abnahme rund 700 (119+171+393) Generationen dauern. Wenn das neue positiv selektierte Merkmal rezessiv ist, ist der Selektionsprozess sehr viel langsamer (Norton, H.T.J. (1915). Table. In: Punnett, R.C., Mimicry in Butterflies: 155).

Metapher vom »Kampf ums Dasein« damit insgesamt ihre Grundlage.[163]

Im Gegensatz zu Fisher geht Wright von einer starken Interaktion von Genen und deren Bedeutung für die Evolution aus. Aus seinen Experimenten zur Inzucht bei Meerschweinchen schließt er auf die Wirksamkeit kleiner Populationen für die Entstehung neuer Interaktionssysteme. Anders als Fisher ist Wright der Auffassung, die Evolution verlaufe am schnellsten nicht in großen Populationen durch die gerichtete Selektion für einzelne Gene, sondern in kleinen Populationen, in denen neben der Selektion Zufallseffekte zur Erzeugung vorteilhafter genetischer Interaktionssysteme führen können.[164] Für Wright bildet der von ihm beschriebene Mechanismus der *genetischen Drift* (↑Evolution/Drift) einen mindestens ebenso wichtigen Evolutionsfaktor wie die Selektion. Insbesondere die Phänomene des ↑Polymorphismus und der zeitlichen Fluktuation von Merkmalshäufigkeiten werden bis in die 1940er Jahre häufig als Ergebnis von Zufallseffekten gedeutet. In einer Untersuchung der Fluktuation der Färbung in einer Mottenpopulation zeigen R.A. Fisher und E.B. Ford 1947 aber, dass genetische Drift im Sinne eines Stichprobenfehlers in diesem Fall eher nicht die Ursache des Phänomens bildet; sie nehmen statt dessen zufällig schwankende Selektionsdrücke als Ursache an.[165] Wright integriert diese Schwankungen aufgrund von Selektion daraufhin in seinen Begriff der Drift; Drift und Selektion werden damit nicht mehr als alternative Mechanismen verstanden (↑Evolution).[166]

Auch von anderer Seite wird die Erklärung von Variation durch Drift seit den 1940er Jahren zunehmend durch Deutungen im Rahmen von Selektionsmodellen verdrängt (wobei Untersuchungen zur Variation der Färbung der Schnecke *Cepea nemoralis* eine wichtige Rolle spielen).[167] Aus dem nicht offensichtlichen Vorhandensein einer Selektion dürfe nicht auf deren Abwesenheit geschlossen werden, so A.J. Cain, einer der Hauptverteidiger von Selektionserklärungen in den frühen 1950er Jahren.[168] Diese Zeit, in der die Selektionstheorie zunehmend an Boden gewinnt und zur Erklärung für Phänomene wie den Polymorphismus und die Fluktuation von Merkmalshäufigkeiten herangezogen wird, die zuvor eher dem Zufall zugeschrieben wurden, bezeichnet S.J. Gould

als Phase der *Erhärtung der evolutionären Synthese* (»hardening of the modern synthesis«) (↑Evolutionsbiologie: Tab. 73).[169] Der Pluralismus der ersten Jahrzehnte weicht in dieser Phase der Konzipierung der Selektion als dem dominanten Faktor der Evolution. Eine Aufweichung erfolgt wieder seit Ende der 1950er Jahre, eingeleitet von dem Nachweis, dass die beobachtete Farbvariation bei *Cepea nemoralis* allein durch den Faktor der Selektion nicht erklärt werden kann und genetische Drift doch eine große Rolle spielt.[170]

Empirische Nachweise

Als empirischen Beleg für seine Theorie wertet C. Darwin den Nachweis durch T.V. Wollaston, dass auf der Insel Madeira ein hoher Anteil flügelloser Käfer lebt – denn die Flügellosigkeit kann als Anpassung an ein Leben auf windigen Inseln interpretiert werden.[171] Eine experimentelle Bestätigung der Selektionshypothese in diesem Fall liefern P. L'Héritier und Kollegen 1937 in einem einfachen Versuchsaufbau.[172] Als ein früher empirischer Nachweis der Wirksamkeit der Selektion in der Natur gilt daneben W.F.R. Weldons quantitative Untersuchung von Körpermaßen in einer Population von Krebsen, die er 1895 veröffentlicht.[173] Als den bis dahin besten Beleg der Effektivität der Natürlichen Selektion wertet T. Dobzhansky 1937 aber die Experimente H.J. Quayles zur Konkurrenz von zwei Varietäten von Schildläusen, von denen die eine gegen den Einsatz eines Insektizids resistent ist und sich daher nach Einsatz des Insektizids in der Population ausbreitet.[174]

Die bekannteste Untersuchung zur Selektion unter natürlichen Bedingungen im Freiland bezieht sich auf den Birkenspanner (*Biston betularia*), einen bevorzugt auf Birken lebenden Schmetterling, in

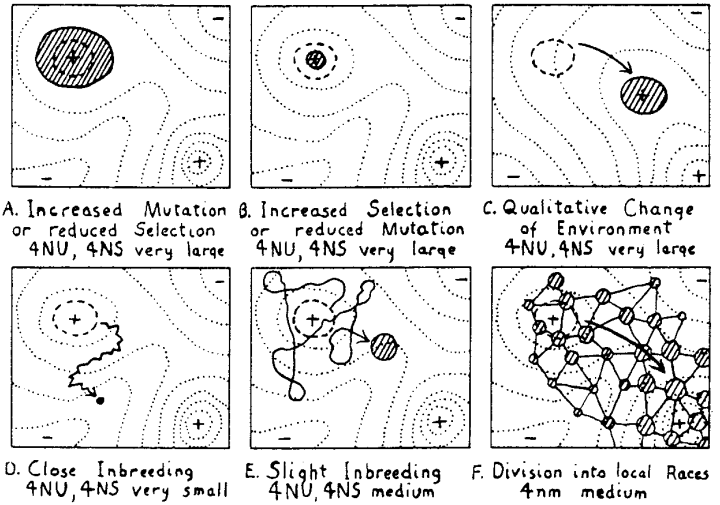


Abb. 465. Selektion als Änderung von Genfrequenzen in einer Population. Dargestellt ist das Feld von Genkombinationen in einer Population im Rahmen des Feldes möglicher Kombinationen. Die Evolution verläuft ausgehend von einem Feld von Genkombinationen (dem mit einer unterbrochenen Linie umrandeten Areal) in Richtung der Pfeile. Die Interpretation des Diagramms, die Wright anfangs liefert, ist (nach Wrights eigenem späteren Eingeständnis) mathematisch nicht sinnvoll. Mathematisch nachvollziehbar ist erst seine spätere Deutung, der zufolge die Achsen des Diagramms die relative Häufigkeit eines einzelnen Gens in einem Genpool repräsentieren und jeder Punkt auf der Oberfläche der Grafik einer vollständigen Population entspricht. Damit repräsentiert die Oberfläche die Variation der Fitness zwischen Populationen und nicht zwischen Individuen (vgl. Provine, W.B. (1986). Sewall Wright and Evolutionary Biology: 311).

Es werden verschiedene Fälle unterschieden:

A. Eine Steigerung der Mutationsrate (NU) oder eine Minderung der Selektionsrate (NS) führt zu einer Erweiterung des von der Population besetzten Feldes von Genkombinationen um den adaptiven Gipfel (+).

B. Der umgekehrte Fall der Steigerung der Selektionsrate und Minderung der Mutationsrate führt zu einer Verkleinerung des in der Population realisierten Feldes von Genkombinationen (und einer Erhöhung der mittleren Fitness).

C. Eine Änderung der Umweltbedingungen zieht eine Änderung der adaptiven Landschaft und damit eine Verschiebung der Genkombinationen der Population nach sich.

D. Starke Inzucht aufgrund einer Verkleinerung der Populationsgröße führt zur Fixierung eines Allels auf jedem Genort, die unabhängig von der Selektion verläuft und damit einen Abstieg des Feldes von Genkombinationen in der Population vom adaptiven Gipfel bewirkt.

E. Bei schwacher Inzucht und mittlerer Mutations- und Selektionsrate bewegt sich das Feld von Genkombinationen der Population vom adaptiven Gipfel herab, wandert um den Gipfel herum und kann unter den Einfluss eines anderen (eventuell höheren) Gipfels geraten.

F. Die Unterteilung der Population in viele kleine, weitgehend isolierte lokale Populationen führt zu einer lokalen Inzucht und einer nicht-adaptiven Verschiebung des Feldes von Genkombinationen, die aber wiederum das Ersteigen eines anderen adaptiven Gipfels ermöglicht.

Die Fälle E und F zeigen, wie Zufallseffekte eine Veränderung der Genkombinationen in einer Population bewirken können, die zu einem höheren adaptiven Gipfel führen, der unter alleiniger Wirkung der Selektion nicht erreicht würde. (aus: Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreading, and selection in evolution. Proc. Sixth Intern. Congr. Genet. 1, 356-366: 361).

»Useful Variations will tend to Increase, useless or hurtful Variations to Diminish« (Wallace 1859, 34).

»[S]urvival of the fittest« (Spencer 1864, 444).

»[The] preservation of favourable individual differences and variations, and the destruction of those which are injurious, I have called Natural Selection, or the Survival of the Fittest« (Darwin 1872, 63).

»Die Selectionstheorie beruht auf folgenden drei Voraussetzungen: 1) dass Thiere und die Pflanzen variiren, 2) dass Eingenthümlichkeiten der Erzeuger sich auf die Nachkommen vererben, 3) dass jede Thier- und Pflanzenart eine grössere Zahl von Nachkommen erzeugt, als zur Erhaltung der bereits vorhandenen Individuenzahl nöthig wäre« (Müller 1873, 418).

»Die natürliche Züchtung beruht auf denselben drei Faktoren wie die künstliche: auf der Variabilität, der Vererbung und der Auswahl zur Nachzucht, welch' letztere aber hier nicht durch einen Züchter erfolgt, sondern durch das, was Darwin den ›Kampf ums Dasein‹ genannt hat« (Weismann 1909, 3; vgl. 1893, 59).

»[D]ie Auslese [… ist] eine Vermehrung bzw. Verminderung bestimmter erblicher Formen durch besonders große bzw. besonders geringe Fruchtbarkeit derselben« (Siemens 1917/23, 56).

»Natural selection entails differential survival and reproduction […;] differential reproduction of phenotypes leads to a differential reproduction of genotypes« (Lerner & Dempster 1947, 19).

»It is the principle that there is, in the first place, heritable variation in different directions, and that this is followed by differential survival and multiplication of the variants« (Muller 1949, 460).

»[D]ie allgemeine Erscheinung, daß bei Vorhandensein von Eignungsunterschieden diejenigen Organismen mit größerer Wahrscheinlichkeit zur Fortpflanzung gelangen – und damit quantitativ stärker am Aufbau der Folgegeneration beteiligt sind –, die den gegebenen Umweltbedingungen am besten entsprechen« (ABC Biologie 1967, 758).

»[M]odern Darwinism […] asserts that the organisms now living have evolved from ancestral organisms of a different nature and offers the fossil record as direct evidence. Moreover, it asserts that the mechanism of this change is embodied in three principles: (1) different individuals in a species have different morphologies, physiologies, behaviors, that is, there is variation; (2) there is a correlation between the form of the parents and the offspring, that is, the variation is heritable; and (3) different variants have different rates of survival and reproduction in different environments« (Lewontin 1968, 207).

»Organisms with useful variations have a better chance of surviving and reproducing than organisms with injurious variations« (Ruse 1971, 335).

»Selektion ist die Gesetzmäßigkeit, nach der die Beziehungen der Subsysteme des Organismus untereinander als auch die Beziehung zwischen diesen Systemen – oder dem ganzen Organismus – und der Umwelt entscheiden, ob und welche Erbinformationen weitergegeben werden« (Gutmann & Peters 1973, 158).

»[T]he differential survival and reproduction of genetically variant individuals« (Ayala 1978, 56).

»[S]election […] is differential survival and reproduction – and no more« (Futuyma 1979, 292).

»[S]election: a process in which the differential extinction and proliferation of interactors cause the differential perpetuation of the relevant replicators« (Hull 1980, 96).

»Principle of Natural Selection: Organisms enjoy differential reproductive success in virtue of some heritable characteristics that they possess. In a given environment, certain characteristics will, among those of the population at large, confer greater reproductive advantage to those which possess them« (Bradie & Gromko 1981, 8).

»Natural selection is one kind of cause. […] There are *two* concepts of selection that we must pry apart. There is *selection of objects* and there is *selection for properties*. […] ›Selection of‹ pertains to the *effects* of a selection process, whereas ›selection for‹ describes its *cause*. To say that there is selection for a given property means that having that property *causes* success in survival and reproduction. But to say that a given sort of object was selected is merely to say that the result of the selection process was to increase the representation of that kind of object« (Sober 1984, 14; 100).

»([N]atürliche) Auslese, ein v. der Merkmalsausprägung (Phänotyp) der Individuen abhängiger Vorgang. Individuen mit unterschiedl. Phänotypen haben einen unterschiedl. Fortpflanzungserfolg. Diesen abgestuften Erfolg nennt man S. Über Generationen führt dieser Vorgang der S. zur Veränderung der Anpassungen. Veränderung v. Anpassung ist aber nur eine andere Bez. für Evolution« (Lexikon der Biologie, Bd. 7 (1986), 396f.).

»The nonrandom survival and reproductive success of a small percentage of the individuals of a population owing to their possession of, at that moment, characters which enhance their ability to survive and reproduce« (Mayr 1991, 183).

»[V]on C.R. Darwin in die Biologie eingeführter Terminus zur Bezeichnung der Methode, in Organismen erbliche Merkmale zu fixieren bzw. Merkmalsänderungen unterschiedlicher Art (morphologische, physiologische, ethologische) in einer bestimmten Richtung zu kumulieren. […]

die Natur [kann] diejenigen Organismen, die den vorliegenden Umweltbedingungen besser angepasst […] sind, begünstigen und häufiger zur Fortpflanzung zulassen« (McLaughlin 1995, 764).	»Selection and drift are not forces acting on populations; they are statistical properties of an assemblage of ›trial‹ events: births, deaths and reproduction. The only genuine forces going on in evolution are those taking place at the level of individuals (or lower) and none of these (and no aggregate of these) can be identified with either selection or drift« (Walsh, Lewens & Ariew 2002, 453).
»Selection explains trait frequencies within a population. The frequency of a trait within a population is not a property of an individual; it is a property of a population. Thus natural selection explains population-level phenomena« (Walsh 1998, 252).	»Natural selection is supposed to result whenever there are heritable differences in fitness between biological entities in a population« (Pigliucci & Kaplan 2006, 17).
»[W]e define selection as repeated cycles of replication, variation, and environmental interaction so structured that environmental interaction causes replication to be differential. The net effect is the evolution of the lineages produced by this process« (Hull, Langman & Glenn 2001, 53).	»[D]as Phänomen, dass bei unterschiedl. Merkmalsausprägung (Phänotyp) Individuen, die den gegebenen Umweltbedingungen gut angepasst sind, zu höherem Fortpflanzungserfolg kommen als weniger angepasste und somit in der Folgegeneration stärker vertreten sind« Brockhaus 2006, 5).

Tab. 255. Definitionen und Erläuterungen des Selektionsbegriffs.

England (↑Anpassung: Abb. 12). J.W. Tutt stellt bereits in den 1890er Jahren die These auf, dass sich dunkle Formen dieses Schmetterlings ausbreiten, nachdem durch Industrieabgase ihr Lebensraum, die Birkenrinden, dunkel gefärbt wurde und die hellen Formen dadurch auffälliger für Feinde wurden.[175] Experimentelle Untersuchungen mittels des Aussetzens von Schmetterlingen auf unterschiedlichen Versuchsflächen im Freiland legen nahe, dass dies durch die größere Auffälligkeit der hellen Formen auf den dunklen Rinden erklärt werden kann.[176] Genauere Prüfungen dieses Falles haben die ursprünglichen Schlussfolgerungen allerdings in Frage gestellt: Die nachtaktiven Falter halten sich tagsüber oft im feinen Geäst der Baumkronen auf und nicht auf den Baumstämmen[177]; außerdem wird der Vorwurf erhoben, die experimentellen Daten in den Untersuchungen H.B.D. Kettlewells, des bekanntesten Birkenspannerforschers, seien manipuliert worden, um eine Selektion gegen die hellen Formen eindeutig belegen zu können[178] – ein Vorwurf, der aber als entkräftet gilt[179]. Viele experimentelle Daten sprechen weiterhin dafür, die Ausbreitung dunkler Formen von Schmetterlingen durch Selektion zu erklären.[180]

Neben diesem Fall des Industriemelanismus werden im 20. Jahrhundert viele andere dokumentiert, die eine Selektion in der Natur detailliert belegen.[181]

»Differenzielle Reproduktion«

Fishers Einsicht, dass die Selektion wenig mit einem Kampf (»struggle«) zwischen Individuen zu tun haben muss, sondern allein auf der unterschiedlichen Reproduktion von Individuen beruhen kann, wird seit Mitte der 1940er Jahre mittels der Identifizierung der Selektion mit der ***differenziellen Reproduktion*** (engl. »differential reproduction«) von Individuen verschiedener Typen aufgegriffen. Das Konzept der differenziellen Reproduktion bildet seit dieser Zeit den Kern der meisten Definitionen des Selektionsbegriffs (vgl. Tab. 255).[182] Der Ausdruck ›differenzielle Reproduktion‹ wird seit den 1920er Jahren im soziologischen und politischen Kontext verwendet und bezieht sich dabei auf die unterschiedlichen Fortpflanzungsraten von Menschen verschiedener sozialer Schichten.[183] Seit den 1930er Jahren wird die Formulierung auch in der Biologie verwendet[184]; für die später so beliebte Erläuterung des Mechanismus der Selektion wird der Ausdruck aber erst seit Ende der 1940er Jahre eingesetzt (Lerner & Dempster 1948: »Natural selection entails differential survival or reproduction […] differential reproduction of phenotypes leads to a differential reproduction of genotypes«[185]). Auch H.J. Muller definiert die Selektion 1949 als das *differenzielle Überleben* und die *differenzielle Vermehrung* von Varianten (»differential survival and multiplication of the variants«), oder kurz als differenzielle Vermehrung von verschiedenen Variationen (»differential multiplication of diverse variations«).[186]

Für G.G. Simpson, der den Ausdruck ›differenzielle Reproduktion‹ seit 1949 häufig verwendet[187], stellt das damit Bezeichnete ein friedliches Geschehen (»peaceful process«) dar, das nicht auf Kampf und Konkurrenz, sondern auf unterschiedlicher Effizienz in der Nutzung von Ressourcen oder unterschiedlich guter Integration in eine ökologische Situation beruht.[188] Der Prozess der differenziellen Reproduktion bedingt Simpson zufolge nicht nur eine Selektion; er

wird mit dieser ausdrücklich identifiziert.[189] Das neodarwinistische Verständnis der Selektion als differenzielle Reproduktion sieht Simpson in einem Kontrast zum darwinschen Selektionsverständnis, insofern nach Darwin die Selektion das Ergebnis des Todes von Individuen und eines allgemeinen Kampfes ums Überleben sei: »In the Darwinian system, natural selection was elimination, death, of the unfit and survival of the fit in a struggle for existence«.[190] 1953 unterscheidet Simpson zwischen dem darwinistischen Konzept der *differenziellen Mortalität* und dem neodarwinistischen Konzept der *differenziellen Reproduktion*.[191] Er differenziert zwischen beiden Formen auch mittels der Begriffe ***darwinsche Selektion*** (»Darwinian selection«) und ***nicht-darwinsche Selektion*** (»non-Darwinian selection«) oder *genetische Selektion* (»genetical selection«).[192] Simpson hält die darwinsche Selektion für einen Sonderfall der nicht-darwinschen Selektion, insofern jede differenzielle Mortalität eine differenzielle Reproduktion zur Folge hat.

Sachlich ist es allerdings nicht korrekt, Darwin die Auffassung zuzuschreiben, die Natürliche Selektion sei allein durch die unterschiedliche Überlebensrate der Individuen bedingt. Darwin schließt vielmehr ausdrücklich auch die differenzielle Reproduktion als eine Komponente der Selektion ein (»including […] not only the life of the individual, but success in leaving progeny«).[193] Als angepasste Individuen identifiziert er diejenigen mit der größten Wahrscheinlichkeit des Überlebens *und* Fortpflanzens (»the best chance of surviving and of procreating their kind«).[194]

Der Ausdruck ›darwinsche Selektion‹ (engl. »Darwinian selection«) erscheint bereits seit den 1870er Jahren.[195] Hervorgehoben wird dabei häufig, dass mit der darwinschen Selektion ein Mechanismus der Entwicklung ohne Zielgerichtetheit formuliert werden kann, auch im Bereich sozialer Phänomene des Menschen: »Finality is found nowhere in creation; […] a progress from savage to civilised times is established, by a kind of Darwinian selection, even in dress«.[196] Viele Biologen, gerade im deutschsprachigen Bereich, halten es aber für nicht möglich, dass der Mechanismus der darwinschen Selektion tatsächlich die Vielfalt des Lebens hervorgebracht hat; T. Eimer spricht daher 1895 von der »Ohnmacht der Darwin'schen Naturzüchtung«[197].

Mit dem Ziel, über einen neutralen deskriptiven Terminus für die Grundlage des Selektionsmechanismus zu verfügen, führen S.J. Gould und seine Mitarbeiter in den frühen 1980er Jahren den Ausdruck ***Plurifaktion*** (»making more«) ein.[198] Damit soll zum Ausdruck gebracht werden, dass der Prozess der Natürlichen Selektion auf nichts anderem als der relativ stärkeren Vermehrung der Organismen eines Typs im Vergleich zu solchen anderer Typen beruht.

Komponenten der Selektion

Simpsons Unterscheidung von darwinscher und nicht-darwinscher Selektion zielt bereits auf die Differenzierung verschiedener Komponenten der Selektion (vgl. Tab. 256). Weil aber Darwin nicht der Auffassung ist, alle Selektion beruhe auf differenziellem Überleben und Sterben, ist die Bezeichnung ›darwinsche Selektion‹ in dieser Bedeutung unglücklich. Präziser wären die deskriptiven Formulierungen ***Überlebensselektion*** (Lankester 1892: »a survival selection in tropical regions of such varieties [of dark-skinned varieties of men]«[199]) oder *Mortalitätsselektion* (»mortality selection«)[200] – dieser letztere Ausdruck findet sich in Bezug auf die Populationsdynamik des Menschen, ohne aber ein fester Terminus zu sein, seit Beginn des 20. Jahrhunderts[201] – und ***Reproduktionsselektion*** (Pearson 1895: »natural, sexual and reproductive selection«[202]; 1896: »natural selection, at first sight, checks reproductive selection, greater fertility connoting a greater death-rate«[203]).

Im Kontext der Eugenik etabliert sich in Deutschland am Ende des ersten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts die Unterscheidung zwischen ***Lebensauslese*** und ***Fortpflanzungsauslese***. W. Schallmayer führt diese Differenzierung 1907 ein.[204] Er plädiert in diesem Zusammenhang dafür, »die in der Natur herrschende rohe Lebensauslese durch eine eugenische Fortpflanzungsauslese zu ersetzen, wie es das Ideal der modernen Sozialeugenik ist«.[205] 1908 stellt Schallmayer neben die ›Lebensauslese‹ die

Fortpflanzungsauslese oder Selektion.				
Natürliche Auslese			Künstliche Auslese	
Natürliche Lebens-auslese	Natürliche Fruchtbarkeitsauslese		Künstl. Lebens-auslese	Künstliche Fruchtbar-keitsauslese
	Geschlechtl. Zuchtwahl Darwins	Prolifikationsauslese (d. i. die natürl. Fruchtbarkeits-auslese nach Abzug der geschlechtlichen Zuchtwahl Darwins)		

Abb. 466. Komponenten der Selektion (aus Schallmayer, W. (1910). Vererbung und Auslese in ihrer soziologischen und politischen Bedeutung: 36).

Keimauslese[206] und 1909 die ***Fruchtbarkeitsauslese*** (»Nicht auf Lebensauslese, sondern auf Fortpflanzungs- und Fruchtbarkeitsauslese setzt die Eugenik ihre Hoffnung«)[207]. 1910 ordnet Schallmayer seine Begrifflichkeit in der Weise, dass er festhält, »Lebensauslese« und »Fruchtbarkeitsauslese« ergänzten sich zur »Fortpflanzungsauslese« (vgl. Abb. 466).[208]

H.W. Siemens ist in seiner mehrfach aufgelegten und ins Englische übersetzten Monografie zur »Rassenhygiene« 1923 der Auffassung, im »biologischen Sinne« gebe es »nur eine Art von Auslese: die Fruchtbarkeits-Auslese«[209] (engl. 1924: »In a biological sense there is […] only one kind of selection, namely, fertility-selection«[210]). Denn: »Der Tod des Einzelwesens als solches hat […] mit dem Wesen der Auslese gar nichts zu tun, er ist nur ein häufiges Mittel dazu. Das Wesen der Ausmerze besteht allein darin, daß ein Einzelwesen wenig oder gar keine Nachkommenschaft hat«.[211]

Die Gegenüberstellung von *Überlebens-* und *Reproduktionsselektion* wird 1942 von J.S. Huxley betont.[212] Alternativ dazu ist auch die Unterscheidung von *Selektion für das Überleben* (»selection for survival«[213]) und *Selektion für die Fortpflanzung* (»selection for reproduction«[214]) in Gebrauch[215] (vgl. auch Eibl 2009: »Überlebens- oder Fortpflanzungsselektion«[216]). Die stärkste terminologische Etablierung weisen die Ausdrücke ***Viabilitätsselektion*** (Thompson & Winder 1947: »viability selection«[217]) oder *Letalselektion* (Dahlberg 1947: »lethal selection«[218]) und ***Fertilitätsselektion*** (Barker 1924: »fertility-selection«[219]; Dahlberg 1947: »fertility selection«[220]) oder *Fekunditätsselektion* (Castle 1916: »fecundity selection«[221]) auf (↑Fortpflanzung).

Auf der Ebene von Merkmalen wird diesen Komponenten der Selektion entsprechend ein ***Überlebenswert*** (Osborn 1895: »survival value«[222]) bzw. ein ***reproduktiver Wert*** (Fisher 1930: »reproductive value«[223]) zugeschrieben (vgl. auch Dobzhansky 1968: »Adaptedness to Survive and to Reproduce«[224]). Die beiden Ausdrücke haben allerdings eine unterschiedliche theoretische Einbindung erfahren: Während der Überlebenswert meist rein qualitativ einem Merkmal zugeschrieben wird, das für das Überleben eines Organismus nützlich ist, erfolgte die Einführung des Konzepts des reproduktiven Werts im Rahmen von R.A. Fishers populationstheoretischer Modellierung von Selektionsprozessen als ein quantitatives Maß, nämlich als der durchschnittliche Beitrag eines Individuums eines bestimmten Alters für die Hervorbringung der Individuen der nächsten Generation (»To what extent will persons of this age, on the average, contribute to the ancestry of future generations«[225]). Alle Merkmale eines Organismus (oder eines Genotyps), die für seine Überlebens- und seine Fortpflanzungswahrscheinlichkeit relevant sind, beeinflussen seinen reproduktiven Wert. Der reproduktive Wert ist damit die Größe, die für einen Typ von Organismen in Evolutionsprozessen maximiert wird. Definitionsgemäß werden sich unter dem Einfluss von Selektion diejenigen Typen von Organismen in einer Population ausbreiten, die einen relativ hohen reproduktiven Wert aufweisen. Bereits bevor Fisher den Ausdruck ›reproduktiver Wert‹ in diesem technischen Sinn einführt, wird er verwendet, allerdings nicht in der späteren terminologischen Bedeutung.[226]

Zusammenfassend werden Überlebens- und Reproduktionswert seit dem Ende des 19. Jahrhunderts ***Anpassungswert*** genannt (Romanes 1895: »adaptive value«[227]). Weitgehend gleichbedeutend wird der Terminus ***Selektionswert*** verwendet (Romanes 1892: »selective value«).[228] Ein hoher Selektionswert wird Merkmalen zugeschrieben, die einen positiven Einfluss auf die Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit eines Organismus haben. Auch von *biologischem Wert* (»biological value«) ist die Rede. M. Mahner und M. Bunge verstehen unter einem biologischen Wert oder ***Biowert*** (»biovalue«) alle Eigenschaften eines Organismus, die seine Fähigkeit zum Durchlaufen seines artspezifischen Lebenszyklus fördern (»to undergo its species-specific life-history«).[229] In diesem nicht-ökonomischen Sinn

1	Viabilitätsselektion (Selektion für das Überleben)
1.1	Homöostaseselektion (Selektion zur Integration des Organismus, zur Steigerung der Effizienz des Schutzes und der Ernährung)
1.2	Anpassungsselektion (Selektion zur Umweltanpassung)
2	Fekunditätsselektion (Selektion für die Fortpflanzung)
2.1	Sexuelle Selektion (Selektion zur Partnerfindung)
2.1.1	Intersexuelle Selektion (Selektion durch Wahl eines Partners)
2.1.2	Intrasexuelle Selektion (Selektion durch Konkurrenz unter Geschlechtsgenossen)
1.2	Fertilitätsselektion (Selektion zur Produktion einer hohen Anzahl von Nachkommen nach der Befruchtung)
1.3	Epimeletische Selektion (Selektion für Brutpflege)

Tab. 256. Komponenten der Natürlichen Selektion.

wird der Ausdruck ›Biowert‹ 1979 von M. Bunge eingeführt.[230]

Selektion und Konkurrenz

Wird die Selektion als differenzielle Reproduktion verstanden, dann wird die für Darwin so wichtige Verbindung von Konkurrenz und Selektion in gewissem Sinne aufgegeben: Für das Vorliegen von Selektion im Sinne der relativen Ausbreitung eines Typs von Organismen im Vergleich zu anderen muss eine Begrenzung der Ressourcen nicht vorausgesetzt werden. Darauf weist 1953 bereits R.A. Fisher hin, indem er feststellt, dass es in der Selektion nicht um einen Kampf unter den Organismen geht, sondern allein um ihre differenzielle Reproduktion, die auch ohne Konkurrenz vorhanden sein könne.[231] Zur gleichen Einsicht gelangt 1957 L.C. Birch.[232]

In einer bekannten Begriffsbestimmung legt R.C. Lewontin den Mechanismus der darwinschen Evolution 1968 als Resultante aus drei Voraussetzungen fest: (1) Variation (»different individuals in a species have different morphologies, physiologies, behaviors, that is, there is variation«) (2) Vererbung der Variation (»there is a correlation between the form of the parents and the offspring, that is, the variation is heritable«) und (3) differenzielle Überlebens und Fortpflanzungsraten aufgrund der Variation (»different variants have different rates of survival and reproduction in different environments«).[233] Vor dem Hintergrund dieser Definition kann Lewontin 1970 dezidiert feststellen, es könne Selektion auch bei unbegrenzter Ressourcenverfügbarkeit geben: »[T]he element of competition between organisms for a resource in short supply is not integral to the argument. Natural selection occurs even when two bacterial strains are growing logarithmically in an excess of nutrient broth if they have different division times«.[234]

Bei aller Betonung der Konkurrenz in der Evolutionstheorie kann also festgehalten werden, dass eine Konkurrenz um Ressourcen nur *ein* Mechanismus unter anderen ist, der eine differenzielle Reproduktion von Organismen nach sich zieht. Nicht jede Theorie der Evolution durch Selektion muss Konkurrenz als ein Element enthalten. Daneben ist auch die von Darwin so betonte Überproduktion von Nachkommen für das Wirken von Selektion nicht notwendig. Selbst wenn alle Organismen in einer Population überleben, kann es trotzdem eine Selektion geben.[235] Entscheidend für die Selektion ist allein die differenzielle Reproduktion – und nicht das differenzielle Überleben, das Darwin hervorhebt.

Selektion als Regelkreis?

Wiederholt wird die Selektion im 20. Jahrhundert als ein Regelungs- oder Rückkopplungsmechanismus konzipiert. Bereits A. Weismann behauptet 1902: »Naturzüchtung ist eine Selbstregulierung der Art im Sinne ihrer Erhaltung; ihr Resultat ist die unausgesetzte Anpassung der Art an ihre Lebensbedingungen«.[236] Konsequent weiter geht seit den 1940er Jahren I.I. Schmalhausen diesen Weg.[237] Nach Schmalhausen bildet die Biogeozönose, d.h. die Gemeinschaft der Lebewesen an einem Ort (↑Biozönose), den »Regulator« oder »Regler« für das geregelte System, die Population der Organismen einer Art. Die Population ist in zweifacher Weise kausal mit dem Regler verbunden: einerseits in »gerader Linie« oder »direkter Verbindung« von der Biogeozönose zur Population durch die Bildung und Vermehrung der Phänotypen innerhalb ihrer natürlichen Umwelt, andererseits in »Rückverbindung« durch eine Veränderung der Biogeozönose über das Wachstum der Populationen. Vermittelt wird die Rückverbindung immer durch die Individuen mit ihrem bestimmten Bau (Phänotypen). Die Veränderungen der Biogeozönose durch das Wachstum der Populationen ziehen nach diesem Modell Veränderungen der Lebensbedingungen der Individuen nach sich, so dass ein Kreislauf der Wirkungen entsteht. Schmalhausen sieht den Vorteil einer kybernetischen Betrachtung der Evolution gegenüber einer einfachen populationsgenetischen u.a. darin, dass die Prozesse der ontogenetischen Entwicklung stärker integriert werden können.[238] Die Selektion, d.h. »die differenzierte Sterblichkeit und die differenzierte Fortpflanzung« der Individuen sorge für eine Regulation des Verhältnisses der Population zur Biogeozönose im Sinne einer Anpassung.[239]

Eine etwas detailliertere Beschreibung der Selektion als Regelungsmechanismus entwickelt C.J. Bajema 1971 (vgl. Abb. 467). Nach seiner Auffassung ist die Selektion derjenige Rückkopplungsmechanismus, der die Bildung von genetischen Programmen kontrolliert und darüber eine Anpassung der Organismen an die Umwelt bewirkt. Über die Selektion würden Informationen über die Umwelt an den Genpool einer Population übermittelt, indem verschiedene Genotypen in einer Umwelt unterschiedliche Fortpflanzungsaussichten hätten.[240] In einem Schema, das Bajema gibt, fungiert der Genpool einer Population als kontrollierte Regelgröße und die differenzielle Reproduktion der Organismen als regelnde Stellgröße. Nach einer anderen Darstellung bildet eine Population das regulierte Objekt der Selektion, die Funktion des Regulators übernimmt die gesamte »Biogeozönose«. Beide sind durch zwei

unabhängige »Linien« der Übertragung miteinander verbunden: einer direkten Linie von der Biogeozönose zur Population, die auf einer genetischen Ebene liegt, und einer »Rückinformation«, die von der Population zur Biogeozönose läuft und in der (über Selektion vermittelten) Interaktion des Individuums mit seiner Umwelt besteht.[241] Die »Rückkopplung« der Selektion besteht nach diesem Schema nicht notwendig in einem Regulationsprozess, der eine Entität stabilisiert (»stabilisierende Selektion«; s.u.), sondern kann auch die Transformation einer Entität (des Genpools oder der Abstammungslinie) bewirken.

Zunächst naheliegend ist es, den Mechanismus der Selektion nach dem Modell des Regelkreises zu erläutern, weil Selektionsprozesse offenbar Rückwirkungen einschließen: Die Selektion für ein Merkmal hat Wirkungen auf die Frequenz von Phäno- und Genotypen in einer bestimmten Population und Umwelt. Diese Wirkungen sind *Rückwirkungen*, denn sie sind erst nach dem Auftauchen der Genotypen wirksam und beeinflussen deren zukünftige Häufigkeit. Die Selektion wirkt nicht antizipierend. Einige Autoren argumentieren ausdrücklich dafür, diese Rückwirkungen als *Rückkopplungen* im regulationstheoretischen Sinne anzusehen (↑Regulation/Rückkopplung). E. Manier betrachtet 1971 den Fortpflanzungserfolg von Organismen eines Typs in Abhängigkeit von der Ausprägung eines bestimmten Merkmals als die über Selektion geregelte Zustandsgröße.[242] D. Lack erläutert dies 1954 in einem Beispiel: In einer stabilen Population von Regenpfeifern gibt es eine hypothetische optimale Gelegegröße von vier Eiern. Abweichungen von dieser Gelegegröße (z.B. durch Mutationen) wirkt die Selektion entgegen: Genotypen, die kleinere Gelege produzieren, haben eine geringere Repräsentation in zukünftigen Generationen, weil die Brutpflegekapazität der Weibchen nicht voll ausgenutzt wird; Genotypen, die größere Gelege produzieren, überfordern die Brutpflegekapazität der Weibchen und haben daher ebenso einen selektiven Nachteil.[243] Zumindest vordergründig ähnelt dieser Prozess einem kybernetischen Regelvorgang: Die Konkurrenz mit den Artgenossen wirkt als eine Art Stellglied, über das der optimale Wert der Gelegegröße konstant gehalten wird.

Es gibt allerdings gewichtige Einwände dagegen, Konkurrenz im Kontext von Selektion als einen Korrekturprozess anzusehen, der dem Mechanismus einer kybernetischen Regelung strukturell gleicht. Diese Einwände arbeitet besonders R. Faber Mitte der 1980er Jahre heraus.[244] Gegen die Interpretation der Selektion als Regulation spricht vor allem die fehlende Unabhängigkeit der zwei Seiten des Regelmechanismus: Die regelnde Einheit (das »Stellglied«) fällt hier mit der Einheit zusammen, die die Abweichung von der Regelgröße misst (dem »Fühlglied«).[245] Es lässt sich damit kein von dem zu regelnden Prozess unabhängiger Regelmechanismus identifizieren: »Neither the species itself nor the species taken together with its environmental hazards admits of analysis into two subsystems, one of which regulates the other according to the model of negative feedback«.[246] Es besteht hier also keine Unterschiedenheit zwischen Subjekt und Objekt der Selektion; die Konkurrenz der Artgenossen bildet sowohl die Fühlkomponente als auch die Steuerkomponente des Reglers. Anders gesagt: Der Mechanismus der Selektion enthält kein Element, dem eine interne Repräsentation eines angestrebten Zielzustandes zugeschrieben werden kann, wie es für die

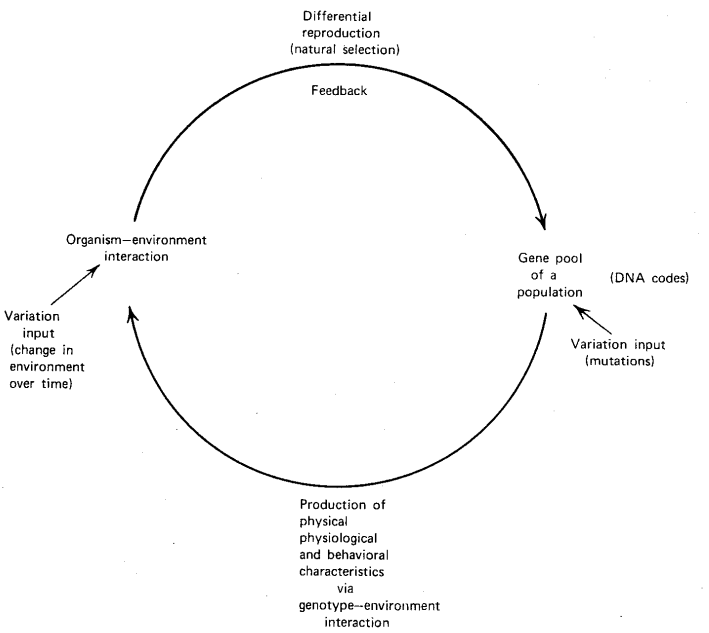


Abb. 467. Der Selektionsprozess als Regelkreis dargestellt (aus Bajema, C.J. (1971). Natural Selection in Human Populations: 3).

Stelleinheit z.B. eines Thermostaten charakteristisch ist. Nur im Fall der künstlichen Züchtung liegt eine solche interne Repräsentation eines Zielzustandes vor (»Purposive selection differs from mere sorting in that the selecting agent or mechanism has some internal orientation toward the selected object's performance in the future«[247]), nicht aber bei der Natürlichen Selektion: »There is no prior event or state which can be identified as the criterion or problem situation and which elicited the selection process. Therefore the selection is not a goal-directed one«.[248] Wegen dieser fehlenden Zielantizipation schlägt Faber vor, den Prozess der Natürlichen Selektion nicht als (zielorientierte) ›Selektion‹, sondern lediglich als ›Separation‹ oder ›Sortierung‹ zu bezeichnen: »the term ›selection‹ must be regarded as tendentious and misleading, since it implies (incorrectly) that the separation itself serves some end. ›Natural separation‹ would, I suppose, be more acceptable«.[249] Weil es in der Evolution keine vom Mechanismus der Separation unterschiedenen Kriterien der Selektion gebe, sei das Kriterium der Selektion vom Mechanismus der Separation klar zu trennen.[250]

Neben den explizit in regulationstheoretischer Begrifflichkeit verfassten Ansätzen zur Beschreibung und Analyse von Selektionsprozessen stehen andere integrative Ansätze, die es unternehmen, die Selektionstheorie in einem allgemeinen systemtheoretisch-kybernetischen Rahmen zu reformulieren. Dazu zählen die *Systemtheorie der Evolution* von R. Riedl[251] und die *Theorie der kybernetischen Evolution* von F. Schmidt[252] (↑Evolution).

Selektion im Anorganischen: »selectio primitiva«

Selektionstheorien sind in ihrer Anwendung nicht auf den Bereich der Lebewesen beschränkt. Auch im Anorganischen gibt es Vorgänge, die nach dem Mechanismus der Variation und Selektion gedeutet werden können. Dies gilt für alle Prozesse, bei denen verschiedene Gegenstände entstehen, diese sich aber nicht in gleicher Weise erhalten, sondern einige aufgrund ihrer Eigenschaften eine längere Existenzdauer haben als andere. N. Hartmann bezeichnet solche Vorgänge 1950 als »selectio primitiva«. Bei ihnen liegt eine differenzielle Erhaltung von Gegenständen vor, die sich selbst in einem dynamischen Gleichgewicht befinden, so dass »von allen Gebilden, welche entstehen, sich nur diejenigen erhalten können, in denen sich die Glieder, Teilprozesse und Kräfte gegenseitig ausgleichen, bzw. in Gang halten«.[253] Echte organische Selektion kommt nach Hartmann erst bei Gegenständen vor, die sich reproduzieren können.[254]

Primitive Formen der Reproduktion und Vererbung lassen sich bereits im Bereich des Anorganischen finden. A.G. Cairns Smith weist 1965 auf ein solches anorganisches Reproduktionsvermögen in Tonkristallen aus Siliziumoxid hin.[255] Die Kristalle können sich in ihrer Mikrostruktur durch den Austausch einzelner Ionen unterscheiden. Weil jedes Kristall als Keim zur Bildung weiterer Kristalle wirken kann, liegt eine einfache Form der Fortpflanzung und – wegen der weitergegebenen Unterschiede – auch der Vererbung vor. Außerdem können die Kristalle in Cairns-Smiths Modell weitere (organische) Moleküle anlagern, die sich je nach interner Struktur der Kristalle unterscheiden. Diese äußerlich angelagerten Moleküle können die Stabilität eines Kristalls erhöhen oder seine Rolle als Keim zur Bildung weiterer Kristalle, d.h. seine Reproduktionsfähigkeit verbessern. Sie können damit als der *Phänotyp* der Kristalle angesehen werden. Die Kristalle samt ihrer Hülle aus organischen Molekülen bilden dann also die Interaktionsform dieses Fortpflanzungssystems; an diesem greift die Selektion zwischen verschiedenen Kristallen wesentlich an. Der kristalline Kern stellt dagegen die Replikationsbasis dar, die die Struktur der neugebildeten Tochterkristalle festlegt. Cairns-Smith nimmt seine Vorstellungen zur Fortpflanzung von Siliziumkristallen nicht nur als Modell für eine außerbiologische Selektion, sondern er hält diese Kristalle auch für mögliche Kandidaten für die ersten Gene der Organismen auf der Erde.

Populär wurden die Überlegungen Cairns-Smiths v.a., nachdem R. Dawkins sie 1986 aufnimmt und ein Evolutionsszenario von Lehmklumpen mit unterschiedlichen Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten auf der jungen Erde entwirft.[256]

Gelegentlich wird sogar ein noch allgemeinerer Selektionsbegriff vertreten, so versteht H. Plessner 1928 das Konzept im Sinne eines Übergangs »von unentfalteten Potenzen zu Aktualitäten«, als »Einengung von Möglichkeiten«[257]: »Leben ist notwendiges Versäumnis seiner Möglichkeiten und darin Selektion«[258]. Zu klären wäre dabei, wie eine gerechtfertigte Zuschreibung von nicht verwirklichten Potenzen erfolgen kann. Denn sonst ließe sich mit diesem Selektionsbegriff jeder Prozess der Veränderung eines Gegenstandes als Selektion verstehen.

›Selektion‹ versus ›Separation‹ oder ›Sortierung‹

Verschiedentlich wird der Begriff der organischen Selektion gegenüber einfacheren Prozessen einer Ordnungsbildung im Bereich des Anorganischen abzugrenzen versucht. Nicht als Selektion im engeren Sinne gelten Vorgänge der *Sortierung*, z.B. die

Ablagerung von Kieselsteinen in einem Bach, die je nach ihrer Masse und Gestalt durch die Strömung des Wassers erfolgt. R. Faber plädiert dafür, jeden nicht durch ein vorgestelltes Ziel geleiteten Prozess (damit aber auch die organische Selektion) als *Separation* zu bezeichnen (»mere discrimination without a purpose«; s.o.).[259]

E.S. Vrba und S.J. Gould beziehen den Unterschied zwischen Selektion und ***Sortierung*** (»sorting«) 1986 auf die Differenz von adaptiver und nicht-adaptiver Evolution: Sortierung bezeichne allgemein die differenzielle Reproduktion von Individuen in einer Population; ›Selektion‹ sei dagegen eine besondere Form der Sortierung, nämlich diejenige, bei der die Ursache für die differenzielle Reproduktion in der nichtzufälligen Veränderung der Organismen liege, bei der die Veränderungen also auf regelmäßig auftretende Eigenschaften der Organismen zurückgeführt werden können, die damit als Anpassungen zu werten sind. ›Sortierung‹ bezeichnet in dieser Unterscheidung das bloße Resultat eines Prozesses; Selektion dagegen einen Mechanismus, der zu diesem Resultat führt.[260] Die Autoren wenden sich mit dieser Differenzierung gegen die verbreitete Identifizierung der Selektion mit der differenziellen Reproduktion von Individuen (vgl. Tab. 255) – z.B. durch D. Futuyma: »selection […] is differential survival and reproduction – and no more«[261]. Neben der Selektion könne auch genetische Drift (↑Evolution) eine Ursache differenzieller Reproduktion und damit von Sortierung sein. Außerdem könne die Sortierung von Elementen auf einer Ebene (z.B. der Ebene von Arten) das Ergebnis von Selektionsprozessen auf einer anderen Ebene (z.B. der der Individuen oder Gene) sein.

»Selektion von« versus *»Selektion für«*

Eine wichtige und vielzitierte Differenzierung zur Analyse von Selektionsprozessen führt E. Sober 1981 ein. Jede Selektion hat danach zwei Aspekte: Sie enthält eine *Selektion von* (»selection of«) einem Objekt und eine *Selektion für* (»selection for«) Eigenschaften (»properties«). Die Selektion von dem Objekt bezieht sich auf die Wirkung des Selektionsprozesses, die Selektion für die Eigenschaft auf dessen Ursache. Jede Selektion von Objekten geht mit einer Selektion für bestimmte ihrer Eigenschaften einher. Es kann allerdings eine Selektion für Eigenschaften geben, die mit keiner Selektion von Objekten verbunden ist, weil sich die Selektionsprozesse für verschiedene Eigenschaften gerade aufheben.[262] Und umgekehrt kann es Fälle einer Selektion für Eigenschaften von Objekten geben, die auch noch über andere, mit der ersten Eigenschaft korreliert auftretende Eigenschaften verfügen, für die gerade keine Selektion stattfindet. In einem einfachen Beispiel aus der anorganischen Natur: Kleine Steine werden in Bächen flussabwärts gespült; der Ort der Ablagerung der Steine hängt von ihrer Dichte ab: Steine mit geringer Dichte werden weiter transportiert als Steine mit großer Dichte; die Dichte hängt von der mineralischen Zusammensetzung der Steine ab und diese äußert sich außerdem in der Farbe der Steine. Wenn der Transport der Steine als ein Selektionsprozess betrachtet wird, dann liegt hier eine *Selektion für* die Dichte der Steine vor und daneben eine *Selektion von* ihrer Farbe, denn es ist die Dichte, die der kausale Grund für den unterschiedlichen Transport der Steine darstellt, nicht die Farbe.[263] Besonders relevant ist die Unterscheidung von ›Selektion von‹ und ›Selektion für‹ damit bei miteinander korrelierten Merkmalen.

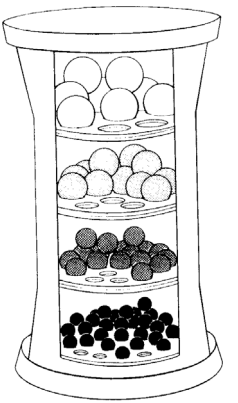


Abb. 468. Ein Spielzeug zur Illustration der Unterscheidung der Selektion für *eine Eigenschaft und der* Selektion von *einem Gegenstand. Die Selektion für eine Eigenschaft beruht auf einem kausalen Mechanismus. Weil es in diesem Beispiel ein kausaler Mechanismus ist, der die Kugeln nach ihrer Größe sortiert (je kleiner eine Kugel ist, desto tiefer fällt sie), nicht aber nach ihrer Farbe, liegt eine Sortierung (oder Selektion im weiten Sinne)* für *die Größe, nicht aber* für *die Farbe vor. Weil diese aber mit der Farbe korreliert ist, besteht zugleich eine Selektion von Kugeln nach ihrer Farbe (aus Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 99).*

Bemerkenswert ist an der Unterscheidung der beiden Aspekte der Selektion, so wie sie Sober einführt, dass die Konsequenzen der Selektion (die ›Selektion von‹) sich zwar auf konkrete Objekte bezieht (z.B. die Veränderung der Häufigkeit von Organismen in einer Population), die Ursache dieser Veränderung aber in ihren Eigenschaften liegen. Ursachen in einem Selektionsprozess sind damit Eigenschaften im Sinne von Eigenschaftsindividuen oder Eigenschaftsinstanziierungen, d.h. Eigenschaften, die an einer Entität

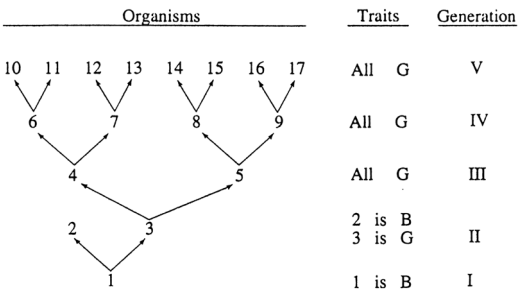


Abb. 469. Vererbung und Selektion in einem hypothetischen Stammbaum. Auf jeder horizontalen Ebene findet ein Selektionsprozess statt: In der zweiten Generation erfolgt eine Mutation, die positiv selektiert wird, so dass alle Individuen späterer Generationen diese Mutation aufweisen (Merkmal G). Selektion ist damit für die populationsweite Durchsetzung des Merkmals verantwortlich. Die adäquate kausale Erklärung dafür, dass ein Individuum der vierten oder fünften Generation dieses Merkmal aufweist, wird aber doch durch eine Theorie der (individuellen) Vererbung und nicht durch die auf Populationsphänomene ausgerichtete Selektionstheorie gegeben (aus Sober, E. (1995). Natural selection and distributive explanation: a reply to Neander. Br. J. Philos. Sci. 46, 384-397: 386).

auftreten und deren Häufigkeit der Instanziierung mit der Veränderung der Häufigkeiten der Objekte, an denen sie auftreten, variiert.

Nicht alle Wissenschaftsphilosophen schließen sich allerdings Sobers Auffassung an, dass die Entitäten für welche selektiert wird, Eigenschaften oder Merkmale sind. P. McLaughlin besteht 2001 darauf, dass auch die ›Selektion für‹ sich auf Organismen bezieht. Auch wenn ein Züchter die Eigenschaften seiner Tiere oder Pflanzen verändern will, seien es doch immer die ganzen Organismen, an denen er ansetzt.[264] In linguistischer Hinsicht weist McLaughlin darauf hin, dass auch die Rede von ›Selektion für‹ eines direkten Objektes bedarf und die »Eigenschaften« auch als Objekte verstanden werden können (z.B. könne die Selektion von Leoparden für ihre Punkte im Fell zur Tarnung auch als eine Selektion von Punkten beschrieben werden).[265] Zumindest der kausale Grund für die Veränderung ist aber auch in diesem Fall die Eigenschaft.

Erklärung von Merkmalen bei Individuen?

Die wissenschaftstheoretische Einschätzung der Selektionstheorie wird bis in die Gegenwart kontrovers diskutiert. Gegenstand der Auseinandersetzung bildet zunächst die Frage, ob die Selektion allein auf die Ebene der Population oder auch auf die des Individuums zu beziehen ist. Nach der zweiten Alternative, die K. Neander 1988 verteidigt, wären auch die individuellen Merkmale eines Organismus durch Selektion zu erklären.[266] Selektionstheoretisch kann danach beispielsweise nicht nur erklärt werden, warum sich das Merkmal des langen Halses in der Evolutionsgeschichte der Giraffen in deren Populationen ausgebreitet hat, sondern auch das Vorhandensein eines langen Halses bei einer einzelnen Giraffe.

Dagegen wendet E. Sober ein, dass die Selektion allein eine *Variationserklärung* (»variational explanation«) liefere, d.h. die Erklärung wesentlich nicht von individuellen Eigenschaften ausgehe, sondern von dem statistischen Wert der Variation von Eigenschaften in einer Population.[267] Die Selektion greife zwar an den Individuen der Population an, trotzdem bilde die Population den eigentlichen Gegenstand der Selektion. Die Selektionstheorie macht nach dieser Auffassung daher auch nur Aussagen über Prozesse auf der Ebene der Population, nicht aber auf der individuellen Ebene einzelner Organismen. Das wesentliche Erklärungsziel, die Anpassung der Organismen, erklärt sie über die Variation der *Merkmalsfitness* (»trait fitness«; ↑Anpassung), die ein Maß für die Wahrscheinlichkeit der Zu- oder Abnahme der Häufigkeit eines Merkmals in der Population ist, also über statistische Eigenschaften der Struktur einer Population.[268] Allein die Variation in der Merkmalsfitness, nicht aber in der Individualfitness ist es auch, die notwendig und hinreichend für die Veränderung in Populationen durch Selektion ist (↑Anpassung: Abb. 14).[269] Weil also nach dieser Argumentation der Ausgangspunkt und der Gegenstand der Selektion sich auf der Ebene von Populationen bewegt, weil er die Häufigkeit von Merkmalen (oder Genen) in einer Population betrifft, erscheint es naheliegend, die Merkmalsfrequenzen auch als den alleinigen Erklärungsgegenstand der Theorie zu betrachten. Merkmalshäufigkeiten sind aber keine Eigenschaften von Individuen, sondern von Populationen. Daher ist das Vorkommen eines Merkmals in einem Individuum zumindest kein direkt von der Selektionstheorie erklärter Sachverhalt. Die Selektionstheorie stellt einen allgemeinen begrifflichen Rahmen bereit, um zu erklären, warum sich bestimmte Merkmale in einer Population ausbreiten (über das Konzept der Merkmalsfitness), aber nicht warum ein bestimmtes Individuum über ein Merkmal verfügt.

Trotzdem wird die Selektionstheorie häufig als eine Theorie verstanden, die kausale Erklärungen für das Vorkommen von Merkmalen bei Individuen geben könne. Sie soll diese Merkmale als Ergebnis von vergangenen genetischen Änderungen in einer Population erklären. In mehreren hintereinander geschal-

teten Selektionsschritten wird die Häufigkeit eines Merkmals in einer Generation als kausaler Grund für das Vorliegen desselben Merkmals bei einem Individuum der nächsten Generation verstanden.[270] Auch bei einem nur einstufigen Selektionsprozess kann Selektion zumindest als Erklärung dafür angeführt werden, dass ein Individuum mit einem bestimmten Merkmal, d.h. ein Individuum eines bestimmten Typs, existiert.[271] Genaugenommen, so wenden die Kritiker dieser Sicht ein, sei es jedoch eher die individuelle Vererbung, die das Vorhandensein eines Merkmals in einem Individuum erkläre, und nicht die Selektion. Dahinter steht die Auffassung, dass die Identität eines Individuums über seinen Ursprung von bestimmten Elternindividuen definiert sei (»origin essentialism«) (vgl. Abb. 469).[272]

Die Kontroverse über den eigentlichen Gegenstand der Selektion spiegelt sich auch im unterschiedlichen Verständnis des Fitnessbegriffs. Fitnesswerte können sowohl Typen (Geno- oder Phänotypen) als auch einzelnen Organismen zugeschrieben werden. Weil die Fitness aber nur vor dem Hintergrund einer Population bestimmt werden kann, erscheint es eher gerechtfertigt, sie allein auf Typen und nicht auf Individuen zu beziehen.[273]

Merkmalsselektion und Merkmalsfitness

Insofern die Selektion vermittelt über die differenzielle Reproduktion von Individuen verschiedener Typen die unterschiedliche Ausbreitung von Merkmalen in einer Population betrifft, kann von einer ***Merkmalsselektion*** gesprochen werden. Der Ausdruck erscheint spätestens seit den 1960er Jahren (zunächst als »Selektion nach mehreren Merkmalen«; engl. »multiple trait selection«[274]; später als »trait selection mechanism«[275]). Theoretische Bedeutung kommt dem Konzept zu, insofern es eine Ebene der Selektion bezeichnet.

Aufbauend auf dem Konzept der Merkmalsselektion kann auch der Begriff der *Merkmalsfitness* (»trait fitness«) erarbeitet werden (↑Anpassung/Fitness).[276] Im Gegensatz zur Individualfitness ist die Merkmalsfitness die Eigenschaft eines Merkmal*stypes*, oder, anders gesagt, die durchschnittliche Fitness von Individuen, die ein bestimmtes Merkmal aufweisen. Mithilfe dieser Unterscheidung lässt sich der Begriff der *Drift* exakt bestimmen (↑Evolution/Drift).

Selektion als Kraft oder als statistischer Effekt

Verbreitet ist es, die Selektion als eine »Kraft« zu verstehen, die die Konstitution von Organismen formt und insbesondere eine Erklärung für ihre Anpassung liefert. Im Rahmen dieser »dynamischen Theorie«, die insbesondere E. Sober vertritt[277], wird die Selektion nicht von ihrem Ausgang, einer bestimmten Merkmalsverteilung, her entworfen, sondern als ein kausaler Prozess betrachtet. Die Selektion wird bestimmt als der kausale Vorgang der Veränderung der Merkmalsverteilung in einer Population, der durch die Variation der Merkmalsfitness verursacht ist. Als eine andere Ursache der Veränderung wird die Drift angesehen (↑Evolution): Sie kann komplementär zur Fitness bestimmt werden als die Veränderung der Merkmalsverteilung, die nicht durch die Merkmalsfitness, sondern durch einen Stichprobenfehler aufgrund einer zu kleinen Population verursacht ist. Die Unterscheidung von Drift und Selektion als zwei verschiedene Ursachen der Evolution wird als ein Argument für die Interpretation dieser Faktoren als Kräfte verwendet: Die kausale Unabhängigkeit der beiden Faktoren legt es nahe, sie als zwei verschiedene Kräfte zu deuten, die auch unabhängig voneinander manipuliert werden können.[278]

Diese Sicht gerät allerdings in die Kritik, v.a. vor dem Hintergrund der These, dass eine kausale Unabhängigkeit von Selektion und Drift tatsächlich nicht besteht. Wie besonders ausgehend von der mathematisch präzisen Definition des Fitnessbegriffs durch J.H. Gillespie aus den 1970er Jahren deutlich wird[279], bildet die Varianz der Merkmalsfitness eine Komponente der Fitness selbst. Die Fitness eines Merkmals hängt damit systematisch von der Populationsgröße ab; Drift und Selektion können nicht als kausal unabhängige Kräfte verstanden werden und lassen sich auch nicht unabhängig voneinander bestimmen; die Drift bildet vielmehr eine Komponente der Selektion.

D.M. Walsh und andere plädieren in den letzten Jahren daher dafür, Selektion und Drift als statistische Effekte zu verstehen und die Selektionstheorie insgesamt als eine statistische Theorie anzusehen. Die einzigen tatsächlichen Kräfte würden sich auf der Ebene von Individuen befinden und bestünden in individuellen Ereignissen der Geburt, des Todes, der Wanderung etc. (Walsh 2000: »Natural selection […] is merely the consequence of an assemblage of causal processes taking place at the individual level«[280]). Weil sie sich einfach als aggregierte Konsequenz der Ursachen auf individueller Ebene ergebe, stelle die Selektion keine über die kausalen Faktoren auf Ebene der Individuen hinausgehende Kraft dar. Walsh bezeichnet sie daher als einen *Pseudoprozess* (»pseudprocess«), der einem sich bewegenden Schatten ähnele.[281] Die Natürliche Selektion *verursacht* nicht Merkmalsverteilungen (und Genfrequenzen) – Selektion und Merkmalsverteilungen haben vielmehr ihre gemeinsame Ursache in den individuellen Überlebens- und Fortpflanzungsereignissen von Organis-

men verschiedenen Typs (Walsh, Lewens & Ariew 2002: »Selection and drift are not forces acting on populations; they are statistical properties of an assemblage of ›trial‹ events: births, deaths and reproduction«[282]; vgl. Tab. 255). M. Matthen und A. Ariew bringen dies 2002 dadurch zum Ausdruck, dass sie Selektion einfach mit dem Effekt des differenziellen Wachstums von Entitäten in einer Population identifizieren: »selection is not a cause of growth (or of the change in population characteristics) […]; it is the mathematical aggregate of growth taking place at different rates«).[283] Selektion ist damit auch nicht ein Faktor, der sich zu anderen kausalen Faktoren, wie Mutation, Migration und genetischer Drift, zu dem Gesamtgeschehen der Evolution addiert, sondern sie wird vielmehr als der sich aus der Addition aller Faktoren ergebende Trend der Veränderung verstanden. Als dieser aggregierende Trend ist die Selektion nicht selbst eine Kraft, sondern ein abstraktes Prinzip, das für seine Wirksamkeit auf eine Realisierung durch jeweils spezifische kausale Faktoren auf einer konkreten Ebene angewiesen ist (Matthen & Ariew 2009: »Natural selection is ontologically derivative on individual-level entities such as births, deaths, and mutations […]. It occurs in ensembles as a mathematical consequence of events that involve members of those ensembles«[284]).

Die Einschätzung der Selektionstheorie als statistische Theorie analog zur Thermodynamik bleibt jedoch in der Gegenwart umstritten. Weil die Selektion als Prozess betrachtet (und nicht nur vom Ergebnis aus beurteilt) die Organismen verändert, hat sie zumindest auch Elemente einer Kraft-Theorie.[285] Die Interpretation der statistischen Effekte auf der Populationsebene als Folge von Wahrscheinlichkeiten (Dipositionen) auf der Ebene von Individuen hat außerdem den Vorteil, näher an den biologischen Modellen zu stehen.[286]

Ihren historischen Ursprung hat die Beurteilung der Selektion als einer statistischen Theorie in den populationsgenetischen Ansätzen seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Auch Darwin wird von seinen Zeitgenossen bereits im Sinne des Begründers einer statistischen Theorie verstanden, besonders prägnant von C.S. Peirce, der 1877 lapidar bemerkt: »Mr. Darwin proposed to apply the statistical method to biology«.[287] Darwin geht in seiner Version der Selektionstheorie allerdings wesentlich vom Individuum und den Vorteilen individueller Varianten aus: Der Vorteil einzelner Variationen in Bezug auf Überleben und Fortpflanzung in einer jeweiligen Umwelt liegt dem Mechanismus der Selektion zugrunde. Im Gegensatz zu dieser kausalen, vom Individuum und seinem Bezug zur Umwelt ausgehenden Selektionstheorie bei Darwin steht das Selektionsmodell der Populationsgenetiker seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Diese Theorien gehen von vornherein von der Population als der Einheit aus, in der die Selektion wirksam ist; an die Seite der Vorstellung individueller Anpassungen in Bezug auf (primär) das Überleben tritt R.A Fishers Konzept des *reproduktiven Wertes* (s.o.).[288] Die Ausweitung der statistischen Interpretation der Selektion zu Beginn des 20. Jahrhunderts steht auch im Zusammenhang mit dem Zurückdrängen lamarckistischen Denkens in dieser Zeit: Die populationstheorietische Betrachtung wird bedeutend, wenn nicht mehr die Bedürfnisse des Individuums für die generationenübergreifenden Veränderungen verantwortlich gemacht werden können.

Populationsgenetische und phänotypische Modelle

In einer mathematisch exakten Beschreibung stehen sich seit Mitte des 20. Jahrhunderts Modelle auf der Ebene der Populationsgenetik und auf der Ebene phänotypischer Merkmale gegenüber. Weil die genauen genetischen Mechanismen für die Selektion relevant sein können, gelten allein Modelle auf genetischer Ebene als verlässlich (Lewontin 1974: »Because the transition between generations depends upon genetic laws, no sufficient description in terms of phenotypes alone is ever possible […]. The sufficient set of state variables for describing an evolutionary process within a population must include some information about the statistical distribution of genotypic frequencies«[289]). Mathematisch kann sogar gezeigt werden, dass die mittlere Fitness von Phänotypen aufgrund von Selektion auf genetischer Ebene abnimmt.[290] Die genauen genetischen Systeme in der Bestimmung von phänotypischen Merkmalen sind aber häufig nicht bekannt. Deshalb ist es verbreitet, die genetische Ebene zu vernachlässigen und Selektionsprozesse allein auf der phänotypischen Ebene zu beschreiben, und zwar im Rahmen von spieltheoretischen Optimalitätsmodellen, die von einer *evolutionär stabilen Strategie* (ESS) (↑Sozialverhalten) auf phänotypischer Ebene ausgehen. Dass für die langfristige Evolution, die von einer wiederholten Einführung von neuen Mutationen ausgeht, die für die phänotypische Ebene formulierten Modelle tatsächlich angemessen sein können, zeigt P. Hammerstein 1996 in seiner *Straßenbahn-Theorie der Evolution* (»streetcar theory of evolution«):[291] Auch wenn aufgrund unterschiedlicher genetischer Mechanismen der Verlauf der Evolution im Raum der Phänotypen verschieden sein kann, ist der Endpunkt (die Endstation der Straßenbahn) doch der gleiche

und lässt sich als ein Nash-Gleichgewicht, also ein Fitnessmaximum, das von keiner alternativen Strategie gestört werden kann, beschreiben. Für die langfristige Evolution besteht nach diesem Modell also eine Konvergenz von Modellen auf genetischer und phänotypischer Ebene.

Die Price-Gleichung

Eine einfache und elegante mathematische Beschreibung von Selektionsprozessen jeglicher Art entwickelt G. Price Anfang der 1970er Jahre.[292] Seine grundlegende Formel ist seit den 1990er Jahren als die *Price-Gleichung* (»Price equation«) bekannt (vgl. Abb. 470).[293] Price zielt mit seinem mathematischen Formalismus auf ein Modell, das alle Typen von Selektion im chemischen, genetischen und sozialen Bereich umfassen und einen ähnlich allgemeinen Status wie die Kommunikationstheorie einnehmen soll.[294] Zur mathematischen Beschreibung der Verwandtenselektion wird die Price-Gleichung bereits in den 1970er Jahren angewandt[295]; im Anschluss daran entwickelt sie sich zu einem zentralen Ausgangspunkt in der Diskussion über die Ebenen der Selektion[296] (s.u.). Durch die Bestimmung der beiden Terme auf der rechten Seite der Price-Gleichung werden in biologisch sinnvoller Weise die beiden Aspekte der Selektion zwischen Individuen in einer Generation (Kovarianzterm) und der Übertragungstreue eines Merkmals von einer Generation zur nächsten voneinander unterschieden. Die Besonderheit der Price-Gleichung besteht darin, dass sie Selektionsprozesse durch eine ungewöhnliche Verschränkung von Größen zweier Populationen beschreibt: Die Häufigkeit eines quantitativen Merkmals in einer (Nachfahren-) Population (q_i') wird nicht aus der Verteilung der Merkmale in dieser Population selbst bestimmt, sondern allein aus dem Anteil dieser Population, der von den Vorfahren mit dem betreffenden Merkmal in der Elterngeneration abstammt, gewichtet um die relative Fitness des Merkmals ($w_i/\bar{w}$), formal: $q_i' = q_i w_i/\bar{w}$.[297] Im Rahmen biologischer Argumentationen ist diese Verschränkung sinnvoll und vertraut, weil die Fitness allgemein als ein Maß verstanden wird, das die Veränderungen der Häufigkeit eines Merkmals in einer Population ausgehend von der Vorfahrenpopulation bestimmt. Interpretiert als zeitliche Veränderung einer Population enthält die Gleichung über den Faktor der Fitness auch ein teleologisches Moment: Die Verteilung eines Merkmals in einer Population wird im Hinblick auf ihre zukünftige gerichtete Veränderung bestimmt.

Kritisch wird gegen die allgemeine Anwendung der Price-Gleichung eingewandt, dass ihr Formalismus die Ebene der Gruppe auch in solchen Fällen als Selektionsebene postuliert, in denen dies nicht der Fall ist, in denen die vermeintliche Selektion auf Ebene der Gruppe vielmehr allein ein Nebenprodukt der Selektion auf Ebene der Individuen ist.[298] Zur Aufdeckung der kausalen Verhältnisse ist in diesem Fall das Verfahren der »Kontextanalyse« sinnvoller, das darin besteht, den Einfluss der Gruppeneigenschaften auf die Fitness als eine Korrelation darzustellen.[299] In der Kontextanalyse erscheinen die Individuen als die zentralen Einheiten, denen Fitnesswerte zugeschrieben werden (Sober 1984: »organisms […] are the benchmarks in terms of which group and genic selection are calibrated«[300]; Okasha: »focal levels«[301]). Sie hat daher die Konsequenz, auch in solchen Fällen die Gruppe als Ebene der Selektion zu postulieren, in denen keine Varianz in der Reproduktionshäufigkeit von Gruppen besteht, sondern allein ein Gruppeneffekt hinsichtlich der Fitness der Individuen vorliegt (»weiche Selektion«).[302] Ob diese Fälle als Gruppenselektion zu werten sind, ist umstritten.[303] Die quantitative Bestimmung der Anteile von Individual- und Gruppenselektion durch den Ansatz der Price-Gleichung und die Kontextanalyse führt hier zu unterschiedlichen Ergebnissen.

$$\Delta Q = Q_2 - Q_1 = \mathrm{Cov}(z,q)/\bar{z} + \Sigma z_i \Delta q_i / N\bar{z}$$

Abb. 470. Die Price-Gleichung zur allgemeinen mathematischen Beschreibung von Selektionsprozessen. Die Gleichung gliedert die Veränderung eines quantitativen Merkmals in einer Population (ΔQ; bei Price zunächst die Änderung der Häufigkeit eines Merkmals) in zwei Komponenten, denen eine klare biologische Bedeutung gegeben werden kann. Eine übliche Interpretation bezieht die Gleichung auf die Veränderung eines Merkmals von einer Generation zur nächsten. Die beiden Terme sind dann: (1) ein Kovarianzterm, der die statistische Verbindung zwischen dem Wert eines Merkmals von Individuen (q_i, z.B. der Körpergröße) und dessen Fitness (z_i; bei Price ursprünglich die Anzahl von Nachkommen) misst (Cov (z,q)), und (2) ein Übertragungsterm, der die Verlässlichkeit der Übertragung des Werts eines Merkmals von einer Generation in die nächste misst ($\Sigma z_i \Delta q_i$; dividiert durch einen normalisierenden Faktor). Die erste Komponente misst das Ausmaß, in dem ein Merkmal überhaupt der Selektion unterliegt (das »Selektionsdifferenzial«), bei starker Kovarianz des Merkmals mit der Fitness (z.B. großem Einfluss der Körpergröße auf die Fitness) ist dieser Wert groß. Die zweite Komponente misst die Zuverlässigkeit der Übertragung jedes Merkmals von einer Generation in die nächste (sie steht also in Verbindung mit der Heritabilität) (aus Price, G. (1970). Selection and covariance. Nature 227, 520-521: 520).

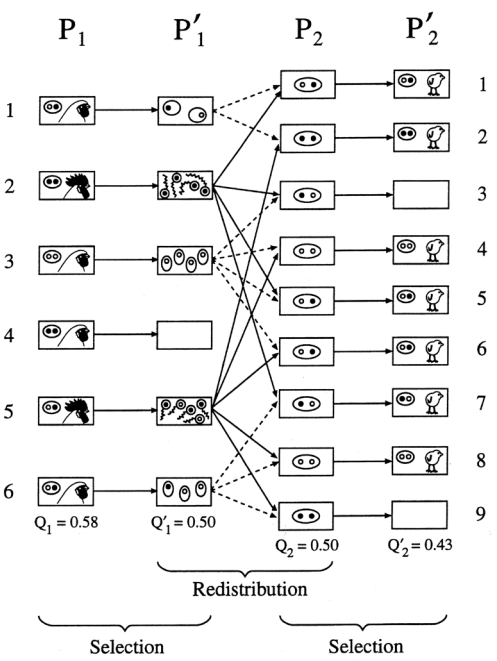


Abb. 471. Beispiel der Selektion zur Erläuterung der Größen in der Price-Gleichung. Der Prozess der Fortpflanzung von Haushühnern einer Population wird unterteilt in zwei Phasen der Selektion und eine Phase der Umverteilung der Merkmale: Die erste Phase der Selektion erfolgt bei der Erzeugung von Keimzellen, die zweite bei der Entwicklung von Küken aus den neukombinierten Keimzellen. Während der beiden Selektionsphasen verändert sich die Häufigkeit von Merkmalen: Das als schwarzer Punkt symbolisierte Merkmal (z.B. ein Phäno- oder Genotyp) wird in der Population während der beiden Selektionsphasen seltener; seine Häufigkeit ist über die Größe Q angegeben. Die Häufigkeit des Merkmals in der Tochtergeneration P´ ergibt sich aus der Häufigkeit in der Elterngeneration P, gewichtet über die Fitness des Merkmals ($Q_i' = Q_i w_i/w$). Es liegt eine Selektion vor, weil sich die Häufigkeit des Merkmals (Q) ändert (aus Price, G. [ca. 1971]. The nature of selection. J. theor. Biol. 175 (1995), 389-396: 393).

Selektion und Evolution

Darwin nennt seine Theorie nicht ›Evolutionstheorie‹ (↑Evolution), sondern bereits in seinem »Sketch« von 1842 ***Selektionstheorie*** (»theory of selection«[304]) und in seinem Hauptwerk von 1859 regelmäßig *Theorie der natürlichen Selektion* (»theory of natural selection«[305]). Die Kurzform wird später von E. Haeckel und den Begründern der synthetischen Theorie aufgenommen und ist bis in die Gegenwart verbreitet.[306] Im 20. Jahrhundert werden die Ausdrücke ›Evolutionstheorie‹ und ›Selektionstheorie‹ nicht selten äquivalent oder synonym verwendet; zumindest gilt die Selektionstheorie als das zentrale Element der Evolutionstheorie. Konzeptionell sind ›Evolution‹ und ›Selektion‹ aber wohl unterschieden: Das Vorliegen von Selektion ist weder hinreichend noch notwendig für Evolution im Sinne einer Transformation von Arten (d.h. der Erzeugung von Organismen einer Art durch Organismen, die einer anderen Art angehören). Das Vorliegen von Selektion ist nicht hinreichend für Evolution, weil sie einen stabilisierenden Effekt auf eine Merkmalsverteilung haben kann, z.B. indem sie gleichzeitig auf verschiedene Merkmale wirkt, so dass keine Veränderung der selektierten Objekte erfolgt; das Vorliegen von Selektion ist daneben nicht notwendig für Evolution, weil auch andere Faktoren zu einer Veränderung von Organismen führen können (nämlich Drift; ↑Evolution: Abb. 126). Durch ihren Effekt der Stabilisierung von Eigenschaften von Organismen (und Genfrequenzen) wirkt Selektion in vielen Fällen der Evolution als Veränderung direkt entgegen.[307] Bereits R.A. Fisher kann daher 1930 bemerken: »Natural Selection is not Evolution«.[308]

Konstitutions-Kontinuations-Korrelation

Der Terminus der Selektion ist heute in der Biologie als ein Konzept etabliert, das keine Bezüge zu einer intentionalistischen Planung enthält. Es bezeichnet das Muster eines komplexen Prozesses, der in seiner Grundstruktur eine Korrelation enthält, adäquat daher mit statistischen Mitteln zu beschreiben ist. In diesem Sinne lässt sich das Konzept der Selektion analysieren als die Korrelation zwischen den spezifischen Eigenschaften eines Organismus, also seiner Konstitution, und seiner Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit, also der Dauer der Kontinuation seiner spezifischen Konstitution in der Zeit. Diese Korrelation tritt wiederholt über viele Generationen auf, so dass es zu einer langfristigen Veränderung der Verteilung organismischer Konstitutionen kommt. Knapp formuliert ist die Selektion also eine *kumulative Konstitutions-Kontinuations-Korrelation* (↑Evolution: Tab. 66).

Anpassung oder Entwicklungszwang?

Nachdem besonders unter dem Einfluss der Soziobiologie in den späten 1960er und 70er Jahren jedes Merkmal von Organismen als durch Selektion in der Vergangenheit geformt angesehen wird (↑Anpassung/Adaptationismus), beginnt sich seit den späten 1970er Jahren die Einschätzung durchzusetzen, dass viele Merkmale nicht als Anpassungen an die Umwelt zu erklären sind, sondern allein aus der inneren Struktur des Organismus, d.h. den Einschränkungen (»constraints«; ↑Typus), die durch seinen

Bauplan gegeben sind. Besonders prominent verbindet sich diese These mit einem bekannten Aufsatz S.J. Goulds und R. Lewontins aus dem Jahr 1979, in dem sie die Merkmale von Organismen mit rein architektonisch bedingten, nicht durch ein spezielles Design geformten Elementen in Bauwerken vergleichen. Ebenso wie diese Elemente in Bauwerken seien auch viele Merkmale von Organismen nicht durch Selektion geformt, sondern vielmehr eine bloße Folge von bauplanbedingten Entwicklungszwängen: »constraints restrict possible paths and modes of change so strongly that the constraints themselves become much the most interesting aspect of evolution«.[309] Auch wenn die Entwicklungszwänge oder -einschränkungen als innere Anpassungen interpretiert werden können und sich damit dem allgemeinen Modell einer Selektion durch differenzielle Fitness einfügen, werden die auf den Bauplanvorstellungen aufbauenden Theorien oft als Alternative zur Selektionstheorie verstanden.

Empirischer Gehalt der Selektionstheorie

Bereits wenige Jahre nach der Formulierung des Selektionsprinzips durch Darwin wird ein grundsätzlicher Einwand dagegen vorgebracht, der in der Folge immer wieder auch von Wissenschaftstheoretikern und Philosophen, darunter so prominenten wie K. Popper und J. Fodor, aufgegriffen wird: der Vorwurf der empirischen Leere oder Tautologie dieses Prinzips (vgl. Tab. 257).[310] Der Vorwurf lautet: Mit dem Schema der Erklärung des im Vergleich zu Konkurrenten besseren Überlebens und Vermehrens von Organismen eines bestimmten Typs durch ihre Disposition zu eben diesem besseren Überleben und Vermehren sei doch keine substanzielle Erklärung gegeben, sondern allein eine Reformulierung des Explanandums. Von Seiten der Biologen, die der Selektionstheorie eine große Erklärungs- und Integrationskraft zuschreiben, wird diesem Vorwurf mehr oder weniger ratlos begegnet (↑Anpassung/Fitness). Von wissenschaftstheoretischer Seite wird die Einschätzung des Prinzips als Tautologie anfangs meist als Kritik an der Selektionstheorie gewertet, seit den 1950er Jahren dient sie dagegen zunehmend der Analyse ihres wissenschaftstheoretischen Status. A.R. Manser bezeichnet das Verfahren der zirkulären Definition von zentralen Begriffen (»circular definition of key terms«) 1965 als ein *konzeptionelles Schema* (»a conceptual scheme«) und nicht eine testbare Hypothese, dem aber trotzdem ein großer Wert für die Organisation der empirischen Forschung zukommen könne.[311] Die Tautologie des begrifflichen Rahmens wird also zugestanden und nicht als Schaden der Theorie angesehen. Eingestanden wird damit, dass das Selektionsprinzip für sich betrachtet nichts erklärt und – besonders in Verbindung mit dem Begriff der Fitness – allein als Platzhalter für eine jeweils mit empirischem Gehalt zu füllende Erklärung dient (↑Anpassung/Fitness).[312] Der Status des Selektionsprinzips als ein für sich gesehen empirisch leeres Schema kann auch als Ausdruck der Tatsache verstanden werden, dass es keine allgemeinen Gesetze der Evolution gibt und dass die Geschichte des Lebens eine von Kontingenzen geprägte Geschichte ohne Gesetze und ohne einheitliche Tendenz der Entwicklung ist – ein Zusammenhang, auf den J.J.C. Smart bereits 1963 hinweist[313] und der 2010 von J.A. Fodor und M. Piatelli-Palmarini erneut betont wird. Die Selektionstheorie formuliert keine Mechanismen des phänotypischen Wandels und keine Gesetze der Form oder Evolution und kann daher auch nicht als eine kausale Theorie verstanden werden (»a ›theory of causation‹ is exactly what the theory of selection is not«[314]). Die Anwendung der Theorie in Form von Anpassungserklärungen vollzieht sich in einer fallweisen Beurteilung, die aufgrund der jeweils konkreten Bezüge die Gestalt von Narrativen hat. Gemeinsam ist diesen Narrativen aber das kausale Schema, das mit dem Selektionsprinzip gegeben ist. Und diese Gemeinsamkeit bedingt es, dass das Selektionsprinzip den vereinheitlichenden Rahmen einer Vielzahl konkreter Forschungsprogramme bilden kann[315], oder, wie es A. Rosenberg 2006 formuliert: »Biology is history, but unlike human history, it is history for which the ›iron laws‹ of historical change have been found and codified in Darwin's theory of natural selection«.[316]

Selektionsebenen

Eine Diskussion über verschiedene Ebenen, auf denen eine Selektion wirksam ist, erfolgt seit Mitte der 1960er Jahre und entwickelt sich bis in die Gegenwart zu einer der am intensivsten geführten Kontroversen der Theoretischen Biologie.[317] N.E. Collias verwendet bereits 1944 den Ausdruck ›Selektionsebenen‹ (»we consider that two different levels of selection are involved – that of the individual and that of the group«).[318] Die Formulierung verbreitet sich aber erst seit den 1960er Jahren.[319]

Selektionseinheiten

Weitgehend äquivalent dazu wird in der Diskussion der Ausdruck ***Selektionseinheiten*** (»units of selection«) verwendet. Das Wort erscheint seit Ende des 19. Jahrhunderts, zuerst im Kontext der Züchtungs-

»To me the conception of this law of Nature [i.e. natural selection] came intuitively as a self-evident fact, almost without an effort of concentrated thought. Mr. Darwin here seems to have more merit in the discovery than I have had; to me it did not appear a discovery. He seems to have worked it out by inductive reason, slowly and with due caution to have made his way synthetically from fact to fact onwards; while with me it was by a general glance at the scheme of Nature that I estimated this select production of species as an à priori recognisable fact – an axiom requiring only to be pointed out to be admitted by unprejudiced minds of sufficient grasp« (Matthew 1860, xv).

»[W]hen once enunciated, the truth of his [Darwin's] hypothesis is so obvious as scarcely to need proof […;] natural selection has always been going on, is going on now, and must ever continue to go on […;] this [i]s an *à priori* certainty« (Spencer 1864, 445).

»Natural selection, is, when understood, so necessary & self-evident a principle« (Wallace 1866, 228).

»›Survival of the fittest‹ […] is sheer tautology, and simply returns us our question in the shape of an answer: We ask, Who is fit to survive? and we are answered, He who is very fit or the fittest« (Müller 1878, 100).

»Solche Cirkelschlüsse, die Aufstellung unmaßgeblicher Prämissen und die andauernde Verwechslung von Nützlichkeit und Selektion, widersprechen den elementarsten Forderungen an logisches Denken. Der immer von neuem sich schließende Gedankenkreis aber – die unaufhörlich sich wiederholende Logik des Drehorgelspiels dieser Art von Selektionslehre – läßt sich auch in den Satz fassen: weil alles nützlich ist, ist alles durch Selektion entstanden, und weil alles durch Selektion entsteht, ist alles nützlich« (Eimer 1897, 87).

»[Es gilt], daß die Richtigkeit der Selectionslehre nicht aus der Beobachtung spezieller Fälle in der Natur sich ergibt und auch nicht an solchen in ihrem ganzen Umfange geprüft werden kann, sondern daß sie eine logische Folgerung aus den allgemeinen Erfahrungstatsachen der Variabilität, des Geburtenüberschusses und des Kampfes ums Dasein darstellt« (Plate 1908, 122).

»Ein Liebhaber paradoxer Formulierungen könnte geradezu sagen, es sei der Haupteinwand gegen die Selektionstheorie, dass sie nicht widerlegt werden kann« (von Bertalanffy 1949, 90).

»Man sagte, das Selektionsprinzip sei eigentich ›eine Selbstverständlichkeit‹; es besage nichts, was nicht schon im Wesen des Lebendigen überhaupt liege. Natürlich ›müsse‹ das Unzweckmäßige, wo es überhaupt einmal auftauche, zugrunde gehen, sobald es mit dem Zweckmäßigen konkurriere, dieses allein aber müsse übrigbleiben. […] Daß es [d.i. das Selektionsprinzip] aber mit einer ›Selbstverständlichkeit‹ antwortet, ist sein Schade nicht. Wer das herausfindet, bestreitet das Selektionsprinzip nicht, sondern bestätigt es. Er liefert das Eingeständnis, daß dieses Prinzip einmal in seinem Wesen begriffen, auch rein in sich selbst einleuchtend ist. Was es besagt, ist eben kein bloßer Erfahrungssatz, sondern eine echt aprioriische Einsicht« (Hartmann 1950, 646).

»Darwin pointed out that in the struggle for existence it will be those most fitted to survive who do in fact survive – which is a complete truism – a self-evident truth. Or, put it another way – he said that Nature selected for survival only the fittest. But how could this statement be tested experimentally. What are the fittest? Simply those that survive. Nature selects for survival those that survive!« (Cannon 1958, 82).

»Natural selection, which was at first considered as though it were an hypothesis that was in need of experimental or observational confirmation, turns out on closer inspection to be a tautology, a statement of an inevitable although previously unrecognized relation. It states that the fittest individuals in a population (defined as those which leave most offspring) will leave most offspring. Once the statement is made, its truth is apparent. This fact in no way reduces the magnitude of Darwin's achievement; only after it was clearly formulated, could biologists realise the enormous power of the principle as a weapon of explanation« (Waddington 1960, 385).

»[I]n the theory of evolution we are concerned with the hereditary relationships of terrestrial creatures only, and so we are not concerned with laws in the strict sense. If we try to produce laws in the strict sense which describe evolutionary processes anywhere and anywhen it would seem that we can do so only by turning our propositions into mere tautologies. We can say that even in the great nebula in Andromeda the ›fittest‹ will survive, but this is to say nothing, for ›fittest‹ has to be defined in terms of ›survival‹« (Smart 1963, 59).

»[Darwin's theory] is not open to experimental refutation in the way that is normally expected of a scientific theory. […] The apparent irrefutability of the theory has two main sources, the circularity of the definition of the central terms of the theory and the lack of any serious alternative« (Manser 1965, 19; 32).

»[The attribution to ›natural selection‹] amounts to nothing more than a belief that there is some naturalistic explanation for these phenomena« (Chomsky 1968, 83).

»Darwinism is not a testable scientific theory, but a metaphysical research programme – a possible framework for testable scientific theories« (Popper 1974, 134).

»[I]f the theory of evolution were summarized as ›evolution is the survival of the fittest‹ and ›the fittest are those which survive‹, this two-axiom statement could be reduced to the single axiom ›evolution is the survival of the survivors‹, a clearly empty phrase. […] the pattern provided by some tautologies may lead to an ordering of the facts which the researcher might not otherwise see« (Peters 1976, 2; 11).

»[S]peculative evolutionary explanations have important unifying roles in the biomedical sciences […;] the evolutionary process provides a background naturalistic framework theory at a nearly metaphysical level of generality and testability, permitting heuristically useful functional and teleological language to be applied to organisms« (Schaffner 1993, 359).	»The mechanisms of evolution are the subject matter not of evolutionary theory but of the vignettes that natural history retails case by case. Evolution is a kind of history, and both are just one damned thing after another« (Fodor & Piatelli-Palmarini 2010, 135).
»[M]any of the general laws in evolutionary biology (the if/then statements provided by mathematical models) seem to be nonempirical. That is, once an evolutionary model is stated carefully, it often turns out to be a (nonempirical) mathematical truth. […] Physical laws are often empirical, but general models in evolutionary theory typically are not« (Sober 1993, 71; 72).	

Tab. 257. Charakterisierungen des Selektionsprinzips als empirisch leer oder tautologisch.

praxis von Kulturpflanzen und Haustieren (Webber 1896: »the individual may be termed the ›unit of selection‹. For instance, to produce a seedless fruit we would take seed from that individual which shows by an examination of numerous fruits that it has a tendency to produce seedlessness«[320]; Anonymus 1899: »The unit of selection is the individual. The superiority of one seed over others from the same individual, with respect to the transmission of characters, cannot be foretold«[321]). Neben dem Individuum gelten in Züchtungsexperimenten insbesondere auch die von einem Individuum produzierten Fortpflanzungseinheiten (insbesondere die Samen von Pflanzen) als Selektionseinheiten (Webber 1905: »The importance of considering the individual as the unit of selection under ordinary conditions was emphasized but it was pointed out that in some cases the selection of a fraction of an individual [e.g., the kernels in corn] will give quicker results«[322]).

Auf die Verhältnisse der Natürlichen Selektion überträgt J.M. Baldwin das Konzept in den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts. Anfangs unterscheidet er dabei Morphologie und Verhalten (die Physis und die Psyche) von Organismen sowie deren Einheit (das Psychophysische) als Einheiten der Selektion (1902: »it has been the psychophysical, not the physical alone, nor the mental alone, which has been the unit of selection in the main trend of evolution«[323]). Wenig später bezieht er das Konzept auf Individuum und Gruppe als zwei zu unterscheidende Selektionseinheiten in der Evolution des Menschen (1909: »[in man] the group becomes the unit of selection because it contains within it an effective social situation, and […] selection on the basis of the struggle of group with group is its method«[324]). 1911 weitet Baldwin diese Betrachtung auf die sozialen Insekten aus und stellt auch hier die Gruppe als eine relevante Selektionseinheit neben der des Individuums heraus (»the social Hymenoptera, where the group rather than the individual appeared as the unit of selection«[325]).

Die arbeitsteilig organisierten »Staaten« der sozialen Insekten bilden bereits für Darwin und auch in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts die am meisten diskutierte Einheit der Selektion oberhalb der Organisationsstufe der Individuen (Sturtevant 1938: »the colony is the unit of selection, to the exclusion of individual selection within the colony«[326]; Maynard Smith 1964: »The unit on which selection is operating is the group and not the individual«[327]). Allgemein wird diejenige Entität als eine Selektionseinheit angesehen, die in einem Selektionsprozess als eine Einheit reagiert (Slobodkin & Rapaport 1974: »responds to selective forces as a unit«[328]).

Gene, Individuen, Verwandte, Gruppen, Arten

Entsprechend der Ebene, auf der die Selektion wirksam ist, hat sich die Unterscheidung von »Genselektion«, »Individualselektion«, »Verwandtenselektion«, »Gruppenselektion« und »Artenselektion« etabliert (s.u.). Im Prinzip kann der Begriff der Selektion für jede Stufe der organischen Hierarchie angewendet werden, auf der replikationsfähige Entitäten vorliegen (also Gene, Chromosomen, Zellen, Individuen, Gruppen, Populationen, Arten und Biozönosen)[329], und zwar in doppelter Weise, wie E. Sober 1984 bemerkt: sowohl in Bezug auf die Objekte der Selektion als auch in Bezug auf die Eigenschaften, die dem Selektionsprozess kausal zugrunde liegen.[330]

Der historische Ursprung der Unterscheidung von Ebenen der Selektion unterhalb der des Individuums liegt in der populationsgenetischen Begründung der Evolutionstheorie in den 1920er und 30er Jahren. Die Protagonisten dieser theoretischen Fundierung der Evolutionstheorie, Fisher, Wright und Haldane, betrachten – anders als Darwin – nicht individuelle Organismen, sondern *Gene* als die Einheiten der Selektion. In ihrem mathematischen Ansatz zur Beschreibung der Selektion ist es ausdrücklich die Veränderung von Genhäufigkeiten in einer Population, die modelliert wird (↑Population).

Gen
(Fisher 1930; Williams 1966; Dawkins 1976)
Die unterste replikationsfähige biologische Einheit sind die Gene; ihre Variationen, die zu unterschiedlichen Merkmalen des Organismus führen, bedingen Änderungen ihrer Häufigkeit in der nächsten Generation.

Merkmal
(D.S. Wilson 1980; Sober 2001)
Merkmale, die nicht nur genetisch, sondern auch durch Umwelteinflüsse bedingte Eigenschaften von Organismen sind, zeigen eine Variation, die systematisch korreliert ist mit der Aussicht auf Erhaltung und Ausbreitung der Varianten.

Organismus
(Darwin 1858; Wallace 1858)
Als Individuen unterscheiden sich Organismen in ihren Eigenschaften, diese Unterschiede werden an die Nachkommen weitergegeben und sind relevant für ihre unterschiedlichen Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten.

Verwandtengruppe
(Fisher 1930; Hamilton 1963)
Verwandtengruppen variieren in Eigenschaften, die sich aus dem unterschiedlichen Verhalten der Gruppenmitglieder gegenüber Verwandten und Nicht-Verwandten ergeben (z.B. Helfersysteme, bei denen die Helfer sich selbst schädigen); diese Differenzen bedingen unterschiedlich langen Erhalt der Gruppen.

Soziale Gruppe
(Darwin 1871; Wynne-Ewards 1962)
Soziale Gruppen unterscheiden sich in Gruppeneigenschaften, die für den Erhalt der Gruppe maßgeblich sind (z.B. in statistischen Messgrößen wie dem Durchschnitt und der Varianz der Körpergröße oder die Heterozygotiefrequenz).

Art
(Stanley 1975)
Arten variieren in ihren Eigenschaften, die für ihre Existenzdauer relevant sind (z.B. Passung in ein ökologisches System, Nischenbreite, Populationsgröße).

Tab. 258. Ebenen der Selektion.

Vielen Autoren erscheint eine grundlegende Unterscheidung in der Analyse von Selektionsebenen besonders relevant: die Unterscheidung von sich reproduzierenden Einheiten auf der einen Seite und miteinander interagierenden Einheiten auf der anderen Seite. R. Dawkins führt 1976 für die erste Kategorie den Terminus ***Replikator*** (»replicator«) ein; er versteht darunter in erster Linie ein »Molekül«, genauer ein »Gen«, das er charakterisiert über die »außergewöhnliche Eigenschaft, Kopien seiner selbst herstellen zu können«.[331] Dawkins wählt einen bewusst neutralen Begriff, um Replikationsprozesse auf verschiedenen organischen Ebenen identifizieren zu können. Replikatoren bilden nach Dawkins die Einheiten, an denen die Selektion angreift; auf ihrer Ebene ist also Selektion wirksam. Dem Replikator stellt er die zweite Kategorie der ***Vehikel*** gegenüber, die von den Replikatoren für den effektiven Fortbestand ihrer Existenz konstruiert seien.[332] D. Hull übernimmt 1980 von Dawkins die Bezeichnung ›Replikator‹ und stellt ihr den seit dem verbreiteten Ausdruck ***Interaktor*** (»interactor«) gegenüber. Hull definiert einen Replikator als eine Entität, die ihre Struktur weitgehend unverändert über Fortpflanzung vervielfältigt (»replicator: an entity that passes on its structure largely intact in successive replications«). Unter einem ›Interaktor‹ vesteht er eine Entität, die als kohäsive Ganzheit mit ihrer Umwelt interagiert, so dass die Ursache ihrer (im Vergleich zu anderen solchen Entitäten) differenziellen Reproduktion in ihr selbst liegt (»interactor: an entity that interacts as a cohesive whole with its environment in such a way that this interaction causes replication to be differential«).[333] Die Replikation ist nach Hull eine hinreichende Bedingung für Evolution (im Sinne der differenziellen Reproduktion von unterschiedlichen Entitäten), nicht jedoch für den Prozess der Natürlichen Selektion, der eine kausale Interaktion von Entitäten enthält. Für die Definition von ›Selektion‹ ist bei Hull das Konzept der Interaktion zentral. Er bestimmt die Selektion als den Prozess, in dem das differenzielle Überleben und Vermehren von Interaktoren die Ursache für den differenziellen Fortbestand (»perpetuation«) der betreffenden Replikatoren ist (vgl. Tab. 255).[334]

Die Bezeichnung der Gene als ›Replikatoren‹, insbesondere als »Selbst-Replikatoren«, wird in den letzten Jahren allerdings kritisch gesehen (↑Fortpflanzung/Replikation). Denn es sind nicht die Gene selbst, die ihre Vervielfältigung bewirken, dies leistet allein der Zellapparat als Ganzer bzw. der Organismus. Nicht ein Gen, sondern allein ein Organismus bildet ein sich selbst replizierendes System, betont etwa R. Lewontin 1993.[335] J. Griesemer wendet außerdem ein, dass der Ausdruck ›Replikator‹ von den wesentlichen entwicklungsbiologischen Aspekten der Reproduktion abstrahiert: Für die Reproduktion der Organismen ist kennzeichnend, dass sie nicht ein bloßes Kopieren nach einem Vorbild darstellt, sondern sie darüber hinaus weitere entscheidende Eigenschaften aufweist, z.B. die materielle Überlappung von Eltern und Nachkommen (in den Keimzellen), die bei anderen Kopierprozessen nicht vorliegen muss (z.B. bei Fotokopien), und die Rekursivität, also die Fort-

setzung der Reproduktionsfähigkeit in jeder neuen Generation. Griesemer schlägt als angemesseneren Begriff zur Bezeichnung der Einheit der Reproduktion daher den Ausdruck *Reproduktor* (»reproducer«) vor (↑Fortpflanzung; Entwicklung: Tab. 52).[336]

Es kann aber darüber hinaus grundsätzlich bestritten werden, dass die Unterscheidung von Replikatoren und Interaktoren überhaupt relevant für eine Diskussion von Selektionsebenen ist. Eine allgemeine Charakterisierung der Evolution, wie sie etwa Lewontin gibt (s.o.), kommt ohne diese Unterscheidung aus. Entscheidend für die Wirksamkeit von Selektion ist die Ähnlichkeit der Nachkommen mit ihren Eltern, nicht notwendig ist dagegen die Herstellung dieser Ähnlichkeit über partikuläre Merkmalsträger (Replikatoren).[337] Die Vererbung muss also in keiner Weise in Form von separaten Teilchen erfolgen, um in der Selektion wirksam zu werden. Besonders im Kontext von Diskussionen einer kulturellen Evolution (↑Kultur) wird auf die Möglichkeit von Selektion und Evolution ohne partikuläre Träger der Vererbungseinheiten hingewiesen.[338]

Mehrebenenselektion

Kompliziert ist die Antwort auf die Frage, auf welcher Ebene die Selektion wirksam ist, weil sie nicht selten auf mehreren Ebenen gleichzeitig wirkt und weil es Nebenwirkungen der Selektion auf einer Ebene bezüglich der anderen Ebenen geben kann (vorausgesetzt die Selektion wird überhaupt als eine Kraft verstanden[339]; s.o.). Seit den frühen 1970er Jahren wird dieses Phänomen ***Mehrebenenselektion*** genannt (Darlingon 1972: »multilevel selection«[340]). Die Kovarianz der Fitness mit der Variation von Merkmalen auf einer Ebene muss also nicht immer ein Ausdruck der Selektion auf dieser Ebene sein; sie kann auch ein bloßes *Nebenprodukt* (Okasha 2006: »by-product«) der Selektion auf einer anderen Ebene sein (vgl. Abb. 472). So könnte, in einem einfachen Beispiel E. Sobers[341], die Selektion für eine hohe Körpergröße auf individueller Ebene zu einer Kovarianz der mittleren Körpergröße der Individuen in einer Gruppe (einer Eigenschaft von Gruppen, also einer anderen Ebene der Selektion) mit der Fitness der Individuen führen, wenn große Organismen gehäuft in Gruppen mit großer mittlerer Körpergröße erscheinen – und zwar auch dann, wenn die Eigenschaft auf Gruppenebene, die mittlere Körpergröße, keinen kausalen Faktor für die Fitness bildet und diese Ebene damit keine Selektionsebene darstellt. Umgekehrt kann es aber auch sein, dass tatsächlich die Gruppeneigenschaft ein kausaler Faktor für die individuelle Fitness ist und die Ebene der Gruppe damit eine Selektionsebene darstellt (wenn also im Beispiel Sobers die Fitness der Individuen tatsächlich nicht (allein) von ihrer eigenen Körpergröße, sondern der mittleren Körpergröße der Individuen ihrer Gruppe abhängt; vgl. den rechten Teil der Abb. 472).

Über formale Verfahren wie die Price-Gleichung (s.o.) oder eine Kontextanalyse kann der quantitative Beitrag der Selektion auf den verschiedenen Ebenen ermittelt werden.[342] Nach einer verbreiteten Ansicht ist es für die Identifikation einer Ebene der Selektion ausschlaggebend, dass der kausale Grund der Selektion Eigenschaften von Einheiten dieser Ebene betrifft.[343] Wenn in einer Gruppe von Organismen beispielsweise eine *Selektion von* Organismen, aber die *Selektion für* eine Gruppeneigenschaft vorliegt (z.B. die Gruppengröße), dann kann von einer *Gruppenselektion* gesprochen werden.

Die Selektion einer Einheit auf einer Ebene kann unmittelbar mit der Selektion auf einer anderen Ebene verbunden sein. Bei jedem Selektionsprozess ist zu unterscheiden zwischen der materiellen *Einheit*, die einer Selektion unterliegt, (die Entität, auf die Sobers Frage nach der *Selektion von* zielt) und der *Eigenschaft*, aufgrund derer die Selektion erfolgt (der Gegenstand von Sobers Frage nach der *Selektion für*; nach Walton die *Basis* der Selektion[344]; nach Mahner und Bunge die *Einheit der Beschreibung*[345]). Ausschlaggebend für die Feststellung der Ebene, auf der die Selektion stattfindet, ist die Frage, welcher Entität die Eigenschaft zugeschrieben wird, aufgrund derer die Selektion erfolgt, worin also der *kausale Grund* der Selektion besteht.[346] Wenn in einer Gruppe von Organismen eine *Selektion von* Organismen, aber die *Selektion für* eine Gruppeneigenschaft vorliegt (z.B. die Gruppengröße), dann liegt eine Gruppenselektion vor.

Offensichtlich können höher organisierte Einheiten wie Gruppen von Individuen nicht nur eine *Ebene* der Selektion, sondern auch ein *Produkt* der Selektion darstellen: Bereits die Entstehung von Chromosomen und mehrzellige Organismen in der Evolution bildet das Ergebnis einer Selektion, die zu einer Kooperation unter Teilen von Organismen (nämlich Genen oder Zellen) führte (s.u.: Gruppenselektion).

In Fällen, in denen auf verschiedenen Ebenen eine selektierte Eigenschaft beschrieben werden kann (z.B. Eigenschaften des Genotyps und des Phänotyps), schlägt R. Brandon 1990 vor, diejenige Eigenschaft als die selektierte anzusehen, die kausal unmittelbarer mit dem Selektionsprozess verbunden ist (die »proximate Ursache«). Der Phänotyp gilt z.B. als enger mit dem reproduktiven Erfolg eines Organismus verbunden als der Genotyp; es wird gesagt, der

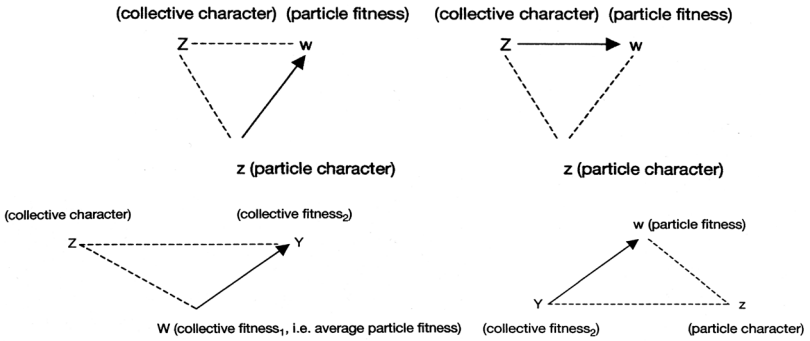


Abb. 472. Ein grafisches Modell zur Darstellung von Ebenen der Selektion.
Oben Mehrebenenselektion mit der Ebene der Teile (Elemente oder Teilchen) als Bezugspunkt (Modell 1). Links: Teilchenselektion *(»particle selection«; z.B. Genselektion): Ein Merkmal der Ganzheit (des Kollektivs) Z ist mit der Fitness der Teilchen w korreliert, die Ursache für die Fitness eines Teilchens liegt aber in den Merkmalen der Teilchen z, befindet sich also auf der Ebene der Teilchen. Die Kovarianz der Ganzheitseigenschaft mit der Fitness der Teilchen ist demnach lediglich ein Nebenprodukt der Selektion auf der Ebene der Teile.*
Rechts: Ganzheitsselektion *(»collective selection«; z.B. Gruppenselektion): Die Fitness von Teilen (Gruppenmitgliedern) ist zwar mit ihren Eigenschaften korreliert, die Ursache für die Fitness der Teile (Gruppenmitglieder) liegt aber in Eigenschaften des Ganzen Z, dem sie angehören. Die Kovarianz von Merkmalen der Teile (Gruppenmitglieder) mit ihrer Fitness ist hier also ein Nebenprodukt der Selektion auf der Ebene der Ganzheiten (Gruppen). Ganzheits- oder Gruppenselektion liegt also immer dann vor, wenn eine Selektion von Ganzheits- bzw. Gruppeneigenschaften erfolgt.*
Unten Mehrebenenselektion mit der Ebene des Ganzen (des Kollektivs) als Bezugspunkt (Modell 2). Links: Teilchenselektion*: Eine Eigenschaft der Ganzheit (des Kollektivs) Z ist zwar mit der Fitness dieser Ganzheit Y korreliert, die Ursache für die Fitness der Ganzheit liegt jedoch in der durchschnittlichen Fitness der Teile der Ganzheit (der Teilchen des Kollektivs) W, stellt also keine Ganzheitseigenschaft dar.*
Rechts: Ganzheitsselektion*: Die Merkmale der Teile sind zwar mit ihrer Fitness korreliert; die Ursache für die Fitness der Teile liegt aber in der Fitness der Gruppe Y, der sie angehören. Die Kovarianz von Merkmalen der Teile mit ihrer Fitness ist hier also ein Nebenprodukt der Selektion auf der Ebene der Ganzheiten. Diese Selektion kann hier somit nicht als eine Resultierende einer Selektion auf der Ebene ihrer Teile verstanden werden.*
Zeichenerklärung: gestrichelte Linien: Korrelationen; durchgezogene Linien: Kausalitäten. In realen Situationen kann eine Selektion auf den verschiedenen Ebenen gleichzeitig vorliegen, so dass über mathematische Verfahren der jeweilige Beitrag einer Selektionsebene für die Merkmalsausprägung quantifiziert werden kann (aus Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection: 91; 102; 109).

Phänotyp stehe in einem Verhältnis des *Abschirmens* (»screening off«) zum Genotyp.[347] Allerdings schirmt der Phänotyp nicht in allen Fällen den Genotyp vollständig ab: Schon der einfache Fall der genetischen Dominanz, verbunden mit einem Fitnessnachteil von homozygot rezessiven Individuen offenbart die kausale Wirksamkeit der genotypischen Ebene: Die beiden Genotypen *Aa* und *AA* haben in diesem Fall zwar den gleichen Phänotyp (wegen der Dominanz von *A* gegenüber *a*), Individuen mit dem Genotyp *Aa* haben aber einen Fitnessnachteil, weil sie mit größerer Wahrscheinlichkeit Nachkommen mit dem Genotyp *aa* hervorbringen.[348]

Eine ähnliche Unterscheidung wie die zwischen Replikator und Interaktor führt E.A. Lloyd 1992 ein. Sie differenziert zwischen dem *Nutznießer der Selektion* (»beneficiary of selection«) und dem *Besitzer der Anpassung* (»owner-of-adaptations«).[349] Die Nutznießer der Selektion sind nach Lloyd die langfristig Überlebenden des Selektionsprozesses, d.h. entweder die Arten oder Stammlinien oder die Allele, die sich gegenüber ihren Konkurrenten durchsetzen. Ein Nutznießer der Selektion kann auch eine Entität sein, für die keine direkte Selektion vorliegt, die also kein Interaktor in Hulls Sinne ist. Denn der Nutzen kann sich als Nebeneffekt einer Selektion auf einer anderen Selektionsebene ergeben. Andererseits müssen nicht alle Interaktoren auch Besitzer von Anpassungen sein, weil Effekte auf anderen Selektionsebenen wiederum die Ausbildung von Anpassungen auf der Ebene eines Interaktors verhindern können.[350]

Die Debatte über die Ebenen der Selektion ist bis in die Gegenwart lebendig. Sie wird insbesondere von Anhängern einer »dynamischen« Interpretation von Selektion geführt. Aus der Sicht der »statistischen« Interpretation von Selektion (s.o.) ist die Debatte grundsätzlich fehlgeleitet, weil die Selektion nach dieser Interpretation nicht die Ursachen für das Überleben und die Reproduktion von Individuen betrifft, sondern sich allein auf der Ebene der statistischen Struktur von Populationen bewegt. Die auf individuelle Entitäten bezogene Unterscheidung von Replikator und Interaktor macht im Rahmen der statistischen Interpretation keinen Sinn, da Selektion

		Ebene der Selektion	
		Teilchenselektion (mit Nebenwirkungen auf der Kollektivebene)	Kollektivselektion (mit Nebenwirkungen auf der Teilchenebene)
Begzugspunkt der Selektion	Teilchen als Bezugspunkt	*Teilchenselektion für Teilcheneigenschaften* Beispiel: Eine Eigenschaft eines Organismus (wie seine Körpergröße) bedingt seine Fitness.	*Kollektivselektion für Teilcheneigenschaften* Beispiel: Eine Eigenschaft seiner Gruppe (wie die mittlere Körpergröße) bedingt die Fitness eines Organismus.
	Kollektiv als Bezugspunkt	*Teilchenselektion für Kollektiveigenschaften* Beispiel: Die mittlere Fitness ihrer Mitglieder bedingt die Fitness einer Gruppe (oder einer Art). Die Kovarianz der Eigenschaft eines Kollektivs mit seiner Fitness ist ein Nebenprodukt der Selektion auf Teilchenebene.	*Kollektivselektion für Kollektiveigenschaften* Beispiel: Die Fitness seiner Gruppe (oder seiner Art) bedingt die Fitness eines Organismus. Die Kovarianz der Eigenschaft eines Individuums mit seiner Fitness ist ein Nebenprodukt der Selektion auf Kollektivebene.

Tab. 259. Kreuzklassifikation von vier Typen der Selektion und ihre Nebenwirkungen im Falle einer Mehrebenenselektion (in Anlehnung an Abb. 472).

grundsätzlich als ein Effekt auf Populationsebene beschrieben wird.[351]

Gruppenselektion

Eine klare terminologische Unterscheidung zwischen Gruppenselektion (»extra-group selection«) und Individualselektion (»intra-group selection«) findet sich bereits 1894 bei dem »Biometriker« K. Pearson[352] (1898 bei Pearson und Filon: »inter-group selection« versus »individual selection« oder »intra-group selection«[353]). Unter Bezug auf Darwin versteht Pearson die Selektion innerhalb von Gruppen als einen Wettbewerb (»intra-group struggle for existence«[354]), der für eine Art im Sinne einer intraspezifischen Konkurrenz zwischen den Individuen nützlich sein kann (»intra-group competition may be of great social value, as putting the right man into the right place«[355]).

Terminologische Ursprünge

Die mit diesen Begriffen verbundene langandauernde Kontroverse über die Ebenen der Selektion beginnt jedoch erst in den 1960er Jahren. Der Terminus ›Gruppenselektion‹ (»group selection«) etabliert sich in dieser Kontroverse, nachdem V.C. Wynne-Edwards ihn 1962 verwendet.[356] Wynne-Edwards gibt zahlreiche Beispiele für Verhaltensweisen von Organismen, von denen er behauptet, sie erfolgten allein im Hinblick auf den Nutzen für die Gruppe, der die betreffenden Organismen angehören, nicht aber auf den Nutzen für die Organismen, die dieses Verhalten zeigen. Die Verhaltensweisen, die das Ergebnis einer Gruppenselektion sind, stehen für Wynne-Edwards in erster Linie im Dienst der Regulation der Populationsgröße. Der Begriff löst rasch eine Debatte über die Ebenen der Selektion aus[357], die bis in die Gegenwart intensiv geführt wird.

Der Gruppenselektion gegenübergestellt wird zunächst die ***Individualselektion*** (»individual selection«), bei der die Individuen als Ebene der Selektion betrachtet werden.[358] Der Ausdruck ›Individualselektion‹ erscheint bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Er wird anfangs entweder auf die (bewusste) Partnerwahl beim Menschen bezogen (Powell 1879)[359] oder mit der Selektion im darwinschen Sinne identifiziert (Anonymus 1861: »Darwin speaks of instinct and adaptation as being at first imperfect, and as being gradually improved by individual selection«[360]; Osborn 1890: »Paleontology has, indeed, nothing to say upon individual selection, but chapters upon unsuccessful species and genera«[361]). Die scharfe Abgrenzung der Selektion innerhalb und zwischen Gruppen wird am Ende des Jahrhunderts von Pearson und Filon vollzogen (s.o.).

Im deutschsprachigen Raum findet sich seit den 1890er Jahren die terminologische Unterscheidung zwischen Individual- und Gruppenselektion. Den Ausdruck ***Gruppenauslese*** führt L. Gomplowicz 1896 in einer Diskussion der Einführung des allgemeinen Wahlrechts ein, in der er einen Zusammenhang zwischen »Darwinismus und Sociologie« herstellt; Gomplowicz setzt den Begriff der »individuellen Auslese« entgegen und bemerkt, das

allgemeine Wahlrecht könne eventuell dazu beitragen, »die Wandlung von der Gruppenauslese zur individuellen Auslese anzubahnen«.[362] In biologischem Zusammenhang erscheint der Ausdruck im Jahr 1900 bei H. Münsterberg. Er ist der Auffassung, die Entwicklung von Werkzeugen in der frühen Menschheitsgeschichte habe zu einer Verschiebung der Selektionsebene geführt, weil die Werkzeuge nicht nur einzelnen Individuen, sondern ganzen Gruppen zugute kämen: »Das Werkzeug, das jedem zu Gebote stehen kann, wird genugsam den nicht bloß physisch, sondern kulturell Schwachen schützen, um eine Nivellierung anzubahnen, kurz, die Auslese wird mehr Gruppenauslese als Individualauslese werden«.[363] Ein wichtiges Konzept bleibt ›Gruppenauslese‹ aber auch weiterhin in den soziologischen Analysen der Zeit; so spielt es eine gewisse Rolle in S.R. Steinmetz' ›Philosophie des Krieges‹ von 1907 (»Harmonie wird durch die Gruppenauslese gefördert«[364]; es sei nicht zu erwarten, »daß die durch unsere Einsicht gelenkte Personalauslese die peinliche Gruppenauslese durch den Krieg bald überflüssig machen werde«[365]). Im Anschluss an Steinmetz' Thesen wird das Konzept der Gruppenauslese auch von Biologen als Gegenbegriff zur Individualauslese diskutiert, so z.B. 1910 von W. Schallmayer.[366] Aufgegriffen wird der Ausdruck 1959 von W. Zimmermann; 1960 definiert Zimmermann die »Gruppenauslese« als »einen Auslesevorgang, bei dem das auslesende Moment nicht dem betr. Individuum, sondern einer Organismengruppe zugutekommt«[367]. Besonders die »Sexualerscheinungen« diskutiert Zimmermann als Fälle der Gruppenselektion.

Auch wenn Wynne-Edwards seinen Begriff der Gruppenselektion davon absetzt, kann doch in einem weiteren Sinne auch das Konzept der ↑Arterhaltung als ein Fall von Gruppenselektion interpretiert werden. Es stellt eine häufige Argumentationsfigur in der Biologie dar – und zwar sowohl vor als auch nach der Formulierung der Selektionstheorie –, dass bestimmte Einrichtungen von Organismen »zum Wohle der Art« vorhanden sind. Im engeren Sinne selektionstheoretische Ansätze zur Erklärung dieser Einrichtungen werden aber erst nach der Einführung der Selektionstheorie durch Darwin gegeben.

Darwin und Spencer

Bereits Darwin selbst bedient sich des Modells der Gruppenselektion. Für die Evolution des Menschen argumentiert er etwa, von mehreren miteinander konkurrierenden Gruppen (»tribes«) hätten solche einen Vorteil, bei denen ihre Mitglieder ein moralisches Handeln zeigen, das für sie zwar einen individuellen Nachteil bedeute, ihrer Gruppe aber Konkurrenzvorteile verleihe.[368] Ähnlich argumentiert er in Bezug auf die sterilen Kasten der sozialen Insekten, von denen er sagt, sie seien nützlich für die Gemeinschaft (»profitable to the community«).[369] Allgemein hält Darwin eine Gruppenselektion bei sozial lebenden Organismen für möglich: »In social animals it [natural selection] will adapt the structure of each individual for the benefit of the community«.[370] Einen Fall von offensichtlich selbstzerstörerischem Verhalten eines Organismus, der seiner Gruppe zugutekommt, diskutiert Darwin ausführlich: die Verwendung des Giftstachels bei Bienen gegenüber Feinden, die die betreffende Biene zwar tötet, den Bienenstock aber schützt. Darwin erklärt dieses Verhalten ausdrücklich durch den Verweis auf den Nutzen der Gruppe, den sie durch das Opfer einer Biene erfährt: »if on the whole the power of stinging be useful to the community, it will fulfil all the requirements of natural selection, though it may cause the death of some few members«.[371]

Auch H. Spencer unterscheidet in seiner Darstellung von Selektionsprozessen zumindest implizit zwischen der Ebene des Individuums und der Gruppe. Er bedient sich dafür der später einschlägig verwendeten Ausdrücke *Egoismus* und *Altruismus* (↑Sozialverhalten: Tab. 262). Den Altruismus sieht Spencer als ein Prinzip, das bereits seit den Ursprüngen des Lebens wirksam ist und damit ein Grundprinzip der Biologie darstellt: »from the dawn of life, altruism has been no less essential than egoism. Though primarily it is dependent on egoism, yet secondarily egoism is dependent on it«.[372] Spencer zählt bereits die Akte der Fortpflanzung (wie die Abgabe von Ei- und Samenzellen) und der Brutpflege zum Altruismus, weil sie nicht dem Individuum, von dem sie ausgehen, sondern allein seinen Nachkommen nützen. Vor diesem Hintergrund hält Spencer den Altruismus für ein ebenso basales Prinzip wie die Selbsterhaltung: »Self-sacrifice […] is no less primordial than self-preservation. Being in its simple physical form absolutely necessary for the continuance of life from the beginning; and being extended under its automatic form, as indispensable to maintenance of race in types considerably advanced«.[373] Durch seine Wirksamkeit im Sinne der Erhaltung der Art leiste der Altruismus eine Selbstreinigung der Art (»every species is continually purifying itself from the unduly egoistic individuals«).[374]

Außerbiologische Anwendungen

Bezogen auf die gesellschaftliche Evolution des Menschen argumentiert A. Carr-Saunders 1922 aus-

drücklich mit gruppenselektionstheoretischen Vorstellungen. Er sieht die verschiedenen Nationen miteinander in Konkurrenz stehen und ist der Ansicht, dass Nationen mit unter einander kooperierenden Mitgliedern einen Vorteil gegenüber den anderen genießen. Allgemein heißt es bei ihm: »Those groups practising the most advantageous customs will have an advantage in the constant struggle between adjacent groups«.[375]

Fisher, Haldane und Wright

Die Begründer der quantitativ-populationsgenetischen Evolutionstheorie, Fisher, Haldane und Wright, diskutieren seit den 1930er Jahren am Rande auch immer wieder die Möglichkeit einer Selektion von Gruppen. Besonders einflussreich für die spätere Entwicklung wird R. Fishers Zweifel an der Wirksamkeit einer Gruppenselektion (insbesondere der Artenselektion) im Vergleich zur Individualselektion: »Natural Selection can only explain […] instincts in so far as they are individually beneficial«[376]. Der Grund für diese Einschätzung liegt bei Fisher darin, dass es in jeder Population zum einen sehr viel weniger Gruppen als Individuen gibt und dass sich zum anderen die Konkurrenz unter den Gruppen aufgrund des Aussterbens und der Neubildung von Gruppen sehr viel langsamer vollzieht als die unter den Individuen.[377] Eine Erwiderung der späteren Verteidiger einer Gruppenselektion, u.a. E. Sobers, besteht in einem gegenüber Fisher abweichenden Verständnis von dem, was Gruppenselektion überhaupt ist. Nach Sober muss Gruppenselektion nicht als eine Konkurrenz unter Gruppen im Sinne einer differenziellen Reproduktion von Gruppen verstanden werden. Auch in der Gruppenselektion bilden vielmehr die Individuen die Objekte der Selektion; es sind nur die Eigenschaften der Gruppe, in der sie sich befinden, die den entscheidenden kausalen Faktor ihrer Selektion ausmachen.[378]

Ausführlicher diskutiert wird die Selektion zwischen Gruppen erst in einem Aufsatz S. Wrights aus dem Jahr 1945. Darin entwickelt er ein in Ansätzen formalisiertes Modell der Gruppenselektion. Wright belegt damit die Möglichkeit der Entstehung von Merkmalen, die individuell nachteilig, aber sozial vorteilhaft sind, indem Gruppen aus Individuen mit solchen Merkmalen ein höheres Überlebens- und Kolonisierungspotenzial entwickeln können als andere Gruppen. Diese Vorstellungen Wrights zu einer *Zwischengruppenselektion* (»intergroup selection«[379]) stehen allerdings noch in einem anderen Zusammenhang, der mit der späteren Diskussion zur Gruppenselektion wenig zu tun hat, nämlich den Überlegungen zu einer evolutiven Veränderung aufgrund von Drift, wie Wright später selbst klarstellt[380].

Die enge Parallele zwischen Individual- und Gruppenselektion wird wenig später in dem verbreiteten Ökologie-Lehrbuch, das W.C. Allee et al. herausgeben, dargestellt: »selection operates on parts and wholes of genetically connected intraspecies populations (i.e., on species, cyclomorphic populations, aggregated populations, sex pairs, family units, and on societies) in a manner similar to the action of selection on protoplasmically connected organisms«.[381] Die Selektion wirkt danach nicht allein auf der Ebene des Individuums, sondern auch auf der der Gruppe und kann z.B. zur Erklärung des »nützlichen Todes« von einzelnen Individuen innerhalb einer Population dienen (↑Tod).

Wynne-Edwards und Williams' Kritik

Zu einer provozierenden Theorie entwickelt V.C. Wynne-Edwards die Gruppenselektion 1962 in seinem Werk ›Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour‹. Anders als in Wrights Modell wirkt bei Wynne-Edwards die Gruppenselektion nicht im Sinne einer Steigerung der Vermehrungs- und Kolonisierungsfähigkeit einer Population, sondern führt im Gegenteil zu einer Begrenzung der Populationsgröße aufgrund der freiwilligen regulatorischen Fortpflanzungsbegrenzung der Organismen.[382] Populationen, die nicht über solche Regulationseinrichtungen verfügen, sterben nach Wynne-Edwards schneller aus als solche mit ihnen.

Eine einflussreiche Kritik an dieser Theorie der Gruppenselektion übt G.C. Williams 1966. Ein Mechanismus der Gruppenselektion könnte nach Williams in der Konkurrenz zwischen verschiedenen lokalen Gruppen bestehen (»between-group selection«).[383] Als Ergebnis einer solchen Selektion könnten *biotische Anpassungen* (»biotic adaptations«) entstehen, d.h. Anpassungen, die nicht einem Individuum (»organic adaptations«), sondern einer Gruppe von Individuen oder einer Gemeinschaft (»biota«) zugute kämen.[384] Williams hält die Wirksamkeit dieser Gruppenselektion aber für sehr gering, weil die Bestandsdauer von Gruppen sehr viel länger ist als die Generationsdauer der Individuen, so dass die Genselektion (»genic selection«) sehr viel schneller wirke als die Gruppenselektion: »The rapid turnover of generations is one of the crucial factors that makes genic selection such a powerful force«.[385] Williams spitzt seine Ablehnung der Gruppenselektion zu der These zu, es gebe in der Natur überhaupt keine gruppenbezogenen Anpassungen (»group-related adaptations do not, in fact, exist«).[386] Als ein entschei-

dendes Argument gegen die Verbreitung der Gruppenselektion führt Williams die Seltenheit von verschobenen Geschlechterverhältnissen (↑Geschlecht) in der Natur an. Williams argumentiert: Wäre die Gruppenselektion ein verbreitetes Phänomen, dann sollte in vielen Populationen ein verschobenes Geschlechterverhältnis zugunsten der Weibchen vorliegen, weil die Fitness von Individuen in Gruppen mit einem Weibchenüberschuss durch diese Verschiebung steigen würde. Das Vorherrschen eines ausgeglichenen Geschlechterverhältnisses bei den meisten Arten spreche aber für die Dominanz der Selektion auf der Ebene der Individuen.[387] Andererseits gilt bis in die Gegenwart das bei manchen in sozialen Gruppen lebenden Insekten tatsächlich zugunsten der Weibchen verschobene Geschlechterverhältnis als einer der besten Belege für die Wirksamkeit von Gruppenselektion in der Natur (s.u.).[388]

Der Anlass für die Einführung der Vorstellung einer Selektion auf Gruppenebene bildete (schon für Darwin) die Feststellung von Verhaltensweisen, die allein durch Individualselektion nicht erklärt werden können, nämlich insbesondere die Beobachtung altruistischen Verhaltens (↑Sozialverhalten). Mit dem Aufkommen der Ansätze von Verwandten- und Genselektion in den 1960er Jahren steht aber ein alternativer Erklärungsansatz für diese Verhaltensweisen zur Verfügung (s.u.). Die genetische Ebene stellt in den Augen von G.C. Williams und R. Dawkins in den 1960er und 70er Jahren eine universal verfügbare Analyseebene dar: Jedes einer Selektion unterliegende Verhalten, sei es für eine Gruppe, für ein Individuum oder nur für ein Gen von Vorteil, könne auf dieser Ebene beschrieben und erklärt werden. Die genetische Ebene stelle daher die in allen Fällen sparsamste und daher angemessenste Analyseebene dar (Dawkins ändert aber später seine diesbezügliche Meinung; s.u.). Jeder Prozess, der als Gruppenselektion beschrieben werde, lasse sich auch als Genselektion repräsentieren.

Nach der einflussreichen Kritik des Modells der Gruppenselektion durch Williams wird es bis Mitte der 1970er Jahre allein für Populationen, die auf natürliche Weise stark unterteilt sind, angewandt. Das bekannteste Beispiel bilden die Stämme der *Myxoma*-Viren, die in Kaninchen vorkommen. In der Beschreibung, die R. Lewontin[389] 1970 dem Fall gibt, besteht zwar innerhalb jedes Kaninchens ein Selektionsdruck in Richtung erhöhter Reproduktion der Viren, und das heißt erhöhter Pathogenität. Weil Stämme von sich stark vermehrenden Viren aber den Wirt töten und so ihre eigene Verbreitung verhindern, besteht gruppenübergreifend ein Selektionsdruck in Richtung verminderter Virulenz: Wenig virulente Viren (»Altruisten«) haben also innerhalb jeder Gruppe einen selektiven Nachteil, gruppenübergreifend aber einen Vorteil. – Aber auch eine Interpretation dieses Falles durch die Annahme einer Selektion auf der Ebene von Individuen oder Genen ist möglich[390]: So kann es auch für einen einzelnen Virus von Vorteil sein, eine verminderte Virulenz zu entwickeln, um den Wirt nicht zu schädigen und damit selbst in Mitleidenschaft gezogen zu werden (vorausgesetzt die Infektion eines Wirts erfolgt ausschließlich durch einen Virusstamm mit ähnlicher Virulenz). Insgesamt kann eine Selektion auf verschiedenen Ebenen vorliegen, die in unterschiedliche oder ähnliche Richtung wirkt: Es liegt, nach der »dynamischen« Interpretation der Selektion (s.o.), eine *Verschlingung* (»entwinement«) von Kräften vor.[391]

Wiederbelebung in den 1970er Jahren

In theoretischen und empirischen Ansätzen werden seit Mitte der 1970er Jahre die theoretischen Bedingungen und die reale Verbreitung von Gruppenselektion untersucht. Auf theoretischer Ebene wird festgestellt, dass die Gruppenselektion immer dann möglich ist, wenn eine Vermischung der getrennten Gruppen (z.B. durch Migration von Individuen) möglichst gering ist, weil dann eine Unterwanderung von altruistischen Gruppen durch Individuen mit einer egoistischen Strategie selten ist.[392]

Vielfach anerkannt ist die Hypothese, dass die Entstehung und Erhaltung der Sexualität ein Ergebnis von Gruppenselektion ist.[393] Gruppen aus asexuellen Organismen, in denen keine Rekombination von genetischem Material vorkommt, weisen nach dieser Hypothese eine geringere Variabilität und damit eine höhere Aussterbewahrscheinlichkeit auf als andere Gruppen, in denen Sexualität vorkommt.

Zur Wiederbelebung der Gruppenselektion seit den 1970er Jahren tragen neben theoretischen Erwägungen zur Abgrenzung der verschiedenen Ebenen der Selektion auch empirische Untersuchungen bei, die Evidenzen für das Vorliegen von Selektion auf Gruppenebene liefern. Ein viel diskutierter empirischer Hinweis auf die Wirksamkeit von Gruppenselektion besteht in dem bei einigen Arten auftretenden verschobenen Geschlechterverhältnis (s.u.). Im Detail nachweisbar ist Gruppenselektion in Populationen von Bakterien der Art *Pseudomonas fluorescens*, die in sauerstoffarmen flüssigen Medien leben und eine energieaufwändige Cellulosematte herstellen, die ihnen ein Überleben an der Oberfläche des Mediums ermöglicht. Überleben können hier nur solche Bakteriengruppen, die einen ausreichend hohen Anteil an Bakterien haben, die sich an der Herstellung der Matte beteiligen; in-

nerhalb jeder Gruppe besteht aber ein Selektionsdruck auf jedes Bakterienindividuum, sich an der Produktion der Matte nicht zu beteiligen.[394] Ein anderes Beispiel bezieht sich auf Löwengruppen, die nur dann überleben können, wenn sich eine ausreichende Anzahl an Löwinnen an der Revierverteidigung beteiligen, auch wenn es für jedes einzelne Weibchen in der Gruppe von Vorteil ist, Auseinandersetzungen mit anderen Löwen aus dem Weg zu gehen.[395] Der allgemeine Konflikt besteht immer zwischen der Selektion innerhalb einer Gruppe, die »egoistisches« Verhalten stützt, und der Selektion zwischen Gruppen, die in Richtung »Altruismus« wirkt (Wilson & Wilson 2007: »Selfishness beats altruism within single groups. Altruistic groups beat selfish groups«[396]).

Merkmalsgruppen

Eine Wiederbelebung erfährt die Theorie der Gruppenselektion seit Mitte der 1970er Jahre. D.S. Wilson führt 1975 das Modell der ***Merkmalsgruppe*** (»trait-group«) ein.[397] Eine Merkmalsgruppe entsteht aus der Unterteilung einer Population in Gruppen von Organismen, die gemeinsame Merkmale aufweisen. Treffen in der Population bevorzugt die Organismen, die über gemeinsame Merkmale verfügen (also Mitglieder der gleichen Merkmalsgruppe), zusammen oder verhalten sich die Angehörigen einer Gruppe gegenüber den Gruppenmitgliedern anders als gegenüber den Gruppenfremden, dann kann es zu einer Selektion kommen, die im Effekt einer Gruppenselektion gleicht. Es können sich in der Population insgesamt z.B. Verhaltensstrategien durchsetzen, die in einem direkten Vergleich anderen Strategien unterlegen sind (z.B. »altruistische« versus »egoistische« Strategien). Ermöglicht wird dies durch die bevorzugte Gruppierung von Vertretern einer Strategie bzw. die unterschiedliche Behandlung von Gruppenmitgliedern und Gruppenfremden. Durch die größere mittlere Fitness der kooperierenden Individuen einer Gruppe vermehren sich diese Individuen stärker und können damit die im Einzelvergleich überlegenen Individuen, die eine nicht-kooperierende Strategie verfolgen, verdrängen (vgl. Abb. 473).

Wie mathematische Analysen zeigen, kann eine Gruppenselektion nach diesem Modell tatsächlich große Wirksamkeit haben, weil die Generationsdauer einer Merkmalsgruppe nicht länger als die eines Individuums sein muss: Die Individuen können sich im Laufe ihres Lebens wiederholt zu Merkmalsgruppen zusammenfinden und wieder trennen. Merkmalsgruppen sind darin von den traditionellen Viel-Generationen-Gruppen unterschieden. Die Mechanismen der Merkmalsgruppenselektion können auch bereits

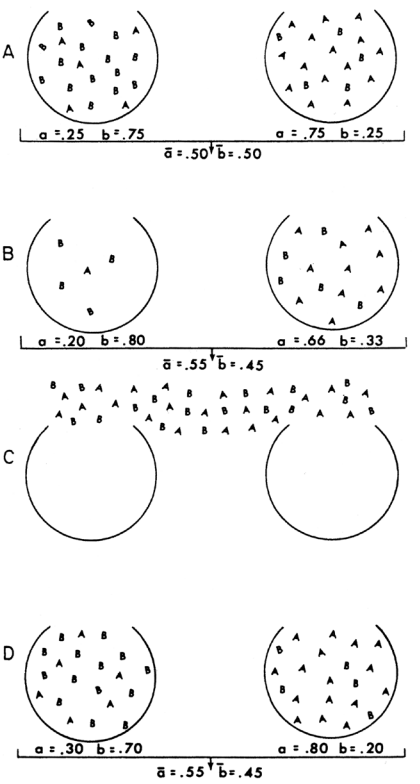


Abb. 473. Grafische Darstellung eines Modells zur Gruppenselektion, ausgehend von Merkmalsgruppen (»trait-groups«). Verglichen werden zwei Merkmalsgruppen mit unterschiedlichem Anteil von Individuen, die eine »altruistische« Verhaltensstrategie (A) verfolgen. Dieses Verhalten kann z.B. in dem Ausstoßen eines Warnrufs bei Wahrnehmung eines Räubers bestehen: Dieses Verhalten mindert die eigene Fitness, weil es den Räuber auf das betreffende Tier aufmerksam macht, es steigert aber die Fitness der Gruppenmitglieder, weil diese dadurch eine erhöhte Aufmerksamkeit zeigen. A: Ausgangssituation mit niedrigem Anteil von »Altruisten« (linke Merkmalsgruppe) bzw. hohem Anteil (rechts Merkmalsgruppe). B: Der Selektionsprozess (durch den Einfluss der Räuber) verringert den Anteil der Altruisten in beiden Gruppen; in der Gruppe mit dem höheren Anteil an Altruisten (rechts) ist die Mortalität aber insgesamt geringer. Der Anteil der Altruisten in beiden Gruppen nimmt daher insgesamt zu, auch wenn er innerhalb jeder Gruppe abnimmt. C: Auflösung der Merkmalsgruppen in einer einheitlichen Gesamtpopulation. D: Erneute Bildung von Merkmalsgruppen mit einer bevorzugten Assoziation von Altruisten in einer Gruppe (rechts). Bei diesem Selektionsprozess ist es immer der Typ mit der höchsten individuellen Fitness, der sich ausbreitet. Der Prozess kann daher auch aus der Perspektive der Individualselektion beschrieben werden (aus Wilson, D.S. (1975). A theory of group selection. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 72, 143-146: 145).

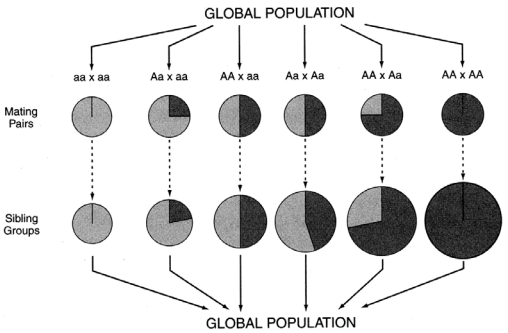


Abb. 474. Visuelles Modell der Gruppenselektion. In einer Population kann der relative Anteil von »Altruisten« (schwarze Flächen der Kreise) zunehmen, wenn die Population phasenweise in Verwandtengruppen unterteilt ist. In dem einfachen Modell bilden sich sechs Typen von Verwandtengruppen, die aus der zufälligen Paarung der Altruisten mit den Nicht-Altruisten (»Egoisten«) entstehen. Zwar nimmt der Anteil der für Altruismus codierenden Gene (A) in jeder Gruppe (definitionsgemäß) ab (Verkleinerung des relativen Anteils der schwarzen Fläche von der Elterngeneration zur Generation der Verwandtengruppe), aufgrund des stärkeren Wachstums der Gruppen mit einem hohen Anteil von Altruisten (Größenzunahme der Kreise) breitet sich das »Altruismus-Gen« A in der Population insgesamt aber aus (das Modell nach Williams, G.C. & Williams, D.C. (1957). Natural selection of individually harmful social adaptations among sibs with special reference to social insects. Evolution 11, 32-39; die Grafik aus Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). Unto Others: 63).

dann wirksam sein, wenn sie im Vergleich zur Individualselektion schwach sind. In dem mathematischen Formalismus unterscheiden sich Modelle der Selektion von Merkmalsgruppen nicht von den üblichen Populationsmodellen der Selektion auf der Ebene von Individuen.

Wilson betrachtet auch die Verwandtenselektion als einen besonderen Fall seines Modells der Merkmalsgruppenselektion: Wenn die Mitglieder einer Familie die Familienangehörigen anders behandeln als die Familienfremden, dann bildet die Familie eine Merkmalsgruppe. Im Grunde bilden die Mitglieder einer Merkmalsgruppe in dem Modell Wilsons eine Gemeinschaft aus interagierenden Elementen, die einem mehrzelligen Organismus ähnelt; allein die fehlende physische Integration der Merkmalsgruppe in einem Körper unterscheidet sie. Diese physische Integration ist aber ein in selektionstheoretischer Hinsicht irrelevanter Aspekt. Die Selektion zwischen den Gruppen kann andererseits dazu führen, dass diese zu einer auch physisch integrierten Einheit zusammenwachsen (wie in den »Staaten« oder »Superorganismen« der sozialen Hymenopteren; s.u.).

Trotz der Plausibilität, die dafür spricht, die Selektion von Merkmalsgruppen als einen eigenständigen Selektionsmechanismus zu sehen, kann diese auch als äquivalent mit der Individualselektion interpretiert werden: Nach dem Modell der Merkmalsgruppenselektion breiten sich die Individuen mit einer »altruistischen« Strategie in der Population aus, weil sie in solchen Gruppen erscheinen, in denen sich Individuen mit einem ähnlichen Verhalten befinden, so dass die mittlere Fitness dieser Individuen größer ist; die Selektion beruht also auf einem Vergleich von Gruppen. Nach dem Modell der Individualselektion ist es dagegen eine Eigenschaft der Individuen, bevorzugt in einer bestimmten Gruppe zu erscheinen; der Vorteil der Individuen mit einer »altruistischen« Strategie kann also auch als eine Form der Individualselektion rekonstruiert werden, auch wenn die »altruistische« Strategie ohne die Eigenschaft der Bindung an andere Individuen der »egoistischen« Strategie unterlegen ist.[398]

Ein weiteres Problem des Ansatzes der Merkmalsgruppen besteht darin, dass ohne besondere weitere Annahmen in seinem Rahmen keine Evolution eines »starken Altruismus« modelliert werden kann, sofern die Bildung der Gruppen jeweils zufällig ausgehend von der Gesamtpopulation erfolgt. Der von D.S. Wilson 1980 so genannte ›starke Altruismus‹ besteht in einem Verhalten, das die Fitness des betreffenden Organismus nicht nur relativ zu seinen Gruppengenossen mindert (relativer oder »schwacher Altruismus«), sondern zu einer absoluten Absenkung der Fitness führt (↑Sozialverhalten/Altruismus).[399] Die in den zufällig gebildeten Merkmalsgruppen entstehende Form des schwachen Altruismus wird von einigen Autoren aber überhaupt nicht als Altruismus, sondern vielmehr als eine Form einer egoistischen Strategie gesehen (weil durch das Verhalten die Fitness des betreffenden Organismus in absoluten Werten gemessen steigt). Auch dies ist ein Argument dafür, die Selektion von Merkmalsgruppen nicht als Gruppenselektion zu verstehen, sondern sie als Selektion auf der Ebene der Individuen zu beschreiben. Eine Beschränkung hat der Ansatz der Merkmalsgruppen also darin, dass er keinen Mechanismus für die Entstehung des starken, d.h. des eigentlichen Altruismus liefert.[400] Neuere Modellierungen zeigen allerdings, dass auch bei zufälliger Bildung der Gruppen ein starker Altruismus entstehen kann, wenn die Gruppen über mehrere Generationen Bestand haben (Fletcher & Zwick 2004)[401] – dabei stellt sich aber wieder verstärkt die Frage nach der Effizienz dieser Gruppenselektion im Vergleich zur Individualselektion.

Gruppenselektion und Gruppeneigenschaften
Die Frage, ob die universale Verfügbarkeit der genetischen Beschreibungs- und Erklärungsebene die anderen Ebenen überflüssig mache, wird seit den 1980er Jahren kontrovers diskutiert. E. Sober wendet dagegen 1984 ein, dass die Sparsamkeit durch Erklärung aller Selektionsprozesse auf der genetischen Ebene allein kein Argument zur Bevorzugung dieser Ebene gegenüber den anderen sein könne.[402] Die Adäquatheit einer Erklärung beruhe vielmehr auf der Identifikation des korrekten kausalen Mechanismus für das zu erklärende Phänomen. Weil sich im Hinblick auf den kausalen Mechanismus – Sober versteht die Selektionstheorie als eine Theorie von Kräften (s.o.) – Gen- und Gruppenselektion unterscheiden, ist die Frage damit im Wesentlichen eine empirische, die allein durch die Untersuchung des tatsächlich vorliegenden kausalen Prozesses beantwortet werden kann. Allein biologische Evidenzen und nicht begriffliche Analysen können nach dieser Auffassung die Frage klären, ob eine Gruppenselektion vorliegt oder nicht.

Im Rahmen von Sobers Analyse ist die Frage, für welche Merkmale eine Selektion wirkt, eine Frage nach den Ursachen eines Selektionsprozesses. Gruppenselektion liegt vor, wenn es eine *Gruppeneigenschaft* ist, für die selektiert wird, wenn also nicht die Eigenschaften eines Individuums für seine Fitness entscheidend sind, sondern die Eigenschaften der Gruppe, in der er sich befindet (»Group selection […] requires a group property be a positive causal factor in the survival and reproductive success of organisms«).[403] Ein solcher gruppenspezifischer kausaler Faktor liegt regelmäßig bei frequenzabhängiger Selektion vor, bei der die Fitness eines Individuums von den Eigenschaften der anderen Individuen seiner Gruppe abhängt. In vielen Fällen kann gleichzeitig eine Selektion auf der Ebene von Individuen und auf der Ebene von Gruppen vorliegen: Innerhalb jeder Gruppe haben aufgrund der Individualselektion die Individuen mit einer egoistischen Strategie einen Vorteil, zwischen den Gruppen haben aber die Individuen in solchen Gruppen einen Vorteil, die weniger egoistische Individuen enthalten.[404]

In der Abwandlung eines Beispiels von Sober[405]: Gruppenselektion liegt z.B. vor, wenn für ein Individuum nicht seine eigene Körpergröße, sondern die durchschnittliche Körpergröße der Individuen in seiner Gruppe über seine Überlebenswahrscheinlichkeit entscheidet. Situationen dieser Art sind durchaus biologisch verbreitet: Ein Räuber, der in Gruppen lebende Organismen jagt, könnte z.B. bevorzugt solche Gruppen angreifen, die durch das Gruppenmerkmal ›kleine Durchschnittsgröße der Mitglieder‹ gekennzeichnet sind. Wenn es einerseits für einen Organismus einen Vorteil bedeutet, selbst klein zu sein, z.B. weil er dann schneller zur Reproduktion gelangt, so ist er andererseits in einem solchen Szenario im Hinblick auf die Räubergefahr im Vorteil, wenn er sich in einer Gruppe mit durchschnittlich großen Organismen befindet. In kausaler Analyse liegt in diesem hypothetischen Fall ein Selektionsprozess auf zwei Ebenen vor: Innerhalb jeder Gruppe wirkt die Selektion gegen die großen Individuen, weil diese sich langsamer vermehren als die kleinen (die großen Individuen könnten als die »Altruisten« begriffen werden, die durch ihre Strategie die durchschnittliche Fitness der Gruppenmitglieder auf Kosten der eigenen Fitness erhöhen); in der Gesamtheit der Gruppen haben aber die Großen einen Vorteil, wenn sie bevorzugt zusammen in Gruppen auftreten, weil sie dann einem geringeren Räuberdruck ausgesetzt sind. Der Mechanismus der Gruppenselektion kann in diesem Beispiel allerdings nur wirksam werden, wenn sich die großen Individuen, die innerhalb einer Gruppe einen Fitnessnachteil gegenüber den kleinen haben, bevorzugt in Gruppen mit anderen großen Individuen zusammenfinden, weil sie dann stärker als die kleinen von dem Vorteil, den die Individuen in den Gruppen aus durchschnittlich großen Individuen haben, profitieren. Dieser Fall der selektiven Aggregation von Individuen führt gewissermaßen zu einer Aufteilung von Fitnesskomponenten auf zwei Ebenen der Selektion: Die Komponente der Selektion, die die Reproduktionsgeschwindigkeit betrifft (mit dem Vorteil der kleinen Individuen), ist auf der Ebene der Individuen wirksam; die Komponente, die die Räubervermeidung betrifft (mit dem Vorteil der Individuen in Gruppen mit einer hohen durchschnittlichen Körpergröße), wirkt dagegen auf der Ebene der Gruppen.

Das Phänomen der populationsweit höheren Fitness der Altruisten gegenüber den Egoisten bei gleichzeitig geringerer Fitness innerhalb jeder Gruppe bezeichnet Sober 1984 als das *Altruismusparadox* (»the paradox of altruism«) oder *Simpsons Paradox*.[406] Die Lösung des vermeintlichen Paradoxes liegt in dem überproportional häufig gemeinsamen Vorkommen von Altruisten in Gruppen. Die Altruisten steigern ihre Fitness also dadurch, dass sie stärker als die Egoisten in den Genuss des Fitnessvorteils kommen, der in den von Altruisten dominierten Gruppen erzielt wird.

Verwandtenselektion als Gruppenselektion
Viele Fälle, die traditionell als Formen der Selektion

auf anderen Ebenen gedeutet wurden, interpretiert Sober im Sinne einer Gruppenselektion. Dies gilt etwa für die Verwandtenselektion (»kin selection«) und die Selektion, die zu einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis führt. Die Verwandtenselektion stellt eine Gruppenselektion dar, insofern sich auch hier Organismen in Gruppen zusammenfinden, die über ein gemeinsames altruistisches Merkmal (z.B. ein helfendes Verhalten) verfügen, das innerhalb einer Gruppe einen Selektionsnachteil, im Gruppenvergleich aber einen Selektionsvorteil darstellt. Weil es unter natürlichen Verhältnissen aber die Verwandtschaft ist, die das Zusammenkommen der Organismen bedingt, ist es gerechtfertigt, hier auch von einer ›Verwandtenselektion‹ zu sprechen.[407] Die Verwandtschaft als solches stellt allerdings nicht den kausalen Faktor für die Selektion dar, sondern sie bedingt nur die Häufung einer Verhaltensweise (des Altruismus) in einer Gruppe (s.u.).

Selbst W.D. Hamilton, einer der Begründer der Theorie der Verwandtenselektion, räumt später ein, dass seine in den 1960er Jahren vertretene Auffassung von der Verwandtenselektion als eine Alternative zur Gruppenselektion irreführend war und dass es sinnvoller ist, Verwandtenselektion als eine Form der Gruppenselektion anzusehen (»through a ›group-level‹ extension of his [i.e. G. Price's] formula I now had a far better understanding of group selection and was possessed of a far better tool for all forms of selection acting at one level or at many«).[408] Hamilton formuliert 1975 eine allgemeine Analyse der Gruppenselektion auf der Grundlage der Price-Gleichung und hält dabei fest, dass Verwandtschaft leidiglich *ein* Weg ist, eine Assoziation von genetisch ähnlichen Individuen zu bewirken (»kinship should be considered just one way of getting positive regression of genotype in the recipient [of altruistic behaviour], and […] it is this positive regression that is vitally necessary for altruism«).[409]

Verschobene Geschlechterverhältnisse

Der bekannteste und am weitesten anerkannte Fall einer Gruppenselektion bleibt aber das in gruppenstrukturierten Populationen auftretende Phänomen der verschobenen Geschlechterverhältnisse.[410] Weil die Investition der Weibchen in die Fortpflanzung definitionsgemäß größer ist als die der Männchen, kann in Gruppen, in denen wenige Männchen die Befruchtung vieler Weibchen vornehmen, eine größere Nachkommenschaft erzeugt werden als in Gruppen mit einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis. Gruppenübergreifend stellt die Erzeugung eines zugunsten der Weibchen verschobenen Geschlechterverhältnisses also wieder einen Selektionsvorteil dar, innerhalb jeder Gruppe haben allerdings die Weibchen einen Vorteil, die ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis produzieren, weil – gemäß einer auf R.A. Fisher zurückgehenden Argumentation[411] – die von ihnen hervorgebrachten Männchen die Überzahl der Weibchen befruchten können.

Gruppenselektion mit Individuen als Bezugspunkten

Nach Sobers Definition der Gruppenselektion sind auch in dieser Form der Selektion die Individuen die Objekte der Selektion, sie bilden den *Bezugspunkt* (»benchmark«) der Selektion.[412] Nicht Gruppen werden selektiert, sondern Individuen, allerdings aufgrund von Merkmalen der Gruppe, in der sie sich befinden. Selbst wenn die Mitgliedschaft in einer bestimmten Gruppe wiederum als eine Eigenschaft eines Individuums angesehen wird, bleibt es in der Gruppenselektion doch eine Gruppeneigenschaft, die der Selektion kausal zugrundeliegt.

Neben der Gruppenselektion mit den Organismen als den Objekten der Selektion, kann auch eine Gruppenselektion entworfen werden, in der Gruppenmerkmale nicht nur die Ursache des Selektionsprozesses bilden, sondern auch die Objekte, in der also die Gruppen selbst den Bezugspunkt der Selektion bilden.

Bestrafung der Egoisten

Bei allen guten Begründungen für die theoretische Möglichkeit von Gruppenselektion bleibt doch umstritten, wie wirksam sie empirisch tatsächlich ist. Das Hauptargument gegen die weite Verbreitung der Gruppenselektion bleibt ihre relative Schwäche im Vergleich zur Individualselektion: Die Individualselektion gegen die Altruisten in solchen Gruppen, in die Egoisten Eingang gefunden haben, gilt allgemein als eine viel stärkere Kraft als die Selektion zwischen den Gruppen.[413] Nach verbreiteter Auffassung ermöglichen allein Mechanismen einer Absenkung der Selektion gegen die Altruisten innerhalb einer Gruppe eine Ausbreitung des Altruismus durch Gruppenselektion. Verwirklicht sind Mechanismen dieser Art am deutlichsten in den sozialen Normen menschlicher Gemeinschaften: Die soziale Bestrafung von Egoisten (»altruistic punishment«) und Belohnung von biologischen Altruisten (»altruistic rewarding«), die ihren Fortpflanzungserfolg nicht maximieren, kann hier sogar zu einem kulturellen Vorteil der Altruisten innerhalb der Gruppe führen, der ihren biologischen Nachteil (aufgrund dessen sie als biologische Altruisten definiert sind) überwiegt[414] (↑Sozialverhalten/Altruismus).

Gruppenselektion und die »großen Transitionen«
Selbst wenn der Mechanismus der Gruppenselektion in der Gegenwart eher eine untergeordnete Rolle spielen würde, könnte er für die Entstehung der heutigen Lebensformen trotzdem von großer Bedeutung gewesen sein. R.E. Michod und S. Okasha schlagen in den letzten Jahren vor, die »großen Transitionen« in der Geschichte des Lebens (↑Fortschritt: Tab. 86) nach dem Modell der Gruppenselektion zu erklären.[415] In jeder dieser Transitionen entsteht aus der Kooperation von organisierten Systemen auf einer Ebene ein übergeordnetes organisiertes System auf höherer Ebene, aus der Kooperation von Zellen beispielsweise ein mehrzelliger Organismus. Durch die Kooperation der Einheiten der unteren Ebene bildet sich dabei ein neues ↑Individuum (und ein neuer ↑Organismus) auf übergeordneter Ebene. Es vollziehen sich also evolutionäre *Transitionen der Individualität* (Michod & Roze 1997: »transitions in individuality«).[416] In einer solchen Transition erfolgt eine zunehmende Arbeitsteilung unter den Einheiten auf den niederen Organisationsebenen, d.h. ihre Spezialisierung auf einzelne Komponenten der Fitness, und damit ein *Transfer der Fitness* von einer niedrigen Organisationsebene auf eine höhere Organisationsebene (z.B. von den einzelnen Zellen auf den Mehrzeller).[417] Dieser Übergang kann zwar in vielen Fällen auch als Verwandtenselektion erklärt werden, weil die kooperierenden Zellen einen gemeinsamen Vorfahren haben und damit eng miteinander verwandt sind. In anderen Fällen, wie der Kooperation der Zellen der zellulären Schleimpilze, ist dies aber nicht der Fall (↑Individuum: Abb. 216). Die bloße Existenz solcher mehrzelliger Organismen kann damit als Beleg für die evolutionäre Wirksamkeit von Gruppenselektion gewertet werden: »individual organisms are co-operative groups, so are the product of group selection!« (Okasha 2005).[418]

Artenselektion
Den Terminus ›Artenselektion‹ (»species-selection«) führt der Genetiker H. de Vries 1905 ein. Er versteht darunter ausdrücklich eine Selektion zwischen Arten (»between species«), nicht zwischen Individuen innerhalb einer Art.[419] Auch im 19. Jahrhundert erscheint der Ausdruck bereits, allerdings in unspezifischer Bedeutung zur Bezeichnung einer Selektion, die nach Darwins Theorie zur Entstehung neuer Arten führt (Anonymus 1863: »Mr. Darwin's theory of the natural selection of species«[420]).

Eine Selektion auf der Ebene von Arten wird bis in die 1970er Jahre als eine Form der Gruppenselektion betrachtet und von einigen der Hauptvertreter der Synthetischen Theorie als uneffizient im Vergleich zur Individualselektion abgelehnt (s.o.).[421]

S.M. Stanley verwendet den Begriff der Artenselektion (»species selection«) 1975 zur Beschreibung von Prozessen der Makroevolution.[422] Den Ausgangspunkt von Stanleys Betrachtung der Arten als Objekte der Selektion bildet E. Mayrs Feststellung, dass die Prozesse der Artbildung zumeist zufällig erfolgen (z.B. durch geografische Isolation) und Arten somit als »biologische Experimente« angesehen werden können.[423] Die Artbildung ist damit eine den Mutationen analoge Quelle von Variabilität auf der Ebene der Makroevolution. Die unterschiedliche Überlebenswahrscheinlichkeit von Arten und die Rate ihrer weiteren Spaltung in Tochterarten bilden den Typ der Selektion, der in der Artenselektion wirksam ist. Das Konzept wird besonders von S.J. Gould aufgegriffen und propagiert[424]; es ist aber umstritten.

Notwendig für die Anerkennung einer Artenselektion ist es nach Sobers Kriterium (s.o.), dass es Eigenschaften nicht von Individuen, sondern tatsächlich von Arten sind, die dem Mechanismus der Selektion kausal zugrunde liegen. Solche Eigenschaften betreffen z.B. die Verteilung von Merkmalen über die Individuen der Art (Polymorphismus), Bevölkerungsdichte oder Populationsgröße.[425] Bei einigen Arten können die einzelnen Individuen ökologische Spezialisten, die Art als Ganze aber ein ökologischer Generalist sein (z.B. legen beim europäischen Kuckuck einzelne Individuen bevorzugt ihre Eier in die Nester einer bestimmten Vogelart, verschiedene Individuen haben sich aber auf sehr unterschiedliche Wirtsarten spezialisiert). Die Verteilung der Eigenschaften über die Individuen einer Art und andere Eigenschaften einer Art können für die evolutionäre Langlebigkeit einer Art von entscheidender Bedeutung sein. So stellt es allein schon einen Vorteil für eine Art dar, wenn sie häufig ist. Auch Variabilität und Anpassungsfähigkeit (»phylogenetische Plastizität«[426]) sind Eigenschaften von Arten, die ihrem Erfolg zugrunde liegen können. D. Jablonski vermutet 1987, dass die durchschnittliche Größe des geografischen Areals von Molluskenarten am Ende der Kreidezeit als Ergebnis einer Artenselektion zugenommen hat.[427]

Die Selektion auf der Ebene von Arten kann als ein besonderer Fall einer Selektion von taxonomischen Einheiten gesehen werden (»Kladenselektion«). Gegen diese Konzeption spricht u.a., dass taxonomische Einheiten sich nicht im eigentlichen Sinne fortpflanzen (weil sie definitionsgemäß monophyletische Gruppen sind) und sie damit auch keine Fitness aufweisen.[428] Es stellt allerdings eine bemerkenswerte

Tatsache für sich dar, dass innerhalb einiger Kladen bestimmte Artmerkmale konstant auftreten; so sind z.B. in der artenreichen Gruppe der Wildebeest viele Arten Spezialisten, in der artenarmen Gruppe der Impala herrschen aber Generalisten vor.[429]

Verwandtenselektion

Der Ausdruck ›Verwandtenselektion‹ (»kin selection«) wird von J. Maynard Smith 1964 geprägt. Er definiert sie als Evolution von Merkmalen, die das Überleben von nahen Verwandten eines Individuums fördern (»evolution of characteristics which favour the survival of close relatives of the affected individual«).[430] Ein Ergebnis der Verwandtenselektion sind nach Maynard Smith bereits die Einrichtungen zur Brutpflege, aber auch das Helfen von Verwandten bei der Aufzucht von deren Nachkommen oder die Entstehung der sterilen Kasten der sozialen Insekten. Das erste Auftreten von unterstützendem Verhalten für die Verwandten erklärt sich Maynard Smith mit Hilfe der genetischen Drift (↑Evolution), weil es innerhalb einer Gruppe nicht mittels Selektion entstehen könne. Allein im Vergleich zwischen Gruppen könne das altruistische Verhalten gegenüber Verwandten (abgesehen von den eigenen Nachkommen) einen Selektionsvorteil darstellen.

Ansätze der frühen Populationsgenetiker

Überlegungen zu einer Verwandtenselektion finden sich bereits 1914 in einer kurzen Notiz R.A. Fishers, in der er darstellt, dass ein im Krieg gefallener kinderloser Mann genetisch durch seine Neffen ersetzt werden kann.[431] Ausführlicher werden Gedanken zu diesem Thema Anfang der 1930er Jahre von Fisher und J.B.S. Haldane formuliert. Bei Fisher tauchen sie 1930 anlässlich seiner Diskussion der Evolution von Warnfärbungen (Aposematismus) auf. Eine Warnfärbung kann gemäß Fishers Argumentation für ein einzelnes Individuum ein Fitnessnachteil bedeuten, weil es gegenüber seinen Feinden auffälliger wird. Ist die Warnfärbung aber mit einer Giftigkeit verbunden, dann verleiht sie den ähnlich gefärbten (d.h. nahe verwandten) Individen eines von einem Räuber gefressenen Individuums einen Schutz, sofern der Räuber lernfähig ist: »The selective potency of the avoidance of brothers will of course be only half as great as if the individual itself were protected; against this is to be set the fact that it applies to the whole of a possibly numerous brood«.[432] Später fordert Fisher ausdrücklich, es müssten bei der Bestimmung des reproduktiven Wertes, also des relativen Beitrages eines Individuums zur Menge von Individuen zukünftiger Generationen, neben seiner *direkten* Fortpflanzung und neben seiner Selbsterhaltung auch noch andere Effekte berücksichtigt werden, nämlich *indirekte* Effekte, die sich aus der Unterstützung der Reproduktion von Verwandten ergeben (»indirect effects in cases in which an animal favours or impedes the survival or reproduction of its relatives«).[433]

Haldane diskutiert die Verwandtenselektion 1932 im Zusammenhang mit der Entstehung von altruistischem Verhalten und stellt den Mechanismus als eine Variante der Natürlichen Selektion dar: »[I]n so far as it makes for the survival of one's descendants and near relations, altruistic behaviour is a kind of Darwinian fitness, and may be expected to spread as the result of natural selection«.[434] Besonders bekannt werden die späteren Kalkulationen Haldanes aus dem Jahr 1955, nach denen es sich selektiv auszahlt, für zwei eigene Kinder das eigene Leben aufs Spiel zu setzen, um deren Leben zu retten, weil damit die eigenen Gene mit gleicher Wahrscheinlichkeit weitergegeben werden.[435]

Hamiltons Theorie der Gesamtfitness

Eine ausgearbeitete systematische Form gewinnt die Theorie der Verwandtenselektion aber erst mit W.D. Hamiltons Arbeiten aus der Mitte der 1960er Jahre.[436] Hamilton ersetzt 1964 das Konzept der »darwinschen Fitness«, das allein die eigenen Nachkommen betrifft, durch das der ***Gesamtfitness*** (»inclusive fitness«)[437], das nicht nur die eigenen Nachkommen berücksichtigt, sondern auch die durch das Verhalten eines Individuums erzeugten zusätzlichen Nachkommen seiner Verwandten (gewichtet mit dem Verwandtschaftsgrad). Nach Hamilton hat nicht die Maximierung der darwinschen Fitness, sondern die der Gesamtfitness die Organismen in der Evolution geformt. Erklärt werden kann mittels dieses Modells z.B. das Auftreten der sterilen Kasten bei sozialen Insekten: Weil die Arbeiterinnen einer Insektengemeinschaft eng mit der Königin und untereinander verwandt sind (im Falle der haplodiploiden Vererbung sogar enger mit ihren Schwestern als den eigenen Nachkommen), kann jede ihre Gesamtfitness durch die gemeinsame Unterhaltung des Nestes steigern, auch wenn sie sich selbst nicht fortpflanzt.

A. Grafen macht 1984 klar, dass viele geläufige Definitionen der Gesamtfitness, die sie als die Summe der eigenen und der durch Verwandten produzierten Nachkommen (gewichtet mit dem Verwandtschaftsgrad) bestimmen, fehlerhaft sind. Nur solche (eigenen und fremden) Nachkommen leisten einen Beitrag zur Fitness eines Individuums, die ohne sein Verhalten nicht existieren würden.[438]

Für die Gesamtfitness sind damit sowohl die direkten Nachkommen eines Individuums relevant als auch solche, die aufgrund des Verhaltens des Individuums von seinen Verwandten zusätzlich hervorgebracht wurden, weil auch diese die Häufigkeit des betreffenden Typus in der kommenden Generation vermehren. Die Gesamtfitness besteht damit aus zwei Komponenten: den Nachkommen eines Individuums (*direkte Fitness*), soweit sie durch die eigene Aktivität des Individuums und nicht durch das Verhalten von anderen Individuen (z.B. durch sogenannte »Helfer«) hervorgebracht wurden sowie den Nachkommen seiner Verwandten (*indirekte Fitness*), insoweit sie durch das Verhalten (das »Helfen«) des betreffenden Individuums hervorgebracht wurden.

Verwandtenselektion und Gruppenselektion
Das konzeptionelle Verhältnis der Verwandtenselektion zur Gruppenselektion ist seit den 1960er Jahren umstritten. J.L. Brown schlägt 1966 vor, die Selektion zwischen Gruppen, die aufgrund gemeinsamer Abstammung entstanden sind, (»lineage groups«) ›Verwandtenselektion‹ zu nennen, während er die Selektion zwischen räumlich abgegrenzten Populationen als ›Interpopulations-Selektion‹ (»interpopulation selection«) bezeichnet.[439] Verschiedene Abstammung und räumliche Separation fungieren hier also als die beiden Formen der Abgrenzung der Selektionseinheiten voneinander.

Auf der anderen Seite kann die Verwandtenselektion auch als Form der Gruppenselektion interpretiert werden (s.o.), insofern die Verwandtschaft in Form von Familienverbänden die Bildung von Gruppen aus Individuen mit gemeinsamen Merkmalen bedingen kann. In den Familienverbänden können sich dann auch solche Merkmale ausbreiten, die v.a. im Gruppenvergleich einen Vorteil verleihen (z.B. altruistische Verhaltensweisen). Gruppenselektion bildet nach dieser Lesart zumindest eine Komponente der Verwandtenselektion.[440] Die Verwandtschaft stellt hier zwar die Ursache für die Gruppenbildung (im Familienverband) dar, und daher erscheint es auch gerechtfertigt, von einer ›Verwandtenselektion‹ zu sprechen.[441] Der kausale Selektionsfaktor ist aber die Gruppenbildung von ähnlichen Individuen und nicht deren Verwandtschaft, so dass aus dieser Perspektive auch die Beschreibung als Gruppenselektion angemessen ist. Aus der Perspektive der Theorie der Gruppenselektion ist die Verwandtschaft insofern ein wichtiger Faktor, als sie einen wesentlichen Beitrag zur Erhöhung der Variation zwischen Gruppen beiträgt (wobei die Variation, nicht die Verwandtschaft der kausal wirksame Selektionsfaktor ist).[442]

Verwandtenselektion und Genselektion
R. Dawkins interpretiert die Verwandtenselektion im Sinne Hamiltons später als einen besonderen Fall der Genselektion und plädiert für die Aufgabe des Begriffs der Verwandtenselektion und des Konzepts der Gesamtfitness. Die Verwandtenselektion stellt danach diejenige Form der Genselektion dar, bei der das Vorkommen von ähnlichen Genen in verschiedenen Organismen über die Verwandtschaft wahrgenommen wird: »Offspring turn out to be only a special case of close genetic relatives with a high probability of sharing one's own genes«.[443] Nicht die gemeinsame Abstammung der Gene (also die Verwandtschaft), sondern allein die Gleichheit der Gene zwischen mehreren Individuen liegt dem Mechanismus der Verwandtenselektion zugrunde. Die Verwandtschaft bildet nach Dawkins allein einen Indikator (wie ein »grüner Bart«) für die Präsenz der gleichen Gene in einem anderen Organismus. Das Konzept der Gesamtfitness beinhaltet damit keinen so revolutionären Gedanken, wie es zunächst scheint. Es liefert nur die konsequente Anwendung der Ermittlung von Fitnesswerten eines Merkmals durch die Bildung des Durchschnitts von der Fitness aller Organismen, die über das Merkmal verfügen.[444]

Genselektion
Den Ausdruck ›Genselektion‹ verwenden S. Wright und T. Dobzhansky, zwei der Mitbegründer der Synthetischen Theorie der Evolution, bereits 1937 (Wright: »Mutation opposed by sufficiently strong genic selection«[445]; Dobzhansky: »mutation is opposed by a genic selection«[446]). In diesen frühen Verwendungen bezieht sich das Konzept aber nicht auf eine eigene Selektionsebene, sondern lediglich auf einen Maßstab für die Selektion auf der Ebene von Organismen (Dobzhansky: »The main assumption inherent in the theory of natural selection is that some hereditary types of a species may have a certain advantage over others in survival and reproduction. Mathematically, the simplest case is the so-called genic selection, when the gene allelomorphs *a* and *A* tend to be reproduced in each generation in the ratios (1-*s*) : 1«[447]). In der später dominanten Bedeutung zur Bezeichnung einer eigenen Selektionsebene wird der Ausdruck erst seit Mitte der 1960er Jahre mit den Arbeiten G.C. Williams' und später R. Dawkins' zu einem festen Terminus(Williams 1966: »genic selection«[448]; Dawkins 1976: »gene selection«[449]). Wenig später erscheint der Ausdruck *Genselektionismus* (»genic selectionism«)[450], um die dahinter stehende Lehre auf den Begriff zu bringen.

Als der eigentliche Begründer der Theorie der Genselektion muss R.A. Fisher gelten, der bereits 1930 einzelnen Genen einen Fitnesswert zuschreibt. 1963 kommt W.D. Hamilton in seinen Bemühungen um die Entwicklung eines allgemeinen Modells zur evolutionären Erklärung altruistischen Verhaltens darauf zurück. Hamilton wendet sich dabei direkt gegen die Ebene des Organismus und spricht sich für die Ebene des Gens zur Erklärung eines Verhaltens aus. In einem einfachen Modell stellt er sich ein Gen *G* vor, das direkt »altruistisches Verhalten« verursacht und argumentiert, das entscheidende Kriterium für dessen Ausbreitung sei der Nutzen des Verhaltens für dieses Gen, nicht für den Organismus: »Despite the principle ›survival of the fittest‹ the ultimate criterion which determine whether *G* will spread is not whether the behavior is to the benefit of the behaver but whether it is to the benefit of the gene«.[451] Später reformuliert Hamilton seine Erklärung allerdings, indem er die Ausbreitung eines Verhaltens in einer Population über das Konzept der Gesamtfitness (»inclusive fitness«; s.o.) auch auf der Ebene des Individuums erklärt (nach dem Modell der Verwandtenselektion). Mathematisch werden diese beiden Beschreibungen als äquivalent erkannt.[452]

Für die Etablierung der Genselektion als allgemein akzeptiertes Modell ist die Feststellung Williams' (1966) einflussreich, dass organische Anpassungen durch eine Selektion erklärt werden können, die für jeden genetischen Ort unabhängig wirkt.[453]

Dawkins 1976: ›Das egoistische Gen‹

Zu einer provokanten These wird das Modell der Genselektion durch R. Dawkins' Theorie des *egoistischen Gens* (»selfish gene«) von 1976 ausgebaut. Nach dieser Theorie sind die Körper der Organismen als bloße Vehikel ihrer Gene zu betrachten (»survival machines«).[454] Anders als in der traditionellen Sicht, nach der die Gene ein Mittel für die Zwecke des Organismus sind, wird in Dawkins' Konzeption also umgekehrt der Organismus zu einem bloßen Mittel zur Erzeugung von Genen: »We see the world as a melting pot of replicators, selected for their power to manipulate the world to their own long term advantage. Individuals and societies are by-products«.[455]

Implizit ist diese Sicht bereits in der zeitgenössischen Polemik S. Butlers als Kritik an Darwin enthalten, nach der eine Henne bloß ein Mittel eines Eies zur Erzeugung weiterer Eier ist: »a hen is only an egg's way of making another egg« (1878).[456] Explizit heißt es 1958 bei C.S. Pittendrigh, ein Organismus sei nichts anderes als ein Vehikel seines Genotyps (»in a very real sense the developed organism is no more than a vehicle for its genotype«).[457] E.O. Wilson schließt 1975 wieder an die Formulierung Butlers an: »the organism is only the DNA's way of making more DNA«.[458] In eine geradezu ehrfürchtige Schwärmerei verfällt Dawkins, wenn er 1976 die Gene als die eigentlichen Akteure der Evolution beschreibt: »Sie [d.h. die Gene als Replikatoren] starben nicht aus, denn sie sind unübertroffene Meister in der Kunst des Überlebens. Doch dürfen wir sie nicht frei im Meer umhertreibend suchen; diese ungezwungene Freiheit haben sie seit langem aufgegeben. Heute drängen sie sich in riesigen Kolonien, sicher im Innern gigantischer, schwerfälliger Roboter, hermetisch abgeschlossen von der Außenwelt; sie verständigen sich mit ihr auf gewundenen, indirekten Wegen, manipulieren sie durch Fernsteuerung. Sie sind in dir und in mir, sie schufen uns, Körper und Geist; und ihr Fortbestehen ist der letzte Grund unserer Existenz. Sie haben einen weiten Weg hinter sich, diese Replikatoren. Heute tragen sie den Namen Gene, und wir sind ihre Überlebensmaschinen«.[459]

Dawkins verwendet in seinen populären Schriften eine Sprache, die sich vieler kühner Metaphern bedient: Ausdrücke aus verschiedenen Sprachbereichen werden in einer prägnanten Formulierung zusammengeführt, z.B. in seinen Leitbegriffen ›egoistisches Gen‹ und ›Überlebensmaschine‹. Weil damit Begriffe aus dem Bereich des menschlichen Sozialverhaltens und der Biologie sorglos zusammengebunden werden, wird Dawkins auf rein sprachlicher Ebene »Sphärenvermengung« (Pörksen 1991) und eine Verletzung des »Postulats niveau-adäquater Terminologie« (von Holst & Saint-Paul 1960)[460] vorgeworfen.[461] Als fragwürdig gilt insbesondere die Berechtigung für die Zuschreibung einer Handlungsaktivität zu den Genen.

Das hinter den polemisch geführten Debatten stehende wissenschaftstheoretische Problem betrifft die Frage, welche Ebene der Beschreibung die für einen Selektionsprozess angemessene ist. Für die Ebene des Gens spricht aus Williams' und Dawkins' Sicht zunächst die Konzipierung von Genen als »Replikatoren« (s.o.): Im Gegensatz zu Organismen, die einmalige Körper seien, bildeten ihre Gene Einheiten, die von einer Generation zur nächsten weitgehend unverändert weitergegeben werden. Bei Williams heißt es 1966, der Genotyp und der Phänotyp eines Organismus gehe zwar mit dessen Tod verloren, seine Gene erhielten sich aber, sofern er sich fortgepflanzt habe: »If there is an ultimate indivisible fragment it is, by definition ›the gene‹ that is treated in the abstract discussions of population genetics«.[462] Williams und später Dawkins argumentieren darauf

aufbauend, dass allein Gene Einheiten der Selektion sein können, weil eine Selektionseinheit über das Leben des einzelnen Organismus hinaus Bestand haben müsse. Organismen können danach im Gegensatz zu Genen keine Einheiten der Selektion sein, weil sie sich nicht erhalten, weil sie keine »Replikatoren« sind, wie es bei Dawkins später heißt.[463] Nach der Doktrin des Weismannismus gehen die Genotypen als direkte Kopien aus den Vorfahren hervor, die Phänotypen sind dagegen im Hinblick auf die Replikation Sackgassen, weil sie nicht direkt repliziert werden (↑Genotyp/Phänotyp: Abb. 188).[464] Diese Argumentation ist allerdings insofern irreführend, als sie die Einheiten der Vererbung mit den Einheiten der Selektion verwechselt. Für das Vorliegen von Selektion ist überhaupt keine Gliederung des Vererbungsmechanismus in partikuläre Einheiten der Vererbung (Gene) notwendig (s.o.).

Prozess oder Perspektive?

Verschiedene Ansichten gibt es zu der Frage, ob die Genselektion einen bestimmten kausalen Prozess bezeichnet und damit als empirische These über ein Selektionsgeschehen zu verstehen ist oder ob sie lediglich eine bestimmte heuristisch besonders wertvolle Perspektive auf einen Prozess darstellt, der im Prinzip auch aus anderer Perspektive, z.B. der von Organismen oder Gruppen von Organismen, beschrieben werden kann. Williams und Dawkins tendieren bis Ende der 1970er Jahre zur ersten Alternative. So stellt Williams die Genselektion 1966 ausdrücklich als bessere Erklärung der empirischen Daten dar: Die Gruppenselektion sei »nicht wichtig« und Genselektion reiche zum Verständnis der Evolution aus (»only genic selection […] need be recognized as the creative force in evolution«).[465] Dawkins schließt sich 1976 dieser Auffassung an und präsentiert die Genselektion als eine konkurrierende und überlegene Theorie gegenüber dem Ansatz der Gruppenselektion.

1982 vertritt Dawkins dagegen eine andere Meinung und stellt die Genselektion nicht als faktischen Standpunkt (»factual position«), sondern als bloße Sichtweise (»a way of seeing facts«) vor.[466] Die Selektion wirke parallel auf verschiedenen Ebenen, und es sei ein Kategorienfehler, die Genselektion als Alternative zur Gruppenselektion anzusehen.[467] Denn auch Individual- und Gruppenselektion seien Wege, auf denen Gene sich in Populationen ausbreiten würden. Jeder Selektionsprozess könne daher aus genetischer Perspektive betrachtet werden.

Die Debatte zu diesen Fragen hält bis in die Gegenwart an. Weitgehend anerkannt ist es aber, dass die Genselektion zumindest für manche Phänomene die allein angemessene Beschreibung ist, sie also einen spezifischen Prozess identifiziert. So besteht wenig Zweifel am Wert der Genselektion zur Erklärung des Vorhandenseins von nicht-codierenden, allein ihre eigene Reproduktion befördernden genetischen Elementen im Genom von Eukaryoten (s.u.). Und es besteht auch wenig Zweifel daran, dass die Genselektion in vielen Fällen eine heuristisch wertvolle Vorstellung ist, vor allem dann, wenn von einer Additivität der Genwirkungen ausgegangen werden kann (s.u.).

Weil ↑Evolution häufig als Veränderung von Genfrequenzen definiert ist, stellt die Ebene der Gene eine insofern besonders exponierte Analyseebene dar. In der bekannten Unterscheidung E. Sobers kann jeder Evolutionsschritt, der auf Selektion beruht, als eine *Selektion von* Genen beschrieben werden. Allerdings ist damit jeder Selektionsschritt nicht automatisch auch eine *Selektion für* Gene; der kausale Grund für die Selektion kann vielmehr auch auf einer anderen Ebene liegen als auf der der Gene.[468] Anders gesagt: Wenn Evolution in Genfrequenzänderungen besteht, dann bilden Gene und ihre Häufigkeit die Währung der Selektion (»bookkeeping«) – deshalb müssen sich aber noch nicht alle Selektionsprozesse in kausaler Hinsicht auf der Ebene der Gene befinden.[469]

Der Genbegriff in der Genselektion

Fraglich ist bei der Konzipierung von Genen als Replikatoren allerdings, was mit einem ↑›Gen‹ gemeint ist: Soll das gleiche Gen über mehrere Generationen weitergegeben werden, dann handelt es sich nicht um einen bestimmten individuellen Gegenstand (die Instanziierung oder das *token* eines Gens), sondern um einen *Typ* von Genen, also einen abstrakten Gegenstand.[470] Als individueller Körper hat ein Gen damit so wenig Bestand über die Generationen hinweg wie ein Individuum. Werden die Gene als konkrete Bestandteile eines Organismus verstanden, die jeweils in sein physiologisches und genetisches Geschehen eingreifen, dann gehen sie auch mit ihm zugrunde. Als Typen einer gewissen Struktur weisen sie dagegen einen ähnlichen generationenübergreifenden Bestand auf wie die Organisationsstruktur eines Organismus, die von seinen Vorfahren ererbt ist und an seine Nachfahren vererbt wird. Aus dieser Perspektive hat das Argument von Williams und Dawkins, dass es die Gene sind, die die Einheit der Selektion abgeben, weil sie doch, im Gegensatz zum Organismus, über Generationen hinweg sich erhalten, seine Schwächen. Als konkreter materieller Körper erhält sich ein Gen nicht über Generationen. Allein in den kausalen Ketten, die über die Transkription andere

Gene erzeugen, die ihm gleichen oder ähneln, existiert ein Gen von einer Generation zur nächsten fort. Die Identität eines Gens besteht damit nicht in einer raum-zeitlich konkreten Instanziierung, sondern in der (strukturellen oder funktionalen) Ähnlichkeit mit anderen Instanziierungen, die zusammen einen Typ (»gene-kind«[471]) bilden.

Die zumindest in einigen Fällen legitime Analyse von Selektionsprozessen auf der Ebene der Gene macht deutlich, dass nicht allein organisierte Systeme Einheiten der Selektion sein können. Gene sind die von einer Generation zur nächsten weitergegebenen Merkmalsträger eines Organismus. Sie sind damit zwar Komponenten eines organisierten Systems, aber nicht selbst organisiert, weil sie keine dynamischen Gefüge aus sich wechselseitig bedingenden Elementen darstellen. Grundlage der Selektion bildet also das Vorhandensein nur *einer* biologischen Grundfunktion, der Reproduktion. Ebenen der Selektion sind also immer Ebenen von reproduzierbaren (aber nicht immer organisierten) Einheiten, denen Eigenschaften zukommen, die für eine differenzielle Reproduktion kausal verantwortlich sind.

Additivität und epistatische Interaktionen

Gegen die Vorstellung einer Selektion auf der Ebene der Gene sind viele Einwände vorgebracht worden. E. Mayr argumentiert bereits seit den 1950er Jahren, dass die Selektion allein auf der Ebene von Phänotypen operiere.[472] Gemäß seiner Theorie der genetischen Relativität (↑Gen) entfaltet ein Gen seine Wirksamkeit immer nur im Zusammenhang mit anderen Genen.[473] Die Gene liegen also in einem Organismus nicht wie die Bohnen in einem Korb nebeneinander, sondern sie müssen miteinander interagieren, um ihre Wirkung zu entfalten. Die Änderung von Genfrequenzen kann nach dieser Argumentation zwar eine *Wirkung* der Selektion sein, die *Ursache* und damit die Einheit der Selektion sind aber Unterschiede auf der Ebene der Individuen. In den Worten von S.J. Gould kann die Selektion die Gene nicht direkt »sehen« und herausgreifen – eine direkte Selektion sei immer nur über die Phänotypen von Individuen möglich.[474] Außerdem können die Gene nach Mayr und Gould nicht von ihrem jeweiligen Kontext isoliert werden: Der Selektionswert eines Gens hänge von der Kombination mit anderen Genen ab, in der es auftrete.[475] Es ist demnach also ein Genkomplex, und nicht ein einzelnes Gen, das selektiert wird.

Zwei Effekte der Kontextabhängigkeit der Wirksamkeit eines Gens werden meist unterschieden: Erstens werden viele Merkmale eines Organismus gleichzeitig von mehreren Genen beeinflusst (Polygenie), zweitens hängt die Wirkung eines Gens von seiner Wechselwirkung mit Genen an anderen Orten des Genoms ab (Epistasis). Beide Faktoren führen zu nicht einheitlichen Wirkungen eines Gens: In einem Kontext kann es fitnesssteigernd, in einem anderen fitnessmindernd wirken. Ein Gen hat nach dieser Argumentation also keine einheitliche kausale Rolle und damit auch keinen konstanten Fitnesswert. Wegen der weiten Verbreitung von Polygenie und Epistasis gilt vielen Autoren nicht ein einzelnes Gen, sondern der Genotyp als der einheitliche kausale Faktor. Nicht ein einzelnes Gen, sondern das Ensemble der Gene in ihrer Wechselwirkung sei die konstante kausale Einflussgröße, die den Selektionsprozess bewirke.

Auch E. Sober, der Selektion als einen kausalen Prozess versteht, der auf bestimmte Kräfte zurückzuführen ist, erscheinen die Fälle von epistatischen Interaktionen zwischen Genen und von Polygenie als problematisch für eine Erklärung im Rahmen der Genselektion.[476] Denn in diesen Fällen könne der kausale Faktor, der die Differenz zwischen den selektierten Typen ausmacht, nicht einem einzelnen Gen, sondern nur einem Genkomplex zugeschrieben werden. Eine Beschreibung dieser Fälle auf der Ebene der Gene sei zwar möglich, aber diese Beschreibung würde die genauen kausalen Wege, die sich auf der Ebene der Individuen bewegen, verdecken. Sober knüpft damit wiederum die Frage, auf welcher Ebene die Selektion vorliegt, an das Vorliegen kausaler Selektionsmechanismen. Das Bestehen oder Fehlen von Selektionsmechanismen auf einer Ebene wiederum hält er für eine empirische Frage, so dass auch die Entscheidung, auf welcher Ebene eine Selektion vorliegt, eine empirische wird. Befindet sich die Eigenschaft, die den kausalen Grund für die Selektion abgibt, auf der Ebene der Gene, dann liegt eine Genselektion vor. Ist diese Eigenschaft aber ein Merkmal von Individuen oder Gruppen, dann handelt es sich um eine Individual- oder Gruppenselektion.[477] Weil der kausale Faktor, der für die Selektion verantwortlich ist, sich nicht immer auf der Ebene der Gene befindet, ist nach Sober also nicht jede Selektion eine Selektion *für* genetische Eigenschaften; weil aber die Gene die elementare Einheit der Replikation sind, ist doch jede Selektion immer eine Selektion *von* Genen: Eine Selektion für Eigenschaften auf jeder Ebene wirkt sich *auch* auf die Gene aus.

Gegen diese Kritik an der Genselektion werden aber wiederum Einwände erhoben. Dass die Gene nicht direkt, sondern nur vermittelt über die Phänotypen selektiert werden, ändert wenig daran, dass sie doch auch eine Ursache von Reproduktionsun-

terschieden zwischen Individuen, und damit der Selektion sein können: Die von den Genen ausgehende Wirkungskette zu (differenzieller) Reproduktion von Individuen läuft nur vermittelt über die Phänotypen; diese indirekte (vermittelte) Wirksamkeit steht aber nicht dem entgegen, die Gene als (vermittelte) Ursachen zu konzipieren, wie Sober selbst bemerkt.[478] Gegen die Annahme einer vollkommenen Kontextabhängigkeit von Genen wendet schon Williams 1966 ein, dass eine Selektion in kleinen Schritten nur vorstellbar ist, wenn einem Genort über verschiedene Kontexte hinweg ein bestimmter Fitnesswert (»Selektionskoeffizient«) zugeschrieben wird.[479] Dawkins veranschaulicht dieses Argument mit einer Ruderboot-Analogie: In einem Wettbewerb zwischen Ruderbooten (den Phänotypen entsprechend) mit mehreren Ruderern (Genen) und einer ständigen Neukombination von Ruderern auf den Booten werde es zu einer Selektion der besten Ruderer kommen, auch wenn der Erfolg jedes einzelnen Ruderers im einzelnen Fall nicht nur von seinem eigenen Einsatz abhänge.[480] Gezeigt ist damit, dass es in einigen Fällen zumindest möglich ist, die Gene als Ebene der Selektion anzusehen – aber noch nicht, dass dies immer die beste Betrachtung, im Sinne der angemessensten Repräsentation der kausalen Wege, ist.

Genselektion und Frequenzabhängigkeit

E. Sober und andere argumentieren seit Anfang der 1980er Jahre dafür, dass es in manchen Situationen nicht angemessen ist, die Ebene der Gene als die Ebene der Selektion anzunehmen, sondern besser die des Individuums oder der Gruppe (s.o.).[481] Ein einfaches, viel diskutiertes Beispiel ist das der Fitnessüberlegenheit von heterozygoten Individuen im Vergleich zu homozygoten Individuen (»Heterosis«; ↑Vererbung). Dieser Fall ist z.B. bei der Sichelzellenanämie gegeben: In Gebieten mit Malaria haben beim Menschen diejenigen Individuen einen Vorteil, die heterozygot bezüglich eines Genorts sind, der die Form der Blutzellen bestimmt, weil sie dadurch weniger von Malaria befallen werden. Die Fitness eines Allels hängt hier also entscheidend von dem Kontext ab, in dem es sich befindet. Einem Allel kann daher kein konstanter Fitnesswert zugeschrieben werden, in einigen Situationen erhöht es die Fitness, in anderen mindert es sie. Für Sober bildet das Gen damit nicht den kausalen Faktor, der für die Selektion verantwortlich ist. Er argumentiert 1982 mit R. Lewontin vielmehr dafür, dass ein Gen nur dann als eine Selektionseinheit anzusehen ist, wenn ihm eine einheitliche kausale Rolle zugeschrieben werden kann. Wenn eine starke Kontextabhängigkeit in der Fitness eines Gens vorliegt, dann würde nicht das Gen, sondern eine übergeordnete Ebene die Selektionsebene darstellen, so Sober und Lewontin (als allgemeines Prinzip formuliert: »if the fitness of X is context sensitive, then there is not selection for X; rather, there is selection at a level of organization higher than X«[482]). Oder, wie es Sober 1984 formuliert, Selektion für ein Gen liegt nur dann vor, wenn dieses Gen die Fitness in mindestens einem Kontext erhöht, aber in keinem vermindert (»To say that there is selection for a given gene at a particular locus is to say that possessing that gene is a positive causal factor in survival and reproduction. This, in turn, requires that the allele must not decrease fitness in any context, and must raise it in at least one«).[483]

Ähnlich wie Sober argumentiert 2006 S. Okasha. Er hält die Frage der Kontextabhängigkeit der Fitness von Genen allerdings nicht für relevant im Hinblick auf die Frage, ob ein Prozess der Genselektion vorliegt, weil er diese als intraorganismische Selektion definiert (s.u.). Die Kontextabhängigkeit der Fitness sei lediglich relevant für den heuristischen Wert und die Fruchtbarkeit der genzentrierten Perspektive auf Selektionsprozesse. Denn die Metapher von Genen als den eigentlichen Akteuren der Evolution sei umso angemessener, je geringer die Kontextabhängigkeit einer Genwirkung sei. Bei großer Abhängigkeit der Fitness eines Gens (oder Allels) von seiner Häufigkeit (wie im Falle der Heterosis) oder vom genetischen Kontext (wie bei starken epistatischen Interaktionen von Genen) sei das Bild von Genen als Akteuren zunehmend unplausibel. Der heuristische Wert der genzentrierten Sicht hänge also daran, dass Mayrs Modell der Bohnenkorbgenetik (s.o.) zumindest annähernd angemessen ist: »the heuristic utility of the gene's-eye view is greatest when the genotype-phenotype relation is simplest«.[484]

Vor diesem Hintergrund enthält die These der Genselektion also nicht nur eine Konzeptualisierung des Selektionsprozesses, sondern auch eine empirische Behauptung: dass es eine enge Beziehung zwischen phänotypischen Merkmalen und einzelnen gegeneinander isolierbaren Elementen auf genetischer Ebene gibt.[485] Die Tragweite der Genselektion wird sich also auch daran erweisen, wie weit es gelingt, einzelne Gene abzugrenzen, denen über verschiedene (genetische) Kontexte hinweg konstante Fitnesswerte zugeschrieben werden können.

Genselektion als innerorganismische Selektion

Seit Ende der 1990er Jahre setzt sich ein eingeschränkter, aber präziser Begriff der Genselektion durch, dem zufolge die Genselektion in dem Prozess

der Selektion von Genen innerhalb eines einzelnen Organismus besteht.[486] Zum paradigmatischen Fall der Genselektion werden damit genetische Elementen im Genom eines Organismus, die offensichtlich keinen Beitrag zur Physiologie und insgesamt zur Fitness dieses Organismus leisten, sondern allein die eigene Reproduktion bewirken. Diese werden seit 1990 als *egoistische genetische Elemente* bezeichnet (Werren et al. 1990: »selfish genetic elements«).[487] Vor allem für den großen Anteil hochrepetitiver und nicht-codierender Sequenzen im Genom der Eukaryonten wird eine genselektionistische Erklärung für ihre Entstehung gegeben. L.E. Orgel und F. Crick bezeichnen diese DNA-Abschnitte 1980 als *egoistische DNA* und als *ultimative Parasiten* (»Selfish DNA: the ultimate parasite«).[488] Diese Elemente können als Teil des Genoms des Wirts beschrieben werden und wären dann Ausdruck eines intragenomischen Konflikts; aus funktionaler Perspektive angemessener erscheint es aber, sie nicht als Teil des Organismus anzusehen: Sie sind zwar in seine DNA integriert, funktional aber von ihm klar unterschieden.[489]

Andere Phänomene, die als Resultat einer innerorganismischen Selektion zu werten sind, betreffen dagegen nicht Parasiten, sondern innerorganismische Konflikte. Darunter gehört v.a. das Phänomen der *Segregationsverzerrung*, das seit Ende der 1920er Jahre beschrieben wird (Gershenson 1928[490]) und seit Ende der 50er Jahre diesen Namen trägt (Sandler et al. 1959: »segregation distortion«[491]; Sandler & Novitski 1957: »meiotic drive«[492]).[493] Eine Segregationsverzerrung betrifft Störungen des normalen Ablaufs der Meiose und tritt z.B. bei Mäusen[494] oder bei der Fruchtfliege *Drosophila*[495] als Ergebnis der Wirkung eines Gens auf. Bei männlichen Fliegen, die in Bezug auf dieses Gen heterozygot sind, verursacht das Gen eine Störung der Entwicklung der Samenzellen, die von seinem Allel auf dem homologen Chromosomen ausgeht, so dass das segregationsverzerrende Gen in 95-99% der gebildeten Spermien vorhanden ist. Männliche Fliegen, die homozygot in Bezug auf dieses Gen sind, sterben während ihrer Entwicklung oder können sich nicht fortpflanzen. Das Gen bewirkt also seine eigene Vermehrung auf Kosten der anderen Gene des Organismus. Seine Verbreitung kann damit als Ergebnis einer innerorganismischen Selektion erklärt werden, die der Selektion auf der Ebene des Gesamtorganismus entgegen gerichtet ist.

Selektionsprozesse auf der organismischen Ebene können zur Etablierung von Mechanismen führen, die eine Selektion auf der innerorganismischen Ebene unterdrücken. Zu diesen Mechanismen gehört die frühe Ausgliederung von Keimzellen in Form einer »Keimbahn«, die bewirkt, dass alle somatischen Zellen nur durch ihre Kooperation mit den anderen Zellen ihre Fitness erhöhen können (↑Genotyp/Phänotyp). [496] Auch die Entwicklung von Rekombinationsmechanismen wie der Sexualität wird in diesem Zusammenhang diskutiert: Die Rekombination kann eine Störung der Kopplung von Genen, die an der Segregationsverzerrung beteiligt sind, bewirken.[497] Daneben bildet auch die Erzeugung eines hohen Verwandtschaftsgrades unter den Zellen durch Bildung von Klonen ein Mechanismus zur Unterdrückung innerorganismischer Konflikte. So kann z.B. die Tatsache der Weitergabe der Mitochondrien nur durch die Weibchen bei den meisten Tieren als ein Mechanismus der Unterdrückung einer Selektion auf der Ebene der Mitochondrien erklärt werden. Denn würden sie über die Keimzellen beider Geschlechter weitergegeben werden, dann bestünde eine größere Variation und Rekombination unter den Mitochondrien und würde damit eine stärkere Selektion auf ihrer Ebene etablieren.[498] Diese Mechanismen der Unterdrückung von innerorganismischer Selektion durch Selektion auf organismischer Ebene könnten insgesamt dazu geführt haben, dass die Genselektion im Sinne einer innerorganismischen Selektion unter Genen ein relativ seltenes Phänomen darstellt.[499]

Eine prinzipielle Grenze: nicht-genetische Vererbung

Zumindest eine prinzipielle Grenze für die Anwendung des Modells der Genselektion lässt sich angeben: Mechanismen der Vererbung, bei denen Gene keine Rolle spielen oder gar nicht vorhanden sind. Die Weitergabe von Genen bildet sicher einen zentralen Kanal zur Herstellung einer Ähnlichkeit von Eltern und ihren Nachkommen. Prinzipiell sind aber auch andere Wege denkbar, etwa durch epigenetische Vererbung, Lernen oder kulturelle Prozesse.[500] Weil diese Wege der nicht-genetischen »Vererbung« keine Änderung der Genfrequenzen beinhalten müssen, sind sie damit auch nicht adäquat von Modellen der Genselektion beschreibbar.[501]

Rückkehr des Gens?

Gegen die Kritik in den 1980er Jahren verteidigen K. Sterelny und P. Kitcher 1988 den Genselektionismus und konstatieren, es gebe zwar alternative, gleich adäquate Repräsentationen eines Selektionsprozesses – eine in allen Fällen adäquate Repräsentation sei aber diejenige, die genetischen Eigenschaften eine kausale Wirksamkeit zuschreibe.[502] Der Vorteil dieser Beschreibungsebene liege v.a. darin, dass sie immer verfügbar sei: Jeder biologische Selektionsprozess lasse sich auf der Ebene der Gene beschrei-

ben, auch wenn es äquivalente Beschreibungen auf anderen Ebenen geben könne (»The virtue of the genic point of view, on the pluralist account, is not that it alone gets the causal structure right but that it is always available«).[503] Denn für jede Selektion einer Eigenschaft auf einer Ebene über dem Gen (z.B. ein phänotypisches Merkmal eines Organismus) lasse sich eine Entsprechung auf genetischer Ebene angeben. Auch die von Sober und anderen angeführten Beispiele einer Selektion auf anderen Ebenen als der der Gene können nach Sterelny und Kitcher auf Genebene rekonstruiert werden. Der Vorteil der Heterozygotie könne z.B. als ein einfacher Fall von frequenzabhängiger Selektion auf der Ebene des Gens interpretiert werden: Das Sichelzellenallel wird in Gebieten mit Malaria positiv selektiert, wenn es selten ist. Die Selektion von Genen sei also immer – wie jede Selektion – relativ zu einem Hintergrund von Randbedingungen wirksam, im Falle der Gene bildeten auch die anderen Gene in einem Organismus einen Teil dieses Hintergrunds.

E.A. Lloyd wendet sich 2005 gegen diese Versuche einer Etablierung der Genselektion als der angemessenen Erklärungsebene für alle Selektionsprozesse. Auch wenn höhere Ebenen der Selektion explizit ausgeschlossen würden, kämen diese doch über die Berücksichtigung der genetischen Umwelt (»allelic environment«) eines Gens unter der Hand wieder zum Tragen.[504] Zumindest für einige Fälle kann Lloyd dies nachweisen; nicht jede systematische Berücksichtigung des Kontexts muss aber zwangsläufig das implizite Einschleusen einer höheren Selektionsebene einschließen.[505]

Mit einer verbreiteten Intuition, die aber kein sehr starkes theoriegebundenes Argument enthält, verteidigt A. Rosenberg die Angemessenheit der Beschreibung von Selektion auf anderen Ebenen als der der Gene: Er verweist auf unsere »praktischen Interessen«. Nomologische Verallgemeinerungen ermögliche allein die Beschreibung auf der Ebene der Gene, und sie sei damit allein theoretisch angemessen; unsere praktischen, nichttheoretischen Interessen an ganzen Organismen, z.B. am Schutz unserer »Mitgeschöpfe«, würden aber auch die Beschreibung der Selektion auf anderen Ebenen als der Genebene rechtfertigen.[506]

Sexuelle Selektion

Die Selektion von Merkmalen, die in der Beziehung der Geschlechter zueinander von Bedeutung sind, schreibt C. Darwin einem besonderen Mechanismus zu, den er ›sexuelle Selektion‹ nennt.[507] Wie bei seinen Überlegungen zur Natürlichen Selektion gibt es auch in dieser Hinsicht Vorläufer von Darwins Auffassungen (↑Geschlecht).[508] Die sexuelle Selektion ist für Darwin von der Natürlichen Selektion unterschieden, weil es in ihr nicht um einen Kampf ums Dasein gehe, sondern allein um die unterschiedlichen Fortpflanzungsaussichten verschiedener Organismen (»the advantage which certain individuals have over others of the same sex and species solely in respect of reproduction«[509]). Die sexuelle Selektion stellt sich Darwin als eine Wahl der Männchen durch die Weibchen vor. So erklärt er die auffällige Färbung und den komplexen Gesang vieler männlicher Vögel als Ergebnis einer über Tausende von Generationen erfolgten Selektion durch die Weibchen.[510]

Als eine besondere Kategorie der Selektion wird die sexuelle Selektion von Darwin angesehen, weil sie häufig zur Ausbildung von Merkmalen führt, die für das Überleben eines Organismus nachteilig sind (z.B. auffällige Farben und Formen).

Skepsis seitens Darwins Nachfolger

Ein Problem für diese Theorie besteht über lange Zeit in dem Mangel an empirischen Belegen für eine tatsächliche Wahl der Weibchen. Erst gegen Ende von Darwins Leben werden solche Evidenzen geliefert.[511] Selbst von seinen Mitstreitern wird Darwins Trennung von natürlicher und sexueller Selektion aber meist abgelehnt. So spricht sich Wallace gegen Darwins Überzeugung aus, der zufolge die sexuelle Selektion einen ganz anderen Mechanismus darstelle als die Natürliche Selektion. Die auffälligen Unterschiede zwischen den Geschlechtern, v.a. der Vögel, erklärt er als Schutzanpassungen der Weibchen.[512] Eine verbreitete funktionale Erklärung der auffälligen Färbungen stellt sie in den Zusammenhang der Erkennung der Artgenossen und deutet sie damit als reproduktiven Isolationsmechanimus.

Auch andere Anhänger Darwins am Ende des 19. Jahrhunderts stehen der Bedeutung der sexuellen Selektion skeptisch gegenüber: Der Experte für Tierfärbungen, E.B. Poulton, hält die sexuelle Selektion für relativ unwichtig in der Evolution und behauptet, sie sei immer der Natürlichen Selektion untergeordnet.[513] Poulton ist aber auch der Auffassung, dass die Färbungen und Gesänge der Vögel nicht allein als Zeichen der Arterkennung, sondern durchaus auch als Belege einer sexuellen Selektion zu werten seien. Den komplexen Färbungen und Gesängen der Vögel schreibt Poulton eine Schönheit (»beauty«) zu, die über die Erfordernisse der bloßen Arterkennung weit hinausgehe und nicht durch typische Natürliche Selektion erklärt werden könne.[514] Die Merkmale sind

nach Poulton also durch eine innerartliche Selektion aufgrund eines Sinns für das Schöne entstanden.

Die Skepsis gegenüber der sexuellen Selektion zieht sich bis ins 20. Jahrhundert und wird von den führenden Biologen, die die Partnerwahl bei Tieren untersuchen, geteilt. Bezweifelt wird insbesondere, dass die auffälligen Färbungen der Tiere regelmäßig und ausschließlich im Kontext einer sexuellen Selektion entstanden sind.[515] E. Mayr gibt 1972 als Erklärung für das verbreitete Phänomen des Sexualdimorphismus neben der sexuellen Selektion drei weitere Gründe an: (1) die physiologische Synchronisierung der Geschlechter vor der Paarung (»epigamische Selektion«), (2) reproduktive Isolation durch auffällige Artkennzeichen; (3) unterschiedliche ökologische Einnischung von Männchen und Weibchen.[516]

Fisher (1930): »runaway-process«

Entgegen dieser allgemeinen Skepsis gegenüber der Wirksamkeit sexueller Selektion werden mit dem Aufkommen populationsgenetischer Modellierungen von Evolutionsprozessen Argumente für die mögliche Rolle der sexuellen Selektion in der Evolution gewonnen. Der Pionier der Populationsgenetik, R.A. Fisher, untersucht seit 1915 die evolutionären Konsequenzen sexuellen Präferenzverhaltens.[517] Nach Fishers Modell kann die Präferenz der Mitglieder eines Geschlechts für irgendein anfangs zufällig ausgewähltes Merkmal am anderen Geschlecht einen sich aufschaukelnden Selektionsprozess in Gang setzen, der bis zur extremen Ausprägung dieses präferierten Merkmals führt. Die Ausbildung dieser extremen Merkmale (meist der Männchen) kann also durch die Präferenzen der Weibchen erklärt werden; diese Präferenzen können im Laufe der Evolution parallel zur Veränderung der Männchen selbst immer extremer werden. Fisher spricht 1930 von einem *galoppierenden* oder ***runaway-Prozess*** (»runaway process«).[518] Die Selektion aufgrund der Präferenzen des einen Geschlechts kann der Selektionskomponente für das Überleben der Organismen entgegenwirken; es können also Merkmale bei den Mitgliedern des einen Geschlechts aufgrund der Präferenzen des anderen Geschlechts entstehen, die deren Überlebenswahrscheinlichkeit mindern (Darwin 1866: »beautiful for beauty's sake«[519] oder besser: »preference for preference's sake«). Die (sexuelle) Selektion aufgrund der Weibchenpräfererenz für ein Merkmal bei einem Männchen, das selbst wieder Söhne hervorbringt, die dieses von den Weibchen präferierte Merkmale haben, kann theoretisch die Wirksamkeit der (Natürlichen) Selektion, die gegen dieses Merkmal gerichtet ist, weil es die Überlebenswahrscheinlichkeit der Männchen mindert, überkompensieren. Sexuelle und Natürliche Selektion können also einander entgegengesetzte Kräfte sein.[520] Seit den 1960er Jahren aufgestellte Evolutionsmodelle zeigen, dass dieser Mechanismus tatsächlich wirksam sein kann.[521] Neben diesem Mechanismus thematisiert Fisher die sexuelle Selektion als einen möglichen Weg der Artbildung, der auch wirksam ist, wenn keine geografische Isolation vorliegt.[522]

Empirische Nachweise sexueller Selektion

Die Soziobiologie hat seit den 1970er Jahren das Vorliegen einer Wahl der Männchen durch die Weibchen (»female choice«) in vielen Situationen nachweisen können.[523] Der tatsächliche Nachweis einer Wahl ist allerdings mit vielen methodischen Schwierigkeiten verbunden.[524] Empirische Belege gibt es auch für die Minderung der Überlebenswahrscheinlichkeit von Männchen durch das Vorhandensein der von den Weibchen bevorzugten Merkmale. Deutlich ist dies z.B. in der bunten Färbung der Singvogelmännchen, die sie auffälliger für Räuber macht. A. Möller kann 1989 zeigen, dass bei Rauchschwalben Männchen mit langen Schwanzanhängen von den Weibchen bevorzugt werden, diese Anhänge aber das Fliegen und den Beutefang behindern.[525] Die Weibchenwahl führt also zur Bildung von Merkmalen bei den Männchen, die eine Verminderung ihrer Überlebenswahrscheinlichkeit, aber eine Erhöhung ihrer Fortpflanzungswahrscheinlichkeit bedingen.

A. Zahavi baut Beobachtungen dieser Art zu einer allgemeinen Theorie aus, der zufolge die Männchen durch ihre behindernden Merkmale, welche von den Weibchen bevorzugt werden, ihre besondere Lebenstüchtigkeit beweisen. Zahavi bezeichnet diese Form der sexuellen Selektion als ***Handikapselektion*** (»selection for a handicap«). Durch ihr Überleben trotz der Behinderung demonstrieren die Männchen nach dieser Auffassung ihre »guten Gene«.[526] Der Mechanismus der sexuellen Selektion nach dem Handikapprinzip kann unabhängig von dem auf Fisher zurückgehenden Prinzip der Runaway-Selektion wirksam sein.[527] Eine Variante des Handikaps stellen solche Färbungen und Ornamente der Männchen dar, die den Weibchen Aufschluss über ihre Gesundheit und ihre Anfälligkeit für Parasiten geben können (»revealing handicaps«).[528]

Sexuelle Selektion und Anpassung

Ausgehend von dem bis in die 1960er Jahre hinein dominanten Paradigma, dem zufolge die Selektion »zum Wohl der Art« wirksam ist, stellt die sexuelle Selektion ein Problem dar, weil sie solche extremen

Merkmale hervorbringen kann, die die Überlebenswahrscheinlichkeit (zugunsten der Fortpflanzungswahrscheinlichkeit) der Organismen mindern. J.B.S. Haldane spricht 1932 davon, durch sexuelle Selektion könnten Merkmale entstehen, die für ein Individuum von Vorteil sind, für die Art aber von Nachteil (»biologically advantegous for the individual, but ultimately disastrous for the species«[529]; »they render the species as a whole less successful in coping with its environment«[530]). Im Anschluss daran beschreibt J. Huxley das mögliche Resultat der sexuellen Selektion als ein *biologisches Übel* (»a biological evil«[531]; auch: »a real handicap in the struggle for individual existence«[532]). K. Lorenz geht davon aus, dass die Selektion aufgrund von »Rivalenkampf« und durch die »vom Weibchen getriebene geschlechtliche Zuchtwahl« zu Ergebnissen führen könne, »die der Art als solcher durchaus nicht nützlich sind«: »Die rein intra-spezifische Zuchtwahl kann zur Ausbildung von Formen und Verhaltensweisen führen, die nicht nur bar jedes Anpassungswertes sind, sondern die Arterhaltung direkt schädigen können«[533].

Lorenz und mit ihm andere bezweifeln also, dass das Ergebnis der sexuellen Selektion als ↑›Anpassung‹ gelten kann.[534] Von einigen Autoren wird unterschieden zwischen *adaptiver sexueller Selektion*, die eine Präferenz für überlebensdienliche Merkmale ist (sexuelle Selektion des »good sense«), und *nichtadaptiver sexueller Selektion*, die eine Präferenz für überlebensschädliche Merkmale enthält (sexuelle Selektion des »good taste«).[535] Auch die sexuelle Selektion stellt aber eine Komponente der Selektion insgesamt dar, und wenn ↑Anpassungen als Ergebnisse eines Selektionsprozesses definiert sind, dann müssen auch solche Merkmale, die die Überlebenswahrscheinlichkeit der Vorfahren gemindert, aber ihre Reproduktionsaussichten stärker befördert haben, als ›Anpassungen‹ bestimmt werden.

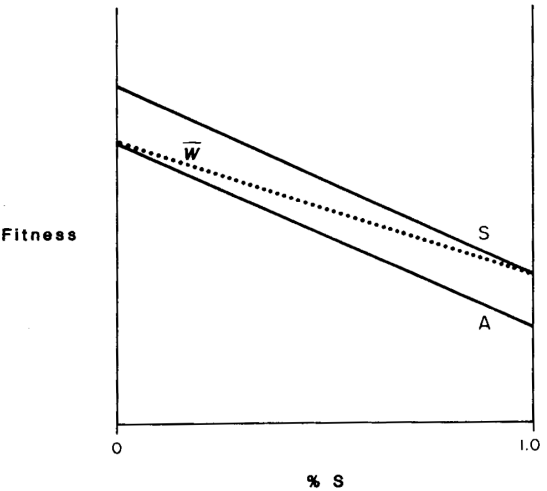


Abb. 475. Frequenzabhängiger Fitnessverlauf für einen verhaltensbiologischen Altruisten (A) und Egoisten (S). Individuen in einer reinen Population von Altruisten (in der Grafik ganz links) haben zwar eine größere mittlere Fitness ($\bar{w}$) als die Individuen in einer reinen Population von Egoisten; ein einzelner Egoist hat aber stets einen Selektionsvorteil gegenüber einem Altruisten. Bei alleiniger Selektion auf der Ebene der Individuen wird die mittlere Fitness in der Population also als Ergebnis der Selektion abnehmen, auch wenn sich zu jedem Zeitpunkt die Individuen mit der jeweils größeren Fitness stärker vermehren (aus Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 186).

Sexuelle als Komponente Natürlicher Selektion

Nach der heute überwiegend vertretenen Auffassung bildet die sexuelle Selektion nicht eine eigenständige Form der Selektion, die neben der Natürlichen Selektion steht, sondern sie wird vielmehr als eine Komponente der Natürlichen Selektion konzipiert. Denn der differenzielle Paarungserfolg, auf dem die sexuelle Selektion beruht, wird als ein wesentlicher Bestandteil der Gesamtfitness verstanden. Es besteht auch kein Unterschied in der Messung oder Darstellung von sexueller und nicht-sexueller Selektion.[536] Außerdem bildet die Widersprüchlichkeit der sexuellen Selektion mit den Ergebnissen der Selektion für das Überleben keine Besonderheit der sexuellen Selektion; vielmehr können auch andere Komponenten der Selektion in Opposition zueinander stehen, z.B. die Selektion für eine effiziente Nahrungsaufnahme und für den Schutz vor Feinden. Die Selektion für die Fortpflanzung steht schon deshalb in vielen Fällen mit der Selektion für das Überleben in Konflikt, weil die Fortpflanzung, sei sie sexuell oder asexuell, ein so aufwändiges Geschäft ist.

Intra- und intersexuelle Selektion

Seit den 1930er Jahren ist die Unterscheidung zwischen intra- und intersexueller Selektion verbreitet: Als ***intrasexuelle Selektion*** (»intrasexual selection«[537]) bestimmt J. Huxley 1938 die Selektion aufgrund der Konkurrenz der Individuen eines Geschlechts (meist der Männchen: »male-male competition«) um die Paarung mit den Individuen des anderen Geschlechts (meist den Weibchen) (»selection involving competition between individuals of one sex in the struggle for reproduction«[538]). Im Gegensatz dazu bezieht sich die ***intersexuelle Selektion*** (Howard 1974: »intersexual selection«[539]) oder ***epigamische Selektion*** (»epigamic selection«[540]),

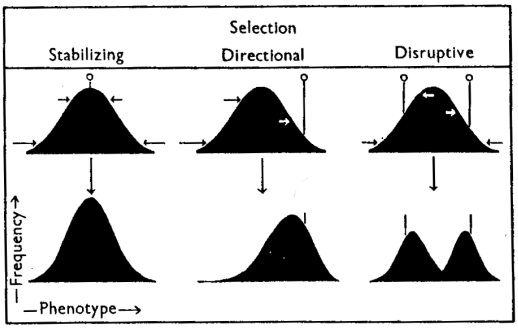


Abb. 476. Drei Formen der Selektion: Stabilisierende Selektion mit der Bevorzugung von Phänotypen mit einer mittleren Merkmalsausprägung (links), gerichtete Selektion mit der Förderung eines extremen Phänotyps (Mitte) und disruptive Selektion mit der Bevorzugung verschiedener extremer Phänotypen (aus Mather, K. (1953). The genetical structure of populations. Symp. Soc. Exper. Biol. 7, 66-95: 73).

wie Huxley sie anfangs nennt, auf die Auswahl der Individuen eines Geschlechts (meist der Männchen) durch Individuen des anderen Geschlechts (meist der Weibchen: »female choice«); bei der intersexuellen Selektion sind häufig sekundäre Geschlechtsmerkmale oder Balzverhalten beteiligt (»selection involving display-characters common to both sexes«[541]). (Bezogen nicht auf die Wahl der Individuen eines Geschlechts durch die des anderen, sondern auf die Bevorzugung der Individuen eines Geschlechts als Beute durch einen Räuber erscheint der Ausdruck ›intersexual selection‹ schon in den 1940er Jahren.[542])

Die Verbreitung der intrasexuellen Selektion bei Männchen und der intersexuellen Selektion in Form einer Wahl durch die Weibchen erklärt R. Trivers 1972 mit zwei verschiedenen »Investitionsstrategien« bei beiden Geschlechtern: Die Männchen, die angefangen mit der relativ kleinen Größe des Samens weniger in die Brutpflege investieren als die Weibchen, maximieren ihren Fortpflanzungserfolg durch viele Paarungen und konkurrieren daher stark untereinander; die Weibchen, die viel in die Brutpflege investieren, maximieren ihren Fortpflanzungserfolg dagegen durch eine genaue Auswahl ihrer Paarungspartner.[543] Die Kritik an dieser Argumentation wird unter der Bezeichnung ›Concorde-Fehlschluss‹ bekannt (↑Geschlecht).

Stabilisierende, gerichtete und disruptive Selektion

Im Hinblick auf die Art der Veränderung der Population unter dem Einfluss der Selektion werden drei grundsätzliche Selektionstypen unterschieden (vgl. Abb. 476): Bei der *stabilisierenden Selektion* (Fisher 1930: »stabilizing selection«) liegt eine selektive Bevorzugung des mittleren Typs vor, so dass die Population sich unter dem Einfluss der Selektion wenig ändert[544]; die *mobilisierende* oder *gerichtete Selektion* (Mather 1953: »directional selection«[545]) führt dagegen zu einer sukzessiven Veränderung der Population in eine Richtung. Bei der *disruptiven Selektion* (Mather 1953: »disruptive selection«) haben dagegen extreme Formen einen Vorteil gegenüber dem mittleren Phänotyp, so dass es zu einem Auseinanderfallen der Population kommen kann.[546]

Frequenzabhängige Selektion

Frequenzabhängige Selektion (»frequency-dependent selection«) liegt vor, wenn die Fitness eines Typus (des selektierten Objektes, z.B. eines Gens, eines Genotyps oder eines Individualmerkmals) von seiner Häufigkeit abhängt. Der Begriff wird 1960 von R. Lewontin und M.J.D. White eingeführt.[547]

Der Sache nach ist der Mechanismus der frequenzabhängigen Selektion bereits implizit in Darwins Divergenzprinzip enthalten, dem zufolge die Individuen des jeweils selteneren Typs in Konkurrenzsituationen einen Vorteil genießen, weil sie in der Nutzung der Ressourcen einem geringeren Konkurrenzdruck unterliegen (↑Phylogenese).

Auch in R.A. Fishers Diskussionen der Mimikry und des Arguments für ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis (↑Geschlecht) von 1930 ist der Grundgedanke der frequenzabhängigen Selektion enthalten.[548] Nach Fisher besteht bei den beiden bekanntesten Formen der ↑Mimikry ein jeweils umgekehrter Zusammenhang zwischen Häufigkeit und Selektionsvorteil: Während in der Batesschen Mimikry (nicht giftiger Nachahmer) die nachahmenden Organismen umso mehr Schutz genießen, je seltener sie sind, haben sie bei der Müllerschen Mimikry (giftiger Nachahmer) einen größeren Schutz, wenn sie häufig sind. Der allgemeine Zusammenhang von Häufigkeit und Selektion wird 1954 auch von J.B.S. Haldane formuliert: »the relative fitness of two genotypes may depend on their frequency«.[549]

Verschiedene Mechanismen können eine frequenzabhängige Selektion erzeugen. Bekannt sind solche Verhältnisse, bei denen die seltenere Variante einer Art von Organismen einen Vorteil genießt. Erzeugt wird dies z.B. durch die sogenannte ***apostatische Selektion***, die durch *Suchbilder* (Tinbergen 1960: »searching images«[550]) eines Räubers hervorgerufen werden kann: Die Spezialisierung des Räubers auf den häufigsten Beutetyp bedingt einen Vorteil für

die selteneren Typen. Aufgrund des gleichen Mechanismus besteht ein erhöhter Schutz von heterogenen Populationen gegenüber Parasiten und pathogenen Erregern, denen eine physiologische Spezialisierung erschwert wird.[551] (Das Wort ›Suchbild‹ geht im biologischen Kontext auf J. von Uexküll zurück, der darunter 1933 ein die Wahrnehmung leitendes Schema, ein besonderes »Merkbild« versteht; von Uexküll spricht daneben auch von einem ›Suchton‹; ↑Umwelt; Wahrnehmung.[552]) B. Clarke, der den Ausdruck ›apostatische Selektion‹ 1962 prägt, gründet diese Form der Selektion auf dem selektiven Vorteil von solchen Phänotypen, die vom Durchschnittstyp abweichen (»selective advantage of phenotypes that stand out from the norm«[553]). Eine empirische und experimentelle Bestätigung findet die Theorie der apostatischen Selektion bei zahlreichen Arten.[554]

Nach dem bereits von Darwin vorgestellten Mechanismus kann frequenzabhängige Selektion selbst ohne Vermittlung über einen Räuber zu Stande kommen, z.B. durch inner- oder zwischenartliche Konkurrenz: Die jeweils seltenere Variante genießt einen Vorteil durch ihre geringere Konkurrenz auf der von ihr genutzten Ressource.[555] Ein sich daraus ergebendes Resultat der frequenzabhängigen Selektion mit einer Bevorzugung des jeweils seltenen Typs stellt die Aufrechterhaltung einer genetischen Diversität in der Population dar (*balancierter Polymorphismus*; Ford 1940: »balanced polymorphism«[556]). Aber nicht nur der Vorteil der seltenen Phänotypen ist ein Fall von frequenzabhängiger Selektion; dies gilt ebenso für die Selektion des häufigen Phänotyps. Aufbauend auf dieser Vorstellung kann die frequenzabhängige Selektion als ein Modell für sympatrische Artbildung verwendet werden.[557]

Daneben wird frequenzabhängige Selektion als eine Voraussetzung für Gruppenselektion diskutiert, so wie sie E. Sober versteht: Durch diesen Selektionstyp kann sichergestellt werden, dass ein Gruppenmerkmal den entscheidenden kausalen Faktor in der Selektion von Individuen bildet (also die individuellen Fitnessunterschiede determiniert).[558]

Insgesamt ist das Konzept der frequenzabhängigen Selektion insofern bemerkenswert, als es eine Population als ein System von miteinander in Beziehung stehenden Individuen voraussetzt. Dies weist sie als einen Sonderfall der Selektion aus, denn in vielen Fällen der Selektion ist es ausreichend, die Population als ein bloßes Aggregat, und nicht als ein System von Organismen anzusehen.[559] Das Vorliegen von frequenzabhängiger Selektion macht es unmöglich, die Fitness eines Organismustyps als eine intrinsische Eigenschaft anzusehen, denn der Reproduktionserfolg eines Organismus hängt nicht allein von seinen Eigenschaften, sondern auch von den Eigenschaften der anderen Organismen ab (↑Anpassung/Fitness).[560] Bereits Lewontin und White stellen fest, dass bei einer frequenzabhängigen Selektion der stabile Gleichgewichtspunkt der Selektion nicht mit einem Adaptationsmaximum zusammenfallen muss (»the stable equilibrium point may not coincide with an adaptive peak«).[561] Die mittlere Fitness der Individuen einer Population kann bei einer frequenzabhängigen Selektion also ab- und nicht zunehmen (vgl. Abb. 475).

Nicht-darwinsche Selektion

Der Terminus ›nicht-darwinsche Selektion‹ wird zunächst von G.G. Simpson im Gegensatz zu ›darwinscher Selektion‹ verwendet, um eine Selektion, die auf differenzieller Reproduktion und nicht auf differenzieller Mortalität beruht, zu bezeichnen (s.o.).[562]

Eine andere Bedeutung des Ausdrucks etabliert sich Mitte der 1950er Jahre: Haldane spricht allgemein von einer ›nicht-darwinschen Selektion‹ (»Non-Darwinian Selection«), wenn eine frequenzabhängige Selektion vorliegt.[563] Sie herrscht nach Haldane z.B. bei der Koevolution von Pflanzen (oder Tieren) und ihren Parasiten vor: Eine Pflanze produziert Abwehrstoffe in erster Linie gegen die häufigen, besonders schädlichen Parasiten, der Parasit auf der anderen Seite versucht der Abwehr der Pflanze zu entgehen, indem er auf neue Wege des Parasitismus ausweicht. Dieser dynamische Prozess verläuft nach Haldane zu schnell und reversibel, als dass er als echte Evolution bezeichnet werden könnte.

Eine ähnliche Form der Selektion bezeichnet G.B. Moment 1962 als ***reflexive Selektion***, weil allein die Andersartigkeit von anderen Organismen selektiv bevorzugt wird, ohne dass damit eine nachhaltige Richtung der Entwicklung verbunden wäre.[564] Moment sieht die Bedingungen für reflexive Selektion immer dann gegeben, wenn es gilt, einem Räuber zu entgehen, der mittels Suchbildern seine Beute macht. Die reflexive Selektion läuft damit also auf das Gleiche wie die apostatische Selektion hinaus (s.o.).

Den Terminus ›reflexive Selektion‹ verwendet auch schon T. Gulick 1888. Er meint damit eine Selektion, bei der der Selektionserfolg von der Relation eines Organismus zu den anderen Mitgliedern seiner Population abhängt, bei der die Selektionsbedingungen also durch die Mitglieder einer Gruppe bestimmt werden. Als Beispiele dieser Art reflexiver, d.h. selbstbezüglicher Selektion nennt Gulick die sexuelle und soziale Selektion.[565]

Intraselektion

Der Terminus ›Intraselektion‹ wird 1894 von A. Weismann geprägt (»Nicht die einzelnen zweckmässigen Structuren werden vererbt, sondern die Qualität des Materials, der Bausteine, aus elchen Intraselection sie in jedem Einzelleben neu wieder aufbaut«[566]). Weismann entwickelt das dahinter stehende Konzept im Anschluss an W. Roux' Theorie der »Kampf der Theile« im Organismus. Nicht das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt, sondern die inneren Verhältnisse seiner Teile zueinander werden damit nach dem Modell der Selektion beschrieben. Weismann versteht die Intraselektion als Ergänzung zu Darwins Vorstellung der Selektion von ganzen Organismen, die er »Personalselektion« nennt. Eine Intraselektion ist nach Weismann auf verschiedenen Ebenen des Organismus wirksam; insbesondere unterscheidet er eine Selektion von Geweben (»Histonalselektion«) und von Keimen (»Germinalselektion«[567]). Letztere nimmt er als Erklärung für die Rückbildung rudimentärer Organe an: Durch die Konkurrenz der Anlagen um Ressourcen innerhalb des Keims bleiben einzelne, nicht verwendete Organe in der Entwicklung zurück. Die Annahme einer Intraselektion bildet nach Weismanns Auffassung einen wesentlichen Fortschritt gegenüber der darwinschen Selektionstheorie, weil sich die Veränderung der Organismen damit insgesamt schneller vollziehen könnten, insofern die Selektion nicht darauf angewiesen sei, »auf zufällige Variationen zu warten, sie produziert dieselben vielmehr selbst«.[568] Auch die individuelle Anpassung von Organismen an die jeweiligen Lebensbedingungen erklärt Weismann nach dem Modell der Intraselektion: »Intraselection bewirkt die Specialanpassung der Gewebe an die speciellen Entwicklungsbedingungen des einzelnen Individuums«.[569]

Weismanns Betrachtung der inneren Verhältnisse des Organismus als Geschehen der Selektion hat ihre Entsprechung in älteren Theorien, in denen die Veränderung der Organismen in der Evolution insgesamt als Ausdruck innerer Prozesse und weniger – wie bei Darwin – als Anpassung an äußere Faktoren interpretiert wird. Zu diesen älteren Theorien zählt z.B. C. Nägelis Argumentation mit einem »Vervollkommungsprinzip« (↑Fortschritt).[570] Bereits Darwin setzt sich mit dieser Kritik an seiner Theorie – insbesondere mit S.G. Mivarts in diesem Zusammenhang geprägten Begriff der »internen Kraft« (der Veränderung)[571] – auseinander. Als einzige interne Kraft will Darwin die Variabilität der Organismen zulassen; eine Kraft der (gerichteten) Veränderung lehnt er aber entschieden ab.[572]

Im 20. Jahrhundert wird unter der evolutionären ↑Anpassung meist die Veränderung der Organismen nach Maßgabe ihrer Umwelt verstanden; immer wieder wird aber auch betont, dass es daneben die Organisation des Organismus selbst ist, die seine Veränderung determiniert. L. von Bertalanffy spricht 1949 davon, die organischen Veränderungen im Laufe der Evolution würden durch die Gene und das Erbgut sowie »die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten der Organisation« »eingeschränkt«; die Entwicklung sei insgesamt durch »innere Faktoren« bestimmt.[573]

»Kritischen Evolutionstheorie«: »Binnenselektion«

Seit den frühen 1970er Jahren wird die Vorstellung einer Intraselektion von der senckenbergischen Arbeitsgruppe *Kritische Evolutionstheorie* unter neuem Vorzeichen ausgebaut.[574] Den Ausgangspunkt des neuen Konzepts der inneren Selektion bilden konstruktionsmorphologische Untersuchungen. Der Organismus wird dabei als Konstruktion interpretiert, die aus wechselseitig aneinander angepassten Teilen besteht. Im Rahmen dieses Ansatzes kommt es zu einer vehementen Ablehnung der alten, Darwin zugeschriebenen Vorstellung von der Anpassung der Organismen an die Umwelt: »Mit der Vorstellung der Anpassung an die Umwelt ist jedes sinnvolle Organismus-Verständnis zerstört«, heißt es 1989 bei W.F. Gutmann.[575] Nicht die Umwelt, sondern die Organismen selbst sind es nach dieser Theorie, die über ihr Überleben entscheiden, weil ihre Konstruktion interne Zwänge für jede mögliche Veränderung festlegt. Die an den Konstruktionsbedingungen des Organismus orientierte Selektion wird als ***Binnenselektion*** (Wenzel 1982)[576] oder ***Internselektion*** (Vogel 1985)[577] bezeichnet und von der neodarwinistischen *Externselektion* (Weingarten 1993)[578] abgegrenzt. Gutmann und Peters sprechen 1973 auch von der »intraorganismisch bestimmten Selektion« oder kurz der »intraorganismischen Selektion«.[579] Nach der Definition des Selektionsbegriffs dieser Autoren sind die internen Verhältnisse des Organismus für die Selektion ebenso wichtig wie die Beziehung des Organismus zur Umwelt (vgl. Tab. 255). In Abweisung eines »auf den »Außenaspekt‹ eingeengten Selektionsbegriffes« betonen Gutmann und Peters den »Innenaspekts« der Selektion.[580] Die »inneren Anpassungen« seien letztlich sogar ausschlaggebend für die Selektion[581]: »Ein Selektionsbegriff, der sich nur auf die Beziehung Organismus-Umwelt in irgendeiner Weise bezieht, ist deswegen a priori insuffizient«[582].

M. Weingarten nimmt diese Vorstellungen der Frankfurter Evolutionstheoretiker 1993 auf und be-

hauptet ebenfalls, dass der darwinschen Selektion (als Externselektion) eine Selektion anderen Typs vorgeordnet werden müsse: eine »Selektion in bezug auf die Existenzbedingungen von Organismen«.[583] Denn die Einwirkung von Selektion auf eine Einheit sei nur möglich, wenn vorher die Lebensfähigkeit dieser Einheit sichergestellt werde. Dies sei ein Problem, das nichts mit der Außenbeziehung des Organismus zu tun habe, sondern allein die »innerorganismischen, funktionellen Zusammenhänge« betreffe. Weingarten stellt fest, »daß Organismen bestimmte konstruktive und funktionelle Bedingungen realisieren müssen, deren Einhaltung erst möglich macht, daß die Organismen im bezug auf die Lebensbedingungen selektiv bewertet werden können«.[584] Darwins Theorie setzt nach Weingarten also bereits die Konstitution von Organismen voraus; Darwins Theorie sei eine Theorie der bloßen Veränderung von Eigenschaften eines Organismus, die »immer schon vorhanden sein müssen«, damit Evolution nach der Züchtungsanalogie verständlich werden könne.[585] Vor Darwins externer Selektion stehe eine »vorgeordnete Selektion« der internen Verhältnisse (in einer Unterscheidung, die auf C. Nägeli zurückgeht: der »Organisationsmerkmale« im Gegensatz zu den »Anpassungsmerkmalen«; ↑Analogie; Homologie). Diese für den Organismus wesentliche Selektion ergebe sich aus Zwängen, die von der internen Organisation des Organismus stammten.[586]

Im Gegensatz zu Weismanns Intraselektion betrifft die konstruktionsmorphologische Binnen- oder Internselektion nicht eine Selektion von Teilen innerhalb eines Organismus, sondern wie die darwinsche Selektion einen generationenübergreifenden Prozess der Selektion von Organismen; sie stellt also – in der Terminologie Weismanns – auch eine Personalselektion dar.

Internselektion bei anderen Autoren

In vielen Theorieansätzen wird der Aspekt der inneren Strukturbedingungen des Organismus als wichtiges Moment der Selektion anerkannt, so in C.H. Waddingtons Analysen der »Kanalisation« der individuellen Entwicklung durch interne Faktoren (↑Entwicklung)[587], in E. Mayrs »Relativitätstheorie« der Genwirkung mit der Betonung der genetischen Umwelt für den Selektionswert eines Gens (↑Gen)[588] oder in R. Riedls »Systemtheorie der Evolution« (↑Evolution)[589]. Nicht die Umwelt, sondern die Organisation des Organismus selbst wird als Selektionsfaktor interpretiert. Neben der klassischen äußeren oder externen Selektion tritt die innere oder interne Selektion. Bereits in den 1960er Jahren nennen zunächst L.L. White und später A. Koestler diese Form der Selektion, die jede Mutation betrifft, bevor sie der darwinschen Selektion unterliegt *Internselektion* (bei White 1960: »internal selection of genotypes during development«[590]). E. Jantsch charakterisiert beide Selektionsarten 1974 über ihre Wirkungsweise: »external selection works through competition; internal selection through coordination«.[591]

Selbstselektion

Verwandt mit dem Konzept der Internselektion ist der Begriff der ***Selbstselektion*** (engl. »self-selection«). Im Sinne von »willkürlicher Wahl« tritt er außerhalb der Biologie bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts auf (Eden 1834).[592] Seit Ende des Jahrhunderts wird er in verschiedenen Zusammenhängen verwendet, z.B. in der Genetik im Sinne einer Selbststeuerung der Kombination von Merkmalen bei der Vererbung (Galton 1885: »each element selects its most suitable neighbor«[593]) oder in Bezug auf die Evolution des Menschen, insofern der Mensch seine Umwelt wählt, die Bedingungen seiner Reproduktion gestaltet und auf diese Weise die Grundlagen für die Selektion der eigenen Art setzt. In diesem letzteren Zusammenhang taucht der Begriff 1867 in einer Rezension eines Werks von J. Lubbock über die Evolutionsgeschichte des Menschen auf und wird auf die Ausbreitung von frühen Kulturtechniken wie dem Knacken von Nüssen bezogen und als eine Form der Natürlichen Selektion verstanden (Kirk 1867: »This thorough self-selection is called ›Natural Selection‹«).[594] Später wird diese Vorstellung nicht selten im rassenideologischen Sinne vorgebracht.[595]

L. Wright bemerkt 1973, die Natürliche Selektion selbst könne angemessen als ›Selbstselektion‹ beschrieben werden, weil sie »automatisch« ablaufe, ohne dass es eine Entität gebe, welche die Selektion ausführe.[596] Auch der Ausdruck ***Autoselektion*** wird in diesem Zusammenhang verwendet.[597] In jüngerer Zeit wird der Begriff der Selbstselektion in erster Linie im Rahmen der soziologischen Systemtheorie eingesetzt (Luhmann 1984).[598]

Nachweise

1 Cicero, De finibus bonorum et malorum 2, 43; 3, 12.
2 Browne, T. (1646/58). Pseudodoxia Epidemica: 211 (III, 25).
3 Young, A. (1786). A ten days tour to Mr. Blakewell's. Annals of Agriculture and Other Useful Arts 6, 452-502: 480.
4 Anonymus (1793). Thoughts on what is called varieties, or different breeds of domestic animals. The Bee, or Literary Weekly Intelligencer 17, 113-124; 153-161; 232-240: 161.
5 a.a.O.: 240.
6 Pitt, W. (1796). General View of the Agriculture of the County of Stafford: 135.
7 Vgl. auch Sebright, J. (1809). The Art of Improving the Breeds of Domestic Animals: 5; Youatt, W. (1837). Sheep, their Breeds, Management and Diseases: 60; Richardson, H.D. (1844). Pigs: 51.
8 Matthew, P. (1831). Naval Timber and Arboriculture: 387 (Appendix); vgl. Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859), 155-159: 158; Wells, K.D. (1973). The historical context of natural selection: the case of Patrick Matthew. J. Hist. Biol. 6, 225-258; Dempster, W.J. (1983). Patrick Matthew and Natural Selection. Nineteenth Century Gentleman-Farmer, Naturalist and Writer.
9 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.
10 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde: II, 244.
11 Darwin, C. (1859). Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung, oder Erhaltung der vervollkommneten Rassen im Kampfe um's Daseyn (übers. v. H.G. Bronn, Stuttgart 1860): 10; vgl. Haeckel, E. (1863). Über die Entwickelungstheorie Darwins (Gesammelte populäre Vorträge aus dem Gebiete der Entwickelungslehre, Heft 1, Bonn 1878, 3-28): 19.
12 Darwin, C. (1859/66). Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe um's Dasein (hg. v. V. Carus, Stuttgart 1867).
13 Darwin, C. (1859/72). Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder Die Erhaltung der bevorzugten Rassen im Kampfe ums Dasein (übers. v. G. Gärtner, Halle 1892).
14 Darwin, C. (1859/72). Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der bevorzugten Rassen im Kampfe ums Dasein, 2 Bde. (übers. v. P. Seliger, Leipzig 1901).
15 Darwin, C. (1859/72). Die Entstehung der Arten durch Naturauslese oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampf ums Dasein (übers. v. R. Böhme, Berlin 1901-02).
16 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 138.
17 Vgl. Osborn, H.F. (1894/99). From the Greeks to Darwin. An Outline of the Development of the Evolution Idea: 55ff.
18 Aristoteles, Physica 198b (Übers. H. Wagner, Berlin 1967).
19 Vgl. Primavesi, O. (2010). Aristoteles oder Empedokles? Charles Darwin und Eduard Zeller über einen antiken Ansatz zur Evolutionstheorie. In: Hartung, G. (Hg.). Eduard Zeller. Philosophie- und Wissenschaftsgeschichte im 19. Jahrhundert, 25-65: 52.
20 Aristoteles, Metaphysica 985a5.
21 Zeller, E. (1879). Ueber die griechischen Vorgänger Darwin's. Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin aus dem Jahre 1878, 111-124: 124.
22 Vgl. Sorabji, R. (1980). Necessity, Cause, and Blame. Perspectives on Aristotle's Theory: 178f.
23 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 307; 488f.
24 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 61.
25 Lukrez, De rerum natura V, 855ff.
26 a.a.O.: V, 558.
27 a.a.O.: V, 559.
28 a.a.O.: V, 795f.
29 a.a.O.: V, 808.
30 a.a.O.: V, 848.
31 a.a.O.: V, 923f.
32 a.a.O.: IV, 823-857.
33 Al-Ǧāhiz (um 800). [Buch der Tiere] (dt. Arabische Geisteswelt, hg. v. C. Pellat, Zürich 1967, 210-298); Al-Bīrūnī (um 1000). [Indienbuch] (dt. In den Gärten der Wissenschaft, übers. v. G. Strohmaier, Leipzig 1988): 226; vgl. Dieterici, F. (1878). Der Darwinismus im zehnten und neunzehnten Jahrhundert; Haschmi, M.Y. (1971). Biologie bei al-Dschahiz, einem arabischen Narurphilosophen aus dem IX. Jh. Pagine di stroia della medicina 15, 14-20; Bayrakdar, M. (1983). Al-Jahiz and the rise of biological evolutionism. The Islamic Quarterly, London.
34 Wilczynski, J.Z. (1959). On the presumed Darwinism of Alberuni eight hundred years before Darwin. Isis 50, 459-466; Strohmaier, G. (1988). In den Gärten der Wissenschaft: 299; Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 120.
35 Al-Bīrūnī (um 1000): 226; vgl. Sachau, E. (ed.) (1887). Alberuni's India, 2 vols.: I, 400 (entspricht S. 200 im arabischen Original).
36 ebd.
37 ebd.
38 Vgl. Wilczynski (1959): 461f.
39 Nachweise für Tab. 254: Empedokles nach Aristoteles, Physica 198b; Lukrez, De rerum natura (Übers. K. Büchner, Stuttgart 1973): 837f.; 855-859; Maupertuis, P.L.M. de (1750). Essai de cosmologie (Œuvres, Bd. 1, Lyon 1768, 1-78): 11; Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 419; Virey, J.-J. (1800). Histoire naturelle du genre humain, 2 Bde.: I, 53; Wells, W.C. (1813). An account of a female of the white race of mankind, part of whose skin resembles that of a negro. In: ders. (1818). Two Essays: One on Dew and the Other on Single Vision With Two Eyes, 425-439: 435f.; Matthew, P. (1831). Naval Timber and Arboriculture: 384f. (Appendix); Lyell, C. (1832).

Principles of Geology, vol. 2: 34 (Kap. 2); Blyth, E. (1835). An attempt to classify the "varieties" of animals. Mag. Nat. Hist. 8, 40-53: 46.

40 Maupertuis, P.L.M. de (1750). Essai de cosmologie (Œuvres, Bd. 1, Lyon 1768, 1-78): 11; vgl. ders. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 164 (§ XLV).

41 Diderot, D. (1749). Lettres sur les aveugles (Genf 1951): 42f.; vgl. Crocker, L.G. (1959). Diderot and eighteenth century french transformism. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 114-143.

42 Vgl. Roger, J. (1963/71). Les sciences de la vie dans la pensée francaise du XVIIe et XVIIIe siècle: 471.

43 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 329.

44 Vgl. Lovejoy, A.O. (1910-11). Kant and evolution. Popular Science Monthly 78, 538-553; 79, 36-51 (auch in: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 173-206).

45 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 419.

46 a.a.O.: 420.

47 a.a.O.: 419.

48 Hutton, J. (1794). An Investigation of the Principles of Knowledge and of the Progress of Reason, from Sense to Science and Philosophy (Thoemmes 1999); vgl. Pearson, P.N. (2003). In retrospect. Nature 425, 665.

49 Lyell, C. (1832). Principles of Geology, vol. 2: 34 (Kap. 2).

50 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: xiiiff.; vgl. Eiseley, L. (1979). Darwin and the Mysterious Mr. X.

51 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 165.

52 Wells, W.C. (1813). An account of a female of the white race of mankind, part of whose skin resembles that of a negro. In: ders. (1818). Two Essays: One on Dew and the Other on Single Vision With Two Eyes, 425-439; vgl. Wells, K.D. (1973). William Charles Wells and the races of man. Isis 64, 215-225.

53 Blyth, E. (1835). An attempt to classify the "varieties" of animals. Mag. Nat. Hist. 8, 40-53; vgl. Eiseley, L. (1959). Charles Darwin, Edward Blyth, and the theory of natural selection. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 94-111; Schwartz, J.S. (1974). Charles Darwin's debt to Malthus and Edward Blyth. J. Hist. Biol. 7, 301-318; Mayr (1982): 489.

54 Matthew, P. (1831). Naval Timber and Arboriculture: 384 (Appendix).

55 Sebright, J. (1809). The Art of Improving the Breeds of Domestic Animals: 5.

56 Thomson, A. (1839). Generation. In: Todd, R. (ed.). The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, 5 vols.: II, 424-480: 473.

57 Darwin, C. (1836-44). Notebooks (Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, ed. Barrett, P.H. et al., Cambridge 1987): 375f. (D135).

58 Vgl. Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859); Herbert, S. (1971). Darwin, Malthus, and selection. J. Hist. Biol. 4, 209-218; Bowler (1984/89): 164.

59 Darwin (1836-44): 375 (D135); vgl. Colp, R. Jr. (1979). Charles Darwin's vision of organic nature: 'a force like a hundred thousand wedges'. New York State J. Med. 79, 622-629.

60 Vgl. Hodge, M.J. & Kohn, D. (1986). The immediate origins of natural selection. In: The Darwinian Heritage, 185-206: 199.

61 Darwin (1836-44): E 63.

62 Darwin, C. [1839]. [Questions for Mr. Wynne]; vgl. Gruber, H. (1974). Darwin on Man: 425; Hodge, M.J.S. (1992). Natural selection. historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 212-219: 215.

63 Darwin, C. [1841]. Notes on the habits of bees (Darwin Ms 46.2 der Cambridge University Library): 9; vgl. Cornell, J.F. (1984). Analogy and technology in Darwin's vision of nature. J. Hist. Biol. 17, 303-344: 341; Hodge (1992): 215.

64 Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: Evolution by Natural Selection. Two Essays, ed. G. de Beer, Cambridge 1958: 46; 80.

65 Darwin, C. [1844]. [Essay of 1844]. In: The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844 (Works, vol. 10, London 1986): 81.

66 a.a.O.: 79.

67 Darwin, C. [1856-58]. Natural Selection (Charles Darwin's Natural Selection, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975).

68 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 156.

69 a.a.O.: 63

70 ebd.

71 Vgl. Paul (1988): 418.

72 Vgl. Ghiselin, M. (1971-72). The individual in the Darwinian revolution. New Literary History 3, 113-134: 3, 123; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 486f.

73 Darwin, C. (1869). On the Origin of Species, 5th ed.: 566.

74 Darwin, C. (1860). [Brief an H.G. Bronn vom 14. Feb. 1860]. (Correspondence of Charles Darwin, vol. 8, Cambridge 1993): 82f.

75 Darwin, C. (1859/61). On the Origin of Species: 85.

76 Darwin, C. (1859). [Brief an A. Gray vom 29. Nov. 1859] (More Letters of Charles Darwin, 2 vols., London 1903, I, 126-127): 126.

77 Darwin, C. (1860). [Briefe an C. Lyell vom 6. Juni 1860 und 28. Sep. 1860] (Correspondence of Charles Darwin, vol. 8, Cambridge 1993): 242-244; 396f.

78 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 134f.

79 Darwin, C. (1860). [Brief an A.R. Wallace vom 5. Juli 1866] (Correspondence of Charles Darwin, vol. 14, Cambridge 2004): 235f.

80 Fellmann, F. (1977). Darwins Metaphern. Arch. Begriffsgesch. 2, 285-297: 296.

81 Vgl. Beddall, B.G. (1969). Wallace, Darwin, and the theory of natural selection. J. Hist. Biol. 1, 261-323; McKinney, H.L. (1972). Wallace and Natural Selection; Brooks, J.L. (1984). Just Before the Origin: Alfred Russell Wallace's Theory of Evolution; Fichman, M. (1981). Alfred

Russell Wallace.
82 Wallace, A.R. (1859). On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type (in: Contributions to the Theory of Natural Selection. A Series of Essays, London 1870, 26-44): 34.
83 Vgl. Ruse, M. (1975). Charles Darwin and artificial selection. J. Hist. Ideas 36, 339-350; Evans, L.T. (1984). Darwin's use of the analogy between artificial and natural selection. J. Hist. Biol. 17, 113-140.
84 Vgl. McLaughlin, P. & Rheinberger, H.-J. (1982). Darwin und das Experiment. Dialektik 5, 27-43.
85 Wallace, A.R. (1858). On the tendency of varieties to depart indefinitely form the original type. J. Linn. Soc. Zool. 3, 53-62: 61; ders. (1883). Darwinism: VI.
86 Spencer, H. (1864). The Principles of Biology, vol. 1: 444.
87 Wallace, A.R. (1866). [Brief an C. Darwin vom 2. Juli 1866]. (Correspondence of Charles Darwin, vol. 14, Cambridge 2004, 227-229).
88 Vgl. Paul, D.B. (1988). The selection of the "survival of the fittest". J. Hist. Biol. 21, 411-424: 416.
89 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 49.
90 Vgl. Kottler, M.J. (1985). Charles Darwin and Alfred Russell Wallace: two decades of debate over natural selection. In: Kohn, D. (ed.). The Darwinian Heritage, 367-432.
91 Vgl. Ridley, M. (1982). Coadaptation and the inadequacy of natural selection. Br. J. Hist. Sci. 15, 45-68.
92 Herbert, W. (1846). Local habitations and wants of plants. J. Horticult. Soc. 1, 44-59: 47; Hooker, J.D. & Thomson, T. (1855). Flora Indica: 41f.; vgl. Egerton, F.N. (1968). Studies of animal populations from Lamarck to Darwin. J. Hist. Biol. 1, 225-259: 252.
93 Wallace (1859): 28.
94 Lyell, C. (1832). Principles of Geology, vol. 2: 134.
95 Vgl. Egerton (1968). 252.
96 Manier, E. (1978). The Young Darwin and His Cultural Circle: 12.
97 Darwin, C. [1856-58]. Natural Selection (Charles Darwin's Natural Selection, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975): 188.
98 Vgl. Darwin, C. (1859). Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung, oder Erhaltung der vervollkommneten Rassen im Kampfe um's Daseyn (übers. v. H.G. Bronn, Stuttgart 1860).
99 a.a.O.: 66; 68; 75; 113; 139.
100 Darwin, C. (1859/66). Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe um's Dasein (hg. v. V. Carus, Stuttgart 1867): 82ff.
101 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 137.
102 Wigand, A. (1874). Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers, Bd. 1: 99f.
103 Lorenz, K. (1963). Das sogenannte Böse (Stuttgart 1974): 30.
104 Hilty, C. (1896). Ueber Neurasthenie. Politisches Jahrbuch der Schweizerischen Eidgenossenschaft 10, 1-50: 10; vgl. auch Claaßen, W. (1904). [Rez. Fahlbeck, P.E. (1903). Der Adel Schwedens und Finnlands]. Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie 1, 303-309: 305; auch noch Zimmermann, W. (1953). Evolution: 532ff.; ders. (1959). Die Phylogenie der Pflanzen: 666.
105 Just, G. (1926). Spezielle Vererbungslehre. In: Brugsch, T. & Lewy, F.H. (Hg.) (1926). Die Biologie der Person, Bd. 1, 323-430: 355.
106 Wunderle, G. (1924). Grundzüge der Religionsphilosophie: 95.
107 Gill, T. (1897). Edward Drinker Cope, naturalist – a chapter in the history of science. Science 6, 225-243: 242; auch in Amer. Nat. 31 (1897), 831-863: 861; vgl. Cope, E.D. (1894). The energy of evolution. Amer. Nat. 28, 205-219: 205; ders. (1896). The Primary Factors of Organic Evolution: 474.
108 Bölsche, W. (1903). Das Liebesleben in der Natur. Eine Entwickelungsgeschichte der Liebe, Bd. 3: 297.
109 Kraitschek, G. (1923). [Rez. Baur, E., Fischer, E. & Lenz, F. (Hg.) (1921). Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene, Bd. 1. Menschliche Erblichkeitslehre]. Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft in Wien 53, 88-90: 89.
110 Lochow, F. von (1929). Etwas über Forstpflanzenzüchtung. Der Züchter 1, 73-79: 74.
111 Zimmermann, W. (1941). [Rez. Haase-Bessell, G. (1941). Der Evolutionsgedanke in seiner heutigen Fassung]. Biol. Zentralbl. 61, 434-435: 434; ders. (1943). Die Methoden der Phylogenetik. In: Heberer, G. (Hg.). Die Evolution der Organismen, 20-56: 49; ders. (1949). Erkenntnistheoretische Grundsätze der Phylogenetik. Stud. Gen. 2, 41-52: 51; ders. (1953). Evolution: 531f.
112 Zimmermann (1953): 532; ders. (1960). Die Auseinandersetzung mit den Ideen Darwins. Der »Darwinismus« als ideengeschichtliches Phänomen. In: Heberer, G. & Schwanitz, F. (Hg.). Hundert Jahre Evolutionsforschung, 290-354: 347.
113 Zimmermann (1949): 51.
114 Zimmermann (1953): 533.
115 Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859).
116 Gutmann, M. (1996). Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand: 73ff.
117 Canguilhem, G. (1959). Les concepts de »lutte pour l'existence« et de »selection naturelle« en 1858: Charles Darwin et Alfred Russel Wallace (in: Études d'histoire de philosophie des sciences, Paris 1968, 99-111).
118 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: I, 3.
119 Vgl. Hodge, M.J.S. (1992). Natural selection. historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 212-219: 214.
120 Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 236.
121 Hodge (1992): 219.
122 Gutmann (1996): 33.
123 Janich, P. (2000). Where does biology get its object from? In: Peters, D.S. & Weingarten, M. (eds.). Organisms, Genes and Evolution, 9-16: 12f.; Gutmann, M. (2000). The status of organism: towards a constructivist theory of organism. In: Peters, D.S. & Weingarten, M. (eds.). Organisms,

Genes and Evolution, 17-31: 23.

124 Marx, K. (1862). [Brief an F. Engels vom 18. Juni 1862] (MEW, Bd. 30, 248-249): 249.

125 Engels, F. (1875). [Brief an P.L. Lawrow vom 12.-17. Nov. 1875] (MEW, Bd. 34, 170).

126 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 127.

127 Vgl. Young, R. (1971). Darwin's metaphor: does nature select? Monist 55, 442-503; ders. (1985). Darwin's Metaphor. Nature's Place in Victorian Culture.

128 Spencer, H. (1852). A theory of population. Deduced from the general law of animal fertility. Westminster Rev. 57, 468-501: 500.

129 Vgl. Engels, E.-M. (Hg.) (2009). Charles Darwin und seine Wirkung.

130 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 6.

131 Weismann, A. (1893). Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer.

132 Romanes, G.J. (1895). The Darwinism of Darwin and of the post-Darwinian schools. Monist, 6, 1-27.

133 Huxley, T.H. (1876). Three Lectures on Evolution (Collected Essays, vol. 4, London 1893, 46-138): 47f.; vgl. Bartholomew, M. (1975). Huxley's defence of Darwinism. Ann. Sci. 32, 525-535; Di Gregorio, M.A. (1981). Order or process of nature: Huxley's and Darwin's different approaches to natural selection. Hist. Philos. Life Sci. 3, 217-241.

134 Huxley, T.H. (1860). The Origin of Species (Collected Essays, vol. 2, London 1893, 22-79): 73ff.

135 Hardin, G. (1959). Nature and Man's Fate: 115.

136 Vgl. Vorzimmer, P.J. (1963). Charles Darwin and blending inheritance. Isis 54, 371-390.

137 Jenkin, F. (1867). The Origin of Species. North Brit. Rev. 46, 277-318; auch schon Bowen, F. (1860). Review. Amer. J. Sci. Arts: 500; vgl. Hull, D. (1973). Darwin and his Critics; Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 210f.

138 Vgl. Eiseley, L. (1959). Darwin's Century: 240.

139 Vgl. Bowler (1984/89): 198f.

140 Vgl. Hull, D.L. (2000). Why did Darwin fail? The role of John Stuart Mill. In: Creath, R. & Maienschein, J. (eds.). Biology and Epistemology, 48-63.

141 Bowler, P. (1988). The Non-Darwinian Revolution.

142 Vg. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 525ff.

143 Galton, F. (1875-77). Typical laws of heredity. J. Roy. Inst. 8, 282-301: 298; ders. (1889). Natural Inheritance: 95ff.

144 Galton, F. (1894). Discontinuity in evolution. Mind N.S. 3, 362-372; vgl. Cowan, R.S. (1972). Francis Galton's contributions to genetics. J. Hist. Biol. 5, 389-412.

145 Johannsen, W. (1903). Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien: 57.

146 Jennings, H.S. (1908). Heredity, variation, and evolution in protozoa, 2. Heredity and variation of size and form in Paramecium. Proc. Amer. Philos. Soc. 47, 393-546; ders. (1910). Experimental evidence on the effectiveness of selection. Amer. Nat. 44, 136-145.

147 Pearl, R. & Surface, F. (1909). Is there a cumulative effect of selection? Z. indukt. Abst.- Vererbungsl. 2, 257-275.

148 Yule, G.U. (1903). Professor Johannsen's experiments in heredity. New Phytol. 2, 235-242: 239; vgl. Provine, W.B. (1971). The Origins of Theoretical Population Genetics: 96f.

149 Vgl. Provine (1971): 108; Weber, M. (1998). Die Architektur der Synthese. Entstehung und Philosophie der modernen Evolutionstheorie: 139.

150 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: §22-28; Bowler, P.J. (1983). The Eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900; ders. (2005). Revisiting the eclipse of Darwinism. J. Hist. Biol. 38, 19-32.

151 Hertwig, O. (1916). Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwin's Zufallstheorie: 658.

152 Parr, A.E. (1926). Adaptiogenese und Phylogenese. Zur Analyse der Anpassungserscheinungen und ihrer Entstehung: 12-14.

153 Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen: 201; so auch bereits in der 1. Aufl. von 1909: 263.

154 Castle, W.E. & MacCurdy, H. (1907). Selection and Cross-Breeding in Relation to the Inheritance of Coat-Pigments and Coat-Patterns in Rats and Guinea-Pigs. Carnegie Inst. Wash. Publ. 70: 2ff.

155 Hardy, G.H. (1908). Mendelian proportions in a mixed population. Science 28, 49-50.

156 Weinberg, W. (1908). Ueber den Nachweis der Vererbung beim Menschen. Jahresh. Ver. Vaterländ. Naturk. Württemberg 64, 368-382.

157 Yule, G.U. (1902). Mendel's laws and their probable relations to intra-racial heredity. New Phytol. 1,193-207; 222–238: 234f.; Nilsson-Ehle, H. (1909). Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Univers. Arsskr., NF Afd. 2, Bd. 5, Nr. 2, 1-122; East, E.M. (1910). A Mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. Amer. Nat. 44, 65-82.

158 Morgan, T.H. (1909). For Darwin. Pop. Sci. Month. 74, 367-380.

159 Norton, H.T.J. (1915). Table. In: Punnett, R.C., Mimicry in Butterflies: 155; vgl. Provine (1971): 138.

160 Vgl. Provine (1971): 140ff.

161 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection.

162 Fisher, R.A. (1953). The expansion of statistics. J. Roy.Statist. Soc., Ser. A, part 1, 116, 1-6: 5.

163 Vgl. auch Lennox, J.G. & Wilson, B.E. (1994). Natural selection and the struggle for existence. Stud. Hist. Philos. Sci. 25, 65-80.

164 Wright, S. (1922). The effects of inbreeding and cross-breading on guinea pigs. Bull. U.S. Dep. Agric. 1090 & 1121; vgl. Provine (1971): 161f.

165 Fisher, R.A. & Ford, E.B. (1947). The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula*. Heredity 1, 43-74.

166 Wright, S. (1949). Adaptation and selection. In: Jepson, G.L., Simpson, G.G. & Mayr, E. (eds.). Genetics, Paleontology, and Evolution, 365-389: 369.

167 Dobzhansky, T. (1943). Genetics of natural populations, IX. Temporal changes in the composition of populati-

ons of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 28, 162-186; Wright, S. & Dobzhansky, T. (1946). Genetics of natural populations, XII. Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 31, 125-150; Cain, A.J. & Sheppard, P.M. (1950). Selection in the polymorphic land snail *Cepea nemoralis*. Heredity 4, 275-294; dies. (1954). Natural selection in *Cepea*. Genetics 39, 89-116; Clarke, C.A. (1961). Blood groups and diseases. Progr. Med. Gen. 1, 81-119; vgl. Beatty, J. (1987). Dobzhansky and drift: facts, values, and chance in evolutionary biology. In: Krüger, L. (ed.). The Probabilistic Revolution, vol. 2, 271-311; ders. (1992). Random drift. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 273-281: 277.

168 Cain, A.J. (1951). So-called non-adaptive or neutral characters in evolution. Nature 168, 424; ders. (1951). Non-adaptive or neutral characters in evolution. Nature 168, 1049.

169 Gould, S.J. (1983). The hardening of the modern synthesis. In: Grene, M. (ed.). Dimensions of Darwinism, 71-93.

170 Lamotte, M. (1959). Polymorphism of natural populations of *Cepea nemoralis*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 65-84.

171 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 136; vgl. Brush, S.G. (2009). Choosing Selection. The Revival of Natural Selection in Anglo-American Evolutionary Biology, 1930-1970: 39.

172 L'Héritier, Neefs, Y. & Teissier, G. (1937). Aptérisme des insectes et sélection naturelle. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 204, 907-909.

173 Weldon, W.F.R. (1895). An attempt to measure the death-rate due to the selective destruction of *Carcinus moenas* with respect to a particular dimension. Proc. Roy. Soc. London 57, 360-379.

174 Quayle, H.J. (1922). Resistance of certain scale insects in certain localities to hydrocyanic acid fumigation. Journal of Economic Entomology 15, 400-404; ders. (1938). The development of resistance to hydrocyanic acid in certain scale insects. Hilgardia 11, 183-210; vgl. Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 171; Ceccatti, J.S. (2009). Natural selection in the field. Insecticide resistance, economic entomology, and the evolutionary synthesis, 1914–1951. Amer. Philos. Soc. Trans. 99, 199-217.

175 Tutt, J.W. (1890-91). Melanism and melanochroism in British Lepodoptera. Entomologists' Record 1 & 2; ders. (1896). British Moths; vgl. Owen, D.F. (1997). Natural selection and evolution in moths: homage to J. W. Tutt. Oikos 78, 177-181.

176 Haldane, J.B.S. (1924). A mathematical theory of natural and artificial selection, part 1. Trans. Cambr. Philos. Soc. 22, 19-41; Kettlewell, H.B.D. (1955). Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. Heredity 9, 323-342; ders. (1956). Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. Heredity 10, 287-302; ders. (1973). The Evolution of Melanism.

177 Majerus, M.E.N. (1998). Melanism. Evolution in Action.

178 Hooper, J. (2002). Of Moths and Men; Wells, J. (2000). Icons of Evolution: Science or Myth? Why Much of What we Teach about Evolution is Wrong.

179 Coyne, J.A. (2002). Evolution under pressure. Nature 418, 19-20; Rudge D.W. (2003). Judith Hooper's *Of Moths and Men*: intrigue, tragedy and the peppered moth. J. Hist. Biol. 36, 207-209; ders. (2005). Did Kettlewell commit fraud? Re-examining the evidence. Public Underst. Sci. 14, 249-268.

180 Majerus (1998); ders. (2009). Industrial melanism in the peppered moth, *Biston betularia*: an excellent teaching example of Darwinian evolution in action. Evolution: Education and Outreach 2, 63-74; Grant, B.S. (1999). Fine tuning the peppered moth paradigm. Evolution 53, 980-984; de Roode, J. (2007). The moths of war. New Sci. 8, 46-49; Cook, L.M. & Turner, J.R.G. (2008). Decline of melanism in two British moths: spatial, temporal and inter-specific variation. Heredity 101, 483-489.

181 Vgl. Endler, J.A. (1986). Natural Selection in the Wild; Brush, S.G. (2009). Choosing Selection. The Revival of Natural Selection in Anglo-American Evolutionary Biology, 1930-1970.

182 Nachweise für Tab. 255: Wallace, A.R. (1859). On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type (in: Contributions to the Theory of Natural Selection. A Series of Essays, London 1870, 26-44): 34; Spencer, H. (1864). The Principles of Biology, vol. 1: 444; Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 63; Müller, H. (1873). Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur: 418; Weismann, A. (1909). Die Selektionstheorie. Eine Untersuchung: 3; vgl. ders. (1893). Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer: 59; Siemens, H.W. (1917/23). Grundzüge der Rassenhygiene, zugleich Einführung in die Vererbungslehre: 56; Lerner, I.M. & Dempster, E.R. (1948). Some aspects of evolutionary theory in the light of recent work on animal breeding. Evolution 2, 19-28: 19; Muller, H.J. (1949). The Darwinian and modern conceptions of natural selection. Proc. Amer. Philos. Soc. 93, 459-470: 460; Anonymus (1967). Selektion In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.). Brockhaus ABC Biologie: 758; Lewontin, R. (1968). The concept of evolution. In: Sills, D.L. (ed.). International Encyclopedia of the Social Sciences, vol. 5, 202-210: 207; Ruse, M. (1971). Natural selection in the origin of species. Hist. Philos. Sci. 1, 311-351: 335; Gutmann, W.F. & Peters, D.S. (1973). Konstruktion und Selektion: Argumente gegen einen morphologisch verkürzten Selektionismus. Acta Biotheor. 22, 151-180: 158; Ayala, F.J. (1978). The mechanism of evolution. Sci. Amer. 239, 56-69: 56; Futuyma, D.J. (1979). Evolutionary Biology: 292; Hull, D. (1980). Individuality and selection (in: The Metaphysics of Evolution, Albany 1989, 89-109): 96; Bradie, M. & Gromko, M. (1981). The status of the principle of natural selection. Nature and System 3, 3-12: 8; Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 14; 100; Anonymus (1986). Selektion. In: Bogenrieder, A. (Hg.) (1983-87). Lexikon der Biologie, 8 Bde.: VII, 396-401: 396f.; Mayr, E. (1991). One Long Argument. Charles Dar-

win and the Genesis of Modern Evolutionary Thought: 183; McLaughlin, P. (1995). Selektion. In: Mittelstraß, J. (Hg.). Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Bd. 3, 764-765: 764; Walsh, D.M. (1998). The scope of selection: Sober and Neander on what natural selection explains. Australas. J. Philos.76, 250-264: 252; Hull, D., Langman, R. & Glenn, S. (2001). A general account of selection: biology, immunology and behaviour. In: Hull, D. (ed.). Science and Selection. Essays on Biological Evolution and the Philosophy of Science, 49-93: 53; Walsh, D.M., Lewens, T. & Ariew, A. (2002). The trials of life: natural selection and random drift. Philos. Sci. 69, 452-473: 453; Pigliucci, M. & Kaplan, J. (2006). Making Sense of Evolution. The Conceptual Foundations of Evolutionary Biology: 17; Brockhaus. Enzyklopädie in 30 Bänden, 21. Aufl. 2006, Bd. 25: 5.

183 Knight, F.H. (1925). [Rez. McDougall, W. (1924). Ethics and Modern World Problems]. Polit. Sci. Quart. 40, 138-140: 139; Lorimer, F., Dublin, L.I. & Engle, E.T. (1933). Discussion of the differential fertility of social classes. Social Forces 12, 39-47: 40; Lamson, H.D. (1935). Differential reproduction in China. Quart. Rev. Biol. 10, 308-321.

184 Danforth, C.H. (1934). Genetics and anthropology. Science 79, 215-331: 218.

185 Lerner, I.M. & Dempster, E.R. (1948). Some aspects of evolutionary theory in the light of recent work on animal breeding. Evolution 2, 19-28: 19.

186 Muller, H.J. (1949). The Darwinian and modern conceptions of natural selection. Proc. Amer. Philos. Soc. 93, 459-470: 460.

187 Simpson, G.G. (1949). The Meaning of Evolution (London 1950): 221; vgl. ders. (1949.2). Essay-review on recent works on evolutionary theory by Rensch, Zimmermann, and Schindewolf. Evolution 3, 178-184: 182.

188 Simpson (1949): 222.

189 a.a.O.: 224; 258; 268; vgl. aber: Mahner, M. (1994). Phänomenalistische Erblast in der Biologie. Biol. Zentralbl. 113, 435-448: 443.

190 Simpson (1949): 268.

191 Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution: 138.

192 ebd.; vgl. ders. (1947). The problem of plan and purpose in nature. Sci. Monthly 64, 481-495: »Darwinian selection«.

193 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 62.

194 a.a.O.: 81.

195 Anonymus (1870). The professoress's prophecy. In: Punch 8, 192; Macdonald, G. (1875). Malcolm: 83; Minot, C.S., Lucas, F.A. & Farrand, L. (1896). [Rez. Eimer's Evolution of Butterflies]. Science 3, 26-30: 27.

196 Atkinson, B. (1880). The influence of art in daily life, v. dress. In: MacLeod, D. (ed.). Good Words for 1880, 777-784: 777.

197 Eimer, T. (1895). Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen, Bd. 2: III.

198 Gould, S.J. & Vrba, E.S. (1982). Exaptation – a missing term in the science of form. Paleobiol. 8, 4-15: 12; Gould, S.J. (2002). The Structure of Evolutionary Theory: 611.

199 Lankester, E.R. (1896). Are specific characters useful? Nature 54, 245-246: 245.

200 Endler, J.A. (1992). Natural selection: current usages. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 220-224: 221.

201 Anonymus (1911). The "net value" of a life insurance contract. Harvard Law Rev. 24, 662-664: 663; Notestein, F.W. (1931). Differential age at marriage according to social class. Amer. J. Sociol. 37, 22-48: 31.

202 Pearson, K. (1895). Contributions to the mathematical theory of evolution, III. Regression, heredity, and panmixia (Abstract). Proc. Roy. Soc. Lond. 59, 69-71: 69.

203 Pearson, K. (1896). Contributions to the mathematical theory of evolution. Note on reproductive selection Proc. Roy. Soc. Lond. 59, 300-305: 305.

204 Schallmayer, W. (1907). Vererbung und Auslese als Faktoren zu Tüchtigkeit und Entartung der Völker: 18.

205 Schallmayer, W. (1908). [Rez. Rutgers, J. (1908). Rassenverbesserung, Malthusianismus und Neumalthusianismus]. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie 5, 827-835: 834.

206 Schallmayer, W. (1908). Was ist von unserem sozialen Versicherungswesen für die Erbqualitäten der Bevölkerung zu erwarten? Zeitschrift für soziale Medizin, Medizinalstatistik, Arbeitsversicherung, soziale Hygiene und die Grenzfragen der Medizin und Volkswirtschaft 3, 27-65: 54.

207 Schallmayer, W. (1909). Die Politik der Fruchtbarkeitsbeschränkung. Zeitschrift für Politik 2, 391-439: 422; vgl. 427; 433.

208 Schallmayer, W. (1910). Vererbung und Auslese in ihrer soziologischen und politischen Bedeutung: 36.

209 Siemens, H.W. (1917/23). Grundzüge der Rassenhygiene, zugleich Einführung in die Vererbungslehre: 55.

210 Siemens, H.W. (1917/23). Grundzüge der Rassenhygiene, zugleich Einführung in die Vererbungslehre (engl. Race Hygiene and Heredity, transl. by L.F. Barker, New York 1924): 86.

211 Siemens (1917/23): 55.

212 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: xix; vgl. auch Jacobi, A. (1999). Kooperative Tabusuche. Ein neuer metaheuristischer Ansatz, entwickelt und dargestellt auf der Grundlage von Tourenplanungsproblemen: 84.

213 Salt, G.W. (1952). The relation between metabolism to climate in three finches of the genus *Carpodacus*. Ecol. Monogr. 22, 121-152: 124.

214 Merritt-Emlen, J. (1970). Age specifity and ecological theory. Ecology 51, 588-601: 595.

215 Vgl. auch Nissen, V. (1994). Evolutionäre Algorithmen. Darstellung, Beispiele, betriebswirtschaftliche Anwendungsmöglichkeiten: 194: »Selektion zur Reproduktion und Selektion für's Überleben«.

216 Eibl, K. (2009). Vom Ursprung der Kultur im Spiel. Ein evolutionsbiologischer Zugang. In: Anz, T. & Kaulen, H. (Hg.). Literatur als Spiel. Evolutionsbiologische, ästhetische und pädagogische Aspekte, 11-26: 13.

217 Thompson, P.E. & Winder, C.V. (1947). Analysis of saurian malarial infections as influenced by temperature. The Journal of Infectious Diseases 81, 84-95: 91; vgl. Gei-

ringer, H. (1949). On some mathematical problems arising in the development of Mendelian genetics. J. Amer. Stat. Assoc. 44, 526-547: 544; Karlin, S. (1968). Equilibrium behaviour of population genetic models with non-random mating. Part II: Pedigrees, Homozygosity and stochastic models. J. appl. Probab. 5, 487-566: 528.

218 Dahlberg, G. (1947). Mathematical Methods for Population Genetics: 46.

219 Siemens, H.W. (1917/23). Grundzüge der Rassenhygiene, zugleich Einführung in die Vererbungslehre (engl. Race Hygiene and Heredity, transl. by L.F. Barker, New York 1924): 86.

220 ebd.; Karlin (1968): 528.

221 Castle, W.E. (1916). Can selection cause genetic change? Amer. Nat. 50, 248-256: 249.

222 Osborn, H.F. (1895). The hereditary mechanism and the search for the unknown factors of evolution. Amer. Nat. 29, 418-439: 434; Huxley, J.S. (1912). The Individual in the Animal Kingdom: 16; Fisher, R.A. (1915). The evolution of sexual preference. Eugen. Rev. 7, 184-192: 185.

223 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 27.

224 Dobzhansky, T. (1968). On some fundamental concepts of Darwinian biology. In: Dobzhansky, T., Hecht, M.K. & Steere, W.C. (eds.). Evolutionary Biology, vol. 2, 1-34: 7.

225 Fisher (1930): 27.

226 Anonymus (1919). Age and fertility in fowls. Trans. Amer. Microscop. Soc. 38, 240.

227 Romanes, G.J. (1895). Darwin and After Darwin, vol. 2. Post-Darwinian Questions, Heredity and Utility: 63; Watkins, G.P. (1900). Psychical life in Protozoa. Amer. J. Psychol. 11, 166-180: 170.

228 Romanes, G.J. (1895). Darwin and After Darwin, vol. 2. Post-Darwinian Questions, Heredity and Utility: 141 (dt. Darwin und nach Darwin, Leipzig 1895: 72); vgl. Mills, W. (1896). Prof. C. Lloyd Morgan on instinct. Science 3, 355-356: 356.

229 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 159.

230 Bunge, M. (1979). Treatise on Basic Philosophy, vol. 4. Ontology II: A World of Systems: 104.

231 Fisher, R.A. (1953). The expansion of statistics. J. Roy. Statist. Soc., Ser. A, Part 1, 116, 1-6: 5.

232 Birch, L.C. (1957). The meanings of competition. Amer. Nat. 91, 5-18: 13.

233 Lewontin, R. (1968). The concept of evolution. In: Sills, D.L. (ed.). International Encyclopedia of the Social Sciences, vol. 5, 202-210: 207; vgl. ders. (1970). The units of selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1, 1-18: 1; ders. (1980). Adaptation. In: Sober, E. (ed.) (1984). Conceptual Issues in Evolutionary Biology, 235-251: 244.

234 Lewontin (1970): 1; vgl. Sober, E. (1984). The Nature of Selection. Evolutionary Theory in Philosophical Focus: 195.

235 Sober (1984): 195.

236 Weismann, A. (1902/04). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 47.

237 Schmalhausen, I.I. (1941). Die stabilisierende Auslese und ihr Platz unter den Evolutionsfaktoren. Z. allg. Biol. [russ.] Nr. 2; ders. (1958.1). Grundlagen des Evolutionsprozesses vom kybernetischen Standpunkt. Probl. Kybern. 4 (1964), 151-188; ders. (1958.2). Die Steuerungsmechanismen des Evolutionsprozesses. Sowjetwiss. Naturwiss. Beitr. 1959, H. 2, 124-140; ders. (1961). Die Integration der biologischen Systeme und ihre Autoregulation. Sowjetwiss. Naturwiss. Beitr. 1961, H. 11, 1127-1155.

238 Schmalhausen (1958.2): 125.

239 a.a.O.: 139.

240 Bajema, C.J. (1971). Natural Selection in Human Populations: 2.

241 Cizek, F. & Hodanova, D. (1971). Evolution als Selbstregulation: 233.

242 Manier, E. (1971). Functionalism and the negative feedback model in biology. Bost. Stud. Philos. Sci. 8, 225-240: 231.

243 Lack, D. (1954). The Natural Regulation of Animal Numbers: 22f.; vgl. Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology: 179f.

244 Faber, R.J. (1984). Feedback, selection, and function: a reductionist account of goal-orientation. Bost. Stud. Philos. Sci. 84, 43-135: 127f.; ders. (1986). Clockwork Garden. On the Mechanistic Reduction of Living Things: 106.

245 Faber (1986): 106.

246 ebd.

247 a.a.O.: 114.

248 Faber (1984): 92.

249 a.a.O.: 134.

250 a.a.O.: 90.

251 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution.

252 Schmidt, F. (1985). Grundlagen der kybernetischen Evolution – eine neue Evolutionstheorie; ders. (1988). Grundlagen der Theorie der kybernetischen Evolution. In: ders. (Hg.). Neodarwinistische oder kybernetische Evolution?, 46-57.

253 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 648; vgl. ders. (1951). Teleologisches Denken: 97.

254 Hartmann (1950): 667.

255 Cairns-Smith, A.G. (1965). The origin of life and the nature of the primitive gene. J. theor. Biol. 10, 53-88; ders. (1969). An approach to a blueprint for a primitive organism. In: Waddington, C.H. (ed.). Towards a Theoretical Biology, vol. 1. Prolegomena, 57-66; ders. (1971). The Life Puzzle. On Crystals and Organisms and on the Possibility of a Crystal as an Ancestor.

256 Dawkins, R. (1986). The Blind Watchmaker: 148ff.

257 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 215.

258 a.a.O.: 216.

259 Faber (1986): 113; vgl. ders. (1984): 134.

260 Vrba, E.S. & Gould, S.J. (1986). The hierarchical expansion of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. Paleobiol. 12, 217-228: 217; vgl. Gould, S.J. (2002). The Structure of Evolutionary Theory: 659.

261 Futuyma, D.J. (1979). Evolutionary Biology: 292.

262 Sober, E. (1981). Evolutionary theory and the ontological status of properties. Philos. Stud. 40, 147-176: 166;

vgl. ders. (1984). The Nature of Selection: 100f.

263 Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death. An Introduction to Philosophy of Biology: 77f.

264 McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems: 159.

265 McLaughlin, P. (2007). On selection of, for, with, and against. In: Machamer, P. & Wolters, G. (eds.). Thinking about Causes. From Greek Philosophy to Modern Physics, 265-283: 267; 276.

266 Neander, K. (1988) What does natural selection explain? Correction to Sober. Philos. Sci. 55, 422-426; dies. (1995.1). Pruning the tree of life. Br. J. Philos. Sci. 46, 59-80; dies. (1995.2). Explaining complex adaptations: a reply to Sober's "Reply to Neander". Brit. J. Philos. Sci. 46, 583-587.

267 Sober (1984): 147ff.; ders. (1995). Natural selection and distributive explanation: a reply to Neander. Brit. J. Philos. Sci. 46, 384-397.

268 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 81; ders. (2001). The two faces of fitness. In: Singh, R., Paul, D., Crimbas, C. & Beatty, J. (eds.). Thinking about Evolution, 309-321: 310.

269 Walsh, D.M. (2004). Bookkeeping or metaphysics? The units of selection debate. Synthese 138, 337-361: 347f.

270 Neander (1995.1): 71ff.

271 Matthen, M. (1999). Evolution, Wisconsin style: selection and the explanation of individual traits. Brit. J. Philos. Sci. 50, 143-150; vgl. Forber, P. (2005). On the explanatory role of natural selection. Biol. Philos. 20, 329-342.

272 Sober (1995); vgl. Walsh, D.M. (1998). The scope of selection: Sober and Neander on what natural selection explains. Australas. J. Philos.76, 250-264: 254f.; Lewens, T. (2001). Sex and selection: a reply to Matthen. Brit. J. Philos. Sci. 52, 589-598.

273 Vgl. Ettinger, L., Jablonka, E. & McLaughlin, P. (1990). On the adaptations of organisms and the fitness of types. Philos. Sci. 57, 499-513.

274 Glodeck, P. (1968). Review: Herrendorfer, D. et al. (1967). Gleichzeitige Selektion nach mehreren Merkmalen und deren Anwendung in der Pflanzen- und Tierzüchtung. Biometrics 24, 731.

275 Naroll, R. & Divale, W.T. (1976). Natural selection in cultural evolution. warfare versus peaceful diffusion. Amer. Ethnol. 3, 97-129: 99.

276 Walsh, D.M., Lewens, T. & Ariew, A. (2002). The trials of life: natural selection and random drift. Philos. Sci. 69, 452-473: 460; Ariew, A. (2003). Ernst Mayr's 'ultimate/proximate' distinction reconsidered and reconstructed. Biol. Philos. 18, 553-565: 562.

277 Sober (1984): 14; 141.

278 Shapiro, L. & Sober, E. (2007). Epiphenomenalism – the do's and the don'ts. In: Machamer, P. & Wolters, G. (eds.). Thinking about Causes. From Greek Philosophy to Modern Physics, 235-264: 255f.

279 Gillespie, J.H. (1974). Natural selection for within-generation variance in offspring number. Genetics 76, 601-606: 604f.; vgl. ders. (1976). A general model to account for enzyme polymorphism in natural populations. II. Characteristics of the fitness function. Amer. Nat. 110, 809-821.

280 Walsh, D.M. (2000). Chasing shadows: natural selection and adaptation. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 31, 135-153: 139.

281 a.a.O.: 140.

282 Walsh, Lewens & Ariew (2002): 453; vgl. Walsh, D.M. (2003). Fit and diversity: explaining adaptive evolution. Philos. Sci. 70, 280-301; ders. (2007) The pomp of superfluous causes: The interpretation of evolutionary theory. Philos. Sci. 74, 281-303; ders. (2007). Fitness, discreteness and compositionality [Vortrag]. 2007 Meeting of the International Society for the History, Philosophy and Social Studies of Biology (ISHPSSB) in Exeter.

283 Matthen, M. & Ariew, A. (2002). Two ways of thinking about fitness and natural selection. J. Philos. 99, 55-83: 74.

284 Matthen, M. & Ariew, A. (2009). Selection and causation. Philos. Sci. 76, 201-224: 216.

285 Stephens, C. (2004). Selection, drift, and the "forces" of evolution. Philos. Sci. 71, 550-570; Bouchard, F. & Rosenberg, A. (2004). Fitness, probability and the principles of natural selection. Br. J. Philos. Sci. 55, 693-712.

286 Brandon, R.N. & Ramsey, G. (2007). What's wrong with the emergentist statistical interpretation of natural selection and random drift? In: Hull, D.L. & Ruse, M. (ed.). The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology, 66-84.

287 Peirce, C.S. (1877). The fixation of belief. Pop. Sci. Month. 12, 1-15: 15 (CP 5.364).

288 Vgl. Grene, M. (1961). Statistics and selection. Br. J. Philos. Sci. 12, 25-42: 35f.; Ariew, A. (2005). Darwin's natural selection and "neo-Darwinism": some crucial differences. Vortrag im Workshop "Philosophy of Biology", Sterling, 14.5.2005.

289 Lewontin, R.A. (1974). The Genetic Basis of Evolutionary Change: 15f.

290 Moran, P.A.P. (1964). On the nonexistence of adaptive topographies. Ann. Hum. Genet. 27, 383-393; Karlin, S. (1975). General two-locus selection models: some objectives, results and interpetrations. Theor. Pop. Biol. 7, 364-398.

291 Hammerstein, P. (1996). Darwinian adaptation, population genetics and the streetcar theory of evolution. J. Math. Biol. 34, 511-532; vgl. aber Weissing, F.J. (1996). Genetic versus phenotypic models of selection: can genetics be neglected in a long-term perspective? J. Math. Biol. 34, 533-555.

292 Price, G. (1970). Selection and covariance. Nature 227, 520-521; Price, G. (1972). Extension of covariance selection mathematics. Ann. Human Genet. 35, 485-490.

293 Frank, S. (1995). George Price's contributions to evolutionary genetics. J. theor. Biol. 175, 373-388: 374; ders. (1997). The Price equation, Fisher's fundamental theorem, kin selection, and causal analysis. Evolution 51, 1712-1729; ders. (1998). Foundations of Social Evolution: 13.

294 Price, G. [ca. 1971]. The nature of selection. J. theor. Biol. 175 (1995), 389-396: 389.

295 Hamilton, W.D. (1975). Innate social aptitudes of

man: an approach from evolutionary genetics. In: Fox, R. (ed.). Biosocial Anthropology, 133-155; Wade, M.J. (1980). Kin selection: its components. Science 210, 665-666; Seger, J. (1981). Kinship and covariance. J. theor. Biol. 91, 191-213.

296 Vgl. Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection: 18ff.

297 Frank (1995): 376; ders. (1997): 1713.

298 Nunney, L. (1985). Group selection, altruism, and structured-deme models. Amer. Nat. 126, 212-230; Heisler, I.L. & Damuth, J. (1987). A method for analyzing selection in hierarchically structured populations. Amer. Nat. 130, 582-602: 587; Okasha, S. (2004). Multi-level selection, covariance and contextual analysis. Brit. J. Philos. Sci. 55, 481-504; ders. (2006): 85f.; 93.

299 Okasha (2004); ders. (2006): 94.

300 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 279; vgl. 308.

301 Okasha (2006): 56.

302 a.a.O.: 95.

303 Kritisch: Godfrey-Smith, P. (2008). Varieties of population structure and the levels of selection. Brit. J. Philos. Sci. 59, 25-50: 37f.

304 Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844 (Works, vol. 10, London 1986): 10; 15.

305 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 194 und passim.

306 Vgl. z.B. Baur, E. (1925). Die Bedeutung der Mutation für das Evolutionsproblem. Z. indukt. Abst.- Vererbungsl. 37, 107-115: 108.

307 Vgl. Endler, J.A. (1986). Natural Selection in the Wild: 5.

308 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: vii.

309 Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. London Ser. B 205, 581-598: 594.

310 Nachweise für Tab. 257: Matthew, P. (1860). [Letter]. Gardener's Chronicle 13. April 1860 (zit. n. Darwin, C. (1859/61). On the Origin of Species): xv; Spencer, H. (1864). The Principles of Biology, vol. 1: 445; Wallace, A.R. (1866). [Brief an C. Darwin vom 2. Juli 1866]. (Correspondence of Charles Darwin, vol. 14, Cambridge 2004, 227-229): 228; Müller, F.M. (1887). The Science of Thought: 100; Eimer, G.T.H. (1897). Die Entwicklung der Arten, Bd. 2. Orthogenesis der Schmetterlinge: 87; Plate, L. (1908). Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus: 122; Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild. Erster Band. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 90; Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 646; Cannon, H.G. (1958). The Evolution of Living Things: 82; Waddington, C.H. (1960). Evolutionary adaptations. In: Tax, S. (ed.). The Evolution of Life, 381-402: 385; Smart, J.J.C. (1963). Philosophy and Scientific Realism: 59; Manser, A.R. (1965). The concept of evolution. Philosophy 40, 18-34: 19; 32; Chomsky, N. (1968). Language and Mind: 83; Popper, K.R. (1974). Darwinism as a metaphysical research programme. In: Schilpp, P.A. (ed.). The Philosophy of Karl Popper, vol. 1, 133-143: 134; Peters, R.H. (1976). Tautology in evolution and ecology. Amer. Nat. 110, 1-12: 2; 11; Schaffner, K.F. (1993). Discovery and Explanation in Biology and Medicine: 359; Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 71; 72; Fodor, J.A. & Piatelli-Palmarini, M. (2010). What Darwin Got Wrong: 135; vgl. 159.

311 Manser, A.R. (1965). The concept of evolution. Philosophy 40, 18-34: 34; vgl. Barker, A.D. (1969). An approach to the theory of natural selection. Philosophy 44, 271-290.

312 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 74.

313 Smart, J.J.C. (1963). Philosophy and Scientific Realism: 59.

314 Fodor, J.A. & Piatelli-Palmarini, M. (2010). What Darwin Got Wrong: 136.

315 Vgl. auch Futuyma, D.J. (2010). Two critics without a clue. Science 328, 692-693.

316 Rosenberg, A. (2006). Darwinian Reductionism. Or, How to Stop Worrying and Love Molecular Biology: 156.

317 Vgl. Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection.

318 Collias, N.E. (1944). Aggressive behavior among vertebrate animals. Physiol. Zool. 17, 83-123: 107.

319 Grant, V. (1963). The Origin of Adaptations: Kap. 10: »Levels of Selection«; Lewontin, R. (1970). The units of selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1, 1-18: 15; Hull, D. (1980). Individuality and selection (In: ders., The Metaphysics of Evolution, Albany 1989, 89-109): 93.

320 Webber, H.J. (1896). Plant breeding. In: The Western New York Horticultural Society, Proceedings of the Forty-First Annual Meeting, 31-40: 33.

321 Anonymus (1899). Improving plants by selection. The Garden. An Illustrated Weekly Journal of Gardening in All its Branches 56, 319.

322 Webber, H.J. (1905). The principles of selection and isolation in improving varieties. Biol. Bull. Marine Biol. Lab. 8, 245.

323 Baldwin, J.M. (1902). Development and Evolution Including Psychophysical Evolution: 26; vgl. 30f.

324 Baldwin, J.M. (1909). Darwin and the Humanities: 46.

325 Anonymus (1911). [Note on the Annual Meeting of the Entomological Society of London]. Nature 85, 416.

326 Sturtevant, A.H. (1938). Essays on evolution, II. On the effect of selection on social insects. Quart. Rev. Biol. 13, 74-76: 75; Emerson, A.E. (1943). Ecology, evolution and society. Amer. Nat. 77, 97-118: 116.

327 Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. Nature 201, 1145-1147: 1145; vgl. Collias (1944): 108; Lewontin (1970): Titel.

328 Slobodkin, L.B. & Rapaport, A. (1974). An optimal strategy of evolution. Quart. Rev. Biol. 49, 181-200: 184.

329 Vgl. Okasha (2006): 41f.

330 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 368.

331 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene (dt. Das egoistische Gen, Berlin 1978): 18.

332 a.a.O.: 23; vgl. ders. (1978). Replicator selection and the extended phenotype. Z. Tierpsychol. 47, 61-76; ders.

(1982). Replicators and vehicles (in: Brandon, R.N. & Burian, R.M. (eds.). Genes, Organisms, Populations. Controversies over the Units of Selection, Cambridge 1984, 161-180).

333 Hull (1980): 96.

334 ebd.

335 Lewontin, R.C. (1993). Biology as Ideology. The Doctrine of DNA: 48.

336 Griesemer, J. (2000). Reproduction and the reduction of genetics. In: Beurton, P.J., Falk, R. & Rheinberger, H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Historical and Epistemological Perspectives, 240-285: 245.

337 Vgl. Godfrey-Smith, P. (2000). The replicator in retrospect. Biol. Philos. 15, 403-423; Okasha (2006): 15ff.; 76ff.

338 Vgl. Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). Culture and the Evolutionary Process: 37f.; Avital. E. & Eablonka, E. (2000). Animal Traditions; Henrich, J. & Boyd, R. (2002). On modeling cognition and culture: why cultural evolution does not require replication of representations. J. Cogn. & Culture 2, 87-112.

339 Kritisch dazu: Walsh, D.M. (2004). Bookkeeping or metaphysics? The units of selection debate. Synthese 138, 337-361.

340 Darlington, P.J. (1972). Nonmathematical concepts of selection, evolutionary energy, and levels of evolution. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69, 1239-1243: 1239; vgl. auch Wimsatt, W.C. (1980). The units of selection and the structure of the multi-level genome. Philosophy of Science Association 1980, vol. 2, 122-183: 124; Brandon, R. (1982). The levels of selection. Philosophy of Science Association 1982, vol. 1, 315-323: 320; Heisler, I.L. & Damuth, J. (1987). A method for analyzing selection in hierarchically structured populations. Amer. Nat. 130, 582-602: 583.

341 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 258f.

342 Vgl. Okasha (2006): 76ff.

343 Sober (1984): 255ff.

344 Walton, D. (1991). The units of selection and the bases of selection. Philos. Sci. 58, 417-435.

345 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 341.

346 Sober (1984): 255ff.

347 Brandon, R. (1990). Adaptation and Environment: 83f.; Sober, E. (1992). Screening-off and the units of selection. Philos. Sci. 59, 142-152; Brandon, R. et al. (1994). Sober on Brandon on screening-off and the levels of selection. Philos. Sci. 61, 475-486; McClamrock, R. (1995). Screening-off and the levels of selection. Erkenntnis 42, 107-112; Steen, W.J. van der (1996). Screening-off and natural selection. Philos. Sci. 63, 115-121.

348 Sober, E. & Wilson, D.S. (1994). A critical review of philosophical work on the units of selection problem. Philos. Sci. 61, 534-555: 546.

349 Lloyd, E.A. (1992). Unit of selection. In: Fox Keller, E. & Lloyd, E. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 334-340: 337f.; dies. (2001). Units and levels of selection. An anatomy of the units of selection debates. In: Singh, R., Krimbas, C., Paul, D. & Beatty, J. (eds.). Thinking About Evolution. Historical, Philosophical and Political Perspectives, 267-291.

350 Vgl. Gould, S.J. & Lloyd, E.A. (1999). Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism? Proc. Nat. Acad. Sci. USA 96(21), 11904-11909.

351 Walsh, D.M. (2004). Bookkeeping or metaphysics? The units of selection debate. Synthese 138, 337-361.

352 Pearson, K. (1894). Socialism and natural selection (The Chances of Death, and Other Studies in Evolution, 2 vols.: I, 103-139): 128.

353 Pearson, K. & Filon, L.N.G. (1898). Mathematical contributions to the theory of evolution, IV. On the probable errors of frequency constants and on the influence of random selection on variation and correlation. Philos. Trans. Roy. Soc. London Ser. A 191, 229-311: 278.

354 Pearson (1894): 129.

355 a.a.O.: 130.

356 Wynne-Edwards, V.C. (1962). Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour: 18.

357 Vgl. Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. Nature 201, 1145-1147.

358 a.a.O.: 1145.

359 Powell, J.W. (1879). Outlines of sociology. Trans. Anthropol. Soc. Washington 1, 106-129: 122.

360 Anonymus (1861). [Rez. Bree, M.R. (1860). Species not Transmutable, nor the Result of Secondary Causes; being a Critical Examination of Mr Darwin's Work entitled "Origin and Variation of Species"]. Edinburgh New Philosophical Journal 8, 128-133: 133.

361 Osborn, H.F. (1890). The paleontological evidence for the transmission of acquired characters. Science 15, 110-111: 111.

362 Gomplowicz, L. (1896). Darwinismus und Sociologie. Die Zeit (Wien) 6 (Nr. 71), 81-83: 83; vgl. auch Hanisch, M. (1899). Der Kampf ums Dasein und die Socialpolitik: 68.

363 Münsterberg, H. (1900). Grundzüge der Psychologie, Bd. 1: 481.

364 Steinmetz, S.R. (1907). Die Philosophie des Krieges: 263.

365 a.a.O.: 265; vgl. Steinmetz, S.R. (1906). Bedeutung und Tragweite der Selektionstheorie in den Sozialwissenschaften. Zeitschrift für Socialwissenschaft 9, 419-480; 547-554; 627-642: 460; 547.

366 Schallmayer, W. (1910). Vererbung und Auslese in ihrer soziologischen und politischen Bedeutung: 250ff.

367 Zimmermann, W. (1960). Die Auseinandersetzung mit den Ideen Darwins. Der »Darwinismus« als ideengeschichtliches Phänomen. In: Heberer, G. & Schwanitz, F. (Hg.). Hundert Jahre Evolutionsforschung, 290-354: 348, vgl. ders. (1959). Die Phylogenie der Pflanzen: 665.

368 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 162f.; 97f.

369 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 236.

370 a.a.O.: 87.

371 a.a.O.: 202.

372 Spencer, H. (1879). The Data of Ethics: 201 (§75).

373 a.a.O.: 203.

374 ebd.

375 Carr-Saunders, A. (1922). The Population Problem. A Study in Human Evolution: 223.
376 Fisher, R.A. (1930/58). The Genetical Theory of Natural Selection: 50.
377 ebd.; vgl. Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 115f.
378 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 325.
379 Wright, S. (1945). Tempo and mode in evolution: a critical review. Ecology 26, 415-419: 416.
380 Wright, S. (1980). Genic and organismic selection. Evolution 34, 825-834.
381 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 694.
382 Wilson, D.S. (1983). The group selection controversy: history and current status. Ann. Rev. Ecol. Syst. 14, 159-187: 165f.
383 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 92.
384 a.a.O.: 97.
385 a.a.O.: 115.
386 a.a.O.: 93.
387 a.a.O.: 146ff.
388 Wilson (1983): 172ff.; Sober (1984): 342ff.
389 Lewontin, R. (1970). The units of selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1, 1-18: 14f.
390 Alexander, R.D. & Borgia, G. (1978). Group selection, altruism, and the levels of organization of life. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9, 449-474.
391 Vgl. Wilson, R.A. (2003). Pluralism, entwinement, and the levels of selection Philos. Sci. 70, 531-552.
392 Maynard Smith, J. (1976). Group selection. Quart. Rev. Biol. 51, 277-283; Wade, M.J. (1978). A critical review of the models of group selection. Quart. Rev. Biol. 53, 101-114: 110.
393 Vgl. Fisher, R.A. (1930/58). The Genetical Theory of Natural Selection; Maynard Smith, J. (1978). The Evolution of Sex.
394 Rainey, P.B. & Rainey, K. (2003). Evolution of cooperation and conflict in experimental bacterial populations. Nature 425, 72-74.
395 Packer, C. & Heinsohn, R. (1996). Lioness leadership. Science 271, 1215-1216.
396 Wilson, D.S. & Wilson, E.O. (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. Quart. Rev. Biol. 82, 327-348: 335.
397 Wilson, D.S. (1975). A theory of group selection. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 72, 143-146: 144; ders. (1983). The group selection controversy: history and current status. Ann. Rev. Ecol. Syst. 14, 159-187; Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). Unto Others: 94ff.
398 Dugatkin, L.A. & Reeve, H.K. (1994). Behavioral ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy. Adv. Stud. Behav. 23, 101-133; Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death: 168f.
399 Wilson, D.S. (1979). Structured demes and trait-group variation. Amer. Nat. 113, 606-610: 608.
400 Nunney, L. (1985). Group selection, altruism, and structured-deme models. Amer. Nat. 126, 212-230; ders. (2000). Altriusm, benevolence and culture. In: Katz, L.D. (ed.). Evolutionary Origins of Morality, 231-236.
401 Fletcher, J.A. & Zwick, M. (2004). Strong altruism can evolve in randomly formed groups. J. theor. Biol. 228, 303-313.
402 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 238.
403 a.a.O.: 330; vgl. 280; Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). Unto Others: 26.
404 Sober, E. & Wilson, D.S. (1994). A critical review of philosophical work on the units of selection problem. Philos. Sci. 61, 534-555: 550.
405 Sober (1984): 258f.
406 a.a.O.: 327.
407 Vgl. Maynard Smith, J. (1987). Reply to Sober. In: Dupré, J. (ed.). The Latest and the Best. Essays on Evolution and Optimality, 147-149.
408 Hamilton, W.D. (1996). Spite and Price. Selfish and spiteful behavior in an evolutionary model. In: Narrow Roads of Gene Land. Collected Papers, 171-176: 173; vgl. Schwartz, J. (2000). Death of an altruist. Lingua Franca. The Review of Academic Life 10 (5), 51-61.
409 Hamilton, W.D. (1975). Innate social aptitudes of man: an approach from evolutionary genetics (in: Narrow Roads of Gene Land. Collected Papers, Oxford 1996, 329-351): 337
410 Vgl. Colwell, R. (1981). Group selection is implicated in the evolution of female-biased sex ratios. Nature 190, 401-404; Wilson, D.S. & Colwell, R. (1981). Evolution of sex ratios in structured demes. Evolution 35, 882-897.
411 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection.
412 Sober (1984): 279; vgl. 308.
413 Aoki, M. (1982). A condition for group selection to prevail over counteracting individual selection. Evolution 36, 832-842.
414 Henrich, J. & Boyd, R. (2001). Why people punish defectors – weak conformist transmission can stabilize costly enforcement of norms in cooperative dilemmas. J. theor. Biol. 208, 79-89; Gintis, H. (2003). The hitchhiker's guide to altruism: gene-culture coevolution and the internalization of norms. J. theor. Biol. 220, 407-418; Boyd, R. et al. (2003). The evolution of altruistic punishment. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 100, 3531-3535.
415 Michod, R.E. (1999). Darwinian Dynamics. Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality: 155ff.; Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection: 178.
416 Michod, R.E. & Roze, D. (1997). Transitions in individuality. Proc. Roy. Soc. Lond. B 264, 853-857; vgl. Michod, R.E. & Nedelcu, A.M. (2003). On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality. Integrative and Comparative Biology 43, 64-73.
417 Michod, R.E. (2005). On the transfer of fitness from the cell to the multicellular organism. Biol. Philos. 20, 967-987: 988.
418 Okasha, S. (2005). Maynard Smith on the levels of selection question. Biol. Philos. 20, 989-1010: 1008.
419 de Vries, H. (1905). Species and Varieties. Their Origin by Mutation: 744; vgl. Gould, S.J. (2002). The Structure of Evolutionary Theory: 448.
420 Anonymus (1863). [Rez. Kingsley, C. (1863). The

Water-Babies]. The Living Age 77, 567-569: 567.
421 Vgl. Fisher, R.A. (1930/58). The Genetical Theory of Natural Selection: 50; Williams (1966): 115f.
422 Stanley, S.M. (1975). A theory of evolution above the species level. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 72, 646-650: 648; vgl. ders. (1979). Macroevolution. Pattern and Process: 186.
423 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 621.
424 Gould, S.J. (1980). Is a new and general theory of evolution emerging? Paleobiol. 6, 119-130; ders. (2002).
425 Vgl. Vrba, E. (1984). What is species selection? Syst. Zool. 33, 318-328: 325.
426 Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death: 210.
427 Jablonski, D. (1987). Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of cretaceous mollusks. Science 238, 360-363.
428 Vgl. Okasa, S. (2003). Does the concept of "clade selection" make sense? Philos. Sci. 70, 739-751.
429 Vrba, E.S. (1995). Species as habitat-specific complex systems. In: Lambert, D.M. & Spencer, H.G. (eds.). Speciation and the Recognition Concept, 3-44.
430 Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. Nature 201, 1145-1147: 1145.
431 Fisher, R.A. (1914). Some hopes of a eugenist. Eugen. Rev. 5, 309-315.
432 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 159.
433 Fisher, R.A. (1930/58). The Genetical Theory of Natural Selection: 27.
434 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution (Princeton 1990): 71.
435 Haldane, J.B.S. (1955). Population genetics. New Biol. 18, 34-51: 44.
436 Hamilton, W.D. (1963). The evolution of altruistic behavior. Amer. Nat. 97, 354-356; ders. (1964). The genetical evolution of social behaviour, I; II. J. theor. Biol. 7, 1-52.
437 Hamilton (1964): 8.
438 Grafen, A. (1984). Natural selection, kin selection and group selection. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach, 62-84: 68f.
439 Brown, J.L. (1966). Types of group selection. Nature 211, 870.
440 Wade, M.J. (1980). Kin selection: its components. Science 210, 665-667.
441 Maynard Smith, J. (1987). Reply to Sober. In: Dupré, J. (ed.). The Latest and the Best. Essays on Evolution and Optimality, 147-149.
442 Vgl. Wilson, D.S. & Wilson, E.O. (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. Quart. Rev. Biol. 82, 327-348: 335; 340.
443 Dawkins, R. (1978). Replicator selection and the extended phenotype. Z. Tierpsych. 47, 61-76: 62; vgl. ders. (1982). The Extended Phenotype: 144.
444 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 338.
445 Wright, S. (1937). The distribution of gene frequencies in populations. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 23, 307-320: 310; vgl. 313; 317.
446 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 178.
447 a.a.O.: 176.
448 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 96; Sober, E. & Lewontin, R.C. (1982). Artifact, cause and genic selection. Philos. Sci. 49, 157-180.
449 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene (Oxford 1989): 7 (dt. Das egoistische Gen, Berlin 1978: 9); Bonner, J.T. (1977). The biological basis of culture. Proc. Amer. Philos. Soc. 123, 219-221: 219.
450 Sober, E. & Lewontin, R.C. (1983). Reply to Rosenberg on genic selectionism. Philos. Sci. 50, 648-650.
451 Hamilton, W.D. (1963). The evolution of altruistic behavior. Amer. Nat. 97, 354-356: 354.
452 Michod, R.E. (1982). The theory of kin selection. Ann. Rev. Evol. Syst. 13, 23-55; Hamilton, W.D. (1996). Narrow Roads of Gene Land, vol. 1. Evolution of Social Behaviour.
453 Williams (1966): 57.
454 Dawkins (1976).
455 Dawkins, R. (1978). Replicator selection and the extended phenotype. Z. Tierpsych. 47, 61-76: 73.
456 Butler, S. (1878). Life and Habit: 134; vgl. Pittendrigh, C.S. (1958). Adaptation, natural selection, and behavior. In: Roe, A. & Simpson, G.G. (eds.). Behavior and Evolution, 390-416: 398.
457 Pittendrigh (1958): 398.
458 Wilson, E.O. (1975). Sociobiology. The New Synthesis: 3.
459 Dawkins (1976; dt. 1978): 23.
460 Holst, E. von & Saint-Paul, U. von (1960). Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss. 18, 409-422: 420.
461 Pörksen, U. (1991). „Das egoistische Gen". Goethes Warnung vor der Sphärenvermengung, Darwins Skepsis und die Metaphorik in der heutigen Biologie. In: ders. (1994). Wissenschaftssprache und Sprachkritik, 131-147: 140; 142.
462 Williams (1966): 24.
463 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: 97.
464 Vgl. Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death: 65.
465 Williams (1966): 123f.
466 Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype: vi.
467 Dawkins, R. (1982). Replicators and vehicles (in: Brandon, R.N. & Burian, R.M. (eds.). Genes, Organisms, Populations. Controversies over the Units of Selection, Cambridge 1984, 161-180): 162.
468 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 247.
469 Gould, S.J. (2002). The Structure of Evolutionary Theory: 632ff.; Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection: 158ff.
470 Vgl. Wimsatt, W. (1980). Reductionist research strategies and their biases in the units of selection controversy. In: Nickles, T. (ed.). Scientific Discovery. Case Studies, 213-259; Sober (1984): 251f.
471 Sober (1984): 252.
472 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 184.
473 Mayr, E. (1959). Where are we? Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 1-14; vgl. Winter, W. de (1997). The beanbag genetics controversy: towards a synthesis of oppo-

sing views. Biol. Philos. 12, 149-184.
474 Gould, S.J. (1980). The Panda's Thumb: 90.
475 Mayr (1963): 296; Gould (1980): 91.
476 Sober (1984): 313.
477 a.a.O.: 255ff.
478 a.a.O.: 229f.
479 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 56f.
480 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene (dt. Das egoistische Gen, Berlin 1978): 100ff.
481 Sober, E. & Lewontin, R.C. (1982). Artifact, cause and genic selection. Philos. Sci. 49, 157-180; Sober (1984): 241ff.; ders. (1990). The poverty of pluralism: a reply to Sterelny and Kitcher. J. Philos. 87, 151-158; ders. & Wilson, D.S. (1998). Unto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior.
482 Sober & Lewontin (1982): 169; vgl. die ähnliche Bedingung bei Wimsatt, W. (1980). Reductionist research strategies and their biases in the units of selection controversy. In: Nickles, T. (ed.). Scientific Discovery: Case Studies, 213-259: 236.
483 Sober (1984): 302.
484 Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection:172.
485 Sterelny, K. & Griffiths, P.E. (1999). Sex and Death: 93.
486 Maynard-Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). The Major Transitions in Evolution; Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). Unto Others; Gould, S.J. (2002). The Structure of Evolutionary Theory; Okasha (2006): 147.
487 Werren, J.H., Nur, U. & Wu, C.-I. (1990). Selfish genetic elements. Trends Ecol. Evol. 3, 297-302; Hurst, L.D. & Werren, J.H. (2001). The role of selfish genetic elements in eukaryotic evolution. Nature Rev. 2, 597-602; Burt, A. & Trivers, R. (2006). Genes in Conflict.
488 Orgel, L.E. & Crick, F.H.C. (1980). Selfish DNA: the ultimate parasite. Nature 284, 604-607; vgl. Doolittle, W.F. & Sapienza, C. (1980). Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. Nature 284, 601-603.
489 Maynard-Smith & Szathmáry (1995).
490 Gershenson, S. (1928). A new sex ratio abnormality in *Drosophila obscura*. Genetics 13, 488-507.
491 Sandler, L. Hiraizumi, Y. & Sandler, I. (1959). Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster*, I. The cytogenetic basis of segregation distortion. Genetics 44, 233-250; Sandler, L. & Hiraizumi, Y. (1959). Meiotic drive in natural populations of *Drosophila melanogaster*, II. Genetic variation at the segregation-distorter locus. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 45(9) 1412-1422: 1413.
492 Sandler, L. & Novitski, E. (1957). Meiotic drive as an evolutionary force. Amer. Nat. 91, 105-110.
493 Vgl. Lyttle, T.W. (1991). Segregation distorters. Ann. Rev. Gen. 25, 511-557.
494 Lewontin, R. & Dunn, L.C. (1960). The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse. Genetics 45, 705-722; Pomiankowski, A. & Hurst, L.D. (1993). Siberian mice upset Mendel. Nature 363, 396-397.
495 Vgl. Crow, J.F. (1979). Genes that violate Mendel's rules. Sci. Amer. 240(2), 134-146.
496 Buss, L.W. (1987). The Evolution of Individuality.
497 Haig, D. & Grafen, A. (1991). Genetic scrambling as a defence against meitotic drive. J. theor. Biol. 153, 531-5558.
498 Okasha, S. (2006). Evolution and the Levels of Selection: 152f.
499 a.a.O.: 153.
500 Vgl. Jablonka, E. & Lamb, M.J. (2005). Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life.
501 Okasha (2006): 158f.
502 Sterelny, K. & Kitcher, P. (1988). The return of the gene. J. Philos. 85, 339-361: 358.
503 a.a.O.: 359.
504 Lloyd, E. (2005.). Why the gene will not return. Philos. Sci. 72, 287-310: 305.
505 Vgl. Godfrey-Smith, P. (2008). Varieties of population structure and the levels of selection. Brit. J. Philos. Sci. 59, 25-50.
506 Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 102f.
507 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 88; ders. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.
508 Vgl. Aiken, R.B. (1982). Theories of sexual difference. The sexual selection hypothesis and its antecedents, 1786-1919. Quaest. Entomol. 18, 1-14; Bajema, C.J. (ed.) (1984). Evolution by Sexual Selection Theory Prior to 1900.
509 Darwin, C. (1871/74). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex: 209.
510 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 89.
511 Vgl. Van Dyck, W. (1882). On the modification of a race of Syrian street dogs by sexual selection with a preliminary notice by Charles Darwin. Proc. Zool. Soc. Lond. 25, 367-370.
512 Wallace, A.R. (1889/1905). Darwinism: 274ff.
513 Poulton, E.B. (1896). Charles Darwin and the Theory of Natural Selection: 79; 188.
514 Poulton, E.B. (1890). The Colours of Animals, their Meaning and Use: 316.
515 Vgl. Richards, O.W. (1927). Sexual selection and allied problems in the insects. Biol. Rev. 2, 298-360: 300; Huxley, J.S. (1938). The present standing of the theory of sexual selection. In: Beer, G.R. de (ed.). Evolution, 11-42; Cronin, H. (1991). The Ant and the Peacock. Altruism and Sexual Selection from Darwin to Today.
516 Mayr, E. (1972). Sexual selection and natural selection (in: Evolution and the Diversity of Life, Cambridge 1976, 73-87): 82-84; vgl. Cronin, H. (1992). Sexual selection: historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 286-293: 287.
517 Fisher, R.A. (1915). The evolution of sexual preference. Eugen. Rev. 7, 184-192: 187.
518 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 137; vgl. Ringo, J.M. (1977). Why 300 species of Hawaiian Drosophila? The sexual selection hypothesis. Evolution 31, 694-696: 695; West-Eberhard, M.J. (1979). Sexual selection, social competition, and evolution. Proc. Amer. Philos. Soc. 123, 222-234: 228.

519 Darwin, C. (1859/66). On the Origin of Species: 240.
520 Fisher (1915): 187; vgl. Arnold, S.J. (1983). Sexual selection: the interface of theory and empiricism. In: Bateson, P. (ed.). Mate Choice, 67-107.
521 O'Donald, P. (1962). The theory of sexual selection. Heredity 17, 541-552; ders. (1980). Genetic Model of Sexual Selection; Lande, R. (1981). Models of speciation by sexual selection on polygenic characters. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 78, 3721-3725; Kirkpatrick, M. (1982). Sexual selection and the evolution of female choice. Evolution 36, 1-12; Seger, J. (1985). Unifying genetic models for the evolution of female choice. Evolution 39, 1185-1193.
522 Fisher (1930): 131.
523 Vgl. Andersson, M. (1982). Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. Nature 299, 818-820; ders. (1994). Sexual Selection; Harvey, P.H. & Bradbury, J.W. (1991). Sexual selection. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). Behavioural Ecology, 203-233.
524 Halliday, T.R. (1983). The study of mate choice. In: Bateson, P. (ed.). Mate Choice, 3-32.
525 Möller, A. (1989). Viability costs of mail tail ornaments in a swallow. Nature 339, 132-135.
526 Zahavi, A. (1975). Mate selection – a selection for a handicap. J. theor. Biol. 53, 205-214.
527 Grafen, A. (1990). Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. J. theor. Biol. 144, 473-516.
528 Hamilton, W.D. & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. Science 218, 384-387.
529 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 65.
530 a.a.O.: 68.
531 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 484.
532 ebd.
533 Lorenz, K. (1963). Das sogenannte Böse (Stuttgart 1974): 46.
534 Mayr, E. (1983). How to carry out the adaptationist program. Amer. Nat. 121, 324-334: 324.
535 Kirkpatrick, M. (1982). Sexual selection and the evolution of female choice. Evolution 36, 1-12: 10; Andersson, M.B. & Bradbury, J.W. (1987). Introduction. In: dies. (eds.). Sexual Selection, 1-8: 2-4; Cronin, H. (1992). Sexual selection: historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 286-293: 292.
536 Vgl. Arnold, S.J. & Wade, M.J. (1984). On the measurement of natural and sexual selection: theory. Evolution 38, 709-719; Endler, J.A. (1986). Natural Selection in the Wild; Clutton-Brock, T.H. (ed.) (1988). Reproductive Success.
537 Huxley, J.S. (1938). Darwin's theory of sexual selection and the data subsumed by it, in the light of recent research. Amer. Nat. 72, 416-433: 429; Bateman, A.J. (1948). Intrasexual selection in *Drosophila*. Heredity 2, 349-368.
538 Huxley (1938): 431.
539 Howard, R.D. (1974). The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottos*). Evolution 28, 428-438: 428.
540 Huxley (1938): 431.
541 ebd.
542 Popham, E.J. (1943). Further experimental studies of the selective action of predators. Proc. Zool. Soc. Lond. 112 A, 105-117.
543 Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.). Sexual Selection and the Descent of Man, 136-179.
544 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 166; Schmalhausen, I.I. (1939). Wege und Gesetzmäßigkeiten des Evolutionsprozesses (russ.); ders. (1941). Die stabilisierende Auslese und ihr Platz unter den Evolutionsfaktoren. Z. allg. Biol. (russ.) Nr. 2; ders. (1946). Faktory évoljucii. Teorija stabilizirujuscego otbora. (engl. Factors of Evolution. The Theory of Stabilizing Selection, Philadelphia 1949); Mather, K. (1953). The genetical structure of populations. Symp. Soc. Exper. Biol. 7, 66-95: 73.
545 Mather (1953): 73.
546 ebd.; Thoday, J.M. (1958). Effects of disruptive selection: the experimental production of a polymorphic population. Nature 181, 1124-1125; Maynard Smith (1962).
547 Lewontin, R.C. & White, M.J.D. (1960). Interaction between inversion polymorphisms of two chromosome pairs in the grasshopper, *Moraba scurra*. Evolution 14, 116-129: 128; vgl. Clarke, B. & O'Donald, P. (1964). Frequency dependent selection. Heredity 19, 201-206; Kojima, K. (1971). Is there a constant fitness value for a given genotype? No! Evolution 25, 281-285; Ayala, F.J. & Campbell, C.A. (1974). Frequency-dependent selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5, 115-138.
548 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 142f.; 146ff.
549 Haldane, J.B.S. (1954). The statics of evolution. In: Huxley, J., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (eds.). Evolution as a Process, 109-121: 116.
550 Tinbergen, N. (1960). The natural control of insects in pinewoods, I. Factors influencing the intensity of predation by song birds. Arch. Neerl. Zool. 13, 265-336.
551 Vgl. Haldane, J.B.S. (1932). Human evolution: past and future. In: Jepsen, J., Mayr, E. & Simpson, G.G. (eds.). Genetics, Paleontology, and Evolution, 405-418.
552 Uexküll, J. von (1933). Das Führhundproblem. Zeitschrift für angewandte Psychologie 45, 46-53: 50; ders. & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten (Hamburg 1956): 83.
553 Clarke, B. (1962). Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species. In: Nichols, D. (ed.). Taxonomy and Geography. Systematics Association, London, 47-70: 59.
554 Vgl. Tinbergen (1960); auch schon: Popham, E.J. (1941). The variation in the color of certain species of *Arctocorisa* (Hemiptera: Corixidae) and its significance. Proc. Zool. Soc. Lond. A 111, 135-172.
555 Vgl. Ayala, F. (1971). Competition between species: frequeny dependence. Science 171, 820-824; Roughgarden, J. (1971). Density-dependent selection. Ecology 52, 453-468.
556 Ford, E.B. (1940). Polymorphism and taxonomy. In: Huxley, J. (ed.). The New Systematics, 493-513: 493f.; ders. (1945). Polymorphism. Biol. Rev. 20, 73-88: 73; Clarke (1962).

557 Vgl. Clarke (1962); Maynard Smith, J. (1962). Disruptive selection, polymorphism, and sympatric speciation. Nature 195, 60-62.
558 Sober, E. (1984). The Nature of Selection: 324f.
559 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 332.
560 Krimbas, C.B. (2004). On fitness. Biol. Philos. 19, 185-203: 198f.
561 Lewontin, R.C. & White, M.J.D. (1960). Interaction between inversion polymorphisms of two chromosome pairs in the grasshopper, *Moraba scurra*. Evolution 14, 116-129: 128.
562 Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution: 138.
563 Haldane, J.B.S. (1954). The statics of evolution. In: Huxley, J., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (eds.). Evolution as a Process, 109-121: 115.
564 Moment, G.B. (1962). Reflexive selection: a possible answer to an old puzzle. Science 136, 262-263.
565 Gulick, T. (1888). Divergent evolution through cumulative segregation. J. Linn. Soc. Zool. 20, 189-274: 200f.
566 Weismann, A. (1894.1). Äussere Einflüsse als Entwicklungsreize: 9; vgl. 10; 15; ders. (1894.2). [The effect of external conditions upon development. Nature 50, 31; (1902/04). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 196 (XII); ders. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 198; vgl. Regelmann, J.-P. (1985). Interne Aspekte der Selektion als darwinistische Perspektive: Bemerkungen über historische Hintergründe und aktuelle Legitimation eines senckenbergischen Konzepts. Aufs. Red. senckenb. naturf. Ges. 35, 75-92.
567 Weismann, A. (1896). Über Germinal-Selektion. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation.
568 a.a.O.: 44; vgl. Weingarten, M. (1992). Organismuslehre und Evolutionstheorie: 129.
569 Weismann (1894.1): 10.
570 Nägeli, C. (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 30.
571 Mivart, S.G. (1871). The Genesis of Species.
572 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 180f.; 201f.
573 Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild, 1. Bd. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 102.
574 Gutmann, W.F. & Peters, D.S. (1973). Konstruktion und Selektion: Argumente gegen einen morphologisch verkürzten Selektionismus. Acta Biotheor. 22, 151-180.
575 Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung: 15.
576 Wenzel, M. (1982). Goethe und Darwin: 511; ders. (1985). Das Konzept der Binnenselektion – eine Ergänzung des Darwinschen Selektionsbegriffes? Aufs. Red. senckenb. naturf. Ges. 35, 72-74.
577 Vogel, K. (1985). „Punctuated equilibria“ und Internselektion. Aufs. Red. senckenb. naturf. Ges. 35, 93-96.
578 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution?: 38.
579 Gutmann & Peters (1973): 162.
580 a.a.O.: 176.
581 a.a.O.: 163
582 a.a.O.: 162.
583 Weingarten (1993): 43.
584 ebd.
585 a.a.O.: 45.
586 a.a.O.: 55.
587 Waddington, C.H. (1957). The Strategy of the Genes. A Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology: 26ff.
588 Mayr, E. (1955). Integration of genotypes: synthesis. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20, 327-333: 333; vgl. ders. (1954). Change of genetic environment and evolution. In: Huxley, J.S., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (eds.). Evolution as a Process, 157-180: 164.
589 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution: 297f.; vgl. Wuketits, F.M. (1978). Wissenschaftstheoretische Probleme der modernen Biologie: 150f.
590 White, L.L. (1960). Developmental selection of mutation. Science 132, 954; ders. (1965). Internal Factors in Evolution: 7; 10f.; 110; Koestler, A. (1967). The Ghost in the Machine: 132.
591 Jantsch, E. (1974). Organising the human world. An evolutionary outlook. Futures 6, 4-15: 5.
592 Eden, T. (1834). Outlines of a New System of Philosophy: 201.
593 Galton, F. (1885). Opening address. Nature 32, 507-510: 510; [ders.] (1885). Types and their inheritance. Science 6, 268-274: 273.
594 Kirk (1867). [Rez. Lubbock, J. (1865). Pre-historic Times, as Illustrated by Ancient Remains, and the Manners and Customs of Modern Savages]. The Day Star 2, 246-252: 247; auch in ders. (1868). [Rez.]. Forward. A Monthly Magazine of Liberal Evangelical Theology and Practical Christianity 1, 126-132: 127: vgl. im rezensierten Werk: 473ff.
595 Montgomery, E. (1894). Ethics and biology. Int. J. Ethics 5, 44-63: 56.
596 Wright, L. (1973). Functions. Philos. Rev. 82, 139-168: 164.
597 Goldscheid, R. (1911). Höherentwicklung und Menschenökonomie. Grundlegung der Sozialbiologie: 491.
598 Luhmann, N. (1984). Soziale Systeme. Grundriß einer allgemeinen Theorie: 589; Lipp, W. (1987). Autopoiesis biologisch, Autopoiesis soziologisch. Wohin führt Luhmanns Paradigmawechsel? Kölner Z. Soziol. Sozialpsychol. 39, 452-470: 463.

Literatur

Zirkle, C. (1941). Natural Selection before the "Origin of Species". Proc. Amer. Philos. Soc. 84, 71-123.
Lerner, I.M. (1959). The concept of natural selection: a centennial view. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 173-182.
Limoges, C. (1970). La sélection naturelle. Étude sur la première constitution d'un concept (1837-1859).
Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory. Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1839-59.
Sober, E. (1984). The Nature of Selection. Evolutionary Theory in Philosophical Focus.
Young, R.M. (1985). Darwin's Metaphor. Nature's Place in Victorian Culture.
Gayon, J. (1992). Darwin et l'après Darwin: une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle.
Hodge, M.J.S. (1992). Natural selection: historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 212-219.
Cronin, H. (1992). Sexual selection: historical perspectives. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 286-293.
Brush, S.G. (2009). Choosing Selection. The Revival of Natural Selection in Anglo-American Evolutionary Biology, 1930-1970.

Sozialverhalten

Das Wort ›Sozialverhalten‹ (engl. »social behaviour«) erscheint vereinzelt seit Mitte des 18. Jahrhunderts. D. Hartley gebraucht es 1749 für ein menschliches Handeln, das das Wohl der Mitmenschen im Auge hat (»benevolence«).[1] Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck allein auf den Menschen bezogen, er wird aber insgesamt selten gebraucht.[2]

Der bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts im Deutschen geläufige Ausdruck zur Bezeichnung der Sache ist das Wort *Vergesellschaftung*. Als Verb erscheint es in Bezug auf Tiere bereits Mitte des 18. Jahrhunderts[3]; als Substantiv knapp ein Jahrhundert später (von Middendorff 1843: »Vergesellschaftungen der Thiere unter einander«[4]).

Biologische Verwendung seit 1900

Erst Ende des 19. Jahrhunderts wird das Wort ›Sozialverhalten‹ aus der humanwissenschaftlichen Besetzung gelöst und in Bezug auf Tiere verwendet (Morgan 1900: »The Evolution of Social Behaviour«[5]). Ein regelmäßiger Gebrauch durch Biologen setzt erst in den 1920er Jahren mit dem Insektenforscher W.M. Wheeler und seinen Untersuchungen zum »sozialen Leben der Insekten« ein.[6] Seit den 1930er Jahren wird es üblich, nicht nur das Verhalten von Insekten in ihren hoch organisierten »Staaten«, sondern auch anderer Tiere als ›Sozialverhalten‹ zu bezeichnen.[7]

Von deutschsprachigen Biologen wird der Terminus erst seit Mitte des 20. Jahrhunderts verwendet (Ringleben 1942: »das Sozialverhalten der Vögel zur Brutzeit innerhalb der Lebensgemeinschaft«).[8] K. Lorenz und N. Tinbergen sprechen seit den frühen 1950er Jahren von dem *sozialen Verhalten* bei Tieren.[9] Als ›sozial‹ bezeichnet Lorenz einige Tiere, z.B. Dohlen, schon seit den frühen 1930er Jahren.[10] Lorenz thematisiert das soziale Verhalten v.a. hinsichtlich der Auslösemechanismen von Verhalten, die von Reizen der Artgenossen ausgehen. Tinbergen bestimmt soziale Verhaltensweisen funktional als solche, die »der Erhaltung der Art dienen« und nicht »dem handelnden Individuum selbst nützen«[11].

Um das biologische Sozialverhalten der Tiere von dem kulturellen des Menschen zu unterscheiden, führt G. Tembrock 1982 den Terminus ***Biosozialverhalten*** ein.[12] Grundlage des Biosozialverhaltens sind nach Tembrock »Partneransprüche und kommunikative Ansprüche«; das »Wesen des Biosozialverhaltens« sieht er dadurch bestimmt, dass die Partneransprüche »mehr oder weniger unspezifisch sind, also nicht durch eine bestimmte Motivation in ihrer Funktion festgelegt«.[13]

Enge und weite Bedeutung

Seit der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird in der Vergleichenden Verhaltensforschung ein enger und ein weiter Begriff des Sozialverhaltens unterschieden. Nach K. Immelmann bezeichnet die weite Bedeutung ein »auf den Artgenossen gerichtetes Verhalten«; der Begriff besage lediglich »daß die betreffenden Verhaltensweisen Aufgaben innerartlicher Verständigung erfüllen«, damit werden auch Balz, Brutpflege und (innerartliche) aggressive Auseinandersetzungen als Formen des Sozialverhaltens verstanden. Die enge Bedeutung bindet die Kategorie dagegen an das Vorliegen von »Gruppenverhalten«.[14] Eigentliches Sozialverhalten liegt danach vor, wenn ausgewachsene Organismen die räumliche Nähe zu anderen Organismen aufsuchen und aufrechterhalten. Eine Interaktion zwischen den miteinander lebenden Organismen muss dabei nicht direkt vorliegen, sondern kann allein vermittelt erfolgen. So kann das Zusammenleben in einer Herde die Funktion des Schutzes haben, indem die Herdenmitglieder für

Ein Sozialverhalten ist ein Verhalten, das die Wahrscheinlichkeit des Überlebens und Fortpflanzens des sich verhaltenden Organismus zugunsten mindestens eines anderen Organismus mindert. In evolutionstheoretischer Perspektive deutet das Vorhandensein von Sozialverhalten darauf hin, dass neben der Ebene des Individuums andere Ebenen der Organisation, z.B. die des Gens oder der Gruppe, entscheidende Selektionsebenen darstellen.

Kolonie (Varro 37 v. Chr.) *380*
Egoismus (Kant 1798) *381*
Altruismus (Comte 1851) *381*
Coenobium (Braun 1855) *380*
Brutrevier (Altum 1857) *391*
Sozialbiologie (Kettell 1859) *394*
Plasmodium (Cienkowski 1863) *380*
Syncytium (Haeckel 1870) *380*
Sozialverhalten (Lloyd Morgan 1900) *378*
Hackordnung (Schjelderup-Ebbe 1922) *391*
Territorialverhalten (Erickson 1931) *391*
Dominanz (Maslow 1935) *390*
Revierverhalten (Anonymus 1944) *391*
Spieltheorie (von Neumann & Morgenstern 1944) *395*
Soziobiologie (Scott 1946) *393*
Radfahrer-Reaktion (Grzimek 1949) *391*
Aggregationsverband (von Denffer 1957) *380*
eusozial (Batra 1966) *392*
reziproker Altruismus (Trivers 1971) *387*
evolutionär stabile Strategie
(Maynard Smith & Price 1973) *396*
Pseudoaltruismus (Pianka 1974) *390*
Biosozialverhalten (Tembrock 1982) *378*

einen Organismus eine Art Schutzschild bilden. Sozialverhalten muss daher auch nicht mit Altruismus einhergehen: »the selfish avoidance of a predator can lead to aggregation«, wie W.D. Hamilton 1971 bemerkt.[15] Intentionalität oder Bewusstsein bilden nach der im 20. Jahrhundert geläufigen Begriffsverwendung keinen notwendigen Bestandteil von sozialem Verhalten.

Aristoteles

Aristoteles unterscheidet ausdrücklich zwischen einzellebenden und gruppenbildenden Lebewesen; innerhalb der zweiten differenziert er weiter zwischen Tieren, die in losen Verbänden leben (z.B. Tauben, Schwäne und viele Fische), und staatenbildenden Lebewesen (»πολιτικά«), die ein gemeinsames Ziel verfolgen (z.B. Bienen, Wespen, Ameisen und der Mensch).[16] Die Gemeinschaften der Tiere sind für Aristoteles auf Lustgewinn und gegenseitigen Nutzen ausgerichtet; die höchste Form der Gemeinschaft, die aus gemeinsamer Teilhabe an dem Guten erfolge, gebe es bei Tieren nicht.[17] Vereinzelt beschreibt Aristoteles detailliert Verhaltensweisen von Tieren, die anderen zugutekommen, z.B. das Stützen von verletzten Artgenossen bei Delphinen.[18]

Formen und Funktionen

Umfangreiche Darstellungen zu Vielfalt und Typen des Sozialverhaltens bei Tieren erscheinen seit Mitte des 19. Jahrhunderts.[19] Eine besondere Aufmerksamkeit findet dabei der Vergleich der Tierassoziationen mit den menschlichen Gesellschaften und im Anschluss daran die methodische Unterscheidung von Biologie und Soziologie.

C. Darwin beurteilt 1871 Tiere vieler Arten als »sozial« (»Animals of many kinds are social«).[20] Er bezieht dies allein auf das aggregierte Auftreten von Individuen einer Art. Als Motivation dafür nimmt Darwin nicht die (selbstlose) Unterstützung der Artgenossen an, sondern individuelle Vorteile, wie Schutz vor Räubern durch Warnung über die Artgenossen oder wechselseitige Körperpflege.

C. Letourneau unterteilt 1894 die sozialen Verbände der Tiere (»sociétés animales«) in anarchische Horden (»hordes anarchiques«) ohne eine soziale Organisation (Pferde, Bison) und echte Sozietäten mit funktionaler Differenzierung zwischen den Individuen und damit der Existenz eines sozialen Organismus (»organisme social«) (die Staaten der sozialen Insekten). Von letzteren behauptet er, sie seien komplexer als manche menschliche Gesellschaften.[21]

Vor einem evolutionstheoretischen Hintergrund stellt ein für das betreffende Individuum nicht funktionales, d.h. sich selbst schädigendes Sozialverhalten ein besonderes Problem dar. Evolutionstheoretisch erklärt werden kann ein derartiges »altruistisches« Verhalten (s.u.) durch die Annahme von Ebenen der Selektion unterhalb oder oberhalb des Individuums (z.B. der Gene oder Gruppen) (↑Selektion).

Seit den 1960er Jahren werden mathematische Modelle zur Entstehung und Stabilisierung von Sozialverhalten entwickelt, die unter dem Schlagwort der *sozialen Evolution* bis in die Gegenwart weiterentwickelt werden.[22] Spieltheoretisch lässt sich ermitteln, unter welchen Bedingungen die Strategie der *Kooperation* unter Organismen gegenüber anderen Strategien sich erfolgreich etablieren und in der Population ausbreiten kann (»evolutionär stabile Strategien«; s.u.).

Systematische Klassifikationen

Einen Versuch der systematischen Klassifikation der »Formen der Vergesellschaftung« von Tieren legt P. Deegener 1918 vor. Er gliedert die Tiergesellschaften u.a. nach der Zusammensetzung (Mitglieder gleicher oder verschiedener Arten) und nach der Art des Nutzens für die Mitglieder (ohne Nutzen, wechselseitig oder einseitig) (vgl. Tab. 260).

Eine hierarchische Klassifikation mit der Unterscheidung von sieben Ebenen des Sozialverhaltens gibt W.M. Wheeler in seinem Klassiker über ›Die sozialen Insekten‹ (1927). Maßstab der Klassifikation ist der Grad der »Intimität« zwischen der Mutter und ihren Nachkommen, der sich v.a. an dem Ausmaß festmacht, in dem die Mutter ihre Nachkommen mit Nahrung versorgt und vor schädlichen Umwelteinflüssen schützt. Die einfachen Formen der Brutfürsorge – z.B. die Ablage der Eier auf geeigneten Nahrungssubstraten, die Herstellung solcher Substrate oder das Verteidigen der Nachkommen durch das Verbleiben der Mutter in der Nähe des Nests – bezeichnet Wheeler als *infrasozial* (»infrasocial«); liegt ein aktives Füttern der Jungen mit vorbereiteter Nahrung vor, spricht er von *subsozial* (»subsocial); das eigentlich *soziale* Verhalten liegt in der Einteilung Wheelers erst dann vor, wenn eine *Kooperation* der Nachkommen bei der Aufzucht weiteren Nachwuchses vorliegt, also eine Lebensgemeinschaft von Mutter und Nachkommen besteht.[23] Wheeler ist darüber hinaus der Auffassung, in jedem Organismus liege etwas fundamental Soziales, insofern jeder Organismus zumindest in Phasen seines Lebens mit anderen Organismen assoziiert und Teil einer Biozönose ist.[24]

G. Tembrock schlägt 1997 in einer einfachen Einteilung vor, fünf Typen von Biosozialverhalten zu

1	Akzidentielle Vergesellschaftungen (Assoziationen): kein Nutzen für die Mitglieder
1.1	Homotypische Assoziationen: Mitglieder gleicher Arten
1.1.1	Kormogene Assoziationen: Kolonien
1.1.1.1	Primäre Kolonien: Vergesellschaftung von Geburt an
1.1.1.2	Sekundäre Kolonien: nachträglicher Zusammenschluss
1.1.2	Assoziationen freier Individuen
1.1.2.1	Primäre Assoziationen
1.1.2.2	Sekundäre Assoziationen
1.2	Heterotypische Assoziationen: Mitglieder verschiedener Arten
2	Essentielle Vergesellschaftungen (Sozietäten): mind. für einige nützlich
2.1	Homotypische Sozietäten
2.1.1	Kormogene Sozietäten: Kolonien
2.1.1.1	Primäre Kolonien
2.1.1.2	Sekundäre Kolonien
2.1.2	Sozietäten freier Individuen
2.1.2.1	Familienverbände: genetische Basis
2.1.2.1.1	Primäre Sozietäten: Familien
2.1.2.1.2	Sekundäre Sozietäten
2.1.2.2	Sozietäten ohne genetische Basis
2.2	Heterotypische Sozietäten
2.2.1	Reziproke Sozietäten: wechselseitiger Nutzen
2.2.1.1	Sexuelle Verbindungen
2.2.1.2	Nicht-sexuelle Verbindungen
2.2.2	Irreziproke Sozietäten: einseitiger Nutzen

Tab. 260. Einteilung der Gesellschaftsformen bei Tieren (nach Deegener, P. (1918). Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche).

unterscheiden: (1) *Solitäre Lebensweise*: Die Verteilung der Individuen im Raum ist hauptsächlich durch den Lebensraum, und nicht die Beziehung zu anderen Individuen bedingt; Annäherungen zwischen Individuen ergeben sich aus »motivationsspezifischen Verhaltensinteraktionen«, z.B. aufgrund von Paarungs- oder Brutpflegebeziehungen. (2) *Konglobationen*: Temporäre Aggregationen von Individuen einer Art entstehen aus gleich gerichteten Ansprüchen an den Lebensraum (z.B. Ansammlungen von Schmetterlingen zur Flüssigkeitsaufnahme). (3) *Subsoziale Lebensweise*: Periodische Gruppierungen ergeben sich als gleichgerichtete Anpassungen der Individuen an die ökologischen Bedingungen, dabei kommt es zu »elementaren Interaktionen und Koordinationen zwischen Individuen« (z.B. Schlafgemeinschaften bei Vögeln); zwei Untertypen: (3.1) *Aggregationen*: Die Ansammlung von Individuen an einem Ort sind durch spezifische Attraktivsubstanzen (Aggregationspheromone) bedingt (z.B. Aggregation von Feuerwanzen); (3.2) *Tiergemeinschaften*: Ansammlungen von Individuen an einem Ort, bei denen eine bestimmte Funktion im Mittelpunkt steht (z.B. »Wandergesellschaften«). (4) *Präsoziale Lebensweise*: Es besteht ein zeitweises Zusammenleben von Individuen, das durch Sexualbeziehungen oder Brutvorsorge bedingt ist, bei dem aber die Interaktion nicht auf die Funktionen der Kopulation und bloße Vorsorge für die Brut beschränkt ist (z.B. das Zusammenleben von Eltern und Nachkommen bei den Totengräbern). (5) *Eusoziale Lebensweise*: Individuen verschiedener Generationen leben dauerhaft zusammen, weil »Sexual- und Pflegepartnerschaft« sich miteinander verbunden haben (z.B. die »Staaten« der eusozialen Insekten).[25]

Elementare Formen

Eine basale Form des Sozialverhaltens besteht in der koordinierten Aktion von mehreren Artgenossen. Die dazu notwendige Kommunikation und Motivationssynchronisation bringt K. Lorenz 1935 auf den Begriff der *Stimmungsübertragung*.[26] Diese liege z.B. bei einem Schwarm von Vögeln vor, die gemeinsam von einem Ort losfliegen (↑Gefühl).

Einfachste soziale Verbände von Zellen finden sich bereits bei Algen und niederen Pilzen. Seit Mitte des 19. Jahrhunderts entwickelt sich eine Terminologie zur Unterscheidung verschiedener Typen dieser Verbände (vgl. Tab. 261). Unterschieden werden (1) ***Kolonien*** (von Siebold 1849)[27], d.h. Verbindungen von Zellen, die nach ihrer Bildung zu einer Einheit verbunden bleiben (z.B. bei der Algengattung *Volvox*, den »Kugelthieren« oder »Gesellschaftskugeln«, wie C.G. Ehrenberg sie 1838 nennt[28]), (2) ***Coenobien*** (Braun 1855: »consociatio e cellulis (gonidiis) pluribus, originitus distinctis composita«)[29] oder ***Aggregationsverbände*** (von Denffer 1957)[30]**,** d.h. ein sekundärer Verbund von Zellen, die vorher als freibewegliche Individuen existiert haben (z.B. beim Schleimpilz *Dictyostelium*), (3) ***Syncytien***, d.h. vielkernige Plasmamassen, die durch Kernteilungen mit ausbleibender Zellteilung entstanden sind (zuerst 1870 eingeführt von E. Haeckel für das Ektoderm der Kalkschwämme, das »aus ursprünglich getrennten Zellen durch nachträgliche Verschmelzung derselben entstanden« ist[31]; 1872: »Syncytium nenne ich bei den Kalkschwämmen die ganze Gewebsmasse, welche durch die Verschmelzung der Geisselzellen des Exoderms der Flimmerlarve entstanden ist, mit Ausschluss der darin gebildeten Kalknadeln«[32]), und (4) ***Plasmodien*** (Cienkowski 1863), d.h. vielkernige, aber nicht zellulär gegliederte Körper, die durch Ver-

schmelzung von zuvor freibeweglichen Stadien entstanden sind (bei Schleimpilzen)[33].

Eine bis in die Antike zurückreichende Begriffsgeschichte weist das Wort ›Kolonie‹ auf (abgeleitet von lat. ›colere‹ »bebauen, Land bewirtschaften«). Es bezieht sich vorwiegend auf neu gegründete Siedlungen des Menschen außerhalb des geschlossenen Siedlungsgebietes einer Volksgruppe oder eines politischen Verbundes (im Sinne von Pflanz- oder Tochterstädten). Neben dieser auf den Menschen bezogenen Bedeutung (seit Catull und Vergil: »colonia«[34]) erscheint der Ausdruck im klassischen Latein auch in Bezug auf Tiere, nämlich die neu gegründeten Stöcke von Honigbienen (Varro: »progenium ut in coloniam emittere volunt«[35]).

Grouping pattern	Examples
I. KIN GROUPS	
A. Clones: groups formed by asexual reproduction of sessile colonial invertebrates, typically in permanent physical contact	colonial coelenterates
B. Families: groups formed by one or two parents and their most recent offspring	goose and swan families
C. Extended families: groups formed from families by failure of many offspring to leave parents	prairiedogs (*Cynomys*) some primate groups Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*)
II. MATING GROUPS	
A. Pairs: monogamous groups of two	scrub jay (*Aphelocoma coerulescens*) lar gibbon (*Hylobates lar*)
B. Harems: groups in which a male attempts to keep females together and away from other males, with or without cooperation of females	red deer (*Cervus elephas*)
C. Leks: groups formed by attraction of males (and subsequently females) to a communal mating ground; eggs or young produced elsewhere	lek birds and mammals hilltopping butterflies Hawaiian *Drosophila*
D. Spawning groups: groups of both sexes formed at localized spawning grounds; no provisioning of young	many fishes and amphibians
III. COLONIAL GROUPS	
A. Groups formed by colonial nesting of pairs or one-male harems; young provisioned at nest	tricolored blackbird (*Agelaius tricolor*) many sea birds some bats and seals
IV. SURVIVAL GROUPS	
A. Groups formed by aggregation of randomly related, usually nonbreeding individuals who are mutually attracted by each other	foraging flocks night roosts of New World blackbirds ducks and geese herding mammals fish schools
V. COINCIDENTAL GROUPS	
A. Groups formed by physical factors acting on migrating or moving animals	hawks migrating along a mountain ridge land birds migrating through a mountain pass whelks on a sheltered ocean rock stream-surface insects on a calm eddy
B. Groups formed by attraction to a common resource, such as food or water	bears at a garbage dump

Abb. 477. Formen der Gruppenbildung bei Tieren (aus Brown, J.L. (1975). The Evolution of Behavior: 73).

Egoismus/Altruismus

›Altruismus‹ (frz. ›altruisme‹, abgeleitet von lat. ›alter‹ »der Andere«) ist ein Wort, das A. Comte Mitte des 19. Jahrhunderts einführt (s.u.). Comte versteht es parallel zu dem älteren ›Egoismus‹, das zu Beginn des 18. Jahrhunderts in Frankreich aufkommt und zunächst erkenntnistheoretisch im Sinne von »Solipsismus« und erst gegen Ende des Jahrhunderts in einem ethischen Sinne als allein am Eigennutz orientiertes Handeln verstanden wird.[36] Auch die terminologische Entgegensetzung von Altruismus und Egoismus im ethischen Kontext erscheint erst Ende des 19. Jahrhunderts.[37]

Eigennutz als mächtiges Erklärungsprinzip

Geistesgeschichtlich reicht die Entstehung des Konzepts des Altruismus bis weit hinter Comte und die moderne Soziologie zurück. Seine Wurzeln liegen in den verschiedenen religiösen Traditionen, z.B. im christlichen Gebot der Nächstenliebe. Komplex ist die begriffliche Situation, weil sich im sozialen Handeln des Menschen Oberflächen- und Tiefenstrukturen der Motivation überlagern, so dass eine Diagnose von Egoismus und Altruismus nicht leicht möglich ist. Der Egoismus kann im Gewand des Altruismus erscheinen; und der bessere Altruismus kann sich aus dem Egoismus ergeben. Den ersten Teil dieser Verflechtung bringt La Rochefoucault 1664 mit einer Sentenz auf den Punkt: »Der Eigennutz spricht jede Sprache und spielt jede Rolle, selbst die der Uneigennützigkeit« (»L'intérêt parle toutes sortes de langues, et joue toutes sortes de personnages, même celui de désintéressé«).[38]

Der zweite Teil der Verflechtung, der Altruismus als Folge des Egoismus, bildet seit dem frühen 18. Jahrhundert eine besonders im ökonomischen Denken verbreitete Denkfigur. Das Streben nach Eigennutz stellt danach die eigentliche Basis des ökomischen Wohlstands dar, und erweist sich damit als ein mächtiges Erklärungsprinzips nicht nur für individuell vorteilhaftes Verhalten, sondern auch für sozial nützliches. So sieht der englische Schriftsteller

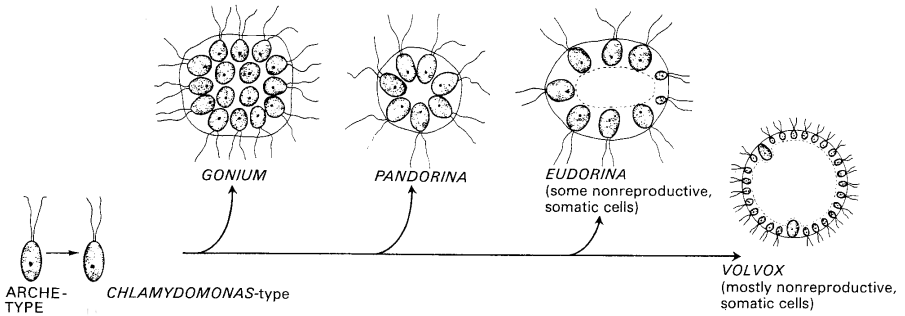


Abb. 478. Schema von Entwicklungswegen der Mehrzelligkeit aus einzelligen Formen innerhalb einer Gruppe von Grünalgen (Volvocinae). Die Zellen innerhalb der Kolonien bleiben weitgehend getrennt voneinander, Zytoplasmaverbindungen bestehen allenfalls in begrenzten Phasen des Entwicklungszyklus (aus Pickett-Heaps, J.D. (1975). Green Algae: 527).

B. Mandeville in seiner berühmten ›Bienenfabel‹ (1705/14), in dem Verhalten der Bienen ein egoistisches Verhalten, das aber letztlich den besten Garanten für die Erzeugung und Erhaltung des Gemeinwohls abgebe – »private vices, publick benefits«, wie es im Untertitel heißt. So wie bei den Bienen, sei auch in der Ordnung der menschlichen Ökonomie der Egoismus, also das nicht-tugendhafte Handeln, die beste Grundlage für die öffentliche Wohlfahrt: »Thus every Part was full of Vice,/ Yet the whole Mass a Paradise [...] The Worst of all the Multitude/ Did something for the Common Good«.[39] Indem der Einzelne seinen Bedürfnissen nach Macht, Besitz, Ansehen und Sinnenlust nachgehe, begebe er sich in einen Wettstreit mit den anderen und schaffe so den Reichtum für sich, der auch der Gesellschaft am meisten nütze. Selbst die Laster des Menschen und sogar die reine Destruktion von Wertgegenständen habe etwas Positives, denn sie gebe anderen Menschen Arbeit und vermehre damit letztlich den Nationalreichtum. Allerdings schränkt Mandeville seine paradox anmutende These – Werterzeugung durch Wertzerstörung, oder allgemein: das (soziale) Bewirken des Guten durch das (private) Verfolgen des Schlechten – in seinen ausführlichen Erläuterungen auch wieder ein. So heißt es in seiner Abhandlung ›A Search into the Nature of Society‹, der Mensch müsse durch eine äußere Staatsgewalt (»Superior Force«) oder auch eine Überzeugung zu einem altruistischen Wesen gemacht werden: »a Disciplin'd Creature, that can find his own Ends in Labouring for others«.[40] Der unkontrollierte Egoismus führt auch bei Mandeville zu keiner geordneten Gesellschaft, sondern fordert eine ihn kultivierende politische oder moralische Herrschaft.

Bekanntesten Ausdruck findet die Ableitung des sozial Zuträglichen aus dem individuell Vorteilhaften in der ökonomischen Theorie A. Smiths aus dem Jahr 1776: »every individual […] intends only his own gain, and he is in this, as in many other cases, led by an invisible hand to promote an end which was not part of his intentions. Nor is it always the worse for the society that it was no part of it. By pursuing his own interest he frequently promotes that of

		Abgrenzung der Zellen gegeneinander	
		Abgrenzung durch Zellwände oder Zellmembranen	ungegliederte Plasmamasse mit mehreren Zellkernen
Verhältnis von Zeitpunkt der Bildung und Verbindung	primäre Verbindung: Zellen bleiben nach der Entstehung miteinander verbunden (»kongenital«)	Kolonie (von Siebold 1849)	Syncytium (Haeckel 1872)
	sekundäre Verbindung nach vorhergehender freier Lebensweise der Zellen (»postgenital«)	Aggregationsverband (von Denffer 1958) Coenobium (Braun 1855)	Plasmodium (Cienkovski 1863)

Tab. 261. Formen der Verbindung einzelliger Organismen.

the society more effectually than when he really intends to promote it. I have never known much good done by those who affected to trade for the publick good«.[41]

Comtes Begriffseinführung

In seiner strengen Wissenschaftssystematik führt Comte das Konzept des Altruismus 1851 im Rahmen der Biologie ein.[42] Bereits bei Tieren sieht er ein Brutpflege- und Sozialverhalten verwirklicht, das er auf eine »Sympathie« zurückführt und das seiner Meinung nach über eine egoistische Orientierung an der eigenen Selbsterhaltung hinausgeht.[43] In soziologischer Perspektive entwickelt Comte das Prinzip des Altruismus ausgehend von dem Verhältnis der Wechselseitigkeit der Mitglieder eines sozialen Systems, und nicht unter Bezug auf eine übergeordnete Instanz, der gegenüber Pflichten bestehen (z.B. einem Gott). Comte bezieht den Begriff des Altruismus nicht nur auf soziale Phänomene, sondern auch auf das Verhältnis des Individuums zu seiner Umwelt: Er argumentiert, der Altruismus ermögliche eine größere und stabilere Einheit als der Egoismus; die Angewiesenheit des Individuums auf seine Umwelt mache es erforderlich, dass es in Harmonie mit dieser lebe.[44] Der Altruismus ist gleichsam der bessere Egoismus, so lässt sich Comtes Position hier umschreiben.

Spencer: Altruismus versus *Egoismus*

Nach Comtes Prägung verbreitet sich das Wort ›Altruismus‹ in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. So wird es von H. Spencer übernommen (vgl. Tab. 262) – er spricht von »altruistic sentiments«[45] oder »altruistic activities«[46] – und ebenfalls in Bezug auf Tiere verwendet: Bei den Kasten der sozialen Insekten (»social insects«) sind die Verhaltensweisen, die eine Selbstopferung eines Individuums für die Gruppe einschließen, für Spencer als altruistisch zu werten: »nature is constitutionally so modified that altruistic activities become one with egoistic activities«.[47] ›Altruismus‹ ist für Spencer nicht nur ein Prinzip zur Klassifikation von Verhaltensweisen, es bildet für ihn vielmehr ein basales Prinzip der Biologie überhaupt, das bereits seit den Ursprüngen des Lebens wirksam ist: »from the dawn of life, altruism has been no less essential than egoism. Though primarily it is dependent on egoism, yet secondarily egoism is dependent on it«.[48] Bereits die Akte der Fortpflanzung (wie die Abgabe von Ei- und Samenzellen) und der Brutpflege stellen für Spencer Akte des Altruismus dar, weil sie nicht dem Individuum, von dem sie ausgehen, sondern allein seinen Nachkommen nützen. Vor diesem Hintergrund hält Spencer den Altruismus für

Abb. 479. Erwachsene Moschusochsen bilden einen Abwehrring gegen ein angreifendes Wolfsrudel und schützen auf diese Weise die Mütter und Jungen in der Mitte des Rings (aus Edmunds, M. (1974). Defence in Animals: 151).

ein ebenso basales Prinzip wie die Selbsterhaltung: »Self-sacrifice […] is no less primordial than self-preservation. Being in its simple physical form absolutely necessary for the continuance of life from the beginning; and being extended under its automatic form, as indispensable to maintenance of race in types considerably advanced«.[49] Durch ihre Wirksamkeit im Sinne der Erhaltung der Art leiste der Altruismus eine Selbstreinigung der Art (»every species is continually purifying itself from the unduly egoistic individuals«).[50]

Eine ähnlich grundlegende Rolle wie für die Biologie schreibt É. Durkheim 1893 dem Altruismusbegriff für die Soziologie zu. Ohne Altruismus gibt es nach Durkheim überhaupt keine Gesellschaft, weil diese auf einer wechselseitigen Bezogenheit ihrer Mitglieder beruhe: »Partout où il y a des sociétés, il y a de l'altruisme, parce qu'il y de la solidarité«.[51] Hinsichtlich der Konstitution des Gegenstandes ähneln sich Soziologie und Biologie für Durkheim, insofern ihre Grundbegriffe, d.h. ›Gesellschaft‹ und ›Organismus‹, jeweils eine Einheit aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen sind, die für den Zusammenhalt des Ganzen wirken, d.h. altruistisch operieren.

Darwin: Evolution des Altruismus

Eine besondere Herausforderung stellt die Erklärung altruistischen Verhaltens im Rahmen von evolutionstheoretischen Ansätzen dar. C. Darwin macht seit 1859 darauf aufmerksam, dass Organismen über Merkmale und Verhaltensweisen verfügen, die ihrem eigenen Überleben und ihrer eigenen Fortpflanzung nicht dienlich sind, aber der Gruppe, der sie angehören, nützen (er verwendet in diesem Zusammenhang das Wort ›Altruismus‹ allerdings nicht). Die Erklärung, die Darwin für altruistisches Verhalten gibt, folgt der Logik der Gruppenselektion (↑Selektion). Für die Evolution des Menschen argumentiert er etwa, dass moralisches Handeln zwar einen individuellen Nachteil bedeuten könne; in der Konkurrenz mehrerer Stämme miteinander verleihe es aber sol-

»If we define altruism as being all action which, in the normal course of things, benefits others instead of benefiting self, then, from the dawn of life, altruism has been no less essential than egoism. Though primarily it is dependent on egoism, yet secondarily egoism is dependent on it« (Spencer 1879, 201).

»It can be shown mathematically that in general qualities which are valuable to society but usually shorten the lives of their individual possessors tend to be extinguished by natural selection in large societies […]. But psychologists are perhaps right in regarding social life as an extension of family life […]. For in so far as it makes for the survival of one's descendants and near relations, altruistic behaviour is a kind of Darwinian fitness, and may be expected to spread as the result of natural selection« (Haldane 1932, 131).

»Altruistic behavior can be defined as behavior that benefits another organism, not closely related, while being apparently detrimental to the organism performing the behavior, benefit and detriment being defined in terms of contribution to inclusive fitness« (Trivers 1971, 35).

»Altruistic social behavior is that in which an animal enhances the productivity [i.e., fitness] of another individual (in its colony) at the expense of its own productivity« (Lin & Michener 1972, 133).

»[S]elf-destructive behavior performed for the benefit of others« (Wilson 1975, 578).

»An entity, such as a baboon, is said to be altruistic if it behaves in such a way as to increase another such entity's welfare at the expense of its own. Selfish behavior has exactly the opposite effect. ›Welfare‹ is defined as ›chance of survival‹ « (Dawkins 1976, 4).

»Altruism involves the sacrifice of fitness on the part of a set of individuals (the altruists) in order to increase the fitness of another set of individuals within the group« (Uyenoyama & Feldman 1980, 381).

»Acting in the interest of others at a personal cost in terms of chances of survival and reproduction« (Krebs & Davies 1981, 26).

»When an actor's behavior increases a recipient's direct fitness at the expense of the actor's direct fitness, the behavior is *altruistic*. When an actor's behavior increases a recipient's direct fitness and also increases the actor's direct fitness, the behavior is *cooperative*« (Wittenberger 1981, 76).

»An altruistic trait reduces the fitness of organisms that possess it while benefitting the group in which it occurs« (Sober & Wilson 1994, 535).

»[Altruistic] behavior increases the fitness of the group and decreases the relative fitness […] within the group« (Sober & Wilson 1998, 143).

Tab. 262. Definitionen des Altruismusbegriffs.

chen Stämmen einen Vorteil, in denen viele altruistische Menschen vereint seien.[52] Ähnlich argumentiert er in Bezug auf die sterilen Kasten der sozialen Insekten, von denen er sagt, sie seien für die Gemeinschaft nützlich (»profitable to the community«[53]). Das für die Gruppe nützliche Verhalten führt Darwin auf ein Gefühl der Sympathie (»sympathy«) zurück. Dieses Gefühl breite sich allgemein als Folge der Natürlichen Selektion in Gruppen aus, weil es für diese Gruppen nützlich sei (»for those communities, which included the greatest number of the most sympathetic members, would flourish best and rear the greatest number of offspring«).[54]

Altruismus und Verwandtenselektion

Im 20. Jahrhundert erfolgt eine Erklärung des verbreiteten Altruismus von Organismen zunächst ausgehend von Überlegungen zur Verwandtenselektion (↑Selektion). J.B.S. Haldane stellt 1932 fest, altruistisches Verhalten könne die darwinsche Fitness erhöhen, weil es die Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit naher Verwandter befördere: »in so far as it makes for the survival of one's descendants and near relations, altruistic behaviour is a kind of Darwinian fitness, and may be expected to spread as the result of natural selection«.[55] Altruistisches Verhalten kann nach Haldane besonders in kleinen Populationen entstehen, in denen die Vorteile des Altruismus für die Population die Nachteile für jedes einzelne Individuum überwiegen. Weil auch die Durchsetzung des Altruismus auf Gruppenebene das Resultat von Selektion sein kann, hält Haldane diesen Altruismus in gewisser Weise für egoistisch (»A great deal of human conduct which we call altruistic is egoistic from the point of view of natural selction«[56]).

Altruismus und Genselektion

Zu einem festen Terminus wird der Begriff des Altruismus im Programm der Soziobiologie (s.u.). Er wird in diesem Kontext definiert als ein selbstschädigendes oder sogar selbstzerstörerisches Verhalten zum Nutzen anderer (Wilson 1975; vgl. Tab. 262).[57] Im engeren evolutionsbiologischen Zusammenhang wird besonders solches Verhalten als ›altruistisch‹ bezeichnet, das nicht auf die Vermehrung der Anzahl der eigenen, sondern anderer Nachkommen gerichtet ist. Ein Problem stellt der so definierte Altruismus im Rahmen eines auf das Individuum bezogenen selektionstheoretischen Ansatzes dar. Es bildet daher weitgehend das Programm der Soziobiologie, diese Frage zu beantworten: »how can altruism, which by definition reduces personal fitness, possibly evolve by natural selection?« (Wilson 1975).[58]

Die selektionstheoretische Standardantwort auf diese Frage lautet seit Darwin, dass andere Selektionsebenen als die des Individuums im Spiel sind. Seit A. Weismann sind es besonders die »Keimzellen«, die in das Zentrum der Aufmerksamkeit rücken, weil ihnen eine über das Leben des Individuums hinausgehende Existenz zugeschrieben werden kann (↑Genotyp/Phänotyp). Im Anschluss an Weismann bedient sich schon S. Freud 1920 der anthropologisierenden Rede vom *Narzissmus der Keimzellen*, indem er »die in der Psychoanalyse gewonnene Libidotheorie auf das Verhältnis der Zellen zu einander übertragen« will.[59] In einem Organismus seien die Zellen so organisiert, dass der Todestrieb der einen Zelle durch die Lebens- oder Sexualtriebe der anderen neutralisiert werde, so dass sie wechselseitig ihr Überleben gewährleisten würden. Nur die Keimzellen und bösartige Geschwüre fallen nach Freud aus diesem Wechselspiel der Triebe heraus, weil bei ihnen der Eros keinen Gegenspieler finde, so dass sie als »narzißtisch« zu bezeichnen seien.[60] Der Narzissmus der Keimzellen steht damit aber am Anfang des altruistischen Verhaltens, weil er über die Fortpflanzung das Fortbestehen der arttypischen Organisation eines Individuums über die Grenzen des Individuums hinaus ermöglicht.

Mit der Begründung der genzentrierten Selektionstheorien in den 1920er und 30er Jahren durch R.A. Fisher und die anderen Gründungsväter der synthetischen Theorie der Evolution (↑Selektion) wird es üblich, die Gene als die entscheidende Ebene der Selektion anzunehmen. Bei N. Hartmann heißt es 1950, das »Keimplasma« gehöre zu den zweckmäßigen Einrichtungen des Organismus, »auf die in erster Linie der Züchtungsprozeß sich richtet«.[61] Und richtungsweisend für die spätere Entwicklung formuliert W.D. Hamilton 1963, das letzte Kriterium für den selektiven Erfolg eines Verhaltens sei nicht der Nutzen für das Individuum, von dem das Verhalten ausgeht, sondern der Nutzen für das Gen, das diesem Verhalten zugrunde liege: »Despite the principle of ›survival of the fittest‹ the ultimate criterion which determines whether [the gene] G will spread is not whether the behavior is to the benefit of the behaver but whether it is to the benefit of the gene G«.[62]

Diesen Gedanken aufnehmend definiert R. Dawkins 1976 die Begriffe ›Altruismus‹ und ›Egoismus‹ rein behavioristisch in Bezug auf die Effekte eines Verhaltens: ›Altruistisch‹ verhält sich eine Entität nach Dawkins, wenn sie die Überlebenswahrscheinlichkeit einer anderen Entität auf Kosten der eigenen erhöht (vgl. Tab. 262).[63] In späteren Definitionen wird weniger das individuelle Überleben

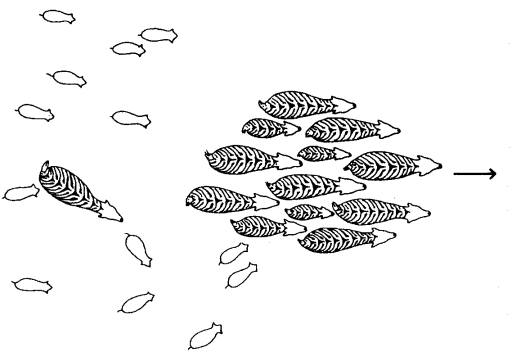


Abb. 480. Sozialverhalten von Hyänen bei der Jagd und von Zebras bei der Verteidigung. Die Hyänen greifen die Zebras von verschiedenen Seiten an; die Zebras verteidigen sich, indem sie ihre Fohlen in die Mitte nehmen; der zurückbleibende Zebrahengst lenkt die Hyänen außerdem ab und geht zur Verteidigung zum Gegenangriff über (nach einer Vorlage von Kruuk, aus Edmunds, M. (1974). Defence in Animals: 282).

als vielmehr die Reproduktion, d.h. die Fitness als Grundlage für die Beurteilung eines Verhaltens als egoistisch oder altruistisch verstanden (vgl. Tab. 262). Indem auf diese Weise die Fitness ausschlaggebend ist, bilden alle Verhaltensweisen, die die Reproduktion eines Organismus auch auf Kosten des eigenen Überlebens fördern (also z.B. das Verhalten der Brutpflege), keine Formen des altruistischen Verhaltens.

In selektionstheoretischer Perspektive liefert die Zuschreibung von egoistischen Strategien auf anderen Ebenen als der des Individuums die Möglichkeit, den Altruismus auf der Ebene des Individuums zu erklären. Der phänotypische Altruismus wird durch den genotypischen Egoismus erklärt. Würde allein eine Selektion auf der Ebene des Individuums angenommen, könnte sich definitionsgemäß keine auf dieser Ebene altruistische Strategie durchsetzen. Die Annahme einer Selektion auf genetischer Ebene ermöglicht dagegen in vielen Fällen eine elegante Erklärung – umstritten ist lediglich, ob sie stets die beste Ebene der Erklärung liefert oder ob nicht in manchen Fällen die kausalen Faktoren der Selektion auf Ebenen oberhalb des Gens liegen (↑Selektion/Genselektion).

Gene als Akteure?

Als besonders problematisch wird an den provozierenden Thesen Dawkins' v.a. die Zuschreibung einer Aktivität zu den Genen empfunden. Es ist in diesem Zusammenhang von einem *genetischen Agententum* (Burian 1978: »genetic agency«)[64] oder

Benefits	Costs
1. Reproduction a. Aid in finding a mate b. Aid in rearing young	1. Reproduction a. Competition with others b. Competition with others and also misdirected parental care toward a nonrelative
2. Avoiding predation a. Greater alertness to predators b. Ability to defend against predators c. "Selfish herd" effects d. Glutting of predator appetites e. Confusion effects	2. Avoiding predation a. Greater conspicuousness to predators b. Becoming more efficient target for predators
3. Gathering food a. More searchers to help find food b. Use of information obtained by others c. Ability to take on larger or more difficult prey	3. Achieving predation a. Chance of warning prey b. Need to divide any food obtained
4. Social facilitation and conditioning the environment a. Synchronization of activities b. Conditioning of the environment	4. Social facilitation and conditioning the environment a. Environmental pollution b. Disease and parasite transmission
5. Intraspecies competition a. Dominance of individuals in groups over solitaries or those in smaller groups	5. Intraspecies competition a. Greater competition within each group
6. Division of Labor a. Greater efficiency of the social unit—and hence of each member	6. Division of labor a. Possible reduced fitness of those less specialized for reproduction
7. Social transmission of information a. Gain in information from the experience of others, without comparable risks	7. Social transmission of information a. Opportunity of being deceived or manipulated

Abb. 481. Kosten und Nutzen des Lebens in sozialen Verbänden (aus Barash, D.P. (1977/82). Sociobiology and Behavior: 205).

einem *genetischen Animismus* (Koslowski 1999: »genetic animism«)[65] die Rede. Verteidigt wird die Rede vom »Altruismus« oder »Egoismus« der Gene auf der Grundlage der spezifischen, rein behavioristischen Definition, die diese Verhaltensmuster als Ergebnis einer Strategie analysiert, welche sich aus der Überlagerung mehrerer Ebenen der Selektion ergibt. Einen Akteursstatus erhalten die Gene dabei ebenso wie Individuen oder Gruppen einfach als Konsequenz ihrer Behandlung als Entitäten, die sich auf einer Selektionsebene befinden. Intentionalität oder Bewusstsein muss den Genen im Rahmen dieser Analyse nicht zugeschrieben werden. Die Berechtigung ihrer Beschreibung als ›egoistisch‹ oder ›altruistisch‹ ergibt sich allein aus ihrer kausalen Verantwortlichkeit für spezifische Verhaltensweisen. In der Kritik von Dawkins wird allerdings vielfach bestritten, dass eine psychologie- und intentionalitätsfreie Umdefinition der Konzepte möglich ist. Vielen Autoren gilt der Begriff des Egoismus als unlösbar eng mit der Annahme von Motiven und intentionalen Einstellungen verbunden, so dass die Rede von egoistischen Genen als semantischer Unsinn erscheint: »Genes cannot be selfish or unselfish, any more than atoms can be jealous, elephants abstract or biscuits teleological« (Midgley 1979).[66]

Problematisch ist an der Erklärung des phänotypischen Altruismus durch den Egoismus der Gene daneben der Genbegriff. E. Neumann-Held wirft Dawkins 1998 die Vermengung zweier Genbegriffe vor: des explizit verwendeten »evolutionstheoretischen Genbegriffes« und des implizit im Hintergrund stehenden »klassisch-molekularen Genkonzeptes«.[67] Nach ersterem sind Gene die Teile eines Organismus, die selektionsrelevante Unterschiede zwischen den Individuen einer Population bewirken; nach dem zweiten ist ein Gen ein Abschnitt in der Erbsubstanz eines Organismus, der eine entscheidende Wirkung in der Entwicklung des Organismus entfaltet. Im Rahmen der Selektionstheorie gibt es allerdings auch gute Gründe dafür, an einem einheitlichen Genbegriff festzuhalten, der die beiden heterogenen Aspekte von Genen als Vererbungs- und Selektionseinheiten zusammenhält. Denn gerade der evolutionstheoretische Genbegriff ist darauf angewiesen, etwas zu bezeichnen, das sowohl materiell in einem einzelnen Organismus verankert ist und über die Generationen weitergegeben wird, als auch aufgrund seiner Wirkungen in einem Organismus sich in einer Population ausbreiten kann (↑Gen).

Reziproker Altruismus

Neben der durch Gen- und Verwandtenselektion (↑Selektion) stabilisierten Formen des Altruismus kann dieser sich auch in solchen Gruppen durchsetzen, in denen er auf Wechselseitigkeit beruht, in denen ein individuelles Wiedererkennen der Gruppenmitglieder möglich ist und eine hohe Wahrscheinlichkeit des erneuten Kontakts besteht. R. Trivers führt für diese Form des Altruismus 1971 den Terminus ***reziproker Altruismus*** (»reciprocal altruism«) ein.[68] In kleinen Populationen, in denen eine große Wahrscheinlichkeit für jedes Individuum besteht, mit den gleichen Individuen mehrmals zu interagieren, kann auf die Voraussetzung des individuellen Wiedererkennens sogar verzichtet werden.[69] Empirisch sind dafür bei verschiedenen Arten, v.a. bei Affen, Belege gefunden worden.[70]

Der Sache nach erkennt bereits C. Darwin darin einen möglichen Mechanismus für die Entstehung sozialen Verhaltens: Jedes einzelne Individuum könne aus Erfahrung lernen, dass die Unterstützung anderer die Bereitschaft der Hilfe anderer motiviere (»if he aided his fellow-men, he would commonly receive aid in return«).[71] Einen anderen Mechanismus für die Entstehung sozialen Verhaltens sieht Darwin in der *sozialen Kontrolle*, die altruistische Verhaltensweisen hoch schätzt (»praise and blame«).[72]

Nach vielen Definitionen des Altruismus bildet der so genannte ›reziproke Altruismus‹ allerdings keine Form des Altruismus, sondern entweder einen Egoismus oder eine Form der Kooperation (vgl. z.B. die Definition von Wittenberger 1981 in Tab. 262).

Schwacher und starker Altruismus

Die biologische Standardauffassung des Altruismus definiert diesen als ein Verhalten (oder eine Verhaltensstrategie), das die Fitness eines Organismus mindert, die Fitness von anderen Organismen seiner Gruppe aber steigert (vgl. Tab. 262). D.W. Wilson bezeichnet die Form des Altruismus, die über solche Definitionen festgelegt ist, 1979 als »starken Altruismus« und grenzt diesen von einem »schwachen Altruismus« ab, bei dem die Fitness des betreffenden Individuums nur relativ zu seinen Gruppengenossen abnimmt, absolut gesehen aber zunehmen kann.[73] Starker Altruismus kann (im Gegensatz zum schwachen Altruismus) allein durch Gruppenselektion entstehen und ist anfällig für Betrüger; seine Entstehung setzt daher das Vorhandensein von Mechanismen der Bestrafung (»policing«) voraus.[74]

Umstritten ist, ob Altruismus durch Verwandtenselektion entstandene Verhaltensformen oder sogar Verhalten, das die Sorge um die eigenen Nachkommen betrifft (Brutpflege), einschließen soll. Für einen Einschluss dieser Formen argumentiert D. McFarland 1985.[75] In anderen Definitionen sind diese aber ausdrücklich ausgeschlossen, insofern altruistisches Verhalten durch Minderung der *Gesamt*fitness (»inclusive fitness«) eines Organismus definiert ist (z.B. Trivers 1971; vgl. Tab. 262), die Unterstützung der Verwandten aber nicht die Gesamtfitness, sondern nur die Individualfitness mindert.

Die verschiedenen Möglichkeiten zur Definition des Altruismus sind z.T. äquivalent zueinander, weisen aber auch Unterschiede auf, die nur in mathematischen Analysen präzise zu beschreiben sind. Unterschieden sind die Ansätze v.a. darin, welche Einheiten als Nutznießer der Selektion zugelassen sind, ob also z.B. Gruppen von Individuen oder nur die Individuen selbst Nutznießer sein können. Nach einer von B. Kerr und P. Godfrey-Smith 2002 vorgeschlagenen Terminologie können solche Ansätze, die Gruppen als Nutznießer ansehen (ihnen also Fitnesswerte zugeschrieben werden), als *kollektivistisch* bezeichnet werden (»collective approach«); werden nur Individuen Fitnesswerte zugeschrieben, besteht dagegen ein *kontextualistischer Ansatz* (»contextual

Genselektion
Die Selektion auf der Ebene der Gene hat einen größeren Einfluss auf die Ausbreitung des Verhaltens als die Selektion auf der Ebene der Individuen, so dass die Kosten für die Individuen überkompensiert werden (hier auch Verwandtenselektion, z.B. Kooperation unter Geschwistern).

Gruppenselektion
Die Selektion auf der Ebene von Gruppen hat einen Einfluss auf die Ausbreitung des Verhaltens, so dass die Kosten des Verhaltens für die Individuen überkompensiert werden (z.B. Kooperation von Löwinnen bei der Jagd).

Individualselektion

Nutzen-Rückgabe (»return benefit«)-Altruismus
Das altruistische Verhalten eines Organismus, das mit anfänglichen Kosten verbunden ist, hat gleichzeitig einen Nutzen für diesen Organismus, der die Kosten übersteigt (z.B. Fische, die ihre Putzerfische vor Feinden warnen).

Reziproker Altruismus
Das altruistische Verhalten wird von einem anderen Organismus mit einem altruistischen Verhalten beantwortet, das dem ersten einen Vorteil bringt, der dessen Kosten für das eigene Verhalten übersteigt (z.B. gegenseitige Unterstützung von Pavianen in Rivalenkämpfen).

Tab. 263. Mechanismen, die eine Selektion für Altruismus auf Individualebene ermöglichen.

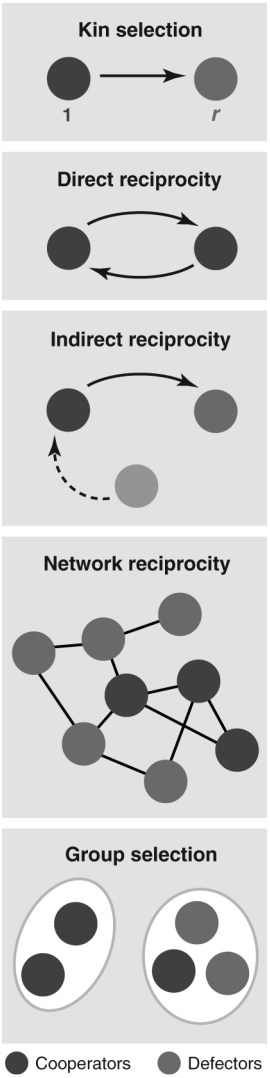


Abb. 482. Fünf Mechanismen für die Evolution von Kooperation. Die Verwandtenselektion beruht auf der durch Verwandtschaft bedingten Ähnlichkeit zwischen dem Akteur und dem Nutznießer eines Verhaltens; die direkte Reziprozität setzt ein wiederholtes Zusammentreffen der Akteure voraus; die indirekte Reziprozität beruht auf der sozialen Reputation der Individuen; Netzwerke der Reziprozität führen zu einer Stabilisierung der Kooperation, wenn die kooperierenden Indivdiuen häufiger untereinander als mit nicht-kooperierenden interagieren; Gruppenselektion beruht auf der Selektion nicht nur auf Ebene von Individuen, sondern auch von Gruppen (aus Nowak, M.A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. Science 314, 1560-1563: 1562).

approach«).[76] Darauf aufbauend unterscheiden die Autoren zwischen drei grundsätzlichen Typen des Altruismus: In der *Individuen-zentrierten Interpretation des Altruismus* (»I-C altruism«) sind allein andere Individuen Nutznießer; in der *Fokalen-Komplement-Interpretation des Altruismus* (»F-C altruism«) sind es die anderen Individuen einer Gruppe, die die Nutznießer des altruistisch sich verhaltenden Individuums sind; und in der *Mehrebenen-Interpretation des Altruismus* (»ML-altruism«) ist es die gesamte Gruppe, der das sich altruistisch verhaltende Individuum angehört, die einen Nutzen erfährt (Wilsons »schwachem Altruismus« entsprechend, weil hier auch das sich altruistisch verhaltende Individuum durch sein Verhalten eine Steigerung seiner Individualfitness erzielen kann).[77]

Kooperation als »drittes Prinzip der Evolution«?

Weil der evolutionäre Mechanismus der Selektion auf ↑Konkurrenz beruht, kann die weite Verbreitung des Phänomens der Kooperation (insbesondere in den »großen Transitionen« in der Evolution des Lebens; ↑Fortschritt: Tab. 86) als eine biologisch erstaunliche Tatsache erscheinen. Tatsächlich lassen sich aber mehrere Mechanismen beschreiben, die eine Erklärung für Kooperation ermöglichen (vgl. Abb. 482). Wird die Kooperation als ein eigenständiger Evolutionsfaktor verstanden, dann könnte sie als »drittes Prinzip der Evolution« neben Mutation und Variation gestellt werden, wie dies M.A. Nowak 2006 vorschlägt: »Perhaps the most remarkable aspect of evolution is its ability to generate cooperation in a competitive world. Thus, we might add ›natural cooperation‹ as a third fundamental principle of evolution beside mutation and natural selection.«[78] Allerdings spielt in den verschiedenen Mechanismen zur Generierung von Kooperation wiederum die Selektion eine wichtige Rolle. Die Selektion ist also auch ein integraler Faktor zur Erklärung von Kooperationsphänomenen, und die Kooperation steht damit nicht als unabhängiges Prinzip neben der Selektion.

Altruismus des Menschen

Hinsichtlich seiner Mechanismen und seiner Konsequenzen unterscheidet sich der in menschlichen Gemeinschaften verbreitete Altruismus von dem bei den meisten anderen Arten realisierte. Die Mechanismen sind verschieden, weil der menschliche Altruismus nicht über Verwandten- oder Genselektion stabilisiert sein muss, sondern auf einer ganz eigenen sozialen Dynamik beruht. Er basiert im Wesentlichen auf Mechanismen der sozialen Bestrafung von Egoisten und Belohnung von Altruisten.[79] Bereits Darwin verweist

auf solche Erklärung von Verhaltensmustern durch soziale Anerkennung und Ächtung (»praise and blame«; s.o.). In quantitativen selektionstheoretischen Modellierungen kann gezeigt werden, dass sich altruistische Verhaltensweisen in einer Population ausbreiten, wenn Mechanismen der sozialen Förderung von Altruisten (»altruistic rewarding«) und Bestrafung von Egoisten (»altruistic punishment«) etabliert sind – selbst wenn diese mit sozialen Kosten verbunden sind (weil das Belohnen und Bestrafen aufwändig ist).[80] In ihren Konsequenzen können diese sozialen Mechanismen zu einer Emanzipation des Verhaltens von den biologisch universalen Zwecken der Selbsterhaltung und Fortpflanzung und zur Stabilisierung von Handlungsmustern führen, die die funktionale Ordnung der Biologie überschreiten (↑Mensch).

Altruismus und Ethik

Die Erklärung des Gemeinsinns im Verhalten der Organismen durch die evolutionstheoretischen Modelle der Verwandtenselektion und des reziproken Altruismus werden seit den 1980er Jahren von vielen Biologen als entscheidender biologischer Ansatz zum Verständnis auch der menschlichen Moral verstanden.[81] Kritisch wird demgegenüber eingewandt, mit den evolutionstheoretischen Modellen könne doch der entscheidende Aspekt der menschlichen Moral, der Momente der Reflexion und Einsicht einschließt, nicht erfasst werden. Die Ethik besteht nach dieser Auffassung nicht allein in der Beschreibung der Konformität einer Handlung mit einem Gesetz, sondern schließt eine Reflexion auf die Bestimmungsgründe der Handlung ein. In diesem Sinne bemerkt R. Mattern 1978, das menschliche altruistische Verhalten sei ethisch nur insofern, als es auf *Intentionen* und bewussten *Motiven* beruhe (»human altruistic behavior counts as ethical only because it is done with the *intention* and primary *motive* of benefiting other individuals«).[82] Als ›moralisch‹ weise sich ein altruistisches Verhalten aufgrund seiner Motive aus, unabhängig davon, ob die angestrebten Ziele auch verwirklich würden; im biologischen Fall erweise sich der Altruismus dagegen allein in den tatsächlichen Konsequenzen des Verhaltens.[83]

Eine der klassischen philosophischen Positionen zur Rechtfertigung dieser Differenzierung zwischen biologischem und moralischem Altruismus ist die Philosophie I. Kants. Im Rahmen von Kants deontologischer Ethik enthält die bloße Konformität einer Handlung mit einem Gesetz noch keine moralische Dimension: »Denn bei dem, was moralisch gut sein soll, ist es nicht genug, daß es dem sittlichen Gesetze gemäß sei, sondern es muß auch um desselben willen geschehen«.[84] Und Kant weiter: »wenn vom moralischen Werthe die Rede ist, es nicht auf die Handlungen ankommt, die man sieht, sondern auf jene innere Principien derselben, die man nicht sieht«.[85] Denn: »Der gute Wille ist nicht durch das, was er bewirkt oder ausrichtet, nicht durch seine Tauglichkeit zur Erreichung irgend eines vorgesetzten Zweckes, sondern allein durch das Wollen, d.i. an sich, gut«.[86]

Fraglich ist aber darüber hinaus, ob der Altruismus im Handeln oder Verhalten überhaupt in die Nähe von Moral gerückt werden sollte. Kritisch setzt sich u.a. F. Nietzsche mit dem Altruismus als Basis einer Ethik auseinander, pointiert in seiner These, der Altruismus sei nur die »verlogenste Form des Egoism«.[87] Und auch von anderer Seite wird der Altruismus als Ansatz für die Grundlegung der Ethik kritisiert. So bezweifelt M. Scheler 1915, dass eine Ethik allein auf dem Prinzip des Altruismus begründet werden könne, weil mit ihm nicht der einer Ethik zugrunde liegende Wertcharakter der Person begründet werden könne, sondern bereits vorausgesetzt sei.[88]

»Altruismus ohne Moral«

Manche biologische Autoren, wie bereits Dawkins 1976, betonen ausdrücklich, dass mit dem von ihnen verwendeten Begriff des Altruismus keine Motivation unterstellt werden solle, sondern allein ein Verhaltensmuster beschrieben werde.[89] Das evolutionstheoretische Verständnis des Altruismus sei damit klar von den psychologischen und moralischen Definitionen unterschieden.[90]

Weil aber der außerbiologische Gebrauch des Ausdrucks doch der dominante ist, fragt sich, ob die biologische Wortverwendung überhaupt legitim ist. Schon R. Trivers stellt 1971 fest, alle selektionstheoretischen Modelle, die auf eine Erklärung der Evolution des Altruismus gerichtet sind, seien so konstruiert, dass sie *den Altruismus aus dem Altruismus herausnehmen* (»designed to take the altruism out of al-

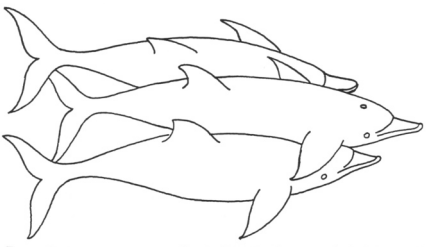


Abb. 483. Zwei Delphine stützen einen verletzten Artgenossen (aus Siebenaler, J.B. & Caldwell, D.K. (1956). Cooperation among adult dolphins. J. Mammalog. 37, 126-128: 128).

truism«).[91] Anderen Biologen erscheint der Ausdruck für ihre Zwecke daher auch unglücklich (er sei ein »misnomer«): Ein echter Altruismus als Hilfe gegenüber Nicht-Verwandten ohne Aussicht auf Erwiderung komme biologisch nur als Ausnahme vor und finde sich regelmäßig allein beim Menschen (»Altruism in the strict sense of the promotion of other's welfare, without reward, is really unknown (except as accidents or as culturally conditioned phenomena in man)«).[92] Konsequent kann daher behauptet werden, dass es einen *biologischen* Altruismus eigentlich nicht gebe (West-Eberhard 1975: »there is ultimately no such thing as biological altruism«[93]). Der echte Altruismus sprenge gerade den durch die Selektionstheorie gegebenen funktionalistischen Deutungsrahmen der organischen Natur. Seit den 1930er Jahren wird von Haldane und anderen die Frage diskutiert, inwiefern ›Evolution des Altruismus‹ biologisch gesehen überhaupt ein Widerspruch in sich ist, weil die Strategie des Altruismus so definiert ist, dass sie gegenüber der Alternativstrategie des Egoismus einen Selektionsnachteil bedeutet.[94] Die biologische Antwort auf diese vermeintliche Paradoxie wird meist durch Modelle der Mehrebenenselektion gegeben (↑Selektion): Ein auf einer Ebene als Altruismus erscheinendes Verhalten leistet einen Beitrag zur Stabilisierung einer Selektionseinheit auf einer anderen Ebene und kann sich damit in der Population ausbreiten.

Im Gegensatz zum echten, kulturell bedingten Altruismus des Menschen (↑Kulturwissenschaft/Evolutionäre Ethik) könnte das in der Soziobiologie beschriebene auf das Wohl der Gruppe gerichtete Verhalten mit anderen Begriffen benannt werden, z.B. als *Altruismus der Nutzenrückgabe* (Trivers 1985: »return benefit altruism«)[95] oder als ***Pseudoaltruismus*** (Pianka 1974: »pseudo-altruism«[96]; soziologisch erscheint der Ausdruck schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts[97]). M. Ruse schlägt vor, die im Rahmen der biologischen Evolutionstheorie thematisierten Phänomene nur in Anführungszeichen als einen »Altruismus« zu bezeichnen und sie von dem »Altruismus im buchstäblichen Sinne«, d.h. einem »uneigennützigen ›Geben, weil es richtig ist‹«, zu unterscheiden.[98]

Gänzlich eliminiert ist im soziobiologischen Altruismusverständnis nicht nur das für den menschlichen Altruismus zentrale Element der Motivation, sondern auch das der Begründung und Legitimation von Handlungen. Insofern Begründung und Legitimation ein wesentliches Element des moralischen Altruismus bilden, zielt der biologische Altruismus auf einen *»Altruismus ohne Moral«* (Tugendhat 2000).[99] Der moralische Altruismus schließt demgegenüber die innere Repräsentation einer Pluralität von Handlungsalternativen, zwischen denen bewusst gewählt werden kann, ein. Weil allein der Mensch als Ergebnis einer kulturellen Evolution über eine Sprache verfügt, in der die Handlungsalternativen propositional repräsentiert werden können, lässt sich seine »Sonderstellung« unter den Lebewesen mit guten Argumenten verteidigen, und es lässt sich von ihm sagen, er sei »vermutlich die einzige Spezies, die eine Genetik besitzt, die selbstloses, echtes altruistisches Verhalten fördert« (Fehr & Renninger 2004).[100]

Dominanz

Soziale Dominanz (engl. »social dominance«) liegt vor, wenn die kompetitive soziale Interaktion zwischen Organismen regelmäßig mit der Überlegenheit eines der beteiligten Akteure endet. Bereits die frühen Tierethologen verwenden den Ausdruck Ende des 19. Jahrhunderts. So spricht A.H. Thompson 1887-88 in einer Diskussion von körperlichen Auseinandersetzungen bei Tieren von ***dominanten*** Arten (»dominant species«).[101] Der Ausdruck wird seit Ende des 19. Jahrhunderts im sozialwissenschaftlichen und rassenideologischen Kontext verwendet.[102]

Mitte der 1930er Jahre wird er in die Verhaltensforschung eingeführt und als eine Form der sozialen Interaktion von Organismen einer Art verstanden. A.H. Maslow definiert ›Dominanz‹ als Verhalten eines ranghöheren Organismus, das unabhängig von ähnlichem Verhalten rangniederer Organismen ist. Das Verhalten eines subordinierten Individuums ist demgegenüber erzwungen, modifiziert oder verhindert durch das Verhalten eines dominanten Individuums. Eine andere Möglichkeit der Definition der Dominanz sieht Maslow in der Angabe von charakteristischen Verhaltensweisen, die allein von dominanten Individuen gezeigt werden.[103] Genauer studiert wird das Phänomen der sozialen Dominanz zunächst bei Affen, v.a. den hoch sozialen Pavianen. Seit den frühen 1920er Jahren werden entsprechende Verhaltensweisen auch bei Vögeln beschrieben und zunächst als *Despotie* oder *Despotismus* bezeichnet.[104] Der Begriff der sozialen Dominanz setzt sich aber in der Anwendung auf das Verhalten anderer Tiere als Affen bereits in den 1930er Jahren durch.[105]

Neben den erwähnten Definitionen existiert eine Vielzahl weiterer Bestimmungsversuche der Dominanz.[106] Nach M.P. Crawfords Vorschlag von 1939 liegt Dominanz vor, wenn ein Individuum regelmäßig als Sieger aus Konflikten hervorgeht.[107] N.E. Collias bestimmt sie 1944 als die Festlegung des Verhaltens von anderen Organismen durch das dominante

Individuum.[108] T.E. Rowell sieht die Dominanz 1974 als die Vorhersagbarkeit der kompetitiven Interaktion von Organismen und betont den Einfluss des Lernens in den durch Dominanz gekennzeichneten Wechselwirkungen.[109]

Eine einfache Form der sozialen Ordnung, die sich in einer festgefügten Dominanzhierarchie äußert, ist die ***Hackordnung***. Sie findet sich z.B. bei Hühnervögeln; T. Schjelderup-Ebbe prägt den Ausdruck 1922 in einer Analyse des Verhaltens von Haushühnern.[110] Auch für das Gruppenverhalten zahlreicher Säugetiere lässt sich eine solche Ordnung bestimmen; das Verhalten der Gruppenmitglieder wird in einigen Fällen als ***Radfahrer-Reaktion*** beschrieben: »nach oben buckeln und nach unten treten« (Grzimek 1949).[111]

Abb. 484. Zwei über Revierangelegenheiten streitende Amselmännchen: »Wie hat der Allweise gesorgt, daß das Vogelleben nicht verkümmert? Ein Gesetz hat er auf die Grenzscheidetafel geschrieben, lesbar unserm Geistesauge und das heißt: ›Mehrere Bruten gleicher Vogelarten ganz nahe zusammen können in diesem Ländchen nicht angelegt werden‹. Und die Vögel verwandter Arten stehen für dieses Gesetz des ›privilegirten Alleinbesitzes eines bestimmten Revieres‹ ein mit Gut und Blut« (aus Forsteneichner, A. (1865). Naturbilder: 68f).

Revierverhalten

Das Wort ›Revier‹ ist über mniederl. ›riviere‹ und altfranz. ›rivière‹ aus dem lat. ›riparia‹ »das am Ufer Befindliche« entlehnt und hat die allgemeine Bedeutung von »Gegend, Gebiet« angenommen. Im biologischen Zusammenhang ist es weitgehend gleichbedeutend mit dem im englischen Sprachraum verbreiteten *Territorium* (»territory«), das über franz. ›territoire‹ auf lat. ›territorium‹ »zu einer Stadt gehörendes Ackerland, Stadtgebiet« zurückgeht und zu ›terra‹ »Erde, Land« gehört. Im Englischen ist der Ausdruck ***Territorialverhalten*** seit den 1930er Jahren verbreitet (Erickson 1931: »territorial behavior«).[112] Wohl erst seit den 1940er Jahren wird im Deutschen vom *Revierverhalten* der Tiere gesprochen, anfangs v.a. in Bezug auf Vögel und Nagetiere (Anonymus 1944).[113]

Das Revierverhalten ist ein Dominanzverhalten, das sich in einer räumlichen Ordnung wiederspiegelt. Ein Revier ist ein Gebiet, das von einem Organismus gegen andere (der gleichen Art) verteidigt wird und in dem er über die anderen dominiert. Um körperliche Auseinandersetzungen zu vermeiden, wird ein Revier häufig durch olfaktorische, akustische oder visuelle Signale markiert.

Das Standardbeispiel für ein Revierverhalten, das sich seit Aristoteles durch die Jahrhunderte zieht, ist das Verhalten eines Adlerpaares. Bei Aristoteles heißt es: »Ein einziges Adlerpaar beherrscht ein weites Gebiet und läßt daher nicht zu, daß sich ein weiteres in seiner Nähe ansiedelt«.[114] Aristoteles schließt im nächsten Satz mit der Feststellung an, dass die Adler ihre Beute in weiter Entfernung von ihrem Nest suchen; er stellt aber keinen ursächlichen Zusammenhang zwischen diesen beiden Tatsachen her. Ein Zusammenhang zwischen dem Revierverhalten und der Ernährung wird aber in der Folge gesehen. Bei Plinius heißt es, ein Adlerpaar müsse ein großes Revier (»tractus«) besetzen und markieren (»determinare«), um seine Ernährung sicherzustellen.[115] Ähnliche Formulierungen finden sich um 1248 bei Friedrich II von Hohenstaufen in Bezug auf Greifvögel allgemein[116] und um 1260 bei Albertus Magnus in Bezug auf Geier[117] sowie 1555 bei Gesner[118], 1599 bei Aldrovandi[119], 1678 bei Willughby[120] und 1770 bei Buffon[121] in Bezug auf Adler.[122]

Die eigentlich wissenschaftliche Analyse des Revierverhaltens beginnt in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Als einer ihrer Begründer gilt B. Altum. Er diskutiert die »Brutreviere« der Vögel v.a. im Zusammenhang mit ihrem Gesang: »Der Gesang fällt […] stets in den Anfang des Fortpflanzungsgeschäftes, wo keine Fortpflanzung, da kein Gesang; er ist zur Bestimmung und definitiven Feststellung der Brutreviere nothwendig«.[123] Altum stellt eine artspezifische Größe der Reviere und ihren Zusammenhang mit den Ernährungsbedürfnissen her, indem er feststellt, dass »sich die Grösse dieser nothwendigen Reviere für verschiedene Vogelarten genau nach deren Lebensverhältnissen, nach deren spezifischer Nahrung richtet«.[124] Altum ist auch einer der ersten, der den Ausdruck ***Brutrevier*** für Vögel verwendet; er erscheint bei ihm seit 1857.[125]

Auch im 20. Jahrhundert werden die ersten umfangreichen Studien zur Territorialität für Vögel erarbeitet.[126] H.E. Howard versteht 1920 das Verhalten der Vögel zur Verteidigung eines Reviers (»securing a territory«) in funktionaler Hinsicht als einen Prozess, der sein Ziel in der erfolgreichen Aufzucht des Nachwuchses hat, der die Besetzung eines definierten Raumabschnittes mit mehr oder weniger klaren Grenzen beinhaltet (»occupation of a definite station«) und innerhalb dessen keine gleichgeschlechtlichen Artgenossen geduldet werden.[127] Zur Manifestation der Präsenz in einem Revier kann dieses auf verschiedene Weise markiert werden. Nach den Sinnesmodalitäten kann eine akustische, optische und olfaktorische Markierung unterschieden werden. Bei Säugetieren sind besonders Duftmarken verbreitet, die bei Hunden – einem der ersten Untersuchungsgegenstände – durch »spritzweises Harnen« gesetzt werden, wie J. von Uexküll und E.G. Sarris 1931 in ihrer Arbeit über ›Das Duftfeld des Hundes‹ bemerken.[128]

Um zu vermeiden, jedem Organismus, der gegenüber Artgenossen aggressives Verhalten zeigt, ein Revierverhalten zuzuschreiben, grenzt R. Schenkel 1966 den Begriff des Reviers (Territoriums) ein. Ein Territorium liegt nach seiner Definition nur dann vor, wenn der Territoriumsinhaber in der Lage ist, das ganze besetzte Gebiet zu kontrollieren und Eindringlinge in kurzer Zeit zu stellen.[129]

Das Revierverhalten wird in verschiedener Hinsicht funktional gedeutet.[130] Im Mittelpunkt steht stets die Funktion der Reviere im Hinblick auf die Ernährung und Fortpflanzung der Revierinhaber. Das Revierverhalten kann dabei in zweierlei Hinsicht eine Fitnesssteigerung bedeuten: einerseits stellt es die Sicherung der eigenen Ernährung und Fortpflanzungsvoraussetzungen her, andererseits mindert es die Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeiten der konkurrierenden Artgenossen (die Fitness ist ein komparatives Maß!).[131] Die Vorteile eines Reviers bestehen außerdem darin, dass es ein bekannter und störungsfreier Raum ist. Die Abgrenzung des Reviers durch auffälliges Verhalten des Revierinhabers kann gleichzeitig die Funktion der Abschreckung von Artgenossen des gleichen Geschlechts und der Anziehung von potenziellen Paarungspartnern haben. Bei großen Populationsdichten können regelmäßige räumliche Muster der Reviervertеilung entstehen, z.B. sechseckige Wabenmuster.[132]

Neben der Sicherung der Nahrungsgrundlage für das eigene Überleben und das der Nachkommen wird dem Revierverhalten auch eine Funktion im Hinblick auf die Monopolisierung von Paarungspartnern zugeschrieben. Den Männchen, die bei den Vögeln meistens das revierverteidigende Geschlecht sind, ermöglicht ihr Verhalten ein polygynes Geschlechtsleben mit vielen Nachkommen.[133] Auch Vögeln von scheinbar monogamen Arten ermöglicht das Revierverhalten eine gelegentliche Polygynie. Detailliert untersucht ist das komplexe Paarungssystem der Heckenbraunelle, bei der je nach Umweltbedingungen ein polygynes, monogames oder polyandrisches Verhalten vorliegt.[134]

Eusozialität

Eine echte Form des Sozialverhaltens, die nicht nur funktional auf den Selbsterhalt bezogen ist, sondern (phänotypischen) Altruismus einschließt, wird ›Eusozialität‹ genannt. Das Wort geht zurück auf S.W.T. Batra, die das Adjektiv ***eusozial*** 1966 einführt und darunter eine Kooperation zwischen Insekten verschiedener Generationen bei der Aufzucht von Nachkommen versteht.[135] Das korrespondierende Substantiv erscheint in den frühen 1970er Jahren (Wilson 1971: »eusociality«).[136] Aufgenommen wird das Wort 1969 von C.D. Michener[137] und 1971 von E.O. Wilson in einer Monografie über die sozialen Insekten.[138] Den Bestimmungen bei Michener und Wilson folgend, wird das Vorliegen von Eusozialität an drei Bedingungen geknüpft: (1) kooperative Brutpflege, (2) soziale Differenzierung der Gruppenmitglieder in fertile reproduktiv aktive Organismen (z.B. »Könige« und »Königinnen« der Bienen) und sterile Kasten (»Arbeiterinnen«) sowie (3) eine Überlappung der Generationen, so dass die Nachkommen ihren Eltern bei der Brutpflege helfen können (vgl. Abb. 485).

Seit den frühen 1980er Jahren werden neben einigen Arten sozialer Hautflügler und Termiten auch noch andere eusoziale Tiere beschrieben, u.a. eine Käferart[139], eine Fransenflüglerart[140], einige Garnelenarten[141] und zwei nahe verwandte Säugetierarten, der Nacktmull[142] und der Damara-Graumull[143].

Bereits Darwin erkennt im Verzicht auf eigene Reproduktion, der sich bei den Mitgliedern der sterilen Kasten sozialer Insekten findet, eine spezielle Schwierigkeit (»special difficulty«) für seine Theorie der Selektion.[144] Er erklärt sich dieses Phänomen durch die Annahme einer Gruppenselektion: Es sei von Vorteil für die Familie (oder für die Gemeinschaft), der die sterilen Individuen angehören, wenn diese den reproduktiven Individuen helfen würden. Die Selektion wirke eben nicht nur auf der Ebene des Individuums, sondern auch auf der Ebene der Familie: »a slight modification of structure, or instinct, corre-

lated with the sterile condition of certain members of the community, has been advantageous to the community: consequently the fertile males and females of the same community flourished, and transmitted to their fertile offspring a tendency to produce sterile members having the same modification«.[145] Im 20. Jahrhundert wird die Eusozialität nicht allein durch den Mechanismus der Gruppenselektion erklärt, sondern es werden auch Modelle für eine Genselektion der Eusozialität entwickelt. In Ansätzen liegen diese bereits bei R.A. Fisher und J.B.S. Haldane vor; ausdrücklich werden sie in den 1960er Jahren von Hamilton formuliert (↑Selektion).[146]

Die von Michener und Wilson gegebene Begriffsbestimmung der Eusozialität, die auf die Verhältnisse einiger sozialer Insekten zugeschnitten ist, kann allerdings als zu eng kritisiert werden. Andere Vorschläge machen das Vorliegen von Eusozialität allein an der zeitweiligen Hilfe von Organismen bei der Pflege von fremden Nachkommen fest, ohne dass damit eine lebenslange Sterilität oder eine Überlappung von Generationen vorausgesetzt ist.[147] Zur Quantifizierung der reproduktiven Arbeitsteilung zwischen Organismen kann ein Kontinuum der Eusozialität bestimmt werden, das sich zwischen dem Fehlen der Hilfe bei der Aufzucht fremder Nachkommen (keine Eusozialität) bis zum vollständigen Verzicht auf die eigene Reproduktion, um Verwandten zu helfen (maximale Eusozialität), erstreckt.[148] Für das Kontinuum der Eusozialität lässt sich ein quantitatives Maß entwickeln, das den Grad der Eusozialität für eine Gruppe von Organismen bestimmt. Dieses Maß quantifiziert das Ausmaß, in dem einige Gruppenmitglieder auf Reproduktion (Weitergabe von Genen) und andere auf Hilfe (Arbeitsleistung) bei der Brutpflege spezialisiert sind.[149] Dagegen wird von anderer Seite vorgeschlagen, die Bindung des Begriffs der Eusozialität an das Vorkommen des Verzichts auf eigene Reproduktion vollständig zu lösen und das Vorliegen von reziproker (kooperativer) Kommunikation als das bestimmende Element des Begriffs zu verstehen.[150] Allerdings führt dieser Vorschlag zu einer wenig sinnvollen Ausweitung des Konzepts, nach der letztlich jeder sich sexuell fortpflanzende Organismus als eusozial zu klassifizieren wäre, einfach weil diese Form der Fortpflanzung eine kooperative Kommunikation der Geschlechter einschließt. Zwar kann sich »echtes« Sozialverhalten auch in anderen Dimensionen als dem der Reproduktion manifestieren. Die reproduktive Arbeitsteilung hat biologisch aber doch eine besondere Stellung, weil sie mit der Reproduktion den zentralen Aspekt betrifft, an dem sich die evolutionäre Fitness bemisst. Kritisiert wird daneben

Degrees of sociality	Qualities of sociality		
	Cooperative brood care	Reproductive castes	Overlap between generations
Solitary, subsocial, and communal	–	–	–
Quasisocial	+	–	–
Semisocial	+	+	–
Eusocial	+	+	+

Abb. 485. Stufen der sozialen Arbeitsteilung mit der Eusozialität der staatenbildenden Insekten an der Spitze (nach einem Vorbild von Michener, C.D. (1969). Comparative social behaviour of bees. Ann. Rev. Entomol. 14, 299-342: 303; aus Wilson, E.O. (1971). The Insect Societies: 5).

die lineare Hierarchie, die über die Kategorien des ›Präs-‹, ›Sub-‹, ›Semi-‹, ›Para-‹ und ›Quasisozialen‹ schließlich zum ›Eusozialen‹ führt (vgl. Abb. 485). Die Realität der Evolution des Sozialen sei viel zu komplex, als dass sie in eine solche einfache lineare Ordnung gebracht werden könnte.[151]

Erklärt wird die Eusozialität meist über Modelle der Verwandtenselektion, in denen das Konzept der Gesamtfitness (»inclusive fitness«) eine zentrale Rolle spielt. M.E. Nowak, C.E. Tarnita und E.O. Wilson schlagen 2010 ein Alternativmodell vor, für das sie eine größere Allgemeingültigkeit beanspruchen und in dem die Verwandtschaft keine entscheidende Rolle spielt.[152] Kritisiert wird dieses Modell allerdings, weil es den empirischen Daten nicht in gleicher Weise gerecht wird wie der Ansatz über die Verwandtenselektion: Eines der auffälligsten Merkmale der Eusozialität ist ihr Auftreten allein in solchen Gruppen von Insekten, in denen die Mütter mit den Nachkommen ihrer Vollschwestern assoziiert sind, bei denen also die durchschnittliche Verwandtschaft der Nachkommen zu ihren Geschwistern genauso groß ist wie zu ihrem eigenen Nachwuchs.[153] Der Faktor der Verwandtschaft ist folglich in der Evolution der Eusozialität offenbar von entscheidender Bedeutung.

Soziobiologie

Seit Mitte der 1940er Jahren wird das Studium des Sozialverhaltens von Organismen, besonders aus einer vergleichenden Perspektive als ›Soziobiologie‹ bezeichnet. In dieser Bedeutung führt J.P. Scott den Ausdruck 1946 ein (»The zoologists and psychologists who work with animals can do their part to help extend these generalizations by working toward the development of comparative sociology, or perhaps it may be called psychobiology or sociobiology«).[154] Anfangs steht dabei besonders die Beschreibung

des menschlichen Sozialverhaltens auf biologischer Grundlage im Mittelpunkt (Hockett 1948: »sociobiology«: »describing human-sociological phenomena in the terminology of biological (and physical) science«[155]). Auf einer Tagung in New York im Jahr 1948 wird die Lehre der Soziobiologie als neue Wissenschaft gegründet. Scott definiert sie 1950 als interdisziplinäre Lehre (»interdisciplinary science which lies between the fields of biology (particularly ecology and physiology) and psychology and sociology«).[156] Die Soziobiologie wird hier also ausdrücklich nicht allein als eine Teildisziplin der Biologie verstanden.

Vorterminologische Verwendung

Noch nicht in der späteren terminologischen Bedeutung wird ›Soziobiologie‹ im Englischen seit Beginn des 20. Jahrhunderts verwendet, um das Forschungsfeld, das zwischen der gesellschaftlichen und biologischen Theoriebildung liegt, zu bezeichnen (Rohrer 1909: »Anthropology is ›the socio-biology of man‹«[157]; Anonymus 1912: »›The heroic period of socio-biology‹ in jurisprudence has passed«[158]; Ashley-Montagu 1940: »The socio-biology of man«[159]). Zu gleicher Zeit wird in Frankreich eine von der Biologie ausgehende Betrachtung des menschlichen Sozialverhaltens *Biosoziologie* (»bio-sociologie«) genannt[160]; ›Soziobiologie‹ (»socio-biologie«) bezeichnet im Französischen bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts in erster Linie die Auffassung der Gesellschaft als Organismus (Tourtoulon 1908: »dire que la société est un ›animal‹«).[161]

Im Englischen ist ***Sozialbiologie*** (»Social Biology«) bereits Mitte des 19. Jahrhunderts ein vereinzelt gebrauchter Ausdruck, der allerdings nicht ausgehend von der Biologie, sondern der Soziologie eingeführt wird. Der Ausdruck ›sozial‹ ist im 19. Jahrhundert noch weitgehend ein Kennwort der Sphäre des Humanen (s.o.). Verstanden wird unter der Sozialbiologie die »Wissenschaft der Population« (»the science of Population«), deren Gegenstand die Analyse der Gesetze der Produktion, Verteilung und Zerstörung menschlichen Lebens ist (»to treat of the laws which regulate the production, distribution, and destruction of human life«).[162] In dieser Bedeutung wird ›Social-Biologie‹ vereinzelt auch im Deutschen verwendet (als Synonym für ›Demografie‹ oder ›Demologie‹: Körösi 1883: »eine Disciplin der im gesellschaftlichen Zusammenleben der Menschen sich ergebenden physischen Erscheinungen«; ↑Population).[163] In ähnlicher Bedeutung verwendet R. Goldscheid 1911 den Ausdruck, deren Gegenstand er darin sieht, »den Lebensprozeß als soziales Phänomen zu erforschen«. Wie die späteren Soziobiologen verbindet Goldscheid mit dem Begriff weitreichende Ansprüche: »Die Sozialbiologie gibt [...] der Soziologie ihre naturwissenschaftliche Begründung«.[164]

Populationsgenetische Fundierung

Neue Impulse für die Disziplin der Soziobiologie gehen von den populationsgenetischen Erklärungen des Sozialverhaltens von sozialen Hymenopteren (der Bienen, Ameisen und Termiten) aus, die in den 1960er Jahren durch W.D. Hamilton[165] gegeben und von G.C. Williams[166] verbreitet werden. Hamilton gibt in seiner einflussreichen Arbeit eine Erklärung des sozialen Verhaltens der Hymenopteren, die von der nahen Verwandtschaft der Arbeiterinnen ausgeht. Vor Hamilton stellt bereits G.D. Snell 1932 eine wenig beachtete Verbindung zwischen der Parthenogenese der sozialen Hymenopteren und ihrem sozialen Verhalten her: »Male parthenogenesis is a valuable adaptation to a social existence«.[167] Allerdings argumentiert Snell noch nicht selektionstheoretisch, sondern stellt lediglich heraus, dass der Zusammenhang zwischen dem Vererbungssystem und dem Sozialverhalten zu einer erhöhten genetischen Homogenität der Koloniemitglieder führt, die deren Erkennung untereinander erleichtert und die Kooperation aufgrund der Einförmigkeit der Instinkte verbessert.

E.O. Wilson greift diese Ansätze auf und stellt sie 1975 in einem grundlegenden Werk zur Soziobiologie systematisch dar. Er definiert die Soziobiologie als Lehre der biologischen Basis von allem Sozialverhalten (»systematic study of the biological basis of all social behaviour«).[168] Seitdem ist die Soziobiologie insbesondere mit der Vorstellung verbunden, das Sozialverhalten evolutionstheoretisch aus der ↑Konkurrenz von Genen, Individuen oder Gruppen zu erklären. Die Dominanz des genetischen Ansatzes zieht es nach sich, dass die Soziobiologie manchmal mit dem Anliegen identifiziert wird, das Sozialverhalten aus dem »Egoismus« der Gene zu erklären.[169]

Seit Mitte der 1970er Jahre entwickelt die Soziobiologie weitreichende Erklärungsansprüche, die sich auch auf Gebiete jenseits der Biologie erstrecken. Berüchtigt ist R. Trivers' Ansicht von 1977, der zufolge auf lange Frist die Politik- und Rechtswissenschaft, Ökonomie, Psychologie, Psychiatrie und Anthropologie zu Zweigen der Soziobiologie werden (»Sooner or later, political science, law, economics, psychology, psychiatry and anthropology will all be branches of socio-biology«).[170] In die gleiche Richtung weisend, behauptet E.O. Wilson 1975, die Soziobiologie werde zu einer »Biologisierung« selbst der Ethik führen: »Scientists and humanists should

consider the possibility that the time has come for ethics to be removed temporarily form the hands of the philosophers and biologicized«.[171] Die Soziobiologie versucht sich auf diese Weise als integrative Wissenschaft zu positionieren.

Kritisch wird gegen die Soziobiologie eingewandt, dass die Zuordnung von komplexen Verhaltensweisen zu einzelnen ↑Genen problematisch ist. Gene entfalten ihre Wirksamkeit erst im Zusammenspiel mit anderen Genen, und es ist der gesamte durch die Interaktion von Genen, außergenetischen körperlichen Faktoren und der Umwelt gebildete Phänotyp eines Organismus, der letztlich einer Selektion unterworfen wird.[172] Mit Schwierigkeiten verbunden ist außerdem die Annahme, jede Verhaltensweise stelle eine Anpassung dar (↑Anpassung/Adaptationismus). Zu erklären sind viele Merkmale auch als einfaches Nebenprodukt einer Selektion für andere Merkmale. Die Behauptung der Selektion einer Verhaltensstrategie kann damit nicht im Rahmen einer einfachen »evolutionären Erzählung« erfolgen, sondern bedarf der genauen empirischen Untersuchung.[173]

Gegen diese Einwände kann aber festgestellt werden, dass soziobiologische Argumentationen nicht notwendig mit einem genetischen Determinismus verbunden sein müssen. Die soziobiologische Analyse kann allgemein verstanden werden als selektionstheoretisches Modell zur Erklärung sozialen Verhaltens aus dem Vorteil der Verhaltensstrategie von Individuen. Ein derartiger Ansatz ist nicht nur vereinbar mit einer komplexen Verursachung des Verhaltens durch nicht nur ein Gen, sondern viele genetische und außergenetische Faktoren, sondern auch mit einer gänzlich ungenetischen Determination des Verhaltens.[174] So können Verhaltensweisen des Menschen als soziobiologisch »adaptiv« (im Sinne ihrer erfolgreichen Verbreitung) beschrieben werden, auch wenn sie allein auf erlernten und tradierten Mustern beruhen. Zum Beispiel könnte für den (angeblichen) Sachverhalt, dass sich Männer in solchen Gesellschaften, in denen die Frauen sich sehr promiskuitiv verhalten, verstärkt um die Nachkommen ihrer Schwester kümmern, eine soziobiologische Erklärung gegeben werden, die nicht auf genetischen Unterschieden zwischen den Gesellschaften, sondern allein erworbenen Verhaltensstrategien aufbaut.[175] Der soziobiologische Ansatz ist insgesamt durch eine weitgehende Vernachlässigung der genetischen Ebene gekennzeichnet: Die soziobiologischen Erklärungen können gegeben werden, ohne dass ein besonderer genetischer Mechanismus spezifiziert werden muss. Allein die zukünftige Forschung wird zeigen können, welche Berechtigung die vielen soziobiologischen Spekulationen haben, die vielfach durch empirische Daten nur unzureichend gestützt sind.

Trotz der vehementen Kritik entwickelt sich die Soziobiologie zu einem mächtigen Forschungsprogramm, das durch seine einfache theoretische Grundstruktur und den überzeugenden Anschluss an die Selektionstheorie viele Anhänger hat.

Spieltheorie

Der Terminus ›Spieltheorie‹ (»theory of games«) wird von dem Mathematiker J. von Neumann in einer Vorlesung im Jahr 1940 eingeführt.[176] Eine Theorie der Gesellschaftsspiele entwickelt von Neumann seit den 1920er Jahren[177]; zu einem Klassiker wird sein Ansatz mit einem Werk zur Spieltheorie im ökonomischen Kontext, das er 1944 zusammen mit dem Ökonomen O. Morgenstern veröffentlicht. Nach von Neumann und Morgenstern hat die Spieltheorie ihren Ursprung in dem Versuch, für Situationen der Interaktion eine exakte Beschreibung für die Maximierung des individuellen Nutzens zu finden (»to find an exact description of the endeavor of the individual to obtain a maximum of utility«).[178]

Die Spieltheorie ist die Theorie der Entscheidung zwischen Handlungsalternativen in Situationen, in denen der Nutzen der eigenen Handlung nicht nur von dieser selbst, sondern auch von den Handlungen anderer Handelnder, der Mitspieler, abhängt. Sie kann definiert werden als »allgemeine Theorie des rationalen Entscheidens unter Bedingungen strategischer Interdependenz der Akteure« (Hegselmann 1995).[179] In impliziter Form liegen Überlegungen zur Spieltheorie seit der Antike vor. In diesem Zusammenhang werden Sun-Tzu, Thukydides und Cäsar genannt. Die Theorie des Glücksspiels wird seit dem 16. Jahrhundert von Cardano, Pascal, Fermat und Laplace entwickelt.[180]

Auf die Biologie, und hier insbesondere auf die Evolutionstheorie, angewandt wird die Spieltheorie

	1	2
1	$\mathcal{K}(1, 1)$	$\mathcal{K}(1, 2)$
2	$\mathcal{K}(2, 1)$	$\mathcal{K}(2, 2)$

Abb. 486. Spieltheoretische Pay-off-Matrix für ein Spiel mit zwei Spielern und jeweils zwei Strategien (aus Neumann, J. von & Morgenstern, O. (1944). Theory of Games and Economic Behavior, 169).

	Neighbor(s) gain	Neighbor(s) lose
Individual gains	Pseudo–altruistic behavior (kin–selection)	Selfish behavior (selected)
Individual loses	True altruistic behavior (counter–selected)	Mutually disadvantageous behavior (counter–selected)

Abb. 487. Kreuzklassifikation der individuellen Strategien in einer sozialen Gruppe (aus Pianka, E. (1974). Evolutionary Ecology: 126; vgl. auch Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour, I. J. theor. Biol. 7, 1-16: 15).

seit den frühen 1960er Jahren. Sie weist einen Bezug zu Maximierungsstrategien auf, wie sie im Rahmen von Optimalitätsmodellen für evolutionäre Konflikte formuliert werden (Lewontin 1961: »optimal strategy«).[181]

In spieltheoretischen Modellierungen von sozialem Verhalten werden häufig Egoismus und Altruismus als zwei *Strategien* miteinander konfrontiert, die auch von einfachsten Organismen wie Bakterien verfolgt werden können.[182] Im Gegensatz zum Altruismus stellt der Egoismus in vielen Situationen eine evolutionär stabile Strategie dar, d.h. er kann von anderen Strategien nicht verdrängt werden. Eine Ausbreitung von altruistischen Strategien, die im Vergleich zu egoistischen Strategien definitionsgemäß für den einzelnen Organismus nachteilig sind, ist in einer Population möglich, wenn Altruisten bevorzugt zusammen vorkommen (↑Selektion/Gruppenselektion).

Evolutionär Stabile Strategie (ESS)

Das Konzept der evolutionär stabilen Strategie (»evolutionary stable strategy«) wird von J. Maynard Smith und G.R. Price 1973 eingeführt.[183] Sie verstehen darunter ein Verhaltensmuster (eine »Strategie«), das sich in der Interaktion mit anderen Organismen als evolutionär stabil erweist, das also in einem Selektionsprozess nicht von Alternativen verdrängt werden kann (»an ESS is a strategy such that, if most of the members of a population adopt it, there is no ›mutant‹ strategy that would give higher reproductive fitness«).[184] Die Entwicklung des Konzepts der ESS folgt unmittelbar aus der Anwendung der Spieltheorie auf biologische Konfliktsituationen, z.B. den Rivalenkampf. Denn der Erfolg eines Verhaltensmusters hängt in diesen biologischen Situationen direkt davon ab, welches Verhalten das Gegenüber zeigt. Nicht nur »reine« Verhaltensmuster, die nur einen Verhaltenstyp enthalten, (z.B. reine Aggressions- oder Defensivstrategien) können eine ESS sein, sondern auch Mischstrategien, z.B. die sehr einfache und in vielen Konflikten sehr erfolgreiche konditionale Strategie *Wie-Du-mir-so-ich-Dir* (»tit-for-tat«), mit den vier Imperativen: »Sei kooperativ, provozierbar, versöhnlich und durchschaubar!«.[185] Evolutionär stabile Strategien, wie die eben genannte, zeichnen sich nicht selten durch einen Verzicht auf die Maximierung des kurzfristigen Gewinns (der durch eine reine Strategie der fehlenden Kooperation gegeben wäre) und eine Ausrichtung auf den langfristigen Erfolg aus. Bei dem Aufeinandertreffen von mehreren Strategien muss es nicht immer eine evolutionär stabile Strategie geben.[186] In Form von Modellierungen und Computersimulationen, aber auch Anwendungen der Modelle auf das reale Verhalten von Tieren wird das Bestehen von evolutionär stabilen Strategien vielfältig untersucht. Die einfache konditionale Strategie des Wie-Du-mir-so-ich-Dir gilt für den Rivalenkampf bei Stichlingen als empirisch bestätigt.[187]

Nachweise

1 Hartley, D.(1749). Observations on Man, his Frame, his Duty, and his Expectations, part 2: 292 (prop. 70).
2 Coote, C. (1802). History of the Union of the Kingdoms of Great-Britain and Ireland: 468; Sidgwick, H. (1876). [Rez. Bradley, F.H. (1876). Ethical Studies]. Mind 1, 545-549: 548; Ross, E.A. (1896). Social control, IV. Suggestion. Amer. J. Sociol. 2, 255-263: 257.
3 Sulzer, J.H. (1761). Die Kennzeichen der Insekten nach Anleitung des königl. schwed. Ritters und Leibarzts Karl Linnaeus: 179.
4 Middendorff, A.T. von (1843). Bericht über die ornithologischen Ergebnisse der naturhistorischen Reise nach Lappland, während des Sommers 1840. In: Baer, K.E. v. & Helmersen, G. von (Hg.). Beiträge zur Kenntniss des Russischen Reiches und der angränzenden Länder Asiens, Bd. 8, 187-258: 192.
5 Morgan, C.L. (1900). Animal Behaviour: 225; vgl. auch Anonymus (1914). [Report on studies of social behavior of pigeons by Wallace Craig]. Science 40, 445.
6 Wheeler, W.M. (1923). The dry-rot of our academic biology. Science 57, 61-71: 69; vgl. ders. (1923). Social Life Among the Insects; Anonymus (1932). A course in animal sociology at Harvard University. Science 76, 319 [Leitung des Kurses u.a. durch W.M. Wheeler].
7 Bowen, E.S. (1931). The role of the sense organs in aggregations of *Ameiurus melas*. Ecolog. Monogr. 1, 1-35: 22; Evans, L.T. (1936). Social behaviour of the normal and castrated lizard, *Anolis carolinensis*. Science 83, 104.

8 Ringleben, H. (1942). Die ornithologische Bedeutung von Vogelinseln gezeigt am Beispiel von Schleimünde. Der Biologe 11, 270-275: 271; vgl. auch Koehler, O. (1954). [Rez. Bartholomew Jr., G.A. (1952). Reproductive and social behaviour of the northern elephant seal (Fortpflanzungs- und Sozialverhalten des nördlichen See-Elefanten, *Microunga angustirostris*). Univ. Calif. Publ. Zool. 47, 369-472]. Z. Tierpsychol. 11-12, 339-343: Übersetzung des Titels; Gwinner, E. (1964). Untersuchungen über das Ausdrucks- und Sozialverhalten des Kolkraben (*Corvus corax corax* L.). Z. Tierpsychol. 21, 657-748; Kurt, F. (1968). Das Sozialverhalten des Rehes (*Capreolus capreolus* L.).

9 Vgl. Lorenz, K. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1965, 114-200): 142; Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre, Berlin 1953): 150; auch: Koehler, O. (1943). Die Aufgabe der Tierpsychologie (Tübingen 1968): 13.

10 Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965), 13-69.

11 Tinbergen (1951; dt. 1953): 150.

12 Tembrock, G. (1982). Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere, Bd.1 Funktionskreise, Wirbellose: 139; vgl. ders. (1997). Grundlagen und Probleme einer allgemeinen Tiersoziologie. Ethik und Sozialwissenschaften 8, 71-80.

13 Tembrock (1982): 139.

14 Immelmann, K. (1975). Wörterbuch der Verhaltensforschung: 110f.

15 Hamilton, W.D. (1971). Geometry for the selfish herd. J. theor. Biol. 31, 295-311: 297.

16 Aristoteles, Hist. anim. 487b33-488a14.

17 Aristoteles, Ethica Eudemica 1236b1-6; Ethica Nicomachea 1170b10-14.

18 Aristoteles, Hist. anim. 631a, b.

19 Vgl. Vogt, C. (1851). Untersuchungen über Thierstaaten; Espinas, A. (1879). Die thierischen Gesellschaften. Eine vergleichend-psychologische Untersuchung.

20 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 74.

21 Letourneau, C. (1894). L'esclavage dans le règne animal. Revue mensuelle de l'école d'anthropologie 4, 356-367: 366f.

22 Vgl. Frank, S.A. (1998). Foundations of Social Evolution.

23 Wheeler, W.M. (1928). The Social Insects: 12f.

24 Wheeler, W.M. (1927). Emergent evolution of the social. Proc. 6th Int. Congr. Philos. 33-46: 40.

25 Tembrock, G. (1997). (1997). Grundlagen und Probleme einer allgemeinen Tiersoziologie. Ethik und Sozialwissenschaften 8, 71-80: 71f.

26 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, München 1965, 115-282): 242.

27 Siebold, C.T. von (1849). Ueber einzellige Pflanzen und Thiere. Z. wiss. Zool. 1, 270-294: 276.

28 Ehrenberg, C.G. (1838). Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen: 72.

29 Braun, A. (1855). Algarum unicellularium genera nova et minus cognita: 10.

30 Denffer, D. von (1957). [Rez. Kühn, A. (1955). Vorlesungen über die Entwicklungsphysiologie]. Z. Botanik 45, 337-340: 338; ders. (1958). Morphologie. In: Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik, 27. Aufl., 6-174: 49; nicht in Kühn (1955)!; dort nur: Aggregationsplasmodium (127).

31 Haeckel, E. (1870). Ueber den Organismus der Schwämme und ihre Verwandtschaft mit den Corallen. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft 5, 106-154: 227.

32 Haeckel, E. (1872). Biologie der Kalkschwämme, Bd. 1: 160.

33 Cienkowski, L. (1863). Zur Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten. Jahrb. wiss. Bot. 3, 325-337: 326; ders. (1863). Das Plasmodium. Jahrb. wiss. Bot. 3, 400-441.

34 Catull, Carmina 17, 1; Vergil, Georgica IV, 28.

35 Varro (37 v. Chr.). De re rustica (dt. Über die Landwirtschaft, Darmstadt 2006) 3, 16, 29; vgl. 3, 16, 9; 3, 16, 31.

36 Vgl. Kant, I. (1798). Anthropologie in pragmatischer Hinsicht (AA, Bd. VII, 117-333): 130; Anonymus (1798). Athenäum 1, 206; Carlowitz, H.G. von (1799). [Brief an Novalis vom 20. Jan. 1799]. In: Novalis. Werke, Briefe, Dokumente, hg. v. E. Wasmuth, Bd. 4, Heidelberg 1954, 441-443: 442 (Hinweis vom DWB Arch.).

37 Paulsen, F. (1889). System der Ethik: 295; Tille, A. (1895). Von Darwin bis Nietzsche. Ein Buch Entwicklungsethik: 38.

38 La Rochefoucault (1664). Réflexions ou sentences et maximes morales: Nr. 39 (dt. Übers. K. Nussbächer, Stuttgart 1948).

39 Mandeville, B. de (1705/14). The Fable of the Bees, or Private Vices, Publick Benefits, 2 vols. (Oxford 1924): I, 24.

40 a.a.O.: 347.

41 Smith, A. (1776). An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations, 2 vols.: II, 35 (IV, 2).

42 Comte, A. (1851). Système de politique positive ou traité de sociologie, Bd. 1: 619.

43 a.a.O.: 611.

44 a.a.O.: 700.

45 Spencer, H. (1870/1901). Principles of Psychology, 2 vols: II, 607.

46 Spencer, H. (1892). The Principles of Ethics: 300.

47 ebd.

48 Spencer, H. (1879). The Data of Ethics: 201 (§75).

49 a.a.O.: 203.

50 ebd.

51 Durkheim, É. (1893). De la division du travail social (Paris 1960): 174.

52 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 84ff.

53 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 236.

54 Darwin (1871): I, 82.

55 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 131; vgl. ders. (1955). Population genetics. New. Biol. 18, 34-51: 44.

56 Haldane (1932): 210.

57 Nachweise für Tab. 262: Spencer, H. (1879). The Data of Ethics: 201 (§75); Haldane (1932): 131; Trivers, R.L.

(1971). The evolution of reciprocal altruism. Quart. Rev. Biol. 46, 35-57: 35; Lin, N. & Michener, C.D. (1972). Evolution in social insects, Quart. Rev. Biol. 47, 131-159: 133; Wilson, E.O. (1975). Sociobiology: 578; Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene: 4; Uyenoyama, M. & Feldman, M.W. (1980). Theories of kin and group selection: a population genetics perspective. Theor. Pop. Biol. 17, 380-414: 381; Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981). An Introduction to Behavioural Ecology: 26; Wittenberger, J.F. (1981). Animal Social Behavior: 76; Sober, E. & Wilson, D.S. (1994). A critical review of philosophical work on the units of selection problem. Philos. Sci. 61, 534-555: 535; dies. (1998). Unto Others: 143.

58 Wilson (1975): 3.

59 Freud, S. (1920). Jenseits des Lustprinzips (Gesammelte Werke, Bd. XIII, Frankfurt/M. 1999, 1-69): 54.

60 ebd.

61 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 653.

62 Hamilton, W.D. (1963). The evolution of altruistic behavior. Amer. Nat. 97, 354-356: 354.

63 Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene: 4.

64 Burian, R.M. (1978). A methodological critique of sociobiology. In: Caplan, A.L. (ed.). The Sociobiology Debate, 376-395: 395.

65 Koslowski, P. (1999). The theory of evolution as sociobiology and bioeconomics. A critique of its claims to totality. In: ders. (ed.). Sociobiology and Bioeconomics. The Theory of Evolution in Biological and Economic Theory, 301-328: 308.

66 Midgley, M. (1979). Gene-juggling. Philosophy 54, 439-458: 439.

67 Neumann-Held, E.M. (1998). Jenseits des »genetischen Weltbildes«. In: Engels, E.-M., Junker, T. & Weingarten, M. (Hg.). Ethik der Biowissenschaften. Geschichte und Theorie, 261-280: 266ff.

68 Trivers, R.L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. Quart. Rev. Biol. 46, 35-57.

69 Axelrod, R. & Hamilton, W.D. (1981). The evolution of cooperation. Science 211, 1390-1396; Maynard Smith, J. (1982). Evolution and the Theory of Games.

70 Packer, C. (1977). Reciprocal altruism in *Papio anubis*. Nature 265, 441-443.

71 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 163; vgl. Gayon, J. (1992). Darwin et l'après-Darwin. Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle (engl.: Darwinism's Struggle for Survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection, Cambridge 1998): 80.

72 Darwin (1871): I, 165.

73 Wilson, D.S. (1979). Structured demes and trait-group variation. Amer. Nat. 113, 606-610: 608.

74 Nunney, L. (2000). Altriusm, benevolence and culture. In: Katz, L.D. (ed.). Evolutionary Origins of Morality, 231-236.

75 McFarland, D. (1985). Animal Behaviour (dt. Biologie des Verhaltens, Weinheim 1989): 118f.

76 Kerr, B. & Godfrey-Smith, P. (2002). Individualist and multi-level perspectives on selection in structured populations. Biol. Philos. 17, 477-517: 481.

77 Kerr, B., Feldman, M. & Godfrey-Smith, P. (2004). What is altruism? Trends Ecol. Evol. 19, 135-140: 136f.

78 Nowak, M.A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. Science 314, 1560-1563: 1563.

79 Vgl. Fehr, E. & Fischbacher, U. (2003). The nature of human altruism. Nature 425, 785-791.

80 Henrich, J. & Boyd, R. (2001). Why people punish defectors – weak conformist transmission can stabilize costly enforcement of norms in cooperative dilemmas. J. theor. Biol. 208, 79-89; Boyd, R. et al. (2003). The evolution of altruistic punishment. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 100, 3531-3535.

81 Vgl. Ruse, M. & Wilson, E.O. (1985). The evolution of ethics. New Scientist Oct. 1985, 50-52; Alexander, R. (1987). The Biology of Moral Systems; Ayala, F. (1987). The biological roots of morality. Biol. Philos. 2, 235-252.

82 Mattern, R. (1978). Altruism, ethics, and sociobiology. In: Caplan, A.L. (ed.). The Sociobiology Debate, 462-475: 464f.

83 a.a.O.: 465.

84 Kant, I. (1785). Grundlegung zur Metaphysik der Sitten (AA, Bd. IV, 385-463): 390.

85 a.a.O.: 407.

86 a.a.O.: 394.

87 Nietzsche, F. (1887). Nachgelassenes Fragment (KSA, Bd. 12, Berlin 1999): 411.

88 Vgl. Scheler, M. (1912/15). Das Ressentiment im Aufbau der Moralen (Gesammelte Werke, Bd. 3, Vom Umsturz der Werte, Bern 1955, 33-147): 105.

89 Vgl. z.B. Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene: 4f.; vgl. auch Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). Unto Others: 6.

90 Vgl. Wilson, D.S. (1992). On the relationship between evolutionary and psychological definitions of altruism and selfishness. Biol. Philos. 7, 61-68.

91 Trivers, R.L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. Quart. Rev. Biol. 46, 35-57: 35.

92 Lin, N. & Michener, C.D. (1972). Evolution of sociality in insects. Quart. Rev. Biol. 47, 131-159: 133.

93 West-Eberhard, M.J. (1975). The evolution of social behavior by kin selection. Quart. Rev. Biol. 50, 1-33: 7.

94 Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution: 210; Trivers (1971); Uyenoyama, M. & Feldman, M.W. (1980). Theories of kin and group selection: a population genetics perspective. Theor. Pop. Biol. 17, 380-414: 381.

95 Trivers, R.L. (1985). Social Evolution: 47.

96 Pianka, E. (1974). Evolutionary Ecology: 128.

97 MacFarlane, C.W. (1902). The three primary laws of social evolution. Ann. Amer. Acad. Pol. Soc. Sci. 20, 82-96: 94.

98 Ruse, M. (1993). Noch einmal: Die Ethik der Evolution. In: Bayertz, K. (Hg.). Evolution und Ethik, 153-167: 159.

99 Tugendhat, E. (2000). Moral in evolutionstheoretischer Sicht (in: Aufsätze 1992-2000, Frankfurt/M. 2001, 199-224): 219.

100 Fehr, E. & Renninger, S. (2004). Das Samariter-Paradox. Gehirn und Geist 1, 34-41: 41.

101 Thompson, A.H. (1887-88). Animal ethics. Transactions of the Annual Meetings of the Kansas Academy of

Science 11, 52-56: 55.
102 Closson, C.C. (1899). The races of Europe. J. Pol. Econom. 8, 58-88: 72.
103 Maslow, A.H. (1935). Individual psychology and social behavior of monkeys and apes. Int. J. Indiv. Psychol. 1, 47-59: 58; ders. (1936). The role of dominance in the social and sexual behaviour of infra-human primates. I. Observations at Vilas Park Zoo. J. Genet. Psychol. 48, 261-277.
104 Schjelderup-Ebbe, T. (1922). Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. Z. Psychol. 88, 225-252; dies. (1931). Die Despotie im sozialen Leben der Vögel. Forsch. Völkerpsychol. Soziol. 10, 77-140.
105 Gordon, K. (1936). Territorial behavior and social dominance among Sciuridae. J. Mammalog. 17, 171-172.
106 Vgl. Barrows, E.M. (1994/2001). Animal Behavior Desk Reference.
107 Crawford, M.P. (1939). The social psychology of the vertebrates. Psychol. Bull. 36, 407-446.
108 Collias, N.E. (1944). Aggressive behaviour among vertebrate animals. Physiol. Zool. 17, 83-123.
109 Rowell, T.E. (1974). The concept of social dominance. Behav. Biol. 11, 131-154: 151.
110 Schjelderup-Ebbe (1922): 240.
111 Grzimek, B. (1949). Die „Radfahrer-Reaktion". Z. Tierpsychol. 6, 41-44.
112 Erickson, M.M. (1931). [Territorial behavior in the wren-tit.] Condor 33, 177-178: 177.
113 Anonymus (1944). [Rez. Kendeigh, S.C. (1941). Birds of a prairie community. Condor 43, 165-174]. Zoologischer Bericht 55, 246 (Nr. 1005); Steiniger, F. (1952). Fragen des Revierverhaltens bei der Wanderratte. Z. hygien. Zool. Schädlingsbekämpf. 40, 97-109; Frank, F. (1953). Zur Entstehung übernormaler Populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere 81, 610-624: 616; 623; vgl. Hediger, H. (1961). The evolution of territorial behaviour. In: Washburn, S.L. (ed.). Social Life of Early Man, 34-57; Weismann, E. (1978). Revierverhalten und Wanderungen der Tiere.
114 Aristoteles, Hist. anim. 619a (Übers. P. Gohlke).
115 Plinius, Naturalis historia 10, 4.
116 Friedrich II. von Hohenstaufen [1246]. De arte venandi cum avibus.
117 Albertus Magnus. (ca. 1265). De animalibus: VIII, 102.
118 Gesner, C. (1551-58). Historiae animalium, 4 Bde.: III, 7.
119 Aldrovandi, U. (1599-1603). Ornithologiae, 3 Bde.: I, 38.
120 Willughby, F. (1678). Ornithology: 57.
121 Buffon, G.L.L. (1770). Histoire naturelle des oiseaux, Bd. 1: 63.
122 Vgl. Nice, M.M. (1933). The theory of territorialism and its development. In: Chapman, F.M. & Palmer, T.S. (eds.). Fifty Years Progress of American Ornithology, 1883-1933, 89-100; dies. (1953). The earliest mention of territory. Condor 55, 316-317; Stokes, A.W. (ed.) (1974). Territory.
123 Altum, B. (1868/75). Der Vogel und sein Leben: 97.
124 a.a.O.: 91.
125 Altum, B. (1857). Nistkästchen. Natur und Offenbarung: Organ zur Vermittlung zwischen Naturforschung und Glauben 3, 107-114: 111; 113; ders. (1865). Die Sperlinge. Unsere deutschen Arten. Natur und Offenbarung 11, 547-554: 549; ders. (1865). Unsere Bachstelzen. J. Orn. 13, 245-248: 245; Giebel, C.G.A. (1860). Die Naturgeschichte des Thierreichs, Bd. 2: 132; Pässler, W. (1865). Beobachtungen aus den Jahren 1863 und 1864 in Anhalt. J. Orn. 13, 30-42: 31; Forsteneichner, A. (1865). Naturbilder: 71.
126 Howard, H.E. (1920). Territory in Bird Life.
127 a.a.O.: 3ff.
128 Vgl. Uexküll, J. von & Sarris, E.G. (1931). Das Duftfeld des Hundes. Z. Hundeforsch. 1, 55-68; Hediger, H. (1949). Säugetier-Territorien und ihre Markierung. Bijdragen zoz de Dierkunde 28, 172-184.
129 Schenkel, R. (1966). Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern – am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwen. Z. Tierpsychol. 23, 593-626.
130 Vgl. z.B. Tinbergen, N. (1957). The functions of territory. Bird Study 5, 14-27; Weismann, E. (1978). Revierverhalten und Wanderungen der Tiere: 58.
131 Brown, J.L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bull. 76, 160-168: 166; Verner, J. (1977). On the adaptive significance of territoriality. Amer. Nat. 111, 769-775: 769f.
132 Grant, P.R. (1968). Polyhedral territories of animals. Amer. Nat. 102, 75-80; Barlow, G.W. (1974). Hexagonal territories. Anim. Behav. 22, 876-878.
133 McLaren, I.A. (1972). Polygyny as the adaptive function of breeding territory in birds. Trans. Connecticut Acad. Arts Sci. 44, 191-210.
134 Davies, N.B. & Lundberg, A. (1984). Food distribution and a variable mating system in the dunnock, *Prunella modularis*. J. Anim. Ecol. 53, 895-912; Davies, N.B. (1985). Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. Anim. Behav. 33, 628-648.
135 Batra, S.W.T. (1966). Nest and social behavior of halictid bees of India. Indian J. Entomol. 28, 375-393: 375.
136 Wilson, E.O. (1971). The Insect Societies: 4; auch: Lin, N. & Michener, C.D. (1972). Evolution in social insects, Quart. Rev. Biol. 47, 131-159: 132.
137 Michener, C.D. (1969). Comparative social behaviour of bees. Ann. Rev. Entomol. 14, 299-342: 305.
138 Wilson (1971): 4.
139 Kent, D.S. & Simpson, J.A. (1992). Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae). Naturwiss. 79, 86-87.
140 Crespi, B.J. (1992). Eusociality in Australian gall thrips. Nature 359, 724-726.
141 Duffy, J.E (1998). On the frequency of eusociality in snapping shrimps (Decapoda: Alpheidae), with description of a second eusocial species. Bulletin of Marine Science 63, 387-400; Macdonald, K.S., Ríos, R. & Duffy, J.E. (2006). Biodiversity, host specificity, and dominance by eusocial species among sponge-dwelling alpheid shrimp on the Belize Barrier Reef. Diversity and Distributions 12, 165-178.
142 Jarvis, J.U.M. (1981). Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. Science 212,

571-573; Sherman, P.W. Jarvis, J.U.M. & Alexander, R.D. (eds.) (1991). The Biology of the Naked Mole-Rat.
143 Jarvis, J.U.M. & Bennett, N.C. (1993). Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats – but occurs in no other subterranean mammal. Behavioral Ecology and Sociobiology 33, 253-260.
144 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 236.
145 a.a.O.: 238.
146 Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection; Haldane, J.B.S. (1932). The Causes of Evolution; Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour, I; II. J. theor. Biol. 7, 1-52.
147 Vgl. Gadagkar, R. (1994). Why the definition of eusociality is not helpful to understand its evolution and what should we do about it. Oikos 70, 485-488.
148 Sherman, P.W., Lacey, E.A., Reeve, H.K. & Keller, L. (1995). The eusociality continuum. Behavioral Ecology 6, 102-106.
149 Keller, L. & Perrin, N. (1995). Quantifying the level of eusociality. Proc. Roy. Soc. Lond. B 260, 311-315.
150 Costa, J.T. & Fitzgerald, T.D. (1996). Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. Trends Ecol. Evol. 11, 285-289.
151 Costa, J.T. & Fitzgerald, T.D. (2005). Social terminology revisited: where are we ten years later? Ann. Zool. Fennici 42, 559-564.
152 Nowak, M.E., Tarnita, C.E. & Wilson, E.O. (2010). The evolution of eusociality. Nature 466, 1057-1062.
153 Boomsma, J.J. et al. (2011). Only full-sibling families evolved eusociality. Nature 471, E4-E5; vgl. Abbot, P. et al. (2011). Inclusive fitness theory and eusociality. Nature 471, E1-E4.
154 Scott, J.P. (1946). Minutes Conf. Genetics & Social Behaviour: 5 (nach OED).
155 Hockett, C.F. (1948). Biophysics, linguistics, and the unity of science. Amer. Sci. 36, 558-572: 564.
156 Scott, J.P. (1950). Foreword. Methodology and techniques for the study of animal societies. Annals of the New York Academy of Sciences 51, 1003-1005: 1004.
157 Rohrer, C.W.G. (1909). A Contribution to the Comparative Anatomy of the Prostate Gland: 5 (Verweis auf Carrol D. Wright als Urheber dieser Bestimmung).
158 Pound, R. (1912). The scope and purpose of sociological jurisprudence. Harvard Law Review 25, 489-514: 503 (Verweis auf Tourtoulon; s.u.).
159 Ashley-Montagu, M.F. (1940). The socio-biology of man. Sci. Month. 50, 483-490; vgl. auch schon Lowell, P. (1888). The Soul of the Far East: 35.
160 Papillault, G. (1912). La bio-sociologie. Son but, ses méthodes, son domaine, ses applications. Rev. Anthrop. 22, 17; vgl. Blanckaert, C. (2001). Logiques de l'anthropotechnie. Mesure de l'homme et bio-sociologie (1860-1920). Arch. Int. Hist. Sci. 51, 65-73.
161 Tourtoulon, P. de (1908). Les principes philosophiques de l'histoire du droit: 82.
162 [Kettell, T.P.] (1859). Review, historical and critical, of the different systems of social philosophy, part 2. Hunt's Merchants' Magazine and Commercial Review 41, 531-547: 537.
163 Körösi, J. (1883). Ueber Wesen und Grenzen der Demographie (Demologie). Deutsche Vierteljahrsschrift für öffentliche Gesundheitspflege 15, 302-303: 303.
164 Goldscheid, R. (1911). Höherentwicklung und Menschenökonomie. Grundlegung der Sozialbiologie: XIII.
165 Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour, I; II. J. theor. Biol. 7, 1-52.
166 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought.
167 Snell, G.D. (1932). The role of male parthenogenesis in the evolution of social Hymenoptera. Amer. Nat. 66, 381-384: 381.
168 Wilson, E.O. (1975). Sociobiology: 4.
169 Vgl. z.B. Roth, G. (2001). Fühlen, Denken, Handeln. Wie das Gehirn unser Verhalten steuert: 64.
170 Vgl. Galvin, R. & Leo, J. (1977). Why you do what you do. Time 110 (August 1), 54-63: 54.
171 Wilson, E.O. (1975). Sociobiology (Cambridge, Mass. 2000): 562.
172 Vgl. z.B. Mayr, E. (1997). The objects of selection. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 94, 2091-2094.
173 Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. Lond. B 205, 581-598.
174 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 186; 193f.
175 Alexander, R. (1979). Darwinism and Human Affairs.
176 Anonymus (1940). Announcement: University of Washington (Seattle): von Neumann: Theory of games (evening lecture). Amer. Math. Monthly 47, 255.
177 Neumann, J. von (1928). Zur Theorie der Gesellschaftsspiele. Math. Ann. 100, 295-320.
178 Neumann, J. von & Morgenstern, O. (1944). Theory of Games and Economic Behavior: 1.
179 Hegselmann, R. (1995). Spieltheorie. Hist. Wb. Philos. 9, 1392-1396: 1392.
180 a.a.O.: 1393.
181 Lewontin, R.C. (1961). Evolution and the theory of games. J. theor. Biol. 1, 382-403: 390.
182 Vgl. Axelrod, R. & Hamilton, W.D. (1981). The evolution of cooperation. Science 211, 1390-1396: 1390; Sober, E. (1988). What is evolutionary altruism? Can. J. Philos. Suppl. 14, 75-99.
183 Maynard Smith, J. & Price, G.R. (1973). The logic of animal conflict. Nature 246, 15-18: 15.
184 ebd.
185 Axelrod & Hamilton (1981).
186 Maynard Smith, J. (1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. J. theor. Biol. 47, 209-221; vgl. ders. (1982). Evolution and the Theory of Games.
187 Miliniski, M. (1987). TIT FOR TAT in sticklebacks and the evolution of cooperation. Nature 325, 433-435.

Literatur

Sober, E. (1988). What is evolutionary altruism? Can. J. Philos. Suppl. 14, 75-99.
Wilson, D.S. & Dugatkin, L.A. (1992). Altruism: contemporary debates. In: Fox Keller, E. & Lloyd, E. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 29-33.
Voorzanger, B. (1994). Bioaltruism reconsidered. Biol. Philos. 9, 75-84.
Costa, J.T. & Fitzgerald, T.D. (1996). Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. Trends Ecol. Evol. 11, 285-289.
Sober, E. & Wilson, D.S. (1998). Unto Others.

Spiel

Als ursprüngliche Bedeutung des Wortes ›Spiel‹ (mhd., ahd ›spil‹) gilt »sich lebhaft bewegen; tanzen«; die weitere Herkunft ist unklar.

Der Begriff des Spiels steht seit Ende des 18. Jahrhunderts – so in Andeutungen bereits bei I. Kant – in einer Verbindung zu dem der Freiheit. Ausgehend von dieser Konnotation erscheint das Spiel 1795 bei F. Schiller als ein Charakteristikum des Menschen: »der Mensch spielt nur, wo er in voller Bedeutung des Wortes Mensch ist, und er ist nur da ganz Mensch, wo er spielt«.[1] Aber auch den Tieren (und selbst den Pflanzen) schreibt Schiller die Fähigkeit zum Spielen zu, insofern sich auch bei ihnen ein »Schimmer von Freyheit« finde. Dieser äußere sich in einer zeitweiligen Unabhängigkeit von auf die Umwelt gerichteten Bedürfnissen: »Wenn den Löwen kein Hunger nagt, und kein Raubthier zum Kampf herausfordert, so erschafft sich die müßige Stärke selbst einen Gegenstand; mit muthvollem Gebrüll erfüllt er die hallende Wüste, und in zwecklosem Aufwand genießt sich die üppige Kraft«. Allgemein sagt Schiller daran anschließend: »Das Thier arbeitet, wenn ein Mangel die Triebfeder seiner Thätigkeit ist, und es spielt, wenn der Reichthum der Kraft diese Triebfeder ist, wenn das überflüssige Leben sich selbst zur Thätigkeit stachelt«.[2] Der Gedanke der Zweckfreiheit des Spielens, d.h. der fehlenden Einbindung des Spiels in die funktionale Ordnung des Lebens, ist in allen späteren Analysen des Begriffs von zentraler Bedeutung. Vor dem Hintergrund dieser Funktionslosigkeit kann die Motivation zum Spielen als ein »Ueberschuß der geistigen und der körperlichen Kräfte zugleich« erscheinen, wie es 1807 bei Jean Paul heißt.[3]

Spiel und Pädagogik

In Absetzung von einem solchen Verständnis des Spiels als zweckloser Tätigkeit wird in pädagogischen Ansätzen seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts das Spielen funktional gedeutet und im Zusammenhang des Einübens und Trainierens von physischen und psychischen Fähigkeiten gesehen. In diesem Sinne erkennt ihm F. Fröbel eine wichtige Rolle in der geistigen Entwicklung des Kindes zu. 1840 stellt er allgemein fest: »In aller Tätigkeit, in allem Tun des Menschen, ja schon des kleinsten Kindes spricht sich ein Zweck, eine Beziehung zu Etwas, zur Förderung oder Darstellung von Etwas aus«.[4] Der Sache nach spielt die funktionale Theorie des Spielens in den meisten biologischen Ansätzen zur Deutung dieses Phänomens eine dominante Rolle. Allein die Tatsache, dass es v.a. die jungen Tiere sind, die viel spielen, spricht für die funktionale Interpretation des Spielens im Hinblick auf die Reifung von Kompetenzen.

Ein Spiel ist ein meist schnell, energieaufwändig und variabel durchgeführtes Verhalten eines (häufig jungen) Organismus, das affektiv angenehm, aber nicht unmittelbar funktional für sein Überleben und seine Fortpflanzung ist. Es kann als Einübung einer Bewegungskoordinationen oder sozialen Rolle indirekt funktional gedeutet werden.

Spiel (ahd. 9. Jh.) *402*
Funktionslust (Döring 1890) *403*

Anekdotische Beschreibungen

Im 19. Jahrhundert wird das Spielverhalten von Tieren meist in anekdotischer Weise beschrieben. Dabei wird die Vielfalt des Spielens in Typen klassifiziert: von Lokomotionsspielen über Spiele mit Objekten und der Beute bis hin zu sozialen Spielen wie Jagen, Ringen und Kämpfen (so 1851 von E.P. Thompson).[5] Auch in den seit den 1870er Jahren verbreiteten Beschreibungen des »Geisteslebens« der Tiere wird dem Spielverhalten eine wichtige Stellung eingeräumt.[6] Selbst wenig komplex strukturierten Tieren, wie Insekten, wird dabei ein Spielen zugeschrieben (Darwin 1877: »Even insects play together, as has been described by that excellent observer, P. Huber, who saw ants chasing and pretending to bite each other, like so many puppies«[7]). Die vermeintliche Funktionslosigkeit des Spielens der Tiere stellt bis zum Ende des Jahrhunderts einen offenbar selbst von überzeugten Evolutionstheoretikern nur wenig problematisierten Aspekt des Spielverhaltens dar.

H. Spencer: Theorie des Energieüberschusses

Als eine eigene Verhaltensweise wird das Spielverhalten von H. Spencer behandelt. Im Gegensatz zu anderem Verhalten erfüllt das Spielen nach Spencer allein proximate Ziele (»proximate ends«) und liefert keinen ultimaten Nutzen (»ulterior benefits«). Ein Spielverhalten finde sich allein bei »höheren« Tieren, denn bei den »niederen« würden alle Kräfte für die Erfüllung der zur Lebenserhaltung notwendigen Funktionen eingesetzt. Bei den höheren Tieren würden dagegen überschüssige Energien (»overflowing energies«) vorliegen, die in den Spielen als freie Energie zum Ausdruck kämen (»an energy somewhat in excess of immediate needs«).[8]

Übungstheorien

Neben Spencers Theorie des Spiels als Ausdruck einer Überschussenergie bezieht sich die am weitesten

verbreitete funktionale Deutung des Spielens auf die Einübung von später wichtigen Bewegungsabläufen. W.L. Lindsay spricht als guter Darwinist 1879 von einem *Selbst-Unterricht*, der die jungen Tiere für den Kampf ums Überleben trainiert: »Self-tuition includes systematic muscular exercise. [...] The play of all young animals is to be regarded as an important part of physical education, as a means of imparting or developing that bodily agility which is so necessary in the struggle for life«.[9]

Ausgebaut wird diese Übungstheorie des Spielens in der ersten großen Monografie über das Spielen der Tiere, die K. Groos 1896 verfasst. Groos kennzeichnet das Spielen zunächst negativ: »es gehört nicht zu den Tätigkeiten, die ›direkt erhaltungsmäßig‹ sind oder ›direkten biologischen Wert‹ besitzen«.[10] Dem »Charakter anscheinender Zwecklosigkeit« des Spielens stehe allerdings entgegen, dass ihm von Groos ein »indirekter Nutzen« im Sinne von »Einübungen und Vorübungen« für das spätere überlebensdienliche Verhalten zugeschrieben wird. Zwar sieht Groos das Spielen als Ausdruck einer ↑»Selbstdarstellung«. Insofern es eine Einübung in spätere Verhaltensweisen ermöglicht, ist es aber trotzdem funktional der Selbsterhaltung der Tiere untergeordnet. Groos kritisiert daher auch die Überschusstheorie Spencers, die seiner Ansicht nach keine befriedigende biologische (d.h. funktionale) Erklärung des Spielens leistet, weil sie keine Erklärung seiner Bedeutung gebe.

Als unmittelbares Motiv für das Spielen konstatiert Groos ein »Lustgefühl […], das auf der Befriedigung des Instinctes beruht«.[11] Außerdem liegt nach Groos auch eine »Lust in der energischen Thätigkeit als solcher« vor.[12] Diese Lustkomponente des Spielens ermöglicht Groos auch eine Erklärung für das Spielen nicht nur der jungen Tiere, die Bewegungen einüben müssen, sondern auch der ausgewachsenen zu geben. Nach Groos gibt es eine »›Freude am Ursache-sein‹ (am Können, an der Macht)«, eine Freude »über den eigenen Körper und über fremde Objecte«.[13]

K. Bühler verwendet später für diese unmittelbare Lust am Spiel (von Tieren und Menschen) den Ausdruck ***Funktionslust***[14] – ein Wort, das bereits seit Ende des 19. Jahrhunderts für eine besondere Form der Lust in Gebrauch ist. A. Döring hält die Funktionslust 1890 für ein beim Menschen universales Phänomen: »Das Gebiet der seelischen Funktionslust ist schlechthin unbegrenzt; es giebt keinen empirischen Gefühlsvorgang […] an dem sie nicht in irgend einem Maße Anteil hätte«.[15] In einer Aristoteles-Interpretation – »Daß aber jeder Sinn seine Lust hat, ist klar«[16] – deutet Döring sie später allgemein als diejenige Lust, »die Begleiterscheinung der Betätigung eines

Abb. 488. Zwei spielende Polarfüchse (aus Tembrock, G. (1960). Spielverhalten und vergleichende Ethologie. Beobachtungen zum Spiel von Alopex lagopus (L.). Z. Säugetierkde. 25, 1-14: 6).

vorhandenen Vermögens ist, z.B. der Sinne«.[17] Gern verwendet wird der Begriff der Funktionslust auch von K. Lorenz (1961: »Funktionslust […:] jene Freude an erlernten, gekonnten Funktionen, die mit der Größe der gemeisterten Schwierigkeiten wächst«[18]; 1973: »Mensch und Vogel zeigen Appetenz nach Nachahmung und obliegen ihr ohne Einsicht in ihren Zweck, rein um der Funktionslust willen«[19]). Von seiner fünfjährigen Tochter berichtet Lorenz 1937 eine Umkehrung der teleologischen Ordnung beim Pflücken von Beeren: Man könne sagen, dass sie »nicht des Essens halber Beeren pflückte, sondern sie des Pflückens halber aß«.[20] Bis in die Gegenwart wird auf der reinen Bewegungslust ein Ansatz zur Deutung des Spielens verfolgt: die *autotelische Spieltheorie*, nach der der Zweck des Spielens im Spielen selbst liegt (vgl. Tab. 264).[21]

Ausgeprägter noch als Groos diskutiert der Verhaltensforscher C. Lloyd Morgan im Jahr 1900 die Spiele der Tiere vor dem Hintergrund der Evolutionstheorie: Die Freude (»pleasure«) der Tiere beim Spiel und bei anderen nützlichen Aktivitäten ist für Morgan der psychologische, die Motivation des Individuums bedingende Aspekt des dahinter stehenden biologischen Ziels der Erhaltung des Individuums und der Art (»the purpose of behaviour as viewed from the psychological aspect«[22]).

Weitere Theorieansätze

Neben den vorherrschenden Deutungen des Spielens als Ausdruck eines Energieüberschusses oder eines Lernverhaltens werden seit Ende des 19. Jahrhunderts andere Theorien entwickelt, die das Spielen auf unterschiedlichste Weise interpretieren[23]: G.S. Hall wendet sich 1904 gegen Groos' Theorie und sieht

»[T]hose actions [...] which constitute play [...] do not refer to ulterior benefits – the proximate ends are the only ends. [They are due to] an energy somewhat in excess of immediate needs« (Spencer 1870/81, 628f.).

»[F]ree self expression for the pleasure of expression« (Seashore 1913, 31).

»Was ist ›Spiel‹? Freie, selbstzweckliche Tätigkeit – so muß man wohl definieren, wenn man den beim Spielen vorhandenen Bewußtseinszustand charakterisieren will. Selbstzwecklich ist die Tätigkeit, d.h. ganz in sich selbst befriedigt, nicht auf die Erreichung eines außerhalb ihrer selbst liegenden Zieles gerichtet […]. Nur dasjenige Wesen kann spielen, dessen Bewußtsein nicht ganz gebeugt ist unter das ›Joch der Notdurft‹, unter den Ernst des Daseinskampfes. Der Zweck des Spiels ist im Bewußtsein des Spielenden erreicht und erschöpft, wenn das Spiel erledigt ist« (Stern 1914, 212).

»[T]hose activities which are not consciously performed for the sake of any result beyond themselves; activities which are enjoyable in their own execution without reference to ulterior purpose« (Dewey 1918, 725).

»[A]ny action which is performed as an outlet for surplus energy which is not required by the animal for its immediate vital activities such as collecting food, eating, mating, nursing and other activities which further its own survival and that of its species. The activities thus lack obvious purposiveness and seem to be performed for their own sake« (Bolwig 1963, 314f.).

»Verhalten der Tiere im Spiel mit folgenden Kriterien: Dem Spielen fehlt der spezifische Ernstbezug, und die gesetzmäßige Reihenfolge der Appetenzen und Instinktbewegungen sind aufgelöst; das Spiel tritt nur in Aktion, solange keine echte Instinkthandlung aktiviert ist; es hat kein außerhalb liegendes Ziel; es ist oft wiederholbar; es ist objektbezogen; im Spiel bleiben soziale Hemmungen erhalten; zu ihm gehört meist ein der Neugier entsprechendes Probieren; das Spiel ist lustbetont. Spiele sind Verhaltensabläufe, deren Funktion weder aus den Handlungen noch aus ihren Effekten unmittelbar abgelesen werden kann« (ABC Biologie 1967, 776).

»[B]ehavior with no immediate reward other than its performance« (Rasa 1971, 99).

»Play is all motor activity performed postnatally that appears to be purposeless, in which motor patterns from other contexts may often be used in modified forms and altered temporal sequencing« (Bekoff & Byers 1981, 300).

»[B]ehavior that functions to develop, practice, or maintain physical or cognitive abilities and social relationships, including both tactics and strategies, by varying, repeating, and/or recombining already functional subsequences of behavior outside their primary context« (Fagen 1981, 65).

»Play is all motor activity performed postnatally that appears to an observer to have no obvious immediate benefits for the player, in which motor patterns resembling those used in serious functional contexts may be used in modified form. The motor acts constituting play have some or all of the following structural characteristics: exaggeration of movements, repetition of motor acts, and fragmentation or disordering of sequences of motor acts« (Martin & Caro 1985, 65).

»Verhaltensmuster, die keinem Funktionsdruck im Kontext der Funktionskreise unterliegen, sondern der fakultativen Erfahrungserweiterung im Wahrnehmungs- und motorischen Aktionsbereich dienen« (ABC Biologie 1967/86, II, 832).

»Play is improvised performance, with variations, of skilled motor and communicative actions in a context separate from the environment in which behavior including these actions proximately increases reproductive success« (Fagen 1993, 182).

»[A]ctivity that imitates elements of goal-directed behavior but does not lead to an immediate goal« (Maier 1998, 63).

»Play is repeated, incompletely functional behavior differing from more serious versions structurally, contextually, or ontogenetically, and initiated voluntary when an animal is in a relaxed or low-stress setting« (Burghardt 2005, 82).

Tab. 264. Definitionen des Spielbegriffs.

das Spielen nicht als Übung für die Zukunft, sondern als Relikt aus der Vergangenheit; gemäß seiner *Rekapitulationstheorie* soll es ähnlich wie rudimentäre Organe eine durch die Evolutionsgeschichte bedingte, aber gegenwärtig funktionsfreie Rolle in den Organismen spielen: »I regard play as the motor habits and spirits of the past of the race, persisting in the present, as rudimentary functions sometimes of and always akin to rudimentary organs«.[24]

H.A. Carr sieht das Spielen in seiner *Erholungstheorie* als Phasen der Erholung des Körpers an, in denen schädliche Substanzen im Körper abgebaut werden können.[25] Außerdem liefert er auch Grundlagen für die später vielfach vertretene *Sozialisierungstheorie*, der zufolge das Spielen eine Einübung in die verschiedenen Rollen der sozialen Gruppe leistet (»the habits of emotional control, of co-operation, subordination and obedience to authority«).[26]

Spielen als Luxus?

Die funktionale Deutung des Spiels der Tiere bleibt aber auch im 20. Jahrhundert umstritten. Auf der einen

Seite wird die Auffassung vertreten, zumindest bei einigen Spielen handele es sich um »Luxusbildungen« (↑Selbstdarstellung).[27] In besonders extremer Weise behauptet etwa J.A. Bierens de Haan 1932, das Spiel der Tiere sei »ohne irgendeinen Nutzwert« und offenbare den »Luxuscharakter mancher tierischer Handlungen«[28]; »Das tierische Spiel ist nutzlos, hat seinen Zweck nur in sich selbst«.[29] Er begründet dies damit, dass eine Reifung von Instinkthandlungen auch ohne Spielen erfolgen könne, die Funktion des Spielens für die Einübung von Bewegungen also nicht immer vorliege. In ähnlicher Weise ist I. Eibl-Eibesfeldt 1950 der Auffassung, die Bewegungen im Spiel würden »um ihrer selbst willen«[30] geschehen, eben aus einer »Funktionslust«. Für D. Morris gelten 1962 auch die von Affen spontan angefertigten Zeichnungen als »Aktivität um ihrer selbst willen«, weil sie »kein unmittelbares biologisches Ziel haben«.[31]

Auf der anderen Seite wird aber auch weiterhin, im Anschluss an Groos, darauf hingewiesen, dass das Spielen eine Funktion für die Einübung von Verhaltensweisen spielen kann. So wird die funktionale Komponente im Spielen betont, wenn Eibl-Eibesfeldt bemerkt, im Spiel könne die »plastische Kombination verschiedener Bewegungsweisen« geübt werden[32], und wenn Morris der Ansicht ist, die selbstgenügsame Aktivität halte das Tier gesund und »stärkt seine körperliche und mentale Konstitution für den Lebenskampf«[33].

Funktionalistische Theorien

Im Rahmen von biologischen Analysen dominieren bis in die Gegenwart funktionalistische Deutungen des Spielens bei Tieren. Methodisch können diese bereits insofern favorisiert werden, als es den systematischen Ansatz der Biologie ausmacht, die Natur nach Funktionsbezügen zu analysieren, die durch Selektion entstanden sind.

In seiner umfangreichen Darstellung des Spielverhaltens bei Tieren gibt R. Fagen, einer der führenden biologischen Spielforscher, 1981 eine stark funktionalistische Definition des Spielverhaltens, die er auch in späteren Definitionen beibehält (vgl. Tab. 264).[34] Um der Diversität des Gegenstandes gerecht zu werden, plädiert Fagen zwar für eine offene Definition. Er hält in seinem Vorschlag zur Begriffsbestimmung aber daran fest, das Spielen funktional nicht jenseits der biologischen Zwecke der Selbsterhaltung und Fortpflanzung zu stellen.

In diese Richtung weisen auch die Deutungen des Spiels, die im Rahmen der Evolutionären Psychologie (↑Kulturwissenschaft) entwickelt werden. L. Cosmides und J. Tooby, zwei Hauptvertreter dieses

1. Keine unmittelbare, offensichtliche Funktion
2. Hohe Variabilität
3. Schnelle und energieaufwändige Durchführung
4. Übertriebene, unvollständige oder ungeschickte Aufführung
5. Bei jungen Tieren am meisten verbreitet
6. Fehlen in Kontexten mit festen sozialen Rollen
7. Besondere Spiel-Signale
8. Vermischung von Verhaltensmustern aus verschiedenen Kontexten
9. Weitgehendes Fehlen von Drohung und Unterwerfung
10. Weitgehendes Fehlen von Endhandlungen
11. Stimulationssuche
12. Affektiv angenehm

Tab. 265. Merkmale des Spielverhaltens (nach Burghardt, G.M. (1984). On the origins of play. In: Smith, P.K. (ed.). Play in Animals and Humans, 5-41; ders. (2005). The Genesis of Animal Play: 65).

Ansatzes, schlagen im Jahr 2000 vor, zwischen zwei Modi des Vorliegens von Anpassungen zu unterscheiden, einem *funktionalen Modus* (»functional mode«), der den normalen Anwendungsfall einer Anpassung darstellt, und einem *Organisationsmodus* (»organizational mode«), dem Modus zur Perfektionierung und Koordination von Verhaltensmustern.[35] Auch das Spiel kann dem Organisationsmodus zugeordnet werden: In ihm vollzieht sich zwar keine unmittelbar dem Überleben und der Fortpflanzung dienliche Aktivität, aber doch ein vermittelt funktionales Geschehen, das in der Perfektionierung von Bewegungsabläufen und einer Integration und Koordination von Verhaltensweisen besteht.

Probleme der Definition

Probleme in der Definition von ›Spiel‹ ergeben sich daraus, dass die damit bezeichneten Verhaltensweisen hinsichtlich ihrer Struktur sehr verschieden sind; ›Spiel‹ stellt also insofern eine sehr heterogene Kategorie dar (wie allerdings auch viele andere Verhaltenskategorien; ↑Verhalten).[36] ›Spiel‹ bildet wesentlich eine funktionale Kategorie und ist über ein negatives Kriterium definiert: das Fehlen einer Nützlichkeit und Überlebensdienlichkeit in dem Kontext, in dem ausgeführt wird. Aufgrund der Schwierigkeiten der Definition wird von manchen Verhaltensforschern bezweifelt, dass ›Spiel‹ tatsächlich eine einheitliche Verhaltenskategorie bildet.[37]

Die Definitionsprobleme ergeben sich auch aus der Schwierigkeit, bestimmte Verhaltensweisen aus der Kategorie des Spielens auszuschließen, z.B. die stereotypen Bewegungsmuster, die bei Tieren in Gefangenschaft auftreten. Auch diese weisen viele strukturelle Merkmale des Spielverhaltens auf (z.B. die Übertreibung, Repitition, Fragmentation und Ordnungsstörung des normalen Verhaltensablaufs) – und doch gelten sie aus funktionaler Perspektive nicht als Spielen.[38]

Von anderen Autoren wird auf die ausgeprägte subjektive Komponente des Spielens hingewiesen: In vielen Beschreibungen des Spielens bei Tieren bildet die lustvolle Freiwilligkeit und das Spaßhaben einen wesentlichen Charakter des Verhaltens.[39] Weil das echte Spielen intentional sein müsse, wird von manchen Autoren weiter argumentiert, evolutionäre und ethologische Analysen seien insgesamt wenig tragfähig zur Analyse des Phänomens.[40]

Für den methodisch auf Funktionsanalysen ausgerichteten Ansatz der Biologie müssen alle Bestimmungen des Spielens als unzulänglich gelten, die den Selbstzweckcharakter dieser Tätigkeit in den Mittelpunkt stellen (vgl. z.B. die Definitionen von Seashore, Stern und Dewey in Tab. 264).[41] »Selbstzweckliche Tätigkeit« (Stern) kann das Spielen in biologischer Perspektive nur im Moment seiner Ausführung sein; letztlich ist es aber funktional zu integrieren in die organischen Funktionsbezüge und deren universale Ausrichtung auf die ultimaten Zwecke, die der Biologie ihre systematische Ordnung geben: Selbsterhaltung und Fortpflanzung.

Kennzeichen des Spielens

Verbreitet ist es, Spielen nicht über die Struktur des Verhaltens, sondern seine Funktion, oder genauer gesagt seine situative Funktionslosigkeit zu definieren. Es wird aber daneben auch versucht, strukturelle Merkmale als allgemeine Kriterien von Spielverhalten zu identifizieren. Dazu zählen die übertriebene Ausführung der Bewegung, ihre Wiederholung, Fragmentierung oder gestörte Ordnung (vgl. die Definition von Martin und Caro 1985 in Tab. 264). Diese Merkmale gelten v.a. für Bewegungs- und Selbst-Spiele: Übertreibung und Wiederholung normaler Bewegungsabläufe zeigen sich u.a. in Rotations- oder Hin- und Herbewegungen des Körpers wie Rollen oder Kopfschütteln.[42] Spiele im sozialen Kontext sind durch das Fehlen von klaren Dominanzhierarchien, häufigen Rollentausch und »Fairness« gekennzeichnet, insofern verletzende Waffen nicht eingesetzt werden oder stärkere Tiere sich selbst handikappen.[43]

Aufbauend v.a. auf den Arbeiten I. Eibl-Eibesfeldts[44] gibt M. Meyer-Holzapfel 1956 einen Überblick über die verschiedenen Arten des Spielens bei Säugetieren. Statt eine Definition des Spielens zu liefern, führt sie eine Liste von Kennzeichen des Spielverhaltens an. Diese lautet: »1. Dem Spiel fehlt der spezifische Ernstbezug«, »2. Die gesetzmäßige Reihenfolge der Appetenzen und Instinktbewegungen ist im Spiel aufgelöst«, »3. Das Spiel tritt nur in Aktion, solange keine echte Instinkthandlung aktiviert ist«, »4. Das Spiel hat kein außerhalb liegendes Ziel«, »5. Das Spiel ist oft wiederholbar«, »6. Das Spiel ist objektbezogen«, »7. Im Spiel bleiben die sozialen Hemmungen erhalten«, »8. Zum Spielen gehört meist ein der Neugier entspringendes Probieren« und »9. Das Spiel ist lustbetont«.[45]

In zeitlicher Hinsicht verbringen die Organismen vieler untersuchter Arten einen nicht unerheblichen Anteil ihrer Aktivitäten mit Spielen: Bei fast allen Arten, bei denen das Spielen näher untersucht wurde, wird es zu etwa 1-10% der Zeit betrieben.[46] Besonders Lokomotionsspiele bei jungen Affen können aber bis zu über 90% der Zeit in Anspruch nehmen.[47]

Von der Neugier zur Kultur

Eine besondere Verbindung weist das Spielen zum Neugier- und Erkundungsverhalten auf, andererseits ist aber nicht jedes Neugierverhalten auch ein Spielen.[48] Meist wird das Spielen als eine Kategorie von ↑Verhalten verstanden, daneben kann es aber auch als ein soziales Verhältnis oder ein mentaler Zustand angesehen werden.[49] Als ausgemacht gilt es außerdem, dass Spielen sowohl eine Voraussetzung als auch eine integrale Komponente von ↑Kultur darstellt. Biologisch gesehen bleibt das Spielen aber gleichsam auf halber Strecke auf dem Weg zur Kultur stehen: Dem Spielen (der Tiere) kommt zwar im unmittelbaren Kontext seiner Ausführung keine Funktion im Hinblick auf die ultimaten biologischen Funktionen zu, im weiteren Kontext kann es aber durchaus auf diese Funktionen bezogen werden (im Sinne eines Trainings) – für kulturelles Handeln gilt dies jedoch nicht: Es hat sich nicht nur hinsichtlich der proximaten, sondern auch der ultimaten Funktionen von den biologischen Bezügen befreit.

Typen des Spielens

Verschiedene einfache Einteilungen des Spiels sind vorgeschlagen worden. Dem Inhalt des Spiels nach unterscheidet Meyer-Holzapfel 1956 Bewegungsspiele, Kampfspiele, Fluchtspiele, Jagd-, Fang- und Fressspiele sowie individuelle Spiele.[50]

Verbreitet ist daneben eine Dreiteilung von Typen des Spielens: *soziales Spielen* (»social play«) mit Artgenossen, *Objektspielen* (»object play«) mit leblosen Objekten und *Bewegungsspielen* (»locomotor play«), u.a. einem schnellen Laufen.[51] Die Kategorie des *Selbst-Spiels* (»self-play«) überschneidet sich mit den beiden letzten Formen. Besonders das physische Training als Funktion des Bewegungsspielens ist gut untersucht und vielfach bestätigt.[52]

Vielfältiger Gegenstand

Die empirische Untersuchung und theoretische Deutung des Spielens wird bis in die jüngste Vergangenheit intensiv fortgesetzt. Neben den weiterhin vertretenen älteren Theorien, nach denen das Spielen Ausdruck überschüssiger Energien ist[53] oder dem motorischen Training in sensitiven Phasen der Entwicklung dient[54], werden dabei auch Ansätze diskutiert, die das Spielen im Zusammenhang der sozialen Selbsteinschätzung interpretieren (Thompson 1998: »self-assessment hypothesis«)[55], oder andere, die es als Strategie zur Lebensbewältigung in einer komplexen, aus unerwarteten Situationen bestehenden Umwelt verstehen (Špinka et al. 2001: »training for the unexpected hypothesis«)[56]. Auch der Einfluss des Spielens auf die Evolution des Bewusstseins ist Gegenstand von Überlegungen.[57] Spielen wird dabei nicht nur bei Vögeln und Säugetieren, sondern auch bei anderen Wirbeltieren, wie z.B. Schildkröten oder Wirbellosen wie Tintenfischen, beschrieben.[58] Ihm wird dabei nicht nur eine Rolle bei der Reifung von Verhaltensweisen zugeschrieben, sondern auch bei der Bewahrung von komplexen Bewegungsmustern, die im Spielen ständig trainiert werden.

Nachweise

1 Schiller, F. (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen (NA, Bd. 20, 309-412): 359.
2 a.a.O.: 406.
3 Jean Paul (1807/14). Levana oder Erziehlehre: 165 (§ 49).
4 Fröbel, F. (1840). Bewegungsspiele aus dem Leben und Spielen des Kindes entwickelt (Ausgewählte Schriften, Bd. 3, Stuttgart 1982, 52-85): 52.
5 Thompson, E.P. (1851). The Passions of Animals; vgl. Burghardt, G.M. (2005). The Genesis of Animal Play: 25.
6 Romanes, G.J. (1883). Mental Evolution in Animals; Büchner, L. (1876). Aus dem Geistesleben der Thiere oder Staaten und Thaten der Kleinen; Lindsay, W.L. (1879). Mind in the Lower Animals in Health and Disease.
7 Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, 2 vols.: I, 39.
8 Spencer, H. (1870/81). Principles of Psychology, 2 vols.: II, 628f.
9 Lindsay (1879): 280.
10 Groos, K. (1896/1907). Die Spiele der Tiere: 309.
11 Groos (1896): 293.
12 a.a.O.: 294.
13 a.a.O.: 295.
14 Bühler, K. (1918). Die geistige Entwicklung des Kindes: 209.
15 Döring, A. (1890). Die ästhetischen Gefühle. Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane 1, 161-186: 166.
16 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1174b26 (X, 4).
17 Döring, A. (1903). Geschichte der griechischen Philosophie, Bd. 2: 47; vgl. Utitz, E. (1911). Die Funktionsfreuden im aesthetischen Verhalten: 1; 2.
18 Lorenz, K. (1961). Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens (Über tierisches und menschliches Verhalten. Gesammelte Abhandlungen, Bd. II, München 1965, 301-358): 337.
19 Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels: 220; vgl. ders. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 251; 265.
20 Lorenz, K. (1937). Über die Bildung des Instinktbegriffes (Über tierisches und menschliches Verhalten. Gesammelte Abhandlungen, Bd. I, München 1965, 283-342): 324.
21 Vgl. Mitchell, R.W. (1990). A theory of play. In: Bekoff, M. & Jamieson, D. (eds.). Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior, vol. 1, 197-227.
22 Lloyd Morgan, C. (1900). Animal Behaviour: 316; vgl. 287.
23 Vgl. Burghardt, G.M. (2005). The Genesis of Animal Play: 34ff.
24 Hall, G.S. (1904). Adolescence: 202.
25 Carr, H.A. (1902). The survival values of play. Investigations of the Department of Psychology and Education of the University of Colorado 1(2), 1-47.
26 a.a.O.: 23.
27 Krieg, H. (1937). Luxusbildungen bei Tieren unter besonderer Berücksichtigung der luftlebenden Wirbeltiere.

Zool. Jahrb. (Abt. Systematik) 69, 303-318: 306.
28 Bierens de Haan, J.A. (1932). Über das sogenannte „Waschen" des Waschbären (*Procyon lotor*), nebst einigen Bemerkungen über die Formen und die Bedeutung der tierischen Spiele. Biolog. Zentralbl. 52, 329-343: 342.
29 Bierens de Haan, J.A. (1952). Das Spiel eines jungen solitären Schimpansen. Behaviour 4, 144-156: 146.
30 Eibl-Eibesfeldt, I. (1950). Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. Z. Tierpsych. 7, 558-587: 580.
31 Morris, D. (1962). The Biology of Art (dt. Biologie der Kunst, Düsseldorf 1963): 165.
32 Eibl-Eibesfeldt (1950): 580.
33 Morris (1962): 165.
34 Nachweise für Tab. 264: Spencer, H. (1870/81). Principles of Psychology, 2 vols.: II, 628f.; Seashore, C.E. (1913). Psychology in Daily Life (New York 1921): 31; vgl. 33; Stern, W. (1914). Psychologie der frühen Kindheit bis zum sechsten Lebensjahre (mit Benutzung ungedruckter Tagebücher von Clara Stern): 212; Dewey, J. (1918). Play. In: Monroe, P. (ed.). A Cyclopedia of Education, vol. 4, 725-727: 725; Bolwig, N. (1963). Bringing up a young monkey (*Erythrocebus patas*). Behaviour 21, 300-330: 314f.; Anonymus (1967). Spielverhalten. In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.). Brockhaus ABC Biologie: 776; Rasa, O.A.E. (1971). Social interaction and object manipulation in weaned pups of the Northern elephant seal *Mirounga angustirostris*. Z. Tierpsychol. 29, 82-102: 99; Bekoff, M. & Byers, J.A. (1981). A critical reanalysis of the ontogeny and phylogeny of mammalian social and locomotor play: an ethological hornet's nest. In: Immelmann, K. et al. (eds.). Behavioral Development, 296-337: 300; Fagen, R. (1981). Animal Play Behavior: 65; Martin, P. & Caro, T.M. (1985). On the function of play and its role in behavioral development. Adv. Stud. Behav. 15, 59-103: 65; Anonymus (1986). Spielverhalten. In: Stöcker, F.W. & Dietrich, G. (Hg.) (1967/86). Brockhaus ABC Biologie, 2 Bde.: II, 832; Fagen, R. (1993). Primate juveniles and primate play. In: Pereira, M.E. & Fairbanks, L.A. (eds.). Juvenile Primates. Life History, Development and Behavior, 182-196: 182; Maier, R. (1998). Comparative Animal Behavior: 63; Burghardt, G.M. (2005). The Genesis of Animal Play: 82.
35 Cosmides, L. & Tooby, J. (2000). Consider the source. The evolution of adaptations for recoupling and metarepresentations.In: Sperber, D. (ed.). Metarepresentations. A Multidisciplinary Perspective, 53-116; dies. (2001). Does beauty build adapted minds? In: Substance. A Review of Theory and Literary Criticism 94/95, 30, 6-25.
36 Hinde, R.A. (1966/70). Animal Behavior: 356.
37 Schlosberg, H. (1947). The concept of play. Psychol. Rev. 54, 229-231; Lazar, J.W. & Beckhorn, J.D. (1974). Social play or the development of social behavior in ferrets (*Mustela putorius*)? Amer. Zool. 14, 405-414.
38 Burghardt (2005): 61.
39 Spinka, M., Newberry, R.C. & Bekoff, M. (2001). Mammalian play: training for the unexpected. Quart. Rev. Biol. 76, 141-168.
40 Rosenberg, A. (1990). Is there an evolutionary biology of play? In: Bekoff, M. & Jamieson, D. (eds.). Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior, vol. 1, 180-197.
41 Vgl. Gilmore, J. (1966). Play, a special behavior. In: Haber, R.N. (ed.). Current Research in Motivation, 343-355: 343.
42 Wilson, S. & Kleiman, D. (1974). Eliciting play: a comparative study. Amer. Zool. 14, 341-370; Sade, D.S. (1973). An ethogram for rhesus monkeys, I. Antithetical contrasts in posture and movement. Amer. J. Phys. Anthropol. 38, 537-542.
43 Altmann, S.A. (1962). Social behavior of anthropoid primates: analysis of recent concepts. In: Bliss, E.L. (ed.). Roots of Behavior, 277-285.
44 Vgl. Eibl-Eibesfeldt, I. (1950). Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachses (*Meles meles* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spielens. Z. Tierpsych. 7, 327-355; ders. (1951). Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L.). Z. Tierpsychol. 8, 370-400.
45 Meyer-Holzapfel, M. (1956). Das Spiel bei Säugetieren. In: Handbuch der Zoologie, Bd. 8, 10 (5): 4-10.
46 Fagen, R. (1981). Animal Play Behavior: 273.
47 Baldwin, J.D. & Baldwin, J.I. (1973). Interactions between adult female and infant howling monkeys (*Alouatta palliata*). Folia Primatol. 20, 27-71.
48 Hutt, C. (1966). Exploration and play in children. Symp. Zool. Soc. London 18, 61-81.
49 Fagen (1981): 21.
50 Meyer-Holzapfel (1956).
51 Bekoff, M. & Byers, J.A. (1981). A critical reanalysis of the ontogeny and phylogeny of mammalian social and locomotor play: an ethological hornet's nest. In: Immelmann, K. et al. (eds.). Behavioral Development, 296-337: 300f.; Burghardt, G.M. (2005). The Genesis of Animal Play: 84-88.
52 Brownlee, A. (1954). Play in domestic cattle: an analysis of its nature. Br. Vet. J. 110, 48-68; Fagen, R. (1976). Exercise, play, and physical training in animals. In: Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H. (eds.). Perspectives in Ethology, vol. 2, 189-219.
53 Barber, N. (1991). Play and energy regulation in mammals. Quart. Rev. Biol. 66, 129-147.
54 Byers, J.A. (1998). Biological effects of locomotor play: getting into shape, or something more specific? In: Bekoff, A. & Byers, J.A. (eds.). Animal Play, 205-220.
55 Thompson, K.V. (1998). Self assessment in juvenile play. In: Bekoff, A. & Byers, J.A. (eds.). Animal Play, 183-204.
56 Špinka, M., Newberry, R.C. & Bekoff, M. (2001). Mammalian play: training for the unexpected. Quarterly Review of Biology 76, 141-168.
57 Burghardt, G.M. (1999). Conceptions of play and the evolution of animal minds. Evol. Cognit. 5, 115-123.
58 Vgl. Burghardt, G.M. (1996). Problems of reptile play: environmental enrichment and play behavior in a captive nile soft-shelled turtle, *Trionyx triunguis*. Zoo Biology 15, 223-238.

Literatur

Groos, K. (1896/1930). Die Spiele der Tiere.
Buytendijk, F.J.J. (1933). Wesen und Sinn des Spiels. Das Spielen des Menschen und der Tiere als Erscheinungsform der Lebenstriebe.
Bruner, J.S., Jolly, A. & Sylva, K. (eds.) (1976). Play. Its Role in Development and Evolution.
Müller-Schwarze, D. (ed.) (1978). Evolution of Play Behavior.
Fagen, R. (1981). Animal Play Behavior.
Bekoff, A. & Byers, J.A. (eds.) (1998). Animal Play.
Burghardt, G.M. (2005). The Genesis of Animal Play.

Stoffwechsel

Das Wort ›Stoffwechsel‹ ist ein zentraler biologischer Begriff, der Anfang des 19. Jahrhunderts geprägt wird.[1] Die als ›Stoffwechsel‹ bezeichnete Sache wird aber schon lange vorher diskutiert. Das Wort ›Stoff‹, von dem der biologische Ausdruck abgeleitet ist, wird erst im 17. Jahrhundert über das niederländische ›stoffe‹ aus dem italienischen ›stoffa‹ »Stoff, Gewebe« ins Deutsche entlehnt und findet zunächst in der Handwerker- und Kaufmannssprache zur Bezeichnung von Seidengewebe Verbreitung.

Frühe Wortverwendungen

Wohl unabhängig voneinander verwenden verschiedene Autoren den Ausdruck ›Stoffwechsel‹ im ersten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts. Unter diesen sind J.H.F. von Autenrieth 1802 (»Stoffwechsel«[2]), J.F. Ackermann 1804 (»Das organische Leben besteht eben sowohl, wie jede andere Veränderung in der Natur, durch den Stoffenwechsel, welcher in dem Raume Statt hat, den wir den Organismus nennen«[3]; 1806: »der bei jedem, organischen Leben vor sich gehende Stoffenwechsel«[4]), F.J. Gall et al. 1806 (»die Ablagerung der Knochenmasse, welche zu allen Zeiten den Stoffwechsel, auch in den Schedelknochen, unterhält«[5]), P.F. von Walther 1808 (zu physiologischen Umstellungen im Schlaf: »die Ernährung der Organe und der Stoffwechsel ist rascher, mehrere Absonderungen sind häufiger«[6]), F.L. Augustin 1809 (»Im Allgemeinen wird durch diesen Stoffwechsel der Organismus, wahrscheinlich ohngefähr in sieben Jahren (den Stufenjahren des Lebens, den Perioden der Pubertät), gänzlich erneuert«[7]), K.W. Hochstetter 1809 (»den beständigen Stoffwechsel unseres Körpers«)[8] und E. Bartels 1809 (»Stoffwechsel«[9]). (S.T. Sömmerring verwendet den Ausdruck, entgegen wiederholter Behauptung[10], wohl eher nicht.)

Veranlasst ist diese Wortprägung offenbar durch Beschreibungen des Phänomens am Ende des 18. Jahrhunderts. Diese stehen im Zusammenhang mit genaueren chemischen Analysen des Stoffumsatzes in der Atmung und ↑Ernährung. Der Stoffwechsel wird dabei als zentrales Merkmal der Lebewesen verstanden, durch das die Lebewesen sich erhalten. Gerade bekannte Ärzte und Physiologen beschreiben den Stoffwechsel im letzten Jahrzehnt des 18. Jahrhunderts. So heißt es 1795 bei C.W. Hufeland: »Unsre Bestandtheile wechseln unaufhörlich, werden uns durch Excretion entzogen, und durch Luft und Nahrung wiedergegeben, und die Operation des Lebens selbst supponirt einen beständigen Wechsel dieser Bestandtheile, folglich eine beständig neue Erzeugung und Schöpfung«.[11] Im gleichen Jahr konstatiert J.D. Brandis, in einem Tier bestehe »ein beständiger Wechsel der organischen Materie«, den er als Ergebnis der Wirkung einer »Lebenskraft« ansieht und für die Ursache der »thierischen Wärme« hält.[12] J.C. Reil spricht 1796 allgemein von einem »Wechsel der Materie« im lebendigen Körper.[13] J.F. Ackermann ist 1797 der Auffassung, gerade durch die »immerdaurende Zersetzung der Theile« werde das Leben unterhalten.[14] Und für J.S. d'Outrepont ist der »Wechsel der Materie« das »Mittel der Natur, durch welches sie die Actionen in den Organen bewürckt«.[15] »Mir scheint es, als wenn in dem Wechsel der Materie das ganze Geheimnis des Lebens sich auflöse; der Zweck desselben also der sey Leben würklich zu machen. […] der Wechsel der Materie [ist] die Ursache der Lebensäußerungen«.[16]

Nicht als Stoffaustausch, sondern als Stoffumwandlung versteht F. von Gruithuisen das Konzept des Stoffwechsels 1811. Er bestimmt den »Stoffwechsel« als Qualitätsänderung von Stoffen, z.B. im Übergang des »Tropfbarflüssigen« in die »festweiche Form« des Organischen. Die Stoffe werden dabei »im Organischen durch das Organische von einer Qualität in die andere geführt«.[17] »Mittelst des Zellengewebs und Stoffwechsels hat sich das Eindringen des Nahrungsstoffes in das Parenchyma des Polyps, das Ausdringen des Verbrauchten, und der oberflächliche Athmungsprozeß in Kreislauf, Lungensystem, Sekretionssystem und Lymphsystem

Der Stoffwechsel ist die Gesamtheit der Prozesse der Veränderung der von einem Organismus aus seiner Umwelt aufgenommenen Stoffe, deren Verwertung und eventuell Umwandlung zu körpereigenen Stoffen sowie des kontrollierten Abbaus und Austauschs der im Körper vorhandenen Stoffe.

Digestion (Quintilian 1. Jh.) *411*
Exkrement (Plinius um 79) *412*
Assimilation (Gilbertus Anglicus vor 1250) *411*
Verdauung (15. Jh.) *412*
Exkretion (Hermolaus Barbarus 1481) *412*
Sekretion (Laurentius Laurentianus 1494) *412*
Transpiration (16. Jh.) *413*
Selbstreproduktion (Schelling 1799) *419*
Dissimilation (Bichat 1800) *412*
Stoffwechsel (Autenrieth 1802) *410*
metabolisch (Schwann 1839) *412*
Metabolismus (Reich 1844) *412*
intermediärer Stoffwechsel (Lehmann 1852) *411*
Betriebsstoffwechsel (Pfeffer 1878) *417*
Anabolismus (Gaskell 1886) *412*
Katabolismus (Gaskell 1886) *412*
Baustoffwechsel (Pfeffer 1895) *417*

verwandelt«.[18] Im nervenphysiologischen Zusammenhang gebraucht C.G. Carus 1814 den Ausdruck (»der andauernde Stoffwechsel der Nervensubstanz« in der »Reproduction der Nerven«).[19] Im folgenden Jahr erscheint das Wort auch bei G.C.L. Sigwart.[20] Für Sigwart besteht der Stoffwechsel in der Entwicklung und Umwandlung der tierischen Gewebe, ihrem Abbau und Zerfall.

Bis zur Mitte des Jahrhunderts taucht das Wort nur sporadisch auf; es findet sich u.a. bei F. Tiedemann (1830 parallel zu »Austausch der Materie«)[21], J. Müller[22], C.G. Carus[23] und K.F. Burdach.[24] Für A.A. Berthold (1829) enthält der Begriff »Stoffwechsel« »die Annahme, daß nach einem bestimmten Zeitverlauf die Materie des Körpers eine andere sei, als sie vorher war«; man könne dies zwar nicht »streng und mathematisch beweisen«, es habe aber doch die größte Wahrscheinlichkeit »der Analogie und Induction nach«.[25] Eine empirische Evidenz für einen Stoffwechsel besteht nach Berthold in dem allmählichen Verschwinden eines Farbstoffs, der einem Organismus zugeführt werde.

Einen eigenen Eintrag erhält der Begriff 1844 in dem ›Encyclopädischen Wörterbuch der medicinischen Wissenschaften‹. Dort wird er zugleich über ›Stoffumwandlung‹ und ›Stoffaustausch‹ definiert: »Unter Stoffwechsel versteht man die Umsetzung der Körperbestandtheile in andere Formen und gleichzeitige Bildung von neuen homogenen Formen durch das beständige Hinzutreten nährender Substanzen«.[26] Später heißt es in dem Wörterbuch, der Stoffwechsel bestehe aus den »zwei Acten« der »Zersetzung und Neubildung«.[27]

J. von Liebig, auf den die Prägung des Wortes oft zurückgeführt wird, spricht meist von der ›Metamorphose‹ der Nahrung und verwendet den Ausdruck ›Stoffwechsel‹ nur sehr vereinzelt[28] (noch nicht in seiner ›Agriculturchemie‹ von 1840[29]).

»Innerer« und »äußerer« Stoffwechsel

Die beiden Aspekte der Stoffumwandlung und des Stoffaustauschs werden in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts terminologisch zu trennen versucht. Bei I. Döllinger heißt es 1819, die Verwandlung der Stoffe sei von »zweyerlei Art«: Es gebe einen »inneren« und »äußerlichen« Stoffwechsel. Für ersteren gelte »Im Innern des Leibes wandeln sich die Formen, unter welcher der Thierstoff erscheint, wechselweise in einander um, der einfache Thierstoff wird Blut, Nervenmark; das Blut, das Nervenmark wandeln sich wieder in einfachen Thierstoff um«. »Die zweyte Art des Stoffwechsels ist die äußerliche; der individuelle Thierleib setzt Stoffe an die äußere Natur ab, und nimmt dafür andere wieder auf«.[30] K.F. Burdach greift diese Terminologie 1840 auf. Der äußere Stoffwechsel besteht nach Burdach als Stoffaustausch zwischen »dem Organismus und der Außenwelt«, der innere Stoffwechsel dagegen als Stoffaustausch zwischen den verschiedenen »Gebilden« des Körpers.[31]

Die in einem Körper stattfindenden Stoffumwandlungen bezeichnet C.G. Lehmann 1852 mit dem Terminus ***intermediärer Stoffwechsel***.[32] Benannt ist für Lehmann damit »jener Umsatz, der im lebenden Organismus bis zu einem gewissen Grade unabhängig von Aufnahme und Ausgabe vor sich geht«[33]; bezeichnet seien damit die »Zwischenstufen der inneren Stoffbewegungen«[34].

Terminologie

Verschiedene einschlägige Termini stehen im Bedeutungsumfeld von ›Stoffwechsel‹. Aristoteles spricht von ›πεπτικός‹ für die Fähigkeit zur Aufbereitung der Nahrung durch Wärme, also im Sinne von »Kochen, Verdauung«.[35] Der römische Arzt Galen verwendet den Ausdruck ›ὁμόιωσις‹ mit der Bedeutung »Angleichung« oder »Assimilation«.[36] Einer der ältesten lateinischen Ausdrücke lautet ***Digestion***, der im klassischen Latein zunächst »Verteilung« bedeutet[37], bei Quintilian im ersten nachchristlichen Jahrhundert aber auch im Sinne von »Verdauung« verwendet wird[38] (vgl. auch den *virtus digestiva* von Albertus Magnus[39]). Seit der Mitte des 13. Jahrhunderts etabliert sich in lateinischen Texten – wohl als Übersetzung des griechischen ›ὁμόιωσις‹ – die Bezeichnung ***Assimilation*** (»assimilatio«, abgeleitet von lat. assimulatio »Ähnlichkeit, Einander-ähnlich-Machen«)[40], die seit Anfang des 17. Jahrhunderts auch im Englischen verwendet wird.[41]

In der Pflanzenphysiologie ist es in der Mitte des 19. Jahrhunderts üblich, die Assimilation in erster Linie mit der Produktion von Kohlenhydraten während der Photosynthese in Verbindung zu bringen.[42] W. Pfeffer hält es am Ende des Jahrhunderts aber für korrekter, unter der Assimilation jede Form der Produktion von komplexen organischen Stoffen zu verstehen (»diejenigen physiologischen Processe […], die im Organismus zur Herstellung von plastischen Stoffen dienen«[43]) – neben der »photosynthetischen Assimilation« steht nach Pfeffer u.a. die »chemosynthetische Assimilation«[44] (↑Ernährung).

X. Bichat ordnet im Jahr 1800 zur »Ordnung der Assimilation« die physiologischen Funktionen der Digestion, Zirkulation, Respiration und Nutrition. Dem stellt er die »Ordnung der Desassimilation« (»dèsassimilation«) gegenüber, zu der er die Funktionen der Absorption, Zirkulation, Exhalation und

Sekretion rechnet.[45] In der deutschen Übersetzung von Bichats Werk von 1802 wird das Begriffspaar *Assimilation* und ***Dissimilation*** verwendet (»Jene doppelte Bewegung der Assimilation und Dissimilation, deren Resultat Ernährung ist, hören nur mit dem Leben selbst auf«).[46] Diese Zweiteilung des Stoffwechselgeschehens in Auf- und Abbauprozesse findet im 19. Jahrhundert in verschiedenen Begriffspaaren ihren Ausdruck, so 1804 bei D. Troxler in der Opposition von »Assimilation und Egestion«[47] oder 1822 bei H.M.D. de Blainville in der Gegenüberstellung von »composition« und »décomposition«[48] oder »accroissement« und »décroissement«[49]. Erst am Ende des 19. Jahrhunderts setzt sich für diese zweite Ordnung die Bezeichnung ›Dissimilation‹ durch.[50] Das Begriffspaar *Assimilation*/*Dissimilation* bezieht E. Hering 1874 zunächst auf den Auf- und Abbau von »Sehsubstanzen«, die seiner Meinung nach der Farbwahrnehmung zu Grunde liegen.[51]

Der heute geläufigste Ausdruck ***Metabolismus*** (nach griech. ›μεταβολή‹ »Wechsel«) wird in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts gebildet. In einem deutschen Fremdwörterbuch erscheint der Ausdruck 1829 als Synonym von ›Metabole‹ in heilkundlicher Bedeutung und wird erläuter als »eine Umwandlung, Veränderung der Zeit, Luft od. Krankheit; auch eine Versetzung der Buchstaben«.[52] Einflussreich für den späteren biologischen Gebrauch wird T. Schwanns Formulierung von 1839, dass die Prozesse der chemischen Veränderung von Zellen »metabolische Erscheinungen« seien.[53] Im Anschluss daran erscheint das Substantiv ›Metabolismus‹ seit den 1840er Jahren im Deutschen (Reich 1844)[54], dann im Französischen (Milne-Edwards 1857: »métabolisme«)[55] und danach im Englischen (Foster 1878)[56].

Parallel zur Unterscheidung von Assimilation und Dissimilation etabliert sich seit Ende des 19. Jahrhunderts die Gegenüberstellung von ***Anabolismus***[57] im Sinne des aufbauenden Stoffwechsels und ***Katabolismus***[58] zur Bezeichnung des abbauenden, destruktiven Metabolismus. Die Unterscheidung wird 1886 von W.H. Gaskell eingeführt.

Das deutsche Wort ***Verdauung*** schließlich ist seit dem 15. Jahrhundert nachgewiesen (abgeleitet von dem Verb ›verdauen‹, mhd. ›verdöu[we]n‹, ahd. ›firdouwen‹ »verflüssigen, auflösen«; vgl. ›Tau‹). Der ›Zedler‹ definiert die Verdauung oder »Dauung« 1734 als »eine Arbeit des Magens, durch welche alle genossene Speiß und Tranck, vermittelst der natürlichen Wärme und Hülfe derer nahe dabey gelegenen Theile des Eingeweides, sonderlich der Leber, verzehret und zur Nahrung des Leibes geschickt gemacht werden«.[59]

Von einigen Autoren wird auch der für chemische Umsetzungen vielerlei Art verwendete Ausdruck *Fermentation* für den Stoffwechsel verwendet. Der Ausdruck hat antike Wurzeln (abgeleitet von lat. ›fervere‹ »kochen, wogen«) und bezieht sich auf das Entstehen von Gasen bei Prozessen der Gärung oder Fäulnis (analog zum Wasserdampf beim kochenden Wasser). Ableitungen des Wortes erscheinen z.B. bei Plinius im Zusammenhang mit der Brotsäuerung (»palamque est naturam [farinae] acore fermentari«[60]); im Mittelalter, besonders im Kontext der Alchemie, wird er für sehr verschiedene chemische Umwandlungsprozesse verwendet. Mitte des 17. Jahrhunderts identifiziert J.B. van Helmont besondere Stoffe der Verdauung und bezeichnet diese als *Fermente* (↑Molekularbiologie). Im Prozess der Alkoholgärung betrachtet van Helmont besonders die Ausscheidung der Kohlensäure und erklärt sie analog zum Aufgehen einer Saat (»imago fermenti impregnat massam semine«).[61] 1659 bezeichnet F. de le Boe Sylvius den Verdauungsvorgang, der den Stoffwechsel bewirkt, als *fermentatio*.[62]

Neben der Nahrungsaufnahme (↑Ernährung) und der Nahrungsumwandlung im Körper bildet auch die Abgabe der Abfallstoffe einen Teil des Stoffwechselgeschehens. Die abgegebenen Stoffe werden bereits im klassischen Latein ***Exkrement*** (Plinius: »excrementum«) genannt.[63] Der Vorgang der Abscheidung heißt spätestens seit den humanistischen Übersetzungen der klassischen griechischen Texte zur Naturlehre Ende des 15. Jahrhunderts ***Exkretion*** (Hermolaus Barbarus 1481: »excretio«[64]; im Französischen 1534 bei Rabelais: »excrétion des digestions naturelles«[65]). Das Wort ist abgeleitet von dem lateinischen Verb ›excrescere‹ mit der ursprünglichen Bedeutung »herauswachsen, emporwachsen, überhandnehmen«.

Parallel dazu wird – auch bereits von den Humanisten des späten 15. Jahrhunderts – von der ***Sekretion*** gesprochen (Laurentius Laurentianus 1494: »in secretione sanguis«[66]). Im klassischen Latein ist eine *secretio* eine Trennung in Teile oder Absonderung.[67] Regelmäßig verwendet wird ›Sekretion‹ im engeren physiologischen Kontext aber erst seit Mitte des 17. Jahrhunderts (engl.: Browne 1646: »secretion« für die Abscheidung von Flüssigkeit auf der Haut einer Kröte[68]; franz. Winslaw 1711 für die Trennung von Bestandteilen des Blutes, wie der Gallenflüssigkeit vom Rest des Blutes: »la separation de chacune de ces liqueurs du reste du sang a esté nommé *Secretion* par les anatomistes«[69]).

Eine explizite konzeptionelle Trennung der Sekretion (»sécrétion«) als Abscheidung von Flüssigkeiten im Körperinneren von der Exkretion (»excrétion«)

als äußere Stoffabsonderung vollzieht der französische Physiologe T. Bordeu 1752.[70] Die scharfe Abgrenzung dieser beiden Prozesse etabliert sich aber erst im 19. Jahrhundert. Am Ende des Jahrhunderts stellt für den Pflanzenphysiologen W. Pfeffer ein Exkret ein ausgeschiedenes »unnützes Nebenproduct« dar; ein Sekret spielt dagegen »eine Rolle im Dienste der Pflanze«, indem durch seine Wirkung in der Umwelt »die Existenzbedingungen für den Organismus erhalten werden sollen«.[71]

Eine besondere Form der Stoffausscheidung von Organismen stellt die ***Transpiration*** dar. Dieser Ausdruck (abgeleitet von lat. ›trans‹ »hindurch« und ›spirare‹ »hauchen, atmen«) wird im Französischen bereits seit Beginn des 16. Jahrhunderts verwendet. Er bezieht sich anfangs aber offenbar auf ein besonderes Verhalten von Blut und auf medizinische Techniken.[72] Im Englischen taucht der Ausdruck in botanischen Schriften seit Mitte des 16. Jahrhunderts auf.[73] Auf das Austreten von Schweiß aus den Poren der Haut von Tieren und Menschen wird das Wort offenbar erst Ende des 17. oder Anfang des 18. Jahrhunderts bezogen.[74] Anfang des 18. Jahrhunderts wird ›Transpiration‹ auch ins Deutsche entlehnt. Im botanischen Kontext erscheint der Ausdruck im Französischen im Vorwort von Buffons Übersetzung von S. Hales ›Vegetable Staticks‹ (1727).[75] Hales ist es, der den Nachweis erbringt, dass die höheren Pflanzen, anders als viele Tiere, kein Kreislaufsystem zum Transport von Nährstoffen nutzen, sondern von einem einseitig gerichteten Wasser- und Saftstrom durchflossen werden. Hales spricht dabei von der »Perspiration« der Pflanzen. In seinen Versuchen stellt Hales die konstante Aufnahme von Wasser durch die Wurzeln und die Abgabe durch die Blätter fest.[76]

Aristoteles und Erasistratos

Aristoteles weist auf die Notwendigkeit der Ernährung und des Stoffwechsels für den Fortbestand des Lebens einer Pflanze und eines Tieres hin: Pflanzen und Tiere würden sterben, wenn sie keine Nahrung erhalten, weil sie sich selbst konsumieren (»συντήκει γὰρ αὐτὰ ἑαυτά«).[77] Ebenso wie eine große Flamme eine kleine dadurch zerstöre, dass sie deren Brennstoff aufbraucht, würde auch die erste Ursache der Verdauung, die natürliche Wärme, die Materie zerstören, in der sie ihren Sitz hat, also den Leib der Pflanzen und Tiere. Die wesentliche Wirkung der Ernährung besteht demnach im Ersatz der durch die Lebensfunktionen verbrauchten Körpermaterie.

Der alexandrinische Arzt Erasistratos argumentiert im dritten vorchristlichen Jahrhundert, dass es ein Gleichgewicht zwischen dem Gewicht der aufgenommenen Nahrung und der abgegebenen Stoffe in einem Lebewesen geben müsse, wenn dieses sein Gewicht nicht ändere. Weil das Gewicht der Nahrung aber das der messbaren Ausscheidungen übersteigt, schließt Erasistratos auf eine sinnlich nicht erfassbare Menge von »Ausdünstungen«.[78] Im Zusammenhang dieser mechanisch-haushaltstechnischen Betrachtung von Lebewesen verwendet Erasistratos wohl als erster den Ausdruck *Ökonomie* (»οἰκονομία«) im physiologischen Kontext (↑Physiologie).[79]

Empirische Untersuchungen

Systematische Untersuchungen zum Stoffwechsel finden sich seit der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts. S. Santorio veröffentlicht 1614 die Ergebnisse von Messungen mit einer von ihm konstruierten und später so genannten *Stoffwechselwaage* zur Bestimmung des Stoffhaushaltes eines Organismus.[80] Mittels dieser Waage macht Santorio viele Experimente mit sich selbst, indem er das Gewicht seines Körpers und die Aufnahme von Nahrung und Flüssigkeiten sowie die Abgabe von Urin und Kot misst. Auch die nicht fühlbare Ausdünstung von Wasserdampf durch die Haut (»perspiratio insensibilis«) wird von Santorio zu messen versucht. Das nicht direkt beobachtete, sondern nur postulierte Phänomen des Stoffwechsels dient Santorio zur Erklärung für den dauerhaften Erhalt des lebendigen Körpers, der im Gegensatz zu dem Verfaulen des toten Fleisches steht: »Weil es täglich erneuert wird« lautet Santorios Antwort auf die Frage, warum das lebendige Fleisch nicht verfault (»Caro animata cur vivit & non putrescit ut mortua? quia quotidie renovatur«[81]).

Dieser postulierte permanente Austausch der Körpersubstanzen durch solche Stoffe, die über die Nahrung aufgenommen werden, wird im 17. Jahrhundert zu einem festen Bestandteil physiologischer Theorie. So bemerkt R. Descartes 1645 in einem Brief an D. Mesland, ihm erscheine das Wort ›Körper‹ in Bezug auf Lebewesen unangemessen, weil ein Körper durch eine bestimmte Menge Materie gekennzeichnet sei, die Materie eines Lebewesens aber beständig ausgetauscht werde (»cette matiere [d'un corps humain] change«). Die Einheit eines Menschen könne wegen des Wechsels seiner Stoffe daher nicht als die Einheit eines Körpers bestimmt werden, sondern werde durch die Seele gegeben.[82] Problematisch wird es für Descartes damit allerdings, die Einheit von nicht-menschlichen Lebewesen zu begründen, weil er diesen eine Seele abspricht; lediglich beiläufig führt er in anderem Zusammenhang das Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit der Körperteile an, um die Einheit eines Lebewesen in rein physiologischer Per-

Abb. 489. Die »Stoffwechselwaage« des italienischen Arztes S. Santorio. Santorio stellte fest, dass seine Exkremente weniger wogen als die von ihm aufgenommene Nahrung; weil er außerdem selbst nicht an Gewicht zunahm, schloss er, dass er weitere Materie auf anderem Wege, als »perspiratio insensibilis«, abgab (nach Santorio, S. (1626). Commentaria [...] Avicennae: 557; aus Taylor, G.R. (1963). The Science of Life, dt. Das Wissen vom Leben. Eine Bildgeschichte der Biologie, München 1963: 28).

spektive zu begründen[83]. Das Phänomen des Stoffwechsels bei allen Lebewesen wird von Descartes auch in anderen Schriften betont (1648: »il faut considerer que les parties de tous les corps qui ont vie, & qui s'entretiennent par la nourriture, c'est à dire des animaux & des plantes, sont en continuel changement«).[84]

Direkte Versuche zur Verdauung der Nahrung veröffentlicht R.-A.F. de Réaumur 1752.[85] Er lässt Vögel einen kleinen Schwamm herunterschlucken, der kurz danach mit Magensaft durchtränkt wieder ausgeworfen wird. Réaumur untersucht daraufhin den Einfluss dieses Saftes auf die Zersetzung der Nahrung der Vögel, z.B. zerriebene Samen. Als Ergebnis seiner Experimente stellt Réaumur fest, dass die Verdauung nicht allein in einer Zerkleinerung, sondern auch in einer chemischen Veränderung der Nahrung (»putrefactio«) besteht. Ähnliche Versuche stellt L. Spallanzani dreißig Jahre später an. Auch er untersucht die Verdauung, indem er kleine Nahrungsportionen mit einer Schnur verbindet, sie herunterschlucken lässt und nach einer bestimmten Zeit im Magen wieder herauszieht.[86]

Stoffwechsel als Stoffaustausch

Schon bevor der empirische Nachweis dafür erbracht wird, gilt eine Verbindung zwischen der Aufnahme von Stoffen und dem Austausch der Stoffe, die den Körper der Organismen ausmachen, als gesichert. Es wird also ein Zusammenhang hergestellt zwischen einerseits der Umwandlung der Stoffe im Organismus durch ihre Verdauung und andererseits dem Austausch der stofflichen Bestandteile des Organismus. Die Umwandlung der Nahrungsstoffe dient dem Organismus der Erneuerung seiner eigenen Stoffe.

Bis zum 18. Jahrhundert steht die Vorstellung der Selbsterneuerung der Organismen durch den beständigen Austausch ihrer Stoffe in erster Linie in einem theologischen Kontext. Der Erneuerung bedürftig, werden die Organismen in einer dauernden Abhängigkeit von Gott entworfen. Im 17. Jahrhundert erscheint in diesem Zusammenhang und im Kontext anderer theologischer Fragen wie der Auferstehung Jesu auch das Wort *Reproduktion* (↑Fortpflanzung).[87]

Locke und Leibniz: Identität trotz Stoffwechsels

Der Austausch der eigenen Stoffe des Organismus, der im Stoffwechsel vollzogen wird, wirft Fragen nach der Identität des Organismus auf: Wenn doch die Teile des Organismus stofflich nicht die gleichen bleiben, wie kann dann überhaupt die Identität eines Organismus bestimmt werden? Ausführlich nimmt sich Ende des 17. Jahrhunderts J. Locke dieser Frage an. Locke unterscheidet zwischen der Identität von Materieteilen (»particles of matter«) und von lebenden Wesen. Bei den Lebewesen bestehe die Identität nicht im Erhalt der gleichen Materieteile, sondern in etwas anderem: »For in them the variation of great particles of Matter alters not the Identity: an Oak, growing from a Plant to a great Tree, and then lopp'd, is still the same Oak […] though […] there may be a manifest change of the parts«.[88] Die Identität des Organismus sieht Locke in dem kontinuierlichen und organisierten Zusammenhang der Teile, die ihn im Laufe seines Lebens ausmachen. Zusammenfassend heißt es später: »An Animal is a living organized

Body; and consequently, the same Animal, as we have observed, is the same continued Life communicated to different Particles of Matter, as they happen successively to be united to that organiz'd living Body«.[89] Abweichend von dem späteren Verständnis schreibt Locke den einzelnen Teilen des Organismus ein Leben zu, das diesen mitgeteilt werde (»Life be communicated to new Particles of Matter«); darüber hinaus gebe es ein *gemeinsames Leben* (»Common Life«) der Teile in einem Organismus.[90]

Leibniz greift diese Analysen Lockes auf und führt sie fort. Er erläutert den Austausch der Stoffe in einem Organismus durch den Vergleich mit der Erhaltung menschlicher Artefakte: So wie ein Haus dadurch in seiner Form und Funktion erhalten wird, dass beständig an ihm ausgebessert wird, ihm also neue Stoffe hinzugefügt werden, müsse auch der Organismus einer kontinuierlichen Ausbesserung seiner verschlissenen Bestandteile unterliegen. Konkret vergleicht Leibniz den Organismus mit dem in der Antike diskutierten Fall des Schiffes des Theseus. Über Jahrhunderte ist dieses Schiff als heilige Reliquie in Athen gezeigt worden. Indem verwitterte Planken des Schiffskörpers beständig ausgetauscht wurden, wurde das Schiff in seiner Form erhalten, auch wenn sich seine Bestandteile, sein Material, fortlaufend änderte: »Ainsi il faut dire, que les corps organisés aussi bien que d'autres ne demeurent les mêmes qu'en apparence, et non pas en parlant avec rigueur. C'est à peu près comme un fleuve qui change tousjours d'eau, ou comme le navire de Thesée que les Atheniens reparoient tousjours«.[91]

Zunächst formuliert Leibniz (ebenso wie Locke) diese Einsicht für Pflanzen, deren lebenslanges Wachstum offensichtlich auf einer Stoffzunahme beruht, die durch eine Aufnahme und Eingliederung von Materie aus der Umwelt in den Organismus erfolgt. Trotz dieses Zuwachses an Stoffen und Änderung ihrer äußeren Form durch Wachstum und Entwicklung bleibe eine Pflanze aber die eine und gleiche, die sie seit ihrem Entstehen ist. Grund dieser Einheit ist für Locke und Leibniz die Daseinsweise des Lebewesens als dynamische ↑Organisation: »Ce qui constitue l'unité (identité) d'une même plante, est d'avoir une telle organisation de parties dans un seul corps, qui participe à une commune vie, ce qui dure pendant que la plante subsiste, quoyqu'elle change de parties«.[92] Weil der Prozess des Austauschs der Teile bei Tieren und Menschen der gleiche sei wie bei Pflanzen, und zwar auch in ihrem Erwachsenenalter ohne Veränderung der Form, gelte auch für die Identität des Menschen, dass diese trotz eines Wechsels der Teile erhalten bleibe, weil die wechselnden Teile im gleichen organisierten Körper vital vereinigt werden: »Cela monstre encor en quoy consiste l'identité du même homme, savoir en cela seul qu'il jouit de la même vie, continue par des particules de matière, qui sont dans un flux perpetuel, mais qui dans cette succession sont *vitalement* unies au même corps organisé«.[93]

Lavoisier: Chemie der Atmung

Die genaue chemische Natur des Stoffwechsels der Organismen bleibt bis zum Ende des 18. Jahrhunderts weitgehend Spekulation. Der Stoffwechsel wird zwar nach dem Modell einer Verbrennung bei Kerzen beschrieben: Wie bei der Kerze die Umwandlung des Wachses in einen anderen Stoff ihre besondere Leistung des Leuchtens ermögliche, so ermögliche die Nahrungsverwertung bei Lebewesen ihre besonderen Lebensaktivitäten. Die auch stoffliche Analogie der beiden Prozesse zeigt A.L. de Lavoisier am Ende des 18. Jahrhunderts. Zunächst gelingt Lavoisier der experimentelle Nachweis, dass bei jeder Verbrennung ein Stoff (Sauerstoff) verbraucht und ein anderer (Kohlendioxid) produziert wird.[94] Im Anschluss daran zeigt er die chemische Äquivalenz der Atmung (↑Ernährung/Atmung) mit diesem Prozess der Verbrennung:[95] In der Atmung werden die gleichen Stoffe verbraucht und freigesetzt wie bei anorganischen Verbrennungsprozessen. Die stoffliche Grundlage der Lebensfunktionen erscheint damit als die gleiche wie die anorganischer Prozesse. Lavoisier streicht dies deutlich heraus, indem er die Atmung als eine langsame Verbrennung beschreibt und die Lebewesen als brennbare Körper, die ebenso wie eine Kerze ihren eigenen Körper konsumieren: »la respiration n'est qu'une combustion lente de carbone et d'hydrogène, qui est semblable en tout à celle qui s'opère dans une lampe ou dans une bougie allumée [...] sous ce point de vue, les animaux qui respirent sont de véritables corps combustibles qui brûlent et se consument«.[96] Dass es gerade die Atmung ist, deren chemische Natur Lavoisier aufdeckt, wertet er selbst, angesichts des hohen symbolischen Gehalts dieses Prozesses, als einen entscheidenden Schritt auf dem Weg zu einer mechanistischen Theorie des Lebens (↑Ernährung/Atmung).

19. Jh.: Charakteristikum des Organischen

Als Summe der beiden komplementären Prozesse der Assimilation und Dissimilation stellt sich X. Bichat im Jahr 1800 den Stoffwechsel eines Organismus vor: »il transforme sans cesse en sa propre substance les molécules des corps voisins, et rejette ensuite des molécules lorsqu'elles lui sont devenues hétéro-

gènes«.[97] Die Stabilität des Organismus ergebe sich als Konsequenz dieser Prozesse: »son organisation reste toujours la même, mais ses éléments varient à chaque instant«.[98]

Von der romantischen Naturphilosophie in Deutschland werden diese Analysen des Stoffwechsels als Grundlage der Daseinsweise von Lebewesen aufgegriffen und weitergerührt. Der Stoffwechsel wird dabei als ein Charakteristikum des Organischen bestimmt: So wie das Verharren der Stoffe einen anorganischen Körper ausmache, so bilde ihr Wechsel das Wesen des Lebewesens. Lebewesen können sich also nur erhalten, indem sie ihren Stoffwechsel aktiv betreiben. Für I. Kant und den von ihm beeinflussten frühen Schelling spielt das Konzept des Stoffwechsels noch keine große Rolle in der Philosophie des Organischen. Kant konzipiert einen ↑Organismus als einen spezifischen Naturgegenstand aufgrund der Beziehung der ↑Wechselseitigkeit zwischen seinen Teilen. Zentral ist dabei die wechselseitige Erzeugung und Erhaltung der Teile, nicht aber der beständige Austausch ihrer Stoffe. Kant thematisiert den Stoffwechsel daher auch allein hinsichtlich der Veränderung der aufgenommenen Stoffe durch den Organismus (vgl. Tab. 266). Der Aspekt des ständigen Austauschs der Körperstoffe findet sich bei Kant dagegen kaum, bei Schelling wird er erst seit 1798 nach Anregung durch empirisch arbeitende Biologen von Bedeutung (v.a. durch Brandis 1795: »ein beständiger Wechsel der organischen Materie«[99]) (vgl. Tab. 266). Ab 1799 wird dieser Aspekt für Schelling sogar zentral, er bringt ihn mit seinen Termini der *Reproduktion* und *Selbstreproduktion* zum Ausdruck. 1799 schreibt Schelling: »Dadurch eben unterscheidet sich das Organische vom Todten, daß das Bestehen des erstern nicht ein wirkliches Seyn, sondern ein beständiges Reproducirtwerden (durch sich selbst) ist«.[100] Bei Schelling findet sich auch bereits der Terminus zur Bezeichnung dieser Daseinsform der Organismen, der später einschlägig wird: der des »dynamischen Gleichgewichts« (↑Gleichgewicht).[101]

Für K.F. Burdach (1810) beruht das Charakteristische der Organismen auf ihrer Aktivität, durch die sie überhaupt erst Bestand haben können. Die Existenz eines Organismus sei darauf angewiesen, »daß er ununterbrochen sich erzeugt; seine Materie wechselt continuirlich, aber ihr Verhältniß, namentlich ihre Form, bleibt continuirlich sich gleich; in ihm finden wir kein reines Seyn, sondern ein stetes Werden. Das Seyn ist also im Organismus durch Thätigkeit potenzirt, und ist ein und dasselbe mit der Thätigkeit, während in den einzelnen unorganischen Dingen das Seyn prävalirt, und die Thätigkeit getrennt von demselben hervortritt, und ihm entgegengesetzt ist«.[102] Weil »die Stoffe unaufhörlich wechseln«, bestimmt Burdach 1837 den Organismus ausdrücklich als eine Einheit der ↑Form, nicht der Materie.[103] Der Stoffwechsel, bestehend aus einem Durchgang von Stoffen durch den Körper, erhalte diesen nur in beständigem Materieaustausch: »Der Organismus ist ein Durchgangspunct für die Stoffe, und bleibt dabei immer derselbe: die organische Materie ist hiernach das unaufhörlich Vernichtete und wieder Gebildete, also das Vergängliche und Unwesentliche; die organische Form dagegen ist das Bleibende, Wesentliche«.[104]

Liebig und die Agrarchemie

Eine weitere Verbreitung und stärkere Einbindung in empirische Forschungsprogramme erfährt der Stoffwechselbegriff ausgehend von J. Liebigs Schriften über die Tier- und Pflanzenchemie, in denen er die Prozesse der Stoffaufnahme und -verarbeitung sowie den Nährstoffhaushalt bei Pflanzen diskutiert. Bei Liebig ist der Stoffwechsel mit zwei Prozessen verbunden: der Umwandlung von Stoffen (»daß ein Theil der Gebilde sich zu formlosen Stoffen umsetzt«) und dem Ersatz von Körperstoffen (»daß sie ihren Zustand des Lebens verlieren und wieder erneuert werden müssen«).[105] Er stellt das Konzept des Stoffwechsels in engen Zusammenhang mit den chemischen Vorgängen, die sich bei Ernährung und Atmung vollziehen. Wesentliche organische Funktionen sind nach Liebig allein aufgrund des Stoffwechsels möglich: Die »letzte Ursache« sowohl für die in einem Tierkörper erzeugte Wärme als auch für alle »Krafterzeugung« sei der Stoffwechsel, genauer: »die Wechselwirkung, welche die Bestandtheile der Speisen und der Sauerstoff der Luft auf einander ausüben. Die einzige bekannte und letzte Ursache der Lebensthätigkeit im Thier sowohl, wie in der Pflanze ist ein chemischer Proceß«.[106]

Von den materialistisch orientierten populären Philosophen um die Jahrhundertmitte wird die Lehre des Stoffwechsels aufgegriffen, so von 1852 J. Moleschott[107] und 1855 von L. Büchner[108]. Moleschott geht dabei so weit, das Leben insgesamt mit dem Stoffwechsel zu identifizieren (»Zum Leben, das heißt zum Stoffwechsel«[109]; vgl. Tab. 266).

Von seinem allgemeinen Prinzip der Energieerhaltung aus beurteilt J.R. Mayer 1845 den Stoffwechsel des Organischen. Er bestimmt das Wachstum der Pflanzen als eine Umwandlung der Lichtenergie in chemische Energie; das Leben der Tiere besteht im Anschluss daran in der Umwandlung der über die Nahrung aufgenommenen chemischen Energie in Bewegungs- und Wärmeenergie.[110]

Bau- und Betriebsstoffwechsel

Seit seiner Einführung ist der Begriff des Stoffwechsels mehrdeutig, insofern er einerseits die chemische Umwandlung von Stoffen im Rahmen der Ernährung und Exkretion von Stoffen durch die Organismen und andererseits den Austausch der Stoffe, aus denen die Organismen selbst aufgebaut sind, bezeichnet. Erst Ende des 19. Jahrhunderts etabliert sich eine terminologische Unterscheidung für diese beiden Typen oder Aspekte des Stoffwechsels: die Differenzierung zwischen *Baustoffwechsel* und *Betriebsstoffwechsel* (↑Physiologie: Tab. 229). Der Terminus ***Betriebsstoffwechsel*** wird 1878 von dem Pflanzenphysiologen W. Pfeffer eingeführt, der ihn an dieser Stelle mit der Atmung der Pflanzen identifiziert: »Als ›Athmung‹ oder ›Betriebsstoffwechsel‹ sollte […] allein der Stoffwechsel bezeichnet werden, dessen Zweck es ist, durch moleculare Umsetzungen Betriebskraft zu gewinnen, die für Bestehen und Leistungen der Pflanze nothwendig ist«.[111] Auch der Terminus ***Baustoffwechsel*** wird von Pfeffer eingeführt, allerdings erst 1895.[112] Der Baustoffwechsel besteht in der Umwandlung der von außen aufgenommen Nahrungsstoffe zu körpereigenen Stoffen; der Betriebsstoffwechsel in den Prozessen, die die für den Unterhalt des Organismus notwendige Energie liefern.

Aufgegriffen und präzisiert werden beide Begriffe 1911 durch A. Pütter. Er definiert den »Baustoffwechsel« als die »Vorgänge der Neubildung von Körpersubstanz«[113] oder genauer als »diejenigen Prozesse chemischer Veränderung […], die dazu führen, daß von außen aufgenommene Stoffe = Nahrungsstoffe in Körperstoffe umgewandelt werden«.[114] Den Baustoffwechsel untergliedert Pütter weiter in einen *Anbau-Stoffwechsel*, der die Zunahme an Körpersubstanz im Wachstum eines Organismus umfasst, und einen *Ersatz-Baustoffwechsel*, der sich auf den Austausch von Körpersubstanzen bezieht.[115] Als »Betriebsstoffwechsel« bezeichnet Pütter dagegen die Prozesse, die in der Veränderung von solchen Stoffen bestehen, die aufgenommen werden, aber nicht Bestandteile des Körpers bleiben, sondern seiner Energiegewinnung dienen. Der Betriebsstoffwechsel vollzieht sich nach Pütter unter »mehr oder weniger vollständiger chemischer Zerstörung des Betriebsstoffwechselmaterials«.[116]

Die Energieversorgung eines Organismus bildet die Grundlage für seinen Krafteinsatz und seine Bewegungen. Der Betriebsstoffwechsel kann daher weitgehend mit dem älteren Konzept des *Kraftwechsels* (Preyer 1883[117]; ↑Physiologie: Tab. 229) identifiziert werden. Der Baustoffwechsel kann wenigstens zum Teil mit den Aufbauprozessen im Organismus (Anabolismus, Assimilation) identifiziert werden. Dem Betriebsstoffwechsel würde dann der Stoffabbau (Katabolismus, Dissimilation) entsprechen. Allerdings müssen auch die Abbauprozesse von Stoffen, die vom Körper abgegeben, aber nicht energetisch verwertet wurden, zum Baustoffwechsel gezählt werden. Ein »intermediärer Stoffwechsel«, der die zwischen Stoffaufnahme und -abgabe stattfindenden Stoffumwandlungen zusammenfasst, lässt sich sowohl für den Baustoffwechsel als auch für den Betriebsstoffwechsel feststellen.

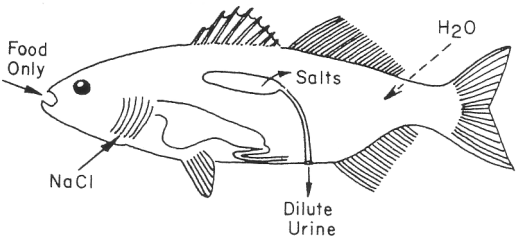


Abb. 490. Schematische Darstellung des Stoffwechsels am Beispiel des osmotischen Ionen- und Wasserhaushalts eines Süßwasserfisches (aus Prosser, C.L. (1973). Water, osmotic balance; hormonal regulation. In: ders. (ed.). Comparative Animal Physiology, vol. 1, 1-78: 49).

Die Möglichkeit einer eindeutigen Trennung von Bau- und Betriebsstoffwechsel wird allerdings auch bestritten. So weist L. von Bertalanffy 1932 darauf hin, dass die aufbauenden, synthetisierenden Reaktionen im Körper eines Organismus nur durch ihre Kopplung an die abbauenden, energieliefernden möglich sind.[118] Bau- und Betriebsstoffwechsel lassen sich also nur abstrakt trennen, nicht aber im konkreten Ablauf der physiologischen Prozesse.

Der Baustoffwechsel verläuft auch bei komplex organisierten Organismen in sehr hoher Intensität: Im Körper eines Menschen werden angeblich spätestens alle neun Jahre alle Moleküle ausgetauscht, so dass kein einziges Molekül eines lebendigen menschlichen Körpers vor mehr als neun Jahren zu diesem Körper gehörte.[119]

Quantitative und biochemische Untersuchungen

Genauere quantitative Erforschungen des Stoffwechsels beim Menschen werden in den 1860er und 70er Jahren durch C. von Voit und M. Pettenkofer u.a. durch den Einsatz von Respirationskammern durchgeführt.[120] Die detaillierte biochemische Aufklärung der Stoffwechselvorgänge gelingt aber erst im 20. Jahrhundert mit den Fortschritten der ↑Molekularbiologie und ↑Genetik. Dabei wird u.a. die Bedeutung von Kreisläufen als zentralen Stoff-

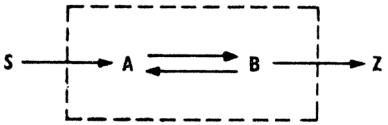


Abb. 491. Einfaches Schema des Stoffwechsels eines Organismus (aus Oparin, A.I. (1960). Das Leben. Seine Natur, Herkunft und Entwicklung, Jena 1963: 147).

wechselwegen deutlich (wie dem Krebs- und Calvin-Zyklus; ↑Molekularbiologie: Abb. 320), es wird die genetische Grundlage von stoffwechselkatalysierenden Enzymen (und damit von Stoffwechselkrankheiten) erkannt, und es wird die Rolle von Membranen in der organischen Energieumwandlung und der Herstellung des zentralen Energieträgers ATP herausgearbeitet (↑Molekularbiologie; Zelle).

Organismen und Maschinen

Das Charakteristikum des Stoffwechsels im Sinne eines Austauschs der Körperstoffe unterscheidet die Organismen von den brennstoffbetriebenen Fahrzeugen und Maschinen des Menschen, die über die Brennstoffzufuhr allein einen Betriebsstoffwechsel bedienen. Einige Autoren deuten diese Unterschiedenheit von Organismus und Maschine (wie wir sie bisher kennen) in naturphilosophischer Hinsicht. Sie sind der Auffassung, in dem Phänomen des organischen Stoffwechsels komme das begrenzte Potenzial der Maschinenmetapher für ein Verständnis des Organismus an seine Grenze. So argumentiert H. Jonas 1966, in einem Verbrennungsmotor würden die Teile nicht am Fluss des Brennstoffs durch den Motor teilnehmen: »ihre Substanz ist nicht einbezogen in die Umwandlungen, die der Brennstoff in seinem Durchgang durch sie erleidet, ihre physische Identität ist eine klar davon abgesetzte Tatsache«.[121] Für einen lebenden Körper gelte dagegen, »daß das System selber gänzlich und stetig das Ergebnis seiner metabolischen Tätigkeit ist, und ferner, dass kein Teil des ›Ergebnisses‹ aufhört, Objekt des Metabolismus zu sein, während er gleichzeitig Vollzieher desselben ist. Schon deshalb allein ist es unrichtig, den Organismus einer Maschine zu vergleichen«.[122]

Der Sache nach wird dieser Unterschied zwischen (konventionellen) Verbrennungsmaschinen und Organismen bereits von den Naturphilosophen zu Beginn des 19. Jahrhunderts gesehen (s.o.). So heißt es bei Burdach 1810, das Sein im Organismus sei »ein und dasselbe mit der Thätigkeit« dieses Organismus, während bei den unorganischen Dingen ihr Sein »prävalirt« und ihre »Thätigkeit« getrennt von ihrem Sein bestehe (vgl. Tab. 266).[123] G.W.F. Hegel bringt in der ›Enzyklopädie‹ dieses Spezifikum des Lebens auf die knappe Formel: »es ist nur, in dem es sich zu dem macht, was es ist«.[124]

Stoffwechsel und zyklische Schließung

Treffend dargestellt werden kann dieses Verhältnis von Sein und Tätigkeit eines Lebewesens in einem Kreislaufmodell, etwa in J.J. Piklers Darstellung vom »Kreisprozeß des Lebens« aus dem Jahr 1926 (↑Kreislauf: Abb. 245): In einem Lebewesen, in dem Betriebs- und Baustoffwechsel miteinander verknüpft sind, erhalten die organischen Tätigkeiten ihre Energie aus dem chemischen Abbau des Körpers (Dissimilation); umgekehrt wirken diese Tätigkeiten im Sinne eines Aufbaus genau dieses Körpers (Assimilation).[125]

Auch spätere allgemeine Modelle des Stoffwechsels weisen häufig eine zyklische Struktur auf. Dies gilt z.B. für R. Rosens Modell einer *relationalen Biologie* auf der Basis von »Metabolismus-Reparatur (M,R)-Systemen«.[126] Die zyklische Schließung des metabolischen Netzwerks ergibt sich hier aus Resynthese und Ersatz der Enzyme des Stoffwechsels im Rahmen des Netzwerks selbst, so dass ein sich selbst regenerierendes System entsteht (↑Organismus: Abb. 354).

Ein im Prinzip ähnliches Modell entwickelt S. Kauffman seit den 1980er Jahren ausgehend von einer Menge *autokatalytischer Reaktionen* (↑Selbstorganisation: Abb. 461). Auch in diesem Modell sind die Reaktionen so konstruiert, dass sie ein geschlossenes Netzwerk ergeben, bei dem das Produkt einer Reaktion als Katalysator für eine andere Reaktion des Systems fungiert und jeder Katalysator im Rahmen des Netzwerks selbst hergestellt wird.[127]

In diesen Modellen wird der Stoffwechsel von geschlossenen kausalen Systemen betrieben, in dem alle Katalysatoren im System selbst gebildet werden. Es liegt in ihnen eine *metabolische Schließung* vor (Letelier et al. 2006: »metabolic closure«).[128]

Stoffwechsel als zentrales Lebenskriterium

Die Offenheit eines Organismus für Stoffe, die er als Nahrung aufnimmt, in seinem Innern in andere Stoffe umwandelt und in der veränderten Form wieder ausscheidet, ist eines der am engsten mit dem Leben verbundenen Phänomene. Der Wechsel der Stoffe gewährleistet im Organismus gerade den Bestand der Form. Das Vorhandensein eines Stoffwechsels wird daher immer wieder als eines der zentralen Merkmale von Lebewesen verstanden (vgl. Tab. 266).[129] Aufgrund ihres Stoffwechsels weisen Lebewesen

eine grundsätzlich andere Form des Fortbestehens in der Zeit auf als leblose Dinge. Während die leblosen Dinge in Isolation von ihrer Umgebung bestehen können, existieren die Lebewesen nur in einem Stoff- und Energieaustausch mit ihrer Umwelt. Der Stoffaustausch ist für ihr Dasein konstitutiv und liegt ihrer typischen Aktivität der ↑Ernährung zugrunde. Das Stattfinden eines Stoffwechsels im Sinne des Materieaustauschs eines Körpers mit seiner Umgebung beschreibt M. Schark daher als »eine notwendige und hinreichende Bedingung für das Am-Leben-Sein eines Lebewesens« (vgl. Tab. 266).[130] Auf dieser Grundlage können Lebewesen knapp bestimmt werden als *Objekte im Fluss* (Simon 1987: »objects in flux«[131]), im stetigen Materiefluss befindliche Körper.

Eingewandt wird gegen das Kriterium des Stoffwechsels als hinreichendes Lebenskriterium, dass es auch einen Stoffwechsel bei leblosen Dingen gebe. Die Flamme einer Kerze oder Redoxreaktionen bilden als klassische Beispiele für diese Phänomene.[132] Besonders prominent wird diese These 1878 von F. Engels vertreten: »Stoffwechsel als solcher findet statt auch ohne Leben«.[133] Engels nennt zwei Beispiele dafür: den Schwefelkreislauf auf der Erde, bei dem Schwefel in Schwefeldioxid und Schwefelsäure umgewandelt wird, und die Diffusion von Stoffen durch eine Membran. Einen wesentlichen Unterschied zwischen dem Stoffwechsel im Bereich des Organischen und im Anorganischen sieht Engels aber darin, »daß bei unorganischen Körpern der Stoffwechsel sie zerstört, bei organischen aber notwendige Existenzbedingung ist«.[134]

Gegen die Beispiele eines anorganischen Stoffwechsels kann eingewendet werden, dass es sich bei den so genannten Prozess-Dingen wie Flammen, Reaktionsgemischen oder Wirbeln nicht eigentlich um Dinge handelt und dass Lebewesen im Gegensatz zu diesen Entitäten einen von der Umwelt abgegrenzten Körper haben (↑Organismus/Lebewesen).[135] Der Körper eines Lebewesens persistiert durch den Fluss seiner Bestandteile hindurch; anorganische Stoffwechselvorgänge können dagegen als Aggregationen und Koordinationen von Einzelereignissen (z.B. als koordinierte Schwingung von Wassermolekülen in einer Welle) beschrieben werden; ihnen kommt daher nur die Gestalt eines Prozesses oder eine *phänomenale Gestalt*, nicht aber die funktionale Einheit und Ganzheit eines organisierten Systems zu.[136] In ihrem Besitz eines Körpers können die Lebewesen also von leblosen Entitäten mit stoffwechselartigen Prozessen wie Wellen und Flammen unterschieden werden.

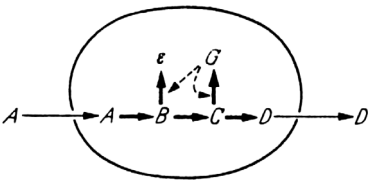


Abb. 492. Einfaches Schema des Stoffwechsels eines Organismus unter Einbeziehung der genetischen Ebene: Stoffe des Typs A werden aus der Umwelt aufgenommen und über die Zwischenstufen B und C in die ausgeschiedenen Stoffe des Typs D umgewandelt. Die Stoffe B, C, ε und G repräsentieren Körpersubstanzen; G symbolisiert Gene mit auto- und heterokatalytischen Aktivitäten (aus Kaplan, R.W. (1965). Modelle der Lebensgrundfunktionen. Stud. Gen. 18, 269-284: 272).

Auch gegen die Darstellung des Stoffwechsels als notwendiges Kriterium für das Vorhandensein eines Lebewesens werden Einwände erhoben. Als Argument dagegen wird darauf hingewiesen, dass bei einigen biologischen Arten die zur Fortpflanzung befähigten adulten Organismen keine Nahrung mehr zu sich nehmen, sondern allein von den zuvor angereicherten Nährstoffen im Körper zehren (z.B. die Motten der Gattung *Cecropia*).[137] Allerdings betreiben auch diese Organismen insofern einen (internen) Stoffwechsel, als sie Nährstoffe in ihrem Körper umwandeln und daraus die Energie für ihre Aktivitäten gewinnen; ein externer Stoffwechsel liegt bei diesen Motten insofern vor, als sie atmen. Außerdem existieren auch diese Organismen nur auf der Grundlage eines (externen) Stoffwechsels mit ihrer Umwelt, der in früheren Phasen ihres Lebens (im Larvenstadium) betrieben wurde. Das zeitweilige Ruhen des Stoffaustauschs mit der Umgebung stellt schließlich auch keine Besonderheit einiger weniger Organismen dar. Insgesamt ist vielmehr der rhythmische Wechsel von Phasen des externen und internen Stoffwechsels, also des Stoffaustauschs mit der Umwelt und des Verdauens der Nahrung, kennzeichnend für die meisten Lebewesen.

Selbstreproduktion

G.L.L. de Buffon, der den Begriff der Reproduktion 1749 bereits im modernen Sinn verwendet (↑Fortpflanzung), sieht die Pflanzen und Tiere darin übereinkommen, dass sie sich vermehren und sich reproduzieren können (»peuvent se multiplier & se reproduire«[138]). Schelling entwickelt 1799 dagegen einen Begriff der Selbstreproduktion, der im Zusammenhang des Stoffwechsels und der Ernährung

»Ohne Nahrung gehen Pflanzen und Tiere zugrunde. Denn sie verzehren sich selbst« (Aristoteles, Peri makrobiot. 466b).

»Das Leben ist die Fähigkeit eines Dinges, sich selbst zu ernähren und zu wachsen« (Alexander von Aphrodisias, De an. (um 200 n. Chr.), 118).

»Warum lebt das lebendige Fleisch und verfault nicht wie das tote? Weil es täglich erneuert wird« (Santorio 1614, Aph. LXXX).

»In the state of living Creatures, their Identity depends not on a Mass of the same Particles; but their Identity depends on something else. For in them the variation of greater parcels of Matter alters not the Identity« (Locke 1689/1700, 33).

»[Es] erzeugt ein Baum sich […] selbst als Individuum. […] Die Materie, die er zu sich hinzusetzt, verarbeitet dieses Gewächs vorher zu specifisch-eigenthümlicher Qualität, welche der Naturmechanism außer ihm nicht liefern kann, und bildet sich selbst weiter aus vermittelst eines Stoffes, der seiner Mischung nach sein eignes Product ist« (Kant 1790/93, 371).

»Unsre Bestandtheile wechseln unaufhörlich, werden uns durch Excretion entzogen, und durch Luft und Nahrung wiedergegeben, und die Operation des Lebens selbst supponirt einen beständigen Wechsel dieser Bestandtheile, folglich eine beständig neue Erzeugung und Schöpfung« (Hufeland 1795, 66).

»[Es gilt,] daß gerade die immerdaurende Zersetzung der Theile, welche die organische Maschine bilden, durch eine besondere Anordnung physischer Kräfte das Leben derselben unterhalte, und ihre Erhaltung sichere« (Ackermann 1797, 6).

»Mir scheint es, als wenn in dem Wechsel der Materie das ganze Geheimnis des Lebens sich auflöse; der Zweck desselben also der sey Leben würklich zu machen. […] der Wechsel der Materie [ist] die Ursache der Lebensäußerungen« (Doutrepont 1798, 493f.).

»Es gehört […] zur Möglichkeit des Lebens eine stete Aufeinanderfolge zersetzender und wiedererzeugender Processe, worin die thierische Materie doch nicht den blinden Gesetzen der chemischen Verwandtschaft allein, sondern dem Einfluß der positiven Ursache des Lebens gehorcht, die es im lebenden Körper nicht zur totalen Auflösung kommen läßt« (Schelling 1798, 227).

»Während […] der Organismus das, was er ist, zu bleiben scheint, geschieht dies nur dadurch, daß er ununterbrochen sich erzeugt; seine Materie wechselt continuirlich, aber ihr Verhältniß, namentlich ihre Form, bleibt continuirlich sich gleich; in ihm finden wir kein reines Seyn, sondern ein stetes Werden. Das Seyn ist also im Organismus durch Thätigkeit potenzirt, und ist ein und dasselbe mit der Thätigkeit, während in den einzelnen unorganischen Dingen das Seyn prävalirt, und die Thätigkeit getrennt von demselben hervortritt, und ihm entgegengesetzt ist« (Burdach 1810, 241f.).

»La vie est [...] un tourbillon plus ou moins rapide, plus ou moins compliqué, dont la direction est constante, et qui entraîne toujours des molécules de mêmes sortes, mais où les molécules individuelles entrent et d'où elles sortent continuellement, de manière que la *forme* du corps vivant lui est plus essentielle que sa *matière*. Tant que ce mouvement subsiste, le corps où il s'exerce est *vivant*; il *vit*, lorsque le mouvement s'arrête sans retour, le corps *meurt*« (Cuvier 1817, I, 13).

»Das Leben läßt sich definieren als der Zustand eines Körpers, darin er unter beständigem Wechsel der Materie seine ihm wesentliche (substantielle) Form allezeit behält« (Schopenhauer 1851, V, 191).

»Bewegung der Grundstoffe, Verbindung und Trennung, Aufnahme und Ausscheidung, das ist der Inbegriff aller Thätigkeit auf Erden. Die Thätigkeit heißt Leben, wenn ein Körper seine Form und seinen allgemeinen Mischungszustand erhält trotz fortwährender Veränderung der kleinsten stofflichen Theilchen, die ihn zusammensetzen. Aus diesem Grunde spricht man bei lebenden Wesen von Stoffwechsel. Der leblose Körper, der Fels, verwittert und verändert dabei seine Form. Stoffwechsel und Verwitterung sind bezeichnende Unterschiede zwischen lebenden und todten Gebilden« (Moleschott 1852, 42).

»Leben ist die Daseinsweise der Eiweißkörper, und diese Daseinsweise besteht wesentlich in der beständigen Selbsterneuerung der chemischen Bestandteile dieser Körper« (Engels 1878, 75).

»Der Unterschied des Organischen vom Unorganischen liegt weder im Stoff, noch in der Form, noch in einer bestimmten Verbindung beider, noch auch in der bloßen Erhaltung der Form im Wechsel des Stoffes, sondern in der Aktivität, mit welcher der Wechsel des Stoffes zur Erhaltung der Form herbeigeführt, und in der Veränderung der Form, durch welche diese etwaigen veränderten Stoffwechselbedingungen angepaßt wird« (E. von Hartmann 1907, 121).

»Der Stoffwechsel ist das wesentliche Merkmal, durch das sich das Protoplasma von toter organisierter Masse unterscheidet. Er besteht in fortwährender Zersetzung und beständiger Neubildung von Protoplasma: das Leben ist ein beständiges Werden und beständiges Vergehen« (Hesse 1910, 4).

»Ein lebender Organismus ist ein Stufenbau offener Systeme, der sich auf Grund seiner Systembedingungen im Wechsel der Bestandteile erhält« (von Bertalanffy 1949, 124).

»Leben heißt Metabolismus: ständige Selbstreproduktion« (Penzlin 1994, 82).

»[Stoffwechsel] ist das wesentliche Merkmal, wodurch Organismen sich von allen leblosen Dingen unterscheiden; es ist *das* körperliche Merkmal, das *alle* Lebewesen und *nur* Lebewesen kennzeichnet. Dies ist nicht nur im Sinne einer empirischen Feststellung zu verstehen. Das Stattfinden eines solchen Stoffwechsels ist vielmehr eine notwendige und hinreichende Bedingung für das Am-Leben-Sein eines Lebewesens« (Schark 2005, 276f.).

Tab. 266. Der Stoffwechsel als zentrales Merkmal von Lebewesen.

steht. Er schreibt: »Die Erregbarkeit des Organismus stellt sich in der Außenwelt dar, als eine beständige Selbstreproduction. Dadurch eben unterscheidet sich das Organische vom Todten, daß das Bestehen des erstern nicht ein wirkliches Seyn, sondern ein beständiges Reproducirtwerden (durch sich selbst) ist«.[139] Weil die Materie im Organismus »beständig wechselt«, erscheint sie Schelling als »unwesentlich«[140]; nicht durch die Materie, sondern »durch die Art und Form seines materiellen Seyns« sei der Organismus bestimmt: »für das Leben ist die Form das Wesentliche geworden«[141].

Diese alte Bedeutung des Wortes ›Selbstreproduktion‹ im Sinne von »(Bau-)Stoffwechsel« tritt allerdings lange Zeit in den Hintergrund und kommt erst in den letzten Jahren wieder zur Geltung. Im 19. und 20. Jahrhundert wird unter ›Selbstreproduktion‹ meist nichts anderes verstanden als *Reproduktion*, also Fortpflanzung (vgl. z.B. 1820: »the great powers of self-continuance, and self-reproduction, with which it [i.e. life] is every where accompanied«[142]). Auch R. Pearl verwendet den Ausdruck 1916 in dieser Bedeutung: »An attribute of living organisms, which fundamentally differentiates them from non-living matter, is the faculty of self-reproduction«.[143] 1936 bezeichnet Pearl die Selbstreproduktion von Individuen im Sinne ihrer Fortpflanzung als ein grundlegendes Merkmal aller Lebewesen: »The prime mover of population growth is self-reproduction, a fundamental biological attribute or capacity of all living things, not shared by non-living matter«.[144]

Der Ausdruck bietet sich v.a. an, wenn er parallel zu ↑›Selbsterhaltung‹ verwendet wird, um damit die beiden ultimaten biologischen Funktionen aller Organismen zu bezeichnen (z.B. bei Haldane 1931: »self-reproduction and self-maintenance of an organism«[145]; ↑Funktion: Tab. 91). Im genetischen Diskurs gilt die Selbstreproduktion der Gene im Sinne ihrer Replikation bereits vor der Etablierung des DNA-Paradigmas als eine ihrer zentralen Eigenschaften (Demerec 1935: »self-reproduction« als eine Eigenschaft von Genen[146]).

In der Bedeutung von ›Fortpflanzung‹ verbreitet sich der Ausdruck ›Selbstreproduktion‹ in der Mitte des 20. Jahrhunderts weiter, nachdem J. von Neumann es 1948 unternimmt, die abstrakten Bestandteile eines sich reproduzierenden Automaten zu erörtern und dafür eben den Terminus ›Selbstreproduktion‹ verwendet.[147] Im Anschluss daran ist auch in der Theorie zellulärer Automaten von ›Selbstreproduktion‹ die Rede.[148] Bis in die Gegenwart ist diese Bedeutung der Selbstreproduktion nicht im Sinne des Stoffwechsels als Selbsterneuerung des Organismus, sondern in der einfachen Bedeutung von »Reproduktion« verbreitet.[149]

Stoff- und Energieabhängigkeit
Stoffwechsel besteht in der Abhängigkeit der dauerhaften Existenz eines Systems von der Zufuhr von Stoffen und Energie aus seiner Umwelt.
Einen Stoffwechsel in diesem Sinne haben nicht nur Organismen, sondern auch anorganische Einheiten wie sich selbst organisierende chemische Systeme oder künstliche Lebewesen auf einem Computer, die in einer Materialisierung mathematischer Algorithmen bestehen.

Energiespeicherung und -haushaltung
Stoffwechsel schließt die durch das System selbst erfolgende Steuerung seines Energieverbrauchs ein. Diese besteht in einer Speicherung, Portionierung und dem haushälterischen Gebrauch von Energie.
Zu einem derartigen Energiehaushalt sind auch manche künstliche Systeme in der Lage, z.B. die von W.G. Walter in den 1940er Jahren konstruierten mechanischen Schildkröten ›Elmer‹ und ›Elsie‹.

Assimilation und Körperaufbau
Der Stoffwechsel der Lebewesen führt zum Aufbau eines individuellen Körpers, d.h. eines strukturell kohärenten und funktional integrierten materiellen Systems.
Der Körperaufbau erfolgt mittels der gezielten Assimilation von Stoffen aus der Umwelt und wirkt im Sinne der Erzeugung und Aufrechterhaltung einer klaren (morphologisch und physiologisch stabilisierten) Grenze zwischen dem System und seiner Umwelt.
Ein derartiger Körperaufbau findet bei anorganischen sich selbst organisierenden Systemen wie der Belousov-Zhabotinsky-Reaktion nicht statt.

Tab. 267. Drei Konzepte des Stoffwechsels (in Anlehnung an Boden, M.A. (1999). Is metabolism necessary? Brit. J. Philos. Sci. 50, 231-248).

Daneben besteht aber die alte Bedeutung des Wortes fort, nach der es sich auf die internen Verhältnisse eines Individuums im Sinne von dessen »Selbsterneuerung durch Stoffwechsel« bezieht. Das Wesen des Stoffwechsels wird als die Selbstreproduktion des Organismus bestimmt. So formuliert H. Penzlin 1994: »Leben heißt Metabolismus: ständige Selbstreproduktion«.[150] Diese Bedeutung, die sich auf einen Prozess bezieht, der an einem Individuum abläuft, ist der individuenübergreifenden Bedeutung von ›Selbstreproduktion‹ im Sinne von »Fortpflanzung« vorzuziehen. Denn in der Fortpflanzung eines Individuums (also seiner Reproduktion) ist es nicht das Selbst des Individuums, das reproduziert wird, sondern es entsteht vielmehr ein anderes Individuum. Allenfalls ist es die artspezifische Organisation eines Individuums, die sich in der Reproduktion eines In-

dividuums selbst reproduziert (so wie sich ein Individuum in seinem Stoffwechsel selbst reproduziert).

Insbesondere in den Diskussionen um eine Erläuterung des biologischen Funktionsbegriffs wird auf das Konzept der Selbstreproduktion als Selbsterneuerung eines Individuums rekurriert. G. Schlosser definiert die Selbstreproduktion 1998 allgemein als Transformation eines Systems durch eine zyklische Sequenz von Zuständen, bei der das System trotz seiner phasenweisen Veränderungen langfristig stabil bleibt. Das Charakteristikum der biologischen Selbstreproduktion bildet für Schlosser die Komplexität der Organismen (↑Funktion: Tab. 89; Zweckmäßigkeit: Abb. 579).[151] Auch für P. McLaughlin können Funktionen allein in solchen Systemen zugeschrieben werden, die einer beständigen Selbstreproduktion im Sinne eines fortlaufenden Austauschs ihrer Teile unterliegen. Funktionen weisen nach McLaughlin allein sich reproduzierende Teile in einem System auf, d.h. solche Teile, deren Aktivität auf die eigene Erhaltung und Wiederherstellung ausgerichtet ist (↑Funktion: Tab. 89): »The particular item x_i ascribed the function of doing (enabling) *Y actually* is a reproduction of *itself* and actually did (or enabled) something like *Y* in the past and by doing this actually contributed to (was part of the causal explanation of) its own reproduction«.[152]

Nachweise

1 Schulz, R. (1998). Stoffwechsel. Hist. Wb. Philos. 10, 190-197.

2 Autenrieth, J.H.F. von (1802). Handbuch der empirischen menschlichen Physiologie, Bd. 3: 366; 380; 381 (Register).

3 Ackermann, J.F. (1804). Der Scheintod und das Rettungsverfahren: 47.

4 Ackermann, J.F. (1806). Die Gall'sche Hirn- Schedel- und Organenlehre vom Gesichtspunkte der Erfahrung aus beurtheilt und widerlegt: 56.

5 Gall, F.J. et al. (1806). Beantwortung der Ackermann-schen Beurtheilung und Widerlegung der Gall'schen Hirn-Schedel- und Organen-Lehre: 172.

6 Walther, P.F. von (1808). Physiologie des Menschen mit durchgängiger Rücksicht auf die comparative Physiologie der Thiere, Bd. 2: 359 (§610).

7 Augustin, F.L. (1809). Lehrbuch der Physiologie des Menschen mit vorzüglicher Rücksicht auf neuere Naturphilosophie und comparative Physiologie, Bd. 1: 279.

8 Hochstetter, K.W. (1809). Über den Sinn des Gesichts. Litterarisches Archiv der Akademie zu Bern 3, 28-63: 31f.; vgl. 52.

9 Bartels, E. (1809). Physiologie der menschlichen Lebens-Thätigkeit: 145; 291; 302; 303; 383.

10 Vgl. aber: Huschke, E. (1844). Neubearbeitung von Sömmerring, S.T. (1796). Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschlichen Körpers. In: Bischoff, T.L.W. et al. (Hg.). Samuel Thomas von Sömmerring. Vom Baue des menschlichen Körpers, Bd. 5: 12: »Wechsel des Stoffes«.

11 Hufeland, C.W. (1795). Ideen über Pathogenie: 66.

12 Brandis, J.D. (1795). Versuch über die Lebenskraft: 134 (§33); vgl. XXII.

13 Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft. Arch. Physiol. 1, 8-162: 155.

14 Ackermann, J.F. (1797). Versuche einer physischen Darstellung der Lebenskräfte organischer Körper, Bd. 1: 6.

15 Doutrepont, J.S. (1798). Dissertatio inauguralis medica de perpetua materiei organico-animalis vicissitudine (dt.: Über den Wechsel der thierischen Materie. Arch. Physiol. 4 (1800), 460-508: 490; vgl. Büttner, J. (2001). Von der *oeconomia animalis* zu Liebigs Stoffwechselbegriff. In: Büttner, J. & Lewicki, W. (Hg.). Stoffwechsel im tierischen Organismus. Historische Studien zu Liebigs „Thier-Chemie" (1842), 60-94: 71.

16 Doutrepont (1798; dt. 1800): 493f.

17 Gruithuisen, F. von P. (1811). Organozoonomie: 121.

18 a.a.O.: 159; der Ausdruck 1811 auch bei Oken, L. (1811). Lehrbuch der Naturphilosophie, Bd. 3: 140 (Nr. 2497).

19 Carus, C.G. (1814). Versuch einer Darstellung des Nervensystems und insbesondre des Gehirns: 58.

20 Sigwart, G.C.L. (1815). Bemerkungen über einige Gegenstände der thierischen Chemie. Deutsch. Arch. Physiol. 1, 202-220: 219; vgl. Bing, F.C. (1971). The history of the word 'metabolism'. J. Hist. Med. Allied Sci. 26, 158-180.

21 Tiedemann, F. (1830). Physiologie des Menschen, Bd. 1: 130f.

22 Müller, J. (1835). Handbuch der Physiologie des Menschen, 2 Bde.: I, 45.

23 Carus, C.G. (1834). Ueber den Begriff des latenten Lebens. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1834, 551-561: 556.

24 Burdach, K.F. (1842). Blicke ins Leben, I. Comparative Psychologie, erster Theil: 19.

25 Berthold, A.A. (1829). Lehrbuch der Physiologie des Menschen und der Thiere, Theil 1: 488.

26 Stoffwechsel, in: Encyclopädisches Wörterbuch der medicinischen Wissenschaften, 37 Bde.: XXXII (1844), 346-353: 346.

27 a.a.O.: 351.

28 Liebig, J. von (1842). Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie: 9.

29 Vgl. Büttner, J. (2001). Von der *oeconomia animalis* zu Liebigs Stoffwechselbegriff. In: Büttner, J. & Lewicki, W. (Hg.). Stoffwechsel im tierischen Organismus. Historische Studien zu Liebigs „Thier-Chemie" (1842), 60-94: 61.

30 Döllinger, I. (1819). Was ist Absonderung und wie geschieht sie? Eine akademische Abhandlung: 41.

31 Burdach, K.F. (1840). Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, Bd. 6: 605 (§1012).

32 Lehmann, C.G. (1852). Lehrbuch der physiologischen Chemie, Bd. 3: 486.

33 Lehmann, C.G. (1852/53). Lehrbuch der physiologi-

schen Chemie, Bd. 3 (2. Aufl.): 267.
34 a.a.O.: 388.
35 Aristoteles, Peri makrobiotetos kai brachybiotetos: 466b; De gen. anim. 766a32; De part. anim. 677b32.
36 Galen, Naturales facultates I, 8; I, 12.
37 Celsus, De medicina Pr. 38; II, 14, 6.
38 Quintilian, Institutio oratoria 11, 3, 19.
39 Albertus Magnus (1257-62). De animalibus: 1, 478; 602.
40 Gilbertus Anglicus (vor 1250). Compendium medicinae: III, 170.2; Albertus Magnus (1257-62): 15, 140; Wycliffe, J. (1361). Tractatus de logica (London 1893-99): II, 167.
41 Duchesne, J. (1605). The Practice of Chymicall and Hermeticall Physicke, for the Preseruation of Health (transl. T. Tymme); Bacon, F. (1627). Sylva sylvarum or Natural History (Works, vol. II, London 1859, 325-680): 631 (§877); Grew, N. (1687). The Anatomy of Plants: 3: »assimilated«.
42 Vgl. Sachs, W. (1865). Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen: 18.
43 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: I, 271.
44 a.a.O.: I, 346.
45 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genève 1962): 47.
46 Bichat, X. (1802). Physiologische Untersuchungen über Leben und Tod: 14.
47 Troxler, D. (1804). Kreislauf des thierischen Lebens unter Wachen und Schlafen. In: ders., Versuche in der organischen Physik, 433-498: 452.
48 Blainville, H.M.D. de (1822). De l'organisation des animaux ou principes d'anatomie comparée, Bd. 1: ix.
49 a.a.O.: xxii.
50 Gaskell, W.H. (1886). On the structure, distribution and function of the nerves which innervate the visceral and vascular systems. J. Physiol. 7, 1-80: 46; Pfeffer (1881/97-1904): I, 271; Hartmann, E. von (1903). Aus dem Laboratorium des Lebens. Preuss. Jahrb. 111, 203-222: 208; Haeckel. E. (1904). Die Lebenswunder: 242.
51 Hering, E. (1874). Zur Lehre vom Lichtsinne (Wien 1878): 74ff.
52 Heyse, J.C.A. (1829). Allgemeines Fremdwörterbuch, Bd. 2: 470.
53 Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Pflanzen (Leipzig 1910): 229.
54 Reich, G.C. (1844). Lehrbuch der practischen Heilkunde, Bd. 2: 33; vgl. ders. (1847). Lehr-Versuch der Lebenskunde, 2 Bde.: II, 467f.
55 Milne-Edwards, H. (1857). Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Bd. 1: 137; Littré, E. & Robin, C. (1865). Dictionnaire de médecine, chirurgie, pharmacie, des sciences accessoires et de l'art vétérinaire (2. Aufl.).
56 Foster, M. (1878). A Text-Book of Physiology: 2.
57 Gaskell (1886): 46.
58 ebd.; Foster, M. (1889). A Text Book of Physiology (5th ed.): 807 (§ 530).
59 Zedler, J.H (1732-1754). Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, 64 Bde.: VII, 283.
60 Plinius, Naturalis historia XVIII, 26.
61 Helmont, J.B. van (1648). Ortus medicinae: 112 (§7); vgl. Pagel, W. (1982). Jean Baptista van Helmont: 79-87.
62 Boe Sylvius, F. de le (1659). Disputatio medica.
63 Plinius, Naturalis historia IX, 138.
64 Hermolaus Barbarus (1481). Libri paraphraseos Themistii in posteriora Aristotelis, in physica, in libros de anima, in commentarios de memoria et reminiscentia, de somno et vigilia, de insomniis, de divinatione per somnum, interprete Hermolao Barbaro: xxxvii; Duchesne, J. (1605). The Practise of Chymicall, and Hermeticall Physicke, for the Preseruation of Health (transl. T. Tymme): 148 (nach OED 1989).
65 Rabelais, F. (1534). Gargantua (hg. v. L. Barré, Paris 1854): 70 (I, xxiii).
66 Laurentius Laurentianus (1494). Galeni in sententias Hippocratis interprete Laurentio Laurentiano Florentino: liber quintus [p. 17].
67 Cicero, Tusculanae disputationes 1, 71.
68 Browne, T. (1646). Pseudodoxia Epidemica: 137 (III, 13); vgl. Keill, J. (1708). An Account of Animal Secretion; Wainewright, J. (1708). The Doctrine of Animal Secretion in Several Propositions.
69 Winslaw, J.B. (1711). De la manière dont se font les secretions dans les glandes. Hist. Acad. Roy. Sci. 241-247: 241.
70 Bordeu, T. de (1752). Recherches anatomiques sur la position des glandes, et sur leur action (in: Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818, I, 45-208): 50.
71 Pfeffer, W. (1881/97-1904). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, 2 Bde.: I, 371.
72 Le Guidon en François (1503; éd. 1534): 180d; vgl. Huguet, E. (1925-67). Dictionnaire de la langue française du seizième siècle.
73 Turner, W. (1551). Herbal: ij (nach OED).
74 Tournefort, J.P. de (1717). Relation d'un voyage du Levant, 2 Bde.: I, 168.
75 Buffon, G.L.L. (1735). Préface. In: Hales, S., La Statique des végétaux (Paris 1779): XII.
76 Hales, S. (1727). Vegetable Staticks.
77 Aristoteles, Peri makrobiotetos kai brachybiotetos (Über die Länge und Kürze des Lebens) (in: Loeb Classical Library, vol. 288: Parva naturalia, London 1986, 394-409): 406 (466b).
78 Erasistratos in: Jones, H.S. (1947). The Medical Writings of Anonymus Londinensis: 126-129 (XXXIII, 43-XXXIV, 5).
79 a.a.O.: 84 (XII, 6); vgl. Büttner, J. (2001). Von der *oeconomia animalis* zu Liebigs Stoffwechselbegriff. In: Büttner, J. & Lewicki, W. (Hg.). Stoffwechsel im tierischen Organismus. Historische Studien zu Liebigs „Thier-Chemie" (1842), 60-94: 62.
80 Santorio, S. (1614). De medicina statica aphorismi.
81 a.a.O.: I, 25 (Aph. LXXX).

82 Descartes, R. [Brief an Denis Mesland vom 9. Feb. 1645] (Œuvres, Bd. IV, 162-172): 166; vgl. Des Chene, D. (2001). Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes: 145.
83 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 351.
84 Descartes, R. (1648). Description du corps humain (Œuvres de Descartes, Bd. XI, 217-290): 247.
85 Ráumur, R.-A.F. de (1752). Observations sur la digestion des oiseaux, 2 Tle. Hist. Acad. Roy. Sci. 1752, 266; 461.
86 Spallanzani, L. (1780). Dissertazioni de fisica animale e vegetabile.
87 Vgl. McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems: 174f.
88 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 330 (II, XXVII, §3).
89 a.a.O.: 332f. (§8).
90 a.a.O.: 331 (§4).
91 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain, 2 Bde. (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): I, 394f.
92 a.a.O.: 394; vgl. Locke (1689/1700): 331.
93 Leibniz (1704): I, 396.
94 Lavoisier, A.L. de (1778). Considérations générales sur la nature des acides et sur les principes dont ils sont composés (in: Œuvres de Lavoisier, Bd. 1, ed. J.B. Dumas, Paris 1862, 248-260).
95 Seguin, A. & Lavoisier, A.L. de (1789). Premier mémoire sur la respiration des animaux (in: Œuvres de Lavoisier, Bd. 2, ed. J.B. Dumas, Paris 1862, 688-703).
96 a.a.O.: 691.
97 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genève 1962): 44.
98 a.a.O.: 46.
99 Brandis, J.D. (1795). Versuch über die Lebenskraft: 134 (§33); vgl. XXII.
100 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 146.
101 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 200.
102 Burdach, K.F. (1810). Die Physiologie: 241f.
103 Burdach, K.F. (1837). Der Mensch nach den verschiedenen Seiten seiner Natur. Anthropologie für das gebildete Publicum: 109.
104 ebd.
105 Liebig, J. von (1842/46). Die Thierchemie oder organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie: 9.
106 Liebig, J. von (1842). Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie: der Stoffwechsel als Quelle von Kraft, Bewegung und Wärme im Körper: 35.
107 Moleschott, J. (1852). Der Kreislauf des Lebens.
108 Büchner, L. (1855). Kraft und Stoff.
109 Moleschott (1852): 81.
110 Mayer, J.R. (1845). Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhange mit dem Stoffwechsel. Ein Beitrag zur Naturkunde.
111 Pfeffer, W. (1878). Das Wesen und die Bedeutung der Athmung in der Pflanze. Landwirthschaft. Jahrb. 7, 805-834: 812; vgl. ders. (1881). Pflanzenphysiologie, Bd. 1. Stoffwechsel: 180.
112 Pfeffer, W. (1895). Ueber Election organischer Nährstoffe. Jahrb. wiss. Bot. 28, 205-268: 232; ders. (1897). Pflanzenphysiologie, Bd. 1: 538; auch Czapek, F. (1905). Biochemie der Pflanzen, Bd. 2: 188.
113 Pütter, A. (1911). Vergleichende Physiologie: 37.
114 a.a.O.: 38.
115 ebd.
116 a.a.O.: 37f.
117 Preyer, W. (1883). Elemente der allgemeinen Physiologie: 203ff.
118 Bertalanffy, L. von (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.: I, 197.
119 Bodanis, D. (1997). The Secret Family: 81.
120 Vgl. Voit, C. von (1870). Ueber die Entwicklung der Lehre von der Quelle der Muskelkraft und einiger Theile der Ernährung seit 25 Jahren. Z. Biol. 6, 303-401.
121 Jonas, H. (1951/66). Is God a mathematician? (dt.: Ist Gott ein Mathematiker? Vom Sinn des Stoffwechsels, in: ders., Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 145f.
122 a.a.O.: 146.
123 Burdach, K.F. (1810). Die Physiologie: 241f.
124 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 435.
125 Pikler, J.J. (1926). Das subjektive (praktische) und das objektive (theoretische) Kriterium des Lebens. Z. Konstitutionslehre 12, 1-49: 43.
126 Rosen, R. (1958). A relational theory of biological systems. Bull. Math. Biophys. 20, 245-260; ders. (1959). A relational theory of biological systems II. Bull. Math. Biophys. 21, 109-128.
127 Kauffman, S.A. (1995). At Home in the Universe (dt. Der Öltropfen im Wasser, München 1996): 81.
128 Letelier, J.C. et al. (2006). Organizational invariance and metabolic closure: analysis in terms of (M, R) systems. J. theor. Biol. 238, 949-961; Cornish-Bowden, A., et al. (2007). Beyond reductionism: Metabolic circularity as a guiding vision for a real biology of systems. Proteomics 7, 839-845.
129 Nachweise für Tab. 266: Aristoteles, Peri makrobiotetos kai brachybiotetos (Über die Länge und Kürze des Lebens) (in: Loeb Classical Library, vol. 288: Parva naturalia, London 1986, 394-409): 406 (466b); Alexander von Aphrodisias (um 200). De anima (Supplementum Aristotelicum, vol. II, pars I, Berlin 1887): 1, 118; Santorio, S. dei (1614). De medicina statica aphorismi: I, 25 (Aph. LXXX); Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 330 (II, XXVII, §3); Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 371; Hufeland, C.W. (1795). Ideen über Pathogenie: 66; Ackermann, J.F. (1797). Versuche einer physischen Darstellung der Lebenskräfte organischer Körper, Bd. 1: 6; Doutre-

pont, J.S. (1798). Dissertatio inauguralis medica de perpetua materiei organico-animalis vicissitudine (dt.: Über den Wechsel der thierischen Materie. Arch. Physiol. 4 (1800), 460-508): 493f.; Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 227; Burdach, K.F. (1810). Die Physiologie: 241f.; Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, 13; Schopenhauer, A. (1851). Parerga und Paralipomena (Sämtliche Werke, Bd. IV-V, hg. v. W. v. Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 191; Moleschott, J. (1852). Der Kreislauf des Lebens: 42; Engels, F. (1878). Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft (MEW, Bd. 20): 75; Hartmann, E. von (1907). Grundriß der Naturphilosophie: 121; Hesse, R. (1910). Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1: 4; Bertalanffy, L. von (1949). Das biologische Weltbild, Bd. 1. Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft: 124; Penzlin, H. (1994). „Leben" – was heißt das? Biologen in unserer Zeit 6/94 (Nr. 415), 81-86: 82; Schark, M. (2005). Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie: 276f.

130 Schark (2005): 277.

131 Simon, P. (1987). Parts. A Study in Ontology: 124; Schark (2005): 282.

132 Oparin, A.I. (1924). Proiskhozdenie zhizny (engl. The Origin of Life. In: Bernal, J.D. (1967). The Origin of Life, 199-234): 212f.

133 Engels, F. (1878). Herrn Eugen Dührings Umwälzung der Wissenschaft (MEW, Bd. 20, 5-303): 75.

134 Engels, F. (1873-83). Dialektik der Natur (MEW, Bd. 20, 307-568): 560.

135 Schark (2005): 279.

136 Vgl. Jonas, H. (1951/66). Is God a mathematician? (dt.: Ist Gott ein Mathematiker? Vom Sinn des Stoffwechsels, in: ders., Das Prinzip Leben, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 147; Schark (2005): 284.

137 Vgl. Feldman, F. (1992). Confrontations with the Reaper: 30f.; Schark (2005): 277.

138 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 239.

139 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 172.

140 Schelling, F.W.J. (1798). Ueber das Verhältnis des Realen und Idealen in der Natur (Sämtliche Werke, Bd. 2, Stuttgart 1857, 357-378): 374f.

141 Schelling, F.W.J. (1833). Zur Geschichte der neueren Philosophie (Münchener Vorlesungen) (Sämtliche Werke, Bd. 10, Stuttgart 1861, 1-200): 110.

142 Anonymus (1820). On the study of natural history. Blackwood's Edinburgh Magazine 7, 618-621: 621; vgl. auch Huxley, J.S. (1926). Essays of a Biologist: 256; Oparin, A.I. (1924). Proiskhozdenie zhizny (engl. The Origin of Life. In: Bernal, J.D. (1967). The Origin of Life, 199-234): 214.

143 Pearl, R. (1916). The animal-breeding industry. Sci. Monthl. 3, 23-30: 23.

144 Pearl, R. (1936). Biological factors in fertility. Ann. Amer. Acad. Pol. Soc. Sci. 188, 14-25: 14.

145 Haldane, J.S. (1918). Symposium: Are physical, biological and psychological categories irreducible? Proc. Aristot. Soc. (Suppl.) 1, 11-28: 16.

146 Demerec, M. (1935). Role of genes in evolution. Amer. Nat. 69, 125-138: 128; vgl. Caspersson, T. & Schultz, J. (1938). Nucleic acid metabolism of the chromosomes in relation to gene reproduction. Nature 142, 294-295: 295.

147 Neumann, J. von (1948). The general and logical theory of automata (Collected Works, vol. V, Oxford 1963, 288-328): 315.

148 Moore, E. [1970]. Machine models of self-reproduction. In: Burks, A.W. (ed.). Essays on Cellular Automata, 187-205.

149 Vgl. z.B. Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. Physiol. Rev. 32, 403-430: 423; Shklovskii, I.S. & Sagan, C. (1966). Intelligent Life in the Universe: 185; Kampis, G. & Csányi, V. (1991). Life, self-reproduction and information: beyond the machine metaphor. J. theor. Biol. 148, 17-32.

150 Penzlin, H. (1994). „Leben" – was heißt das? Biologen in unserer Zeit 6/94 (Nr. 415), 81-86: 82.

151 Schlosser, G. (1998). Self-re-production and functionality. A systems-theoretical approach to teleological explanation. Synthese 116, 303-354.

152 McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems: 167.

Literatur

Lusk, G. (1922). A history of metabolism. In: Barker, L.F., Hoskins, R.G. & Mosenthal, H.O. (eds.). Endocrinology and Metabolism, 3 vols., III, 3-78.

Lieben, F. (1935). Geschichte der Physiologischen Chemie.

Rosen, G. (1955). Metabolism: the evolution of a concept. J. Amer. Diet. Assoc. 31, 861-867.

Bing, F.C. (1971). The history of the word 'metabolism'. J. Hist. Med. Allied Sci. 26, 158-180.

Deneke, M. (1985). Zur Tragfähigkeit des Stoffwechselbegriffs. In: Böhme, G. & Schramm, E. (Hg.). Soziale Naturwissenschaft. Wege zu einer Erweiterung der Ökologie, 42-52.

Schulz, R. (1998). Stoffwechsel. Hist. Wb. Philos. 10, 190-197.

Büttner, J. (2001). Von der *oeconomia animalis* zu Liebigs Stoffwechselbegriff. In: Büttner, J. & Lewicki, W. (Hg.). Stoffwechsel im tierischen Organismus. Historische Studien zu Liebigs „Thier-Chemie" (1842), 60-94.

Symbiose

Unter ›Symbiose‹ (griech. ›συμβίωσις‹ »Zusammenleben«) wird ursprünglich allein das räumliche Beieinander von Organismen verschiedener Arten verstanden. Seit den 1890er Jahren wird die Bedeutung des Begriffs auf solche Formen des Zusammenlebens eingegrenzt, die zum allseitigen Nutzen der beteiligten Organismen sind.

Einführung durch Frank und de Bary

Als biologisches Konzept wird der Begriff 1878 von dem Botaniker A. de Bary eingeführt.[1] De Bary bezeichnet die Symbiose als »Erscheinungen des Zusammenlebens ungleichnamiger Organismen«.[2] Nicht ausgeschlossen sind damit solche Zusammenkünfte, bei denen einer der beteiligten Organismen einen Schaden nimmt. Ausdrücklich heißt es bei de Bary sogar: »Die bekannteste und exquisiteste Erscheinung der Symbiose ist der vollständige Parasitismus«.[3] Eine Symbiose besteht nach de Bary in »gegenseitiger Bekämpfung« (Antagonismus), in »gegenseitiger Förderung« (Mutualismus) oder in keinem von beidem (Kommensalismus).[4] Als ein Beispiel für eine Symbiose führt de Bary die Flechten an (↑Pilz/Flechten): Pilz und Algen leben in den Flechten in einer engen physischen Verbindung – eine Auffassung, die durch de Barys eigene Untersuchungen seit 1866[5] und S. Schwendeners entwicklungsgeschichtliche Studien aus den 1860er Jahren gut begründet ist[6].[7] Schwendener beurteilt das Zusammenleben von Pilz und Alge in den Flechten als ein Herrschaftsverhältnis, mit dem Pilz als Herrscher und der Alge als »Sklave«.

Angelehnt ist die Begriffsbildung durch de Bary (ohne dass er dies erwähnt) an das Wort *Symbiotismus*, das der Botaniker A.B. Frank 1877 einführt.[8] Franks Anliegen ist es, einen Begriff zu bilden, der das Zusammenleben von physiologisch verschiedenen Organismen bezeichnet, ohne dass die Art des Zusammenlebens – sei es zum einseitigen Nutzen (»Parasitismus«), wechselseitigen Nutzen oder in einseitig indifferenter Beziehung (»Miethe«) – zum Ausdruck kommt. Auch Frank geht von Untersuchungen an Flechten aus. Die »höchste Stufe des Symbiotismus« bildet für Frank eine Assoziation, die er ***Homobium*** nennt. Sie besteht in Franks Worten darin, »dass beide Wesen sich gleichsam zu einem einfachen Individuum verbinden, in welchem sie wechselseitig sich unentbehrliche Dienste leisten, jedes dem Dienste des Ganzen sich so unterordnet, dass sie die Bedeutung selbständiger Individuen zu verlieren scheinen, dass sie nur noch als Organe des Ganzen fungiren, dessen erste Existenz schon in der Vereinigung beider Wesen beginnt.«[9] Mit diesem Ausdruck will Frank den älteren, von A. Grisebach 1839 eingeführten Terminus des *Konsortiums* (»consortium«[10]) für das Zusammenleben von Pflanzen verschiedener Arten ersetzen. Grisebachs Ausdruck verwendet J. Reinke 1872, um die von ihm beobachtete Assoziation von Blaualgen mit den Nebenwurzeln von Pflanzen der Gattung *Gunnera* zu bezeichnen.[11]

Zusammenfassend wird die Lehre von den Beziehungen zwischen verschiedenen Organismen, insbesondere den symbiotischen, seit Ende des 19. Jahr-

Eine Symbiose ist ein räumliches Zusammenleben, in der Regel mit direktem Körperkontakt, von Organismen verschiedener Arten zum gegenseitigen Nutzen.

Epiphyten (Link 1809) *435*
Entophyten (Link 1816) *435*
Epizoen (Oken 1818) *435*
Kommensalismus (van Beneden 1869) *435*
Mutualismus (van Beneden 1873) *432*
Homobium (Frank 1877) *426*
Symbiose (de Bary 1878) *426*
metabiotisch (Garré 1887) *430*
Antibiose (Vuillemin 1889) *431*
Helotismus (Warming 1895) *435*
Metabiose (Hueppe 1896) *430*
Metökie (Wasmann 1896) *434*
Phoresie (Lesne 1896) *434*
Symphilie (Wasmann 1896) *435*
Synechtrie (Wasmann 1896) *435*
Synökie (Wasmann 1896) *434*
Parabiose (Forel 1898) *434*
Symbiogenese (Wheeler 1901) *429*
Trophobiose (Wasmann 1902) *435*
Epöken (Kraepelin 1905) *434*
Epökie (Kraepelin 1905) *434*
Paröken (Kraepelin 1905) *434*
Parökie (H.S. 1905) *434*
Probiose (Giglio-Tos 1910) *434*
Entöken (Doflein 1914) *434*
Endosymbiose (Czapek 1917) *436*
Symphorismus (Deegener 1918) *434*
Entökie (Abel 1928) *434*
Ektosymbiose (Weber 1933) *436*
Karpose (Hesse 1943) *434*
Allolimie (Haskell 1949) *435*
Allotrophie (Haskell 1949) *435*
Amensalismus (Haskell 1949) *431*
Vererbungssymbiose (Lederberg 1952) *438*
Neutralismus (Odum 1971) *431*
Populationsmutualismus (Wilson 1980) *433*
Ökosystemingenieure
(Jones, Lawton & Shachak 1994) *430*
Symbiom (Lederberg 2000) *432*
Mikrobiom (Lederberg 2001) *432*

hunderts *Symbiologie* (engl. »symbiology«) genannt (Stöhr 1897: eine Disziplin, »welche die Wirkung eines Lebewesens auf ein anderes und die Rückwirkung des letzteren auf das erstere erforscht«[12]; Schneider 1920: »Symbiology is the science which treats of the biological relationship of living organisms, animal and vegetable«).[13] Seit den 1930er Jahren wird mit diesem Titel allgemein die Biologie der Lebensgemeinschaften bezeichnet (↑Biologie).

Uneinigkeit besteht darüber, ob die Mitglieder einer Symbiose *Symbionten* oder *Symbioten* zu nennen sind. *Symbiont* ist zwar der von de Bary eingeführte Ausdruck, der damit historische Priorität genießt, für *Symbiot* spricht allerdings, dass dieses Wort eine genaue griechische Entsprechung im Sinne von »Mitbewohner, Partner« hat.[14]

Beschränkung auf Mutualismus

Der Begriff der Symbiose wird in dem weiten Sinne, in dem de Bary ihn versteht, 1883 von O. Hertwig aufgenommen und auch auf das Zusammenleben von Tieren bezogen: Eine Symbiose umfasst demnach sowohl den Parasitismus als auch den Mutualismus. Im einen Fall bestehe eine Abhängigkeit, die »einseitig« sei, im anderen beruhe das Zusammenleben auf einer »vollen Gegenseitigkeit«: »Beide Genossen fördern sich hier wechselseitig in ihrer Lebensexistenz«.[15] R. Hertwig schränkt dagegen in seinem ›Lehrbuch der Zoologie‹ (1892) – unter irreführender Berufung auf de Bary – die Bestimmung ein: Eine Symbiose wird definiert als »das Zusammenleben der Thiere zu gegenseitigem Nutzen«[16] und wird damit vom Parasitismus ausdrücklich abgesetzt. Der erste, der den Begriff der Symbiose allein auf wechselseitig vorteilhafte Verbindungen bezieht, ist wohl 1879 M. Reess. Bei ihm heißt es unter Verweis auf de Barys Ausdruck ›Symbiose: »Die ausgeprägte Flechtengemeinschaft ist […] eine Wirthschafts- und Lebensgemeinschaft, auf einer vorteilhaften Arbeitstheilung beruhend, welche in gewisser Hinsicht beide Genossen stärker macht, als sie unvereinigt gewesen wären«.[17] (Als »Wirthschafts- und Lebensgemeinschaft« wird 1868 auch die menschliche Rechtsform der Genossenschaft bezeichnet.[18]) Bis in die 1890er Jahre ist diese Bedeutungseinschränkung des Begriffs der Symbiose aber die Ausnahme.

Der Begriff der Symbiose wird anfangs sowohl auf räumlich eng zusammenlebende als auch auf locker miteinander assoziierte Organismen verschiedener Arten bezogen. Eine Spezifizierung des Begriffs vollzieht der amerikanische Biologe A. Schneider 1897, indem er nur noch solche Verhältnisse als ›Symbiose‹ bezeichnet, in denen ein unmittelbarer physischer

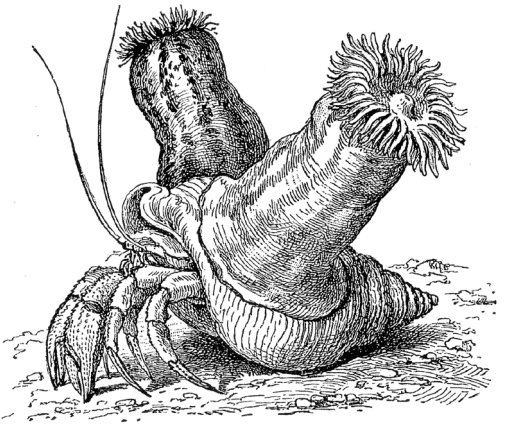


Abb. 493. Symbiose zwischen Einsiedlerkrebs und Seeanemonen: Auf dem Schneckenhaus eines Einsiedlerkrebses befinden sich mehrere Seeanemonen. Der Krebs genießt Schutz durch die Nesseln der Seeanemonen, die Seeanemonen erhalten eine bessere Nahrungsversorgung durch die Nahrungsreste des Krebses (aus Marshall, W. (1888). Die Tiefsee und ihr Leben: 188).

Kontakt zwischen den Partnern besteht: »Symbiosis may be defined as a contiguous association of two or more morphologically distinct organisms, not of the same kind, resulting in a loss or acquisition of assimilated food-substances«.[19] Symbiosen beziehen sich nach Schneider also allein auf Austauschbeziehungen hinsichtlich der Nahrung. Neben den zum gegenseitigen Nutzen erfolgenden *mutualistischen Symbiosen* (»mutualistic symbiosis«) zählt Schneider auch das einseitig oder wechselseitig schädliche Zusammenleben von Organismen, z.B. den Parasitismus, zu den Symbiosen, und nennt diese *antagonistische Symbiosen* (»antagonistic symbiosis«).[20]

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts versteht K.M.F. Kraepelin die Symbiose als eine besondere Art des Mutualismus, d.h. eines Verhältnisses von Organismen verschiedener Tierarten zueinander, bei dem eine »wechselseitige Dienstleistung« vorliegt: Bei einer Symbiose (»im engeren Sinne«) erreiche »die gegenseitige Hilfe einen so hohen Grad, daß man von einer dauernden und gesetzmäßigen Verbindung der beiden Tierformen sprechen kann, ja, daß die eine nicht oder kaum ohne die andere existenzfähig erscheint«.[21]

Ähnlich definiert H. Miehe die Symbiose 1907 als eine Form des »Zusammenlebens« zum »gegenseitigen Vorteil« der Partner.[22] F. Dahl spezifiziert diese Definition 1910 ebenso wie zuvor Kraepelin, indem er festlegt, dass bei einer Symbiose – zur Abgrenzung vom Mutualismus – die Partner »beide voll-

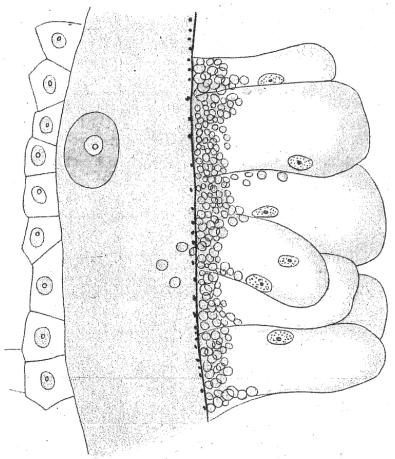


Abb. 494. Symbiose zwischen Pflanze und Tier. Querschnitt durch die Körperwand des grünen Süßwasserpolypen (Hydra viridis). *Einige der symbiontischen Algenzellen (kleine Kreise in der Bildmitte) sind in die Eizelle (links) eingewandert (aus Hamann, O. (1882). Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra. Z. wiss. Zool. 37, 457-464: Taf. XXVI, Fig. 2).*

kommen aufeinander angewiesen und [...] fast nur in Gemeinschaft miteinander gefunden« werden.[23] In diesem engeren Sinne etabliert sich der Begriff in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts.[24] W.E. Bendl definiert 1917: »Symbiose ist die gesetzmäßige und dauernde Verbindung von Lebewesen verschiedener Art, die sich in wesentlichen Funktionen gegenseitig ergänzen und fördern«.[25] Bis heute wird im Gegensatz zu dem Wortgebrauch bei de Bary unter einer Symbiose meist nicht mehr ein Zusammenleben von Organismen, die sich einseitig oder gegenseitig schaden, eingeschlossen. Im Gegensatz zum Zusammenleben in einem Mutualismus wird die Symbiose heute sogar meist so konzipiert, dass ihre Mitglieder von den jeweils anderen abhängen (in ihrer Existenz oder in ihrer Fortpflanzung). Eine Symbiose ist demnach ein obligates Zusammenleben von Organismen verschiedener Arten, wie es z.B. zwischen den Pilzen und Algen der meisten Flechten vorliegt. Vereinzelt wird bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts aber auch der Parasitismus noch als eine Form der Symbiose verstanden (Cheng 1967: »symbiosis is the broad all-encompassing term used to describe all types of heterospecific associations, excluding predation, during which there exists physical contact or intimate proximity between the two members. There are no implications of benefit acquirement or giving«).[26]

Symbiose und Konkurrenz

Der Begriff der Symbiose wird seit Beginn des 20. Jahrhunderts auf globale Verhältnisse ausgeweitet: »Schließlich lebt ja die gesamte Tierwelt mit der Pflanzenwelt in einer Art Stoffwechselsymbiose, gekennzeichnet durch den ständigen Kreislauf von Sauerstoff und Kohlendioxyd« (Bendl 1917).[27] Auch vorteilhafte Wechselwirkungen zwischen Organismen der gleichen Art und sogar die Beziehung der Organe und Gewebe in einem Organismus wird als eine ›Symbiose‹ bezeichnet (Schiefferdecker 1906: »Gewebesymbiose«).[28]

Ursprung dieses weiten Symbiosebegriffs ist die Entgegensetzung von Symbiose und Konkurrenz. Bereits H. Spencers an der Soziologie angelehnte Konzipierung der Biologie operiert mit dieser Gegenüberstellung: Betont wird die Bedeutung der gegenseitigen Abhängigkeit und ↑Wechselseitigkeit der Teile innerhalb organischer Systeme und die daraus folgende Anwendung des Prinzips der *Arbeitsteilung* zur Beschreibung dieser Systeme (↑Organisation). Die Zunahme an Differenzierung der Organe erfordert nach Spencer ihre Integration zu einem Ganzen aus reziprok aufeinander bezogenen Teilen, denen jeweils spezifische Rollen zukommen.[29] Systematisch vor der Wirksamkeit der Konkurrenz in der Selektion steht damit das Prinzip der Symbiose, über das erst ein organisiertes System wie ein ↑Organismus konstituiert wird. Insofern jeder Organismus ein symbiotisches System darstellt, ist ›Symbiose‹ also ein Grundprinzip der Biologie.

Ausdrücklich betrachten P. Geddes und J.A. Thomson 1889 die Kooperation, und nicht die Konkurrenz, als höchstes Prinzip der Evolution, auf dem jeglicher Fortschritt beruht. Die Entstehung der vielzelligen Lebensformen ausgehend von den einzelligen folge ebenso diesem Prinzip wie die Unterordnung des Individuums unter die Belange der Reproduktion der Art bei soziallebenden Organismen.[30] Allein ausgehend von den Prinzipien des Individualismus und der Konkurrenz könnten diese entscheidenden Übergänge in der Geschichte des Lebens nicht erklärt werden.

Symbiose und »gegenseitige Hilfe«

Ende des 19. Jahrhunderts wird die Debatte um das Phänomen der Symbiose von einer einflussreichen Arbeit des russischen Anarchisten P. Kropotkin geprägt. Kropotkin geht in dieser Arbeit, die zuerst als Serie von Aufsätzen seit 1890 erscheint, von einem Artikel T. Huxleys aus, der darin ein Bild von der Natur im Sinne von Hobbes als Kampf von jedem gegen jeden entwickelt. Nach Huxley könne die Kultur

und Moral des Menschen allein darin bestehen, auf Abstand zu den Gesetzen der organischen Natur zu gehen (↑Kulturwissenschaft/Evolutionäre Ethik).[31] Als Reaktion darauf macht sich Kropotkin an den Versuch des Nachweises, dass nicht nur im Leben des Menschen, sondern auch in der Natur das Prinzip der *gegenseitigen Hilfe* weit verbreitet ist und einen wesentlichen Faktor in der Evolution darstellt.[32] Als Beispiel für die Verwirklichung seines Prinzips in der Natur verweist Kropotkin u.a. auf das Sozialverhalten von Wirbeltieren (soziale Verteidigung) und die »Staaten« der sozialen Insekten.

Unter dem Einfluss von Kropotkin unternehmen einige Biologen im ersten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts den Versuch, die Symbiose als ein gleichberechtigt neben dem Faktor der Konkurrenz stehendes Prinzip des Lebens zu deuten. Durch das Prinzip der gegenseitigen Hilfe soll der Darwinismus eine wesentliche Ergänzung erfahren.[33] Es wird argumentiert, dass sich die beiden Prinzipien nicht ausschließen, sondern gegenseitig ergänzen: »jedes Organ, jedes Gewebe, jede Zelle stehen mit benachbarten Organen, Geweben und Zellen zugleich in einem fortwährenden Wettbewerb und einer gegenseitigen Hilfeleistung, die beide so lange dauern, als das Leben des Organismus dauert«, wie P. Kammerer 1909 in einer Arbeit über ›Allgemeine Symbiose und Kampf ums Dasein als gleichberechtigte Triebkräfte der Evolution‹ bemerkt.[34] Jede Anpassung sei aus dem Zusammenspiel der beiden fundamentalen Prinzipien zu erklären. Eine Höherentwicklung der Lebewesen über das Stadium des Einzellers hinaus wäre ohne ein Wechselspiel der beiden Faktoren der Konkurrenz und Symbiose nicht möglich gewesen.

Für den Prozess der langfristigen Transformation der Organismen aufgrund von Symbiosen verwendet C. Merežkovskij 1910 den Terminus ***Symbiogenese***.[35] W.M. Wheeler gebraucht diesen Ausdruck (»symbiogenesis«) bereits 1901 für den Weg der Entstehung von symbiotischen Assoziationen bei Ameisen.[36]

Sachgeschichte von der Antike bis ins 18. Jh.

Organismen verschiedener Arten, die in einem Verhältnis der Symbiose zueinander leben, werden seit langem beschrieben. Anfangs stehen diese Beschreibungen in einem mythischen oder allegorischen Zusammenhang. Herodot berichtet von der Symbiose zwischen einem Regenpfeifer und einem Krokodil, bei der der Vogel das Krokodil von lästigen Parasiten im Maul befreit, die er frisst[37] (trotz mancher vermeintlicher Bestätigung gilt diese Beobachtung inzwischen als falsch). Aristoteles spricht von einer Freundschaft zwischen Tieren[38] und gibt einige Beispiele von Symbiosen, z.B. die von Steckmuscheln (*Pinna*) und Steckmuschelwächtern (dem Krebs *Pinnotheres*)[39], die später auch von Cicero und anderen Stoikern angeführt und so interpretiert wird, dass der Krebs die Muschel beißt, wenn ein Fisch in die Muschel hineingerät, so dass diese sich schließt und den Fang mit dem Steckmuschelwächter teilt[40] (tatsächlich handelt es sich bei dieser Verbindung um einen Kommensalismus, bei dem allein der Krebs einen Vorteil hat[41]). Bei diesen Berichten stehen meist weniger die biologischen Details im Vordergrund als vielmehr ihre Lehre für den Menschen: dass Kooperation ein natürlicher und erfolgreicher Handlungsgrundsatz sein kann.

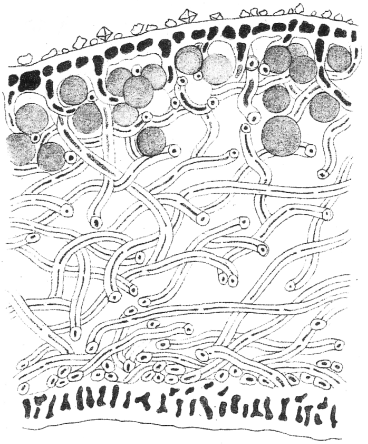


Abb. 495. Symbiose zwischen Pflanze und Pilz. Vertikalschnitt durch den Thallus einer Flechte (Parmelia papulosa), mit Jodtinktur gefärbt und 600-mal vergrößert. Die runden, dunkel gefärbten Zellen oben sind Algen, die länglichen Organe Pilzhyphen (aus Rosendahl, F. (1907). Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die braunen Parmelien. Nova Acta Ac. Leop. 87, 405-459: Tab. XXVII, Fig. 18).

In Mittelalter und Früher Neuzeit wird das Miteinander von Organismen verschiedener Arten als Harmonie der Natur gedeutet und als Beleg für die Voraussicht und das Wohlwollen des Schöpfergottes in der Einrichtung der Welt verstanden. Die Darstellungen haben meist allein demonstrativen und kaum analysierenden Charakter. Zu genauen, auch experimentellen Untersuchungen von symbiotischen Verhältnissen kommt es erst im 18. Jahrhundert.

Eine der ersten ausführlicheren Studien betrifft die Gemeinschaft von Blütenpflanzen und Insekten, die C.K. Sprengel 1793 als ein »Geheimnis der Natur« beschreibt.[42] Sprengel erkennt, dass die Insekten an der Befruchtung der Pflanzen beteiligt sind und ihrer-

Symbiose: gegenseitige Nutzenbeziehung

Parabiose: einseitige Nutzenbeziehung
- **Synökie**: Bereitstellung des Lebensraums
- **Parökie**: Gewährung von Schutz
- **Kommensalismus**: Miternährung
- **Phoresie**: Mittransport

Antibiose: Schaden-Nutzenbeziehung
- **Epistismus**: Töten, um zu leben
- **Parasitismus**: Schädigen, um zu leben

Allelopathie: Gegenseitige Schadensbeziehung

Tab. 268. Terminologie für Nutzen- und Schadensbeziehungen zwischen Organismen verschiedener Arten.

seits von den Pflanzen profitieren, insofern sie durch diese mit Nektar versorgt werden. Ebenso wie vor ihm J.G. Koelreuter[43] stellt Sprengel die Abhängigkeit der Befruchtung einiger Pflanzen durch den Besuch von spezialisierten Insekten fest. Er beschreibt die durch die Insekten geleistete Übertragung des Pollen von einer Blüte auf den Stempel einer anderen sowie die dazu nötige Anpassung der Blütenformen an die anatomische Gestaltung der Insekten und umgekehrt.

Metabiose und Ökosystemingenieure

Ein Nutzen durch Organismen anderer Arten muss sich nicht direkt aus der Anwesenheit der Partner ergeben, sondern kann sich auch aus deren Veränderung der Umwelt ergeben. C. Garré bezeichnet 1887 eine Form der Symbiose (unter Bakterien), bei der einer der Partner die Umwelt so verändert, dass er damit das Leben des anderen ermöglicht, als ***metabiotisch***.[44] (Der Begriff ist bei Garré nicht ganz eindeutig, weil er auch das symmetrische Verhältnis, bei dem sich mehrere Arten »gegenseitig bedingen«, ›metabiotisch‹ nennt.) F. Hueppe bildet zur Benennung dieser Verhältnisse, also für das »Aufeinanderfolgen« verschiedener Arten von Bakterien in einer Symbiose, 1896 das Substantiv ***Metabiose***.[45] Eine allgemeine Definition gibt C. Nuttall 1899, der zufolge die Metabiose in der Abhängigkeit von Organismen einer Art von der Umweltveränderung durch Organismen anderer Arten besteht: »[M]etabiosis may be broadly defined as that relationship which exists between two organisms when for one of the two to flourish and live in a certain medium it is necessary that the other should have preceded it and prepared the way for it«.[46]

A→B	*B→A*	*Bezeichnung*
+	+	Symbiose (Allelophilie)
+	0	Parabiose (Karpose)
+	-	Antibiose (Epistismus, Parasitismus)
0	-	Amensalismus, Wettbewerbskonkurrenz
-	-	Allelopathie, Gedrängekonkurrenz
0	0	Neutralismus

Tab. 269. Formen des Zusammenlebens von Organismen verschiedener Arten. A→B und B→A bezeichnet die Wirkung des Organismus des einen Typs auf den des anderen. Die Interaktion hat einen positiven (+), negativen (-) oder irrelevanten (0) Einfluss auf Überleben und Fortpflanzung des Partners.

C.G. Jones, J.H. Lawton und M. Shachak bezeichnen solche biotoperzeugenden Organismen 1994 als ***Ökosystemingenieure*** (»ecosystem engineers«; vgl. auch das Konzept der *Nischenkonstruktion*; ↑Nische). Sie werden definiert als Organismen, die den Lebensraum für andere Organismen so verändern oder erzeugen, dass erst dadurch die notwendigen Ressourcen für diese bereitgestellt werden: »Ecosystem engineers are organisms that directly or indirectly modulate the availability of resources (other than themselves) to other species, by causing physical state changes in biotic or abiotic materials. In so doing, they modify, maintain and/or create habitats«.[47]

Die ökosystem- oder biotoperzeugenden Organismen können von anderen unterschieden werden, deren Anwesenheit einen geringeren, bloß *biotopprägenden* Effekt hat.[48] Die biotoperzeugenden Organismen sind meist groß und neigen zu einem bestandsbildenden Zusammenschluss. Sie verändern damit in einem erheblichen Maß die physikalischen Bedingungen ihrer Umwelt, z.B. indem sie ein eigenes Mikroklima schaffen.

Die Prozesse der Ökosystemgestaltung können sich auf einem großen räumlichen Maßstab abspielen. Beispiele hierfür sind Buchen für das Ökosystem Wald, Nesseltiere für das Ökosystem Korallenriff und Austern für die Austernbänke. Sie können aber auch einen kleinen Maßstab betreffen, z.B. die Herstellung von Löchern im Holz durch einen Specht oder die Produktion von Dung durch Herbivore wie Elefanten oder Rinder. In allen diesen Fällen ist eine Vielzahl von kleineren Organismen auf die Anwesenheit dieser Ökosystemingenieure angewiesen. Die von diesen Organismen gestalteten Ökosysteme müssen daher als zerstört gelten, wenn die Population der biotoperzeugenden Organismen aus dem System verschwunden ist, unabhängig davon, welche Beziehungen zwischen den Populationen anderer Organismen fortbestehen.

Typ der Interaktion	Organismus 1	Organismus 2	Art der Interaktion
Neutralismus	0	0	Keiner der Organismen beeinflußt den anderen.
Antibiose	-	-	Ein Organismus wird durch einen anderen
(Opponenz)	0	-	deutlich behindert, wobei dieser selbst geschädigt wird,
	+	-	unbeeinflußt bleibt oder eine Förderung erfährt.
Konkurrenz: Typ direkter gegenseitiger Beinflussung	-	-	Gegenseitige direkte Behinderung der Organismen.
Konkurrenz: Typ gegenseitiger Beeinflussung durch Ressourcennutzung	-	-	Gegenseitige indirekte Behinderung der Organismen durch gleiche Ressourcennutzung, wenn diese nicht in ausreichendem Maße möglich ist.
Amensalismus	-	0	Ein Organismus wird behindert durch den anderen, der aber dadurch nicht gefördert wird.
Parasitismus	+	-	Ein meist kleinerer Organismus (Parasit, Schmarotzer) wird durch die Hemmung des anderen, größeren Organismus gefördert.
Episitismus (Prädation)	+	-	Ein meist größerer Organismus (Räuber) wird durch die Vernichtung des anderen kleineren Organismus (Beute) gefördert.
Allelopathie	+	-	Durch Ausscheiden von Stoffwechselprodukten wird ein Organismus gefördert, indem ein anderer gehemmt wird.
Probiose	+	0	Der eine Organismus genießt durch einen anderen
	+	+	Organismus einen Vorteil, wobei dieser entweder auch einen Vorteil erlangt, oder zumindest nicht geschädigt wird.
Parabiose (Kommensalismus)	+	0	Der eine Organismus wird durch den anderen Organismus gefördert, ohne daß dieser dadurch gehemmt wird.
Parökie	+	0	Nachbarschaftsgesellung
Synökie	+	0	Einmietung in Nestern
Epökie	+	0	Permanentes Aufsiedlertum
Entökie	+	0	Einmietung in Körperhohlräume
Metabiose	+	0	Der eine Organismus schafft zeitlich erst die Lebensbedingungen für den anderen Organismus.
Symbiose	+	+	Zusammenwirken zweier Organismen zum gegenseitigen Vorteil.
Protokooperation	+	+	Das Zusammenwirken beider Organismen ist für beide förderlich, aber nicht zwingend notwendig, schließt lockere Partnerschaft (Allianz) und kürzerfristiges wechselseitiges Nutznießertum (Mutualismus) ein.
Eusymbiose	+	+	Das Zusammenwirken beider Organismen ist für beide förderlich und zwingend lebensnotwendig.

+ = fördernde Wirkung, - = hemmende Wirkung, 0 = neutrale Beziehung

Abb. 496. Formen der Interaktion von Organismen in einem Bisystem (aus Schubert, R. (1993). Biotische Ökofaktoren. In: Kuttler, W. (Hg.). Handbuch zur Ökologie, 81-86: 83; erweitert nach einem Vorbild aus Schaefer, M. & Tischler, W. (1983). Wörterbuch der Biologie, Ökologie: 47).

Systematische Klassifikationen

Seit den 1940er Jahren wird versucht, für die verschiedenen Interaktionsformen von zwei Organismen eine systematische Terminologie zu entwickeln (vgl. Tab. 268).[49] Neben den klassischen Begriffen der *Symbiose* für eine gegenseitige Förderung und der *Konkurrenz* für eine gegenseitige Hemmung stehen dabei die Termini ***Antibiose*** für eine einseitige Schädigung mit einem Nutzen für den anderen Partner (Vuillemin 1889), mit den zwei Formen des Episitismus (↑Räuber) und ↑Parasitismus[50], ***Amensalismus*** für eine einseitige Schädigung ohne Nutzen für den anderen Partner (Haskell 1949[51]) und ***Neutralismus*** für ein Zusammenleben ohne gegenseitigen Nutzen oder Schaden (Odum 1971[52]; Haskell 1949: »neutrality«[53]).

Zur Präzisierung des dem Wortlaut nach unspezifischen Begriffs der Symbiose könnte parallel zu *Allelopathie* (↑Konkurrenz) der Ausdruck *Allelophilie* verwendet werden.

Symbiosen mit Bakterien

In den letzten Jahren wird die Bedeutung der symbiontischen Mikroorganismen in vielen Lebewesen (einschließlich des Menschen) zunehmend deutlich. Sie ermöglichen ihren Wirten vielfältige Leistungen,

Die Beziehungen der Organismen innerhalb einer Biocönoſe.

I. Die zuſammenlebenden Organismenarten haben beide Vorteil von dem Zuſammenleben.
  A. Sie ſind beide vollkommen aufeinander angewieſen und werden faſt nur in Gemeinſchaft miteinander gefunden. 1. Symbioſe.
  B. Sie ſind nicht vollkommen und dauernd aufeinander angewieſen, werden vielmehr oft auch allein bzw. mit andern Organismen zuſammen gefunden. 2. Mutualismus.

II. Nur die eine der beiden zuſammenlebenden Organismenarten hat von dem Zuſammenleben Vorteil.
  A. Die andere hat von dem Zuſammenleben keinen oder keinen nennenswerten Nachteil.
    a) Der eine Organismus hat Vorteil nicht von lebenden ſondern von abgeſtorbenen Individuen oder abgeſtorbenen Teilen des andern Organismus, indem ihm dieſe zur Nahrung dienen.
      α) Die abgeſtorbenen Individuen oder abgeſtorbenen Teile ſind pflanzlicher Natur. 6. Saprophagie.
      β) Die abgeſtorbenen Individuen oder abgeſtorbenen Teile ſind tieriſchen Urſprungs. 8. Nekrophagie.
    b) Der eine Organismus hat Vorteil von dem andern, während dieſer noch lebt.
      α) Dem einen der Organismen wird der Nahrungserwerb durch den andern erleichtert. 3. Kommenſalismus.
      β) Der eine der Organismen findet bei dem andern Schutz, Wohnung u. dgl. 4. Parabioſe.
  B. Die zweite der zuſammen vorkommenden Organismenarten hat entſchiedenen Nachteil von der Gemeinſchaft.
    a) Der Organismus, der Vorteil von der Gemeinſchaft hat, nährt ſich auf Koſten des andern.
      α) Der Organismus, der Nachteil von der Gemeinſchaft hat, iſt ein Tier.
        αα) Der Organismus, der Vorteil von der Gemeinſchaft hat, entnimmt ſeine Nahrung dem Körper des andern, indem er dieſen entweder tötet oder vorübergehend angreift. 7. Zoophagie.
        ββ) Der Organismus, der Vorteil von der Gemeinſchaft hat, nährt ſich fortdauernd auf Koſten des andern. 9. Paraſitismus.
      β) Der Organismus, der Nachteil von der Gemeinſchaft hat, iſt eine Pflanze. 5. Phytophagie
    b) Der Organismus, der Vorteil von der Gemeinſchaft hat, ſchädigt den andern lediglich durch ſeine Gegenwart, nicht durch ſeine Ernährung. 10. Raumparaſitismus.

Abb. 497. Typologie von Beziehungsformen zwischen Organismen verschiedener Arten einer Biozönose (aus Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 38f.).

die von der Erschließung und Aufbereitung von Nahrung (Photosynthese, Stickstofffixierung, Schwefel- und Celluloseverarbeitung etc.), der Erzeugung von Licht[54], dem Schutz vor Krankheitserregern (z.B. die Bakterien im Mundraum des Menschen[55]) bis hin zur Steuerung der Gene[56] reicht. In einigen Fällen werden die Symbionten sogar vererbt, so bei den Bakterien der Gattung *Wolbachia*, die bei vielen Insekten über das Protoplasma des Eies von einer Generation in die nächste weitergegeben werden.[57] Weil die Vererbung nur über das weibliche Ei erfolgt, existiert hier auf Seiten des Bakteriums ein Selektionsdruck in Richtung der Erzeugung von mehr Weibchen als Männchen in der Population des Wirts. Tatsächlich kann nachgewiesen werden, dass *Wolbachia* zahlreiche Wege der Veränderung seines Wirts entwickelt hat, darunter die Induktion der Parthenogenese oder die Umwandlung von genetischen Männchen in Weibchen. Diese und andere Fälle belegen den häufig fließenden Übergang zwischen Symbiose und Parasitismus.

Die Gesamtheit der Mikroorganismen, die in einem Lebewesen als Symbionten, Kommensalen oder Parasiten leben, werden von J. Lederberg 2001 als ***Mikrobiom*** (»microbiome«) bezeichnet.[58] Für die Einheit der Symbionten mit ihrem Wirt – »the whole symbiotic complex, namely the superorganism« – schlägt er den Begriff ***Symbiom*** (»symbiome«) vor.[59] Lederberg plädiert für einen Übergang von der Kriegsmetaphorik zu einer Ökologiemetaphorik, um das Miteinander von Wirtsorganismus und Mikroorganismen zu beschreiben.[60]

Mutualismus

Das Wort ›Mutualismus‹ (abgeleitet von lat. ›mutare‹ »wechseln, tauschen«) wird zuerst im außerbiologischen Kontext gebildet. P.J. Proudhon bezeichnet als ›Mutualismus‹ (»mutuellisme«) seit 1828 seine sozialpolitische Lehre, nach der die individuelle und soziale Wohlfahrt von dem wechselseitigen Tausch von Gütern abhängig ist.[61]

In die Biologie führt P.J. van Beneden das Wort 1873 ein.[62] Für van Beneden sind Mutualisten solche Tiere, »welche aufeinander leben, ohne Schmarotzer oder Mitesser zu sein«.[63] In erster Linie Organismen, die einander gegenseitige Dienste leisten, sind in dieser Kategorie zusammengefasst. Der gegenseitige Nutzen kann sich auf verschiedene Aspekte beziehen, wie van Beneden erläutert, z.B. den Transport, den Schutz oder die Reinigung. Aber auch ein wechselseitiges Ausbeutungsverhältnis versteht van Beneden – entgegen der heutigen Wortbedeutung – als Mutualismus[64]. Allerdings wird van Beneden meist so verstanden, dass die Wechselseitigkeit des Mutualismus zum Nutzen der Beteiligten ist – so ist bereits der Herausgeber von van Benedens Werk auf Deutsch der Auffassung, Mutualisten seien Tiere, »welche gegenseitig aufeinander angewiesen sind«[65]. In diesem Sinne wird der Mutualismus später als eine Sonderform der Symbiose behandelt, auch wenn immer wieder von einem »Mutualismus

zwischen Parasit und Wirt« die Rede ist.[66] Die heute neben den Flechten als Standardbeispiele des Mutualismus erscheinenden Fälle der *Pilzsymbiose*, insbesondere die *Wurzelsymbiose* (*Mycorrhiza*) vieler Bäume, analysiert 1885 bereits A.B. Frank, der auch die diesbezügliche Terminologie einführt.[67]

Von der Symbiose im engeren Sinne wird der Mutualismus heute meist dadurch unterschieden, dass die in Beziehung tretenden Organismen nicht voneinander abhängen, dass die mutualistische Beziehung für die Erhaltung der Organismen also förderlich, aber nicht notwendig ist. Diese Gegenüberstellung von Mutualismus und Symbiose geht auf F. Dahl zurück, der 1910 von den in einem Mutualismus zusammenlebenden Organismen sagt: »Sie sind nicht vollkommen und dauernd aufeinander angewiesen, werden vielmehr oft auch allein, bzw. mit anderen Organismen zusammen gefunden«.[68] Beispiele für mutualistische Beziehungen in diesem Sinne sind die Assoziationen von Fischen mit ihren kleineren »Putzerfischen«, die Assoziationen von stickstofffixierenden Bakterien und Leguminosen und das Leben von Bakterien im Verdauungstrakt von Tieren.

Von einigen Autoren wird allerdings gerade ein Verhältnis der ein- oder beidseitigen Abhängigkeit der Mitglieder einer Gemeinschaft als ›Mutualismus‹ bezeichnet (Odum 1953/73: »Ein […] Schritt im Prozeß der Kooperation erfolgt, wenn beide Populationen vollständig voneinander abhängig werden. Solche Fälle nennt man *Mutualismus* oder *obligate Symbiose*«).[69] Eine zwar vorteilhafte, aber bloß fakultative Interaktion, die für das Überleben beider Partner nicht notwendig ist, wird dann *Protokooperation* (»protocooperation«) genannt.[70] Die Terminologie ist aber alles andere als einheitlich: Andere Autoren identifizieren gerade ›Kooperation‹ und ›Mutualismus‹ miteinander (z.B. Allee 1938).[71]

Von der Symbiose unterschieden wird der Mutualismus außerdem in der Regel durch das Kriterium der räumlichen Nähe der Partner: Während eine Symbiose in einem direkten *Zusammenleben* der Partner besteht, wird der Mutualismus meist so verstanden, dass er eine Interaktion ohne dauerhafte räumliche Nähe der Partner bezeichnet oder zumindest so, dass die Frage der räumlichen Assoziation der Partner irrelevant für die Beschreibung des Verhältnisses als ›Mutualismus‹ ist.[72]

Das wechselseitige Nutzenverhältnis des Mutualismus muss sich nicht nur auf einzelne interagierende Organismen beziehen, sondern kann auch Populationen betreffen (vgl. das Odum-Zitat). D.S. Wilson spricht 1980 dann von einem ***Populationsmutualismus*** (»population mutualism«).[73] Der Mutualismus auf Populationsebene kann sich auf der Ebene der Individuen als Schädigung zumindest einer der Partner erweisen: So sichert die Ernährung von Säugetieren durch Nüsse (z.B. von Eichhörnchen, die sich von Haselnüssen ernähren) zwar die Verbreitung der Pflanzen und ist damit als Nutzen für die Pflanzenpopulation zu werten – für diejenigen Nüsse jedoch, die von den Tieren gefressen werden, stellt diese Interaktion zweifellos einen Schaden dar.[74]

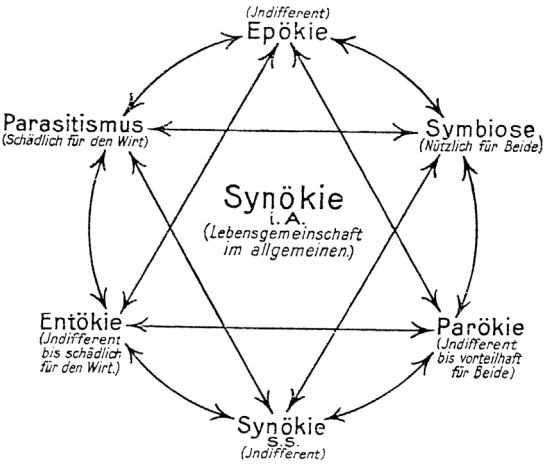


Abb. 498. Formen der Beziehung zwischen Organismen und ihr Verhältnis zueinander. Die Konzepte werden auf folgende Weise definiert: »Unter Synökie *im allgemeinen pflegt man alle Fälle von Lebensgemeinschaften zu bezeichnen, bei denen die eine Art mit der anderen in einer mehr oder weniger engen Verbindung lebt, sich selber zum Nutzen, ohne Schaden jedoch für die andere. Die Fälle der Synökie sind: 1. Die* Epökie*, worunter das Leben einer Art* auf *einer anderen zu versehen ist, ohne daß dabei der Wirt einen Schaden erleidet. Wird diese Lebensgemeinschaft so gestaltet, daß nicht nur der Epöke, sondern auch der Wirt aus ihr einen Nutzen zu ziehen vermag, so wird aus der indifferenten Epökie eine* Symbiose*. Wenn dagegen die Beziehungen zwischen dem Epöken und dessen Wirtstier eine Form annehmen, so daß der Wirt durch den Ansiedler auf seiner Oberfläche geschädigt wird, so wird aus der indifferenten Epökie ein* Parasitismus*. 2. Die* Entökie*: Unter dieser versteht man das Bewohnen von Innenräumen des Wirtstieres durch einen Ansiedler. […] 3. Die* Synökie im engeren Sinne *[»S.S.«]. Unter dieser Bezeichnung versteht man eine enge Lebensgemeinschaft verschiedener Arten, die den gleichen Wohnraum benützen. […] 4. Die* Parökie *nennt man jene Lebensgemeinschaft, wo eine Art in der Nachbarschaft einer anderen Art in mehr oder weniger enger Verbindung vorkommt, aus der beide einen Nutzen zu ziehen vermögen« (aus Abel, O. (1928). Parasitische Balanen auf Stockkorallen aus dem mediterranen Miozänmeer. Paleobiologica 1, 14-38: 30f.).*

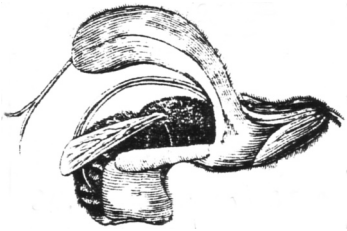


Abb. 499. Mutualismus zwischen Pflanze und Tier: Bestäubung eines Lippenblütlers durch eine Biene (aus Sprengel, C.K. (1793). Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen Tab. I).

Während unter dem Einfluss selektionstheoretischen Denkens, das die Konkurrenz unter Organismen betont, bis in die 1970er Jahre das Vorhandensein von mutualistischen Interaktionen eher als Seltenheit dargestellt wird[75], beginnt sich seitdem die Auffassung durchzusetzen, der Mutualismus sei eine verbreitete Erscheinung.[76] Als Gegenbewegung zur Vorherrschaft der Evolutionstheorie und Soziobiologie wird die Kooperation als Grundprinzip der Biologie betont: »Nicht der Kampf ums Dasein, sondern Kooperation, Zugewandtheit, Spiegelung und Resonanz sind das Gravitationsgesetz biologischer Systeme. Im Zentrum der Biologie stehen wechselseitige Beziehung und Kooperation« (Bauer 2006).[77] M.A. Nowak schlägt das Konzept der Kooperation 2006 sogar als »drittes Prinzip der Evolution« neben Mutation und Variation vor: »Perhaps the most remarkable aspect of evolution is its ability to generate cooperation in a competitive world. Thus, we might add ›natural cooperation‹ as a third fundamental principle of evolution beside mutation and natural selection«[78] (↑Sozialverhalten: Abb. 482).

Parabiose

Als ›Parabiose‹[79], ›Probiose‹[80], ***Karpose*** (Hesse 1943)[81] (von griech. ›καρπός‹ »Nutzen«) oder *Erleichterung* (»facilitation«[82]) wird das Zusammenleben von Organismen zum Nutzen eines Partners ohne Schädigung, aber auch ohne Nutzen der anderen bezeichnet. Den Terminus ›Parabiose‹ führt A. Forel 1898 ein, um damit das enge, aber indifferente Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten in einem Nest (ohne Scheidewände) zu bezeichnen.[83] F. Dahl bestimmt ›Parabiose‹ 1910 als Form der Beziehung von Organismen verschiedener Arten in einer Biozönose, bei der nur einer der Partner einen Vorteil hat, wobei gilt: »Der eine der Organismen findet bei dem andern Schutz, Wohnung u. dgl.«[84] (vgl. Abb. 497). (Später wird der Ausdruck auch auf die anatomische, natürlich oder künstlich herbeigeführte, Verbindung von zwei Organismen bezogen.)

Ein ähnliches Alter wie ›Parabiose‹ hat der Ausdruck ***Probiose***: Er wird von E. Giglio-Tos seit 1910 verwendet, zuerst auf Französisch (»probiose«[85]), später auch in anderen Sprachen (ital. 1920: »probiosi«[86]; dt. 1925: »Die Probiose der Pflanzen ermöglicht das Leben der Herbivoren und diese das der Carnivoren usw.«[87]; »Eine jede Entwicklungsphase, eine jede Probiose wird zur bestimmenden Ursache der folgenden Phase«[88]). Auch in der Ökologie der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird der Ausdruck vereinzelt verwendet (s.o.).

Je nach der Art des Nutzens kann zwischen verschiedenen Formen der Parabiose unterschieden werden: Bei der ***Synökie*** (Wasmann 1896) (oder ***Metökie***) bietet der eine Partner dem anderen eine Wohnstätte (z.B. leben viele Insekten in den Nestern von Vögeln und Säugetieren).[89] Eine ***Parökie*** (H.S. 1905[90]) – Kraepelin spricht 1905 von ***Paröken***[91]; Deegener 1918 von einem *Paroecium*[92] – liegt vor, wenn der Nutzen des Zusammenlebens im Schutz, nicht aber im Gewähren einer Wohnstätte besteht (z.B. genießen Schakale einen Schutz durch das Zusammenleben mit anderen Raubtieren). Kraepelin fasst als ›Paröken‹ diejenigen Tiere zusammen, »die aus dem Aufenthalt in der Nähe anderer Vorteil ziehen«, z.B. die Bewohner der Korallenriffe.[93] (Außerhalb der biologischen Bedeutung erscheint ›Parökie‹ als rechtswissenschaftlicher Begriff bereits spätestens im frühen 19. Jahrhundert: W.T. Krug bezeichnet damit 1817 das Recht der »Niederlassung auf dem Staatsgebiete ohne Bürgerrecht«[94]; im byzantinischen Reich werden die abhängigen Bauern allgemein ›Paröken‹ genannt.) Als ***Phoresie*** bezeichnet P. Lesne 1896 den Transport eines Organismus durch einen anderen (z.B. von Milben durch Mistkäfer).[95] Siedelt ein Organismus ständig auf der Körperoberfläche eines anderen, spricht man seit Deegener (1918) von ***Symphorismus***.[96] Eine ***Epökie*** (Kraepelin 1905 für den Transport der Larven des Maiwurms durch Bienen[97]) bezeichnet ein ähnliches Verhältnis – häufig, so auch von Kraepelin, wird diese Kategorie aber auch so verstanden, dass sie nicht allein parabiotische, sondern auch parasitische Formen einschließt. ***Entökie*** (Abel 1928[98]) bezieht sich demgegenüber auf das Besiedeln von offenen Körperhöhlen eines anderen Organismus (z.B. Krebse, die im Kanalsystem von Schwämmen leben). (Der Ausdruck ***Epöken*** wird bereits 1905 von Kraepelin[99] und 1907 von H. Miehe verwendet[100]; Doflein unterscheidet 1914 zwischen ***Entöken*** und *Epöken*[101].)

Eine verbreitete Form der Epökie ist das Leben von Pflanzen, Pilzen oder Tieren auf Pflanzen. Für auf Pflanzen lebende Pilze prägt H.F. Link 1809 die Bezeichnung ***Epiphyten*** (»Epiphytas«), die er als Name für eine eigene Ordnung vorschlägt.[102] Im Anschluss daran etabliert sich in den folgenden Jahren das Adjektiv *epiphytisch* für diese Verhältnisse, wobei die Bezeichnung nicht länger als taxonomische Einheit, sondern im Sinne einer Lebensform verwendet wird. C.F.B. de Mirbel versteht 1815 unter epiphytischen Pflanzen solche, die auf anderen wachsen, ohne ihnen Nährstoffe zu entziehen, z.B. Moose auf Bäumen (»Épiphytes*, epiphytæ, pseudo-parasiticæ*. – Qui naissent sur d'autres végétaux, mais n'en tirent point leur nourriture. – [Mousses. etc.].«).[103] Unter Verweis auf Link erscheint die Bezeichnung ab 1817 als Lemma in französischen Enzyklopädien der Naturgeschichte[104]; E. Fries verwendet sie 1823 in Bezug auf Pilze (»epiphyti«[105] und »epiphytæ«[106]) und J.C. Loudon 1828 im Englischen für Pflanzen (»epiphytic«[107]; Kirby und Spence 1843 »epiphytous fungus«[108]). Für die im Körperinneren von Pflanzen lebenden Organismen (besonders die Rost- und Brandpilze) führt Link 1816 die Bezeichnung ***Entophyten*** ein (»Entophytae plantarum vivarum«[109]; Nees von Esenbeck 1817 »Entophyten. Entophyta«[110]).

Analog zu ›Epiphyten‹ etabliert sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts auch die Bezeichnung ***Epizoen*** für auf Tieren lebende Organismen (Oken 1818: »Epizoen«[111], im Anschluss an Nitzsch 1818: »insecta epizoica«[112]; Doflein 1914: »Epizoen«[113]). Als Gegenbegriff besteht seit der Untersuchung der »Eingeweidewürmer« durch C.A. Rudolphie (1808) der Terminus ***Entozoen*** (Rudolphi 1809: »Entozoa«).[114]

E.F. Haskell nennt 1949 ein einseitiges Nutzenverhältnis, das irrelevant für den »schwachen« Partner ist (»+/0«), ***Allotrophie*** (dem Wortlaut nach bezieht es sich allerdings allein auf Ernährungsverhältnisse: ein Füttern des Anderen); dem entgegengesetzt ist die ***Allolimie***, ein Verhältnis der einseitigen Schädigung ohne Nutzen und ohne Schaden für den Partner (also eine Form des Amensalismus, wobei der »stärkere« Partner den Schaden nimmt).[115]

Kommensalismus

Der Ausdruck ›Kommensalismus‹ (mlat. »zusammen am Tisch«) wird ebenso wie ›Mutualismus‹ von van Beneden in die Biologie eingeführt.[116] Ein Kommensale (Mitesser) ist darin von einem Parasiten unterschieden, dass er seinen Wirt nicht schädigt: »Ein Mitesser lebt nicht auf Kosten seines Wirthes«, wie van Beneden 1875 bemerkt.[117] Kommensale sind also Organismen verschiedener Arten, die zusammen an einem Ort Nahrung aufnehmen, wobei gilt: »Dem einen der Organismen wird der Nahrungserwerb durch den andern erleichtert«, wie Dahl 1910 erläutert.[118] Eines der Beispiele van Benedens für eine solche Gemeinschaft ist die Assoziation von Einsiedlerkrebs und Seerose, bei der sich der Krebs die Seerose auf sein Schneckengehäuse setzt. Nach heutiger Terminologie würde eine solche Gemeinschaft allerdings eher als ›Mutualismus‹ bezeichnet werden, denn beide Partner profitieren von der Anwesenheit des anderen: Der Einsiedlerkrebs genießt durch die Seerose einen erhöhten Schutz, und die Nahrungsreste des Krebses sorgen für eine bessere Ernährung der Seerose. Echter Kommensalismus liegt z.B. dort vor, wo Organismen einer Art sich von Nahrungsresten der Organismen einer anderen Art ernähren, ohne ihnen Konkurrenz zu machen.

Eine besondere Form des Kommensalismus ist die von E. Wasmann 1896 bei Ameisen beschriebene ***Symphilie***: Sozial lebende Ameisen versorgen in ihrem Bau Insekten anderer Arten (ihre »Gäste«) mit Nahrung.[119] Im Gegensatz zu dem Verhältnis der Ernährung und/oder Pflege fremder Arten (der Symphilie) nennt Wasmann das Verhältnis der bloßen »indifferenten Duldung« von anderen Arten im Bau *Synökie* oder *Metökie* (s.o.); eine »feindliche Einmietung« bezeichnet er als ***Synechtrie***[120].

Eine Zwischenform zwischen Kommensalismus und Symbiose bildet die ***Trophobiose***[121], ein Verhältnis, bei dem der eine Partner sich von den Ausscheidungen (z.B. zuckerhaltigen Exkrementen) des anderen ernährt und diesem im Gegenzug Schutz und Pflege gewährt. Die bekannteste und namengebende Form der Trophobiose ist das »Melken« der Blattläuse durch Ameisen. Auch einige Formen der Haustierhaltung des Menschen sind biologisch betrachtet mit der Trophobiose verwandt.

Auf einen allgemeineren Begriff gebracht, stellt die Trophobiose eine Form des ***Helotismus*** dar, d.h. eine Symbiose, bei der der eine Partner einen größeren Nutzen als der andere davonträgt und bei der kein dauernder körperlicher Kontakt zwischen den Partnern vorliegt. Der Begriff ist gebildet in Anlehnung an eine Wortprägung S. Schwendeners, der das Zusammenleben von Pilz und Alge in einer Flechte als »Helotenthum« bezeichnet.[122] E. Warming nennt die Einheit von Pilz und Alge 1895 dann »Helotismus«.[123] Weil die Alge auf den Pilz nicht angewiesen ist, befindet sie sich in der Symbiose mit dem Pilz in »Sklaverei«, wie es Warming beschreibt. Von einem Parasiten sei der Pilz in der Flechte allein insofern unterschieden, als er »den Wirt in seinem Körper auf-

nimmt und daß er selbst für einen Teil der im Haushalte des Wirtes verbrauchten Nahrung sorgt«.[124] Der Begriff des Helotismus erhält sich bis in die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts[125], stößt aber auch auf offene Ablehnung[126].

Endosymbiose

Der Ausdruck ›Endosymbiose‹ erscheint seit Mitte des zweiten Jahrzehnts des 20. Jahrhunderts: F. Czapek bezieht das Wort 1917 auf das Zusammenleben von höheren Pflanzen mit einzelligen Algen, insbesondere die Verbindung des kleinen Wasserfarns *Azolla* mit Blaualgen der Gattung *Anabaena*, die in Hohlräumen des Blattgewebes des Farns leben.[127] Die Formulierung ist angelehnt an den Ausdruck *Endosymbionten*, die K. Šulc 1906 für in der Leibeshöhle von Schildläusen lebende Pilze verwendet (z.B. *Kermincola kermesina* im Innern der Eichennapflaus *Kermes quercus*: »Mikroendosymbiotiker«[128]; auch »Endosymbionten«[129]). Šulc beschreibt dieses Verhältnis als eine »Symbiose« (im Gegensatz zum »Parasitismus«[130]), weil im Insektenkörper keine pathologischen Veränderungen zu sehen sind, und er vermutet daher einen »Nutzen aus der Allianz sowohl für den […] Wirt, wie auch für den Eindringling«[131]. – Für im Innern anderer Organismen lebende Organismen wird bereits Ende des 19. Jahrhunderts das Adjektiv *endobiotisch* verwendet: K. Schilberszky bezieht es 1896 auf den Fruchtkörper eines parasitischen Pilzes, der im Innern seiner Wirtspflanze wächst.[132] Das Adjektiv *endosymbiotisch* erscheint 1907.[133]

Parallel zu ›Endosymbiose‹ wird später der Ausdruck ***Ektosymbiose*** gebildet (Weber 1933: »Ectosymbiose« der pilzzüchtenden Ameisen, Termiten und anderer Insekten[134]). T. Baumgärtel unterscheidet 1940 zwischen »Endosymbiosen« und »Ektosymbiosen«, und zwar nach dem Kriterium, ob die Symbionten innerhalb oder außerhalb der Körper des Symbiosepartners leben.[135] Bei der Wurzelsymbiose der Mykorrhiza unterscheidet bereits A.B. Frank 1885 zwischen einer *ektotrophischen* Mykorrhiza, bei der die Pilzhyphen außerhalb der Wurzelzellen bleiben, und einer *endotrophischen* Mykorrhiza, bei der das Pilzmyzel in die Zellen der Wurzeln eindringt.[136]

Die Endosymbiontenhypothese

Nicht nur das Zusammenleben von Organismen, die physisch voneinander getrennt oder zumindest trennbar sind, ohne ihnen das Leben zu nehmen, sondern auch die intime physische Durchdringung von Organismen kann als ›Symbiose‹ bezeichnet werden. Seitdem die Ähnlichkeit von Bestandteilen der Zellen der höher entwickelten Organismen mit Bakterien festgestellt wurde, wird auch die Hypothese aufgestellt, dass die differenzierten Zellen aus der Symbiose einzelner einfach gebauter und ursprünglich selbständiger Organismen hervorgegangen sind (die *Endosymbiontenhypothese*). Bereits der Namensgeber für die Chloroplasten der Pflanzen, A.F.W. Schimper, erkennt 1883, dass diese von den Zellen nicht neu gebildet werden können, sondern immer nur aus ihresgleichen hervorgehen und in dieser Hinsicht den Organismen gleichen (↑Zelle/Chloroplasten). Schimper vermutet auch bereits, dass die chloroplastenhaltigen Pflanzen aus einer »Symbiose« hervorgegangen sein können: »Möglicherweise verdanken die grünen Pflanzen wirklich einer Vereinigung eines farblosen Organismus mit einem von Chlorophyll gleichmässig tingierten ihren Ursprung«.[137] Die Vermutung lag daher nicht fern, die Chloroplasten als ursprüngliche Symbionten anzusehen.

In den letzten Jahren des 19. Jahrhunderts wird die Hypothese des endosymbiotischen Ursprungs von Zellbestandteilen auch auf andere Organellen ausgeweitet. Bereits 1887 beschreibt T. Boveri die Chromosomen (»die sog. chrom. Segmente oder Elemente«) als »Individuen« oder »elementarste Organismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen«.[138] Den Zellkern fassen verschiedene Forscher um die Jahrhundertwende als ursprünglichen Symbionten auf, u.a. 1893 S. Watasē (»Is it not possible to regard the cell as a *symbiotic* community […]?«[139]), 1897 W. Pfeffer und 1904 T. Boveri.[140] A. Schneider weitet die Hypothese 1896 auf andere Plastiden aus: »The plasmic bodies, as chlorophyll granules, leucoplastids, chromoplastids, chromosomes, centrosomes, nucleoli, etc. are perhaps simply the symbionts comparable to those in the less highly specialized symbioses«.[141] Als Hypothese formuliert 1896 auch E.B. Wilson diese Auffassung (»the cell is a symbiotic association of […] dissimilar living beings«).[142]

Die These vom endosymbiotischen Ursprung der Chloroplasten vertritt C. Mereschkowsky 1905 explizit.[143] Er argumentiert, aufgrund der selbständigen Entstehung der Chloroplasten (»Chromatophoren«) und ihrer physiologischen Unabhängigkeit vom Zellkern seien diese nicht als Differenzierungsprodukt des Plasmas und damit nicht als Organe aufzufassen, sondern eben als Symbionten. Außerdem bemüht sich der Autor, Parallelen zwischen den Chloroplasten und freilebenden Blaualgen (Cyanophyceen) aufzuzeigen, die seine These bestätigen sollen. Nach Mereschkowskys »Symbiosetheorie« ist eine Pflanzenzelle »nichts anderes als eine Tierzelle mit in sie eingedrungenen Cyanophyceen; infolgedessen ist die

Pflanzenwelt von der Tierwelt abzuleiten«; der Ursprung der Pflanzenwelt ist für ihn daher »ein in hohem Grade polyphyletischer« (vgl. Abb. 500).[144]

Unabhängig von Mereschkowsky entwickelt auch A.S. Famincyn Ende des 19. Jahrhunderts eine Theorie der Symbiose zur Erklärung komplexer Lebensformen. Famincyn hält die Entstehung komplexer Lebewesen durch Darwins Evolutionstheorie für nicht erklärbar und will mit seinem Ansatz daher einen Vorschlag für die Lösung dieses Problem geben, indem er von einem eigenen Prinzip der Komplexitätssteigerung durch Synthese bestehender Lebensformen ausgeht: Komplexe Lebewesen würden »durch die Vereinigung elementarer Organismen zu Kolonien und die Umwandlung ihrer Aggregate zu einem höherentwickelten Wesen« entstehen.[145]

Auch später argumentieren einzelne Forscher leidenschaftlich für die große Rolle der Endosymbiose bei der evolutionären Entstehung der Eukaryoten und allgemein für die Bedeutung der Symbiose in der Evolution, so z.B. 1918 P. Portier[146], 1927 J.E. Wallin[147] und seit den 1920er Jahren P. Buchner. Von Buchner stammen die genauesten und am breitesten angelegten Untersuchungen des Phänomens in der Mitte des 20. Jahrhunderts. Er studiert die »intrazelluläre Symbiose« bei Einzellern, Schwämmen, Hohltieren, Würmern, Stachelhäutern, Weichtieren, Insekten und anderen Organismen.[148] 1939 definiert Buchner die »Endosymbiose« als »eine Symbiose, bei welcher ein symbiontischer Organismus im Inneren des anderen Aufnahme gefunden hat«.[149] Die Auffassung der Eukaryoten als Produkte einer frühen Endosymbiose bleibt aber zunächst eine Minderheitenauffassung – nicht zuletzt deswegen, weil die Protagonisten der Symbiosetheorien ungerechtfertigte weitere Meinungen vertreten; so behauptet Wallin, er habe

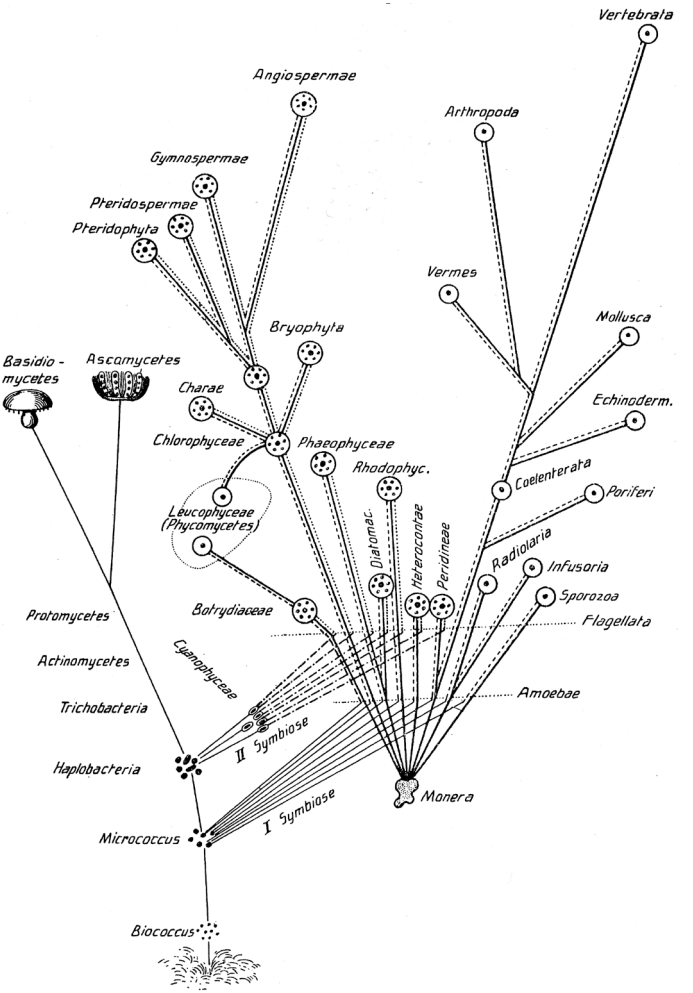


Abb. 500. Hypothetischer Stammbaum der Organismen, ausgehend von zwei anfangs unabhängig voneinander verlaufenden »Stämmen«, die durch sekundäre Verschmelzung sich teilweise vereinigt haben. Der linke Stamm beginnt mit den »Urbakterien« (»Biococcus«) und endet mit den beiden großen Gruppen der Pilze, den Ascomyceten und Basidiomyceten. Der rechte Stamm hat eine spätere Wurzel als der andere und beginnt mit dem Amöboplasma der Amöben. Zwei Ereignisse der Symbiose führten zu einer Hybridisierung der beiden Stämme, aus denen die Pflanzen und Tiere hervorgingen: Die »I. Symbiose« bestand in der Integration von Mikrokokken in das Amöboplasma, wobei aus ersteren der Zellkern entstand (nach der Darstellung unabhängig voneinander in verschiedenen Stammeslinien); die »II. Symbiose« bestand in der Integration von Blaualgen (»Cyanophyceen«) in das Amöboplasma, wobei aus ersteren die Chloroplasten entstanden. Die erste Symbiose steht an der stammesgeschichtlichen Wurzel aller Pflanzen und Tiere, die zweite an der Wurzel der Pflanzen. Zeichenerklärung: dünne Linien: Mykoplasma; dicke Linien: Amöboplasma; gestrichelte Linien: Zellen mit Kern (Mikrokokken); gepunktete Linien: Zellen mit Chloroplasten (Cyanophyceen) (aus Mereschkowsky, C. (1910). Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Theorie der Symbiogenesis: einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. Biol. Centralbl. 30, 277-303; 321-367: 366).

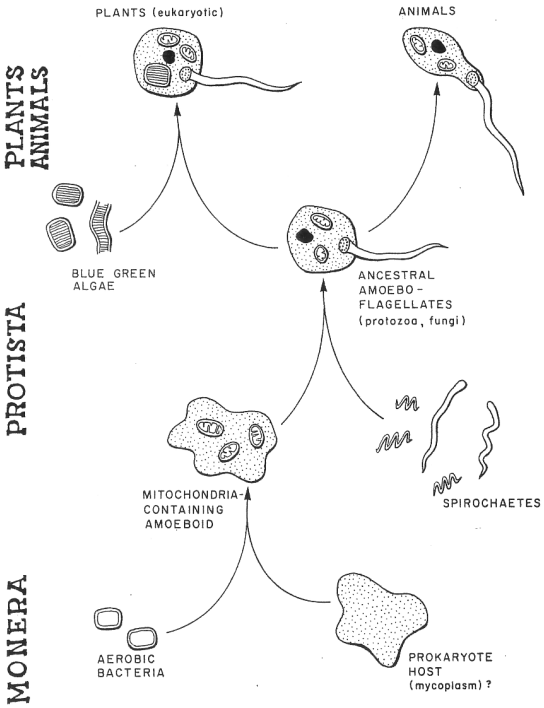


Abb. 501. Evolution der eukaryotischen Zelle durch »serielle Symbiose« (aus Margulis, L. (1970). Origin of Eukaryotic Cells: 58).

die Mitochondrien außerhalb von Zellen kultivieren können.

Den wissenschaftlichen Durchbruch der Endosymbiontenhypothese ermöglichen erst ultrastrukturelle Untersuchungen der Bakterienzellen und der Organellen der Eukaryoten. H. Ris und E. Schnepf wird durch ihre Arbeit aus den frühen 1960er Jahren die »Wiederentdeckung« der Endosymbiontennatur der Chloroplasten zugeschrieben.[150] An der wachsenden Akzeptanz der Endosymbiose als wichtigem Modell für die Entstehung der eukaryotischen Zellen und allgemein der Symbiose als Mechanismus der Evolution ist seit den späten 1960er Jahren wesentlich die Zellforscherin L. Margulis beteiligt.[151] Als Modell für die Bildung der eukaryotischen Zelle aus einfachen Vorgängern stellt F.J.R. Taylor 1974 die *Serielle Endosymbionten Theorie* (SET) auf, der zufolge die komplexeren Bestandteile (v.a. die Mitochondrien und Chloroplasten, aber auch die Geißeln) einer eukaryotischen Zelle eine anfangs unabhängig voneinander verlaufende Evolutionsgeschichte haben und sukzessive in die sich entwickelnde eukaryotische Zelle integriert wurden (vgl. Abb. 501).[152] Seit Beginn der 1980er Jahre gilt die Endosymbiosetheorie zumindest in ihren Grundzügen in Bezug auf den Ursprung von Mitochondrien und Chloroplasten in den eukaryotischen Zellen als bestätigt.[153]

In den letzten Jahren wird insbesondere auf genetischer Ebene die Symbiose zwischen Erbfaktoren verschiedenen Ursprungs in einer Zelle untersucht. Nachgewiesen wird dabei ein Zusammenwirken von Genen der Endosymbionten und der Wirtszelle, die J. Lederberg bereits 1952 als ***Vererbungssymbiose*** (»hereditary symbiosis«) bezeichnet.[154]

Verschiedene Faktoren können für den späten Durchbruch der Symbiosetheorie verantwortlich gemacht werden[155]: (1) Die Symbioseforschung verläuft über die Grenzen der etablierten biologischen Teildisziplinen von Botanik, Zoologie, Zytologie, Genetik hinweg; (2) Bakterien werden lange als Krankheitserreger, nicht als Kooperationspartner der höheren Lebewesen verstanden; (3) im Rahmen der Dominanz der mendelschen Genetik wird alle Vererbung auf die Chromosomen zurückgeführt; (4) die Symbiose verschiedener Arten wird von der synthetischen Theorie der Evolution, die ausgehend von Populationen einer Art formuliert ist, wenig berücksichtigt; (5) die Selektionstheorie, die Soziobiologie und andere allgemeinen Theorien der Biologie bauen auf Vorstellungen der Konkurrenz und des Kampfes unter den Organismen auf und vernachlässigen damit den Aspekt der Kooperation; (6) der bis in die 1980er Jahre dominierende systemtheoretische Ansatz in der Ökologie versucht die abstrakten Prinzipien der Organisation von Ökosystemen zu verstehen, von den besonderen Verhältnissen einzelner Arten wird dabei jedoch abstrahiert.

Nachweise

1 Bary, A. de (1878). Ueber Symbiose. Tagebl. 15. Versamml. Deutsch. Naturf. Aerzte 1878, 121-126.
2 Bary, A. de (1879). Die Erscheinung der Symbiose: 5.
3 a.a.O.: 6.
4 a.a.O.: 21.
5 Bary, A. de (1866). Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten: 291.
6 Schwendener, S. (1860-68). Untersuchungen über den Flechtenthallus. Beitr. wiss. Bot. 2 (1860), 109-186; 3 (1863), 127-198; 4 (1868), 161-202; ders. (1869). Die Algentypen der Flechtengonidien.
7 Vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays; 227-284: 228-238.
8 Frank, A.B. (1877). Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Beitr. Biol. Pflanz. 2, 123-200: 195.
9 a.a.O.: 196f.
10 Grisebach, A. (1839). Genera et species Gentianearum adjectis observationibus quibusdam phytogeographicis: 67.
11 Reinke, J. (1872). Über gonidienartige Bildungen in einer dikotylischen Pflanze (*Gunnera*). Bot. Zeitung 30, 59-61; ders. (1872). Ueber die anatomischen Verhältnisse einiger Arten von *Gunnera* L. Nachrichten königl. Ges. Wiss. Georg-August-Univ. Göttingen, 100-108.
12 Stöhr, A. (1897). Letzte Lebenseinheiten und ihr Verband in einem Keimplasma, vom philosophischen Standpunkte besprochen: 11.
13 Schneider, A. (1912/20). Pharmaceutical Bacteriology: 119; vgl. Read, C.P. (1970). Parasitism and Symbiology.
14 Vgl. Hertig, M., Taliaferro, W.H. & Schwartz, B. (1937). The terms *symbiosis*, *symbiont* and *symbiote*. J. Parasitol. 23, 326-329: 328.
15 Hertwig, O. (1883). Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Thierreich: 4.
16 Hertwig, R. (1892). Lehrbuch der Zoologie: 133; vgl. auch Jordan, D.S. & Kellogg, V.L. (1901). Animal Life. A First Book of Zoology: 175.
17 Reess, M. (1879). Ueber die Natur der Flechten: 45; vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays; 227-284: 272.
18 Gierke, O. (1868). Das deutsche Genossenschaftsrecht, Bd.1. Rechtsgeschichte der Genossenschaft: 60.
19 Schneider, A. (1897). The phenomena of symbiosis. Minnes. Botan. Stud. 1, 923-948: 925.
20 a.a.O.: 930f.
21 Kraepelin, K.M.F. (1905). Die Beziehungen der Tiere zueinander und zur Pflanzenwelt: 98; vgl. Schwarze, W. (1902). Beiträge zur Kenntnis der Symbiose im Tierreiche. Programm. Gelehrtenschule des Johanneums zu Hamburg.
22 Miehe, H. (1907). Die Erscheinungen des Lebens. Grundprobleme der modernen Biologie: 115; 119.
23 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 38.
24 Vgl. Nuttall, G.H.F. (1923). Symbiosis in animals and plants. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci.1923, 197-214; Cleveland, L.R. (1926). Symbiosis among animals with special reference to termites and their intestinal flagellates. Quart. Rev. Biol. 1, 51-59.
25 Bendl, W.E. (1917). Über Symbiose. Carinthia II. Mitt. Verein. Naturhist. Landesmus. Kärnt. 106-107, 62-66: 64.
26 Cheng, T.C. (1967). Marine molluscs as host for symbioses with a review of known parasites of commercially important species. Adv. Mar. Biol. 5, 1-424: 4.
27 a.a.O.: 66; vgl. Kammerer, P. (1909). Allgemeine Symbiose und Kampf ums Dasein als gleichberechtigte Triebkräfte der Evolution. Arch. Rass. Ges.-Biol. 6, 585-608: 602.
28 Schiefferdecker, P. (1906). Innere Sekretion und Nerveneinfluss. Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch. 15, 81-89: 83; vgl. Kammerer (1909): 595f.
29 Spencer, H. (1867/99). The Principles of Biology, vol. 2: 398.
30 Geddes, P. & Thomson, J.A. (1889). The Evolution of Sex: 310f.; vgl. Sapp, J. (1994). Evolution by Association. A History of Symbiosis: 24.
31 Huxley, T.H. (1893). Evolution and ethics (Collected Essays, vol. 9, London 1894, 46-116).
32 Kropotkin, P. (1902). Mutual Aid (dt. Gegenseitige Hilfe in der Entwickelung, Leipzig 1904); vgl. Baldwin, R. (ed.) (1970). Kropotkin's Revolutionary Pamphlets; Miller, M.A. (1976). Kropotkin; Todes, D.P. (1989). Darwin without Malthus. The Struggle for Existence in Russian Evolutionary Thought.
33 Vgl. Schiefferdecker, P. (1904). Symbiose. Sitzungsber. niederrhein. Ges. Nat. Heilk. Bonn Med. Abt. 13, 44-54; Bölsche, W. (1909). Daseinskampf und gegenseitige Hilfe in der Entwicklung. Kosmos 6, 14-16; 42-46: 15.
34 Kammerer (1909): 597.
35 Mereschkowsky, C. (1910). Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Theorie der Symbiogenesis: einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. Biol. Centralbl. 30, 277-303; 321-367; vgl. Höxtermann, F. (1998). Konstantin S. Merežkovskij und die Symbiogenesetheorie der Zellevolution. In: Geus, A. (Hg.). Bakterienlicht & Wurzelpilz. Endosymbiosen in Forschung und Geschichte, 11-29.
36 Wheeler, W.M. (1901). The compound and mixed nests of American ants, part 3. Symbiogenesis and psychogenesis. Amer. Nat. 35, 791-818: 801.
37 Herodot, Historiae II, 68, 4; vgl. Aristoteles, Ethica Eudemica 1236b9; Hist. anim. 612a20.
38 Aristoteles, Ethica Eudemica 1236b5-10.
39 Aristoteles, Hist. anim. 547b16-17.
40 Cicero, De natura deorum 123 (II, xlviii); ders. De finibus bonorum et malorum 3, 63; Stoicorum veterum fragmenta II, 729; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 222.

41 Vgl. Dales, R.P. (1966). Symbiosis in marine organisms. In: Henry, S.M. (ed.). Symbiosis, vol. 1: 320.
42 Sprengel, C.K. (1793). Das entdeckte Geheimnis der Natur.
43 Koelreuter, J.G. (1761-66). Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen.
44 Garré, C. (1887). Ueber Antagonisten unter den Bacterien. Corresp.-Bl. Schweiz. Aerzte 17, 385-392: 390.
45 Hueppe, F. (1896). Naturwissenschaftliche Einführung in die Bakteriologie: 71.
46 Nuttall, C. (1899). Microbes in co-operation. Knowledge 22, 151-152: 151; vgl. auch Tischler, W. (1976). Einführung in die Ökologie: 71.
47 Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69, 373-386: 374.
48 Vgl. Huston, M.A. (1994). Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes: 3.
49 Haskell, E.F. (1949). A clarification of social science. Main Currents in Modern Thought [A Comparative Journal to Promote the Free Association of Those Working Toward the Integration of Knowledge Through the Study of the Whole of Things, Nature, Man, and Society, Assuming the Universe to be One, Dependable, Intelligible, Harmonious] 7, 45-51: 46; Burkholder, P.R. (1952). Cooperation and conflict among primitive organisms. Amer. Sci. 40, 601-631: 605; Woronow, A.G. (1963). Geobotanik (russ.): 111; Odum, E.P. (1953/71). Fundamentals of Ecology: 211; Starr, M.P. (1975). A generalized scheme for classifying organismic associations. In: Jennings, D.H. & Lee, D.L. (eds.). Symbiosis. Symp. Soc. Exp. Biol. 29, 1-20; Ehrendorfer, F. (1978). Geobotanik. In: Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik, 31. Aufl., 862-987: 923.
50 Vuillemin, P. (1889). Antibiose et symbiose. Compt. Rend. Assoc. Franç. Avanc. Sci. 1889, 525-543; Miehe, H. (1907). Die Erscheinungen des Lebens. Grundprobleme der modernen Biologie: 119; Odum (1953/71): 220; vgl. Tischler, W. (1976/93). Einführung in die Ökologie: 98.
51 Haskell (1949): 46; Odum (1953/71): 211.
52 Odum (1953/71): 211.
53 Haskell (1949): 46.
54 McFall-Ngai, M.J. & Ruby, E.G. (1998). Sepiolids and Vibrios: when they first meet. Bioscience 48, 257-265.
55 Pennisi, E. (2000). Integrating the many aspects of biology. Science 287, 419-421.
56 Vgl. Hooper, L.V. et al. (2001). Molecular analysis of commensal host-microbial relationships in the intestine. Science 291, 881-884; Hooper, L.V. & Gordon, J.I. (2001). Commensal host-bacterial relationships in the gut. Science 292, 1115-1118.
57 Vgl. Werren, J.H. (1997). The biology of *Wolbachia*. Ann. Rev. Entomol. 42, 587-609; Zimmer, C. (2001). *Wolbachia*: a tale of sex and survival. Science 292, 1093-1096.
58 Lederberg, J. & McCray, A.T. (2001). Ome sweet 'omics: a genealogical treasury of words. Scientist 15 (Apr. 2, 2001), 8.
59 Brief an J. Sapp vom 22.5.2000; vgl. Sapp, J. (2003). Genesis. The Evolution of Biology: 333f.
60 Lederberg, J. (2000). Infectious history. Science 288, 287-93.
61 Vgl. Boucher, D.H. (1985). The idea of mutualism, past and future. In: ders. (ed.). The Biology of Mutualism, 1-28: 12f.
62 Beneden, P.J. van (1873). Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs. Bull. Acad. Roy. Belg. sér. 2, 36, 779-796: 785.
63 Beneden, P.J. van (1875). Les commensaux et les parasites dans le règne animal (dt. Die Schmarotzer des Thierreichs, Leipzig 1876): 78.
64 ebd.
65 a.a.O.: 12.
66 Vgl. Pound, R. (1893). Symbiosis and mutualism. Amer. Nat. 27, 509-520: 509.
67 Frank, A.B. (1885). Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 3, 128-145.
68 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 38.
69 Odum, E.P. (1953/73). Fundamentals of Ecology (dt. Grundlagen der Ökologie, Bd. 1, Stuttgart 1980): 369.
70 Odum (1953/73; dt. 1980): 368; vgl. Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology.
71 Allee, W.C. (1938). The Social Life of Animals: 88.
72 Boucher, D.H. (1992). Mutualism. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 208-211: 209.
73 Wilson, D.S. (1980). The Natural Selection of Populations and Communities: 98.
74 Boucher (1992): 209.
75 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 247.
76 Boucher, D.H. (1985). The idea of mutualism, past and future. In: ders. (ed.). The Biology of Mutualism, 1-28.
77 Bauer, J. (2006). Prinzip Menschlichkeit: 130f.
78 Nowak, M.A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. Science 314, 1560-1563: 1563.
79 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 39; Tischler, W. (1976). Einführung in die Ökologie: 69.
80 Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 384; Keating, K.I. (1977). Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in a eutrophic lake. Science 196, 885-887: 885.
81 Hesse, R. (1943). Das Tier als Glied des Naturganzen (Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet Bd. 2, 2. Aufl.): 526; Matthes, D. (1967). Tiere miteinander. Nutznießer und Partner. Formen tierischer Vergesellschaftung: 8; ders. (1978). Tiersymbiosen und ähnliche Formen der Vergesellschaftung: 5.
82 Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. Amer. Nat. 111, 1119-1144: 1122.
83 Forel, A. (1898). La parabiose chez les fourmis. Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat. 34, 380-384; vgl. Wasmann, E. (1902). Neues über die zusammengesetzten Nester und ge-

mischten Kolonien der Ameisen (Forts.). Allg. Z. Entomol. 7, 340-345: 343f.
84 Dahl (1910): 39.
85 Giglio-Tos, E. (1910). Les problèmes de la vie, Bd. 4: 27; 150.
86 Giglio-Tos, E. (1920). La probiosi come fattore dell'ontogenesi. Riv. di biol. 2, 257-266.
87 Giglio-Tos, E. (1925). Entwicklungsmechanische Studien, VI. Teil: Die Ontogenese und die monodische Entwicklung. Arch. Entwicklungsmech. 105, 385-429: 415.
88 a.a.O.: 419.
89 Wasmann, M.E. (1896). Die Myrmekophilen und Termitophilen. Comp. Rend. 3me Congr. Int. Zool., 410-440: 412; vgl. Kraepelin, K.M.F. (1905). Die Beziehungen der Tiere zueinander und zur Pflanzenwelt: 84.
90 H.S. [Heinrich Schmidt?] (1905). [Rez. Kraepelin (1905)]. Wissenschaftliche Beilage der Leipziger Zeitung 1905, 560; Haempe, O. (1912). Fische. In: Hilzheimer, M. & Haempel, O. (1912-13). Handbuch der Biologie der Wirbeltiere, 1-176: 158; Abel, O. (1928). Parasitische Balanen auf Stockkorallen aus dem mediterranen Miozänmeer. Paleobiologica 1, 14-38: 30; Hesse (1943): 526; Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 33.
91 Kraepelin (1905): 84; Doflein, F. (1914). Das Tier als Glied des Naturganzen (Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1): 275.
92 Deegener, P. (1918). Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche: 405.
93 Kraepelin (1905): 84.
94 Krugt, W.T. (1817). System der praktischen Philosophie, Erster Theil. Rechtslehre: 383; vgl. Heyse, J.C. (1835). Allgemeines Fremdwörterbuch, Bd. 2: 174; Kaltschmidt, J.H. (1870). Neuestes und vollständigstes Fremdwörterbuch: 630.
95 Lesne, P. (1896). Mœurs du Limosina sacra, Meig. (famille Muscidae, tribu Borborinae). Phénomènes de transport mutuel chez les animaux articulés. Originie du parasitisme chez les insectes Diptères. Bull. Soc. Ent. (Paris) 1896, 162-165: 164.
96 Deegener (1918): 114.
97 Kraepelin (1905): 88; vgl. Hesse (1943): 526; Tischler (1955): 33.
98 Abel (1928): 30; Hesse (1943): 526; Schwerdtfeger (1963): 385.
99 Kraepelin (1905): 85.
100 Miehe, H. (1907). Die Erscheinungen des Lebens. Grundprobleme der modernen Biologie: 123.
101 Doflein (1914): 273; 277; ›Epöken‹ auch bei Miehe, H. (1914). Allgemeine Biologie: 143.
102 Link, H.F. (1809). Observationes in ordines plantarum naturales. Dissertatio prima complectens Anandrarum ordines Epiphytas, Mucedines, Gastromycos et Fungos. Der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin Magazin für die neuesten Entdeckungen in der gesammten Naturkunde 3, 3-42: 5.
103 Mirbel, C.F.B. de (1815). Élémens de physiologie végétale et de botanique, Bd. 2: 586; vgl. 865.
104 Leman (1817). Champignons. In: Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 8, 101-133: 106; vgl. ders. (1819). Epiphytes. In: Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 15: 88; B. (1817). Epiphytes. In: Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, Bd. 10, 369-370.
105 Fries, E. (1823). Systema mycologicum: sistens fungorum ordines, genera et species, Bd. 1: 228.
106 a.a.O.: Bd. 2, 240.
107 Loudon, J.C. (1828). The Gardener's Magazine and Register of Rural & Domestic Improvement 3: 196; ders. (1829). An Encyclopædia of Plants: 879.
108 Kirby, W. & Spence, W. (1816/43). An Introduction to Entomology, vol. I: 385.
109 Link, H.F. (1816). Observationes in Ordines plantarum naturales. Der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin Magazin 7, 25-44: 26.
110 Nees von Esenbeck, C.G. (1817). Das System der Pilze und Schwämme, Ueberblick des Systems und Erklärung der Tafeln: 1; vgl. Leman (1819). Entophytes. In: Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 14: 549.
111 Oken, L. (1818). [Rez. Nitzsch, C.L. (1818). Darstellung der Familien und Gattungen der Thier-Insecten (insecta epizoica). Magazin der Entomologie 3, 261-316]. Isis 2, 1563-1565: 1563.
112 Nitzsch, C.L. (1818). Die Familien und Gattungen der Thierinsecten (insecta epizoica). Magazin der Entomologie 3, 261-316.
113 Doflein, F. (1914). Das Tier als Glied des Naturganzen (Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1): 273.
114 Rudolphi, C.A. (1808-10). Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis, 2 Bde.; dt. ›Entozoen‹ in: Anonymus (1809). [Rez. Rudolphi (1808)]. Allg. Lit. Zeitung 1809 (2), Nr. 207, 681-685: 681; Oken (1818): 1563.
115 Haskell, E.F. (1949). A clarification of social science. Main Currents in Modern Thought 7, 45-51: 46.
116 Beneden, P.J. van (1869). Le commensalisme dans le règne animal; ders. (1873). Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs. Bull. Acad. Roy. Belg. sér. 2, 36, 779-796: 785.
117 Beneden, P.J. van (1875). Les commensaux et les parasites dans le règne animal (dt. Die Schmarotzer des Thierreichs, Leipzig 1876): 17.
118 Dahl, F. (1910). Anleitung zu zoologischen Beobachtungen: 39.
119 Wasmann, M.E. (1896). Die Myrmekophilen und Termitophilen. Comp. Rend. 3me Congr. Int. Zool., 410-440: 412.
120 ebd.
121 Wasmann, E. (1902). Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen (Schluss). Allg. Z. Entomol. 7, 441-449: 441.
122 Schwendener, S. (1869). Die Algentypen der Flechtengonidien: 4.
123 Warming, E. (1895). Plantesamfund. Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi: 85 (dt. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Berlin 1896: 98).
124 a.a.O.: 95.
125 Vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: II, 970.
126 Matthes, D. (1978). Tiersymbiosen und andere For-

men der Vergesellschaftung: 8.
127 Czapek, F. (1917). Die Ernährung der Pflanze. In: Haberlandt, G. (Hg.). Physiologie und Ökologie, Bd. 1 Botanischer Teil. In: Die Kultur der Gegenwart, Bd. 3, 4, 3, 1, 11-125: 101.
128 Šulc, K. (1906). Kermincola kermesina n.g. n.sp., und physokermina n.sp., neue Mikroendosymbiotiker der Cocciden. Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss. Prag Nr. XIX.
129 Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wiss. Prag (1906): vii (Inhaltsverzeichnis).
130 Šulc, K. (1910). „Pseudovitellus" und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wiss. Prag Nr. III: 32.
131 a.a.O.: 33.
132 Schilberszky, K. (1896). Ein neuer Schorfparasit der Kartoffelknollen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 14, 36-37: 36.
133 Schröder, C. (1907). Berichtigungen. Z. wissenschaftl. Insektenbiol. 3, x-xii: xi (als Korrektur eines Wortes, das an der korrigierten Stelle so nicht steht).
134 Weber, H. (1933). Lehrbuch der Entomologie: 615.
135 Baumgärtel, T. (1940). Mikrobielle Symbiosen im Pflanzen und Tierreich: 5; Margulis, L. (1970). Origin of Eukaryotic Cells: 10.
136 Frank, A.B. (1885). Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 3, 128-145.
137 Schimper, A.F.W. (1883). Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botan. Zeitung 41, 105-113: 112f.
138 Boveri, T. (1887). Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsber. Ges. Morphol. Physiol. München 3, 71-80: 76.
139 Watasē, S. (1893). On the nature of cell-organization. Biol. Lect. Marine Laborat. Woods Hole 1893, 83-103: 93.
140 Pfeffer, W. (1881/97). Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, Bd. 1. Stoffwechsel: 47; Boveri, T. (1904). Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns: 90; vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays; 227-284: 242.
141 Schneider, A. (1896). The phenomenon of symbiosis. Minnesota Bot. Stud. Bull. 9, 923-948: 944.
142 Wilson, E.B. (1896). The Cell in Development and Inheritance: 212; vgl. Höxtermann & Mollenhauer (2007): 243.
143 Mereschkowsky, C. (1905). Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Zentralbl. 25, 593-604.
144 a.a.O.: 601f.
145 Famincyn, A.S. (1890). [Über geistiges Leben der einfachsten Vertreter der Lebewesen] (russ.). Trudy VIII. s'ezda russkich estestvoistpytatelej i vračej. Obščij otdelenie. St. Petersburg 1890, 32-39: 38; vgl. Höxtermann & Mollenhauer (2007): 267.
146 Portier, P. (1918). Les symbiotes.
147 Wallin, J.E. (1927). Symbionticism and the Origin of Species; vgl. Mehos, D. (1993). Ivan E. Wallin's theory of symbionticism. In: Khakhina, L.N., Margulis, L. & McMenamin, M. (eds.). Concepts of Symbiogenesis, 149-163.
148 Buchner, P. (1921). Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose; ders. (1930). Tiere und Pflanzen in Symbiose; ders. (1934). Symbiose (Zoologischer Teil). Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Bd. 9, 774-787; ders. (1939). Symbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen; ders. (1953). Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen; vgl. Sapp, J. (2002). Paul Buchner (1886-1978) and hereditary symbiosis in insects. Int. J. Microbiol. 5, 145-160.
149 Buchner (1939): 117.
150 Ris, H. (1961). Ultrastructure and molecular organization of genetic systems. Can. J. Genet. Cytol. 3, 95-120; Schnepf, E. (1964). Zur Feinstruktur von *Geosiphon pyriforme*. Ein Versuch zur Deutung cytoplasmatischer Membranen und Kompartimente. Arch. Mikrobiol. 49, 112-131; vgl. Höxtermann & Mollenhauer (2007): 271.
151 Sagan, L. (= Margulis, L.) (1967). On the origin of mitosing cells. J. theor. Biol. 14, 225-274; dies. (1970); vgl. Sapp, J. (1990). Symbiosis in evolution: an origin story. Endocytobiosis Cell. Res. 7, 5-36.
152 Taylor, F.J.R. (1974). Implications and extensions of the serial endosymbiosis theory of the origin of eukaryotes. Taxon 23, 229-258.
153 Gray, M.W. & Doolittle, W.F. (1982). Has the endosymbiont hypothesis been proven? Microb. Rev. 46, 1-42; Gray, M. (1992). The endosymbiont hypothesis revisited. Int. Rev. Cytol. 141, 233-257.
154 Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. Physiol. Rev. 32, 403-430: 414; vgl. Sapp, J. (2003). Genesis. The Evolution of Biology: 243f.
155 Sapp (2003): 240ff.

Literatur

Henry, S.M. (ed.) (1966-67). Symbiosis, 2 vols.
Matthes, D. (1978). Tiersymbiosen und andere Formen der Vergesellschaftung.
Boucher, D.H., James, S. & Keeler, K.H. (1982). The ecology of mutualism. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 315-347.
Boucher, D.H. (ed.) (1985). The Biology of Mutualism.
Sapp, J. (1994). Evolution by Association. A History of Symbiosis.
Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays, 227-284.

Systematik

Das seit der Mitte des 18. Jahrhunderts auftretende Wort ist abgeleitet von dem griechischen ›σύστημα‹ »Zusammenstellung, Vereinigung«. Der griechische Ausdruck wird u.a. von Aristoteles verwendet, um einen Organismus als ein aus Teilen zusammengesetztes Ganzes zu bezeichnen.[1] Daneben wird das Wort seit der Antike sowohl für die Ordnung der Welt – das »systema mundi« – als auch für die Ordnung des Wissens darüber gebraucht. Seit Linnés ›Systema naturae‹ von 1735[2] hat sich der Ausdruck im biologischen Zusammenhang etabliert, nämlich zur Bezeichnung einer Ordnung, in die die Organismen aufgrund ihrer Eigenschaften (z.B. ihrer Ähnlichkeit) gestellt werden können.

Das von ›System‹ abgeleitete Wort ›Systematik‹ verbreitet sich seit Mitte des 18. Jahrhunderts. Im biologischen Kontext wird es 1751 von C. von Linné gebraucht (»Systematica«).[3] Von »Systematikern«, d.h. systematisch arbeitenden Naturforschern, spricht Linné bereits seit den 1730er Jahren (1736: »Systematici sunt, qui genera plantarum secundum Classes & ordines disposuerunt«).[4] Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird das Wort ›Systematik‹ unter Bezug auf Linnés System auch im Französischen, Englischen und Deutschen verwendet; es erscheint dabei allerdings zunächst als Adjektiv und als Substantiv zur Bezeichnung einer Person, also in der Bedeutung »Systematiker« (Anonymus 1780: »Cæsalpinus fut le premier systématique«[5]; Pulteney 1781: »the period of Systematics«[6]; vgl. auch I.B. 1767: »Ein jeder Insecten-Liebhaber weiß es aus der Erfahrung, daß die eigensinnige Natur nicht allemal die Fühlhörner nach dem Willen der Systematiker bilden [will]«[7]). Als Titel für die Disziplin wird das Wort wohl erst im letzten Jahrzent des 18. Jahrhunderts verwendet (Anonymus 1791: »until systematics arose«[8]; Anonymus 1793: »Wenigstens hätten wir in einer Biographie des Linné ausführliche Untersuchungen vermuthet z.B. von den Gründen seiner Systematik und den Abänderungen in seinen Systemen, von dem, was wider sein Thiersystem und Pflanzensystem erinnert worden«[9]; von Waldheim 1800: »die Systematik der Thiere«[10]). Neben der biologischen Bedeutung erscheint der Ausdruck in einem allgemeinen geisteswissenschaftlichen Zusammenhang – bei C.T.A.M. von Dalberg 1791 in der Bedeutung »theoretische Grundlehre der Verbindungen«[11].

Die Systematik ist die biologische Teildisziplin, deren Gegenstand die enkaptische, d.h. hierarchisch geordnete und auf jeder Hierarchieebene überschneidungsfreie, Gliederung der Vielfalt der Organismen in natürliche Einheiten (»Taxa«) sowie die theoretische Begründung dieser Gliederung ist.

natürliches System (Linné 1735) *446*
Sexualsystem (Linné 1735) *446*
Habitus (Linné 1745) *447*
Systematik (Linné 1751) *443*
Bestimmungsschlüssel (von Sonklar 1880) *460*
phylogenetische Systematik (Haacke 1887) *454*
Neue Systematik (Huxley 1940) *452*
Biosystematik (Camp & Gilly 1941) *453*
Kladogenese (Rensch 1947) *454*
Apomorphie (Hennig 1949) *457*
Plesiomorphie (Hennig 1949) *457*
Schwestergruppe (Hennig 1950) *458*
Autapomorphie (Hennig 1953) *458*
Dendrogramm (Mayr, Linsley & Usinger 1953) *453*
Symplesiomorphie (Hennig 1953) *458*
Synapomorphie (Hennig 1953) *458*
evolutionäre Systematik (Bloch 1955) *460*
Klade (Huxley 1955) *455*
phänetisch (Cain & Harrison 1960) *453*
numerische Taxonomie (Sneath & Sokal 1962) *454*
operationale taxonomische Einheit (OTU)
(Sokal & Rohlf 1962) *454*
Phänetik (Sokal & Sneath 1963;
Ehrlich & Holm 1963) *453*
Kladistik (Camin & Sokal 1965) *454*
Kladogramm (Mayr 1965) *453*
Phänogramm (Mayr 1965) *453*
Phylogramm (Sokal et al. 1965) *453*
phänetische Systematik (Bovee 1970) *453*
Musterkladistik (Beatty 1982) *458*
Adelphotaxon (Ax 1984) *458*

Systematik, Klassifikation, Taxonomie

Nach dem älteren Verständnis des Wortes wird ›Systematik‹ weitgehend gleichbedeutend mit den Ausdrücken ↑›Taxonomie‹ und ›Klassifikation‹ verwendet. Heute gilt ›Taxonomie‹ dagegen meist als Überbegriff für ›Systematik‹ und ›Klassifikation‹. In den Worten H. Friedrichs von 1932 beruht eine Klassifikation auf »rein formalen Merkmalen«, in einem System sollen dagegen »die inneren Beziehungen der Organismen zum Ausdruck gebracht werden«.[12] Eine ähnliche Unterscheidung zwischen Klassifikation und Systematik schlägt G.C.D. Griffiths 1974 vor: Danach stellt eine Klassifikation eine Ordnung von Elementen aufgrund ihrer Merkmale dar (z.B. ihrer Ähnlichkeit); eine Systematik bildet dagegen eine Ordnung von Elementen aufgrund ihrer (kausalen) Relation innerhalb eines (natürlichen) Prozesses (z.B. ihrer gemeinsamen Abstammung).[13] Eine Systematik ist demzufolge eine Gliederung von Gegenständen in Gruppen aufgrund ihres natürlichen Zusammenhangs in einem System (vgl. Tab. 270).[14]

Taxonomie: Ordnungsbildung
Gruppierung von Elementen

Klassifikation: Klassenbildung
Ordnung von Elementen aufgrund ihrer intrinsischen Merkmale (z.B. Ähnlichkeit)

Systematik: Systembildung
Ordnung von Elementen aufgrund ihrer Relationen innerhalb eines natürlichen Prozesses (z.B. Abstammung)

Tab. 270. Die Unterscheidung von Klassifikation und Systematik als zwei Formen der Taxonomie (nach Griffiths, G.C.D. (1974). On the foundations of biological systematics. Acta Biotheor. 23, 85-131: 113f.; Queiroz, K. de (1988). Systematics and the Darwinian revolution. Philos. Sci. 55, 238-259: 241f.).

Diese Differenzierung zwischen ›Klassifikation‹ und ›Systematik‹ wird allerdings nicht von allen Autoren geteilt. Vielfach gilt die Systematik als das im Vergleich zur Klassifikation umfassendere Verfahren. So definiert G.G. Simpson die Systematik 1961 allgemein als das Studium der Typen und der Diversität von Organismen (»Systematics is the scientific study of the kinds and diversity of organisms and of any and all relationships among them«).[15] Die (zoologische) Klassifikation ist für Simpson dagegen das Verfahren der Ordnung von Tieren in Gruppen aufgrund ihrer Eigenschaften und räumlichen Assoziationen (»Zoological classification is the ordering of animals into groups (or sets) on the basis of their relationships, that is, of associations by contiguity, similarity, or both«).[16] Jede Klassifikation ist danach eine Systematik, weil sie auf einem Vergleich von Organismen oder ihren Teilen beruht, nicht jede Systematik muss aber zu einer Klassifikation führen, weil sie nicht notwendig die Gliederung der Mannigfaltigkeit in Gruppen einschließt. Den dritten in diesem Zusammenhang zentralen Terminus, ›Taxonomie‹, definiert Simpson als die Theorie der Klassifikation (»Taxonomy is the theoretical study of classification, including its bases, principles, procedures, and rules«).[17] Die Taxonomie ist danach quasi die Metawissenschaft der Klassifikation, insofern sie es nicht mit der Klassifikation von Organismen, sondern von Klassifikationen zu tun hat (»the subject of classification are organisms and the subjects of taxonomy are classifications«).[18]

Im vorliegenden Wörterbuch werden in diesem Eintrag zur ›Systematik‹ in erster Linie die verschiedenen Theorien zur Einteilung der Mannigfaltigkeit von Organismen dargestellt; im Eintrag ›Taxonomie‹ wird dagegen die Geschichte der Gruppierung der Organismen in die obersten taxonomische Einheiten präsentiert.

Systematik als Explanans oder »Kunst«

Bis zur Entwicklung der genealogisch fundierten Systematik enthält die biologische Klassifikation von Lebewesen eine Abstraktion von den realen, in Raum und Zeit sich vollziehenden Interaktionen der Organismen und stellt diese stattdessen in ein System aufgrund ihrer Ähnlichkeit oder anderer Kriterien.[19] Die Systematik ist also anfangs eher eine bloße Klassifikation im Sinne einer Ähnlichkeitsordnung als eine echte Systematik, die auf der Abgrenzung real zusammenhängender »Systeme« basiert. Die Verhältnisse können auch so beschrieben werden, dass die Klassifikation der Organismen das *Explanandum* bildet, demgegenüber die (phylogenetische) Systematik das *Explanans* darstellt, das eine Erklärung für das Muster der Klassifikation liefert: Die beobachtete Hierarchie der Klassifikation wird als phylogenetische Genealogie erklärt (↑Hierarchie: Abb. 208).[20]

Die Klassifikation wäre damit vor ihrer genealogischen Fundierung nicht ein wissenschaftliches Unterfangen mit einer klaren Methodologie, sondern eher eine Kunstlehre, für deren Gelingen es auf das individuelle Geschick des einzelnen Forschers ankommt – wie sich in Formulierungen wie »das geübte Auge de Candolles« oder »der sichere Griff Linnés« zeigt.[21] Von vielen Taxonomen wird diese informelle, nicht theoriegeleitete, sondern in Intuitionen bestehende Grundlage der Klassifikation eingeräumt.[22] Schon J.B. de Lamarck ist 1806 der Auffassung, dass viele Klassifikationen nicht ein Faktum der Natur repräsentieren, sondern vielmehr das Ergebnis einer zufälligen Kunst (»l'art«) des Menschen sind (»chacun changeant arbitrairement les considérations pour la formation des classes, des ordres et des genres, de nombreuses classifications différentes sont sans cesse présentées au public«).[23] Im 20. Jahrhundert charakterisiert auch G.G. Simpson die informelle Praxis der Klassifikation direkt als eine »Kunst«.[24]

Antike: Systematik als Praxis und Theorie

Die älteren Einteilungen der Lebewesen sind meist an praktischen Gesichtspunkten für die Ernährung oder für die Heilkunde orientiert. Eine Gliederung der Organismen nach ihrem Aufenthaltsort in Luft-, Wasser- und Landtiere findet sich bei Hippokrates, Platon und im Alten Testament der Bibel (↑Lebensform; Analogie).[25]

Theoretische Überlegungen zur Grundlage der Systematik finden sich bei Aristoteles. Das der aristotelischen Einteilung der Organismen zugrunde lie-

gende Verfahren ist die *Dihairese*: Danach werden zunächst Merkmale identifiziert, die sich gegenseitig ausschließen (z.B. vierbeinige Tiere *versus* zweibeinige Tiere); die Organismen werden dann nach diesen Merkmalen so gruppiert, dass solche mit übereinstimmenden Merkmalen in einer Gruppe zusammengefasst, solche mit nicht übereinstimmenden Merkmalen auf verschiedene Gruppen verteilt werden. Bis in die Gegenwart erhält sich dieses Verfahren in der Biologie v.a. in den so genannten ›Bestimmungsschlüsseln‹ zur Identifikation von Arten oder anderer Taxa (s.u.) Das von Aristoteles an anderem Ort ausführlich erörterte klassenlogische Verhältnis von Art (griech. εἶδος; lat. species) und Gattung (griech. γένος; lat. genus) legt Aristoteles seiner systematischen Einteilung der Lebewesen nicht zugrunde.[26] Er versucht vielmehr, die Unsinnigkeit eines dichotomischen Verfahrens der Klassifikation von Lebewesen nachzuweisen. Sein Hauptargument verweist dabei auf das Fehlen eines durchgehenden Merkmals, das jeder Einteilung zugrundegelegt werden könnte. Zur Klassifikation der verschiedenen Gruppen müssten mehrere und jeweils verschiedene Merkmale herangezogen werden.[27] In seinem praktischen Ansatz geht Aristoteles zuerst von der Mannigfaltigkeit der Organismen aus, gliedert diese in Gruppen nach der Gesamtähnlichkeit der Formen und versucht erst im Anschluss daran, durchgehende differenzierende Merkmale anzugeben.

Frühe Neuzeit

Eine einflussreiche, an Aristoteles orientierte Systematik für Pflanzen entwickelt A. Cesalpino 1583. Als Ziel der Klassifikation formuliert er die Zusammenfassung ähnlicher Dinge und die Unterscheidung unähnlicher.[28] Der Weg zu diesem Ziel erfolgt für Cesalpino über die Identifikation eines »essenziellen Merkmals« für jede Kategorie, das sich v.a. auf die Blüten und Bildung der Früchte bezieht (die Zahl, Lage und Gestalt ihrer Teile: »partium numerus, situs et figura«). Eine Auswahl dieser Merkmale rechtfertigt Cesalpino damit, dass diese nach seiner Einschätzung zur Substanz der Pflanze gehören und außerdem die größte regelmäßige Variation zeigen.[29] Vor dem Hintergrund der aristotelischen Naturphilosophie kommt hinzu, dass alle unmittelbar mit den Reproduktionsorganen zusammenhängenden Merkmale insofern eine zentrale Rolle für die Einteilung der Lebewesen spielen, als die Fortpflanzung als einer der höchsten Zwecke der organischen Aktivitäten gilt und über sie außerdem die potenzielle Ewigkeit der Organismen gewährleistet wird (↑Fortpflanzung). Abgelehnt wird von Cesalpino die Klassifikation der Pflanzen aufgrund akzidenteller Merkmale, zu denen er u.a. sowohl Eigenschaften wie Farben, Düfte und Geschmack der Pflanzen als auch durch den Standort oder die Kultivierung bedingte Modifikationen sowie schließlich Eigenschaften für die medizinische Anwendung zählt.[30]

Die Berücksichtigung allein der generativen Merkmale (der Blüten und Früchte) zur Klassifikation der Pflanzen wird ausdrücklich auch von J.P. de Tournefort Ende des 17. Jahrhunderts gerechtfertigt. Diese Methode erscheint ihm allein sinnvoll, weil die ausgewählten Merkmale angemessen (»juste«) und auffallender als andere seien.[31] Bekanntlich folgt auch Linné in dieser Hinsicht später Cesalpin und Tournefort (s.u.).[32]

Später wird die Beschränkung auf nur ein Merkmal als *künstliche Methode* abgelehnt und statt dessen die Einteilung aufgrund einer Vielzahl von Merkmalen propagiert.[33] Einige Kritiker an der aristotelischen Klassifikation, wie z.B. R. Boyle, lehnen die Bestimmung »wesentlicher« Merkmale grundsätzlich ab, weil es diese ihrer Auffassung nach nicht gibt: Jede Abgrenzung von Einheiten beruhe auf Konvention und sei mehr oder weniger zufällig oder begründet, nicht aber absolut gültig.[34] Eine Systematik für Pflanzen, bei der eine Artdiagnose nicht durch ein »wesentliches« Merkmal, sondern durch die Angabe mehrerer beschreibender Adjektive erfolgt, entwickelt bereits C. Bauhin in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts. Ziel der Systematik ist es nach Bauhin, eine Gruppierung von Pflanzen »gemäß ihrer natürlichen Affinität« zu erreichen.[35] Bei Bauhin wird die Erreichung dieses Ziels allerdings (nach modernen Maßstäben) dadurch verhindert, dass er neben morphologischen Merkmalen auch noch Aspekte der (medizinischen) Anwendung und des Standortes in seine Klassifikation einfließen lässt.[36]

Zu einer einheitlichen Systematik von Pflanzen nach morphologischen Kriterien kann es erst kommen, nachdem eine konsistente morphologische Nomenklatur entwickelt wird, zu der im 17. Jahrhundert u.a. J. Jungius wichtige Beiträge liefert.[37] Jungius und auch J. Ray lösen sich von dem aristotelischen Ansatz, der von wenigen, durch ihre physiologische Wichtigkeit ausgezeichneten Merkmalen ausgeht, und versuchen ein System zu entwickeln, das geleitet ist durch empirische morphologische Vergleiche sowie induktive Verallgemeinerungen (mit der Auszeichnung von Typen). Ray spricht 1694 ausdrücklich von einer der Natur gemäßen Methode, die weder einander fremde Arten zusammenfasst, noch einander ähnliche trennt (»Methodum intelligo Naturae convenientem, quae nec alienas species conjungit, nec

cognatas separat«).[38] Der beste Weg dorthin erfolgt nach Ray auf der Grundlage der Gesamtähnlichkeit (»à toto earundum habitu & constitutione«[39]). Ausdrücklich wendet sich Ray gegen die Unterscheidung von essenziellen und akzidentellen Merkmalen, die von den »Aristotelikern« der Systematik (z.B. Cesalpin und Tournefort) propagiert wird; eine klare Methode, mit deren Hilfe diese Unterscheidung begründet werden könnte, gibt es nach Ray[40] – im Anschluss an J. Locke[41] – nicht. Neben den generativen Teilen der Pflanzen (den Blüten und Früchten) seien in der Klassifikation daher auch die vegetativen zu berücksichtigen.

Es liegt in diesem Ansatz insgesamt eine Emanzipation der Systematik von der Physiologie vor, insofern sich die systematischen Klassifikationskriterien nicht mehr an der physiologischen Wichtigkeit der Organe orientieren. Gleichzeitig hat sich damit aber auch das wissenschaftliche Interesse von der aristotelischen Frage nach der Natur oder dem Wesen einer Sache fortbewegt und den Schwerpunkt der Forschung auf die kategorisierende Klassifikation gelegt, die von der zweiten Hälfte des 16. bis zum 18. Jahrhundert ein zentrales biologisches Forschungsprogramm bildet.[42]

Eine hierarchische Gliederung des Pflanzenreichs in Ordnungseinheiten von unterschiedlichem Umfang (Klassen, Sektionen, Gattungen und Arten) schlägt J.P. de Tournefort am Ende des 17. Jahrhunderts vor (↑Taxonomie).[43] Die wesentliche formale Neuerung durch Tournefort besteht in der Angabe nur eines Wortes für die Benennung der Gattungen.

Linnés ›Systema naturae‹

Im Wesentlichen auf der Grundlage von Tourneforts Pflanzenklassifikation baut C. von Linné seinen Vorschlag für ein hierarchisches natürliches System auf, das sich bei den Pflanzen an den Geschlechtsorganen orientiert.[44] Bedeutend für die Systematik wird Linné besonders, weil er eine einheitliche Terminologie zur Benennung der morphologischen Teile (besonders von Pflanzen) einführt und eine knappe, formal standardisierte Charakterisierung der von ihm unterschiedenen Taxa vornimmt. Die Pflanzenbeschreibung folgt bei Linné einem bestimmten typografischen Muster, in dem nacheinander die Eigenschaften der sechs von Linné unterschiedenen Teile der Blüten und Früchte charakterisiert werden (↑Typus: Abb. 529). Als strukturierendes Prinzip für die Beschreibung legt Linné die von ihm so genannten *vier Verschiedenheiten* (»quatuor diversitates«) zugrunde: Anzahl (»numerus«), Gestalt (»figura«), relative Größe (»proportio«) und Lage (»situs«).[45] Die Konzentration auf diese vier Beschreibungsdimensionen übernimmt Linné wahrscheinlich von P. Artedis ›Ichthyologia‹, einem Werk, das Linné 1738 herausgibt.[46]

Auf die Frage, warum es gerade die Morphologie der Geschlechtsorgane ist, auf der Linné seine Systematik der Pflanzen aufbaut, werden verschiedene Antworten gegeben: Einerseits kann darauf verwiesen werden, dass die generativen Organe bei vielen Pflanzen die komplexesten Gestaltungen enthalten und damit die meisten Unterscheidungen ermöglichen.[47] Außerdem unterliegen diese Strukturen meist einer relativ geringen Variation an verschiedenen Standorten; sie sind also – in späterer Interpretation – nicht als spezielle Anpassungen an besondere Umweltbedingungen zu werten. Darüber hinaus wird in den Blüten- und Fruchtorganen besonders die Interaktion zwischen verschiedenen Pflanzenteilen deutlich, so dass eine auf diesen Merkmalen aufbauende Klassifikation die Pflanzen in ihrer Organisiertheit, d.h. wechselseitigen Abhängigkeit der Teile voneinander, berücksichtigt.[48] Unterstützung findet diese Interpretation auch darin, dass in Linnés Lehre der ↑Metamorphose der Pflanzen die Blüte das letzte Stadium und den Höhepunkt in der pflanzlichen Entwicklung bildet und ausdrücklich mit dem Reifestadium (Imago) der Insekten analogisiert wird; in der Blüte zeigt sich demnach also das Wesen und der jeweilige Bauplan der pflanzlichen Organisation.[49] Schließlich ermöglicht die Einteilung nach den Geschlechtsorganen einen Anschluss der Systematik an die genealogischen Verhältnisse – eine Verbindung, die von Linné aber nur andeutungsweise gedacht wird.[50]

Terminologisch spricht Linné von einem ***Sexualsystem*** (»systema sexualis«[51]). Handschriftliche Aufzeichnungen des Sexualsystems macht Linné bereits 1730[52]; in der ersten Auflage der ›Systema naturae‹ (1735) gibt Linné einen Schlüssel des Sexualsystems (»Clavis Systematis Sexualis«[53]). Die Wahl der Geschlechtsorgane als Grundlage der Systematik stößt bei den Zeitgenossen Linnés auf moralische Bedenken.[54] Er nimmt daher Abstand von seiner anfänglichen Absicht, auch die Systematik der Tiere auf dem Bau ihrer Sexualorgane zu begründen.[55]

Linné bemüht sich um eine möglichst *natürliche Methode* (»methodus naturalis«[56]) zur Erstellung dieser Ordnung; das Ziel ist nicht nur die Formulierung eines Systems *der Natur* (wie der Titel seines in vielen Auflagen erschienenen Hauptwerks nahelegt), sondern auch eines ***natürlichen Systems*** (Linné 1735: »systema naturale«[57]). Linné bezeichnet sein eigenes System an dieser Stelle allerdings ge-

rade nicht als ein natürliches, weil es ausgehend von wenigen Merkmalen (eben der Geschlechtsorgane) aufgestellt wurde. Das Sexualsystem kann nach Linnés eigener Einschätzung als vorläufiger Ersatz für ein zu etablierendes Natürliches System interpretiert werden; dieses würde dann nicht nur die generativen Organe, sondern alle möglichen Merkmale berücksichtigen.[58] Worin genau das Natürliche des Systems bei Linné besteht, bleibt in seinen Schriften häufig etwas unklar.[59] Die Kennzeichnung des Systems als ›natürlich‹ bezieht sich bei Linné jedenfalls nicht allein auf die Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale in der Einteilung, sondern auch auf das Regelhafte und Gesetzmäßige seiner Ordnung (die Gottes Schöpfungsplan wiedergeben soll); diese steht im Gegensatz zu einer auf zufälligen und schwankenden Gemeinsamkeiten beruhenden Einteilung.[60] Linné sieht sich also in dem Dilemma, dass ein natürliches System seiner Meinung nach einem einheitlichen Einteilungsprinzip folgen sollte, dass die nach seinen Prinzipien abgegrenzten taxonomischen Gruppen aber vielfach Übergänge aufweisen.

In seiner taxonomischen Praxis verfährt Linné nach einem Verfahren, das als *Methode der Exemplare* (Winsor 2003: »method of exemplars«[61]) bezeichnet werden kann: Zur Bestimmung des natürlichen Merkmals (»character naturalis«) einer Gattung wird zunächst eine Hauptart (»prima species«) ausgewählt und deren Blüten und Früchte beschrieben. Durch Vergleich mit den anderen Arten der Gattung werden die variablen Merkmale ausgeschlossen, so dass am Ende die natürlichen Merkmale erkannt werden können (»fit character naturalis accuratissima descriptione fructicationis primae speciei; omnes reliquiae species generis conferantur cum primae, excludendo notas dissentientes, omnes tandem elaboratus evadunt«).[62]

Die Begriffe ›System‹ und ›Methode‹ verwendet Linné weitgehend synonym. Besonders in weiten Kreisen der französischen Philosophie des 18. Jahrhunderts ist ›System‹ jedoch ein diskreditierter Begriff: Mit ihm wird ein deduktives Verfahren verbunden, das von ersten Prinzipien ausgeht, deren Anwendung auf die Natur als umstritten gilt. Demgegenüber ist ›Methode‹ der bevorzugte Ausdruck, weil er ein induktives Verfahren benennt, das vom Einfachen der Beobachtung zum Komplexen des Denkens fortschreitet.[63] Bei nicht wenigen Zeitgenossen stößt Linnés Vorschlag zu einem »natürlichen System« auf starke Ablehnung. Prägnant nennt ihn F.C. Medicus 1793 den »Dictator der Kräuterlehre«.[64] Die Distanz zu dem Begriff des Systems (in Bezug auf die Erkenntnis der Natur) bekundet sich noch in Goethes Ablehnung der Formulierung ›natürliches System‹ mit der Begründung, dies sei ein »[sich] widersprechender Ausdruck«, denn: »Die Natur hat kein System, sie hat, sie ist Leben und Folge aus einem unbekannten Zentrum, zu einer nicht erkennbaren Grenze«.[65] Goethe schwebt zur Klassifikation der Organismen statt einer Einteilung, die an Zahl und Konfiguration der äußeren Merkmale orientiert ist, eine Ordnung vor, die sich aus der natürlichen Transformation der Formen ergibt; seine Lehre der ↑Metamorphose als Theorie des Gestaltwandels soll also auch die Grundlage einer Naturordnung der Organismen liefern.[66]

Linnés Methode der natürlichen Gruppierung unter Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale erschwert die Darstellung des Systems in einer einfachen dichotomischen Anordnung. Insofern ist es konsequent, wenn Linné dem anfangs von ihm favorisierten hierarchischen Modell der Ordnung nach dem Bild eines Stammbaums später die Vorstellung einer netzartigen Verwandtschaft nach dem Bild einer Landkarte (»Mappa geographica«) an die Seite stellt (↑Phylognese).[67]

Habitus

In den Diskussionen um die Grundlagen der Systematik ist auf der Seite, die eine Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale fordert, der Ausdruck ***Habitus*** von zentraler Bedeutung. Das Wort erscheint bereits im klassischen Latein, z.B. bei Plinius im Sinne von »Gestalt, äußere Erscheinung eines Tiers oder einer Pflanze«.[68] Zu einem biologischen Terminus wird der Ausdruck mit Linnés Pflanzenbeschreibungen. Er verwendet das Wort bereits in seiner ›Flora Suecica‹ (1745)[69]; systematisch eingeführt wird es aber erst in der ›Philosophia botanica‹ (1751). Dort zählt Linné alle Merkmale zum Habitus, die nicht mit den Blüten und Früchten zusammenhängen: »Habitus est conformitas quædam Vegetabilium affinium & congenerum in Placentatione, Radicatione, Ramificatione, Intorsione, Gemmatione, Foliatione, Stipulatione, Pubescentia, Glandulatione, Lactescentia, Inflorescentia, aliisque«.[70]

Das Wort wird von vielen Naturforschern nach Linné aufgegriffen. So beschreibt J.F. Blumenbach die »natürliche Methode« 1779 als eine Klassifikation, die sich »nicht auf einzelne abstrahirte, sondern auf alle äußere Merkmale zugleich, auf den ganzen Habitus der Thiere« gründet.[71] Und J.K.W. Illiger definiert den Habitus im Jahr 1800 wie folgt: »Habitus, äußeres Ansehn, *Habitus*, *Facies externa*, ist der Inbegriff aller von allen Theilen eines Körpers abgezognen Merkmale. – Der GesamtEindruck, den ein

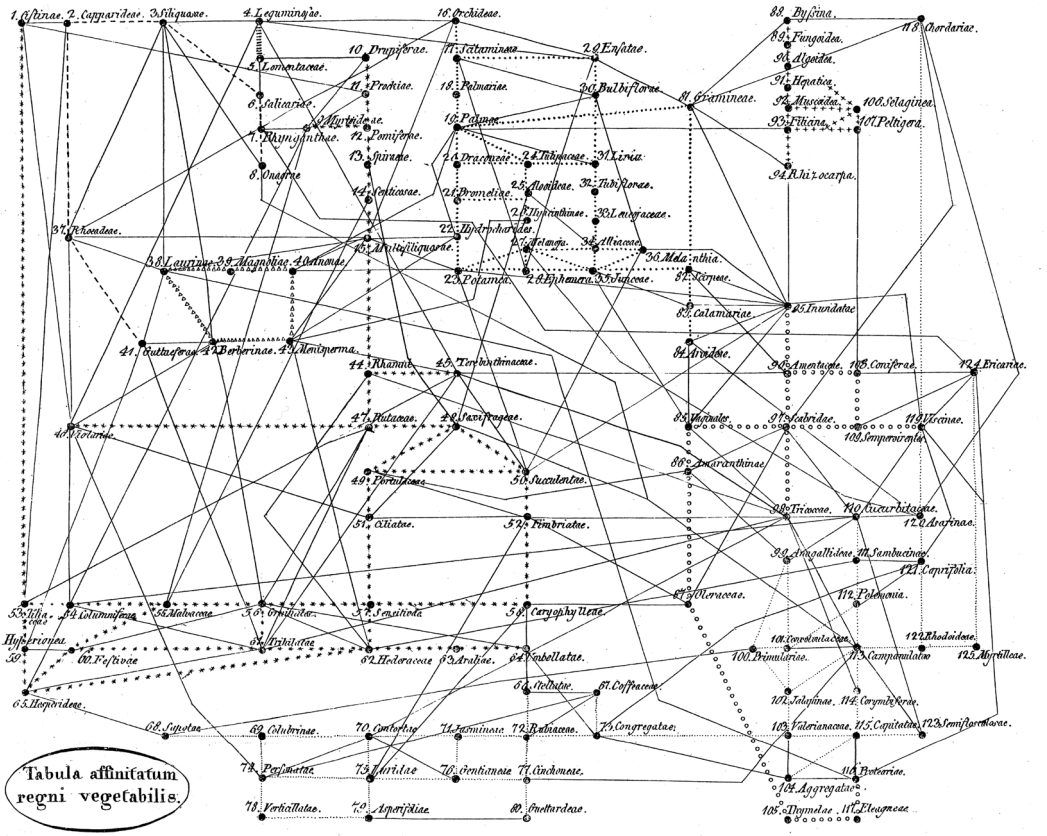


Abb. 502. Tafel der netzförmigen Affinitäten von Pflanzenfamilien als Grundlage für eine Systematik des Pflanzenreichs. Die Anordnungen und Verbindungen der Pflanzenfamilien beruht auf der Gesamtähnlichkeit der Formen, und nicht allein auf einzelnen Merkmalen wie im linnéschen Sexualsystem. Dieses System wird dem Pflanzplan des Botanischen Gartens in Jena zugrunde gelegt (aus Batsch, A.J.G.C. (1802). Tabula affinitatum regni vegetabilis: ausfaltbares Blatt).

natürlicher Körper auf unsre Empfindung macht«.[72] Ein »Natürliches System, *Systema naturale*« sei dem entsprechend eine »Abtheilung der Naturkörper«, die »auf alle wesentliche Merkmale, also auf den ganzen Habitus […] in so fern er wesentlich ist, Rücksicht nimmt«.[73] Im 19. Jahrhundert wird der Ausdruck v.a. von Botanikern verwendet, so etwa 1813 von A.-P. de Candolle.[74]

Adanson: Von der Klassifikation zur Systematik

Besonders konsequent verfolgt M. Adanson Mitte des 18. Jahrhunderts die Methode der Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale, die er als die *natürliche Methode* bezeichnet. Nach Adanson ist diese Methode durch die Unabhängigkeit von den Interessen des Menschen (»indépendante de notre volonté«) und die Ausrichtung allein an der Natur (»se régler sur la nature des êtres«) gekennzeichnet.[75] Adanson lehnt in seinem Ansatz insbesondere die *vor* jedem Vergleich der Organismen erfolgende Auszeichnung bestimmter Merkmale als ›wesentlich‹ ab und folgt stattdessen einem Verfahren, das die relevanten Einteilungskriterien erst aus dem jeweiligen Vergleich ermittelt. Dieses Verfahren kann als *intrinsisch* bezeichnet werden, im Unterschied zu dem älteren Ansatz, der eine Gruppierung aufgrund bestimmter *extrinsischer* a priori als essenziell erachteter Merkmale vornimmt.[76] Dieser Schritt gilt als Übergang der Klassifikation zur Systematik.[77] Die Praxis der biologischen Taxonomie ist allerdings bis ins 19. Jahrhundert – so etwa in der Einteilung der Tiere durch Cuvier – noch durch die Verwendung von a priori ausgewählten extrinsischen Merkmalen gekennzeichnet. Als theoretisch befriedigender können diese Einteilungen erscheinen,

weil sie es erlauben, ein klares hierarchisches System mit wenigen obersten Gruppen zu konstruieren; die aufgrund von intrinsischen Merkmalen oder der Gesamtähnlichkeit aufbauenden Systeme stellen dagegen häufig ein komplexes, unübersichtliches Netz dar (vgl. Abb. 502).

Andererseits werden diesen Netzwerken der Klassifikation häufig eine größere Naturnähe zugeschrieben als den hierarchischen Systemen, wie sie Linné vorschlägt. Nach dem von A.J.G.C. Batsch entwickelten System der netzartigen Verwandtschaft der Pflanzen wird der botanische Garten in Jena um die Wende des 18. zum 19. Jahrhundert angelegt.[78] Die Grundlage dieser Anordnung bildet die Gesamtähnlichkeit von Pflanzen, die Batsch mit einem »inneren Gefühl« und einer »anschaulichen Überzeugung« rechtfertigt. Goethe, der von der Richtigkeit einer netzartigen Darstellung der Verwandtschaft überzeugt ist, wacht nach Batschs Tod darüber, dass in dem Jenaer botanischen Garten von dessen Vorgaben nicht abgewichen wird.[79] Goethe favorisiert eine Netzdarstellung auch deshalb, weil über sie nicht nur lineare und hierarchische Beziehungen, sondern ein vielfach verschlungener Komplex der »Communication« (der wohl auch ökologische Beziehungen einschließt) dargestellt werden kann. 1787 formuliert er in einem Brief: »Die Art zu seyn der Dinge ist auf eine unglaubliche und geheimnißvolle Weise bestimmt und umschrieben, wenn gleich alle Wesen mit einander in Communication stehen«.[80] Eine angemessene Anordnung der Lebewesen müsse Raum lassen für »eine unzählige Combination und Modification« der Beziehungen in der Natur.

Morphologie und Systematik

Die das 18. Jahrhundert dominierenden kombinatorisch ausgerichteten Klassifikationssysteme geraten durch die am Ende des Jahrhunderts formulierten Lehren der Korrelation der Teile (↑Morphologie/Korrelation) und den funktionalistischen Ansatz in eine Krise. Nicht mehr die Analyse der freien Kombination von Merkmalen gibt der sich etablierenden neuen Systematik die Grundlage, sondern die Betrachtung von Organismen selbst als Systeme, die aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen bestehen und darüber hinaus in enger Korrelation zur Umwelt stehen.[81] Die Systematik geht daher – insbesondere in der Zoologie – dazu über, bestimmte ↑»Typen« zu identifizieren, die durch einen ganzen Komplex von miteinander zusammenhängenden Merkmalen charakterisiert werden.

Bei Buffons Mitarbeiter, M.J.M. Daubenton, manifestiert sich der neue Ansatz auch in der Forderung, der systematischen Einteilung eine möglichst vollständige Beschreibung der Organismen zugrunde zu legen. Nicht allein die Kenntnis des Äußeren (»l'extérieur«), sondern auch die des Inneren (»l'intérieur«) und seiner Bewegungen, sowie des Verhaltens des ganzen Organismus seien in der Naturgeschichte zu berücksichtigen (»le méchanisme des mouvemens qui paroissent au dehors, & les causes des appétits & des inclinations qui sont propres à chaques espèces d'animaux«).[82]

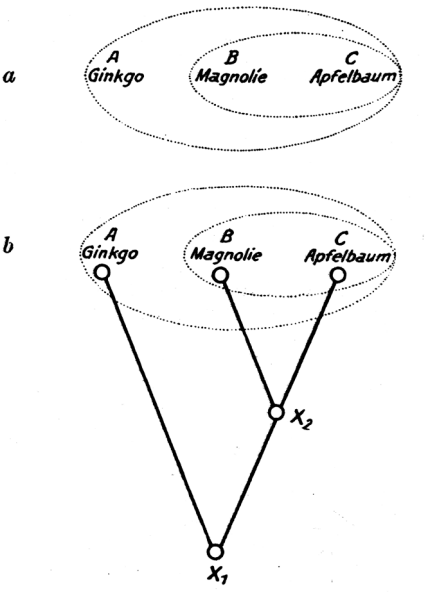


Abb. 503. Das hierarchisch-enkaptische System der Verwandtschaft (oben) als Ergebnis der Phylogenese (unten) (aus Zimmermann, W. (1931). Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 9, Teil 3: Methoden der Vererbungsforschung, 2. Hälfte, Heft 6, 941-1053: 990; eine ähnliche Abbildung in: Rosa, D. (1918). Ologenesi, ed A. La Vergata, Florenz 2001: 308).

De Candolle: Typen der Klassifikation

Theoretische Überlegungen zu den Grundlagen der Systematik finden sich seit Ende des 18. Jahrhunderts bei A.L. Jussieu[83] und A.-P. de Candolle[84]. De Candolle unterscheidet zwischen drei Arten von Klassifikationen: *praktischen Klassifikationen* (»classifications pratiques«) zu verschiedenen Zwecken, z.B. nach der Verwendung oder Herkunft der Organismen, *künstlichen Klassifikationen* (»classifications artificielles«) für diagnostische Zwecke, d.h. für die Bestimmung der Arten, – zu diesen rechnet er das linnésche Sexualsystem – und *natürlichen Klassifikationen* (»classifications naturelles«), die die tatsächliche Ordnung

Essenzialismus (Methode der Wesensbestimmung)
Das Vorhandensein eines einzigen Merkmals bestimmt die Klassenzugehörigkeit; dieses eine Merkmal legt also das Wesen einer Klasse von Individuen fest (top down-Verfahren).

Komparation (Methode des Merkmalsvergleichs)
Die Bildung von Klassen erfolgt nach dem Vergleich mehrerer Merkmale, von denen nicht eines allein für die Klassenzugehörigkeit bestimmend ist; die Klassenbildung geht also von einem Überblick über die Merkmalsverteilung in der Population aus (bottom up-Verfahren).

Genealogie (Methode der monophyletischen Gruppe)
Die Klassen sind monophyletische Gruppen (sie umfassen alle Nachkommen einer Population).

Typologie (Methode der Exemplare)
Grundlage der Klassifikation ist die Ähnlichket eines Individuums zu einem für eine Gruppe typischen Individuum.

Tab. 271. Vier Methoden der Klassifikation.

der Natur wiederzugeben hätten (»classer de manière que celles qui sont les plus voisines dans l'ordre de la nature, soient aussi les plus rapprochées dans nos livres«).[85] Er plädiert für eine Trennung der verschiedenen Systeme, damit der Ausbau des natürlichen Systems nicht durch Rücksichten auf diagnostische Belange behindert werde.[86]

Systematik durch Deszendenz

Als revolutionär erweist sich der Vorschlag C. Darwins zur Neubegründung der Systematik auf der Grundlage der gemeinsamen Abstammung der Organismen. Die Abstammung ist für Darwin die einzig sichere Ursache der Ähnlichkeit der Organismen (»the one [1. Aufl.: »the only«] certainly known cause of similarity in organic beings«).[87] Das System sei also insofern natürlich, als es genealogisch ist: »all true classification being genealogical«.[88] Den Anschluss an die alte Typenlehre der vergleichenden Morphologie kann Darwin über die Fundierung der Typenlehre durch die Abstammungslehre herstellen: »On my theory, unity of type is explained by unity of descent«.[89] In der Rekapitulation am Ende des ›Origin‹ wiederholt Darwin seine Auffassung, nach der die »wirklichen Ähnlichkeiten« nicht auf gleichgerichteten Anpassungen, sondern auf gemeinsamer Abstammung beruhen: »The real affinities of all organic beings [ab 1869: , in contradistinction to their adaptive resemblances,] are due to inheritance or community of descent. The Natural System is a genealogical arrangement«.[90] In der Konsequenz stärkt Darwin damit den deszendenztheoretischen Teil seiner Theorie und schwächt die Erklärungskraft seiner Selektionstheorie. Denn wäre Selektion der entscheidende Mechanismus zur Erklärung der organischen Ähnlichkeiten, dann würde nicht die gemeinsame Abstammung, sondern die gleichgerichtete Anpassung die Ähnlichkeiten erklären; das natürliche System wäre dann nicht genealogisch, sondern adaptationistisch begründet. Die meisten Ähnlichkeiten wären also ↑Analogien und nicht ↑Homologien.

Ausdrücklich abgelehnt wird von Darwin das alte, seit Cesalpino gut etablierte Prinzip, den Wert eines Merkmals für die Systematik von seiner physiologischen Wichtigkeit (für Selbsterhaltung und Fortpflanzung) abhängig zu machen und dementsprechend eine Gewichtung von Merkmalen vorzunehmen. Darwin argumentiert, das gleiche Merkmal mit gleichem physiologischem Wert könne in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen einen sehr unterschiedlichen Wert für die Klassifikation haben: »That the mere physiological importance of an organ does not determine its classificatory value, is almost proved by the fact, that in allied groups, in which the same organ […] has nearly the same physiological value, its classificatory value is widely different«.[91] Die Antennen der Insekten haben nach Darwin z.B. einen ähnlichen physiologischen, aber einen höchst unterschiedlichen systematischen Wert in verschiedenen Gruppen. Darwin trägt auf diese Weise dazu bei, die Systematik zu einer eigenständigen, von der Physiologie unabhängigen Teildisziplin der Biologie zu machen.

Darwin legt besonderes Gewicht auf die Feststellung, dass die Organismen in einem und nur in einem natürlichen System angeordnet werden können. Allein dieses System, das einen genealogischen Grund hat, gebe die wirkliche Verwandtschaft der Organismen wieder. Darwin positioniert die natürliche Systematik damit in deutlicher Konkurrenz zu anderen möglichen Systemen. Dass das eine System alle anderen Systeme überflüssig und falsch mache, ist eine Vorstellung, die Darwin von den Systematikern des 18. Jahrhunderts unterscheidet.[92] Für sie war ihr System in erster Linie ein Hilfsmittel, um eine Übersicht über die Formen zu gewinnen, und nicht selbst Ausdruck einer Theorie. Ein System konnte also nicht wahr oder falsch sein, sondern nur mehr oder weniger nützlich.

Trotz der Revolution in Bezug auf die theoretische Grundlage der Systematik bleibt Darwins Theorie doch lange Zeit erstaunlich folgenlos für die tatsächliche Klassifikation der Organismen.[93] Die deszendenztheoretisch begründete Klassifikation entspricht

		Grenze zwischen den Gruppen	
		scharf	unscharf
Verfahren der Gruppenbildung	durch Vergleich und Distribution	*Essenzialismus* Ein wesentliches Merkmal bestimmt die Klassenzugehörigkeit	*Komparation* Verteilung der Organismen aufgrund mehrere Merkmale
	durch Auswahl eines (Vorfahren-) Organismus	*Genealogie* Klassen sind monophyletische Gruppen (sie umfassen alle Nachkommen einer Population)	*Typologie* Klassifikation aufgrund der Ähnlichkeit zu einem für eine Gruppe typischen Individuum

Tab. 272. Kreuzklassifikation von vier Methoden der Klassifikation.

also weitgehend der traditionellen, morphologisch begründeten. Oder, anders gesagt: Die morphologische Ähnlichkeit der Organismen korreliert weitgehend mit ihrer genealogischen Verwandtschaft; durch Selektion bedingte gleichgerichtete Anpassungen (Analogien) haben jedoch gegenüber den genealogisch bedingten Korrelationen (Homologien) insgesamt keinen großen Einfluss auf die morphologische Ähnlichkeit.

Hinsichtlich ihrer Stellung innerhalb der Biologie ist die Systematik bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts eine zentrale biologische Teildisziplin. Mit der Etablierung von Physiologie, Genetik und den molekularbiologischen Ansätzen verliert sie aber diese Stellung und büßt als eine »nur deskriptive« und nicht explanatorische und experimentelle Teildisziplin erheblich an Ansehen ein.[94] Erst mit den aktuellen, insbesondere durch ökologische Fragestellungen motivierten Bemühungen um eine vollständige Erfassung der Biodiversität auf der Erde gewinnt die Systematik erneut an Bedeutung.

Beschreibung und Erklärungsansprüche

Die Systematik ist die Lehre von der Ordnung der Mannigfaltigkeit der Organismen. Auf welcher Grundlage und mit welcher Absicht eine solche Ordnung erstellt werden kann und soll, ist Gegenstand vielfältiger und langanhaltender Auseinandersetzungen. Strittig ist schon die Frage, ob es nur *eine* wirkliche und verbindliche Systematik gibt (wie die meisten Biologen meinen) oder ob es verschiedene Systematiken geben kann, die nebeneinander stehen und eine nur jeweilige Gültigkeit beanspruchen können. Strittig ist auch, ob die Systematik eine bloße Beschreibung der Natur ist (die Mehrheitsmeinung) oder ob mit ihr Erklärungsansprüche verbunden sind, weil die Gruppenbildungen Gesetzesaussagen implizieren. Vereinfacht gesagt, stehen sich in dieser Frage die Anhänger einer phylogenetischen Klassifikation, die die Stammesgeschichte als Maßstab für die Systematik ansehen, und die Anhänger einer typologischen Klassifikation, die die »Gesetze der Gestalt« als Einteilungsgrund verwenden möchten, gegenüber. Während erstere sich auf eine Beschreibung und Abbildung des tatsächlichen Verlaufs der Umbildung der Organismen beschränken, verbinden letztere mit der Systematik das ambitioniertere, aber bis jetzt nicht eingelöste Programm einer Systematik auf rationaler Grundlage der Gesetze der Gestaltbildung oder einer »Lehre vom gesetzmäßigen Beieinander«, wie es H. Driesch 1911 nennt.[95] Von einer Gesetzeswissenschaft dieser Art ist die Systematik aber noch weit entfernt. In Bezug auf eine von der stammesgeschichtlichen Entwicklung unabhängige »rationa-

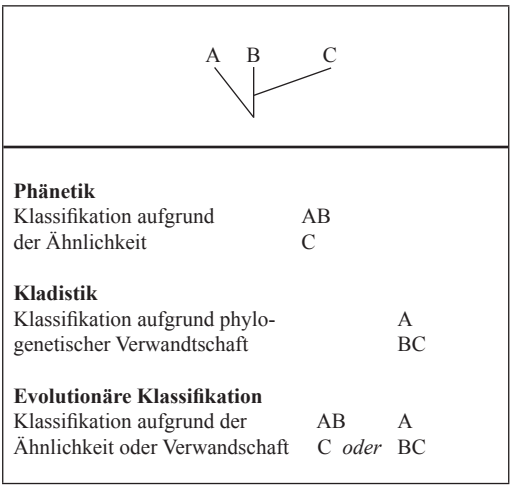


Abb. 504. Die drei Schulen der Klassifikation, erläutert an einem Stammbaumschema. Vertikale Achse: zeitlicher Verlauf; horizonte Achse: morphologische oder ethologische Ähnlichkeit. Zur Veranschaulichung folgende Zuordnungen: A: Amphibien, B: Reptilien, C: Vögel; oder A: Sauropsida (Reptilien und Vögel), B: Säugetiere, C: Mensch.

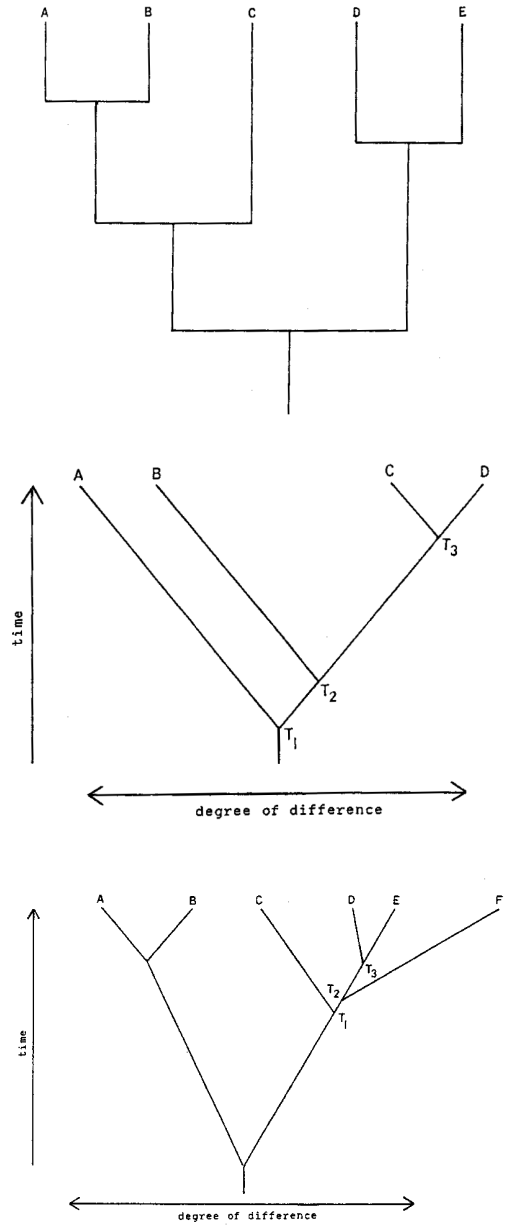


Abb. 505. Drei Formen des Stammbaums: Oben ein »Phänogramm« zur Darstellung allein der Ähnlichkeit von Formen, in der Mitte ein »Kladogramm« zur Darstellung der Verzweigungsgeschichte einer evolutionären Gruppe und der morphologischen Differenzierung der Formen, unten ein »Dendrogramm« (»Phylogramm«), in dem die Stammgruppen nicht als Endpunkte der Stammeslinien, sondern in den Verzweigungspunkten dargestellt sind (aus Mayr, E. (1965). Numerical phenetics and taxonomic theory. Syst. Zool. 14, 73-97: 81f.).

le« Ordnung, ist noch immer die Klassifikation der Organismen nach ihrer allgemeinen Ähnlichkeit der verbreitetste Ansatz (»phänetische« oder »numerische Taxonomie«).

A. Remane formuliert es 1952 als die Aufgabe der Systematik, »biologische *Verallgemeinerungseinheiten* aufzubauen und zu überprüfen«.[96] Umstritten ist aber die Ansicht, nach der diese Einheiten stets eine reale Entsprechung in der Natur haben. Viele Auseinandersetzungen drehen sich um die Frage, ob den abstrakten Ordnungsbegriffen der Systematik ein objektivierbarer und damit wissenschaftlicher Status zukommt oder nicht (↑Typus). In der Praxis ihrer Anwendung dient die Systematik in erster Linie der eindeutigen Identifikation eines Individuums als Mitglied einer Art oder eines höherstufigen Taxons. Die Systematik verfolge insofern »in erster Linie praktische Ziele«, wie es L. Plate 1914 formuliert.[97] Ihre Aufgabe ist es nach R. Hertwig, »in dem Chaos der uns umgebenden Lebewesen Ordnung zu schaffen und in einer gut durchgebildeten systematischen Anordnung das Mittel zu gewinnen, um sich in der Formenmannigfaltigkeit zurechtzufinden«.[98] Andere, wie W. Hennig, bestehen dagegen auf der Begründung der Systematik auf einer konsistenten Theorie, denn mit »einer völlig theorielosen Ordnung der Organismen wäre in Wirklichkeit gar nichts gewonnen«.[99]

»Die neue Systematik«

Die Abkehr von essenzialistischen Konzepten und die Begründung der Systematik ausgehend von der Evolutionstheorie stellt einen einschneidender Schnitt in der Geschichte der modernen Systematik dar. In den 1940er Jahren macht eine Richtung innerhalb der Systematik sich diese Orientierung zum Programm und nennt sich selbst die ***Neue Systematik*** (Huxley 1940: »the new systematics«).[100] Kennzeichnen lässt sich diese Richtung durch eine Reihe von Punkten: Die Art wird relativiert in ihrer Rolle als zentrale Einheit der Systematik; nicht mehr ein typologisches Verständnis von Arten ist dominant, sondern Arten werden über genetische, ökologische und biogeografische Faktoren bestimmt; nicht mehr ein einzelnes Individuum (der ↑»Typus«), sondern eine Serie von unterschiedlichen Individuen aus einer Population repräsentiert eine Art; betont wird damit die Variation der Individuen, und es erhält insgesamt ein Denken Einzug in die Systematik, das E. Mayr *Populationsdenken* nennt (↑Population).[101]

Die starke Orientierung der Neuen Systematik an der Evolutionstheorie kommt besonders darin zum Ausdruck, dass eine Einteilung der Organismen in taxonomische Gruppen nicht mehr auf der Grund-

lage ihrer (morphologischen) Merkmale, sondern vielmehr allein aufgrund ihrer Abstammung erfolgen soll. Systematisch relevant sind also weniger die klassischen Merkmale der Morphologie, als das relationale Merkmal der genealogischen Verwandtschaft. Im Fall von Konvergenzen und Parallelentwicklungen können morphologisch einander ähnliche Organismen aufgrund ihrer unterschiedlichen Abstammung in unterschiedliche Taxa gestellt werden.

»Die drei Schulen der Systematik«

Besonders unter dem Einfluss E. Mayrs ist eine Einteilung der theoretischen Ansätze der Systematik in drei Schulen verbreitet: die *Phänetik*, *Kladistik* und *Evolutionäre Systematik*. Die drei legen unterschiedliche Prinzipien einer Gliederung der organismischen Mannigfaltigkeit zugrunde: die Phänetik allein die Ähnlichkeit der Formen, die Kladistik die Verwandtschaft und die Evolutionäre Systematik eine Kombination von beidem. Das jeweilige Ergebnis kann in verschiedenen Arten von Stammbäumen dargestellt werden, denen Mayr 1965 Namen gibt: ***Phänogramm*** (»phenogram«) für ein Diagramm, das allein Informationen über die Ähnlichkeiten enthält, ***Kladogramm*** (»cladogram«) für eine Darstellung, die eine Klassifikation aufgrund der Verzweigungsgeschichte (»Kladogenese«) einer Abstammungsgemeinschaft abbildet (↑Phylogenese: Abb. 401; 402), und ***Phylogramm*** (»phylogram«[102]) – von Mayr zunächst *phyletisches Diagramm* (»phyletic diagram«) und ***Dendrogramm*** (»dendrogram«[103]) genannt – für einen Stammbaum, der beide Arten der Information miteinander verknüpft und außerdem die Vorfahren-Nachfahren-Verhältnisse abbildet (vgl. Abb. 504; 505).[104] Phänogramme und Kladogramme müssen im Gegensatz zu Phylogrammen keine zeitliche Dimension (Deszendenz) abbilden; sie können sich allein auf die Merkmalsverteilung einer Menge von Organismen (oder anderer Gegenstände) beziehen (s.u.).

Biosystematik

Der Ausdruck ›Biosystematik‹ wird 1941 von W.H. Camp und C.L. Gilly eingeführt (zuerst in der Form ›Biosystematy‹; Epling 1943: ›Biosystematics‹[105]). Sie definieren den Begriff als Lehre von der Klassifikation biologischer Populationen, die nicht nur morphologische und biogeografische, sondern auch genetische Analysen berücksichtigt (»the population is given not only morphological and biogeographical consideration, but is also subjected to genetic analyses«).[106] Bis in die 1960er Jahre wird der Begriff v.a. auf taxonomische Darstellungen bezogen, die von natürlichen Populationen ausgehen und einen genetischen oder experimentellen Hintergrund haben.[107] Später wird er immer mehr mit der biologischen Systematik auf phylogenetischer Grundlage im Allgemeinen identifiziert.[108]

Phänetik

Der Ausdruck ›Phänetik‹ erscheint Anfang der 1960er Jahre für einen Ansatz, der eine Taxonomie auf der Grundlage quantitativer Methoden einführt (Sokal & Sneath 1963: »ecology-related phenetics«[109]; Ehrlich & Holm 1963: »population phenetics«[110]). Die Terminologie schließt an die Wortbildung *phänetisch* an, die A.J. Cain und G.A. Harrison in einem Aufsatz von 1960 verwenden. Diese Autoren zielen auf eine biologische Klassifikation der Organismen, die sie auf ihrer Gesamtähnlichkeit (»overall similarity«) aufbauen wollen. Ein System, das nach diesem Verfahren entwickelt wird, bezeichnen sie als ›phänetisch‹ (»phenetic«).[111] Ausdrücklich als Bezeichnung für den theoretischen Ansatz einer Schule der Klassifikation verwendet E. Mayr den Ausdruck 1965.[112] In den 1970er Jahren ist auch von der ***phänetischen Systematik*** die Rede (Bovee 1970: »phenetic systematics«)[113]; Mayr verwendet den Ausdruck 1974 in terminologischem Sinn für eine Schule der Systematik.[114]

Der zentrale Gedanke der phänetischen Klassifikation besteht darin, die Gruppierung der Organismen allein auf der Ähnlichkeit ihrer Merkmale zu begründen. Ein wichtiges methodisches Instrument der phänetischen Klassifikation ist die *Gewichtung* von Merkmalen. Drei Ansätze lassen sich unterscheiden[115]: Nach dem Verfahren der *Nichtgewichtung* (»nonweighting«) werden die Merkmale nicht gewichtet; nach dem Verfahren der *a priori-Gewichtung* (das u.a. Cesalpino und Cuvier verwendeten; ↑Taxonomie) erfolgt vor der Gruppierung eine Festlegung von Merkmalen, nach denen klassifizert werden soll; nach dem Verfahren der *a posteriori-Gewichtung* schließlich erfolgt zunächst eine intuitive Festlegung von Gruppen und in einem zweiten Schritt die Auszeichnung von Merkmalen, die mit der vorgenommenen Einteilung am stärksten korrelieren. Der Ansatz der Phänetik wird insbesondere mit dem Verfahren der Nichtgewichtung in Verbindung gebracht. Vor Etablierung der Phänetik ist die Gewichtung in rein merkmalsbasierten Klassifikationen allerdings ein verbreitetes Vorgehen. So bemerkt A. Remane 1956 zur Auszeichnung bestimmter Merkmale für eine Klassifikation: »ein einzelnes Merkmal kann die Verwandtschaftsfrage entscheiden, während 10 andere mit großem Ähnlichkeitsgrad völlig belanglos sein können«.[116]

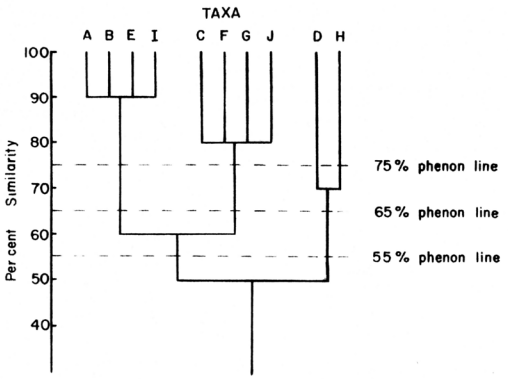


Abb. 506. Phänogramm zur Darstellung der relativen Ähnlichkeit von taxonomischen Gruppen. Die vertikale Achse stellt einen Maßstab der Ähnlichkeit dar; die horizontalen Linien verbinden Taxa gleichen Ranges. Das Phänogramm ist kein Stammbaum, die Verzweigungspunkte entsprechen daher auch nicht Aufspaltungen von Gruppen, sondern allein Differenzierungen von taxonomischen Gruppen auf einem Niveau der Ähnlichkeit. Solche Ähnlichkeitsgruppen werden ›Phänons‹ genannt (aus Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1962). Numerical taxonomy. Nature 193, 855-860: 859).

Implizit enthalten ist der Ansatz der Phänetik in vielen älteren systematischen Klassifikationen. Explizit eingesetzt wird er seit der Mitte des 20. Jahrhunderts. Eine frühe Klassifikation auf dieser Grundlage gibt A.H. Sturtevant 1939 für verschiedene Arten von *Drosophila*.[117] Es erweist sich bereits in dieser Studie, dass die Phänetik besonders für die Klassifikation von nahe miteinander verwandten Organismen geeignet ist.

Weil in einer phänetischen Systematik eine Vielzahl von Merkmalen berücksichtigt wird, bedient sie sich in der Regel mathematischer Methoden. Verschiedene Arbeitsgruppen verwenden seit Ende der 1950er Jahre Computer für den Zweck einer phänetischen Klassifikation.[118] Sie wird daher von ihren Vertretern in den frühen 60er Jahren auch ***Numerische Taxonomie*** genannt (Sneath & Sokal 1962: »numerical taxonomy«).[119]

Eine Einheit der Klassifikation wird seit den frühen 1960er Jahren ***operationale taxonomische Einheit*** genannt (Sokal & Rohlf 1962: »operational taxonomic unit«, OTU).[120] In einem kladistischen Schema, dem Kladogramm (s.u.), stehen diese Einheiten jeweils am Ende der Verzweigungen.

Aufgrund ihrer fehlenden Orientierung an der Evolutionstheorie konnte sich die Phänetik nicht als grundlegende biologische Systematik durchsetzen. Ihr wird vorgehalten, die real in der Natur vorliegenden Abstammungsverhältnisse nicht wiederzugeben und insofern keine objektive Basis zu haben.[121] Von anderer Seite wird der Widerspruch gegen die Phänetik weniger auf ihr theoretisches Fundament bezogen – denn die Ordnung der Organismen nach ihrer Gesamtähnlichkeit kann ein sinnvolles Unterfangen sein – als gegen die faktische Unzulänglichkeit ihrer Ergebnisse: Der Verzicht auf die Gewichtung von Merkmalen führe zu Einteilungen, die den gewohnten Gruppierungen nicht entsprechen.[122]

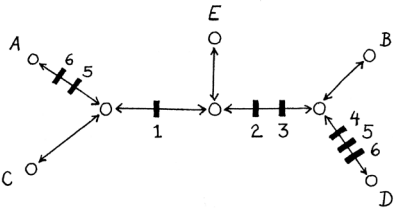
Kladistik

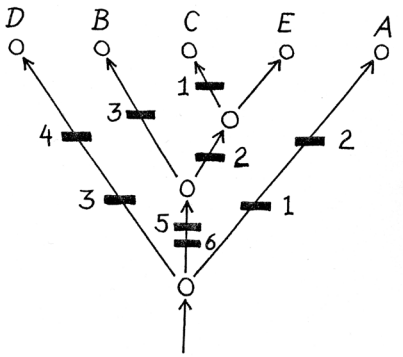
Der Ausdruck ›Kladistik‹ (»cladistics«; abgeleitet von griech. ›κλάδος‹ »Zweig, Verzweigung«) erscheint Mitte der 1960er Jahre zunächst zur Bezeichnung von Darstellungen der Verzweigungsgeschichte in der phylogenetischen Entwicklung eines Taxons. Er wird abgeleitet davon auf eine Richtung der Systematik bezogen, die primär eine Rekonstruktion der Stammesgeschichte und deren Abbildung in dem taxonomischen System im Auge hat (Camin & Sokal 1965).[123] In einer Rezension eines Buches von W. Hennig durch W.J. Bock im Jahr 1968 wird insbesondere Hennigs Theorie der Systematik ›Kladistik‹ genannt.[124] Die Bezeichnung setzt sich v.a. unter dem Einfluss von E. Mayr durch, der den Ansatz von Hennig zur Aufstellung von Verwandtschaftsstammbäumen, die sich streng an monophyletischen Einheiten orientiert, nicht als ›phylogenetisch‹ bezeichnen will.[125] Alternative Ausdrücke sind *Kladismus* (Minkoff 1964: »cladism«[126]) und *kladistischer Ansatz* (Mayr 1965: »cladistic approach«[127]).

Hennig selbst nennt seinen Standpunkt seit 1947 ***phylogenetische Systematik***.[128] Dieser Ausdruck erscheint seit den 1880er Jahren, zuerst 1887 in einer Arbeit über Medusen von W. Haacke[129], 1893 bei dem Botaniker A.B. Frank[130], 1894 bei J. von Sachs[131], im folgenden Jahr bei E. Haeckel[132] und seit 1896 in programmatischer Weise bei dem systematischen Botaniker R. von Wettsein[133]. 1901 erklärt von Wettstein: »Der Ausbau des Pflanzensystemes nach descendenztheoretischen Gesichtspunkten ist das Ziel der phylogenetischen Systematik«.[134]

Einflussreich für die Begriffsbildung von ›Kladistik‹ ist B. Renschs (1947) Bezeichnung des Prozesses der Verzweigung eines Stammbaumes in der Evolution als ***Kladogenese***.[135] A.J. Cain und G.A. Harrson verwenden 1960 das Konzept der *kladistischen Verwandtschaft* (»cladistic affinity«) als Maß für die Entfernung des nächsten gemeinsamen Vorfahrens für zwei Organismen oder taxonomische Einheiten.[136]

Taxon	Character 1	2	3	4	5	6
A	1	1	0	0	0	0
B	0	0	1	0	1	1
C	1	1	0	0	1	1
D	0	0	1	1	0	0
E	0	1	0	0	1	1





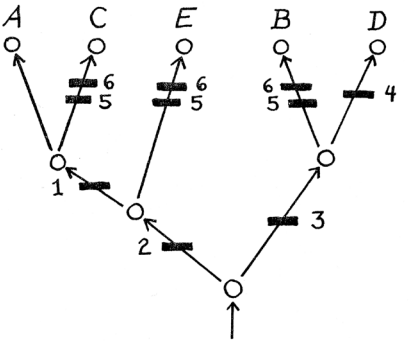


Abb. 507. Konstruktion evolutionärer Bäume nach drei verschiedenen Methoden ausgehend von einem hypothetischen Datensatz. Tabelle links oben: Verteilung von sechs Merkmalen mit jeweils zwei alternativen Zuständen über fünf Taxa.
Links unten: Phylogenetischer Baum nach der Hennig-Methode: Voraussetzung für die Konstruktion eines Baums nach dieser Methode ist das Wissen darüber, welche Merkmale ursprünglich (»plesiomorph«; hier ›0‹) und welche abgeleitet (»apomorph«; hier ›1‹) sind. Es wird außerdem angenommen, dass jeder abgeleitete Zustand nur einmal entstanden ist und dass eine Rückkehr zu einem ursprünglichen Zustand unmöglich ist. Die Konstruktion dieses Baums beruht allein auf den ersten vier Merkmalen; eine Berücksichtigung der Merkmale 5 und 6 führt zu Inkonsistenzen im Datensatz und macht damit die Konstruktion eines Baums nach Hennigs Methode unmöglich. Die Berücksichtigung der Merkmale 5 und 6 führt in diesem Baum zur Verletzung der Voraussetzung, dass jeder abgeleitete Merkmalszustand nur einmal entstanden ist.
Rechts unten: Phylogenetischer Baum nach der Camin-Sokal-Methode: Dargestellt ist der Baum, der die geringste Anzahl von evolutionären Übergängen von einem Zustand in den alternativen Zustand bei den sechs Merkmalen enthält. Vorausgesetzt ist dabei weiterhin, dass eine Rückkehr eines Merkmals von einem abgeleiteten Zustand in den ursprünglichen ausgeschlossen ist. Als möglich wird aber der mehrfache, unabhängig voneinander verlaufende Übergang eines Merkmals von einem Zustand in einen anderen angenommen.
Rechts oben: Phylogenetisches Netzwerk (»wurzelloser Baum«) nach der Wagner-Methode: Aufgegeben werden hier die beiden Voraussetzungen der Hennig-Methode. Für jedes Merkmal muss also nicht bekannt sein, welches der ursprüngliche und abgeleitete Zustand ist, und eine Rückkehr von einem abgeleiteten zum ursprünglichen Zustand ist möglich. Mit der Verfügbarkeit von Informationen über den Vorfahren lässt sich das Netzwerk in einen Baum umwandeln.
Die waagerechten Balken in jedem Baum stehen für den Übergang eines Merkmals von einem Zustand in den alternativen; die Zahl neben einem Balken gibt das Merkmal an, das den Wechsel vollzieht. Mit der Abnahme der Voraussetzungen vom ersten zum dritten Baum nimmt die Anzahl der Übergänge ab; die Konstruktion der drei Bäume folgt also zunehmend dem Prinzip der Sparsamkeit (»parsimony«) (aus Felsenstein, J. (1982). Numerical methods for inferring evolutionary trees. Quart. Rev. Biol. 57, 379-404: 380; 383; 384).

Eine Gruppe von Organismen, die über einen allein ihnen gemeinsamen Vorfahren verfügt, wird seit J. Huxleys Wortprägung von 1955 als ***Klade*** (»clade«; auch als ›Kladon‹ übersetzt[137]) bezeichnet[138] (Huxley 1957: »delimitable monophyletic units«[139]). Den Ausdruck ›Klade‹ verwendet auch bereits E. Haeckel (1868: »Klade«[140]; 1889: »Cladom«[141]); er versteht darunter aber, ebenso wie 1940 L. Cénot[142], eine bestimmte taxonomische Rangstufe: Für Haeckel gibt es »sechs Hauptclassen (oder Kladen, d.h. Aeste) des Pflanzenreichs«[143]; Cuénot identifiziert die Rangstufe der Kladen mit der der Stämme. In Huxleys Sinn sind Kladen zu unterscheiden von *Organisationstypen* (»grades«): Der gleiche Organisationstyp kann unabhängig voneinander in verschiedenen Kladen, d.h. Abstammungslinien gebildet werden (↑Typus). Daneben sind Kladen auch von Taxa zu unterscheiden (↑Taxonomie):

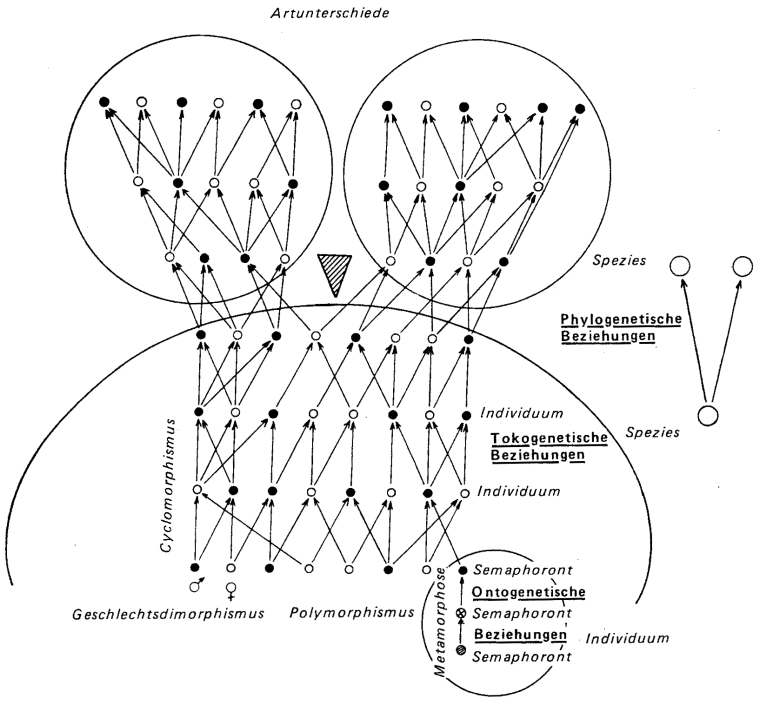


Abb. 508. Die genealogische Verwandtschaft als methodische Basis der Systematik. Das Gesamtgefüge der »hologenetischen Beziehungen« nach W. Hennig (aus Hennig, W. [1960]. Phylogenetische Systematik, Berlin 1982: 37).

Taxa sind Gruppen von Organismen, die zu einem Zeitpunkt existieren; Kladen dagegen Gruppen von Organismen, die voneinander abstammen (Reif 2005: »synchrone« versus »diachrone taxonomische Gruppen«[144]). Nach der Definition W.-E. Reifs besteht die kleinste Klade aus einer Stammart und zwei davon abstammenden Tochterarten.[145] Gegenstand kladistischer Klassifikationen bilden meist Taxa (rezenter Organismen), nicht Kladen. Bemerkenswert ist, dass monophyletische Taxa zugleich Elemente von paraphyletischen Kladen sein können (vgl. Abb. 509).

Vorläufer der Kladistik

Als einer der geistigen Gründungsväter der Kladistik kann C. Girtanner gelten, der 1796 in einer Schrift zur Erläuterung von I. Kants Auffassungen zur Unterscheidung von *Naturgeschichte* und *Naturbeschreibung* bzw. von »Realgattungen« und »Nominalgattungen« (↑Art) vorschlägt, die gesamte Systematik der Lebewesen auf eine genealogische Grundlage zu stellen. Er fordert, es müsse »eine neue Eintheilung des Thierreiches in Klassen, Ordnungen, Gattungen, Rassen, Spielarten und Varietäten, nach der Verwandschaft der Zeugung vorgenommen werden. Wahrscheinlich vergehen noch Jahrhunderte ehe dieß geschehn kann!«[146] Nicht die Ähnlichkeit, sondern die (natur-)geschichtlich-genealogische Abstammung soll damit die Basis der Klassifikation der Lebewesen bilden.

Eindeutig für eine kladistischen Taxonomie spricht sich auch C. Darwin in seinem Hauptwerk von 1859 aus: »I believe that the arrangement of the groups within each class, in due subordination and relation to each other, must be strictly genealogical in order to be natural«.[147]

Im 20. Jahrhundert gilt P.C. Mitchell mit einer Arbeit aus dem Jahr 1901 als ein Pionier der Kladistik.[148] Er plädiert für eine strikte Orientierung der biologischen Klassifikation an der Geschichte der phylogenetischen Ereignisse der Spaltung von Arten und führt eine ähnliche terminologische Unterscheidung zwischen Merkmalen ein wie später Hennig: die Differenzierung zwischen ursprünglichen (»archecentric«: »the most ancestral condition of the structures under consideration«; »a primitive, ancestral, or central condition, from which the conditions to be found in the other cases have diverged«) und abgeleiteten Merkmalen (»apocentric«: »modified conditions«).[149]

In ähnliche Richtung argumentiert 1918 der italienische Biologe D. Rosa in seiner Monografie ›Ologenesi‹. Er gibt dort ein schematisches Diagramm zur sukzessiven Aufspaltung von Arten in der Phylogenese (»evoluzione dicotomica«) und behauptet, dass aufgrund der natürlichen Grenzen durch Spaltungsereignisse nicht nur den Arten, sondern auch den höheren taxonomischen Einheiten (den Gattungen, Familien »e tutte le altre categorie del systema«) eine reale Existenz (»un'existenza reale«) zukomme.[150] Ebenso wie später Hennig definiert Rosa Arten ausdrücklich als Abschnitt des phylogenetischen Stammbaums zwischen zwei Spaltungsereignissen (»la specie […] viene ad essere costituita da tutto l'internodio che sta fra due successivi sdoppiamenti«) (↑Art: Tab. 14).[151]

Im deutschsprachigen Raum ist A. Naef einer der Vordenker der Kladistik (auf den bereits Hennig 1950 verweist[152]). Naef definiert einen Typus 1919 als »diejenige gedachte (aber durchaus naturmögliche Form), von der sich eine Mehrheit von typisch ähnlichen auf dem nächsten Wege, d.h. durch die einfachsten und kürzesten Metamorphosen ableiten läßt«.[153] Eine »typische Ähnlichkeit« besteht nach Naef »zwischen komplexen Naturdingen, wenn dieselben sich in unserer Vorstellung durch stufenweise Abänderung aus einer gemeinsamen Urform (dem ›Typus‹) entstanden denken (›ableiten‹) lassen«.[154] Der ↑Typus wird also über ein Sparsamkeitsprinzip, das Prinzip der geringsten Anzahl von Transformationsschritten von der idealen Grundform zu ihren Varianten, den realen Naturdingen, eingeführt.

Auch die entscheidende Grundlage von Hennigs Methode der Systematik, die Definition von monophyletischen Taxa allein aufgrund der Identifikation von abgeleiteten (»apomorphen«) Merkmalen, wird bereits vor Hennig betont. Hinweise darauf finden sich u.a. Ende des 19. Jahrhunderts bei W. Kowalevsky und später bei P.C. Mitchell (1901) sowie W.E. Le Gros Clark und C.F. Sonntag (1926).[155]

Der Begründer der Phylogenetik in Deutschland, E. Haeckel, formuliert es zwar nicht ausdrücklich, seine Beispiele machen aber doch deutlich, dass er seinen Begriff des »Stamms« oder »Phylons« so verstanden wissen will, dass er nur Organismen bzw. Taxa umfassen soll, die auf eine nur ihnen gemeinsame Stammform zurückgehen. 1866 definiert Haeckel: »Unter einem Stamm oder Phylon verstehen wir […] die Summe aller derjenigen Organismen-Formen, welche, wie z. B. alle Wirbelthiere oder alle Coelenteraten, von einer und derselben Stammform ihren gemeinsamen Ursprung ableiten«.[156] Unzulänglich ist diese Definition, weil unter der Voraussetzung, dass es nur einen Ursprung des Lebens auf der Erde gab, alle beliebigen Gruppen von Organismen auf eine gemeinsame Stammform zurückgehen. Die Formulierung Haeckels ist also streng genommen untauglich, deszendenztheoretische Einheiten abzugrenzen. Seine Beispiele und die Auszeichnung des Stammes als »die einzige reale Kategorie des zoologischen und botanischen Systems«[157] weisen aber darauf hin, dass er unter einem ›Stamm‹ ein *Monophylon* verstehen möchte, d.h. eine Gruppe von Organismen oder Taxa, die einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren haben.

Die Kladistik nach Hennig

Eine präzise Definition eines Monophylons in diesem Sinne gibt W. Hennig in seinem Ansatz der

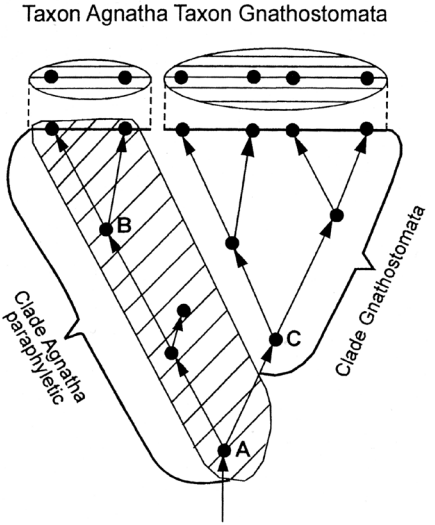


Abb. 509. Stammbaum mit einem monophyletischen Taxon, das Teil einer paraphyletischen Klade ist. Das Taxon der rezenten Agnatha (kieferlose Wirbeltiere) ist monophyletisch, weil seine Mitglieder von einem nur ihnen gemeinsamen Vorfahren abstammen. Die Klade Agnatha (die auch fossile Formen einschließt) ist dagegen paraphyletisch, weil sie nicht nur die Vorfahren der rezenten Agnatha, sondern auch der rezenten Vertreter der Gnathostomata (Kiefermünder) einschließt. Die Klade der Gnathostomata ist dagegen ebenso wie das entsprechende Taxon monophyletisch (aus Reif, W.-E. (2005). Problematic issues of cladistics: 17. Monophyletic taxa can be paraphyletic clades. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 238, 313-353: 317).

phylogenetischen Systematik (↑Phylogenese/monophyletisch). Insgesamt verfolgt die Kladistik seit Hennig die Absicht, die Einteilungen der biologischen Systematik als eine Abbildung der phylogenetischen Entwicklung zu entwerfen. Kladistische Einheiten sollen daher monophyletische Gruppen sein. Nach der Übersetzung von Hennigs Werken ins Englische Mitte der 1960er Jahre[158] finden seine Ansichten eine weite Verbreitung und Anerkennung.[159]

Hennig bedient sich seit 1949 des Begriffs der ***Apomorphie*** für abgeleitete Merkmale und der ***Plesiomorphie*** für ursprüngliche Merkmale[160] (1950: »Kombinationen von primitiven (besser: plesiomorphen) und fortgeschrittenen (besser: apomorphen) Merkmalen«[161]). Den Ausdruck ›apomorph‹ bezieht Hennig ursprünglich nicht auf Merkmale, sondern auf taxonomische Gruppen von Organismen. 1949 bezeichnet er als »apomorph« »Gruppen, die sich durch auffällige morphologische Sonderentwicklungen von ihren nächsten Verwandten entfernt haben«.[162] Die Unterscheidung ist eine relative, weil

ein Merkmal in Bezug zu einem Vergleichsorganismus abgeleitet und in Bezug zu einem anderen ursprünglich sein kann (z.B. sind die Flügel des Urvogels relativ zu seinen Vorfahren abgeleitet, relativ zu einem Vogel aber ursprünglich). Die Bildung einer taxonomischen Gruppe soll nach dem Verfahren der Kladistik aufgrund gemeinsamer abgeleiteter, d.h. bei den Vorfahren noch nicht vorhandener Merkmale erfolgen. Hennig bezeichnet diese Merkmale 1953 als ***Synapomorphien.***[163] Die gemeinsamen ursprünglichen Merkmale, die auch bei den Vorfahren schon vorhanden sind, die Hennig 1953 ***Symplesiomorphien*** nennt[164]**,** werden dagegen vernachlässigt. Ebenso haben die erst innerhalb des ausgezeichneten Taxons entwickelten neuen Merkmale (Hennig 1953: ***Autapomorphien***[165]) keinen Wert zur Definition eines kladistisch identifizierten Taxons.

Zwei monophyletische Gruppen, die zusammen eine weitere monophyletische Gruppe bilden, stehen zueinander in einem Verhältnis, das Hennig 1950 als ***Schwestergruppe***[166] und P. Ax 1984 nach Diskussionen mit Hennig als ***Adelphotaxon*** bezeichnet. Ax definiert: »Adelphotaxa sind evolutionäre Arten oder monophyletische Artengruppen des 1. Grades der phylogenetischen Verwandtschaft. Sie entstehen aus

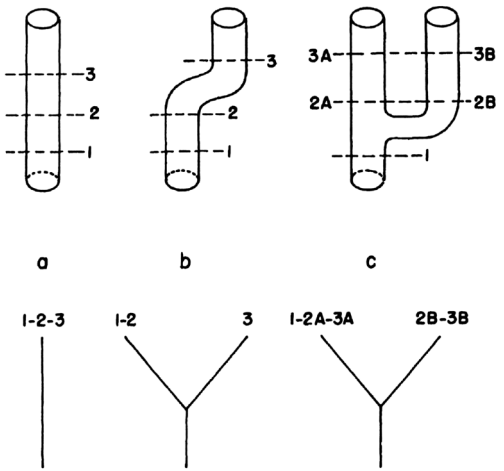


Abb. 510. Der Zusammenhang von phylogenetischen Bäumen (oben) und Kladogrammen (unten) nach der Position der transformierten Kladistik. Weil das Kladogramm als Mittel zur Darstellung der Merkmalsverteilung verwendet wird, bildet es nicht in erster Linie die Verzweigungsgeschichte des Stammbaums der Lebewesen ab, sondern ihre morphologischen Änderungen. Ein Kladogramm kann daher Verzweigungen enthalten, auch wenn der Stammbaum diese nicht aufweist (b) (aus Platnick, N.I. (1979). Philosophy and the transformation of cladistics. Syst. Zool. 28, 537-546: 541).

der dichotomen Aufspaltung nur ihnen gemeinsamer Stammarten«.[167]

Allgemein kann die Kladistik als die Schule der Systematik charakterisiert werden, deren Ziel es ist, einen Stammbaum der Verwandtschaft aus der Verteilung der Merkmale bei Organismen verschiedener Taxa (z.B. verschiedener Arten) zu erschließen. Mittels des Prinzips der Sparsamkeit soll aus der Merkmalsverteilung derjenige Baum erstellt werden, der die einfachste Erklärung für die Merkmalsverteilung liefert (vgl. Abb. 507). Verschiedene Sparsamkeitsmethoden können dabei angewandt werden, z.B. die *Wagner-Methode*, die zur Erzeugung eines *Wagner-Baums* führt (Kluge & Farris 1969: »Wagner tree«[168]).

Kritik an der Kladistik

In der zoologischen Klassifikation breitet sich die Anwendung der methodischen Grundlagen und der Begrifflichkeit der Kladistik seit den 1960er Jahren schnell aus und entwickelt sich bis in die Gegenwart zu dem dominierenden theoretischen Ansatz der Systematik. In die Botanik findet die Kladistik dagegen nur zögernd Eingang.[169]

Die Hauptkritik gegen die Kladistik, die besonders von E. Mayr immer wieder vorgebracht wird, bemängelt die fehlende Unterscheidung zwischen *Kladogenese* (der Aufspaltung von Stammlinien; s.o.) und *Anagenese* (der morphologischen Auseinanderentwicklung dieser Linien; ↑Fortschritt).[170] Außerdem wird der Kladistik vorgeworfen, dass ihr Postulat des Untergangs einer Art mit jedem Ereignis der Abspaltung einer neuen Art »formalistisch« und unrealistisch sei: Mayr weist darauf hin, dass die Abspaltung einer Art ohne relevanten Einfluss auf die Genetik und Morphologie der »Mutterart« sein muss. Arten können nach Mayrs Auffassung also weitgehend unverändert über Jahrmillionen bestehen, auch wenn viele andere Arten von ihnen abzweigen.[171] Eine weitere Kritik an der Kladistik betrifft die Annahme von dichotomen Aufspaltungen. Neben Dichotomien können in der Phylogenese auch Polytomien zur Aufspaltung von Arten führen[172] – die Darstellung dieser Polytomien ist im Rahmen des kladistischen Ansatzes aber selbstverständlich nicht ausgeschlossen.

Seit Ende der 1970er Jahre etabliert sich eine neue Richtung der Kladistik, die *transfomierte Kladistik*[173] (Patterson 1981: »transformed cladistics«[174]) oder ***Musterkladistik*** (Beatty 1982: »pattern cladistics«[175]). Sie löst sich von der Bindung an die Evolutionstheorie und Phylogenese und versteht die Kladistik als reine Lehre der Klassifikation von Mustern, die in einem Prozess gebildet wurden (Brower

2000: »Evolution is not a necessary assumption of cladistics«[176]). Ausgangspunkt für die Entwicklung der neuen Richtung ist die Unterscheidung zwischen Kladogrammen und phylogenetischen Bäumen (vgl. Abb. 510; 511): Während phylogenetische Bäume den zeitlichen Verlauf und die Verzweigungsgeschichte des Stammbaums des Lebens wiedergeben, bilden Kladogramme allein die Merkmalsverteilung einer Gruppe von Organismen ab und sind damit als Ordnungsschemata ohne eigentliche zeitliche Dimension zu interpretieren (»Kladogramme«). Die Kladistik wird damit gleichermaßen auf die organische Phylogenese, Biogeografie oder Linguistik anwendbar.[177] Es wird aber von Kritikern bezweifelt, ob für eine solche Lehre die Bezeichnung ›Kladistik‹ überhaupt noch angemessen ist.[178] Sie verliert jedenfalls ihre Bindung zu der Phylogenese und wird zu einer reinen Merkmalsverteilungsanalyse (Charig 1982: »character distribution analysis«[179]). Nicht mehr der Prozess der Phylogenese, sondern nur noch das Muster der Merkmalsverteilung ist damit der Gegenstand der Kladogramme.

Kladogramm

In einem Kladogramm werden im Gegensatz zu einem Phylogramm (»phylogenetischen Baum«) alle Taxa als terminale Einheiten dargestellt (↑Phylogenese: Abb. 401; 402). Die vertikale Achse stellt außerdem keine einfache Zeitskala dar. Diese Auffassung setzt sich allerdings erst allmählich durch: In Kladogrammen aus den späten 1960er Jahren werden Fossilien häufig tiefer in den Kladogrammen platziert, in der Meinung, die vertikale Achse repräsentiere die Zeit.[180] Seit den 1970er Jahren wird ein Kladogramm aber – insbesondere von den Vertretern der »transformierten Kladistik« (s.o.) – als ein zeitlich nicht dimensioniertes Schema der Synapomorphien verstanden (Nelson 1979: »A cladogram is an atemporal concept; a phylogenetic tree is a cladogram to which the temporal aspect has been added«[181]). In erster Linie stellt ein Kladogramm die Verteilung abgeleiteter Merkmale in einer Gruppe von Organismen dar; erst in einem zweiten Schritt ist es zu interpretieren als Abbildung der Verzweigungsgeschichte der taxonomischen Gruppen (Reif 2005: »Cladograms are bifurcation diagrams in which all taxa are in terminal position and in which the vertical axis depicts nothing more but the relative sequence in which the derived characters (or character states) were acquired«[182]).

Bereits seit Anfang der 1970er Jahre wird gesehen, dass ein Kladogramm mit mehreren phylogenetischen Bäumen (Phylogrammen) vereinbar ist.[183] Ausgehend von einem phylogenetischen Baum kann aber umgekehrt nur ein Kladogramm erstellt werden (vgl. Abb. 510).[184] Ermittelt wird ein Kladogramm ausgehend von der Verteilung abgeleiteter Merkmale in einer hierarchisch strukturierten Klassifikation; aus dieser Verteilung wird die Verzweigungsgeschichte rekonstruiert. Nach der Position der transformierten Kladistik kann ein Kladogramm daher auch Verzweigungen enthalten, selbst wenn der Stammbaum diese nicht aufweist (vgl. Abb. 511) – eine Auffassung, die von anderen Vertretern der Kladistik allerdings abgelehnt wird. Weil in einem Kladogramm insgesamt

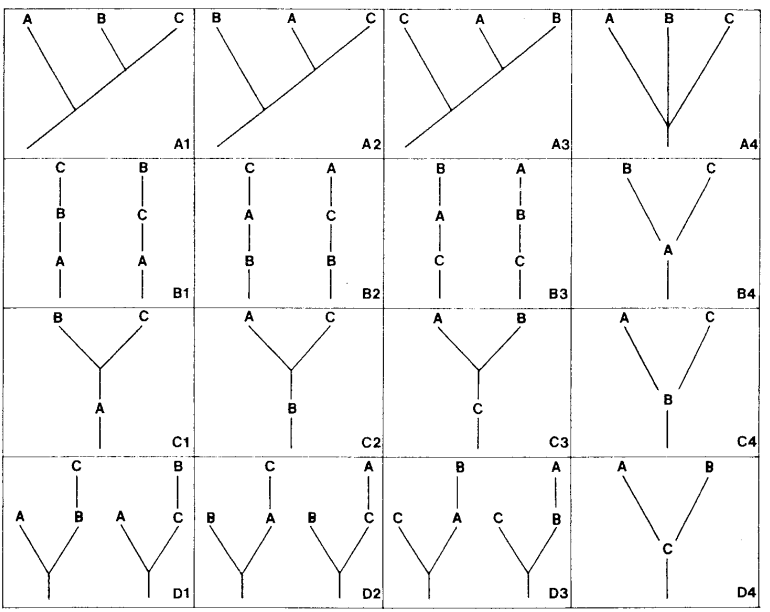


Abb. 511. Das Verhältnis von Kladogrammen zu Phylogrammen. In der ersten Zeile die vier möglichen Kladogramme für drei Taxa. Alle vier Zeilen stellen 22 verschiedene phylogenetische Bäume (Phylogramme) dar, wobei die Bäume jeder Spalte jeweils isomorph zu dem Kladogramm in der ersten Zeile sind (aus Platnick, N. I. (1977). Cladograms, phylogenetic trees, and hypothesis testing. Syst. Zool., 26, 438-442: 441).

allein die Hierarchie von Ähnlichkeiten festgestellt wird, ist es formal äquivalent mit einem Venn-Diagramm (oder genauer: einem Euler-Diagramm; vgl. Abb. 503; ↑Hierarchie: Abb. 208).[185] Weder die horizontale noch die vertikale Achse des Kladogramms repräsentiert eine messbare Größe[186]; die vertikale Achse verläuft in den meisten Interpretationen lediglich parallel mit der Zeit, allerdings in wechselndem Maßstab.

Evolutionäre Systematik

Der Ausdruck ›Evolutionäre Systematik‹ (engl. »evolutionary systematics«) wird seit den frühen 1950er Jahren für eine an der phylogenetischen Verwandtschaft orientierte Systematik verwendet.[187] E. Mayr gibt dem Konzept seit den 1960er Jahren eine speziellere Bedeutung, indem er die Evolutionäre Systematik von den anderen Schulen der Systematik, der Kladistik und Phänetik, abgrenzt.[188] Neben der ›Evolutionären Systematik‹ steht nach Mayr die *Evolutionäre Klassifikation* und *Evolutionäre Taxonomie.*[189]

Die Evolutionäre Systematik hat zum Ziel, sowohl die Prinzipien einer kladistischen als auch einer phänetischen Klassifikation zu berücksichtigen. In den Worten Mayrs: »Organisms are classified and ranked, according to this theory, on the basis of two sets of factors, 1. phylogenetic branching (›recency of common descent‹, retrospectively defined), and 2. amount and nature of evolutionary change between branching points«.[190] Es sei das Ziel der Evolutionären Systematik, »eine Klassifikation zu erarbeiten, die Abstammung und Ähnlichkeit gleichermaßen berücksichtigt«.[191] Im Unterschied zur Kladistik misst die Evolutionäre Systematik den Autapomorphien einen erheblichen Wert für die Bildung von Taxa zu, weil sie die Besetzung neuer Nischen und adaptiver Zonen reflektieren und damit von größerer biologischer Signifikanz als die Synapomorphien seien.[192] Weil eine grundlegende Einteilung der Lebewesen nicht allein von Fachleuten benutzt werde, müsse sie auch praktische Erwägungen wie Übersichtlichkeit und leichte Handhabbarkeit berücksichtigen. Eine Klassifikation sei im Wesentlichen ein System der Speicherung und Abrufung von Information (»an information storage and retrieval system«) und folge einem Gleichgewichtsprinzip, dem zufolge die Kategorien auf der gleichen Einteilungsebene einen ähnlichen Umfang und Grad der Diversität aufweisen sollten.[193]

Kritisch wird gegen die Position der evolutionären Systematiker eingewandt, dass sie aufgrund ihres »synkretistisch oder eklektisch« orientierten Bemühens zu keinem einheitlichen Kriterium der Gliederung gelange – dies müsse aber oberstes Ziel jeder Klassifikation sein.[194] Eine gute biologische Klassifikation könne testbare Prognosen generieren und sei kein rein pragmatisches Ordnungssystem.[195]

Bestimmungsschlüssel

Das Wort ›Bestimmungsschlüssel‹ wird seit Anfang der 1880er Jahre in der deutschsprachigen Biologie verwendet. Es wird anfangs nicht selten eher abwertend gebraucht, weil ein umfassendes naturkundliches Wissen sich »nicht auf kurzem Wege« über einfache Schlüssel erwerben lasse (von Sonklar 1880: »analytische Bestimmungsschlüssel«).[196] Besonders in der Botanik etabliert sich der Begriff aber bereits in den 1880er Jahren in neutraler Bedeutung, anfangs besonders unter dem Einfluss O. Drudes.[197] Der knappere Ausdruck *Schlüssel* für die gemeinte Sache ist älter und wird im Lateinischen von Linné bereits in der ersten Auflage seiner ›Systema naturae‹ verwendet (»Clavis Systematis Sexualis«[198]). Auch im Englischen wird meist der einfache Ausdruck ›Schlüssel‹ (»key«) verwendet (vgl. Bentham 1836: »a key to the species«[199]; Coues 1872: »The key conducts to a genus, by presenting in succession, certain alternatives«[200]). Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts ist die geläufige Bezeichnung für die Bestimmungsschlüssel allerdings eher ›Tafel‹ (lat. »tabula«).

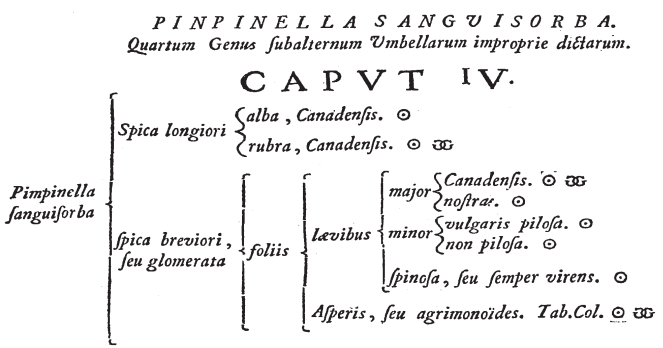
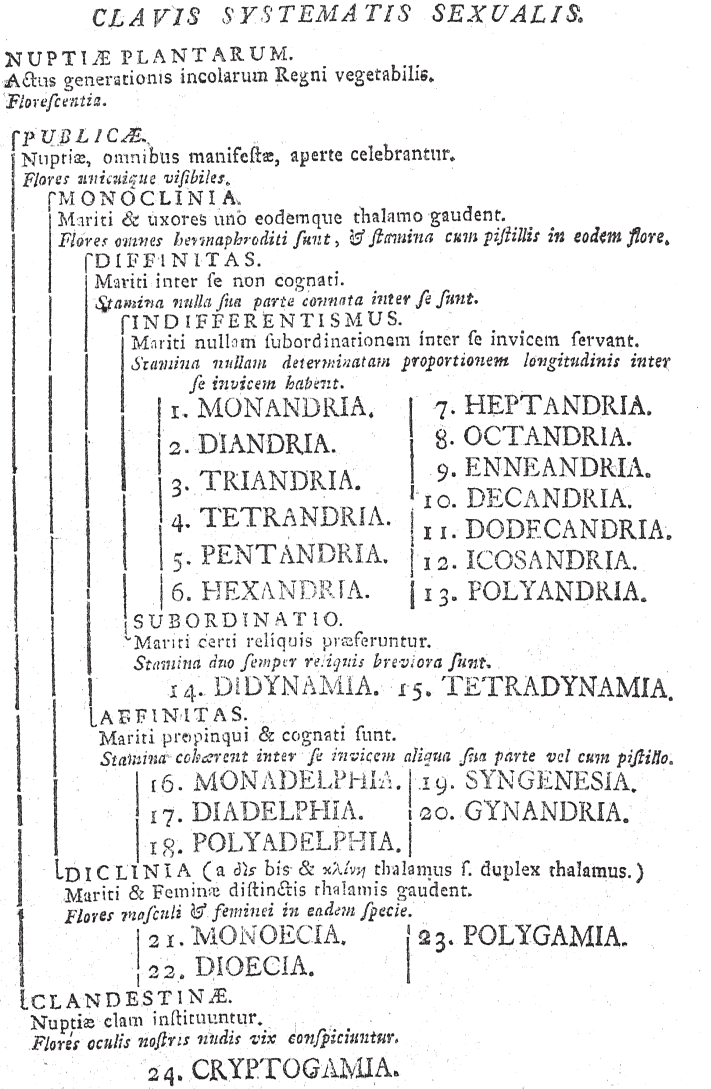


Abb. 512. Ein Bestimmungsschlüssel von Arten der Gattung Pinpinella *(heute* Pimpinella*) – aus einem Werk, das mit die ersten Bestimmungsschlüssel in der Geschichte der Biologie enthält (aus Morison, R. (1672). Plantarum umbelliferarum distributio nova: 56).*

Die ersten Schlüssel in der Biologie erscheinen in den 1670er Jahren zur Bestimmung von Pflanzenarten (vgl. Abb. 512). Die Botaniker A. Morison, J. Ray und A.Q. Rivinus sind die ersten, die solche Schlüssel entwickeln.[201] Die sich wechselseitig ausschließenden Merkmalsbeschreibungen einer Ebene sind in diesen Schlüsseln in der Regel über eine Klammer grafisch miteinander verbunden. Ältere Übersichten, wie sie sich etwa in den ›Historia animalium‹ (1551-87) von C. Gesner finden, haben noch nicht die Struktur eines Schlüssels, sondern stellen vielmehr ein Tableau dar. Im 18. Jahrhundert verwendet auch Linné Schlüssel als Bestimmungsmittel für die von ihm unterschiedenen Pflanzengruppen.[202] Als erstes Werk, in dem durchgängig dichotome Schlüssel verwendet werden, gilt J.B. de Lamarcks ›Flore françoise‹ (1778) (vgl. Abb. 514).

Zwei Grundtypen von Bestimmungsschlüsseln werden unterschieden: analytische und synoptische.[203] *Analytische Schlüssel* (lat. »Clavis analytica«[204]) sind hierarchisch aufgebaut und führen schrittweise zu einer immer stärkeren Untergliederung der taxonomischen Gruppe, bis die unterste Ebene der Bestimmung (z.B. die Art) erreicht ist. Jede Ebene der Gliederung besteht aus einer Menge oder einer gekoppelten Gruppe (engl. »couplet«) von sich gegenseitig ausschließenden Merkmalsbeschreibungen (»leads«). Wenn – wie bei den Schlüsseln Lamarcks – auf jeder Ebene der Gliederung zwei Alternativen vorliegen, werden die Schlüssel *dichotom* genannt. Die *synoptischen Schlüssel* (»synoptical key«[205]) sind im Gegensatz dazu nicht hierarchisch aufgebaut, sondern listen nebeneinander mehrere Merkmale auf, die jeweils eine Gliederung für die gesamte Menge der gegliederten Taxa liefern. Einige Autoren bezeichnen diese Form der Darstellung der Merkmalsverteilung über eine Gruppe von Taxa nicht als einen Schlüssel, sondern einfach als eine *Synopsis*.[206]

Für die analytischen Schlüssel lassen sich wiederum zwei Typen unterscheiden: die eingerückten oder verzahnten Schlüssel (»indented keys«) und die parallelen oder einklammernden Schlüssel (»bracketed keys«). Bei den *verzahnten Schlüsseln* folgen unmittelbar auf jede Merkmalsbeschreibung die Merkmalsbeschreibungen der dazu gehörigen tieferen Ebenen; bei den *einklammernden Schlüsseln* folgt auf jede Merkmalsbeschreibung dagegen zuerst die Beschreibung des Alternativmerkmals und erst danach die Beschreibung der Merkmale auf der nächsten Ebene. Die verzahnten Schlüssel werden bis ins 19. Jahrhundert von Botanikern bevorzugt; die einklammernden Schlüs-



CLAVIS SYSTEMATIS SEXUALIS.

NUPTIÆ PLANTARUM.
Actus generationis incolarum Regni vegetabilis.
Floreſcentia.

PUBLICÆ.
Nuptiæ, omnibus manifeſtæ, aperte celebrantur.
Flores unicuique viſibiles.

MONOCLINIA.
Mariti & uxores uno eodemque thalamo gaudent.
Flores omnes hermaphroditi ſunt, & ſtamina cum piſtillis in eodem flore.

DIFFINITAS.
Mariti inter ſe non cognati.
Stamina nulla ſua parte connata inter ſe ſunt.

INDIFFERENTISMUS.
Mariti nullam ſubordinationem inter ſe invicem ſervant.
Stamina nullam determinatam proportionem longitudinis inter ſe invicem habent.

1. MONANDRIA.
2. DIANDRIA.
3. TRIANDRIA.
4. TETRANDRIA.
5. PENTANDRIA.
6. HEXANDRIA.
7. HEPTANDRIA.
8. OCTANDRIA.
9. ENNEANDRIA.
10. DECANDRIA.
11. DODECANDRIA.
12. ICOSANDRIA.
13. POLYANDRIA.

SUBORDINATIO.
Mariti certi reliquis præferuntur.
Stamina duo ſemper reliquis breviora ſunt.
14. DIDYNAMIA. 15. TETRADYNAMIA.

AFFINITAS.
Mariti propinqui & cognati ſunt.
Stamina cohærent inter ſe invicem aliqua ſua parte vel cum piſtillo.
16. MONADELPHIA.
17. DIADELPHIA.
18. POLYADELPHIA.
19. SYNGENESIA.
20. GYNANDRIA.

DICLINIA (a δὶς bis & κλίνη thalamus ſ. duplex thalamus.)
Mariti & Feminæ diſtinctis thalamis gaudent.
Flores maſculi & feminei in eadem ſpecie.
21. MONOECIA.
22. DIOECIA.
23. POLYGAMIA.

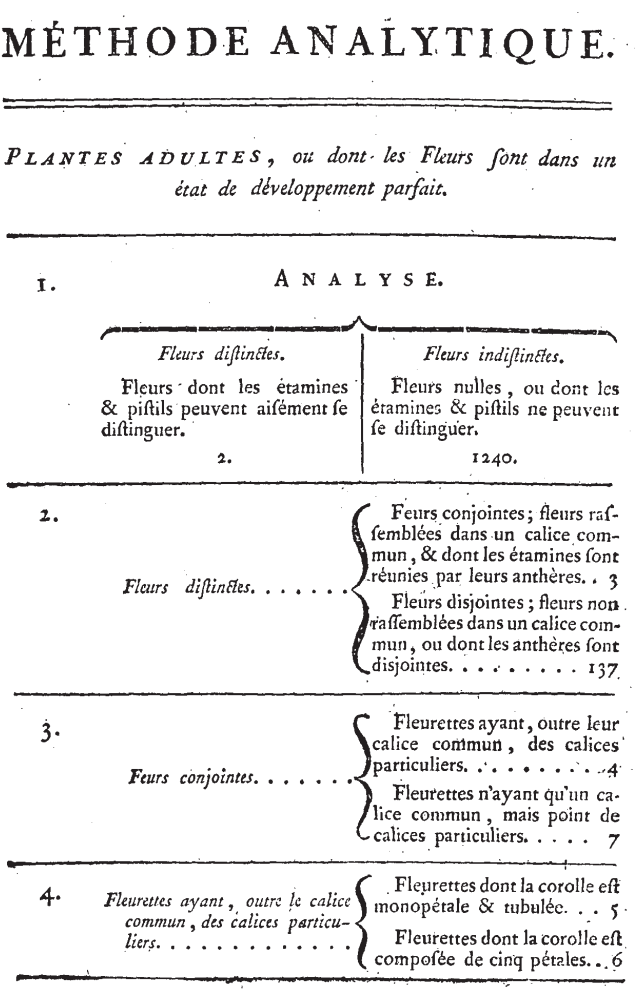
CLANDESTINÆ.
Nuptiæ clam inſtituuntur.
Flores oculis noſtris nudis vix conſpiciuntur.
24. CRYPTOGAMIA.

Abb. 513. C. von Linnés Bestimmungsschlüssel für Pflanzen (aus Linné, C. von (1735/48). Systema naturae: 78).

sel sind dagegen anfangs v.a. in der Zoologie verbreitet und insgesamt populärer, weil ihnen leichter zu folgen ist (aber schon Lamarck verwendet diesen Typ auch in der Botanik; vgl. Abb. 514).

Grundelement eines analytischen Bestimmungsschlüssels ist die Gliederung der Merkmalskomplexe von Organismen in Gruppen. In einer Sequenz folgen mehrere dieser Gliederungen aufeinander, bis ein Taxon eindeutig identifiziert ist. Ausgehend von den Merkmalen eines Organismus (↑Form/Merkmal) dient die hintereinander gestaffelte Merkmalsbeschreibung im Schlüssel der Zuordnung eines Organismus zu einem Taxon (z.B. zu einer Art). Meist sind es dichotome Gliederungen, die einem Bestimmungsschlüssel zugrunde liegen (vgl. Abb. 514). Der Bestimmungsschlüssel besteht also aus einer Serie von alternativen Beschreibungen von Merkmalen (oder Merkmalszuständen), die sich auf zunehmend spezifischere Eigenschaften beziehen (z.B. Merkmalszustand 1: Flügel/keine Flügel; Merkmalszustand 2: zwei Flügel/vier Flügel). Bestimmungsschlüssel repräsentieren damit eine sequenzielle Darstellung eines hierarchischen Ordnungssystems. Der Entscheidungsbaum, der sich aus dem Bestimmungsschlüssel ergibt, kann dem Stammbaum der genealogischen Verwandtschaft der Organismen entsprechen. Häufig werden in einem Bestimmungsschlüssel aber andere Merkmale verwendet als diejenigen, die zur Definition von monophyletischen Gruppen herangezogen werden. Denn aus Gründen der einfachen Anwendung sind es meist leicht erkennbare Merkmale, die in einem Bestimmungsschlüssel als Kriterien der Gliederung dienen.

Neben solchen Schlüsseln, die zur »Bestimmung« von Organismen, d.h. ihrer Zuordung zu einer taxonomischen Gruppe dienen, werden auch Schlüssel entwickelt, die eine Klassifikation anderer organischer Einheiten ermöglichen, z.B. von Vogelnestern oder Pflanzengesellschaften.[207]



MÉTHODE ANALYTIQUE.

PLANTES ADULTES, ou dont les Fleurs ſont dans un état de développement parfait.

1. ANALYSE.

Fleurs diſtinctes.	*Fleurs indiſtinctes.*
Fleurs dont les étamines & piſtils peuvent aiſément ſe diſtinguer. 2.	Fleurs nulles, ou dont les étamines & piſtils ne peuvent ſe diſtinguer. 1240.

2.	*Fleurs diſtinctes*	Feurs conjointes; fleurs raſſemblées dans un calice commun, & dont les étamines ſont réunies par leurs anthères. 3
		Fleurs disjointes; fleurs non raſſemblées dans un calice commun, ou dont les anthères ſont disjointes. 137
3.	*Feurs conjointes*	Fleurettes ayant, outre leur calice commun, des calices particuliers. 4
		Fleurettes n'ayant qu'un calice commun, mais point de calices particuliers. 7
4.	*Fleurettes ayant, outre le calice commun, des calices particuliers*	Fleurettes dont la corolle eſt monopétale & tubulée. 5
		Fleurettes dont la corolle eſt compoſée de cinq pétales. 6

Abb. 514. Der Anfang von Lamarcks Bestimmungsschlüssel für die Blütenpflanzen Frankreichs – des ersten strikt dichotom aufgebauten Bestimmungsschlüssels. Dieser Schlüssel ist vom Typ des umklammernden analytischen Schlüssels, d.h. die alternativen Merkmalsbeschreibungen (»leads«) folgen unmittelbar aufeinander bzw. stehen in einer Zeile nebeneinander. In der modernen Literatur werden Schlüssel dieser Art besonders von Zoologen verwendet; Botaniker bevorzugen dagegen oft den eingerückten Typ, bei dem die alternativen Merkmalsbeschreibungen von den Unterteilungen der ersten Beschreibung getrennt sind (aus Lamarck, J.B. de (1778). Flore françoise, Bd. 2: 1).

Nachweise

1 Aristoteles, De gen. anim. 740a.
2 Linné, C. von (1735). Systema naturae sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, & species.
3 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 170 (Nr. 153).
4 Linné, C. von (1736). Bibliotheca botanica recensens libros: 124.
5 Anonymus (1780). [Rez. Denis, M. (1778). Einleitung in die Bücherkunde, Theil 2 (troisième extrait)]. L'esprit des journaux françois et étrangers 10, 153-187: 167; vgl. auch Linné, C. von (1788). Philosophie botanique de Charles Linné, übers. v. F.-A. Quesné: 130 (Nr. 156).
6 Pulteney, R. (1781). A General View of the Writings of Linnæus: 262; vgl. 133; 334.
7 I.B. (1767). Gedanken über einige Schwierigkeiten in der Insectenlehre. Hannoverisches Magazin 4, 241-254: 248.
8 Anonymus (1791). [Letter]. The Gentleman's Magazine 69, 202-204: 203; vgl. Shaw, G. (1800). General Zoology or Systematic Natural History.
9 Anonymus (1793). [Rez. Stöver, D.H. (1792). Leben des Ritters Carl von Linné]. Allg. Lit.-Zeitung 1793 (Nov.) (Nr. 307), 238-240: 239; vgl. Dieterich, K.F. (1798). Pflanzenreich nach Carl von Linne's Natursysteme, 2. Aufl., Bd. 1: x; Fischer, F.E.L. von (1812). Beitrag zur botanischen Systematik; Reichenbach, H.G.L. (1826). Systematik: Mit 5 Kupfertafeln zu Erläuterung des Linnéischen Systems; Ehrenberg, C.G. (1830). Organisation, Systematik und geographisches Verhältniss der Infusionsthierchen; Eiselt, M.J.N. (1836). Geschichte, Systematik und Literatur der Insectenkunde, von den ältesten Zeiten bis auf die Gegenwart.
10 Waldheim, G.F. von (1800). Ueber die verschiedene Form des Intermaxillarknochens in verschiedenen Thieren: 4.
11 Dalberg, C.T.A.M. von (1791). Grundsätze der Ästhetik, deren Anwendung und künftige Entwickelung: 149 (nach DF 4 (1978): 692).
12 Friedrich, H. (1932). Kritische Studien zur Geschichte und zum Wesen des Begriffes der Homologie. Ergebn. Anat. 29, 25-86: 81.
13 Griffiths, G.C.D. (1974). On the foundation of biological systematics. Acta Biotheor. 23, 85-131.
14 Queiroz, K. de (1988). Systematics and the Darwinian revolution. Philos. Sci. 55, 238-259.
15 Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy: 7.
16 a.a.O.: 9.
17 a.a.O.: 11.
18 ebd.; vgl. Gregg, J.R. (1954). The Language of Taxonomy.
19 Vgl. Malmeström (1926). Carl von Linnés Religiösa Åskådning: 132f.; Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 96f.
20 Panchen, A.L. (1992). Classification, Evolution and the Nature of Biology: 41; 179.
21 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie:103.
22 Vgl. Richards, O.W. (1938). The formation of species. In: de Beer, G.R. (ed.). Evolution, 95-110: 97; Fristrup, K.M. (2001). A history of character concepts in evolutionary biology. In: Wagner, G.P. (ed.). The Character Concept in Evolutionary Biology, 13-35: 17.
23 Lamarck, J.B. de (1806). Discours d'ouverture du cours des animaux sans vertèbres (lamarck.net, 107-157): 109.
24 Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy: 107.
25 Hippokrates, De diaeta 2, 46-48; Platon, Timaios: 40a; Genesis 1, 20-25.
26 Vgl. Balme, D.M. (1962). Genos and eidos in Aristotle's biology (dt. Genos und Eidos in der Biologie des Aristoteles. In: Seeck, G.A. (Hg.) (1975). Die Naturphilosophie des Aristoteles, 139-171); Pellegrin, P. (1987). Aristotle's Classification of Animals. Biology and Conceptual Unity of the Aristotelian Corpus.
27 Aristoteles, De part. anim. 642b5-644a11; vgl. Lloyd, G.E.R. (1961). The development of Aristotle's theory of classification of animals. Phronesis 6, 59-85.
28 Cesalpino, A. (1583). De planti libri XVI: [Dedic. 5].
29 a.a.O.: 28f.; vgl. Bremekamp, C.E.B. (1953). A re-examination of Cesalpino's classification. Acta Bot. Neer. 1, 580-593; Hoppe, B. (1976). Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit: 52.
30 Cesalpino (1583): 29.
31 Tournefort, J.P. de (1694). Élémens de botanique ou méthode pour connaître les plantes, 9 Bde.: I, 25.
32 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 12 (Aph. 26); 116 (Aph. 167).
33 Vgl. Grew, N. (1682). The Anatomy of Plants: 174; Magnol, P. (1689). Prodromus historiae generalis plantarum in quo familiae plantarum per tabulas disponuntur.
34 Boyle, R. (1666). The Origin of Forms and Qualities, according to the Corpuscular Philosophy (Works, vol. 3, London 1772): 27; 49f.; vgl. Pratt, V. (1982). Aristotle and the essence of natural history. Hist. Philos. Life Sci. 4, 203-223: 212.
35 Bauhin, C. (1620). Prodromus theatri botanici; ders. (1623). Pinax theatri botanici; nach Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 197.
36 Vgl. Hoppe (1976): 59.
37 Jungius, J. [1678]. Isagoge phytoscopica; vgl. Hoppe (1976): 73ff.
38 Ray, J. (1694). Stirpium Europæarum extra Britannias nascentium sylloge: Praefatio [17]; vgl. Sloan, P.R. (1972). John Locke, John Ray, and the problem of the natural system. J. Hist. Biol. 5, 1-53: 36; vgl. auch schon Cesalpino (1583): 29; Tournefort (1694, Lyon 1797): I, 60.
39 Ray (1694): [7]; vgl. ders. (1690/96). Synopsis methodica stirpium Britannicarum: 33; ders. (1703). Methodus plantarum emendata et aucta: 6f.; vgl. Sloan (1972): 38; 46f.
40 Ray, J. (1696). De variis plantarum methodis dissertatio brevis: 5; vgl. Hoppe (1976): 91; Pratt (1982): 215.
41 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 457 (III, 6, 30).
42 Vgl. Pratt (1982): 222f.

43 Tournefort (1694).
44 Vgl. Bremekamp, C.E.B. (1953). Linné's views on the hierarchy of the taxonomic groups. Acta Bot. Neer. 2, 242-253.
45 Linné, C. von (1736/44). Fundamenta botanica: Aph. 92; 93; 282; 327; vgl. Cain, A.J. (1994). *Numerus*, *figura*, *proportio*, *situs*; Linnaeus's definitory attributes. Archives of Natural History 21, 17-36.
46 Artedi, P. (1838). Ichthyologia: [Præfatio: 3]; vgl. Cain (1994): 20.
47 Vgl. Larson, J.L. (1971). Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl Linnaeus: 146; Stafleu, F. (1971). Linnaeus and the Linneans. The Spreading of their Ideas in Systematic Botany, 1735-1789: 51.
48 Vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 250f.
49 Vgl. Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 80.
50 Vgl. Bowler, P.J. (1984/89). Evolution. The History of an Idea: 65; Müller-Wille (1999): 263f.
51 Linné, C. von (1738). Classes plantarum: 441f.; 485f.
52 Vgl. Malmerström, E. (1961). Linnaei Väg till Vetenskaplig Klarhet.
53 Linné, C. von (1735). Systema naturae: [5]; vgl. Müller-Wille (1999): 57.
54 Siegesbeck, J.G. (1737). Botanosophia: 42ff.; vgl. Larson (1971): 58; Müller-Wille (1999): 128.
55 Vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 260.
56 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 27.
57 Linné (1735): Aph. 12; vgl. Müller-Wille (1999): Kap. 2.3.
58 Vgl. Müller-Wille (1999): 82.
59 Vgl. Bremekamp, C.E.B. (1962). The Various Aspects of Biology: 49.
60 Vgl. Stafleu, F.A. (1971). Linnaeus and the Linneans. The Spreading of their Ideas in Systematic Botany, 1735-1789: 68; Geus, A. (1998). Zoologische Disziplinen. In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 324-355: 325.
61 Winsor, M.P. (2003). Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy. Biol. Philos. 18, 387-400: 392.
62 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: Nr. 193; vgl. Stearn W.T. (1957). An Introduction to the Species plantarum and cognate botanical works of Carl Linnaeus. In: Linnaeus 1753, vol. 1, 1-176: 37.
63 Vgl. Condillac, É.B. de (1749). Traité des sistèmes; Stevens, P.F. (1994). The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System: 12f.; 403.
64 Medicus, F.C. (1793). Geschichte der Botanik unserer Zeiten: 6.
65 Goethe, J.W. von (1823). Problem und Erwiderung; Probleme (LA I, 9, 295-297): 295.
66 Vgl. Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 69; 87.
67 Linné (1751): 27 (§77).
68 Plinius, Naturalis historia 8, 123; 16, 150.
69 Linné, C. von (1745). Flora Suecica: 312.
70 Linné (1751): 101 (Nr. 163); vgl. 137 (Nr. 206); Stafleu (1971): 67; Larson, J.L. (1971). Reason and Experience. The Representation of Natural Order in the Work of Carl von Linné: 62ff.
71 Blumenbach, J.F. (1779). Handbuch der Naturgeschichte: 57 (§54).
72 Illiger, J.K.W. (1800). Versuch einer systematischen vollständigen Terminologie für das Thierreich und Pflanzenreich: 107.
73 ebd.
74 Candolle, A.-P. de (1813). Théorie élémentaire de la botanique: 93.
75 Adanson, M. (1763-64). Familles des plantes, 2 Bde.: I, clv (Vorwort 3. Teil, 1. Art.).
76 Burtt, C.L. (1966). Adanson and modern taxonomy. Notes from the Royal Botanical Garden in Edinburgh 26, 427-431.
77 Stafleu, F.A. (1969). A historical review of systematic biology. In: Systematic Biology, 16-44: 34.
78 Batsch, A.J.G.C. (1802). Tabula affinitatum regni vegetabilis; vgl. vgl. Polianski, I. (2004). Natursystem, Systemästhetik und das Überleben der Physikotheologie. Eine Jenaer Botanikgeschichte um 1800. In: Wegner, R. (Hg.). KUNST – die andere Natur, 125-172.
79 Polianski (2004): 157.
80 Goethe, J.W. von (1787). [Brief an P. Seidel vom 29. Dez. 1787] (WA, Bd. IV, 8, 319-320): 320.
81 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 176; 215.
82 Buffon, G.L.L. & Daubenton, L. J.-M. (1753). Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4: 118f.
83 Jussieu, A.L. (1789). Genera plantarum; vgl. Stevens, P.F. (1994). The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System.
84 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique.
85 a.a.O.: 29.
86 ebd.; vgl. Lefèvre (1984): 201; 217.
87 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 543; 1. Aufl. (1859): 456.
88 Darwin (1859/69): 499.
89 Darwin (1859): 206.
90 Darwin (1859): 479; ders. (1859/69): 566.
91 Darwin (1859): 415.
92 Vgl. Baron, W. (1968). Methodologische Probleme der Begriffe Klassifikation und Systematik sowie Entwicklung und Entstehung in der Biologie. In: Diemer, A. (Hg.). System und Klassifikation in Wissenschaft und Dokumentation, 15-31: 19.
93 Vgl. Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species: 305; Queiroz, K. de (1988). Systematics and the Darwinian revolution. Philos. Sci. 55, 238-259.
94 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 142.
95 Driesch, H. (1893/1911). Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie: 33.
96 Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen

Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 3.

97 Plate, L. (1914). Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. In: Hertwig, R. & Wettstein, R. von (Hg.). Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie (= Kultur der Gegenwart, Bd. 3, 4, 4), 92-164: 92.

98 Hertwig, R. (1914). Die Abstammungslehre. In: Hertwig, R. & Wettstein, R. von (Hg.). Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie (= Kultur der Gegenwart, Bd. 3, 4, 4), 1-91: 79.

99 Hennig, W. [1960]. Phylogenetische Systematik (Berlin 1982): 15.

100 Huxley, J.S. (1940). Introductory: Towards the new systematics. In: ders. (ed.). The New Systematics, 1-46; vgl. auch Schindewolf, O.H. (1962). „Neue Systematik". Palaeontol. Z. 36, 59-78.

101 Vgl. Chung, C. (2003). On the origin of the typological/population distinction in Ernst Mayr's changing views of species, 1942-1959. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 34, 277-296.

102 Sokal, R.R., Camin, J.H., Rohlf, F.J. & Sneath, H.A. (1965). Numerical taxonomy: some points of view. Syst. Zool. 14, 237-243: 241.

103 Mayr, E., Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1953). Methods and Principles of Systematic Zoology: 58.

104 Mayr, E. (1965). Numerical phenetics and taxonomic theory. Syst. Zool. 14, 73-97: 81f.; ders. (1969). Principles of Systematic Zoology: 254f.

105 Epling, C. (1943). Taxonomy and genonomy. Science 98, 515-516: 516.

106 Camp, W.H. & Gilly, C.L. (1941). Biosystematy and the concept of the species (Abstract). Amer. J. Bot. 28, 18s.; vgl. dies. (1943). The structure and origin of species. Brittonia 4, 323-385: 327; Camp, W.H. (1951). Biosystematy. Brittonia 7, 113-127.

107 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 401.

108 Vgl. Lecointre, G. & Le Guyader, H. (2001). Classification phylogénétique du vivant (dt. Biosystematik, Berlin 2006); auch schon Troll, W. (1951). Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. Stud. gen. 4, 376-389.

109 Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy: 220.

110 Ehrlich, P. & Holm, R.W. (1963). Population biology. Science 139, 238-242: 240; vgl. Soulé, M.E. (1964). The Evolution and Population Phenetics of the Side Blotched Lizards (*Uta stansburiana* and Relatives) on the Islands in the Gulf of California, Mexico. Ph.D. Dissertation, Stanford University.

111 Cain, A.J. & Harrison, G.A. (1960). Phyletic weighting. Proc. Zool. Soc. Lond. 135, 1-31: 3.

112 Mayr (1965); ders. (1969): 424.

113 Bovee, E.C. (1970). The lobose amebas, I. A key to the suborder Conopodina Bovee and Jahn, 1966 and descriptions of thirteen new or little known *Mayorella* species. Arch. Protistenk. 112, 178-227: 178.

114 Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 94-128: 95.

115 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 223f.

116 Remane, A. (1952/56). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik, I: 7.

117 Sturtevant, A.H. (1939). On the subdivision of the genus *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 25, 137-141; ders. (1942). The Classification of the Genus *Drosophila*.

118 Michener, C.D. & Sokal, R.R. (1957). A quantitative approach to a problem in classification. Evolution 11, 130-162; Sneath, P.H.A. (1957). The application of computers to taxonomy. J. Gen. Microbiol. 17, 201-226; Cain, A.J. & Harrison, G.A. (1958). An analysis of the taxonomist's judgement of affinity. Proc. Zool. Soc. Lond. 131, 85-98.

119 Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1962). Numerical taxonomy. Nature 193, 855-860; Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy; Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1973). Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification.

120 Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1962). The comparison of dendrograms by objective methods. Taxon 11, 33-40: 34; Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy: 111.

121 Simpson, G.G. (1964). Numerical taxonomy and biological classification. Science 144, 712-713; Mayr (1965): 74ff.

122 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 186.

123 Camin, J.H. & Sokal, R.R. (1965). A method for deducing branching sequences in phylogeny. Evolution 19, 311-326: 311; Sokal, R.R. & Camin, J.H. (1965). The two taxonomies: areas of agreement and conflict. Syst. Zool. 14, 176-195: 180.

124 Bock, W.J. (1968). Phylogenetic systematics, cladistics and evolution. Evolution 22, 646-648.

125 Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 94-128: 95.

126 Minkoff, E.C. (1964). The present state of numerical taxonomy. Syst. Zool. 13, 98-100: 100; Mayr (1965): 83; Darlington, P.J. (1970). A practical criticism of Hennig-Burdin "phylogenetic systematics". Syst. Zool. 19, 1-18: 1; Nelson, G. (1971). Cladism as a philosophy of classification. Syst. Zool. 20, 373-376.

127 Mayr (1965): 78; ders. (1969). Principles of Systematic Zoology: 211.

128 Hennig, W. (1947). Probleme der biologischen Systematik. Forsch. Fortschr. 21/23, 276-279: 277; ders. (1949). Zur Klärung einiger Begriffe der phylogenetischen Systematik. Forsch. Fortschr. 25, 136-138; ders. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik; ders. (1965). Phylogenetic systematics. Ann. Rev. Entomol. 10, 97-116; ders. (1966). Phylogenetic Systematics.

129 Haacke, W. (1887). Die Scyphomedusen des St. Vincent Golfes. Jena. Z. Naturwiss. 20, 588-638: 629.

130 Frank, A.B. (1893). Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft, Bd. 2. Allgemeine und specielle Morphologie: 2.

131 Sachs, J. von (1894). Physiologische Notizen, VIII. Mechanomorphose und Phylogenie Flora 78, 215-243:

243.

132 Haeckel, E. (1895). Systematische Phylogenie der Wirbelthiere (Vertebrata): 148; 206; 403.

133 Wettstein, R. von (1896). Die Systematik der Thallophyten mit besonderer Berücksichtigung der Abhandlung von J. Sachs „Phylogenetische Aphorismen und über innere Gestaltungsursachen oder Automorphosen". Sitzungsber. deutsch. naturw.-med. Ver. Böhmen „Lotos" N.F. 16, 293-302: 296.

134 Wettstein, R. von (1901-08). Handbuch der systematischen Botanik, 2 Bde.: I, 10; vgl. auch Svensson, H.G. (1925). Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen: 3; Meyer[-Abich], A. (1935). Ueber typologische und phylogenetische Systematik. In: Sirks, M.J. (Hg.). Zesde Internationaal Botanisch Congres Amsterdam, Proceedings, vol. 2, 58-60.

135 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution: 95.

136 Cain, A.J. & Harrison, G.A. (1960). Phyletic weighting. Proc. Zool. Soc. Lond. 135, 1-31: 3.

137 Lecointre & Le Guyader (2001; dt. Berlin 2006): 5.

138 Huxley, J. (1955). Evolution, cultural and biological (in: ders. (1957). New Bottles for New Wine, 61-92): 90; vgl. Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy: 126; Sokal, R.R. & Sneath, P.H.A. (1963). Principles of Numerical Taxonomy: 102.

139 Huxley, J. (1957). The three types of evolutionary process. Nature 180, 454-455: 455.

140 Haeckel, E. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 350.

141 Haeckel, E. (1868/89). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 457.

142 Cuénot, L. (1940). Essai d'arbre généalogique du règne animal. Comp. rend. Acad. Sci., Paris 210, 196-199.

143 .Haeckel (1868): 350.

144 Reif, W.-E. (2005). Problematic issues of cladistics: 16. Taxonomic groups and the definition of paraphyly. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 238, 191-229: 191; vgl. ders. (2005). Problematic issues of cladistics: 10. How to classify the three elements of phylogenetic trees. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 236, 267-320.

145 Reif, W.-E. (2005). Problematic issues of cladistics: 16. Taxonomic groups and the definition of paraphyly. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 238, 191-229: 208.

146 Girtanner, C. (1796). Ueber das kantische Prinzip für die Naturgeschichte: 54.

147 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 420; vgl. Mayr, E. (1994). Ordering systems. Science 266, 715-716; ders. (1982). The Growth of Biological Thought: 209ff.

148 Vgl. Nelson, G. & Platnick, N.I. (1981). Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance: 326f.

149 Mitchell, P.C. (1901). On the intestinal tract of birds; with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. Trans. Linn. Soc. Lond. Zool., ser. 2, 8, 173-275: 178.

150 Rosa, D. (1918). Ologenesi (ed A. La Vergata, Florenz 2001): 240 (im Original: 137f.); vgl. franz. Übers. Ologénèse (Paris 1931): 175.

151 Rosa, D. (1918). Ologenesi (ed A. La Vergata, Florenz 2001): 216.

152 Hennig (1950): 148.

153 Naef, A. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik: 13.

154 a.a.O.: 9.

155 Mitchell, P.C. (1901). On the intestinal tract of birds, with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. Trans. Linn. Soc. Lond. (zool. ser. 2) 8, 173-275; Le Gros Clark, W.E. & Sonntag, C.F. (1926). A monograph of *Orycteropus afer*, III. The skull. Proc. Gen. Sci. Bus., Zool. Soc. Lond. 1926, 445-485: 478f.; vgl. Nelson, G. & Platnick, N. (1981). Systematics and Biogeography; Felsenstein, J. (1982). Numerical methods for inferring evolutionary trees. Quart. Rev. Biol. 57, 379-404: 381; Wägele, J.-W. (2000/01). Grundlagen der phylogenetischen Systematik: 209.

156 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 57.

157 a.a.O.: II, 393.

158 Hennig, W. (1965). Phylogenetic systematics. Ann. Rev. Entomol. 10, 97-116; ders. (1966). Phylogenetic Systematics.

159 Wiley, E.O. (1981). Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics; Ax, P. (1984). Das phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese; vgl. Dupuis, C. (1984). Willi Hennig's impact on taxonomic thought. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15, 1-24.

160 Hennig, W. (1949). Zur Klärung einiger Begriffe der phylogenetischen Systematik. Forsch. Fortschr. 25, 136-138: 138.

161 Hennig (1950): 142.

162 Hennig (1949): 137.

163 Hennig, W. (1953). Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. Beitr. Entom. 3, Sonderheft, 1-85: 14.

164 a.a.O.: 15.

165 a.a.O.: 15.

166 Hennig (1950): 208; ders. (1953): 9.

167 Ax (1984): 47.

168 Kluge, A.G. & Farris, J.S. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. Syst. Zool. 18, 1-32: 8.

169 Vgl. Bremer, K. & Wanntorp, H.-E. (1978). Phylogenetic systematics in botany. Taxon 27, 317-329; Cronquist, A. (1987). A botanical critique of cladism. Bot. Rev. 53, 1-52; Donoghue, M.J. & Cantino, P.D. (1988). Paraphyly, ancestors, and the goals of taxonomy: a botanical defense of cladism. Bot. Rev. 54, 107-128; Humphries, C. & Chappill, J.A. (1988). Systematics as science: a response to Cronquist. Bot. Rev. 54, 129-144.

170 Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 94-128; ders. (1982). The Growth of Biological Thought: 230; vgl. Hennig, W. (1974). Kritische Bemerkungen zur Frage: Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 279-294.

171 Mayr (1982): 229; 293.

172 Hull, D.L. (1979). The limits of cladism. Syst. Zool. 28, 416-440; Ashlock, P.D. (1979). An evolutionary systematist's view of classification. Syst. Zool. 25, 441-450.
173 Platnick, N.I. (1980). Philosophy and the transformation of cladistics. Syst. Zool. 28, 537-546; vgl. Nelson, G.J. (1979). Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on Adanson's *Familles des plantes*. Syst. Zool. 28, 1-21.
174 Patterson, C. (1981). Significance of fossils in determining evolutionary relationships. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12, 195-223: 208.
175 Beatty, J. (1982). Classes and cladists. Syst. Zool. 31, 25-34: 30; 33; vgl. Brady, R.H. (1982). Theoretical issues and "pattern cladistics". Syst. Zool. 31, 286-291.
176 Brower, A.V.Z. (2000). Evolution is not a necessary assumption of cladistics. Cladistics 16, 143-154.
177 Patterson, C. (1980). Cladistics. In: Maynard Smith, J. (ed.) (1982). Evolution Now, 110-120.
178 Charig, A. (1981). Cladistics: a different point of view. In: Maynard Smith, J. (ed.) (1982). Evolution Now, 121-124.
179 Charig, A. (1982). Systematics in biology: a fundamental comparison of some major schools of thought. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction, 363-440: 436.
180 Brundin, L. (1968). Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory. In. Ørvig, T. (ed.). Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny, 473-485; vgl. Panchen, A.L. (1992). Classification, Evolution and the Nature of Biology: 56.
181 Nelson, G.J. (1979). Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on Adanson's *Familles des plantes*. Syst. Zool. 28, 1-21: 8.
182 Reif, W.E. (2005). Problematic issues of cladistics: 6. Are phylogenetic trees testable? Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 235, 1-18: 2.
183 Schaeffer, B., Hecht, M.K. & Eldredge, N. (1972). Phylogeny and paleontology. Evol. Biol. 6, 31-46: Fig. 2.
184 Platnick, N. I. (1977). Cladograms, phylogenetic trees, and hypothesis testing. Syst. Zool. 26, 438-442; vgl. Patterson (1980).
185 Panchen (1992): 37.
186 ebd.
187 Bloch, R. (1955). [Rev. CNRS (ed.) (1952). Évolution et phylogénie chez les végétaux]. Quart. Rev. Biol. 30, 60; Simpson, G.G. (1959). Anatomy and morphology: classification and evolution: 1859 and 1959. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 286-306: 298.
188 Mayr, E. (1965). Numerical phenetics and taxonomic theory. Syst. Zool. 14, 73-97: 73; ders. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 94-128: 95.
189 Mayr, E. (1969). Principles of Systematic Zoology: 76; 78.
190 Mayr (1974): 95.
191 Mayr, E. (1990). Die drei Schulen der Systematik. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 83, 253-276: 274.
192 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 233f.
193 Mayr (1982): 240f.; ders. (1998). Two empires or three? Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 95, 9720-9723: 9722.
194 Vgl. Ax, P. (1984). Das phylogenetische System: 19.
195 Woese, C.R. (1998). Default taxonomy: Ernst Mayr's view of the microbial world. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 95, 11043-11046: 11044.
196 Sonklar, C. von (1880). [Rez. Kaltbrunner, D. (1879). Manuel du voyageur]. Z. wiss. Geogr. 1, 211-220: 213.
197 Drude, O. (1881). Bericht über die Fortschritte in der Geographie der Pflanzen. Geograph. Jahrb. 8, 207-274: 259; ders. (1885). [Rez. Prantl, K. (1884). Excursionsflora für das Königreich Bayern]. Botan. Zeitung 43, 222-223: 223.
198 Linné, C. von (1735). Systema naturae: [5]; vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 57.
199 Bentham, G. (1836). Labiatarum genera et species, or, a Description of the Genera and Species of Plants of the Order Labiatae: xi.
200 Coues, E. (1872). Key to North American Birds: 53.
201 Morison, R. (1672). Plantarum umbelliferarum distributio nova; Ray, J. (1682). Methodus plantarum nova; ders. (1686). Historia plantarum, Bd. 1: 488; Rivinus, A.Q. (1690-99). Introduction generalis in rem herbariam; vgl. Voss, E.G. (1952). The history of keys and phylogenetic trees in systematic biology. J. Sci. Lab. Denison Univ. 43, 1-25; Scharf, S.G. (2009). Identification keys, the "natural method", and the development of plant identification manuals. J. Hist. Biol. 42, 73-117.
202 Linné, C. von (1735/48). Systema naturae: 78.
203 Leenhouts, P.W. (1966). Keys in biology: a survey and a proposal of a new kind. Proc. Kronink. Nederl. Akad. Wetensch. ser. C 69, 571-596: 573.
204 Kosteletzky, F. (1824). Clavis analytica in floram Bohemiae phanerogamicam.
205 Anonymus (1878). [Rez. Gray, A. (1878). Synoptical Flora of North America, vol. II, 1]. Amer. Nat. 12, 686-689: 686.
206 Metcalf, Z.P. (1954). The construction of keys. Syst. Zool. 3, 38-45: 38.
207 Stevenson, E. (1942). Key to the nests of Pacific coast birds. Oreg. State Monogr., Stud. Zool. 4; Beard, J.S. (1944). Climax vegetation in tropical America. Ecology 25, 127-158.

Literatur

Beer, S. & Sacchetti, A. (1952). Problemi di sistematica biologica.
Stafleu, F.A. (1969). A historical review of systematic biology. In: Systematic Biology, 16-44.
Mayr, E. (1969). Principles of Systematic Zoology.
Hull, D.L. (1970). Contemporary systematic philosophies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1, 19-54.
Ridley, M. (1986). Evolution and Classification. The Reformation of Cladism.
Diekmann, A. (1992). Klassifikation – System – „Scala naturae“: das Ordnen der Objekte in Naturwissenschaft und Pharmazie zwischen 1700 und 1850.
Quicke, D.L. (1993). Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy.
Vernon, K. (1993). Desperately seeking status: evolutionary systematics and the taxonomist's search for respectability. Br. J. Hist. Sci. 26, 207-227.
Dupré, J. (1994). The philosophical basis of biological classification. Stud. Hist. Philos. Sci. 25, 271-279.
Minelli, A. (1994). Biological Systematics.
Stevens, P.F. (1994). The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System.
Melville, R.V. (1995). Towards Stability in the Names ofAnimals. A History of the International Commission on Zoological Nomenclature 1895-1995.
Farber, P.L. (2000), Finding Order in Nature. The Naturalist Tradition from Linnaeus to E.O. Wilson.

Taxonomie

Das Wort ›Taxonomie‹ (gebildet nach griech. ›τάξις‹ »Anordnung, Stellung«) wird 1813 durch den Botaniker A.P. de Candolle zur Bezeichnung der Theorie der Klassifikation geprägt.[1] In der Zoologie wird der Terminus allerdings schneller aufgenommen als in der Botanik; in der Botanik setzt er sich erst nach 1945 durch.

Seit den 1950er Jahren bestehen Bestrebungen, ›Taxonomie‹ (und ›Taxon‹) in die sprachlich korrekteren Formen *Taxinomie* oder *Taxionomie* (und *Taxion*) umzuwandeln.[2] Neben der Verbreitung der alten Formen wird als Grund für ihre Beibehaltung auch auf ihre mögliche sprachliche Ableitung hingewiesen (von lat. taxo, Fut. act. zu tatto »ich ordne«).[3] Die biologische Taxonomie wird seit den 1920er Jahren vereinzelt auch ***Biotaxonomie*** genannt (dt. Corti 1925[4]; Schilder 1952: »Biotaxonomie«[5]; engl. Huxley 1942: »biotaxonomy«[6]). Weitgehend synonym mit ›Taxonomie‹ werden im 19. Jahrhundert von französischen Biologen die Ausdrücke *Zootaxie* (de Blainville 1829)[7] und *Biotaxie* (Robin 1850)[8] verwendet.

Das Verhältnis der Konzepte ›Taxonomie‹, ›Systematik‹ und ›Klassifikation‹ wird sehr unterschiedlich bestimmt (↑Systematik). Nach älterer Auffassung gilt die Taxonomie als engeres Unternehmen als die Systematik[9] – G.G. Simpson und E. Mayr definieren die Systematik sehr allgemein als die Wissenschaft der Diversität (»the science of diversity«[10]); heute gilt die Taxonomie dagegen meist als Überbegriff für Systematik und Klassifikation[11] (↑Systematik: Tab. 270).

In dem vorliegenden Eintrag wird die Geschichte der tatsächlichen Einteilung der Lebewesen präsentiert; die diesen Einteilungen zugrunde liegenden Theorien werden dagegen in dem vorhergehenden Eintrag ›Systematik‹ dargestellt.

Einteilungen der Taxonomie

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts werden verschiedene Typen der Taxonomie unterschieden: Die *alpha-Taxonomie* bezieht sich auf die Zuordnung von einzelnen Organismen zu Arten; die *beta-Taxonomie* behandelt die Einordnung von Arten in eine Hierarchie von Kategorien höheren Rangs; und die *gamma-Taxonomie* untersucht die evolutionäre Dimension taxonomischer Ordnungen.[12]

Stärker verbreitet als diese Gliederung ist jedoch die Einteilung der Taxonomie in eine ***Makrotaxonomie*** (Goldschmidt 1940: »macrotaxonomy«[13]), die die Klassifikation der großen Gruppen bezeichnet (»classification of higher taxa«[14]), und eine ***Mikrotaxonomie*** (Goldschmidt 1940: »microtaxonomy«[15]), die sich auf die Identifikation von Arten und Unterarten bezieht. (Dixon verwendet den Ausdruck ›Mikrotaxonomie‹ (»micro-taxonomy«) 1911 zur Bezeichnung einer durch mikroskopische Untersuchungen geleitete Taxonomie.[16])

Diskontinuierliche Variation als Ausgangspunkt

Ausgangsdatum für die Taxonomie und Systematik ist die Beobachtung, dass die Mannigfaltigkeit der Formen von Organismen nicht ungeordnet ist, dass sie nicht eine stetige oder zufällige Verteilung bildet, sondern vielmehr eine *diskontinuierliche Variation* (Bateson 1891: »discontinuous variation«[17]; ↑Mutation), eine »abgestufte Formenmannigfaltigkeit«

Die Taxonomie ist die biologische Teildisziplin, deren Gegenstand die eindeutige Zuordnung von Organismen zu (hierarchisch geordneten) Einheiten ist.

Reich (Ripley 15. Jh.) *475*
Familie (Magnol 1689) *474*
Klasse (Tournefort 1700) *475*
Dicotyledoneae (Ray 1703) *473*
Monocotyledoneae (Ray 1703) *473*
Kryptogamen (Linné 1735) *478*
Ordnung (Linné 1735) *475*
Samenanlage (Hedwig 1783) *478*
Phanerogamen (Saint-Amans 1791) *478*
Taxonomie (de Candolle 1813) *469*
Kormophyten (Endlicher 1836) *478*
Thallophyten (Endlicher 1836) *478*
systematische Kategorie (Nägeli 1865) *473*
Phylon (Haeckel 1866) *475*
Stamm (Haeckel 1866) *475*
Metazoen (Haeckel 1872) *481*
Abwärtsklassifikation (Twining 1876) *473*
Code (der Nomenklatur) (Douvillé 1881) *486*
Metaphyta (Weismann 1882) *481*
Spermatophyta (Goebel 1882) *478*
Sippe (Nägeli 1884) *488*
Embryophyta (Engler 1887) *478*
Isoreagent (Raunkiær 1918) *488*
Biotaxonomie (Corti 1925) *469*
Eukaryoten (Chatton 1925) *482*
Prokaryoten (Chatton 1925) *482*
Taxon (Meyer 1926) *487*
Ethnobiologie (Castetter 1935) *488*
Makrotaxonomie (Goldschmidt 1940) *469*
Mikrotaxonomie (Goldschmidt 1940) *469*
Embryobionta
(Cronquist, Takhtajan & Zimmerman 1966) *478*
Aufwärtsklassifikation (Mayr 1974) *473*
Domäne (Woese & Fox 1977) *485*
Archaea (Woese et al. 1990) *485*
Bacteria (Woese et al. 1990) *485*
Eucaria (Woese et al. 1990) *485*
Phylocode (Eriksson & Alverson 1999) *487*

(Naef 1919[18]) aufweist. Individuelle Organismen lassen sich in der Regel klar definierten Ähnlichkeitsgruppen zuordnen. Diese Gruppen sind nicht durch Zwischenformen verbunden, sondern stehen isoliert nebeneinander. Es liegt, kurz gesagt, »eine gruppenweise Anordnung bestimmter Merkmalsverteilungen« (Dobzhansky 1937) vor.[19] Gleichförmigkeit innerhalb der Gruppen und Ungleichförmigkeit zwischen den Gruppen bestimmt das Bild.

Ursachen der diskontinuierlichen Variation

Für die weitgehend diskrete Merkmalsvariation, d.h. die Möglichkeit, Organismen klar umrissenen Ähnlichkeitsklassen zuzuordnen, werden verschiedene Gründe angeführt. Die Typologisierbarkeit der Organismen kann als Ergebnis eines göttlichen Schöpfungsaktes, als Ausdruck eines Naturgesetzes oder als bloßes empirisches Datum gesehen werden.

Eine einfache Antwort für die Gliederung der Mannigfaltigkeit der Formen in ↑Arten geht von der sexuellen Fortpflanzung der meisten Organismen aus: Weil diese Organismen sich nur fortpflanzen können, indem sie sich mit einem anderen paaren, die Paarung aber nur erfolgreich verläuft, wenn die beiden Partner nicht zu unterschiedlich voneinander sind, lastet auf jedem Organismus ein Selektionsdruck, der in Richtung der Ähnlichkeit der Organismen einer Art wirkt. Mit der Möglichkeit von Rekombinationen zwischen Individuen in der Sexualität geht die Gefahr der Zerstörung eines harmonischen Genoms einher, so dass ein Vorteil für die Ausbildung von Kreuzungsbarrieren besteht. Die Gliederung der morphologischen Variation in Arten kann damit insgesamt als eine Folge der Selektion in Richtung der Stabilisierung eines integrierten Genoms gedeutet werden. Besonders E. Mayr weist darauf immer wieder hin: »The division of the total genetic variability of nature into discrete packages, the so called species, which are separated from each other by reproductive barriers, prevents the production of too great a number of disharmonious incompatible gene combinations. This is the basic biological meaning of species«.[20]

Auch andere Autoren schließen sich dieser Auffassung an: K. Kull betrachtet 1992 die »Biparentalität«, d.h. das Vorliegen von zwei Eltern pro Organismus, als eine Voraussetzung für das Vorhandensein von Arten.[21] Kull sieht darin auch den Grund für die Tatsache, dass Populationen uniparentaler Organismen in vielen Fällen eine viel größere Heterogenität aufweisen als Populationen von sich sexuell fortpflanzenden Organismen. Erstere bildeten daher die für Taxonomen »schwierigen Gruppen«.[22]

Eine andere Erklärung muss daneben für die diskontinuierliche Variation auf den höheren taxonomischen Ebenen als der Artebene gegeben werden. Phylogenetisch betrachtet ist es nicht selbstverständlich, dass die höherrangigen Gruppen der Systematik (etwa die Wirbeltiere, Weichtiere oder Gliedertiere) derart scharf und eindeutig voneinander abgegrenzt sind, wie dies in vielen Fällen tatsächlich der Fall ist. Diese Tatsache beruht offenbar allein darauf, dass die Zwischenformen, die alle einmal existiert haben, inzwischen ausgestorben sind. Würden also Vertreter aller Organismenformen, die jemals auf der Erde gelebt haben, noch in der Gegenwart leben, ergäben sich nicht derart scharf voneinander abgegrenzte Gruppen. Begrifflich stellt die phylogenetische Kurzlebigkeit und geringe Mannigfaltigkeit an Arten bei den Zwischenformen zunächst nichts als ein analytisches Urteil dar: Denn wären diese Gruppen phylogenetisch langlebig und artenreich, dann würden sie nicht als ›Zwischenformen‹ bezeichnet werden. Trotzdem bedarf die phylogenetische Kurzlebigkeit und Artenarmut der Zwischenformen einer gesonderten empirischen Erklärung. Sie könnte darin gesehen werden, dass die Evolution sich in kleinen Populationen am schnellsten vollzieht oder dass die adaptive Landschaft aus Bergen und Tälern besteht, dass es also stabile Anpassungskomplexe und korrelative Merkmalsabstimmungen gibt, die zu adaptiven Gipfeln führen, zwischen denen Täler von Merkmalskomplexen mit nur geringer Fitness liegen.

Die enkaptisch-hierarchische Ordnung (↑Hierarchie) der systematischen Taxa kann aber auch allein vor dem Hintergrund der zeitlichen Entfaltung des Lebens gesehen werden: Die Ordnung in ineinandergeschachtelte Gruppen ergibt sich aus der baumartigen Differenzierung der Formen im Laufe der Evolution, der immer wieder erfolgenden reproduktiven Isolation von Organismengruppen und der sich daraus ergebenden Akkumulation verschiedener Merkmale in den getrennten Gruppen (↑Hierarchie: Abb. 208; Systematik: Abb. 503).

Antike

Systematische Einteilungen der Lebewesen in Gruppen nach Kriterien der Ähnlichkeit oder Verwandtschaft finden sich seit der Antike. In der hippokratischen Schrift über die Diät werden 52 genießbare Tiere aufgezählt und eingeteilt in: vierfüßige Tiere mit der Unterteilung in zahme und wilde Tiere; Vögel; sowie Fische mit der Unterteilung in Küstenfische, Schlammfische, Muscheln und Krebse.[23]

Aristoteles beschreibt rund 500 verschiedene Tierarten und klassifiziert diese sowohl nach ihrem Aus-

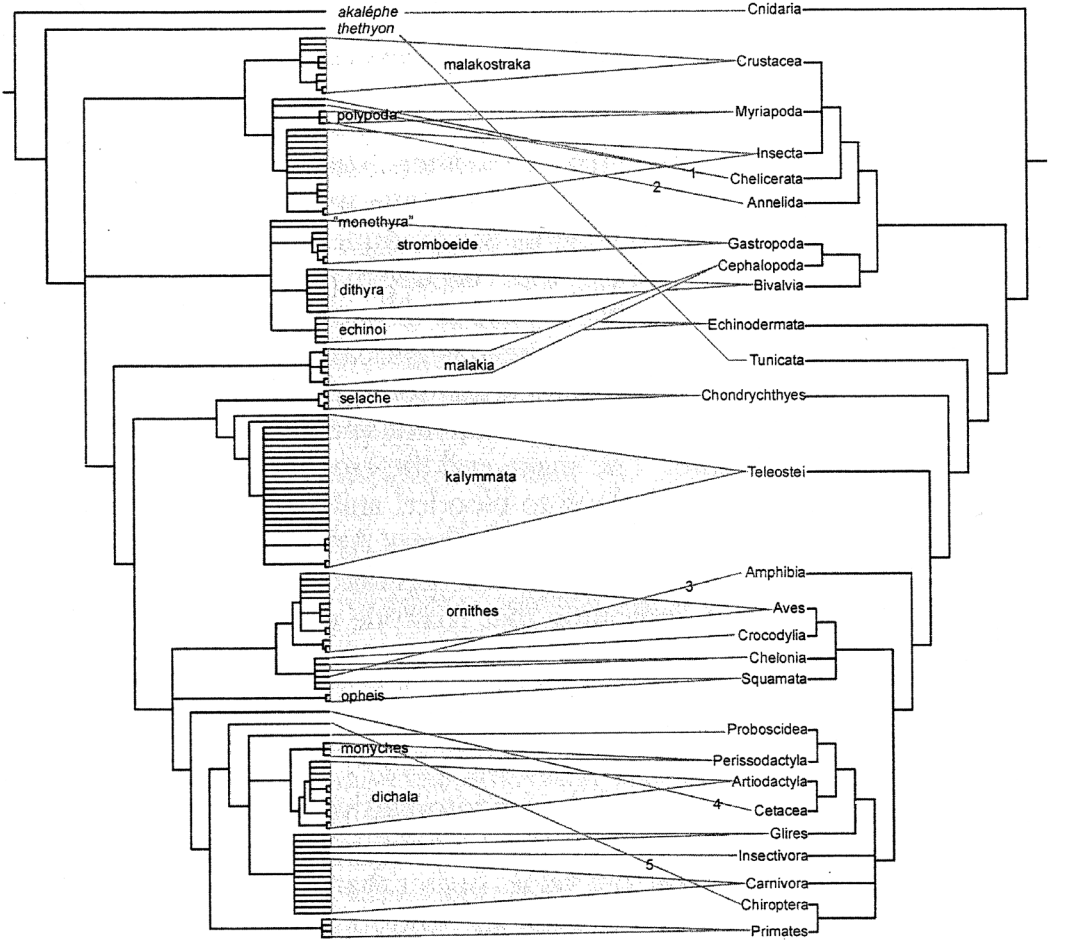


Abb. 515. Eine kladistische Analyse der von Aristoteles unterschiedenen Tiergruppen. Die Analyse basiert auf Aristoteles' Tierbeschreibungen in den ›Historia animalium‹. Sie geht von der Unterscheidung von 147 Arten und 40 höheren taxonomischen Gruppen aus, die auf der Grundlage von 157 Merkmalen gebildet wurden. Links in der Grafik ist das Dendrogramm dargestellt, das sich aus der kladistischen Analyse der aristotelischen Beschreibungen ergibt. Es enthält 58 monophyletische Gruppen, von denen 29 eine Bezeichnung bei Aristoteles erhalten. Rechts in der Grafik befindet sich ein moderner phylogenetischer Baum der mehrzelligen Tiere (Metazoa), in den allerdings nur diejenigen Gruppen aufgenommen sind, die sich in dem Dendrogramm links finden (die taxonomischen Verzweigungen des rechten Stammbaums geben daher nicht immer Schwestergruppenverhältnisse wieder). Aus dem Vergleich des auf den aristotelischen Beschreibungen beruhenden Dendrogramms links und des modernen Stammbaums rechts ergibt sich, dass 25 der aristotelischen Gruppen bis heute Bestand haben. Auffallend ist das Fehlen der Gruppe der Weichtiere (Mollusca) bei Aristoteles (Aristoteles stellt die Kopffüßer nicht zusammen mit den Schnecken und Muscheln in eine Gruppe) und das Fehlen eines Äquivalents zu dem aristotelischen Taxon der Schaltieren (Ostrakoderma) in der modernen Klassifikation (aus Fürst von Lieven, A. & Humar, M. (2008). Cladistic analysis of Aristotle's animal groups in the Historia animalium. Hist. Philos.Life Sci. 30, 227-262: 250).

sehen (morphologisch) als auch nach ihrer Lebensweise (ethologisch-ökologisch). Er geht dabei zuerst von der Mannigfaltigkeit der Organismen aus, gliedert diese in Gruppen nach der Gesamtähnlichkeit der Formen und versucht erst im Anschluss daran durchgehende differenzierende Merkmale anzugeben. Nach strukturellen Kriterien unterscheidet er Gruppen wie *Bluttiere* und *blutlose Tiere*, *lebendgebärende* und *eierlegende Tiere*, *Weichtiere* und *Schaltiere*. Eine tabellarische Übersicht über seine Klassifikation gibt er nicht; es werden in der Regel aber zehn Tiergruppen in seinem System rekonstruiert: (1) der Mensch,

Bluttiere (»ἔναιμα«)
  landlebend
    zweibeinig
      ohne Federn und Flügel: Mensch (»ἄνθρωπος«)
      mit Federn und Flügeln: Vogel (»ὄρνιθος«)
    vierbeinig (»τετράποδος«)
      eierlegende: Kriechtier, Lurch (»ᾠοτόκα«)
      lebendgebärende: Säugetier (»ζῳοτόκα«)
  wasserlebend
    eierlegend: Fisch (»ἰχθύς«)
    lebendgebärend: Wal (»κῆτος«)
blutlose Tiere (»ἄναιμα«)
  ohne Beine
    Weichtiere: Nacktschnecke, Tintenfisch (»μαλακίον«)
    Schaltiere: Schnecke, Muschel (»ὀστρακοδέρμον«)
  mit Beinen
    Krustentiere: Krebs (»μαλακοστράκον«)
    Kerbtiere: Insekt (»ἔντομον«)

Tab. 273. Rekonstruktion des hierarchischen Systems der zehn ranghöchsten Gruppen von Tieren nach Aristoteles. Die hier gewählte Reihenfolge der letzten vier Gruppen weicht von derjenigen, die Aristoteles gibt, ab (nach Aristoteles, Hist. anim. 505b25-32 (die ersten sechs Gruppen); 490b7-14 (die letzten sieben Gruppen); 523a31-b21 (die letzten vier Gruppen)).

(2) Säugetiere, (3) eierlegende Vierfüßer (Reptilien und Amphibien), (4) Vögel, (5) Fische, (6) Wale, (7) Schaltiere (Ostrakoderma, z.B. Muscheln), (8) Krustentiere (Malakostraka, z.B. Krebse), (9) Weichtiere (Malakia, z.B. Tintenfische) und (10) Insekten (Entoma, einschließlich Spinnen, Tausendfüßer etc.) (vgl. Abb. 515 und Tab. 273).[24] Umstritten ist, inwiefern Aristoteles überhaupt eine explizite Taxonomie entwickelt hat. Weil er nicht konsequent zwischen den Ebenen der Klassifikation der Gattungen und Arten unterscheidet und darüber hinaus keine weiteren expliziten taxonomischen Ebenen einführt, kann das Vorliegen einer Taxonomie bei Aristoteles mit guten Gründen bestritten werden (Pellegrin 1982: »on ne trouve dans les textes classificatoires d'Aristote nulle ébouche de taxinomie«).[25] Andererseits sind aber die großen Einheiten wie ›Tiere‹, ›Pflanzen‹, ›Schaltiere‹ oder ›Säugetiere‹ doch zumindest taxonomische Einheiten, wenn sie auch keiner bestimmten Ebene zugeordnet werden.[26]

Zur Klassifikation der Pflanzen beschreibt Aristoteles' Schüler Theophrast etwa ebenso viele Arten wie sein Lehrer Tierarten. Grundlage der Einteilung der Pflanzen durch Theophrast ist im Wesentlichen ihre Wuchsform (Bäume, Sträucher, Halbsträucher, Kräuter). Ein formales System der Klassifikation entwickelt Theophrast ebenso wenig für die Pflanzen wie Aristoteles für die Tiere.[27] Mit dem Ziel, die Klassifikation auf dem aufzubauen, was das Wesen der jeweiligen Pflanzen darstellt, argumentiert Theophrast einerseits dafür, das dauerhafte äußere Erscheinungsbild der Klassifikation zugrunde zu legen; andererseits hält er aber die nicht dauerhaft vorhandenen Strukturen wie Blätter, Blüten und Früchte für besonders charakteristisch (»die Dinge, wodurch die Pflanze vollkommen wird«[28]) und betont besonders den Wert der mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Pflanzenteile für die Klassifikation.[29]

Die für das gesamte Mittelalter maßgebliche Einteilung der Pflanzen stammt von dem griechischen Arzt Dioscurides aus dem ersten nachchristlichen Jahrhundert.[30] Dioscurides klassifiziert die Pflanzen nach ihrem medizinischen Nutzen und kritisiert die alphabetische Einteilung vieler seiner Vorgänger.

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Im christlichen Mittelalter ist lange die Einteilung der Organismen nach ökonomischen oder religiösen Gesichtspunkten bestimmend. Im zwölften Buch seiner ›Etymologiae‹ gliedert Isidor von Sevilla zu Beginn des 7. Jahrhunderts die Tiere in 1. zahme, 2. wilde, 3. kleine Tiere, 4. Schlangen, 5. Würmer, 6. Fische, 7. Vögel und 8. kleine Flugtiere.[31]

Zu einer erneuten empirischen und nicht nur deduktiv-theoretischen Beschäftigung mit der Klassifikation der Lebewesen kommt es erst wieder in der Renaissance. Lateinische Übersetzungen von Dioscurides (1478) und Theophrast (1483) und vor allem die Publikation reich illustrierter *Kräuterbücher* (↑Pflanze) regen die praktische Beschäftigung mit den realen Pflanzen in der Natur an und werfen Fragen nach ihrer möglichen Systematik auf. Die Gruppierung der Pflanzen in den Kräuterbüchern erfolgt meist nach Aspekten ihrer Anwendung, davon abweichend bemüht sich v.a. Hieronymus Bock explizit darum, die Pflanzen nach ihrer Ähnlichkeit und Verbindung zu ordnen (Bock 1539/65: »das ich alle Gewächs so einander verwandt und zugethon oder sonst einander etwas ähnlich seind un vergleichen zu samen doch underscheidlich gesetzt«[32]). Der empirische Ansatz der Kräuterbücher bedingt es, dass sie auf die taxonomische Ebene der Arten konzentriert sind; Versuche der Bildung von systematischen Kategorien höheren Rangs werden kaum unternommen.

In ähnlicher Art wie die Kräuterbücher ordnet Konrad Gesner die von ihm Mitte des 16. Jahrhunderts beschriebenen Tierarten; allerdings gibt er sie allein in alphabetischer Reihenfolge ihrer Namen an.[33] Seinen Höhepunkt erreicht das Verfahren der Kräuterbücher mit C. Bauhins Werk aus dem Jahr 1623, in dem er 6.000 Arten von Pflanzen beschreibt

und regelmäßig Bezeichnungen für Gattungs- und Artnamen verwendet, aber keine Kategorien höherer Ordnung einführt.[34] Wie meist in den Kräuterbüchern vor ihm folgt auch die Einteilung der Pflanzen bei Bauhin keinem einheitlichen Kriterium; es werden vielmehr neben morphologischen Merkmalen auch praktische Anwendungen der Pflanzen und der Standort berücksichtigt.[35]

Zu einer allmählichen Emanzipation der Botanik von der Medizin kommt es Ende des 16. Jahrhunderts: A. Cesalpino lehnt 1583 die Einteilung der Pflanzen nach medizinischen Gesichtspunkten ausdrücklich ab. Motiviert ist diese Ablehnung bei ihm, ebenso wie bei Bock vor ihm, möglicherweise durch deren Tätigkeit in botanischen Gärten (Bock in Zweibrücken, Cesalpino in Pisa), in denen es nicht in erster Linie um einen Anbau der Pflanzen zu medizinischen Zwecken, sondern um einen Überblick und die Erstellung einer Ordnung der vorhandenen Formen ging.[36] An Stelle der Einteilung nach praktischen Gesichtspunkten wählt Cesalpino eine Gliederung, die zunächst von Theophrasts Differenzierung zwischen Bäumen, Sträuchern und Kräutern ausgeht und dann Gruppen von Pflanzen aufgrund ihrer Merkmale unterscheidet.[37] Als Grundlage der Klassifikation wählt Cesalpino solche Merkmale, die zu den seiner Meinung nach beiden wichtigsten organischen Funktionen zählen: Ernährung und Fortpflanzung. In seiner Klassifikation der Formenmannigfaltigkeit verwendet Cesalpino das umgekehrte Verfahren als das der Kräuterbücher: Er geht nicht von den Arten, sondern von den Kategorien höchsten Rangs aus und gliedert von dort durch einen Prozess der Teilung kleinere Einheiten ab; er nimmt also eine ***Abwärtsklassifikation*** (Twining 1876: »downward classification«[38]) vor. Notwendig wird dieses Verfahren u.a. durch die immer unübersichtlicher werdende Vielfalt der bekannten Arten von Organismen. So beschreibt J. Ray in seiner dreibändigen Enzyklopädie der Pflanzen aus den Jahren 1686 bis 1704 18.600 verschiedene Arten (vgl. Tab. 275).[39] Ray nimmt – ebenso wie zumindest implizit vor ihm Albertus Magnus, Pena, Lobel und Bauhin[40] – die Einteilung der Samenpflanzen in ein- und zweikeimblättrige vor[41] und prägt 1703 die entsprechenden Begriffe ***Monocotyledoneae*** und ***Dicotyledoneae***[42]. Ray legt besonderes Gewicht auf die Erstellung eines Systems, das die Gesamtähnlichkeit zwischen Pflanzen berücksichtigt (»natürliche Methode«); er legt daher seiner Einteilung die Ähnlichkeiten in vielen verschiedenen Merkmalen zwischen den Arten zugrunde (↑Systematik).[43]

In diesem empirischen Klassifikationsverfahren Rays (und Magnols[44]), nicht nur einige wenige (»essenzielle«) Merkmale zur Bildung von Gruppen heranzuziehen, sondern von den Gruppen des niedrigsten taxonomischen Rangs, den Arten, und deren gesamter Ähnlichkeit auszugehen und von dort zu Gruppen höheren Rangs fortzuschreiten, liegt die Wurzel der (modernen) Methode der ***Aufwärtsklassifikation*** (Mayr 1974: »upward classification«[45]). In voller Schärfe betont M. Adanson Mitte des 18. Jahrhunderts diese Methode der Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale, die er als die *natürliche Methode* bezeichnet. Diese Methode stellt für Adanson das einzig angemessene Verfahren der Klassifikation dar, die damit zur ↑Systematik wird.[46]

Die Differenzierung zwischen Abwärts- und Aufwärtsklassifikation hat Parallelen zu der Bestimmung der für eine Klassifikation relevanten Merkmale mittels einer *a priori*- oder *a posteriori*-Methode: Nach der *a priori*-Methode wird *vor* der Sichtung der Mannigfaltigkeit einer jeweiligen Gruppe bestimmt, welche Merkmale zu ihrer Klassifikation dienen sollen; nach der *a posteriori*-Methode werden die relevanten Merkmale erst aus der Verteilung der Merkmale in der Gruppe selbst ermittelt. Die Unterschiedenheit dieser beiden Methoden ist implizit in vielen Klassifikationssystemen des 18. und 19. Jahrhunderts vorhanden.[47] A.-P. de Candolle bringt sie 1813 auf den Begriff: »deux sortes [de] savoir; *a priori* et *a posteriori*, ou par le raisonnement et par l'observation«.[48] Spätestens mit der ausdrücklichen Ablehnung der Bevorzugung physiologisch wichtiger Organe für klassifikatorische Zwecke durch C. Darwin gilt das Ende der *a priori*-Methode als besiegelt (»the merely physiological importance of an organ does not determine its classificatory value«[49]).

Ein wichtiges Instrument für die Taxonomie der Lebewesen bildet ihre Konservierung zu Zwecken des Vergleichs. In der Botanik entwickelt sich dazu seit Mitte des 16. Jahrhunderts die Technik des Trocknens und Pressens von Pflanzen und ihre Aufbewahrung in einem Herbar (↑Pflanzen). Die Konservierung von Tieren ist sehr viel schwieriger; eine dauerhafte Aufbewahrung von Vogelbälgen wird erst möglich, nachdem J.-B. Becoeur Mitte des 18. Jahrhunderts die Technik der Konservierung mittels Arsen einführt.[50]

Systematische Kategorien

Die verschiedenen hierarchischen Ebenen der Klassifikation – also z.B. Art, Gattung, Familie, Ordnung, Klasse und Stamm – werden seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ***systematische Kategorien*** genannt (Nägeli 1865).[51] Während die Taxa Klassen von Organismen bilden, sind die Kategorien Klassen

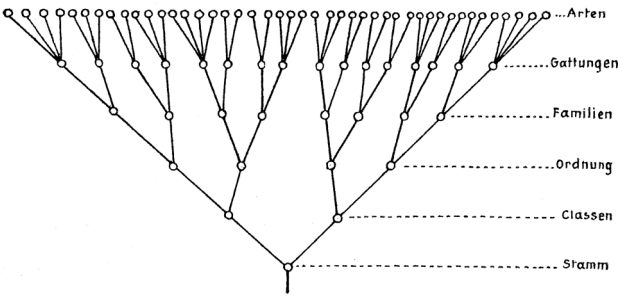


Abb. 516. Ein »idealer Stammbaum« mit den Kategorien der Taxonomie. Die taxonomischen Kategorien oder Rangstufen bilden eine »enkaptische« Hierarchie, bei der ein Taxon höherer Kategorie jeweils mehrere Taxa der nächst niederen Kategorie umfasst. Die Punkte, die in dieser Darstellung als die Kategorien beschriftet sind, können als die ersten Organismen (oder Populationen) einer Abstammungslinie interpretiert werden, von der alle und ausschließlich diejenigen Organismen abstammen, die zu dem Taxon der betreffenden Kategorie gehören. Diese Organismen stellen also die nur den Mitgliedern des betreffenden Taxons gemeinsamen Vorfahren dar (aus Naef, A. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik: 47).

von Klassen (oder Klassen von Ganzheiten, wenn monophyletische Klassen als ganze Individuen angesehen werden).[52] Die Unterscheidung von ›Taxon‹ und ›systematischer Kategorie‹ zeigt sich bereits in mittelalterlichen Systematiken (z.B. bei Albertus Magnus[53]), insofern diese höherstufige Kategorien mit nur einer Art enthalten (z.B. monotypische Gattungen) – eine Klassifikation, die bei einer rein logischen Einteilung keinen Sinn ergibt.[54]

Eine Vereinheitlichung zur Bezeichnung der taxonomischen Kategorien, v.a. die Herstellung einer Einheitlichkeit in den Endungen der Taxonbezeichnungen einer systematischen Kategorie, erfolgt auf Vorschlag von F. Poche auf dem 8. Internationalen Zoologischen Kongress 1910.[55] In dem ›Internationalen Code der Botanischen Nomenklatur‹ (ICBN) wird seit 1956 der Terminus *Kategorie* durch den Ausdruck *Rangstufe* ersetzt[56] – ein Begriff, den schon Haeckel 1866 in diesem Sinne verwendet[57].

Über die Frage der Realität oder Natürlichkeit der höheren Rangstufen herrscht seit ihrer Einführung ein Streit (↑Art: Tab. 15). Linné betont zwar die Realität seiner Abgrenzungen von Arten und Gattungen; für die Bildung der höheren Rangstufen gibt er aber die pragmatische Begründung des besseren Überblicks.[58] In vordarwinistischer Zeit werden die Kategorien meist als zeitlose abstrakte Klassifizierungseinheiten verstanden; nach Darwin und besonders in der explizit phylogenetischen Systematik können die Kategorien aber auch als konkrete Individuen interpretiert werden. Demgemäß schlägt W. Hennig Anfang der 1960er Jahre vor, die Kategorien als absolute Altersklassen zu definieren: Die Kategorien der Gattung, Familie, Ordnung, Klasse etc. sind demnach über die Zeit ihres Ursprungs definiert (z.B. die *Klasse* als eine monophyletische Gruppe, deren Ursprung in der Zeit zwischen Kambrium und Devon liegt, d.h. deren älteste nur den Angehörigen der Klasse gemeinsame Vorfahren – also die Angehörigen der »Stammart«[59] – in der Zeit zwischen Kambrium und Devon lebten).[60] Eine konsequente Anwendung dieses Prinzips scheitert an der noch sehr mangelhaften Kenntnis des Verlaufs der Phylogenese. Außerdem fügen sich viele traditionelle systematische Kategorien nicht dieser Einteilung: So gelten die Säugetiere (Mammalia) traditionell als ›Klasse‹ und die Hautflügler (Hymenoptera) als ›Ordnung‹, auch wenn ihr Alter eher dem einer Familie entspricht (vgl. Tab. 274). Bei fortschreitendem Wissen über den Verlauf der Phylogenese wird es zunehmend möglich sein, eine absolute Datierung des Alters von Taxa anzugeben (↑Phylogenese: Abb. 406).[61]

Diesen Bestrebungen einer objektiven Bestimmung des Alters der systematischen Kategorien entgegenlaufend geben viele Autoren die Kennzeichnung der monophyletischen Einheiten über die Terminologie der traditionellen Kategorien ganz auf: Im Rahmen der phylogenetischen Systematik bemühen sie sich zwar um eine Rekonstruktion von monophyletischen Gruppen, sie verzichten aber auf die Zuschreibung eines bestimmten Kategoriennamens.[62] P. Ax, der diesen Weg geht und auf die Angabe der Kategorien verzichtet, bezeichnet sie 1984 als »reine Erfindungen des menschlichen Gehirns ohne irgendeine Realität und Objektivität«.[63]

Familien, Ordnungen, Klassen, Stämme, Reiche

Die Einführung der Bezeichnungen für die systematischen Rangstufen erfolgt seit Ende des 17. Jahrhunderts (für die Kategorien ›Gattung‹ und ›Art‹, ↑Art). Der Botaniker J.P. de Tournefort ist der erste, der für die Benennung der Gattungen von Pflanzen grundsätzlich nur ein Wort verwendet.[64] Die Namen von vielen der 698 von Tournefort unterschiedenen Gattungen werden später von Linné übernommen. Um die »Natürlichkeit« der »Verwandtschaft« der von ihm zusammengefassten Gruppen zum Ausdruck zu bringen, führt P. Magnol 1689 nach dem Vorbild der menschlichen Verwandtschaftsgruppen die taxonomische Einheit ***Familie*** ein.[65] Linné nennt diese

Gruppen 1735 ***Ordnungen***.[66] Nachdem sich im 19. Jahrhundert der Begriff der Familie etabliert, wird die Ordnung als die darüber liegende taxonomische Ebene behandelt. Über der Ordnung wiederum liegen die ***Klassen***. In der Botanik findet sich eine Einteilung in Klassen 1700 bei Tournefort: Ausgehend von der Gestalt der Blüten unterscheidet er für die Blütenpflanzen 22 Klassen.[67] Darauf aufbauend gliedert Linné 1735 das gesamte Pflanzenreich in 24 Klassen.[68] Das Tierreich gliedert Linné 1735 in sechs Klassen (s.u.).

Verschiedene Klassen werden in der taxonomischen Hierarchie zu einem ***Stamm*** oder ***Phylon*** zusammengefasst. Als taxonomische Termini werden diese Ausdrücke 1866 von E. Haeckel eingeführt. Haeckel gliedert die Vielfalt der Organismen in acht »Stämme des Protistenreichs«, sechs »Stämme des Pflanzenreichs« und fünf »Stämme des Thierreichs«.[69]

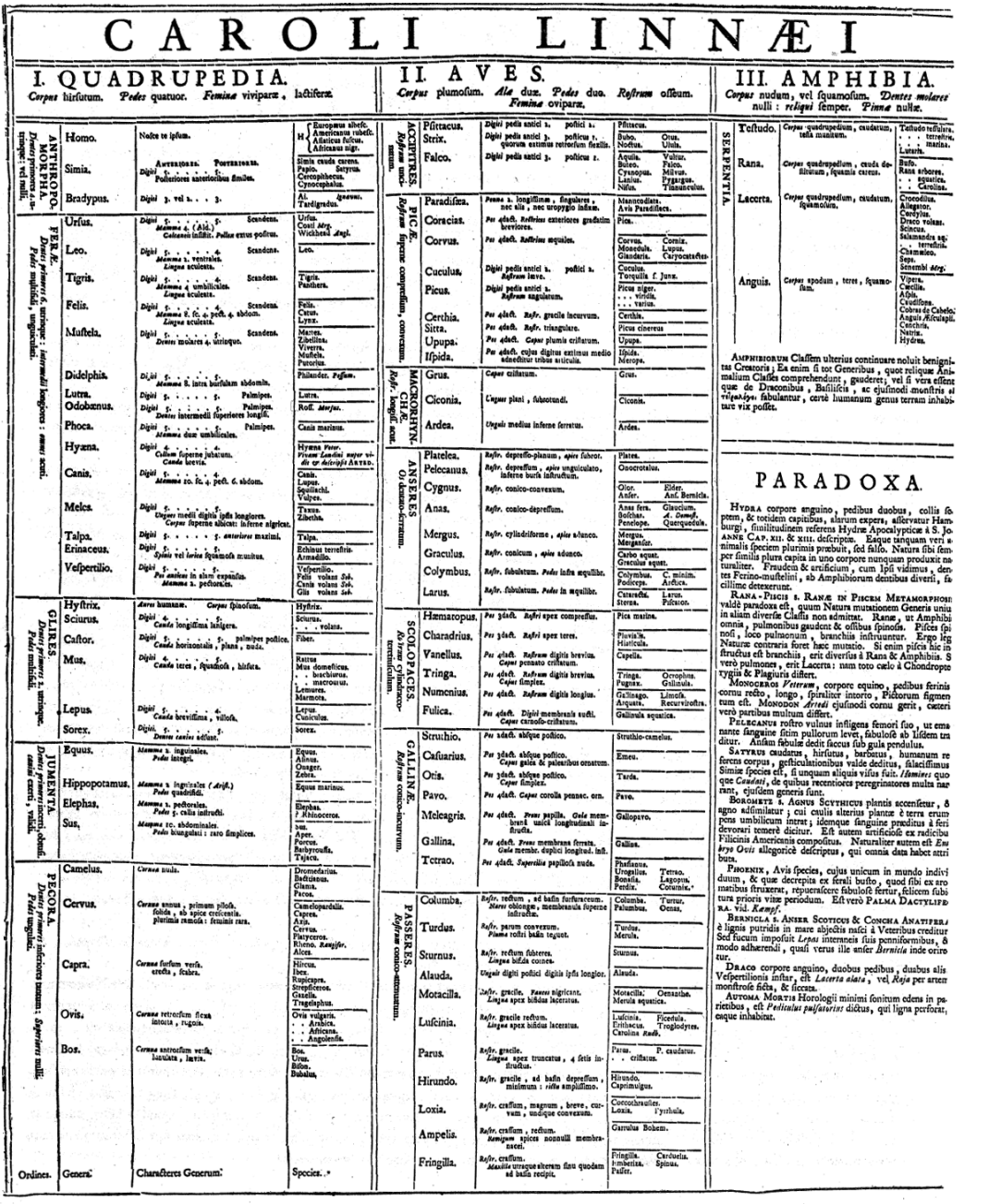
Die höchste Kategorie zur taxonomischen Einteilung der Lebewesen bilden die ***Reiche***. Seit der Antike ist es üblich, drei Reiche physischer Körper zu unterscheiden: das Reich der Mineralien, Pflanzen und Tiere. Die Kennzeichnung dieser drei Gruppen als ›Reiche‹ findet sich bereits in alchemistischen Schriften des Mittelalters, so im 15. Jahrhundert bei G. Ripley.[70] Einflussreich für die spätere taxonomische Gliederung wird die Aufnahme dieser Dreiteilung bei Autoren der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts, u.a. 1665 durch J. Schröder[71] und 1679 durch J. Jungius (»Regnum Mineralium«; »Regnum Vegetalium, sive Stirpium« und »Regnum Animalium«[72]). Auch Linné unterscheidet 1735 die drei Reiche der Tiere, Pflanzen und Mineralien. Bis ins 19. Jahrhundert ist diese Dreiteilung bestimmend. Noch 1861 führt J. Hogg seine Kategorie der »Protoctista« (↑Einzeller) als »viertes Reich der Natur« neben den drei bestehenden Reichen der Tiere, Pflanzen und Mineralien ein.[73] Die Zusammenfassung der Tiere und Pflanzen zu der einheitlichen Gruppe der Lebewesen und deren Entgegensetzung zu den anorganischen Körpern ist aber im Grunde bereits seit der Antike etabliert und wird seit Ende des 18. Jahrhunderts terminologisch durch die Auszeichnung der Tiere und Pflanzen als ↑Organismen markiert.

Geologische Epoche	Alter (Mio. Jahre)	Kategorie	Beispiel 1 (Mio. Jahre)	Beispiel 2 (Mio. Jahre)
Miozän	5-25	Gattung	Hominidae (5)	Apis mellifera (?)
Oligozän-Obere Kreide	25-100	Tribus	Primates (50)	Apis (30)
Untere Kreide-Trias	100-250	Familie	Mammalia (220)	Hymenoptera (220)
Perm-Karbon	250-360	Ordnung	Theromorpha (300)	Holometabola (300)
Devon-Kambrium	360-590	Klasse	Chordata (500)	Insecta (380)
Präkambrium	590-	Stamm		

Tab. 274. Versuch der Bestimmung von systematischen Kategorien über das absolute Alter (d.h. die absolute zeitliche Entfernung) der Epoche, in der die nur den Mitgliedern eines Taxons gemeinsame Vorfahrenpopulation existierte. Die traditionellen Kategorien der Wirbeltiere und Insekten fügen sich offensichtlich nicht dieser Einteilung: So gelten die Mammalia (Säugetiere) traditionell als »Klasse« und die Hymenoptera (Hautflügler) als »Ordnung« (in Anlehnung an: Hennig, W. [1960]. Phylogenetic Systematics, Urbana 1966: 185-191).

Großgliederungen des Pflanzenreichs

Ein die Biologie dominierendes Projekt bildet die Klassifikation der Pflanzen und Tiere vom Ende des 17. bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. Dieses Jahrhundert der »Naturgeschichte« ist von »Sammelleidenschaft und Klassifikationsdrang« (Lepenies 1976) beherrscht.[74] Der einflussreichste Forscher dieses Ansatzes ist C. von Linné. Er beschreibt 1753 etwa 6.000 verschiedene Pflanzenarten und 1758 rund 4.000 verschiedene Tierarten.[75] Linné schätzt, dass beide Gruppen jeweils etwa 10.000 Arten umfassen. Eine sehr viel realistischere Schätzung stammt von Linnés Zeitgenossen E.A.W. Zimmermann, der für die Anzahl der Tierarten 1783 eine Größenordnung von »gewiß leicht höher, als sieben Millionen« angibt, wodurch die Tiere »das Pflanzenreich mehr denn zehnfach übertreffen«.[76] Die Anzahl der tatsächlich beschriebenen Arten steigt im 18. und 19. Jahrhundert rasant an: In A.P. de Candolles Übersicht über die Pflanzen, die zwischen 1824 und 1873 erscheint, werden allein 59.000 Arten dicotyledoner Pflanzen beschrieben.[77]



CAROLI LINNÆI

I. QUADRUPEDIA.

Corpus hirſutum. *Pedes* quatuor. *Femina* viviparæ, lactiferæ.

ANTHROPOMORPHA. *Dentes primores 4, superiores paralleli. Pedes* bimani: vel nulli.

- Homo. — Nocte ut ipſum. — H: Europæus albeſc. / Americanus rubeſc. / Aſiaticus fuſcus. / Africanus nigr.
- Simia. — Antrorsum. Posterorsum. — Digiti 5. 5. Pollicibus antrorſum ſimilem. — Simia caudà carens. / Papio. Satyrus. / Cercopithecus. / Cynocephalus.
- Bradypus. — Digiti 3. vel 2. . . 3. — Al. Ignavus. / Tardigradus.

FERÆ. *Dentes primores 6, utrinque: intermedii longiores: omnes acuti. Pedes* multifidi, unguiculati.

- Urſus. — Digiti 5. . . . 5. — Mammæ 4. (Ad.) Cohærentes infimis. — Pollice extus poſitus. — Scandens. — Urſus. / Canis Mer. / Wiedenii Zool.
- Leo. — Digiti 5. . . . 4. — Mammæ 2. ventrales. — Lingua aculeata. — Scandens. — Leo.
- Tigris. — Digiti 5. . . . 4. — Mammæ 4. umbilicales. — Lingua aculeata. — Scandens. — Tigris. / Panthera.
- Felis. — Digiti 5. . . . 4. — Mammæ 8. (6. 4. pect. 4. abdom. — Lingua aculeata. — Scandens. — Felis. / Cervus. / Lynx.
- Muſtela. — Digiti 5. . . . 5. — Dentes molares 4. utrinque. — Scandens. — Mustes. / Zibellina. / Viverra. / Muſtela. / Putorius.
- Didelphis. — Digiti 5. . . . 5. — Mammæ 8. intra burſulam abdomin. — Palmipes. — Philander. Peſſum.
- Lutra. — Digiti 5. . . . 5. — Palmipes. — Lutra.
- Odobænus. — Digiti 5. . . . 5. — Dentes intermedii ſuperiores longiſſ. — Palmipes. — Roſt. Morſus.
- Phoca. — Digiti 5. . . . 5. — Mammæ duæ umbilicales. — Palmipes. — Canis marinus.
- Hyæna. — Digiti 4. 4. — Collum ſuperne jubatum. — Cauda brevis. — Hyæna Veter. / Hyæna Lanciui major vivax ex deſcriptis Aſtrid.
- Canis. — Digiti 5. . . . 4. — Mammæ 10. fc. 4. pect. 6. abdom. — Canis. / Lupus. / Sepalialch. / Vulpes.
- Meles. — Digiti 5. . . . 5. — Ungues medii digiti ipſis longiores. — Corpus ſuperne albicat: inferne nigricat. — Taxus. / Ziberha.
- Talpa. — Digiti 5. . . . 5. anteriores maximi. — Talpa.
- Erinaceus. — Digiti 5. . . . 5. — Spinis vel ſetis ſpiniformib. munitus. — Echinus terreſtris. / Armadillo.
- Veſpertilio. — Digiti 5. . . . 5. — Pes anticus in alam expanſus. — Mammæ 2. pectorales. — Vespertilio. / Felis volans Sib. / Canis volans Sib. / Glis volans Sib.

GLIRES. *Dentes primores 2, utrinque. Pedes* multifidi.

- Hyſtrix. — Aures humanæ. — Corpus ſpinoſum. — Hystrix.
- Sciurus. — Digiti 4. 5. — Cauda longiſſima lanigera. — Scirrus. / . . . volans.
- Caſtor. — Digiti 5. 5. palmipes poſtica. — Cauda horizontalis, plana, nuda. — Fiber.
- Mus. — Digiti 4. 5. — Cauda teres, ſquamoſa, hirſuta. — Rattus / Mus domeſticus. / . . . barbarus. / . . . mexicanus. / Lemures. / Marmora.
- Lepus. — Digiti 5. 4. — Cauda breviſſima, villoſa. — Lepus. / Cuniculus.
- Sorex. — Digiti 5. . . . 5. — Dentes canini ſedunt. — Sorex.

JUMENTA. *Dentes primores incrisi, obtusi, canini cauti, vacui. Pedes* ungulati.

- Equus. — Mammæ 2. inguinales. — Pedes integri. — Equus. / Asinus. / Onager. / Zebra.
- Hippopotamus. — Mammæ 2. inguinales (Artiſt.) — Pedes quadrifidi. — Equus marinus.
- Elephas. — Mammæ 2. pectorales. — Pedes 5 Abſconcros. — Elephas. / Abſconcros.
- Sus. — Mammæ tot. abdominales. — Pedes bisulcati: raro ſimplices. — Sus. / Aper. / Porcus. / Barbyrouſa. / Tajacu.

PECORA. *Dentes primores inferiores numero 8. Superiores nulli. Pedes* ungulati.

- Camelus. — Cornua nulla. — Dromedarius. / Bactrianus. / Glama. / Pacos.
- Cervus. — Cornua annua, primum pilioſa, ſolida, ab apice creſcentia, plurimis ramoſa: feminis rara. — Camelopardalis. / Capreo. / Axis. / Cervus. / Platyceros. / Rhenn. Rangifer. / Alces.
- Capra. — Cornua ſurſum verſa, erecta, ſcabra. — Hircus. / Ibex. / Rupicapros. / Strepiceros. / Gnemlia. / Tragelaphus.
- Ovis. — Cornua retrorſum flexa annoſa, rugoſa. — Ovis vulgaris. / . . Arabica. / . . Africana. / . . Angolenſis.
- Bos. — Cornua antrorſum verſa, lunulata, lævia. — Bos. / Urus. / Bibos. / Bubalus.

Ordines. — Genera. — Characteres Generum. — Species.

II. AVES.

Corpus plumoſum. *Ala* duæ. *Pedes* duo. *Roſtrum* oſſeum. *Femina* oviparæ.

ACCIPITRES. *Roſtrum* uncinatum.

- Pſittacus. — Digiti pedis antici 2. poſtici 2. — Pſittacus.
- Strix. — Digiti pedis antici 3. poſticus 1. quorum extimus retrorſum flexilis. — Bubo. Otus. / Noctua. Ulula.
- Falco. — Digiti pedis antici 3. poſticus 1. — Aquila. Vultur. / Buteo. Falco. / Cyanopus. Milvus. / Lanius. Pygargus. / Nifus. Tinnunculus.

PICÆ. *Roſtrum* ſuperne compreſſum, convexum.

- Paradiſea. — Penna 2. longiſſimæ, ſingulares, nec vii, nec uropygio inſitæ. — Manucodiata. / Avis Paradiſiaca.
- Coracias. — Pes 4fidus. Roſtrum exteriores gradatim breviores. — Pica.
- Corvus. — Pes 4fidus. Roſtrum æquales. — Corvus. Cornix. / Monedula. Lupus. / Glandaria. Caryocatactes.
- Cuculus. — Digiti pedis antici 2. poſtici 2. Roſtrum leve. — Cuculus. / Torquilla f. Junx.
- Picus. — Digiti pedis antici 2. Roſtrum angulatum. — Picus niger. . . . viridis. . . . varius.
- Certhia. — Pes 4fidus. Roſtr. gracile incurvum. — Certhia.
- Sitta. — Pes 4fidus. Roſtr. triangulare. — Picus cinereus
- Upupa. — Pes 4fidus. Caput plumis criſtatum. — Upupa.
- Ifpida. — Pes 4fidus, ejus digitus extimus medio adnexibus tribus articulis. — Ispida. / Merops.

MACRORHYNCHÆ. *Roſtrum* longiſſimum.

- Grus. — Caput criſtatum. — Grus.
- Ciconia. — Ungues plani, ſubrotundi. — Ciconia.
- Ardea. — Unguis medius inferne ſerratus. — Ardea.

ANSERES. *Os denſo-lamellatum.*

- Platelea. — Roſtr. depreſſo-planum, apice ſubrot. — Platea.
- Pelecanus. — Roſtr. depreſſum, apice unguiculato, inferne burſa infructum. — Onocrotalus.
- Cygnus. — Roſtr. conico-convexum. — Olor. Anſer. / Elder. Anſ. Bernicla.
- Anas. — Roſtr. conico-depreſſum. — Anas fera. Glaucium. / Boſchas. A. Domeſt. / Penelope. Querquedula.
- Mergus. — Roſtr. cylindriformc, apice uncinato. — Mergus. / Merganſer.
- Graculus. — Roſtr. conicum, apice adunco. — Carbo aquat. / Graculus aquat.
- Colymbus. — Roſtr. ſubulatum. Pedes infra æquilibr. — Colymbus. / Podiceps. C. minim. / Arctica.
- Larus. — Roſtr. ſubulatum. Pedes in æquilibr. — Cataractes. / Sterna. Larus. / Pelecan.

SCOLOPACES. *Os tenue cylindraceo-tetrachiſtinum.*

- Hæmatopus. — Pes 3fidus. Roſtri apex compreſſus. — Pica marina.
- Charadrius. — Pes 3fidus. Roſtri apex teres. — Pluvialis. / Hiaticula.
- Vanellus. — Pes 4fidus. Roſtrum digitis brevius. Caput pennato criſtatum. — Capella.
- Tringa. — Pes 4fidus. Roſtrum digitis brevius. Caput ſimplex. — Tringa. / Pugnax. Ornoplus. / Gallinula.
- Numenius. — Pes 4fidus. Roſtrum digitis longius. — Gallinago. / Arquata. Limoſa. / Recurviroſtra.
- Fulica. — Pes 4fidus. Digiti membranis ſuffi. Caput carnoſo-criſtatum. — Gallinula aquatica.

GALLINÆ. *Roſtrum* conico-incurvum.

- Struthio. — Pes 2dactylus abſque poſtico. — Struthio-camelus.
- Caſuarius. — Pes 3dactylus abſque poſtico. Caput galea & palearibus ornatum. — Emeu.
- Otis. — Pes 3dactylus abſque poſtico. Caput ſimplex. — Tarda.
- Pavo. — Pes 4dactylus. Caput corolla pennac. orn. — Pavo.
- Meleagris. — Pes 4dactylus. Penes papilla. Gula membrana unica longitudinali ornatus. — Gallopavo.
- Gallina. — Pes 4dactylus. Penes membrana ſerrata. Gula membr. duplici longitud. inſt. — Gallus.
- Tetrao. — Pes 4dactylus. Supercilia papillofa nuda. — Phaſianus. / Urogallus. / Bonaſia. / Perdix. Tetrao. / Lagopus. / Coturnix.

PASSERES. *Roſtrum* conico-ſtriatum.

- Columba. — Roſtr. rectum, ad baſin furfuraceum. Nares oblongæ, membranula ſuperne infructa. — Columba. / Palumbus. Turtur. / Oenas.
- Turdus. — Roſtr. parum convexum. Plumæ roſtri baſin tegunt. — Turdus.
- Sturnus. — Roſtr. rectum ſubteres. Lingua biſida conica. — Merula. / Sturnus.
- Alauda. — Ungues digiti poſtici digitis ipſis longior. — Alauda.
- Motacilla. — Roſtr. gracile. Pennæ nigricant. Lingua apice bifida laceratus. — Motacilla. / Oenanthe. / Merula aquatica.
- Luſcinia. — Roſtr. gracile rectum. Lingua apice bifida laceratus. — Luſcinia. / Erithacus. / Carolina Raii. — Ficedula. / Troglodytes.
- Parus. — Roſtr. gracile. Lingua apice truncatus, 4 ſetis infructus. — Parus. / . . . cristatus. — P. caudatus.
- Hirundo. — Roſtr. gracile, ad baſin depreſſum, minimum: roſtro ampliſſimo. — Hirundo. / Caprimulgus.
- Loxia. — Roſtr. craſſum, magnum, breve, curvum, undique convexum. — Coccothraustes. / Loxia. / Pyrrhula.
- Ampelis. — Roſtr. craſſum, rectum. Remigum apices nonnulli membraceæ. — Garrulus Bohem.
- Fringilla. — Roſtr. craſſum. Maxilla ſuperior alterum finu quodam ad baſin recipit. — Fringilla. / Emberiza. Cardoelis. / Spinus. / Paſſer.

III. AMPHIBIA.

Corpus nudum, vel ſquamoſum. *Dentes molares* nulli: *reliqui* ſemper. *Pinnæ* nullæ.

SERPENTES.

- Teſtudo. — Corpus quadrupedum, caudatum, teſta munitum. — Teſtudo teſſulata. / . . . terreſtris. / . . . marina. / Luteria.
- Rana. — Corpus quadrupedum, caudi deſtitutum, ſquamis carens. — Bufo. / Rana arborea. / . . . aquatica. / . . . Carolina.
- Lacerta. — Corpus quadrupedum, caudatum, ſquamoſum. — Crocodilus. / Allegator. / Cordylus. / Draco volans. / Scincus. / Salamandra aq. / . . . terreſtris. / Chamæleo. / Seps. / Senembi affg.
- Anguis. — Corpus apodum, teres, ſquamoſum. — Vipera. / Cæcilia. / Aſpis. / Crotalophorus. / Cobra de Capello. / Anguis Æſculapii. / Cæcilia. / Natrix. / Hydrus.

Amphibiorum Claſſem ulterius continuare noluit benignitas Creatoris; Ea enim ſi tot Generibus, quot reliquæ Animalium Claſſes comprehendunt, gauderet, vel ſi vera eſſent quæ de Draconibus, Baſiliſcis, ac ejuſmodi monſtris et θεζοσάυροις fabulantur, certè humanum genus terram inhabitare vix poſſet.

PARADOXA.

Hydra corpore anguino, pedibus duobus, collis ſeptem, & totidem capitibus, alarum expers, aſſervatur Hamburgi, ſimilitudinem referens Hydræ Apocalypticæ à S. Johanne Cap. xii. & xiii. deſcriptæ. Eaque tanquam veri animalis ſpeciem plurimis præbuit, ſed falſo. Natura ſibi ſemper ſimilis plura capita in uno corpore nunquam produxit naturaliter. Prudem & artificium, cum ſpſi vidimus, dentes Ferino-muſtelini, ab Amphibiorum dentibus diverſi, facilime detexerunt.

Rana - Piscis s. Ranæ in Piscem Metamorphosi valdè paradoxa eſt, quum Naturæ mutationem Generis unius in aliam diverſæ Claſſis non admittat. Ranæ, ut Amphibii omnia, pulmonibus gaudent & oſſibus ſpinoſis. Piſces ſpinoſi, loco pulmonum, branchiis inſtruuntur. Ergo ieg Naturæ contraria foret hæc mutatio. Si enim piſces hæ in ſtructus eſt branchiis, erit diverſus à Rana & Amphibiis. Si verò pulmones, erit Lacerta: nam toto cœlo à Chondropterygiis & Plagiuris differt.

Monoceros *Veterum*, corpore equino, pedibus ferinis cornu recto, longo, ſpirulter intorto, Pictorum figmentum eſt. Monodon *Aretæi* ejuſmodi cornu gerit, cæteri verò paribus multum differt.

Pelecanus roſtro vulnus infligens femori ſuo, ut ema nante ſanguine ſitim pullorum levet, fabuloſe ab iiſdem tradit ur. Anſam fabulæ dedit facetus ſub gula pendulus.

Satyrus caudatus, hirſutus, barbatus, humanum re ferens corpus, geſticulationibus valde dedituſ, blaciſſimus Simiæ ſpecies eſt, ſi unquam aliquis viſus fuit. *Homines* ſine quæ *Caudati*, de quibus recentiores peregrinatores multa narrant, ejuſdem generis ſunt.

Boromets s. Agnus Scythicus plantis accenſetur, & agno adſimilatur; cui caulis alterius plantæ è terra erumpens umbilicum interat; idemque ſanguine præditus à feri devorari temerè dicitur. Eſt autem artificioſi ex radicibus Filicinis Asiaticis compoſitus. Naturaliter autem *Embryo Ovis* allegoricè deſcriptus, qui omnia data habet attributa.

Phoenix, Avis ſpecies, cujus unicum in mundo individuum, & quæ decrepita ex ferali buſto, quod ſibi ex aromatibus ſtruxerat, repuerafcere fabuloſè fertur, felicem fortura prioris vitæ periodum. Eſt verò Palma Dactylifera. vid. *Kæmpf.*

Bernicla s. Anser Scoticus & Concha Anatifera è lignis putridis in mare abjectis naſci à Veteribus creditur Sed fuſcum impoſuit *Lepas* interaneis ſuis penniformibus, & modo adhærendi, quaſi verus ille anſer *Bernicla* inde oriundus.

Draco corpore anguino, duobus pedibus, duabus alis Veſpertilionis inſtar, eſt *Lacerta alata*, vel *Rana* per artem monſtroſè ficta, & ficcata.

Automata Mortis Horologii minimi ſonitum edens in parietibus, eſt *Pediculus pulſatorius* dictus, qui ligna perforat, eaque inhabitat.

Abb. 517. C. von Linnés Übersicht über das Tierreich aus der ersten Auflage seiner ›Systema naturae‹ (1735). Unterschieden werden sechs Klassen des »Tierreichs« und eine Gruppe von Fabelwesen (»Paradoxa«, z.B. Hydra, Monoceros, Satyrus, Phoenix). In der ersten Spalte jeder Klasse sind die Namen von Taxa des nächst niederen Rangs angegeben, die Ordnungen, in der zweiten Spalte Gattungsnamen, in der dritten Kurzcharakterisierungen der Gattungen und in der vierten Art- oder Varietätennamen der entsprechenden Gruppen. Die erste Klasse der Quadrupedia (zu der Linné hier nicht die Amphibien und

REGNUM ANIMALE.

IV PISCES.

Corpus apodum, pinnis veris instructum, nudum, vel squamosum.

PLAGIURI. *Cauda* horizontalis.

Thrichechus.	*Dentes* in utroque maxilla. *Dorsum* impenne.	Manatus *f. Vacca mar.*
Catodon.	*Dentes* in inferiore maxilla. *Dorsum* impenne.	Cet. Fistula in rostro *Art.* Cete *Clus.*
Monodon.	*Dens* in superiore max. 1, *Dorsum* impenne.	Monoceros. *Unicornu.*
Balæna.	*Dentes* in fup. max. cornei. *Dorsum* fæpius impenne.	B. Groenland. B. Pinditch. B. Maxill. inf. Intcrm. *Art.*
Delphinus.	*Dentes* in utraque maxilla. *Dorsum* pinnatum.	Orca. Delphinus. Phocæna.

CHONDROPTERYGII. *Pinnæ* cartilagineæ.

Raja.	*Foramina* branch. utrinq. 5. *Corpus* depreſſum.	Raja clav. aſp. læv. &c. Squatino-Raja. Altavela. Pallinaca mar. Aquila. Torpedo. Bos *Pat.*
Squalus.	*Foram.* branch. utrinq. 5. *Corpus* oblongum.	Lamia. Galeus. Canicula. Vulpes mar. Zygæna. Squatina. Centrina. Pristis.
Acipenſer.	*Foram.* branch. utrinq. 87 Os edentul. tubulatum.	Sturio. Huſo. *Ichthyocolla.*
Petromyzon.	*Foram.* branch. utrinq. 7. *Corpus* bipenne.	Enneophthalmus. Lampetra. Muſtela.

BRANCHIOSTEGI. *Pinnæ* offa operculi. *Pinnæ* branch. ab membrana.

Lophius.	*Caput* magnitudine corporis. *Appendices* horizontaliter latera piſcis ambiunt.	Rana piſcatrix. Gracculus.
Cyclopterus.	*Pinna* ventrales in unicam circulatam concretæ.	Lumpus. *Lepus mar.*
Oſtracion.	*Pinna* ventrales nullæ. *Cutis* dura, ſæpe aculeata	Orbis div. ſp. Piſc. triangul. Attega. Hyſtrix. Oſtracion. Lagocephalus.
Baliſtes.	*Dentes* contigui maximi. *Aculei* aliquot robuſti in dorſo.	Grapernas. Hiſtrix. Capriſcus. *Caper.*

ACANTHOPTERYGII. *Pinnæ* oſſeæ, quarum quædam aculeatæ.

Gaſteroſteus.	*Membr. branch.* officulis 3. *Venter* lamina oſſea inſtr.	Aculeatus. Spinachia. Pungitius.
Zeus.	*Corpus* compreſſum. *Squama* ſubaſperæ.	Aper. Faber. *Gallus mar.*
Cottus.	*Membrana branch.* offic. 6. *Caput* aculeatum, corpore latius.	Cataphractus. Scorpio mar. Cottus. *Gobio ſ. capit.*
Trigla.	*Appendices* ad pinn. pect. articulatæ 2 vel 3.	Lyra. Gurnardus. Cuculus. Lucerna. Hirundo. Milvus. Mullus barb. & imberb.
Trachinus.	*Operula branch.* aculeata. *Cauda* vicini in vertice.	Draco. Araneus mar. Uranoſcopus.
Perca.	*Membr. branch.* officul. 7. *Pinna* dorſales. 2 vel 2.	Perca. Lucioperca. Cernua. Schraiſſer.
Sparus.	*Operula branch.* ſquamoſa. *Labia* dentes tegunt. *Dentes* molares obtuſi.	Salpa. Melanurus. Sparus. Sargus. Chromis. Monotrymus. Mæna. Smaris. Boops. Dentex. Erythrinus. Pagrus. Aurata. Canthurus.
Labrus.	*Labia* craſſa dentes teg. *Color* ſpeciofus.	Julis. Sacherius. Turdus diverſar. ſpecier.
Mugil.	*Membr. branch.* offic. 6. *Caput* totum ſquamoſum.	Mugil. *Cephalus.*
Scomber.	*Membr. branch.* offic. 7. *Pinna dorſi* 2 vel plures.	Glaucus. Amia. Scomber. Thynnus. Trachurus. *Saurus.*
Xiphias.	*Roſtrum* apice enſiformi. *Pinna ventralis* nullæ.	Gladius.
Gobius.	*Pinna* ventr. in 1 ſimpl. concr. *Squama* aſperæ.	Gob. niger. Jozo. Paganellus. *Aphya.*
Gymnotus.	*Membr. branch.* officul. 5. *Pinna* dorſalis nulla.	Carapo.
Muræna.	*Membr. branch.* offic. 10. *Tubuli* in apice roſtri. 2.	Anguilla. Conger. Fluta. Serpens mar.
Blennus.	*Pinnæ* ventr. conſtant oſſ. 2. *Caput* admodum declive.	Alauda non crift. & galer. Blennus. Gattorugine.
Gadus.	*Membr. branch.* offic. 7. *Pinna* dorſi 2. vel 3.	Aſellus diverſar. ſpecier. Merluccius. Ambles ædus. Mutiela. Egrefinus.
Pleuronectes.	*Membr. branch.* off. 6. *Oculi* ambo in eodem latere.	Rhombus diverſ. ſpecier. Paſſer. Limanda. Hippoglofſus. Buglofſi. Soles.
Ammodytes.	*Membr. branch.* offic. 7. *Pinna* ventr. nullæ.	Ammodytes. *Tobianus.*
Coryphæna.	*Membr. branch.* offic. 5. *Pinna* dorſi à capite ad caudam.	Hippurus. Pompilus. Novacula. Paſſer.
Echeneis.	*Stria* tranſverſæ, aſperæ, in ſquama capitis parte.	Remora.
Eſox.	*Membr. branch.* offic. 14.	Lucius. Belone. Acus maxima ſquamoſa.
Salmo.	*Membr. branch.* offic. 10-12. *Corpus* maculoſum.	Salmo. Trutta. Umbla. Carpio laculſr.
Oſmerus.	*Membr. branch.* offic. 7-8. *Dentes* in max. lingu. palat.	Eperlanus. *Spirinchus.* Saurus.
Coregonus.	*Membr. branch.* offic. 8-10. *Appendix* pinniformis.	Albula. *Lavaretus.* Thymallus. Osyrhynchus.
Clupea.	*Membr. branch.* offic. 8. *Venter* acutus ſerratus.	Harengus. Sprattus. Encrafficholus. Alofa.
Cyprinus.	*Membr. branch.* offic. 3. *Dentes* ad orificium ventriculi tantum.	Erythrophthal. Mugil. ſtgy. Brama. Balicus. Capito. Naſus. A. M. Carafſius. Cypr. nobilis. Tinca. Barbus. Rutilus. Alburnus. Leuciſcus. Phoxinus. Gobius fl.
Cobitis.	*Caput* compreſſum. *Pinna* dorſi & ventrales eidem à roſtro diſtantia.	Cobitis. Barbatula. Milgurn.
Syngnathus.	*Operula branch.* ex lamina 1. *Mandibulæ* interdum cinctæ.	Acus lumbr. Acus *Ariſtot.* Hippocampus.

V. INSECTA.

Corpus cruſta oſſea cutis loco tectum. *Caput* antennis inſtructum.

COLEOPTERA. *Ala* elytris duabus tectæ.

§. FACIES EXTERNA FACILE DISTING.

Blatta.	*Elytra* concava. *Ala* oblitæ. *Antennæ* truncatæ.	Scarab. tardipes. Blatta fœtida.
Dytiſcus.	*Pedes* poſtici remorum forma & uſu. *Ant.* ſetaceæ. *Sternum* apex bifurcus.	Hydrocantharus. Scarab. aquaticus.
Meloë.	*Elytra* mollia, flexilia, corpore breviora. *Ant.* moniliformes. *Os* articulis oleum fundens.	Scarab. majalis. Scarab. unchucidus.
Forficula.	*Elytra* brevillima, rigida. *Cauda* bifurca.	Staphylinus. Auricularia.
Notopeda.	Poſtum in dorſo *anſibi. Ant.* capillaceæ.	Scarab. eiaſticus.
Mordella.	*Cauda* aculeo rigido ſimplici armata. *Ant.* ſetaceæ, breves.	Negatur ab *Ariſtotele.*
Curculio.	*Roſtrum* prodnctum, teres, ſimplex. *Ant.* clavatæ in medio Roſtri poſitæ.	Curculio.
Buceros.	*Cornua* 1. ſimplex, rigidum, flexum. *Ant.* capitatæ, foliaceæ.	Rhinoceros. Scarab. monoceros.
Lucanus.	*Cornua* 2. ramoſi, rigida, mobilia. *Ant.* capitatæ, foliaceæ.	Cervus volans.

§. ANTENNÆ TRUNCATÆ.

Scarabæus.	*Ant.* clavatæ foliaceæ. *Cornua* nulla.	Scarab. pilularis. Melolontha. Dermeſtes.
Dermeſtes.	*Ant.* clavatæ horizontaliter perfoliatæ. *Corpus* planiuſculum, emarginatum.	Cantharus faſciatus.
Caſſida.	*Ant.* clavato-fabulatæ. *Clypeus* planus, antice rotundatus.	Scarab. clypeatus.
Chryſomela.	*Ant.* ſimplices, clypeo longiores. *Corpus* ſubrotundum.	Cantharellus.
Coccinella.	*Ant.* ſimplices, brevillimæ. *Corpus* hemiſphæricum.	Cochinella vulg.
Gyrinus.	*Ant.* ſimplices. *Corpus* breve. *Pedibus* poſtici ſubtus.	Pulex aquaticus. Pulex planarum.
Necydalis.	*Ant.* clavato-prodactæ. *Clypeus* angulus, rotundatus.	Scarabæo-formica.
Attalabus.	*Ant.* ſimplices, confractæ articulis orbiculatibus, præter ultim. globoſum.	Scarab. pretenſa.

§. ANTENNÆ SETACEÆ.

Cantharis.	*Clypeus* planus, margine undique promin. *Elytra* flexilia.	Cantharis *eſſic.*
Carabus.	*Clypeus* fere planus, marg. prominente. *Elytra* fragilia.	Cantharus fortidus. Cantharellus auratus.
Cicindela.	*Clypeus* cylindraceus vel teres. *Forceps* oris prominens.	Cantharus Marianus.
Leptura.	*Clypeus* ſubrotundus. *Pedes* longi. *Corpus* tenue acuminatum.	Scarab. tenuis.
Cerambyx.	*Clypeus* ad latera mucrone prominet. *Ant.* corpus longitudine æquant, vel ſuperant.	Capricornus.
Bupreſtis.	*Clypeus* ſuperne à punctis elevatis notatus.	Scarab. ſylvaticus.

ANGIOPTERA. *Ale* membrana duæ, elytris defitutæ.

Papilio.	*Roſtrum* ſpirale, *Ala* 4.	Papilio alis ereftis. Phyche - - - planis. Phalæna - - compreſſis.
Libellula.	*Cauda* ſetiformis. *Ala* 4. expanſæ.	Perla. Virgunculs.
Ephemera.	*Cauda* ſetoſa. *Ala* 4. erectæ.	Muſca Ephemera.
Hemerobius.	*Cauda* ſetoſa. *Ala* 4. compreſſæ.	Phryganea.
Panorpa.	*Cauda* cheliformis. *Ala* 2. *Roſtr.* corn.	Muſca ſcorpiuus.
Raphidia.	*Cauda* ſpinoſo-ſetacea. *Ala* 4. *Cap.* corn.	*Non deſcripta.*
Apis.	*Cauda* aculeo ſimplici. *Ala* 4.	Crabro. Vespa. Bombylius. Apis.
Ichneumon.	*Cauda* aculeo partito. *Ale* 4.	Ichneumon. Muſca tripilis.
Muſca.	*Stylus* ſub alis capitatus. *Ala* 2.	Muſcæ div. ſpec. Oeſtrum Pyr. Oeſtrum *Lapponum.* Tabanus. Cufex. Teredo nav. Tipula. Formica-leo.

HEMIPTERA. *Ale* elytris dehiscæ. Quibuſdam tantum individuis coniccifie.

Gryllus.	*Pedes* 6. *Ala* 4. *ſuperiores* craſſiores.	Gryllus domeſticus. Gryllo-talpa. Locuſta. Mantis.
Lampyris.	*Pedes* 6. *Clypeus* planus. *Ala* 4.	Cicindela.
Formica.	*Pedes* 6. *Ala* 4. *Cauda* aculeum condit.	Formica.
Cimex.	*Pedes* 6. *Ala* 4. cruciferæ. *Roſtrum* ſyſtlerme, rectum.	Cimex lectularius. Orſodachne. Tipula aquatica. Bruchus.
Notonecta.	*Pedes* 6. quorum *poſtici* remorum figura & uſu. *Ala* 4. cruciferæ.	Notonecta aquatica.
Nepa.	*Pedes* 4. *Prons* chelifera. *Al.* 4. crucif.	Scorpio aquat.
Scorpio.	*Pedes* 8. *Prons* chelifera, ſculeata. *Ala* 4. lxæ.	Scorpio terreſtris.

APTERA. *Ale* nullæ.

Pediculus.	*Pedes* 6. *Antennæ* capite breviores.	Pediculus humanus. Ped. avium. Ped. piſcium. Ped. pollinarius.
Pulex.	*Pedes* 6. ſaltatrices.	Pulex vulgaris.
Monoculus.	*Pes* 1. *Antenna* biſida;	Pulex arborefc. *Surum. Monoculus Brail. Apus Briſh.*
Acarus.	*Pedes* 8. articulis 8 conſtantes, *Oculi* 2. *Ant.* minimæ.	Ricinus. Scorpio - araneus. Pedic. inguinalis. Pedic. Scarabæi. Pedic. Scabiei. Araneus cocciueus.
Araneus.	*Pedes* 8. *Oculi* communiter 8.	Araneus Tarantula. Phalangium.
Cancer.	*Pedes* 12. *priores* cheliformes,	Cancer. Aſtacus. Paguras. Squilla. Mant. Bremita. Gammarus.
Oniſcus.	*Pedes* 14.	Aſellus aquat.
Scolopendria.	*Pedes* 20. & ultra.	Aſellus *Gſſius.* Aſellus aquat. Scolop. terreſtris. Scolop. marina. Julus.

VI. VERMES.

Corporis *Muſculi* ab una parte baſi cuidam ſolidæ affixi.

REPTILIA. Nuda, unubus deſtituta.

Gordius.	*Corpus* filiforme, teres, ſimplex.	Seta aquatica. Vena Medina.
Tænia.	*Corpus* faſciatum, planum, articulatum.	Lumbricus longus.
Lumbricus.	*Corpus* teres, annulo prominenti cinctum.	Inteſtinum terræ. Lumbricus latus. Aſcaris.
Hirudo.	*Corpus* inferne planum, ſuperne convex. tentaculis deſtitutum.	Sanguiſuga.
Limax.	*Corpus* inferne planum, ſuperne conv. tentaculis inſtructum.	Limax.

TESTACEA. Habitaculo lapideo inſtructa.

Cochlea.	*Teſta* univalvis, ſpiralis, unilocularis.	Helix. Labyrinthus. Volura. Cochlea varia. Buccinum. Lyra. Turbo. Caſſida. Strombus. Fiſtula. Terebellum. Murex. Purpura. Aporrhais. Nerita. Trochus.
Nautilus.	*Teſta* univalvis, ſpiralis, multilocularis.	Nautilus. Orthoceras, Lituus.
Cypræa.	*Teſta* univalvis, convoluta, rima longitudinali.	Concha Veneris. Porcellana.
Haliotis.	*Teſta* univalvis, patula, leviter concava, perforata, ad angulum ſpiralis.	Auris marina.
Patella.	*Teſta* univalvis, concava, ſimplex.	Patella.
Dentalium.	*Teſta* univalvis, teres, ſimplex.	Dentalium. Entalium. Tubus vermicul.
Concha.	*Teſta* bivalvis.	Mytulus. Vulva marina. Pholas. Bucardium. Fetra. Chama. Solenes. Telina. Flion. Oſtrea. Pecten. Mitelis. *Pomer.*
Lepas.	*Teſta* multivalvis. *Valvulæ* duabus plures	Concha anatifera. Verruca teſtudin. Balanus marinus.

ZOOPHYTA. Animalia denuda.

Tethys.	*Corpus* forma variabile, molle, nudum.	Tethys. Holothurium. Fenna marina.
Echinus.	*Corpus* ſubrotundum, teſta tectum, aculeis armatum.	Echinus marinus.
Aſterias.	*Corpus* radiatum, corio tectum, ſcabrum.	Stella marina. Stella oligarum. St. pentadinoides. St. polyfadinoid.
Meduſa.	*Corpus* orbiculatum, gelatinoſum, ſubtus filamentoſum.	Urtica marina. Urt. vermiformis. Urt. crista. Urt. altrophyta.
Sepia.	*Corpus* oblongum, interne oſſeum, antrtius octo artubus donatum.	Sepia. Loligo,
Microcoſmus.	*Corpus* variis heterogeneis tectum.	Microcoſm. marin.

Reptilien rechnet), bezeichnet er ab der 10. Auflage von 1758 als ›Mammalia‹; die erste Ordnung dieser Klasse wird dann zu den ›Primates‹ und die erste Spezies erhält den Namen Homo sapiens. Die binäre Nomenklatur wird in der ersten Auflage nicht direkt verwendet, sondern ergibt sich erst aus der Zusammenziehung der Namen in der zweiten und vierten Spalte. Die oberste Einteilung in sechs Klassen behält das System bis zu seiner letzten, der 13. revidierten Auflage von 1788 (aus Linné, C. von (1735). Systema naturae: [10]).

In Linnés ›Systema naturae‹ bildet die systematische Kategorie der *Klasse* innerhalb der drei Reiche die oberste Ebene. In einer einzigen Klasse zusammengefasst werden in Linnés System alle Pflanzen ohne deutlich erkennbare Blüten, d.h. die Pilze, Algen, Moose und Farne; Linné führt für diese Klasse 1735 die Bezeichnung ***Cryptogamia*** ein (vgl. Tab. 275).[78] Die den Kryptogamen gegenübergestellten Klassen von Pflanzen mit deutlich sichtbaren Blüten fasst Linné als *Publicae* zusammen. J.-F.B. de Saint-Amans benutzt für sie 1791 erstmals den Ausdruck ***Phanerogamen*** (»plantes, végétaux phanerogames«)[79]; bekannt wird diese Bezeichnung durch die Verwendung bei E.P. Ventenat im Jahr 1799[80]. Seit der Begriffsprägung durch K. Goebel im Jahr 1882 werden die Phanerogamen meist als ***Spermatophyta*** (Samenpflanzen) bezeichnet (Goebel spricht von »Spermaphyta«[81]). Die Spermatophyta sind durch das Vorhandensein einer ***Samenanlage*** ausgezeichnet, aus der sich nach der Befruchtung der Same entwickelt und die aus einem Sporenbehälter (Sporangium der Megasporen) und deren Hülle (Integument) besteht. In einem noch nicht streng terminologischen Sinn erscheint das Wort ›Samenanlage‹ Ende des 18. Jahrhunderts, zuerst 1783 in einer Übersetzung eines Ausdrucks von C. de Bonnet durch J. Hedwig (»Geoffroy nimmt an, daß die befruchtende Materie der Pflanzen, der Blumenstaub sey, und vermittelst dem Griffel zu den Saamenanlagen komme«[82]; bei Bonnet 1774: »embryons«[83]); terminologisch wird das Wort seit Mitte des 19. Jahrhunderts verwendet[84].

A.-L. de Jussieu gliedert in seinem großen Werk von 1789 über die Gattungen der Pflanzen, die nach »natürlichen Ordnungen« gegliedert sind, die Pflanzen in die drei großen Gruppen der *Acotyledones* (Algen, Pilze, Moose, Farne), *Monocotyledones* und *Dicotyledones*. Die Unterscheidung von ein- und zweikeimblättrigen Pflanzen liegt auch bereits dem einhundert Jahre zuvor erschienen System J. Rays zugrunde, allerdings gliedert Ray, der antiken Tradition folgend, die Pflanzen darüber noch in die Gruppen der Bäume, Sträucher und Kräuter (vgl. Tab. 275). De Jussieu unterteilt die zweikeimblättrigen Pflanzen weiter nach der Anzahl der Blütenblätter in Apetalae, Monopetalae und Polypetalae und schließlich nach der Stellung des Fruchtknotens (vgl. Tab. 275).[85] Insgesamt werden in diesem Werk 1754 Gattungen unterschieden. Von anderen Autoren werden diese Bezeichnungen de Jussieus übernommen.

Nicht an den Geschlechtsorganen, sondern vielmehr an der Gliederung des vegetativen Körpers in Sproßachse, Wurzel und Blatt (»Cormus«) orientiert, ist die Einteilung der Pflanzen in ***Cormophyten*** (»Gefäßpflanzen«; d.i. Samenpflanzen, Farne und z.T. Moose) und ***Thallophyten*** (»Lagerpflanzen«; d.i. Pilze, Algen, später auch viele Moose), die S. Endlicher 1836 einführt (vgl. Tab. 275).[86] Die Moos- und Farnpflanzen sowie die Samenpflanzen werden seit A. Engler (1887) als ***Embryophyta***[87] und später als ***Embryobionta***[88] zusammengefasst.

In erster Linie auf der Basis der Fortpflanzungsart und der Farbstoffzusammensetzung unterscheidet R. von Wettstein 1901-08 für das Pflanzenreich sieben »Stämme«: Myxophyta (Schleimpilze), Schizophyta (Bakterien), Zygophyta (einzellige Algen), Euthallophyta (ein- und mehrzellige Algen), Phaeophyta (Braunalgen), Rhodophyta (Rotalgen) und Cormophyta (die höheren Pflanzen, d.h. die Samenpflanzen, Farne und Moose).[89]

In dem verbreiteten ›Lehrbuch der Botanik‹, das in der ersten Auflage von 1894 E. Strasburger herausgibt, werden anfangs die beiden »Abteilungen« der »Cryptogamen« und »Phanerogamen« unterschieden (parallel zur Einteilung der Allgemeinen Botanik in die beiden »Abteilungen« der Morphologie und Physiologie).[90] Die taxonomische Kategorie der »Abteilung« entsteht aber nicht aus den Gliederungseinheiten eines Lehrbuchs, sondern wird bereits zuvor in rein systematischer Hinsicht für eine hohe taxonomische Rangstufe verwendet, z.B. 1876/83 von A.W. Eichler für die fünf Gruppen der Thallophyten, Bryophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen sowie 1892 von A. Engler für die obersten vier Taxa seines Systems (vgl. Tab. 275).[91] Im ›Strasburger‹ bilden später die »Thallophyta« (Bakterien, Algen, Pilze und Flechten), »Bryophyta« (Moose) und die »Pteridophyta« (Farne) zusammen die erste und die »Spermatophyta« (Samenpflanzen) die zweite »Abteilung« der speziellen Botanik. Ab der 22. Auflage von 1944 werden die vier Abteilungen der Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta und Spermatophyta unterschieden (aus dem Abschnitt über die Allgemeine Botanik verschwindet dagegen die Bezeichnung ›Abteilung‹; die Botanik wird insgesamt in vier »Teile« gegliedert: »Morphologie«, »Physiologie«, »Systematik« und »Pflanzengeographie«; von »Abteilungen« ist nur noch in der Systematik die Rede). Den Status von Abteilungen behalten die Bryophyta, Pteridophyta und Spermatophyta bis zur 34. Auflage des ›Strasburger‹ von 1998 bei (Bearbeiter F. Ehrendorfer), allein die »Thallophyten« werden in dieser Auflage in vierzehn nebeneinanderstehende Abteilungen eingeteilt. Daneben führt Ehrendorfer bereits in der 32. Auflage des ›Lehrbuchs der Botanik‹ von 1983 die Kategorie des *Organisationstyps* ein (↑Ty-

pus). Organisationstypen sind für Ehrendorfer Organismengruppen, »die zwar nicht notwendigerweise verwandt sind, aber in Merkmalen ihrer äußeren (d.h. morphologischen) bzw. auch inneren (d.h. anatomischen und cytologischen) Organisation weitgehend übereinstimmten. Organisationstypen entsprechen vielfach Entwicklungs- bzw. Organisationsstufen und spiegeln dann die im Verlaufe der Evolution mehrfach unabhängig vollzogenen Anpassungen an die hauptsächlichen Lebensbedingungen auf unserer Erde und die allgemeine Höherentwicklung der Organismen wider«.[92] Ehrendorfer unterscheidet in der 32. bis 34. Auflage des ›Strasburger‹ für die Botanik sieben Organisationstypen: Bakterien, Prokaryotische Algen, Eukaryotische Algen, Schleimpilze, Pilze, Flechten sowie Moose und Gefäßpflanzen (Embryophyta: Farne und Samenpflanzen). J.W. Kadereit gliedert das System des ›Strasburger‹ in der 35. Auflage von 2002 und in der 36. Auflage von 2008 in drei »Reiche« oder »Domänen«: die Bacteria, Archaea und Eucarya (er folgt darin also C. Woese; s.u.). Die Eucarya setzen sich aus sieben Unterreichen zusammen, das letzte der Grünen Pflanzen (Chlorobionta) besteht aus zwei Abteilungen, die Chlorophyta und Streptophyta, letztere umfassen 13 Unterabteilungen, eine davon bildet das Taxon der Samenpflanzen.[93] Auch die nicht-phylogenetische Kategorie des Organisationstyps behält Kadereit bei. Im Gegensatz zu Ehrendorfer ordnet Kadereit 2008 auch die Organisationstypen in einem hierarchischen System an; so werden sowohl die Embryophten (Moose, Farne und Samenpflanzen) als auch die Tracheophyten (Farne und Samenpflanzen) wie die Pteridophyten (Farne) als ›Organisationstypen‹ bezeichnet.[94]

Großgliederungen des Tierreichs

Die Tiere gliedert Linné 1735 in die sechs Klassen der Vierfüßer (»Quadrupedia«), Vögel (»Aves«), Reptilien und Amphibien (»Amphibia«), Fische (»Pisces«), Insekten (»Insecta«) und Würmer (»Vermes«; einschließlich der Zoophyten) (vgl. Tab. 276).[95] Bis zur letzten Auflage der ›Systema naturae‹ von 1788 bleibt diese oberste Einteilung erhalten (nur die Bezeichnung der ersten Klasse ändert sich in der zehnten Auflage von 1758 zu ›Mammalia‹). In der ersten Auflage von 1735 gibt Linné die Namen von 549 Tierarten; in der zehnten Auflage von 1758 sind es 4387; und in seiner zwölften Auflage von 1766 rund 5890 Arten.

An die Stelle der alten aristotelischen Zweiteilung der Tiere in Bluttiere und blutlose Tiere (vgl. Tab. 273) tritt am Ende des 18. Jahrhunderts eine andere Unterscheidung, nämlich die – in Linnés ›Systema naturae‹ bereits angelegte[96] – Differenzierung zwischen

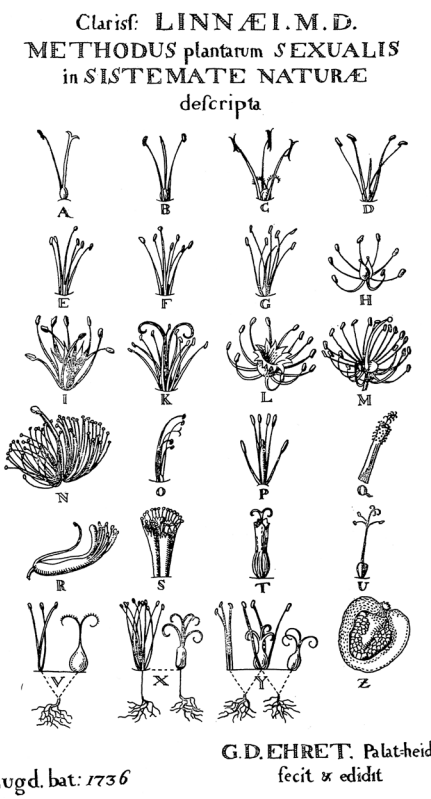


Abb. 518. Linnés Sexualsystem zur Klassifikation von Pflanzen anhand ihrer Blüten: Die Anzahl und Anordnung der Staubfäden legt die »Klassen« des Systems fest; die Anzahl der Stempel die »Ordnungen« innerhalb der Klassen (Zeichnungen zur Illustration von Linnés Sexualsystem aus einem Einblattdruck von G.D. Ehret, Leiden 1736) (aus Linné, C. von (1736/54). Genera plantarum, Reprint Weinheim 1960).

Wirbeltieren und *wirbellosen Tieren*. Bei A.J.G.C. Batsch findet sich dies 1788 angekündigt durch die Einteilung der Tiere in die beiden großen Gruppen der »Knochenthiere« (»Ossea«, mit den vier Klassen der »Säugthiere«, »Vögel«, »Amphibien« und »Fische«)[97] und der »Schaalenthiere« (»Crustacea«, mit den zwei Klassen der Insekten und Würmer)[98]. Eine terminologische Unterscheidung zwischen beiden Gruppen führt auch A.N. Duchesne 1795 mit den Bezeichnungen ›Wirbeltiere‹ (»vertebrosa animalia«) und ›Wirbellose‹ (»invertebrosa«) ein.[99]

G. Cuvier, der führende vergleichende Anatom seiner Zeit, gliedert zu Beginn des 19. Jahrhunderts die Tiere in vier große Gruppen, denen jeweils Typen zugrundeliegen, nach denen alle Organismen gebaut seien (»j'ai trouvé qu'il existe quatre formes principales, quatre plans généraux, d'après lesquels

Theophrast (ca. 300 v.C.)	J. Ray (1686)	Linné (1735)	de Jussieu (1789)	Endlicher (1836)
Kräuter	Arbor [Baum]	Publicæ	Acotyledones (Fungi,	Thallophyta
Halbsträucher	Frutex [Strauch]	Monoclinia	Algæ, Hepaticæ,	Protophyta
Sträucher	Suffrutex [Halbstr.]	Diffinitas	Musci, Filices, Naiades)	Algae
Bäume	Herba [Kraut]	Indifferentissima	Monocotyledones	Lichenes
	Imperfectæ	Monandria	Stamina hypogyna	Hysterophyta
	Fungi	Diandria	Stamina perigyna	Fungi
	Algæ	Triandria	Stamina epigyna	Cormophyta
	Musci	Tetrandria	Dicotyledones	Acrobrya
	Perfectiores	Pentandria	Apetalae	Anophyta
	Minutissimo	Hexandria	Stamina epigyna	Hepaticae
	Majore (Pl. seminal.)	Heptandria	Stamina perigyna	Musci
	Bifolia	Octandria	Stamina hypogyna	Protophyta
	Imperfecto	Enneandria	Monopetalae	Equiseta
	Perfecto	Decandria	Corolla hypogyna	Filices
	Unifolia	Dodecandria	Corolla perigyna	Hydropterides
	Imperfecto	Isocandria	Corolla epigyna	Selagines
	Perfecto	Polyandria	antheris connatis	Zamiae
		Subordinatio	antheris distinctis	Hysterophyta
		Didynamia	Polypetalae	Rhizantae
		Tetradynamia	Stamina epigyna	Amphibrya
		Affinitas	Stamina hypogyna	Acramphibrya
		Monadelphia	Stamina perigyna	Gymnospermae
		Diadelphia	Diclines irregulares	Apetalae
		Polyadelphia		Gamopetalae
		Syngenesia		Dialypetalae
		Gynandria		
		Diclinia		
		Monoecia		
		Dioecia		
		Polygamia		
		Clandestinæ		
		Cryptogamia		

Tab. 275. Obere Einteilungen des Pflanzenreichs.

tous les animaux semblent avoir été modelés«).[100] Cuvier bezeichnet seine vier Gruppen als ›Abteilungen‹ (»divisions«) oder ›Verzweigungen‹ (»embranchemens«[101]) und gibt ihnen 1817 folgende Namen: *Animalia vertebrata* (Wirbeltiere), *Animalia mollusca* (Weichtiere), *Animalia articulata* (Gliedertiere) und *Animalia radiata* (radiärsymmetrische Tiere, z.B. viele »Zoophyten«).[102] Cuvier rechtfertigt seine Einteilung damit, dass sie auf dem Nervensystem der Tiere beruhe und dieses im Grunde »das Ganze Tier« sei, insofern die anderen Systeme nur existierten, um diesem zu dienen (»Le système nerveux est le même dans chaque forme; or, le système nerveux est au fond tout l'animal; les autres systèmes ne sont là que pour le servir ou pour l'entretenir«).[103] 1795 schlägt Cuvier bereits eine Einteilung der Gruppe der »Würmer« in sechs Klassen vor: Weichtiere, Krebstiere, Insekten, Würmer, Stachelhäuter und Zoophyten.[104]

Eine feine Unterteilung der Gruppe der Wirbellosen gibt auch J.B. de Lamarck 1815-22.[105] Er unterscheidet bereits 1809 vierzehn Klassen von Tieren (vgl. Tab. 276; ↑Phylogenese: Abb. 380): Infusorien, Polypen, Radiaten, Würmer, Insekten, Spinnentiere, Krebstiere, Anneliden, Cirripeden, Mollusken und die vier Wirbeltierklassen, die auch Cuvier kennt: Fische, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Die Untergliederung der Gruppe der »Reptilien« – bzw. »Amphibien« bei Linné – in Kriechtiere (»Pholidoten«: »Schuppentiere«) und Lurche (»Batrachier«: »Frösche«) vollzieht B. Merrem 1820.[106]

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden verschiedene Versuche unternommen, die Taxonomie nicht als bloße beschreibende Wissenschaft der Vielfalt der Organismen zu verstehen, sondern in der Systematik der Organismen eine gesetzmäßige Ordnung zu erkennen. W.S. MacLeay schlägt 1819-21

Eichler (1876/83)	Engler (1892)	Wettstein (1901-08)	Harder (1958)	Kadereit (2008)
Cryptogamae	Myxothallophyta	Myxophyta	Bacteriophyta	Acrasiobionta
Thallophyta	Myxomycetes	Schizophyta	Cyanophyta	Myxobionta
Algae	Euthallophyta	Zygophyta	Phycophyta	Myxomycota
Fungi	Schizophyta	Euthallophyta	Chlorophyta	Plasmodiophorom.
Bryophyta	Dinoflagella	Phaeophyta	Chrysophyta	Mycobionta
Hepaticae	Bacillariales	Rhodophyta	Pyrrophyta	Chytridiomycota
Musci	Gamophyceae	Cormophyta	Euglenophyta	Zygomycota
Pteridophyta	Fungi	Archaegoniatae	Phaeophyta	Glomeromycota
Equisitinae	Embryophyta zoidiog.	Bryophyta	Rhodophyta	Ascomycota
Lycopodinae	Bryophyta	Pteridophyta	Mycophyta	Basidiomycota
Filicinae	Pteridophyta	Anthophyta	Myxomycotaphyta	Glaucobionta
Phanerogamae	Embryophyta siphon.	Gymnospermae	Eumycophyta	Rhodobionta
Gymnospermae	Gymnospermae	Angiospermae	Bryophyta	Heterokontobionta
Cycadaceae	Angiospermae	Dicotyledones	Pteridophyta	Labyrinthulomyc.
Coniferae		Monocotyledones	Spermatophyta	Oomycota
Gnetaceae			Gymnospermae	Cryptophyta
Angiospermae			Angiospermae	Dinophyta
Monocotyleae				Haptophyta
Dicotyleae				Heterokontophyta
				Chlorobionta
				Chlorophyta
				Streptophyta

Tab. 275. Forts.

z.B. ein quinäres System vor, das in der zirkulären Anordnung von Taxa in Fünfergruppen besteht.[107] Mit der Fundierung der Taxonomie in einer Phylogenetik werden diese Vorstellungen überwunden.

Nachdem C.T. von Siebold 1848 die Gruppe der Protozoen aufstellt und Insekten, Spinnen und Krebse als Arthropoden zusammenfasst[108] und R. Leuckart die Zoophyten in die Gruppe der Coelenterata und Echinodermata einteilt (vgl. Tab. 276)[109], lautet die Gliederung des Tierreiches bei C. Gegenbaur (1859): Protozoa, Coelenterata, Echinodermata, Vermes, Arthropoda, Mollusca und Vertebrata.[110] Bis zum Ende des Jahrhunderts ändert sich an dieser Einteilung wenig: Die gleichen sieben »Stämme« unterscheidet R. Hertwig 1892 in seinem ›Lehrbuch der Zoologie‹.[111]

E. Haeckel nimmt 1866 – ebenso wie zuvor J. Hogg und andere (↑Einzeller) – von der traditionellen Zweiteilung der Vielfalt der Organismen in Tiere und Pflanzen Abstand und stellt diesen beiden Gruppen mit den *Protisten* eine dritte an die Seite. Diese dritte Einheit ist im Wesentlichen eine Restgruppe, die solche Organismen umfasst, die sich nicht den Pflanzen oder Tieren zuordnen lassen und besteht v.a. aus einzelligen Formen. Die Einteilung des Systems der Tiere folgt bei Haeckel weitgehend der Gegenbaurs. Er unterscheidet die beiden »Hauptabtheilungen« der *Protozoen* oder *Urthiere* und der ***Metazoen*** oder *Darmthiere*.[112] Bei den Pflanzen unterscheidet er sechs »Stämme«: Archephyta (Urpflanzen), Floridea (Rotalgen), Fucoidea (Braunalgen), Characeae (Armleuchter-Pflanzen), Inophyta (Faserpflanzen, d.h. Pilze und Flechten) und Cormophyta (Stockpflanzen, d.h. Moose, Farne und Samenpflanzen). Seit den frühen 1880er Jahren wird den einzelligen *Protophyten* (↑Einzeller) die Gruppe der mehrzelligen Pflanzen oder ***Metaphyten*** gegenübergestellt.[113]

Weil sie von den großen Gruppen ausgehen, stellen diese Einteilungen alle »Abwärtsklassifikationen« (s.o.) dar.[114] Der Höhepunkt der Versuche, eine Gliederung der Reiche der Organismen in große Gruppen vorzunehmen, also der Makrotaxonomie, liegt im Zeitraum von der Mitte des 18. bis zum Ende des 19. Jahrhunderts. Ab den 1880er Jahren kommt es zu einem Niedergang der makrotaxonomischen Forschung, die u.a. durch die Einsicht motiviert ist, klare und übersichtliche Klassifikationen nicht begründet geben zu können. Auch die Forderung, die Klassifikation auf der Phylogenese zu begründen, führt zu erheblichen methodischen Schwierigkeiten, denn die Phylogenese lässt sich nicht direkt beobachten. Die Taxonomen haben mit dem Zirkel zu kämpfen, die systematische Klassifikation auf der Phylogenese begründen zu wollen, die Phylogenese aber doch nur ausgehend von der Klassifikation rekonstruieren zu können.[115]

Aristoteles (ca. 340 v.C.)	Linné (1735)	Lamarck (1809)	Cuvier (1817)	von Siebold (1848)	Leuckart (1848)
Mensch	Quadrupedia	Mammalia	Vertebrata	Vertebrata	Vertebrata
Lebendgebärer					
Wale					
Vögel	Aves	Aves			
Eierleg. Vierb.	Amphibia	Reptilia			
Fische	Pisces	Pisces			
Kerbtiere	Insecta	Insecta	Articulata	Arthropoda	Arthropoda
Krustentiere		Crustacea			
		Arachnida			
		Cirripedia			
Weichtiere	Vermes	Annelida		Vermes	Vermes
Schaltiere		Mollusca	Mollusca	Mollusca	Mollusca
		Vermes			
		Radiata	Radiata	Zoophyta	Echinodermata
		Polypen			Coelenterata
		Infusoria		Protozoa	[Infusoria]

Tab. 276. Oberste Einteilungen des Tierreichs (erweitert nach einem Vorbild von Locy, W.A. (1908). Biology and its Makers: 138).

Im 20. Jahrhundert führt die Entdeckung immer weiterer Tierformen zu einer zunehmenden Unübersichtlichkeit der taxonomischen Systeme. Sowohl im makroskopischen als auch im mikroskopischen Bereich werden neue Tierstämme beschrieben (z.B. 1937 die Pogonophora und 1956 die Gnathostomulida; ↑Diversität: Tab. 50).

Der zunehmende Einsatz zytologischer, molekularbiologischer und biochemischer Methoden zu Zwecken der Systematik eröffnet ganz neue Möglichkeiten der Rekonstruktion der Stammesgeschichte. Den Grundgedanken der Rekonstruktion der Stammesgeschichte ausgehend von molekularbiologischen Daten formuliert F. Crick 1958: »Biologists should realize that before long we shall have a subject which might be called ›protein taxonomy‹ – the study of amino acid sequences of proteins of an organism and the comparison of them between species. It can be argued that these sequences are the most delicate expression possible of the phenotype of an organism and that vast amounts of evolutionary information may be hidden away within them«.[116] Pionierarbeiten der *Protein-Taxonomie*, die von der Aminosäuresequenz komplexer Moleküle ausgeht, sind in den frühen 1960er Jahren: E. Margoliashs (1963) vergleichende Untersuchung des Cytochrom C-Moleküls bei sehr unterschiedlichen Organismen (↑Phylogenese: Abb. 394)[117] und E. Zuckerkandls und L. Paulings (1965) Ableitung von phylogenetischen Verhältnissen bei Primaten ausgehend von Daten des Hämoglobins[118]. Die molekularbiologischen Daten bringen aber auch das Problem mit sich, dass die verschiedenen Methoden vielfach nicht in einem einheitlichen System konvergieren.[119]

Prokaryoten und Eukaryoten

In Bezug auf die oberste Einteilung der Organismen wird Haeckels Dreiteilung in Pflanzen, Tiere und Protisten überholt, insofern die Bakterien als eine vierte Gruppe aus den Protisten ausgegliedert werden. Diese Ausgliederung führt zu einer Zweiteilung des Systems auf oberster Ebene, die bereits in den 1920er Jahren vorgeschlagen wird: Der französische Protistenforscher É. Chatton führt 1925 – zunächst wenig beachtet – eine Einteilung der Einzeller auf zytologischer Grundlage durch, indem er die beiden Gruppen der ***Prokaryoten*** (»Procaryotes«, Bakterien, Blaualgen und Spirochaeten) und ***Eukaryoten*** (»Eucaryotes«; alle Protisten mit einem Kern) unterscheidet (vgl. Abb. 519; die beiden Ausdrücke verwendet Chatton nur in zwei Abbildungen).[120] Die Abgrenzung der komplex gebauten mehrzelligen Organismen von den Bakterien, der später hauptsächlich als ›Prokaryoten‹ beschriebenen Gruppe, bildet dabei allerdings überhaupt nicht das Ziel der Untersuchungen Chattons; ihm geht es vielmehr um die Evolution der einzelligen Flagellaten.[121] Die mehrzelligen Pflanzen und Tiere rechnet Chatton erst 1938 zu den Eukaryoten (»Eucaryotes (ensemble qui embrasse aussi les Végétaux et les Métazoaires)«).[122]

Als Zweiteilung innerhalb der Protisten wird die Unterscheidung von A. Lwoff in den 1930er Jahren übernommen (»*Protistes Procaryotes*, dépourvus de noyau défini et de mitochondries individualisées:

Claus (1880)	Kaestner (1954)	Remane et al. (1976)	Siewing et al. (1985)	Westheide et al. (2006)
Protozoa	Protozoa	Protozoa	Protozoa	Einzell. Eukaryota
Rhizopoda	Cytomorpha	Flagellata	Sarcomastigophora	Microspora
Infusoria	Cytoidea	Rhizopoda	Labyrinthomorpha	Archamoeba
Coelenterata	Metazoa	Sporozoa	Apicomplexa	Tetramastigota
Spongiaria	Mesozoa	Cnidosporidia	Microspora	Euglenozoa
Cnidaria	Parazoa	Ciliata	Ascetospora	Heterolobosa
Echinodermata	Eumetazoa	Metazoa	Myxozoa	Dictyostela
Vermes	Coelenterata	Porifera	Ciliophora	Protostela
Platyhelminthes	Cnidaria	Cnidaria	Metazoa	Myxogastra
Nemathelminthes	Ctenophora	Ctenophora	Placozoa	Chromista
Annelides	Bilateria	Coelomata	Porifera	Alveolata
Rotatoria	Protostomia	Protostomia	Cnidaria	Chlorophyta
Arthropoda	Kamptozoa	Tentaculata	Ctenophora	Choanoflagellata
Mollusca	Priapulida	Sipunculida	Coelomata	Acetospora
Molluscoides	Nemathelminth.	Scolecida	Archicoelomata	Myxozoa
Bryozoa	Plathelminthes	Mollusca	Chordata	Metazoa
Brachiopoda	Nemertini	Articulata	Spiralia	Parazoa
Tunicata	Mollusca	Deuterostomia		Porifera
Vertebrata	Sipunculida	Chaetognatha		Placozoa
	Annelida	Hemichordata		Mesozoa
	Onychophora	Echinodermata		Diploblast. Eumet.
	Linguatulida	Chordata		Bilateria
	Tardigrada			
	Arthropoda			
	Tentaculata			
	Deuterostomia			
	Enteropneusta			
	Echinodermata			
	Chaetognatha			
	Chordata			

Tab. 276. Forts.

Bactéries et forms affines«; »*Protistes Eucaryotes*, pourvus d'un noyau et de mitochondries«).[123]

Allgemein anerkannt wird die Zweiteilung des Systems der Organismen in die beiden Gruppen der Prokaryoten (»prokaryotes«) und Eukaryoten (»eukaryotes«) erst in den 1960er Jahren. Der kanadische Bakteriologe R.Y. Stanier, der viel für die Etablierung der Begriffe beiträgt, bezieht die Unterscheidung anfangs auf zwei Typen von Zellen (und nicht auf taxonomische Einheiten): Er unterscheidet einen eukaryotischen und einen prokaryotischen Typ (»eucaryotic and procariotic type«[124]): »there are two quite different kinds of cells among existing organisms. The more highly evolved type, which we shall term the *eucaryotic cell*, is the unit of structure in all *plants* and *animals* and in several large groups of protists: *fungi*, *protozoa*, and *most algae*. A much simpler kind of cell, which we shall term the *procaryotic cell*, is the unit of structure in *all bacteria* and in one group of algae, the *blue-green algae*«[125]. Erst im Anschluss daran verbreitet sich die Rede von Eukaryoten und Prokaryoten als Taxa.[126]

In der deutschen Schreibung etabliert sich neben der englischen Version ›Prokaryot‹/›Eukaryot‹ auch die Version ›Prokaryont‹/›Eukaryont‹. G. Wagner und T. Börner empfehlen 1977 aus philologischer Sicht auch für das Deutsche die Schreibung ›Prokaryot‹/›Eukaryot‹ (wegen der Herleitung von dem griechischen Adjektiv ›καρυοτός‹ »kernartig«).[127]

Von vier zu fünf Reichen

Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts ist eine Vierteilung des taxonomischen Systems in die Gruppen der Bakterien, Einzeller, Pflanzen und Tiere verbreitet (vgl. Tab. 277). Diese Vierteilung findet sich u.a. 1938 bei H.F. Copeland[128], 1948 bei W. Rothmaler und 1970 bei F.A. Barkley[129]. Rothmaler unterscheidet 1948 die Gruppen der kernlosen *Anucleobionta* (u.a. die Bakterien), die einzelligen oder thallosen *Protobion-*

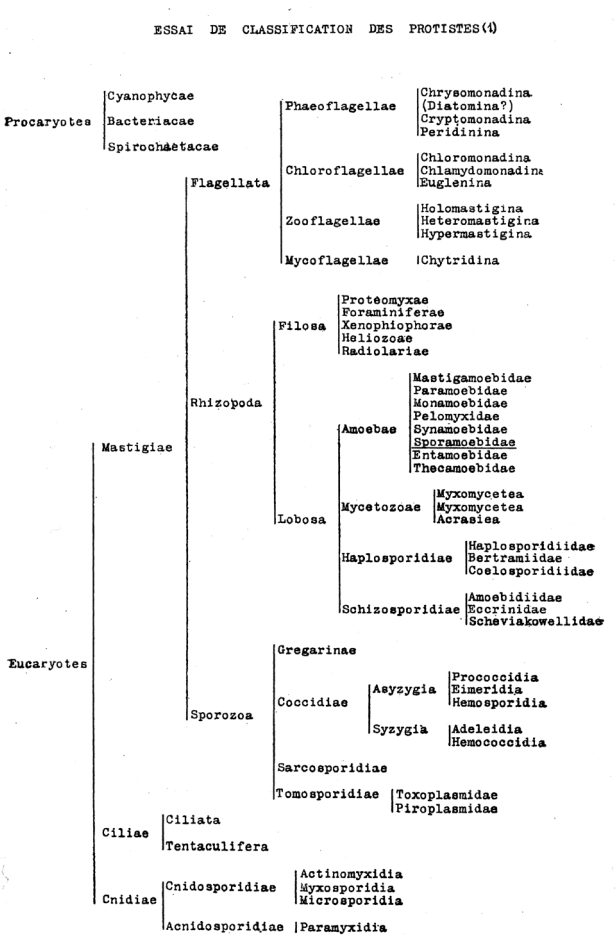


Abb. 519. Erste Gegenüberstellung von Prokaryoten und Eukaryoten in einer Übersicht über die Protisten (Einzeller) aus dem Jahr 1925. Zu den Prokayryoten werden – wie auch später allgemein üblich – die Bakterien (einschließlich der Spirochäten) und Blaualgen gerechnet; noch nicht enthalten sind allerdings die Pflanzen und Tiere (aus Chatton, E. (1925). Pansporella perplexa. Ann. Sci. Nat. Zool. 8, 5-85: 76).

ta (Einzeller, Algen, Pilze, Flechten), die vielzelligen *Cormobionta* (Pflanzen mit Spaltöffnungen) und die vielzelligen *Gastrobionta* (Tiere mit Magen-Darm-Kanal).[130] Eine scharfe Trennung der Einzeller von den niederen Pflanzen ist nach Rothmaler nicht möglich; er betrachtet die vier Reiche als *Organisationstypen* (↑Typus).

R.H. Whittaker macht aus diesen vier Gruppen 1969 fünf, indem er für die Pilze ein eigenes »Reich« schafft, das neben den anderen vier steht.[131] Whittakers Ziele in seiner Klassifikation sind allerdings nicht auf ein streng genealogisches System gerichtet, sondern enthalten die Absicht, auch die unterschiedlichen Lebensformtypen der Organismen abzubilden: Den drei fundamentalen Weisen der Ernährung: Photosynthese, Absorption und Ingestion – er bezeichnet sie auch als Produktion, Reduktion und Konsumtion und spricht von »funktionalen Reichen« –, ordnet er die drei Gruppen der Pflanzen, Pilze und Tiere zu. Diese drei Ernährungsweisen, die Whittaker als drei Richtungen der Evolution interpretiert, sollen sich aus der in ihrer Ernährungsweise noch nicht festgelegten Gruppe der Protisten (einschließlich der Bakterien) entwickelt haben (vgl. Abb. 520).[132]

Die von Whittaker vertretene Fünfteilung des Systems der Lebewesen findet viele Anhänger.[133] Die weitere Unterteilung dieser Gruppen ist allerdings uneinheitlich. L. Margulis und K.V. Schwartz unterscheiden in den 1980er Jahren 17 Stämme der Monera (Bakterien und Blaualgen), 27 der Protoctista (Einzeller, Algen und Schleimpilze), 5 der Fungi (Pilze), 33 der Animalia (Tiere) und 10 der Plantae (Pflanzen).[134] Bei W. Westheide und R. Rieger sind es 1996 (bzw. in der 2. Aufl. 2007) 13 (10) Untergruppen der Einzeller und 29 (18) Gruppen, die auf der Ebene der traditionellen »Stämme« die Metazoa ausmachen.[135] Für das System der Pflanzen unterscheiden Bresinsky et al. 1998 5 »Abteilungen« der Pilze, 9 der Eukaryotischen Algen und 3 der »Grünen Landpflanzen«.[136]

Die meisten gegenwärtigen Klassifikationen gehen weiterhin von einer Gliederung der Eukaryonten in vier bis fünf Gruppen aus. Es werden die Taxa Pflanzen (Plantae), Pilze (Fungi), Tiere (Animalia) und Einzeller (Protista) unterschieden, wobei letztere in die Gruppe der heterotrophen Protozoa und der autotrophen Chromista (Chlorophyll c-Algen, d.h. u.a. Braunalgen, Goldalgen und Kieselalgen) unterteilt werden kann.[137]

Die Verteilung der Arten über die angegebenen Gruppen (»Stämme«) ist allerdings sehr ungleich: Während die eine Gruppe der Gliederfüßer (Arthropoda) 60% aller Arten auf sich vereinigt, weisen 63 der 74 Gruppen (d.h. 85%) weniger als 1% der beschriebenen Arten auf (↑Diversität: Tab. 50).

Drei Domänen

Allerdings führen später genauere molekularstruk-

turelle Untersuchungen der ribosomalen RNA (↑Zelle/Ribosomen) zu der Einsicht, dass es innerhalb der ↑Bakterien eine Gruppe gibt (die »Archaebakterien«), die zumindest in Bezug auf einige Merkmale (z.B. die Ribosomen und die Zellwand) mit den anderen Organismen (den Eukaryoten) näher verwandt ist als mit den restlichen Bakterien.

In diesem Zusammenhang wird die Einteilung der Lebewesen in »Reiche« durch das Konzept der ***Domänen*** abgelöst. Aufgrund molekulargenetischer Untersuchungen unterscheiden C.R. Woese und G.E. Fox 1977 zunächst die beiden Domänen der Prokaryoten und Eukaryoten (»domain of organization«).[138] 1990 unterscheiden Woese, Kandler und Wheelis dann aufgrund genetischer Untersuchungen der ribosomalen RNA von sehr unterschiedlichen Organismen die drei Domänen der ***Eucarya***, ***Procarya*** und ***Archaea*** als die obersten taxonomischen Gliederungseinheiten des Systems der Organismen.[139]

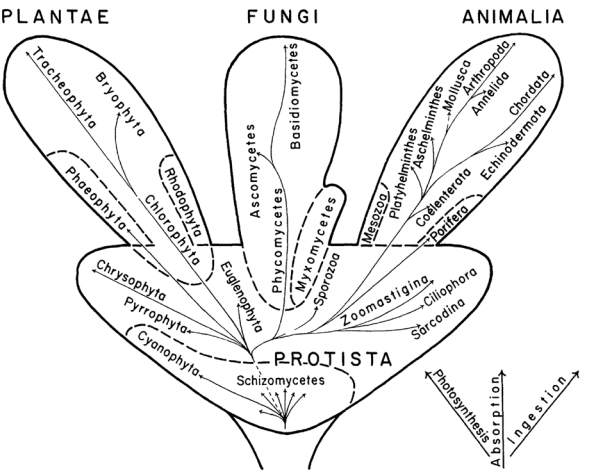


Abb. 520. Einteilungsschema der Organismen in die großen Gruppen (»Reiche« und »Stämme«). Den drei Gruppen der Pflanzen, Pilze und Tiere werden die drei Ernährungsweisen der Photosynthese, Absorption und Ingestion zugeordnet (aus Whittaker, R.H. (1959). On the broad classification of organisms. Quart. Rev. Biol. 34, 210-226: 217).

Nicht alle Biologen akzeptieren aber diese Einteilung.[140] Kritisiert wird die Begründung der Dreiteilung auf der Untersuchung nur des einen Merkmals der ribosomalen RNA.[141] Im Hinblick auf ihren Organisationstyp stünden die Archaebakterien den Eubakterien sehr viel näher als den Eukaryoten: Allein die Eukaryoten wiesen u.a. folgende Merkmale auf: einen echten Zellkern, proteinreiche Chromosomen, eine Mitose und eine echte Sexualität mit einer Meiose (↑Zelle). Diesem Einwand kann entgegnet werden, dass Organisationstypen eben gerade nicht phylogenetischen Einheiten entsprechen müssen. Es stellt eine alles andere als selbstverständliche Tatsache dar, dass die Verwandtschaftsgruppen weitgehend auch morphologischen Typen und Lebensformen entsprechen (↑Lebensform). Es ist ein Faktum ohne gute theoretische Begründung, dass die fundamentalen Baupläne, die in einer Abstammungslinie einmal ausgebildet wurden, in der Regel über Hunderte von Jahrmillionen konserviert bestehen bleiben und offensichtlich nur in wenigen Fällen umgewandelt werden. Allein vor dem Hintergrund dieser faktischen Korrelation von Verwandtschaftsgruppe und Organisationstyp kann es verwundern, wenn ähnliche Organisationstypen in unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen ausgebildet werden, wie die bakterienähnliche Gestalt bei den Archaea und Procarya.

E. Mayr argumentiert darüber hinaus, eine biologische Klassifikation habe sich nicht nur an phylogenetischen Gesichtspunkten zu orientieren, sondern auch an praktischen Erwägungen für die Handhabbarkeit des Systems.[142] Die Kontroverse über die oberste Einteilung der Organismen mündet hier also in Auseinandersetzungen über die theoretische Basis der biologischen Klassifikation (↑Systematik). Woese hält Mayr in diesem Zusammenhang eine anthropozentrische Voreingenommenheit vor, weil er von der für den Menschen sichtbaren Diversität ausgehe und die überwältigende Vielfalt der Mikroorganismen unzureichend berücksichtige: »Dr. Mayr's biology reflects the last billion years of evolution; mine, the first three billion. His biology is centered on multicellular organisms and their evolution; mine on the universal ancestor and its immediate descendants. His is the biology of visual experience, of direct observation. Mine cannot be directly seen or touched«.[143]

Vom Stammbaum zum Netzwerk?

In den letzten Jahren wird die Hoffnung auf einen »universalen Stammbaum« aller Lebewesen durch den Nachweis von Genen unterschiedlicher Herkunft in vielen Bakterien und auch Eukaryoten erschüttert. So soll das menschliche Genom (des Zellkerns) zwischen 113 und 223 Gene enthalten, die von Bakterien stammen.[144] Wenn der so genannte »laterale Gentransfer« von Organismen einer Stammlinie auf die einer anderen ein häufiges Ereignis in der Evolution des Lebens gewesen ist, dann wird der Stammbaum und eine hierarchische (enkaptische) Klassifikation aber zu einem ungeeigneten Mittel der Repräsen-

Haeckel 1902	Chatton 1925	Copeland 1938	Whittaker 1959	Whittaker 1969	Cavalier-Smith 1981	Woese et al. 1990
Monera (Protistenreich)	Prokaryota	Monera Protista	Protista	Monera Protista	Bacteria Protista	Procarya Archaea
Metaphyta (Pflanzenreich)	Eukaryota	Plantae	Plantae Fungi	Plantae Fungi	Plantae Fungi Chromista	Eucarya
Metazoa (Tierreich)		Animalia	Animalia	Animalia	Animalia	

Tab. 277. Oberste Einteilung des Systems der Organismen im 20. Jahrhundert (Die Gliederung Chattons bezieht sich anfangs allein auf Protisten).

tation der Phylogenese (↑Hierarchie; Phylogenese/Stammbaum: retikulate Evolution). Die meisten dieser Transfereereignisse finden jedoch unter Bakterien statt und liegen zeitlich vor der Enstehung der Vielzeller.[145]

Code der Nomenklatur

Die Bezeichnung ›Code‹ für das Regelwerk zur Benennung biologischer Taxa erscheint in den diesbezüglichen Vorschlägen seit den 1880er Jahren, so 1881 im Entwurf der französischen geologischen Vereinigung (»le code Strickland«[146]) und 1886 im Regelwerk der amerikanischen ornithologischen Union[147]. Als Aufgabe eines Codes der Nomenklatur gilt die Formulierung von Kriterien, die bei der taxonomischen Klassifikation eines Organismus oder eines Taxons zu berücksichtigen sind und die regulieren, welche Benennungen in der Vergangenheit Gültigkeit haben (Stoll 1961: »the set of criteria to be met in giving to an animal, or to a taxonomic group of animals, a scientific name, with its proper reference of author and date; and to regulate inter se names that have been given in the past«).[148]

Eine Reihe von Regeln für die Benennung von Organismen legt Linné bereits 1736 nieder und erweitert diese zu einem umfangreichen Regelkatalog, den er 1751 veröffentlicht.[149] Linnés Regelwerk wird wiederholt neu aufgelegt und behält fast einhundert Jahre seine Autorität. Es schafft die Grundlage für die Entwicklung einer einheitlichen und stabilen Nomenklatur, mit der eine einfache und verbindliche Benennung der Taxa erfolgt.

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts erschwert sich die Situation der Taxonomen, weil sie eine Flut von Neubeschreibungen von Arten (u.a. aus außereuropäischen Ländern) und von Vorschlägen für eine Umbenennung zuvor beschriebener Taxa erreicht. Eine Übersicht und Identifizierung der bekannten Formen wird damit fast unmöglich, so dass das erneute Bedürfnis einer Regelung der biologischen Namensgebung entsteht. Eine erste Regelung der zoologischen Nomenklatur wird von einer britischen Kommission erarbeitet und 1842 von H. Strickland herausgegeben.[150] Die Richtlinien sind pragmatischer Natur: Alle bereits gebräuchlichen Namen sollten beibehalten werden (Prinzip der Konservativität) und jede Neubeschreibung wird im Sinne einer Taufe verstanden, die für die Zukunft Gültigkeit behält (»law of priority«). Die Namen können also nicht falsch sein, sondern werden als Konventionen verstanden.[151] Ausdrücklich stellt H. Strickland schon 1835 fest, die biologischen Artnamen seien als Eigennamen anzusehen und stellten insofern arbiträre Zeichen dar (»the object of the specific name is precisely the same as that of all names whatever; which have been defined to be, ›arbitrary signs adopted to represent real things or conceptions‹. Hence, the use of names is, in fact, nothing more than a kind of memoria technica (artificial memory)«).[152] Es ist nach Strickland daher nicht notwendig, dass die Artnamen irgendeine wörtliche Bedeutung hätten (»it is not […] essential that the meaning of the name should precisely designate the species; or, indeed, that it should have any meaning at all«).[153] Erst diese Befreiung der Artnamen von essenzialistischen Bezügen ermöglicht eine konsequente Anwendung des Prioritätsprinzips in der Benennung von Arten und anderen Taxa. Die Kommission um Strickland legt als Startpunkt der Prioritätsregel die zwölfte Auflage von Linnés ›Systema naturae‹ (1766) fest, d.h. nur Bezeichnungen, die in diesem Werk oder später eingeführt werden, sind nach dem Code gültig.

Andere nationale Regelwerke erscheinen danach – so 1877 von der ›American Association for the Advancement of Science‹[154], 1881 von dem Internationalen Geologen Kongress[155], im gleichen Jahr von der ›Société Zoologique de France‹[156] und 1894 von der ›Deutschen Zoologischen Gesellschaft‹[157]. Von Bedeutung ist insbesondere der Katalog der ›Ameri-

can Ornithologists' Union‹ aus dem Jahr 1886, weil er richtungsweisende Neuerungen bringt: die Trennung der zoologischen Nomenklatur von der botanischen, die 10. Auflage von Linnés ›Systema naturae‹ als Startpunkt der zoologischen Nomenklatur und die Etablierung der trinominalen Nomenklatur für die Artnamen, die auch den Namen der Unterart enthält (↑Art).[158]

Auf dem 1. Internationalen Kongress der Zoologie 1889 in Paris schlägt R. Blanchard ein internationales Regelwerk vor, die »Règles de la nomenclature des êtres organisés«, das auf diesem Kongress[159] und in veränderter Form auf dem 2. Kongress 1892 in Moskau[160], angenommen wird. Wegen der Unzulänglichkeit dieser Regeln bestehen aber weiterhin verschiedene Codes nebeneinander. Auf dem 3. Kongress stellt F.E. Schulze den Antrag zur Bildung einer Kommission, die die verschiedenen nationalen Regelwerke sichten und zu einer Synthese, zu »einem einzigen Codex« wie es Schulze formuliert, zusammenführen soll. Das erarbeitete Ergebnis wird auf den Kongressen in Cambridge 1898 als *Règles de la nomenclature zoologique*[161] und nach Erweiterung der Kommission 1901 auf dem Kongress in Berlin angenommen und in deutscher, französischer und englischer Sprache im Anhang veröffentlicht[162]. Als verbindlich gilt der französische Text; erst seit dem Londoner Kongress 1958 wird der englische Text als gleichermaßen definitiv festgelegt. Außerdem wird die Bezeichnung ›Regeln‹ (»Règles«) auf diesem Kongress durch ›Code‹ ersetzt.

Die erste offizielle Ausgabe des botanischen Codes erscheint auf dem Botanischen Kongress in Paris im Jahr 1867. Auch der botanische Code wird auf den Internationalen Kongressen jeweils neu überarbeitet und erweitert. Als historischer Startpunkt für die Benennung von Pflanzen gelten Linnés ›Species plantarum‹ von 1753 und die fünfte Auflage seiner ›Genera plantarum‹ aus dem Jahr 1754. Heute werden die Richtlinien zur Benennung der biologischen Taxa von dem *Internationalen Code der Botanischen Nomenklatur* (ICBN) und dem *Internationalen Code der Zoologischen Nomenklatur* (ICZN) formuliert.[163]

Phylocode

Der Internationale Code der Nomenklatur ist weiterhin an den traditionellen taxonomischen Rangstufen (Gattung, Familie, Ordnung, Klasse etc.) orientiert. Kritisiert wird diese Orientierung von einer streng phylogenetisch ausgerichteten Schule der Taxonomie, die ein alternatives Regelwerk entwickelt, den ***PhyloCode***.[164] Dieser entstand ausgehend von einem Workshop an der Harvard-Universität im August 1998 und wird im August 1999 auf dem 16. Internationalen Botanikerkongress in St. Louis vorgestellt (Eriksson & Alverson)[165]. Auf dem ersten Internationalen Treffen für Phylogenetische Nomenklatur im Juli 2004 wird die Gründung einer ›Internationalen Gesellschaft für Phylogenetische Nomenklatur‹ (ISPN) beschlossen. Der PhyloCode verzichtet auf die Einführung von standardisierten systematischen Rangstufen und fasst sattdessen jede monophyletische Gruppe zu einem Taxon zusammen, ohne diesem aber zwangsläufig einen Namen zu geben. Für die Nomenklatur von Arten wird vorgeschlagen, auf die binominale Nomenklatur zu verzichten und stattdessen Arten ebenso wie andere Taxa mit nur einem Wort zu bezeichnen (↑Art). Der Vorteil des PhyloCodes gegenüber dem Internationalen Code liegt u.a. darin, dass sich die Taxonbezeichnung nicht mit der Mitgliedschaft einzelner Taxa ändert – wie dies nach dem Internationalen Code der Fall ist, sofern das Taxon dadurch eine andere Rangstufe erhält. Der PhyloCode gilt damit als stabiler – die Debatte über seine Vor- und Nachteile ist aber noch in vollem Gange.[166] Gegen seine Einführung sprechen u.a. vehemente pragmatische Gründe: Alle Artnamen müssten neu vergeben werden. Bei der einfachsten Lösung dieses Problems, der Zusammenziehung von traditionellem Gattungs- und Arnamen zu einem Ausdruck, ist nicht einzusehen, warum sie besser sein soll als die alte Artbezeichnung (z.B. *Quercus.robur* statt *Quercus robur*).[167]

Taxon

Der Ausdruck ›Taxon‹ für eine systematische Klassifikationseinheit der Biologie geht auf A. Meyer zurück, der ihn 1926 vorschlägt und als Einheit der Taxonomie von dem *Phylon* als Einheit der Phylogenese abgrenzt.[168] Der Begriff wird von H.J. Lam 1936 übernommen[169] und auf dem Botanischen Kongress in Stockholm 1950 allgemein akzeptiert.[170] Seit 1952 erscheint eine systematische Fachzeitschrift, die sich ›Taxon‹ nennt.[171]

Wie bereits aus der Absetzung von ›Phylon‹ deutlich wird, versteht Meyer seinen neu eingeführten Begriff nicht im Sinne einer phylogenetischen Einheit. Er schließt sich in seiner Begriffsbestimmung vielmehr an das Konzept des *Isoreagenten* an, das der dänische Botaniker C. Raunkiær 1918 prägt. Explizit heißt es bei Meyer. »Zwei oder mehr Individuen gehören dann zum selben Taxon, wenn sie im Rahmen des Isoreaktionsprinzips die gleichen Organisationsmerkmale besitzen«.[172] Zu einem Taxon werden demnach alle Organismen gerechnet, die

von gleicher Konstitution sind und daher in einer bestimmten Situation gleich reagieren. Eine Klasse von Organismen, die als Taxon nach dem Isoreaktionsprinzip bestimmt wird, entspricht also weitgehend einer ↑*Lebensform*.

Raunkiær zielt 1918 mit seinem Begriff des ***Isoreagenten*** auf eine funktionale und ausdrücklich nicht genealogische Klassifikation von Organismen. Er betrachtet dafür die gleiche Reaktion von Organismen in einer Situation als Maßstab dafür, ob die Organismen zu der gleichen (funktionalen) Klasse zu rechnen sind. Ein Isoreagent wird von Raunkiær definiert als die »letzte und kleinste Einheit […] der Natur und der Systematik«, genauer »der Inbegriff aller unter denselben Verhältnissen und auf demselben Stadium isoreagierenden Individuen«.[173] In dieser »Systematik«, die Raunkiær von einer »Erblichkeitslehre« unterscheidet, ist es nicht die Gleichheit der Vorfahren oder Nachfahren (Raunkiær legt v.a. auf letztere Gewicht), die die Einheit der Systematik begründet: »die Erblichkeitslehre beurteilt die Individuen durch ihre Nachkommen, die Systematik direkt durch das, was sie selbst sind«.[174] Von den genealogisch bestimmten Einheiten der Natur – Raunkiær spricht von *Genospezies*[175] – sind die Isoreagenten klar unterschieden: Verschiedene Isoreagenten können zur gleichen Genospezies gehören und gleiche Isoreagenten zu verschiedenen Genospezies.

Ungeeignet für eine klare Klassifikation von Organismen ist das Konzept des Isoreagenten aber, weil seine konsequente Anwendung zu einer sehr komplexen Ordnung führen würde. Denn die Reaktion eines Organismus kann in einer Situation mehr der Reaktion eines zweiten und in einer anderen Situation mehr der Reaktion eines dritten ähneln. Das Kriterium der Isoreaktion ermöglicht also keine eindeutige Klassifikation wie das der Deszendenz.

In Meyers ursprünglichem Verständnis hat sich der Begriff des Taxons daher nicht durchgesetzt. Üblich ist vielmehr die Verwendung des Ausdrucks für eine phylogenetische Einheit im Sinne eines Phylons: eine Menge von Organismen, die von einem nur ihnen gemeinsamen Vorfahren abstammen. Ein Taxon kann dabei auf allen Ebenen der taxonomischen Hierarchie bestimmt werden, z.B. als Art, Familie oder Klasse.

Über die genaue Bedeutung des Begriffs entsteht Mitte der 1950er Jahre eine Diskussion. Als ›Taxon‹ wird dabei einerseits jede »Kategorie« der Nomenklatur angesehen – es stellt aber nicht selbst eine solche Kategorie dar, es bezeichnet also ein abstraktes Konzept. Andererseits gilt ein Taxon aber doch als eine Gruppe von Organismen, genauer eine phylogenetisch verwandte Gruppe von Organismen (Morton 1957: »a group of organisms related genetically«[176]).

Ein Vorläuferkonzept zu ›Taxon‹ bildet der Begriff ***Sippe*** (mhd. sippe; ahd. sippa). C. von Nägeli, der den Ausdruck 1884 in seiner biologischen Bedeutung einführt, versteht darunter einfach »jede systematische Einheit: Rasse, Varietät, Art, Gattung, Ordnung, Classe«.[177] Später werden unter einer Sippe v.a. taxonomische Kategorien unterhalb der Ebene der Art verstanden.

Heute werden Taxa vielfach von *Kladen* unterschieden (↑Systematik: Abb. 509): Während unter Taxa Gruppen von Organismen, die zu einem Zeitpunkt existieren, verstanden werden (Reif 2005: »A taxon is a time-limited entity confined to one time plane«[178]), sind Kladen Gruppen von Organismen, die voneinander abstammen (Reif 2005: »synchrone« versus »diachrone taxonomische Gruppen«[179]).

Ethnobiologie

Als ›Ethnobiologie‹ (»ethnobiology«) oder ›Volksbiologie‹ (»folk biology«) werden seit den 1930er Jahren die biologischen Ansichten schriftloser Völker bezeichnet, die insbesondere die Klassifikation der Organismen betreffen.[180]

Die vergleichende Völkerkunde ist bemüht, allgemeine Prinzipien der Klassifikation bei verschiedenen Völkern aufzuzeigen. Als solche Prinzipien gelten u.a.: 1. Die Klassifikation der Organismen besteht aus einem hierarchisch geordneten Satz von Taxa, die meist in einem Verhältnis des wechselseitigen Ausschlusses zueinander stehen. 2. Es werden nicht mehr als fünf oder sechs hierarchische Ebenen unterschieden. Diese können bezeichnet werden als *Anfangsgruppe* (»unique beginner«; z.B. ›Pflanze‹ oder ›Tier‹), *Lebensform* (z.B. ›Baum‹, ›Vogel‹), *Gattung* (z.B. ›Buche‹, ›Krähe‹), *Art* (z.B. ›Rotbuche‹, ›Rabenkrähe‹) und *Varietät* (z.B. ›Hängebuche‹, ›Nebelkrähe‹). 3. Es werden meist zwischen fünf und zehn Lebensformen und 500 Gattungen unterschieden. 4. Als sprachlich fundamentale Einheiten erscheinen die Gattungen, die mit primären Lexemen, d.h. Ein-Wort-Ausdrücken benannt werden; die Arten und Varietäten werden im Unterschied dazu mit sekundären Lexemen, die den Gattungsausdruck modifizieren, benannt. Die Anfangsgruppe als das umfassendste Taxon erhält meist keinen Namen.[181]

Nachweise

1 Candolle, A.P. de (1813). Théorie élémentaire de la botanique: 19.
2 Richter, R. (1954). Taxion (nicht „Taxon“) als Bezeichnung für die taxionomische Einheit. Senck. Leth. 35, 268; Wolff, E. (1954). Taxionomie, Stratigraphie und Stratinomie (nicht Taxonomie, Stratographie und Stratonomie) und Verkürzungen wie Palichnologie, Palökologie. Senck. Leth. 35, 115-117.
3 Paclt, J. (1955). Taxon und Taxonomie – oder Taxion und Taxionomie? Taxon 4, 177-178; ders. (1956). Nachschrift zur Wortform Taxonomie. Taxon 5, 55-56.; vgl. Pasteur, G. (1975). The proper spelling of taxonomy. Syst. Zool. 25, 192-193.
4 Corti, U.A. (1925). Über ein System der Kosmologie. Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich 70, 254-262: 257.
5 Schilder, F.A. (1952). Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre). Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung.
6 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 291.
7 Blainville, D. de (1829). Cours de physiologie générale et compare, Bd. 1: 2.
8 Robin, C. (1850). [Vorwort]. Comptes rendus des séances et mémoires de la Société de Biologie pendant l’année 1849, i-xi: iv; ders. (1868). Biotaxie. Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales, Bd. 9, 505-507.
9 Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy: 7ff.; Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 146.
10 Mayr (1982): 246.
11 Queiroz, K. de (1988). Systematics and the Darwinian revolution. Philos. Sci. 55, 238-259.
12 Mayr, E., Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1953). Methods and Principles of Systematic Zoology: 19.
13 Goldschmidt, R. (1940). The Material Basis of Evolution: 5; vgl. 210; Jepsen, G.L. (1946). [Rez. Simpson, G.G. (1944). Tempo and Mode in Evolution]. Amer. Midl. Nat. 35, 538-541: 539; Mayr, E. (1968). Theory of biological classification. Nature 220, 545-548: 548.
14 Mayr, E. (1969). Principles of Systematic Zoology: 198.
15 Goldschmidt (1940): 5; Fix, A.G. (1973). [Rez. Weiner, J.S. & Huizinga, J. (eds.) (1972). The Assessment of Population Affinities in Man]. Biometrics 29, 231-232: 231; Ashlock, P.D. (1974). An evolutionary systematist’s view of classification. Syst. Zool. 28, 441-450: 441; Mayr (1982): 146.
16 Dixon, H.N. (1911). *Hyophilopsis*, a new genus of *Pottiaceae*. Journal of Botany, British and Foreign 49, 137-150: 148.
17 Bateson, W. (1891). On the variation in floral symmetry of certain plants having irregular corollas (Scientific Papers of William Bateson, vol. 1, ed. R.C. Punnett, Cambridge 1928, 126-161): 159; ders. (1894). Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species: 15ff.
18 Naef, A. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik: 20.
19 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species (dt. Die genetischen Grundlagen der Artbildung, Jena 1939): 214.
20 Mayr, E. (1969). The biological meaning of species. Biol. J. Linn. Soc. 1, 311-320: 316; vgl. ders. (1948). The bearing of the new systematics on genetical problems: the nature of species. Adv. Genet. 2, 205-237: 223f.; ders. (1996). What is a species, and what is not? Philos. Sci. 63, 262-277: 264; Regelmann, J.-P. (1982). Historische und funktionelle Biologie: Die Unzulänglichkeit einer Systemtheorie der Evolution. Acta Biotheor. 31, 205-235: 211.
21 Kull, K. (1992). Evolution and semiotics. In: Sebeok, T.A. & Umiker-Sebeok, J. (eds.). Biosemiotics. The Semiotic Web 1991, 221-233: 225.
22 a.a.O.: 226.
23 Hippokrates, De dieta 2, 46ff.
24 Aristoteles, Hist. anim. 505b25-32 (die ersten sechs Gruppen); 490b7-14 (die letzten sieben Gruppen); 523a31-b21 (die letzten vier Gruppen).
25 Pellegrin, P. (1982). La classifications des animaux chez Aristote. Status de la biologie et unité de l’aristotélisme: 139; vgl. 147; Balme, D.M. (1962). Genos and eidos in Aristotle’s biology (dt. Genos und Eidos in der Biologie des Aristoteles, in: Seeck, G.A. (Hg.). Die Naturphilosophie des Aristoteles, Darmstadt 1975, 139-171).
26 Vgl. Atran, S. (1990). Cognitive Foundations of Natural History. Towards an Anthropology of Science.
27 Theophrast, Histora plantarum 1.3.1; vgl. Wöhrle, G. (1985). Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften: 112ff.
28 Theophrast, Historia plantarum (dt. Naturgeschichte der Gewächse, übers. v. K. Sprengel, Altona 1822): 4 (1.1.2).
29 Vgl. Wilkins, J. (2009). Species. A History of the Idea: 22.
30 Dioscorides, De materia medica.
31 Vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 152.
32 Bock, H. (1539/65). Kreütterbuch: [15] (Vorrede §XIV); vgl. Hoppe, B. (1969). Das Kräuterbuch des Hieronymus Bock, wissenschaftshistorische Untersuchung; dies. (1976). Biologie. Wissenschaft von der belebten Materie von der Antike zur Neuzeit: 44.
33 Gesner, K. (1551). Historia animalium.
34 Bauhin, C. (1623). Pinax theatri botanici.
35 Vgl. Hoppe (1976): 59.
36 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 197.
37 Cesalpin, A. (1583). De plantis libri XVI; vgl. Bremekamp, C.E.B. (1953). A re-examination of Cesalpino’s classification. Acta Bot. Neerl. 1, 580-593.
38 Twining, T. (1876). Science Made Easy, Lecture VIII. Outlines Of The Animal Kingdom: 32b; Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 12, 94-128. (in: Evolution and the Diversity of Life, Cambridge, Mass., 433-476): 448; ders. (1982). The Growth of Biological Thought: 158.
39 Ray, J. (1686-1704). Historia generalis plantarum, 3 Bde.

40 Vgl. Mayr (1982): 163.
41 Ray, J. (1682). Methodus plantarum nova: 9.
42 Ray, J. (1703). Methodus plantarum emendata et aucta: 16.
43 Ray, J. (1690/96). Synopsis methodica stirpium Britannicarum: 33; ders. (1694). Stirpium Europæarum extra Britannias nascentium sylloge: Praefatio [7].
44 Magnol, P. (1689). Prodromus historiae generalis plantarum in quo familiae plantarum per tabulas disponuntur.
45 Mayr (1974): 448; ders. (1982): 190.
46 Adanson, M. (1763). Les familles naturelles des plantes, 2 Bde.: I, clv; vgl. ders. (1757). Histoire naturelle du Sénégal. Coquillages; Burtt, B.L. (1966). Adanson and modern taxonomy. Notes from the Royal Botanical Garden in Edinburgh 26, 427-431.
47 Vgl. Cain A.J. (1959). Deductive and inductive methods in post-Linnaean taxonomy. Proc. Linn. Soc. Lond. 170, 185-217: 188f.
48 Candolle, A.-P. de (1813). Théorie élémentaire de la botanique: 86.
49 Darwin, C. (1859/66). On the Origin of Spcies: 490.
50 Vgl. Farber, P.L. (1977). The development of taxidermy and the history of ornithology. Isis 68, 550-566.
51 Nägeli, C. von (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 32; vgl. Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 394.
52 Vgl. Gregg, J. (1950). Taxonomy, language, and reality. Amer. Nat. 84, 419-435; Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968): 55.
53 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus libri XXVI (Münster 1916-20): 1320 (XX, 89).
54 Vgl. Zimmermann, W. (1953). Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse: 97; Willmann, R. (1985). Die Art in Raum und Zeit: 29.
55 Poche, F. (1910). Zur Vereinheitlichung der Bezeichnung und exakteren Verwendung der systematischen Kategorien und zur rationellen Benennung der supergenerischen Gruppen. Verh. 8. Internat. Zool. Kongr. Graz, 819-850.
56 Vgl. Wagenitz, G. (1996/2003). Wörterbuch der Botanik: 271.
57 Haeckel (1866): II, 394.
58 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: §161.
59 Hennig, W. (1947). Probleme der biologischen Systematik. Forsch. Fortschr. 21/23, 276-279: 279.
60 Hennig, W. [1960]. Phylogenetic Systematics (Urbana, Ill. 1966): 185f.
61 Vgl. Kraus, O. (1976). Phylogenetische Systematik und evolutionäre Klassifikation. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 84-99; Eldredge, N. & Cracraft, J. (1980). Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process; Hedges, S.B. & Kumar, S. (eds.) (2009). The Timetree of Life.
62 Hennig, W. (1969). Die Stammesgeschichte der Insekten; Queiroz, K. de & Gauthier, J. (1992). Phylogenetic taxonomy. Ann. Rev. Ecol. Syst. 23, 449-480.
63 Ax, P. (1984). Das phylogenetische System: 244.
64 Tournefort, J.P. de (1694). Élémens de botanique ou méthode pour connaître les plantes, 9 Bde.; nach Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 164.
65 Magnol, P. (1689). Prodromus historiae generalis plantarum in quo familiae plantarum per tabulas disponuntur.
66 Linné, C. von (1735). Systema naturae, sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, & species; ders. (1751). Philosophia botanica: 27.
67 Tournefort, J.P. de (1700). Institutiones rei herbariae, 3Bde.: I, 75.
68 Linné (1735).
69 Haeckel (1866): II.
70 Ripley, G., The Stone of the Philosophers. Embracing the First Matter and the Dual Process for the Vegetable and Metallic Tinctures (Collectanea Chemica, ed. A.E. Waite, London 1893, 55-120): 84f.
71 Schröder, J. (1665).Pharmacopoeia medico-chymica sive Thesaurus pharmacologicus: 269 (III, 1).
72 Jungius, J. (1679). Praecipuae opiniones Physicae: I, 2, 2, C1, Def. 24.
73 Hogg, J. (1861). On the distinctions of a plant and an animal, and on a fourth kingdom of nature. Edinburgh New Philos. J. (N.S.) 12, 216-225; vgl. Génermont, J. (1997). Sur la notion de règne en général et sur celle de règne animal en particulier. Bull. soc. zool. 122, 331-340: 333.
74 Lepenies, W. (1976). Das Ende der Naturgeschichte. Wandel kultureller Selbstverständlichkeiten in den Wissenschaften des 18. und 19. Jahrhunderts: 57.
75 Linné, C. von (1753). Species plantarum; ders. (1735/58). Systema naturae.
76 Zimmermann, E.A.W. (1778-1783). Geographische Geschichte des Menschen und der allgemein verbreiteten Thiere, 3 Bde.: III, 48; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 172.
77 Candolle, A.P. de (1824-73). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis.
78 Nachweise für Tab. 275: Theophrast, Historia plantarum; Ray, J. (1686-1704). Historia generalis plantarum, 3 Bde.; Linné, C. von (1735). Systema naturae; Jussieu, A.-L. de (1789). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita; Endlicher, S. (1836-41). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita; Eichler, A.W. (1876/83). Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik: 1; Engler, A. (1892). Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik: XXf.; Wettstein, R. von (1901-08). Handbuch der systematischen Botanik, 2 Bde.: I, 16; vgl. ders. (1896). Die Systematik der Thallophyten mit besonderer Berücksichtigung der Abhandlung von J. Sachs „Phylogenetische Aphorismen und über innere Gestaltungsursachen oder Automorphosen“. Sitzungsber. deutsch. naturw.-med. Ver. Böhmen „Lotos“ N.F. 16, 293-302: 302; Harder, R. (1958). Niedere Pflanzen. In: Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik, 27. Aufl.; Kadereit, J.W. (2008). Systematik und Stammesgeschichte [Allgemeine Grundlagen und Samenpflanzen]. In: Strasburger, E. (Begr.). Lehrbuch der Botanik, 36.Aufl., 609-945: 619f.
79 Saint-Amans, J.-F.B. de (1791). Notice sur l’histoire des champignons de la France, par M. Bulliard. Journal des sciences utiles 1 (Nr. 17/18), 278-292: 283; vgl. Saccardo, P.A. (1906). Chi ha creato il nome »Fanerogame«? Boll. Soc. Bot. Ital. 1906, 25-27.
80 Ventenat, E.P. (1799). Tableau du règne végétal, selon

la méthode de Jussieu, Bd. 1: 439.
81 Goebel, K. (1882). Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie. Nach der vierten Aufl. des Lehrbuchs der Botanik von J. Sachs: 1.
82 Bonnet, C. (1783). Gedanken über die Befruchtung der Pflanzen. In: Werke der natürlichen Geschichte und Philosophie (dt. Übers. J. Hedwig, Bd. 1, 26-68): 26; vgl. auch Goethe, J.W. von (1790). Die Metamorphose der Pflanzen (LA, Bd. I, 9, 23-61): 47 (Nr. 83).
83 Bonnet, C. de (1774). Idées sur la fécondation des plantes. Journal de physique, de chimie, d'histoire naturelle et des arts 4, 261-283: 261 (auch in Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 5, 1, Neuchâtel 1781, 24-58).
84 Gärtner, K.F. von (1849). Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich: 195; Celakovský, L. (1874). Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen. Flora 57, 225-238: 237; Pax, F. (1890). Allgemeine Morphologie der Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung der Blüthenmorphologie: 268; vgl. Worsdell, W.C. (1904). The structure and mophology of the 'ovule'. An historical sketch. Ann. Bot. 18, 57-86.
85 Jussieu, A.-L. de (1789). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita.
86 Endlicher, S. (1836-41). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita: 1.
87 Engler, A. (1887). Embryophyta siphonogama. In: Engler, A. & Prantl, K. (Hg.). Die natürlichen Pflanzenfamilien II, 1, 1-5.
88 Cronquist, A., Takhtajan, A. & Zimmermann, W. (1966). On the higher taxa of Embryobionta. Taxon 15, 129-134.
89 Wettstein, R. von (1901-08). Handbuch der systematischen Botanik, 2 Bde.
90 Strasburger, E. et al. (1894). Lehrbuch der Botanik.
91 Eichler, A.W. (1876/83). Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik: 1; Engler, A. (1892). Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik: XXf.
92 Ehrendorfer, F. (1983). Übersicht des Pflanzenreiches. In: Lehrbuch der Botanik, 32.Aufl., 549-550: 549.
93 Kadereit, J.W. (2008). Systematik und Stammesgeschichte [Allgemeine Grundlagen und Samenpflanzen]. In: Lehrbuch der Botanik, 36.Aufl., 609-945: 619f.
94 a.a.O.: 744; 765.
95 Nachweise für Tab. 276: Aristoteles, Hist. anim. 505b25-32; 490b7-14; 523a31-b21; Linné, C. von (1735). Systema naturae; Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: II, 463; Cuvier, G. (1817/36). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, 29-31; Siebold, C.T. von (1848). Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere: 3f.; Leuckart, R. (1848). Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere: 10; Claus, C. (1880). Kleines Lehrbuch der Zoologie; Kaestner, A. (1954). Allgemeiner Teil. In: Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Bd. 1, 1. Wirbellose, 1. Halbbd., 1-22: 12; Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1976). Systematische Zoologie. Stämme des Tierreichs; Siewing, R. (Hg.) (1985). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 2. Systematik; Westheide, W. & Rieger, R. (Hg.) (1996/2007). Spezielle Zoologie, Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere.
96 Vgl. Larson, J.L. (1996). Interpreting Nature. The Science of Living Form from Linnaeus to Kant: 48f.
97 Batsch, A.J.G.C. (1788). Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien: 80.
98 a.a.O.: 84.
99 Duchesne, A.-N. (1795). Sur les rapports entre les êtres naturels. Magasin Encyclopédique 1, no. 6, 289-294: 292; 1794 angeblich auch bei Lamarck: Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 72f.
100 Cuvier, G. (1812). Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal. Annales du muséum 19, 73-122: 76.
101 Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 3 Bde.: I, xiv.
102 a.a.O.: I, 58-60; vgl. 2. Aufl. 1836: I, 29-31.
103 Cuvier (1812): 76f.; vgl. Foucault, M. (1966). Les mots et les choses (dt. Die Ordnung der Dinge, Frankfurt/M. 1974): 326.
104 Cuvier, G. (1795). Mémoire sur la structure externe et interne et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de vers. Decades philos. litt. et polit. 5, 385-396.
105 Lamarck, J.B. de (1815-22). Histoire naturelle des animaux sans vertèbres.
106 Merrem, B. (1820). Versuch eines Systems der Amphibien: 5.
107 MacLeay, W.S. (1819-21). Horae Entomologicae: Or, Essay on the Annulose Animals.
108 Siebold, C.T. (1848). Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere: 3f.
109 Leuckart, R. (1848). Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere: 10.
110 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie.
111 Hertwig, R. (1892). Lehrbuch der Zoologie.
112 Haeckel. E. (1874). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jena. Z. Naturwiss. 8, 1-55: 10f.; vgl. ders. (1872). Biologie der Kalkschwämme: 465.
113 Weismann, A. (1882). Ueber die Dauer des Lebens: 48; Herdman, W.A. (1885). A Phylogenetic Classification of Animals: 4; Shiplet, A.E. (1885). Death. Nineteenth Century 17: 827-832: 827; Haeckel, E. (1868/89). Natürliche Schöpfungs-Geschichte: 420.
114 Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 183.
115 Vgl. a.a.O.: 219.
116 Crick, F. (1958). The biological replication of macromolecules. Symp. Soc. Exp. Biol. 12, 138-163: 142.
117 Margoliash, E. (1963). Primary structure and evolution of Cytochrome C. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 50, 672-679.
118 Zuckerkandl, E. & Pauling, L. (1965). Molecules as documents of evolutionary history. J. theor. Biol. 8, 357-366.
119 Vgl. Suárez-Díaz, E. & Anaya-Muñoz, V.H. (2008). History, objectivity, and the construction of molecular phylogenies. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 39, 451-468.
120 Chatton, É. (1925). *Pansporella perplexa*, amoebien à spores, protégées parasite des daphnies. Réflexions sur la

biologie et la phylogénie des protozoaires. Ann. Sci. Nat. Zool. (sér. 10) 8, 5-84: 76f.; vgl. Wagner, G. & Börner, T. (1977). Zur Etymologie von „Prokaryota“ und „Eukaryota“. Biol. Rundsch. 15, 121-123; Katscher, F. (2004). The history of the terms Prokaryotes and Eukaryotes. Protist 155, 257-263; Sapp, J. (2005). The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology. Microb. Molec. Biol. Rev. 69, 292-305; Whitman, W.B. (2009). The modern concept of the procaryote. J. Bacteriol. 191, 2000-2005.

121 Vgl. Sapp (2005): 293.

122 Chatton, É. (1938). Titres et travaux scientifiques: 50; vgl. Katscher (2004): 257.

123 Lwoff, A. (1932). Recherches biochimiques sur la nutrition des protozoaires: 3; ders. (1938). Remarques sur la physiologie comparée des protistes eucaryotes. Les leucophytes et l’oxytrophie. Arch. Protistenk. 90, 194-209: 194.

124 Stanier, R.Y. & van Niel, C.B. (1962). The concept of a bacterium. Arch. Mikrobiol. 42, 17-35: 20; vgl. Stanier, R.Y. (1961). La place des bactéries dans le monde vivant. Ann. Inst. Pasteur 101, 297-312: 200.

125 Stanier, R.Y., Doudoroff, M. & Adelberg, E.A. (1957/63). The Microbial World: 65.

126 Ris, H. & Chandler, B.L. (1963). The ultrastructure of genetic systems in prokaryotes and eukaryotes. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 28, 1-8.

127 Wagner, G. & Börner, T. (1977). Zur Etymologie von „Prokaryota“ und „Eukaryota“. Biol. Rundsch. 15, 121-123.

128 Copeland, H.F. (1938). The kingdoms of organisms. Quart. Rev. Biol. 13, 383-420; ders. (1956). The Classification of Lower Organisms.

129 Barkley, F.A. (1970). Outline Classification of Organisms.

130 Rothmaler, W. (1948). Über das natürliche System der Organismen. Biol. Zentralbl. 67, 242-250.

131 Whittaker, R.H. (1969). New concepts of kingdoms of organisms. Science 163, 150-160.

132 Whittaker, R.H. (1959). On the broad classification of organisms. Quart. Rev. Biol. 34, 210-226.

133 Margulis, L. (1971). Whittaker’s five kingdoms of organisms: minor revisions suggested by consideration of the origin of mitosis. Evolution 25, 242-245; Leedale, G.F. (1974). How many are the kingdoms of organisms? Taxon 23, 261-270; Margulis, L. & Schwartz, K.V. (1982/88). Five Kingdoms.

134 Margulis & Schwartz (1982/88).

135 Westheide, W. & Rieger, R. (Hg.) (1996). Spezielle Zoologie, Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere.

136 Strasburger, E. et al. (1894/1998). Lehrbuch der Botanik.

137 Vgl. z.B. Cavalier-Smith, T. (1998). A revised six-kingdom system of life. Biol. Rev. 73, 203-266.

138 Woese, C.R. & Fox, G.E. (1977). Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 74, 5088-5090.

139 Woese, C.R., Kandler, O. & Wheelis, M.L. (1990). Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 87, 4576-4579.

140 Vgl. Margulis, L. & Guerrero, R. (1991). Kingdoms in turmoil. New. Sci. 129, 46-50.

141 Cavalier-Smith, T. (1992). Bacteria and eukaryotes. Nature 356, 570.

142 Mayr, E. (1990). A natural system of organisms. Nature 348, 491; ders. (1998). Two empires or three? Proc. Nat. Acad. Sci. USA 95, 9720-9723; vgl. Dietrich, M. (1998). Paradox and persuasion: negotiating the place of molecular evolution within evolutionary biology. J. Hist. Biol. 31, 87-111.

143 Woese, C.R. (1998). Default taxonomy: Ernst Mayr’s view of the microbial world. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 95, 11043-11046: 11046.

144 Andersson, J.O., Doolittle, W.F. & Nesbø, C.L. (2001). Are there bugs in our genome? Science 292, 1848-1850.

145 Doolittle, W.F. (1999). Phylogenetic classification and the universal tree. Science 284, 2124-2128.

146 Douvillé, H. (1881). Règles proposées par le comité de la nomenclature paléontologique. Compt. Rend. Congr. Géol. Internat. 2. Sess., 594-595: 594.

147 American Ornithologists’ Union (1886). The Code of Nomenclature and Check-List of North American Birds.

148 Stoll, N.R. (1961). Introduction. In: International Code of Zoological Nomenclature adopted by the XV International Congress of Zoology, vii-xvii: vii.

149 Linné, C. von (1736). Fundamenta botanica; ders. (1737). Critica botanica; ders. (1751). Philosophia botanica; vgl. Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1959). Linnaeus and the development of the International Code of Zoological Nomenclature. Syst. Zool. 8, 39-47.

150 Strickland, H.E. et al. (1842). Report of a Committee Appointed to Consider of the Rules by which the Nomenclature of Zoology may be Established on a Uniform and Permanent Basis.

151 Vgl. McOuat, G. (1996). Species, rules and meaning: the politics of language and the ends of definitions in 19th century natural history. Stud. Hist. Philos. Sci. 27, 473-519.

152 Strickland, H. (1835). On the arbitrary alteration of established terms in natural history. Mag. Nat. Hist. 8, 36-40: 37.

153 a.a.O.: 38.

154 Dall, W.H. (1877). Nomenclature in zoology and botany. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci. 7-56.

155 Douvillé (1881).

156 Chaper, M. (1881). Règles applicables à la nomenclature des êtres organisés proposés par la Société Zoologique de France.

157 Bütschli, O. et al. (1894). Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Thiere. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 3, 89-98.

158 American Ornithologists’ Union (1886). The Code of Nomenclature and Check-List of North American Birds.

159 Blanchard, R. (1890). Règles de la nomenclature des êtres organisés, adoptées par le Congrès International de Zoologie. In. Compt. Rend. Congr. Int. Zool., 419-424.

160 Règles de la nomenclature des êtres organisés, adoptées par les Congrès Internationaux de Zoologie (Paris 1889; Moscow 1892). Congr. Int. Zool. (1892) 2. Teil, Suppl., 72-83.

161 Règles de la nomenclature zoologique proposées au

congrès de Cambridge par la commission internationale (1897). Bull. Soc. Zool. France 22, 173-185.

162 Verh. V. Int. Zool.-Congr. Berlin 1901, 927-972.

163 Greuter, W. (2000). International Code of Botanical Nomenclature; Ride, W.D.L. et al. (1999). International Code of Zoological Nomenclature; vgl. Linsley, E.G. & Usinger, R.L. (1959). Linnaeus and the development of the International Code of Zoological Nomenclature. Syst. Zool. 8, 39-47; Heppel, D. (1981). The evolution of the code of zoological nomenclature. In: Wheeler, A. & Price, J. (eds.). History in the Service of Systematics, 135-141.

164 www.ohiou.edu/phylocode; vgl. Pennisi, E. (2001). Linnaeus's last stand? Science 291, 2304-2307.

165 Eriksson, T. & Alverson, W.S. (1999). The implications of phylogenetic nomenclature for database development. Abstracts XVI International Botanical Congress, St. Louis, USA, August 1-7, 1999, part 1: 32 (4.1.6).

166 Forey, P.L. (2002). PhyloCode – pain, no gain. Taxon 51, 43-54; Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (2003). The PhyloCode is fatally flawed and the "Linnean" system can easily be fixed. Bot. Rev. 69, 111-120.

167 Vgl. Nixon (2003): 117.

168 Meyer, A. (1926). Logik der Morphologie im Rahmen einer Logik der gesamten Biologie: 127.

169 Lam, H.J. (1936). Phylogenetic symbols, past and present (being an apology for genealogical trees). Acta Biotheor. 2, 153-194: 180.

170 Vgl. Taxon 6 (1957), 213-215; 7 (1958), 37-38.

171 Taxon (Utrecht; Berlin) 1.1952-

172 Meyer (1926): 137.

173 Raunkiær, C. (1918). Über den Begriff der Elementarart im Lichte der modernen Erblichkeitsforschung. Z. indukt. Abstammungs- Vererbungsl. 19, 225-240: 236.

174 a.a.O.: 233.

175 a.a.O.: 231.

176 Morton, C.V. (1957). The misuse of the term taxon. Rhodora 59, 43-44; Rickett, H.W. (1958). So what is a taxon? Taxon 7, 37-38; vgl. Lam, H.J. (1957). What is a taxon? Taxon 6, 213-215.

177 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 10; vgl. 231; 462.

178 Reif, W.-E. (2005). Problematic issues of cladistics: 16. Taxonomic groups and the definition of paraphyly. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 238, 191-229: 207.

179 Reif (2005): 191; vgl. ders. (2005). Problematic issues of cladistics: 10. How to classify the three elements of phylogenetic trees. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 236, 267-320.

180 Castetter, E.F. (1935). Ethnobiological Studies in the American Southwest, 1. Uncultivated Native Plants Used as Sources of Food; 2. The Ethnobiology of the Papago Indians; vgl. Conklin, H.C. (1962). The lexicographical treatment of folk taxonomies. Int. J. Amer. Ling. 28, 119-411; Berlin, B. (1993). Ethnobiological Classification; Medin, D. & Atran, S. (eds.) (1998). Folk Biology.

181 Vgl. Berlin, B., Breedlove, D.E. & Raven, P.H. (1973). General principles of classification and nomenclature in folk biology. Amer. Anthropol. 75, 214-242.

Literatur

Lovejoy, A.O. (1936). The Great Chain of Being. A Study of the History of an Idea.

Sloan, P.R. (1972). John Locke, John Ray, and the problem of the natural system. J. Hist. Biol. 5, 1-53.

Winsor, M.P. (1976). Starfish, Jellyfish and the Order of Life. Issues in Nineteenth-Century Science.

Fischer, J.L. & Rey, R. (1983). De l'origine et de l'usage des termes taxinomie – taxonomie. Doc. Hist. Vocab. Sci. 5, 97-113.

Quicke, D.L. (1993). Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy.

Minelli, A. (1994). Biological Systematics. The State of the Art.

Tier

Das Wort ›Tier‹ (mhd. ›tier‹, ahd. ›tior‹) ist eine Ableitung aus der indogermanischen Wurzel ›*dheu-‹ »stieben, blasen« und bedeutet ursprünglich wahrscheinlich »atmendes Wesen«. Als ›Tiere‹ werden ursprünglich allein die wildlebenden Tiere im Unterschied zu den Haustieren bezeichnet. Wörter anderer Sprachen, die allgemein für »Lebewesen« oder »innere Bewegungskraft« stehen, gehen ebenfalls auf die ursprüngliche Bedeutung »Lufthauch, Atem« zurück, so z.B. hebr. ›näfäš‹ und ›rûah‹, griech. ›ψυχή‹ und lat. ›anima‹.[1] Der Begriff ›Tier‹ wird vereinzelt bis ins frühe 19. Jahrhundert (und z.T. sogar bis in die Gegenwart) mit ›Lebewesen‹ identifiziert, so dass in der Konsequenz ↑Pflanzen ein ↑Leben abgesprochen wird.

Sprachliches

Der Bildung des Begriffs ›Tier‹ liegt eine Abstraktion von konkreten Lebewesen und in der Regel eine Differenzierung innerhalb des Bereichs des Lebendigen zugrunde. Ältere Sprachen verfügen häufig über ein reiches Vokabular zur Beschreibung unterschiedlicher Tierarten und verschiedener Altersstadien und Formen innerhalb einer Art – aber nicht immer über den Allgemeinbegriff ›Tier‹. Für das Griechische ist der Begriff des Tieres in einem abstrakten Sinn erst seit der zweiten Hälfte des fünften Jahrhunderts belegt.[2]

Im Griechischen wird das Wort ›ζῶον‹ von Platon auch noch auf die Pflanzen bezogen.[3] Aristoteles spricht dagegen nur noch allgemein von dem Leben (»ζωή«) der Pflanzen und behandelt sie nicht mehr als Lebewesen. Er stellt vielmehr die Pflanzen (»φυτόν«) den Tieren als den Lebewesen (»ζῶον«) gegenüber.[4] Schon von diesem aristotelischen Sprachgebrauch her lässt es sich also rechtfertigen, die *Zoologie* als eine auf die *Tiere* beschränkte Lehre einzuschränken. Die alte griechische Bezeichnung für das Tier ›θηρίον‹ bezieht sich zunächst allein auf das Wildtier.

Im klassischen Latein wird ein Tier als ›animal‹ oder (in Abgrenzung zum Menschen) als ›bestia‹ bezeichnet. Als Unterscheidung innerhalb des Bereichs der Tiere oder zur Abgrenzung der Tiere von den Menschen existiert seit der Antike die Bezeichnung *animal brutum* (abgeleitet von lat. ›brutus‹ »schwer(fällig), stumpfsinnig«).[5] Bei den Autoren der römischen Klassik werden aber nur einzelne Tiere mit diesem Adjektiv belegt. Seit der Spätantike wird der Ausdruck ›brutum‹ auch alleinstehend für ein Tier verwendet.[6] Als Sammelbegriff zur Bezeichnung aller Tiere (»bruta animalia« im Gegensatz zu »rationalis homo«) erscheint die Formulierung erst bei christlichen Autoren (so im Hiob-Kommentar Gregors des Großen vom Ende des 6. Jahrhunderts).[7] Auch in der Scholastik dient der Ausdruck ›bruta‹ zur Abhebung der Tiere insgesamt von den Menschen, so etwa bei Thomas von Aquin[8] und Albertus Magnus[9].

Im Französischen ist ›brut‹ in der Verbindung mit Tieren seit dem 13. Jahrhundert belegt. Besonders unter dem Einfluss von R. Descartes' Charakterisierung von Tieren als mechanische Automaten werden später semantische Bezüge zu einer Seele dadurch vermieden, dass ein Tier nicht ›animal‹, sondern ›bestia‹ oder ›brutum‹ (bzw. ›bête‹ oder ›brut‹) genannt wird.[10] Einer Maschine gleich sei das Leben der Tiere nicht durch ihre Beseeltheit bedingt, sondern aus der räumlichen Anordnung und mechanischen Wechselwirkung ihrer Teile zu verstehen (↑Organismus). Gegen Descartes' Terminologie setzt es sich im 18. Jahrhundert allerdings durch, unter den *rohen Körpern* (»corps bruts«) die nicht belebten Naturgegenstände zu verstehen und diese den *organisierten Körpern* (»corps organisés«) gegenüberzustellen. Diese Differenzierung findet sich u.a. 1764 bei C. de Bonnet[11], der allerdings auch weiterhin die Tiere im Vergleich zu dem Menschen manchmal als ›roh‹ (»brutes«) bezeichnet[12]. In seiner berühmten Stufenleiter der Wesen unterscheidet Bonnet aber klar zwischen den organisierten und den rohen unorganisierten Körpern (»Etres bruts ou in-organisés«).[13] Diese Unterscheidung findet sich auch 1809 bei J.B. de Lamarck: Die lebenden, organisierten Wesen (»corps organisés, vivans«) werden den rohen, nicht organisierten (»corps bruts et sans vie«) gegenüber gestellt.[14]

Nahrung, Feind, Partner und Heiliges

Seit der Altsteinzeit lebt der Mensch in enger Assoziation mit Tieren, wobei die Tiere unterschiedliche, ja widersprüchliche Rollen einnehmen, die von Nahrung und Fressfeind über Partner (bei den Haustieren) bis hin zu Objekten der Verachtung und Verehrung reichen. In der Partnerschaft mit Haustieren

Ein Tier ist ein Organismus, der zur monophyletischen Gruppe der Tiere (Animalia) gehört und in der Regel über bestimmte Fähigkeiten verfügt, insbesondere Fortbewegung, heterotrophe Ernährung und Wahrnehmung über Sinnesorgane.

Tier (ahd. 8. Jh.) *494*
Animalität (Avicenna 11. Jh.) *504*
Zoologie (Timpler 1610) *505*
Tierheit (Gasser 1686) *504*
animale Humanität (Chambers 1846) *505*
Zootyp (Slack, Holland & Graham 1993) *501*

kann die Beziehung hoch individuell geführt werden, mit den Tieren als Teil einer Gemeinschaft, als Begleiter und Freund. Eine Verehrung von Tieren zeigt sich in aufwändigen Bestattungen bis hin zu riesigen Tierfriedhöfen[15] oder in ihrer Verwendung als Opfer oder Grabbeigabe, die sich bereits für die Altsteinzeit nachweisen lassen. Die Sakralisierung der Tiere korrespondiert ihrer Dämonisierung und der grausamen Zurschaustellung ihres Leids in den antiken Zirkusspielen. Besonders prägnant zeigt sich die ambivalente Besetzung des Tieres in der christlichen Tradition: Einerseits werden die Tiere zur freien Verfügung des Menschen gegeben, weil allein der Mensch als nach dem Ebenbild Gottes geformt gedacht wird; andererseits können sie zu christlichen Symbolen und in der Ikonografie zu Begleitern von Heiligen werden.[16]

Tier und Mensch

Seit alters her steht die Betrachtung des Tieres in besonderer Verbindung zum Selbstverständnis des ↑Menschen. Die Nähe des Menschen zum Tier wird v.a. in solchen Kulturen betont, deren Existenzbasis die Jagd bildet. Selbst das gejagte, getötete oder sogar das domestizierte Tier wird nicht selten als eine Macht wahrgenommen, die über dem Menschen angesiedelt ist. Opferrituale von Tieren, ihre religiöse Verehrung als Manifestationen von etwas Göttlichem und die weit verbreiteten Seelenwanderungslehren legen davon Zeugnis ab.[17] Das Unterlegenheitsgefühl gegenüber den Göttern führt in der Antike allgemein zu einer Konzipierung des Tieres in enger Nähe zum Menschen. Auch ihre Domestikation hat den Tieren nichts von ihrer zugeschriebenen Mächtigkeit genommen. Besonders deutlich wird dies daran, dass in der Religion des alten Ägypten gerade auch die domestizierten Tiere wie Stier oder Kuh als Erscheinungsformen von Gottheiten verehrt werden.[18] Die Verehrung der Tiere entwickelte sich dabei offenbar in drei Etappen: Anfänglich dienten Tierfiguren als Zeichen für Schutzgottheiten, in der Folge erfahren die Tierfiguren selbst eine Verehrung, und schließlich werden nicht mehr die Figuren, sondern die Tiere selbst angebetet. Nach J. Assmann wird diese Entwicklung durch die Interessen der Priester befördert, die darauf zielen, den wahren Ursprung der Götter als vergöttlichte Könige und Gesetzgeber zu verschleiern: »Die Tiere waren das perfekte Versteck für die Götter«.[19]

Umstritten bleibt in der Antike, welche Eigenschaften und Fähigkeiten den Menschen von den Tieren zu unterscheiden erlauben. Verstand, Sprache und Kultur werden nicht immer als Privileg des Menschen gesehen. Klassisch ist die von Alkmaion begründete und

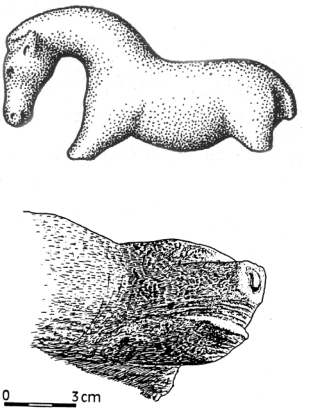


Abb. 521. Zwei Tierskulpturen aus der altsteinzeitlichen Kunst. Oben eine Elfenbeinplastik eines Pferdes aus der Höhle Vogelherd in der Schwäbischen Alb (Länge 4,8 cm); unten die Skulptur eines Tierkopfes (vielleicht eines Bären) aus einem Rückenwirbel des Wollnashorns aus Tolbaga, Sibirien. Beide um die 32.000 Jahre alt und damit Teile der ältesten bekannten ikonischen (figurativen) Plastik (oben aus Conard, N. & Bolus, M. (2003). Radiocarbon dating the appearance of modern humans and timing of cultural innovations in Europe: new results and new challenges. J. hum. Evol. 44, 331-371: 341; unten aus Bednarik, R.G. (1994). The earliest known art. Acta Archaeol. 65, 221-232: 224).

wiederholt in den platonischen Dialogen auftretende Position, nach der allein der Mensch zum Überlegen fähig sei, die Tiere dagegen nur wahrnehmen und nicht verstehen könnten (↑Intelligenz).[20] Die Tiere sind nach dieser Ansicht an die direkte Wahrnehmung gebunden, sie können das Wahrgenommene nicht bedenken und reflektieren und damit nicht die Ursachen hinter den Phänomenen sehen.

Anthropomorphisierung der Tiere

In älteren Schriften dient der Verweis auf die Tiere in erster Linie zur Veranschaulichung menschlicher Verhaltensweisen und zur Typisierung menschlicher Gefühle und Charaktere (z.B. die Charakterisierung eines Kämpfers als »löwenmutig« bei Homer[21]). Die Anthropomorphisierung der Tiere zielt also nicht auf ein Verständnis der Tiere, sondern auf ein besseres Verständnis des Menschen (in der Rückprojektion). Das Verhalten der Tiere wird in manchen Kontexten als vorbildhaft (z.B. in der ↑Brutpflege), in anderen aber als moralisch verwerflich dargestellt. Hesiod verwendet den Verweis auf das Leben der Tiere als abschreckendes Beispiel, indem er die Rechtlosigkeit ihres Miteinanders hervorhebt.[22] Verwerfliche Taten des Menschen werden dadurch gerügt, dass sie als Ausdruck eines tierischen Charakters interpretiert

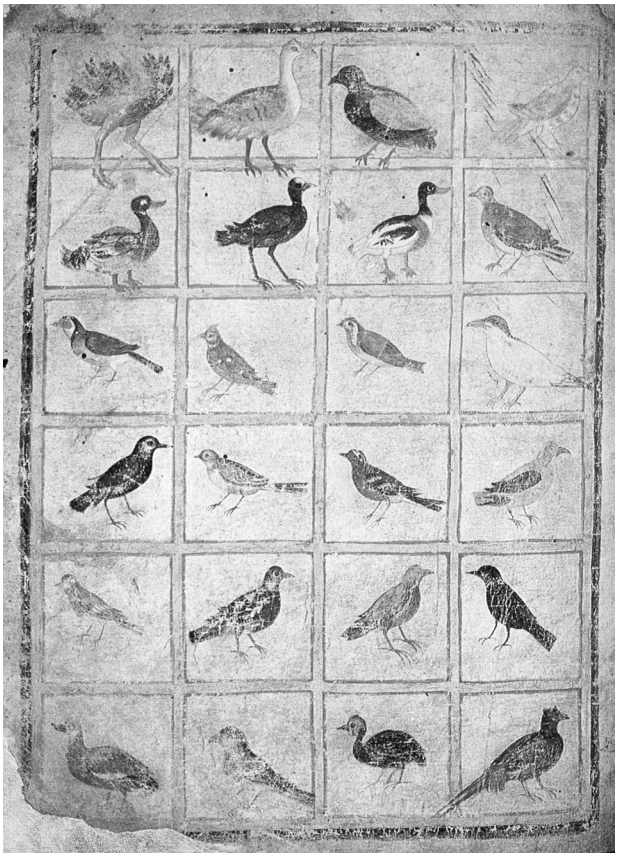


Abb. 522. Tableau mit 24 Vögeln verschiedener Arten. Die Vögel sind in einem regelmäßigen Raster, aber offensichtlich nicht nach ihrer Ähnlichkeit angeordnet. Illustration zur Paraphrase der ›Ornithiaka‹ von Philadelphia. Farbiges Original im Wiener Dioskurides aus dem Jahr 512 (Cod. Vindob. med. graec. 1) fol. 483v (aus Stückelberger, A. (1994). Bild und Wort. Das illustrierte Fachbuch in der antiken Naturwissenschaft, Medizin und Technik: Tafel 26).

werden. Dabei bildet sich eine Typisierung von Charaktereigenschaften anhand der Lebensformen von Tieren verschiedener Arten heraus[23]: Brutalität wird mit einem Löwen assoziiert[24], Bösartigkeit mit einer Schlange[25], Unverschämtheit mit einem Hund[26], sexuelle Lasterhaftigkeit mit einem Esel oder Wiesel[27], Gefräßigkeit und Unreinlichkeit mit einem Schwein[28] und Torheit und Stumpfsinn mit Vieh allgemein[29].

Andererseits dient der Verweis auf die Verhaltensmodi der Tiere auch dazu, die Allgemeingültigkeit und Verbindlichkeit der menschlichen Bräuche und Gesetze zu relativieren.[30] Und auch im Rahmen einer allgemeinen Kultur- und Vernunftkritik wird der Mensch-Tier-Vergleich herangezogen. In Abwendung von der klassischen Position wird das Tier in der Neuen Komödie (bei Menander) als stärker, glücklicher und intelligenter als der Mensch beschrieben.[31] Durch sein Nachdenken, seinen Aberglauben und Ehrgeiz sowie die Gesetze und Vorschriften mache sich dieser das Leben schwerer als es sein müsste. Folgerichtig entwickelt sich eine Gruppe von Menschen, deren Lebensideal sich am natürlichen Leben der Tiere orientiert, die Kyniker. Sie streben ein sorgloses und glückliches, dem Genuss des Augenblicks verpflichtetes Leben analog dem der Tiere an und lehnen jede Form von Vorschrift und Reglementierung ab. Das wahrhaft naturgemäße Leben ist nach ihrer Auffassung das Leben der Tiere, in dem die Weisheit der Natur über den Gesetzen des Menschen stehe.[32] Der menschlichen Unmäßigkeit wird das an dem Notwendigen und Nützlichen orientierte Leben der Tiere gegenübergestellt und für das eigene Leben als maßgeblich empfunden.[33] Die Argumentation der Kyniker mittels des Ideals des Tierlebens kann als eine zentrale Figur der Ideologiekritik gelten: Die Zivilisation des Menschen schaffe genau das Gegenteil von dem, was mit ihr beabsichtigt werde. Statt einer Zunahme an individueller Freiheit und Autonomie erzeuge sie deren Beschränkung, statt eines Gewinns an Glück für den einzelnen einen Verlust durch Bevormundung.[34]

Abwertung der Tiere

Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts ist es üblich, die Tiere als eines der drei »Reiche« der Natur zu sehen, das neben dem Reich der Pflanzen und dem der Mineralien steht (↑Taxonomie). In der Stufenordnung der Dinge wird den Tieren eine Mittelstellung zwischen den Pflanzen und dem Menschen zugewiesen. Bei Aristoteles findet dies in einer Ordnung von Seelenteilen seinen Ausdruck: Mit den Pflanzen teilen die Tiere die *anima vegetativa*, die für Ernährung, Wachstum und Fortpflanzung verantwortlich ist; darüber hinaus verfügen sie über sinnliche Wahrnehmung und Fortbewegung, die Vermögen der *anima sensitiva*, die den Pflanzen fehlt und die die Tiere mit den Menschen teilen; allein den Menschen kommt dagegen der dritte und höchste Seelenteil, die *anima rationale*, zu.[35] Tiere sind damit bei Aristoteles primär über die Fähigkeiten der Sinneswahrnehmung und Fortbewegung bestimmt.[36]

Der Mensch wird entweder selbst in das Reich der Tiere integriert oder in seine Nähe gerückt. Ausgehend von der Absicht, dem ↑Menschen eine Sonder-

stellung im Bereich des Seienden einzuräumen und ihn insbesondere von der Natur abzusetzen, bringt aber die Nähe zu den Tieren als dem obersten Teil der Natur ein ausgeprägtes Bedürfnis nach Abgrenzung der Kultur als der Welt des Menschen gegenüber der Welt der Tiere mit sich. Besonders deutlich zeigt sich diese Abgrenzung in dem gnostischen Ansatz, das Tierische als das bloß Materielle, Sinnliche vom Seelischen und Geistigen des Menschen zu trennen.[37]

Tierkunde in der Antike

Der Beginn der abendländischen Tierkunde kann mit den zoologischen Schriften des Aristoteles angesetzt werden.[38] Aristoteles behandelt die Tiere als eigenständiges Thema; er hat nicht mehr allein den Menschen im Auge, wenn er von den Tieren spricht, wie dies noch für Platon gilt. Aristoteles löst sich auch von der Tradition der Beschreibung *einzelner* Tiere und stellt das für eine Art Typische dar. Dabei betreffen die Ausführungen von Aristoteles sowohl den Bau (↑Anatomie) als auch die ↑Physiologie und ↑Entwicklung sowie das ↑Verhalten der Tiere.

In der späten Antike und im frühen Mittelalter stellen die zoologischen Schriften meist Enzyklopädien dar, die nicht von Forschern, sondern von Laien verfasst sind. Sie dienen häufig weniger der systematischen Darstellung des Wissens, sondern der Erbauung oder moralischen Belehrung des Lesers. Dementsprechend enthalten sie neben Beschreibungen, die Beobachtungen entstammen, auch Darstellungen, die auf Phantasie, Aberglauben oder Interesse an Kuriositäten beruhen. Paradigmatisch für diesen Typ und gleichzeitig für das gesamte Mittelalter einflussreich ist der ›Physiologus‹ (griech. ›φυσιολόγος‹), eine Sammlung von z.T. fiktiven Geschichten über Tiere, Pflanzen und Steine, deren Ursprünge im 2. Jahrhundert nach Christus in Alexandria liegt.[39] In dieser Schrift dient die symbolische und allegorische Beschreibung der Tiere der Darstellung menschlicher Tugenden und Laster – und manifestiert nicht ein eigenständiges Interesse an den Tieren.

Mittelalter: Tiere als Partner in der Lebenswelt

Das Hauptinteresse des Mittelalters an Tieren betrifft ihre Verwertbarkeit (z.B. als Nahrung) und Rechtsstellung (als Eigentum).[40] Der Wert eines eigenständigen Studiums der Tiere um seiner selbst willen wird durch die Allmacht Gottes in Frage gestellt: Weil Gott jederzeit in die Natur eingreifen könne, um die Lebewesen zu verändern, lohne es sich nicht, die Eigenart der Tiere genau zu untersuchen. Statt die Gesetze der Natur zu verstehen, empfiehlt der Mailänder Erzbischof Ambrosius im vierten Jahrhundert, den Willen Gottes zu suchen; das einmal Gesehene zu überprüfen verwirft er als überflüssig, denn Gott habe ja alles schon gesehen und gutgeheißen.[41]

Erst Ende des 11. Jahrhunderts wird erneut der Versuch unternommen, die Tiere von ihrer Natürlichkeit her zu verstehen. Der Bezug auf Gott tritt in den Hintergrund und die Natur selbst erscheint als schöpferisch. Peter Abaelard geht soweit, den Lebensgeist der Tiere auf die Elemente zurückzuführen.[42] Adelard von Bath akzeptiert es, mit Hilfe der Elementenlehre das Wachstum der Pflanzen zu erklären, für die Bewegungen der Tiere müsse aber noch etwas hinzukommen, das er einer Seele zuschreibt. Die Seele ermögliche es den Tieren, nicht nur wahrzunehmen, sondern auch aus dem Wahrgenommenen Schlüsse zu ziehen, zu unterscheiden und zu verstehen (z.B. verstehe ein Hund die ihm erteilten Befehle).[43] Die Wirkung der unkörperlichen Seele stellt sich Adelard vermittelt über eine feine Substanz vor (den »spiritus«), die vom Gehirn durch die Nerven zu den Sinnesorganen strömt, von dort den betrachteten Körper erreicht und über die Sinnesorgane wieder zurück in den Körper eintritt[44] (↑Empfindung).

In mancher Hinsicht zeigt sich im mittelalterlichen Verständnis der Tiere aber auch ein identifikatorisches Verhältnis, etwa in den verbreiteten Verwandlungsgeschichten in der Metamorphose eines Menschen zum Tier oder umgekehrt. Diese Geschichten können zumindest in einigen Fällen eine Gleichrangigkeit zum Ausdruck bringen, der zufolge der Mensch mit den Tieren als seinen Schwestern und Brüdern auf einer Ebene angesiedelt [45] – und von der Ebene des Göttlichen entfernt ist. Die gefühlte Nähe zum Tier zieht allerdings keine Gleichbehandlung der Tiere nach sich. Bis in die Neuzeit werden die Tiere doch in erster Linie als geschundene Arbeitshilfe und Ressource für die Ernährung genutzt. Von Einzelfällen (wie Montaigne; ↑Bioethik) abgesehen, hat der Gedanke der Verbindung von Mensch und Tier keine nachhaltigen ethischen Konsequenzen. In der Neuzeit wird die Diskrepanz zwischen der konzeptionellen Nähe von Mensch und Tier und ihrer ethischen Gleichstellung sogar immer größer: Während die naturgeschichtliche Kontinuität von Tieren und Menschen mit der Evolutionstheorie im 19. Jahrhundert wissenschaftlich fundiert wird, setzen anhaltende und folgenreiche Diskussionen über die moralische Stellung der Tiere doch erst Mitte des 20. Jahrhunderts ein.

Frühe Neuzeit: Tiere als Maschinen

Bis in die Renaissance bleibt die Auffassung der Tiere als dem Menschen dienende Wesen im Grundsätz-

lichen die akzeptierte Lehrmeinung. Erwogen wird seit Beginn des 17. Jahrhunderts, ob auch die Seelen der Tiere, und nicht nur ihre Körper, aus der Verbindung der Elemente entstanden sein könnten. In einem viel diskutierten Kommentar der biblischen Genesis stellt Benedictus Pererius diese These um 1600 auf. Die Rolle der Erde in der Bildung der Tiere wird aber durch Benedictus insofern eingeschränkt, als ihr nur die materielle Ursache (»causa materialis«), nicht aber eine Bildungskraft (»vis productiva«) zugeschrieben wird.[46] In eine ähnliche Richtung weist die Feststellung von F. Suárez, die Tiere seien (im Gegensatz zum Menschen) nicht aus dem Nichts, sondern aus bestehender Materie geschaffen worden (»non fuit ex nihilo, sed ex praejacente materia«).[47]

Zu ihrer vollen Entfaltung kommen die mechanistischen Auffassungen der nicht-menschlichen Lebewesen wenige Jahrzehnte später in der These R. Descartes', dass die Tiere überhaupt keine Seele im Sinne einer *res cogitans* hätten (↑Organismus).[48] Die Entstehung der Tiere kann Descartes daher auch aus Gesetzen der Mechanik und Chemie (nach dem Modell der Gärung) erklären. Diese Gesetze und eine entsprechende Materie vorausgesetzt, ist es nach Descartes' berühmten Worten wenig, was für die Herstellung von Tieren notwendig ist (»pauca requirantur ad animal faciendum«).[49] Die spontane Erzeugung von Lebewesen aus der anorganischen Materie ist für Descartes daher ein häufiges Muster ihrer Entstehung (↑Urzeugung). Zweifel an dieser Auffassung kommt in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts v.a. ausgehend von der mikroskopischen Untersuchung der Mikroorganismen auf, die deren erhebliche Komplexität nachweisen.[50]

Weitergehend als Descartes – der den Tieren zumindest die Fähigkeit zur ↑Empfindung zugesteht – halten einige Cartesianer des 17. und 18. Jahrhunderts die Tiere grundsätzlich für nicht schmerzempfindlich. Ihre Schreie bei gewaltsamer Behandlung werden nicht als Ausdruck von Schmerz verstanden, sondern mit dem Quietschen mechanischer Apparate verglichen.[51] Der ›Zedler‹ fasst die Position der Cartesianer 1745 folgendermaßen zusammen: Sie »glauben, daß die Thiere keine besondere Krafft zu empfinden haben. Sie sagen: Es geschähe alles vermittelst der Bewegung, die von der Mechanischen Structur der Materie nothwendig herkäme, in so fern diese Materie von einem äusserlichen Dinge gerühret werde«.[52] Für den täglichen Umgang und das ethische Verhältnis zu Tieren haben diese Auffassung und das Absprechen einer Seele im Rahmen von Maschinentheorien der Organisation der Tierkörper erhebliche Konsequenzen: Es wird von einem vielfach verrohten, mitleidslosen Umgang mit Tieren berichtet.[53]

Anfänge der wissenschaftlichen Tierkunde

Als erstes umfangreiches Werk zur Zoologie des Mittelalters gilt das Tierbuch von Albertus Magnus, das um 1260 entsteht.[54] Als Vorgehen für seine Wissenschaft von den Tieren (»scientia de animalibus«) gibt Albert an, »daß wir zuerst alle bekannten Unterschiede der Tiere in den Gliedern, der Vermehrung, der Nahrung, den Sitten und anderen Dingen anführen und später die Ursachen aller Verschiedenheiten nach der Reihe erörtern«.[55] Bemerkenswert ist Alberts kritischer Ansatz, der zu den traditionellen allegorisch-theologischen Beschreibungen auf Distanz geht und unterscheidet zwischen einerseits Berichten aus den Historien (»in historiis«) und der theologischen Mystik (»theologica mystica«) sowie andererseits solchen aus der Natur (»per physicam«) und durch die Erfahrung (»experimento«).[56] Die Tiere werden bei Albert nicht mehr primär hinsichtlich ihrer Nützlichkeit für den Menschen, sondern auch in ihren Eigenarten und typischen Verhaltensweisen dargestellt. Alberts Werk ist inhaltlich eng an eine zuvor anonym erschienene Schrift von Thomas von Cantimpré angelehnt.[57]

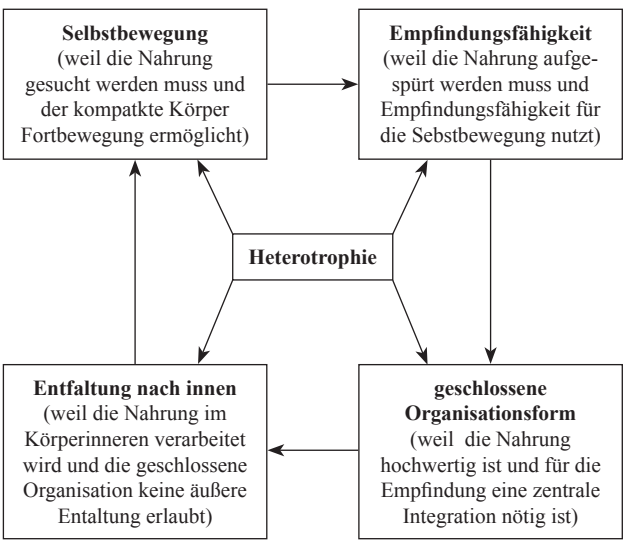


Abb. 523. Ein Bündel charakteristischer Merkmale von Tieren und deren Abhängigkeitsbeziehungen untereinander, die eine gegenseitige Stabilisierung der Merkmale bedingen.

In der Renaissance entstehen monumentale, reich illustrierte Werke, in denen das Leben der Tiere vieler verschiedener Arten beschrieben wird, verfasst z.B. von C. Gesner[58] und E. Wotton[59]. Einen vergleichenden Standpunkt nimmt P. Belon ein, indem er das Skelett von Vogel und Mensch in Korrespondenz zu setzen versucht.[60] M.A. Severino bezieht Mitte des 17. Jahrhunderts auch die wirbellosen Tiere in die vergleichende Betrachtung ein (↑Anatomie).[61] Durch ausgiebige Sektionen wächst das Wissen um die Anatomie der Tiere verschiedenster Gruppen; als besonders geschickte Anatomen erweisen sich J. Swammerdam, C. Perrault und M. Lister.[62] Einen experimentellen Ansatz zur Widerlegung der vorherrschenden Auffassung von der Urzeugung, d.h. der spontanen Entstehung von Tieren, wählt F. Redi.[63] Die (auch in der Gegenwart stattfindende) Urzeugung von Tieren findet aber auch im 18. Jahrhundert noch viele Anhänger und wird erst Ende des 19. Jahrhunderts endgültig widerlegt (↑Urzeugung). Im 18. Jahrhundert werden bisher nicht bekannte Tierformen beschrieben, z.B. der Süßwasserpolyp[64] und viele Mikroorganismen[65]. Die Untersuchungen zur Fortpflanzung der Tiere werden vom Streit zwischen Präformisten und Epigenetikern dominiert (↑Entwicklung). Durch zahlreiche Tierversuche wird versucht, die Mechanismen der selbsttätigen Bewegung der Tiere aufzudecken (↑Selbstbewegung).[66] Das anwachsende Wissen in der vergleichenden Anatomie führt seit Ende des 18. Jahrhunderts sowohl zu neuen Klassifikationsvorschlägen der Tiere (↑Taxonomie)[67] als auch zu ersten Ansätzen einer Theorie der ↑Evolution[68]. Die komplizierten Verhältnisse der Fortpflanzung einiger Tiere werden in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts als ↑Generationswechsel bestimmt[69]; bei Parasiten gelingt die Aufklärung ihres oft verwickelten Lebenskreislaufs, der einen Wirtswechsel einschließen kann[70]. Einen Mechanismus für die Evolution schlägt C. Darwin mit seiner revolutionären, alle Teile der Biologie betreffenden Selektionstheorie vor.[71] Mit der Tierökologie[72] und der Ethologie[73] werden gegen Ende des 19. Jahrhunderts neue Subdisziplinen der Zoologie begründet, die im 20. Jahrhundert zur vollen Entfaltung gelangen.

Mensch/Tier-Abgrenzungsdebatten seit dem 18. Jh.

Zu einer verstärkten Bemühung um begriffliche Abgrenzung von Mensch und Tier kommt es seit dem 18. Jahrhundert im Zuge von Rationalismus und Aufklärung. Als soziokultureller Hintergrund dieser Distanzierung von Mensch und Tier kann die Industrialisierung und die damit verbundene Auflösung der Arbeitsgemeinschaft von Mensch und Tier angesehen werden. In den Produktionsprozessen tritt die Maschine in vielen Fällen an die Stelle des Tieres; der selbstverständliche tägliche Umgang mit den Tieren findet nicht mehr statt. In der Lebenswelt kommt es damit zu einer Sezession von Mensch und Tier, die auch das Bedürfnis nach einer konzeptionellen Entgegensetzung verschärft. Das Begriffspaar, das diese Entgegensetzung wesentlich organisiert, ist ↑Intelligenz (Vernunft) versus ↑Instinkt.

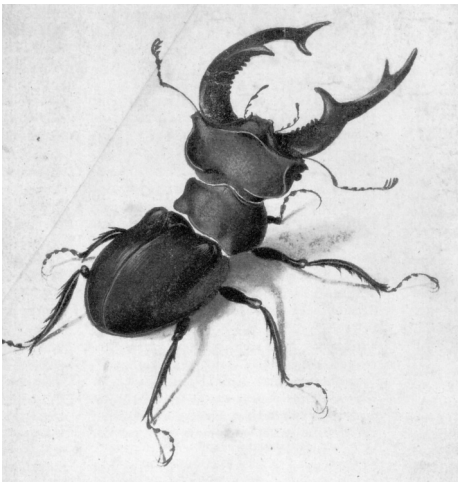


Abb. 524. Hirschkäfer (im Original farbiges Aquarell mit Deckfarben von Albrecht Dürer (ca. 1505); aus Koreny, F. (1985). Albrecht Dürer und die Tier- und Pflanzenstudien der Renaissance: 119).

Fehlende Rechtsgemeinschaft mit Tieren

Ein zentrales Argument gegen die moralische Gleichstellung von Mensch und Tier ist seit der Frühaufklärung die fehlende moralische und rechtliche Gemeinschaft zwischen Mensch und Tier.[74] S. Pufendorf argumentiert auf dieser Grundlage Ende des 17. Jahrhunderts, dass die fehlende Vernunft der Tiere ein Verhältnis der Wechselseitigkeit zwischen Mensch und Tier, das die Grundlage jedes rechtlichen Vertrages bildet, ausschließt (↑Bioethik). Nach Pufendorf besteht kein Recht und keine wechselseitige Verbindlichkeit zwischen Menschen und Tieren (»nullum hominibus brutisque jus, nullaque obligatio invicem intercedat«[75]). Denn die Tiere seien zu keiner »aus Bündnissen entstehenden Pflicht gegen den Menschen fähig«[76] (»neque illa obligationis ex pacto oriundae adversus homines sunt capacia«[77]). Es bestehe, wie es der Zedler 1745 im Anschluss an Pufendorf formuliert, »zwischen den Thieren und Menschen keine Gemeinschafft des Rechts«.[78] Tiere können, so lautet die Argumentation, immer nur Objekte,

nicht aber Subjekte des Rechts und damit auch keine symmetrischen Partner in der Festlegung von Rechten und Pflichten sein. Eine weitere Rechtfertigung für das Töten von Tieren wird darin gesehen, dass die Tiere das Leben des Menschen gefährden und sich außerdem gegenseitig selbst töten.[79] Der Ausschluss der Tiere aus der Gemeinschaft der Rechtssubjekte stellt aber selbst eine Errungenschaft der Rechtsgeschichte dar, wie die Gerichtsprozesse gegen Tiere bis in die Frühe Neuzeit belegen.

Die Behandlung von Tieren als bloße Objekte und nicht als Subjekte der Moral muss aber keine Einschränkung der Schutzrechte der Tiere implizieren. Der Grad der Verbindlichkeit von Pflichten gegenüber Tieren muss nicht dadurch ein geringerer sein, dass sie keine (Ko-)Subjekte, sondern lediglich Objekte der Moral und des Rechts sind.[80]

Sentimentale Tierverbundenheit des späten 18. Jh.
Die Lebensgemeinschaft von Menschen und Tieren in der höfischen und bürgerlichen Kultur des 18. Jahrhunderts ist im Gegensatz zu den bäuerlichen Verhältnissen nicht primär durch ökonomische Zwänge geprägt, sondern durch ein gönnerhaftes Wohlwollen des Menschen gegenüber dem Haustier als Luxusobjekt. Die Tiere werden zur bloßen Freude im Haus gehalten; sie bilden einen Teil der Hausgemeinschaft, und der Umgang mit ihnen wird in ähnlicher Weise kodifiziert wie der Umgang mit den Mitmenschen. Besonders deutlich wird dies in einem eigenen Kapitel »Ueber die Art mit Thieren umzugehn« in Freiherr von Knigges Werk ›Ueber den Umgang mit Menschen‹ (1788).[81] Knigge führt hier als ein Argument gegen den gewaltsamen Umgang mit Tieren an, dass dieser zu einer Abstumpfung des Menschen gegenüber Gewalt, also zur Erleichterung der Gewalt auch gegenüber anderen Menschen führen würde – also das seit der Scholastik immer wieder angeführte »Verrohungsargument«, das in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts viele Anhänger findet[82] (u.a. auch I. Kant; ↑Bioethik).

Die erhöhte Sensibilität gegenüber dem Leben und Leiden der Tiere findet ihren Ausdruck auch in verschiedenen Plädoyers gegen das Hetzen von Wild bei der Jagd oder gegen die zum Vergnügen vorgeführten Leiden von Tieren in der Arena. Der wahre Menschenfreund erscheint am Ende des 18. Jahrhunderts häufig auch als ein Tierfreund[83] – weil doch die Tiere der »Menschen ältere Brüder sind«, wie es J.G. Herder 1784 formuliert[84]. Die Unterschiede zwischen Mensch und Tier können auch deshalb als gering eingeschätzt werden, weil einer der zentralen Begriffe der Epoche, die ↑Empfindung, nicht nur den Menschen, sondern gerade auch den Tieren (meist im Unterschied zu den Pflanzen) zugeschrieben wird: »ein Thier zu seyn, das heißt, eine empfindungsfähige Seele [une ame capable de sentir] zu haben«, heißt es 1766 in der Übersetzung eines Satzes von C. de Bonnet[85].

Lebensform, Monophylon, Entwicklungstyp
Seit der Antike ist es verbreitet, unter einem Tier eine besondere ↑Lebensform zu verstehen. Besonders in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird die *geschlossene Organisationsform* der Tiere im Vergleich zum offenen Typ der Pflanzen herausgearbeitet (↑Pflanze): Tiere verfügen demnach über eine fixe Form und Größe, die weitgehend von ihrer inneren Anlage her bestimmt ist und nicht wie bei den Pflanzen durch die Umweltverhältnisse determiniert wird. Im Gegensatz zu den Pflanzen entfalten sich ihre der Ernährung dienenden Oberflächen nach innen (Magen-Darm-Trakt)[86], und sie sind zur aktiven Fortbewegung in der Lage. Den Tieren wird damit auch eine größere Unabhängigkeit von der Umwelt zugeschrieben.[87] In morphologischer Hinsicht spricht C. Gegenbaur 1858 von dem »Typus des Thieres«.[88] Die Terminologie von ›Offenheit‹ und ›Geschlossenheit‹ der Form zur Charakterisierung des Bauprinzips von Pflanzen und Tieren geht auf H. Driesch zurück, bei dem es 1909 heißt: »Tiere seien ›geschlossene‹, Pflanzen seien ›offene‹ Formen; Tiere erreichen einen Punkt, auf dem sie fertig sind, Pflanzen sind, wenigstens in sehr vielen Fällen, nie fertig«[89] (↑Individuum; Pflanze).

Im Zusammenhang mit dieser besonderen Lebens- und Organisationsform stehen auch die den Tieren im Vergleich zu den Pflanzen zugeschriebenen höheren kognitiven Fähigkeiten. Auf diesem Unterschied baut H. Lotze Mitte des 19. Jahrhunderts seine Differenzierung von Pflanze und Tier auf. Die Pflanze ist für Lotze »in ihre Lebenselemente, Luft und Wasser, eingetaucht, findet sich ungesucht in beständiger Wechselwirkung mit dem Ersatze, dessen sie bedarf«. Das Tier dagegen »hat seine Nahrung aufzusuchen, und es vollzieht diesen Theil seines Lebenskreislaufes nicht ohne das Aufgebot mannigfaltiger Mittel der geistigen Thätigkeit«. Die »Elemente des geistigen Lebens« treten nach Lotze zwischen die Leistungen der körperlichen Organe und unterbrechen den bei der Pflanze »abgeschlossenen Kreislauf der Verrichtungen«.[90] Schon 1821 formuliert J.E. von Berger diese Offenheit des Tieres als einen für das Leben der Tiere konstitutiven Schmerz: »das Thier fühlt den Hunger als Schmerz, oder als einen inneren idealen Widerspruch, und weil es diesen Widerspruch in sich

aufzunehmen und zu reslisiren vermag, so vermag es auch ihn mit freier Thätigkeit wieder aufzuheben«.[91] Die Pflanze habe dagegen »in der Totalitat der Substanz ihre sicher ernährende Wurzel«.[92]

Neben dieses Verständnis von ›Tier‹ als Organisationstyp und Lebensform tritt mit der Durchsetzung der Evolutionstheorie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Auffassung, die biologische Einheit ›Tier‹ als eine monophyletische Einheit zu verstehen, also als ein phylogenetisch auszugliederndes Taxon. Es sind damit nicht mehr intrinsische Eigenschaften eines einzelnen Organismus, sondern historische Verwandtschaftsverhältnisse, also Relationen zu anderen Organismen, die bestimmen, was ein Tier ist.

Daneben besteht auch noch eine entwicklungsbiologische Definition des Begriffs ›Tier‹. Nach einem Vorschlag von J.M.W. Slack, P.W.H. Holland und C.F. Graham (1993) sind alle Tiere durch ein bestimmtes räumliches Muster der Genexpression bestimmt, das sie ***Zootyp*** nennen.[93] Dieses Muster zeigt sich darin, dass alle Tiere in ihrer individuellen Entwicklung ein bestimmtes »phylotypisches Stadium« durchlaufen (↑Typus).

Die »Mittelbarkeit« des Lebens der Tiere

In der Absicht, einen Zusammenhang zwischen den einzelnen Merkmalen von Pflanzen bzw. Tieren zu stiften, stellt H. Jonas Mitte des 20. Jahrhunderts ein »Prinzip der Mittelbarkeit« auf, das seiner Meinung nach das Leben der Tiere bestimmt.[94] Die Mittelbarkeit bezieht sich auf die räumliche und zeitliche Distanz (»Abständigkeit«), die ein Tier zu seiner Umwelt einzunehmen vermag. Räumlich ist sie durch das Vorliegen von Fernwahrnehmungsorganen gegeben, die dem Tier eine Ausrichtung auf Objekte ermöglicht, mit denen es in keinem direkten Kontakt steht; zeitlich wird sie durch die »Lücke« zwischen Bedürfnis und Befriedigung, Trieb und Erfüllung ausgemacht. Diese dem Tier eigene Möglichkeit des Aufschiebens von unmittelbaren physiologischen Erfordernissen sei die Grundlage dafür, dass es ein ↑*Gefühl* ausbilde, das seine Beziehung zur Umwelt reguliere. Der Grund für die Unterscheidung der Unmittelbarkeit des Pflanzenlebens und der Mittelbarkeit des Tierlebens liegt nach Jonas in ihrer unterschiedlichen Ernährungsphysiologie: Während das Tier auf spezifische und komplexe Nahrungsstoffe angewiesen ist, deren Anwesenheit in seiner Umwelt nicht garantiert ist (Abb. 523), ist die Pflanze unmittelbar in die Stoffausstattung ihrer Umwelt einbezogen (↑Pflanze: Abb. 376). Allein die osmotische Absorption und Exkretion von Nahrungsstoffen, die beständig in ihrer Umgebung vorhanden sind, mache ihren Stoffwechsel aus: »Durch den kontinuierlichen Kontakt mit der Versorgungsquelle funktioniert die Organismus-Umwelt-Beziehung automatisch, und kein zusätzlicher Apparat für die Anpassung an kurzfristige Veränderungen ist erforderlich. Unmittelbarkeit ist hier garantiert durch ständige Kontiguität zwischen Aufnahmeorgan und äußerem Vorrat«.[95] Tiere, deren Nahrungsobjekte sich meist nicht ständig in ihrer direkten Umgebung befinden und die Schädigungen durch Räuber nicht durch einfache Regeneration über das Wachstum ausgleichen können, müssten demgegenüber ein aktiveres Verhältnis zu ihrer Umwelt haben. Die Nahrung müsse aktiv aufgesucht, die Feinde müssten aktiv gemieden werden: »Diese prekäre und ausgesetzte Art zu sein verpflichtet zu Wachheit und Bemühen, während pflanzliches Leben schlummern kann«.[96]

Die typisierende Unterscheidung von Pflanze und Tier lässt sich daher auch als eine Kompensation der fehlenden bauplanmäßigen Flexibilität des Tieres durch eine zunehmende Verhaltensplastizität kennzeichnen. Explizit behauptet W. Christensen 1996 eine solche Kompensation im Organisationstyp des Tieres: »Its low degree of organisational flexibility needs to be compensated for by high degree of perceptual and behavioural complexity which support corresponding flexibility«.[97] Ein kompensatorisches Verhältnis zwischen Bauplan- und Verhaltensflexibilität wird dadurch nahegelegt, dass sie tatsächlich nicht zusammen in einem Organismus auftreten. Die extreme organische Differenzierung der Tiere, die die Grundlage für ihr komplexes Verhalten ist, ist nicht zu vereinbaren mit der Flexibilität des Bauplans der Pflanzen, weil diese Flexibilität die Koordination der Teile in dem integrierten Ganzen stören würde. Es besteht damit auch eine gewisse Berechtigung, ›Pflanze‹ und ›Tier‹ nicht nur als phylogenetische Einheiten zu betrachten, sondern sie auch als Lebensformtypen zu sehen, die in unterschiedlichen Verwandtschaftszusammenhängen auftreten können.

Der Mensch als Modell für das Tier

Seit der Antike wird das Bild des Tieres vielfach ausgehend von einem Bild des Menschen entwickelt. Der Mensch bildet, wie es E. Husserl 1931 formuliert, geradezu den »Normalfall«, von dem aus das Tier als Anormalität erscheint: »In bezug auf das Tier ist der Mensch, konstitutiv gesprochen, der Normalfall, wie ich selbst konstitutiv die Urnorm bin für alle Menschen; Tiere sind wesensmäßig konstituiert für mich als anomale ›Abwandlungen‹ meiner Menschlichkeit, möge sich dann auch bei ihnen wieder Normalität und Anomalität scheiden«.[98] Es liegt nach

Husserl also eine »Konstitutionsrichtung vom Menschen zum Tier« vor, die den Menschen als Norm für das Verständnis des Tieres setzt. Der Mensch ist also nicht als ein übersteigertes oder verkümmertes Tier zu verstehen, sondern es setzt umgekehrt die Kenntnis des Menschen den Standard für die Erkenntnis der Tiere.[99] Es gäbe folglich ohne das Konzept ›Mensch‹ nicht das Konzept ›Tier‹, wie auch umgekehrt die Bestimmung von ›Mensch‹ an der Absetzung von ›Tier‹ hängt.

Aber ob der Mensch als übersteigertes Tier oder das Tier als verfallener Mensch beschrieben wird – gemeinsam ist beiden Beschreibungen doch die Hierarchierichtung. ›Tier‹ erscheint allemal als abwertende Kategorie, die zur Rechtfertigung der Beherrschung dient: »Die Tier/Mensch-Unterscheidung ist eine politische, und sie richtet sich in erster Linie auf die Legitimation einer Machttechnik. Das Tier ist das, was getötet werden darf, das Tier ist das, was entfremdete Arbeit verrichtet, das Tier ist das, was die Souveränität der Vernunft stützt« (Schwarte 2004).[100]

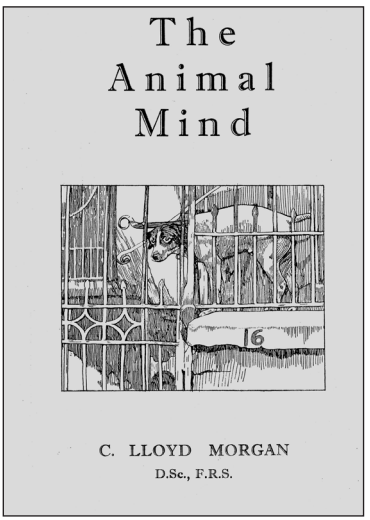
Tierphilosophie

Einen Gegenstand philosophischer Reflexion bildet das Tier seit der Antike. Erst im 19. Jahrhundert bildet sich aber eine philosophische Richtung heraus, die sich selbst als ›Tierphilosophie‹ bezeichnet (Oken 1810: »Theil meiner Naturphilosophie, der die Pflanzen- und Thierphilosophie […] enthalten wird«[101]). M. Wild macht 2008 drei Problemfelder als den Gegenstand der Tierphilosophie aus: die mentalen und sozialen Fähigkeiten von Tieren (»Geist der Tiere«; ↑Bewusstsein), den Unterschied zwischen Mensch und Tier (»anthropologische Differenz«; ↑Mensch) und das moralische Verhältnis des Menschen zu Tieren (»Tierethik«; ↑Bioethik).[102]

Fehlen einer adäquaten Beschreibungssprache

Bis in die Gegenwart wird von Wissenschaftsphilosophen (z.B. Janich 2010[103]) beklagt, dass eine adäquate Beschreibungssprache für das Verhalten von Tieren noch nicht gefunden ist. Die geläufige Sprache der Ethologen ist offensichtlich mit intentionalem und vermenschlichendem Vokabular aufgeladen. Es ist aber grundsätzlich fraglich, inwieweit die intentionale Sprache, die Tieren Absichten und Pläne unterstellt (↑Bewusstsein), in die Biologie als Naturwissenschaft integriert werden kann.

Fraglich ist aber auch, was genau unter ›Intentionalität‹ verstanden werden soll und ob sie nicht mit guten Gründen einigen nicht-menschlichen Lebewesen zugeschrieben werden kann. Unklar sind also sowohl die begrifflichen Grenzen des Konzepts als auch die realen Grenzen seiner Bezugsobjekte (↑Intelligenz). Wird unter ›Intentionalität‹ die mentale Repräsentation und Planung der Durchführung eines auf die Umwelt bezogenen Verhaltens verstanden, spricht wenig dagegen, einem jagenden Löwen diese zuzuschreiben. Gilt dies aber auch für einen fliegenfangenden Frosch, eine netzebauende Spinne, eine nahrungssuchende Amöbe? Es ist auf der Grundla-



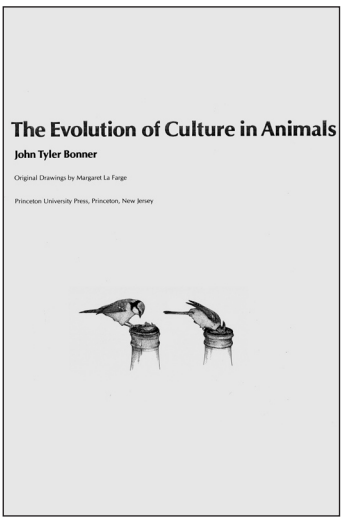


Abb. 525. Sprache, Geist, Kultur – im 20. Jahrhundert verlieren alle großen Differenzbegriffe, die traditionell den Menschen vom Tier geschieden haben, diese Funktion (drei Buchcover aus den Jahren 1923, 1930 und 1980; das letzte im Layout leicht verändert).

ge des gegenwärtigen Wissens unklar, auf welcher Stufe der Komplexitätshierarchie der Organismen klare Grenzen in der Zuschreibung von mentalen Vermögen gezogen werden sollen. Weil manche Tiere in gewissen Bereichen wie der Mensch sind, kann es in diesen Bereichen auch legitim sein, Tiere mit einem vermenschlichenden Blick zu betrachten. Zu unterscheiden sind also angemessene Formen des Anthropomorphismus und reine Projektionen vom Menschen auf das Tier.

Die vermenschlichende Perspektive auf das Tier ganz eliminieren zu können, besteht insgesamt wenig Hoffnung. Es sind v.a. zwei Faktoren, die zur Stabilisierung der vermenschlichenden Sprache in der Beschreibung der Tiere wirksam sind: einerseits die faktisch bestehenden hoch personalisierten Beziehungen zwischen Menschen und Haustieren und andererseits die Annahme, die anthropomorphisierende Sprache garantiere eine größere Rücksicht im Umgang mit den Tieren, indem sie es ermögliche, die Tiere als »Subjekte« zu verstehen (↑Selbstorganisation/Subjekt), um damit einen Beitrag zur Bioethik und zum Naturschutz zu leisten.

Tiere in den Massenmedien

Im 20. Jahrhundert hat das Tier – in seiner Darstellung in den Massenmedien und in seiner Präsenz als Haustier – einen festen Platz in der populären Kultur. Für die Kinderspielsachen wird für dieses Jahrhundert »eine Tendenz zum Tier« diagnostiziert und von einer »Animalisierung der Kinderkultur« gesprochen (Cartmill 1993).[104] Man kann sagen, die Tiere seien zu »kulturellen Symptom- und Projektionsträgern abgestiegen« (Macho 1997).[105] Die mediale Inszenierung ist eine Begleiterscheinung und vielleicht eine Kompensation des Schwundes des unmittelbaren Umgangs mit Tieren im Alltag der meisten Menschen. Insofern kann die dauernde mediale Präsenz der Tiere als Ausdruck einer Nostalgie gewertet werden, die an die jahrhundertelange intime Verbindung des Menschen mit den Tieren erinnert: Während die Tiere früher zusammen mit den Menschen einen gemeinsamen Haushalt bildeten und ihm Nahrung, Kleidung und Arbeitserleichterung boten, sind sie heute aus dem unmittelbaren Erlebnishorizont verschwunden. Allein symbolisch sind die Tiere noch omnipräsent. Sie werden präsentiert als das Schreckliche, das Hilfsbedürftige oder das Harmlose – in jedem Fall ist die von ihnen ausgehende Gefahr des vollkommen Andersartigen gebannt und die Begegnung wird zu einem Spiel im Virtuellen. Und selbst da, wo noch eine Begegnung mit dem wirklichen Tier inszeniert wird, in den Zoos, ist das Leben der Tiere so verändert, dass ihr Ausdruck ein sonst allein den Menschen vorbehaltenen Eindruck hinterlässt: die Gleichgültigkeit. Ein Zoo wird somit weniger zu einer Stätte der ungewohnten und überraschenden Begegnung als vielmehr zu einem »Denkmal für die Unmöglichkeit solcher Begegnungen« (Berger 1981).[106]

Heutige Ambivalenz im Mensch-Tier-Verhältnis

Die gegenwärtige Beziehung des Menschen zum Tier ist durch ausgeprägte, nicht miteinander vermittelte Spannungen gekennzeichnet.[107] In einem primären sozialen Bezug begegnen uns Tiere in einer individualisierten »Dueinstellung« (Schütz 1932)[108] als Mitsubjekte, mit denen eine intensive Kommunikation stattfindet und in der den Tieren eigene Interessen und Wünsche zugeschrieben werden. In einem sekundären Bezug sind sie dagegen Nahrungsmittel und massenweise gehaltene Ressource zur Befriedigung vielfältiger Bedürfnisse – und damit entindividualisierte Konsumware. Bewältigt wird dieser ambivalente und widersprüchliche Bezug zu den Tieren durch die starke soziale Segmentierung der beiden Erfahrungen[109]: Die eine erfolgt im sozialen Nahfeld der eigenen Wohnung, in der die Haustiere als Mitbewohner ihr umsorgtes Leben führen, die andere besteht allein in einem vermittelten Wissen von anonymisierten und professionell ökonomisch betriebenen Einrichtungen zur massenweisen Haltung und Verwertung der Tiere.

Die Spannung zwischen den beiden Erfahrungen erscheint zunehmend als eine krasse Inkonsequenz und ein soziales Paradoxon, insofern beide Seiten des Bezugs zu den Tieren ins Extrem getrieben werden. Auf der Seite der Nahbeziehung zu den Tieren geht dies soweit, dass die Gefühle, die man Haustieren entgegenbringt, nach dem Modell intensivster zwischenmenschlicher Beziehungen organisiert und gelebt werden; sie geraten damit »in den Gravitationsbereich einer Liebessemantik« (Wiedenmann 1998).[110] Die Tiere werden individuell angesprochen; mit ihnen werden die für den Menschen typischen Passageriten wie Begrüßung und Verabschiedung, Geburtstag und Bestattung begangen; und sie werden als emotionale Partner und Lebensbegleiter geschätzt.

Die Bindungsintensität kann sogar über die der menschlichen Beziehungen hinaus gesteigert werden, insofern die persönliche Begegnung mit den vertrauten Tieren durch implizite Kommunikationsformen gekennzeichnet ist. Die (einseitige) Mensch-Tier-Kommunikation folgt dem Muster einer Liebessemantik, bei der – mit N. Luhmann gesprochen

– das Kommunikationsproblem auf »ganz eigentümliche Weise« gelöst wird: durch Intensivierung der »Kommunikation unter weitgehendem Verzicht auf Kommunikation«.[111] Anstelle einer Kommunikation, die auf wechselseitigem Austausch, auf Nachfragen, Widerspruch und Selbstkorrektur beruht, verlässt sich die Liebespraxis der Kommunikation zwischen Mensch und Haustier auf Stereotypien, auf Projektion und Kalkulierbarkeit, auf »Vorwegnahme und Schonverstandenhaben« (Luhmann). Im Rahmen einer Semantik und Pragmatik der Liebe, in der explizite Formen der Kommunikation wie das Fragen oder bereits das bloße Sprechen geradezu als unangenehm und zerstörerisch codiert sind, kann das Schweigen der Tiere als besondere Weihe der Kommunikation und Ausdruck ihrer Authentizität und besonderen Liebesfähigkeit erscheinen.

Animalität

Der Ausdruck ›Animalität‹ wird seit dem Hochmittelalter vereinzelt für das Wesen oder die Natur eines Tieres, v.a. die Summe seiner typischen Eigenschaften und Fähigkeiten, verwendet (Avicenna 11. Jh.: »animalitas et humanitas«; »Animal ergo per se ex sua animalitate habet esse in istis sensibilibus«[112]; Alcherus Claraevallensis 12. Jh.: »Sensualitas sive animalitas animae«[113]). Im frühen 17. Jahrhundert wird der Ausdruck ins Englische und Französische übernommen (Crooke 1615: »animality«[114]; Dupleix 1618: »toute l'animalité, c'est à dire, toute l'essence de l'animal, qui est d'estre corps animé sensible, est en l'homme & en la beste«[115]).

Im Deutschen ist der Ausdruck ***Tierheit*** seit Ende des 17. Jahrhunderts nachweisbar (Gasser 1686: »daß in dem Menschen gleichsamb zwey Naturen vereiniget/ nemblich die Thierische/ unnd dann die Englische/ das ist die Thierheit/ das empfindtliche Leben/ die 5. Sinn deß Leibs/ und die Anmuthungen deß Hertzens/ welche der Mensch mit den unvernünfftigen Thieren theil und gemein hat/ und dann die freye Willkuhr/ der Verstand und freye Willen«[116]; von Sporck 1702: »daß ein Mensch Mensch ist/ nicht von der Thierheit/ als welche sein Geschlecht ist/ herkombt/ sondern von der Vernunfft/ welche ihn zu einem vernünfftigen Thier machet«[117]; Wolff 1737: »wenn man das gemeinschafftliche Wesen oder Natur der Menschen und Thiere annimmt, das ist, wenn man dasjenige sezet, was das Geschlecht ausmachet, unter welchem Menschen und Thiere als so viele Arten enthalten sind, und welches man mit dem Nahmen Thierheit (animalitatis) belegen kan«[118]).

Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts wird mit ›Animalität‹ meist das gemeinsame Wesen von Tieren und Menschen bezeichnet, in erster Linie ihre Sinnlichkeit, die sie von den Pflanzen und anorganischen Naturkörpern unterscheidet. Danach wird der Ausdruck nicht selten in pejorativer Bedeutung verwendet und auf etwas bezogen, von dem sich der Mensch zu emanzipieren habe. Deutlich wird dies besonders bei I. Kant, der 1784 behauptet, die Natur verfolge »einen regelmäßigen Gang […] von der unteren Stufe der Thierheit an allmählig bis zur höchsten Stufe der Menschheit«[119]; 1793/93 formuliert er: »Die Anlage für die Thierheit im Menschen kann man unter den allgemeinen Titel der physischen und bloß mechanischen Selbstliebe, d.i. einer solchen bringen, wozu nicht Vernunft erfordert wird«[120]; 1797/98: »Es ist ihm [dem Menschen] Pflicht: sich aus der Rohigkeit seiner Natur, aus der Thierheit (quoad actum), immer mehr zur Menschheit, durch die er allein fähig ist sich Zwecke zu setzen, empor zu arbeiten«[121]; 1803: »Disciplin oder Zucht ändert die Thierheit in die Menschheit um«[122].

J.-J. Virey gibt zu Beginn des 19. Jahrhunderts eine Definition der Animalität (frz. »animalité«), die von den typischen Eigenschaften der Tiere ausgeht: »la sensibilité, la mobilité volontaire et la nutrition centrale, forment ces caractères essentiels«.[123] Die Animalität bildet nach Virey eine graduelle Eigenschaft, die einigen Tieren in stärkerem Maße als anderen zukomme: »l'animalité se dégradera, et l'être se rapprochera du végétal ou de l'organisation primitive, qui est le tronc duquel sortent toutes les branches des êtres vivans«; er spricht daher von der *Quantität der Animalität* (»la quantité d'animalité«) und schlägt als Maß dafür, analog zu dem Thermometer, das *Zoometer* vor (»la méthode de classification soit un zoomètre, c'est-à-dire, une mesure des degrés d'animalité, comme le thermomètre indique les degrés de chaleur«).[124] Von anderen französischen Zoologen der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird dieser Vorschlag Vireys übernommen, z.B. von H.D. de Blainville, der 1840 den Grad der Animalität mit der Größe des Nervensystems eines Tieres in Verbindung bringt.[125]

Nach einem neueren Vorschlag F. Keijzers ist der Zustand der Animalität wesentlich durch eine Kopplung von Wahrnehmung und Tätigkeit gekennzeichnet (»perception action coupling«).[126] Die besondere Verfassung der Lebendigkeit bei Tieren zeige sich als eine materielle Organisation, die über sensorimotorische Strukturen verfügt, d.h. eine Beweglichkeit, die über rückkopplungsgesteuerte sensorische Prozesse geleitet und moduliert wird. Tiere verhalten sich als

Agenten in ihrer Umwelt, indem sie Prozesse initiieren und verändern. Auch für Bakterien und andere freibewegliche Organismen treffen diese Beschreibungen zu.

Die Bereiche des menschlichen Handelns und des Verhaltens der Tiere gelten meist als nicht klar voneinander unterschieden. Ein menschenartiges Verhalten bei Tieren wird vielfach beschrieben. Immer wieder wird besonders das ↑Spiel der Tiere in eine besondere Nähe zum Handeln des Menschen gerückt. T. Geiger spricht 1931 von der »›Humanität‹ mancher tierischer Lebensphänomene« (und der analogen »›Animalität‹ mancher menschlicher«).[127] T. Ingold verwendet 1994 die knappe Formel ***animale Humanität*** (»animal humanity«).[128] Dieser Ausdruck erscheint bereits Mitte des 19. Jahrhunderts, zunächst allerdings in der Bedeutung von »humaner Animalität« (Hunt 1834: »this noble-hearted woman […] was as imperfect a specimen of animal humanity as her kinsman was of spiritual«)[129] – bald darauf aber auch in der Bedeutung einer Humanität von Tieren (Chambers 1846: »Animal humanity. It is extremely curious to observe in animals ways and doings like those of human beings«[130]).

tierlich

Das gegenwärtig verbreitete Adjektiv zu ›Tier‹ ist ›tierisch‹. Bis ins 16. Jahrhundert ist dagegen ›thierlich‹ im Gebrauch (z.B. bei Luther), das danach durch ›thierisch, viehisch‹ verdrängt wird.[131] ›Tierisch‹ weist schon früh eine pejorative Konnotation auf und hat nach Grimms ›Deutschem Wörterbuch‹ seit Mitte des 16. Jahrhunderts folgende Bedeutung »nach der art der unvernünftigen, nur sinnlichen trieben folgenden thiere, grob, sinnlich, bestialisch, viehisch«.[132] Diese abwertende Bedeutung findet sich auch bei J.W. von Goethe, besonders deutlich in der Lösung von der deskriptiven wörtlichen Bedeutung und der Festlegung des Ausdrucks auf das Pejorative als der Kernbedeutung: »Er [der Mensch] nennt's Vernunft und braucht's allein,/ nur tierischer als jedes Tier zu sein«.[133]

Seit den 1970er Jahren etabliert sich daneben wieder die Form ›tierlich‹. H. Hediger verwendet sie bereits in den 1950er Jahren (1961: »Im Verbrechen – und auch im Krieg – sinkt der Mensch unter Umständen in Primitivzustände zurück, die – ungerecht allerdings – oft als ›tierisch‹ bezeichnet werden. Tierlich ist daran nur das äußere Verhalten, etwa Tarnung, Verstecken und Anschleichen«).[134] Für die Verbreitung dieser Form sorgt besonders ›Grzimeks Tierleben‹ (1975-77), das sie konsequent verwendet. B. Grzimek rechtfertigt dies damit, dass alle Ausdrücke, »die das Tier abwerten«, vermieden werden sollen.[135] Entsprechend zu ›menschlich‹ und analog zu der Unterscheidung von ›kindisch‹ und ›kindlich‹ soll ›tierlich‹ als neutraler, nicht wertender Ausdruck verstanden werden.

Zoologie

Von der ›Zoologie‹ (abgeleitet von griech. ›ζῶον‹ »lebendiges Wesen; Tier«) ist zuerst als einem Teilgebiet der Pharmazie und Medizin die Rede. Im Sinne einer Lehre von den Tieren im Gegensatz zu dem Menschen und den Pflanzen erscheint der Ausdruck bei einigen Autoren in den ersten Jahrzehnten des 17. Jahrhunderts (Timpler 1610; Alsted 1626; Fabricius 1632[136]). Besonders bekannt wird in der Mitte des Jahrhunderts die englische Übersetzung eines Werks von J. Schröder unter dem Titel ›Ζωολογια, or the History of Animals as they are Useful in Physick and Chirurgery‹ (1659).[137] Wesentlicher Gegenstand der Zoologie dieser Zeit ist also der medizinische Nutzen der Tiere für den Menschen.[138]

Die Einschränkung der Zoologie auf eine Tierkunde ist durchaus nicht selbstverständlich, weil das griechische Stammwort allgemein für »Lebewesen« steht und nach dem vor-aristotelischen Sprachgebrauch auch die Pflanzen als Lebewesen bezeichnet werden. So zögert z.B. Platon nicht, die Pflanzen als dem Menschen verwandt und als Lebewesen (»ζῶον«) einzuordnen.[139] Aristoteles ist später zurückhaltender und gesteht zwar den Pflanzen ein Leben (»ζωή«) zu, an keiner Stelle bezeichnet er sie aber als ›Lebewesen‹, weil sie nicht über die Fähigkeiten der Empfindung und Fortbewegung verfügen.[140] In dieser aristotelischen Differenzierung liegt also bereits die Rechtfertigung für die spätere Beschränkung des Titels ›Zoologie‹ auf eine Tierkunde. Neben der engeren Bedeutung besteht das Verständnis der Zoologie als allgemeine Lehre von den Lebewesen bis ins 18. Jahrhundert fort. Deutlich wird dies z.B. an N. Baileys Definition von 1724, nach der die Zoologie die Lehre der Lebewesen ist (»Zoology, […] a Treatise concerning living Creatures«[141]). In englischen Wörterbüchern wird diese Bedeutung vereinzelt bis zur zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wiedergegeben.[142]

In den auf Latein geschriebenen Abhandlungen des 17. Jahrhunderts wird die Zoologie nicht selten als Lehre von den ›bruta‹ bezeichnet, nicht der ›animalia‹ (Sperling 1669: »zoologia physica est scientia brutorum quatenus corpora naturalia sunt«[143]). ›Animalia‹ bildet zu dieser Zeit also zumindest bei einigen

Autoren weniger eine Bezeichnung nur für die Tiere, als vielmehr zusammenfassend für Tiere und Menschen. Die Opposition zwischen ›Tier‹ und ›Mensch‹ in den germanischen Sprachen hat also keine Entsprechung in der Entgegensetzung von ›animal‹ und ›homo‹ im Lateinischen des 17. Jahrhunderts (oder davon abgeleitet im Französischen und Englischen; ↑Mensch).

In der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts bestehen verschiedene Ausrichtungen der Zoologie nebeneinander. Neben der medizinischen *Zoologia medica* wird eine theologische *Zoologia sacra* und schließlich eine naturhistorische *Zoologia physica* zu begründen versucht. Eine Abgrenzung in diesem Sinne nimmt J. Sperling vor.[144] Sperling definiert seine die Natur betreffende Zoologie allgemein als »Wissenschaft von den Tieren« (»Scientia brutorum«). Wenig später, in dem ›Parnassus medicinales illustratus‹ (1663) von J.J. Becher – einem »noch nie gesehenen Thier- Kräuter- u. Berg-Buch«, so der Untertitel – bildet die Darstellung der Zoologie den ersten Teil, das »Thierbuch«. Ähnlich wie zuvor bereits die Pflanzenkunde wird auch die Zoologie seit dem 17. Jahrhundert in eine allgemeine und eine spezielle Lehre unterteilt. Auch hierfür ist die ›Zoologia physica‹ von Sperling richtungsweisend. Der Sache nach liegt der Unterschied dieser beiden Ausrichtungen der Zoologie bereits bei Aristoteles vor, insofern auch seine Tierkunde in vielen Abschnitten eine Trennung von allgemeiner Zoologie und spezieller Zoologie aufweist.

Regelmäßig verwendet wird der Terminus ›Zoologie‹ erst seit den 1770er Jahren.[145] Davor wird der Gegenstand als Teil der ›Naturgeschichte‹, ↑Anatomie oder ↑Physiologie abgehandelt (↑Biologie).

Nachweise

1 Vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 92.
2 Herodot, Historiae 5, 10; Aristophanes, Vespae 551; Platon, Timaios 776; vgl. Lorenz, G. (2000). Tiere im Leben der alten Kulturen: 178.
3 Platon, Timaios 77a-c.
4 Aristoteles, De an. 416a4.
5 Vgl. z.B. Seneca, Epistulae 121, 24; Plinius, Naturalis historia 9, 86; 11, 183; 226.
6 Basilius, Opera omnia, Bd. 1: 118; Adelard von Bath, Quaestiones naturales (Beiträge zur Geschichte der Philosophie und Theologie des Mittelalters, Bd. 32, 1, Münster 1934): 15 (Frage 13).
7 Gregor der Große (ca. 595). Moralia in Iob 10, 13, 23; 17, 30, 46; vgl. Lerch, E. (1939). Sinn, Sinne, Sinnlichkeit. Arch. ges. Psychol. 103, 446-495: 494.
8 Vgl. z.B. Thomas von Aquin, Summa contra Gentiles: II, 82; vgl. Pico della Mirandola (1486). De dignitate hominis (Hamburg 1990): 6.
9 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: 7, 3; 22, 11.
10 Vgl. Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 57-59; ders. (1649). Brief an Morus vom 5.2.1649 (Œuvres, Bd. V, Paris 1974, 267-279): 278.
11 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Neuchâtel 1781, Bd. 7-9): I, 42.
12 Vgl. z.B. a.a.O.: I, 45f.
13 a.a.O.: I, 42.
14 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 91.
15 Vgl. Lorenz, G. (2000). Tiere im Leben der alten Kulturen: 294ff.
16 Vgl. Nitschke, A. (1966). Tiere und Heilige. Beobachtungen zum Ursprung und Wandel menschlichen Verhaltens. In: Vierhaus, R. & Botzenhart, M. (Hg.). Dauer und Wandel der Geschichte. Aspekte europäischer Vergangenheit, 62-100.
17 Vgl. Stettner, W. (1934). Die Seelenwanderung bei Griechen und Römern; Findeisen, H. (1956). Das Tier als Gott, Dämon und Ahne; Henry, M.-L. (1958). Das Tier im religiösen Bewußtsein des alttestamentlichen Menschen; Hornung, E. (1967). Die Bedeutung des Tieres im alten Ägypten. Stud. Gen. 20, 69-84; Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik; Dinzelbacher, P. (Hg.) (2000). Mensch und Tier in der Geschichte Europas.
18 Vgl. Dierauer (1977): 4.
19 Assmann, J. (1997). Moses the Egyptian. The Memory of Egypt in Western Monotheism (dt. Moses der Ägytper. Entzifferung einer Gedächtnisspur, München 1998): 163.
20 Alkmaion (Diels/Kranz) 24 A 5/B1a (nach Theophrast); Platon, Kratylos 399c; vgl. Laches 196e-197b; Politeia 441a-b; Protagoras 324a-b; Symposion 207a-c; Leges 710a; 963e; vgl. Dierauer (1977): 39; 45.

21 Homer, Ilias 5, 639; 7, 228; vgl. Dierauer (1977): 8.
22 Hesiod, Erga 276ff.
23 Nach Dierauer (1977): 60.
24 Homer, Ilias 24, 39ff.; Euripides, Medea 1342; Orestes 1554f.
25 Aischylos, Choephoroi 994, 1047.
26 Homer, Ilias 8, 423; Semonides (Iambi et elegi graeci ante Alexandrum cantati, ed. W.L. West, Oxford 1972): Fragm. 7, 12ff.
27 Semonides (ed. West) Fragm. 7, 43ff.; 50ff.
28 a.a.O.: Fragm. 7, 2ff.
29 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B 29.
30 Aristophanes, Aves 755f.
31 Menander (Menandri quae supersunt, ed. A. Körte & A. Thierfelder, Leipzig 1957): Fragm. 740, 13; 620, 1f.; vgl. Dierauer (1977): 178ff.
32 Diodor 9, 26, 3-5.
33 Vgl. Plutarch, Bruta ratione uti 991A-E.
34 Vgl. Dierauer (1977): 184f.
35 Aristoteles, De an. II, 2-3.
36 a.a.O.: 413b2.
37 Vgl. Lorenz, G. (2004). Tiere kennen und die Tierwelt erklären – Leistungen und Irrwege der alten Kulturen. In: Böhme, H. et al. (Hg.). Tiere. Eine andere Anthropologie, 79-96: 94f.
38 Aristoteles, Hist. anim.; De part. anim.; De gen. anim.
39 Vgl. Wellmann, M. (1930). Der Physiologus. Eine religionsgeschichtlich-naturwissenschaftliche Untersuchung. Philologus Supp. 22, 1; Seel, O. (1960). Der Physiologus; Riedinger, R. (1973). Der Physiologus und Klemens von Alexandreia. Byzantin. Z. 66, 272-307.
40 Vgl. Salisbury, J.E. (1994). The Beast Within. Animals in the Middle Ages.
41 Ambrosius, Exameron (Corpus Scriptorum Ecclesiasticorum Latinorum 32, 1, ed. K. Schenkl, Wien 1897): 43 (2. Buch, Kap. 1.3, 2.4); vgl. Nitschke, A. (1967). Verhalten und Bewegung der Tiere nach frühen christlichen Lehren. Stud. Gen. 20, 235-262: 238f.
42 Peter Abaelard, Expositio in Hexamerion (ed. V. Cousin, Bd. 1, Paris 1849): 655.
43 Adelard von Bath, Quaestiones naturales (Beiträge zur Geschichte der Philosophie und Theologie des Mittelalters Bd. 32, 1, Münster 1934): 15f. (Frage 13).
44 a.a.O.: 30 (Frage 23).
45 Vgl. Münch, P. (1998). Die Differenz zwischen Mensch und Tier. Ein Grundlagenproblem frühneuzeitlicher Anthropologie und Zoologie. In: ders. (Hg.). Tiere und Menschen, 323-347: 324.
46 Pererius, B. [um 1600]. Commentariorvm et dispvtationvm in genesim tomi quattuor (Mainz 1612): 50; vgl. Walz, R. (1998). Die Verwandtschaft von Mensch und Tier in der frühneuzeitlichen Wissenschaft. In: Münch, P. (Hg.). Tiere und Menschen, 295-321: 303.
47 Suárez, F. De opere sex dierum (Opera omnia, Bd. 3, Paris 1856): 160; vgl. Walz (1998): 303.
48 Vgl. Rosenfield, L.C. (1940). From Beast-Machine to Man-Machine. The Theme of Animal's Soul in French Letters from Descartes to La Mattrie.
49 Descartes, R. [posthum]. Primae cogitationes ad generationem animalium (Œuvres, Bd. 11, 505-538): 506.
50 Boyle, R. (1688). A Disquisition about the Final Causes of Natural Things (Works, vol. 5, London 1772): 403ff.; vgl. Walz (1998): 312.
51 Vgl. Fontaine, N. (1738). Mémoires pour servir à l'histoire d Port-Royal, Bd. 2: 52; vgl. Maehle, A.-H. (1992). Kritik und Verteidigung des Tierversuchs: 116.
52 Zedler, J.H. (1745). Thier, animal. In: Großes vollständiges Universal-Lexicon, Bd. 43, 1333-1382: 1348.
53 Münch (1998): 331f.
54 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus libri XXVI (Münster 1916-20); vgl. Hünemörder, C. (1980). Die Zoologie des Albertus Magnus. In: Meyer, G. & Zimmermann, A. (Hg.). Albertus Magnus Doctor Universalis 1280/1980, 235-248.
55 Albertus Magnus (ca. 1265): Lib. I, Tr. 1, c.1; nach Pelster, F. (1935). Die beiden ersten Kapitel der Erklärung Alberts des Großen zu De animalibus in ihrer ursprünglichen Fassung. Scholastik 10, 229-240: 233.
56 Vgl. Hünemörder, C. (1994). Hochmittelalterliche Kritik am naturkundlich-Wunderbaren durch Albertus Magnus. In: Schmidtke, D. (Hg.). Das Wunderbare in der mittelalterlichen Literatur, 111-135.
57 [Thomas Cantimpratensis] (1228-1244). De natura rerum; vgl. Hünemörder, C. (1968). Die Bedeutung und Arbeitsweise des Thomas von Cantimpré und sein Beitrag zur Naturkunde des Mittelalters. Medizinhist. J. 3, 345-357.
58 Gesner, C. (1551-58; 1587). Historiae animalium.
59 Wotton, E. (1552). De differentiis animalium libri X.
60 Belon, P. (1555). L'histoire de la nature des oyseaux.
61 Severino, M.A. (1645). Zootomia Democritea.
62 Swammerdam, J. (1737-38). Bybel der Natuure; Perrault, C. (1671-76). Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des animaux, 2 Bde; Lister, M. (1678). Historia animalium Angliae.
63 Redi, F. (1668). Esperienze intorno alla generazione degli insetti.
64 Trembley, A. (1744). Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce.
65 Müller, O.F. (1786). Animalcula infusoria, fluviatilia et marina.
66 Haller, A. von (1752). De partibus corporis humani sensilibus et irritabilibus (dt. Leipzig 1922).
67 Cuvier, G. (1797). Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux; ders. (1799). Leçons d'anatomie comparée, 2 Bde.
68 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique.
69 Steenstrup, J.J.S. (1842). Ueber den Generationswechsel oder die Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnde Generationen: eine eigenthümliche Form der Brutpflege in den niederen Thierclassen.
70 Siebold, C.T.E. von (1854). Über die Band- und Blasenwürmer.
71 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species.
72 Möbius, K.A. (1865). Die Fauna der Kieler Bucht.
73 Romanes, G.J. (1882). Animal Intelligence.
74 Vgl. Ingensiep, H.W. (1996). Tierseele und tierethische Argumentationen in der deutschen philosophischen Literatur des 18. Jahrhunderts. Int. Z. Gesch. Ethik Naturwiss.

Techn. Med. 4, 103-118.
75 Pufendorf, S. (1672/84). De jure naturae et gentium (2 Bde., hg. v. F. Böhling, Berlin 1998): I, 352 (Liber IV, Cap. 3, §5).
76 Pufendorf, S. von (1672). De jure naturae et gentium (dt. Vom Natur- und Völcker-Rechte, Frankfurt 1711): 851.
77 Pufendorf (1672/84): 352.
78 Zedler, J.H. (1745). Thier, animal. In: Großes vollständiges Universal-Lexicon, Bd. 43, 1333-1382: 1348: 1377.
79 a.a.O.: 1378f.
80 Vgl. Kettner, M. (1995). Wie ist eine diskursethische Begründung ökologischer Rechts- und Moralnormen möglich? In: Nida-Rümelin, J. & v.d. Pfordten, D. (Hg.). Ökologische Ethik und Rechtstheorie, 301-324: 311f.
81 Knigge, A. Freiherr von (1788). Über den Umgang mit Menschen.
82 Mercier, L.-S. (1771). L'an deux mille quatre cent quarante (Frankfurt/M. 1989): 129; vgl. Hastings, H. (1936). Man and Beast in French Thought of the Eighteenth Century: 247f.
83 Narr, D. & Narr, R. (1967). Menschenfreund und Tierfreund im 18. Jahrhundert. Stud. Gen. 20, 293-303.
84 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 60.
85 Bonnet, C. de (1766). Betrachtung über die Natur: 327 (X, xxx); vgl. ders. (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): II, 149; Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele. Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart: 293.
86 Vgl. Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bde. 7-9, Neuchâtel 1781): II, 485 (X, 32); Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 15.
87 Hertwig, O. (1894). Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft 1. Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen: 107.
88 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 34.
89 Driesch, H. (1909). Philosophie des Organischen, 2 Bde.: I, 48; vgl. 2. Aufl. 1921: 40; ders. Driesch, H. (1919). Studien über Anpassung und Rhythmus. Biol. Zentralbl. 39, 433-462: 462; Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 218; 220.
90 Lotze, H. (1856/96). Mikrokosmos, Bd. 1: 152.
91 Berger, J.E. von (1821). Allgemeine Grundzüge zur Wissenschaft, Bd. 2: 459f.
92 a.a.O.: 460.
93 Slack, J.M.W., Holland, P.W.H. & Graham, C.F. (1993). The zootype and the phylotypic stage. Nature 361, 490-492.
94 Jonas, H. (1953). Motility and emotion (dt. Bewegung und Gefühl. Über die Tierseele, in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 179-194): 187.
95 a.a.O.: 189.
96 a.a.O.: 192.
97 Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. Biol. Philos. 11, 301-320: 314.
98 Husserl, E. (1931): Cartesianische Meditationen (Gesammelte Schriften, Bd. 8/I, Hamburg 1992): 129.
99 Vgl. Gutmann, M. (2005). Biologie und Lebenswelt. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Einführung in die Philosophie der Biologie, 400-417.
100 Schwarte, L. (2004). Animalität – Wie werden wir zum Tier? In: Böhme, H. et al. (Hg.). Tiere. Eine andere Anthropologie, 209-215: 214; vgl. Agamben, G. (2002). L'aperto. L'uomo e l'animale (dt. Das Offene. Der Mensch und das Tier, Frankfurt/M. 2003).
101 Oken, L. (1810). Oken's Erklärung auf Troxler's Zeilen. Allgemeine Literatur-Zeitung Nr. 176, 461-464: 463.
102 Wild, M. (2008). Tierphilosophie zur Einführung: 18.
103 Janich, P. (2010). Zum Beispiel Werkzeuggebrauch. Die naturalistische Verkürzung des Tieres. In: Gerhardt, V. & Nida-Rümelin, J. (Hg.). Evolution in Natur und Kultur, 59-75: 74f.
104 Cartmill, M. (1993). A View to Death in the Morning. Hunting and Nature through History (dt. Das Bambi-Syndrom. Jagdleidenschaft und Misanthropie in der Kulturgeschichte, Reinbek bei Hamburg 1995): 225f.
105 Macho, T. (1997). Tier. In: Wulf, C. (Hg.). Vom Menschen. Handbuch Historische Anthropologie, 62-85: 82.
106 Berger, J, (1981). Warum sehen wir Tiere an? In: ders., Das Leben der Bilder oder die Kunst des Sehens, 7-26: 20.
107 Wiedenmann, R. (1998). Die Fremdheit der Tiere. Zum Wandel der Ambivalenz von Mensch-Tier-Beziehungen. In: Münch, P. (Hg.). Tiere und Menschen. Geschichte und Aktualität eines prekären Verhältnisses, 351-381: 354f.
108 Schütz, A. (1932). Der sinnhafte Aufbau der sozialen Welt: 182 (§33).
109 Wiedenmann (1998): 374.
110 a.a.O.: 372.
111 Luhmann, N. (1982). Liebe als Passion: 29.
112 Avicenna Latinus, Liber de philosophia prima sive scientia divina: tract. 5, cap. 1.
113 Alcherus Claraeuallensis (dubium), De spiritu et anima: cap. 38, col. 808.
114 Crooke, H. (1615). Mikrokosmographia. A Description of the Body of Man: 40.
115 Dupleix, S. (1618). La logique ou art de discoutir & raisonner: 64.
116 Gasser, R. (1686). Außforderung mit aller-demütigst gebottnem Vernunft-Trutz, Bd. 1: 917; vgl. 67; 155; 755; 927; 1006.
117 [Sporck, M.E.C.A. von] (1702). Tractat wider die Gleichgültigkeit derer Glauben: 162 (franz. Original: Pictet, B., Traité contre l'indifference des religions, Amsterdam 1692); vgl. auch Wagner, G. (1707). Prüfung des Versuchs vom Wesen des Geistes: 67.
118 Wolff, C. von (1737). Von dem Begriffe des Natur- Völker- und bürgerlichen Rechtes (Gesammelte kleine philosophische Schriften, Bd. 3, 499-594): 513.
119 Kant, I. (1784). Idee zu einer allgemeinen Geschichte in weltbürgerlicher Absicht (AA, Bd. 8, 15-31): 25; vgl. ders. (1785). Recensionen zu J. G. Herders Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit. Theil 1. 2 (AA, Bd. 8, 43-66): 65; ders. (1786). Muthmaßlicher Anfang der

Menschengeschichte (AA, Bd. 8, 107-123): 115.
120 Kant, I. (1793/94). Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft (AA, Bd. VI, 1-202): 26.
121 Kant, I. (1797/98). Metaphysik der Sitten (AA, Bd. VI, 203-493): 387.
122 Kant, I. (1803). Vorlesung über Pädagogik (AA, Bd. IX, 437-499): 441.
123 Virey, J.-J. (1803). Animal. In: Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, Bd. 1, 419-466: 427.
124 ebd.
125 Blainville, H.D. de (1840). Considérations générales sur les animaux et leur classification: 6; vgl. Schiller, J. (1980). Physiology and Classification: 13.
126 Keijzer, F. (2007). Animality: where cognition might start as a biological phenomenon [Vortrag]. 2007 Meeting of the International Society for the History, Philosophy and Social Studies of Biology (ISHPSSB) in Exeter.
127 Geiger, T. (1931). Das Tier als geselliges Subjekt. Forschungen zur Völkerpsychologie und Soziologie 10, 283-307: 284f.
128 Ingold, T. (1994). Humanity and animality. In: Ingold, T. (ed.). Companion Encyclopedia of Anthropology. Humanity, Culture and Social Life, 14-32: 24; vgl. auch Broch-Due, V. (1990). Cattle are companions, goats are gifts. Animals and people in Turkana thought. In: Pálsson, G. (ed.). From Water to World-Making. African Models and Arid Lands, 39-58: 44.
129 Hunt, L. (1834). The Indicator, and the Companion; a Mmiscellany for the Fields and the Fire-Side, vol. 2: 150.
130 Chambers, R. (1846). Animal humanity. Chambers's Journal 5, 177-180: 177; auch in: Essays Philosophical, Sentimental, and Historical Sketches, vol. 4 (1847): 256.
131 Deutsches Wörterbuch, Bd. 11 (1935): 383.
132 a.a.O.: 381.
133 Goethe, J.W. von (1808). Faust: Vers 285-286.
134 Hediger, H. (1961). Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus: 15; vgl. ders. (1954). Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus: 244.
135 Grzimek, B. (1971). Vorwort. In: Grzimeks Tierleben, Bd. 1 (München 1979), 19-24: 23.
136 Timpler, C. (1610). Physicae seu philosophiae, Bd. 3. Complectens Empsychologiam: Hoc est, Doctrinam De Corporibus naturalibus animatis libris V. explicatam. Quorum I, continet Empsychologiam generalem. II, Zōologiam generalem. III, Anthropologiam. IV, Therologiam. V. Phytologiam; Alsted, J.H. (1626). Compendium philosophicum: 199; Fabricius, G.A. (1632). Exercitationum physicarum duodecima, De Animali in genere: quae est generalis zoologia.
137 Vgl. Möbius, M. (1944). Wie sind die Bezeichnungen Zoologie, Botanik und Mineralogie entstanden? Jen. Z. Med. Naturwiss. 77, 216-229.
138 Schröder, J. (1659). Zoologia, or the History of Animals as they are Useful in Physick and Chirurgery.
139 Platon, Timaios 77 a-c.
140 Aristoteles, De part. anim.: 681a; vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 114; Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele. Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart: 42.
141 Bailey, N. (1721/24). An Universal Etymological English Dictionary: [vorletzte Seite].
142 Jaudon, D., Watson, T. & Addington, S. (1807/66). The English Orthographical Expositor (ed. H. Corson): 212.
143 Sperling, J. (1669). Zoologia physica (ed. G.C. Kirchmajer): 1; vgl. Broberg, G. (1983). *Homo sapiens*. Linnaeus's classification of man. In. Frängsmyr, T. (ed.). Linnaeus, the Man and his Work, 156-194: 160.
144 Sperling, J. (1661). Zoologia physica.
145 Brown, P. (1776). New Illustrations of Zoology; Anonymus (1778). Entwurf einer oekonomischen Zoologie; Forster, J.R. (1781). Indische Zoologie oder systematische Beschreibungen seltener und unbekannter Thiere aus Indien; Große, G. (1781). Die Thiergeschichte oder Zoologie.

Literatur

Carus, J.V. (1872). Geschichte der Zoologie bis auf J. Müller und C. Darwin.
Burckhardt, R. (1907/21). Geschichte der Zoologie und ihrer wissenschaftlichen Probleme.
Ehrhard, H. (1921). Geschichte der Zoologie.
Locy, W.A. (1918). The Main Currents of Zoology.
Hall, T.S. (ed.) (1951). A Sourcebook in Animal Biology.
Petit, G. & Théodoridès, J. (1962). Histoire de la zoologie des origines à Linné.
Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik.
Dinzelbacher, P. (Hg.) (2000). Mensch und Tier in der Geschichte Europas.
Böhme, H. et al. (Hg.) (2004). Tiere. Eine andere Anthropologie.
Kalof, L. (ed.) (2007). A Cultural History of Animals, 7 vols.
Ingensiep, H.W. & Baranzke, H. (2008). Das Tier.
Wild, M. (2008). Tierphilosophie zur Einführung.

Tod

Das Wort ›Tod‹ (mhd. ›tōt‹, ahd. ›tōd‹) geht ebenso wie ›Tier‹ vermutlich auf die indogermanische Wurzel ›*dheu-‹ »stieben, blasen, atmen« zurück und bedeutet dann ursprünglich so viel wie »das Leben aushauchen«.

Das wissenschaftliche Studium des Todes und des Sterbens wird seit Anfang des 17. Jahrhunderts ***Thanatologie*** genannt.[1] Die ältere Verwendung dieses Wortes ist primär an christlichen Lehren orientiert.[2] J. Mencel definiert in seiner ›Thanatologie‹ von 1632 den Tod als Trennung der Seele vom Körper (»separatio animæ à corpore«) und als Verlust des Lebens (»Mors est privatio vitæ«).[3] Ebenso wie seine Vorläufer in der Antike (s.u.) unterscheidet Mencel zwei Arten des Todes (»Mortis Species«), den *natürlichen Tod* (»Naturalis mors«) und den *gewaltsamen Tod* (»Violenta mors«).[4]

Antike

In der Antike lassen sich drei grundsätzlich verschiedene Interpretationen des Todes gegeneinander abgrenzen (vgl. Tab. 278)[5]: (1) Bei Heraklit, bei dem der griechische Ausdruck (»θάνατος«) überhaupt erstmals im Rahmen von naturphilosophischen Überlegungen erscheint, ist der Tod Teil des Lebens, ja er wird direkt mit dem Leben identifiziert. Weil alles Seiende in einen Kreislauf von Werden und Vergehen integriert ist, ist das Leben immer auch Tod und der Tod Leben.[6] (2) In der materialistischen Theorie des Empedokles besteht der Tod in der Auflösung der besonderen Mischung der Elemente, die ein Lebewesen ausmachen.[7] (3) Nach der Auffassung Platons erfolgt im Tod die Trennung der Seele vom Körper[8]; die Seele lebt danach als unsterbliche weiter, während der Körper vergeht. Im Grunde beginnt also mit dem Tod ein neues, reineres Leben.

Diese drei Interpretationen des Todes sind für alle späteren Theorien wegweisend. Nur nach der zweiten Interpretation stellt der Tod wirklich ein Ende dar, nach den beiden anderen bildet er eher einen Übergang in eine andere Existenzweise: entweder der eines anderen Lebewesens oder des gleichen Lebewesens in anderer Form. Nach Auffassung mancher antiker und nachantiker Autoren stellt aber auch die Auflösung eines Lebewesens in seine Teile kein vollständiges Vergehen dar, weil diese Teile Grundlage des Lebens von anderen Lebewesen werden können. In der Antike findet sich diese Auffassung u.a. bei Vergil; aufgegriffen wird sie u.a. von Nikolaus von Kues.[9] Der Tod erscheint also in vielen Darstellungen nicht als ein Ende des Lebens, sondern als eine bloße Umwandlung des Lebendigen und als Voraussetzung für die Schaffung neuen Lebens. Lukrez schreibt, es entstehe in der Natur kein neues Leben, wenn fremder Tod nicht zu Hilfe komme (»nisi morte adiuta aliena«[10]).

Etymologisch besteht eine Verbindung des griechischen Wortes für ›die Toten‹ (›νεκροί‹) und dem Ausdruck ›Verschwinden‹ (›νέκυς‹: »geht verloren«). Die Toten sind also die Verschwundenen, die der direkten Interaktion Entzogenen. Weil die Toten als Leiche noch nicht vollständig verschwunden sind, ist die Leiche, besonders in der Frühzeit der griechischen Antike, ambivalent besetzt: Sie ist nicht Lebewesen, aber auch noch nicht vollständig tot, weil in ihrer physischen Integrität noch nicht »verschwunden«.[11] Diese Skrupel gegenüber menschlichen Leichen führen zu einer gewissen Behinderung in der Entwicklung der Anatomie; andererseits ist gerade die in der griechischen Antike entwickelte Trennung von (ewiger) Seele und Körper eine Voraussetzung für die medizinische Untersuchung von toten Körpern (↑Anatomie). Einen besonders drastischen Ausdruck findet diese Entwertung der Leiche in einem bekannten Satz Heraklits: »Die Toten verdienen es mehr als Mist, dass man sie wegwirft«.[12]

Der Tod ist das Ende des Lebens eines Organismus.

Seneszenz (Seneca 1. Jh.) *522*
Nekrosis (Aretaios um 100) *523*
gewaltsamer Tod (Lukian ca. 165) *517*
natürlicher Tod
(Ambrosius Theodosius Macrobius um 400) *517*
Tod (ahd. 8. Jh.) *510*
akzidenteller Tod (Le Blond 1544) *517*
Thanatologie (Mencel 1632) *510*
Partialtod (Gale 1677) *516*
Aussterben (Müldener 1729) *524*
Generaltod (Whytt 1751) *516*
Altern (Meier 1755) *522*
Alterstod (Campe 1807) *517*
Artentod (Lyell 1833) *526*
Nekrobiosis (Schultz 1844) *523*
Ende des Lebens auf der Erde (Neumayr 1886) *528*
Gesamttod (Langendorff 1887) *516*
Gerontologie (Metchnikoff 1903) *522*
Massenaussterben (von Bubnoff 1914) *527*
Artensterben (Kuehn 1933) *528*
nützlicher Tod (Allee et al. 1949) *522*
Altern von Stammesreihen (Rensch 1954) *526*
Biomorphose (Bürger 1956) *523*
Pseudoextinktion (Webb 1969) *527*
Apoptosis (Kerr, Wyllie & Currie 1972) *523*
Hintergrundaussterben (Raup 1978) *528*

Leben nur durch den Tod anderer

Eine sich durch die Jahrhunderte und Jahrtausende ziehende Tradition kommt dem Gedanken zu, dass Leben und Tod in der Weise unzertrennlich miteinander verbunden sind, dass das Leben des einen Individuums nur auf Kosten des Lebens anderer Individuen erfolgen kann. Knapp heißt es schon bei Heraklit »Unsterbliche sterblich, Sterbliche unsterblich: Sie leben gegenseitig ihren Tod und sterben ihr Leben« (Übers. H. Diels) oder, in der Übersetzung W. Jaegers: »Diese Dinge leben den Tod jener und jene sterben das Leben dieser«.[13] Ausgeweitet auf die anorganische Natur steht dahinter ein allgemeines Kontinuitätsprinzip, nach dem ein Gegenstand nicht aus dem Nichts entstehen kann. Bei Aristoteles heißt es, »daß das Vergehen des einen die Geburt des andern bedeutet und das Werden dieses Dinges das Vergehen eines andern«[14], und ähnlich wird später in der Scholastik formuliert[15].

In den Abhandlungen zur Naturgeschichte im 18. Jahrhundert findet sich der Gedanke von der lebensvernichtenden Grundlage des Lebens 1764 bei C. de Bonnet: »la destruction des uns fait la conservation des autres«[16] und 1753 bei G.L.L. Buffon: »pour vivre il faut détruire, & ce n'est en effet qu'en détruisant des êtres que les animaux peuvent se nourrir & se multiplier«[17]. Die basalen Lebensvollzüge der Ernährung, des Wachstums, der Entwicklung und der Fortpflanzung setzen nach Buffon eine vorhergehende Destruktion anderen Lebens voraus.

Mitte des 19. Jahrhunderts beschreibt A. Schopenhauer die organische Welt in drastischen Worten als einen »Tummelplatz gequälter und geängstigter Wesen, welche nur dadurch bestehn, daß eines das andere verzehrt, wo daher jedes reißende Thier das lebendige Grab tausend anderer und seine Selbsterhaltung eine Kette von Martertoden ist«.[18] Der Gedanke wird auch im Rahmen der zu dieser Zeit entstehenden Theorien des Stoffkreislaufs formuliert: Für J. Moleschott ist der Stoffwechsel der Organismen 1852 so miteinander verknüpft, dass der Tod des einen Organismus und die Zersetzung seines Leibes den anderen Organismen wieder zum Leben diene, dass also »der Tod selbst nichts ist als die Unsterblichkeit des Kreislaufs«.[19] Ähnliche Formulierungen finden sich 1878 bei dem Physiologen C. Bernard: »[L]a création organique implique la destruction organique [...]. Les êtres vivants ne peuvent exister qu'avec les matériaux d'autres êtres morts avant eux ou détruits par eux«.[20] Zu mancher Sentenz verleitet F. Nietzsche dieser Zusammenhang, z.B.: »Leben lebt immer auf Unkosten andern Lebens«[21] oder seine These, dass »das Leben essentiell, nämlich in seinen Grundfunktionen verletzend, vergewaltigend, ausbeutend, vernichtend fungirt und gar nicht anders gedacht werden kann ohne diesen Charakter«.[22]

Einheit von Leben und Tod (Heraklit)
Der Tod ist Teil des Kreislaufs von Werden und Vergehen; das Leben ist zugleich Tod, so wie der Tod Leben ist.

Auflösung der Dinge in Elemente (Empedokles)
In der Entstehung eines Lebewesens werden die Elemente zu der Einheit eines Einzelwesens zusammengemischt; bei dessen Tod trennen sich die Elemente wieder.

Trennung von Körper und Seele (Platon)
Der Tod besteht in der Trennung der Seele vom Leib. Das Ewige der Seele bleibt nach dem Tod in reinerer Form bestehen, allein das Vergängliche des Körpers geht unter.

Tab. 278. Drei grundsätzliche Theorien des Todes in der Antike.

Wäre Leben ein Wert, dann wäre es also konstitutiv mit der Destruktion dieses Werts verbunden. In erster Linie beziehen sich diese Diagnosen aber auf das Leben der Tiere; das Leben der autotrophen Pflanzen geht doch nur insofern auf Kosten des Lebens anderer Organismen, als sie diesen Raum, Licht und andere Ressourcen streitig machen. In ihrer für alles Lebendige geltenden Allgemeinheit geht die These von der notwendigen Desktruktivität alles Lebenden also von der Annahme begrenzter Ressourcen aus, der zufolge die Erhaltung bestehender Lebewesen und die Entstehung neuer Lebewesen stets auf das Ende anderer Lebewesen angewiesen ist.

Vom Dualismus zum Naturalismus

Im Mittelalter ist die Konzipierung des Todes der Lebewesen durch christliche Vorstellungen beherrscht, insbesondere den Dualismus des Lebens von Körper und Seele (↑Leben). Das eigentliche Leben der Seele kann demnach den Tod des Körpers überdauern. In der Frühen Neuzeit setzen sich dagegen zunehmend naturalistische Deutungen des Todes durch, nach denen (wie schon bei antiken Vorläufern wie Aristoteles) eine enge Verbindung von Seele und Körper besteht und damit auch kein körperloses Fortbestehen der Seele nach dem Tod des Körpers möglich ist. Das Fortleben der Seele nach dem Tod des Körpers bezieht sich nach der dominanten christlichen Lehre allerdings allein auf den Menschen; bei den Tieren und Pflanzen beendet der Tod des Körpers auch die Seelenfunktionen (wie ↑Ernährung, ↑Wachstum und ↑Fortpflanzung).

In der Frühen Neuzeit gewinnen dagegen zunehmend naturalistische oder mechanistische Interpretationen des Todes an Verbreitung. In der Physiologie R. Descartes' hat die mechanistische Sicht der Lebewesen auch ein mechanistisches Verständnis ihres Todes zur Folge: Der lebendige Körper verhalte sich zu dem toten wie eine aufgezogene Uhr zu einer, deren Antrieb abgelaufen oder kaputt sei, so Descartes. Allein das innere Bewegungsprinzip habe seine Aktivität aufgegeben[23]; die Annahme einer Seele, die den Körper verlassen habe, wird damit bei den toten Lebewesen ebenso überflüssig wie bei den Maschinen, die kaputt gegangen sind.

Tod als Umwandlung, nicht als Ende

Die radikale Sicht Descartes' bleibt aber bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts eine Minderheitenauffassung. Verbreitet ist es weiterhin, eine Kontinuität von etwas Lebendigem über den Tod eines Individuums hinaus anzunehmen. Eine solche Auffassung vertritt z.B. G.W. Leibniz. Er stellt sich einen ↑Organismus als eine bis ins Unendliche gegliederte Maschine vor, deren Teile selbst wiederum gestaltete Maschinen darstellen. Wegen der Organisiertheit auch der Teile gibt es nach Leibniz keinen Tod im eigentlichen Sinne; der Tod stellt vielmehr eine bloße Umwandlung dar: »la mort, comme la generation, n'est que la transformation du même animal, qui est tantost augmenté, et tantost diminué«.[24] Die Geburt bildet nach Leibniz die Auswicklung (»evolutio«) des schon zuvor Bestehenden; der Tod die Einwicklung (»involutio«) der Individualität. In gewisser Weise sind Lebewesen für Leibniz damit unzerstörbar (»[l]es Vivants seront tousjours indestructibles, non seulement par rapport à la substance simple, mais encor par ce qu'elle [la substance simple] garde tousjours quelque corps organique«[25]).

In ähnlicher Weise stellt sich Buffon die elementaren Bestandteile der Lebewesen als belebt vor. Die Destruktion im Tod bedeutet demnach keine Zerstörung der eigentlichen Lebensträger; der Tod erfasse daher nur die Oberfläche, die Formen der Lebewesen, nicht aber ihre belebte Materie. In der bloßen Umwandlung einer Form in eine andere wird der Tod damit als ein Mittel gesehen, neues Leben zu ermöglichen.[26]

Auch eine ökologische Interpretation erfährt dieser Gedanke, insofern der Tod als ein Faktor gesehen wird, der das unbegrenzte Anwachsen einer Population begrenzt und damit letztlich zum Erhalt des Lebens beiträgt. Der Tod erhält also das ↑Gleichgewicht in der Natur; die Aufgabe der Räuber sei es, dieses Gleichgewicht zu stabilisieren.[27] Besonders deutlich kommt dies um 1782 bei G.C. Tobler zum Ausdruck, wenn er, in zunächst paradox anmutender Weise, von der Natur sagt, »der Tod ist ihr Kunstgriff, viel Leben zu haben«.[28]

Gemäß eines Verständnisses des Todes als Übergang ist es eine verbreitete Vorstellung, dass es einen Tod im eigentlichen Sinne nicht gebe. So formuliert Leibniz in der ›Monadologie‹, jede Entstehung von Leben bestehe in Entwicklungen und Wachstum und jeder Tod in Einhüllungen und Verminderungen (»des Enveloppmens et des Diminutions«); einen vollkommenen Tod (»mort parfaite«) gebe es daher nicht.[29] Auch J.G. Herder ist am Ende des 18. Jahrhunderts der Auffassung, in der Natur sei alles bloße Verwandlung: »Es ist also kein Tod in der Schöpfung«.[30]

Tod aus inneren Ursachen

In naturalistischer Perspektive stellt es ein zentrales Projekt der Todesforschung dar, seine Ursachen zu finden. Nicht als Ergebnis äußerer Einflüsse, sondern als Resultat eines inneren Prozesses, der das Organische zentral ausmacht, betrachtet F.W.J. Schelling 1799 den Tod. Nach Schellings Naturphilosophie, in der polare Oppositionen eine große Rolle spielen, besteht ein Wechselverhältnis von Erregbarkeit und Tätigkeit in einem Organismus. Durch die Einwirkungen von Reizen werde zwar die Lebenstätigkeit erhöht; die Erregbarkeit, die für das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt von Bedeutung ist, werde aber herabgesetzt. Diese Herabsetzung gehe im Laufe des Lebens allmählich so weit, dass sich der Organismus von seiner Umwelt vollständig unabhängig mache. Diese zunehmende Unabhängigkeit mache aber wiederum das Verhältnis des Organismus zur Außenwelt unmöglich, so dass er sich selbst die Grundlage seiner eigenen Existenz entziehe: »die Lebensthätigkeit ist die Ursache ihres eignen Erlöschens. Sie erlischt, sobald sie von der äußern Natur unabhängig, d.h. für äußre Reize unempfänglich zu werden anfängt, und so ist das Leben selbst nur die Brücke zum Tode«[31].

Nicht nur naturphilosophisch inspirierte Autoren, auch Biologen zu Beginn des 19. Jahrhunderts betrachten den Tod als eine intrinsische Eigenschaft der Lebewesen. Der Tod wird also nicht auf äußere Ursachen, sondern innere Prozesse zurückgeführt. So formuliert J.B. de Lamarck 1809: »la cause qui amène essentiellement la mort de tout individu possédant la vie, est en lui-même et non hors de lui«.[32] Für Lamarck besteht der Tod in dem Verlust der Organisation eines Lebewesens, nicht in dem Entweichen eines belebenden Prinzips, wie in vielen Lebenstheorien vor ihm.

Tod und Individualität

Ein enger Zusammenhang kann zwischen dem Phänomen des Todes und der Gliederung des Lebendigen in Individuen gesehen werden. Geburt und Tod sind die Ereignisse, die das Leben eines ↑Individuums begrenzen.

G.W.F. Hegel sieht den Tod als Ausdruck der »Notwendigkeit des Übergangs der Individualität in die Allgemeinheit«.[33] In dem Tod zeige sich der Widerspruch zwischen Individuum und Gattung. Die »Unangemessenheit zur Allgemeinheit« des Organismus sei seine »ursprüngliche Krankheit und [der] angeborene Keim des Todes«.[34] Das individuelle Tier erhalte sich zwar im Leben »gegen seine unorganische Natur und seine Gattung, aber diese behält, als das Allgemeine, zuletzt die Oberhand«.[35]

Auf diesem Widerspruch von Individuum und Gattung baut auch Schopenhauer seine Interpretationen des Todes auf: Das Leben des Individuums sei »im Grunde nur ein von der Gattung erborgtes« und gegenüber dem »Leben der Gattung« »sekundäres«.[36] Daher sei auch »jede Individualität nur ein spezieller Irrtum, Fehltritt, etwas, das besser nicht wäre«, so dass der Tod »der eigentliche Zweck des Lebens« sei.[37] In dem Tod liege »die große Gelegenheit, nicht mehr Ich zu sein«.[38]

Das Verhältnis lässt sich auch anders herum formulieren, so dass der Tod als die Voraussetzung für die Individualität gelten kann, insofern er einem organisierten System seine Identität, sein zeitlich konturiertes »Selbst« verleiht: »Die Möglichkeit zu sterben ist der Preis des Selbstseins. Im Tod erlischt die Differenz, die die Innerlichkeit aufgeschoben hat, er ist der Rückfall in die bloße Identität mit der Umgebung, in die Gleichheit aller Dinge« (Hafner 1996).[39] Oder, wie es M. Heidegger 1927 formuliert: Erst im Tod als dem Ende des Daseins werde »die Ganzheit des Daseins konstituiert«.[40]

Tod und Höherentwicklung

In vielen naturhistorischen Entwürfen des 18. Jahrhunderts ist der Tod der Tiere und Pflanzen Teil einer harmonischen Vorstellung von der Ordnung der Natur. Er wird nicht als individuelles zu vermeidendes oder aufzuschiebendes Schicksal konzipiert, sondern als notwendiger Teil der Kreisläufe und wechselseitigen Abhängigkeitsbeziehungen in der Natur. Erst im 19. Jahrhundert wird der Tod in der Natur als ein individuelles Schicksal zum Problem, dem in einer empathischen Leidensperspektive begegnet wird. Zunehmend wird der Tod der Individuen auch als ein Faktor verstanden, der zur generationenübergreifenden Veränderung der Arten und Gattungen führen

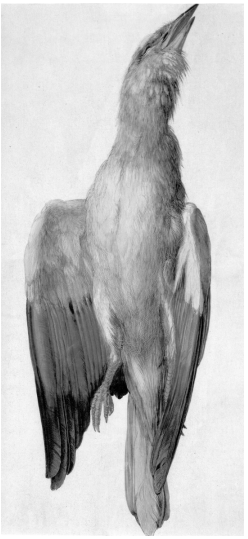


Abb. 526. Tote Blauracke (im Original farbiges Aquarell mit Deckfarben von Albrecht Dürer (ca. 1512); aus Koreny, F. (1985). Albrecht Dürer und die Tier- und Pflanzenstudien der Renaissance: 55).

kann. Der Tod kann dann als Motor der Höherentwicklung, des langfristigen Fortschritts in der Kette der Lebensformen verstanden werden.

Der Begründer der Evolutionstheorie, C. Darwin, schreibt dem Tod der Individuen eine solche Funktion im Rahmen der Höherentwicklung der Lebewesen zu. Nach Darwin ist der Tod das Mittel in der Konkurrenz der Individuen, das zur Durchsetzung der besser angepassten Formen führe: »from the war of nature, from famine and death, the most exalted object which we are capable of conceiving, namely, the production of the higher animals, directly follows«.[41] Der Tod wird als eine kreative Kraft bestimmt, die vermittelt über das Prinzip der Selektion zur Höherentwicklung der Organisation von Lebewesen führt.[42]

Für diesen Zusammenhang zwischen der Höherentwicklung der Organismen und dem Tod von einfachen Lebensformen lassen sich im weiteren Sinne ökologische Gründe anführen: Die begrenzten Ressourcen auf der Erde würden eine Höherentwicklung nicht erlauben, wenn alle einfachen Organismen am Leben blieben. In diesem Sinne beschreibt M. Scheler den Tod 1924 als »Opfer [...] zum Ziele einer gesteigerten höheren Organisation [...]; Abbruch eines Hauses, das das Leben aufgebaut und dessen Mechanismus es leitete und lenkte, um ein neues Haus von höherer Organisation aufzubauen«.[43]

Bis in die Gegenwart ist diese (pseudo-)funktionale Interpretation des Todes verbreitet. In einem

aktuellen Lehrbuch der Biologie erhält diese funktionale Deutung sogar einen normativen Status: »Lebewesen sollen ihren Nachfahren, alte Menschen ihren Kindern Platz machen. […] Der Tod schafft Raum für neues Leben, neu nicht nur im Sinne von erneut, sondern auch im Sinne von neuartig«.[44] Der Tod sei es, der letztlich den Menschen in der Evolution hervorgebracht habe. Nahegelegt wird damit der problematische Schluss von der faktischen (aber nicht normativen) Höherentwicklung in der Evolution (↑Fortschritt) auf das normative Sollen des Todes.

Problematisch an dieser Interpretation ist die Annahme einer Tendenz zur Höherentwicklung in der Evolution, einen Mechanismus, der das Leben dazu drängen würde, höher organisierte, d.h. komplexere Formen hervorzubringen. Die Evolutionstheorie, wie sie heute akzeptiert ist, kennt solche Mechanismen nicht. Der Tod vieler Individuen in der Evolution mag also notwendiger Grund dafür sein, dass sich aus ihnen im Laufe der Entwicklungsgeschichte komplexer organisierte Individuen entwickelt haben – diese notwendige Bedingung bedeutet aber nicht auch schon, dass dies der Weg der Evolution sein muss. Nur retrospektiv, aus der Perspektive einer hoch organisierten Lebensform, die in der Evolution geworden ist, lässt sich konstatieren, dass diese Lebensform ihre Existenz dem Tod vieler anderer Lebewesen verdankt, die durch ihren Tod die Lebensressourcen für andere Lebewesen geschaffen haben.

Weismann: Tod durch Mehrzelligkeit

Eine der ersten ausgearbeiteten biologischen Theorien des Todes entwickelt A. Weismann in den 1880er Jahren. Für Weismann erscheint der Tod in der Phylogenese mit der Entstehung mehrzelliger Organismen. Denn Einzeller sind nach Weismann potenziell unsterblich (»Die Einzelligen haben keinen physiologischen Tod, ihre Körper sind unsterblich«[45]), in ihrer Fortpflanzung durch Teilung wird ihr Körper vollständig an die Nachkommen weitergegeben. Sie hinterlassen also keine Leiche und können ihren Körper potenziell unendlich perpetuieren. Bei Einzellern gebe es somit »keinen in den normalen Entwicklungsgang des Individuums gehörigen Tod«.[46] Bei den Mehrzellern bewahren dagegen allein die Zellen der »Keimbahn«, die von den Körperzellen getrennt sind und aus denen die Fortpflanzungszellen entstehen, (↑Genotyp/Phänotyp) die ursprüngliche potenzielle Unsterblichkeit. Die Körperzellen gehen dagegen mit dem Tod des Individuums, dessen Körper sie bilden, unter; aus ihnen entsteht die Leiche.

Der physiologische Tod lässt sich insofern als der Preis der Spezialisierung von Zellen in einem mehrzelligen Organismus deuten (Stearns 1992: »The cost of specialization into germ line and soma is death«).[47] Die Keimzellen spezialisieren sich in der funktionalen Differenzierung auf die Fortpflanzung und können in geschützten Räumen im Körperinnern ohne unnötige Zellteilungen und Differenzierungen für spezielle Funktionen weitgehend konstant überdauern; andere Zellen spezialisieren sich auf vegetative Funktionen wie Nahrungsaufnahme oder Schutz und machen in diesem Zusammenhang spezifische Transformationen durch. Weil diese letzteren Zellen aber eben keinen neuen Organismus erzeugen können, sondern in ihrem Differenzierungsstadium bleiben, können sie nur noch den Organismus, von dem sie ein Teil sind, stabilisieren und führen damit im Hinblick auf die eigene Reproduktion in eine Sackgasse: die Leiche des Organismus.

Weismann stellt sich den evolutionären Ursprung des (natürlichen) Todes in einem Evolutionsszenario vor, in dem sich aus Einzellern durch ihr Zusammenbleiben nach Teilungen mehrzellige Verbände bildeten: »Es entstanden so Colonien, die aus Körperzellen und aus Keimzellen zusammengesetzt waren und bei denen wohl zuerst die Erscheinung des individuellen Todes sich einbürgerte, indem die Körperzellen nach gewisser Zeit zugrunde gingen, während die Keimzellen allein die von den Protozoen ererbte Unsterblichkeit beibehielten«.[48] Auch bei den mehrzelligen Organismen sind es nach Weismann also nur bestimmte Zellarten, nämlich die somatischen Zellen im Gegensatz zu den Keimzellen, die einen »physiologischen Tod« haben: »Diese Individuen höherer Ordnung allein haben ein physiologisches Ende, einen natürlichen Tod, die einzelligen Generationen (die Keimzellen) sind potentia ebenso unsterblich wie die Protozoen oder sonstige selbständige einzellige Organismen«.[49]

Es ist damit nach Weismann durchaus nicht richtig, »dass Sterblichkeit das Los alles Lebendigen sei«[50]. Zwar unterlägen alle Lebewesen der Möglichkeit des Todes, etwa durch äußere Ursachen (Unfall oder Raub); die Sterblichkeit gehöre aber bei den Einzellern (und bei den Keimzellen der Metazoen) nicht zu ihrer biologischen Natur: Sie können zwar immer sterben, aber sie müssen es nicht. Die potenzielle Unsterblichkeit der Einzeller bezeichnet Weismann auch als eine »Nicht-Sterblichkeit«.[51] Denn für sie gelte, dass sie »nicht sterben müssen, dass sie einen natürlichen Tod, einen Tod aus innern Ursachen nicht besitzen«[52].

Dass der Tod nicht unbedingt ein Teil des Lebens sein muss, wird von Weismann immer wieder betont. Diese Betonung geht soweit, dass Weismann den

sterblichen Körper eines Lebewesens als »ein nebensächliches Anhängsel« bezeichnet; »der eigentliche Träger des Lebens« seien demgegenüber die potenziell unsterblichen Fortpflanzungszellen, weil diese über das Leben der Körperzellen hinaus in den Nachkommen weiter bestehen.[53] Das »eigentlich Lebendige« ist nach dieser Sicht also unsterblich.

Der Tod als Erneuerung der Art

Biologisch erklärungsbedürftig erscheint der Tod überhaupt, weil die ↑Selbsterhaltung ein grundlegendes Charakteristikum der Lebewesen darstellt, eine universale organische Leistung und eine der beiden ultimaten ↑Funktionen oder Zwecke (↑Zweckmäßigkeit) aller Lebewesen. Die einfache evolutionsbiologische Antwort auf die Frage nach den Ursachen des natürlichen Todes lautet, dass die Selbsterhaltung nicht der einzige ultimate Zweck biologischer Systeme ist, sondern, in populationstheoretischer Perspektive, vielmehr selbst bloß ein Mittel für die maximale Repräsentation eines Typs von Organismen in zukünftigen Generationen. Im Rahmen selektionstheoretischer Ansätze werden Theorien zur Erklärung des Todes entwickelt, die sich nicht auf physiologische Mechanismen bei verschiedenen Arten, sondern auf die allgemeine evolutionäre Dimension des Phänomens beziehen, also auf die *ultimate* Ebene biologischer Fragen (↑Funktion: Tab. 92).

Ausgehend von Modellen der Gruppenselektion (↑Selektion) argumentieren A.R. Wallace und später A. Weismann, indem sie Altern und Tod als nützlich für den Fortbestand der Art erklären, weil langlebige Individuen Konkurrenten um Nahrung für ihre Nachkommen darstellen.[54] So ist Weismann 1882 der Auffassung, »die Individuen nutzen sich äusserlich ab durch die Berührung mit der Aussenwelt«[55]; ein mögliches nicht begrenztes Leben sei wertlos und sogar schädlich für die Art, weil die abgenutzten Organismen den »Besseren den Platz wegnehmen«. Er spricht daher in diesem Zusammenhang von der »Zweckmässigkeit des Todes«; der Tod sei in letzter Instanz eine Anpassungserscheinung. Weismann vernachlässigt hier also die Möglichkeit einer der »Abnutzung« entgegenwirkenden Regeneration von Teilen eines Organismus während seines Lebens.

Der Tod als Nebenprodukt der Selektion

Später entwickelt Weismann eine andere, nicht-adaptationistische Theorie des Todes. Nach dieser Theorie wirkt auf alle Merkmale, die ohne Nutzen für den Erhalt der Art sind, keine positive Selektion, so dass diese nach und nach verschwinden; ein solches nutzloses Merkmal stelle auch der Körper eines Organismus nach seiner Fortpflanzung dar, so dass auch dieser wegen einer fehlenden Selektion dem Verfall unterliege.[56] Weismann bringt dies zum Ausdruck indem er die »Gleichgültigkeit« der Unsterblichkeit des Soma für die »Art« betont: »Nur wenn die Unsterblichkeit des Soma für die Art gleichgültig war, konnte dasselbe sich so hoch organisieren, daß es dadurch dem Tod verfiel«.[57]

In der späteren Begrifflichkeit der Populationsbiologie ausgedrückt: Nicht die Selbsterhaltung, sondern die Ausbreitung eines Typs in der Zukunft einer Population bildet die durch Selektion maximierte Größe. Die Reproduktion leistet für dieses Ziel einen gewichtigeren Beitrag als die Selbsterhaltung. Denn über die Selbsterhaltung bringt ein Organismus nur sich selbst in die nächste Generation ein. Insbesondere bei Organismen, die über eine starke Reproduktionsfähigkeit verfügen, liegt ein geringer Selektionsdruck auf der Erhaltung des einzelnen Organismus im Alter. Seine Erhaltung liefert einen vernachlässigbar kleinen Beitrag für die Repräsentation seines Typs in der Zukunft, verglichen mit der Zahl seiner Nachkommen. Es werden sich also solche Organismen in der Population ausbreiten, die ihre Selbsterhaltung ihrer Vermehrung opfern. Oder, anders gesagt, es wird kein hoher Selektionsdruck in Richtung der Verlängerung des individuellen Lebens oder sogar der physiologischen Vermeidung des Todes wirken.

In der Lebensgeschichtstheorie, wie sie seit den 1950er Jahren entwickelt wird (↑Lebensgeschichte), ist es der Konflikt (»trade-off«) zwischen der Dauer des individuellen Lebens und der Anzahl der Nachkommen eines Organismus, der für die Begrenzung der individuellen Lebensspanne und damit für das Phänomen des Todes verantwortlich gemacht wird. In einer klassischen Arbeit zeigt L.C. Cole 1954, dass ein Organismus, der sich nur einmal fortpflanzt und nur einen Nachkommen pro Fortpflanzungsepisode mehr produziert als ein anderer, unsterblicher Organismus, die gleiche Fitness aufweist wie letzterer.[58] Im Allgemeinen wird die Selektion also eher in Richtung vermehrter Reproduktion als verlängertem Leben des Individuums wirken. Die Tatsache, dass es entgegen der Argumentation Coles so viele langlebige Organismen gibt, die sich mehrmals in ihrem Leben fortpflanzen, wird als »Coles Paradox« bekannt.

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird im Rahmen von Selektionsmodellen außerdem argumentiert, dass die Selektion gegen Krankheiten und andere Dysfunktionen, die zu einem späten Zeitpunkt im Leben, d.h. lange nach dem Einsetzen der Reproduktionsphase erscheinen, gering ist, weil sie nur wenig zur

Begrenzung der Ausbreitung eines Genotyps beitragen (Haldane 1941; Medawar 1952).[59] Die Selektion wird nach dieser Argumentation in der Weise wirken, die Expression vorteilhafter Gene in die frühen Phasen des Lebens vor der Reproduktion und die Expression nachteiliger Gene in die späten Lebensphasen zu verschieben. Allein bei solchen Organismen, die eine kontinuierliche Zunahme ihrer Reproduktionskapazität im Laufe ihres Lebens zeigen, liegt damit eine Selektion gegen Seneszenz vor. G.C. Williams nimmt in einem ähnlichen Modell 1957 die Existenz von pleiotropen Genen an, die in einer frühen Lebensphase positive Effekte haben, in einer späteren allerdings negative.[60] Empirische Untersuchungen legen nahe, dass die von Williams postulierten Gene tatsächlich existieren.[61]

Ausgehend von einem Optimalitätsmodell der Ressourcenallokation werden die älteren Ansätze für eine Erklärung des Todes in der *Theorie des disponiblen Somas* (Kirkwood & Holliday 1979: »disposable soma theory«) weiter entwickelt.[62] Nach dieser Theorie stellt es eine nicht optimale Allokation von Ressourcen dar, wenn viel Energie in die Reparatur eines Körpers investiert wird, der aufgrund von externen Ursachen doch eine nur endliche Lebenserwartung hat (der sich also einem akzidentellen, nichtnatürlichen Tod prinzipiell nicht entziehen kann). Es ist im Hinblick auf die Fitness eines Organismus mit keinem Vorteil verbunden, wenn der Körper aufgrund seiner internen Reparaturmechanismen eine höhere Lebenserwartung hat als die, die ihm aufgrund seiner Bedrohung durch äußere Einflüsse zukommt. Die in die Reparatur gesteckte Energie, die eine Steigerung der Lebenserwartung über den Wert, der durch die äußere Bedrohung determiniert wird, bewirkt, wäre besser für andere fitnessrelevante Größen, wie z.B. den Schutz vor Feinden oder die Fortpflanzung, investiert worden. Gerade bei Organismen, die einer großen Bedrohung seitens der Umwelt ausgesetzt sind, läuft eine optimale Allokation der Ressourcen also auf geringe Investitionen in Reparaturmechanismen und somit einen regelmäßig physiologisch bedingten Tod hinaus.

Grenze zwischen Leben und Tod

Der Tod eines Organismus muss nicht ein scharf umrissenes, punktuelles Ereignis sein. Zwar wird wegen der wechselseitigen Bedingung der einzelnen (funktionalen) Teile eines Organismus der Ausfall eines essenziellen Teils die Zerstörung der anderen Teile nach sich ziehen. Die Abhängigkeit der Teile voneinander ist aber mehr oder weniger ausgeprägt, so dass ein Organismus mit ausgefallenen Teilsystemen noch eine Zeit existieren kann. Der Tod stellt insofern mehr einen Prozess als ein Ereignis dar.

Das Phänomen der fortgesetzten Aktivität einzelner organischer Subsysteme nach Funktionsausfall anderer wird systematisch seit Mitte des 18. Jahrhunderts untersucht. J. Whytt unterscheidet dementsprechend auch zwei Ebenen des Todes: den Tod auf der Ebene der Organe und den Tod des Gesamtsystems.[63] D. Diderot spricht im Anschluss daran 1774 von einem momentanen Tod (»mort momentanée«) und einem absoluten Tod (»mort absolue«).[64]

Allgemein wird seit langem dem Absterben von Teilen eines Organismus, das nicht zum Tod des ganzen Organismus führt, als *Partialtod* (Teiltod) dem *General-* oder *Totaltod* (Gesamttod) gegenübergestellt. Der Ausdruck ***Partialtod*** erscheint dabei zuerst im Englischen (Gale 1677: »Whereas the Earth in the winter season is as it were dead […], the greatest number of those we cal Insects are either really or seemingly dead, being without motion; and as for the more perfect Brutes, they are likewise under a kind of partial death«[65]; Thomson 1731: »from partial death to death«[66]; Bolton 1751: »Any Unfitness for the functions of life is a partial Death«[67]). Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck in der Form ›partieller Tod‹ im Deutschen gebraucht (Hebenstreit 1790: »Brand und Fäulniß eines Theils sind im Grunde nur partieller Tod«[68]; Wehrs 1791: »Wir wählen uns klüglich selbst oft einen partiellen Tod. Wir lassen uns manchmal freiwillig ein schmerzhaftes Glied abnehmen, weil es nicht wieder geheilt werden kan«[69]). In der zusammengesetzten Form als ›Partialtod‹ kommt es aber erst am Ende des 19. Jahrhunderts auf (Weigert 1886: »eine Atrophie der Zellen, ein Partialtod, ja der Schwund einzelner Bestandtheile derselben«[70]; Hertwig 1906: »Partialtod«[71]).

J. Whytt stellt 1751 dem *Partikulartod* den ***Generaltod*** gegenüber: »By death is here meant the general death of the body as a system, and not the particular death of the several parts, which does not happen for some time after«.[72] Neben ›Generaltod‹ wird im Englischen auch der Ausdruck *Totaltod* verwendet, aber erst seit Mitte des 19. Jahrhunderts (Smee 1846: »Partial death following the attacks of aphides may be local at the part affected or remote […]. The total death of the plant may arise from the death of a part necessary to the whole, which would thus cause its total death«[73]; Watson 1850: »cold of a much inferior degree of intensity may very speedily occasion partial or total death. By partial death I mean the loss of vitality in certain parts of the body only – the ears, nose, fingers, toes, and feet«[74]). Im Deutschen ist das Wort ***Gesamttod*** seit Ende des 19.

Jahrhunderts in Gebrauch (Langendorff 1887: »Der endliche definitive Tod der Organe, deren Gesamttod also erst den wahren Tod des ganzen Organismus bedeutet«[75]; Schweizer 1896: »dass der Gesamttod des Individuums mit dem Lokaltod seiner Teile durchaus nicht zusammenfällt«[76]).

R. Hertwig bezeichnet 1906 auch das Abwerfen der Blätter bei Bäumen und Sträuchern und das Absterben der oberirdischen Teile bei Zwiebel- und Knollengewächsen als ›Partialtod‹. Der Tod der Teile übernimmt hier also eine Funktion für das Überleben des Organismus als Ganzem. Es gilt, »daß Teile zugrunde gehen müssen, um dem Ganzen das Leben zu ermöglichen«.[77] Weil es gerade die am stärksten differenzierten Lebewesen sind, bei denen der Tod der Teile funktionale Aspekte aufweist, kann es Hertwig so sehen, dass »die höchsten Leitungen des Lebens zugleich zu den schärfsten Waffen des Todes« werden.[78] Die Möglichkeit des Absterbens nur einzelner Teile eines Organismus offenbart das organische Bauprinzip der Zusammensetzung des Ganzen aus weitgehend selbständigen Teilen, aus deren Wirkungen sich summarisch das Leben des Ganzen ergibt.

Aufgrund des Phänomens des Partialtodes von Organen kann es bei komplexen Organismen, die aus vielen mehr oder weniger essenziellen Organen bestehen, keine scharfe Grenze zwischen Leben und Tod geben. Dies konstatiert M. Verworn 1895: »Es giebt keine scharfe Grenze, welche Leben und Tod von einander scheidet, es findet vielmehr ein allmählicher Uebergang statt zwischen Leben und Tod, *der Tod entwickelt sich*. Gesundes Leben einerseits und Tod andererseits sind nur die äussersten Endglieder einer Entwicklung, die durch eine Reihe von Zwischenstadien lückenlos mit einander verbunden sind«.[79] Es besteht also (beim natürlichen oder physiologischen Tod) immer ein »allmählicher Verfall eines Organismus, der zum Tod führt« (Harms 1912).[80]

Eine scharf umrissene Definition des Todes ist daher nur in Bezug auf einzelne Teilsysteme möglich, z.B. in Bezug auf die Aktivität des Herzens oder des Gehirns (und auch hier bedarf es einer weiteren Bestimmung dessen, was als Aktivität zu deuten ist und was nicht). Weil durch Stillstand der Atmung und des Kreislaufs allen anderen Teilen des Körpers »die Lebensbedingungen« entzogen würden, schlägt L. Jores 1910 den Stillstand von Atmung und Kreislauf (bei Wirbeltieren, insbesondere dem Menschen) als Kriterium zur Bestimmung des Todeszeitpunkts des gesamten Organismus vor: »Unter dem allgemeinen Tod des Organismus verstehen wir die mit dem endgültigen Stillstand der Atmung und des Kreislaufs gegebene von einem Erlöschen sämtlicher Lebensvorgänge notwendig gefolgte dauernde Störung und Einstellung der Funktionen«.[81]

Todesarten

Wichtige Unterscheidungen innerhalb der Todesarten beziehen sich auf die Todesursachen. Differenziert werden kann zunächst zwischen einem für eine Art gesetzmäßig erfolgenden »natürlichen Tod« (mit *interner* Todesursache)[82] und einem durch Unfall, Raub oder Krankheit verursachten »unnatürlichen« Tod mit *externer* Todesursache.[83] Beide Ausdrücke sind seit der Antike in Bezug auf den Menschen geläufige Begriffe: Lukian unterscheidet in seinem ›Lügenfreund‹ aus der Mitte des zweiten Jahrhunderts zwischen einem ***gewaltsamen Tod*** (»βιαίως ἀποθανόντων«; z.B. durch Hängen, Köpfen oder Pfählen) und der natürlichen Form, bei der die Menschen »gemäß dem Schicksal gestorben sind« (»κατὰ μοῖραν ἀποθανόντων«).[84] Der gewaltsame Tod läuft auch unter anderen Bezeichnungen: Bereits in der Antike und im Mittelalter ist von einem Tod durch Zufall die Rede (Valerius Maximus 1. Jh.: »excessus e vita […] fortuitos«[85]). Ins Französische wird diese Bezeichnung als ***akzidentellen Tod*** spätestens Mitte des 16. Jahrhunderts übernommen (Le Blond 1544: »mort accidentelle«[86]); im Englischen erscheint sie Mitte des 17. Jahrhunderts (Anonymus 1674: »accidental death«[87]; Anonymus 1699: »accidental death«[88]); später auch im Deutschen (Anonymus 1872: »accidenteller Tod durch Ueberfahren«[89]; Weismann 1884: »accidenteller Tod«[90]: »ein Tod, der lediglich aus äußeren Ursachen erfolgt, aus der Nichterfüllung gewisser äußerer Lebensbedingungen«[91]). Daneben ist auch vom *plötzlichen* oder *gewaltsamen Tod* die Rede (Anonymus 1670: »sudden and violent deaths«[92]); G.R. Treviranus spricht 1802 in dieser Bedeutung vom *zufälligen Tod*[93].

Der Ausdruck ***natürlicher Tod*** erscheint im Lateinischen (»mors naturalis«) in der Spätantike, so bei Ambrosius Theodosius Macrobius[94] und Orosius[95] an der Wende vom vierten zum fünften Jahrhundert. Alternativ zu ›natürlicher Tod‹ wird im Deutschen seit Beginn des 19. Jahrhunderts auch die Bezeichnung ***Alterstod*** verwendet (Campe 1807: »Den Alterstod erreichen Wenige«[96]; Anonymus 1811: »An Alters Tod starb verhältnißmäßig nur ein geringer Theil«[97]). Der Ausdruck verbreitet sich seit den 1820er Jahren (Röding 1826: »Alles unterm Himmel stirbt den Alterstod, zuletzt der Erdball selbst«[98]).

Natürlicher und gewaltsamer Tod können auch verschränkt auftreten, insofern interne Prozesse, wie z.B. das Altern, eine erhöhte Empfindlichkeit für externe Todesursachen nach sich zieht (und geradezu

		Ort der Todesursache	
		endogen	exogen
Natürlichkeit und Nützlichkeit des Todes	natürlich (schwache Gegenselektion)	*Alterstod* (Tod nach einer arttypischen Lebenslänge)	*nützlicher (altruistischer) Tod* (z.B. Gefressenwerden des Männchens nach der Kopulation bei Spinnen)
	unnatürlich (starke Gegenselektion)	*krankheitsbedingter Tod* (Tod aufgrund einer (angeborenen) Krankheit)	*räuber- oder unfallbedingter Tod* (Tod durch einen Räuberangriff oder einen Unfall, z.B. einen Sturz)

Tab. 279. Kreuzklassifikation von vier Arten des Todes.

darüber definiert wird, s.u.). Gegen die Differenzierung zwischen ›natürlichem‹ und ›unnatürlichem‹ Tod (und Krankheit) wendet sich A. Röschlaub am Ende des 18. Jahrhunderts: Auch »Zustände des Uebelbefindens« sind demnach »Lebenserscheinungen am organischen Körper« und dem »inneren Princip« gemäß, das die Organismen auszeichnet.[99] Röschlaub entwickelt damit eine von dem Organismus ausgehende Theorie von Tod und ↑Krankheit. Bezüglich des Konzeptes des Natürlichen sind hier zwei Begriffe zu unterscheiden: ein physikalisch-kausaler und ein biologisch-funktionaler. Bestimmte Formen des Todes und der Krankheit sind damit zwar insofern natürlich, als sie den physikalischen Gesetzen nicht widersprechen, aber sie sind andererseits insofern unnatürlich, als sie die funktionale Organisation eines Organismus auf eine für seine Art untypische Weise stören oder zerstören.

Den natürlichen Tod gliedert F. Doflein 1919 in fünf Typen: (1) den durch Stoffwechselvorgänge induzierten *Stoffwechseltod*; (2) den unmittelbar nach der Fortpflanzung erfolgenden *Fortpflanzungstod*; (3) den durch nervöse Prozesse verursachten, plötzlich auftretenden *Schocktod*; (4) den *Alterstod* und (4) den *Tod durch unharmonische Organisation*.[100] Ein physiologisch induzierter Stoffwechseltod wird z.B. über das Hormon einer »Todesdrüse« bei einigen Tintenfischen ausgelöst (Wodinsky 1977: »specific ›self-destruct‹ system«).[101]

Der Tod als Teil des Lebens

Gegen Weismanns These von der potenziellen Unsterblichkeit der Einzeller (und der Keimzellen) formiert sich Ende des 19. Jahrhunderts Widerstand, der den Tod als ein notwendiges Element jedes Lebens ansieht. Die These eines natürlichen Todes auch bei Einzellern wird dabei ausgehend von Züchtungsreihen bei Wimpertierchen zu stützen versucht. T.W. Engelmann und O. Bütschli beobachten in den 1870er Jahren ein Altern der von ihnen gezüchteten Stämme und schließen daher auf die Sterblichkeit auch der Einzeller und die Notwendigkeit von Maßnahmen einer »Verjüngerung« (z.B. durch Konjugation).[102] A.W. Goette betrachtet in der Folge den Tod als eine Notwendigkeit im Leben auch der Einzeller.[103] In Experimenten aus den 1880er Jahren werden die älteren Ergebnisse gestützt: Kolonien von Einzellern, bei denen der Austausch von genetischem Material (Konjugation) verhindert wird, unterliegen einer schnellen Alterung und sterben aus (»klonale Seneszenz«).[104]

Andere Versuchsreihen zum Test der potenziellen Unsterblichkeit von Einzellern belegen dagegen eher das Fehlen einer Alterung: G.N. Calkins kultiviert im Jahr 1901-02 erfolgreich Pantoffeltierchen über 742 Generationen, ohne dass er deren Konjugation zulässt.[105] Eine noch längere Testreihe setzt L.L. Woodruff 1907 an: Bis 1924 durchläuft diese 11.000 Generationen, ohne dass es zu Alterserscheinungen kommt.[106]

Selbst wenn es aber kein »Altern« in den Populationen von Einzellern geben sollte (wie deren Existenz seit einigen Milliarden Jahren nahe legt), ist damit noch nicht gesagt, dass es nicht sinnvoll ist, von einem ›natürlichen Tod‹ auch bei Einzellern zu sprechen. So ist M. Hartmann 1906 der Auffassung, nicht das Vorhandensein einer Leiche, sondern »der Abschluß der individuellen Entwicklung« sei »das Wesentliche des Individuentodes«.[107] Bei den Einzellern falle daher der Tod mit dem Moment der Fortpflanzung, d.h. dem Beginn einer neuen Individualentwicklung, zusammen. Sinnvoll ist diese Festlegung, weil damit überhaupt erst zeitliche Grenzen zwischen Individuen eingeführt werden. Wenn die Teilung von Einzellern nicht zum Ende, d.h. Tod eines individuellen Einzellers führen würde, dann müsste die gesamte Vorfahren- und Nachfahrenreihe eines Einzellers als ein Individuum zählen. Das Leben eines Einzellers endet also mit seiner Fortpflanzung in einer (äqualen) Teilung (analog zum Ende einer ↑Art mit der Ausbildung von Fortpflanzungsbarrieren zwischen Populationen); Mehrzellerindividuen überdauern dagegen ihre Fortpflanzung, wenn diese in der Abspaltung nur kleiner Teile (der Keimzellen) besteht.

Mit dieser Rechtfertigung der Anwendung des Todesbegriffs auf Einzeller, deren Leben ohne Leiche enden kann, kann die verbreitete Auffassung gestützt werden, dass der Tod allgemein einen Teil des Lebens bildet. Diese Auffassung ist die landläufig verbreitete und auch von vielen Philosophen favorisierte. So behauptet der Lebensphilosoph G. Simmel 1918, es sei »der Tod von vornherein und von innen her dem Leben verbunden«.[108] Simmel spricht von der »Todesverflochtenheit des Lebens«.[109] Der Tod liefere dem Leben erst seine Struktur und gebe ein »formales Moment«[110] des Lebens ab: »Schlechthin unvorstellbar wäre uns die Lebenseinrichtung irdisch unsterblicher Wesen«[111]. Indem der Tod das Ende des individuellen Lebens markiert, hat er für Simmel auch eine gestaltgebende Kraft für das Leben; Simmel nennt den Tod den »Gestalter des Lebens«[112], ihm komme eine »formgebende Bedeutung«[113] zu. Das auf eine ständige Entwicklung angelegte Leben bedürfe dieser Grenze, um zu etwas Bestimmtem werden zu können: »Das Leben fordert von sich aus den Tod«[114]. Ohne diese Grenze wäre das Leben »[e]in nur kontinuierliches, heraklitisches Fließen, ohne ein bestimmtes beharrendes Etwas«.[115] Die Grenze gibt nach Simmel dem Leben seine Form, denn »Form ist Grenze«.[116] Die notwendige Verbindung des Lebens mit dem Tod ermögliche auch erst die Setzung von Werten im Leben, also von einer Sphäre, die das Leben überschreitet und für sich unbedingte Geltung beansprucht: »Lebten wir ewig, so würde das Leben voraussichtlich mit seinen Werten und Inhalten undifferenziert verschmolzen bleiben«.[117]

Auch manche Biologen schließen sich dieser Auffassung an. So heißt es bei R. Ehrenberg 1923: »Das biologische Grundgesetz, das alles Weitere zu tragen haben wird, soll bezeichnet werden als ›Das Gesetz von der Notwendigkeit des Todes‹«.[118] Und weiter: »Nicht kein Leben ohne Tod. Sondern: ohne Tod kein Leben. […] Wie sich das Gravitationsgesetz zum Strömen des Wassers verhält, so verhält sich unser Gesetz von der Notwendigkeit des Todes zum ›Strom‹ des Lebens. […] das Bewegende, die ›ziehende Kraft‹ ist eben der Tod«.[119] Ebenso sieht 1935 J.S. Haldane den Tod als »ein Wesensmerkmal des Lebens«.[120]

Möglichkeit von Leben ohne Tod

Auch wenn der Tod bei den mehrzelligen Organismen auf der Erde eine ausnahmslose Erscheinung ist, ist er nach Auffassung vieler Biologen doch nicht notwendig mit dem Leben verbunden. Der Tod ist danach also auch für die mehrzelligen Organismen eine kontingente Eigenschaft des Lebens. Denn die Definition des Lebensbegriffs enthält keine Referenz auf das notwendige Ende des individuellen Lebens. Das Ende ist quasi nur synthetisch dem Leben beigefügt (Singer 1914: »Birth and death [...] are only synthetically attached to life«).[121] Dass das Leben eines Individuums in dessen Tod an ein Ende kommt, stellt insofern eine begriffliche Erweiterung des Lebensbegriffs dar.

Die fehlende Notwendigkeit des Todes zeigt sich nach der bekannten Auffassung Weismanns am deutlichsten bei den Einzellern (s.o.). Die These von der Unsterblichkeit der Einzeller findet sich aber lange vor Weismann schon Anfang des 19. Jahrhunderts bei S.T. Coleridge (»a sort of minim immortal«[122]), und 1838 bei C.G. Ehrenberg[123].

Manche Autoren sind der Auffassung, dass es trotz der Sterblichkeit der Individuen auch etwas Unsterbliches im Lebenden gebe, nämlich eine »gewisse Unsterblichkeit der lebenden Substanz in deren ununterbrochener Kontinuität von ihrem ersten Auftreten bis zu ihrer höchsten Entwicklung« (Korschelt 1917) (↑Leben).[124] Diese lebende Substanz müsste dann vorgestellt werden als etwas, das sich über die Jahrmilliarden der Evolution des Lebens erhalten hat und sich in den verschiedenen Gestaltungen des Lebens manifestiert. Fraglich ist allerdings, ob von dieser Substanz sinnvoll ausgesagt werden kann, dass sie lebt, weil das Prädikat ›lebendig‹ üblicherweise nur individuellen Systemen zugeschrieben wird. Eine »lebendige Substanz« lässt sich aber gerade nicht als individuelles System begreifen, sondern nur als Gefüge von Funktionen (wie Ernährung, Stoffwechsel und Fortpflanzung), das sich über seine Verkörperung in verschiedenen Individuen hinweg erhält.

Besonders unter Botanikern ist die Vorstellung eines potenziell unsterblichen Lebewesens nicht selten. A.P. de Candolle stellt 1805 fest, alle durch vegetative Ableger entstandenen Kartoffelpflanzen in Europa könnten physiologisch gesehen als ein Individuum betrachtet werden, das damit unsterblich genannt werden könnte (»tous les individus de pomme de terre, existans aujourd'hui dans l'Europe, seroient (aux yeux du Physiologiste) des parties d'un même individu, et qu'ainsi cette plante seroit, pour ainsi dire, immortelle«).[125] Wegen ihrer potenziellen Unsterblichkeit sterben manche Pflanzen nach de Candolle grundsätzlich eines gewaltsamen Todes (»périr toujours de mort violente«).[126]

Auch C. Nägeli argumentiert 1865 grundsätzlich dafür, dass es einen natürlichen Tod in der Natur überhaupt nicht gebe. Das Sterben sei immer einer äußeren Ursache geschuldet. Dies werde durch Jahrtausende alte Bäume belegt, die nicht aufgrund von

innen heraus absterben, sondern allein durch ein äußeres Ereignis, z.B. einen Sturm oder einen Schädlingsbefall: »Meiner Ansicht nach sind die Eingriffe von Aussen zwar immer die Veranlassung des Todes für einen mehrtausendjährigen Baum; aber es bedarf, je altersschwächer er geworden, um so weniger, sein Leben zu vernichten«.[127]

Ein sehr hohes Alter können allgemein solche Pflanzen erreichen, die an einem Ende zeitlebens nachwachsen, während sie am anderen beständig absterben, so dass ihre Form und Größe weitgehend erhalten bleibt (z.B. Torfmoose oder die berühmte *Welwitschia mirabilis* aus den Wüsten Namibias). Experimentell lassen sich daneben Alterserscheinungen und auch der Tod bei Gewebekulturen und einigen Arten von Organismen verhindern.[128]

Für den Physiologen W. Preyer bildet der Tod 1869 das dem Leben konträr Entgegengesetzte: Tod und Leben können also nicht zugleich einem Gegenstand zukommen; aber es kann einen Gegenstand geben, der sich in einem dritten Zustand befindet; kontradiktorisch dem Begriff des Lebens entgegengesetzt ist für Preyer dagegen das Nicht-Lebende: Ein Gegenstand ist entweder lebend oder nicht lebend, aber nichts Drittes. Nicht lebend, aber auch nicht tot sind für Preyer solche Organismen, die z.B. durch Eintrocknung in einen Zustand ohne jeglichen Stoffwechsel versetzt werden können (*Anabiose*; ↑Schlaf).[129]

F. Doflein sieht 1919 die »potentielle Unsterblichkeit«, wie sie noch bei Einzellern und den Keimzellen der Vielzeller vorliegt, als eine Eigenschaft der lebenden Substanz: »Der Tod ist eine nachträgliche Belastung des Lebens, mit dem die hohe Entwicklung im Organismenreich bezahlt wird«; »das Leben unter den denkbar günstigsten Verhältnissen enthält die Bedingungen seines Abschlusses nicht in sich selbst«.[130] H. Plessner weist 1928 die Auffassung des Todes als eines konstitutiven Teils oder Moments des Lebens als einen unbegründeten »Tragizismus« zurück.[131]

»[D]er Tod beruht nicht auf einer Ureigenschaft der lebenden Substanz« (Weismann 1884)[132], er ist kein notwendiger Bestandteil des Lebens – so lassen sich diese Auffassungen zusammenfassen. Der Tod stellt vielmehr die Negation des Lebens dar. Wäre der Tod also Teil des Lebens, dann gehörte noch die Negation des Lebens zum Leben. Dass Organismen sterben, liegt demnach nicht in der Natur ihrer Organisation. Die Gründe für die weite Verbreitung des natürlichen Todes können vielmehr in evolutionstheoretischen Argumenten gefunden werden: Der Anteil des Überlebens eines Organismus an der genetischen Repräsentation seines Typs in späteren Generationen, also der Fitnessbeitrag des eigenen Überlebens, verkleinert sich mit jedem Reproduktionsakt und kann schließlich vernachlässigbar gering werden.

›Tod‹ ist ein Konzept, das wesentlich als Negation, als Privation von Leben definiert ist. Was der Tod ist, wird also ausgehend von dem bestimmt, was Leben ist: »Our present concept of death is parasitic upon our concept of life« (Hirschmann 1973).[133] Begrifflich unergiebig ist daher jede Definition des Lebens, die wiederum vom Begriff des Todes ausgeht, etwa die bekannte Bestimmung X. Bichats aus dem Jahr 1800 (»La vie est l'ensemble des fonctions qui résistent à la mort«[134]). Ist der Tod als Negation des Lebens defniert, dann kann der Lebensbegriff nicht wieder unter Verweis auf den Tod bestimmt werden.

Tod als ständige Möglichkeit des Lebenden

Nicht die Notwendigkeit, aber die Möglichkeit des Todes ist analytisch mit dem Begriff des Lebens verbunden. Denn als ↑Organisation ist die besondere Daseinsform der Lebewesen in ihrem Erhalt nicht durch Naturgesetze gesichert, sondern besteht in einer labilen Existenzweise, die grundsätzlich gestört werden kann und für ihren Bestand auf entgegenkommende Verhältnisse der Umwelt angewiesen ist. Als Organisationen sind die Lebewesen also immer in ihrer Existenz bedroht. Der Tod ist insofern der Möglichkeit nach ein ständiger Begleiter des Lebens, notwendig ist er aber nur aus empirischen Gründen. Allein begrifflich ist ein Lebewesen eine Einheit der Natur, die immer sterben *kann*, aber nicht sterben *muss*. Auch die Computertechnologie, die die Speicherung aller Zustände des Zentralnervensystems eines Organismus, und damit die auf Ewigkeit angelegte Konservierung des individuellen Bewusstseins, verspricht, kann nicht garantieren, dass die Sicherheitskopie nicht zerstört wird. Das Konzept eines unzerstörbaren Lebens widerspricht dem Begriff des Lebewesens als organisiertes System. Mit der begrifflichen Abgrenzung von Lebewesen gegenüber naturgesetzlich determinierten Systemen, wie einem Pendel, in dem die Zustandsgrößen wechselseitig voneinander abhängen, ist damit auch die begriffliche Unmöglichkeit eines Paradieses gegeben: Eine Welt, in der Lebewesen als organisierte Systeme in ihrem Bestand nicht gefährdet sind (ein Paradies), kann es aus begrifflichen Gründen nicht geben. Denn ein in seinem Bestand nicht gefährdetes, sondern naturgesetzlich auch in Bezug auf seinen Erhalt determiniertes System ist kein organisiertes System (kein Organismus) mehr.[135] Es ist daher sehr berechtigt, wenn P. Valéry den Satz: »das Leben ist das, was vernichtet werden kann«, als »Urwort der Biologie: erstes Axiom oder Definitionselement« bezeichnet.[136]

Tod als Ziel des Lebens

Weil das Leben zumindest aller mehrzelligen Organismen auf der Erde mit dem Tod endet, ist der Tod immer wieder als das Ziel oder der Zweck des Lebens interpretiert worden. K.E. von Baer konstatiert 1834, im Leben der Organismen sei allein der Tod gewiss, und er spricht in diesem Zusammenhang von einer »Reifung zum Tode«.[137] Schopenhauer ist sogar der Auffassung, der Tod sei als »der eigentliche Zweck des Lebens« anzusehen[138], und aufgrund eines »geheimen Zusammenhangs« zwischen Zeugung und Tod bilde dieser »das große Reservoir des Lebens«[139]. Ähnlich dichtet C. de Baudelaire in den 1850er Jahren: »C'est la Mort qui console, hélas! et qui fait vivre;/ C'est le but de la vie, et c'est le seul espoir/ Qui, comme un élixir, nous monte et nous enivre/ Et nous donne le cœur de marcher jusqu'au soir«.[140]

Begrifflich sollte aber selbstverständlich zwischen dem regelmäßigen Ende eines Geschehens und einem Ziel oder Zweck unterschieden werden. Schon Aristoteles wendet sich gegen das Wort eines unbekannten Dichters: »Nun hat er das Ende, für das er einst geboren« mit der Bemerkung: »nicht jedes Prozeßende erhebt den Anspruch, Prozeßzweck zu sein«.[141]

Fortpflanzung und Tod

Im Leben der Organismen vieler Arten gibt es einen empirischen Zusammenhang zwischen Fortpflanzung und Tod. Der Botaniker A.P. de Candolle stellt 1805 fest, dass das Leben der einkeimblättrigen Pflanzen durch die künstliche Verzögerung ihrer Fortpflanzung verlängert werden kann (»alonger ou abréger la durée de la vie, en retardant ou en accélérant la fructification«).[142]

Hegel gibt für den Zusammenhang von Fortpflanzung und Tod die Erklärung, in der Fortpflanzung – er denkt dabei an die sexuelle Fortpflanzung und spricht von »Begattung« – erfülle das Individuum seine Bestimmung und gehe in das Allgemeine der Gattung ein und als Besonderes darin unter. Bei Insekten konstatiert Hegel auch einen direkten zeitlichen Zusammenhang zwischen Fortpflanzung und Tod: »Niedrige tierische Organismen, z.B. Schmetterlinge, sterben daher unmittelbar nach der Begattung, denn sie haben ihre Einzelheit in der Gattung aufgehoben, und ihre Einzelheit ist ihr Leben«.[143]

Auch wenn Biologen dieser naturphilosophischen Deutung kaum folgen, ist der empirische Zusammenhang doch oft bestätigt. In der Beschreibung eines erfahrenen Naturbeobachters: »Wenn wir einen der großen Caraben, die unsere Gärten und Wälder bevölkern, als Eremiten im Terrarium halten, so können wir ihn dort so viele Jahre hegen, wie ihm sonst Tage oder Wochen zustehen. Geben wir ihm aber zur Begattung Gelegenheit, so stirbt er, oft schon nach Stunden, während das Weibchen ihm nach der Eiablage folgt« (E. Jünger 1962).[144]

Überwindung des Todes durch Technik

Vor dem Hintergrund der in Aussicht gestellten Synthese aus Computer- und Biotechnologie wird das Altern des Menschen als ein technisch überwindbares Phänomen angesehen. Bereits 1981 prognostiziert R. Jastrow, dass es einmal möglich sein werde, den gedanklichen und emotionalen Inhalt eines Gehirns in einem Computer zu speichern.[145] R. Kurzweil prophezeit für das Jahr 2100 die Möglichkeit, Gehirnzustände von einer Festplatte stets neu wiedererzeugen zu können und damit das Altern und den Tod auszuschließen. Die Verschmelzung von Mensch und Computer ziehe es nach sich, dass der Begriff der Lebenserwartung für individuelle Lebewesen keine Bedeutung mehr habe. Die meisten bewussten Lebewesen würden keine permanente physische Präsenz mehr aufweisen.[146] Das Zeitalter des »Posthumanismus«, in dem der Schritt vom *Homo sapiens* zum »Homo s@piens« (Kurzweil) vollzogen sein werde, soll den Abschied von der labilen, verderblichen »Wetware« der biologischen Systeme bringen. An ihre Stelle sollen alterslose und aus Sicherheitskopien jederzeit wieder belebbare digitale Menschen treten, die über eine vielfach höhere kognitive und damit auch emotionale, kreative und ethische Kompetenz als der biologische Mensch verfügen.

Diese bizarre futuristische Perspektive stellt auch eine Konsequenz aus der begrifflich nur lockeren Verbindung von Leben und Tod dar; das individuelle Leben ist rein begrifflich eben nicht notwendig mit dem Tod verbunden. Trotzdem fordern diese Versuche, sich ein Leben ohne Tod vorzustellen und technisch anzustreben, d.h. die »Denaturalisierung des Todes«[147] zu betreiben, vielfältige Widersprüche heraus, die u.a. Anstrengungen einer Wiederbelebung antiker Tugendlehren einschließen[148].

Jedenfalls werden an diese technischen Visionen angepasste Definitionen des Todes nicht mehr von einem individuellen Körper ausgehen können. Wenn das individuelle Leben an einem individuellen Bewusstsein hängt, dieses Bewusstsein aber von einem Körper auf einen anderen übertragbar ist, dann ist auch der Tod des Individuums nicht mehr mit der Zerstörung eines Körpers gegeben. Statt an die Zerstörung eines organisierten Körpers müsste der Tod vielmehr an das Löschen aller Sicherheitskopien eines Bewusstseins gebunden werden.[149]

Ontologie des Todes

Für ontologische Verwirrung kann das Sprechen über den Tod sorgen, weil das nach naturalistischer Auffassung ontologisch radikale Ende eines Individuums mit seinem Tod sprachlich nicht immer genau markiert wird. Denn in alltäglicher Sprache kann das gleiche Subjekt eines Satzes eine Person oder allgemeiner ein Organismus und eine Leiche sein, etwa in der Aussage ›Tante Esther ist letzte Woche gestorben und morgen wird sie begraben‹. Dieser Satz legt es nahe, das Totsein als eine besondere Eigenschaft eines Organismus anzusehen. Tatsächlich liegt jedoch nach dem Tod eines Organismus überhaupt kein Organismus mehr vor, dem Eigenschaften zugeschrieben werden könnten. Tote Organismen sind keine Organismen. Die Rede von ›toten Organismen‹ oder ›toten Personen‹ kann daher nur als eine verkürzte Redeweise für die Aussage, dass ein Organismus oder eine Person gestorben ist, verstanden werden. Denn ein Leichnam ist auf einer fundamentalen ontologischen Ebene eine Entität anderen Typs als das Lebewesen, aus dem er hervorgegangen ist.[150]

Nützlicher Tod

Wenn der Tod auch für das Individuum, das er betrifft, das Ende seiner Existenz bedeutet, so kann er doch für organische Einheiten oberhalb des betroffenen Individuums nützlich sein. Die Vorstellung vom nützlichen Tod eines Individuums stammt ursprünglich aus christlich-theologischem Kontext und wird auf den Tod Christi bezogen (Horneck 1695: »we remember this Beneficial Death«).[151]

In einem verbreiteten Ökologielehrbuch von 1949 beziehen W.C. Allee et al. einen solchen Tod eines Individuums, der für die Population des Individuums von Nutzen ist und eine Anpassung darstellt, als ›nützlichen Tod‹ (»beneficial death«).[152] Diese Erscheinung sehen sie sowohl innerhalb eines mehrzelligen Organismus als auch in einer Population von mehreren Organismen verwirklicht. In einem Organismus liegt ein nützlicher Tod einzelner Zellen vor, wenn dieser zum Nutzen der anderen Zellen erfolgt. Dies ist z.B. bei den Gefäßen zur Wasserleitung von Bäumen oder bei den Zellen des Insektenflügels der Fall. Auf Populationsebene ist die Erscheinung des »Opferns« eines Organismus für andere insbesondere im Zusammenhang mit der Fortpflanzung und Brutpflege verbreitet. Bei zahlreichen Spinnenarten werden die Männchen nach der Kopulation von den Weibchen gefressen und tragen so indirekt zur Ernährung ihrer eigenen Nachkommen bei. Bei anderen Arten wird auch das Weibchen von ihren eigenen Nachkommen nach und nach aufgefressen.[153] Fast analog zu den Verhältnissen bei den Einzellern wird auch hier der Körper der Vorfahren in den Körper der Nachfahren übernommen: ein Tod ohne Leiche.

In einem anekdotischen Bericht beschreibt bereits Herodot beide Phänomene: Er berichtet, bei einigen Schlangen würden die Männchen von den Weibchen gefressen und zur Vergeltung würden diese dann durch ihre Jungen von innen verzehrt.[154] Während diese Erscheinungen bis in die 1960er Jahre mit Modellen der Gruppenselektion erklärt werden – Allee et al. 1949: »[The] behavior pattern causing the beneficial death of individuals in overcrowded populations may be the result of adaptation within a population system«[155] – werden sie heute meist mittels Modellen der Selektion auf der Ebene von Verwandtschaftsgruppen oder von Genen gedeutet (↑Selektion).

Altern

Das Verb ›altern‹ mit der Bedeutung »alt werden« wird seit Ende des 15. Jahrhunderts verwendet (Oesterreicher 1491: »gealtrott«).[156] Es ist abgeleitet von dem Substantiv ›Alter‹ »Lebensalter, Lebenszeit« (mhd. ›alter‹, ahd. ›altar‹) und geht über das Adjektiv ›alt‹ (mhd., ahd. ›alt‹) auf die indogermanische Wurzel ›*al-‹ »wachsen, wachsen machen, nähren« zurück (vgl. auch lat. ›altus‹ »hoch« und ›alere‹ »nähren, großziehen«). Das Substantiv ›Altern‹ erscheint seit dem 18. Jahrhundert (Meier 1755: »Die Veränderung des Alters kan man das Altern nennen«[157]); als wissenschaftlicher Terminus, der grundlegend für die wissenschaftliche Erforschung des Phänomens ist, wird es aber erst seit Anfang des 20. Jahrhunderts verwendet.[158] Die entsprechende Disziplin wird ***Gerontologie*** (Metchnikoff 1903)[159] oder *Altersforschung* (Rössle 1917)[160] genannt. Nicht allein Lebewesen wird ein Altern zugeschrieben, sondern auch anorganischen Körpern, wie z.B. Baumaterialien.[161] Hinsichtlich seiner Mechanismen lässt sich aber das Altern von Lebewesen von der Alterung von Materialien unterscheiden.

Der wissenschaftliche Terminus für den Vorgang des Alterns lautet ***Seneszenz*** (abgeleitet von dem lat. Verb ›senescere‹ »altern«). Das Wort erscheint vereinzelt bereits in der Antike (Seneca: »Innumerabilia undique exempla separatorum morte fratrum succurrunt, immo contra vix ulla umquam horum paria conspecta sunt una senescentia«[162]). Im Englischen wird das Wort in einem allgemeinen Sinn seit Ende des 17. Jahrhunderts verwendet (Woodward 1695: »the Earth, Sea, and all natural things will continue in the state wherein they now are, without the least Senescence

or Decay«[163]; Johnson 1756: »senescence«: »state of growing old; decay by time«[164]). Im 19. Jahrhundert erfolgt eine zunehmende Einengung der Bedeutung auf Lebewesen (Minot 1880: »With each successive generation of cells the power of growth diminishes. […] This loss of power I term senescence«[165]).

Ein Unterschied zwischen Altern und Seneszenz wird darin gesehen, dass sich die Seneszenz allein auf die Alternserscheinungen in der letzten, postreproduktiven Lebensphase bezieht. Nach einigen Definitionen kann das Altern dagegen in der reinen Zunahme an Lebenszeit eines Lebewesens bestehen, ohne dass damit ein körperlicher Verfall, eine Abnahme der Vitalität einhergeht.[166] M. Bürger unterscheidet 1956 zwischen ***Biomorphose*** als der biologischen Entwicklung bis zum (reproduktiven) Reifestadium (»Lebenswandlungskunde«) und der danach einsetzenden *Seneszenz*, die durch degenerative Erscheinungen charakterisiert ist.[167] Allgemein können unter ›Biomorphose‹ alle Veränderungen im Laufe des Lebens eines Organismus verstanden werden (z.B. das Wachstum), die keine radikalen Umstrukturierungen (wie in der Metamorphose) einschließen. In diesem Sinne einer biologischen Gestaltbildung und -änderung wird der Ausdruck seit Ende der 1930er Jahre verwendet.[168]

Auch wenn das Altern mit dem Verlust an Vitalität einhergeht, wird es seit der Antike doch als eine nicht krankhafte, sondern natürliche Eigenschaft lebender Körper gesehen. Ausdrücklich streicht z.B. Aristoteles heraus, dass das Altern (»γήρανσις«) kein naturwidriger Vorgang ist.[169]

Physiologische Erklärungen

Theorien zur Erklärung von Altern und Tod bewegen sich auf verschiedenen Ebenen. Antworten auf ultimater Ebene sollen evolutionstheoretische Erklärungen liefern (s.o.), auf proximater Ebene dagegen physiologische Theorien. Monokausale physiologische Erklärungen führen Altern und Tod auf bestimmte Prozesse zurück, z.B. auf die Entstehung differenzierter Zellen, die zu keiner Reparatur in der Lage sind (Minot 1908)[170], das Eindringen von Giften in den Körper (Metchnikoff 1907)[171], eine Abnahme des Stoffwechsels im Alter (Child 1915)[172] oder die begrenzte Menge an zur Verfügung stehender »Vitalität« in einem Leben (Pearl 1928)[173]. Heute werden meist verschiedene physiologische Prozesse für das Altern verantwortlich gemacht, z.B. die Veränderung von Proteinen im Laufe des Lebens einer Zelle, somatische Mutationen, Schädigungen der DNA, Fehlerkatastrophen, das Ansammeln von freien Radikalen oder von Abfallstoffen sowie Störungen in der Wechselwirkung zwischen Zellen. Im Allgemeinen lassen sich Theorien des stochastischen und des deterministischen (»programmierten«) Alterns unterscheiden.[174]

Die Frage, ob Zellen ebenso wie Organismen prinzipiell einer Alterung unterliegen oder ob sie unter günstigen Bedingungen unsterblich sind, wird im 20. Jahrhundert kontrovers diskutiert. Erste Versuche von R. Harrison zeigen 1910, dass Zellen von Wirbeltieren außerhalb des lebendigen Organismus über lange Zeit kultiviert werden können.[175] A. Carrel und A.H. Ebeling weisen wenig später nach, dass Fibroblasten-Zellen des Hühnchenembryos über mindestens 34 Jahre in vitro erhalten werden können.[176] Die Auffassung von der potenziellen Unsterblichkeit der Zellen wird erst erschüttert, nachdem L. Hayflick und P.S. Moorhead 1961 in einer klassischen Arbeit nachweisen, dass kultivierte menschliche Fibroblastenzellen eine begrenzte Anzahl von Zellteilungen durchlaufen und dann absterben.[177] Das stereotype Muster des Absterbens von Zellen, das sich u.a. in der Kondensation des Kernchromatins und dem Schrumpfen des Zytoplasmas äußert, wird später mit dem Konzept des *programmierten Zelltodes* (Lockshin & Williams 1964: »programmed cell death«[178]) oder der ***Apoptosis*** (Kerr, Wyllie & Currie 1972)[179] bezeichnet. In einem noch nicht terminologischen Sinn ist ›Apoptosis‹, wörtlich »das Fallen der Knochen«, ein bereits von Hippokrates verwendetes Wort.[180] Mit den Untersuchungen zum programmierten Zelltod kann die Aufgabe angegangen werden, die sichtbaren Veränderungen des Körpers beim Altern auf einer zelluläre Basis zu erklären.[181]

Die Apoptosis ist als ein kontrollierter physiologischer Prozess zu unterscheiden von der ***Nekrose***, die sich auf patholgische Fälle des Absterbens von Zellen oder Teilen von Geweben in einem lebenden Organismus bezieht (abgeleitet von griech. ›νέκρωσις‹ »Absterben«). Der Ausdruck wird bereits von dem alexandrinischen Arzt Aretaios an der Wende des ersten zum zweiten Jahrhundert verwendet.[182] In der Neuzeit erscheint er seit Mitte des 16. Jahrhunderts (lat. Übers. von Aretaios von 1554: »necrosis«[183]; Roch Le Baillif 1578: »telia necrosis«[184]; Barrough 1583: »necrosis«[185]; Nedham 1665: »Necrosis or inward Mortification«[186]).

Verwandt mit dem Begriff der Nekrose ist der Terminus ***Nekrobiosis***. Dieser Ausdruck wird 1844 von C.H. Schultz in allgemeiner Bedeutung für den medizinischen Begriff der Krankheit verwendet (1844: »Allgemeiner Begriff der Krankheit als Necrobiosis«[187]; 1845: »Todesprozess im Kampfe mit der Gesundheit: Nekrobiosis [sic!]«).[188] 1854 übernimmt

R. Virchow diesen Ausdruck und bezeichnet damit das Absterben von Teilen im Körper »mit Vernichtung derselben«.[189] Im Gegensatz zur Nekrose, bei der das abgestorbene Gewebe in seiner Form erhalten bleibt, bestimmt Virchow die Nekrobiose als eine »Erweichung« des Gewebes, bei der es zu einem vollständigem Verlust der Gestalt kommt.[190] In dieser spezielleren Bedeutung etabliert sich der Begriff in der Medizin.

Definitionen und Merkmale

Explizite Definitionen des Alternsbegriffs werden v.a. seit Mitte des 20. Jahrhunderts gegeben. A. Comfort bestimmt das Altern 1960 als eine mit der Lebenszeit abnehmende Kraft und zunehmende Anfälligkeit für den Tod (»an increased liability to die, or an increasing loss of vigour, with increasing chronological age, or with the passage of the life cycle«).[191] Ähnlich heißt es bei J. Maynard Smith 1962, Alternsprozesse seien solche Vorgänge, die mit zunehmendem Lebensalter und aufgrund innerer oder äußerer Faktoren zu einem erhöhten Todesrisiko führen (»those which render individuals more susceptible as they grow older to the various factors, intrinsic or extrinsic, which may cause death«).[192]

B. Strehler gibt 1982 vier Bedingungen an, die die Veränderungen beim Altern ausmachen. Die Vorgänge beim Altern sind danach (1) schädlich, d.h. sie reduzieren die Funktionalität, (2) fortschreitend, d.h. sie erfolgen graduell, (3) intrinsisch, d.h. sie sind nicht durch Umwelteinflüsse ausgelöst und (4) universell, d.h. alle Mitglieder einer Art zeigen diese graduellen Schwächen mit zunehmendem Alter.[193] Daran angelehnt gibt R. Arking 1991 die so genannte *CUPID-Definition* des Alterns, nach der das Altern eine Folge kumulativer, universaler, progressiver, intrinsischer und funktional schädlicher Wandlungsprozesse ist: »[W]e may define aging as those series of cumulative, universal, progressive, intrinsic, and deleterious functional and structural changes that usually begin to manifest themselves at reproductive maturity and eventually culminate in death«.[194] Die Formen des Alterns unterscheiden sich in erheblichem Maße bei den verschiedenen Organismenarten. Eine Typologie kann das Altern in *plötzliche*, *graduelle* und *vernachlässigbare* Formen einteilen.[195]

Für Säugetiere formuliert B.R. Troen 2003 ein Syndrom von Faktoren, das als kennzeichnend für das Altern gelten kann: (1) zunehmende Mortalität, (2) Veränderungen der biochemischen Zusammensetzung der Gewebe, (3) Abnahme der physiologischen Leistungsfähigkeit, (4) Abnahme der Fähigkeit zur adaptiven Reaktion auf Umweltreize und (5) zunehmende Empfindlichkeit für Verletzungen und Krankheiten.[196]

Korrespondierend mit der Definition von Seneszenz als Zunahme der Sterbewahrscheinlichkeit im Laufe der Zeit wird eine Phase, in der eine *Abnahme* der Sterbewahrscheinlichkeit erfolgt, als *negative Seneszenz* bestimmt (Carey et al. 1992: »negative senescence«[197]). Beim Menschen stellt der Übergang vom Säuglings- zum Kleinkindstadium eine solche Phase dar, weil Kleinkinder eine größere Überlebenswahrscheinlichkeit haben als Säuglinge.

Extrem alte Organismen

Als ältester vielzelliger Organismus der Erde gilt seit den 1990er Jahren ein Busch der Art *Lomatia tasmanica*, der sich über 1,6 km an einem Fluss in Tasmanien entlang zieht und rund 40.000 Jahre alt sein soll.[198]

Funde von Bakterien in Salzstöcken und Kohlelagerstätten deuten allerdings darauf hin, dass diese in Form ihrer Sporen Hunderte von Jahrmillionen überleben können. Hinweise dazu finden sich bereits seit den 1920er Jahren, insbesondere durch die Untersuchungen von tiefliegenden Kohleschichten durch C.B. Lipman.[199] In Salzlagerstätten aus dem Zechstein (Oberperm) findet H.J. Dombrowski seit den frühen 1960er Jahren ebenfalls Bakterien, die sich teilweise reaktivieren ließen.[200] In späteren Untersuchungen können die Ergebnisse Dombrowskis reproduziert werden.[201]

Aufsehen erregt aber erst die Beschreibung von angeblich 250 Millionen Jahre alten Bakterien aus einer Salzlagerstätte in New Mexico, die im Labor wieder zu normalen Lebensfunktionen erweckt werden konnten.[202] Die Ergebnisse sind allerdings umstritten, weil das Alter der Bakterien immer nur indirekt aus der Datierung der Gesteinsschicht, aus der die Funde stammen, erfolgen kann, und weil eine Kontamination der Proben nie ganz ausgeschlossen ist.[203] Weil es sich bei den in Salzstöcken gefundenen Bakterien aber um ungewöhnliche Formen (obligat halophile Archaebakterien) handelt, die normalerweise nicht in einem Labor vorkommen, ist eine Kontamination zumindest unwahrscheinlich. Völlig unklar sind allerdings die biochemischen Mechanismen, über die so komplexe Substanzen wie Proteine und Nukleinsäuren über Hunderte von Jahrmillionen erhalten werden können.[204]

Aussterben

Das deutsche Verb ›aussterben‹ geht etymologisch zurück auf spätmhd. ›ūzsterben‹ »untergehen (von

Familien, Völkern, Pflanzen- und Tiergattungen)«. Mitte des 16. Jahrhunderts wird das Partizip Perfekt als Adjektiv sowohl auf Regionen (Wicelius 1558: »als were die halbe stadt ausgestorben«[205]) als auch Familien (Georg Fürst von Anhalt 1555: »der alte Stam der Churfürsten zu Brandenburg ausgestorben war«[206]) bezogen.

In Antike und Mittelalter wird ein mögliches Aussterben von Arten und Gattungen gelegentlich diskutiert (in Bezug auf den Menschen z.B. von Augustinus im fünften Jahrhundert: »totum genus humanum perire posse«). Mitte des 13. Jahrhunderts verweist Albertus Magnus in seinem Tierbuch auf die Schrift über den Geschlechtsakt (›De coitu‹) von Konstantin dem Afrikaner aus der Mitte des 11. Jahrhunderts, in der dieser argumentiert, der Schöpfer wolle das Tierreich gleichbleibend erhalten und habe deswegen die Tiere zur Reproduktion befähigt, so dass keine Gattung aussterbe (»Creator volens animalium genus firmiter ac stabiliter permanere et non perire«).[207]

Der deutsche Ausdruck erscheint in Bezug auf Tier- oder Pflanzenarten, die einmal existiert haben, aber im Laufe der Erdgeschichte verschwunden sind, vereinzelt in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunders, v.a. im Kontext von theologischen Diskussionen über die Sintflut (Müldener 1729: »Ob einige Thier-Geschlechte ausgestorben und gäntzlich verlohren gegangen?«[208]); im naturwissenschaftlichen Kontext taucht er seit den 1770er Jahren auf (Anonymus 1770: »das Thier, dem die Knochen gehöret haben, jetzt gänzlich ausgestorben sey«[209]; von Zimmermann 1778: »ein ähnliches amerikanisches Thier des Hirschgeschlechtes, vormals in Irrland gelebt und jezt dort ausgestorben«[210]). Auch die Infinitivform wird in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts auf das Verschwinden von Familien oder Völkern bezogen (Spener 1667: »Gott lässet gantze Geschlechter/ die lange floriret und geblühet haben/ endlich aussterben und abgehen«[211]; von Besser 1711: »das Geschlecht eines so redlichen Mannes nicht aussterben zu lassen«[212]). Später bezeichnet es das Verschwinden von ganzen Arten von Lebewesen, zunächst des Menschen (Wolff 1740: »Weil aber das menschliche Geschlecht nicht aussterben soll: so sind dahero dem Menschen die Gliedmasen gegeben, wodurch er zur Zeugung geschikt gemachet wird: welches zu seiner Glükseeligkeit sehr vieles beyträgt«[213]; Anonymus 1751: »Ich behaupte alsdenn, daß […] das menschliche Geschlechte in wenig Jahren von dem Erdboden vertilget werden und aussterben«[214]), dann auch von nicht-menschlichen Arten (Sander 1780: »die grösten Schwärme der Heuschrecken können nie so starke Verheerungen anrichten, daß darüber eine andre Thiergattung aussterben müste. Jede Art hat gleichsam ihr eigenes Magazin«[215]). Daneben wird das Wort auch auf das lokale Verschwinden von Arten bezogen (von Leysser 1774: »Wobey wir jedoch mit anführen müssen, daß sowol das Merschweinichen, als auch noch einige andere Thiere, die künftig in diesem Verzeichnisse mit vorkommen werden, wenn sie, unter freyem Himmel, sich selbst überlassen wären, gar bald wieder aussterben würden; weil sie unsere kalten Winter nicht aushalten können«[216]; Gleditsch 1775: »Zuweilen helfen sie [die Pappeln] aber auch eine verwüstete Waldung, nur so lange unterhalten, bis sie entweder selbst aussterben und bessern Arten Platz machen müssen«[217]).

Der entsprechende englische Ausdruck ›extinct‹ entstammt nicht biologischen Zusammenhängen, sondern wird seit dem 15. Jahrhundert zunächst auf anorganische Vorgänge wie das Erlöschen eines Feuers bezogen, seit dem späten 17. Jahrhundert kann er das Ende eines individuellen Lebens bezeichnen[218] und im frühen 18. Jahrhundert das Erlöschen einer Familie (Defoe 1719: »my Father was dead, and my Mother, and all the Family extinct«).[219] Spätestens seit Ende des 17. Jahrhunderts wird der Ausdruck auch auf das Verschwinden von Tier- oder Pflanzenarten bezogen (Bentley 1693: »some vast prodigious Animals, whose Species is now extinct«[220]; Worlidge 1716: »If the Species of Trees may be wholly extinct«[221]; Playfair 1802: »many larger species of animals, now extinct, inhabited the earth«[222]).

19. Jh.: Parallele vom Individuen- und Artentod

Die Erkenntnis, dass es in lange vergangenen Zeiten Tiere und Pflanzen auf der Erde gab, die zu anderen Arten als den jetzt vorhandenen gehörten, setzt sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts durch (↑Fossil). Besonders die Arbeiten G. Cuviers belegen die Existenz von Fossilien, die nicht zu den heutigen Arten zu rechnen sind.[223]

Erklärt wird die Existenz dieser Fossilien über das Konzept des Aussterbens, d.h. einer Parallelisierung des Sterbens von ↑Arten mit dem Sterben von Individuen. Diese Parallelisieurng einer phylogenetischen Entwicklung mit der ontogenetischen eines Individuums etabliert sich im naturphilosophischen Kontext zu Beginn des 19. Jahrhunderts. So heißt es 1805 bei G.R. Treviranus, »daß jede Art, wie jedes Individuum, gewisse Perioden des Wachsthums, der Blüthe und des Absterbens hat, daß aber ihr Absterben nicht Auflösung, wie bey dem Individuum, sondern Degeneration ist«.[224] 1814 stellt G. Brocchi die These auf, dass es ein Altern der Arten gebe und sie allmählich

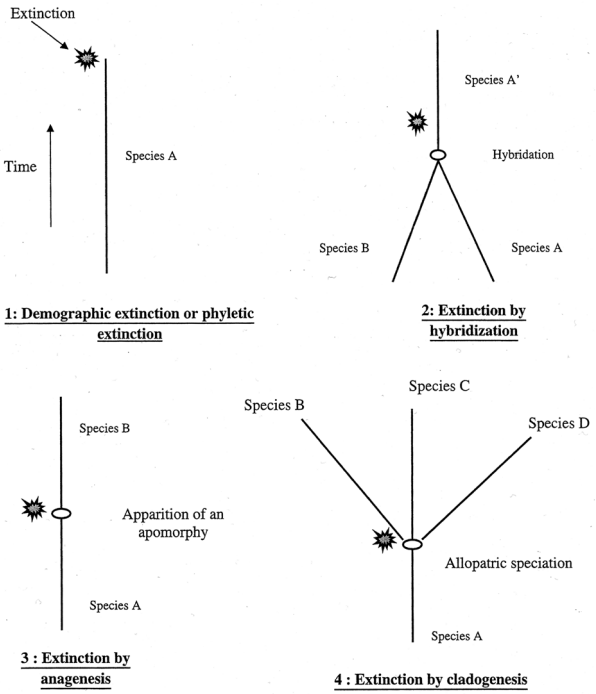


Abb. 527. Vier Typen des Aussterbens einer Art: Bei demografischer Extinktion *erlischt eine Art mit dem Tod ihrer letzten Vertreter; bei* Extinktion durch Hybridisierung *verschwindet eine Art, weil sich ihre Vertreter mit den Angehörigen einer anderen Art paaren und daraus eine neue Art hervorgeht; bei* Extinktion durch Anagenese *erfolgt das Aussterben durch die graduelle Transformation ihrer Vertreter zu einer anderen Art; und bei* Extinktion durch Kladogenese *ist das Aussterben eine Folge der Spaltung einer Art in mehrere reproduktiv isolierte Tochterarten. Umstritten ist insbesondere der dritte Fall, die Extinktion durch Anagenese (»Pseudo-Extinktion«) (aus Delord, J. (2007). The nature of extinction. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 38, 656-667: 658).*

aufgrund physiologischer Schwäche zugrunde gingen.[225]

Auch britische Naturforscher übernehmen später die Vorstellung von einem Tod von Arten. C. Lyell und C. Darwin in seinen Notizbüchern verwenden in den 1830er Jahren die Formulierung ***Artentod*** (Lyell 1833: »the gradual birth and death of species«).[226] Der Begriff des Artentodes ist für Darwin nicht ungewöhnlicher als der des Todes eines Individuums (1837-38: »There is nothing stranger in death of species, than individuals«[227]). In seinem Hauptwerk beschreibt Darwin das Aussterben (»extinction«) als ein Verschwinden von Varietäten, das sich als notwendige Folge von Konkurrenz und Selektion ergibt (»Extinction caused by Natural Selection«).[228] Darwin bezieht den Begriff des Aussterbens nicht allein auf Arten und höherrangige Taxa, sondern auch auf Varietäten innerhalb einer Art. Ähnlich wie Darwin sieht auch A.R. Wallace als Ursache des Aussterbens weniger Änderungen der anorganischen Umwelt oder Naturkatastrophen als vielmehr organische Interaktionen an: »The most effective agent in the extinction of species is the pressure of other species«[229].

Aufgrund der Analogie des Entstehens und Vergehens von Arten in der Evolution mit der Lebensgeschichte eines Organismus hält es C. Nägeli 1865 für gerechtfertigt, Arten als Individuen anzusehen (↑Art) und vom »Aussterben« und »Tod einer Art« zu sprechen.[230] Nägeli bemerkt, eine Art »stirbt also in der That aus wie ein Individuum; die neue Art entwickelt sich, ebenfalls wie ein Individuum, aus einem kleinen Keime, den man ihr Verbreitungscentrum nennt«.[231] Er beurteilt die »in der Zukunft bevorstehende massenhafte Vernichtung von Pflanzen- und Thierarten« durch den Menschen als einen kulturellen Fortschritt, der »mit Intelligenz und Absicht vollbracht wird. An die Stelle der wildwachsenden Pflanzen treten Culturgewächse; an die Stelle der wilden die Hausthiere«.[232] Der gesamte Prozess stellt für Nägeli eine »Veränderung der Natur in der Richtung des Nützlichen und Zweckmässigen« dar.[233]

E. Haeckel teilt 1866 die Entwicklung der Arten und Stämme wie die des Individuums in die Phasen der »Aufblühzeit (Epacme)«; »Blüthezeit (Acme)« und »Verblühzeit (Paracme)« ein.[234] Die letztere sieht er durch physiologische und morphologische Degenerationserscheinungen gekennzeichnet. Später werden in dem paläontologischen Befund Evidenzen für das Altern von Stammesreihen gesucht. A. Hyatt hält die Zunahme der Einrollung und der Skulpturierung der Oberfläche bei Ammoniten für Alterserscheinungen, die sich kurz vor ihrem Aussterben häuften.[235] C.E. Beecher ist 1898 der Auffassung, das Auftreten von bestachelten Formen in verschiedenen Gruppen sei ein Zeichen für hohes Alter.[236] Sich gegen solche Analysen wendend, streicht B. Rensch 1947 heraus, »daß in unzähligen Fällen Stammesreihen zugrunde gehen, ohne daß an den letzten Formen irgendwelche morphologischen oder pathologischen Degenerationserscheinungen erkennbar sind«.[237] Rensch ist es auch, der 1954 unter Bezug auf Haeckel den Ausdruck ***Altern von Stammesreihen*** prägt.[238]

Der Ausdruck ›Artentod‹ erscheint im Deutschen seit den späten 1860er Jahren (Jäger 1869).[239] Im 20. Jahrhundert hat er sich im biologischen Kontext

etabliert.[240] Daneben ist seit Mitte des 19. Jahrhunderts auch vom *Untergang der Arten* die Rede (so 1853 bei Schaaffhausen[241] und 1858 bei Bronn[242]). Im Französischen erscheint der entsprechende Ausdruck im naturwissenschaftlichen Kontext bereits Mitte des 18. Jahrhunderts (Maupertuis 1745: »la production des variétés accidentelles; la succession de ces variétés d'une génération à l'autre; & enfin l'établissement ou la destruction des especes«[243]; de Saint-Pierre 1784: »La conservation des individus entraîneroit la destruction des espèces«[244]; engl. Übers. 1803: »extinction of species«[245]). Im Englischen taucht die Formulierung vereinzelt seit Beginn des 19. Jahrhunderts auf (Anonymus 1804: »Among the more perfect animals, the ardour of passion and the gratification annexed to the perceptions of sense sufficiently guard again it against diminution or extinction of species«).[246]

Vorzuziehen ist diese letztere Formulierung, weil sie nicht voraussetzt, dass Arten ein Leben zugeschrieben wird. Wenn nur Organismen leben und sterben, ist es angemessener, bei Klassen von Organismen zu sagen, sie würden aussterben oder untergehen (es sei denn, Arten werden ebenfalls als Individuen betrachtet: ↑Art/Arten als Individuen).

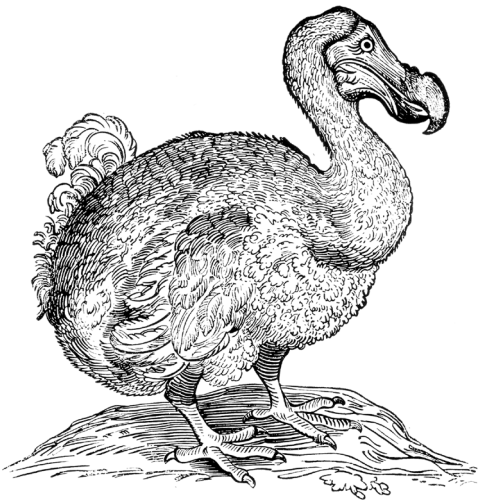


Abb. 528. Der Dodo (Rhaphus cucullatus)*, ein flugunfähiger Vogel von der Insel Mauritius, der am Ende des 17. Jahrhunderts ausgerottet und damit zu einem Symbol für den durch den Menschen verursachten* Artentod *wird (aus Strickland, H.E. & Melville, A.G. (1848). The Dodo and Its Kindred).*

Aussterben und phylogenetischer Artbegriff

Nach der Logik des phylogenetischen Spezieskonzepts ist eine Art erst dann »vollständig«, wenn sie sich in Tochterarten, die reproduktiv voneinander isoliert sind, aufgelöst hat (↑Art). Die Art ist damit an ihr natürliches Ende gekommen. Zu unterscheiden ist dieses Ende einer Art im Sinne der Aufspaltung von dem nachkommenlosen Sterben aller Organismen einer Art, dem eigentlichen Artensterben. Geläufig ist es allerdings, beide Formen des Erlöschens von Arten – die Auflösung einer Art durch ihre Aufspaltung in Tochterarten und das nachkommenlose Sterben ihrer Mitglieder – als ›Aussterben‹ zu bezeichnen.[247] Seit Anfang der 1970er Jahre bezeichnen D.M. Raup und S.M. Stanley die erste Form als *phyletische Extinktion* (»phyletic extinction«[248]) oder ***Pseudoextinktion*** (»pseudoextinction«[249]). Wird außerdem auch noch das Ende eines Taxons durch Transformation aller seiner Mitglieder in ein anderes Taxon (also eine »monotypische Evolution« ohne Artaufspaltung; ↑Evolution) als Möglichkeit angenommen (die aber umstritten ist), dann liegt ein dritter Typ des Aussterbens vor, der ebenfalls als ›Pseudoextinktion‹ oder *taxonomische Extinktion* (Webb 1969: »taxonomic extinction«) bezeichnet wird (»change of generic names from an ancestral to a descendant stage within a continuous lineage«).[250]

Massen- und Hintergrundaussterben

Nach gegenwärtigen Schätzungen ist ein Großteil der Arten, die auf der Erde jemals existierten, nämlich mindestens 99%, heute ausgestorben.[251] Das Aussterben der Arten vollzog sich dabei nicht in einer konstanten Rate, sondern es werden Phasen des ***Massenaussterbens*** identifiziert. Dieser Ausdruck erscheint 1914 auf Deutsch in der Rezension eines russischen Werks von A.D. Archangelskij über die geologischen Ablagerungen in der Kreidezeit im Osten des europäischen Russlands (von Bubnoff: »Massenaussterben der Fauna«, das sich geologisch in der Ablagerung von Phosphorsäure in den Sedimenten manifestiert[252]). In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird das Wort aber meist auf die Mitglieder einer Art bezogen: Ein »Massenaussterben« wird beschrieben als Teil von periodischen Fluktuationen in der Populationsdichte[253], also im Sinne eines Wechsels von »Massenvermehrungen« und »Massenvernichtungen«[254] (Sewertzoff 1934). Es wird also anfangs nicht unterschieden zwischen Massensterben (von Individuen) und Massenaussterben (von Arten). Im Englischen erscheint der Ausdruck ›mass extinction‹ in den frühen 1940er Jahren[255]; er wird noch vielfach auf die Individuen einer Art bezogen, z.B. auch auf den Menschen[256]. Seit Ende der 50er Jahre wird unter einem Massenaussterben aber primär das zeitlich pa-

rallele Aussterben vieler Arten verstanden (Udvardy 1958).[257]

D.M. Raup unterscheidet 1978 Ereignisse des Massenaussterbens von einem ***Hintergrundaussterben*** (»background extinction«[258]), das die weitgehend konstante Rate des Verschwindens von Arten ohne katastrophalen Verlauf bezeichnet. Äquivalent dazu ist die Unterscheidung zwischen *episodischem* und *kontinuierlichem Aussterben* (Raup 1986: »Episodic Versus Continuous Extinction«).[259] Für die letzten 600 Millionen Jahre werden mindestens fünf Ereignisse des Massenaussterbens identifiziert, nämlich im Ordovizium, Devon, Perm, Trias und in der Kreidezeit (↑Diversität: Abb. 82). Sie werden meist auf externe Faktoren wie Meteoriteneinschläge auf der Erde zurückgeführt; eine Periodizität dieser Ereignisse wird diskutiert.[260]

Die durch Ereignisse des Aussterbens bedingte durchschnittliche Existenzdauer einer Art ist relativ kurz (weniger als 10 Millionen Jahre); die Massenaussterbeereignisse am Ende des Perm und der Kreide löschen mindestens die Hälfte (und vielleicht bis zu 96%) aller bestehenden Arten aus.[261] Schätzungen aufgrund realistischer Daten gehen von einer durchschnittlichen Aussterberate von 9% pro Millionen Jahre aus; in einer Biosphäre mit zwei Millionen Arten entspricht dies einem Verlust von einer Art in fünf Jahren.[262] Das durch den Menschen bewirkte Massenaussterben wird von einigen Autoren als in seinem Umfang den natürlichen Aussterbeereignissen vergangener geologischer Epochen vergleichbar eingeschätzt.[263]

Artensterben

In der Debatte um das durch den Menschen verursachte massenweise Aussterben von Tierarten nimmt der Begriff des ***Artensterbens*** eine zentrale Rolle ein. In dieser Bedeutung wird er im Deutschen seit den frühen 1980er Jahren verwendet (Duve 1981).[264] Im Gegensatz zu der fortschrittsgläubigen Theorie des Artensterbens im 19. Jahrhundert (etwa von Nägeli; s.o.) ist die gegenwärtige Debatte zur Sorge um die ökologische Zukunft der Erde getragen (↑Diversität; Gleichgewicht).

In paläontologischen Schriften wird das Wort bereits seit den 1930er Jahren gebraucht; es bezeichnet dort das Verschwinden von Arten in der fossilen Überlieferung (Kuehn 1933).[265]

Ende des Lebens auf der Erde

Die wissenschaftliche Rede von einem »Ende des Lebens auf der Erde« erscheint außerhalb eines primär religiösen Kontexts seit Ende des 19. Jahrhunderts (Neumayr 1886: »Ende des Lebens auf der Erde«[266]), zu Beginn des 20. Jahrhunderts auch im Englischen (Dean 1911: »The end of all terrestrial life will probably come either by the violence of collision [with a comet] or by quiet refrigeration«[267]; dt. Übers. 1912: »das Ende des Lebens auf der Erde«[268]).

Seit Mitte der 1960er Jahre häufen sich die Nachweise im Zusammenhang mit der ökologischen Krise und der politischen Konfrontation im Kalten Krieg. Der politische Journalist K. Mehnert formuliert 1967: »Das Ende der Welt – oder sagen wir bescheidener: das Ende des Lebens auf der Erde – hatte bis vor einem Vierteljahrhundert nur in religiösen Vorstellungen Raum; heute ist es in den Bereich des technisch Möglichen gerückt«.[269] Ein »führender europäischer Biologe« wird 1970 mit den Worten zitiert »I suppose we have between 35 and 100 years before the end of life on earth«.[270] Die ökologischen Folgen des menschlichen Handelns werden direkt mit diesem Ende des Lebens in Verbindung gebracht. A.A. Häsler formuliert 1976: »Kompetente Wissenschaft[l]er und Forscher sagen uns, daß das Ende des Lebens auf der Erde in Sicht ist, wenn wir weiter[ver]fahren, diese Erde so auszuplündern, wie wir es jetzt tun«.[271] B. Garde schreibt 1988: »Das Waldsterben ist eins der frühesten Anzeichen für das Ende des Lebens auf Erden«[272]; und H.-P. Müller und B. Wegener sehen 1995 »das drohende Ende des Lebens auf Erden durch ökologischen Kollaps«.[273]

Das Leben, zumindest in Form der hoch differenzierten und an spezifische ökologische Nischen angepasste Lebensformen, ist also durch die spät in der Evolution entstandenen intelligenten Lebewesen bedroht, denen es gelingt, ihre Umwelt und Lebensgrundlage in dramatischer Weise zu verändern. Außerdem wird der technologische Fortschritt des Menschen auf der Erde vermutlich zur Entwicklung von Waffen führen, die alles Leben auf der Erde auszulöschen vermögen. Die historische Erfahrung, dass vorhandene Waffen auch eingesetzt werden, und sei es nur einmal in den Hunderten, Tausenden oder Zehntausenden von Jahren, die dem zivilisierten Leben auf der Erde bevorstehen könnten, lässt hier wenig Hoffnung aufkommen.

Auch die Tatsache, dass bisher noch kein Kontakt des Menschen zu außerirdischen Zivilisationen besteht, obwohl diese doch einen Vorsprung von einigen Jahrmilliarden gegenüber der Entwicklung des Lebens auf der Erde haben könnten, kann in diesem Zusammenhang als ein Argument dafür genommen werden, dass das Leben in einer »Zivilisation« ein hohes Potenzial an Selbstzerstörung besitzt: Würden

hoch technisierte Zivilisationen langlebig sein, hätten wir längst zu ihnen Kontakt haben müssen.

Vor diesem Hintergrund ist es nicht ausgeschlossen, dass jeder Schritt des technischen Fortschritts als ein Schritt in Richtung Selbstzerstörung der Zivilisation zu werten ist. Es könnte sich so darstellen, wie es F.G. Jünger in seiner Technikkritik sieht: Die Technik, die das Leben in den frühen Stadien der Entwicklung angenehm gestaltet, wendet sich irgendwann gegen das Leben selbst und zerstört damit ihre eigene Basis: »Nicht der Anfang, das Ende trägt die Last«.[274]

Ende des Lebens im Universum

Das Leben auf der Erde ist aber nicht nur durch seine eigenen Produkte, die technischen Zivilisationen des Menschen, sondern auch durch seine materielle Basis bedroht. Diese Basis bedingt es, dass nicht nur jedem einzelnen Lebewesen und nicht nur dem Leben auf der Erde, sondern dem Leben insgesamt keine Ewigkeit beschieden ist. Der Grund hierfür ist kein biologischer, sondern ein physikalischer und hängt mit der voraussichtlichen Entwicklung des Universums zusammen. In astronomischen Dimensionen ergibt sich das Ende des Lebens auf der Erde aus dem Aufblähen der Sonne zu einem »Roten Riesen« und der daraus folgenden Erhitzung der Erdoberfläche.[275] Zu Beginn des 20. Jahrhunderts postuliert J. Jeans aufgrund kosmologischer Berechnungen eine sehr lange astronomische Zeitskala mit einer Lebensdauer der Sonne von hundert Billionen Jahren.[276] Diese Zeitskala wird später auf eine Lebensdauer der Sonne von einigen Milliarden Jahren verkürzt.

Auch für den gesamten Kosmos besteht auf der Grundlage physikalischer Theorien keine Hoffnung auf eine Ewigkeit des Lebens. Nach den aktuell akzeptierten kosmologischen Theorien wird das Universum zwar ewig expandieren, die mittlere Energie- und Materiedichte aber immer weiter abnehmen. Das für das irdische Leben nächste relevante kosmische Datum besteht in dem Aufblähen der Sonne zu einem Roten Riesen und der Verkohlung der Erde (in etwa 10^{10} Jahren); danach werden irgendwann (in etwa 10^{14} Jahren) auch alle anderen Sterne erloschen sein; die Materie wird sich zu schwarzen Löchern verdichten, die ganze Galaxien verschlingen werden und schließlich selbst »verdampfen« (in ca. 10^{100} Jahren).

Das größte Problem in den letzten Phasen des (möglichen) Lebens im Universum wird die Beschaffung von Energie zur Aufrechterhaltung des Stoffwechsels sein, weil die Expansion zu einer immer geringeren Dichte von Materie und Energie führen wird. Es wird allerdings auch dafür argumentiert, dass das Energieproblem von untergeordneter Bedeutung ist, wenn das Leben mit Informationsverarbeitung identifiziert wird. Denn es kann gezeigt werden, dass – unter bestimmten Voraussetzungen, z.B. einer beliebig langsamen Verarbeitung – eine dissipationslose Informationsverarbeitung möglich ist. Ein System mit dissipationsloser Informationsverarbeitung darf allerdings keine Informationen vergessen, weil damit die Reversibilität verlassen wäre; seine Informationsverarbeitung bestünde also im Wesentlichen in einem Umschichten von Informationen, einem ewigen Durchleben der eigenen Vergangenheit.[277]

Nachweise

1 Mencel, J. (1632). Thanatologia: sive de morte tractatus theoreticus et practicus; ders. (1657). Thanatologia. Das ist: Betrachtung deß Todts; Hacker, J.B.N. (1795-99). Thanatologie oder Denkwürdigkeiten aus dem Gebiete der Gräber, 4 Bde.; Anschel, S. (1795). Thanatologia sive in mortis natvram, cavsas, genera ac species et diagnosin disqvisitiones; Dunglison, R. (1842). Medical Lexicon (nach OED 1989).
2 Budaeus, W. (1603). Thanatologia, comprehendens personas illustres et doctas, quae proxime elapsis 100. annis in vita esse desierunt; Neuberger, T. (1629). Bio-Thanatologia sive descriptio vitae et obitus […] Martini Fusselii.
3 Mencel (1632): 28.
4 a.a.O.: 31.
5 Vgl. Hügli, A. (1998). Tod. Hist. Wb. Philos. 10, 1227-1242: 1229f.
6 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B21; B26.
7 Empedokles (Diels/Kranz) 31 B8f.
8 Platon, Gorgias 524b2-4; Phaidon 67d3f.
9 Vergil, Georgica 4, 226; Nikolaus von Kues (1440). De docta ignorantia (Philosophisch-theologische Werke, Bd. 1, Hamburg 2002): II, 105 (Buch 2, Kap. 12).
10 Lukrez, De rerum natura I, 264.
11 Vgl. Meyer, M.F. (2008). Der Wandel des Psyche-Begriffs im frühgriechischen Denken von Homer bis Heraklit. Arch. Begriffsgesch. 50, 9-28: 10f.
12 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B96.
13 Heraklit (Diels/Kranz) 22 B62; Übers. n. Jaeger, W. (1953). Die Theologie der milesischen Naturphilosophie (in: Gadamer, H.-G. (Hg.) (1968). Um die Begriffswelt der Vorsokratiker, 49-87): 84; vgl. Meyer-Abich, K.M. (1997). Praktische Naturphilosophie. Erinnerung an einen vergessenen Traum: 220ff.; Ziegler, S. (2001). Götter gegenüber Menschen: Heraklits Fragment 62. In: Schmidt, M.G. & Bisang, W. (Hg.). Philologica et linguistica. Historia, pluralitas, universitas, 512-528.
14 Aristoteles, De generatione et corruption: 318a.
15 Anonymus [fälschlich Thomas von Aquin zugeschrieben], De natura materiae (ed. J.M. Wyss, Fribourg 1953): C. 1.
16 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9,

Neuchâtel 1781): I, 284.
17 Buffon, G.L.L. (1753). Le bœuf. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 4 (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 358-359): 358.
18 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, ed. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 744.
19 Moleschott, J. (1852). Der Kreislauf des Lebens. Physiologische Antworten auf Liebig's Chemische Briefe: 84.
20 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 148.
21 Nietzsche, F. (1885-87). Nachgelassene Fragmente (KSA, Bd. 12): 167.
22 Nietzsche, F. (1887). Zur Genealogie der Moral. Eine Streitschrift (KSA, Bd. 5, 245-412): 312; vgl. ders. (1886). Jenseits von Gut und Böse. Vorspiel einer Philosophie der Zukunft (KSA, Bd. 5, 9-243): 207.
23 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 291-497): 330f.
24 Leibniz, G.W. (1705). Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 340; vgl. ders. (1704). [Brief an Lady Masham von Anfang Mai 1704]. (Philosophische Schriften, Bd. 3, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1887: 340) und [Brief an Lady Masham vom 30. Juni 1704] (a.a.O.: 356); Duchesneau, F. (1998). Les modèles du vivant de Descartes à Leibniz: 340.
25 Leibniz, G.W. (1711). [Brief an Des Maizeaux vom 8. Juli 1711]. (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1890, 534-536): 535.
26 Buffon (1753).
27 [Chambers, R.] (1844/47). Vestiges of the Natural History of Creation: 265f.
28 Tobler, G.C.(ca. 1782). Die Natur [Fragment] (In: Goethe, Sophienausgabe, Bd. II, 11, 5-9): 7.
29 Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Fankfurt/M. 1996, 438-482): 472 (Nr. 73).
30 Herder, J.G. (1787/1800). Gott (Sämtliche Werke, Bd. 16, 401-580): 566.
31 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 132; vgl. Rang, B. (1988). Schellings Theorie des Lebens. Z. philos. Forsch. 42, 169-197: 179f.
32 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: II, 125.
33 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 535 (§374).
34 a.a.O.: 535 (§375).
35 a.a.O.: 536 (§375).
36 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, Stuttgart 1960): II, 653 (Erg. 4. Buch, Kap. 42).
37 a.a.O.: 628 (Erg. 4. Buch, Kap. 41).
38 a.a.O.: 649f. (Erg. 4. Buch, Kap. 41).
39 Hafner, J.E. (1996). Über Leben. Philosophische Untersuchungen zur ökologischen Ethik und zum Begriff des Lebewesens: 295.
40 Heidegger, M. (1927). Sein und Zeit (Tübingen 1979): 240.
41 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 490; vgl. Cornell, J.F. (1986). Newton of the grassblade? Darwin and the problem of organic teleology. Isis 77, 405-421: 414.
42 Vgl. Kohn, D. (1980). Theories to work by: rejected theories, reproduction, and Darwin's path to natural selection. Stud. Hist. Biol. 4, 67-170.
43 Scheler, M. (1923-24). Das Wesen des Todes (Schriften aus dem Nachlass, Bd. 3. Philosophische Anthropologie, hg. v. M.S. Frings, Bonn 1987, 253-337): 291; vgl. Hösle, V. (1987). Pflanze und Tier. In: Petry, M.J. (Hg.). Hegel und die Naturwissenschaft, 377-416: 414.
44 Müller, W.A. (1995). Entwicklungsbiologie: 251; vgl. ders. & Hassel, M. (2006). Entwicklungsbiologie und Reproduktionsbiologie von Mensch und Tier: 655.
45 Weismann, A. (1885). Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl. 4, 650-691: 690.
46 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 214.
47 Stearns, S.C. (1992). The Evolution of Life Histories: 183; vgl. auch Sousa, R. de (2000). What Aristotle didn't know about sex and death. In: Sfendoni-Mentzou, D. (ed.). Aristotle and Contemporary Science, vol. 1, 267-276.
48 Weismann, A. (1883). Über die Vererbung: 10.
49 Weismann (1885): 690.
50 a.a.O.: 688.
51 a.a.O.: 689.
52 ebd.
53 Weismann, A. (1884). Über Leben und Tod (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 123-190): 165.
54 Wallace, A.R. (1865-70). The action of natural selection in producing old age, decay, and death. In: Finch, C.E. (1990). Longevity, Senescence, and the Genome: 669f.; Weismann, A. (1882). Über die Dauer des Lebens.
55 Weismann (1882): 31.
56 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 214-216.
57 a.a.O.: I, 216.
58 Cole, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29, 103-137.
59 Vgl. Haldane, J.B. (1941). New Paths in Genetics; Medawar, P.B. (1952). An unsolved problem of biology (in: The Uniqueness of the Individual, London 1957, dt. Die Einmaligkeit des Individuums, Frankfurt/M. 1969, 43-71).
60 Williams, G.C. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. Evolution 11, 398-411; Hamilton, W.D. (1966). The moulding of senescence by natural selection. J. theor. Biol. 12, 12-45.
61 Charlesworth, B. (1980). Evolution in Age-Structured Populations.
62 Kirkwood, T.B.L. & Holliday, R. (1979). The evolution of ageing and longevity. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B 205, 531-546: 540; vgl. Kirkwood, T.B.L. (1979). Senescence and the selfish gene. New Scientist 81, 1040-1042: 1042; ders. (1977). Evolution of ageing. Nature 270, 301-304; ders. (1981). Repair and its evolution: survival versus re-

production. In: Townsend, C.R. & Calow, E. (eds.). Physiological Ecology, 165-189.

63 Whytt, J. (1751). An Essay on the Vital and Other Involuntary Motions of Animals: 377.

64 Diderot, D. (1774). Le manuscrit de Pétersbourg (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 213-260): 226; vgl. ders. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 312.

65 Gale, T. (1677). The Court of the Gentiles, part IV. Of Reformed Philosophie: 447.

66 Thomson, J. [1731]. Verses occassioned by the death of Mr Aikman. In: The Works of James Thomson (London 1750), vol. 2: 219.

67 Bolton, R. (1751). On the Employment of Time: 8.

68 Hebenstreit, E.B.G. (1790). Handbuch der militairischen Arzneikunde für Feldärzte und Wundärzte. Nach dem Plane eines englischen Werks von Hamilton, Bd. 3: 6.

69 Wehrs, G.F. (1790). Doctor Franklin. Hannoverisches Magazin 28, 1035-1040: 1038 (Übersetzung eines Briefs B. Franklins an E. Hubbard vom 23. Feb. 1756; vgl. Benjamin Franklin, Complete Works, vol. 2, New York 1887, 455f.).

70 Weigert (1886). Entzündung. Real-Encyclopädie der gesammten Heilkunde, Bd. 6 (2. Aufl.), 325-358: 342.

71 Hertwig, R. (1906). Über die Ursache des Todes. Allgem. Zeitung, Beilage H. 50, Nr. 288, 489-492; Nr. 289, 497-501: 491; vgl. Harms, J.W. (1944). Altern und Somatod der Zellverbandstiere. Z. Altersforsch. 5, 73-126: 74.

72 Whytt (1751): 377.

73 Smee, A. (1846). Lecture upon the plague of aphids. The Agricultural Magazine and Journal of Scientific Farming 1, 165.

74 Watson, T. (1850). Lectures on the Principles and Practice of Physic: 66.

75 Langendorff (1887). [Über physiologische Untersuchungen an überlebenden Organen]. Schriften der Königlichen Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg i. Pr. (Bericht über die in den Sitzungen der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg in Pr. gehaltenen Vorträge im Jahre 1887) 28, 3-5: 4; vorher im philosophischen Kontext: Jacobi, F.H. (1802). [Brief an Friedrich Köppen, 10. Aug. 1802]. In: Köppen, F. (1803). Schellings Lehre oder das Ganze der Philosophie des absoluten Nichts, 209-241: 225.

76 Schweizer, K. (1896). Brown, Virchow, Helmholtz-Hertz. Ueber die Beziehungen der Form und Funktion des Körperbetriebes und die neuesten Anschauungen über Blut und Blutbewegung. Eine initial-propaedeutische Skizze: 40; vgl. Kramář, S. (1898). Die Hypothese der Seele, ihre Begründung und metaphysische Bedeutung, Bd. 2: 31; 37.

77 Hertwig (1906): 491.

78 a.a.O.: 501.

79 Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie: 320.

80 Harms, W. (1912). Beobachtungen über den natürlichen Tod der Tiere. Zool. Anz. 40, 117-145: 145.

81 Jores, L. (1910). Wann ist ein Lebewesen tot? Umschau 14, 113-114: 114.

82 Feucht, J. (1577). Zwo catholische und diser zeit sehr nutzliche Predigen Deren die erste von Anbettung Christi handlet; Die ander handlet von unserm **natürlichen Tod;** Heuermann, G. (1755). Georg Heuermanns Physiologie Theil 4, Worinn die Lehre von der Ernährung, Absonderung des Urins, Erzeugung, Empfängniß, Tragung und Geburt eines Menschen, wie auch die Verschiedenheit eines gebornen Kindes mit einem ungebornen, und die Veränderungen desselben, bei seinem Anwachs, und der natürliche Tod deutlich abgehandelt werden; Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte, Bd. 1: 72; Weismann, A. (1884). Ueber Leben und Tod: 83; vgl. Ribbert, H. (1908). Der Tod aus Altersschwäche.

83 Vgl. Hertwig (1906): 489; Korschelt, E. (1917/22). Lebensdauer, Altern und Tod: 268.

84 Lukian (ca. 165). Der Lügenfreund oder der Ungläubige (hg. v. M. Ebner, Darmstadt 2001): 97 (Nr. 29).

85 Valerius Maximus (1. Jh.). Factorum et dictorum memorabilium libri IX (dt. Sammlung merkwürdiger Reden und Thaten, 5 Bde., übers. F. Hoffmann, Stuttgart 1828-29): 603 (IX, xiii).

86 Le Blond, J. [1544]. Les dix livres de Valere le Grand (Paris 1579): 437 (IX, xiii: De convoitise de vivre).

87 Anonymus (1674). [Verlagsankündigung W. Crook: A Sermon at the Funeral of a man drowned in a Pit: wherein accidental death is handled (1670)]. In: Bulteel, J. (1674). A New Collection of Poems and Songs: [157]; Boyer, A. (1711). The Royal Dictionary, French and English, and English and French: [casualty]; Anonymus (1726). The British Apollo, vol. 1: 268; Medawar, P.B. (1946). Old age and natural death (in: ders. (1957). The Uniqueness of the Individual (dt. 1969), 14-42): 15; Kirkwood, T.B.L. & Cremer, T. (1982). Cytogerontology since 1881: a reappraisal of August Weismann and a review of modern progress. Hum. Genet. 60, 101-121: 107.

88 The Council of Buda in the Year 1279. In: Dupin, L.E. (1691). Nouvelle bibliothèque des auteurs ecclesiastiques, contenant l'histoire de leur vie, le catalogue, la critique, et la chronologie de leurs ouvrages (engl. A New History of Ecclesiastical Writers, vol. 11, London 1699, 129-130): 130 (46. Kanon); nicht in: Synodus Budensis anni 1279, in: Hube, R. (Hg.) (1856). Antiquissimae constitutiones synodales provinciae Gneznensis, 72-164: 104f. (Caput 50).

89 Anonymus (1872). Berichte des Sanitäts-Collegiums von Basel-Stadt vom Jahr 1870: 35.

90 Weismann, A. (1884). Ueber Leben und Tod: 75.

91 Weismann, A. (1885). Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl. 4, 650-691: 661.

92 Anonymus (1670). A Sermon Preached at the Funeral of a Sober Religious Man, Found Drown'd in a Pit, Not Long Ago: 2.

93 Treviranus (1802): 72.

94 Ambrosius Theodosius Macrobius, Commentarii in Somnium Scipionis: lib. 1, cap. 13, par. 18.

95 Orosius, Historiarum aduersum paganos libri vii: Cl. 0571, vol. I, lib. 3, cap. 23, par. 63.

96 Campe, J.H. (1807). Wörterbuch der deutschen Sprache, Bd. 1: 113 (Zitat von [J.H.] Abicht); ebenso DWB 1 (1854): 270.

97 Anonymus (1811). Bevölkerungszustand des Churmärkschen Regierungs-Departements im Jahre 1810 nach

den Resultaten der neuesten Populationslisten. Viertes Ergänzungsblatt zum Amtsblatt der Königlichen churmärkischen Regierung 25-35: 33.

98 Röding, C.N. (1826). Columbus. Amerikanische Miscellen, Bd. 1. Amerika im Jahre 1826: 480; Anonymus (1826). Allgemeines deutsches Reimlexikon, Bd. 2: 290; Treviranus, L.C. (1838). Physiologie der Gewächse, Bd. 2/2: 666 (§653); Herrich, K. & Popp, K. (1848). Der plötzliche Tod aus inneren Ursachen: 254.

99 Röschlaub, A. (1798/1800). Untersuchungen über Pathogenie, oder Einleitung in die medizinische Theorie, Theil 1: 19 (§24).

100 Doflein, F. (1919). Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren: 110.

101 Wodinsky, J. (1977). Hormonal inhibition of feeding and death in *Octopus*: control by optic gland secretion. Science 198, 948-951: 951.

102 Engelmann, T.W. (1875). Über Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien. Morph. Jahrb. 1, 573-635; Bütschli, O. (1876). Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 10, 213-464.

103 Goette, A.W. (1883). Über den Ursprung des Todes.

104 Maupas, E. (1889). La rejeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. Expér. 7, 149-517; vgl. Child, C.M. (1915). Senescence and Rejuvenescence; Sonneborn, T.M. (1954). The relation of autogamy to senescence and rejuvenescence in *Paramecium aurelia*. J. Protozool. 1, 38-53.

105 Calkins, G.N. (1904). Studies on the life history of protozoa, IV. Death of the A series. Conclusions. J. exper. Zool. 1, 423-461.

106 Woodruff, L.L. (1912). Immortality of Protozoa. Biochem. Bull. 1; vgl. Cole, F.J. (1926). History of Protozoology: 50.

107 Hartmann, M. (1906). Tod und Fortpflanzung. Eine biologische Betrachtung (Gesammelte Vorträge und Aufsätze, Bd. 1, Stuttgart 1956, 17-31): 27.

108 Simmel, G. (1918). Lebensanschauung. Vier metaphysische Kapitel (Gesamtausgabe, Bd. 16, Frankfurt/M. 1999, 209-425): 298.

109 a.a.O.: 305.

110 a.a.O.: 299.

111 a.a.O.: 301.

112 a.a.O.: 306.

113 a.a.O.: 299.

114 a.a.O.: 308.

115 a.a.O.: 222.

116 a.a.O.: 225.

117 a.a.O.: 309.

118 Ehrenberg, R. (1923). Theoretische Biologie vom Standpunkt der Irreversibilität des elementaren Lebensvorganges: 5.

119 a.a.O.: 6.

120 Haldane, J.S. (1935). The Philosophy of a Biologist (dt. Die Philosophie eines Biologen, Jena 1936): 65.

121 Singer, E.A. (1914). The pulse of life. The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 11, 645-655: 655.

122 Coleridge, S.T. (1817). Biographia literaria: 87 (Kap. IV).

123 Ehrenberg, C.G. (1838). Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen – ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur; Weismann, A. (1882). Über die Dauer des Lebens; vgl. Cole, F.J. (1926). History of Protozoology: 48f.

124 Korschelt, E. (1917). Lebensdauer, Altern und Tod: 154; vgl. 2. Aufl. 1922: 282; 3. Aufl. 1924: 412.

125 Candolle, A.P. de (1805). Flore française, Bd. 1: 223.

126 ebd.

127 Nägeli, C. von (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art (2. Aufl.): 37.

128 Vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen biologischen Theorie, 2 Bde.: I, 109.

129 Preyer, W. (1869). Der Kampf um das Dasein: 39.

130 Doflein, F. (1919). Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren: 112; 114.

131 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 148.

132 Weismann, A. (1884). Ueber Leben und Tod: 84.

133 Hirschmann, D. (1973). Function and explanation. Aristotelian Society Suppl. 47, 19-38: 32.

134 Bichat, X. (1800). Recherches physiologiques sur la vie et la mort (Genève 1962): 43.

135 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 172.

136 Valéry, P. (1900-45). Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992, 231-293): 281.

137 Baer, K.E. von (1834). Das allgemeinste Gesetz der Natur in aller Entwickelung (in: Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, 1. Theil, St. Petersburg 1864, 35-74): 39.

138 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, ed. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 628; vgl. 817.

139 Schopenhauer, A. (1851). Parerga und Paralipomena (Sämtliche Werke, Bd. IV-V, ed. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): I, 592.

140 Baudelaire, C. de (1857). Les fleurs du mal (Oeuvres complètes, Paris 1869): 340 (La mort des pauvres).

141 Aristoteles, Physica 194a (Übers. H. Wagner, Berlin 1967).

142 Candolle, A.P. de (1805). Flore française, Bd. 1: 223.

143 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 519f.

144 Jünger, E. (1962). Das spanische Mondhorn (Sämtliche Werke, Bd. 13. Essays VII. Fassungen II, Stuttgart 1981, 49-82): 58.

145 Jastrow, R. (1981). The Enchanted Loom; vgl. Örstan, A. (1990). How to define life: a hierarchical approach. Persp. Biol. Med. 33, 391-401: 400.

146 Kurzweil, R. (1999). The Age of Spiritual Machines. (dt. Homo s@piens, Köln 1999): 452f.

147 Assheuer, T. (2003). Wenn Sokrates nicht helfen kann. Die Zeit 3/2003, 40.

148 Höffe, O. (2002). Medizin ohne Ethik?
149 Vgl. auch Gert, B., Culver, C.M. & Clouser, K.D. (1997/2006). Bioethics: 293.
150 Rosenberg, J.F. (1983). Thinking Clearly About Death: 27f.; Hennig, B. (2006). Naturteleologie, reduktiv. Philos. Jahrb. 113, 296-315: 302.
151 Horneck, A. (1686/95). The Crucified Jesus: 6; vgl. auch Jortin, J. (1790). Tracts, Philological, Critical, and Miscellaneous: 427.
152 Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 692.
153 Evans, T.A., Wallis, E.J. & Elgar, M.A. (1995). Making a meal of mother. Nature 376, 299.
154 Herodot, Historiae III, 109.
155 Allee et al. (1949): 692.
156 Oesterreicher, H. (Übers.) (1491). Columella, De re rustica: 1, 5 (LV) (nach DWB, 2. Aufl. Bd. 2, Stuttgart 1998).
157 Meier, G.F. (1755). Metaphysik, Bd. 1: 362; vgl. auch Michaelis, J.D. (1776). Mosaisches Recht, Bd. 3: 5.
158 Vgl. Lorand, A. (1909). Das Altern. Seine Ursachen und seine Behandlung durch hygienische und therapeutische Maßnahmen; Mühlmann, M. (1910). Das Altern und der physiologische Tod. Ergänzungen zur physikalischen Wachstumslehre; Martius, F. (1911). Altern und Altwerden.
159 Metchnikoff, É. (1903). Études sur la nature humaine: 386.
160 Rössle, R. (1917). Wachstum und Altern. In: Ergebnisse der allgemeinen Pathologie und pathologischen Anatomie, Bd. 18, II, 677-817: 696; vgl. Monatsberichte. Organ für internationale Altersforschung und Altersbekämpfung (Chi sinau, Rumänien) 1935-36; Alters-Forschung. Untersuchungen und Berichte über Lebensdauer, Altern und Tod (Bad Reinerz) 1935-37; Zeitschrift für Alternsforschung (Berlin) 1939-1991.
161 Vgl. Strohmeyer, C.E. (1907). Das Altern von weichem Stahl. Metallurgie. Zeitschrift für die gesamte metallurgische Technik4, 385-414; Dreyer, A. (1921). Über Blaubrüchigkeit und Altern des Eisens.
162 Seneca, Consolatio ad Polybium (in: Schriften zur Ethik: die kleinen Dialoge, hg. v. G. Fink, Düsseldorf 2008, 612-661): 648 (Nr. 15); vgl. auch Tertullian, De pallio: cap. 4.
163 Woodward, J. (1695). An Essay Toward a Natural History of the Earth and Terrestrial Bodies: 61.
164 Johnson, S. (1756). A Dictionary of the English Language, vol. 2.
165 Minot, C.S. (1880). On the conditions to be filled by a theory of life. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci. 28, 411-415: 413; vgl. ders. (1908). The Problem of Age, Growth, and Death. A Study of Cytomorphosis: 270.
166 Medawar (1952): 45f.
167 Bürger, M. (1956). Biomorphose – die Lebenswandlungskunde des menschlichen Organismus und seiner Funktionen. Ärztl. Fortbildung 5, 409-423.
168 Bio-Morphosis. Internationale Zeitschrift für Morphologie und Biologie des Menschen und der höheren Wirbeltiere 1.1938/39.
169 Aristoteles, Physica 230a28.
170 Minot (1908).
171 Metchnikoff, E. (1907). The Prolongation of Life. Optimistic Studies.
172 Child, C.M. (1915). Senescence and Rejuvenescence.
173 Pearl, R. (1928). The Rate of Living.
174 Vgl. Arking, R. (1991). Biology of Aging: 283ff.
175 Harrison, R.G. (1910). The outgrowth of the nerve fiber as a mode of protoplasmic movement. J. exper. Zool. 9, 787-848.
176 Carrel, A. (1912). On the permanent life of tissues outside the organism. J. exper. Med. 15, 516-527; Ebeling, A.H. (1913). The permanent life of connective tissue outside of the organism. J. exper. Med. 17, 273-285.
177 Hayflick, L. & Moorhead, P.S. (1961). The limited in vitro lifetime of human diploid cell strains. Exper. Cell Res. 25, 585-621.
178 Lockshin, R.A. & Williams, C.M. (1964). Programmed cell death, II. Endocrine potentiation of the breakdown of the intersegmental muscles of silkmoths. J. Insect Physiol. 10, 643-649; vgl. Lockshin, R.A. & Zakeri, Z. (2001). Programmed cell death and apoptosis: origins of the theory. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 2(7), 545-50.
179 Kerr, J.F.R., Wyllie, A.H. & Currie, A.R. (1972). Apoptosis: a basic biological phenomenon with wider ranging implications in tissue kinetics. Brit. J. Cander 26, 239-257; vgl. Sen, S. (1992). Programmed cell death: concept, mechanism and control. Biol. Rev. 67, 287-319.
180 Hippokrates, Mochlicon: 35, 376; vgl. Degli Esposti, M. (1998). Apoptosis: who was first. Cell Death Diff. 5, 719.
181 Troen, B.R. (2003). The biology of aging. Mount Sinai J. Med. 70, 3-22.
182 Aretaios, De causis et signis acutorum morborum (The Extant Works of Aretaeus, the Cappadocian, ed. F. Adams, London 1856): 44 (Buch II, Kap. 10); vgl. Digital Hippocrates (www.chlt.org/hippocrates/).
183 Aretaios (1554). Medici lib. VIII: 65.
184 Roch Le Baillif (1578). Le Demosterion: 126.
185 Barrough, P. (1583). Methode of Phisicke: 231 (nach OED).
186 Nedham, M. (1665). Medela Medicinæ: 410 (nach OED).
187 Schultz, C.H. (1844). Lehrbuch der allgemeinen Krankheitslehre, Bd. 1: 5.
188 Schultz, C.H. (1845). Lehrbuch der allgemeinen Krankheitslehre, Bd. 2: xxxiv.
189 Virchow, R. (1854). Allgemeine Störungen der Ernährung. In: ders. (Hg.). Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie, Bd. 1. Allgemeine Störungen der Ernährung und des Blutes, Krankheiten des Bewegungsapparates, 271-371: 273.
190 Virchow, R. (1859). Die Cellularpathologie: 290.
191 Comfort, A. (1960). In: Discussion session: Definition and universality of aging. In: Strehler, B.L. (ed.). The Biology of Aging, 3-13: 8.
192 Maynard Smith, J. (1962). Review lectures on senescence, I. The causes of aging. Proc. Roy. Soc. Lond. B, 157, 115-127: 115.
193 Strehler, B. (1982). Time, Cells and Aging.

194 Arking, R. (1991). Biology of Aging: 9.
195 Vgl. Finch, C.E. (1990). Longevity, Senescence, and the Genome: 9.
196 Troen, B.R. (2003). The biology of aging. Mount Sinai J. Med. 70, 3-22: 5f.
197 Carey, J.R., Liedo, P., Orozco, D. & Vaupel, (1992). Slowing of mortality rates at older ages in large medfly cohorts. Science 258, 457-461: 460; Vaupel, J.W. (2004). The biodemography of aging. Popul. Developm. Rev. 30, Suppl.: Aging, Health, and Public Policy, 48-62: 60.
198 Vaillancourt, R.E., Jordan, G., Cambacedes, J. & Lynch, A.J.J. (1996). Is *Lomatia tasmanica* a 43,000 year old clone? Presented at the Royal Botanical Gardens Commemorative Conference, Proteaceae Symposium, Sept. 29-Oct. 5. Melbourne, Vic.
199 Lipman, C.B. (1928). The discovery of living microorganisms in ancient rocks. Science 68, 272-273; vgl. Kennedy, M.J., Reader, S.L. & Swierczynski, L.M. (1994). Preservation records of micro-organisms: evidence of the tenacity of life. Microbiol. 140, 2513-2529; Binder, H. (2001). Dornröschenschlaf bei Mikroorganismen? Stud. Integr. J. 8, 51-55.
200 Dombrowski, H.J. (1960). Balneologische Untersuchungen der Bad Nauheimer Quellen. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenk. Infektionskrankh. u. Hygiene 178, 83-90; ders. (1961). *Bacillus circulans* aus Zechsteinsalzen. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenk. Infektionskrankh. u. Hygiene 183, 173-179; ders. (1962). Lebende Bakterien – Jahrmillionen alt. Kosmos 58, 131-132; ders. (1963). Bacteria from Paleozoic salt deposits. Ann. NY Acad. Sci. 108, 453-460; ders. (1965). Das Alter des Lebens. Bild der Wissensch. 2/1965, 654-663.
201 Bibo, F.-J., Söngen, R. & Fresenius, R.E. (1983). Vermehrungsfähige Mikroorganismen in Steinsalz aus primären Lagerstätten. Kali u. Steinsalz 1983, 367-373.
202 Vreeland, R.H., Rosenzweig, W.D. & Powers, D.W. (2000). Isolation of a 250 million-year-old halotolerant bacterium from a primary salt crystal. Nature 407, 897-900; vgl. Powers, D.W., Vreeland, R.H. & Rosenzweig, W.D. (2001). How old are bacteria from the Permian age? Nature 411, 155-156.
203 Vgl. Gaur, D. & Pupko, T. (2001). The permian bacterium that isn't. Molec. Biol. Evol. 18, 1143-1146; Willerslev, E. & Hebsgaard, M.B. (2005). New evidence for 250 Ma age of halotolerant bacterium from a Permian salt crystal: Comment and reply. Geology 33, e93-e94.
204 Vgl. Parkes, R.J. (2000). A case of bacterial immortality? Nature 407, 844-845.
205 Wicelius, G. (1558). Epitome oder abkurtzung aller Sontagischer Predigten: 411.
206 Georg Fürst von Anhalt (1555). Predigen und andere Schrifften: 409.
207 Konstantin von Afrika, Liber de coitu (ed. E. Montero Cartelle, Stantiago de Compostela 1983): 76; vgl. Albertus Magnus, De animalibus libri XXVI (ed. H. Stadler, Aschendorff 1920): 1349 (22. Buch).
208 Müldener, J.C. (1729). Astronomischer und geographischer Begriff von dem natürlichen Zustand unserer Welt- und Erd-Kugel: 221; Inhaltsverzeichnis (XV, 8).
209 Anonymus (1770). [Rez. Philosophical Transactions 58 (1769)]. Physikalisch-ökonomische Bibliothek, Viertes Stück, 578-585: 579.
210 Zimmermann, E.A.W. von (1778). Geographische Geschichte des Menschen, und der allgemein verbreiteten vierfüßigen Thiere: 267 (Das Elenn).
211 Spener, P.J. (1667). I. Danck-Predigt wegen der Geburt des Kayserlichen Printzens. Gehalten Franckfurt 1667. In: ders. (1710). Christliche Buß-Predigten: 3.
212 [Besser, J. von] (1711). Des Herrn von B. Schrifften: 86.
213 Wolff, C. (1740). Von dem Vergnügen, welches man der Tugend zu gewarten hat (Gesammelte kleine philosophische Schriften, Bd. 5, 395-570): 424.
214 Anonymus (1751). Der Mensch. Eine moralische Wochenschrift, Theil 2: 365.
215 Sander, H. (1780). Von der Güte und Weisheit Gottes in der Natur: 119; vgl. ders. (1780). Ueber Natur und Religion für die Liebhaber und Anbether Gottes, Bd. 1: 222.
216 [Leysser, F.W. von] (1774). Von den vierfüßigen Thieren in der Gegend um Halle (Forts.). Beyträge zu Beförderung der Naturkunde, Bd. 1, 113-128: 126.
217 Gleditsch, J.G. (1775). Systematische Einleitung in die neuere aus ihren eigenthümlichen physikalisch-ökonomischen Gründen hergeleitete Forstwissenschaft, Bd. 1: 535.
218 Vgl. OED.
219 Defoe, D. (1719). Robinson Crusoe: 331.
220 Bentley, R. (1693). A Confutation of Atheism, part 2: 30.
221 Worlidge, J. (1716). A Compleat System of Husbandry and Gardening: 133.
222 Playfair, J. (1802). Illustrations of the Huttonian Theory of the Earth: 476.
223 Cuvier, G. (1812). Recherches sur les ossemens fossiles des quadrupèdes, 4 Bde.
224 Treviranus, G.R. (1805). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte, Bd. 3: 225.
225 Brocchi, G. (1814). Conchiologia fossile subapennina con osservazioni geologiche; vgl. Egerton, F.N. (1971). The concept of competition in nature before Darwin. Actes XII^{e} Congr. Int. Hist. Sci. Paris 1968, Bd. VII, 41-46: 45.
226 Lyell, C. (1833). Principles of Geology, vol. 3: 33; vgl. vol. 2 (1832): 151.
227 Darwin, C. (1837-38). Notebook B. In: Barrett, P.H. et al. (eds.) (1987). Charles Darwin's Notebooks, 1836-1844, 167-236: 176 (B 22).
228 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 80; vgl. 6. Aufl. 1872: 85f.
229 Wallace, A.R. (1880). Island Life: 61.
230 Nägeli, C. (1865). Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art: 37.
231 ebd.
232 a.a.O.: 38.
233 a.a.O.: 39.
234 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 321f.
235 Hyatt, A. (1894). Phylogeny of an acquired characte-

ristic. Proc. Amer. Philos. Soc. 32, 349-640.

236 Beecher, C.E. (1898). The origin and significance of spines. A study in evolution. Amer. J. Sci. ser. 4, vol. 6, 1-20; 125-136; 249-268; 329-359.

237 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 235.

238 Rensch, B. (1947/54). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 246; vgl. ders. (1947): 232.

239 Jäger, G. (1869). Die Darwin'sche Theorie und ihre Stellung zu Moral und Religion: 76; ders. (1874). In Sachen Darwin's, insbesondere contra Wigand: 11; ders. (1880). Artentod. In: Handwörterbuch der Zoologie, Anthropologie und Ethnologie, Bd. 1, 243-244; Peschel, O. (1870). Neue Probleme der vergleichenden Erdkunde als Versuch einer Morphologie der Erdoberfläche: 57.

240 Weismann, A. (1902). Vorträge über Descendenztheorie, 2 Bde.: II, 390; Conrad-Martius, H. (1938). Ursprung und Aufbau des lebendigen Kosmos: 129; Francé, R.H. (1940). Lebenswunder der Tierwelt: 91 (nach DWB Arch.); Ziswiler, V. (1965). Bedrohte und ausgerottete Tiere: 57.

241 Schaaffhausen, H. (1853). Ueber Beständigkeit und Unwandlung der Arten. Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westphal. 10, 420-451: 442.

242 Bronn, H.G. (1858). Untersuchungen über die Entwickelungs-Gesetze der organischen Welt: 140; 310.

243 Maupertuis, P.L.M. de (1745). Vénus physique: 153f. (II, 5).

244 Saint-Pierre, J.H.B. de (1784-87). Études de la nature (5 Bde., Paris 1804): I, 385; vgl. die Ausgabe hg. v. C. Duflo, Saint-Étienne 2007: 168.

245 St. Pierre, J.H.B. (1803). Studies of Nature (Übers. L.T. Rede, London): 90.

246 Anonymus (1804). On propagation of life among animals and vegetables. The Universal Magazine 2 (Jul.-Dec.), 14-17: 14.

247 Damuth, J. (1992). Extinction. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 106-111: 108.

248 Raup, D.M. & Stanley, S.M. (1971). Principles of Paleontology: 330.

249 ebd.

250 Webb, S.D. (1969). Extinction-origination equilibria in late Cenozoic land mammals of North America. Evolution 23, 688-702: 692.

251 Raup, D.M. (1984). Death of species. In: Nitecki, M.H. (ed.). Extinction, 1-19; ders. (1986). Biological extinction in earth history. Science 231, 1528-1533.

252 Bubnoff, S. von (1914). [Rez. Arkhangelsky, A. (1912). Die oberen Kreideablagerungen im Osten des europäischen Rußlands; russ.]. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie 1, 456-471: 470.

253 Sewertzoff, A.N. (1934). Vom Massenwechsel bei den Wildtieren. Biol. Zentralbl. 54, 337-364: 347.

254 a.a.O.: 362.

255 Camp, C.L., Taylor, D.N. & Welles, S.P. (1942). Bibliography of Fossil Vertebrates, 1934-1938: 402.

256 Eiseley, L.C. (1943). Archaeological observations on the problem of post-glacial extinction. Amer. Antiqu. 8, 209-217: 214.

257 Udvardy, M.D.F. (1958). Ecological and distributional analysis of North American Birds. Condor 60, 50-66: 59; Cloud, P.E. Jr. (1959). Paleoecology: retrospect and prospect. J. Paleontol. 33, 926-962: 954.

258 Raup, D.M. (1978). Cohort analysis of generic survivorship. Paelobiol. 4, 1-15: 8.

259 Raup (1986): 1529.

260 Alvarez, L.W. et al. (1980). Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. Science 208, 1095-1108; Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. Jr. (1984). Periodicity and extinctions in the geologic past. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 81, 801-805.

261 Raup, D.M. (1988). Diversity crises in the geological past. In: Wilson, E.O. (ed). Biodiversity, 51-57: 52.

262 a.a.O.: 54.

263 Myers, N. (1988). Tropical forests and their species: going, going…? In: Wilson, E.O. (ed.). Biodiversity, 28-35.

264 Duve, F. (1981). It never rains in southern California. Forum Sept./Okt. 1981: 8; Schmitz, H.-G. (1984). Die Henning-Kaufmann-Stiftung zur Pflege der Reinheit der Deutschen Sprache: Ein Neuanfang deutscher Sprachenpflege. In: Henning-Kaufmann-Stiftung (Hg.). Jahrbuch 1984, 9-21: 10; Stanley, S.M. (1988). Krisen der Evolution. Artensterben in der Erdgeschichte; Wehnert, D. (1988). Noahs letzte Warnung. Artensterben und menschliche Zivilisation; Gorke, M. (1999). Artensterben. Von der ökologischen Theorie zum Eigenwert der Natur.

265 Kuehn,O. (1933). Das Becken von Isfahan-Saidabad und seine altmiocäne Korallenfauna. Palaeontogr. 79A, 143-218: 165.

266 Neumayr, M. (1886). Erdgeschichte, Bd. 1. Allgemeine Geologie: 638 (Register); vgl. 96f.

267 Dean, J.C. (1911). The universe a mechanism. Popular Astronomy 19, 19-30: 29.

268 Anonymus (1912). [Rez. Dean, J.C. (1911). The universe a mechanism. Popular Astronomy 19, 19-30]. Astronomischer Jahresbericht 13: 415.

269 Mehnert, K. (1967). Der deutsche Standort: 20.

270 Marx, L. (1970). American institutions and ecological ideals. Science 170, 945-952: 946.

271 Häsler, A.A. (1976). Interview über Freiheit für den Widerspruch. In: Goldschmidt, H.L., Freiheit für den Widerspruch, 9-19: 12.

272 Garde, B. (1988). „Selbst wenn die Welt unterginge, würden deine Weibergeschichten nicht aufhören". Zwischen „Butt" und „Rättin", Frauen und Frauenbewegung bei Günter Grass: 255.

273 Müller, H.-P. & Wegener, B. (1995). Die Soziologie vor der Gerechtigkeit. Konturen einer soziologischen Gerechtigkeitsforschung. In: dies. (Hg.). Soziale Ungleichheit und soziale Gerechtigkeit, 7-52: 7.

274 Jünger, F.G. (1946/53). Die Perfektion der Technik: 157.

275 Vgl. Haber, H. (1965). Unser blauer Planet. Die Entwicklungsgeschichte der Erde (Reinbek 1979): 126-128.

276 Vgl. Koehler, O. (1960). Darwin und wir. In: Heberer, G. (Hg.). Hundert Jahre Evolutionsforschung, 11-31: 28.

277 Vgl. Krauss, L.M. & Starkman, G.D. (2000). Life, the

universe and nothing: life and death in an ever-expanding universe. Astrophysical J. 531, 22-30.

Literatur

Kirkwood, T.B.L. & Cremer, T. (1982). Cytogerontology since 1881: a reappraisal of August Weismann and a review of modern progress. Hum. Genet. 60, 101-121: 107.

Schlich, T. & Wiesemann, C. (Hg.) (2001). Hirntod. Zur Kulturgeschichte der Todesfeststellung.

Typus

Das griechische Wort ›τύπος‹ mit der Bedeutung »Schlag; das auf einen Schlag Hervorgebrachte; Form, Gestalt, Abbild, Modell« findet sich wieder in dem lateinischen Ausdruck ›typus‹ (»Figur, Bild«). Das Wort entstammt dem handwerklichen Bereich, in dem es um die wiederholte Herstellung einer Figur ausgehend von einem Modell geht. Bereits in der Antike bezeichnet der Typus sowohl eine Einrichtung, die einander ähnliche Gegenstände hervorbringen kann, also z.B. eine prägende Form (Hohlform, Muster, Modell) als auch die Menge der einander ähnlichen Gegenstände, also das Geprägte (z.B. Statuen, Münzen, Buchstaben). Herausgelöst aus dem handwerklichen Kontext bezeichnet der Typus eine verschiedenen Gegenständen gemeinsame Grundform oder Gestalt. Im klassischen Griechisch schwankt die Bedeutung zwischen dem »Unförmig-Groben« und dem »Grundlegenden«.[1] Galen verwendet den Begriff zur Bezeichnung des Typischen von Krankheiten, insbesondere den zeitlichen Verlauf des Fiebers bei einer Erkrankung.[2] Im Mittelalter erfährt der Begriff eine Einbettung in das allgemeine allegorische Denken. Besonders prominent wird er in der Theologie. Dort bezeichnet er in der biblischen Exegese Personen oder Ereignisse des Alten Testaments, die als Vorausweisungen zum Neuen Testament gedeutet werden. Seit Anfang des 18. Jahrhunderts ist vom Typus im Sinne von »Urbild, Urgestalt, idealisierte Form« in verschiedenen Wissenschaften die Rede. Zu einem Terminus der vergleichenden Anatomie wird er Mitte des 18. Jahrhunderts. Besonders in der biologischen Verwendung hat der Typusbegriff eine Bedeutung, die zwischen dem Individuell-Besonderen und dem Repräsentativ-Allgemeinen changiert: Im Typus zeigt sich das Allgemeine im Einzelnen, oder wie es G. Simmel 1908 in einem Beispiel formuliert: Im »Typus Rose« offenbare sich »im Unterschied gegen die individuelle Wirklichkeit der einzelnen Rose, das Allgemeine aller Rosen«.[3]

Allgemein dienen Typusbegriffe zur Strukturierung oder Ordnung einer Mannigfaltigkeit von Erscheinungen. Sie erscheinen daher als »Wörter für Ausdrucks-, Verweisungs- und Vermittlungsverhältnisse zwischen einem Einzelnen und einem übergreifenden Zusammenhang, sei der nun als das Allgemeine, das Gruppenhafte, das Gesellschaftliche, das Wesentliche, das Strukturbestimmende, das Gesetzmäßige, das Ganze gedacht«.[4] Das Allgemeine des Typus wird dabei meist nicht als Summierung oder Durchschnittsbildung verstanden, sondern als Idealisierung. Der Soziologe M. Weber spricht daher zu Beginn 20. Jahrhunderts auch von den *Idealtypen*, weil diese aus einer Mannigfaltigkeit durch Idealisierung gewonnen seien, »durch einseitige Steigerung eines oder einiger Gesichtspunkte und durch Zusammenschluß einer Fülle von diffus und diskret, hier mehr, dort weniger, stellenweise gar nicht vorhandenen Einzelerscheinungen«.[5]

Ein Typus ist eine Gestalt oder Form, die über ein Merkmal oder Bündel von Eigenschaften charakterisiert ist. Dieses ist einer Menge von Organismen gemeinsam und fasst sie zu einer einheitlichen Gruppe zusammen. Typen können auf unterschiedlichen taxonomischen Hierarchieebenen bestimmt werden: von den »Stämmen«, »Klassen« und Arten bis zu den Phäno- und Genotypen innerhalb einer Art.

Specimen (Klein 1747) *548*
Grundplan (Brandenburg 1749) *556*
Prototyp (Buffon 1753) *539*
Zentralform (Reynolds 1761) *547*
Typus (Buffon 1765) *537*
Urbild (Martini 1772) *540*
Urpflanze (Herder 1776) *540*
Organisationstyp (Marivetz & Goussier 1783) *557*
Grundform (Grohmann 1793) *551*
einziger Plan (Geoffroy Saint Hilaire 1796) *542*
Entwicklungsstufe (Schelling 1799) *558*
Organisationsstufe (Wagner 1803) *558*
Urtier (Buhle 1804) *540*
Zentraltypus (Cassel 1810) *546*
Grundmuster (von Schrank 1824) *556*
Bauplan (von Ringseis 1841) *551*
Archetypus (Maclise 1846) *543*
Holotyp (Schuchert 1897) *548*
Funktionsplan (von Uexküll 1908) *555*
Allotyp (Muttkowski 1910) *548*
Morphotyp (Brues 1910) *548*
Leistungsplan (von Uexküll 1912) *555*
Körpergrundgestalt (Seidel 1936) *557*
Entwicklungszwang (Rensch 1947) *554*
diagrammatischer Typus (Remane 1948) *546*
generalisierter Typus (Remane 1948) *546*
systematischer Typus (Remane 1948) *546*
dynamischer Typus (Meyer-Abich 1963) *541*
constraints (Weiss 1967) *554*
phylotypisches Stadium (Sander 1983) *557*

›Typus‹ in der vergleichenden Anatomie

Die empirische Grundlage für die Entwicklung des biologischen Typusbegriffs bilden die Ähnlichkeiten verschiedener Organismen in ihrem inneren und äußeren Bau. Diese Ähnlichkeiten sind seit der Antike bekannt und werden u.a. von Empedokles und Aristoteles beschrieben (↑Analogie; Anatomie). Für die zoologischen Schriften von Aristoteles ist kennzeichnend, dass er das für eine Art Charakteristische und

Typische hervorhebt und sich damit von der älteren Naturgeschichte, die häufig allein in der Beschreibung der Leistung einzelner Individuen besteht, löst. Diese Fokussierung auf das Allgemeine in der Beschreibung der Tiere folgt aus Aristoteles' Überzeugung, dass nur das Allgemeine, nicht der Einzelfall, möglicher Gegenstand einer wissenschaftlichen Erkenntnis sein kann. Denn das Konkrete, Sinnliche ist nach Aristoteles in beständigem Fluss, so dass es von ihm keine Wissenschaft geben könne.[6] Das Wissen sei dagegen auf das Allgemeine einer Sache ausgerichtet, denn dieses sei intrinsisch mit ihr verbunden, betreffe ihr Wesen; allein von diesem könne es ein Wissen geben, denn das, wovon es Wissen gibt, kann sich nach Aristoteles nicht anders verhalten.[7] – Aristoteles' vermeintlich typologisches Denken ist mit einer Veränderlichkeit von Arten durchaus in Einklang zu bringen (Balme 1972: »There is nothing in Aristotle's theory to prevent an ›evolution of species‹, i.e., a continuous modification of the kinds being transmitted. But he had no evidence of evolution«[8]; ↑Phylogenese).

In der Wissenschaft der späten Renaissance sind es u.a. P. Belon[9] und M.A. Severinus[10], die auf die Analogien im Knochenbau verschiedener Wirbeltiere aufmerksam machen. Severinus spricht auch bereits von einem *Protoyp* (»πρωτότυπον«), der »allen erschaffenen Tieren zugrunde« liege.[11] Gemeint ist bei ihm damit aber weniger eine strukturelle Ähnlichkeit als das Verhalten gemäß einem Grundmuster. So bilde der Fuchs den Prototyp der Tücke und der Esel den der Dummheit.

Anatomisch ist dagegen der Ansatz J. Swammerdams von 1672, die Wirbeltiere als Variationen einer gemeinsamen basalen Form zu interpretieren.[12] Im Anschluss an Leibniz' Vorstellungen von einer durchgehenden Kontinuität der Formen in der Natur vertritt P.L.M. Maupertuis 1751 die Auffassung, die Ähnlichkeit (»analogie«) unter den Organismen erstrecke sich von den Tieren über die Zoophyten bis zu den Pflanzen, ja selbst bis zu den Mineralien und Metallen.[13]

Die Darstellung des Typischen

Typisierende Darstellungen von Organismen finden sich in den Beschreibungen von Pflanzen- und Tierarten, die in der Renaissance zunächst als bloße Aufzählung in Form von Listen erscheinen, später aber zunehmend in ein hierarchisches System gebracht werden (↑Taxonomie). Die Typisierung erfolgt einerseits in Form bildlicher Darstellungen, bei denen das Charakteristische einer Art hervorgehoben wird, andererseits in Form textlicher Beschreibungen, die das Kennzeichnende und Unterscheidende der Arten mit Worten wiedergeben. Auch wenn die Pflanzen- und Tierdarstellungen vom 16. bis zum 18. Jahrhundert z.T. zumindest auf den ersten Blick sehr realistisch und naturalistisch anmuten, stellen sie doch Idealisierungen und Typisierungen dar, die eine theoriegeleitete Merkmalsauswahl und Schematisierung ausdrücken.[14]

Die Bilder werden aber durchaus nicht immer als Abstraktionen und Typisierungen verstanden. So hat C. von Linné offenbar ein Verständnis von Pflanzenbildern als individuellen und singulären Entitätien, die einem lebendigen Organismus in der Natur oder einem gepressten Exemplar in einem Herbar entsprechen. Alle können sie den Ausgangspunkt einer Klassifikation bilden. Im Gegensatz zur bildlichen Darstellung von Arten lehnt Linné es ab, taxonomische Einheiten oberhalb der Ebene der Art, etwa Gattungen, bildlich zu repräsentieren.[15] Der Grund hierfür kann in der unterschiedlichen Konzipierung von Arten und Gattungen durch Linné gesehen werden: Arten sind Gruppen von Individuen, die miteinander in einem Reproduktionszusammenhang stehen und durch ihre Fortpflanzung immer ähnliche Individuen erzeugen[16]; Gattungen dagegen setzen sich nur vermittelt über die Arten aus Individuen zusammen: es gibt also keinen Reproduktionszusammenhang, der die Gattungen unmittelbar erhält. Die Rechtfertigung der bildlichen Repräsentation von Arten durch Linné kann im Anschluss daran durch sein Verständnis von Bildern als Individuen gedeutet werden: Die bildlichen Darstellungen von Arten stehen in einem ähnlichen Reproduktionszusammenhang wie die natürlichen Individuen: Sie sind als Kopien von lebenden, herbarisierten oder zuvor bildlich dargestellten Individuen entstanden.[17] Weil aber die Arten einer Gattung nicht wie die Individuen einer Art in einem Reproduktionszusammenhang stehen – es gibt für Linné keinen Übergang von einer Art zu einer anderen – sollten von ihnen auch keine bildlichen Darstellungen angefertigt werden.

Im Gegensatz zu seinen Vorgängern in der botanischen Klassifikation (etwa Tournefort) gibt Linné also keine Abbildungen von Pflanzengattungen. Eine typisierende Beschreibung der Gattungen nimmt er aber doch vor – und zwar in einer Weise, die sich einer bildlichen Darstellung annähert: Nach einem bestimmten typografischen Muster zählt er die Eigenschaften auf, die die sechs von ihm unterschiedenen Teile der Blüte und der Frucht von Pflanzen einer Gattung charakterisieren (vgl. Abb. 529). Er beschreibt diese Teile nach den von ihm so genannten *vier Verschiedenheiten* (»quatuor diversitates«): Anzahl, Gestalt, relative Größe und Lage (↑Systematik).[18] Eine Kombination dieser Verschiedenhei-

ten für jedes der sechs Merkmale definiert für Linné einen Pflanzentypus. Er bezeichnet einen solchen Typus als *Charakter* (»character«) oder *Definition* (»definitio«) – zwei Begriffe, die für ihn weitgehend synonym sind.[19]

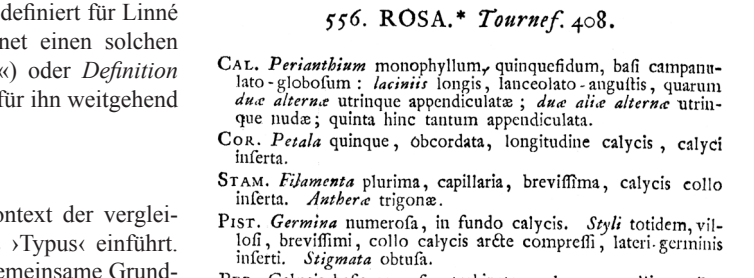
Buffon: Typus als Grundgestalt

Es ist G.L.L. Buffon, der im Kontext der vergleichenden Anatomie den Terminus ›Typus‹ einführt. Bei Buffon bildet ein Typus die gemeinsame Grundgestalt von verschiedenen Gegenständen der Natur. Zur Beschreibung der Bildung dieser Gestalten verwendet Buffon vielfach Begriffe aus der Präge- und Gusstechnik. So spricht Buffon auch als erster von der »Reproduktion« der Lebewesen (↑Fortpflanzung) und führt die Ähnlichkeit von Eltern und Nachfahren auf den Einfluss einer *inneren Gussform* (»moule intérieure«) zurück.[20] Den Typusbegriff gebraucht Buffon anfangs v.a., um die verschiedenen biologischen Arten gegeneinander abzugrenzen. 1753 bezeichnet Buffon die Grundform, die allen Individuen einer Art gemeinsam ist, als ***Prototyp***: »Il y a dans la Nature un prototype général dans chaque espèce sur lequel chaque individu est modelé«.[21] 1765 verwendet er in diesem Zusammenhang auch einfach den Ausdruck ›Typus‹ einer Art: »L'empreinte de chaque espèce est un type dont les principaux traits sont gravés en caractères ineffaçables & permanens à jamais«.[22] Aufgrund seines genealogischen Verständnisses von biologischen ↑Arten (die Art als Kette von Organismen, die über ihre Fortpflanzung miteinander verbunden sind) neigt Buffon auch zu einer genealogischen Interpretation des Proto- oder Archetyps: Dieser stellt dann den ersten Vertreter innerhalb einer Fortpflanzungskette dar. Der Prototyp wird von Buffon aber nicht immer als ein konkretes Lebewesen vorgestellt, sondern auch als ein organisierendes Prinzip, ein inneres Muster, nach dem sich die Strukturbildung vollzieht.[23] Neben den nach Arten differenzierten Typen nimmt Buffon auch noch einen artübergreifenden Typus an, der z.B. allen Vierfüßern gemeinsam ist (»l'idée d'un premier dessein, sur lequel tout semble avoir été conçû«).[24]

Diderot, Robinet, Vicq d'Azyr und Herder

D. Diderot weitet diesen Typusbegriff 1754 auf alle Tiere aus und spricht – die spätere Position des »unité de plan« von É. Geoffroy Saint-Hilaire vorwegnehmend – von einem allen Tieren gemeinsamen Grundbauplan: »un premier animal, prototype de tous les animaux«.[25]

Eine ähnliche Auffassung findet sich 1768 bei J.B.R. Robinet, der die verschiedenen Formen der



556. ROSA.* *Tournef.* 408.

Cal. *Perianthium* monophyllum, quinquefidum, basi campanulato-globosum: *laciniis* longis, lanceolato-anguſtis, quarum *duæ alternæ* utrinque appendiculatæ; *duæ aliæ alternæ* utrinque nudæ; quinta hinc tantum appendiculata.

Cor. *Petala* quinque, obcordata, longitudine calycis, calyci inſerta.

Stam. *Filamenta* plurima, capillaria, breviſſima, calycis collo inſerta. *Antheræ* trigonæ.

Pist. *Germina* numeroſa, in fundo calycis. *Styli* totidem, villoſi, breviſſimi, collo calycis arcte compreſſi, lateri-germinis inſerti. *Stigmata* obtuſa.

Per. Calycis baſis carnoſa, turbinata, colorata, mollis, unilocularis, laciniis rudibus coronata, collo coarctata.

Sem. numeroſa, oblonga, hirta, undique calyci adnata.

Obs. Pericarpii calyx *baccam mentitur*. *Appendices calycinæ in ſpontaneis, quam in cultis, conſtantiores obſervantur.*

Abb. 529. Typisierende Beschreibung der Pflanzengattung der Rosen (Rosa) *in Bezug auf sechs standardisiert unterschiedene Pflanzenteile: Kelch (Calyx), Krone (Corolla), Staubblätter (Stamina), Stempel (Pistill), Fruchthülle (Perikarp) und Samen (Semen). Die Merkmale dieser Teile werden insbesondere nach den »vier Verschiedenheiten« beschrieben: Anzahl, Gestalt, relative Größe und Lage (aus Linné, C. von (1737/54). Genera plantarum: 217).*

Natur als Versuche der Natur, den Menschen hervorzubringen, wertet. Die Formen der Natur, von den Steinen (!) über die Pflanzen bis zu den Tieren interpretiert Robinet als Variationen eines gemeinsamen Grundplans (»ils ont tous été concus & formés d'après un dessein unique dont ils sont des variations graduées à l'infini«).[26] Die Grundform, der gegenüber alle Dinge der Natur Abwandlungen darstellen, bezeichnet Robinet als *Modell* (»modele«), *originales Exemplar* (»exemplaire original«) oder, ebenso wie zuvor Buffon und Diderot, als *Prototyp* (»prototype«).[27]

In diese Richtung weist auch die Darstellung F. Vicq d'Azyrs aus dem Jahr 1786: Im Weg der Natur durch ihre verschiedenen Formen erscheine die Wirksamkeit eines primitiven und allgemeinen Modells (»la marche de la Nature, qui semble opérer toujours d'après un modele primitif et général«[28]), so dass nicht nur die Struktur verschiedener Tiere, sondern auch die ihrer inneren Organe nach einem Typus oder allgemeinen Modell geformt seien (»La Nature paroît donc suivre un type ou modele général«[29]).

Bei J.G. Herder wird der Typus zu einem inneren Prinzip der Natur, nach dem sie ihre lebenden und toten Formen gestaltet. Jede Gestalt enthalte ihren Typus als eine ihr innewohnende genetische Kraft. Diese »unsichtbare Kraft« werde »in einer ihr zugehörigen Masse sichtbar und muß, wie und woher es auch sei, den Typus ihrer Erscheinung in ihr selbst haben«.[30] Formen, die nicht einem Typus gemäß sind, könnten sich in der Natur nicht bilden.

In den meisten Entwürfen des 18. Jahrhunderts werden die Prototypen als die ersten Vertreter einer Gattung oder Art als durch eine Schöpfung hervorgebracht vorgestellt und haben insofern keine Vorfahren. Der Bezug auf Gottes Schöpfung ermöglicht auch eine Lösung des Problems, wie die Objektivität und klare Abgrenzbarkeit der Typen gesichert werden kann: Die Objektivität liegt im Plan Gottes. Allerdings ergibt sich trotzdem die Frage, mittels welcher operationalisierbaren Verfahren die Typen rekonstruiert werden können.

Goethe: Typus als Gestaltpotenzial

J.W. von Goethe schwebt ein Typus als ***Urpflanze*** bzw. als ***Urtier*** vor; letzteres stelle »den Begriff, die Idee des Tieres« dar, wie er um 1816 schreibt.[31] – Das Wort ›Urpflanze‹ verwendet Herder bereits 1776 (»Wer bildete nun die Urpflanzen, in denen Keime fürs ganze Geschlecht lagen?«[32]); bei Goethe findet es sich elf Jahre später.[33] Auch ›Urtier‹ ist schon vor Goethe in Gebrauch.[34] In einem spekulativen Gedanken entwirft J.G. Buhle 1804 ein Urtier als Urahnen aller Tiere: »[Es] entstand eine unendliche Zahl von Thieren aus einem einzigen Urthiere; eine unendliche Zahl von Geschöpfen, die aus dem Urgeschöpfe emanirten. Die organisirte Natur beruht auf einem einzigen Acte«.[35] Buhle ist es bezeichnenderweise auch, der in dem gleichen Werk den Begriff der ↑Selbstorganisation für die Biologie prägt.

L. Oken versteht unter den »Urthieren« 1805 die »Bestandtheile« der »höheren Thiere«, und er denkt von ihnen, »daß sie bei der Schöpfung eben so allgemein und unvertilgbar entstanden, als Erde, Luft, und Wasser, daß sie, wie diese Elemente in ihrer Sphäre, Elemente in der organischen Welt sind, […] sie können daher in diesem weitern Sinne Urstoffe des Organischen heissen«.[36]

Sowohl Herder[37] als auch Kant (1790)[38] und Goethe (1796)[39] bezeichnen den Typus einer Gruppe von Organismen auch als ***Urbild***.[40] Der Terminus erscheint in seiner biologischen Bedeutung bereits 1772 als Übersetzung von Buffons *prototype*.[41] Gemeint ist damit nicht ein genealogischer Vorfahre von einander ähnlichen Organismen, sondern einen ihnen gemeinsames Grundmuster im Körperbau. Zwar spricht Goethe wiederholt von dem *allen* Tieren gemeinsamen Typus, in der Praxis seiner morphologischen Studien sind es aber meist allein die Wirbeltiere, die er auf ihre Gemeinsamkeiten hin näher untersucht. Einen gemeinsamen Typus für Wirbeltiere und Insekten nimmt er allein insofern an, als sie in die drei Teile von »Haupt«, »Mittel- und Hinterteil« gegliedert werden können.[42]

Goethes Vorstellung des anatomischen Typus der Tiere enthält in seinen Worten von 1795 einen Vorschlag »zu einem allgemeinen Bilde, worin die Gestalten sämtlicher Tiere, der Möglichkeit nach, enthalten wären und wornach man jedes Tier in einer gewissen Ordnung beschriebe«.[43] Ausführlicher formuliert Goethe in der nachgelassenen Arbeit ›Versuch über die Gestalt der Thiere‹ (ca. 1790): »Wie nun aber [...] die Wissenschaft auf einmal zur Konsistenz gelangt, ein allgemeiner Leitfaden durch das Labyrinth der Gestalten gegeben ein allgemeines Fachwerk, worin jede einzelne Beobachtung zum allgemeinen Gebrauch niedergelegt werden könne, aufzubauen wäre, scheint mir der Weg zu sein wenn ein allgemeiner Typus, ein allgemeines Schema ausgearbeitet und aufgestellt würde, welchem sowohl Menschen als Tiere untergeordnet blieben, mit dem die Klassen, die Geschlechter und Gattungen verglichen, wornach sie beurteilt würden«.[44]

Goethe zielt also auf die Formulierung eines *Bauplans* (s.u.) der Organismen, eines idealisierten Modells für die räumliche Anordnung der Körperteile, eines Schemas der relativen Lageverhältnisse seiner Körperteile. Ein solcher Typus ist für Goethe allerdings kein starres Schema im Sinne eines idealen Bauplans, sondern etwas Anschauliches, das das Potenzial eines realen Prozesses der Gestaltänderung beschreiben kann. Das Urbild der Pflanze und des Tieres darf dabei nicht als gemeinsamer Vorfahre aller Pflanzen bzw. Tiere vorgestellt werden, sondern spielt eher die Rolle einer platonischen Idee als Grundmuster einer Vielfalt von Erscheinungen (Meyer 1934: »Goethe würde zweifellos entsetzt gewesen sein, wenn man ihm eine primitive Alge mit der Frage vorgelegt hätte, ob das nicht die von ihm gesuchte Urpflanze sei. Goethe war Platoniker und deshalb idealistischer Morphologe und Typologe, beileibe kein Prädarwinist«[45]). Allerdings legt Goethe doch selbst Wert darauf, dass die Urpflanze keine reine Idee ist, sondern ein Gegenstand der Erfahrung, den er mit seinen Augen sehen kann, wie er es im ersten Zusammentreffen mit dem »Kantianer« Schiller (1794) formulierte (autobiografisch von Goethe 1817 als ›Glückliches Ereignis‹ festgehalten). Fraglich ist allein, ob Goethe die Urpflanze sich als einzelnen Organismus, der in der Natur zu finden ist, vorstellte oder ob er sie nicht vielmehr in der Mannigfaltigkeit der realen Pflanzen verwirklicht sah. In jedem Fall unterscheidet die Betonung der Sinnlichkeit als Erkenntnisquelle Goethe von einem echten Platoniker.

Bei den Pflanzen bemüht sich Goethe insbesondere um eine Rückführung der Vielfalt der Blattformen auf eine gemeinsame Grundform. Der Typus dieses

Blattes ist dabei eine theoretische Konstruktion, die aber zugleich anschaulich sein soll.[46] Den Typus schlägt Goethe als eine »Norm« vor, an der man die Teile »prüfen« könne; das »allgemeine Bild« werde auf eine *genetische Weise* (die aber doch keine genealogische Weise meint) von der Vielfalt der Formen abgezogen: »Die Idee muß über dem Ganzen walten und auf eine genetische Weise das allgemeine Bild abziehen«.[47]

Ambivalent bleibt Goethes Einschätzung in Bezug auf den empirischen Status des Typus. In seinen anfänglichen Studien betrachtet er ihn als reale Einheit in der Natur und macht sich auf seinen Reisen auf die Suche nach ihm; später, u.a. unter dem Einfluss Schillers, nimmt er davon Abstand, ihn als Erscheinung in der Natur selbst nachzuweisen und betrachtet ihn als ideale Referenz, als Ausdruck der Gesetzlichkeit der organischen Natur. Er behält aber seine ambivalente methodologische Position, wenn er 1795 formuliert, man könne den Typus und seine Variationen »teils aus dem Begriff, teils aus der Erfahrung herleiten und abstrahieren«.[48]

Bemerkenswert für den goetheanischen Typusbegriff ist in erster Linie, dass er nicht allein eine statische Figur bezeichnet, sondern ihm eine dynamische Komponente zukommt. Goethe erkennt eine große »Schwierigkeit den Typus einer ganzen Klasse im allgemeinen festzusetzen so daß er auf jedes Geschlecht und jede specie passe«; er beschreibt den Typus daher als einen wandelbaren »Proteus«.[49] Um den dynamischen Charakter zum Ausdruck zu bringen, wird der Typus von Goethe als eine Art Kraft vorgestellt, die ihre eigene Materialisierung bewirkt.[50] Er zielt mit seinem Typusbegriff damit nicht auf eine Separierung einzelner Formen, sondern gerade auf eine Darstellung der Kontinuität der Formen; die von ihm beschriebene Natur ist ein beständig sich wandelndes Kontinuum von Gestalten.[51] A. Meyer führt daher 1963 im Anschluss an Goethe und den Botaniker W. Troll den Begriff des ***dynamischen Typus*** ein. Das Typische kann sich danach über verschiedene Formen hinweg in einer Gestaltbewegung entfalten. Der dynamische Typus bildet nach Meyer »das methodische Prinzip, Gestalten in ihrer geschichtlich gewordenen Ganzheitlichkeit zu beschreiben«.[52] Troll spricht in diesem Sinne bereits 1928 davon, der Typus entfalte sich in der Zeit, in dem die Formenmannigfaltigkeit nicht »zentrisch«, sondern »entlang einer Linie geeint« erscheine; der »Formenkreis« werde ersetzt durch das Bild der »morphologischen Reihe« (vgl. Abb. 533).[53]

Bei Goethe zeigt sich der Versuch, das Dynamische der Natur in Sprache zu bringen, auch daran, dass er sich keiner starren Terminologie bedient, sondern in einem »Variationsstil« (Pörksen 1986)[54] verschiedene Wörter für die gleiche Erscheinung verwendet. Die Sprache wird als Instrument der Annäherung an die Sache aus verschiedener Perspektive eingesetzt. Dieses Verfahren der »Synonymenvariation« und der »Vermeidung des prägnanten Wortes«[55], ein die Sache offen haltender Sprachgebrauch, dient Goethe auch dazu, den Namen und Begriff nicht mit der Sache selbst zu verwechseln, eine Gefahr, die er selbst formuliert: »wie schwer ist es, das Zeichen nicht an die Stelle der Sache zu setzen, das Wesen immer lebendig vor sich zu haben und es nicht durch das Wort zu töten«.[56]

In seinen morphologischen Schriften wird das Konzept einer Urform bei Goethe zunehmend in die Metamorphosenlehre integriert oder sogar durch diese ersetzt. So erscheint der Ausdruck ›Urpflanze‹ in Goethes ›Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären‹ von 1790 überhaupt nicht mehr.[57] Die Urform bildet dann nicht mehr das Schema oder den Bauplan eines Verwandtschaftskreises, sondern repräsentiert die Möglichkeiten der Entwicklung einer organischen Grundform und kann daher als Mittel der Rekonstruktion der tatsächlichen Entwicklung dienen. Der Typus wird damit gleichsam verstanden als »Prozessgesamtheit« in dem Vorgang der Gestaltveränderung.[58] Der »Typ der Pflanze« könnte nach der Goetheschen Konzeption und in den Worten O. Breidbachs bestimmt werden als »das, was der Natur in der Pflanzenform möglich wäre«.[59] Der Typus werde konturiert durch die »sich erst in der Dynamik des Naturprozesses realisierende Möglichkeit«.[60]

Typus und Evolution

Anders als in ihrer späteren Entgegensetzung stehen die Typenlehren am Ende des 18. Jahrhunderts häufig in Verbindung mit Evolutionsvorstellungen. Besonders deutlich wird dies bei I. Kant, wenn er 1790 von der »Übereinkunft so vieler Thiergattungen in einem gewissen gemeinsamen Schema« sagt: »Diese Analogie der Formen, sofern sie bei aller Verschiedenheit einem gemeinschaftlichen Urbilde gemäß erzeugt zu sein scheinen, verstärkt die Vermuthung einer wirklichen Verwandtschaft derselben in der Erzeugung von einer gemeinschaftlichen Urmutter durch die stufenartige Annäherung einer Thiergattung zur andern, von derjenigen an, in welcher das Princip der Zwecke am meisten bewährt zu sein scheint, nämlich dem Menschen, bis zum Polyp, von diesem sogar bis zu Moosen und Flechten und endlich zu der niedrigsten uns merklichen Stufe der Natur, zur rohen Materie«.[61] Hier wird der gemeinsame Typus des Baus

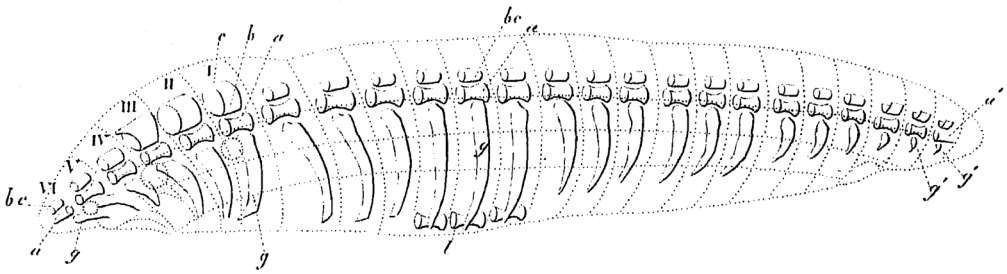


Abb. 530. Bauplan des Knochengerüsts eines Wirbeltiers (aus Carus, C.G. (1828). Von den Ur-Theilen des Knochen- und Schalengerüstes: Tab. IV, Fig. 1).

vieler Organismen als Argument für ihre genealogische Verwandtschaft genommen – die spätere Polarisierung von zeitlosem Typus und vergänglicher Form in der Evolution erscheint hier noch nicht.

Typen als Differenzschemata

Während bei dem vergleichenden Anatomen L.J.M. Daubenton Typen allein auf der Ebene von Arten bestimmt und die höheren taxonomischen Kategorien (wie meist von Buffon) als Erfindungen abgetan werden, bemüht sich G. Cuvier darum, auch auf höheren Ebenen der Systematik Typen zu identifizieren. Diese Typen sind aber wiederum nicht so allgemein, wie sie im 18. Jahrhundert als gemeinsames Schema für alle Tiere verstanden wurden, sondern bilden durchaus Differenzschemata, d.h. Modelle, die die Unterscheidung von Grundmustern im Bau der Organismen ermöglichen.[62] Cuvier versucht dies auf der Grundlage der Einteilung der Organismen nach ihren Unterschieden in einzelnen Funktionssystemen. Priorität für die taxonomische Einteilung sollen dabei solche Funktionssysteme haben, die am weitesten verbreitet sind und die geringste Variation zeigen. Nach Cuviers Auffassung ist dies das Nervensystem, dessen vier Typen daher an der Basis seiner Einteilung des Tierreichs in die vier von ihm unterschiedenen Äste (»embranchements«) stehen: Vertebrata, Mollusca, Articulata und Radiata (↑Taxonomie: Tab. 276). Mit der Nebenordnung von vier Typen löst sich Cuvier von der alten streng vertikalen Anordnung der Lebensformen in der »Kette der Wesen« (↑Hierarchie).

Innerhalb dieser Typen können andere Typisierungen auf der Grundlage anderer Funktionssysteme erfolgen. Das von ihm beobachtete Zusammenstimmen (»convenance«) der Teile in dem Ganzen eines Organismus ermöglicht es Cuvier, »Gesetze der Form« aufzustellen, die seiner berühmten Methode der Rekonstruktion des Baus eines ganzen Tieres aus der Kenntnis eines einzigen Knochens zugrunde liegen.[63]

Statt der Bezeichnung ›embranchement‹ wird 1816 von H.-M. D. de Blainville explizit der Begriff *Typus* vorgeschlagen (»Je me suis ensuite occupé de grouper les animaux d'après […] l'ensemble de leur organisation, en la considérant comme formant des Types pouvant offrir certaines anomalies pour un but déterminé«).[64] Blainville verfolgt damit das Ziel, natürliche Gruppen (»groupes naturels«) zu bilden, und berücksichtigt dabei verschiedene Organsysteme. In einer hierarchisch gegliederten Übersicht über alle ihm bekannten Tiere (»Tableau Analytique«) bilden die Typen lediglich eine Hierarchieebene: Das Reich der Tiere gliedert sich in drei Unterreiche, nämlich die Tiere mit einer bilateralen Symmetrie (»Sous-règnes Pairs ou Artiomorphes«), die Tiere mit einer radiären Symmetrie (»Sous-règne Rayonnes ou Actinomorphe«) und die unregelmäßig geformten Tiere (»Sous-règne Sans forme régulière ou Hétéromorphe«). Nur für das erste Unterreich gibt Blainville Typen an, nämlich die beiden Typen der Vertebraten (»Type I Vertèbrés ou Ostéozoaires«) und Invertebraten (»Type II Invertébrès ou Anostéozoaires«).[65] In einer anderen Übersicht bezeichnet Blainville auch die beiden ersten der zuvor den Unterreichen zugeordneten Gruppen als ›Typen‹.[66] Die Typen untergliedert Blainville auf der nächsten Hierarchieebene in Untertypen (»Sous-types«).

Geoffroy St. Hilaire: Einheit des Plans

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts werden die Vorstellungen von der Einheit des Plans aller Lebewesen in der Theorie É. Geoffroy Saint-Hilaires besonders populär. Bereits 1796 behauptet er, die Natur habe sich selbst in gewisse Grenzen eingeschlossen und postuliert einen ***einzigen Plan*** für alle Lebewesen: »la nature s'est renfermée dans de certains limites, et n'a formé tous les êtres vivans que sur un plan unique, essentiellement le même dans son principe«.[67] Diese Sicht baut Geoffroy in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts zu einem Forschungsprgrogramm

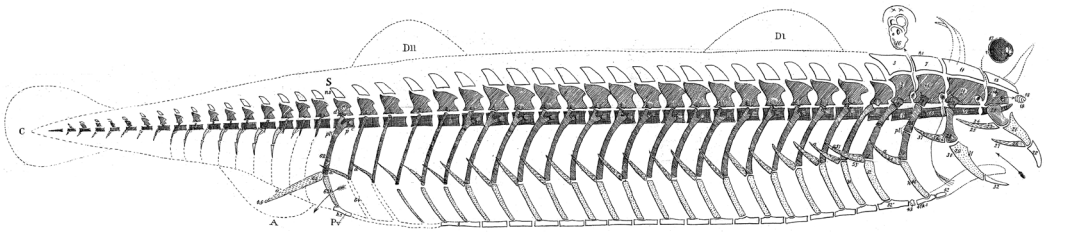


Abb. 531. Der »Archetypus« des Wirbeltierskeletts: »ideal pattern or archetype of the vertebrate endoskeleton, as shown in a side view of the series of typical segments or ›vertebrae‹ of which it is composed« (aus Owen, R. (1848). On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton: pl. 2, fig. 1).

aus und sammelt Belege für die ↑Homologie (die er ›Analogie‹ nennt) von Teilen bei Tieren sehr unterschiedlicher Gestalt.

Den Ausgangspunkt von Geoffroys empirischen Untersuchungen bildet seine Sammlung von Fischen, die er während einer mehrjährigen Forschungsreise nach Ägypten aufbaut. In der Beschreibung des Knochenbaus der Fische sieht sich Geoffroy mit dem Problem konfrontiert, solchen Knochen einen Namen zu geben, die keine Entsprechung bei Vertretern anderer Wirbeltierklassen haben – in dieser Situation ist er aber trotzdem bemüht, Analogien herzustellen.[68] Dabei entwickelt Geoffroy eine strikt morphologische Methode, die von der relativen Lage der Knochen zu einander ausgeht und insbesondere ihre jeweilige Funktion unberücksichtigt lässt.[69] In seiner ›Anatomie philosophique‹ von 1818 bezeichnet Geoffroy den Grundsatz seines Vorgehens als das *Prinzip der Einheit der organischen Komposition* (»principe de l'unité de composition organique pour tous les animaux vertébrés«[70]; 1820: »l'unité de composition«[71]).

Später weitet er dieses Prinzip auf den Vergleich der Wirbeltiere mit anderen Tiergruppen wie den Insekten und Weichtieren aus und gerät damit in Widerspruch zur Lehrmeinung, wie sie von Cuvier vertreten wird, der zufolge die großen taxonomischen Gruppen unterschiedliche Baupläne aufweisen.[72] In dem später allgemein bekannt gewordenen »Akademiestreit« nimmt Geoffroy einen gemeinsamen Typus für die vier von Cuvier unterschiedenen Grundtypen von Tieren an.[73]

Mit der Anerkennung der Zellenlehre seit Mitte der 1830er Jahre wird ein allgemeiner Typus für alle Lebewesen nicht auf anatomisch-morphologischer, sondern auf zytologischer Ebene formuliert. H. Dutrochet konstatiert bereits 1837 eine erstaunliche Einförmigkeit des Plans (»admirable uniformité de plan«) auf der Ebene der Zellen bei Pflanzen und Tieren.[74]

Archetypus

In den Bemühungen der Rückführung der anatomischen Gestalt von Organismen verschiedener Arten spielt in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts das Konzept des ***Archetypus*** eine wichtige Rolle. Das Wort geht auf antike Autoren zurück. Es wird u.a. von Cicero[75] und Plinius[76] verwendet, um ein Original oder Vorbild für eine später kopierte und vervielfältigte Schrift oder Plastik zu bezeichnen. Mit R. Descartes, J. Locke und D. Hume erlangt es eine erkenntnistheoretische Bedeutung im Sinne von etwas, das einer Vorstellung oder Empfindung korrespondiert, ein Muster oder (externes) Modell. Innerhalb der Biologie exponiert zuerst A. von Haller das Wort, indem er 1766 annimmt, dass die bereits im Keim jedes Lebewesens vorliegende präformierte Gestalt als ihr »Archetypus« von Gott geschaffen wurde (»in primævo fetus archetypo «).[77]

Zu einem biologischen Terminus wird ›Archetypus‹ aber erst in der vergleichenden Anatomie seit Mitte der 1840er Jahre. Als erster verwendet ihn J. Maclise 1846 in diesem Kontext.[78] Maclise versteht unter dem Archetyp eine Einheit (»Unity«) oder komplexe Struktur, aus der durch Abänderung oder Verminderung (»metamorphosis or subtraction«) einfacher gebaute Strukturen abgeleitet werden können.[79] Komplexe Knochengerüste, insbesondere das des Menschen, kommen dem Archetyp damit näher als einfacher strukturierte.

Besonders bekannt wird das Konzept des Archetyps in der Biologie aber erst durch R. Owen, der damit die hypothetische ideale Form eines Wirbeltierskeletts bezeichnet, von dem alle anderen Formen dieser Verwandtschaftsgruppe abgeleitet werden können. Anders als bei Maclise, mit dem Owen in einen Prioritätsstreit über die Einführung des Begriffs gerät, bezeichnet das Wort bei Owen den Bauplan eines einfach strukturierten Organismus einer taxonomischen Gruppe. Owens Archetyp der Wirbeltiere von 1848 (vgl. Abb. 531)[80] ähnelt z.B. dem Skelett

des 1844 beschriebenen Lanzettfischchens (*Amphioxus lanceolatus*), einem der am einfachsten gebauten Chordatiere. Owens Abbildung des Wirbeltierarchetyps, die im Wesentlichen eine Abfolge von Wirbeln darstellt, hat ihre sachlichen und gestalterischen Vorgänger bei Arbeiten deutscher Naturphilosophen: L. Oken schreibt 1811 zu der Grundform der Wirbeltiere: »Das ganze Knochensystem ist nichts als ein wiederholter Wirbel«[81], und C.G. Carus gibt 1828 eine Abbildung des Wirbeltiertypus, die derjenigen Owens sehr ähnelt (vgl. Abb. 530)[82].

Bei seiner anfänglichen Einführung liefert Owen keine explizite Definition des Ausdrucks; später definiert er einen Archetyp als ideal ursprüngliches oder fundamentales Muster, auf dessen Grundlage eine natürliche Gruppe von Tieren oder System von Organen konstruiert und modifiziert wurde (»that ideal original or fundamental pattern on which a natural group of animals or system of organs has been constructed, and to modifications of which the various forms of such animals or organs may be referred«[83]).

Umstritten ist, inwiefern mit dem Archetyp eine idealistische platonische Form eingeführt ist, der keine reale Existenz zukommt, oder lediglich eine induktive Verallgemeinerung, die den Grundplan der Wirbeltiere wiedergibt.[84] Vieles spricht dafür, dass Owen selbst den Archetyp lediglich als eine heuristisch wertvolle Konstruktion konzipiert; an einer Stelle bezeichnet er ihn ausdrücklich als ›Kunstgriff‹ (»the artifice of an archetype vertebrate animal«).[85] Der Archetyp enthält insofern keine essenzialistische Festlegung einer taxonomischen Gruppe, sondern dient lediglich als Modell oder Hilfsmittel zur Ordnung der Formen (Owen: »[t]o demonstrate the evidence of the community of organisation«[86]). Eindeutig ist C. Darwin in der Frage nach dem ontologischen Status des Archetyps: Er notiert am Ende seiner Ausgabe von Owens Buch, dass er den Archetyp als mehr sieht als ideal (»more than ideal«); für ihn stellt er eine »reale Repräsentation« eines tatsächlich einmal lebenden Tieres dar: »the parent of its class«.[87]

Darwin und die Folgen

Der rein morphologische Typusbegriff gerät mit Darwins Abstammungslehre in die Kritik. Für Darwin stellt die Abstammung die einzige sichere Ursache für organische Ähnlichkeiten dar (»the only certainly known cause of similarity in organic beings«).[88] Auch die klassische Typenlehre ist für Darwin daher durch die Abstammungslehre zu fundieren: »On my theory, unity of type is explained by unity of descent«.[89] In der Rekapitulation am Ende des ›Origin of Species‹ streicht er dies noch einmal deutlich heraus: »The real affinities of all organic beings, in contradistinction to their adaptive resemblances, are due to inheritance or community of descent. The Natural System is a genealogical arrangement«.[90] Darwin postuliert hier, dass alle Pflanzen und Tiere von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, den er ihren *Prototyp* nennt.[91]

Besonders deutlich wird der durch Darwin ausgelöste Wandel im Verständnis des Typusbegriffs in den ›Grundzügen der vergleichenden Anatomie‹ des Anatomen C. Gegenbaur: In der ersten Auflage von 1859 spricht dieser zwar von den »verwandtschaftlichen Beziehungen«[92], die zwischen den Organismen gleichen Typs bestehen. Wie eine Grafik Gegenbaurs dazu deutlich macht, ist damit aber weniger eine genealogische Abstammung im Sinne eines sich sukzessive verzweigenden Baums gemeint als ein auf morphologischer Ähnlichkeit und Bauplantypen beruhendes Netz von Beziehungen. In der zweiten Auflage von 1870 ist dann aber ausdrücklich von einem »Stammbaum«[93] die Rede (und auch die Grafik ändert sich zu einem Baum: ↑Phylogenese: Abb. 390). Gegenbauer formuliert jetzt, jeder Typus »begreife« eine »Summe durch genealogische Beziehungen d.h. durch Abstammung unter einander verwandter Organismen«.[94]

›Typus‹ in der »idealistischen Morphologie«

Von Seiten der sich als zentrales Paradigma der Biologie durchsetzenden Evolutionstheorie unterliegt der Begriff des Typus einer anhaltenden Kritik und wird als irreführendes Erbe einer *idealistischen Morphologie* (↑Morphologie) abgetan. Im Anschluss an Darwin wird versucht, die »idealistischen«, nicht als objektiv geltenden Bestimmungen des Begriffs durch den Bezug auf das historische Konzept einer *Stammart* (↑Phylogenese) zu ersetzen.

Von entwicklungsbiologischer Seite macht in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts schon K.E. von Baer deutlich, dass der Grund für die Ähnlichkeit der Organismen nicht in ihrer gemeinsamen Abstammung liegen müsse, sondern auf die Ähnlichkeit der in ihnen wirksamen Kräfte zurückzuführen sei: »man suche das Schaffende in jedem Organismus«.[95] Den Begriff des Typus führt von Baer in der Konsequenz als ein rein morphologisches Konzept ein, indem er 1826-27 bestimmt, die »Art der Verbindung der Theile ist das, was wir den *Typus* nennen«.[96]

Vor dem Hintergrund einer angestrebten nichtphylogenetischen Klassifikation wird die Kennzeichnung des Typus als »idealistisch« nicht als Disqualifizierung des Begriffs empfunden. Besonders in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts dient seine Erläuterung als »idealistische Abstraktion« gerade

als eine Verteidigung.[97] Die sich in idealistischer Tradition sehende vergleichende Anatomie in Deutschland (und der Schweiz) versteht den Typus als ein morphologisch-deskriptives Konzept, das auf anderer methodologischer Basis steht als physiologisch-ätiologische Untersuchungen. Der Typus soll allein durch die Methode der Vergleichung der Formen konzipiert werden und eine »rein ideelle Beziehung« (Naef 1917) darstellen.[98] Der vergleichenden und abstrahierenden Betrachtung wird dabei ein *morphologisches Primat* (Naef 1919)[99] gegenüber der historischen Analyse eingeräumt: Erst nach und mittels der morphologischen Vergleichung der Formen könne der verwandtschaftliche Stammbaum aufgestellt werden.

In seiner grundlegenden Monografie zur idealistischen Morphologie von 1919 definiert A. Naef den Typusbegriff wie folgt: »Der Typus ist […] diejenige gedachte (aber durchaus naturmögliche Form), von der sich eine Mehrheit von typisch ähnlichen auf dem nächsten Wege, d.h. durch die einfachsten und kürzesten Metamorphosen ableiten läßt«.[100] Eine »typische Ähnlichkeit« besteht dabei »zwischen komplexen Naturdingen, wenn dieselben sich in unserer Vorstellung durch stufenweise Abänderung aus einer gemeinsamen Urform (dem ›Typus‹) entstanden denken (›ableiten‹) lassen«.[101] Der Typus wird also über ein Sparsamkeitsprinzip, das Prinzip der geringsten Anzahl von Transformationsschritten von der idealen Grundform zu ihren Varianten, den realen Naturdingen, eingeführt. Dem Grundgedanken nach kann diese Definition als ein Vorläufer der Kladistik gelten (↑Systematik). Es wird dabei eine Klassifikation nach Ähnlichkeit, aber (im Unterschied zur phylogenetischen Systematik) nicht unbedingt nach den Verhältnissen der Abstammung angestrebt. Den Typus selbst bestimmt Naef als »eine bloß gedachte Form, die *Idee* eines Naturwesens«.[102] Der »ideale Typus« repräsentiere »ein möglichst vollständiges, mögliches, wenn auch nur vorgestelltes Naturwesen, welches die zugehörige Gruppe oder systematische Einheit in hohem Maße charakterisiert und weitgehend determiniert, ohne ihr jedoch einen gewissen Spielraum zu nehmen«.[103]

E. Dacqué postuliert 1921 Typen auf der Ebene von Arten. Er bestimmt sie als »den wirklichen Formen zugrunde liegende, in ihnen realisierte Artpotenzen«.[104] Sie seien nicht nur als Abstraktionen aus den konkreten Formen zu verstehen, sondern seien vielmehr »letzte genotypische Realitäten und Potenzen jenseits des Gegenständlich-Phänotypischen«.[105] Als »gegebene Grundformen« seien die Typen nicht phylogenetisch als »Fortschritt oder Entwicklungsprodukt zu verstehen«, denn sie würden nur »ideell ineinander überleiten«.[106]

Abb. 532. »Urtypische Gesamterscheinung eines höheren Säugetieres, d.h. der Placentalia«. Vorgestellt wird der Typus hier als die Erscheinung eines Lebewesens, das in der Vergangenheit einmal real in Raum und Zeit existiert hat und das ein Vorfahre heute lebender Organismen ist, die zusammen eine monophyletische taxonomische Gruppe bilden: »Zeit: Obere Kreide. Umgebung: Gebüsch und Wald vorwiegend aus Angiospermen. Charakter: Sehr bewegliches, kletterfähiges Tier mit hoher, konstanter Temperatur. Dicht behaart. Hornschuppen nur noch in verkümmertem Zustande auf dem Rücken, am Schwanz aber noch dicht geschlossen, mit Ausnahme von Wurzel und Spitze, wo die Behaarung überwiegt« (aus Naef, A. (1931). Phylogenie der Tiere. In: Baur, E. & Hartmann, M. (Hg.). Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. III/I: 24).

Aufbauend auf einem derartigen nicht-phylogenetisch gedachten Typusbegriff ließe sich eine Klassifikation von Organismen nach morphologisch-typologischen Kriterien durchführen; in ökologischer Perspektive wird dies im 20. Jahrhundert v.a. in einer Typologie von ↑Lebensformen versucht.[107]

Der Typusbegriff in der Evolutionstheorie

Trotz ihrer offenen Opposition gegenüber der »idealistischen Morphologie« kommt aber gerade die Evolutionstheorie nicht ohne einen Typusbegriff aus, ja die Transformation von Organismen im Laufe der Evolution ist überhaupt nur vor dem Hintergrund eines Denkens in Typen als Veränderung beschreibbar. Denn als Transformationstheorie ist die Evolutions-

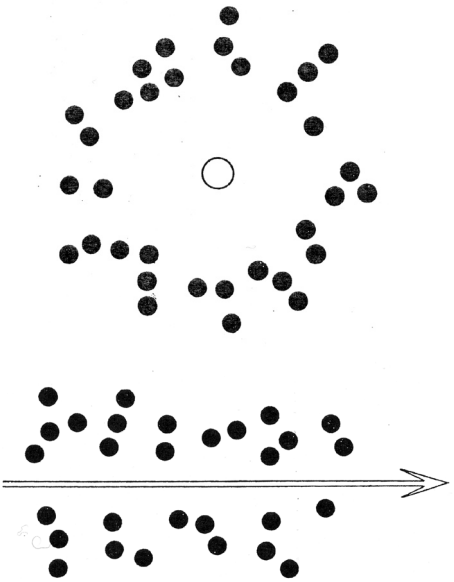


Abb. 533. »Der Typus inmitten seines ›Formenkreises‹« (oben) und die »gerichtete Entfaltung des Typus« (unten). In der oberen Grafik wird die »ältere Typusauffassung« veranschaulicht, nach der der Typus als »Mittelpunkt eines ›Formenkreises‹« erscheint. Nach diesem Modell bildet der Typus eine morphologische Abstraktion, die sich aus dem Mittelwert der Eigenschaftsverteilung von Mitgliedern einer Population ergibt. In der unteren Grafik hat der Typus eine »Translation« erfahren und wird zur »Linie mit bestimmter Richtung, welche den Entwicklungsgang angibt und etwa der Abstammungslinie der Deszendenztheorie entspricht«. Auch nach diesem Modell bezeichnet der Typus aber eine Abstraktion, weil die real existierenden Organismen (die »manifesten Einzelformen«) nicht auf der Linie des Typus liegen, sondern »nach Art einer Streuung neben ihr«. Deutlich wird in beiden Darstellungen die Vereinbarkeit der Variation der realen Formen mit dem typologischen Denken (aus Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte: 34f.).

theorie nur formulierbar, wenn sie die Veränderung von Organismen als Übergang von einem Typus zu einem anderen darstellt.[108] Folglich operiert auch das »Populationsdenken« der Evolutionsbiologie mit zumindest zeitweise als konstant gedachten Typen, von denen »Varianten« angegeben werden.[109]

Erklärt werden soll über die Evolutionstheorie die Veränderung der Größe einer Teilmenge von Individuen in einer Population, die darüber bestimmt ist, dass ihre Mitglieder (die Individuen) über eine gemeinsame Eigenschaft, ein *Merkmal* verfügen. Die Population wird also in Teilpopulationen zergliedert, die unter Zugrundelegung eines Merkmals gebildet werden: Die Teilpopulation, deren Mitglieder über das Merkmal verfügen, bildet in Bezug auf dieses Merkmal einen Typus.

Dieser evolutionsbiologische Typusbegriff, vertraut v.a. in dem Begriffspaar von ↑*Genotyp* und *Phänotyp*, ist aber offensichtlich ein anderer als der der (idealistischen) Morphologie. Während in der Evolutionstheorie Organismen über die Gemeinsamkeit eines Merkmals (z.B. rote oder weiße Blüten) in Typen klassifiziert werden, ist in der Morphologie mit dem Typus eine komplexe und stabile Gestalt gemeint, die nicht ohne weiteres in einen anderen Typ transformiert werden kann. Im Wandel der Verwendung des Typusbegriffs manifestiert sich also der Anspruch der Evolutionstheorie, den Übergang des einen (morphologischen) Typus in einen anderen über viele Zwischenstufen von (evolutionstheoretischen) Typen darstellbar zu machen.

Typen von Typen

Bei aller Kritik aus evolutionstheoretischer Sicht bleibt der Begriff des Typus doch in der Morphologie fest verankert. Der Zoologe A. Remane versteht den Typus 1952 als »Ausdruck einer begrifflich oder ideell geschauten Einheit, die eine Vielzahl in sich verschiedener Wesen überspannt«.[110] Zur Klärung des Konzeptes unterscheidet er 1948 vier Arten des Typus: Ein ***diagrammatischer Typus*** enthält eine Darstellung des Bauplans von Organismen, die in ihrer Gesamtorganisation, d.h. in allen ihren Organen, homolog zueinander sind. In einem ***generalisierten Typus*** ist das Gemeinsame von verwandten Organismen dargestellt, wobei alle Anpassungserscheinungen an besondere Lebensweisen vernachlässigt sind. Ein ***Zentraltypus*** kann für Organismen verschiedener Arten (oder Taxa höherer Rangstufe) angegeben werden, wenn sie sich in Reihen der Ähnlichkeit anordnen lassen, die um eine zentrale Gestalt herum kreisen (in dieser Bedeutung wird der Ausdruck schon im 19. Jahrhundert verwendet; Cassel 1810: »[die Palmen als der] Centraltypus [der Monocotyledonen]«[111]; Ratzel 1878: »Compositen […] weichen nicht so weit von einem Centraltypus ab, wie die Cäsalpinen oder Mimosen«[112]). Der ***systematische Typus*** schließlich bezeichnet die Stammform, aus der sich Organismen anderer Arten entwickelt haben (s.u.).[113]

Im Gegensatz zu den ersten beiden Typen enthalten ein Zentraltypus und ein systematischer Typus die Beschreibung der Merkmale einer einzelnen Organismenart und weisen damit eine erhöhte Objektivität auf. Allerdings können auch diese Konzepte »idealistisch«, d.h. als abstrakte Ordnungsschemata verstanden werden; so bemüht sich F. Michelis in

der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts darum, eine ***Zentralform*** für alle Pflanzen und Tiere zu finden. Für ihn bilden die Moose die Zentralform der Pflanzen und die Weichtiere die Zentralform der Tiere.[114]

Eine wichtige Rolle spielt der Begriff der Zentralform bereits im kunstwissenschaftlichen Diskurs der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts. J. Reynolds, der erste Vorsitzende der ›Royal Academy of Arts‹ in London, versucht es dabei auch, den Begriff für eine Beschreibung der Natur zu nutzen: In jeder Pflanzen- und Tierart lässt sich nach Reynolds' Darstellung von 1761 eine spezifische Form finden: »Every species of the animal as well as the vegetable creation may be said to have a fixed or determinate form towards which Nature is continually inclining, like various lines terminating in the center; or it may be compared to pendulums vibrating in different directions over one central point«.[115] Die zentrale Form ergibt sich nach Reynolds dabei aus der Häufigkeitsverteilung der Merkmale (»the central form […] is oftener found«[116]). Zehn Jahre später führt Reynolds in einer Rede vor den Studenten der Akademie weiter aus, in einer Art könnten zwar mehrere zentrale Formen vorkommen (»various central forms«), diese könnten aber wiederum zu einer höheren allgemeinen Form (»general form«) vereinigt werden. Alle diese Formen würden aber nicht ein Individuum repräsentieren, sondern eine Klasse (»class«) von Individuen; und diese Klasse werde durch Abstraktion gebildet (»the abstract of the various individual forms«). Das Ideal der Schönheit sieht Reynolds in der Form verwirklicht, die ausgehend von allen Mitgliedern einer Art entwickelt wurde (»that form which is taken from all«): »For perfect beauty in any species must combine all the characters which are beautiful in that species. It cannot consist in any one to the exclusion of the rest: no one, therefore, must be predominant, that no one may be deficient«.[117] Reynolds verbindet in seinem Diskurs also unmittelbar eine Analyse der Ordnung der Natur mit einer Betrachtung des ästhetischen Ideals.

Im späten 18. und 19. Jahrhundert greifen verschiedene Autoren diesen Begriff einer zentralen Form auf. Diskutiert wird er meist in Bezug auf den Menschen und meist als eine mehr oder weniger statistische Größe, die sich z.B. aus der Bildung eines Mittelwerts der verschiedenen »Rassen« ergeben soll (Anonymus 1865: »an average standard man – a central form of organization from which other races diverge and around which they cluster)«.[118]

Neben diesen spezifischen Typen werden in der vergleichenden Morphologie noch andere besondere Typen identifiziert; verbreitet sind v.a. die Konzepte des Gestalt-, Organisations-, Konstruktions- und Lebensformtyps (vgl. Tab. 280).[119]

Gestalttypus (Troll 1928)
»urbildliche Einheit«, »anschauliche Ganzheit« (Troll 1928, 88)

Organisationstypus (Troll 1928; Ritterbusch 1982)
»Einheit der Organisation«, »Grundriß«, »Schema«, »Diagramm«, von der Gestalt »abstrahiert« (Troll 1928, 88), »Homolog-Modell«: Typen, die auf Homologien, d.h. genealogischer Verwandtschaft basieren (Ritterbusch 1982, 140f.)

Konstruktionstypus (Ritterbusch 1982)
»Baugepräge«, »Analog-Modell«: Typen, die auf Analogie, d.h. Funktionsähnlichkeit basieren (Ritterbusch 1982, 140f.)

Lebensformtypus (Remane 1943)
»Organismen, die in Zusammenhang mit gleicher Lebensweise einen Komplex gleichartiger Strukturen aufweisen, so daß Rückschlüsse von der Struktur auf die Lebensweise möglich sind« (Remane 1943, 167).

Lebenszyklustypus (Hagemann 2005)
Typus des Lebenszyklus von Organismen einer Art, z.B. der »antithetische Generationswechsel bei Moosen und Farnen, in dem zwei morphologisch gänzlich verschiedene Organisationstypen – Haplont und Diplont – miteinander verbunden sind« (Hagemann 2005, 85).

Tab. 280. Typen biologischer Typen.

Typus als taxonomisches Referenzexemplar

Neben dem Begriff des Typus zur Bezeichnung eines abstrakten Schemas etabliert sich im 19. Jahrhundert ein weiterer Typusbegriff, der sich auf ein konkretes (meist totes) Individuum bezieht. W. Whewell grenzt in diesem Sinne 1840 den morphologischen Typus von einer logischen Klasse von Individuen ab. Der Typus ist demnach ein für eine Gruppe repräsentativer Organismus (oder eine Gruppe von Organismen, die repräsentativ ist für eine größere Gruppe): »A Type is an example of any class, for instance, a species of a genus, which is considered as eminently possessing the characters of the class«.[120] Entscheidend für den Typus sind nach Whewell seine repräsentativen Eigenschaften: »the type must be connected by many affinities with most of the others of its group; it must be near the center of the crowd, and not one of the stragglers«.[121] Der Typusbegriff wird von Whewell als zentrales Konzept für die natürliche Klassifikation von Organismen angesehen. Er grenzt die *Methode des Typus* (»Method of Type«) von der »Methode der Definition« ab und betrachtet es als wesentlichen Vorzug der ersten Methode, dass das

Holotype
A single specimen selected by the author of a species as its type, or the only specimen known at the time of description

Paratype
A specimen other than the holotype

Topotype
A specimen from the original locality

Metatype
A specimen compared by the author of the species with the [holo]type and determined by him as conspecific with it

Homotype
A specimen compared by another than the author of a species with the [holo]type and determined by him as conspecific with it

Syntype
One of two or more specimen upon which a species is based when no holotype has been selected (=cotype)

Lectotype
A syntype selected as a holotype

Allotype
A paratype of the opposite sex to the holotype

Monotype
The holotype of a species based on a single specimen

Plesiotype
A specimen upon which subsequent or additional description or figure is based

Neotype
A plesiotype selected to represent the holotype when the holotype is lost or destroyed

Morphotype
The type of the dimorphic form of a species

Androtype
Male type

Gynetype
Female Type

Tab. 281. Terminologischer Vorschlag zur Abgrenzung von Typen zur Bezeichnung von Individuen in der Taxonomie (nach Banks, N. & Caudell, A.N. (1912). The Entomological Code. A Code of Nomenclature for Use in Entomology: 14f.).

Kriterium der Klassifikation nicht willkürlich ausgewählt, sondern aus der Natur der Gegenstände selbst gewonnen ist.[122]

Später wird dieser Begriff des Typus im Sinne eines charakteristischen Repräsentanten einer Gruppe von Organismen auf ein Individuum bezogen, anhand dessen die Erstbeschreibung einer Art erfolgte und das zu Referenzzwecken meist in einem Museum aufbewahrt wird. O. Thomas legt 1893 besonderes Gewicht darauf, dass dieser Typus allein einen einzelnen Organismus (oder genauer: seinen konservierten Leichnam) bezeichnet: »A Type is a single specimen either unaccompanied by others at the same time of description, or else deliberately selected as such by the author out of a series«.[123] Bestimmt wird ein Typus in diesem Sinne nach der Logik des ostensiven Definierens.

Für ein solches Exemplar, auf dem die wissenschaftliche Beschreibung einer Art basiert, prägt C. Schuchert 1897 den Terminus ***Holotyp***: »A holotype in natural history is a particular individual deliberately selected by the author of a species, or it may be the only example of a species known at the time of original publication«[124] (Muttkowski 1911: »the single specimen on which a description should be based«[125]; Hemming 1950: »The single specimen designated or indicated as ›the type‹ by the original author at the time of the publication of the original description«[126]).

Ergänzend dazu prägt R.A. Muttkowski 1910 den Ausdruck ***Allotyp*** (»allotype«), um damit bei Arten mit ausgeprägtem Sexualdimorphismus (↑Polymorphismus) den Typ des anderen Geschlechts als das des Holotyps zu bezeichnen (»the sex not designated by the holotype«[127]).

Bestehen daneben noch weitere morphologische Typen innerhalb einer Art nebeneinander, schlägt C.T. Brues für diese das Wort ***Morphotyp*** (»morphotype«) vor: »the second form of a dimorphic sex«[128] (Frizzell 1933: »the type specimen of a different form of a dimorphic or polymorphic species«[129]). Eine davon abweichende Bedeutung gibt R. Zangerl 1948 dem Wort, indem er darunter allgemein den Bauplan eines Organismus eines Typs versteht, genauer die Summe der Merkmale, die einen Typus von Organismen charakterisiert, und zwar im Gegensatz zu dem umfassenderen *strukturellen Plan*.[130] C. Patterson fasst den Ausdruck schließlich 1982 als die Liste der ↑Homologien (d.h. der Synapomorphien; ↑Systematik) einer monophyletischen Gruppe.[131]

Bereits seit Ende des 17. Jahrhunderts wird neben dem Ausdruck ›Typus‹ für ein Belegexemplar einer Art im Englischen auch das Wort ***Specimen*** verwendet. Es wird besonders für Repräsentanten einer Art verwendet, die zwischen Naturforschern ausgetauscht werden (z.B. Insekten oder Herbarpflanzen). Bis ins 18. Jahrhunderts wird der Ausdruck meist im Sinne von »Probe« verwendet, die eine ganze Reihe von Individuen umfasst (Anonymus 1669: »to send

over a Specimen of all Medicinal Herbs«[132]; Derham 1702: »Of the first Kind [of gnats] I never saw but one Species, which I have here enclosed sent you a Specimen of, marked (Nr. 2. Lr.b.)«[133]; Bosman 1705: »I have sent you herewith, as a Specimen, a Boxful, containing above a hundred of the most rare Species of [insects]«[134]). Eindeutig zur Bezeichnung eines Individuums wird der Ausdruck erst seit Mitte des 18. Jahrhunderts verwendet (Klein 1747: »I could not easily count the Number of Legs, because, having but one Specimen, I was loth to destroy it«[135]). Ähnlich wie ›Typus‹ transportiert auch ›Specimen‹ eine typologische Konnotation, obwohl es sich seit dem 18. Jahrhundert meist auf nur ein Individuum bezieht.

Niedergang des typologischen Denkens

In der heutigen Biologie sind typologische Vorstellungen durch das an der Evolution orientierte »Populationsdenken« (E. Mayr) zurückgedrängt (↑Population). Eine typologische Morphologie im Sinne Goethes, die noch bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts vereinzelte akademische Anerkennung findet (v.a. bei Troll in der Botanik sowie bei Naef und Portmann in der Zoologie)[136], wird danach kaum noch betrieben.

Insbesondere E. Mayr stellt seit Ende der 1950er Jahre das typologische Denken in direkte Opposition zu evolutionstheoretischen Vorstellungen (1959: »The assumptions of population thinking are diametrically opposed to those of the typologist. […] For the typologist, the type (*eidos*) is real and the variation an illusion, while for the populationist the type (average) is an abstraction and only the variation is real. No two ways of looking at nature could be more different«[137]). Das Denken in Typen hält Mayr also für ein großes Hindernis auf dem Weg zur Formulierung einer Evolutionstheorie, und seine Überwindung bilde daher die größte Revolution der Biologie (»the greatest conceptual revolution that has taken place in biology«).[138] Auch andere prominente Vertreter der synthetischen Theorie der Evolution schließen sich dieser Sicht an. So bringt 1961 G.G. Simpson das traditionelle typologische Denken in einen Gegensatz zu einem modernen dynamischen Evolutionsverständnis: »Typological theory is inextricably linked with philosophical idealism, which on pragmatic grounds (if no others) must be excluded from modern science. The concept of distinct and static patterns cannot meaningfully be applied to real groups of organisms, which are parts of an evolutionary continuum and which are always highly variable«.[139]

Fraglich ist allerdings, ob das Typuskonzept tatsächlich in Opposition zu einem evolutionstheoretischen Denken in Populationen steht. Denn manche der von Mayr mit dem Typuskonzept verbundenen Vorstellungen werden von den Anhängern des typologischen Denkens tatsächlich nicht vertreten[140]: So ist mit dem typologischen Denken nicht unbedingt ein »Fixismus« im Sinne der Behauptung der Unveränderlichkeit von Arten verbunden. Typologie (oder »Essenzialismus«) auf der einen Seite und »Fixismus« auf der anderen Seite betreffen im Grunde unterschiedliche Gegenstände: Das eine bezieht sich auf die Klassifikation natürlicher Gegenstände, das andere auf kausale Relationen (Amundson 2005: »Essentialism is a doctrine about natural kinds, not about the causal relations between these kinds. […] In contrast, species fixism is a doctrin about causal relations – the causal relation of *generation* between parents and offspring. Essentialism may entail that a dog cannot transform into a cat, but it cannot (by itself) entail that a dog cannot *give birth* to a cat«[141]). Anhänger eines typologischen (essenzialitischen) Denkens halten also lediglich daran fest, dass Arten wie Hunde und Katzen ihrem Wesen nach verschiedene Gegenstände sind, ohne damit aber zu bezweifeln, dass diese aufgrund eines evolutionären Prozesses in genealogischen Beziehungen zueinander stehen (durch einen gemeinsamen Vorfahren). Von manchen Vertretern des typologischen Denkens im 20. Jahrhundert, z.B. von W. Troll, wird der Typus ausdrücklich als dynamisch, d.h. veränderlich entworfen (vgl. Abb. 533). Nicht richtig ist es außerdem, den typologisch argumentierenden Biologen vorzuwerfen, sie würden individuelle Variationen nicht berücksichtigen. Das Aufstellen von Typen wird vielfach gerade als klassifikatorisches Instrument zur Beschreibung und Analyse der Variation von Individuen in Populationen verstanden (vgl. Abb. 533). Das Denken in Typen muss also nicht gegen ein Denken in Populationen und gegen die Evolutionstheorie gerichtet sein; gekennzeichnet ist es im Wesentlichen durch die These eines »Primates der Morphologie« (Schindewolf 1962)[142], nach der auch populationsorientierte Analysen in einem ersten Schritt Klassifikationen der vorhandenen (morphologischen) Mannigfaltigkeit (nach Typen) zu leisten haben.

Zu unterscheiden ist das Denken in Typen auch vom »Essenzialismus«. Beide kommen zwar darin überhein, Klassifikationsverfahren zu sein; typologische Klassifikationen können aber im Gegensatz zu essenzialistischen unscharfe Ränder haben. Denn für essenzialistische Ansätze gibt es wesentliche (essenzielle) Merkmale, die der Klassifikation zugrund liegen; typologische Klassifikationen bestehen dagegen in der Auszeichnung eines typischen Vertreters einer Gruppe (↑Systematik: Tab. 271; 272).

Eine Wiederbelebung typologischen Denkens wird in letzter Zeit von entwicklungsbiologischer Seite versucht. Es wird dabei die Forderung aufgestellt, eine vollständige Evolutionstheorie müsse auch die Stabilität von Organisationstypen erklären.[143] Die von der Evolutionstheorie ausgehende naturgeschichtliche und an der äußeren Anpassung orientierte Darstellung wird dabei als unzureichend empfunden, um die »Gesetze der Form«, die in der Morphogenese wirksam sind, systematisch zu erfassen.[144]

Die neueren typologischen Theorien verzichten darauf, den Typus quasi-normativ aufzuladen und ihn als den natürlichen Zustand einer Art oder eines höherstufigen Taxons auszuzeichnen. Sie vermeiden dadurch metaphysische Annahmen nach dem Modell des älteren Typusdenkens, die E. Sober 1980 als *natural state model* bezeichnet: die Postulierung von einigen Vertretern einer Gruppe als ›normal‹ oder ›natürlich‹ und anderen als ›anormal‹ oder ›unnatürlich‹[145]. Den neueren Vertretern des Typusbegriffs geht es vielmehr um eine Erklärung der langfristigen Stabilität bestimmter Bauplantypen. Als ein Typus erscheint dabei z.B. die Tetrapodenextremität, die über Hunderte von Jahrmillionen als eine in ihrem Aufbau weitgehend konservierte Struktur bewahrt wird. Der evolutionäre Entwicklungsbiologie G. Wagner ist 2007 der Auffassung, eine Erklärung für diese Stabilität einer Struktur könne nicht auf der Ebene von Selektions- und allgemein Populationsphänomenen gegeben werden, sondern müsse sich auf die Stabilität des Bauplans selbst beziehen: »entitites like the tetrapod limb transcend the limits of species and there can be no population genetic mechanism which lends cohesion to these entities«.[146] Die Robustheit des Bauplans kann nach einem bekannten Modell als ein *homöstatisches Merkmalscluster* (Boyd 1991: »homeostatic property cluster«[147]), d.h. als ein Gefüge von sich wechselseitig stabilisierenden Strukturen verstanden werden (↑Art). Im Sinne eines derartigen Gefüges sollen die Typen der evolutionären Entwicklungsbiologie als Hilfsmittel zur Erklärung des Verlaufs der Phylogenese dienen, die weitgehend unabhängig von Erkärungen über den Wert der Strukturen im Sinne von Anpassungen (an die Umwelt) Bestand haben (Lewens 2009: »developmental types […] enable the explanation of pathways of evolutionary change independently of adaptationist concerns about relative fitness«[148]).

Insgesamt kann die Geschichte der modernen Typusterminologie in der Biologie als der immer wieder neu einsetzende Versuch gelesen werden, das Abstrakt-Idealistische zu eliminieren und sich allein auf etwas Konkret-Gegebenes zu beziehen. Besonders deutlich wird dies an dem letzten Kandidaten der Typologie, dem *Grundmuster* (s.u.). Dieser Begriff soll – entgegen seinem Wortlaut – gerade keine Schematisierung bezeichnen, sondern einen konkreten, einmal existierenden Organismus bezeichnen.

Unter dem Einfluss der Evolutionstheorie und der Gentechnologie, die Übergangsformen zwischen den Typen suchen oder zu konstruieren in Aussicht stellen, kann allgemein ein *Typenschwund* in der Geschichte der Biologie der letzten 150 Jahre konstatiert werden. Mit dem technischen Potenzial der realen »Typenbildung« (in der Biotechnologie) schwindet die Möglichkeit der begrifflichen »Typensetzung« (in der Taxonomie). Oder, wie ein distanzierter Beobachter der Biologie 1963 bemerkt: »Wir dürfen aus dem Typenschwund auf einen Schwerpunktwechsel im menschlichen Geist schließen. Er ist verbunden mit immer tieferen Einstiegen in das Ungesonderte und seine Geheimnisse. Indem der Geist sich dabei den typenbildenden und typenträchtigen Mächten nähert, erleidet er nowendig Einbuße an seiner typensetzenden Gewalt« (E. Jünger).[149]

Typus und Biologie

Bei aller evolutionstheoretischen Kritik bleibt der Typusbegriff aber doch ein zumindest populäres Konzept. Für die Bemühungen zur Klassifikation der Vielfalt der Organismen erscheint der Begriff attraktiv, weil diese Vielfalt doch beschrieben werden kann als »diskontinuierliche Variation« (Bateson 1891)[150] oder »gruppenweise Anordnung bestimmter Merkmalsverteilungen« (Dobzhansky 1937)[151]. Vorteile gegenüber logischen Klassenbegriffen bietet das Konzept außerdem, weil es unscharfe Abgrenzungen ermöglicht: »Bei Typusbegriffen – im Gegensatz zu Gattungsbegriffen oder Klassenbegriffen – ist es nicht der Fall, dass Einzelgegenstände einfach unter sie fallen oder nicht unter sie fallen, sondern sie *entsprechen* ihnen mehr oder weniger gut. Jedes Element einer Klasse oder Menge ist genauso gut ein Element wie jedes andere; aber Individuen (›tokens‹) können ihren Typus besser oder schlechter instantiieren« (McLaughlin 2005).[152] Der Typusbegriff erscheint also geeignet, der Variation biologischer Gegenstände gerecht zu werden. Diese Gegenstände bilden eben nicht nur Elemente hierarchischer Systeme mit einander ausschließenden Mengen (wie sie als Ergebnis der Phylogenese entstehen: ↑Hierarchie: Abb. 208; Systematik: Abb. 503), sondern lassen sich auch in Ähnlichkeitsclustern ordnen.

Für die Wissenschaftstheorie der Biologie ist der Typusbegriff aber nicht allein im Hinblick auf klassifikatorische und morphologische Fragen von Bedeu-

tung. U. Krohs zeigt in seiner ›Theorie biologischer Theorien‹ (2004), dass wichtige Grundbegriffe der Biologie Bezüge zu typologischem Denken aufweisen. So lässt sich auch der fundamentale biologische Funktionsbegriff ausgehend von dem Typuskonzept bestimmen (↑Funktion): Funktionsträger sind demnach Teile eines Systems, die über Eigenschaften verfügen, die ihnen als Typ von etwas und nicht als jeweilige besondere Gegenstände (»token«) zukommen. Ein funktionaler Teil eines Organismus ist nach dieser Theorie ein typfixierter Teil, d.h. eine Komponente, wenn sie »als *token* ihres *types* und nicht lediglich wegen ihrer individuellen Eigenschaften Teil der Entität ist«.[153] Ein Herz beispielsweise sei nicht wegen seiner besonderen Eigenschaften als individueller Gegenstand ein Funktionsträger, sondern weil es über typische Eigenschaften verfüge, also solchen Eigenschaften, die konkreten Herzen typischerweise zukommen. Die *Typfixierung* der Merkmale eines Organismus erfolgt nach Krohs auf der Ebene der Genetik.

Bauplan

Das Wort ›Bauplan‹ erscheint seit Ende des 18. Jahrhunderts zunächst im außerbiologischen Kontext (Herder 1774: »Bauplan allmächtiger Weisheit«).[154] 1841 wird es in einer allgemeinen Enzyklopädie definiert als »Plan zu einem zu errichtenden Bauwerke, besteht in Grundrissen u. Ansichten des Baues von allen Seiten, Längen- u. Querdurchprofilen u. Situation«.[155]

Der Vergleich eines Plans eines Gebäudes mit einer Darstellung der Anordnung der Organe in einem Organismus wird bereits im 18. Jahrhundert gezogen; so spricht C. de Bonnet von einem *architektonischen Plan* (»plan d'Architecture«), um den Typus von Tieren zu bezeichnen.[156] Aber auch schon lange vorher, nämlich bevor sich der Begriff des ↑Organismus etabliert, wird zumindest implizit eine Parallele zwischen der Struktur eines Bauwerks und eines Organismus gezogen. So verwendet G. Bruno Ende des 16. Jahrhunderts Metaphern aus dem Bereich der Architektur, wenn er vom Körper eines Lebewesens spricht (»composizione d'uno animale«; »architettura«; »edificio«).[157]

Das deutsche Wort ›Bauplan‹ erscheint seit den 1840er Jahren in Bezug auf die organische Welt. J.N. von Ringseis gebraucht es 1841 noch nicht in vergleichend-anatomischer, sondern entwicklungsbiologischer Perspektive: »Daß, wenn auch bewußtlos, vollständige Vorbilder, der auszuführende Bauplan des nachher auszubildenden Körpers, in der vegetativen Seele vorhanden seyen, zeigt auch der ganze Entwicklungsprozeß«.[158] Bis zur Mitte des Jahrhunderts wird der Ausdruck aber selten verwendet (Brühl 1845: »Bauplan des Hinterhauptbeinkörpers«[159]; Steenstrup 1846: »die Einheit in dem Bauplan auch nahe stehender Formen«[160]; Schmidt 1849: »die Wirbelthiere […] stimmen überein in der architectonischen Anlage, in dem Bauplane ihrer Organisation, sie tragen alle das Gepräge eines gemeinsamen Typus, einer gemeinsamen Grundform«[161]).

Die später einschlägige morphologische Bedeutung des Wortes etabliert sich in den 1850er Jahren. H. von Helmholtz hält es 1853 für eine richtungsweisende Idee Goethes, »dass die Verschiedenheiten in dem anatomischen Bau der verschiedenen Thiere aufzufassen seien als Abänderungen eines gemeinsamen Bauplanes oder Typus, bedingt durch die verschiedenen Lebensweisen, Wohnorte, Nahrungsmittel«.[162] Der Ausdruck findet sich wenige Jahre später bei C. Gegenbaur im Kontext der vergleichenden Anatomie und wird weitgehend gleichbedeutend mit ›Grundtypus‹ oder ›Grundform‹ gebraucht.[163] K. Snell schreibt 1863: »Zu der Zeit dieser Organbildung war der Bauplan der menschlichen Knochen- und Gliederbildung schon entworfen. In dem Knochenbau aller Säugethiere ist dieser Bauplan streng enthalten.«[164]

E. Haeckel verwendet ›Bauplan‹ in seiner ›Generellen Morphologie‹ von 1866, wenn auch nur sehr vereinzelt[165]; sein meist gebrauchter entsprechender Terminus, den er wahrscheinlich von Bronn übernommen hat[166], lautet ***Grundform***. Dieses Wort erscheint am Ende des 18. Jahrhunderts in biologischen Schriften (Grohmann 1793 »[es] konnte doch nicht jedes [Elternteil], ob schon im Besitz der lebendigen Grundform des künftigen Geschöpfs, allein zeugen«[167]; Göden 1814: »organische Grundform; sie ist die Höchste, das Wesen im Organischen, das Innere im Organismus«[168]; von Uechtritz 1819: »Abweichungen von der Grundform (Pflanzenvarietäten)«[169]). In der Botanik zu Beginn des 20. Jahrhunderts werden unter den ›Grundformen‹ die »physiognomischen Haupttypen« von Pflanzen verstanden, die verschiedenen verwandtschaftlichen Gruppen angehören können (Du Rietz 1921).[170]

1874 identifiziert Haeckel den neuen Begriff des Bauplans, den er meist in Anführungszeichen setzt, mit dem älteren Begriff des Typus. Der Bauplan bestimme »die eigenthümliche Lagerung und Verbindung der constituirenden Organe«.[171] Jedem der sieben von Haeckel unterschiedenen Stämme des Tierreichs sei ein Bauplan und ein Typus eigen: »soviel Typen, soviel Phylen«.[172] Wenig später wird der

Begriff des Bauplans auch von anderen Zoologen und Botanikern verwendet.[173]

T. Boveri bezeichnet 1906 als ›Bauplan‹ die »stilistische Übereinstimmung« in der Anordnung der inneren Organe, wie sie z.B. bei Wal und Maus vorliegt; er grenzt diese Übereinstimmung von einer »funktionellen« Ähnlichkeit zwischen Hai und Wal ab, die sich aus einer ähnlichen Lebensweise ergebe.[174] In einem Handbuchartikel von 1914 stellt L. Rhumbler dar, dass es die Aufgabe eines Bauplans sei, die »Lagerung der Organe im Tierkörper, die Körperregionen, kurz das Anordnungsprinzip der unter sich unterscheidbaren Bestandteile des Tierkörpers und, soweit möglich, auch die zweckentsprechende Brauchbarkeit der betreffenden Lagerungsverhältnisse der Körperteile im Tierganzen anzugeben bezw. aufzuklären«.[175] Ein Bauplan dient danach also zur Darstellung sowohl der Lage- als auch der Funktionsverhältnisse der Teile in einem Körper. Als zentrale Elemente des Bauplans werden die Achsen- und Symmetrieverhältnisse eines Organismus angesehen, insgesamt alle diejenigen Aspekte, die von Haeckel 1866 zur *Promorphologie* (Grundformenlehre) gerechnet werden (↑Morphologie).

Einer der ersten Biologen, bei dem der Begriff des Bauplans eine wichtige theoretische Rolle erhält, ist J. von Uexküll. Nach von Uexküll werde das Aufstellen eines Bauplans »durch Vergleichung« ermöglicht; in ihm sei wesentlich das Muster der Anordnung der homologen Organe dargestellt. Von Uexküll versteht unter dem Begriff zweierlei: zum einen »die räumlich gegebene Anordnung der Teile in einem Ganzen«, zum anderen »den Betriebsplan einer Maschine und den Funktionsplan eines Lebewesens«.[176] Auch von Uexküll rechnet also nicht nur die räumlichen Verhältnisse zum Bauplan, sondern auch die funktionalen Beziehungen der Teile zueinander, ja man werde in einem Bauplan »auf den ersten Blick nur funktionelle Beziehungen erkennen können«.[177]

Ein Bauplan kann neben der Beschreibung der topografischen Relation der Teile eines Organismus zu einem Zeitpunkt auch die zeitliche Sequenz der Veränderung der Teile beinhalten. Meist wird ein Bauplan nicht für ein einzelnes Individuum, sondern für eine taxonomische Gruppe, z.B. eine Klasse oder einen Stamm aufgestellt. B. Rensch bezeichnet 1947 als ›Bauplan‹ in diesem Sinne kurz »die Merkmale einer höheren systematischen Einheit«.[178] Üblich ist es bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts, in Baupläne allein solche Merkmale anzugeben, die ↑Homologien darstellen. So stellt C. Gegenbaur 1859 fest, »dass homologe Bildungen von Organen nur innerhalb bestimmter grösserer Thierabtheilungen wahrzunehmen sind, woraus denn der gemeinsame Bauplan, der allen hieher zu rechnenden Wesen zugrunde gelegt ist, hervorleuchtet«.[179] Und bei von Uexküll heißt es 1920/28, ein Bauplan beschränke sich auf die Darstellung »der Anordnung homologer Organe«.[180] Im 20. Jahrhundert wird – im sachlichen Anschluss an diese älteren Auffassungen –, der Bauplan mit der Summe der homologen Merkmale eines Taxons identifiziert (Valentine 1986: »particular assemblages of homologous architectural and structural features«[181]).

Eine Definition des Artbauplans im Sinne einer durch Abstraktion gewonnenen organischen »Konstruktion« gibt W. Verraes 1981: »A species (specific-) Bauplan is a construction on a higher degree of abstraction than is used for the description of an individual. It is built up by features which are similar in Bauplan-stages [i.e., »the Bauplan of an organism at one moment (or a small period) of its life-time«] of different individuals. Thus, mere individual features are omitted, which implies that the specific Bauplan is not observed as such in any individual«.[182]

Die heutige Auffassung sieht in einem Bauplan eine idealisierte Darstellung der Anordnung der Teile eines Organismus, so wie sie typisch für die systematische Gruppe ist, zu der der Organismus gerechnet wird. Ein Bauplan enthält damit eine Beschreibung oder grafische Darstellung des Musters der homologen Merkmale einer Gruppe von Organismen (↑Homologie). Übereinstimmungen von Organismen in ihrem Bauplan bedeuten also nicht Ähnlichkeiten hinsichtlich der Funktionen der beschriebenen Teile, sondern allein eine Abstammungsverwandtschaft. Die Möglichkeit der Erstellung von Bauplänen beruht auf der hohen Konservierung von Strukturen im Laufe der Evolution trotz Wechsels ihrer Funktionen. Die von der Evolutionstheorie ausgehenden Ansätze verfolgen damit das Ziel, den Bauplan von seinem unsicheren Status einer bloßen Abstraktion mit unklarer objektiver Referenz zu befreien und ihn als eine Form mit realer Verkörperung zu verstehen, nämlich als Form, die sich aus Homologien, d.h. den realen Verwandtschaftsverhältnissen der Organismen ergibt.

Verbreitet ist es im Rahmen des neueren Ansatzes der evolutionären Entwicklungsbiologie (↑Entwicklung), einen Bauplan primär als eine entwicklungsbiologisch bedingt stabile Struktur zu verstehen. Im Zeithorizont der Evolution entstehen und vergehen Baupläne, über relativ lange Zeiträume sind sie aber aufgrund ihrer entwicklungsbiologischen Stabilität konstant: »The need is not to regard the Bauplan as the idealized, unchangeable abstraction of Geoffroy

but to treat it as a fundamental, structural, phylogenetic organization that is constantly being maintained and preserved because of how ontogeny is structured« (Hall 1999).[183]

Von nicht wenigen Evolutionsbiologen wird das Konzept des Bauplans aber ganz abgelehnt. M. Ghiselin argumentiert 2010, das Konzept sei eng mit der idealistischen Morphologie verbunden, insofern es auf eine essenzialistische Definition von Taxa bezogen sei. Im Rahmen einer evolutionstheoretischen Konzeption, in der alle taxonomische Kategorien Individuen darstellten und insofern als raum-zeitlich konkrete Einheiten und nicht über essenzielle Merkmale definiert werden könnten, sei das Konzept schlicht überflüssig: »when we are discussing taxonomic groups, which are individuals, not classes, there is no need whatsoever for a Bauplan that ›defines‹ a taxon. […] Der Bauplan ist ein Aberglaube«.[184]

Nach klassischer Auffassung entspricht jedem Stamm ein Bauplan (Haeckel 1874: »soviel Typen, soviel Phylen«; s.o.); zirkulär oder zumindest redundant wird die Bestimmung allerdings, wenn umgekehrt ein Stamm über das Vorhandensein eines einheitlichen Bauplans charakterisiert wird[185]. Manche Biologen sehen aber gerade in dem Vorliegen eines einheitlichen Bauplans einen Grund für die Realität, d.h. den nichtkonventionellen Charakter von Stämmen (Bromham 2003: »phyla represent a fundamental level of organization«).[186]

Die konkreten Abbildungen von Bauplänen, die sich in Lehrbüchern der Zoologie finden, beziehen sich oft nicht auf den taxonomischen Rang des Stamms, sondern den der »Klasse«. Baupläne werden also z.B. für die Gruppe der Schnecken, Kopffüßer, Insekten, Seeigel, Vögel oder Säugetiere dargestellt (vgl. Abb. 534), nicht aber für Weichtiere, Gliederfüßer, Stachelhäuter oder Chordatiere.

Der Bauplan als »constraint«

In Bezug auf die evolutionäre Entwicklung eines Organismus wird sein Bauplan oft als *Einschränkung* oder Kanalisierung eines Entwicklungspotenzials gesehen: Der Bauplan ermöglicht bestimmte evolutionäre Transformationen, macht aber gleichzeitig andere unmöglich. In diesem Sinne spricht

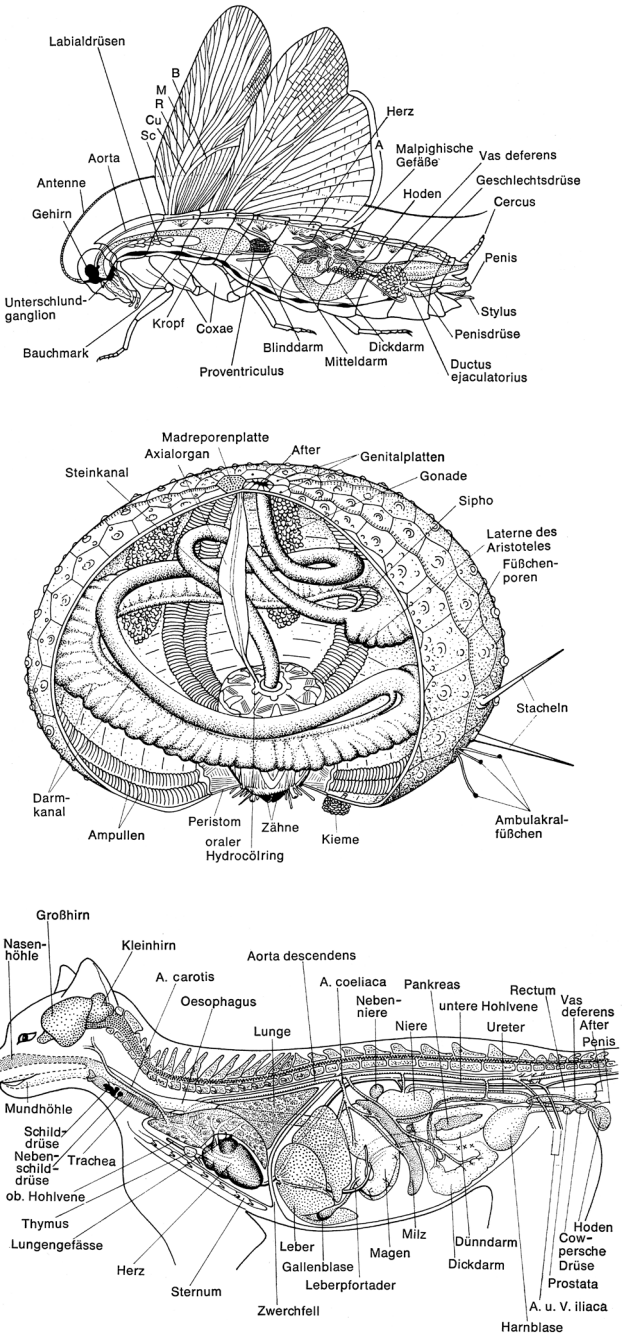


Abb. 534. Drei »Baupläne« von taxonomischen Gruppen (»Klassen«) der Metazoen, nämlich von Insekten, Seeigeln und Säugetieren (aus Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1972/81). Kurzes Lehrbuch der Zoologie (3. Aufl.): 413, 430, 485) (in der 1. und 2. Auflage sind die ersten beiden Abbildungen nicht enthalten).

B. Rensch 1947 von dem ***Entwicklungszwang***, der mit der »Organisation der Tierkörper« und den jeweiligen Umweltverhältnissen gegeben sei.[187] (In anderer Bedeutung, nämlich für einen allgemeinen Zwang zur Höherentwicklung erscheint der Ausdruck bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts, z.B. bei H. Planck 1905: »der Entwicklungszwang liege im Wesen der Materie«.[188])

In der englischsprachigen Literatur ist für die morphologische Bedeutung meist von ***constraints*** (»Einschränkungen«) die Rede.[189] Dieser Ausdruck wird seit Mitte der 1960er Jahre verwendet. P. Weiss gebraucht ihn 1967 im Zusammenhang mit Phänomenen der Selbstorganisation und erläutert ihn als Rahmen von integrierten Interdependenzen (»frame of integral interdependencies«).[190] Bei Prozessen der Selbstorganisation können nach Weiss aus Wechselwirkungen (»interactions«) wechselseitige Abhängigkeiten (»interdependencies«) entstehen (↑Wechselseitigkeit).[191] Frühe Interaktionen der Systemkomponenten legen also die spätere Entwicklung des Systems fest (»Through their results, dynamics modify the setting for subsequent dynamics. Dynamically created forms, if somehow consolidated, become moldes for the course of further activity«).[192]

Im entwicklungsbiologischen Zusammenhang wird ›constraints‹ 1985 definiert als eine Verschiebung in der Bildung von Phänotypen oder ihrer Variabilität, die durch die Struktur oder Dynamik des Entwicklungssystems bedingt ist (Maynard Smith et al. 1985: »A developmental constraint is a bias on the production of variant phenotypes or a limit of phenotypic variability caused by the structure, character, composition, or dynamics of the developmental system«).[193] Unterschieden werden kann zwischen *universalen constraints*, die für alle Organismen gelten und sich aus unveränderlichen physikalischen Gesetzen ergeben (z.B. den Hebelgesetzen), und *lokalen constraints*, die für einen bestimmten Bauplan eines Taxons von Organismen gilt. Bauplanmerkmale bilden eine Einschränkung für weitere Entwicklungen, weil sie in das komplexe Merkmalsgefüge des Organismus eingebettet sind, weil also die Merkmale in ihrer Bildung, Struktur und Funktion wechselseitig voneinander abhängen: Die Veränderung eines Merkmals würde eine Kaskade weiterer Veränderungen nach sich ziehen. *Constraints* werden in der Regel als Hemmnisse für Anpassungsprozesse durch Selektion verstaden, die Unterscheidung von *constraints* und Selektion ist aber nicht immer einfach. So kann die Selektion selbst in einigen Kontexten als *constraint* wirken, insofern sie eine Population auf ein lokales Optimum der Fitness festlegt und verhindert, dass ein benachbartes globales Optimum der Fitness erreicht wird (Maynard Smith et al. 1985: »Some constraints arise from the hill-climbing nature of the evolutionary processes underlying adaptation«).[194] Ein in der Evolution neu entstandenes Merkmal kann sich von einer isolierten zufälligen Veränderung allmählich zu einem Bauplanmerkmal entwickeln, indem die Ausbildung anderer Merkmale von ihm abhängig werden (Kaspar 1977: »Fixierungsweg«[195]; Maynard Smith et al. 1985: »Constraints Resulting from Canalizing Selection«[196]).

In der Erklärung konkreter Merkmale gelten die *constraints* häufig als Alternative zur Annahme einer ↑Anpassung: S.J. Gould und R.C. Lewontin zeigen in einer bekannten Analyse aus dem Jahr 1979, dass selbst komplexe Strukturen Ergebnis nicht eines Anpassungsprozesses, sondern allein Ausdruck eines konstruktiven Zwanges sein können. So seien die sogenannten ›Spandrillen‹ eines Gebäudes mit einer Kuppel (Hängezwickel, Pendentifs), d.h. Wandelemente in Form eines räumlich gekrümmten Dreiecks, die den Übergang vom Grundriss des Gebäudes zur Rundung des Kuppelgrundrisses vermitteln, trotz ihrer häufig starken ornamentalen Betonung nicht als Strukturteil, dessen Anwesenheit einer besonderen Erklärung bedarf, zu interpretieren, sondern sie würden vielmehr eine schlichte architektonische Notwendigkeit einer auf einem eckigen Grundriss errichteten Kuppel darstellen. Die architektonische Analogie hat allerdings ihre Tücken: Einerseits sind Pendentifs nicht die einzige Möglichkeit, um eine Kuppel mit geraden Wandelelementen zu verbinden; sie sind also keine bauplanbedingten »Zwänge« im strengen Sinne (Houston 1990).[197] Andererseits gibt es gute architektonische Gründe, Pendentifs in einem Bauwerkt zu verwenden (Mark 1996)[198]; architektonisch können sie also als ›adaptiv‹ beurteilt werden (aber nicht als Träger von Kunstwerken). Mit einem anderen gouldschen Begriff können die Pendentifs also als kunsthistorische *Exaptationen* (↑Anpassung) gelten: Strukturen, die ursprünglich im Kontext einer anderen (nämlich architektonischen) Funktion entstanden sind, bevor sie ihre später primäre Funktion als Träger von Gemälden übernommen haben.

In einem biologischen Beispiel von Gould und Lewontin wird das Kinn des Menschen als *constraint* gedeutet, das sich aus den Entwicklungsprozessen der Kieferknochen ergibt, und damit nicht als Anpassung interpretiert.[199] Nach dieser Erklärung durch Verweis auf *constraints* sind es also Zwänge der Konstruktion, die eine Formeigentümlichkeit bedingen. Die Organismen sind damit nicht allein unter der Perspektive der optimalen Lösung eines Konstruktionsproblems

zu verstehen, sondern müssen gleichzeitig als Träger einer historischen Bürde, die sich aus ihrem Bauplan ergibt, betrachtet werden.

Im Kontext der Adaptationismus-Debatte wird allerdings ein etwas anderer Begriff des *constraints* verwendet als im Zusammenhang der Entwicklungsbiologie: Während im einen Fall die Behauptung eines *constraints* eine gegenüber der Anpassung alternative Erklärung zum Vorhandensein eines Merkmals liefert, wird damit im anderen Fall eine Einschränkung der Variabilität eines Merkmals beschrieben.[200] Evolutionsbiologisch dürfen die *constraints* auch nicht allein als negative Faktoren beurteilt werden, die bestimmte Entwicklungswege ausschließen; sie können vielmehr auch als positive, generative Faktoren gesehen werden, die wesentlich die Evolutionsfähigkeit von Bauplänen ermöglichen und damit eine Erklärung für kanalisierte und gerichtete Evolutionsmuster liefern.[201]

Constraints sind stets relativ zu einem bestimmten Merkmal und relativ zu einer Verwandtschaftsgruppe zu formulieren. Für diese Gruppe haben die *constraints* eine veränderungseinschränkende Wirkung; eine langfristige evolutionäre Veränderung und damit ein Verlust der Einschränkung ist aber nie ausgeschlossen. *Constraints* haben also eine zeitliche Erstreckung und sind selbst Einheiten mit einer evolutionären Geschichte (Schwenk & Wagner 2003: »Constraints are attributes of living systems and as such, they arise, evolve, and eventually disappear. In other words, constraints have phylogenetic continuity«).[202] *Constraints* sind außerdem relativ zu einem bestimmten Entwicklungsstadium zu formulieren, im Hinblick auf das sie ein Hemmnis der Veränderung (durch Selektion) darstellen. K. Schwenk und G. Wagner definieren ein *constraint* im Jahr 2003 dementsprechend als einen Mechanismus oder Prozess, der die evolutionäre Reaktionsfähigkeit eines Merkmals auf externe Selektion begrenzt und in einem bestimmten Entwicklungsstadium wirksam ist (»a mechanism or process that limits or biases the evolutionary response of a character to external selection acting during the focal life stage«).[203] Auf *constraints* basierende Erklärungen fungieren damit als eine Alternative zu solchen Erklärungen, die auf dem Konzept der ↑Anpassung an eine externe Umwelt beruhen: Im Falle der *constraints* wird die langfristige Konstanz von Merkmalen über *evolutionär stabile Konfigurationen* (Wagner & Schwenk 2000: »evolutionarily stable configurations«[204]) der inneren, baubplanbedingten morphologisch-physiologischen Verhältnisse erklärt, im Falle der Anpassung über die Konstanz von Faktoren der äußeren Umwelt. Ebenso wie Anpassungserklärungen (↑Anpassung) bedürfen auch Erklärungen mittels *constraints* einer Vergleichssituation, d.h. einer Gruppe von Organismen, in der das betreffende Merkmal nicht als Ergebnis der Selektion bzw. des *constraints* stabilisiert ist.

Funktionsplan

Der Ausdruck ›Funktionsplan‹ erscheint zuerst 1899 im Rahmen der Bewusstseinspsychologie (Marcus 1899).[205] Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird er auf die Gehirnanatomie bezogen (Anton 1906: »Funktionsplan des ganzen Gehirnes«[206]; Weiß 1907: »Unterschied im Bau- und Funktionsplan [des Gehirns] höherer und niederer Wirbeltiere«[207]), bevor er sich als allgemeiner biologischer Terminus, der parallel zu ›Bauplan‹ gebildet ist, etabliert. In dieser allgemeinen biologischen Bedeutung verwendet J. von Uexküll den Begriff seit 1908.[208] Er versteht ihn meist als einen Aspekt von ›Bauplan‹; in ihm werde »nicht die Form allein, sondern auch die Leistungen der einzelnen Teile und ihre Einfügung ins Gesamtgetriebe zur Anschauung gebracht«.[209]

Von Uexküll verwendet seit 1913 parallel dazu auch den Ausdruck ***Leistungsplan.***[210] Unter einem Leistungsplan versteht von Uexküll eine Beschreibung der »dreifachen Harmonie«, die im Verhältnis eines Organismus zu seiner Umwelt besteht: »erstens zwischen Umwelt und Rezeptoren, zweitens zwischen Rezeptoren und Effektoren im Tiere selbst und drittens zwischen Effektoren und Wirkungswelt«.[211] Bei von Uexküll ist dieser Begriff also in seiner wahrnehmungsphysiologisch fundierten Analyse des Organismus-Umwelt-Verhältnisses verankert (↑Umwelt). Im sozialwissenschaftlichen Kontext erscheint der Ausdruck ›Leistungsplan‹ bereits 1868 bei S. Oppenheim (»Leistungsplan oder Statuten, die die Art und Weise, wie die Leistungen zu vollziehen [sind], fixiren«[212]).

In Abgrenzung von einem Bauplan betrifft ein Funktions- oder Leistungsplan nicht die Struktur und relative Lage der Körperteile zueinander, sondern die als Anpassungen an die jeweiligen Funktionen entstandenen Merkmale und Merkmalssyndrome. In einem Funktionsplan können also insbesondere die als ↑Analogien identifizierten Funktionsgleichheiten von Körperteilen in ihrem Zusammenwirken als System dargestellt werden.

Nach A. Meyer-Abichs Erläuterung von 1963 drückt der Funktionsplan das physiologische Verhalten einer Formgestalt aus.[213] Weil der Funktionsplan vielfach die Relation des Organismus zu seiner Umwelt betrifft, sind es v.a. die äußeren Körperteile und

die Gestalt des Organismus, die von einer Änderung des Funktionsplans betroffen sind. Delphine und Fische weisen z.B. einen grundlegend anderen Bauplan auf, sie verfügen aber über einen in vielem ähnlichen Funktionsplan (aufgrund gleichgerichteter Anpassungen an das Schwimmen im Wasser); Delphine und Fledermäuse haben dagegen einen grundlegend verschiedenen Funktionsplan, ihr Bauplan ist aber sehr ähnlich (aufgrund der gemeinsamen Zugehörigkeit zu der Verwandtschaftsgruppe der Säugetiere).

Dieser Differenzierung entsprechend ordnet H.-W. Koepcke 1971 dem Bauplan diejenigen Strukturen zu, die die inneren Lebensvorgänge betreffen, die also nur eine indirekte Umweltbeziehung aufweisen (z.B. das Verdauungs-, Zirkulations- oder Regulationssystem); in dem Leistungsplan sind nach Koepcke dagegen diejenigen Teile und Funktionen dargestellt, welche in direkter Beziehung zur Umwelt stehen (z.B. Ernährung, Schutz und Lokomotion).[214]

Grundmuster, Grundplan, Körpergrundgestalt

Der Ausdruck *Grundmuster* wird seit den 1820er Jahren in der Biologie gebraucht (von Schrank 1824: »alle Blüthen [müssen] nach einerley Grundmuster gebaut seyn«[215]). In terminologischer Verwendung erscheint er in den morphologischen Diskussionen in der Mitte des 20. Jahrhunderts. Der Entomologe G.F. Ferris verwendet ihn seit 1942 (»basic pattern«).[216] Er bemüht sich darum, aus der Mannigfaltigkeit der Insektenformen ein altes Muster (»ancient pattern«) zu identifizieren, das den Bau der gemeinsamen Vorfahren aller Insekten wiedergibt. Sein Programm formuliert er 1943 als Rekonstruktion des Grundmusters der Insekten (»reconstruction of the basic pattern of insects«).[217] Methodisch sieht Ferris den Morphologen in einer ähnlichen Rolle wie den Archäologen, der eine vergangene Kultur rekonstruiert. Das Material für den Morphologen bildeten die Formen der verschiedenen rezenten Insekten, aus denen das gemeinsame Grundmuster herauszulesen sei. Ferris rückt seinen Begriff des Grundmusters in die Nähe des Genotypkonzepts und ist der Auffassung, ihm entspreche im Gegensatz zum morphologischen Typus eine reale Einheit in der Natur. H. Weber wendet 1952 kritisch dagegen ein, dass auch das (genetische) Grundmuster im Sinne von Ferris nur als reale Einheit *betrachtet* werden könne, aber ebenso wenig einen beobachtbaren Gegenstand darstelle wie der Typus.[218]

In der phylogenetischen Systematik wird unter einem ›Grundmuster‹ die Gesamtheit der Mermale eines Organismus verstanden, die zur Stammart einer monophyletischen Gruppe gehört. P. Ax bestimmt 1984 das »Grundmuster der geschlossenen Abstammungsgemeinschaft der Natur« als »singuläres gruppenspezifisches Muster von Merkmalen«.[219] Ein Grundmuster in diesem Sinne verfüge über mindestens eine evolutive Neuheit (Apomorphie), die es als Beschreibung einer Stammart ausweist. Nach Ax sind die rezenten Säugetiere durch ein Grundmuster ihrer gemeinsamen Stammart mit über 60 evolutiven Neuheiten charakterisiert. Insofern das Grundmuster sich auf die Merkmale nur einer Art, der »Stammart«, bezieht, ist es nicht für alle Organismen der aus dieser Stammart entstandenen Arten des monophyletischen Taxons kennzeichnend; aus der Stammart hervorgegangene Arten können also von dem Grundmuster der Stammart abweichen.[220]

Zwei verwandte Konzepte des Grundmusters sind der *systematische Typus* von A. Remane (s.o.) und der *Grundplan* von W. Hennig. Ein systematischer Typus stellt für Remane nicht eine »Idee« oder »gedankliche Abstraktion« dar, sondern »ein Wesen, das als Art einmal tatsächlich existiert hat«[221]. Ambivalent bleibt diese Bestimmung, weil damit nicht klargestellt ist, ob es sich bei dem systematischen Typus um ein konkretes Individuum oder einen abstrakten Typ handelt.

W. Hennig verwendet den Ausdruck ›Grundplan‹ seit seiner wichtigen Monografie zur phylogenetischen Systematik von 1950 (»den gemeinsamen Grundplan«).[222] Später definiert er den Grundplan einer taxonomischen Gruppe als die »Angabe aller Merkmale, die bei der angenommenen, nur den Arten dieser Gruppe gemeinsamen Stammart entstanden sind und unverändert oder verändert an die Nachkommenarten weitergegeben worden sind«.[223] Weil der Grundplan so über Merkmale definiert ist, stellt er ein abstraktes Schema dar, das eine Art im Hinblick auf die an sie anschließende Evolutionsgeschichte charakterisiert.

In einem allgemeinen, nicht streng terminologischen Sinn ist das Wort ›Grundplan‹ in der Biologie seit langem verbreitet; es erscheint bereits in der Mitte des 18. Jahrhunderts (Brandenburg 1749: »[die Natur wirkt] nach demselben Bilde, und überschreitet niemahls, ohne eine widernatürliche äußerliche Gewalt, diesen Grundplan. Nicht ohne Ursache haben daher die Naturforscher in dem Saamen einer jeden Pflanze, die Anlage des ganzen Baumes oder des ganzen Gewächses vermuthet«[224]; Hortensius 1758: »Nach dem Grundplane, welchen der weise Schöpfer in die Natur und ganze Haushaltung der Fische gelegt, muß jede Gattung derselben an den Orten brüten, an und in welchen Wassern ihre Conception geschehen/ die junge Brut belebet/ und ihr eine ge-

deyhliche Nahrung werden kan«[225]). Häufiger wird der Ausdruck in den Schriften zur vergleichenden Anatomie des 19. Jahrhunderts gebraucht, so 1835 bei F.S. Voigt: »Die Zahl und relative Gestalt dieser Knochen [der Wirbeltiere] ist zwar, sowohl bei den verschiedenen Klassen, als selbst den Thieren einer einzelnen, ungleich, aber immer behauptet doch das Gerippe sämmtlicher Skeletthiere ein und denselben Grundplan, so daß man nach einem Muster desselben (*typus*) alle Skelete gegen einander halten und nach ihm vergleichend beurtheilen kann«.[226] Später verwendet u.a. C. Gegenbaur (1855; 1859) den Ausdruck.[227]

Verwandt mit dem Begriff des Grundmusters ist auch der von F. Seidel 1936 geprägte Terminus *Körpergrundgestalt*.[228] Eine Körpergrundgestalt ist nach Seidel ein für jeden Tierstamm kennzeichnendes Anordnungsmuster der Körperteile seiner Mitglieder; es bringe den »Stammtypus« zur Anschauung.[229]

Weil es sich dabei um ein bestimmtes ontogenetisches Entwicklungsstadium handelt, schlägt K. Sander dafür 1983 die Bezeichnung ***phylotypisches Stadium*** (»phylotypic stage«) vor.[230] Das phylotypische Stadium ist nach Sander diejenige Phase der individuellen Entwicklung, in der sich alle Angehörigen eines Stammes am meisten ähneln. Auf dieser Stufe befinden sich alle Körperteile als undifferenzierte Zellhaufen in einer typischen Form und relativen Lage zueinander. Das phylotypische Stadium der Wirbeltiere ist nach Sander u.a. durch Chorda, Neuralrohr und Kiemenspalten charakterisiert. Ob sich ein solches Stadium wirklich durchgehend angeben lässt, ist umstritten.[231]

Organisationstyp

Der Ausdruck erscheint im Französischen vereinzelt seit Ende des 18. Jahrhunderts, so 1783 bei É.-C. Marivetz und L.-J. Goussier (»Dieu a coordonné à chaque type d'organisation un système de sensations, d'idées, d'intelligence, d'opérations intellectuelles propres á chaque espece«[232]) und 1798 bei A. Leroy in Bezug auf den morphologischen Bauplan von Tieren, insbesondere Haustieren, der sich von einer Generation an die nächste vererbt[233]. Im Plural gebraucht H. de Blainville 1814 den Ausdruck (»types d'organisation«[234]) für zwei Bautypen bei Mollusken. In seiner Übersicht über das Tierreich, »angeordnet nach seiner Organisation«, verwendet G. Cuvier den Ausdruck 1817 (»Les myriapodes ou mille-pieds sont les seuls dont la bouche offre un autre type d'organisation, que j'exposerai en traitant de ces insectes«).[235]

Im Anschluss an Cuviers Einteilung der Organismen in vier Zweige (»embranchements«) verwendet auch K.E. von Baer 1826-27 im Deutschen den Ausdruck »Organisationstypen« bei Tieren.[236] In seinem Hauptwerk von 1828 spricht von Baer von einem »Typus der Organisation«, den er mit dem »Lagerungsverhältniß der Theile« gegeben sieht.[237] Diese Typen sind nach von Baer auch in ihrer Embryogenese voneinander unterschieden; in seiner individuellen Entwicklung durchlaufe ein Tier eines Typs also nicht andere Typen, wie dies von Biologen vor von Baer (gemäß dem »biogenetischen Grundgesetz«; ↑Entwicklung) angenommen wurde: »Der Embryo des Wirbelthiers ist schon anfangs ein Wirbelthier, und hat zu keiner Zeit Uebereinstimmung mit einem wirbellosen Thiere«.[238] Auch vor dem Gebrauch bei von Baer erscheint das Wort ›Organisationstyp‹ im Deutschen (offenbar zuerst 1823 in der Übersetzung einer Schrift A. von Humboldts: »Organisations-Typen«).[239]

Im 20. Jahrhundert dient der Begriff des Organisationstyp vielfach dazu, auf einer nicht-phylogenetischen, sondern rein morphologischen Basis Typen von Organismen gegeneinander abzugrenzen. W. Rothmaler schlägt 1948 ein taxonomisches System für alle Organismen vor, in dem er vier Reiche unterscheidet, die er auch ›Organisationstypen‹ nennt: (1) die kernlosen *Anucleobionta* (u.a. die Bakterien), (2) die einzelligen oder thallosen *Protobionta* (Einzeller, Algen, Pilze, Flechten), (3) die vielzelligen *Cormobionta* (Pflanzen mit Spaltöffnungen) und schließlich (5) die vielzelligen *Gastrobionta* (Tiere mit Magen-Darm-Kanal) (↑Taxonomie).[240] Wenig später diskutiert A. Arber Goethes Vorstellungen einer Urpflanze unter diesem Titel (»organisation type«)[241], und E. Fauré-Frémiet bezeichnet damit 1957 den Bau der Protisten, sofern sie aus nur einer Zelle bestehen (»type d'organisation«).[242] Einen Überblick über die Organisationstypen der Tiere gibt P. Ax 1960.[243]

In der Botanik hat sich der Terminus ›Organisationstyp‹ für morphologisch einheitlich gebaute Pflanzen, die nicht miteinander verwandt sein müssen, etabliert. Er wird in dem von F. Ehrendorfer bearbeiteten Teil ab der 32. Auflage von Strasburgers ›Lehrbuch der Botanik‹ (1983) verwendet und dort definiert als Organismengruppen, »die zwar nicht notwendigerweise verwandt sind, aber in Merkmalen ihrer äußeren (d.h. morphologischen) bzw. auch inneren (d.h. anatomischen und cytologischen) Organisation weitgehend übereinstimmten. Organisationstypen entsprechen vielfach Entwicklungs- bzw. Organisationsstufen und spiegeln dann die im Verlaufe der Evolution mehrfach unabhängig vollzogenen

Anpassungen an die hauptsächlichen Lebensbedingungen auf unserer Erde und die allgemeine Höherentwicklung der Organismen wider«.[244] Ehrendorfer unterscheidet für die Botanik sieben Organisationstypen: Bakterien, Prokaryotische Algen, Eukaryotische Algen, Schleimpilze, Pilze, Flechten sowie Moose und Gefäßpflanzen (Embryophyta). In der 35. Auflage von 2002 und in der 36. Auflage von 2008 des ›Strasburger‹ ordnet J.W. Kadereit im Gegensatz zu Ehrendorfer auch die Organisationstypen in einem hierarchischen System an; so werden sowohl die Embryophten (Moose, Farne und Samenpflanzen) als auch die Tracheophyten (Farne und Samenpflanzen) und Pteridophyten (Farne) allein als ›Organisationstypen‹ bezeichnet.[245]

Organisations- und Entwicklungsstufe

In älteren Auflagen des ›Strasburger‹ teilt D. von Denffer die Pflanzen bereits in die »drei großen« Organisationsstufen der *Protophyten*, *Thallophyten* und *Cormophyten* (↑Taxonomie).[246] Im Deutschen wird der Ausdruck ***Organisationsstufe*** seit Beginn des 19. Jahrhunderts verwendet (Wagner 1803: »Individuen von dieser Organisationsstufe«[247]; Wolf 1806: »Die Hauptsysteme des thierischen Organismus, so wie dann selbst des menschlichen, als höchster Organisationsstufe sind das Nerven- und Muskelsystem«[248]). Bei J. Müller erscheint 1825 die Formulierung »Organisationsstufe der Insecten«[249]; von Baer spricht 1826-27 von »Stufen der Organisation«[250]; auch einzelnen Organen wird eine Organisationsstufe zugeschrieben[251]. Seit den 1830er Jahren ist der Ausdruck in der vergleichenden Anatomie etabliert[252] und erlangt schließlich nach der Anerkennung der Evolutionstheorie in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts besondere Verbreitung[253]. J. Reinke führt 1907 die einzelligen Lebewesen und die Säugetiere als Beispiele für zwei extreme Organisationsstufen an.[254]

Das französische Äquivalent zu ›Organisationsstufe‹, der Ausdruck *Organisationsgrad* (↑Organisation) erscheint bereits Mitte des 18. Jahrhunderts. J.B. Robinet verwendet ihn 1761 für den Vergleich von Tieren hinsichtlich ihrer morphologischen Ausstattung und der Differenziertheit ihrer Instinkte (Robinet 1761: »degré d'organisation«[255]). J.B. de Lamarck fasst 1809 die zehn von ihm unterschiedenen Klassen von Tieren zu sechs verschiedenen Organisationsgraden (»degrés d'organisation«) zusammen, wobei er sich im Wesentlichen an dem Vorliegen und der Struktur des Nervensystems der Organismen orientiert.[256]

Ein parallel zu ›Organisationsstufe‹ gebildeter Ausdruck ist ***Entwicklungsstufe***.[257] Dieses Wort wird in der Naturphilosophie an der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert viel verwendet und erscheint 1799 bei F.W.J. Schelling: »Die Mannichfaltigkeit der Gestalten, welche jenes Product in der Metamorphose annimmt, wurde erklärt durch die Verschiedenheit der Entwicklungsstuffen«.[258] Neben seiner Bedeutung für die typologische Einteilung der ausgewachsenen Organismen in große taxonomische Gruppen wird der Ausdruck auch auf die Gliederung der Phasen der Entwicklung des Individuums bezogen.[259] Die Entwicklungsstufen des Individuums werden aber zugleich als Stufen der Entwicklung der Lebewesen insgesamt betrachtet – eine Parallele, die später mit dem von Haeckel so genannten »biogenetischen Grundgesetz« ausgedrückt wird (↑Entwicklung).

Verwandt mit dem Begriff der Entwicklungsstufe ist O. Abels paläontologisches Konzept der *Stufenreihe*, das er 1912 einführt und von dem der *Ahnenreihe* und *Anpassungsreihe* unterscheidet.[260] Eine Ahnenreihe ist nach Abel eine Abfolge von Organismen oder Gruppen von Organismen, die direkt voneinander abstammen; eine Stufenreihe ist dagegen eine Abfolge von Typen von Organismen, die nicht direkt voneinander abstammen, sondern als Entfaltungen auf einem Organisationsniveau beschrieben werden können. Wenn diese Organisationsniveaus als besondere Anpassungskomplexe vorliegen, wie z.B. die Ausbildung von Flügeln, dann liegt nach Abels Einteilung eine Anpassungsreihe vor.

Im englischen Sprachraum wird statt ›Organisationsstufe‹ häufig der Terminus *grade* verwendet. E.R. Lankester gebraucht dieses Wort bereits 1877, um damit eine Gruppe von Organismen zu bezeichnen, die zum selben Zeitpunkt von einer gemeinsamen Stammgruppe abgespalten wurden.[261] Bei Lankester weist die Bedeutung des Wortes also noch starke Bezüge zu phylogenetischen Einheiten auf. F.A. Bather verwendet den Ausdruck 1927 dann in einem rein typologischen Sinn zur Bezeichnung einer nicht-phylogenetisch, sondern strukturell gedachten Organisationsstufe[262]; er stellt hierzu eine »phylogenetische« und eine »funktionale Klassifikation« (»Functionall or Adaptive Classification«) einander gegenüber.[263] Auch J. Huxley, der das Wort seit 1955 verwendet, versteht es streng typologisch im Sinne eines Organisationstyps, der ein bestimmtes Niveau des Fortschritts ausdrückt und in verschiedenen Abstammungslinien unabhängig voneinander ausgebildet werden kann (»anagenetische Einheiten«; ↑Fortschritt).[264] Den »grades« als typologische Einteilung stellt Huxley *Kladen* (»clades«) als phylogenetische Einheiten gegenüber. Der Ausdruck ›Kladen‹ findet später auch Eingang in die Literatur zur Theorie der

↑Systematik. So ordnet Huxley das Taxon ›Mensch‹ zwar phylogenetisch zu den Primaten, in Bezug auf den Organisationstypus (»grade«) schlägt er aber eine ganz neue Klasse vor, die er *Psychozoa* nennt (↑Mensch).[265]

Nachweise

1 Strenge, B. (1998). Typos; Typologie. Hist. Wb. Philos. 10, 1587-1594: 1587.
2 Galen, De typis 2.
3 Simmel, G. (1908). Das Problem des Stiles (Gesamtausgabe, Bd. 8, hg. v. A. Cavalli & V. Krech, Frankfurt/M. 1993, 374-384): 375.
4 Schlenstedt, D. & George, M. (2005). Typisch/Typ(us). In: Barck, K. et al. (Hg.). Ästhetische Grundbegriffe. Ein historisches Wörterbuch in sieben Bänden, Register- u. Supplementbd., 191-246: 193.
5 Weber, M. (1904). Die »Objektivität« sozialwissenschaftlicher und sozialpolitischer Erkenntnis (Gesammelte Aufsätze zur Wissenschafslehre, hg. v. J. Winkelmann, Tübingen 1988, 146-214): 191; vgl. Schmid, M. (1994). Idealisierung und Idealtyp. Zur Logik der Typenbildung bei Max Weber. In: Wagner, G. & Zipprian, H. (Hg.). Max Webers Wissenschaftslehre. Interpretation und Kritik, 415-444.
6 Aristoteles, Metaphysica 987a34; 1078b15; ders., Analytica posteriora 75b24.
7 Aristoteles, Analytica posteriora 71b9-16; ders., Ethica Nicomachea 1139b19-24.
8 Balme, D.M. (1972). Aristotle's De partibus animalium I and De generatione animalium I: 97; Vgl. Lennox, J.G. (1988). Kinds, forms of kinds, and the more and the less in Aristotle's biology. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 339-359; ders. (2001). Are Aristotelian species eternal? In: ders., Aristotle's Philosophy of Biology. Studies in the Origins of Life Science, 131-159; Pietsch, C. (1994). Biologische Evolution und antike Ideenlehre. Antike Naturwissenschaft und ihre Rezeption 4, 17-30.
9 Belon, P. (1555). L'histoire de la nature des oiseaux.
10 Severinus, M.A. (1645). Zootomia Democritea: II, Kap. 1 und 2.
11 Vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 118.
12 Swammerdam, J. (1672). Miraculum naturae, sive uteri muliebris fabrica.
13 Maupertuis, P.L.M. (1751). Système de la nature (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 135-184): 174.
14 Nickelsen, K. (2000). Wissenschaftliche Pflanzenzeichnungen – Spiegelbilder der Natur?: 92.
15 Linné, C. von (1737). Corollarium genera plantarum: Ratio operis: §13.
16 a.a.O.: §5.
17 Vgl. Müller-Wille, S. (2002). Text, Bild und Diagramm in der klassischen Naturgeschichte. In: kunsttexte.de 4.2002, 1-14.
18 Vgl. Cain, A.J. (1994). *Numerus*, *figura*, *proportio*, *situs*; Linnaeus's definitory attributes. Archives of Natural History 21, 17-36.
19 Müller-Wille (2002): 9.
20 Vgl. Jacob, F. (1970). La logique du vivant (dt. Die Logik des Lebendigen, Frankfurt/M. 2002): 91f.
21 Buffon, G.L.L. (1753). Le cheval (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 352f.): 352.
22 Buffon, G.L.L. (1765). De la nature. Seconde vue (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 35-41): 38 (= Histoire naturelle, générale et particulière, Bd. 13, i-xx: ix).
23 Vgl. Dougherty, F.W.P. (1996). Zum Typusbegriff der Aufklärung und der Romantik. In: ders., Gesammelte Aufsätze zu Themen der klassischen Periode der Naturgeschichte, 239-250: 244.
24 Vgl. Buffon, G.L.L. (1753). L'asne (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 353-358): 354.
25 Diderot, D. (1754). Pensées sur l'interprétation de la nature (Œuvres complètes, Bd. 9, Paris 1981, 24-111: 36 (§XII).
26 Robinet, J.B.R. (1768). Considérations philosophiques de la gradation naturelle des formes de l'être ou les essais de la nature qui apprend à faire l'homme: 2.
27 ebd.
28 Vicq-d'Azyr, F. (1786). Traité d'anatomie et de physiologie: 9.
29 a.a.O.: 12.
30 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 274; vgl. Nisbet, H.B. (1967). Herder, Goethe and the natural type. Publ. Engl. Goethe Soc. N.S. 37, 83-119.
31 Goethe, J.W. von (ca. 1816). Der Inhalt bevorwortet (LA, Bd. I, 9, 11-14): 13.
32 Herder, J.G. (1776). Älteste Urkunde des Menschengeschlechts, Bd. 2 (Sämtliche Werke, Bd. 7, hg. v. B. Suphan, Berlin 1884, 1-172): 79.
33 Goethe, J.W. von (1787). Eintrag vom 25.3.1787. In: Italienische Reise (WA, Bd. I, 31): 75.
34 Vermutlich als Druckfehler in: Eder, W. (Übers.) (1676). Ærumnæ Jesu (4. Aufl., München 1745): 415.
35 Buhle, J.G. (1804). Geschichte der neuern Philosophie seit der Epoche der Wiederherstellung der Wissenschaften, Bd. 6: 334.
36 Oken, L. (1805). Die Zeugung: 22.
37 Herder (1784-91): II, 624 (Nachtrag); vgl. 693.
38 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 234; 418.
39 Goethe, J.W. von (1796). Vorträge über die drei ersten Kapitel des Entwurfs einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 193-209): 198.
40 Vgl. André, H. (1931). Urbild und Ursache in der Biologie; Troll, W. (1948). Urbild und Ursache in der Biologie. Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss.: 6. Abh.; Borsche, T. (2001). Urbild. Hist. Wb. Philos. 11, 354-356.
41 Martini, F.H.W. (Übers.) (1772). Herrn Buffons Naturgeschichte der vierfüßigen Thiere, Bd. 1: 62.
42 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen

Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 123.
43 a.a.O.: 121.
44 Goethe, J.W. von (ca. 1790). Versuch über die Gestalt der Tiere (LA, Bd. I, 10, 74-87): 76.
45 Meyer, A. (1934). Ideen und Ideale der biologischen Erkenntnis: 123.
46 Vgl. Spinner, H. (1933). Goethes Typusbegriff; Schaeppi, H. (1951). Goethes Morphologie der Pflanzen und ihre Bedeutung in der Gegenwart. In: Goethe und die Naturwissenschaft, 92-108; Henel, H. (1956). Type and protophenomenon in Goethe's science. Publ. Mod. Language Ass. Amer. 71, 651-668; Pörksen, U. (1988). „Alles ist Blatt". Über Reichweite und Grenzen der naturwissenschaftlichen Sprache und Darstellungsmodelle Goethes. In: ders. (1994). Wissenschaftssprache und Sprachkritik, 108-130; Malsch, G. (2001). Urpflanze. Hist. Wb. Philos. 11, 373-375.
47 Goethe (1795): 121.
48 a.a.O.: 142.
49 Goethe, J.W. von [1788]. Botanik als Wissenschaft (LA, Bd. I, 10, 50-63): 50.
50 Vgl. Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter, 2 vols.: I, 43.
51 Vgl. Pörksen, U. (1986). Deutsche Naturwissenschaftssprachen: 80.
52 Meyer-Abich, A. (1963). Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie: 85f.
53 Troll, W. (1928). Die urbildliche Denkweise (in: ders. (1941). Gestalt und Urbild, 51-90): 77f.
54 Pörksen (1986): 82.
55 Pörksen (1988): 119.
56 Goethe, J.W. von (1810). Zur Farbenlehre. Didaktischer Teil (LA, Bd. I, 4): 222 (Nr. 754).
57 Breidbach, O. (2006). Goethes Metamorphosenlehre: 25; 34.
58 a.a.O.: 104.
59 a.a.O.: 108.
60 a.a.O.: 110.
61 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 418f.
62 Vgl. Lefèvre, W. (1984). Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie: 181.
63 Cuvier, G. (1816). Le règne animal distribué d'après son organisation, 2 Bde.; vgl. Eigen, E.A. (1997). Overcoming first impressions: Georges Cuvier's types. J. Hist. Biol. 30, 179-209.
64 Blainville, A.D. de (1816). Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. Bull. Sci. Soc. Philom. Paris 1816, 105[113]-124: 106.
65 a.a.O.: 107.
66 a.a.O.: 108.
67 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1796). Mémoire sur les rapports naturels des Makis Lemur, L. et description d'une espèce nouvelle de mammifère. Magasin encyclopédique 2e année, 1, 20-50: 20; vgl. Farber, P.L. (1976). The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century. J. Hist. Biol. 9, 93-119: 109; Appel, T. (1987). The Cuvier-Geoffroy Debate. French Biology in the Decades Before Darwin: 28.
68 Vgl. Appel (1987): 71.
69 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1807). Mémoires sur les poissons [3 Teile]. Ann. Mus. Hist. Nat. 9, 357-372; 9, 413-427; 10, 87-104; ders. (1807). Considérations sur les pièces de la tête osseuse des animaux vertebras. Ann. Mus. Hist. Nat. 10, 342-365.
70 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1818). Philosophie anatomique des organes respiratoires sous le rapport de la détermination et de l'identité de leurs pièces osseuses: 9; vgl. Appel (1987): 110.
71 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1820). Mémoires sur l'organisation des insectes. Premier mémoire sur un squelette chez les insectes, dont toutes les pièces identiques entre elles dans les divers ordres du système entomologique, correspondent à chacun des os du squelette dans les classes supérieures. Journal complémentaire du dictionaire des sciences médicales 5, 340-351: 341.
72 Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1820). Mémoires sur l'organisation des insectes. Premier mémoire su un squelette chez les insectes, dont toutes les pièces identiques entre elles, dans les divers ordres du système entomologique, correspondent à chacun des os du squelette dans les classes supérieures. Journal complémentaire du dictionaire des sciences médicales 5, 340-351: 341; vgl. Appel (1987): 110.
73 Vgl. Appel (1987).
74 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.
75 Cicero, Epistulae ad Atticum XVI, 3, 1.
76 Plinius d. J., Epistulae V, 15; vgl. Hüllen, J. (1971). Archetypus. Hist. Wb. Philos. 1, 497-500.
77 Haller, A. von (1766). Elementa physiologiae corporis humani, Bd. 8. Fetus hominisque vita: 278 (Sectio IV, §IX).
78 Maclise, J. (1846). On the nomenclature of anatomy (addressed to Professors Owen and Grant). Lancet 14. Mar. 298-301: 300; ders. (1847-49). Skeleton. In: Todd, R.B. (ed.). Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, vol. 4, 622-676: 623; vgl. Rupke, N.A. (1993). Richard Owen's vertebrate archetype. Isis 84, 231-251: 234.
79 Maclise, J. (1847). Comparative Osteology: Texte zu Tafel 15 und 16.
80 Owen, R. (1848). On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton: pl. 2, fig. 1; vgl. ders. (1847). Report on the archetype and homologies of vertebrate skeleton. Rep. 16th Meet. Brit. Assoc. Adv. Sci. 1846, 169-340 [dort noch nicht die Abbildung].
81 Oken, L. (1811). Lehrbuch der Naturphilosophie, Bd. 3: 61f.
82 Carus, C.G. (1828). Von den Ur-Theilen des Knochen- und Schalengerüstes: Tab. IV, Fig. 1; vgl. Zaunick, R. (1930). Oken, Carus, Goethe. Zur Geschichte des Gedankens der Wirbel-Metamorphose. In: Historische Studien und Skizzen zur Natur- und Heilwissenschaft. Festschrift G. Sticker, 118-129; Rupke (1993): 241.
83 [Owen, R.] (1856). Archetype. In: Brande, W.T. & Cox, G.W. (eds.). A Dictionary of Science, Literature, and Art, Vol. 1: 146; vgl. Rupke (1993): 235.
84 Vgl. Rupke, N. (1994). Richard Owen. Victorian Natu-

ralist: 199; Asma, T.S. (1996). Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science: 109f.
85 Owen, R. (1868). On the Anatomy of Vertebrates, vol. 3: 788.
86 ebd.; vgl. Camardi, G. (2001). Richard Owen, morphology and evolution. J. Hist. Biol. 34, 481-514: 505f.
87 Vgl. Gregorio, M.A. di (1982). In search of the natural system: problems of zoological classification in Victorian Britain. Hist. Philos. Life Sci. 4, 225-254: 249; Desmond, A. (1982). Archetypes and Ancestors: 50.
88 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 456.
89 a.a.O.: 206.
90 Darwin, C. (1859/69). On the Origin of Species: 566.
91 Darwin (1859): 191.
92 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 38.
93 Gegenbaur, C. (1859/70). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 77.
94 a.a.O.: 74.
95 Baer, K.E. von (1876). Ueber Darwins Lehre (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, 235-480): 480.
96 Baer, K.E. von (1826-27). Beiträge zur Kenntniss der niedern Thiere. Nova Acta Physico-Medica 13(2), 523-762: 740.
97 Vgl. z.B. Schips, M. (1919). Die Idee vom Typus und ihre Bedeutung für Morphologie und Systematik. Naturwissensch. Wochenschr. N.F. 18, 401-407: 406.
98 Naef, A. (1917). Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Ursache ihrer Stammesgeschichte: 17; vgl. ders. (1919). Idealistische Morphologie und Phylogenetik; ders. (1931). Die Gestalt als Begriff und Idee. In: Bolk, L. Göppert, E., Kallius, E. & Lubosch, W. (Hg.). Handbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. 1, 77-118.
99 Naef (1919): 25.
100 a.a.O.: 13.
101 a.a.O.: 9.
102 a.a.O.: 13.
103 a.a.O.: 15.
104 Dacqué, E. (1921). Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen und niederen Tiere: 728.
105 a.a.O.: 729.
106 ebd.
107 Vgl. z.B. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.
108 Vgl. Rosenberg, A. (1994). Instrumental Biology or the Disunity of Science: 64.
109 Jeuken, M. (1968). A note on models and explanation in biology. Acta Biotheor. 17, 283-290: 289.
110 Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 145f.
111 Cassel, F.P. (1810). Versuch über die natürlichen Familien der Pflanzen mit Rücksicht auf ihre Heilkraft: 100; vgl. Paula Gruithuisen, F. von (1811). Von den Beschaffenheiten, statt einer Metaphysik des Sinnlichen: 62.
112 Ratzel, F. (1878). Einige Bemerkungen über tropischen Naturcharakter Globus 33, 330-334; 346-347; 360-361: 333; auch in: Kleine Schriften, Bd. 1, hg. v. H. Helmolt, München 1906, 67-83: 74; vgl. auch Ehrenfels, C. von (1907). Die konstitutive Verderblichkeit der Monogamie. Arch. Rassen- Gesellschaftsbiol. 4, 615-651, 803-830: 628; 629.
113 Remane, A. (1948). Die Theorie sprunghafter Typenneubildung und das Spezialisationsgesetz. Naturwiss. 35, 257-261: 260; vgl. ders. (1951). Das Problem des Typus in der morphologischen Biologie. Stud. Gen. 4, 390-399: 398; ders. (1952): 146ff.
114 Michelis, F. (1885). Das Gesammtergebniss der Naturforschung denkend erfasst: 122; 128; 285; vgl. ders. (1859). Das Formentwicklungsgesetz im Pflanzenreiche.
115 [Reynolds, J.] (1761). [The true idea of beauty]. The Idler, vol. 2 (No. 82), 165-172: 167.
116 ebd.
117 Reynolds, J. (1771). Discourse III, Delivered to the students of the Royal Academy, on the distribution of the prizes, December 14, 1770. In: Discourses on the Fine Arts Delivered to the Students of the Royal Academy (London 1853), 10-13: 11; vgl. Anonymus (1771). [Rez. Reynolds, J. (1770). A Discourse Delivered to the Students of the Royal Academy, on the Distribution of Prizes]. The Monthly Review 44, 373-377: 375.
118 Anonymus (1865). [Rez. Vogt, C. & Hunt, J. (1864). Lectures on Man]. The London Review of Politics, Society, Literature, Art, & Science 330-331: 330.
119 Nachweise für Tab. 280: Troll, W. (1928). Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte: 88; Ritterbusch, A. (1982). Organisation und Konstruktion von Früchten. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 95, 133-147: 140f.; Remane, A. (1943). Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Biologia Generalis 17, 164-182: 167; Hagemann, W. (2005). Die typologische Methode: ein Schlüssel zu einer organismischen Botanik erläutert am Beispiel der Wiederkehr des offenen Repens-Typus. In: Harlan, V. & Jahn, I. (Hg.). Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie, 81-125: 85.
120 Whewell, W. (1840). The Philosophy of the Inductive Sciences, 2 vols.: I, 476.
121 a.a.O.: I, 477.
122 a.a.O.: II, 569.
123 Thomas, O. (1893). Suggestions for the more definite use of the word "type" and its compounds, as denoting specimens of a greater or less degree of authenticity. Proc. Zool. Soc. 1893, 241-242: 242.
124 Schuchert, C. (1897). What is a type in natural history? Science 5, 636-640: 637f.
125 Muttkowski, R.A. (1911). The composition of taxonomic papers. Annals of the Entomological Society of America 4, 194-217: 206.
126 Hemming, F. (ed.) (1950). International Commission on Zoological Nomenclature. Bulletin of Zoological Nomenclature 4: 186.
127 Muttkowski, R.A. (1910). Catalogue of the Odonata of North America, vol. 1 (= Bulletin of the Public Museum of the City of Milwaukee, vol. 1): 10; vgl. Gloyd, L.K. (1982). The original definition and purpose of the term "allotype". Syst. Zool. 31, 334-336.

128 Brues, C.T., in Muttkowski (1910): 10.
129 Frizzell, D.L. (1933). Terminology of types. Amer. Midl. Nat. 14, 637-668: 657; vgl. Drake, C.J. & Harris, H.M. (1928). Two undescribed water-striders from Grenada (Hemiptera). Florida Entomol. 12, 7-8: 8.
130 Zangerl, R. (1948). The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution. Evolution 2, 351-374: 355f.
131 Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction, 21-74: 35.
132 Anonymus (1669). Enquiries and directions for the Ant-Iles, or Caribbe-Islands. Philos. Trans. Roy. Soc. 3, 634-639: 636.
133 Derham, W. [1702]. [Brief an J. Ray vom 24. Juni 1702]. In: Ray, J. (1710). Historia insectorum, 262-266: 262; vgl. ders. (1713/20). Physico-Theology: 248.
134 Bosman, W. (1705). A New and Accurate Description of the Coast of Guinea: 275.
135 Klein, J.T. (1747). A new species of insects. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 9, 4-7: 7.
136 Vgl. z.B. Troll, W. (1951). Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. Stud. Gen. 4, 376-389; Portmann, A. (1948/60). Die Tiergestalt; Lorenzen, J.T. (1958). Metamorphosen in der Entwicklungsgeschichte von Mensch und Tier; vgl. Claßen-Bockhoff, R. (2001). Plant morphology: the historic concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. Ann. Bot. 88, 1153-1172.
137 Mayr, E. (1959). Typological versus population thinking (in: Evolution and the Diversity of Life, Cambridge, Mass. 1997, 26-29): 27f.
138 Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution: 5f.
139 Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy: 31.
140 Vgl. Levit, G.S. & Meister, K. (2006). The history of essentialism vs. Ernst Mayr's "essentialism story": a case study of German idealistic morphology. Theor. Biosci. 124, 281-307: 298ff.
141 Amundson, R. (2005). The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: 209.
142 Schindewolf, O.H. (1962). „Neue Systematik". Palaeontol. Z. 36, 59-78: 68.
143 Waddington, C.H. (1967). The principles of archetypes in evolution. In: Moorhead, P.S. & Kaplan, M.M. (eds.). Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution, 113-115.
144 Webster, G. & Goodwin, B.C. (1982). The origin of species: a structuralist approach. J. Soc. Biol. Struct. 5, 15-47; dies. (1996). Form and Transformation. Generative and Relational Principles in Biology.
145 Sober, E. (1980). Evolution, population thinking, and essentialism. Philos. Sci. 57, 350-383; vgl. ders. (1986). Philosophical problems for environmentalism. In: Norton, B.G. (ed.). The Preservation of Species, 173-194: 183f.
146 Wagner, G. (2007). How wide and how deep is the divide between population genetics and developmental evolution? Biol. Philos. 22, 145-153: 148.
147 Boyd, R. (1991). Realism, anti-foundationalism, and the enthusiasm for natural kinds. Philos. Stud. 61, 127-148.
148 Lewens, T. (2009). What is wrong with typological thinking? Philos. Sci. 76, 355-371: 370.
149 Jünger, E. (1963). Typus Name Gestalt: 48 (Nr. 45).
150 Bateson, W. (1891). On the variation in floral symmetry of certain plants having irregular corollas (Scientific Papers, vol. 1, ed. R.C. Punnett, Cambridge 1928, 126-161): 159; ders. (1894). Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species: 15ff.
151 Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species (dt. Die genetischen Grundlagen der Artbildung, Jena 1939): 214.
152 McLaughlin, P. (2005). Funktionalität. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie. Eine Einführung, 19-35: 21.
153 Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien. Status und Gehalt von Funktionsaussagen und informationstheoretischen Modellen: 82.
154 Herder, J.W. (1774). Auch eine Philosophie der Geschichte zur Bildung der Menschheit: 559; Burkhart (1777). Vollständige Christenlehrpredigten für alle Sonn- und Festtage, V. Theil: 336; Anonymus (1782). [Anmerkungen]. In: Maier, J., Fust von Stromberg: 18; Hebel, br. Z. (1804): S. 188 (nach DWB Arch.); Jean Paul (1809). Dämmerungen für Deutschland (Sämtliche Werke, Abt. I, Bd. 14, Berlin 1939, 39-152): 54.
155 Pierer, H.A. (Hg.) (1841). Universal-Lexikon der Gegenwart und Vergangenheit (2. Aufl.) Bd. 4: 29.
156 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): II, 195 (VIII, Kap. 17).
157 Bruno, G. (1584). Spaccio de la bestia trionfante, Epistola esplicatoria (Œuvres complètes, Bd. V/1, ed. G. Aquilecchia, Paris 1999): 23.
158 Ringseis, J.N. von (1841). System der Medizin. Ein Handbuch der allgemeinen und speziellen Pathologie und Therapie: 63 (§40).
159 Brühl, C.B. (1845). Die Methode des osteologischen Details, dargestellt am Karpfen-Skelette: 134.
160 Steenstrup, J.J. (1846). Undersögelser over Hermaphroditismens tilvaerelse i Naturen (dt. Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur, übers. v. C.F. Hornschuch, Greifswald 1846): 13.
161 Schmidt, E.O. (1849). Handbuch der vergleichenden Anatomie: 11.
162 Helmholtz, H. von (1853). Ueber Goethe's naturwissenschaftliche Arbeiten (Vorträge und Reden, Bd. 1, Braunschweig 1896, 25-45): 26.
163 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 36.
164 Snell, K. (1863). Die Schöpfung des Menschen: 146.
165 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 97; 298; II, 387f.; vgl. auch ders. (1868/89). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 47.
166 Bronn, H.G. (1850). Allgemeine Zoologie: 97.
167 Grohmann, J.C.A. (1793). Aphorismen über Zeugung. Magazin zur Erfahrungsseelenkunde 10, 8-42: 22.
168 Göden, F.H.A. (1814). Von dem Wesen der Bösartigkeit im Fieber und ihrer Diagnosis. Archiv für praktische

Medizin und Klinik 26, 273-341: 280.
169 Uechtritz, M. von (1819). Botanische Bemerkungen. Flora, oder Botanische Zeitung 34, 525-537: 529.
170 Du Rietz, G.E. (1921). Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie: 13.
171 Haeckel. E. (1874). Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jena. Z. Naturwiss. 8, 1-55: 45.
172 a.a.O.: 46.
173 Ratzel, F. (1873). Wandertage eines Naturforschers, Bd. 1: 112; Kerner von Marilaun, A. (1887). Pflanzenleben, Bd. 1: 14; 369; 529.
174 Boveri, T. (1906). Die Organismen als historische Wesen: 5.
175 Rhumbler, L. (1914). Körperregionen und Bauplan der Tiere. In: Korschelt, E. et al. (Hg.). Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 5, 964-977: 964.
176 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 136; 157; vgl. ders. (1905). Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere: 8; ders. (1913). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 27.
177 a.a.O.: 136.
178 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 266.
179 Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 36.
180 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 157.
181 Valentine, J.W. (1986). Fossil record of the origins of Baupläne and its implications In: Raup, D.M. & Jablonski, D. (eds.). Patterns and Processes in the History of Life, 209-222: 209; vgl. Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A. & Friday, E.A. (eds.). Problems of Phylogenetic Reconstruction, 21-74: 35.
182 Verraes, W. (1981). Theoretical discussion on some functional-morphological terms and some general reflexions on explanations in biology. Acta Biotheor. 30, 255-273: 257.
183 Hall, B.K. (1992/99). Evolutionary Developmental Biology: 99.
184 Ghiselin, M. (2010). Der Bauplan ist ein Aberglaube. In: Jahn, I. & Wessel, A. (Hg.). Für eine Philosophie der Biologie, 35-41: 39.
185 Vgl. auch Scholtz, G. (2004). *Baupläne versus* ground patterns, phyla *versus* monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology. In: ders. (ed.). Evolutionary Developmental Biology of Crustacea, 3-16: 4f.
186 Bromham, L. (2003). What can DNA tell us about the Cambrian explosion? Integrative and Comparative Biology 43, 148-156: 148.
187 Rensch, B. (1947). Neuere Probleme der Abstammungslehre: 65.
188 Planck, H. (1905). Die Grundlagen des natürlichen Monismus bei Karl Christian Planck. Vierteljahrsschrift für wissenschaftliche Philosophie und Soziologie 29, 27-65: 57.
189 Pattee, H. (1969). Physical conditions for primitive functional hierarchies. In: Whyte, L.L., Wilson, A.G. & Wilson, D. (eds.). Hierarchical Structures, 161-177: 161; ders. (1970). The problem of biological hierarchy. In: Waddington, C.H. (ed.). Towards a Theoretical Biology, vol. 3. Drafts, 117-136: 117; vgl. Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. London Ser. B 205, 581-598: 594; vgl. Sansom, R. (2003). Constraining the adaptationism debate. Biol. Philos. 18, 493-512.
190 Weiss, P. (1967). $1 + 1 \neq 2$ (One plus one does not equal two). In: Quarton G.C., Melnechuk, T. & Schmitt, F.O. (eds.). The Neurosciences, 801-821: 808.
191 a.a.O.: 805.
192 a.a.O.: 804.
193 Maynard Smith, J. et al. (1985). Developmental constraints and evolution. Quart. Rev. Biol. 60, 265-287: 266.
194 a.a.O.: 270.
195 Kaspar, R. (1977). Der Typus – Idee und Realität. Acta Biotheor. 26, 181-195: 192.
196 Maynard Smith et al. (1985): 270.
197 Houston, A.I. (1990). Matching, maximization and melioration as alternative descriptions of behaviour. In: Meyer, J.-A. & Wilson, S.W. (eds.). From Animals to Animates. Proceedings of the First International Conference on Simulation of Adaptive Behavior, 498-509; ders. (1997). Are the spandrels of San Marco really Panglossian pendentives? Trends Ecol. Evol. 123, 125.
198 Mark, R. (1996). Architecture and evolution. Amer. Sci. 84, 383-389; vgl. Pigliucci, M. & Kaplan, J. (2000). The fall and rise of Dr Pangloss: adaptationism and the *Spandrels* paper 20 years later. Trends Ecol. Evol. 15, 66-70.
199 Gould & Lewontin (1979).
200 Vgl. Amundson, R. (1994). Two concepts of constraint: adaptationism and the challenge from developmental biology. Philos. Sci. 61, 556-578; Antonovics, J. & van Tienderen, P.H. (1991). Ontoecogenophyloconstraints? The chaos of constraint terminology. Trends Ecol. Evol. 6, 166-169.
201 Vgl. Laubichler, M.D. (2005). Das Forschungsprogramm der evolutionären Entwicklungsbiologie. In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philosophie der Biologie. Eine Einführung, 322-337: 329.
202 Schwenk, K. & Wagner, G.P. (2003). Constraint. In: Hall, B.K. & Olson, W.M. (eds.). Key Words and Concepts in Evolutionary Developmental Biology, 52-61: 56.
203 a.a.O.: 58.
204 Wagner, G.P. & Schwenk, K. (2000). Evolutionarily stable configurations: functional integration and the evolution of phenotypic stability. In: Hecht, M.K., MacIntyre, R.J. & Clegg, M.T. (eds.). Evolutionary Biology, vol. 31, 155-217; vgl. Schwenk, K. & Wagner, G.P. (2001). Function and the evolution of phenotypic stability: connecting pattern to process. Amer. Zool. 41, 552-563.
205 Marcus, E. (1899). Die exakte Aufdeckung des Fundaments der Sittlichkeit und Religion: 21.
206 Anton, G. (1906). Über den Wiederersatz der Funktion bei Erkrankungen des Gehirnes: 24.

207 Weiß, O. (1907). [Rez. Monakow, C. von (1905). Gehirnpathologie, 2 Bde.]. Arch. Psychol. 9, 81-87: 83.
208 Uexküll, J. von (1908). Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie. Rivista di Scienza „Scientia" 4, Anno II, N. VII, 72-86: 80; vgl. ders. (1912). Die Merkwelten der Tiere. Deutsche Revue 1912, 1-7: 2; ders. (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 157.
209 von Uexküll (1920/28): 157.
210 Uexküll, J. von (1912). Wie gestaltet das Leben ein Subjekt? Die neue Rundschau 23 (Aug.), 1082-1091: 1082; vgl. ders. (1913). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 206; Ungerer, E. (1942). Die Erkenntnisgrundlagen der Biologie. Ihre Geschichte und ihr gegenwärtiger Stand. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie Bd. I, 1, 1-94: 67; vgl. Koepcke, H.-W. (1971-74). Die Lebensformen, 2 Bde.: I, 118.
211 von Uexküll (1912): 1082.
212 Oppenheim, S. (1868). Die Natur des Capitals und des Credits, Bd. 1: 89.
213 Meyer-Abich, A. (1963). Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie: 83.
214 Koepcke (1971-74): I, 118; 154.
215 Schrank, F. von (1824). Botanische Beobachtungen. Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung 7, 1. Beilage, 1-64: 15.
216 Ferris, G.F. (1942). Atlas of the Scale Insects of North America, vol. 4. The Diaspididae: 20.
217 Ferris, G.F. (1943). Some fundamental concepts in insect morphology. Microentomol. 8, 2-7: 7; vgl. Ferris, G.F. (1948). The princples of comparative morphology. Microentomol. 13, 49-56.
218 Weber, H. (1952). Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool. N.F. 9, 18-231: 27.
219 Ax, P. (1984). Das phylogenetische System: 156.
220 Vgl. Scholtz, G. (2004). *Baupläne versus* ground patterns, phyla *versus* monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology. In: ders. (ed.). Evolutionary Developmental Biology of Crustacea, 3-16: 6.
221 Remane, A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: 156.
222 Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 176.
223 Hennig, W. (1957/79). Taschenbuch der Speziellen Zoologie, Bd. 2. Wirbellose I: 24.
224 Brandenburg, M.C. (1749). Betrachtung über die Möglichkeit der Auferstehung der Todten: 16.
225 Hortensius (1758). Gedanken, woher es komme, daß nicht in allen Wassern allerley Leich, insonderheit von Karpen aufkommen könne. Nützliche Samlungen 75, 1177-1192: 1179.
226 Voigt, F.S. (1835). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1: 160 (Nr. 183).
227 Gegenbaur, C. (1855). Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden: 194; ders. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 193; 542; vgl. auch Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 333.
228 Seidel, F. (1936). Entwicklungsphysiologie des Insekten-Keims. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 38, 291-336: 293; ders. (1937). Entwicklungsphysiologie. Fortschr. Zool. N.F. 1, 406-459: 411.
229 Seidel, F. (1960). Körpergrundgestalt und Keimstruktur. Zool. Anz. 164, 245-305: 254.
230 Sander, K. (1983). The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis. In: Goodwin, B.C., Holder, N. & Wylie, C.C. (eds.). Development and Evolution, 137-159: 140.
231 Vgl. Hall, B.K. (1997). Phylotypic stage or phantom: is there a highly conserved embryonic stage in vertebrates? Trends Ecol. Evol. 12, 461-463.
232 Marivetz, É.-C. & Goussier, L.-J. (1783). Physique du monde, Bd. 3: 378.
233 Leroy, A. (1798). De la nutrition, et son influence sur la forme et la fédondité des animaux sauvages et domestiques. Mémoires de la société médicale d'émulation 6, 416-478: 470.
234 de Blainville, H. (1814). Mémoire sur la classification méthodique des animaux mollusques. Bulletin des sciences par la Société philomatique de Paris 1814, 175-180: 176.
235 Cuvier, G. (1817). Le règne animal distribué d'après son organisation, 4 Bde.: III, 129.
236 Baer, K.E. von (1826-27). Beiträge zur Kenntniss der niedern Thiere. Nova Acta Physico-Medica 13(2), 523-762: 739.
237 Baer, K. E. von (1828). Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere, Bd. 1: 207f.
238 a.a.O.: 220.
239 Humboldt, A. von (1823). Essai géognostique sur le gisement des roches dans les deux hémisphères (dt. Geognostischer Versuch über die Lagerung der Gebirgsarten in beiden Erdhälften, übers. v. K.C. Ritter von Leonhard, Straßburg 1823): 38 (im franz. Orig.: 36); von Baer (1826-27): 739; Brandt, J.F. (1835). Bemerkungen über die Mundmagen- oder Eingeweidenerven *(Nervus Simpathicus seu Nervi reproductorii*) der Evertebraten. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St.-Petersbourg 3 (6. Ser.), 561-611: 599.
240 Rothmaler, W. (1948). Über das natürliche System der Organismen. Biol. Zentralbl. 67, 242-250.
241 Arber, A. (1950). The Natural Philosophy of Plant Form: 59.
242 Fauré-Frémiet, E. (1957). Organismes, cellules, molécules. Le cas des infusoires ciliés. Biol. Jahrb. 1957, 47-55: 49.
243 Ax, P. (1960). Die Entdeckung neuer Organisationstypen im Tierreich.
244 Ehrendorfer, F. (1983). Übersicht des Pflanzenreiches. In: Lehrbuch der Botanik, 32.Aufl., 549-550: 549.
245 Kadereit, J.W. (2008). Systematik und Stammesgeschichte [Allgemeine Grundlagen und Samenpflanzen]. In: Lehrbuch der Botanik, 36.Aufl., 609-945: 744; 765.
246 Denffer, D. von (1958). Morphologie. In: Lehrbuch der Botanik, 27. Aufl., 6-174: 46.
247 Wagner, J.J. (1803): Von der Natur der Dinge: 522 (§520); vgl. 317 (§344); 424 (§432).

248 Wolf, S. (1806). Die Natur einwirkender Potenzen: 115 (§171).
249 Müller, J. (1825). Über die Entwickelung der Eier im Eierstock bei den Gespenstheuschrecken. Nova acta physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum 4(2), 553-672: 642.
250 Baer, K.E. von (1826-27). Beiträge zur Kenntniss der niedern Thiere. Nova Acta Physico-Medica 13(2), 523-762: 740.
251 Eble, B. (1828). Ueber den Bau und die Krankheiten der Bindehaut des Auges: 68.
252 Schmidt, J.H. (1831). Zwölf Bücher über Morphologie: 94; Schultz, C.H. (1832). Natürliches System des Pflanzenreichs: 180; Gegenbaur, C. (1859). Grundzüge der vergleichenden Anatomie: 541.
253 Seidlitz, G. (1871). Die Darwin'sche Theorie: 170; vgl. Möbius, K. (1895). Die ästhetische Betrachtung der Thiere. Sitzungsber. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin 1895, 1005-1015: 1009; Franz, V. (1920). Probiologie und Organisationsstufen. Eine Hypothese und ihre Anwendung auf die Morphologie.
254 Reinke, J. (1907). Die Natur und Wir: 104.
255 Robinet, J.B. (1761). De la nature, Bd. 1: 105; vgl. Bd. 4 (1766): 233; Formey, J.-H.-S. (1761). Choix des mémoires et abrégé de l'histoire de l'Académie de Berlin, Bd. 3: 66.
256 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 277ff.
257 Nees von Esenbeck, C.G.D. (1814). Die Algen des süßen Wassers: nach ihren Entwicklungsstufen dargestellt; Goldfuß, A. (1817). Ueber die Entwicklungsstufen des Thieres; von Baer (1826-27): 740.
258 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie: 49.
259 Meckel, J.F. (1808). Beyträge zur vergleichenden Anatomie: 109; Remak, R. (1851). Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere, I. Ueber die Entwickelung des Hühnchens im Eie: 5.
260 Abel, O. (1912). Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere: 632-640; vgl. Simpson, G.G. (1953). The Major Features of Evolution; Panchen, A.L. (1992). Classification, Evolution and the Nature of Biology: 52ff.
261 Lankester, E.R. (1877). Notes on the embryology and classification of the animal kingdom; comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germlayers. Quart. J. Microscop. Sci. n.s., 17, 399-454: 440; ders. (1909). Treatise on Zoology.
262 Bather, F.A. (1927). Biological classification: past and fututre. Quart. J. Geol. Soc. London 83, lxii-civ: ciii.
263 a.a.O.: lxii.
264 Huxley, J. (1955). Evolution, cultural and biological (in: ders. (1957). New Bottles for New Wine, 61-92): 90; ders. (1957). The three types of evolutionary process. Nature 180, 454-455: 455; ders. (1958). Evolutionary processes and taxonomy with special references to grades. Uppsala Univ. Arsskrift 1, 21-39; vgl. Simpson, G.G. (1961). Principles of Animal Taxonomy: 126.
265 Huxley (1955): 91.

Literatur

Troll, W. (1951). Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. Stud. Gen. 4, 376-389.
Remane, A. (1951). Das Problem des Typus in der morphologischen Biologie. Stud. Gen. 4, 390-399.
Nisbet, H.B. (1967). Herder, Goethe and the natural type. Publ. Engl. Goethe Soc.N.S. 37, 83-119.
Farber, P.L. (1976). The type-concept in zoology during the first half of the nineteenth century. J. Hist. Biol. 9, 93-119.
Hammen, L. van der (1981). Type concepts, higher classification and evolution. Acta Biotheor. 30, 3-48.
Trienes, R. (1989). Type concept revisited. A survey of german idealistic morphology in the first half of the twentieth century. Hist. Philos. Life Sci. 11, 23-42.
Dougherty, F.W.P. (1996). Zum Typusbegriff der Aufklärung und der Romantik. In: ders., Gesammelte Aufsätze zu Themen der klassischen Periode der Naturgeschichte, 239-250.
Harlan, V. & Jahn, I. (Hg.) (2005). Wert und Grenzen des Typus in der botanischen Morphologie.

Umwelt

Der Ausdruck ›Umwelt‹ erscheint im Deutschen seit Anfang des 19. Jahrhunderts und wird zunächst für die geografische Umgebung eines von Menschen bewohnten Ortes verwendet. Vereinzelt wird er bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts im biologisch-wahrnehmungsphysiologischen Kontext verwendet, meist in Texten der Schönen Literatur (Zschokke 1822: »Wie ich in mir bin, so will ich die Umwelt sehen!«[1]), aber auch bereits in biologischen Abhandlungen (Troxler 1829: »Allein die Sinneswahrnehmung ist eben dadurch verschieden von der Gefühlsempfindung und der Verstandeserkenntniß, daß die Kraftäußerung des sinnlich-geistigen Seelenorgans sich in den Einflüssen und Eindrücken der Umwelt unmittelbar inne wird, sich also gleichsam in den Gegenständen selbst sinnlich empfindet und erkennt«[2]).

Seit Beginn des 20. Jahrhunderts entwickelt sich der Begriff zu einem zentralen Konzept der Biologie; er wird dabei anfangs in einer spezifischen Bedeutung verwendet, die sich aber später ausweitet. In der deutschsprachigen Biologie des 20. Jahrhunderts ersetzt das Wort weitgehend das ältere ›Außenwelt‹; mit dieser Ersetzung wird die enge Verbindung von einem Organismus und der ihn umgebenden Welt betont. Seit Ende der 1960er Jahre ist der Ausdruck zu einem Signalwort der öffentlichen Debatten geworden und steht im Kontext der Gefährdung der Lebensbedingungen von Organismen vieler Arten auf der Erde, einschließlich des Menschen. Weil diese Gefährdung von den technischen Aktivitäten des Menschen selbst ausgeht, z.B. von der Erzeugung und Freisetzung chemischer Stoffe im Rahmen der Massenproduktion von Gütern, transportiert das Wort eine mahnende Botschaft, die auf Kehrseite und Kosten des technischen Fortschritts verweist.

Sprachlich liegt ›Umwelt‹ auf einem ähnlichen Abstraktionsniveau wie ›Organismus‹. Die beiden Ausdrücke können daher als Begriffspaar in direkter Korrespondenz zueinander verwendet werden (von Uexküll 1908: »lebendigen Wechselwirkungen zwischen Organismus und Umwelt«[3]). Die Angleichung des Abstraktionsniveaus von ›Umwelt‹ (bzw. ›environment‹) an das von ›Organismus‹ erfolgt allerdings erst allmählich im 19. Jahrhundert. Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts sind es eher einzelne Faktoren der Umwelt, die in Relation zum Organismus bezeichnet werden (wie Klima und Boden); im Englischen vielfach mit einem Terminus im Plural (»circumstances«), im Deutschen dagegen bereits mit dem Singular ›Außenwelt‹ (s.u.). In seiner summarischen Zusammenfassung als ›die Umwelt‹ wird die Heterogenität der Faktoren und Gegenstände der Umwelt verdeckt, und die Umwelt damit als ein gegenüber einem Organismus analoges System konzipiert, so dass beide auf einer Ebene miteinander in »Wechselwirkungen« stehen können. Erst durch diese Abstraktionsleistung wird ›Umwelt‹ zu einer Einheit konstruiert (Pearce 2010: »the word ›environment‹ does metaphysical work«[4]).

Die Umwelt ist die Summe der Gegenstände und Bedingungen außerhalb eines Organismus, die sein Überleben und seine Fortpflanzung betreffen, z.B. die von ihm genutzten Ressourcen und die ihn bedrohenden Gefahren.

Ressource (16. Jh.) *587*
Lebensbedingungen (Burnet 1737) *586*
Mitwelt (Breithaupt 1771) *573*
Außenwelt (Platner 1776) *582*
Innenwelt (Krug 1795) *582*
Existenzbedingungen (Cuvier 1800) *586*
Milieu (Lamarck 1800) *583*
Umgebung (Novalis 1802) *581*
Umwelt (Troxler 1829) *566*
Eigenwelt (Kastner 1849) *572*
Umweltdeterminismus (Lloyd Morgan 1892) *594*
Merkwelt (von Uexküll 1912) *570*
Wirkwelt (von Uexküll 1913) *570*
Peristase (Fischer 1919) *579*
genotypisches Milieu (Četverikov 1926) *585*
Positionsfeld (Plessner 1928) *571*
Wohnwelt (Woltereck 1932) *572*
Minimalumwelt (Weber 1939) *574*
Realumwelt (Weber 1939) *574*
Synerg (Bock & von Wahlert 1965) *591*
Environ (Patten 1975) *578*

environment, milieu, medium, μέσον, περιέχον

Der als Äquivalent für das deutsche Wort gebrauchte englische Ausdruck ›environment‹ erscheint zuerst 1828 in einer kommentierenden Übersetzung des deutschen ›Umgebung‹ aus einer Passage bei Goethe, in der es nicht nur einen Ort, sondern auch eine geistige Einstellung ausdrückt (Carlyle 1828: »such an environment of circumstances«[5]; Goethe: »bei solcher Umgebung«[6]). Wenig später wird der englische Ausdruck auch in rein geografischer Bedeutung verwendet (»Baireuth, ›with its kind picturesque environment‹«[7]). Vor dem deutschen Wort, nämlich bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts, wird es regelmäßig im biologischen Kontext eingesetzt. Als frühe Nachweise für den biologischen (oder allgemeiner: systemtheoretischen) Umweltbegriff können folgende Zitate gelten: »the division of the environment into the two halves, soil and air« (Spencer 1855[8]) und »the organism is continually adapted to

its environment« (Sidgwick 1874[9]). Paradigmatisch für die spätere Debatte stellt bereits W. Bateson 1894 als Ursache für organische Variationen Faktoren der Umwelt (»environment«) solchen des Organismus (»intrinsic nature of organisms themselves«) einander gegenüber.[10]

Bevor das Wort ›environment‹ im Englischen Verwendung findet, sind Ableitungen des Wortstammes im Französischen in Gebrauch, um die Umwelt eines Organismus zu bezeichnen (Malebranche 1674-75: »c'est principalement par les passions que l'àme se répand au dehors, & qu'elle sent qu'elle tient effectivement à tout ce qui l'environne«).[11] D. Diderot definiert 1778 die Sinnlichkeit als etwas, das zwischen einem Organismus und dem ihn Umgebenden vermittelt (»La sensibilité est une qualité propre à l'animal, qui l'avertit des rapports qui sont entre lui et tout ce qui l'environne«).[12] Bevor der Terminus zur Verfügung steht, sind es also Umschreibungen aus dem Wortfeld von ›environment‹, die die Sache bezeichnen.

Ein gutes halbes Jahrhundert vor dem englischen Wort ist das französische ›milieu‹ in der Sprache der Biologen fest verankert (s.u.). Es ist abgeleitet von dem lateinischen ›medium‹, das ebenso wie der französische Ausdruck eine doppelte Bedeutung hat: Es kann sowohl die Mitte einer Sache als auch das diese Mitte Umgebende bezeichnen.[13]

Das lateinische ›medium‹ wiederum ist eine Übersetzung des griechischen ›μέσον‹, das gleichfalls die Mitte einer Sache und metonymisch das Umfeld der Mitte bezeichnet. Bei Aristoteles, der das Wort viel verwendet, steht es in sehr unterschiedlichen Kontexten, von der Naturphilosophie bis zur Ethik. Terminologisch verwendet wird es in der Logik, in der es den Mittelbegriff eines Syllogismus bezeichnet, und in der Ethik als Ausdruck für die tugendhafte Haltung, die den mittleren als den der Sache angemessenen Weg wählt. Es ist ein positiv besetztes Wort, insofern mit ihm der richtige Weg der Mitte zwischen zwei Extremen benannt ist. Ebenso wie das lateinische ›medium‹ erscheint auch der griechische Ausdruck meist in Verbindung mit einer Präposition; die absolute Stellung gilt demgegenüber als abgeleitet.

Neben ›μέσον‹ steht im Griechischen ein anderes Wort, der semantisch ›Umwelt‹ entspricht: περιέχον. Es bezeichnet allgemein das Umgebende der lebendigen Welt (Raum, Luft, Himmel, Atmosphäre, Klima).[14] Dieses Medium wird allerdings nicht als etwas von den Dingen Getrenntes vorgestellt, sondern vielmehr als etwas sie Erfüllendes und mit ihnen Verwachsenes; die Dinge und ihr Milieu bilden zusammen eine Einheit der Sympathie, des Mitleidens. Aristoteles verwendet den Begriff an verschiedenen Stellen, u.a. in den Schriften zur Physik und Meteorologie[15] und führt außerdem die Eigenschaften von Menschen verschiedener Völker auf Unterschiede des περιέχον zurück: die »Feuchtheit« der Skythen und Thraker ebenso wie die »Trockenheit« der Äthiopier[16] – eine frühe Milieutheorie (s.u.: »Umweltdeterminismus«).

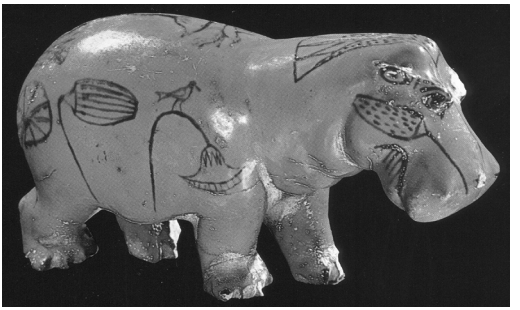


Abb. 535. Ihre Umwelt ist den Organismen eingeschrieben. Altägyptische Plastik eines Nilpferds, auf dessen Hautoberfläche Sumpfpflanzen und ein Vogel aus der Umwelt des Nilpferds abgebildet sind (im Original 10 cm hohe blaue Fayence im Ägyptischen Museum, Kairo, datiert auf 1900 v. Chr.; aus National Geographic Society (1978/89). Ancient Egypt. Discovering its Splendors, dt. Ägypten. Schatzkammer der Pharaonen, Augsburg 1998: 181).

Frühe Wortgeschichte

Erste Nachweise des Wortes ›Umwelt‹ finden sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts in poetischen Werken. Hier bezeichnet das Wort die Gesamtheit oder einzelne Aspekte der physischen (v.a. geografisch-klimatischen) Umgebung des Menschen und seiner Siedlungen. Als älteste Fundorte gelten die Elegien ›Napoleon‹ (1800) und ›Parthenais‹ (1795/96 entstanden, 1807 umgearbeitet) des dänischen (auch auf Deutsch schreibenden) Dichters J. Baggesen. In Baggesens Ode ›Napoleon‹ heißt es: »Und es verwandelt die Flut in Feuer sich, Nebel in Nordlicht,/ Regen in Strahlenerguß, daß von fern erscheinet der Umwelt/ Ein' ätherische Feste die Schicksalshölle des Dichters«.[17] Bereits 1790 verwendet Baggesen das dänische Wort ›Omegn‹, das dem deutschen ›Umgegend‹ entspricht und das Baggesen in einer Fußnote mit dem Fremdwort ›environs‹ erläutert.[18] Das dänische ›omverden‹ als spätere Übersetzung von ›Umwelt‹ erscheint dagegen erst im 19. Jahrhundert. Die Wortneuschöpfungen stehen bei Baggesen meist allein in seinen in Hexametern gedichteten Versen, erscheinen dagegen nicht in der Prosa. Sie stehen vielfach am

Ende eines Verses und sind so gebildet, dass sie zwei etwa gleich lange Silben enthalten, so dass sie dem angestrebten Versfuß des Spondeus entsprechen[19] – poetische Erwägungen waren also für die Prägung der Wörter leitend. Semantisch bezeichnet ›Umwelt‹ bei Baggesen das als unwirtlich und feindlich empfundene Land, das eine Stadt umgibt; mit dem Ausdruck wird also die Distanz des Menschen von der Natur betont.

J.H. Campe definiert ›Umwelt‹ in seinem Wörterbuch von 1811 neutral als »die umgebende Welt, die Welt um uns her«.[20] Auch in den Werken Goethes, der die Dichtungen Baggesens kannte[21], taucht der Ausdruck wiederholt auf.[22] Bis zum Ende des 19. Jahrhunderts wird er aber nur wenig verwendet und gilt weitgehend als »nicht definierte, konzeptfreie, vorwiegend auf den Menschen bezogene, nahezu topographische Wortneubildung« (Müller 2001).[23] Die wiederholt aufgestellte Behauptung, das deutsche ›Umwelt‹ werde bereits ab Mitte des 19. Jahrhunderts als Entsprechung zum französischen Terminus ›milieu‹ verwendet[24], trifft wohl nicht zu; dies erfolgt erst seit der Jahrhundertwende.[25]

Antike

Die Bedeutung der Umwelt für die Lebensprozesse ist seit der Antike bekannt und wird im medizinischen Kontext etwa in der hippokratischen Schrift (ursprünglich ohne Titel) ›Von Lüften, Gewässern und Ortslagen‹ formuliert. Bertillon bezeichnet diese Schrift 1872 als die erste Abhandlung der Umweltlehre (»le premier traité de Mésologie«[26]); ins Deutsche übersetzt wird sie seit 1955 (nach einem Vorschlag von M. Pohlenz aus dem Jahr 1938[27]) unter dem Titel ›Von der Umwelt‹.[28]

Auch von Aristoteles wird die Abhängigkeit der Lebewesen von ihrer Umwelt betont. Nach seiner Theorie der spontanen Lebensentstehung sind es Bedingungen der Umwelt (z.B. die Feuchte des Mediums), die für die Bildung von Lebewesen ausschlaggebend sind.[29] Aristoteles' Schüler Theophrast streicht die Abhängigkeit der Pflanzen von den mit Erdboden, Luft und Wasser zusammenhängenden Faktoren wiederholt heraus.[30]

Später sind es v.a. Galen und unter seinem Einfluss arabische Gelehrte des Mittelalters, die den Einfluss der Umwelt für die Bildung und Gestaltung der Lebewesen betonen.[31]

Umwelt und Organismus

Trotz seiner zentralen Bedeutung für die Biologie wird der Begriff der Umwelt erst spät in der Biologiegeschichte terminologisch fixiert. Vor der Etablierung des Terminus ›Umwelt‹ bzw. ›environment‹ sind es eine ganze Reihe anderer Ausdrücke, die seine Stellung einnehmen, u.a. die Wörter ›Milieu‹, ›Außenwelt‹ und ›Lebensbedingungen‹ (s.u.). Eine systematische Stellung innerhalb biologischer Theorien erhält das Umweltkonzept zuerst bei Autoren des französischen Sprachraums mit der Bezeichnung ›milieu‹.

Neben seiner späten terminologischen Fixierung ist auch die häufig unklare Bestimmung und Abgrenzung des Umweltbegriffs vom Begriff des ↑Organismus bemerkenswert. Bis in die Gegenwart hat sich keine allgemein anerkannte Unterscheidung von Organismus und Umwelt etablieren können. Immer wieder wird auch das als Teil des Organismus angesehen, was auf ihn wirkt, aber nicht Teil seines morphologischen und physiologischen Wechselwirkungsgefüges ist. Die Unschärfe des Umweltbegriffs hängt offenbar mit der Unklarheit des komplementären Begriffs der ↑Organisation zusammen.

Weitgehend anerkannt ist, dass von einer ›Umwelt‹ nur in Bezug auf organisierte Systeme die Rede sein kann oder, wie es P. Valéry formuliert: »Nicht-organisierte Körper sind von der Umwelt nicht isoliert – und kommen mit ihr ins Gleichgewicht, wogegen organisierte Körper mit Anpassungen darauf reagieren. Und sobald die letzteren aufhören, sich anzupassen […], hören sie auch auf, sich zu erhalten, und bringen mit ihrem Tod sich in Einklang mit ihrer Umwelt«[32].

Eine Umwelt besteht also nur relativ zu einem (offenen) System. Funktional geschlossene Systeme oder Systeme, die rein materiell oder lokal bestimmt sind, haben keine Umwelt, sondern nur eine Umgebung. Für offene Systeme wie Organismen ist ihre Umwelt dagegen notwendig. Ein offenes System ist notwendig auf eine Umwelt als Ressource für seine Erhaltung bezogen: Allein durch seinen Stoffwechsel mit der Umwelt kann es den Bestand seiner Identität als Gefüge von funktional aufeinander bezogenen Prozessen behaupten. Eine Umwelt kann daher auch nur unter Bezug auf einen Organismus konzipiert werden, sie bildet also das Komplement eines Organismus und stellt für sich kein System dar. Es macht somit auch keinen Sinn, von einer System-Umwelt-Interaktion zu sprechen; nur einzelne Elemente in der Umwelt können auf ein System wirken, nicht aber dieses als Gesamtheit (weil es eine Menge von Gegenständen und Bedingungen, aber kein konkreter Körper ist).[33]

Frühes 19. Jh.: Erste Konzeptualisierungen

Erst mit der Konstituierung der ↑Biologie als einheitlicher Wissenschaft der Pflanzen und Tiere als ↑Or-

ganismen an der Wende zum 19. Jahrhundert bildet sich ein spezifischer Terminus der Umwelt heraus. Im Rahmen der verschiedenen theoretischen Entwürfe der Naturphilosophie und frühen Physiologie etablieren sich dabei unterschiedliche Ausdrücke, v.a. die beiden Termini ›Außenwelt‹ und ›Milieu‹ (s.u.). Betont wird in diesen Ansätzen nicht nur die Unterschiedenheit von Organismus und Umwelt, sondern ebenso der enge Zusammenhang von beiden, d.h. die Abhängigkeit der Organismen von ihrer Umwelt und ihre Wirkung auf die Umwelt – eine Beziehung, die als Wechselwirkung beschrieben wird (s.u.). Trotz der theoretisch wichtigen Rolle des Konzepts kommt es bis zum Ende des Jahrhunderts zu keiner terminologischen Vereinheitlichung der verschiedenen Ansätze.

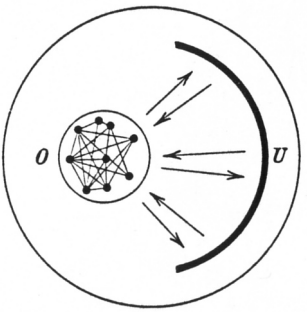


Abb. 536. Diagramm zur Darstellung des Organismus (O) in seiner Beziehung zur Umwelt (U) (aus Woltereck, R. (1932/40). Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Die Organismen als Gefüge/Getriebe, als Normen und als erlebende Subjekte: 209).

Darwin

Selbst Darwin, für den das Konzept der Umwelt in seiner Evolutionstheorie zentral wird, verwendet keinen speziellen Terminus dafür. Wenn Darwin die Entität, an die sich die Organismen anpassen, näher bestimmt, verwendet er meist den Ausdruck *Lebensbedingungen* (»conditions of life«)[34], vereinzelt auch *externe* (»external«[35]) oder *physische Bedingungen* (»physical conditions«[36]), *Existenzbedingungen* (»conditions of existence«[37]) (für die Geschichte dieser Ausdrücke s.u.: Lebensbedingungen), *Standort* (»place in the economy of nature«[38]; »as each [animal] exists by a struggle for life, it is clear that each must be well adapted to its place in nature«[39]) oder schließlich *Heimat* (»home«)[40] der Organismen. Den erst später etablierten Ausdruck ›environment‹ verwendet Darwin nicht. Erst parallel zum Erscheinen von Darwins Hauptwerk etabliert sich ein spezieller Umweltbegriff in der englischsprachigen Biologie (vgl. die Nachweise oben). Auch Darwins deutsche Übersetzer kommen ohne einen allgemeinen Begriff der Umwelt aus.

In Darwins Theorie wird die Umwelt nicht nur als Existenzbedingung im wörtlichen Sinne als Summe der Faktoren, die das Leben von Organismen ermöglichen, verstanden, sondern auch als Komplex der Faktoren, mit denen die Organismen in einem »Kampf« stehen (1859: »struggle for existence […] with the physical conditions of life«) (↑Konkurrenz).[41] Die Evolution der Organismen hängt nach Darwins zuweilen geäußerter Auffassung von einer Veränderung der Umwelt ab: »If it were possible to expose all the individuals of a species during many generations to absolutely uniform conditions of life, there would be no variability«.[42] An anderer Stelle beschreibt Darwin die Evolution der Organismen aber auch als einen primär selbstbezüglichen Vorgang, der sich auch ohne Veränderung der anorganischen Umwelt vollzieht (s.u.; ↑Evolution).

20. Jh.: biologisch zentraler Begriff

Zu einem zentralen biologischen Begriff wird das Wort ›Umwelt‹ seit Beginn des 20. Jahrhunderts. Als spezifischer wissenschaftlicher Terminus erscheint es zuerst in den Schriften des Geografen F. Ratzel seit 1899, anfangs im Kontext einer Diskussion der »Beziehungen zwischen der Menschheit und der Erde«.[43] In einem Vorlesungsmanuskript aus dieser Zeit definiert Ratzel die Umwelt bereits sehr allgemein und führt den Ausdruck als Übersetzung des englischen ›environment‹ ein: »Die Umgebung oder Umwelt (Environment) ist die Natur außerhalb eines Lebewesens, die sich zwar in Licht, Luft, Nahrung in dessen innerstes Wesen hinein fortsetzen kann, aber keinen Theil von seinem Organismus ausmacht«.[44] Anregungen zur Einführung des Wortes erhält Ratzel offenbar einerseits durch die Rezeption englischer Aufsätze von W.Z. Ripley und C. Mindeleef[45], in denen der Ausdruck ›environment‹ erscheint (in einer Rezension übersetzt Ratzel dies anfangs als »Umgebung«[46]) sowie andererseits durch die Publikation eines Bandes seines Schülers H.F. Helmolt, in dem auf die Wortgeschichte von ›Umwelt‹ im Deutschen eingegangen wird.[47]

Neben seiner wichtigen Stellung in der Biologie erlangt der Begriff ›Umwelt‹ an der Wende zum 20. Jahrhundert auch in anderen Disziplinen eine große Bedeutung; so erscheint er als »soziale Umwelt« in der Soziologie (Gumplowicz 1895; Schäffle 1875/96; Tille 1896; Simmel 1907).[48]

von Uexküll: Umwelt als Merkwelt

Eine nachhaltige Aufnahme in die biologische Fachsprache erfährt das Wort durch seine terminologische Verwendung bei J. von Uexküll, vereinzelt seit 1905 (»Tierorganismen [… bilden jeweils] eine Einheit, die sich durch die Art des Ineinandergreifens ihrer chemischen und physikalischen Leistungen von der Umwelt abtrennt und ein selbständiges Dasein führt«[49]), regelmäßig seit 1908.[50] Im deutschsprachigen Raum gilt von Uexküll daher als Begründer des biologischen Umweltbegriffs. Nach von Uexkülls Formulierung schlägt er das Wort für »die spezielle Umgebung eines Lebewesens« vor und will es »in dem gleichen Sinne wie früher das Wort ›Milieu‹« anwenden.[51] In seinen frühen Schriften, so in einem programmatischen Aufsatz aus dem Jahr 1907, verwendet von Uexküll an der Stelle, an der später von der ›Umwelt‹ die Rede ist, meist das Wort ›Milieu‹ (s.u.).[52] Die Umwelt als die »Gesamtheit aller subjektiven Wirklichkeiten« grenzt von Uexküll 1929 von der Welt als der »Gesamtheit der objektiven Wirklichkeiten« ab.[53]

Die Einführung des Umweltbegriffs bei von Uexküll geht vom individuellen Organismus und dessen sinnesphysiologischer Erschließung seiner Umgebung aus. Betont wird mit dem Begriff die enge Verbundenheit des Organismus mit seiner Umwelt, weil beide über ein *Merken* und *Wirken* des Organismus eng miteinander verzahnt sind. Von Uexküll spricht daher seit 1912 von der rezeptorischen ***Merkwelt***[54], der er komplementär die effektorische *Wirkungswelt* (1912)[55] oder ***Wirkwelt*** (1913)[56] gegenüberstellt (›Merkwelt‹ verwendet von Uexküll 1913 als direkte Ersetzung für das zuvor von ihm gebrauchte ›Milieu‹[57]; ›Wirkungswelt‹ bzw. ›Wirkwelt‹ und ›Umwelt‹ bilden also zeitweise ein Begriffspaar[58]; später ordnet von Uexküll dagegen ›Merkwelt‹ und ›Wirkwelt‹ als komplementäres Begriffspaar der ›Umwelt‹ unter[59]). Die Betonung liegt dabei darauf, dass das Funktionsverhältnis von Merkwelt und Wirkwelt einen »geschlossenen Kreislauf«, eine jeweilige »Welt für sich«[60] darstellt. Merken und Wirken sind für von Uexküll zwei Handlungen, die aufeinander verweisen; sie lassen sich als geschlossener Kreislauf, als *Funktionskreis* darstellen (↑Verhalten: Abb. 558). Dieser Funktionskreis bezeichnet bei von Uexküll zweierlei: zunächst allgemein die als Wechselverhältnis modellierte Relation des Organismus zu seiner Umwelt, daneben die funktionalen Einheiten, in die das Verhalten von Organismen gegliedert werden kann, nämlich die Komplexe der Ernährung, der Feindabwehr, der Fortpflanzung »und wenige mehr« (↑Verhalten).[61]

Nach dem allgemeinen Modell des Funktionskreises wählt ein Organismus seiner Bauart entsprechend selektiv Reize aus der Außenwelt aus; er reagiert auf diese, indem er Gegenstände seiner Außenwelt verändert, und schließlich wirken Gegenstände der veränderten Außenwelt auf ihn wieder zurück. Es besteht also ein Kreislauf von Funktionen, insofern die zyklische Wiederkehr von charakteristischen Verhaltensweisen für das Leben der Tiere kennzeichnend ist. In diesem Sinne zur Beschreibung des rhythmischen Wechsels von organischen Tätigkeiten im Verhalten der Tiere verwendet bereits H. Spencer Mitte des 19. Jahrhunderts den Ausdruck ›Funktionskreis‹ (»the cycle of the functions«; ↑Kreislauf).[62]

In seiner organismuszentrierten Umweltlehre verwendet von Uexküll den Umweltbegriff, um die Relativität der Umwelt eines jeden Organismus (als »Subjekt«; ↑Selbstorganisation) herauszustellen. Er ist der Auffassung, es sei »jedes Tier, mag es einfach oder kompliziert sein, gleich vollkommen in seine Umwelt angepaßt. Die Umwelt der einfachen Tiere ist einfach und diejenige der vielseitigen Tiere vielfältig. Umwelt und Tier bedingen sich gegenseitig.«[63] Es bilde daher »der Organismus mit seinem Milieu zusammen ein zweckmäßiges Ganzes«[64]; es bestünden »Wechselwirkungen zwischen Tier und Umwelt«[65]. In seiner Monografie zur ›Umwelt und Innenwelt der Tiere‹ (1909) heißt es: »Die Umwelt, wie sie sich in der Gegenwelt des Tieres spiegelt, ist immer ein Teil des Tieres selbst, durch seine Organisation aufgebaut und verarbeitet zu einem unauflöslichen Ganzen mit dem Tiere selbst«.[66] Beide seien nicht »getrennte Dinge«, sondern bildeten vielmehr »zusammen einen höheren Organismus«.[67]

Insofern die Umwelt als Merkwelt immer über die Sinnesorgane eines Organismus vermittelt sind, versteht von Uexküll die Umwelt auch als die über die Wahrnehmungsmöglichkeiten des Organismus kanalisierten Einflüsse der Umgebung. Er spricht 1922 von einem »Umwelttunnel« und erläutert diesen als »den Lebensweg eines Subjektes, der nach allen Seiten von Objekten abgeschlossen ist, welche zugleich den Sinnesorganen des Subjektes als Merkmalträger und seinen Handlungsorganen als Wirkungsträger dienen«.[68] Erläutert wird dies in einem mechanistischen Modell, das die Einbindung des Organismus in seine Umwelt als eine »Planmäßigkeit« (↑Zweckmäßigkeit) beschreibt (vgl. Abb. 537).

Von Uexkülls Terminus ›Umwelt‹ beginnt sich schon bald nach dem Erscheinen des Buches von 1909 durchzusetzen. So verwendet J. Reinke in der zweiten Auflage seiner ›Einleitung in die theoretische Biologie‹ (1911) an einigen Stellen, an denen in der

ersten Auflage (1901) von »Aussenwelt« die Rede war, den neuen Ausdruck.[69]

Der Sache nach hat von Uexkülls These von der Organismusabhängigkeit der Umwelt viele Vorläufer, zu denen u.a. G.W. Leibniz, J.G. Herder, F.W.J. Schelling, W. James und G. Simmel gehören (vgl. Tab. 282).[70]

Die Vorgänger und Nachfolger von Uexkülls bezeichnen die gemeinsame Sache allerdings nicht immer mit dem Terminus ›Umwelt‹. So führt H. Plessner 1928 den Begriff ***Positionsfeld*** ein und versteht darunter die Summe der außerhalb des (morphologisch bestimmten) Organismus liegenden Faktoren, die zusammen mit dem (morphologischen) Organismus die eigentliche organisierte Ganzheit in der Natur bildet – den »Lebenskreis«, wie Plessner sagt.[71] Auch bei Plessner hat das Positionsfeld eine sinnesphysiologisch bestimmte Dimension: »Die Sinnesorgane haben in demselben Maße Reize aufzunehmen wie abzublenden. Sie sind Augen und Scheuklappen in Einem«.[72] Plessners ›Positionsfeld‹ entspricht damit weitgehend von Uexkülls ›Umwelt‹.

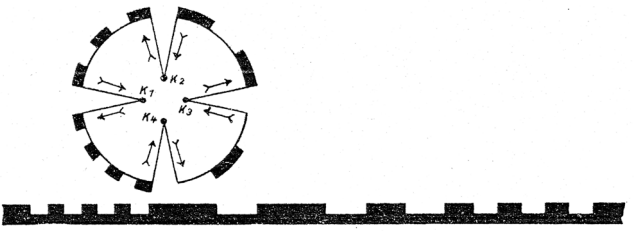


Abb. 537. Die »Zeitgestalt« eines Organismus in seinem »Umwelttunnel«. Die Umwelt des Organismus ist in Form einer horizontal liegenden Stange mit Zapfen und Fugen dargestellt. Der als Zahnrad repräsentierte Organismus rollt in seiner Zeitgestalt die Stange entlang, wobei seine »Merkmalträger« (rezeptorischen Eigenschaften) als Fugen und seine »Wirkungsträger« (ausführende, motorische Einrichtungen) als Zähne genau dem Muster des »Umwelttunnels« entsprechen. Die nach außen gerichteten Pfeile in dem Zahnrad deuten den Beginn einer ausführenden Tätigkeit des Organismus an; die nach innen gerichteten Pfeile deren Ende und den Einsatz der Rezeption eines Umweltereignisses (aus Uexküll, J. von (1922). Technische und mechanische Biologie. Ergeb. Physiol. 20, 129-161: 143.)

In der Theorie der Ökologie des 20. Jahrhunderts ist es der Begriff der ökologischen ↑Nische, der viele Komponenten des uexküllschen Umweltbegriffs aufnimmt.

Ausweitung der Bedeutung

Trotz seiner schnellen Übernahme durch andere Autoren wird das Wort ›Umwelt‹ nicht immer in der engen Bedeutung verwendet, die von Uexküll ihm verliehen hat. Schon L.J. Henderson betont 1913, dass er den Ausdruck nicht in dem »speziellen technischen Sinne« von Uexkülls verstehen möchte.[73] Nicht in dem technischen Sinn, sondern allein in weiterer Bedeutung setzt sich der Ausdruck im 20. Jahrhundert durch. Wenn also auch die innovative Wortverwendung von Uexkülls so folgenreich war wie kaum eine andere des 20. Jahrhunderts, so war es die Begriffsprägung im Rahmen seiner spezifischen Theorie gerade nicht.

Als problematisch an dem uexküllschen Umweltbegriff erweist sich in den Augen vieler Autoren dessen wahrnehmungsphysiologische Einengung nach einem Reiz-Reaktions-Modell. Zur Umwelt gehört nach von Uexküll allein das, was der Organismus wahrnimmt und auf das er adäquat reagiert. Nicht für alle relevanten Außenfaktoren besitzt ein Organismus aber Wahrnehmungsorgane. Die Gaszusammensetzung der Atmosphäre oder deren Belastung durch Krankheitserreger z.B. müssen von einem Organismus nicht wahrgenommen werden können, damit sie als relevante Faktoren seiner Umgebung anzusehen sind.

Eine Kritik in dieser Richtung wird in der Rezeption von Uexkülls vielfach geäußert.[74] Am entschiedensten trägt sie H. Weber Mitte der 1930er Jahre vor. Er kritisiert, dass die Umgebung nicht allein über Sinnesorgane und ein Nervensystem auf einen Organismus einwirkt, und dass daher jeder Umweltbegriff, der allein diese Verhältnisse berücksichtigt, zu eng sei.[75] Weber plädiert dafür, »daß in die Umwelt des Individuums auch die von der Umweltlehre vernachlässigten Umgebungswirkungen einbezogen werden, die nicht den Weg über die Sinnesorgane und das Nervensystem nehmen, die also keinem Reflexbogen im weitesten Sinn des Worts angehören«.[76] Notwendig sei die Formulierung eines Umweltbegriffs »für die ganze Welt der Lebewesen« (also einschließlich der Pflanzen), der »alle Beziehungen, die zwischen den Lebewesen und ihrer Umgebung bestehen können, erfasse«.[77] Auch Weber versteht das Konzept der Umwelt aber als »Beziehungsbegriff«, weil eine jeweilige Umwelt allein ausgehend von einem Organismus gegeben sei. Daher grenzt auch er die Begriffe ›Umwelt‹ und ›Umgebung‹ (s.u.) voneinander ab. Den uexküllschen Umweltbegriff hält Weber allein für einen psychologischen, aber nicht einen allgemein-biologischen Begriff.[78] Weil von Uexküll in seiner Modellierung nach einem Reiz-Reaktions-Schema tatsächlich einen Sonderfall der

»[I]l y a comme autant de differens univers, qui ne sont pourtant que les perspectives d'un seul« (Leibniz 1714, 464).

»[J]edes [Geschöpf] ist für sein Element organisiert, jedes lebt und webt in seinem Elemente. Kein Punkt der Schöpfung ist ohne Genuß, ohne Organ, ohne Bewohner: *jedes Geschöpf hat also seine eigne, eine neue Welt*« (Herder 1784, 86).

»[Dem Lebenden ist] eine *eigenthümliche* Sphäre der Receptivität durch seine eigene Natur zum Voraus bestimmt« (Schelling 1799, 181).

»My world is but one in a million alike embedded, alike real to those who may abstract them. How different must be the worlds in the consciousness of ant, cuttle-fish, or crab!« (James 1890, 277).

»Die Sinnesvorstellungen der Tiere, mit denen sie auf die Einwirkungen der Aussenwelt antworten, müssen vielfach von den unseren aufs stärkste abweichen. Zweifellos haben manche Tiere Sinnesempfindungen, die uns völlig fehlen […]. Die Ursache dieser Verschiedenheit kann keine andere sein, als dass für die eine Tierart diese, für die andere jene Art der Sinnesausstattung die nützlichste, ihren Lebensbedingungen angepassteste ist. Nun aber können aus so verschiedenem Material unvermeidlich nur ganz verschiedene Weltbilder hervorgehen. Die Vorstellungen vom Seienden, die die Tiere sich bilden, sind also in ihrer Verschiedenheit durchaus von ihren subjectiven Lebenserfordernissen bedingt« (Simmel 1895, 40).

»Die Umwelt der einfachen Tiere ist einfach und diejenige der vielseitigen Tiere vielfältig. Umwelt und Tier bedingen sich gegenseitig. Sie sind zusammen da, und eines gewinnt nur Sinn durch das andere. Das Fell des Eisbären hat nur einen Sinn im Schnee Grönlands, und der Springfuß des Känguruh gehört zu den Steppen Australiens« (von Uexküll 1908, 695).

Tab. 282. Die Welt und Umwelt eines Organismus als Resultante seiner jeweiligen Konstitution und Perspektive.

Organismus-Umwelt-Beziehung behandelt, wäre es wohl angemessener, seinen Begriff nicht ›Umwelt‹, sondern *Wahrnehmungswelt* zu nennen – oder bei seinem Terminus der *Merkwelt* zu bleiben.[79]

Kritisch wird von vielen Autoren auch bemerkt, dass von Uexküll den Pflanzen ausdrücklich abspricht, über Merk- und Wirkorgane und damit über eine Umwelt zu verfügen. Infolgedessen könne es für sie keine Bedeutungsträger und keine Funktionskreise geben.[80] Die Zuschreibung einer Umwelt zu den Pflanzen ist bei von Uexküll allerdings schwankend. Gelegentlich spricht er ihnen eine Umwelt »im strengen Sinne« ab[81], an anderem Ort spricht er sie ihnen aber zu[82]. Die Welt der Pflanzen zerfällt nach von Uexküll aufgrund des Mangels an Sinnesorganen aber nicht in eine Merkwelt und Wirkwelt, wie die des Tieres, sondern in eine bloße *Nutzwelt* und *Trutzwelt*[83]; auch eine *Wohnwelt* gesteht von Uexküll den Pflanzen zu[84]. Gerade vor dem Hintergrund des Funktionskreismodells ist nicht einzusehen, warum den Pflanzen eine Umwelt grundsätzlich abgesprochen werden sollte. Denn die basalen Funktionskreise, die von Uexküll angibt[85], finden sich auch bei Pflanzen. So gesteht von Uexküll auch selbst ein, dass Pflanzen über die Fähigkeit zur Auswahl aus den auf sie eindringenden Wirkungen der Außenwelt verfügen; auch ohne Nervensystem können die Pflanzen also ihre Relation zur Umwelt regulieren.

Wohnwelt und Eigenwelt

Der Ökologe K. Friederichs ist 1937 der Auffassung, von Uexkülls Begriff der ***Wohnwelt***[86] entspreche dem inzwischen etablierten Konzept der Umwelt in der weiten Bedeutung, nämlich eines Weltausschnitts im räumlichen Sinn (von Uexküll verwendet den Ausdruck ›Wohnwelt‹ in seinen gedruckten Schriften wohl erst ab 1940[87]). Das Wort ›Wohnwelt‹ erscheint im geografischen Sinne für die von Menschen besiedelten Erdregionen bereits in den 1830er Jahren (Groskurd 1834: »Indien und Iberien, die östlichen und westlichen Enden der Wohnwelt«[88]); R. Woltereck verwendet es 1932 im Sinne von Uexkülls für die subjektiv wahrgenommene Welt, »die uns unmittelbar umgebende irdische ›Wohnwelt‹«; bei den Tieren falle ihre Wohnwelt mit ihrer »Merkwelt« zusammen.[89] Im Sinne von Uexkülls gebraucht auch dessen Schüler H. Brüll den Ausdruck 1937 (vgl. Abb. 538).[90]

Für den eingeschränkten Begriff der Umwelt bei von Uexküll, der allein das einschließt, was ein Organismus (aufgrund seiner sinnesphysiologischen Ausstattung) bemerkt, verwendet von Uexküll seit 1909 auch den Ausdruck ***Eigenwelt***.[91] Friederichs empfiehlt 1937, diesen Terminus grundsätzlich für den Komplex zu verwenden, den von Uexküll als ›Umwelt‹ bezeichnet.[92] ›Eigenwelt‹ erscheint im naturphilosophischen und physiologischen Kontext vereinzelt bereits Mitte des 19. Jahrhunderts (Kastner 1849: Es trete »schon in der Gallerte der Versuch hervor: sich, gleichsam der Welt die wir Erde nennen gegenüber, als Eigenwelt zu behaupten und in eigener Räumlichkeit seinen Gesammtbestand zu sichern«[93]; Noack 1858: »die in der Eigenwelt des Leibes wurzelnden Erregungsursachen für die Nerventhätigkeit«[94]; ders. 1858: »von der Umwelt oder der Eigenwelt des Leibes ausgehenden Erregungen oder Bewegungen«[95]). F. Hempelmann verwendet

das Wort 1926 unter Verweis auf von Uexküll in der Tierpsychologie.[96] F. Brock versteht 1950 unter der Eigenwelt die von einem Organismus (auch einem Forscher) konstruierte Welt, die »Sphäre seiner gesamten Wirklichkeit, die immer seine subjektive Erscheinung und Ordnung bleibt«.[97] Jedes Subjekt ist für Brock mit seiner Eigenwelt kontrapunktisch verbunden; über das Verhältnis von »Bedürfnisspannung« und »Bedürfnisbbefriedigung« lägen vielfältige »Subjekt-Eigenwelt-Verflechtungen« vor.[98] Methodisch will Brock den Begriff der Eigenwelt für einen Neuansatz in der Biologie nutzen, die *biologische Eigenweltforschung*, die nach seiner Auffassung zwischen der »Scylla des Zwanges neutraler Kausalreihen« und der »Charybdis introspektiver Deutungswillkür« hindurchzusteuern vermag.[99]

Außenwelt/Umwelt ,Umwelt/Mitwelt

Auf funktionaler Grundlage sind zwei Schranken in der Unterscheidung von Umweltkomponenten wesentlich: die Relevanz-Irrelevanz-Schranke und die Dependenz-Interdependenz-Schranke. Unterschieden werden kann damit zwischen der für einen Organismus irrelevanten *Außenwelt*, der für sein Überleben und seine Fortpflanzung relevanten *Umwelt* (Ressourcen und Feinde) und denjenigen Faktoren und Gegenständen außerhalb seines eigenen Systems, mit denen er in einer wechselseitigen funktionalen Beziehung oder Abhängigkeit steht, kurz der ***Mitwelt***. Dieser Ausdruck erscheint in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts (Breithaupt 1771: »Siehst du den Frommen auf der Bare,/ und seine Mitwelt schon verwaist«[100]; Bock 1773: »so floß dein Leben sanft dahin – und ohne Gepränge nütztest du deiner Mitwelt«[101]), später seit Beginn des 19. Jahrhunderts, u.a. bei Goethe und Schiller, analog zu ›Vor-‹ und ›Nachwelt‹ zur Bezeichnung der Gesamtheit der zu einem Zeitpunkt bestehenden Welt.[102] Bei H. Münsterberg heißt es 1908: »Als wollendes Selbst finde ich mich nicht nur in Beziehung zur Außenwelt, sondern von vornherein auch in Beziehung zur Mitwelt. Im unmittelbaren Erlebnis nehme ich Stellung zu Freund und Feind, und wirke, mitstrebend oder widerstrebend, in steter Rücksicht auf andere wollende Wesen«.[103]

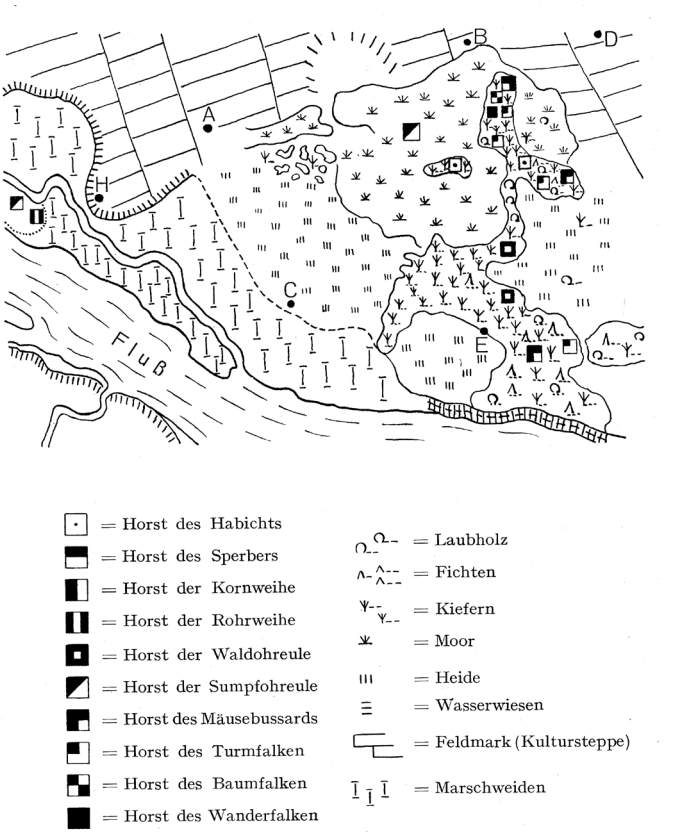


Abb. 538. »Wohnweltskizze« zur Lage typischer Horststandorte von deutschen Greifvögeln; links offene Landschaft, rechts Waldlandschaft (aus Brüll, H. (1937). Das Leben deutscher Greifvögel. Die Umwelt der Raubvögel unter besonderer Berücksichtigung des Habichts, Bussards und Wanderfalken: 7).

Philosophisch bedeutsam wird der Begriff in der Daseinsontologie Heideggers in der Beschreibung der Welt als eines Beziehungszusammenhangs.[104] H. Plessner stellt 1928 die Mitwelt neben die Außenwelt und die Innenwelt (des Menschen) und bestimmt sie als das, was eine Person »trägt«, »indem sie zugleich von ihr getragen und gebildet wird«.[105] W.E. Mühlmann unterscheidet 1952 für den Menschen zwischen der *Vitalmitwelt*, zu der er alle lebendigen Mitmenschen rechnet, und der *Kulturmitwelt*, d.h. dem »ganzen Komplex sinnerfüllter Bedeutungsgehalte«. Zu letzterer sei im Grunde die ganze Menschheitsentwicklung zu rechnen, weil in ihr die »Ausdrucksbedeutung« aller Dinge entstanden sei.[106] Auch in die Theorie der Ökologie wird der Ausdruck übernommen: K. Friederichs verwendet ihn 1950 im Sinne von »lebender Umwelt«[107], und E. Ungerer bezeichnet 1942 die Synökologie, die sich insgesamt mit den

Interaktionen von Organismen in Biozönosen befasst, als *Mitweltlehre* im Unterschied zur »Umweltlehre«, der Autökologie (↑Biologie: Abb. 61).[108]

Seit den 1990er Jahren wird der Begriff der Mitwelt v.a. im umweltethischen Zusammenhang verwendet, besonders prominent 1990 bei K.M. Meyer-Abich mit seiner Devise »Von der Umwelt zur Mitwelt«.[109] Bei Meyer-Abich hat das Konzept der Mitwelt aber nicht nur eine ethische, sondern auch eine erkenntnistheoretische Dimension, weil er im Sinne einer holistischen Epistemologie auf die Kontextbezogenheit jedes Erfahrungsgegenstandes verweist: Ebenso wie für ein Lebewesen gelte auch für einen anorganischen Naturkörper wie einen Stein, dass er nicht lediglich als materieller Körper mit einer bestimmten Grenze vorliege, sondern vielmehr »in seiner Identität über diese Grenze hinausragt«: »Vielleicht gehört sogar die ganze Landschaft zu ihm. Die Mitwelt ist ein Teil seiner selbst. Was man in die Hand nehmen kann, ist nur in und mit seiner Mitwelt, was es ist«.[110]

›Umwelt‹ als Stufenbegriff

K. Friederichs plädiert 1950 dafür, ›Umwelt‹ als einen »Stufenbegriff« zu verstehen, der einen Gegenstand mit unterschiedlichem Umfang bezeichnen kann, angefangen von dem gesamten »Weltzusammenhang in Bezug auf ein Lebewesen« über die »physiologische Umwelt« als dem »Komplex der direkten Beziehungen zur Außenwelt, die in Wirkung und Gegenwirkung bestehen« bis hin zu der »Minimalumwelt« als dem »Komplex der für die Art lebensnotwendigen Außenfaktoren«.[111] Auch die Minimalumwelt kann gestuft konzipiert werden: sie kann für einen einzelnen Organismus oder für eine Art definiert werden, also entweder allein die Bedingungen der Selbsterhaltung oder diese einschließlich der zur Fortpflanzung notwendigen Umweltbedingungen umfassen.

Ausdrücklich argumentiert Friederichs auch dafür, nicht nur die lebensdienlichen, sondern auch die lebensfeindlichen Faktoren zur Umwelt zu rechnen. Friederichs ist 1943 der Auffassung, »dass ein allgemeiner Umweltbegriff alle Beziehungen umfassen müsse, die ein Lebewesen zur Umgebung haben könne. Denn das sind doch nicht nur die notwendigen«.[112] Auch Feinde und Konkurrenten gehören nach Friederichs zur Umwelt eines Organismus. Die allgemeine (»abstrakte«) Umwelt eines Organismus bestehe in dem »Komplex derjenigen Außenfaktoren, mit denen das Lebewesen in direkter oder konkret greifbarer indirekter Beziehung durch Wirkung und Gegenwirkung stehen kann und die zum Teil sein Leben bedingen«.[113]

Auf unterster Ebene in der Stufung der Umweltbegriffe steht bei Friederichs die ***Minimalumwelt***, d.h. der »Komplex, der für die Art lebensnotwendigen Außenfaktoren«.[114] Eingeführt wird der Ausdruck ›Minimalumwelt‹ 1939 durch H. Weber als »Komplex von Mindestbedingungen« für die Erhaltung eines Organismus oder einer Art[115] (engl. Philip 1957: »minimal environment«[116]). Weber stellt dem (theoretischen) Konzept der Minimalumwelt den Begriff der ***Realumwelt*** gegenüber: »Realumwelt ist die in einer aktuellen Umgebung wirklich enthaltene, verwirklichte ›Idealumwelt‹«.[117] Die Realumwelt schließt also nicht nur die für das Leben eines Organismus notwendigen und förderlichen Faktoren der Umgebung ein, sondern auch die bedrohlichen und schädigenden. Teil der Realumwelt sind die Konkurrenten, Feinde, Parasiten und abiotischen Gefährdungspotenziale wie Hitze, Kälte, Trockenheit, Überflutung etc. Die explizite Definition des Umweltbegriffs, die Weber 1939 gibt, bezieht sich im Grunde auf die Minimalumwelt, weil sie nur die lebensförderlichen, nicht aber die schädlichen Faktoren berücksichtigt (vgl. Tab. 283).[118] Webers Unterscheidung von Minimal- und Realumwelt wird später kaum aufgenommen; weit bekannt wird erst die Differenzierung G.E. Hutchinsons zwischen Fundamental- und Realnische aus dem Jahr 1958 (↑Nische).[119] K. Friederichs identifiziert 1957 die Minimalumwelt mit der Nische, weil diese »nur die direkt notwendigen Lebensbedingungen« umfasse.[120] (Zu bedauern ist das Vergessen von Weber in diesem Zusammenhang aber kaum, beinhalten doch seine Ausführungen zum Umweltbegriff die schrecklichsten Rechtfertigungen der Rassenideologie: In einem Aufsatz über den ›Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung‹ von 1939 plädiert Weber aufgrund von »lebensgesetzlichen Bindungen« dafür, »den durch die Kultur unvermeidlich herbeigeführten Ausfall der natürlichen Auslese und Ausmerze durch gesetzgeberische Maßnahmen zu ersetzen«.[121] Weber behauptet weiter, seine Wissenschaft und »die aus ihr strömenden Erkenntnisse« trügen »normativen Charakter«, und er ruft offen dazu auf, diese in seiner »völkischen Wirklichkeit« anzuwenden.[122])

Umwelt: Ressourcen und Bedrohungen

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts wird der Umweltbegriff konsequent so gefasst, dass er nicht allein die Ressourcen, die von einem Organismus genutzt werden, sondern auch die von der Umgebung ausgehenden Bedrohungen umfasst: Zur Umwelt gehören also alle Faktoren, die einen Organismus beeinflussen, genauer solche, die die Wahrscheinlichkeit seines

Überlebens und seiner Fortpflanzung verändern. Definitionen in diesem Sinne geben u.a. 1954 H.G. Andrewartha und L.C. Birch, 1957 K. Friederichs sowie 1965 D.A. Maelzer (vgl. Tab. 283).

Die Zweiteilung der Umwelt in nützliche und schädliche Einflüsse hat eine lange Tradition, die bis in die Antike zurückreicht. Deutlich wird die Zweiteilung z.B. in der Zuschreibung von doppelten Instinkten bei Tieren, die einerseits eine Annäherung an das Zuträgliche und andererseits eine Entfernung von dem Schädlichen bewirken (Cicero: »cum quodam adpetitu accessum ad res salutares a pestiferis recessum«[123]). Seit der Etablierung der Ethologie Ende des 19. Jahrhunderts wird die Unterscheidung vielfach terminologisch gefasst. W. Wundt differenziert 1874 zwischen »Begehren« (oder »Streben«) und »Widerstreben«[124]; G.H. Schneider nimmt 1880 eine Zweiteilung der Umwelt in »attraktive« und »repulsive« oder auch »nützliche und schädliche Außendinge« vor[125]; S. Smith unterscheidet 1914 im Hinblick auf die Wirkungen auf den Organismus zwischen »positiver« und »negativer Regulation«[126].

		System:
Gen — Umwelt-Gen	= Allelenpaar	I
Allelenpaar — Umweltgenom	= Genom	II
Genom — Umweltzelle	= Zelle	III
Zelle — Umweltzellen	= Embryo	IV
Embryo — Intrauterine Umwelt	= Organismus	V
Organismus — Extrauterine Umwelt	= Person	VI
Person — Menschl. Biotop	= Biozönose des Menschen	VII
Biozönose der Menschen = Menschliche Gesamtumwelt (menschl. Holozön)	= Kosmos	VIII

Abb. 539. Umwelt‹ als »Schichtenbegriff«: Auf verschiedenen Ebenen der biologischen Hierarchie von Organisationsformen lassen sich organische Einheiten mit ihren jeweiligen Umwelten bestimmen. Eine organische Einheit auf einer Ebene bildet zusammen mit ihrer Umwelt eine Einheit höherer Ordnung, der auf der nächsten Ebene erneut eine Umwelt zugeordnet werden kann (aus Mühlmann, W.E. (1952). Das Problem der Umwelt beim Menschen. Z. Morphol. Anthropol. 44, 153-181: 160).

Typen von Umwelten

Weil der Begriff der Umwelt ein so komplexes Konzept ist, werden Vorschläge zur Unterscheidung von Umweltarten gemacht. D.A. Maelzer unterscheidet 1965 zwischen (1) Ressourcen, (2) mechanischen Stressfaktoren, (3) Wetter, (4) Artgenossen und (5) Räubern, Parasiten und Pathogenen.[127]

Ausgehend von der Evolutionstheorie entwickelt R. Brandon seit 1988 eine Unterscheidung zwischen *externer*, *ökologischer* und *selektiver* Umwelt (vgl. Tab. 285). Der für die Evolutionstheorie relevante Umweltbegriff ist der der selektiven Umwelt, weil er Differenzen zwischen Organismen betrifft. Die von Brandon unterschiedenen Umweltbegriffe sind z.T. unabhängig voneinander. So sind Unterschiede in der äußeren Umwelt weder eine notwendige noch eine hinreichende Bedingung für Unterschiede in der selektiven Umwelt: Sie sind nicht notwendig, weil es Selektion auch allein als Ergebnis der Populationsstruktur unabhängig von Änderungen der äußeren Umwelt geben kann (z.B. im Falle von frequenzabhängiger Selektion; ↑Selektion); und sie sind nicht hinreichend, weil viele Änderungen der äußeren Umwelt die Organismen gar nicht oder zumindest nicht in unterschiedlichem Maße betreffen. Brandon spricht daher von einer Entkopplung (»decoupling«) der selektiven Umwelt von der äußeren Umwelt.[128]

Umwelt als Selektionsbedingung

Evolutionstheoretisch betrachtet werden Elemente der Umwelt von Organismen selbst verändert und bilden somit einen Selektionsfaktor für spätere Entwicklungen (Lewontin 1982: »organisms have constructed environments that are the conditions for their further evolution«[129]). Man kann somit davon sprechen, Organismen und Elemente ihrer Umwelt stehen in einem wechselseitigen Abhängigkeitsverhältnis und seien *kodeterminiert* (Lewontin: »co-determined«[130]). Auch von einer *Koevolution von Organismus und Umwelt* ist die Rede: Die in der Evolution der Lebewesen veränderte Umwelt bildet gleichzeitig eine Ursache und eine Wirkung der Fitnessdifferenzen von Organismen.[131]

Vor dem Hintergrund dieser Veränderung der Umwelt durch Organismen wird Kritik an dem darwinistischen Modell geübt, nach dem die Umwelt die primäre Ursache für die Veränderungen der Organismen in der Evolution ist. Was für einen Organismus seine Umwelt ist, besteht nach dieser Kritik nicht als

»[*M*]*ilieu*, pour désigner [...] en générale, l'ensemble total des circonstances extérieures d'un genre quelconque, nécessaires à l'existence de chaque organisme déterminé« (Comte 1838, 235).

»[E]nsemble total des circonstances ou agents extérieurs, physiques et chimiques, propres à fournir à l'être organisé les principes immédiats ou matériaux nécessaire à la nutrition et à la manifestation des autres propriétés de ses éléments anatomiques« (Robin 1849, 120).

»Die Umgebung oder Umwelt (Environment) ist die Natur außerhalb eines Lebewesens, die sich zwar in Licht, Luft, Nahrung in dessen innerstes Wesen hinein fortsetzen kann, aber keinen Theil von seinem Organismus ausmacht« (Ratzel ca. 1899, Fasz. 151).

»Die Umwelt, wie sie sich in der Gegenwelt des Tieres spiegelt, ist immer ein Teil des Tieres selbst, durch seine Organisation aufgebaut und verarbeitet zu einem unauflöslichen Ganzen mit dem Tiere selbst. Man kann sich wohl die von uns gesehene Umgebung des Tieres wegdenken und sich ein Tier isoliert vorstellen. Man kann sich aber nicht ein Tier isoliert von seiner Umwelt denken, denn diese ist nur als eine Projektion seiner Gegenwelt richtig zu verstehen« (von Uexküll 1909, 196).

»Unter Umwelt soll in der Biologie die im ganzen Komplex einer Umgebung enthaltene Gesamtheit der Bedingungen verstanden werden, die einem bestimmten Organismus gestatten, sich kraft seiner spezifischen Organisation zu halten, d.h. die ihm in einem zeitlich bestimmt abgegrenzten Abschnitt seiner Entwicklung innewohnenden Möglichkeiten der Lebensäußerungen (mit Einschluß der Fortpflanzung) in einem die individuelle Sterblichkeit wenigstens ausgleichenden Maß zu entfalten« (Weber 1939, 247).

»The *environment* of any organism consists, in final analysis, of everything in the universe external to that particular organism. Those parts of the total environment that are evidently of direct importance to the organism are regarded as constituting the *effective environment*« (Allee et al. 1949, 1).

»[A]ll the material things (like trees and logs and other animals, etc.) and all the qualities (like temperature, moisture, radiation, and so on) which we can think of as influencing, either separately or in interaction one with another, the animal's chance to survive and multiply« (Andrewartha & Birch 1954, 15).

»Unter der ökologischen Umwelt möchte ich ausschließlich die Gesamtheit derjenigen Faktoren verstehen, auf die eine Spezies, natürlich auf dem Wege über ihre Individuen, für ihre Existenz und für ihr Gedeihen unmittelbar angewiesen ist. Die Umwelt ist grundsätzlich unabhängig von einem bestimmten Raum« (Peus 1954, 274).

»Umwelt, ökologische: Der Komplex der direkten und der konkret greifbaren indirekten Beziehungen zur Außenwelt, die in Wirkung und Gegenwirkung bestehen. Ganz allgemein: alles in der Außenwelt, was das Lebewesen (direkt oder indirekt) angeht« (Friederichs 1957, 142).

»The environment of any organism is the class composed of the sum of those phenomena that enter a reaction system of the organism or otherwise directly impinge upon it to affect its mode of life at any time throughout its life cycle as ordered by the demands of the ontogeny of the organism or as ordered by any other condition of the organism that orders its environmental demands« (Mason & Langenheim 1957, 332).

»[A] component of environment is […] considered to be any property (other than that of the organism itself) that directly influences the fecundity, longevity, speed of development or spatial position of an organism« (Maelzer 1965, 143).

»Im weitesten Sinn begreift man als Umwelt die Gesamtheit der physikalischen und biotischen Kräfte, welche eine Lebenseinheit beeinflussen« (Stugren 1972/86, 16).

»Surroundings of an organism, including the plants and animals with which it interacts« (Ricklefs 1973, 785).

»[A]n organism's environment consists of all those substances and forces external to the organism that enter its reaction systems or otherwise directly affect its maintenance, growth, and reproductive functions« (McNaughton & Wolf 1973, 17).

»*General environment*. The entities external to an organism, whether or not they are in that organism's ecosystem or directly affect the organism.
Operational environment. All of the entities of the general environment, including their emergent properties, which are directly exchanging matter or energy with the organism« (MacMahon et al 1981, 304).

»[I]n modeling a system *s* we usually do not need to take the rest of the universe into account but only those things that can be influenced by *s* or that may act upon *s*. Only the collection of those things other than *s* that are thus related to *s* will be called the *environment* of system *s* […]. We could also say that the immediate environment of a system is the composition of its next supersystem« (Mahner & Bunge 1997, 25).

»Die ökologische Umwelt eines Organismus besteht aus allen Faktoren, die ihn beeinflussen, auch den indirekt wirksamen. Ebenso gehört das zu ihr, worauf er selbst direkt und indirekt wirkt […]. Die ökologische Umwelt könnte man als das Wirkungsnetz um einen Organismus bezeichnen« (Trepl 2005, 115).

Tab. 283. Definitionen und Erläuterungen des Umweltbegriffs.

vorgegebene Größe, sondern werde vielmehr durch seine physische Ausstattung selbst erst bestimmt; der Organismus konstituiere seine Umwelt selbst. Daher könne »die Umwelt, als von dem jeweiligen Organismus abhängige Größe, nicht die Ursache evolutionärer Veränderungen sein« (Weingarten 1993).[132] Die Bestimmung von ›Umwelt‹ ist hier allerdings in hohem Maße beschreibungsrelativ. Zu spezifizieren ist zumindest jeweils die zeitliche Dimension: Für einen einzelnen Organismus kann seine Umwelt als vorgegeben konzipiert werden, auch wenn diese durch die Folge der Generationen von Organismen durch diese selbst verändert wurde. Zu unterscheiden ist außerdem zwischen der Umwelt als ökologischer Faktor und als Selektionsbedingung: Als ökologische Faktoren können Umweltfaktoren dynamische, auf vielen Zeitskalen sich verändernde Größen sein, als Selektionsbedingungen sind sie dagegen konstant, weil sie im Rahmen der Selektionstheorie den Vergleichshorizont für die differenzielle Reproduktion (Fitness) von Organismen verschiedener Typen definieren: Ein in hohem Maße schwankender Temperaturverlauf an einem Ort ist z.B. eine einheitliche Selektionsbedingung, die zur differenziellen Reproduktion von Organismen führen kann.

Internalisierung der Umwelt

›Dialektisch‹ kann das Verhältnis von Organismus und Umwelt nicht nur deswegen genannt werden, weil Organismen die Umwelt, die für ihre eigene Konstitution relevant ist, selbst verändern, sondern auch, weil Verhältnisse der Umwelt in internen Verhältnissen von Organismen abgebildet vorliegen können. Im Prinzip liegt dieses Abbildungsverhältnis in jedem Prozess der ↑Regulation vor, insofern eine Regulation als Kompensation eines Umweltereignisses durch eine Reaktion eines Organismus eine direkte Kopplung von Organismus und Umwelt einschließt (Lillie 1915: »Each organic feature has its complement in some feature of the environment. The complexity of the organism is thus the correlative or mirror-image of the complexity of external nature«[133]).

Gerade durch die Kopplung an die Umwelt wird eine Unabhängigkeit und Emanzipation von ihr erreicht, weil auf störende Effekte reagiert werden kann und weil regelmäßige relevante Umweltänderungen (z.B. Periodiken wie der Tag-Nacht-Rhythmus) antizipiert werden können. Organismen entwickeln auf diese Weise ein »internes Modell« von ihrer Umwelt.[134] Es kann damit von einer »Internalisierung der Umwelt« in der regulatorischen Organisation des Organismus gesprochen werden. Bekannt ist diese Internalisierung im Lernverhalten von Kindern, das

psychologische Umwelt (Eigenwelt)
»die Teile der Umgebung, von denen das Tier etwas merkt, mit denen es durch seine Sinnesorgane in Beziehung tritt«

minimale Umwelt
»der Komplex der lebensnotwendigen Faktoren«

physiologische Umwelt
»der Komplex der direkt wirkenden Faktoren der Außenwelt. Sie enthält alle unmittelbaren lebensnotwendigen und nicht notwendigen, aber irgendwie wirksamen Einflüsse«

ökologische Umwelt
»der Komplex der direkten und der konkret greifbaren indirekten Einflüsse der Außenwelt«

kosmische Umwelt
»Weltzusammenhang in bezug auf ein Lebewesen«

Tab. 284. Fünf Typen von Umwelt (nach Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 22-24).

im Erstellen von kognitiven Kopien externer Umweltereignisse besteht, die als Vorhersage-Modell das Verhalten des Kindes steuern.[135] J. Piaget bestimmt in diesem Sinn allgemein die ↑Intelligenz als eine Anpassung oder Assimilation an die Umwelt, durch die Umweltverhältnisse in die kognitive Struktur eines mentalen Systems übernommen werden: »Intelligence is assimilation to the extent that it incorporates all the given data of experience within its framework […;] mental life is […] accommodation to the environment«.[136]

externe Umwelt (»Umgebung«)
alle Eigenschaften des Raumes, in dem ein Organismus lebt, unabhängig von deren Wirkung auf den Organismus

ökologische Umwelt
alle Faktoren der Umgebung, die einen Einfluss auf die Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit eines Organismus ausüben

selektive Umwelt
alle Faktoren der Umgebung, die auf verschiedene Genotypen einen unterschiedlichen Einfluss hinsichtlich der Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit ihrer Organismen ausüben

Tab. 285. Drei Typen von Umwelt (nach Antonovics, J., Ellstrand, N.C. & Brandon, R.N. (1988). Genetic variation and environmental variation: expectations and experiments. In: Gottlieb, L.D. & Jain, S.K. (eds.). Plant Evolutionary Biology, 275-303: 280f.; Brandon, R. (1990). Adaptation and Environment: 47-49).

Umwelt 1 (»Umgebung«)
Periom (Außenwelt)
Gesamtheit der Gegenstände und Faktoren außerhalb des Körpers eines Organismus, einschließlich der für seine Lebensfunktionen irrelevanten Prozesse, z.B. Sternschnuppen

Umwelt 2 (»Schädigungen«)
Anopheloperiom (schädliche Umwelt)
Gesamtheit der für einen Organismus, insbesondere seine Überlebens- und Fortpflanzungswahrscheinlichkeit, schädlichen Einflüsse, z.B. Räuber

Umwelt 3 (»Ressourcen«)
Opheloperiom (nützliche Umwelt)
Gesamtheit der von einem Organismus genutzten Gegenstände und Faktoren außerhalb seines Körpers, z.B. Nahrungsressourcen

Umwelt 4 (»funktionale Erzeugnisse«)
Poietosymperiom (nicht lebende Mitwelt)
Gesamtheit der von einem Organismus hergestellten Gegenstände außerhalb seines Körpers, die regelmäßig funktional auf ihn zurückwirken und zu seinem typischen Erscheinungsbild gehören (perisomatisches Phänom), z.B. Spinnennetz, Schutzbauten

Umwelt 5 (»Symbionten«)
organisches Symperiom (lebende Mitwelt)
Gesamtheit der Organismen, mit denen ein Organismus in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit steht (Symbionten).

Tab. 286. Vorschlag zur Unterscheidung von fünf Typen der Umwelt eines Organismus. Alle zusammen bilden sie die Gesamtumwelt eines Organismus, das Periom. Die Typen 4 und 5 vereinen die Gegenstände der Umwelt, die mit dem Organismus im Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit stehen, d.h. sie bilden die Mitwelt oder das Symperiom eines Organismus. Zusammen mit dem Organismus stellen sie eine funktionale Einheit der wechselseitigen Abhängigkeit, ein Allelom, und eine Gestalteinheit, ein Phänom, dar.

Terminologische Vorschläge

Der Ornithologe U.A. Corti schlägt 1941 vor, die Umwelt von Organismen, insbesondere sofern sie einen bestimmten Raum betrifft (↑Biotop), nach den funktionalen Grundbedürfnissen der Organismen in drei große Typen zu gliedern: Der *Sitotop* (von griech. ›σῖτος‹ »Nahrung«) oder das »Nahrungsfeld« umfasst den Bereich des Biotops, in dem ein Organismus (oder die Organismen einer Art) seine Nahrung gewinnt; der *Hygiotop* (von griech. ›ὑγιεινός‹: »gesund«) bezeichnet den Biotopausschnitt, in dem ein Organismus sich vor Bedrohungen aus der Umwelt schützt; und der *Genotop* (von griech. ›γένεσις‹: »Fortpflanzung«) ist der Bereich, in dem ein Organismus seine mit der Fortpflanzung in Zusammenhang stehenden Verrichtungen ausübt.[137] Nach dem Aggregatzustand und der Stofflichkeit des Milieus unterteilt Corti diese Biotopteile weiter; den Sitotop z.B. in die Bereiche des *Aerositon*, *Geositon*, *Hydrositon*, *Phytositon*, *Technositon* und *Zoositon* (↑Biotop: Abb. 67).[138]

B.C. Patten entwickelt in den 1970er Jahren auf systemtheoretischer Grundlage eine abstrakte Terminologie zur Bestimmung des Verhältnisses eines Organismus zu seiner Umwelt. Diese Terminologie geht aus von A. Koestlers Begriff des *Holons* als eines in sich gegliederten Systems, das gleichzeitig Teil eines übergeordneten Systems ist (↑Ganzheit). In einem solchen System können zwei Arten der Beziehungen unterschieden werden: inwärts gerichtete zwischen dem Systemganzen und seinen Teilen und auswärts gerichtete zwischen dem System und seiner Umwelt. Die von diesen beiden Beziehungen erzeugten Entitäten nennt Patten *Input-Objekt* oder *Kreon* (»creaon«) und *Output-Objekt* oder *Genon*. Das Kreon erzeugt mit dem Empfang des Inputs von außen eine *Input-Umwelt*; während das Genon mit der Reaktion auf Inputs eine *Output-Umwelt* erzeugt. Als ***Environ*** schließlich bezeichnet Patten die Einheit eines Kreons mit seiner korrespondierenden Input-Umwelt und die Einheit eines Genons mit seiner Output-Umwelt.[139] Mit dieser Terminologie ist also eine Unterscheidung zwischen einer inneren und einer äußeren Umwelt etabliert, und es wird (im Anschluss an J. von Uexküll) die Einheit von Systemen und ihrer Umwelt (als Environs) betont.

In der Ökologie ist daneben eine hierarchische Einteilung von Arten der Umwelt verbreitet; die von der Wahrnehmungswelt eines Individuums (»Eigenwelt«) über die Welt aller direkten und indirekten Wechselwirkungen (»ökologische Umwelt«) bis hin zum gesamten Weltzusammenhang (»kosmische Umwelt«) reicht (vgl. Tab. 286).

Wird die Außenwelt eines Organismus insgesamt in allen ihren Aspekten als ***Periom*** bezeichnet (von griech. ›περί‹ »ringsum«; vgl. ›Perilogie‹; ↑Ethologie), dann könnten davon folgende Bezeichnungen abgeleitet werden: *Ektoperiom* für die irrelevanten Faktoren der Umwelt, *Anopheloperiom* (von griech. ›ἀνωφελής‹ »schädlich«) und *Opheloperiom* (von griech. ›ὠφελεῖν‹ »nützen«) für die zwei Aspekte der Umwelt als Bedrohung und Nutzen; letzterer ließe sich weiter gliedern in das *Kerdoperiom* (von griech. ›κέρδος‹ »Gewinn, Nutzen, Beute«) für die Umwelt als Ressource und das *Symperiom* für die Mitwelt, mit der ein Organismus in einem wechselseitigen Nutzenverhältnis steht; letztere könnte schließlich un-

terteilt werden in die anorganische Mitwelt der von einem Organismus erzeugten Gegenstände, das *Poietoperiom* (von griech. ›ποιεῖν‹ »machen, herstellen«; z.B. Schutzbauten), und in die lebende Mitwelt, das *organische Symperiom*, bestehend aus den *Symbionten* (vgl. Tab. 286). Zusammen mit seinen Symbionten bildet ein Organismus ein *Symbiom* (↑Symbiose). Besonders mit den Gegenständen des Symperioms bildet ein Organismus nicht selten eine Gestalteinheit (z.B. ein Einsiedlerkrebs in seinem Schneckenhaus oder ein Kaninchen in seiner Erdhöhle), ein *Phänom* (↑Genotyp/Phänotyp); das Phänom zerfällt dann in die zwei Teile des *somatischen Phänoms* (den Körper des Organismus) und des *perisomatischen Phänoms* (die vom Organismus erzeugten Gegenstände der Umwelt und die Symbionten).

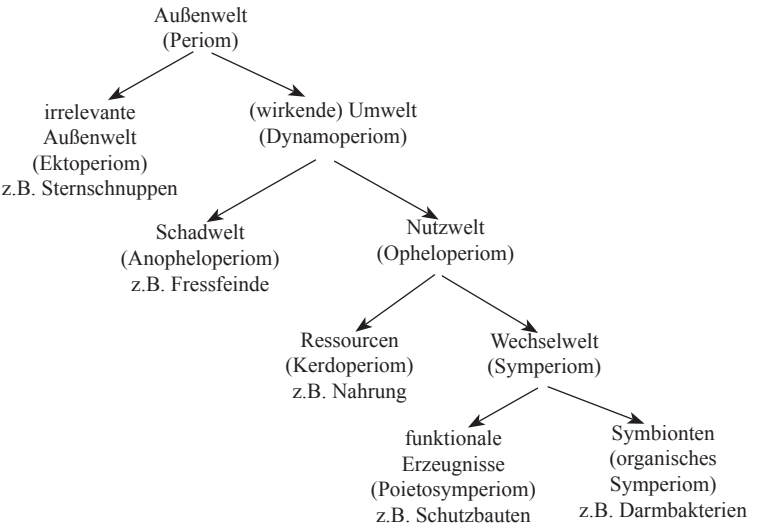


Abb. 540. Hierarchische Gliederung von Typen der Umwelt.

Der Umweltbegriff der Genetik

In der Genetik wird der Umweltbegriff entweder allgemein als Komplement des Begriffs des Organismus oder spezieller des Genoms verwendet. Die Gegenüberstellung von Organismus und Umwelt im genetischen Kontext findet sich bereits Ende des 19. Jahrhunderts bei W. Bateson (vgl. das Zitat am Anfang). Seit dieser Zeit werden ›Umwelt‹ und ›Erbgut‹ häufig polarisierend einander gegenübergestellt.[140] In vielen Beschreibungen wird einerseits dem Erbgut und andererseits der Umwelt eine Wirkung auf den sich entwickelnden Organismus zugeschrieben; V. Haecker verwendet 1912 die Formulierung »Milieuwirkung« (↑Entwicklungsbiologie).[141] H. Przibram versteht unter der »Umwelt der Keimzelle« 1912 einerseits den »Körper der Elterntiere«, andererseits »die Außenwelt in weiterem Sinne«.[142] Przibrams Arbeitsprogramm besteht darin, den Einfluss dieser Faktoren auf die Keimzellen zu untersuchen. Sein Ansatz steht dabei im Kontext der Diskussion um die Vererbung erworbener Eigenschaften.

G. Just definiert den genetischen Umweltbegriff 1940 allgemein als »Gesamtheit der auf einen lebendigen Vorgang einwirkenden – oder einwirkensmöglichen – Bedingungen […, die] als äußere Bedingungen gegeben sind«.[143] Der individuelle Organismus könne verstanden werden als »›Produkt‹ aus Veranlagung und Umwelt«.[144] Verbreitet ist der Ansatz, den Anteil von Erbe und Umwelt in der Hervorbringung organischer Formen und Prozesse zu quantifizieren. Weil beide Seiten aber notwendig sind, es also weder »rein erbbedingte« noch »rein umweltbedingte« Merkmale gibt, kann allein der Einfluss auf die Variation eines Merkmals für die beiden Faktoren quantitativ angegeben werden (als »Erblichkeit« oder »Heritabilität«; ↑Vererbung). Vergangene Umwelteinflüsse können außerdem Teil des Organismus geworden sein; es ist daher davon gesprochen worden, sie seien »in den Bestand des Individuums aufgenommen, also sozusagen ins Innere des Individuums hinein verlegt«[145] oder der Organismus sei aufgrund dieser vergangenen Umwelteinflüsse (auf ihn selbst oder seine Vorfahren) »umwelt›erfüllt‹« (Just 1940)[146].

Als Terminus für die Genetik, der sich aber nicht etabliert, schlägt E. Fischer auf einem Vortrag im Jahr 1917 den Ausdruck ***Peristase*** vor (Bericht aus dem Jahr 1919: »Als ›Peristase‹ bezeichnet Redner alle Außenfaktoren, die man sonst Milieu, Umwelt, Lebenslage usw. nennt«[147]). E. Baur übernimmt diesen Terminus 1921 (»Einfluß der Umwelt«[148]). Fischer erläutert den Begriff später als die »Vielfalt von umgebenden und beeinflussenden Bedingungen«, die an der Entwicklung eines Organismus beteiligt sind: »Der Begriff der Peristase umfaßt alle nicht vom Gen ausgehenden Einflüsse«.[149] ›Peristase‹ ist für Fischer ein weiterer Begriff als ›Umwelt‹, weil er nicht allein

äußere Faktoren beinhaltet, sondern auch innere, die aber nicht vererbt werden; nämlich alle »Einflüsse nicht erblicher Art«, z.B. auch Eigentümlichkeiten in der Entwicklung, die durch die individuelle Lage und Bewegung von Körperteilen entstehen oder die Wirkung eines inneren Organs während seiner Bildung auf andere. Wegen der engen Verflechtung von Organismus und Peristase besteht nach Fischer die »Unmöglichkeit, Genwirkung und Peristasewirkung voneinander zu trennen«.[150] Dennoch gibt es nach Fischer eine mehr oder weniger große Abhängigkeit der Genwirkung von der Peristase. Solche Gene, »deren Wirkung unter den verschiedensten peristatischen Bedingungen völlig gleich bleibt«, nennt Fischer *peristostabil*; die Gene, bei denen dies nicht der Fall ist, heißen dagegen *peristolabil*.[151] Auf den Begriff gebracht werden dabei die Extreme in der »Reaktionsbreite« der Wirkung von Genen.

»Leit- und Fahnenwort« der Gegenwart

Einen einschneidenden Bedeutungswandel erfährt das Wort ›Umwelt‹ seit den frühen 1970er Jahren. Bis zu dieser Zeit kann es einerseits als biologischer Terminus gelten, andererseits als ein Ausdruck, der in der Alltagssprache noch nicht eindeutig mit ›Natur‹ verbunden ist: »wer an Umwelt dachte, bezog sich auf Onkel und Tanten eher als auf den Zustand des Walds oder auf das Ozonloch über der Antarktis« (Haß 1987).[152]

Seit etwa 1970 entwickelt sich ›Umwelt‹ aber von einem biologischen Fachbegriff zu einem Schlüsselwort der gesellschaftlichen und politischen Auseinandersetzung. Es gilt als eines der wichtigsten »politischen Leit- und Fahnenwörter der deutschen Gegenwart« (Hermanns 1991).[153] Kennzeichnend für diesen Wandel ist, dass in der neuen Bedeutung nicht mehr von einer Vielfalt verschiedener Umwelten im Plural, sondern stattdessen von *der Umwelt* im Singular die Rede ist. Der Begriff meint also nicht mehr die jeweils unterschiedlichen Wahrnehmungs- und Lebensbereiche von Organismen verschiedener Arten, sondern bezieht sich auf physikalische, chemische und biologische Faktoren, die Organismen vieler oder aller Arten gleichermaßen betreffen. ›Umwelt‹ bildet damit einen »Totalitätsbegriff«.[154] Der moderne Umweltbegriff schließt damit in gewisser Weise wieder an den klassischen griechischen Begriff des περιέχον an: Die Umwelt ist das Eine, Allumfassende, das den Lebewesen Schutz und Halt bietet (Spitzer 1948: »the warm embrace of the περιέχον«[155]). Hinzu kommt in dem modernen Umweltbegriff der Aspekt der Gefährdung durch den Menschen: ›Umwelt‹ bezeichnet die Lebensbedingungen vieler Organismen auf der Erde, sofern sie durch die Aktivitäten des Menschen bedroht sind.[156]

Diese neuere Bedeutung des Begriffs ›Umwelt‹ erscheint zuerst für den englischen Ausdruck ›environment‹: Auf einer Konferenz Mitte der 1950er Jahre wird das Wort in totalisierender Weise im Singular verwendet, um auf den Einfluss des Menschen auf die Umwelt (im Singular) hinzuweisen (Sears 1956: »the situation is clouded by a widespread confidence that this impact of man upon environment can continue indefinitely«).[157] Für das deutsche ›Umwelt‹ lässt sich diese totalisierende Rede erst seit Ende der 1960er Jahre nachweisen (in der Übersetzung eines Texts des amerikanischen Wissenschaftlers P. Ehrlich im ›Spiegel‹).[158] Die langsame Etablierung der neuen Bedeutung für ›Umwelt‹ beruht auch darauf, dass der subjektive, auf ein Individuum bezogene Aspekt (besonders unter dem Einfluss der uexküllschen Umweltlehre) in dem deutschen Wort besonders ausgeprägt war. Zur Durchsetzung im Deutschen kommt die neue Bedeutung von ›Umwelt‹ v.a. durch den Bericht des ›Club of Rome‹ über ›Die Grenzen des Wachstums‹ (1972): Die totalisierende Rede von »der Umwelt« kommt hier z.B. in der Frage zum Ausdruck, »welche Schadstoffmengen man der Umwelt aufladen kann, ohne das ökologische Gleichgewicht der Umwelt schwer zu schädigen«[159]; als ›Umwelt‹ gilt in dem Bericht insgesamt »das ökologische System der Erde«[160]. Ähnlich heißt es einige Jahre später bei H. Gruhl, zur »natürlichen Umwelt« gehöre »die Oberfläche dieses Planeten als Raum und Ackerboden, dazu die Elemente Luft und Wasser, die Pflanzen- und Tierwelt«.[161]

›Umwelt‹ als »deontisches Wort«

›Umwelt‹ bezeichnet in der Diskussion seit den 1970er Jahren aber nicht nur deskriptiv und neutral die Summe der Faktoren, die das Leben (des Menschen) auf der Erde ermöglichen, sondern enthält zugleich eine normative Komponente, eine Aufforderung zum Handeln. Wegen dieses normativ aufgeladenen Gehalts kennzeichnet F. Hermanns ›Umwelt‹ als ein *deontisches Wort*; das Wort bezeichne etwas, das zum Handeln aufrufe, weil es bedroht sei; es habe eine »Sollens-Bedeutung«: »Die Umwelt ist sozusagen *als solche* schon immer gefährdet«.[162] In dieser semantischen Stellung unterscheidet sich ›Umwelt‹ gerade von ›Natur‹: Als Natur ist die Welt erhaben, gleichgültig und ewig; als Umwelt dagegen verletzlich und bedrohlich, gefährdet und gefährlich. Oder, wie es F. Hermanns 1991 ausdrückt: »Indem die Natur zur Umwelt wurde, hat sie begonnen, sich uns von einer neuen Seite zu zeigen und ist janusköpfig

geworden. Als Natur fährt sie fort, unendlich schön, rein, heil und gut zu sein. Als Umwelt ist sie endlich, häßlich, verschmutzt, kaputt und, weil bedroht, auch bedrohlich. Als Umwelt schlägt die Natur gewissermaßen zurück«.[163]

Umgebung

Zur Schärfung des Umweltbegriffs dient immer wieder seine Abgrenzung vom Konzept der Umgebung.[164] In geografischer Bedeutung ist das Wort ›Umgebung‹ seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts in Gebrauch (Kessel 1786: »mit den Waldbeständen in der Umgebung«).[165] Im 19. Jahrhundert wird es auch vielfach bereits im Sinne des späteren ›Umwelt‹ verwendet, z.B. in L. Möllers Monografie ›Die Abhängigkeit der Insecten von ihrer Umgebung‹ (1867). Eine der ersten Verwendungen in biologischer Bedeutung findet sich 1802 in Novalis' ›Heinrich von Ofterdingen‹ (»der Einfluß der engeren Umgebung auf die Pflanze«[166]; vgl. auch Becker 1804: »daß die Wärme des thierischen Körpers nicht dem zufälligen Wechsel der äußern Umgebung unterworfen war«[167]). Als Umgebung eines Organismus wird im 19. Jahrhundert allgemein der Raum verstanden, der sich um diesen herum befindet, einschließlich der physikalischen, chemischen und biologischen Faktoren, die diesen Raum beherrschen. Zu der Umgebung zählen also sowohl die Gegenstände, mit denen ein Organismus in Beziehung steht, als auch solche, die für ihn irrelevant sind.

Eine Unterscheidung von ›Umwelt‹ und ›Umgebung‹ nimmt J. von Uexküll 1909 explizit vor. Die Umwelt ist für ihn »immer nur jener Teil der Umgebung, der auf die erregbare Substanz des Tierkörpers wirkt«.[168] Während die Umwelt sich bei Tieren mit verschiedenem Bauplan an dem gleichen Ort ändere, bleibe die Umgebung doch die gleiche. Die Umgebung sei daher so etwas wie »die Umwelt des Beobachters«.[169] Später hält er fest, dass die Umwelt aus den »gänzlich heterogenen Objekten der Umgebung des Subjektes« gebildet werde.[170] Die Umgebung ist damit noch nicht auf den Organismus bezogen, zumindest nicht auf den Organismus als Organismus, d.h. nicht als offenes und aktives System, sondern lediglich als räumlicher Referenzpunkt. ›Umgebung‹ ist kein »Beziehungsbegriff«, wie H. Weber es 1939 nennt (s.o.).[171] (Andererseits bestimmt von Uexküll die Umgebung, die wir um ein Tier herum sehen, als »nichts anderes als unsere eigene menschliche Umwelt«.[172]) Die Differenzierung zwischen ›Umwelt‹ und ›Umgebung‹ in diesem Sinne hält sich bis in die Gegenwart. L. Trepl stellt 2005 fest, ›Umwelt‹

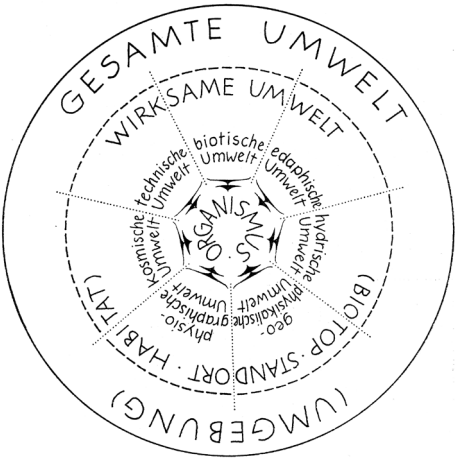


Abb. 541. Die wirksame Umwelt als eine Teilmenge der gesamten Umwelt (Umgebung) eines Organismus (aus Schubert, R. (1984). Einführung. In: ders. (Hg.). Lehrbuch der Ökologie, 15-20: 15).

und ›Umgebung‹ seien kategorial verschiedene Konzepte: »Was zur Umwelt gehört, ist allein durch Ursache-Wirkungs-Beziehungen bestimmt. Was zur Umgebung gehört, ist allein durch räumliche Nähe bestimmt«.[173] Nicht selten wird allerdings die Umwelt auch als eine Teilmenge der Umgebung dargestellt (vgl. Abb. 541).

Weber definiert Umgebung 1939 als »die Gesamtheit der in naturgesetzlicher Weise miteinander verknüpften Glieder eines Lebensraumes […], in dem wir einen Organismus beobachten, in den wir ihn versetzen oder versetzt denken«.[174] Die Umgebung gehört für ihn im Gegensatz zur Umwelt nicht zu einem Organismus: ›Umwelt‹ hänge begrifflich von ›Organismus‹ ab, ›Umgebung‹ dagegen nur, insoweit sie zur ›Umwelt‹ werde.

Eine Differenzierung zwischen ›Umgebung‹ und ›Außenwelt‹ schlägt F. Peus 1954 vor: Die Umgebung bestehe in den »vom Tier wahrnehmbaren, aber nicht lebensnotwendigen« Bedingungen, die Außenwelt umfasse dagegen »alle sonstigen, weder benötigten noch wahrnehmbaren Gegebenheiten und Erscheinungen«.[175] Ähnlich lautet die Bestimmung durch W. Bock und G. von Wahlert (1965), nach der die Umgebung der mögliche Habitat eines Organismus ist, es bestehe aus den Faktoren der Umwelt, die von einem Organismus genutzt werden oder auf ihn einwirken können (»those factors of the environment which possibly could by utilized by that organism or which possibly could act upon that organism«[176]).

Im englischen Sprachraum wird die Unterscheidung zwischen Umwelt und Umgebung meist durch die Differenzierung zwischen »genereller« und »operationaler Umwelt« wiedergegeben (vgl. die Definition von MacMahon et al. 1981 in Tab. 283).[177]

Außenwelt

Bevor sich der Terminus ›Umwelt‹ im 20. Jahrhundert allgemein verbreitet, nehmen seine semantische Rolle andere Wörter ein, im Deutschen in erster Linie der Ausdruck ›Außenwelt‹. Dieses Wort erscheint seit den 1770er Jahren (Platner 1776: »von der Aehnlichkeit der Verhältnisse der Pflanzenwurzeln mit der Erde, und der thierischen Sinnen mit der Außenwelt«[178]; »Wirklichkeit der Außenwelt«[179]; Anonymus 1776: »die Außenwelt als in einem Spiegel«[180]).

Zu Beginn des 19. Jahrhunderts steht ›Außenwelt‹ in den Auseinandersetzungen um die philosophische Frage nach dem Verhältnis von Ich und Welt und insbesondere der erkenntnistheoretischen Frage nach der Realität der vom erkennenden Subjekt entworfenen Welt. In diesem Sinn taucht das Wort bei G.C. Lichtenberg[181] und den Philosophen des Deutschen Idealismus[182] auf. Besonders bei J.G. Fichte finden sich Ansätze für eine Philosophie des organischen Lebens, die von der notwendigen Entgegensetzung eines Lebewesens (»Ich«) und seiner »Außenwelt« (»Nicht-Ich«) ausgeht. Ein »wirkliches« oder »empirisches Leben« ist für Fichte allein durch einen »Anstoß« des Lebewesens durch seine Außenwelt möglich.[183] Neben dieser philosophischen Verwendung erscheint das Wort seit dem letzten Jahrzehnt des 18. Jahrhunderts in Werken der schönen Literatur, u.a. von Jean Paul, Novalis, Schiller und Goethe.

Einschlägig ist dabei die Unterscheidung zwischen der ***Innenwelt*** des Geistes und der *Außenwelt* der Dinge. ›Innenwelt‹ ist ein Wort, das in den philosophisch-theologischen Diskussionen seit Ende des 18. Jahrhunderts erscheint (Krug 1795: »Veränderungen der Innenwelt oder des Gemüthszustandes«[184]; Jean Paul 1796: »kalt und schneidend und scharf gegen die Außenwelt, in ihrer gemeinschaftlichen Innenwelt zärtlich und feurig für einander«[185]; Novalis 1798: »Der Sitz der Seele ist da, wo sich Innenwelt und Außenwelt berühren«[186]). Als einflussreich für die frühen biologischen Vorstellungen von Lebewesen und Außenwelt erweisen sich die Lehren des englischen Mediziners J. Brown in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts, nach der alle Krankheiten auf Störungen des Verhältnisses zwischen Organismus und Umwelt, d.h. Erregbarkeit und Reiz, zurückzuführen sind (»Brownianismus«; ↑Krankheit).

F.W.J. Schelling integriert das Konzept der Außenwelt seit 1799 in seine Philosophie des Organischen und beurteilt das Vorhandensein einer Außenwelt als ein Charakteristikum der Lebewesen: »Die todte Materie hat keine Außenwelt – sie ist absolut identisch mit ihrer Welt«[187]; der Organismus aber sei »alles, was er ist, nur im Gegensatz gegen seine Außenwelt«[188], »er constituirt sich selbst (als Object) nur im Andrang gegen eine äußere Welt«[189]. Und umgekehrt konstituiere sich auch die äußere Welt erst durch den Organismus. Die Außenwelt ist damit für Schelling nichts für sich Bestehendes, sondern stets relativ zu einem Organismus zu entwerfen; die Empfänglichkeit des Lebewesens für Außenwelteinflüsse hänge von seiner eigenen Lebenstätigkeit ab. Die »Empfänglichkeit für das Aeußere« ist durch »die Tätigkeit gegen dasselbe bedingt«, wie es bei Schelling heißt[190]; dem Lebenden sei »eine *eigenthümliche* Sphäre der Receptivität durch seine eigene Natur zum Voraus bestimmt«, und umgekehrt gilt nach Schelling: »durch die Sphäre seiner Receptivität ist dem Organismus auch die Sphäre seiner Thätigkeit bestimmt«.[191] Rezeptivität und Aktivität, Erregbarkeit und Tätigkeit stünden in einem Verhältnis der »Wechselbestimmung«. Diese Darstellungen Schellings weisen voraus auf das spätere uexküllsche Modell des Funktionskreises, d.h. die enge Kopplung von »Merkwelt« und »Wirkwelt« der Tiere (↑Verhalten).[192]

Auch die Autoren der im engeren Sinn biologischen Schriften des frühen 19. Jahrhunderts bedienen sich des Ausdrucks ›Außenwelt‹. G.R. Treviranus bemerkt 1802: »Leben besteht in der Gleichförmigkeit der Reaktionen bey ungleichförmigen Einwirkungen der Aussenwelt«.[193] J.V. Carus spricht später von den »Organen zur Vermittlung des Verkehrs mit der Aussenwelt«.[194]

Bei E. Haeckel erscheint der Ausdruck 1866 zur Bezeichnung einer Entität, an die sich die Organismen anpassen würden. Insbesondere das Protoplasma der Zellen hat nach Haeckel die Aufgabe, »die Anpassung, die Accommodation oder Adaptation an die Verhältnisse der Aussenwelt zu besorgen«.[195] Weil es nach Haeckel die »Wechselwirkung jedes Individuums mit seiner gesammten Umgebung ist«[196], die die Anpassung des Organismus bedingt, bestehen sowohl zwischen Organismen als auch zwischen einem Organismus und seiner Außenwelt Wechselbeziehungen.[197] Allerdings thematisiert Haeckel dieses Wechselverhältnis immer nur von der Seite des Organismus her; es bleibt damit unklar, inwiefern die Anpassung der Organismen an ihre Umgebung als eine »Wechselwirkung« zu verstehen ist (s.u.).[198]

Besonders in seinen frühen Schriften verwendet J. von Uexküll den Ausdruck ›Außenwelt‹.[199] Später wird dieser weitgehend von ›Umwelt‹ verdrängt – und darin folgen die meisten Biologen des 20. Jahrhunderts von Uexküll. Sehr viel geläufiger als ›Außenwelt‹ ist bei von Uexküll ›Innenwelt‹. Er versteht darunter die Gesamtheit des zwischen den Sinnesorganen und den motorischen Teilen des Organismus vermittelnden »Körpergefüges« (also die Verbindungsinstanz zwischen »Merkwelt« und »Wirkwelt«; s.o.).[200]

Milieu

Der anfangs v.a. im französischen Sprachraum verbreitete Ausdruck ›Milieu‹ (gebildet aus lat. ›medius locus‹ »mittlerer Ort«) ist, ebenso wie die meisten anderen Wörter zur Bezeichnung der Umwelt, eine räumliche Metapher. Der Ausdruck erscheint zuerst in der französischen Auseinandersetzung mit der antiken Mesotes-Lehre in der Ethik[201] (und wird auch gelegentlich von R. Descartes verwendet[202]). Er steht später im Zusammenhang mit Übersetzungen von I. Newtons Ausdruck ›umgebenes Medium‹ (engl. »the ambient Medium«[203]; lat. »per Medium ambiens«[204]) durch französische Physiker des 18. Jahrhunderts[205]. Im Italienischen erscheint diese Formulierung auch schon in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts bei E. Torricelli (»mezzo ambiente«).[206] Bei Newton ist das umgebende Medium ein nicht nur passiver Faktor, sondern ein aktives Element, das an der Übertragung von Kräften beteiligt ist; es ist aber ein im Wesentlichen lokal wirksames Element und verliert die Bedeutung des Alles-Umfassenden und Enthaltenden des griechischen ›περιέχον‹. Während im Französischen die Übersetzung des newtonschen Ausdrucks auf ›milieu‹ verkürzt wird, erfolgt in anderen romanischen Sprachen, wie dem Italienischen und Spanischen, eine Verkürzung auf den anderen Bestandteil ›ambiente‹.

›Ambiente‹

Dieses Wort erscheint in der Verbform im Lateinischen – besonders in Bezug auf die umgebende Luft (»aer ambiens«) und im Kontext der Übersetzung von Schriften des Aristoteles – bereits im 16. Jahrhundert, und zwar in Ableitung vom Verb ›ambire‹ des klassischen Latein, das u.a. Ovid, Plinius und Seneca verwenden – es hat allerdings nicht die Bedeutung des Alles-Umfassenden, die dem griechischen Verb ›περιέχειν‹ zukommt.[207] In den europäischen Nationalsprachen gebraucht zuerst G. Galilei 1656 im Italienischen diesen Ausdruck (»l'ambiente«) für den Raum im Sinne eines Behälters[208]; die Formulierung wird aber insgesamt wenig verwendet. Ende des 19. Jahrhunderts erfährt ›ambiente‹ im Italienischen eine »Auferstehung« (Spitzer 1948) als Entsprechung für das französische ›milieu‹.[209]

Milieu als Mitte und Umgebung

Die räumliche Interpretation von ›milieu‹ wird deutlich in J. D'Alemberts Enzyklopädie-Eintrag von 1756, in dem er es definiert als materiellen Raum, in dem sich ein Körper befindet (»espace matériel dans lequel un corps est placé«).[210] Mit dieser nun geläufigen Definition wird in das Wort eine Doppeldeutigkeit gelegt: Es bezeichnet »nicht bloß, was Mitte ist, sondern auch, was Mitte hat; nicht nur die Mitte von einer Umgebung, sondern auch die Umgebung von einer Mitte« (Hermanns 1991).[211]

Lamarcks Milieubegriff

Im biologischen Kontext verwendet J.B. Lamarck seit Beginn des 19. Jahrhunderts das Wort.[212] Lamarck kennzeichnet allgemein einen Organismus durch seine Anpassungen an die Umwelt. Für diese verwendet er meist den Terminus *Umstände* (»circonstances«), gelegentlich aber auch ›Milieu‹; so heißt es 1800: »Les principales [circonstances] naissent de l'influence des climats, des variations de température de l'atmosphère et de tous les milieux environnans, de la diversités des lieux, de celles des habitudes, des mouvemens, des actions, enfin de celle des moyens de vivre, de se conserver, se défendre, se multiplier, &c. &c.«[213] Zu den »Umständen« des Lebens gehören demnach nicht nur die Faktoren der »umgebenden Milieus«, sondern auch die internen Faktoren der Lebensweise und Gewohnheiten eines Tieres. Diese Umstände sind es nach Lamarck, die die Gestalt und Fähigkeiten von Lebewesen prägen: »la conformation des individus et leurs parties, leurs organes, leurs facultés sont entièrement le résultat des circonstances dans lesquelles la race de chaque espèce s'est trouvée assujettie par la nature«.[214] Den Ausdruck ›milieu‹ verwendet Lamarck meist im Plural (häufig in der Verbindung »milieux environnans«; selten als »milieux ambians«[215]), manchmal aber auch im Singular, und er bezieht sich dann auf die Gesamtheit der äußeren Lebensbedingungen, die die Lebewesen formen. Der Einfluss des Wassers als Milieu habe z.B. die Formen der Wale und Amphibien hervorgebracht: »ces animaux doivent leur forme générale aux influences du milieu dans lequel ils habitent«.[216] Die Milieus beschreibt Lamarck als etwas, das die Lebewesen umgibt (»les milieux qui environnent ces corps«[217]), das sie bewohnen (»ha-

bitent«) und von dem sie sich ernähren, das also in sie eindringen kann (»ces corps vivans absorbent des milieux environnans«[218]). In erster Linie sind damit also die umgebenden Gase und Flüssigkeiten und deren Eigenschaften gemeint.[219] Als Gesamtheit der äußeren Umstände wird das Milieu noch nicht bei Lamarck, sondern erst bei A. Comte bestimmt (s.u.).

Dass jeder Organismus entscheidend von den Bedingungen seines Milieus abhängt, betont Lamarck in seinem Hauptwerk, der ›Philosophie zoologique‹ von 1809. Er wendet sich dabei gegen Theorien, die die Umwelt in erster Linie als einen Störfaktor sehen, der die Organisation der Lebewesen in Unordnung bringt und ihren Tod bewirkt und stellt heraus, dass die Organismen überhaupt nur aufgrund ihrer Beziehung zu äußeren Faktoren existieren können (»ils ne conservent leur existence qu'à l'aide d'influences extérieures).[220] Besonders für einfach gebaute Lebewesen, die kein Nervensystem haben, sieht Lamarck eine enge Verbindung zwischen ihrem Körper und der Umwelt: Die umgebenden Milieus (»les milieux environnans«) dienen nach Lamarck als Reize für ihr Verhalten, dringen in ihre Körper ein (»pénètrent sans cesse ces corps organisés«) und unterhalten auf diese Weise das Leben (»entretiennent la vie«).[221] Während bei den einfach gebauten (»imperfekten«) Organismen die Verhaltensauslösung (»la puissance excitatrice des mouvemens vitaux et des actions des animaux imparfaits«) durch die Umwelt erfolge, gehe diese bei den komplexer gebauten in das Innere des Organismus selbst über (»transporter cette puissance dans l'intérieur meme de ces êtres«).[222] Auch für Lamarcks Theorie der Artentransformation spielt das Konzept der Umwelt eine wichtige Rolle. Er stellt fest, dass die Vielfalt der Milieus, in denen die Organismen leben (»la diversité des milieux dans lesquels ils habitent«), einen entscheidenden Faktor in der Veränderung der Organismen bildet.[223] In einem Manuskript, das um das Jahr 1812 entstanden ist, stellt Lamarck fest, dass die Entwicklung und Erhaltung eines Organismus von dem günstigen Einfluss der umgebenden Milieus (»influence favorable des milieux environnans«) abhängen.[224]

Andere Autoren des frühen 19. Jh.

Neben Lamarck betonen auch andere französische Biologen der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts die enge Entsprechung zwischen Organismus und Umwelt, unter ihnen G. Cuvier, W.F. Edwards und É. Geoffroy St. Hilaire (↑Anpassung). Im Mittelpunkt dieser Untersuchungen steht eine Analyse der Korrespondenz von Organismus und Umwelt. Edwards verfasst 1824 eine eigene Abhandlung über den Einfluss der physischen Agenten (»agens physiques«) auf die tierische Ökonomie (»économie animale«).[225] Geoffroy St. Hilaire untersucht in den frühen 1830er Jahren in mehreren Abhandlungen das Potenzial der Umwelt, die Eigenschaften von Organismen direkt zu verändern[226] (↑Lamarckismus).

Eine klare Unterscheidung zwischen dem Studium des wechselseitigen Verhältnisses der Organe eines Organismus zueinander und ihrer Relation zur Umwelt macht H.D. de Blainville 1833. Zwischen den Organen und der Umwelt besteht nach de Blainville eine perfekte Harmonie (»harmonie parfaite«).[227]

Comte: ›Milieu‹ als περιέχον im Kleinen

Wichtige Referenz nicht nur für die sich entwickelnde Biologie, sondern auch für die Soziologie ist die Verwendung des Milieubegriffs bei A. Comte in den 1830er Jahren. Comte führt – seiner Meinung nach als Neologismus – das Wort *Milieu* (»milieu«) 1838 in die Biologie ein, um nicht allein die einen Organismus umgebenden Flüssigkeiten zu bezeichnen (wie bei Lamarck), sondern den funktionalen Bezug, den der Organismus zu seiner Umwelt hat, hervorzuheben.[228] Der biologische Begriff des Milieus bildet für Comte die Gesamtheit der äußeren Existenzbedingungen des Organismus: »l'ensemble total des circonstances extérieures d'un genre quelconque, nécessaires à l'existence de chaque organisme déterminé«.[229] Es werden hier also nur diejenigen Elemente des physischen Umfeldes des Organismus als sein Milieu bezeichnet, auf die der Organismus in der Weise funktional bezogen ist, dass seine Existenz von ihnen abhängt. Das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt ist hier also das einer Abhängigkeit. Besonders betont wird von Comte dabei, dass ein Organismus nicht nur von seiner Umwelt geformt wird, sondern diese umgekehrt auch verändert: »tout être vivant, fût-il réduit à l'existence végétative, modifie sans cesse le milieu qui le domine«.[230] Comte bemerkt außerdem, dass die höher entwickelten Organismen aufgrund ihres komplexen Baus zwar leichter durch Umweltänderungen gestört werden können und insofern stärker von der Umwelt abhängen, dass sie aber auf der anderen Seite über Kompensationseinrichtungen verfügen, die sie zu einer Beeinflussung der Umwelt befähigen, so dass sie in diesem Sinne weniger von der Umwelt abhängen: »quand la dépendance est moindre en un sens, elle est nécessairement plus complète en un autre«[231]. Weil ›Milieu‹ noch nicht die schädigenden und gefährdenden Komponenten der Umwelt enthält, sondern im Wesentlichen allein die lebensermöglichenden und -schützenden, kann der Begriff bei Comte im Sinne

des griechischen ›περιέχον‹ verstanden werden (Spitzer 1948: »a περιέχον on an infinitesimal scale«[232]).

Die enge Korrespondenz von Organismus und Umwelt beschreibt Comte auch als eine »Harmonie«. Veränderungen des Organismus würden mindestens genauso häufig durch die Umweltbedingungen wie durch innere Ursachen hervorgerufen: »Une telle harmonie entre l'être vivant et le *milieu* correspondant caractérise évidemment la condition fondamentale de la vie. [...] Dans tous les degrés de l'échelle biologique, l'altération et la cessation de la vie sont, sans doute, au moins aussi fréquemment déterminées par les modifications nécessaires et spontanées de l'organisme que par l'influence des circonstances ambiantes«.[233]

›Milieu‹ in der Physiologie und Soziologie

Offensichtlich beeinflusst von Comte wird Mitte des 19. Jahrhunderts die enge Verbindung von Organismus und Milieu von französischen Physiologen betont. C. Robin definiert das Milieu 1849 als Gesamtheit der für einen Organismus externen Faktoren, die die Mittel für seine Ernährung und seine anderen Lebensfunktionen darstellen (vgl. Tab. 283).[234] Ebenso wie für Comte bildet auch für Robin die Harmonie zwischen Organismus und Umwelt die fundamentale Bedingung des Lebens. Erst das umgebende Milieu ermögliche die Existenz des Lebens (»permet que la vie ait lieu«).[235] Lebewesen und Umwelt bilden für Robin eine untrennbare Einheit.

Diese Sicht findet sich wenig später auch bei C. Bernard, der Organismus und Umwelt als die beiden notwendigen Bedingungen für Leben bezeichnet: Das Leben befinde sich nicht in dem einen oder dem anderen, sondern erst in der Verbindung von beiden.[236] Bernard unterscheidet deutlich zwischen einer äußeren Umwelt (»milieu extérieur ou extra-organique«[237]; auch »milieu ambiant«[238]) und einer inneren Umwelt (»milieu intérieur ou intra-organique«[239]) (↑Regulation: inneres Milieu). Letztere identifiziert Bernard anfangs weitgehend mit dem Blut. Das Blut bezeichnet Bernard ausdrücklich als das Milieu, das alle für das Leben notwendigen Stoffe enthält.[240]

Für die biologische Wissenschaft der Milieus (»la science des milieux«) führt L.-A. Bertillon 1860 den Ausdruck *Mesologie* (franz. »mésologie«) ein.[241] Die Mesologie bildet nach Bertillon eine biologische Grundlagendisziplin, die neben Anatomie und Physiologie steht (↑Ökologie).

Nicht nur in der Biologie, auch in der Soziologie wird ›milieu‹ seit Mitte des 19. Jahrhunderts ein zentraler Begriff. Zu seiner Verbreitung tragen in Frankreich insbesondere die Schriften H. Taines (1863) und É. Durkheims (1895) bei.[242] Soziologisch bezeichnet der Begriff einen zentralen Determinationsfaktor von Einstellungen und Haltungen, der neben anderen, insbesondere biologischen und situativen, steht (Taine: »la race, le milieu, le moment«).

›Milieu‹ im Deutschen

In die deutschsprachige Biologie wird das Wort ›Milieu‹ in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts übernommen. Der Ausdruck ist in biologischen Schriften allerdings wenig verbreitet; häufiger findet er sich in soziologischen und geografischen Abhandlungen (Bastian 1871: »die Einwirkung des Milieu im Organismus«[243]).

Bei J. von Uexküll steht in seinen frühen Schriften an manchen Stellen, an denen später von ›Umwelt‹ die Rede ist, das Wort ›Milieu‹[244], und er stellt sogar ausdrücklich fest, dass er das neue Wort als Ersatz des älteren ›Milieu‹ versteht (s.o.).

In der deutschsprachigen Ökologie bleibt auch nach Einführung der Konzepte ›Umwelt‹, ›Biotop‹ und ›Lebensraum‹ der Ausdruck ›Milieu‹ als Synonym erhalten, z.B. 1916 bei A. Thienemann, 1930 bei K. Friederichs und 1955 bei W. Tischler.[245] O. Storch schlägt 1952 eine »Zweiteilung des Umweltbegriffs« vor: Die Umwelt im engeren Sinne versteht er in der Bedeutung von Uexkülls, sie liege also nur bei Lebewesen mit Sinnesorganen und einem Nervensystem vor; die Umwelt im weiteren Sinne bezeichnet Storch als ›Milieu‹ und definiert es als »die energetischen, physikalisch-chemischen und sonstigen allgemeinen Umgebungsbedingungen, die für die Durchführung der dumpfen Wachstums- und physiologischen Lebensprozesse erforderlich und für jede Spezies erblich festgelegt sind«.[246]

Genotypisches Milieu

Ein Milieu innerhalb des Organismus lässt sich nicht nur – im Anschluss an C. Bernards *milieu intérieur* – für die Ebene der Organe formulieren, sondern auch für die Einheiten auf den anderen organischen Organisationsebenen. Gewebe, Zellen und Gene verfügen demnach über eine Umwelt, die jeweils in den anderen Gegenständen der jeweiligen Ebene besteht. Der russische Genetiker S.S. Četverikov betont 1926 die besondere Bedeutung des Milieus für die Wirksamkeit der Gene; dieses Milieu bestehe dabei aus den anderen Genen des Organismus. Četverikov führt in diesem Zusammenhang das Konzept des ***genotypischen Milieus*** ein.[247] Die phänotypische Manifestation jedes Gens werde durch dieses Milieu bestimmt. Denn jedes Gen entfalte seine Wirksamkeit nur im Zusammenspiel mit den anderen Genen des Organis-

mus. Je nach Zusammensetzung des Genoms, also in Abhängigkeit von seiner genotypischen Umwelt, ändere sich die Aktivität eines Gens in einem Organismus.

Lebensbedingungen

Ein weiterer Ausdruck der eine äquivalente Rolle zu ›Umwelt‹ spielt, bevor sich dieser Terminus durchsetzt, ist das Wort ›Lebensbedingungen‹. Er wird vereinzelt bereits im Lateinischen gebraucht (Augustinus: »conditiones vitae«[248]). Im Französischen und Englischen erscheint er seit Ende des 15. Jahrhunderts im theologischen Kontext und in Bezug auf den Menschen (Du Pin 1485: »les différentes conditions de la vie«[249]; Montaigne 1581: »deux diverses conditions de vie, la bonne […] & l'imparfaicte«[250]; Du Vergier de Hauranne 1648: »il y a deux diferentes conditions de vie«[251]; Clarke 1651: »holy thankfulnesse in all conditions of life«[252]). Seit den 1730er Jahren wird das Wort auch in naturtheologischen und naturwissenschaftlichen Schriften benutzt (Burnet 1737: »If we contemplate the curious Structure of so many Species of Animals, and observe how exactly they are all fitted in their very outward Frame, as well as inward Dispositions and Instincts to their several respective States and Conditions of Life«[253]). Der Ausdruck bezieht sich anfangs nicht allein auf die äußeren Bedingungen, sondern auch auf die Verschiedenheit der inneren Zustände und Situationen.

Im Deutschen wird die Formulierung seit Ende des 18. Jahrhunderts verwendet (Creve 1796: »Diese drey Lebensbedingungen [d.h. das physische (u.a. die Nahrung), das vegetabilische und das animalische Leben] bestimmen eigentlich das menschliche Leben«[254]; Rosenthal 1811: »innere und äußere Lebensbedingungen«).[255] Das Konzept verweist auf den Umweltbegriff voraus, weil darunter nicht nur – der eigentlichen Wortbedeutung entsprechend – lebensermöglichende Faktoren, sondern auch lebensbedrohliche gefasst werden. So heißt es bei C.C.E. Schmid 1799: »[Die] äussern Lebensbedingungen sind theils positiv theils negativ. Dinge, welche das Leben positiv afficiren, nennen wir belebend, leben befördernd; diejenigen, welche das Leben negativ afficiren, lebenschwächend«.[256]

Viel verwendet wird der Ausdruck in der Medizin: C.W. Hufeland verwendet den Terminus seit 1797 (»das Wasser gehört […] zu den Lebensbedingungen, als ohne Flüssigkeit keine Aeusserung des Lebens möglich ist«[257]). Drei Jahre später erläutert er: »Das Leben entsteht durch die Konkurrenz gewisser Bedingungen, die wir daher Lebensbedingungen nennen […]. Wir theilen sie in zwey Klassen: 1. Die Innern, welche in einem Organ schon vorhanden seyn müssen, wenn es lebend afficirt werden, und lebend reagiren soll: Organisation (eine bestimmte chemische Mischung, Textur und Form der Materie), und die daraus resultirende Lebenskraft. 2. Die Aeussern, alle Einwirkungen auf ein schon lebendes Organ, wodurch dessen Lebenskraft in Thätigkeit gesetzt wird (Reize, Stimuli, Incitamenta)«[258]. Gesundheit entsteht nach Hufeland, wenn diese beiden Bedingungen jede für sich erfüllt sind und zusammenstimmen.

›Lebensbedingungen‹ ist parallel gebildet zu dem Wort ***Existenzbedingungen***. Dieses erscheint ebenfalls zunächst in einem theologischen Zusammenhang im Französischen (Poiret 1687: »des conditions de l'existence de cet être particulier«[259]; Miller 1724: »Conditions of Existence«[260]). In die Biologie führt wohl erst G. Cuvier im Jahr 1800 den Ausdruck ein (»une des conditions de l'existence de tout animal«[261]; dt. Übers. 1809: »Existenzbedingungen«[262]). Cuvier versteht unter den Existenzbedingungen (auch: »conditions d'existence«) nicht allein Bedingungen der Umwelt der Lebewesen, sondern auch ihrer inneren Organisation. So bildet für ihn die wechselseitige Abhängigkeit und Harmonie der Organe in einem Organismus einen Teil seiner Existenzbedingungen.[263] Die Existenzbedingungen sind für Cuvier damit im Wortsinn die Bedingungen, die einen Organismus in seiner inneren Verfasstheit und Relation zur Umwelt möglich machen: »Comme rien ne peut exister s'il ne réunit les conditions qui rendent son existence possible, les différentes parties de chaque être doivent être coordonnées de manière á rendre possible l'être total, non seulement en lui-même, mais dans ses rapports avec ceux qui lui l'entourent«.[264] Weil sie auf der funktionalen gegenseitigen Anpassung der Teile und der zweckmäßigen Anpassung des Ganzen an die Umwelt beruhen, bringt Cuvier die Existenzbedingungen mit finalen Ursachen (»causes finales«) in Verbindung.

Viel verwendet werden die Ausdrücke ›Lebens-‹ und ›Existenzbedingungen‹ von C. Darwin. Es ist bezeichnend (und nicht ohne semantische Paradoxie), dass Darwin ausgerechnet unter dem Ausdruck ›Lebensbedingungen‹ – die Formulierung übernimmt er von Cuvier[265] – nicht allein die lebensermöglichenden und lebensunterstützenden äußeren Faktoren, sondern in gleicher Weise auch die lebensbedrohlichen versteht. Ausdrücklich bezeichnet er die Natürliche Selektion als eine Komponente der Lebensbedingungen (»the conditions of life may be said, not only to cause variability, either directly or indirectly, but likewise to include natural selection, for the

conditions determine whether this or that variety shall survive«).[266] Er sieht die Organismen in einem »Kampf« mit diesen Bedingungen (»those which have most successfully struggled with their conditions of life, will generally leave most progeny«[267]). In der wörtlichen Bedeutung spannungsreich ist auch Darwins Rede davon, die Organismen seien an ihre Existenzbedingungen *angepasst* (1856-58: »adapted to its conditions of existence«[268]; 1872: »adapted to its conditions of life«[269]). Formulierungen dieser Art finden sich auch bereits vor Darwin (Strickland 1840: »adaptation of organic beings to their destined conditions of existence«[270]). Problematisch ist das wörtliche Verständnis dieser Formulierung, weil es einer Anpassung eines Systems an etwas, das die *Bedingung* für seine Existenz ist, nicht bedarf (↑Anpassung). Deutlich wird hier also, wie ungeeignet der Ausdruck ›Lebensbedingungen‹ in seiner wörtlichen Bedeutung für das von Darwin Bezeichnete ist.

Von ›Lebensbedingungen‹ im umfassenden Sinne von »Umwelt« ist aber auch nach der Einführung des Umweltbegriffs noch die Rede. So verwendet auch J. von Uexküll noch 1908 den Ausdruck *Daseinsbedingungen* im Sinne seines Umweltbegriffs.[271] In der Ökologie des 20. Jahrhunderts ist es allgemein üblich, unter den Lebensbedingungen die (mehr oder weniger günstigen) Umstände der Umwelt für das Leben eines Organismus, d.h. relevante, graduierbare Einflussgrößen auf den Organismus, zu verstehen. A. Thienemann nennt 1916 die Umweltbedingungen schlicht die »Eigenschaften des sie [d.i. die Organismen] umgebenden Milieus«.[272] Offensichtlich entspricht diese Bestimmung nicht der strengen Bedeutung des Begriffs der *Bedingung*, der eine unabdingbare Voraussetzung bezeichnet.[273] Vermutlich aus der späten Verfügbarkeit eines spezifischen Terminus für »Umwelt« haben die älteren Ausdrücke wie ›Lebensbedingung‹ eine ihrem wörtlichen Sinn widersprechende weite Bedeutung angenommen und können dann auch gerade das bezeichnen, was keine Bedingung des Lebens, sondern eine Gefährdung benennt, z.B. Konkurrenten, Feinde und widrige abiotische Verhältnisse.

Ressource

Das Wort (abgeleitet von lat. ›resurgere‹ »wieder aufstehen, emporkommen«) erscheint offenbar zuerst im Französischen (altfrz. ›re(s)sourdre‹ »wieder auftauchen, sich erholen«). Bereits im 14. Jahrhundert wird das französische ›resource‹ in der Bedeutung »Wiedererheben (eines Vogels im Flug nach einer Phase des Abwärtsflugs)« verwendet. Im 16. Jahrhundert erscheint es in der Bedeutung »Mittel zur Befriedigung eines Bedarfs« oder »(finanzielle) Mittel zur Existenzsicherung«. Der Ausdruck wird zu Beginn des 17. Jahrhunderts ins Englische[274] und im 18. Jahrhundert ins Deutsche entlehnt.

Spätestens seit Ende des 18. Jahrhunderts wird das Wort im biologischen Kontext verwendet. Der Physiologe J. Hunter ist der Auffassung, alle Tiere und Pflanzen hätten ein Vermögen zur Tätigkeit in sich selbst, die eine Versorgung mit Ressourcen von außen notwendig mache: »This power of action and capability of increase require a supply of materials, as well for the increase as for the waste arising from action. […] The idea of a supply always supposes a resource distinct from the thing supplied […]. This supply is furnished by the materials of the globe«.[275] Eine frühe Verwendung im biologischen Kontext findet sich auch bei T. Bewick, der 1797 feststellt, der Strauß benötige für sein schnelles Laufen »resources of air«.[276]

In der Biologie des 20. Jahrhunderts wird das Wort viel verwendet. Mit ihm wird zum Ausdruck gebracht, dass Organismen offene Systeme sind, die für ihren Erhalt auf Elemente aus ihrer Umwelt angewiesen sind (↑Bedürfnis).

Im evolutionstheoretischen Kontext wird unter einer Ressource eine Entität aus der Umwelt eines Organismus verstanden, die dessen Wahrscheinlichkeit des Überlebens, Wachsens und Fortpflanzens erhöht (Ricklefs 1973: »substance or object required by an organism for normal maintenance, growth, and reproduction«[277]). Dazu zählen u.a. Nahrungsstoffe, geeignete Aufenthalts- und Schutzräume, Licht, Wasser, Paarungspartner und artfremde Organismen als Mutualisten (z.B. Insekten zur Bestäubung bei Blütenpflanzen oder Vögel zur Samenverbreitung).[278]

Nicht alle für Überleben und Fortpflanzung von Organismen notwendigen Umweltelemente gelten aber als Ressourcen. Vielmehr werden meist nur solche Entitäten der Umwelt als Ressourcen bezeichnet, die konsumiert (»consumed«[279]), direkt benutzt (»directly used«[280]) oder besetzt (»occupied«) werden: »A resource is an object or area in the environment that is consumed or used up by a living organism«[281]. Ressourcen sind also Quantitäten, die durch Aktivitäten von Organismen in relevantem Ausmaß reduziert werden können[282]; sie sind diejenigen Umweltfaktoren, die einer Knappheit und Erschöpfbarkeit (»shortage«) unterliegen, so dass ihre Nutzung die Verfügbarkeit für andere Organismen einschränkt.[283] Unterschieden sind die Ressourcen damit von den *Bedingungen* (»conditions«) der Umwelt, die nicht verbraucht werden (z.B. die Temperatur oder unbe-

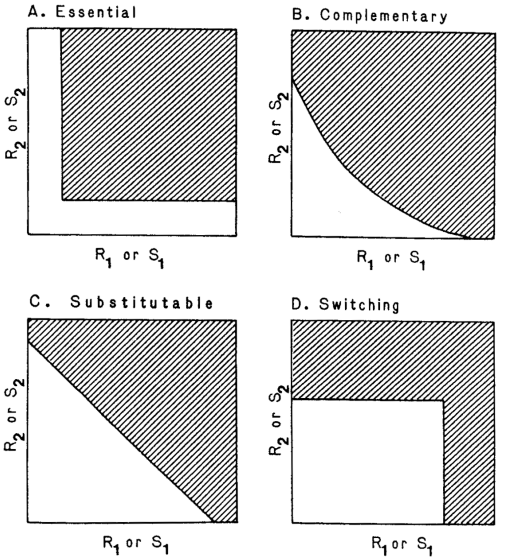


Abb. 542. Das Wachstum einer Population, dargestellt in Abhängigkeit von zwei Ressourcentypen (R_1, R_2). In dem schraffierten oberen Bereich sind beide Ressourcen in ausreichendem Maße vorhanden, so dass die Population wächst, in dem weißen unteren Bereich schrumpft sie dagegen. Die Begrenzungslinie zwischen beiden Bereichen ist die Nullnettowachstumsisokline (»zero net growth isocline«, ZNGI). Vier Typen der Ressourcenabhängigkeit des Populationswachstums sind dargestellt:
A. Essentialität: Beide Ressourcen sind für die Organismen einer Population entscheidend, keine kann die andere ersetzen.
B. Komplementarität: Die beiden Ressourcen sind z.T. ersetzbar, der Mangel an einer Ressource kann durch das Vorhandensein der anderen teilweise kompensiert werden.
C. Substituierbarkeit: Beide Ressourcen sind für das Populationswachstum notwendig, der Mangel der einen kann aber genau durch einen Überschuss der anderen kompensiert werden.
D. Vollständige Substituierbarkeit: Ab einem minimalen Wert der Verfügbarkeit einer Ressource ist die jeweils andere irrelevant für das Populationswachstum.
(aus Tilman, D. (1982). Resource Competition and Community Structure: 73; vgl. auch Abb. 230).

grenzt zur Verfügung stehende Stoffe, wie Sauerstoff an vielen Standorten).

Der Grund für diese Einschränkung der Ressourcen auf Verbrauchsmittel liegt darin, dass Ressourcen in erster Linie ausgehend von Theorien zur Konkurrenz und Koexistenz von Individuen verschiedener Arten thematisiert werden. Ressourcen werden als diejenigen Elemente der Umwelt konzipiert, um die eine Konkurrenz vorliegt. Das Ausmaß der Konkurrenz kann dann als Überlappung des Ressourcennutzens dargestellt werden (↑Koexistenz: Abb. 229; Nische: Abb. 330).[284] Nach dem Konkurrenzausschlussprinzip (↑Koexistenz) wird argumentiert, dass die Koexistenz von Arten nur dann möglich ist, wenn sich die Ressourcennutzung ihrer Organismen unterscheidet. Als Kriterium der Unterscheidung einer Ressource von einer anderen gilt die fehlende Substituierbarkeit: Zwei Ressourcen sind verschieden, wenn die Verfügbarkeit der einen nicht vollständig durch die Verfügbarkeit einer anderen ersetzt werden kann.[285] Im Prinzip besteht jede räumlich ausgedehnte Substanz aus zahlreichen Ressourcen, weil die Verfügbarkeit an einem Ende nicht durch die Verfügbarkeit an einem anderen Ende determiniert ist.[286] Entscheidend im Kontext der Konkurrenz ist daher die Fähigkeit der Konkurrenten, in einer Umwelteinheit unterschiedliche Ressourcen zu nutzen (z.B. Nistplätze, die sich allein in der Höhe über dem Boden unterscheiden).[287] In der ökologischen Praxis werden jedoch Ressourcen meist nicht ausgehend vom Unterscheidungsvermögen von Organismen, sondern auf chemischer oder taxonomischer Grundlage unterschieden: Chemisch verschiedene Nahrungsstoffe oder Organismen verschiedener Arten von Beutetieren gelten als unterschiedliche Ressourcen.

Wechselwirkung Organismus-Umwelt?

Ausgehend von I. Kants Philosophie des Organischen, in der das Verhältnis der Teile in einem Organismus als ↑Wechselseitigkeit bestimmt wird, ist es bei den Kant nachfolgenden Philosophen üblich, nicht nur die internen Verhältnisse in einem Organismus über den Begriff der Wechselwirkung zu charakterisieren, sondern auch das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt (vgl. Tab. 287).[288] So heißt es 1797 bei J.G. Fichte, die Vereinigung der Teile zu einem Ganzen in einem Organismus erfolge »nur in Wechselwirkung mit der ganzen übrigen Natur«[289]; der Begriff des Lebens wird von Fichte bestimmt als »unendliche Wechselwirkung in sich selbst und nach Aussen«[290]. Ähnliche Auffassungen zur »Wechselwirkung« zwischen Organismus und Umwelt finden sich zu Beginn des 19. Jahrhunderts bei F.W.J. Schelling, G.R. Treviranus und G.W.F. Hegel (vgl. Tab. 287). Diese Bestimmungen sind nur vor dem Hintergrund sinnvoll, den Organismus selbst wieder als Element eines höheren organisierten Systems zu sehen. Fichte und Schelling haben genau dies im Auge, wenn sie die Welt insgesamt als ein »Organisches Ganzes«[291] bzw. einen »Allgemeinen Organismus«[292] bezeichnen. Eine genaue Rechtfertigung dafür, warum das Verhältnis des Organismus zu den Gegenständen seiner Umwelt analog zum Verhältnis

seiner Teile zueinander bestimmt werden kann, findet sich in der Naturphilosophie des Deutschen Idealismus allerdings nicht.

Leicht nachvollziehbar ist die Rede von der Wechselwirkung eines Organismus mit seiner Umwelt ausgehend von der Vorstellung des Stoffwechsels, den ein Organismus mit seiner Umwelt pflegt. Vor diesem Hintergrund spricht A. von Humboldt 1797 von einer »gegenseitigen Wechselwirkung« der »organischen Körperwelt« »mit allen Stoffen des Universums« (vgl. Tab. 287).[293] Im Sinne des Stoffaustausches steht ein Organismus in einer wechselseitigen Beziehung des Gebens und Nehmens von Stoffen mit seiner Umwelt – dies ist aber doch ein ganz anderes Verhältnis als die funktionale Wechselseitigkeit in der Erhaltung seiner Körperteile, also deren wechselseitige Abhängigkeit voneinander (s.u.).

Besonders exponiert wird die Beschreibung des Organismus-Umwelt-Verhältnisses als eine Wechselseitigkeit in den 1830er Jahren durch A. Comte. Er bezeichnet die Relation zwischen Organismus und Umwelt zunächst nur als eine notwendige Korrelation (»corrélation nécessaire«[294]). Diese bestehe aber weiter in eben einer Wechselseitigkeit (»action réciproque«[295]), weil die eine Seite dieser Beziehung nicht gedacht werden könne ohne die andere: »le système ambiant ne saurait modifier l'organisme sans que celui-ci n'exerce à son tour sur lui une influence correspondante«[296]. Das Verhältnis von Organismus und Umwelt ist hier im Sinne des newtonschen Axioms als eine Wirkung und korrespondierende Rückwirkung entworfen. Comte fasst dabei nicht nur den Organismus, sondern auch die Umwelt als ein System auf. Naheliegend ist diese Auffassung, insofern Comtes Konzeption der Umwelt eines Organismus durch eine auf die Soziologie gerichtete Sicht motiviert ist. Seine Ausführungen über die Biologie dienen ihm wesentlich als Zwischenstation auf dem Weg zur Begründung der Soziologie. Zur Erläuterung der angeblichen Wechselbeziehung zwischen Organismus und Umwelt führt Comte daher auch schon in seiner Biologie das Verhältnis des Menschen zu seiner (sozialen) Umwelt als wichtigstes Beispiel an: »Dans l'espèce humaine, surtout à l'état de société où elle est seulement susceptible de se développer, son action, dès lors collective, sur le monde extérieur, ne constitue-t-elle point un élément de son étude aussi essentiel que la propre modification de l'homme?«[297]. Der methodische Ansatz der Soziologie (und der ↑Ökologie) beruht gerade darauf, die Aktionen und Interaktionen verschiedener Organismen als so geordnet zu betrachten, dass das Ergebnis eine überindividuelle ↑Organisation darstellt. Die soziologische (und ökologische) Rechtfertigung für die Betrachtung der Umwelt als System und als Wechselwirkungsglied in Bezug auf den Organismus gestattet aber noch nicht die allgemeine Beschreibung des Organismus-Umwelt-Verhältnisses als eine Wechselwirkung. Außerhalb eines sozialen und ökologischen Kontextes betrachtet, ist die Umwelt eines Organismus kein System und kein Korrelationsglied in einem Wechselbedingungsverhältnis. Der Organismus hängt vielmehr nur einseitig von der Umwelt ab, die Umwelt also nicht vom Organismus.

Ende des 19. Jahrhunderts ist es J.S. Haldane, einer der Begründer der holistischen Biologie (↑Ganzheit), der die Einheit der Wechselseitigkeit von Organismus und Umwelt betont. Haldane analysiert 1884 das Verhältnis auf grundlegende Weise ausgehend vom Ernährungsverhalten von Tieren, die ihre Umwelt so verändern, dass diese auf eine für sie nützliche Weise reagiert: »the organism [...] reacts on the surroundings […] as to bring it about that the surroundings act again on the organism in transferring to it energy contained in food. […] The organism is thus no more determined by the surroundings than it at the same time determines them. The two stand to one another, not in the relation of cause and effect, but in that of reciprocity«.[298] Haldane verdeutlicht dies am Beispiel von C. Darwins Untersuchungen von Regenwürmern, die die Erde durchwühlen. Ein Regenwurm zeige dieses Verhalten in Bezug auf seine Umwelt allein im Hinblick auf eine Rückwirkung, die er von der Umwelt erwartet: die Versorgung mit Nahrung. Die Wechselseitigkeit des Verhältnisses von Organismus und Umwelt – Haldane nennt letztere in seiner frühen Schrift meist ›Umgebung‹ (»surroundings«), gelegentlich auch bereits ›Umwelt‹ (»environment«[299]) – stellt sich Haldane als ein ganzheitliches Verhältnis vor: »a living organism and its surroundings must be regarded as a system of parts reciprocally determining one another«[300] – hierin ist er also als ein Vorläufer von Uexkülls zu sehen. In einer späteren Schrift bezeichnet Haldane die Einheit eines lebenden Körpers und seiner Umwelt als eine organische Ganzheit (»an organic whole«), weil sie nur in Bezug zu einander verstehbar seien (vgl. Tab. 287).[301] Und in seinem Alterswerk von 1935 ist er sogar der Auffassung, die »Einheit des Lebens« schließe die Umwelt ein: »Die Einheit des Lebens umfaßt […] genau ebenso die Umwelt eines Organismus wie seinen eigenen Leib«.[302]

Eine besondere Variante der These von der Wechselwirkung zwischen Organismus und Umwelt bildet die von L.J. Henderson 1913 entwickelte Auffassung, die Umwelt sei ebenso an das Leben angepasst,

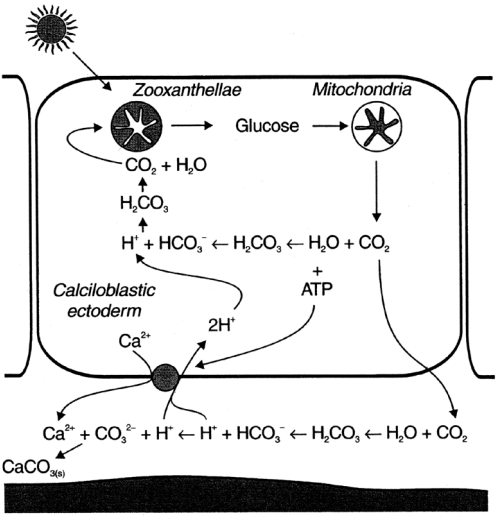


Abb. 543. Physiologisch wichtige Reaktionen innerhalb und außerhalb der Zelle einer kalkbildenden Koralle. Ein in der Zellmembran befindliches Molekül transportiert aktiv Calciumionen aus der Zelle in die Umwelt und umgekehrt Protonen aus der Umwelt in die Zelle (links unten). Die Calciumionen verbinden sich außerhalb der Zelle mit dem Karbonat im Wasser und bilden Kalk; die Protonen in der Zelle bewirken die Bildung von Kohlendioxid, das von den symbiontischen Algen in der Zelle zur Photosynthese genutzt wird. Weil die physiologisch wichtige Reaktion der Bildung der Protonen von Produkten der Zelle selbst katalysiert wird, aber außerhalb der Zelle stattfindet, ist die genaue Grenze zwischen Organismus und Umwelt nicht klar,: »An important component of the physiological process takes place outside the animal, at the space between the outside surface of the calciloblast and the exposed surface of previously deposited calcite« (aus Turner, J.S. (2000). The Extended Organism: 24).

wie das Leben an die Umwelt. Henderson behauptet, die Anpassung eines Organismus an seine Umwelt sei ein »vollkommen gegenseitiges Verhältnis«; ein angepasster Organismus bewohne eine geeignete Umwelt[303] (»Darwinian fitness is a perfectly reciprocal relationship. In the world of modern science a fit organism inhabits a fit environment«[304]). Er geht davon aus, »dass die Eigenschaften der Umwelt, vom biologischen Standpunkt aus betrachtet, dieselben Tauglichkeiten aufweisen, wie die Eigenschaften des Lebens«.[305] Henderson belegt dies an Hand einer Fülle von physikalisch-chemischen Details, wie z.B. den Eigenschaften des Wassers oder der Kohlensäure, die in Lösung als Puffer wirken kann. Die Umwelt weise also der Entwicklung des Lebens entgegenkommende Bedingungen auf. Diese Bedingungen würden es erlauben, ein symmetrisches Verhältnis zu formulieren: So wie Darwin einen Mechanismus der Anpassung der Organismen an die Umwelt hätte angeben können, müsste auch von einer Eignung der Umwelt für die Organismen gesprochen werden.

Im deutschsprachigen Raum ist es zu Beginn des 20. Jahrhunderts v.a. J. von Uexküll, der die These der Wechselwirkung von Organismus und Umwelt vertritt. Nicht ein Organismus für sich, sondern die Einheit aus Organismus und Umwelt analysiert von Uexküll als eine Ganzheit (vgl. Tab. 287). Zusammen würden Organismus und Umwelt einen »höheren Organismus« bilden.[306] 1927 heißt es bei von Uexküll: »Der Organismus, für sich allein betrachtet, wäre eine bloße Zufallserscheinung, in seinen Beziehungen zur Außenwelt enthüllt er seine Planmäßigkeit«.[307] Im Anschluss an seinen Vater spricht T. von Uexküll 1987 von »dem Organismus der Lebewesen« und »deren Umgebung« (vgl. Tab. 287).[308] Danach bildet also ein »Lebewesen« eine höhere Einheit aus Organismus und Umgebung.

Ähnlich formuliert es 1928 H. Plessner, der den Organismus in seiner Umwelt – seinem »Positionsfeld« wie er sagt (s.o.) – als einen »Kreis des Lebens« beschreibt. Ein Organismus befinde sich in einer »Wechselwirkungsgemeinschaft« mit den Dingen, die ihn umgeben und mit denen er zusammen eine höhere organisierte Einheit bilde.[309] Weil ein Organismus in dieser Hinsicht nur die eine Hälfte der eigentlichen Organisation des Lebenskreises ausmacht, kann er von Plessner selbst als ein Organ angesehen werden. Innerhalb des Lebenskreises nehme der Organismus eine Funktion wahr, die ihn zu einem Mittel für die Umwandlung seiner Umwelt mache. Weil er für seine fortgesetzte Existenz auf die Umwelt angewiesen sei, sei er für sich allein ein primär unerfülltes und bedürftiges Wesen.[310]

Seit den 1920er Jahren wird besonders von ökologischer Seite auf die Einheit von Organismus und Umwelt im Sinne einer Wechselwirkung hingewiesen. A. Thienemann identifiziert 1925 verschiedene Stufen ökologischer Einheiten, »Organismen höherer Ordnung« oder »höhere Lebenseinheiten«, wie er sie nennt (↑Ökosystem).[311] Die unterste Ebene, die »idiographische Stufe«, betrifft dabei das Verhältnis von einzelnem Organismus und seiner Umwelt (↑Ökologie: Abb. 333). Aufgegriffen wird diese Betrachtung von philosophischer Seite. N. Hartmann beschreibt 1950 einen Organismus als eine Einheit, die aufgrund ihres Stoffwechsels »weit in die umgebende physische Welt hinaus bezogen« sei, so dass »die dinglich-materielle Grenze des Körpers nicht mit der Grenze des lebenden Individuums zusammenfällt«.[312] Durch seine Aktivitäten erstrecke sich ein

Organismus »selbsttätig über sich hinaus und in seine räumliche Umwelt hinein«: »Der Organismus lebt überhaupt nur aus seiner besonderen realen Umwelt heraus und in sie hinein«.[313] Der Lebensprozess sei daher »wesentlich Konnex mit der umgebenden Natur, ist Ausnutzung, Dienstbarmachung der Welt«.[314] Ebenso wie die Ökologen beurteilt auch Hartmann die Verbindung von Organismus und Umwelt als eine Einheit höherer Ordnung, er ist der Auffassung, »daß der Organismus mit seiner nächsten Umgebung zusammen wiederum ein Ganzes eigener Art und eigener geschlossener Funktionseinheit bildet. Ein solches Ganzes bildet jeder Baum mit dem Stück Erdboden, das er mit seinem Wurzelwerk aussaugt und anderen Bäumen streitig macht, jeder Singvogel mit dem Waldstück, in dem er nistet, jedes Raubtier mit seinem Jagdrevier«.[315]

Verschiedentlich wird das Verhältnis der Wechselseitigkeit von Organismus und Umwelt als ›dialektisch‹ bezeichnet. So beschreibt G. Pawelzig 1963 einen Organismus als ein System, das mit seiner Umwelt in »Wechselwirkungsprozessen« stehe; weil »beide Seiten einander bedingen und bestimmen«, liege eine »dialektische Einheit zwischen Erscheinungen und ihrer Umwelt« vor.[316] In den 1980er Jahren ist es besonders R.C. Lewontin, der die Vorstellung eines dialektischen Verhältnisses zwischen Organismus und Umwelt weiter ausbaut. Der Organismus sei nicht nur ein passiver Spielball, der sich seiner Umwelt »anpasst«, sondern er gestalte die Umwelt vielmehr selbst aktiv. Die Organismen sind in dieser Beschreibung nicht nur passive Objekte von Gesetzen der Natur, sondern *aktive Subjekte*, die die Natur nach ihren Gesetzen verändern.[317] In klassischer Weise wird nach Lewontin das Verhältnis von Umwelt und Organismus als Problemstellung und Problemlösung beschrieben und mit der Metapher der *Anpassung* des Organismus an seine Umwelt analysiert: Ein Organismus löse die von seiner Umwelt gestellten Probleme so wie ein Schlüssel ein gegebenes Schloss zu öffnen vermöge. Gegen diese Konzipierung stellt Lewontin das Bild eines wechselseitigen Verhältnisses: Organismus und Umwelt sind danach als Ko-Konstruktionen und Ko-Determinationen zu verstehen. Kein Organismus ohne Umwelt, aber auch keine Umwelt ohne Organismus: Es liege eine *Interpenetration* von Organismus und Umwelt vor.[318]

Nach W. Bock und G. von Wahlert ist die Umwelt – im Gegensatz zur Umgebung (s.o.) – die Summe derjenigen Faktoren, die tatsächlich von einem Organismus genutzt werden bzw. tatsächlich auf ihn einwirken (»Those factors of the environment which are actually used by the organism or which are actually acting upon it«).[319] Die so definierte Umwelt ist ein relationales Konzept, das nur im Hinblick auf einen Organismus Sinn macht: Mit dem Tod jedes Organismus verliert auch seine Umwelt ihre Existenz. Solche Umweltfaktoren, die als Selektionsfaktoren Organismen eines Typus tatsächlich verändern, stellen für die Autoren zusammen mit diesen Organismen ein System dar. Bock und von Wahlert nennen dieses System einen ***Synerg*** (»a working together of the organism and the environment«[320]) (vgl. Abb. 544).

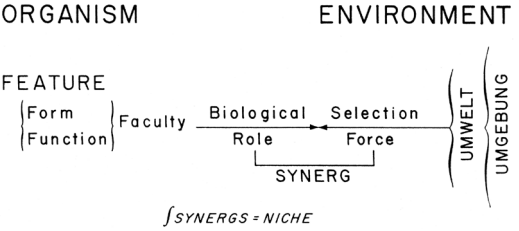


Abb. 544. Schema zur Illustration der Beziehung von Organismus und Umwelt im Hinblick auf das Konzept der Anpassung. Jedes Merkmal eines Organismus weist die beiden Komponenten der Form und Funktion auf; die Umgebung als der Raum möglicher Ressourcen und Wirkungen ist als Umwelt für den Organismus wirksam. Die Verbindung von Organismus und Umwelt ist das Synerg, das auf Seiten des Organismus in dessen biologischer Rolle und auf Seiten der Umwelt in deren Effekt als Selektionskraft für den Organismus besteht. Jede Anpassung ist ein Kompromiss zwischen den verschiedenen Anforderungen, die sich aus den unterschiedlichen synergischen Beziehungen ergeben. Die Summe aller Synergen stellt die Nische eines Organismus dar (aus Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269-299: 271).

Im Rahmen einer »Systemtheorie der Evolution« (↑Evolution) werden Evolutionsprozesse als kybernetische Regulationsvorgänge analysiert, bei denen die Organismen sich nicht nur der Umwelt als vorgegebener Größe anpassen, sondern es wird vielmehr angenommen, wie es F.M. Wuketits 1987 beschreibt, »daß auf jeder ›Stufe‹ der Evolution die Regelungsmechanismen der Lebewesen mit der Umwelt in Wechselwirkung treten und daß Organismus und Umwelt in jedem Falle ein komplexes System von Wechselabhängigkeiten bilden«.[321] Als *Wechselabhängigkeit* (↑Wechselseitigkeit) kann das Verhältnis von Organismus und Umwelt nach Wuketits verstanden werden, weil die Organismen einerseits in ihrer Selektionsvergangenheit von Umweltfaktoren geprägt wurden, die Wirksamkeit der Umwelt als Selektionsbedingung aber andererseits von der Konstitution der Organismen selbst abhängt. (Auch E. Haeckel bringt bereits 1866 das Phänomen der »Anpassung« in besondere Verbindung zu der »ma-

»Es sind Theile in der Natur, in denen ein Streben ist sich zu vereinigen, u. ein ganzes zu bilden [nämlich ein »organisirtes Naturprodukt«]. Diese Vereinigung geht fort, nachdem sie einmal entstanden ist. Aber nur in Wechselwirkung mit der ganzen übrigen Natur. Daher die Beziehungen derselben auf sie« (Fichte 1794-99, 272).

»Die chemischen Lebensprozesse schränken sich aber nicht auf die vierzehn Stoffe ein, welche wir als Bestandteile der organischen Körperwelt betrachtet haben; nein, diese Körperwelt steht, insofern sie erregbar ist, mit allen Stoffen des Universums in gegenseitiger Wechselwirkung, und die Lebensprozesse umfassen in dieser Hinsicht die belebte, und unbelebte Natur« (von Humboldt 1797, II, 125).

»alle Aeusserungen seiner Thätigkeit [d.h. der Tätigkeit des »lebenden Körpers«] sind Produkte einer Wechselwirkung zwischen ihm und der Aussenwelt« (Treviranus 1802, 17).

»Nur ein Lebendiges fühlt Mangel; denn nur es ist in der Natur der Begriff, der die Einheit seiner selbst und seines bestimmten Entgegengesetzten ist« (Hegel (1817/30, II, 469).

»le système ambiant ne saurait modifier l'organisme sans que celui-ci n'exerce à son tour sur lui une influence correspondante« (Comte 1838, 235).

»der thierische Organismus […] bildet […] in sich selbst keinen abgeschlossenen Kreislauf der Verrichtungen. […] er [ist] nichts als die eine Hälfte eines Ganzen, unfähig zu leben ohne die andere, die Außenwelt und die Seele« (Lotze 1856, 148).

»diese Wechselwirkung jedes Individuums mit seiner gesammten Umgebung ist es, die als Anpassung seine besonderen individuellen Charactere bedingt« (Haeckel 1866, I, 154).

»Die Umwelt, wie sie sich in der Gegenwelt des Tieres spiegelt, ist immer ein Teil des Tieres selbst, durch seine Organisation aufgebaut und verarbeitet zu einem unauflöslichen Ganzen mit dem Tiere selbst. Man kann sich wohl die von uns gesehene Umgebung des Tieres wegdenken und sich ein Tier isoliert vorstellen. Man kann sich aber nicht ein Tier isoliert von seiner Umwelt denken, denn diese ist nur als eine Projektion seiner Gegenwelt richtig zu verstehen« (von Uexküll 1909, 196).

»The living body and its physiological environment form an organic whole, the parts of which cannot be understood in separation from one another« (Haldane 1913, 80).

»Was wir ›Leben‹ nennen, ist nicht räumlich ›im‹ Organismus, sondern jene Geschehenseinheit zwischen organischem Körper und Umwelt gehört dazu. Die Umwelt gehört zum Organismus wie sein Körper« (Scheler 1923-24, 260).

»Als Ganzer ist der Organismus […] nur die Hälfte seines Lebens. Er ist das absolut Bedürftige geworden, das nach Ergänzung verlangt, ohne die er zugrunde geht. Als Selbständiger ist er eingeschaltet in den Lebenskreis einer Gesamtfunktion zwischen ihm und dem Medium, die das Leben selbst durch ihn hindurchleitet« (Plessner 1928, 194).

»il faut comprendre qu'entre l'organisme et l'environnement, il y a le même rapport qu'entre les parties et le tout à l'intérieur de l'organisme lui-même« (Canguilhem 1947, 144).

»die Wirklichkeit kennt keinen Gegensatz von Organismus und Umwelt, sondern nur beide zusammen […] die Umwelt ist großenteils Werk der Organismen. Die beiden sind eins wie Punkt und Umkreis, wie Schlüssel und Schloss, wie Konkavform und Hohlform« (Friederichs 1950, 73).

»das Leben des Individuums geht in der sichtbaren Gestalt des Organismus nicht auf; der Organismus ist eben nicht das in seiner Epidermis eingeschlossene, sondern von Anbeginn das über sich hinausreichende und in seine reale Umwelt hineingespannte Wesen« (Hartmann 1950, 527f.).

»As the organism and its environment are to be treated as a single system, the dividing line between ›organism‹ and ›environment‹ becomes partly conceptual and to that extent arbitrary. Anatomically and physically, of course, there is usually a unique and obvious distinction between the two parts of the system; but if we view the system functionally, ignoring purely anatomical facts as irrelevant, the division of the system into ›organism‹ and ›environment‹ becomes vague« (Ashby 1952/60, 40).

»[Aufgrund von »Wechselwirkungsprozessen«] entsteht eine typische dialektische Einheit zwischen Erscheinung und ihrer Umwelt, in der sich beide Seiten einander bedingen und bestimmen« (Pawelzik 1963, 454).

»Organismus und Umwelt zusammen bilden ein System« (Jonas 1966, 85).

»Living systems adapt to their environment, and in return mold it. The result is that, after some period of interaction, each in some sense becomes a mirror of the other« (Miller 1971, 73).

»[Es ist nicht möglich], Lebendiges zu beschreiben, solange man entweder von dem Organismus der Lebewesen oder von deren Umgebung ausgeht; denn Lebendes zeigt sich nur als ein unauflösbares Ineinander-Verschlungen-Sein von beiden« (T. von Uexküll 1987, 457).

»ein Tiger im Zoo ist kein richtiger Tiger mehr« (Meyer-Abich 1997, 352).

»there is no distinction between organism and environment« (Griffiths & Gray 2001, 207).

Tab. 287. Die Verschränkung von Organismus und Umwelt zu einer Einheit der Wechselwirkung höherer Ordnung.

		Bezugsobjekt	
		Einzelorganismus	Population
Zeitliche Dimension der Wechselwirkung	momentane Wechselwirkung, die den Organismus erhält	Stoffaustausch: Organismen als materiell und energetisch offene Systeme	ökologische Interaktion: Organismen als Komponenten ökologischer Systeme
	Wechselwirkung der Vergangenheit, die den Organismus konstituiert hat	Entwicklung: Organismen als Entwicklungssysteme	Selektion: Organismen als evolutionäre Anpassungen

Tab. 288. Kreuztabelle von vier Hinsichten, nach denen ein Organismus zusammen mit seiner Umwelt eine Einheit der Wechselwirkung oder ein organisiertes System höherer Ordnung bildet.

teriellen Wechselwirkung zwischen Theilen des Organismus und der ihn umgebenden Aussenwelt«[322] (vgl. Tab. 287); er erklärt diese Anpassung aber nicht evolutionstheoretisch, sondern über »Gesetze der Ernährung«, die seinem Konzept der Anpassung zugrundeliegen; ↑Anpassung.)

Aus der Perspektive der Theorie der Entwicklungssysteme (↑Entwicklung) wird die Abgrenzung von Organismus und Umwelt teilweise explizit abgelehnt (Griffiths & Gray 2001: »there is no distinction between organism and environment«[323]). Ein Organismus würde nur zusammen mit seiner Umwelt ein Entwicklungssystem (»developmental system«) darstellen. Es bestehe daher eine kausale Parität von Elementen des Organismus und der Umwelt in der Aufrechterhaltung des Entwicklungskreislaufs; eine Privilegierung von Teilen des Organismus (etwa seiner Gene) sei daher ungerechtfertigt.

Kritik der Wechselwirkungsthese

In mancherlei Hinsicht erscheint es gerechtfertigt, von einer ›Wechselwirkung‹ zwischen Organismen und ihrer Umwelt zu sprechen. In einer einfachen Klassifikation können Organismus und Umwelt als Einheit der Wechselwirkung gelten, (1) insofern ein Organismus sich im Stoffwechsel mit seiner Umgebung befindet, (2) insofern er sich unter Beteiligung von Faktoren der Umwelt in seiner Ontogenese zu seiner aktuellen Gestalt entwickelt hat, (3) insofern er als Teil einer Population in ökologischen Beziehungen zu anderen Organismen steht und (4) insofern er in den generationenübergreifenden langfristigen Prozessen der Evolution durch Selektion geformt wurde (vgl. Tab. 288).

Trotz dieser Plausibilität in mehrfacher Hinsicht bleibt es aber doch im Detail zu prüfen, inwiefern es tatsächlich gerechtfertigt ist, von einer ›Wechselwirkung‹ zu sprechen. Besonders naheliegend erscheint zunächst die Beschreibung der Organismus-Umwelt-Beziehung als Wechselwirkung in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht: In seiner individuellen Entwicklung und in der langfristigen evolutionären Selektionsvergangenheit wird ein Organismus unter Beteiligung von Umweltfaktoren geformt. Diese Formung kann als eine Wirkung der Umwelt auf den Organismus beschrieben werden – sie stellt aber nicht in gleichem Maße eine Formung der Umgebung dar. Auch wenn es gewisse Wirkungen des Organismus auf seine Umgebung gibt – und damit die Rede von ›Wechselwirkung‹ in einem schwachen Sinn gerechtfertigt ist –, besteht doch nicht notwendig eine Abhängigkeit der Gegenstände der Umgebung von der Wirkung des Organismus (analog zur ontologischen Abhängigkeit des Organismus von der Wirkung seiner Umwelt).

Die Abhängigkeitsverhältnisse sind also in der Regel einseitig. Dies gilt auch für ökologische Beziehungen: Eine Amsel in einem Wald z.B. hängt in ihrer Existenz von Gegenständen in ihrer Umwelt ab, etwa von den Regenwürmern im Boden als Nahrung oder den Bäumen als Schutzraum – aber diese Einheiten der Umwelt würden doch auch bestehen, wenn die Amsel nicht existieren würde. Zumindest nicht jede Beziehung eines Organismus zu seiner Umwelt muss also eine Wechselbeziehung sein. Eine Wechselbeziehung im Sinne einer wechselseitigen Abhängigkeit – also, mit Riedl (1975) und Wuketits (1987) gesprochen, eine »Wechselabhängigkeit«[324] – liegt erst dann vor, wenn es sich um ein gegenseitiges Bedingungsverhältnis von einem Organismus und Gegenständen seiner Umwelt handelt, wie dies etwa in symbiotischen Beziehungen der Fall ist (↑Symbiose). Nahrungsabhängigkeiten stellen demgegenüber aber nur einseitige Abhängigkeitsverhältnisse dar: Der gefressene Organismus (oder die ausgebeutete Population) ist (zumindest nicht in einem einfachen Sinne und jedem Fall) von dem Fressenden abhängig.

In einem begrifflichen Sinne besteht eine Abhängigkeit der Umwelt von einem Organismus immer insofern, als die Umwelt gerade als der Ausschnitt aus der Umgebung bestimmt ist, auf den ein Organismus bezogen ist; ›Umwelt‹ ist also begrifflich immer organismusrelativ gefasst und hängt von einem Organismus ab. Aber nur die Umwelt in diesem terminologischen Sinne, also sofern sie von einem Organismus strukturiert, ausgenutzt und wahrgenommen wird, hängt vom Organismus ab; im Sinne von ›Umgebung‹ als Summe physischer Gegenstände steht sie dagegen nicht notwendig in einer Beziehung der Abhängigkeit von einem Organismus (dies gilt natürlich gerade für viele essenzielle Ressourcen von Organismen wie die Sonne). Anders gesagt: In den biologischen Regelfällen ist es nicht die Umgebung selbst, sondern nur die Beziehung, die ein Organismus zu ihr einnimmt, d.h. seine Umwelt, die von ihm abhängt. Nur die Umwelt als funktionaler, auf den Organismus bezogener Gegenstand steht (aus begrifflichen Gründen) in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit zu einem Organismus. Ein Organismus determiniert nicht seine Umgebung, sondern nur die Beziehung, die er zu ihr einnimmt, d.h. seine Umwelt.

Die genaue Bestimmung der Art der Wechselwirkung zwischen Organismus und Umwelt ist von Bedeutung, weil die Anerkennung der Wechselwirkungsthese die Gefahr mit sich bringt, den Organismusbegriff aufzulösen: Wenn der Organismus mit Objekten seiner Umgebung in Wechselwirkung steht, bedarf es einer weiteren Klärung, warum diese Objekte nicht als funktionale Teile des Organismus anzusehen sind. Ausdrücklich gesehen wird diese Gefahr 1963 von dem Ökologen F. Schwerdtfeger, der Wert darauf legt, dass in biologischen Definitionen des Umweltbegriffs die Wirkung der Umwelt auf den Organismus betont wird; die »Gegenwirkungen« des Organismus auf die Umwelt trete dagegen in den Hintergrund, denn es sollte »beim Begriff der Umwelt das Schwergewicht auf der Feststellung liegen, daß sie das Gegenstück des Organismus, in seinem nicht autarken Dasein die notwendige und gegebene Voraussetzung darstellt«.[325]

Als Gegenüber und Ressource eines Organismus steht die Umwelt in einem anderen Verhältnis zu einem Organismus als dieser zu seinen Teilen (entgegen der These G. Canguilhems; vgl. Tab. 287). Es ist daher problematisch, das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt als ›Wechselwirkung‹ zu beschreiben, wenn das Verhältnis seiner Teile zueinander in auch nichts anderem besteht als in Wechselwirkungen. Wenn also die Einheit eines Organismus als Geschlossenheit eines Netzes von Wechselwirkungen beschrieben wird, dann sollte sein Verhältnis zur Umwelt nicht auch als ›Wechselwirkung‹ gekennzeichnet werden.

Funktional unterschieden sind die Bezugspunkte der Umwelt eines Organismus von den organismusinternen Bezugspunkten insofern, als sie nicht Teil des Produktionsnetzwerks des Organismus sind. Die Bezugspunkte in der Umwelt des Organismus sind niemals Organe, die im Verhältnis der Ursache und Wirkung zu anderen Organen des Organismus stehen. Der Organismus hat die Objekte in seiner Umwelt (in der Regel) nicht hervorgebracht, auch wenn er essenziell auf sie bezogen ist. Die funktionale Geschlossenheit eines Organismus bezieht sich demnach in erster Linie auf seine Produktion. Alles, was Teil eines Organismus ist, ist von ihm auch (aus Elementarstoffen der Umwelt) gebildet worden. Alles, was nicht von ihm gebildet wurde, ist auch nicht Teil des Organismus, auch wenn es funktional (z.B. als notwendiger Baustoff) auf ihn bezogen ist. Zum Organismus gehört also alles, was seine operationale Geschlossenheit ausmacht, alles was der Organismus im Netzwerk seiner eigenen Produktion selbst hervorbringt und was an der Hervorbringung anderer Teile wiederum beteiligt ist (zu Artefakten als extrasomatischen Organen von Tieren: ↑Kultur: Abb. 258). Wenn also von der ›Wechselwirkung‹ zwischen Organismus und Umwelt gesprochen wird, dann sollte diese Wechselwirkung näher qualifiziert werden und von der wechselseitigen ontologischen Abhängigkeit (und wechselseitigen Produktion) der Teile eines Organismus, die dessen Einheit als funktional geschlossenes System begründet, unterschieden werden (↑Wechselseitigkeit).

Umweltdeterminismus

Der Ausdruck ›Umweltdeterminismus‹ (»environmental determinism«) wird seit Ende des 19. Jahrhunderts verwendet. C. Lloyd Morgan versteht 1892 darunter einen Mechanismus der Vererbung, der in der Weitergabe von individuell erworbenen Merkmalen besteht (»the inheritance of characters individually acquired under the stress of surrounding conditions (direct environmental determinism)«).[326] Er grenzt diesen ab von der Vererbung artspezifischer Merkmale (»innate specific determinism«) und von der Vererbung aufgrund individueller physiologischer Mechanismen (»protoplasmic or physiological determinism«). In den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts wird der Ausdruck v.a. in der Soziologie verwendet, um die Beeinflussung von Menschen

in ihrem Handeln durch die Umwelt zu bezeichnen (Clark 1915).[327] Regelmäßiger auf biologische Verhältnisse übertragen wird er erst seit den 1920er Jahren, um eine Erklärung der Korrelation von organismischen Merkmalen mit Umwelteigenschaften zu geben (Bernard 1924: »environmental determinism to which the one group of thinkers adheres. The instinctivists constitute a group adhering with equal tenacity to biological determinism«).[328]

E.A. Hooton hält es 1937 für ein Charakteristikum des Menschen, sich von der Umweltdetermination befreit zu haben, die die Evolution der nichtmenschlichen Lebewesen beherrsche: »Infra-primate evolution is characterized by passivity of the organism, which evolves through a sort of environmental determinism. In man, on the contrary, evolution has become autodirective. The balance of power has shifted from the environment to the organism. […] Natural selection has been tossed out of the saddle and is prostrate somewhere back in the muck«.[329] In Bezug auf die Entwicklung des Menschen spricht Hooton von der *selbstgerichteten Evolution* (»autodirective evolution«).[330]

Als Folge eines Umweltdeterminismus gilt z.B. die Rückbildung von Augen bei höhlenlebenden Fischen.[331] S.J. Gould verwendet die Formulierung 1980, um die Festlegung einer organischen Form durch die Umwelt, in der sie lebt, zu bezeichnen.[332]

Antike Wurzeln und mittelalterliche Deutungen

Die Denkfigur, Merkmale eines Organismus ausgehend von Eigenschaften seiner Umwelt zu erklären und damit als Anpassung an diese zu deuten, findet sich seit der Antike (z.B. bei Platon[333] und Aristoteles[334]; ↑Anpassung). In Bezug auf den Menschen formuliert sie später Poseidonios. Er erklärt die Unterschiede im Erscheinungsbild von Menschen verschiedener Ethnien durch Unterschiede ihrer Umwelt.[335] Bei Livius findet sich später sogar die Behauptung, die Vererbung sei ohnmächtig gegenüber Veränderungen durch die Umwelt, beim Menschen ebenso wie bei den Pflanzen und Tieren (»in frugibus pecudibusque non tantum semina ad seruandam indolem ualent quantum terrae proprietas caelique sub quo aluntur mutat«).[336]

Auch bei den arabischen Gelehrten des Mittelalters ist die Annahme einer Veränderung der Gestalt von Organismen unter dem Einfluss von Umweltfaktoren verbreitet: Bei Al-Ǧāhiz findet sich im 9. Jahrhundert die Behauptung, die Farbe von Kopfläusen gleiche sich der Haarfarbe ihrer Wirte an.[337] Avicenna geht in seinem ›Lehrgedicht über die Heilkunde‹ aus dem 11. Jahrhundert von der Beeinflussung der menschlichen Hautfarbe durch die Umwelt aus: »So bewirkt bei den Äthiopiern die Wärme, daß die Haut sich schwarz färbt«.[338] Und auch Ibn-Haldūn referiert in der Einleitung seiner Universalgeschichte aus den 1370er Jahren die Beobachtung, dass sich die Hautfarbe des Menschen nach seiner Umwelt richtet: »Negroes from the south who settle in the temperate fourth zone […] are found to produce descendants whose color gradually turns white in the course of time. Vice versa, inhabitants from the north or from the fourth zone who settle in the south produce descendants whose color turns black. This shows that color is conditioned by the composition of the air«.[339]

18. Jh.: Von Buffon zu Lamarck

Bis zum 18. Jahrhundert wird die Entsprechung von Organismus und Umwelt im Rahmen theologischer Modelle gedeutet, indem auf einen planenden Schöpfergott verwiesen wird (↑Anpassung). Auch erste biogeografische Kenntnisse werden im 18. Jahrhundert so interpretiert, dass die Bedingungen der Umwelt für die Ausbildung der Lebensformen an einem Ort entscheidend sind. So geht G.L.L. Buffon von einer starken Variabilität der Arten aus und betrachtet jeden Organismus (zumindest in seinen äußeren Merkmalen) geradezu als ein Produkt seiner Umwelt. Bei den Hunden entspreche z.B. die Dicke ihres Fells genau dem Klima einer jeweiligen Region; die organischen Variationen werden nach Buffon daher durch den Einfluss des Klimas »produziert« (»variétés extérieures qui sont produites par la seule influence du climat«).[340]

Klassisch ist in diesem Zusammenhang die (nichtkreationistische) Position J.B. de Lamarcks, nach der Umweltveränderungen sich in Veränderungen der Bedürfnisse von Organismen, dann ihres Verhaltens und schließlich ihrer Formen spiegeln (↑Lamarckismus). Eine ↑Art definiert Lamarck dann auch aus historischer Perspektive als eine Gruppe von sich fortpflanzenden Organismen, die solange gleich bleibt, bis Umweltänderungen organische Änderungen nach sich ziehen.[341]

19. Jh. Von der Biogeografie zur Evolution

Eine Interpretation der Lebenswelt ausgehend von den Faktoren der Umwelt etabliert sich besonders im Rahmen der seit Beginn des 19. Jahrhunderts sich bildenden Disziplin der ↑Biogeografie. Allen voran ist es A. von Humboldt, der die Verteilung der Pflanzen aus den Bedingungen der Umwelt erklärt.[342]

Die Annahme der Umweltdetermination der organischen Formen ist bis in die erste Hälfte des 19.

Jahrhunderts eine dominante Auffassung. Sie zeigt sich etwa bei dem Geologen C. Lyell, der die organischen Formen als (von Gott eingerichtete) Anpassungen an spezifische Umweltbedingungen deutet: Für jede Umweltbedingung sei die organische Form geschaffen, die ihr am besten entspreche. Ähnlichen Lebensbedingungen würden so ähnliche Lebensformen korrespondieren.[343] Kritisch wird gegen diese Auffassung schon bald eingewendet (u.a. durch A.P. de Candolle), dass weit entfernte Regionen der Erde mit ähnlichen Umweltbedingungen durchaus nicht über dieselben Arten verfügen; es seien also noch andere Faktoren als alleine die Umweltbedingungen für die Verteilung der Arten maßgeblich.[344] É. Geoffroy St. Hilaire stellt 1833 zwar auch fest, dass ein Wechsel der Umweltbedingungen mit einem Wechsel der organischen Formen einhergeht – die Organismen also auf die anorganische Welt »antworten« –, es bestehe aber trotzdem keine Determination der jeweiligen organischen Veränderungen durch die Umwelt.[345] In diesem Sinne unternimmt es der Physiologe W. Carpenter 1839, statt von Anpassungen an die Umwelt zu sprechen, spezifisch biologische Gesetze für die Erklärung der organischen Formen zu postulieren.[346] Die Abweisung eines einseitigen Umweltdeterminismus ist auch das Programm einer Streitschrift von L. Agassiz aus dem Jahr 1859, in der er einerseits auf »die simultane Existenz von höchst unterschiedlichen Typen unter den gleichen Umweltbedingungen« und andererseits auf die »Wiederholung identischer Typen unter den unterschiedlichsten Bedingungen« hinweist. Es bestehe also eine erstaunliche Unabhängigkeit der organischen Formen von den Umweltbedingungen (»organized beings exhibit the most astonishing independence of the physical causes under which they live«).[347] Die Ablehnung einer teleologischen Determination des Organischen durch die Umweltfaktoren begründet also die Eigenständigkeit der biologischen Theorie: »The history of life could be treated on its own terms« (Ospovat 1978).[348]

Der Umweltdeterminismus bildet auch in der Evolutionstheorie C. Darwins einen wichtigen Faktor (↑Evolution). Bereits in seinen ersten Theorieentwürfen aus den 1840er Jahren – als er noch von einem absoluten Maßstab der ↑Anpassung ausgeht (»perfekte Anpassung«) – nimmt Darwin eine Änderung der organischen Formen bei Änderungen der Umweltbedingungen an. Er postuliert zwar gleichzeitig eine natürliche Variation der Organismen, die sich von Generation zu Generation aus dem bloßen Faktum der Reproduktion ergibt (»a certain amount of variation is consequent on mere act of reproduction«[349]). Jeder nachhaltigen organischen Veränderung geht aber nach Darwins früher Auffassung eine Umweltänderung voraus (eben weil die Organismen perfekt an die Umwelt angepasst sind). In der veröffentlichten Version seiner Theorie aus dem Jahr 1859 geht Darwin auf Abstand zu der Vorstellung einer perfekten Anpassung und führt einen relativen Maßstab für sie ein: Nicht allein die Entsprechung von einzelnem Organismus und seiner Umwelt wird zum Kriterium der Veränderung, sondern der relative Vorteil eines Typus gegenüber einem anderen.[350] Im Gegensatz zu den Anschauungen Lamarcks steht in Darwins Theorie die Variation am Anfang der Transformation der Organismen und wird nicht durch die Umwelt verursacht. Die Variation ist bei Darwin eine immanente Eigenschaft der Organismen, die nicht erst reaktiv auf eine Umweltänderung (vermittelt über eine Bedürfnis- und Verhaltensänderung) erfolgt. Der Einfluss der Umwelt zeigt sich nach Darwins Theorie erst im zweiten Schritt der Selektion, der die Anpassung an die Umwelt bedingt.[351]

Besonders aufgrund seiner speziellen Theorie der ↑Vererbung (»Pangenesis«) hält Darwin aber auch später noch an der These fest, eine Veränderung der Organismen gebe es nur korrelativ zu einer Umweltänderung, wie er an manchen Stellen explizit behauptet (1862: »all variability is due to changes in the conditions of life«[352]; 1868: »If it were possible to expose all the individuals of a species during many generations to absolutely uniform conditions of life, there would be no variability«[353]). Trotzdem ist es verfehlt, Darwins Evolutionstheorie als eine Theorie des Umweltdeterminismus anzusehen. Die Organismen bilden in Darwins Anschauung mehr als Billardkugeln, die von der Umwelt hin und her gestoßen werden.[354] Ihnen kommt vielmehr eine innere Dynamik zu, die die Ursache der Veränderung darstellt und deren Richtung beeinflusst. Im Anschluss an die Tradition geht auch noch Darwin davon aus, dass es zwei große »Gesetze« seien, die Organismen formen: die Einheit des Typus (»unity of type«) und die Umweltbedingungen (»conditions of existence«).[355] Die Bedeutung der ersteren zeige sich in der Vererbung, welche bewirke, dass viele Organismen über Strukturen verfügen würden, die in keiner Beziehung zu ihrer Lebensweise stehen. Das Gesetz von den Umweltbedingungen sieht Darwin aber doch als das »höhere Gesetz« an, weil in ihm das andere Gesetz durch die Anpassungen der Vorfahren an die Umwelt enthalten sei (↑Anpassung).[356]

Auch nach Darwin sehen viele (insbesondere frühe) Verfechter der Selektionstheorie die Veränderung der Organismen in Abhängigkeit von Änderungen

der Umwelt. Prominent ist diese Sicht bei H. Spencer, der das Leben allgemein als eine Anpassung innerer Verhältnisse an äußere auffasst (»our conception of Life under its most abstract aspect will be – The continuous adjustment of internal relations to external relations«).[357]

Ausdrücklich formuliert findet sich dieser Gedanke Ende des 19. Jahrhunderts bei A. Weismann[358]: Die für die Organisation des Organismus entscheidende gestaltende Kraft ist für Weismann nicht ein im Organismus steckender Bildungstrieb, sondern die Umwelt. Sie gestalte den Organismus so, »wie der Bildhauer sein Tonmodell, nach Willkür umformt und umknetet«[359]: »Die Lebensbedingungen sind gewissermaßen die Form, über die Naturzüchtung immer wieder aufs neue die Art abgießt«[360]. Jedes Merkmal interpretiert Weismann als Resultat der Anpassung an die Umweltbedingungen des Organismus: »[D]er lebende Organismus enthält in sich selbst kein Princip der Veränderlichkeit, er ist das statische Moment in dem Entwicklungsprocesse der organischen Welt und würde stets nur wieder genaue Copien seiner selbst liefern, wenn nicht die Ungleichheit der äusseren Einflüsse ein jedes neu entstehende Individuum in seiner Entwicklungsrichtung ablenkte; diese Einflüsse sind also das dynamische Element des Processes«.[361] Weiter behauptet Weismann, dass »die Variation selbst nichts Anderes, als die Reaction des Organismus auf einen bestimmten äussern Reiz«[362] sei und dass somit »ohne Veränderung der Aussenwelt keine Weiterentwicklung der organischen Formen hätte eintreten können«[363], so dass schließlich »die Lebenserscheinungen nichts Anderes sind, als die Reaction des Organismus auf die Einflüsse der Aussenwelt«[364]. Weismann bemüht sich hier darum, die langfristigen Formveränderungen der Organismen mechanistisch nach einem ähnlichen Modell zu erklären wie anorganische Bewegungen: Auf der einen Seite steht das sich Verändernde (hier der Organismus), auf der anderen Seite die Ursache der Veränderung (die Außenwelt). Ein Organismus bildet damit in diesem Modell eine der trägen Masse der Mechanik analoge Entität.

Weismann vertritt allerdings nicht eine vollständige Determination der Eigenschaften des Organismus durch seine Umwelt. Er stellt vielmehr heraus, dass die Morphologie der Organismen ein ebenso entscheidender Evolutionsfaktor sei wie die Umwelt. Wiederholt legt er Wert auf die Feststellung, »dass der erste und vielleicht wichtigste, jedenfalls unentbehrlichste Factor bei jeder Umwandlung die *physische Natur des Organismus selbst* ist. Es wäre ein Irrthum zu glauben, dass *lediglich* die Aussenwelt bestimme, welcherlei Abänderungen an einer bestimmten Art auftreten sollen, vielmehr hängt die Natur dieser Abänderungen ganz wesentlich von der physischen Constitution dieser Art selbst ab, und eine wirklich erfolgreiche Abänderung kann offenbar nur als *die Resultante aus dieser Constitution und aus den auf sie einwirkenden Einflüssen der Aussenwelt* betrachtet werden«.[365] Als empirischen Beleg für diese Auffassung führt Weismann später an: »Organismen verschiedener Art reagiren verschiedenartig, wenn sie von den gleichen Abänderungsreizen getroffen werden. Die physische Natur des Organismus spielt die Hauptrolle in Bezug auf die Qualität der Variation«.[366] Zu unterscheiden ist hier offenbar die Auslösung und die Art der Variation. Während erstere nach Weismann immer unter dem Einfluss der Umwelt steht, sei letztere wesentlich nur aus der Morphologie des Organismus zu verstehen. Insgesamt muss Weismanns Betonung der »Außenwelt« als ein Faktor in der Veränderung der Organismen vor dem Hintergrund der Ablehnung teleologischer Prinzipien in der Evolution der Organismen gesehen werden. Er wendet sich gegen die Annahme einer »phyletischen Lebenskraft«[367] oder der »Entwicklung aus zweckthätigen Kräften«[368]. Um auf eine Lebenskraft als Richtungsfaktor für die organische Entwicklung zu verzichten, fühlt sich Weismann genötigt, den Grund, genauer den Anlass für die Entwicklung der Organismen in die Außenwelt zu verlagern.

Problematisch an Weismanns Ansatz ist allerdings bereits die Suche nach einem »Princip der Veränderlichkeit«. Die Möglichkeit einer nicht durch ein eigenes Prinzip geleiteten Veränderung zieht Weismann überhaupt nicht in Betracht. Erst mit der Etablierung der genetischen Perspektive zu Beginn des 20. Jahrhunderts und der Erklärung großer Veränderungen durch die Addition vieler kleiner Veränderungen (Mutationen) findet der Zufall als hinreichendes initiales Prinzip der Veränderlichkeit der Organismen allgemeine Anerkennung (↑Evolution; Mutation). Es ist also letztlich die konstitutive Labilität der organischen Körper, die die langfristige Veränderung ermöglicht, oder, wie es N. Hartmann 1950 ausdrückt: »Das Keimplasma ist wie alles Organische, von vornherein als ein labiles Gebilde aufzufassen, [… so] daß es auch ohne äußere Ursache die spontane Umbildung der ›Gene‹ von innen heraus geben kann«.[369]

20. Jh.: Organismen als »Subjekte«

Auf Seiten der an der Morphologie orientierten Biologie stößt die Vorstellung einer Dominanz der Umwelt und einer schlichten Anpassung der Organismen

an vorgegebene Umweltbedingungen schon immer auf Kritik. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts äußert v.a. der Botaniker K. Goebel gegen die Vorstellung der Umweltdetermination gerichtete Einwände (↑Anpassung). Die Unterschiedlichkeit der Formen von Organismen, die unter annähernd identischen Umweltbedingungen leben, veranlasst Goebel zur Formulierung des bekannten Satzes: »die Mannigfaltigkeit der Organbildung ist [...] größer als die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen«[370]. Goebel schließt damit an eine ältere Kritik durch K.E. von Baer an, der für Meeresfische beobachtet, dass ihre Formenmannigfaltigkeit die Vielfalt ihres Lebensraumes weit übersteigt.[371] Mitte des 20. Jahrhunderts wird diese Beobachtung im Rahmen ökologischer Theorien der ↑Koexistenz von Konkurrenten als das *Paradox des Planktons* (G.E. Hutchinson) formuliert.[372] Es wird argumentiert, dass vielen morphologischen Merkmalen offensichtlich kein Anpassungswert im Sinne einer Umweltanpassung zugeschrieben werden kann, weil sie in keiner Beziehung zur Umwelt stehen.

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird im Rahmen der konstruktivistischen Evolutionstheorien eine in diese Richtung weisende Kritik geübt (↑Anpassung), besonders drastisch von W.F. Gutmann, bei dem es 1989 heißt: »Mit der Vorstellung der Anpassung an die Umwelt ist jedes sinnvolle Organismus-Verständnis zerstört«[373]. Statt der Anpassung als Erklärungsfaktor postuliert Gutmann innerorganismische Faktoren, die als die »Konstruktion« des Organismus zusammengefasst werden (»Konstruktionsmorphologie«; ↑Morphologie).

Auch von anderer Seite wird am Ende des 20. Jahrhunderts eine angemessene Berücksichtigung der Autonomie und Eigengesetzlichkeit der Organismen in der organischen Entwicklung gefordert. In Theorien zur langfristigen Veränderung der Organismen sei insbesondere die Berücksichtigung ihrer jeweiligen ontogenetischen Eigenarten geboten. Es wird die Integration der Entwicklungsbiologie in die Evolutionstheorie gefordert[374] (»Evo-devo«; ↑Entwicklung). Die Evolutionstheorie dürfe nicht auf einem primär ökologischen Fundament ruhen, weil damit die für den Organismus externen Faktoren seiner Umwelt für seine Veränderung angesetzt werden, – wie dies bei Darwin der Fall sei –, sondern sie müsse vielmehr ausgehend von dem Organismus als Entwicklungseinheit formuliert werden. In einer solchen Perspektive wird der Prozess der Evolution zu einer intrinsischen Eigenschaft der Organismen, der auch in der (allein hypothetisch angenommenen) Abwesenheit von ökologischen Interaktionen stattfindet.[375] Ursprung und Richtung des evolutionären Entwicklungspotenzials eines Organismus liegen damit wesentlich in ihm selbst, und erst in zweiter Linie in seiner Umwelt.

In einer etwas unglücklichen, weil philosophisch irreführenden Terminologie wird in diesem Zusammenhang (u.a. 1993 von M. Weingarten) vorgeschlagen, Organismen allgemein als *Subjekte* zu verstehen (↑Selbstorganisation/Subjekt).[376] Jede Veränderung eines Organismus könne nur ausgehend von der Struktur des Organismus selbst erfolgen; die Umwelt könne hier nicht nach Belieben gestalten, wie es Weismann in seinem Bild eines nach Belieben formenden Bildhauers nahe legt. Auch die Unterschiede der Organismen verschiedener Typen in der Reproduktion, auf denen der Mechanismus der Selektion in seinem Kern beruht, müssten nicht auf Bezügen der Organismen zu ihrer Umwelt beruhen. Die differenzielle Reproduktion könne allein Ausdruck unterschiedlicher Grade *innerer Harmonie* sein – also nicht nur die verschiedene Relation der Organismen zu ihrer Umwelt, sondern auch schon die verschiedene Relation der Teile der Organismen zueinander könne den entscheidenden Grund für die differenzielle Fitness der Organismentypen abgeben.

Seit den 1990er Jahren wird im Rahmen der Biosemiotik (↑Kommunikation) und im Anschluss an J. von Uexküll eine grundlegende Beschreibung des Organismus-Umwelt-Verhältnisses gegeben, mit der von Anfang an die Vorstellung einer Determination des Organismus durch seine Umwelt ausgeschlossen ist. Die Beziehung von Organismus und Umwelt wird dabei als eine Zeichenrelation gedeutet: Ein Organismus bildet ein Zeichen seiner Umwelt als seinem Referenzobjekt. Weil jedes Zeichen einer Interpretation bedarf, kann in dieser Beschreibung keine Determination des Organismus durch seine Umwelt vorliegen.[377]

Trotz dieses sich etablierenden allgemeinen Konsenses in der Ablehnung der These des Umweltdeterminismus erscheinen Formulierungen, die diese nahelegen immer wieder (vgl. z.B. Ayala 1970: »Natural selection is a process determined by the environment«[378]; El-Hani & Emmeche 2000: »The organism becomes [in evolutionary theory] a passive meeting point of forces alien to the very organism«[379]). Selbst im Rahmen eines strengen Darwinismus ist es aber selbstverständlich, dass es nicht die Umwelt allein ist, die die Eigenschaften der Organismen determiniert, sondern immer das Organismus-Umwelt-Verhältnis. Nichts in der Selektionstheorie legt es nahe, Organismen allein als passives Material anzusehen, das bloß nach Gesetzen der Umwelt verändert wird. Die Umwelt enthält zwar die *Bedingungen* der Se-

lektion, die Eigenschaften der selektierten Einheiten selbst werden dadurch aber nicht aus dem Selektionsgeschehen herausgekürzt. Die Umwelt stellt also keine determinierende Kraft dar, sondern lediglich Bedingungen für die Umgestaltungen, wie es in Darwins häufiger Verwendung des Terminus ›Existenzbedingungen‹ zum Ausdruck kommt.

Eine salomonische Beschreibung des beeinflussenden, aber nicht deterministischen Faktors der Umwelt für die Gestalt der Organismen lässt sich mit Goethe formulieren: »Das Lebendige hat die Gabe, sich nach den vielfältigsten Bedingungen äußerer Einflüsse zu bequemen und doch eine gewisse errungene entschiedene Selbständigkeit nicht aufzugeben«.[380]

Nachweise

1 Zschokke, H. (1822). Der Flüchtling im Jura (Ausgewählte Dichtungen, Erzählungen und Novellen, Aarau 1830, 846-894): 868 (12. Heimischwerden).
2 Troxler, I.P.V. (1829). Logik. Die Wissenschaft des Denkens und Kritik aller Erkenntniss, Bd. 1: 126.
3 Uexküll, J. von (1908). Das Tropenaquarium. Die neue Rundschau 19, 694-706: 698.
4 Pearce, T. (2010). From 'circumstances' to 'environment': Herbert Spencer and the origins of the idea of organism-environment interaction. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 41, 241-252: 249.
5 Carlyle, T. (1828). Goethe (in: Critical and Miscellaneous Essays, vol. 1, London 1839/1907, 172-222): 192; vgl. Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Erstveröffentlichung 1942). In: ders., Essays in Historical Semantics, 179-316: 232f.
6 Goethe, J.W. von (1814). Aus meinem Leben. Dichtung und Wahrheit, Dritter Teil (HA, Bd. 9): 583 (Buch XIII).
7 Carlyle, T. (1830). Jean Paul Friedrich Richter again (in: Critical and Miscellaneous Essays, vol. 1, London 1840, 295-377): 349.
8 Spencer, H. (1855). Principles of Psychology: 391; vgl. Pearce (2010): 248.
9 Sidgwick, H. (1874). The Methods of Ethics: 167 (nach OED 1989).
10 Bateson, W. (1894). Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species: 567.
11 Malebranche, N. (1674-75). De la recherche de la verité: 364.
12 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 305; vgl. Wolfe, C. (1999). Machine et organisme chez Diderot. Recherches sur Diderot et sur l'Encyclopédie 26, 213-231: 226.
13 Vgl. Spitzer (1948): 203.
14 Anaximenes (Diels/Kranz) 13B2; Platon, Timaois 31a; Hippokrates, Lex 3; Epikur, Naturlehre 79G; vgl. Spitzer (1948): 180f.
15 Aristoteles, Meteorologica 354a6; 379a28; Physica 253a13; 259b11; De generatione et corruptione 332a25.
16 Aristoteles, De gen. anim. 782b31; vgl. Spitzer (1948): 182; Mühlmann, W.E. (1952). Das Problem der Umwelt beim Menschen. Z. Morphol. Anthropol. 44, 153-181: 153.
17 Baggessen, J. (1800). Napoleon (Gedichte, Hamburg 1803, 167-190): 189; vgl. Gombert, A. (1905/06). Umwelt. Z. deutsche Wortforsch. 7, 150-152: 151; Albertsen, L.L. (1965). Umwelt. Z. deutsche Sprache 21, 115-118.
18 Baggesen, J. (1790). In: ders., Danske Værker, Bd. 9 (Kopenhagen 1846): 311.
19 Albertsen (1965): 117; vgl. Spitzer (1948): 237f..
20 Campe, J.H. (1811). Wörterbuch der deutschen Sprache, Bd.5: 113.
21 Vgl. Müller, G.H. (1992). Kommentar. In: Goethe, Italienische Reise (Münchener Ausgabe, Bd. 15): 816-818; ders. (2001). Umwelt. Hist. Wb. Philos., Bd. 11, 99-105: 99.
22 Vgl. Goethe, J.W.G. (1816). Italienische Reise (HA, Bd. XI, 9-177): 22; ders. (1821/29). Wilhelm Meisters Wanderjahre (HA, Bd. VIII, 7-486): 119; 229.
23 Müller (2001): 99.
24 Trübners Deutsches Wörterbuch, Bd. 7 (1956): 252f.; Haß, U. (1987). Etymologie oder Begriffsgeschichte? Zum Beispiel: Umwelt. Sprachreport 4/87, 7-10: 8; dies. (1989). Umwelt. In: Strauß, G., Haß, U. & Harras, G. (Hg.). Brisante Wörter, 395-557: 532.
25 Vgl. auch Kluge, F. (1912). Umwelt. In: ders., Wortforschung und Wortgeschichte, 125-127.
26 Bertillon, L.-A. (1872). De l'influence du milieu ou mésologie. Philosophie positive 9, 309-320: 309.
27 Pohlenz, M. (1938). Hippokrates und die Begründung der wissenschaftlichen Medizin: 3.
28 Hippokrates, [De aere, aquis, locis] (dt. Die Schrift von der Umwelt, in: Fünf auserlesene Schriften, hg. v. W. Capelle, Zürich 1955, 85-120).
29 Aristoteles, De gen. anim. 762a.
30 Theophrast, Historia Plantarum 1.9.1-2 und passim; vgl. Hughes, J.D. (1979). Ecology in ancient Greece. Inquiry 18, 115-125; Wöhrle, G. (1985). Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften: 73f.
31 Vgl. Kruk, R. (1990). A frothy bubble: spontaneous generation in the medieval islamic tradition. J. Semit. Stud. 35, 265-282: 270f.
32 Valéry, P. (1900-45). Bios (Cahiers/Hefte, Bd. 5, Stuttgart 1992, 231-293): 233.
33 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 25.
34 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 4; 7; 15 und passim.
35 a.a.O.: 3; 29; 167; passim.
36 a.a.O.: 44; passim.
37 a.a.O.: 127; 206; passim.
38 a.a.O.: 76; 102; passim.
39 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 138.
40 a.a.O.: 319.
41 Darwin (1859): 63.
42 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 255.

43 Ratzel, F. (1899). Anthropogeographie, Bd. 1: 25; vgl. Müller, G.H. (1996). Friedrich Ratzel: 149-152.
44 Ratzel, F. [ca. 1899]. [Vorlesungsmanuskript]: Faszikel 151; nach Müller (1996): 150.
45 Ripley, W.Z. (1895). Geography as a sociological study. Polit. Sci. Quart. 10, 636-655; Mindeleef, C. (1897). The influence of geographic environment. Bull. Amer. Geograph. Soc. 29, 1-12.
46 Ratzel, F. (1896). [Rezension des Aufsatzes von W.Z. Ripley]. Geograph. Literaturber. 1896, 77-78: 77.
47 Helmolt, H.F. (1899). Weltgeschichte, Bd. 1: 14.
48 Gumplowicz, L. (1895). Sociale Sinnestäuschungen. Neue deutsche Rundschau 6, 1-10: 5; Schäffle, A. (1875/96). Bau und Leben des socialen Körpers, Bd. 1. Allgemeine Soziologie: ix; Tille, A. (1896). Thomas Henry Huxley. Westermanns illustrirte deutsche Monatshefte 79, 684-693: 684; Simmel, G. (1907). Schopenhauer und Nietzsche: 219; 237.
49 Uexküll, J. von (1905). Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere: 6f.; ders. (1907). Die Umrisse einer kommenden Weltanschauung. Die neue Rundschau 18, 641-661: 651.
50 Uexküll, J. von (1908.1). Das Tropenaquarium. Die neue Rundschau 19, 694-706: 695; ders. (1908.2). Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie. Rivista di Scienza "Scientia" 4, Anno II, N. VII, 72-86: 75f.; ders. (1909/21). Umwelt und Innenwelt der Tiere.
51 Uexküll, J. von (1912). Die Merkwelten der Tiere. Deutsche Revue 1912 (Sept.), 349-354: 352.
52 von Uexküll (1907): 649.
53 Uexküll, J. von (1929). Welt und Umwelt. Deutsches Volkstum 10(1), 21-36: 24.
54 Uexküll, J. von (1912.1). Das Subjekt als Träger des Lebens. Die neue Rundschau 23, 99-107: 103; ders. (1912.2). Die Merkwelten der Tiere. Deutsche Revue 1912 (Sept.), 349-354: 352; ders. (1913.1). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 137, 178; 197; ders. (1909/21): 45.
55 von Uexküll (1912.1): 103; ders. (1912.2): 352; ders. (1912.3). Wirkungen und Gegenwirkungen im Subjekt. Die neue Rundschau 23, 1399-1406: 1406; ders. (1913.1). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 88; ders. (1913.2). Die Planmäßigkeit als oberstes Gesetz im Leben der Tiere. Die neue Rundschau 24 (Juni), 820-829: 820; ders. (1913.3). Die Aufgaben der biologischen Weltanschauung. Die neue Rundschau 24, 1080-1091: 1080; ders. (1919). Biologische Briefe an eine Dame. Deutsche Rundschau 178, 309-323; 179, 132-148; 276-292; 451-468: 145; ders. (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 105.
56 von Uexküll (1913.1): 137; ders. (1920/28): 105.
57 ebd.; vgl. ders. (1907): 650.
58 von Uexküll (1912.1): 102; ders. (1913.2): 820.
59 von Uexküll (1920/28): 151.
60 a.a.O.: 150.
61 a.a.O.: 158; vgl. ders. (1920). Theoretische Biologie: 96.
62 Spencer, H. (1862/70). First Principles: 499.
63 Uexküll, J. von (1908.1). Das Tropenaquarium. Die neue Rundschau 19, 694-706: 695.
64 von Uexküll (1907): 651.
65 Uexküll, J. von (1908). Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie. Rivista di Scienza "Scientia" 4, Anno II, N. VII, 72-86: 76.
66 Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 196.
67 ebd.
68 Uexküll, J. von (1922). Technische und mechanische Biologie. Ergeb. Physiol. 20, 129-161: 142.
69 Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 162.
70 Nachweise für Tab. 282: Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 464 (Nr. 57); vgl. Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Essays in Historical Semantics, 179-316): 307; Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, hg. v. B. Suphan, Bd. 13-14, Berlin 1887-1909): I, 86; Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 181; James, W. (1890). The Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 277; Simmel, G. (1895). Ueber eine Beziehung der Selectionslehre zur Erkenntnistheorie. Archiv für systematische Philosophie 1, 34-45: 40.
71 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 192.
72 a.a.O.: 246.
73 Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment (dt. Die Umwelt des Lebens. Eine physikalisch-chemische Untersuchung über die Eignung des Anorganischen für die Bedürfnisse des Organischen, Wiesbaden 1914): xv.
74 Vgl. Gehlen, A. (1940/62). Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt: 78; Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 526; Langthaler, R. (1992). Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie: 100ff.
75 Weber, H. (1937). Zur neueren Entwicklung der Umweltlehre J. v. Uexkülls. Naturwiss. 25, 97-104; ders. (1939.1). Der Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung. Der Biologe 8, 245-261; ders. (1939.2). Zur Fassung und Gliederung eines allgemeinen biologischen Umweltbegriffes. Naturwiss. 27, 633-644; ders (1941). Zum gegenwärtigen Stand der Allgemeinen Ökologie. Naturwiss. 29, 756-763; ders. (1942). Organismus und Umwelt. Der Biologe 11, 57-68.
76 Weber (1939.1): 252.
77 Weber (1939.2): 636.
78 Weber (1939.1): 252.
79 Vgl. Langthaler (1992): 116.
80 Uexküll, J. von (1940). Bedeutungslehre. In: Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Bedeutungslehre (Hamburg 1956, 103-161): 111.
81 Uexküll, J. von [Brief an K. Friederichs]. In: Friederichs, K. (1950). Umwelt als Stufenbegriff und als Wirklichkeit. Stud. Gen. 3, 70-74: 73.
82 Uexküll, J. von (1922). Wie sehen wir die Natur und wie sieht sie sich selbst (Kompositionslehre der Natur, Frankfurt/M. 1980, 179-213): 210.

83 a.a.O.: 210.
84 von Uexküll (1940): 111.
85 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 158.
86 Friederichs, K. (1937). Ökologie als Wissenschaft von der Natur, oder, biologische Raumforschung: 9; 13; 24.
87 von Uexküll (1940): 105; ders. [Brief an K. Friederichs]: 73.
88 Groskurd, C.G. (1834). Strabons Erdbeschreibung in siebenzehn Büchern, Bd. 4: 61.
89 Woltereck, R. (1932). Grundzüge einer allgemeinen Biologie: 18.
90 Brüll, H. (1937). Das Leben deutscher Greifvögel. Die Umwelt der Raubvögel unter besonderer Berücksichtigung des Habichts, Bussards und Wanderfalken: 3-11.
91 Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 195.
92 Friederichs (1937): 24; vgl. Petersen, H. (1937). Die Eigenwelt des Menschen; Gipper, H. (1963/69). Bausteine zur Sprachinhaltsforschung: 376; 385.
93 Kastner, K.W.G. (1849). Gesammtnaturlehre. Vorbereitung, Selbstforschung und Anwendung: 162.
94 [Noack, L.] (1858). (1858). Das Nervensystem als Träger des Seelenlebens, 2. Artikel. Das innere Getriebe des Nervenlebens. Psyche 1(5), 18-43: 26.
95 [Noack, L.] (1858). [Rez. Cornill, A. (1858). Materialismus und Idealismus in ihren gegenwärtigen Entwickelungslinien]. Psyche 1(6), 19-33: 29.
96 Hempelmann, F. (1926). Tierpsychologie vom Standpunkte des Biologen: 505.
97 Brock, F. (1950). Biologische Eigenweltforschung. Stud. Gen. 3, 88-101: 90.
98 ebd.
99 a.a.O.: 99.
100 Breithaupt, J.W.W. (1771). Von der Unsterblichkeit und dem Zustande der Seele nach dem Tode (2. Aufl.): 137.
101 Bock, J.C. (1773). Empfindsame Reisen durch die Visiten-Zimmer am Weihnachts-Tage: 46f.
102 Campe, J.H. (1809). Wörterbuch der deutschen Sprache, Bd. 3; vgl. Dabag, M. (1980). Mitwelt. Hist. Wb. Philos., Bd. 5, 1439-1441.
103 Münsterberg, H. (1908). Philosophie der Werte: 90; vgl. 78.
104 Heidegger, M. (1927). Sein und Zeit.
105 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 303.
106 Mühlmann, W.E. (1952). Das Problem der Umwelt beim Menschen. Z. Morphol. Anthropol. 44, 153-181: 168f.
107 Friederichs, K. (1950). Umwelt als Stufenbegriff und als Wirklichkeit. Stud. Gen. 3, 70-74: 73.
108 Ungerer, E. (1942). Die Erkenntnisgrundlagen der Biologie. Ihre Geschichte und ihr gegenwärtiger Stand. In: Gessner, F. (Hg.). Handbuch der Biologie, Bd. I, 1, 1-94: 66; vgl. auch Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 24.
109 Meyer-Abich, K.M. (1990). Aufstand für die Natur. Von der Umwelt zur Mitwelt.
110 Meyer-Abich, K.M. (1997). Praktische Naturphilosophie. Erinnerung an einen vergessenen Traum: 352.
111 Friederichs (1950): 71-73.
112 Friederichs, K. (1943). Über den Begriff „Umwelt" in der Biologie. Acta Biotheor. 7, 147-162: 151.
113 Friederichs (1950): 72.
114 a.a.O.: 73.
115 Weber, H. (1939). Zur Fassung und Gliederung eines allgemeinen biologischen Umweltbegriffes. Naturwiss. 27, 633-644: 637.
116 Philip, J.R. (1957). Sociality in sparse populations. Ecology 38, 107-111: 109.
117 Weber (1939): 637.
118 Nachweise für Tab. 283: Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3: 235; Robin, C. (1849). Du microscope (Deuxième partie): 120; Ratzel, F. [ca. 1899]. [Vorlesungsmanuskript]: Faszikel 151; nach Müller, G.H. (1996). Friedrich Ratzel: 150; Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 196; Weber, H. (1939). Der Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung. Der Biologe 8, 245-261: 247; Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. (1949). Principles of Animal Ecology: 1; Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). The Distribution and Abundance of Animals: 15; Peus, F. (1954). Auflösung der Begriffe »Biotop« und »Biozönose«. Deutsch Entomol. Z. N.F. 1, 271-308: 274; Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. Stud. Gen. 10, 111-144: 142; Mason, H.L. & Langenheim, J.H. (1957). Language analysis and the concept environment. Ecology 38, 325-340: 332; Maelzer, D.A. (1965). A discussion of components of environment in ecology. J. theor. Biol. 8, 141-162: 143; Stugren, B. (1972/86). Grundlagen der allgemeinen Ökologie: 16; Ricklefs, R. (1973). Ecology: 785; McNaughton, S.J. & Wolf, L.L. (1973). General Ecology: 17; MacMahon, J.A., Schimpf, D.J., Anderson, D.C., Smith, K.J. & Bayn, R.L. (1981). An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts. J. theor. Biol. 88, 287-307: 304; Trepl, L. (2005). Allgemeine Ökologie, Bd. 1. Organismus und Umwelt: 115.
119 Hutchinson, G.E. (1958). Concluding remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415-427.
120 Friederichs, K. (1957). Der Gegenstand der Ökologie. Stud. Gen. 10, 112-144: 113.
121 Weber, H. (1939). Der Umweltbegriff der Biologie und seine Anwendung. Der Biologe 8, 245-261: 259.
122 ebd.
123 Cicero, De natura deorum II, 34.
124 Wundt, W. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 807f.; vgl. 5. Aufl. 1903: III, 188.
125 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 50.
126 Smith, S. (1914). Regulation in behavior. Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 11, 320-326.
127 Maelzer, D.A. (1965). A discussion of components of environment in ecology. J. theor. Biol. 8, 141-162.
128 Vgl. Brandon, R.N. (1992). Environment. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Bio-

logy, 81-86: 84f.
129 Lewontin, R.C. (1982). Organism and environment. In: Plotkin, H.C. (ed.). Learning, Development, and Culture, 151-170: 163.
130 a.a.O.: 169.
131 Brandon, R.N. & Antonovics, J. (1995). The coevolution of organism and environment. In: Wolters, G. & Lennox, J.G. (eds.). Concepts, Theories, and Rationality in the Biological Sciences, 211-232: 226.
132 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie: 95.
133 Lillie, R.S. (1915). What is purposive and intelligent behavior from the physiological point of view? The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 12, 589-610: 593.
134 Goodwin, B.C. (1982). Genetic epistemology and constructionist biology. Rev. Internat. Philos. 36, 527-548: 541.
135 Piaget, J. (1974/80). Adaptation and Intelligence. Organic Selection and Phenocopy: 79; vgl. Goodwin (1982): 533.
136 Piaget, J. (1935/48). La naissance de l'intelligence chez l'enfant (engl. The Origin of Intelligence in the Child, London 1953): 6.
137 Corti, U.A. (1941). Zur Analyse des Biotop-Begriffes. Schweiz. Arch. Orn. 1, 544-549: 545f.
138 Corti (1941): 545; vgl. ders. (1949). L'hydrositon. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 10, 112-118.
139 Patten, B.C. (1975). Ecosystem as a coevolutionary unit: a theme for teaching systems ecology. In: Innis, G.S. (ed.). New Directions in the Analysis of Ecological Systems, part 1, 1-8: 3; Patten, B.C., Bosserman, R.W., Finn, J.T. & Cale, W.G. (1976). Propagation of cause in ecosystems. In: Patten, B.C. (ed.). Systems Analysis and Simulation in Ecology, vol. 4, 457-579; Patten, B.C. (1978). Systems approach to the concept of environment. Ohio J. Sci. 78, 206-222: 208f.
140 Haecker, V. (1926). Umwelt und Erbgut. Hallesche Universitätsreden 29.
141 Haecker, V. (1912). Untersuchungen über Elementareigenschaften. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 29, 317-319: 318.
142 Przibram, H. (1912). Die Umwelt des Keimplasmas, I. Das Arbeitsprogramm. Arch. Entwicklungsmech. Org. 33, 666-681: 667.
143 Just, G. (1940). Die mendelistischen Grundlagen der Erbbiologie des Menschen. In: ders. (Hg.). Handbuch der Erbbiologie des Menschen, Bd. 1, 371-460: 385.
144 a.a.O.: 387.
145 ebd.
146 ebd.; vgl. ders. (1930). Die Grundlagen der menschlichen Vererbungslehre. Münchener medizinische Wochenschrift 77(22), 946-949; Mühlmann, W.E. (1952). Das Problem der Umwelt beim Menschen. Z. Morphol. Anthropol. 44, 153-181: 156.
147 Fischer, E. (1919). [Vortrag am 24. März 1917 vor dem Württembergischen Anthropologischen Verein über Die Vererbung der Gesichtszüge]. Korrespondenzblatt der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte 50, 23-24: 23; vgl. ders. (1921). Die Rassenunterschiede des Menschen. In: Baur, E., Fischer, E. & Lenz, F. (Hg.). Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene, Bd. 1. Menschliche Erblichkeitslehre, 77-142: 88
148 Baur, E. (1921). Abriß der allgemeinen Variations- und Erblichkeitslehre. In: Baur, E., Fischer, E. & Lenz, F. (Hg.). Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene, Bd. 1. Menschliche Erblichkeitslehre, 3-76: 13.
149 Fischer, E. (1939). Versuch einer Phänogenetik der normalen körperlichen Eigenschaften des Menschen. Z. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre 76, 47-117: 49.
150 a.a.O.: 84.
151 ebd.
152 Haß, U. (1987). Etymologie oder Begriffsgeschichte? Zum Beispiel: Umwelt. Sprachreport 4/87, 7-10: 9.
153 Hermanns, F. (1991). ›Umwelt‹. Zur historischen Semantik eines deontischen Wortes. In: Busse, D. (Hg.). Diachrone Semantik und Pragmatik, 235-257: 235.
154 a.a.O.: 237.
155 Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Essays in Historical Semantics, 179-316): 216.
156 Haß, U. (1989). Umwelt. In: Strauß, G., Haß, U. & Harras, G. (Hg.). Brisante Wörter, 395-557: 533.
157 Sears, P.S. (1956). The processes of environmental change by man. In: Thomas, W.L. (ed.). Man's Role in Changing the Face of the Earth, 471-484: 473.
158 Ehrlich, P. (1969). Wir sind dabei, den Planeten Erde zu ermorden. Umwelt-Verseuchung bis zum Jahre 1980. Der Spiegel 48/1969, 193-201.
159 Meadows, D. (1972). Die Grenzen des Wachstums: 69.
160 a.a.O.: 72; vgl. Hermanns (1991): 243f.
161 Gruhl, H. (1975). Ein Planet wird geplündert: 118f.
162 Hermanns (1991): 246.
163 a.a.O.: 248.
164 Vgl. Lassen, H. (1934-35). Der Umgebungsbegriff als Planbegriff. Ein Beitrag zu den erkenntnistheoretischen Grundfragen der Umweltlehre. Sudhoffs Arch. Gesch. Med. Naturwiss. 27, 480-493.
165 Kessel, J.G. (1786). Ein Landschaftsgemählde für Freunde der schönen Natur und ländlicher Anlagen: ca. 485 (nach GoogleBuchsuche; Druckversion nicht gesehen!); vgl. in unklarer Bedeutung: Bauer, J.V. (1710). Sciagraphia physico-chymico-medica: oder Beschreibung des Heilbrunnens Jordan: 8.
166 Novalis (1802). Heinrich von Ofterdingen (Schriften, Bd. 2, hg. v. F. Schlegel & L. Tieck, Berlin 1802): 31f.; vgl. Novalis, Werke, hg. v. G. Schulz, München 1969/87: 271.
167 Becker, C.F. (1804). Abhandlung von den Wirkungen der äußeren Wärme und Kälte auf den lebenden menschlichen Körper: 24.
168 Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 249.
169 ebd.
170 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 212.
171 Weber, H. (1939). Zur Fassung und Gliederung eines

allgemeinen biologischen Umweltbegriffes. Naturwiss. 27, 633-644: 636.
172 Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen (Hamburg 1956): 30f.
173 Trepl, L. (2005). Allgemeine Ökologie, Bd. 1. Organismus und Umwelt: 106.
174 Weber (1939): 637.
175 Peus, F. (1954). Auflösung der Begriffe »Biotop« und »Biozönose«. Deutsch Entomol. Z. N.F. 1, 271-308: 307; vgl. 274.
176 Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269-299: 279.
177 Vgl. auch Spomer, G.G. (1973). The concepts of 'interaction' and 'operational environment' in environmental analyses. Ecology 54, 200-204.
178 Platner, E. (1776).Philosophische Aphorismen, Bd. 1: 198.
179 a.a.O.: 268.
180 Anonymus (1776). Versuch über die Einseitigkeit des Stoischen und Epikurischen Systems in der Erklärung vom Ursprunge des Vergnügens. Neue Bibliothek der schönen Wissenschaften und der freyen Künste 19, 5-30: 29.
181 Lichtenberg, G.C. (ca. 1792). [J 1021]. In: Sudelbücher Heft J (Schriften und Briefe, Bd. I, hg. v. W. Promies, München 1968, 645-833): 797.
182 Vgl. Fichte, J.G. (1794). Grundlage der gesamten Wissenschaftslehre (AA, Bd. I, 2, 173-451): 431; Kant, I. (1797/98). Metaphysik der Sitten (AA, Bd. VI, 203-493): 356; Schelling, F.W.J. (1797). Ideen zu einer Philosophie der Natur (AA, Bd. I, 5): 211; Hegel, G.W.F. (1812-16/31). Wissenschaft der Logik (Werke, Frankfurt/M. 1986, Bd. 5-6): II, 497.
183 Fichte (1794): 411.
184 Krug, W.T. (1795). Briefe über die Perfektibilität der geoffenbahrten Religion: 157.
185 Jean Paul (1796-97). Siebenkäs (Deutsche National-Litteratur, Bd. 131, Teil 1, Berlin [1884], 185-437): 241 (I, Kap. 2).
186 Novalis (1798). Blüthenstaub. Athenaeum 1, 70-106: 74 (Nr. 20); vgl. ders. (1800). Die Lehrlinge zu Sais: 2. Die Natur.
187 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 298.
188 a.a.O.: 173.
189 a.a.O.: 172.
190 a.a.O.: 118.
191 a.a.O.: 181, vgl. Rang, B. (1988). Schellings Theorie des Lebens. Z. phil. Forsch. 42, 169-197: 176.
192 Vgl. Langthaler, R. (1992). Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie: 166ff.
193 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte, Bd. 1.: 83; vgl. 23, 38.
194 Carus, J.V. (1853). System der thierischen Morphologie: 57.
195 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 288.
196 a.a.O.: I, 154.
197 Vgl. a.a.O.: II, 236.
198 Vgl. a.a.O.: II, 191ff.
199 Uexküll, J. von (1905). Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere: 18; ders. (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 55 und passim.
200 von Uexküll (1909): 55; 251; vgl. 2. Aufl. 1921: 46.
201 Régnier, M. (ca. 1610). Satire X (Oeuvres complètes, Paris 1853, 115-145): 115; Pascal, B. [1654-62]. Pensées (ed. L. Brunschvicg, Paris 1904, 2 Bde.): II, 72; vgl. Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Essays in Historical Semantics, 179-316): 208.
202 Vgl. z.B. Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 352 (I, 31).
203 Newton, I. (1704). Opticks: 27; 36; 57f.
204 Newton, I. (1687). Philosophiæ naturalis principia mathematica: 360; vgl. Spitzer (1948): 204f.
205 Chatelet, G.-É. (Übers.) (1759). Principes mathématiques de la philosophie naturelle du Newton, Bd. 2; vgl. Brunot, Histoire de la langue française, Bd. VI, 1-2, 558; Spitzer (1948): 264.
206 Spitzer (1948): 276.
207 a.a.O.: 189; 193.
208 a.a.O.: 197; 264.
209 a.a.O.: 227.
210 D'Alembert, J. (1756). Milieu. In: Diderot, D. & D'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 21, 853; vgl. Feldhoff, J. (1980). Milieu. Hist. Wb. Philos., Bd. 5, 1393-1395.
211 Hermanns (1991): 240; vgl. Spitzer (1948): 299.
212 Vgl. Braunstein, J.-F. (1997). Le concept de milieu, de Lamarck à Comte et aux positivisme. In: Laurent, G. (Hg.). J.-B. Lamarck 1744-1829, 557-571.
213 Lamarck, J.B. (1800). Discours d'ouverture du cours de zoologie, an VIII. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique 40 (1906), 459-482: 465.
214 Lamarack, J.-B. de (1801). Système des animaux sans vertèbres, Bd. 1: 15.
215 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 367.
216 a.a.O.: I, 144.
217 a.a.O.: I, 367.
218 a.a.O.: I, 391.
219 Vgl. Braunstein (1997): 558; 563.
220 Lamarck (1809): II, 124f.
221 a.a.O.: I, XVI.
222 a.a.O.: I, XVII.
223 a.a.O.: I, 231.
224 Lamarck, J.B. [ca. 1812]. Biologie ou Considerations sur la nature, les facultés, les développemens et l'origine des corps vivans (Druck in: Grassé, P.-P. (1944). La biologie. Texte inédit de Lamarck. Rev. scientif. 82, 267-276): 273; vgl. Müller, G.H. (1988). Le terme «mésologie» comme nouvelle détermination de la science des rapports des êtres vivants avec leur milieu. In: Groult, M. (ed.). Transfert de Vocabulaire dans les Sciences, 103-112: 104.
225 Edwards, W.F. (1824). De l'influence des agens physiques sur la vie.
226 Geoffroy St. Hilaire, É. (1833.1). Le degré d'influence

du monde ambiant pour modifier les formes des animales. Mém. Acad. Sci. Paris 12, 63-92; ders. (1833.2). De l'influence des circonstances extérieures sur les êtres organisés. L'institut. Journal des Académies et Sociétés Scientifiques de la France et de l'Étranger 1(2), 12-13; ders. (1834). Puissance du monde ambiant gouvernant l'engendrement des causes auxquelles se rapportent les formes différentes et la multiplicité des espèces végétales. L'institut 2(72), 314-315.

227 De Blainville, H.D. (1829-33). Cours de physiologie générale et compare, 2 Bde.: II, 4; vgl. Balan, B. (1979). Organisation, organisme, économie et milieu chez Henri Ducrotay De Blainville. Rev. hist. sci. 32, 5-24.

228 Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3: 235.

229 ebd.

230 Comte, A. (1852). Système de politique positive, Bd. 2: 37; vgl. Braunstein, J.-F. (1997). Le concept de milieu, de Lamarck à Comte et aux positivisme. In: Laurent, G. (Hg.). J.-B. Lamarck 1744-1829, 557-571: 563.

231 Comte (1838): 228.

232 Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Essays in Historical Semantics, 179-316): 211.

233 Comte (1838): 225.

234 Robin, C. (1849). Du microscope (Deuxième partie): 120.

235 a.a.O.: 121.

236 Bernard, C. (1854). Cours de physiologie générale de la Faculté des sciences. Le Moniteur des Hôpitaux 2: 409f.; vgl. Langley, L.L. (ed.) (1973). Homeostasis. Origins of the Concept: 82; Holmes, F.L. (1986). Claude Bernard, the *milieu intérieur* and regulatory physiology. Hist. Philos. Life Sci. 8, 3-25: 8f.

237 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 108.

238 a.a.O.: 110.

239 a.a.O.: 108.

240 Bernard (1854): 450; vgl. Langley (ed.) (1973): 83.

241 Bertillon, L.-A. (1860). Revue de biologie. Presse scientifique des deux mondes. Revue universelle du mouvement des sciences pures et appliqués 1, 119-131: 125; vgl. Müller, G.H. (1988). Le terme « mésologie » comme nouvelle détermination de la science des rapports des êtres vivants avec leur milieu. In: Groult, M. (ed.). Transfert de Vocabulaire dans les Sciences, 103-112.

242 Taine, H. (1863). Histoire de la littérature anglaise; Durkheim, É. (1895). Les règles de la méthode sociologique; vgl. Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Essays in Historical Semantics, 179-316): 211ff.

243 Bastian, A. (1871). Reisen in China von Peking zur mongolischen Grenze und Rueckkehr nach Europa: xxxviii.

244 Uexküll, J. von (1907). Die Umrisse einer kommenden Weltanschauung. Die neue Rundschau 18, 641-661: 649.

245 Friederichs, K. (1930). Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, 2 Bde.: I, 40; 43; 84; Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. Arch. Hydrobiol. Suppl. 2, 483-553: 489; Tischler, W. (1955). Synökologie der Landtiere: 19; 79; 136.

246 Storch, O. (1952). In: Brock, F. et al., Das Umweltproblem. In: Plessner, H. (Hg.). Symphilosophein. Bericht über den Dritten Deutschen Kongreß für Philosophie. Bremen 1950, 323-353: 328.

247 Četverikov, S.S. (1926). O nekotorych momentach evoljucionnogo processa s točki zrenija sovremennoj genetiki (engl. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. Proc. Amer. Philos. Soc. 105 (1961), 167-195): 189f.

248 Augustinus (um 400). Expositio epistulae ad Galatas (in: Expositio quarundam propositionum ex Epistola ad Romanos, ed. J. Divjak, Wien 1971, 55-141): 69 (Nr. 15).

249 Du Pin, J. (1485). Livre de bonne vie appelé Mandevie, sur les différentes conditions de la vie.

250 Montaigne, M. (Übers.) (1569). La théologie naturelle de Raymond Sebon (Paris 1581): 431 (Kap. 295); im Original: Raimundus Sabundus [1434-36]. Theologia naturalis seu liber creaturarum (Venedig 1581): 348: »duos status« (ebenso Sulzbach 1852): 544.

251 Du Vergier de Hauranne, J. (1648). Lettres chrestiennes et spirituelles, Bd. 2: 599.

252 Clarke, S. (1651). General Martyrologie, Containing a Collection of all the Greatest Persecutions: 446.

253 Burnet, G. (1737). A Defence of Natural and Revealed Religion: 143.

254 Creve, C.C. (1796). Vom Metallreize einem neuentdeckten untrüglichen Prüfungsmittel des wahren Todes: 53 (§34).

255 Rosenthal (1811). Ueber das Auge. Arch. Physiol. 10, 415-426: 424; vgl. Carus, C.G. (1824). Von den äussern Lebensbedingungen der heiss- und kaltblütigen Thiere.

256 Schmid, C.C.E. (1799). Physiologie: physiologisch bearbeitet, Bd. 2: 409.

257 Hufeland, C.W. (1797). Die Kunst das menschliche Leben zu verlängern: 65.

258 Hufeland, C.W. (1800). System der practischen Heilkunde, Bd. 1: 51.

259 Poiret, P. (1687). L'oeconomie divine ou système universel: 30.

260 Miller, P. (1724). The Gardeners and Florists Dictionary, or a Complete System of Horticulture, vol. 2: [Nature].

261 Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée, Bd. 1: 51.

262 Cuvier, G. (1800). Leçons d'anatomie comparée (dt. Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Leipzig 1809): 39; ders. (1816). Le règne animal: Introd.; vgl. Semper, L.G. (1880). Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere.

263 Cuvier (1800; dt. 1809): 39.

264 Cuvier, G. (1817). Le règne animal, 4 Bde.: I, 6.

265 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 206.

266 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 107.

267 Darwin (1859): 468.

268 Darwin, C. [1856-58]. Natural Selection (Charles Darwin's Natural Selection, ed. R.C. Stauffer, Cambridge 1975): 219.

269 Darwin (1859/72): 186.

270 Strickland, H.E. (1840). Observations upon the affi-

nities and analogies of organized beings. Mag. Nat. Hist. 4, 219-226: 222.

271 Uexküll, J. von (1908). Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie. Rivista di Scienza „Scientia" 4, Anno II, N. VII, 72-86: 75.

272 Thienemann, A. & Kieffer, J.J. (1916). Schwedische Chironomiden. Arch. Hydrobiol. Suppl. 2, 483-553: 485.

273 Bacmeister, A. (1942). Beiträge zum allgemeinen ökologischen Begriffsapparat. Biologia Genralis 16, 476-492: 479.

274 Cotgrave, L. (1611). A Dictionarie of the French and English Tongue.

275 Hunter, J. [1786-87]. Lectures on the Principles of Surgery (Works, vol. 1, ed. J.F. Palmer, London 1835, 199-632): 214.

276 Bewick, T. (1797). History of British Birds, vol. 1: ix.

277 Ricklefs, R. (1973). Ecology: 792.

278 Abrams, P. (1992). Resource. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 282-285: 282.

279 Tilman, G.D. (1982). Resource Competition and Community Structure: 11.

280 Wiens, J.A. (1984). Resource systems, populations and communities. In: Price, P.W., Slobodchikoff, C.N. & Gaud, W.S. (eds.). New Ecology, 397-436: 401.

281 Ehrlich, P.R. & Roughgarden, J. (1987). The Science of Ecology: 7.

282 Vgl. Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, E. (1986/90). Ecology: 79.

283 Andrewartha, H.G. & Browning, T.O. (1961). An analysis of the idea of "resources" in animal ecology. J. theor. Biol. 1, 83-97.

284 MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Amer. Nat. 101, 377-385: 379.

285 Vgl. auch Haigh, J. & Maynard Smith, J. (1972). Can there be more predators than prey? Theor. Pop. Biol. 3, 290-299.

286 Abrams (1992): 284f.

287 Manyard Smith, J. (1974). Models in Ecology; Abrams, P. (1988). How should resources be counted? Theor. Pop. Biol. 33, 226-242.

288 Nachweise für Tab. 287: Fichte, J.G. (1794-99). Die Einrichtung der lebendigen Wesen. In: Zu Platners „Philosophischen Aphorismen". Vorlesungen über Logik und Metaphysik (AA, Nachgelassene Schriften, Bd. 4, 268-278): 272; Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, 2 Bde.: II, 125; Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte, Bd. 1: 17; Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 469; Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3: 235; Lotze, H. (1856). Mikrokosmos. Ideen zur Naturgeschichte und Geschichte der Menschheit, Bd. 1: 148; Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 154; Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 196; Haldane, J.S. (1913). Mechanism, Life and Personality: 80; Scheler, M. (1923-24). Das Wesen des Todes (Schriften aus dem Nachlass, Bd. 3. Philosophische Anthropologie, hg. v. M.S. Frings, Bonn 1987, 253-337): 260; Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 194; Canguilhem, G. (1947). Le vivant et son milieu. In: ders. (1952/80). La connaissance de la vie, 129-154: 144; Friederichs, K. (1950). Umwelt als Stufenbegriff und als Wirklichkeit. Stud. Gen. 3, 70-74: 73; vgl. auch schon ders. (1927). Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. Naturwiss. 15, 153-157; 182-186: 186; Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 527f.; Ashby, W.R. (1952/60). Design for a Brain. The Origin of Adaptive Behaviour: 40; Pawelzig, G. (1963). Einige Bemerkungen zum Begriff der Umwelt. Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe 12, 453-457: 454; Jonas, H. (1966). The Phenomenon of Life. Toward a Philosophical Biology (dt. Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994): 85; Miller, J.G. (1971). The nature of living systems (in: Händle, F. & Jensen, S. (Hg.) (1974). Systemtheorie und Systemtechnik, 62-86): 73; Uexküll, T. von (1987). Die Wissenschaft von dem Lebendigen. Perspektiven der Philosophie 13, 451-461: 457; Meyer-Abich, K.M. (1997). Praktische Naturphilosophie. Erinnerung an einen vergessenen Traum: 352; Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (2001). Darwinism and developmental systems. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). Cycles of Contingency, 195-218: 207.

289 Fichte, J.G. (1794-99). Die Einrichtung der lebendigen Wesen. In: Zu Platners „Philosophischen Aphorismen". Vorlesungen über Logik und Metaphysik (AA, Nachgelassene Schriften Bd. 4, 268-278): 272.

290 Fichte, J.G. (1800). Sätze zur Erläuterung des Wesens der Thiere (AA, Nachgelassene Schriften, Bd. 5, 417-430): 425.

291 Fichte (1794-99); 271.

292 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele (AA, Bd. I, 6): 189; 257; ders. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 117.

293 Ähnlich wohl auch Lamarck; vgl. Hesse, P.G. (1943). Der Lebensbegriff bei den Klassikern der Naturforschung. Seine Entwicklung bei 60 Denkern und Forschern bis zur Goethezeit: 78.

294 Comte, A. (1838). La philosophie chimique et la philosophie biologique. In: Cours de philosophie positive, Bd. 3: 234f.

295 a.a.O.: 235.

296 ebd.

297 a.a.O.: 236.

298 Haldane, J.S. (1884). Life and mechanism. Mind 9, 27-47: 32f.

299 a.a.O.: 46.

300 a.a.O.: 34.

301 Haldane, J.S. (1913). Mechanism, Life and Personality: 80.

302 Haldane, J.S. (1935). The Philosophy of a Biologist (dt. Die Philosophie eines Biologen, Jena 1936): 55.

303 Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment (dt. Die Umwelt des Lebens. Eine physikalisch-chemische Untersuchung über die Eignung des Anorganischen für die Bedürfnisse des Organischen, Wiesbaden 1914): 68.
304 Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment: 132.
305 Henderson (1913; dt. 1914): 150.
306 Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 196.
307 Uexküll, J. von (1927). Definition des Lebens und des Organismus. In: Bethe, A., Bergmann, G. von, Embden, G. & Ellinger, A. (Hg.). Handbuch der Normalen und Pathologischen Physiologie, Bd. 1, 1-25: 21.
308 Uexküll, T. von (1987). Die Wissenschaft vom Lebendigen. Perspektiven der Philosophie 13, 451-461: 457.
309 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 194.
310 a.a.O.: 233.
311 Thienemann, A. (1925). Der See als Lebenseinheit. Naturwiss. 13, 589-600: 597; ders. (1941). Vom Wesen der Ökologie. Biologia Generalis 15, 312-331: 325.
312 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 525.
313 ebd.
314 ebd.
315 a.a.O.: 526.
316 Pawelzig, G. (1963). Einige Bemerkungen zum Begriff der Umwelt. Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin Math.-Nat. R. 12, 453-457: 454.
317 Lewontin, R.C. (1982). Organism and environment. In: Plotkin, H.C. (ed.). Learning, Development, and Culture, 151-170: 163; Levins, R. & Lewontin, R.C. (1985). The Dialectical Biologist; vgl. Asma, T.S. (1996). Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science: 156.
318 Lewontin (1982): 160; vgl. ders. (1983). The organism as the subject and object of evolution. Scientia 118, 65-82.
319 Bock, W. & Wahlert, G. von (1965). Adaptation and the form-function complex. Evolution 19, 269-299: 280.
320 a.a.O.: 281.
321 Wuketits, F.M. (1985). Die systemtheoretische Innovation der Evolutionslehre. In: Ott, J.A., Wagner, G.P. & Wuketits, F.M. (Hg.). Evolution, Ordnung und Erkenntnis, 69-81: 78.
322 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 192.
323 Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (2001). Darwinism and developmental systems. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). Cycles of Contingency, 195-218: 207; vgl. dies. (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. J. Philos. 91, 277-304: 300.
324 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution: 6; Wuketits (1985): 78.
325 Schwerdtfeger, F. (1963). Ökologie der Tiere, Bd. 1. Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt: 23; vgl. 2. Aufl. 1977: 22.
326 Lloyd Morgan, C. (1892). Variation. Chamber's Encyclopædia, vol. 10, 427-429: 428.
327 Clark, J.M. (1915). The concept of value: a rejoinder. Quart. J. Econom. 29, 709-723: 711.
328 Bernard, L.L. (1924). Instinct. A Study in Social Psychology: 31.
329 Hooton, E.A. (1937). Apes, Men, and Morons: 249.
330 a.a.O.: 251.
331 Hubbs, C.L. (1940). Speciaton of fishes. Amer. Nat. 74, 198-211: 203; vgl. Egler, F.E. (1947). Arid southeast Oahu vegetation, Hawaii. Ecol. Monogr. 17, 383-435: 394.
332 Gould, S.J. (1980). The Panda's Thumb: 81.
333 Platon, Protagoras 321a.
334 Aristoteles, De part. anim. 694 b; 646b.
335 Poseidonios 3, 9; vgl. Capelle, W. (1937). Poseidonius, der Entdecker der „nordischen" Völker. Geistige Arbeit 4(11), 7-9: 9; Mühlmann, W.E. (1938). Methodik der Völkerkunde: 13.
336 Livius, Ab urbe condita 38, 17.
337 Al-Ǧāhiz (um 850). Kitab al-Hayawan (Beirut 1969): III, 71.
338 Avicenna (11. Jh.). [Canticum de medicina]. In: Opitz, K. (Übers.) (1939). Avicenna, Das Lehrgedicht über die Heilkunde. Quellen und Studien zur Geschichte der Naturwissenschaften und der Medizin, Bd. 7, Heft 2/3, 150-220: 162, Vers 50f.
339 Ibn-Haldūn (1377). Muqaddima (übers. F. Rosenthal, 3 Bde., Princeton 1958): I, 171; vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 120.
340 Buffon, G.L.L. (1766). De la dégéneration des animaux (Œuvres complètes, Bd. IV, Paris 1868, 127-144): 132; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 335.
341 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 54f.
342 Humboldt, A. von (1807). Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer.
343 Lyell, C. (1830-33). Principles of Geology, 3 vols.: I, 146f.
344 Candolle, A.P. de (1820). Essai élémentaire de géographie botanique: 44.
345 Geoffroy St. Hilaire, É. (1833). Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes des animales. Mém. Acad. Sci. Paris 12, 63-92; vgl. Bowler, P. (1976). Fossils and Progress: 27.
346 Carpenter, W.B. (1839/41). Principles of General and Comparative Physiology.
347 Agassiz, L. (1859). Essay on Classification: 22.
348 Ospovat, D. (1978). Perfect adaptation and teleological explanation: approaches to the problem of the history of life in the mid-nineteenth century. Stud. Hist. Biol. 2, 33-56: 44.
349 Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844 (Works, vol. 10, London 1986): 15.
350 Vgl. Ospovat, D. (1981). The Development of Darwin's Theory. Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1839-59: 82ff.
351 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 354.
352 Darwin, C. [1862]. [Brief an J.D. Hooker vom 18.

März 1862] (The Correspondence of Charles Darwin, vol. 10, Cambridge 1997, 122-123): 123; vgl. Winther, R.G. (2000). Darwin on variation and heredity. J. Hist. Biol. 33, 425-455.

353 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 255.

354 Vgl. Gould, S.J. (1980). The Panda's Thumb: 81.

355 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 206.

356 ebd.

357 Spencer, H. (1864/98). The Principles of Biology, vol. 1: 99.

358 Vgl. Weingarten, M. (1992). Organismuslehre und Evolutionstheorie: 118; 125.

359 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 33.

360 a.a.O.: 47.

361 Weismann, A. (1876). Über die mechanische Auffassung der Natur. In: ders., Studien zur Descendenz-Theorie, Bd. 2, 275-330: 306f.

362 a.a.O.: 307.

363 a.a.O.: 310.

364 a.a.O.: 311; vgl. Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie: 57.

365 Weismann (1876): 303.

366 a.a.O.: 307.

367 a.a.O.: 311.

368 a.a.O.: 317.

369 Vgl. Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 658.

370 Goebel, K. (1898/1928). Organographie der Pflanzen, 1. Teil. Allgemeine Organographie: 43.

371 Baer, K.E. von (1876). Ueber Darwins Lehre (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, 235-480): 435.

372 Hutchinson, G.E. (1961). The paradox of the plancton. Amer. Nat. 95, 137-145.

373 Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung: 15.

374 Goodwin, B.C. (1982). Development and evolution. J. theor. Biol. 97, 43-55; O'Grady, R.T. (1984). Evolutionary theory and teleology. J. theor. Biol. 107, 563-578: 566.

375 O'Grady (1984): 573.

376 Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution?

377 Vgl. Hoffmeyer, J. & Emmeche, C. (1991). Code-duality and the semiotics of nature. In: Anderson, M. & Merrell, F. (eds.). On Semiotic Modeling, 117-166.

378 Ayala, F.J. (1970). Teleological explanations in evolutionary biology. Philos. Sci. 37, 1-15: 4.

379 El-Hani, C.N. & Emmeche, C. (2000). On some theoretical grounds for an organism-centered biology: property emergence, supervenience, and downward causation. Theor. Biosci. 119, 234-275: 235.

380 Goethe, J.W. von, Maximen und Reflexionen (HA, Bd. 12, Nr. 29): 369.

Literatur

Canguilhem, G. (1947). Le vivant et son milieu. In: ders. (1952/80). La connaissance de la vie, 129-154.

Spitzer, L. (1948). Milieu and ambiance (Essays in Historical Semantics, 179-316).

Galzigna, M. (1979). L'organismo vivente e il suo ambiente: nascita di un rapporto. Riv. Crit. Stor. Filos. 34, 134-161.

Trepl, L. (1992). Zur Geschichte des Umweltbegriffs. Naturwiss. 79, 386-392.

Langthaler, R. (1992). Organismus und Umwelt. Die biologische Umweltlehre im Spiegel traditioneller Naturphilosophie.

Müller, G.H. (2001). Umwelt. Hist. Wb. Philos., Bd. 11, 99-105.

Urzeugung

Das Wort ›Urzeugung‹ ist offenbar jünger als ›Urerzeugung‹, das J.G. Herder 1774 verwendet, allerdings nicht im biologischen Kontext, sondern im Zusammenhang von Überlegungen zur Mythologie (»wir haben in der Aegyptischen Mythologie diese Urerzeugung durch Liebe und Begierde«).[1] Später wird ›Urerzeugung‹ aber auch in biologischer Bedeutung gebraucht (Stroth 1782: »Urerzeugung aller lebendigen Geschöpfe«).[2] Als biologischen Terminus für eine besondere Entstehungsweise von Organismen erscheint das Wort ›Urzeugung‹ in den 1820er Jahren. In allgemeiner biologischer Verwendung wird es beiläufig 1823 von C.F. von Heusinger verwendet (»Feuchtigkeit [ist] die Bedingung aller Urzeugung (Infusorienbildung)«).[3] Ausdrücklich als biologischen Terminus führt K.F. Burdach den Ausdruck 1826 ein, und zwar in einer Einteilung verschiedener Arten der Entstehung und ↑Fortpflanzung von Lebewesen. Die »Urzeugung« ist für ihn dabei der Vorgang, in dem »ursprünglich das Leben auf Erden hervor[tritt]«.[4] Die Urzeugung sei außerdem die für die »Infusorien« (↑Einzeller) charakteristische Fortpflanzungsweise: »der beharrliche Typus der Zeugung der unvollkommensten organischen Wesen, in welchem die Besonderheit und Individualität am geringsten, die Gemeinartigkeit und Einzelnheit am größten ist«.[5] – Nicht unmittelbar auf die Entstehung von Organismen, sondern vielmehr von Krankheiten wird der Ausdruck ›Urzeugung‹ auch schon vor Burdach bezogen: N.H. Julius schreibt 1824, der Pockenerreger sei nicht allein »durch Ansteckung«, sondern auch »durch Urzeugung« wieder aufgetreten.[6] Ebenso vermutet Kieser 1825, die Krankheit der Kinderblattern sei nicht »durch Ansteckung«, sondern »durch Urzeugung« wieder erschienen.[7]

In der terminologischen Bedeutung, die Burdach dem Ausdruck gibt, etabliert er sich in der Mitte des 19. Jahrhunderts. Das Wort erscheint u.a. 1841-42 bei F.W.J. Schelling[8], 1844 bei C.T. von Siebold[9], 1845 bei J. Vogel[10], 1848 bei M.J. Schleiden[11], 1855 bei L. Büchner[12] und 1864 bei K.E. von Baer[13]. Eine weite Verbreitung findet es am Ende des Jahrhunderts, u.a. durch die vielgelesenen Schriften E. Haeckels[14] und E. von Hartmanns[15].

Alternative Bezeichnungen

Die Fachtermini, die bis zur Etablierung des deutschen Wortes allgemein verbreitet sind und bereits von Albertus Magnus, Thomas von Aquin und William von Ockham verwendet werden, lauten ***generatio aequivoca***[16] oder ***generatio spontanea***[17] – das letztere taucht auch bereits in einem Text auf, der wahrscheinlich aus dem 9. Jahrhundert stammt und möglicherweise auf Beda Venerabilis zurückgeht[18]. Albertus Magnus unterscheidet für Pflanzen allgemein zwischen einer Entstehung aus Samen (»ex seminibus«), aus Wurzeln (»ex radicibus«) und von selbst (»sua sponte«).[19] Nach Thomas von Aquin liegt eine spontane Zeugung bei Organismen vor, die ohne Samen aus der Erde hervorgehen (»producuntur ex terra sine semine«), also quasi spontan geboren werden (»quasi sponti nasci«).[20] Direkt übernommen wird die Bezeichnung als »spontaneous generation« ins Englische, so 1665 von R. Hooke[21], 1713 von W. Derham[22] und 1859 von C. Darwin[23]. I. Kant definiert die spontane Generation 1790 als »die Erzeugung eines organisirten Wesens durch die Mechanik der rohen unorganisirten Materie«.[24]

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts wird das angenommene Phänomen der Urzeugung unter verschiedenen Titeln diskutiert. F.A. Pouchet spricht 1859 von der ***Heterogenie***.[25] E. Haeckel bezeichnet 1866 die Urzeugung als ***Archigonie*** und stellt sie der Elternzeugung oder *Tokogonie* (↑Entwicklung) gegenüber.[26] Er unterscheidet eine Urzeugung aus anorganischen Verbindungen (***Autogonie***) von einer solchen aus organischen Vorläuferverbindungen (***Plasmogonie***). Die Hypothese der Autogonie oder »Selbstzeugung«, die Haeckel für unentbehrlich hält, behauptet in seinen Worten, »dass die äusserst einfachen und vollkommen homogenen, structurlosen Organismen (Moneren), welche wir uns als die Stammformen aller übrigen, durch Differenzirung daraus hervorgegangenen zu betrachten haben, unmittelbar aus dem Zusammentritt von Stoffen der anorganischen Natur in ähnlicher Weise sich in einer Flüssigkeit gebildet haben, wie es bei der Bildung von Krystallen in der Mutterlauge der Fall ist«.[27] Haeckel nimmt für jeden »Stamm« der Organismen eine getrennte Urzeugung an. Jeden Stamm will er

Die Urzeugung ist die Entstehung eines Organismus aus bloßer Materie und nicht aus anderen Organismen, insbesondere unter natürlichen Bedingungen.

Generatio aequivoca (Thomas von Aquin 1259-64) *608*
Generatio spontanea (Thomas von Aquin ca. 1269) *608*
Urzeugung (von Heusinger 1823) *608*
Heterogenie (Pouchet 1859) *608*
Biogenese (Haughton 1860) *609*
Archigonie (Haeckel 1866) *608*
Autogonie (Haeckel 1866) *608*
Plasmogonie (Haeckel 1866) *608*
Abiogenese (Huxley 1870) *609*
Biopoese (Pirie 1953) *609*
Ursuppe (Haas 1959) *615*

zurückführen auf eine Stammform, ein »autogenes Urwesen«, das vorzustellen sei als »ein vollkommen structurloses und homogenes Moner«.[28] In der ersten Auflage der ›Natürlichen Schöpfungsgeschichte‹ von 1868 stellt er dies in einer Abbildung dar, die allerdings in den späteren Auflagen des Werks nicht mehr erscheint (↑Phylogenese: Abb. 391). Während nach der Meinung Haeckels einige Stämme auf dem Stadium des Moners stehen geblieben sind, haben sich andere zu mehrzelligen Organismen entwickelt.

Ein weiterer Terminus zur Bezeichnung der Urzeugung lautet ›Abiogenese‹. T.H. Huxley bezeichnet 1870 die Hypothese, dass Lebewesen nur aus anderen entstehen (»that living matter always arises by the agency of pre-existing living matter«) als ***Biogenese*** (»biogenesis«) und deren Negation als ***Abiogenese***.[29] Den Ausdruck ›Biogenese‹ verwendet φίλονους (ein Pseudonym des Geologen S. Haughton) bereits 1860.[30] In dieser frühen Verwendung wird ›Biogenese‹ als Synonym zu ›Evolution‹ gebraucht: Es bezeichnet den Prozess der Entstehung von Organismen einer Art aus solchen einer anderen Art (z.B. gemäß Buffon: »the derivation of all mammal forms by degradation, from fifteen primary and perfect types, and nine special or isolated species«[31]; vgl. Brande & Cox 1865: »Biogenesis […]. A word used by Zoologists to define the science which speculates upon the mode by which new species have been introduced on this planet«[32]). Die Theorie der Abiogenese oder *heterogenen Evolution*, d.h. die Annahme einer wiederholt erfolgenden Entstehung von Lebewesen aus toter Materie, hat zu Huxleys Zeit eine weite Verbreitung. H.C. Bastian hält 1870 u.a. die Amöben für zu einfache Organismen für eine lange Evolutionsgeschichte; sie hätten daher erst eine relativ kurze Evolutionsgeschichte hinter sich.[33]

Kritisiert wird der Ausdruck ›Abiogenese‹ 1953 von N.W. Pirie: ›Genese‹ beziehe sich aufgrund seiner häufigen Verwendung zur Bezeichnung von Prozessen der Fortpflanzung bei Pflanzen und Tieren eher auf die Erzeugung von Gleichem (»the making of like by like«) als auf die Entstehung von etwas vollkommen Neuem. Für diese vollkommene Neuerschaffung von Leben (»the making of life *de novo*«) schlägt Pirie den Ausdruck ***Biopoese*** (»biopoesis«) vor[34] (philologisch korrekt wäre ›Biopoiese‹).

Antike

Antike Autoren nehmen eine Urzeugung auch weit differenzierter, makroskopisch sichtbarer Organismen an. Im alten Ägypten war z.B. die Urzeugung von Fröschen eine etablierte Auffassung. Motiviert wurde diese Sicht durch das massenhafte Auftreten von Fröschen nach dem jährlichen Zurückweichen des Überschwemmungswassers des Nil. Die Vorstellung der Entstehung von Fröschen aus dem Nilschlamm macht den Frosch zu einem allgemeinen Symbol der Wiederbelebung Verstorbener, also der Auferstehung; Froschskulpturen waren daher beliebte Grabbeigaben und Amulette.[35]

In der griechischen Kultur ist die Annahme einer Urzeugung seit den Vorsokratikern verbreitet und wird u.a. von Anaximander, Xenophanes, Anaxagoras und Demokrit vertreten.[36] Weit ausgearbeitet und besonders bekannt sind die Vorstellungen von Empedokles, nach denen sich die Körperteile von hoch entwickelten Lebewesen (Wirbeltieren) spontan aus der Erde unter Einfluss von Wasser und Wärme bildeten und anschließend durch Kräfte der Anziehung und Abstoßung zusammenfanden.[37] Die vorsokratischen Theorien der Urzeugung beziehen sich auf die uranfängliche Entstehung von Lebewesen, nicht aber auf die bis in die Gegenwart wiederkehrende Entstehung von Lebewesen aus unbelebten Substraten.

Diese letztere Form der Urzeugung bildet aber den Gegenstand von Überlegungen bei Aristoteles. Im Gegensatz zu den Vorsokratikern spielt die erste Entstehung des Lebens in Aristoteles' Naturlehre keine Rolle und kann keine Rolle spielen, weil Aristoteles von einem immerwährenden Kosmos ausgeht.[38] Aristoteles beschäftigt sich also mit der wiederholten Entstehung von Lebewesen einer Art aus dem Anorganischen. Er hält dabei die spontane Entstehung von kleinen Lebewesen für wahrscheinlicher als von großen Lebewesen: »Denn von einem kleineren (Lebewesen) ist auch der Ursprung kleiner«.[39] Für Aristoteles ist das Entstehungsprinzip der Neubildung von Organismen in dem Ort und Stoff ihres Ursprungs gegeben.[40] Die Fäulnis des Stoffes begünstige die Erzeugung »von selbst« (»γένεσις αὐτόματος«[41]), sei aber andererseits auch das Produkt der Reifung der Lebewesen.[42] Außer für Pflanzen und alle Schalentiere[43], die sich wie die Pflanzen in ihrem erwachsenen Stadium nicht fortbewegen, nimmt Aristoteles eine Urzeugung auch für einige Bluttiere, wie Flussfische und Aale, an.[44] Spontan entstehen können nach Aristoteles außerdem viele Insekten, besonders solche, die scheinbar spontan auf einem Substrat erscheinen, wie z.B. Flöhe, Läuse, Wanzen und Mücken. Weil Aristoteles eine Urzeugung von Pflanzen und Tieren postuliert, sieht er sich gezwungen, das Lebensprinzip auch im Bereich des Anorganischen zu verwurzeln: Er bemerkt ausdrücklich, auch in der Erde und im Wasser sei Pneuma und psychische Wärme, »so dass in gewisser Weise alles voller Seele ist«.[45] Aufgrund der Entstehung dieser Lebewesen aus dem

Anorganischen kann die Seele nicht der Grund für ihre Bildung sein. Als Lebewesen müssen zwar auch diese Wesen von Aristoteles als individuelle substanzielle Formen angesehen werden, die über eine Seele verfügen. Der Substanzcharakter der spontan entstehenden Lebewesen und damit die Seele als ihr Einheitsprinzip scheinen sich bei ihnen aber direkt aus ihrer materiellen Natur zu ergeben.[46] Die Seele wird damit zu einer Resultierenden der materiellen Organisation oder diese ↑Organisation selbst. In einem Spannungsverhältnis steht die Annahme einer Urzeugung außerdem zur aristotelischen Auffassung von der Konstanz der Arten, die sich aus dem ewigen Kreislauf der Fortpflanzung ergibt (↑Phylogenese).[47]

Skeptischer als Aristoteles steht Theophrast der Urzeugung gegenüber, wenn er sie auch an keiner Stelle ganz verwirft.[48] Gegen die vorschnelle Annahme einer Urzeugung von Pflanzen spricht es nach Theophrast, dass die Samen v.a. bei kleinen Pflanzen häufig unsichtbar sind und ihre Natur außerdem nicht genau bekannt sei.[49] Im Gegensatz zu Aristoteles' Standpunkt in Bezug auf Tiere[50] nimmt Theophrast die Möglichkeit einer Spontanentstehung auch solcher Pflanzen an, die normalerweise aus ihresgleichen hervorgehen.[51]

Mittelalter

Die Urzeugung der vierfüßigen Bluttiere und des Menschen, die Aristoteles diskutiert, aber verwirft, wird ausdrücklich von Ibn Sina (Avicenna) und anderen islamischen Gelehrten behauptet, von anderen, darunter Ibn Ruschd (Averroes) bestritten.[52] Auch das christlich geprägte Mittelalter nimmt von der Vorstellung einer fortgesetzten Urzeugung keinen Abstand. Augustinus diskutiert sie z.B. anlässlich der Frage, für welche Tiere eine Aufnahme in Noahs Arche nicht notwendig gewesen sei: Zu einigen Tieren bemerkt er, sie könnten »aus allerlei Dingen ohne Begattung so entstehen« (»de quibusque rebus sine concubitu ita nascuntur«).[53] Neben der Entstehung durch göttliche Schöpfung können Organismen demnach also auch durch Spontanerzeugung aus der Erde entstehen. Nicht nur unmittelbar durch Gott, sondern auch vermittelt über die Erde, der von Gott die Kraft dazu verliehen wurde, können Organismen nach Überzeugung der christlichen Gelehrten gebildet werden. Der Mensch bleibt davon allerdings ausdrücklich ausgenommen; er könne nicht allein aus der Kraft der Himmelskörper gezeugt werden, wie Thomas von Aquin gegen Avicenna einwendet.[54]

Nach dem »technomorphen« Modell der Zeugung, das Thomas von Aquin entwickelt, stellt jeder Zeugungsakt eigentlich eine Urzeugung dar.[55] Denn, anders als nach dem späteren Verständnis, liegt eine eigentliche Erzeugung (»generatio«) nach Thomas nur dann vor, wenn eine lebendige Substanz, d.h. ein Lebewesen, eine andere lebendige Substanz aus einem Teil von sich erzeugt, der selbst nicht lebendig ist (beim Menschen das Gebärmutterblut). Die Erzeugung geht also immer von einer nicht belebten Substanz aus, der durch die Zeugung Leben verliehen wird (↑Fortpflanzung: Abb. 142).

Dreifache Widerlegung der Urzeugungstheorien

Die Historiografie der Urzeugungslehren hat herausgearbeitet, dass die Theorie der Urzeugung gleich dreimal in der Geschichte der Biologie widerlegt wurde: jeweils am Ende des 17., 18. und 19. Jahrhunderts.[56] Die Widerlegungen beziehen sich jedes Mal auf kleinere Organismen: von den Insekten über die Einzeller zu den Bakterien, und sie sind verbunden mit den drei Namen Redi, Spallanzani und Pasteur. Gemeinsam ist den drei Widerlegungsversuchen auch, dass ihnen Ansätze einer Wiederbelebung der Urzeugungslehre folgen.

Bis in die Frühe Neuzeit stellt die Urzeugung eine als selbstverständlich angesehene Möglichkeit der Entstehung von Lebewesen dar. Nach R. Descartes bedarf es nur weniger Faktoren, damit Insekten und andere Tiere spontan gebildet werden (»sponte formari«; »pauca requirantur ad animal faciendum«).[57] Weil im Rahmen von Descartes' mechanistischer Theorie zur Erklärung nicht-menschlicher Lebewesen keine besonderen außerphysikalischen Prinzipien und Kräfte angenommen werden müssen, folgt für ihn konsequent auch die Bildung der Tiere aus den Gesetzen der Mechanik und Chemie (↑Tier).

Eine entscheidende Wende in der Beurteilung der Möglichkeit einer Urzeugung bringen erst die mikroskopischen Befunde zur Anatomie von Insekten und kleinerer Organismen, wie sie seit Mitte des 17. Jahrhunderts vorliegen. Die mikroskopischen Untersuchungen erweisen nämlich die universelle Verbreitung von Fortpflanzungsorganen bei allen untersuchten Lebensformen: Das Vorkommen von Fortpflanzungsorganen ist aber nur dort sinnvoll, wo eine Urzeugung nicht regelmäßig stattfindet. Zusätzlich zu diesen empirischen Befunden werden religiöse Gründe gegen die Urzeugung ins Feld geführt.[58] In den 1660er und 1670er Jahren attackiert J. Swammerdam die Annahme einer *generatio spontanea* als gottlose Haltung von Heiden, weil durch sie die göttliche Abkunft der Lebewesen bezweifelt werde. Weil sein Hauptwerk[59] erst spät publiziert wird, erhält er allerdings anfangs nur eine begrenzte Resonanz. Experimentell kann F. Redi 1668 nachweisen, dass auch

Fliegenmaden, von denen bis dahin oft eine spontane Entstehung angenommen wurde, sich aus Eiern bilden.[60] Im Titelkupfer von W. Harveys Werk über die Zeugung der Tiere (1651) (und nicht bei F. Redi, wie manchmal behauptet[61]) ist die Ablehnung der Urzeugung in dem allgemeinen Diktum *Ex ovo omnia* formuliert (s.u.).

Spontane und äquivoke Zeugung

Zwischen spontaner und äquivoker Zeugung wird seit der Frühen Neuzeit nicht selten differenziert.[62] So wendet sich Redi mit seinen Versuchen allein gegen eine *generatio spontanea*, eine *generatio aequivoca*, d.h. die Erzeugung eines Organismus durch artfremde Eltern, schließt er dagegen nicht aus. Die aus Gallen auf Pflanzen schlüpfenden Insekten hält Redi für einen solchen Fall einer *generatio aequivoca*. ›Spontan‹ (»spuntano«) ist die Erzeugung der Gallen für Redi jedoch nicht, weil sie in konstanter und determinierter Weise erfolge (»tutte le gallozzole nascon sempre constantemente in una determinata parte de rami«).[63] M. Malpighi zeigt allerdings schon 1675, dass die Pflanzengallen Tumore darstellen, die von befruchteten Insekteneiern ausgehen.[64] Und bereits von seinen Zeitgenossen werden Redis Ergebnisse manchmal so verstanden, dass sie auch eine äquivoke Zeugung ausschließen. So heißt es 1691 bei J. Ray: »there is no such Thing in Nature, as Æquivocal or Spontaneous Generation, but [...] all Animals [...] are generated by Animal Parents of the same Species with themselves«[65].

Die Gleichsetzung von spontaner und äquivoker Zeugung findet sich v.a. bei solchen Wissenschaftlern, die beide Formen ablehnen. Sie werden aber von anderen sehr wohl unterschieden, und beide Formen werden verteidigt. Die äquivoke Generation wird dabei als ein rein biologischer Fall verstanden, bei dem ein Organismus von Eltern gezeugt wird, die einer anderen Art angehören. Eine spontane Generation betrifft dagegen eine Zeugung, die einen Übergang vom Belebtem zum Unbelebten einschließt – sie bildet damit die eigentliche Form der Urzeugung. Im 17. und 18. Jahrhundert wird sie vielfach für Insekten und Einzeller vertreten, und zwar mit dem Argument, dass auch die spontane Zeugung durchaus nicht naturwidrig sei, sondern im Gegenteil regelmäßig und nach Naturgesetzen erfolge: Bei entsprechender Mischung von anorganischen (oder zumindest rein pflanzlichen) Materialien bildeten sich in einem Substrat regelmäßig Lebewesen. Die Bezeichnung ›äquivok‹ wird aufgrund dieser Regelmäßigkeit daher bereits im 17. Jahrhundert vielfach abgelehnt.[66] Die Entstehung von Lebewesen aus anorganischem Substrat wird als keinesfalls akzidentell und äquivok wahrgenommen, sondern vielmehr als direkt beobachtbar und gesetzesmäßig. Der Hauptvertreter der Urzeugungslehren Mitte des 18. Jahrhunderts, J. Needham, hebt diese Regelmäßigkeit des Phänomens ausdrücklich hervor und betont, dass die spontane Zeugung auf eine für jede Art konstante »vegetative Kraft« zurückgehe, die es gerade verhindere, dass die Zeugung »äquivok« sei.[67]

Weltanschauliche Auseinandersetzungen

Die Bekämpfung der Vorstellung einer Urzeugung im 17. und frühen 18. Jahrhundert weitet sich zu einer weltanschaulichen »Kampagne« aus, der sich viele frühe Biologen anschließen. Darunter befinden sich gerade solche Experimentalbiologen wie A. van Leeuwenhoek, die aufgrund ihrer genauen Studien der Mikroorganismen diese analog zu den höheren Organismen verstehen. Ihre Komplexität und Funktionalität in Aufbau und Verhalten im Vergleich zu anorganischen Körpern machte ihre spontane Entstehung sehr unwahrscheinlich.[68]

Experimentelle Untersuchungen

Trotzdem findet die Theorie der Urzeugung auch noch im 18. Jahrhundert viele Anhänger. Als wichtiger Beleg für das wiederholte und im Versuch nachzuvollziehende Vorkommen der Urzeugung gilt lange das Auftreten von Mikroorganismen in Aufgüssen von Heu oder anderen organischen Substraten, selbst nachdem diese abgekocht wurden. Der erste, der Experimente zur Klärung der Frage nach der Urzeugung mittels der Sterilisierung von Heuaufgüssen durch Hitze durchführt, ist 1718 L. Joblot.[69] Seine Versuche ergeben, dass die Entstehung von Lebewesen in den Aufgüssen nur dann erfolgt, wenn diese nach dem Erhitzen nicht vollständig isoliert werden. Ohne Isolierung findet Joblot dagegen neues Leben in den Aufgüssen und schließt daraus, dass die gesamte Atmosphäre mit kleinen Lebenskeimen durchsetzt ist. Mitte des Jahrhunderts machen Needham und Buffon ähnliche gemeinsame Versuche zur Urzeugung in Paris. Im Unterschied zu Joblot legen die Autoren das Ergebnis ihrer Versuche so aus, dass eine spontane Entstehung von Lebewesen aus verwesender organischer Substanz möglich ist: Denn in den abgekochten und gegen die Umwelt abgeschlossenen Aufgüssen entwickelten sich nach einer Zeit Lebewesen.[70] Buffon erklärt das Auftauchen der Lebewesen im unbelebten Medium durch die Annahme von *organischen Molekülen* (»molécules organiques«), aus denen sich ein Organismus bildet und die auch nach dem Tod des Organismus fortexistieren. Als Substrat für den

Körper eines neuen Lebewesens stellen die organischen Moleküle die Elemente des Lebens dar, die durch die belebte und unbelebte Natur zirkulieren (↑Leben; Tod).

Wenige Jahre nach ihrer Durchführung kritisiert C. de Bonnet die Versuche Buffons und Needhams mit der Vermutung, die Versuchsgefäße seien nicht wirklich undurchlässig für die Mikroorganismen gewesen, so dass sie nach dem Abkochen über die Luft in die Proben gelangt sein könnten. L. Spallanzani gelingt es 1765 zu zeigen, dass in Proben, die »Animalkulen« enthielten, nach dem Erhitzen und Zulöten des Gefäßes keine neuen Organismen entstehen.[71] Außerdem kann er die Vermehrung der kleinen Organismen durch Fortpflanzung beobachten und genau beschreiben. Allerdings gilt die Frage nach der Möglichkeit einer Urzeugung damit noch nicht als endgültig beantwortet. So argumentiert Needham, die lange Erhitzung habe nicht nur die vorhandenen Lebewesen in den Versuchsgefäßen getötet, sondern auch die Luft so verändert, dass sie ungeeignet für die Erhaltung neu entstandenen Lebens geworden sei.[72]

Im Anschluss an die empirischen Untersuchungen Needhams und Buffons wird die Möglichkeit einer Urzeugung Mitte des 18. Jahrhunderts von zahlreichen Gelehrten vertreten. D. Diderot geht so weit, die Erzeugung des jeweils ersten Organismus einer Art auf einen Akt der Urzeugung zurückzuführen. Der dem zugrundeliegende Mechanismus besteht nach Diderot in einer Gärung. Diderot hält es 1769 nicht für ausgeschlossen, dass selbst Elefanten auf diese Weise entstehen (»L'éléphant cette masse énorme, organisée, le produit subit de la fermentation!«).[73]

Ablehnungen aus theoretischen Gründen

Aus theoretischen Gründen wird die Vorstellung von einer »ungleichartigen Zeugung (generatio aequivoca)« 1777 von J.N. Tetens abgelehnt. Nach Tetens kann sich Organisches immer nur aus zuvor bestehendem Organischem bilden. Die Annahme einer Urzeugung eines Organischen bedeute daher so viel wie »Ordnung soll aus Unordnung entstehen, Regelmäßigkeit aus Regellosigkeit, im Grunde, ein Etwas aus Nichts«.[74] Dies sei aber »ein Unding vor der Vernunft«. Tetens illustriert dies durch den Vergleich des Organismus mit einer Maschine: Zwar könne auch eine Maschine aus Teilen gebildet werden, die für sich keine Maschine seien, hier sei aber eine ordnende Hand, die selbst den Gesetzen der Organisation folge, am Werk. Allgemein kann er daher festhalten: »Organisation erfordert also entweder organische Ursachen, oder nach den Gesetzen der Organisation vereinigt wirkende Ursachen«.[75]

I. Kant schließt die Urzeugung als eine *generatio aequivoca* ganz aus. 1788 stellt er klar: »Ich meinerseits leite alle Organisation von organischen Wesen (durch Zeugung) ab«.[76] Kant verfolgt die Annäherung der Gattungen aber doch bis zur »rohen Materie« und räumt damit wohl die Möglichkeit der Bildung des Organischen aus dem Anorganischen (zumindest für die junge Erde) ein: »Als wenn aus der groben Materie allmahlig Pflanzen, aus diesen Thiere und endlich daraus der Mensch entsprungen sey mit allmahlichem Uebergange«.[77]

»Omne vivum ex vivo«

Gegen die Annahme einer Urzeugung wird bereits im 19. Jahrhundert das Prinzip *Omne vivum e(x) vivo* formuliert. Die wohl erste Verwendung dieser Formel findet sich 1805 bei L. Oken (»Omne Vivum e Vivo!«[78]); sie wird allerdings auch schon Swammerdam (1669) zugeschrieben[79]. Für Okens Auffassung gilt allerdings, dass er in seiner Naturphilosophie einen sehr weiten Begriff des ↑Lebens vertritt. Ausdrücklich formuliert er einige Jahre später: »Es gibt nichts Todtes in der Welt [...]. In der Welt ist alles lebendig«.[80] Später taucht die Formulierung 1851 bei A. Comte[81] sowie 1880 bei W. Preyer[82] auf. Bei Pasteur, auf den man den Satz immer wieder zurückführt, erscheint sie in den vielfach angegebenen Texten dagegen nicht.[83] Auch die auf V.I. Vernadskj zurückgehende Bezeichnung *Redisches Prinzip*[84] ist irreführend, weil sich der Wortlaut so bei Redi nicht findet (Redi hat aber versucht, experimentell die Urzeugung zu widerlegen).

Das Prinzip *Omne vivum e vivo* hat viele ähnlich lautende Vorläufer und Nachfolger (vgl. Tab. 289).[85] Am häufigsten zitiert wird seit der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Formel *Omnis cellula e cellula*. Sie findet sich angeblich bereits in den 1820er Jahren bei F.V. Raspail[86] – aber an den zitierten Stellen erscheint sie nicht[87]. Es ist wohl doch erst R. Virchow, der sie 1855 prägt (bei Virchow zunächst »a cellula«).[88]

Das sogenannte »Redische Prinzip« *Omne vivum e vivo* wird im 20. Jahrhundert verschieden eingeschätzt. G. Frey deutet es 1958 als »Hauptsatz der Evolutionstheorie« und stellt es neben die Hauptsätze der Physik und Chemie, z.B. den Energieerhaltungssatz.[89] Gegen den fundamentalen Charakter dieses Satzes spricht allerdings, dass das Leben auf der Erde wahrscheinlich einmal abiogen entstanden ist, und eine Evolutionstheorie auch mit einer fortgesetzten Urzeugung, also einer Verletzung von Redis Prinzip, möglich wäre.

Urzeugung und Evolution

Bei den Anhängern der darwinschen Evolutionstheorie ist die Annahme einer natürlichen Urzeugung von Anfang an umstritten. Im letzten Satz seines Hauptwerkes (ab der zweiten Auflage von 1860) führt sogar Darwin die Lebensvermögen der Organismen auf einen ursprünglichen göttlichen Atem zurück. Allerdings äußert Darwin in einem bekannten Brief an J. Hooker aus dem Jahr 1871 auch die Vermutung, eine erste Herstellung lebender Organismen (»first production of a living organism«) könne in einem warmen kleinen Tümpel (»some warm little pond«) erfolgt sein, der über die nötigen stofflichen und energetischen Voraussetzungen verfüge (»all sorts of ammonia and phosphoric salts, light heat, electricity, etc.«).[90]

Seit der wissenschaftlichen Anerkennung der Evolutionstheorie Darwins und der in ihr enthaltenen Transformationsvorstellung wird die Urzeugung als ein theoretisch notwendiges Element einer streng naturalistischen Theorie des Lebens interpretiert. C. von Nägeli führt 1884 aus: »Die Entstehung des Organischen aus dem Anorganischen ist in erster Linie nicht eine Frage der Erfahrung und des Experiments, sondern eine aus dem Gesetze der Erhaltung von Kraft und Stoff folgende Thatsache«.[91] Die Organismen müssten aus den anorganischen Stoffen entstanden sein, in die sie nach ihrem Tod auch wieder zerfallen, jede andere Vorstellung widerspreche einem naturwissenschaftlichen Ansatz: »Die Urzeugung leugnen heisst das Wunder verkünden«[92]. In ähnlicher Weise bemerkt A. Weismann wenig später, die Urzeugung stelle ein »logisches Postulat« dar: Weil das Organische »fortwährend ohne Rest« in das Anorganische aufgehe, sei es auch ursprünglich aus ihm hervorgegangen.[93] E. Haeckel hält bereits 1866 die Annahme einer Urzeugung im Sinne der Erzeugung von Lebewesen aus anorganischen Stoffen für eine »logische Notwendigkeit«.[94] Haeckel, Nägeli und andere Biologen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts gehen von einer fortwährenden Urzeugung bis in die Gegenwart aus. Bei Nägeli steht diese Auffassung in Zusammenhang mit seiner Überzeugung von dem Vorhandensein eines den Lebewesen immanenten »Vervollkommnungstriebs« (↑Fortschritt). Würden alle Organismen auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen, so argumentiert er, dann müssten sie alle ähnlich differenziert und komplex sein. Weil aber offensichtlich komplexe Formen gleichzeitig neben sehr einfachen bestehen, müsse eine fortgesetzte Urzeugung bis in die Gegenwart angenommen werden. Nägelis Theorie des Vervollkommnungstriebs impliziert also die These eines polyphyletischen Ursprungs des Lebens. Ähnliche Erwägungen äußert Haeckel in den 1860er Jahren: »Für die Annahme, daß wiederholt zu verschiedenen Zeiten Moneren durch Urzeugung entstanden sind, spricht vor Allem die Existenz der gegenwärtig noch lebenden Moneren«.[95] Die Grundzüge dieser Argumentation finden sich bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts bei J.B. de Lamarck (↑Lamarckismus: Abb. 266).

Die These von der Urzeugung der Protisten hat Ende des 19. Jahrhunderts aber auch ihre Gegner. W. Preyer schreibt 1878: »Alle lebenden Wesen haben lebende Vorfahren gehabt, auch alle Protisten«.[96] Bei Preyer ist diese Überzeugung allerdings an die Annahme geknüpft, dass es Lebewesen »zu allen Zei-

»omnia omnino animalia, etiam vivipara, atque hominem adeo ipsum ex ovo progigni« (Harvey 1651, Ex. 1)
»Ex ovo omnia« (Anonymus: Titelkupfer von Harvey 1651)
»les animaux n'estant jamais formés naturellement d'une masse non organique« (Leibniz 1705, 342)
»Omne vivum ex ovo« (Linné 1736, 15)
»Ich meinerseits leite alle Organisation von organischen Wesen (durch Zeugung) ab« (Kant 1788, 179)
»nur aus Organisation Organisation sich bildet« (Schelling 1797, 94)
»Omne Vivum e Vivo« (Oken 1805, 216)
»Omnis cellula a cellula« (Virchow 1855, 23)
»Omnis nucleus e nucleo« (von Ihering 1878, 43; Flemming 1880, 363; Strasburger 1880, 66)
»omne granulum e granulo« (Altmann 1886, 20)
»Omnis organisatio ex organisatione« (Weiss 1940, 46)
»there is no de novo formation of a membrane. […] Apparently the making of a membrane requires the presence of something like a ›primer‹ which in turn has to be a membrane« (Sitte 1980, 29)

Tab. 289. Die genetische Autonomie von Lebewesen und ihren Bestandteilen.

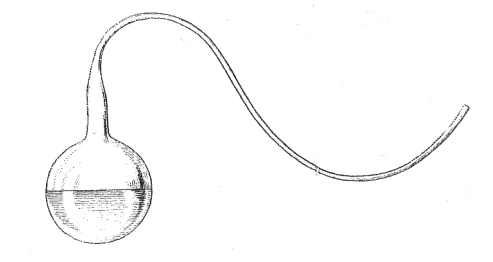


Abb. 545. Der Schwanenhalskolben – ein Versuchsgefäß zur Widerlegung von Theorien der Urzeugung (aus Pasteur, L. (1862). Mémoire sur les corpuscules organisés qui existent dans l'atmosphère. Examen de la doctrine des générations spontanées. Ann. sc. nat. 16, 5-96: Pl. 1, Fig. 25A).

ten«, also seit Beginn der Welt gegeben habe. Einen Übergang des Anorganischen in das Organische habe es auch nicht als einmaligen Akt gegeben. Diese radikale Ablehnung einer Urzeugung wird aber schon bald von keinem Wissenschaftler mehr geteilt, und die Überlegungen und Untersuchungen zum natürlichen »Ursprung des Lebens« entwickeln sich zu einem eigenen Forschungsfeld.

Widerlegung durch Pasteur und Tyndall

Weil selbst in abgekochten und verschlossenen Gefäßen immer wieder Mikroorganismen nachgewiesen werden können, bleibt die Vorstellung von einer bis in die Gegenwart anhaltenden Urzeugung bis in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts verbreitet. Erst die berühmten Schwanenhalskolben von H. Hoffmann und L. Pasteur mit über einer Flamme ausgezogenem Hals und einem Verschluss vor dem Abkochen ermöglichen einen wirklich sterilen Verschluss, durch den keine Organismen von außen eindringen können (vgl. Abb. 545).[97] 1862 versucht Pasteur in seiner Antwort auf eine Preisfrage der Pariser Akademie nach der Urzeugung nachzuweisen, »dass alle organisirten Gebilde [productions organisées] der Aufgüsse, welche vorher erhitzt wurden, ihr Entstehen den Körperchen verdanken, welche in der atmosphärischen Luft suspendirt sind«.[98] Fraglich ist allerdings, ob Pasteur wirklich die experimentelle Widerlegung der Hypothese der Urzeugung gelingt. Die Experimente der Anhänger der Urzeugungstheorie, z.B. diejenigen F.A. Pouchets, werden von Pasteur nie exakt repliziert, und es erscheint auch aus theoretischen Gründen schwierig, die *Unmöglichkeit* der Urzeugung wirklich zu belegen. Wichtiger als die Ergebnisse seiner tatsächlichen Experimente scheint für Pasteur seine grundsätzliche Überzeugung zu sein, nach der es eine Urzeugung nicht gibt.[99]

Als endgültig widerlegt gilt die Theorie von der Urzeugung durch die Versuche J. Tyndalls, dem es 1876 gelingt, den feinen Staub in der Luft über Licht sichtbar zu machen und zu zeigen, dass sich in Infusionen, die über Monate ohne Staub aus der Luft gehalten werden, keine Organismen bilden.[100]

Der Ursprung des Lebens

Hypothesen über das Erscheinen einer »ersten Zelle« auf der jungen Erde mit einer von der jetzigen ganz verschiedenen Atmosphäre stellt der Botaniker M.J. Schleiden 1863 in seinem Werk über ›Das Alter des Menschengeschlechts, die Entstehung der Arten und Stellung des Menschen in der Natur‹ auf.

Als Begründer der wissenschaftlichen Untersuchung des Ursprungs des Lebens auf der Erde gilt der russische Biologe A.I. Oparin. Oparins Ansatz ist von dem dialektischen Gesetz geleitet, dass qualitative Umschläge sich aus quantitativen Veränderungen ergeben. Leben stellt sich Oparin demgemäß als Ergebnis der sukzessiven Komplexitätssteigerung der Organisation der Materie vor. Er stellt 1924 die Hypothese auf, in einer sauerstoffarmen Uratmosphäre könnten organische Verbindungen durch die Energiezufuhr aus der ultravioletten Strahlung von der Sonne und durch Blitzentladungen gebildet werden.[101] Nach dem bekannten Modell Oparins vollzieht sich der erste Schritt der Lebensentstehung durch die Bildung eines abgeschlossenen physikalischen Raumes, in dem Reaktionen in gewisser Isolation von der Umgebung ablaufen können. Nach Oparin könnten die Koazervate einer Öl-Wasser-Mischung solche abgeschlossenen physikalischen Zellen bilden. Erst nach diesem physikalischen Schritt bildet sich in Oparins Modell über Proteine ein Stoffwechsel und schließlich über Nukleinsäuren die Replikation der Zellen heraus. Der Ursprung des Metabolismus ist bei Oparin also vom Ursprung der Replikation getrennt und geht diesem voraus.

Ähnliche Anschauungen äußert J.B.S. Haldane Ende der 1920er Jahre: Die ersten Lebewesen hält er für »große Moleküle« mit der Fähigkeit der Selbstreproduktion, die unter Einfluss der Sonnenstrahlung in einer heißen wässrigen Suppe (»hot dilute soup«) mit günstigen Bedingungen gebildet wurden.[102] Experimentell wird Haldanes Hypothese durch die berühmten Versuche von S. Miller nach der Anleitung von H. Urey geprüft.[103] Miller konstruiert eine Umlaufapparatur, die ein Gasgemisch der anorganischen Stoffe Methan, Ammoniak, Wasser und Wasserstoff enthält (vgl. Abb. 546). Nachdem diese Mischung tage- und wochenlang mit elektrischen Entladungen behandelt wurde, entstehen viele organische Molekü-

le, darunter einige Aminosäuren, die Grundbausteine der Proteine.

Der deutsche Ausdruck ***Ursuppe*** erscheint zur Bezeichnung des wässrigen Milieus, in dem das frühe Leben entstand, seit den späten 1920er Jahren. Als einer der ersten verwendet der österreichische Dichter P. Hammerschlag das Wort in einem Gedicht über das Nilpferd aus dem Jahr 1929: »In Ururstunden – wußtest du es, du? / Da kaum die Menschenbrut sich grunzend muckste, / Schuf Gott den plumpen Kunden aus dem U / An einem Pfuhl, worin Ursuppe gluckste«.[104] Seit Ende der 1950er Jahre wird es im wissenschaftlichen Kontext und in Bezug auf die Entstehung der einfachsten Lebensformen benutzt (Haas 1959).[105]

S. Fox gelingt es in den 1970er Jahren, verschiedene Aminosäuren durch Erwärmen, Trocknen und anschließendes Lösen in Wasser zu Ketten zusammenzubinden, die eine katalytische Aktivität zeigen.[106] Allerdings sind die Aminosäuren in den so geformten Polymeren nicht allein durch Peptidbindungen miteinander verbunden, wie in den Proteinen der Lebewesen. Nachdem in den frühen 1980er Jahren von den Arbeitsgruppen um T.R. Cech und S. Altman gezeigt wird, dass nicht nur Proteine, sondern auch RNA-Moleküle eine katalytische Aktivität zeigen, wird die Vorstellung der frühen Evolution in einer reinen RNA-Welt möglich: Die RNA spielt in dieser Welt sowohl die Rolle der Speicherung der genetischen Information als auch ihrer katalytischen Replikation.[107]

»Die zwei Ursprünge des Lebens«

Die Frage nach dem Ursprung des Lebens ist an die Frage nach der Definition des Lebens geknüpft. Wegen der Mehrzahl der möglichen Lebensdefinitionen spricht F. Dyson 1985 im Plural von den *Ursprüngen des Lebens* (»Origins of Life«).[108] Insbesondere unterscheidet Dyson einen Ursprung des Lebens, der mit der Entstehung des Stoffwechsels gegeben ist, von einem anderen, der mit der ersten Replikation erscheint.

Der Chemiker A.G. Cairns-Smith bemüht sich seit den 1960er Jahren um den Nachweis, dass schon anorganische Silikatkristalle zu einer den Lebewesen analogen Reproduktion in der Lage seien, indem ein Kristall als Keim für die Bildung eines ähnlichen Kristalls dient.[109] Weil sich die Kristalle in ihrer Mikrostruktur durch den Austausch einzelner Ionen unterscheiden können, und diese Unterschiede auch an ihre Tochterkristalle weitergegeben werden, liegt in Cairns-Smiths Modell auch eine einfache Form der Vererbung vor. Damit ist auch die Möglichkeit von

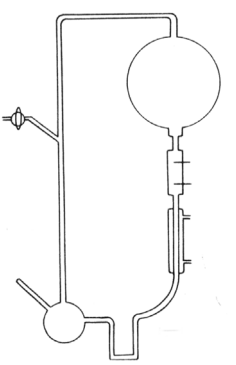


Abb. 546. Apparatur zur Simulation der Bedingungen für die Entstehung des Lebens auf der jungen Erde. Die anorganischen Gase Methan, Ammoniak, Wasser und Wasserstoff bilden unter dem Einfluss von elektrischen Entladungen Aminosäuren (aus Miller, S.J. (1953). A production of amino acids under possible primitive earth conditions. Science 117, 528-529: 528).

Selektion und Evolution der Kristalle hin zu erhöhter Stabilität und verbesserter Fortpflanzungsfähigkeit gegeben.

Modelle der Lebensentstehung

In dem bekanntesten Modell der Lebensentstehung, M. Eigens Theorie des *Hyperzyklus*, das in den frühen 1970er Jahren entwickelt wird (↑Selbstorganisation)[110], wird der Ursprung des Lebens als ein Prozess der Selbstorganisation der Materie modelliert; in Eigens Worten: »Lebewesen entstehen aus ungeordneter, nichtorganisierter Materie«.[111] Das zentrale Merkmal der Lebewesen, auf dem Eigen seine Theorie aufbaut, ist ihre Eigenschaft, eine »selbstreplikative Struktur« zu sein, d.h. sich selbst fortpflanzen zu können[112]. Insofern unter ›Urzeugung‹ also die Entstehung von selbstreplikativen Strukturen durch Prozesse der ↑Selbstorganisation in der Natur verstanden wird, hat eine solche stattgefunden und findet im chemischen Labor weiterhin statt. In Eigens Modell vollzieht sich die Entwicklung genau umgekehrt als in Oparins Ansatz: Zuerst bilden sich die Träger der Replikation, die Gene, dann die Enzyme und schließlich die Zellen. Eigens Theorie über den Ursprung des Lebens ist daher eigentlich eine Theorie über den Ursprung der Replikation.[113] Ein grundlegendes Problem des Hyperzyklus-Modells ist die Annahme der geringen Fehlerwahrscheinlichkeit bei der Replikation. Überschreitet die Fehlerrate einen bestimmten Wert, kommt es zur so genannten »Fehlerkatastrophe«, d.h. zu einer Akkumulation von Fehlern über die Generationen, die schließlich die Ähnlichkeit der

Molekül-Populationen eines Hyperzyklus auflöst.[114]

In einem anderen Modell zum Ursprung des Lebens, das der Chemiker H. Kuhn seit den 1970er Jahren entwickelt, spielt die räumliche und zeitliche Struktur der Umwelt die entscheidende Rolle für die Entstehung von sich selbst reproduzierenden Organismen.[115] Ausgehend von Molekülketten, bestehend aus mindestens zwei Arten von Kettengliedern, wird die Paarung eines solchen Stranges mit einem anderen, der über eine komplementäre Sequenz von Kettengliedern verfügt, als ein einfaches Modell für Reproduktion betrachtet. Die Molekülketten könnten sich in einer heterogenen Umwelt bilden, die über poröse Strukturen (z.B. lockere Steine) verfügt, in die die Monomere hinein diffundieren können, die gebildeten Ketten aber an einem Herausfließen gehindert werden. Durch zyklische Temperaturschwankungen z.B. als Folge der Tagesrhythmik oder kurzfristigerer Licht- und Schattenschwankungen erfolgt nach dem Modell ein periodischer Wechsel zwischen Phasen der Verlängerung der Stränge (und der komplementären Paarung) sowie Phasen der Trennung. Entsprechend den lokalen Umweltbedingungen vervielfältigen sich einige Stränge stärker als andere, so dass eine primitive Selektion entsteht, die zu einer Vermehrung der »geeigneten« Stränge führt.[116]

Eine präzisierte Form dieser auf der Replikation von Molekülketten aufbauenden Vorstellung vom frühen Leben liefert das »Spin Glass«-Modell für den Ursprung des Lebens.[117] In diesem Modell wird das sich replizierende Molekül in einer Energiefunktion mit vielen diskreten Minima beschrieben, die unterschiedlichen Sequenzen entsprechen und zwischen denen durch Umweltstörungen Übergänge möglich sind.

Einmalige Urzeugung: Monophylie des Lebens

Die heutige Biologie geht von einer phylogenetischen Verwandtschaft aller Lebewesen der Erde aus. Es wird also nur ein Ereignis der Urzeugung in der Frühgeschichte der Erde angenommen, das zu Organismen führte, von denen alle rezenten Lebewesen abstammen. Gewisse Steinformationen, die von einigen Forschern für die ältesten bekannten Lebensspuren auf der Erde gehaltenen werden, sind über 3,85 Milliarden Jahre alt, und damit nicht viel jünger als die Erde selbst.[118] Zumindest für manche der sehr alten Strukturen (»Stromatolithen«) können aber anorganische Prozesse nicht ausgeschlossen werden.[119] Der theoretisch angenommene letzte gemeinsame Vorfahre aller zurzeit existierenden Lebewesen hat die Bezeichnung *LUCA* erhalten (Forterre 1997: »last universal common ancestor«[120]; zunächst »last universal ancestor«[121]; im Deutschen auch »Urvorfahr«; ↑Phylogenese). Die seit seiner Existenz vergangene Zeit wird auf mindestens 3,5 Milliarden Jahre geschätzt.

Nachweise

1 Herder, J.G. (1774). Älteste Urkunde des Menschengeschlechts, Bd. 1 (Sämtliche Werke, Bd. 6, hg. v. B. Suphan, Berlin 1883, 193-511): 427.

2 Stroth, F.A. (Übers.) (1782). Diodors von Sicilien Bibliothek der Geschichte, Bd. 1: 19; vgl. auch Leuckart, F.S. (1832). Allgemeine Einleitung in die Naturgeschichte: 52; Leuckart, R. (1853). Zeugung. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4. Vieweg, Braunschweig, 707-1000: 708.

3 Heusinger, C.F. von (1823). Untersuchungen über die anomale Kohlen- und Pigment-Bildung in dem menschlichen Körper, Bd. 1: 34; vgl. 206f.

4 Burdach, K.F. (1826). Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, Bd. 1: 584.

5 ebd.

6 Julius, N.H. (1824). Zusätze zu den frühern Bemerkungen über die Pocken-Epidemie in Hamburg. Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 8 (Nr. 156), 25-27: 27.

7 Kieser [D.G.?] (1825). Ueber den entzündlichen Charakter der stehenden epidemischen Constitution. Journal der practischen Heilkunde 2, 3-41: 41.

8 Schelling, F.W.J.(1841-42). Philosophie der Offenbarung (Sämmtliche Werke, Bd. II, 3, Stuttgart 1858): 325.

9 Siebold, C.T. von (1844). Parasiten. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 2, 641-692: 646.

10 Vogel, J. (1845). Pathologische Anatomie des menschlichen Körpers. In: S.T. von Sömmerring, Vom Baue des menschlichen Körpers. Neue umgearbeitete und vervollständigte Originalausgabe, 1. Abt., Bd. 8: 387.

11 Schleiden, M.J. (1848). Die Pflanze und ihr Leben: 271.

12 Büchner, L. (1855). Kraft und Stoff: 74.

13 Baer, K.E. von (1864). Ueber die Verbreitung des organischen Lebens. Nachrede. (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Erster Theil, St. Petersburg 1864,163-177): 170.

14 Haeckel. E. (1899/1919). Die Welträtsel: 82 u. passim.

15 Hartmann, E. von (1869/90). Philosophie des Unbewussten: 213ff.

16 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: 16, 49; Thomas von Aquin (1259-64). Summa contra gentiles: 4, 10, 4; William von Ockham (14. Jh.). Quaestiones in libros physicorum Aristotelis (Opera Philosophica, vol. VI, ed. S. Brown, 1984, 397-813): 777; 779 (qu. 140).

17 Thomas von Aquin (ca. 1269). Commentarius in libros de anima II et III: 2, 7, 6.

18 Auctor incertus, Sententiae philosophicae collectae ex Aristotele et Cicerone (Migne, Patrologia Latina 90): 1033B

(originale Quelle bei Aristoteles?).
19 Albertus Magnus, Etymologiae: XVII 7, 73; vgl. Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 150.
20 Thomas von Aquin (ca. 1269): 2, 7, 6.
21 Hooke, R. (1665). Micrographia: 141.
22 Derham, W. (1713). Physico-Theology: 244.
23 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 143.
24 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 419.
25 Pouchet, F.A. (1859). Hétérogénie; ou, Traité de la génération spontanée, basé sur des nouvelles expériences.
26 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 33f.
27 a.a.O.: I, 179.
28 a.a.O.: I, 205.
29 Huxley, T.H. (1870). Address. Nature 2, 400-406: 401.
30 φίλονους [Haughton, S.] (1860). βίογένεσις. The Natural History Review 7, 23-32.
31 a.a.O.: 23.
32 Brande, W.T. & Cox, G.W. (1865). A Dictionary of Science, Literature, & Art, vol. 1: 274f.
33 Bastian, H.C. (1870). Facts and reasonings concerning the heterogenous evolution of living things. Nature 2, 170-177; 193-201; 219-228.
34 Pirie, N.W. (1953). Ideas and assumptions about the origin of life. Discovery 14, 238-242: 239.
35 Vgl. Gamer-Wallert, I. (1970). Fische und Fischkulte im alten Ägypten: 124; Kákosy, L. (1977). Frosch. In: Helck, W. & Westendorf, W. (Hg.). Lexikon der Ägyptologie, Bd. II, 334-335; Boessneck, J. (1988). Die Tierwelt des alten Ägypten, untersucht anhand kulturgeschichtlicher und zoologischer Quellen: 116.
36 Anaximander (Diels/Kranz) 12A30; Xenophanes (Diels/Kranz) 21A32; Anaxagoras (Diels/Kranz) 59B1-4; Demokrit, Fragm. 168.
37 Empedokles (Diels/Kranz) 31B20; B35; B57-62; B73; B76.
38 Vgl. Flashar, H. (1962/75). Anmerkung zu Aristoteles, Problemata physica X, 13. In: ders. (Übers.) Aristoteles, Problemata physica, 512-514: 513; ders. (2010). Urzeugung und/oder spontane Entstehung. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 331-337: 333.
39 Aristoteles, Problemata physica (übers. H. Flashar, Berlin 1962/75): 90 (X, 13).
40 Vgl. z.B.Aristoteles, Hist. anim. 551a; 556b; vgl. Capelle, W. (1955). Das Problem der Urzeugung bei Aristoteles und bei Theophrast und in der Folgezeit. Rheinisches Museum 98, 150-180.
41 Aristoteles, De gen. anim. 762a9.
42 Aristoteles, De gen. anim. 721a, 762a; Hist. anim. 539a.
43 Aristoteles, De gen. anim. 763a25ff.
44 Aristoteles, Hist. anim. 569a ff.; De gen. anim. 762b.
45 Aristoteles, De gen. anim. 762a18ff.; vgl. Kullmann, W. (2010). Übergänge zwischen Unbeseeltheit und Leben bei Aristoteles. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 115-135: 134.
46 Vgl. Depew, D. (2010). Incidentally final causation and spontaneous generation in Aristotle's Physics II and other texts. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 285-297: 297.
47 Vgl. Hull, D. (1968). The conflict between spontaneous generation and Aristotle's metaphysics. Proc. Seventh Inter-American Congr. Philos. 2, 245-250.
48 Vgl. Balme, D.M. (1962). Development of biology in Aristotle and Theophrastus: theory of spontaneous generation. Phronesis 7, 91-104; Wöhrle, G. (1985). Theophrasts Methode in seinen botanischen Schriften: 79ff.
49 Theophrast, De causis plantarum I, 5, 3; vgl. Flahsar (2010): 335.
50 Aristoteles, De gen. anim. 715b.
51 Theophrast, Historia plantarum 3.1.4-6; Causae plantarum 1.1.2; 1.5.1-5; vgl. Balme (1962).
52 Vgl. Genequand, C. (1984). Ibn Rushd's Metaphysics: 24ff.; Kruk, R. (1990). A frothy bubble: spontaneous generation in the medieval islamic tradition. J. Semit. Stud. 35, 265-282; Nabielek, R. (1998). Biologische Kenntnisse und Überlieferungen im Mittelalter (4.-15. Jh.). In: Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 88-160: 121f.
53 Augustinus, De civitate Dei (übers. v. C.J. Perl, Paderborn 1979): 90 (XV, 27).
54 Thomas von Aquin, Summa theologiae: I, qu. 91, art. 2; vgl. I, qu. 114, art. 4; Mitterer, A. (1947). Die Zeugung der Organismen, insbesondere des Menschen nach dem Weltbild des Heiligen Thomas von Aquin und dem der Gegenwart.
55 Vgl. Mitterer (1947): 83.
56 Vgl. Mendelsohn, E. (1976). Philosophical biology vs. experimental biology. Spontaneous generation in the 17th century. In: Grene, M. & Mendelsohn, M. (eds.). Topics in the Philosophy of Biology, 37-65; Farley, J. (1977). The Spontaneous Generation Controversy from Descartes to Oparin.
57 Descartes, R. [posthum]. Primae cogitationes ad generationem animalium (Œuvres, Bd. 11, 505-538, Paris 1984): 506; vgl. Des Chene, D. (2001). Spirits and Clocks. Machine and Organism in Descartes: 56f.
58 Vgl. Mendelsohn (1976).
59 Swammerdam, J. (1737-38). Bybel der Natuure.
60 Redi, F. (1668). Esperienze intorno alla generazione degl'insetti: 44ff.
61 Toellner, R. (2001). Urzeugung. Hist. Wb. Philos., Bd. 11, 490-496: 492.
62 Vgl. McLaughlin, P. (2005). Spontaneous versus equivocal generation in early modern science. Ann. Hist. Philos. Biol. 10, 79-88.
63 Redi (1668): 143.
64 Malpighi, M. (1675). Anatome plantarum (Opera omnia, Bd. 1, 1687).
65 Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 221.
66 Highmore, N. (1651). The History of Generation: 83f.; Charleton, W. (1652). The Darkness of Atheism Dispelled

by the Light of Nature: 54f.; vgl. McLaughlin (2005): 81.
67 Needham, J.T. (1748). A summary of some late observations upon the generation, composition, and decomposition of animal and vegetable substances. Philos. Trans. Roy. Soc. 45, 615-666: 626.
68 Vgl. Ruestow, E.G. (1984). Leeuwenkoek and the campaign against spontaneous generation. J. Hist. Biol. 17, 225-248.
69 Joblot, L. (1718). Descriptions et usages de plusieurs nouveaux microscopes; vgl. Cole, F.J. (1926). History of Protozoology: 39.
70 Vgl. Needham, J.T. (1750). Nouvelles observations microscopiques, avec des découvertes interessantes sur la composition et la décomposition des corps organisés.
71 Spallanzani, L. (1765). Saggio di osservazione microscopiche concernenti il sistema della generazione dei Signori Needham e Buffon.
72 Vgl. Castellani, C. (1969-70). L'origine degli infusori nelle polemica Needham-Spallanzani-Bonnet. Episteme 1969, 214-241; 1970, 19-36.
73 Diderot, D. (1769). Le rêve de d'Alembert (Œuvres complètes, Bd. 2, hg. v. J. Assézat, Paris 1875, 101-191): 133; dt. in: Über die Natur, hg. v. T. Lücke, Frankfurt/M. 1989: 93; vgl. Junker, T. (2004). Geschichte der Biologie: 17.
74 Tetens, J.N. (1777). Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwickelung, 2 Bde.: II, 470.
75 a.a.O.: 471.
76 Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 179.
77 Kant, I. [Nachlass] (AA, Bd. XVII): 544; vgl. auch ders. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 418f.
78 Oken, L. (1805). Die Zeugung: 216.
79 Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1973/80). Evolution: 226.
80 Oken, L. (1809-11/31). Lehrbuch der Naturphilosophie: 21 (§78).
81 Comte, A. (1851). Système de politique positive ou traité de sociologie, Bd. 1: 591.
82 Preyer, W. (1880). Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme: 304.
83 Pasteur, L. (1864). Des générations spontanées. Rev. Cours Scient. France Etranger 1, 257-265 (auch in: Œuvres de Pasteur, Bd. 2 (Paris 1922), 328-346); vgl. Baldacci, G., Frontali, L. & Lattanzi, S. (1982). The debate on spontaneous generation and the birth of microbiology. Fundamenta Scientiae 2, 123-136.
84 Vgl. Löther, R. (1977). Vom „Redischen Prinzip" zum „Zentraldogma der Molekularbiologie". In: Wessel, K.F. (Hg.). Struktur und Prozeß, 220-230.
85 Nachweise für Tab. 289: Harvey, W. (1651). De generatione animalium: Ex. 1; vgl. Boenheim, F. (1955). Harveys Satz: „Alles Leben entsteht aus dem Ei". Deutsch. Med. Wochenschr. 80, 1856-1857; Leibniz, G.W. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 342; Linné, C. von (1736). Fundamenta Botanica: 15 (Nr. 134); ders. (1746). Sponsalia plantarum (in: Amoenitates academicae seu dissertationes variae physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae, Bd. 1, Leiden 1749, 61-109): 73 (§VI); ders. (1751). Philosophia botanica: 88 (§134); ders. (1767). Fundamenta entomologiae (Uppsala): 5; vgl. Goldfuß, G.A. (1817). Ueber die Entwicklungsstufen des Thieres. Omne vivum ex ovo; vgl. Linné, C. von (1735). Systema naturae: [1] (§1): »viventia singula ex ovo propagari«; Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 179; Schelling, F.W.J. (1797). Ideen zu einer Philosophie der Natur (AA, Bd. I, 5): 94; Oken, L. (1805). Die Zeugung: 216; Virchow, R. (1855). Cellular-Pathologie. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 8, 3-39: 23; Ihering, H. von (1878). Befruchtung und Furchung des thierischen Eies und Zelltheilung nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft (= Vorträge für Thierärzte, 1. Ser., Heft 4): 43; Flemming, W. (1880). Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung. Arch. mikroskop. Anat. 18, 347-364: 363; ders. (1882). Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung: 367; Strasburger, E. (1880). Die Geschichte und der jetzige Stand der Zellenlehre. Tageblatt der Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte 53, 61-68: 66; angeblich auch bereits in: Hertwig, O. (1876). Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, Theil 1. Morpholog. Jahrb. 1, 347-434; Altmann, R. (1886). Studien über die Zelle: 20; ders. (1890). Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen: 141; vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays; 227-284: 259; Weiss, P. (1940). The problem of cell individuality in development. Amer. Nat. 74, 34-46: 46; vgl. ders. (1973). The Science of Life: The Living System – a System for Living: 94; Sitte, P. (1980). General principles of cellular compartmentation. In: Nover, L., Lynen, F. & Mothes, K. (eds.). Cell Compartmentation and Metabolic Channelling, 17-32: 29.
86 Raspail, F.V. (1825). Développement de la fécule. Ann. Sci. Nat. 6, 224-239; 384-427, nach: Pearse, A.G.E. (1989). Credit where it's due. Nature 337, 300; Harris (1999): 33; Raspail, F.V. (1827). Recherches chimiques et physiologiques destinées à expliquer non seulement la structure et le développment de la feuille, du tronc, ainsi que des organes qui n'en sont qu'une transformation, mais encore la structure et le développement des tissus animaux. Mém. Soc. d'hist. nat. Paris 3, 17-88; 209-313: 86; nach: Rigatelli, L.T. (1997). François-Vincent Raspail: 32.
87 Sander, K. (1989). Theodor Schwann und die „Theorie der Organismen". Zur Begründung der Zellenlehre vor 150 Jahren. Biologie in unserer Zeit 19 (6), 181-188: 187.
88 Virchow, R. (1855). Cellular-Pathologie. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 8, 3-39: 23.
89 Frey, G. (1958). Gesetz und Entwicklung in der Natur: 202ff.
90 Vgl. Darwin, F. (ed.) (1888). The Life and Letters of Charles Darwin, vol. III: 18.

91 Nägeli, C. von (1884). Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre: 83.
92 ebd.
93 Weismann, A. (1882). Über die Dauer des Lebens (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 1-72): 41.
94 Haeckel, E. (1866). Generalle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 179.
95 Haeckel, E. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 345.
96 Preyer, W. (1878). Ueber den Lebensbegriff. Kosmos 2, 204-217: 217.
97 Hoffmann, H. (1860). Mykologische Studien über die Gärung. Bot. Zeitg. 18, 49-55; Pasteur, L. (1862). Mémoire sur les corpuscules organisés qui existent dans l'atmosphère. Examen de la doctrine des générations spontanées. Ann. sc. nat. 16, 5-96.
98 Pasteur, C. (1862). Mémoire sur les corpuscules organisés qui existent dans l'atmosphère (dt. Die in der Atmosphäre vorhandenen organisirten Körperchen. Prüfung der Lehre von der Urzeugung, Leipzig 1892): 57; vgl. ders. (1864). Des générations spontanées. Revue des Cours Scientifiques de la France et de l'Etranger 1, 257-265.
99 Vgl. Farley, J. (1977). The Spontaneous Generation Controversy from Descartes to Oparin; Roll-Hansen, N. (1979). Experimental method and spontaneous generation: the controversy between Pasteur and Pouchet, 1859-64. J. Hist. Med. Allied Sci. 34, 273-292; Geison, G.L. (1995). The Private Science of Louis Pasteur.
100 Tyndall, J. (1876). The optical deportment of the atmosphere in relation to the phenomenon of putrefaction and infection. Philos. Trans. Roy. Soc. Ser. 3, 166, 27-74.
101 Oparin, A.I. (1924). Proiskhozdenie zhizny (engl. The Origin of Life, in: The Origin of Life, ed. by J.D. Bernal, London 1967, 199-234); ders. (1936). Proiskhozdenie zhizny (engl. The Origin of Life, New York 1938).
102 Haldane, J.B.S. (1929). The origin of life. Ration. Annual 148, 3-10.
103 Miller, S.J. (1953). A production of amino acids under possible primitive earth conditions. Science 117, 528-529.
104 Hammerschlag, P. (1929). „U" das Nilpferd [aus dem Zyklus ›Tiere tönen dich an!‹]. Der Querschnitt 9, 138-139: 138.
105 Haas, J. (1959). Die Entstehung des Lebens auf der Erde. In: Haas, A. (Hg.). Das stammesgeschichtliche Werden der Organismen und des Menschen, 64-109: 90.
106 Fox, S.W. & Dose, K. (1977). Molecular Evolution and the Origin of Life.
107 Kruger, K. et al. (1982). Self-splicing RNA: Autoexcision and autocyclization of the ribosomal RNA intervening sequence of *Tetrahymena*. Cell 31, 147-157; Guerrier-Takada, C. et al. (1983). The RNA moiety of ribonuclease P is the catalytic subunit of the enzyme. Cell 35, 849-857.
108 Dyson, F. (1985). Origins of Life (dt. Die zwei Ursprünge des Lebens, Hamburg 1988).
109 Cairns-Smith, A.G. (1965). The origin of life and the nature of the primitive gene. J. theor. Biol. 10, 53-88; ders. (1969). An approach to a blueprint for a primitive organism. In: Waddington, C.H. (ed.). Towards a Theoretical Biology, vol. 1. Prolegomena, 57-66.
110 Eigen, M. (1970). Selbstorganisation der Materie und die Evolution biologischer Makromoleküle. Die Umschau 70, 777-779; ders. (1971). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwiss. 58, 465-528; ders. & Schuster, P. (1979). The Hypercycle.
111 Eigen, M. & Winkler, R. (1975). Das Spiel (München 1983): 287.
112 a.a.O.: 197.
113 Vgl. Dyson (1985; dt. 1988): 19; vgl. 67.
114 a.a.O.: 68.
115 Kuhn, H. (1972). Self-organization of molecular systems and evolution of the genetic apparatus. Angew. Chem. (Int. Ed. Engl.) 11, 798-820; ders. (1976). Model consideration for the origin of life. Environmental structure as stimulus for the evolution of chemical systems. Naturwiss. 63, 68-80.
116 Kuhn, H. & Waser, J. (1982). Selbstorganisation der Materie und Evolution früher Formen des Lebens. In: Hoppe, W., Lohmann, W., Markl, H. & Ziegler, H. (Hg.). Biophysik, 860-907: 861ff.
117 Vgl. Rowe, G. (1994). Theoretical Models in Biology. The Origin of Life, the Immune System, and the Brain: 54ff.; Rokhsar, D.S., Anderson, P.W. & Stein, D.L. (1986). Self-organization in prebiological systems: simulations of a model for the origin of genetic information, J. Mol. Evol. 23, 119-126.
118 Holland, H.D. (1997). Evidence for life on earth more than 3850 million years ago. Science 275, 38-39.
119 Vgl. Lowe, D.R. (1994). Abiological origin of described stromatolites older than 3.2 Ga. Geology, 22, 387-390.
120 Forterre, P. (1997). What can we learn from archaeal sequences? Current Opin. Genet. Dev. 7, 764-770: 767.
121 Forterre, P. et al. (1993). The nature of the last universal ancestor and the root of the tree of life, still open questions. Biosystems 28, 15-32.

Literatur

Lippmann, E.O. (1933). Urzeugung und Lebenskraft. Zur Geschichte dieser Probleme von den ältesten Zeiten an bis zu den Anfängen des 20. Jahrhunderts.
Rostand, J. (1949). La genèse de la vie. Histoire des idées sur la génération spontanée.
Abel, E.L. (1973). Ancient Views on the Origin of Life.
Farley, J. (1977). The Spontaneous Generation Controversy from Descartes to Oparin.
Fox, S.W. & Dose, K. (1977). Molecular Evolution and the Origin of Life.
Cadeddu, A. (1998). Genesi di una teoria scientifica. Dalla generazione spontanea all'origine della vita.
Strick, J.E. (2000). Sparks of Life. Darwinism and the Victorian Debates over Spontaneous Generation.
Strick, J.E. (ed.) (2004). The Origin of Life Debate. Molecules, Cells and Generation, 6 vols.
McLaughlin, P. (2005). Spontaneous versus equivocal generation in early modern science. Ann. Hist. Philos. Biol. 10, 79-88.

Vererbung

Das Wort ›Vererbung‹ (mhd. ›vererbunge‹) sowie das ältere Verb ›vererben‹ und deren Grundform ›Erbe‹ gehen – ebenso wie das englische ›inheritance‹ und das lateinische ›hereditas‹ – auf die indogermanische Wurzel ›*orbho-‹ »zurückgelassen, verwaist« zurück. Als ursprüngliche Bedeutung kann also »Waisengut« oder »Hinterlassenschaft« angenommen werden. Die Bedeutungsübertragung aus dem rechtlichen in den biologischen Kontext erfolgt für das Substantiv ›Vererbung‹ erst im 19. Jahrhundert.[1]

Wortgeschichte

Das lateinische Wort ›hereditas‹ wird dagegen bereits seit der Antike sowohl für die Übergabe von Besitztümern oder Titeln als auch für die Weitergabe von körperlichen Merkmalen oder moralischen Eigenschaften von den Vorfahren an die Nachkommen verwendet (auch bei Tieren).[2] Der griechische Ausdruck ›κληρονομία‹ bezieht sich dagegen allein auf die Vererbung im nicht-biologischen Sinn.

Als spezifischer, biologisch-medizinischer Fachbegriff erfolgt die Verwendung des lateinischen Worts seit Beginn des 12. Jahrhunderts mit der Charakterisierung von Krankheiten als »erblich«. Der lateinische Ausdruck lässt sich zuerst in einer anonymen Übersetzung aus der ersten Hälfte des 12. Jahrhunderts der Aphorismen von Johannes Mesue (Yŭhanna Ibn-Māsawaih), einem Arzt des neunten Jahrhunderts aus Bagdad, nachweisen (»Quemadmodum tam vitium anime quam figure corporis a parentibus cadunt hereditas, ita quoque morbus diuturnus et maxime si sit in principali membro«[3]; »Morbum diuturnum et defectionem membrorum hereditat quidem filius«[4]). Seit den 1230er Jahren erscheint der Ausdruck *erbliche Krankheit* (»morbus hereditarius«) als fester Terminus, zuerst offenbar bei Gérard de Bourges in seinem Kommentar zum Viatikum Konstantins von Afrika in Bezug auf die Lepra (im Viatikum selbst wird die Lepra nicht als ›erblich‹ bezeichnet).[5] 1280 enthält die medizinische Enzyklopädie Jean de Saint-Amands einen eigenen Eintrag zu ›morbus hereditarius‹.[6] Der Ausdruck ›hereditas‹ und seine Ableitungen sind in den medizinischen Traktaten des Mittelalters allerdings nicht häufig[7]; das Phänomen der Erblichkeit von Krankheiten wird aber von nicht wenigen Autoren beschrieben, u.a. im 11. Jahrhundert durch Konstantin von Afrika (»a patribus ad filios malum protendatur«) und im 12. Jahrhundert durch Wilhelm von Conches und Hildegard von Bingen.[8] Seit Ende des 16. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck *erbliche Krankheiten* (»haereditarii morbi«) häufiger.[9] Eine Rolle spielt er u.a. bei der ärztlichen Beratung der königlichen Höfe.[10]

Auch als alleinstehendes Substantiv wird ›Erbe‹ bereits im 16. Jahrhunderts vereinzelt im biologischen Kontext gebraucht, so 1554 von dem neuzeitlichen Begründer der ↑Physiologie, J. Fernel, in einem Kapitel über die Ursachen der Krankheiten seines Pathologielehrbuchs, in dem er feststellt, dass »die Kinder ihren Vätern folgen, und nicht weniger Erben seiner Gebrechen als seiner Güter sind« (»ut parentibus liberi succedant, non minus morborum, quàm possessionum haeredes«).[11]

Die Vererbung ist die Weitergabe von Eigenschaften eines Organismus an seine Nachkommen, insbesondere insofern diese sich aus der spezifischen Struktur ihrer Erbeinheiten (Gene) ergeben

Erblichkeit (Anonymus 1772) *641*
Zurückschlagen (Prizelius 1777) *624*
Vererbung (Kant 1793) *620*
Zuchtwert (Schreiber 1823) *642*
Atavismus (Sageret 1825) *624*
Vererbungsgesetze (Richard 1832) *625*
Reversion (Blackadder 1834) *624*
soziale Vererbung (Lordat 1841) *638*
Heritabilität (W.D.B. 1853) *642*
Pangenesis (Darwin 1868) *629*
Kontinuität des Keimprotoplasmas (Jaeger 1876) *632*
Eugenik (Galton 1883) *633*
Teilchenvererbung (Galton 1885) *631*
Mischvererbung (Galton 1887) *631*
lamarcksche Vererbung
(Lloyd Morgan & Baldwin 1901) *637*
kulturelle Vererbung (Schallmayer 1910) *640*
Hybridstärke (East & Hayes 1912) *634*
Heterosis (Shull 1914) *634*
zytoplasmische Vererbung (Bartlett 1915) *635*
Plasmon (von Wettstein 1926) *636*
Transformation (Griffiths 1928) *636*
Inzuchtdepression (Kappert 1931; Valle 1931) *634*
extranukleäre Vererbung (Demerec 1948) *635*
Heterozygotenvorteil (Dickerson 1949) *634*
Plasmid (Lederberg 1952) *636*
Transduktion (Lederberg 1952) *636*
epinukleisch (Lederberg 1958) *637*
nukleisch (Lederberg 1958) *637*
epigenetische Vererbung (Cahn & Cahn 1966) *637*
kulturelles Vererbungssystem (McBride 1971) *637*
duales Vererbungsmodell
(Boyd & Richerson 1976) *641*
genetisches Vererbungssystem (Rindos 1985) *637*
ökologische Vererbung (Odling-Smee 1988) *638*
epigenetisches Vererbungssystem
(Maynard Smith 1990) *637*
Vererbungssystem des Verhaltens
(Jablonka, Lamb & Avital 1998) *641*
symbolisches Vererbungssystem (Jablonka 2001) *641*

Trotz dieser frühen Verwendungen kann bis zum Ende des 18. Jahrhunderts von einer Lehre der Vererbung im eigentlichen Sinne noch nicht die Rede sein. Eng verbunden bleibt das Konzept der Vererbung mit den Vorstellungen der ↑Entwicklung und den kontingenten Einflüssen der Umwelt. Eine eindeutige Rückführung der Ähnlichkeit zwischen Organismen auf materielle Merkmalsträger, die von den Eltern an ihre Nachkommen weitergegeben werden, erfolgt erst im 19. Jahrhundert. Bis dahin bildet die Vorstellung einer Konstanz der Typen die leitende Idee zur Erklärung von Ähnlichkeiten (↑Typus). Außerdem, und dem entgegengesetzt, wird die Fortpflanzung in vormodernen Texten vielfach als ein jeweils einmaliger, nicht unter allgemeinen Gesetzen stehender Vorgang konzipiert: In einem dem handwerklichen Schaffen ähnlichen Prozess gelten die Nachkommen als von den Eltern »gemacht«. Ausdruck findet dieses Verständnis in der häufigen Verwendung von Wörtern aus dem Bereich des Handwerks, um die Fortpflanzung zu bezeichnen (z.B. der Rede von der »Fermentierung« des Samens oder der »Reproduktion« für die ↑Fortpflanzung).[12]

Im Deutschen gewinnt die Wortgruppe um ›Vererbung‹ Ende des 18. Jahrhunderts eine biologische Bedeutung im Sinn von »Übertragung von morphologischen, physiologischen und ethologischen Eigenschaften an die Nachkommen«; diese Bedeutung unterscheidet sich insofern von der des lateinischen und englischen Wortes, als es den Prozess von der Perspektive des Gebers, nicht des Empfängers beschreibt.[13] Die abgeleitete biologische Bedeutung von ›Vererbung‹ erscheint ansatzweise in den biologischen Schriften Kants Ende des 18. Jahrhunderts (im biologischen Kontext meist in der Verbform ›vererben‹).[14] Kant löst den Begriff damit aus dem vorwiegend rechtlichen Kontext seiner Verwendung[15] wie auch aus dem verbreiteten medizinischen Kontext, insofern er nicht primär Krankheiten als das Ergebnis von Vererbung thematisiert. Bei Kant steht das Konzept der Vererbung in Verbindung mit der Vorstellung von ↑Anpassungen, und zwar Anpassungen nicht in erster Linie auf der Ebene des Individuums, sondern der Art: Die Vererbung ermögliche die Anpassung der Art an die Umwelt.[16] Von besonderer Bedeutung wird das Konzept der Vererbung in Kants Auseinandersetzung mit den Rassen der Menschen (↑Art/Rasse). Diese Rassen interpretiert Kant als Anpassungen an unterschiedliche Klimate, die auf erblichen Strukturen beruhen. Kant identifiziert besondere Elemente, die für die Entwicklung der Formen in einem Organismus verantwortlich sind und nennt diese »Keime« und »Anlagen«. Sie bildeten die »in der Natur eines organischen Körpers (Gewächses oder Tieres) liegenden Gründe einer bestimmten Auswickelung«.[17] Als »versteckte innere Vorkehrungen«, die für eine Art typisch sind, ermöglichten die Keime und Anlagen deren Anpassung an ihre jeweilige Umwelt.

Ungeachtet dieser Weichenstellungen wird das Konzept ›Vererbung‹ aber erst im Laufe des 19. Jahrhunderts zu einem festen biologischen Terminus. Diese Entwicklung vollzieht sich offenbar zuerst im Französischen: Seit Ende des 18. Jahrhunderts erscheinen in Frankreich zahlreiche Abhandlungen über erbliche Krankheiten, die eine individualistische Interpretation des Phänomens der Vererbung vorbereiten (s.u.). Anhand von Lexikoneinträgen lässt sich der langsame Wechsel in der Rede von ›erblichen Krankheiten‹ (»maladies héréditaires«) zu ›Vererbung der Krankheiten‹ (»hérédité dans les maladies«), der sich in den 1830er Jahren vollzieht, nachzeichnen.[18] Das Substantiv (»hérédité«) taucht daneben in der Botanik bereits in den frühen Schriften A.-P. de Candolles aus dem zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts auf.[19] Die allmähliche Ersetzung des Adjektivs durch das Substantiv kann als Symptom für die Verselbständigung der Sache, für den Übergang einer Analogie zu einer eigentlichen Beschreibung gedeutet werden. Die terminologische Verfestigung spiegelt damit eine sich langsam entwickelnde Konzeptualisierung des Problems, eine Reifikation des Sachverhalts: Ausgehend von einer Metapher aus dem rechtlichen Bereich wandelt sich die Wortverwendung zu einer eigentlichen, direkten Beschreibung, die einen besonderen kausalen Mechanismus impliziert und mit einem Erklärungsanspruch verbunden wird.[20]

Mitte des Jahrhunderts wiederholt sich die französische Entwicklung auch in anderen europäischen Sprachen: So verbreitet sich das englische ›heredity‹ in der Mitte des Jahrhunderts[21], ebenso wie der verwandte Ausdruck ›inheritance‹[22]. Im Deutschen erscheint ›Vererbung‹ als biologischer Begriff seit Mitte der 1840er Jahre in Artikeln und Lexikoneinträgen. In einem Eintrag zur »Pferdezucht« heißt es in einer wissenschaftlichen Enzyklopädie 1845: »Bei der Pferdezucht muß […] Vererbung der Eigenschaften der Zuchtpferde auf ihre Nachzucht als eine Hauptsache erscheinen. Diese Vererbung ist treu, wenn sich die Eigenschaften der Zuchtpferde in gleicher Vollkommenheit wieder bei den Fohlen zeigen; beständig, wenn sie auch wieder von den Fohlen auf die weitere Nachzucht vererbt werden; zufällig, wenn sich in einer Zucht auf einmal bessere Eigenschaften finden, als solche bei den Ältern zu treffen waren«.[23]

Seit Mitte der 1850er Jahre wird der Ausdruck in die Titel von Monografien übernommen.[24] Dominant ist aber weiterhin die juristische Bedeutung; erst seit den 1880er Jahren wird das Wort zu einem einschlägigen biologischen Terminus.[25]

Antike Vererbungstheorien

Ansätze einer Vererbungstheorie finden sich seit der Antike und in Form von Volksweisheiten in vielen Kulturen. Ausgangspunkt für diese Ansätze bilden Beobachtungen von Familienähnlichkeiten und der Weitergabe von Merkmalen von einer Generation zur nächsten. Auch die Jahrtausende alte Praxis der Züchtung von Pflanzen und Tieren basiert ganz allgemein auf der Erfahrung der Vererbung von Eigenschaften. Die alten Theorien der Vererbung gehen allerdings in vielen Aspekten nicht von der Erfahrung, sondern von ideologischen Annahmen aus (z.B. der Dominanz des männlichen Elternteils in der Formung der Nachkommen). Die antiken Vererbungstheorien werden meist unter dem Stichwort ›Generation‹ (Zeugung, Fortpflanzung) dargestellt.

Eine eher eigenwillige, nicht weit verbreitete Vorstellung von der Vererbung entwickelt Aristoteles. Nach dieser Theorie werden die Merkmale durch das vom männlichen Samen getragene Formprinzip vom Vater auf seine Nachkommen übertragen; der weibliche Beitrag besteht allein in der Bereitstellung des Materials.[26] Das Wesentliche und Allgemeine eines Individuums, seine Art (»εἶδος«), wird dabei mittels des (männlichen) Samens und »in codierter Form als Bewegungsimpuls« (Rapp und Wagner 2005)[27] auf das weibliche Menstruationsblut übertragen und bewirkt die sukzessive (»epigenetische«) Gestaltung des Embryos hin zu der arttypischen Form des erwachsenen Tieres (↑Entwicklung). Die Entscheidung für ein Geschlecht ergibt sich nach der aristotelischen Vorstellung aus einem Wettstreit zwischen dem manifesten männlichen und dem latenten weiblichen Bewegungsprinzip.[28]

Im Gegensatz zu dieser aristotelischen Lehre geht die in der Antike weiter verbreitete Theorie von einem weitgehend gleichberechtigten Beitrag beider Geschlechter an der Bildung der Nachkommen aus (»doppelte Samentheorie«).[29] Eine Beobachtung, die diese Theorie stützt, ist die Tatsache der Ähnlichkeit der Nachkommen mit beiden Eltern. Ein häufiges Element der antiken Vererbungstheorien ist die Hypothese der *Pangenesis*, d.h. die Annahme, die weitergegebenen Keime seien aus allen Teilen des Körpers des Elternorganismus gebildet worden. In den hippokratischen Schriften heißt es: »Bei den Menschen geht der Samen sowohl des Weibes als auch des Mannes vom gesammten Körper aus, und zwar von schwachen Teilen schwacher, von kräftigen Teilen kräftiger«.[30] Eine weitere Theorie, die sich daran leicht anschließen lässt, ist die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften (↑Lamarckismus). Als Erklärung der angeblich beobachteten Vererbungsform – z.B. einer bei den Nachkommen wiederkehrenden Wunde der Eltern[31] – nehmen bereits die Hippokratiker und die Vorsokratiker Anaxagoras, Demokrit und Leukipp einen Mechanismus der Vererbung an, nach dem der Same aus Säften von allen Regionen des Körpers gebildet wird, die Merkmale der Nachkommen also von allen Teilen des Körpers ihrer Eltern bestimmt werden.[32]

Die heute so selbstverständliche Annahme einer materiellen Kontinuität von Stoffen in der Vererbung, d.h. die Vorstellung, die Grundlage der Vererbung bestehe in der Weitergabe von Substanzen von den Eltern auf die Nachkommen, ist in der Antike und bis in die Neuzeit nicht verbreitet. In vielen Vererbungstheorien – so auch bei Aristoteles – werden eher besondere Kräfte als die Kontinuität von Stoffen für die Ähnlichkeit von Eltern und Nachkommen angenommen. Weil die Kräfte häufig so vorgestellt werden, dass sie aus ungeformter Materie Lebewesen hervorbringen (und damit auch eine ↑Urzeugung bewirken) können, sind die meisten frühen Vererbungstheorien rückblickend eher als ›epigenetisch‹ denn als ›präformistisch‹ zu bezeichnen (↑Entwicklung).

Konstanz der Typen

Bis ins 19. Jahrhundert ist es die Idee von der Konstanz der Typen, die das wesentliche Schema für die Erklärung der organischen Ähnlichkeiten liefert. Die Weitergabe einzelner Merkmale in einer genealogischen Reihe wird später überhaupt erst als ein eigenständiges Phänomen wahrgenommen. Wenn vor dem 19. Jahrhundert von der Weitergabe von Merkmalen die Rede ist, dann nicht in Bezug auf die eine Art kennzeichnenden Eigenschaften, sondern in Bezug auf individuelle Abweichungen und insbesondere Krankheiten (die »erblichen Krankheiten«; s.o.).[33] Von einer konturierten Theorie der Vererbung kann daher vor dem 19. Jahrhundert nicht die Rede sein.[34] In den Diskussionen des 18. Jahrhunderts wird die Konstanz der Arten meist noch als Ausdruck eines gottgegebenen Plans der Natur verstanden; Erklärungen, die vom Individuum ausgehen, sind die Ausnahme. Erst allmählich beginnt sich die Analyse von der Ebene der Arten auf die der Elemente von einzelnen Organismen, die in der Vererbung weitergegeben werden, zu verschieben. Als Ergebnis dieser Verschiebung können individuell unterschiedliche

Agenten mit spezifischen Effekten als die materiellen Träger der Vererbung identifiziert werden. Die Etablierung der Zellenlehre am Ende der 1830er Jahre spielt in dieser Verschiebung eine bedeutende Rolle, denn auf ihrer Grundlage können die *Zellen* als Träger von spezifischen, individuell unterschiedlichen Merkmalen bestimmt werden. Allenfalls in der Praxis der Züchter, nicht aber innerhalb der zentralen biologischen Theorien kann vor dem 19. Jahrhundert von einer Herausbildung des Konzepts der Vererbung gesprochen werden. Auch erst im 19. Jahrhundert wird eine enge Verbindung zwischen der Konstanz der Arten und der Ähnlichkeit von Individuen innerhalb einer Familie gesehen, so dass der Begriff der Vererbung damit im Rahmen von Theorien der Taxonomie und Evolution eine Bedeutung gewinnen kann.

Im Laufe des 18. Jahrhunderts wird die Vererbung zunehmend als Übertragung von stofflichen Bestandteilen eines Organismus an seine Nachkommen verstanden. So macht Mitte des Jahrhunderts P.L.M. Maupertuis bestimmte materielle Teile für die Vererbung verantwortlich (»Teilchentheorie der Vererbung«): »la liqueur séminale de chaque espece d'animaux contient une multitude innombrable de parties propres à former par leurs assemblages des animaux de la même espece«.[35] Die Teilchen im Samen bewirken nach der Auffassung Maupertuis' dabei nicht nur eine artspezifische Formung der Merkmale, sondern sie reproduzieren in direkter Weise die Eigenschaften der Individuen, von denen sie stammen (»les parties propres à former des traits semblables à ceux de cet individu«).[36] Die spezifische Form eines individuellen Tieres wird also über seine Samenteilchen an seine Nachkommen weitergegeben; die Teilchen werden direkt für die Bildung der (phänotypischen) Merkmale seiner Nachkommen verantwortlich gemacht. Ein Vorläufer Mendels wird Maupertuis mit dieser Auffassung aber doch nur in Ansätzen, weil er nicht den gesamten Phänotyp in einzelne Merkmale zerlegt und weil er v.a. die Merkmale nicht in verschiedenen Kombinationen und über mehrere Generationen hinweg studiert.

Auch C. de Bonnet, ein dezidierter Anhänger der Präformationstheorie der ↑Entwicklung, postuliert 1764 in seinen Untersuchungen des Süßwasserpolypen in den Eltern enthaltene *Keime* (»Germe préexistant«) oder bestimmte *organisierte Teilchen* (»certaines Particules préorganisées«) als die Grundlage der Weitergabe von Merkmalen.[37] Die Keime stellt Bonnet sich als eine Art Repräsentation des Organismus vor (»une sorte de représentation du Polype«).[38] Im Extremfall der Präformationstheorie besteht die Repräsentation in einer nur verkleinerten Ausführung des ganzen Organismus, so dass die Vererbung im Wesentlichen in einer Verselbständigung und anschließendem Wachstum der Keime besteht. Problematisch ist für diese Sicht allerdings – ebenso wie für Aristoteles' Theorie – die Tatsache, dass ein Organismus häufig beiden Elternteilen ähnlich sieht. Bekannt werden in diesem Zusammenhang die Untersuchungen Maupertuis' zur Polydaktylie in einer Berliner Familie, die eine Vererbung durch beide Elternteile belegt. Maupertuis und Buffon nehmen diese Evidenz als Argument gegen die Präformationstheorie.[39]

Ein persistentes Problem, das die alte Typentheorie an ihre Grenzen führt, ist die Beobachtung, dass nicht nur arttypische Eigenschaften von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden, sondern auch unwesentliche, akzidentelle Merkmale. Würde alle Vererbung über eine die Typen konstant erhaltende Kraft erfolgen, die nur gelegentliche Schwächen und umweltbedingte Abweichungen zulässt, dann dürften die unwesentlichen Merkmale nicht in gleicher Weise erblich sein wie die arttypischen. Die Erscheinung von untypischen Eigenschaften des Menschen, die von einer Generation zur nächsten weitergegeben werden, beginnt seit Ende des 18. Jahrhunderts den Blickpunkt der Aufmerksamkeit auf das Phänomen der individuellen Vererbung zu lenken. Besonders auffallend sind in dieser Hinsicht die erblichen Krankheiten, die ja gerade vom Typus abweichende Erblichkeiten bilden. Die Debatte unter den Medizinern ist anfangs noch von dem Streit um die stoffliche Natur des Erbfaktors bestimmt: Wie in anderen Auseinandersetzungen stehen sich auch hier die Humoralisten, die flüssige Faktoren postulieren, und die Soliditisten, die einen festen Stoff annehmen, gegenüber. Im Hintergrund vollzieht sich dabei aber der entscheidende Schritt hin zu einer Theorie der Vererbung, die vom Individuum, und nicht vom Typus ausgeht. In diese Richtung weisen die Untersuchungen J.F. Meckels, der 1812 in seinem ›Handbuch der pathologischen Anatomie‹ des Menschen viele Eigenschaften und Merkmalskomplexe zusammenstellt, die Abweichungen vom Typus darstellen, aber trotzdem vererbt werden (»Monstrositäten«).[40]

Von anderen Autoren des 19. Jahrhunderts wird die Erblichkeit psychischer Eigenschaften und Krankheiten des Menschen näher untersucht.[41] Mit dem Aufkommen des Darwinismus in der zweiten Jahrhunderthälfte wird die Erblichkeit einer Vielzahl von Fähigkeiten und psychischen Dispositionen des Menschen behauptet, u.a. der Intelligenz, der Sittlichkeit und der Genialität.[42] Meist enthalten diese Analysen Kurzschlüsse von dem wiederholten

Auftreten eines Merkmals in einer Familie auf seine biologische Vererbung – das konstante kulturelle und soziale Milieu der Familien wird dagegen nicht berücksichtigt. Politisch wirksam werden diese Vererbungstheorien in Programmen der Eugenik und Rassenhygiene.

Die Züchtungsforschung und deren Terminologie

Die Annahme einzelner materieller Körper als Erklärungsgrundlage für die Konstanz der Arten und damit für die Vererbung wird auch durch Ergebnisse der angewandten Züchtungsforschung befördert. Diese Forschung analysiert den Prozess der Vererbung auf der Ebene von Individuen und stellt hier Konstanz, aber auch Variation fest und entwickelt für diese Verhältnisse eine eigene Sprache.[43] Ausdrücke wie ›Anlage‹, ›Erblichkeit‹, ›Veredelung‹, ›Inzucht‹, ›Erbfehler‹ oder ›Rückschlagen‹ haben ihren Ursprung in der angewandten Züchtungsforschung.[44] Weil es dabei um generationenübergreifende Verhältnisse geht und in der Hybridisierung auch die Verschmelzung von Arten möglich wird, geraten die etablierten ontologischen Kategorien von ›Individuum‹ und ›Art‹ insgesamt in Bewegung und werden unscharf: »genetic systems […] are systems of exchange that systematically cut across notions of a one-to-one relationship between individuals and species. Individuals of different kinds merge in hybridization to form individuals of a new, third kind, and the borders of kinds become permeable as a consequence« (Müller-Wille 2007).[45] Die frühe Hybridisierungsforschung und später Biochemie, Mikrobiologie und Genetik etablierten eine Untersuchungsebene, die die »hergebrachte Dichotomie von Art und Individuum systematisch unterlief« (Rheinberger & Müller-Wille 2009).[46]

Ein Ergebnis der Züchtungsforschung lautet, dass eine Ähnlichkeit eines Organismus nicht allein mit seinen unmittelbaren Vorfahren bestehen kann, sondern auch mit weiter entfernten Verwandten. Maupertuis bemerkt Mitte des 18. Jahrhunderts, dass es Lebewesen gibt, die zwar nicht ihren Eltern, wohl aber ihren Großeltern ähneln.[47]

Im Deutschen wird für dieses Phänomen des Wiederauftauchens von Merkmalen, die nicht bei den Eltern, aber bei den weiter zurückliegenden Vorfahren vorhanden waren (»verborgene Merkmale«), seit den 1770er Jahren der Ausdruck ***Zurückschlagen*** (seit 1810 meist *Rückschlagen*) verwendet (Prizelius 1777: »ein Füllen auf das dritte Glied zurück schlagen kann«[48]; von Burgsdorf 1787: »aus dem Saamen in die Urart zurückschlagen [bei der Baumzucht]«[49]; Thaer 1804: »Zurückschlagen der Race [bei Schafen]«[50]; Anonymus 1811: »Rückschlage dieser Frucht [bei Roggen]«[51]; Thaer 1812: »Zurückschlagen der Gattung [bei Rindern]«[52]; Sebald 1815: »Rückschläge«: »das Anerben […] nach den Voreltern«[53]; Justinus 1815: »Rückschläge [in der Zucht von Pferden]«[54]; von Tennecker 1825: »Rückschläge auf ihre Vorfahren [bei Pferden]«[55]; Voigt 1835: »Rückschlagen« in Bezug auf die ungewöhnliche Form der Füße bei Menschen, die es erlaubt, in affenartiger Weise Gegenstände mit ihnen zu ergreifen[56]; Gärtner 1849: »Rückschläge«[57]).

Im Englischen ist für dieses Phänomen seit den 1830er Jahren der Ausdruck ***Reversion*** in Gebrauch (Blackadder 1834: »the reversion of wheat into grass«[58]; [Karkeek] 1841: »reversion to an original breed«[59]; Darwin [1842]: »reversion«[60]; Darwin 1859: »to the subject of reversion, I may here refer to a statement often made by naturalists – namely, that our domestic varieties, when run wild, gradually but certainly revert in character to their aboriginal stocks«[61]).

Im Französischen wird dafür schließlich der Ausdruck ***Atavismus*** geprägt (abgeleitet von lat. *atavus* »Vorfahre, Urgroßvater«). Als Urheber dieses Wortes gilt der französische Botaniker A.N. Duchesne, ohne dass aber klar ist, in welcher Schrift er den Terminus einführt.[62] Darwin vermutet, dass es in seinem Werk über die Naturgeschichte der Erdbeeren von 1766 der Fall ist[63]; wahrscheinlich verwendet Duchesne ›Atavismus‹ aber erst später[64]. M. Sageret bestimmt den Begriff 1825 – schon unter Verweis auf Duchesne – als eine Ähnlichkeit eines Organismus mit seinen älteren Vorfahren oder indirekten Verwandten (z.B. den Onkeln und Tanten) (»la ressemblance que les plantes et les animaux peuvent avoir avec leurs ascendans«).[65] Im Französischen wird der Ausdruck seit den 1830er Jahren häufig verwendet[66]; später auch im Englischen[67] und Deutschen[68].

Das Phänomen des Rückschlagens dient als Beleg für die Anschauung, dass die geerbten Merkmale unvermischt in einem Organismus bestehen bleiben und in den Nachkommen wieder zum Ausdruck kommen können, auch wenn sie nicht sichtbar sind. Darüber hinaus gibt das Vorkommen der Atavismen eine Rechtfertigung für den grundlegenden Ansatz der Genetik, Organismen in isolierte Merkmale zu zergliedern, die als Ergebnis der Wirkung einzelner genetischer Einheiten gebildet werden (also den »Atomismus« der Genetik). Das Phänomen des Wiederauftauchens von Merkmalen der Vorfahren, die viele Generationen hindurch verborgen sind, ist bereits in der Antike bekannt und wird von Aristoteles und Lukrez beschrieben.[69]

»Gesetze der Vererbung«

Zu einem einheitlichen Gegenstand wird die Vererbung u.a. durch die Untersuchung von »Gesetzen der Vererbung«. Bereits C. von Linné spricht 1737 von *inneren Gesetzen der Fortpflanzung* (»generationis inditas leges«), nach denen die Formen (»formae«) von Pflanzen immer ähnliche Formen hervorbringen[70] – diese Gesetze sind für Linné aber nicht speziell biologischer Art, sondern vielmehr universale Gesetze der Konstanz[71]. Denn gerade Linné konzipiert das Geschehen der Fortpflanzung als eine »rein formale Folgebeziehung«, die »jeder materiellen Bestimmung« entkleidet ist (Rheinberger & Müller-Wille 2009).[72] Die Fortpflanzung besteht für Linné daher auch nicht in einer neuen Schöpfung, sondern lediglich in einer fortgesetzten Zeugung (»nova creatio nulla; sed continuata generatio«).[73]

Zu einem festen Terminus wird der Ausdruck ***Vererbungsgesetze*** erst im 19. Jahrhundert. Außerhalb eines juristischen Zusammenhangs erscheint er zuerst in den frühen 1830er Jahren im Französischen. Die neu gegründete Pariser Anthropologische Gesellschaft formuliert 1832 einige *Gesetze der organischen Vererbung* (»lois de l'hérédité organique«), von denen das erste die Ähnlichkeit der Nachkommen mit ihren Eltern in physischer und psychischer Hinsicht feststellt (»Tout enfant à sa naissance hérite plus ou moins des instincts, des sentimens, de l'intelligence de son père, de sa mère ou de ses aïeux, et il leur ressemble au moral comme au physique«).[74] Auch in Bezug auf Krankheiten wird der Ausdruck bereits in den 1830er Jahren verwendet (Anonymus 1833: »les lois de l'hérédité des tubercules«).[75]

Im Deutschen ist die Formulierung bis in die 1830er Jahre ausschließlich im rechtswissenschaftlichen Sinne in Gebrauch; danach erscheint sie vereinzelt im biologischen Kontext, v.a. im Bereich der Pflanzen- und Tierzüchtung, zunächst im Singular, in den 1840er Jahren auch im Plural (Heine 1836: »Die Lehre von der Verschiedenheit des individuellen Lebens bei der Zeugung umfasst das Gesetz der Vererbung«[76]; M. 1837: »Das Gesetz der Vererbung ist die Basis der Veredlung in der Thierzucht«[77]; Petri 1838: »das Gesetz der Vererbung, als Basis der Veredlung«[78]; Heine 1844: »das Gesetz der Vererbung [bei landwirtschaftlich genutzten Pflanzen]«[79]; Stark 1838/44: »Gesetz der Vererbung von Krankheiten«[80]; With 1844: »Der Examinand muß die Gesetze der Vererbung und die Regeln kennen, die man bei der Verbesserung und Veredlung der Hausthiere, bei der Racebildung, der Auswahl, Behandlung und Paarung der Zuchtthiere wahrzunehmen hat«[81]; Siemers 1852: »[Es] finden dabei, wenn Vater und Mutter zwei verschiedenen Familien angehören, eigenthümliche Gesetze der Vererbung statt«[82]). In der zusammengezogenen Form *Vererbungsgesetze* erscheint der Ausdruck in den 1850er Jahren (Haubner 1854: »Nach den Vererbungsgesetzen kommt dem Geschlechte (Hengsten und Stuten) eine gleiche Vererbungskraft zu«[83]).

P. Lucas, der in einem umfangreichen Werk aus den Jahren 1847-50 als einer der ersten die Vererbung von psychischen Eigenschaften untersucht, unterscheidet darin zwischen einem *Gesetz der Vererbung* (»loi d'hérédité«) und einem *Gesetz der Angeborenheit* (»loi d'innéité«). Während sich das erste auf die Konstanz der für eine Art typischen Merkmale bezieht (»[l]es variations et déviations du type spécifique des êtres«), betrifft das zweite die erbliche Weitergabe individueller Eigenarten und Krankheiten (»les variations et modifications de la nature première«) (darunter auch im Leben des Individuums erworbene).[84]

Auch C. Darwin spricht in seinem zu Lebzeiten nicht publizierten Essay von 1844[85] und in seinem Hauptwerk von 1859 – das nach H.-J. Rheinberger und S. Müller-Wille (2009) der »erste groß angelegte Versuch zu einer allgemeinen Theorie der Vererbung« ist[86] – von *Gesetzen der Vererbung* (»laws of inheritance«[87]), und zwar im Kontext der Züchtungsforschung. E. Haeckel, der einflussreichste Anhänger Darwins in Deutschland, verwendet 1868 in seinen Vorträgen über Entwicklungsgeschichte ebenfalls diesen Terminus (»Vererbungsgesetze«[88]). Haeckel unterscheidet bereits 1866 zwischen »Gesetzen der conservativen Vererbung«, d.h. einer Vererbung ererbter Eigenschaften, und »Gesetzen der progressiven Vererbung«, d.h. einer Vererbung erworbener Eigenschaften (↑Lamarckismus). Das erste der haeckelschen Vererbungsgesetze lautet: »Bei den meisten Organismen sind alle unmittelbar auf einander folgenden Generationen einander in allen morphologischen und physiologischen Charakteren entweder nahezu gleich oder doch sehr ähnlich«.[89]

Die wissenschaftliche Erforschung der Gesetze der Vererbung beginnt bereits in den 1820er Jahren.[90] M. Sageret bemerkt 1826 in der Züchtung von Pflanzen, dass die Merkmale der Eltern als voneinander getrennte Einheiten an ihre Nachkommen weitergegeben werden und sich nicht miteinander vermischen.[91] Ähnliche Ergebnisse findet in den 1850er Jahren C. Naudin bei seinen Züchtungsexperimenten (v.a. mit Kürbissen) und betrachtet hybride Organismen daraufhin als Mosaike, in denen die elterlichen Merkmale getrennt bleiben und auch getrennt an die Nachkommen weitergegeben werden.[92] Naudin formuliert

»Jedes von den […] hybriden Merkmalen [einer Kreuzung in der ersten Generation] gleicht dem einen der beiden Stammmerkmale [der Eltern] entweder so vollkommen, daß das andere der Beobachtung entschwindet, oder ist demselben so ähnlich, daß eine sichere Unterscheidung nicht stattfinden kann« (10).

»[D]ie Hybriden je zweier differierender Merkmale [bilden] Samen […], von denen die eine Hälfte wieder die Hybridform entwickelt, während die andere Pflanzen gibt, welche konstant bleiben und zu gleichen Teilen den dominierenden und rezessiven Charakter erhalten« (17).

»[Es ist] der faktische Beweis geliefert, daß konstante Merkmale, welche an verschiedenen Formen einer Pflanzensippe vorkommen, auf dem Wege der wiederholten künstlichen Befruchtung in alle Verbindungen treten können, welche nach den Regeln der Kombination möglich sind« (23).

Tab. 290. Drei Gesetze der Vererbung nach Mendel (1865; Braunschweig 1970).

auch bereits in qualitativen Beschreibungen die Regelmäßigkeiten bei der Vererbung, die später von G. Mendel genau erfasst werden, so die Einförmigkeit im Aussehen (»une grande uniformité d'aspect«) der Individuen der ersten Kreuzungsgeneration und die ungeordnete Variation (»une variation desordonnée«) in der zweiten Generation.[93]

Qualitative Ergebnisse, die bereits das mendelsche Gesetz der Merkmalsspaltung in der zweiten Kreuzungsgeneration einschließen, erhält der katholische Pfarrer J. Dzierzon ausgehend von seinen Kreuzungsversuchen mit Honigbienen. Er zeigt bereits Mitte der 1840er Jahre, dass die Drohnen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen (↑Fortpflanzung/Parthenogenese).[94] Bei der Kreuzung deutscher und italienischer Bienen erhält er in der zweiten Generation eine Aufspaltung der Merkmale. 1854 schreibt Dzierzon, wenn die Königin »schon aus Bastardbrut entstanden« sei, »kann sie auch unmöglich reine Drohnen erzeugen, sondern sie erzeugt halb italienische, halb deutsche Drohnen, aber merkwürdig nicht der Art, sondern der Zahl nach, als falle es der Natur schwer, beide Arten zu einer Mittelrasse zu verschmelzen«.[95] Allein die quantitative Auswertung dieser Beobachtungen verhindert es, dass Dzierzon vor Mendel ein grundlegendes Vererbungsgesetz zahlenmäßig formuliert.

Als erste voll entwickelte Theorie der Vererbung, die das Problem isoliert von anderen physiologischen Komplexen (z.B. dem der Entwicklung) thematisiert, gilt der Ansatz von P. Lucas in den Jahren 1847-50.[96]

Mendels Kreuzungsexperimente

Zwar liegen die Anfänge einer Theorie der Vererbung, die von der getrennten Weitergabe von diskreten Merkmalsträgern ausgeht, schon in den 1850er Jahren, als eigentlicher Begründer dieser Auffassung gilt aber G. Mendel. Mendel bezeichnet die Erbträger als »Factoren« und beschreibt ihre unabhängige Weitergabe (d.h. freie Kombinierbarkeit) von einer Generation in die nächste. Er betrachtet sie aber nicht – zumindest nicht eindeutig, wie oft behauptet – als physische (feste oder flüssige) Körperchen; er spricht lediglich von der »materiellen Beschaffenheit und Anordnung der Elemente«, die die »constanten Gesetze« der Entwicklung begründen.[97] Mendel gilt damit zumindest nicht eindeutig als der Begründer der Teilchentheorie der Vererbung.

Mendel führt ausgiebige quantitative Untersuchungen über das Auftreten der Merkmale bei Kreuzungsversuchen (zunächst an Erbsen) durch. Seine Methode ist dabei durch die Auswahl einiger weniger isolierter Merkmale, ein einfaches Symbolsystem, die Züchtung über mehrere Generationen und die genaue Auszählung und statistische Auswertung der Ergebnisse gekennzeichnet. Er findet dabei konstante Ergebnisse, die er in einfachen Regeln zusammenfasst: Seit der »Wiederentdeckung« der Ergebnisse Mendels im Jahr 1900[98] ist es üblich, diese als drei getrennte Regeln oder Gesetze zu formulieren (vgl. Tab. 291)[99]: (1) die »Prävalenz-Regel« (Correns 1905)[100], später meist »Uniformitätsgesetz« genannt: Die erste Kreuzungsgeneration von Individuen unterschiedlicher Merkmale weist homogene Merkmale auf (bei »dominanten« Merkmalen setzt sich das Merkmal eines Elternteils durch; in anderen Fällen steht die Ausprägung des Merkmals zwischen denen der Eltern; ↑Gen); (2) das »Spaltungsgesetz« (de Vries 1900)[101]: In der zweiten Generation erscheinen die Merkmale wieder, die vorher verdeckt wurden (durch Dominanz oder Vermischung), und zwar in konstanten quantitativen Verhältnissen (im Verhältnis 3:1 im Falle der Dominanz; im Verhältnis 1:2:1 im Falle eines intermediären Erbgangs); (3) das »Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale« (Correns 1905)[102], von Correns 1900 auch »die Mendel'sche Regel«[103] genannt: Bei der Kreuzung von Pflanzen mit mehreren verschiedenen Merkmalen ergibt sich eine freie Kombination der Merkmale. Jedes Merkmal wird also unabhängig von den anderen und ohne Vermischung weitergegeben. Als Erklärung für die freie Kombinierbarkeit der Merkmale nimmt Correns an, der Ort der »Anlagen« liege »ohne feste Bindung« auf den Chromosomen im Kern, so dass sie bei der Vererbung »beliebig durch-

einander gewürfelt werden« könnten.[104] Correns weist aber auch bereits darauf hin, dass dies nicht für alle Merkmale gilt, weil es »gekoppelte Merkmale« gebe[105] (↑Gen).

Mendel gewinnt seine Ergebnisse mit einer sauberen experimentellen Methodik, die Vorversuche und Kontrollen einschließt. Bemerkenswert ist allerdings, dass die empirischen Versuchsergebnisse Mendels – wie spätere Analysen zeigen – besser zu seiner Theorie passen als sie es mit seinem Material und seinen Methoden konnten. Es werden daher – zuerst 1936 von dem Populationsgenetiker R.A. Fisher – Vorwürfe der zumindest unbewussten Manipulation erhoben.[106]

Das Neue in Mendels Ansatz liegt primär nicht in einer besonderen Entdeckung, sondern in der konzeptionellen Analyse, die eine eigene Untersuchungsebene schafft: die Ebene der genetischen Faktoren.[107] Erst auf dieser neuen Untersuchungsebene gelingt es ihm, die später so genannten »Gesetze der Vererbung« aufzustellen. Diese ergeben sich aus der einfachen Annahme einer unabhängig voneinander erfolgenden Weitergabe der Merkmalsträger. Mendels primärer Fokus gilt jedoch noch nicht der Vererbung (für die er aber in der Retrospektive bekannt wird), sondern dem Phänomen der Hybridisierung für die Entstehung neuer Arten (er ist damit in einer botanischen Tradition verankert, die aus dem 18. Jahrhundert stammt).

Weil Mendel viele Auffassungen, die im 20. Jahrhundert als *Mendelismus* bekannt werden, selbst nicht vertritt, wird bezweifelt, ob er selbst *Mendelianer* genannt werden kann.[108] So konzipiert Mendel die genetischen »Faktoren« nicht als materielle Teilchen, und die Unterscheidung zwischen dem (genotypischen) Potenzial für ein Merkmal und dem (phänotypischen) Merkmal selbst vollzieht er noch nicht (sondern erst Nägeli, Correns und besonders prominent Johannsen 40 Jahre später; ↑Genotyp/Phänotyp). Mendel verfügt auch noch nicht über die Einsicht, dass viele Merkmale von einem Paar von Merkmalsträgern (Allelen) bestimmt werden.[109]

Trotzdem führt Mendel aber einige theoretische Innovationen ein, die seinen Ansatz von der älteren Hybridisierungsforschung deutlich unterscheidet. So vollzieht er den entscheidenden Schritt, nicht mehr die Arten selbst, sondern Merkmale von Individuen als die Elemente der Hybridisierung zu analysieren. Mendel gebraucht in diesem Zusammenhang auch den Ausdruck ›Faktor‹, um die genetische Grundlage der Merkmale zu bezeichnen – in der Züchtungsforschung, so z.B. noch 1849 bei K.F. Gärtner, erscheint der Ausdruck ›Faktor‹ dagegen zur Bezeichnung der hybridisierten Arten, nicht aber der genetischen Elemente der Vererbung.[110] Bezeichnenderweise wechselt Mendel in seinen Darstellungen beständig zwischen den Ausdrücken ›Stammarten‹ (und ›Hybridformen‹) auf der einen Seite und ›Stamm-Merkmal‹ (und ›Hybriden-Merkmal‹) auf der anderen Seite. In Mendels Darstellung werden damit die Merkmale und Faktoren zu eigenständigen Akteuren des genetischen Prozesses.[111]

Prävalenzregel oder Uniformitätsgesetz
»Von den beiden antagonistischen Eigenschaften [der Eltern] trägt der Bastard stets nur eine, und zwar in voller Ausbildung. Er ist somit von einem der beiden Eltern in diesem Punkte nicht zu unterscheiden. Mittelbildungen kommen dabei nicht vor« (de Vries 1900, 84).

Spaltungsgesetz
»Bei der Bildung des Pollens und der Eizellen trennen sich die beiden antagonistischen Eigenschaften. Sie folgen dabei in der Mehrzahl der Fälle einfachen Gesetzen aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung« (de Vries 1900, 84).

Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale oder Unabhängigkeitsgesetz
»Der Bastard bildet Sexualkerne, die in allen möglichen Combinationen die Anlagen für die einzelnen Merkmale der Eltern vereinigen, nur die desselben Merkmalspaares nicht. Jede Combination kommt annähernd gleich oft vor« (Correns 1900, 166).

Tab. 291. Drei Gesetze der Vererbung nach de Vries (1900) und Correns (1900).

Mendels Atomismus
Nicht die Entdeckung der »Vererbungsgesetze« ist das eigentlich Innovative Mendels, sondern sein Ansatz, den Organismus in unabhängig voneinander variierende Merkmale aufzuteilen, ihn als ein Mosaik von Einzelteilen zu analysieren. Mendel löst sich damit – ebenso wie Darwin (s.u.) –, von der idealistischen Tradition, die den Organismus als eine ganzheitliche Einheit betrachtet, die von umfassenden Korrelationsprinzipien beherrscht wird. Für Mendels Erklärung der organischen Veränderungen ist gerade nicht die wechselseitige Bezogenheit der Teile des ganzen Organismus aufeinander, d.h. dessen funktionale Geschlossenheit, sondern seine Zerlegbarkeit in einzelne, gegeneinander abgrenzbare, unabhängig voneinander weitergegebene und frei miteinander kombinierbare Merkmale ausschlaggebend. Mendel selbst kommt 1866 zu dem Ergebnis, mit seinen Untersuchungen sei »der faktische Beweis geliefert, daß konstante Merkmale, welche an verschiedenen

Generation	*A*	*Aa*	*a*	in Verhältniss gestellt: *A* : *Aa* : *a*
1	1	2	1	1 : 2 : 1
2	6	4	6	3 : 2 : 3
3	28	8	28	7 : 2 : 7
4	120	16	120	15 : 2 : 15
5	496	32	496	31 : 2 : 31
n				2^n-1 : 2 : 2^n-1

Abb. 548. Mendels Modell für die Häufigkeitsverteilung von Individuen bei der Kreuzung von Hybriden über mehrere Generationen hinweg. Dargestellt ist die errechnete Anzahl von Individuen, die einem der drei Typen entsprechen: A: reinerbig (»konstant«) und dominant; Aa: hybrid; a: konstant und rezessiv. Vorausgesetzt ist in dem Modell eine gleich große Vermehrungsrate für alle drei Typen von jeweils vier Nachkommen je Pflanze (Ausschluss von Selektion). Die beiden konstanten Formen bringen jeweils nur Nachkommen des eigenen Typs hervor (Ausschluss von Mutationen). Jeder Hybrid bildet in jeder Generation dagegen Nachkommen von allen drei Typen gemäß dem Verhältnis 1A+2Aa+1a. Der relative Anteil der Hybridformen wird im Laufe der Generationen immer kleiner (aus Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandlungen des Naturforschenden Vereines Brünn 4, 3-47 (Reprint Berlin 1917): 18).

Formen einer Pflanzensippe vorkommen, auf dem Wege der wiederholten künstlichen Befruchtung in alle Verbindungen treten können, welche nach den Regeln der Kombination möglich sind«.[112]

Bedeutsam ist dabei nicht nur der atomistische Ansatz, den Organismus in unabhängig voneinander weitergegebene Elemente zu zerlegen, sondern auch die genaue quantitative Auswertung der Versuche. In seiner Konstanz verblüffend war v.a. das quantitative Ergebnis, dass die rezessiven Formen (z.B. die grünen Samen) von in ihren genetischen Anlagen verschiedenen miteinander gekreuzten Organismen, die in der ersten Tochtergeneration verschwunden waren, in der zweiten Tochtergeneration im Verhältnis eins zu drei gegenüber der dominanten Form wieder auftauchten. Anders als alle Genetiker bis zum Ende des Jahrhunderts führte dieses Ergebnis Mendel zu der richtigen Einschätzung, dass es nicht viele identische Determinanten für ein Merkmal sind, die an die Nachkommen weitergegeben werden (und die, wie in Weismanns Vorstellung, im Organismus miteinander konkurrieren), sondern dass jedes Merkmal nur von einer Determinante bestimmt wird, die zusammen mit einer Alternativform in den Keimzellen des Organismus vorhanden ist. Das Wiedererscheinen der reinen rezessiven Formen in der zweiten Generation belegt außerdem, dass es nicht zu einer Verschmelzung des genetischen Materials durch die sexuelle Fortpflanzung kommt. Die Merkmalsträger bleiben auch über die Generationen hinweg in ihrer reinen Form erhalten.

Von Mendels Auffassung ist es allerdings noch ein gewisser Schritt zu der bis heute gültigen eigentlichen Teilchentheorie der Vererbung. Diese entspricht einer gemäßigten Form des Präformationismus (↑Entwicklung): Das der Vererbung Zugrundeliegende besteht in der Weitergabe von Stoffen, die in Verbindung mit einer entsprechenden Umwelt die Form des neu entstehenden Organismus determinieren. Der neu gebildete Organismus ist also in gewisser Weise im Keim bereits enthalten. Er ist dort nicht als verkleinertes Vorbild vorhanden, sondern als »Magazin« (Weismann 1892)[113] von stofflichen Elementen, die in gegenseitiger Wechselwirkung den Organismus formen.

Noch vor der Wiederentdeckung Mendels zur Jahrhundertwende kommen andere Genetiker, v.a. H. de Vries und A. Weismann zu einer ähnlichen Hypothese wie dem von Mendel formulierten Unabhängigkeitsprinzip der Merkmale. So konstatiert Weismann 1896, dass, »jeder complicirtere Organismus sich aus einer sehr grossen Zahl vom Keim aus selbstständig veränderbarer Theile zusammensetzt«.[114] Vor allem Erfahrungen aus der Züchtungspraxis bringen Weismann zu der Überzeugung, dass die Merkmale der Organismen einzeln in den Keimzellen repräsentiert sein müssen und unabhängig voneinander variieren können. Wenig später betont auch de Vries den Grundmechanismus der Vererbung als Weitergabe isolierter Partikel und begründet auf dieser These seine Theorie der Mutation: »Als Mutationstheorie bezeichne ich den Satz, dass die Eigenschaften der Organismen aus scharf voneinander unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind. Diese Einheiten können zu Gruppen verbunden sein, und in verwandten Arten kehren dieselben Einheiten und Gruppen wieder«.[115]

Darwin und die Pangenesis

Für die Wirksamkeit der von C. Darwin angenommenen Selektion in der Natur ist die Tatsache der Vererbung von entscheidender Bedeutung. Er stellt sich in seinem Hauptwerk über den ›Ursprung der Arten‹ von 1859 vor, der Mechanismus der Selektion wirke über die Bewahrung und Anreicherung von kleinen vererbten Veränderungen (»the preservation and accumulation of [in 1. Aufl.: infinitesimally] small inherited modifications«[116]). Darwin nimmt zunächst eine einfache Vererbung durch Mischung der Merkmale der Eltern an (»blending inheritance«; »paint-pot theory of heredity«[117]).[118] Nachdem in den 1860er Jahren kritisch gegen diese Theorie einge-

wendet wird, dass sie mit der Selektionstheorie nicht vereinbar sei, weil sich ihr zufolge eine schnelle Verdünnung der vorteilhaften Merkmalsvarianten ergeben würde (Bowen 1860: »variations […] are rapidly effaced by crossing the breed«[119]; später ist meist von »swamping« die Rede), entwickeln Darwin und seine Anhänger genauere Vorstellungen über den Mechanismus der Vererbung.

T.H. Huxley weist 1860 darauf hin, dass eine Vermischung der ererbten Merkmale nicht immer eintrete, diese vielmehr nebeneinander in einem Organismus bestehen könnten oder eine Verdeckung der einen durch andere vorliegen könnte (Dominanz; ↑Gen). Weil selbst Variationen, die zu Monstrositäten führen, in einer Population erhalten bleiben können, müsste dies auch für weniger schädliche Varianten gelten – Huxley antizipiert damit weitgehend die moderne Sicht. [120] Auch Darwin ist der Auffassung, eine Vermischung der Merkmale in der Natur finde nicht immer statt, weil er aus eigener Anschauung sowohl das Nebeneinanderbestehen von Varianten bei Organismen der gleichen Art als auch das Phänomen der Reversion kennt. Außerdem betont er den negativen Aspekt der Selektion, d.h. die Ausmerzung der nachteiligen Varianten gegenüber dem positiven Aspekt der Auslese der vorteilhaften Merkmale – das Eliminieren eines Großteils der negativen Varianten ermöglicht eine Ausbreitung der vorteilhaften und umgeht das Problem der Mischung.[121]

Seit Mitte der 1860er Jahre entwickelt Darwin eine neue Vererbungstheorie, die lamarckistische Elemente enthält.[122] Diese physiologische Theorie der Vererbung geht von einer Bildung der Keime unter dem Einfluss von Keimchen (»gemmules«) aus, die aus den verschiedenen Teilen des Organismus stammen – er selbst bezeichnet diese Auffassung als ***Pangenesis*** (unabhängig von Darwin vertritt auch H. Spencer eine Theorie der Pangenesis[123]). In Darwins Worten impliziert die Hypothese der Pangenesis eine Reproduktion jedes einzelnen Teils des Elternorganismus: »that the whole organization, in the sense of every seperate atom or unit, reproduces itself. Hence ovules and pollen-grains – the fertilized seed or egg as well as buds – include or consist of a multitude of germs thrown off from each separate atom of the organism«[124].

Dem Kern nach wird diese Theorie bereits in der Antike vertreten (s.o.). Die Erklärung der Vererbung durch den Mechanismus der Pangenesis gewinnt v.a. in einer Zeit an Bedeutung, in der die Präformationsvorstellung abgelehnt wird. In Darwins Version ist die Pangenesistheorie besonders geeignet, die Transformation von Arten durch die Vererbung von individuell erworbenen Merkmalskombinationen zu beschleunigen. Auch der Vererbungsbegriff insgesamt erfährt damit eine Transformation: Das Problem der Vererbung steht nicht mehr primär im Kontext der Konservierung und Tradierung einer invarianten Struktur, die das Wesen einer Art ausmacht, sondern in der Kombination von Merkmalen, die individuell sehr unterschiedlich sein können und über ihre akkumulierte Veränderung zur Entstehung neuer Arten führen können.[125] Deutlich wird dies auch daran, dass Darwin die Vererbung nicht in erster Linie als Weitergabe von Ähnlichem bestimmt, sondern gerade das wiederholte Erscheinen von Abweichungen unter gleichen Umweltbedingungen als ein Vorliegen von Vererbung wertet: »when amongst individuals, apparently exposed to the same conditions, any very rare deviation, due to some extraordinary combination of circumstances, appears in the parent […] and it reappears in the child, the mere doctrine of chances almost compels us to attribute its reappearance to inheritance«.[126] Außerdem ermöglicht die Pangenesistheorie Darwin, an seiner alten These festzuhalten, die Variation der Organismen sei letztlich immer Ausdruck von Umweltänderungen (1862: »all variability is due to changes in the conditions of life«[127]; ↑Umwelt/Umweltdeterminismus). Vermittelt über individuelle Anpassungen an veränderte Umweltbedingungen finden alle Transformationen von Organismen nach dem Mechanismus der Pangenesis

1. Keine Vererbung erworbener Eigenschaften Unterscheidung von erworbenen und vererbten Eigenschaften und Einsicht in die fehlende genetische Basis der erworbenen Eigenschaften
2. Poplulationsdenken Konzipierung der Variation als eine Eigenschaft von Populationen, und nicht von Individuen
3. Vererbung als Mittel zum Erhalt der Variation Überwindung des Antagonismus von Vererbung und Variation, insofern die Vererbung selbst die Erhaltung der Variation in einer Population leistet
4. Natürlichkeit der Variationen Ablehnung des Verständnisses von Variationen als bloßen Hinzufügungen zur normalen Entwicklung
5. Kontinuum von kleinen zu großen Variationen Klärung des Verhältnisses von großen sprunghaften Veränderungen (»sports«) und kleinen Variationen

Tab.. 292. Konzeptionelle Schlüsseltransitionen der »Mendelschen Revolution« (nach Bowler, P.J. (2005). Variation from Darwin to the modern synthesis. In: Hallgrímsson, B. & Hall, B.K. (ed.). Variation. A Central Concept in Biology, 9-27: 11).

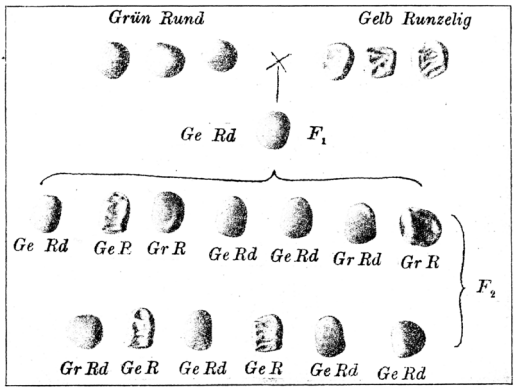


Abb. 549. Vererbung von Sameneigenschaften bei Erbsen nach den Mendelschen Gesetzen. Die Kreuzung von Pflanzen, die über grüne runde Samen verfügen, mit anderen, die gelbe runzelige Samen aufweisen, ergibt in der ersten Tochtergeneration Pflanzen mit einheitlich gelben runden Samen; in der F2-Generation erfolgt eine Aufspaltung der Merkmale (aus Bateson, W. (1909). Mendel's Principles of Heredity, dt. Mendels Vererbungstheorie, Leipzig 1914: 15).

schnell Eingang in die Kette der Generationen und damit in die Konstitution einer Art.

Einer experimentellen Prüfung wird Darwins Theorie der Pangenesis von seinem Neffen F. Galton unterzogen: Die Transfusion von Blut von einem Kaninchen zu einem anderen sollte nach Darwins Theorie auch die »gemmules« vom einen Tier zum anderen transportieren und sich auf dessen Nachkommen auswirken.[128] Der negative Ausgang dieser und ähnlicher Experimente führte zur allmählichen Ablehnung der Theorie.

Mendelismus und Darwinismus

Eine natürliche Allianz bilden die mendelsche Vererbungslehre und die darwinsche Evolutionstheorie, insofern in beiden Ansätzen der Organismus nicht primär als holistische Einheit, sondern als Aggregat von Merkmalen betrachtet wird: In der Vererbungslehre wird die Bildung der Merkmale durch einzelne Faktoren, die Gene, erklärt; in der Evolutionstheorie werden die Merkmale als isolierbare Anpassungen an die Umwelt gedeutet – in beiden Fällen fungiert dabei die atomistische Vereinzelung der Merkmale des Organismus als Voraussetzung der Analyse. Beide Ansätze können somit als merkmalsfokussiert bezeichnet werden; sie bilden zusammen die Grundlage einer reduktionistischen Methodologie, die die Eigenschaften des Organismus ausgehend von seinen Elementen, den Merkmalen, erklärt. Der Organismus wird in dieser Sicht zu einem *Eigenschaftsaggregat*, wie es J. Schaxel 1922 nennt (↑Form).[129] In eine Krise gerät dieser Ansatz mit dem Versuch der Identifikation isolierter Merkmale auf genetischer Ebene, weil dort umfassende Wechselwirkungen und Interdependenzen zwischen den genetischen Einheiten bestehen (»Epigenese«).[130]

Ungeachtet dieser konzeptionellen Allianz in gewissen Punkten erwächst aber gerade aus den Reihen der frühen Genetiker am Ende des 19. Jahrhunderts erheblicher Widerstand gegen die Evolutionstheorie. Darwins Vorstellungen von einer kontinuierlichen Variation, die von den »Biometrikern« W.F.R. Weldon und K. Pearson gestützt wird, widersprechen Genetiker wie W. Bateson, die von einer diskontinuierlichen Variation in der Vererbung ausgehen und nur durch diese die Transformation der Arten meinen erklären zu können (↑Mutation; Population).

Haeckel und der Zellkern

Eine materialistische Deutung der Erblichkeit gibt E. Haeckel 1866, indem er sie als »unmittelbare Uebertragung von materiellen Theilen des elterlichen Organismus auf den kindlichen Organismus« beschreibt.[131] Darüber hinaus bildet die Vererbung für Haeckel ein allgemeines biologisches Prinzip, nämlich das konservative Prinzip der Beharrung, das er dem progressiven Prinzip der Veränderung durch ↑Anpassung an die Seite stellt. Vererbung und Anpassung (»Atavismus und Variabilität«) definiert Haeckel als die beiden physiologischen Funktionen, die »in ihrer beständigen Wechselwirkung die unendlich mannichfaltigen Unterschiede der Organismen bedingen«.[132] Alle Eigenschaften der Organismen seien durch die Wechselwirkung dieser beiden Funktionen hervorgegangen; es bestehe ein Nebeneinander von zwei grundlegenden Kräften: »dem inneren, auf der materiellen Zusammensetzung des Organismus beruhenden und durch die Fortpflanzung vermittelten Bildungstriebe der Vererbung, und dem äusseren, auf der Gegenwirkung des Organismus gegen die Aussenwelt beruhenden […] Bildungstriebe der Anpassung«[133] (eine Vorläuferkonzeption dieser zwei-Prinzipien-Erklärung findet sich bei Lamarck; ↑Fortschritt). Charakteristisch an dieser Sicht ist die bis in die 1870er Jahre dominante Auffassung, dass es besondere *Kräfte* sind, die für die Vererbung verantwortlich gemacht werden. Ein Wandel dieser Anschauung stellt sich erst mit den detaillierten Untersuchungen zur ↑Befruchtung ein, die in den 1870er Jahren erfolgen und in denen der Nachweis erbracht wird (u.a. durch O. Hertwig), dass es in der Befruchtung zu einer Verschmelzung der Kerne von Ei- und Samenzelle kommt.

Dass es der Zellkern ist, der entscheidend an den Vorgängen der Vererbung beteiligt ist, vermutet Haeckel bereits 1866 (↑Zelle). Ein Argument dafür, das später u.a. von Weismann vorgebracht wird, geht von den Beobachtungen aus, dass der weibliche und männliche Elternteil in gleichem Maße zur Vererbung beitragen und dass der Kern der Teil von Ei- und Samenzelle ist, der eine ähnliche Größe hat. Würde auch das Protoplasma wesentlich an der Vererbung beteiligt sein, müsste der mütterliche Einfluss sehr viel größer sein, weil das Ei wesentlich mehr Material für die befruchtete Zelle beisteuert als die Samenzelle.[134] Haeckel spekuliert, der Kern diene der »Vererbung der erblichen Charactere«, während das Plasma »die Anpassung, die Accomodation oder Adaptation an die Verhältnisse der Aussenwelt zu besorgen hat«.[135] Die geschlechtliche Zeugung besteht nach Haeckel in der »materiellen Verbindung verschiedener Zeugungsstoffe«; deren »wirkliche chemische Mischung« bedinge eine »gemischte Uebertragung der Eigenschaften von beiden Eltern auf das Kind«.[136]

Erst in den 1880er Jahren wird Haeckels Vermutung in Bezug auf den Kern als Träger der »Zeugungsstoffe« experimentell untersucht und bestätigt. Nachdem W. Roux 1883 vermutet, dass die später so genannten Chromosomen an der Weitergabe der vererbten Eigenschaften beteiligt sind[137], legen die Untersuchungen zur Befruchtung bei Seeigeln durch O. Hertwig (↑Befruchtung) sowie E. Strasburgers Beobachtung, dass bei der Befruchtung einer Orchidee allein der Zellkern aus dem Pollenschlauch heraustritt, die Verantwortung des Kerns für die Zellteilung zumindest sehr nahe.[138] Mitte der 1880er Jahre stellen O. Hertwig und A. Kölliker heraus, dass der Kern die organisierte Substanz enthalten muss, die von Generation zu Generation weitergegeben wird und die für die Gestaltbildungsprozesse verantwortlich ist.[139] Die beiden Aspekte der kontinuierlichen Weitergabe des Erbmaterials (»Transmission«) und der differenzierenden Entwicklung (»Morphogenese«) beginnen sich in dieser Zeit konzeptionell zu trennen und in den beiden Disziplinen der Genetik und Entwicklungsbiologie zu organisieren.[140]

Die Wiederentdeckung Mendels

Mendels quantitative Formulierungen der »Vererbungsgesetze« werden bekanntermaßen zunächst wenig beachtet. C. Nägeli, mit dem Mendel in Briefkontakt steht, erkennt nicht die Reichweite der Konsequenzen, auch wenn er selbst zu ähnlichen qualitativen Ergebnissen in eigenen Züchtungsexperimenten kommt: der Uniformität in der ersten Hybridgeneration und dem Wiedererscheinen der Elternmerkmale in den späteren Generationen (das »Rückschlagen«).[141]

Erst um die Jahrhundertwende erkennen C. Correns und H. de Vries unabhängig voneinander die Bedeutung der quantitativen Ergebnisse Mendels für die allgemeine Theorie der Genetik.[142] (E. Tschermak gilt heute nicht mehr als unabhängiger Wiederentdecker Mendels.[143]) Die so genannte »Wiederentdeckung« Mendels vollzieht sich allerdings mit einem nicht unerheblichen Anteil von Rückprojektion der Theorien der Entdecker in die Theorien Mendels. Über viele der späteren Auffassungen der »mendelschen Genetik« verfügt Mendel noch nicht (s.o.). Als ein Grund für die späte Rezeption der Ergebnisse Mendels gilt heute seine richtungsweisende, aber für die Zeit untypische konzeptionelle Trennung der Prozesse der Vererbung und Entwicklung.[144] Mendel ist einer der ersten, der das Problem der Vererbung als ein isoliertes Phänomen der Weitergabe (»Transmission«) von Faktoren betrachtet. Daneben standen verschiedene andere Faktoren einer schnellen Rezeption und Akzeptanz der Ansätze und Einsichten Mendels in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts entgegen. Es gehören dazu u.a. die verbreitete Annahme, dass in der Vererbung die Merkmale selbst und nicht ihre materiell verkörperten Anlagen weitergegeben werden und dass es in der Vererbung zu einer Mischung der Merkmale beider Elternteile komme.

Vorstellungen, die denen Mendels ähneln, entwickelt F. Galton in den 1870er Jahren, indem er ebenso wie Mendel eine Vererbung ohne Vermischung der Erbträger postuliert (und dazu besondere materielle Einheiten, die »stirps«, annimmt; ↑Gen).[145] Galton nennt den Grundgedanken dieser Theorie der Vererbung 1885 ***Teilchenvererbung*** (»particulate inheritance«[146]): »each piece of the new structure is derived from a corresponding piece of some older one«[147]. Auch Darwin steht einer mischenden Vererbung skeptisch gegenüber, v.a. aufgrund seiner Kenntnis des Phänomens des Rückschlagens der Merkmale zu älteren Formen (»propagation by true fertilisation will turn out to be a sort of mixture, and not true fusion, of two distinct individuals«[148]).

Die in gewisser Weise dazu alternative Theorie der Vererbung besteht in der Auflösung der Erbträger bei jeder Kreuzung von Individuen und in der Mischung der Erbträger selbst. Eine derartige Form der Vererbung bezeichnet Galton 1887 als ***Mischvererbung*** (»blending inheritance«): »In illustrating the effect of perfectly blending inheritance we have merely to mix a glass full of black fluid with a glass full of white fluid and to pour the mixture into two other glasses

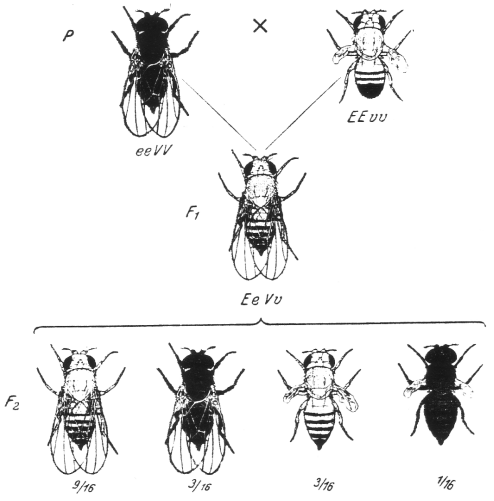


Abb. 550. Kreuzung zweier Rassen der Taufliege (Drosophila melanogaster), einer ebenholzfarbigen-normalflügeligen und einer wildfarbigen-stummelflügeligen. Der Erbgang folgt den Mendelschen Gesetzen mit einer homogenen F_1-Generation und einer Aufspaltung und unabhängigen Kombination der Merkmale in der F_2-Generation. E: (dominantes) Gen für wildfarbig; e: (rezessives) Gen für ebenholzfarbig; V: (dominantes) Gen für normalflügelig; v: (rezessives) Gen für stummelflügelig (verändert nach T.H. Morgan aus Claus, C., Grobben, K. & Kühn, A. (1880/1932). Lehrbuch der Zoologie: 75).

which represent the two children«.[149] Galton bezieht den Prozess der Mischvererbung allerdings nicht auf eine Mischung auf der Ebene der genetischen Anlagen, sondern der Merkmale in der phänotypischen Erscheinung.[150] Auf die genetische Ebene bezieht erst W. Bateson den Terminus (1902: »blended inheritance«[151]). In einer Mischvererbung in diesem Sinne ist keine Trennung der ursprünglichen Anlagen bei Individuen späterer Generationen mehr möglich. Sie widerspricht also auf sehr grundlegende Weise den Ergebnissen Mendels.

»Kontinuität des Keimplasmas«

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts vollzieht sich eine grundlegende Neukonzeption der Vorstellung von Vererbung: In den Mittelpunkt der Aufmerksamkeit rücken die konkreten Entitäten, die als Träger der vererbten Anlagen gelten und denen gegenüber den Individuen, in denen sie realisiert vorkommen, eine Eigenständigkeit und Dauerhaftigkeit zugeschrieben wird. C. Nägeli vergleicht diese Anlagen 1856 mit einem ökonomischen Kapital, das ererbt und vererbt wird und dabei in jeder Generation vermehrt werden könne: Es müsse »eine Anlage durch eine Reihe von Generationen hindurch sich immer weiter ausbilden können, wie ein Kapital, zu dem jährlich die Zinsen geschlagen werden, sich vergrössert«.[152] Bei E. Haeckel heißt es zehn Jahre später: »Jeder Organismus vererbt dieselben morphologischen und physiologischen Eigenschaften auf seine Nachkommen, die er selbst von seinen Eltern und Vorfahren ererbt hat«.[153] Die Vorstellung von der Vererbung wird damit einerseits stärker an die Individuen gebunden, weil es nicht mehr ein Arttypus ist, der als normierende Kraft vorgestellt wird, sondern stattdessen eine Vielzahl individuell ererbter Merkmale. Auf der anderen Seite treten die Individuen aber zugunsten eines über die Generationen hinweg dauerhaften Bestandes an Anlagen zurück; und dieser Bestand wird als der eigentliche Agent der Vererbung vorgestellt, demgegenüber die Individuen als bloße Vermittler von einer Generation an die nächste fungieren.

G. Jaeger formuliert die Vererbung in den 1870er Jahren in seiner Lehre der ***Kontinuität des Keimprotoplasmas*** (»Continuität des Keimprotoplasmas«).[154] Nach dieser Lehre kommt es bei der Fortpflanzung zu einer Trennung des Protoplasmas in einen »ontogenetischen« und einen »phylogenetischen« Teil, wobei letzterer gegenüber Veränderungen geschützt von Generation zu Generation weitergegeben wird (↑Genotyp/Phänotyp).[155] M. Nussbaum beschreibt diese Trennung 1880 als eine Aufteilung von Zellen; er spricht davon, das »gefurchte Ei« teile sich im Laufe seiner weiteren Entwicklung »in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art«.[156] Letztere bezeichnet er als »Geschlechtszellen«. Nach einem Bild Nussbaums stellen die Geschlechtszellen der höheren Tiere »den continuirlichen Grundstock der Art dar, von dem die einzelnen Individuen nach kurzem Bestehen, wie die Blätter eines Baumes, welkend abfallen«.[157]

Besonders bekannt werden damit verwandte Auffassungen durch A. Weismann, der seit 1882 von einer ontogenetischen Trennung der Keimzellen und somatischen Zellen ausgeht[158] und dabei offenbar von Jaeger (ohne darauf hinzuweisen) die Formulierung (»Continuität des Keimprotoplasma's«[159]) übernimmt und sie zu seiner Doktrin der *Kontinuität des Keimplasmas* ausbaut.[160] Wie Weismann später bemerkt, versteht er unter »Keimplasma« aber etwas anderes als Jaeger unter »Keimprotoplasma«: »mein ›Keimplasma‹ ist ein Theil der Chromosomen des Kerns, kein Zellkörper, und meine ›Continuität‹ beruht nicht auf ununterbrochenem Zusammenhang der Keimzellen-Körper zweier Generationen, sondern auf der Annahme, dass gewisse, von der Eizelle

ausgehende Zellfolgen, die Zellen der Keimbahn, Keimplasma in gebundenem und inaktiven Zustand beigemischt enthalten«.[161]

Weismann bestimmt die Vererbung 1883 als »die Eigenthümlichkeit aller Organismen, ihr eigenes Wesen auf die Nachkommen zu übertragen«[162]; er denkt sich »alle im Laufe der Ontogenese eintretenden Differenzirungen von der chemischen und physikalischen Molekülarstruktur der Keimzelle abhängig«[163] – er spricht in diesem Zusammenhang von dem *Keimplasma*. »Das Wesen der Vererbung beruht auf der Uebertragung einer Kernsubstanz von specifischer Molekülarstructur«[164] (↑Gen). Das Keimplasma stellt Weismann sich in Form einer Hierarchie von Einheiten vor[165]: Die kleinste Einheit bilden die *Biophoren*, die jeweils für die Ausprägung eines Merkmals verantwortlich sind; mehrere Biophoren sind nach Weismann zu höheren Einheiten, den *Determinanten* vereinigt; die größten Einheiten, die den späteren Chromosomen entsprechen, nennt Weismann *Idanten*. Weil die Determinanten den späteren Organismus präformiert bereits verkörpern und zwischen ihnen keine Wechselwirkungen stattfinden, kann Weismanns Theorie als eine modifizierte Präformationstheorie gelten (↑Entwicklung). Die Differenzierung von Zellen im Laufe der Individualentwicklung eines Organismus erklärt Weismann durch die (falsche) Vorstellung einer selektiven Weitergabe von Erbträgern. Die strikte Trennung von somatischen Zellen und Keimzellen in der Konzeption Weismanns enthält aber wichtige und wegweisende Impulse für eine sachliche und epistemische Trennung der Prozesse der Vererbung von denen der Entwicklung.

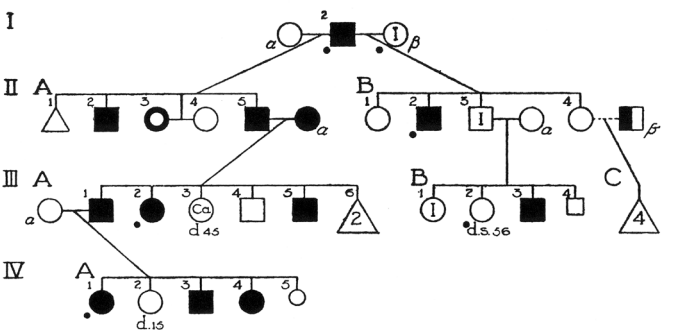


Abb. 551. Ein genealogischer Stammbaum in der Notation, die sich seit Mitte des 19. Jahrhunderts etabliert. Es gelten u.a. folgende Regeln: (1) Der Stammbaum stellt einen umgekehrten Baum dar, mit den älteren Generationen oben; die Generationen werden mit römischen Ziffern markiert. (2) Geschwister sind mit horizontal verlaufenden Linien verbunden, von denen kurze vertikale Linien abzweigen. (3) Zwillinge sind direkt durch eine kurze horizontale Linie, die von der vertikalen abzweigt, verbunden (IIA3 und 4). (4) Paarungspartner sind direkt durch horizontale Linien verbunden. (5) Paarungspartner eines Individuums werden mit kleinen griechischen Buchstaben markiert (z.B. I2α). (6) Ein männliches Individuum wird durch ein Quadrat, ein weibliches durch einen Kreis repräsentiert; für Individuen mit unsicherem Geschlecht wird ein Dreieck verwendet. Die Zusammenfassung mehrerer Individuen wird durch ein vergrößertes Symbol mit der Angabe der Anzahl der Individuen als Zahl in der Mitte des Symbols repräsentiert. (7) Bestimmte Merkmale, deren Verteilung im Verwandtschaftskreis untersucht wird, werden durch vollständige oder teilweise Schwärzung der Symbole angegeben (z.B. I2, IIA3, IIB4β); weitere Merkmale werden durch lateinische Großbuchstaben in den Symbolen markiert (z.B. I2β, IIB3). (8) Bestimmte Krankheiten werden durch lateinische Buchstaben in den Symbolen repräsentiert (z.B. Ca für Krebs bei IIIA3). (9) Besonderheiten eines Individuums werden unter dessen Symbol gesetzt (z.B. Tod mit 45 Jahren bei IIIA3); Individuen, zu denen besondere Anmerkungen existieren, sind durch einen kleinen schwarzen Punkt links unten gekennzeichnet (z.B. I2, IIB2). (10) Fehlgeburten werden durch ein verkleinertes Symbol repräsentiert (z.B. IIIB4) (aus Carr-Saunders, A.M. et al. (1913). The standardization of pedigrees. Eugen. Rev. 4, 383-390: 390).

Populationsgenetik als Synthese

Um die Jahrhundertwende wird das Studium der Genetik zunehmend von populationsbiologischen Untersuchungen geleitet, die als *Populationsgenetik* einen disziplinenartigen Status entwickeln (↑Population). Einer der Begründer der Populationsgenetik, F. Galton, bezeichnet die praktischen Anstrengungen, die auf eine Verhütung der Ausbreitung von Erbkrankheiten und allgemein auf die »Verbesserung« des genetischen Materials einer Population gerichtet sind, 1883 als ***Eugenik*** (»eugenics«).[166] Kennzeichnend für die Eugenik ist eine auf die Zukunft gerichtete Perspektivierung der Vererbung: Der Bestand an Erbanlagen in einer Population wird als gemeinsames Kapital oder Bedrohung für die zukünftige Entwicklung gesehen. Im Kontext der Fortschrittseuphorie am Ende des 19. Jahrhunderts wird der Begriff der Vererbung damit insgesamt »zunehmend mit Zukunft statt mit Vergangenheit assoziiert« (Rheinberger & Müller-Wille 2009).[167]

In theoretischer Hinsicht gelingt im Rahmen der Populationsgenetik eine Synthese von Evolutions- und Vererbungstheorie (↑Evolution; Evolutionsbiologie: Synthetische Theorie): Die Teilchentheorie der Vererbung wird mit dem Gradualismus der evoluti-

onären Transformationen vereint. Durch quantitativ formulierte Modelle wird gezeigt, wie trotz beständiger Mischung der Erbträger eine kontinuierliche Verminderung der Variation vermieden wird (also das Problem des »swamping« umgangen wird). Und es wird durch die konzeptionelle Trennung von ↑Genotyp und Phänotyp deutlich, wie trotz Mischung der Merkmale auf der Ebene der Phänotypen auf der genotypischen Ebene eine isolierte Erhaltung und Weitergabe der Anlagen möglich ist.

Durch die populationsgenetischen Modelle wird auch eine Ablehnung der so genannten *weichen Vererbung* (»soft inheritance«) möglich. Bei dieser Form der Vererbung erfahren die Erbträger im Laufe des Lebens eines Individuums eine Veränderung, sie bildet also die Voraussetzung einer »Vererbung erworbener Eigenschaften« (↑Lamarckismus). Favorisiert wird dagegen das Modell der *harten Vererbung* (»hard inheritance«), nach dem die Erbträger innerhalb der Lebensspanne eines Organismus weitgehend konstant bleiben. Die Ablehnung der weichen Vererbung in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts beruht v.a. auf drei Gründen[168]: dem Scheitern aller Versuche, sie experimentell nachzuweisen; dem konstanten Auftreten von Merkmalen über mehrere Generationen, auch wenn sie in einer Generation überdeckt werden sowie dem Nachweis, kontinuierliche Variationen auf der Grundlage der mendelschen Gesetze erklären zu können (↑Mutation).

Heterosis und Inzuchtdepression

Eine erhöhte Überlebensfähigkeit von Individuen, die aus Kreuzungen von Eltern aus »reinen Linien« hervorgegangen sind (die also »heterozygot« sind; ↑Gen), wird seit langem beobachtet. Ausgehend von Züchtungsexperimenten mit Pflanzen führt G.H. Shull 1914 für diesen Effekt den Ausdruck ***Heterosis*** ein. In seinen Versuchen stellt Shull eine Überlegenheit der Hybriden gegenüber den reinen Linien fest und beschreibt dieses Phänomen als einen »stimulierenden Effekt« der Hybridität (»the stimulating effects of hybridity« oder »stimulation due to differences in uniting gametes«).[169] Die Heterosis ist damit ein Ausdruck für die ***Hybridstärke*** (Darwin 1859/72: »a cross between different varieties […] gives vigour and fertility to the offspring«[170]; East & Hayes 1912: »hybrid vigor«[171]) oder den *Heterozygotiestimulus* (Davis 1913: »stimulus of heterozygosis«[172]) gegenüber den Homozygoten. Von der anderen Seite wird das Phänomen als ***Inzuchtdepression*** beschrieben (Kappert 1931; Valle 1931: »Inzuchtdepression«[173]; Nilsson 1933: »inbreeding depression«[174]), d.h. als Häufung von schädlichen Merkmalen bei Individuen, die durch Inzucht gebildet werden (Larsen 1937: »plants resulting from self-fertilisation may be of smaller growth than plants resulting from cross-fertilisation«[175]). Darwin untersucht die Inzuchtdepression in den 1870er Jahren an Pflanzen und stellt dabei fest, dass Schädigungen bis zur Sterilität Ergebnis der Inzucht sein können und dass Kreuzungen diese Effekte aufheben können.[176] Als Erklärung für die Inzuchtdepression wird die Ansammlung von schädlichen Mutationen angesehen, die sich mit jeder weiteren Generation verstärkt.

Eine Interpretation im Rahmen der mendelschen Genetik erfährt die Heterosis zu Beginn des 20. Jahrhunderts: Nach der so genannten *Dominanzhypothese* beruht die Heterosis auf dem Effekt des Ausschaltens von schädlichen rezessiven Allelen durch dominante Allele des Paarungspartners.[177] Eine über unmittelbar genetische Faktoren hinausgehende Erklärung gibt E.M. East 1909: Nach seiner später so genannten Hypothese der *Überdominanz* (»overdominance«) ist die heterozygote Allel-Kombination an einem Genort den beiden homozygoten Kombinationen überlegen, d.h. der Phänotyp der heterozygoten Individuen hat eine stärkere Ausprägung eines Merkmals als die Individuen der beiden homozygoten Typen (Hull 1946: »overdominance«: »*aA*>*AA*«[178]). East ist davon überzeugt, die Ansammlung von homozygot schädlichen Genen allein sei keine ausreichende Erklärung für die Inzuchtdepression. Er erwägt daneben einen Effekt der physiologischen Stimulierung (»physiological stimulation«) der Entwicklung durch die sexuelle Fortpflanzung.[179] Diese Ansicht übernimmt Shull und baut sie weiter aus. Shull legt allerdings später besonderen Wert darauf, dass sein Begriff des Heteroisis allein das Phänomen beschreiben solle und mit keinem besonderen Mechanismus zu dessen Erklärung zu verbinden sei (»free from every hypothesis«).[180] In Bezug auf die von East postulierte Stimulierung konnte jedenfalls kein genauer Mechanismus angegeben werden, und diese Erklärung gerät immer mehr in den Hintergrund gegenüber der Deutung der Heterosis als reinem ***Heterozygotenvorteil*** (Dickerson 1949: »heterozygote advantage«[181]; Wallace 1948: »heterozygote superiority«[182]).

Ein eindrucksvolles Beispiel für einen Heterozygotenvorteil bildet das von A. Allison Mitte der 1950er Jahre analysierte Phänomen der Sichelzellenanämie beim Menschen[183]: Vereinfacht dargestellt, wird die Form der Blutkörperchen durch die Allele eines Genorts bestimmt, die in Afrika in zwei Varianten auftreten: solchen, die eine normale Form der Blutkörperchen bewirken, und anderen, die ihnen eine Sichelform verleihen. Im homozygoten Zustand

verursachen die Sichelzellen-Allele schwere Schädigungen; im heterozygoten Zustand gewähren sie dagegen einen Schutz vor Befall mit dem Malaria-Erreger. Der Heterozygoten-Vorteil erklärt also die Verbreitung der Sichelzellen-Allele in Afrika. In mathematischen Modellierungen dieses Beispiels oder anderer Fälle kann auf einfache Weise gezeigt werden, dass Heterosis einen stabilen ↑Polymorphismus bewirken kann.[184]

Eine Debatte um die allgemeine Bedeutung des Heterozygoten-Vorteils für die genetische Vielfalt in natürlichen Populationen entzündet sich in den 1950er Jahren. Während H.J. Muller das Phänomen für eher unbedeutend hält, sieht T. Dobzhansky in ihm den wesentlichen Grund für genetische Heterogenität. I.M. Lerner entwickelt zur Stützung von Dobzhanskys Auffassung die Hypothese einer *genetischen Homöostase* bei heterozygoten Individuen (↑Regulation): Weil bei ihnen zwei unterschiedliche Genprodukte für einen Genort hergestellt werden, seien sie physiologisch besser gegen Umweltschwankungen abgepuffert als homozygote Individuen mit nur einem Genprodukt für diesen Genort.[185] Dieser Vorteil ergebe sich besonders unter räumlich heterogenen und zeitlich variablen Umweltbedingungen, also den natürlichen Verhältnissen. Ob dieser Mechanismus wirklich in dieser Weise wirksam ist, bleibt jedoch bis in die Gegenwart umstritten.

Nukleäre und extranukleäre Vererbung

Für die Etablierung des Hauptstroms der Genetik, die die Erbträger in den Chromosomen des Kerns lokalisiert (↑Zelle/Chromosomen), werden die Beobachtungen E. Strasburgers und E. van Benedens richtungsweisend, denen zufolge die männlichen und weiblichen Chromosomen zunächst nicht verschmelzen, sondern in den Tochterzellen erhalten bleiben.[186] Durch genaue Beobachtungen der individuellen Chromosomen wird eine Korrelation von erblichen Eigenschaften und zytologischen Merkmalen möglich.

Obwohl aber zu Beginn des 20. Jahrhunderts klar geworden ist, dass der Kern einen wesentlichen Beitrag zur Vererbung leistet, wird auch weiterhin dem Protoplasma des Eies ein nicht unerheblicher Anteil an der Vererbung zugeschrieben. Unter anderem aus Versuchen zur künstlichen Parthenogenese, die die Ausbildung des Grundbauplans des späteren Organismus auch ohne Beteiligung einer Samenzelle ergeben, wird geschlossen, dass die Determination des Grundbauplans vom Protoplasma der Eizelle ausgeht, die Kerne würden dagegen allein die spezifischen und individuellen Eigenschaften eines Organismus determinieren.[187] A. Brachet unterscheidet daher 1917 zwischen der *generellen Vererbung* (»héredité générale«), die an das Protoplasma gebunden sei, und der *spezifischen Vererbung* (»héredité spéciale«), die über die Chromosomen des Kerns erfolge.[188] Der später einschlägig gebrauchte Terminus für alle nicht über den Kern vermittelte Vererbungserscheinungen lautet aber seit dieser Zeit ***zytoplasmische Vererbung*** (Bartlett 1915: »cytoplasmic inheritance«[189]). Besonders bei Einzellern wird diese Form der Vererbung intensiv erforscht (↑Lamarckismus). Seit Ende der 1940er Jahre ist neben der Bezeichnung ›zytoplasmische Vererbung‹ (Caspari 1948: »cytoplasmic inheritance«[190]; Ephrussi 1951: »cytoplasmic heredity«[191]) auch der Begriff ***extranukleäre Vererbung*** (Demerec 1948: »extranuclear inheritance«[192]; Ephrussi 1951: »extranuclear heredity«[193]) verbreitet.

Gegen diese Theorien der zytoplasmatischen Vererbung wird aber schon bald eingewandt, dass die experimentellen Befunde nicht ausschließen, den angeblichen determinierenden Einfluss des Protoplasmas dem Kern der Eizelle zuzuschreiben.[194] Den nach dem mendelschen Programm arbeitenden Genetikern gelingt es nicht, einen Unterschied in der genetischen Grundlage zwischen den Bauplan betreffenden und spezifischen Merkmalen festzustellen (↑Gen; Mutation). T.H. Morgan formuliert daher 1926 in aller Deutlichkeit, das Zytoplasma könne genetisch vernachlässigt werden: »except for the rare cases of plastid inheritance [bei Chloroplasten und Mitochondrien], the inheritance of all known characters can be sufficiently accounted for by the presence of genes in the chromosomes. In a word the cytoplasm may be ignored genetically«.[195] Als Argument für diese Sicht deutet Morgan v.a. die Versuche zur reziproken Kreuzung von Organismen verschiedener Arten: Das Aussehen der Hybriden aus der Kreuzung von zwei Arten ist unabhängig davon, ob das Weibchen (und mit ihm das Zytoplasma der Eizelle) aus der einen oder anderen Art stammt – wie dies aber zu erwarten wäre, wenn die zytoplasmatische Vererbung eine große Rolle spielen würde.

Als Lehrmeinung setzt sich die Auffassung durch, dass der Kern und in ihm die Chromosomen die entscheidenden materiellen Faktoren der Vererbung darstellen (↑Zelle/Chromosomen). Auch wenn dabei die Genetiker häufig die Entwicklung der von ihnen manipulierten Systeme studieren, kommt es zu einer Synthese von Vererbungswissenschaft und Entwicklungsbiologie auf theoretischer Ebene lange Zeit nicht. Beide bestehen nebeneinander, wie es in T.H. Morgans Buchtiteln aus den 1920er und

30er Jahren zum Ausdruck kommt.[196] Besonders Morgans Ansatz ist durch eine starke Konzentration auf allein die Fragen der Vererbung (Transmission) gekennzeichnet; der Erfolg seiner Arbeitsgruppe beruht sogar in starkem Maße auf der Vernachlässigung von physiologischen Aspekten der Genwirkung und Entwicklung (und auch von Fragen nach der materiellen Natur der Gene). Durch Etablierung eines neuen, einfach und schnell zu züchtenden Organismus in der Genetik (der Taufliege *Drosophila*) werden quantitativ umfangreiche Züchtungsexperimente möglich; es gelingt Morgan und seinen Mitarbeitern durch die Feststellung von Kopplungen von Merkmalen, genaue Karten der entsprechenden Gene auf den Chromosomen zu erstellen (↑Gen: Abb. 184).[197] Auch Mutationen werden in ihrer Entstehung und Reversibilität von Morgans Arbeitsgruppe untersucht und damit endgültig die materielle Verkörperung der Gene auf den Chromosomen nachgewiesen.

Als erste Synthese der Genetik und Entwicklungsbiologie gilt die Studie von C.H. Waddington über die genetische Grundlage der von H. Spemann beschriebenen Organisatoren aus dem Jahr 1940 (↑Entwicklung).[198] Erste Nachweise von Stoffen, die über die Mutter weitergegeben werden und die embryonale Entwicklung steuern, erscheinen in den 1930er Jahren.[199] In den 1950er Jahren werden von A. Kühn *Genwirkketten* identifiziert, die den Weg der organischen Gestaltbildungen auf stofflicher Ebene nachzeichnen sollen.[200] Als eine fruchtbare Methode zur Ermittlung der Wirkung von Genen auf die Entwicklung des Organismus erweist es sich, diese an den sichtbaren Folgen ihres Versagens in der Ontogenese zu ermitteln, nachdem die Gene experimentell ausgeschaltet wurden.[201]

Die genaue stoffliche Natur der Träger der vererbten Eigenschaften wird seit den 1920er Jahren aufgeklärt (↑Gen). F. Griffiths kann 1928 in Experimenten zeigen, dass der Zellinhalt von hitzegetöteten Bakterien vererbbare Eigenschaften an andere Bakterien weitergeben kann; ein Vorgang, den er ***Transformation*** nennt.[202] Seit Anfang der 1950er Jahre setzt sich für die Weitergabe einzelner vererbbarer Faktoren zwischen Bakterien, die über Viren vermittelt wird, der Terminus ***Transduktion*** durch (Lederberg 1952).[203] Anfangs hält man die Proteine für das transformierende Prinzip. E. Schrödinger postuliert in den 1940er Jahren ein »aperiodisches Kristall« als den Träger der Erbinformation[204]; ein Kristall scheint ihm der geeignete Kandidat dafür zu sein, weil über die feste kristalline Struktur die Stabilität und Konstanz von erblichen Eigenschaften erklärt werden kann[205]. Dass nicht die Proteine und keine Kristalle die Träger der Erbinformation bilden, wird klar, nachdem es D.T. Avery und seinen Mitarbeitern 1944 gelingt, die DNA aus hitzegetöteten Bakterien zu isolieren und allein in andere Bakterien zu übertragen, die daraufhin transformiert werden.[206] Die DNA ist damit als Träger der Erbinformation identifiziert. Ein ähnliches Ergebnis bringen die Experimente von A.D. Hershey und M. Chase 1952 mit Viren: Mit Hilfe radioaktiv markierter Atome gelingt ihnen der Nachweis, dass allein die DNA von Bakteriophagen in die infizierten Bakterien eindringen und eine Vermehrung der Phagen auslösen; die Proteinhülle verbleibt dagegen außerhalb der Bakterienzelle.[207]

Mit der Anerkennung der DNA als dem zentralen für die Vererbung verantwortlichen Molekül spitzt sich das Problem der Vererbung zur Frage nach dem »Kopiermechanismus« von molekularen Stoffen zu. Die Entdecker der molekularen Struktur der DNA, J.D. Watson und F. Crick, bemerken bereits in ihrer ersten Publikation von 1953, dass ihr vorgeschlagenes Strukturmodell einen solchen Mechanismus unmittelbar nahelegt: »It has not escaped our notice that the specific base pairing we have postulated immediately suggests a possible copying mechanism for the genetic material«.[208] Im Anschluss an diese Vermutung bildet die Untersuchung der Mechanismen des Kopierens und »Übersetzens« der »Informationen« der DNA in die Gestalt von Organismen ein zentrales Forschungsprogramm der Genetik in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts (↑Information).

Plasmon, Plasmagen, Plasmid

Auch wenn seit Beginn des 20. Jahrhunderts zunehmend die entscheidende Rolle des Zellkerns in der Vererbung anerkannt wird, wird der erbliche Beitrag des Zytoplasmas bis in die Gegenwart diskutiert. H. Winkler unterscheidet 1924 zwischen »karyotischen« und »etwaigen plasmatischen Genen«.[209] Analog zum Genom als der Gesamtheit der Gene nennt F. von Wettstein 1926 das »genetische Element des Plasmas« ***Plasmon***.[210] Es bleibt nach seinen Untersuchungen über mehrere Generationen »ebenso konstant verschieden wie die im Genom vereinigten Gene«. Nach von Wettstein wirken Genom und Plasmon bei der Bildung der Merkmale in kooperativer Weise zusammen.[211] Im englischsprachigen Raum verwenden Genetiker für die determinierenden Elemente des Zytoplasmas in der Vererbung meist den Terminus *Plasmagene* (Darlington 1939: »plasmagenes«[212]; ↑Gen).

J. Lederberg bezeichnet 1952 jeden außerchromosomalen Faktor der Vererbung als ***Plasmid*** (»a generic term for any extra-chromosomal hereditary

determinant«).[213] Jede Form der Vererbung, die nicht am Kern, sondern am Protoplasma hängt, nennt er *extranukleär* (»extranuclear«). Einige Jahre später unterscheidet Lederberg zwischen ***nukleischer** Information* (»nucleic information«), die in den Nukleinsäuren der DNA enthalten ist, ***epinukleischer** Information* (»epinucleic information«), die einen anderen Aspekt der Konfiguration der Nukleinsäuren als die Nukleotidsequenz betrifft (z.B. die Methylierung der DNA), und *extranukleischer Information* (»extranucleic information«), die an Molekülen oder Reaktionszyklen hängt, die nicht direkt mit den Nukleinsäuren zusammenhängen.[214]

Epigenetische Vererbung

Terminologisch von der genetischen Vererbung abgegrenzt wird die ***epigenetische Vererbung***. Das Adjektiv ›epigenetisch‹ steht dabei bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts als Gegenbegriff zu ›präformistisch‹ und bezeichnet damit weniger einen vererbungstheoretischen als vielmehr entwicklungsbiologischen Sachverhalt (↑Entwicklung/Präformation).[215] Seit den 1950er Jahren wird ›epigenetisch‹ zur Bezeichnung eines besonderen Vererbungsweges verwendet, der nicht direkt mit der DNA verbunden ist (Waddington 1953: »epigenetic patchway«).[216] Von einer ›epigenetischen Vererbung‹ (»epigenetic inheritance«) ist dann seit Mitte der 1960er Jahre die Rede, zuerst in Bezug auf die somatische Variation von Zellen (Fitzgerald 1964: »the homeostatic component of somatic cell variation«)[217] oder die kulturelle Vererbung des Menschen (Feibleman 1965: »epigenetic inheritance of material culture«)[218], wenig später dann für biologische Formen der Vererbung bei Tieren (Cahn & Cahn 1965)[219].

Eine typische Form der epigenetischen Vererbung beruht auf der Methylierung der DNA, die durch Umweltereignisse, z.B. Formen der Brutpflege, induziert werden kann.[220] Diese chemische Veränderung der DNA kann z.B. das Verhalten von Mäusen oder ihre Fellfarbe beeinflussen. Zwar werden die Methylierungen bei der Meiose wieder entfernt, trotzdem kann die Markierung offenbar wieder hergestellt werden, denn zumindest in einigen Fällen wird sie über Generationen weitergegeben. Der genaue Mechanismus und seine evolutionsbiologische Relevanz sind aber noch offen. Durch die Umweltsensitivität der Veränderung der DNA existieren offenbar Mechanismen, die eine Vererbung erworbener Eigenschaften in begrenztem Umfang ermöglichen: Die funktionale Geschichte eines Gens in einer Generation beeinflusst seine Form der Expression in der nächsten[221] (↑Lamarckismus). Seit Beginn des 20. Jahrhunderts werden solche Muster der Vererbung auch als ***lamarcksche Vererbung*** bezeichnet (Lloyd Morgan & Baldwin 1901: »Lamarckian inheritance«[222]).

Wie genau allerdings epigenetische von genetischer Vererbung zu unterscheiden ist, ist umstritten.[223] Ursprünglich bildet ›epigenetisch‹ eher eine entwicklungsbiologische Kategorie als eine genetische, insofern alle diejenigen Faktoren darunter zusammengefasst werden, die außerhalb der DNA an der Ausbildung eines Merkmals beteiligt sind. Als genetische Kategorie verstanden, müssten viele Regulationsmechanismen, die in traditioneller Sicht einen Teil der genetischen Vererbung darstellen, als ›epigenetisch‹ bezeichnet werden, wenn jede Weitergabe von Veränderungen, die nicht allein die Sequenz der Basen in der DNA betrifft, eine Form der epigenetischen Vererbung ist. Kritik wird außerdem am Begriff der ›epigenetischen Vererbung‹ geübt, weil er einen Widerspruch in sich zu enthalten scheint: Soll die epigenetische Vererbung eine Form der Vererbung sein, dann sollte sie nicht ›epigenetisch‹ genannt werden.[224]

Die Summe aller Faktoren, die an der Vererbung beteiligt sind, können zu einem *Vererbungssystem* zusammengefasst werden. Unterschieden wird dabei zunächst zwischen einem ***genetischen Vererbungssystem*** (Rindos 1985: »genetic inheritance system«[225]) und einem ***kulturellen Vererbungssystem*** (McBride 1971: »cultural inheritance system«[226]). G. McBride bestimmt das kulturelle Vererbungssystem 1971 als ein Vererbungssystem für Verhaltenseinheiten, die sich innerhalb einer Generation aufgrund einer nicht-genetischen intragenerationellen Selektion (»intra-generational selection«) ausbreiten. Die Ausbildung eines kulturellen Vererbungssystems setze mindestens die Fähigkeit des Lernens und der sozialen Interaktion voraus.[227] Beim Menschen hat nach McBride über die Entwicklung der Sprache das kulturelle Vererbungssystem eine ebenso prägende Rolle übernommen wie das biologische. Er spricht daher von einer *kulturellen Genetik* (»cultural genetics«) oder einem *kulturell-genetischen System* (»cultural-genetic system«). Soziales Lehren und Lernen (»societal teaching or socialization«) seien die wesentlichen Mechanismen dieses Systems[228] (s.u.).

Das ***epigenetische Vererbungssystem*** (Maynard Smith 1990: »epigenetic inheritance system«; EIS) umfasst demgegenüber das System, das auf epigenetischen Faktoren der Vererbung beruht, also den außerhalb der reinen Basensequenz der DNA liegenden Faktoren.[229] Zu dem epigenetischen Vererbungssystem zählen der jeweilige Zustand der DNA, z.B. die Methylierung bestimmter Abschnitte, außerdem wei-

1. genetisches Vererbungssystem
Weitergabe materieller Teile (Gene) von einer Generation zur nächsten, die über ihre spezifische Struktur Merkmale determinieren (z.B. Basensequenz der DNA)

2. epigenetisches Vererbungssystem
Determination von Merkmalen durch Faktoren, die die Wirksamkeit der spezialisierten Vererbungskörper (Gene) verändern (z.B. Zytoplasma der Eizelle, Umwelt)

3. verhaltensvermitteltes Vererbungssystem
Determination von Merkmalen durch Faktoren, die während des individuellen Lebens eines Organismus wirksam werden (z.B. Lernen des Gesangs bei Singvögeln)

4. symbolisches Vererbungssystem
Weitergabe von Merkmalen über ein spezialisiertes symbolisches Kommunikationsmittel (z.B. Kultur des Menschen)

Tab. 293. Vier Typen der Vererbung (in Anlehnung an Jablonka, E. & Lamb, M.J. (2005). Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life).

tere Substanzen verschiedener Stoffklassen innerhalb der Keimzellen und die Umwelt des sich entwickelnden Keims (es schließt also auch die »extranukleische Information« nach der Einteilung Lederbergs ein; s.o.). Für viele Entwicklungsprozesse, so z.B. für einige Differenzen zwischen Mann und Frau beim Menschen, ist die Methylierung der DNA von Bedeutung. Die Vererbung ist in dieser Systemperspektive also nicht ein Prozess der einfachen Weitergabe von »Informationsträgern«, die quasi eine Blaupause für die Herstellung eines Organismus enthalten, sondern ein Gefüge von interdependenten Teilprozessen, bei der die Wirkung jedes Teilprozesses von seinem Kontext abhängt.

Enge Beziehungen bestehen zwischen dieser Sicht auf die Vererbung und der Konzipierung der ↑Entwicklung von Organismen als ein »Entwicklungssystem«. Sowohl hinsichtlich der Vererbung als auch hinsichtlich der Entwicklung wird die Privilegierung der DNA als »eigentlicher« Träger der genetischen Information abgelehnt. Es besteht in dieser Sicht eine kausale Parität zwischen den Genen und anderen Vererbungs- bzw. Entwicklungsressourcen. Nach der Konstanz und Quelle der Entwicklungsressourcen können verschiedene Typen unterschieden werden, angefangen von den materiellen Bestandteilen, die von den Eltern ererbt sind, bis zu kollektiv erzeugten Ressourcen, wie einem bestimmten lokalen Milieu (↑Entwicklung: Abb. 109).

Auch die Umwelt, in der ein Organismus aufwächst, wird von den Eltern geerbt und bildet damit eine Komponente des epigenetischen Vererbungssystems. Es kann somit neben der »genetischen Vererbung« eine ***ökologische Vererbung*** identifiziert werden (Odling Smee 1988: »ecological inheritance«[230]: »it is possible for organisms to ›inherit‹ environments«[231]). Die ökologische Vererbung besteht in der Weitergabe von Umweltfaktoren von einer Generation in die nächste, z.B. durch die Wahl eines Habitats für die Entwicklung der Nachkommen durch die Eltern.

Der Vererbungsdiskurs als »epistemischer Raum«
Insgesamt kann die Herausbildung eines speziellen Diskurses der Vererbung seit Ende des 19. Jahrhunderts als ein »epistemischer Raum« beschrieben werden, auf den nicht nur biologische Erkenntnisse und deren sozialer und technischer Kontext, sondern auch allgemeine kulturelle Bedingungen einen formierenden Einfluss haben. Eine gewisse Bedeutung für die biologische Konzeptualisierung wird in diesem Zusammenhang dem Denken im Rahmen einer kapitalistischen Ökonomie zugeschrieben, in dem es um die Verteilung, Akkumulation und Weitergabe von Gütern geht.[232]

Soziale Vererbung
Der Arzt und Professor für Anatomie und Physiologie in Montpellier J. Lordat führt den Ausdruck ›soziale Vererbung‹ in einem Aufsatz aus dem Jahr 1841 ein (»l'hérédité sociale, telle que la transmission des biens, du nom, des charges, etc.«).[233] Wenig später verwendet P. Lucas die Formulierung in seiner umfassenden Abhandlung über die »natürliche Vererbung« aus den Jahren 1847-50, die als erste spezifische Darstellung der Vererbungslehre überhaupt gilt (s.o.). Von den vitalistischen Lehren der Schule von Montpellier, der Lordat nahe steht, distanziert sich Lucas allerdings. Lucas bezieht die Bezeichnung auf alle Formen der Weitergabe von geistigen und sozialen Einheiten (»la réalité des transmissions mentales«).[234] Auch der Soziologe A. Comte verwendet den Ausdruck 1851; über soziale Vererbung werde die historische Kontinuität erzeugt, die so kennzeichnend für den »großen Organismus« der Gesellschaft sei (»la continuité historique, qui constitue le principal caractère du grand organisme«).[235] In der französischsprachigen Soziologie hat der Begriff im Anschluss daran in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine gewisse Verbreitung (Béraud 1857; Bouchut 1869: »Il y a une hérédité sociale imitée de l'hérédité naturelle ou vitale«).[236]

Im Deutschen gebraucht A. Schäffle ›soziale Vererbung‹ 1878, um damit eine strenge Parallele in den Mechanismen der sozialen Entwicklung und natürlichen Evolution herauszustellen (↑Evolution/Kulturelle Evolution). In seiner »sociologisch nothwendigen Erweiterung« umfasse der Begriff der Vererbung eine »Reihe der bedeutendsten und häufigsten Socialerscheinungen«: »vom Lehren, Lernen und Erziehen an bis zur Tradition und Kommunikation, Propaganda und Nachahmung, Verfolgung und Erfolgsanbetung«; der Begriff umfasse insgesamt »jene Vorgänge und Triebkräfte, welche im socialen Leben Dauer und Ausbreitung erfolgter Anpassungen bewirken«.[237] Sein umfassendes Programm beschreibt Schäffle in diesen Worten: »Ich habe nachgewiesen, dass alle wesentlichen Momente der ›natürlichen Zuchtwahl‹ auf socialwissenschaftlichem Gebiet eine eigenthümliche Gestaltung gewinnen: so schon die sociale Variabilität; dann die sociale Anpassung (Arbeitstheilung uud Arbeitsvereinigung); weiter die sociale Vererbung; fernerhin die sociale Streiterregung (Idealismus neben Hunger und Liebe!); die socialen Kampfmittel (Vermögen und Gemeinsinn, nicht blos physische Gewalt und List); die socialen Kampfweisen (Vertrag, Wettkampf, nicht blos Krieg und Ueberlistung); die socialen Streitentscheidungen und Streitfolgen (neben Vernichtung und Auswanderung und unfreier Arbeitstheilung freie Arbeitstheilung, Gemeinschaft, Union, Föderation, Fusion, Gemeinde- und Staats-Einheit u.s.w.)«.[238]

Im Deutschen wird ›soziale Vererbung‹ bis zur Jahrhundertwende allerdings nur wenig verwendet. Im soziologischen Zusammenhang steht er vereinzelt für die Weitergabe von sozialen Merkmalen im Unterschied zur Weitergabe individueller psychologischer Eigenschaften (1891 bei Tönnies[239]; engl. Übers. 1891: »social inheritance«[240]).

Im Englischen taucht der Ausdruck Mitte der 1870er Jahre auf, zuerst wohl in der Übersetzung des Werks A. Comtes (1875: »social heredity«).[241] Populär wird wenig später aber v.a. die Gegenüberstellung von sozialer und biologischer Vererbung (Ritchie 1895: »As we go higher in the scale of animal intelligence, less, relatively, is due to inherited instinct and more to the social inheritance, – i.e. to education and environment«).[242] In dem durch soziale Vererbung akkumulierten Wissen sieht D.G. Ritchie gerade den Unterschied zwischen Tier und Mensch: »What makes the difference? It is not mere heredity. It is the accumulated social inheritance of the civilized man, who is the ›heir of all the ages‹«.[243] Terminologisch verbreiten sich im Englischen zwei unterschiedliche Ausdrücke für die beiden Formen der Vererbung: »social inheritance« versus »biological heredity«.[244] Im biologischen Zusammenhang etwas häufiger ist anfangs die Formulierung ›social heredity‹, die z.B. J.M. Baldwin in den 1890er Jahren gebraucht.[245] Baldwin definiert ›soziale Vererbung‹ 1897 als den »Vorgang, durch welchen Individuen jeder Generation den Traditions-Inhalt sich aneignen und in die Gewohnheiten und Gebräuche ihrer Art sich hineinfinden«.[246]

Im Deutschen wird der Traditionsbegriff allerdings später als im Englischen auf Tiere bezogen (↑Lernen/Tradition). Mit ›Tradition‹ wird Ende des 19. Jahrhunderts bevorzugt die für den Menschen spezifische Form der kulturellen Vererbung bezeichnet, so dass eine terminologische Gegenüberstellung von *Natur* und *Tradition* möglich wird. A. Weismann macht in diesem Sinne 1889 in einem Vortrag über ›Musik bei Thieren und beim Menschen‹ »den tiefen Unterschied zwischen Mensch und Thier« in seiner »Wurzel« daran fest, dass der Mensch eine »Tradition« besitze, die Tiere aber nicht.[247] Die kulturelle Entwicklung besteht für Weismann in einer »Steigerung der geistigen Errungenschaften der Menschheit als eines Ganzen«; sie könne nicht innerhalb eines »Einzellebens« erworben werden, sondern bestehe ihrem Wesen nach darin, dass sie »gesammelt«, »erworben« und »überliefert« werde.[248] Kulturelle Leistungen beruhen nach Weismann also nicht auf der Steigerung individueller Fähigkeiten, sondern »auf der Fähigkeit der Ueberlieferung der Geistesproducte einer Generation auf die andere […]; denn eine Generation baut immer wieder auf dem weiter, was die vorhergehende errungen hat«.[249] Der Sache nach beschreibt Weismann also bereits den von M. Tomasello 1994 so genannten *Ratschen-* oder *Wagenhebereffekt* (↑Kultur).[250]

In den 1890er Jahren ist es aber unter englischsprachigen Biologen anerkannt, den Tieren Tradition im Sinne der Ausbreitung von Verhaltensmustern durch soziale Imitation zuzuschreiben. W.H. Hudson erklärt 1892 besonders die Furcht vor bestimmten Feinden bei Vögeln als Ergebnis von Tradition (»fear of particular enemies is in nearly all cases – for I will not say all – the result of experience and tradition«).[251] Von Hudson übernimmt C. Lloyd Morgan den Ausdruck und erklärt das Vorhandensein von Traditionen durch imitatives Lernen bei in Gruppen lebenden Tieren (↑Lernen/Tradition).[252]

A.L. Kroeber, einer der Mitbegründer der Anthropologie in Amerika, betont in mehreren Aufsätzen aus den 1910er Jahren, dass die menschliche ↑Kultur wesentlich auf einem Mechanismus aufbaut, der der biologischen Vererbung ähnelt und den er als *soziale Vererbung* (»social inheritance«[253]) oder *kulturelle*

Weitergabe (»cultural transmission«[254]) bezeichnet. ›Vererbung‹ ist für Kroeber ausdrücklich ein nicht rein biologischer Begriff, sondern gerade ein Konzept, das disziplinenübergreifende Zusammenhänge herstellen kann: »heredity operates in the domain of mind as well as that of the body«.[255] Für den Bereich der Kultur ist die Vererbung bei Kroeber von besonderer Bedeutung, insofern er den überindividuellen und kumulativen Aspekt der menschlichen Kultur betont (»civilization is not mental action but a body or stream of products of mental exercise. […] Mentality relates to the individual. The social or cultural, on the other hand, is in its very essence non-individual. Civilisation, as such, begins only where the individual ends«).[256] So wie das Individuum nach Kroeber für die biologische Perspektive zentral ist, ist es das Überindividuelle für die kulturelle: »All biology necessarily has this entire reference to the individual. A social mind is as meaningless as a social body«.[257] Zwar ähneln sich nach Kroeber biologische und kulturelle Vorgänge hinsichtlich des Prozesses der Vererbung – andererseits geht es Kroeber aber gerade um die Betonung des Unterschieds der beiden Bereiche, insofern die ↑Kultur als eine von biologischen Determinationen unabhängige Sphäre konzipiert wird (»civilization […] is something outside of race and independent of the human body«).[258]

Für den Bereich der kulturellen Vererbung im Unterschied zur organischen sind nach Kroeber zwei Aspekte entscheidend: der Mechanismus der Vererbung nach dem Muster einer Vererbung von individuell erworbenen Eigenschaften (»use inheritance«) und die Fähigkeit zur Akkumulation von Erfahrungsinhalten (»organic evolution […] is not an accumulative process. […] On the other hand, social evolution is not only essentially but absolutely an accumulative process«).[259] Trotz dieser Entgegensetzung ist es aber gerade das (biologische) Konzept der Vererbung, mittels dessen Kroeber das spezifisch Überorganische in der menschlichen Kultur bestimmt (Kronfeldner 2008: »Kroeber was building boundaries by crossing them«[260]): Gerade das für die Kultur Charakteristische und sie über die biologischen Verhältnisse Hinwegtragende, ihr überindividueller und kumulativer Aspekt, beruht auf einem Prozess, der am präzisesten über ein biologisches Prinzip bestimmt werden kann: das der Vererbung. Auch der Begriff der Vererbung selbst ist in beiden Bereichen allerdings ein anderer: Die Vererbung im Bereich des Kulturell-Sozialen (die Kroeber »inheritance« nennt) unterscheidet sich von der biologischen Vererbung (»heredity«) darin, dass sie aus einer nicht-individualistischen Perspektive formuliert ist.

Die Parallele von genetischer und sozialer Vererbung wird auch von anderen Sozialwissenschaftlern und Biologen hergestellt, nicht selten mit der Absicht, aus der Parallele im Hinblick auf Vererbungsprozesse die Kulturentwicklung nach dem Modell der natürlichen Selektion zu beschreiben, also eine *kulturelle Evolution* zu behaupten (↑Kultur/Kulturelle Evolution). Zu den frühen Protagonisten dieser Richtung zählt A.G. Keller, in dessen ›Societal Evolution‹ (1915/31) es heißt: »In the social realm […] there is a means of transmission (securing likeness) having the essential attributes of heredity in nature; and adaptation occurs in one range of phenomena as in the other«.[261]

Der Genetiker T.H. Morgan spricht 1924 von der *sozialen und ökonomischen Vererbung* (»social and economic inheritance«) im Gegensatz zur biologischen Vererbung (»biological inheritance«).[262] Die soziale Evolution (»social evolution« bei Morgan) wird als der Bereich verstanden, in dem – im Gegensatz zur biologischen Evolution – eine Form der lamarckistischen Vererbung, eine Vererbung erworbener Eigenschaften, vorliegt. Deutlich macht Morgan dies in seinem Buch von 1932, in dem er von dem doppelten Mechanismus der Vererbung beim Menschen spricht (»the twofold method of human inheritance«[263]): »There are […] in man two processes of inheritance: one through the physical continuity of the germ-cells; and the other through the transmission of the experiences of one generation to the next by means of example and by spoken and written language«[264].

A.E. Emerson stellt 1942 an die Seite der *biologischen Vererbung* (»biological heredity«[265]) eine durch Symbole vermittelte *soziale Vererbung* (»social heredity through learned symbols«).[266] Diese Form der Vererbung liefere die Grundlage für einen zusätzlichen Mechanismus der Evolution (»an additional mechanism of evolution«[267]). Auch im Bereich der Soziologie etabliert sich die Parallelisierung der zwei Formen der Vererbung seit den 1930er Jahren.[268]

Kulturelle Vererbung

Von einer ***kulturellen Vererbung*** ist seit Beginn des 20. Jahrhunderts die Rede. Der Ausdruck erscheint zuerst im Englischen und wird anfangs v.a. im pädagogischen Kontext im Sinne von »kulturellem Erbe« verwendet (Russell 1900: »each generation is under moral obligation to improve its cultural inheritance and transmit it unentailed«[269]; Bardswell 1903: »part of our cultural inheritance«[270]; Monroe 1907: »cultural inheritance of the race«[271]; Loeb 1909: »Europe's mighty cultural inheritance«).[272] Neben dem häu-

figeren ›cultural inheritance‹ wird vereinzelt auch ›cultural heredity‹ verwendet (Stuckenberg 1903: »Cultural heredity or the endowment with which an individual starts must be put under the head of the products of society«[273]). Nicht im Sinne eines Überlieferungsbestandes, sondern zur Bezeichnung des Prozesses der Überlieferung wird der Ausdruck erst später gebraucht (Kallen 1915: »these ethnic groups [of America] have a distinct physical and cultural heredity and even when they are mobile they mix hardly more than they mix in Europe«[274]).

Im Deutschen findet sich die explizite Gegenüberstellung von biologischer und kultureller Vererbung 1910 bei W. Schallmayer: »Sowohl die kulturelle wie die biologische Vererbung setzen nicht, wie die wirtschaftliche, den Tod des Vorbesitzers voraus. Das ist aber nicht der Hauptunterschied. Dieser besteht in der Art der Übertragung. Bei der biologischen Vererbung geschieht die Übertragung durch einen ganz eigenartigen, komplizierten Vorgang […]. Die Natur dieses Vorgangs schließt jede Analogie mit der wirtschaftlichen und kulturellen Vererbung […] vollständig aus«.[275] Im Englischen weist A.M. Tozzer 1925 in ähnlicher Weise auf die Parallele hin (»Biological and Cultural Inheritance«: »that which we inherit congenitally; and […] that which we inherit by social contact«).[276] In biologischen Diskussionen wird die Differenzierung erst seit den 1940er Jahren einschlägig (Novikoff 1945: »biological inheritance« *versus* »cultural inheritance«[277]; Dobzhansky 1955: »biological heredity« *versus* »cultural heredity«[278]).

C.H. Waddington ist 1960 der Ansicht, es sei die Entwicklung der Wortsprache, die die »kulturelle Vererbung« ermögliche: »This cultural inheritance does the same sort of thing for man that in the subhuman world is done by the genetic system, which transmits its ›information‹ from generation to generation in the form of a DNA chain. Man can similarly transmit information in the form of actual letters on the page«.[279] Durch diese neue Form der Vererbung ist für Waddington auch ein neues »System der Evolution« entstanden. Hinsichtlich der Dynamik der Veränderung unterschieden sich natürliche und kulturelle Evolution aber wenig: Beide seien durch das Fehlen eines vorgegebenen Plans und die Unmöglichkeit der Steuerung gekennzeichnet.

Seit den 1970er Jahren wird die Verschränkung von genetischer und kultureller Vererbung und Evolution mittels mathematischer Modelle untersucht (↑Kultur).[280] In Bezug auf die Weitergabe von Verhaltensweisen bei Tieren durch individuelles Lernen oder Imitation ist es nicht in allen Fällen gleich angemessen, von ›kultureller Vererbung‹ zu sprechen. Sinnvoller erscheint die Rede von der Vererbung von Verhaltensweisen bzw. einem *ethologischen Vererbungssystem* oder dem ***Vererbungssystem des Verhaltens*** (»behavioral inheritance system«), die sich seit 1998 bei E. Jablonka findet.[281] Sie unterscheidet dieses von dem *sprachlichen* oder ***symbolischen Vererbungssystem*** (1998: »language inheritance system«[282]; 2001: »symbolical systems of inheritance«[283]), das über eine symbolische Zeichenverwendung (wie die menschliche Sprache) vermittelt ist. Über die Beeinflussung der genetischen Ebene durch die höheren Vererbungssysteme kann es zu einer genetischen Assimilation von zunächst phänotypischen Merkmalen kommen (z.B. genetische Konsequenzen kultureller Evolution) (↑»Lamarckismus«).

Ein bekanntes Beispiel für die Wechselwirkung von genetischer und kultureller Vererbung betrifft die Verbreitung des Enzyms β-Galactosidase: Dieses Enzym, das dem Abbau von Milchzucker dient, fand sich bis vor einigen Tausend Jahren allein bei Kindern. Mit der Etablierung der Kulturtechnik der Viehzucht und dem Trinken roher Milch entstand jedoch für diejenigen erwachsenen Individuen ein Vorteil, die mittels des betreffenden Enzyms aus Milchzucker Energie gewinnen konnten. Die genetische Grundlage für die lebenslange Aktivität des Enzyms breitete sich daher in der Population aus.[284] Es liegt in diesem Fall eine Koevolution (↑Evolution) von kulturellen und genetischen Faktoren vor. Die doppelte Bedingtheit der Entwicklung durch kulturelle und genetische Faktoren beschreiben R. Boyd und P.J. Richerson seit den 1970er Jahren in einem ***dualen Vererbungsmodell*** (»dual inheritance model«[285]); später sprechen die Autoren von einer *dualen Vererbungstheorie* (»dual inheritance theory«[286]). Dieser Theorieansatz ist durch die Annahme enger Wechselwirkungen von biologischen (genetischen) und kulturellen Vererbungsprozessen gekennzeichnet: Kulturelle Phänomene gelten in gleicher Weise durch Gene beeinflusst wie sie umgekehrt als ein wesentlicher kausaler Faktor in der Selektion von Genen interpretiert werden.

Erblichkeit

Das Wort ›Erblichkeit‹ wird seit Mitte des 18. Jahrhunderts in biologischen Verwendungen v.a. in Bezug auf Krankheiten gebraucht (Anonymus 1772 als Übersetzung von franz. ›hérédité‹[287]: »Die Erblichkeit des Weichtelzopfs rühret […] blos von einer abstammenden Gewohnheit zur Unreinlichkeit, von einem angebohrnen Fehler in dem Bau der Haut, des Kopfes, oder von einer besondern Neigung gewisser

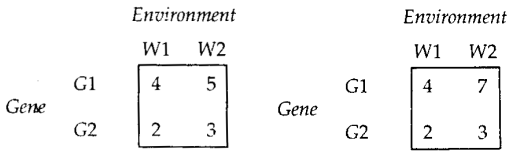


Abb. 552. Kreuztabellen zur Bestimmung der Heritabilität eines Merkmals in einem sehr einfachen hypothetischen Beispiel zur Veranschaulichung: Maispflanzen weisen in Abhängigkeit von unterschiedlichen Genotypen (G1 und G2) und unterschiedlichen Umweltbedingungen (W1 und W2) eine unterschiedliche Höhe auf.
Links: additive und unabhängige Wirkung der beiden Faktoren: Der Übergang von G2 zu G1 bzw. von W1 zu W2 ist mit einer Höhenzunahme um eine bzw. zwei Einheiten verbunden, unabhängig von dem jeweils anderen Faktor. Der genetische Faktor hat in diesem Beispiel einen größeren Einfluss auf die Änderung des Phänotyps als der Umweltfaktor.
Rechts: nicht-additive Interaktion der beiden Faktoren: Der Einfluss der Veränderung der phänotypischen Eigenschaft bei Variation eines Faktors hängt vom jeweils anderen Faktor ab. In diesem Beispiel ist der Einfluss der Umweltänderung bei Vorhandensein von G1 größer als bei Vorhandensein von G2 (aus Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 188f.).

Familien zu einem Mangel der Ausdünstung in diesem Theile her«[288]; Prizelius 1777: »Die Erblichkeit ist die Haupteigenschaft eines Beschelers [d.h. eines Zuchthengstes]«[289]; Anonymus 1788).[290] Der äquivalente Ausdruck ***Heritabilität*** erscheint im medizinisch-biologischen Kontext im Englischen erst Mitte des 19. Jahrhunderts (W.D.B. 1853: »heritability of properties«[291]; Bowen 1860: »heritability of variations of structure or instinct«[292]; Gray 1860: »the heritability both of acquired habits and aptitudes, and of certain modified structures«[293]; daneben auch ›inheritability‹). Mit dem Beginn der Populationsgenetik zu Beginn des 20. Jahrhunderts gewinnt ›Erblichkeit‹ den Status eines fest etablierten Terminus (Johannsen 1903).[294]

Als exakt bestimmte quantitative Messgröße führt J.L. Lush den Begriff der Heritabilität (»heritability«[295]) 1945 ein: Die Heritabilität bestimmt danach den Anteil der erblichen (genetischen) Varianz an der gesamten phänotypischen Varianz eines Merkmals (»the portion of the observed variance for which differences in heredity are responsible«[296]). Der genetisch bedingten Varianz stellt Lush den durch unterschiedliche Umweltbedingungen verursachten Anteil an der Gesamtvarianz gegenüber (»that part of the variance caused by differences in the environments under which different individuals developed«).[297] Für den erblichen Anteil der Varianz unterscheidet Lush im Anschluss an S. Wright (s.u.) zwischen drei Teilen der Variation: der additiven genetischen Variation (»additive genetic variation«), Dominanzabweichungen (»dominance deviations«) und epistatischen Abweichungen (»epistatic deviations«).[298]

Es handelt sich dabei um folgende Komponenten der Variation: (1) die *additive genetische Varianz*, d.h. der Anteil der phänotypischen Gesamtvarianz zwischen Individuen, der auf solchen genetischen Unterschieden beruht, die ohne Interaktion zwischen Genen und Allelen vorliegen – Fisher nennt diesen Beitrag zur Varianz den ›additiven Teil‹ (»additive part«) der genetischen Varianz und führt ihn auf »somatische Effekte« zurück[299] (Das Vorliegen einer additiven genetischen Varianz hat nichts mit einer additiven Genwirkung zu tun.); (2) die Varianz, die auf *Dominanz* von Allelen am gleichen Genort beruht, und (3) die Varianz, die auf die Interaktion von Genen an verschiedenen Genorten (*Epistasis*; ↑Gen) zurückgeht. Je nachdem, ob die gesamte genetische Varianz oder nur der additive Anteil zugrunde gelegt wird, wird die *Heritabilität im weiten Sinne* (»broad-sense heritability«) oder die *Heritabilität im engen Sinne* (»narrow-sense heritability«) bestimmt (vgl. Tab. 294).[300]

Diese drei Arten der genetischen Variation werden seit den 1920er Jahren von R.A. Fisher und S. Wright unterschieden; bezeichnet werden die drei als ›additive genetische Varianz‹, ›Dominanzabweichungen‹ und ›epistatische Abweichungen‹. Zusammen mit der Varianz aufgrund von Umwelteffekten und der Interaktion von Vererbung und Umwelt lässt sich die Varianz somit in fünf Arten gliedern, wie Wright 1935 feststellt: »The variance in each case is analysed into contributions due to (1) additive gene effects, (2) dominance deviations, (3) epistatic deviations, (4) environmental effects and (5) nonadditive joint effects of heredity and environment«.[301]

Für die Erklärung und Vorhersage in Selektionsmodellen ist besonders die additive genetische Varianz und mit ihr die Heritabilität im engeren Sinne von Bedeutung. Denn diese Komponente der Varianz ist der Hauptfaktor in der Bestimmung der Ähnlichkeit von Eltern und Nachkommen und damit des Anteils eines Genotyps in der nächsten Generation. Wegen der Bedeutung der additiven genetischen Komponente der Varianz für die Selektion wird diese Größe auch ***Zuchtwert*** (»breeding value«) genannt.[302] In der Züchtungspraxis von Haustieren und Kulturpflanzen ist dieser Ausdruck seit den 1820er Jahren verbreitet; er wird dabei anfangs v.a. auf einzelne Individuen (Schreiber 1823: »Zuchtwerth [von Schafen]«[303]; engl. Anonymus 1859: »breeding value [of cattle]«[304]), später auch auf Merkmale[305] bezogen.

In stärker technischer und quantitativer Bedeutung wird der Ausdruck seit den 1930er Jahren verwendet (Warren 1932).[306] Relativ zu einem Merkmal wird der Zuchtwert mit der additiven genetischen Varianz identifiziert.[307] Auf der Grundlage von quantitativ ausgewerteten Züchtungsexperimenten und bezogen auf ein Individuum bildet der Zuchtwert ein Maß für den Beitrag dieses Individuums auf die Merkmalsausprägung bei seinen Nachkommen. Gemessen wird der Zuchtwert für ein Merkmal (bei sexueller Fortpflanzung eines Individuums mit zufällig aus der Population entnommenen Partnern) als der doppelte Wert der mittleren Abweichung des Merkmals bei den Nachkommen vom Mittelwert der Population. Weil er von den Paarungspartnern abhängt, ist der Zuchtwert damit eine Eigenschaft eines Individuums in einer Population, nicht eines isolierten Individuums.

Verschiedene Verfahren zur Bestimmung der Heritabilität haben sich entwickelt; am geläufigsten ist die *Zwillingsmethode*, nach der die phänotypische Varianz von genetisch identischen Individuen (eineigen Zwillingen) mit der von normalen Geschwistern verglichen wird.[308]

Viele Missverständnisse um den Begriff der Erblichkeit entstanden daraus, dass diese oft als ein Maß für den Grad verstanden wurde, in dem ein Merkmal erblich ist. Die Heritabilität ist aber keine für ein Merkmal spezifische Größe, sondern vielmehr eine Größe, die spezifisch für eine Population in einer bestimmten Umwelt ist, weil eben alle diese Faktoren in die Heritabilität Eingang finden. Von einem Merkmal eines Organismus zu sagen, dass es in stärkerem Maße vom Erbe oder von der Umwelt bestimmt sei, ist daher wenig sinnvoll. Für jedes Merkmal eines Organismus sind beide Seiten, Erbe und Umwelt, notwendig. Sinnvoll ist die Bestimmung des relativen Anteils von Erbe und Umwelt allein in Bezug auf eine Population von Organismen, in denen ein variierendes Merkmal vorliegt. Die Heritabilität ist daher nicht ein Maß für die Größe der Determination eines Merkmals durch Gene, sondern für den Anteil der phänotypischen Variation zwischen Individuen, der auf die genetische Variation zurückzuführen ist.[309] In einer einfachen Varianzanalyse kann ermittelt werden, welcher Anteil der Varianz des Merkmals auf die Veränderung des genetischen Faktors und welcher Anteil auf die Veränderung des Umweltfaktors zurückgeführt werden kann (vgl. Abb. 552). Weil damit eine Aussage über eine Population gemacht wird, ist auch die Erblichkeit eines Merkmals nicht eine intrinsische Eigenschaft desselben, sondern hängt von dem Kontext ab, in dem es steht.

additive genetische Varianz (V_A)
Varianz des Züchtungswerts (»breeding value«), d.h. die Varianz, die auf solchen genetischen Unterschieden beruht, die ohne Interaktion zwischen Genen und Allelen vorliegen und die den genetischen Grund für die Ähnlichkeit zwischen Eltern und Nachkommen wiedergibt

Varianz aufgrund von Dominanz (V_D)
Varianz, die auf der Wechselwirkung der Allele an einem Genort (Dominanz) beruht

Varianz aufgrund der Interaktion zwischen Genen verschiedener Genorte (Epistasis) (V_I)
Varianz, die auf der Interaktion von Genen verschiedener Genorte (Epistasis) beruht

genetisch bedingte Varianz (V_G)
Summe der gesamten genetisch bedingten Varianz $V_G = V_A+V_D+V_I$

Varianz aufgrund von Umweltunterschieden (V_U)
Varianz, die auf Unterschieden der Umwelt, in denen die Organismen sich entwickeln und leben, beruht

Varianz aufgrund der Interaktion von Genotyp und Umwelt (V_{GU})
Varianz, die darauf beruht, dass Umweltänderungen einen unterschiedlichen Einfluss auf verschiedene Genotypen ausüben

gesamte phänotypische Varianz (V_P)
direkt beobachtbare Varianz der Phänotypen von Organismen, also die Summe der genetisch und durch die Umwelt bedingten Varianz sowie deren Interaktion $V_P = V_G+V_U+V_{GU}$

Heritabilität im engeren Sinne
Anteil der additiven genetischen Varianz an der gesamten phänotypischen Varianz
$h^2_{eS} = V_A/(V_G+V_U+V_{GU}) = V_A/V_P$

Heritabilität im weiteren Sinne
Anteil der gesamten genetischen Varianz an der gesamten phänotypischen Varianz
$h^2_{wS} = V_G/(V_G+V_U+V_{GU}) = V_G/V_P$

Tab. 294. Typen der Variation von Individuen und die damit zusammenhängenden Begriffe der Heritabilität.

Sehr kontrovers geführte Diskussionen bestehen seit langem über die Erblichkeit von sozial hoch geschätzten Eigenschaften des Menschen, z.B. der ↑Intelligenz gemessen über den IQ. Bis in die 1970er Jahre wird die Heritabilität der Intelligenz meist auf über 80% geschätzt[310]; eine Analyse aus den 1970er Jahren bestimmt sie auf 67%[311]; spätere Schätzungen nehmen Werte um 30% sowohl für die genetisch als auch für die kulturell bedingte Heritabilität der Intelligenz des Menschen an[312]. Die umfangreichste Analyse auf der Grundlage von getrennt aufgewachsenen

eineiigen Zwillingen, die Minnesota-Studie, ermittelt einen Wert von 70% für den Anteil der Variation im IQ, der mit genetischer Variation assoziiert ist.[313] Andere psychische oder morphologische Merkmale des Menschen weisen in verschiedenen Populationen eine ähnlich hohe Heritabilität auf; die Heritabilität der Körpergröße in einer westafrikanischen Population hat z.B. einen Wert von 65%.[314]

Irreführend ist es, allein den erblichen (über Gene vermittelten) Anteil an der Varianz eines Merkmals als ›biologisch‹ zu bezeichnen, wie dies häufig geschieht. Der Einfluss der Umwelt kann vielmehr in gleichem Maße als biologische Determination angesehen werden wie der Einfluss des Gene.[315]

Nachweise

1 Junker, T. (2001). Vererbung. Hist. Wb. Philos., Bd. 11, 624-628: 624.
2 Varro (1. Jh. v. Chr.). Res rusticae 1, 12, 2; Cicero (1. Jh. v. Chr.). De inventione 1, 84; vgl. David, B. (1971). La préhistoire de la génétique: conceptions sur l'hérédité et les maladies héréditaires des origines aux XVIIIe siècle (Med. Thesis, Broussais, Paris); Zirkle, C. (1946). The early history of the idea of acquired characteristics and of pangenesis. Trans. Amer. Philos. Soc. N.S. 35, 91-151.
3 Mesue, J. [12. Jh.]. [Le livre des axiomes médicaux, Aphorismi] (ed. D. Jacquart & G. Troupeau, Genf 1980): 119 (Nr. 12); nach Lugt, M. van der (2008). Les maladies héréditaires dans la pensée scolastique (XIIe-XVIe siècle). In: Lugt, M. van der & Miramon, C. de (Hg.). L'hérédité entre Moyen Âge et Époque moderne. Perspectives historiques, 273-320: 281.
4 Mesue [12. Jh.]: 191 (Nr. 95).
5 Gérard de Bourges, Glossule super Viaticum Constantini (Venedig 1526): fol. 187r (VII, 17: De lepra); vgl. van der Lugt (2008): 283.
6 Jean de Saint-Amand [1280]. Concordanciae (ed. J. Pagel, Berlin 1894): 202; vgl. van der Lugt (2008): 276.
7 van der Lugt (2008): 277.
8 Konstantin von Afrika [11. Jh.]. Pantegni (Opera omnia, ed. I. Israeli, Lyon 1515): fol. 39r (Theorica, VIII, 15); Wilhelm von Conches [12. Jh.]. Philosophia mundi (ed. G. Maurach, Pretoria 1980): 96 (IV, 8); Hildegard von Bingen [12. Jh.]. Causae et curae (ed. L. Mouliner, Berlin 2003): 112 (De melancolica, §148); vgl. van der Lugt (2008): 278f.
9 Ludovico Mercatus (1594). Libellus De essentia, causis, signis et curatione febrismalignae: in qua maculaerubentes per cutem erumpunt; Janus, J. (1627). De morbis haereditariis, certum thesibus inclusa; vgl. López-Beltrán, C. (1994). Forging heredity: from metaphor to cause, a reification story. Stud. Hist. Philos. Sci. 25, 211-235: 221.
10 Vgl. Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 84.
11 Fernel, J. (1554). Pathologiæ libri VII (in: Universa medicina, Lyon 1597, 333-647): 352 (lib. I, cap. xii; De morborum causis); vgl. Rheinberger & Müller-Wille (2009): 65.
12 Vgl. Rheinberger & Müller-Wille (2009): 36f.
13 Vgl. McLaughlin, P. (2007). Kant on heredity and adaptation. In: Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (eds.). Heredity Produced. At the Crossroad of Biology, Politics, and Culture, 1500-1870, 277-291: 281.
14 Kant, I. (1793/94). Die Religion innerhalb der Grenzen der bloßen Vernunft (AA, Bd. VI, 1-202): 40; vgl. ders. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 174; 170.
15 Vgl. Zedler, J.H. (1746). Vererbung. In: Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, Bd. 47, 510-515.
16 Vgl. McLaughlin (2007).
17 Kant, I. (1775). Von den verschiedenen Racen der Menschen (AA, Bd. II, 427-443): 434.
18 Pagès, J.-F. (1798). Héréditaires (maladies). Dictionnaire de médicine, Encylopedie méthodique, Bd. 7, 162-163; Rougemont, J.-C. (1798). Abhandlung über die erblichen Krankheiten; Petit, A. (1817). Essai sur les maladies héréditaires; Anonymus (1823). Héréditaire. Dictionnaire abrégé des sciences médicales, Bd. 9, 45-49; Lereboullet, D.A. (1834). De l'hérédité dans les maladies; Forbes, J. (1836). Hérédité. Encylopédie médicale anglaise (engl. Orig., franz. Übers.); Piorry, P.-A. (1840). De l'hérédité dans les maladies; vgl. López-Beltrán (1994).
19 Candolle, A.-P. de (1813/19). Théorie élémentaire de la botanique: 204 (§168).
20 Vgl. López-Beltrán (1994).
21 Spencer, H. (1864/98). Principles of Biology, vol. 1: 301 (§80); Galton, F. (1869). Hereditary Genius: 334.
22 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 5; 10; 12; passim.
23 Löbe, W. (1845). Pferdezucht. Allgemeine Encyclopädie der Wissenschaften und Künste, Sec. 3, Bd. 20, 396-415: 397.
24 Vgl. Stolz, A. (1859). Ueber die Vererbung sittlicher Anlagen; Seidlitz, G. (1865). Über die Vererbung der Lebensformen, Eigenschaften und Fähigkeiten organischer Wesen auf ihre Nachkommen; Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 170; Hartmann, S. (1872). Zeugung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung; Cohen, H.M. (1875). Das Gesetz der Befruchtung und Vererbung; Kaiser, H. (ca. 1877). Ueber Constanz der Rasse und Individual-Potenz bei Vererbung der Thiere.
25 Weismann, A. (1883). Über die Vererbung; Nussbaum, M. (1884). Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung: ein Beitrag zur Lehre der Vererbung; Hertwig, O. (1885). Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena. Z. Med. Naturwiss. 18, 276-318; Kölliker, A. von (1885). Die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. Z. wiss. Zool. 42, 1-46; vgl. Delage, Y. (1903). L'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale.
26 Aristoteles, De gen. anim. 730b; vgl. Meyer, H. (1918). Das Vererbungsproblem bei Aristoteles. Philologus N.F.

29, 323ff.; Stiebitz, F. (1930). Über die Kausalerklärung der Vererbung bei Aristoteles. Sudhoffs Arch. 23, 332-345; Lesky, E. (1950). Die Zeugungs- und Vererbungslehren der Antike und ihr Nachwirken; Morsink, J. (1979). Was Aristotle sexist? J. Hist. Biol. 12, 83-112; Grmek, M.D. (1991). Ideas on heredity in Greek and Roman antiquity. Physis 28, 11-34.

27 Rapp, C. & Wagner, T. (2005). eidos. In: Höffe, O. (Hg.). Aristoteles-Lexikon, 147-158: 156.

28 Aristoteles, De gen. anim. 766a18-21.

29 Boylan, M. (1984). The Galenic and Hippocratic challenges to Aristotle's conception theory. J. theor. Biol. 17, 83-112.

30 Hippokrates, Der Samen (Sämmtliche Werke, Bd. 1, übers. v. R. Fuchs, München 1895, 208-216): 214 (VIII); vgl. Lesky (1950): 130ff.

31 Vgl. Aristoteles, De gen. anim. 721b.

32 Anaxagoras (Diels/Kranz), Frag. 59B10; Demokrit (Diels/Kranz), Frag. 68A141; Hippokrates, De generatione (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VII, 470-485): 470; ders., Über die Natur der Ursachen; vgl. Zirkle, C. (1946). The early history of the idea of acquired characteristics and of pangenesis. Trans. Amer. Philos. Soc. N.S. 35, 91-151.

33 Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 67.

34 Vgl. Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2007). Heredity – the formation of an epistemic space. In: dies. (eds.). Heredity Produced. At the Crossroad of Biology, Politics, and Culture, 1500-1870, 3-34: 5.

35 Maupertuis, P.L.M. (1745). Vénus physique: 154 (II, 5); vgl. Glass, B. (1959). Maupertuis, pioneer of genetics and evolution. In: Glass, B., Temkin, O. & Straus, W.L. Jr. (eds.). Forerunners of Darwin, 1745-1859, 51-83; Sandler, I. (1983). Pierre Louis Moreau de Maupertuis: a precursor of Mendel? J. Hist. Biol. 16, 101-136.

36 Maupertuis (1745): 155.

37 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature, 2 Bde.: I, 251f. (IX, 1); vgl. Glass (1959): 78.

38 Bonnet (1764-65): I, 249.

39 Maupertuis (1745); Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289); vgl. Bowler, P. (1973). Bonnet and Buffon: theories of generation and the problem of species. J. Hist. Biol. 6, 259-281; Hoffheimer, H. (1982). Maupertuis and the eighteenth-century critique of preexistence. J. Hist. Biol. 15, 119-144.

40 Meckel, J.F. (1812). Handbuch der pathologischen Anatomie.

41 Lucas, P. (1847-50). Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle dans les états de santé et de maladie du systèmes nerveux, 2 Bde.; Morel, B.A. (1857). Traité de dégénérescences physiques, intellectuelles et morales de l'espèce humaine.

42 Galton, F. (1869). Hereditary Genius, its Laws and Consequences; Decandolle, A. (1873). Histoire de la science et des savants depuis deux siècles.

43 Vgl. Müller-Wille, S. (2003). Elements of hybridism, 1759-1875. ISHPSSB 2003 Meeting. Full Program, 19.

44 Vgl. Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 94.

45 Müller-Wille, S. (2007). Hybrids, pure cultures, and pure lines. From nineteenth-century biology to twentieth century genetics. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 38, 796-806: 805.

46 Rheinberger & Müller-Wille (2009): 171.

47 Maupertuis, P.L.M. (1745). Vénus physique (Œuvres, Bd. 2, Lyon 1768, 1-133): 122f. (II, 5).

48 Prizelius, J.G. (1777). Vollständige Pferdewissenschaft: 121.

49 Burgsdorf, F.A.L. von (1787). Anleitung zur sichern Erziehung und zweckmäßigen Anpflanzung der einheimischen und fremden Holzarten, Bd. 1: 122 (§97); vgl. 2. Aufl. 1791: 124.

50 Thaer, A.D. (1804). Einleitung zur Kenntniss der englischen Landwirthschaft, Bd. 3: 643.

51 Anonymus (1811). Ueber den Zustand von Mögelin im Jahr 1811. In: Thaer, A.D. (Hg.). Annalen der Fortschritte der Landwirthschaft in Theorie und Praxis, Bd. 2, 3-101: 35.

52 Thaer, A.D. (1812). Grundsätze der rationellen Landwirthschaft, Bd. 4: 307.

53 Sebald, G.F. (1815). Vollständige Naturgeschichte des Pferdes: 159.

54 Justinus, J.C. (1815). Allgemeine Grundsätze zur Vervollkommnung der Pferde-Zucht: 55.

55 Tennecker, S. von (1825). Lehrbuch der aeußern, allgemeinen Pferdekenntniß: 315f.

56 Voigt, F.S. (1835). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1: 199.

57 Gärtner, K.F. (1849). Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich: 438.

58 Blackadder, W. (1834). On the probability of the reversion of wheat into grass. Quart. J. Agricult. 4, 699-702.

59 [Karkeek] (1841). [Rez. Smith, C.H. (1841). The Natural History of Horses: The Equidæ]. The Veterinarian 14, 701-708: 703.

60 Vgl. Darwin, C. [1842]. [Sketch of 1842]. In: The Foundations of the Origin of Species. Two Essays Written in 1842 and 1844 (Works, vol. 10, London 1986): 3.

61 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 14.

62 Vgl. Dierse, U. (1971). Atavismus. Hist. Wb. Philos., Bd. 1, 593-595; Hoppe, B. (1998). Das Aufkommen der Vererbungsforschung unter dem Einfluß neuer methodischer und theoretischer Ansätze im 19. Jahrhundert. In Jahn, I. (Hg.). Geschichte der Biologie, 386-419: 404.

63 Darwin, C. (1862). [Brief an T.H. Huxley vom 7. Dez. 1862]. In: More Letters of Charles Darwin, 2 vols., London 1903, I, 215-217: 217.

64 M.J. Ratcliff, pers. Mitt. an D. Backenköhler (Sept. 2003).

65 Sageret, M. (1825). Mémoire sur les cucurbitacées, principalement sur le melon, avec des considérations sur la production des hybrides, des variétés, etc. Mémoire d'agriculture, d'économie rurale et domestique 1825, 435-492: 470; vgl. ders. (1826). Considérations sur la production des hybrides, des variants et des variétés en général,

et sur celles de la famille des Cucurbitacées en particulier. Ann. Sci. Nat. Paris (1) 8, 294-314: 298.

66 Candolle, A.-P. de (1832). Physiologie végétale, 3 Bde.: II, 737–740.

67 Rennie, J. (1833). Alphabet of Scientific Gardening: 113 (nach OED).

68 Seidlitz, G. (1871). Die Darwin'sche Theorie: 106.

69 Aristoteles, Hist. anim. 585b35; De gen. anim. 722a; Lukrez, De rerum natura IV, 1218-1226.

70 Linné, C. von (1737). Genera plantarum: 2 (§5); vgl. ders. (1751). Philosophia botanica: 99 (These 157).

71 Vgl. Müller-Wille, S. (2002). Cabbage, tulips, ehiopians – „experiments" in early modern heredity. MPI Wissenschaftsgesch. Preprint 222, 7-25: 22.

72 Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 54.

73 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 38; vgl. Rheinberger & Müller-Wille (2009): 52.

74 Richard, D. (1832). Des lois de l'hérédité organique (Société anthropologique de Paris). Revue encyclopédique 54, 418-426: 420; vgl. ders. (1832). Des lois de l'hérédité organique. Revue universelle 4, 300-305: 301.

75 Anonymus (1833). Compte Rendu de la clinique de la faculté a la Pitié. Clinique médicale de l'Hopital de la Pitié: 104.

76 Heine, R. (1836). Ueber die körperliche Erziehung des Menschen, und über die Gewinnung und Ausbildung der Gesundheit überhaupt. Magazin für die gesammte Heilkunde 46, 91-166: 97; auch in: Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medicin 12, 6-8: 6.

77 M. (1837). Ueber die Vollbluts-Frage. Mittheilungen der k. k. Mährisch-Schlesischen Gesellschaft zur Beförderung des Ackerbaues, der Natur- und Landeskunde in Brünn 32, 173-175; 189-191: 173.

78 Petri (1838). Ueber Thierzucht-Kunde. Centralblatt des landwirthschaftlichen Vereins in Bayern 28, 109-118: 115.

79 Heine (1844). [Diskussionsbeitrag]. Amtlicher Bericht über die siebente Versammlung deutscher Land- und Forstwirthe: 381.

80 Stark, K.W. (1838/44). Allgemeine Pathologie oder allgemeine Naturlehre der Krankheit: 151.

81 With, G.C. (1844). Underretning og Veiledning for Veterinaireleverne ved den Kongelige danste Veterinairskole (dt. Zur Nachricht und Anleitung für die Veterinäreleven der Königlich dänischen Veterinärschule, Kopenhagen 1845; als Anhang in: Prolegomena zur Veterinairpropädeutik, übers. v. P. Jessen, Kopenhagen 1847): 118 (§93).

82 Siemers, J.F. (1852). Vorlesungen über Anthropologie, Physiologie und Diätetik: 122.

83 Haubner, G.K. (1854). Zur Beurtheilung der Landgestüte. Annalen der Landwirthschaft in den Königlich Preußischen Staaten 23, 29-55: 47.

84 Lucas, P. (1847-50). Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle dans les états de santé et de maladie du système nerveux, 2 Bde.: II, 455; vgl. 540ff.; vgl. Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 107.

85 Darwin, C. [1844]. [Essay of 1844]. (The Foundations of the Origin of Species: Two Essays Written in 1842 and 1844 by Charles Darwin, ed. F. Darwin, Cambridge 1909): 80.

86 Rheinberger & Müller-Wille (2009): 104.

87 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 29; 160; 200; 456.

88 Haeckel, E. (1868). Natürliche Schöpfungsgeschichte: 13 und passim.

89 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 180.

90 Vgl. Zirkle, C. (1951). Gregor Mendel & his precursors. Isis 42, 97-104.

91 Sageret, M. (1826). Considérations sur la production des hybrides, des variants et des variétés en général, et sur celles de la famille des Cucurbitacées en particulier. Ann. Sci. Nat. Paris 1. sér. 8, 294-314: 302; 307.

92 Naudin, C. (1858). Observations concernant quelques plantes hybrides qui ont été cultivées au Muséum. Ann. Sci. Nat. (Bot.) 4. sér. 4, 9, 257-278; ders. (1862). L'hybridité dans les végétaux. Mém. Acad. Sci. France 1862, 180-203.

93 Naudin, C. (1864). Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. Ann. Sci. Nat. Bot. 4. sér. 19, 180-203: 187; 190.

94 Dzierzon, J. (1845). Gutachten über die von Hrn. Direktor Stöhr im ersten und zweiten Kapitel des General-Gutachtens aufgestellten Fragen. Bienen-Zeitung 1 (Nr. 11), 109-115; 1 (Nr. 12), 119-121: 113; vgl. ders. (1846). Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen. Bienen-Zeitung 2, 42-43.

95 Dzierzon, J. (1854). Der Bienenfreund aus Schlesien, Nr. 8: 64; vgl. Armbruster, L., Nachtsheim, H. & Roemer, T. (1917). Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. Z. indukt. Abstammungs- Vererbungsl. 17, 273-355: 291; Stubbe, H. (1965). Kurze Geschichte der Genetik bis zur Wiederentdeckung der Vererbungsregeln Gregor Mendels: 132.

96 Lucas, P. (1847-50). Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle dans les états de santé et de maladie du système nerveux, 2 Bde.

97 Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. Naturf. Vereins Brünn 4, 3-47: 41 (Neudruck: Braunschweig 1970): 58.

98 de Vries, H. (1900). Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Vorläufige Mitteilung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 18, 83-90; ders. (1900). Sur la loi de disjonction des hybrides. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 130, 845-847; Correns, C. (1900). G. Mendel's Regeln über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 18, 158-168; Tschermak, E, (1900). Ueber künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 18, 232-239.

99 Correns, C. (1905). Über Vererbungsgesetze (Gesammelte Abhandlungen zur Vererbungswissenschaft aus periodischen Schriften 1899-1924, Berlin 1924, 464-483).

100 Correns (1905): 469.

101 de Vries (1900).

102 Correns (1905): 471.

103 Correns (1900): 167.

104 Correns, C. (1901). Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. deutsch. Bot.

Ges. 19, (71)-(94): (87); vgl. Rheinberger, H.-J. (2002). Carl Correns und die frühe Geschichte der genetischen Kopplung. In: Schulz, J. (Hg.). Fokus Biologiegeschichte, 169-181: 181.

105 Correns (1900): 166.

106 Fisher, R.A. (1936). Has Mendel's work been rediscovered? Ann. Sci. 1, 115-137; Wright, S. (1966). Mendel's ratios. In: Stern, C. & Sherwood, E.R. (eds.). The Origins of Genetics, 173-175; vgl. Weiling, F. (1965). Die Mendelschen Erbversuche in biometrischer Sicht. Biometr. Z. 7, 230-262; van der Waerden, B.L. (1968). Mendel's experiments. Centaurus 12, 275-288; Franklin, A. et al. (2008). Ending the Mendel-Fisher Controversy.

107 Vgl. Rheinberger, H.-J. (1982). Wissenschaftsgeschichte als Zugang zur methodischen Reflexion wissenschaftlicher Arbeit? Einige Bemerkungen und ein Beispiel aus der Geschichte der Biologie. In: Schmithals, F. (Hg.). Wissen und Bewußtsein. Studien zu einer Wissenschaftsdidaktik der Disziplinen, 134-148: 139f.

108 Vgl. Olby, R. (1979). Mendel no mendelian? Hist. Sci. 17, 53-72; Hartl, D.L. & Orel, V. (1992). What did Gregor Mendel think he discovered? Genetics 131, 245-253; Orel, V. & Hartl, D.L. (1994). Controversies in the interpretation of Mendel's discovery. Hist. Philos. Life Sci. 16, 436-455; Müller-Wille, S. & Orel, V. (2007). From Linnaean species to Mendelian factors: elements of hybridism, 1751-1870. Annals of Science 64, 171-215.

109 Vgl. Monaghan, F.V. & Corcos, A.F. (1990). The real objective of Mendel's paper. Biol. Philos. 5, 267-292; Falk, R. & Sarkar, S. (1991). The real objective of Mendel's paper: a response to Monaghan and Corcos. Biol. Philos. 6, 447-451.

110 Gärtner, K.F. (1849). Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich: 234f.; vgl. Müller-Wille & Orel (2007): 191.

111 Vgl. Müller-Wille & Orel (2007): 194.

112 Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. Naturf. Vereins Brünn 4, 3-47: 23.

113 Weismann, A. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung: 65.

114 Weismann, A. (1896). Über Germinal-Selection. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation: 49.

115 de Vries, H. (1901-03). Die Mutationstheorie, 2 Bde.: I, 3.

116 Darwin, C. (1859/72). On the Origin of Species: 75.

117 Hardin, G. (1959). Nature and Man's Fate: 115.

118 Vorzimmer, P.J. (1963). Charles Darwin and blending inheritance. Isis 54, 371-390.

119 Bowen, F. (1860). [Rez. Darwin, C. (1859). On the Origin of Species]. North American Review 90, 474-506: 500; vgl. Jenkin, F. (1867). [Rez. Darwin, C. (1859). On the Origin of Species]. North British Review 46 (June), 277-318.

120 Huxley, T.H. (1860). [Rez. Darwin, C. (1859). On the Origin of Species]. Westminster Review 17 (n.s.), 541-570: 549.

121 Vgl. Vorzimmer (1963): 379.

122 Vgl. Geison, G.L. (1969). Darwin and heredity: the evolution of his hypothesis of pangenesis. J. Hist. Med. Allied Sci. 24, 375-411.

123 Spencer, H. (1864-67). Principles of Biology, 2 vols.: I, 177-183; 253-256; vgl. Geison (1969): 398ff.

124 Darwin, C. (1868). The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols.: II, 358.

125 Vgl. Rheinberger, H.-J. (1983). Naudin, Darwin, Nägeli: Bemerkungen zu den Vererbungsvorstellungen des 19. Jahrhunderts. Medizinhist. J. 18, 198-212: 206.

126 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 13.

127 Darwin, C. [1862]. [Brief an J.D. Hooker vom 18. März 1862]. In: The Correspondence of Charles Darwin, vol. 10, Cambidge 1997, 122-123: 123; vgl. Winther, R.G. (2000). Darwin on variation and heredity. J. Hist. Biol. 33, 425-455.

128 Galton, F. (1871). Experiments in pangenesis, by breeding from rabbits of a pure variety, into whose circulation blood taken from other varieties had previously been largely transfused. Proc. Roy. Soc. Lond. 19, 393-410.

129 Vgl. Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 15; 83.

130 Vgl. Falk, R. (2005). Mendel's impact. In: A Cultural History of Heredity, III. Workshop at the Max-Planck-Institute for the History of Science, Berlin (Abstracts): 4.

131 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 171.

132 a.a.O.: II, 223.

133 a.a.O.: II, 224.

134 Weismann, A. (1892). Das Keimplasma.

135 Haeckel (1866): I, 288.

136 Haeckel (1866): II, 36.

137 Roux, W. (1883). Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung.

138 Strasburger, E. (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung.

139 Hertwig, O. (1885). Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena. Z. Med. Naturwiss. 18, 276-318: 301f.; Kölliker, A. von (1885). Die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. Z. wiss. Zool. 42, 1-46: 40.

140 Vgl. Churchill, F.B. (1987). From heredity theory to *Vererbung*. The transmission problem, 1850-1915. Isis 78, 337-364.

141 Nägeli, C. (1865). Die Bastardbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss. 2, 395-443.

142 Vgl. Jahn, I. (1957-58). Zur Geschichte der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze. Wiss. Z. Univ. Jena. Math.-Naturwiss. Reihe 7, 215-227; Kottler, M.J. (1978). Hugo de Vries and the rediscovery of Mendel's laws. Ann. Sci. 36, 517-538.

143 Vgl. Monaghan, F. & Corcos, A. (1986). Tschermak: a non-discoverer of Mendel. J. Hered. 77, 468-469; Corcos, A. & Monaghan, F. (1990). Mendel's work and its rediscovery: a new perspective. CRC Crit. Rev. Pl. Science 9, 197-212.

144 Vgl. Sandler, I. & Sandler, L. (1985). A conceptual ambiguity that contributed to the neglect of Mendel's paper. Hist. Philos. Life Sci. 7, 3-70: 69; Churchill (1987): 363.

145 Galton, F. (1876). A theory of heredity. J. Anthropol.

Inst. Great Brit. Ireland 5, 329-348: 330; vgl. Olby, R.C. (1966). The Origins of Mendelism: 72.

146 Galton, F. (1885). Opening address. Nature 32, 507-510: 510.

147 Galton, F. (1889). Natural Inheritance: 8.

148 Darwin, C. (1856). [Brief an Huxley]. In: Darwin, F. & Seward, A.C. (eds.) (1903). More Letters of Charles Darwin, 2 vols.: I, 103.

149 Galton, F. (1887). Address delivered at the Anniversary Meeting of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland. The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland 16, 386-402: 401.

150 Vgl. Bulmer, M. (2003). Francis Galton. Pioneer of Heredity and Biometry.

151 Bateson, W. (1902). The problems of heredity and their solution (Scientific Papers, vol. 2, Cambridge 1928, 4-28): 25.

152 Nägeli, C. (1856). Die Individualität in der Natur. Mit vorzüglicher Berücksichtigung des Pflanzenreiches. Monatsschrift des wissenschaftlichen Vereins in Zürich 1, 171-212: 203.

153 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 178; vgl. Parnes, O. (2005). »Es ist nicht das Individuum, sondern es ist die Generation, welche sich metamorphisiert«. Generationen als biologische und soziologische Einheiten in der Epistemologie der Vererbung im 19. Jahrhundert. In: Weigel, S., Parnes, O., Vedder, U. & Willer, S. (Hg.). Generation. Zur Genealogie des Konzepts – Konzepte von Genealogie, 235-259: 252.

154 Jaeger, G. (1876). Zoologische Briefe: 326.

155 ebd.

156 Nussbaum, M. (1880). Zur Differenzirung des Geschlechts der Thiere. Arch. mikroskop. Anat. 18, 1-113: 112.

157 Nussbaum, M. (1884). Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. Arch. mikroskop. Anat. 23, 155-213: 183.

158 Weismann, A. (1882). Ueber die Dauer des Lebens.

159 Weismann, A. (1883). Über die Vererbung: 59; vgl. ders. (1884). Die Enstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Biol. Zentralbl. 4, 12-31: 24.

160 Vgl. Churchill, F.B. (1985). Weismann's continuity of the germ-plasm in historical perspective. Freiburger Universitätsbl. 24, Heft 87/88, 107-124 [kein Hinweis auf Jaeger!].

161 Weismann, A. (1893). Historisches zur Lehre von der Continuität des Keimplasma's. Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br. 7, 36-37: 37.

162 Weismann, A. (1883). Über die Vererbung (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 73-121): 79.

163 a.a.O.: 89.

164 Weismann, A. (1885). Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung (Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 191-302): 215.

165 Weismann, A. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung: 56ff.

166 Galton, F. (1883). Inquiries into Human Faculty and its Development: 44.

167 Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 129.

168 Vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 793f.

169 Shull, G.H. (1914). Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris*. Z. indukt. Abstammungs- Vererbungsl. 12, 97-149: 127; vgl. Paul, D. (1992). Heterosis. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 166-169.

170 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 96.

171 East, E.M. & Hayes, H.K. (1912). Heterozygosis in Evolution and in Plant Breeding (U.S. Department of Agriculture, Bureau of Plant Industry, Bull. No. 243): 30; Babcock, E.B. & Clausen, R.E. (1918). Genetics in Relation to Agriculture: 230.

172 Davis, B.M. (1913). Genetical studies on *Aenothera*, IV. II. Amer. Nat. 47, 547-571: 562.

173 Kappert, H. (1931). Vererbungswissenschaft. In: Wissenschaft und Landwirtschaft. Festschrift zum 50jährigen Bestehen der Landwirtschaftlichen Hochschule, Berlin, 101-108: 107; Valle, O. (1931). Untersuchungen über die Selbststerilität und Selbstfertilität des Timothes (*Phleum pratense* L.) und über die Einwirkung der Selbstbefruchtung auf die Nachkommenschaft. Eine züchtungsmethodische Studie: 9.

174 Nilsson, F. (1933). Studies in Fertility and Inbreeding in Some Herbage Grasses: 138; 150; 152; Larsen, C.S. (1937). The Employment of Species, Types and Individuals in Forestry: 72; 151; Brink, R.A. & Cooper, D.C. (1938). Partial self-incompatibility in Medicago sativa. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 24, 497-499: 499.

175 Larsen (1937): 71f.

176 Darwin, C. (1876). The Effects of Cross and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom.

177 Keeble, F. & Pellew, C. (1910). The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). J. Genet. 1, 47-56; Bruce, A.B. (1910). The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. Science 32, 627-628.

178 Hull, F.H. (1946). Regression analyses of corn yield data (Abstract). Genetics 31, 219.

179 East, E.M. (1909). The distinction between heredity and development in inbreeding. Amer. Nat. 43, 173-181: 177.

180 Shull, G.H. (1948). What is heterosis? Genetics 33, 439-446: 440.

181 Dickerson, G.E. (1949). Importance of heterosis for total performance in animals. Animal Breeding Abstracts 17, 323; ders. (1952). Inbred lines for heterosis tests? In: Gowen, J.W. (ed.). Heterosis. A Record of Researches Directed Toward Explaining and Utilizing the Vigor of Hybrids (Reprint New York 1964), 330-351: 335; 340; 351; Huxley, J.S. (1955). Heterosis and morphism. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 144, 215-217: 216.

182 Wallace, B. (1948). Studies on 'sex-ratio' in *Drosophila pseudoobscura*, I. Selection and 'sex-ratio'. Evolution

2, 189-217: 215; vgl. Dickerson (1952): 335; 341; Fisher, R.A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection: 100; 270 (Register).

183 Allison, A.C. (1954). Protection afforded by sickle cell trait against subtertian malarial infection. Brit. Med. J. 1, 290-294.

184 Haldane, J.B.S. (1955). On the biochemistry of heterosis, and the stabilization of polymorphism. Proc. Roy. Soc. London B 144, 217-220.

185 Lerner, I.M. (1954). Genetic Homeostasis.

186 Strasburger, E. (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung: 85-88; Beneden, E. van (1883). Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. Arch. Biol. 4, 265-632: 524-530; 619.

187 Jenkinson, J.W. (1913). Vertebrate Embryology: 92f.; vgl. Sapp, J. (2003). Genesis. The Evolution of Biology: 106f.

188 Brachet, A. (1917). L'oeuf et les facteurs de l'ontogenèse: 176ff.; vgl. Sapp, J. (1997). Jean Brachet, L'héredité générale, and the origins of molecular embryology. Hist. Philos. Life Sci. 19, 69-87.

189 Bartlett, H.H. (1915). Mass mutation in *Oenothera pratincola*. Bot. Gaz. 60, 425-456: 455.

190 Caspari, E. (1948). Cytoplasmic inheritance. In: Demerec, M. (ed.) (1948). Advances in Genetics, vol. 2 (third printing 1966), 1-66; Sonneborn, T.M. (1950). The cytoplasm in heredity. Heredity 4, 11-36: 11; ders. (1951). The role of the genes in cytoplasmic inheritance. In: Dunn, L.C. (ed.). Genetics in the 20th century, 291-314.

191 Ephrussi, B. (1951). Remarks on cell heredity. In: Dunn, L.C. (ed.). Genetics in the 20th Century, 241-262: 242.

192 Demerec, M. (ed.) (1948). Advances in Genetics, vol. 2 (third printing 1966): 368 (Index); Swanson, C.P. (1952). [Rez. Dunn, L.C. (ed.) (1951). Genetics in the 20th century]. Science 115, 553-554: 554; Srb, A.M. & Owen, R.D. (1952). General Genetics: Kap. 13.

193 Ephrussi (1951): 242.

194 Dunn, L.C. (1917). Nucleus and cytoplasm as vehicles of heredity. Amer. Nat. 51, 286-300.

195 Morgan, T.H. (1926). Genetics and the physiology of development. Amer. Nat. 60, 489-515: 491.

196 Morgan, T.H. (1926). Genetics and the Physiology of Development; ders. (1934). Embryology and Genetics.

197 Vgl. Kohler, R.E. (1994). Lords of the Fly. Drosophila Genetics and the Experimental Life.

198 Waddington, C.H. (1940). Organisers and Genes.

199 Kühn, A. (1936). Versuche über die Wirkungsweise der Erbanlagen. Naturwiss. 24, 1-10.

200 Kühn, A. (1955). Versuche zur Entwicklung eines Modells der Genwirkungen. Naturwiss. 48, 25-28.

201 Hadorn, E. (1955). Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung.

202 Griffiths, F. (1928). The significance of pneumococcal types. J. Hygiene 27, 113-159: 154.

203 Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. Physiol. Rev. 32, 403-430: 413; ders. (1956). Genetic transduction. Amer. Sci. 44, 264-280.

204 Schrödinger, E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell (dt. Was ist Leben? Die lebende Zelle mit den Augen des Physikers betrachtet, München 1989): 34.

205 Vgl. Olby, R.C. (1971). Schrödinger's problem: what is life? J. Hist. Biol. 4, 119-148: 130f.

206 Avery, D.T., MacLeod, C.M. & McCarty, M. (1944). Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. Jour. Exp. Med. 79, 137-158.

207 Hershey, A.D. & Chase, M. (1952). Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. J. gen. Physiol. 36, 39-56.

208 Watson, J.D. & Crick, F.H.C. (1953). Molecular structure for deoxyribonucleic acids. Nature 171, 737-738: 737.

209 Winkler, H. (1924). Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Z. indukt. Abst.- Vererbungsl. 33, 238-253: 248.

210 Wettstein, F. von (1926). Über plasmatische Vererbung, sowie Plasma- und Genwirkung. Nachr. Ges. Wiss. Gött. Math.-physikal. Kl. 250-281: 259.

211 Wettsein, F. von (1937). Die genetische und entwicklungsphysiologische Rolle des Cytoplasmas. Z. indukt. Abst.- Vererbunsl. 73, 345-366; vgl. Sapp, J. (1987). Beyond the Gene. Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics.

212 Darlington, C.D. (1939). The Evolution of Genetic Systems: 121; Sonneborn, T.M. (1950). The cytoplasm in heredity. Heredity 4, 11-36: 17.

213 Lederberg, J. (1952). Cell genetics and hereditary symbiosis. Physiol. Rev. 32, 403-430: 403.

214 Lederberg, J. (1958). Genetic approaches to somatic cell variation: summary comment. J. Cell. Comp. Physiol. Suppl. 52, 383-392: 385; ders. (2001). The meaning of epigenetics. Scientist 17, 6.

215 Vgl. Anonymus. (1890). Embryology. Amer. Nat. 24, 586-589: 587.

216 Waddington, C.H. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. Evolution 7, 118-126: 125; Landauer, W. (1953). Abnormality of Down pigmentation associated with experimentally produced skeletal defects of chicks. Proc. Nat. Acac. Sci. USA 39, 54-58: 57.

217 Fitzgerald, P.H. (1964). The immunological role and long life-span of small lymphocytes. J. theor. Biol. 6, 13-25: 23.

218 Feibleman, J.K. (1965). Artifactualism. Philos. Phenomen. Res. 25, 544-559: 550.

219 Cahn, R.D. & Cahn, M.B. (1966). Heritability of cellular differentiation: clonal growth and expression of differentiation in retinal pigment cells in vitro. Proc. Nat. Acad. Sic. USA 55, 106-114: 112.

220 Vgl. Cedar, H. (1988). DNA methylation and gene activity. Cell 53, 3-4; Holliday, R. (1990). Mechanisms for the control of gene activity during development. Biol. Rev. 65, 431-471.

221 Jablonka, E. & Lamb, M.J. (1989). The inheritance of acquired epigenetic variations. J. theor. Biol. 139, 69-83: 78; Jablonka, E. Lachmann, L. & Lamb, M.J. (1992). Evidence, mechanisms and models for the inheritance of acqui-

red characters. J. theor. Biol. 158, 245-268; Jablonka, E., Lamb, M.J. & Avital, E. (1998). 'Lamarckian' mechanisms in Darwinian evolution. Trends Ecol. Evol. 13, 206-210.

222 Lloyd Morgan, C.L. & Baldwin, J.M. (1901). Lamarckism. In: Baldwin, J.M. (ed.). Dictionary of Philosophy and Psychology, vol. 1: 617; Lankester, E.R. (1906). [Inaugural address to the York Meeting of the British Association]. Nature 74, 321-334: 330; Osborn, H.F. (1907). Evolution as it appears to the paleontologist. Science 26, 744-749: 744.

223 Griesemer, J. (2002). What is "epi" about epigenetics? In: Van Speybroeck, L., Van de Vijver, G. & de Waele, D. (eds.). From Epigenesis to Epigenetics. The Genome in Context. Ann. New York Acad. Sci. 981, 97-110.

224 Keller, E.F. (2006). Is ›epigenetic inheritance‹ a contradiction in terms? Vortrag auf der Tagung ›Between Inheritance of Acquired Characters and Epigenetics‹, Berlin, 10. Feb. 2006.

225 Rindos, D. (1985). Darwinian selection, symbolic variation, and the evolution of culture. Current Anthropol. 26, 65-88: 73.

226 McBride, G. (1971). The nature-nurture problem in social evolution. In: Eisenberg, J.F. & Dillon, W.S. (eds.). Man and Beast. Comparative Social Behavior, 35-56: 53; Richerson, P.J. (1977). Ecology and human ecology: a comparison of theories in the biological and social sciences. Amer. Ethnolog. 4, 1-26: 13.

227 McBride (1971): 53.

228 a.a.O.: 54.

229 Maynard Smith, J. (1990). Models of a dual inheritance system. J. theor. Biol. 143, 41-53: 41; Jablonka, E. & Lamb, M.J. (1995). Epigenetic Inheritance and Evolution.

230 Odling-Smee, F.J. (1988). Niche constructing phenotypes. In: Plotkin, H.C. (ed.). The Role of Behaviour in Evolution, 73-132: 80.

231 a.a.O.: 79.

232 Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (2004). Heredity – the production of an epistemic space. Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte, Preprint 276: 23; Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts: 24.

233 Lordat, J. (1841). Les lois de l'hérédité physiologique sont-elles les mêmes chez les bêtes et chez l'homme? Journal de la société de médecine-pratique de Montpellier 4, 329-352; 409-420: 330; vgl. 415.

234 Lucas, P. (1847). Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle, Bd. 1: 589.

235 Comte, A. (1851). Système de politique positive, ou, Traité de sociologie, Bd. 1: 593.

236 Bouchut, E. (1857/69). Nouveaux éléments de pathologie générale et de séméiologie: 82; Béraud, J. (1853/57). Éléments de physiologie de l'homme et des principaux vertébrés, Bd. 2: 759; Anonymus (1858). Hérédité. In: Nysten, P.-H. (Hg.). Dictionnaire de médecine, de chirurgie, de pharmacie, des sciences accessoires et de l'art vétérinaire, 680-681: 681.

237 Schäffle, A. (1878). Bau und Leben des socialen Körpers, 2. Theil: 208.

238 Schäffle, A. (1879). [Rez. Frantz, C. (1879). Der Föderalismus als das leitende Prinzip für die sociale, staatliche und internationale Organisation; ders. (1879). Schelling's positive Philosophie]. Zeitschrift für die gesamte Staatswissenschaft 35, 755-761: 759.

239 Tönnies, F. (1891). Die Verhütung des Verbrechens. Deutsche Worte 11, 217-237: 231.

240 Tönnies, F. (1891). The prevention of crime. Intern. J. Ethics 2, 51-77: 70.

241 Comte, A. (1875). System of Positive Polity, vol. 1: 480; vgl. auch Hopkins, M. (1876). Temperance and Education: 17; Conybeare (1876). [Discussion statement]. Journal of the Society of Arts 24: 447.

242 Ritchie, D.G. (1895). Free-will and responsibility. Int. J. Ethics 5, 409-431: 426.

243 ebd.

244 Ritchie, D.G. (1896). Social evolution. Int. J. Ethics 6, 165-181: 169.

245 Baldwin, J.M. (1896). Heredity and instinct. Science 3, 438-441: 440; ders. (1896). A new factor in evolution (continued). Amer. Nat. 30, 536-553: 553.

246 Baldwin, J.M. (1897). Organische Selektion [übers. v. A.E. Ortmann]. Biol. Centralbl. 17, 385-387: 387.

247 Weismann, A. (1889). Gedanken über Musik bei Thieren und beim Menschen (in: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen, Jena 1892, 589-637): 611.

248 a.a.O.: 613.

249 a.a.O.: 636.

250 Tomasello, M. (1994). The question of chimpanzee culture. In: Wrangham, R.W., McGrew, W.C., Waal, F.B.M. de & Heltne, P.G. (eds.). Chimpanzee Cultures, 301-317: 313; Boesch, C. & Tomasello, M. (1998). Chimpanzee and human cultures. Curr. Anthropol. 39, 591-604: 602; Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition (dt. Die kulturelle Entwicklung des menschlichen Denkens, Frankfurt/M. 2002): 16.

251 Hudson, W.H. (1892/1903). The Naturalist in La Plata: 93.

252 Lloyd Morgan, C. (1896.1). An Introduction to Comparative Psychology: 210; vgl. ders. (1896.2). Habit and Instinct: 184.

253 Kroeber, A.L. (1916). The cause of the belief in use inheritance. Amer. Nat. 50, 367-370: 368.

254 a.a.O.: 369.

255 Kroeber, A.L. (1917). The superorganic. Amer. Anthropol. 19, 163-213: 192.

256 a.a.O.: 192f.

257 a.a.O.: 193.

258 Kroeber, A.L. (1910). The morals of uncivilized people. American Anthropologist 12, 437-447: 446.

259 Kroeber, A.L. (1916). Inheritance by magic. Amer. Anthropol. 18, 19-40: 31f.

260 Kronfeldner, M. (2008). "If there is anything beyond the organic …": heredity and culture at the boundaries of anthropology in the work of Alred L. Kroeber. Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte, Preprint: 2.

261 Keller, A.G. (1915/31). Societal Evolution. A Study of the Evolutionary Basis of the Science of Society: 18.

262 Morgan, T.H. (1924). Human inheritance. Amer. Nat. 58, 385-409: 406.

263 Morgan, T.H. (1932). The Scientific Basis of Evolu-

tion: 209.
264 a.a.O.: 203.
265 Emerson, A.E. (1942). Basic comparison of human and insect societies. In: Redfield, R. (ed.). Levels of Integration in Biological and Social Systems (= Biological Symposia, vol. 8), 163-176: 167.
266 a.a.O.: 168.
267 a.a.O.: 167.
268 Marschall, L.C. (1930). Planning for economic progress. J. Educat. Sociol. 4, 2-6: 6.
269 Russell, J.E. (1900). The function of the university in the training of teachers. Teachers College Record 1, 1-11: 4; auch in ders. (1900). The advanced professional training of teachers. Journal of Social Science 38, 79-91: 83.
270 Bardswell, F.A. (1903). The Book of Town & Window Gardening: 45.
271 Monroe, P. (1907). A Brief Course in the History of Education: 407.
272 Loeb, J. (1909). From James Loeb. School Rev. 17, 370-374: 373.
273 Stuckenberg, J.H.W. (1903). Sociology. The Science of Human Society, vol. 1: 288.
274 Kallen, H.M. (1915). Democracy and the melting pot. The Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 12, 94-96: 95.
275 Schallmayer, W. (1910). Vererbung und Auslese in ihrer soziologischen und politischen Bedeutung: 59.
276 Tozzer, A.M. (1925). Social Origins and Social Continuities: 6.
277 Novikoff, A.B. (1945). The concept of integrative levels and biology. Science 101, 209-215: 213; Huntington, E. (1945). Mainsprings of Civilization; Emerson, A.E. (1954). Dynamic homeostasis: a unifying principle in organic, social, and ethical evolution. Sci. Monthly 78, 67-85: 70.
278 Dobzhansky, T. (1955). Evolution, Genetics, and Man: 338.
279 Waddington, C.H. (1960). [Discussion statement]. In: Tax, S. (ed.). Evolution after Darwin, vol. III. Issues in Evolution: 148f.
280 Cavalli-Sforza, L.L. & Feldman, M.W. (1973). Models for cultural inheritance, I. Group mean and within group variation. Theoret. Popul. Biol. 4, 42-55; dies. (1981). Cultural Transmission and Evolution. A Quantitative Approach.
281 Jablonka, E., Lamb, M.J. & Avital, E. (1998). 'Lamarckian' mechanisms in Darwinian evolution. Trends Ecol. Evol. 13, 206-210: 208; Jablonka, E. (2001). The systems of inheritance. In: Oyama, S., Griffiths, P.E. & Gray, R.D. (eds.). Cycles of Contingency, 99-116: 109.
282 Jablonka, Lamb & Avital (1998): 209.
283 Jablonka (2001): 111.
284 Vgl. Durham, W.H. (1991). Coevolution. Genes, Cultures, and Human Diversity: 226ff.
285 Boyd, R. & Richerson, P.J. (1976). A simple dual inheritance model of the conflict between social and biological evolution. Zygon 11, 254-262; dies. (1978). A dual inheritance model of the human evolutionary process. J. Soc. Biol. Struct. 1, 127-154.
286 Boyd, R. & Richerson, P.J. (1985). Culture and the Evolutionary Process: 2; 16.
287 Landeutte (1761). Sur une plique polonaise. Journal de médecine, chirurgie, pharmacie, &c. 15, 330-335: 335.
288 Anonymus (Übers.) (1772). Landeutte, Wahrnehmung von einem Weichtelzopf (*Plica polonica*). Neue Sammlung auserlesener Wahrnehmungen aus allen Theilen der Arzneywissenschaft, aus dem Französischen übersetzt 6, 142-147: 147.
289 Prizelius, J.G. (1777). Vollständige Pferdewissenschaft: 133.
290 White, T. (1788). Über Skropheln und Kröpfe nebst der Widerlegung ihrer Erblichkeit (engl. Orig. 1787: Treatise on Struma or Scrofula: »hereditary disease«); vgl. Piorry, P.A. (1840). Über die Erblichkeit der Krankheiten (franz. Orig.).
291 W.D.B. (1853). Genealogy physiologically considered. In: Nichols, J.G. (ed.). The Topographer and Genealogist, vol. 2, 1-27: 4 [1845 verfasst].
292 Bowen, F. (1860). [Discussion statement]. Proc. Amer. Acad. Arts 4: 411.
293 Gray, A. (1860). [Discussion statement]. Proc. Amer. Acad. Arts 4: 426; ders. . (1861). Natural Selection not Inconsistent with Natural Theology. A Free Examination of Darwin's Treatise on the Origin of Species, and of its American Reviewers: 52; vgl. Anonymus (1869). Statistics of insanity. Medical and Surgical Reporter 20, 90-91: 91; Gray, A. (1882). Charles Darwin. Proc. Amer. Acad. Arts 17, 449-458: 449.
294 Vgl. Johannsen, W. (1903). Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien.
295 Lush, J.L. (1937/45). Animal Breeding Plans: 92; noch nicht in 1. Aufl. 1937!
296 Lush (1937/45): 91; vgl. 1. Aufl. (1937): 78.
297 Lush (1937/45): 91.
298 Lush (1937): 64; ders. (1937/45): 93.
299 Fisher, R.A. (1918). The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. Roy. Soc. Edinb. 52, 399-433: 404.
300 Vgl. Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C. (1960/96). Introduction to Quantitative Genetics: 123.
301 Wright, S. (1935). The analysis of variance and the correlations between relatives with respect to deviation from an optimum. J. Genetics 30, 243-256: 256.
302 Falconer & Mackay (1960/96): 115; 125; 161.
303 Schreiber (1823). Ueber die Heilung der Drehkrankheit bei den Schaafen. Möglinsche Annalen der Landwirthschaft 12, 42-52: 43; vgl. auch Ammon, K.W. (1830). Ueber die Verbesserung und Veredlung der Landes-Pferdezucht, Bd. 2: 136; 160; Roloff, F. (1866). Ueber Osteomalacia und Rachitis. Arch. pathol. Anat. Physiol. klin. Med. 37, 434-503: 469.
304 Anonymus (1859). Values of blooded cattle. American Agriculturist 18: 268; vgl. auch Macdonald, J. (1878). Food from the Far West: 208.
305 Pritchard, F.J. (1916). Correlations between morphological characters and the saccharine content of sugar beets. Amer. J. Bot. 3, 361-376: 370.
306 Warren, D.C. (1932). The Progeny Test in Poultry Breeding (Agricultural Experiment Station, Kansas State University Circular 168): 5.

307 Lush, J.L. (1947). Family merit and individual merit as bases for selection, part II. Amer. Nat. 81, 362-379: 368; Robertson, A. (1955). Prediction equations in quantitative genetics. Biometrics 11, 95-98.
308 Vgl. Falconer & Mackay (1960/96): 163ff.; Ayala, F.J. & Kiger, J.A. (1980/84). Modern Genetics: 648.
309 Ayala & Kiger (1980/84): 649.
310 Vgl. Jensen, A.R. (1973). Educability and Group Differences; Cavalli-Sforza, L.L. & Bodmer, W.M. (1971). The Genetics of Human Populations.
311 Rao, D.C. et al. (1976). Resolution of cultural and biological inheritance by path analysis. Amer. J. Hum. Gen. 28, 228-242.
312 Cloninger, C., Rice, J. & Reich, T. (1979). Multifactorial inheritance with cultural transmission and assortative mating. II. A general model of combined polygenic and cultural inheritance. Amer. J. Hum. Gen. 31, 176-198; Rao, D.C. et al. (1982). Path analysis under generalized assortative mating, II. American I. Q. Genetical Research 39, 187-198.
313 Bouchard, T.J. et al. (1990). Sources of human psychological differences: the Minnesota study of twins reared apart. Science 250, 223-228; Bouchard, T.J. (2004). Genetic influence on human psychological traits: a survey. Current Directions in Psychological Science 13, 148-151.
314 Falconer & Mackay (1960/96): 162.
315 Sober, E. (1993). Philosophy of Biology: 192.

Literatur

Russell, E.S. (1930). The Interpretation of Development and Heredity. A Study in Biological Method.
Keudel, K. (1936). Zur Geschichte und Kritik der Grundbegriffe der Vererbungslehre. Sudhoffs Archiv 28, 381-416.
Barthelmess, A. (1952). Vererbungswissenschaft.
Grant, V. (1956). The development of a theory of heredity. Amer. Sci. 44, 158-179.
Stubbe, H. (1963/65). Kurze Geschichte der Genetik bis zur Wiederentdeckung der Vererbungsregeln Gregor Mendels.
Dunn, L.C. (1965). A Short History of Genetics. The Development of Some of the Main Lines of Thought, 1864-1939.
Ravin, A.W. (1965). The Evolution of Genetics.
Sturtevant, A.H. (1965). A History of Genetics.
Coleman, W. (1965). Cell nucleus and inheritance: an historical study. Proceedings of the American Philosophical Society 109, 124-158.
Crew, F.A.I. (1966). The Foundations of Genetics.
Olby, R.C. (1966/85). The Origins of Mendelism.
Voeller, B.R. (ed.) (1968). The Chromosome Theory of Inheritance. Classical Papers in Development and Heredity.
Olby, R. (1974). The Path to the Double Helix.
Robinson, G. (1979). A Prelude to Genetics. Theories of a Material Substance of Heredity: Darwin to Weismann.
Moore, J.A. (1986). Science as a way of knowing – genetics. Amer. Zool. 26, 583-747.
Churchill, F.B. (1987). From heredity theory to *Vererbung*. The transmission problem, 1850-1915. Isis 78, 337-364.
Bowler, P.J. (1989). The Mendelian Revolution. The Emergence of Hereditarian Concepts in Modern Science and Society.
Falk, R. (1995). The struggle of genetics for independence. J. Hist. Biol. 28, 219-246.
Lorenzano, P. (1995). Geschichte und Struktur der klassischen Genetik.
Junker, T. (2001). Vererbung. Hist. Wb. Philos., Bd. 11, 624-628.
Rheinberger, H.-J. & Müller-Wille, S. (2009). Vererbung. Geschichte und Kultur eines biologischen Konzepts.

Verhalten

›Verhalten‹ (mhd. ›verhalten‹) ist ein Wort, das ursprünglich im Bedeutungskontext der Zivilisierung und Selbstdisziplinierung des Menschen stand. Das zugehörige Verb (mhd. ›verhalten‹, ahd. ›firhaltan‹) hat die ältere Bedeutung »zurückhalten, hemmen, unterdrücken, sich benehmen« und ist als Negation von Ableitungen (›halten‹) aus der indogermanischen Wurzel ›*kel-‹ hervorgegangen, die so viel wie »treiben« bedeutete und sich auf das mit Lärmen verbundene Treiben von Vieh bezog.

Das englische ›behaviour‹ hat dagegen eine andere Wurzel. Es geht, ebenso wie das deutsche ›haben‹ und ›heben‹ auf die (wohl lautmalerische) indogermanische Wurzel ›*kap-‹ zurück, die so viel wie »fassen, zupacken« bedeutet. ›Behaviour‹ bezeichnet ursprünglich das, was einen Gegenstand auszeichnet, seine Eigenschaften und Eigenarten.

Die im Altertum üblichen Bezeichnungen für das Verhalten der Tiere (griech. ›τρόπος‹, ›ἦθος‹; lat. ›actio‹, ›habitus‹) sind unspezifisch und beziehen sich nicht allein auf organische Vorgänge und nicht allein auf das Umweltverhältnis von Organismen, sondern darüber hinaus z.T. auch auf interne physiologische Prozesse und Funktionen (Celsus, um Christi Geburt: »naturales [...] corporis actiones«[1]). Den Ausdruck ›ἦθος‹ verwendet Aristoteles aber zumindest regelmäßig auch zur Bezeichnung der Gewohnheiten von Tieren.[2]

Ähnlich wie ↑›Leben‹ stellt auch ›Verhalten‹ ein Verbalsubstantiv (*Nomen actionis*) dar, das die Aktivitäten eines Lebewesens in ihrem Zusammenhang und ihrer Ganzheit bezeichnet. Es dient aber ebenfalls dazu, einzelne Elemente aus diesem Ganzen zu isolieren. Diese können dann entweder auch ›Verhalten‹ genannt werden oder ***Verhaltensweisen***, wie dies seit Ende des 18. Jahrhunderts für den Menschen (Petsche 1795)[3] und seit Beginn des 20. Jahrhunderts auch für Tiere erfolgt (Schaxel 1919: »Wissenschaft von den Verhaltensweisen«[4]; Alverdes 1931: »Die Frage nach der Ganzheitlichkeit in den Verhaltensweisen der Tiere«[5]; Lorenz 1932: »Verhaltensweisen der Säugetiere«[6]; Lorenz 1935: »arteigene Verhaltensweisen«[7]; Wickler 1961: »Verhaltensweisen haben eine Stammesgeschichte«[8]).

Biologische Verwendung seit Mitte des 18. Jh.

Auf die Aktivitäten von Tieren wird der Ausdruck ›Verhalten‹ seit Mitte des 18. Jahrhunderts bezogen.

> Das Verhalten ist die Gesamtheit der Aktivitäten eines Organismus, die das Verhältnis zu seiner Umwelt betreffen.

Handeln (ahd.) *676*
Verhalten (17. Jh.) *653*
Instinkthandlung (Balguy 1729) *676*
Instinktbewegung (Smellie 1790) *657*
Reflex (Hall 1833) *671*
Reflexbogen (Hall 1833) *673*
Triebhandlung (Langer 1842) *677*
Funktionskreis (Carus 1872) *665*
Instinktverhalten (Lloyd Morgan 1896) *657*
Kettenreflex (Loeb 1899) *674*
bedingter Reflex (Pawlow 1903) *675*
Verhaltensweisen (Schaxel 1919) *653*
Ethogramm (Makkink 1936) *670*
Erbkoordination (Lorenz 1937) *659*
Reafferenzprinzip (von Holst & Mittelstaedt 1950) *675*
fixes Handlungsmuster (Thorpe 1951) *659*

Hintergrund dieser frühen Anwendung bilden vielfach theologische Auseinandersetzungen, etwa um das Problem der Sünde von Tieren, also um die Frage: »Ob nicht manches Verhalten der Thiere könne in weiterm Verstande und uneigentlich eine Sünde oder Missethat und Verbrechen genant werden?« (Baumgarten 1763).[9] Das Verhalten der Tiere wird in dieser Zeit aber auch bereits als Teil ihrer jeweiligen »Naturgeschichte« interpretiert (Anonymus 1774 in Bezug auf das Töten von Artgenossen bei Kranichen: »für was sollte man dergleichen Verhalten der Thiere unter und gegen sich ansehen? sollte es ein Beweis ihres Verstandes genennet werden? oder sollte man es mit dem Hrn. Reimarus, in seinen allgemeinen Betrachtungen über die Triebe der Thiere zu ihren Natur- oder Kunsttrieben rechnen?«[10]).

Seit Beginn des 19. Jahrhunderts wird ›Verhalten‹ regelmäßig auf Tiere bezogen; der Ausdruck bildet dabei keinen Begriff zur Markierung einer Differenz von Mensch und Tier, sondern wird auf beide gleichermaßen bezogen, auch dann, wenn Unterschiede betont werden, wie 1802 von F.S. Karpe: »Bey dem Verhalten der Thiere hängt das meiste von Instinkten und sogenannten Kunsttrieben (Naturfertigkeiten) ab, das Uebrige wird durch die Stärke der jedesmaligen Empfindungen und Adsociationen bestimmt: bey dem Verhalten der Menschen beruht das Wenigste auf Instinkten, und gar nichts auf Naturfertigkeiten; Erfahrung und Vernunft sind seine Lehrer«.[11] Gegenüber der Anatomie und Physiologie gilt das Studium des Verhaltens aber als weniger grundlegend und nicht verlässlich im Hinblick auf die Entwicklung eines natürlichen Systems. So heißt es 1814 bei J.B. Wilbrand: »Die Thiere unterscheiden sich zwar auch in ihrem äussern Verhalten (habitus), aber dieses ist wahrhaft nicht etwas Ursprüngliches, Wesentliches am Thiere; es ist nur

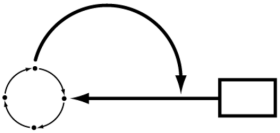


Abb. 553. Schematische Darstellung der Grundstruktur des Verhaltens eines Organismus als Regulation seiner Relation zur Umwelt: der Organismus (links: der Kreislauf von wechselseitig auf einander einwirkenden Teilen) reguliert die Einwirkungen der Umwelt (rechts) auf sich.

Ausdruck der innern Natur des Thiers; das äussere Verhalten ist ausserdem schwer durch beständige, und allgemein umfassende Merkmale zu characterisiren. Aus beiden Gründen kann also das äussere Verhalten der Thiere nicht zur Grundlage eines Systems dienen«.[12]

Die Vorbehalte von Biologen gegenüber ›Verhalten‹ als einem eigenständigen Gegenstand ihrer Disziplin ziehen sich bis ins 20. Jahrhundert. Das an der Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert am weitesten verbreitete zoologische Lehrbuch, das 1880 in erster Auflage von C. Claus verfasste ›Lehrbuch der Zoologie‹, widmet in dieser Auflage 2,5 von 870 Seiten (0,3%) dem Thema »Psychisches Leben und Instinct«; in der zehnten und letzten Auflage von 1932 sind es unter dem Titel »Das Verhalten der Tiere« immerhin bereits 15 von 1089 Seiten (1,4%).[13] In den Augen einflussreicher Biologen wird der wissenschaftliche Status der Verhaltensforschung aber erst in den 1930er Jahren erreicht. In einer von K. Lorenz gern erzählten Anekdote trat nach einem Vortrag von Lorenz 1937 in Berlin M. Hartmann, der damalige Direktor des ›Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie‹, nach vorne und fragte die Zuhörer, ob ihnen klargeworden sei, »dass hiermit ein Feld der induktiven Naturforschung zugänglich gemacht ist, das bisher ausschließlich Tummelplatz unfruchtbarer geisteswissenschaftlicher Spekulationen war«.[14] In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts hat das Thema ›Verhalten der Tiere‹ dann einen festen Platz in der Biologie gefunden. So nimmt es in dem 1980 erschienenen allgemeinen Teil von R. Siewings ›Lehrbuch der Zoologie‹ 93 von 910 Seiten ein (10,2%).[15] In den international am weitesten verbreiteten amerikanischen Lehrbüchern der Biologie, dem ›Campbell‹ und ›Purves‹, sind es zu Beginn des 21. Jahrhunderts dagegen nur rund 2% (↑Biologie: Tab. 40).

Biologischer Terminus seit dem späten 19. Jh.

Als Grundbegriff einer neuen biologischen Teilwissenschaft setzt sich der Terminus ›Verhalten‹ bzw. ›behaviour‹ oder ›comportement‹ ab Ende des 19. Jahrhunderts durch. Seit der Mitte des Jahrhunderts wird das Verhalten oder »Handeln« der Tiere einem Bereich der Psychologie, der im Unterschied zur Psychologie des Menschen *Tierpsychologie* genannt wird, zugeordnet (↑Ethologie). Terminologisch drückt sich die parallele Behandlung in der häufigen Verwendung der gleichen Begriffe für das menschliche und tierische Verhalten aus. Offensichtlich ist dies in Buchtiteln wie etwa G.H. Schneiders ›Der thierische Wille‹ (1880) oder G.J. Romanes ›Mental Evolution in Animals‹ (1883). Regelmäßig ist von einer ›Psyche‹ der Tiere, und selbst einfachster Organismen wie Einzeller, noch bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts die Rede (Trumler 1946: »Die Psyche der Einzeller«).[16]

Eine eigene Methodologie für Verhaltensuntersuchungen an Tieren beginnt sich seit Ende des 19. Jahrhunderts herauszubilden. Diese baut auf Beobachtungen unter kontrollierten Bedingungen und Experimenten auf. Einen ersten Überblick gibt C. Lloyd Morgan in seinem grundlegenden Werk ›Animal Behaviour‹ (1900). In seiner Definition des Verhaltensbegriffs betont Lloyd Morgan den Umweltbezug von Verhalten und seine Auslösung durch externe Reize (vgl. Tab. 295).[17]

Entscheidend für die Etablierung des neuen Fachbegriffs ›Verhalten‹ ist die Neukonzipierung der Aktivitäten von Tieren als ein flexibles, über äußere Wahrnehmungen und Lernen modifiziertes Bewegungssystem, das nicht mehr lediglich als ein quasi automatischer und durch stereotype Instinkte gesteuerter Ablauf vorgestellt wird. Weil also nach der neuen Anschauung nicht alle Bewegungen durch starre innere Instinkte determiniert sind, ist die Einführung eines neuen Titels nötig, der auch Lernen umfasst. Zu einem solchen erweiterten Grundbegriff der Disziplin hat v.a. H.S. Jennings in seinem Werk über das Verhalten der niederen Tiere von 1906 wichtige Beiträge geliefert. Jennings versteht hier unter Verhalten ein System zur Regulation des Organismus-Umwelt-Verhältnisses (vgl. Tab. 295).

Als biologischer Terminus tritt ›Verhalten‹ zu Beginn des 20. Jahrhunderts z.T. an die Stelle des älteren Instinktbegriffs. Gegenüber diesem weist er ein stärker deskriptives Moment auf; die kausale Konnotation, die bei ›Instinkt‹ mitschwingt, nämlich die These, dass ein Bewegungsmuster konstant und »angeboren« ist, enthält der Verhaltensbegriff nicht. Im Hinblick auf Fragen der Auslösung (angeboren *versus* erlernt) und Konstanz (artspezifisch stereotyp *versus* individuell variabel) ist der Ausdruck ›Verhalten‹ weitgehend neutral.

»[T]he term in all cases indicates and draws attention to the reaction of that which we speak of as behaving, in response to certain surrounding conditions or circumstances which evoke the behaviour. […] the word is only applicable when there is action and reaction […]. The behaviour of cells is evoked under given organic or external conditions; instinctive, intelligent, and emotional behaviour are called forth in response to those circumstances which exercise a constraining influence at the moment of action« (Lloyd Morgan 1900, 2).

»[B]ehavior is regulatory in essential character; it is the process by which the organism tends to find conditions favorable to its life processes and to retain them, and it contains within itself the conditions for its own more efficient development« (Jennings 1906, 313).

»Als Verhalten des Menschen oder des Tieres bezeichnet man die feinste Wechselbeziehung des Organismus mit dem ihn umgebenden Milieu« (Pawlow 1930, 601).

»Behavior is what an organism is *doing* – or more accurately what it is observed by another organism to be doing. […] behavior is that part of the functioning of an organism which is engaged in acting upon or having commerce with the outside world. […] By behavior, then, I mean simply the movement of an organism of its parts in a frame of reference provided by the organism itself or by various external objects or fields of force. It is convenient to speak of this as the action of the organism upon the outside world, and it is often desirable to deal with an effect rather than with the movement itself, as in the case of the production of sounds« (Skinner 1938, 6).

»Das Verhalten ist die Auseinandersetzung mit der Umwelt, und im Verhalten äußert sich das Psychische des Tieres« (Alverdes 1939, 259).

»Unter Verhalten verstehe ich alle Bewegungen des gesunden, unverletzten Tieres« (Tinbergen 1951, 3).

»[B]ehaviour = […] the whole complex of observable, recordable, or measurable activities of a living animal, such as movements of the skeletal, cardiac, or smooth muscles, production of sound, discharge of electric organs, movements of cilia, contraction or expansion of chromatophores, nettling, glandular secretion, and changes in body chemistry (including those producing luminescence) as they are concerned in the animal's commerce with its environment. […] Loosely, behavior is anything an animal does. The intuitive concepts of mental activity and consciousness are not behavior, although they may be defined in terms of it. Behavior is analyzed into responses (Verplanck 1957, 2).

»Verhaltensweisen sind Zeitgestalten. Jede Verhaltensforschung hat es also mit Ablaufsformen zu tun, die zum Unterschied von den körperlichen Merkmalen nicht immer sichtbar sind« (Eibl-Eibesfeldt 1967/80, 19).

»›Verhalten‹ schließt all die Prozesse ein, mit denen ein Tier seine äußere Umwelt und seine innere körperliche Verfassung wahrnimmt und auf deren Veränderungen reagiert« (Manning, 1967/79, 2)

»Verhalten ist die organismische Steuerung und Regelung von Umweltbeziehungen« (Tembrock 1968/80, 13).

»Die physikalisch vollständig darstellbare Veränderung eines Gegenstandes soll eine *Bewegung* heißen. Für die Darstellung der Veränderungen der Lebewesen stehen – außer den […] physikalischen Termini – die Prädikatoren zur Verfügung, die für das Miteinander-Handeln und die Wirkungen der Handlungen gebraucht werden. Die mit diesen Mitteln darstellbaren Veränderungen der Lebewesen sollen *Regungen* heißen. […] Hat […] die Aneignung von individuell verschiedenen Regungen durch ein Tier […] eine lebenserhaltende Wirkung […], so wollen wir sagen, daß diese Regungen *gelernt* worden sind. Gelernte Regungen sollen *Verhalten* heißen (Lorenzen & Schwemmer 1973/75, 172-174).

»To behave is to control perception« (Powers 1973, 351).

»Unter dem Verhalten eines Tieres versteht man seine Bewegungen, Lautäußerungen und Körperhaltungen, ferner diejenigen äußerlich erkennbaren Veränderungen, die der gegenseitigen Verständigung dienen« (Immelmann 1975, 125).

»Behavior is *what* an animal does« (Lehner 1979, 8).

»Verhalten ist all das, was den Körperbau der Organismen, seine strukturellen, stofflichen, energetischen und informationellen Effektoren, unter regulativen Aspekten aktiv in wechselnde Beziehungen zur Umwelt setzt« (Lundberg 1981, 263).

»Behavior [...] is to be identified with a complex causal process, a structure wherein certain internal conditions or events (*C*) produce certain external movements of changes (*M*)« (Dretske 1988, 21).

»Verhalten [...] ist die Regulation der Relation zwischen Organismus und Umwelt« (Düßmann 2001, 163).

»Verhalten kann definiert werden als die Kontrolle und Ausübung von Bewegungen oder Signalen, mit denen ein Organismus mit Artgenossen oder anderen Komponenten seiner belebten und unbelebten Umwelt interagiert« (Kappeler 2006, 35).

Tab. 295. Definitionen des Verhaltensbegriffs.

Entgegen den etymologischen Zusammenhängen im Deutschen bezeichnet ›Verhalten‹ also im Rahmen der Biologie den natürlichen und naturgesetzlichen Aspekt der Aktivitäten von Organismen. Das Wort kann somit als Oppositionsbegriff zu *Handeln* fungieren, d.h. zu einem Begriff, der die spezifisch menschlichen Aktivitäten, die aus Gründen erfolgen und an Werten orientiert sind, bezeichnen kann. Im

19. Jahrhundert ist allerdings vielfach noch von den ›Handlungen‹ der Tiere die Rede; die Opposition von ›Verhalten‹ und ›Handlung‹ entwickelt sich erst, nachdem die Ethologie den Verhaltensbegriff als Terminus für sich reklamiert (s.u.).

Tiere – und Pflanzen oder gar Steine?

Seit dem 18. Jahrhundert und bis in die Gegenwart wird der Ausdruck ›Verhalten‹ nicht nur auf Lebewesen, sondern auch auf anorganische Körper wie Steine oder Metalle bezogen (Juncker 1749: »verschiedene Verhalten der Metalle in der Solution und Präcipitation«[18]; von Justi 1761: »das Verhalten der Steine im offenen Feuer«[19]).

Wird ›Verhalten‹ als grundlegendes biologisches Konzept verstanden, das alle von einem Organismus ausgehenden Regulationen seines Umweltverhältnisses bezeichnet, dann ist klar, dass auch Pflanzen Verhalten zeigen. Insbesondere aufgrund des aktiven Bewegungsvermögens einiger Pflanzen und Pflanzenteile haben seit Mitte des 18. Jahrhunderts viele Autoren auch wenig Bedenken, den Pflanzen ein Verhalten zuzuschreiben (vgl. z.B. Bergman 1769: »Die meisten [Pflanzen] nehmen zur Nachtzeit ein ganz fremdes Ansehen an, indem sie ihre Blätter zusammen beugen, wodurch die zärtere Theile für härtere Zufalle beschützt werden. […] Man hat dies Verhalten der Pflanzen mit dem Namen Schlaf bezeichnet«[20]). Ausdrücklich schließt 1845 der Vater der modernen Bedeutung des Wortes ↑›Ethologie‹, I. Geoffroy Saint-Hilaire, das Verhalten der Pflanzen in den Gegenstand dieser biologischen Teildisziplin mit ein.[21] Es ist im 19. und 20. Jahrhundert auch durchaus üblich, von einem ›Verhalten‹ bei Pflanzen zu sprechen.[22]

Weil Pflanzen allerdings über keine aktive Lokomotion verfügen (↑Selbstbewegung) und ihnen seit der Antike auch eine Sinnlichkeit (↑Wahrnehmung) abgesprochen wird (und manchmal sogar der Status von Lebewesen; ↑Leben), wird ihnen von manchen Biologen und Biophilosophen bis in die Gegenwart oft auch kein Verhalten zugeschrieben (beiläufig, z.B. bei Mahner und Bunge 1997).[23]

Wird das Spezifische der Organismen aber in Abgrenzung von der anorganischen Natur herausgearbeitet und als spontane Aktivität bestimmt, dann besteht meist kein Zögern, auch Pflanzen ein Verhalten zuzuschreiben, weil sie zweifellos auch Organismen sind. So bemerkt M. Schark 2005: »Wo immer der Organismusbegriff als Gegenbegriff zum Mechanismusbegriff verwendet wird, kann man annehmen, dass dies im Namen dieses Moments des (Selbst-) Tätigen, Aktiven geschieht, das in jedem *Tun* liegt, durch welches sich Lebewesen von mechanischen Konstruktionen, Maschinen und anderen leblosen Dingen unterscheiden. Ein solches Moment von Aktivität […] scheint mit dem Begriff des Lebewesens unzertrennlich verbunden zu sein«.[24] Die Bewegungen und anderen Aktivitäten von Organismen sind in der Beschreibung durch Biologen nicht bloße Widerfahrnisse, Geschehnisse oder Vorgänge, die sich an ihnen vollziehen, sondern sie werden als eine Selbsttätigkeit, Spontaneität und Tätigkeit beschrieben. Dies kommt bereits bei Aristoteles nicht nur dadurch zum Ausdruck, dass er von den Lebewesen behauptet, sie hätten »in sich selbst einen Anfang von Bewegung«[25], sondern auch in seiner Konzipierung des basalen organischen Vermögens der ↑Ernährung als eine »Selbsternährung«, also als eine Tätigkeit, die vom sich ernährenden Organismus ausgeht[26].

Antike und Mittelalter

Der Schwerpunkt der Anwendung des Verhaltensbegriffs liegt aber seit der Antike zweifellos in Studien zu Tieren. Der Aristoteles-Schüler Theophrast behauptet sogar ausdrücklich, dass die Pflanzen nicht über Verhaltensweisen bzw. Gebräuche (»ἤθη«) und Betätigungen (»πράξεις«) verfügen, wie die Tiere.[27] Auf Theophrast wird auch eine für die Antike zentrale ethologische Schrift, das ursprünglich Aristoteles zugeschriebene neunte Buch seiner ›Historia animalium‹ zurückgeführt.[28] Wie für die aristotelische Zoologie insgesamt kennzeichnend, werden hier weniger einzelne Tiere in ihrer Individualität und in Form von anekdotischen Berichten beschrieben, sondern vielmehr das für eine Art Typische dargestellt (↑Tier). Den thematischen Schwerpunkt bildet dabei die Frage nach Klugheit und Charakter der Tiere.

Antike und mittelalterliche Darstellungen des Verhaltens der Tiere sind oft in Form von Allegorien oder Fabeln abgefasst. Zum Teil auf genauen Beobachtungen beruhend, aber auch durchsetzt mit Anekdoten und Märchen sind die Tierbeschreibungen in der Naturgeschichte des Plinius aus dem ersten nachchristlichen Jahrhundert.[29] Ein über Jahrhunderte wirksames Werk ist der wohl im zweiten nachchristlichen Jahrhundert entstandene griechische ›Physiologus‹, ein Sammelwerk über die Gebräuche verschiedener Tiere.

Im Mittelalter entstehen Abhandlungen über das Verhalten von einzelnen Tierarten im Zusammenhang mit praktischen Verwendungen dieser Tiere, z.B. in der Falknerei.[30] Albertus Magnus streicht in seinem Tierbuch heraus, dass es ihm in seiner *scientia de animalibus* auch um die Verhaltensweisen (»mores«) der Tiere geht, und er widmet diesem Thema ein ganzes Buch.[31]

Bis in die Neuzeit erfreut sich besonders die Verhaltensbeschreibung von Vögeln einer großen Beliebtheit.[32] Es dominieren dabei allerdings anekdotische Berichte vom Verhalten der Tiere, die auf Introspektionen und Projektionen menschlicher psychischer Zustände auf die Tiere beruhen – und zwar bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts, bis zu A.E. Brehms ›Illustrirtem Thierleben‹ (1863-1869) und noch G. Romanes' ›Mental Evolution in Animals‹ (1883) (Illies 1977: »Anthropologie des Tieres«).

Instinktbewegung und Instinktverhalten

Geläufig ist es im 18. und 19. Jahrhundert, konstante Verhaltensmuster bei Tieren (und deren Auslösung) als ↑*Instinkte* zu bezeichnen. Davon abgeleitet erscheint, seit den 1790er Jahren und zuerst im Englischen, der Terminus ***Instinktbewegung*** (»instinctive movement«). Er wird sowohl auf Verhaltensweisen des Menschen (Anonymus 1791: »an instinctive movement of nature«[33], Sullivan 1794[34]) als auch auf Tiere bezogen (Smellie 1790 für Holzbienen[35], Anonymus 1795 für die Saiga-Antilope[36]). Ins Deutschen wird der Ausdruck in den frühen 1820er Jahren übernommen (Kretschmar 1821: »Thiere der niedern Klasse bewegen sich bloß aus angeborner Willigkeit, und ihre Bewegungen sind auf Reizungs-, Empfindungs- und Instinktbewegungen beschränkt. Denn erst bei vollkommneren Thieren wirkt Willkühr und Bewußtseyn mit«[37]; Hoppe 1840 in Bezug auf die Atembewegungen und das Gähnen des Menschen[38]; Lotze 1844 in einem allgemeinen Sinn[39]).

Von der vergleichenden Verhaltensforschung des 20. Jahrhunderts wird dieses Wort alternativ zu ›Instinkthandlung‹ gebraucht, v.a. wenn die automatische, durch endogene Reizerzeugung erfolgte Verursachung betont werden soll (Lorenz 1941).[40] In einer Auseinandersetzung mit Lorenz' Terminologie empfiehlt C. Kogon 1941 die Verwendung des Terminus ›Instinktbewegung‹, um die Unterscheidung zwischen dem auslösenden Mechanismus und der ausgelösten Bewegung deutlich zu machen.[41].

Als alternativer Ausdruck etabliert sich in der Ethologie seit Ende des 19. Jahrhunderts daneben der Terminus ***Instinktverhalten***. Im Englischen erscheint er in Bezug auf ein Verhalten des Menschen in einem häufig zitierten Satz bereits in den 1850er Jahren (Anonymus 1854: »the boy's instinctive behaviour to her«[42]). Bis zum Ende des Jahrhunderts wird er allerdings wenig gebraucht. Erst C. Lloyd Morgan macht ihn in den 1890er Jahren zu einem Fachterminus der Ethologie (1896: »That which is congenitally definite as instinctive behaviour is essentially a motor response or train of responses«[43]).

Abb. 554. Die Dohle ›Tschock‹ in den Tagebüchern von K. Lorenz aus den Jahren 1926-27 (aus Festetics, A. (1983). Konrad Lorenz: 78).

Im Deutschen erscheint ›Instinktverhalten‹ seit den 1920er Jahren, zunächst im pädagogischen und philosophischen Kontext (Doxler 1921[44]; Müller-Freienfels 1922: »kein Zweckbewußtsein [begleitet] das Instinktverhalten«[45]; ders. 1927: »Insofern das Instinktverhalten nicht mit Begriffen arbeitet, ist es jedenfalls nicht rational. Es ist jedoch darum nicht chaotisch, vielmehr wirkt sich darin eine gerichtete Strebigkeit aus«[46]). Im engeren ethologischen Kontext ist ›Instinktverhalten‹ erst seit Ende der 1930er Jahre gebräuchlich.[47]

K. Lorenz, seit den 1930er Jahren der Hauptvertreter der Ethologie im deutschsprachigen Raum, verwendet anfangs meist Ableitungen von ›Handlung‹, wenn er die konstanten Bewegungsmuster von Tieren bezeichnet (z.B. 1937 in seinem Aufsatz ›Über den Begriff der Instinkthandlung‹[48]); erst später setzt sich der Ausdruck ›Verhalten‹ durch. Lorenz und auch N. Tinbergen verwenden ›Verhalten‹ aber meist alleinstehend; in den Rang eines Terminus gelangt bei ihnen nur der Ausdruck ›Instinkthandlung‹ (s.u.), nicht aber ›Instinktverhalten‹. In seinem grundlegenden Lehrbuch von 1951 steht bei Tinbergen ›Instinktverhalten‹ eher für eine unscharfe übergeordnete Kategorie[49]; ›Instinkthandlung‹ (»instinctive activity«) dagegen für ein spezifisches Bewegungsmuster.[50]

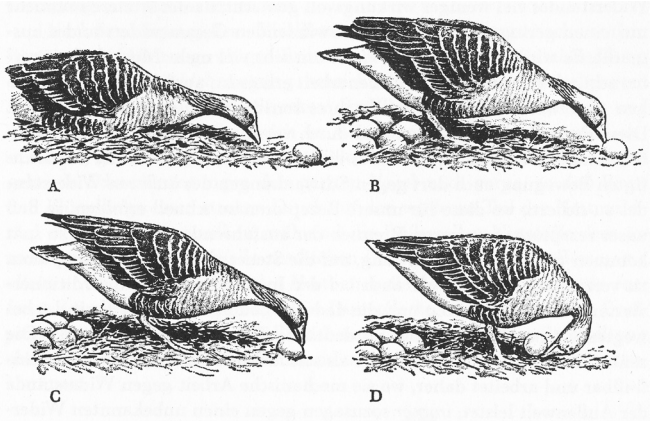


Abb. 555. Die »Eirollbewegung« der Graugans. Ein aus dem Nest herausgerolltes Ei befördert eine Graugans mittels einer stereotypen Bewegung wieder zurück ins Nest; einmal ausgelöst, läuft das Verhalten in formkonstanter Weise ab. Nur die Richtungskomponente der Bewegung und eine das Ei ausbalancierende Seitenbewegung des Schnabels (»Taxis«) hängen dabei von äußeren Reizen ab; das reine Bewegungsmuster (»Instinkthandlung«) ist dagegen unabhängig davon und verläuft auch nach Entfernen des Eies, wenn die Bewegung einmal ausgelöst ist (aus Lorenz, K. & Tinbergen, N. (1938). Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. In: Lorenz, K. (1965). Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, 343-379: 357; vgl. Z. Tierpsychol. 2 (1938), 1-29: 11).

D. Hartmann empfiehlt 1998, in der Biologie grundsätzlich von ›Instinktverhalten‹ zu sprechen, weil das Handeln als Gegenstand der Psychologie anzusehen sei.[51]

Verhaltenseinheiten als Homologien

Ein entscheidender Aspekt von Verhaltenseinheiten, die diese in den Augen vieler früher Ethologen überhaupt erst zu einem respektablen wissenschaftlichen Gegenstand machen, ist ihre Konstanz für eine Art. Lorenz bemerkt 1978 retrospektiv, die Konstanz deute darauf hin, »daß diese Bewegungsformen phylogenetisch entstanden und im Genom verankert sind«.[52] Aufgrund ihrer Artkonstanz könnten die Verhaltensweisen in gleicher Weise als vererbte Strukturen angesehen werden wie morphologische Merkmale, und sie würden daher ebenso wie diese als phylogenetisch abstammungsidentische Merkmale, d.h. als ↑Homologien untersucht werden können. Diese Feststellung bildet für Lorenz überhaupt den Beginn der Wissenschaft der »Vergleichenden Verhaltensforschung«: »Die Entdeckung der Homologisierbarkeit von Bewegungsweisen ist der archimedische Punkt, von dem aus die Ethologie oder vergleichende Verhaltensforschung ihren Ursprung genommen hat«.[53] Die Begründung der vergleichenden Methode in der Ethologie verbindet Lorenz mit den Namen O. Heinroth[54] und C.O. Whitman[55] (↑Ethologie); er hätte auch auf die Vorläufer im 19. Jahrhundert, u.a. G.H. Schneider[56] und H.E. Ziegler verweisen können. Letzterer formuliert 1891: »Die Principien, welche für die morphologische Betrachtung der Organe aufgestellt sind, sie gelten alle auch für die Instincte; auch hinsichtlich dieser spricht man von Homologie, Analogie und Parallelentwicklung, von individueller Variation, natürlicher Züchtung und daraus resultirender Zweckmäßigkeit«.[57]

Aufgrund ihrer Homologisierbarkeit sieht sich Lorenz dazu berechtigt, Verhaltensmuster als Kriterien zur Erschließung phylogenetischer Stammbäume zu verwenden (↑Ethologie: Abb. 122).[58] Die Einsicht in die Verwendbarkeit von »Instinkthandlungen« als taxonomische Kriterien für eine phylogenetische Klassifikation ist ihm dabei wichtiger als eine eigenständige (funktionale) Klassifikation der Instinkte (s.u.). Viel Energie verwendet Lorenz auch auf den Nachweis, dass »Instinkthandlungen« nicht durch individuelle Erfahrung modifiziert werden können, sondern invariant als konstantes Bewegungsmuster ablaufen. In Ketten von Verhaltensweisen gebe es daher auch nur eine serielle Hintereinanderschaltung von instinktiven und erlernten Verhaltenskomponenten, aber keine wechselseitige Beeinflussung – Lorenz spricht hier von einer »Instinkt-Dressurverschränkung«.[59] Angeborene und erlernte Verhaltensweisen könnten allenfalls einander funktional ersetzen; sie stünden in einem Verhältnis der »Vikarianz« zueinander, wie Lorenz hervorhebt[60]. Lorenz' Fokus liegt aber auf der Analyse von Bewegungsmustern als angeborene Ausstattungen und stammesgeschichtlich entstandene Homologien, die sich als Anpassung an spezifische Bedingungen der Umwelt und der eigenen Organisation eines Organismus herausgebildet haben.

Spontaneität des Verhaltens

Die Überzeugungskraft seiner Anschauung gewinnt Lorenz wesentlich durch seine genauen Beobachtungen des Verhaltens von Tieren, die ihn zu einem intimen »Tierkenner« machen, wie er selbst immer wieder betont. Als besonders stichhaltiges Argument für die Invarianz der vererbten Instinkthandlungen erscheinen ihm – neben der Beobachtung, dass sie sich in der Phylogenese genauso wie Organe verändern und entwickeln, – solche Instinkthandlungen,

die scheinbar vollkommen unmotiviert und ohne jeglichen biologischen Sinn spontan ablaufen und dabei bis ins kleinste Detail das gleiche Bild abgeben wie die normalen, in einen biologischen Kontext sinnvoll eingebundenen Bewegungsabläufe. Die Feststellung dieser »Leerlaufreaktionen«[61] (↑Bedürfnis) dienen Lorenz auch der Abweisung extrem behavioristischer Standpunkte, die jedes Verhalten durch einen äußeren Reiz veranlasst sehen (↑Ethologie). Den Charakter der Spontaneität von »Instinkthandlungen« illustriert Lorenz durch sein bekanntes hydrodynamisches Modell der Verhaltensauslösung (↑Instinkt: Abb. 221), das in Grundzügen allerdings schon in den 1920er Jahren entwickelt wird (McDougall 1923: »Instincts as Springs of Energy«).[62]

Erbkoordination und fixes Handlungsmuster

Zur Abgrenzung der richtungsabhängigen Komponente (»Orientierungsreaktionen oder Taxien«) von der reinen Bewegungskomponente führt Lorenz für letztere 1937 den Begriff ***Erbkoordination*** ein.[63] Mit dem Begriff soll zum Ausdruck gebracht werden, dass die Koordination des Bewegungsmusters nicht von externen Stimuli abhängt, sondern durch erbliche zentralnervöse Strukturen festgelegt ist. Eine Trennung der beiden Komponenten gelingt Lorenz und Tinbergen auf einfache Weise bei der »Eirollbewegung« der Graugans (vgl. Abb. 555). Später verwendet Lorenz ›Instinktbewegung‹ und ›Erbkoordination‹ weitgehend synonym.[64]

Als englische Übersetzung für ›Erbkoordination‹ wird im Anschluss an eine Tagung im Jahr 1949 die Bezeichnung ***fixes Handlungsmuster*** (»fixed action pattern«; später abgekürzt als ***FAP***) eingeführt.[65] Zuvor verwendet F. Briffault diese Formulierung bereits 1930 (allerdings nicht terminologisch: »no reflex end-mechanism, no fixed action-pattern, no behavior of a purely instinctive character as regards its action-contents exists, or can exist, in man«).[66] Definiert wird der Begriff im Anschluss an die Tagung als ein angeborenes komplexes Bewegungsmuster innerhalb eines instinktiven Verhaltens, das ebenso wie strukturelle Merkmale für eine Art oder Gruppe charakteristisch ist (Thorpe 1951: »An inherited relatively complex movement pattern within instinctive behaviour, which is as characteristic of the species or group as are structural features. The intensity of its discharge may vary, but its form is little, if at all, modifiable by external stimuli«[67]). Tinbergen spricht in seinem Standardwerk zur Einführung in die Ethologie aus dem Jahr 1951 von *angeborenen Bewegungsmustern* (»innate motor patterns«).[68] Ähnliche Formulierungen verwendet auch Lorenz in seinen englischen Aufsätzen, so z.B. *angeborene Verhaltensmuster* (»innate behaviour pattern«[69]) oder *fixe Bewegungsmuster* (»fixed motor patterns«[70]). Der Ausdruck ›fixes Handlungsmuster‹ (»fixed action pattern«) setzt sich im Englischen aber durch, nachdem R. Martin ihn in seiner Übersetzung von Lorenz' Aufsätzen konsequent für ›Erbkoordination‹ verwendet.[71] Lorenz gibt eine ganze Reihe von Merkmalen an, die eine Erbkoordination als ein artspezifisches Verhaltensmuster charakterisieren (vgl. Tab. 296).

Stereotyp
Die Bewegungen folgen einem starren Muster, das – einmal ausgelöst – auch in solchen Kontexten abläuft, in denen es keinen biologischen Sinn macht.

Interne Koordination
Die Erbkoordination unterliegt nach ihrer Auslösung durch einen Reiz einer internen Koordination durch das zentrale Nervensystem.

Angeboren
Die Bewegungen einer Erbkoordination folgen einem vererbten Muster und sind nicht erlernt.

Artspezifisch
Ebenso wie strukturelle Merkmale des Körperbaus ist eine Erbkoordination charakteristisch für eine Art.

Mögliche Ausführung »im Leerlauf«
Das Verhalten kann auch ohne Reize spontan und außerhalb des biologisch sinnvollen Kontextes »im Leerlauf« ausgeführt werden.

Häufige Assoziation mit einer Taxis
Zur gerichteten Ausführung ist eine Erbkoordination häufig mit einer durch Umweltreize gesteuerten Taxiskomponente verbunden.

Ungeplant
Das Verhalten wird ohne mentale Planung und Voraussicht seines Ziels oder Sinns ausgeführt.

Unbewusst
Die Bewegungen der Erbkoordination erfolgen unbewusst und ohne steuernden Eingriff durch höhere kognitive Vorgänge.

Tab. 296. Merkmale der Erbkoordination (Instiktbewegung) (nach Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 1, 70-114): 112f.; Schleidt, W.M. (1974). How "fixed" is the fixed action pattern? Z. Tierpsychol. 36, 184-211: 185).

Seit den 1950er Jahren wird das Konzept der Erbkoordination vielfach kritisiert. Als problematisch wird insbesondere die scharfe Gegenüberstellung von ›angeboren‹ und ›erlernt‹ gesehen.[72] Bei vielen deutschsprachigen Ethologen wird das Konzept aber

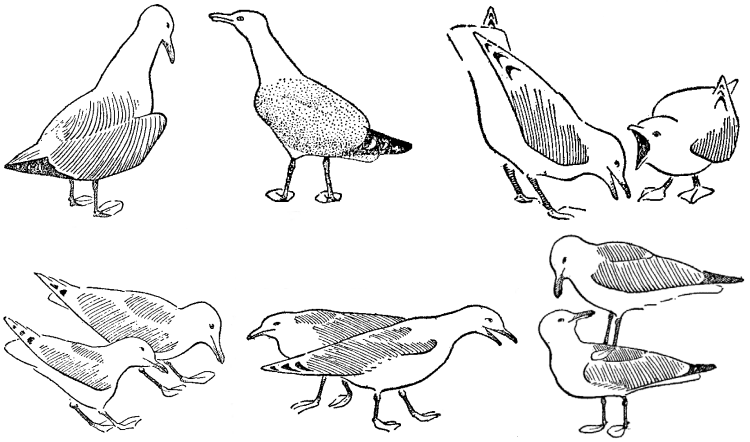


Abb. 556. Verhaltensweisen der Silbermöwe. Von links oben nach rechts unten: Aufrechte Drohstellung, Furchtstellung, feindlicher Zusammenstoß zweier Männchen (das linke zeigt »Graszupfen« als Übersprungverhalten), Revierverhalten (»choking«), Aufforderung zur Begattung (Weibchen hinten), Begattung (aus Tinbergen, N. (1953). The Herring Gull's World).

bis in die 1990er Jahre trotzdem weiter verwendet.[73] Um die meist nicht näher spezifizierte Bedeutung des ›starren‹ oder ›fixen‹ Ablaufs zu präzisieren, schlägt W. Schleidt 1974 einen quantitativen Ansatz vor, mit dem das Ausmaß der Starrheit des Verhaltens gemessen werden kann. Er unterscheidet dabei drei Arten der Formstarrheit: (1) die *Vollständigkeit* der Elemente, aus denen sich das Verhalten zusammensetzt, (2) die *Kopplung* der Reihenfolge der Elemente und (3) die *Variabilität* der einzelnen Elemente.[74]

Von anderen Autoren wird dagegen empfohlen, auf jede Bestimmung des Verhaltensmusters als ›fix‹ oder ›angeboren‹ ganz zu verzichten. So schlägt G. Barlow vor, statt von einem ›fixen Handlungsmuster‹ besser von einem *modalen Handlungsmuster* (»modal action pattern«; »MAP«) zu sprechen.[75] Der Ablauf von Verhalten als starrem Muster bildet nach Barlow einen extremen Fall in einem Kontinuum von Formstarrheit auf der einen Seite und Flexibilität und Beeinflussbarkeit durch äußere Einflüsse auf der anderen Seite.

In methodischer Hinsicht wird außerdem kritisiert, dass die Versuche, auf deren Grundlage das Konzept der Erbkoordination eingeführt wurde, in vielen Fällen unzureichend waren und auch die späteren Argumente und weitreichenden Schlussfolgerungen häufig nicht hinreichend durch empirische Daten gestützt waren. Als nicht wirklich signifikant werden die Ergebnisse zur Auslösung von Erbkoordinationen angesehen, so die Präferenz von brütenden Silbermöwen für übergroße Eier oder die Bevorzugung junger Silbermöwen für die arttypische Schnabelfärbung – statt angeborener Auslöser scheinen hier vielmehr Lernprozesse wirksam zu sein.[76] Die wissenschaftliche Rolle des Konzepts der Erbkoordination wird von manchen Forschern sogar als destruktiv angesehen, weil es ad hoc eingeführt worden sei und die Erforschung der Modifikation des Verhaltens durch individuelle Erfahrung eher behindert als befördert habe.[77] Auch die konzeptionelle Verbindung der ›Starrheit‹ mit dem ›Angeborensein‹ von Verhalten wird kritisiert, weil nicht nur die Starrheit von Verhaltensabläufen, sondern in gleicher Weise auch deren Plastizität, d.h. ihre Modifizierbarkeit durch individuell erworbene Erfahrung, angeboren sein könne.[78] Statt einfach von ›starren‹ und ›angeborenen‹ Mustern auszugehen, wird empfohlen, die Stabilität und Variabilität von Verhalten auf neuroethologischer Grundlage mittels Theorien der strukturellen und funktionalen Organisation von neuronalen Netzen zu erklären.

Tolmans Zweckpsychologie

Neben den Debatten um Starrheit und Flexibilität oder den angeborenen und erlernten Anteil von »Handlungsmustern« oder »Instinkthandlungen« steht seit den 1920er Jahren die Frage nach der Identifizierung und Abgrenzung von Verhaltenseinheiten. Üblicherweise erfolgt die Identifikation einer Verhaltenseinheit auf pragmatischer Grundlage und wird nur wenig problematisiert. Eine reflektierte Methodologie zur Bestimmung von Verhaltenseinheiten entwickelt der Psychologe E.C. Tolman im Rahmen seiner so genannten *Zweckpsychologie*. Der Funktionalismus in Tolmans Ansatz enthält eine direkte Anwendung der für die Biologie basalen Methode der funktionalen Gegenstandsindividuierung (↑Funktion; Zweckmäßigkeit). Dem Ansatz kommt daher eine grundlegende Bedeutung für die biologische Verhaltenswissenschaft zu.

Tolman legt in seinem Hauptwerk von 1932 auf eine Abhebung seines Ansatzes von dem der klassischen Vertreter des Behaviorismus, wie J.B. Watson[79], Wert und wirft diesen eine »molekulare Definition« von Verhalten vor; er hält dem seine »molare Definition« entgegen.[80] Nach dieser Auffassung steht

Verhalten zwar in einer strengen Eins-zu-eins-Korrelation mit physischen Prozessen, aber es könne trotzdem nicht aus einer Kenntnis der physischen Elementarvorgänge auf das Vorliegen einer Verhaltensweise geschlossen werden. Verhalten stelle, mit anderen Worten, eine in Relation zu physikalischen Verknüpfungen emergente Eigenschaft dar: »[T]he properties of a ›behavior act‹ [are not] deducible directly from the properties of the underlying physical and physiological processes which make it up. Behavior as such cannot, at any rate at present, be deduced from a mere enumeration of the muscle twitches, the mere motions *qua* motions, which make it up. It must as yet be studied first hand and for its own sake«.[81] Dieser Standpunkt weist offensichtlich auf moderne Positionen in der Philosophie des Geistes voraus, z.B. auf D. Davidsons »anomalen Monismus«, auf J. Fodors Funktionalismus oder die Supervenienztheorien.

Zu einer Einheit wird ein Verhaltensakt nach Tolman also nicht aufgrund der ihm korrespondierenden physischen Prozesse, sondern aufgrund eines außerhalb der Mechanismen der Verursachung stehenden Gesichtspunktes, den Tolman als *Zweck* (»purpose«) bezeichnet. Im einfachsten Fall besteht der Zweck des Verhaltens eines Organismus in seiner Gerichtetheit auf einen Gegenstand, dem er sich nähert (z.B. einem Nahrungsobjekt) oder von dem er sich entfernt (z.B. einem Feind). Der Charakter der Zielverfolgung lässt sich für Tolman daran objektiv feststellen, ob das Verhalten hartnäckig oder persistent in Bezug auf das Zielobjekt abläuft; d.h. bei einer Änderung der Randbedingungen (z.B. einer Ortsveränderung des Nahrungsobjektes) zeigt sich das Verhalten flexibel und bleibt weiterhin auf das Zielobjekt gerichtet.[82]

Eine Verhaltenseinheit wird nach Tolman also über ihren Zweckbezug allererst identifiziert. Zwecke qualifizieren ein gegebenes Verhalten demnach nicht zusätzlich, sondern sie geben ihm überhaupt erst seine Einheit und Ordnung.[83] Weil schon die Beschreibung der einfachsten Verhaltensweisen von Einzellern die Referenz zu einem Zielobjekt enthält (dem gegenüber sich der Organismus nähert oder entfernt), sei es notwendig, schon dieses Verhalten als zweckgerichtet zu bestimmen. So gelte für jedes Verhalten, dass schon seine Beschreibung ohne einen Zweckbegriff unmöglich sei. R. Hinde formuliert später allgemein: »In dem Moment, in dem wir anfangen, das Verhalten zu beobachten, beginnen wir zu abstrahieren«.[84] Eine theoriefreie, bloße Beschreibung von Verhalten kann es demnach nicht geben.

Tolmans Zweckpsychologie hat in vielfältiger Weise auf die Entwicklung der modernen Verhaltenswissenschaft eingewirkt. Bei vielen Autoren lassen sich Spuren seiner Gedanken finden, etwa auch bei dem strengen Behavioristen B.F. Skinner. Denn auch Skinner beschreibt die Verhaltensweisen, die seine Versuchstiere zeigen, in teleologischem Vokabular und legt großen Wert darauf, dass nur eine funktionale Beschreibung des Verhaltens angemessen ist, um es zu identifizieren. Wenn ein in einem Käfig eingesperrtes konditioniertes Tier zielgerichtet auf einen Hebel drücke, um an Futter zu kommen, dann sei es irrelevant, auf welche Weise das Tier dieses Verhalten ausführe, ob mit dem linken Fuß, dem Schnabel oder anders – identifiziert werde dieses Verhalten als ein Ernährungsverhalten allein durch die Funktion, auf die das Verhalten ausgerichtet sei. Den Begriff *operant* begründet Skinner dann auch in funktionalistischer Weise: »The term emphasizes the fact that the behavior operates upon the environment to generate consequences. The consequences define the properties with respect to which responses are called similar«.[85] Die Konsequenzen und nicht die Mechanismen sind es für Skinner, die die Identitätsbedingungen einer Verhaltensweise ausmachen.

Auch in der Instinktdefinition N. Tinbergens ist der Zweckbezug der Handlungen hervorgehoben, bei ihm eingeengt auf die beiden ultimaten Zweckbegriffe der Biologie (↑Funktion). Tinbergen versteht unter einem Instinkt »einen hierarchisch organisierten nervösen Mechanismus, der auf bestimmte vorwarnende, auslösende und richtende Impulse, sowohl innere wie äußere, anspricht und sie mit wohlkoordinierten, lebens- und arterhaltenden Bewegungen beantwortet«.[86] Ausdrücklich fordert Tinbergen, es müsse »jede Instinktdefinition […] das zu erreichende Ziel bzw. den Zweck nennen, dem er dient«.[87]

Deutlich ist die funktionalistische Grundlage in der Bestimmung von Verhaltenselementen an deren geläufiger Benennung. ›Jagdverhalten‹, ›Verteidigungsverhalten‹, ›Fortpflanzungsverhalten‹ und ›Brutpflegeverhalten‹ sind alles Bezeichnungen, die nicht ausgehend von einem bestimmten Mechanismus oder einer Form des Verhaltens, sondern ausgehend von dem angestrebten Ziel oder seiner Funktion gebildet sind.

Kybernetik: Verhalten als Regulation

In der Mitte des 20. Jahrhunderts erscheint der Begriff des Verhaltens im Rahmen von systemtheoretischen und kybernetischen Analysen des Zweckbegriffs als gemeinsamer Titel für zielverfolgende Prozesse der anorganischen und organischen Natur. Die Untersuchung der technischen Regelungseinrichtungen (z.B. zielverfolgender Raketen) gilt als Schlüssel

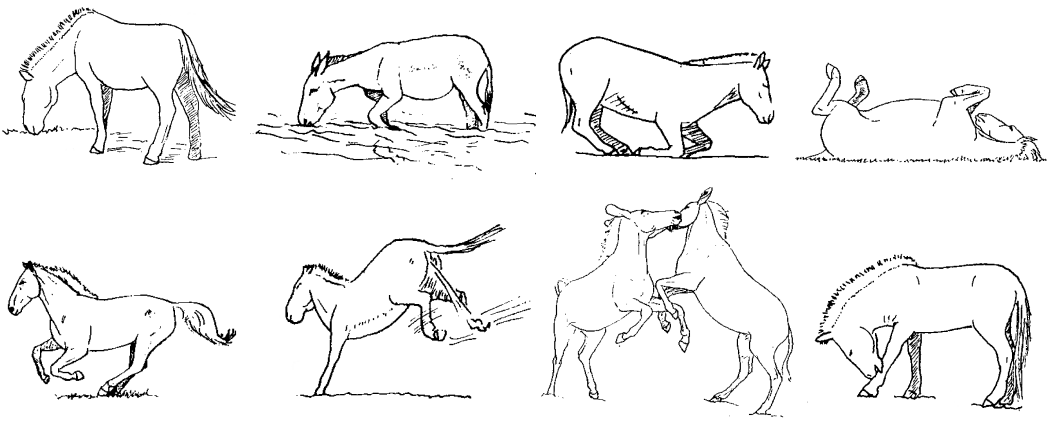


Abb. 557. Verhaltensweisen von Pferden. Obere Reihe: Weiden (Nahrungsaufnahme), Trinken, Niederlegen zum Ruhen, Wälzen; untere Reihe: Galopp, Ausschlagen zur Verteidigung, Steigen im Rivalenkampf (Beißen und Schlagen), Sichbeknabbern (aus Haßenberg, L. (1971). Verhalten bei Einhufern (Beiträge zu einem Ethogramm für Equiden)).

zum Verständnis auch des Verhaltens der Lebewesen. Programmatisch fordern A. Rosenblueth und N. Wiener 1950 eine parallele Konzeptualisierung von technischen Regulationsprozessen und dem Verhalten von Menschen und Tieren: »the only fruitful methods for the study of human and animal behaviors are the methods applicable to the behavior of mechanical objects as well«.[88]

Eine allgemeine Verhaltenstheorie, die einen systemtheoretischen Ansatz verfolgt, insofern sie unter Verhalten die (energetische) Relation eines Systems zu seiner Umwelt versteht, entwickelt sich seit Mitte der 1950er Jahre. J.G. Miller wendet den Verhaltensbegriff im Rahmen einer solchen Theorie auf alle Ebenen der organischen Hierarchie an und spricht vom Verhalten von Zellen, Organen, Individuen, Gruppen und Gesellschaften.[89] Neben dem technischen Maschinenparadigma entwickelt sich seit Mitte der 1960er Jahre zunehmend die mathematische Spiel- und Optimalitätstheorie als Werkzeug zur Analyse des Verhaltens, und zwar insbesondere des sozialen Verhaltens (↑Sozialverhalten/Soziobiologie).

In den systemtheoretischen Ansätzen kann ›Verhalten‹ allgemein als Regulation des Organismus-Umwelt-Verhältnisses bestimmt werden. Nach I.P. Pawlows Bestimmung von 1903 ist Verhalten Ausdruck einer »höheren Nerventätigkeit«; der diese Aufgabe erfüllende Teil des Nervensystems sei es, der »in der Hauptsache nicht die Beziehungen zwischen den einzelnen Teilen des Organismus regelt [...], sondern diejenigen zwischen Organismus und Umwelt«.[90] In diesem Sinne stellt auch H.S. Jennings 1906 fest, das Verhalten sei »seinem eigentlichen Wesen nach ein regulatorisches; es ist ein Vorgang mit Hilfe dessen der Organismus Bedingungen aufzufinden und beizubehalten sucht«.[91] Knapp heißt es später, Verhalten sei die »Kontrolle von Wahrnehmung« (Powers 1973)[92] oder die »Regulation der Relation zwischen Organismus und Umwelt« (Düßmann 2001)[93] (vgl. Tab. 295).

In neuerer Zeit ist es v.a. G. Tembrock, der eine Bestimmung des Verhaltensbegriffs in einem regulationstheoretischen Sinne weiter ausarbeitet. Darin sieht er die Hauptaufgabe der biologischen Verhaltenswissenschaft: »Die Verhaltensbiologie untersucht die Steuerung und Regelung der Wechselbeziehungen der Organismen mit ihrer Umwelt auf der Grundlage eines Informationswechsels, der auch den Einbau individueller Erfahrungen im Dienst der Umweltanpassung des Verhaltens ermöglicht«.[94]

Als Regulation eines Gesamtsystems betrifft ein Verhalten den Umweltbezug dieses Systems. Nicht jeder auf die Umwelt gerichtete Prozess, der vom Inneren eines Systems ausgeht, stellt aber in biologischer Perspektive schon ein Verhalten dar (vgl. die Definition von Dretske 1988 in Tab. 295). Entscheidend für die Bestimmung eines Prozesses als biologisches Verhalten ist seine funktionale Einordnung, d.h. seine teleologische Beurteilung im Hinblick auf die Funktionskreise eines Lebewesens, letztlich die beiden ultimaten Zwecke der ↑Selbsterhaltung und ↑Fortpflanzung (↑Funktion). Verhalten stellt insofern eine funktionale Schematisierung eines kausalen Prozesses im Hinblick auf bestimmte Zwecke dar. Diese Schematisierung kann – dem allgemeinen Modell der Regelung folgend (↑Regulation) – in Form eines Regelkreises beschrieben werden.[95] Die Organisation eines Organismus bildet dabei die Regelgröße (als

individuelle Organisation in der Selbsterhaltung und als Organisation eines Typs in der Fortpflanzung).

Die hierarchische Ordnung des Verhaltens
Weil ein Organismus ein differenziertes Verhältnis zu seiner Umwelt hat, das aber doch als geordnet im Hinblick auf einige wenige Systemzwecke gedacht wird, erfolgt eine Darstellung dieser Ordnung der Verhaltensweisen meist in Form einer ↑Hierarchie. Traditionell beziehen sich diese Hierarchien auf funktionale Aspekte, mit den beiden Funktionen der Selbsterhaltung und Fortpflanzung als höchsten Zwecken (↑Funktion: Abb. 167). Darstellungen der funktionalen Hierarchie von Verhaltensweisen geben in den 1940er Jahren N. Tinbergen in Bezug auf das Fortpflanzungsverhalten des Stichlings und G.P. Baerends in Bezug auf die »Stimmungen« im Brutpflegeverhalten der Grabwespe (↑Instinkt: Abb. 223; vgl. Abb. 224). Die funktionalen Hierarchien können auch als Rangordnungen der Dringlichkeit verstanden werden, für die sich einige einfache Regeln formulieren lassen: So steht das Schutzverhalten meist an oberster Stelle der Hierarchie, d.h. ein Nahrungsaufnahme- oder Fortpflanzungsverhalten wird durch die Auslösung eines Flucht- und Schutzverhaltens verdrängt. In neurophysiologischen Modellen wird diese funktionale Hierarchie neuronal zu rekonstruieren versucht. ›Hierarchie‹ kann daher insgesamt als ein integratives ethologisches Konzept fungieren.[96]

Neben der hierarchischen Ordnung von Verhaltenselementen zwischen den Funktionskreisen werden innerhalb eines Funktionskreises häufig strenge Verkettungen von Verhaltenselementen beschrieben: Das Ergebnis des einen Verhaltenselements liefert den Reiz zur Auslösung des nächsten Elements (vgl. auch dazu Tinbergens Modell des Fortpflanzungsverhaltens des Stichlings; ↑Instinkt: Abb. 222).[97]

Gliederung des Verhaltens
Systematische Überlegungen zur Gliederung des Verhaltens der Tiere nach funktionalen Gesichtspunkten werden seit dem 18. Jahrhundert entwickelt. Vorläufer der wissenschaftlichen Klassifikationen des Verhaltens sind Auflistungen von Typen von Trieben, die sich seit der Antike finden. In allen Einteilungen ist der Dualismus von ↑Selbsterhaltung und ↑Fortpflanzung grundlegend (↑Funktion). Der Sokratesschüler Xenophon sieht es als weise Einrichtung eines planenden Gottes an, dass die Lebewesen über vier Triebe verfügen: den »Trieb nach Nachkommenschaft«, den »Trieb zur Aufzucht der Jungen«, eine »Begierde nach Leben« und eine »Furcht vor dem Tod« (vgl. Tab. 302).[98] Cicero unterscheidet das Bestreben, sich selbst zu erhalten (»conservandi sui«), das sich in dem Aufnehmen von Nahrung und der Abwehr von Gefahren zeige, von dem Bestreben der Erhaltung der Gattung (»conservatio […] generis«), das sich in Fortpflanzung und Brutpflege manifestiere.[99]

Reimarus: »Kunsttriebe«
Als erster kritischer zusammenfassender Überblick über das Verhalten der Tiere gilt allgemein die Studie des Hamburger Gelehrten H.S. Reimarus aus dem Jahr 1760. Diese Schrift ist im Geist der Physikotheologie verfasst, liefert aber doch eine Klassifikation des Verhaltens, die in ihren Grundunterscheidungen noch immer gültig ist. Den Gegenstand von Reimarus' Untersuchung bilden in seiner Terminologie die natürlichen »willkührlichen Triebe«, die er abgrenzt einerseits von den »mechanischen Trieben«, die die physiologischen Prozessen im Inneren des Organismus betreffen, und andererseits von den »Vorstellungstrieben«, die in der Repräsentation äußerer Gegenstände im Organismus bestehen. Die willkürlichen Triebe werden nach Reimarus von einem »allgemeinen Grundtrieb« beherrscht, den Reimarus in Anlehnung an die Stoa »Selbstliebe« nennt.[100] Alle besonderen willkürlichen Triebe hätten ihren Grund in der »Selbstliebe« oder – wie es in der Übersetzung Ciceros heißt – dem Streben nach »Selbsterhaltung«[101], insofern sie ein Tier dazu veranlassen, »daß ein jedes sein und seines Geschlechtes Erhaltung und Wohlfahrt zu befördern bemühet ist«[102]. Das Streben nach Selbsterhaltung

»Alle Kunsttriebe aller Thiere zielen 1) entweder auf das Wohl und die Erhaltung eines jeden Thieres nach seiner Lebensart; oder 2) auf die Wohlfahrt und Erhaltung des Geschlechtes oder der Nachkommen.
I. Was nun die allgemeinen Mittel betrifft: so erfordert die Wohlfahrt und Erhaltung eines jeden Thieres 1. die Erlangung von zweyerley Guten: 1) einer dienlichen und bequemen Luft in dem natürlichen Elemente; und 2) eine gesunde zureichende Nahrung. 2. Die Abwendung des äusseren und inneren Ungemaches, 1) von leblosen Dingen, 2) von andern Thieren, oder 3) von Verletzung und Krankheiten.
II. Die Wohlfahrt und Erhaltung des Geschlechtes erfordert 1. abseiten der Aeltern 1) eine Paarung, und 2) eine Vorsorge oder Pflege bey der Brut und bey den Jungen. 2. Abseiten der Jungen selbst; daß sie sich 1) entweder allein zu helfen wissen; oder aber, 2) daß sie die Nahrung und Pflege der Aeltern annehmen.«

Tab. 297. Einteilung der Verhaltensweisen (»Kunsttriebe«) der Tiere (aus Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 102).

schließt nach Reimarus dabei auch die Prozesse der Fortpflanzung ein, weil es in der Natur jedes Tieres liege, die Fortpflanzung und Brutfürsorge mit Lust zu betreiben.[103] Die besonderen, auf die Selbsterhaltung gerichteten Triebe, die nicht Ausdruck eines momentanen Affektes sind, nennt Reimarus »Kunsttriebe« und gliedert sie in zehn Klassen, die um folgende Funktionen kreisen: Bewegung, Aufenthaltsort, Ernährung, Schutz gegenüber der anorganischen Natur, Schutz gegenüber anderen Tieren, Paarung, Brutpflege, Jugendentwicklung, Vergesellschaftung und Modifikationen.[104] Reimarus bemüht sich um eine systematische Erfassung der »Kunsttriebe«, indem er sie in eine hierarchische Ordnung mit dichotomen Unterscheidungen bringt (vgl. Tab. 297).

Schneider (1880): »natürliches System«

Einen anderen wenig beachteten, aber systematisch entwickelten Klassifikationsvorschlag von Verhaltensweisen macht 1880 G.H. Schneider (vgl. Tab. 298).[105] Dem Anspruch nach handelt es sich um eine »vergleichende Psychologie«[106], die ein »natürliches System«[107] des Verhaltens der Tiere geben will. Schneider gliedert die Verhaltensweisen – er spricht von »Triebbewegungen«[108] – nach zwei verschiedenen Gesichtspunkten: der Ursache (Auslösung) und der Wirkung (Funktion) des Verhaltens (er macht dies allerdings nicht sehr deutlich). Der erste Einteilungsgesichtspunkt, der die Verhaltensauslösung betrifft, ordnet die Verhaltensweisen nach dem Grund ihrer Veranlassung in »Empfindungstriebe«, »Wahrnehmungstriebe« und »Vorstellungstriebe« (und beim Menschen zusätzlich in »Gedankentriebe«).[109] Unter *Empfindung* versteht Schneider dabei eine Art der Verhaltensauslösung, die als Reaktion auf direkten körperlichen Kontakt mit einem Objekt der Umwelt erfolgt; *Wahrnehmungen* folgen einem über Entfernung perzipierten Reiz; *Vorstellungen* schließlich ergeben sich aus der endogenen Produktion eines Reizes, der als Verhaltensauslöser wirkt.[110] Der zweite Einteilungsgesichtspunkt Schneiders bezieht sich auf den funktionalen Komplex, dem die Verhaltensweisen zuzuordnen sind. Zunächst erfolgt eine Gliederung in Triebe der Selbsterhaltung und Arterhaltung; diese werden weiter unterteilt in Triebe der Ernährung und des Schutzes für die Selbsterhaltung und Triebe der »Liebeswerbung« (auch: der »Begattung«) und der Brutfürsorge (auch: »Muttertriebe«) für die Arterhaltung.[111] Die Verhaltensklassifikation Schneiders weist Parallelen zu den zu Beginn des 19. Jahrhunderts entwickelten Gliederungen der organischen Funktionen auf (↑Funktion: Tab. 87).

Fraglich ist in Schneiders Einteilung besonders die Relevanz der Unterscheidung von »Empfindungen«, »Wahrnehmungen« und »Vorstellungen«. Denn zum einen lässt sie sich nur bei solchen Organismen anwenden, die über Fernsinnesorgane verfügen, und zum anderen werden nach diesem Kriterium weitgehend analoge Verhaltensweisen wie z.B. die Milchabgabe der Säugetiere (»Empfindungstrieb«) und das Füttern der Nachkommen bei Vögeln (»Wahrnehmungstrieb«) unterschiedlichen Rubriken zugeordnet. Die späteren Vorschläge zur Verhaltensklassifikation vernachlässigen die Art der Verhaltensauslösung (endogen *versus* exogen) meist vollständig und orientieren sich allein an den Wirkungen (Funktionen).

McDougall: Instinktlisten

Ein vielzitierter Versuch der systematischen Auflistung der möglichen Ausrichtungen von Verhaltensweisen stammt von dem Psychologen W. McDougall. Er macht zu Beginn des 20. Jahrhunderts die Entfaltung des Verhaltens in verschiedene funktionale Dimensionen an dem Begriff des Instinkts fest. Dabei soll jedem Instinkt ein Gefühl zugeordnet werden (hier in Klammern; ↑Gefühl: Tab. 102; ↑Instinkt: Tab. 129). Das Ergebnis ist allerdings eine Aneinanderreihung von recht heterogenen Elementen: »flight« (»fear«), »repulsion« (»disgust«), »curiosity« (»wonder«), »pugnacity« (»anger«), »self-abasement« (»subjection«), »self-assertion« (»elation«), »parental instinct« (»tender emotion«), »instinct of reproduction«, »gregarious instinct«, »instinct of acquisition«, »instinct of construction«.[112] McDougalls Liste ist angelehnt an eine Aufzählung, die W. James 1890 gibt[113]. James' Liste ist allerdings noch stärker auf den Menschen bezogen und kaum

	Selbsterhaltung		**Arterhaltung**	
	Ernährung	Schutz	Begattung	Brutfürsorge
Empfindung	*Geschmack*	*Kontraktion*	*Paarung*	*Säugen*
Wahrnehmung	*Jagd*	*Flucht*	*Balz*	*Verteidigung*
Vorstellung	*Suche*	*Bauen*	*Partnersuche*	*Nestbau*

Tab. 298. Kreuzklassifikation zur Gliederung der Verhaltensweisen nach ihren Wirkungen der Selbsterhaltung und Arterhaltung sowie ihren Ursachen: Empfindung (direkte körperlicher Kontakt zur Reizquelle), Wahrnehmung (Perzeption des Reizes über Fernsinnesorgane) und Vorstellung (endogene Reizproduktion). In den Mittelfeldern befinden sich Beispiele für jeden Verhaltenstyp (Einteilung nach Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille).

mit systematischer Absicht erstellt. Neben der Mehrheit der von McDougall genannten Instinkte finden sich darunter auch solche psychischen Phänomene wie Sympathie, Kleptomanie, Schüchternheit, Zurückhaltung, Scham und Liebe.

Parallel zu McDougall formulieren andere Psychologen und Biologen ähnliche Listen von Instinkten (↑Instinkt: Tab. 129). H.E. Ziegler gibt 1920 eine »Einteilung der Instinkte« in sieben Typen: Ernährung, Schutz, Reinlichkeit, Paarung und Begattung, Eiablage und Brutpflege, Geselligkeit, Wanderungen.[114] I.P. Pawlow unterscheidet 1930 »individuelle Reflexe: der Nahrungsreflex, der Aggressionsreflex, der aktive und der passive Abwehrreflex, der Freiheitsreflex, der Untersuchungsreflex, und der Spielreflex, und Reflexe der Arterhaltung: der Geschlechts- und der Elternreflex«.[115] Er selbst schließt daran die Frage an: »Sind dies aber alle?«.[116] Eine von McDougalls Vorschlag abgeleitete und auf die biologischen Triebe eingeschränkte Liste gibt 1936 P.T. Young. Darin unterscheidet er 17 verschiedene Triebe: Hunger, Ekel, Durst, Sex, Brutpflege, Urinieren, Defäkieren, Hitzevermeiden, Kältevermeiden, Angstvermeiden, Lufthunger, Furcht und Angst, Erholung, Schlaf, Neugier, Sozialverhalten, Kratzen.[117]

»Funktionskreise«

Seit den 1920er Jahren ist es üblich, Verhaltenseinheiten in ***Funktionskreise*** zu ordnen. Die biologische Verwendung des Ausdrucks wird meist auf J. von Uexküll zurückgeführt, der ihn seit 1919 gebraucht.[118] Aber auch schon vor von Uexküll wird das Wort in der Biologie gelegentlich verwendet. Es erscheint dabei in zwei Bedeutungen: einerseits zur Bezeichnung des Kreislaufs von Funktionen in einem Organismus, also im Sinne von »funktionaler Organisation« (oder »Funktionskreislauf«; ↑Kreislauf), andererseits in klassifikatorischer Absicht zur Unterscheidung verschiedener funktionaler Klassen von Verhaltens- oder Prozesseinheiten. Die erste dieser Bedeutungen ist die ältere; sie erscheint bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts (Rose 1781: »ohne daß der Körper merklich dabey leide, noch sein natürlicher Functionskreis sehr zerrüttet werde«[119]; Siebert 1841: »die Verletzung […] zerstört allemal den entsprechenden Funktionskreis«[120]; Carus 1854: »dem Functionskreise des Lebens«[121]). Nicht nur bezogen auf einen ganzen Organismus, sondern auch einzelne seiner Teilsysteme erscheint der Ausdruck in dieser Bedeutung (Dohrn 1886: »in den Functionskreis des Auges gezogene Kiemen«[122]; Sorauer 1886: »daß das Chlor in der Pflanze in den Funktionskreis nützlich eingreift, den das Kalium zu über nehmen hat«[123]).

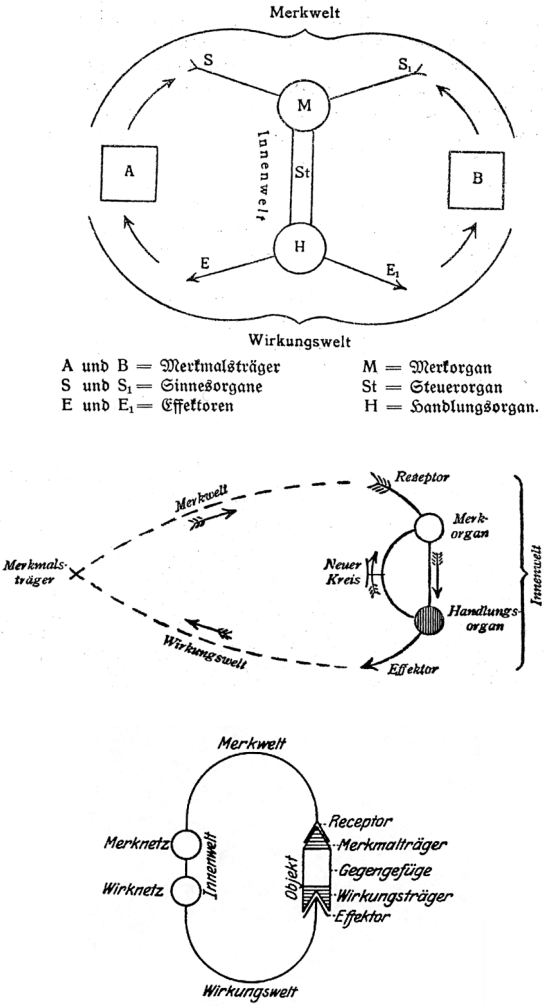


Abb. 558. Drei Versionen des »Funktionskreises«. Die Umwelt eines Organismus zerfällt in zwei Teile: eine »Merkwelt«, d.h. die durch seine Sinne erschlossene Welt der Wahrnehmungen des Organismus, und die »Wirkungswelt«, d.h. die Welt, wie sie durch die effektorischen Organe des Organismus verändert wird. Ein Objekt der Umwelt konstituiert sich durch die Interaktion von Merk- und Wirkwelt: Von dem »Merkmalträger« des Objekts erfolgt vermittelt über einen »Rezeptor« eine Wirkung auf die »Innenwelt« des Organismus. In dieser Innenwelt vollziehen sich Transformationen der empfangenen Wirkung im Rahmen eines »Merk-« und »Wirknetzes« und resultieren in einer »Handlung«, die in der »Wirkungswelt« und über einen »Effektor« auf den »Wirkungsträger« des Objektes einwirkt (aus Uexküll, J. von (1919). Biologische Briefe an eine Dame. Deutsche Rundschau 178, 309-323; 179, 132-148; 276-292; 451-468: 144; ders. (1920). Theoretische Biologie: 117; ders. (1909/21). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 45).

Zur Bezeichnung verschiedener funktionaler Klassen oder Typen von biologischen Einheiten, der später dominanten Bedeutung, ist der Ausdruck aber auch bereits seit den 1870er Jahren in Gebrauch (Carus 1872: »die Functionskreise in den verschiedenen Thiergruppen«[124]).

Auch bei von Uexküll erscheinen die beiden verschiedenen Bedeutungen von ›Funktionskreis‹: Er bezeichnet mit dem Wort insbesondere die von ihm als ein Wechselverhältnis modellierte Relation des Organismus zu seiner ↑Umwelt (besser: zu seiner Wahrnehmungs- oder »Merkwelt«) (vgl. Abb. 558). Ein Organismus reagiert demnach seiner Bauart entsprechend selektiv auf einzelne Aspekte seiner Umgebung und schafft durch sein Verhalten, das sich in der zyklischen funktionalen Geschlossenheit von Merken und Wirken, von rezeptorischer »Merkwelt« und effektorischer »Wirkwelt« entfaltet, erst seine Umwelt[125]: »Jede Handlung eines Tieres beginnt mit einem Merken und endet mit einem Wirken« (von Uexküll 1936).[126] Die Betonung liegt dabei darauf, dass dieses Funktionsverhältnis einen »geschlossenen Kreislauf«, eine jeweilige »Welt für sich« darstellt.[127]

Der Ausdruck ›Funktionskreis‹ wird bei von Uexküll zunächst als räumliche Metapher verwendet, um funktional benachbarte Verhaltensweisen zu einer Gruppe zusammenzufassen; er kann darüber hinaus aber auch im Sinne eines Kreislaufs von Funktionen verstanden werden, insofern die zyklische Wiederkehr von charakteristischen Verhaltensweisen für das Leben der Tiere kennzeichnend ist. In diesem Sinne zur Beschreibung des rhythmischen Wechsels von organischen Tätigkeiten im Verhalten der Tiere verwendet bereits H. Spencer Mitte des 19. Jahrhunderts den Ausdruck (»the cycle of the functions«; ↑Kreislauf).[128]

Neben diesem allgemeinen Kreisschema des Verhaltens eines Organismus steht das Konzept des Funktionskreises bei von Uexküll auch für die Verschiedenartigkeit der Relationen, die ein Organismus zu seiner Umgebung hat. Der eine Funktionskreis des Organismus mit seiner Umwelt differenziert sich also zu unterschiedlichen, einander nebengeordneten Funktionskreisen. Diese Funktionskreise geben eine Typologie der Verhaltensweisen des Organismus; sie benennen die grundsätzlichen funktionalen Bezüge, in denen das Verhalten steht. Von Uexküll unterscheidet 1920 die Funktionskreise des Mediums (in dem es um die Fortbewegung geht), der Nahrung, des Feindes, der Geschlechtsgemeinschaft »und wenige mehr«[129], die er nicht weiter benennt.

Auf den Ansätzen von Uexkülls aufbauende, differenziertere Auflistungen der Funktionskreise liefern 1963 A. Meyer-Abich[130] (vgl. Tab. 299) und 1987 G. Tembrock (vgl. Tab. 300). Ein klares und einheitliches Kriterium der Klassifikation liegt diesen Listen allerdings nicht zugrunde. Tembrock ist sich dessen bewusst und begründet seinen Vorschlag vorsichtig allein auf pragmatischer Grundlage, indem er betont, er habe sich »in der praktischen Forschungsarbeit« bewährt.[131]

I. Gruppe der Ernährungskreise
- 1. Nahrungskreise (Spürkreise)
- 2. Atmungskreis (Minimallebenskreis)
- 3. Jagdkreise
- 4. Fresskreise
- 5. Verdauungskreise
- 6. Nahrungssymbiosen
- 7. Hungerkreis (Nahrungsmangelkreis)

II. Gruppe der Verteidigungskreise
- 1. Feindmerkkreise
- 2. Feindabwehrkreise
- 3. Verteidigungssymbiosen

III. Gruppe der Fortpflanzungs- u. Determinationskreise
- 1. Asexuelle Kreise
- 2a. Sexualpartnerwahrnehmungskreise
- 2b. Sexualkreise
- 3. Determinierungskreise (Genetik)
- 4. Wachstumskreise
- 5. Differenzierungskreise
- 6. Regenerationskreise

IV. Gruppe der Regulationskreise
- 1. Zirkulationssysteme
- 2. Endokrine Systeme
- 3. Nervöse Systeme
- 4. Gesamtregulationen
- 5. Siestakreise (Schlafen, latentes Leben usw.)

Tab. 299. Gliederung der Lebensfunktionen in »Funktionskreise« (nach Meyer, A. (1934). Umwelt und Innenwelt organischer Systeme nebst Bemerkungen über ihre Simplifikation zu physischen Systemen. Sudhoffs Arch. Gesch. Med. Naturwiss. 27, 328-352: 348).

Appetenzen und Aversionen

Seit der Antike ist zur Klassifikation von Verhaltensweisen eine Zweiteilung verbreitet: in Instinkte, die eine Annäherung an einen Umweltgegenstand bewirken, und solchen, die zu einer Entfernung von diesen führen (Cicero: »cum quodam adpetitu accessum ad res salutares a pestiferis recessum«[132]). Mit der Etablierung der Ethologie Ende des 19. Jahrhunderts wird die Unterscheidung vielfach terminologisch gefasst. W. Wundt differenziert 1874 zwischen »Begehren« (oder »Streben«) und »Widerstreben«[133]; G.H.

Schneider (1880)	*Scott (1950)*	*Alcock (1975/2006)*	*Tembrock (1987/92)*
1. Selbsterhaltung	1. Ingestivverhalten: Nahrungsaufnahme	1. Ernährungsverhalten	1. Stoffwechselbedingtes Verhalten
1.1 Nahrungserwerb	2. Eliminativverhalten: Defäkation u. Urination		
	3. Investigativverhalten: Umwelterkundung	2. Habitatwahl	2. Orientierungsbed. Verhalten
1.2 Schutzbewegungen			3. Schutzbedingtes Verhalten
	4. Agonistisches Verh.: Kampf u. Verteidigung	3. Verteidigungsverhalten	4. Innerartliches Konkurrenzverhalten
	5. Et-epimeletisches V. Auslösen von Fürsorge		5. Bauverhalten
	6. Kontaktverhalten	4. Kommunikationsverh.	6. Biosozialverhalten
	7. Allelomimetisches V. Nachahmungsverh.	5. Sozialverhalten	7. Migrationsverhalten
2. Arterhaltung		6. Fortpflanzungsverhalten	8. Fortpflanzungsverhalten
2.1 Liebeswerbung	8. Sexualverhalten	7. Paarungsverhalten	
2.2 Brutpflege	9. Epimeletisches Verh.: Brutfürsorge	8. Brutfürsorge	
	10. Anderes Verhalten: Zucken, Strecken, Gähnen etc.		9. Spielverhalten

Tab. 300. Klassifikationen von Verhaltenstypen.

Schneider nimmt 1880 eine Zweiteilung der Umwelt in »attraktive« und »repulsive« oder auch »nützliche und schädliche Außendinge« vor[134]; S. Smith unterscheidet 1914 im Hinblick auf die Wirkungen auf den Organismus zwischen »positiver« und »negativer Regulation«[135].

Der Ethologe W. Craig trennt 1918 beide Tendenzen voneinander, indem er eine *Appetenz* als einen Erregungszustand bezeichnet, der vorliegt, solange ein Umweltreiz nicht vorhanden ist (z.B. Nahrungssuche, bis das Nahrungsobjekt gefunden ist), und eine *Aversion* (Vermeidung) bestimmt als ein Erregungszustand, der vorliegt, solange ein Reiz vorhanden ist (z.B. Flucht, solange der Anblick eines Räubers anhält).[136] Craigs Begriff der ›Appetenz‹ (»appetence«)[137] ist für die weitere Entwicklung der Ethologie von großer Bedeutung; er wird von K. Lorenz als »Appetenzverhalten« aufgenommen (↑Bedürfnis)[138].

Die Unterscheidung von Appetenzen und Aversionen (»appetites and aversions«) übernimmt auch E.C Tolman in seiner Einteilung der Instinkte (↑Instinkt: Tab. 129).[139] Während die Appetenzen den Organismus zum Aufsuchen eines bestimmten Gegenstandes treiben, veranlassen die Aversionen den Organismus zu einer Vermeidung. Oder, anders formuliert: Die Appetenzen bestehen in dem Bestreben, einen bestimmten physiologischen Gleichgewichtszustand durch die Initiation einer Verhaltensweise einzustellen; die Aversionen bestehen in dem Bestreben, einen bestimmten physiologischen Störungszustand durch die Initiation einer Verhaltensweise abzuwenden.[140] Beide sind sie also auf das physiologische Gleichgewicht des Organismus (seine Homöostase) bezogen. Wegen ihrer unterschiedlichen Referenz zum physiologischen Gleichgewicht des Organismus sowie der Reizsituation der Umwelt sind Appetenzen und Aversionen auch darin unterschieden, dass Appetenzen eine den physiologischen Rhythmen entsprechende zyklische Natur aufweisen, die Aversionen dagegen nur situativ je nach Veranlassung durch die Umwelt aktiviert werden. Für die Appetenzen gibt Tolman eine vorläufige Liste, die die physiologisch bestimmten Bedürfnisse nach Nahrung, Fortpflanzung, Exkretion, Kontakt, Ruhe und sensorischer wie motorischer Aktivität (z.B. sinnliche Erregung und Spiel) umfassen. Die Aversionen werden dagegen lediglich in Flucht- und Kampfbereitschaft gegliedert (»fright« und »pugnacity«).[141] Diese können erweitert als eine passive (bloß verteidigende) bzw. aktive (angreifende) Abwehr von Bedrohungen durch die Umwelt interpretiert werden (↑Schutz: Tab. 240). Auch ein Baum zeigt also z.B. ein aktives Aversionsverhalten, wenn er im Herbst seine Blätter abwirft. Von diesen, von Tolman zunächst nur für den Menschen formulierten Bedürfnisse stellen zumindest die ersten drei

1	Ausnutzung von Umweltressourcen
1.1	Informationsaufnahme, -leitung und -verarbeitung (Sinnesorgane, Wahrnehmung)
1.2	Energie- und Nährstoffaufnahme (Ernährung, Atmung)
1.2.1	Jagen: Ernährung von großer Nahrung mit Hilfe eigener Lokomotion
1.2.2	Lauern: Ernährung von großer Nahrung ohne eigene Lokomotion
1.2.3	Weiden: Ernährung von kleiner Nahrung mit Hilfe eigener Lokomotion
1.2.4	Filtrieren: Ernährung von kleiner Nahrung ohne eigene Lokomotion
1.3	Ausnutzung der Artgenossen (Sozialverhalten)
1.3.1	Direkte Ausnutzung der Artgenossen (genetische Ressource): Sexualität
1.3.2	Indirekte Ausnutzung der Artgenossen: Informationsvermittlung, Ernährung (z.B. Betteln), Schutz und Übung (Spielen) durch Mitglieder einer Gruppe
1.4	Ausnutzung der Umwelt als Entsorgungsdepot: Exkretion von Abfallstoffen
2	Schutz vor Umweltgefahren
2.1	Emanzipation (Kompensation, Verteidigungsverhalten): präventive Körperveränderung
2.1.1	Morphologische Verteidigung, z.B. Panzerungen, Bestachelungen
2.1.2	Physiologische Verteidigung, z.B. Thermoregulation, Ruhestadien (Dormanz), Ruhe- und Schlafverhalten, Laubabwurf
2.2	Devitation: präventive Umweltveränderung
2.2.1	Biotopumgestaltung, z.B. Bauverhalten, Horten von Nahrung
2.2.2.	Migration: Flucht aus dem Lebensraum, z.B. Vogelzug
2.3	Adaptation: situative Körperveränderung
2.3.1	Defensive Körperveränderung, z.B. Farbwechsel, Schutzstarre, Einrollen
2.3.2	Aggressive Körperveränderung: Bewegungsverteidigung, z.B. Schlagen mit den Extremitäten, Stechen mit dem Wehrstachel, Körperpflege, Territorialverhalten
2.4	Kommutation: situative Umweltveränderung
2.4.1	Lokomotorische Umweltveränderung: Flucht innerhalb des Lebensraums
2.4.2	Manipulative Umweltveränderung, z.B. Bedecken des Körpers mit Sand oder Laub
3	Erprobungs-, Orientierungs- und Erkundungsverhalten (Spiel, Neugier, Exploration)
4	Fortpflanzungsverhalten
4.1	Auf die abiotische Umwelt bezogenes Fortpflanzungsverhalten, z.B. Wanderung zum Fortpflanzungshabitat, Nestbau
4.2	Fortpflanzungsrelevantes Verhalten zwischen ausgewachsenen Organismen (der gleichen Generation), z.B. mutualistisches Verhalten in der Fortpflanzung (Komplementärbeziehung der Sexualität, Systeme der Verwandtenfürsorge)
4.3	Brutpflege (Protektionsbeziehung zu den Nachkommen), z.B. Ernährung und Verteidigung der Brut

Tab. 301. Vorschlag zur Klassifikation von Verhaltenstypen.

der Appetenzen und die beiden Aversionen die essenziellen Grundbeziehungen eines Organismus zu seiner Umwelt dar. Kein Organismus, der diese Beziehungen zu seiner Umwelt nicht hätte.

Kriterien der Klassifikation

Das methodische Problem bei der Erstellung von Listen oder anderen Klassifikationen von Verhaltenstypen liegt in der Bestimmung eines einheitlichen Kriteriums der Unterscheidung, über das gleichrangige Bewegungsabläufe zusammengefasst werden können. Für das Konzept des ↑Instinktes sind die Klassifikationen ins Groteske gezogen worden, indem Listen von über 10.000 Instinkten erstellt wurden. Jedem mehr oder weniger stereotypen Bewegungsablauf wurde ein Trieb zugeordnet. So kennt Schneider 1880 einen »Trieb zum Ködern bei Wahrnehmung der Beute«[142] oder einen »Trieb zur Vorsicht beim Verlassen des sicheren Verstecks«[143].

Seit den 1950er Jahren werden die möglichen Kriterien für eine Klassifikation des Verhaltens explizit ausgeführt und diskutiert. So unterscheidet R. Hinde 1959 zunächst eine Beschreibung des Verhaltens nach räumlich-physikalischen Eigenschaften (»Physical description«: »the strength, degree, and pattern of muscular contraction«; z.B. ›Laufen‹) und nach seinen Konsequenzen (»Description by consequence«; z.B. ›Annäherung‹) und differenziert daneben drei Arten der Klassifikation: nach der proximaten Ursache (z.B. Kontraktion des Beinmuskels), nach der phylogenetischen Geschichte (z.B. eine für eine Verwandtschaftsgruppe typische und auf einen gemein-

Xenophon (4. Jh. v. Chr.)	*Schneider* (1880)	*Pribram* (1971)	*Immelmann* (1976)	*Kappeler* (2006)
Begierde nach Leben	Nahrungserwerb	feeding	Nahrungsaufnahme	Ressourcenzugang
Furcht vor dem Tod	Schutzbewegungen	flight	Flucht	Räubervermeidung
Trieb nach Nachkommenschaft	Liebeswerbung	fucking	Fortpflanzung	Fortpflanzung
Trieb zur Aufzucht der Jungen	Brutpflege	fight	Angriff	Jungenaufzucht

Tab. 302. Vierteilungen als oberste Gliederung von Verhaltenstypen.

samen Ursprung zurückgehende Laufbewegung) oder nach der Funktion (z.B. Nahrungsaufnahme).[144] Daneben werden andere Einteilungen vorgeschlagen, etwa eine Kategorisierung nach den Kriterien von *Form*, *Funktion* und *Verursachung*, die jeweils zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen führen.[145]

Eine Klassifikation nach Formen würde zu einer reinen *Verhaltensmorphologie* (Ethomorphologie) führen. Von einer solchen »Morphologie der Verhaltensformen« spricht H. Weber bereits 1954.[146] Enthalten wäre in dieser Teilwissenschaft eine bloße Beschreibung der Formen von Verhaltensweisen, etwa der (arttypischen) Form eines Ernährungsverhaltens, einer Fluchtreaktion oder einer Balzbewegung. Eine derartige Verhaltensmorphologie könnte aber so wenig Eigenständigkeit beanspruchen wie die an statischen Verhältnissen orientierte anatomische Körpermorphologie (↑Morphologie).

Verbreitet ist auch eine Einteilung der Verhaltenstypen nach der Quelle und Art ihrer Aneignung. Unterschieden werden hier meist drei Typen: (1) Verhaltensweisen, die einem Organismus seit seiner Geburt mitgegeben sind, die also »angeboren« sind (Reflexe und Instinktverhalten), (2) Verhaltensweisen, die ein Organismus im Laufe seines Lebens erworben oder angeeignet hat (gelerntes Verhalten und Gewohnheiten) und (3) Verhaltensweisen, die ein Organismus in neuartigen Situationen zeigt, die funktional sind und auf einem mentalen Durchspielen von Verhaltensoptionen beruhen (einsichtiges Verhalten; ↑Instinkt) (vgl. Abb. 559).

Von den meisten Ethologen wird ein pluralistischer Ansatz zur Klassifikation des Verhaltens bevorzugt: Statt der einen verbindlichen theoretischen Grundlage zur Klassifikation wird dafür plädiert, je nach Fragestellung und Kontext unterschiedliche Kriterien der Differenzierung und systematischen Ordnung anzuwenden.[147]

Lehrbuchdarstellungen und die »four F's«

Von einigen Ethologen der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wird zwar auf die Bedeutung einer Klassifikation von Verhaltenstypen hingewiesen (Hinde 1982: »just as Biology depends on the work of taxonomists and systematists, so does ethology depend on a taxonomy and systematics of behaviour«[148]). Es finden sich allerdings kaum systematische Darstellungen. Die Klassifikationen der Verhaltensweisen, wie sie etwa J.P. Scott (1950) ausgehend vom Verhalten von Hunden und Wölfen (vgl. Tab. 300) oder R.R. Delgado und J.M.R. Delgado (1962)[149] geben, gehen über die klassischen Vorschläge kaum hinaus. In den verbreiteten Lehrbüchern der Ethologie, z.B. J. Alcocks ›Animal Behavior‹ (1975/2006), ergibt sich allenfalls implizit aus der Gliederung der Kapitel eine funktionale Ordnung des Verhaltens (vgl. Tab. 300).[150]

Einigkeit besteht unter vielen Ethologen in der Meinung, dass es *wenige* oberste Ordnungsbegriffe sind, die das Verhalten funktional gliedern. Seit der Antike sind es nicht selten vier Kategorien, die die obersten Typen bilden. Diese vier Kategorien werden verstanden als »die zweckmäßigen Einrichtungen einer Macht […], welche planmäßig die Exis-

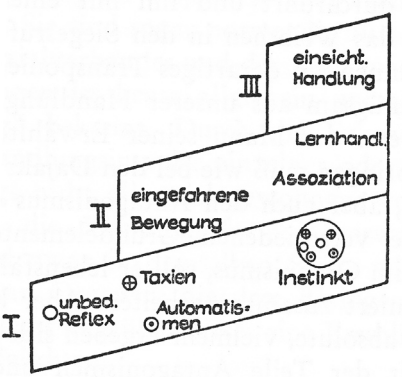


Abb. 559. »Schichtenaufbau des Handelns«: »I Schicht der angeborenen Handlungen. II Schicht der Gewöhnungs- und Lernhandlungen. III Schicht der einsichtigen Handlung«. »Die erste Schicht kommt allen Tieren zu, ganz eng ist die dritte« (aus Remane, A. (1981). Die biologischen Grundlagen des Handelns. In: Lenk, H. (Hg.). Handlungstheorien – interdisziplinär, Bd. III, 1. Verhaltenswissenschaftliche und psychologische Handlungstheorien, 13-56: 16).

tenz von Lebewesen ermöglichte« (Xenophon 4. Jh. v. Chr.), »vier Grundprincipien«, auf die sich »alle die mannigfachen Aeußerungen des thierischen und menschlichen Willens zurückführen« lassen (Schneider 1880), »die vier F's« (Pribram 1971), die »vier großen Triebe« (Immelmann 1976) oder die »vier Probleme«, »die jedes Individuum erfolgreich lösen muss, um seine Gesamtfitness zu maximieren« (Kappeler 2006) (vgl. Tab. 302).[151]

Klassifikationen des Verhaltens auf den hierarchischen Ebenen unterhalb dieser vier höchsten Kategorien werden sinnvollerweise für jede Art spezifiziert. Bereits Mitte des 19. Jahrhunderts entsteht die Forderung nach der vollständigen Erfassung des Verhaltensinventars einer Tierart[152] – des ***Ethogramms*** (engl. »ethogram«), wie es später heißt (Makkink 1936: »exhaustive description of the habits«[153]) (im 18. Jahrhundert fordert Le Roy bereits Ähnliches[154])

Physiologisch bedingtes Verhalten – und Spielen

Nicht zur Ethologie im engeren Sinne zu rechnen, d.h. nicht eigentlich Verhaltensweisen, sind solche Bewegungen eines Organismus, die nicht auf sein Verhältnis zur Umwelt zu beziehen sind, sondern im Wesentlichen auf seinen Körper selbst zurückwirken. Dazu gehören die Aktivitäten des Ruhens, Schlafens Rekelns und Gähnens – und auch das Spielen.

Ruhen und Schlafen sind allerdings sicher nicht nur physiologisch bedingt, sondern können auch als Schutzverhalten interpretiert werden und weisen insofern einen direkten Umweltbezug auf. Insbesondere das Schlafen wird als eine Anpassung an den Tag-Nacht-Wechsel gedeutet. Weil Tag und Nacht sich so erheblich voneinander unterscheiden, dass Organismen nicht an beide Verhältnisse gleichzeitig optimal angepasst sein können, sind v.a. die höher organisierten Organismen meist nur in einem der beiden Umweltzustände aktiv. Der Schlaf als Autoanästhesie stellt dabei sicher, dass die Organismen in ihrem inaktiven Zustand in minimalem Maß die Aufmerksamkeit von Räubern erregen (↑Schlaf).[155]

Das ↑Spielen der hochentwickelten Wirbeltiere (z.B. der Rabenvögel, Raubtiere und Primaten) steht definitionsgemäß außerhalb der direkten funktionalen Erfordernisse im Leben dieser Organismen. Ihm wird daher eine »Eigenfunktion« und ein »Selbstzweck« zugeschrieben (Tembrock 1982).[156] Trotz seines Selbstzweckcharakters entzieht sich das Spielen der Tiere aber nicht einer funktionalen Zuordnung im Rahmen der Biologie. Primärer funktionaler Bezugspunkt des Spielens ist allerdings häufig nicht die Organismus-Umwelt-Relation, sondern der Organismus selbst. Denn das Spielen kann verstanden werden als eine Einübung in die Koordination und Integration von komplexen Bewegungsabläufen.[157] Durch diesen Rückbezug auf den Organismus selbst gehört das Spielen aber – ähnlich wie das Ruhen, Schlafen, Gähnen und Rekeln – nicht zum Verhalten des Organismus im engeren Sinne. Funktional betrifft es eben nicht den Umweltbezug, sondern den Selbstbezug des Organismus, die Rückwirkung der Bewegungen auf den Organismus selbst. Allerdings ist das Spielen oft mit Verhalten verbunden, insbesondere gibt es eine häufig enge Verknüpfung zwischen Spielen und Erkundungsverhalten (Exploration). Im spielerischen Umgang mit Objekten seiner Umwelt orientiert sich der Organismus über die Eigenarten dieser Objekte (und seiner Artgenossen).

Form-Funktions-Kreuzklassifikationen

Ebenso wie bei der Klassifikation physiologischer Prozesse liegt auch bei der Kategorisierung von Verhalten nicht immer eine eindeutige Entsprechung von Form- und Funktionseinheit vor: Manche Gestalteinheiten des Verhaltens dienen gleichzeitig mehreren Funktionen (analog zu multifunktionalen Organen wie der Leber), und manche ethologischen Funktionen können von verschiedenen Formeinheiten wahrgenommen werden (analog zu funktional äquivalenten physiologischen Prozessen). Beide Phänomene sind weit verbreitet: Die gemeinsame Jagd eines Wolfsrudels sichert z.B. nicht nur die Ernährung der Tiere, sondern stärkt auch den sozialen Zusammenhalt der Gruppe; ein Hase kann sich ebenso durch Schutzstarre wie durch Flucht vor einem Räuber schützen.

Insbesondere bei sozial lebenden Organismen spielen viele auf die Primärbedürfnisse (Schutz und Ernährung) gerichteten Verhaltensweisen auch für die Stabilität der sozialen Organisation eine Rolle. In Bezug auf den Menschen spricht A. Gehlen von einer »Umkehr der Antriebsrichtung«[158], wenn Verhaltensweisen wie Essen, Trinken und sexueller Verkehr nicht mehr als eigentliche Funktionen des Verhaltens anzusehen sind, sondern als Mittel für andere Zwecke dienen, etwa der reinen Geselligkeit, oder als symbolische Akte fungieren, die eine beliebige Bedeutung haben können.

Lorenz' Kritik an der Kategorisierung von Verhalten

Die Begründer der Ethologie stehen dem Projekt einer speziesübergreifenden funktionalen Klassifikation von Verhaltenstypen grundsätzlich skeptisch gegenüber. Vor allem K. Lorenz besteht auf einer nur für eine jeweilige Situation gültigen Identifikation eines Verhaltens oder Instinktes. Er geht daher auch

nicht von nur wenigen Instinkten aus, die Ordnung in das Verhaltensgeschehen bringen könnten, sondern vielmehr von einer Vielzahl von »Instinkthandlungen«.[159] Diese behandelt er 1937 als »autonome« Einheiten[160], die in keinem Verhältnis der Über- und Unterordnung zueinander stehen, sondern atomistisch einander nebengeordnet werden. Schon die Zusammenfassung von Instinkthandlungen zu einer Kategorie als ›Elternfürsorge‹ oder »Nahrungsaufnahme« erscheint ihm ungerechtfertigt, denn »[f]ür die *Einzahl* dieses Ausdruckes [...] fehlt uns jede Anwendungsmöglichkeit«[161]. Den einzigen funktionalen Zusammenhalt von Verhaltensweisen sieht Lorenz in dem evolutionär gewordenen Komplex des Organismus einer Art. Es ist daher seine Auffassung, »daß eine große Zahl autonomer Einzelreaktionen nur dadurch zu einer funktionellen Einheit werden, daß der phylogenetisch ›gewordene‹ Bau- und Funktionsplan der Species sie zu einer solchen zusammenfaßt«.[162] Als Beispiel dieser Unabhängigkeit von Instinkthandlungen, die im Hinblick auf ihre biologische Funktion doch eine Einheit bilden, führt Lorenz die Bewegungen des »Grasrupfens« und des »Gründelns« von Graugänsen an. Diese erfolgten nämlich nicht bloß dann, wenn eine Graugans hungrig sei, sondern laufe genauso autonom und unabhängig von biologischen Bedürfnissen ab, wie die »Lust zum Jagen« von Raubtieren unabhängig von der Ernährung ablaufe und der Verzehr von Beeren durch seine fünfjährige Tochter in einem »Blaubeerenschlag« nur erfolge, weil sie »des Pflückens halber aß«.[163] Die Beispiele sollen belegen, dass sich eine klare Unterordnung der Instinkthandlungen des Nahrungserwerbs unter die der Nahrungsaufnahme nicht vornehmen lassen. Manchmal sei die biologische Hierarchie eben umgekehrt.

Lorenz verfolgt also das bemerkenswerte Programm einer Kategorisierung von Verhaltensweisen allein aufgrund struktureller Merkmale (analog zur morphologischen Klassifikation homologer Körperteile). Er bindet seinen Verhaltensbegriff damit an die Konstanz eines Bewegungsablaufs, nicht an seine funktionalen Bezüge. Lorenz gelangt damit zwar zu einer strukturalistischen Inventarisierung von Verhaltenseinheiten (»Verhaltensweisen«), die er als homologe Merkmale verstehen und zur Erstellung phylogenetischer Stammbäume verwenden kann (↑Ethologie: Abb. 122) – eine funktionale Einbettung und hierarchische Ordnung kann er damit aber nicht erreichen. Zumindest implizit bedient sich auch Lorenz selbstverständlich einer funktionalen Begrifflichkeit zur Beschreibung von Verhaltenseinheiten.

Reflex

Das Wort ist abgeleitet von lat. ›reflectere‹ »zurückbeugen, zurückwenden« und wird in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts zu einem biologischen Fachterminus. Die physiologische Bedeutung bildet sich ausgehend von der Verwendung des Begriffs in der Optik im Sinne der Spiegelung von Lichtstrahlen. Im 17. Jahrhundert verwenden R. Descartes[164] und T. Willis[165] das Verb ›reflektieren‹ im neurophysiologischen Kontext. Es hat hier aber noch eine weite Bedeutung und nicht die spezifisch neurophysiologisch-ethologische, die es seit dem frühen 19. Jahrhundert gewinnt.

Descartes' Sinnesphysiologie

Die Grundzüge einer Reflextheorie finden sich in der Sinnesphysiologie Descartes. Descartes unterscheidet sensible und motorische Nerven, die im zentralen Nervensystem miteinander in Verbindung stehen. Eine sinnliche Erregung eines Nervs führt in der Darstellung Descartes' zu einer Öffnung seines Kanals, so dass die Erregungsleitung (in Form der »Lebensgeister«) beschleunigt wird.[166] Die Leitung der Erregung auf den afferenten und efferenten Bahnen folgt in Descartes' Modell einem unterschiedlichen Mechanismus: Die Leitung auf den sensorischen Bahnen zum Nervenzentrum stellt sich Descartes – nach dem Vorbild des Klingelns an einer Turmglocke – als ein Ziehen an den Nerven vor; die umgekehrte Richtung der motorischen Reaktion vom Nervenzentrum zum motorischen Organ erfolgt dagegen – dem Muster eines Flusses folgend – durch ein Strömen der Nervengeister in den Nerven.[167] Mit oder ohne Vermittlung der Seele erfolgt in dem zentralen Nervensystem eine Zurückwendung der Erregung auf die motorischen Nerven, die die Reaktion eines Muskels bewirken. An einer Stelle spricht Descartes von ›reflektierten Lebensgeistern‹ (»esprits reflechis«).[168]

Bei Descartes sind die Reflexe also noch nicht auf die unwillkürlichen Bewegungen eingegrenzt. Es ist der ganze Organismus, der an der Bewegung beteiligt ist. Eine isolierte Betrachtung einer Bewegung, unabhängig vom Rest des Organismus wird erst im Rahmen der Irritabilitätsphysiologie vollzogen, wie sie in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts u.a. F. Glisson konzipiert (↑Selbstbewegung).

Willis: vom Wort zum Terminus?

Der erste, der bemerkt, dass nicht alle Reflexionspunkte der Reflexbewegung (»motus reflexus«) im Gehirn liegen müssen, ist offenbar T. Willis, eine Generation nach Descartes. Er betrachtet 1681 die Ganglien des Rückenmarks als kleine Gehirne, die

analog zum großen Gehirn wirken können.[169] Im Gegensatz zu den Vorstellungen Descartes' nimmt Willis an, dass die Erregungsleitung auf den afferenten und efferenten Bahnen grundsätzlich dem gleichen Mechanismus folgt. Der Reflex wird dabei nach dem Modell einer Lichtreflexion oder eines Echos konzipiert und über die Metaphorik von Feuergeräten und Kanonen erläutert (»pulvis pyrius«; »pulvis tormentarius«).[170] Willis verwendet in diesem Zusammenhang die Wörter ›Reflexion‹, ›reflektieren‹ und ›Reflexbewegung‹ (»motus utriusque generis est reflexus«[171]), so dass diese Ausdrücke nach der Interpretation G. Canguilhems bei ihm – im Gegensatz zu der nur sehr vereinzelten Verwendung bei Descartes – terminologischen Status erlangen, oder, wie es Canguilhem 1955 formuliert: »Wir haben es hier nicht, wie zweifellos bei Descartes, mit einem flüchtigen Bild oder einem Gelegenheitswort zu tun, sondern mit einem ausgearbeiteten, festgefügten und bis zu dem Punkte ausdrücklichen Begriff, daß er keineswegs nur einem einzigen Ausdruck zugehört, sondern die intellektuelle Invariante einer erstaunlichen Vielfalt von Ausdrücken und Metaphern bildet«.[172]

Kritisch kann gegen diese Interpretation aber eingewandt werden, dass Willis tatsächlich nur an der einen, von Canguilhem zitierten Stelle den Ausdruck ›Reflexbewegung‹ verwendet und dieser außerdem nicht den Rückfluss der Nervengeister bezeichnet, sondern vielmehr einen bestimmten Bewegungstyp, nämlich eine solche Bewegung, die durch einen vorhergehenden Sinneseindruck ausgelöst ist (»silicet a sensione praevia«). Zwar gebraucht Willis die Ausdrücke ›reflexio‹ und ›reflectere‹ durchaus für das Zurückfließen der Nervengeister, allerdings in dem allgemeinen Sinn eines Rückflusses in das Gehirn, auch bei solchen Bewegungen, die nicht als die späteren Reflexe gelten. Willis' Wortverwendungen deshalb als eine Vorwegnahme der erst später entwickelten Reflextheorie zu deuten, erscheint somit zumindest teilweise als eine von der späteren Theorieentwicklung geleitete Projektion zurück auf Willis' physiologische Auffassung.[173]

Die Herausbildung des Reflexbegriffs bei Willis steht im Zusammenhang mit der Entwicklung eines dezentrierten Bildes des ↑Organismus: Statt einer zentralen lenkenden Kraft werden im Gehirn funktional differenzierte Zentren unterschieden. In dieser neuen Konzeption liegt nach Canguilhem ein erster Schritt zu einer »Verneinung des zerebralen Privilegs im Bereich der Sensomotorik«[174]: »Die kopernikanische Revolution in der Physiologie der Bewegung ist die Dissoziation der Begrifflichkeiten von Gehirn und sensomotorischem Zentrum, die Entdeckung exzentrischer Zentren, die Herausbildung des Reflexbegriffs«.[175] Die Lösung von den mechanistischen Modellen bei Descartes ist bei Willis mit einer vitalistischen Grundeinstellung verbunden. Ausgerechnet einer der Grundbegriffe der mechanistischen Physiologie hat seine historischen Wurzeln also in vitalistischen Vorstellungen – darin kann man mit Canguilhem eine besondere Ironie der Wissenschaftsgeschichte der Biologie sehen.[176]

Die Unabhängigkeit vieler motorischer Prozesse vom Gehirn ist durch eine alte Beobachtung belegt: die Fortbewegung von Tieren, denen der Kopf oder zumindest das Gehirn entfernt wurde.[177] R. Whytt schließt daraus Mitte des 18. Jahrhunderts, dass es eine Verbindung von sensorischen und motorischen Nerven geben muss, die im Rückenmark liegt und für die Koordination der Bewegungen verantwortlich ist.[178] Ähnliche Schlüsse auf das Rückenmark als ein Reflexzentrum der Nerven ziehen J.A. Unzer und später G. Prochaska. Unzer ist 1771 der Auffassung, der innere Eindruck stamme von einem reflektierten externen Eindruck und spricht von »aufleitenden« und »ableitenden« Nervenbahnen – das Wort ›Reflex‹ verwendet er allerdings nur in Zusammensetzungen (»Reflexionspunkte«[179]). Bei einem enthaupteten Frosch spricht er davon, dass »ein innerer sinnlicher Eindruck […] als ein auf seinem Wege reflektirter äußerer« entstehe.[180] Prochaska löst sich von der alten Redeweise von ›Lebensgeistern‹ (»spiritus animales«) und verwendet den Ausdruck *Nervenkraft* (»vis nervosa«), den zuvor auch schon A. von Haller gebraucht.[181] Prochaska beschreibt eine Reflexbewegung als eine »Reflexion« der sensorischen Nerven in die motorischen Nerven in einem Organ, das er den ›Gemeinsinn‹ nennt. Diese Reflexion könne mit und ohne Beteiligung des Bewusstseins erfolgen (»Cun itaque praecipua functio Sensorii communis consistat in reflexione impressionum sensoriarum in motorias, notandum est, quod ista reflexio vel anima inscia, vel vero anima conscia fiat«).[182]

19. Jh.: Reflexphysiologie

C.J.J. Legallois weist in den ersten Jahren des 19. Jahrhunderts nach, dass isolierte Wirbel der Wirbelsäule als selbständiges Reflexzentrum funktionieren.[183] C. Bell vermutet 1811, was F. Magendie einige Jahre später experimentell bestätigt: den konstanten und einsinnigen Verlauf der Reflex-Nervenbahnen im Rückenmark, bei denen die hinteren Rückenmarkswurzeln die sensiblen und die vorderen die motorischen Enden bilden.[184]

Als der eigentliche Begründer der modernen Theorie des Reflexes als einer autonomen, über das Rü-

ckenmark vermittelten Bewegung gilt M. Hall mit seinen Untersuchungen aus den 1830er Jahren.[185] 1833 beschreibt Hall verschiedene stereotype Bewegungen bei Tieren (darunter den Lidschlag, das Schlucken, Niesen und Erbrechen), die ohne Gehirn, nicht aber ohne Rückenmark ausgeführt werden, also über das Rückenmark vermittelt sind.[186] Hall bezeichnet sie als ›Reflexe‹[187], weil er der Auffassung ist, es erfolge bei ihnen im Rückenmark eine Reflexion der Erregungen der sensorischen Nerven hin zu den motorischen Nerven. Für die funktionale Einheit aus Rückenmark, sensorischen und motorischen Nerven prägt Hall den Ausdruck ***Reflexbogen*** (1833: »reflex arc«[188]; 1838: »The trifacial nerve, the medulla oblongata, the orbicular branch of the facial nerve, are the different parts of the reflex arc: or it may be expressed thus, – the excitor and motor nerves are two arcs, united by the medulla oblongata as their key-stone«[189]).[190] Für Hall sind die Reflexe unabhängig von Empfindungen und Ausdruck blinder mechanischer Gesetze. Ende der 1830er Jahre fasst J. Müller die Lehre von den Reflexen zu einer einheitlichen Theorie zusammen; zu den empirischen Daten fügt er aber kaum Neues hinzu.[191]

Im Laufe des 19. Jahrhunderts werden heftige, v.a. ideologisch motivierte Auseinandersetzungen um die Reflextheorie (und um die Priorität ihrer Entdeckung[192]) geführt. Die rein mechanistischen Theorien Magendies und Halls, die in einem Reflex eine deterministisch und gleichförmig ablaufende Bewegung sehen, dominieren in der ersten Hälfte des Jahrhunderts. Der Nachweis der Veränderbarkeit der Reflexe durch andere Nervenzentren stellt die rein mechanistischen Modelle aber später in Frage. Mit der Kritik am Mechanismus wird dabei auch auf ältere vitalistische Modelle zurückgegriffen. E. Pflüger geht 1853 so weit, in der gerichteten Bewegung der Reflexe einen Beleg für eine Seele und ein Bewusstsein des Rückenmarks zu sehen.[193]

Bei allen Unterschieden in der Interpretation und Einbettung in physiologische Rahmentheorien stellt sich der Reflexbegriff um 1850 als ein wissenschaftlich akzeptiertes Konzept dar, das auf einen als objektiv vorhandenen und real angesehenen Gegenstand verweist. Mit Canguilhem gesprochen: »Der Reflex hört auf, ein bloßer Begriff [»concept«] zu sein, um eine Wahrnehmung [»percept«] zu werden. Er existiert, weil er Gegenstände existieren läßt, die er verständlich macht. In bezug auf das Phänomen, dessen Erklärung er zu enthalten beansprucht, ist er nicht mehr nur phänomeno-logisch, sondern auch phänomeno-technisch«.[194] Durch seinen wissenschaftlichen Gebrauch reifiziert der Begriff demnach also in gewisser Weise den Gegenstand, den er bezeichnet.

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden integrative Modelle zum Wirkungsmechanismus von Reflexen entwickelt, die den erregenden oder hemmenden Einfluss höherer neuronaler Zentren auf einen einfachen Reflex mit einbeziehen. I.M. Sečenov führt in diesem Zusammenhang den Begriff der *Inhibition* 1863 in die Reflextheorie ein.[195] Eine umfassende Theorie der neuronalen Integration formuliert C.S. Sherrington 1906.[196]

Für die frühe Psychologie und vergleichende Tierpsychologie ist der Begriff des Reflexes von großer Bedeutung. W. Wundt versteht »Reflexbewegungen« 1874 als die einfachsten Triebäußerungen; sie würden sich ergeben als eine »Bewegung, die als unmittelbarer mechanischer Erfolg äusserer Reize auf einen empfindungsfähigen Organismus auftritt, und die in der centralen Verbindung bestimmter sensorischer und motorischer Fasern ihren physiologischen Grund hat«.[197]

In wissenschaftssoziologischen Erklärungen wird die weite Verbreitung des Reflexbegriffs im 19. Jahrhundert vor dem Hintergrund des besonderen kulturellen Umfeldes der industrialisierten Gesellschaft gedeutet, in dem es darum geht, auch die menschlichen Bewegungen möglichst schnell und einförmig zu gestalten und auf diese Weise »immer enger an das Funktionieren der Maschinen und den Ertrag der Unternehmen anzupassen« (Canguilhem 1955).[198]

Kritisch wendet sich J. Dewey am Ende des Jahrhunderts gegen die mit der Reflextheorie gegebene schematische Trennung von ›Reiz‹ und ›Reaktion‹: Weil ein Organismus in seine jeweilige Umwelt eingebettet ist, sei die Unterscheidung zwischen Wahrnehmung und Bewegung in der Gegenüberstellung von Reiz (»stimulus«) und Reaktion (»response«) unangemessen.[199] Reiz und Reaktion bilden nach Dewey Elemente eines einzigen physiologischen Prozesses, dessen Komponenten nicht gegeneinander isoliert werden könnten, sondern stets als funktionale Einheit vorliegen würden.

Auch von Seiten der empirischen Forschung gerät der Reflexbegriff seit Beginn des 20. Jahrhunderts in die Kritik.[200] Bezweifelt wird in diesem Zusammenhang, ob Reflexe als reale Einheiten des Nervensystems überhaupt existieren, ob ihnen also ein einheitlicher Mechanismus zugrunde liegt oder ob sie nicht vielmehr ein künstlich erzeugtes Phänomen von Laboruntersuchungen darstellen (dies die Ansicht von K. Goldstein 1934; s.u.). Hintergrund dieser Vorbehalte sind u.a. die experimentellen Befunde der Hem-

mung und Abschwächung von Reflexen und ihr nicht immer konstanter Verlauf.[201]

Reflexketten und Kettenreflexe

Die Verkettung von Reiz und Reaktion in einem einzelnen Reflex wird seit den 1830er Jahren im Englischen auch als *Reflexkette* bezeichnet (Little 1839 im Sinne von Halls »Reflexbogen«: »reflex chain«: »the cutaneous nervous filaments of the sole – the medulla spinalis – the motor nerves of the gastrocnemii muscles«[202]).

Die Annahme, dass auch komplexe Verhaltensweisen als Summierung mehrerer Reflexe entstehen können, führt zu der so genannten Hypothese des ***Kettenreflexes***.[203] J. Loeb, der diesen Ausdruck 1899 einführt, verbindet mit ihm weitreichende Ansprüche, insofern er zur Analyse komplexer Instinkte dienen soll: »Die complicirteren Instincte sind meistens nur Reihen von segmentalen Reflexen […], wobei die Einwirkung des einen Reflexes zugleich die Reizursache für die Entfesselung eines zweiten Reflexes wird«.[204] Als Beispiel eines Kettenreflexes führt Loeb die Nahrungsaufnahme eines Frosches an: Der optische Reiz der sich bewegenden Fliege löse den Schnappreflex aus, die anschließende Berührung der Mundschleimhaut durch die Fliege den Schluckreflex.

In seiner Beziehung auf ↑Instinkte erfährt der Reflexbegriff eine Ausweitung von einem Konzept, das ein klar definiertes und physiologisch präzise lokalisierbares Phänomen bezeichnet, zu einem Element einer allgemeinen Theorie des Verhaltens. Die sachlichen Ursprünge dieser Hypothese liegen in der seit dem 18. Jahrhundert erfolgenden Verbindung der mechanistischen Reflexphysiologie mit der mentalistisch orientierten Assoziationspsychologie. Ganze ↑Instinkte als Verkettung von einfachen Verhaltenselementen zu begreifen, ist ein Ansatz, den bereits D. Diderot im 18. Jahrhundert verfolgt: »L'instinct animal est un enchaînement nécessaire de mouvements conséquents à l'organisation et aux circonstances«.[205] Nach den durch M. Hall gelegten Grundlagen der Reflextheorie sind T. Laycock und B. Carpenter Mitte des 19. Jahrhunderts der Auffassung, dass nicht nur über das Rückenmark, sondern auch über das Gehirn Reflexe laufen können.[206] Dem von philosophischer Seite beschriebenen Modell der Assoziation von Gedanken folgend wird damit auch die Vorstellung der Verknüpfung von Reflexen möglich: Das Ergebnis einer Reflexhandlung wirkt als Auslöser einer anderen Handlung.

Als verknüpfendes Element zwischen zwei Reflexen wird das Vorhandensein eines *Muskelgefühls* oder *Muskelsinns* (Bain 1855: »muscle sense«[207]) vorgeschlagen. Den Ausdruck ›Muskelgefühl‹ führt E. Darwin 1794 in seiner ›Zoonomia‹ ein (»uses his muscular feelings to preserve his perpendicular attitude«[208]; dt. Übers. 1801: »Muskelgefühl«[209]; vgl. auch von Paula Gruithuisen 1810[210]; Hartmann 1820: »Das Gefühl der Schwere ist ein Muskelgefühl«[211]). Das Konzept eines Muskelsinns geht auf erste Überlegungen C. Bells zurück, der damit 1823 eine sensorische Verknüpfung von aufeinanderfolgenden Handlungen beschreibt.[212] A. Bain erklärt später auch komplexe Bewegungen wie das Gehen als Sukzession von Reflexen, die jeweils durch die vorhergehende Bewegung stimuliert werden.[213] Auf diese Weise werden komplexe Instinkte als Kette von Reflexen gedeutet. Das Konzept wird durch I.M. Sechenov und C.S. Sherrington weiter ausgebaut und auf alle Verhaltensweisen ausgeweitet, die auf diese Weise eine rein physiologisch-mechanistische Erklärung erhalten sollen.[214]

Diese begrifflichen Entwicklungen aufgreifend, beschreibt H. Spencer einen Instinkt 1855 allgemein als eine *zusammengesetzte Reflexhandlung* (»compound reflex action«); eine scharfe Abgrenzung von Instinkt und Reflex hält er für nicht möglich.[215] Eine zusammengesetzte Reflexhandlung bildet sich nach Spencer aus der Koordination vieler einzelner Stimuli zu einem handlungsauslösenden Gesamtstimulus und ermögliche auch die Einbeziehung individuell erworbener Erfahrungen.

Diese Sicht des Instinktes ist bis zum Ende des Jahrhunderts bestimmend. W. James ist 1890 der Auffassung, alle Instinkthandlungen würden dem generellen Muster eines Reflexes entsprechen, insofern sie durch Sinnesreize ausgelöst würden: »The actions we call instinctive all conform to the general reflex type; they are called forth by determinate sensory stimuli in contact with the animal's body, or at a distance in his environment«.[216] Noch 1920 heißt es bei H.E. Ziegler: »Die Instinkte sind mit den Reflexen zusammenzustellen. Sie unterscheiden sich von ihnen nur durch die größere Kompliziertheit, insbesondere dadurch, daß sie nicht nur eine Tätigkeit eines Organes, sondern Handlungen des ganzen Individuums bedingen«.[217] Schließlich führt I.P. Pawlow noch 1930 die komplexesten Verhaltenseinheiten auf Reflexe zurück, indem er Ausdrücke wie »Nahrungsreflex«, »Aggressionsreflex«, »Abwehrreflex«, »Spielreflex« oder »Elternreflex« bildet (s.o.; ↑Instinkt: Tab. 129).[218]

Der Behaviorismus und seine Kritik

Eine zentrale Stellung gewinnt die Reflextheorie in

dem Programm des Behaviorismus, alles Verhalten auf der Basis von konditionierten Reflexen zu beschreiben. Damit sollte jede Annahme einer mentalen Verursachung aus der physiologischen Forschung ausgeschlossen werden. Programmatisch formuliert J.B. Watson diese Überzeugung in einem Aufsatz aus dem Jahr 1913 (↑Ethologie).[219]

Ein grundsätzliches Problem der Reflextheorien zur Erklärung allen Verhaltens liegt in der postulierten engen Kopplung jeder Aktivität eines Organismus an vorausgehende Einflüsse der Umwelt. Denn es kann nicht jedes Verhalten als starre Antwort auf einen Außenreiz interpretiert werden. In nicht wenigen Situationen ist ein Organismus spontan aktiv, ohne dass nachweisbare Einflüsse der Umwelt als Auslöser gewirkt hätten. Experimentell kann gezeigt werden, dass ein Organismus selbst nach der Ausschaltung aller sensorischer Bahnen (»Deafferentation«) noch koordinierte Bewegungen (z.B. in der Lokomotion) durch eine endogene rhythmische Reizerzeugung vollführt.

Einflussreich sind in diesem Zusammenhang besonders die nervenphysiologischen Experimente E. von Holsts, die die spontane Aktivität im Zentralnervensystem selbst nachweisen (↑Wahrnehmung/Reiz).[220] So müssen z.B. nicht alle afferenten Nervenbahnen von einem Außenrezeptor ihre Erregung empfangen, sondern können auch von einem Effektororgan selbst einen Impuls erhalten, so dass sie in einer Rückkopplung auf das sensorische und motorische Zentrum zurückwirken, von dem der Effektor versorgt wird (***Reafferenzprinzip***).[221] Nicht nur äußere Reize, sondern auch interne Prozesse des Nervensystems sind also in der Lage, ein Verhalten auszulösen – in Experimenten, in denen alle äußeren Reizquellen ausgeschaltet werden, zeigen Versuchstiere trotzdem eine »initiale Aktivität« (Heisenberg 1983)[222]. Ein intern ausgelöstes Verhalten sprengt aber den engen Begriff eines Reflexes. Nicht jedes Verhalten kann also nach dem Reflexmodell erklärt werden. Neben neuronalen Ursachen wird später eine Vielzahl von allgemeinen und besonderen auslösenden Faktoren identifiziert, zu denen z.B. auch hormonelle Faktoren zählen (näher untersucht z.B. durch Hinde 1965)[223].

Historische Bedeutung und Definition

Von großer wissenschaftshistorischer Bedeutung war das Konzept des Reflexes, weil die mit ihm postulierte starre Reiz-Reaktions-Verknüpfung in Aussicht stellte, das anfangs der Psychologie zugerechnete Geschehen des Verhaltens als einen objektivierbaren Gegenstand mit experimentellen Methoden zu erforschen. Auf diese Weise konnte die lange Zeit mysteriöse spontane Aktivität eines Organismus, die insgesamt als Ausdruck seiner »Seele« interpretiert wurde, einer Erklärung zugeführt werden. Dabei ist der Reflexbegriff zunächst nichts anderes als die Anwendung eines kausalen Modells auf das Verhalten.

Im Kern stellt ein Reflex die elementare Einheit der starren Verknüpfung eines perzeptorischen Ereignisses mit einem motorischen Ereignis in der Begegnung eines Organismus mit seiner Umwelt dar. In der optischen Metaphorik des Reflexes ist also ausgedrückt, dass zwischen dem Organismus und seiner Umwelt eine besondere Relation der Entsprechung besteht, die in der Korrelation einzelner Umweltereignisse (»Reize«) mit organismischen Ereignissen (»Reaktionen«) besteht. Das Besondere der kausalen Verknüpfung, die im Reflexbegriff beschrieben ist, liegt in den Annahmen (1) einer starren Verknüpfung von Reiz und Reaktion, (2) einer Verortung des ursächlichen (auslösenden) Ereignisses allein in der Umwelt des Organismus und (3) einer Stereotypie in der Reaktion des Organismus. Reflexe stellen insofern also Anpassungen von Organismen an wiederkehrende Umweltereignisse dar.

Die Gruppe von Ethologen um W.H. Thorpe, die sich um 1950 um eine klare Terminologie in der biologischen Verhaltensforschung bemüht, definiert einen Reflex als eine angeborene, relativ einfache und stereotype Reaktion auf einen kurz zuvor erfolgenden Reiz, die unter Beteiligung des Zentralnervensystems erfolgt (»Reflex. = An innate relatively simple and stereotyped response involving the central nervous system and occurring very shortly after the stimulus which evokes it. It specifically involves a part only of the organism, though the whole may be affected, and is usually a response to localised sensory stimuli«).[224]

Kritisch wird auch im 20. Jahrhundert gegen das Konzept des Reflexes – besonders in seiner Ausweitung auf komplexe Verhaltensmuster – eingewandt, dass seine Postulate einer Starrheit der Verknüpfung von Reiz und Reaktion und Stereotypie der Reaktion in realen Situationen einfach nicht gegeben seien. K. Goldstein ist daher 1934 der Ansicht, der Reflex sei kein natürliches biologisches Phänomen, sondern das einer künstlichen Laborsituation. In ihnen spiegle sich nicht die biologische Wirklichkeit, sondern die Künstlichkeit des physiologischen Labors, weil Reflexe am besten »unter möglichst unnatürlicher Bedingung festgestellt« würden.[225]

Bedingter Reflex

Die Unterscheidung von unbedingtem und ***bedingtem Reflex*** führt der russische Physiologe I.P.

Pawlow 1903 ein.[226] Er unterscheidet bedingten und unbedingten Reflex anfangs danach, ob eine Berührung mit dem reaktionsauslösenden Objekt vorliegt oder nicht.[227] So beruht seine Gegenüberstellung von »physiologischen« und »psychischen Versuchen«[228] genau darauf, ob eine Kontaktwirkung oder eine Distanzwirkung eines Reizes vorliegt (letztere z.B. in der Auslösung des Speichelflusses beim Hund allein durch den *Anblick* von Fleisch). Erst später wird deutlich, dass das Bedingte im bedingten Reflex sich nicht auf die Distanzwirkung, sondern auf die im Lernen hergestellte Assoziation bezieht. Ein unbedingter Reflex kann nach dem späteren Verständnis also insofern auch »psychisch« sein, als er auf einer Distanzwirkung beruht (z.B. der Lidreflex). Die durch Lernen individuell erworbenen bedingten Reflexe bezeichnet Pawlow 1904 auch als »neue Reflexe«; er hält sie für »eine Funktion der höchsten Strukturen des Nervensystems der Tiere«.[229] Im Gegensatz zu den »alten, einfachen Reflexen« hätten sie einen nur »zeitweiligen Charakter«: »Sie bilden sich, wenn sie früher nicht vorhanden waren, und können für immer wieder verschwinden. Außerdem schwanken sie, wenn sie bestehen, oft in ihrer Stärke, nicht selten bis zum völligen Verschwinden«.[230] Die Bezeichnung ›Reflex‹ hält Pawlow für angemessen, weil diese Verhaltensweisen in einer »bestimmten Reaktion des Organismus […] auf einen bestimmten Reiz« bestehen.[231] Später stellt er einander gegenüber: auf der einen Seite den bei Geburt »fertigen«, »arteigenen« und daher »angeborenen Reflex« und auf der anderen Seite den »individuellen Reflex«, der »sich ständig, ununterbrochen im Laufe des individuellen Lebens« umbildet.[232]

In den bedingten Reflexen liegt nach Pawlow häufig eine Verbindung eines Verhaltens mit einem nicht regelmäßigen und oft entfernten (distanten) Umweltereignis vor, denn: »Mit Hilfe distanter und sogar zufälliger Merkmale von Objekten sucht sich das Tier die Nahrung, weicht es dem Feind aus usw.«.[233] Die bedingten Reflexe ermöglichen damit also eine Anpassung des Organismus an die spezifischen, zufälligen und variablen Eigenschaften seiner Umwelt. Diese flexible Anpassung stellt eine notwendige Voraussetzung für das Überleben eines Organismus in einer sich wandelnden Umwelt dar, wie Pawlow wiederholt betont: »Ein Tier muß derart auf die Erscheinungen der Außenwelt reagieren, um durch seine gesamten Antwortreaktionen seine Existenz zu sichern. […] Die Reflexe sind die Elemente dieser fortwährenden Anpassung dieser ununterbrochenen Gleichgewichtseinstellungen«.[234]

Handeln

Das Wort ›Handeln‹ (mhd. ›handeln‹, ahd. ›hantalōn‹) ist eine Ableitung von ›Hand‹ und bedeutet ursprünglich »mit den Händen tun«.

Eine sachliche Differenzierung zwischen Handeln und Verhalten bei Mensch und Tier kann bereits bei Aristoteles gefunden werden. Das echte Handeln schließt nach Aristoteles ein Überlegen, d.h. das Suchen eines geeigneten Mittels zur Erreichung eines Ziels und die Wahl zwischen verschiedenen Mitteln ein (↑Intelligenz). Diese Fähigkeiten spricht er (in seinen ethischen Schriften) den Tieren ab.[235] In seiner Ethik lehnt er es daher auch ab, auf das Verhalten der Tiere überhaupt den Begriff der *Handlung* (»πράττειν«) anzuwenden, denn es sei »speziell der Mensch […] Ursprung von bestimmten Handlungen, er allein unter den Lebewesen, insofern von keinem anderen gesagt werden könnte, es handle«[236]. Bei Tieren gibt es nach Aristoteles »den Gegensatz von Überlegung und Strebung nicht, sondern sie folgen der Strebung. Im Menschen aber ist beides, das heißt in einem bestimmten Alter, dem wir das Handeln wirklich zuerkennen. Wir sprechen ja nicht vom ›Handeln‹ beim Kinde, und auch nicht beim Tier, sondern erst dann wenn schon auf Grund von Überlegung gehandelt wird«.[237] Tugend und Minderwertigkeit einer Handlung, sowie korrespondierend dazu Lob und Tadel, kann es für Aristoteles nur in Bezug auf die Handlungen eines erwachsenen Menschen geben, denn nur dieser sei Urheber und Ursprung von Handlungen aufgrund von Überlegung und damit persönlicher Verantwortung, nur bei diesem vollziehe sich das Handeln »willentlich und gemäß der Entscheidung des einzelnen«.[238]

Instinkt- und Triebhandlung

Eine terminologische Unterscheidung zwischen Verhalten und Handeln etabliert sich jedoch erst spät und hat sich bis in die Gegenwart nicht durchgesetzt. Von den frühen Ethologen des 19. Jahrhunderts wird sie nicht gemacht; sie entwickelt sich erst allmählich und in Ansätzen in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts. Bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts bezeichnen die Ethologen ihren Gegenstand meist als die »Handlungen« der Tiere.

Der am weitesten verbreitete Terminus ist im Englischen seit den 1720er Jahren der Ausdruck ***Instinkthandlung*** (Balguy 1729: »It may […] deserve to be considered, whether some of those instinctive Actions which are commonly ascribed to his Creatures, may not more properly be ascribed to the Creator«[239]). Bis zur Jahrhundertmitte wird die Formulierung meist auf den Menschen bezogen

(Kames 1765: »Instinctive actions have a cause, *viz*. the impulse of the passion; but they cannot be said to have a motive, because they are not done with any view to consequences«[240]; ders. 1779: »an instinctive action, which is done blindly, without intention and without will«[241]). Seit den 1770er Jahren wird er aber insbesondere für das Verhalten der Tiere verwendet (Kames 1776: »Instinctive actions differ from those above mentioned, being attended with consciousness, though not with foresight: a duckling, even where hatched by a hen, goes instinctively into water: it knows where it is going; but knows not for what end«[242]). Mitte des 18. Jahrhunderts sind es neben dem Juristen und Philosophen H.H. Kames aber nur wenige englische Autoren, die den Ausdruck verwenden; erst in den 1780er Jahren erscheint er häufiger (Hunter 1786: »If a snail is immersed in water and kept there, certain voluntary and instinctive actions take place«[243]; Smellie 1788: »the instinctive actions of animals«[244]). Definiert wird eine Instinkthandlung von den englischen Autoren an der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert als ein zweckmäßiges Handeln, das nicht durch Erfahrung, Beobachtung oder Tradition geleitet ist (Bostock 1804: »I consider an instinctive action to be one which is attended with sensation, and directed to some useful purpose, but which has been derived neither from experience, observation, nor tradition«[245]).

Im Deutschen erscheint der zusammengezogene Ausdruck ›Instinkthandlungen‹ seit den 1830er Jahren (Autenrieth 1836: »Genauere Betrachtung der Instincthandlungen der Thiere zeigt aber bald, daß es wenigstens kein dem unsrigen gleichender Verstand seyn könnte, welcher sie in ihren, obschon augenscheinlich zweckmäßigen Handlungen leitete«[246]; Reichlin-Meldegg 1837 für das Wiederfinden der Nester durch Schwalben und das Wiederfinden der Futterplätze durch Bienen[247]). Seit den 1850er Jahren ist der Ausdruck fest etabliert.[248]

Für W. Wundt ist 1863 eine »Instincthandlung«, wie jede Handlung, eine zweckmäßige Bewegung; auch die Reflexe betrachtet er ausdrücklich als eine Form der Handlung.[249] Der spontane und stereotype Ablauf der Instinkthandlungen, der für die Ethologie des 20. Jahrhunderts von besonderer Bedeutung ist, wird bereits in der Tierpsychologie des 19. Jahrhunderts betont. E. von Hartmann schreibt 1890, es sei »den Instincthandlungen gerade das eigenthümlich, dass sie von einsam aufwachsenden Thieren gerade ebenso vollkommen vollzogen werden, als von solchen, die den Unterricht ihrer Eltern genossen haben, und dass das erste Mal vor jeder Erfahrung und Uebung gerade so gut gelingt, wie die späteren Male«.[250]

Weitgehend synonym zu ›Instinkthandlung‹ wird seit den 1840er Jahren der Ausdruck ***Triebhandlung*** verwendet (Langer 1842: »Handlungen auf Empfindungsvorstellungen beruhend, und auf bestimmte, wenn auch von dem Individuum nicht erkannte Theilzwecke des individuellen Lebens gerichtet, heissen Triebhandlungen, und das Movens also die Empfindungsvorstellung, der Trieb oder Instinct«[251]; Itzstein 1843: »Jede Handlung ist Folge einer Empfindungs- oder Begriffs-Vorstellung. Handlungen, die auf Empfindungs-Vorstellungen beruhen, heißen Trieb-Handlungen«[252]). Bis Ende der 1870er Jahre wird das Wort in erster Linie in der Psychologie des Menschen gebraucht[253], erst seit den frühen 1880er Jahren wird er auch auf Tiere übertragen (Wundt 1880)[254].

W. Wundt grenzt die Triebhandlungen von den Bewegungen ab, die auf einem bloßen Reflex beruhen. Die Triebhandlungen seien dadurch bestimmt, dass sie von Bewusstseinsvorgängen begleitet werden, dies schon bei den einfachsten Lebewesen, nämlich den »Zuständen eines unbestimmten Begehrens oder Widerstrebens«. Eine Triebhandlung bildet nach Wundt eine Willenshandlung, die »in einem den Willen eindeutig determinirenden Motiv ihren Ursprung hat«. Eine Unterform der Willenshandlungen stellen für Wundt die *willkürlichen Handlungen* dar, bei denen eine »Wahl zwischen verschiedenen Motiven stattfindet« und die ebenfalls bereits »bei den niedersten thierischen Wesen« angetroffen werden.[255]

Eine Abgrenzung von Trieb- und Instinkthandlungen schlägt G. Glogau 1880 vor: ›Triebhandlung‹ will er für eine Tätigkeit verwenden, die als Reaktion »direct auf physische Reize erfolgt«; bei einem »Instinct« schiebe sich dagegen »zwischen die physische Erregung und die Körperbewegung (vermöge der Erinnerung) eine kürzere oder längere Vorstellungskette«. Anders als im automatisch ablaufenden Trieb bilde in einer Instinkthandlung also die »psychische Thätigkeit« einen »Regulator der Functionen des Leibes«.[256]

Von den biologischen Ethologen im engeren Sinne werden die Ausdrücke ›Instinkt-‹ und ›Triebhandlung‹ seit den 1880er Jahren regelmäßig verwendet (Schneider 1882; Ziegler 1892: »instinctive Handlungen«[257]). Im Anschluss an O. Heinroths Begriff der »arteigenen Triebhandlung« erscheinen die Termini in den frühen 1930er Jahren auch bei K. Lorenz (1931: »Triebhandlungen«[258]; 1932: »Instinkthandlungen«[259]). Lorenz will dabei den unscharfen Begriff des Instinktes durch den spezifischeren der Instinkthandlung ersetzen.[260] Neben Lorenz bedienen sich in den 1930er Jahren auch andere Verhaltensforscher, etwa J.A. Bierens de Haan, dieses Ausdrucks.[261]

›Handlung‹ als Gegenbegriff zu ›Verhalten‹

Die Ablösung des alten Titels der Handlung durch den des Verhaltens vollzieht sich nach Einführung des Verhaltensbegriffs in die Ethologie durch Lloyd Morgan sowie unter dem Einfluss der Untersuchungen von Einzellern und anderen einfach gebauten Lebewesen, die Jennings zu Beginn des 20. Jahrhunderts anstellt und als ›Verhalten‹ (»behavior«) beschreibt.[262] Die Kennzeichnung als ›Verhalten‹ ermöglicht eine Analyse im Rahmen eines mechanistischen Paradigmas, das sich frei hält von psychologischen und intentionalistischen Bezügen. Als ›Verhalten‹ werden die Bewegungen der Tiere analog zu physikalischen Prozessen interpretiert und nicht mit naturwissenschaftlich problematischen Konzepten wie ›Wille‹, ›Zwecksetzung‹, ›Planung‹ oder ›Überlegung‹ in Verbindung gebracht. Gerade im Rahmen solcher Strömungen wie des Behaviorismus, die sich um eine strenge Methodologie bemühen, tritt der Begriff des Handelns daher in den Hintergrund; umgekehrt wird er beibehalten, wenn die konzeptionelle Nähe der Analyse des Tuns der Tiere und der Taten des Menschen betont werden soll.

Bis zum Ende des ersten Drittels des 20. Jahrhunderts wird eine terminologische Differenzierung zwischen ›Verhalten‹ und ›Handeln‹ nicht vorgenommen. Der Sache nach legt M. Weber die Grundlage für die spätere Unterscheidung, wenn er 1913 ›Handeln‹ als eine Kategorie der »verstehenden Soziologie« einführt und damit die Zuschreibung einer Absicht verbindet: »Handeln« ist für Weber ein »verständliches« und damit durch einen »›gehabten‹ oder ›gemeinten‹ (subjektiven) Sinn spezifiziertes Sichverhalten zu ›Objekten‹«.[263] ›Handeln‹ ist für Weber der emphatisch verwendete Ausdruck, der in Überschriften erscheint; er wird aber regelmäßig als »Verhalten« erläutert. Ob auch das »Verhalten von Tieren« »sinnhaft ›verständlich‹« (und damit ein Handeln) sein kann, stellt Weber lediglich als offene Frage in den Raum.[264]

Eine explizite Differenzierung zwischen ›Handeln‹ und ›Verhalten‹ findet sich in der ›Geschichtsphilosophie‹ E. Rothackers von 1934. Der Begriff des Verhaltens ist nach Rothacker gleichermaßen auf Mensch und Tier beziehbar und sei beim Tier durch »Bauplan, Funktionskreis und Trieb« bestimmt; beim Menschen stehe hinter seinem Verhalten dagegen »Haltung, Lebensstil und Würde des Soseins«.[265] Das menschliche Verhalten aufgrund von »Haltung« lässt sich nach Rothacker genauer als »Handlung und Tat« beschreiben, insofern es durch »Wahl und Entscheidung« von dem »bloß vitalen Verhalten« der Tiere unterschieden sei.[266] In diesem spezifischen Begriff des Handelns komme der »ausschlaggebende formale Charakter des Menschseins« zum Ausdruck, der sich in Phänomenen wie »Zurechnung, Reue, Gewissensbisse[n]«, kurz in »Verantwortung« zeige. An anderer Stelle bringt Rothacker die Gegenüberstellung durch die Formel »Mensch : Tier = Distanz : Drang« zum Ausdruck.[267]

Explizit ausgearbeitet wird die Unterscheidung zwischen ›Verhalten‹ und ›Handeln‹ im Rahmen der konstruktivistischen Wissenschaftstheorie. Für W. Kamlah, der sich 1973 um eine systematische Rekonstruktion anthropologischer Begriffe ausgehend von einer Analyse lebensweltlicher Erfahrungen bemüht, stellt ›Handeln‹ einen Spezialfall von ›Sich-Verhalten‹ dar.[268] Das Sich-Verhalten steht bei Kamlah in enger Verbindung zu den »Widerfahrnissen«, die sich etwa in lebensweltlichen Situationen wie »erschrecken, Angst, Erregung«, aber auch »husten, stolpern, lachen« äußern, in Situationen also, in denen der Organismus keine Überlegungen und Entscheidungen vollzieht.[269] Handlungen folgen nach Kamlah dagegen nicht einem Drang, Trieb oder Instinkt, sondern einem »Begehren«, das als bewusstes Ziel präsent ist.[270] P. Lorenzen und O. Schwemmer verstehen 1973 unter Verhalten« allein »gelernte Regungen«, d.h. Veränderungen an einem Lebewesen, die mit physikalischen Prädikaten nicht erfasst werden können (die also keine bloßen »Bewegungen« darstellen), sondern (1) auf der Basis von »Wirkungen der Handlungen« beschrieben werden, (2) eine »lebenserhaltende Wirkung« aufweisen und (3) im Verlaufe des Lebens eines Lebewesens angeeignet, d.h. erlernt sind (vgl. Tab. 295).[271] Reflexe und reine Instinktäußerungen ohne erlernte Komponente stellen demnach kein Verhalten dar.

Seit den frühen 1970er Jahren wird der Terminus ›Handeln‹ in der analytischen Handlungstheorie auf mit Bewusstsein und Absicht erfolgende Einstellungen zur Umwelt eingeschränkt. G.H. von Wright bezieht eine teleologische Erklärung auf Handlungen, die im Gegensatz zu Verhalten über ihre Intentionalität gekennzeichnet seien. Bei ihm heißt es 1971: »Das Explanandum einer teleologischen Erklärung ist eine Handlung, das einer kausalen Erklärung ein intentionalistisch nicht-interpretiertes Verhalten, d.h. eine Bewegung bzw. ein Zustand des Körpers«.[272] Im Gegensatz zum Verhalten setzt ein Handeln den analytischen Handlungstheoretikern zufolge bewusste und absichtliche Zielsetzungen voraus: »actions imply intentions« (Danto 1973)[273].

Wenn bei Tieren demnach kein Bewusstsein und keine Zielsetzung angenommen werden, dann verhalten sie sich und handeln nicht. In der Regel wird

darauf aufbauend eine Zuordnung getroffen, nach der die Beschreibung von Handlungen aufgrund ihrer intentionalen Struktur immer einen Spielraum an Deutungen und Zuschreibungen enthält (Lenk 1978: »Handlung als Interpretationskonstrukt«[274]), ein Verhalten wird dagegen als ein Prozess analysiert, der vollständig in kausalen (und funktionalen) Begriffen beschrieben und erklärt werden kann[275].

Kriterien der Unterscheidung

Die terminologische Unterscheidung von ›Verhalten‹ und ›Handeln‹ wird aber nicht von allen Forschern getragen.[276] Häufig werden weiterhin das intentionale Handeln des Menschen als ›Verhalten‹ und die Aktivitäten auch der Tiere ohne hochdifferenziertes Nervensystem als ›Handeln‹ bezeichnet. Daneben sind auch die Kriterien der Unterscheidung zwischen ›Verhalten‹ und ›Handeln‹ nicht einheitlich. Vielfach wird die These vertreten, nur ein Handeln sei zweckorientiert und könne daher, relativ zu den antizipierten Zwecken, gelingen oder scheitern. Sofern ein Verhalten aber als biologisches Geschehen konzipiert ist, stellt es ebenfalls eine zweckbezogene Kategorie dar, wie dies seit dem 18. Jahrhundert in Bezug auf das Verhalten der Tiere auch betont wird (häufig aber noch unter dem Titel ›Instinkthandlung‹; s.o.).

Das Vorliegen oder Fehlen einer Zweckorientierung taugt also wenig zur Unterscheidung von ›Verhalten‹ und ›Handeln‹: Das Jagdverhalten eines Geparden oder einer Spinne wird nicht dadurch zum Handeln, dass es auf ein Ziel gerichtet ist und scheitern kann. Es stellt sogar gerade ein wesentliches Kennzeichen von Verhalten im Allgemeinen dar, dass es scheitern kann. Der Grund hierfür liegt in der funktionalen Bestimmung von Verhalten und der immanenten Verknüpfung der Möglichkeit des Scheiterns mit der funktionalen Bestimmung (im Gegensatz zur kausalen). Weil ›Verhalten‹ als biologischer Gegenstand funktional bestimmt ist und jeder funktional beurteilte Prozess im Gegensatz zu einem bloß kausal bestimmten scheitern kann, kann auch das Verhalten von Organismen immer scheitern. Das Scheitern-Können kann also als Merkmal der Unterscheidung der biologischen Teleologie von der physikalischen Naturgesetzlichkeit dienen, nicht aber zur Unterscheidung von Verhalten und Handeln.[277]

D. Hartmann schlägt 1998 ein Kriterium zur Differenzierung vor, dem zufolge ein Handeln im Gegensatz zum Verhalten »unterlassen« werden könne.[278] In der juristischen Praxis ist dieses Kriterium zwar gut etabliert, insofern für die Beurteilung eines Straftatbestandes die Zurechnungsfähigkeit zum Tatzeitpunkt eine relevante Größe darstellt. Es ist aber zumindest unklar, was damit genau gemeint ist. Als zurechenbar könnte eine Aktivität gelten, wenn sie das Ergebnis einer begründeten subjektiven Entscheidung darstellt, wenn sie also aus einer Gegenüberstellung mit Alternativen und aus Überlegungen und Abwägungen folgt. Für ein Verhalten, im Extremfall einen automatischen Reflex, gilt dies nicht, weil er sich nach reiner Naturkausalität vollzieht und insofern, mit Hartmann gesprochen, »nicht unterlassen, sondern nur verhindert werden« kann (wie der Kniesehnenreflex)[279]. Hartmann erläutert die Verhaltensweisen, die er in die beiden Typen der *Reflexe* und des *Instinktverhaltens* gliedert[280], als »Regungen, welche im Rahmen der Biologie […] sowie der naturwissenschaftlichen Psychologie […] vollständig beschreib- und erklärbar sind«.[281] Für Handlungen gelte dies nicht.

In eine ähnliche Richtung weist P. Janich 2010, wenn er die Differenzierung zwischen Handeln und Verhalten für die Mensch-Tier-Unterscheidung heranzieht. Unter einer Handlung versteht Janich »das, was dem Akteur von anderen Menschen als Verdienst oder Schuld zugerechnet, terminologisch ›zugeschrieben‹ wird«.[282] Handlungen sind demnach stets in eine Gemeinschaft von kommunizierenden Subjekten eingebunden, und der Handlungsbegriff ist normativ aufgeladen, weil der Handelnde für seine Handlung zur Verantwortung gezogen werden kann, ihm also eine Freiwilligkeit und Entscheidung über seine Handlungen zugeschrieben wird.

Darauf aufbauend ließe sich eine präzise Unterscheidung von ›Verhalten‹ und ›Handeln‹ ausgehend von methodischen Erwägungen erarbeiten, die beide Phänomene unterschiedlichen wissenschaftlichen Ansätzen zuordnet: das Verhalten der Biologie und das Handeln der (nicht-naturwissenschaftlichen) Psychologie. Verhalten könnte demnach ebenso wie physiologische Prozesse vollständig in objektiver Beschreibung und Erklärung erschlossen werden; für die Erforschung des Handelns wäre dagegen die Methode der Exploration im Gespräch eine entscheidende Grundlage, weil sie Aufschluss über die Gedanken- und Erwägungsvorgänge geben kann. Wahrscheinlich ist aber, dass mit den Fortschritten der objektiven Darstellung der neuronalen Korrelate subjektiver Vorgänge der Unterschied hinsichtlich der Erschließung der Gegenstände verschwindet. Auch die Erwägungsvorgänge als Motivationshintergrund des Handelns ließen sich dann vollständig naturwissenschaftlich erkennen. Es bliebe in dieser Perspektive nur ein gradueller Unterschied, nach dem Verhalten auf relativ einfachen kausalen Motivations- und Konfliktlösungsprozessen beruht, Handeln dagegen

auf komplexen Prozeduren, die sich in einem neuronalen System vollziehen, das durch intersubjektive sprachliche Einflüsse und kulturelle Normen geprägt wurde und das die Basis für explizite (»bewusste«) Repräsentationen und Inferenzen von mentalen Gehalten (Urteilen) liefert (↑Bewusstsein). Festmachen lässt sich der Unterschied zwischen Verhalten und Handeln daher am besten an der sowohl individuell-persönlichen als auch kommunikativ-diskursiven Zugänglichkeit des Handelns für Gründe, Argumente und rationale Abwägungsprozesse, die dem Verhalten fehlt.

Nachweise

1 Celsus, Artes I, 19; I, 48.
2 Vgl. z.B. Aristoteles, Hist. anim. 487a12; 615a18.
3 Petsche, G.I. (1795). Predigten zur Belehrung und Beruhigung für Leidende, Bd. 3: 162; vgl. Wunderlich, C.A. (1854). Handbuch der Pathologie und Therapie, Bd. 2, Abth. 2: 1464.
4 Schaxel, J. (1919). Über die Darstellung allgemeiner Biologie: 58.
5 Alverdes, F. (1931). Die Frage nach der Ganzheitlichkeit in den Verhaltensweisen der Tiere.
6 Lorenz, K. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 70-114): 111; vgl. 70.
7 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 121.
8 Wickler, W. (1961). Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr. Zool. 13, 303-365: 304.
9 Baumgarten, S.J. (1763). Untersuchung theologischer Streitigkeiten, Bd. 2: 515; vgl. ders. (1760). Evangelische Glaubenslehre, Bd. 2: 461.
10 Anonymus (1774). Etwas zur Naturgeschichte der Vögel. Lausitzisches Magazin oder Sammlung verschiedener Abhandlungen und Nachrichten 7, 257-261: 260.
11 Karpe, F.S. (1802). Darstellung der Philosophie ohne Beynahmen in einem Lehrbegriffe, Bd. 1: 221.
12 Wilbrand, J.B. (1814). Ueber die Classification der Thiere: 10.
13 Claus, C. (1880). Kleines Lehrbuch der Zoologie; Claus, C., Grobben, K. & Kühn, A. (1880/1932). Lehrbuch der Zoologie.
14 Wuketits, F. (1995). Die Entdeckung des Verhaltens. Eine Geschichte der Verhaltensforschung: 40.
15 Siewing, R. (Hg.) (1980). Lehrbuch der Zoologie, Bd. 1. Allgemeine Zoologie.
16 Trumler, E. (1946). Die Psyche der Einzeller. Die Umwelt (Wilhelminenberg) 1, 10-13; vgl. Klein, B.M. (1947). Die Psyche der Einzeller. Die Umwelt (Wilhelminenberg) 2, 321-323.
17 Nachweise für Tab. 295: Lloyd Morgan, C. (1900). Animal Behaviour: 2; Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms: 313 (dt. Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig 1910: 493); Pawlow, I.P. (1930). Physiologie und Pathologie der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 601-619): 601; Skinner, B.F. (1938). The Behavior of Organisms. An Experimental Analysis: 6; Alverdes, F. (1939). Zur Psychologie der niederen Tiere. Z. Tierpsychol. 2, 258-264: 259; Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 3; Verplanck, W.S. (1957). A glossary of some terms used in the objective science of behavior. Psychol. Rev. 64 (6, pt. 2), 1-42: 2; Eibl-Eibesfeld, I. (1967/80). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Ethologie: 19; Manning, A. (1967/79). An Introduction to Animal Behaviour (dt. Verhaltensforschung, Berlin 1979): 2; Tembrock, G. (1968/80). Grundriß der Verhaltenswissenschaften. Eine Einführung in die allgemeine Biologie des Verhaltens: 13; Lorenzen, P. & Schwemmer, O. (1973/75). Konstruktive Logik, Ethik und Wissenschaftstheorie: 172-174; Powers, W.T. (1973). Feedback: beyond behaviorism. Science 179, 351-356: 351; Immelmann, K. (1975). Wörterbuch der Verhaltensforschung: 125; Lehner, P.N. (1979). Handbook of Ethological Methods: 8; Lundberg, U. (1981). Ethologie in heutiger Sicht. Biolog. Zentralbl. 100, 257-271: 263; Dretske, F. (1988). Explaining Behavior. Reasons in a World of Causes: 21; Düßmann, O. (2001). Kritik der Kognitiven Ethologie: 163; Kappeler, P.M. (2006). Verhaltensbiologie: 35.
18 Juncker, J. (1749). Conspectus chemiae theoretico-practicae, Bd. 1: 680.
19 Justi, J.H.G. von (1761). Gesammlete Chymische Schriften, Bd. 2: 287; vgl. auch Frebenius, C.R. (1843). Anleitung zur quantitativen chemischen Analyse oder die Lehre von den Operationen, von den Reagentien und von dem Verhalten der bekannteren Körper zu Reagentien; Gebhardt, F. (1975). Über das Verhalten basischer Steine in den Regenerativkammern von Flachglaswannen.
20 Bergman, T.O. (1766). Physisk Beskrifning ofver Jord-Klotet (dt. Physicalische Beschreibung der Erdkugel, übers. v. L.H. Röhl, Greifswald 1769): 433 (§202).
21 Geoffroy Saint Hilaire, I. (1854-62). Histoire naturelle générale des règnes organiques, 3 Bde.: I, XXII.
22 Vgl. z.B. Reum, J.A. (1835). Pflanzen-Physiologie oder das Leben, Wachsen und Verhalten der Pflanzen; Knapp, R. (1967). Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen: Verhalten höherer Pflanzen in Beständen auf Äckern und Wettbewerb (Competition), Allelopathie, Parasitismus und andere Wirkungen; Steward, F.C. (1969). Behavior of Plants and their Organs. In: Plant Physiology: A Treatise, vol. 5, Part A; Simons, P. (1992). The Action Plant: Movement and Nervous Behaviour in Plants; Attenborough, D. (1995). The Private Life of Plants: A Natural History of Plant Behaviour.
23 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy: 314.
24 Schark, M. (2005). Organismus – Maschine: Analogie oder Gegensatz? In: Krohs, U. & Toepfer, G. (Hg.). Philo-

sophie der Biologie, 418-435: 425.
25 Aristoteles, Physica 192b14.
26 Aristoteles, De an. 412a14.
27 Theophrast, Historia plantarum 1.1.1.
28 Vgl. Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 162ff.
29 Plinius, Naturalis historia.
30 Vgl. Friedrich II. von Hohenstaufen [1246]. De arte venandi cum avibus.
31 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: lib. VIII.
32 Vgl. Pernau, F.A. von (1702). Unterricht: was mit den Voegeln, auch ausser dem Fang, man sich für Lüste und Zeitvertreib machen könne; Zorn, J.H. (1742-43). Petino-Theologie oder Versuch, die Menschen durch nähere Betrachtung der Vögel zur Bewunderung Liebe und Verehrung ihres mächtigsten, weissest- und gütigsten Schöpffers aufzumuntern.
33 Pagès, P.M.F. de (1791). Travels round the world, in the years 1767, 1768, 1769, 1770, 1771, vol. 1: 53; franz. Original: Pagès, P.M.F. de (1782). Voyages autour du monde, Bd. 1: 54: »le premier mouvement imprimé par la Nature«.
34 Sullivan, R.J. (1794). A View of Nature, in Letters to a Traveller among the Alps, vol. 6: 130 (letter XCIV); vgl. auch Monboddo, J.B. (1795). Antient Metaphysics, vol. 4. History of Man: 122.
35 Smellie, W. (1790). The Philosophy of Natural History: 333; vgl. auch Bingley, W: (1805). Animal Biography, or, Authentic Anecdotes of the Lives, Manners, and Economy of the Animal Creation, vol. 3: 385.
36 Anonymus (1795). [Rez. Pallas, P.S. (1788-89). Voyages de M. P.S. Pallas]. Monthly Review 16, 481-493: 487.
37 Kretschmar, F. (1821). Grundriß einer Physik des Lebens, Bd. 2: 478 (§174).
38 Hoppe, J.I. (1840). Das tiefe Athmen und das Seufzen (Schluss). Journal der Chirurgie und Augenheilkunde 30, 640-676: 647; ders. (1840). Ueber das nachahmende Gähnen. Wochenschrift für die gesammte Heilkunde 1840 (4. Jan.), 819-823: 821; vgl. ders. (1841). Das apoplektische Athmen. Magazin für die gesammte Heilkunde 57, 445-475: 457; 471.
39 Lotze, H. (1844). Instinct. In: Wagner, R. (Hg.). Handwörterbuch der Physiologie, Bd. II, 191-209: 191; auch Wundt, W. (1863). Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 2 Bde.: II, 348.
40 Vgl. Lorenz, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 13-113): 19; ders. (1954). Psychologie und Stammesgeschichte (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 201-254): 210.
41 Kogon, C. (1941). Das Instinktive als philosophisches Problem.
42 Anonymus (1854). The art of education [Rez. Marcel, C. (1853). Language as a Means of Mental Culture and International Communication]. The North British Review 21, 137-171: 158; danach vielfach zitiert, u.a. in Spencer, H. (1861). Education: Intellectual, Moral, and Physical: 85.
43 Lloyd Morgan, C. (1896). Habit and Instinct: 99; ebenso in ders. (1900). Animal Behaviour: 98; vgl. auch ders. (1896). The habit of drinking in young birds. Science 3, 900.
44 Doxler, H. (1921). Der heutige Stand der Lehre vom tierischen Gebaren. Lotos. Naturwissenschaftliche Zeitschrift (Prag) 69, 83-126: 114.
45 Müller-Freienfels, R. (1922). Irrationalismus. Umrisse einer Erkenntnislehre: 169; 202.
46 Müller-Freienfels, R. (1927). Metaphysik des Irrationalen: 243.
47 Lorenz, K. (1938). Über Ausfallerscheinungen im Instinktverhalten von Haustieren und ihre sozialpsychologische Bedeutung. 16. Kongr. Deutsch. Ges. Psychol., 139-147; Bierens de Haan, J.A. (1940). Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung: 238; Schelsky, H. (1950). Zum Begriff der tierischen Subjektivität. Stud. Gen. 3, 102-116: 112; Heiligenberg, W. (1962). Die Erschließung des Wirkungsgefüges der Motivation von Instinktverhalten. Naturwiss. 49, 68-69; ders. (1964). Ein Versuch zur ganzheitsbezogenen Analyse des Instinktverhaltens eines Fisches (*Pelmatochromis subocellatus kribensis* Boul., Cichlidae). Z. Tierpsychol. 21, 1-52.
48 Vgl. Lorenz, K. (1937). Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheor. 2, 17-50.
49 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens, Berlin 1972): 103.
50 a.a.O.: 105.
51 Hartmann, D. (1998). Philosophische Grundlagen der Psychologie: 49.
52 Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 3.
53 ebd.
54 Heinroth, O. (1911). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verhandl. V. Intern. Ornithol.-Kongr., 589-702.
55 Whitman, C.O. (1899). Animal Behavior. Biol. Lect. Marine Biol. Lab. (Woods Hole) 6, 285-338: 328; vgl. Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 83.
56 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 11.
57 Ziegler, H.E. (1891). Über den Begriff des Instincts. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 2, 122-136: 133.
58 Vgl. auch Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 273; ders. (1937). Über die Bildung des Instinktbegriffes (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 283-342): 312.
59 Lorenz (1937): 294; vgl. ders. (1935): 133.
60 Lorenz (1935): 134f.
61 Lorenz (1937): 301.
62 McDougall, W. (1923). An Outline of Psychology: 105; vgl. 109; Haldane, J.B.S. (1956). The sources of some ethological notions. Brit. J. Anim. Behav. 4, 162-164.
63 Lorenz, K. (1937). Über den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheor. 2, 17-50: 18.
64 Lorenz, K. (1961). Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II, München 1965, 301-358):

334; ders. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung: 6.
65 Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. Bull. Anim. Behav. 9, 34-40: 37.
66 Briffault, R. (1930). Instinct, heredity, and social tradition. Journal of Social Psychology 1, 191-226: 198; vgl. 208.
67 Thorpe (1951): 37.
68 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct: 128.
69 Lorenz, K. (1950). The comparative method in studying innate behaviour patterns. Symp. Soc. experim. Biol. 4, 221-268.
70 Lorenz, K. (1966). Evolution and Modification of Behaviour: 65; vgl. 35.
71 Lorenz, K. (1970-71). Studies in Animal and Human Behaviour, 2 vols.
72 Lehrman, D.S. (1953). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. Quart. Rev. Biol. 28, 337-363; Hinde, R.A. (1955-56). Ethological models and the concept of 'drive'. Br. J. Philos. Sci. 6, 321-331.
73 Eibl-Eibesfeld, I. (1967/99). Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung: 49ff.; Immelmann, K. (1976/96). Einführung in die Verhaltensforschung: 22.
74 Schleidt, WM. (1974). How "fixed" is the fixed action pattern? Z. Tierpsychol. 36, 184-211.
75 Barlow, G. (1968). Ethological units of behavior. In: Ingle, D. (ed.). The Central Nervous System and Fish Behavior, 217-232; ders. (1977). Modal action patterns. In: Sebeok, T.A. (ed.). How Animals Communicate, 98-134.
76 Zippelius, H.-M. (1992). Die vermessene Theorie; Roth, G. & Dicke, U. (1994). Is fixed action pattern a useful concept? In: Greenspan, R.J. & Kyriacou, C.P. (eds.). Flexibility and Constraint in Behavioral Systems, 3-14.
77 Roth & Dicke (1994): 11; vgl. Roth, G. (1974). Kritik der verhaltensphysiologischen Grundlagen der Lorenzschen Instinkttheorie. In: ders. (Hg.). Kritik der Verhaltensforschung, 159-189.
78 ebd.
79 Watson, J.B. (1913). Psychology as the behaviorist views it. Psychol. Rev. 20, 158-177.
80 Tolman, E.C. (1932). Purposive Behavior in Animals and Men (Berkeley 1951): 4ff.
81 a.a.O.: 8.
82 Vgl. Perry, R.B. (1917). Purpose as tendency and adaptation. Philos. Rev. 26, 477-495; ders. (1918). Docility and purposiveness. Psychol. Rev. 25, 1-20; Tolman, E.C. (1925). Behaviorism and purpose. J. Philos. 22, 36-41.
83 Tolman (1925): 38; ders. (1932): 10; vgl. auch Nussbaum, M. (1978). Aristotle on teleological explanation. In: dies., Aristotle's *De motu animalium*, 59-106: 79; Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 156f.
84 Hinde, R.A. (1966/70). Animal Behaviour. A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology (dt. Das Verhalten der Tiere. Eine Synthese aus Ethologie und vergleichender Psychologie, Frankfurt/M. 1973): I, 19.
85 Skinner, B.F. (1953). Science and Human Behavior (New York 1956): 65; vgl. Porpora, D.V. (1980). Operant conditioning and teleology. Philos. Sci. 47, 568-582: 580.
86 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre, Berlin 1972): 104.
87 ebd.
88 Rosenblueth, A. & Wiener, N. (1950). Purposeful and non-puposeful behavior. Philosophy of Science 17, 318-326: 326.
89 Miller, J.G. (1955). Toward a general theory for the behavioral sciences. Amer. Psychol. 10, 513-531: 521.
90 Pawlow, I.P. (1903). Experimentelle Psychologie und Psychopathologie bei Tieren (Sämtliche Werke, Bd. III/1, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 9-21): 12; vgl. auch ders. (1930). Kurzer Abriss der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 367-381): 367.
91 Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms (dt. Das Verhalten der niederen Organismen, Leipzig 1910): 493.
92 Powers, W.T. (1973). Feedback: beyond behaviorism. Science 179, 351-356: 351; ders. (1973). Behavior. The Control of Perception.
93 Düßmann, O. (2001). Kritik der Kognitiven Ethologie: 163.
94 Tembrock, G. (1987/92). Verhaltensbiologie: 11.
95 Vgl. Düßmann (2001): 171.
96 Dawkins, R. (1976). Hierarchical organisation: a candidate principle for ethology. In: Bateson, P.P.G. & Hinde, R.A. (eds.). Growing Points in Ethology, 7-54.
97 Vgl. auch Perry, R.B. (1921). A behavioristic view of purpose. J. Philos. 18, 85-105: 100.
98 Xenophon, Memorabilia 1, 4, 7; übers. nach Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 58.
99 Cicero, De natura deorum 122-130 (II, xlvii-lii); vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 250ff.
100 Reimarus, H.S. (1760/62). Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich über ihre Kunsttriebe: 60.
101 a.a.O.: 65.
102 a.a.O.: 60.
103 a.a.O.: 68f.
104 Vgl. a.a.O.: 140ff.
105 Vgl. auch Wundt, W. (1873-74/1902-03). Grundzüge der physiologischen Psychologie, 3 Bde.: III, 259.
106 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 5.
107 a.a.O.: 7.
108 a.a.O.: 54.
109 a.a.O.: 14.
110 a.a.O.: 148.
111 a.a.O.: 1.
112 McDougall, W. (1908/21). An Introduction to Social Psychology: 45-89.
113 James, W. (1890). The Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 1022ff.
114 Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 102ff.
115 Pawlow, I.P. (1930). Kurzer Abriss der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 367-381): 369.
116 ebd.

117 Young, P.T. (1936). Motivation of Behavior: 150.
118 Uexküll, J. von (1919). Biologische Briefe an eine Dame. Deutsche Rundschau 178, 309-323; 179, 132-148; 276-292; 451-468: 145; 290; ders. (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 158; vgl. ders. (1920). Theoretische Biologie: 96.
119 Rose, C.W. (1781). Ueber die Zulässigkeit der Ausführungen, besonders durch Brechmittel: 73.
120 Siebert, A. (1841). Die Schlange des Aeskulap und die Schlange des Paradieses: 23.
121 Carus, V. (1854). System der thierischen Morphologie: 279.
122 Dohrn, A. (1886). Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, X. Zur Phylogenese des Wirbelthierauges. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapal 6, 432-480: 463; vgl. Zander, R. (1886). Sinnesorgane. Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie, Abt. Anatomie und Entwicklungsgeschichte 14, 390-444: 406.
123 Sorauer, P. (1886). Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Erster Theil. Die nicht-parasitären Krankheiten: 190.
124 Carus, J.V. (1872). Geschichte der Zoologie: 593; vgl. 569.
125 Uexküll, J. von (1912). Die Merkwelten der Tiere. Deutsche Revue 1912 (Sept.), 349-354: 352; ders. (1912). Das Subjekt als Träger des Lebens. Die neue Rundschau 23, 99-107: 103; ders. (1913). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 178; 197; ders. (1909/21). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 45.
126 Uexküll, J. von (1936). Niegeschaute Welten (München 1957): 60.
127 Uexküll, J. von (1920/28). Theoretische Biologie (Frankfurt/M. 1973): 150.
128 Spencer, H. (1862/70). First Principles: 499.
129 Uexküll (1920/28): 158; vgl. ders. (1920). Theoretische Biologie: 96.
130 Vgl. auch Meyer-Abich, A. (1963). Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie: 169.
131 Tembrock, G. (1987/92). Verhaltensbiologie: 232.
132 Cicero, De natura deorum II, 34.
133 Wundt, W. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 807f.; vgl. 5. Aufl. 1903: III, 188.
134 Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 50.
135 Smith, S. (1914). Regulation in behavior. Journal of Philosophy, Psychology and Scientific Methods 11, 320-326.
136 Craig, W. (1918). Appetites and aversions as constituents of instincts. Biol. Bull. (Woods Hole) 34, 91-107.
137 a.a.O.: 91.
138 Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 4.
139 Tolman, E.C. (1926). The nature of the fundamental drives. J. Abnormal Soc. Psychol. 20, 349-358: 350; vgl. ders. (1932). Purposive Behavior in Animals and Men: 28.
140 Tolman (1932): 28.
141 Tolman (1926): 350; ders. (1932) 276ff.
142 Schneider (1880): 398.
143 a.a.O.: 401.
144 Vgl. Hinde, R. (1959). Some recent trends in ethology. In: Koch, S. (ed.). Psychology. A Study of a Science, vol. 2, 561-610: 568ff.; ders. (1966). Animal Behaviour: 9ff.
145 Barlow, G. (1968). Ethological units of behavior. In: Ingle, D. (ed.). The Central Nervous System and Fish Behavior, 217-232; Purton, A.C. (1979). Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. Anim. Behav. 26, 653-670: 653; vgl. auch Bekoff, M. (1979). Behavioral acts: description, classification, ethogram analysis, and measurement. In: Cairns, R.B. (ed.). The Analysis of Social Interactions. Methods, Issues, and Illustrations, 67-80: 72f.; Lehner, P.N. (1979/96). Handbook of Ethological Methods; Gherardi, F.C. (1983). Operative versus conceptual classification of animal behaviour. Hist. Philos. Life Sci. 5, 87-99; Fentress, J.C. (1990). The categorization of behavior. In: Bekoff, M. & Jamieson, D. (eds.). Interpetration and Explanation in the Study of Animal Behavior, vol. 1, 7-34.
146 Weber, H. (1955). Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. Verh. deutsch. zool. Ges. 1954 (= Zool. Anz., Suppl. 18), 137-159: 140.
147 Vgl. Bekoff, M. (1992). Description and explanation: a plea for plurality. Behav. Brain Sci. 15, 269-270; Allen, C. & Bekoff, M. (1997). Species of Mind. The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology: 47.
148 Hinde, R. (1982). Ethology, its Nature and Relations with other Sciences: 32.
149 Delgado, R.R. & Delgado, J.M.R. (1962). An objective approach to measurement of behavior. Philos. Sci. 29, 253-268.
150 Nachweise für Tab. 300: Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 1; Scott, J.P. (1950). The social behavior of dogs and wolves: an illustration of sociobiological systematics. Ann. New York Acad. Sci. 51, 1009-1021; Alcock, J. (1975/2009). Animal Behavior. An Evolutionary Approach; Tembrock, G. (1987/92). Verhaltensbiologie.
151 Nachweise für Tab. 302: Xenophon, Memorabilia 1, 4, 7; übers. nach Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike. Studien zur Tierpsychologie, Anthropologie und Ethik: 58; vgl. Xenophon, Erinnerungen an Sokrates (hg. v. P. Jaerisch, München 1962): 59; Schneider, G.H. (1880). Der thierische Wille: 1; Pribram, K.H. (1971). Languages of the Brain. Experimental Paradoxes and Principles in Neuropsychology: 201 (das vulgäre F-Wort steht bei Pribram nicht, stattdessen »sexual behavior«); vgl. De Sousa, R. (1987). The Rationality of Emotion (dt. Die Rationalität des Gefühls, Frankfurt/M. 1997): 311; 68; Immelmann, K. (1976). Einführung in die Verhaltensforschung: 35; vgl. 3. Aufl. 1983: 33; Kappeler, P.M. (2006). Verhaltensbiologie: 33f.
152 Weinland, D.F. (1858). Method of Comparative Animal Psychology.
153 Makkink, G.F. (1936). An attempt at an ethogram of the European Avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) with ethological and psychological remarks. Ardea, 25, 1-62: 60.
154 Le Roy, C.G. (1762). Lettre 1 (Lettres sur les animaux, Oxford 1994); vgl. Thorpe, W.H. (1979). The Origins and Rise of Ethology: 11.
155 Vgl. Meddis, R. (1975). On the function of sleep. Anim. Behav. 23, 676-691: 676; Burks, A.W. (1988). Teleo-

logy and logical mechanism. Synthese 76, 333-370: 363.
156 Tembrock, G. (1982). Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere, Bd.1. Funktionskreise, Wirbellose: 163.
157 Vgl. Groos, K. (1896/1930). Die Spiele der Tiere: 49ff.
158 Gehlen, A. (1940/62). Der Mensch. Seine Natur und seine Stellung in der Welt: 54.
159 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 131.
160 Lorenz, K. (1937). Über die Bildung des Instinktbegriffes (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 283-342): 324.
161 a.a.O.: 320.
162 ebd.
163 a.a.O.: 324.
164 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 356 (I, 36).
165 Willis, T. (1681). The Remaining Medical Works: 96.
166 Descartes (1649).
167 Vgl. Canguilhem, G. (1955). La formation du concept de réflexe aux XVIIe et XVIIIe siècles (dt. Die Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert, München 2008): 84f.; Schmidgen, H. (2008). Fehlformen des Wissens. In: ders. (Hg.). Georges Canguilhem, Die Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert, vii-lviii: xix.
168 Descartes (1649): 356 (Art. xxxvi).
169 Willis (1681): 48; vgl. Hoff, H.E. & Kellaway, P. (1952). The early history of the reflex. J. Hist. Med. 7, 212-249: 222.
170 Willis, T. (1670). De motu musculari (Exercitatio medico-physica, Bd. II). In: Opera omnia, Bd. 1, Lyon 1681, 673-694: 680-688; vgl. Canguilhem (1955): 81.
171 Willis (1670): 673.
172 Canguilhem (1955): 84.
173 Vgl. Wübben, Y. (2008). Kontinuität und Kontamination. Georges Canguilhems Begriffsgeschichte des Reflexes. In: Müller, E. & Schmieder, F. (Hg.). Begriffsgeschichte der Naturwissenschaften. Zur historischen und kulturellen Dimension naturwissenschaftlicher Konzepte, 175-202: 189f.
174 Canguilhem (1955): 97.
175 a.a.O.: 157.
176 a.a.O.: 208.
177 Vgl. Boyle, R. (1663). Some Considerations Touching the Usefulness of Experimental Natural Philosophy, 2 vols.: II, 16; Whytt, R. (1751). An Essay on the Vital and Other Involuntary Motions of Animals: 341f.
178 Whytt, R. (1755). Physiological Essays: 161f.
179 Unzer, J.A. (1771). Erste Gründe einer Physiologie der eigenthlichen thierischen Natur thierischer Körper: 493 (§495).
180 a.a.O.: 442 (§438); vgl. Canguilhem (1955): 139.
181 Prochaska, G. (1784). Commentatio de functionibus systematis nervosi. Adnotationum academicorum (Prag), Fasc. III.: 60; vgl. Canguilhem (1955): 144f.
182 Prochaska (1784): 118.
183 Legallois, C.J.J. (1812). Expériences sur le principe de la vie, notamment sur celui des mouvements du cœur, et sur le siège de ce principe: 140f.; vgl. Canguilhem (1955): 155.
184 Bell, C. (1811). Idea of a New Anatomy of the Brain; Magendie, F. (1822). Expériences sur les fonctions des racines des nerfs qui naissent de la moelle épinière, J. physiol. expér. path. 2, 366-371.
185 Vgl. Fearing, F. (1930). Reflex Action. A Study in the History of Physiological Psychology; Marx, E. (1939). Die Entwicklung der Reflexlehre seit A. von Haller bis in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts. Sitzungsber. Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl. (Heidelberg) 1938; Liddell, E.G.T. (1960). The Discovery of Reflexes.
186 Hall, M. (1833). On the reflex function of the medulla oblongata and medulla spinalis. Philos. Trans. Roy Soc. Lond. 123, 635-665.
187 a.a.O.: 658.
188 a.a.O.: 655.
189 Hall, M. (1838). Lectures on the theory and practice of medicine. The Lancet 1, 729-735: 730.
190 Vgl. Hoff, H.E. & Kellaway, P. (1952). The early history of the reflex. J. Hist. Med. 7, 212-249: 248; Liddell (1960); Amacher, M.P. (1964). Thomas Laycock, I.M. Sechenov, and the reflex arc concept. Bull. Hist. Med. 38, 168-183.
191 Müller, J. (1833-40). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, 2 Bde.
192 Vgl. z.B. Jeitteles, A.L. (1858). Wer ist der Begründer der Lehre von den Reflexbewegungen? Vierteljahrsschr. prakt. Heilk. 15/4, 50-72.
193 Pflüger, E. (1853). Die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere; ders. (1877). Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Pflügers Arch. ges. Physiol. 15, 57-103.
194 Canguilhem, G. (1955). La formation du concept de réflexe aux XVIIe et XVIIIe siècles (dt. Die Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert, München 2008): 197.
195 Sečenov, I.M. (1863). Refleksy golovnogo mozga. Med. vestnik 47, 461-484; 48, 493-512 (engl. in: Selected Works, Moskau 1935, 264-322).
196 Sherrington, C.S. (1906). The Integrative Action of the Nervous System; vgl. Swazey, J.P. (1969). Reflexes and Motor Integration: Sherrington's Concept of Integrative Action.
197 Wundt, W. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 812.
198 Canguilhem (1955): 202.
199 Dewey, J. (1896).The reflex arc concept in psychology. Psychol. Rev. 3, 357-370: 369; vgl. Bredo, E. (1998). Evolution, psychology, and John Dewey's critique of the reflex arc concept. The Elementary School Journal 98, 447-466.
200 Vgl. Minkowski, M. (1924-25). Zum gegenwärtigen Stand der Lehre von den Reflexen in entwicklungsgeschichtlicher und anatomisch-physiologischer Beziehung. Schweizer Archiv für Neurologie und Psychiatrie 15, 239-259; 16, 133-284.
201 Vgl. Wübben, Y. (2008). Kontinuität und Kontamination. Georges Canguilhems Begriffsgeschichte des Reflexes.

In: Müller, E. & Schmieder, F. (Hg.). Begriffsgeschichte der Naturwissenschaften. Zur historischen und kulturellen Dimension naturwissenschaftlicher Konzepte, 175-202: 183.

202 Little, W.J. (1839). A Treatise on the Nature of Club-Foot and Analogous Distortions: 256; vgl. Walshe, W.H. (1843/71). A Practical Treatise on the Diseases of the Lungs: 186; 550; Farquharson, R. (1877). A Guide to Therapeutics and Materia Medica: 52; Dodds, W.J. (1878). Localisation of functions of the brain. Journal of Anatomy and Physiology 12, 340-363: 354; Foster, M. (1877/79). A Text Book of Physiology: 587.

203 Loeb, J. (1899). Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie: 96.

204 ebd.

205 Diderot, D. (1778). Éléments de physiologie (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris 1987, 293-516): 314.

206 Clower, W.T. (1998). Early contributions to the reflex chain hypothesis. J. Hist. Neurosci. 7, 32-42: 33.

207 Bain, A. (1855). The Senses and the Intellect; vgl. Clower (1998): 33.

208 Darwin, E. (1794-95). Zoonomia, or, the Laws of Organic Life, vol. 1: 233 (xx, 6).

209 Darwin, E. (1801). Zoonomie oder Gesetze des organischen Lebens, Bd. 1, übers. v. J.D. Brandis: 369.

210 Paula Gruithuisen, F. von (1810). Anthropologie oder von der Natur des menschlichen Lebens und Denkens: 231.

211 Hartmann, P.C. (1820). Der Geist des Menschen in seinen Verhältnissen zum physischen Leben: 136; vgl. auch Lotze, R. H. (1852). Medicinische Psychologie oder Physiologie der Seele: 30.

212 Bell, C. (1823). On the motion of the eye. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 111, 166.

213 Bain (1855): 263; vgl. Clower (1998): 34.

214 Sechenov, I.M. (1866). Reflexes of the Brain; Sherrington, C.S. (1906). The Integrative Action of the Nervous System.

215 Spencer, H. (1855). Principles of Psychology: 539; vgl. Works, vol. 4, New York 1901: 432.

216 James, W. (1890). Principles of Psychology (Cambridge, Mass. 1983): 1005.

217 Ziegler, H.E. (1904/20). Der Begriff des Instinktes einst und jetzt: 80.

218 Pawlow, I.P. (1930). Kurzer Abriss der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 367-381): 369.

219 Watson, J.B. (1913). Psychology as the behaviorist views it. Psychol. Rev. 20, 158-177.

220 Holst, E. von (1940). Neue Anschauungen über die Tätigkeit des Zentralnervensystems. Naturwiss. 28, 803-813.

221 Holst, E. von & Mittelstaedt, H. (1950). Das Reafferenzprinzip (Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie). Naturwiss. 37, 464-476: 467.

222 Heisenberg, M. (1983). Initiale Aktivität und Willkürverhalten bei Tieren. Naturwiss. 70, 70-78: 72; vgl. auch Brembs, B. (2011). Towards a scientific concept of free will as a biological trait: spontaneous actions and decision-making in invertebrates. Proc. Roy. Soc. B 278, 930-939.

223 Hinde, R.A. (1965). Interaction of internal and external factors in integration of canary reproduction In: Beach, F.A. (ed.). Sex and Behavior, 381-415.

224 Thorpe, W.H. (1951). The definition of some terms used in animal behaviour studies. Bull. Anim. Behav. 9, 34-40: 35f.

225 Goldstein, K. (1934). Der Aufbau des Organismus. Einführung in die Biologie unter besonderer Berücksichtigung der Erfahrungen am kranken Menschen: 245.

226 Pawlow, I.P. (1903). Experimentelle Psychologie und Psychopathologie bei Tieren (Sämtliche Werke, Bd. III/1, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 9-21): 14; vgl. ders. (1936). Der bedingte Reflex (Sämtliche Werke, Bd. III/2, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 532-549); vgl. Hernando, T. (1966-67). Historia de los reflejos condicionados. Asclepio 18-19, 165-187.

227 Pawlow (1903): 13.

228 ebd.

229 Pawlow, I.P. (1904). Über die psychische Sekretion der Speicheldrüsen (Sämtliche Werke, Bd. III/1, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 22-35): 34.

230 ebd.

231 ebd.

232 Pawlow, I.P. (1917). Physiologie und Psychologie beim Studium der höheren Nerventätigkeit (Sämtliche Werke, Bd. III/1, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953, 235-247): 241.

233 Pawlow (1903): 13; vgl. ders. (1936): 535.

234 Pawlow, I.P. (1924). Vorlesungen über die Arbeit der Großhirnhemisphären (Sämtliche Werke, Bd. IV, hg. v. L. Pickenhain, Berlin 1953): 7.

235 Aristoteles, Hist. anim. 488b24-26; Physica 197b6-9; 199a20f.; De anima 433a11f.; b29f.; Ethica Eudemica 1226b21f.; Ethica Nicomachea 1111b8f.; 1149b31-35; Magna Moralia 1189a2-4.

236 Aristoteles, Ethica Eudemica 1222b18-20 (Übers. F. Dirlmeier); vgl. Ethica Nicomachea 1139a17-20.

237 Aristoteles, Ethica Eudemica 1224a28-30.

238 a.a.O.: 1223a18.

239 Balguy, J. (1729). The Second Part of The Foundation of Moral Goodness: 75.

240 Kames, H.H. (1765). Elements of Criticism, vol. 1: 44; vgl. 1. Aufl. 1762: 58 (hier noch nicht der Ausdruck!).

241 Kames, H.H. (1774-75/79). Sketches of the History of Man, vol. 2: 266.

242 Kames, H.H. (1776). The Gentleman Farmer. Being an Attempt to Improve Agriculture: 393.

243 Hunter, J. (1786). Observations on Certain Parts of the Animal Œconomy: 115.

244 Smellie, W. (1788). An essay on instinct. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 1, 39-45: 40.

245 Bostock, J. (1804). Essay on Respiration: 179.

246 Autenrieth, J.H.F. (1836). Ansichten über Natur- und Seelenleben: 171.

247 Reichlin-Meldegg, K.A. von (1837). Psychologie des Menschen mit Einschluss der Somatologie und der Lehre von den Geisteskrankheiten, Bd. 1: 153.

248 Lotze, H. (1852). Medicinische Psychologie: 539; Fichte, I.H. (1856/60). Anthropologie: 269; 542; Wundt, W.

(1863). Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 2 Bde.: II, 343; ders. (1874). Grundzüge der physiologischen Psychologie: 809; Perty, M. (1865). Ueber das Seelenleben der Thiere: 91.

249 Wundt (1863): II, 340; Thorpe, W.H. (1956). Learning and Instinct in Animals.

250 Hartmann, E. von (1869-77/90). Philosophie des Unbewussten, 2 Bde.: I, 78f.

251 Langer (1842). Über die Scarlatina ohne Exanthem und über Manie ohne Delirium. Medicinische Jahrbücher des kaiserl.-königl. österreichischen Staates 41 (N.F. 32), 129-135: 135.

252 Itzstein (1843). Moral des Lebens. Betrachtungen über die in gegenwärtiger Zeit in England herrschende Monomanie, zweiter Artikel. In: Malten, H. (Hg.). Neueste Weltkunde, Bd. 2, 266-280: 270.

253 Schüle, H. (1878). Handbuch der Geisteskrankheiten: 699.

254 Wundt, W. (1874/80). Grundzüge der physiologischen Psychologie, 2 Bde.: II, 413; vgl. ders. (1874): 807ff. (hier noch nicht der Ausdruck!).

255 Wundt (1874/80): II, 413f.

256 Glogau, G. (1880). Abriss der philosophischen Grund-Wissenschaften: 88.

257 Schneider, G.H. (1882). Der menschliche Wille: 108; Ziegler, H.E. (1892). Über den Begriff des Instincts. Verh. Deutsch. Zoolog. Ges. 2, 122-136: 129.

258 Lorenz, K. (1931). Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, 13-69): 13; ders. (1932). Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 70-114).

259 Lorenz (1932): 70f.

260 Lorenz, K. (1937). Über die Bildung des Instinktbegriffes. Naturwiss. 25, 289-300; 307-318; 324-331.

261 Bierens de Haan, J.A. (1935). Probleme des tierischen Instinktes. Naturwiss. 23, 711-717; 733-737: 712.

262 Jennings, H.S. (1906). The Behavior of the Lower Organisms.

263 Weber, M. (1913). Über einige Kategorien der verstehenden Soziologie (Gesammelte Aufsätze zur Wissenschaftslehre, Tübingen 1922/88, 427-474): 429.

264 Weber, M. (1922). Wirtschaft und Gesellschaft. Grundriß der verstehenden Soziologie (Tübingen 1972): 7.

265 Rothacker, E. (1934). Geschichtsphilosophie: 101.

266 a.a.O.: 102; vgl. Gipper, H. (1963/69). Bausteine zur Sprachinhaltsforschung: 421.

267 Rothacker, E. (1941/52). Die Schichten der Persönlichkeit: 59.

268 Vgl. Kamlah, W. (1973). Philosophische Anthropologie. Sprachkritische Grundlegung und Ethik: 49.

269 ebd.

270 a.a.O.: 58f.

271 Lorenzen, P. & Schwemmer, O. (1973/75). Konstruktive Logik, Ethik und Wissenschaftstheorie: 172f.; vgl. Lorenzen, P. (1987). Lehrbuch der konstruktiven Wissenschaftstheorie: 262f.

272 Wright, G.H. von (1971). Explanation and Understanding (dt. Erklären und Verstehen, Frankfurt/M. 1974): 116.

273 Danto, A.C. (1973). Analytical philosophy of action: 26.

274 Vgl. Lenk, H. (1978). Handlung als Interpretationskonstrukt. In: ders. (Hg.). Handlungstheorie interdisziplinär, Bd. 2 (1), 279-350: 345.

275 Marek, J.C. (1978). Beabsichtigen – Verursachen – Verhalten. Zur Beschreibung und Erklärung von Handlungen. In: Lenk, H. (Hg.). Handlungstheorie interdisziplinär, Bd. 2 (1), 255-277: 269ff.

276 Vgl. z.B. Roth, G. (2001). Fühlen, Denken, Handeln. Wie das Gehirn unser Verhalten steuert.

277 Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 159ff.

278 Hartmann, D. (1998). Philosophische Grundlagen der Psychologie: 43.

279 ebd.

280 a.a.O.: 49.

281 a.a.O.: 42.

282 Janich, P. (2010). Zum Beispiel Werkzeuggebrauch. Die naturalistische Verkürzung des Tieres. In: Gerhardt, V. & Nida-Rümelin, J. (Hg.). Evolution in Natur und Kultur, 59-75: 66.

Literatur

Canguilhem, G. (1955). La formation du concept de réflexe aux XVIIe et XVIIIe siècles (dt. Die Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert, München 2008).
Liddell, E.G.T. (1960). The Discovery of Reflexes.
Gray, P.H. (1968). The early animal behaviorists: prolegomenon to ethology. Isis 59, 372-383.
Jaynes, J. (1969). The historical origins of 'ethology' and 'comparatice psychology'. Anim. Behav. 17, 601-606.
Klopfer, P.H. (1967/74). An Introduction to Animal Behavior. Ethology's First Century.
Thorpe, W.H. (1979). The Origins and Rise of Ethology. The Science of the Natural Behaviour of Animals.
Burkhardt, R.W. Jr. (1981). On the emergence of ethology as a scientific discipline. Conspectus of History 7, 62-81.
Durant, J.R. (1981). Innate character in animals and man: a perspective on the origins of ethology. In: Webster, C. (ed.). Biology, Medicine and Society, 1840-1940, 157-192.
Singer, B. (1981). History of the study of animal behaviour. In: McFarland, D. (ed.). The Oxford Companion to Animal Behaviour, 255-272.
Richards, R.J. (1982). The emergence of evolutionary biology of behaviour in the early nineteenth century. Brit. J. Hist. Sci. 15, 241-280.
Sparks, J. (1982). The Discovery of Animal Behaviour.
Schurig, V. (1983). Der ideengeschichtliche Ursprung des Wissenschaftsbegriffs ‚Ethologie' in der Antike. Philos. Nat. 20, 435-452.
Boakes, R. (1984). From Darwin to Behaviorism. Psychology and the Minds of Animals.
Wuketits, F. (1995). Die Entdeckung des Verhaltens. Eine Geschichte der Verhaltensforschung.
Houck, L.D. & Drickamer, L.C. (eds.) (1996). Foundations of Animal Behavior. Classic Papers with Commentaries.
Graumann, C.F., Hühn, H. & Jantschek, T. (2001). Verhalten. Hist. Wb. Philos., Bd. 11, 680-689.
Bekoff, M. (ed.) (2004). Encyclopedia of Animal Behavior, 3 vols.
Burkhardt, R.W. Jr. (2005). Patterns of Behavior. Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the Founding of Ethology.

Virus

Das Wort ›Virus‹ (abgeleitet aus lat. ›virus‹ und griech. ›ἰος‹ für »Gift«) bezeichnet zunächst allgemein eine krankheitserregende Flüssigkeit. Im medizinischen Kontext wird in klassischen Texten der römischen Antike, u.a. von Cicero, Vergil und Celsus, unter einem Virus insbesondere ein giftiges Sekret verstanden, das z.B. durch einen Skorpionstich oder Schlangenbiss übertragen wird.[1]

›Virus‹ als Ausdruck für Krankheitserreger

Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird der Begriff besonders mit bestimmten Krankheiten in Verbindung gebracht. So nennt bereits der Begründer der Pockenschutzimpfung E. Jenner den Erreger der von ihm untersuchten Krankheit ›Virus‹.[2] Jenner entwickelt seine Schutzimpfung ausgehend von der Beobachtung, dass Menschen, die an den ungefährlichen Kuhpocken erkrankt sind, nicht mehr für Menschenpocken empfänglich sind. Die von Jenner durchgeführte gezielte Übertragung von Kuhpocken auf Menschen (»Vakzination«, in Ableitung von lat. ›vacca‹ »Kuh«) verschafft also einen Schutz vor der Erkrankung durch Menschenpocken.

A. Chauveau unterscheidet in den 1860er Jahren zwischen virulenten Krankheiten, die durch einen unbekannten Virus hervorgerufen werden, und ansteckenden Krankheiten, bei denen ein bekannter und identifizierbarer Parasit übertragen wird.[3] L. Pasteur definiert einen Virus 1880 als einen mikroskopischen Parasiten, der sich außerhalb eines anderen Organismus kultivieren lasse (»parasite microscopique qu'on multiplie aisément par la culture, en dehors du corps des animaux que le mal peut frapper«).[4] Allgemein bezeichnet er später jeden Virus als eine »Mikrobe« (»Tout virus est un microbe«).[5] Weil Viren sich nach heutigem Verständnis aber gerade nicht außerhalb ihres Wirtes vermehren, bezieht Pasteur den Ausdruck hier auf andere Lebensformen als die späteren Mikrobiologen.

In der eingeschränkten Bedeutung von kleinen Krankheitserregern, die selbst bakteriendichte Filter passieren und nicht unabhängig von ihrem Wirt kultiviert werden können, wird das Wort etwa seit der Jahrhundertwende gebraucht.[6] A. Maggiora und G.I. Valenti bezeichnen 1901 den Erreger der Vogelpest als einen »echten Virus«, weil er sich im befallenden Wirt vermehrt.[7] Wenig später erscheint eine erste Liste von »filtrierbaren Erregern«, die neun Typen aufführt.[8]

Ein Virus ist ein lebewesenähnliches organisches System ohne eigenen Stoffwechsel, das sich allein unter Ausnutzung der Physiologie und des molekulargenetischen Apparats eines Organismus vermehren und durch Übertragung auf andere Organismen ausbreiten kann.

Virus (M'Fadyean 1900) *688*
Bakteriophagen (d'Herelle 1917) *689*
Virologie (Adlershoff 1931) *690*
Viroid (Diener 1971) *690*
Retrovirus (Baltimore 1976) *690*

Viruskrankheiten

Die Auswirkungen von Viren als Krankheitserregern sind seit Jahrtausenden bekannt. Eine von Viren hervorgerufene Krankheit, die sich in ihrem Erscheinungsbild seit der Antike nicht geändert hat und bereits von Hammurabi von Babylon, Demokrit und Aristoteles beschrieben wird, ist die Tollwut.[9] Hippokrates sind neben der Tollwut auch Pocken und Masern in ihren spezifischen Krankheitsbildern bekannt. Der griechische Geschichtsschreiber Thukydides stellt in seiner Beschreibung der »Attischen Seuche« während des Peloponnesischen Krieges fest, dass Menschen, die von der Krankheit bereits infiziert wurden, diese aber überstanden hatten, kein zweites Mal infiziert werden und insofern geeignet für die Behandlung der Kranken sind.[10] Diese Beobachtungen gelten als die ältesten Grundlagen des späteren immunologischen Wissens. In China werden seit etwa 100 v.Chr. zur Vorbeugung der Krankheit gezielt Pockenerreger auf gesunde Menschen übertragen. Seit dem 15. Jahrhundert etabliert sich in China, Indien und der Türkei das Verfahren der *Variolation* (Woodville 1799)[11], bei dem Eiter von leicht Erkrankten auf Gesunde übertragen wird. In der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts gelangt dieses Verfahren nach Europa.

Auch bei Pflanzen werden durch Viren ausgelöste Krankheiten beschrieben, lange bevor die Erreger bekannt sind. So berichtet C. Clusius 1576 von der Buntstreifigkeit bei Tulpen, die mittels des ausgepressten Pflanzensaftes von einem Individuum auf ein anderes übertragen werden kann.[12]

Viren als »vermehrungsfähige Erreger«

Die mikrobiologische Beobachtung, dass kleinste Körperchen der Lymphe durch Filter nicht zurückgehalten werden können, macht F. Kleber bereits 1868.[13] Als Erreger eigenen Typus werden die Viren allerdings erst nach der Einführung bakteriendichter Filter 1884[14] erkannt. Zuerst fällt es 1892 dem russischen Studenten D. Ivanovski bei Untersuchungen der Mosaikkrankheit des Tabaks auf, dass sich der Erreger nicht von Bakterienfiltern zurückhalten lässt.[15] Unabhängig von Ivanovski entdeckt M. Beije-

rinck das Phänomen der Krankheitsauslösung durch einen nicht filtrierbaren Erreger. Weil er den Erreger für eine Flüssigkeit hält, spricht Beijerinck von dem *contagium vivum fluidum*, also einer ansteckenden lebenden Flüssigkeit.[16] Gegen die Annahme einer einfachen giftigen Flüssigkeit sprach allerdings, dass sich die Erreger in einem befallenen Organismus vermehren und dann weitere Organismen anstecken konnten. Dies stellen F. Loeffler und P. Frosch 1898 für die Maul- und Klauenseuche fest und postulieren daher einen »vermehrungsfähigen Erreger«.[17] Eine isolierte Kultivierung des Erregers auf leblosen Medien wird von Ivanovski und Bejerinck und anderen danach immer wieder versucht. Trotz wiederholter Erfolgsmeldungen bis in die 1920er Jahre stellen sich diese Versuche im Nachhinein jedoch alle als misslungen heraus.

Es entstehen daraufhin Kontroversen über die belebte oder unbelebte Natur des Krankheitserregers. Für den Charakter der Viren als Lebewesen plädieren die Entdecker der Infektion von Bakterien mit Viren, F.W. Twort[18] und F. d'Herelle – d'Herelle bezeichnet einen solchen Virus wegen seiner tödlichen Wirkung auf Bakterien als ***Bakteriophagen*** (»bactériophage«[19]). Auch bleibt lange unklar, ob es sich um eine Flüssigkeit oder einen festen Körper handelt, und ob die Viren vielleicht in den befallenen Zellen entstehen oder ob sie von außen in sie gelangen. Aufgrund ihrer Fähigkeit zur Fortpflanzung, Vererbung und Variation werden die Viren mit Genen anderer Organismen verglichen.[20] Den endgültigen Nachweis der Partikelnatur des Tabakmosaikvirus liefert W.M. Stanley 1935 durch die chemische Isolierung und Kristallisierung eines Proteins, das die Eigenschaften des Virus aufweist.[21] Wenig später zeigen F.C. Bawden und N.W. Pirie, dass es sich dabei nicht um ein reines Protein handelte, sondern das Virus vielmehr auch Nukleinsäure enthält.[22] Das erste elektronenmikroskopische Bild eines Virus zeigt den Tabakmosaikvirus und stammt aus dem Jahr 1939 (vgl. Abb. 560).[23]

Frühe Lebensformen oder Rückbildungen?

Aufgrund ihrer Kleinheit und ihres relativ einfachen Aufbaus interpretieren einige Autoren die Viren als die ersten Organismen. Sie bilden nach dieser Auffassung Zwischenglieder zwischen den Bakterien und der leblosen Materie. J. Alexander und C.B. Bridges betrachten sie in diesem Sinne 1928 als die Repräsentanten der ersten lebenden Moleküle auf der Erde, der »moleculobionts«, die spontan aus einem vorlebendigen »molekularen Chaos« entstanden sein sollen.[24]

Abb. 560. Tabakmosaikvirus (Einzelfäden, Parallel- und Queraggregate). Elektronenmikroskopische Aufnahme 1:20.000 (aus Kausche, G.A., Pfannkuch, E. & Ruska, H. (1939). Die Sichtbarmachung von pflanzlichem Virus im Übermikroskop. Naturwiss. 27, 292-299: 297).

Seit den 1930er Jahren setzt sich dagegen die Einschätzung durch, die Viren nicht als eine frühe, sondern eine rückentwickelte Form von Lebewesen anzusehen. R.G. Green spricht 1935 von dem »retrograden« evolutionären Weg in der Entwicklung der Viren ausgehend von Bakterien.[25] Empirische Evidenzen für diese Sicht liefert kurze Zeit später P. Laidlaw[26], so dass die Hypothese von der Rückentwicklung der Bakterien zu Viren als *Green-Laidlaw Hypothese* bekannt wird. Laidlaw weist auf die Übereinstimmung der Viren und Bakterien in vielen biochemischen Details hin und vertritt eine Auffassung der Viren als »faule Bakterien«, die die eigenständige Fortpflanzungsfähigkeit und einen eigenen Stoffwechsel verloren haben und zu konstitutionellen Parasiten wurden. Der bekannteste Vertreter dieser Hypothese wird später F. MacFalane Burnet.[27]

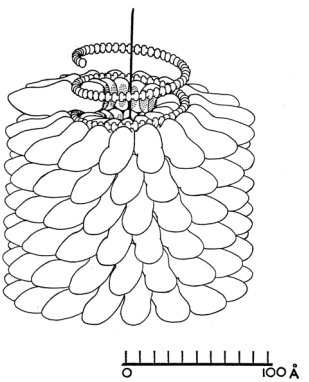
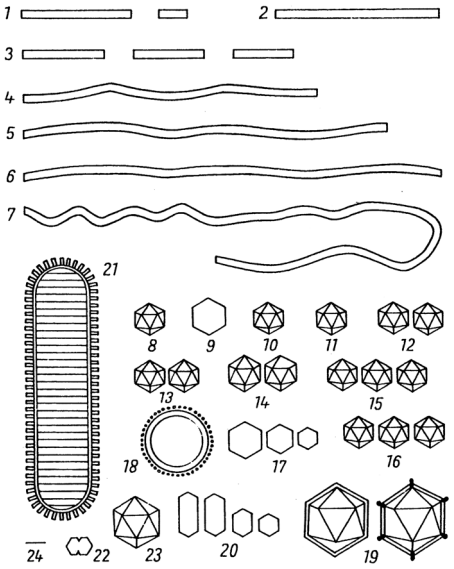


Abb. 561. Strukturmodell des Tabakmosaikvirus mit einem zentralen RNA-Strang und peripher angeordneten Proteinuntereinheiten. Das Modell beruht auf den Daten der Röntgenstrahlenanalysen R. Franklins (aus Klug, A. & Caspar, D.L.D. (1960). The structure of small viruses. Adv. Virus Res. 7, 225-325: 274).



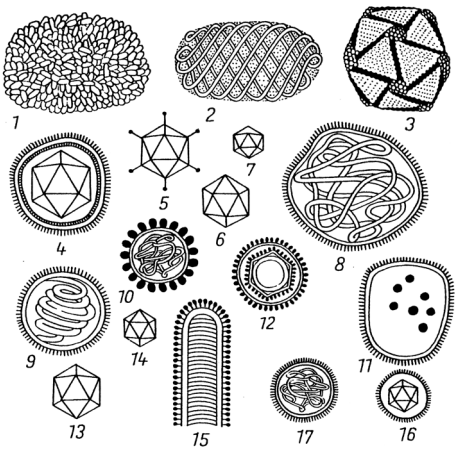


Abb. 562. Gestalten von Viren, links Pflanzenviren, oben Tierviren (aus Urania Pflanzenreich. Viren, Bakterien, Algen, Pilze, 1991: 35).

Virologie und Viroide

Seit Anfang der 1930er Jahre wird die Wissenschaft von den Viren ***Virologie*** genannt (Adlershoff 1931: »Die Ueberzeugung, daß die Ultravira unter allen Umständen nicht sichtbar und nicht kultivierbar seien […, ist] fast ein Dogma in der modernen Virologie«[28]; Jones 1934; Link 1934: »virology«).[29]

Neben den Viren, die stets aus einer Hülle von Proteinen bestehen, werden später virenähnliche Körper entdeckt, die allein aus sich replizierenden Nukleinsäuren ohne Proteinhülle bestehen. Diese Körper heißen seit Anfang der 1970er Jahre ***Viroide*** (Diener 1971[30]; Altenburg verwendet das Wort bereits 1946 für von ihm postulierte Symbionten, die in den Zellen aller höheren Organismen leben: »there exist ultra-microscopic organisms which are akin to viruses but which are useful symbionts, and […] these symbionts occur universally within the cells of larger organisms«[31]).

Retroviren

Eine besondere Klasse von Viren sind die ***Retroviren*** (engl. Baltimore 1976: »retroviruses«[32]). Sie bestehen aus einem umhüllten einfachen RNA-Strang, der mittels des Enzyms *Reverse Transkriptase* (engl. »reverse transcriptase«[33]) – umgekehrt als im normalen Weg der Transkription – in eine DNA übersetzt wird, die in das Genom der Wirtszelle integriert wird. Der AIDS-Erreger HIV gehört in diese Virenklasse.

Nachweise

1 Cicero, Aratea 684 (432); Vergil, Georgica 1.129; Celsus, De medicina 5.27.I.A.

2 Jenner, E. (1799). Further observations on the variole vaccine, or cow-pox. Monthly Rev. 29, 411-414: 411; ders. (1801). The Origin of the Vaccine Inoculation.

3 Chauveau, A. (1868). Nature du virus vaccin. Détérmination expérimentale des éléments qui constituent le principe actif de la sérosité vaccinale virulente Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 66, 289-293.

4 Pasteur, L. (1880). De l'attenuation du virus du choléra des poules. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 91, 673-680: 673.

5 Pasteur, L. (1890). La rage (Œuvres, Bd. 6, Paris 1933, 672-688).

6 M'Fadyean, J.M. (1900). African horse-sickness. J. Comp. Path. Therapeutics 13, 1-20: 16; vgl. Wilkinson, L. (1974). The development of the virus concept as reflected in corpora of studies on individual pathogens, 1. Beginnings at the turn of the century. Med. Hist. 18, 211-221: 213f.

7 Maggiora, A. & Valenti, G.L. (1901). Si una epizoozia di tifo essudativo dei gallinacei. Accad. Med. Modena 20. Juni 1901; dies. (1903). Ueber eine Seuche von exsudtivem Typus bei Hühnern. Z. Hyg. Infekt.krankh. 42, 185-243.

8 Roux, E. (1903). Sur les microbes dits "invisibles". Bull. Inst. Pasteur Paris 1, 7-12; 49-56.

9 Aristoteles, Hist. anim. 604a; vgl. Waterson, A.P. & Wilkinson, L. (1978). An Introduction to the History of Virology: 1.

10 Thukydides, Der Peloponnesische Krieg: II, 47ff.; vgl. Ebstein, W. (1899). Die Pest des Thukydides (Die Attische Seuche). Eine geschichtlich-medicinische Studie.

11 Woodville, W. (1799). Reports of a Series of Inoculations for the Variolæ Vaccinæ, or Cow-Pox: 145.
12 Clusius, C. (1576). Rariorum aliquot stirpium per Hispanias obseruatarum historia; vgl. McKay, M.B. & Warner, M.F. (1933). Historical sketch of tulip mosaic or breaking, the oldest known plant virus disease. National Horticultural Magazine 12, 179-216.
13 Kleber, F. (1868). Ueber die mikroskopischen Bestandtheile der Pocken-Lymphe. Virchows Arch. path. Anat. Physiol. 42, 112-128.
14 Chamberland, C. (1884). Sur un filter donnant de l'eau physioliquement pure. Compt. Rend. Acad. Sic. Paris 99, 247-248.
15 Ivanovski, D.I. (1892). [Über die Mosaikkrankheit der Tabakpflanze, russ.]. Izv. imp. Akad. Nauk. St. Petersburg 35, 67-70 (dt. in: Z. Pflanzenzücht. 13 (1903), 1-41).
16 Beijerinck, M.W. (1898). Over een contagium vivum fluidum als oorzaak van de vlekziekte der tabaksbladen. Versl. gewone Vergad. wis-en natuurk. Afd. K. Akad. Wet. Amsterdam 7, 229-235; ders. (1899). Ueber ein contagium vivum fluidum als Ursache der Fleckenkrankheit der Tabaksblätter. Centralbl. Bakter. Parasit. 5, 27-33; vgl. Wilkinson, L. (1974). The development of the virus concept as reflected in corpora of studies on individual pathogens, 1. Beginnings at the turn of the century. Med. Hist. 18, 211-221.
17 Loeffler, F. & Frosch, P. (1898). Berichte der Kommission zur Erforschung der Maul- und Klauenseuche bei dem Institut für Infektionskrankheiten in Berlin. Zentralbl. Bakt. Parasitenk. 1. Abt. 23, 371-391: 391.
18 Twort, F.W. (1915). An investigation on the nature of ultramicroscopic viruses. Lancet 2, 1241-1243.
19 d'Herelle, F. (1917). Sur un microbe invisible, antagoniste des bacilles dysentériques. Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 165, 373-375: 375.
20 Muller, H.J. (1922). Variation due to change in the individual gene. Amer. Nat. 56, 32-50: 48.
21 Stanley, W.M. (1935). Isolation of a crystalline protein possessing the properties of tobacco-mosaic virus. Science 81, 644-645.
22 Bawden, F.C. & Pirie, N.W. (1937). The isolation and some properties of liquid crystaline substances from solaneceous plants infected with three strains of tobacco mosaic virus. Proc. Roy. Soc. Lond. B 123, 274-320.
23 Kausche, G.A., Pfannkuch, E. & Ruska, H. (1939). Die Sichtbarmachung von pflanzlichem Virus im Übermikroskop. Naturwissenschaften 27, 292-299.
24 Alexander, J. & Bridges, C.B. (1928). Some physicochemical aspects of life, mutation and evolution. In: Alexander, J. (ed.). Colloid Chemistry, Theoretical and Applied, 2 vols.: II, 57.
25 Green, R.G. (1935). On the nature of the filterable viruses. Science 82, 444.
26 Laidlaw, P. (1939). Virus Diseases and Viruses.
27 Burnet, F. MacFarlane (1946). Virus as Organism.
28 Adlershoff, H. (1931). Untersuchungen über die postvakzinale Enzephalitis und Ultravira. Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, 1. Abt. Medizinisch-hygienische Bakteriologie, Virusforschung und tierische Parasitenkunde 122, 215-221: 216.
29 Link, G.K.K. (1934). [Rev. Smith, K.M. & Brooks, F.T. (1934). Recent Advances in the Study of Plant Viruses]. Bot. Gaz. 95, 527-528: 528; Jones, L.R. (1934). The oldest known plant virus disease. Science 79, 385; Dorland, W.A.N. (1935). Illustrated Medical Dictionary: 1502.
30 Diener, T.O. (1971). Potato spindle tuber "virus", IV. A replicating low molecular weight RNA. Virology 45, 411-428: 426; vgl. Marx, J.L. (1972). "Viroids": a new kind of pathogen? Science 178, 734.
31 Altenburg, E. (1946). The "viroid" theory in relation to plasmogenes, viruses, cancer and plastids. Amer. Nat. 80, 559-567: 559.
32 Baltimore, D. (1976). Viruses, polymerases, and cancer viruses, polymerases, and cancer. Science 192, 632-636: 634.
33 Anonymus (1970). Cancer viruses. More of the same. Nature 227, 887-888: 888.

Literatur

Troll, W. (1951). Das Virusproblem in ontologischer Sicht.
Hughes, S.S. (1977). The Virus. A History of the Concept.
Waterson, A.P. & Wilkinson, L. (1978). An Introduction to the History of Virology.
Fenner, F. & Gibbs, A. (eds.) (1988). Portraits of Viruses. A History of Virology.
Grafe, A. (1991). A History of Experimental Virology.
Chastel, C. (1992). Histoire des virus. De la variole au sida.
Podolsky, S. (1996). The role of the virus in origin-of-life theorizing. J. Hist. Biol. 29, 79-126.
Creager, A.N.H. (2002). The Life of a Virus. Tobacco Mosaic Virus as an Experimental Model, 1930-1965.
Brandt, C. (2004). Metapher und Experiment. Von der Virusforschung zum genetischen Code.

Vitalismus

Das Wort ›Vitalismus‹ verwendet zuerst wahrscheinlich P. Thouvenel, ein französischer Arzt aus Montpellier, in einer Preisschrift, die im Jahr 1780 erscheint.[1] Auch in der zwei Jahre später herausgekommenen deutschen Übersetzung dieser Schrift erscheint der Ausdruck an der entsprechenden Stelle.[2] Die in französischen Handbüchern vielfach genannte Schrift von P.-J. Barthez aus dem Jahr 1775 enthält das Wort dagegen wohl nicht.[3] Thouvenel bringt den Vitalismus in Zusammenhang mit dem »Spiritualismus der ersten Zeiten« in der griechischen Antike (»le Vitalisme ou le Spiritualisme des premiers temps«).[4] Seit Anfang des 19. Jahrhunderts dient das Wort insbesondere zur Bezeichnung der Lehrmeinung der medizinischen Schule von Montpellier (Bordeu und Barthez), nach der in allen Lebewesen ein vitales Prinzip (»principe vital«) existiert, das sowohl von den Prinzipien der »denkenden Seele« als auch von den anorganischen Naturkräften unterschieden wird. Barthez versteht unter dem vitalen Prinzip 1775 einfach die Ursache, die in einem Lebewesen alle Lebensphänomene hervorbringt (»j'appelle Principe Vital de l'homme, la cause qui produit tous les phénomènes de la vie dans le corps humain«).[5]

Weitere Belege für die biologische Verwendung des Ausdrucks im Französischen finden sich erst im zweiten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts.[6] Dort wird die Position des Vitalismus besonders mit G.E. Stahl, T. de Bordeu und P.-J. Barthez[7], aber auch mit Hippokrates[8] oder X. Bichat[9] in Verbindung gebracht. Im Deutschen wird der Ausdruck zu Beginn des 19. Jahrhunderts auf medizinische Lehren über die Entstehung von Krankheiten bezogen (Anonymus 1801: »System des Vitalismus«[10]; Harles 1803: »Standpunkt des organischen Vitalismus«[11]). Nach vereinzelten Verwendungen in den 1820er Jahren[12] erscheint das Wort erst Mitte des 19. Jahrhunderts regelmäßig, u.a. 1855 bei R. Virchow, der den »alten« Vitalismus auf die Lehren van Helmonts aus dem 17. Jahrhundert und der Schule von Montpellier aus dem 18. Jahrhundert bezieht, die eine Autonomie der einzelnen, lebenden Teile behaupten.[13] Im Englischen ist das Wort seit den 1820er Jahren nachweisbar (Anonymus 1821: »the vitalism of the Montpellier school«[14]; Taylor 1822: »the vitalism of Bichat«[15]).

Der Vitalismus ist der biotheoretische Standpunkt, der zur Beschreibung und Erklärung der Lebensphänomene spezifische Kräfte auf der Ebene der Organismen postuliert, die zusätzlich zu den chemischen und physikalischen Grundkräften wirksam sind.

Lebenskraft (gr. 4. Jh. v. Chr.) *699*
Lebensgeist (Wilhelm von Saint-Thierry um 1138) *692*
Archeus (Paracelsus 1527) *693*
Vitalismus (Thouvenel 1780) *692*
Bildungstrieb (Blumenbach 1781) *701*
Neovitalismus (Rindfleisch 1888) *705*
harmonisch-äquipotenzielles System (Driesch 1899) *696*

Scholastik: spritus animalis

Ein im Nachhinein vitalistisch anmutendes Konzept der Frühgeschichte der Biologie ist das der ***Lebensgeister*** (»spiritus animales«).[16] Diesen der Vermittlung zwischen dem Seelischen und dem Körperlichen dienenden Entitäten wird insbesondere eine Beteiligung bei den Prozessen der Wahrnehmung und Bewegung zugeschrieben. Der Ausdruck wird bereits in der Antike verwendet, so im ersten Jahrhundert von Vitruv, allerdings noch nicht in der späteren physiologischen Bedeutung, sondern für die Luft zum Atmen (»spiritus animales«).[17] Als physiologisches Konzept erscheint es in der Scholastik; so verwendet es um 1138 Wilhelm von Saint-Thierry. Er führt alle Lebensprozesse auf die postulierten Lebensgeister zurück und nimmt für die verschiedenen organischen Funktionsbereiche spezifische Lebensgeister an: einen *natürlichen Geist* (»spiritus naturalis«), der seinen Ursprung und Sitz in der Leber hat, einen *geistigen Geist* (»spiritus spiritualis«), der im Herzen sitzt, und einen *animalen Geist* (»spiritus animalis«), der im Gehirn entsteht und von dort wirkt. Diese drei Lebensgeister konzipiert Wilhelm ausdrücklich als regulierende und belebende Prinzipien eines Lebewesens (»Tres enim sunt spiritus, tres virtutes regentes et vivificantes«).[18]

Auch Thomas von Aquin spricht ein gutes Jahrhundert später im Singular von dem Lebensgeist (»spiritus animalis«), der als Instrument der Seele zwischen ihr und den körperlichen Funktionen steht (»proximum instrumentum animae in operationibus«).[19] Thomas beschreibt den Geist explizit als vermittelnde, aber körperliche Einheit (»spiritus, qui est quoddam corpus subtile, medium est in unione corporis et animae«).[20] Albertus Magnus nennt den Geist ein Vehikel des Lebens (»vehiculum vitae«).[21]

16.-17. Jh.: »archeus« und »Lebensgeister«

Die Identifizierung eines vitalistischen Standpunktes, der gegen andere Positionen abgegrenzt werden kann, ist seit Beginn des 18. Jahrhunderts möglich. An dieser begrifflichen Differenzierung ist G.W. Leibniz beteiligt. Er distanziert sich von solchen Autoren, die allein in den Lebewesen die Prinzipien des Lebens aufweisen zu können meinen (»auteurs, qui sont pour

les principes de vie«[22]). Namentlich nennt Leibniz F.M. van Helmont, dem er die Meinung zuschreibt, die Seele forme sich ihren Körper (»que l'âme se fabrique son corps«[23]). Eine solche Auffassung wird bereits in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts von dem älteren J.B. van Helmont vertreten, der jeden organisierten Körper als das Ergebnis eines in ihm wirkenden ***Archeus*** interpretiert, der den Körper wie ein Werkmeister allmählich baut.[24] Der Begriff des Archeus selbst im Sinne einer Lebenskraft geht auf Paracelsus zurück. Paracelsus entwirft den Archeus als einen Baumeister, der die Organe ihren Anlagen gemäß entwickelt und die Assimilation der Nahrung dirigiert. Ausdrücklich bezeichnet Paracelsus den Archeus auch als eine Kraft (»Archeus vis est producens res ex iliaste, ut archeus sit dispensator et compositor omnium rerum«).[25] An anderer Stelle heißt es, der Archeus »ordinirt alle Ding in sein Wesen«.[26] Der Archeus ist bei Paracelsus allerdings keine spezifisch organische Kraft, sondern wird auch für anorganische Vorgänge, z.B. die Bildung von Mineralien in der Erde verantwortlich gemacht. Nur undeutlich grenzt Paracelsus den Archeus von anderen Kräften im Körper ab, so nimmt er auch noch eine natürliche Heilkraft (»balsamus naturalis«) an.

In gewisser Weise vitalistisch sind auch die Irritabilitätslehren der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts (↑Wahrnehmung/Reiz), insofern sie das grundlegende Vermögen der Selbstbewegung der Lebewesen aus der besonderen Eigenschaft der Irritabilität der organischen Faser zu erklären versuchen. Verbreitet sind vitalistische Prinzipien daneben in den neuplatonischen Lehren gegen Ende des 17. Jahrhunderts: Gegen die cartesische Maschinenauffassung der Lebewesen nimmt R. Cudworth ein Prinzip der vitalen Energie (»vital energy«) an, das die geordneten Verhältnisse in den organischen Körpern (»vital harmony«) herstellt[27] und damit insgesamt Ausdruck einer ordnenden und formgebenden Kraft in der Natur (»plastic power«) ist[28] (↑Regulation).

Beeinflusst ist die frühneuzeitliche Rede von den Lebensgeistern von der stoischen Lehre, der zufolge die sinnliche Wahrnehmung ihren Ausgang von einem Zentralorgan nimmt (↑Hierarchie).[29] Der Geist gilt allgemein seit Platon als das Fahrzeug der Seele[30]; die scholastischen Philosophen stellen sich den Geist als einen feinen Körper vor, der in den Nerven oder Adern fließt.[31] Nach Nikolaus von Kues ist dieser feine Geist (»spiritus tenuissimus«) das Werkzeug der Seele, durch den sie den Sehsinn betätigt.[32] Auch Leonardo da Vinci postuliert die Lebensgeister als eine Art feine Materie, die eine Vermittlung zwischen der Seele des Körpers und der Materie darstellt und für die Bewegungen der Lebewesen verantwortlich ist. Die Lebensgeister strömen nach Leonardo durch die Glieder der Tiere und erweitern die Muskeln, so dass diese sich verkürzen und damit eine Bewegung hervorrufen.[33]

Mit der Entwicklung der ↑Physiologie als eigenständiger Lehre in der Mitte des 16. Jahrhunderts etabliert sich eine differenzierte Lehre verschiedener Arten von lebendigen Geistern im Körper. An die Stelle der galenischen Unterscheidung von einem *lebendigen Pneuma* (»πνεῦμα ζωτικόν«) und einem *beseelten Pneuma* (»πνεῦμα ψυχικόν«) sowie deren Verbindung mit unwillkürlichen Bewegungen von Organen auf der einen und willkürlichen Bewegungen der Gliedmaßen auf der anderen Seite[34] (↑Selbstbewegung) tritt bei J. Fernel – im Anschluss an die scholastische Einteilung (s.o.) – eine Differenzierung in drei *spiritus*: *spiritus naturales*, *spiritus vitales* und *spiritus animales*. Erstere werden nach der Lehre Fernels aus dem Blut in der Leber hergestellt; die zweiten entstehen aus dem Blut und der Atemluft im linken Herzen; letztere schließlich werden im Gehirn gebildet.[35] In dieser naturwissenschaftlichen Bedeutung; besonders im nervenphysiologischen Zusammenhang, erscheint der *spiritus*-Begriff 1586 auch bei B. Telesio.[36]

Aufgrund dieser Einbindung in physiologische Theorien spielen die Lebensgeister auch in explizit mechanistischen Erklärungsmodellen eine wichtige Rolle, so z.B. in der Physiologie R. Descartes'. Nach Descartes werden die Lebensgeister im Herzen gebildet und gelangen über das Gehirn in die hohlen Nerven zu den Muskeln, bei denen sie eine Verkürzung auslösen.[37] In erster Linie die vorgestellte Stofflichkeit der Lebensgeister ermöglicht ihre Integration in rein materialistische Theorien der Wahrnehmung und Bewegung. Sie sind damit nicht allein als vitalistisches Konzept zu verstehen.

An der Wende des 18. zum 19. Jahrhundert wandelt sich das Konzept des Geistes grundlegend, insofern es sich aus dem traditionellen physiologischen Kontext löst und im Sinne von »Bewusstsein« eine neue, mentalistische Bedeutung erhält, die es bis zu den modernen Debatten um den »Geist der Tiere« behält (↑Bewusstsein).

Stahl und Leibniz

Anfang des 18. Jahrhunderts entwickelt G.E. Stahl eine Theorie, der zufolge die organisierenden Kräfte der Lebewesen ihren Ursprung im Körper dieser Lebewesen selbst haben. Stahl begründet mit seiner Theorie die Selbständigkeit der Lebewesen als eigene Klasse von Naturgegenständen. Das die lebendigen

Körper organisierende Prinzip nennt er ›Seele‹; diese muss allerdings nicht als ein übernatürlicher Faktor verstanden werden. Eine moderne Interpretation der stahlschen Seele gibt J. Müller 1838, indem er diese mit der Organisation des Körpers identifiziert: »Stahl's Seele ist die nach vernünftigem Gesetz sich äussernde Kraft der Organisation selbst«.[38] In einigen Passagen seiner Schriften ist Stahl durchaus bereit, die Tätigkeit der Seele in eine mechanische Weltsicht zu integrieren. So heißt es, das Ergebnis der Aktivität der Seele, die Erhaltung des Körpers, erfolge »durch eine der Form nach mechanische Thätigkeit«[39] (»per actum formaliter mechanicum«[40]). An anderer Stelle heißt es: »Die instrumentale Ursache, durch welche die Erhaltung des Körpers (das Leben) bewirkt wird, ist ein mechanischer Akt, die Erhaltung selbst also ein mechanischer Prozeß«.[41]

Leibniz vertritt gegen Stahls Lehre von der Eigenständigkeit der Organismen einen Standpunkt, dem zufolge die Lebewesen (und ihre Seelen) aus der Ordnung der Materie insgesamt entspringen; die Prinzipien der Bewegung der Lebewesen liegen damit nicht allein in ihren Körpern, sondern in der Ordnung der Materie allgemein, wie sie von ihrem Schöpfer eingerichtet wurde: »la matiere arrangée par une sagesse divine doit estre essentiellement organisée partout«[42]. Weil Leibniz damit annimmt, dass alle Materie organisiert ist, nicht nur, insofern sie in Lebewesen enthalten ist, kann er die später einflussreiche These vertreten, dass Organisationen immer nur aus anderen Organisationen entstehen: »les animaux n'estant jamais formés naturellement d'une masse non organique«[43] (↑Organismus; Urzeugung). Leibniz nimmt also gegen den Vitalismus einen materialistischen Standpunkt ein, der gleichzeitig animistisch bzw. hylozoistisch ist.

Als ein späterer Vermittlungsversuch zwischen dem Vitalismus Stahls und dem herrschendem Mechanismus kann die Physiologie A. von Hallers Mitte des 18. Jahrhunderts gedeutet werden.[44] Haller hält zwar an den besonderen Leistungen der Lebewesen fest und versucht diese mit seiner Unterscheidung von Irritabilität und Sensibilität in ein System zu bringen (↑Wahrnehmung/Reiz), er bindet diese Leistungen aber andererseits an bestimmte körperliche Strukturen und versucht sie in einem konsequent experimentellen Ansatz zu erforschen.

Höhepunkt des Vitalismus im späten 18. Jh.

Als Höhepunkt vitalistischen Denkens gelten die letzten Jahrzehnte des 18. Jahrhunderts. Von zahlreichen Autoren werden Abhandlungen verfasst, die die Notwendigkeit der Annahme einer für das Leben spezifischen *Lebenskraft* (s.u.) behaupten. Diese Ansätze hängen mit der Konsolidierung der Biologie als eigenständige Wissenschaft zusammen: Es etabliert sich eine methodisch selbständige Wissenschaft, die sich selbst ↑*Biologie* zu nennen beginnt.

19. Jh.: Formierung der Ablehnung

Eine Schwächung erfahren die vitalistischen Standpunkte mit dem sich verfestigenden Programm der mechanistischen Naturwissenschaft, dessen Erfolg besonders durch den Nachweis der künstlichen Synthese von Harnstoff durch F. Wöhler im Jahr 1828 symbolisiert wird.[45] Es ist damit gezeigt, dass im Reagenzglas ohne die Mitwirkung der Lebenskraft eines Organismus ein nur in Organismen angetroffener Stoff hergestellt werden kann. Trotz dieses Nachweises verstehen sich aber auch danach noch viele Biologen als Vitalisten, z.B. J. Liebig.[46] Und auch Wöhler deutet seinen Nachweis nicht als Widerlegung der Lehre von der Lebenskraft.[47] Für den einflussreichen Physiologen J. Müller ist die Lebenskraft auch nach Wöhlers Experimenten weiterhin ein wichtiges Konzept, das ein spezifisch organisches Phänomen darstellt und nicht auf physikalische Kräfte reduziert werden kann.[48]

In Deutschland bildet sich eine allgemeine Ablehnung des Vitalismus erst mit der Anerkennung der Zellenlehre seit Ende der 1830er Jahre heraus. T. Schwann gewinnt seine gegen die Annahme einer Lebenskraft gerichteten Überzeugungen zunächst aufgrund von Versuchen über die Muskelarbeit.[49] Die Skepsis gegenüber einer Lebenskraft ergibt sich daraus, dass die Ergebnisse dieser Versuche sich mit den gleichen Gesetzen erklären lassen wie sie auch für einen elastischen anorganischen Körper gelten. Später versucht Schwann, die Bildung von Zellen als Ergebnis des rein physikalischen Prozesses der Kristallisation zu erklären. Organismen sind ihm nichts »als die Formen, unter denen imbitionsfähige Substanzen kristallisieren«.[50] Er ist daher der Ansicht: »Die Frage über die Grundkraft der Organismen reduziert sich […] auf die Frage über die Grundkräfte der einzelnen Zellen«.[51] Die Grundkräfte der Zellen aber sieht Schwann genauso wie die Kräfte der anorganischen Natur mit der Materie als solcher gegeben. Ausdrücklich behauptet er, »daß die Grundkräfte der Organismen […] wesentlich mit den Kräften der anorganischen Natur übereinstimmen, […] daß es Kräfte sind, die ebenso mit der Existenz der Materie gesetzt sind, wie die physikalischen Kräfte«.[52] Weil auch die Stoffe der organischen Natur sich nicht von denen der anorganischen unterschieden, liege das Charakteristische des Organismus allein in der An-

ordnung seiner Teile. Trotz dieses reduktionistischen Ansatzes stellt die Zelltheorie Schwanns aber keinen reinen Physikalismus dar, denn die Zellen werden von Schwann als kleine organisierte Systeme gesehen: Was die Zellen zu den elementaren Trägern des Lebens macht, sind bei Schwann Systemleistungen wie Selbsterhaltung, Wachstum, Stoffwechsel und Fortpflanzung (durch Teilung). Zu diesen Leistungen kann die Zelle nur insofern in der Lage sein, als sie als funktional organisiert gedacht wird; sie bildet nach Schwann »ein einem Organismus ähnliches, systematisches Ganzes«[53] (↑Ganzheit; Zelle).

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird unter ›Vitalismus‹ explizit eine Theorie des Lebens verstanden, nach der zur Erklärung des Lebens die physikalisch-chemischen Prinzipien allein nicht ausreichen, so dass eine nur den Lebewesen eigene Lebenskraft postuliert wird. Die Annahme einer solchen Lebenskraft (s.u.) gilt durch die Arbeiten H. Lotzes[54] und E. Du Bois-Reymonds[55] aus den 1840er Jahren als überwunden. E. Haeckel stellt 1866 den Vitalismus dem Mechanismus gegenüber und ist der Auffassung, beide verhielten sich zueinander wie »Teleologie und Causalität«.[56] Haeckel lobt dabei die Erfolge der »causal-mechanischen Untersuchungs-Methode« und kritisiert die »vitalistisch-teleologischen Irrthümer«.[57]

Die Nichtreduzierbarkeit der Lebensphänomene auf rein physikalische Prozesse wird von französischen Physiologen auch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts immer wieder festgehalten. Das Leben könne nicht allein durch vitalistische oder materialistische Konzeptionen charakterisiert werden, wie es C. Bernard formuliert.[58] Von der Physik sei allein die experimentelle Methode zu übernehmen; es herrschten im Bereich des Organischen aber eigene Gesetze. Aufgrund der stärkeren Ablehnung eines physikalistisch-reduktionistischen Ansatzes seitens der französischen Physiologen im Vergleich zu ihren deutschen Kollegen ist von zwei »nationalen Stilen« der Physiologie gesprochen worden.[59] Spätestens mit den Arbeiten Bernards erscheint aber auch in Frankreich die Annahme einer Lebenskraft als überflüssig. Bernard charakterisiert die Organisation eines Lebewesens als ein Gefüge aus Substanzen, die wechselseitig aufeinander einwirken (»un mélange des substances complexes réagissant les unes sur les autres«[60]), und er stellt ausdrücklich fest, diese Anordnung von Materie sei schlecht dadurch auf den Begriff gebracht, dass eine »Kraft« postuliert werde[61]. Als überflüssig (»inutile à la science«[62]) erscheint Bernard die Annahme einer Lebenskraft insbesondere auf der Grundlage seines Konzepts einer »inneren Umwelt« (↑Regulation), weil damit Stimuli für die Aktivität der Organismen nicht von außen, sondern auch von innen vorstellbar werden: »Les divers éléments vivants jouent ainsi le rôle d'excitants les uns par rapport aux autres«[63]. Den entscheidenden Impuls für die Überwindung des Vitalismus und der Annahme einer zentralen Lebenskraft sieht Bernard mit der Gewebelehre X. Bichats gegeben: Indem Bichat nicht mehr nur eine Kraft und ein Zentralorgan als Sitz des Lebens annimmt, sondern stattdessen eine Vielzahl von Geweben mit spezifischen Funktionen identifiziert, leiste er eine *Dezentralisierung des Lebens* (»décentralisant la vie«[64]) und dessen Verankerung in den Geweben (»l'incarnant dans les tissus«[65]). Statt einer zentralen Lebenskraft würden mit Bichats Gewebelehre also viele gewebespezifische organische Kräfte postuliert. Die Annahme der einen Lebenskraft erklärt nach Bernard ebenso wenig wie die Annahme einer Mineralkraft für die Erscheinungen im Bereich der Mineralien: »il n'y a en réalité pas plus de force vitale dans les êtres vivants qu'il n'y a de force minérale dans les corps bruts«.[66] ›Kraft‹ sei doch eine bloße Abstraktion oder nur eine Redeweise. Zur Erklärung der Lebenserscheinungen reicht nach Bernard das Prinzip der Organisation aus (»les phénomènes d'organisation, d'où dérivent toutes les manifestations vitales«).[67]

Wiederbelebung im frühen 20. Jh.

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wird von biologischer Seite ein Vitalismus u.a. von J. Reinke, H. Driesch und G. Wolff vertreten. Der Botaniker Reinke versteht sich zwar selbst nicht als Vitalist; weil er nicht alle Lebenserscheinungen für wissenschaftlich erklärbar hält, steht seine Lehre aber doch in der Nähe vitalistischer Standpunkte. Die These der Unerklärlichkeit bestimmter Lebensphänomene vertritt Reinke in aller Deutlichkeit: »Es sind drei Stücke der Lebensvorgänge, in bezug auf welche die Durchführung der mechanistischen Theorie auf anscheinend unüberwindliche Hindernisse stößt: die Zweckmäßigkeit des Körpers, seiner Organe, Verrichtungen und Reaktionen; sodann die Fortpflanzung und Entwicklung; endlich die bewußte Intelligenz des Wahrnehmens und Denkens«.[68] Zur Erklärung dieser übermechanistischen Prozesse führt Reinke den Begriff der »Dominante« ein, die die »Systembedingungen« der Lebenserscheinungen zusammenfasst.[69] Reinke ist vorsichtig bei der Formulierung seines Standpunktes, insofern er keine für das Leben typische Lebenskraft postuliert, sondern nur von einem *Lebensprinzip* spricht, das eine Systemleistung darstellt: »Das Lebensprincip ist keine Kraft, sondern der symbolische

Ausdruck für ein verwickeltes Getriebe zahlreicher Einzelwirkungen, als dessen Ergebnis überall die Zweckmäßigkeit hervorleuchtet«.[70] Das Lebensprinzip ist für Reinke ein Prinzip der Ordnung und der Selbstregulation eines Organismus.

Drieschs Vitalismus

Der beherrschende Vertreter des Vitalismus ist über Jahrzehnte der Entwicklungsbiologe und spätere theoretische Biologe H. Driesch.[71] Aus seinen Entwicklungsversuchen an Seeigeleiern Anfang der 1890er Jahre gelangt Driesch zu der Überzeugung, dass die Entwicklung des Seeigels nicht über einen deterministischen Vorgang erfolgen könne, weil sie über ausgeprägte Leistungen der Regulation und Regeneration verfüge (↑Entwicklung). Nach Driesch betrifft der Vitalismus die Frage nach dem Ursprung der Zweckmäßigkeit der Lebensvorgänge; das Problem bestehe darin, »ob das Zweckmäßige an ihnen einer besonderen Konstellation von Faktoren entspringe, welche aus den Wissenschaften vom Anorganischen bekannt sind, oder ob es Ausfluß ihrer Eigengesetzlichkeit ist«.[72] Die Frage muss nach Driesch in der zweiten Weise beantwortet werden, weil es organische Phänomene gebe, die dem Bereich des Anorganischen fremd seien. Dies seien v.a. die beiden Grundkennzeichen der Zweckmäßigkeit, die »Harmonie« und die »Regulation«. Die Harmonie des Organischen bezieht Driesch auf die Entwicklung eines Organismus durch die wechselseitige Einwirkung seiner Teile (»Kausalharmonie«), ihre Formung zu einer Einheit (»Kompositionsharmonie«) und ihr funktionales Zusammenwirken (»Funktionalharmonie«).[73] Die Regulationen beziehen sich auf die Fähigkeit von Organismen, Umweltstörungen in ihrer Entwicklung und in ihrem Lebensvollzug kompensierend auszugleichen. Weil die Schädigungen von Teilen eines sich entwickelnden Organismus von anderen Teilen ausgeglichen werden können, so dass wieder der ganze Organismus gebildet wird, weil also die Ganzheit eines Organismus dadurch ausgezeichnet ist, »daß jedes ihrer Elemente jede einzelne Rolle in der Gesamtheit dessen spielen kann, was im ganzen System geschieht«, bezeichnet Driesch den Organismus seit 1899 als ein ***harmonisch-äquipotenzielles System***.[74] In einem solchen System liege eine harmonische Wechselwirkung der Teile vor, und jeder Teil verfüge über die gleiche Potenz, insofern gelte, »daß auch ein beliebiger Teil desselben in ein kleines Ganzes umgewandelt zu werden vermag«[75]. Diese Fähigkeit der Funktionswiederherstellung nach der Zerstörung von Teilen ist es, die Driesch als »ersten Beweis des Vitalismus« anführt. Driesch ist der Auffassung, diese »Geschehnisse an belebten Körpern sind von einer solchen Art, daß sie sich nicht aus einer Kenntnis der Koordination (Lagen), Kräfte und Geschwindigkeiten der einzelnen körperlichen Elemente herleiten lassen«.[76] Der Organismus sei daher etwas anderes als eine Maschine, die eben aus der Anordnung ihrer Teile erklärt werden könne, und stehe damit jenseits des Bereichs der Physik. Er folgert die These des Vitalismus: »Das Leben, die Formbildung wenigstens, ist nicht eine besondere Anordnung anorganischer Ereignisse; die Biologie ist daher nicht angewandte Physik und Chemie; das Leben ist eine Sache für sich, und die Biologie ist eine unabhängige Grundwissenschaft«.[77]

In einer logischen Rekonstruktion seines ersten Beweises des Vitalismus besteht Drieschs Argument aus den beiden Prämissen, dass (1) keine Maschine sich fragmentieren lässt, ohne dass ihre Funktion beeinträchtigt ist, und (2) harmonisch-äquipotenzielle Systeme sich fragmentieren lassen, ohne dass ihre Funktion beeinträchtigt wird, die zu der Konklusion führen, dass harmonisch-äquipotenzielle Systeme keine Maschinen sind.[78] Zur Erklärung der organischen Leistungen eines harmonisch-äquipotenziellen Systems ist nach Driesch die Annahme eines über die Physik hinausgehenden Naturfaktors notwendig. Dieser stelle ein elementares, nicht auf eine Kombination anderer Faktoren reduzierbares, neues Prinzip dar, das auch nicht »auf Konstellationen einzelner physikalischer und chemischer Akte gegründet ist«[79]. Driesch nennt diesen »ganzmachenden Naturfaktor« in Anlehnung an Aristoteles *Entelechie*. Er beschreibt diesen nur in einzelnen Individuen wirksamen Faktor als unräumlich und immateriell; er stelle auch keine Form von Energie dar. Ihre wesentliche Funktion bestehe in »Ordnungsleistungen«, die sich besonders während der Entwicklung eines Organismus zeigen würden.[80] Die Entelechie sorge für die Ordnung von kausalen Prozessen, die ohne sie unkontrolliert verlaufen würden. Genau genommen erschöpft sich der Beitrag der Entelechie in dieser Ordnungsleistung. Sie ist damit in enger Anlehnung an einen menschlichen Maschinenbauer verstanden: Sie ist derjenige Faktor, der die richtige *Anordnung* der Teile im Ganzen bewirkt. Selbst eine rätselhafte, zwar nicht direkt zu beobachtende, aber doch zu erschließende »Suspension anorganischen Geschehens« liegt nach Driesch in der Macht der Entelechie.[81] Die Entelechie wird von Driesch zunächst allein als ein Begriff eingeführt, der eine im Experiment nachgewiesene organische Leistung bezeichnen soll. Es steht für ihn daher anfangs gar nicht zur Debatte, ob es sie gibt oder nicht.[82]

Drieschs zweiter Beweis der Autonomie des Lebens fußt auf der Theorie der Vererbung, genauer auf der im Laufe der Ontogenese stattfindenden vielfachen Teilung der Eizelle. Driesch behauptet dabei, dass es »geradezu eine Absurdität sei, anzunehmen, daß eine komplizierte, nach den drei Richtungen des Raumes in typischer Weise verschiedene Maschine viele, viele Male geteilt werden und doch immer ganz bleiben könne: also kann *keine Maschine irgendwelcher Art* Ausgangspunkt der Entwicklung und Basis der Vererbung sein«.[83] Driesch geht in dieser Kritik offenbar von einem Modell der Vererbung aus, nach dem eine einmal differenzierte Zelle sich nicht wieder entdifferenzieren kann, weil sie nicht mehr über alle Anlagen zur Bildung eines vollständigen Organismus verfügt. Eine solche Vorstellung von Vererbung findet sich in den 1890er Jahren u.a. bei A. Weismann (↑Vererbung). Wird dagegen von dem modernen Modell der differenziellen Genaktivität ausgegangen, nach dem alle differenzierten Zellen über alle Gene verfügen und unter Umständen sich auch wieder entdifferenzieren können, dann stellen sich Drieschs experimentelle Befunde als alles andere als Beweise für den Vitalismus heraus.[84]

Kritik an Drieschs Vitalismus

Vor allem das Postulat des außerphysikalischen Faktors der Entelechie stößt unter zeitgenössischen Biologen auf eine weitgehend einhellige Ablehnung. Die Kritik lautet, dass die Annahme eines akausalen Naturfaktors, der nicht im Raum wirke und dessen Zusammenhang mit physikalischen Größen nicht geklärt ist, der Biologie ihre naturwissenschaftliche Basis nehmen würde. So stellt W. Roux 1912 heraus, es sei »diese Entelechie kein in der exacten Naturforschung verwendbarer Begriff«.[85] Der Status der Entelechie ist selbst in der Theorie Drieschs unklar. Er behandelt sie zunächst als einen Teil eines Organismus, eine physische Komponente, die den Organismus erst zu dem macht, was er ist. Daneben konzipiert Driesch die Entelechie aber auch als etwas, das nicht isoliert werden kann und damit mehr den Charakter einer Kraft oder eines Prinzips aufweist.

Von Seiten der Gestalt- und Ganzheitslehren der 1920er Jahre wird Driesch vorgeworfen, sein Vitalismus entspreche im Grundmuster seiner Argumentation, in der das Lebensspezifische an einem einzelnen »Faktor« festgemacht werde, immer noch einem mechanistischen Modell. Die Rückführung auf einen isolierten Faktor stehe dem eigentlich organismischen Denken entgegen, das den Organismus als ein Wechselverhältnis zwischen verschiedenen Gliedern eines Ganzen entwirft. Die Autonomie der

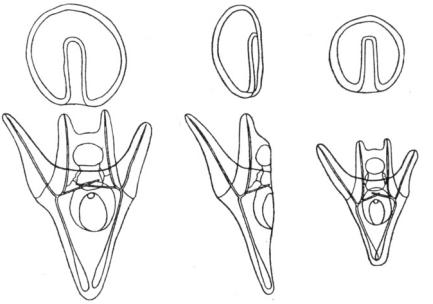


Abb. 563. Zwei Entwicklungsstadien eines Seeigels: Gastrula (obere Reihe) und Pluteus-Larve (untere Reihe). Links die normale Entwicklung; in der Mitte die erwartete Entwicklung aus einer isolierten Blastomere nach der Theorie von Weismann und Roux; rechts die tatsächliche Entwicklung aus einer isolierten Blastomere. Weil sich aus einer im frühen Entwicklungsstadium isolierten Zelle ein ganzer, wenn auch etwas verkleinerter Seeigel entwickelt, meint Driesch einen nicht-räumlichen, ganzmachenden Faktor X, den er ›Entelechie‹ nennt, annehmen zu müssen (aus Driesch, H. (1909). Philosophie des Organischen, 2 Bde.: I, 61).

Lebenswissenschaften zeige sich insofern nicht im Nachweis eines lebensspezifischen Faktors, sondern gerade im Fehlen eines solchen Faktors. Leben sei nicht das Ergebnis einer zentralen Steuerung, sondern einer dezentralen Organisation. Zusammenfassend wirft O. Spann Driesch vor, »den Ganzheitsbegriff nicht verstanden« zu haben[86], denn er stelle sich die Ganzheit als einen Faktor vor, als die Entelechie oder den Faktor *E*, der nicht aus der Organisation selbst entstehe, sondern eine von außen eingreifende Kraft darstelle. Dadurch aber werde die Ganzheit »selber wieder auf ursächliche, unganzheitliche Kraft gedacht«.[87] Nach Spann darf die Ganzheit dagegen nicht nach dem Modell der Ursächlichkeit konzipiert werden. Die Ganzheit habe kein Dasein neben ihren Gliedern, sondern erschöpfe sich in deren Verhältnis zueinander (↑Ganzheit).

Besonders prägnant kann das Scheitern des Vitalismus also aus einer systemtheoretischen Perspektive, die die wechselseitige Abhängigkeit der Prozesse in einem Organismus betont, zum Ausdruck gebracht werden. Der Begründer der Systemtheorie, L. von Bertalanffy, setzt seinen Ansatz in gleichem Maße vom Mechanismus wie vom Vitalismus ab und bemerkt 1932: »Mechanismus wie Vitalismus beruhen auf der Maschinentheorie«.[88] Den Vitalismus rückt von Bertalanffy in die Nähe der »Maschinentheorie« des Lebens, weil die Annahme eines einzelnen Faktors, der die gestörte Organisation repariert, am Modell eines Mechanikers orientiert ist, der von außen

eingreift, um den Defekt eines Systems zu beheben. Systemtheoretisch wird diese Reparaturleistung allein aus dem organisierten Miteinander der Teile verständlich. Allgemein stellt von Bertalanffy fest, die Lebenseigenschaften der Organismen würden sich nicht aus besonderen chemischen Substanzen oder biologischen Lebenskräften ergeben, sondern »sie danken es dem System, zu welchem diese organisiert sind. […] Es gibt keine ›lebende Substanz‹, weil das grundlegende Merkmal des Lebens die Organisation von Substanzen ist«[89] (↑Organisation). Resümierend bemerkt von Bertalanffy 1932: »Der Fehler des Vitalismus war es also, daß er die organische Ganzheit nicht im lebendigen System selbst suchte, sondern in einer zu dessen atomistischen Teilen aus dem Unräumlichen hinzutretenden Entelechie«.[90]

Seit den 1930er Jahren schließen sich viele Kritiker dieser Sicht an. F. Alverdes ist 1935 der Auffassung, das Verständnis eines Lebewesens sei nur in seiner »Lebenstotalität« möglich[91]: »Unzulänglich ist sowohl das mechanistische wie das vitalistische Weltbild, weil in beiden das Lebensgeschehen nur als ein Miteinander von Einzelabläufen erscheint«[92]. Das gleiche Problem des Fehlens eines ganzheitlich-organismischen Ansatzes und des unbewältigten mechanistischen Erbes im Vitalismus sieht M. Weingarten 1993: »Denn nicht die organismische Ganzheit selbst ordnet und organisiert physikalisch-chemische Abläufe, sondern diese Aufgabe kommt einem bestimmten Teil innerhalb des Organismus zu. Daher ist der Vitalismus noch abhängig und beeinflußt vom mechanistischen Naturverständnis, weil er die organismische Ganzheit versteht als eine bloße Addition und Aggregation einzelner Elemente«.[93]

Mit der allgemeinen Kritik an Drieschs biologiespezifischen Prinzipien in den 1920er und 30er Jahren ist der Vitalismus insgesamt an sein wissenschaftliches Ende gekommen. Gescheitert ist er, insofern mit ihm die These der wissenschaftlichen Unerklärlichkeit der Lebenserscheinungen verbunden ist. Gescheitert ist er damit nicht nur als Doktrin und Lehrgebäude, sondern auch als Forschungsprogramm: Seine fehlende empirische Fruchtbarkeit bildete den Todesstoß des Vitalismus. So sieht es zumindest retrospektiv der Wissenschaftstheoretiker E. Nagel 1961: »The issue has ceased to be focal, perhaps less as a consequence of the methodological and philosophical criticisms to which vitalism has been subjected, than because of the sterility of vitalism as a guide in biological research and the superior heuristic value of other approaches to the study of vital phenomena«.[94] Das Problem des Vitalismus war es auch, dass er nicht dazu beitrug, Organismen in irgendeiner Weise besser erklären oder ihr Verhalten besser voraussagen zu können.[95] Im Kern bestand er in der bloßen Annahme eines zusätzlichen Faktors, der das systemtheoretische Geschehen auf einen weiteren Begriff brachte. Fatal für die Theorie und das Forschungsprogramm war dabei der Verzicht auf die Angabe scharfer Kriterien dafür, wann die Annahme dieses Faktors sich als falsch erweisen könnte, also falsifiziert wäre.

Trotz seines Scheiterns als grundlegende Theorie und empirisches Forschungsprogramm war der Vitalismus aber zumindest insofern erfolgreich, als er einen Beitrag leistete für die Auszeichnung der Biologie als besonderer Wissenschaft und die Anerkennung der Organismen als Gegenstände, die nur mittels besonderer Begriffe zu erkennen sind. In der unmittelbaren Nachfolge Drieschs wird zwar weiter versucht, für die methodische Eigenständigkeit der Biologie zu argumentieren[96]; die Differenzierung der Biologie von der Physik wird aber nicht an biologiespezifischen Naturfaktoren festgemacht, sondern es wird versucht, die Organisation, d.h. die besondere Form der Anordnung der Materie in den Lebewesen für ihre speziellen Leistungen verantwortlich zu machen – also gerade diejenigen Aspekte des Organischen, die Driesch als »maschinenhaft« und damit nicht hinreichend für eine Spezifizierung der Organismen ansieht[97] (↑Organisation; Ganzheit).

Der Vitalismus und die Autonomie der Biologie

Einer der letzten bekennenden Vertreter eines Vitalismus ist in den 1930er Jahren G. Wolff. Vitalistisch ist nach Wolff jeder Standpunkt, der die »Eigengesetzlichkeit des Lebens« anerkennt. Im Gegensatz zum Mechanismus, der das biologische Geschehen auf physikalisch-chemische Vorgänge zurückzuführen für möglich hält, seien die Vertreter des Vitalismus davon überzeugt, dass neben diesen Vorgängen, deren Wirksamkeit auch in den Lebewesen nicht geleugnet wird, noch eine andere »besondere Gesetzlichkeit« herrsche.[98] Auch die Deszendenztheorie ist für Wolff vitalistisch, insofern in ihr für die Lebewesen spezifische Gesetze formuliert sind.[99] Mit einem solchen Verständnis mündet der Vitalismus der ersten Jahrhunderthälfte in die wissenschaftstheoretischen Diskussionen über die Reduzierbarkeit oder »Autonomie der Biologie« und die methodologische Abgrenzung des Organismusbegriffs von den Begriffen der Physik, die die zweite Jahrhunderthälfte beherrschen.[100] In seiner Betonung der methodischen Eigenständigkeit der Biologie kann der Vitalismus dabei in einigen seiner Aspekte als Vorläufer organismischer oder holistischer Vorstellungen interpretiert werden.

Oder, wie es G. Canguilhem 1955 formuliert: »Der Vitalismus wäre demnach einfach die Anerkennung des Lebens als ursprünglicher Ordnung der Erscheinungen und somit der Besonderheit des biologischen Wissens«.[101]

Der Vitalismus wendet sich seit seinen Anfängen gegen die seit der Frühen Neuzeit verbreitete reduktionistische Einschätzung, die Lebensphänomene seien nichts anderes als Physik und besonders Mechanik. Diese Auffassung findet sich z.B. 1627 bei F. Bacon, der die Bewegungen der Blätter der Sinnpflanze als *nichts anderes als* (»nothing else but«[102]) einen mechanischen Prozess beurteilt (↑Selbstbewegung). Gegen diesen Reduktionismus, den J. Huxley mit der Formel des »nothing-else-buttery«[103] charakterisiert, besteht der Vitalismus auf der methodologischen und ontologischen Eigenständigkeit der Lebewesen.

Lebenskraft

Die Vorstellung von einer Lebenskraft hat antike Ursprünge. Der arabische Gelehrte Schahrastâni schreibt im 6. Jahrhundert Hippokrates die Unterscheidung von drei grundlegenden Lebenskräften zu: einer zeugenden, einer ernährenden und einer erhaltenden Kraft.[104] Das Wort ›Lebenskraft‹ (»ζωτικὴ δύναμις«) lässt sich bis ins 4. vorchristliche Jahrhundert zurückverfolgen. Nach Auffassung K. Reinhardts verfügt die alte Stoa jedoch noch nicht über den Begriff; im Sinne eines ursächlichen Prinzips führt Reinhardt sie auf Poseidonios aus dem frühen ersten Jahrhundert vor Christus zurück.[105] Zwar erscheint der Begriff bereits in den Lehren der alexandrinischen Ärzte Herophilos und Erasistratos in der ersten Hälfte des 3. Jahrhunderts.[106] In diesem Kontext wird er aber auf Detailfragen bezogen, insbesondere auf die Frage, welche Lebensfunktionen dem körperlichen und welche dem seelischen Bereich zuzuordnen sind – und damit noch nicht auf die grundsätzliche Frage, wie das Lebendige zu verstehen ist, also noch »nicht auf die Frage nach der Ursache [der Lebendigkeit], nicht ob von innen oder von außen, mechanisch oder organisch, vitalistisch oder atomistisch« (Reinhardt 1953)[107].

Nach Poseidonios erscheint der Ausdruck bei stoisch beeinflussten Autoren häufiger. Im 1. vorchristlichen Jahrhundert verwenden ihn Diodor von Sizilien und Cicero.[108] Nach stoischer Vorstellung geht die Lebenskraft von der Sonne aus, die die Erde mit Pneuma erfüllt, das dann von den Lebewesen aufgenommen wird.[109] Cicero nimmt eine Lebenskraft (»vis vitalis«) in allen Lebewesen an, seien es Pflanzen oder Tiere. Er bringt sie mit der Wärme in Verbindung und nimmt sie als Erklärungsprinzip für ihre Vermögen der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung.[110] Die stoische Lehre postuliert nicht nur eine zentrale Lebenskraft, sondern differenziert diese Kraft für einzelne organische Vermögen in einzelne Unterkräfte, so eine Kraft der Fortbewegung, eine der Sprache und eine andere der Atmung.[111]

Neben dem Begriff der Kraft sind es verschiedene andere Begriffe, die ein allgemeines Prinzip des Lebensantriebs bezeichnen sollen, z.B. *Seele*, *Pneuma* oder *Spiritus*[112] – im Gegensatz zu einer Kraft werden sie aber meist als räumliche Agentien verstanden, die in einen Körper hineinströmen und ihn damit beleben können. Der römische Arzt Galen nimmt für alle Lebewesen eine angeborene Kraft (»δύναμις«) an, die sich von den Kräften der anorganischen Materie unterscheidet und die Lebewesen zum Angemessenen hinführt, vom Fremden fortführt und das zur Nahrung Bestimmte umwandelt.[113]

Die Lehre des Aristoteles von den drei Seelenteilen[114] wird von seinen Nachfolgern in der peripatetischen Schule sowie von Alexander von Aphrodisias und von arabischen Gelehrten des Mittelalters in eine Lehre von Grundkräften der Lebewesen transformiert (»tres-vires-Lehre«). So ordnet Avicenna den drei von Aristoteles unterschiedenen Seelenteilen jeweils eine Kraft zu, nämlich eine »Pflanzenkraft«, eine »animalische Kraft« und eine »rationelle Kraft«.[115] Die für die Lebewesen basale vegetative Kraft wird von ihm weiter unterteilt in die drei Kräfte *vis nutritiva*, *vis augmentativa* und *vis generativa* (bei Alexander von Aphrodisias, der bereits zuvor eine Hierarchie von organischen Kräften postuliert, heißen diese drei Kräfte »δύναμις θρεπτικὸν«, »αὐξητικὸν« und »γεννητικόν«[116]). Avicenna bringt die drei Kräfte in eine Ordnung, indem er die ernährende Kraft als den Anfang, die Kraft des Wachstums als Vermittlerin und die zeugende Kraft als das Ende betrachtet (↑Zweckmäßigkeit).[117]

Neben diesen Kräften nehmen Avicenna und mit ihm die scholastischen Philosophen eine Reihe weiterer organischer Kräfte an. So zerlegt Avicenna z.B. das Ernährungsvermögen in die vier Kräfte *vis attractiva*, *vis digestiva*, *vis retentiva* und *vis expulsiva* (eine Gliederung, die auf Hippokrates zurückgeht).[118] Albertus Magnus postuliert – ebenso wie die Lauteren Brüder – außerdem noch eine *virtus formativa* im Samen, die analog zum Plan eines Künstlers die Anweisung zur Gestaltung der Pflanzen und Tiere liefert.[119] Thomas von Aquin unterscheidet – parallel zu den drei Seelenteilen bei Aristoteles – eine *vis animalis*, *vis sensitiva* und *vis intellectiva*[120] bzw. eine *anima vegetabilis*, *anima sensibilis* und *anima ratio-*

nalis[121] und übernimmt außerdem die Dreiteilung der Potenzen der Pflanzenseele in eine *vis nutritiva*, *vis augmentativa* und *vis generativa* von Avicenna[122].

Frühe Neuzeit: unscharfes Konzept

Anders als in den mittelalterlichen Entwürfen, in denen das Leben der Organismen meist als von außen durch Gott verliehen angesehen wird, formulieren seit der Mitte des 17. Jahrhunderts einige Forscher ein eigenes Prinzip der Lebenskraft in den Organismen. Der ältere van Helmont nennt dieses Prinzip im Anschluss an Paracelsus (s.o.) *Archeus* und stellt es sich als einen tätigen Werkmeister vor, der, in Verbindung mit den Bewegungen der Himmelskörper stehend, die Oberaufsicht über die Organisation der Stoffe im Organismus innehat.[123] Helmonts Archeus ist vergleichbar mit der von Aristoteles postulierten Entelechie; im Gegensatz zu dieser stellt er aber eine tatsächlich wirkende Kraft dar und ist hierarchisch organisiert: Jeder Körper wird durch eine geordnete Vielzahl von Archeen gesteuert (↑Hierarchie).[124]

Als Reaktion auf die mechanistischen Lebenstheorien der ersten Jahrhunderthälfte wird in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts von verschiedener Seite eine plastische Kraft (»Plastical Power«) postuliert, die solche Phänomene bewirken solle, die von mechanischen Kräften (»Mechanical powers«) nicht zu leisten seien.[125] Zu diesen Phänomenen werden die geordneten und koordiniert auf ein Ziel gerichteten Lebensvorgänge gerechnet. Bei H. More steht die richtende (»directing«) plastische Kraft in engem Zusammenhang zu einer Seele der Natur (»Spirit of Nature«). Eine Leistung der plastischen Kraft ist es nach More, die dazu disponierte Materie in Leben zu organisieren (»organizing duly-prepared Matter into life«).[126]

Ausdrücklich von einer *Lebenskraft* im Singular (»vital force«) spricht 1701 der englische Botaniker N. Grew.[127] Nach Grew macht die besondere Disposition, die ↑Organisation, eines Körpers den Eingriff einer Lebenskraft möglich, die den »Organismus des Körpers« zu einem Lebewesen wandelt. Auch G.E. Stahl verlegt den Grund der zweckmäßigen Einrichtung der Organismen von dem externen göttlichen Baumeister (in den Maschinentheorien des Lebens; ↑Organismus) wieder in den Organismus selbst, indem er eine Seele annimmt, die die zweckmäßige Organisation steuert. Der Unterschied zwischen Mechanismus und Organismus beruht nach Stahl in der Ordnung und koordinierten Aktivität der Teile eines Organismus. Diese bedürften zu ihrer Erklärung eines finalen Prinzips, einer ausrichtenden Kraft, eines »director in corpore vivo«[128]. Diese Leitkraft kennzeichnet Stahl in regulationstheoretischen Begriffen: Sie sei es, die den Körper »dirigierte, disponierte, regierte und steuerte«[129] (↑Regulation). Die Seele bediene sich auf diese Art des Körpers; sie mache ihn zu einem Werkzeug für die von ihr gesetzten Zwecke des Aufbaus und der Erhaltung des Körpers. Stahl bemüht sich in seiner Theorie auch um eine Integration der Tätigkeit der Seele in eine mechanische Weltsicht (s.o.). Gegen die rein mechanistische Sicht der Cartesianer wendet Stahls Schüler M. Alberti aber 1721 ein: »die bloße *machina* kann sich nicht selbst formiren und augmentiren«[130] und bedürfe daher einer Seele, um ein »sich regulirendes Wesen«[131] zu bilden.

Zu einem einheitlichen Konzept bildet sich der Begriff der Lebenskraft im 17. und 18. Jahrhundert allerdings nicht. Die Bestimmungen oszillieren zwischen einem an Stahls Vorgaben orientierten immateriellen Prinzip und einem durch physikalische Größen spezifizierbaren Faktor. Varianten der Lebenskraft sind G.L.L. Buffons artspezifische *innere Form* (»moule intérieur«) und C.F. Wolffs für die Erklärung der Entwicklung in Ansatz gebrachte *wesentliche Kraft* (»vis essentialis«).

Konjunktur seit Mitte des 18. Jh.

Angeregt durch die physiologische Schule von Montpellier, in der die Lehren Stahls gepflegt werden (u.a. durch Barthez), verbreitet sich die Rede von der Lebenskraft seit Mitte des 18. Jahrhunderts in Deutschland. Der Philosoph C.A. Crusius führt jede »Lebendigkeit« auf die »Wirksamkeit einer lebendigen Kraft« zurück.[132] Eine lebendige Kraft steht nach Crusius mit der Bewegung eines Körpers in enger Verbindung und kann daher auch auf anorganische Dinge bezogen werden, z.B. eine Kugel oder einen Pfeil »in wirklicher Bewegung«.[133] Wegen der Vielfalt der Aktivitäten eines Tieres (den ↑Pflanzen spricht Crusius ein Leben ab) sei »eine einzige Grundkraft zum Leben nicht genug«; es seien vielmehr mehrere notwendig, die in einem Verhältnis der Korrelation zueinander stünden. Die Kräfte ermöglichten also eine »Mannichfaltigkeit der Thätigkeit« und »gemeinschaftlichen Einfluß und Wirkung aller zusammen«.[134]

J.A. Unzer ist der Auffassung, »die eigentlichen thierischen Kräfte« seien die »besondern bewegenden Kräfte, die das belebte Thier von dem Leichname voraus hat, ob sie gleich mit den blos physischen und mechanischen gemeinschaftlich in ihm wirken«[135]. Er führt weiter aus: »Organische (natürliche) Maschinen, die außer ihrer physicalischen Mischung, organische Structuren, und den allgemeinen physischen

und mechanischen Kräften der Körper und Maschinen, noch besonderer Kräfte fähig sind, welche sich in ihrer Wirkung nicht nach den sonst durchgängigen Bewegungsgesetzen solcher Körper und Maschinen richten; sondern nur dieser Art natürlicher Maschinen, durch eine uns verborgene Einrichtung derselben, allein eigen sind, heissen thierische Maschinen; und diese ihnen eignen Kräfte (ursprüngliche) thierische Kräfte«[136]. Die organischen Kräfte sind nach Unzer also von den physikalischen Kräften klar unterschieden, auch wenn sie mit ihnen verbunden sein können; er nennt sie später – meist im Plural – »thierische Lebenskräfte«. Er unterscheidet zwei ursprüngliche Lebenskräfte, denen alle anderen subordiniert werden müssen, nämlich die durch das Herz bewirkte Antriebskraft des Blutes und »die Absonderungskraft der Lebensgeister des Gehirns«.[137]

F.C. Medicus verwendet das Wort ›Lebenskraft‹ 1774 dann im Singular und definiert diese Kraft als »einfache Substanz«, die »nichts weniger als Materie« und im Organischen die »Quelle aller Bewegungen« sei.[138] Nach der Wortprägung im Deutschen durch Medicus findet sich der Ausdruck in dem Titel vieler Monografien am Ende des 18. Jahrhunderts.[139]

»Lebenskraft« und Gestaltbildung

Besonders für den entwicklungsbiologischen Zusammenhang stellt der Kraftbegriff ein attraktives Konzept dar. Die mit ihm operierenden Ansätze zur Erklärung der Morphogenese sind die Theorien der *Epigenesis* (↑Entwicklung). Diese sind zu verstehen als eine durch empirische, v.a. mikroskopische, Forschung in der Mitte des 18. Jahrhunderts angeleitete Reaktion auf die herrschende Präformationstheorie der Zeit. Letztere, vertreten z.B. von A. von Haller und C. Bonnet, behauptet, in guter Übereinstimmung mit christlichen Lehren, dass die Entwicklung des individuellen Organismus ihren Ausgang von einer im Keim bereits vorgebildeten, verkleinerten Ausführung des Organismus nimmt. Die Gestaltbildung wird also lediglich als ein Wachstum erklärt – eine Zeugung im strengen Sinne liegt damit nicht vor; sie wird vielmehr zurückgeführt auf einen ursprünglichen Schöpfungsakt, in dem alle zukünftigen Organismen als Einschachtelungen in den geschaffenen Individuen bereits vorgebildet waren und sich mit der Zeit aus ihnen »ent-wickeln«.

Mikroskopische Untersuchungen von J.T. Needham und C.F. Wolff in der Mitte des 18. Jahrhunderts können aber keine Nachweise dieser eingeschachtelten Individuen erbringen, so dass diese Autoren zu Theorien über eine tatsächliche Neubildung (und Erhaltung) von Strukturen gelangen, die mehr als ihr bloßes Wachstum erklären sollen. Zentral ist für beide dabei eine ordnende und lenkende Kraft. Die Postulierung einer solchen spezifischen Kraft der Formbildung hat damit einen erheblichen Anteil an der Überwindung der dominanten Präformationstheorien in der Mitte des 18. Jahrhunderts: Mit der Annahme von Kräften wird nicht ein vorher festgelegtes Modell oder verkleinertes Abbild des ausgewachsenen Organismus, sondern eine besondere Konstellation von jeweils unterschiedlichen kausalen Faktoren für die Formbildung verantwortlich gemacht (↑Entwicklung).

Needham nennt den postulierten Faktor der Formbildung 1750 *wirkliche bildende Kraft* (»force réelle productrice«[140]), Wolff spricht 1759 von der *wesentlichen Kraft* (»vis essentialis«[141]). Für Wolff ist es diese Kraft, die aus dem undifferenzierten Vegetationspunkt einer Pflanze einen Spross, ein Blatt oder eine Blüte und schließlich einen Samen sich bilden lasse und die aus dem ungegliederten Keim eines Hühnereies ein Hühnchen forme. Wolff betrachtet die wesentliche Kraft zwar für spezifisch biologisch; er will sie aber trotzdem als eine physische Kraft verstehen. In seiner Auseinandersetzung mit Wolff kritisiert A. von Haller an Wolffs Konzept der wesentlichen Kraft dessen Allgemeinheit, die es unmöglich mache, eine genaue Erklärung für die komplexen und differenzierten organischen Prozesse zu geben (»Nos nullam vim, nisi quæ sapientia regatur, credimus in materiem, secundum directiones perpetuo alias, & ita contemperatas agere posse, ut bruta ea materies in ossa, musculos, viscera, & vasa fingatur, certoque ordine hæc inter se omnia coaptentur«).[142]

Von J.F. Blumenbach, der seine Einsichten aus eigenen Untersuchungen über die Regeneration des Süßwasserpolypen *Hydra* gewinnt und auf den sich später v.a. Kant und Schelling beziehen, wird diese Kraft als *nisus formativus* oder ***Bildungstrieb*** bezeichnet. Für Blumenbach ist die Annahme eines Bildungstriebes mit der These verbunden, dass »in allen belebten Geschöpfen vom Menschen bis zur Made und von der Leber zum Schimmel herab, ein besondrer, eingebohrner, Lebenslang thätiger würksamer Trieb liegt, ihre bestimmte Gestalt anfangs anzunehmen, dann zu erhalten, und sie ja zerstört worden, wo möglich wieder herzustellen«. Dieser Trieb sei von den allgemeinen Kräften der Natur verschieden und bilde die erste Ursache »aller Generation, Nutrition und Reproduction«.[143] Der Bildungstrieb wird hier so konzipiert, dass er die Phänomene, die mit der organischen Gestaltbildung verbunden sind, unter einem begrifflichen Rahmen zusammenfasst. Zeugung, Ernährung und Regeneration sind es, die in diesen Rah-

men fallen und von den Kräften, die mit der Bewegung verbunden sind, also der Kontraktilität, Irritabilität und Sensibilität (wie Blumenbach in späteren Auflagen z.B. 1791 ausdrücklich hervorhebt), unterschieden sind. Der Bildungstrieb ist durch diese spezifische Funktion also nicht gleichzusetzen mit einer allgemeinen Lebenskraft. Wie genau das Verhältnis des Bildungstriebs zu der körperlichen Organisation eines Organismus bei Blumenbach zu verstehen ist, ist umstritten. Einerseits kann der Bildungstrieb als Konsequenz der Organisation des Körpers, d.h. als emergente Eigenschaft gedeutet werden[144], andererseits fungiert er in Blumenbachs Argumentation gerade zur Erklärung der Organisation, er geht ihr also kausal voraus[145].

Seit Ende des 18. Jahrhunderts ist die Annahme einer Lebens- oder Bildungskraft in biologischen und biophilosophischen Argumentationen fest verankert. So schreibt I. Kant 1790 den »organisirten Wesen« der Natur nicht nur eine »bewegende Kraft« zu, über die bereits Maschinen verfügen würden, sondern auch eine innere »bildende Kraft«.[146] 1797 wendet F.W.J. Schelling gegen eine rein mechanistische Sicht der Lebensphänomene ein, die Lebewesen könnten nicht in der Summe einzelner Mechanismen aufgehen. Zur Erklärung des Lebens fordert er ein »Princip, das alle einzelnen Bewegungen ordnet, zusammenfaßt und so erst aus einer Mannichfaltigkeit von Bewegungen, die unter einander übereinstimmen, sich wechselseitig produciren und reproduciren, ein Ganzes schafft und hervorbringt«.[147] Dieses Prinzip ist für ihn ein »ordnender, zusammenfassender Geist«.[148]

Versuche der physikalischen Fundierung

Naturforscher und Naturphilosophen um 1800 bemühen sich aber auch um eine Integration der angenommenen Lebenskraft in naturalistische Analysen von Organismen. Diese Absicht der naturwissenschaftlichen Fundierung der Lebenskraft zeigt sich z.B. an verschiedenen Anläufen, sie als Ausdruck einer Größe der neu entwickelten chemischen oder physikalischen Theorien zu interpretieren. Am Ende des 18. Jahrhunderts bringt z.B. der durch Lavoisier geprägte Arzt C. Girtanner die Lebenskraft mit Oxidations- und Reduktionsprozessen in Verbindung, A. von Humboldt identifiziert sie hingegen mit der Elektrizität.

Kritiken der Lebenskraft als metaphysisches Postulat sind daher insofern unberechtigt, als zumindest nicht wenige biologisch arbeitenden Verfechter einer Lebenskraft diese nicht als ein jenseits der Materie stehendes zusätzliches Prinzip ansehen, sondern sich entweder ihres behelfsmäßigen Charakters bewusst sind oder sie mit der Organisation der Materie identifizieren. Den ersten Standpunkt vertritt etwa Blumenbach, wenn er die Ursache seines Bildungstriebes eine »qualitas occulta« nennt[149], deren Wert darin liege, »ihre Wirkungen [...] auf allgemeinere Gesetze zurück zu bringen«[150]. In eine ähnliche Richtung weist die Auffassung C.F. Kielmeyers in seiner bekannten Rede aus dem Jahr 1793, in der er die Lebenskraft für ein »Behelfswort«[151] hält und ihr eine wissenschaftliche Funktion nur solange zugesteht, wie die physiologischen Grundlagen ungeklärt sind. Den zweiten Standpunkt der Ableitung der Lebenskraft aus der ↑Organisation der Materie in einem Organismus vertreten manche an Kant anschließende Theoretiker. Für sie ist die Formbildung nicht die Folge einer in ihrem Ursprung lokalisierbaren, linear wirkenden Kraft, sondern – nach moderner Terminologie – ein systemisches Phänomen, eine emergente Eigenschaft, die sich aus der Wechselwirkung von Prozessen in einem kausalen Geflecht ergibt.

Von der Lebenskraft zu Lebenskräften

Ausgehend von dem zunächst vitalistischen Konzept einer Lebenskraft haben sich also auch holistische Vorstellungen von Organismen entwickelt. Als entscheidend erweist sich dabei der Schritt, nicht mehr nur *eine* Lebenskraft anzunehmen, die für alle Erscheinungen des Organischen verantwortlich gemacht wird, sondern stattdessen eine Pluralität von sich gegenseitig beeinflussenden Kräften zu postulieren. Richtungsweisend für diesen Schritt ist Kielmeyers Ansatz von 1793, in dem er fünf Arten der Wirkung unterscheidet, die sich an Organismen wahrnehmen lassen und denen er behelfsweise eine Kraft zuordnet: Sensibilität, Irritabilität, Reproduktionskraft, Sekretionskraft und Propulsionskraft. Jede dieser Kräfte übernimmt dabei eine spezifische Funktion innerhalb des Organismus. Indem er die organischen Kräfte so konzipiert, dass sie nicht isoliert nebeneinander stehen, sondern wechselseitig voneinander abhängen, integriert Kielmeyer sie zu einer ganzheitlichen Ordnung – ein Ansatz, der ihn zu einem frühen Vertreter eines holistischen Organismuskonzepts werden lässt. Das geordnete Zusammenwirken der Kräfte stellt er sich als »Compensationen«[152] vor, für die sich gesetzmäßige Zusammenhänge formulieren lassen, z.B.: »je mehr alle Arten von Aeußerungen der Reproduction in einem Organismus vereinigt sind, desto eher ist Empfindungsfähigkeit [d.h. Sensibilität] ausgeschlossen, und desto eher weicht selbst Irritabilität«[153]. Allgemein gilt nach Kielmeyer der Grundsatz: Je stärker die eine Kraft in einem Organismus wirkt, desto schwächer sind die anderen

ausgeprägt. Das Ergebnis der Wechselwirkung der verschiedenen Kräfte sei der Erhalt des Organismus in einem Gleichgewicht.[154] Kielmeyers Anwendung des Kraftbegriffs im physiologischen Kontext transformiert die eine Lebenskraft also in eine Mehrzahl von zusammenwirkenden Kräften und führt damit im Ergebnis zur Aufhebung des eigentlichen Konzepts einer zentralen Lebenskraft.

Im Anschluss an diese Auffassung und gegen das unkritische Postulat einer einzigen Lebenskraft bekennt A. von Humboldt 1797 für sich, er wage es nicht mehr, »eine *eigene* Kraft zu nennen, was vielleicht bloß durch Zusammenwirken der, im einzelnen längst bekannten, materiellen Kräfte bewirkt wird«.[155] Im darauffolgenden Jahr schließt sich Schelling der Sache nach dieser Auffassung an, wenn er feststellt, die Lebenskraft sei ein »völlig leerer Begriff« und: »Das Wesen des Lebens aber besteht überhaupt nicht in einer Kraft, sondern in einem freyen Spiel von Kräften [...]. Organisation und Leben drücken überhaupt nichts an sich Bestehendes, sondern nur eine bestimmte Form des Seyns, ein Gemeinsames aus mehrern zusammenwirkenden Ursachen aus«.[156]

Die holistische Auflösung der Lebenskraft in ein Netz von sich gegenseitig beeinflussenden und kontrollierenden Kräften leistet damit eine entscheidende Integration der Biologie in die Naturwissenschaften. Nach dem Prozess der »Fragmentierung« oder »Dezentralisation der Lebenskraft« (Berg 1942)[157] – C. Bernard spricht im Anschluss an X. Bichats differenzierte Gewebelehre von 1800 allgemein von der *Dezentralisierung des Lebens* (1875: »décentralisant la vie«[158]) – bildet ›Kraft‹ in der Biologie ebenso wie in der Physik nur noch ein unspezifisches Konzept, dessen genaue Ausformung durch die Faktoren und Bedingungen jedes Einzelfalls zu klären sind. Der Begriff der Lebenskraft erleidet damit ein ähnliches Schicksal wie der antike Seelenbegriff, der gebildet war, um das spezifisch Lebendige zu erklären, aber in einer undifferenzierten, bloß summarischen Beschreibungskategorie für Prozesse des Lebens endete. Symptomatisch für beide Begriffe ist es, wie J.G. Herder bereits 1784 die »Thierseele« als »die Summe und das Resultat aller in einer Organisation wirkenden lebendigen Kräfte« analysiert.[159]

Lebenskraft und Organisation

Eine explizite Kritik am Begriff der Lebenskraft richtet sich gegen die mit ihm vorgenommene Trennung von Materie und Kraft. J.N. Tetens versteht die organischen Kräfte bereits 1777 als körperliche Kräfte, die »eine Folge der Organisation« des Körpers seien; von den mechanischen Kräften seien sie allein dadurch unterschieden, »daß ihre Wirkungen aus den bekannten Grundsätzen der Mechanik zur Zeit noch nicht erkläret werden können«.[160]

Am Ende des 18. Jahrhunderts weist J.C. Reil darauf hin, dass eine Kraft nicht etwas zu der Materie Hinzukommendes sein könne, sondern in ihr selbst enthalten sei. Das Phänomen des Lebens erklärt Reil aus der Anordnung der Teile eines Organismus; das Leben werde bewirkt durch eine »gewisse Mischung und Stellung der Materie«.[161] Eine von der Anordnung der Materie unabhängige Lebenskraft lehnt Reil daher ab: »Wir sind geneigt, die Kraft als etwas von der Materie Verschiedenes zu denken, und die Materie gleichsam als das Vehikel der Kraft anzusehen, obgleich ihre Erscheinungen von ihr unzertrennlich und Resultate ihrer Eigenschaften sind. Die Materie ist nichts anders als eine Kraft, ihre Akzidenzen sind ihre Wirkungen, ihr Dasein ist Wirken, und ihr bestimmtes Dasein, ihre bestimmte Art zu wirken«.[162] Statt von einer »Kraft« schlägt Reil daher vor, von einer »Eigenschaft der Materie« zu sprechen.[163] Zukunftsweisend mutet Reils Auffassung an, den Grund der organischen Phänomene nicht in besonderen Stoffen oder einer besonderen Kraft zu sehen, sondern in der Anordnung, der Organisation der an sich toten Materie: Um das Leben zu verstehen, komme es darauf an, die Materie »in einer zweckmäßigen Ordnung zusammenzufügen«.[164]

Eine ähnliche Sicht wie bei Reil findet sich bei dem Kantianer C.C.E. Schmid. Er schreibt 1798, wir dürften uns die »organische Kraft nur als an vorhandene Organisation gebunden, nicht aber als ursprünglich organisirend, denken«[165]: »Nimmt man eine *organisirende Kraft ausser der Organisation* an, so ist dieß eine leere, Erfahrungslose, hyperphysische Fiktion; denn auf welche wahrnehmbare Substanz soll man diese eigne Art von Causalität beziehen? welcher Materie soll diese Kraft, als ihr Accidens, inhäriren?«.[166] Schmid argumentiert, es könne nicht etwas Einzelnes sein, das in der Materie diese zu einem Lebewesen organisiere, und daher könne auch der Begriff der Seele, wenn er ein solches Einzelnes bezeichnen soll, das Leben nicht erklären: »Die Lebenskraft kommt nicht zu dem Organismus hinzu, sondern sie ist mit und in dem Organismus zugleich gegeben«.[167] Resümierend stellt Schmid zu der Lebenskraft fest: »ein bloßer Nahme, welcher den unbekannten Grund eines Phänomens bezeichnet, darf nicht die Stelle eines realen Erklärungsprincips vertreten«.[168]

Ähnlich heißt es wenig später bei J.B. de Lamarck, das Leben sei nichts als eine Art Ordnung der Dinge (»n'est qu'un mode ou un ordre de choses« oder »un état des parties«; ↑Organisation).[169] Lamarck nimmt

aber trotzdem nicht durchgehend Abstand von dem Konzept einer Lebenskraft und postuliert eine besondere Kraft der Lebensvorgänge (»la force particulière qui excite les mouvemens qu'on nomme vitaux«[170]). Diese Lebenskraft bei Lamarck stellt jedoch eher eine Folge als die Ursache der Organisation des Körpers dar.[171] Im Grunde seien es die gleichen Kräfte der Natur, die in lebenden und leblosen Körpern wirksam sind, allein die spezifischen *Randbedingungen* führten zu einer regulierten Wirkung in den organischen Körpern: »Il n'y a donc nulle différence dans les lois physiques, par lesquelles tous les corps qui existent se trouvent régis; mais il s'en trouve une considérable dans les circonstances citées où ces lois agissent«.[172]

19. Jh.: Kontinuität und Verbannung

Bis etwa zur Hälfte des 19. Jahrhunderts operieren viele einflussreiche Biologen weiterhin mit dem Konzept einer Lebenskraft. Der Begriff bleibt dabei meist unscharf, so z.B. bei J. Müller, für den die »organisirende Kraft« oder »organische Kraft« die »Endursache des organischen Wesens« ist und eine »die Materie zweckmässig verändernde Schöpfungskraft« darstellt.[173] Ähnlich bestimmt J. Liebig die Lebenskraft 1844 als »die bedingende Ursache der Form und der Eigenschaften der in den Organismen erzeugten Verbindungen« und vergleicht sie mit der Wärme und dem Licht, die an der anorganischen Materie Veränderungen hervorrufen.[174] Ohne das Konzept im Sinne vitalistischer Ambitionen weiter auszubauen spricht auch E. Haeckel 1866 beiläufig von der »inneren Gestaltungskraft« der Organismen.[175]

Vehemente Kritik an dem Konzept üben Mitte des 19. Jahrhunderts H. Lotze und E. Du Bois-Reymond. Sie argumentieren, ähnlich wie die Kritiker des Konzepts am Ende des 18. Jahrhunderts, das Lebensgeschehen sei angemessener durch eine differenzierte Analyse einzelner Faktoren als durch das Postulat einer zentralen Kraft zu erklären. So heißt es bei Lotze 1856, es würde »die Innehaltung der Ordnung in der veränderlichen Mannigfaltigkeit der Lebensprocesse nicht von dem beständig erneuerten Eingriffe einer besondern regelnden Macht, sondern von der einmal gegebenen Anordnung eines Systems von Theilchen abhängen«.[176]

Ähnlich wie Lotze kommt Du Bois-Reymond zu dem Ergebnis, dass Materie und Kraft nur als zwei Abstraktionen innerhalb einer Theorie ihre Berechtigung haben. Eine isolierte Kraft, die zu der gegebenen Materie hinzukomme, so wie es in den Lebenskraftlehren vorgeschlagen werde, gebe es nicht. Eine Kraft entstehe immer nur innerhalb einer Theorie der Wirkung von Materie auf andere Materie. Eine Kraft als ein allgemeines Prinzip des Lebens zu setzen, sei daher »nichts als eine verstecktere Ausgeburt des unwiderstehlichen Hanges zur Personification«[177]: »Nur die unerforschliche Zweieinigkeit, in der wir vereint Materie und Kraft erkennen, kann bewegend und bewegt werdend in Wechselwirkung gerathen mit ihres Gleichen, dem gleich Unerforschlichen. Die Materie ist nicht wie ein Fuhrwerk, davor die Kräfte, als Pferde, nach Belieben nun angespannt, dann wieder abgeschirrt werden können«[178]. Neben seiner Kritik der Vorstellung, Kräfte bestünden selbständig neben der Materie und würden, wenn sie zu diesen hinzutreten, diese zu bestimmten Gestalten formen, hält Du Bois-Reymond auch die Fixierung auf *eine* Kraft für unbegründet. In einem Organismus würde vielmehr eine Vielzahl von Kräften nebeneinander wirken. Daher sei *die* Lebenskraft »keine glücklichere Abstraction, als wenn man von einem kunstreichen Stoffe sagt, er sei das Erzeugniß der webenden Kraft des Stuhls. Nicht um Eine Kraft handelt es sich hier, wenn einmal von Kräften die Rede sein soll, sondern um unendlich viele in unendlich vielen Richtungen auf die mannigfachste Weise thätige, welche von Stofftheilchen ausgehen, um auf Stofftheilchen zu wirken. Also auch nicht die Eine Lebenskraft dürfte angenommen werden, wenn es einmal Lebenskräfte geben soll, sondern mindestens müßten ihrer mehrere, ja unzählige sein«.[179]

In der Gedächtnisrede auf seinen akademischen Lehrer J. Müller aus dem Jahr 1860 vertritt Du Bois-Reymond die Auffassung, es könne mit Müller die Lebenskraft gedacht werden »als ohne bestimmten Sitz, als theilbar in unendlich viele dem Ganzen gleichwerthige Bruchtheile« und daraus folge: »es giebt keine Lebenskraft«.[180]

Begriff einer Pseudoerklärung?

Der Haupteinwand gegen das Konzept der Lebenskraft lautet, dass es kein Erklärungsprinzip sein kann, sondern vielmehr nur Teil einer Pseudoerklärung darstellt, indem es nicht eine Analyse des Problems oder seine Rückführung auf allgemeine und theoretisch eingebundene Gesetze leistet, sondern allein eine Redeskription des Problems liefert. Dieser Vorwurf wird in verschiedenen Varianten vorgebracht. Klassisch ist die Belustigung über die Konstruktion von parallelen Fällen, wie z.B. die »virtus dormitiva« als Erklärungsgrund der einschläfernden Wirkung des Opiums in Molières ›Eingebildetem Kranken‹[181] oder das (gegen H. Bergson gerichtete) Bonmot J. Huxleys: Die Erklärung des Lebendigen durch einen *élan vital* sei wie die Erklärung einer Lokomotive durch

den »élan locomotif«[182]. In der Reihe dieser Kritiken steht auch schon I. Kants Frage von 1785: »Allein was soll man überhaupt von der Hypothese unsichtbarer die Organisation bewirkender Kräfte, mithin von dem Anschlage, das, was man nicht begreift, aus demjenigen erklären wollen, was man noch weniger begreift, denken?«[183] oder auch M.J. Schleidens Bemerkung von 1843: »Die ganze Lehre von der Lebenskraft ist überall nichts Anderes, als das Princip der faulen Vernunft«[184]. Die Lebenskraft sei daher stets nur »ein Wahrzeichen unserer Unwissenheit«.[185] Auf den Punkt bringt diese Kritik schließlich R. Löw, indem er zu Blumenbachs Bildungstrieb 1980 anmerkt: »er gibt lediglich einem beobachtbaren Phänomen, das in der Bedingungsreihe des Lebendigen *vor* dem unmittelbaren Wachstum steht, einen Namen, erklärt aber überhaupt nichts«.[186]

Den Begriff der Lebenskraft dafür zu kritisieren, dass er kein Erklärungsprinzip abgibt, geht aber – so berechtigt diese Kritik einerseits auch ist – andererseits doch an der methodischen Stellung dieses Prinzips vorbei. Denn selbst wenn es nichts erklärt, richtet das Konzept der Lebenskraft das Problem doch in bestimmter Weise aus und gibt damit an, was es bei einer Erklärung zu berücksichtigen gilt. Das Lebenskraftkonzept organisiert damit die Forschung, indem es den Zusammenhalt einer Forschungsrichtung garantiert, die sich ihres einheitlichen Problems erst zu vergewissern hat. Es als reines Erklärungsprinzip zu nehmen, macht seine methodische Funktion daher nicht deutlich.

»Lücken-« und »Markierungsparadigma«

In der Regel bemühen sich die Theoretiker der Lebenskraft um einen Anschluss an die physiologischen Theorien ihrer Zeit und fassen ›Lebenskraft‹ dementsprechend als einen Sammelbegriff auf, der die differenzierte Begrifflichkeit, die sich in der empirischen Analyse von organischen Bewegungsprozessen herausgebildet hat, wieder zusammenführen soll. Weil zu dieser Synthese keine physiologische Theorie vorlag, sondern der Begriff der Lebenskraft vielmehr die Aufmerksamkeit auf die Unzulänglichkeit der damaligen physiologischen Theorien lenkte und diese mit einem Vorgriff auf eine erst zu entwickelnde einheitliche Theorie des Lebens kontrastierte, wurde von einer »Begriffslücke« (Liebmann 1899)[187] oder einem »Lückenparadigma« (Engels 1982)[188] gesprochen. Die Funktion dieses Paradigmas sei es, eine Abgrenzung des Problems nach außen und eine Konsolidierung der Forschung nach innen zu leisten. Nach E.-M. Engels werden durch den Begriff der Lebenskraft »Probleme und Grenzen eines dominanten Paradigmas durch den Entwurf alternativer Hypothesen markiert«[189]: »Der Terminus ist weniger Ausdruck der Lösung eines Problems als vielmehr seiner Artikulation«[190]. Der Begriff markiert also ein Problem, löst es aber nicht.[191] Wissenschaftler, die mit dem Begriff der Lebenskraft operieren, wurden als »ungeduldige« Forscher hingestellt, die eine spätere Lösung des Problems nicht abwarten können (Perry 1926).[192]

Den Vertretern einer Lebenskraftlehre wird aber nicht gerecht, wer sie pauschal als lebens-verklärende Animisten anklagt. In der Regel sind die Lebenskraftlehren gerade nicht mit einer metaphysischen Aufladung des Lebensbegriffs und seiner Separation von der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung verbunden, sondern im Gegenteil mit seiner Integration in die Naturforschung. Es kann daher treffend von einem *vitalen Materialismus* gesprochen werden (Lenoir 1980).[193] Das, was durch die Lebenskraft auf einen begrifflichen Nenner gebracht werden sollte, sind die natürlichen Prozesse, die mit dem Leben verbunden sind, also Bewegung, Formbildung, Reizbarkeit, Fortpflanzung etc.

Neovitalismus

Von einem ›Neovitalismus‹ spricht erstmals der Virchow-Schüler E. Rindfleisch in einer Rede aus dem Jahr 1888. (C. von Boenninghausen verwendet bereits 1863 den Ausdruck *Neo-Vitalisten*, den er auf eine französische Schule, die sich auf Thomas von Aquin beruft, bezieht.[194]) Rindfleisch führt den Begriff ein, um sich einerseits von älteren vitalistischen Lehren abzusetzen, die eine von der stofflichen Grundlage losgelöste Wirkung von Lebenskräften annahmen, um andererseits aber die Grenzen der »mechanistischen« Erkenntnis des Lebendigen aufzuzeigen. Er ist der Meinung, »daß es auch abgesehen von den Erscheinungen des Bewußtseins Tatsachen gibt, welche der Forschung vielleicht unübersteigliche Hindernisse bieten werden«.[195] Die »vitale Selbstbestimmung« bildet nach Rindfleisch dasjenige Charakteristikum der Lebewesen, das sie von den anorganischen Körpern unterscheidet; er versucht eine Erklärung dieser Eigenschaft aus der Interaktion von Kräften auf der molekularen und zellulären Ebene zu geben.[196] Inwiefern diese Kräfte auf rein chemisch-physikalischen Kräften beruhen, bleibt bei Rindfleisch unklar.

Im Sinne einer Lehre von den Grenzen der mechanistischen Biologie und als positive Lehre einer umfassenden Biologie, die auf zusätzliche Prinzipien angewiesen ist, entwickelt sich der Neovitalismus im letzten Jahrzehnt des 19. und den ersten beiden

Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts zu einer dominanten biologischen Weltanschauung.[197] Er ist eng verbunden mit der Ablehnung eines reinen Darwinismus und enthält neben dem Postulat von richtenden und teleologischen Prinzipien in der Evolution auch die Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften (Neolamarckismus).

Zu den Hauptvertretern des Neovitalismus gehören neben einigen Biologen der Chemiker G. Bunge, der »andere Factoren« postuliert, die neben den mechanistischen Prinzipien von Kräften und Stoffen der unbelebten Natur zur Erklärung der Lebenserscheinungen herangezogen werden müssen[198], sowie der Philosoph E. von Hartmann. Letzterer geht von anderen Kräften und einem übermateriellen Prinzip aus, nämlich einer »psychophysischen Kausalität«, weil er der Überzeugung ist, »daß die physiko-chemischen Kräfte und Gesetze nicht ausreichen, um die Erscheinungen des Lebens hervorzubringen«.[199] Auf biologischer Seite bilden J. Reinke und H. Driesch die Hauptvertreter des Neovitalismus (s.o.). Bezeichnenderweise sind sie auch die Protagonisten der sich in den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts konstituierenden »Theoretischen Biologie« (↑Biologie). Der Neovitalismus hat also entscheidenden Anteil an den frühen Versuchen, die Biologie als eine methodisch eigenständige Wissenschaft auszuweisen.

In der Grundstruktur vitalistisch ist nicht nur die Annahme einer lenkenden Kraft in Organismen, sondern auch der umgekehrte Bezug aller organischen Erscheinungen auf einen »Zentralpunkt«, wie er etwa von H. Plessner 1928 postuliert wird.[200] Ein »Zentralorgan« wird von Plessner als Ort der Repräsentation des Zustandes aller anderen Organe im Organismus konzipiert.[201] Mit einer solchen Auffassung droht die Einsicht verloren zu gehen, dass ein Organismus primär aus dem wechselseitigen Bezug seiner Organe zueinander besteht und nicht durch eine »Zentralbeziehung« der Organe zu einem »zentralen Punkt«, einer »Mitte«, einem »Kern« oder einem »Selbst«.[202] Plessner verfolgt mit einem solchen Verständnis einen ebenso vitalistischen Ansatz wie Driesch: Plessner spricht der Einheit des Organismus eine Souveränität über seine Organe zu und ist der Auffassung, die Ganzheit könne nicht mit der Einheit der Teile identifiziert werden.[203]

Erst die systemtheoretische Fundierung der Biologie seit den 1930er Jahren hat die entscheidende Wende gebracht, durch welche deutlich wird, dass das »Selbst« eines Organismus nicht neben oder über seinen Teilen steht, sondern erst aus ihrem Miteinander hervorgeht.

Nachweise

1 Thouvenel, P. (1780). Mémoire sur la nature, les usages et les effets de l'air et des airs, des alimens et des médicaments relatifs à l'économie animale: 40. [mit einem Dank an Annette Gerlach nach Gotha!]
2 Thouvenel, P. (1782). Abhandlung von der Beschaffenheit, dem Nutzen und den Wirkungen der Luft und Luftarten (übers. v. E.G. Quant): 96.
3 Barthez, P.-J. (1775). Nouveaux éléments de la science de l'homme, 2 Bde.; vgl. Lalande, A. (1902-23/80). Vocabulaire technique et critique de la philosophie: 1214; Le Grand Robert de la Langue Française (1986): 9, 773.
4 Thouvenel (1782): 96.
5 Barthez (1775): I, 1.
6 Vgl. aber Morel, P. (1804). Essai sur les voix de la langue françoise: 39.
7 Double, F.J. (1811). Séméiologie générale, Bd. 1: 96.
8 G-T. (1811). Boerhaave. Biographie universelle, ancienne et moderne, Bd. 4, 655-667: 662; Renouart, P.-V. (1846). Histoire de la médecine depuis son origine jusqu'au XIX siècle, Bd. 1: 13.
9 s. (1820). Bichat. Dictionaire des sciences medicales. Biographie médicale, Bd. 2, 237-249: 248.
10 Anonymus (1801). [Rez. Pfaff, C.H. (1799). Versuche über den Galvanismus]. Nordisches Archiv für Natur- und Arzneiwissenschaft, 1. Bibliothek der practischen Heilkunde 5, 43-46: 46.
11 Harles, C.F. (1803). Neue Untersuchungen über das Fieber überhaupt und über die Typhusfieber insbesondere: 24; vgl. 68.
12 Casper, J.L. (1823). Ueber Broussais Kritik der vorzüglichsten medicinischen Systeme, namentlich über seine Kritik der deutschen Aerzte. Magazin für die gesammte Heilkunde 13, 298-339: 331.
13 Virchow, R. (1855). Cellular-Pathologie. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 8, 3-39: 18; ders. (1856). Alter und neuer Vitalismus. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 9, 3-55.
14 Anonymus (1821). [Critical analysis of Broussais, F.I.V. (1821). Examen des doctrines médicales, 2 Bde. The London medical and physical journal, 46, 422-429: 425
15 Taylor, W. (1822). [Rez. Arnault, A.V. et al. (1821-22). Biographie nouvelle des contemporains, Bd. III-VI]. Monthly Rev. 99, 513-519: 514.
16 Vgl. Nobis, H.M. (1974). Geist, VI. Hist. Wb. Philos. 3, 180-181.
17 Vitruv, De architectura (hg. v. C. Fensterbusch, Berlin 1964): 398 (lib. 8, cap. 6, par. 12); vgl. auch Tertullian (3. Jh.). De anima (hg. v. J.H. Waszink, Amsterdam 1947): 58 (Kap. 43); 71 (Kap. 53); vgl. 462; 542.
18 Guillelmus de Sancto Theodorico (ca. 1138). De natura corporis et animae de physica humani corporis (Opera omnia, Teil III, Opera didactica et spiritualia, ed. P. Verdeyen, Turnhout 2003): 20; vgl. 24; 28; vgl. auch Bernhard von Clairvaux (12. Jh.). Sermones in ascensione Domini (Bernardi opera, ed. J. Leclercq & H.M. Rochais, Rom 1968, vol. 5, 123-160): 151 (sermo 6, par. 2).
19 Thomas von Aquin (1254-56). In IV. sententiarum:

49.3.2.c.
20 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, q. 76, a. 7, arg. 2.
21 Albertus Magnus (ca. 1265). De animalibus: I, 381 (lib. 1, tr. 2, cap. 20).
22 Leibniz, G.W. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 338.
23 a.a.O.: 342; vgl. Merchant, C. (1979). The vitalism of F.M. van Helmont: its influence on Leibniz. Ambix 26, 170-183.
24 Helmont, J.B. van (1648). Archeus faber. In: Ortus Medicinae.
25 Paracelsus [1527]. [Vorlesung De Gradibus vom Sommers 1527 in Basel: Schüleraufzeichnungen zum 1.-5. Buch] (Sämtliche Werke, I. Abt., Bd. 4, hg. v. K. Sudhoff, München 1931, 106-121): 106; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 89; Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter, 2 vols.: I, 181; Pagel, W. (1958). Paracelsus. An Introduction to Philosophical Medicine in the Era of the Renaissance: 105-111.
26 Paracelsus (1530/31). Liber meteororum (Bücher und Schriften, hg. v. J. Huser, Bd. 2, Basel 1589): 80; (Sämtliche Werke, hg. v. K. Sudhoff, I. Abt., Bd. 13, München 1931, 125-206): 158; vgl. Ballauff, T. (1954). Die Wissenschaft vom Leben. Eine Geschichte der Biologie, Bd. I. Vom Altertum bis zur Romantik: 189; Pagel (1958): 106.
27 Cudworth, R. (1678). The True Intellectual System of the Universe, 3 vols. (1845, Bristol 1995): I, 245.
28 a.a.O.: 240.
29 Vgl. Galen, De placitis Hippocratis et Platonis 7, 2; Sambursky, S. (1965). Das physikalische Weltbild der Antike: 207-209.
30 Platon, Timaios 69c.
31 Avicenna, De anima: p. V, c. 8; Adelard von Bath, Quaestiones naturales (Beiträge zur Geschichte der Philosophie und Theologie des Mittelalters, Bd. 32, 1, 1934): 30 (Frage 23); Wilhelm von Conches, Dragmaticon: 282ff. (6. Buch); Albertus Magnus, De animalibus: lib. 1, tr. 2, cap. 13.
32 Nikolaus von Kues, Idiota de mente (Philosophisch-theologische Werke, Bd. 2, Hamburg 2002): 71 (Kap. VIII, Nr. 112); vgl. Oide, S. (1978). Der Einfluß der galenischen Pneumatheorie auf die cusanische Spiritustheorie. Mitt. Forschungsbeitr. Cusanus-Ges. 13, 198-207.
33 Vgl. Duhem, P. (1909). Études sur Léonard de Vinci: II, 237; Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 151.
34 Galen, De placitis Hippocratis et Platonis (ed. I. Mueller, Leipzig 1874, Bd. 1): 245; vgl. Temkin, O. (1951). On Galen's pneumatology. Gesnerus 8, 180-189: 180f.
35 Fernel, J. (1542). Universa medicina: 166ff. (IV, 11); nach Fuchs, T. (1992). Die Mechanisierung des Herzens. Harvey und Descartes – der vitale und der mechanische Aspekt des Kreislaufs: 36.
36 Telesio, B. (1586). De rerum natura juxta propria principia libri IX: 181-183 (V, v).
37 Descartes, R. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, Paris 1982, 1-78): 54f.
38 Müller, J. (1833/38). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, Bd. 1: 25.
39 Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera (dt. Theorie der Heilkunst, hg. v. K.W. Ideler, 3 Bde., Berlin 1831-32): I, 86.
40 Stahl, G.E. (1708). Theoria medica vera (hg. v. L. Choulant, 3 Bde., Leipzig, 1831-33): I, 229.
41 Stahl, G.E. (1707). De vera diversitate corporis mixti et vivi (dt. Über den wesentlichen Unterschied zwischen einem gemischten und einem lebenden Körper, in: Theorie der Heilkunst, hg. v. K.W. Ideler, Bd. 1, Berlin 1831, 47-82): 64.
42 Leibniz, G.W. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 342.
43 ebd.
44 Vgl. Berg, A. (1942). Die Lehre von der Faser als Form- und Funktionselement des Organismus. Die Geschichte des biologisch-medizinischen Grundproblems vom kleinsten Bauelement des Körpers bis zur Begründung der Zellenlehre. Virchows Arch. pathol. Anat. Physiol. 309, 333-460: 423.
45 Wöhler, F. (1828). Über künstliche Bildung des Harnstoffs. Ann. Physik Chemie 12, 253-256; vgl. Schiller, J. (1967). Wöhler, l'urée et le vitalisme. Sudh. Arch. 51, 229-243.
46 Vgl. Lipman, T.O. (1967). Vitalism and reductionism in Liebig's physiological thought. Isis 58, 167-185.
47 Vgl. Wolff, G. (1933). Harnstoffsynthese und Vitalismusfrage. Nova Acta Leopold. N.F. 1, H. 2-3.
48 Müller, J. (1833-40). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, 2 Bde.: I, 18.
49 Schwann, T. (1837). Untersuchungen über die Gesetze der Muskelarbeit. Isis 1837, 523-524.
50 Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Pflanzen (Leipzig 1910): 213; vgl. Maulitz, R.C. (1971). Schwann's way. Cells and crystals. J. Hist. Med. 26, 422-437.
51 Schwann (1839): 190.
52 a.a.O.: 221f.
53 a.a.O.: 211.
54 Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften, Bd. I, hg. v. D. Peipers, Leipzig 1885, 139-220).
55 Du Bois-Reymond, E. (1848). Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 1.
56 Haeckel. E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 94.
57 a.a.O.: I, 95.
58 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 38f.
59 Vgl. Temkin, O. (1946). Materialism in French and German physiology of the early nineteenth century. Bull. Hist. Med. 20, 322-327; Mendelsohn, E. (1964-65). Physical models and physiological concepts: explanations in nineteenth-century biology. Brit. J. Hist. Sci. 2, 201-219.
60 Bernard (1878-79): I, 32.
61 a.a.O: 50.

62 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 211.
63 a.a.O.: 135.
64 Bernard, C. (1875). Définition de la vie. Les théories anciennes et la science moderne. In: ders. (1878). La Science Expérimentale, 149-212: 161; vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 68.
65 Bernard (1875): 161.
66 Bernard, C. (1867). Rapport sur les progrès et la marche de la physiologie générale en France: 138.
67 ebd.
68 Reinke, J. (1908). Mechanik und Biologie (Naturwissenschaftliche Vorträge, Heft 3, 1-23: 19; vgl. Kluge, M. (1935). Johannes Reinkes dynamische Naturphilosophie und Weltanschauung.
69 Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 195.
70 a.a.O.: 70.
71 Vgl. Heuss, E. (1938). Rationale Biologie und ihre Kritik. Eine Auseinandersetzung mit dem Vitalismus H. Drieschs.
72 Driesch, H. (1905). Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre: 1.
73 a.a.O.: 175f.
74 Driesch, H. (1899). Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. Entwicklungsmech. 8, 35-111: 74; ders. (1904). Naturbegriffe und Naturteile: 206; ders. (1905): 205; ders. (1909/28). Philosophie des Organischen: 98f.
75 Driesch (1909/28): 108.
76 a.a.O.: 126.
77 a.a.O.: 125.
78 Vgl. Weber, M. (1999). Hans Drieschs Argumente für den Vitalismus. Philos. Nat. 36, 263-293: 382.
79 Driesch (1909/28): 124.
80 a.a.O.: 298.
81 a.a.O.: 304.
82 Vgl. Mocek, R. (1998). Die werdende Form. Eine Geschichte der Kausalen Morphologie: 326.
83 Driesch (1909/28): 177.
84 Vgl. Schultz, J. (1920). Die Grundfiktionen der Biologie: 25.
85 Roux, W. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 241.
86 Spann, O. (1924/39). Kategorienlehre (Graz 1969): 23.
87 ebd.
88 Bertalanffy, L. von (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.: I, 69.
89 a.a.O.: I, 81f.
90 a.a.O.: I, 80; vgl. Weingarten, M. (1993). Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie: 100.
91 Alverdes, F. (1935). Die Totalität des Lebendigen: 1.
92 a.a.O.: 27.
93 Weingarten (1993): 90.
94 Nagel, E. (1951/61). Mechanistic explanation and organismic biology (in: The Structure of Science. Problems in the Logic of Scientific Explanation, New York 1961, 398-446): 429.
95 Taylor, C. (1964). The Explanation of Behaviour: 7.
96 Vgl. z.B. Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 70.
97 Vgl. Driesch, H. (1935). Zur Kritik des „Holismus". Acta Biotheor. 1, 185-202; ders. (1935). Die Maschine und der Organismus.
98 Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie: 11; 18.
99 Wolff (1933): 167; vgl. Haller, H.R. (1968). Gustav Wolff (1865-1941) und sein Beitrag zur Lehre des Vitalismus.
100 Sapper, K. (1935-36). Die Biologie als autonome Wissenschaft, 2 Teile. Acta Biotheor. 1 & 2, 41-46 & 12-18; Ayala, F.J. (1968). Biology as an autonomous science. Amer. Sci. 56, 207-221; Munson, R. (1975). Is biology a provincial science? Philos. Sci. 42, 428-447; Varela, F.J. (1979). Principles of Biological Autonomy.
101 Canguilhem, G. (1955). La formation du concept de réflexe aux XVIIe et XVIIIe siècles (dt. Die Herausbildung des Reflexbegriffs im 17. und 18. Jahrhundert, München 2008): 140f.
102 Bacon, F. (1627). Sylva sylvarum (Works, vol. II, London 1887): 496.
103 Vgl. Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 17; ders. (1978). Das Wirkungsgefüge der Natur: 145; ders. (1983). Der Abbau des Menschlichen: 197.
104 Haarbrücker, T. (1850-51). Abu-'l-Fath' Muh'ammad asch-Schahrastâni's Religionspartheien und Philosophen-Schulen [6. Jh.], 2 Theile: II, 149.
105 Reinhardt, K. (1953). Poseidonios. In: Paulys Realencyclopädie der classischen Altertumswissenschaft, Bd. 22, 1, 558-826: 649.
106 Vgl. Crönert, W. (1930). Stoicorum veterum fragmenta Index Comp. Adler. Gnomon 6, 142-157: 152f.; vgl. auch Galen, Opera omnia (ed. C.G. Kühn, Leipzig 1821-33): VIII, 645; 714; 760.
107 Reinhardt (1953): 649.
108 Didodor II, 51; vgl. Reinhardt, K. (1921). Poseidonios: 242f.
109 Vgl. Reinhardt (1953): 648; Theiler, W. (Hg.) (1982). Poseidonios. Die Fragmente, Bd. 2: 77.
110 Cicero, De natura deorum II, 24; 28 (II, x).
111 Vgl. Reinhardt (1921): 352f.
112 Vgl. Putscher, M. (1973). Pneuma, Spiritus, Geist. Vorstellungen vom Lebensantrieb in ihren geschichtlichen Wandlungen.
113 Galen, De naturalibus facultatibus II, 3 (80f.).
114 Aristoteles, Topik 133a; De gen. anim. 736b; De an. 412aff.
115 Nach Landauer, S. (1876). Die Psychologie des Ibn Sina. Z. Deutsch. Morgenländ. Ges. 29, 335-418: 378.
116 Alexander von Aphrodisias (um 200 n. Chr.). De anima (Berlin 1887): 118; vgl. auch Themistios (um 350). De anima (Commentaria in Aristotelem Graeca, vol. V, 3, Berlin 1899): 45, 29f.
117 Nach Landauer (1876): 385.
118 Vgl. Haarbrücker, T. (1850-51). Abu-'l-Fath'

Muh'ammad asch-Schahrastâni's Religionspartheien und Philosophen-Schulen [6. Jh.], 2 Theile: II, 149; Schneider, A. (1903). Die Psychologie Alberts des Großen: 53.

119 Albertus Magnus (ca. 1250). De animalibus: 3, 155; 4, 62; 10, 59 und passim; vgl. Schneider (1903): 54; 69.

120 Thomas von Aquin, Summa theologiae: I, q. 55, a. 1, ad 2; q. 112, a. 1, ad. 3; II, II, q. 175, a. 5, ad 3.

121 a.a.O.: I, q. 78, a. 1, ag. 1.

122 a.a.O.: I, q. 78, a. 2.

123 Helmont, J.B. van (1648). Ortus medicinae.

124 Vgl. Pagel, W. (1944). The Religious and Philosophical Aspects of van Helmont' Science and Medicine: 32ff.; ders. (1982). Joan Baptista van Helmont: 96ff.

125 More, H. (1659). The Immortality of the Soul (Dordrecht 1987): 254 (Buch III, Kap. XII, 1); 134f. (Buch II, Kap. X, 2); vgl. Hüttemann, A. (2001). Über den Zusammenhang zwischen plastic natures, spirit of nature und dem Naturgesetzbegriff bei Cudwort und More. In: ders. (Hg.). Kausalität und Naturgesetz in der Frühen Neuzeit, 139-153.

126 More (1659): 46 (Buch I, Kap. VIII, 3).

127 Grew, N. (1701). Cosmologia sacra: 35.

128 Stahl, G.E. (1706). Disquisitio de mechanismi et organismi diversitate (dt. in Sudhoffs Klassiker der Medizin, Bd. 36, Leipzig 1961): 71.

129 a.a.O.: 48f.

130 Alberti, M. (1721). Abhandlung von der Seele des Menschen, der Thiere und Pflantzen, 2 Theile: II, 239.

131 a.a.O.: I, 16.

132 Crusius, C.A. (1745/66). Entwurf der nothwendigen Vernunft-Wahrheiten, wiefern sie den zufälligen entgegengesetzet werden: 947 (§458).

133 a.a.O.: 944.

134 a.a.O.: 947 (§459).

135 Unzer, J.A. (1771). Gründe einer Physiologie der eigenthlichen thierischen Natur: Vorrede S. 2.

136 a.a.O.: 5 (§6).

137 a.a.O.: 688 (§675).

138 Medicus, F.C. (1774). Von der Lebenskraft: 26; vgl. Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 103.

139 Vgl. z.B. Habenstreit, E.B.G. (1786). Über die Bestimmung unseres Begriffes von der Lebenskraft; Brandis, J.D. (1795). Versuch über die Lebenskraft; Hufeland, C.W. (1795). Ideen über Pathogenie und Einfluss der Lebenskraft auf Entstehung und Form der Krankheiten; Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft. Arch. Physiol. 1, 8-162; Ackermann, J.F. (1797-1800). Versuch einer Darstellung der Lebenskräfte organisirter Körper; vgl. Lippmann, E.O. (1933). Urzeugung und Lebenskraft. Zur Geschichte dieser Probleme von den ältesten Zeiten an bis zu den Anfängen des 20. Jahrhunderts; Lohff, B. (1981). Zur Geschichte der Lehre von der Lebenskraft. Clio Medica 16, 101-112.

140 Needham, J.T. (1750). Nouvelles observations microscopiques: 216.

141 Wolff, C.F. (1759). Theoria generationis: Kap. 1, §1; vgl. ders. (1789). Von der eigenthümlichen und wesentlichen Kraft der vegetabilischen sowohl als der animalischen Substanz.

142 Haller, A. von (1766). Elementa physiologiae corporis humani, Bd. 8. Fetus hominisque vita: 118; vgl. Roe, S.A. (1981). Matter, Life, and Generation. Eighteenth Century Embryology and the Haller-Wolff Debate: 113.

143 Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte: 12f.; vgl. Bertoletti Fabbri, S. (1990). Impulso, gormazione e organismo. Per una stora del concetto di Bildungstrieb nella cultura tedesca.

144 Vgl. Lenoir, T. (1981). The Göttingen school and the development of transcendental Naturphilosophie in the romantic era. Sud. Hist. Biol. 5, 111-205: 155; ders. (1982). The Strategy of Life. Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology: 21.

145 Vgl. Richards, R.J. (2002). The Romantic Conception of Life. Science and Philosophy in the Age of Goethe: 228.

146 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 374 (§65).

147 Schelling, F.W.J. (1797). Ideen zu einer Philosophie der Natur (AA, Bd. I, 5): 101.

148 ebd.

149 Blumenbach, J.F. (1781/91). Über den Bildungstrieb: 33.

150 a.a.O.: 34.

151 Kielmeyer, C.F. (1793). Über die Verhältniße der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse: 9.

152 a.a.O.: 36.

153 a.a.O.: 35.

154 a.a.O.: 40.

155 Humboldt, A. von (1797). Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser, 2 Bde.: II, 433.

156 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 254.

157 Berg, A. (1942). Die Lehre von der Faser als Form- und Funktionselement des Organismus. Die Geschichte des biologisch-medizinischen Grundproblems vom kleinsten Bauelement des Körpers bis zur Begründung der Zellenlehre. Virchows Arch. pathol. Anat. Physiol. 309, 333-460: 445.

158 Bernard, C. (1875). Définition de la vie. Les théories anciennes et la science moderne. In: ders. (1878). La science expérimentale, 149-212: 161; vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 68.

159 Herder, J.G. (1784-91). Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit (Sämtliche Werke, Bd. 13-14, hg. v. B. Suphan, Berlin 1887-1909): I, 97.

160 Tetens, J.N. (1777). Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwickelung, 2 Bde.: II, 149.

161 Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft (Leipzig 1910): 13.

162 a.a.O.: 46.

163 a.a.O.: 47.

164 a.a.O.: 26.

165 Schmid, C.C.E. (1798-1801). Physiologie philosophisch bearbeitet, 3 Bde.: I, 129.

166 a.a.O.: I, 130.
167 a.a.O.: II, 371.
168 a.a.O.: I, 132.
169 Lamarck, J.B. de (1801-03). Sur l'origine des êtres vivans (Inédits de Lamarck, 1795-1817, Paris 1972, ms. 742-6, 179-185): 181; vgl. ders. (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 403; Barsanti, G. (1994). Lamarck and the birth of biology 1740-1810. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840, 47-74: 55.
170 Lamarck (1809): I, 365.
171 a.a.O.: 91f.; vgl. Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 601f.
172 Lamarck (1809): 97.
173 Müller, J. (1833/38-40). Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen, 2 Bde.: I, 25.
174 Liebig, J. (1844). Chemische Briefe: 146.
175 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 154.
176 Lotze, H. (1856). Mikrokosmus. Ideen zur Naturgeschichte und Geschichte der Menschheit. Versuch einer Anthropologie, Bd. 1: 65.
177 Du Bois-Reymond, E. (1848). Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 1: xl.
178 a.a.O.: xliii.
179 a.a.O.: xxxix; vgl. auch Carus, C.G. (1818). Ueber die verschiedenen Begriffsbestimmungen des Lebens. Deutsch. Arch. Physiol. 4, 47-60: 48.
180 Du Bois-Reymond, E. (1860). Gedächtnisrede auf Johannes Müller: 88f.
181 Molière (1673). Le malade imaginaire (Œuvres Complètes, Bd. II, Paris 1971, 1073-1178): 1173.
182 Huxley, J.S. (1942). Evolution. The Modern Synthesis: 458.
183 Kant, I. (1785.2). Recensionen zu J. G. Herders Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit, 2 Theile (AA, Bd. VIII, 43-66): 53f.
184 Schleiden, M.J. (1842-43). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde.: II, 440.
185 a.a.O.: 441.
186 Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen. Der Begriff des Organischen bei Kant, sein Grund und seine Aktualität: 178.
187 Liebmann, O. (1899). Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien, Zweites Heft: 244; vgl. Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 28; Piaget, J. (1967). Biologie et connaissance (dt. Biologie und Erkenntnis, Frankfurt/M. 1992): 95.
188 Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 102.
189 ebd.
190 a.a.O.: 103.
191 Vgl. May, E. (1952). Das Vitalismusproblem und die Erklärung der Lebensphänomene. Philos. Nat. 2, 251-257: 253.
192 Perry, R.B. (1926). General Theory of Value. Its Meaning and Basic Principles Construed in Terms of Interest (Cambridge 1967): 148.
193 Lenoir, T. (1980). Kant, Blumenbach, and vital materialism in german biology. Isis 71, 77-108.
194 Boenninghausen, C. von (1863). Die Aphorismen des Hippokrates: 572.
195 Rindfleisch, G.E. (1888). Ärztliche Philosophie: 10.
196 Rindfleisch, G.E. (1895). Neo-Vitalismus. Deutsch. Med. Wochenschr. 21, 617-622.
197 Vgl. Mann, G. (1983). Neovitalismus. Medizinhist. J. 18, 376-383.
198 Bunge, G. (1886/94). Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie: 3.
199 Hartmann, E. von (1906). Das Problem des Lebens: V.
200 Plessner, H. (1928). Die Stufen des Organischen und der Mensch (Berlin 1975): 158.
201 a.a.O.: 220; 229.
202 a.a.O.: 237.
203 a.a.O.: 186.

Literatur

Driesch, H. (1905). Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre.
Meyer, A. (1934). Das Organische und seine Ideologien. Arch. Gesch. Med. 27, 3-19.
Wheeler, L.R. (1939). Vitalism. Its History and Validity.
Churchill, F.B. (1969). From machine-theory to entelechy: two studies in developmental teleology. J. Hist. Biol. 2, 165-185.
Benton, E. (1974). Vitalism in the nineteenth century scientific thought. A typology and reassessment. Studies in History and Philosophy of Sciences 5, 17-48.
Engels, E.-M. (1980). Lebenskraft. Hist. Wb. Philos. 5, 122-128.
Freyhofer, H.H. (1982). The Vitalism of Hans Driesch. The Success and Decline of a Scientific Theory.
Mann, G. (1984). Neovitalismus. Hist. Wb. Philos. 6, 720-724.
Bertoletti Fabbri, S. (1990). Impulso, gormazione e organismo. Per una stora del concetto di Bildungstrieb nella cultura tedesca.
Burwick, F. & Douglas, P. (eds.) (1992). The Crisis in Modernism. Bergson and the Vitalist Controversy.
Cimino, G. & Duchesneau, F. (eds.) (1997). Vitalisms from Haller to the Cell Theory.
Tsouyopoulos, N. (2001). Vitalismus. Hist. Wb. Philos. 11, 1076-1078.

Wachstum

Das Wort ›Wachstum‹ (mhd. ›wahstuom‹) geht über das Verb ›wachsen‹ (mhd. ›wahsen‹, ahd. ›wahsan‹) auf die indogermanische Wurzel ›*aug-‹ »vermehren, zunehmen« zurück.

Antike: Kennzeichen nicht nur der Lebewesen

Für Aristoteles gehört das Wachstum (»αὔξησις«) zum niedersten Seelenvermögen, der Nährseele.[1] Zusammen mit der Ernährung und Fortpflanzung komme es allen Lebewesen zu. Alle Dinge, die wachsen, scheinen zu leben, schreibt Aristoteles[2]: »Leben nennen wir sowohl Ernährung, als auch Wachstum und Schwinden«[3]. Als eine besondere Form der Veränderung beruht das Wachstum nach Aristoteles auf Prozessen der Bewegung; im Bereich des Organischen werde das Wachstum ermöglicht durch die »Verkochung« und Assimilation der Nahrung, d.h. die Umwandlung der Nahrungsstoffe unter Einwirkung der Wärme des Körpers in körpereigene Stoffe.

Weil auch die Elemente nach Aristoteles auf unbegrenzte Ausdehnung drängen und insbesondere Feuer ein Streben nach unbegrenztem Wachstum zugeschrieben wird, nimmt Aristoteles für das Wachstum der Lebewesen eine Begrenzung durch innere Faktoren an; diese wachstumskontrollierende Funktion schreibt er der »Seele« zu: »Das Wachstum des Feuers geht nämlich ins Unendliche, solange das brennbare Material da ist, während von allem, was sich natürlicherweise bildet, es eine Grenze sowie ein rationales Verhältnis der Größe und des Wachstums gibt. Dies weist auf die Seele, nicht aber auf das Feuer, und mehr auf ein rationales Verhältnis (begriffliche Form) als auf eine Materie«.[4] Für Aristoteles ist es also die Begrenzung der von den Elementen ausgehenden Dynamik, die das Lebewesen konstituiert. Weil es nicht die Potenzen des Elements des Feuers selbst sind, die als Wesens- und Erklärungsprinzip fungieren können, sieht sich Aristoteles gezwungen, ein anderes, für die Regelmäßigkeit der organischen Prozesse einstehendes Prinzip, einzuführen. Dieses Prinzip der Regelmäßigkeit des Auftretens einer Eigenschaft dient Aristoteles dabei zur Feststellung des Wesens der Sache. In Abgrenzung von materialistischen Positionen, wie derjenigen Empedokles', betrachtet Aristoteles damit nicht nur die Elemente als letzte Wesenheiten, sondern auch die Lebewesen, die ihrer Natur und damit ihrem Begriff nach eigene Prinzipien voraussetzen, welche von den mit den Elementen verbundenen Ursachen unterschieden sind. Aristoteles' Argumentation läuft also darauf hinaus, die Organismen als deskriptiv und explanativ eigenständige Gegenstände wissenschaftlich zu etablieren.[5]

Das Wachstum ist die kontinuierliche und irreversible Größen- und Massenzunahme eines Organismus im Laufe seines Lebens, die bei vielen Tieren in einem bestimmten Lebensstadium (der Reife) abgeschlossen ist. Das Wachstum steht in der Regel im Dienst der Überlebens- und Fortpflanzungsfähigkeit.

Wachstum (mhd.) *711*
Intussumption (Arriaga 1632) *712*
Juxtaposition (Arriaga 1632) *712*
Allometrie (Huxley & Tessier 1937) *714*

Aristoteles charakterisiert das Wachstum außerdem als eine Veränderung, bei der ein einzelnes Ding in seinem Wesen, d.h. als Substanz (aufgrund der Konstanz seiner Form) bestehen bleibt und nicht zu einem anderen wird.[6] Es besteht für Aristoteles eine besondere teleologische Ausrichtung im Wachsen, insofern eine bestimmte Größe das Ende und Ziel des Wachstums bilde.[7]

Auch in der Stoa gilt das Wachstum nicht allein als ein Charakteristikum der Lebewesen, insofern auch nichtlebendigen (unbeseelten) Körpern wie den Metallen ein Wachstum zugeschrieben wird. Das Wachstum der Metalle erfolgt nach stoischer Lehre aber (ebenso wie das der Pflanzen) nicht durch eine innere antreibende Vorstellung, sondern nur aufgrund eines inneren Anstoßes zur Veränderung.[8]

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Nach den Lebenslehren der Scholastik, z.B. bei Avicenna und Albert dem Großen, ist das Wachstum der Lebewesen die Folge einer besonderen Kraft, der *vis augmentativa*, die als Vermittlerin zwischen Ernährungskraft und Fortpflanzungskraft vorgestellt wird.[9]

Im Rahmen der mechanistischen Modelle zur Interpretation der Lebensvorgänge wird das Wachstum seit dem 17. Jahrhundert in mechanischen Analogien gedeutet. R. Descartes ist der Auffassung, das Wachstum sei ebenso wie die Ernährung und die Fortpflanzung, also die anderen Vorgänge, die traditionell als Wirkungen der *anima vegetativa* verstanden wurden, rein mechanistisch zu erklären, nämlich »aus den allbekannten und allgemein anerkannten Prinzipien, d.h. aus der Größe, Gestalt, Lage und Bewegung der Teilchen der Materie«.[10]

Auch im 18. Jahrhundert stellt ›Wachstum‹ in der Regel keinen Begriff dar, der die Lebewesen von den leblosen Körpern unterscheidet. Vielmehr wird das Wachstum als ein die Mineralien und Lebewesen verbindendes Phänomen gesehen. Gerade weil es

nicht als ein spezifisch organisches Phänomen gilt, fällt eine mechanistische Interpretation des Wachstums leichter als bei den anderen organischen Grundvermögen. Ein Wachstum im Bereich des Anorganischen wird insbesondere in Bezug auf Mineralien behauptet. C. von Linné grenzt die drei Naturreiche (↑Taxonomie) 1751 durch drei grundlegende Prozesse voneinander ab: Wachstum bei Steinen; Wachstum und Leben bei Pflanzen; Wachstum, Leben und Empfinden bei Tieren (»Lapides […] crescunt. Vegetabilia […] crescunt et vivunt […]. Animalia […] crescunt, vivunt, & sentiunt«).[11]

Intussuszeption und Juxtaposition

Seit Mitte des 17. Jahrhunderts werden grundsätzlich zwei Arten des Wachstums unterschieden: ein Wachstum von innen und von außen. In terminologischer Hinsicht etabliert sich dafür seit den 1630er Jahren die Unterscheidung von ***Intussumption*** oder *Intussuszeption* (Absorption nach innen) und ***Juxtaposition*** (äußere Anlagerung). Urheber der Terminologie ist offenbar der jesuitische Philosoph R. de Arriaga im Jahr 1632. Nach Arriaga wächst Feuer durch Juxtaposition, Pflanzen und die anderen Lebewesen dagegen durch Intussumption, d.h. durch Aufnahme nach innen und Wachstum von innen (»plantas autem & alia animantia non augeri per iuxta-positionem, sed per intus-sumptionem, id est attrahendo per poros alimentum in minutissimas partes divisum, & in se illud convertendo«).[12] In dieser Unterscheidung sieht Arriaga die klarste und bekannteste Differenz zwischen den Lebewesen und leblosen Dingen (»Hæc est clarissima & notissima differentia plantæ & animalis ab aliis rebus«).[13]

Ohne Arriagas Terminologie zu verwenden, findet sich diese Unterscheidung der Sache nach auch in einem Brief Descartes' vom November 1646, in dem er einerseits ein Wachstum durch das Hineinziehen von Flüssigkeiten in das Innere des Körpers beschreibt (»par le moyen de quelque suc qui coule par des petits canaux en tous les endroits de leurs corps«) und andererseits eine Hinzufügung von Material von außen annimmt (»par l'addition de quelques parties, qui s'attachent à elles par dehors«).[14]

Die Terminologie verbreitet sich in der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts und findet sich 1709 bei R.-A.F. Réaumur.[15] Er bestimmt die »Intussusception« als ein Wachstum durch Vegetation (»Croître par vegetation«), bei der äußere Teile (d.h. die Nahrung) erst, nachdem sie in das Innere des Körpers aufgenommen und verändert (assimliert) wurden, angelagert werden (»ces parties ne s'attachent à celles qui composent déja le corps qu'après avoir passé au travers de ce corps même, y avoir été préparées & en quelque façon renduës propres à occuper la place où elles sont conduites«).[16] Das Hereinziehen der Nahrungsstoffe in das Innere des Organismus erfolge bei Pflanzen durch kleine Kanäle (»par divers petits canaux«). Im Gegensatz dazu steht nach Réaumur das Wachstum durch äußere Anlagerung (»Croître par apposition«) oder »Juxtaposition«, bei dem neue Stoffe ohne vorhergehende Veränderung einem Körper hinzugefügt werden (»appliquées sans avoir reçu aucune préparation dans ce corps même«).[17] Ein Wachstum nach dem Muster der Juxtaposition wird als typisch für die Kristallisation bei Mineralien angesehen; die Lebewesen wachsen dagegen, indem sie Stoffe nach innen ziehen und von innen heraus sich entfalten (Intussuszeption).

Auch I. Kant charakterisiert das organische Wachstum 1781 als einen von innen heraus erfolgenden Prozess (»per intus susceptionem«), bei dem nicht etwas von außen hinzugesetzt werde (Wachstum »per appositionem«), sondern vielmehr erst nach innerer Verarbeitung hinzutrete.[18] Kant bestimmt das Wachstum der Organismen außerdem als eine Form der Selbsterzeugung: Ebenso wie ein Baum sich in seinen Nachkommen fortpflanze und darin seine Gattung erhalte, »erzeugt ein Baum sich auch selbst als Individuum«, und zwar, indem er Materie von außen aufnimmt und zu sich hinzusetzt, nachdem er sie »zu specifisch-eigenthümlicher Qualität, welche der Naturmechanism außer ihm nicht liefern kann«, verarbeitet hat.[19]

Bis ins 19. Jahrhundert markiert die Gegenüberstellung von Intussuszeption und Juxtaposition eine verbreitete Unterscheidung von Wachstumsvorgängen. Sie findet sich u.a. 1812 bei J.B. de Lamarck. Dieser betrachtet die Intussuszeption als die exklusive Art des Wachstums der Lebewesen (»exclusivement celui de la formation de tout corps vivant«).[20]

Auch in vielen außerbiologischen Kontexten der Anwendung des Wachstumsbegriffs, z.B. in der Pädagogik des 19. und 20. Jahrhunderts, ist die Bestimmung des Wachstums als eines von innen kommenden Prozesses und dessen Abgrenzung von äußerer Formung leitend.[21]

Wachstum und Fortpflanzung

Seit der Antike wird das Wachstum der Lebewesen in enger Verbindung mit dem Vermögen der ↑Fortpflanzung diskutiert. In der Antike kommt die konzeptionelle Nähe von Wachstum und Fortpflanzung dadurch zum Ausdruck, dass beide als Wirkung des unteren Seelenteils, die Nährseele, verstanden werden.

Besonders im Rahmen der in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts verbreiteten Präformationstheorie (↑Entwicklung) wird die Fortpflanzung selbst im Wesentlichen als ein Prozess des Wachstums verstanden. So heißt es in G.W. Leibniz' Monadologie explizit, die Zeugung sei am besten als Entwicklung und Wachstum zu deuten (»ce que nous appellons Generations sont des developpemens et des accroissemens«[22]). Diese Auffassung dominiert das gesamte 18. Jahrhundert. G.L.L. Buffon beschreibt die organische Entwicklung 1749 als bloßes Wachstum: »c'est cette augmentation de volume qu'on appelle développement«; als Keim sei ein Tier daher eine bloß verkleinerte Gestalt seiner erwachsenen Form (»formé en petit comme il l'est en grand«).[23] Ähnlich konstatiert auch C. von Linné 1751, die Fortpflanzung sei nicht eine neue Schöpfung, sondern nur eine fortgesetzte Hervorbringung (»Nova creatio nulla; sed continuata generatio«[24]). Selbst C.F. Wolff, der vehemente Kritiker der Präformationslehre und Begründer des alternativen Ansatzes der Epigenese, bezeichnet die Fortpflanzung der Pflanzen und Tiere 1759 als ein *erneutes Wachstum* (»vegetatio restituta«[25]). J.W. von Goethe betrachtet in seiner Lehre der ↑Metamorphose der Pflanze nicht nur die Fortpflanzung als eine Form des Wachstums, sondern auch umgekehrt das Wachstum als eine Form der Fortpflanzung. Die Fortpflanzung im Wachstum nennt er »sukzessiv« (»indem die Pflanze sich von Knoten zu Knoten, von Blatt zu Blatt fortsetzt«[26]).

Im 19. Jahrhundert ist die Einschätzung der Fortpflanzung als eine Form des Wachstums nicht selten gegen Vorstellungen der ↑Urzeugung gerichtet. K.E. von Baer formuliert 1834: »Die Zeugung nämlich ist keine Neubildung, sondern eine Umbildung, nur eine besondere Form des Wachsthums«.[27] Bei E. Haeckel heißt es 1866: »Die Fortpflanzung ist eine Ernährung und ein Wachsthum des Organismus über das individuelle Maass hinaus, welche einen Theil desselben zum Ganzen erhebt«[28] – eine Formulierung, die A. Weismann 1883 wörtlich übernimmt[29].

Unschärfe des Begriffs

Trotz der Eindeutigkeit bei paradigmatischen Fällen des Wachstums und der Fortpflanzung, wie etwa bei den Wirbeltieren, sind die mit den Begriffen bezeichneten Phänomene nicht immer klar zu fassen und voneinander abzugrenzen. Vor allem bei Pflanzen und Pilzen ist oftmals keine scharfe Grenze zwischen Fortpflanzung und Wachstum zu ziehen. Pilze und Pflanzen wie Erdbeeren, Kartoffeln, Schilf oder der Kriechende Hahnenfuß können sich so fortpflanzen, dass ausgehend von einem ober- oder unterirdischen

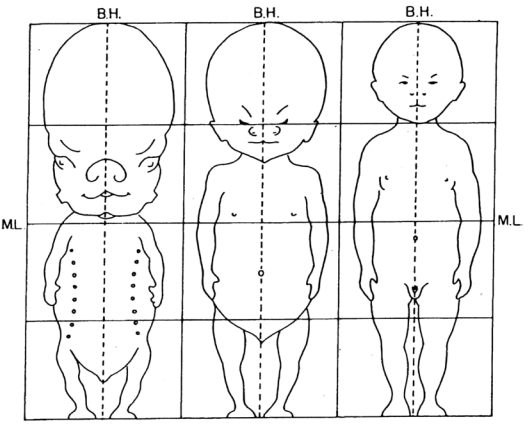


Abb. 564. Drei Stadien in der Entwicklung eines menschlichen Embryos bzw. Säuglings: die Körperproportionen im zweiten, fünften und zehnten Monat. Das allometrische Wachstum führt zur Veränderung der relativen Größe der Körperteile (aus Hurlock, E.B. (1959). Developmental Psychology: 41).

Ausläufer eine vollständige neue Pflanze entsteht, die durch das Absterben der verbindenden Ausläufer unabhängig von der Mutterpflanze wird. Ausgangspunkt der Fortpflanzung ist hier also nicht ein einzelliges Stadium, sondern ein ganzer Zellverband. Wird ein Individuum, so wie es häufig geschieht, durch seine Entstehung aus einer einzelnen Zelle definiert, dann müssen Pflanzen, die sich über Ausläufer ausbreiten, oder Pilze, die aus einem unterirdischen Hyphengeflecht bestehen, das jedes Jahr aufs Neue Fruchtkörper an die Oberfläche bringt, als *ein* Individuum bezeichnet werden. Solche Pflanzen- oder Pilzindividuen können Größen von über 10 km^2 erreichen und bilden damit die größten Organismen auf der Erde. Um den Titel des Größenrekords liegen insbesondere ein Hallimasch (*Armillaria bulbosa*)[30] und die amerikanische Zitterpappel (*Populus tremuloides*)[31] im Wettstreit (↑Organismus: Tab. 223). Individuen im Wortsinne, d.h. unteilbare Einheiten (im Sinne des Verlusts der Lebensfähigkeit der Teilungsprodukte), sind diese Gebilde so wie die meisten Pflanzen und viele Tiere aber nicht: Sie bestehen vielmehr aus physiologisch selbständigen modularen Einheiten, die keine physiologisch notwendige Verbindung zu anderen Teilen des Organismus aufweisen. Wird der Zusammenhalt der Teile in der Definition des Individuums nicht gefordert, dann können beispielsweise auch alle Cox-Orange-Apfelbäume rund um die Erde, die per Ableger von einem Individuum aus dem Jahr 1825 abstammen, zusammen als *ein* Individuum angesehen werden.[32]

Die Unschärfe der Grenze zwischen Wachstum und Fortpflanzung hängt also an der Unschärfe des Begriffs des ↑Individuums. Theoretisch ist die Grenze zwar eindeutig, weil im Wachstum eine Entität größer wird, mit der Fortpflanzung aber eine neue Entität entsteht. Nicht ohne vorhergehende Festlegung ist aber zu bestimmen, was als neue Entität zu gelten hat. Wird die physiologische Eigenständigkeit als Kriterium für die Abgrenzung von Individuen angesetzt, dann bildet ein einzelner Fruchtkörper eines Pilzes oder ein einzelner Pappelbaum ein Individuum; wird aber die Entstehung aus einer einzelnen Zelle als Kriterium angesetzt, dann sind diese Gebilde keine Individuen, sondern Teile (»Rameten«) des aus einem Einzellstadium hervorgegangenen »Genets« (↑Individuum).

Wachstum und Zellenlehre
Mit der Etablierung der Zellenlehre Mitte des 19. Jahrhunderts werden die meisten Wachstumsvorgänge auf die Teilung der Zellen eines Gewebes zurückgeführt. Mittels mikroskopischer Untersuchungen der Zellen analysiert H. Dutrochet 1837 das Wachstum der Pflanzen. Er stellt dabei die Größenzunahme von Stärkekörnern in den Zellen fest (»globules qui s'accroissent graduellement en grosseur«) und diskutiert die Frage, ob sich das Wachstum der Pflanzen vornehmlich durch die Volumenzunahme der Zellen oder ihre Vermehrung vollziehe und ob die Entstehung neuer Zellen im Inneren oder außerhalb der vorhandenen Zellen erfolge.[33]

Auf rein mechanistischer Grundlage versteht T. Schwann 1839 das Wachstum der Pflanzen und Tiere; er versucht, es in Analogie zu anorganischen Prozessen der Kristallisation zu deuten.[34]

R. Virchow unterscheidet 1858 ausgehend von der Zellenlehre zwischen einer *einfachen Hypertrophie*, die darin besteht, dass »einzelne Elemente eine beträchtliche Masse von Stoff in sich aufnehmen und dadurch grösser werden«[35], und einer numerischen Hypertrophie, bei der die Vergrößerung »durch eine Vermehrung der Zahl der Elemente« (durch Zellteilung) erfolgt.[36] G. Jaeger spricht im Anschluss an diese Differenzierung 1878 von einem *trophischen Wachstum*, das auf die Volumenzunahme eines einzelnen Protoplasmas zurückgeht, und einem *numerischen Wachstum*, das auf Zellteilung beruht.[37]

Eine Differenzierung zwischen ›Wachstum‹ und ›Entwicklung‹ schlägt H. Spencer in seinen ›Principles of Biology‹ (1864-67) vor: Er unterscheidet das Wachstum als Massenzuwachs (»increase of mass«) von der Entwicklung als Strukturbereicherung (»increase of structure«).[38] Im Gegensatz zur Entwicklung ist das Wachstum demnach also mit keiner organischen Differenzierung verbunden.

Lebensgeschichtsforschung
Einen zentralen Parameter bildet das Wachstum in der im 20. Jahrhundert entwickelten Lebensgeschichtsforschung (↑Lebensgeschichte). Im Rahmen dieses Ansatzes werden das Vorhandensein einer bestimmten Wachstumsrate und das Ende des Wachstums in einem bestimmten Lebensalter als variable, durch Selektionsprozesse bedingte Größen oder »Strategien« behandelt. Von Bedeutung ist die Körpergröße für die Optimierung der Lebensstrategie unter anderem, weil sie einerseits mit den Fähigkeiten zum Schutz vor Feinden (durch veränderte Möglichkeiten der Verteidigung) und andererseits mit der Dauer bis zur Geschlechtsreife (also der Generationslänge)[39] korreliert ist. Ein zentraler *trade-off*, der die Einstellung einer optimalen Körpergröße beeinflusst, besteht daher in dem Abwägen zwischen dem verbesserten Schutz vor Räubern durch eine zunehmende Größe und der damit einhergehenden verlängerten Entwicklungsphase und verzögerten Reproduktion.[40]

Unspezifische Mechanismen, spezifische Symbolik
Das Wachstum der Organismen bildet zwar ein funktional relativ einheitliches Phänomen, es wird aber durch höchst unterschiedliche physiologische Mechanismen realisiert. Sehr verschiedene Formen der Veränderung können also als Wachstum bezeichnet werden, z.B. eine Größenzunahme (Volumen), eine Substanzzunahme (Masse), eine Zunahme der Zellzahl oder die Veränderung eines Organismus zu einem in anderer Hinsicht höherstufigen Zustand, z.B. durch innere Differenzierung oder Annäherung an den Zustand der Fortpflanzungsfähigkeit (Entwicklung).[41]

In naturphilosophischer Interpretation wird das Phänomen des Wachstums von einigen Autoren als der symbolische Prozess des Lebens schlechthin verstanden. In ihrer Autonomie, d.h. der von innen heraus erfolgenden Dynamik, dem Formwandel, der Gerichtetheit und der Irreversibilität des Wachstums unterscheiden sich die organischen Systeme von technischen Einrichtungen.[42]

Allometrie
Das nicht gleichmäßige Wachstum verschiedener Körperteile, das vorher als *Disharmonie* oder *Heterogonie* bezeichnet wurde, heißt seit der Begriffsprägung durch J.S. Huxley und G. Tessier im Jahr 1936 ›Allometrie‹. Sie definieren allometrisches

Wachstum als Wachstum eines Körperteils mit einer anderen Rate als der des gesamten Körpers oder eines gesetzten Standards (»growth of a part at a different rate from that of body as a whole or of a standard«).[43] Sie schließen in ihrem neuen Wort an den Ausdruck *Allometron* von H.F. Osborn an, der damit 1925 die graduellen Änderungen von Proportionen im Laufe der Evolution einer Sippe bezeichnet.[44] In neuerer Zeit werden Erscheinungen des allometrischen Wachstums zur Erklärung von nicht adaptiven Merkmalen bei Organismen angegeben (Gould & Lewontin 1979).[45]

Nachweise

1 Aristoteles, De an. (Übers. W. Theiler, Bearb. H. Seidl, Hamburg 1995): 416a.
2 a.a.O.: 413a.
3 a.a.O.: 412a.
4 a. a. O.: 416a.
5 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 354f.
6 Aristoteles, De an. 416b14-17; vgl. De generatione et corruptione 320b26-35; 322a28-34.
7 Aristoteles, Metaphysica 1014b35-1015a19; Phys. 192b-193b.
8 Origines, De principiis (Darmstadt 1976): 464f.; vgl. Westermann, H. (2004). Wachstum. Hist. Wb. Philos. 12, 6-8.
9 Vgl. Albertus Magnus, Summa de homine: q. 13, a. 2, 70b; vgl. Schneider, A. (1903). Die Psychologie Alberts des Großen: 54.
10 Descartes, R. (1644). Les principes de la philosophie (Œuvres de Descartes, Bd. 9.2), dt.: Die Prinzipien der Philosophie (Hamburg 1965): 235.
11 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: Aph. 3.
12 Arriaga, R. de (1632). Disputationes in tres libros Aristotelis De anima (in: Cursus philosophicus, 591-812): 636 (Disp. 2, §1, 1, Nr. 19); vgl. Des Chene, D. (2000). Life's Form. Late Aristotelian Conceptions of the Soul: 62.
13 Arriaga (1632): 636.
14 Descartes, R. [1646]. [Brief an den Marquis von Newcastle vom 23. Nov. 1646] (Œuvres, Bd. 4, 568-576): 570f.
15 Vgl. Schiller, J. (1978). La notion d'organisation dans l'histoire de la biologie: 16; 31; 43.
16 Réaumur, R.-A. F. (1709). De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux. Histoire de l'Academie Royale des Sciences 364-400: 366.
17 ebd.
18 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): A833; B861.
19 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 371.
20 Lamarck, J.B. de [ca. 1812]. Biologie ou Considerations sur la nature, les facultés, les développemens et l'origine des corps vivans (Druck in: Grassé, P.-P. (1944). La biologie. Texte inédit de Lamarck. Rev. scientif. 82, 267-276: 273.
21 Vgl. Dehli, M. (2004). Wachstum. Hist. Wb. Philos. 12, 8-11.
22 Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 472 (§73).
23 Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 246.
24 Linné, C. von (1751). Philosophia botanica: 38 (§79); vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 238f.
25 Wolff, C.F. (1759). Theoria generationis: 8.
26 Goethe, J.W. von (1790). Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären (LA, Bd. I, 9, 23-61): 58 (§112).
27 Baer, K.E. von (1834). Das allgemeinste Gesetz der Natur in aller Entwickelung (in: Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Erster Theil, St. Petersburg 1864, 35-74): 42.
28 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 16.
29 Weismann, A. (1883). Über die Vererbung: 58; vgl. auch Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie: 193.
30 Smith, M., Bruhn, J. & Anderson, J. (1992). The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms. Nature 356, 428-431; Volk, T. (2002). The humongous fungus – ten years later. Newsletter of the Mycological Society of America. Mycologia (Suppl.) 53, 4-8: 6.
31 Grant, M.C., Mitton, J.B. & Linhart, Y.B. (1992). Even larger organisms. Nature 360, 216.
32 Fagerström, T., Briscoe, D.A. & Sunnucks, P. (1998). Evolution of mitotic cell-lineages in multicellular organisms. Trends Ecol. Evol. 13, 117-120: 117.
33 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.: I, 143; 140.
34 Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Pflanzen (Leipzig 1910).
35 Virchow, R. (1858). Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre: 58.
36 a.a.O.: 59.
37 Jaeger, G. (1878). Lehrbuch der allgemeinen Zoologie, II. Abth. Physiologie: 167.
38 Spencer, H. (1864-67/98-99). The Principles of Biology, 2 vols.: I, 162.
39 Bonner, J.T. (1965). Size and Cycle: 17.
40 Roff, D. (1981). On being the right size. Amer. Nat. 118, 405-422.
41 Steward, F.C. (1968). Growth and Organization in Plants: 14ff.
42 Karafyllis, N.C. (2002). Zur Phänomenologie des Wachstums und seiner Grenzen in der Biologie. In: Hogrebe, W. (Hg.). Grenzen und Grenzüberschreitungen. XIX.

Deutscher Kongreß für Philosophie, 579-590.
43 Huxley, J.S. & Teissier, G. (1936). Terminology of relative growth. Nature 137, 780-781: 780; vgl. Gayon, J. (2000). History of the concept of allometry. Amer. Zool. 40, 748-758.
44 Osborn, H.F. (1925). The origin of species, 2. Destinctions between rectigradations and allometrons. Proc. Nat. Acad. Sci. 11, 749-752: 749.
45 Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. London Ser. B 205, 581-598.

Literatur

Karafyllis, N.C. (im Erscheinen). Die Phänomenologie des Wachstums. Eine Philosophie des produktiven Lebens zwischen Natur und Technik.

Wahrnehmung

Das seit dem 16. Jahrhundert nachweisbare Wort ›Wahrnehmung‹ enthält ebenso wie das ältere Verb ›wahrnehmen‹ (mhd. ›war nehmen‹, ahd. ›wara neman‹) als ersten Bestandteil das untergegangene Substantiv ›Wahr‹ (mhd. ›war‹, ahd. ›wara‹ »Aufmerksamkeit, Acht«). Die ursprüngliche Bedeutung von ›wahrnehmen‹ lautet daher »einer Sache Aufmerksamkeit schenken«; eine etymologische Verbindung zu ›Wahrheit‹ liegt nicht vor.

Im 18. Jahrhundert werden Beschreibungen von medizinisch relevanten Sachverhalten (als Übersetzung des lateinischen ›observatio‹) als ›Wahrnehmungen‹ bezeichnet.[1] Daneben enthält das Wort als Übersetzung des alten Terminus ›Perzeption‹ eine spezifische erkenntnistheoretische Bedeutung, die sich besonders im Zuge der Rezeption von I. Kants Schriften etabliert. Erst im 19. Jahrhundert tritt die sinnesphysiologische Bedeutung in den Vordergrund.[2] Als *terminus technicus* etabliert sich der Ausdruck seit Ende der 1860er Jahre; er wird dann gleichermaßen von physiologischer[3] und psychologisch-philosophischer Seite[4] beansprucht.

Antike: Täuschbare Erkenntnisquelle

In erkenntnistheoretischer Hinsicht wird der Prozess der Wahrnehmung seit der Antike vor allem hinsichtlich seiner Verlässlichkeit für die Erlangung von richtigen Vorstellungen thematisiert. Skeptiker, die die Zuverlässigkeit der Wahrnehmungen bezweifeln, verweisen auf die leichte Täuschbarkeit der Sinne und die ständige Veränderung des Wahrgenommenen; sie qualifizieren die Wahrnehmung daher als ein im Vergleich zu Denken und Vernunft minderwertiges Erkenntnisvermögen – oder sprechen, wie Platon, der Wahrnehmung ganz ab, eine Art von Wissen oder eine Quelle von Erkenntnis zu sein.[5]

Nach vorsokratischer Auffassung verfügen alle Lebewesen einschließlich der Pflanzen über die Fähigkeit zur Wahrnehmung (»αἴσθησις«).[6] Konturiert wird der Begriff durch seine Oppositionsstellung zum Vermögen des Denkens oder Verstehens. Alkmaion macht die Differenz von Wahrnehmen und Verstehen zum Kriterium der Unterscheidung von Tier und Mensch: Die Tiere könnten zwar wahrnehmen, nur der Mensch aber verstehen.[7] Empedokles stellt sich die Wahrnehmung als das Aufnehmen von kleinen Partikeln vor, die von einem Ding der Außenwelt ausströmen; je nach Sinnesqualität unterscheiden sich die Partikel und die Poren der aufnehmenden Sinnesorgane dabei in ihrer Größe, so dass es je nach Sinnesqualität zu einer spezifischen Erregung eines Organs kommt (↑Empfindung).[8]

Bei Aristoteles ist die Wahrnehmung der Lebewesen Ausdruck eines eigenen Seelenvermögens (»αἰσθητικῶ«), das neben dem Vermögen der Ernährung und des Denkens steht.[9] Die Wahrnehmung entsteht nach Aristoteles durch ein Zusammenwirken zwischen der Seele und dem äußeren Objekt: Das Objekt hinterlässt einen Abdruck in der Seele, wobei aber keine Materie übertragen wird; vergleichbar ist die Wahrnehmung nach Aristoteles daher mit dem Abdruck eines Siegels im Wachs.[10] Das Konzept der Wahrnehmung bezieht sich bei Aristoteles sowohl auf Akte des passiven Aufnehmens von Sinnesdaten als auch der aktiven begrifflichen Verarbeitung des Aufgenommenen. Verbunden ist mit der Wahrnehmung die Fähigkeit des Unterscheidens; er nennt sie daher eine »kritische Fähigkeit« (»δύναμις κριτική«).[11] Dieses Vermögen charakterisiert nach Aristoteles alle Tiere und ist damit nicht an eine Sprachkompetenz gebunden.

Lebewesen im eigentlichen Sinne sind für Aristoteles nur solche Wesen, die auch über Wahrnehmungen verfügen, so heißt es bei ihm: »das Lebewesen aber ist primär durch die Sinneswahrnehmung«[12]. Obwohl Aristoteles den ↑Pflanzen auch ein Leben zuspricht, erkennt er sie doch nicht als Lebewesen an, weil sie über kein Wahrnehmungsvermögen verfügen würden.[13] Zur Wahrnehmung sind die Pflanzen

Die Wahrnehmung ist der Prozess, in dem Aspekte der physikalischen oder chemischen Eigenschaften von Gegenständen oder Ereignissen der Umwelt durch einen Organismus aufgenommen, verarbeitet und intern repräsentiert werden; auch das Ergebnis dieses Vorgangs wird Wahrnehmung genannt. In der Wahrnehmung erhält ein Organismus Informationen über seine Umwelt, um diese zur Steuerung seines Verhaltens zu nutzen.

Stimulus (lat.) *723*
Sinnesorgan (Bonaventura 1253-57; Thomas von Aquin 1254-56) *723*
Exzitation (15. Jh.) *731*
Wahrnehmung (16. Jh.) *717*
Stimulation (Ranchin 1624) *724*
Irritabilität (Glisson 1654) *724*
Reiz (Anonymus 1752) *723*
Reizbarkeit (Anonymus 1753) *725*
Erregbarkeit (Ploucquet 1782) *725*
Orientation (Tourtual 1827) *732*
Auslösung (Lotze 1842) *730*
Signalreiz (Wundt 1880) *732*
Suchbild (von Uexküll 1933) *729*
Schlüsselreiz (Lorenz 1935) *731*
Angeborener Auslösemechanismus (AAM) (Tinbergen 1951) *729*

nach Aristoteles deshalb nicht in der Lage, weil sie kein vermittelndes (Sinnes-) Organ besitzen würden. Anders als die ↑Tiere, die durch ihre »Mitte« die Fähigkeit der Unterscheidung und Distanzierung von einem Objekt hätten, würden die Pflanzen unmittelbar die Einwirkung der Materie erleiden.[14] Pflanzen scheinen für Aristoteles allein Elementengemische zu sein, »denen ein Tastsinn ebensowenig zukommt wie dem Element Erde selbst« (Ingensiep 2001).[15] Die Pflanze erhält demzufolge ihre Nahrung quasi von selbst aus dem Boden, ohne dass sie wie die Tiere aus einem Angebot etwas auswählen muss. Weil sie aber nicht wählen muss, sind für sie kein Gefühl, kein Begehren und keine Wahrnehmung notwendig; diese Vermögen hängen für Aristoteles unmittelbar zusammen.[16]

Der Ausschluss der Pflanzen aus dem Reich der Lebewesen bei Aristoteles kann damit begründet werden, dass für ihn Wahrnehmen und Fühlen das Leben eigentlich ausmachen; insofern die Pflanzen darüber nicht verfügen, sind sie also nicht als Lebewesen anzusehen.[17] Nicht ganz konsistent ist die aristotelische Position allerdings insofern, als er auch den Pflanzen das Vermögen der Ernährung zuschreibt und dieses wiederum an die Fähigkeit zur Wahrnehmung knüpft. Denn die Ernährung kann sich Aristoteles nicht anders als über Sinne, genauer den Tastsinn, vermittelt denken. Weil aber alle Wesen, denen Leben zukommt, sich ernähren, müssen sie nach Aristoteles auch alle zumindest über den Tastsinn verfügen. Ausdrücklich spricht Aristoteles jedoch allein den »Lebewesen« (d.h. wohl allein den Tieren) den Tastsinn zu: »Alle Lebewesen scheinen den Tastsinn zu haben«[18], und dieser wird bestimmt als »die Wahrnehmung der Nahrung«[19]. In Auseinandersetzung mit dieser Passage bei Aristoteles bemerkt A. Caesalpino 1593, dass ein Lebewesen, das vollständig des Tastsinns (»sensu tactu«) beraubt sei, sich nicht ernähren könne.[20] Im Gegensatz zu den anderen Wahrnehmungssinnen, von denen Aristoteles das Gesicht, das Gehör und den Geruch nennt[21], ist der Tastsinn für ihn eine universale Einrichtung der Lebewesen: Es »kann ohne den Tastsinn kein Lebewesen bestehen«[22]. Die Pflanzen müssten bei Aristoteles also zumindest insoweit eine Verarbeitung sinnlicher Eindrücke leisten, als sie sich ernähren.

Funktional ordnet Aristoteles die Wahrnehmung der Tiere und des Menschen zunächst der Selbsterhaltung unter; allerdings sei allein der Tastsinn um des bloßen *Existierens* willen da, die anderen Sinne (Gesichts-, Gehör- und Geruchssinn) seien auch auf das *Gut-Existieren* gerichtet.[23] Mit U. Dierauer lässt sich daher sagen, dass bei Aristoteles »Wahrnehmung und Empfindung schon bei Tieren einen Eigenwert haben, selbst wenn sie bloß der Ernährung und Fortpflanzung dienen«.[24] Die Wahrnehmung ist damit nicht nur funktional auf die Funktionen des Überlebens gerichtet, sondern auch umgekehrt: das Überleben dient der Wahrnehmung (als »Eigenwert«). Ein Tier ist nach Aristoteles an seiner Wahrnehmung erlebnismäßig beteiligt.

Das Vermögen der Wahrnehmung wird von Aristoteles an einigen Stellen seines Werks in die Nähe der Vernünftigkeit gerückt.[25] Andererseits unterscheidet Aristoteles aber doch meist scharf zwischen Wahrnehmung auf der einen Seite und vernünftiger Einsicht, Denken und Verstehen auf der anderen Seite und schreibt erstere allen Tieren zu, zweiteres aber nur wenigen, in erster Linie dem Menschen.[26] Insofern die Wahrnehmung bei Aristoteles als die Empfindung der Veränderung des eigenen Körpers (durch eine äußere Einwirkung) verstanden wird, liegt ihr eine reflexive Struktur zugrunde. A. Hilt spricht daher von der »Reflexivität der Lebendigkeit« und einer »Selbstempfindlichkeit« in jedem Akt der Wahrnehmung.[27]

Die über die verschiedenen Sinnesmodalitäten gewonnenen Sinneseindrücke stehen in der aristotelischen Wahrnehmungstheorie nicht unvermittelt nebeneinander. Aristoteles nimmt vielmehr eine Koordination der verschiedenen Sinneseindrücke zu einer einheitlichen Dingvorstellung an. So assoziiere ein Hund die optische Wahrnehmung eines Hasen mit dessen guten Geschmack und der Lust am Fressen.[28] Auch zu einer gewissen Allgemeinvorstellung sind die Tiere danach wohl in der Lage, wenn Aristoteles dies an anderer Stelle aber doch bestreitet, weil er den Tieren eine Vernunft im Sinne der Fähigkeit zur Bildung von Allgemeinbegriffen abspricht.[29]

Auch nach der stoischen Lehre besteht die Wahrnehmung in einem Abdruck der Dinge in der Seele (»τυπωσιν εν ψυχή«).[30] Bei der Wahrnehmung strömt nach dieser Lehre ein Pneuma in das Sinnesorgan, das die Erregung verursacht. Zentral für die stoische Auffassung ist die Vorstellung von der Vermittlung der Außenwahrnehmung über die Selbstwahrnehmung: Jede Wahrnehmung von äußeren Gegenständen erfolgt demnach vermittelt über eine Selbstbeziehung, insofern das Lebewesen die äußeren Gegenstände allein durch deren Einwirkungen auf sich selbst feststelle.[31] Auch die zweckmäßige Bewegung der Organe sei nur möglich, weil die Lebewesen diese wahrnehmen würden, also aufgrund einer Selbstwahrnehmung.[32]

Mittelalter und Frühe Neuzeit

Im 12. Jahrhundert beschreibt Adelard von Bath die Wahrnehmung als eine Bewegung des *spiritus* vom Gehirn durch die Nerven zu den Sinnesorganen, von dort zu dem betrachteten Körper und über die Sinnesorgane wieder zurück in den Körper.[33] Für die mechanistischen Ansätze der frühneuzeitlichen Naturforscher und Philosophen wird eine solche Auffassung leitend zur Analyse der Wahrnehmungsprozesse.

In der neuzeitlichen philosophischen Terminologie bezeichnet ›Wahrnehmung‹ (›Perception‹) nicht allein den Akt des Aufnehmens von Aspekten der Eigenschaften einer Struktur oder eines Ereignisses aus der Umwelt, sondern auch deren Weiterverarbeitung durch höhere geistige Vermögen. Zumindest die subjektive Leistung der Aufmerksamkeit (mhd. ›war‹) ist an der Wahrnehmung beteiligt und unterscheidet sie von einem bloßen Eindruck. Diese terminologische Bestimmung hat bereits antike Vorgänger, insofern die Wahrnehmung als intellektueller Akt[34] oder als aktive Tätigkeit der Seele[35] interpretiert wird. In der Neuzeit vertritt T. Campanella 1638 ausdrücklich die Meinung, jede Wahrnehmung sei mit einem Urteilsakt verbunden.[36] R. Descartes interpretiert die Wahrnehmung als Beziehung der Empfindung auf ein äußeres Objekt (»Des perceptions que nous rapportons aux objets qui sont hors de nous«).[37] Die klare und distinkte Wahrnehmung steht bei Descartes in einem Zusammenhang mit der Wahrheit.[38] Auch für J. Locke besteht die Wahrnehmung wesentlich in einer Übertragung von Bewegungen: In der Wahrnehmung werden die Bewegungen der äußeren Gegenstände auf die Sinnesorgane übertragen und von den Nerven bis zum Gehirn weitergeleitet, in dem sie Empfindungen auslösen, die dann als Wahrnehmungen auf die Objekte bezogen werden.[39]

Wahrnehmung bei Pflanzen?

Zu Kontroversen über die Natur der Wahrnehmung geben Beschreibungen der Blattbewegungen der »Sinnpflanze« (*Mimosa pudica*) Anlass, die in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts erfolgen. Auf der traditionellen Vorstellung aufbauend, dass den Pflanzen nicht die Fähigkeit zur Wahrnehmung zukommt, gibt F. Bacon eine rein mechanische Erklärung dieser Bewegungen und spricht den Pflanzen – im Gegensatz zu den Tieren – explizit eine Sinnlichkeit (»sense«) und freiwillige Bewegung (»voluntary motion«) ab.[40] Andere Autoren, so z.B. T. Browne oder H. Power, sind dagegen durchaus der Meinung, dass die Reaktion der Sinnpflanze auf Reize eine Sinnlichkeit (»natural sensation«) der Pflanzen beweise.[41] Diese Kontroverse bestimmt das ganze 17. Jahrhundert und

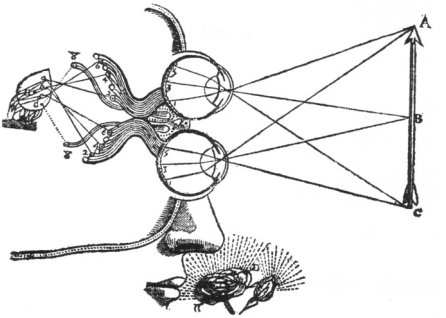


Abb. 565. Die optische und olfaktorische Wahrnehmung des Menschen, dargestellt als Rezeption äußerer Gegenstände nach physikalischen Gesetzen, vermittelt durch die Sinnesorgane und verarbeitet durch das Gehirn (aus Descartes, R. (1632). Traité de l'Homme (Œuvres XI (Paris 1986), 119-202: Fig. 35).

wird sowohl von biologischer[42] als auch philosophischer[43] Seite geführt.

J. Locke neigt auf der einen Seite dazu, den Pflanzen jede Form von sinnlicher Wahrnehmung (»sensation«) abzusprechen und ihre Bewegungen als einen rein mechanischen Vorgang anzusehen (»bare Mechanism«).[44] Er vergleicht die Bewegungen der Pflanzen mit anorganischen Vorgängen wie dem Verkürzen eines Seils bei Feuchtigkeit.[45] Die Wahrnehmung kann nach Locke als eine Fähigkeit verstanden werden, die die Grenze zwischen Tieren und Pflanzen markiert (»Perception […] puts the distinction betwixt the animal Kingdom, and the inferior parts of Nature«).[46] Locke gibt auch einen Grund für das Fehlen des Wahrnehmungsvermögens bei Pflanzen (und manchen Tiere wie Muscheln) an: Sie benötigen diese nicht, weil sie nur bei einem Lebewesen sinnvoll sei, das auch zur Fortbewegung befähigt sei (»What good would Sight and Hearing do to a Creature, that cannot move it self to, or from the Objects, wherein at a distance it perceives Good or Evil?«).[47]

G.W. Leibniz ist auf der anderen Seite der Meinung, dass auch die Pflanzen eine Art der Wahrnehmung (»perception«) und Begehrung (»appetition«) besitzen (↑Bedürfnis).[48] Aus der Wahrnehmungsfähigkeit der Pflanzen (und Tiere) folgt aber für Leibniz noch nicht, dass sie auch denken können, weil dieses Reflexion (»reflexion«) voraussetze. Er unterscheidet zwischen einem vorbewussten (»perception«) und einem bewussten Wahrnehmen (»appercevoir«).[49]

Wahrnehmung als Leistung eines Subjekts

Zu einer erneuten Betonung der Subjektleistung im Akt der Wahrnehmung kommt es in der deutschen Philosophie am Ende des 18. Jahrhunderts. Für I.

Kant bildet die Sinnlichkeit neben dem Verstand eine der beiden Säulen der Erkenntnis. Über die Sinnlichkeit werde ein Gegenstand als Anschauung gegeben; zu einer Wahrnehmung werde diese, wenn sie mit Bewusstsein verbunden ist: »Das erste, was uns gegeben wird, ist Erscheinung, welche, wenn sie mit Bewußtsein verbunden ist, Wahrnehmung heißt«.[50] Durch ihre Assoziation mit Bewusstsein hat ›Wahrnehmung‹ bei Kant einen ausgeprägten reflexiven Aspekt. In seiner ›Logik‹ schreibt Kant: »Der erste Grad der Erkenntniß ist: sich etwas vorstellen; Der zweite: sich mit Bewußtsein etwas vorstellen oder wahrnehmen (*percipere*)«.[51] Wahrnehmen (Percipere) und sogar mit anderen Wahrnehmungen Vergleichen-Können, d.h. in Kantischer Terminologie *Kennen (noscere)*, gesteht Kant an dieser Stelle auch den Tieren zu. Allein die Fähigkeit zum Kennen mit Bewusstsein (Erkennen), mit Verstand (Verstehen), mit Vernunft (Einsicht) und mit Vernunft *a priori* (Begreifen) spricht er ihnen ab (so dass er sich in Bezug auf die Bewusstseinsbeteiligung hier in einen Widerspruch verwickelt hat).

In F.W.J. Schellings Philosophie des Organischen spielt das Verhältnis von Organismus und Außenwelt (↑Umwelt) eine zentrale Rolle. Nach Schelling besteht »das Wesen alles Organismus in der Erregbarkeit«[52]; die »Erregung durch äußre Einflüsse« sei »die negative Bedingung des Lebens«[53]. Im Laufe des Lebens eines Organismus konstatiert Schelling eine allmähliche Abnahme der Erregbarkeit, verbunden mit einer Zunahme an Tätigkeit. Es bestehe somit ein Wechselverhältnis zwischen Rezeptivität und Aktivität, Erregbarkeit und Tätigkeit. Durch das Absinken der Rezeptivität erlange der Organismus eine »immer größere Unabhängigkeit von den Einflüssen der äußeren Natur«[54]. Diese zunehmende Unabhängigkeit reicht nach Schelling soweit, dass der Organismus damit sein Verhältnis zur Außenwelt unmöglich macht und sich schließlich die Grundlage seiner eigenen Existenz entzieht: »die Lebensthätigkeit ist die Ursache ihres eignen Erlöschens. Sie erlischt, sobald sie von der äußern Natur unabhängig, d.h. für äußre Reize unempfänglich zu werden anfängt, und so ist das Leben selbst nur die Brücke zum Tode«[55].

Für G.R. Treviranus ist 1802 auch der allgemeine biologische Begriff des Reizes durch eine Wechselwirkung von Organismus und Umwelt (»Aussenwelt«) bestimmt, und nicht durch eine einseitige Wirkung seitens der Umwelt. Er nennt Reize allgemein »Produkte einer Wechselwirkung der Reitzbarkeit und der Aussenwelt«.[56]

Auch im 19. Jahrhundert wird die Wahrnehmung meist nicht als einfache Abbildung eines äußeren Gegenstandes, sondern als dessen objektivierende Verarbeitung verstanden.[57] B. Bolzano argumentiert 1837 in seiner ›Wissenschaftslehre‹, eine Wahrnehmung enthalte bereits ein Urteil. Von den Urteilen über Gegenstände seien die Wahrnehmungsurteile allein insofern unterschieden, als sie »das urtheilende Wesen selbst zu ihrem Subjecte haben«: »Soll man von Jemand sagen, daß er die Rose, die vor ihm steht, *wahrgenommen* habe; so muß er das Urtheil: Ich sehe eine Rose, gefällt haben«.[58] Auch für Tiere gilt nach Bolzano die enge Verbindung von Wahrnehmungs- und Urteilsfähigkeit: »Daß jede Wahrnehmung ein Urtheil sey, gilt meines Erachtens so allgemein, daß wir selbst Thieren, sofern wir ihnen ein Wahrnehmungsvermögen beilegen, auch ein Vermögen zu urtheilen […] zugestehen müssen«.[59] Nach J.H. Fichte geht die Wahrnehmung über das bloß passive Empfinden hinaus und liefert eine Umsetzung der Empfindungsinhalte in objektive Eigenschaften eines Realen; sie besteht also in einem Schluss auf die Außendinge.[60]

Der Physiologe H. von Helmholtz argumentiert in den 1870er Jahren, es gebe keine unmittelbare Wahrnehmung eines Gegenstandes, sondern diese sei immer vermittelt über eine Nervenerregung; jede Wahrnehmung enthalte ein Denken (»Schlusstheorie der Wahrnehmung«).[61] Die Wahrnehmungsinhalte bildeten daher kein einfaches Abbild der Außenwelt, sondern werden durch von Helmholtz vielmehr als »Zeichen« beschrieben, »deren besondere Art ganz von unserer Organisation abhängt«.[62] Sie seien aber doch »Zeichen von Etwas« und lieferten damit zwar nicht direkt eine Abbildung eines Geschehens, sondern ein »Gesetz dieses Geschehens«, insofern die regelmäßigen Relationen zwischen Ereignissen der Welt repräsentiert würden.[63]. In einem Handbuch formuliert von Helmholtz später: »die Sinnesempfindungen sind für unser Bewußtsein Zeichen, deren Bedeutung verstehen zu lernen unserem Verstande überlassen ist«.[64] Von Helmholtz hat nicht nur zur theoretischen Klärung des Wahrnehmungskonzepts beigetragen, er ist Mitte des 19. Jahrhunderts auch einer der Pioniere der Erforschung der Wahrnehmungsprozesse mittels sinnesphysiologischer Methoden.[65]

»Spezifische Sinnesenergie«

Die physiologischen Mechanismen der Entstehung qualitativer Unterschiede der verschiedenen Sinnesmodalitäten (Sehen, Hören, Riechen, Schmecken, Tasten) werden seit Mitte des 18. Jahrhunderts diskutiert. Bereits C. Bonnet nimmt dabei 1764 an, dass die Besonderheit einer Sinnesart an der Spezifität der jeweiligen Nervenfasern hängt: »Chaque sens

renferme donc probablement des fibres spécifiquement différentes. Ce sont autant de petits sens particulier, qui ont leur manière propre d'agir«.[66] Als Ergebnis seiner nervenphysiologischen Experimente stellt auch C. Bell 1811 fest, dass die Sinnesqualität an die Art des gereizten Nerven gebunden ist: »an impression made on two different nerves of sense, though with the same instrument, will produce two distinct sensations«.[67] Zu einem prägnant formulierten Gesetz, dem Gesetz der »spezifischen Sinnesenergien«, fasst J. Müller diese Beobachtungen 1826 zusammen. Nach diesem Gesetz ist die Qualität der Sinnesempfindungen von der Art des beteiligten Sinnesorgans abhängig.[68] In seinem späteren ›Handbuch der Physiologie‹ formuliert Müller zehn Thesen zur Spezifität der Nerven. Die fünfte These lautet: »Die Sinnesempfindung ist nicht die Leitung einer Qualität oder eines Zustandes der äusseren Körper zum Bewustsein, sondern die Leitung einer Qualität, eines Zustandes eines Sinnesnerven zum Bewustsein, veranlasst durch eine äussere Ursache, und diese Qualitäten sind in den verschiedenen Sinnesnerven verschieden, die Sinnesenergieen«.[69] Insofern die Wahrnehmungsinhalte in dieser Interpretation nicht direkt als Abdrücke der Umwelt, sondern als Ergebnisse einer organabhängigen physiologischen Verarbeitung (mit dem Ergebnis spezifischer »Sinnesenergien«) gedeutet werden, gibt Müller damit sowohl eine Erklärung für die Täuschungsanfälligkeit der Wahrnehmung als auch ihre subjektive Erlebnisqualität. Müllers »Gesetz der spezifischen Sinnesenergien« hat im Laufe des 19. Jahrhunderts viele Verfeinerungen und Abwandlungen erfahren; in seinen Grundzügen ist es aber bis in die Gegenwart gültig.[70] Eine Variante des Gesetzes bildet H. Lotzes Theorie der »Localzeichen« von 1852. Nach dieser Theorie erhält »jede Erregung vermöge des Punktes im Nervensystem, an welchem sie stattfindet, eine eigenthümliche Färbung«.[71]

Weber-Fechnersches Gesetz

Eines der wenigen allgemeinen Gesetze der Wahrnehmung besteht in dem Zusammenhang zwischen der Stärke eines Reizes und der Fähigkeit, Unterschiede zwischen zwei Reizen zu bemerken. E.H. Weber formuliert dazu 1834 das Gesetz, dass das Verhältnis der »Unterschiedsschwelle«, d.h. der wahrnehmbaren Differenz zwischen zwei Reizstärken zur absoluten Reizstärke eine Konstante ist: Je stärker ein Reiz ist, desto größer müsse der Unterschied sein, um eine Differenz verschiedener Reizintensitäten wahrzunehmen.[72] G.T. Fechner verallgemeinert dieses Gesetz insofern, als er die Intensität einer Empfindung als den Logarithmus des Quotienten von zwei miteinander verglichenen Reizstärken bestimmt. Wörtlich formuliert er: »Die Grösse der Empfindung (γ) steht im Verhältnisse nicht zu der absoluten Grösse des Reizes (β), sondern zu dem Logarithmus der Grösse des Reizes, wenn dieser auf seinen Schwellenwerth (b), d.i. diejenige Grösse als Einheit bezogen wird, bei welcher die Empfindung entsteht und verschwindet«; es gilt also für die Größe einer Empfindung: $\gamma = k \log \beta/b$. Den verhältnismäßigen Reizwert β/b bezeichnet Fechner als »Fundamenthalwert des Reizes«.[73] Der Grad einer Empfindung bemisst sich demnach an einem relativen Maßstab; Unterschiede sind das, was Wahrnehmungen bestimmen. Bestätigt werden konnte dieses Gesetz für akustische und optische Reize mittlerer Stärke.

Wahrnehmung und Empfindung

Die Titel zur Bezeichnung der Verarbeitungsschritte in der Aufnahme eines Sinnesdatums aus der Umwelt werden nicht einheitlich verwendet. Im Vergleich einiger Autoren lässt sich sogar eine Umkehrung der Bedeutungen konstatieren. Für Leibniz etwa ist die Empfindung (»sentiment«) das höherstufige Erkenntnisvermögen, weil sie im Unterschied zur Perzeption (»perception«) mit Erinnerung verbunden sei.[74] Damit schließt er in gewisser Weise an T. Hobbes an, für den 1655 die Sinnlichkeit (»sensio«) ein Gedächtnis sowie eine Vergleichung und Beurteilung (»iudacatio«) von Erscheinungsbildern (»phantasmata«) voraussetzt.[75] Bei Leibniz kann sich das, was er ›Perzeption‹ nennt, ohne Denken (»pensée«) und ohne Reflexion (»reflexion«) vollziehen[76]; sie komme daher bei den Tieren ebenso wie bei den Pflanzen vor[77].

Im Laufe des 19. Jahrhunderts kehrt sich das Verhältnis zwischen ›Empfindung‹ und ›Wahrnehmung‹ insofern um, als nicht die Wahrnehmung, sondern die Empfindung als die erste Stufe des über Sinne vermittelten Umweltkontaktes des Organismus verstanden wird (etwa in Helmholtz' Schlusstheorie der Wahrnehmung; s.o.). Für den frühen Ethologen G.J. Romanes spielt bei Wahrnehmungen, nicht aber bei Empfindungen, eine vorhergegangene Erfahrung und eine Wiedererkennung eine Rolle: »Empfindung [»sensation«] schließt daher keine intellektuelle, vom Bewusstsein verschiedene Fähigkeit in sich, wogegen die Wahrnehmung [»perception«] das notwendige Vorkommen eines intellektuellen oder erkennenden Prozesses, wenn auch von der einfachsten Art, bedingt«.[78] Im psychologischen Zusammenhang hat sich an dieser begrifflichen Konstellation kaum etwas geändert: Von Psychologen werden (sensorische) *Empfindungen* als die erste Stufe der Verarbeitung ei-

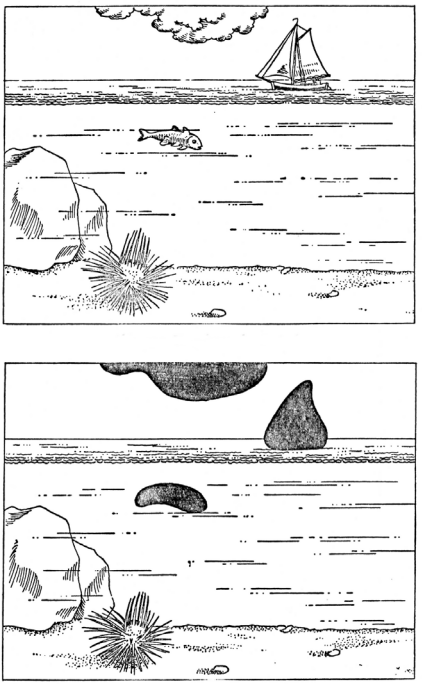


Abb. 566. Umgebung (oben) und Umwelt (unten) eines Seeigels (aus Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten (Hamburg 1956): 53).

nes Sinnesdatums verstanden. *Wahrnehmungen* bilden die zweite Stufe, die eine innere Repräsentation eines Gegenstandes, das sogenannte *Perzept*, enthalten. Die letzte Stufe, die *Klassifikation*, besteht in der Einordnung des Perzepts in bekannte Kategorien.[79]

Wahrnehmung und »Umweltlehre«

Die Wahrnehmungsphysiologie des 20. Jahrhunderts ist nachhaltig durch die Arbeiten J. von Uexkülls geprägt.[80] Von Uexküll weist in seinen Arbeiten einerseits darauf hin, dass die Organismen verschiedener Arten in sehr unterschiedlichen sinnlichen Welten leben (ihren jeweiligen ↑»Umwelten«), dass aber andererseits die eingeschränkte Sinnlichkeit gerade die Sicherheit ihrer Reaktionen garantiert. Die selektive Wahrnehmung führt also zu einer Verengung der Welt zur Umwelt und ermöglicht damit erst das angemessene Verhalten in dieser Umwelt: »Die Ärmlichkeit der Umwelt bedingt aber gerade die Sicherheit des Handelns, und Sicherheit ist wichtiger als Reichtum«.[81] Von Uexküll erläutert die Einschränkung der Wahrnehmungswelt besonders am Beispiel der Zecke, die selektiv nur auf Buttersäure reagiert, um an ihre Wirte zu gelangen.

Die Erkenntnis der sehr selektiven Reaktion von vielen Organismen auf spezifische Reize bildet außerdem die Grundlage für die Untersuchungen zur Wirksamkeit von innerartlichen Signalen wie dem roten Bauch des Stichlings oder dem roten Fleck am Schnabel der Silbermöwe (s.u.: »Angeborener Auslösemechanismus«).[82]

Dass manchen Tieren trotz ihrer artspezifischen Wahrnehmungswelten aber auch ganz andere sinnliche Welten offenstehen als dem Menschen, belegen zahlreiche sinnesphysiologische Studien im 20. Jahrhundert. Zu den bekanntesten zählen der Nachweis durch K. von Frisch, dass Honigbienen auch ultraviolettes Licht und die Polarisation des Lichts wahrnehmen können[83] sowie der Nachweis der Echolotung von Fledermäusen durch D. Griffin und R. Galambos[84].

Biosemiotik

Um eine theoretische Klärung des Wahrnehmungsbegriffs bemüht sich in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts der Ansatz der Biosemiotik (↑Kommunikation). Im Rahmen dieses Ansatzes werden Wahrnehmungsvorgänge als Zeichenprozesse analysiert, die eine dreistellige Relation verkörpern: Eine Wahrnehmung ist immer eine Wahrnehmung von etwas durch etwas als etwas. In jeder Wahrnehmung liegt damit die Bezugnahme eines *Subjektes* auf ein *Objekt* unter Hervorbringung einer *Repräsentation*. Mit einem solchen Verständnis von Wahrnehmung ist ein Wahrnehmungsvorgang an ein physiologisches (z.B. neuronales) System gebunden, in dem die Repräsentation stattfindet. Akteur der Wahrnehmung ist damit nicht das Sinnesorgan allein, sondern das Sinnesorgan (z.B. das Auge) in Verbindung mit einem Verarbeitungsorgan (Nervenzentrum). Außerdem liegt dieser Konzeption zufolge in einer Wahrnehmung im Unterschied zu einer ↑Empfindung der Bezug auf etwas vor, das von dem Wahrnehmenden (dem Subjekt oder Organismus) verschieden ist.

Biologischer Begriff?

Fraglich ist bis in die Gegenwart, ob ›Wahrnehmung‹ überhaupt ein autochthoner Begriff der Biologie sein kann oder ob er nicht immer schon ein durch ein bewusstseinstheoretisches Modell der Erkenntnis informiertes Konzept ist, das eine Wissensregulation und Objektivierung beinhaltet. In diese Richtung argumentiert 1998 W. Flach. Er ist der Auffassung, die neurophysiologische Analyse des Wahrnehmungsgeschehens müsse in enger Korrelation mit einer epistemologischen Wahrnehmungs- und Kognitionsforschung stehen. Eine rein biologische Ana-

lyse könne nicht gelingen, weil »die Bestimmung der Wahrnehmung oder allgemein der Kognition alles andere als positive Bestimmung ist. Sie ist Bestimmung im Kontext der Geltungsreflexion. Gemäß diesem Kontext ist die Wahrnehmung wie die Kognition überhaupt als Wissen zu begreifen. Qua Wissen sind sie in den Status der Reflexivität gerückt. Wissen ist in diesem ebenso wissendes wie gewußtes, ebenso objektive wie subjektive, ebenso apodiktische wie kontingente Bestimmung, ebenso Eigenheitsbezug, wie Fremdbezug, wie die Vereinigung von Eigenheits- und Fremdbezug, Gemeinschaftsbezug«.[85] Mit dieser begrifflichen Klärung und Festlegung des Wahrnehmungsbegriffs auf ein Reflexionswissen ist allerdings noch nicht geklärt, welche biologischen Vorgänge bei Menschen und Tieren angemessen als ›Wahrnehmung‹ bezeichnet werden können. Die weite Verbreitung der in der Biologie entwickelten Alternativausdrücke wie ›Reiz‹ oder ›Auslösemechanismus‹ legt jedenfalls nahe, dass es Biologen sinnvoll erscheint, zur Bezeichnung der elementaren Perzeptionsprozesse von Lebewesen auf den in erkenntnistheoretische Bezüge eingebundenen und mit philosophischen Diskussionen beladenen Begriff der Wahrnehmung zu verzichten.

Sinnesorgan

Eine terminologische Bezeichnung für Sinnesorgane findet sich bereits in den Hippokratischen Schriften[86] und bei Aristoteles[87] (»αἰσθητήριον«). Die lateinische Bezeichnung *organa sensuum* hat sich in der Scholastik etabliert, so z.B. Mitte des 13. Jahrhunderts bei Bonaventura[88] und Thomas von Aquin[89]; später verwendet sie auch A. Vesal in seiner Beschreibung der Anatomie des menschlichen Körpers von 1543[90]. Die deutschen Wörter *Sinnorgan* (Tetens 1777; Selle 1777)[91], *Sinnesorgan* (Herbst 1782)[92] oder *Sinneswerkzeug* (Faber 1768: »Sinnes-Werkzeugen«)[93] sind seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts in Gebrauch. L. Oken definiert 1833: »Sinnorgane sind die äußeren Theile, welche empfinden, deren Grundlage mithin das Nervensystem ist«.[94]

Nach der in der Antike dominierenden Auffassung verfügen Pflanzen über keine Sinneswahrnehmung und damit auch über keine Sinnesorgane. Diese Einschätzung beginnt sich jedoch zu ändern, seitdem genauere Untersuchungen über die gerichteten Bewegungen bei Pflanzen vorgenommen werden (↑Selbstbewegung). C. Darwin vergleicht die Wurzelspitze der Pflanzen, die sich in ihrem gerichteten Wachstum an der Schwerkraft orientiert, mit dem Gehirn eines niederen Tieres und ist der Ansicht, sie erhalte Eindrücke von den Sinnesorganen (»sense-organs«).[95] Dieser Vergleich trifft anfangs auf Widerspruch, später wird es in der Botanik aber durchaus üblich, von Sinnesorganen bei Pflanzen zu sprechen. So ist der Botaniker H. von Guttenberg 1917 der Auffassung, die für die Schwerkraft empfindlichen Zonen der Wurzelspitze könnten »mit Recht als Sinnesorgane im physiologischen Sinne bezeichnet werden«.[96]

In dem so genannten »Nomenklaturstreit« der Sinnesphysiologie um die Wende zum 20. Jahrhundert schlagen T. Beer, A. Bethe und J. von Uexküll zur Vermeidung subjektiv-psychologischer Begriffe u.a. vor, auf den Terminus ›Sinnesorgan‹ ganz zu verzichten und stattdessen von *Rezeptoren* zu sprechen und außerdem den Ausdruck *Perzeption* durch *Rezeption des Reizes* zu ersetzen[97] – Vorschläge, die sich nicht haben durchsetzen können.

Reiz

Das im 18. Jahrhundert gebildete Wort ›Reiz‹ ist das Abstraktum zu dem Verb ›reizen‹ (mhd., ahd. ›reizen‹ »antreiben, locken, erregen«). Seit Mitte des 18. Jahrhunderts erscheint es im physiologischen Kontext (Anonymus 1752: »Man kan mit dem Reize der Nerve den Lauf des Blutes beschleunigen«[98]). Zwar ist im 18. Jahrhundert die ästhetische Bedeutung des Wortes die geläufigere; es hat daneben aber zunehmend auch eine sinnesphysiologische Verwendung im Sinne der Erregung der Nerven durch eine über die Sinnesorgane vermittelte Wirkung eines äußeren Objekts (vgl. z.B. Kant 1798: »eine Empfänglichkeit für gewisse Objecte äußerer Sinnenempfindungen von der besonderen Art, daß sie blos subjectiv sind und auf die Organe des Riechens und Schmeckens durch einen Reiz wirken«[99]).

Der Reizbegriff enthält ein Modell der natürlichen Verursachung des Verhaltens von Organismen, das einerseits nicht den Bezug zu höheren geistigen Instanzen wie einer Seele oder einem Bewusstsein herstellt und andererseits die organischen Bewegungen von rein mechanischen Vorgängen abgrenzt.

Stimulus und Stimulation

Terminologisch ist die spezifisch organische Auslösung von Bewegungen mit dem Ausdruck ***Stimulus*** verbunden. Er findet sich bereits im klassischen Latein im Sinne von »Stachel (-stock zur Anspornung von Tieren)« und in der übertragenen Bedeutung »Ansporn, Anstachelung«.[100] Im physiologischen Kontext der Verdauung verwendet J. Fernel Mitte des 16. Jahrhunderts das Wort – bereits in engem Zusammenhang mit Ausdrücken für Prozesse der

Reizung (»Hac enim solent intestina ad fæcum deiectionem quasi adhibito stimulo acui & irritari, ipsæ autem fæces subflauo colore inficiˇ«[101]). Zu einem spezifischen Fachbegriff entwickelt er sich allerdings (ebenso wie das deutsche Wort ›Reiz‹) erst im 18. Jahrhundert. Für den Prozess der Terminologisierung sind die experimentellen Untersuchungen entscheidend, in denen sich spezifische Reaktionen nach bestimmten Reizungen an Versuchstieren zeigten.[102]

Der von ›stimulus‹ abgeleitete Terminus ***Stimulation*** wird anfangs allgemein im Sinne von »Anregung zu einer Aktivität« verwendet (Ranchin 1624: »Cela se fait par stimulation & mordication d'autant que la salureirrite la faculté expultrice«[103]; Lovell 1661: »a continual stimulation to evacuate, caused, by a continual stimulation, of the expulsive faculty«[104]; Cheyne 1724: »Stimulation on the Organs of Concoction«[105]; Blackmore 1726: »Disorder and Disturbance in the Blood and Spirits, by too strong an Impulse and excessive Stimulation«[106]). Erst Ende des 18. Jahrhunderts bedeutet er die Anregung eines Organs zu einer spezifischen Reaktion.[107]

Die mechanistische Physiologie des 17. Jahrhunderts kommt noch weitgehend ohne einen auf das Organische beschränkten Reizbegriff aus. Es wird kein prinzipieller Unterschied darin gesehen, wie lebende und unbelebte Körper auf äußere Einflüsse reagieren.[108] Descartes schreibt äußeren Einwirkungen zwar eine wichtige Rolle für die physiologischen Prozesse zu,[109] er kommt aber in seiner Physiologie des menschlichen Körpers weitgehend ohne den Reizbegriff aus. Er spricht von ›Wahrnehmungen‹ (»perceptions«) der Organe und sagt von den Nerven, sie seien durch die Objekte erregt (»excité«[110]) (vgl. auch seine Lehre von der Selbsterregung der Seele[111]). Ein fester Terminus für das Bewegungsauslösende (z.B. »irritation« oder »stimulation«) findet sich bei Descartes aber nicht.

Glisson: Irritabilität

Wichtige Bedeutung für eine Theorie der Funktionen des Organismus gewinnt der Begriff des Reizes in der Irritabilitätsphysiologie des späten 17. und des 18. Jahrhunderts. Innerhalb dieser Theorien sind die Reize Auslöser der Veränderung von Organen und können durch den natürlichen Einfluss anderer Organe oder durch den menschlichen Experimentator bedingt sein. In einem im Wesentlichen naturphilosophischen und nicht auf Experimenten aufbauenden Entwurf ist es 1654 F. Glisson, der die Lehre der Irritabilität begründet. Die Wurzeln dieser Lehre lassen sich bis in die römische Antike zurückverfolgen: Galen erklärt die Abgabe verschiedener Flüssigkeiten des Körpers aus der Irritabilität der Organe, d.h. ihrer Fähigkeit, störende Körper abzusondern.[112] Auch das Wort hat antike Wurzeln: Apuleius nennt die leichte Erregbarkeit oder das Gefühl des Zorns, das nach Platon im Herzen sitzt, ›irritabilitas‹[113]; es ist abgeleitet von dem verbreiteteren ›irritatio‹ »Anregung, Stimulation«.

Glisson, auf den die neuzeitliche Verwendung zurückgeführt wird, gebraucht das Wort zunächst im Zusammenhang mit der Abgabe der Galle aus der Leber.[114] Allgemein stellen für Glisson die beweglichen Fasern des Körpers keine selbsttätigen Organe dar, sondern sie bedürfen für ihre Bewegung einer Anregung von außen. Jede Faser verfüge daher über die Fähigkeit zur Wahrnehmung (»perceptio«) von Reizungen (»irritatio«; Glisson spricht in anderen Schriften auch von engl. »stimulate«).[115] Die Fähigkeit zur Reizbarkeit nennt Glisson die ***Irritabilität*** (»irritabilitas«) der Faser.[116] Die Fasern des Herzens z.B. werden nach Glisson durch einen Reiz, der vom Blut ausgeht, zur Kontraktion veranlasst. Jeder Reizungsvorgang zerfällt nach Glisson in drei Phasen: die Empfindung des Reizes durch die Faser (»perceptio«), das Ansichreißen der Faser (»appetitus«) und schließlich die Bewegung (»motus«). In einer Abhandlung aus dem Jahr 1677 unterscheidet Glisson drei Arten der Reizung (»irritatio«): eine erste, die in der Natur der Faser liegt (»naturalis«), eine zweite, die durch Empfindung äußerer Einwirkungen entsteht (»sensitiva«) und eine dritte, die durch das willkürliche Begehren des Tiers reguliert wird (»ab appetitu animali regulata«).[117] Nach erfolgreicher Anwendung auf die Faser bezieht Glisson das Prinzip der Irritabilität später auch auf andere Teile des Körpers wie Knochen, Fett und Blut.[118]

Aufgrund von empirischen Untersuchung untermauert G. Baglivi die Reizlehre zu Beginn des 18. Jahrhunderts. Er verwendet zwar nicht den Ausdruck ›irritabilitas‹, spricht aber von einem ›stimulus‹.[119] Die wichtigste Rolle in der Physiologie und Pathologie Baglivis kommt den festen Teilen des Körpers zu (»Solidarpathologie«); die Rolle der Reize besteht im Wesentlichen darin, diese festen Teile in Bewegung zu setzen. Empirische und spekulative Elemente sind in der Analyse Baglivis eng miteinander verwoben.

A. von Haller: Irritabilität vs. Sensibilität

Erst A. von Haller stellt die Reizlehre seit den 1740er Jahren auf eine methodisch saubere empirische Grundlage. Reizbar sind für Haller solche Teile eines Körpers, die sich bei Berührung oder bei anderen äußeren Einwirkungen (durch Hitze oder Chemikalien) verkürzen. Die Reizbarkeit ist damit an die Mus-

keln gebunden und wird von der Empfindlichkeit, die eine seelische Vorstellung einschließt und über die Nerven vermittelt wird, unterschieden.[120] Jede Reizung ist nach Haller also mit der Kontraktion eines Muskels und damit einer Bewegung verbunden. Die Reizbarkeit sieht Haller als eine Eigenschaft der Muskeln selbst an; wie er experimentell zu belegen versucht, erfolgt sie unabhängig vom Gehirn und von den Nerven, die den Muskel versorgen.[121] Zwischen der Reizbarkeit der Muskeln und der Empfindlichkeit der Nerven besteht bei Haller kein unmittelbarer Zusammenhang. Eine terminologische Verschränkung in der Beschreibung der beiden Phänomene besteht nur insofern, als auch Nerven nach Haller gereizt werden können (und der Reizleitung dienen), auch wenn sie selbst keine eigentliche Reizbarkeit im Sinne der Verkürzungsfähigkeit haben.[122] Im Gegensatz zu dem klaren Kriterium der Verkürzungsfähigkeit für die Reizbarkeit hat die Empfindlichkeit der Nerven bei Haller keine klare operationale Grundlage (↑Empfindung).

Die Definitionen Hallers sind für die zweite Hälfte des 18. Jahrhunderts sehr einflussreich. Im Anschluss an Haller wird die Reizbarkeit als ein zentrales Kennzeichen des Lebens interpretiert. Einer von Hallers Schülern, J.G. Zimmermann, ist der Auffassung, in der Reizbarkeit vollziehe sich das Leben; wird sie aufgehoben, dann werde auch das Leben aufgehoben.[123]

Reizbarkeit der Nerven, Organe oder Zellen

Im Gegensatz zu den Bestimmungen Hallers setzt es sich aber schon in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts durch, die Reizbarkeit als eine Eigenschaft nicht der Muskeln, sondern der Nerven zu verstehen (z.B. 1779 bei C.L. Hoffmann; vgl. Tab. 303).[124] Der Reizbegriff wird nicht wie bei Haller unmittelbar mit dem Phänomen der Bewegung in Verbindung gebracht, sondern diese gilt vielmehr als eine Folge der Reizung. Es kommt also insofern Bewegung in die Terminologie, als nicht allein den Muskeln, sondern auch (und in erster Linie) den Nerven eine Reizbarkeit zugeschrieben wird. J.A. Unzer sieht es als eine Eigenschaft jedes Nerven an, dass er gereizt werden kann. Die Reizung der Nerven könne dabei entweder durch psychische Vorstellungen oder durch physische Einwirkungen erfolgen.[125] Nicht nur eine Bewegung, auch eine Empfindung kann Folge einer Reizung sein, wie es ausdrücklich 1795 bei C.H. Pfaff heißt.[126] Pfaff stellt in klarer Weise die *Irritabilität* (Reizbarkeit) der Muskeln und Nerven der *Kontraktilität* (Verkürzungsfähigkeit) der Muskeln gegenüber.

Noch am Ende des 18. Jahrhunderts wird der Reizbegriff aber weiter ausgedehnt, weil nicht allein den Nerven (und Muskeln), sondern überhaupt jedem Organ Reizbarkeit zugeschrieben wird. Die Reizung von außen ist nach J.C. Reils Darstellung von 1796 eine Notwendigkeit für die Aktivität jedes Organs (vgl. Tab. 303). Jede äußere Erscheinung, die eine Veränderung in einem Organismus hervorrufen kann, bildet nach Reil einen Reiz. Die nächste Etappe in der Ausweitung des Reizbegriffs wird Mitte des 19. Jahrhunderts mit der Anerkennung der Reizbarkeit als zentrale Eigenschaft der Zellen erreicht. Besonders R. Virchow bemüht sich um die Erklärung aller Erscheinungen des Lebens und der Krankheiten auf der Ebene der Zellen und deren Erregung: »Jede Lebensthätigkeit setzt eine Erregung, wenn Sie wollen, eine Reizung, voraus. Daher erscheint uns die Erregbarkeit der einzelnen Theile als das Kriterium, wonach wir beurtheilen, ob der Theil lebe oder nicht lebe«.[127] Nicht allein über die Nervenleitung oder andere elektrobiologische Phänomene wird die Reizbarkeit damit definiert.

Terminologisches: Reizung, Empfindung, Erregung

Haller verwendet in seinen physiologischen Schriften die Ausdrücke ›irritabilitas‹ und ›sensibilitas‹. Übersetzt wird dies seit Anfang der 1750er Jahre mit ***Reizbarkeit*** (»Reitzbarkeit«) und ›Empfindlichkeit‹ (Anonymus 1753: »die Reizbarkeit der muskulösen Fiber«[128]; Kästner 1754: »die Muskeln sich, wegen ihrer Reitzbarkeit zusammenziehen«[129]). Im medizinischen Kontext etabliert sich daneben am Ende des Jahrhunderts der Ausdruck ***Erregbarkeit*** (Ploucquet 1782: »[Es] besitzt die Muskularfaser eines lebenden Thieres die eigene Kraft, sich auf einen gegebenen Reiz merklich zu verkürzen, oder zusammenzuziehen, welche Eigenschaft die Reizbarkeit, Erregbarkeit, Irritabilität genannt wird«[130]). Der Ausdruck steht Ende des 18. Jahrhunderts besonders im Kontext der »Erregungstheorie« von Krankheiten, die von dem schottischen Arzt J. Brown 1780 formuliert (»Brownianismus«) und aufgrund ihrer Einfachheit sehr populär wird: Krankheiten beruhen demnach auf einer zu geringen oder zu starken Erregbarkeit eines Menschen. Brown verwendet in seinen lateinischen Schriften den Ausdruck ›incitabilitas‹[131], in der englischen Übersetzung von 1788 ›Excitability‹[132]; dieser wird 1795 ins Deutsche als ›Erregbarkeit‹[133] oder ›Reizfähigkeit‹[134] übersetzt; im Französischen erscheint er 1802 als ›excitabilité‹[135].

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts wird es aufgrund der hallerschen Begriffsbestimmungen möglich, auch den Pflanzen eine Reizbarkeit zuzu-

1. Reizbarkeit als Kontraktibilität der Muskeln
»Denjenigen Teil des menschlichen Körpers, welcher durch ein Berühren von außen kürzer wird, nenne ich reizbar« (von Haller 1752, 14).

2. Reizbarkeit als Eigenschaft der Nerven
»Das Reizen ist […] nichts anderes, als das Würcken (actio) in einen empfindlichen Theil« (Hoffmann 1779, 72).

»[Wir wollen] alles das unter dem gemeinschaftlichen Namen eines Reizes zusammenfassen, was durch seine Einwirkung auf empfindliche Theile oder reizbare Theile Empfindungen oder Zuckungen erregt« (Pfaff 1795, 300).

3. Reizbarkeit als nervenunabhängige Eigenschaft aller Organe
»Die tierischen Organe müssen, wenn sie wirken sollen, durch eine äußere Ursache zur Tätigkeit bestimmt werden. Die äußere Ursache, die durch ihren Einfluß die eigentümliche Tätigkeit des Organs erregt, wird ein Reiz (stimulus, irritamentum); die Tätigkeit des Reizes und die Reaktion des Organs eine Reizung; die passiven Veränderungen, die die Reize in den Organen bewirken, Eindrücke (impressiones) genannt. Diese Eigenschaft tierischer Organe, daß sie sich durch eine äußere Ursache bestimmen lassen, ihren gegenwärtigen Zustand durch sich selbst zu verändern, heißt Reizbarkeit. Reizbar ist ein Teil, der gereizt werden kann; der Empfänglichkeit für Reiz besitzt und durch Reize sich bestimmen läßt, sich in die ihm eingentümliche Tätigkeit zu versetzen« (Reil 1796; Leipzig 1910: 46).

»Nicht allein die äusseren Lebensreize, welche das Leben unterhalten, veranlassen zu organischen Wirkungen. Alles, was die materielle Zusammensetzung und das Gleichgewicht der Vertheilung imponderabler Materien in den organischen Theilen stört, kann auch die Action der Organismen und Organe verändern. Diese Veränderung nennt man Reaction, wenn sie lebhaft ist; die Einwirkung, welche die Reaction von Seiten des Organismus hervorbringt, nennt man Reizung, Irritation, und die verändernde Ursache Reiz, Irritamentum. Die Reaction gegen einen Reiz ist immer eine Lebenserscheinung, eine Aeusserung einer organischen Eigenschaft des Organismus (Müller 1833/37, 54).

4. Reizbarkeit als Eigenschaft lebender Zellen
»Die Reizbarkeit ist […] eine Eigenschaft und demnach ein Kriterium jeder lebenden Zelle und jedes lebenden Zellenderivates, nicht blos einzelner bevorzugter oder höher organisirter Theile, wie etwa der Nerven, der Muskeln oder des Eies. Diese Eigenschaft äussert sich dadurch, dass das lebende Element (die vitale Einheit) durch Einwirkungen, welche ihm von aussen d.h. entweder von anderen Elementen oder Theilen desselben Organismus, oder von ganz fremden Körpern her zukommen, zu gewissen Thätigkeiten (Actionen, Reactionen) bestimmt werden kann« (Virchow 1858, 7).

5. Reize als Auslöser energiegeladener Mechanismen
»Reizbarkeit ist überhaupt die Eigenschaft eines Körpers, durch Einwirkung einer Ursache zur Entwicklung einer mechanischen oder chemischen Bewegung veranlaßt zu werden, deren Richtung, Kraft, Grösse, Form und Dauer nicht einfach den einwirkenden Ursachen entspricht« (Lotze 1842, Leipzig 1885: 166).

»[Die] Besonderheit der lebenden Gewebe, unabhängig von der Natur des Reizes stets in derselben Art zu reagieren […] erklärt sich dadurch, daß in den Organen ein zur Tätigkeit bereiter, aber gehemmter Mechanismus durch den physikalischen oder chemischen Einfluß, welchen wir Reiz nennen, freigegeben, ausgelöst wird« (DuBois-Reymond 1886, 24).

»Unter Reiz verstehe ich jede äussere Veränderung, die auf lebende Substanz so einzuwirken vermag, dass diese selbst mit einer Veränderung im Ablaufe ihrer Lebensvorgänge reagiert« (Mangold 1923, 265).

6. Reize als auslösende Ursachen organspezifischer Aktivitäten
»Wenn ein Umwelteinfluß eine biologische Reaktion auslöst, so nennen wir ihn einen ›Reiz‹, die primäre biologische Antwort ›Erregung‹ und die Fähigkeit zu dieser Antwort der Zelle ›Erregbarkeit‹ « (Reichel & Bleichert 1962, 3).

»Reiz«: »die auslösende Ursache für die Entfaltung und Abänderung der Eigenaktivität eines Organs« (Möller 1975, 70; in Anlehnung an Rothschuh 1959/63, 295).

Tab. 303. Phasen in der Entwicklung der Begriffe ›Reiz‹ und ›Reizbarkeit‹ (Einteilung in Anlehnung an Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit“ und „Reiz“).

schreiben.[136] Die Kontroverse ist damit auf die Frage verschoben, ob den Pflanzen auch eine Empfindungsfähigkeit (Sensibilität; ↑Empfindung) und ein ↑Bewusstsein zukomme.

Im 19. und 20. Jahrhundert werden die Ausdrücke ›Reizbarkeit‹ und ›Erregbarkeit‹ häufig synonym verwendet. Tendenziell wird die Reizbarkeit eher auf die Fähigkeit des Empfangens von Reizen bezogen, die Erregbarkeit dagegen auf die Fähigkeit zur Reaktion auf Reize. H.D. Henatsch schlägt dagegen 1962 vor, ›Erregbarkeit‹ als Oberbegriff zu ›Irritabilität‹ (Reizaufnahmefähigkeit) und ›Exzitabilität‹ (Fähigkeit zur Reizbeantwortung) zu verwenden.[137] Nach einem anderen Vorschlag, der sich an der Wortverwendung in der Mitte des 20. Jahrhunderts orientiert, soll ›Reizbarkeit‹ allgemein »die Fähigkeit biologischer Strukturen zu Reaktionen gegenüber Außeneinflüssen« bezeichnen, ›Erregbarkeit‹ dagegen »die spezielle Fähigkeit zur Erregung im elektrophysiologischen Sinn«.[138] ›Reizbarkeit‹ ist danach also der

allgemeinere Begriff, der auf Prozesse der Auslösung von biologischen Aktivitäten bezogen ist, ohne an ein bestimmtes biologisches Substrat, wie z.B. Nerven, gebunden zu sein. Oder, wie H.-J. Möller 1975 definiert: »Reizbarkeit $=_{def.}$ Eigenschaft lebender Systeme, auf physikochemische Einwirkungen biologisch zu reagieren«.[139] Im Sinne dieser Reaktion sind Reize als alle äußeren Einflüsse zu bestimmen, die eine biologische Reaktion auslösen. ›Reiz‹ ist also ein Konzept, das immer auf eine spezifische biologische Reaktion bezogen ist.

Reize als spezifisch biologische Phänomene
Die experimentellen Untersuchungen der Erregungs- und Bewegungserscheinungen an Organismen tragen im 18. Jahrhundert zur Konzipierung eines spezifisch biologischen Reizbegriffs bei. Für D. Hartley ist es 1749 das Kennzeichen biologischer Reaktionen auf Reize, dass sie von der Geschichte der vorhergehenden Reizungen abhängen.[140] R. Whytt versucht 1751 den starren Dualismus von vernünftigem Willen und mechanischer Bewegung als Ursache von Verhalten zu überwinden, indem er als eine dritte Kategorie die »Bewegung durch einen Stimulus« einführt.[141] Diese sei durch die Bedürfnisse des Körpers, d.h. sein Streben nach Selbsterhaltung, bestimmt. Weil die Reaktion des Organismus auf äußere Reize nicht wie in einem leblosen Körper immer gleich erfolgt, sondern von seinen internen Bedingungen abhängt, sind die stimulusgeleiteten Bewegungen damit einerseits von den rein mechanischen Bewegungen unterschieden. Andererseits sind sie durch ihre physiologische Bezogenheit auf die Erfordernisse des Körpers auch von den freien Willenshandlungen abgehoben. Whytt bemerkt auch, dass einige Verhaltensweisen, wie z.B. der Speichelfluss, sowohl durch Sinneswahrnehmungen als auch durch Vorstellungen ausgelöst werden können. Beide Formen der Auslösung, die physisch-sinnliche und die psychisch-mentale, fasst Whytt als *stimulus* zusammen. Er entwickelt damit ein rein funktionales Stimuluskonzept, das nicht die Art der Verursachung, sondern allein die besonderen Effekte auf den Organismus zu seiner Grundlage hat.[142] Die Behauptung der Äquivalenz von sinnlichen und mentalen Mechanismen der Auslösung von organischen Bewegungen wird später v.a. durch die Versuche an dekapitierten Tieren unterstützt. Solche Versuche werden am Ende des 18. Jahrhunderts u.a. von J.A. Unzer[143] durchgeführt und zeigen, dass viele stereotype Bewegungsabläufe auch von Tieren ohne Kopf – und das heißt ohne Beteiligung der im Gehirn lokalisierten Seele oder des Geistes – nach Reizungen ausgeführt werden (↑Verhalten/Reflex). Die Interpretation dieser Ergebnisse lautet, dass auch die mentalen Vorstellungen nicht anders wirken als die physischen Reizungen des Experimentators. Im Hinblick auf die Auslösung der Bewegungen gelten die Seele und die physische Manipulation damit als funktional äquivalent.[144]

Von einfachen Reizen zu Reiz-Reaktions-Ketten
Durch die Analysen Whytts und Unzers wird der Reizbegriff aus seinem Kontext der Laboruntersuchungen, in der er bei Haller steht, gelöst und auf jede, auch natürliche Formen der Bewegungsauslösung übertragen. Eine weitere Einbindung in die Untersuchung des natürlichen Verhaltens von Organismen erhält er, indem komplexere Verhaltensabläufe über den Begriff des Reizes beschrieben und erklärt werden. Das Resultat einer Reaktion wird dabei als Reiz für die nachfolgende Reaktion postuliert, so dass das Verhalten insgesamt als *Reiz-Reaktions-Kette* interpretiert werden kann. Vorläufer der in diese Richtung laufenden Entwicklung ist Ende des 18. Jahrhunderts E. Darwin, der in seiner ›Zoonomia‹ (1794-96) von einer Assoziation einzelner Reiz-Reaktions-Schemata ausgeht. Darwin spricht von »Verkettungen der thierischen Bewegungen«, die durch »wiederholte successive Reizungen« hervorgebracht werden.[145] Ein Reiz (»stimulus«) kann dabei nicht allein durch ein äußeres Ereignis, sondern auch durch eine innere Vorstellung gegeben sein.

Eine scharfe Entgegensetzung des durch natürliche Triebe bedingten und durch äußere Reize ausgelösten Verhaltens der Tiere und dem (zumindest auch) durch Vernunft bestimmten Handeln des Menschen nimmt I. Kant vor. Die Willkür im Verhalten der Tiere ist nach Kant durch einen »sinnlichen Antrieb« oder »stimulus« bestimmbar; sie steht damit im Gegensatz zu den durch Freiheit bestimmten Handlungen des Willens, in denen die Vernunft selbst praktisch werde.[146]

Im 19. Jahrhundert spielt der Reizbegriff nicht nur für die Erklärung einfacher und komplexer Verhaltensweisen eine wichtige Rolle, er ist vielmehr auch in Analysen der Auslösung anderer organischer Phänomene gebräuchlich. So kommt für J. Müller den äußeren Reizen eine Funktion in der Auslösung der ontogenetischen ↑*Entwicklung* zu. Die »ruhende Lebenskraft« im Keim bedürfe zu ihrem Fortbestehen zwar keiner äußeren Reize, »wohl aber das entwickelte und sich äussernde Leben«.[147] Unter »Lebensreizen« versteht Müller allgemein lebensnotwendige äußere Ereignisse der Umwelt eines Organismus, die er sich als »äusseren Impuls für den Gang des Räderwerks der ganzen Maschine« vorstellt.[148] Die

Reizwirkung bildet nach Müller aber nicht einen einfachen von außen nach innen führenden Reiz-Reaktions-Zusammenhang, sondern die Reize stünden (bei Tieren) vielmehr auch im Kontext einer inneren Verursachung: »die thierischen Bewegungen erfolgen nicht bloss durch Wirkungen des Reizes auf reizbare Theile, sondern aus innern Bestimmungen von nicht beweglichen Theilen, den Nerven, auf bewegliche«.[149]

Reizbarkeit des Zytoplasmas

Mit der Etablierung der Zellenlehre als übergreifender biologischer Theorie in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts werden auch die physiologischen Reizerscheinungen auf zytologischer Ebene untersucht. Mit der Feststellung der Reizbarkeit des Zytoplasmas wird die Reizbarkeit zu einer universellen Eigenschaft des Lebendigen erklärt. Älteren Positionen, wie etwa die Lamarcks, die den Pflanzen eine Reizbarkeit absprechen, wird mit dem Hinweis begegnet, dass auch Pflanzen aus Zellen zusammengesetzt und allein insofern bereits reizbar seien. Der Pflanzenphysiologe W. Pfeffer bezeichnet die Reizbarkeit 1893 ausdrücklich als »eine fundamentale Eigenschaft aller lebendigen Substanz«[150], so dass »die Reizbarkeit überhaupt nicht von dem Begriffe des Lebens zu trennen« sei.[151] In den vielen im 20. Jahrhundert gegebenen Lebensdefinitionen, die eine Liste von Merkmalen des Lebendigen liefern, taucht die Reizbarkeit als eine der am häufigsten genannten Eigenschaften der Lebewesen auf (↑Leben: Tab. 164).

Einteilung der Reize

Einen Versuch der Einteilung der Reize unternimmt J. Massart 1902. Er gliedert die nicht-nervösen Reize (v.a. für die Pflanzenphysiologie) zunächst in »innere Reize«, die durch das Alter oder die Form (Einfluss der Spitze, Polarität, Krümmung) bedingt sein können, und in »äußere Reize«. Letztere umfassen mechanische Reize (Schwere, Flüssigkeitsstrom, Kompression, Berührung, Erschütterung, Zug), physikalische Reize (Licht, Dunkelheit, Wärme, Kälte, Herzsche Wellen (Langwellen), Elektrizität, Osmotischer Druck) und chemische Reize (Sauerstoff, pH-Wert, Narcotica, Wasser).[152]

Der Reizbegriff in der Verhaltensforschung

Der Reizbegriff dient im 18. und 19. Jahrhundert dazu, schwer operationalisierbare Begriffe wie den der Seele aus dem biologischen Begriffsapparat herauszuhalten. Festgehalten wird mit dem Reizbegriff aber an einem Modell der Verhaltensauslösung, das nicht einfach eine mechanische Wirkung postuliert, sondern dem einzelnen Organismus eine entscheidende Rolle im Prozess der Initiation eines Verhaltens zuschreibt. Die organismuseigenen Selektions- und Verarbeitungsmechanismen bedingen es, dass allein spezifische Umweltereignisse als Reize wirksam werden. Die Analyse der Verhaltensauslösung hat damit nicht nur die Umweltsituation in Rechnung zu stellen, sondern auch den situativen Zustand des Organismus. Allein von Seiten des Organismus kann definiert werden, was als reaktionswirksamer Reiz gilt und was nicht. Dabei kann auch eine Modifikation der Wirksamkeit eines Reizes durch ↑*Lernen* erfolgen, wie seit Beginn des 20. Jahrhunderts besonders von Seiten des Behaviorismus betont wird.[153]

Deutlich hervorgehoben wird die Rolle der artspezifischen Ausstattung eines Organismus in der Konstitution eines Reizes in der Umweltlehre J. von Uexkülls. Ein Reiz besteht demnach nicht einfach in einem physikalischen Ereignis in der Umgebung eines Organismus. Vielmehr wird jeder Organismus als empfänglich allein für bestimmte Ereignisse konzipiert; er hat seine eigene »Merkwelt«, wie es von Uexküll formuliert (s.u.; ↑Umwelt). Ob etwas ein Reiz sei, zeige sich daher erst an der Reaktion eines Organismus. Damit ist nicht jede Einwirkung der Umwelt, die bei dem Organismus eine Veränderung hervorruft, schon ein Reiz (und auch nicht jede experimentelle »Reizung«), sondern nur eine solche, die – unter normalen Umständen – eine bestimmte, funktional zu erfassende Wirkung auf den Organismus hat. Oder, wie es R. Semon 1911 definiert: »Unter Reizen verstehen wir gewisse, von bestimmten Erfolgen begleitete Einwirkungen auf lebende Organismen. Damit ist bereits ausgedrückt, daß wir den Einwirkungen auf die Organismen nur dann Reizcharakter zuschreiben, wenn sie von ganz bestimmten Erfolgen begleitet sind. Der Erfolg charakterisiert den Reiz als solchen«.[154] Ein Reiz stellt mehr als einen physikalischen Messwert dar: »Daher ist eine Kennzeichnung des Reizes nur in Berücksichtigung des Reizerfolges möglich. […] Das Wesen des Reizes liegt nicht in ihm selbst, sondern in seiner Wirkung« (Schaxel 1922).[155] Ein Reiz kann im Anschluss daran als das in der Umwelt liegende Komplement zum Verhalten eines Organismus verstanden werden: Kein Reiz ohne Verhalten.

Im Rahmen der seit Ende des 19. Jahrhunderts sich konstituierenden Verhaltensforschung (↑Ethologie; Verhalten) wird zwar immer wieder versucht, den Reizbegriff durch die Rede von *inneren Reizen* von einem umweltbezogenen auf ein umfassenderes Konzept auszuweiten, so dass jedes Verhalten als Re-

aktion auf einen Reiz gedeutet werden kann. Die nie ganz abgelegte Umweltreferenz in der Vorstellung eines Reizes führt aber letztlich doch zu seiner Ablösung durch andere Konzepte. Für K. Lorenz, einen der Gründungsväter der Vergleichenden Verhaltensforschung, ist es rückblickend seine Kenntnis von der *Spontaneität* der Auslösung von Verhaltensweisen auch unabhängig von Umweltreizen und das Insistieren von W. Craig, dass es Unsinn sei, von einer Reaktion auf Reize zu sprechen, die der Organismus aus der Umwelt nicht empfangen habe, die ihn auf Abstand zum Reizbegriff gehen lässt.[156] Lorenz akzeptiert daher lediglich einen unspezifischen, funktional durch die Wirkung eines Prozesses definierten Begriff des Reizes. Reize seien, so Lorenz 1978, »so ziemlich alle Einflüsse, die beim organischen System eine beobachtbare Antwort hervorrufen«.[157]

In der Ethologie bildet ein Reiz aber nur einen Weg unter anderen für die Auslösung eines Verhaltens. Als entscheidende Größe für den Beginn eines Verhaltens gilt die intrinsische Motivation; unter Umständen kann ein Verhalten daher auch ohne äußere Reize initiiert werden (z.B. im Appetenzverhalten; ↑Bedürfnis). Reize werden daher in erster Linie als modifizierende Faktoren der Motivation gewertet.

Reize als Indizien und Symbole

Biosemiotisch bemerkenswert ist das Phänomen des Reizes, weil der verhaltensauslösende Reiz in vielen Fällen funktional nicht unmittelbar in Beziehung zu dem ausgelösten Verhalten steht. Ein Reiz hat daher semiotisch nicht selten den Status eines Indizes (Indexes) oder eines (konventionellen) Symbols. Dies ist in allen Fällen gegeben, in denen nicht derjenige Aspekt eines Gegenstandes als Reiz fungiert, der für den Organismus funktional ist: Aasgeruch kann für Aasfresser ein Lockmittel sein, auch wenn sie nicht den Geruch selbst konsumieren; die im Herbst verkürzte Tageslänge wirkt als Auslöser für den Vogelzug, auch wenn es nicht die kurze Tageslänge selbst ist, die die Vögel meiden.

Analog zu der auf Konventionen beruhenden Zeichenverwendung des Menschen kann es auch im Bereich der Natur zu einer arbiträren Verbindung von Zeichenaspekt und Funktionsaspekt kommen. In diesen Fällen sind die Reize bloße Symbole (↑Kommunikation). So stellen die artspezifischen Rachenzeichnungen von Jungvögeln, die für ihre Eltern einen Auslöser zum Füttern darstellen, komplexe Reize dar, die in keiner einfachen kausalen Relation zu dem Verhalten selbst stehen. Und die Farben von Blüten können futtersuchende Bienen anlocken, auch wenn die Farbe nicht das von ihnen konsumierte Gut ist.

Bei Reizen, die den Status eines Indizes haben (wie der Aasgeruch für Aasfresser), liegt eine Selektion nur auf Seiten des Reizempfängers vor; bei Reizen, die als (arbiträre) Symbole verstanden werden können (wie die Blütenfärbung für Bienen), besteht dagegen eine Selektion sowohl auf Seiten des Senders wie des Empfängers des Reizes.

Angeborener Auslösemechanismus (AAM)

Als zwischen Reiz und Reaktion vermittelnde Einrichtung der Organismen wird von den Vätern der modernen Ethologie, K. Lorenz und N. Tinbergen, der ›Angeborene Auslösemechanismus‹ (AAM) postuliert. Die Grundlagen dieses Konzeptes werden in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts von J. von Uexküll gelegt.[158] Im Anschluss an erkenntnistheoretische Darstellungen Kants geht von Uexküll von einer Schematisierung der Wahrnehmung auch bei Tieren aus. Als ein *Schema* bezeichnet er allgemein ein Mittel, das dazu dient, »eine große Menge von Einzelerscheinungen als eine gleichartige Einheit zu erkennen«[159]: »Eine mit Hilfe eines Schemas geordnete Empfindungsgruppe ist ein Gegenstand«[160]. Von Uexküll bedient sich schon hier eines semiotischen Vokabulars und sieht in einem Schema eine besondere Kombination »räumlicher Zeichen«[161]. Die Umwelt schließt nach von Uexküll alles das ein, was der Organismus *bemerkt*, – er spricht daher von der rezeptorischen *Merkwelt*, der er komplementär die effektorische *Wirkungswelt* oder *Wirkwelt* gegenüberstellt (↑Umwelt).[162]. Ein besonderes, die Wahrnehmung leitendes Schema nennt von Uexküll allgemein *Merkbild*, und er unterscheidet dabei ein ***Suchbild*** und ein *Suchton*.[163]

Lorenz prägt 1935 zunächst den Ausdruck *angeborenes auslösendes Schema*[164], um die Auslösbarkeit eines Verhaltens durch eine verhältnismäßig einfache Reizkombination zu bezeichnen, wie er sie auch bei höheren Organismen findet. Er definiert ein »auslösendes Schema« allgemein als »[d]as einer auslösenden Reizkombination entsprechende rezeptorische Korrelat, also die Bereitschaft, spezifisch auf eine bestimmte Schlüsselkombination anzusprechen und durch sie eine bestimmte Handlungskette in Gang setzen zu lassen«.[165] Für Lorenz bildet nicht das ganze Objekt das Schema, sondern nur einzelne seiner Aspekte. Das gleiche Objekt kann daher in verschiedene Schemata einbezogen sein und damit verschiedene Verhaltensweisen auslösen. Auch Aspekte des Verhaltens können in Lorenz' Konzeption zu einem Schema eines anderen Organismus werden, so dass die Möglichkeit einer Sequenz von Verhaltensab-

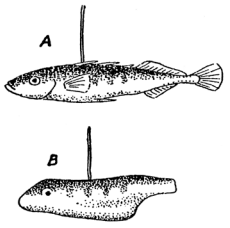


Abb. 567. Wirksamkeit von spezifischen Auslösern bei Stichlingen. Zwei Modelle eines weiblichen Stichlings: Oben ein Modell, das viele Merkmale des Fisches außer dem geschwollenen Abdomen aufweist; unten ein Modell, das dem Fisch wenig ähnelt, aber einen geschwollenen Bauch hat. Das untere Modell erweist sich als der effektivere Reiz für die Auslösung des Werbeverhaltens des Stichlingmännchens (aus Tinbergen, N. (1942). An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibliotheca Biotheoretica 1, 39-98: 68).

läufen zwischen zwei Organismen gegeben ist: Das Verhalten des einen wirkt in der Schematisierung des anderen jeweils als Auslöser. Insgesamt ist das Konzept der Auslösung für Lorenz' Verhaltenstheorie Mitte der 1930er Jahre von großer Bedeutung, weil es in seine mechanistischen Vorstellungen des Verhaltens und insbesondere in die Reflexkettentheorie integriert werden kann (↑Ethologie).[166]

Tinbergen macht aus Lorenz' Begriff, der ein »rezeptorisches Korrelat« bezeichnet, ein Konzept, das einen internen Mechanismus des Organismus ausgliedert. Er bezeichnet diesen zunächst im Englischen als »Innate Releasing Mechanism (IRM)« und übersetzt dies später ins Deutsche als »angeborener auslösender Mechanismus«.[167] Lorenz zieht dies als »angeborener Auslösemechanismus« zusammen[168]; diese Bezeichnung verbreitet sich dann auch durch

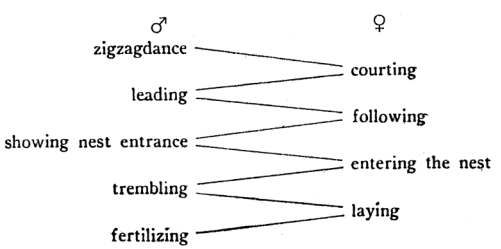


Abb. 568. Kette von Verhaltensweisen eines Männchens (links) und Weibchens (rechts) des Stichlings während des Prozesses der Fortpflanzung. Das Verhalten eines Partners dient jeweils als Auslöser für das nächste Verhalten eines Tiers (aus Tinbergen, N. (1942). An objectivistic study of the innate behaviour of animals. Bibliotheca Biotheoretica 1, 39-98: 54).

die deutsche Übersetzung von Tinbergens Lehrbuch der Ethologie.[169] In der Konzeption von Tinbergen und Lorenz besteht der Angeborene Auslösemechanismus im Wesentlichen in einer Selektionseinrichtung, die aus einer komplexen Umweltsituation einige wenige für die Auslösung eines Verhaltens relevanten »Schlüsselreize« (s.u.) herausfiltert. Dieser »Mechanismus« kann in vielfältiger Weise in einem Organismus verkörpert sein. Er liegt nicht als strukturell geschlossene Einheit vor, sondern ist über alle Organe verteilt, die an der Reizaufnahme, Reizleitung und Reizverarbeitung beteiligt sind. Oft erfolgt schon auf der Ebene der Sinnesorgane nicht nur eine Auswahl einer bestimmten Reizmodalität und -qualität (z.B. Licht eines bestimmten Wellenlängenbereichs), sondern auch eine Analyse und Verarbeitung der aufgenommenen Reize. Von den angeborenen, d.h. ohne vorherige individuelle Erfahrung wirksamen Auslösemechanismen können die durch Lernen *erworbenen Auslösemechanismen* (EAM) unterschieden werden, wie Lorenz schon 1935 bemerkt.[170]

W. Schleidt schlägt 1962 vor, den Auslösemechanismus nicht als einfachen Reiz-Reaktions-Mechanismus zu verstehen, sondern als ein komplexes »System«, für das einige oder alle der folgenden Merkmale charakteristisch seien: »a) Selektivität für bestimmte Reize, b) Integration verschiedener Reize, c) Verknüpfung zwischen Reiz und Reaktion, d) Abhängigkeit von Stimmungen und e) Ankoppelung von Lernmechanismen«.[171] In Form von Blockschaltbildern gibt Schleidt einen Überblick über die verschiedenen Möglichkeiten der Verschränkung von angeborenen und erlernten Komponenten in einem Auslösemechanismus.

Die Rede von Auslösemechanismen ist angelehnt an den älteren Begriff der ***Auslösung***.[172] Das Wort wird zunächst – seit dem 17. Jahrhundert – in der Bedeutung »Loslösung, Befreiung« verwendet. Seit Mitte des 19. Jahrhunderts entwickelt sich der Ausdruck zu einem naturwissenschaftlichen Fachterminus, der die Einleitung eines Naturprozesses durch einen äußeren Anstoß bezeichnet.[173] Der Begriff wird unspezifisch verwendet und sowohl auf anorganische als auch organische Prozesse bezogen: Die Anregung eines chemischen Gemisches zu einer Reaktion durch eine Wärmezufuhr gilt ebenso als ein Phänomen der Auslösung wie der Beginn einer willkürlichen oder unwillkürlichen Bewegung als Reaktion auf eine Reizung.[174] Gerade solche Autoren, die sich um eine physiologische Fundierung der Analyse des Verhaltens von Organismen bemühen, verwenden den Ausdruck anfangs, so z.B. H. Lotze 1842 (»Auslösung der Thätigkeit«[175]). Im reizphysiologischen Kontext

verwendet E. Du Bois-Reymond das Verb ›auslösen‹ 1848.[176] Das Substantiv erscheint in diesem Zusammenhang wenig später (Meissner 1857: »zur Auslösung einer weit kräftigeren Muskelcontraction durch einen inducirten Strom veranlasst«[177]). Das Hervorrufen einer charakteristischen Bewegung in einem Organismus nach einer Auslösung führt J.R. Mayer 1876 auf die Beteiligung eines *Auslösungsapparates* zurück.[178] Die Reize, die organische Bewegungen verursachen, nennt G. Jaeger 1878 »auslösende Momente für den Kraftwechsel«.[179] Ihre Wirkung beruht nach Jaeger auf einer »plötzlichen Störung des chemischen oder physikalischen Gleichgewichts im Protoplasma«.[180] Das Charakteristische von Vorgängen der Auslösung wird (dem Reizbegriff folgend; vgl. Tab. 303) darin gesehen, dass eine äußere Ursache den *Anlass* für die Aktivierung einer Reaktion bildet – diese Reaktion ist aber organspezifisch und nicht durch die Art des Reizes determiniert. A. Mittasch spricht 1939 im Anschluss an Mayer von *Auslösungskausalität*.[181]

In den 1890er Jahren wird der Begriff der Auslösung von Tierphysiologen als wichtiges Konzept exponiert, das eine mechanistische Erklärung von Verhaltensweisen ermöglicht.[182] Auch in der Pflanzenphysiologie etabliert sich der Begriff in der Untersuchung der pflanzlichen Bewegungen. W. Pfeffer will 1893 »das mystische Gewand« der Rede von Reizen »mit der Rückführung auf den klaren mechanischen Begriff der Auslösung« nehmen.[183] Reize sind für Pfeffer eine besondere Form von Auslösungen; die Auslösung sei der weitere Begriff, weil es auch im anorganischen Bereich Auslösungsvorgänge gebe, z.B. die von W. Ostwald als solche beschriebenen chemischen Katalysen.[184] Ostwald unterscheidet allerdings später die Katalysen von den Auslösungen, insofern letztere nicht allein Beschleunigungen eines Prozesses (also eben Katalysen) darstellen, sondern in der Ermöglichung einer anderen Reaktion in räumlicher Nähe bestehen.[185]

Auf neurophysiologischer Ebene wird eine Auslösung als eine ***Exzitation*** bezeichnet. Das Wort ›excitatio‹ findet sich bereits im klassischen Latein, allerdings in anderer Bedeutung, nämlich im Sinne von »Lebendigkeit, Kraft«[186] oder »Ermunterung«[187]. Auch im mittelalterlichen Latein hat das Wort noch nicht seine spezielle physiologische Bedeutung gewonnen.[188] Erst im frühen 15. Jahrhundert wird es im Sinne von »Anregung, in Bewegung Setzen« verwendet[189], ist aber insgesamt wenig verbreitet. D.R. Boullier beschreibt den Prozess der Wahrnehmung 1737 als das Wirken eines Anstoßes (»choc«) von außen, der zur Auslösung von Bewegungen führe, die wiederum die Erregung einer Vorstellung bewirkten (»excitent la Sensation«).[190] Die Wahrnehmungsinhalte versteht Boullier also mechanistisch als Resultante von Bewegungen, die durch einen Anstoß von außen ausgelöst wurden (»les Sensations ne sont qu'une suite rapide de pensées ou perceptions confuses qui répondent à de petits mouvemens très réguliers que le choc des objets extérieurs excite dans les organes«).[191] 1764 verwendet auch C. de Bonnet den Ausdruck in der Verbform, um damit die Anregung des Verhaltens eines Organismus durch äußere Reize zu bezeichnen (»Une perception présente à la Mémoire ne diffère point essentiellement de celle que l'objet excite«).[192]

Seit Beginn des 19. Jahrhunderts etabliert sich der Ausdruck ›Exzitation‹ als physiologischer Terminus. Lamarck spricht im Rahmen seiner physiologischen Theorie der Bewegung von einer *Exzitation der Muskelbewegung* (»excitation du mouvement musculaire«[193]) und identifiziert darin eine *erregende Ursache* (»cause excitatrice des actions«[194]).

Schlüsselreiz

Bereits in seiner Erläuterung des Angeborenen Auslösenden Schemas aus dem Jahr 1935 spricht K. Lorenz von der »Schlüsselkombination« von Reizen, die diesem Schema zugrunde liege.[195] Kurz darauf führt er den Begriff des »Schlüsselreizes« ein und bezieht ihn auf Signale, die zwischen verschiedenen Organismen in der innerartlichen Kommunikation ausgetauscht werden. »Organe und Instinkthandlungen« sind es, die als Schlüsselreize zur Auslösung von Verhaltensweisen anderer Organismen dienen können.[196] Später wird das Konzept des Schlüsselreizes auf andere Reizkombinationen ausgeweitet; es

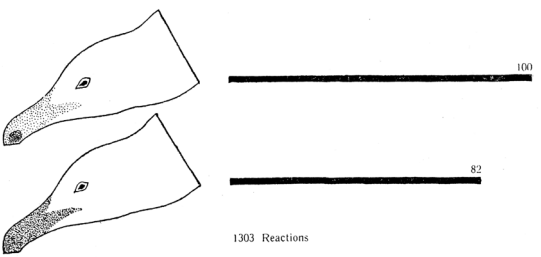


Abb. 569. Ergebnisse der Pickreaktion von Küken der Silbermöwe auf zwei Typen künstlicher Schnäbel: oben ein dem natürlichen Schnabel ähnliches Modell, unten ein Modell mit rotem Schnabel (aus Tinbergen, N. & Perdeck, C. (1950). On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick. Behaviour 3, 1-39.)

schließt dann auch solche ein, die nicht nur in der innerartlichen Kommunikation, sondern z.B. auch für die Ernährung von Bedeutung sind. Tinbergen spricht allgemein von dem Auslöser und der »Summe seiner Schlüsselreize«.[197]

Parallel zu Lorenz' Begriffsprägung führt E.S. Russell 1943 das etwa gleichbedeutende Konzept des ***Signalreizes*** (»sign stimulus«) ein.[198] Im Deutschen erscheint der Ausdruck ›Signalreiz‹ im neurophysiologischen Kontext bereits seit den 1880er Jahren (Wundt 1880: »ausgelöst durch Signalreize, welche auf centripetalen Bahnen […] dem Centrum […] zugeleitet werden«).[199]

Weil die Auslöser von Verhalten einige Eigenschaften haben, die in der Schlüssel-Schloss-Metapher nicht zum Ausdruck kommen – die Auslösbarkeit eines Verhaltens kann z.B. durch einen Überreiz oder durch die Kombination mehrerer Reize gegenüber der natürlichen Situation gesteigert werden – wird dafür plädiert, den Terminus *Signalreiz* oder *Kennreiz* vorzuziehen.[200]

Orientierung

Das seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts geläufige Wort ›Orientierung‹ (franz., engl. ›orientation‹) bezieht sich anfangs auf die Platzierung und Ausrichtung einer Kirche nach Osten (zum Orient). Es wird im 19. Jahrhundert darüber hinaus in verschiedenen anderen Kontexten verwendet, z.B. in der Kartografie und Marine. Wichtig für die Ausweitung der Bedeutung des Begriffs ist I. Kants Schrift ›Was heißt: sich im Denken orientieren?‹ von 1786.

Seit Ende des 18. Jahrhunderts wird das Verb in der übertragenen Bedeutung der räumlichen Verortung des eigenen Körpers in einem umfassenden Bezugssystem gebraucht (Nugent 1781: »S'orienter, […] to consider where one is«[201]; Anonymus 1791: »S'orienter, […] Sich orientiren, untersuchen, wo Morgen und Abend sey, sich so stellen, daß man eine der vier Weltgegenden, besonders Morgen, gerade vör sich habe, um zu wissen, wo man sich befinde, und was man für einen Weg zu nehmen habe. Im Feldmessen heißt S'orienter, nach gewissen ins Auge fallenden Örtern sein Augenmerk nehmen, und sich darnach richten«[202]; Anonymus 1803: »Der Vf. konnte sich fürs erste auf dem großen Raum nur orientieren, nichts durch Zeichnung aufbewahren«[203]; Goethe 1822: »Mich doch zu orientieren, forscht' ich nach der langen und hochaufgewachsenen Pappelallee, die gestern so auffallend gewesen war«[204]).

In der Physiologie wird der Begriff seit den 1820er Jahren von Bedeutung, anfangs meist in der Form ›Orientation‹. C.T. Tourtual verwendet diesen Ausdruck 1827 und bezeichnet damit das kognitive Vermögen der Verarbeitung von Sinneseindrücken zwecks Verortung des eigenen Körpers in einem jeweiligen (räumlichen) Bezugssystem. Für diese Verortung spielen nach Tourtual auch die eigenen Bewegungen eine wichtige Rolle: »Orientation ist es, durch welche der ganze menschliche Körper zum Seh- und Tastorgane wird, und der Muskelsinn, so fern er im Dienste der Raumsinne thätig ist, wird orientirender Sinn«.[205]

Seit Ende des 19. Jahrhunderts erscheint das Wort in einem spezifisch biologischen Sinn, indem es die Fähigkeit zur gezielten Bewegung von wandernden Tieren (v.a. Vögeln) zwischen ihren verschiedenen Aufenthaltsorten (z.B. dem Brutgebiet und Winterquartier) bezeichnet (Viguier 1882: »sens de l'orientation«).[206] Auch auf Insekten und ihr Vermögen, das Nest oder den Bau wiederzufinden, wird der Ausdruck seit den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts bezogen (z.B. in den berühmten Experimenten Tinbergens mit Grabwespen; ↑Lernen: Abb. 281).[207]

Nachweise

1 Heister, L. (1753). Medicinische, Chirurgische und Anatomische Wahrnehmungen; Muzel, F.H.L. (1754). Medicinische und Chirurgische Wahrnehmungen.
2 Türk, W.C.C. von (1811). Die sinnlichen Wahrnehmungen, als Grundlage des Unterrichts in der Muttersprache. Ein Handbuch für Mütter und Lehrer; Völckers, C.P.J. (1835). Die Wahrnehmung des Räumlichen durch den Gesichtssinn.
3 Aberle, A. (1868). Die Täuschungen in der Wahrnehmung der Entfernung der Tonquelle; Listing, J.B. (1869). Über eine neue Art stereoskopischer Wahrnehmung; Helmholtz, H. von (1879). Die Thatsachen in der Wahrnehmung; Preyer, W. (ca. 1881). Über die Grenzen der sinnlichen Wahrnehmung.
4 Stein, K.H. von (1877). Ueber Wahrnehmung; Rehmke, J. (1880). Die Welt als Wahrnehmung und Begriff. Eine Erkenntnistheorie; Uphues, G.K. (1888). Wahrnehmung und Empfindung. Untersuchung zur empirischen Psychologie; Schwarz, H. (1892). Das Wahrnehmungsproblem vom Standpunkte des Physikers, des Physiologen und des Philosophen. Beiträge zur Erkenntnistheorie und empirischen Psychologie.
5 Platon, Theaitetos 182d-e; vgl. Busche, H. (2004). Wahrnehmung. Hist. Wb. Philos. 12, 190-197: 192.
6 Empedokles (Diels/Kranz) 31 B110; Anaxagoras (Diels/Kranz) 59 A117.
7 Alkmaion (Diels/Kranz) 24 B1a.
8 Vgl. Platon, Menon 76c; Theophrast, De sensu 7.

9 Aristoteles, De an. 413bff.; De gen. anim. 736a.
10 Aristoteles, De an.424a17-24; 425b23f.; De memoria 450a30.
11 Aristoteles, Analytica posteriora 99b36; vgl. Detel, W. (1993). Erläuterungen zu Aristoteles' Analytica posteriora. In: Aristoteles, Werke in deutscher Übersetzung, Bd. 3, Teil II, 1: 234f.
12 Aristoteles, De an. (Übers. W. Theiler, Bearb. H. Seidl, Hamburg 1995): 413b; vgl. De gen. anim. 736a, b.
13 Aristoteles, De an. 414af.; vgl. 410b22; 413a32-b2; De part. anim. 653b22f.
14 Aristoteles, De an. 424a33-b3.
15 Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele. Philosophische und biologische Entwürfe von der Antike bis zur Gegenwart: 52.
16 Aristoteles, De an. 414b4-6; vgl. 413b21-24; 434a2f.
17 Dierauer, U. (1977). Tier und Mensch im Denken der Antike: 114; Zierlein, S. (2010). Anatomische und physiologische Merkmale in Aristoteles' theoretischer und praktischer Bestimmung von ‚Lebewesen'. In: Föllinger, S. (Hg.). Was ist ‚Leben'? Aristoteles' Anschauungen zur Entstehung und Funktionsweise von Leben, 137-160: 139f.
18 Aristoteles, De an. 413b; vgl. Hist. anim. 489a.
19 Aristoteles, De an. 414b.
20 Cesalpino, A. (1593). Quaestiones medicinales: 226 (q. xiii); vgl. Temkin, O. (1964). The classical roots of Glisson's doctrine of irritation. Bull. Hist. Med. 38, 297-328: 318.
21 Aristoteles, De an. 415a.
22 Aristoteles, De an. 435b.
23 Aristoteles, De an. 434b23-26; 435b19-21.
24 Dierauer (1977): 116.
25 Aristoteles, De an. 427a22; De gen. anim. 731a35ff.
26 Aristoteles, De an. 427b.
27 Hilt, A. (2005). Ousia, Psyche, Nous. Aristoteles' Philosophie der Lebendigkeit: 35.
28 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1118a18-22; vgl. De an. 418a20-22; 425a24-27; 428b19-22; vgl. Dierauer (1977): 120.
29 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1147b4f.
30 Diogenes Laertius, Vitae philosophorum VII, 1, 45.
31 Hierokles, [Ethische Elementarlehre (Papyrus 9780)] (hg. v. H. von Arnim, Berlin 1906) 6, 1-6; vgl. Dierauer (1977): 206.
32 Hierokles, [Ethische Elementarlehre]: 1, 51-2, 3.
33 Adelard von Bath, Quaestiones naturales (Beiträge zur Geschichte der Philosophie und Theologie des Mittelalters, Bd. 32, 1, Münster 1934): 30 (Frage 23); vgl. Wilhelm von Conches, Dragmaticon 282ff. (6. Buch).
34 Aristoteles, De an. 426b; Plutarch, Symposion V, 1; De sollertia animalium 3, 5.
35 Plotin, Enneaden IV, 4, 13; Augustinus, De musica VI, 9.
36 Campanella, T. (1638). Universalis philosophiae: I, 5, 1; vgl. Telesius, B. (1586). De rerum natura iuxta propria principia libri IX: 275ff. (VII).
37 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 346 (I, 23).
38 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Œuvres, Bd. VII, 1-561): 35.
39 Locke, J. (1689/1700). An Essay Concerning Human Understanding (Oxford 1979): 136 (II, 8, §12).
40 Bacon, F. (1627). Sylva sylvarum (Works, vol. II, London 1887): 529f.
41 Vgl. Webster, C. (1966). The recognition of plant sensitivity by English botanists in the seventeenth century. Isis 57, 5-23.
42 Vgl. Ray, J. (1686-1704). Historia plantarum, 3 Bde.: I, 2.
43 Vgl. Locke (1689/1700): 143ff. (II, ix).
44 a.a.O.: 147f. (II, ix, §11).
45 ebd.
46 ebd.
47 a.a.O.: 148 (II, ix, §13).
48 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain (2 Bde., Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): I, 166 (II, 9).
49 a.a.O.: 154.
50 Kant, I. (1781). Kritik der reinen Vernunft: A119f.
51 Kant, I. (1800). Logik. Ein Handbuch zu Vorlesungen (Jäsche) (AA, Bd. IX, 1-150): 64.
52 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 171.
53 a.a.O.: 126.
54 a.a.O.: 304.
55 a.a.O.: 132; vgl. Rang, B. (1988). Schellings Theorie des Lebens. Z. phil. Forsch. 42, 169-197: 179f..
56 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte, Bd. 1: 63.
57 Vgl. Lotze, H. (1874). System der Philosophie, Bd. 1. Logik: 15.
58 Bolzano, B. (1837). Wissenschaftslehre, Bd. 1: 160.
59 a.a.O.: 161.
60 Fichte, J.H. (1864). Psychologie, Bd. I: 374; 377.
61 Vgl. Helmholtz, H. von (1879). Die Thatsachen in der Wahrnehmung: 36.
62 a.a.O.: 13 (auch in Philosophische Vorträge und Aufsätze, hg. v. H. Hörz & S. Wollgast, Berlin 1971, 247-282): 256.
63 ebd.
64 Helmholtz, H. von (1855-67/96). Handbuch der physiologischen Optik: 947.
65 Vgl. Helmholtz, H. von (1863). Die Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik; vgl. Hoorn, W. van (1972). As Images Unwind. Ancient and Modern Theories of Visual Perception.
66 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 150.
67 Bell, C. (1811). Idea of a New Anatomy of the Brain (J. Anat. Physiol. 3, 1869, 153-166): 156.
68 Müller, J. (1826). Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere: 44ff.
69 Müller, J. (1840). Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 2: 254.
70 Vgl. Florey, E. (1995). Sinnesenergie, spezifische. Hist. Wb. Philos. 9, 882-886.

71 Lotze, H. (1852). Medicinische Psychologie oder Physiologie der Seele: 331.
72 Weber, E.H. (1834). De pulsu, resorptione, auditu et tactu. Annotationes anatomicae et physiologicae.
73 Fechner, G.T. (1860). Elemente der Psychophysik, Bd. 2: 13.
74 Leibniz, G.W. (1714). Les principes de la philosophie ou la monadologie (Philosophische Schriften, Bd. 1, Frankfurt/M. 1996, 438-482): 446.
75 Hobbes, T. (1655). Elementorum philosophiæ sectio prima de corpore: 226 (IV, 25, 5).
76 Leibniz, G.W. (1704). Nouveaus essais sur l'entendement humain, 2 Bde (Philosophische Schriften, Bd. 3, Frankfurt/M. 1996): I, 154.
77 a.a.O., 166.
78 Romanes, G.J. (1883). Mental Evolution in Animals: 125 (dt. Die Geistige Entwicklung im Tierreich, Leipzig 1885): 131.
79 Vgl. z.B. Zimbardo, P.G. (1971/88). Psychology and Life, Berlin 1992): 137.
80 Vgl. Dyer, F.C. & Brockmann, H.J. (1996). Biology of the *Umwelt*. In: Houck, L.D. & Drickamer, L.C. (eds.). Foundations of Animal Behavior, 529-538.
81 Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen (Hamburg 1956): 29.
82 Pelkwijk, J.J. ter & Tinbergen, N. (1937). Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* L. Z. Tierpsychol. 1, 193-200; Tinbergen, N. & Perdeck, C. (1950). On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick. Behaviour 3, 1-39.
83 Frisch, K. von (1914). Der Farbensinn und Formensinn der Bienen; ders. (1949). Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. Experientia 5, 142-148.
84 Griffin, D.R. & Galambos, R. (1941). The sensory basis of obstacle avoidance by flying bats. J. Exper. Zool. 86, 481-506; Griffin, D.R., Webster, F.A. & Michael, C.R. (1960). The echolocation of flying insects by bats. Anim. Behav. 8, 141-154.
85 Flach, W. (1998). Zur Frage der Begründetheit des gnoseologischen Anspruches der biologischen Wahrnehmungslehre. In: Beaufort, J. & Prechtl, P. (Hg.). Rationalität und Prärationalität. Festschrift für Alfred Schöpf, 47-61: 59.
86 Hippokrates, peri diaites 4, 86.
87 Aristoteles, De an. 421b32 und passim.
88 Bonaventura (1253-57). Breviloquium: pars 4, cap. 6.
89 Thomas von Aquin (1254-56). In II. Sententiarum: 8.1.5.ra 4; ders., In Aristotelis libros De anima II et III: II, 24; Nr. 556; III, 1, Nr. 574; ders., In Aristotelis libros Metaphysicorum: IV, 14, Nr. 696; ders., In Aristotelis librum De sensu et sensato: III, 33; V, 66.
90 Vesal, A. (1543). De humani corporis fabrica: 605 (Lib. VII).
91 Tetens, J.N. (1777). Philosophische Versuche über die menschliche Natur und ihre Entwickelung, 2 Bde.: I, 769; Selle, C.G. (1777). Einleitung in das Studium der Natur- und Arzeneywissenschaft: 129; Kant, I. (1795). Brief an Samuel Thomas Soemmerring vom 10.8.1795 (AA, Bd. XII, 30-35): 33.
92 Herbst, J.F. (1782). Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse: 191; Ilg, J.G. (1812). Grundlinien der Zergliederungskunde des Menschen-Körpers, Bd. 2. Äußere Sinnesorgane und Eingeweide; Carus, C.G. (1818). Lehrbuch der Zootomie: 16.
93 Faber, M.J.E. (1768). Vom Schlafe. Göttingische gelehrte Beyträge, 274-311: 303; Formey, J.H.S. (1769). Entwurf aller Wissenschaften, Bd. 5 (übers. v. F.I. Bierling): 124; Schütz, C.G. (1776). Lehrbuch zur Bildung des Verstandes und des Geschmacks, Bd. 1: 10; Carus (1818): 55.
94 Oken, L. (1833). Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände, Bd. 4: 89.
95 Darwin, C. (1880). The Power of Movement in Plants: 573.
96 Guttenberg, H. von (1917). Die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. In: Hinneberg, P. (Hg.). Die Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4. Abt., 3. Bd. Physiologie und Ökologie, 153-279: 156; vgl. auch Haberlandt, G. (1901). Sinnesorgane im Pflanzenreich; ders. (1905). Über den Begriff „Sinnesorgan" in der Tier- und Pflanzenphysiologie. Biol. Centralbl. 25, 446-451.
97 Beer, T., Bethe, A. & Uexküll, J. von (1899). Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Biol. Centralbl. 19, 517-521.
98 Anonymus (1752). Göttingen. Göttingische Zeitungen von gelehrten Sachen 1752 (108. St.), 1069-1072: 1071.
99 Kant, I. (1798). Anthropologie in pragmatischer Hinsicht (AA, Bd. VII, 117-333): 160; vgl. 172.
100 Vgl. z.B. Plinius, Naturalis historia 8, 181.
101 Fernel, J. (1542). Universa medicina (Paris 1567): 19 (lib. I, cap. 7).
102 Vgl. Rudolph, G. (1964). Hallers Lehre von der Irritabilität und Sensibilität. In: Rothschuh, K.E. (Hg.). Von Boerhaave bis Berger, 14-35: 14; Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit" und „Reiz": 6.
103 Ranchin, F. (1624). Oeuvres pharmaceutiques (Rouen 1637): 135.
104 Lovell, R. (1661). Panzoologicomineralogia or a Compleat History of Animals and Minerals: 384.
105 Cheyne, G. (1724). An Essay of Health and Long Life: 48; vgl. 104; ders. (1733). The English Malady, or, A Treatise of Nervous Diseases of All Kinds: 186 (II, §2).
106 Blackmore, R. (1726). Discourses on the Gout, a Rheumatism, and the King's Evil: 87.
107 Cullen, W. (1785). Institutions of Medicine (3. ed.): 73.
108 Vgl. Danziger, K. (1983). Origins of the schema of stimulated motion. Hist. Sci. 21, 183-210: 186.
109 Vgl. Jaynes, J. (1973). The problem of animate motion in the seventeenth century. In: Henle, M., Jaynes, J. & Sullivan, J.J. (eds.). Historical Conceptions of Psychology, 166-179.
110 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, 291-497): 372.
111 a.a.O.: 440.
112 Galen, De naturalibus facultatibus III, 12; vgl. Tem-

kin, O. (1964). The classical roots of Glisson's doctrine of irritation. Bull. Hist. Med. 38, 297-328: 308ff.

113 Apuleius, De dogmate Platonis I, 18.

114 Glisson, F. (1654). De anatomia hepatis: 221; 481.

115 Glisson, F. (1677). Tractatus de ventriculo et intestinis: 168ff.

116 Glisson, F. (1672). Tractatus de natura substantiae energetica seu de vita naturae: 400.

117 Glisson (1677): 147 (VII, 1); vgl. Singer, A. (1937). Der Begriff der Irritabilität bei Glisson und Haller: 12.

118 Vgl. Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit" und „Reiz": 11.

119 Baglivi, G. (1701). Specimen de fibra motrice: Kap. 11; vgl. Möller (1975): 11.

120 Haller, A. von (Hg.) (1739). Hermanni Boerhaave Praelectiones academicae in proprias institutiones rei medicae, Bd. 1; ders. (1747). Primae lineae physiologiae; ders. (1752). De partibus corporis humani sensibilibus et irritabilibus (dt. Von den empfindlichen und reizbaren Teilen des menschlichen Körpers; Leipzig 1922).

121 Haller (1752; dt. 1922): 53.

122 Vgl. Möller (1975): 19f.

123 Zimmermann, J.G. (1751). Dissertatio physiologica de irritabilitate: 70; vgl. auch Girtanner, C. (1790). Mémoires sur l'irritabilité, considérée comme principe de vie dans la nature organisée. Observ. Phys. Hist.-Nat. Arts 37, 139-154.

124 Nachweise für Tab. 303: Haller (1752; dt. 1922): 14; Hoffmann, C.L. (1779). Von der Empfindlichkeit und Reizbarkeit der Theile: 72; Pfaff, C.H. (1795). Über thierische Electricität und Reizbarkeit: 300; Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft (Leipzig 1910): 46; Müller, J. (1833/37). Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 54; Virchow, R. (1858). Reizung und Reizbarkeit. Arch. patholog. Anat. 14, 1-65: 7; Lotze, H. (1842). Leben. Lebenskraft (Kleine Schriften, Bd. 1, Leipzig 1885, 139-220): 166; Du Bois-Reymond, E. (1886). Über die Lebenskraft, Anmerkungen (in: Reden, Bd. 1, Leipzig 1912, 1-26): 24; Mangold, E. (1923). Reiz und Erregung. Reizleitung und Erregungsleitung. Ergebnisse der Physiologie 21, 361-399: 365; Reichel, H. & Bleichert, A. (1959/62). Leitfaden der Physiologie des Menschen: 3; Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit" und „Reiz": 70; in Anlehnung an Rothschuh, K.E. (1959/63). Theorie des Organismus: 295.

125 Unzer, J.A. (1771). Erste Gründe einer Physiologie der eigentlichen thierischen Natur thierischer Körper.

126 Pfaff, C.H. (1795). Über thierische Electricität und Reizbarkeit: 26; vgl. Rothschuh, K.E. (1958). Vom Spiritus animalis zum Nervenaktionsstrom (in: Physiologie im Werden, Stuttgart 1969, 111-138): 128; Möller (1975): 26.

127 Virchow, R. (1858). Die Cellularpathologie: 258.

128 Anonymus (1753). Göttingen. Göttingische Anzeigen von gelehrten Sachen 2 (107. St.), 961-962: 962; vgl. auch Müller, G.A. (1753). Betrachtungen über die Art und Weise der Mitwürckung derer Nerven zu denen mußkulösen Zusammenziehungen: 60.

129 Kästner, A.G. (1754). [Zusatz]. In: ders. (Hg.). Julius Bernhards von Rohr Physikalische Bibliothek, 496-498: 498; Hirzel, H.C. (Übers.) (1761). Herrn Albrechts von Haller Vertheidigung gegen die Einwürfe welche Herr Anton von Haen wider die Lehre von der Reitzbarkeit und Empfindlichkeit der Theile des menschlichen Leibes, vorgetragen; Krausen, C.C. (Übers.) (1767). Versuch über die Empfindlichkeit und Reitzbarkeit der thierischen Theile, von W. von Doeveren.

130 Ploucquet, W.G. (1782). Skizze der Lehre von der menschlichen Natur: 124f. (Nr. 473); auch Dufour, J.F. (1786). Versuch über die Verrichtungen und Krankheiten des menschlichen Verstandes (dt. Übers. von Essai sur les opérations de l'entendement humain et sur les maladies, qui les dérangent, Amsterdam 1770): 21.

131 Brown, J. (1780). Elementa medicinae: 5 (Nr. XIV).

132 Brown, J. (1788). The Elements of Medicine, 2 vols.: I, 4 (Nr. XIV).

133 Weikard, (Übers.) (1795). Johann Browns Grundsätze der Arzeneylehre: §14; Hufeland's Journal der practischen Heilkunde (1795): 452; Allg. Literatur-Zeitung (1795): 75; Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft. Arch. Physiol. 1, 8-162: 82.

134 Hufeland, C.W. von (1795). Ideen über Pathogenie und Einfluss der Lebenskraft auf Entstehung und Form der Krankheiten: 50; 78.

135 Delamétherie, J.C. (1802). Des causes de l'irritabilité et de l'excitabilité des végétaux. J. phys. chim. hist. nat. arts 56, 281; 355.

136 Vgl. Gmelin, J.F. (1768). Irritabilitatem vegetabilium; Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature (dt. Betrachtung über die Natur, 2 Bde. Wien 1803-04): II, 190f.; Conte del Covolo, G. (1764). Discorso della irritabilitá d'alcuni fiori nuovamente scoperta.

137 Henatsch, H.D. (1962). Allgemeine Elektrophysiologie der erregbaren Strukturen. In: Rosemann, H.-U. (Hg.). Landois-Rosemann. Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 2, 547-628: 547.

138 Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit" und „Reiz": 87.

139 a.a.O.: 92.

140 Hartley, D. (1749). Observations on Man, his Frame, his Duty and his Expectations.

141 Whytt, R. (1751). On the Vital and other Involuntary Motions of Animals.

142 Vgl. Danziger, K. (1983). Origins of the schema of stimulated motion. Hist. Sci. 21, 183-210: 190.

143 Unzer, J.A. (1771). Erste Gründe einer Physiologie der eigentlichen thierischen Natur thierischer Körper.

144 Vgl. auch Reil, J.C. (1796). Von der Lebenskraft (Leipzig 1910): 33.

145 Darwin, E. (1794-96). Zoonomia, or, The Laws of Organic Life, 3 parts (dt. Zoonomie oder Gesetze des organischen Lebens, Hannover 1795-99): I, 346.

146 Kant, I. (1797/98). Metaphysik der Sitten (AA, Bd. VI, 203-493): 213.

147 Müller, J. (1833/38). Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 29.

148 a.a.O.: 30.

149 a.a.O.: 41.

150 Pfeffer, W. (1893). Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verh. Ges. Deutsch. Naturf. Ärzte, 68-96: 70.

151 Wagner, A. (1909). Geschichte des Lamarckismus: 42.
152 Massart, J. (1902). Versuch einer Einteilung der nichtnervösen Reize. Biol. Centralbl. 22, 9-23; 41-52; 65-79: 16-23.
153 Watson, J.B. (1913). Psychology as the behaviorist views it. Psychol. Rev. 20, 158-177.
154 Semon, R. (1904/11). Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens: 2.
155 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 143.
156 Lorenz, K. (1978). Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie: 108.
157 a.a.O.: 139.
158 Vgl. Uexküll, J. von (1909). Umwelt und Innenwelt der Tiere: 231.
159 Uexküll, J. von (1907). Die Umrisse einer kommenden Weltanschauung (in: Bausteine einer biologischen Weltanschauung, München 1913, 123-154): 147.
160 a.a.O.: 148.
161 a.a.O.: 147.
162 Uexküll, J. von (1912). Die Merkwelten der Tiere. Deutsche Revue 1912, 1-7: 4; ders. (1913). Tierwelt oder Tierseele; ders. (1913). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 178; 197; ders. (1909/21): 45.
163 Uexküll, J. von (1933). Das Führhundproblem. Zeitschrift für angewandte Psychologie 45, 46-53: 50; ders. von & Kriszat, G. (1934). Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten (Hamburg 1956): 83.
164 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 119.
165 a.a.O., 268.
166 Vgl. Kalikov, T.J. (1975). History of Konrad Lorenz's ethological theory, 1927-1939. Stud. Hist. Philos. Sci. 6, 331-341.
167 Tinberger, N. (1942). An objectivistic study of the innate behavior of animals. Bibl. Biotheor. Ser. D 1, 37-98.
168 Lorenz, K. (1950). Ganzheit und Teil in der tierischen und menschlichen Gemeinschaft (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, München 1984, 114-200): 156.
169 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens 1952/72): 36.
170 Lorenz (1935): 117; vgl. Schleidt, W. (1962). Die historische Entwicklung der Begriffe »Angeborenes auslösendes Schema« und »Angeborener Auslösemechanismus« in der Ethologie. Z. Tierpsychol. 19, 697-722: 702; ders. (1980). Mechanismus, auslösender. Hist. Wb. Philos. 5, 959-961.
171 Schleidt (1962): 716.
172 Vgl. Mittasch, A. (1955). Auslösung. Arch. Begriffsgesch. 1, 117-119.
173 Vgl. Lotze, H. (1856). Mikrokosmus, Bd. 1: 96.
174 Mayer, J.R. (1876). Die Toricellische Leere und über Auslösung: 9ff.
175 Lotze, H. (1842). Allgemeine Pathologie und Therapie als mechanische Naturwissenschaften: 338.
176 Du Bois-Reymond, E. (1848-49). Untersuchungen über thierische Electricität, 2 Bde.: I, 281; II, 600.
177 Meissner, G. (1857). Bericht über die Fortschritte der Physiologie im Jahre 1856. In: Henle, J. & Meissner, G. (Hg.). Bericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie: 376.
178 Mayer (1876): 13.
179 Jaeger, G. (1878). Lehrbuch der allgemeinen Zoologie, II. Abth. Physiologie: 102.
180 ebd.
181 Mittasch, A. (1939). Auslösungskausalität, ein vergessenes Kapitel Robert Mayers? Umschau 43, 1114; ders. (1951). Auslösungs-ABC. Z. philos. Forsch. 6, 54-70.
182 Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie: 352; vgl. Driesch, H. (1904). Naturbegriffe und Naturteile: 186.
183 Pfeffer, W. (1893). Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verh. Ges. Naturf. Ärzte 65, 68-96: 76.
184 Vgl. Ostwald, W. (1885/93). Lehrbuch der allgemeinen Chemie, Bd. 2: 515.
185 Ostwald, W. (1894). Chemische Theorie der Willensfreiheit. Ber. Verh. Königl. Sächs. Ges. Wiss. Math.-Physik. Cl. 46, 334-343: 338f.
186 Plinius, Naturalis historia 37, 203.
187 Arnobius Africanus, Adversus nationes 7, 32.
188 Vgl. Thomas von Aquin (1254-56). In II. Sententiarum: 11, 2, 3, ag. 4; Anselm von Canterbury, Proslogion (Opera omnia, Rom 1938-61, I, 89-122): 97.
189 Vgl. OED (1989).
190 Boullier, D.R. (1728/37). Essai philosophique sur l'âme des bètes (Paris 1985): 359.
191 a.a.O.: 373.
192 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature: I, 98; vgl. ders. (1760). Essai analytique sur les facultés de l'ame: 366; Cheung, T. (2009). System, Mikrooperator und Transformation: Leibniz' gemeinsames Ordnungsdispositiv der Monade und des Lebendigen im naturgeschichtlichen Kontext. In: Neumann, H.-P. (Hg.). Der Monadenbegriff zwischen Spätrenaissance und Aufklärung, 143-201: 185.
193 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, VIII.
194 a.a.O.: XIV.
195 Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels (Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. I, München 1965, 115-282): 268.
196 a.a.O.: 269.
197 Tinbergen, N. (1951). The Study of Instinct (dt. Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens 1952/72): 52.
198 Russell, E.S. (1943). Perceptual and sensory signs in instinctive behaviour. Proc. Linn. Soc. London 154, 195-216.
199 Wundt, W. (1873/80). Grundzüge der physiologischen Psychologie, Bd. 1: 354; vgl. 355; Fechner, G.T. (1882). Revision der Hauptpuncte der Psychophysik: 265.
200 Schleidt, W. (1962). Die historische Entwicklung der Begriffe »Angeborenes auslösendes Schema« und »Angeborener Auslösemechanismus« in der Ethologie. Z. Tierpsychol. 19, 697-722: 702.
201 Nugent, T. (1781). The New Pocket Dictionary of the

French and English Languages, vol. 1: 185.
202 Schwan, C.F. (Hg.) (1791). Nouveau dictionnaire de la langue françoise et allemande, Bd. 3: 522.
203 Anonymus (1803). [Rez. Denon, V. et al. (1802). Voyage dans la basse et la haute Egypte]. Allg. Lit.-Zeitung 321-328: 327.
204 Goethe, J.W. von (1822). Campagne in Frankreich (HA, Bd. 10, 188-363): 238 (22. Sept. 1792).
205 Tourtual, C.T. (1827). Die Sinne des Menschen in den wechselseitigen Beziehungen ihres physischen und organischen Lebens: 243.
206 Viguier, C. (1882). Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme. Rev. Philos. 14, 1-36; Anonymus (1883). The modified instincts of a blind cat. Amer. Nat. 17, 220-222: 222.
207 Tinbergen, N. (1938). On the orientation of the digger wasp *Philanthus triangulum* Fabr., III. Selective learning of landmarks. In: ders. (1972). The Animal in its World, vol. I, 146-196; Frisch, K. von (1949). Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. Experientia 5, 142-148; vgl. Fraenkel, G.S. & Gunn, D.L. (1940). The Orientation of Animals; Dyer, F.C. (1994). Spatial cognition and navigation in insects. In: Real, L.A. (ed.). Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology, 66-98.

Literatur

Schleidt, W. (1962). Die historische Entwicklung der Begriffe »Angeborenes auslösendes Schema« und »Angeborener Auslösemechanismus« in der Ethologie. Z. Tierpsychol. 19, 697-722.
Möller, H.-J. (1975). Die Begriffe „Reizbarkeit" und „Reiz": Konstanz und Wandel ihres Bedeutungsgehalts sowie die Probleme ihrer exakten Definition.
Danziger, K. (1983). Origins of the schema of stimulated motion. Hist. Sci. 21, 183-210.
Borsche, T. (1991). Der Reiz – Schwierigkeiten einer neuzeitlichen Bestimmung der lebendigen Natur. Allg. Z. Philos. 16, 1-26.

Wechselseitigkeit

Das Wort ›Wechselseitigkeit‹ wird seit dem 18. Jahrhundert verwendet. Es erscheint zuerst als Übersetzung des älteren, bereits im 17. Jahrhundert im biologischen Kontext verwendeten Ausdrucks ›Reziprozität‹.

Reziprozität und Wechselseitigkeit

Das lateinische Wort ›reciprocus‹ »auf dem selben Wege zurückkehrend, wechselseitig« bezeichnet anfangs eine Hin- und Herbewegung eines Körpers, z.B. des Wassers in den Gezeiten. Später wird es auf soziale Verhältnisse übertragen und meint hier eine Gegenseitigkeit, Austausch oder Handel. Seit Ende des 17. Jahrhunderts erscheint es auch im biologischen Zusammenhang. So verwendet G.W. Wedel 1680 das Substantiv ***Reziprozität*** für das Verhältnis von Lebensgeistern (»spiritus«) und Körperteilen (»reciprocatio & quidam quasi circulus«[1]) sowie von Herz und Arterien (»perpetua est reciprocatio & communio cordis cum arteriis«).[2] Im Hinblick auf das Fließen von Blut oder Lebensgeistern bezieht sich die Rede von Reziprozität auch noch auf die alte Bedeutung einer »Umkehrung« im Sinne eines wiederholten Durchfließens der Blut- bzw. Nervenbahnen.[3] Der Ausdruck wird aber auch eindeutig auf abstrakte wechselseitige Beziehungen bezogen, etwa auf das Verhältnis von Körper und Seele (Norris 1698: »The Union between Soul and Body […] is only a Mutual Reciprocation of Action and Passion between Soul and Body«[4]). Bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts schwingt aber vielfach noch die Bedeutung einer Hin- und Herbewegung eines fließenden Substrats mit (Shaw 1734: »all Vegetables and Animal Substances, &t. naturally change and become Compost, and at length Mould; whence there is a continual Reciprocation between the Animal and Vegetable Kingdoms: which thus continually pass into one another, by the Mediation of the Atmosphere, Heat, and other natural Agents«[5]; Berkeley 1744:»though the leaves are supposed to perform principally the office of lungs, breathing our excrementitious vapours and drawing in alimentary; yet it seems probable, that the reciprocal actions of repulsion and attraction, are performed all over the surface of vegetables, as well as animals.

Die Wechselseitigkeit ist das Verhältnis der Bezogenheit von Teilen eines Systems aufeinander; sie kann in einer gegenseitigen Beeinflussung (Interaktion) oder einer gegenseitigen Abhängigkeit (Interdependenz) (durch wechselseitige Herstellung oder Erhaltung) bestehen.

Sympathie (Hippokrates um 400 v. Chr.) *738*
Reziprozität (Wedel 1680) *738*
Wechselseitigkeit (Schütz 1770) *738*
Wechselwirkung (Snell 1792) *746*
Wechselbestimmung (Schelling 1799) *754*
Wechselbedingung (Fichte 1801-02) *750*
Wechselbildung (Burdach 1806) *753*
Interdependenz (Burnett 1830) *752*
Wechselbedingtheit (Fechner 1848) *751*
Wechselabhängigkeit (Fechner 1851) *752*
Interdetermination (Davidson 1867) *754*
Wechselerhaltung (Natorp 1902) *754*

In which reciprocation, Hippocrates supposeth the manner of nature's acting, for the nourishment and health of animal bodies, chiefly to consist«[6]; franz. Übers. 1745: »réciprocité, selon Hippocrate«[7]).

Als Übersetzung des Wortes ›reciprocité‹ bei C. de Bonnet[8] gebraucht C.G. Schütz 1770 den Ausdruck ›Wechselseitigkeit‹ (»einer gewissen Wechselseitigkeit der Wirkung unter den Fibern«[9]). Im 18. Jahrhundert erscheint dieses Substantiv noch bei einigen wenigen anderen Autoren (1790 bei E. Platner: »Die Sympathie ist nicht unter allen Theilen vollkommen wechselseitig […]; d.h. ein Theil, der den andern zur Mitleidenheit zieht, leidet ein andermal, wenn jener gereizt wird, nicht eben so leicht und nicht eben so stark mit. Z.B. Reize der Magen- oder Darmnerven bringen leichter und öfter Veränderungen in den Augen hervor, als Reize der Augen Veränderungen in dem Magen oder in den Gedärmen. […] Die vollkommenste Wechselseitigkeit der Sympathie ist unter den größern Eingeweiden, und dann unter den willkührlichen Muskeln; vornehmlich denen, welche mittelbare, oder unmittelbare Nervenverbindungen haben, wie z. B. die Muskeln des Angesichts«).[10] Nach I. Kants einflussreicher Beschreibung des Verhältnisses der Teile in einem Organismus als einer wechselseitigen Abhängigkeit (s.u.) erscheint der Ausdruck zu Beginn des 19. Jahrhunderts häufiger. So findet er sich 1810-11 bei G.W.F. Hegel.[11]

Antike: Sympathie

In den medizinischen Texten des hippokratischen Korpus wird eine Wechselseitigkeit von den Teilen eines Körpers beschrieben, insofern das Leiden eines Teils sich auf alle anderen auswirkt. Es liegt also eine wechselseitige Beeinflussung der Körperteile vor: Die Krankheit eines Teils bleibt nicht ohne Einfluss auf die anderen. Beschrieben wird dies als eine umfassende Relation der ***Sympathie*** oder des *Mitleidens* (»συμπάθεια«) zwischen den Teilen.[12] In der Medizin ist nach Hippokrates alles zusammen das Eine und das Eine enthält alles (»καὶ ὅτι ἅπαν ἐστὶν ἐν

αὐτῇ ἓν, καὶ ὅτι ἓν πάντα«).[13] Oder, anders gesagt, nichts in einem Körper sei Anfang, sondern alles zugleich Anfang und Ziel (»πάντα ὁμοίως ἀρχὴ καὶ παντα τελευτή«) (↑Kreislauf).[14] Ein physiologisches Wechselverhältnis der Organe wird an verschiedenen Stellen des hippokratischen Textkorpus erwähnt. Eingebunden ist es besonders in die Auffassung von Krankheiten als Disharmonien der Körpersäfte: Die Störung des Säftegleichgewichts eines Organs zieht die Erkrankung eines anderen Organs nach sich. In der pseudo-hippokratischen Schrift ›De alimento‹ heißt es: »Zusammenfließen eines, Zusammenatmen eines, alles in Sympathie [πάντα συμπαθέα]; alles gemäß Ganzgliedrigkeit [οὐλομελίην πάντα]«.[15] Durch Zusammenfließen, Zusammenatmen, Zusammenleiden werden hier die Lebensfunktionen also auf die Gemeinsamkeit der Organe zurückgeführt. Alles steht in »gegenseitigem Wirkungszusammenhang«, so dass alle Teile zu Gliedern werden, die nur im Ganzen Bestand haben und nur im Ganzen ihre Funktion ausüben können.[16]

Der antike Sympathiebegriff ist allerdings weit davon entfernt, ein spezifisch biologisches Prinzip zu bezeichnen. Er stellt vielmehr ein umfassendes Korrespondenzprinzip dar, das nicht nur der Einheit einzelner Körper zugrundeliegt, sondern auch die Entsprechung von Himmel und Erde, von Mikro- und Makrokosmos auf den Begriff bringen soll. Besonders im Rahmen der Philosophie der mittleren Stoa, bei Poseidonios am Beginn des ersten vorchristlichen Jahrhunderts, wird die Sympathie zur »weltdurchdringenden Allkraft, zur Erklärung der Welträtsel, die auf einen verborgenen Zusammenhang aller Dinge wiesen« (Reinhardt 1953).[17]

Frühe Darstellungen der Wechselseitigkeit der Beziehungen zwischen den Teilen eines organisierten Körpers finden sich am ausdrücklichsten nicht in Bezug auf Organismen formuliert, sondern in Bezug auf soziale Einheiten (↑Organismus). Die Ursprünge der Vorstellung der Gesellschaft als lebenden Organismus lassen sich bis in das vorsokratische Griechenland zurückverfolgen (und auch die ersten schriftlichen Quellen anderer Kulturkreise enthalten entsprechende Passagen[18]). Am bekanntesten ist die Fabel des Menenius Agrippa, die von der Niederschlagung eines Plebejeraufstandes in Rom berichtet. Die Fabel kann in das ausgehende 5. Jahrhundert datiert werden[19], besonders einflussreich wird sie aber in der Überlieferung durch Livius[20]. Nach Livius soll Menenius Agrippa die auf den Heiligen Berg ausgewanderten Plebejer dadurch zur Rückkehr in die Stadt veranlasst haben, dass er ihre Stellung im Staatswesen mit denen der Hände im menschlichen Körper

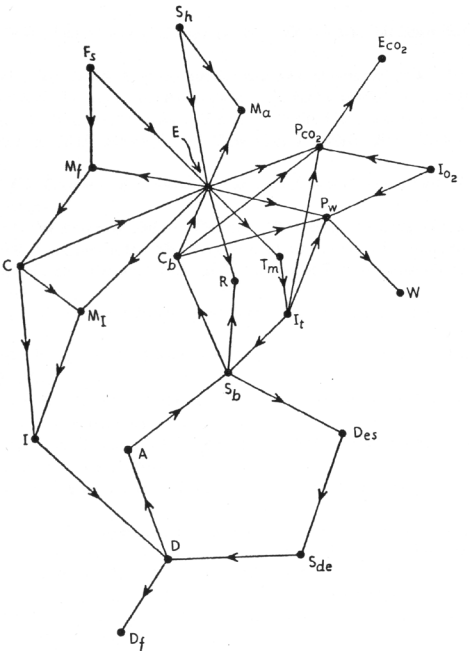


Abb. 570. Grafisches Modell für die wechselseitige Abhängigkeit biologischer Prozesse am Beispiel der Ernährung eines Einzellers: Fs (links oben): Stimulierung bei Wahrnehmung der Nahrung, Mf: Körperbewegungen, C: Kontakt mit dem Nahrungsobjekt, I: Ingestion (Nahrungsaufnahme), D: Digestion (Verdauung), Df: Defäkation, A: Absorption der Nahrung, Sb: Synthese von Baustoffen, It: innerer Transport von Stoffen, Pw: Produktion von Abfallstoffen, W: Abgabe der Abfallstoffe, Cb: Produktion von Energie, E: Freisetzung von Energie, Sh: Stimulierung durch bedrohliche Reize. Es lassen sich mehrere geschlossene Kreisläufe, d.h. Wechselwirkungen zwischen den Prozessen identifizieren, z.B. CIDASbCbEMfC. Ein anderer Kreislauf beschreibt allein den Stoffwechsel: Verdauung (D), Absorption (A), Stoffsynthese (Sb), Synthese der Verdauungsenzyme (Des), Sekretion dieser Enzyme (Sde) und Verdauung (D) (aus Rashevsky, N. (1954). Topology and life: in search of general mathematical principles in biology and sociology. Bull. Math. Biophys. 16, 317-348: 326).

verglich: Sie würden nicht nur Arbeit verrichten und von den anderen Teilen des Staates nicht profitieren, sondern ihre eigene Erhaltung hänge von der über die anderen Organe vermittelten Rückwirkung ihrer Arbeit auf sie selbst ab. Der Senat werde im gleichen Maße nicht nur von den Plebejern versorgt, sondern sorge sich umgekehrt auch für das Wohl der Plebejer, wie der Magen im Körper nicht nur von der Arbeit der Hände ernährt werde, sondern zu ihrer Versorgung mit Nährstoffen beitrage: »Da sei dann klar geworden, daß auch der Bauch eifrig seinen Dienst tue und daß er nicht mehr ernährt werde als daß er

ernähre, indem er das Blut, von dem wir leben und stark sind, gleichmäßig auf die Adern verteilt, in alle Teile des Körpers zurückströmen lasse, nachdem es durch die Verdauung der Nahrung seine Kraft erhalten habe«.[21] Hier liegt die Beschreibung des organischen Körpers als Einheit der Wechselwirkung schon vollständig vor. Die Gliedmaßen und die inneren Organe verhalten sich zueinander wechselseitig wie Mittel und Zweck, das eine dient dem anderen.

Weniger ausführlich, aber der Botschaft nach ähnlich, beschreiben auch Platon[22] und Aristoteles[23] das Staatswesen als lebendigen Körper. Der Vergleich wird zu einem beliebten Topos antiker Literatur und findet sich u.a. bei Cicero, Seneca und Marc Aurel.[24] Meist steht dabei der Modellcharakter des natürlichen Organismus für den staatlichen im Mittelpunkt. Das Verhältnis der gegenseitigen Unterstützung (die Synergie) der Organe in einem Organismus wird als Vorbild für das menschliche Miteinander empfohlen: »Sind wir doch zum Zusammenwirken geboren, wie die Füße, die Hände, die Augenbrauen, die Reihen der obern und untern Zähne« (Marc Aurel)[25].

Platon vergleicht neben dem Staat auch eine gelungene Rede mit einem Lebewesen, insofern jene wie dieses »eine Mitte hat und Enden, die gegen einander [ἀλλήλοις] und gegen das Ganze [ὅλῳ] in einem schicklichen Verhältnis [πρέποντα] gearbeitet sind«.[26]

Eine eigene Terminologie bildet sich in der Antike für das logische Verhältnis der wechselseitigen Bedingung heraus. Eine solche Relation der Wechselseitigkeit wird im Verhältnis der Tugenden zueinander angenommen. Platon schreibt den einzelnen Tugenden eine jeweilige Funktion zu und stellt sie in ein Verhältnis zueinander wie die einzelnen Teile des Gesichts (Augen, Ohren, Nase, Mund).[27] Bei Platon können die Tugenden noch unabhängig voneinander vorliegen (z.B. Tapferkeit ohne Gerechtigkeit oder Gerechtigkeit ohne Weisheit), später wird hier aber ein wechselseitiges Implikationsverhältnis gesehen. Für dieses führt Chrysipp die Bezeichnung *Wechselfolge* (»ἀντακολουθία«) ein, die später allgemein übernommen wird.[28]

Aristoteles

In der aristotelischen ›Physik‹ und ›Metaphysik‹ findet sich ein expliziter Ausdruck für eine *wechselseitige Ursache* (»ἀλλήλων αἴτια«): »Es kommt auch wechselseitige Verursachung bei einigen Dingen vor, z.B. körperliche Anstrengung als Ursache guter Verfassung und (umgekehrt) diese als Ursache der Anstrengung«.[29] Eine Asymmetrie liegt nach Aristoteles aber darin, dass das eine als Ziel (die gute Verfassung), das andere aber als Ausgangspunkt und Mittel (die Anstrengung) vorliege. Auf das Verhältnis der Organe eines Lebewesens zueinander bezieht Aristoteles diesen Ausdruck nicht.

Ein Lebewesen beschreibt Aristoteles zwar als einen gegliederten organischen Körper und bestimmt die Körperteile funktional durch ihre Leistung im Rahmen des Ganzen (↑Organismus) – eine eigentliche Lehre der Wechselseitigkeit zwischen den Organen findet sich bei ihm aber nicht. Paradigma eines Organs bleibt für Aristoteles die menschliche Hand im Sinne eines Werkzeugs; die inneren Organe eines Tier- und Menschenkörpers bezeichnet er kaum als ↑›Organ‹. Daher ist es auch nicht das Verhältnis der Organe untereinander, sondern allein das Verhältnis zwischen Körper und Seele, das er als ›Sympathie‹ bezeichnet.[30] Das Körper-Seele-Verhältnis nennt Aristoteles ausdrücklich ›wechselseitig‹ (»ἀλλήλοις«) und versteht es als Ursache aller Empfindungen.[31] Auf die Wechselwirkung der Organe bezieht Aristoteles jedoch nicht den Ausdruck *Synergie*, den er in anderem Kontext durchaus zur Bezeichnung von Kooperationsphänomenen verwendet[32]. Die für Aristoteles nur marginale Stellung des Sympathiebegriffs in seiner Physiologie wird auch daran deutlich, dass er in einer Diskussion des Begriffs an erster Stelle das Phänomen des ansteckenden Gähnens diskutiert[33], also alles andere als eine physiologisch zentrale Erscheinung. Insofern Aristoteles in physiologisch zentraler Bedeutung die Sympathie allein im Verhältnis von Körper und Seele, nicht dagegen in der Beschreibung des Verhältnisses der Organe untereinander diskutiert, ist auch die organische Teleologie bei Aristoteles nicht relational bestimmt, sondern bezeichnet vielmehr ein intrinsisches Potenzial: Die ↑Zweckmäßigkeit oder Zielgerichtetheit eines Prozesses liegt nicht in der Relation dieses Prozesses zu anderen, mit denen er ein organisiertes Ganzes bildet, sondern sie liegt in diesem Prozess selbst, insofern das Ziel in ihm vorhanden ist, so wie das Erwachsenenstadium in einem sich entwickelnden Organismus vorhanden ist, als Entelechie. Aristoteles wird allerdings nicht selten so interpretiert, dass sein Sympathiebegriff »gesetzmäßige Wirkungszusammenhänge in einem organischen Ganzen« bezeichne; es gehe um »die Art, wie die Teile des Organischen sich gegenseitig beeinflussen und aufeinander reagieren« (Burkert 1955).[34] Ausdrücklich findet sich dazu bei Aristoteles aber kaum etwas.

Es sind nur Andeutungen der wechselseitigen Bezogenheit der Teile in einem Organismus, die sich an verschiedenen Stellen der aristotelischen Schriften finden. So bezeichnet Aristoteles ein lebendes Wesen

als einen *Mikrokosmos*.[35] Die Bestimmung eines Lebewesens als Mikrokosmos, als kleine Ordnung, kann als Vorläufer eines holistischen Organismusbegriffs gelten, insofern die Ordnung eines dynamischen Systems gerade in der wechselseitigen Bezogenheit der Elemente besteht. Bei Aristoteles steht die Beschreibung eines Lebewesens als Mikrokosmos allerdings im Zusammenhang einer Analyse der Möglichkeit seiner Selbstbewegung und weniger seiner Einheit aus wechselseitig aufeinander bezogenen Teilen. Als Hinweis auf die dezentrale Organisationsstruktur eines Lebewesens kann es außerdem gewertet werden, dass Aristoteles ein Lebewesen mit der Einrichtung einer »recht gut regierten Stadt« vergleicht, in der es keinen »Alleinherrscher« gebe, jeder Bürger also nicht durch eine zentrale Steuerung zu seinen Aktivitäten veranlasst werde (↑Organismus: Tab. 216).[36]

Andererseits grenzt Aristoteles seine Auffassung von der Einheit des Lebewesens von einer älteren *Harmonietheorie* in ›De anima‹ ausdrücklich ab.[37] Dieser Theorie zufolge besteht die Seele selbst in der Harmonie der Elemente des lebendigen Körpers. Aristoteles' zentrales Argument gegen die Harmonietheorie liegt in seinem Verständnis der Seele als eines Prinzips zur Initiierung von Bewegungen begründet – von einer Harmonie, also der bloßen geordneten Mischung und Zusammensetzung der Elemente könne aber keine Bewegung ausgelöst werden.[38] Nicht die Konfiguration, Harmonie oder Wechselwirkung der Teile, sondern erst die Seele als ein eigenes »Lebens-, Einheits- und Bewegungsprinzip« (Perler 1996) macht die Lebewesen also zu dem, was sie sind.

Galen

Im Gegensatz zu Aristoteles nennt der römische Arzt Galen im zweiten nachchristlichen Jahrhundert bevorzugt innere Teile des Körpers ›Organe‹, so z.B. Leber, Milz, Nieren, Magen, Harnblase – und auch die nicht in klar abgegrenzten Einheiten lokalisierten Teile wie Muskeln, Venen, Arterien und Nerven. Galen entwickelt insgesamt eine umfassende teleologische Perspektive auf die Teile des menschlichen Körpers, von denen er eine viel differenziertere Kenntnis hat als Aristoteles. Mit der genaueren Kenntnis von der Differenziertheit der inneren Organe kommt ihr Zusammenwirken, ihre wechselseitige Beziehung in den Blick. So spielt auch der Begriff der Sympathie zur Beschreibung des Verhältnisses der Organe zueinander in der Physiologie Galens eine wichtige Rolle.[39] Galen gilt überhaupt als derjenige, der ›Sympathie‹ zu einem physiologischen Begriff macht.[40] Er stellt sich die Wechselseitigkeit der Organe über die Nerven oder über die Blutbahn vermittelt vor. In einer Interpretation der pseudohippokratischen Stelle aus ›De alimento‹ formuliert er: »Die Teile des Körpers stehen zueinander in Sympathie, d.h. sie stehen übereinstimmend alle im Dienst eines Ergon«.[41]

Auch bei diesen Ausführungen steht offensichtlich noch ein hierarchisches Modell im Hintergrund: Die Organe wirken auf ein über ihnen als Zweck stehendes *ergon*, demgegenüber sie Mittel sind. Aber stärker als Aristoteles betont Galen doch das Zusammenwirken der Organe; die Lebensfunktionen ergeben sich aus dem Zusammenwirken der Teile, nicht aus dem zentralistischen Prinzip der Seele (die Galen außerdem selbst auch als ein Säftegemisch versteht[42]; ↑Intelligenz). Das galenische Lebewesenmodell bewegt sich damit weiter auf dem Weg zum neuzeitlichen Organismusbegriff mit seiner Betonung der durchgängigen Wechselseitigkeit der Teile.

Galens Auffassung von Lebewesen als organischen Körpern steht auch unter dem Einfluss stoischer Vorstellungen des Kosmos als Einheit. In den stoischen naturphilosophischen Entwürfen der ersten Jahrhunderte nach der Zeitenwende erscheint auch das Konzept der Wechselseitigkeit; es wird aber nicht als ein spezifisch organisches Prinzip verstanden. Vielmehr gilt der Kosmos insgesamt als eine Einheit der Wechselseitigkeit von Teilen, durchströmt von einem Pneuma (Sextus Empiricus 2. Jh.: »συμπάσχει τὰ μέρη ἀλλήλοις«).[43]

Frühe Neuzeit

In Auseinandersetzung mit Aristoteles und nun auch in der Formulierung schon auf spätere Autoren (wie Kant) vorausweisend, beschreibt Marsilius von Padua 1324 den lebenden Körper als »zusammengesetzt aus bestimmten Teilen, die einander in einem festen Verhältnis zugeordnet sind und ihre Funktionen [opera] in wechselseitigem Austausch und in Beziehung auf das Ganze [mutuo communicantibus et ad totum] ausüben«.[44] Marsilius bezieht dies sowohl auf den lebenden Körper als auch auf die Gesellschaft. Dass auch die Gesellschaft als ein organisiertes Ganzes zu sehen ist, ist für Marsilius von besonderer Bedeutung, weil so dem hierarchischen Gesellschaftsmodell der Kirche entgegengewirkt wird. Marsilius fordert auch von der Kirche, sich als ein Glied in die Organisation des Staates einzufügen und verwehrt ihr den Status einer Zentralinstanz, auf die die Gesellschaft insgesamt auszurichten sei.

Verbreitet ist es bis zum 16. Jahrhundert, das harmonische Miteinander der Teile in einem Körper lediglich als ein Modell für den Kosmos oder die menschliche Gesellschaft zu interpretieren; selten

bilden die Körper über diese Modellfunktion hinausgehend aus eigenem Recht Gegenstände der Untersuchung. So heißt es 1469 bei M. Ficino: »Die Teile dieser Welt hängen, wie die Gliedmaßen eines Lebewesens, alle von einem Urheber ab und stehen durch die Gemeinschaft ihrer Natur in Zusammenhang. Wie also in uns das Gehirn, die Lunge, das Herz, die Leber und die übrigen Körperteile voneinander etwas empfangen, sich gegenseitig fördern und untereinander in Mitleidenschaft stehen [»a se invicem trahunt aliquid seque mutuo iuvant et uno illorum aliquo patiente compatiuntur«], so hängen die Teile dieses großen Lebewesens, d.h. alle Weltkörper in ihrer Gesamtheit, untereinander zusammen und teilen einander ihr Wesen mit«.[45]

Eine sowohl auf das Anorganische als auch auf das Organische bezogene Sympathie-Lehre entwickelt Paracelsus im 16. Jahrhundert. Danach stellt ein Vorgang im lebenden Körper kein isoliertes Geschehen dar, sondern ist mit allen anderen verknüpft. Statt einer einseitigen kausalen Abhängigkeit, der zufolge das eine das andere nach sich zieht, sieht Paracelsus den Körper als einen kleinen Kosmos, der in wechselseitig voneinander abhängenden und über Korrelationen oder Sympathien zu beschreibenden Vorgängen besteht.[46]

Weite Verbreitung erlangt das Konzept der Wechselseitigkeit seit Mitte des 17. Jahrhunderts, weil es sich (im Gegensatz zum Begriff der Seele) gut in das mechanistische Modell eines Organismus integrieren ließ und eine zu Maschinen analoge Beschreibung von Lebewesen ermöglichte. Ebenso wie die Teile einer Maschine für ihr Funktionieren wechselseitig aufeinander angewiesen sind, sollen auch die Funktionen eines Organismus aus der Interaktion der Teile erklärt werden. Bereits R. Descartes, der entscheidende mechanistische Philosoph des 17. Jahrhunderts, argumentiert in dieser Weise: Er nimmt insofern eine Wechselseitigkeit zwischen den Teilen eines Organismus an (»la disposition de ses organes, qui se raportent […] tous l'un à l'autre«), als sie gegenseitig voneinander abhängen und die Entfernung eines Teils alle anderen in Mitleidenschaft ziehen würde (vgl. Tab. 304).[47] Die Wechselseitigkeit zwischen den Teilen begründet also den Organismus als ↑Ganzheit.

Der Vergleich zu Maschinen steht auch bei K. Diby im Vordergrund, wenn er 1644 ein Lebewesen als eine Einheit des Zusammenwirkens ihrer Teile beschreibt. Die Wechselseitigkeit der Teile stellt Digby als wechselseitige Abhängigkeit dar; er spricht von einer strengen *Korrespondenz* (»correspondence«) der Teile (»the one [part] not being able to subsist without the other, from whom he deriveth what is needefull for him; and again being so usefull unto that other and having its action and motion so fitting and necessary for it, as without it that other can not be«).[48] Bei der Maschine, die nach Digby der Arbeitsweise eines Tierkörpers entspricht, würde das Ergebnis des Ganzen durch die geordnete Zusammenarbeit der Teile entstehen (»every one [part], requireth to be directed and putt on in its motion by an other; and they must all of them (though of very different natures and kinds of motion) conspire together to effect any thing that may be, for the use and service of the whole«).[49]

Als ein Argument für die planende Voraussicht Gottes erscheint der Gedanke der wechselseitigen Unterstützung (»mutual Assistance«) der Teile in dem Körper eines Lebewesens 1691 bei J. Ray.[50] In ihrem wechselseitigen Verhältnis zueinander wirken die Teile nach Ray im Sinne der Erhaltung des Ganzen.

Die Kategorie der Wechselseitigkeit wird im 17. Jahrhundert aber nicht nur auf die innere Ordnung von Lebewesen bezogen; sie dient einigen Autoren darüber hinaus der Bestimmung des Verhältnisses von allen Teilen der Welt zueinander. So heißt es 1665 bei B. de Spinoza, alle Körper müssten so konzipiert werden, dass sie von anderen umgeben seien und durch einander wechselseitig zum Existieren bestimmt werden (»ab invicem determinantur ad existendum«[51]).

18. Jh.: Definiens des Organismusbegriffs

In eine definitorische Stellung für organische Wesen rückt das Prinzip der Wechselseitigkeit mit den Begriffsbestimmungen für Lebewesen durch H. Boerhaave, den einflussreichsten Physiologen der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts. In seinem grundlegenden Lehrbuch zur Physiologie, den ›Institutiones medicae‹ von 1708, stellt Boerhaave fest, dass alle Teile eines lebendigen Körpers auf eine solche Weise miteinander zusammenhängen, dass zwischen ihnen eine Wechselseitigkeit von Ursache und Wirkung besteht, so als ob sie in einem Kreislauf gingen (1708: »Illa autem ipsa dum tractantur ita cohærent, ut, circulo quasi, mutuas causæ vices & effectuum gerant«[52]; 4. Aufl. 1727: »Verum omnia illa ita cohaerent inter se, […] ut, quasi in orbem eundo, mutuas causae & effectuum vices agant«[53]). Für Boerhaave bestehen Pflanzen und Tiere übereinstimmend aus einem organischen Körper (»corpus Organicum«), den er als 1727 als gegliederte Einheit beschreibt, deren Teile Prozesse vollführen, die wechselseitig voneinander abhängen (»harum partium actiones ab invicem dependent«; vgl. Tab. 304).[54]

»[Es besteht eine Analogie von Lebewesen und gelungener Rede, insofern diese wie jenes] eine Mitte hat und Enden, die gegen einander [»ἀλλήλοις«] und gegen das Ganze [»ὅλῳ«] in einem schicklichen Verhältnis [»πρέποντα«] gearbeitet sind« (Platon, Phaidros 264c).

»[Ein lebender Körper ist] zusammengesetzt aus bestimmten Teilen, die einander in einem festen Verhältnis zugeordnet sind und ihre Funktionen [opera] in wechselseitigem Austausch und in Beziehung auf das Ganze [mutuo communicantibus et ad totum] ausüben« (Marsilius von Padua 1324, 29; I, 1, §3).

»Die Teile dieser Welt hängen, wie die Gliedmaßen eines Lebewesens, alle von einem Urheber ab und stehen durch die Gemeinschaft ihrer Natur in Zusammenhang. Wie also in uns das Gehirn, die Lunge, das Herz, die Leber und die übrigen Körperteile voneinander etwas empfangen [a se invicem trahunt aliquid], sich gegenseitig fördern [seque mutuo iuvant] und untereinander in Mitleidenschaft stehen, so hängen die Teile dieses großen Lebewesens, d.h. alle Weltkörper in ihrer Gesamtheit, untereinander zusammen und teilen einander ihr Wesen mit« (Ficino 1469, 242-244).

»[Le corps] est un, & en quelques façon indivisible, à raison de la disposition de ses organes, qui se raportent tellement tous l'un à l'autre, que lors que quelcun d'eux est osté, cela rend tout le corps defectueux« (Descartes 1649, 351).

»Un corps organisé contient une infinité de parties qui dépendent mutuellement les unes des autres part rapport à des fins particulieres, & qui doivent être toutes actuellement formées pour pouvoir jouer toutes ensemble« (Malebranche 1674-75, II, 57 (II, 6, 4).

»[U]nder one Skin there should be such infinite variety of Parts, variously mingled, […] that they do all Friendly conspire, all help and assist mutually one the other, all concur in one general End and Design, the good and preservation of the whole« (Ray 1691, 216).

»Erat corpus Organicum ex diversis planè partibus compositum [...] & sic harum partium actiones ab invicem dependent« (Boerhaave 1727, 3).

»[À] s'embrasser mutuellement et dans l'ordre et les proportions requises, elles composeront un tout […] les organes du corps sont liés les uns avec les autres; ils ont chacun leur district et leur action« (Bordeu 1751, I, 187).

»Les corps animés étant une espece de cercle dont chaque partie peut être regardée comme le commencement, ou être prise pour la fin, ces parties se répondent, & elles tiennent toutes les unes aux autres« (Tarin 1754, 1046).

»Tout est moyen et fins dans mon corps« (Voltaire 1766, 52).

»[L]es fonctions [vitales] liées et enchainées reciproquement, demandent chacune pour leur marche naturelle le concours de toutes les autres. […] il n'est dans le corps vivant, aucun effort particulier qui ne soit dù à l'influence de toutes les parties mobiles et sensibles« (Bordeu 1775, 805f.).

»Zu einem Körper [...], der an sich und seiner innern Möglichkeit nach als Naturzweck beurtheilt werden soll, wird erfordert, daß die Theile desselben einander insgesammt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen« (Kant 1790/93, 373).

»Un être vivant est un corps naturel, organisé, composé de diverses sortes de parties qui agissent et réagissent les unes sur les autres, sont tenues plus ou moins en mouvement, soit par les suites même de leur action réciproque, soit par unel cause extérieur« (Lamarck 1797, 249f.).

»Toutes ses [d.i. des Organismus] parties ont une action réciproque les uns sur les autres, et concourent à un but commun, qui es l'entretien de la vie« (Cuvier 1798, 5).

»Organismus ist ein bestehender Kreis von Wechselwirkungen« (Wagner 1803, 472).

»Den Inbegriff einer gewissen Anzahl zusammengesetzter, mit einander verknüpfter, gegenseitig auf einander wirkender, und durch ihr gemeinsames Wirken einander thätig und wirksam erhaltender Apparate, welche gerade durch ihre gegenseitige harmonische Zusammenwirkung einem allgemeinen großen Zweck, nämlich der Erhaltung des Ganzen, entgegenstreben, bezeichnet die Naturkunde durch die Benennung *Organismus*« (Lucae 1816, 1).

»Jeder Organismus ist ein Kreis, in welchem die einzelnen Glieder sich wechselseitig bedingen, voraussetzen und erläutern« (Schiff 1858, 4).

»Les divers éléments vivants jouent […] le rôle d'excitants les uns par rapport aux autres, et les manifestations fonctionnelles de l'organisme ne sont que l'expression de leurs relations harmoniques et réciproques« (Bernard 1865, 135).

»Der Organismus bedeutet ein System, in welchem die Elemente und Vorgänge in einer bestimmten Weise geordnet sind, und in welchem letzten Endes jeder Einzelteil, jedes Einzelgeschehnis von allen anderen Teilen, allen anderen Geschehnissen abhängt« (von Bertalanffy 1937, 12).

Tab. 304. Wechselseitigkeit als basales Prinzip zur Bestimmung der Einheit von Organismen.

Auch in der Auffassung von Organismen durch G.W. Leibniz spielt – zumindest nach der Interpretation einiger Autoren[55] – das Prinzip der Wechselseitigkeit eine gewisse Rolle. Leibniz konzipiert einen Organismus als ein komplexes Gefüge von Einheiten, die wiederum selbst organisiert sind. Im Unterschied

zu künstlichen Maschinen seien auch die kleinsten Teile des natürlichen Organismus wiederum gestaltete Maschinen.[56] Durch ihre geordnete Interaktion erklärt Leibniz die Funktionen und die Regulation des ganzen Organismus.

Unter ökologischem Vorzeichen versteht C. von Linné die Wechselseitigkeit biologischer Prozesse. In seiner ›Ökonomie der Natur‹ (1749) geht er von einer *wechselseitigen Verknüpfung* (»nexus inter se«) im Verhältnis des Zusammenlebens verschiedenartiger Organismen aus.[57] Die Verhältnisse seien so geordnet, dass alle Naturkörper sich wechselseitig hilfreich die Hand zur Erhaltung der Art reichen (»omnia Naturalia ad cujuscunque speciei conservationem auxiliatrices sibi invicem porrigerent manus«).[58] Später bedient sich Linné des Bildes des Kreislaufs, um das Verhältnis der Arten zueinander zu beschreiben (»circulo enim haec volvuntur omnia«).[59] Es ist denkbar, dass Linnés Bild von der wechselseitigen Beziehung zwischen den Organismen der Natur nicht unabhängig von seiner Praxis als Botaniker steht, die durch den Austausch und die Zirkulation von Pflanzenexemplaren zwischen verschiedenen Herbaren und Botanischen Gärten gekennzeichnet ist.[60]

C. de Bonnet spricht im Anschluss an solche Vorstellungen 1764 von einer wechselseitigen Gemeinschaft, die alle irdischen Wesen miteinander verbindet; es sei eines um des anderen willen da: »C'est ainsi que toutes les Pièces de la grande Machine de notre Monde, s'engrainant les unes dans les autres, opérent par leurs jeux divers, ces effets merveilleux qui entretiennent la vie & le mouvement dans toutes les parties du système organique«.[61] Neben dieser Wechselseitigkeit auf globaler Ebene besteht nach Bonnet auch eine wechselseitige Abhängigkeit der Organe in einem Körper; die Veränderung des einen Organs wirke unmittelbar auf die anderen ein. Das wechselseitige Verhalten der festen Körper stelle insgesamt die Grundlage des irdischen Lebens dar (»L'Action réciproque des solides & des fluides, est le fondement de la Vie terrestre«[62]).

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts wird immer wieder das Bild des ↑Kreislaufs herangezogen, um die wechselseitige Abhängigkeit der Teile in einem Organismus zu beschreiben. Der Anatom P. Tarin schreibt 1754, die Lebewesen seien eine Art von Kreislauf, in dem jeder Teil zugleich als Anfang und Ende der Verkettung von Prozessen gesehen werden könne (vgl. Tab. 304). Das Bild des Kreislaufs bezieht sich hier also nicht auf das kreisförmige Fließen eines Stoffes (im Sinne des Blutkreislaufs), sondern auf die wechselseitige Abhängigkeit der organischen Prozesse.

Seit Mitte des 18. Jahrhunderts wird von einigen Naturforschern und Philosophen auch herausgestrichen, dass das Verhältnis der Wechselseitigkeit der Teile der Konstitution von Organismen als ganzheitliche Einheiten zugrundeliegt. So ist D. Diderot 1769 der Auffassung, die Organe in einem Organismus würden durch ihre Wechselseitigkeit zu einer Einheit zusammengehalten (»une sympathie, une unité, une identité générale«).[63] Auch Voltaire erkennt die durchgehende Wechselseitigkeit in der Relation der Teile eines organischen Körpers und formuliert es 1766 als ein Prinzip, dass alles in einem Körper Mittel und Ziel ist (»Tout est moyen et fins dans mon corps«).[64]

Kant: Konstitutionsprinzip für Organismen

Einen grundlegenden methodologischen Status für die Biologie schreibt I. Kant dem Prinzip der Wechselseitigkeit 1790 in seiner ›Kritik der Urteilskraft‹ zu. Das wechselseitige Verhältnis, das zwischen den Organen eines Organismus besteht, wird bei Kant zur zentralen Bestimmung des Organismusbegriffs: Vom Organismus, nach Kant einem »Ding als Naturzweck«, sagt er, »daß die Theile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind«.[65] Kants Denken zur Konstitution von Lebewesen ist offenbar insbesondere durch Boerhaaves mechanistische Konzeption der Lebensprozesse geprägt. Denn die Lehren Boerhaaves waren durch zwei seiner Schüler, M.E. Boretius und J.C. Bohlius, in Königsberg zu Zeiten Kants sehr präsent: Anhand von Boerhaaves Lehrbuch der Physiologie unterrichten zuerst Boretius und später Bohlius zwischen 1724 und 1785 Medizin in Königsberg (»Physiologiam ad Boerhavium«).[66] Aus der Physiologie seiner Zeit kann Kant also das Prinzip der Wechselseitigkeit übernehmen. Er integriert es in seine Theorie der Erkenntnis organisierter Systeme, in der die teleologische Beurteilung der Teile eine zentrale Rolle spielt (↑Zweckmäßigkeit): Als Einheit und Ganzheit können organisierte Systeme, insbesondere Organismen, nach Kant nur begriffen werden, indem ihren Teilen Zwecke zugeschrieben und sie damit auf die anderen Teile und das Ganze des Systems bezogen werden. Das philosophische Prinzip der Zweckmäßigkeit und das physiologische Konzept der Wechselseitigkeit verbindet Kant auf diese Weise und begründet durch ihre Verbindung die Konstitution von Organismen als den methodisch grundlegenden Gegenständen der Biologie. Die Wechselseitigkeit ist damit als ein grundlegendes Prinzip der Biologie etabliert. Ein Organismus ist biologisch dadurch bestimmt, dass seine Teile wechselseitig aufeinander wirken, wechselsei-

tig voneinander abhängen und durch ihre Wirkung aufeinander wechselseitig bestimmt werden.

Kants Philosophie des Organischen übt einen nachhaltigen Einfluss auf die nachfolgende Naturphilosophie aus. Viele Autoren verdanken ihre Formulierungen mehr oder weniger den Darstellungen Kants, durch welche ›Wechselseitigkeit‹ als ein basales biologisches Prinzip etabliert wird (vgl. Tab. 304).[67] Kants Position wird dabei vielfach erläutert, kritisiert und transformiert. Einige Aspekte werden besonders hervorgehoben, andere treten in den Hintergrund. J.G. Fichte betont 1797, dass nicht nur das Ganze in einer Organisation aus der Relation der Teile zueinander emergiert, sondern auch die Teile durch ihr Verhältnis zueinander erst zu dem werden, was sie sind. Die ontologische Wechselseitigkeit der Teile, ihre »Wechselbedingung«, findet auf epistemischer Ebene ihren Ausdruck in Form einer wechselseitigen Bestimmung oder »Wechselbestimmung« (s.u.). Die Bestimmung eines organischen Teils kann nach Fichte nicht in ihm selbst liegen, weil in einem organisierten »Naturprodukte jeder Theil, was er ist, nur in dieser Verbindung seyn kann, und ausser dieser Verbindung dies schlechthin nicht wäre; ja, ausser aller organischen Verbindung schlechthin nichts wäre, indem ohne die Wechselwirkung organischer sich gegenseitig im Gleichgewicht erhaltender Kräfte überhaupt keine bestehende Gestalt« vorliegen würde.[68] Sowohl die Gestalt des Ganzen als auch die Gestalt der Teile hänge also von der Wechselwirkung der Teile untereinander ab: »In dem organischen Körper erhält jeder Theil immerfort das Ganze, und wird, indem er es erhält, dadurch selbst erhalten«.[69]

19. Jh.: Begriff der Physiologie und Ökologie

Der Begründer der physiologischen Gewebelehre, X. Bichat, bezeichnet die organische Wechselseitigkeit 1801 als einen »Consensus« und eine »Sympathie«, die zwischen allen Teilen des organischen Körpers bestehe. Es sei »in den lebenden Körpern alles so sehr miteinander verbunden und verkettet, dass kein Theil in seinen Verrichtungen gestöret werden kann, ohne dass es nicht die andern so gleich empfinden«.[70]

Für J.B. de Lamarck gehört 1809 die wechselseitige Abhängigkeit der Teile (»toutes les parties […] dépendantes les unes des autres«) neben Individualität, Heterogenität der Teile, Ernährung, Wachstum und Tod zu den Grundcharakteristika lebender Körper.[71] Die Wechselseitigkeit führt Lamarck auf eine gemeinsame Ursache (»une cause qui les anime et les fait agir«) zurück, die zur Folge habe, dass alle Teile ein gemeinsames Ziel (»une fin commune«) hätten. Die Einheit und Ganzheit eines organischen Körpers ist für Lamarck auch darin begründet, dass die Teile in wechselseitiger Bezogenheit in einer Art chemischem Labor des Körpers gebildet werden: »la totalité des corps vivants peut être considerée comme formant un laboratoire immense et toujours actif, dans lequel tous les composés qui existent ont originairement puisé leur source«.[72] Als organisierendes und stabilisierendes Prinzip nimmt Lamarck darüber hinaus eine Kraft an, von der die Harmonie der Bewegungen und Integrität der Körper (»intégrité de ces corps«) abhängt.

Auch auf den Sympathiebegriff wird in diesem Zusammenhang zurückgekommen. Ein lebendiger Körper bilde aufgrund der Sympathie der Organe eine holistische Einheit aus interdependenten Teilen (Barthez 1806: »la conservation de la vie est attachée aux sympathies des organes«[73]). Besonders in der Medizin

Wechselwirkung (Interaktion): wechselseitige Beeinflussung
Beeinflussung (nicht Abhängigkeit) der Aktivität eines Teils für die Aktivität eines anderen und umgekehrt
Beispiel: Relevanz des Schwanzes eines Fuchses für sein linkes Auge und umgekehrt

Wechselbedingung (Interdependenz): wechselseitige Abhängigkeit
Abhängigkeit der Aktivität eines Teils von der Aktivität eines anderen und umgekehrt
Beispiel: Erhaltung der Lunge durch die Nährstoffversorgung über das Herz, Erhaltung des Herzens durch die Sauerstoffversorgung über die Lunge

Wechselbildung (Interproduktion): wechselseitige Herstellung
Erzeugung eines Teils durch die Aktivität eines anderen und umgekehrt
Beispiel: Entwicklungsprozesse in einem Organismus

Wechselerhaltung (Interkonservation): wechselseitige Erhaltung
Erhaltung eines Teils durch die Aktivität eines anderen und umgekehrt
Beispiel: Erhaltung der Organe in einem Organismus

Wechselbestimmung (Interdetermination): wechselseitige Bestimmung
begriffliche Bestimmung eines Teils über seine Wirkung auf andere und umgekehrt
Beispiel: Bestimmung des Herzens als Organ, das den Antrieb des Blutkreislaufs bewirkt, Bestimmung des Blutkreislaufs als Aktivität, welche die Arbeit der Organe des Körpers, u.a. des Herzens, aufrechterhält

Tab. 305. Grade der wechselseitigen Bezogenheit von Prozessen oder Teilen eines Systems auf einander.

hält sich der Sympathiebegriff bis weit ins 19. Jahrhundert als ein zentrales Hintergrundmodell für die Erklärung von Krankheiten; er bildet »bis um 1850 das theoretische Passepartout der Medizin« (Schott 1992)[74]. Mit der zunehmenden Etablierung der mechanistischen Physiologie verschwindet das Konzept jedoch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts fast vollständig aus der medizinischen Terminologie (insbesondere unter dem Einfluss der Reflexlehre; Hyrtl 1880: »Wir wissen jetzt, dass die Sympathien oftmals nur Reflexerscheinungen sind«[75]).

Auf ökologische Verhältnisse überträgt G.R. Treviranus die kantischen Bestimmungen der Wechselseitigkeit in organisierten Wesen der Natur. Er beschreibt den Kreislauf der Stoffe in der Natur (die Stoffaufnahme der Tiere in ihrer Ernährung, ihren Zerfall zu anorganischen Stoffen und deren Wiederaufnahme durch die Pflanzen) und schließt daraus: »Jedes der drey Naturreiche ist folglich Mittel und zugleich Zweck, jedes ein Glied einer in sich zurückkehrenden Kette von Veränderungen«.[76]

Üblich wird es außerdem, nicht nur das Verhältnis von Organismen verschiedener Arten als ökologische Wechselseitigkeit zu analysieren, sondern auch die Relation eines einzelnen Organismus zu seiner Umwelt als Wechselwirkung zu beschreiben. So konstatiert G. Cuvier 1817 eine Wechselwirkung zwischen einem Organismus und der Gesamtheit der umgebenden Wesen[77] und É. Geoffroy St. Hilaire ist 1833 der Auffassung, es bestehe eine Wechselwirkung zwischen einem Organismus und seiner anorganischen Umwelt[78]. Weiter ausgebaut werden diese Ansätze als Vorbereitung einer soziologischen Perspektive seit Ende der 1830er Jahre durch A. Comte (↑Umwelt). Der biologisch grundlegende Aspekt der Wechselseitigkeit bezieht sich aber nicht auf die Organismus-Umwelt-Relation, sondern auf die Konstitution des Organismus: Erst durch die Wechselseitigkeit seiner Prozesse erfolgt die Abgrenzung des Organismus von seiner Umwelt und damit die Bildung seiner Einheit.

Wechselseitigkeit und Autonomie

Die Wechselseitigkeit der Prozesse eines Organismus liegt auch der Beschreibung von Organismen als »autonome« Systeme zugrunde (↑Regulation/Autonomie). Diese Autonomie basiert auf der operationalen Geschlossenheit eines Organismus, d.h. der Reziprozität seiner funktionalen Prozesse, die seinen Körper bilden und seine Existenz ausmachen.

Die historisch relativ späte Anerkennung der Wechselseitigkeit als einer basalen Kategorie zur Erkenntnis des Organischen wird aus verschiedener Perspektive zu erklären versucht. J. Piaget stellt 1926 in seinen Untersuchungen zur ontogenetischen Entwicklung des kindlichen Weltbildes fest, dass ein Kind anfangs nicht über Kategorien verfügt, die einem Gegenstand eine für sich bestehende Dynamik zuschreiben. Diese Kategorien werden erst spät in der kindlichen Entwicklung ausgebildet und spielen eine wichtige Rolle in der Überwindung der kindlichen Egozentrik.[79] Auf eine ähnliche Weise erklärt N. Hartmann 1950 das Zurücktreten der dem Lebensbegriff zugrunde liegenden Kategorie der Wechselwirkung gegenüber den anderen naturerschließenden Kategorien daraus, dass in ihr ein Gegenstand in seinem eigenen abgeschlossenen und ganzen Sein gesetzt ist, der Mensch in seinem Erkennen aber »auf das eigene Ich als Bezugspunkt orientiert ist. Auf allen Gebieten gehen uns zunächst nicht die an sich bestehenden Seinsverhältnisse an, sondern nur das Verhältnis zu uns«.[80]

Wechselwirkung

Der Ausdruck ›Wechselwirkung‹ ist seit Mitte des 18. Jahrhunderts in Gebrauch. Als einer der ersten verwendet ihn I. Kant in einer kosmologischen Schrift aus dem Jahr 1755. Bei Kant steht der Terminus als »Kategorie« an exponierter Stelle seiner Erkenntnistheorie; in Kants Philosophie des Organischen, die er 1790 in der ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹ formuliert, erscheint das Wort dagegen überhaupt nicht. Für Kant ist ›Wechselwirkung‹ also ein allgemeiner erkenntnistheoretischer Begriff, kein Konzept einer speziellen Naturwissenschaft. In der unmittelbaren Nachfolge Kants wird der Begriff der ›Wechselseitigkeit‹, der in Kants Philosophie der Biologie (als einer besonderen Naturwissenschaft) eine zentrale Rolle spielt, auch als ›Wechselwirkung‹ interpretiert, so dass der Ausdruck seit Beginn des 19. Jahrhunderts eine wichtige Funktion in vielen biotheoretischen Überlegungen übernimmt.

Kant: ›Wechselwirkung‹ als »Kategorie«

Kant führt den Ausdruck in seiner ›Allgemeinen Naturgeschichte und Theorie des Himmels‹ von 1755 ein.[81] Er verwendet ihn in diesem Werk im rein mechanischen Sinne und bezeichnet damit die Vereinigung von Wirkung und Gegenwirkung zweier Körper aufeinander, ganz im Sinne von I. Newtons Prinzip der *actio* und *reactio*. In der Entstehung des Sonnensystems ist es nach Kant die Wechselwirkung von Körpern, bzw. ihr Bestreben, die Wechselwirkung zu minimieren, die dazu führt, dass die Planeten sich auf einer Kreisbewegung um die Sonne als Zentralkörper drehen.[82]

In der ›Kritik der reinen Vernunft‹ hebt Kant den Begriff in den Rang einer Kategorie. Er nimmt damit die Position eines erkenntnisermöglichenden Prinzips ein und ist damit Teil einer allgemeinen Metaphysik. Insofern stellt er keinen Differenzbegriff dar, mit Hilfe dessen eine Wissenschaft von anderen unterschieden werden könnte. In Kants Tafel der Kategorien ist die »Wechselwirkung zwischen dem Handelnden und Leidenden« die dritte Kategorie der Relation, die *Gemeinschaft*.[83] Im Schematismuskapitel der zweiten Auflage der ersten Kritik heißt es: »Das Schema der Gemeinschaft (Wechselwirkung), oder der wechselseitigen Causalität der Substanzen in Ansehung ihrer Accidenzen, ist das Zugleichsein der Bestimmungen der Einen mit denen der Anderen nach einer allgemeinen Regel«.[84] Die der dritten Kategorie der Relation korrespondierende dritte Analogie der Erfahrung formuliert: »Alle Substanzen, sofern sie im Raume als zugleich wahrgenommen werden können, sind in durchgängiger Wechselwirkung«.[85] Als Kategorie ist die Wechselwirkung bei Kant ein erkenntnisermöglichender Begriff. Er liegt damit jeder möglichen Naturerkenntnis zugrunde und erscheint folgerichtig auch in den ›Metaphysischen Anfangsgründen der Naturwissenschaft‹ (1786): »Aus der allgemeinen Metaphysik muß der Satz entlehnt werden, daß alle äußere Wirkung in der Welt Wechselwirkung sei«.[86] Kant erläutert diesen Satz durch Bewegungsverhältnisse, nämlich die stets zweiseitige Annäherung von zwei Körpern.

Biologische Verwendung in Nachfolge Kants

Im Sinne dieses universalen Prinzips der Naturerkenntnis kann die Wechselwirkung kein spezifischer Begriff sein, der das Besondere biologischer Phänomene zum Ausdruck bringt. Kant hat sein biophilosophisches Konzept der Wechselseitigkeit terminologisch klar von seiner Kategorie der Wechselwirkung unterschieden (auch wenn das bis in die Gegenwart kaum bemerkt wird[87]). In der unmittelbaren Nachfolge Kants wird aber das von Kant als Spezifizierung der biologischen Erkenntnis formulierte Konzept der Wechselseitigkeit als ›Wechselwirkung‹ bezeichnet. In dieser veränderten Bedeutung wird der Begriff der Wechselwirkung zu einem wichtigen biologischen Grundbegriff.

Der erste, der Kants Begriff der Wechselseitigkeit von 1790 als ›Wechselwirkung‹ übersetzt, ist F.W.D. Snell in seiner Erläuterung von Kants Kritik der Urteilskraft von 1792: »Die Theile erhalten sich wechselweise. […] Jedes Glied des thierischen Körpers ist in einer solchen Verbindung mit den andern Gliedern, daß seine Funktionen auf den ganzen Körper Einfluß haben. […] Diese organische Wechselwirkung findet sich nicht bei Wasser, Steinen, Erdarten: bei dem Verluste einiger Theile bleiben die andern, was sie sind«.[88] Snell denkt die Wechselwirkung hier bereits als eine wechselseitige Abhängigkeit (s.u.: Wechselbedingung).

Bis zur Jahrhundertwende ist es eine ganze Reihe weiterer Autoren, die ›Wechselwirkung‹ in einen spezifisch biologischen Kontext setzen. So schreibt J. Ith 1794, Blutkreislauf und Respiration stünden »in einer unmittelbaren Wechselwirkung und üben einen gegenseitigen Einfluss auf einander aus«.[89] L.H. von Jakob ist 1795 der Auffassung, ein organischer Körper sei ein »thierischer Körper«, wenn seine Teile nicht nur zu den im Körper selbst liegenden inneren Zwecken, d.h. zur Selbst- und Arterhaltung, sondern auch für ein »fühlendes, erkennendes und begehrendes Wesen« eingerichtet seien, und zwar in der Weise, dass die Wirkungen »mit den Veränderungen der für sie eingerichteten Organe in harmonischer Beziehung und Wechselwirkung stehen«.[90] Bei dem Kantianer C.C.E. Schmid heißt es 1798: »Das Thier und die Pflanze haben beyde das Merkmahl der Organisation d.i. einer sich selbst erhaltenden Wechselwirkung ihrer Theile mit einander gemein«.[91] Und weiter: »Jedes organische Wesen, jedes Thier besteht aus mehrern Theilorganen, welche zusammen ein organisches Ganzes ausmachen, dessen Theile in durchgängiger Wechselwirkung zu einander stehen. Soll unsre Erklärung irgend eines organischen Phänomens z.B. einer Krankheit vollständig werden, so müssen wir diesen durchgängigen organischen Zusammenhang aller Theile dabey vor Augen haben; wir dürfen nicht etwa blos auf einen Theil, etwa auf ein untergeordnetes organisches System z.B. das Nervensystem, oder das System der Blutgefäße, der Lymphgefäße ec. unsre Aufmerksamkeit beschränken und aus diesem einzigen Standpunkt das ganze Phänomen beurtheilen und herleiten«.[92]

Der Begriff der Wechselwirkung schwankt in seiner Bedeutung zwischen einem allgemeinen für alle Kausalität in der Natur geltenden Sinn und einer spezifisch biologischen Kausalität der Interdependenz zwischen den Teilen eines Organismus. Die erste Bedeutung zeigt sich auch bei Schmid, wenn er formuliert, es stehe »jedes organische Ganze wieder mit allen übrigen Theilen des Universum in Wechselwirkung«.[93] Diese Bedeutung steht 1807 auch bei E. Meiners im Mittelpunkt: »Alles individuelle Seyn, mithin auch das organische Leben, ist Resultat einer dynamischen Wechselwirkung, und diese sezt in der Substanz Receptivität und incitirende Kraft (d.h. die Fähigkeit, gereizt werden zu können und selbst wie-

der zu reitzen) voraus«.[94] Andererseits zielt Goethes Formulierung: »Physiologie: Wechselwirkung der organischen Teile«[95] eher auf einen spezifisch biologisch-physiologischen Wechselwirkungsbegriff.

›Wechselwirkung‹ bei Schelling

In Anlehnung an die Philosophie Kants heißt es bei F.W.J. Schelling 1797: »Jedes organische Produkt trägt den Grund seines Daseyns in sich selbst, denn es ist von sich selbst Ursach' und Wirkung'. Kein einzelnes Theil könnte entstehen als in diesem Ganzen, und dieses Ganze besteht nur in der Wechselwirkung der Theile«.[96] Neben dieser Anwendung auf die Beziehung der Teile eines Organismus zueinander bezieht Schelling den Begriff der Wechselwirkung auch auf das Verhältnis vom Organismus zu seiner Umwelt. Er ist der Auffassung, »nur durch […] freye Zurückwirkung der Organe wird der von außen angebrachte Stimulus Reiz und Eindruck, es herrscht hier die völligste Wechselwirkung, nur durch Reiz von außen wird das Thier zur Hervorbringung von Bewegungen bestimmt, und umgekehrt, nur durch diese Fähigkeit, Bewegungen in sich hervorzubringen, wird der äußere Eindruck zum Reiz«.[97]

Darüber hinaus versteht Schelling den Begriff aber auch als allgemeine naturwissenschaftliche Kategorie. So urteilt er 1798: »Nun ist aber jede Wirkung in der Natur Wechselwirkung«.[98] Eine Kausalität ohne Wechselwirkung ist für Schelling undenkbar: »Es ist überhaupt kein Kausalitätsverhältnis konstruierbar ohne Wechselwirkung, denn es ist keine Beziehung der Wirkung auf die Ursache möglich, d.h. die oben geforderte Entgegensetzung ist unmöglich, wenn nicht die Substanzen als Substrate des Verhältnisses durcheinander fixiert werden«.[99] Insbesondere chemische Prozesse sind nach Schelling immer Wechselwirkungen: »Kein chemischer Prozeß ist etwas anderes, als eine Wechselwirkung der Grundkräfte zweyer Körper«.[100]

Biologische Bedeutung im 19. Jh.

In den naturphilosophischen Abhandlungen der ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck ›Wechselwirkung‹ häufig in einer spezifisch biologischen Bedeutung. K.F. Burdach schreibt 1806, in einem Organismus seien »die einzelnen Thätigkeiten wechselsweise Subject und Object«, so dass zwischen ihnen eine »Wechselwirkung« bestehe.[101]

Geradezu eine Identifikation von Lebendigkeit und Wechselwirkung findet sich 1818 bei C.G. Carus. Wir sollten nach Carus »fest im Auge behalten, daß das Leben seinem Wesen nach Wechselwirkung sey, und seine Erscheinung folglich nie als Attribut eines Objects allein, sondern als Product aller der Objecte zu betrachten ist, welche zu dieser Wechselwirkung beitragen«.[102] Allerdings verfügt Carus über einen sehr allgemeinen Begriff von ›Leben‹; dieser wird eher über die Vorstellung der Wechselwirkung bestimmt als über die traditionelle Bindung an einzelne Naturgegenstände, die über spezifische Vermögen wie Stoffwechsel und Fortpflanzung ausgewiesen sind: »Sterne und Monde, Sonnen und Erden, Atmosphäre und Erdkörper, Wasser und festes Land, Boden und Pflanzen, Pflanzen und Thiere, alles lebt in und durch einander, wechselseitig zusammenwirkend; und keins von allem wäre ohne das Uebrige lebendig, ja existirte überhaupt ohne dieses gar nicht. [...] Alles ist lebendig, so lange es in jenem Kreise allgemeiner Wechselwirkung der Natur selbstkräftig eingreift, allein nichts ist lebendig, sobald es aus jenem Kreise völlig heraustritt«.[103] Carus ist der Auffassung, dass »jeder Körper lebendig zu nennen ist, in wie fern er mit einem andern in Wechselwirkung tritt«[104], so dass »die ganze Natur nur ein großes Lebendiges sey«[105].

Besondere Verbreitung gewinnt die Vorstellung des Organismus als Mikrokosmos in der Frühen Neuzeit, so bei Paracelsus, der den Ausdruck viel verwendet.

In der romantischen Naturphilosophie ist es auch verbreitet, einen einzelnen Organismus nicht nur als Symbol, sondern ebenso als Modell der Welt im Ganzen zu sehen, also als einen Mikrokosmos in Analogie zum Makrokosmos. L. Oken schreibt 1833, ein Organismus enthalte »die ganze Welt in sich« und stelle eine »Welt im kleinen« dar, insofern er bestehe durch die »wechselseitige Einwirkung aller Elemente in einem individuellen Körper«.[106]

Schopenhauers Kritik

Eine vehemente Kritik an Kants allgemeiner Kategorie der Wechselwirkung äußert A. Schopenhauer in seinem Hauptwerk ›Die Welt als Wille und Vorstellung‹ (1819-44/58). Schopenhauers »Kritik der Kantischen Philosophie« fußt auf seiner Ablehnung der Vorstellung einer Simultaneität von Wirkung und Gegenwirkung. Er versteht die Wechselwirkung als eine *Wirkung*, die zwischen zwei Ereignissen (oder Zuständen von Körpern) vorliegt und sich gleichzeitig in den beiden möglichen Richtungen zwischen ihnen vollzieht. Sie steht damit nicht mehr gleichrangig neben der Kategorie der Kausalität und Dependenz wie bei Kant, sondern stellt eine besondere Form der Kausalität dar, nämlich eben die Gleichzeitigkeit von zwei Wirkungen zwischen zwei Körpern (oder zwischen zwei Zuständen eines Körpers). Weil

nach Schopenhauer in jeder Wirkung eine zeitliche Sukzession vorliegt, vollzieht sich auch die Wechselwirkung in einer zeitlichen Abfolge. Die Wechselwirkung wird zu einem Doppelkausalverhältnis. Mit diesem Verständnis der Wechselwirkung wird allerdings der kantische Begriff, der ein »Zugleichsein« von zwei Bestimmungen behauptet, unmöglich. Denn als zwei reziproke Wirkungen mit zeitlicher Erstreckung gedacht, kann zwischen zwei Ereignissen keine gleichzeitige Wechselwirkung stattfinden: Das eine Ereignis muss, wenn es die Ursache des anderen sein soll, ihm zeitlich vorausgehen. Schopenhauer schließt daher, »daß es gar keine Wechselwirkung im eigentlichen Sinne gibt«.[107] Und weiter: »Auch behaupte ich schlechthin, daß der Begriff *Wechselwirkung* durch kein einziges Beispiel zu belegen ist. Alles, was man dafür ausgeben möchte, ist entweder ein ruhender Zustand, auf den der Begriff der Kausalität, welcher nur bei Veränderungen Bedeutung hat, gar keine Anwendung findet, oder es ist eine abwechselnde Sukzession gleichnamiger, sich bedingender Zustände, zu deren Erklärung die einfache Kausalität vollkommen ausreicht«.[108]

Als paradigmatisches Beispiel für das Vorliegen einer Wechselwirkung in dem letzteren Sinne einer »abwechselnden Sukzession« dient Schopenhauer eine Theorie Alexander von Humboldts über die Bildung von Wüsten: Es »stehn Mangel an Regen und Pflanzenlosigkeit der Wüste in Wechselwirkung: es regnet nicht, weil die erhitzte Sandfläche mehr Wärme ausstrahlt; die Wüste wird nicht zur Steppe oder Grasflur, weil es nicht regnet«.[109] Schopenhauer interpretiert diese Verhältnisse nicht mit dem »Ungedanken« der Wechselwirkung, sondern mit dem eines »Kreislaufs der Ursachen und Wirkungen«.[110]

In Schopenhauers Interpretation der kantischen Kategorie der Wechselwirkung als eine kausale Wechselseitigkeit verschwindet die Kategorie der Wechselwirkung also vollständig. Nicht wenige Autoren verteidigen aber die Wechselwirkung als Kategorie vor ihrer Auflösung in eine als zeitliche Erstreckung gedachte kausale Wechselseitigkeit. Eine solche Verteidigung formuliert N. Hartmann 1950. Hartmann argumentiert im Anschluss an Kant, in der Wechselwirkung liege gerade keine kausale Dependenz oder Interdependenz vor, sondern eine nichtkausale Gleichzeitigkeit von Momenten.[111] Andererseits ist aber auch Hartmann der Ansicht, die Wechselwirkung und die anderen von ihm genannten Determinationsformen beträfen allein die »Anordnung der Ursachenmomente« und stellten lediglich eine »Überformung« der allen Prozessen zugrunde liegenden Kausalität dar.[112]

Die biologische Wechselseitigkeit sollte jedenfalls nicht mit Kants Kategorie der Wechselwirkung identifiziert werden. Biologische Wechselseitigkeit stellt im Sinne Schopenhauers ein zirkuläres Muster der Verknüpfung von kausalen Beziehungen dar, ein Kreislauf von zeitlich nacheinander ablaufenden Ursache-Wirkungs-Relationen. Wechselwirkung im Sinne einer synchronen gegenseitigen Beeinflussung von physikalischen Größen ist dagegen ein Merkmal der vier physikalischen Grundkräfte.

Wechselwirkung im Sozialen

In seiner ›Metaphysik der Sitten‹ (1797/98) überträgt I. Kant den Gedanken der Wechselseitigkeit von Beziehungen innerhalb eines räumlich begrenzten natürlichen Systems auch auf soziale Systeme. Er diskutiert die Wechselseitigkeit hier als Rechtsverhältnisse, z.B. im Zusammenhang des persönlichen Rechts in der Wechselseitigkeit der Personen im Zusammenleben in einer Hausgemeinschaft: »das Verhältniß in diesem Zustande ist das der Gemeinschaft freier Wesen, die durch den wechselseitigen Einfluß (der Person des einen auf das andere) nach dem Princip der äußeren Freiheit (Causalität) eine Gesellschaft von Gliedern eines Ganzen (in Gemeinschaft stehender Personen) ausmachen«.[113] Die Ganzheit der Gesellschaft ergibt sich also aus der Wechselseitigkeit der Verhältnisse der Personen.

Die Übertragung des Begriffs der Wechselwirkung auf die sozialen Verhältnisse wird in unmittelbarem Anschluss an Kant insbesondere von F. Schleiermacher bestärkt. Schleiermacher hält 1799 die Wechselwirkung für die zentrale Kategorie der Sozialwissenschaften, denn in ihr sei die Form und der Zweck der Geselligkeit enthalten und sie mache »das ganze Wesen der Gesellschaft aus«.[114] Schleiermacher betrachtet die »Gesellschaft als ein Ganzes«[115] und formuliert als ihr formales Gesetz: »Alles soll Wechselwirkung seyn«[116]. Ein Schauspiel am Theater, eine Vorlesung oder auch ein Tanzball sind für Schleiermacher im strengen Sinne keine gesellschaftlichen Veranstaltungen, weil nicht alle Teilnehmer auf alle anderen einwirken. Es fehle die »Form der durchgängigen Wechselwirkung«.[117]

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts ist es mit G. Simmel einer der Begründer der Soziologie, der eine Gesellschaft als eine durch Wechselwirkung erzeugte Ganzheit und Einheit betrachtet: »Indem alles soziale Leben Wechselwirkung ist, ist es eben damit Einheit; denn was anders heißt Einheit, als daß das Viele gegenseitig verbunden sei und das Schicksal jedes Elementes kein anderes unberührt lasse«.[118] Erst die gegenseitige Abhängigkeit der Glieder voneinander

fügt sie in Simmels Augen zu einer funktionalen Einheit zusammen: »Einheit im empirischen Sinn ist nichts anderes als Wechselwirkung von Elementen: ein organischer Körper ist eine Einheit, weil seine Organe in engerem Wechselaustausch ihrer Energien stehen, als mit irgendeinem äußeren Sein«.[119] Simmel sieht 1911 in der »Wechselwirkung« »das Wesen des Lebendigen und des Geistes überhaupt«.[120] ›Wechselwirkung‹ wird bei Simmel zu einem fundierenden Begriff, der es ermöglicht, den Elementen übergeordnete Einheiten auszugliedern. Simmel macht damit die »Wechselwirkung zum Einheitsprinzip« (Christian 1978)[121] – und zwar sowohl für soziale als auch für organische Systeme.

Auch von den späteren Begründern des systemtheoretischen Ansatzes in der Soziologie wird die Wechselwirkung als eine grundlegende Eigenschaft von Gesellschaften verstanden. So heißt es 1951 bei T. Parsons: »The most general and fundamental property of a system is the interdependence of parts or variables«.[122] Im Anschluss daran findet sich die Rede von einer Interdependenz nicht selten in Analysen des soziologischen Systembegriffs, z.B. 1959 bei A.W. Gouldner[123] und 1968 bei P.M. Blau[124].

Wechselbedingung

Der Ausdruck ›Wechselbedingung‹ wird von J.G. Fichte im Rahmen seiner idealistischen Philosophie zu Beginn des 19. Jahrhunderts verwendet.[125] Fichte schließt dabei an I. Kant an, der seinen Begriff des »Naturzwecks«, d.h. des Organismus, 1790 damit erläutert, dass in ihm die Teile so aufeinander bezogen seien, »daß die Erhaltung des einen von der Erhaltung der andern wechselsweise abhängt«.[126] Auch F. von Schiller schließt an Kant an, wenn er sich 1795 ein Gefüge von Teilen vorstellt, in dem die »Teile einander zugleich notwendig bedingen, und durch einander bedingt werden«.[127] Von den unmittelbaren Rezipienten Kants ist es ebenso G.W.F. Hegel, der eine wechselseitige Bedingung für die Organsysteme in einem Organismus diagnostiziert (er nennt das Verdauungs-, Kreislauf-, Nerven- und Respirationssystem): »Die höhere Einheit ist überhaupt die, daß die Tätigkeit des einen Systems durch die des anderen bedingt ist«.[128] Und an anderem Ort heißt es bei Hegel: »Zunächst stellt die Wechselwirkung sich dar als eine gegenseitige Kausalität von vorausgesetzten, sich bedingenden Substanzen; jede ist gegen die andere zugleich aktive und zugleich passive Substanz«.[129] In B. Laubeners ›Handbuch der Thierheilkunde‹ von 1803 heißt es: »Erregung, Assimitatton, Reproduction, das sind die drey in einander greifende Prozesse in der thierischen Natur, die einander wechselseitig bedingen und bestimmen«.[130]

Von einer Wechselwirkung ist eine Wechselbedingung darin unterschieden, dass sie nicht nur die gegenseitige Wirkung von zwei Entitäten aufeinander, sondern auch deren gegenseitige Ermöglichung oder Abhängigkeit bezeichnet. In einer Wechselbedingung hängen also mehrere Dinge in ihrem Sein oder So-Sein voneinander ab. Die Dinge wirken in diesem Verhältnis nicht nur aufeinander, sondern sie würden aufhören, die Dinge zu sein, als die sie bestimmt sind, wenn das Verhältnis nicht bestünde. Im Gegensatz zur Wechselwirkung ist die Wechselbedingung streng genommen ein nicht graduierbares Konzept: Es ist eine Frage des Alles oder Nichts, ob etwas von etwas anderem abhängt oder nicht.

Der paradigmatische Fall der Wechselbedingung ist das Verhältnis der Organe in einem Organismus zueinander: Jedes Organ hängt in seiner Existenz von der Wechselwirkung mit den anderen Organen ab. Im Anschluss an das Standardbeispiel für Funktionalanalysen (↑Funktion) lässt sich die Wechselbedingung als Zirkularität eines geschlossenen Funktionskreises (Wimsatt 1972: »closed functional loop«[131]; ↑Kreislauf) erläutern: Das Herz der Wirbeltiere treibt den Blutkreislauf an; der Blutkreislauf sichert die Versorgung der Körperteile mit Nährstoffen und ihre Entsorgung von Abfallstoffen; die Versorgung mit Nährstoffen und Entsorgung von Abfallstoffen sichert die Festigkeit des Knochengerüstes; die Festigkeit des Knochengerüstes (insbesondere der Rippen) schützt das Herz vor äußeren Störeinwirkungen und trägt damit zur Gewährleistung seiner Aktivität bei. Verkürzt besteht der Kreislauf also darin, dass das Herz durch seine Aktivität seine (zukünftige) Aktivität sichert oder, anders gesagt, dass die Funktion der Aktivität des Herzens seine eigene (zukünftige) Aktivität ist. Es liegt eine Rückwirkung des Herzens auf sich selbst vor, insofern es den Blutkreislauf antreibt. Der ganze Komplex lässt sich mit R. Kaspar als *funktionale Kausalität* bezeichnen: »jene Form ursächlicher Beziehungen, bei der die Wirkung einer Ursache auf diese selbst wieder als Ursache zurückwirkt«.[132]

Neben der Physiologie ist es besonders die Theorie der Ökologie, in der das Konzept der Wechselbedingung verbreitet ist: Üblich ist es seit Mitte des 19. Jahrhunderts, die Beziehung der Glieder eines ökologischen Systems als ein Bedingungsverhältnis zu sehen. Besonders bekannt und richtungsweisend für die spätere Ökologie ist die Formulierung des Meeresbiologen K. Möbius von 1877, die Organismen einer ↑Biozönose würden sich »gegenseitig bedingen«.[133]

Den grundsätzlichen Ansatz, die gegenseitige Bedingung von Entitäten nicht nur in der räumlichen Einheit eines Organismus, sondern auch in räumlich zerstreuten Gegenständen verwirklicht zu sehen, verfolgt zwanzig Jahre vor Möbius schon W. Roscher in seiner Analyse der Volkswirtschaft. Nach Roscher gleichen die Vorgänge in einer Volkswirtschaft insofern denen in einem Organismus, als sie nicht in lineare Ursache-Wirkungs-Ketten zerlegt werden können, sondern »einander wechselseitig bedingen«.[134] Für den Organismus sieht Roscher eine gegenseitige Bedingung der Respirationsbewegungen und der Aktivitäten des Rückenmarks, die beide nicht ohne die andere möglich seien. Es drehe sich hier »die Erklärung im Kreise herum«. Im Gegensatz dazu lassen sich die mechanischen Verhältnisse einer Maschine nach Roscher als eine lineare Ursache-Wirkungs-Verkettung beschreiben: Der Wind treibe z.B. eine Windmühle an, ohne dass die Windmühle auf den Wind zurückwirken würde. Die Bedingungsverhältnisse seien hier also einseitig.

An Roschers Beispiel der Windmühlen lässt sich der Unterschied zwischen Wechselbedingung und Wechselwirkung illustrieren: Wind und Windmühle stehen zwar im Verhältnis der Wechselwirkung zueinander, weil der Wind einerseits die Windmühle antreibt, diese aber umgekehrt auch einen, wenn auch geringen, Einfluss auf den Wind ausübt – eine Wechselbedingung ist dies aber nicht, weil der Wind in seiner Existenz nicht durch die Windmühle bedingt ist. In ähnlicher Hinsicht stehen die Pflanzen und die Atmosphäre der Erde in Wechselwirkung zueinander: Die Pflanzen werden für ihren Stoffwechsel nicht nur von der Atmosphäre beeinflusst, sie wirken auch auf diese zurück, so haben sie z.B. in einem jahrmillionenlangen Prozess den Sauerstoffanteil der Atmosphäre erheblich vergrößert. Eine Wechselbedingung besteht hier aber wiederum nicht, denn die Identitätsbedingungen der Atmosphäre hängen nicht an der Existenz und dem kausalen Einfluss der Pflanzen auf sie: Die Atmosphäre wäre auch dann Atmosphäre, wenn die Pflanzen nicht auf sie eingewirkt hätten. Die Atmosphäre wird nicht durch ihren Bezug auf Pflanzen identifiziert.

Für einige Umweltgrößen lässt sich aber andererseits durchaus ein Verhältnis der Wechselbedingung formulieren: Der hohe Sauerstoffgehalt der Atmosphäre hängt z.B. tatsächlich von der Anwesenheit der Pflanzen ab. Es ist also die Spezifikation des Gegenstandes, die darüber entscheidet, ob eine Wechselwirkung zu einer Wechselbedingung wird oder nicht. Die Atmosphäre hängt zwar nicht als solche, aber doch als Atmosphäre mit einem bestimmten Sauerstoffgehalt von der Anwesenheit der Pflanzen ab, so wie diese umgekehrt von einem bestimmten Sauerstoffgehalt abhängen, an den sie sich im Laufe der Zeit angepasst haben.

Die in einer Wechselbedingung beschriebene gegenseitige Abhängigkeit von Gliedern eines Ganzen, d.h. das zirkuläre Muster von kausalen Prozessen, ist allerdings kein Charakteristikum biologischer Vorgänge. Auch außerhalb der Biologie gibt es viele Fälle von Wechselbedingungen dieser Art, z.B. der Prozesse, die zusammen den Wasserkreislauf ausmachen (↑Kreislauf): Niederschlag, Verdunstung und Kondensation stehen offensichtlich in einem Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit.

Wechselbedingtheit

Zur Bezeichnung des organischen »Wechselgeschehens« (Hassenstein 1949)[135] sind neben ›Wechselwirkung‹ und ›Wechselbedingung‹ auch noch andere Wörter in Gebrauch. Eng verbunden mit ›Wechselbedingung‹ ist der Ausdruck ***Wechselbedingtheit***. Er erscheint seit Beginn des 19. Jahrhunderts, anfangs allerdings noch nicht im biologischen Zusammenhang (von Selpert 1805: »Die Form der Rechtsforderung sowohl als die des Vertrags ist Wechselbedingtheit der Forderung und Anerkennung«[136]; Schleiermacher ca. 1834: »Wechselbedingtheit des Seins und Denkens«[137]; Freund 1835: »Sprache ist ein Bezeichnungssystem; was wäre aber ein System ohne Wechselbedingtheit?«[138]; 1837: »eine Kette durch Wechselbedingtheit mit einander verknüpfter und deshalb erklärlicher Ursachen und Wirkungen«[139]).

Der erste, der den Ausdruck in biologischer Bedeutung verwendet, ist offenbar G.T. Fechner seit Ende der 1840er Jahre. Fechner beschreibt insbesondere das Verhältnis von Körper und Seele als »Wechselbedingtheit« (1848: »Wechselbedingtheit von Geist und Leib«[140]; vgl. auch Baumann 1908: »Gesetz der Wechselbedingtheit von Körper und Geist«[141]). Bei Fechner dient das Wort also nicht primär der Bezeichnung des Verhältnisses der Komponenten eines Organismus.

Auf dieses Verhältnis, d.h. die gegenseitige kausale Bedingung der Einzelprozesse in einem Organismus, bezieht N. Hartmann 1950 den Ausdruck.[142] Hartmann erläutert mit ihm aber den Begriff der Wechselwirkung und unterscheidet in diesem Zusammenhang somit nicht zwischen dem kausalen Verhältnis der Wirkung und dem ontologischen Verhältnis der Bedingung.

In einem etwas anderen Sinne spricht R. Hönigswald um 1940 von der »Wechselbedingtheit von Bestand und Leistung« in einem Organismus.[143] Hö-

nigswald bezieht diese Wechselseitigkeit nicht auf das Verhältnis zwischen den Teilen eines Organismus, sondern auf die Situation eines einzelnen Teils in einem Organismus oder auch auf den Organismus als Ganzen. Eine Wechselbedingung von Bestand und Leistung betrifft aber darüber hinaus die Selbstbezüglichkeit vieler Prozesse, z.B. auch solche der chemischen Autokatalyse.

Wechselabhängigkeit

Außerbiologisch erscheint auch das Wort ›Wechselabhängigkeit‹ seit Anfang des 19. Jahrhunderts, und zwar primär im politischen Zusammenhang (Müller 1810: »daß der Fürst eine persönliche Wechselabhängigkeit empfände und erlebte«[144]), in ökonomischer Bedeutung (Müller 1816: »da das Verzehren und Erzeugen in einer Wechselabhängigkeit stehe«[145]) oder in sehr allgemeiner Verwendung (Ennemoser 1819: »leiblich entzieht sich das Thier nur scheinbar durch seine Bewegung der allgemeinen Wechselabhängigkeit«[146]).

Auch für diesen Ausdruck ist es wohl G.T. Fechner, der ihn zuerst im biologischen Zusammenhang gebraucht, und zwar wiederum für das Verhältnis von Körper und Geist. 1851 ist Fechner der Ansicht, das Verhältnis von Körper und Geist sei so zu fassen, dass »das Leibliche oder Körperliche« und »das Geistige, Psychische« »beide sich in steter Wechselabhängigkeit ändern«.[147] 1860 spricht er davon, es gebe »eine simultane oder Wechselabhängigkeit zwischen körperlichen und geistigen Bewegungen«.[148] Und 1861 konstatiert er eine »Wechselabhängigkeit« zwischen der Stärke der Aufmerksamkeit und der Stärke der sinnlichen Affektion bei der sinnlichen Wahrnehmung.[149]

Als eine »Wechselwirkung« bezeichnet H. Lotze bereits 1852 das Verhältnis von Körper und Geist. Lotze ist außerdem der Auffassung, es liege »in der Wechselwirkung zwischen Leib und Seele kein grösseres Räthsel […] als in irgend einem anderen Beispiele der Causalität«.[150] Leib und Seele werden hiermit also als koordiniert auf einer kausalen Ebene vorgestellt.

Im 20. Jahrhundert verwendet u.a. R. Riedl 1975 den Ausdruck ›Wechselabhängigkeit‹.[151] Er bezieht ihn aber nicht auf das Verhältnis der organischen Teile zueinander, sondern auf die Relation zwischen den »Mechanismen« der Evolution, also u.a. zwischen Mutation und Selektion. Diese Wechselabhängigkeit der Evolutionsfaktoren, die fort von dem Bild einer linearen hin zu dem einer funktionalen Kausalität führen soll, steht am Anfang der von Riedl vertretenen »Systemtheorie der Evolution« (↑Evolution). Von Riedl übernimmt F. Wuketits das Wort; er gebraucht es aber in anderer Bedeutung, indem er es auf das Verhältnis von Organismus und Umwelt bezieht.[152]

Interdependenz

Zur Bezeichnung der wechselseitigen Abhängigkeit der Glieder in einem organischen Ganzen ist im Englischen knapp entweder von der *wechselseitigen Abhängigkeit* (»mutual dependence«) oder der ***Interdependenz*** (»interdependence« oder »interdependency«) die Rede. Eingeführt wird der letztere Ausdruck wohl durch S.T. Coleridge 1817 (»a nation of which the Government is an organic part with perfect interdependence of interests«[153]; 1818 bei Coleridge in Bezug auf die Zoologie: »vital interdependence of its parts«[154]; Anonymus 1825: »It [i.e. the phrenological doctrine] degrades the immaterial mind […] unto a base subserviency to matter, not merely to a state of interdependence with organization«[155]).

Seit den 1830er Jahren wird das Wort auch auf Organismen bezogen (Burnett 1830: »mutual interdependence of the various internal and external organs«[156]; F.C. 1835: »the strict interdependence of the various organisms«[157]; Huntington 1839: »true organic unity; the interdependency and mutual necessity of the parts to each other«[158]; Green 1840: »the bond of interdependence in all the parts and actions of a living body, in their constitution to one organic whole«[159]).

W. Whewell schreibt im Anschluss an Kant Mitte des 19. Jahrhunderts von den Lebensfunktionen eines Organismus, sie würden wechselseitig voneinander abhängen (»[they] mutually depend on each other«[160]). Die Interdependenz wird entweder auf die Teile in einem Organismus bezogen, so etwa 1840 von J.C. Hare (»organic unity of the human body […] the interdependence of all its parts, each upon all, and all upon each«[161]) oder 1848 von R.J. Wilberforce (»interdependency of structure, which unites the different portions of an organic agent into a co-ordinate whole«[162]). Es wird damit auch die Interaktion verschiedener Organismen bezeichnet, so z.B. 1880 durch S.A. Forbes, der die ganze organische Welt als eine lebende Einheit (»living unit«) beschreibt, zwischen deren Teilen eine »Interdependenz« bestehe.[163] Die Rede von der Interdependenz zwischen Organismen verschiedener Arten verbreitet sich am Ende des 19. Jahrhunderts: G.J. Mivart spricht 1889 von wechselseitigen Beziehungen und Abhängigkeiten zwischen verschiedenen Ordnungen von Geschöpfen (»interrelations and interdependencies which exist between the various orders of creatures inhabiting

this planet«[164]), und R. Pound behauptet 1893, es bestehe eine wechselseitige Unterstützung zwischen Parasit und Wirt (»mutual assistance or inter-dependence of parasite and host«)[165].

Für H. Spencer sind es die Konzepte der Wechselseitigkeit und Arbeitsteilung, die Gesellschaft und Organismus zu jeweils spezifischen Gegenständen machen (↑Organisation). Erst in dem Verhältnis der Wechselseitigkeit der Teile zueinander entstehe das Leben: »the combined actions of mutually-dependent parts constitute life of the whole«.[166]

In der englischsprachigen Systemtheorie der Mitte des 20. Jahrhunderts ist sowohl von einer ›Interdependenz‹ (»interdependence«) als auch einer ›Interdetermination‹ (»interdetermination«) die Rede.[167] E. Laszlo bezieht beide nur nicht allein auf organische Systeme, sondern auch auf kosmische Phänomene im Allgemeinen: »each particular determines every other«.[168]

Den Begriff der Interdependenz verwendet 1975 auch R. Riedl. Er sieht sie durch den Umstand gekennzeichnet, »daß Merkmale oder Begriffe (Ereignisse) nur aufgrund ihrer steten Verknüpfung mit bestimmten weiteren und gleichrangigen Merkmalen oder Begriffen in ihrer Bedeutung und Geltung bestimmt werden«.[169] Treffender für diese Definition wäre allerdings der Ausdruck ›Wechselbestimmung‹ oder ›Interdetermination‹ (s.u.). Denn eine wechselseitige Abhängigkeit, d.h. eine Interdependenz, besteht z.B. auch zwischen der Umlaufbahn des Uranus und des Pluto um die Sonne, ohne dass deshalb eine wechselseitige Bestimmung der Gegenstände vorgenommen würde.

Seit Mitte des 20. Jahrhunderts erscheint der Ausdruck ›Interdependenz‹ als Schlagwort einer »neuen Philosophie«, in der die wechselseitige Abhängigkeit allen Seins betont wird.[170] In besonderer Verbindung steht das Konzept der Wechselseitigkeit hier mit der Wissenschaft und der Weltanschauung der ↑Ökologie, die das Zusammensein der Organismen einer Region und der Erde insgesamt als eine wechselseitige Abhängigkeit beschreiben (in das auch der Mensch integriert ist). Häufig ist diese Sicht mit normativem Gehalt und einem Appel zu ökologisch nachhaltigem Handeln verknüpft. So wird bereits 1933 von dem amerikanischen Landwirtschaftspolitiker H. Wallace eine *Erklärung der Interdependenz* (»declaration of interdependence«) gefordert, die der amerikanischen Erklärung der Independenz von 1776 zu entsprechen habe.[171] Bei Wallace ist diese Erklärung auf das Miteinander in der Ökonomie und Politik verschiedener Staaten bezogen. W.P. Taylor bezieht diese Erklärung aber 1935 auch auf die Ökologie und vertritt die Auffassung, eine Erklärung der Interdependenz von Pflanzen, Tieren und deren Umwelt könne die Präambel der ökologischen Verfassung bilden (»the preamble of the ecological constitution«).[172]

Wechselbildung

Eine besondere Form der Wechselbedingung stellt die wechselseitige Bildung oder Herstellung der Komponenten eines Systems dar. Der Ausdruck ›Wechselbildung‹ kann dafür verwendet werden, er erscheint aber insgesamt selten.

K.F. Burdach führt dieses Wort 1806 im Kontext einer Diskussion der organischen »Reproduction« ein, d.h. der beständigen Wiedererzeugung der Organe in einem Organismus (↑Fortpflanzung). Allgemein stellt Burdach fest: »Das organische Bestehen ist Reproduction«. Die »Konsistenz« und »Figur der Organe werde unter dem Einfluss der anderen Organe neu gebildet (Burdach spricht hier auch von einer »Wechselbestimmung«; s.u.). Die Bildung organischer Einheiten sei daher insgesamt »Wechselbildung«: »jedes Product ist selbst wieder productiv, d.h. ein Grund neuer Productionen«.[173]

Nach Burdach verwenden nur wenige Autoren den Ausdruck; er ist eher in der Mineralogie und Chemie als in der Biologie verbreitet (Anonymus 1811: »je mehr wir in die höchste Bedeutung der Chemie eingehen, je mehr wir erkennen, daß eine unendliche Metamorphose der Stoffe und ihrer Wechselbildungen statt finde, welche von Glied zu Glied in einer unendlichen Kette alle Körper umschlingt«[174]). Im sozialen Kontext erscheint er u.a. bei K.C.F. Krause in seiner 1843 posthum erschienen allgemeinen »Lebenlehre« zur Beschreibung der Vereinigung von Menschen in einer Gesellschaft (»nach dem Gesetze der organischen Wechselbildung und Vereinigung freiwillig unter sich verbunden sind«[175]). Bis in die Gegenwart ist der Gebrauch im sozialen Zusammenhang verbreiteter als im biologischen (Henrich 1993: »das subjektive Leben von Menschen und […] die Wechselbildung ihrer subjektiven Leben«[176]).

Ein Alternativausdruck zu ›Wechselbildung‹ lautet *Wechselerzeugung*. Dieses Wort ist vereinzelt bereits seit Ende des 18. Jahrhunderts in Gebrauch, z.B. im medizinischen Kontext (Röschlaub 1798: »successive Wechselerzeugung von inzitirenden Schadlichkeiten«[177]; Loeben 1814: »die unendliche Wechselwirkung und Wechselerzeugung der Werke untereinander in den Entstehungen, Berührungen und Verhältnissen ihrer Urheber«[178]; von Lavergne-Peguilhen 1838: »Es findet […] eine Wechselerzeugung zwischen Staat und Seele statt«[179]). Im biologischen Kontext wird

der Ausdruck ›Wechselerzeugung‹ seit den 1850er Jahren v.a. im Sinne von ↑»Generationswechsel« verwendet (Anonymus 1852: »Generationswechsel (Wechselerzeugung, alternative Generation)«[180]; Anonymus 1854[181] als Übersetzung des englischen »alternate generation«[182]). Zu einem biologischen oder biophilosophischen Terminus entwickelt sich aber auch dieses Wort nicht.

Einen wichtigen theoretischen Referenzpunkt für alle Lehren der organischen »Wechselbildung« stellt Kants Philosophie der ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹ (1790) dar. Dort argumentiert Kant, für die Beurteilung von etwas als »Naturzweck« sei es erforderlich, »daß die Theile desselben einander insgesammt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen«.[183] Im Gegensatz zu einem vom Menschen hergestellten Kunstobjekt sei in einem solchen »Producte der Natur« jeder Teil »als ein die andern Theile (folglich jeder den andern wechselseitig) hervorbringendes Organ« zu denken, so dass das Ganze ein »organisirtes und sich selbst organisirendes Wesen« genannt werden könne.[184]

Ein chemisches Modell eines Systems der Wechselbildung entwirft S. Kauffman 1995 als ein hypothetisches Netzwerk autokatalytischer Reaktionen, bei denen jedes Produkt einer Reaktion gleichzeitig als Katalysator einer anderen Reaktion des Systems fungiert (↑Selbstorganisation: Abb. 461).[185] In realen biologischen Verhältnissen ist es allerdings meist nicht ein einzelnes Element, das ein einzelnes anderes Element hervorbringt, sondern jedes Teil wird vielmehr unter dem Einfluss vieler anderer Teile oder des gesamten Systems gebildet.

Wechselerhaltung

In einer zu Lebzeiten nicht veröffentlichten Rezension von H. Cohens ›Logik der reinen Erkenntnis‹ verwendet P. Natorp 1902 den Ausdruck ›Wechselerhaltung‹, um damit die abstrakte Bestimmung der Kontinuität als »wechselseitige Erhaltung der Doppelrichtung der Sonderung und Vereinigung« zu erläutern.[186] Das Verhältnis der Wechselerhaltung besteht demnach zwischen Sonderung und Vereinigung, insofern beide, in einer Kontinuität verbunden, jeweils integrierende Bestandteile des anderen sind.

In biologischer Bedeutung wird der Ausdruck bisher nicht verwendet. Das mit dem Wort bezeichnete Phänomen wird aber vielfach umschrieben, u.a. bereits 1790 bei Kant, der formuliert: Es »sind die Blätter zwar Producte des Baums, erhalten aber diesen doch auch gegenseitig«.[187] In dieser Beschreibung bezieht sich die wechselseitige Erhaltung auf das Verhältnis eines Ganzen zu seinen Teilen. Kant bezieht den Ausdruck daneben auf das Verhältnis zwischen verschiedenen Organismen. So schreibt er, beim Pfropfen eines Astes von einem Baum auf einen anderen liege eine wechselseitige Erhaltung dieser »Geschöpfe« vor, weil »die Erhaltung des einen von der Erhaltung der andern wechselsweise abhängt«.[188] Sinnvoll ist es im biologischen Kontext außerdem und in erster Linie, das Verhältnis zwischen den Teilen eines Ganzen (wie der Organe eines Organismus oder der Organismen eines Ökosystems) als eine ›Wechselerhaltung‹ zu verstehen.

Wechselbestimmung

Den Ausdruck ›Wechselbestimmung‹ führt F.W.J. Schelling 1799 ein. Schelling sieht sowohl die Verhältnisse zwischen den Teilen in einem Organismus als auch die Beziehung eines Organismus zu seiner Umwelt durch Wechselbestimmungen gekennzeichnet; er spricht allgemein von der »Wechselbestimmung der organischen und anorganischen Natur«.[189]

Im Gegensatz zu ›Wechselwirkung‹ und ›Wechselbedingung‹ bezeichnet ›Wechselbestimmung‹ nicht ein kausales Verhältnis, das als Veränderung von Größen unter ihrem wechselseitigen Einfluss auf einander beschrieben werden kann, sondern eine logische oder epistemische Beziehung, die darin besteht, dass Gegenstände nur in wechselseitigem Bezug auf einander bestimmt werden können; die Referenz zu dem jeweils anderen Gegenstand bildet dabei eine der Identitätsbedingungen jedes einzelnen Gegenstandes.

Interdetermination

Zumeist als Übersetzung deutscher Ausdrücke erscheint das Wort ***Interdetermination*** seit Mitte des 19. Jahrhunderts im Englischen (in spezieller Bedeutung im Mesmerismus: Herfner 1844: »antithetic interdetermination of positive and negative«[190]; zu Schelling: Davidson 1867: »the perfect inter-determination of receptivity and activity«[191]; in Übersetzung eines Ausdrucks von J.F. Fries: Nichols 1890: »play in ›mental inter-determination‹«[192]; A.C. Armstrong 1893: »organic inter-determination«[193] als Übersetzung für im Original: Falckenberg 1892: »organischer Wechselbestimmung«[194]; in Wiedergabe der Position Kants und Hegels: Fuller 1945: »the interdependence and interdetermination of the total structure and the component organs of a living body«[195]; in der soziologischen Systemtheorie: Laszlo 1963: »interdetermination«[196]).

Aristoteles: Funktionale Gegenstandsbestimmung
In der Biologie ist die Wechselbestimmung von Organen eines Organismus seit der Antike gängige Praxis. Sie findet ihren Ausdruck besonders in der Bestimmung von Organen durch ihre ↑Funktion, d.h. durch diejenige Wirkung, die für das System relevant ist, von dem das betreffende Organ selbst ein Teil ist (Rosen 1972: »in biology the relevant ›structures‹ are always defined in *functional* terms«[197]). Durch diese Praxis der Gegenstandsbestimmung wird besonderes Gewicht auf die Aktivitäten eines Organs gelegt, die, vermittelt über die anderen Organe, eine Fortsetzung dieser Aktivität ermöglichen. Beschrieben wird damit insgesamt ein System der wechselseitigen Wirkung und Abhängigkeit von Organen.

Die entscheidende Einsicht, dass es funktionale oder teleologische Bestimmungen sind, auf denen die biologischen Begriffe basieren, lässt sich bis auf Aristoteles zurückverfolgen. Verschiedentlich weist Aristoteles darauf hin, dass die Zweckursache in seiner Ursachenlehre eine ausgezeichnete Stellung hat. Deutlich ist z.B. folgender Satz aus ›De partibus animalium‹: »Als ranghöchste erscheint die sogenannte Zweckursache, da sie den Begriff hergibt, der für künstliche wie für natürliche Dinge in gleicher Weise den Ausschlag gibt«.[198] Aristoteles erläutert dies durch die Begriffe ›Gesundheit‹ und ›Haus‹: Das Handeln eines Arztes, der einen Kranken heilt, und das Handeln eines Zimmermanns, der ein Haus baut, sind auf das durch diese Begriffe Bezeichnete ausgerichtet. Die Begriffe bestimmen aber erst den letzten im Handeln angestrebten Zustand. Auf den Begriff gebracht werden die Tätigkeiten des Heilens und des Hausbauens also nicht durch ihre Voraussetzungen oder ihre gegenwärtige Struktur, sondern durch ihr zukünftiges Ergebnis, auf das sie abzielen. Kurz: es ist der Zweck, der »den Begriff hergibt«. In diesem Sinne heißt es an anderer Stelle bei Aristoteles: »Ein jedes Ding dankt nämlich die eigentümliche Bestimmtheit seiner Art den besonderen Verrichtungen und Vermögen, die es hat, und kann darum, wenn es nicht mehr die betreffende Beschaffenheit hat, auch nicht mehr als dasselbe Ding bezeichnet werden, es sei denn im Sinne bloßer Namensgleichheit«.[199] Es ist die Leistung eines Teils, und nicht etwa seine Form, die ihm seine Bestimmtheit verleiht: Eine steinerne Hand verdient es für Aristoteles daher auch nicht, im eigentlichen Sinne ›Hand‹ genannt zu werden.[200] Besonders deutlich macht Aristoteles dies am Ende seiner ›Meteorologie‹. Er stellt klar, dass Teile von Organismen wie Fleisch, Eingeweide, Gesicht und Hand funktional bestimmt sind, denn: »All dies wird bestimmt durch seine Verrichtung, Denn nur, was seine Arbeit noch tun kann, verdient in Wahrheit seinen Namen, z.B. das Auge nur, wenn es sieht. Kann es dies nicht, dann hat es nur noch den Namen, wie ein abgestorbenes oder marmornes«.[201] Der funktionalen oder teleologischen Betrachtung kommt bei Aristoteles also die epistemische Aufgabe der Bestimmung oder Identifikation von Teilen eines funktionalen Systems zu (Cartwright 1986: »Teleological factors are explanatory for Aristotle, just because they are part of the correct identification of the explanandum«[202]).

Die Wechselseitigkeit der Bestimmungen von Organen eines Lebewesens ist in der aristotelischen Philosophie des Organischen aber nur implizit enthalten. Sie ergibt sich allein daraus, dass Aristoteles Organe über ihre Funktionen definiert, diese Funktionen aber durch ihre Vereinigung in einem Organismus wechselseitig voneinander abhängen.

Kant: Ganzheit als wechselseitige Bestimmung
Kant verwendet das Konzept der wechselseitigen Bestimmung an verschiedenen Stellen seiner theoretischen Philosophie. So spricht er in der ›Kritik der reinen Vernunft‹ zur Erläuterung seiner Kategorie der Gemeinschaft (Wechselwirkung) wiederholt von der wechselseitigen Bestimmung der Substanzen: »Nun ist aber das Verhältnis der Substanzen, in welchem die eine Bestimmungen enthält wovon der Grund in der anderen enthalten ist, das Verhältnis des Einflusses; und, wenn wechselseitig dieses den Grund der Bestimmungen in dem anderen enthält, das Verhältnis der Gemeinschaft oder Wechselwirkung«.[203] Auch den Begriff der Ganzheit erläutert Kant durch das Verhältnis der wechselseitigen Bestimmung der Teile.[204]

Kant macht allerdings in späteren Schriften nicht immer an den Stellen Gebrauch von den so definierten Begriffen, an denen man es erwarten könnte: In der ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹ z.B. spielt die Vorstellung einer wechselseitigen Bestimmung der Teile eines Organismus kaum ein Rolle. In anderen Schriften verweist Kant aber durchaus auf die Unterschiede zwischen einer einseitigen und einer wechselseitigen Bestimmung, so heißt es in seinen ›Vorlesungen über Metaphysik‹ um 1780: »Die Verbindung [zweier Teile] kann zweifach seyn, einseitig oder wechselseitig. Einseitig ist sie, wenn das Zweite vom Ersten abhängt, aber nicht das Erste vom Zweiten. Wechselseitig ist sie, wenn eins das andere determinirt. Die Substanzen machen aber nicht ein Ganzes durch einseitige, sondern durch wechselweise Verbindungen und Wirkungen aus«.[205]

Unmittelbare Nachfolger Kants

In Fichtes ›Grundlegung der gesamten Wissenschaftslehre‹ (1794) erlangt der Begriff der Wechselbestimmung eine exponierte Stellung in der gegenseitigen Bestimmung der Glieder im Verhältnis der Entgegensetzung von Ich und Nicht-Ich – und führt damit aus dem engeren Rahmen einer Grundlegung der Biologie hinaus.[206] Aber auch bei Fichte steht die Vorstellung der nicht isolierten, sondern wechselseitigen Bestimmung von Gegenständen später im Zusammenhang seiner Naturphilosophie. So sieht er 1797 das Wesen der organisierten Materie – im Gegensatz zur rohen – darin, »daß in ihr kein Theil angetroffen werde, der in sich selbst den Grund seiner Bestimmung habe«.[207] 1801 formuliert Fichte: In einem »organischen Systeme« hingen die »Glieder nicht bloß durch Consequenz, sondern durch Wechselbestimmung zusammen«.[208] Eine »Wechselbestimmung aller Theile des Organismus«, die »immer thätig« ist, konstatiert ein Jahr später J.J. Dömling.[209] Ebenso spricht J.F. Herbart 1828 in seiner Erläuterung von Kants Philosophie des Organischen knapp von der »Wechselbestimmung der Theile in einem Ganzen«.[210]

Haldane 1884: biologischer Holismus

Eine genauere Analyse erfährt das Konzept der Wechselbestimmung in den holistischen Lebenstheorien, wie sie seit Ende des 19. Jahrhunderts formuliert werden. Der Biologe J.S. Haldane spricht 1884 von der Relation der *reziproken Bestimmung* (»reciprocal determination«), die zwischen den Teilen eines organischen Ganzen bestehen.[211] Die Teile verlieren durch diese Bestimmung ihre Unabhängigkeit vom Ganzen und können allein in diesem bestehen. Im Gegensatz zu einer kausalen Wechselseitigkeit, wie sie z.B. zwischen den Planeten eines Sonnensystems besteht, folgt aus dem Verhältnis der reziproken Bestimmung, wie es Haldane entwirft, eine Bestimmbarkeit jedes Teils allein durch den Bezug zu den anderen. Den Unterschied zwischen physikalischen Wechselwirkungen und biologischen Wechselbestimmungen macht Haldane daran fest, dass es im physikalischen Begriff allein um die gegenseitige Wirkung von für sich bestimmten Körpern geht, der biologische Begriff aber darüber hinaus die wesentlichen Eigenschaften, d.h. die Identitätsbedingungen, von Gegenständen betrifft, die nur durch den Bezug aufeinander definiert sind: »They are determined, not only as regards their reciprocal action on one another, but also as regards what is inherent in the parts themselves of a system whose parts reciprocally determine one another«.[212] Während bei der physikalischen Wechselwirkung also eine Bestimmung der interagierenden Teile und ihrer Eigenschaften auch unabhängig von ihrem Bezug zu den anderen Teilen möglich ist, ist dies bei der biologischen Wechselbestimmung gerade nicht der Fall. Hier sind die Eigenschaften der Teile nicht allein Eigenschaften von ihnen, sondern gleichzeitig Manifestationen des Einflusses der anderen, wie Haldane ausführt.[213] In dieser reziproken Determination der Teile eines Ganzen drückt sich auch die Autonomie der Lebewesen aus. Die Veränderungen der Teile der Lebewesen sind nicht primär durch die Einwirkung äußerer Gegenständen zu interpretieren, sondern erfolgen unter dem Einfluss der anderen Teile, mit denen sie zusammen ein Ganzes bilden: »since the parts are what they are, only as taking part in the whole, there can clearly be nothing foreign to them in their determination. In this apparent determination they are only manifesting what they are in themselves«.[214] Haldane bezieht dies auch auf die Veränderung der Organismen in der Evolution. Die Evolution dürfe nicht als ein Prozess gedeutet werden, in dem der Organismus ein Abbild der Umwelt darstelle – so wie dies etwa von Spencer entworfen werde –, sondern auch die Veränderung des Organismus als Ganzer folge im Wesentlichen *organismusinternen* Determinationen.[215] In späteren Schriften betont Haldane immer wieder die Ganzheitlichkeit des Organismus und die sich daraus ergebende Unmöglichkeit, einen Teil des Ganzen in Isolation von den anderen zu bestimmen.[216]

Biophilosophie des 20. Jh.

Mitte des 20. Jahrhunderts erscheint das Konzept der Wechselbestimmung bei H. Jonas in seiner Analyse des Systembegriffs: »Das Zusammen der Teile [in einem System] ist nicht neutrales Beieinander, sondern gegenseitiges Bestimmen, und wiederum ein solches Bestimmen, daß das Zusammen eben dadurch erhalten bleibt«.[217]

Ausführlicher befasst sich M. Beckner mit den Identitätsbedingungen von Teilen in einem organisierten und funktional beurteilten System. In seinem Versuch zu klären, was unter einer biologischen Funktion zu verstehen ist, macht er deutlich, dass die Rede von Funktionen bei nicht-organisierten Gegenständen nicht angemessen sei, weil diese nicht über Teile verfügen, die ihre Bestimmung erst in Relation zu den anderen Teilen, mit denen sie gemeinsam die Organisation bilden, erhalten. In Beckners Beispiel: Es kann nicht davon gesprochen werden, dass es eine Funktion der Erde sei, auf ihrem Weg durch den Kosmos mit Meteoriten zusammenzustoßen, denn der Begriff ›Erde‹ sei eben nicht durch diesen Prozess

definiert (»the term ›the earth‹ is not defined (even in part) by reference to the activity of meteorite interception«[218]). Allgemeiner stellt Beckner fest, die Teile physikalisch bestimmter Körper würden nicht über ihre Beiträge zu dem System, von dem sie ein Teil sind, identifiziert (»we do not [...] identify the parts of the solar system, or any of its activities, in terms of the contribution they make to activities of the whole solar system«[219]). Trotzdem können wechselseitige Wirkungen in solchen Systemen vorliegen.

Im Sonnensystem z.B. verändert die wechselseitige Massenanziehung der Planeten ihre Umlaufbahnen. Die Gravitation von Neptun verursacht Abweichungen in der Umlaufbahn von Uranus. Wäre Neptun nicht vorhanden, hätte das Sonnensystem andere Eigenschaften, z.B. würde die Umlaufbahn von Uranus anders erfolgen. Dennoch gilt es nicht als eine Funktion von Neptun – und der Planet ist nicht über seine Wirkung definiert –, Abweichungen in der Umlaufbahn von Uranus hervorzurufen.[220] Denn es gehört nicht zu den Identitätsbedingungen des Systems, dass der Umlauf von Uranus genau den tatsächlichen Weg nimmt. Die genaue Umlaufbahn eines Planeten gehört nicht zum Begriff des Sonnensystems. Sie ist vielmehr eine bloße Zufälligkeit, eine akzidentelle Eigenschaft. Das System würde nicht zerstört werden (d.h. es würde nicht aufhören, ein Sonnensystem zu sein), wenn die Bahn des Uranus aufgrund der Entfernung von Neptun geändert würde.

Im Falle eines Organismus würde das System aber zerstört werden und seine Identität verlieren, wenn eines seiner Organe, z.B. das Herz, entfernt werden würde. Als Ausdruck dieser Verhältnisse erfolgt im Fall des biologischen Systems eine Identifizierung eines Teils durch Bestimmung des Einflusses auf andere Systemteile und damit durch Angabe seines Beitrags für das System. Begründet werden kann die epistemische Konzipierung eines organischen Teils über seinen Bezug zu den anderen Teilen also gerade damit, dass seine Entfernung aus dem System für die anderen Teile und das System insgesamt massive Konsequenzen hätte. Die Entfernung des Herzens aus einem Organismus zieht z.B. nicht nur eine quantitative Änderung im Zustand der anderen Organe nach sich, wie dies im Beispiel der veränderten Umlaufbahn eines Planeten bei der vorgestellten Entfernung eines anderen aus dem System der Fall wäre. Ein Sonnensystem ohne Neptun hätte andere Eigenschaften, aber es wäre weiterhin ein Sonnensystem; ein Wirbeltier ohne Herz dagegen würde auch seine anderen Organe verlieren und wäre damit kein lebensfähiger Organismus mehr.

Analog zu Beckner argumentiert bereits A. Stöhr 1909, dass die Wechselwirkung, wie sie in der kosmischen Interaktion von Körpern vorliegt, nicht ausreiche, diesen Körpern eine Zweckmäßigkeit zuzuschreiben. Hinzukommen muss für Stöhr, dass zwei für einander gegenseitig zweckmäßige Körper ohne den jeweils anderen nicht *existieren* können.[221]

In einem durch Wechselbestimmung der Teile beschriebenen System bedingen die Teile sich nicht nur gegenseitig, sie werden auch durch den Bezug auf die anderen Teile und den Beitrag des Teils zum Funktionieren des gesamten Systems erst bestimmt. Ein Herz etwa ist nicht nur durch die Aktivität der anderen Organe des Körpers bedingt, es ist auch definiert durch seine Leistung, die es im Ganzen des Körpers vollbringt. Die Beschreibung eines Systems als Einheit von Teilen durch deren wechselseitigen Bezug ist charakteristisch für die Biologie. Ein biologisches (funktional beurteiltes) System ist also nicht allein dadurch bestimmt, dass jeder Teil des Systems einen Einfluss auf jeden anderen ausübt (Wechselwirkung) und die Teile in ihrer Existenz wechselseitig voneinander abhängen (Wechselbedingung), weil sie einander wechselseitig hervorbringen (Wechselbildung) und erhalten (Wechselerhaltung), sondern gleichfalls dadurch, dass jeder Teil nur dadurch identifiziert wird (also dadurch bestimmt ist), dass er eine spezifische (auf ihn selbst zurückwirkende) Wirkung auf die anderen Teile ausübt (Wechselbestimmung).

Ontologie und Epistemik

Die wechselseitige Abhängigkeit zwischen den Teilen eines Systems betrifft eine ontologische Ebene; die wechselseitige Bestimmung dieser Teile dagegen eine epistemische Ebene. Es ist damit primär eine epistemische Frage, d.h. eine Frage der Beschreibung, ob die zwischen den Teilen eines Systems bestehende wechselseitige Abhängigkeit ihren epistemischen Ausdruck in der Bestimmung der Teile durch ihren wechselseitigen Bezug findet. Die Perspektivierung von Gegenständen als wechselseitig bestimmte Teile in einem übergeordneten Ganzen ist eine für die Biologie charakteristische Sicht. Auch in der Physik oder Psychologie können Gegenstände als Elemente in einem System interpretiert werden, aber ihre Bestimmung erfolgt (in der Regel) nicht ausgehend von ihrer Beziehung zu den anderen Elementen des Systems: Die Sonne als Element eines Sonnensystems würde auch als Sonne bestimmt werden, wenn sie nicht von Planeten umkreist würde; die Erde bliebe Erde, auch wenn es die anderen Planeten nicht geben würde. Physikalisch wird ein Gegenstand in der Regel aufgrund seiner inhärenten Eigenschaften indivi-

duiert, biologisch aber aufgrund seiner relationalen Momente.

Besonders deutlich wird dieser Unterschied bei Systemen, die zwar keine biologischen Organismen sind, aber doch Gefüge aus wechselseitig voneinander abhängigen Prozessen. Ein solches System ist der Wasserkreislauf auf der Erde. Die kausalen Glieder des Wasserkreislaufs – Verdunstung, Kondensation und Niederschlag – stehen in einem interdependenten Verhältnis zueinander; der Wasserkreislauf fügt sich damit dem Muster der zirkulären Organisation eines kausalen Prozesses aufgrund der wechselseitigen Hervorbringung der Glieder. Der Regen kann daher im Hinblick auf die Erzeugung des Oberflächenwassers auf der Erde funktional beurteilt werden – und er könnte auch über diese Funktion bestimmt werden. So wie das Schlagen des Herzens erst die Aktivität der Muskeln ermöglicht, ohne die wiederum keine Nahrungsaufnahme stattfinden würde, die schließlich wieder das Herz am Laufen hält, ebenso ermöglicht erst der Regen die Bildung von Gewässern, die wiederum Voraussetzung für die Verdunstung sind, ohne die keine Wolken und damit kein Regen sich bilden könnten.

Unterschieden ist der Regen in dieser Hinsicht von anderen Prozessen, die nicht in ein System kausaler Interdependenzen integriert sind, z.B. von der Sonneneinstrahlung auf die Erde. Auch wenn sie isoliert betrachtet einander ähneln: Im einen Fall ist es Wasser, im anderen sind es Photonen, die vom Himmel fallen; so sind Regen und Sonneneinstrahlung doch vom Muster des Gesamtprozesses aus geurteilt sehr verschieden: Während der Regen vermittelt über die anderen Glieder des Wasserkreislaufs auf sich selbst zurückwirkt, sind die Sonnenstrahlen, die auf die Erde eintreffen, in keiner Weise wirksam im Hinblick auf die Ermöglichung zukünftiger Sonnenstrahlen. Im Gegensatz zum linearen Prozess der Sonneneinstrahlung kann der Regen daher als Organ in einem übergeordneten System angesehen werden: Er bildet eine Etappe im Prozess des wiederholten Umlaufs des Wassers zwischen Himmel und Erde.

Dennoch werden die Teilprozesse des Wasserkreislaufs nicht im Hinblick auf ihre Ermöglichung der anderen Teilprozesse bestimmt, und der Wasserkreislauf insgesamt wird nicht als ein funktional zu beurteilender Organismus mit Organen betrachtet. Es liegt hier also eine wechselseitige Abhängigkeit der Teile vor, die ihren Ausdruck nicht in einer wechselseitigen Bestimmung findet. Erklärt werden kann dies mit der globalen, nur schwer überschaubaren Dimension des Wasserkreislaufs und der lebensweltlichen Erfahrung seiner Komponenten als isolierte Phänomene.

Von den funktional bestimmten Elementen eines Organismus sind die Glieder des Wasserkreislaufs dadurch unterschieden, dass sie unabhängig vom Gesamtprozess identifiziert werden können. Der Regen auf die Erde muss nicht als Teil eines Kreislaufs verstanden, sondern kann analog zu anderen physikalisch isolierten Phänomenen gesehen werden, z.B. analog zur Bestrahlung der Erde durch die Sonne. Denn anders als die funktionalen Teilprozesse eines Organismus erscheinen die Elemente des Wasserkreislaufs zunächst als isolierte Phänomene: als Regen, See und Wolken. Wegen ihrer isolierten Erscheinung werden sie auch isoliert identifiziert, gleichsam rein morphologisch oder: rein physikalisch. Dass die Wirkung eines Regens den (zukünftigen) Regen selbst erst ermöglicht, weil er die zur Verdunstung nötigen Wasservorräte auf der Erde auffüllt, muss nicht mitbedacht sein, um ihn als Regen zu identifizieren. Die fehlende organische Perspektive auf den Regen hat ihren Grund also offenbar darin, dass der Regen auch dann als Regen angesehen werden würde, wenn er nicht Teil eines Kreislaufs wäre, wenn er also wie das Sonnenlicht von außerirdischen Quellen auf die Erde kommen würde. Kurz: Regen ist als isolierter Prozess, nicht als funktionales Element in einem Prozessgefüge identifiziert. Hierin unterscheidet er sich von den Elementen der Kreisläufe, die an Organismen beobachtet werden können und die sie als funktional geschlossene Systeme ausmachen. Die Rückwirkung der Aktivität eines Herzens auf sich selbst ist aufgrund der beschränkten räumlichen Ausmaße eines Organismus und seiner scharf umrissenen morphologischen Gestalt unmittelbar einleuchtend. In manchen Fällen scheinen es also kontingente lebensweltliche Gründe zu sein, die verhindern, dass die kausale Wechselwirkung und Wechselabhängigkeit zwischen den Teilen eines Systems ihren Ausdruck in einer epistemischen Wechselbestimmung finden[222] (↑Ganzheit).

Nachweise

1 Wedel, G.W. (1680). Physiologia medica: 51 (II, 5, 9).
2 a.a.O.: 59 (II, 6, 5).
3 Vgl. Chevreau, U. (1697). Chevræana: 68.
4 Norris, J. (1698). Practical Discourses upon Several Divine Subjects, vol. 4: 91.
5 Shaw, P. (1734). Chemical Lectures, Publickly Read at London, in the Years 1731, and 1732; and since at Scarborough, in 1733: 73 (IV, Axioms and canons, Nr. 5).
6 Berkeley, G. (1744). Philosophical Reflections and Inquiries Concerning the Virtues of Tar-Water: 17 (Nr. 33).

7 Berkeley, G. (1745). Recherches sur les vertus de l'eau de goudron: 28.
8 Bonnet, C. de (1760). Essai analytique sur les facultés de l'âme: 55 (Kap. 8, Nr. 87).
9 Bonnet, C. de (1770). Analytischer Versuch über die Seelenkräfte, Bd. 1 (Übers. C.G. Schütz): 59.
10 Platner, E. (1790). Neue Anthropologie für Aerzte und Weltweise, Bd. 1: 599 (§1322); außerbiologisch: Anonymus (1767). Sammlung der hamburgischen Gesetze und Verfassungen, Bd. 4, 2. Abth. Rechte der Personen: 56.
11 Hegel, G.W.F. (1810-11). Logik für die Mittelklasse (Werke, Bd. 4, Nürnberger und Heidelberger Schriften 1808-1817, Frankfurt/M. 1986, 162-203): 189; ders. (1821/31). Vorlesungen über die Philosophie der Religion (Werke, Bd. 16-17, Frankfurt/M. 1986): II, 133.
12 Hippokrates, Von den Orten im Menschen (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 276-349): 277; vgl. ders., Von den Krankheiten der Frauen (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VIII, 10-407): 95; vgl. Burkert, W. (1955). Zum altgriechischen Mitleidsbegriff; Schott, H. (1992). Sympathie als Metapher in der Medizingeschichte. Würzburger medizinhistorische Mitteilungen 10, 107-127; Richter, J. (1996). Die Theorie der Sympathie.
13 Hippokrates, Von den Krankheiten, 1. Buch (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 140-205): 140.
14 Hippokrates, Von den Orten im Menschen (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. VI, 276-349): 276.
15 Pseudohippokrates, De alimento (Œuvres complètes, ed. É. Littré, Paris 1839-1861, Bd. IX): 106 (Nr. 23); dt. Übers.: Über die Nahrung (hg. v. K. Deichgräber, Mainz 1973): 37; vgl. Die Nahrung, in: Hippokrates, Sämmtliche Werke, Bd. 1, hg. v. R. Fuchs, München 1895, 276-285: 279 (xxiii).
16 Deichgräber, K. (1973). Kommentar zu Pseudohippokrates, Über die Nahrung: 38f.; vgl. auch Neuburger, M. (1906). Geschichte der Medizin, Bd. 1: 205.
17 Reinhardt, K. (1953). Poseidonios. In: Paulys Realencyclopädie der classischen Altertumswissenschaft, Bd. 22, 1, 558-826: 649; vgl. ders. (1926). Kosmos und Sympathie.
18 Vgl. Hale, D.C. (1973). Analogy of the body politic. In: Wiener, P.P. (ed.). Dictionary of the History of Ideas, vol. I, 67-70: 68.
19 Nestle, W. (1927). Die Fabel des Menenius Agrippa (Griechische Studien. Untersuchungen zur Religion, Dichtung und Philosophie der Griechen, Stuttgart 1948, 502-516): 507.
20 Livius, Ab urbe condita II, 32.
21 Livius, Ab urbe condita (dt. Römische Geschichte, Bd. 1, hg. v. H.J. Hillen, München 1987): 235; vgl. auch Guldin, R. (2000). Körpermetaphern. Zum Verhältnis von Politik und Medizin: 102f.
22 Platon, Politeia 462c, d; 464b.
23 Aristoteles, Politica 1253a.
24 Vgl. Nestle (1927): 510ff.
25 Marc Aurel, Ad se ipsum (dt. Wege zu sich selbst, hg. v. W. Theiler, Zürich 1951): 41 (II, 1).
26 Platon, Phaidros 264c.
27 Platon, Protagoras 329cff.
28 Stoicorum veterum fragmenta, Bd. III, 72 (Nr. 295); vgl. Diogenes Laertius, Vitae philosophorum VII, 125.
29 Aristoteles, Physica (übers. v. H.G. Zekl, Hamburg 1995) 195a9; vgl. Metaphysica 1013b9.
30 Aristoteles, Physiognomica 805a6; 808b11ff.; Analytica priora 70b16.
31 Aristoteles, Physiognomica 805a10.
32 Aristoteles, De gen. anim. 753a18; vgl. Problemata physica 876b15; 880b23.
33 Aristoteles, Problemata physica 886a; 887a (7, 2; 6); vgl. Richter, J. (1996). Die Theorie der Sympathie: 120.
34 Burkert, W. (1955). Zum altgriechischen Mitleidsbegriff: 65.
35 Aristoteles, Physica 252b.
36 Aristoteles, De motu animalium 703a-b.
37 Perler, D. (1996). War Aristoteles ein Funktionalist? Z. philos. Forsch. 50, 341-363: 354.
38 Aristoteles, De an. 407b34-408a1.
39 Galen, De usu partium corporis humani (Œuvres anatomiques, physiologiques et médicales, 2 Bde. ed. C. Daremberg, Paris 1854-1856): I, 128 [Opera Omnia (Leipzig 1821-33): VIII, 340; IV, 104]; vgl. Siegel, R.E. (1968). Galen's System of Physiology and Medicine: 360-370; Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 137f.
40 Siegel (1968): 361.
41 Galen, De usu partium corporis humani (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 8, Leipzig 1824): 30; dt. Übers. Richter (1996): 146.
42 Galen, Quod animi mores corporis temperamenta sequantur (Opera omnia, ed. C.G. Kühn, Bd. 4, Leipzig 1822, 767-822): 774f.; vgl. Siegel, R.E. (1973). Galen on Psychology, Psychopathology, and Function and Diseases of the Nervous System: 122; vgl 118.
43 Sextus Empircus, Adversus mathematicos IX, 70 (Stoicorum Veterum Fragmenta, Bd. 2: 302 (1013); vgl. 473; 475; 534).
44 Marsilius von Padua (1324). Defensor pacis (dt. Der Verteidiger des Friedens, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 29.
45 Ficino, M. (1469). De amore (dt. Über die Liebe oder Platons Gastmahl, hg. v. P.R. Blum, Hamburg 1984): 242-244 (81r-82r).
46 Paracelsus (1570). Paramirum: 105; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 77.
47 Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres, Bd. XI, Paris 1986, 291-497): 351 (I, 30).
48 Digby, K. (1644). Two Treatises in the one of which the Nature of Bodies, in the other, the Nature of Man's Soule is Looked into: 205; vgl. Cheung, T. (2008). Res vivens: 25.
49 Digby (1644): 208.
50 Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 157.
51 Spinoza, B. (1665). [Brief an Heinrich Oldenburg vom 20. November 1665] (Opera, Bd. 4, hg. C. Gebhardt, Heidelberg 1925): 173 (32. Brief).
52 Boerhaave, H. (1708). Institutiones medicae: 11 (Nr.

35); ebenso 2. Aufl. 1710.
53 Boerhaave, H. (1708/27). Institutiones medicae (4. Aufl.): 15 (Nr. 47); vgl. Duchesneau, F. (1982). La physiologie des lumières. Empirisme, modèles et théorie: 111.
54 Boerhaave, H. (1727). Historia plantarum: 3 (Prooemium).
55 Echelard-Dumas, M. (1976). Der Begriff des Organismus bei Leibniz: „biologische Tatsache" und Fundierung. Studia Leibnitiana 8, 160-186: 167; Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen. Der Begriff des Organischen bei Kant, sein Grund und seine Aktualität: 145.
56 Leibniz, G.W. (1704). Brief an Lady Masham von Anfang Mai 1704 (Philosophische Schriften, Bd. 3, hg. v. C.I. Gerhardt, Berlin 1887): 340; ders., Schreiben an Clarke, §115-116 (Philosophische Schriften, Bd. 7, hg. v. C.I. Gerhardt, Hildesheim 1965): 417f.
57 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (in: Ammoenitates academicae, Bd. 2, 3. Aufl (1787), 2-58): 2f. (§I).
58 ebd.
59 Linné, C. von (1760). Politia naturae (in: Om Undran för Naturen och Andra Latinska Skrifter, hg. v. K. Hagberg, Stockholm 1962, 61-109): 62 (§I).
60 Vgl. Müller-Wille, S. (1999). Botanik und weltweiter Handel. Zur Begründung eines Natürlichen Systems der Pflanzen durch Carl von Linné (1707-78): 311ff.
61 Bonnet, C. de (1764-65). Contemplation de la nature, 3 Bde. (Œuvres, Bd. 7-9, Neuchâtel 1781): I, 288.
62 a.a.O.: I, 46.
63 Diderot, D. (1769). Le rêve de d'Alembert (Œuvres complètes, Bd. 17, Paris, 1987, 87-209): 122.
64 Voltaire (1766). Le philosophe ignorant (Complete Works, vol. 62, Oxford 1987, 25-105): 52 (Nr. XIX).
65 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 373.
66 Oberhausen, M. & Pozzo, R. (Hg.) (1999). Vorlesungsverzeichnisse der Universität Königsberg (1720-1804), 2 Bde.: II, 503; vgl. Selle, G. von (1944/56). Geschichte der Albertus-Universität zu Königsberg in Preußen: 159ff.; Fett, G. (1945). Die Geschichte der medizinischen Fakultät der Albertus Universität in Königsberg (1544-1744). Med. Diss. Berlin: 20f.; Kuhlenbäumer, M. (1968). Boerhaave und seine deutschen Schüler unter Berücksichtigung von Berlin, Greifswald, Königsberg und Würzburg. Med. Diss. Münster: 77f.; Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen: 87.
67 Nachweise für Tab. 304: Platon, Phaidros 264c; Marsilius von Padua (1324). Defensor pacis (dt. Der Verteidiger des Friedens, hg. v. H. Kusch, Berlin 1958): 29 (I, 1, §3); Ficino, M. (1469). De amore (dt. Über die Liebe oder Platons Gastmahl, hg. v. P.R. Blum, Hamburg 1984): 242-244 (81r-82r); Descartes, R. (1649). Les passions de l'ame (Œuvres XI, Paris 1986, 291-497): 351 (I, 30); Malebranche, N. (1674-75). De la recherche de la vérité, 2 Bde. (Paris 1721): II, 57 (II, 6, 4); Ray, J. (1691). The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creation: 216; Boerhaave, H. (1727). Historia plantarum: 3 (Prooemium); Bordeu, T. (1751). Recherches anatomiques sur la position des glandes et sur leur action (Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818): I, 187; Tarin, P. (1754). Dissection. In: Diderot, D. & d'Alembert, J. (Hg.). Encyclopédie, Bd. 4, 1046-1047: 1046; Voltaire (1766). Le philosophe ignorant (Complete Works, Bd. 62, Oxford 1987, 25-105): 52 (Nr. XIX); Bordeu, T. (1775). Recherches sur les maladies chroniques (in: Œuvres complètes, 2 Bde., Paris 1818, II, 797-929): 805f.; Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. 5, 165-485): 373; Lamarck, J.B. (1797). Mémoires de physique et d'histoire naturelle: 249f.; vgl. 246; Cuvier, G. (1798). Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux: 5; Wagner, J.J. (1803). Von der Natur der Dinge: 472 (§474); Lucae, S.C. (1816). Entwurf eines Systems der medicinischen Anthropologie: 1; Schiff, J.M. (1858-59). Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1: 4; Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 135; Bertalanffy, L. von (1937). Das Gefüge des Lebens: 12.
68 Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): II, 19.
69 ebd.
70 Bichat, X. (1801). Anatomie générale appliqué à la physiologie et à la médecine, Bd. 1 (dt. Allgemeine Anatomie angewandt auf die Physiologie und Arzneywissenschaft, Teil 1, Abth. 1, Leipzig 1802): 23.
71 Lamarck, J.B. de (1809). Philosophie zoologique, 2 Bde.: I, 380.
72 a.a.O.: I, 91.
73 Barthez, P.J. (1778/1806). Nouveaux élémens de la science de l'homme, Bd. 2: 5.
74 Schott (1992): 119.
75 Hyrtl, J. (1880). Onomatologia anatomica. Geschichte und Kritik der anatomischen Sprache der Gegenwart: 517; vgl. Schott (1992): 120.
76 Treviranus, G.R. (1802). Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte, Bd. 1: 66.
77 Cuvier, G. (1817). Le règne animal, 4 Bde.: I, 6.
78 Geoffroy St. Hilaire, É. (1833). Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales: 68f.
79 Piaget, J. (1926). La représentation du monde chez l'enfant (dt. Das Weltbild des Kindes, München 1988): 187.
80 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 441.
81 Vgl. Christian, P. (1978). Einheit und Zwiespalt. Zum hegelianisierenden Denken in der Philosophie und Soziologie Georg Simmels: 110-133; Müller, G.H. (1994). Wechselwirkung in the life and other sciences: a word, new claims and a concept around 1800 ... and much later. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840, 1-14; Köchy, K. (2004). Das Konzept der Wechselwirkung bei Kant. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). Kant Reader, 78-106; Ziche, P. (2004). Wechselwirkung. Hist. Wb. Philos. 12, 334-341.
82 Kant, I. (1755). Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels (AA, Bd. I, 215-368): 266; 283; 292; 323; 331; 364.
83 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): B106.
84 a.a.O.: B183f.

85 a.a.O.: B256.
86 Kant, I. (1786). Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft (AA, Bd. IV, 465-565): 544.
87 Vgl. Müller (1994); Köchy (2004).
88 Snell, F.W.D. (1792). Darstellung und Erläuterung der Kantischen Critik der aesthetischen Urtheilskraft, Bd. 2: 48f.
89 Ith, J. (1794). Versuch einer Anthropologie oder Philosophie des Menschen, Bd. 1: 244 (Nr. 59).
90 Jakob, L.H. von (1795). Grundriß der Erfahrungs-Seelenlehre: 61f. (§95).
91 Schmid, C.C.E. (1798-1801). Physiologie philosophisch bearbeitet, 3 Bde.: I, 57f.
92 a.a.O.: 187f.
93 a.a.O.: 214.
94 Meiners, E. (1807). Vom Leben der Erde: 86 (Nr. 43).
95 Goethe, J.W. von [Fragment]. In: Beutler, E. (Hg.) (1949). Gedenkausgabe der Werke, Briefe und Gespräche, Bd. 17, Naturwissenschaftliche Schriften, 2. Teil, Aphorismen und Fragmente, 687-781: 720.
96 Schelling, F.W.J. (1797). Ideen zu einer Philosophie der Natur (AA, Bd. I, 5): 94.
97 Schelling, F.W.J. (1797). Ideen zu einer Philosophie der Natur: lvi.
98 Schelling, F.W.J. (1798). Von der Weltseele. Eine Hypothese der höheren Physik zur Erklärung des allgemeinen Organismus (AA, Bd. I, 6): 99.
99 Schelling, F.W.J. (1800). System des transzendentalen Idealismus (Hamburg 1992): 144.
100 Schelling, F.W.J. (1797). Ideen zu einer Philosophie der Natur (AA, Bd. I, 5): 288.
101 Burdach, K.F. (1806). Beyträge zur nähern Kenntniß des Gehirns, Bd. 1: 31 (§51).
102 Carus, C.G. (1818). Ueber die verschiedenen Begriffsbestimmungen des Lebens. Deutsches Archiv für die Physiologie 4, 47-60: 50.
103 a.a.O.: 50f.
104 a.a.O.: 52.
105 a.a.O.: 53.
106 Oken, L. (1833). Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände, Bd. 4: 199.
107 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I-II, hg. v. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): I, 618.
108 a.a.O.: 620.
109 a.a.O.: 621.
110 a.a.O.: 623.
111 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 420ff.
112 a.a.O.: 692.
113 Kant, I. (1797/98). Metaphysik der Sitten (AA, Bd. VI, 203-493): 276.
114 Schleiermacher, F. (1799). Versuch einer Theorie des geselligen Betragens (Kritische Gesamtausgabe, I. Abt., Bd. 2. Schriften aus der Berliner Zeit 1796-1799, hg. v. G. Meckenstock, Berlin 1984, 163-184): 170.
115 a.a.O.: 171.
116 a.a.O.: 170.
117 a.a.O.: 169.
118 Simmel, G. (1906/12). Die Religion (Gesamtausgabe, Bd. 10, hg. v. M. Behr, V. Krech & G. Schmidt, Frankfurt/M. 1995, 39-118): 78.
119 Simmel, G. (1908). Soziologie. Untersuchungen über die Formen der Vergesellschaftung (Gesamtausgabe, Bd. 11, hg. v. O. Rammstedt, Frankfurt/M. 1992): 18; vgl. ders. (1917). Grundfragen der Soziologie. Individuum und Gesellschaft (Gesamtausgabe, Bd. 16, hg. v. G. Fitzi & O. Rammstedt, Frankfurt/M. 1999, 59-149): 70.
120 Simmel, G. (1911). Philosophische Kultur: 200.
121 Christian, P. (1978). Einheit und Zwiespalt. Zum hegelianisierenden Denken in der Philosophie und Soziologie Georg Simmels: 132.
122 Parsons, T. (1951). The Social System: 107.
123 Gouldner, A.W. (1959). Reciprocity and autonomy in functional theory (in: For Sociology, London 1973, 190-225): 203.
124 Blau, P.M. (1968). Theories of organizations. In: Sills, D.L. (ed.). International Encyclopedia of the Social Sciences, vol. 11, 297-305: 299.
125 Fichte, J.G. (1801-02). Darstellung der Wissenschaftslehre aus den Jahren 1801/02 (AA, Bd. II, 6, 105-324): 322.
126 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 371.
127 Schiller, F. von (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen in einer Reihe von Briefen (Sämtliche Werke, Bd. 5, hg. v. J. Perfahl, München 1968, 311-408): 359 (16. Brief).
128 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 461.
129 Hegel, G.W.F. (1812-16/31). Wissenschaft der Logik (Werke, Bd. 5 & 6, Frankfurt/M. 1986): II, 238.
130 Laubener, B. (1803). Theoretisch-praktisches Handbuch der Thierheilkunde, Bd. 1: 57.
131 Wimsatt, W. (1972). Teleology and the logical structure of function statements. Stud. Hist. Philos. Sci. 3, 1-80: 43.
132 Kaspar, R. (1977). Der Typus – Idee und Realität. Acta Biotheor. 26, 181-195: 182.
133 Möbius, K. (1877). Die Auster und die Austernwirtschaft (in: Leps, G. (Hg.) (1986). Zum Biozönose-Begriff. Kapitel aus „Die Auster und die Austernwirtschaft“): 76.
134 Roscher, W. (1854/57). System der Volkswirthschaft, Bd. 1. Die Grundlagen der Nationalökonomie. Ein Hand- und Lesebuch: 21; vgl. Rau, K.H. (1826). Lehrbuch der politischen Oekonomie, Bd. 1. Die Volkswirthschaftslehre: 78.
135 Hassenstein, B. (1949). Über den Funktionsbegriff des Biologen. Stud. Gen. 2, 21-28: 23.
136 Selpert, H.G. von (1805). Ideen über die philosophische Begründung des Staates: 84.
137 Schleiermacher, F. (1835). Entwurf eines Systems der Sittenlehre. Aus Schleiermachers handschriftlichem Nachlasse herausgegeben von Alex. Schweizer: 431.
138 Freund (1835). [Rez. Pott, A.F. (1833). Etymologische Forschungen auf dem Gebiete der indo-germanischen Sprachen]. Neue Jahrbücher für Philologie und Paedagogik 13, 1-65: 20.
139 Pott, A.F. (1837). [Rez. Allgemeine Sprachkunde

(Forts.)]. Allgemeine Literaturzeitung 1837 (1), 497-504: 503.

140 Fechner, G.T. (1848). Nanna oder Über das Seelenleben der Pflanzen: 155; vgl. ders. (1861). Über die Seelenfrage: 210; ders. (1864). Ueber die physikalische und philosophische Atomenlehre: 116.

141 Baumann, J. (1908). Der Wissensbegriff: 198.

142 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 547; vgl. 428; auch Baumanns, P. (1965). Das Problem der Organischen Zweckmäßigkeit: 104.

143 Hönigswald, R. (ca. 1940). Die Grundlagen der allgemeinen Methodenlehre, II. Teil (Bonn 1970): 14; vgl. Wolandt, G. (1971). Hönigswalds Theorie des Organischen. In: ders., Idealismus und Faktizität, 33-75; Breil, R. (1997). Hönigswalds Organismusbegriff und der Systembegriff in der modernen Biologie. In: Schmied-Kowarzik, W. (Hg.). Erkenntnis – Monas – Sprache. Internationales Richard-Hönigswald-Symposion Kassel 1995, 211-224.

144 Müller, A.H. (1810). Ueber König Friedrich II und die Natur, Würde und Bestimmung der preussischen Monarchie: 184.

145 Müller, A.H. (1816). Versuche einer neuen Theorie des Geldes: 76.

146 Ennemoser, J. (1819). Der Magnetismus nach der allseitigen Beziehung seines Wesens, seiner Erscheinungen, Anwendung und Enträthselung: 315.

147 Fechner, G.T. (1851). Zend-Avesta oder über die Dinge des Himmels und des Jenseits, 2 Bde.: II, 313.

148 Fechner, G.T. (1860). Elemente der Psychophysik, Bd. 2: 393.

149 Fechner, G.T. (1861). Ueber einige Verhältnisse des binocularen Sehens. Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe der königlich sächsischen Akademie der Wissenschaften zu Leipzig 5, 337-564: 397; vgl. ders. (1877). In Sachen der Psychophysik: 66.

150 Lotze, H. (1852). Medicinische Psychologie oder Physiologie der Seele: 71.

151 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution: 288.

152 Wuketits, F.M. (1985). Die systemtheoretische Innovation der Evolutionslehre. In: Ott, J.A., Wagner, G.P. & Wuketits, F.M. (Hg.). Evolution, Ordnung und Erkenntnis, 69-81: 78.

153 Coleridge, S.T. (1817). A Lay Sermon Addressed to the Higher and Middle Classes on the Existing Distresses and Discontents: 33.

154 Coleridge, S.T. (1818). The Friend. A Series of Essays, vol. 3: 179.

155 Anonymus (1825). Is there reason to believe that the doctrines of phrenology are founded in truth? Philomatic Journal 3, 98-144: 129.

156 Burnett, G.T. (1830). Illustrations of the Quadrupeda. The Quarterly Journal of Science, Literature and Art 28, 336-353: 338.

157 F.C. (1835). [Rez. Bischoff, T.L.W. (1834). Beiträge zur Lehre von der Eyhülle des menschlichen Fötus]. The Dublin Journal of Medical and Chemical Science 7, 473-479: 473.

158 Huntington, J. (1839). The Allston exhibition. The Knickerbocker, New York Monthly Magazine 14, 163-174: 165.

159 Green, J.H. (1840). Vital Dynamics. The Hunterian Oration before the Royal College of Surgeons: 83f.; vgl. 41; 59; 65; 126.

160 Whewell, W. (1840/47). The Philosophy of the Inductive Sciences, 2 vols.: I, 574.

161 Hare, J.C. (1840). The Victory of Faith and Other Sermons: 265.

162 Wilberforce, R.J. (1848). The Doctrine of the Incarnation of our Lord Jesus Christ: 52f.

163 Forbes, S.A. (1880). On some interactions of organisms. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 1 (Reprint 1903), 3-18: 3f.

164 Mivart, G.J. (1889). On Truth: 493.

165 Pound, R. (1893). Symbiosis and mutualism. Amer. Nat. 27, 509-520: 509.

166 Spencer, H. (1874/85). The Principles of Sociology, vol. I (New York 1901): 453; vgl. ders. (1864). The Principles of Biology, vol. I: 101f.; vgl. Ritsert, J. (1966). Organismusanalogie und politische Ökonomie. Soziale Welt 17, 55-65; Kellermann, P. (1967). Kritik einer Soziologie der Ordnung. Organismus und System bei Comte, Spencer und Parsons; Meyer, A. (1969). Mechanische und organische Metaphorik politischer Philosophie. Arch. Begriffsgesch. 13, 128-199; Dohrn-van Rossum, G. (1978). Organ, Organismus, Politischer Körper. In: Brunner, O., Conze, W. & Koselleck, R. (Hg.). Geschichtliche Grundbegriffe, Bd. 4, 519-560.

167 Laszlo, E. (1963). Essential Society. An Ontological Reconstruction: 100; vgl. ders. (1972). Introduction to Systems Philosophy. Toward a New Paradigm of Contemporary Thought (New York 1973): 246.

168 Laszlo (1963): 100.

169 Riedl, R. (1975). Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution: 222.

170 Bahm, A.J. (1967). Organicism: the philosophy of interdependence. Int. Philos. Quart. 7, 251-284.

171 Wallace, H.A. (1933). Declaration of interdependence (Radioansprache vom 13. Mai 1933; gedruckt in: Democracy Reborn, New York 1944: 43).

172 Taylor, W.P. (1935). What is ecology and what good is it? Ecology 17, 333-346: 335; Worster, D. (1977/94). Nature's Economy. A History of Ecological Ideas: 320.

173 Burdach, K.F. (1806). Beyträge zur nähern Kenntniß des Gehirns, Bd. 1: 36 (§62).

174 Anonymus (1811). Einiges über G.C. Beireis. Asklepieion. Allgemeines medicinisch-chirurgisches Wochenblatt 1 (Nr. 49-50), 769-783; 801-812: 781.

175 Krause, K.C.F. (1843). Die reine d.i. allgemeine Lebenlehre und Philosophie der Geschichte zu Begründung der Lebenkunstwissenschaft (hg. v. H.K. von Leonhardi): 327.

176 Henrich, D. (1993). Nach dem Ende der Teilung. Über Identität und Intellektualität in Deutschland: 84.

177 Röschlaub, A. (1798). Untersuchungen über Pathogenie oder Einleitung in die medizinische Theorie, Bd. 2: 304.

178 Loeben, O.H. (1814). Deutsche Worte über die An-

sichten der Frau v. Stael: 216.
179 Lavergne-Peguilhen, M. von (1838). Grundzüge der Gesellschaftswissenschaft, Bd. 1: 91.
180 Anonymus (1852). Einiges über Parasiten im Allgemeinen, und Coenurus cerebralis und Trichina spiralis im Besonderen. Centralzeitung für die gesammte veterinaermedizin und ihre Hilfswissenschaften 2 (Nr. 5-10), 35-37; 43-45; 52; 59-60; 68; 75-77: 45.
181 Anonymus (1854) (Übers.). Grundzüge der Zoologie, Bd 1. Allgemeine Zoologie: 120 (Nr. 337).
182 Agassiz, L. & Gould, A.A. (1851). Principles of Zoology, vol. 1: 159 (Nr. 337).
183 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urteilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 373.
184 a.a.O.: 374.
185 Kauffman, S.A. (1995). "What is life?": was Schrödinger right? In: Murphy, M.P. & O'Neill, L.A.J. (eds.). What is Life. The Next Fifty Years, 83-114; ders. (1995). At Home in the Universe: 65.
186 Natorp, P. [1902]. Zu Cohens Logik (in: Holzhey, H. (Hg.) (1986). Cohen und Natorp. Der Marburger Neukantianismus in Quellen, Bd. 2. Zeugnisse kritischer Lektüre, Briefe der Marburger, Dokumente zur Philosophiepolitik der Schule, 6-35): 24; vgl. 32; vgl. Cohen, H. (1902). Logik der reinen Erkenntniss: 77.
187 Kant (1790/93): 372.
188 a.a.O.: 371.
189 Schelling, F.W.J. (1799). Erster Entwurf eines Systems der Naturphilosophie für Vorlesungen (AA, Bd. I, 7): 71.
190 Herfner, I. (1844). Mesmermism (second article). The Dublin University Magazine 23, 286-301: 297.
191 Davidson, T. (1867). Schelling's Introduction to the Outlines of a System of Natural Philosophy (translation). The Journal of Speculative Philosophy 1, 193-220: 209.
192 Nichols, H. (1890). The psychology of time. The American Journal of Psychology 3, 453-502: 470.
193 Falckenberg, R. (1886/92). Geschichte der neueren Philosophie von Nikolaus von Kues bis zur Gegenwart (engl. History of Modern Philosophy from Nicolas of Cusa to the Present Time, übers. v. A.C. Armstrong, 2. Aufl., New York 1893, Reprint 2004): 476; (3. Aufl. New York 1897): 583 (XV, 4).
194 Falckenberg, R. (1886/92). Geschichte der neueren Philosophie von Nikolaus von Kues bis zur Gegenwart: 463.
195 Fuller, B.A.G. (1938/45). A History of Philosophy, vol. 2: 371.
196 Laszlo, E. (1963). Essential Society. An Ontological Reconstruction: 100; vgl. ders. (1972). Introduction to Systems Philosophy. Toward a New Paradigm of Contemporary Thought: 246f.
197 Rosen, R. (1972). Some systems theoretical problems in biology. In: Laszlo, E. (ed.). The Relevance of General Systems Theory. Papers Presented to Ludwig von Bertalanffy on his Seventieth Birthday, 43-66: 63.
198 Aristoteles, De part. anim. 639b.
199 Aristoteles, Politica 1253a.
200 ebd.
201 Aristoteles, Meteorologica 390a.
202 Cartwright, N. (1986). Two kinds of teleological explanation. In: Donagan, A., Perovich, A.N. Jr. & Wedin, M.V. (eds). Human Nature and Natural Knowledge, 201-210: 203.
203 Kant, I. (1781/87). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. III): B257f.; vgl. B111.
204 a.a.O.: B261.
205 Kant, I. (ca. 1780). Vorlesungen über Metaphysik (L1) (Pölitz) (AA, Bd. XXVIII, 1, 193-350): 195f.
206 Fichte, J.G. (1794). Grundlage der gesammten Wissenschaftslehre (AA, Werkebd. I, 2, 173-451): 290.
207 Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): II, 19.
208 Fichte, J.G. (1801). Sonnenklarer Bericht an das größere Publikum über das eigentliche Wesen der neuesten Philosophie: 140.
209 Dömling, J.J. (1802). Kritik der vorzüglichsten Vorstellungsarten über Organisation und Lebensprincip: 34.
210 Herbart, J.F. (1828). Allgemeine Metaphysik nebst Anfängen der philosophischen Naturlehre. Erster historisch-kritischer Theil (Sämtliche Werke, Bd. 7, hg. v. K. Kehrbach & O. Flügel 1892, Aalen 1964, 1-346): 178.
211 Haldane, J.S. (1884). Life and mechanism. Mind 9, 27-47: 35.
212 ebd.
213 a.a.O.: 37.
214 a.a.O.: 38.
215 a.a.O.: 46f.
216 Haldane, J.S. (1913). Mechanism, Life and Personality (London 1921): 78f.; ders. (1931). The Philosophical Basis of Biology (dt. Die philosophischen Grundlagen der Biologie, Berlin 1932): 6f.
217 Jonas, H. (1957). Bemerkungen zum Systembegriff und seiner Anwendung auf Lebendiges (zit. n.: Harmonie, Gleichgewicht und Werden, in: ders., Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 109-125): 114.
218 Beckner, M. (1969). Function and teleology. J. Hist. Biol. 2, 151-164: 159.
219 a.a.O.: 160.
220 Vgl. Enç, B. (1979). Function attributions and functional explanation. Philos. Sci. 46, 343-365: 362.
221 Stöhr, A. (1909). Der Begriff des Lebens: 328f.
222 Vgl. Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme: 410ff.

Literatur

Müller, G.H. (1994). Wechselwirkung in the life and other sciences: a word, new claims and a concept around 1800 ... and much later. In: Poggi, S. & Bossi, M. (eds.). Romanticism in Science. Science in Europe, 1790-1840, 1-14.

Köchy, K. (2004). Das Konzept der Wechselwirkung bei Kant. In: Ingensiep, H.W., Baranzke, H. & Eusterschulte, A. (Hg.). Kant Reader, 78-106.

Zelle

Der Ausdruck ›Zelle‹ in der Biologie geht auf R. Hooke zurück, der die von dicken Wänden eingefassten mikroskopisch kleinen Bausteine des Flaschenkorks 1665 mit dem lateinischen Wort ›cellula‹ (abgeleitet von lat. ›cella‹ »Vorratskammer eines Wohnhauses, kleiner Raum«; bei Hooke: »little Boxes«) benennt.[1] Als Vorbild für die Namensgebung dient Hooke wohl die Bauweise von eng nebeneinanderliegenden Klosterzellen. Hooke hält die von ihm beschriebenen Zellen allerdings keineswegs für die universalen strukturellen und physiologischen Einheiten der Lebewesen, als die sie später erkannt werden. Er sieht in ihnen vielmehr »Poren«, die Teile eines Systems von Kanälen und Röhren sind, das er analog zum Gefäßsystem der Tiere als Medium zur Leitung von flüssigen Nahrungsstoffen versteht. Das basale Konstruktionselement der Pflanzen bildet für Hooke – wie zu seiner Zeit üblich – die Faser.[2]

Ursprung in mikroskopischen Untersuchungen

Die systematische mikroskopische Untersuchung der höheren Pflanzen offenbart bereits vor der Einführung der Zellenlehre ihren Aufbau aus gleichförmig gestalteten Grundbausteinen. Auf vielen anatomischen Abbildungen des 17. Jahrhunderts ist der zelluläre Aufbau der pflanzlichen Gewebe dargestellt (↑Gewebe: Abb. 200). Die Pioniere der Pflanzenanatomie, N. Grew und M. Malpighi, verwenden am Ende des 17. Jahrhunderts allerdings meist andere Bezeichnungen. Bei Grew erscheint der Ausdruck ›Zelle‹ an nur einer Stelle seiner umfangreichen Pflanzenanatomie[3]; meist gebraucht er andere Ausdrücke wie ›vessels‹, ›vesicles‹, ›bubbles‹, ›bladders‹ oder ›pores‹. Besonders detaillierte Zeichnungen gibt Malpighi, der auch einen Terminus für die Zellen vorschlägt (»utriculi seu sacculi«).[4] Weil Malpighi diese Strukturen nicht in allen Pflanzenteilen finden kann, bilden sie aber auch für ihn nicht ein allgemeines Bauelement der Pflanzen.

Alternative Bezeichnungen

Die Bezeichnung ›Zelle‹ für den anatomischen Grundbaustein der Organismen setzt sich erst in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts allgemein durch, nachdem eine verbesserte mikroskopische Technik auch den zellulären Aufbau der Tiere nachweist. Vor

Die Zelle ist die elementare Struktur- und Funktionseinheit aller Lebewesen. Bei den Bakterien und Einzellern stellt sie den Körper des ganzen Organismus dar; bei den mehrzelligen Algen, Pflanzen, Pilzen und Tieren ist sie der morphologische und physiologische Baustein.

Zelle (Raspail 1827) *764*
Nukleus (Brown 1833) *772*
Sarkode (Dujardin 1835) *770*
Vakuole (Dujardin 1835) *772*
Zellkern (Schleiden 1837) *772*
Nukleolus (Valentin 1839) *773*
Zellen-Teilung (Grisebach 1839; Schleiden 1839) *776*
Protoplasma (Purkinje 1840) *770*
Zellteilung (Braun 1847) *776*
Membran (Pringsheim 1854) *771*
Zytoplasma (Braun 1855) *771*
Zytologie (Peaslee 1857) *778*
Karyokinese (Schleicher 1878) *777*
Chromatin (Flemming 1880) *775*
Protoplast (Hanstein 1880) *770*
Mitose (Flemming 1882) *777*
Karyoplasma (Flemming 1882) *771*
Nukleoplasma (Strasburger 1882) *771*
Plastiden (Schimper 1882) *774*
Anaphase (Strasburger 1884) *778*
Chloroplasten (Strasburger 1884) *773*
Metaphase (Strasburger 1884) *778*
Prophase (Strasburger 1884) *778*
Centrosoma (Boveri 1888) *778*
Chromosomen (Waldeyer 1888) *775*
Organellen (Haeckel 1894) *772*
Telophase (Heidenhain 1894) *778*
Centriole (Boveri 1895) *778*
Diakinese (Häcker 1897) *778*
Mitochondrien (Benda 1898) *773*
Chromatid (McClung 1900) *776*
Diplotän (Winiwarter 1900) *778*
Leptotän (Winiwarter 1900) *778*
Pachytän (Winiwarter 1900) *778*
Liposomen (Albrecht 1903) *774*
Meiose (Farmer & Moore 1905) *778*
Geschlechtschromosomen (Wilson 1906) *776*
Allosomen (Montgomery 1906) *776*
Autosomen (Montgomery 1906) *776*
Zygotän (Grégoire 1907) *778*
Chiasma (Janssens 1909) *776*
heterogametisch (Wilson 1910) *776*
homogametisch (Wilson 1910) *776*
Polyploidie (Strasburger 1910) *776*
Crossing-over (Morgan & Cattell 1912) *776*
Interphase (Lundegårdh 1912) *778*
Golgi-Apparat (Ramón y Cajal 1914) *775*
Karyotyp (Delaunay 1923) *776*
Centromer (Darlington 1936) *776*
Nukleoid (Piekarski 1937) *773*
Endoplasmisches Retikulum (Meglitsch 1947) *774*
Prokaryon (Dougherty 1957) *773*
Eukaryon (Dougherty 1957) *773*
Ribosomen (Anonymus 1958) *774*
Einheitsmembran (Robertson 1959) *771*
Segregationsverzerrung
(Sandler, Hiraizumi & Sandler 1959) *778*
Polysomen (Warner, Rich & Hall 1962) *774*

Verbreitung des Ausdrucks ›Zelle‹ werden gleichberechtigt andere Ausdrücke, wie z.B. ›vesiculi‹ und ›globuli‹ oder ›Körnchen‹ und ›Körperchen‹, verwendet. J.E. Purkinje lehnt noch in den 1840er Jahren den Terminus ›Zelle‹ ab, weil dieser einen leeren Innenraum nahelege; er zieht daher das Wort ›Körnchen‹ vor.[5] A.F.J.C. Mayer bezeichnet 1827 die von ihm hypothetisch angenommenen elementaren Einheiten aller Lebewesen als *Biosphären* oder »Lebenskügelchen«: »die Urwesen alles Lebendigen, die elementarischen Atome, *Molécules*, aus welchen alle andere organischen Wesen zusammengesetzt sind«.[6]

Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts ist der Ausdruck ›Zelle‹ mehrdeutig, weil nach der älteren Terminologie des 18. Jahrhunderts nicht nur mikroskopisch sichtbare Strukturen, sondern auch makroskopisch sichtbare kammerartige Gebilde der Gewebe als ›Zellen‹ bezeichnet werden, nämlich bei Tieren die Teile des so genannten ›Zellgewebes‹ (»tela cellulosa«), d.h. des lockeren Bindegewebes (↑Gewebe). Auch in der Botanik findet der Begriff des Zellgewebes lange vor der Etablierung der eigentlichen Zellenlehre bereits in engerer Bedeutung Verwendung (Link 1807: »Zellgewebe (contextus cellulosus tela cellulosa)«.[7]

Als Vorläufer der Lehre von den Zellen können alle Theorien angesehen werden, die eine Zusammensetzung des Organismus aus einer Vielzahl von lebendigen Elementen annehmen. Zu diesen Theorien gehört die seit Ende des 17. Jahrhunderts entwickelte Vorstellung von Fasern als Struktur- und Funktionselemente aller Lebewesen (↑Gewebe) sowie die weitgehend spekulativen Entwürfe zur Zusammensetzung der lebenden Körper aus »organischen Molekülen«, die u.a. G.W. Leibniz und G.L.L. Buffon entwickeln.[8] A. von Haller und später E. Darwin gehen in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts davon aus, dass der Tierkörper aus Elementarfibrillen zusammengesetzt ist. Nach der zu Beginn des 19. Jahrhunderts herrschenden Auffassung stellt die lebendige Substanz aber eine Art Schleim dar, der im Körper zu verschiedenen Strukturen erstarrt.

Ende des 18. Jh.: Von der Faser zur Zelle

Ende des 18. Jahrhunderts gewinnt die Einsicht von der besonderen Bedeutung der Zellen an Boden; die bis dahin dominante, etwa von H. Boerhaave und A. von Haller vertretene Meinung, der zufolge Fasern die Baueinheit der Organismen sind, treten dabei zunehmend in den Hintergrund. Als expliziten Gegenentwurf zu Hallers Lehre von der Faser als dem Grundbaustein der Tiere (↑Gewebe) nimmt K.F. Wolff eine Parallele zwischen dem Gewebe von Pflanzen und Tieren an und beschreibt ihren Aufbau aus kleinen Bläschen (»vesiculi« und »globuli«), die er gelegentlich auch ›Zellen‹ nennt.[9] Die von Wolff beschriebenen tierischen Zellen bilden aber Teile des »Zellgewebes«, d.h. des lockeren Bindegewebes; seine These von den einheitlichen Grundbausteinen von Tieren und Pflanzen ist also im Wesentlichen spekulativ.

Der Arzt J.F. Ackermann sieht 1797 die »ersten Elemente des Organismus in einem zelligen Schleimgewebe und nicht in der Faser«[10]; die Zellen gelten ihm als »erste Anfänge des organischen Baues«[11]. Er beruft sich als Mitstreiter für diese Auffassung auf den Paduer Physiologen S. Gallini. Diese Zellentheorie behauptet allerdings noch nicht die funktionale Geschlossenheit der Zelle und konzipiert sie v.a. als morphologische Grundeinheit des Organismus. J.W. von Goethe betrachtet dagegen 1807 – wohl im Anschluss an Leibniz und Buffon, aber ohne selbst darüber empirisch gearbeitet zu haben – ein Lebewesen als eine »Versammlung von lebendigen selbständigen Wesen«[12]; er ist der Ansicht, dass gerade die Differenzierung dieser in sich organisierten Teile des Organismus dessen Vollkommenheit ausmacht.

Ende des 18. Jahrhunderts nimmt auch F. Fontana an, dass alle tierischen Gewebe aus einheitlichen Bausteinen bestehen – er beschreibt ihre Form als *gedrehte Zylinder* (»cylindres tortueux primitifs«).[13] Die Annahme von Grundbausteinen für den Aufbau der tierischen Gewebe folgt bis ins 19. Jahrhundert weniger aus empirischen Beobachtungen als aus der theoretischen Überzeugung, dass es kleinste anatomisch-physiologische Einheiten (physiologische Atome) gibt. Dies gilt auch noch für H. Milne-Edwards' Darstellung aus den frühen 1820er Jahren, nach der die kleinsten Untereinheiten aller Gewebe eine einheitliche Größe aufweisen.[14] Eine genaue Beobachtung von tierischen Zellen wird erst aufgrund der verbesserten Technik der Mikroskope, v.a. der Einführung achromatischer Linsen, seit den späten 1820er Jahren möglich.

Oken: Infusorien als »Bestandthiere«

Im Rahmen seiner spekulativen Naturphilosophie entwirft L. Oken 1805 die Vorstellung der Zusammensetzung der höheren Organismen aus einer Vielzahl von elementaren Lebenseinheiten, die er mit den kleinsten ihm bekannten Lebewesen identifiziert, den »Infusorien« (↑Einzeller)[15]: »Wenn alles Fleisch zerfällt in Infusorien, so […] müssen alle höheren Thiere aus diesen, als ihren Bestandthieren bestehen«.[16] Diese »Bestandthiere« seien die »Urthiere« der höheren Organismen; die »Verbindung der Urthiere im Fleische« sei nicht zu denken als eine »mechanische

Aneinanderklebung eines Thierchens an das andere«, sondern als »eine wahre Durchdringung, Verwachsung, ein Einswerden aller dieser Thierchen, die von nun an kein eignes Leben führen, sondern alle, im Dienste des höhern Organismus befangen, zu einer und derselben gemeinschaftlichen Function hinarbeiten, oder diese Function durch ihr Identischwerden selbst sind […], die Individualitäten aller bilden nun nur Eine Individualität«.[17] Nach Oken besteht die »organische Grundmasse« nicht nur aus Infusorien, die höheren Organismen hätten sich auch aus dieser »entwickelt«: »Die Organismen sind eine Synthesis von Infusorien«[18], wie er 1810 formuliert. Die Infusorien bilden für Oken in struktureller Hinsicht also als Bausteine der höheren Lebewesen. Die Zusammenfügung der Infusorien zu einem komplexen Organismus erfolgt nach Oken nicht einfach durch Aggregation, sondern schließt die funktionale Differenzierung (»Verflechtung«) ein.[19]

In einem auf der Naturphilosophie Okens aufbauenden Ansatz und im Gegensatz zur traditionellen anatomischen Definition der Zelle vertritt D.G. Kieser 1818 ausgehend von seinen Untersuchungen an Pflanzenzellen die Auffassung, »daß jede Zelle ein vollkommen organisirter und individualisirter Körper ist«; er begründet damit eine physiologische Perspektive auf die Zelle als Organisationseinheit der Pflanzen.[20]

Frühe Zellenlehren der 1820er Jahre

Die physiologische Perspektive auf die Zellen wird durch die Arbeiten H. Dutrochets vertieft. Er hat zwar allein die Ganglienzellen im Gehirn von Schnecken gesehen und ist damit überhaupt der erste Mensch, der Zellen in tierischen Geweben beobachten kann, – aber trotz dieser spärlichen Daten beurteilt er die Zellen als Grundeinheiten des Stoffwechsels und der Organisation bei Pflanzen und Tieren. Zur Kennzeichnung des selektiven Ein- und Austritts von Stoffen in die Zelle prägt Dutrochet 1828 die Ausdrücke *Endosmose* und *Exosmose*.[21] Die Verschiedenheit der Gewebe beruht nach Dutrochet auf der Unterschiedlichkeit der Stoffe in ihren Zellen, aus denen sie sich zusammensetzen. Die Zelle sieht Dutrochet 1824 ausdrücklich als grundlegendes Element der Organisation (»la pièce fondamentale de l'organisation; tout, en effet, dérive évidemment de la cellule«[22]). Dutrochet erkennt auch, dass die Zunahme der Anzahl der Zellen der entscheidende Faktor für das Wachstum der Pflanzen ist; er diskutiert daher die Frage, ob die neuen Zellen außerhalb der vorhandenen oder in ihrem Innern entstehen.[23] Dutrochet entwickelt ein Verfahren zur Isolierung pflanzlicher Zellen – wie bereits vor ihm 1812 J.J.P. Moldenhawer[24]. Angesichts der schmalen Basis an empirischen Beobachtungen, aus denen Dutrochet seine weitreichende Zellentheorie entwickelt, ist diese weitgehend als Spekulation anzusehen; es ist also kaum mehr als ein Zufall, dass sein Grundgedanke von der Übereinstimmung im Feinbau der Pflanzen und Tiere später empirisch bestätigt wird.[25]

Eine empirisch besser gestützte Lehre von der Zelle als Grundeinheit des Lebens findet sich in den (in Deutschland) lange Zeit wenig beachteten Schriften F.-V. Raspails aus den späten 1820er Jahren. Raspail postuliert die Zelle als die grundlegende Struktureinheit, aus deren Variation sich die Mannigfaltigkeit der organischen Formen ergibt: »Donnez-moi une cellule dans le sein de laquelle puissent s'élaborer à l'infini, et s'infiltrer à mon gré d'autres cellules, et je vous rendrai toutes les formes du monde organisé«[26]. Auf Raspail wird auch die später durch Virchow bekannt gewordene Formel *omnis cellula e cellula* zurückgeführt (↑Urzeugung) – allerdings findet sie sich nicht an den wiederholt angegebenen Orten.[27]

Eine anatomisch und physiologisch fundierte Theorie der Zellen entwickelt auch der Botaniker F.J.F. Meyen 1830. Für ihn bilden die Zellen die dritte Kategorie der »Elementarorgane« von Pflanzen, die neben Spiralröhren und (Milchsaft-)Gefäßen steht. Meyen definiert: »Eine Pflanzenzelle ist ein von der vegetabilischen Membran vollkommen umschlossener Raum. Synonym dafür sind: Bläschen, cellulae, bullae, utriculi, vesiculae, sacculi, vasa etc.«[28] Die Zellen treten nach Meyen entweder einzeln auf (bei Algen und Pilzen) oder in »Massen« (bei den »höher organisirten Pflanzen«). Physiologisch kennzeichnet Meyen die Zelle als »ein für sich bestehendes, abgeschlossenes Ganze; sie ernährt sich selbst; sie bildet sich selbst und verarbeitet den aufgenommenen rohen Nahrungssaft zu sehr verschiedenartigen Stoffen und Gebilden«.[29] Einige Jahre später kennzeichnet Meyen die Zellen als das einzige »Elementar-Organ« der Pflanzen und charakterisiert sie über ihre »Selbstständigkeit«.[30] Wie viele Botaniker in den ersten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts versteht aber auch Meyen nicht allein die später so bezeichneten Strukturen als ›Zellen‹, sondern auch andere größere, im Mikroskop als Bläschen erscheinende Baueinheiten des Pflanzenkörpers.

Schwann und Schleiden: »Entdecker der Zellen«

Als die eigentliche »Entdecker« der Zellen galten lange die beiden Berliner Biologen T. Schwann und M.J. Schleiden. Sie beschreiben seit Ende der 1830er Jahre die Bedeutung der Zellen als basale anatomi-

sche und physiologische Einheit der Lebewesen.[31] Eine genaue mikroskopische Untersuchung der Zellen erfolgt aber auch schon vor den Arbeiten der beiden deutschen Forscher.[32]

Für Schwann (1839) bilden die Zellen die »Elementarteile der Organismen«[33], die ein »selbständiges Leben«[34] führen. Wie er im Vorwort seiner ›Mikroskopischen Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Pflanzen‹ formuliert, ist es das Ziel seiner Studien, »den innigsten Zusammenhang beider Reiche der organischen Natur aus der Gleichheit der Entwicklungsgesetze der Elementartheile der Thiere und Pflanzen nachzuweisen«.[35] Später heißt es, es gehe um den Nachweis der »Übereinstimmung der Elementarteile der Tiere mit den Pflanzenzellen«; es liege ein »gemeinsames Bildungsprinzip allen Elementarteilen der Tiere und Pflanzen zugrunde«.[36] Schwann hat vermutlich wesentliche Anregungen seiner Arbeit durch Raspail bezogen (allerdings ohne ihn zu zitieren).[37] Nach seinen eigenen späteren Erinnerungen waren es die Anregungen durch die Zellenlehre des Botanikers Schleiden, die für Schwann den entscheidenden Impuls abgaben (»Eines Tages speiste ich mit Schleiden. Da machte mich dieser berühmte Botaniker auf die Rolle aufmerksam, die der Kern bei der Entwicklung der Pflanzenzellen spielt. Ich erinnerte mich sofort, ein ähnliches Gebilde in den Zellen der Chorda gesehen zu haben«).[38] Es bleibt aber trotz dieser Anregungen Schwanns Verdienst, die Zellenlehre zu einer grundlegenden und universalen Theorie auszubauen, die nicht nur einen beschreibenden, sondern einen umfassenden erklärenden Anspruch hat. Der Wissenschaftshistoriker O. Parnes bemerkt 2008: »Tatsächlich hat niemand vor Schwann je behauptet, dass alle tierischen Gewebe aus Zellen aufgebaut sind und erst recht nicht, dass diese Zellen derselben Art seien wie jene der Pflanzen. Umgekehrt haben praktisch alle Forscher nach Schwann (mindestens jedoch nach 1850) und bis heute die Zelltheorie als gültige und unbestreitbare Tatsache anerkannt«.[39] Im Falle von Schwanns Zellenlehre könne daher das in der Wissenschaftsgeschichte traditioneller Prägung so beliebte »Narrativ einer einzigartigen Entdeckung« zu Recht angewendet werden.[40]

Für Schwanns Ansatz ist es kennzeichnend, die Prozesse der Zellbildung ausgehend von anorganischen Vorgängen, insbesondere der Kristallisation, zu konzipieren.[41] Nach seiner Theorie der freien Zellbildung entstehen neue Zellen ausgehend von einer Bildungssubstanz zwischen den Zellen, analog zur Entstehung anorganischer Kristalle, aus einer Mutterlauge.

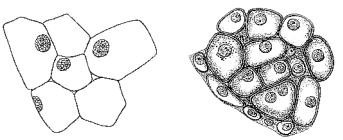


Abb. 571. Zellulärer Aufbau der Organismen. Links Zellen des Parenchymgewebes einer Zwiebel, rechts Zellen des Kiemenknorpels einer Froschlarve (aus Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Pflanzen (Leipzig 1910): Tafel I; III).

Schwann argumentiert, dass die Leistungen, die die Organismen vom Bereich des Anorganischen unterscheiden und sie zu besonderen Naturgegenständen machen, – die Vermögen zur Selbsterhaltung, das Wachstum, der Stoffwechsel und die Fortpflanzung – auch schon der einzelnen Zelle zukämen. Die Selbständigkeit von Zellen im Sinne der Fähigkeit zu den genannten Leistungen beobachtet Schwann bei den Eizellen von Tieren und den Sporen niederer Pflanzen. Weil diese Zellen zu besagten Leistungen befähigt seien, sie sich aber in nichts gegenüber den anderen Zellen auszeichneten, müsse geschlossen werden, dass alle Zellen des Organismus über eine Selbständigkeit verfügten. Der Organismus wird damit als aus einfacheren Organismen zusammengesetzt gedacht, aus *Elementarorganismen*, wie es später (seit E. von Brückes Wortprägung von 1862; ↑Organismus) heißt. Trotz der Wechselwirkung untereinander seien die Zellen unabhängig voneinander lebensfähig, so dass das Leben eines Organismus allein als Wirkung des kollektiven Lebens seiner Zellen interpretiert wird: »Der Grund der Ernährung und des Wachstums liegt nicht in dem Organismus als Ganzem, sondern in den einzelnen Elementarteilen, den Zellen«.[42] Weil auch die Stoffe der organischen Natur sich nicht von denen der anorganischen unterschieden, liege das Charakteristische eines Organismus allein in der Anordnung seiner Teile (↑Organisation).

Zu den elementaren Trägern des Lebens werden die Zellen nach Schwann aufgrund ihrer Systemleistungen wie Selbsterhaltung, Wachstum, Stoffwechsel und Fortpflanzung (durch Teilung). Zu diesen Leistungen kann die Zelle nur insofern in der Lage sein, als sie als funktional organisiert gedacht wird. Teile der Zellen müssen geordnet ineinander wirken, damit die komplexen Eigenschaften, die sie zu einer Zelle machen, vorliegen. Schwann betont die Untersuchung dieser Selbstorganisation ausdrücklich als Aufgabe zukünftiger Wissenschaft: Von den Bestandteilen der Zellen, die er sich als Kristalle vorstellt, fordert er, dass sie sich »nach gewissen Sätzen zu-

sammenfügen müssen, so daß sie ein einem Organismus ähnliches, systematisches Ganzes bilden«.[43] Die Zellen sind nach Schwann also das im Kleinen, was der ganze Organismus im Großen ist: eine funktionale Einheit von interdependenten Prozessen. Schwann versteht die Zellen demnach einerseits als Analoga des Organismus: als dynamische und ganzheitliche Systeme, nicht bloß als strukturelle Einheiten. Anderseits bilden die Zellen für Schwann aber auch die entscheidende Determinations- und Analyseebene, auf der die komplexen Lebensfunktionen des ganzen Organismus eine physiologische Erklärung erfahren. Besonders deutlich wird dies daran, dass Schwann in einer Korrektur seiner Notizbücher vom Januar 1838 an einer Stelle das Wort ›Zellen‹ ausstreicht und durch ›Kräfte‹ ersetzt.[44] Die Zellen werden von Schwann also als die selbst systemisch organisierten kausalen Determinationsfaktoren der Lebensfunktionen verstanden.

Für den Botaniker M.J. Schleiden bildet die Zelle den elementaren Baustein aller Pflanzen; er bezeichnet sie 1838 als »eigenthümlichen kleinen Organismus«[45] und später als »den einfachsten Organismus im Allgemeinen«.[46] In die gleiche Richtung wie Schwann weisend stellt er fest: »Jede nur etwas höher ausgebildete Pflanze ist […] ein Aggregat von völlig individualisirten, in sich abgeschlossenen Einzelwesen, eben den Zellen selbst«.[47]

Zellulärer Aufbau als Definiens des Lebendigen

Der zelluläre Aufbau der Organismen erhält für viele Biologen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine so zentrale Bedeutung, dass das Vorhandensein von Zellen geradezu für die Definition des Lebensbegriffs herangezogen wird. So behauptet 1856 der Mediziner R. Virchow, ein leidenschaftlicher Anhänger Schwanns, die Lebensprozesse würden sich allein dadurch von den Bewegungen des Unorganischen abheben, dass sie zur »Zellenbildung« führen.[48] »Das Leben ist die Thätigkeit der Zelle, seine Besonderheit ist die Besonderheit der Zelle«, formuliert Virchow 1858.[49] In seiner im gleichen Jahr erscheinenden ›Cellularpathologie‹ bemüht sich Virchow um die Rückführung aller Krankheiten auf Defekte auf Zellebene. Die Zellen bilden für Virchow die morphologischen und physiologischen Einheiten des Organismus; der Organismus ist für ihn nichts als eine Zusammensetzung von strukturell und funktional differenzierten Zellen (»Zellenstaat«).[50] Bei Virchow heißt es, »dass die Zelle wirklich das letzte eigentliche Form-Element aller lebendigen Erscheinung sei und dass wir die eigentliche Action nicht über die Zelle hinaus verlegen dürfen«; die »eigentliche Action« gehe vielmehr von den Zellen aus.[51] Die Zellen werden von Virchow dabei ebenso wie von Schwann nicht nur als Komponenten der Lebewesen, sondern selbst als lebendig aufgefasst: »Alles Leben ist an die Zelle gebunden und die Zelle ist nicht blos das Gefäß des Lebens, sie ist selbst der lebende Theil«; Leben sei daher nicht lediglich in einem der Teile, sondern »es ist in allen Theilen, soweit sie zelligen Ursprungs sind«.[52] Aufgrund der Zellenlehre kann nach Virchow zwischen »Einzel-Individuen« und »Sammel-Individuen« (d.h. allen mehrzelligen Organismen) unterschieden werden.[53] Die Beobachtung, dass Zellen nicht spontan entstehen, sondern nur aus anderen Zellen hervorgehen, formt Virchow 1855 zu dem Diktum: »Omnis cellula a cellula« (↑Urzeugung).[54]

Viele Autoren der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts sehen in den Zellen das entscheidende strukturelle Spezifikum der Lebewesen. Bei G. von Hayek heißt es 1877 kurz und bündig: »Belebte Naturkörper bestehen aus Zellen, leblose aber nicht«.[55] Die Zellen gelten dabei nicht nur als Bauelemente der Organismen, sondern mehr noch als funktionale Einheiten, in denen die grundlegenden Lebensphänomene bereits vorhanden sind und aus deren Interaktion die Lebensleistungen des ganzen Organismus hervorgehen (Müller-Wille 2010: »builders, rather than building blocks«[56]). Als besonders fruchtbar erweist sich die Zellenlehre für Untersuchungen der ↑Befruchtung und ↑Regeneration, also der Wiederherstellung von Körperteilen nach ihrer Zerstörung. Die Zelltheorie liefert einen einfachen Ansatz zur Erklärung dieser Phänomene. Zur Erklärung der Vererbungsprozesse wird die Zelllehre allerdings nicht vor den 1880er Jahren herangezogen – also mit erheblicher »historischer Verspätung« (Duchesneau 2007).[57]

Ende des 19. Jh.: Subzelluläre Grundeinheiten

Weil Zellen von Schwann und anderen als organisierte Systeme verstanden werden, ist die Zelltheorie wohl unterschieden von reduktionistischen Theorien des Lebens, die dieses gebunden sehen an das Vorhandensein einer besonderen Substanz. Derartige Theorien werden Mitte des 19. Jahrhunderts von nicht wenigen Autoren vertreten, z.B. von T.H. Huxley, der der Auffassung ist, dass die »physikalische Grundlage des Lebens« nicht in der Zelle, sondern in einem seiner Teile, nämlich dem Protoplasma (s.u.) liege. Die »wesentliche Identität« des Protoplasmas in allen Lebewesen macht nach Huxley das Leben zu einem einheitlichen Phänomen.[58]

Ende des 19. Jahrhunderts entstehen eine ganze Reihe von Versuchen, das Leben aus dem Vorliegen

subzellulärer Körpereinheiten als den Lebensträgern zu erklären. Diese erhalten sehr unterschiedliche Namen: *physiologische Einheiten* (H. Spencer), *Keimchen* (»gemmules«; C. Darwin), *Plastidulen* (E. Haeckel), *Micellen*, (K.W. von Nägeli), *Bioblasten* (R. Altmann), *Biophoren* (A. Weismann), u.a.[59] Dem mechanistischen und von den Fortschritten der Chemie geprägten Zeitgeist entsprechend werden diese Einheiten von einigen Autoren als chemische Körper oder Moleküle verstanden.

Andere konzipieren die letzten Bausteine der Lebewesen aber nicht einfach als chemische Stoffe, sondern selbst als organisierte Systeme. So wie die Zellen werden sie als kleine Organismen gedacht, zusammengesetzt aus verschiedenartigen chemischen Molekülen zu »Molekülgruppen«, wie es A. Weismann nennt. Weismann sieht 1892 an seinen »Biophoren« schon die »Grundkräfte des Lebens« verwirklicht: »Assimilation und Stoffwechsel, Wachsthum und Vermehrung durch Theilung«.[60] Im Anschluss an E. von Brücke und H. de Vries hält er fest, dass das Protoplasma, aus dem die Biophoren bestehen, »organisirt« und »überhaupt kein chemischer, sondern ein morphologischer Begriff« sei.[61]

Ablehnung durch den »Organizismus«

Radikale Ablehnung erfährt die Zellentheorie, die den (makroskopischen) Organismus als das Resultat und als bloßes Epiphänomen der Zusammenwirkung von (mikroskopischen) Zellorganismen interpretiert, durch die am Ende des 19. Jahrhunderts sich formierende Schule des (makroskopischen) Organizismus. Als Pionier dieser Richtung gilt E. Montgomery, der selbst empirische Untersuchungen an Zellen und am Protoplasma durchführt, dabei aber zu der Einschätzung gelangt, dass als funktionale Einheit des Lebens allein der Organismus als Ganzer gelten könne. Er argumentiert zunächst forschungspragmatisch unter Hinweis auf den heuristischen Wert, vom Organismus als Einheit auszugehen. Weil die vitalen Eigenschaften eines Organismus wechselseitig voneinander abhingen, sei es ein unergiebiger Aufwand, jede einzeln zu untersuchen (»we cannot proceed very far in our research without becoming aware that all vital properties are mutually interdependent, so that it would be an unprofitable effort to try to gain a separate understanding of any single one of them«).[62] Nach Montgomerys Theorie des Organismus stellen dessen Teile integrale Bestandteile des Ganzen dar, die nicht als unabhängige Einheiten zu verstehen sind, sondern nur in ihrer Interaktion die Lebensleistungen hervorbringen: »The distinct morphological divisions of higher animals are, indeed, integrant, not constituent, parts. They are specialised and segregated from a pre-existing whole, and are in no way discrete and independent units joined together in the composition of a complex totality. [...] The whole is here in all reality antecedent to its parts. The organism is prior to its tissue, the tissues prior to their supposed elements. The centralised organism is not, as universally assumed, a multiple of ultimate units, but is, on the contrary, itself one single individuality. It is resolvable neither into morphological nor into physiological elements, but remains from first to last one indivisible chemical integral, a monadic molecule of such stupendous vastness and complexity, yet whithal so potent in the exact maintenance of its specific individuality, that our imagination faints in the effort of picture it«.[63]

Auch von anderer Seite wird in den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts ein zytologischer Reduktionismus bekämpft und darauf hingewiesen, dass die Zellen allein einen Teil eines ganzen Organismus ausmachen. Die Annahme, »dass die Zelle die Pflanze und nicht umgekehrt die Pflanze Zellen bilde«, sei ein Fehler, wie A. de Bary 1879 schreibt.[64] Die Organisation der Lebewesen sei die Ursache, nicht die Wirkung der Bildung der Zellen, heißt es 1893 bei C.O. Whitman.[65] Und F.R. Lillie formuliert 1906 in gleicher Stoßrichtung, der Organismus sei das Primäre, nicht die Zelle: »The organism is primary, not secondary, it is an individual, not by virtue of the coöperation of countless lesser individualities, but an individual that produces these lesser individualities on which its full expression depends. The persistence of organization is a primary law of embryonic development«.[66] Die physiologische Einheit (»physiological unity«) des Organismus entstehe nicht als Ergebnis einer sekundären Anpassung von unabhängigen Teilen, sondern die Vererbung des Organismus vollziehe sich durch die Weitergabe einer organisierten Einheit.[67]

Diese Stellungnahmen sind Ausdruck eines holistischen Verständnisses des Organismus, das sich zu Beginn des 20. Jahrhunderts konsolidiert und seinen Ausdruck u.a. in H. Drieschs Experimenten zur ↑Entwicklung und in der biologischen Systemtheorie findet. Einer der Begründer der Systemtheorie, L. von Bertalanffy, konstatiert 1934, »daß die summative Betrachtungsweise der Zellentheorie nicht ausreichend ist. In physiologischer Hinsicht ist das Gesamtleben des Vielzellers nicht als Summe einzelner Zelleistungen zu verstehen; vielmehr sind die Zellen […] zu einer Einheit höherer Stufe zusammengeschlossen«.[68]

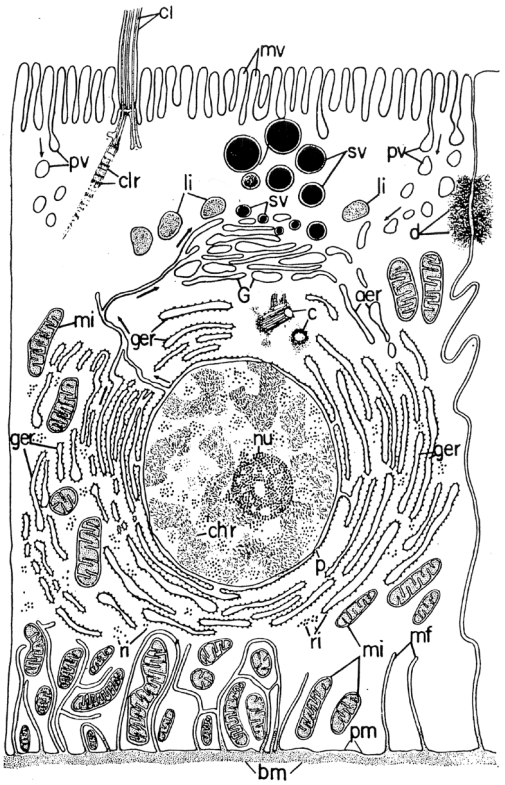


Abb. 572. Schema einer Tierzelle nach den Ergebnissen elektronenmikroskopischer Untersuchungen. nu Nukleolus, chr Chromosomen, p Pore in der Kernmembran, ger raues endoplasmatisches Retikulum (»ergastoplasmische Zisternen«), aer glattes endoplasmatisches Retikulum, ri Ribosomen, mi Mitochondrien, d Desmosomen, li Liposomen, mv Mikrovilli, pv Vakuolen der Pinozytose, c Zentrosomen, clr Wurzel einer Zilie, cl Zilie, G Golgi-Apparat, SV Vakuolen (aus Hollande, A. (1966). La cellule. In: Grassé, P.-P. et al. (eds.). Biologie générale, 1-88: 3).

Zentrale biologische Theorie

Mit der Theorie der Zelle als elementarer Organisationseinheit muss aber nicht die These verbunden sein, dass alle Lebensphänomene sich bereits auf Zellebene zeigen; es ist mit der Zellenlehre durchaus vereinbar, dass bei vielzelligen Organismen manche Funktionen erst durch die Interaktion der Zellen auf der Ebene des ganzen Organismus entstehen. Trotz der holistischen Kritik etabliert sich die Lehre von den Zellen im 19. Jahrhundert daher als eine der zentralen biologischen Theorien. E. Haeckel fasst 1904 zusammen: »Seit der Mitte des 19. Jahrhunderts gilt die Zellentheorie allgemein und mit Recht als eine der wichtigsten biologischen Theorien; jede anatomische und histologische, physiologische und ontogenetische Arbeit muß sich auf den Begriff der Zelle, als des ›Elementar-Organismus‹, stützen«.[69] Der Physiologe C. Bernard bezeichnet die Zelle der Organismen 1874 als *lebendiges Atom* (»La physiologie générale ramène […] tous les phénomènes aux propriétés de l'élément organique, de l'atome vital, de la cellule oganisée«[70]). (J. Fabre verwendet den Ausdruck bereits 1863, allerdings nicht in Bezug auf Zellen, sondern einen morphologisch und physiologisch nicht näher charakterisierten elementaren Baustein von Organismen, der von den Bauelementen der anorganischen Körper unterschieden sei[71]).

Protoplasma

Der Ausdruck ›Protoplasma‹ (griech. »das Zuerstgeschaffene«) für den äußerlich einheitlichen Stoff in den Zellen geht auf J.E. Purkinje[72] und – wohl unabhängig davon – H. von Mohl zurück.[73] Purkinje verwendet den Ausdruck 1840 nur beiläufig und nicht in terminologischer Weise; er bezieht ihn auch noch nicht auf die Bestandteile aller Zellen, sondern beschränkt ihn auf den »allerersten Bildungszustand« junger, embryonaler Zellen. Von Mohls Vorschlag von 1846 ist dagegen grundsätzlicher Natur: Er will mit dieser Benennung auf die »physiologische Function« hinweisen, die seiner Meinung nach dieser »Substanz« zukommt, denn er ist der Ansicht, dass »ihre Organisation der Prozess ist, welcher die Entstehung der neuen Zelle einleitet«[74]. Wird das Protoplasma als physiologische Einheit betrachtet, kann es als ***Protoplast*** bezeichnet werden, wie dies J. Hanstein 1880 vorschlägt.[75] P. Dujardin verwendet bereits 1835 in einem ähnlichen Sinne den Ausdruck ***Sarkode*** (»sarcode«).[76] (Das Wort ›protoplastus‹ erscheint im Sinne einer »zuerst gebildeten« Urform bereits in der Spätantike, so im 3. Jahrhundert bei Novatianus.[77] Viel zitiert ist auch die Verwendung bei Benantius Fortunatus um 600 auf Griechisch in der Bedeutung von »Urding, Urwesen, der erste Mensch«.[78])

Zunächst wird der Ausdruck ›Protoplasma‹ allein von Botanikern verwendet. F. Cohn postuliert aber 1850 aufgrund des gleichen optischen, chemischen und physikalischen Verhaltens der beiden Substanzen, »dass das Protoplasma der Botaniker und die contractile Substanz und Sarcode der Zoologen, wo nicht identisch, so doch in hohem Grade analoge Bildungen sein müssen«.[79] Aufgrund der fehlenden Beweglichkeit der Pflanzenzellen ist Cohn der Auffassung, das Protoplasma sei in der Pflanzenzelle »gebunden« und werde erst bei den Tieren »frei«: Die »Energie der organischen Lebensthätigkeiten« sei »bei den

Pflanzen noch durch eine starre, trägere Membran herabgestimmt und gefesselt, bei den Thieren nicht«[80]. Nachhaltig auf die Zellen der Tiere angewandt wird der Ausdruck aber erst nach den Arbeiten von M. Schultze Anfang der 1860er Jahre. Schultze definiert allgemein: »Eine Zelle ist ein Klümpchen Protoplasma, in dessen Inneren ein Kern liegt«.[81] Im Anschluss an Schultze wird das Protoplasma als die Substanz verstanden, die die physikalische Basis des Lebens darstellt. Allerdings wird das Protoplasma anfangs nicht immer mit dem Inhalt einer Zelle identifiziert. P. Uhle und E. Wagner bezeichnen »Protoplasmen« in den 1860er Jahren als Einheiten, die »neben den eigentlichen Zellen« vorkommen und beschreiben sie genauer als »Körper, welche aus einem Kern und einer denselben rings umgebenden, zähflüssigen oder schleimartigen, hellen oder granulirten, peripherisch bisweilen verdichteten, aber membranlosen Substanz bestehen«.[82]

Der Terminus ***Zytoplasma*** wird meist auf A. Kölliker zurückgeführt, der ihn 1863 verwendet (»Cytoplasma«).[83] A. Braun gebraucht das Wort für das Plasma in einer Zelle aber bereits 1855 (»cellula per divisionem cytoplasmatis simultaneam gregarie nata«[84]; engl. Übers. 1857: »simultaneous division of the cytoplasm«[85]). Anfangs bezieht sich der Ausdruck auf den gesamten Inhalt einer Zelle; später wird die Bedeutung unter dem Einfluss von Mohls eingeschränkt auf das Protoplasma unter Ausschluss der größeren Organellen, d.h. des Zellkerns, der Plastiden und Mitochondrien. Zur Unterscheidung vom Zytoplasma wird das Plasma des Kerns ***Karyoplasma*** (Flemming 1882)[86] oder ***Nucleoplasma*** (Strasburger 1882)[87] genannt.

Membran

Gebildet aus griech. ›μεμβράνα‹ und spätlat. ›membrana‹ »(innere) Haut« geht die Etymologie dieses Wortes wohl auf die Funktion des Zusammenhaltens der Teile eines Körpers (lat. ›membrum‹ »Körperglied«) durch eine Haut zurück. Das Wort wird zunächst im anatomisch-medizinischen Kontext verwendet (im Englischen zuerst um 1425 in der Übersetzung der ›Chirurgia magna‹ Guy de Chauliacs, die im Original 1363 fertiggestellt wird).[88] Seit Anfang des 19. Jahrhunderts wird der Ausdruck auf die Grenzschicht einer Zelle bezogen. K. Sprengel spricht 1802 von »zarten Häuten«, die die Zellen der Pflanzen begrenzen (»Unter Zellgewebe verstehen wir eine Sammlung mit einander verbundener, von zarten Häuten geschlossener Behälter«).[89] C.F. Mirbel verwendet ebenfalls 1802 die Formulierungen *membranöses Gewebe* (»tissu membraneux«[90]) und *pflanzliche Membran* (»membrane végétale«[91]).

Mitte des 19. Jahrhunderts besteht über die chemische Natur der Membran noch keine Klarheit; M.P. Harting stellt als Ergebnis seiner »mikrochemischen Untersuchungen« 1846 fest, Membranen von Pflanzenzellen bestünden aus Zellulose (»Die Membran, welche die Wandungen der jungen Zellen bildet, ist durchaus oder dem größten Theile nach aus Cellulose zusammengesetzt. Protein findet sich darin nicht«[92]). Auch strukturell wird die Membran noch nicht scharf von der Zellwand unterschieden: H. von Mohl bemerkt 1851, dass »die Zellmembran nicht homogen ist, sondern aus mehreren über einander liegenden, die Zellhöhlung concentrisch umgebenden Schichten besteht«.[93]

Die verbesserte mikroskopische Technik ermöglicht in den 1850er Jahren eine genauere Analyse dieser Membran. N. Pringsheim[94] und W. Hofmeister[95] identifizieren Mitte des Jahrhunderts eine »Hautschicht« des Protoplasmas. Pringsheim spricht auch von der »Membran« einer Pflanzenzelle[96] und vertritt die These einer »Entstehung der Zellwand durch unmittelbare Umbildung der Hautschicht«[97]. W. Pfeffer verwendet 1877 den Ausdruck »Plasmamembran«.[98]

Im Deutschen wird noch bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts die Zellwand der Pflanzen auch als ›Membran‹ bezeichnet (Küster 1935: »Die tierische Zelle ist nackt, die Zellen der Pflanzen haben eine Membran«[99]) – im Englischen vollzieht sich die terminologische Differenzierung zur Bezeichnung dieser beiden Strukturen dagegen schon vorher[100].

Dass die Zellmembranen aus fettartigen Substanzen bestehen, wird aufgrund des Transports von fettlöslichen Stoffen durch Membranen bereits Ende des 19. Jahrhunderts angenommen.[101] Versuche mit roten Blutkörperchen, welche Daten zur Permeabilität, Oberflächenspannung und elektrischen Leitfähigkeit liefern, erlauben J.F. Danielli und H. Davson 1935 die Formulierung des bis heute gültigen Modells der Membranen als Lipiddoppelschichten, die von Proteinen umhüllt sind (vgl. Abb. 573).[102] Aufgrund von elektronenmikroskopischen Untersuchungen und Röntgen-Diffraktionsmustern bestätigt J.D. Robertson 1959 dieses Modell und erweitert es zu einer Theorie der ***Einheitsmembran*** (»unit membrane«).[103] Eine biologische Membran besteht demnach aus einer bimolekularen Schicht von Phosphorlipiden, deren nicht-polare Enden nach innen gerichtet sind und senkrecht zur Ebene der Membran stehen; die polaren Enden der Lipide bilden die äußere Oberfläche der Membran und sind von einer Schicht Proteinen bedeckt. Dieses statische Modell weicht in

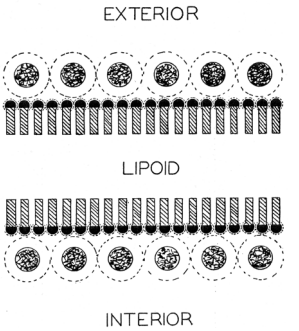


Abb. 573. Doppelschichtmodell der Membran einer Zelle (aus Danielli, J.F. & Davson, H. (1935). A contribution to the theory of permeability of thin films. J. cell. comp. Physiol. 5, 495-508: 498).

den 1960er Jahren einem dynamischen Modell der Membran, dem *Flüssigmosaik-Modell* (»fluid mosaic-model«).[104]

Organellen

Analog zu den Organen des Körpers eines Organismus werden die strukturell abgegrenzten Körperchen in einer Zelle mit dem Diminutiv ›Organellen‹ bezeichnet. Der Ausdruck wird offenbar von E. Haeckel 1894 eingeführt.[105] K. Möbius nennt die Körper in der Zelle bereits 1884 »organula«.[106] A. Frey-Wyssling schlägt 1978 vor, nur energieverbrauchende Strukturen als ›Organellen‹ zu bezeichnen (»The organelle is a cytoplasmic structure with functional energy consumption«).[107] Diese Definition hat sich aber nicht durchgesetzt.

Vakuole

Benannt wird die bei vielen Einzellern mikroskopisch auffällige Struktur der Vakuole 1835 von P. Dujardin (abgeleitet von lat. ›vacuus‹ »leer«).[108] Zuerst beschrieben wird eine kontraktile Vakuole bei einem Einzeller durch L. Joblot im Jahr 1718.[109]

Zellkern

Der Ausdruck ***Nukleus*** (»nucleus«) für den Zellkern geht auf R. Brown zurück, der ihn 1831 in einer Rede einführt.[110] In der deutschen Übersetzung der Arbeit Browns wird ›nucleus‹ mit *Kern* wiedergegeben.[111] M.J. Schleiden verwendet seit 1837 regelmäßig die Bezeichnung »Zellenkern«.[112] Bereits vor der Namensgebung durch Brown ist der Zellkern auf verschiedenen wissenschaftlichen Zeichnungen abgebildet und in Beschreibungen erwähnt, so 1801 von J.H.F. Autenrieth[113] und 1823 in einer Abbildung einer Präparation Hunters durch F. Bauer[114].

Nach der Meinung Schleidens stellt ein »Zellkern« eine sich bildende neue Zelle dar, solange sie sich noch in ihrer Mutterzelle befindet; er nennt den Zellkern deshalb *Zytoblast* (»Cytoblastus«; »Zellbildner«).[115] Als erster beschreibt C.G. Ehrenberg die Teilung des Zellkerns 1838.[116] R. Virchow vermutet in seiner ›Cellularpathologie‹ von 1858, dem Kern komme eine wichtige Rolle innerhalb der Zelle zu, und er ist der Auffassung, seine Funktion liege in der »Erhaltung und Vermehrung des Elementes als eines lebendigen Theiles«.[117] Noch deutlicher äußert E. Haeckel 1866 diese Vermutung zum Zellkern als Medium für die Weitergabe der vererbbaren Eigenschaften.[118] Hintergrund dieser Vermutung sind Studien über das Wachstum und die Regeneration von Zellen (v.a. Nervenzellen), die ergaben, dass nur solche Zellfragmente, die einen Zellkern enthalten, zu Wachstum und Regeneration befähigt sind.[119] Allerdings betrachtet Haeckel den Kern selbst als »Differenzirungs-Product des Plasma«, so dass die beiden Funktionen der Vererbung und der Anpassung zumindest materiell nicht streng getrennt erscheinen, auch wenn Haeckel versucht, Plasma und Kern als »verschiedene Organe gleichen Ranges« einander zu koordinieren. E. Strasburger, der noch in der ersten Auflage seines Werkes über ›Zellbildung und Zelltheilung‹ (1875) der Auffassung ist, dass sich der Kern bei der Befruchtung der Eizellen von Pflanzen auflöse, stellt in der dritten Auflage (1880) heraus, dass es keine freie Kernbildung gebe, sondern Zellkerne immer nur durch die Teilung anderer Kerne entstehen.[120] Ein weiteres Argument für den Zellkern als Träger der Erbeigenschaften – das u.a. A. Weismann 1892 anführt[121] – ist die Tatsache, dass der Kern in Ei- und Samenzellen etwa die gleiche Größe hat und der weibliche und männliche Beitrag zur Vererbung bekanntlich ähnlich groß ist. H. de Vries bringt die Rolle von Zellkern und Zytoplasma 1889 auf die Formel: »Die Ueberlieferung ist die Funktion der Kerne, die Entwickelung ist Aufgabe des Cytoplasma«.[122]

Die Vorgänge bei der Kernteilung werden Anfang der 1880er Jahre detailliert aufgeklärt, u.a. von Strasburger[123] und Flemming[124].[125] Flemming und Strasburger kleiden ihre Ergebnisse 1880 in die Formel *Omnis nucleus e nucleo*[126], die zwei Jahre zuvor bereits von H. von Ihering verwendet wird[127] (↑Urzeugung). Nach O. Hertwigs Hypothese von 1885 ist es die Weitergabe der organisierten Substanz im Zellkern von Ei- und Spermazelle, die für die Vererbung verantwortlich ist.[128] Den experimentellen Nachweis

dieser Hypothese führt T. Boveri 1889, indem er bei Seeigeln die Kerne von Eizellen entfernt, in die entkernten Eier Samenzellen einer anderen Seeigelart einfügt und feststellt, dass die sich daraus entwickelnden Seeigel den Individuen ähneln, von denen die Samenzellen stammen.[129]

Eine besondere Struktur innerhalb des Kerns stellt der ***Nukleolus*** (»kleine Kern«) dar. Zweifelhaft ist es, ob der Nukleolus bereits Ende des 18. Jahrhunderts von F. Fontana gezeichnet wird.[130] Eine eindeutige Beschreibung liefert jedenfalls R. Wagner 1835; er beobachtet sie im Säugetierei und spricht von dem »Keimfleck« oder »macula germinativa«.[131] Im folgenden Jahr beschreibt auch G. Valentin die Struktur[132]; auf Valentin gehen die Bezeichnungen »Kernkörperchen« und »Nucleolus« zurück (1839: »Zellen mit Nucleus und Nucleolus«)[133]. Auch ins Englische wird die Bezeichnung 1839 übernommen (Barry 1839: »each nucleus presents a nucleolus«[134]). Das Wort ›Nucleolus‹ wird zwar auch zuvor häufig verwendet; in dem spezifischen terminologischen Sinn als Bezeicznung für das »Kernkörperchen« erscheint er aber erst Ende der 1830er Jahre. Schleiden ist 1842 der (irrtümlichen) Auffassung, die »Körperchen« des Kerns bildeten den Ausgangspunkt für die Erzeugung einer neuen Zelle.[135]

Eine zum Zellkern funktional äquivalente Struktur bei Bakterien und Viren bezeichnet G. Piekarski 1937 als ***Nukleoid*** (»nucleoid«).[136] In Anlehnung an die Unterscheidung von Prokaryoten und Eukaryoten (↑Taxonomie) führt E.C. Dougherty 1957 die Bezeichnungen ***Prokaryon*** für den Zellkern der Bakterien und Blaualgen sowie ***Eukaryon*** für denjenigen der Eukaryoten ein.[137]

Mitochondrien

Von ›Mitochondria‹ spricht erstmals C. Benda 1898.[138] Das Wort ist gebildet aus griech. ›μίτος‹ »Faden« und ›χόνδρος‹ »körnig«. Detailliert beschrieben sind die Mitochondrien bereits 1890 bei R. Altmann, der sie *Bioblasten* nennt und mit Bakterien vergleicht.[139] Altmann vermutet auch schon, dass die Mitochondrien mit dem Zellstoffwechsel, insbesondere mit der Atmung (↑Ernährung/Atmung) in Verbindung stehen. In Pflanzenzellen weist F. Mewes 1904 Mitochondrien nach.[140] Die genaue Identifikation und Isolierung der Mitochondrien ist allerdings bis zur Entwicklung der Zentrifugation zur Trennung von Zellbestandteilen in die 1940er Jahre ein Problem.[141]

Unter anderem aufgrund ihrer Entstehung aus ihresgleichen werden die Mitochondrien – ebenso wie die Chloroplasten (s.u.) – seit Beginn des 20. Jahrhunderts von einigen Autoren als ursprüngliche Symbionten betrachtet (↑Symbiose/Endosymbiose). Vielfach wird bereits Altmanns Diktum *omne granulum e granulo* (1886) (↑Urzeugung)[142] auch auf die Mitochondrien bezogen; Altmanns »Granula« werden von ihm aber als körnige Grundstruktur des Zytoplasmas und auch des Zellkerns verstanden (»geformte Fermente« oder »organisirte Krystalle«[143])[144]. Explizit als Endosymbionten betrachtet P. Portier 1918 die Mitochondrien.[145] Seine Behauptung, er könne Mitochondrien außerhalb von Zellen kultivieren, kann aber nicht bestätigt werden und macht daher seine gesamte Forschung (und damit die frühe Symbiogenesetheore; ↑Symbiose) fragwürdig. Auf ebenso schwacher experimenteller Grundlage stehen die weitreichenden Thesen J.E. Wallins, der die Bakterien 1924 explitzit als symbiotische Bakterien bezeichnet (»Mitochondria are, in reality, bacterial organisms, symbiotically combined with the tissues of higher organisms«).[146] Aufgrund ihrer Verbundenheit mit experimentell nicht gestützten Thesen (wie der zellfreien Kultivierbarkeit von Mitochondrien), ist die These des symbiotischen Ursprungs der Mitochondrien lange Zeit sehr umstritten.[147]

Später werden die Mitochondrien als »Kraftwerke der Zellen« bezeichnet (Haas 1955).[148] H. Krebs gelingt es 1937, die chemischen Prozesse beim Stoffwechsel, der in den Mitochondrien stattfindet, den *Zitronensäurezyklus*, aufzuklären.[149] Die Zuordnung des Zitronensäurezyklus zu den Mitochondrien gelingt jedoch erst 1949.[150] Die Feinstruktur der Mitochondrien wird 1953 mittels des Elektronenmikroskops dargestellt.[151]

Chloroplasten

A.F.W. Schimper prägt 1883 zunächst den Ausdruck *Chloroplastid*[152], der dann im folgenden Jahr von E. Strasburger zu ›Chloroplast‹ verkürzt wird[153]. Der Name ist abgeleitet von der Färbung der Körperchen durch ihre Pigmente, die sich leicht extrahieren lassen und die P.-J. Pelletier und J.B. Caventou 1817 *Chlorophyll* (»chlorophyle«[154]) nennen (↑Ernährung).[155] Eine genaue Beschreibung der Chloroplasten gibt F.J.F. Meyen schon 1837.[156] Sie werden danach meist als *Chlorophyllkörner* oder *-körper* bezeichnet.

Als erster, der die Teilung der Chloroplasten beobachtet, gilt C. Naegeli im Jahr 1846.[157] Auch die Chloroplasten der Keimpflanzen sind nach seinen Beobachtungen bereits im Samen vorhanden. Nägeli beobachtet das Phänomen der Teilung zuerst bei Algen; L. Kny weist 1871 »die Vermehrung der Chlorophyll-Körner durch Zweitheilung« auch bei Blü-

tenpflanzen nach und postuliert »das allgemeine Vorkommen dieses Prozesses im Pflanzenreich«[158].[159]

Bis in die 1860er Jahre bleibt die Funktion der Kohlenstoffassimilation der Chloroplasten umstritten. Selbst die assimilierende Funktion der Blätter insgesamt zweifelt M.J. Schleiden noch 1846 an.[160] Den Nachweis der Assimilation von Kohlenstoff durch die Chloroplasten führt J. Sachs 1862. Er belegt durch seine Versuche, »dass die Stärke in den Chlorophyllkörnern ein Product des lebendigen Chlorophylls ist […] und durch die assimilierende Thätigkeit des Letzteren entsteht«.[161] 1865 bezeichnet Sachs die Chloroplasten als »das Assimilationsorgan der Pflanze«.[162] Dass die Assimilation eine weitgehend autonome Leistung der Chloroplasten ist, zeigt T.W. Engelmann 1881. Bei verschiedenen Algen stellt er fest, es könne »auch das Protoplasma mit den Chlorophylleinschlüssen ausgeflossen, ersteres selbst ganz zerstört sein, ohne dass die O-Abscheidung aufhört«.[163]

Zu Beginn der 1880er Jahre wird durch verschiedene Forscher, nämlich durch F. Schmitz' Untersuchungen an Algen sowie A. Meyers und Schimpers Untersuchungen an Blütenpflanzen, unabhängig voneinander die generationenübergreifende Weitergabe der Chloroplasten von der Mutter- auf die Tochterpflanzen belegt.[164] Übereinstimmend erkennen Schmitz, Meyer und Schimper die selbständige Teilungsfähigkeit der Chloroplasten – in Schimpers Worten sei zu erkennen, dass die Chloroplasten »nicht durch Neubildung aus dem Zellplasma, sondern durch Theilung aus einander entstehen«[165] –, und die Botaniker schreiben den Chloroplasten daher eine relative Autonomie gegenüber dem Protoplasma und ein eigenständiges »Leben« zu. Für den Fall, dass die Chloroplasten auch nicht in der Eizelle neu gebildet werden, merkt Schimper an, es würde dann »ihre Beziehung zu dem sie enthaltenden Organismus einigermassen an eine Symbiose erinnern. Möglicherweise verdanken die grünen Pflanzen wirklich einer Vereinigung eines farblosen Organismus mit einem von Chlorophyll gleichmässig tingirten ihren Ursprung«.[166] Im Anschluss an eine angebliche Beobachtung J. Reinkes, nach der Chloroplasten auch in abgestorbenen Pflanzenzellen sich weiter teilen[167] und somit in der Lage seien, »unter Umständen selbständig zu leben«[168], schließt Schimper, die Chloroplasten verhielten sich, »ebenso wie die Zellkerne, mehr wie selbständige Organismen als wie die Theile eines Ganzen; sie gehen aus einer Generation in die andere über, ohne je ihre Selbständigkeit aufzugeben«[169]. Den Nachweis, dass es auch in den Embryosäcken und Eizellen zu keiner Neubildung von Chloroplasten kommt, sondern diese tatsächlich stets von der Mutterpflanze übernommen werden, liefert Schimper 1885.[170] Auf Schimper geht damit eine frühe Formulierung der *Endosymbiontenhypothese* zurück (↑Symbiose/Endosymbiose).

Plastiden

Die Plastiden sind die Organellen in einer Pflanzenzelle, die von einer doppelten Membran umhüllt sind, außer dem Zellkern und den Mitochondrien, manchmal werden aber auch die Mitochondrien dazu gerechnet. Das Wort geht auf E. Haeckel zurück, der darunter ursprünglich einfach einen Körper aus Protoplasma versteht.[171] Haeckel teilt die Plastiden oder »Bildnerinnen«, wie er sie auch nennt, in die Gruppe der *Cytoden*, die Plasmaklumpen ohne Kern, und in die *Zellen*, die Plasmaklumpen mit Kern. Die heutige Bedeutung als Überbegriff für Chloro-, Leuko- und Chromoplasten geht auf A.F.W. Schimper (1882) zurück.[172]

Ribosomen

Die nur elektronenmikroskopisch sichtbaren Körperchen der Zellen, die sich an Nukleinsäuren binden und Polypeptide (Proteine) synthetisieren, werden seit einem Symposium von 1958 ›Ribosomen‹ genannt (engl. »ribosomes« für: »ribonucleoprotein particles of the microsome fraction«).[173]

Ketten von Ribosomen, die durch einen messengerRNA-Strang zusammengehalten werden und an denen die Translation erfolgt, werden seit 1962 *Polyribosomen* oder kurz ***Polysomen*** genannt (Warner, Rich & Hall 1962: »polysome«: »a cluster of ribosomal particles«).[174]

Liposomen

Besondere Organellen, die der Speicherung von Fetten dienen, bezeichnet E. Albrecht 1903 als ›Liposomen‹[175] (engl. Bell 1910: »liposomes«[176]).

Endoplasmatisches Retikulum

Die Struktur eines Netzwerks innerhalb einer Zelle wird zytologisch bereits im 19. Jahrhundert beschrieben. Sie wird seit Mitte des 20. Jahrhunderts ›zytoplasmisches‹, ›endoplasmisches‹ oder ›endoplasmatisches Retikulum‹ genannt (engl. Porter et al. 1945: »lace-like reticulum«[177] oder »cytoplasmic reticulum«[178]; Meglitsch 1947 und Porter & Thompson 1948: »endoplasmic reticulum«[179]; Marinos 1962: »endoplasmatic reticulum«[180]).

Golgi-Apparat

Nach dem italienischen Zytologen C. Golgi, der diese Struktur 1898 zuerst beschreibt, nennt S. Ramón y Cajal sie ab 1904 *Golgi-Netz* (»red de Golgi«), später *endozellulärer Apparat von Golgi* (»aparato endocelular de Golgi«) und schließlich 1914 *Golgi-Apparat* (»aparato de Golgi«).[181] Es handelt sich dabei um eine sekretorisch aktive Zellorganelle.

Chromosomen

Das Wort geht auf W. Waldeyer zurück, der es 1888 einführt.[182] Es ersetzt die ältere Rede von »bâtonnets«, »Fäden«, »Schleifen« oder »chromatischen Substanzen«. Waldeyers Bezeichnung verweist auf die besondere Färbbarkeit dieser Fäden im Zellkern und schließt an den Ausdruck ***Chromatin*** an, den W. Flemming 1880 für die »tingirbare Substanz des Kerns« einführt (»diejenige Substanz im Zellkern, welche bei den als Kerntinctionen bekannten Behandlungen mit Farbstoffen die Farbe aufnimmt«).[183] Diese »Substanz« ist nach den Beobachtungen Flemmings die meiste Zeit »durch den ganzen ruhenden Kern vertheilt« und sammle sich lediglich bei der »Kerntheilung« in den »Fadenfiguren« an.[184] Die nicht färbbaren Substanzen des Zellkerns nennt Flemming im Unterschied dazu ›Achromatin‹.

Eine erste Beschreibung der Chromosomen gibt C. Nägeli 1842[185]; auch die ersten Abbildungen von Chromosomen finden sich in den 1840er Jahren[186] (vgl. Abb. 574). Die erste detaillierte Beschreibung der Chromosomen stammt von E. Russow aus dem Jahr 1872. Er untersucht die Zellen von Moosen und anderen Kryptogamen und bezeichnet die Chromosomen als »längliche Körnchen oder kurze Stäbchen«, die sich zu »Körnchen- oder Stäbchenplatten« zusammenfinden.[187] Parallele Beobachtungen an Zellen von Tieren (Plathelminthen) führt ein Jahr später A. Schneider durch und identifiziert die Chromosomen als »dünne Fäden« und »dicke Stränge«, die sich bei der Zellteilung in einer Ebene anordnen (vgl. Abb. 575).[188]

W. Roux postuliert bereits 1883 die Chromosomen als die Träger der Erbeigenschaften.[189] E. Strasburger[190] und L. Guignard[191] weisen nach, dass die Anzahl der Chromosomen meist konstant für eine Art ist. C. Rabl stellt im Anschluss daran 1885 die These der *Chromosomen-Individualität* auf, d.h. ihrer körperlichen Kontinuität auch während der Phasen ihrer Unsichtbarkeit in der Periode zwischen zwei Zellteilungen (Interphase).[192] Auch T. Boveri betrachtet die »chrom. Segmente oder Elemente«, d.h. die Chromosomen, 1887 als »Individuen« oder »elementarste Organismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen«; er ist der Ansicht, »die chromatischen Elemente bewahren auch in dem sog. ruhenden Kern trotz aller scheinbaren Verschmelzung ihre Selbständigeit«. Boveri schließt dies daraus, dass die chromatischen Elemente nach Ende der Ruhephase des Kerns in gleicher Zahl und Lagerung zueinander wieder erscheinen.[193]

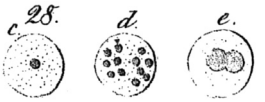


Abb. 574. Die historisch erste Abbildung der Chromosomen: Die »Mutterzellen« mit »Cytoblasten« und »transitorischen Cytoblasten« in Zellen von Pflanzen der Gattung Tradescantia*. Die Abbildung d kann als eine Zelle im Metaphasestadium der Mitose mit zweimal sechs Chromosomen interpretiert werden (aus Nägeli, C. (1842). Zur Entwickelungsgeschichte des Pollens bei den Phanerogamen: Tab. II, Abb. 28).*

Boveri formuliert 1892 auch die Hypothese, dass die Chromosomen in allen Zellen, die aus der befruchteten Eizelle durch normale Teilung hervorgegangen sind, aus zwei Hälften bestehen, von denen eine Hälfte von der Mutter und die andere vom Vater stammt.[194] Der experimentelle Nachweis der entscheidenden Beteiligung der Chromosomen an der Vererbung gelingt Boveri allerdings erst später durch seine Untersuchungen an Seeigeln[195] und parallel dazu W.S. Sutton in seinen Studien an Heuschrecken[196]. Boveri kann zeigen, dass die Zahl und Struktur der Chromosomen beim Vererbungsgang erhalten bleibt; er schreibt ihnen daher Kontinuität über die Generationen hinweg und das Bestehen einer »morphologischen und physiologischen Verschiedenwertigkeit« zu.[197] Durch die experimentelle Veränderung der Chromosomen gelingt es Boveri, den unterschiedlichen Beitrag der Chromosomen zur Vererbung, wie er von Roux angenommen wurde, zu belegen. Die »Verschiedenwertigkeit der Chromosomen als Erbträger« ist damit begründet. Weil sich die Verteilung der Chromosomen bei den Zellteilungen genau so verhält, wie es von den Erbfaktoren nach Mendels Gesetzen erwartet wird, vermutet Sutton 1902, dass die Paarung der (homologen) Chromosomen der beiden Elternteile während der Reduktionsteilung die materielle Basis der mendelschen Gesetze darstellt (»may constitute the physical bases of the Mendelian laws of heredity«).[198] Umstritten ist allerdings, ob die geläufige Rede von der »Chromosomentheorie von Sutton und Boveri« gerechtfertigt ist.[199]

Der während der Meiose erfolgende Vorgang des Bruchs und der Neuverbindung der Chromati-

den wird 1892 von J. Rückert beschrieben. Rückert deutet diese Prozesse im Sinne einer »Selbstbefruchtung« oder »Amphimixis der Chromosomen«: »Die bei der Reifung der Geschlechtszellen eintretende Verklebung vorher getrennter Chromosomen bezweckt einen Substanzaustausch derselben«.[200] Rückert übernimmt dafür die von Boveri in einem Gespräch vorgeschlagene Bezeichnung *Konjugation der Chromosomen*.[201] Eine detaillierte Beschreibung des Vorgangs gibt F.A. Janssens 1909; er betont dabei die Möglichkeit eines Austauschs von Segmenten an Punkten der Berührung der Chromosomen und bezeichnet die kreuzweise Verbindungsstelle der gepaarten homologen Chromosomen als ***Chiasma***.[202]

Für die Chromosomen, die sich bei den beiden Geschlechtern einer Art von Organismen unterscheiden, führt E.B. Wilson 1906 den Ausdruck ***Geschlechtschromosomen*** (»sex-chromosomes« oder »gonochromosomes«) ein.[203] Diese Chromsomen sind nach Wilson die Träger der männlichen und weiblichen Eigenschaften (»the bearer of the male and female qualities«).[204] T.H. Montgomery bezeichnet die Geschlechtschromosomen 1906 als ***Allosomen***, die bei beiden Geschlechtern gleichen Chromosomen dagegen als ***Autosomen***.[205]

Die Bezeichnung ***Chromatid*** für die beiden längsgestreckten Untereinheiten eines Chromosoms wird von C.E. McClung im Jahr 1900 geprägt.[206]

Seit 1910 gelingt es der Arbeitsgruppe um T.H. Morgan an Untersuchungen von *Drosophila* aus der Kopplung der ↑Gene (d.h. verschiedener Abschnitte auf den Chromosomen, die verschiedene Merkmale des Organismus bedingen), der Paarung homologer Chromosomen und dem *Kopplungsbruch* mit anschließender kreuzweisen Neuverbindung der Chromosomen (***crossing over***[207]), also dem Austausch von Chromosomenstücken, detaillierte Vorstellungen u.a. über die lineare Anordnung der Gene auf den Chromosomen zu entwickeln.[208] Unter der einfachen Annahme, dass die Häufigkeit des Kopplungsbruchs zwischen zwei Genorten proportional zu ihrer Entfernung auf den Chromosomen ist, gelingt es den Schülern von Morgan – allen voran A.H. Sturtevant – detaillierte Karten von der Reihe der Gene auf den Chromosomen zu erstellen (↑Gen: Abb. 184).[209] Die auf diese Weise gewonnen Genkarten erwiesen sich als erstaunlich genau, wie sich an ihrer späteren Überprüfung mittels zytologischer Kartierungen an Riesenchromosomen zeigt.[210] Die Vermehrung der Chromosomen, die vor der Teilung einer Zelle stattfindet, heißt seit K. Mathers Wortprägung von 1948 *Replikation* (↑Gen).[211]

Die für Organismen einer Art typische Anzahl, Größe und Form der Chromosomen (wie sie in der Metaphase der Mitose sichtbar sind) wird von L.N. Delaunay 1923 ihr ***Karyotyp*** genannt (auf Russisch[212]; auf Englisch: Sorokin 1929[213]).

Die Organismen der allermeisten Arten weisen einen doppelten Chromosomensatz auf, einen von der Mutter, einen vom Vater, sie sind also – nach der Terminologie Strasburgers – *diploid* (↑Befruchtung) oder *Diplonten* (↑Lebensgeschichte). Zellen und Organismen mit einem einfachen Chromosomensatz werden dagegen *haploid* genannt. Der Zustand der Vervielfältigung des Chromosomensatzes wird von Strasburger 1910 ***Polyploidie*** genannt.[214] Winkler führt dazu 1916 das Adjektiv *polyploid* (und die Unterformen *triploid*, *tetraploid* etc.) ein.[215] Die Entstehung der Polyploidie wird als eine Form der ↑Mutation verstanden.

Bei der durch besondere Chromosomen erfolgenden Geschlechtsbestimmung bezeichnet Wilson 1910 die Individuen desjenigen Geschlechts, die zwei unterschiedliche Chromosomen enthalten (bei den Säugetieren die Männchen mit dem X- und Y-Chromosomen) als Angehörige des ***heterogametischen*** Geschlechts (»heterogametic sex«), die Individuen des anderen Geschlechts (bei den Säugetieren die Weibchen mit zwei X-Chromosomen) dagegen als ***homogametisch*** (»homogametic«).[216]

Die Stelle eines Chromosoms, an der bei der Kernteilung eine Einschnürung erfolgt und die Spindelfasern ansetzen, bezeichnet C.D. Darlington 1936 als ***Centromer***.[217] Zur Unterscheidung einzelner Chromosomen ist die Lage des Centromers von Bedeutung. Vor der Verwendung des Ausdrucks in der heutigen Bedeutung gebraucht W. Waldeyer das Wort bereits für einen Abschnitt der Spermatozoiden.[218]

Zellteilung

Der Terminus ›Zellteilung‹ erscheint Ende der 1830er Jahre nachdem der Prozess mikroskopisch beobachtet sowie in Wort und Bild beschrieben wird. In der Form ›Zellentheilung‹ benutzen ihn 1839 zwei Autoren unter Bezug auf die mikroskopischen Beobachtungen H. von Mohls (Schleiden 1839: »Mohlschen Zellentheilung«[219]; Grisebach 1839: »Entwickelung durch Zellentheilung Mohl's, der aber die Bildung der Scheidewände genauer gesehen hat«[220]). In der Erstbeschreibung einer Armleuchteralgenart (*Chara Kokeilii*) führt A. Braun 1847 die Kurzform *Zellteilung* ein (»Zelltheilung«).[221]

Verschiedene Theorien zur »Zellbildung« werden bis zur Mitte des Jahrhunderts vorgeschlagen.

Schwann versucht den Prozess analog zu Kristallisationsprozessen zu verstehen (s.o.); Schleiden hält den Zellkern für eine sich bildende neue Zelle, die sich noch in ihrer Mutterzelle befindet (und nennt den Zellkern deshalb ›Cytoblastus‹; »Zellbildner«[222]; s.o.). Nach Nägeli erfolgt die Zellbildung dagegen ausgehend von dem organischen Stoff in der Zelle selbst (das »Eingeschlossene« als »das Ursprüngliche, das Wesentliche und das Bedingende«) unter nur geringem Einfluss des Zellkerns und der Membran.[223] F. Unger beobachtet schon 1842, dass neue Zellen durch Teilung am Vegetationspunkt einer Pflanze entstehen. Er beschreibt dies als eine »Verdoppelung der Zellen durch Querscheidewände nach erfolgter Erweiterung des Zellraumes«.[224] Die erste Monografie zur Zellteilung legt E. Strasburger im Jahr 1875 vor (›Ueber Zellbildung und Zelltheilung‹).[225]

Bei Einzellern wird die Teilung von Zellen bereits im 18. Jahrhundert beschrieben und auch abgebildet – u.a. von A. Trembley, L. Spallanzani und O.F. Müller (↑Fortpflanzung)[226] –, ihre universale Bedeutung für Wachstum und Fortpflanzung der Organismen wird aber erst im 19. Jahrhundert geklärt. Die Furchung des Eies wird von J.-L. Prevost und J.-B.A. Dumas 1824 bei Amphibien beschrieben – sie erkennen die Blastomeren allerdings nicht als Zellen.[227] Eine Vierteilung von Zellen, die der später genauer beschriebenen Meiose entspricht (s.u.), beobachtet A. Brongniart 1827 zuerst bei der Pollenmutterzelle von Pflanzen einer Lianenart (*Cobaea scandens*).[228] Eine Vierteilung von Zellen beschreibt auch C.F.-A. Morren 1830, und zwar bei einer Alge (*Crucigenia quadrata*).[229] Die erste detaillierte Beschreibung der Zweiteilung der Zellen von vielzelligen Pflanzen, nämlich bei der fädigen Alge *Conserva aurea*, stammt von B.C. Dumortier aus dem Jahr 1832.[230] Dumortier stellt fest, dass es allein die jeweilige Spitzenzelle ist, die sich teilt und damit die Verlängerung des Algenfadens bewirkt. Erwiesen ist damit die Entstehung der Zellen durch Teilung und nicht durch die Bildung aus subzellulären Einheiten, wie dies Anfang des Jahrhunderts u.a. von K. Sprengel, L.C. Treviranus und D.G. Kieser postuliert wird.[231] Die Dumortiers Studien ähnelnden, wenig später erfolgenden Untersuchungen H. von Mohls über die »Vermehrung der Zellen durch Theilung«, die er an Algen der gleichen Gattung durchführt, werden v.a. in Deutschland bekannt.[232] Als erste Beschreibung der Zellteilung bei Tieren gilt R. Remaks Untersuchung der Teilung der roten Blutzellen beim Embryo in den frühen 1840er Jahren.[233]

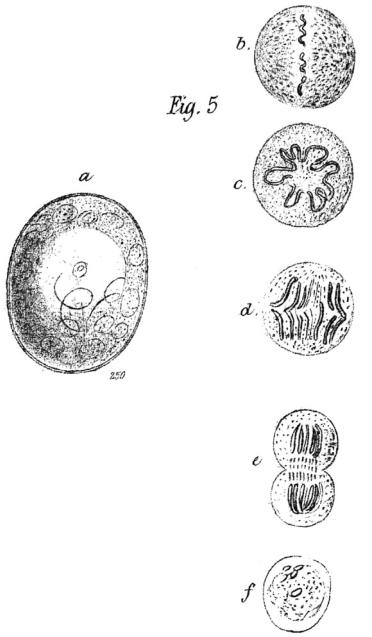


Abb. 575. Frühe detaillierte Darstellung der Chromosomen und ihrer Anordnung bei der Zellteilung; Färbung der Zellbestandteile mittels Essigsäure (aus Schneider, A. (1873). Untersuchungen über Plathelminthen. Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilk. 14, 69-140: Taf. V, 5a-f).

Mitose

Den Ausdruck ›Mitose‹ für die Zellteilung höherer Organismen prägt 1882 W. Flemming[234] (abgeleitet von griech. ›μίτος‹ »Schnur, Faden« als Bezeichnung für die dabei sichtbar werdenden Chromosomen).

Dass die Kerne nicht spontan aus dem Protoplasma entstehen, wie dies vorher angenommen wurde, zeigen die Beobachtungen der Kernteilung bei einem Tier durch A. Schneider, O. Bütschli und H. Fol[235] und bei einer Pflanze durch E. Strasburger[236]. Der Prozess der Kernteilung wird von Peremeschko[237] und W. Schleicher beschrieben und von letzterem 1878 als ***Karyokinese*** bezeichnet[238], Flemming erkennt aber als erster, dass die fädigen Kernbestandteile (die später ›Chromosomen‹ genannt werden) in Längsrichtung gespalten werden und die beiden Produkte auf je eine der Tochterzellen übergehen. In einem theoretischen Aufsatz knüpft W. Roux 1883, ausgehend von der Annahme, dass die Chromosomen die Träger der Erbeigenschaften enthalten, an die Tatsache der Längsteilung der Chromosomen die Überlegung, dass damit jeder Tochterkern das gleiche Erbmaterial erhält.[239] Enthalten ist darin bereits die (richtige) Annahme, die Erbträger befänden sich

in linearer Anordnung auf den Chromosomen und die Tochterzellen enthielten die gleiche Quantität und Qualität an Erbmaterial. (Am Ende seines Aufsatzes relativiert Roux allerdings seine Hypothese und erwägt eine Teilung mit qualitativ unterschiedlichen Produkten, die für die Zelldifferenzierung verantwortlich gemacht werden.[240])

Die charakteristischen Stadien der Mitose, die schon Flemming unterscheidet[241], bekommen von Strasburger 1884 die Namen ***Prophase***, ***Metaphase*** und ***Anaphase***[242]. Die letzte Phase der Teilung, in der der Interphasekern wiederhergestellt wird, nennt M. Heidenhain 1894 ***Telophase***.[243] Das Ruhestadium des Zellkerns zwischen zwei Phasen der Teilung heißt seit H. Lundegårdh (1912) ***Interphase*** (»das Stadium zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen«).[244]

Eine besondere Struktur der Zelle, die bei der Mitose eine wichtige Rolle spielt, ist das ***Centrosom***, eine in der Interphase sichtbare Zytoplasmaregion neben dem Kern, in der sich die ***Centriole*** befindet. Diese ist ein Organell, das zur Selbstteilung in der Lage ist und eine Aktivität bei der Ausbildung des Spindelapparates zur Trennung der Chromosomen während der Zellteilung entwickelt. Die Bezeichnungen ›Centrosom‹ (»Centrosoma«[245]) und ›Centriole‹[246] stammen von T. Boveri (1888; 1895).

Meiose

Der Ausdruck ist abgeleitet von dem griechischen Wort ›μείων‹ »verkleinern«. Der Begriff wird 1905 von J.B. Farmer und J.E.S. Moore zur Bezeichnung der Verringerung der Anzahl von Chromosomen bei der Reifung der Gameten eingeführt (von ihnen »Maiosis« geschrieben): »We propose to apply the terms Maiosis or Maiotic phase to cover the whole series of nuclear changes included in the two divisions that were designated as Heterotype and Homotype by Flemming«.[247] Die heutige Form ›Meiosis‹ geht auf M. Koernicke (1905) zurück.[248] Die Autoren gründen ihre Darstellung des Phänomens auf eine Untersuchung der Verhältnisse bei sehr verschiedenen Organismen. Die Begriffsprägung steht am Ende einer Debatte über Art und Umfang der »Reduktionstheilung«[249] bei der Reifung der Gameten.[250] Auf die Notwendigkeit einer solchen Teilung zur Vermeidung einer ständigen Zunahme der Erbträger von Generation zu Generation macht bereits F. Galton 1876 aufmerksam.[251] A. Weismann argumentiert später in ähnlicher Richtung mit dem Hinweis, dass sich ohne Reduktionsteilung mit jedem Schritt der Kernverschmelzung die Zahl der Chromosomen verdoppeln würde. E. Strasburger spricht 1884 von verschiedenen »Theilungsschritten« und erläutert: »Diese Theilungsschritte führen zur Reduction der im Keimkern bereits in doppelter Quantität vorhandenen, im Laufe der Ontogenie eventuell noch vermehrten Substanz des Keimfadens«.[252] Eine genaue Beschreibung der Meiose in ihren verschiedenen Phasen gibt O. Hertwig 1890.[253] H. von Winiwarter gibt den Stadien der Meiose 1900 die Namen ***Leptotän*** (»noyau leptotène«), ***Pachytän*** (»noyau pachytène«) und ***Diplotän*** (»noyau diplotène«).[254] Bereits 1897 bezeichnet V. Häcker das letzte Stadium, in dem die Chromosomen sich kontrahieren und der Spindelapparat sich aufbaut, als ***Diakinese***.[255] Das Stadium der Paarung der homologen Chromosomen wird später von V. Grégoire ***Zygotän*** (»noyau zygotène«) genannt.[256]

Den Prozess der ***Segregationsverzerrung***, der auf der ungleichen Verteilung der homologen Chromosomen auf die während der Meiose entstehenden Zellen beruht, bezeichnen L. Sandler und E. Novitski 1957 als *meiotische Verschiebung* (»meiotic drive«).[257] Die zumeist verwendete deutsche Bezeichnung ›Segregationsverzerrung‹[258] ist eine direkte Übersetzung aus dem Englischen (Sandler, Hiraizumi & Sandler 1959: »segregation distortion«[259]). In einigen Fällen können »egoistische« genetische Elemente, die sich auf nur einem der homologen Chromosomen befinden, für den Prozess verantwortlich gemacht werden. Evolutionär relevant ist der Prozess, weil er zu einer Verschiebung von Genfrequenzen führt.

Zytologie

Seit Mitte des 19. Jahrhunderts wird die Untersuchung der Zellen ›Zytologie‹ genannt (anfangs meist in der Schreibweise ›Cytologie‹, abgeleitet von lat. ›cytus‹ »Zelle«, griech. ›κύτος‹ »Höhlung«). Der Ausdruck erscheint zuerst im Englischen (Peaslee 1857: »The description of the cells (and their development and function), from which the tissues are originally formed, constitutes the department of histology termed Cytology«[260]; dt. Übers. 1858: »Cytologie«[261]). Im Französischen taucht der Ausdruck in J.B. Carnoys Vorwort zu der 1884 gegründeten Zeitschrift ›La cellule‹ auf (»cytologie«: »la morphologie, l'anatomie, la physiologie et la biochimie de la cellule, soit animale, soit végétale«[262]). Schon in M.J. Schleidens grundlegendem Werk der Botanik von 1842-43 nimmt die »Lehre von der Pflanzenzelle« eine fundamentale Stellung ein, insofern sie neben die »Botanische Stofflehre«, die »Morphologie« und die »Organologie« gestellt wird und damit ein grundlegendes Feld der Botanik markiert.[263]

Nachweise

1 Hooke, R. (1665). Micrographia, or Some Physiological Description of Minute Bodies Made by Magnifying Glasses: 112f.; vgl. Matzke, E.B. (1943). The concept of cells held by Hooke and Grew. Science 98, 13-14.
2 Vgl. Grmek, M.D. (1970). La notion de fibre vivante chez les médecins de l'école iatrophysique. Clio Medica 5, 297-318.
3 Grew, N. (1682). The Anatomy of Plants: 64 (II, 3, 4).
4 Malpighi, M. (1675). Anatome plantarum (Opera omnia, Bd. 1, London 1686): Taf. 5.
5 Vgl. Studnička, F.K. (1932). Aus der Vorgeschichte der Zellentheorie. Anat. Anz. 73, 390-416: 390; 414.
6 Mayer, A.F.I.C. (1827). Supplemente zur Lehre vom Kreislaufe, Heft 1: 50f.; vgl. Jourdan, A. (1834). Dictionnaire raisonné, étymologique, synonymique et polyglotte, Bd. 1: 163.
7 Link, H.F. (1807). Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen: 11.
8 Leibniz, G.W. (1705). Considérations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 342; Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux (Œuvres philosophiques, Paris 1954, 233-289): 239; vgl. Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 63.
9 Wolff, K.F. (1759). Theoria generationis.
10 Ackermann, J.F. (1797). Versuch einer physischen Darstellung der Lebenskräfte organisirter Körper (Jena 1805): XXI.
11 a.a.O.: 13; vgl. auch Lorry, A.-C. (1785). Übersicht der vornehmsten Veränderungen und Verwandlungen der Krankheiten (hg. v. J.N. Hallé): 237.
12 Goethe, J.W. von (1807). Zur Morphologie. Die Absicht eingeleitet (LA, Bd. I, 9, 6-10): 8.
13 Fontana, F. (1781). Traité sur le venin de la vipère.
14 Milne-Edwards, H. (1827). Mémoire sur la structure élémentaire des principaux tissus organiques des animaux; vgl. Studnička, F.K. (1932).
15 Oken, L. (1810). Lehrbuch der Naturphilosophie, 3 Bde.: II, 26f.; vgl. ders. (1810/31): 154 (§955); ders. (1805). Die Zeugung.
16 Oken (1805): 22.
17 a.a.O.: 22f.
18 Oken (1810): 28.
19 Vgl. Klein, M. (1936). Histoire des origines de la théorie cellulaire: 19f.
20 Kieser, D.G. (1818). Über die ursprüngliche und eigenthümliche Form der Pflanzenzelle. Nova Acta physico-medica Acad. Caes.-Leop. Nat. Cur. 9, 57-86: 63.
21 Dutrochet, H.R.J. (1828). Nouvelles recherches sur l'endosmose et l'exosmose, suivies de l'application expérimentales de ces actions physiques à la solution du problême de l'irritabilité végétale.
22 Dutrochet, H.R.J. (1824). Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux, et sur leur motilité: 204f.; vgl. Kubbinga, H.H. (1990). Les origines de la théorie cellulaire: les «molécules organiques» de Buffon. Centaurus 33, 175-213: 201.
23 Dutrochet, H.R.J. (1837). Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, 2 Bde.: I, 143.
24 Moldenhawer, J.J.P. (1812). Beiträge zur Anatomie der Pflanzen.
25 Vgl. Studnička, F.K. (1932). Aus der Vorgeschichte der Zellentheorie. Anat. Anz. 73, 390-416: 392; Schiller, J. (1980). Physiology and Classification: 138f.
26 Raspail, F.-V. (1827). Recherches chimiques et physiologiques destinées à expliquer non seulement la structure et le développment de la feuille, du tronc, ainsi que des organes qui n'en sont qu'une transformation, mais encore la structure et le développement des tissus animaux. Mém. Soc. d'hist. nat. Paris 3, 17-88; 209-313: 306.
27 Raspail, F.-V. (1825). Développement de la fécule. Ann. Sci. Nat. 6, 224-239; 384-427; ders. (1827): 86; vgl. Pearse, A.G.E. (1989). Credit where it's due. Nature 337, 300; Harris (1999): 33; Rigatelli, L.T. (1997). François-Vincent Raspail: 32; vgl. aber Sander, K. (1989). Theodor Schwann und die „Theorie der Organismen". Zur Begründung der Zellenlehre vor 150 Jahren. Biologie in unserer Zeit 19 (6), 181-188: 187.
28 Meyen, F.J.F. (1830). Phytotomie: 47; vgl. Müller-Strahl, G. (2004). Der biologische Zellbegriff. Verwendung und Bedeutung in Theorien organischer Materie. Arch. Begriffsgesch. 46, 109-136: 114.
29 Meyen (1830): 212 (§230).
30 Meyen, F.J.F. (1837). Neues System der Pflanzen-Physiologie, Bd. 1: 8.
31 Vgl. Studnička, F.K. (1933). Matthias Jacob Schleiden und die Zellentheorie von Theodor Schwann. Anat. Anz. 76, 80-95; Karling, J.G. (1939). Schleiden's contribution to the cell theory. Amer. Nat. 73, 517-537.
32 Vgl. Conklin, E.G. (1939). Predeccesors of Schleiden and Schwann. Amer. Nat. 73, 538-564; ders. (1940). Cell and protoplasm concepts: historical account. In: Moulton, F.R. (ed.). The Cell and Protoplasm, 6-19; Duchesneau, F. (1987). Genèse de la théorie cellulaire; Harris, H. (1999). The Birth of the Cell: 23ff.; Müller-Strahl (2004).
33 Schwann, T. (1839). Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und im Wachsthum der Thiere und Pflanzen (Leipzig 1910): 183.
34 a.a.O.: 189.
35 a.a.O.: IIIf. [Vorrede in der Originalausgabe].
36 a.a.O.: 159.
37 Vgl. Sander, K. (1989). Theodor Schwann und die „Theorie der Organismen". Zur Begründung der Zellenlehre vor 150 Jahren. Biologie in unserer Zeit 19 (6), 181-188: 188.
38 Schwann, T. [1879]. [Erinnerung]. In: Manifestation en l'honneur de M. le Professeur Th. Schwann. Liège, 23 Juin 1878. Liber memorialis. Düsseldorf 1879: 51; dt. Übers. in Bosch, F. (1910). Aus der Geschichte der Zellenlehre. Festschrift zum hundertjährigen Geburtstage (7. Dezember 1910) ihres Begründers Theodor Schwann: 17; vgl. Parnes, O. (2008). Vom Prinzip zum Begriff: Theodor Schwann und die Entdeckung der Zelle (1835-1838). In: Müller, E. & Schmieder, F. (Hg.). Begriffsgeschichte der Naturwis-

senschaften. Zur historischen und kulturellen Dimension naturwissenschaftlicher Konzepte, 27-51: 46.
39 Parnes (2008): 29.
40 ebd.
41 Vgl. Müller-Strahl (2004): 120f.
42 Schwann (1839): 190.
43 a.a.O.: 211.
44 Vgl. Parnes (2008): 47.
45 Schleiden, M.J. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med. 5, 137-176: 138; vgl. ders. (1842-43/49). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde.
46 Schleiden (1842-43/49): I, 62.
47 Schleiden (1838): 137.
48 Virchow, R. (1856). Alter und neuer Vitalismus. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 9, 3-55: 12.
49 Virchow, R. (1858). Über die mechanische Auffassung des Lebens (Vier Reden über Leben und Kranksein, Berlin 1862, 1-33): 10.
50 Vgl. Reynolds, A. (2007). The theory of the cell state and the question of cell autonomy in nineteenth and early twentieth-century biology. Science in Context 20, 203-223.
51 Virchow, R. (1858). Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre: 3.
52 Virchow, R. (1859). Atome und Individuen (Vier Reden über Leben und Kranksein, Berlin 1862, 35-76): 54.
53 a.a.O.: 73.
54 Virchow, R. (1855). Cellular-Pathologie. Arch. patholog. Anat. Physiol. klin. Med. 8, 3-39: 23.
55 Hayek, G. von (1877-93). Handbuch der Zoologie, 3 Bde.: I, 1.
56 Müller-Wille, S. (2010). Cell theory, specifity, and reproduction, 1837-1870. Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci. 41, 225-231: 231.
57 Duchesneau, F. (2007). The delayed linkage of heredity with the cell theory. In: Müller-Wille, S. & Rheinberger, H.-J. (eds.). Heredity Produced. At the Crossroad of Biology, Politics, and Culture, 1500-1870, 293-314: 310f.; vgl. Churchill, F.B. (1987). From heredity theory to *Vererbung*. The transmission problem, 1850-1915. Isis 78, 337-364: 338; Coleman, W. (1965). Cell, nucleus, and inheritance. An historical study. Proc. Amer. Philos. Soc. 109, 124-158.
58 Vgl. Hall, T.S. (1969). Ideas of Life and Matter. Studies in the History of General Physiology, 600 B.C. – 1900 A.D., 2 vols.: II, 308f.
59 Vgl. a.a.O.: II, 316-354.
60 Weismann, A. (1892). Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung: 53.
61 a.a.O.: 51.
62 Montgomery, E. (1880). The unity of the organic individual. Mind 5, 318-336; 465-489: 324.
63 a.a.O.: 326.
64 Bary, A. de (1879). [Rez. Prantl, K., Lehrbuch der Botanik für mittlere und höhere Lehranstalten]. Bot. Zeitung 37, 221-223: 222; vgl. auch Bergson, H. (1907). L'évolution créatrice (Paris 1932): 282.
65 Whitman, C.O. (1893). The inadequacy of the cell-theory of development. J. Morphol. 8, 639-658: 649.
66 Lillie, F.R. (1906). Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. J. exper. Zool. 3, 153-267: 252.
67 a.a.O.: 251.
68 Bertalanffy, L. von (1934). Wandlungen des biologischen Denkens. Neue Jahrbücher für Wissenschaft und Jugendbildung 10, 339-366: 351.
69 Haeckel, E. (1904). Die Lebenswunder: 174.
70 Bernard, C. (1874). Phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux. Revue scientifique 14, 289-295: 289; vgl. Canguilhem, G. (1952/92). La connaissance de la vie: 87.
71 Fabre, J. (1863). Cours de philosophie ou nouvelle exposition des principes de cette science, Bd. 1: 400.
72 Purkinje, J.E. (1840). Über die Analogie in den Struktur-Elementen des thierischen und pflanzlichen Organismus. Uebers. Arbeiten Veränd. Schles. Ges. Vaterl. Cult. 1839, 81-82: 82.
73 Vgl. Möbius, M. (1934). Über die Herkunft der Wörter Cambium und Protoplasma. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 52, 154-161; Weber, F. (1936). Das Wort Protoplasma. Protoplasma 26, 109-112; Studnička, F.K. (1937). Noch einiges über das Wort Protoplasma. Protoplasma 27, 619-625.
74 Mohl, H. von (1846). Ueber die Saftbewegung im Innern der Zellen. Botan. Zeitung 4, 73-78; 89-94: 75.
75 Hanstein, J. (1880). Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas (= Bot. Abh. Morphol. Physiol. 4, Heft 3): 9.
76 Dujardin, P. (1835). Recherches sur les organismes inférieurs. Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 2, 4, 343-377: 368.
77 Novatianus (3. Jh.). De trinitate (Clavis Patrum Latinorum 71): cap. 14.
78 Vgl. DF 2 (1942).
79 Cohn F. (1850). Nachträge zur Naturgeschichte des *Protococcus pluvialis* Kützing. Nov. Acta Leop.-Carol., 607-764: 664.
80 a.a.O.: 665.
81 Schultze, M. (1861). Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1-27: 11; vgl. ders. (1863). Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen.
82 Uhle, P. & Wagner, E. (1862/65). Handbuch der allgemeinen Pathologie: 337.
83 Kölliker, A. (1863). Handbuch der Gewebelehre des Menschen: 14.
84 Braun, A. (1855). Algarum unicellularium genera nova et minus cognita: 15.
85 Braun, A. (1857). New and less known Genera of Unicellular Algae. Quarterly Journal of Microscopical Science 5, 143-149: 146.
86 Flemming, W. (1882). Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung: 372.
87 Strasburger, E. (1882). Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. Mikroskop. Anat. 21, 476-590: 479.
88 Guy de Chauliac [1363]. Chirurgia magna (engl. Grande Chirurgie, Manuskript, ca. 1425, New York Acad. Med.): f. 316 (nach OED).
89 Sprengel, K. (1802/17). Anleitung zur Kenntnis der Ge-

wächse, Bd. 1: 19.
90 Brisseau-Mirbel, C.F. (1802). Traité d'anatomie et de physiologie végétales, Bd. 1: 54; vgl. ders. (1808). Exposition et défense de ma théorie de l'organisation végétale: 130.
91 Brisseau-Mirbel (1808): 28; 70; 71.
92 Harting, M.P. (1846). Mikrochemische onderzoekingen over den aard en de ontwikkeling van den plantaardigen celwand (dt. Mikroskopische Untersuchungen über die Natur und Entwickelung der Wandungen der vegetabilischen Zellen. Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 1 (Nr. 6) (1847), 81-85: 81).
93 Mohl, H. von (1851). Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle: 19.
94 Pringsheim, N. (1854). Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle, 1. Abth. Grundlinien einer Theorie der Pflanzenzelle: 2.
95 Hofmeister, W. (1867). Die Lehre von der Pflanzenzelle: 3.
96 Pringsheim (1854): 2; ders. (1855). Über die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsactes: 11.
97 Pringsheim (1855): 11.
98 Pfeffer, W. (1877). Osmotische Untersuchungen. Studien zur Zellmechanik: 123.
99 Küster, E. (1935). Die Pflanzenzelle: 423; ebenso 2. Aufl. 1951: 527.
100 Vgl. Seifriz, W. (1929). The structure of protoplasm. Biol. Rev. 4, 76-102; Robertson, J.D. (1959). The ultrastructure of cell membranes and their derivatives. In: Crook, E.M. (ed.). The Structure and Function of Subcellular Components (= Biochem. Soc. Symp. 16), 3-43; Harwood, J.L. & Walton, T.J. (eds.) (1988). Plant Membranes. Structure, Assembly and Function.
101 Overton, C.E. (1895). Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich 40, 159-201.
102 Danielli, J.F. & Davson, H. (1935). A contribution to the theory of permeability of thin films. J. Cell. Comp. Physiol. 5, 495-508.
103 Robertson (1959): 33.
104 Lenard, J. & Singer, S.J. (1966). Protein conformation in cell membrane preparations as studied by optical rotatory dispersion and circular dichroism. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 56, 1828-1835; vgl. Korn, E.D. (1966). Structure of biological membranes. Science 153, 1491-1498; Gennis, R.B. (1989). Biomembranes. Molecular Structure and Function: 6ff.
105 Haeckel, E. (1894). Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen, Bd. 1: 196; 233; 240; 241; vgl. ders. (1904). Die Lebenswunder: 180; Doflein, F. (1901). Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt: 2.
106 Möbius, K. (1884). Das Sterben der einzelligen und der vielzelligen Tiere, vergleichend betrachtet. Biol. Centralbl. 4, 389-392: 392.
107 Frey-Wyssling, A. (1978). Concerning the concept "Organelle". Experientia 34, 547; vgl. ders. (1978). Zur Definition des Organell-Begriffes. Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch 124, 455-457.
108 Dujardin, P. (1835). Recherches sur les organismes inférieurs. Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 2, 4, 343-377: 368.
109 Joblot, L. (1718). Descriptions et usages de plusieurs nouveaux microscopes.
110 Brown, R. (1833). On the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadaceae. Trans. Linn. Soc. Lond. 16, 685-745: 710; vgl. Lindley, J. (1832). An Introduction to Botany: 130.
111 Brown, R. (1834). Vermischte botanische Schriften: V; 156.
112 Schleiden, M.J. (1837). Beiträge zur Kenntniss der CeratophylleenLinnaea. Ein Journal für die Botanik in ihrem ganzen Umfange 11, 512-542: 527; 528; ders. (1837). Über Bildung des Eichens und Entstehung des Embryo's bei den Phanerogamen: 53; ders. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med. 5, 137-176: 139; vgl. auch Hofmeister, W. (1831). Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farrn, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen: 131.
113 Autenrieth, J.H.F. (1801-02). Handbuch der empirischen menschlichen Physiologie, 3 Bde.: I, 11.
114 Vgl. Skinner, H.A. (1949/61). The Origin of Medical Terms: 294.
115 Schleiden (1838): 139; ders. (1842). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 1. Theil: 192.
116 Ehrenberg, C.G. (1838). Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen – ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur.
117 Virchow, R. (1858). Die Cellularpathologie: 9f.
118 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde: I, 288.
119 Vgl. Portugal, F.H. & Cohen, J.S. (1977). A Century of DNA: 32.
120 Strasburger, E. (1875/80). Zellbildung und Zelltheilung.
121 Weismann, A. (1892). Das Keimplasma.
122 Vries, H. de (1889). Intracellulare Pangenesis: 194.
123 Strasburger, E. (1882). Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. Mirkoskop. Anat. 21, 476-590.
124 Flemming, W. (1882). Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung.
125 Vgl. Coleman, W. (1965). Cell nucleus and inheritance: an historical study. Proc. Amer. Philos. Soc. 109, 124-158.
126 Flemming, W. (1880). Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung. Arch. mikroskop. Anat. 18, 347-364: 363; ders. (1882): 367; Strasburger, E. (1880). Die Geschichte und der jetzige Stand der Zellenlehre. Tageblatt der Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte 53, 61-68: 66; angeblich auch bereits in: Hertwig, O. (1876). Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, Theil 1. Morpholog. Jahrb. 1, 347-434.
127 Ihering, H. von (1878). Befruchtung und Furchung des thierischen Eies und Zelltheilung nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft (= Vorträge für Thierärzte, 1.

Ser., Heft 4): 43.

128 Hertwig, O. (1885). Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena. Z. Med. Naturwiss. 18, 276-318: 301f.

129 Boveri, T. (1889). Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München 5, 73-80.

130 Fontana, F. (1781). Traité sur le vénin de la vipère; vgl. Franke, W.W. (1988). Matthias Jacob Schleiden and the definition of the cell nucleus. Eur. J. Cell Biol. 47, 145-156.

131 Wagner, R. (1835). Einige Bemerkungen und Fragen über das Keimbläschen (vesicula germinativa). Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 1835, 373-377: 375.

132 Valentin, G. (1836). Ueber den Verlauf und die letzten Enden der Nerven. Akad. Naturforsch. 18, 53-240.

133 Valentin, G. (1839). Repertorium für Anatomie und Physiologie, Bd. 4: 277.

134 Barry, M. (1839). Researches in embryology, second series. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 129, 307-380: 351; vgl. 370; vgl. auch Bowman, W. (1840). On the minute structure and movements of voluntary muscle. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. 1840, 457-501: 498.

135 Schleiden, M.J. (1842-43). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 2 Bde.: I, 193.

136 Piekarski, G. (1937). Cytologische Untersuchungen an Paratyphus- und Colibakterien. Arch. Mikrobiol. 8, 428-438: 438.

137 Dougherty, E.C. (1957). Neologism for structures of primitive organisms, 1. Types of nuclei. J. Protozool. 4 (Suppl.), 14.

138 Benda, C. (1898). Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten, II. Theil. Die Histiogenese der Spermien. Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abth. 1898, 393-398: 397.

139 Altmann, R. (1890/94). Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen: 141; 145.

140 Mewes, F. (1904). Über das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondromiten in Pflanzenzellen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 22, 284-286.

141 Vgl. Cowdry, E.V. (1953). Historical background of research on mitochondria. J. Histochem. Cytochem. 1, 183-187; Ernster, L. & Schatz, G. (1981). Mitochondria. A historical review. J. Cell Biol. 91, 227s-255s; Höxtermann & Mollenhauer (2007): 254.

142 Altmann, R. (1886). Studien über die Zelle: 20; ders. (1890). Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen: 141.

143 Altmann (1890): 139.

144 Vgl. Höxtermann, E. & Mollenhauer, D. (2007). Symbiose und Symbiogenese – Entdeckung und Entwicklung eines biologischen Problems. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays; 227-284: 259.

145 Portier, P. (1918). Les symbiotes.

146 Wallin, J.E. (1924). On the nature of mitochondria, VII. The independent growth of mitochondria in culture media. Amer. J. Anat. 33, 147-173: 167; vgl. ders. (1927). Symbionticism and the Origin of Species; vgl. Mehos, D. (1993). Ivan E. Wallin's theory of symbionticism. In: Khakhina, L.N., Margulis, L. & McMenamin, M. (eds.). Concepts of Symbiogenesis, 149-163.

147 Raff, R.A. & Mahler, H.R. (1972). The non symbiotic origin of mitochondria. Science 177, 575-582.

148 Haas, J. (1955). Physiologie der Zelle: 233; Bertalanffy, L. von (1957). Wachstum. Handbuch der Zoologie, Bd. 8/4/6: 11; Hirsch, G.C. (1965). Dynamik der tierischen Zelle. Handbuch der Biologie, Bd. 1/I, 219-287: 251.

149 Krebs, H.A. & Johnson, W.A. (1937). The role of citric acid in intermediate metabolism in animal tissue. Enzymologia 4, 148-156.

150 Kennedy, E.P. & Lehninger, A.L. (1949). Oxidation of fatty acids and bicarboxylic acid cycle intermediates by isolated rat liver mitochondria. J. Biol. Chem. 179, 957-972; vgl. Cowdry (1953).

151 Palade, G.E. (1953). The fine structure of mitochondria. An electron microscope study. J. Hist. Cytochem. 1, 188-211; Sjöstrand, F.S. (1953). Ultra-structure of rod-shaped mitochondria. Nature 171, 30-31.

152 Schimper, A.F.W. (1883). Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botan. Zeitung 41, 105-112: 108.

153 Strasburger, E. (1884). Das botanische Practicum: 67.

154 Pelletier, P.-J. & Caventou, J.B. (1817). Sur la matière verte des feuilles. J. Pharm. Sci. Ass. 3, 486-491: 490; vgl. Gris, A. (1857). Recherches microscopiques sur la chlorophylle. Ann. Sci. Nat. Bot. sér. 4, 7, 179-219; Höxtermann, E. (1980). Geschichte der Chlorophyllisolation. MTN-Schriftenr. Gesch. Naturwiss. Tech. Med. 17, 80-107.

155 Vgl. Anonymus (1959-70). Chlorophyll. In: Mayerhöfer, J. (Hg.). Lexikon der Geschichte der Naturwissenschaften, 646-649.

156 Meyen, F.J.F. (1837). Neues System der Pflanzen-Physiologie, Bd. 1: 201.

157 Nägeli, C. (1846). Bläschenförmige Gebilde im Inhalte der Pflanzenzelle. Z. wiss. Bot. 3, 94-128: 111.

158 Kny, L. (1871). Ueber die Vermehrung der Chlorophyll-Körner durch Zweitheilung und das allgemeine Vorkommen dieses Prozesses im Pflanzenreich. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin 1871, 65-66.

159 Vgl. Höxtermann, E. (2007). Genetische Kontinuität und physiologische Autonomie der Plastiden. In: Geus, A. & Höxtermann, E. (Hg.). Evolution durch Kooperation und Integration. Zur Entstehung der Endosymbiontentheorie in der Zellbiologie. Faksimiles, Kommentare und Essays, 285-313.

160 Schleiden, M.J. (1842/46). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, Bd. 2: 491; vgl. Höxtermann (2007): 299.

161 Sachs, J. (1862). Uebersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll. Flora 45, 129-137; 161-170; 177-186; 209-221: 167f.

162 Sachs, J. (1865). Handbuch der experimentellen Physiologie der Pflanzen: 320.

163 Engelmann, T.W. (1881). Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und thier-

ischer Organismen. Bot. Zeitung 39, 441-447: 446; vgl. Höxtermann (2007): 300f.

164 Schmitz, F. (1883). Die Chromatophoren der Algen. Vergleichende Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Chlorophyllkörper und analoger Farbstoffkörper der Algen. Verh. naturhist. Verein preuss. Rheinlande u. Westfalen 40, 1-180; Meyer, A. (1883). Ueber Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromatoplasten der Angiospermen. Bot. Zeitung 41, 489-498; 505-514; 525-531: 489.

165 Schimper, A.F.W. (1883). Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botan. Zeitung 41, 105-112: 106.

166 a.a.O.: 112f.

167 Reinke, J. (1880). Lehrbuch der allgemeinen Botanik mit Einschluss der Pflanzenphysiologie: 62.

168 Schimper (1883): 113.

169 Schimper, A.F.W. (1885). Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. wiss. Bot. 16, 1-247: 6.

170 a.a.O.: Taf. I, Fig. 1 und 2; vgl. Höxtermann (2007): 295.

171 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde: I, 275.

172 Schimper, A.F.W. (1882). Ueber die Gestalt der Stärkebildner und Farbkörper. Botan. Centralbl. 12, 175-178: 175; vgl. ders. (1883): 108.

173 Roberts, R.B. (1958). Introduction. In: ders. (ed.). Microsomal Particles and Protein Synthesis, vii-viii: viii; McQuillen, K., Roberts, R.B. & Britten, R.J. (1959). Synthesis of nascent protein by ribosomes in *Escherichia coli.* Proc. Nat. Acad. Sci. USA 45, 1437-1447.

174 Warner, J.R., Rich, A. & Hall, C.E. (1962). Electron microscope studies of ribosomal clusters synthesizing hemoglobin. Science 138, 1399-1403: 1399.

175 Albrecht, E. (1903). Ueber trübe Schwellung und Fettdegeneration. Verhandlungen der Deutschen pathologischen Gesellschaft 6, 63-71: 64.

176 Bell, E.T. (1910). The staining of fats in epithelium and muscle fibers. Anat. Rec. 4, 199-212: 211.

177 Porter, K.R., Claude, A. & Fullman, E.F. (1945). A study of tissue culture cells by electron microscopy. J. exper. Med. 81, 233-244: 238.

178 a.a.O.: Plate 12, Fig. 4.

179 Meglitsch, P.A. (1947). Studies on Myxosporidia of the Beaufort region, I. Observations on *Chloromyxum renalis*, n.sp., and *Chloromyxum granulosum* Davis. J. Parasitol. 33, 265-270: 269; Porter, K.R. & Thompson, H.P. (1948). A particulate body associated with epithelial cells cultured from mammary carcinomas of mice of a milky-factor strain. J. exper. Med. 88, 15-24: Plate 6, Fig. 4.

180 Marinos, N.G. (1962). Studies on submicroscopic aspects of mineral deficiencies, I. Calcium deficiency in the shoot apex of barley. Amer. J. Bot. 49, 834-841: 837.

181 Golgi, C. (1898). Boll. Soc. med.-chirurg. Pavia 1-14; vgl. Ramón y Cajal, S. (1904). El aparato tubiforme (red de Golgi) del epitelio intestinal de los mamíferos. Trab. Labor. Investig. Biol. (Madrid) 3, 35-38; ders. (1912). Fórmula de fijación del aparato reticular de Golgi y apuntes sobre la disposición de dicho aparato en la retina, en los nervios y en algunos estados patológicos. Trab. Labor. Investig. Biol. (Madrid) 10, 209-220; ders. (1912). El aparato endocelular de Golgi de la célula de Schwann y algunas observaciones sobre la estructura de los tubos nerviosos. Trab. Labor. Investig. Biol. (Madrid) 10, 221-246; ders. (1914). Algunas variaciones fisiológicas y patológicas del aparato reticular de Golgi. Trab. Labor. Investig. Biol. (Madrid) 12, 127-227: 134f.; Trautmann, J.C. (1988). Camillo Golgi (1843-1926) und die Entdeckung des „aparato reticolare interno" (Golgi-Apparat): Anm. 121.

182 Waldeyer, W. (1888). Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. mikroskop. Anat. 32, 1-122: 48; vgl. Zacharias, H. (2001). Key word: Chromosome. Chromosome Res. 9, 345-355.

183 Flemming, W. (1880). Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Theil II. Arch. mikroskop. Anat. 18, 151-259: 157f.

184 a.a.O.: 158.

185 Nägeli, C. (1842). Zur Entwickelungsgeschichte des Pollens bei den Phanerogamen.

186 Nägeli (1842): Tab. II, 28d; Hofmeister, W. (1848). Ueber die Entwicklung des Pollens. Bot. Zeitung 6, 425-434; 649-658; 670-674: Taf. VI; vgl. Sirks, M.J. (1952). The earliest illustrations of chromosomes. Genetica 26, 65-76.

187 Russow, E. (1872). Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histiologie (Histiographie und Histiogenie) der vegetativen und sporenbildenden Organe und die Entwicklung der Sporen der Leitbündel-Kryptogamen, mit Berücksichtigung der Histiologie der Phanerogamen ausgehend von der Betrachtung der Marsiliaceen. Mém. Acad. Sci. Pétersbourg sér. 7, 19, 1-207: 89f.; vgl. Baker, J.R. (1948-53). The cell-theory: a restatement, history, and critique, part V. The multiplication of nuclei. Quart. J. Microsc. Soc. 89, 449-481.

188 Schneider, A. (1873). Untersuchungen über Plathelminthen. Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilk. 14, 69-140: 113f.

189 Roux, W. (1883). Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren.

190 Strasburger, E. (1882). Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. Mikroskop. Anat. 21, 476-590.

191 Guignard, L. (1883). Sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Compt. Rend. Hepd. Séances Acad. Sci. 97, 646-648.

192 Rabl, C. (1885). Über Zelltheilung. Morphol. Jahrb. 10, 214-330.

193 Boveri, T. (1887). Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsber. Ges. Morphol. Physiol. München 3, 71-80: 76.

194 Boveri, T. (1892). Befruchtung. Anat. Hefte (Abt. 2) 1, 386-485: 410; vgl. Mayr, E. (1982). The Growth of Biological Thought: 748.

195 Boveri, T. (1903). Über die Konstitution der chromatischen Substanz. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 13, 10-33; ders. (1904). Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns.

196 Sutton, W.S. (1903). The chromosomes in heredity. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole 4, 231-251.

197 Boveri (1903): 28.
198 Sutton W.S. (1902). On the morphology of the chromosome group in *Bracystola magna*. Biol. Bull. 4:24-39: 39; vgl. McKusick, V.A. (1960). Walter S. Sutton and the physical basis of Mendelism. Bull. Hist. Med. 34, 487-497.
199 Vgl. Martins, L.A.-C.P. (1999). Did Sutton and Boveri propose the so-called Sutton-Boveri chromosome hypothesis? Genet. Mol. Biol. 22, 261-272.
200 Rückert, J. (1892). Zur Entwickelungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. 7, 107-158: 156.
201 a.a.O.: 158.
202 Janssens, F.A. (1909). La théorie de la chiasmatypie. Nouvelle interpretation des cinéses de maturation. La Cellule 25, 389-411: 400.
203 Wilson, E.B. (1906). Studies on chromosomes, III. The sexual differences of the chromosome-groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. J. exper. Zool. 3, 1-40: 28.
204 ebd.
205 Montgomery, T.H. Jr. (1906). Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera. Trans. Amer. Philos. Soc. 21, 97-173: 97.
206 McClung, C.E. (1900). The spermatocyte divisions of the Acrididae. Kansas Univ. Quarterly A 9, 73-100: 78.
207 Morgan, T.H. & Cattell, E. (1912). Data for the study of sex-linked inheritance in *Drosophila*. J. exper. Zool. 13, 79-101: 83.
208 Vgl. Darlington, C.D. (1960). Chromosomes and the theory of heredity. Nature 187, 892-895; Voeller, B. (ed.) (1968). The Chromosome Theory of Inheritance: Classic Papers in Development and Heredity; Cremer, T. (1985). Von der Zellenlehre zur Chromosomentheorie. Naturwissenschaftliche Erkenntnis und Theorienwechsel in der frühen Zell- und Vererbungsforschung.
209 Sturtevant, A.H. (1913). The linear arrangement of six sex-linked factors in Drosophila, as shown by their mode of association. J. exper. Zool. 14, 43-59.
210 Painter, T.S. (1933). A new method for the study of chromosme arrangement and the plotting of chromosome maps. Science 78, 585-586.
211 Mather, K. (1948). Significance of nuclear change in differentiation. Nature 161, 872-874: 872.
212 Delaunay, L.N. (1923). [Vergleichende karyologische Untersuchungen einiger Muscari Mill. und Bellevalia Lapeyr.-Arten (russ.)] Monit. Jardin. Botan. Tiflis 2 (1), 25-55; unabhängig davon auch: Lewitsky, G.A. (1924). [Materielle Grundlagen der Vererbung (russ.)]: 57; 60; vgl. Battaglia, E. (1994). Nucleosome and nucleotype: a terminological criticism. Caryologia 47, 193-197.
213 Sorokin, H. (1929). Idiograms, nucleoli, and satellites of certain Ranunculaceae. Amer. J. Bot. 16, 407-420: 407.
214 Strasburger, E. (1910). Chromosomenzahl. Flora 100, 398-446: 406; 415.
215 Winkler, H. (1916). Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Z. Bot. 8, 417-531: 422.
216 Wilson, E.B. (1910). The chromosomes in relation to the determination of sex. Science Progress 4, 570-592: 572.
217 Darlington, C.D. (1936). The external mechanics of the chromosomes, I. The scope of enquiry. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. Biol. Sci. 121, 264-273: 266.
218 Waldeyer, W. (1901-03). Die Geschlechtszellen. In: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere 1, 1(1), 86-476:
219 Schleiden, M.J. (1839). Botanische Notizen (Ueber das Verhältniss des Cytoblasten zum Lebensprocess der Pflanzenzelle). Archiv für Naturgeschichte 5, 253-292: 270.
220 Grisebach, A. (1839). [Rez. Meneghini, G. (1838). Cenni sulla organografia e fisiologia delle Alghe]. Göttingische gelehrte Anzeigen 1839 (1), 404-408: 406; vgl. auch Hofmeister, W.F.B. (1849). Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen: 3; Nägeli, K.W. (1849). Gattungen einzelliger Algen, physiologisch und systematisch: 54.
221 Braun, A. (1847). *Chara Kokeilii*, eine neue deutsche Art. Flora oder Allgemeine botanische Zeitung 30, 17-29: 18; vgl. ders. (1849-50). Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur: 249.
222 Schleiden, M.J. (1838). Beiträge zur Phytogenesis. Arch. Anat. Pysiol. wiss. Med. 5, 137-176: 139; ders. (1842-43). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 2 Bde.: I, 192.
223 Nägeli, C. (1844-45). Ueber die gegenwärtige Aufgabe der Naturgeschichte, insbesondere der Botanik. Z. wiss. Bot. 1, 1-33; 2, 1-45: 2, 9.
224 Unger, F. (1844). Ueber merismatische Zellbildung bei der Entwicklung des Pollens. Amtl. Ber. Versamml. deutsch. Naturf. Ärzte 121 (1843), 168-175: 170.
225 Strasburger, E. (1875). Ueber Zellbildung und Zelltheilung.
226 Vgl. Baker, J.R. (1951). Remarks on the discovery of cell division. Isis 42, 285-287.
227 Prévost, J.-L. & Dumas, J.-B.A. (1824). Deuxième mémoire sur la génération. Ann. Sci. Nat. 2, 100-121.
228 Brongniart, A. (1827). Mémoire sur la génération et le developpement de l'embryon dans les végétaux phanérogames. Ann. Sci. nat. 12, 14-53.
229 Morren, C.F.-A. (1830). Mémoire sur un végétale microscopique d'un nouveau genre, proposé sous le nom de Crucigénie. Ann. Sci. nat. 20, 404-427.
230 Dumortier, B.C. (1832). Recherches sur la structure comparée et le développement des animaux et des végétaux. Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caesar. Leopold-Carolinae 16, 217-312.
231 Sprengel, K. (1802). Anleitung zur Kenntniß der Gewächse: 90, Treviranus, L.C. (1806). Vom inwendigen Bau der Gewächse: 2; Kieser, D.G. (1818). Über die ursprüngliche und eigenthümliche Form der Pflanzen-Zellen. Nova Acta physico-medica Acad. Caes.-Leop. Nat. Cur. 9, 57-86.
232 Mohl, H. von (1835). Ueber die Vermehrung der Pflanzen-Zellen durch Theilung: 15; vgl. ders. (1837). Ueber die Vermehrung der Pflanzen-Zellen durch Theilung. Flora 20, 1-16; 17-31.
233 Remak, R. (1841). Ueber die Entstehung der Blutkörperchen. Medicin. Zeitung 10, 127.
234 Flemming, W. (1882). Zellsubstanz, Kern- und Zellt-

heilung: 376.
235 Schneider, A. (1873). Untersuchungen über Plathelminthen. Ber. Oberhess. Ges. Natur-Heilk. 14, 69-140; Bütschli, O. (1873). Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Verh. Kaiserl. Leop.-Carol. Akad. Naturf. 36 (5), 1-124; Fol, H. (1873). Le premier développement de l'oeuf chez les Géronidés. Arch. sci. phys. nat. 48.
236 Strasburger, E. (1875). Ueber Zellbildung und Zelltheilung.
237 Peremeschko, P.I. (1878). Ueber die Theilung der roten Blutkörperchen bei Amphibien. Zentralbl. med. Wiss. 17/38, 673-675.
238 Schleicher, W. (1878). Die Knorpelzelltheilung. Arch. Mirkroskop. Anat. 16, 248-300: 261.
239 Roux, W. (1883). Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung.
240 a.a.O.: 15.
241 Flemming, W. (1879). Ueber das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen. Arch. Path. Anat. Physiol. 77, 1-29; ders. (1882).
242 Strasburger, E. (1884). Die Controverse der indirecten Kerntheilung. Arch. mikroskop. Anat. 23, 246-304: 260.
243 Heidenhain, M. (1894). Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. mikroskop. Anat. 43, 423-758: 525.
244 Lundegårdh, H. (1912). Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. Arch. mikroskop. Anat. 80, 223-273: 272; ders. (1913). Das Carotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen Archiv Zellforsch. 9, 205-330: 211.
245 Boveri, T. (1888). Zellen-Studien. Jena. Z. Naturwiss. 22, 685-882: 752.
246 Boveri, T. (1895). Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. physikal.-med. Ges. Würzburg 29, 1-75: 66; vgl. Sapp, J. (1999). Free-wheeling centrioles. Hist. Philos. Life Sci. 20. 255-290.
247 Farmer, J.B. & Moore, J.E.S. (1905). On the maiotic phase (reduction division) in animals and plants. Quart. J. Microscop. Sci. 48, 489-557: 489.
248 Koernicke, M. (1905). Die neueren Arbeiten über die Chromosomenreduktion im Pflanzenreich und daran anschließende karyokinetische Probleme, zweiter Bericht. Bot. Zeitung 63, 289-307: 293.
249 Weismann, A. (1887). Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung: 42.
250 Churchill, F.B. (1970). Hertwig, Weismann, and the meaning of reduction division circa 1890. Isis 61, 429-449.
251 Galton, F. (1876). A theory of heredity. J. Anthrop. Inst. Great Brit. Irel. 5, 329-348: 334.
252 Strasburger, E. (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung: 133.
253 Hertwig, O. (1890). Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden – eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. mikroskop. Anat. 36, 1-138, ders. (1890). Vergleichende Untersuchungen der Ei- und Samenbildungen bei *Ascaris*.
254 Winiwarter, H. von (1900). Recherches sur l'oogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (lapin et homme). Arch. Biol. (Liège, Paris) 17(1), 33-199.
255 Häcker, V. (1897). Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Die Keim-Mutterzellen. Biol. Centralbl. 17, 689-705; 721-745: 695; 701.
256 Grégoire, V. (1907). La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. Cellule 24, 367-420: 371.
257 Sandler, L. & Novitski, E. (1957). Meiotic drive as an evolutionary force. Amer. Nat. 91, 105-110.
258 Mahner, M. & Bunge, M. (1997). Foundations of Biophilosophy (dt. Philosophische Grundlagen der Biologie, Berlin 2000): 326.
259 Sandler, L., Hiraizumi, Y. & Sandler, I. (1959). Meiotic drive in natural populations of Drosophila melanogaster, I. The cytogenetic basis of segregation-distortion. Genetics 44, 233-250; vgl. Sandler, L. & Hiraizumi, Y. (1959). Meiotic drive in natural populations of Drosophila melanogaster, II. Genetic variation at the segregation-distorter locus. Proc. Nat. Acad. USA 45 (9), 1412-1422: 1413.
260 Peaslee, E.R. (1857). Human Histology in its Relation to Descriptive Anatomy, Physiologie, and Pathology: 114.
261 Theile (1858). [Rez. Peaslee (1857)]. Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesammten Medicin 99, 106-107: 107.
262 Carnoy, J.B. (1884). Au lecteur. La cellule. Recueil de cytologie et d'histologie générale 1, 5-6; ders. (1884). La biologie cellulaire: 8; 9: »cytologie«.
263 Schleiden, M.J. (1842-43). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 2 Bde.

Literatur

Turner, W. (1890). The cell theory, past and present. Nature 43, 10-15; 31-37.
Aschoff, L., Küster, E. & Schmid, W.J. (1938). Hundert Jahre Zellforschung.
Klein, M. (1936). Histoire des origines de la théorie cellulaire.
Baker, J.R. (1948-53). The cell-theory: a restatement, history, and critique. Quart. J. Microsc. Soc. 89, 103-125; 90, 87-108; 93, 157-190; 94, 407-440.
Hughes, A. (1959). A History of Cytology.
Bechtel, W. (1984). The evolution of our understanding of the cell. Stud. Hist. Philos. Sci. 15, 309-356.
Cremer, T. (1985). Von der Zellenlehre zur Chromosomentheorie. Naturwissenschaftliche Erkenntnis und Theorienwechsel in der frühen Zell- und Vererbungsforschung.
Jahn, I. (Hg.) (1987). Klassische Schriften zur Zellenlehre.
Duchesneau, F. (1987). Genèse de la théorie cellulaire.
Harris, H. (1999). The Birth of the Cell.
Müller-Strahl, G. (2004). Zell-Theorien organischer Materie. Ein Beitrag zu Bildung und Wandel einer Elementarlehre der Lebenswissenschaften.

Zweckmäßigkeit

Das Wort ›Zweckmäßigkeit‹ erscheint in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts bei verschiedenen Autoren, so 1764 bei J.B. Basedow (»Zweckmäßigkeit des Denkens«[1]), 1776 bei C.G. Schütz (»Die Zweckmäßigkeit in der ganzen Natur ist nicht weniger erhaben, als ihre Einheit, Uebereinstimmung und Ordnung«[2]), 1785 bei K.P. Moritz[3] und M. Mendelssohn[4] sowie seit 1784 bei I. Kant in kleineren Schriften[5] und in der zweiten Auflage der ›Kritik der reinen Vernunft‹ (1787)[6]. Vorläufer bei Kant ist der Ausdruck ›Zweckmäßiges‹.[7] Nach der Verwendung in Kants ›Kritik der Urteilskraft‹ (1790) wird das Wort zu einem zentralen naturphilosophischen Begriff.

Etymologisch geht das Wort ›Zweck‹ auf die Bezeichnung für den Nagel zurück, an dem eine Zielscheibe aufgehängt ist oder der in der Mitte der Zielscheibe sitzt. Zwecke verweisen damit auf Handlungen, die auf etwas zielen, die also einen genau bestimmten Zielpunkt haben. Der Zielpunkt ist schon vor Beginn der Handlung ausgemacht, er liegt als ein antizipierter Endpunkt der Handlung vor.

Auch das englische ›goal‹ und das französische ›but‹ entstammen der Sprache des sportlichen Wettkampfs: ›goal‹ bezeichnet ursprünglich den Endpunkt eines Rennens oder den Zielpunkt bei Ballspielen, und ›but‹ bezieht sich ursprünglich auf einen Holzklotz, der als Ziel in Armbrust- und Bogenschießwettbewerben diente. Das englische ›purpose‹ geht dagegen auf das lateinische ›propositum‹ »Absicht, Entwurf« zurück und das französische ›fin‹ auf das lateinische ›finis‹ »Grenze, Gebiet, Ende«, das eine ungesicherte weitere Etymologie hat.

Teleologie

Zur Bezeichnung der Lehre von den Zwecken in der Natur prägt C. Wolff 1728 den Ausdruck ***Teleologie***. Er verwendet das neue Wort zur Bezeichnung desjenigen Teils der Naturphilosophie, der die Zwecke der Dinge erklärt (»Enimvero rerum naturalium duplices dari possunt rationes, quarum aliae petuntur a causa efficiente, aliae a fine. Quae a causa efficiente petuntur, in disciplinis hactenus definitis expenduntur. Datur itaque praeter eas alia adhuc philosophiae naturalis pars, quae fines rerum explicat, nomine adhuc destituta, etsi amplissima sit & utilissima. Dici posset *Teleologia*«).[8] Der Sache nach geht es bei Wolff schon in seiner sogenannten »Deutschen Teleologie« von 1724, den ›Vernünfftigen Gedanken von den Absichten der natürlichen Dinge‹ um Teleologie. Im Deutschen taucht das Wort 1744 in J.H. Zedlers Lexikon auf und wird in Anlehnung an Wolff erklärt als »der Nahme desjenigen Theiles der natürlichen Weltweisheit, worinnen von den Endzwecken der Dinge gehandelt wird«.[9]

Die (organische) Zweckmäßigkeit ist die Eigenschaft von Teilen und Prozessen eines Organismus, einen Beitrag für das Überleben und die Fortpflanzung dieses Organismus zu leisten.

Teleologie (Wolff 1728) *786*
Zweckmäßigkeit (Kant 1784) *786*
Selbstzweck (Schmid 1799) *821*
Planmäßigkeit (Anonymus 1824) *822*
Funktionalanalyse (Doherty 1864) *814*
Dysteleologie (Haeckel 1866) *823*
zielgerichtetes Verhalten (Katz 1929) *812*
Teleonomie (Pittendrigh 1958) *823*
teleomatisch (Mayr 1974) *824*
Teleomechanismus (Lenoir 1981) *804*

Inhaltlich schließt sich Wolff einer bis in die Antike zurückreichenden Tradition an. Fragen nach dem Zweck einer Sache können angesichts von Gegenständen *der Natur* gestellt werden. Diese Fragen stehen neben anderen Fragen, die es mit den effizienten Ursachen von Naturphänomenen zu tun haben. Die Teleologie thematisiert also im Wesentlichen nicht die aus der Intentionalität des Menschen sich ergebenden Zwecksetzungen seines Handelns, sondern die Natur unter dem Aspekt ihrer Zweckmäßigkeit. Wolffs Darstellung ist dabei von der physiko-theologischen Überzeugung getragen, dass alles in der Natur zu irgend etwas gut ist und letztlich alles auf Gott als das letzte Ziel allen Naturgeschehens zu beziehen ist. Wolffs Teleologie betrifft daher weniger die *innere* Zweckmäßigkeit einzelner Naturgegenstände – wie es später bei Kant heißt –, sondern v.a. die *äußere* Zweckmäßigkeit eines Naturgegenstandes für einen anderen.

Das griechische Wort ›τέλος‹, von dem ›Teleologie‹ abgeleitet ist, hat die vielfältigen Bedeutungen »Ende, Grenze, Ziel«, sowie »Abgabe, Steuer, Kosten« bzw. »Heeresabteilung, Truppe«. Es gibt verschiedene Hypothesen über seine etymologische Herkunft. Wahrscheinlich ist es aus einer bereits in vorliterarischer Zeit erfolgten Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Wörtern hervorgegangen. Die geläufige Verwendung im Sinne von »Ende, Ziel« kann aus einer Verbindung zu dem Wort ›πόλος‹ mit der Bedeutung »Achse« erklärt werden: Im Sinne eines Wendepunktes einer kreis- oder schleifenförmigen Bewegung (auf einer Rennbahn oder bei der Ackerarbeit) verweist es auf einen Fluchtpunkt oder wiederholt durchlaufenen Punkt dieser Bewegung.

Nach Auffassung vieler Biologen und Biophilosophen betrifft der Begriff der Zweckmäßigkeit und

damit die Teleologie einen zentralen Aspekt von Lebewesen, der diese von leblosen Dingen unterscheidet (vgl. Tab. 308). Die Zuschreibung von Zwecken zu Gegenständen der Natur ist aber andererseits seit der Antike umstritten.

Vorsokratische Kritik der Teleologie
Bereits unter den antiken Vorsokratikern gilt die Teleologie der Natur als problematisch, und es werden Vorschläge gemacht, wie die Zweckmäßigkeit in den Gebilden der organischen Natur als bloß scheinbare verstanden werden kann. Aristoteles schreibt Anaxagoras und Empedokles einen Standpunkt zu, der die Zweckmäßigkeit in der Natur durch eine reine Naturnotwendigkeit ersetzt: »Warum soll es denn undenkbar sein, daß die Natur ohne alle Finalität und Rücksicht auf das Bessere arbeite, (daß vielmehr alles in der Natur nur der Regel der Notwendigkeit folge,) wie beispielsweise Zeus es regnen lasse, nicht um das Getreide wachsen zu lassen, sondern aus reiner Notwendigkeit [...]. Was soll demnach die Annahme unmöglich machen, daß die Dinge auch bei der Gestaltung der Organe in der Natur ebenso liegen, daß z.B. die zum Schneiden der Nahrung tauglichen Vorderzähne aus reiner Notwendigkeit als scharfe Zähne, die Backenzähne (aus gleicher Notwendigkeit) als breite und zum Mahlen der Nahrung zweckmäßige Zähne hervorgekommen seien?«.[10]

Für Anaxagoras und Empedokles ist es demnach denkbar, dass die zweckmäßigen Einrichtungen der Organismen als bloße Fügung und als blinder Zufall entstanden sind. Bei Empedokles gewinnt diese Auffassung zusätzliche Plausibilität, weil er eine Selektionstheorie annimmt, nach der in der Vergangenheit ebenfalls zufällig entstandene Gebilde, die sich aber nicht bewährt haben, untergegangen sind (↑Selektion). Übrig geblieben seien allein die Organismen, »bei deren Entstehen es sich alles gerade so ergeben habe, wie es auch ein zweckbestimmtes Werden hervorgebracht haben würde«.[11]

Die Verteidigung der Teleologie durch Aristoteles
Aristoteles wendet gegen diese Vorstellung, der zufolge das Zweckmäßige aus Zufälligkeit entstanden sein könnte, ein, dass das Zweckmäßige in der Natur nicht vereinzelt, sondern regelmäßig auftrete. Weil die Erklärung des Zweckmäßigen aus Zufall und naturimmanenter Finalität für Aristoteles eine vollständige Disjunktion bildet, und weil das Zufällige nicht für die beobachtbare Regelmäßigkeit der Zweckmäßigkeit verantwortlich sein könne, komme allein die natürliche Finalität als Erklärungsgrund in Frage – so Aristoteles' Argument.[12]

Problematisch ist dieses Argument insofern, als es von der Voraussetzung ausgeht, jede Regelmäßigkeit beruhe auf Finalität. Es ist offensichtlich der Begriff des Naturgesetzes, der Aristoteles hier fehlt.[13] Um eines seiner Beispiele zu nehmen: Die natürliche Regelmäßigkeit, dass es im Winter (im Mittelmeerraum) häufig regnet, muss nicht das Ergebnis einer Finalursache sein, sondern kann sich ebenso aus Gesetzen der Klimatologie und Meteorologie ergeben. Neben diesem einen schwachen Argument zur Verteidigung der Teleologie stehen bei Aristoteles andere. Eines der stärksten geht von der Art der Begriffsbildung aus, die für die biologische Perspektive kennzeichnend ist.

Aristoteles: Zwecke zur Begriffsbestimmung
Aristoteles zeigt, dass es funktionale oder teleologische Bestimmungen sind, auf denen biologische Begriffe basieren. Verschiedentlich weist er darauf hin, dass die Zweckursache in seiner Ursachenlehre eine ausgezeichnete Stellung hat. Deutlich formuliert er in ›De partibus animalium‹: »Als ranghöchste [Ursache] erscheint die sogenannte Zweckursache, da sie den Begriff [λόγος] hergibt, der für künstliche wie für natürliche Dinge in gleicher Weise den Ausschlag gibt«.[14] Aristoteles erläutert dies durch die Begriffe ›Gesundheit‹ und ›Haus‹. Das Handeln eines Arztes, der einen Kranken heilt, und das Handeln eines Zimmermanns, der ein Haus baut, seien auf das durch diese Begriffe Bezeichnete ausgerichtet; sie bestimmen aber erst den letzten im Handeln angestrebten Zustand. Auf den Begriff gebracht werden die Tätigkeiten des Heilens und des Hausbauens also nicht durch ihre Voraussetzungen oder ihren genauen kausalen Ablauf, sondern durch ihr zukünftiges Ergebnis, auf das sie abzielen. Kurz: Es ist der Zweck, der »den Begriff hergibt«. Deutlich wird der teleologische Hintergrund der Begriffsbildung in Bezug auf die organischen Körper durch das Primat der Funktion gegenüber der physischen Realisierung des Gegenstandes, auf das Aristoteles hinweist. Er erläutert dies wieder in einem Beispiel aus dem Bereich des Handwerks: »das Sägen ist nicht um der Säge willen erfunden, sondern die Säge zum Sägen«.[15]

Auch in seiner ›Physik‹ stellt Aristoteles dar, dass in vielen Gegenständen der Natur von den vier natürlichen Ursachen – Aristoteles unterscheidet die Ursache des Stoffs (Materie), der Form (Wesen), des Ursprungs (Prozessquelle) und des Zwecks – die letzten drei zusammenfallen. Zunächst wirke in den Gegenständen der Natur die Prozessquelle nicht als ein von außen hinzukommendes Prinzip, wie in den technischen Produkten des Menschen, sondern sie sei

im Prozess selbst enthalten. Außerdem ist in einigen Naturgegenständen das Ziel als das Ende des Prozesses in dem Prozess selbst enthalten; der Prozess wird über das Ziel selbst bestimmt: »das Wesen und der Zweck sind eines und dasselbe«.[16] Inwiefern diese Identität besteht und der Zweck das zentrale Bestimmungsmoment eines Prozesses sein kann, macht Aristoteles später deutlich: »einen Ausgangspunkt stellt ja auch das Prozeßziel dar, natürlich nicht für das Handeln (hier ist es vielmehr der Abschluß des Prozesses), wohl aber für die Überlegung (die vom entworfenen Zweck ausgeht und die erforderlichen Mittel zu seiner Realisierung auswählt)«.[17] Aristoteles weist damit auf die bloß epistemische Priorität des Zwecks hin: Im Handeln des Arztes oder Handwerkers ist das angestrebte Ziel ontologisch zwar der letzte Zustand, epistemisch aber doch das Primäre, weil er die Handlung definiert, oder wie es H. Wagner 1967 formuliert: »im Wesen des Gegenstandes, der seinen Prozeß durchläuft, ist das, was er in diesem Prozeß wird, als das Prozeß und Prozeßabschluß Bestimmende bereits gegenwärtig«.[18] Anders gesagt: Die Teleologie ist zentral für Aristoteles' Analyse organischer Prozesse, weil über sie der Gegenstand überhaupt erst identifiziert wird (Cartwright 1986: »Teleological factors are explanatory for Aristotle, just because they are part of the correct identification of the explanandum«[19]).

In diesem Sinne heißt es an anderer Stelle bei Aristoteles: »Ein jedes Ding dankt nämlich die eigentümliche Bestimmtheit seiner Art den besonderen Verrichtungen und Vermögen, die es hat, und kann darum, wenn es nicht mehr die betreffende Beschaffenheit hat, auch nicht mehr als dasselbe Ding bezeichnet werden, es sei denn im Sinne bloßer Namensgleichheit«.[20] Es ist die Leistung eines Teils, und nicht etwa seine Form, die ihm seine Bestimmtheit verleiht: Eine steinerne Hand verdiene es daher auch nicht im eigentlichen Sinne, ›Hand‹ genannt zu werden.[21] Nur eine Hand, die ihr Werk vollbringen kann, sei wirklich eine Hand. Besonders deutlich macht Aristoteles dies am Ende seiner ›Meteorologie‹. Er stellt klar, dass Teile von Organismen, wie Fleisch, Eingeweide, Gesicht und Hand, funktional bestimmt sind, denn: »All dies wird bestimmt durch seine Verrichtung. Denn nur, was seine Arbeit noch tun kann, verdient in Wahrheit seinen Namen, z.B. das Auge nur, wenn es sieht. Kann es dies nicht, dann hat es nur noch den Namen, wie ein abgestorbenes oder marmornes«.[22]

Aristoteles stellt sich die begriffliche Bestimmung eines Gegenstandes durch seinen Zweck immer auch ontologisch vor: Dass es der Zweck ist, der den Begriff des Gegenstandes gibt, heißt, dass der Zweck das Wesen dieses Dinges ausmacht. Es liegt also z.B. im Wesen eines Auges zu sehen oder in der Natur einer Hand zu greifen; es liegt in den Organen des Körpers eine Zielgerichtetheit, eine Entelechie. Die Gegenstände sind also selbst teleologisch verfasst. Sie werden zu dem, was sie sind, aufgrund ihrer immanenten Tendenzen und Zwecke: »Alles wird nach seiner spezifischen Leistung und nach dem, was es kann, nach seinen Vermögen, bestimmt«.[23]

Schluss von der Nützlichkeit auf die Existenz

Auf diesem naturalistischen Ansatz aufbauend kann Aristoteles teleologische Erklärungen geben, die auf einer natürlichen Basis beruhen. Nach der Interpretation moderner Kommentatoren argumentiert Aristoteles dabei ganz im Sinne »ätiologischer« Analysen des biologischen Funktionsbegriffs (z.B. L. Wrights; ↑Funktion), indem eine Verbindung zwischen dem Vorhandensein eines Merkmals und seiner Nützlichkeit hergestellt wird.[24] Das teleologische Moment der Erklärungen liegt demnach darin, dass etwas aufgrund seiner (nützlichen) Wirkung in einem funktionierenden System vorhanden ist. Die Dienlichkeit für etwas anderes wird für die Erklärung der Anwesenheit eines Merkmals angesetzt. Diese Erklärung ist nach Aristoteles berechtigt, denn die Merkmale seien tatsächlich vorhanden, weil sie eine bestimmte Wirkung haben.[25]

Aristoteles' interne Teleologie

Das teleologische Moment in der epistemischen und ontischen Bestimmung von Gegenständen macht Aristoteles am Modell der Zweckmäßigkeit im technischen Handeln deutlich. Die Vorwegnahme des Prozessziels liege in den teleologisch zu beurteilenden Naturgegenständen in ähnlicher Weise vor, wie sie in der Antizipation des hergestellten Produkts im technischen Handeln gegeben ist. Die teleologische Wirkungsweise unterscheide sich in beiden Gegenständen nur in einem Punkt: Während in technischen Produkten die kausale Ursache von außen auf den Gegenstand wirke, sei sie bei den natürlichen Produkten in der Materie selbst verankert. Holz werde zwar nicht von selbst zu einem Schiff, aber ein Same bilde doch aus sich heraus einen Baum. Es ist nach Aristoteles also eine bestimmte innere Struktur eines Gegenstandes, die besondere Anordnung seiner Teile, die in den natürlichen Körpern ihre Teleologie bedingt.[26] Dabei ist nicht nur die den Prozess leitende und auf einen Zielpunkt führende finale Ursache, sondern auch die den (Entwicklungs-)Prozess auslösende *causa efficiens* (die Prozessquelle) mit den

anderen beiden Ursachen des Stoffes und der Form vereint. Indem Aristoteles die Natur mit einem Arzt vergleicht, der sich selbst behandelt, entwickelt er den Begriff einer sich selbst organisierenden Natur: »Und hätte die Schiffbaukunst ihren Sitz im Bauholz, so wäre ihre Arbeitsweise wie die der Natur«.[27]

Der primäre Zweckbegriff ist bei Aristoteles dabei nicht derjenige, der zur Analyse des handwerklichen Herstellens Verwendung findet, sondern gerade der, der die Vorstellung lebender Körper begleitet.[28] Denn der Zweck ist von Aristoteles so konzipiert, dass er etwas *in* dem betreffenden Gegenstand Liegendes bezeichnet; seine Teleologie ist eine *interne* Teleologie. In einem durch Handwerk hergestellten Gegenstand liegt die erzeugte Gestalt aber gerade nicht im Wesen des Materials, sondern wird diesem von außen durch den Handwerker eingeprägt. Der Natur und damit dem nicht abgeleiteten Zweckbegriff gemäß, wäre die Handwerkskunst, wenn sie ihren Sitz im Material selbst hätte. Auf diesen bewusstseinsfreien Zweckbegriff hat die Aristotelesforschung der letzten Jahrzehnte wiederholt hingewiesen.[29] Einige Interpreten gehen so weit, das aristotelische Worumwillen mit einer kybernetischen Regelung (»cybernetic control«) in Verbindung zu bringen, die eine Interaktion der Elemente beschreibe und damit eine zusätzliche, höhere Ebene der Erklärung einführe.[30]

Seiner internen Teleologie gemäß ist das Konzept des ↑Organs als eines Teils zur Verrichtung (»πρᾶξις«) einer Funktion zentral für Aristoteles. Ein Organ lasse sich überhaupt nur von seiner Funktion her begreifen, die Funktion gehe der Struktur des Organs voraus: »es schuf [...] die Natur die Organe zur Verrichtung, aber nicht die Verrichtung für die Organe«[31]; man müsse daher »die Organe als verschiedene oder gleiche nach ihren Leistungen bezeichnen«[32]. Beispiele für Funktionszuschreibungen bei Aristoteles sind: die Knochen sind zum Schutz und als Stütze des Fleisches da[33]; die Leber ist um des Kochens, d.h. des Verdauens der Nahrung willen da[34]; die Füße dienen der Fortbewegung[35]; die Nägel, Hufe, Klauen, Hörner und Schnäbel sind um der Verteidigung und des Schutzes willen da[36]. Aufgrund der Bestimmtheit des Organs durch seine Funktion kennt Aristoteles auch analoge Organe: solche, die zwar materiell verschieden sind, aber als Organ gleich, weil sie die gleiche Funktion ausüben[37] (↑Analogie). Modern gesprochen liegt hier eine funktionale Dekomponierung des Organismus vor: Nicht die morphologischen Verhältnisse, sondern die funktionalen Bezüge bilden die Grundlage der Zergliederung des Organismus in Organe (oder Funktionskreise) und einer Einteilung der Organismen in Ähnlichkeitsgruppen.[38] Der Organismus wird auf diese Weise als ein Funktionsgefüge bestimmt, nicht als eine materielle Einheit.

Abgesehen von wenigen Ausnahmen[39] sind die finalen Betrachtungen in Aristoteles' zoologischen Schriften auf die Verhältnisse innerhalb eines Organismus beschränkt. Eine ökologische Perspektive, die den Nutzen eines Organismus oder seiner Teile für Organismen anderer Arten herausstellt, nimmt Aristoteles so gut wie nie ein. Es kann außerdem dafür argumentiert werden, dass seine Teleologie auf den Bereich des Organischen beschränkt bleibt.[40]

Entwicklung als Paradigma der Zweckmäßigkeit

Nach Aristoteles' Position der »internen Teleologie« ist die Teleologie eine Form der Ursache, die in den Dingen selbst liegt und ihre Veränderung bewirkt. Paradigma dieses Teleologieverständnisses ist die Entwicklung des Embryos zum ausgewachsenen Organismus; sie führt also vom äußerlich Einfachen und Ungeformten zum Differenzierten und Geformten, das über spezifische Vermögen verfügt. In der Teleologie zeige sich die Tendenz zur Vollendung eines der Möglichkeit nach Geformten. Die Zweckursache eines Gegenstandes manifestiert sich nach Aristoteles also insofern, als dieser sich regelmäßig auf einen Endzustand hin entwickelt. Die Entwicklung bestehe dabei in der Aktualisierung von Potenzen, die im Keim vorhanden sind. Auf diese Weise wird die Zweckmäßigkeit wesentlich als lineare Gerichtetheit auf einen bestimmten Zustand hin vorgestellt. Aristoteles' Teleologie lässt sich damit insgesamt besser auf die Prozesse der Entwicklung des Individuums beziehen als auf die Verhältnisse in einem ausgewachsenen, gesunden Organismus.[41]

Mit dem Modell des ↑Kreislaufs und der Relation der ↑Wechselseitigkeit zwischen den Prozessen oder Teilen eines Lebewesens bringt Aristoteles die Teleologie nicht in Verbindung. Sie spielt daher, anders als in der späteren Konzeption I. Kants, keine Rolle in der Konstitution des ↑Organismus als besonderer Einheit von interdependenten Teilen.

Ernährung und Fortpflanzung als letzte Zwecke

Insofern sich die organische Teleologie an dem Prozess der Entwicklung orientiert, kommt dem Endpunkt dieses Prozesses, der Fortpflanzungsfähigkeit, eine besondere Bedeutung zu. Aristoteles entwirft die ↑Fortpflanzung tatsächlich zusammen mit der Ernährung als einen der beiden höchsten oder letzten Zwecke der Aktivitäten von Lebewesen (↑Funktion: Tab. 91). So formuliert er in der ›Historia animalium‹: »Den einen Teil also ihres [d.i. der Lebewesen] Lebensinhaltes bilden die Mühen um ihre Nachkom-

menschaft, einen weiteren die um ihre Ernährung. Um diese beiden Angeln dreht sich ja nun einmal aller Eifer und Leben«.[42] In ›De anima‹ heißt es, Ziel aller Lebewesen sei es, »ein anderes hervorzubringen wie sich selbst«.[43] Von besonderer Bedeutung ist die Fortpflanzung in der aristotelischen Konzeption, weil sie der Weg ist, eine potenziell unendliche Reihe von der Form nach gleichen Wesen hervorzubringen, so dass jedes einzelne Lebewesen durch sie am Ewigen und damit Göttlichen teilhaben kann.[44]

Die Exponierung der Fortpflanzung als letztem Zweck der organischen Prozesse findet sich auch schon vor Aristoteles, u.a. bei seinem Lehrer Platon[45], später bei seinem unmittelbaren Schüler Theophrast – die Hervorbringung der Samen bei Pflanzen gilt Theophrast als »das erste und wichtigste«[46] und als »gemeinsames Ziel aller Pflanzen, da ja doch die Zeugung des Artgleichen das Ziel ist«[47]. Bei den Rezipienten von Aristoteles und Theophrast in der Renaissance, u.a. dem Botaniker A. Cesalpin[48], taucht diese teleologische Beurteilung wieder auf (↑Fortpflanzung). T. Campanella stellt sich später die Ausrichtung der Lebensprozesse auf das ultimate Ziel der Fortpflanzung als Ergebnis einer sinnlichen Empfindung vor; er schreibt daher konsequent – aber entgegen der Tradition – auch den Pflanzen eine Empfindung und sensitive Lenkung zu (↑Empfindung).[49]

Zweckbegriff und Handlungsintentionalität I

In vielen Alltagsverwendungen und auch bei zahlreichen Philosophen (aber nicht bei Aristoteles) liegt eine enge Verbindung des Zweckbegriffs mit der Vorstellung einer intentionalen, geplanten Handlung vor. Bereits Platon stellt eine Verbindung zwischen finalen Ursachen und geistigen Prozessen her: Im Gegensatz zu der einen Art von Ursachen, die zufällige und ungeordnete Wirkungen hervorrufen würden, seien andere Ursachen durch den Verstand geleitet und führten zu einem guten und erwünschten Ende.[50] Platons Teleologieverständnis nimmt allerdings insofern eine Sonderstellung ein, als er im *Timaios* von der Vorstellung der Welt als einem Produkt eines göttlichen Schöpfers ausgeht, der alles bestmöglich eingerichtet hat. Die Teleologie wird damit zwar durch ein intentional handelndes Wesen generiert; die teleologische Organisation einzelner Objekte entstammt in der Konsequenz aber nicht den Objekten selbst, sondern ist ihnen in gewisser Weise extern. Indem Aristoteles die Objekte durch eine ihnen selbst eigene »interne« Zielgerichtetheit konzipiert, löst er sich von dieser Anschauung. Die Teleologie im Sinne einer intentionalen Gestaltung findet sich aber in der Zeit nach Aristoteles bei zahlreichen weiteren Autoren der Antike, z.B. bei Galen oder in stoischen Weltmodellen, etwa bei Poseidonios in seiner Erklärung des Kosmos als Resultat einer zwecksetzenden, vorsehenden Weltkraft[51].

Bei modernen Aristoteles-Interpreten setzt sich die Einschätzung durch, dass seine Teleologie ihrem Kern nach gerade keine mentalistische Grundlage hat. Für Aristoteles sind es auch die vernunftlosen, aber regelmäßigen Naturprozesse, die die Annahme einer Zweckursache rechtfertigen. Viele Interpreten kritisieren Aristoteles allerdings für diese Auffassung. Eine Teleologie ohne Bewusstsein, bzw. eine nicht-mentalistische Teleologie gilt ihnen als unbefriedigend (Ross 1923/49: »unsatisfactory«[52]), als dummer Fehler (Charlton 1970: »foolish mistake«[53]) oder als unlogische Vorstellung (Guthrie 1981: »illogical idea«[54]).[55] Aber auch der umgekehrte Vorwurf trifft weiterhin die aristotelische Teleologie, indem die angeblich enge Verbindung von Handlungsteleologie und Naturteleologie in seiner Konzeption kritisiert wird. So schreibt E.-M. Engels 1982: »Problematisch an der Naturteleologie des Aristoteles ist [...] die von Aristoteles so ohne weiteres angenommene Analogie zwischen menschlichem teleologischem Handeln und Naturprozessen«.[56] Analog ist nach Aristoteles in beiden Fällen die gerichtete Bildung von etwas Geformtem (z.B. einem Schiff bzw. einem erwachsenen Lebewesen) aus Ungeformtem (dem Bauholz bzw. dem Keim). Die Verankerung der Teleologie ist aber verschieden: Im Fall der natürlichen Entwicklung liegt sie in dem sich entwickelnden Gegenstand selbst (dem Keim), im Fall des zielgerichteten Handelns in der mentalen Antizipation des Ziels durch einen nicht im Gegenstand selbst liegenden Designer (dem Schiffbauer).

Lukrez

Der aristotelische Versuch, eine nicht-mentalistische interne Teleologie von Naturgegenständen zu etablieren, vermag bereits in der Antike viele Autoren nicht zu überzeugen. Den Atomisten unter den Vorsokratikern (und der Lehre Epikurs) nachfolgend sieht der römische Dichter Lukrez in einer teleologischen Konzipierung eines Gegenstandes eine »verdrehte« Erklärung (»ratio perversa«).[57] Es ergibt für ihn keinen Sinn, anzunehmen, das Auge sei zum Sehen gemacht oder das Bein zum Gehen, wenn die von diesen Körperteilen ausgeübten Funktionen doch immer erst *nach* deren Entstehung wirksam werden können.[58] Ganz im Sinne moderner Kritiker der Teleologie ist bei Lukrez eine Erklärung darauf einge-

engt, die zeitlich früheren, wirkenden Ursachen eines Ereignisses anzugeben. Das Zweckmäßige ist dann allenfalls das in der Vergangenheit Bewährte. Konsequent entwickelt Lukrez als Erklärungsangebot für die Zweckmäßigkeit in der Natur eine Selektionstheorie, der zufolge die lebenden Organismen aufgrund bestimmter Eigenschaften (»List«, »Stärke«, »Schnelle«) sich als überlegen im Vergleich zu anderen erwiesen haben.[59] (Lukrez verbindet diese Selektionstheorie aber nicht mit einer Evolutionstheorie, weil er eine Konstanz der Arten lehrt[60]; ↑Evolution.) Die Körperteile haben nach Lukrez also einen zufälligen Ursprung, und die Organismen, deren Teile die notwendigen Funktionen (insbesondere der Ernährung und der Fortpflanzung[61]) nicht ausführen konnten, sind das Opfer eines natürlichen Selektionsprozesses geworden. Seine Absicht, alles aus natürlichen Ursachen zu erklären und keine übernatürlichen gestaltenden Eingriffe eines Gottes zuzulassen, bringen Lukrez dazu, die Teleologie aus der Natur ganz zu verbannen. Denn er vermag sich die *Teleologie* nur so vorzustellen, dass aus ihr notwendig eine *Theologie* folgt: Wo ein Zweck vorliegt, müsse es einen Entwerfenden geben; ein die Natur Entwerfender ist aber ein Gott. Die Annahme von naturimmanenten Zwecken, die eine Teleologie in der Entwicklung oder Selbstorganisation einzelner Naturkörper sieht, lehnt Lukrez dagegen ab.

Galen

In seiner streng funktionalistisch ausgerichteten Physiologie unterscheidet Galen drei Funktionsbereiche, denen er die verschiedenen Körperteile zuordnet: (1) die Erhaltung des (individuellen) Lebens (z.B. Gehirn, Herz, Leber), (2) das Wohlbefinden und der sinnliche Genuss, die die Relation zur Umwelt betreffen (z.B. Augen, Ohren, Nase, Hand), sowie (3) die Fortpflanzung und Erhaltung der Art (z.B. die inneren und äußeren Geschlechtsorgane).[62]

Mittelalter

Der persische Philosoph Avicenna bringt im frühen 11. Jahrhundert die von ihm unterschiedenen Kräfte der Lebewesen in eine teleologische Ordnung: »Die ernährende Kraft ist gleichsam der Anfang, die zeugende das Ende, die Kraft des Wachsthums die Vermittlerin, die das Ende mit dem Anfang verbindet«.[63] Avicenna betrachtet die zeugende Kraft als den »Endzweck«, ihr komme »die Priorität der Finalursache zu«.[64]

Ähnlich sieht es wenig später Thomas von Aquin, für den sich ebenfalls bereits im rein vegetativen Leben eine Dienstordnung zeigt, mit der Fortpflanzung als dem Ziel aller Prozesse. In Anlehnung an Aristoteles heißt es bei ihm, die Fortpflanzung sei die zielhafteste, wichtigste und vollkommenste (»finalior et principalior et perfectior«) Potenz der vegetativen Seele (zu der außerdem die Potenzen der Ernährung und des Wachstums zählten).[65] Das Streben nach Fortpflanzung kann nach Thomas damit erklärt werden, dass die Lebewesen über die Fortpflanzung ihre Gattung potenziell ewig erhalten und alle Prozesse nach Ewigkeit streben; das Streben nach Fortpflanzung sei also nur ein besonderer Fall des allgemeinen Strebens nach Ewigkeit.[66]

Die von Aristoteles angenommene Zweckursächlichkeit wird von den arabischen und scholastischen Philosophen vielfach im Sinne einer mentalen Antizipation eines zukünftigen Zustandes interpretiert. So sieht Avicenna die aristotelische Zweckursache nicht im Sinne einer Ursache, die in der Welt liegt, als *ut est extra*, sondern als gedachte Vorstellung eines Ziels, als *ut est in anima*.[67] Final wirke also ein zukünftiger Zustand, insofern er als Antizipation vorgestellt werde. Zwar wendet Averroes im 12. Jahrhundert dagegen ein, eine solche vorgestellte Ursache sei keine *causa finalis*, sondern eine *causa efficiens*, weil sie eben *vor* dem angestrebten Ereignis auftritt.[68] Trotzdem genießt die Auffassung der Zweckursache als mentales Ereignis unter den mittelalterlichen Philosophen eine weite Verbreitung.

Thomas von Aquin interpretiert Aristoteles in seinem Physik-Kommentar aus dem Jahr 1268 ausdrücklich in der Weise, dass eine Zweckursache eine intentionale Zweckantizipation voraussetze. Alles was in der Natur nach Zwecken geschehe, erfolge durch einen Wissenden, der die Prozesse geordnet habe, so wie ein Pfeil durch einen Bogenschützen gelenkt sei: »Ea enim quae non cognoscunt finem, non tendunt in finem nisi ut directa ab aliqua cognoscente, sicut sagitta a sagittante: unde si natura operetur propter finem, necesse est quod ab aliquo intelligente ordinetur«.[69] Ist die Naturteleologie auf diese Weise an eine Handlungsteleologie gebunden, so ist damit die Grundlage für einen Gottesbeweis gelegt: Weil die Natur offensichtlich teleologisch geordnet ist, müsse es hinter ihr jemanden geben, der sie so geordnet hat. Thomas kann an seine Teleologieinterpretation des Aristoteles daher eine christliche Providentia-Lehre knüpfen, die das eigentliche Ziel seiner Argumentation darstellt.

Auch Duns Scotus macht sich im 13. Jahrhundert die Auffassung der Zweckursache als mentales Ereignis zu Eigen, und Johannes Buridan interpretiert sie weiter, indem er die teleologische Konzipierung von Prozessen in der Natur als Umkehrung der realen

Ordnung versteht. Diese Umkehrung erfolge ausgehend von unserem Interesse an den Wirkungen einer Handlung. Weil wir nach Buridan die (intendierten) Wirkungen betonen, erscheinen sie uns als das Frühere in der Erkenntnis; wir übertrügen diese subjektive Ordnung mit dem Prius auf den Wirkungen in die objektive Ordnung der Natur und gelangten so zum Begriff der Finalursache. Buridan betont, dass damit aber nur eine vorgestellte Umkehrung der zeitlichen Ordnung vorliege; in Wirklichkeit seien die Verhältnisse anders herum: »illud q[uod] est prius in intentione est posterius in operatione«.[70] Ursache des realen Prozesses könne aber nicht der erst nach der Handlung eintretende Endeffekt sein, sondern die Absicht des Effektes, also etwas, das der Handlung vorausgeht. Auf die Frage nach dem Warum der Verabreichung einer Medizin durch einen Arzt sei z.B. nicht die (erst später erfolgende) Heilung des Kranken als Ursache anzugeben, sondern die (vorhergehende) Absicht des Arztes zu heilen. Ebenso dürften die Früchte einer Pflanze nicht als (finale) Ursache der Blüten gelten und die Aufzucht der Nachkommen nicht als (finale) Ursache des Nestbaus der Schwalbe. Nicht finale Ursachen, sondern gesetzmäßige kausale Determination bringt Buridan zur Erklärung der anorganischen wie organischen Naturvorgänge in Ansatz.

Frühe Neuzeit: »Zweckscheu«

Wenn teleologische Erklärungen als Alternative zu kausalmechanischen Erklärungen verstanden werden, dann erstaunt es nicht, dass F. Bacon, einer der Begründer des naturwissenschaftlichen Denkens, auch ein dezidierter Kritiker teleologischer Naturdeutungen ist. Bacon hält die Konstituierung von Wissenschaft allein auf der Basis von Erklärungen nach wirkenden Ursachen (»efficient causes«) für möglich. Deren systematische Untersuchung ermögliche eine Ordnung der Kenntnisse über die Natur und liefere damit die Grundlage für die Herrschaft des Menschen über sie. Die Beschäftigung mit den finalen Ursachen hält Bacon dagegen für einen Ansatz, der nicht Teil der Naturlehre sein könne, sondern zur Metaphysik zu rechnen sei. In der Physik seien die finalen Erklärungen nur Ausdruck einer Bequemlichkeit, die eine Nachforschung nach den wirkenden Ursachen vermeintlich überflüssig mache. Als Element der Naturforschung verstanden, zersetze die Annahme finaler Ursachen letztlich die Wissenschaft (»scientias corrumpat«[71]), indem sie die eigentlichen Erklärungen verdränge. Finale Erklärungen in die Naturlehre zu stellen, sei also ein Fehler, wie er 1605 ausführt: »[T]his misplacing hath caused a deficience, or at least a great improficience in the sciences themselves. For the handling of final causes mixed with the rest in physical inquiries, hath intercepted the severe and diligent inquiry of all real and physical causes, and given men the occasion to stay upon these satisfactory and specious causes, to the great arrest and prejudice of further discovery«.[72]

Besonders bekannt ist die drastische Denunziation, die Bacon gegenüber der Teleologie in der späteren lateinischen Umarbeitung seiner englischen Schrift vornimmt. Dort stellt er Untersuchungen nach finalen Ursachen als ein steriles Geschäft dar und vergleicht es mit einer zwar gottgeweihten, aber gebärunfähigen Jungfrau (»Nam Causarum Finalium inquisitio sterilis est, et tanquem virgo Deo consecrata nihil parit«).[73]

Allerdings ist Bacon nicht der große unbedingte Antiteleologe, wie es sein Bild von der Teleologie als »gottgeweihter Jungfrau, deren Schoß nichts gebiert«, nahe legt und als der er vielfach bis in die Gegenwart rezipiert wird. Er beklagt v.a. die falsche Wissenschaftssystematik, die die finalen Ursachen zur Naturlehre rechnet – gegen die teleologische Perspektive als solche hat er aber nichts einzuwenden. Viele Phänomene könnten sowohl nach wirkenden als auch nach finalen Ursachen erklärt werden, ohne dass die eine Erklärung die andere aufheben würde. Unter Bezug auf ein Beispiel, das bereits Aristoteles diskutiert[74], stellt er fest, dass das Vorhandensein der Augenbrauen auf doppelte Weise erklärt werden könne: nach effizienter Kausalität (als notwendige Folge der Feuchtigkeit des Gehirns) und nach finaler Kausalität (zum Schutz der Augen). Beide Ursachen könnten nebeneinander bestehen: »For the cause rendered, that the hairs about the eye-lids are for the safeguard of the sight, doth not impugn the cause rendered, that pilosity is incident to orifices of moisture […] both causes being true and compatible, the one declaring an intention, the other a consequence only«.[75]

Als den eigentlichen systematischen Ort der Teleologie sieht Bacon die Erklärung des menschlichen Handelns, denn die Endursachen würden »der Natur des Menschen, nicht aber der des Universums angehören«.[76] Im Hinblick auf das Interesse der Ausnutzung oder Beherrschung der Natur erweist sich nach Bacon das Wissen um die effizienten Ursachen oft als nützlicher als das der finalen Ursachen. Denn das Wissen um die Kausalvorgänge impliziert die Möglichkeit ihrer Veränderung. Außerdem liefert die teleologische Betrachtung der Tendenz nach einen abgeschlossenen und damit die Forschung wenig stimulierenden Entwurf des Gegenstandes. Im

Vergleich zu der Vielzahl möglicher kausaler Wege zur Realisierung eines Zielzustandes sind es in der Regel wenige funktionale Gesichtspunkte, die den Gegenstand erschließen. Die teleologische Betrachtung führt das Fragen an ein Ende, während die kausale gerade zu immer weiterem Fragen animiert. Zur Anregung der empirischen Forschung ist die kausale Analyse daher geeigneter als die teleologische. Die faule Vernunft, die sich mit den finalen Ursachen zufrieden gibt, steht so der auf ständige Erweiterung des Wissens angelegten empirischen Wissenschaft und damit letztlich der Maximierung der Herrschaft über die Natur im Wege.

Eine ähnliche Geringschätzung der Teleologie wie bei Bacon findet sich auch bei anderen einflussreichen Denkern der Frühen Neuzeit. M. Carriere spricht 1877 von der in der Neuzeit verbreiteten *Zweckscheu.*[77] H. Jonas hält 1966 die »Verneinung der Zweckursachen« sogar für ein »Apriori neuzeitlicher Wissenschaft«.[78] M. Riedel hält die Polemik gegen den Zweckgedanken 1969 für einen der wesentlichen Gesichtspunkte, der den metaphysischen Systemen des 17. Jahrhunderts gemeinsam ist.[79]

Als Gründe für diesen »dezidierten Antiteleologismus der frühen Neuzeit« (Löw 1980)[80] können eine Reihe von Faktoren angeführt werden[81]. Diese hängen entweder mit der Verbundenheit der Teleologie mit Konzepten zusammen, die als unwissenschaftlich gelten und einer durchgängigen kausalen Theorie der (makroskopischen) Natur widersprechen, oder mit der Zuordnung der Teleologie zu einem anderen Thema, das mit der Natur nur indirekt zusammenhängt, nämlich der Theorie eines zielsetzenden Handelns, in der mit der Antizipation eines zukünftigen Zustandes argumentiert werden kann, welcher »Rückwirkungen« für die Gegenwart hat. Der Vorwurf lautet also einerseits, teleologische Vorstellungen seien generell inkompatibel mit einem naturwissenschaftlichen Weltbild oder sie seien andererseits verbunden mit einem anthropomorphen Naturbild, das in die Natur solche Verhältnisse projiziert, die allein für das intentionale Handeln des Menschen maßgeblich seien.

Das Zurückdrängen teleologischen Argumentierens steht also im Zusammenhang mit der neuzeitlichen Entstehung der Naturwissenschaften. Zur Erklärung der Naturphänomene gelten finale Ursachen im Wesentlichen als irrelevant. Die Verachtung gegenüber dieser Form der Verursachung wird geradezu zu einem Ausweis der Wissenschaftlichkeit des eigenen Standpunktes. Nicht das *Wozu*, sondern das *Wie* wird die entscheidende Frage – die wissenschaftliche Seriosität der eigenen Untersuchung wächst also in dem Maße, in dem dieser letzten Frage nachgegangen wird. Diese Befreiung von der Teleologie ist für die naturwissenschaftliche Forschung mit einem ungeahnten heuristischen Potenzial verbunden. Denn mit dem Ansatz, die natürlichen Prozesse anders als die menschlichen Handlungen nicht von ihrem Ende her zu systematisieren, sondern allein ursächliche Gesetze zu unterstellen, rückt der Begriff der naturgesetzlichen Determination ins Zentrum der wissenschaftlichen Erklärungen. Die naturwissenschaftliche Forschung löst sich damit auch von dem aristotelischen Modell des Hylemorphismus, dem zufolge die zweckmäßige Ausrichtung in den Körpern selbst liegt. Die Skepsis gegenüber der Existenz von »substanziellen Formen« als strukturierenden und zweckbestimmten Prinzipien stellt einen wichtigen Hintergrund für die Ablehnung der Teleologie in der Frühen Neuzeit dar.

Beschrieben werden kann diese Ablehnung mit F. Krafft (1981) auch als das »Unvermögen des 17. und 18. Jahrhunderts«, die Position Aristoteles' in Bezug auf die Teleologie für die Forschung fruchtbar zu machen.[82] Die »interne Finalität« im Sinne Aristoteles' sei über Jahrhunderte durch das dominante platonisch-christliche Bild einer »externen Zweckmäßigkeit«, die die ganze Natur umfasse und alle Wesen auf Gott ausrichte, verdrängt worden.

Implizite Verwendung im biologischen Kontext

Trotz der Kritik am teleologischen Denken bleibt diese aber auch in der Neuzeit ein fest verankertes Element der Naturerkenntnis. Besonders die frühen Biologen zeigen sich von der verbreiteten philosophischen »Zweckscheu« wenig beeindruckt. In den physiologischen Abhandlungen seit Mitte des 16. Jahrhunderts (etwa bei J. Fernel) und selbst bei mechanistisch gesinnten Philosophen wie R. Descartes wird der Zweck- oder Funktionsbegriff in der Beschreibung und Erklärung physiologischer Prozesse häufig verwendet (↑Funktion).

Das ambivalente Verhältnis zur Teleologie wird bei Descartes besonders deutlich: Einerseits will er Untersuchungen der Zweckursachen aus seiner Philosophie verbannen, denn diese stünden in einer Verbindung zu den Absichten Gottes, und der Zugang zu diesen wiederum sei uns nicht möglich. Ausdrücklich betont er 1641, die Zweckursachen hätten für eine Naturerklärung keinen Wert: »totum illud causarum genus, quod a fine peti solet, in rebus Physicis nullum usum habere existimo«.[83] Auf der anderen Seite verwendet Descartes aber unbekümmert den Begriff der *Funktion* im physiologischen Zusammenhang.[84] Unter ›Funktionen‹ versteht er die natürlichen Dispositionen der Teile des Organismus, die wie die Räder

einer Uhr durch ihre besondere Anordnung aufeinander verweisen. Im Gegensatz zu späteren Naturphilosophen erblickt Descartes in der wechselseitigen Bezogenheit der Teile aufeinander aber noch keine Spur einer Teleologie.

Antiteleologie und Autonomie der Natur

Eine Konsequenz eines antiteleologischen Weltbildes, in dem auf die Annahme der Ausrichtung allen Geschehens auf einen Endzustand verzichtet wird, liegt in der Ermöglichung eines zukunftsoffenen Fortschrittsdenkens, wie es für die neuzeitliche Wissenschaft insgesamt kennzeichnend ist. M. Riedel weist dieses Fortschrittsdenken in T. Hobbes' Ablehnung der Zweckerklärungen nach.[85] Bezogen auf die Ziele der Menschen argumentiert Hobbes, dass es keine Einheitlichkeit dieser Ziele gebe, so dass die Begriffe des letzten Zwecks (»finis ultimum«) und des höchsten Gutes (»summum bonum«), von denen bei den alten Moralphilosophen (»old moral philosophers«[86]) die Rede sei, aufzulösen seien. An ihre Stelle tritt bei Hobbes die Idee eines größten Gutes, das in dem beständigen, rastlosen Fortschreiten besteht: »Felicity is a continual progress of the desire, from one object to another; the attaining of the former, being still but the way to the latter«.[87] Das Glücksstreben des Menschen kennt bei Hobbes ebenso wenig einen Stillstand und ein Ende wie die von einem ziellosen »conatus« getriebenen Bewegungen der Natur. Einer Ausrichtung auf positive Zwecke entledigt, kann die Natur von Hobbes als ein nur auf sich selbst verweisender Bereich entworfen werden. Hobbes' Antiteleologie kann daher als einer der historischen Orte interpretiert werden, an der die folgenreiche Differenzierung von Natur und Geschichte zuerst vollzogen wird.[88]

Mit R. Spaemann kann in diesem Zusammenhang von einer »Inversion der Teleologie« gesprochen werden, insofern das Sein nicht mehr dynamisch als ausgerichtet auf ein Ziel (wie das Gute oder Ewige) vorgestellt wird, sondern die Dynamik vielmehr selbstbezüglich wird oder bezogen ist auf die »Erhaltung dessen, was ohnehin schon ist«.[89] Durch den Wegfall des Ziels der Entwicklung führt die Inversion der Teleologie der Tendenz nach zu einer Entteleologisierung der Perspektive insgesamt.[90]

Leibniz: Die Teleologie als Provisorium

An der Wende des 17. zum 18. Jahrhundert etablieren sich teleologische Argumente in Bezug auf das Organische im Rahmen des theologischen Kontextes, in dem das Maschinenmodell des Lebens verortet wird. Wird der Organismus analog zu einer Maschine verstanden, dann kann er wie diese in Teile zerlegt werden, die für den Zweck des Ganzen jeweils eine zuträgliche Wirkung haben. Damit wird der Organismus zum Gegenstand einer doppelten Methodologie: Er kann einerseits mechanisch erklärt werden, andererseits können die mechanischen Abläufe in eine teleologische Ordnung gebracht werden. Besonders klar formuliert dies G.W. Leibniz 1686: »Je trouve même que plusieurs effects de la nature se peuvent demonstrer doublement, sçavoir par la consideration de la cause efficiente, et encor à part par la consideration de la cause finale, en se servant par exemple du decret de Dieu de produire tousjours son effect par les voyes les plus aisées et les plus determinées«.[91] Leibniz hält beide Perspektiven für gut und nützlich im Hinblick auf den Erkenntnisfortschritt in Physik und Medizin (»L'un et l'autre est bon, l'un et l'autre peut estre utile, non seulement pour admirer l'artifice du grand ouvrier, mais encor pour découvrir quelque chose d'utile dans la physique et dans la Medecine«).[92] An anderer Stelle betont Leibniz die wechselseitige Abhängigkeit der beiden Betrachtungen und bringt dies in Zusammenhang mit ihrem gemeinsamen Ursprung (»l'un ne suffit pas sans l'autre dans le general de leur origine«).[93]

Wie die Vereinigung dieser beiden »guten« und für den Fortschritt der Wissenschaft »nützlichen« Betrachtungen – die damit zunächst heuristisch, und nicht ontologisch-konstitutionstheoretisch evaluiert sind – vorzustellen ist, zeigt Leibniz allerdings nicht. Seine späteren Ausführungen offenbaren lediglich, dass er der teleologischen Beurteilung eine zwar forschungspragmatisch primäre, aber methodologisch und in Bezug auf die Sache doch sekundäre Rolle beimisst, weil der Weg der effizienten Ursachen zwar der schwierigere, aber doch tiefere und unmittelbarere sei (»la voye des causes efficiente, qui est plus profonde en effect et en quelque façon plus immediate et *a priori*, est en recompense assez difficile«). Die Teleologie erscheint somit primär als ein Provisorium zur Überbrückung von Wissenslücken, das zwar einfacher ist, aber wichtigen Fortschritten auch im Wege stehen könne (»la voye des finales est plus aisée, et ne laisse pas de servir souvent à deviner des verités importantes et utiles qu'on seroit bien long temps à chercher par cette autre route plus physique, dont l'Anatomie peut fournir des exemples considerables«).[94]

Zweckbegriff und Handlungsintentionalität II

Im Anschluss an Interpretationen antiker Auffassungen (s.o.) dominiert auch in der Frühen Neuzeit der von einem intentionalen Handeln her entworfene

Zweckbegriff. Bacon behauptet 1620, die Argumentation mit Zweckursachen »gilt nur für das menschliche Handeln« und sei für die Wissenschaft (von der Natur) schädlich.[95] Descartes, Hobbes und Spinoza stimmen mit Bacon in diesem mentalistischen Verständnis des Zweckbegriffs überein.[96] Besonders deutlich wird dies 1677 bei Spinoza: »Was man aber Zweckursache nennt, ist nichts weiter als der menschliche Trieb selbst, sofern er als das Prinzip oder als die vornehmliche Ursache irgend eines Dinges angesehen wird. Wenn wir z.B. sagen, die Wohnung sei die Zweckursache dieses oder jenes Hauses, dann meinen wir offenbar damit nichts anderes, als daß ein Mensch infolge davon, daß er sich die Annehmlichkeiten des häuslichen Lebens vorstellte, den Trieb hatte, das Haus zu bauen«.[97] Als ein Argument gegen teleologische Erklärungen von Naturphänomenen bringt Spinoza vor, dass das Spätere nicht auf das Frühere wirken könne. In einer teleologischen Verknüpfung liegt nach Spinoza also eine Verkehrung der realen Verhältnisse vor: Der Zweck als das Spätere wird zur Ursache des vor dem Erreichen des Zwecks ablaufenden Geschehens erklärt. Die Lehre vom Zweck stellt nach Spinoza die Natur auf den Kopf: »was in Wahrheit Ursache ist, sieht sie als Wirkung an, und umgekehrt« und sie macht »das der Natur nach Frühere zum Späteren«.[98] In Wahrheit sei es so, »daß die Natur sich keinen Zweck vorgesetzt hat, und daß alle Zweckursachen nichts weiter sind, als menschliche Einbildungen«.[99]

Wird die Teleologie an ein Handeln geknüpft, dann können auch die Gegenstände der Natur nur insofern über Zwecke verfügen, als sie entweder selbst handeln oder das Produkt eines Handelns darstellen. In den physikotheologischen Entwürfen des 17. und 18. Jahrhunderts ist v.a. die zweite Variante weit verbreitet: Die in der Natur erkannte Teleologie führt zu einer Theologie, weil sie als Hinweis und Beweis für einen handelnden Gott gesehen wird. Für eine solche aus der Naturteleologie sich ergebende Schöpfungsvorstellung argumentiert in den 1770er Jahren noch Voltaire, wenn er in seinem ›Philosophischen Wörterbuch‹ schreibt, jedes Werk, in dem wir Mittel und Zwecke sehen, deute auf einen Werkmeister; und weil auch die Dinge der Welt insgesamt Mittel für bestimmte Zwecke aufwiesen, müsse auch für die Welt insgesamt ein Werkmeister angenommen werden: »Tout ouvrage qui nous montre des moyens et une fin annonce un ouvrier; donc cet universe, composé de ressorts, de moyens dont chacun a sa fin, découvre un ouvrier très-puissant, très intelligent«.[100] Ein Naturzweck im Sinne eines Naturgegenstandes, der nicht von einem handelnden Gott gestaltet ist, aber doch teleologisch zu beurteilen ist, kann es nach Voltaire demnach nicht geben.

Naturtheologie: Externe Teleologie

Bis Mitte des 19. Jahrhunderts wird die zweckmäßige Einrichtung der Lebewesen von den meisten Naturforschern als Ergebnis eines göttlichen Plans gedeutet. Alle Dinge gelten als durch Gott im Hinblick auf einen Zweck entworfen. Die Teleologie der Natur ergibt sich damit als Ableitung aus einer Handlungsteleologie: Das zielsetzende Handeln eines Handwerkers dient als Modell und wird auf globale Dimensionen erweitert. Seit Ende des 17. Jahrhunderts etabliert sich diese Gedankenfigur in der Bewegung der *Physikotheologie*. In ihrer gängigen Form präsentiert sich die physikotheologische Teleologie als Gottesbeweis: Die zweckmäßige Einrichtung der Natur, insbesondere der Lebewesen, soll einen Beweis für das Vorhandensein eines gestaltenden Baumeisters liefern, so wie auch die nützlichen Werkzeuge und Maschinen des Menschen nur unter Bezug auf einen Konstrukteur erklärt werden können.

Die Physikotheologen bemühen sich um den Nachweis dieser Zweckmäßigkeit und versuchen diese so zu zerlegen und zu ordnen, dass Reihen von teleologischen Bezügen gebildet werden können. Der Organismus wird also hier nicht mehr bloß als ein mechanisches System konzipiert, bei dem interessiert, durch welche Mechanismen eine Bewegung hervorgebracht wird und nach welchen Gesetzen sie erklärt werden kann, sondern es interessiert, welchen funktionalen Bezug eine Komponente des lebenden Körpers hat. Dieser funktionale Bezug ist es auch, über den das Vorhandensein und die Struktur des betreffenden Teils erklärt wird; er gilt als Ursache für sein Vorhandensein und seine Struktur.

Einen methodisch zentralen Status erlangt die physikotheologisch fundierte teleologische Beurteilung organischer Körper bei C. Wolff, einem der Hauptvertreter der Physikotheologie aus der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts in Deutschland. In zwei getrennten Werken behandelt Wolff das, was später als *äußere* und *innere* Zweckmäßigkeit einander gegenübergestellt wird (s.u.). Im ersten Werk aus dem Jahr 1724 geht es um die Zuträglichkeit oder Nützlichkeit, die ein Naturgegenstand für einen anderen hat. Das Ziel seiner Untersuchung, die Vollkommenheit Gottes zu erschließen, soll über den Nachweis der teleologischen Ordnung der Welt erfolgen. Es gelte dabei zu zeigen, »wie eines in der Welt immer um des andern Willen ist«[101] und wie wir so »eines als das Mittel erblicken, wodurch das andere erhalten wird«[102]. In dieser teleologischen Grundschrift handelt Wolff von

den Beziehungen der anorganischen Gegenstände zueinander; er stellt teleologische Bezüge v.a. zwischen astronomischen, klimatologischen und geologischen Phänomenen her. Als Fluchtpunkt seiner Argumentation steht der Mensch, denn Wolff ist der Auffassung, »daß alles um der Menschen willen ist«[103], weil allein der Mensch in den Werken der Natur Gott zu erkennen vermöge.[104]

In seinem Werk ›Vernünfftige Gedancken von dem Gebrauche der Theile in Menschen, Thieren und Pflantzen‹ von 1725 beschäftigt sich Wolff mit den teleologischen Verhältnissen *innerhalb* eines organischen Körpers. Dabei ist es nicht mehr der Nachweis der Vollkommenheit Gottes, der als »Hauptabsicht« der Welt behauptet wird[105], sondern die Hauptabsicht wird vielmehr direkt auf die Natur bezogen, indem sie durch zwei ultimate Bezugspunkte der teleologischen Ketten (oder »Leitern«[106]) verkörpert ist: die Erhaltung des Leibes und die Fortpflanzung zur Erhaltung des Geschlechtes (↑Funktion): »Derowegen können wir wohl die Haupt-Absicht des Leibes, die GOtt dabey gehabt, darinnen suchen, daß derselbe eine zeitlang sein Leben fristen und sein Geschlechte, so lange die Erde dauret, erhalten soll«.[107]

Die weiteren organischen Leistungen, die Wolff identifiziert, sind teleologisch diesen beiden letzten Zwecken untergeordnet; die »Haupt-Absichten« bilden den Grund für die anderen organischen Zwecke. Wolff argumentiert: Die Haupt-Absicht sei, weil »sie den Grund der übrigen in sich enthält, so beschaffen, daß man aus ihr ersehen kann, warum die übrigen stat finden können«.[108] Für die untergeordneten Zwecke heißt es, sie existierten »eine um der andern willen, dergestalt daß man eine als ein Mittel ansehen kan die andere zu erreichen und endlich alle insgesammt ein Mittel zu einer Haupt-Absicht werden«[109]. Als diese übrigen, unter den »Haupt-Absichten« stehenden Funktionssysteme nennt Wolff die Nahrungsaufnahme und Exkretion, die Fortbewegung, die Empfindungsfähigkeit und die lautliche Artikulation.[110] Wolff leistet damit nicht weniger als die funktionale Dekomponierung des Organismus in Subsysteme, die jeweils durch ihre funktionale Rolle bestimmt sind.

Wolff zeigt weiter, inwiefern die Einbettung einer Struktur in das Geflecht teleologischer Beziehungen direkt für die empirische Forschung nutzbar gemacht werden kann. Ist einmal die Funktion eines Körperteils erkannt, so könne daraus ein legitimer Schluss auf seine Struktur abgeleitet werden. Eine aus funktionalen Erwägungen gewonnene Einsicht habe auch dann Bestand, wenn sie anatomisch nicht nachgewiesen werden könne, denn die Anatomie sei auf ihre Instrumente mit begrenzter Leistung angewiesen. Wolff wendet sich damit gegen eine auf die empirische Beobachtung fixierte Anatomie und fordert stattdessen, die zweckmäßige Einrichtung der Organismen als theoretischen Leitfaden für die anatomische Arbeit zu verwenden.

Wolff erläutert diese, im heutigen Sinne *heuristische* Funktion der teleologischen Gegenstandsbestimmung, an einem Beispiel: Aus der Funktion der Nerven, eine »Communication« zwischen den Sinnen und Muskeln herzustellen, also den »Nerven-Saft oder die Lebens-Geister«[111] zu transportieren, folge notwendig, dass die Nerven hohl sein müssten (Wolff argumentiert hier auf der Grundlage der anatomischen Vorstellungen Descartes'). Die organische Funktion der Nerven wird ausdrücklich als die *Ursache* ihrer Form herausgestellt: »die Ursache/ warum sie hohl sind/ ist eben diese/ daß dadurch der Nerven-Safft/ oder die Lebens-Geister durch den Leib denselben zur Empfindung und Bewegung zu beleben vertheilet werden können«.[112] Sollte der anatomische Nachweis der Hohlheit der Nerven nicht gelingen, so sei dies auf die Unzulänglichkeit der anatomischen Forschungsmethoden zurückzuführen und nicht auf eine Lücke im teleologischen Netz, das den Organismus ausmacht. Wolff wettert entschieden gegen diejenigen, »die absonderlich in der Anatomie alles gleich vor erdichtet ausschreyen/ was sie mit blossen Augen nicht sehen können/ noch mehr aber/ was man durch die Vergrösserungs-Glässer nicht gleich entdecken kan. Es lehret auch dieses Exempel/ daß man nicht gleich dasjenige vor eine Sache ausgeben muß/ die man durch das Vergrösserungs-Glaß nicht sehen kann«.[113] Keine Erwähnung findet bei Wolff allerdings, dass auch die Feststellung der Funktion der Nerven, oder allgemein: die Zerlegung des Organismus in funktionale Untereinheiten, erst durch anatomische Untersuchungen möglich wird.

Die physikotheologische Betrachtung liefert also einen theoretisch begründeten Ansatz zur Gliederung von Organismen in funktionale Subsysteme. Wolff fasst Organismen damit insgesamt als funktionale Einheiten auf – ein Ansatz, der später von Kant und anderen für die Grundlegung der Biologie als spezieller Naturwissenschaft fruchtbar gemacht wird. In dieser funktionalistischen Perspektive auf Organismen liegt ein Beitrag zum naturwissenschaftlichen Denken, der über das hinausgeht, was vielfach der Physikotheologie zugestanden wird, nämlich die »Betonung der Erforschung größerer Zusammenhänge«, die »Behauptung der Einheit der Natur inmitten ihrer Verschiedenheit« und die »Behauptung eines in Harmonie und Gleichgewicht befindlichen Zusammenhanges alles Wirklichen«.[114] Getrübt ist

der Status der teleologischen Analyse von Organismen bei Wolff allerdings dadurch, dass er sie nicht erkenntniskritisch reflektiert einführt (wie später Kant), sondern über einen theologischen Umweg. Die Teleologie der Natur ist in der Folge dessen von Gotts Handlungsintentionalität entliehen, also von außen gespendet und durch externe Instruktion zustande gekommen.

Mitte des 18. Jahrhunderts wird die physikotheologische Sicht meist nicht auf die innerorganismischen Verhältnisse bezogen, sondern auf zwischenorganismische, d.h. ökologische. Diese Perspektive findet sich z.B. 1749 bei C. von Linné. Er unterscheidet als »Mittelzwecke«[115] einerseits die Erhaltung eines Lebewesens durch seine internen Vorgänge und andererseits die gegenseitige (ökologische) Verbindung der Lebewesen im Sinne eines »wechselweisen Nutzens«[116]. Darüber steht die »Verherrlichung Gottes« als »Endzweck aller göttlichen Werke«.[117] Ähnlich wie Linné sieht C. de Bonnet 1745 die Organismen als Glieder eines übergeordneten Ganzen: Die Insekten im System ihrer natürlichen Umwelt vergleicht Bonnet mit einem Rad in einer Maschine.[118]

Polemik gegen die Teleologie im 18. und 19. Jh.

Die Ausweitung der Teleologie auf alle möglichen Gegenstände unter dem Vorzeichen der Lehre von einer durch Gott gestalteten Natur erntet im 18. und 19. Jahrhundert immer wieder spöttische Reaktionen.[119] Jede Harmonie und Ordnung der Natur wird als Beleg für Gottes Schöpferkraft interpretiert. Eine Parodie physikotheologischer Lehrmeinungen der Zeit, insbesondere eine Persiflage von Leibniz, liefert Voltaires ›Candide‹ (1759) in der Figur des Meisters Pangloss. Pangloss lehrt die »métaphysico-théologo-cosmolonigologie«, der zufolge wir in der besten aller möglichen Welten leben und alles notwendig auf die besten Ziele ausgerichtet ist; alle Teile eines Lebewesens seien zum Zwecke anderer Teile geformt, z.B. seien die Nasen dafür gemacht, Brillen zu tragen.[120]

Eine Variante dieser Teleologiekritik findet sich einige Jahrzehnte später in Heines ›Harzreise‹ in der Beschreibung einer Begegnung des Ich-Erzählers mit einem Bürger von Goslar: »Er machte mich auch aufmerksam auf die Zweckmäßigkeit und Nützlichkeit in der Natur. Die Bäume sind grün, weil grün gut für die Augen ist. Ich gab ihm recht und fügte hinzu, daß Gott das Rindvieh erschaffen, weil Fleischsuppen den Menschen stärken, daß er die Esel erschaffen, damit sie den Menschen zu Vergleichungen dienen können, und daß er den Menschen selbst erschaffen, damit er Fleischsuppe essen und kein Esel sein soll«.[121]

Innere und äußere Zweckmäßigkeit

Für die Diskussionen um die Rechtfertigung teleologischer Perspektiven in den Wissenschaften ist seit dem 18. Jahrhundert die Unterscheidung von universaler und partikularer Teleologie leitend. Die erste bezieht sich auf die teleologische Ordnung der Natur insgesamt, die zweite auf einzelne Dinge als Naturzwecke. Ende des Jahrhunderts etabliert sich in diesem Zusammenhang die Unterscheidung zwischen äußerer und innerer Zweckmäßigkeit.

Viele Autoren bringen die externe Teleologie im Sinne der von außen einem Gegenstand auferlegten Zweckmäßigkeit mit der Position Platons in Verbindung, die interne Teleologie als inneres Prinzip eines Gegenstandes dagegen mit der des Aristoteles.[122] Auch Aristoteles vertritt jedoch in einer einflussreichen Textstelle aus seiner ›Politik‹ eine externe Teleologie. Dort behauptet er, »daß die Pflanzen der Tiere wegen, und dann, daß die anderen animalischen Wesen der Menschen wegen da sind, die zahmen zur Dienstleistung und Nahrung, die wilden, wenn nicht alle, doch die meisten, zur Nahrung und zu sonstiger Hilfe, um Kleidung und Gerätschaften von ihnen zu gewinnen«.[123] Von der Scholastik bei Thomas von Aquin[124] bis zur Physikotheologie des 18. Jahrhunderts wird Aristoteles unter Verweis auf diese Aussage als Gewährsmann für eine externe Teleologie im Sinne einer teleologischen Stufenordnung des Lebendigen angeführt. Aristoteles' Behauptung muss allerdings nicht im Sinne einer universalen Naturteleologie interpretiert werden. Es geht ihm in diesem Zusammenhang, in dem er diese teleologische Ordnung feststellt, um die Vielfalt der Lebensformen, und es kann daher als eine Tatsache zu den verschiedenen Naturen der Lebewesen verstanden werden, dass die Tiere für ihre Erhaltung auf die Ernährung durch andere angewiesen sind und der Mensch darüber hinaus noch Kleidung, Gerätschaften und Dienstleistungen von anderen Lebewesen bezieht.[125]

Die Terminologie von *innerer* und *äußerer Zweckmäßigkeit* findet sich im ästhetischen Kontext 1785 bei K.P. Moritz (»ich muß an einem schönen Gegenstande nur um sein selbst willen Vergnügen finden; zu dem Ende muß der Mangel der äußern Zweckmäßigkeit durch seine innere Zweckmäßigkeit ersetzt sein; der Gegenstand muß etwas in sich selbst Vollendetes sein«).[126] Mit der Rechtfertigung teleologischen Denkens für die Erkenntnis bestimmter Naturgegenstände durch I. Kant etabliert sich die Unterscheidung seit 1790.[127] Kant kennzeichnet die äußere Zweckmäßigkeit als eine bloße »Nutzbarkeit« und »Zuträglichkeit«[128] und ist der Auffassung, sie sei »nicht eine objective Zweckmäßigkeit der Dinge an sich

Kosmische Teleologie
Die Veränderungen in der (anorganischen und organischen) Welt erfolgen gerichtet im Hinblick auf ein bestimmtes Ziel (z.B. auf die Bildung und Erhaltung des Menschen: Anthropozentrik).

Externe Teleologie
Ein Gegenstand ist nützlich oder zweckmäßig für einen anderen (z.B. Sandboden für das Wachstum von Kiefern).

Intentionale Teleologie
Ein bestimmtes Ziel wird von einem handelnden Wesen mental antizipiert und ist für die Auslösung und Steuerung von dessen Handlungen wirksam (z.B. das geplante Bauen eines Hauses).

Interne Teleologie
Die Teile eines Ganzen (Systems) stehen in einem Verhältnis der wechselseitigen Beziehung zueinander, insofern sie für einander kausal relevant sind (z.B. die wechselseitige Erhaltung der Organe in einem Organismus).

Tab. 306. Vier Formen der Teleologie.

selbst«.[129] Von den Theoretikern der Biologie des 20. Jahrhunderts wird die Unterscheidung aufgenommen und diskutiert.[130] Daneben steht seit Beginn des 19. Jahrhunderts die sehr ähnliche Differenzierung zwischen »immanenter«, d.h. den Naturgegenständen innewohnender und »transzendenter«, d.h. durch einen Gott verliehenen Teleologie.[131]

Im Anschluss an Kant erläutert J.G. Fichte die sachliche Entgegensetzung von innerer und äußerer Zweckmäßigkeit 1796 mit der Unterscheidung von Organismen und Artefakten: »Im Naturprodukt […] ist das Ganze auch um der Theile willen da; es hat keinen andern Zweck, als den, bestimmt diese Theile zu produzieren; im Kunstprodukte hingegen weißt das Ganze nicht zurück auf die Theile, sondern auf einen Zweck ausser ihm; es ist Werkzeug zu etwas«.[132] Ein Artefakt, wie z.B. eine Maschine, verweist in doppelter Weise über sich hinaus: einmal auf einen Erzeuger, der sie hervorgebracht hat, und außerdem auf einen Nutzer, dem sie dient. In ihrer äußeren Zweckmäßigkeit ist eine Maschine also nicht teleologisch geschlossen, sie verweist funktional nicht auf sich zurück, sondern ist für etwas außerhalb ihrer gut. Die Maschine ist nicht immanent zweckhaft, sondern von *transeunter* Zweckmäßigkeit, wie dies R. Hönigswald um 1940 ausdrückt.[133]

Weitgehend parallel zu den älteren Unterscheidungen verläuft die von M. Boylan 1986 eingeführte Gegenüberstellung von *monadischer* und *systemischer* Teleologie.[134] Die monadische Teleologie, die in der bloßen Konstatierung einer Bewegungstendenz innerhalb eines Gegenstandes besteht, hält Boylan für ein verzichtbares und innerhalb eines Argumentationszusammenhanges oft zirkuläres Konzept. Die systemische Teleologie, die sich aus der Vorstellung eines Systems von interagierenden Teilen ergibt, hält er dagegen für einen explanativ wertvollen Begriff.

Im Mittelalter und in der Frühen Neuzeit wird die von Aristoteles betonte innere Zweckmäßigkeit gegenüber der äußeren, letztlich auf Gott gerichteten Teleologie weitgehend vernachlässigt (Asma spricht 1996 von der *verkannten Teleologie*: »neglected teleology«[135]). Die Engführung der Naturteleologie auf die externe Beziehung der Dinge zu einem allmächtigen Gott kann selbst als erster Schritt zur Zurückdrängung und Überwindung der Teleologie der Natur angesehen werden. Denn besteht die Teleologie der Natur nur in einer Beziehung nach außen, dann können ihre inneren Verhältnisse nach allein mechanischen Prinzipien bestimmt werden. Fällt auch der teleologische Bezug nach außen fort, dann wird die Natur in der Konsequenz vollständig frei von teleologischen Rücksichten vorgestellt. Die physikotheologischen Systeme des 17. und 18. Jahrhunderts leisten damit entgegen ihrer Intention einen Beitrag dazu, die mechanistische Naturauffassung des 19. Jahrhunderts vorzubereiten.[136]

Die Verkennung oder zumindest Vernachlässigung der inneren Zweckmäßigkeit erfolgt nicht nur im Rahmen religiös motivierter Deutungen des Universums als intentional gestaltete und harmonisch geordnete Ganzheit, sie hat vielmehr auch ihre Entsprechung in den auf äußere Anpassungen fixierten Selektionstheorien des 19. Jahrhunderts (und spiegelt damit C. Darwins und A.R. Wallaces Verankerung in einer naturhistorisch-ökologischen Tradition, die über A. von Humboldt und C. von Linné zur englischen Physikotheologie des späten 17. und 18. Jahrhunderts führt). Ebenso wie in physikotheologischen Entwürfen werden die Organismen in den Selektionstheorien hinsichtlich ihrer Passung in ein umfassenderes System gedeutet; nur wird die Passung nicht mehr als ein von Gott gestaltetes Design gesehen, sondern als eine »Anpassung«. Verschieden sind die beiden Ansätze also in der Erklärung der Passung: Im einen Fall ist es eine von Gott antizipierte zukünftige Ordnung, die die Organismen mit bestimmten, die Harmonie des Ganzen gewährleistenden Eigenschaften ausstattet; im anderen Fall ist es eine Bewährung der Eigenschaften in der Vergangenheit, die die Erklärung abgibt. Beide Ansätze kommen aber darin überein, die organischen Merkmale ausgehend vom Verhältnis der Organismen zu ihrer äußeren Umwelt zu deuten. Bemerkt werden diese einseitige Betonung der äuße-

ren Anpassung und die Vernachlässigung der inneren besonders von Biologen, die in solchen Feldern der Biologie arbeiten, in denen der einzelne Organismus den Untersuchungsgegenstand abgibt, z.B. in der Morphologie oder Entwicklungsbiologie. So schreibt der Morphologe E.S. Russell 1916 zurückhaltend, aber treffend: »Perhaps Darwin did not realise this inner aspect of adaptation quite so vividly as he did the more superficial adaptation of organisms to their environment«.[137] Kämpferischer gibt sich J. Schaxel 1922: »Die Selektionstheorie ist wohl das eigenartigste Gedankengebäude der Biologie: mechanistischem Postulat zuliebe wird verkannte Teleologie in Historie aufgelöst«.[138]

Kants Naturzwecklehre

In I. Kants Philosophie spielt der Begriff der Zweckmäßigkeit eine komplexe Rolle, insofern (mindestens) zwei Problemkreise unter ihm diskutiert werden[139]: einerseits die systematische Geschlossenheit und damit die Vermittlung heterogener Prinzipien in Kants Philosophie und andererseits die notwendige Beurteilungsart von besonderen Naturgegenständen, die damit als eine eigene Klasse ausgegliedert werden. Kant unterscheidet zwischen der *subjektiv-formalen* und der *objektiv-realen* Zweckmäßigkeit. In der ersten Hinsicht dient der Begriff der Zweckmäßigkeit Kant nicht nur als Grundlage für eine Systematik der besonderen Gesetze, sondern darüber hinausgehend als Vereinigungsmittel des Theoretischen und des Praktischen in seiner Philosophie.[140]

Subjektiv-formale Zweckmäßigkeit

Die subjektiv-formale Zweckmäßigkeit, die von der reflektierenden Urteilskraft entwickelt wird, führt Kant als Unterstellung eines Systems der besonderen Gesetze an die Natur ein. Insofern diese besonderen Gesetze für den Verstand zufällig sind, betrifft diese Zweckmäßigkeit die »Gesetzlichkeit des Zufälligen«.[141] Als bloße Unterstellung oder Voraussetzung der Erkenntnis ist die Zweckmäßigkeit in dieser Hinsicht nicht im Objekt, sondern bloß im Reflexionsvermögen des Subjekts gesetzt. Die Urteilskraft bringt damit keine Erkenntnis hervor: Der Begriff der Zweckmäßigkeit legt »gar nichts dem Objecte (der Natur)« bei.[142] Die reflektierende Urteilskraft hat nach einer späteren Formulierung Kants »nur subjective Gültigkeit«; ihre Schlüsse bestimmen daher »nicht das Object, sondern nur die Art der Reflexion über dasselbe, um zu seiner Kenntniß zu gelangen«.[143] Die Natur wird nur so betrachtet *als ob* sie ein geordnetes System ausmachen würde. Gleichwohl handelt es sich nach Kant dabei um eine subjektiv notwendige Annahme, weil »sonst kein durchgängiger Zusammenhang empirischer Erkenntnisse zu einem Ganzen der Erfahrung Statt finden würde«.[144]

Nach Kant kommen in der Erfahrung Naturgegenstände vor, die durch eine mechanische Erklärung unterbestimmt bleiben (Zumbach 1984: »Kant holds that there are mechanical objects which cannot be entirely understood in mechanical terms«[145]). Die Beurteilung ihrer Möglichkeit erfordere eine teleologische Reflexion, womit ihre Erkenntnis der reflektierenden Urteilskraft unterliegt. Die teleologische Beurteilungsart definiert damit eine eigene Klasse von Gegenständen.[146]

Material-objektive Zweckmäßigkeit

Die material-objektive Zweckmäßigkeit betrifft nach Kant entweder die Zuträglichkeit eines Dinges für ein anderes (z.B. Sandböden für Fichten) und wird von Kant dann »relative« oder »äußere« Zweckmäßigkeit genannt (s.o.), oder sie betrifft das Verhältnis der Teile in einem Gegenstand zueinander und besteht dann in einer »inneren« Zweckmäßigkeit.[147] Das Konzept der äußeren Zweckmäßigkeit wendet Kant zwar auch auf einzelne ökologische Verhältnisse an, v.a. auf die Beziehung von Organismen zu den von ihnen genutzten Umweltressourcen, seine eigentliche Bedeutung ergibt sich aber erst im Kontext seiner Anthropologie. Denn eine teleologische Ordnung kommt bei Kant in das Ganze der Natur mit der Vorstellung des Menschen als »letztem Zweck der Natur«, »in Beziehung auf welchen alle übrige Naturdinge ein System von Zwecken ausmachen«.[148] Nach Kant bildet die Natur also nur deshalb ein System von (äußeren) Zwecken, weil sie insgesamt teleologisch so beurteilt werden kann, dass sie auf den Menschen (in seiner Kultur, d.h. in seiner Fähigkeit der Setzung von Zwecken, die jenseits der Natur stehen und unbedingt gelten[149]), als ihrem letzten Zweck ausgerichtet ist. Die äußere Zweckmäßigkeit steht bei Kant damit in einem ganz anderen Kontext als die innere.

Während die relative Zweckmäßigkeit den Dingen äußerlich und damit zufällig ist, gehört die innere Zweckmäßigkeit zum Wesen eines so beurteilten Gegenstandes, sie ist in Kants Worten, im Gegensatz zur äußeren, »mit der Möglichkeit eines Gegenstandes« verbunden.[150] Dinge, die über eine innere Zweckmäßigkeit verfügen, werden von Kant *Naturzwecke* genannt.

Dinge als Naturzwecke

Dinge als Naturzwecke haben nach Kant einen ganz »eigenthümlichen Charakter«[151], weil »selbst ihr empirisches Erkenntniß ihrer Ursache und Wirkung

nach Begriffe der Vernunft voraussetze«[152]. Nach bloßen vom Verstand gegebenen Naturgesetzen beurteilt, könne ihre Form von uns nicht als möglich eingesehen werden. Die vorausgesetzten Vernunftbegriffe seien aber nicht wie der Entwurf in der Idee eines Kunstproduktes vorgegeben, sondern das Allgemeine müsse in einem Reflexionsprozess erst gefunden werden. In dieser Reflexion liegt eine Entsprechung der objektiv-inneren Zweckmäßigkeit, die angesichts konkreter Naturdinge Anwendung findet, und der subjektiv-formalen Zweckmäßigkeit, die als Prinzip der Einheit der besonderen, empirischen Gesetze die systematische Aufgabe der Ordnung dieser Gesetze hat.

Was ein Naturzweck ist, erläutert Kant durch den Vergleich von zwei Arten der Kausalverbindungen: die eine, wie sie vom Verstand gedacht wird, die andere, wie sie nach einem Vernunftbegriff erfolgt. Eine Kausalverbindung, wie sie »von dem Verstand gedacht wird, ist eine Verknüpfung, die eine Reihe (von Ursachen und Wirkungen) ausmacht, welche immer abwärts geht«.[153] In einer solchen Reihe zieht die logisch vorgängige Ursache immer die Wirkung nach sich; auf die empirische Anschauung bezogen, ist die Ursache zeitlich vorgängig. Diese Kausalverbindung nennt Kant die der *wirkenden Ursachen* (»nexus effectivus«). Dagegen stellt er eine »Causalverbindung nach einem Vernunftbegriffe (von Zwecken) [...], welche, wenn man sie als Reihe betrachtete, sowohl abwärts als aufwärts Abhängigkeit bei sich führen würde, in der das Ding, welches einmal als Wirkung bezeichnet ist, dennoch aufwärts den Namen einer Ursache desjenigen Dinges verdient, wovon es die Wirkung ist«.[154] Diese Verknüpfung nach *Endursachen* (»nexus finalis«) stellt nach Kant auch eine Form der Kausalität dar. Die Teleologie ist hier also nicht der Kausalität entgegengesetzt; sie betrifft vielmehr eine interne Differenzierung im Begriff der Kausalität.

In seiner ersten Bestimmung seines Begriffs des Naturzwecks in der ›Kritik der Urteilskraft‹ heißt es bei Kant: »ein Ding existirt als Naturzweck, wenn es von sich selbst (obgleich in zwiefachem Sinne) Ursache und Wirkung ist«.[155] Kant erläutert diesen Begriff des Naturzwecks am Beispiel der Erzeugung eines Baumes.[156] Ein Baum stelle in dreifacher Weise einen Naturzweck im Sinne seiner Selbsterzeugung dar, nämlich erstens durch das Verhältnis eines (einzelnen) Baumes zu der betreffenden Baumgattung, zweitens durch das Verhältnis eines Baumes zu sich selbst in Bezug auf seine Selbsterzeugung durch Assimilation von anorganischen Naturstoffen im Wachstum und drittens durch das wechselseitige Abhängigkeitsverhältnis der Teile eines Baumes zueinander. Als Ursache und Wirkung von sich selbst erscheint der Baum also erstens durch seine Relation zu anderen Bäumen der gleichen Art (Fortpflanzung), zweitens durch sein Verhältnis zu seiner Umwelt, die Nahrungsstoffe für ihn bereit hält, (Ernährung) und drittens durch seine innere Struktur, d.h. das Verhältnis seiner Teile zueinander (wechselseitige Abhängigkeit). (Kants Dreiteilung spiegelt offenbar eine Einteilung, die von Blumenbach stammt, der 1781 alle »Generation, Nutrition und Reproduction« als Ausdruck eines Bildungstriebes sieht.[157]) Dass Kant hier die Fortpflanzung eines Baumes zur Erläuterung des Naturzweckbegriffs anführt, ist insofern irreführend, als er später ausdrücklich betont, die Fortpflanzung gehöre nicht zu den Bestimmungsstücken eines organisierten (und das heißt teleologisch zu beurteilenden) Systems (↑Fortpflanzung: Tab. 79).[158] Auch die Ernährung des Organismus (Assimilation) wird in der weiteren Analyse des Zweckbegriffs nicht wesentlich berücksichtigt. Allein das dritte Verhältnis, die Beziehung der Teile zueinander, gewinnt für Kants Bestimmungen zentrale Bedeutung.

Im Paragrafen 65 der ›Kritik der Urteilskraft‹ wird der Begriff des Naturzwecks über die besondere innere Struktur eines nach Zwecken beurteilten Naturgegenstandes, seine Organisation, erläutert. Das wechselseitige Verhältnis von Ursache und Wirkung wird hier auf die Beziehung der Teile eines Ganzen zueinander bezogen. Die etwas schwer verständliche Redeweise des vorhergehenden Paragrafen, dass ein Naturzweck *von sich selbst* Ursache und Wirkung sei, wird also dahin gehend erläutert, dass jetzt eine Wechselseitigkeit im Verhältnis seiner Teile zueinander behauptet wird (entsprechend der letzten der drei Weisen der Naturzweckhaftigkeit eines Baumes). Ein Ding ist hier also nicht mehr dadurch Naturzweck, dass es von sich selbst Ursache und Wirkung ist, sondern dass es aus Teilen besteht, die in einem wechselseitigen kausalen Verhältnis zueinander stehen: Indem ein Teil auf einen anderen Teil wirkt, von dem er selbst eine Wirkung empfängt, wirken die beiden Teile wechselseitig aufeinander ein. Dieses Verhältnis der ↑Wechselseitigkeit von Teilen zueinander macht den Kern der Bestimmung dessen aus, was Kant ein »organisirtes Wesen«[159] nennt. Organisierte Wesen oder ↑Organismen, wie Kant sie in seinem posthumen Werk auch nennt[160], sind zunächst dadurch ausgezeichnet, dass sie aus Teilen bestehen, die zusammen ein Ganzes ergeben und zueinander im Verhältnis der Wechselseitigkeit stehen. Kant stellt die Wechselseitigkeit dabei nicht nur als ein wechselseitiges *Hervorbringen* der Teile dar, sondern auch

als eine *Abhängigkeit* der Teile vom Ganzen. Das Ganze besteht aber dabei doch in nichts anderem als den Teilen in ihrer Wechselseitigkeit. Das Bedingtsein der Teile durch das Ganze kann daher nicht ein kausales Verhältnis bezeichnen, sondern meint ein begriffliches: Die Teile sind das, was sie sind, nur unter Bezug auf das Ganze. Ihre Identität, d.h. ihre Bestimmung, hängt an ihrer Beziehung zum Ganzen. In einer bekannten Formulierung schreibt Kant: »Zu einem Dinge als Naturzwecke wird nun erstlich erfordert, daß die Theile (ihrem Dasein und der Form nach) nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich sind. […] wird zweitens dazu erfordert: daß die Theile desselben sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie von einander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind«.[161]

Die Einheit der Form der von Kant als »organisirte Wesen« bestimmten Dinge beruht auf dem Verhältnis der Teile zueinander, das teleologisch gedeutet wird: »In einem solchen Producte der Natur wird ein jeder Theil so, wie er nur durch alle übrige da ist, auch als um der andern und des Ganzen willen existirend, d.i. als Werkzeug (Organ) gedacht«.[162] Das Verhältnis der Teile zueinander charakterisiert Kant also nicht nur durch das Verhältnis der *kausalen*, sondern auch der *teleologischen* Wechselseitigkeit: »Ein organisirtes Product der Natur ist das, in welchem alles Zweck und wechselseitig auch Mittel ist«.[163] Zudem handelt es sich nicht um ein Kunstprodukt, sondern einen Naturgegenstand, der nicht von einem planenden Verstand hervorgebracht wurde, sondern sich selbst erzeugt. Jeder Teil wird daher beurteilt als die anderen Teile hervorbringend, also jeder Teil den anderen wechselseitig produzierend: »Zu einem Körper [...], der an sich und seiner innern Möglichkeit nach als Naturzweck beurtheilt werden soll, wird erfordert, daß die Theile desselben einander insgesammt ihrer Form sowohl als Verbindung nach wechselseitig und so ein Ganzes aus eigener Causalität hervorbringen«.[164] Kant spricht von »sich selbst organisirenden Wesen«[165]; im Gegensatz zu Maschinen, die lediglich bewegende Kraft haben, besitzen die Organismen nach Kant in sich »bildende Kraft«.[166] Diese bildende Kraft ist aber aufgrund der durchgängigen Wechselseitigkeit des Geschehens und dem sich daraus ergebenden holistischen Modell des Organismus nicht im Sinne eines ↑Vitalismus zu verstehen, sondern muss gerade als ein dezentriertes Prinzip gesehen werden, so dass mit A. Stadler (1874) konstatiert werden kann, dass »die Consequenz der Kantischen Teleologie direct zur Negation des Vitalismus führt«.[167]

Teleologie, Organisation und Zyklizität

Der Kern von Kants Angebot dazu, inwiefern der Begriff der Zweckmäßigkeit in die Naturlehre zu integrieren ist, betrifft die Gliederung eines Naturkörpers in Teile, die voneinander wechselseitig Ursache und Wirkung sind. Ein organisierter Körper besteht also wesentlich aus kausalen Gliedern, die so beurteilt werden, dass sie nur unter Referenz auf die anderen Glieder, die Teil des Körpers sind, bestimmt werden können. Die Glieder des Körpers erfahren ihre Bestimmung allein durch ihren wechselseitigen Bezug zueinander. Die Wechselseitigkeit der kausalen Bezüge bringt es mit sich, dass eine Wirkung, die von einem Teil ausgeht, auf diesen Teil auch wieder zurückwirkt. Es entsteht also ein zyklisches Muster der kausalen Wirkungen (↑Kreislauf).

Entscheidend für den Status der Feststellung dieser kausalen Zyklizität ist bei Kant die Möglichkeit (und Notwendigkeit) einer anderen Betrachtung: Die Teile können auch als Elemente offener kausaler Ketten, etwa als bloße materielle Bestandteile beurteilt werden, die in den Organismus eintreten, in ihm transformiert werden und ihn wieder verlassen. In dieser Beurteilung würde sich aber eben nicht das Konzept eines Organismus ergeben. Nicht die funktionale Geschlossenheit des Organismus, sondern die Linearität der Kausalketten und die mit ihr zusammenhängenden mechanischen Gesetze ständen in dieser Beurteilung im Vordergrund.[168] Diese allein die Ursachen der Umwandlung der einzelnen Teile betrachtende Sicht, die Kant ›mechanisch‹ nennt, liefert die eigentlichen *Erklärungen* der Naturprozesse. Die Naturprozesse können nach Kant letztlich nur durch ihre Ursachen erklärt werden. Trotzdem liegen Kant zufolge in der Erfahrung auch Naturgegenstände vor, die so verfasst sind, dass auch die Beurteilung nach Zwecken möglich ist. Diese Möglichkeit ergibt sich aus nichts anderem als dem besonderen kausalen Muster der wechselseitigen Beziehung der Teile im Körper. Also nur dort, wo diese wechselseitige Beziehung vorliegt, wo mit anderen Worten eine kausale Zyklizität in der Abhängigkeit von Teilen in einem Ganzen vorliegt, hat auch die teleologische Beurteilung nach Kant ihre Berechtigung. Nur gegliederte Systeme von dieser besonderen Art sind legitime Gegenstände einer Naturteleologie.

Subjektiver Charakter der objektiven Zweckmäßigkeit

Die in der teleologischen Beurteilung des Organismus angenommene Verknüpfung der Teile nach Endursachen kennzeichnet Kant ausdrücklich als eine »bloße Idee […], der man keineswegs Realität zuzugestehen unternimmt, sondern sie nur zum

Leitfaden der Reflexion braucht«.[169] Die Kennzeichnung als Idee schließt es aus, die Zweckmäßigkeit als realen Faktor zu verstehen, der in den kausalen Naturprozess eingreift. Nicht eine reale, in seiner Entstehungsgeschichte wirksame Ursache macht den Organismus in Kants Philosophie als besonderen Gegenstand möglich, sondern seine besondere, durch einen Vernunftbegriff geleitete Beurteilung als eine Einheit, die sich durch die Wechselseitigkeit ihrer Teile auf sich selbst bezieht. Die den Organismus als besonderen Erkenntnisgegenstand ermöglichende Reflexion besteht in einer Schematisierung von kausalen Ketten im Muster einer Wechselseitigkeit von Gliedern. In dieser auf die Einheit des Gegenstandes reflektierenden *teleologischen Schematisierung* wird nicht eine eigenartige neue Beziehung zwischen verschiedenen Gegenständen behauptet, sondern sie verkörpert lediglich eine eigene Beurteilungsart von in besonderer Weise kausal miteinander verknüpften Gliedern.[170] Relativ zur kausalen Betrachtung kommt der teleologischen Schematisierung ein subjektives Moment zu. In der naturwissenschaftlichen Analyse wird die Zweckmäßigkeit daher nicht als realer Faktor gefunden, sondern fungiert als Voraussetzung für die Spezifizierung des Organismus als Einheit. Kant und seine Nachfolger betonen dabei beide Seiten gleichermaßen: So wenig wie es eine besondere Wissenschaft von den Organismen ohne ihre teleologische Beurteilung geben könne, so wenig gebe es auch eine Naturwissenschaft der Organismen, in der der Zweckbegriff als realer Faktor wirksam ist. Der Neukantianer O. Liebmann formuliert es 1904 so, dass auch in Bezug auf Naturzwecke »das Ideal einer mechanischen Kausalerklärung [...] eine Grundpflicht und Lebensbedingung des wissenschaftlichen Denkens« sei.[171]

Der Begriff der Zweckmäßigkeit ist also für Kant kein konstitutiver Begriff im Sinne der Erkenntnisermöglichung überhaupt; konstitutiv ist er allenfalls insofern, als er die Organisation von besonderer Naturerkenntnis zu einer Wissenschaft ermöglicht, nämlich der Wissenschaft der organisierten Systeme in der Natur, der Biologie. Wiederholt betont Kant, dass die Zweckmäßigkeit nach seinem Verständnis als bloßer Reflexionsbegriff zu gelten hat und »gar nichts dem Objecte (der Natur) beilegt«.[172] Sie sei vielmehr der einzige Weg, wie wir allein in der Reflexion zu dem besonderen Gegenstand des Organismus gelangen könnten; der erkenntnisermöglichende, »transscendentale Begriff« der Zweckmäßigkeit liefere also nur ein »subjectives Princip (Maxime) der Urtheilskraft«.[173] Über die teleologische Beurteilung ist uns demnach eine Gattung natürlicher Objekte erschlossen, von denen wir keinen Begriff hätten, wenn wir nicht den Zweckbegriff voraussetzen, d.h. die Idee der Wirkung nicht als Grund der Möglichkeit ihrer Ursache annehmen würden. Die Zwecke liegen damit allein als Idee auf der Seite des Beurteilenden vor. Über den Begriff der Zweckmäßigkeit erfolgt also keine Gegenstandsbestimmung, sondern sie liefert allein einen Leitfaden für die Erforschung bestimmter Objekte, die uns als definierte Gegenstände nicht gegeben wären, wenn wir sie nicht teleologisch beurteilen würden. Kant gesteht dabei zu, dass die teleologische Beurteilung nicht zur Naturwissenschaft im Sinne eines auf Erklärung der Natur abzielenden Unterfangens gehört. Sie sei vielmehr als eine »Naturbeschreibung« aufzufassen.[174] Nur liefert allein diese Beschreibung die Grundlage für die Ausgliederung der Organismen als einheitlicher Bereich von Gegenständen der Natur.

Schlagworthaft lässt sich daher sagen, die teleologische Beurteilung leiste keine *Gegenstandsbestimmung* oder *-erklärung* sondern eine (besondere) *Gegenstandserzeugung* oder *-erschließung*. Ihre Funktion besteht darin, einen Gegenstand auszugliedern, der dann mittels mechanischer Bestimmungen erklärt werden kann. In diesem Sinne lässt sich auch die von Kant geforderte Unterordnung des mechanischen Prinzips unter das der Teleologie interpretieren[175]: Ohne teleologische Reflexion verfügt die mechanische Erklärung von Organismen über gar keinen spezifischen Gegenstand. Die Teleologie lässt sich damit als eine *Methode* denken, als eine Denkform, die einen Gegenstand gibt, oder, mit dem Neukantianer H. Cohen gesprochen, als eine der »Mittel und Wege, um den Begriff des ›Gegenstands‹ zu vollziehen«.[176] Die Methoden der teleologischen Beurteilung und der mechanischen Bestimmung wirken hier aufs Engste zusammen: »Der Organismus stellt die Aufgabe; die Spezifikation der allgemeinen mechanischen Gesetze eröffnet das Verfahren«.[177]

Teleologie als Methodologie

Eigentliche Naturerkenntnis folgt für Kant immer der mechanistischen Verstandeskausalität. Insofern ist der Begriff des Naturzwecks für ihn ein »Fremdling in der Naturwissenschaft«.[178] Die Notwendigkeit der teleologischen Reflexion zur Erkenntnis bestimmter Naturobjekte macht die Teleologie aber auf der anderen Seite doch zu einem »inneren Princip der Naturwissenschaft«.[179] Kant ist der Auffassung, dass es »nicht allein erlaubt, sondern auch unvermeidlich ist, die teleologische Beurteilungsart zum Princip der Naturlehre in Ansehung einer eigenen Classe ihrer Gegenstände zu gebrauchen«.[180] Diese eigene

Klasse von Gegenständen, für deren Erkenntnis die teleologische Beurteilung unvermeidlich ist, sind die Organismen. Weil die teleologische Reflexion nicht für die Erkenntnis aller Naturgegenstände, sondern nur für einige notwendig ist, ist sie als ein Teil einer besonderen Methodologie anzusehen. ›Zweckmäßigkeit‹ ist ein Begriff, der nicht für die Naturerkenntnis überhaupt vorausgesetzt sein muss, sondern er ist allein angesichts einiger besonderer Gegenstände unersetzbar.

Die Zweckmäßigkeit ist damit der methodische Begriff, der die Erkenntnis eines Naturgegenstandes als Organismus möglich macht. In seiner Funktion der Erkenntnisermöglichung kann dieser Begriff als konstitutiv für die Biologie gelten. Er organisiert die Naturerkenntnis in der Weise, dass er am Anfang einer naturwissenschaftlichen Teildisziplin steht; er begründet, in A. Stadlers Worten, »die erste Specification der Natur«[181]. Als grundlegender Begriff kann er seine methodologische Funktion für diese empirische Wissenschaft wahrnehmen, ohne selbst direkt aus Empirischem abgeleitet zu sein. Auch wenn er, nach Kant, »seiner Veranlassung nach, von Erfahrung abzuleiten« ist[182], bleibt er seiner Begründung und seiner Funktion nach ein apriorischer Begriff, der am Anfang der Organisation der empirischen Naturerkenntnis steht. Das Verhältnis von empirischem Gegenstand zum Vernunftbegriff ist ein transzendentales: Der Begriff des Zwecks ist die Ermöglichungsbedingung des Gegenstandes. Gleichwohl bleibt sein berechtigter empirischer Gebrauch an die Erfahrung geknüpft: Allein die kontingente Tatsache, dass es organisierte Wesen gibt, berechtigt zu einer Wissenschaft von ihnen. Zwischen dem Begriff des Zwecks und dem Organismus besteht damit eine wechselseitige Abhängigkeit. Einerseits bildet der Zweckbegriff die Voraussetzung für die Beurteilung eines Organismus, andererseits gibt das faktische Vorliegen von Organismen dem Zweckbegriff erst seine »objective Realität und dadurch für die Naturwissenschaft den Grund zu einer Teleologie« (Kant).[183]

Kant zweifelt nie daran, dass die mechanistische Erklärung des Gegenstandes, der teleologisch als Organismus beurteilt wird, möglich und notwendig ist, aber er ist sich auch bewusst, dass diese den Organismus allein von seinen Teilen her betrachtende Sicht ihn nicht *als Organismus* zu erfassen vermag. Es ist immer möglich, sich ein Ganzes als einen Reaktionszusammenhang vorzustellen, d.h. als »ein Ganzes der Materie seiner Form nach als ein Product der Theile und ihrer Kräfte und Vermögen sich von selbst zu verbinden«, aber »es kommt auf solche Art kein Begriff von einem Ganzen als Zweck heraus, dessen innere Möglichkeit durchaus die Idee von einem Ganzen voraussetzt, von der selbst die Beschaffenheit und Wirkungsart der Theile abhängt, wie wir uns doch einen organisirten Körper vorstellen müssen«.[184]

Kant drückt dies auch durch die bekannte Formulierung von der Unmöglichkeit eines *Newtons des Grashalms* aus.[185] Es liegt nach Kants Auffassung im Begriff eines Grashalms als eines Organismus, dass er *als Organismus* nicht nach Naturgesetzen *erklärt*, sondern nur als Naturzweck *beurteilt* werden kann. Seine Erklärung als chemisches Produkt, in dem viele stoffliche Transformationen ablaufen, kommt doch nicht zu dem Begriff einer funktionalen Geschlossenheit, sondern sie analysiert ihn als ein Aggregat von vielen nebeneinander bestehenden und aufeinander einwirkenden Prozessen. In der mechanistischen Erklärung ist das, was in der teleologischen Beurteilung als Organismus ausgegliedert ist, nichts als ein Reaktionsgemenge, das über keine Einheit verfügt. Aber die Aufgabe, alle die in diesem Gemenge ablaufenden Prozesse aufeinander zu beziehen (und nicht auch auf andere Prozesse, die von der Umwelt des Organismus ausgehen), so dass dadurch ein einheitlicher Gegenstand erscheint, liegt auch gar nicht in dem Programm der Erklärung, sondern ist eine ganz eigene Leistung. Es ist die Leistung, die den Organismus als Gegenstand begründet.

Der Organismus ist nach Kant nur vollständig begriffen, wenn er doppelt konzipiert wird: als Naturkörper, der in mechanisch zu bestimmende Kausalketten zerlegt werden kann, und als reflektierte Einheit, die auf der teleologisch beurteilten wechselseitigen Abhängigkeit ihrer Teile beruht. Für die Fundierung der Biologie als Wissenschaft der Organismen ermöglichte diese Konzipierung sowohl die methodologische Absicherung ihrer Eigenständigkeit als auch ihren Anschluss an die kausale Naturerkenntnis.

Teleologie und Design

Trotz seines methodenkritischen, organismischen Ansatzes zur Klärung des Zweckbegriffs bringt Kant die Zweckmäßigkeit der Natur zumindest zur Illustration mit der Vorstellung der *Zwecksetzung* und *Zielverfolgung* in Verbindung. Er schreibt: »ich kann nach der eigenthümlichen Beschaffenheit meiner Erkenntnißvermögen über die Möglichkeit jener Dinge [d.i. der Dinge als Naturzwecke] und ihre Erzeugung nicht anders urtheilen, als wenn ich mir zu dieser eine Ursache, die nach Absichten wirkt, mithin ein Wesen denke, welches nach der Analogie mit der Causalität eines Verstandes productiv ist«.[186] Für die Erkenntnis der organisierten Wesen hält es Kant für unentbehr-

lich, »der Natur den Begriff einer Absicht unterzulegen«.[187] Die Voraussetzungen der teleologischen Beurteilung werden damit an die fiktive Unterstellung einer Intentionalität in der Natur geknüpft.

Weil für Kant die Wechselseitigkeit der Teile in einem Ganzen an der Basis seines Begriffs des Naturzwecks steht, ist diese Verknüpfung überraschend. Denn die Hervorbringung eines Gegenstandes nach Absichten ist doch etwas ganz anderes als die Wechselseitigkeit von Gliedern – nämlich eine einsinnige Abhängigkeit. Naheliegend ist es, die Betrachtung der organisierten Wesen unter der fiktiven Annahme ihrer Erzeugung durch einen planenden Verstand lediglich als eine Illustration zu verstehen. Wir kennen die komplexe Wechselseitigkeit von Teilen eines Ganzen in ihrer Hervorbringung nur als Produkte menschlicher Planung. Deshalb stellen wir uns auch die Naturprodukte so vor, *als ob* sie absichtlich entworfen wurden. Allerdings führt diese Illustration, gerade im Hinblick auf Kants holistisches Modell vom Organismus, in die Irre. Wenn wir uns die Organismen als geplant vorstellen, entwerfen wir sie nicht als durch wechselseitige Einwirkungen sich bildende Ganzheiten, d.h. als sich selbst organisierende Systeme, sondern als in linearer Kausalität gebaute Körper. Für die Möglichkeit der Erkenntnis (aufgrund regulativer Prinzipien) eines Gegenstandes als Naturzweck im Sinne eines Ganzen aus sich wechselseitig bedingenden Teilen ist es daher nicht notwendig, dass dieses Ganze als absichtlich entworfen vorgestellt wird – und Kant hätte auf diese irreführende Illustration verzichten können.

Forschungsprogramm des Teleomechanismus

Mit Kants Integration der Teleologie in eine Erkenntnis- und Wissenschaftstheorie erfährt das Konzept eine allgemeine wissenschaftliche Rehabilitierung und wird im 19. Jahrhundert unter explizitem oder implizitem Bezug auf Kant auch von Naturwissenschaftlern verwendet. Dabei bemühen sich viele darum, die Teleologie von den animistischen und vitalistischen Begleiterscheinungen der Vergangenheit zu befreien und ihren Geruch nach fauler Methode (Wright 1976: »odor of rotten method«[188]) zu vertreiben, so dass sie empirischen Untersuchungen und der biologischen Theoriebildung nicht als Hindernis im Wege steht.

Die Bestimmung des Organismus als ein sowohl mechanisch zu erklärender Naturgegenstand als auch eine teleologisch zu beurteilende Einheit führt im 19. Jahrhundert zur Etablierung eines Forschungsprogramms, das T. Lenoir 1981 ***Teleomechanismus*** (»teleomechanism«) nennt.[189] Der Ausdruck ›Teleomechanismus‹ findet sich zuvor bereits zur Charakterisierung von psychologischen Theorien, in denen die physikalische und biologische Kausalität als eine Einheit betrachtet wird.[190] Im biologischen Kontext spricht E. Pflüger bereits 1877 von der »teleologischen Mechanik der lebendigen Natur«[191]. Lenoir rechnt zum Teleomechanismus schon die Biologen zur Zeit Kants, die sich von seinen methodologischen Überlegungen anregen ließen, so u.a. J.F. Blumenbach, C.F. Kielmeyer und G.R. Treviranus. Im 19. Jahrhundert sind dazu der Physiologe J. Müller und der Entwicklungsbiologe K.E. von Baer zu zählen.

Auf Seiten empirisch arbeitender Wissenschaftler finden sich zwar auch im 19. Jahrhundert noch viele entschlossene Distanzierungen von der naturwissenschaftlichen Verwendung des Zweckbegriffs, so 1824 bei dem einflussreichen Physiologen J. Müller: »In der Natur hat nichts, was einer physiologischen Untersuchung unterworfen ist, einen Zweck. Alles ist in der Natur um seiner selbst willen da. Nur die Handlungen der Menschen haben Zwecke«.[192] Die kantische Bestimmung des Organismus als eine in teleologischer Beurteilung bestimmte Einheit gewinnt im 19. Jahrhundert aber auch unter Naturwissenschaftlern allgemeine Anerkennung, und zwar gerade auch bei Müller. Eine »teleologische Physiologie« lehnt er daher auch nicht ganz ab, sondern schränkt sie bloß ein, wenn er sagt, sie »spricht nur von *Funktionen* der Organe, von ihren Zwecken, von ihrer Nützlichkeit. Sie bemüht sich zu zeigen, daß eine gewisse Einrichtung die beste sei«.[193] Und so heißt es auch in einem grundlegenden Werk des Botanikers M.J. Schleiden, der Organismus sei »ein Complex in lebendiger Wechselwirkung begriffener Kräfte [...] und eine Verbindung auf einander wirkender Organe, die zu ihrer Erhaltung sich gegenseitig Zweck und Mittel sind«.[194] Es setzt sich die Auffassung durch, die Zweckmäßigkeit entweder auf das wechselseitige Verhältnis der Teile im Organismus oder auf den Beitrag eines Teils zur *Erhaltung* des Ganzen des Organismus zu beziehen. Die Zweckmäßigkeit gilt damit als Ausdruck der *Selbsterhaltung* des Organismus und K. Möbius empfiehlt 1878 konsequent, den Begriff der Zweckmäßigkeit ganz zu Gunsten des Ausdrucks *Erhaltungsmäßigkeit* aufzugeben[195] (↑Selbsterhaltung).

Der Sache nach schließt auch der Physiologe C. Bernard an das Programm des Teleomechanismus an. Er nennt 1878 die funktionale Relation von organischen Teilen zueinander eine *besondere Finalität* (»finalité particulière«) oder *intra-organische Teleologie* (»Téléologie intra-organique«), bei der der Zweck in dem Objekt selbst und nicht außerhalb sei-

ner liege. Jeder Teil wirke im Dienst des Ganzen des Organismus, so dass ein Organismus einen »Mikrokosmos« darstelle, in dem die Dinge wechselseitig füreinander gemacht seien (»les choses sont faites les unes pour les autres«).[196] Das Konzept der Funktion kann nach Bernard damit als eine gezielte Wirkung einer Aktion im Rahmen dieses Gefüges bestimmt werden (»une série d'actes ou de phénomènes groupés, harmonisés, en vue d'un résultat déterminé«)[197]. Von Zweckmäßigkeiten und Funktionen kann mit Bernard damit im biologischen Zusammenhang allein innerhalb eines Systems von interagierenden Teilen gesprochen werden. Die Funktionalität besteht in der wechselseitigen Wirkung der Teile aufeinander: »les manifestations fonctionnelles de l'organisme ne sont que l'expression de leurs relations harmoniques et réciproques«[198]. Im Anschluss daran führt Bernard das alte Kreislaufsymbol des Lebens, eine Schlange, die sich in den Schwanz beißt (den Uroboros), als angemessene Repräsentation der funktionalen Verhältnisse an (↑Kreislauf).[199]

Im Rahmen physiologischer Analysen erscheint die Teleologie häufig versteckt in der Zuschreibung von ↑Funktionen zu den Komponenten eines Organismus – eine Zuschreibung, die für die Untersuchung der kausalen Verhältnisse heuristisch höchst wertvoll ist. Das Bestreben der Physiologen, einerseits auf Funktionszuschreibungen nicht zu verzichten, andererseits aber als Naturforscher, denen es um die Aufdeckung kausaler Strukturen und »Mechanismen« geht, anerkannt zu werden, findet in einem Bonmot seinen Ausdruck, das dem Physiologen E. von Brücke (1819-1892) zugeschrieben wird: »Teleology is a lady without whom no biologist can live. Yet he is ashamed to show himself with her in public« (zitiert nach dem ältesten Nachweis aus der Autobiografie W.B. Cannons aus dem Jahr 1945[200]; ältester deutscher Nachweis von 1953 bei K.E. Rothschuh (unter Verweis auf Cannon): »Die Teleologie ist eine Dame, ohne die kein Biologe leben kann. Er scheut sich jedoch, sich mit ihr in der Öffentlichkeit zu zeigen«[201]; spätere Autoren schreiben das Zitat auch J.S. oder J.B.S. Haldane zu[202]).

Darwin: Teleologie und Evolution

C. Darwin wächst in der Tradition der Naturtheologie auf und erlebt damit seit seiner Kindheit ein Denken in Anpassungen und funktionalen Bezügen von Organismen, ihren Teilen zueinander und ihrer Beziehung zur Umwelt. In seinen eigenen Schriften verwendet er die Rede von ›finalen Ursachen‹ (»final causes«) in seinen Notizbüchern und auch in seinem späteren Hauptwerk von 1859.[203] Von der Natürlichen Selektion schreibt Darwin, sie sei nützlich (»beneficial«) und wirke zum Wohle jedes Lebewesens (»selection acts solely by and for the good of each«); er verweist in diesem Zusammenhang ausdrücklich auf den Physikotheologen W. Paley.[204]

Explizite Stellungnahmen zur Frage der Teleologie finden sich bei Darwin nur beiläufig. Aus seinen Bemerkungen geht hervor, dass es seine erklärte Absicht war, mit der Formulierung der Evolutionstheorie nicht die Teleologie aus der Biologie zu vertreiben. Wie insbesondere in seinem Briefwechsel mit dem amerikanischen Botaniker A. Gray deutlich wird – Gray hatte Darwin dafür gelobt, die Teleologie zurück in die Naturwissenschaft gebracht zu haben[205] –, versteht er sich selbst als jemand, der die Teleologie in der Biologie verteidigt[206]. Gray sieht Darwins Verteidigung der Teleologie darin, dass er sie mit der Morphologie verbindet: »instead of Morphology *versus* Teleology, we shall have Morphology wedded to Teleology«[207]. Eine auf Darwins Theorie aufbauende *Evolutionäre Teleologie* (»Evolutionary Teleology«) beschreibt Gray als ein zwar leicht missverständliches, aber in seinem Ansatz doch mächtiges Forschungsprogramm (»a new power, eminently practical and fruitful«[208]).

Wie genau die Verteidigung der Teleologie durch Darwin aussieht, wird bei ihm selbst allerdings nicht recht deutlich. Sicher ist damit nicht eine Gerichtetheit der Veränderung der Organismen in der Evolution insgesamt oder die Gestaltung der Organismen durch intentionales Design gemeint.[209] Darwins Verteidigung der Teleologie bezieht sich eher auf die Formung der Organismen durch Selektion, die zu einer Stabilisierung funktionaler Merkmale führt, ohne dass damit die Annahme einer kontinuierlichen Höherentwicklung oder eines ↑Fortschritts verbunden sein muss.

In der Wahrnehmung seiner Zeitgenossen besteht das teleologische Moment in Darwins Theorie v.a. darin, dass er weiten Gebrauch von funktionalen Argumentationen macht und im Rahmen dessen auch den Begriff der ↑Anpassung rehabilitiert bzw. expliziert. Nach Darwins Theorie müssen die Anpassungen der Organismen nicht Ausdruck einer göttlichen Planung sein, sondern er gibt vielmehr eine natürliche (selektionstheoretische) Erklärung für sie. Seine Theorie liefert damit eine »Verheiratung« des strukturalistischen Ansatzes der Morphologie (für den in der älteren Debatte Geoffroy St. Hilaire mit dem Konzept der ›Einheit des Plans‹ steht) mit dem funktionalistischen Ansatz der Anpassungslehre (im Stile Cuviers).[210] Allerdings stehen die beiden Ansätze bei Darwin nicht nebeneinander: Darwin ordnet viel-

mehr die morphologische Einheit des Typus (»unity of type«) dem Prinzip der Determination durch die Existenzbedingungen (»conditions of existence«) unter (↑Anpassung; Umwelt).[211] Das Prinzip der Existenzbedingungen sieht Darwin als das »höhere Gesetz« an, weil in ihm das andere Gesetz durch die Anpassungen der Vorfahren und die Eingliederung dieser Anpassungen in die Morphologie des Typus enthalten sei. Die funktionale Betrachtung hat insofern bei Darwin also eine Priorität gegenüber der strukturalistischen oder genealogischen. Erst in der Folge der Generationen wird aber die Durchsetzung in der Population und damit der langfristige Erhalt von Funktionen gesichert. Darwins Ansatz liefert mit seiner selektionstheoretischen Perspektivierung der Teleologie einen eigenständigen und fruchtbaren Beitrag zur Begründung der organischen Zweckmäßigkeit, der für die spätere Diskussion bis in die Gegenwart von großer Bedeutung ist.[212]

Rezeption Darwins

Seitens der unmittelbaren Rezipienten von Darwins Theorie wird diese je nach theoretischer Voreinstellung entweder als endgültige Überwindung jeglicher Teleologie gefeiert oder als Begründung einer wissenschaftlich respektablen Teleologie geachtet. Manche Autoren können sich zwischen diesen beiden Möglichkeiten nicht entscheiden. So urteilt F.A. Lange 1866, der von Darwin entdeckte Mechanismus der Anpassung beruhe auf einem Prinzip der objektiven Zweckmäßigkeit; es sei damit »nicht sowohl jede Teleologie beseitigt, als vielmehr ein Einblick in das objektive Wesen der Zweckmäßigkeit der Erscheinungswelt gewonnen«.[213] Später unterscheidet Lange eine »falsche Teleologie«, die der Kausalität entgegengesetzt ist, von einer »richtigen Teleologie«, die mit dem Selektionsprinzip des Darwinismus verbunden ist.[214] Eine ähnliche Ambivalenz zeigt sich auch bei K. Marx, der 1861 an F. Lassalle schreibt, es sei durch Darwin »zuerst der ›Teleologie‹ in der Naturwissenschaft nicht nur der Todesstoß gegeben, sondern der rationelle Sinn derselben empirisch auseinandergelegt« worden.[215] F. Engels ist dagegen eindeutig, wenn er in einem Brief an Marx vom Dezember 1859 schlicht konstatiert, Darwin habe die Teleologie »kaputt gemacht« – wenn auch in einer »plumpen englischen Methode«, wie er hinzufügt.[216]

Die meisten Biologen der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts interpretieren Darwins Theorie aber nicht als das Ende der Teleologie, sondern vielmehr als ihre wissenschaftliche Fundierung. So ist H. von Helmholtz 1869 der Auffassung, Darwins Theorie zeige, »wie Zweckmäßigkeit der Bildung in den Organismen auch ohne alle Einmischung von Intelligenz durch das blinde Walten eines Naturgesetzes entstehen kann«.[217] Der Botaniker J. Sachs spricht 1875 von einer »Erklärung der Teleologie im Organischen« durch die Theorie Darwins.[218] Ähnlich heißt es wenig später bei G. Seidlitz, die organische Zweckmäßigkeit könne als »Resultat« durch die Selektionstheorie »erklärt« werden.[219] Der Entwicklungsbiologe W. Roux ist 1881 der Ansicht, durch die Evolutionstheorie sei klargestellt, die Zweckmäßigkeit sei »keine gewollte, sondern eine gewordene, keine teleologische, sondern eine naturhistorische, auf mechanische Weise entstandene«.[220] Bei dem Physiologen M. Verworn heißt es 1895, die Leistung Darwins bestehe darin, »das Wunder der Zweckmässigkeit in der organischen Welt auf natürliche Weise erklärt zu haben«.[221] E. Haeckel argumentiert 1899, Darwin habe in seiner Selektionstheorie gezeigt, »wie die zweckmäßigen Einrichtungen im Leben und im Körperbau der Tiere und Pflanzen ohne vorbedachten Zweck mechanisch entstanden sind«, und damit sei eine Lösung der »großen Aufgabe« herbeigeführt, die Kant für unmöglich gehalten habe.[222] Und schließlich heißt es bei A. Weismann 1913: »Die philosophische Bedeutung [...] der Naturzüchtung liegt darin, daß sie uns ein *Prinzip* aufweist, welches *nicht zwecktätig ist und doch das Zweckmäßige bewirkt*. Zum ersten Male sehen wir uns dadurch in den Stand gesetzt, die so überaus wunderbare Zweckmäßigkeit der Organismen bis zu einem gewissen Grade zu begreifen, ohne dafür die außernatürlich eingreifende Kraft des Schöpfers in Anspruch zu nehmen«.[223] Am Ende seiner Vorträge wiederholt Weismann seine Auffassung, es sei »das große Rätsel im Prinzip wenigstens gelöst, wie das Zweckmäßige entstehen kann ohne die Mitwirkung zwecktätiger Kräfte«.[224]

Nach der Auffassung vieler Biologen hat Darwin also der Vorstellung einer intentionalen Teleologie in der Biologie ein Ende gesetzt: Die Organismen gelten nicht als durch einen Designer gestaltet. Unangetastet bleibt damit aber die methodische Teleologie, die im Zusammenhang mit der Auszeichnung biologischer Gegenstände steht und mittels derer organische Teile als funktionale Anpassungen erklärt werden können.[225] Zugespitzt formuliert dies Ende des 19. Jahrhunderts der Herzog von Argyll mit seiner Darstellung, »daß Darwin trotz aller Polemik gegen die Teleologie nichts als Zwecke in der Natur sucht, daß er in jeder Einzelnheit der Struktur eine zweckmäßige Einrichtung sieht und durch dieselbe die Struktur zu erklären strebt«.[226]

Darwins Ausräumung der Teleologie aus der Biologie geht aber manchen zeitgenössischen Biologen

nicht weit genug. Manche werfen ihm vor, dass er sich weiterhin auf die Zweckmäßigkeit im Sinne der Nützlichkeit eines Merkmals beruft, um dessen Verbreitung zu erklären. Die wahre und exakte Naturforschung dürfe sich auch nicht in diesem Sinne auf die Zweckmäßigkeit berufen, sondern müsse überall nur nach wirkenden Ursachen erklären, argumentiert 1864 A. Kölliker.[227] Inwiefern die Evolutionstheorie eine teleologische Deutung des organischen Geschehens enthält, wird besonders deutlich, wenn die Theorie mit populärmaterialistischen Anschauungen der Zeit kontrastiert wird. Für L. Büchner z.B. ist die Zweckmäßigkeit 1855 nichts als »die nothwendige Folge des Begegnens natürlicher Stoffe und Kräfte«.[228] Er ist daher auch folgender Auffassung, der ein Darwinist nicht zustimmen würde: »Wenn der Hirsch lange Beine zum Laufen hat, so hat er dieselben nicht deswegen erhalten, um schnell laufen zu können, sondern er läuft schnell, weil er lange Beine hat. [...] Die Dinge sind einmal, wie sie sind«.[229] Indem Darwin die Wirkung von Merkmalen eines Organismus auf diesen Organismus selbst und auf seine Nachfahren bezieht, kann er einen Grund für die Präsenz dieser Merkmale angeben. Was Darwin dabei ausdrücklich nicht ausräumt, ist das teleologische Moment dieser Beziehung: Ein Hirsch hat lange Beine, um schnell laufen zu können, weil das Schnell-Laufen-Können ihm wie seinen Vorfahren Überleben und Vermehrung ermöglicht.

Die widersprüchliche Einschätzung des Verhältnisses von Darwinismus und Teleologie zieht sich bis in die Gegenwart und ist v.a. als ein Ausweis für die Vielschichtigkeit des Konzeptes der Teleologie zu werten: Darwins Theorie kann sowohl in der Weise gedeutet werden, dass sie der Naturteleologie ein Ende setzt als auch eine Legitimation und Wiedereinführung des Zweckbegriffs für die Biologie propagiert (MacLeod 1957: »reintroduction of purpose into the natural world«[230]). Andere Theoretiker sind der Auffassung, mit der Evolutionstheorie sei die Teleologie in der Biologie überflüssig geworden (Manser 1973: »answers to problems of evolution and causation eliminate the need for functional statements«[231]). Der Evolutionsbiologe G.G. Simpson sieht es 1964 so, dass die mit der Evolutionstheorie versuchte Redefinition der Teleologie im Sinne einer Anpassungslehre (»redefining teleology as the study of adaptation«) und damit die von Darwin anvisierte Ersetzung der älteren »theologischen Teleologie« durch eine evolutionstheoretisch fundierte »wissenschaftliche Teleologie« gescheitert sei, weil sich das mit dem Konzept der Teleologie verbundene metaphysische Verständnis als zu hartnäckig erwiesen habe.[232] Sachlich angemessen ist es nach Simpson aber, die biologische Teleologie als Ergebnis der Selektion zu sehen.

Die organische Teleologie wird damit, in den Worten von J.G. Lennox (1993), zu einer *selektionsbasierten Teleologie* (»selection-based teleology«).[233] Es besteht Lennox zufolge eine unmittelbare Verbindung zwischen Teleologie und Selektionstheorie, weil selektionstheoretische Erklärungen in ihrer Struktur selbst teleologisch sind (»Selection explanations are inherently teleological in the sense that a value consequence (Darwin most often uses the term ›advantage‹) of a trait explains its increase, or presence, in a population«).[234] Darüber hinaus gilt die Selektionstheorie heute, v.a. unter Biologen, als diejenige Theorie, die eine Explikation jedweder Teleologie (auch in Form der Zuschreibung von ↑Funktionen) im Bereich des Organischen ermöglicht, die also der Teleologie im Bereich des Lebendigen ein solides Fundament geliefert hat. Insofern Organismen im Prozess der Selektion geformt wurden, verfügen sie demnach über Eigenschaften, die teleologisch beurteilt werden können.

Die Selektionstheorie gilt unter Biologen also vielfach als eine Theorie, die einerseits die Legitimierung gewisser Formen der Teleologie im Bereich des Organischen ermöglicht, die aber andererseits eine Eliminierung anderer Formen der Teleologie bewirkt. Gerechtfertigt werden könne mit der Selektionstheorie zwar die Funktionszuschreibung zu einzelnen Organen (im Hinblick auf Überleben und Fortpflanzung eines Organismus), ausgeschlossen werde mit ihr aber die Vorstellung einer Teleologie der Natur insgesamt, d.h. eine Ausrichtung der Phylogenese auf ein bestimmtes Ziel. Dieser christlichen »Ideologie« der Teleologie (Mayr 1992) habe die Selektionstheorie ein Ende bereitet.[235]

Gegen die These von der Fundierung der biologischen Teleologie durch die Evolutions- und insbesondere Selektionstheorie regt sich aber seit ihrer Formulierung auch Widerstand. In der Tradition Kants stehende Theoretiker der Biologie weisen darauf hin, dass die Begründung des Begriffs des ↑Organismus systematisch (und auch historisch) der Formulierung der Selektionstheorie vorgeordnet sei, dieser aber nur mittels teleologischer Beurteilungen gebildet werden könne, so dass die Teleologie nicht wiederum durch die Selektionstheorie begründet werden könne. So heißt es 1899 bei O. Liebmann, es blieben »die Urfactoren des Darwinismus, wie jeder anderen Descendenzlehre, die Fortpflanzungsfähigkeit, Erblichkeit, Entwicklungsfähigkeit stehen, ohne die gar kein Organismus existiren, kein Kampf um's Dasein statt-

finden könnte. Und diese Factoren eben sind eminent und ausschließlich teleologische, mechanisch unerklärte, für Physik und Chemie unbegreifliche Urthatsachen in der lebendigen Natur«.[236] Und L. von Bertalanffy argumentiert 1932, »daß der Selektionismus gar nicht die organische Ganzheit erklärt, sondern sie vielmehr in den Lebensfunktionen der Organismen schon voraussetzt. Nur dadurch, daß sie ›ganzheitserhaltende‹ oder ›dauerfähige‹ Wesen sind, können die Organismen um ihr Dasein miteinander kämpfen. Der Darwinsche Zufall bedeutet nichts anderes als den Verzicht auf die Einsicht in die Gesetze der Entwicklung der organischen ›Zweckmäßigkeit‹«[237] (vgl. Tab. 308 und ↑Evolution: Tab. 69).

Ablehnung »teleologischer Begriffe«

Auf Kritik stößt das Konzept der Teleologie an der Wende zum 20. Jahrhundert, insofern es häufig in Verbindung mit Begriffen der theoretischen Biologie steht, die selbst einen fragwürdigen Status aufweisen, wie z.B. C. Nägelis *Vervollkommnungsprinzip*, H. Drieschs *Entelechie* oder H. Bergsons *élan vital*. Diese Prinzipien werden von ihren Urhebern im Sinne richtunggebender Faktoren verstanden – sie können aber nicht in die grundlegenden Theorien der biologischen Entwicklung integriert werden, was sich z.T. daraus erklärt, dass sie als explizit unabhängig von den physikalischen Kräften wirkende Faktoren entworfen wurden (insbesondere von Driesch[238]). Aufgrund der engen Bindung dieser Prinzipien an die Teleologie ist die Teleologie von der Diskreditierung dieser Konzepte betroffen.

Von einigen wenigen Autoren im 20. Jahrhundert werden Begriffe, die teleologische Verhältnisse bezeichnen für die Biologie vollständig abgelehnt. Zu diesen gehört der Mediziner G. Ricker. Er bezeichnet die Ausdrücke ›Anpassung‹. ›Kompensation‹, ›Regulation‹, ›Regeneration‹ und ›Reparatur‹ im Jahr 1905 als »teleologische Begriffe«, weil sie die organischen Vorgänge »unter dem Gesichtspunkte der Bedürfnisse des Organismus« betrachten, die aber eine »naturwissenschaftlich wertlose Betrachtungsweise« sei.[239] 1924 weitet Ricker seine Begriffskritik aus und fordert den Verzicht auf alle Begriffe, die auf die Zweckmäßigkeit von Organen oder die Erhaltung des Lebens verweisen, darunter auch die für die Biologie grundlegenden Konzepte wie ›Ernährung‹, ›Bewegung‹, ›Fortpflanzung‹, ›Selbsterhaltung‹, ›Zelle‹ – und schließlich sogar ›Leben‹.[240] Ricker kommt zu dem Ergebnis, dass »die Physiologie als Naturwissenschaft in der Vorstellung und dem Begriff des Lebens nichts logisch Wertvolles besitzt«.[241]

Zweckbegriff und Handlungsintentionalität III

Neben den u.a. auf Kant zurückgehenden systemtheoretischen Interpretationen des Zweckbegriffs bleibt im 19. Jahrhundert auch die Verbindung von Teleologie und Intentionalität bestehen. Bei A. Schopenhauer heißt es: »In der Tat können wir eine Endursache uns nicht anders deutlich denken denn als einen beabsichtigten Zweck, d.i. ein Motiv«.[242] Und an anderer Stelle: »Zweck ist das direkte Motiv eines Willensaktes. [...] Zweck sein bedeutet: gewollt werden. Jeder Zweck ist es nur in Beziehung auf einen Willen, dessen Zweck, d.h., wie gesagt, dessen direktes Motiv er ist«.[243] Schopenhauer denkt sich einen allgemeinen »Willen zum Leben«, der in den einzelnen Lebewesen seinen Sitz hat und in ihnen Zwecke setzt. Den Weg von der Teleologie zu einer Theologie lehnt Schopenhauer ausdrücklich ab: Es dürfe nicht ein Design als Antwort auf die Frage nach dem Grund der Teleologie der Lebewesen angegeben werden, sondern die Teleologie müsse im Sinne Kants interpretiert werden.[244]

Ähnlich wie Schopenhauer sieht es am Ende des Jahrhunderts W. Dilthey. Er schreibt: »[I]n der seelischen Struktur allein ist der Charakter der Zweckmäßigkeit ursprünglich gegeben, und wenn wir etwa dem Organismus oder der Welt Zweckmäßigkeit zuschreiben, so ist dieser Begriff nur aus dem inneren Überleben übertragen«.[245] Zwar räumt Dilthey ein, dass es neben der »subjektiv immanenten« Zweckmäßigkeit auch noch eine »objektive« in der Biologie geben könnte, insofern die organischen Erscheinungen auf die Erhaltung des Individuums und der Art gerichtet seien. Dem Darwins Evolutionstheorie kritisch gegenüberstehenden Zeitgeist entsprechend, hält Dilthey die Objektivität dieser Beziehung aber noch für eine bloße Hypothese.

Auch im 20. Jahrhundert ist es eine von vielen Philosophen und Naturforschern geteilte Meinung, dass es Zwecke nur dort gibt, wo ein Bewusstsein vorliegt. Für J. Reinke sind alle Vorstellungen von der Finalität der Natur zwar objektiv in der Natur gegeben, aber doch aus dem Vergleich mit dem beabsichtigten, zweckmäßigen Handeln des Menschen abgeleitet.[246] W. Roux argumentiert 1912, eine »wirkliche Zweckmäßigkeit« setze eine Intelligenz und einen Willen voraus; in den organischen Körpern liege demgegenüber lediglich eine »scheinbare Zweckmäßigkeit« vor, weil hier kein »zwecktätiger Wille« am Werk sei.[247] M. Schlick urteilt 1925: »Wo kein Bewußtsein vorhanden ist oder ein Begriffssystem vorliegt, in welchem das Bewußtsein nicht vorkommt, ist es [...] unmöglich, von ›Zwecken‹ im ursprünglichen Sinne des Wortes zu reden«; weil das Bewusstsein aber kein

grundlegender Begriff für die Biologie sei, plädiert er dafür, den Begriff des Zwecks aus der Biologie zu verbannen.[248] Ähnlich lehnt K.E. Rothschuh 1936 den Zweckbegriff für die Biologie ab, denn Zwecke würden Absichten voraussetzen.[249] N. Hartmann plädiert 1951 aufgrund der Einsicht, »was für eine unerläßliche Rolle im Finalnexus das Bewußtsein spielt«, dafür, einen Schritt zu vollziehen, der »die Teleologie aus dem ganzen Reich der Natur verbannt«.[250] In seinem Modell des zwecksetzenden Handelns, der »Kategorialanalyse des Finalnexus« (vgl. Abb. 578), ist es für Hartmann entscheidend, dass die ersten beiden Akte der »Zwecksetzung« und »Selektion der Mittel« mentale Vorgänge sind. Deshalb sei eine Beurteilung nach Zwecken nur dort legitim, wo es mentale Zustände oder ein Bewusstsein gebe. Der Finalnexus ist damit an einen Vollzieher gebunden, an ein Subjekt, das sich antizipierend Ziele setzt und die zur Realisierung nötigen Mittel selektiert. Aus der Natur ist die Teleologie damit eliminiert: »es kann überhaupt keine Naturfinalität geben, es sei denn, daß eine Weltvernunft dahinter stecke«.[251] Hartmann will damit auch bestreiten, dass es im Bereich des Organischen echte finale Beziehungen gibt, auch wenn es hier Vorgänge gebe, die »dem Finalgeschehen zum Verwechseln ähnlich sehen«.[252] Neben dieser klaren Ablehnung einer eigentlichen Naturfinalität finden sich im deutschsprachigen Raum in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts noch viele andere ähnlich lautende Stimmen. So behaupten C. und O. Weinberger 1979, dass eine teleologische Beziehung nur dort bestehe, wo von einem »Willenssystem« Ziele gesetzt wurden.[253]

Auch bei englischsprachigen Autoren liest man Ähnliches, z.B. 1961 bei T.A. Goudge: »Only one sort of living thing, namely, Homo sapiens, is known to entertain purposes in a literal sense«.[254] Für A. Montefiore bildet die Intentionalität 1971 die einzige »reale« Basis für teleologische Erklärungen.[255] Auch G.H. von Wright bezieht eine teleologische Erklärung 1971 auf Handlungen, die im Gegensatz zum Verhalten über ihre Intentionalität gekennzeichnet seien. Er schreibt: »Das Explanandum einer teleologischen Erklärung ist eine Handlung, das einer kausalen Erklärung ein intentionalistisch nicht-interpretiertes ›Verhalten‹, d.h. eine Bewegung bzw. ein Zustand des Körpers«.[256] Teleologische Erklärungen sind damit allein dort möglich, wo eine intentionale »Handlung« vorliegt, nicht aber dort, wo sich z.B. ein Tier nur verhält. A. Woodfield behauptet 1976, der ursprüngliche Anwendungsbereich der Teleologie liege bei intentional handelnden Wesen, die sich Zwecke setzen können. Er ist der Auffassung, dass es ein Kernkonzept der Teleologie im Sinne des Habens eines Ziels gebe, das in dem mentalen Zustand des Wollens dieses Ziels bestehe.[257] Alle anderen Zweckbegriffe sind nach Woodfield von diesem zentralen Konzept abgeleitet und somit sekundär. Ebenso interpretiert K. Schaffner den biologischen Funktionsbegriff 1993 als analogische Erweiterung der menschlichen Zwecksetzung. Solange kein intentionales zwecksetzendes Subjekt für organische Phänomene angenommen werden könne, habe eine teleologische Erklärung daher allein heuristische Funktion.[258] Bei Searle heißt es 1995, nur bei bewussten Wesen der Natur könne von Funktionen die Rede sein (»except for those parts of nature that are conscious, nature knows nothing of functions«[259]); funktionale Beurteilungen sind nach Searle im Gegensatz zu kausalen Zuschreibungen beobachterrelativ und beruhen auf einer evaluativen Einstellung, die sich in der Natur nicht finde. Diese Liste ähnlich lautender Meinungen zur Verbindung von Zwecksetzung und Zweckmäßigkeit ließe sich noch um viele Stimmen fortsetzen.[260]

Eine Konsequenz der Entwicklung des Zweckbegriffs ausgehend vom Prozess der Zweck*setzung* besteht in der damit gegebenen Möglichkeit, den Begriff direkt für Erklärungen nach dem Muster einer kausalen Verknüpfung zu verwenden. Das Grundmuster einer solchen Erklärung formuliert bereits Aristoteles.[261] Ein explizites Schema für eine solche teleologische Handlungserklärung formuliert C.J. Ducasse 1925; eine zentrale Rolle spielen darin die Elemente von *Annahme* (»belief«) und *Wunsch* (»desire«).[262] Zweckmäßige Handlungen sind nach Ducasse *verursacht* durch die vorhergehenden Annahmen und Wünsche; es besteht für ihn daher ein enger Zusammenhang zwischen Zwecken und diesen mentalen Ereignissen. Ducasse erkennt ausdrücklich solchen Gegenständen, denen die mentalen Zustände von Annahmen und Wünschen nicht zugeschrieben werden können, die Möglichkeit eines zweckmäßigen Verhaltens ab: »only the acts of entities capable of belief and desire, are capable of being purposive, and therefore [...] the occurrences of ›inanimate nature‹ can not be spoken of as purposive without contradiction, unless belief and desire be injected into nature, e.g. as often has been done, by viewing its occurrences as acts of God«.[263] Besonders bekannt werden teleologische Handlungserklärungen nach diesem Muster durch die Beschreibung bei G.H. von Wright (1971); er nennt den logischen Schluss von einer Annahme und einer Absicht auf die Ausführung einer Handlung den *praktischen Syllogismus*.[264]

In einer besonderen Zuspitzung dieser Ansicht ist bei W. Stegmüller 1983 von einem sprachlich not-

wendigen Zusammenhang zwischen Zwecken und einem zwecksetzenden Willen die Rede – er nennt diesen Zusammenhang »semantische Trivialität über Teleologie« oder abgekürzt »STT«.[265] Jede teleologische Beurteilung der Natur, in der sich kein zwecksetzender Verstand und kein Wille finde, sei daher von vornherein semantischer Unsinn, so Stegmüller. Wer die Natur oder einzelne Gegenstände in ihr nach Zwecken beurteile, sei von »nicht wissenschaftlichen Gründen« getrieben und habe sich entschlossen, »aus dem Forschungsbetrieb auszusteigen«.[266] Stegmüller zieht aus der von ihm konstatierten »semantischen Trivialität über Teleologie« die Konsequenz, den Begriff der Teleologie letztlich ganz aufzugeben. Denn die »echte materiale Teleologie«[267], die in zielintendiertem Verhalten aufgrund eines zwecksetzenden Willens vorhanden sei, ist nach Stegmüller gerade dadurch gekennzeichnet, dass sie nach dem Modell einer kausalen Erklärung beschrieben werden kann: Der Wille oder das Motiv bildet dabei die Ursache für die zu erklärende Handlung. Gerade die Fälle »echter materialer Teleologie« lassen sich nach Stegmüller also am besten der Kausalerklärung unterordnen. Wenn aber eine Kausalerklärung zur Beschreibung teleologischer Verhältnisse ausreicht, dann ist es nach Stegmüller nicht falsch, »den Begriff der echten Teleologie ganz fallenzulassen«[268] und zu der Einsicht zu gelangen: »jeder Fall von echter Teleologie ist zugleich ein Fall von echter Kausalität«[269]. In gewissem Widerspruch steht dieses Ergebnis Stegmüllers allerdings zu seiner eigenen Analyse der Zweckmäßigkeit in der organischen Natur (u.a. unter dem Titel »Final gesteuerte Systeme oder teleologische Automatismen«), in der er sich von der Suche nach einer zwecksetzenden Instanz in der Natur distanziert. Angesichts der weiten Verbreitung teleologischer Argumentationen in der Biologie steht Stegmüllers »Fallenlassen« des Begriffs der »echten Teleologie« außerdem in einer Spannung zu seinem selbst formulierten Ziel, die Wissenschaftssprache zunächst nur logisch zu rekonstruieren[270].

Selbstwahrnehmung (Mangel) als Basis von Zwecken

In Erweiterung der in der Selbsterfahrung erlebten Zwecksetzung als Modell zum Verständnis der organischen Zweckmäßigkeit vertreten einige Autoren die Auffassung, Grundlage jeder Teleologie sei überhaupt die Selbstwahrnehmung von Zielen und Zwecken. Bei R. Löw heißt es 1980: »Die Zwecke des Lebens erfahren wir zuerst an uns selbst als Naturwesen und finden sie wieder in der organischen Natur, die sich damit uns als verständliche erschließt, die wir erkennen können«.[271] Ergänzend dazu erläutert er 1981 zusammen mit R. Spaemann: »Der Zugang zum Problem der Teleologie ist immer die eigene Handlungserfahrung, bzw. die Erfahrung von Begierde und Trieb. Interpretationen nicht-menschlichen Lebens sind immer Interpretationen vom Menschen aus«.[272]

Stützen kann sich eine solche Interpretation auch auf G.W. Hegel, der den Zweckbegriff ausgehend von dem subjektiven Gefühl des Mangels und ↑Bedürfnisses entwickelt: »Bedürfnis, Trieb sind die am nächsten liegenden Beispiele vom Zweck. Sie sind der gefühlte Widerspruch, der innerhalb des lebendigen Subjekts selbst stattfindet, und gehen in die Tätigkeit«.[273] Das Angewiesensein auf die Umwelt ist nach Hegel für die Lebewesen so elementar, dass sie geradezu darüber bestimmt werden können: »Nur ein Lebendiges fühlt Mangel«[274]; der »Trieb« als Motivation für die Aktivität eines Lebewesens sei daher eine »Thätigkeit des Mangels«[275].

Ein engagiertes Plädoyer für eine solche Interpretation der Teleologie gibt Mitte des 20. Jahrhunderts H. Jonas. Auch er will die organische Zweckmäßigkeit ausgehend von der Kompensation eines Mangels verstehen; die Zweckmäßigkeit beruhe auf dem für Lebewesen konstitutiven Streben nach Erhaltung und Fortpflanzung. Das innere Erleben eines Mangels, die »Dimension der Innerlichkeit« der Organismen, wird damit zum zentralen Aspekt der Teleologie: »Es gibt keinen Organismus ohne Teleologie; es gibt keine Teleologie ohne Innerlichkeit«[276]. Die Innerlichkeit der Lebewesen entsteht nach Jonas aus ihrem »Interesse« an Selbsterhaltung, das aufgrund ihres Charakters als offene Systeme, die auf einen Stoffwechsel und daher eine Stoffzufuhr von außen angewiesen sind, zu einer konstitutiven »Bedürftigkeit« führe (↑Bedürfnis). Jonas verbindet die Betonung der Kategorie der Innerlichkeit mit einer Kritik am Externalismus des Behaviorismus und der Kybernetik und plädiert für einen Internalismus zur Erklärung organischer Vorgänge: »Die Pein des Hungers, die Leidenschaft der Jagd, die Wut des Kampfes, der Schrecken der Flucht, der Reiz der Liebe – diese und nicht die durch Rezeptoren übermittelten Daten begaben Gegenstände mit dem Charakter von Zielen (positiven oder negativen) und machen das Verhalten zweckgerichtet. [...] Das kybernetische Modell reduziert tierische Natur auf die zwei Faktoren der Wahrnehmung und Bewegung, während sie in Wirklichkeit aus der Triade Wahrnehmung, Bewegung und Gefühl zusammengesetzt ist«.[277]

Vorzüge und Nachteile des Handlungsmodells

Der große Vorzug der wissenschaftstheoretischen

Rekonstruktion des biologischen Zweckbegriffs ausgehend von dem Modell des intentionalen, zwecksetzenden Handelns liegt in seiner einfachen Lösung des angeblichen Paradoxons, dass in einer teleologischen Verknüpfung das Spätere (der Zweck oder das Ziel) auf das Frühere (den dorthin führenden Prozess) wirkt: Im Rahmen des Handlungsmodells lässt sich diese Verknüpfung problemlos so beschreiben, dass das Ziel, auf das die Handlung gerichtet ist, zwar gedanklich vorweggenommen wird, sich real aber doch erst nach dem Vollzug der Handlung einstellt.

Vielversprechend erscheint der handlungstheoretisch-mentalistische Ansatz außerdem, weil er die Schwierigkeit zu lösen verspricht, wie ein noch nicht erreichter (oder auch gar nicht erreichbarer), aber angestrebter Zustand reale Ursache sein kann. Wird eine Intentionalität angenommen, ist es eben nicht das Ziel selbst, sondern seine Vorstellung, die als Ursache des Verhaltens wirkt. Die Erklärung des Verhaltens kann damit ausgehend von dem Kenntnisstand des sich verhaltenden Systems selbst erfolgen. Das Verhalten einer Fliege etwa, die um das Licht einer Lampe kreist und sich damit schadet, ist aus einer Theorie *ihrer* Ziele und Annahmen zu erklären, nicht daraus, was für die Fliege objektiv zweckmäßig wäre und den objektiven Gegebenheiten ihrer Umwelt entspricht. Zweifellos ist das Handlungsmodell also für bestimmte (verhaltens-) biologische Kontexte von Relevanz.

Für die meisten biologischen Verhältnisse, die außerhalb des verhaltensbiologischen Rahmens komplexer Organismen stehen, erweist sich die handlungstheoretische Rekonstruktion des Zweckbegriffs aber als gänzlich ungeeignet. Denn im physiologisch-biologischen Kontext werden Zwecke bevorzugt solchen Entitäten zugeschrieben, denen ein Wille, eine Absicht oder andere Instanzen der Zielantizipation fehlen. Häufig sind es nicht Organismen in ihrem Verhalten, sondern Organe in ihrer funktionalen Einbettung in einen Organismus, die als zweckmäßig beurteilt werden. Es erscheint daher unplausibel, das Modell des Handelns nach vorhergehenden Motiven als das allgemeine Paradigma der organischen Teleologie anzusehen. Organe, Zellen und physiologische Systeme haben keine inneren Zustände, die strukturiert sind wie menschliche Wünsche und Annahmen.

Das Verhältnis von Zweck und dorthin führendem Prozess kann in den biologisch-physiologischen Fällen also nicht nach dem Modell einer mentalen Antizipation und späteren Realisation erfolgen, und das Problem der »Rückwärtsverursachung« (»backward causation«) muss daher auf andere Weise gelöst werden. Postuliert wird auch in der Biologie keine tatsächliche, in der Verursachung des Prozesses liegende Rückwirkung – der Rückwärtsbezug liegt vielmehr in der Beurteilung des Prozesses. Es handelt sich mit anderen Worten um eine *epistemologische Priorität* des Zielzustandes (der Wirkung) gegenüber dem zu ihm führenden Prozess (der Ursache) (Beckner 1959: »epistemological priority of knowledge of the goal in relation to the content of the explanation«[278]). In ein Erklärungsschema gebracht, ist der Zielzustand dasjenige, das als das Erklärende (Explanans) fungiert; der Prozess bildet dagegen das Zu-Erklärende (Explanandum). Ein nach Zwecken beurteilter Prozess wird ausgehend vom Endzustand des Prozesses konzipiert. Mit dieser bevorzugten Aufmerksamkeit auf das Ende eines Prozesses ist allerdings nicht behauptet, dass der Endzustand auf den ihn kausal hervorrufenden Prozess zurückwirkt.

Sinnvoll ist es also, zwischen der Zwecksetzung aufgrund eines Willens, einer Intentionalität oder eines Bewusstseins auf der einen Seite und einer zweckmäßigen Organisation eines Gegenstandes auf der anderen Seite zu unterscheiden. Es ist aber nicht sinnvoll, diese Unterscheidung am Begriff der Teleologie oder Zweckmäßigkeit festzumachen. Die semantische Verbindung des Zweckbegriffs zum Bedeutungsfeld von Organismen als Naturgegenständen ist mindestens ebenso stark wie die zum Menschen als intentional handelndes Subjekt. Ebenso einseitig wie die Festlegung der »echten materialen Teleologie« auf das zwecksetzende Handeln erscheint es daher, die Teleologieinterpretation, die auf eine Absicht oder einen Willen verweist, um ein Geschehen zu erklären, mit W. Windelband (1914) die »falsche und schiefe Teleologie« zu nennen.[279] Die wahre Teleologie ist für Windelband jene Teleologie der organischen Natur, die auch Organismen ohne Bewusstsein zugeschrieben werden kann. Mit Kant will Windelband diese echte Teleologie durch Zugrundelegung eines organischen Ganzen, in dem die Teile durch das Ganze bedingt sind, deuten, kurz: durch das Modell der »reziproken Abhängigkeit des Ganzen und der Teile«.[280]

Zweckmäßigkeit und Zielstrebigkeit

In der deutschen Sprache stehen verschiedene Ausdrücke zur Bezeichnung der Teleologie des Organischen zur Verfügung. ›Zweckmäßigkeit‹ ist der in der philosophischen Tradition geläufigste Titel für eine teleologisch beurteilte Verrichtung oder Einrichtung. Um die Assoziation der Intentionalität oder des Bewusstseins mit dem Konzept der organischen Teleologie zu vermeiden, schlägt der Entwicklungsbiologe K.E. von Baer 1866 vor, im biologischen Fall statt

1. Ist das Ziel erreicht, so ist der Akt zu Ende; das Ziel bildet normalerweise den Abschluss des Aktes.

2. Wird das Ziel nicht erreicht, so wird der Akt in der Regel fortgesetzt.

3. Derartige Akte können variiert werden:
a) wenn das Ziel mittels einer Methode nicht erreicht wird, können andere Methoden angewandt werden;
b) wo das Ziel normalerweise durch eine Kombination von Methoden erreicht wird, kann Versagen einer Methode durch vermehrte Heranziehung anderer kompensiert werden.

4. Das gleiche Ziel kann auf verschiedenen Wegen und von verschiedenen Anfangspunkten her erreicht werden – der Endzustand ist konstanter als die Methoden, mit denen er erreicht wird.

5. Zielgerichtetes Verhalten wird von Bedingungen begrenzt, aber nicht durch solche bestimmt.

Tab. 307. Merkmale und »Regeln« »zielgerichteten Verhaltens« (aus Russell, E.S. (1945). The Directiveness of Organic Activities, dt. Lenkende Kräfte des Organischen, Bern 1947: 123).

von ›Zweck‹ besser von *Ziel* oder *Zielstrebigkeit* zu sprechen. Von Baer argumentiert: »Der Begriff des Wortes ›Ziel‹ ist ein mehr unbestimmter, der wegen dieser Unbestimmtheit den Zweck mit einschließen kann. Er setzt aber nicht, wie dieser, ein Bewußtsein voraus«.[281] 1876 stellt von Baer einander gegenüber: »Zweck ist eine gewollte Aufgabe, Ziel eine gegebene Richtung des Wirkens; Zweck ist ein Ausfluß der Freiheit, Ziel ein vorgeschriebener Erfolg, der auch durch Nothwendigkeit erreicht werden kann«.[282] Ähnlich lautende Begriffsbestimmungen finden sich bis in die Gegenwart. So schreibt F. Kleinmanns 1998: »Ziel ist der real mögliche zukünftige Zustand eines materiellen Systems als Endergebnis eines Geschehens. Der Zweck ist an eine Absicht und an die für die Realisierung notwendigen Mittel gebunden. Jeder Zweck ist zugleich ein Ziel, aber nicht jedem Ziel liegt ein Zweck zugrunde«.[283]

Auch andere Bedeutungsunterschiede lassen sich an dem Begriffspaar ›Ziel‹ und ›Zweck‹ festmachen: P. Baumanns bringt 1965 das Ziel mit einem »Vollzug persönlichen Strebens«, den Zweck dagegen mit einem »unpersönlichen Sachresultat des Strebens« in Verbindung.[284] Hier sind also beide Begriffe auf ein intentionales Streben bezogen. Insgesamt kann bestritten werden, dass im heutigen Sprachgebrauch das Wort ›Zielstrebigkeit‹ tatsächlich – wie von Baer und Kleinmann meinen – den Gedanken an ein Bewusstsein oder ein intentional handelndes Agens weniger nahe legt als die Zweckmäßigkeit. Genau umgekehrt sieht es z.B. F. Dessauer 1949: Für ihn bezeichnet gerade das Wort ›Ziel‹ – im Gegensatz zu ›Zweck‹ – die Unterstellung einer Intention und eines Bewusstseins.[285] Trotzdem sind es nicht wenige im 20. Jahrhundert, die sich den Begriff der Zweckmäßigkeit nicht anders denken können als unter Voraussetzung eines Bewusstseins.

Parallel zu dem deutschen ›Zweck‹ steht auch das englische ›purpose‹ im Verdacht, eine Intentionalität vorauszusetzen. So empfiehlt W.E. Agar 1938, den Ausdruck ›purposeful‹ für die *bewusste* Ausrichtung einer Handlung auf ein Ziel zu reservieren, und er stellt ihm das Wort ›purposive‹ gegenüber, das auf eine solche gerichtete Handlung bezogen werden soll, bei der unentschieden bleibt, ob das Ziel in einem Bewusstsein präsent ist oder nicht.[286]

Zielgerichtete Tätigkeit

Zu einem Fachterminus entwickelt sich im 20. Jahrhundert der Ausdruck *zielgerichtete Tätigkeit* (engl. »goal-directed activity«). Die Formulierung erscheint seit den frühen 1920er Jahren, zunächst allerdings noch nicht im biologischen Kontext (Reininger 1922[287]; Schaxel 1926: »Erziehung ist eine zielgerichtete Tätigkeit«[288]; Grau 1928: »Arbeit hat […] den Sinn der Lebenserhaltung; ist ernst und gewichtig zweckvolle und zielgerichtete Tätigkeit zur Gewinnung des für die Lebenserhaltung Notwendigen und Erwünschten«[289]). In den frühen 1930er Jahren wird der Ausdruck auch von Psychologen und Biologen verwendet und nimmt dabei zunehmend eine technische Bedeutung an (Argelander 1931: »im Laufe ihrer Entwicklung macht die Intelligenz aus dem ursprünglich ziellosen Betätigungsdrang eine zielgerichtete Aktivität«[290]; Young 1936: »A drive is a specific, goal-directed activity such as food-seeking or mate-seeking«[291]).

Seit den 1920er Jahren erscheint auch der Ausdruck ***zielgerichtetes Verhalten***, zunächst ebenfalls im Kontext der Psychologie (Bühler & Spielmann 1928: »An Stelle des Übergewichts von Bewältigungs- und Abwehrmaßnahmen aufs Geratewohl tritt im 2. Halbjahr [des Lebens eines menschlichen Säuglings] ein überwiegend zielgerichtetes Verhalten«[292]). Seit 1929 wird der Ausdruck für eine allgemeine physiologische Theorie des zielgerichteten Verhaltens verwendet (Katz 1929: »eine physiologische Theorie für zielgerichtetes Verhalten bei Mensch und Tier«[293]). In den 1930er Jahren etabliert sich der Ausdruck in einem technischen Sinne in ethologischen Schriften in Bezug auf Triebe bei Tieren, denen eine »Persistenz« zum Erreichen eines Ziels zugeschrieben wird

(Dembo 1930: »Zielgerichtetes Verhalten der Ratten«[294]; engl. Übers. 1931: »Goal-directed behavior of rats«[295]; Hamilton & Ellis 1933: »a drive, inferred from goal-directed behavior«[296]) (vgl. Abb. 576 und ↑Lernen: Abb. 279).

Zu einem zentralen Konzept wird der Begriff des zielgerichteten Verhaltens in einer Monografie E.S. Russells über ›Lenkende Kräfte des Organischen‹ von 1945.[297] Russell bemüht sich dabei um die Angabe genauer Kriterien zur Identifikation eines Verhaltens als zielgerichtet; die Aspekte der Hartnäckigkeit (»Persistenz«) in der Zielverfolgung und der Wahl verschiedener Methoden, die zum gleichen Ziel führen, spielen dabei eine wichtige Rolle (vgl. Tab. 307). Sowohl entwicklungsbiologische Vorgänge als auch Verhaltensprozesse fallen bei Russell in die Kategorie der zielgerichteten Aktivität. Dabei wird insbesondere ein Verhalten, das über kybernetische Mechanismen gesteuert wird, parallel zu Prozessen an technischen Einrichtungen, wie zielverfolgenden Raketen, analysiert. Im Rahmen des kybernetischen Paradigmas wird es zu einem Forschungsprogramm, ein beobachtbares Kriterium des Verhaltens zu ermitteln, mit Hilfe dessen das Moment der Zielgerichtetheit klar identifiziert werden kann.

Verschiedene Formen zielgerichteter Aktivität oder allgemein der *Zielgerichtetheit* lassen sich unterscheiden. Seit Mitte des 19. Jahrhunderts ist es üblich, die Ontogenese eines Organismus, d.h. die ↑Entwicklung vom Keim zum fortpflanzungsfähigen Stadium, als *Zielstrebigkeit* zu interpretieren (von Baer 1866; s.o.).[298] Zu unterscheiden ist davon eine *Zielverfolgung*, d.h. eine Bewegung eines Organismus, die auf ein äußeres Objekt gerichtet ist, z.B. eine bewegliche Beute (analog zur Zielverfolgung militärischer Geräte). Besonders für den letzteren Fall werden Mitte des 20. Jahrhunderts kybernetische Modelle der Steuerung und Regelung entworfen (↑Regulation).

Zielstrebigkeit und Zielverfolgung sind Eigenschaften einer Aktivität eines Organismus, im einen Fall einer auf die Veränderung des Organismus selbst bezogenen Aktivität, im anderen Fall einer auf die Umwelt bezogenen Aktivität, d.h. eines ↑Verhaltens. Nicht jede biologische Einrichtung, die einen biologischen Zweck erfüllt und insofern teleologisch beurteilt wird, muss aber in einer zweckmäßigen Aktivität bestehen. M. Beckner unterscheidet daher 1959 zwischen einer *Funktionalanalyse* und einer *teleologischen Erklärung*.[299] Der Gegenstand der ersten ist danach eine Struktur, die auf ein biologisches Ziel (»biological end«) bezogen wird; teleologische Erklärungen haben es dagegen mit einer zweckmäßigen Aktivität (»purposive activity«) zu tun. Beckner erläutert dies v.a. anhand morphologischer Strukturen, die funktional sind, ohne eine zweckmäßige Aktivität darzustellen, weil sie in überhaupt keiner Aktivität bestehen. Beckner verwendet seine Terminologie allerdings selbst nicht konsequent, wenn er an anderer Stelle ein »teleologisches Konzept« als ein »funktionales Konzept« bestimmt.[300]

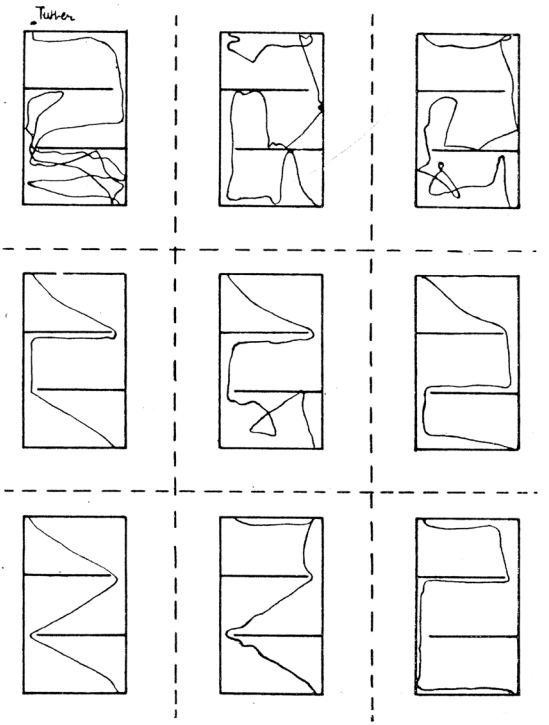


Abb. 576. Zielgerichtetes Verhalten von Ratten beim Versuch, an Futter zu gelangen. Dargestellt sind die Laufwege von drei Ratten in Versuchskäfigen zu drei verschiedenen Zeitpunkten: zu Versuchsbeginn ohne Kenntnis der örtlichen Verhältnisse (oben), nach dem Auffinden des Futters in einem zweiten Versuch (Mitte) und nach wiederholtem Finden des Futters (unten). Jeweils unten rechts im Bild befindet sich der Eingang zum Käfig, oben links das Futter; der direkte Weg zum Futter ist durch zwei Barrieren verstellt. Charakteristisch für eine Ratte, die den kürzesten Weg zum Futter nicht kennt, ist der »Knäuelweg« (oben); dieser wird bei Kenntnis der räumlichen Verhältnisse durch einen geradlinigen und zunehmend direkten Weg abgelöst (Mitte und unten) (aus Dembo, T. (1930). Zielgerichtetes Verhalten der Ratten in einer freien Situation. Arch. néerl. physiol. 15, 402-412: 407).

Eine ähnliche Unterscheidung schlägt E.-M. Engels 1982 vor.[301] Nach Engels' Differenzierung drückt *Zielstrebigkeit* einen »Bedingungszusammenhang« aus, der sich in kausalen Relationen explizieren lässt,

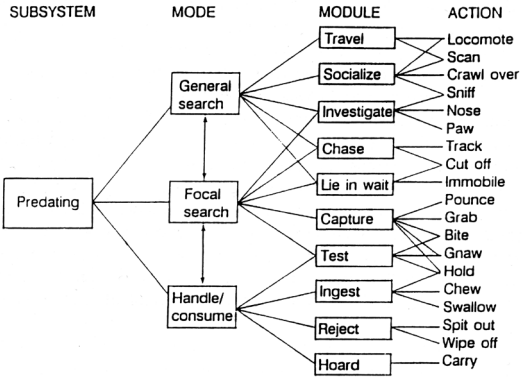


Abb. 577. Funktionalanalyse: Die Zuordnung von Bewegungseinheiten zu zunehmend integrativen Funktionseinheiten. Unterschieden werden (von rechts nach links) (1) die Ebene der Verhaltenseinheit oder Handlung *(»action«), z.B. Schnüffeln, (2) die Ebene des* Moduls *(»module«), z.B. Untersuchen der Beute, (3) die Ebene des* Modus *(»mode«), z.B. Suche nach Beute, und schließlich (4) die Ebene des* Subsystems *des Verhaltenssystems, z.B. das Ernährungsverhalten (aus Timberlake, W. & Silva, K.M. (1995). Appetitive behavior in ethology, psychology, and behavior systems. In: Thompson, N.S. (ed.) (1995). Behavioral Design (= Perspectives in Ethology, vol. 11), 211-253: 225).*

Zweckmäßigkeit meint dagegen einen »Relevanzzusammenhang«, für den dies nicht der Fall ist. Zielstrebigkeit (oder Zielgerichtetheit) kann dysfunktional sein, wie z.B. das Verhalten einer Schlange, die eine warme Glühbirne angreift. Die Zielgerichtetheit beschreibt hier also nicht ein Verhalten, das auf ein »biologisches Ziel« im Sinne Beckners ausgerichtet ist, sondern vielmehr das Vorliegen eines besonderen Mechanismus der Verhaltenssteuerung, z.B. einen Mechanismus der negativen Rückkopplung. Eine solche Zielgerichtetheit muss nicht immer biologisch funktional oder zweckmäßig sein.

Analog zur Unterscheidung von Zielstrebigkeit und Zweckmäßigkeit, die Engels trifft, kann in Bezug auf die Zweckmäßigkeit eines Organs für einen Organismus ein doppelter Sinn festgestellt werden: Ein Organ kann in sich zweckmäßig, im Sinne von angemessen für die ihm zugewiesene Aufgabe sein, und es kann für die Arbeitsweise des Organismus eine notwendige Funktion übernehmen.[302] Diese Unterscheidung lässt sich zurückführen auf die Differenzierung zwischen dem *Zweck für* etwas und dem *Zweck von* etwas, die sich bei Aristoteles findet.[303] Diese Doppelung setzt die Trennung von konkretem Organ und der abstrakten Funktionsstelle dieses Organs im Zusammenhang des Organismus voraus. Im Vergleich zu anderen konkreten Organen ist das betreffende Organ angemessen für seine Funktionsstelle. Die Besetzung der Funktionsstelle wiederum ist notwendig für die Arbeitsweise des Organismus.

Funktionalanalysen

Im Gegensatz zu Analysen zielgerichteten Verhaltens bestehen ***Funktionalanalysen*** (auch: Funktionsanalysen) in nichts anderem als der Klärung der biologischen Bedeutung eines Merkmals oder eines Verhaltens eines Organismus. Der Ausdruck erscheint im Englischen seit den 1850er Jahren, zunächst in Diskussionen über Maschinen (Babbage 1852: »functional analysis«)[304], später auch in Bezug auf Organismen. H. Doherty verwendet den Ausdruck 1864 im Rahmen seiner *organischen Methode* (»organic method«) zur Analyse des Komplexes der Faktoren des Meeres (Doherty 1864: »structural and functional analysis«[305]). Regelmäßig erscheint der Ausdruck erst Ende des 19. Jahrhunderts im Englischen (Anonymus 1895: »a functional analysis of the tortoise brain«[306]) und seit Beginn des 20. Jahrhunderts im Deutschen (Erdmann 1910: »Funktionale Analyse der Beziehungen von Kern und Plasma«[307]).

Funktionalanalysen bestehen in der Gliederung eines komplexen Systems in kausale Komponenten, die einen bestimmten Beitrag zum Funktionieren des Systems leisten. In biologischen Funktionalanalysen kann ein betrachtetes Phänomen darüber hinaus in die funktionale Ordnung biologischer Prozesse insgesamt eingegliedert werden. Es wird dabei herausgestellt, in welcher Hinsicht es übergeordneten biologischen Funktionen und letztlich den beiden höchsten, der Selbsterhaltung und der Fortpflanzung des Organismus, zuträglich ist (↑Funktion: Tab. 91). Innerhalb einer Funktionalanalyse kann nach einem Vorschlag W. Wimsatts von 1972 unterschieden werden zwischen *Funktionen*, die sich auf einer niederen (proximaten) Ebene eines teleologisch beurteilten Systems bewegen, und *Zwecken* (»purposes«), die dagegen die höhere (ultimate) Ebene betreffen.[308] Ein Herz hat demnach z.B. die Funktion des Antriebs des Blutkreislaufs und den Zweck der Beförderung der Fitness eines Organismus durch seinen Beitrag zur Selbsterhaltung und vermittelt darüber letztlich zur Fortpflanzung dieses Organismus. Streng eingehalten wird diese Terminologie aber von kaum einem Autor: Auch der Beitrag eines Organs zum Überleben eines Organismus wird vielfach als seine ›Funktion‹ bezeichnet.

Die Analyse zielgerichteten Verhaltens und die Funktionalanalyse sind weitgehend unabhängig voneinander. So muss der biologische Sinn einer Verhaltensweise, die nach einem Kriterium als zielver-

folgend (»goal-directed«) erkannt ist, nicht klar sein und kann fehlen, wie das Beispiel der Schlange verdeutlicht. Und auch umgekehrt muss ein Verhalten, das als funktional erkannt ist, nicht zielverfolgend im Sinne des Vorhandenseins eines besonderen Kriteriums sein. Viele Verhaltensweisen – v.a. die Reflexe, aber auch physiologisch bestimmte Vorgänge wie die Harnabgabe – sind starr ablaufende Prozesse, die kein Merkmal an sich haben, das sie als zielverfolgend identifizieren würde. Allein die Relation zu dem Organismus, von dem sie ausgehen, kann ihre Funktionalität erweisen. Trotz dieser logischen Unabhängigkeit sind zielverfolgende Verhaltensweisen aber oft gleichzeitig funktional im Sinne der Funktionalanalyse.

Funktionalität und Kausalität

Weil die gleiche Funktion materiell und kausal unterschiedlich realisiert sein kann, ist eine Funktionsanalyse weitgehend unabhängig von einer kausalen Analyse. Häufig ist die Funktionszuschreibung auch gegenüber der genauen Kenntnis der Mechanismen und kausalen Wege ihrer Realisierung vorgängig. Bezüglich dieser Unabhängigkeit und Vorgängigkeit der funktionalen Analyse gegenüber der kausalen verhält es sich mit vielen biologischen Grundbegriffen ähnlich wie mit manchen mentalen und sozialen Begriffen der Geistes- und Sozialwissenschaften. Dem, was funktional oder mental eine Einheit bildet, entspricht auf einer physischen Ebene oft nur eine Aufzählung disjunkter Elemente (Fodor 1974: »interesting generalizations [...] can often be made, about events whose physical descriptions have nothing in common«).[309] In einem einfachen Beispiel: Die ökonomische Transaktion eines Zahlungsaktes bildet trotz der Vielfalt seiner möglichen Erscheinungsformen (»Mechanismen«): Tausch, Bargeld, Überweisung etc. einen einheitlichen Akt, eben weil er funktional identifiziert wird, d.h. weil er eine einheitliche Systemstelle in der Organisation des ökonomischen Teilsystems der Gesellschaft einnimmt.[310]

Der *locus classicus* für die These der Unabhängigkeit der mentalen und sozialen Gründe von den kausalen Ursachen ist der Bericht Platons von dem verurteilten und im Kerker über die Gründe seiner Situation sinnierenden Sokrates: Sokrates fragt sich, was die »wahren Ursachen« seines Eingesperrtseins seien und verwirft die (materialistische) Antwort, dass es seine Sehnen und Knochen seien, die ihn dorthin gebracht hätten und deshalb auch die Ursache seines Schicksals seien. Denn: »dergleichen Ursachen zu nennen ist gar zu wunderlich«[311]; die Knochen und Sehnen bildeten lediglich eine Voraussetzung dafür, dass die wahre Ursache, nämlich der Schiedsspruch der Athener und Sokrates' Einsicht in dessen Gerechtigkeit, Ursache sein könne. Die weitere Reflexion führt Sokrates zu der erkenntnistheoretischen Einsicht, er müsse von einem direkten Gegenstandsbezug absehen und stattdessen »zu den Gedanken [s] eine Zuflucht nehmen und in diesen das wahre Wesen der Dinge anschauen«.[312]

Die fehlende eindeutige Abbildbarkeit biologisch-funktionaler Beschreibungen auf physikalisch-kausale analysiert U. Krohs 2004 als das Vorliegen von zwei Beschreibungsmodellen: »konservativer Modelle«, für die die Erhaltungssätze der Physik gelten, und »nicht-konservativer Modelle«, für die diese nicht gelten. In den für die Biologie kennzeichnenden »nicht-konservativen Modellen« kann eine Entität unabhängig von ihrem Wandel in Form und Stoff als gleichbleibende identifiziert werden, z.B. bleibt ein Organismus in seiner Entwicklung oder ein Informationsgehalt, der der Kommunikation in einem Körper oder zwischen Organismen dient, der gleiche, auch wenn er in materiell und energetisch sehr unterschiedlichen Zuständen realisiert ist (↑Funktion; Information).[313]

Teleologie als »asylum ignorantiae«

Viele Autoren sehen das Verhältnis zwischen Funktional- und Kausalanalysen allerdings nicht als eine weitgehende Unabhängigkeit, sondern vielmehr als eine Substitution: Durch den wissenschaftlichen Fortschritt würden anfängliche funktionale Beurteilungen durch kausale Mechanismen ersetzt und damit werde die funktionale Beurteilung überflüssig. So schreibt der Biologiehistoriker E. Nordenskiöld 1924: »wo aber die Notwendigkeit nachgewiesen ist, bleibt für die Zweckmäßigkeit kein Raum mehr«.[314] Teleologische Beurteilungen seien in kausal vollständig beschriebenen Systemen also nicht mehr notwendig. In die gleiche Richtung weist die Bemerkung des Biologen M. Hartmann von 1936, die Zweckbeurteilung liefere allein »heuristische Begriffe«, die zur Kennzeichnung einer Problemstellung dienten, aber keine Problemlösung liefern könnten; sie würden zwar die Kausalforschung vorbereiten und ermöglichten deren Fortschreiten. Durch eben diesen Fortschritt würden sie aber schließlich »ausgeschieden und durch rein kausale, Ganzheit wirklich konstituierende Begriffe ersetzt«.[315] Auch Hartmanns Namensvetter, der Philosoph N. Hartmann, ist 1950 der Auffassung, allein mit dem »Recht unseres Nichtwissens«[316] der besonderen Gesetze des Organismus sei es uns erlaubt, ihn nach Zwecken zu beurteilen. Der Fortschritt der Wissenschaft bestehe in einem steti-

gen Verdrängen der Teleologie auch aus der Biologie. Hartmann nennt es ein »langsam fortschreitendes Ersetzen durch konstitutiv-kategoriale Momente«.[317] Für den Bereich der Natur bilde die finale Betrachtungsweise nichts als ein »asylum ignorantiae«.[318] In eine ähnliche Richtung weist 1965 auch H. Lehman, indem er feststellt, Funktionsaussagen würden in erster Linie in frühen Stadien der Erforschung eines Gegenstandes formuliert und später ersetzt (»Function statements are used at early stages of biological inquiry before (mathematical) functional relationships have been discovered«).[319] Für den Biophilosophen A. Rosenberg hat die Teleologie 1985 einen nur pragmatischen Wert in der Biologie, insofern sie einen verkürzenden Ausdruck von komplexem Geschehen ermögliche. Die vermeintliche methodologische Autonomie der Biologie, die auf der Teleologie beruht, ergebe sich also allein aus einer praktischen Überlegung: »the provision of complete nonteleological explanations of teleological phenomena are practically unavoidable«.[320] Daher schließt er, die Teleologie sei allein aus kontingenten pragmatischen, nicht aber aus theoretischen Gründen unvermeidlich (»Teleology is unavoidable in biology for contingent and nonconceptual reasons«).[321] Ein vollständig in physikalisch-chemischen Termini beschriebener Organismus müsste also nur aus Gründen der Übersicht mittels funktionaler Begriffe beschrieben werden.

Diese Relativierung der Zweckbeurteilungen auf einen jeweiligen Forschungsstand oder eine aus allein pragmatischen Gründen sinnvolle Perspektive erfolgt nicht selten unter Berufung auf Kants Einschränkung der Teleologie auf ein »regulatives Prinzip« (s.o.). Der von Kant herausgestellte subjektive und bloß reflektierende Charakter der teleologischen Beurteilung darf aber nicht in der Weise missverstanden werden, dass dieser Beurteilungsform eine bloß vorläufige und im Verlauf der empirischen Forschung obsolet werdende Einstellung gegenüber einem Gegenstand darstellt. Nach Kant ist es vielmehr so, dass die teleologische Beurteilung überhaupt erst den Gegenstand der Beurteilung konstituiert, und dies vermag auch jeder Forschungsfortschritt nicht zu ändern. Ohne eine teleologische Beurteilung lägen nur beziehungslos nebeneinander bestehende Kausalketten vor. In kantischer Perspektive ist es also naheliegend, mit R. Kroner (1913) die teleologische Beurteilung so zu verstehen, »daß keine andere Methode oder Denkform fähig wäre, ihre Stelle einzunehmen«.[322]

Gegen die Behauptung M. Hartmanns, H. Lehmans und anderen, Funktionalaussagen fänden sich v.a. in frühen Stadien der Erforschung eines Gegenstandes und würden später durch kausale und mathematisch untermauerte Erklärungen ersetzt, kann für die Biologie gerade umgekehrt festgehalten werden, dass mit dem Verständnis der kausalen Prozesse im Organismus auch die Rechtfertigung seiner teleologischen Beurteilung sich festigt. Trotz der immer genaueren Kenntnisse der Wirkungsweise von physiologischen Prozessen wird nicht darauf verzichtet, diese funktional zu beschreiben. Auch für diesen Zusammenhang argumentieren viele Autoren, z.B. 1933 G. Wolff: »Je genaueren Einblick wir in den physikalisch-chemischen Zusammenhang der Vorgänge gewinnen, um so deutlicher wird das Zweckmäßige, um so notwendiger der Zwang zu teleologischer Auffassung«.[323] K.E. Rothschuh bezeichnet die funktionale Ordnung eines Organismus, d.h. das Beziehungsgefüge aus wechselseitig einander dienenden, also füreinander funktionalen Teilen, als *Bionomie* (↑Biologie) und ist 1959 der Ansicht, »daß wir die bionome Seite der Lebensvorgänge gerade an jenen Prozessen am eindeutigsten erkennen, deren Kausalität am besten durchforscht ist«.[324] Ganz im Gegensatz zu der Vorstellung, die teleologische Beurteilung sei nur ein Lückenbüßer für das unvollständige kausale Verständnis, argumentiert Rothschuh dafür, dass die kausale Analyse der teleologischen Beurteilung zuarbeitet: »Wir erkennen vielfach erst die Bedeutung eines Geschehens vollständig und zuverlässig, wenn es kausal aufgeklärt wurde«.[325] Auch manche englischsprachige Autoren schließen sich einer solchen Einschätzung an (Baublys 1975: »Functional ascriptions are least problematic when the causal links are most evident«[326]).

Die Aufgabe der teleologischen Beurteilung bewegt sich damit nicht auf der Ebene, auf der die kausale Erklärung steht. Es besteht in keiner Hinsicht eine Konkurrenz von kausaler und teleologischer Perspektive. Vielmehr hängt es vom Kontext der Fragestellung und der gewählten Beschreibung ab, welche der beiden Perspektiven als relevant anzusehen ist. Wiederholt ist das Verhältnis von kausaler Erklärung und teleologischer Beurteilung daher als eine *Komplementarität* beschrieben worden. Bei N. Bohr, der diese Beschreibung 1933 vorschlägt[327], beruht die Komplementarität darauf, dass die biologische (funktionale) und die physikalische (kausale) Beschreibung eines Organismus nicht gleichzeitig durchgeführt werden könne, weil der Organismus für die physikalische Beschreibung zerstört werden müsste und er damit seine biologischen Eigenschaften verlieren würde. In der Komplementarität von kausaler Bestimmung und teleologischer Beurteilung handelt es sich aber um eine andere Form der Komplementarität als der zwischen Teilchen- und

Wellenbeschreibung eines Gegenstandes der Physik. Bohr betrachtet zwar auch diese Komplementarität, analog zur physikalischen, als Ergänzungsverhältnis von zwei Beschreibungen, die nicht gleichzeitig durchführbar sind. Im biologischen Fall können die beiden Beschreibungen aber zeitlich nacheinander erfolgen (bei zwei verschiedenen Organismen einer Art) und anschließend gleichzeitig auf den gleichen Gegenstand (einen Organismus dieser Art) bezogen werden.[328] Die biologische Komplementarität von teleologischer und kausaler Beschreibung ist also von dem physikalischen Welle-Teilchen-Dualismus unterschieden, insofern kein Ausschlussverhältnis zwischen den beiden Perspektiven besteht. Gemeinsam ist der biologischen und physikalischen Komplementarität aber wiederum ihr gegenstandskonstitutiver Charakter: Sie definieren Typen von Objekten auf der Grundlage von zwei methodologisch verbundenen, aber unterschiedenen Perspektiven. Die biologische Komplementarität von Kausalität und Teleologie ist also ein Ergänzungsverhältnis von zwei methodisch differenzierten Ansätzen, die erst zusammen den Gegenstand des Organismus ergeben. In jüngerer Zeit wird die Komplementarität von Kausalität und Teleologie von einigen Autoren in genau dieser Weise eines Ergänzungsverhältnisses verstanden (Asma 1996: »Organismic teleology is not dichotomous opposed to mechanism, it is a complementary aspect of material systems«[329]).

In der Konsequenz dieses komplementären Verhältnisses von Kausalität und Teleologie ist die biologische Teleologie auch nicht unbedingt von erfolgreichen reduktionistischen Projekten auf kausaler Ebene tangiert. Selbst wenn ein reduktionistisches Programm erfolgreich verläuft (z.B. die Reduktion der klassischen Genetik auf die molekulare), ist die teleologische Beschreibung damit nicht aufgehoben (aber eventuell verschoben).

Heuristik der Zweckbeurteilung

Bei allem Streit um Status und Wert der Teleologie in der Biologie besteht noch der breiteste Konsens darüber, dass Zweckbegriffe zumindest über einen heuristischen Wert verfügen, indem mit ihrer Hilfe Hypothesen zur mechanistischen Erklärung eines organischen Prozesses generiert werden können. D.B. Resnik gibt 1995 darüber hinaus einen systematischen Überblick und nennt vier Verwendungsweisen von funktionalen Aussagen in der Biologie: 1. als Hintergrundannahmen, die Forschungsprobleme hervorbringen, 2. als Teil von Forschungsproblemen, 3. als Rahmen zur Entwicklung allgemeiner Theorien und 4. als Heuristik zur Generierung von Hypothesen.[330] Nach dieser Aufzählung spielen funktionale Begriffe eher im Prozess der wissenschaftlichen Entdeckung als in der Bestätigung und Erklärung von wissenschaftlichen Aussagen eine Rolle. Gänzlich unberücksichtigt ist in der Darstellung Resniks die konstitutionstheoretische Rolle der Teleologie für die Identifikation und Auszeichnung der Gegenstände der Biologie.

Resnik veranschaulicht seine Auffassung über die Bedeutung funktionaler Aussagen für die biologischen Forschungsprogramme durch historische Beispiele. Das auch von anderen Autoren am meisten diskutierte Beispiel ist dabei die Entdeckung der Funktionsweise des Blutkreislaufs durch W. Harvey, die durch die Hintergrundannahme befördert wird, dass das Herz eine Funktion hat. Denn nur die Annahme der Funktionalität des Herzens ließ die Widersprüche zwischen den alten Vorstellungen des römischen Arztes Galen vom Mechanismus des Blutkreislaufs und frühneuzeitlichen Untersuchungsergebnissen A. Vesals und W. Fabricius' klar ersichtlich erscheinen: Galens These, nach der das Blut sich in den Adern in beiden Richtungen bewegt und durch Poren im Septum von der rechten in die linke Herzkammer gelangt, wird durch Vesals Vivisektionsexperimente, die in dem Herzseptum keine Poren nachweisen können, und durch Fabricius' Untersuchungen, die zeigen, dass die Venen einseitig ausgerichtete Klappen besitzen, fragwürdig – wenn vorausgesetzt wird, dass diese Strukturen und das Herz insgesamt eine Funktion für den Körper besitzt. Hätte das Herz keine Funktion, dann würde kein Erklärungsbedarf dafür entstehen, wie das Herz arbeitet, wenn es keine Poren im Septum hat und wenn die Bewegung des Blutes in den Venen in nur einer Richtung erfolgt. Die Unterstellung einer Funktion wirkt hier gleich in jeder der vier von Resnik unterschiedenen Hinsichten: Sie liefert den Hintergrund eines Forschungsprogramms (der Organismus ist ein funktional geordnetes System); sie stellt ein spezielles Forschungsproblem (Suche nach der Funktion des Herzens); sie gibt einen Rahmen möglicher Antworten (das Herz wirkt im Hinblick auf die Erhaltung der anderen Organe des Organismus) und sie erweist sich als heuristisch fruchtbar. Insgesamt hilft sie somit, den tatsächlichen Mechanismus der Wirkung des Herzens aufzuspüren.

Ähnliche Beispiele lassen sich aus allen Bereichen der Biologie anführen, z.B. aus der Genetik: Die Hintergrundannahme, dass die Funktion der Nukleinsäuren die Speicherung und Übermittlung von genetischer Information ist, hat unmittelbaren Einfluss auf die Entwicklung von Modellen der Struktur der

»Der Begriff des Organismus ist ein wesentlich teleologischer, auf den Begriff des Zwecks und der Zweckmäßigkeit gebauter, ohne den Gedanken des Zwecks unfaßbarer und undenkbarer Begriff« (Liebmann 1899, 236).

»Die Organismen sind nur kausal und teleologisch zugleich begreiflich« (Reinke 1901/11, 93).

»[M]an muß diese Wissenschaft [die Biologie] geradezu so definieren, daß sie von Körpern handelt, deren Teile sich zu einer teleologischen ›Einheit‹ zusammenschließen. Ein solcher Einheitsbegriff ist vom Begriff des Organismus so unabtrennbar, daß wir nur wegen des teleologischen Zusammenhanges die Lebewesen überhaupt ›Organismen‹ nennen. Die Biologie würde also, wenn sie jede Teleologie vermiede, aufhören, Wissenschaft von den Organismen als Organismen zu sein« (Rickert 1896-1902/1929, 412).

»Schon der Begriff des ›Organs‹, des Seh-, Hör-, Geschlechtsorgans, der doch auch von Mechanisten nicht vermieden werden kann, involviert bereits, daß dasselbe ›Werkzeug‹ zu etwas ist. Im Begriffe des Organs ist also die teleologische Betrachtungsweise schon voll enthalten. So wenig man den Organbegriff aus der Biologie ausmerzen kann – so wenig ist es möglich, die teleologische Betrachtungsweise in ihr zu beseitigen« (Bertalanffy 1928, 77).

»[Zweckmäßigkeit ist] eine Eigenschaft, die keinem leblosen Körper innewohnt und keinem lebenden Körper fehlt« (Wolff 1933, 19).

»[E]ine der grundlegenden Eigenschaften […], die ausnahmslos alle Lebewesen kennzeichnen: Objekte zu sein, die mit einem Plan ausgestattet sind, den sie gleichzeitig in ihrer Struktur darstellen und in ihren Leistungen ausführen [… gilt es,] als für die Definition der Lebewesen wesentlich anzuerkennen« (Monod 1970, 27).

»[T]here is an irreducible teleological element in biology« (Ruse 1973, 195).

»[O]hne Teleologie, welche Art auch immer, kann man Organismen nicht bestimmen« (Gutmann 1989, 62).

»[T]he goal of accounting for ›Nature's purposes‹ is arguably the most important foundational issue in the philosophy of biology« (Allen, Bekoff & Lauder 1998, 2).

»[A]ccording to the identificatory account of teleology, the notion of organism itself is dependent on teleology, so that a non-teleological consideration of such objects could only identify them as complexly built aggregates of matter. […] teleology provides the objects of biological science« (Quarfood 2006, 743).

Tab. 308. Die Unverzichtbarkeit der Teleologie für die Bestimmung des Organismusbegriffs und damit für die Biologie.

DNA. Denn unter der Voraussetzung dieser Funktion sind nur solche Modelle akzeptabel, nach denen eine Selbstreplikation möglich ist, wie z.B. das Doppelhelixmodell von Watson und Crick.

Die heuristische Rolle funktionaler Annahmen ist für die Biologie also unstrittig. Fraglich ist aber, ob diese Rolle die wesentliche ist. Im Anschluss an Kants Lehre der Naturteleologie liegt es nahe, andere Rollen für noch wichtiger zu halten. Kant thematisiert die Teleologie in erster Linie nicht als ein Verfahren zum Auffinden von Theorien über einen Gegenstand, sondern zur anfänglichen Identifikation oder Ausgliederung dieses Gegenstandes. Einige Kant-Interpreten streichen diese wichtige Rolle der Teleologie heraus. So schreibt R. Spaemann 1978, es sei »eine ungenügende Rekonstruktion der These Kants, wenn man sagt, Teleologie sei für ihn nur ein heuristisches Prinzip für die Kausalforschung«.[331] B. Grünewald behauptet 1996, der Funktionalanalyse eine bloß heuristische und gegenüber der kausalen Beschreibung vorläufige Rolle zuzuschreiben, hieße, »den wissenschaftlichen Sinn der Funktionalanalyse gründlich zu verkennen«.[332] Denn die Funktionalanalyse habe über die heuristische Funktion hinaus eine grundlegende »systematische Funktion«, die darin bestehe, »die Einheit des organischen Ganzen als eines sich selbst erhaltenden Systems von Einzelmerkmalen« zu begründen.[333] In die gleiche Richtung weisend formuliert M. Quarfood 2006, die Teleologie sei eine Bedingung für die Verfügbarkeit biologischer Objekte: »Not only is teleology a heuristic guide, it is also a condition for the availability of biological objects. Teleology serves what might be called an identificatory function, enabling us to access a special class of objects to be studied«.[334]

Der Zweckbegriff als Methodenbegriff

Dieser Argumentation folgend sollte der biologische Zweckbegriff also nicht der Heuristik, sondern eher der *Methodik* der Biologie als spezieller Wissenschaft zugeordnet werden. Demzufolge wird über eine teleologische Beurteilung nicht nur eine unter mehreren möglichen Richtungen zur Formulierung von Hypothesen auf dem Weg der Erforschung eines Gegenstandes angegeben, sondern über die Teleologie wird vielmehr das auf eine Sache bezogene Wissen organisiert, indem sie die Ausgliederung einer besonderen Klasse von Gegenständen ermöglicht. In diesem Verständnis ist der Zweckbegriff das entscheidende Mittel zur Bestimmung des Begriffs des ↑*Organismus*, und er ermöglicht auf diese Weise die Einführung und Ausweisung einer methodisch begründeten Grenze innerhalb der Natur: der Grenze

zwischen Organischem und Anorganischem, zwischen Belebtem und Unbelebtem. Die Ausweisung und Begründung dieser Grenze ist die Leistung einer Methodik, und keiner Heuristik. Der Sache nach lässt sich diese Einsicht auf Kant zurückführen, und so wird sie auch von manchen Neukantianern seit Ende des 19. Jahrhunderts formuliert, z.B. 1899 von O. Liebmann: »Der Begriff des Organismus ist ein wesentlich teleologischer, auf den Begriff des Zwecks und der Zweckmäßigkeit gebauter, ohne den Gedanken des Zwecks unfaßbarer und undenkbarer Begriff«[335] (vgl. Tab. 308).[336]

Teleologische Gegenstandsbestimmung

Die teleologischen Aspekte biologischer Systematisierungen zeigen sich sowohl auf der Ebene der Teile als auch des Ganzen eines Organismus (als Einheit von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen). Auf der Ebene der Teile zeigt sie sich am deutlichsten in der Art der Bildung der Begriffe für die organischen Komponenten. Die Teile von Organismen werden nämlich oft unter Bezug auf ihre Wirkung auf andere Teile benannt (wie schon Aristoteles bemerkt: s.o.; vgl. auch Woodger 1929: »In an organism a given part-event is significant of something other than itself. The characterization of a given part depends upon that of others, and other parts depend in the same way on it. All this is embraced by the concept of organization«[337]). Teleologische Elemente sind daher bereits in der Beschreibungssprache verankert, in der Organismen biologisch in ihre Komponenten zerlegt werden. Oder, wie es M. Beckner 1959 formuliert, die Aktivitäten der Teile biologischer Systeme werden unter Bezug auf die Leistungen des Gesamtsystems beschrieben (»[W]e describe the parts of organic wholes in their activities qua parts by employing concepts that are defined by reference to the higher-level phenomena exhibited by the whole«).[338]

Am stärksten ausgeprägt ist diese Art der Beschreibung (und Identifikation) von Komponenten eines Systems über ihren Beitrag zur Leistung des Gesamtsystems in der Konzipierung des ↑*Verhaltens* von Organismen. Teleologische Begriffe liefern allererst die basale Klassifikation von Verhaltensweisen. Was ein Fluchtverhalten ist und was ein Nahrungsaufnahmeverhalten ist, lässt sich über eine rein physikalische Beschreibung nicht als eine einheitliche Klasse bestimmen. Physikalisch wäre es eine bloße Aufzählung von Muskelkontraktionen, die sich aber nicht mit einem gemeinsamen Index für einen Verhaltenstyp zusammenfassen lassen. Das z.B. allen Akten eines Beutefangs Gemeinsame lässt sich nicht dadurch bestimmen, dass die Mechanismen dieser Verhaltensweisen untersucht werden. Es ist der Effekt für den Räuber, der die Einheitlichkeit der Kategorie begründet. Die Funktionalität des Verhaltens ist also supervenient gegenüber seiner physikalischen Basis: Gleiche physikalische Prozesse stellen das gleiche Verhalten dar; aber das gleiche Verhalten (als funktional bestimmte Kategorie) kann über verschiedene physikalische Abläufe realisiert werden.

Nicht nur ethologische, auch viele morphologisch-physiologische Begriffe sind ausgehend von teleologischen Bezügen definiert. Dies gilt z.B. für innere Organe wie Herz, Niere, Lunge und Magen: Was sie sind, ist durch ihre Leistung bestimmt, nicht durch ihre strukturellen Eigenheiten oder die Art ihrer Entstehung.

Zweckmäßigkeit und Wechselseitigkeit

In der aktuellen Debatte wird im Anschluss an Kants Teleologie des Organischen eine Auffassung verteidigt, nach der die biologische Zweckmäßigkeit eng mit dem Begriff des ↑Organismus verbunden ist. Zwecke oder zumindest ↑Funktionen lassen sich demnach den wechselseitig voneinander abhängigen Teilen eines organisierten Systems zuschreiben.[339] Als Funktionen gelten die von einem Teil des Systems (Struktur oder Prozess) ausgehenden *Wirkungen*, die auf diesen Teil zurückwirken, weil er in das Gefüge von sich wechselseitig bedingenden Teilen eingegliedert ist. Über die Rückwirkung wird der fortgesetzte Bestand des betreffenden Teils, von dem seine als Funktion zu deutende Wirkung ausgeht, selbst erst möglich. Ohne seine Wirkung des Blutantriebs wäre beispielsweise die fortgesetzte Aktivität eines Herzens (und der Fortbestand des Herzens in seiner körperlichen Integrität selbst) nicht möglich, weil es für seine eigene Existenz auf ein System anderer Organe angewiesen ist, die z.B. zur Versorgung des Blutes mit Sauerstoff und Nährstoffen beitragen, die aber in ihrer Existenz selbst wiederum von der Aktivität des Herzens abhängen. Zwecke und Funktionen werden also den Teilen eines Organismus zuerkannt, die zu seinen anderen Teilen im Verhältnis der wechselseitigen Abhängigkeit (oder auch nur der wechselseitigen Zuträglichkeit) stehen, z.B. Herzen, Nieren und Enzymen. Die Wechselseitigkeit der Wirkungen und Abhängigkeiten ist es dabei, die die teleologische Sprache rechtfertigt. Denn von besonderer Bedeutung ist die teleologische Perspektive, d.h. die Konzipierung und Identifikation eines Teils ausgehend von seiner Wirkung, wenn es diese Wirkung ist, über die ein Teil seinen eigenen Fortbestand sichert.

In dieser Perspektive wird das Zweckschema dem Kausalschema nicht entgegensetzt; ein Zweck kann

damit als eine Wirkung bestimmt werden, die für die Vielfalt der Ursachen eine Ordnungsfunktion liefert. Zwecke ermöglichen es, in Kausalprozesse eine Struktur einzuführen, die den kausalen Wechselwirkungen zwischen den Teilen eines Ganzen eine Ordnung geben. Insofern hat der Zweckbegriff eine ähnliche Funktion wie der traditionelle Substanzbegriff: Er liefert einen Bezugspunkt, der es erlaubt, Prozesse zu Einheiten zusammenzufassen. Im Gegensatz zum Kausalschema, das Prozesse nach zwei Seiten, denen der Ursache und Wirkung gliedert, und in bezug auf beide Seiten eine Offenheit zulässt, wird im Zweckschema eine einseitige Invarianz gesetzt: Auf der Seite der Ursachen sind einige Prozessglieder dadurch miteinander vergleichbar und äquivalent, dass sie zur gleichen Wirkung führen, die dann als der gleiche (invariante) Zweck bestimmt ist. Die Ursachen sind auf diese Weise als Mittel für die Realisierung des einen Zwecks interpretierbar. Nach N. Luhmann geht es in einer systemtheoretischen Funktionalanalyse um »die Feststellung der funktionalen Äquivalenz mehrerer möglicher Ursachen unter dem Gesichtspunkt einer problematischen Wirkung«.[340] Der Zweckbegriff erlaubt es also, eine (komplex bedingte) Wirkung in einem System auszuzeichnen und eine Vielzahl anderer Wirkungen als für das betrachtete System irrelevant zu vernachlässigen.

Biologen beschreiben diese Rolle der funktionalen Beurteilung auch als *Erklärung*. So formuliert L. Plate 1913: »Sobald der Naturforscher den Zweck eines Organs erkannt hat, fühlt er sich befriedigt, denn eine solche Erkenntnis hat einen erklärenden Charakter. Wenn wir ein Gebilde als ein Auge erkannt haben, verstehen wir z.B. die Anordnung seiner Teile«.[341]

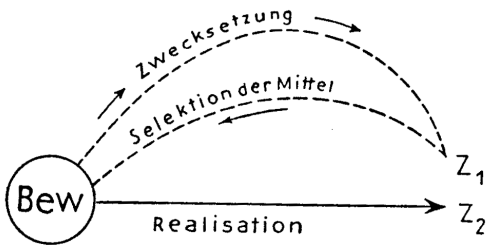


Abb. 578. Zweckmäßigkeit nach dem Modell der Zielsetzung. Die Zielsetzung vollzieht sich in drei Etappen: »1. Akt: Setzung des Zweckes im Bewußtsein mit Überspringung des Zeitflusses, als Antizipation des Künftigen; 2. Akt: Selektion der Mittel vom gesetzten Zweck aus im Bewußtsein (rückläufige Determination); 3. Akt: Realisation durch die Reihe der selegierten Mittel; rechtläufiger Realprozeß außerhalb des Bewußtseins« (aus Hartmann, N. (1951). Teleologisches Denken: 69).

Zweckbegriff und Organismus

In der teleologischen Beurteilung eines Teils eines Organismus wird er in Relation zu den anderen Teilen bestimmt. Der Zweckbegriff hat damit in diesem Verständnis seinen wissenschaftstheoretischen Ort in einer Theorie von Systemen aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, kurz von ↑Organisationen. Indem einem Gegenstand ein Zweck zugewiesen wird, wird er in ein teleologisch beurteiltes, dem Schema einer wechselseitigen Abhängigkeit von Kausalprozessen folgenden, also eine »Organisation« aufweisendes System eingegliedert.

Von Relevanz ist die Teleologie dabei nicht nur auf der Ebene der Teile, die funktional beschrieben oder identifiziert werden (s.o.), sondern auch auf der Ebene des ganzen Systems. Denn die Identitätsbedingungen des Systems werden erst durch die teleologische Perspektive spezifiziert. Ein organisiertes System wie ein Organismus (oder ein Ökosystem) existiert nicht als bestimmter physischer Körper mit einer definierten Materie und Form, sondern als Gefüge von aufeinander bezogenen funktionalen Prozesstypen, das auch über den Wechsel der Stoffe des Systems (im Metabolismus) und über einen Wechsel seiner Form (in der Metamorphose) bestehen bleiben kann. Anfang und Ende, Einheit und Geschlossenheit des organisierten Systems ergeben sich nicht aus einer materiellen Spezifizierung, sondern aus dem Prozessmuster der kausalen Beziehung seiner funktionalen Teile. Erst in der teleologischen Beurteilung wird also die Einheit des organisierten Systems begründet. Weil das organisierte System selbst allein über die teleologische Beurteilung bestimmt ist, kommt dem Zweckbegriff die Aufgabe der Ausgliederung von organisierten Systemen als einer einheitlichen Klasse von Naturgegenständen (den Organismen) zu. Zweckbegriff und Organismusbegriff sind damit gleichursprünglich.

Nach dieser Auffassung besteht der wesentliche Ertrag der teleologischen Beurteilung in der *Ausgliederung* einer Klasse von Gegenständen, Gegenstände, die es ohne diese Art der Beurteilung nicht geben würde. Die teleologische Beurteilung beinhaltet insofern eine *synthetische* Leistung der Gegenstandsbestimmung und nicht primär eine *analytische* Leistung der Gegenstandszerlegung oder *Erklärung* des Vorhandenseins eines Teils in einem System (eine Aufgabe, die in vielen Diskussionen des 20. Jahrhunderts der Teleologie primär zugewiesen wird[342]). Das Verhältnis von teleologischer Beurteilung und kausaler Erklärung kann somit als eine Korrespondenz und nicht als eine Konkurrenz verstanden werden.

Teleologie als Direktionalität oder Zyklizität
Dieses systemtheoretische Verständnis des Begriffs der organischen Zweckmäßigkeit löst sich vom Modell der intentionalen Zwecksetzung, das für Erklärungen des bewussten zielgerichteten Handelns zentral ist. Im systemtheoretischen Verständnis des Zweckbegriffs spielt die Integration eines Prozesses in ein System von wechselseitig voneinander abhängigen Teilen (Prozesstypen oder Körpern) die entscheidende Rolle, im handlungstheoretischen Verständnis dagegen das Vorliegen einer mentalen Antizipation des angestrebten Zielzustandes. Gegenübergestellt sind damit ein systemtheoretisch-zyklisches Modell und ein linear-direktionales Modell der Teleologie. Das eine ist orientiert an der kausalen Struktur organisierter Systeme aus wechselseitig voneinander abhängigen Teilen, das andere an der des menschlichen Handelns. Die beiden Modelle sind voneinander unabhängig; das systemtheoretische Verständnis der organischen Teleologie hat sich damit vollständig von der Vorstellung einer intentionalen Handlung gelöst (Simon 1971: »If functional analysis is understood simply as revealing the mutual adaptedness of parts within a system, [...] no connection between function and purpose or intention need be assumed. Functional organization is epistemologically prior to intention in the sense that one infers an antecedent design from observations of functional interrelatedness, not the other way round«[343]). Auf den Punkt bringt E. Oldemeyer 1994 diesen Unterschied zwischen den beiden »Wurzeln des teleologischen Denkens«, wenn er die eine als »bewußt-intentionale, linear ausgerichtete Zwecktätigkeit« und die andere als »zyklisch-gesetzmäßige Selbstorganisation des Lebendigen« beschreibt.[344] Bemerkenswert ist auch die Analyse Oldemeyers, dass die Vermischung dieser beiden Wurzeln bereits in Aristoteles' Naturteleologie vorliegt, insofern Aristoteles die Zweckmäßigkeit eines Organismus durch die Zwecktätigkeit eines nach Zielen handelnden Menschen erläutert. Um ein klares Bild von der organischen Teleologie zu erhalten, kommt es darauf an, die beiden Wurzeln der Teleologie voneinander zu trennen.

Teleologie als Anfang und Ende der Biologie
Der Begriff der Zweckmäßigkeit bildet nach Auffassung vieler Philosophen der Biologie eines der grundlegenden, die Biologie als Wissenschaft konstituierenden Konzepte (vgl. Tab. 308). Er steht methodisch am Anfang der Biologie: Über ihn wird definiert, was ein Organismus ist; er liefert den durchgängigen Bezugsrahmen, in dem biologische Prozesse beurteilt werden. Ausgeschlossen ist aus dem Bereich der Biologie damit aber andererseits auch die Erklärung von Phänomenen, die sich nicht in dem funktionalen Rahmen von Selbsterhaltung und Fortpflanzung deuten lassen, die aber den Gegenstand einer anderen Wissenschaft, z.B. einer ↑Kulturwissenschaft, bilden können. Formelhaft gesagt steht die Teleologie damit am Anfang und Ende der Biologie.

Selbstzweck
Von den Philosophen des Deutschen Idealismus wird im Anschluss an Kants Philosophie des Organischen ein Lebewesen als ein ›Selbstzweck‹ bezeichnet. Nach Kant selbst kann zwar das Verhältnis der Teile in einem Organismus als zweckmäßig beurteilt werden, Kant schließt daraus jedoch nicht, dass ein Organismus als ein Selbstzweck anzusehen sei. Als ein »Zweck an sich selbst« gilt ihm vielmehr allein der Mensch und mit ihm jedes andere vernünftige Wesen.[345] Das Konzept eines »Zweckes an sich selbst« ist bei Kant in der praktischen Philosophie verankert, und nicht Teil der Naturphilosophie. F. von Schiller nennt im Anschluss daran den Menschen 1795 ausdrücklich einen »Selbstzweck«.[346] Und für P.J.A. Feuerbach stellt 1796 das »Sittengesetz« einen »Selbstzweck« dar.[347] (So auch schon für Cicero, der der Auffassung ist, das moralische Handeln sei »die einzige weger ihrer eigenen Wirksamkeit und

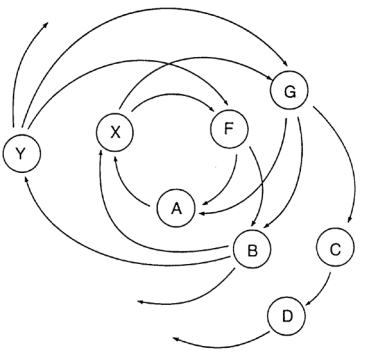


Abb.579. Zweckmäßigkeit als Relation der kausalen Wechselseitigkeit von Zuständen eines organisierten Systems. Dargestellt sind Zustände des Systems (eingekreiste Buchstaben) und Übergänge zwischen diesen (Pfeile). Ein Zustand F gilt als Funktion eines Zustands X, wenn X kausal notwendig zur Erreichung von F ist und F umgekehrt kausal notwendig zur Erreichung von X ist – wenn also eine wechselseitige kausale Abhängigkeit der Zustände voneinander besteht. In dem dargestellten Beispiel hat der Zustand X zwei Funktionen: die Zustände F und G. Y ist ein funktionales Äquivalent von X (aus Schlosser, G. (1998). Self-re-production and functionality. A systems-theoretical approach to teleological explanation. Synthese 116, 303-354: 313).

ihres Wertes wünschenswerte Sache, während keines der primären Ziele der Natur um seiner selbst willen wünschenswert ist [propter se nihil est expetendum]«.[348]) J.W. von Goethe denkt sich dagegen 1795 auch »das abgeschlossene Tier als eine kleine Welt, die um ihrer selbst willen und durch sich selbst da ist«, und er konstatiert: »So ist auch jedes Geschöpf Zweck seiner selbst«.[349]

Im Anschluss daran wird der Begriff des Selbstzwecks folglich auch in die Naturphilosophie übertragen: C.C.E. Schmid stellt 1799 fest, die Zweckmäßigkeit der Organismen sei »eine innere Zweckmäßigkeit, d.h. die organische Würksamkeit stimmt mit dem Zwecke der Selbsterhaltung, als Organismus, überein; sie läuft in sich selbst zurück, und das organische Wesen ist Selbstzweck seines eignen Würkens«[350]; in gleichem Sinne beschreibt C.H. Pfaff 1801 den Organismus als »Selbstzweck seiner eigenen Wirksamkeit«[351] (das gleiche sagt er von den Teilen eines Organismus[352]); und C. Bernoulli schreibt 1804 nicht nur den Tieren, sondern auch den Pflanzen einen Selbstzweck zu und erläutert: »Da die Pflanze keinen andern Selbstzweck hat, als ihr Daseyn, so beziehen sich alle Funkzionen des vegetativen oder rein-organischen Lebens blos auf die Erhaltung und die Fortdauer des Individuums und der Gattung«[353].

Am Ende des ersten Jahrzehnts des 19. Jahrhunderts bezeichnet auch G.W.F. Hegel in Interpretation der kantischen Philosophie das Lebendige als »Selbstzweck«. Aufgrund seiner inneren Zweckmäßigkeit, seiner »Innerlichkeit«, wie Hegel schreibt, habe alles Lebendige seinen Selbstzweck: »Die *innere Zweckmäßigkeit* ist die, daß etwas an sich selbst gegenseitig ebensosehr Zweck als Mittel, sein eigenes Produkt und dies Produkt das Produzierende selbst ist. Ein solches ist *Selbstzweck*«.[354] Später schreibt Hegel, das Lebendige sei eine »Totalität« und diese sei »nicht von außen her bestimmt und veränderlich, sondern aus sich heraus sich gestaltend und prozessierend und darin stets auf sich als subjektive Einheit und als Selbstzweck bezogen«.[355]

Auch bereits lange vor Kant und Hegel wird das Wesen des Lebendigen durch die Vorstellung des Selbstzwecks zu bestimmen versucht. So lautet nach Meister Eckhart eine legitime Antwort auf die Frage »Warum lebst du?«: »Ich lebe darum, daß ich lebe« und er erläutert: »Das kommt daher, weil das Leben aus seinem eigenen Grunde lebt und aus seinem Eigenen quillt; darum lebt es ohne Warum eben darin, daß es (für) sich selbst lebt«.[356]

In philosophischen und wissenschaftstheoretischen Analysen des Begriffs des Selbstzwecks wird im 20. Jahrhundert dessen genauen Bedeutung zu klären versucht. Eine verbreitete Interpretation bezieht das Konzept auf die Mechanismen der ↑Selbsterhaltung eines Organismus. In diese Richtung weist z.B. R. Hesse 1910, wenn er behauptet, »der Organismus ist Selbstzweck« und dies damit erläutert, dass die in einem Organismus ablaufenden Prozesse auf dessen eigene Erhaltung gerichtet sind; die Zweckmäßigkeit der Organe manifestiert sich also in der Erhaltung des Systems, von dem sie selbst ein Teil sind; sie wirken in Bezug auf ihren Organismus »erhaltungsgemäß«, wie es Hesse formuliert.[357]

Planmäßigkeit

In außerbiologischer Verwendung erscheint das Wort ›Planmäßigkeit‹ in den 1770er Jahren, zuerst offenbar 1779 in der Übersetzung einer französischen Schrift (»Unbekümmert um Planmäßigkeit und Genauigkeit«).[358]

Im biologischen Kontext wird der Ausdruck seit den 1820er Jahren gebraucht: 1824 erscheint das deutsche Wort in der Übersetzung eines englischen Aufsatzes über die mentalen Fähigkeiten von Tieren (French 1824: »such wonderful manifestation of design«[359]; dt. Übers. 1824: »eine so bewunderungswürdige Planmäßigkeit«[360]; »die anscheinende Planmäßigkeit [ist] für einen Beweis zu nehmen, daß die Thiere wirklich einen Plan bilden«[361]). Auf den Körperbau von Tieren wird der Ausdruck spätestens in den 1830er Jahren bezogen (von Buquoy 1835: »Im Allgemeinen besteht an jedem einzelnen [organischen] Gebilde eine gewisse Planmäßigkeit im Bilden«[362]). H. Lotze spricht 1851 in seiner ›Allgemeinen Physiologie‹ von »planmässiger Begrenzung des Ganzen« in der »Constructionsweise« im »Aufbau der organischen Gestalten«.[363] Im gleichen entwicklungsbiologischen Kontext verwendet der Botaniker A. Braun im gleichen Jahr das Substantiv: »Jeder Entwicklungsprozess zeigt in seinem Verlaufe eine Planmässigkeit, die nur in einer inneren Lebensbestimmung ihren Grund haben kann; er zeigt uns zugleich allen äusseren Einflüssen gegenüber eine Selbstständigkeit, welche die innere Kraftbegabung des Lebens beweiset«.[364] H.G. Bronn konstatiert 1858 eine »Einfachheit und Planmässigkeit aller gleichzeitigen und successiven Veränderungen in der organischen Welt«.[365]

E. Haeckel wendet sich 1866 ausdrücklich gegen die Vorstellung von »einer planmässigen Idee, einem angeblichen ›Bauplane‹, den die Natur oder der persönliche Schöpfer bei der mannichfaltigen Ausführung der verschiedenen Gestalten als Thema zu Grunde gelegt hat«; die Erklärung der organischen

Formenmannigfaltigkeit sieht er nicht in einem solchen Plan, sondern »in dem ganz natürlichen Verhältnisse der gemeinsamen Abstammung aus einer Wurzel, in dem materiellen Bande der continuirlichen Blutsverwandtschaft«.[366] 1904 spricht Haeckel von der »scheinbar planmäßigen Zusammenfügung« der Organe im Organismus.[367]

Positiv besetzt und programmatisch verwendet wird der Ausdruck ›Planmäßigkeit‹ seit 1908 durch J. von Uexküll. Er stellt allgemein eine »Planmässigkeit der Organismen« fest und empfiehlt, das Wort anstelle des älteren Ausdrucks ›Zweckmäßigkeit‹ zu verwenden, weil es mit weniger metaphysischen Konnotationen belastet sei.[368] Auch bei anderen Theoretikern der Biologie erscheint der Ausdruck in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts (Rádl 1909: »Planmäßigkeit der Form«[369]; Schaxel 1919: »Die Planmäßigkeit der Form bedingt die Geschlossenheit ihrer Determination«[370]).

Dysteleologie

E. Haeckel nennt 1866 die »Wissenschaft von den rudimentären Organen« *Unzweckmäßigkeitslehre* oder *Dysteleologie*.[371] Die ↑Rudimente, d.h. »Organe ohne Function« oder sogar nachteilige oder schädliche Organe lassen sich nach Haeckel nicht nach finalen Ursachen, sondern allein aus den mechanisch wirkenden Ursachen erklären, die Darwin in seiner Selektionstheorie identifiziert habe.

Auch im 20. Jahrhundert wird das Vorkommen von unzweckmäßigen (»dysteleologischen«) Eigenschaften von Organismen immer wieder als Begründung für die Abstammungslehre herangezogen. So behauptet z.B. G. Wolff 1933: »Die Desendenztheorie schöpft ihre Berechtigung nur aus der Auflösung eines dysteleologischen Widerspruchs. Sie macht das scheinbar Dysteleologische teleologisch verständlich«.[372] Aber nicht allein unter Bezug auf die Evolutionstheorie wird versucht, Sinn in die Dysteleologien der Biologie zu bringen. Für L. von Bertalanffy ist 1928 das Dysteleologische Ausdruck einer »Kontingenz« in einer finalen Reihe, so wie das Zufällige eine Kontingenz in kausalen Abläufen manifestiere; die Dysteleologie bedeute daher nicht, dass es keine »finale Determination« gebe.[373]

Teleonomie

In wenig spezifischer Bedeutung erscheint der Ausdruck ›Teleonomie‹ bereits im 19. Jahrhunderts (von Cruithuisen 1820: »die Gesetze der organisch-chemischen Natur […] die Teleonomie des Weltlebens«[374]; Mazzarella 1860: » Non l'autonomia, come dice il Kant, ma la teleonomia costituisce una tale dignità«[375]; dt. Übers. 1862: »Nicht Autonomie, wie Kant wolle, sondern Teleonomie herrsche in der Moral. ›Das erste Moralprincip ist: der Mensch hat ein Ziel, das er erreichen soll. Dies bringt den kategorischen Imperativ hervor: erreiche das Ziel‹«[376]).

Im psychologischen Kontext verwendet F.H. Allport 1937 das Adjektiv *teleonomisch* (»teleonomic«).[377] Er verwendet dies zur Kennzeichnung einer Analyse des menschlichen Verhaltens, die von einzelnen Verhaltensweisen und den von ihnen angestrebten Zielen (»behavior trends«) ausgeht. Das Verhalten wird also beschrieben auf der Basis der Absichten und Ziele des sich verhaltenden Individuums (»We can describe the individual's trend of behavior *teleonomically*, that is, in terms of the purpose or purposes which he seems to be trying to carry out«).[378] Für Allport stellt das teleonomische Verfahren ausdrücklich eine Methode der *Beschreibung* dar (»teleonomic method of description«).[379] In der Psychologie wird Allports Begriff von einigen Autoren der 1940er und 50er Jahre übernommen. Betont wird dabei die Abgrenzung einer teleonomen Analyse von einer kausalen, in der es um die Ermittlung der Motive oder Ursachen einer Handlung geht. So definiert W.S. Gregory 1945: »A teleonomic trend is a generalized behavior tendency, not a motive or cause of behavior. […] That generalization does not explain *why* he does these acts; it merely describes a common aspect of them. The causes or origin of the tendency need not be known in order to arrive at the generalization«.[380]

Für die Biologie prägt C.S. Pittendrigh 1958 das Substantiv ›Teleonomie‹.[381] Er führt den Begriff ein, um eine Bezeichnung für alle zielgerichteten Systeme (»end-directed systems«) zur Verfügung zu stellen, ohne damit eine Verpflichtung auf eine aristotelische Teleologie als ein Prinzip der effizienten Kausalität (»commitment to Aristotelian teleology as an efficient causal principle«) zu verbinden.[382] Wie diese neue Zweckmäßigkeit ohne Zweck genau bestimmt ist, bleibt bei Pittendrigh im Unklaren. Auf der einen Seite will er einen Begriff schaffen, der frei ist von einer Aura des Designs und der Zielgerichtetheit (»aura of design, purpose or end-directedness«[383]), auf der anderen Seite sind es aber gerade die Erfolge der Ingenieurskunst in der Herstellung zielverfolgender Automaten, die ihm die Beibehaltung und objektive Relevanz der teleologischen Begrifflichkeit rechtfertigen. Wesentlich ist für Pittendrighs Verständnis die Distanzierung von metaphysischen Vorstellungen, denen zufolge ein späterer Zielzustand eine kausale

Wirksamkeit im Hinblick auf den dieses Ziel realisierenden Prozess ausübt (also der »Rückwärtsverursachung«; s.o.). Auch für Pittendrigh liefert die teleonome Analyse daher eine Beschreibung von Prozessen, ohne spezielle kausale Faktoren zu postulieren oder eine Erklärung bereitzustellen; Ziele organischer Prozesse seien als Anpassungen, wie es Pittendrigh formuliert, der direkten Beobachtung zugänglich (»some feature of the organism – morphological, physiological, or behavioral – which serve a proximate end (food getting, escape, etc.) that the observer believes he can discern fully by direct observation and without reference to the history of the organism«).[384]

Trotz dieser Geburtswehen findet der neue Ausdruck aber schnell eine weite Verbreitung. Gerade profilierte und bekannte Biologen, insbesondere Evolutionstheoretiker, greifen das neue Wort schnell auf, zuerst G.G. Simpson im Jahr 1959[385]. J. Huxley bezieht den Ausdruck 1960 auf die zweckmäßigen und angepassten Merkmale, die im Laufe der Evolution durch den Prozess der natürlichen Selektion entstanden sind.[386] Für zweckmäßige molekularbiologische Prozesse verwenden J. Monod und F. Jacob seit 1961 das Wort.[387]

Eine spezielle Bedeutung verleiht E. Mayr dem Begriff. Er verwendet ihn zur Abgrenzung von naturgesetzlich ablaufenden, gerichteten Prozessen außerhalb des Bereichs des Lebendigen, die »automatisch« erfolgen, wie z.B. das Herabfallen eines Steins unter dem Einfluss der Gravitationskraft. Bei diesen von Mayr ***teleomatisch*** genannten Prozessen werde das Erreichen des Endpunktes durch den sich verändernden Körper passiv und automatisch als Folge des Einflusses äußerer Kräfte und Bedingungen bewirkt. Im Gegensatz dazu ist nach Mayr der Begriff der Teleonomie einzugrenzen auf Systeme, die auf der Basis eines Programms operieren (»operating on the basis of a program, a code of information«).[388] 1974 definiert er explizit einen teleonomen Prozess als einen solchen, der aufgrund eines Programmes zielgerichtet verlaufe (»A teleonomic process or behavior is one which owes its goal-directedness to the operation of a program. The term teleonomic implies goal-direction«).[389] Mit dieser Bestimmung wird die Definition also auf den Begriff des *Programms* verschoben. Ein Programm definiert Mayr umgekehrt als kodierte Information, die einen zielgerichteten Prozess steuert (»coded or prearranged information that controls a process (or behavior) leading it toward a given end«).[390] Dem Wortlaut nach vollzieht Mayr hier also eine zirkuläre Begriffsbestimmung: Die Zielverfolgung wird über den Begriff des Programms definiert und der Begriff des Programms über die Zielverfolgung. Gegen diese Kritik verteidigt Mayr seine Definition später als »redundant«, aber nicht als »zirkulär«.[391] Programme können für Mayr sowohl in der Natur durch die Selektion als auch durch die Planung des Menschen hervorgebracht werden. Auch Maschinen, die einem Programm folgen, oder noch einfachere Gegenstände, wie ein durch ein Gewicht manipulierter Würfel[392], sind demnach ›teleonom‹ zu nennen. Neben den zielgerichteten Prozessen in der Natur stehen nach Mayr die »teleologischen Systeme«, deren Verhalten auf die Erhaltung eines Zustandes ausgerichtet ist.[393] In ihnen erfolge die Regulation einer Größe, wie sie durch die Modelle der Steuerung und Regelung in der Kybernetik beschrieben werde (↑Regulation).

Im Gegensatz zu Pittendrigh verbindet Mayr mit dem Konzept der Teleonomie ein besonderes explanatives Projekt: die Erklärung der Zielverfolgung bestimmter Prozesse durch die Wirksamkeit eines Programms. Die Abbildung der Unterscheidung von ›Beschreibung‹ und ›Erklärung‹ auf das Begriffspaar von ›Teleonomie‹ und ›Teleologie‹, die bei Pittendrigh (und Allport) vorliegt, geht bei Mayr also verloren. Es ist daher von einem Missbrauch des Ausdrucks gesprochen worden (Thompson 1987: »The misappropriation of teleonomy«).[394]

Mayrs Begriffen einen präzisen Sinn zu geben, erweist sich als nicht einfach (ebenso wie W. Christensens Unterscheidung von »zielresultierenden«, »zielgerichteten« und »zielsuchenden« Prozessen[395]). Wenn die teleomatischen Prozesse allein aufgrund äußerer Einflüsse einen Endzustand erreichen, stellt sich die Frage, ob beispielsweise der radioaktive Zerfall von Atomen aufgrund seiner internen Verursachung als ein teleonomer Vorgang anzusehen ist.[396] Von den teleomatischen Vorgängen sagt Mayr, sie seien die schlichte Konsequenz von Naturgesetzen. Auch die teleonomischen Prozesse unterliegen aber Naturgesetzen; diese Objekte sind offenbar lediglich so spezifiziert, dass ihr Erreichen des angestrebten Endzustandes nicht naturgesetzlich determiniert ist. E. Nagel argumentiert 1977 außerdem, dass Mayrs Begriff des Programms nicht hinreichend sei, um zielverfolgende Prozesse in der Biologie zu identifizieren. Denn vielen Reflexen, wie etwa dem Kniesehnenreflex, liege zweifellos die Wirkung eines Programms zugrunde; die Reflexe selbst könnten aber nicht zielverfolgend genannt werden. Es fehle den Reflexen an den Eigenschaften, die eigentlich die Zielverfolgung ausmachten, nämlich das Vorliegen von persistierenden und kompensatorischen Mechanismen, die einsetzen, wenn die Ausführung des Reflexes gestört wird.[397]

Mayrs Explikation der Teleonomie über den Programmbegriff wird von anderen Autoren kaum übernommen. Es setzt sich die Auffassung durch, die Teleonomie auf die durch die Selektion bedingte zweckmäßige Anpassung von Organismen zu beziehen (Williams 1966: »teleonomy implies the material principle of natural selection« und es bezeichne »the study of adaptation«[398]). Nach E. Curio zielt die Teleonomie auf eine kausale Antwort auf die Frage nach der Art und Weise des Wirkens der Natürlichen Selektion (»teleonomy thrives at the causal answer to the question of the nature and the operation of selection pressures (factors)«).[399] Anfang der 1970er Jahre wird der Ausdruck von bekannten Biologen auch außerhalb des Englischen verwendet, so von J. Monod[400] und K. Lorenz[401].

Seit den 1970er Jahren wird der Begriff meist so verstanden, dass mit ihm die funktionale Organisation eines Systems beschrieben wird, ohne dessen intentionale Gestaltung anzunehmen. Insbesondere ist mit dem Begriff eine Distanzierung von dem als metaphysikbeladen empfundenen Konzept der Teleologie verbunden. In den Worten von K. Lorenz ist mit Pittendrighs Begriff die Hoffnung verbunden, »durch diese Wortneuprägung die Teleonomie so weit von der Teleologie abzurücken, wie die Astronomie von der Astrologie geschieden ist«.[402] Weil auch Aristoteles' Begriff der Zweckursache den Bezug zu einem planenden Verstand nicht herstellt, sehen sich moderne Aristotelesinterpreten zu der Bemerkung veranlasst, Aristoteles handle eigentlich nicht von Teleologie, sondern von Teleonomie. B. Hassenstein nennt ihn 1981 »Vater der Teleonomie«[403], und W. Kullmann schließt sich dem 1998 an[404]. Kritisch wenden R. Spaemann und R. Löw 1981 gegen den Begriff der Teleonomie ein, dass er metaphysikfrei gar nicht möglich sei. Soll er nicht auf die Mayrsche Teleomatie reduziert werden, sei er nur als Teleologie möglich.[405]

Offen ist auch die Frage, ob die Teleonomie als ein Begriff zur Beschreibung oder (auch) zur Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit verstanden werden soll. B. Hassenstein bezieht die Teleonomie auf die bloße deskriptive Feststellung der Zweckdienlichkeit in organischen Körpern, ohne dass damit eine Aussage über die Herkunft der Zweckdienlichkeit verbunden wäre; insbesondere sei damit nicht die Herkunft durch Design oder andere Formen der antizipierenden Planung behauptet. Positiv bestimmt Hassenstein die Teleonomie, indem er sagt, sie beziehe sich auf »den Tatbestand, daß bei weitem die meisten Eigenschaften eines Organismus auch zum Überleben seiner Art beitragen und in dieser Hinsicht als zweckmäßig und zielgerichtet anzusehen sind«.[406] Für einen noch neutraleren Begriff der Teleonomie im Hinblick auf die Entstehung der Zweckmäßigkeit plädiert N.S. Thompson 1987, indem er die Teleonomie als rein deskriptive Untersuchung der Organisationseigenschaften von Prozessen und Strukturen versteht (»Teleonomy is the descriptive study of organizational properties of processes and structures without reference to any particular explanatory system«).[407] Nicht nur durch die Selektion entstandene Strukturen sind damit als teleonomisch zu beurteilen, sondern jedes System, sofern es organisiert ist.

Teleografie

Weil das Konzept der Teleonomie mit so unterschiedlichen Bedeutungen versehen ist und stets eng mit dem Themenfeld der Teleologie verbunden ist, erscheint es fraglich, ob die Einführung des neuen Terminus wirklich sinnvoll ist. Soll mit dem Ausdruck allein eine Beschreibung der zweckmäßigen Organisation von Organismen auf den Begriff gebracht werden, dann scheint außerdem weniger das Wort ›Teleonomie‹ – wörtlich die Gesetzmäßigkeit des Zwecks – als vielmehr der Ausdruck *Teleografie* dafür geeignet zu sein. (In der Psychotherapie wird mit dem Ausdruck (engl. »teleography«) ein Verfahren bezeichnet, bei dem die Patienten ihre Lebensgeschichte ausgehend von möglichen Zukunftsszenarien erzählen.[408])

Eine weitgehende Einschränkung der Teleologie des Organischen auf die Ebene der Beschreibung vollzieht bereits I. Kant. So formuliert er in der ›Kritik der teleologischen Urteilskraft‹: »In der That ist auch für die Theorie der Natur, oder die mechanische Erklärung der Phänomene derselben durch ihre wirkenden Ursachen dadurch nichts gewonnen, daß man sie nach dem Verhältnisse der Zwecke zueinander betrachtet. Die Aufstellung der Zwecke der Natur an ihren Producten, so fern sie ein System nach teleologischen Begriffen ausmachen, ist eigentlich nur zur Naturbeschreibung gehörig, welche nach einem besondern Leitfaden abgefaßt ist«.[409] Nach Kant liefert eine Beschreibung die Grundlage für die Ausgliederung der Organismen als einheitlicher Bereich von Gegenständen der Natur. Die Funktion der teleologischen Beurteilung besteht darin, einen Gegenstand in der Beschreibung zu identifizieren, der dann mittels mechanischer Bestimmungen erklärt werden kann. Die teleologische Beurteilung liefert damit auch nicht eine Erklärung für das Vorhandensein eines Teils in einem Organismus, sondern sie klärt dessen besondere Rolle im Hinblick auf die Funktion des Ganzen. Dies ist eher eine Beschreibung als eine Er-

klärung, weil in dieser Analyse das besondere Muster der Verknüpfung einzelner Teile dargestellt wird. Die teleologische Beschreibung antwortet damit nicht auf eine Warum-Frage, sie stellt keine begründende Verbindung zu anderen Aussagen her, sondern sie besteht in der Identifizierung eines komplexen Gefüges von Prozessen.

Die Dominanz des Deskriptiven in der Biologie kann damit auch auf die für sie fundamentale Rolle der Teleologie zurückgeführt werden. Die Biologie ist eine in weiten Teilen beschreibende Wissenschaft, weil sie von teleologischen Analysen ausgeht und diese Analysen zunächst in Systembeschreibungen bestehen.

Nachweise

1 Basedow, J.B. (1764). Philalethie: Neue Aussichten in die Wahrheiten und Religion der Vernunft, Bd. 2: 339 (§160).
2 Schütz, C.G. (1776). Einleitung in die speculative Philosophie oder Metaphysik: 239 (§296).
3 Moritz, K.P. (1785). Versuch einer Vereinigung aller schönen Künste und Wissenschaften unter dem Begriff des in sich selbst Vollendeten (Schriften zur Ästhetik und Poetik, hg. v. H.J. Schrimpf, Tübingen 1962, 3-9): 6.
4 Mendelssohn, M. (1785). Morgenstunden oder Vorlesungen über das Daseyn Gottes: 201 (Gesammelte Schriften, Bd. 3, Leipzig 1843: 122).
5 Kant, I. (1784). Idee zu einer allgemeinen Geschichte in weltbürgerlicher Absicht (AA, Bd. 8, 17-31): 25; ders. (1785). Bestimmung des Begriffs einer Menschenrace (AA, Bd. 8, 91-106): 103; ders. (1786). Muthmaßlicher Anfang der Menschengeschichte (AA, Bd. 8, 109-123): 116.
6 Kant, I. (1787). Kritik der reinen Vernunft (AA, Bd. 3): B426; B650ff.; B719ff.; B800ff.; B842ff.
7 Kant, I. (1775). Von den verschiedenen Racen der Menschen (AA, Bd. 2, 429-443): 435.
8 Wolff, C. (1728/40). Philosophia rationalis sive logica (Gesammelte Werke, Bd. II, 1, 1, hg. v. J. École, Hildesheim 1983): 38 (§85); vgl. Busche, H. (1998). Teleologie, teleologisch. Hist. Wb. Philos. 10, 970-977: 970.
9 Zedler, J.H. (1744). Teleologie. Grosses vollständiges Universal-Lexikon aller Wissenschaften und Künste, Bd. 42, Sp. 650.
10 Aristoteles, Physica 198b (übers. v. H. Wagner, Berlin 1967).
11 Nach Aristoteles, Physica 198b.
12 a.a.O.: 199a.
13 Vgl. Wagner, H. (1967). Anmerkungen. In: Aristoteles, Physikvorlesung (= Werke in deutscher Übersetzung, Bd. 11): 479; vgl. auch Maier, A. (1955). Metaphysische Hintergründe der spätscholastischen Naturphilosophie: 334.
14 Aristoteles, De part. anim. 639b.
15 Aristoteles, De part. anim. 645b.
16 Aristoteles, Physica 198a.
17 a.a.O.: 200a.
18 Wagner (1967): 480f.
19 Cartwright, N. (1986). Two kinds of teleological explanation. In: Donagan, A., Perovich, A.N. Jr. & Wedin, M.V. (eds). Human Nature and Natural Knowledge, 201-210: 203.
20 Aristoteles, Politica 1253a.
21 Vgl. ebd. und Metaphysica 1036b; De an. 412b; 415b; De part. anim. 640b f.; De gen. anim. 726b; 734bf.
22 Aristoteles, Meteorologica 390a.
23 Aristoteles, Politica 1253a23; vgl. Metaphysica 1049a29ff.; De an. 403a29ff.; 412a19-b9; Meteorologica 390a10-15.
24 Vgl. Gotthelf, A. (1976/88). Aristotle's conception of final causality. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 204-242: 210; 237ff.; vgl. Lennox, J.G. (1992). Teleology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 324-333: 327.
25 Vgl. Gotthelf (1976/88): 240.
26 Vgl. Ariew, A. (2002). Platonic and Aristotelian roots of teleological arguments. In: Ariew, A., Cummins, R. & Perlman, M. (eds.). Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology, 7-32: 16.
27 Aristoteles, Physica 199b.
28 Vgl. auch Nussbaum, M. (1978). Aristotle on teleological explanation. In: dies., Aristotle's *De motu animalium*, 59-106: 81.
29 Vgl. Cooper, J.M. (1982). Aristotle on natural teleology. In: Schofield, M. & Nussbaum, M.C. (eds.). Language and Logos, 197-222: 221; Balme, D.M. (1988). Teleology and necessity. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 275-285: 275; Kullmann, W. (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 288.
30 Balme (1988): 285.
31 Aristoteles, De part. anim. 694b.
32 Aristoteles, De an. 416a.
33 Aristoteles, De part. anim. 653 b.
34 a.a.O.: 670a.
35 a.a.O.: 687b.
36 a.a.O.: 655b.
37 a.a.O.: 645b.
38 Vgl. z.B. Aristoteles, Politica 1290b; Hist. anim. I, 1-6.
39 Aristoteles, De part. anim. 696b.
40 Lennox, J.G. (1992). Teleology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 324-333: 326.
41 Vgl. Pichot, A. (1993). Histoire de la notion de vie: 218.
42 Aristoteles, Hist. anim. 589a2-5.
43 Aristoteles, De an. 415a 26; vgl. auch De gen. anim. 731a24.
44 Aristoteles, De an. 415a23-b8; De gen. anim. 731b18-732a2; vgl. Gotthelf, A. (1987). First principles in Aristotle's Parts of Animals. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 167-198; Lennox (1992): 326.

45 Platon, Symposion 207a-b
46 Theophrast, Historia plantarum 1.11.1.
47 Theophrast, De causis plantarum 1.16.3.
48 Cesalpin, A. (1583). De plantis libri XVI: 11 (I, vi).
49 Campanella, T. (1620). De sensu rerum et magia, De plantarum sensu: III, XIV; vgl. Ingensiep, H.W. (2001). Geschichte der Pflanzenseele: 197.
50 Aristoteles, Timaios 46e.
51 Vgl. Reinhard, K. (1921). Poseidonios: 259.
52 Ross, W.D. (1923/49). Aristotle (London 1956): 186.
53 Charlton, W. (ed.) (1970). Aristotle's Physics: 101.
54 Guthrie, W.K.C. (1981). Aristotle. An Encounter (= A History of Greek Philosophy, vol. VI): 107.
55 Vgl. Bedau, M. (1990). Against mentalism in teleology. Amer. Philos. Quart. 27, 61-70: 68.
56 Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 79.
57 Lukrez, De rerum natura (dt. Welt aus Atomen, hg. v. K. Büchner, Stuttgart 1994): IV, 833.
58 a.a.O.: IV, 824-828.
59 a.a.O.: V, 855-859.
60 a.a.O.: V, 923f.
61 a.a.O.: V, 848.
62 Galen, De usu partium corporis humani (engl. On the Usefulness of the Parts of the Body, ed. M. Tallamdge May, 2 vols, Ithaca, N.Y 1968): II, 620 (XIV, 1).
63 Nach Landauer, S. (1876). Die Psychologie des Ibn Sina. Z. Deutsch. Morgenländ. Ges. 29, 335-418: 385.
64 a.a.O.: 386.
65 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, q. 78, a. 2.
66 Thomas von Aquin (1259-64). Summa contra gentiles (Turin 1933): 189f. (2. Buch, Kap. 82); vgl. Nitschke, A. (1967). Verhalten und Bewegung der Tiere nach frühen christlichen Lehren. Stud. Gen. 20, 235-262: 258.
67 Vgl. Maier, A. (1955). Metaphysische Hintergründe der spätscholastischen Naturphilosophie: 282.
68 ebd.; das gleiche Argument bei Geach, P. (1975). Teleological explanation. In: Körner, S. (ed.). Explanation, 76-95: 85 und Papineau, D. (1990). Truth and teleology. Philosophy, Suppl. 27, 21-43: 34.
69 Thomas von Aquin (1268). Commentarius in libros physicorum (Opera omnia, Bd. 4, ed. R. Busa, Stuttgart-Bad Cannstatt 1980, 59-143): 122 (L. XIII); vgl. Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: I, qu. 2, art. 3.
70 Buridan, J. [ca. 1330]. Quaestiones super octo physicorum libros Aristotelis (Paris 1509; Nachdruck Franfurt/M. 1964): folio xxxvi (lib. II, qu. 7, Nr. 4); vgl. Maier (1955): 310.
71 Bacon, F. (1620). Novum organum (ed. W. Krohn, Darmstadt 1990): 280.
72 Bacon, F. (1605). Of the Proficience and Advancement of Learning, Divine and Humane (Works, vol. III, ed. J. Spedding, R.L. Ellis & D.D. Heath, 1859, Stuttgart-Bad-Cannstatt 1963, 259-491): 357f.
73 Bacon, F. (1623). De augmentis scientiarum (Works, vol. I, ed. J. Spedding, R.L. Ellis & D.D. Heath, 1858, Stuttgart-Bad-Cannstatt 1962, 413-837): 571 (III, 5).
74 Aristoteles, De part. anim. 658b.
75 Bacon (1605): 358f.
76 Bacon (1620): 111.
77 Carriere, M. (1877). Die sittliche Weltordnung: 63; vgl. Baerenbach, F. von (1878). Gedanken ueber die Teleologie in der Natur: vi.
78 Jonas, H. (1966). The Phenomenon of Life. Toward a Philosophical Biology (dt. Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994): 66.
79 Riedel, M. (1969). Kausalität und Finalität in Hobbes' Naturphilosophie. Kant-Studien 60, 417-435: 417; vgl. auch Spaemann, R. (1988). Teleologie und Teleonomie. In: Henrich, D. & Horstmann, R.-P. (Hg.). Metaphysik nach Kant?, 545-556: 546.
80 Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen. Der Begriff des Organischen bei Kant, sein Grund und seine Aktualität: 81.
81 Mayr, E. (1974). Teleologic and teleonomic: a new analysis. Boston Stud. Philos. Sci. 14, 91-117: 93f.
82 Krafft, F. (1981). Das Verdrängen teleologischer Denkweisen in den exakten Naturwissenschaften. In: Poser, H. (Hg.). Formen teleologischen Denkens. Philosophische und wissenschaftshistorische Analysen. Kolloquium an der TU Berlin WS 1980/81. TUB-Dokumentation Kongresse und Tagungen, Heft 11, 31-59: 34.
83 Descartes, R. (1641). Meditationes de prima philosophia (Œuvres, Bd. VII, 1-561): 55.
84 Descartes, R. [1632]. Traité de l'homme (Œuvres, Bd. XI, 119-202): 46; ders. (1637). Discours de la méthode (Œuvres, Bd. VI, 1-78): 202.
85 Riedel, M. (1969). Kausalität und Finalität in Hobbes' Naturphilosophie. Kant-Studien 60, 417-435: 431.
86 Hobbes, T. (1651). Leviathan or the Matter, Forme and Power of a Commonwealth Ecclesiastical and Civil (Oxford 1960): 63 (I, 11).
87 ebd.
88 Riedel (1969): 432.
89 Spaemann, R. (1963). Reflexion und Spontaneität. Studien über Fénelon (in: Ebeling, H. (Hg.). Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne, Frankfurt/M. 1976/96, 76-96): 80.
90 Vgl. Spaemann, R. & Löw, R. (1981). Die Frage Wozu? Geschichte und Wiederentdeckung des teleologischen Denkens: 105f.
91 Leibniz, G.W. (1686). Discours de métaphysique (Philosophische Schriften, Bd. 1, hg. v. H.H. Holz, Frankfurt/M. 1996, 56-172): 116f.
92 a.a.O.: 118.
93 Leibniz, G.W. (1705). Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques (Philosophische Schriften, Bd. 4, hg. v. H. Herring, Frankfurt/M. 1996, 327-347): 336.
94 Leibniz (1686): 120.
95 Bacon, F. (1620). Novum organum (ed. W. Krohn, Darmstadt 1990): 281.
96 Vgl. Bedau, M. (1990). Against mentalism in teleology. Amer. Philos. Quart. 27, 61-70: 68: 61.
97 Spinoza, B. (1677). Ethica, ordine geometrico demons-

trata (dt. Die Ethik nach geometrischer Methode dargestellt, hg. v. O. Baensch, Hamburg 1994): 188.
98 a.a.O.: 43.
99 a.a.O.: 42; vgl. Bartuschat, W. (1994). Teleologie bei Spinoza im Hinblick auf Kant. In: Pleines, J.-E. (Hg.). Teleologie. Ein philosophisches Problem in Geschichte und Gegenwart, 98-112.
100 Voltaire (1770-72). Dieu, Dieux. In: Questions sur l'Encyclopédie (Œuvres complètes, Nouvelle édition, Bd. 18, Dictionnaire philosophique, Bd. II, Paris, 1878, 357-383): 358.
101 Wolff, C. (1724/26). Vernünfftige Gedancken von den Absichten der natürlichen Dinge, den Liebhabern der Wahrheit mitgetheilet: 3.
102 a.a.O.: 5.
103 a.a.O.: 492.
104 Wolff, C. (1725). Vernünfftige Gedanken von dem Gebrauche der Theile im Menschen, Thieren und Pflantzen: 13f.
105 Wolff (1724/26): 2f.
106 a.a.O.: Vorrede.
107 Wolff (1725): 5.
108 a.a.O.: 4.
109 a.a.O.: 13.
110 a.a.O.: 1-4.
111 a.a.O.: 61.
112 a.a.O.: 63.
113 a.a.O.: 62.
114 Krolzik, U. (1980). Das physikotheologische Naturverständnis und sein Einfluß auf das naturwissenschaftliche Denken im 18. Jahrhundert. Medizinhist. J. 15, 90-102: 91.
115 Linné, C. von (1749). Oeconomia naturae (dt. Die Oeconomie der Natur, in: Auserlesene Abhandlungen aus der Naturgeschichte, Physik und Arzneywissenschaft, Bd. 2, hg. v. E.J.T. Hoepfner, Leipzig 1777, 1-56): 2.
116 a.a.O.: 1.
117 a.a.O.: 2.
118 Bonnet, C. de (1745). Traité d'insectologie (Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Bd. 1, Neuchâtel 1779): 55.
119 Vgl. Hünemörder, C. (1981). Teleologie in der Biologie, historisch betrachtet. In: Poser, H. (Hg.). Formen teleologischen Denkens. Philosophische und wissenschaftshistorische Analysen. Kolloquium an der TU Berlin WS 1980/81. TUB-Dokumentation Kongresse und Tagungen, Heft 11, 79-97.
120 Voltaire (1759). Candide ou l'optimisme (The Complete Works of Voltaire, vol. 48, ed. R. Pomeau, Oxford 1980): 119f.
121 Heine, H. (1826). Die Harzreise (Dichterische Prosa/ Dramatisches, München 1993, 7-66): 32.
122 Zeller, E. (1844-52/79). Die Philosophie der Griechen in ihrer geschichtlichen Entwicklung, Bd. II, 2: 422; Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life. A Philosophical Study of the Theory of Evolution: 193; Krafft, F. (1981). Das Verdrängen teleologischer Denkweisen in den exakten Naturwissenschaften. In: Poser, H. (Hg.). Formen teleologischen Denkens. Philosophische und wissenschaftshistorische Analysen. Kolloquium an der TU Berlin WS 1980/81. TUB-Dokumentation Kongresse und Tagungen, Heft 11, 31-59; Ariew, A. (2002). Platonic and Aristotelian roots of teleological arguments. In: Ariew, A., Cummins, R. & Perlman, M. (eds.). Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology, 7-32.
123 Aristoteles, Politica 1256b 15-21.
124 Thomas von Aquin (1266-73). Summa theologiae: II, II, 64,1.
125 Vgl. Balme, D.M. (1988). Teleology and necessity. In: Gotthelf, A. & Lennox, J.G. (eds.). Philosophical Issues in Aristotle's Biology, 275-285: 279.
126 Moritz, K.P. (1785). Versuch einer Vereinigung aller schönen Künste und Wissenschaften unter dem Begriff des in sich selbst Vollendeten (Schriften zur Ästhetik und Poetik, hg. v. H.J. Schrimpf, Tübingen 1962, 3-9): 6.
127 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (Bd. V, 165-485): 367f.
128 a.a.O.: 367.
129 a.a.O.: 368.
130 Woodger, J.H. (1929). Biological Principles. A Critical Study (London 1967): 436); Goudge (1961): 193; Ayala, F.J. (1968). Biology as an autonomous science. American Scientist 56, 207-221: 220; Lennox, J.G. (1992). Teleology. In: Keller, E.F. & Lloyd, E.A. (eds.). Keywords in Evolutionary Biology, 324-333: 325.
131 Hegel, G.W.F. (1812-16/31). Wissenschaft der Logik (Werke, Bd. 5 & 6, Frankkfurt/M. 1986): II, 482; Eisler, R. (1899/1904). Wörterbuch der philosophischen Begriffe, 2 Bde.: 490; Heimann, H. (1954). Karl Ernst von Baer und die teleologische Betrachtungsweise in der Naturwissenschaft. Stud. Gen. 7, 34-40: 35.
132 Fichte, J.G. (1796-97). Grundlage des Naturrechts nach Principien der Wissenschaftslehre, 2 Teile (AA, Werkebd. 3-4, 311-460; 1-165): 378.
133 Hönigswald, R. (ca. 1940). Die Grundlagen der allgemeinen Methodenlehre, II. Teil (Bonn 1970): 13.
134 Boylan, M. (1986). Monadic and systemic teleology. In: Rescher, N. (ed.). Current Issues in Teleology, 15-25.
135 Asma, T.S. (1996). Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science: 99; 128ff.
136 Spämann, R. (1978). Naturteleologie und Handlung. Z. philos. Forsch. 32, 481-493: 483; Engels, E.-M. (1982.1). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der angloamerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung: 85; dies. (1982.2). Teleologie ohne Telos? Z. allg. Wiss.theor. 13, 122-165: 137.
137 Russell, E.S. (1916). Form and Function. A Contribution to the History of Animal Morphology: 232.
138 Schaxel, J. (1919/22). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 272.
139 Vgl. Bommersheim, P. (1927). Der vierfache Sinn der Zweckmäßigkeit in Kants Philosophie des Organischen. Kant Studien 32, 290-309; Tonelli, G. (1957-58). Von den verschiedenen Bedeutungen des Wortes Zweckmäßigkeit in der Kritik der Urteilskraft. Kant-Studien 49, 154-166; Heintel, E. (1966). Naturzweck und Wesensbegriff. In: Henrich, D. & Wagner, H. (Hg.). Subjektivität und Metaphysik. Festschrift für Wolfgang Cramer, 163-187: 164.

140 Vgl. Rohs, P. (1991). Die Vermittlung von Natur und Freiheit in Kants Kritik der Urteilskraft. In: Funke, G. (Hg.). Akten des Siebenten Internationalen Kant-Kongresses, Bd. I, 213-234.
141 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 404.
142 a.a.O.: 184.
143 Kant, I. (1800). Logik. Ein Handbuch zu Vorlesungen (Jäsche) (AA, Bd. IX, 1-150): 131f.
144 Kant (1790/93): 183.
145 Zumbach, C. (1984). The Transcendent Science. Kant's Conception of Biological Methodology: 110.
146 Vgl. Flach, W. (1997). Kants Empiriologie. Naturteleologie als Wissenschaftstheorie. In: Schmid, P.A. & Zurbuchen, S. (Hg.). Grenzen der Kritischen Vernunft. Helmut Holzhey zum 60. Geburtstag, 273-289: 287.
147 Kant (1790/93): 367f.; vgl. Hansmann, O. (1991). Unterscheidung und Zusammenhang von äußerer und innerer Zweckmäßigkeit bei Kant. In: Pleines, J.-E. (Hg.). Zum teleologischen Argument in der Philosophie. Aristoteles – Kant – Hegel, 78-112.
148 Kant (1790/93): 429; vgl. Mertens, T. (1995). Zweckmäßigkeit der Natur und politische Philosophie bei Kant. Z. philos. Forsch. 49, 220-240: 234.
149 Kant (1790/93): 431.
150 a.a.O.:: 425.
151 a.a.O.: 369.
152 a.a.O.: 370.
153 a.a.O.: 372.
154 ebd.
155 a.a.O.: 370.
156 Vgl. dazu auch Cheung, T. (2009). Der Baum im Baum. Modellkörper, reproduktive Systeme und die Differenz zwischen Lebendigem und Unlebendigem bei Kant und Bonnet. In: Onnasch, E.-O. (Hg.). Kants Philosophie der Natur. Ihre Entwicklung im Opus postumum und ihre Wirkung, 25-49; Ingensiep, H.W. (2009). Probleme in Kants Biophilosophie. Zum Verhältnis von Transzendentalphilosophie, Teleologiemetaphysik und empirischer Bioontologie bei Kant. In: Onnasch, E.-O. (Hg.). Kants Philosophie der Natur. Ihre Entwicklung im Opus postumum und ihre Wirkung, 79-114: 93ff.
157 Blumenbach, J.F. (1781). Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte: 13; vgl. auch die Kapiteleinteilung in Buffon, G.L.L. (1749). Histoire générale des animaux. In: Histoire naturelle générale et particulière, Bd. 2 (Œuvres philosophiques, hg. v. J. Piveteau, Paris 1954, 233-289).
158 Kant, I., Opus postumum (AA, Bd. XXI-XXII): XXII, 547; vgl. auch Düsing, K. (1990). Naturteleologie und Metaphysik bei Kant und Hegel. In: Fulda, H.-F. & Horstmann, R.-P. (Hg.). Hegel und die „Kritik der Urteilskraft", 139-157: 150.
159 Kant (1790/93): 372.
160 Kant, I., Opus postumum: XXII, 547.
161 Kant (1790/93): 373; vgl. auch ders., Opus postumum: XXI, 210; 569; Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen. Der Begriff des Organischen bei Kant, sein Grund und seine Aktualität: 148.
162 Kant (1790/93): 373.
163 a.a.O.: 376; vgl. Kant, I. (1788). Über den Gebrauch teleologischer Principien in der Philosophie (AA, Bd. VIII, 157-184): 179.
164 Kant (1790/93): 373.
165 a.a.O.: 374.
166 ebd.
167 Stadler, A. (1874). Kants Teleologie und ihre erkenntnistheoretische Bedeutung: 135.
168 Kant (1790/93): 372.
169 a.a.O.: 389.
170 Vgl. Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 136.
171 Liebmann, O. (1904). Gedanken und Thatsachen, Bd. 2: 171.
172 Kant (1790/93): 184.
173 ebd.
174 a.a.O.: 417; vgl. 360.
175 a.a.O.: 417.
176 Cohen, H. (1871/1918). Kants Theorie der Erfahrung (Hildesheim 1987): 745.
177 a.a.O.: 729; vgl. auch Hartmann, M. (1927/53). Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben: 14f.
178 Kant (1790/93): 390.
179 a.a.O.: 381.
180 a.a.O.: 382.
181 Stadler, A. (1874). Kants Teleologie und ihre erkenntnistheoretische Bedeutung: 124.
182 Kant (1790/93): 376.
183 a.a.O.: 376.
184 a.a.O.: 408.
185 a.a.O.: 400; vgl. Kant, I. (1755). Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels (AA, Bd. I, 215-368): 230.
186 Kant (1790/93): 397f.
187 a.a.O.: 398.
188 Wright, L. (1976). Teleological Explanations: 2.
189 Lenoir, T. (1981). Teleology without regrets. The transformation of physiology in Germany 1790-1847. Stud. Hist. Philos. Sci.12, 293-354: 297; vgl. ders. (1982). The Strategy of Life. Teleology and Mechanics in Nineteenth Century German Biology: 12.
190 Stern, W. (1961). [Autobiography]. In: Murchison, C. (ed.). A History of Psychology in Autobiography, vol. 1, 335-388: 358.
191 Pflüger, E. (1877). Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Pflügers Arch. ges. Physiol. 15, 57-103.
192 Müller, J. (1824). Von dem Bedürfnis der Physiologie nach einer philosophischen Naturbetrachtung (in: Vom Geist der Naturwissenschaft, hg. v. H.H. Holz & J. Schickel, Zürich 1969, 53-82): 66.
193 ebd.; vgl. Wahrig-Schmidt, B. (1992). Müller und Kant. Aspekte ihrer Begegnung im *Handbuch der Physiologie*. In: Hagner, M. & Wahrig-Schmidt, B. (Hg.). Johannes Müller und die Philosophie, 45-63.
194 Schleiden, M.J. (1842-43/49). Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, 2 Bde.: 141.
195 Möbius, K. (1878). Die Bewegungen der fliegenden

Fische durch die Luft: 35.
196 Bernard, C. (1878-79). Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 2 Bde.: I, 340.
197 a.a.O.: 370.
198 Bernard, C. (1865). Introduction à l'étude de la médecine expérimentale: 135.
199 a.a.O.: 151.
200 Cannon, W.B. (1945). The Way of an Investigator: 108; vgl. auch Davis, B.D. (1961). The teleonomic significance of biosynthetic control mechanisms. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 26, 1-10: 10.
201 Rothschuh, K.E. (1953). Geschichte der Physiologie: 140.
202 Pittendrigh, C.S. [Brief an E. Mayr vom 26. Feb. 1970]. In: Mayr, E. (1974). Teleologic and teleonomic: a new analysis. Boston Stud. Philos. Sci. 14, 91-117: 115; von dort übernommen u.a. von Hull, D. (1982). Philosophy and biology. In: Contemporary Philosophy. A New Survey, vol. 2, 281-316: 298.
203 Darwin, C. (1859). On the Origin of Species: 435.
204 a.a.O.: 201.
205 Gray, A. (1874). Charles Robert Darwin. Nature 10, 79-81: 81; vgl. Dupree, A.H. (ed.) (1963). Darwiniana: 237.
206 Darwin, C. (1874). [Brief an A. Gray vom 5. Juni 1874] (in: Darwin, F. (ed.) (1887). The Life and Letters of Charles Darwin, vol. 3): 189; vgl. Lennox, J.G. (1993). Darwin *was* a teleologist. Biol. Philos. 8, 409-421: 409.
207 Gray (1874): 81.
208 ebd.
209 Ghiselin, M.T. (1994). Darwin's language may seem teleological, but his thinking is another matter. Biol. Philos. 9, 489-495: 490.
210 Vgl. Amundson, R. (1996). Historical development of the concept of adaptation. In: Rose, M.R. & Lauder, G.V. (eds.). Adaptation, 11-53: 28.
211 Darwin (1859): 206.
212 Vgl. Short, T.L. (2002). Darwin's concept of final cause: neither new nor trivial. Biol. Philos. 17, 323-340.
213 Lange, F.A. (1866). Geschichte des Materialismus und Kritik seiner Bedeutung in der Gegenwart: 405; vgl. 2. Aufl. 1873-75: 693.
214 Lange (1866/73-75): 717.
215 Marx, K. (1861). [Brief an F. Lassalle vom 16. Jan. 1861]. (in: Marx-Engels-Lenin-Stalin-Institut (Hg.). Karl Marx, Friedrich Engels, Ausgewählte Briefe, Berlin 1953): 150.
216 Engels, F. (1859). [Brief an K. Marx vom 11. oder 12. Dez. 1859]. (MEW, Bd. 29): 524.
217 Helmholtz, H. von (1869). Über das Ziel und die Fortschritte der Naturwissenschaft (Philosophische Vorträge und Aufsätze, hg. v. H. Hörz & S. Wollgast, Berlin 1971, 153-185): 174.
218 Sachs, J. (1875). Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860: 194.
219 Seidlitz, G. (1878-79). Zur Darwin-Literatur. Kosmos 4, 232-246: 237.
220 Roux, W. (1881). Der Kampf der Theile im Organismus: 2.
221 Verworn, M. (1895). Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben: 131.
222 Haeckel, E. (1899). Die Welträthsel: 312.
223 Weismann, A. (1902/13). Vorträge über Deszendenztheorie, 2 Bde.: I, 47.
224 a.a.O.: II, 336.
225 Vgl. Russell, E. (1916). Form and Function (Chicago 1982): 232.
226 Nach Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: II, 155; vgl. auch Mann, G. (1982). Teleologie und Evolutionslehre. Berichte zur Wissenschaftsgeschichte 5, 83-96: 87; Beatty, J. (1990). Teleology and the relationship between biology and physical sciences in the nineteenth and twentieth centuries. In: Durham, F. & Purrington, R.D. (eds.). Some Truer Method. Reflections on the Heritage of Newton, 113-144: 124.
227 Kölliker, A. (1864). Ueber die Darwin'sche Schöpfungstheorie. Z. wissenschaftl. Zool. 14, 174-186: 178.
228 Büchner, L. (1855/56). Kraft und Stoff: 91.
229 a.a.O.: 92.
230 MacLeod, R.B. (1957). Teleology and theory of human behavior. Science 125, 477-490: 478.
231 Manser, A.R. (1973). Function and explanation. Aristotel. Soc., Suppl. 47, 39-52: 50.
232 Simpson, G.G. (1964). This View of Life: 102.
233 Lennox, J.G. (1993). Darwin *was* a teleologist. Biol. Philos. 8, 409-421: 410.
234 ebd.
235 Mayr, E. (1992). The idea of teleology. J. Hist. Ideas 53, 117-135: 117.
236 Liebmann, O. (1899). Organische Natur und Teleologie. In: Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien, Zweites Heft, 230-275: 257.
237 Bertalanffy, L. von (1932-42). Theoretische Biologie, 2 Bde.: I, 59.
238 Driesch, H. (1909/28). Philosophie des Organischen: 285; 303.
239 Ricker, G. (1905). Entwurf einer Relationspathologie: 69.
240 Ricker, G. (1924). Pathologie als Naturwissenschaft – Relationspathologie: 302-367.
241 a.a.O.: 329.
242 Schopenhauer, A. (1819-44/58). Die Welt als Wille und Vorstellung (Sämtliche Werke, Bd. I & II, hg. v. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960): II, 429.
243 Schopenhauer, A. (1839). Über die Grundlage der Moral (Sämtliche Werke, Bd. III, hg. v. W. von Löhneysen, Stuttgart/Frankfurt/M. 1960, 629-813): 689f.
244 Schopenhauer (1819-44/58): II, 438.
245 Dilthey, W. (1894). Ideen über eine beschreibende und zergliedernde Psychologie (Gesammelte Schriften, Bd. 5, Stuttgart 1982, 139-240): 207.
246 Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 90f.
247 Roux, W. (Hg.) (1912). Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen: 460.
248 Schlick, M. (1925). Philosophie des Lebens In: Des-

soir, M. (Hg.). Die Philosophie in ihren Einzelgebieten, 463-492: 476.
249 Rothschuh, K.E. (1936). Theoretische Biologie und Medizin: 66.
250 Hartmann, N. (1951). Teleologisches Denken: 67.
251 a.a.O.: 72.
252 ebd.
253 Weinberger, C. & Weinberger, O. (1979). Formale Teleologie. In: dies., Logik, Semantik, Hermeneutik, 135-148: 141.
254 Goudge, T.A. (1961). The Ascent of Life. A Philosophical Study of the Theory of Evolution: 205.
255 Montefiore, A. (1971). Final causes. Aristotel. Soc., Suppl. 45, 171-192: 187.
256 Wright, G.H. von (1971). Explanation and Understanding (dt. Erklären und Verstehen, Frankfurt/M. 1974): 116.
257 Woodfield, A. (1976). Teleology: 163.
258 Schaffner, K.F. (1993). Discovery and Explanation in Biology and Medicine: 379; 390.
259 Searle, J. (1995). The Construction of Social Reality: 14.
260 Vgl. z.B. Ungerer, E. (1922). Die Teleologie Kants und ihre Bedeutung für die Logik der Biologie: 88; Taylor, R. (1966). Action and Purpose: 215; 224; Manser, A.R. (1973). Function and explanation. Aristotelian Society Supplement 47, 39-52: 43; Minton, A.J. (1975). Wright and Taylor: empiricist teleology. Philosophy of Science 42, 299-306: 305f.; Chisholm, R.M. (1976). Person and Object: 76ff.; Falk, A.E. (1981). Purpose, feedback, and evolution. Philosophy of Science 48, 198-217: 199; Matthen, M. & Levy, E. (1984). Teleology, error, and the human immune system. The Journal of Philosophy 81, 351-372; Adams, F. (1986). Feedback about feedback. Southern Journal of Philosophy 24, 123-131: 129; Kambartel, F. (1996). Normative Bemerkungen zum Problem einer naturwissenschaftlichen Definition des Lebens. In: Barkhaus, A., Mayer, M., Roughley, N. & Thürnau, D. (Hg.). Identität, Leiblichkeit, Normativität. Neue Horizonte anthropologischen Denkens. Suhrkamp, Frankfurt/M., 109-114: 110.
261 Aristoteles, Ethica Nicomachea 1144a31ff.; 1147a1ff.; 25ff.
262 Ducasse, C.J. (1925). Explanation, mechanism, and teleology. J. Philos. 22, 150-155.
263 a.a.O.: 153.
264 Wright, G.H. von (1971). Explanation and Understanding (dt. Erklären und Verstehen, Frankfurt/M. 1974): 93.
265 Stegmüller, W. (1969/83). Teleologie, Funktionalanalyse und Selbstregulation. In: ders. Probleme und Resultate der Wissenschaftstheorie und Analytischen Philosophie, Bd. 1. Erklärung, Begründung, Kausalität, 639-773: 758.
266 a.a.O.: 768.
267 a.a.O.: 642.
268 a.a.O.: 643.
269 a.a.O.: 642; vgl. Rohs, P. (1984). Ist jeder Fall von echter Teleologie ein Fall von echter Kausalität? Z. philos. Forsch. 38, 39-54.
270 Stegmüller, W. (1973). Probleme und Resultate der Wissenschaftstheorie und Analytischen Philosophie, Bd. 4, 1. Personelle und statistische Wahrscheinlichkeit: 8f.
271 Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen: 304.
272 Spaemann, R. & Löw, R. (1981). Die Frage Wozu?: 281.
273 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): I, 360f. (§204).
274 Hegel, G.W.F. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 469 (§359).
275 Hegel, G.W.F., Fragment Zum Mechanismus, Chemismus und Erkennen (Gesammelte Werke, Bd. 12, Wissenschaft der Logik, Bd. 2. Die subjektive Logik (1816), Hamburg 1981, 259-312): 280; vgl. Illetterati, L. (1996). Figure del limite. Esperienze e forme della finitezza: Kap. 3.
276 Jonas, H. (1951/66). Is God a mathematician? (dt. in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 127-178): 169.
277 Jonas, H. (1953/66). A critique of cybernetics (dt. in: Das Prinzip Leben. Ansätze zu einer philosophischen Biologie, Frankfurt/M. 1994, 195-220): 219.
278 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968): 152.
279 Windelband, W. (1914). Einleitung in die Philosophie: 166.
280 a.a.O.: 164.
281 Baer, K.E. von (1866). Ueber den Zweck in den Vorgängen der Natur, Erste Abtheilung. Ueber Zweckmäßigkeit oder Zielstrebigkeit überhaupt (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, St. Petersburg 1876, 49-105): 82.
282 Baer, K.E. von (1876). Ueber Zielstrebigkeit in den organischen Körpern insbesondere (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, St. Petersburg, 171-234): 180.
283 Kleinmann, F. (1998). Das Problem der organismischen Teleologie (Phil. Diss. Univers. Tübingen): 123.
284 Baumanns, P. (1965). Das Problem der organischen Zweckmäßigkeit: 50.
285 Dessauer, F. (1949). Die Teleologie in der Natur: 7; 21.
286 Agar, W.E. (1938). The concept of purpose in biology. Quart. Rev. Biol. 13, 255-273: 256.
287 Reininger, R. (1922). Friedrich Nietzsches Kampf um den Sinn des Lebens: 55.
288 Schaxel, H. (1926). [Rez. Aichhorn, A. (1925). Verwahrloste Jugend]. Imago. Zeitschrift für Anwendung der Psychoanalyse auf die Geisteswissenschaften 12, 94-98: 94.
289 Grau, K.J. (1928). Zur Psychologie des Vergnügens. Preussische Jahrbücher 212, 60-77: 60.
290 Argelander, A. (1931). [Rez. Peters, W. (1930). Über die Beziehung des Temperaments zur Intelligenz. Z. angew. Psychol. 36, 174-192]. Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane, I. Abt. Zeitschrift für Psychologie 121, 255-256: 255; vgl. auch Comparative Psychology Monographs 11-12 (1934): 108; 120.
291 Young, P.T. (1936). Motivation of Behavior. The Fun-

damental Determinants of Human and Animal Acticity: 75; vgl. 39.

292 Bühler, C. & Spielmann, L. (1928). Die Entwicklung der Körperbeherrschung beim Kinde im ersten Lebensjahr. Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane I. Abt. Zeitschrift für Psychologie 107, 3-29: 22.

293 Katz, D. (1929). [Rez. Grindley, G.C. (1927). The neuronal basis of purposive activity. Brit. J. Psychol., Gen. Sect. 18, 168-188]. Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane, I. Abt. Zeitschrift für Psychologie 109, 365-367: 366.

294 Dembo, T. (1930). Zielgerichtetes Verhalten der Ratten in einer freien Situation. Arch. néerl. physiol. 15, 402-412.

295 Stone, C.P. (1931). [Rez. Dembo, T. (1930). Zielgerichtetes Verhalten der Ratten in einer freien Situation. Arch. néerl. physiol. 15, 402-412]. Psychological Abstracts 5, 483.

296 Hamilton, J.A. & Ellis, W.D. (1933). Persistence and behavior constancy. Journal of Genetic Psychology 42, 140-153: 148.

297 Russell, E.S. (1945). The Directiveness of Organic Activities (dt. Lenkende Kräfte des Organischen, Bern 1947): 123ff.

298 Baer, K.E. von (1866). Ueber den Zweck in den Vorgängen der Natur, Erste Abtheilung. Ueber Zweckmäßigkeit oder Zielstrebigkeit überhaupt (Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts, Zweiter Theil, St. Petersburg 1876, 49-105); ders. (1876.1). Ueber Zielstrebigkeit in den organischen Körpern insbesondere (ebd., 171-234); Reinke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 89.

299 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968): 146.

300 a.a.O.: 113.

301 Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen: 159.

302 Vgl. Löw, R. (1980). Philosophie des Lebendigen: 41.

303 Aristoteles, Physica 194a; vgl. Gaiser, K. (1969). Das zweifache Telos bei Aristoteles. In: Düring, I. (Hg.). Naturphilosophie bei Aristoteles und Theophrast, 97-113; Kullmann, W. (1982). Wesen und Bedeutung der „Zweckursache" bei Aristoteles. Berichte zur Wissenschaftsgeschichte 5, 25-39: 34f.; ders (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 272f.

304 [Babbage] (1852). On the great exhibition. The Mechanics' Magazine, Museum, Register, Journal, and Gazette 56, 30-35: 31.

305 Doherty, H. (1864). Organic Philosophy; or, Man's True Place in Nature, vol. 1. Epicosmology: 299.

306 Anonymus (1895). [Rez. Fano (1890). Di alcuni fondamenti fisiologici del pensiero, Rivista di Filosofia scientifica]. Brain. A Journal of Neurology 18, 403.

307 Erdmann, R. (1910). Kern und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. Anatomische Hefte, Abt. 2. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte 18, 844-893: 864.

308 Wimsatt, W. (1972). Teleology and the logical structure of function statements. Stud. Hist. Philos. Sci. 3, 1-80: 22f.

309 Fodor, J. (1974). Special sciences, or the disunity of science as a working hypothesis (in: Block, N. (ed.) (1980). Readings in Philosophy of Psychology, vol. 1, 120-133): 124; vgl. Beckner (1959): 122f.

310 Keil, G. (1993). Kritik des Naturalismus: 61f.

311 Platon, Phaidon 99a.

312 a.a.O.: 99e.

313 Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 141ff.

314 Nordenskiöld, E.N. (1921-24). Biologiens Historia (dt. Die Geschichte der Biologie, Jena 1926): 391.

315 Hartmann, M. (1936). Wesen und Wege der biologischen Erkenntnis (Gesammelte Vorträge und Aufsätze, Bd. II. Naturphilosophie, Stuttgart 1956, 130-143): 141.

316 Hartmann, N. (1950). Philosophie der Natur: 632.

317 a.a.O.: 635.

318 Hartmann, N. (1951). Teleologisches Denken: 83.

319 Lehman, H. (1965). Functional explanation in biology. Philos. Sci. 32, 1-20: 16.

320 Rosenberg, A. (1985). The Structure of Biological Science: 62.

321 a.a.O.: 65.

322 Kroner, R. (1913). Zweck und Gesetz in der Biologie: 151.

323 Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie: 32.

324 Rothschuh, K. (1959). Theorie des Organismus. Bios. Psyche. Pathos: 72.

325 ebd.

326 Baublys, K. K. (1975). Comments on some recent analyses of function statements in biology. Philos. Sci. 42, 469-486: 474; ebenso Sorabji, R. (1980). Necessity, Cause, and Blame. Perspectives on Aristotle's Theory: 165.

327 Bohr, N. (1933). Licht und Leben (Atomphysik und menschliche Erkenntnis, Braunschweig 1958, 3-12): 11.

328 Vgl. Krohs, U. (2004). Eine Theorie biologischer Theorien: 187-189.

329 Asma, T.S. (1996). Following Form and Function. A Philosophical Archaeology of Life Science: 141.

330 Resnik, D.B. (1995). Functional language and biological discovery. J. Gen. Philos. Sci. 26, 119-134.

331 Spaemann, R. (1978). Naturteleologie und Handlung. Z. philos. Forsch. 32, 481-493: 485.

332 Grünewald, B. (1996). Teleonomie und reflektierende Urteilskraft. In: Riebel, A. & Hiltscher, R. (Hg.). Wahrheit und Geltung. Festschrift für Werner Flach, 63-84: 71.

333 a.a.O.: 72.

334 Quarfood, M. (2006). Kant on biological teleology: towards a two-level interpretation. Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences 37, 735-747: 742; vgl. ders. (2004). Transcendental Idealism and the Organism. Essays on Kant: 158.

335 Liebmann, O. (1899). Organische Natur und Teleologie. In: Gedanken und Thatsachen. Philosophische Abhandlungen, Aphorismen und Studien, Zweites Heft, 230-275: 236.

336 Nachweise für Tab. 308: Liebmann (1899): 236; Rein-

ke, J. (1901/11). Einleitung in die theoretische Biologie: 93; Rickert, H. (1896-1902/1929). Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften: 412; Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 77; Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie: 19; Monod, J. (1970). Le hasard et la nécessité (dt. Zufall und Notwendigkeit, München 1975): 27; Ruse, M. (1973). The Philosophy of Biology: 195; Gutmann, W.F. (1989). Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Organismische Wandlung statt altdarwnistischer Anpassung: 62; Allen, C., Bekoff, M. & Lauder, G.V (1998). Introduction. In: dies. (eds.). Nature's Purposes. Analyses of Function and Design in Biology: 2; Quarfood (2006): 743.

337 Woodger, J.H. (1929). Biological Principles. A Critical Study (London 1967): 437.

338 Beckner, M. (1959). The Biological Way of Thought (Berkeley 1968): 187.

339 Schlosser, G. (1998). Self-re-production and functionality. A systems-theoretical approach to teleological explanation. Synthese 116, 303-354; McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain. Functional Explanation and Self-Reproducing Systems; Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme.

340 Luhmann, N. (1962). Funktion und Kausalität. Kölner Z. Soziol. Sozialpsychol. 14, 617-644: 623; vgl. Wißt, H.-J. (1981). Darstellung und Beurteilung der Systemtheorie im Rahmen der Wissenschaftslehre: 123ff.

341 Plate, L. (1913). Vererbungslehre: 35.

342 Hempel, C.G. (1959). The logic of functional analysis (Aspects of Scientific Explanation, New York 1965, 297-330): 310; , L. (1973). Functions. Philos. Rev. 82, 139-168: 161.

343 Simon, M.A. (1971). The Matter of Life. Philosophical Problems of Biology: 183.

344 Oldemeyer, E. (1994). Die beiden Wurzeln im teleologischen Denken. In: Pleines, J.-E. (Hg.). Teleologie. Ein philosophisches Problem in Geschichte und Gegenwart, 132-146: 141.

345 Kant, I. (1785). Grundlegung zur Metaphysik der Sitten (AA, Bd. IV, 385-463): 428; ders. (1788). Kritik der praktischen Vernunft (AA, Bd. V, 1-163): 87.

346 Schiller, F. von (1795). Über die ästhetische Erziehung des Menschen in einer Reihe von Briefen: 5. Brief.

347 Feuerbach, P.J.A. (1796). Kritik des natürlichen Rechts:192.

348 Cicero, De finibus bonorum et malorum 3, 21.

349 Goethe, J.W. (1795). Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (LA, Bd. I, 9, 119-151): 125; vgl. ders. (ca. 1798/99). Metamorphose der Tiere (Werke, HA, Bd. 1, 201-203): 201.

350 Schmid, C.C.E. (1799). Physiologie: philosophisch bearbeitet, Bd. 2: 620; vgl. auch Wezel, J.K. (1803). System der empirischen Anthropologie oder der ganzen Erfahrungsmenschenlehre, Bd. 1. Anthropologisch-physiologische Somatologie oder Naturlehre des thierisch-menschlichen Körpers und Lebens: 296f.

351 Pfaff, C.H. (1801). Grundriss einer allgemeinen Physiologie und Pathologie des menschlichen Körpers, Bd. 1: 24.

352 a.a.O.: 16.

353 Bernoulli, C. (1804). Versuch einer physischen Anthropologie, 2 Bde.: I, 143 (§150).

354 Hegel, G.W.F. (1808ff.). Philosophische Enzyklopädie für die Oberklasse (Werke, Bd. 4, Frankfurt/M. 1970, 9-69): 29 (§83).

355 Hegel, G.W.F. (1820/29). Vorlesungen über die Ästhetik (Werke, Bd. 13-15, Frankfurt/M. 1970): I, 165; vgl. ders. (1817/30). Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse (Werke, Bd. 8-10, Frankfurt/M. 1986): II, 473 (§ 360); ders. (1821/31). Vorlesungen über die Philosophie der Religion (Werke, Bd. 16-17, Frankfurt/M. 1968): II, 35.

356 Meister Eckhart, Deutsche Predigten und Traktate: Predigt 6 (hg. v. J. Quint, Zürich 1979): 180.

357 Hesse, R. (1910). Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. & Doflein, F. (Hg.). Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet, Bd. 1: 17.

358 Dubuisson, P.U. (1779). Abrégé de la révolution de l'Amérique anglaise (dt. Historischer Abriß der in Nord-Amerika vorgefallenen Staats-Veränderung): iv.

359 French, J.O. (1824). An inquiry respecting the true nature of instinct, and of the mental distinction between brute animals and man. The Zoological Journal 1, 1-32: 5; vgl. 10.

360 French, J.O. (1824). Betrachtungen über das eigentliche Wesen des Instincts und den geistigen Unterschied zwischen Mensch und Thier. Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde 7, 209-218: 211.

361 a.a.O.: 213; vgl. im Original: 10.

362 Buquoy, G. von (1835). Eigenthümliche Darstellung der Hauptzüge der Physiologie. Isis 1835, Heft VI, 481-486: 483.

363 Lotze, H. (1851). Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens: 338.

364 Braun, A. (1851). Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur: 347.

365 Bronn, H.G. (1858). Untersuchungen über die Entwickelungs-Gesetze der organischen Welt während der Bildungs-Zeit unserer Erd-Oberfläche: 487.

366 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: II, 388.

367 Haeckel, E. (1904). Die Lebenswunder: 33.

368 Uexküll, J. von (1908). Die neuen Fragen in der experimentellen Biologie. Rivista di Scienza „Scientia" 4, Anno II, N. VII, 72-86: 79; ders. (1913). Die Planmäßigkeit als oberstes Gesetz im Leben der Tiere. Die neue Rundschau 24, 820-829. ders. (1913). Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung: 25; 194.

369 Rádl, E. (1905-09/13). Geschichte der biologischen Theorien, 2 Bde.: I, 312.

370 Schaxel, J. (1919). Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie: 43.

371 Haeckel, E. (1866). Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde.: I, 99.

372 Wolff, G. (1933). Leben und Erkennen. Vorarbeiten zu einer biologischen Philosophie: 167.
373 Bertalanffy, L. von (1928). Kritische Theorie der Formbildung: 87.
374 Cruithuisen, F. von (1820). [Rez. Döllinger, I. (1819). Was ist Absonderung und wie geschieht sie?]. Medicinisch-chirurgische Zeitung 2 (Nr. 45), 289-292: 290.
375 Mazzarella, B. (1860). Critica della scienza: 526; vgl. 538.
376 Anonymus (1862). [Rez. Mazzarella, B. (1860). Critica della scienza]. Zeitschrift für Philosophie und philosophische Kritik 40, 290-295: 294.
377 Allport, F.H. (1937). Teleonomic description in the study of personality. Character and Personality 5, 202-214; vgl. Reese, H.W. (1994). Teleology and teleonomy in behavior analysis. The Behavior Analyst 17, 75-91: 82.
378 Allport (1937): 204.
379 ebd.
380 Gregory, W.S. (1945). The application of teleonomic description to the diagnosis and treatment of emotional instability and personal and social maladjustments. Character and Personality 13, 179-211: 181.
381 Pittendrigh, C.S. (1958). Adaptation, natural selection, and behavior. In: Roe, A. & Simpson, G.G. (eds.). Behavior and Evolution, 390-416: 394; vgl. Schlüter, H. (1998). Teleonomie. Hist. Wb. Philos. 10, 978-979.
382 Pittendrigh (1958): 394.
383 a.a.O.: 392.
384 ebd.
385 Simpson, G.G. (1959). [Letter]. Science 129, 673-674: 674; ders. (1959). Anatomy and morphology: classification and evolution: 1859 and 1959. Proc. Amer. Philos. Soc. 103, 286-306: 289.
386 Huxley, J. (1960-61). The Openbill's open bill: a teleonomic enquiry. Zool. Jahrb. (Abt. Systematik) 88, 9-29: 9.
387 Monod, J. & Jacob, F. (1961). Teleonomic mechanisms in cellular metabolism, growth, and differentiation. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 26, 389-401.
388 Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. Science 134, 1501-1506: 1504.
389 Mayr, E. (1974). Teleologic and teleonomic: a new analysis. Boston Stud. Philos. Sci. 14, 91-117: 98; vgl. ders. (1992). The idea of teleology. J. Hist. Ideas 53, 117-135: 127.
390 Mayr (1974): 102.
391 Mayr, E. (1998). The multiple meanings of 'teleological'. Hist. Philos. Life Sci. 20, 35-40: 40.
392 Mayr (1974): 103.
393 a.a.O.: 107.
394 Thompson, N.S. (1987). The misappropriation of teleonomy. In: Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H. (eds.). Perspectives in Ethology 7, 259-274.
395 Christensen, W. (1996). A complex system theory of teleology. Biol. Philos. 11, 301-320: 305.
396 Nagel, E. (1977). Teleology revisited. J. Philos. 74, 261-301: 271.
397 a.a.O.: 269f.; vgl. auch Duchesneau, F. (1980). Analyse fonctionnelle et causalité biologique. Rev. Intern. Philos. 34, 229-267: 239f.
398 Williams, G.C. (1966). Adaptation and Natural Selection: 258.
399 Curio, E. (1973). Towards a methodology of teleonomy. Experientia 29, 1045-1058: 1045.
400 Monod, J. (1970). Le hasard et la nécessité (dt. Zufall und Notwendigkeit, München 1975): 27.
401 Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels: 38.
402 Lorenz (1973): 38; ebenso Bröker, W. (1991). Teleologie und Teleonomie. In: Scheffczyk, L. (Hg.). Evolution. Probleme und neue Aspekte ihrer Theorie, 97-121: 97.
403 Hassenstein, B. (1981). Biologische Teleonomie. Neue Hefte für Philosophie 20, 60-71: 70.
404 Kullmann, W. (1998). Aristoteles und die moderne Wissenschaft: 303.
405 Spaemann, R. & Löw, R. (1981). Die Frage Wozu? Geschichte und Wiederentdeckung des teleologischen Denkens: 252.
406 Hassenstein (1981): 63.
407 Thompson, N.S. (1987). The misappropriation of teleonomy. In: Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H. (eds.). Perspectives in Ethology 7, 259-274: 273.
408 Howard, G.S. (1996). Understanding Human Nature.
409 Kant, I. (1790/93). Kritik der Urtheilskraft (AA, Bd. V, 165-485): 417; vgl. 360.

Literatur

Spaemann, R. & Löw, R. (1981). Die Frage Wozu? Geschichte und Wiederentdeckung des teleologischen Denkens.
Engels, E.-M. (1982). Die Teleologie des Lebendigen. Kritische Überlegungen zur Neuformulierung des Teleologieproblems in der anglo-amerikanischen Wissenschaftstheorie. Eine historisch-systematische Untersuchung.
McLaughlin, P. (2001). What Functions Explain. Functional Explanation and Self-Reproducing Systems.
Toepfer, G. (2004). Zweckbegriff und Organismus. Über die teleologische Beurteilung biologischer Systeme.
Schlicht, T. (Hg.) (2011). Zweck und Natur. Historische und systematische Untersuchungen zur Teleologie.